

*Lewis Berner*

Zum Farbwechsel der Komplexaugen  
bei Imagines einheimischer Heptageniidae  
(Ephemeroptera, Insecta)

Histologisch-ökologische Beobachtungen

Diplomarbeit im Fach Biologie  
an der Christian-Albrechts-Universität  
Kiel, 1979

vorgelegt von  
Christian Fischer

*Lewis Berner*

Zum Farbwechsel der Komplexaugen  
bei Imagines einheimischer Heptageniidae  
(Ephemeroptera, Insecta)

Histologisch-ökologische Beobachtungen

Diplomarbeit im Fach Biologie  
an der Christian-Albrechts-Universität  
Kiel, 1979

vorgelegt von  
Christian Fischer

*To Dr. L. Berner  
with many, many  
thanks for the  
sending of publica-  
tion Cr. Fischer*

Gliederung der Diplomarbeit

	Seite:
1. <u>Einleitung</u>	1
2. <u>Material</u>	
Die bearbeiteten Heptagenia-Arten	2
3. <u>Methoden</u>	6
3.1 Lebendbeobachtungen	6
3.1.1 Verfahrensweisen im Labor	6
3.1.2 Verfahrensweisen im Freiland	11
3.2 Histologische Methoden	15
4. <u>Ergebnisse</u>	17
4.1 Ergebnisse der Lebendbeobachtungen	17
4.1.1 Laborbeobachtungen an den lebenden Tieren	17
4.1.1.1 Beschreibungen der verschiedenen Farbzustände	17
4.1.1.1.1 Heptagenia flava ♂♂	17
4.1.1.1.2 Heptagenia flava ♀♀	19
4.1.1.1.3 Heptagenia sulphurea ♂♂	20
4.1.1.1.4 Heptagenia sulphurea ♀♀	21
4.1.1.1.5 Zusammenfassung	22
4.1.1.2 Beobachtungen zum Ablauf des Farbwechsels	24
4.1.1.2.1 Heptagenia flava	24
4.1.1.2.2 Heptagenia sulphurea	26
4.1.1.2.3 Zusammenfassung	30
4.1.2 Freilandbeobachtungen	
Augenfärbungen während der Flugaktivität	32
4.1.2.1 Heptagenia flava ♂♂	32
4.1.2.2 Heptagenia flava ♀♀	33

	Seite:
4.1.2.3 Heptagenia sulphurea ♂♂	34
4.1.2.4 Heptagenia sulphurea ♀♀	35
4.1.2.5 Zusammenfassung	35
4.2 Ergebnisse der histologischen Schnitte	37
4.2.1 Heptagenia flava	37
4.2.2 Heptagenia sulphurea	39
4.2.3 Zusammenfassung	40
5. <u>Diskussion</u>	42
6. <u>Zusammenfassung</u> der wichtigsten Ergebnisse	48
7. <u>Literaturverzeichnis</u>	50

## 1. Einleitung

Anlässlich von Beobachtungen des Schwarmflugverhaltens einiger Ephemeropteren fiel mir 1977 an *Heptagenia flava* (Rostock, 1877) und an *H. sulphurea* (Müller, 1776) ein eigenartiges Phänomen auf. Belegexemplare beider Arten, die ich als Imagines beim abendlichen Schwarmflug fing und danach lebend aufbewahrte, hatten am nächsten Tag deutlich heller gefärbte Komplexaugen als zum Zeitpunkt des Fanges. Gegen Abend des folgenden Tages verdunkelten sich die Augen wieder.

Da über einen derartigen Augenfarbwechsel bei Ephemeropteren bis jetzt nur eine einzige kurze Studie vorliegt (LYMAN, 1943), wollte ich mit meiner Diplomarbeit unsere diesbezüglichen Kenntnisse erweitern. LYMAN beobachtet einen entsprechenden Augenfarbwechsel bei zwei nearktischen *Stenonema*-Arten, die ebenfalls zur Familie Heptageniidae gehören und beschreibt einfache Experimente, die auf eine Abhängigkeit der Augenfärbung von der Lichtintensität schließen lassen. Als Ursache des Farbwechsels vermutet er Pigmentwanderungen innerhalb der Ommatidien.

Von anderen Insekten sind mit Augenfarbwechseln verlaufende Pigmentwanderungen beschrieben worden (FRIZA, 1928; UCHIDA, 1934; YAGI & KOYAMA, 1963; VERON, 1973).

An dieser Stelle möchte ich Herrn Professor Dr. Böttger danken für die interessante Themenstellung und seine Unterstützung. Besonderen Dank schulde ich Herrn Prof. Böttger für die Bereitstellung der Laborräume und Geräte, ohne die mir die Durchführung der Arbeit nicht möglich gewesen wäre.

## 2. Material

### Die bearbeiteten Heptagenia-Arten

Im folgenden wird eine kurze Beschreibung der für diese Untersuchung wichtigen morphologischen, ethologischen und ökologischen Eigenschaften von *Heptagenia flava* (Rostock, 1877) und *H. sulphurea* (Müller, 1776) gegeben.

Beide Arten stimmen in vielen Merkmalen überein. So bewohnen die Larven von *Heptagenia flava* und *H. sulphurea* im Gegensatz zu den meisten anderen europäischen Heptageniidae (= Ecdyonuridae) vor allem das Potamon (JACOB, 1972; PUTHZ, 1978). Infolge der Verschmutzung der Flüsse dürften sie derzeit in der Bundesrepublik zu den weniger häufigen Arten zu rechnen sein.

In morphologischer Hinsicht bestehen zwischen *Heptagenia flava* und *H. sulphurea* im Imaginal- und Subimaginalstadium nur geringe Unterschiede, und zwar hinsichtlich der Genitalmorphologie sowie der Färbung und Größe der Tiere (SCHOENEMUND, 1930). Auf diese unterschiedlichen Merkmale soll weiter unten näher eingegangen werden. Bezüglich der Morphologie der Facettenaugen, die unter den Ephemeropteren bemerkenswert verschiedene Ausprägungen zeigt (ZIMMER, 1898; HORRIDGE & McLEAN, 1978), stimmen *Heptagenia flava* und *H. sulphurea* überein (eigene Beobachtungen). Die Komplexaugen beider Arten zeigen wie die vieler flugaktiver Insekten einen Sexualdimorphismus. Weibliche Imagines von *Heptagenia flava* und *H. sulphurea* haben kleine, auf die Kopfseiten beschränkte Augen (Abb. 3). Diejenigen der ♂ dagegen sind voluminös und dorsal einander genähert. Außerdem sind die Augen der ♂ in zwei Abschnitte, einen dorsalen und einen ventralen, unterteilt, die durch eine flache Falte der Augenoberfläche voneinander getrennt sind (Abb. 4). Die ♀ zeigen keine solche Differenzierung.

Die Ephemeropteren wurden als Imagines und Subimagines während des Fluges am Gewässer gefangen.



Abb.1. Männliche Imago von *Heptagenia flava* mit schwarz gefärbten Augen. Vergr. 5 x.



Abb.2. Weibliche Imago von *Heptagenia flava* mit gelben Augen. Vergr. 5 x.

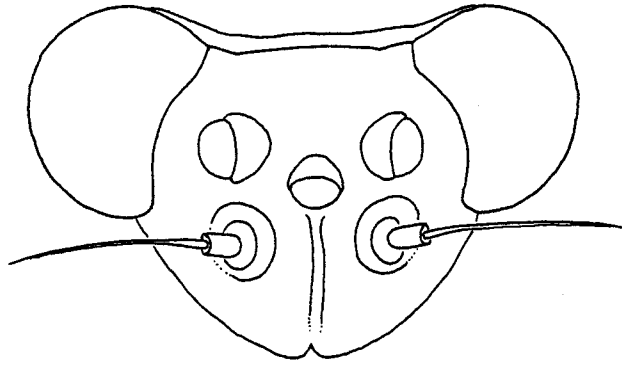


Abb.3

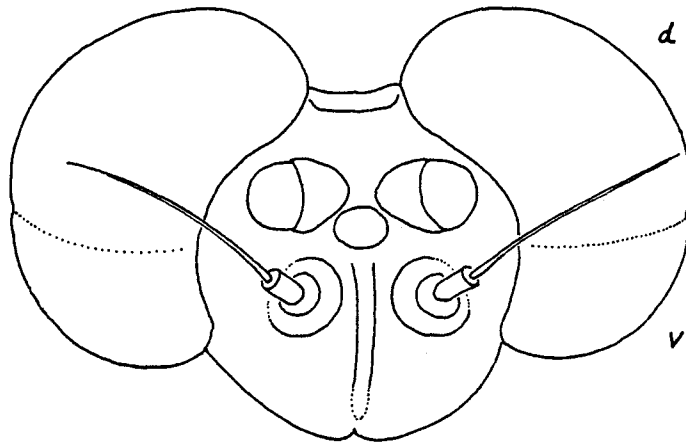


Abb.4

Abb.3 und 4. Köpfe einer weiblichen (Abb.3) und einer männlichen Imago (Abb.4) von *Heptagenia flava*. Beide Köpfe sind aus frontaler Sicht dargestellt, um den Sexualdimorphismus der Komplexaugen zu zeigen. Beim  $\sigma$  ist die Trennung in zwei Augenabschnitte (d und v) durch eine gestrichelte Linie verdeutlicht. Vergr. 35 x.



Im folgenden sollen die Eigenschaften dieser Tiere erwähnt werden, die eine Erkennung bereits während des Fluges ermöglichen. Es sind dies ethologische und morphologische Merkmale.

Das Schwarmflugverhalten vieler Ephemeropteren-Imagines verläuft stereotyp und spezifisch (HARRIS,1956; eigene unveröffentl.Beobacht.), sodaß man die Tiere selektiv fangen kann.

So weicht der Schwarmflug der ♂♂ von *Heptagenia flava* und *H.sulphurea* wie der anderer Heptageniidae vom Normalfall bei Ephemeropteren, einem vertikalen Tanzflug, deutlich ab (JENSEN,1956; BRODSKIY,1973). Sie fliegen über dem Gewässer langsam horizontal abwechselnd bachauf- und bachabwärts. Am Ende ihrer jeweiligen Flugbahn drehen sie sich mit großer Geschwindigkeit um  $180^{\circ}$  und fliegen in der entgegengesetzten Richtung weiter. Ihre mehr als doppelt körperlangen Cerci halten die ♂♂ beim Schwarmflug, deutlich sichtbar, um einen Winkel von fast  $90^{\circ}$  gespreizt. Dieses Verhalten läßt sich zwar bei vielen Heptageniidae beobachten, ist wegen der Artenarmut dieser Familie im Flachland aber ein gutes Erkennungsmerkmal. Die Flughöhe der schwärmenden ♂♂, vom Wasserspiegel aus gerechnet, beträgt bei *Heptagenia flava* 3 - 12 m und bei *H.sulphurea* 1 - 8 m (alles eigene unveröff.Beob.).

Wesentlich für den selektiven Fang sind außer den Verhaltenseigentümlichkeiten der ♂♂ die Färbungs- und Größenmerkmale der beiden Arten, die im folgenden kurz zusammengestellt seien.

*Heptagenia flava* (Rostock,1877) ist eine große, als Imago und Subimago charakteristisch gefärbte Ephemeroptere. Die Körperlänge männlicher Imagines beträgt ohne Schwanzborsten (Cerci) 9 - 11 mm, die der weiblichen 10 - 13 mm. Die Flügel sind bei den Imagines und Subimagines unterschiedlich gefärbt, bei ersteren sind sie farblos und durchsichtig. Die Subimagines haben unmittelbar nach dem Schlüpfen aus der Larve intensiv gelbe, undurchsichtige Flügel. Die Flügellänge männlicher Imagines beträgt 10 - 12 mm, die weiblicher 11 - 15 mm.

In der Färbung des Körpers stimmen beide Geschlechter weitgehend überein (Abb.1 und 2). Der Thorax der Imagines ist braun bis schwarz und das Abdomen ist gelb bis orangebraun. Längs der dorsalen Mittellinie des Abdomens erstreckt sich ein dunkelroter Streifen. Zwei lange Cerci sind bei Imagines und Subimagines ausgebildet, ihre Länge beträgt bei männlichen Imagines 24 mm, und bei weiblichen Imagines 18 - 22 mm.

Niedrig fliegende Imagines sind bereits an ihrer Körpergröße und der rötlich wirkenden Färbung als dieser Art zugehörig zu erkennen. Die Subimagines beider Geschlechter von *Heptagenia flava* sind beim Auffliegen nach dem Schlüpfen an ihrer charakteristischen gelben Flügelfärbung anzusprechen.

*Heptagenia sulphurea* (Müller, 1776) ist durchschnittlich kleiner als *H. flava*. Der Körper männlicher Imagines ist ohne Cerci 7 - 10 mm lang, der weiblicher 9 - 12 mm. Die Flügelmembran der Imagines von *Heptagenia sulphurea* ist durchsichtig farblos oder leicht gelblich getönt. Subimagines haben dagegen matt schwefelgelbe Flügel, wenn sie nach der Häutung das Wasser verlassen. Die Flügellänge männlicher Imagines beträgt 9 - 12 mm, die weiblicher 11 - 13 mm.

Der Thorax der Imagines von *H. sulphurea* ist gelb bis schwarz gefärbt, das Abdomen bei ♂♂ und ♀♀ unterschiedlich. Der Hinterleib der ♂♂ ist auf der Dorsalseite dunkelgrau bis braun und ventral etwas heller. Bei den ♀♀ ist der gesamte Hinterleib hell schwefelgelb bis ockerfarbig. Die 2 Schwanzborsten auch dieser Art sind lang, bei männlichen Imagines 19 - 24 mm, und bei weiblichen 15 mm.

In Augenhöhe oder niedriger fliegende ♀♀ von *H. sulphurea* sind an ihrer gelben Körperfärbung bereits erkennbar, eine Verwechslung ist höchstens mit *Cloëon*-♀♀ (Baetidae, Ephpt.) möglich. Subimagines beider Geschlechter von *H. sulphurea* sind beim Auffliegen aus dem Wasser an ihrer charakteristischen weißlich-gelben Flügelfärbung zu erkennen. Maße der Tiere nach SCHOENEMUND (1930).

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Imagines und Subimagines beider hier behandelten Heptagenia-Arten wegen ihrer Körpergröße und -färbung sowie wegen spezifischer Verhaltensweisen bereits während des Fluges ansprechbar sind.

### 3. Methoden

Die Verfahren der Lebendbeobachtungen und die angewendete histologische Arbeitsweise sollen im folgenden getrennt behandelt werden.

#### 3.1 Lebendbeobachtungen

Im Labor und Freiland angewendete Methoden der Lebendbeobachtungen werden im Rahmen dieses Kapitels getrennt dargestellt. Das allgemein angewendete Protokollverfahren der Augenfärbungen wird im Kapitel 3.1.1 ausführlich beschrieben.

##### 3.1.1 Verfahrensweisen im Labor

Zur Erfassung der verschiedenen Augenfärbungen verwendete ich selbst angefertigte Farbtafeln. Die 2 Farbtafeln bestehen aus 15 mm langen und 5 mm breiten Papierstreifen. Auf jeder Tafel wurden mit Farbstiften drei Farbvergleichsfelder (je 5 x 5 mm) aufgetragen, jeweils ein helles, ein mittleres und ein dunkles. Sie dienten als Vergleichsflächen zum Ermitteln des Augenfarbzustandes.

Beide Farbtafeln stimmen in der Anordnung der Felder (hell-mittelfarbig-dunkel) überein. Sie unterscheiden sich voneinander nur hinsichtlich der Färbung ihrer 3 Vergleichsfelder. Bei einer Tafel sind diese weißlich-grau, mittelgrau und schwarz, bei der anderen sind sie hellgelb, graugrün und schwarz. Die erste Tafel verwendete ich entsprechend den Augenfärbungen (s.Kap. 4.1.1.1.5) für *Heptagenia sulphurea*, die zweite für *Heptagenia flava*.

Angefertigt wurden die Farbtafeln gemäß den im Kapitel 4.1.1.1 zusammengestellten genauen Beobachtungen der Augenfärbungen an beiden *Heptagenia*-Arten.

Die dunklen Farbfelder beider Tafeln entsprachen der maximalen an den Augen männlicher Imagines beobachteten Dunkelfärbung. Die hellen Farbfelder entsprechen der maximalen (artspezifischen) Hellfärbung. Mit dem

Begriff "maximale Hellfärbung" ist dabei der maximal helle Farbzustand der nicht als Haupt-Pseudopupillen sichtbaren Augenoberfläche gemeint, wenn das Komplex-auge ohne Vergrößerung betrachtet wird (vgl.4.1.1.1.1). Dabei darf das Auge keine oder nur sehr kleine, undeutliche (unscharfe, nicht schwarze) Neben-Pseudopupillen aufweisen. Das mittlere Farbfeld beider Farbtafeln wurde nach den Beobachtungen des Verlaufes des Farbwechsels der ♂ von *Heptagenia flava* (Kap.4.1.1.1.1) und *H.sulphurea* (Kap.4.1.1.1.3) angefertigt. Auch diesem Farbfeld liegen die nicht-pseudopupillären Regionen der Augen zugrunde. Es wurde nach Tieren, deren Augen sich im Übergangszustand mit großen Neben-Pseudopupillen befanden, angefertigt.

Die Farbfelder der Farbtafeln entsprechen folgenden Farbstufen (Kennzeichnung der Farbnuancen nach KÜPPERS, 1978):

Flava - Farbtafel:  $Y_{70}, S_{40} Y_{60} C_{10}, S_{90} Y_{90}$

Sulphurea - Farbtafel:  $S_{10}, S_{40} Y_{20}, S_{90} Y_{90}$

Die mit den Farbtafeln bei ♂♂ und ♀♀ erfaßbaren Farbstufen der Augen werden im folgenden als helle, mittlere und dunkle Färbungsphasen bezeichnet (abgekürzt: H, M und D).

Der Vergleich der Augenfärbung mit den Farbtafeln wurde mit bloßem Auge (ohne Vergrößerung) durchgeführt, um die lebenden Tiere nicht zu verletzen.

Dabei entstand ein kleiner Fehler bei der Erfassung der Augenfärbung, der folgende Ursache hat: In der M-Phase der Augenfärbung sind die Neben-Pseudopupillen der ♀♀ beider *Heptagenia*-Arten mit unbewaffnetem Auge nicht sichtbar. Bei den ♂♂ dagegen sind sie in dieser Phase deutlich zu sehen. Folglich wird beim Notieren der M-Phase der ♂♂ tatsächlich nur der nicht-pseudopupilläre Teil (Kap.4.1.1.1.5) erfaßt, während bei den ♀♀ die Mischfärbung aus diesem Anteil und den Neben-Pseudopupillen registriert wird. Mittlere Augenfärbungen weiblicher Augen können also etwas zu dunkel eingeschätzt werden.

Bei den Lebendbeobachtungen im Labor wurde unterschiedlich verfahren. Die im Kapitel 4.1.1.1 zusammengefaßten Beobachtungen wurden mit den Binokular bei 30-facher Vergrößerung gesammelt. Die Tiere wurden dabei in verschlossenen Plexiglas-Küvetten bei 23 - 25°C und einer relativen Luftfeuchtigkeit von 40 - 45 % beobachtet. Die Beobachtungen in Kapitel 4.1.1.2 wurden an Tieren durchgeführt, die zur Verlängerung der imaginalen Lebensdauer auf besondere Weise gehältert wurden. So war es möglich, an relativ wenig Individuen eine große Anzahl von Beobachtungen des Augenfarbwechsels zu machen. Die Augenfärbungen dieser Tiere wurden mit bloßem Auge gemacht.

Im Rahmen dieser Hälterungsserien wurden die ein oder 2 Tage zuvor gefangenen Ephemeropteren-Imagines und -Subimagines in einzelnen Glasröhrchen (Rollrandgläser, Länge 9,5 cm, Ø 3 cm) gehältert. Die Röhrchen wurden nicht festverschlossen, sondern mit weitmaschiger Gaze zugebunden. Sie befanden sich in Plexiglasbehältern (Länge 26 cm, Höhe und Breite 12 cm, Abb.6). Auf dem Boden dieser Behälter wurde eine in der Größe passende Schale (11 x 11 cm) mit destilliertem Wasser aufgestellt. Der Wasserbehälter wurde von einer Plexiglasbrücke überspannt, auf der ein Stück grauer Fotokarton (25 x 9 cm) lag. Darauf befanden sich die Glasröhrchen mit den einzeln darin untergebrachten Tieren. Temperatur und Luftfeuchtigkeit wurden im Innern der Plexiglasbehälter mit je einem Flüssigkeitsthermometer und einem Haarhygrometer gemessen (Abb.6).

Zu Beginn jeder Beobachtungsreihe wurden die Deckel der Plexiglasbehälter mit weichem Wachs fest an die Behälter gedrückt. Durch den Plexiglasdeckel (von oben) wurden die Tiere beobachtet.

Das Hälterungsverfahren hatte folgende Vorteile:

1. Im Innern der Plexiglasbehälter und damit auch in den Glasröhrchen herrschte eine hohe relative Luftfeuchtigkeit von 60 - 100 %, wodurch die Lebensdauer der Imagines erhöht wurde. Bei niedrigeren Luftfeuchtigkeiten von 50 - 55 % zeigten die Tiere schon nach

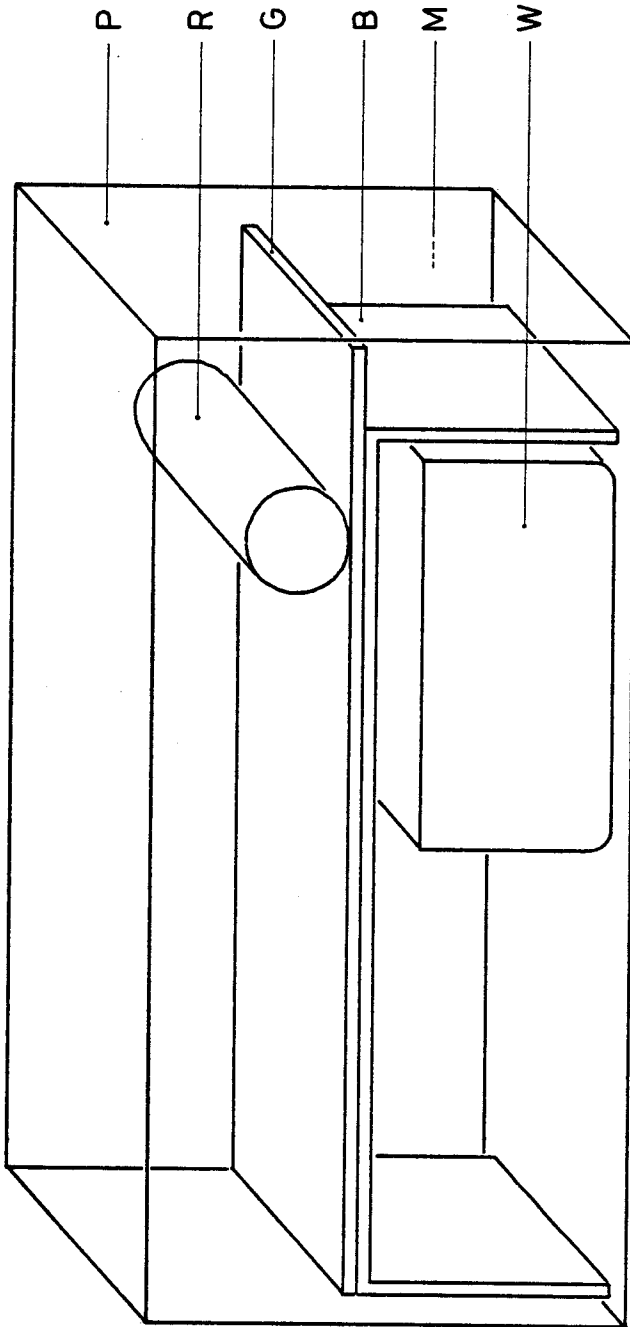


Abb. 5. Die bei den mehrtägigen Beobachtungen verwendete Anordnung zur Lebendhaltung der Tiere. Es ist nur eines der Glasröhrchen dargestellt. P Plexiglasbehälter, R Glasröhrchen, G graue Pappe, B Plexiglasbrücke, M Raum für Meßgeräte, W Wasserbehälter. Näheres s. Text.

1 - 2 Tagen keine Augenfarbwechsel mehr.

2. Durch das Hälterungsverfahren wurde eine gute Beobachtbarkeit der Tiere erreicht: (a) Die Glasröhrchen und der Deckel des Plexiglasbehälters beschlugen trotz der hohen Luftfeuchtigkeit nicht. (b) Durch leichtes Anheben eines Endes des jeweiligen Plexiglasbehälters ließen sich die Glasröhrchen auf der Brücke um einige Zentimeter rollen. So ließen sich die Augen der Tiere von mehreren Seiten beobachten. (Die Imagines der Heptagenia-Arten sind in der Lage, sich entgegen der Schwerkraft an der Unterseite von Glasflächen festzuhalten.)

Eine Zusammenstellung der Beobachtungs- oder Hälte = rungsserien soll im folgenden gegeben werden. Insgesamt wurden 5 Hälterungsserien durchgeführt, in deren Verlauf von Heptagenia flava 13 ♂♂ und 8 ♀♀ sowie von H. sulphurea 51 ♂♂ und 20 ♀♀ beobachtet wurden. Die Anzahl der Tiere jeder Serie geht aus den Tafeln im Anhang hervor (Tafeln 1 - 19).

Serie 1 wurde im Labor durchgeführt, vom 16.6. bis zum 19.6.1978. Beobachtet wurden 4 abendliche und 2 nächtliche (früh morgens) Augenfarbwechsel. Beleuchtet wurden die Tiere durch natürliches Licht, das durch ein Laborfenster fiel. Die Temperatur in den Plexiglasbehältern betrug 22 - 25° C.

Serie 2 wurde vom 24.6. bis zum 29.6.1978 im Labor durchgeführt. 6 abendliche Farbwechsel wurden beobachtet. Bis zum 27.6. wurden die Tiere noch durch Tageslicht beleuchtet, danach durch künstliches Licht von 8 - 22<sup>h</sup>. Die Temperatur innerhalb der Plexiglasbehälter betrug 22 - 23° C.

Serie 3 wurde im Labor durchgeführt, vom 31.7. bis zum 2.8.1978 wurden 3 abendliche und 2 nächtliche Farbwechsel verfolgt. Die Serie wurde durch künstliches Licht von 4<sup>20</sup> - 21<sup>h</sup> beleuchtet. Die Hälterungstemperatur betrug 22 - 25° C.

Serie 4 wurde ebenfalls im Labor durchgeführt. Sie dauerte vom 10.8. bis zum 13.8.1978. 4 abendliche Augenfarbwechsel wurden beobachtet. Beleuchtet wurde



durch künstliches Licht von 4 - 20<sup>h</sup>. Im Innern der Plexiglasgefäße betrug die Temperatur 22 - 25° C.

Serie 5 wurde nicht mit der oben beschriebenen Haltevorrichtung durchgeführt, sondern unter freiem Himmel. Dabei befanden sich die Individuen einzeln in fest verschlossenen Glasröhrchen. Diese waren von innen mit einem feuchten Fließpapier versehen, um das Austrocknen der Tiere zu verhindern. Bei der niedrigen Halterungstemperatur war die Beobachtung gut möglich, da die Röhrchen nur wenig von innen beschlugen. Diese Halterungsserie wurde vom 29.9. bis 2.10.1978 durchgeführt. 4 nachmittägliche Augenfarbwechsel wurden beobachtet. Die Temperatur betrug 7 - 11° C.

Die künstlich beleuchteten Halterungsserien wurden mit maximal 700 Lux von 60 W Krypton-Lampen angestrahlt.

Die Beobachtungen der Augenfarbwechsel wurden an den wie oben beschriebenen gehälterten Tieren mit bloßem Auge (ohne Vergrößerung) gemacht. Die Köpfe der Tiere ließen sich von mehreren Seiten betrachten. In vielen Fällen war es dazu notwendig, die Glasröhrchen, in deren Innern sich die einzelnen Tiere befanden, ein wenig in der beschriebenen Weise zu rollen. Nur in manchen Fällen waren einzelne Tiere schlecht zu beobachten, da sie in der Nähe der Gaze saßen. Erfolgte die Beleuchtung schräg von der Bodenseite der Halterungsröhrchen aus, krochen die Tiere selten an die Gaze.

Die Röhrchen der Serie 4 wurden nicht gerollt, da im Rahmen dieser Serie auch die Sitzpositionen der Tiere im Innern der Röhrchen protokolliert wurden.

Notiert wurden die Augenfarben der Heptagenia-Imagines nach Vergleich mit den Farbtafeln, die sich dazu in Röhrchen befanden. Diese stimmten mit denen überein, welche die Tiere enthielten. Die die Farbtafeln enthaltenden Röhrchen befanden sich auf einem Stück grauer Pappe, die derjenigen entsprach, auf der die Röhrchen mit den Tieren im Innern der Plexiglasgefäße lagen.

### 3.1.2 Verfahrensweisen im Freiland

Ort der Materialbeschaffung und der Freilandbeobachtungen : Bollingstedter Au, ein sommerwarmer Bach im nördlichen Teil Schleswig-Holsteins, im Kreis Schleswig-Flensburg gelegen. Die Bollingstedter Au ist ein linker Zufluß der Treene und mündet beim Dorf Sollbrück in diesen Fluß. Die Beobachtungen wurden an einem Bachabschnitt 600 m oberhalb der Einmündung in die Treene durchgeführt. Dieser Bachabschnitt liegt 15,5 km WNW der Stadt Schleswig.

Eine kurze Darstellung des Lebensraumes dieses unteren Abschnittes der Bollingstedter Au gibt KÖNIG (1977). Der ausgewählte Bachabschnitt ist aus drei Gründen besonders geeignet für den Fang fliegender Heptageniden. Wegen seiner nur geringen Breite von 3 m ist es möglich, auch in größerer Höhe über dem Wasser fliegende Ephemeropteren zu fangen. Eine kleine Brücke der Nebenstraße zwischen den Dörfern Sllbrück und Eggebek führt am Beobachtungsort über den Bach, so daß man schnell von einem Ufer an das andere gelangen kann. Für das Beobachten und den Fang ist dies besonders wichtig, da die Tiere nicht vor jedem Hintergrund gut erkennbar sind. Außerdem ist der ausgewählte Bachabschnitt durch Wald windgeschützt. Die Imagines von *Heptagenia sulphurea* fliegen nach eigenen Beobachtungen nicht bei Windgeschwindigkeiten über 2 m/s. Der ausgesuchte Abschnitt der Bollingstedter Au ist an einem Ufer teilweise von einem Erlenwäldchen aus 10 m hohen Bäumen bestanden. Ausschließlich an diesem Teil (Abb.6) flog *Heptagenia sulphurea* bei Wind aus nördlichen und westlichen Richtungen. Der beidseitig von Wiesen begrenzte Teil (Abb.7) ist an den Ufern frei von Gehölz und eignete sich wegen seiner Übersichtlichkeit bei windstillem Wetter besser zum Auffinden der fliegenden Tiere.

Während des gesamten Sommers 1978 wurde das Material in Form von Imagines und Subimagines gefangen. Das war möglich wegen der langen jahreszeitlichen Flugperiode



Abb.6. Blick auf den am einen Ufer mit Erlen bewachsenen Bachabschnitt der Bollingstedter Au. Ausschließlich hier flogen die ♂♂ von *Heptagenia sulphurea* und *H. flava* bei stärkerem Wind (über 2m/s).



Abb.7. Blick auf den von Gehölz freien Abschnitt der Bollingstedter Au. Hier wurden fliegende ♂♂ und ♀♀ von *Heptagenia flava* und *H. sulphurea* bei windstillem Wetter gefangen.

beider Arten. Nach SCHOENEMUND (1930) dauert die von *Heptagenia flava* von Mai bis August und die von *H. sulphurea* von Mai bis Oktober. Insgesamt führte ich während des Sommers von Beginn der Arbeit (Anfang Juni) bis Mitte Oktober 34 Exkursionen durch (Tabelle 5). Beide *Heptagenia*-Arten flogen während dieser Zeit nur ausnahmsweise in größeren Schwärmen, so daß die Freilandbeobachtungen erschwert waren. Die männlichen Imagines von *Heptagenia sulphurea* bildeten an den meisten Exkursionstagen im Juni umfangreiche Schwärme aus ca. 100 Individuen. Im Juli dagegen flog diese Art nur in geringer Individuenzahl, so daß an mehreren Exkursionstagen keine Tiere gefangen werden konnten (Tabelle 5). *Heptagenia flava* war im Juni vereinzelt zu beobachten und schwärmte während der meisten Exkursionstage von August bis Oktober. Die Schwärme dieser Art bestanden maximal aus ca. 30 ♂♂. Die weiblichen Imagines beider Arten flogen nur vereinzelt. Auch die Subimagines beider Arten waren nur vereinzelt festzustellen.

Die meisten Exkursionen (29 Exk.) führte ich abends bzw. nachmittags durch (Tabelle 5). Denn nach SCHOENEMUND (1930) fliegt *Heptagenia flava* nur kurz beim abendlichen Sonnenschein und *H. sulphurea* bildet "an warmen Abenden" oft größere Schwärme.

Außerdem führte ich in fünf Juli-Nächten zwischen 3<sup>30</sup> h und 6 h Exkursionen durch. Im Verlauf des Sommers verlegte ich meine abendlichen Exkursionen auf den Nachmittag. So führte ich diese im Juni ab 19 h, Anfang Juli ab 18<sup>30</sup> h und später im Juli ab 18<sup>00</sup> h durch. Im August begann ich gegen 18<sup>00</sup> h und 17<sup>30</sup> h und im September und Oktober schließlich schon um 15<sup>30</sup> h oder 15<sup>00</sup> h.

Eine Verschiebung der täglichen Flugzeit der beiden *Heptagenia*-Arten war zu erwarten, da etwas derartiges auch von anderen in dieser Hinsicht untersuchten mitteleuropäischen Ephemeropteren bekannt ist (PLESKOT & POMEISL, 1952 ; MÜLLER-LIEBENAU, 1960). Auf diese Weise ließ sich auch der Beginn des abendlichen bzw. nachmittäglichen Fluges erfassen. An Tagen zahlreichen

Heptagenia-Schwarmfluges ließ sich sein Beginn genau erkennen, da er dann plötzlich einsetzte. Beendet wurden die Exkursionen, wenn keine fliegenden Heptagenien mehr zu sehen waren.

Im folgenden soll auf den Verlauf der einzelnen Exkursionen eingegangen werden. Auf jeder Exkursion (ausgenommen die ersten zwei zu Beginn der Arbeit) verfuhr ich in gleicher Weise. Dabei ging ich mehrfach an beiden Teilen des ausgewählten Bachabschnittes entlang. Die Ephemeropteren suchte ich abwechselnd mit bloßem Auge und mit einem Fernglas (8 x 40). Dieses Hilfsmittel erwies sich bei der z.T. großen Flughöhe und bei Dunkelheit (unter 10 Lux) als notwendig. Die Beendigung des abendlichen Fluges sowie der Beginn des nächtlichen Fluges ließen sich nur mit dem Fernglas feststellen. Auch die Flughöhen der ♂ bestimmte ich mittels einer von mir in die Okulartuben eingeritzten und geeichten Entfernungsskala. Mit einem grobmaschigen Schmetterlingsnetz (Ø 50 cm), das an einem bis zu 3,60 m langen Aluminiumrohr befestigt war, fing ich die fliegenden Ephemeropteren. So ließen sich in ca. 4 m Höhe schwärmende Heptagenien fangen. Die Flughöhe männlicher Imagines von *Heptagenia flava* betrug 3 - 12 m und die derjenigen von *H. sulphurea* 1 - 8 m. Weibliche Imagines flogen bei der Eiablage relativ niedrig, nämlich in 1 - 3 m (*H. flava*) bzw. in 0,5 - 1 m Höhe (*H. sulphurea*).

Das Protokollverfahren der Augenfärbung entsprach im wesentlichen der im Labor angewendeten Methode (Kap. 3.1.1). Die Vergleiche mit den Farbtafeln wurden bei natürlichem Licht durchgeführt. Die Erfassung der unterschiedlichen Augenfarben war unter den verschiedenen Lichtintensitäten möglich, da ein relatives Vergleichsverfahren angewendet wurde.

Auch bei großer Dunkelheit ließ sich die Augenfärbung protokollieren. Denn die Farbtafeln lieferten gleichzeitig die Information über den zur Beurteilung der Augenfärbung erforderlichen Minimalwert der Licht-

intensität. Noch bei Beleuchtungsstärken von 40 Lux waren die Farbfelder sehr deutlich voneinander zu unterscheiden. Nicht protokolliert wurden die Augenfärbungen von Heptagenien, die bei geringeren Lichtintensitäten als 40 Lux gefangen wurden.

Beim Protokollieren wurde im Einzelnen so verfahren: Jedes Heptagenia-Exemplar wurde unmittelbar nach dem Fang in ein Glasröhrchen gesetzt, das dem entsprach, worin die Farbtafeln untergebracht waren (Länge 9,5 cm,  $\emptyset$  3 cm). Nach dem Verschließen des jeweiligen Glases, welches die Eintagsfliege enthielt, wurde dieses neben dem die Farbtafeln enthaltenden auf einen grauen Pappuntergrund gelegt. Dann verglich ich die Augenabschnitte mit der Farbtafel, wobei ich folgendermaßen verfuhr. Zunächst betrachtete ich den Kopf mit bloßem Auge von dorsal, was wesentlich für das einwandfreie Erkennen der Pseudopupillen ist. Indem ich den Kopf von lateral betrachtete, verglich ich den ventralen Augenabschnitt mit dem dorsalen, um festzustellen, ob das jeweilige Auge gleichmäßig gefärbt war oder nicht. So wurden beide Augen überprüft. Das Ergebnis wurde notiert oder auf ein Diktiergerät gesprochen. Ein Teil der gefangenen Tiere wurde für histologische Zwecke an Ort und Stelle fixiert (Verfahren s.u.Kap. 3.2). Weitere Tiere wurden einzeln in den Röhrchen aufbewahrt und mit dem Auto nach Kiel in das Labor transportiert.

### 3.2 Histologische Methoden

Zur histologischen Untersuchung wurden den unbetäubten Tieren Kopf und Prothorax abgetrennt. Sofort danach wurden beide Körperteile fixiert, und zwar in Alkohol-Chloroform-Eisessig. Dieses Fixierungsgemisch hat die Eigenschaft, das Gewebe rasch zu durchdringen (ADAM & CZIHAK, 1964).

Die Kopf-Prothorax-Präparate wurden unter definierten Lichtbedingungen fixiert, da eine Lichtabhängigkeit der Augenfärbung zu erwarten war. Denn LYMAN (1943) stellte in der eingangs zitierten Arbeit fest, daß dies bei den 2 amerikanischen Heptageniiden der Gattung *Stenonema* mit Augenfarbwechseln der Fall ist. In einem Glasgefäß mit durchsichtigem ebenem Boden wurden die Kopf-Prothorax-Präparate von *Heptagenia flava* und *H. sulphurea* fixiert. Beleuchtet wurden sie dabei von unten mit einer Leuchtstoffröhre.

Eine weitgehend konstante Beleuchtungsstärke jedes Kopfes wurde durch einen niedrigen Flüssigkeitsspiegel des Fixierbades erreicht, der nur ca. 5 mm betrug. Die Vorkehrung war notwendig, da die Präparate zunächst dicht unter der Oberfläche der Flüssigkeit schwammen und nach einigen Minuten auf den Boden des Fixiergemisches sanken. Das hätte eine unterschiedliche Entfernung von der Lichtquelle und damit eine verschiedene Beleuchtungsstärke zur Folge gehabt.

Die Beleuchtungsstärke betrug 310 Lux. Köpfe von Tieren heller Augenfärbung und solchen, die während des Farbwechsels fixiert werden sollten, wurden auf diese Weise beleuchtet. Dunkeläugige Tiere wurden in Gläsern, die durch Aluminiumfolie lichtundurchlässig gemacht waren, fixiert.

Eine Verfärbung der Augen während des Fixiervorganges ließ sich nicht feststellen. Lediglich die Pseudopupillen verschwanden dabei. Die Augen erschienen matt und behielten die für den jeweiligen Färbungszustand und die Art typische helle Färbung bei.

Im Anschluß an die Fixierung verblieben die Präparate ca. 20 Stunden lang in dreimal gewechseltem absolutem Äthylalkohol. Als Intermedien wurden Methylbenzoat (3 x 1 Std.) und Benzol (3 x 1/2 Std.) verwendet. In einer Mischung von Benzol-Paraffin verblieben die Präparate 1/2 Std. bei 45 - 50° C. Danach wurden sie überführt in Paraffin, das bei einer Temperatur von 65 - 70° C flüssig gehalten wurde.

Eingegossen wurden die Präparate in Paraffin vom Schmelzpunkt 58 - 60° C. Die Schnittdicke betrug 5 µm (♂♂ und ♀♀) oder 3 µm (einige Schnitte von ♀♀).

Ein Teil der Schnitte wurde vor dem Eindecken mit Hämatoxylin-Eosin (ADAM & CZIHAK, 1964) gefärbt. Die meisten Präparate wurden nicht gefärbt, da sich herausstellte, daß das Pigment der Nebenzellen dann nicht mehr nachweisbar war.



#### 4. Ergebnisse

Meine Ergebnisse sollen im folgenden getrennt nach den Lebendbeobachtungen der Tiere und der Auswertung der histologischen Schnittserien mitgeteilt werden.

##### 4.1 Ergebnisse der Lebendbeobachtungen

Zunächst werden die Ergebnisse meiner Laborbeobachtungen an den lebenden Tieren dargestellt. Im Anschluß daran sollen die Beobachtungen der Augenfärbungen der Imagines während der Flugaktivität abgehandelt werden.

##### 4.1.1 Laborbeobachtungen an den lebenden Tieren

Als Voraussetzung für alle weiteren Untersuchungen ist es notwendig, die einzelnen während des Farbwechsels durchlaufenen Farbstufen genauer zu beschreiben. Nach diesen Beschreibungen werden die Beobachtungen an über mehrere Tage lebend gehälterten Imagines der beiden Heptagenia-Arten dargestellt.

##### 4.1.1.1 Beschreibungen der verschiedenen Farbzustände

Die während des abendlichen bzw. nachmittäglichen Augenfarbwechsels der Imagines durchlaufenen Augenfärbungen sollen im folgenden getrennt nach Arten und Geschlechtern auf Grund von Binokularbeobachtungen beschrieben werden.

##### 4.1.1.1.1 Heptagenia flava ♂

Tagsüber waren die Komplexaugen der männlichen Imagines von Heptagenia flava hellgelb oder grünlichgelb (Abb.9). Die Facettenaugen wiesen um diese Zeit beim Betrachten mit unbewaffnetem Auge außerdem jeweils eine rundliche schwarze Pseudopupille (s.Anm.) auf.

---

Anm.: Da mit dem Begriff "Pseudopupille" in der Literatur verschiedene Phänomene zusammengefaßt werden (SIEBECK,1976), sei hier eine Definition gegeben:  
Mit dem Begriff Pseudopupille sind in der vorliegenden Arbeit dunkle Bereiche der Augenoberfläche gemeint, die nicht an bestimmte Cornea-Linsen gebunden sind. Dreht man ein Komplexauge, welches die Erscheinung der Pseudopupillen zeigt,

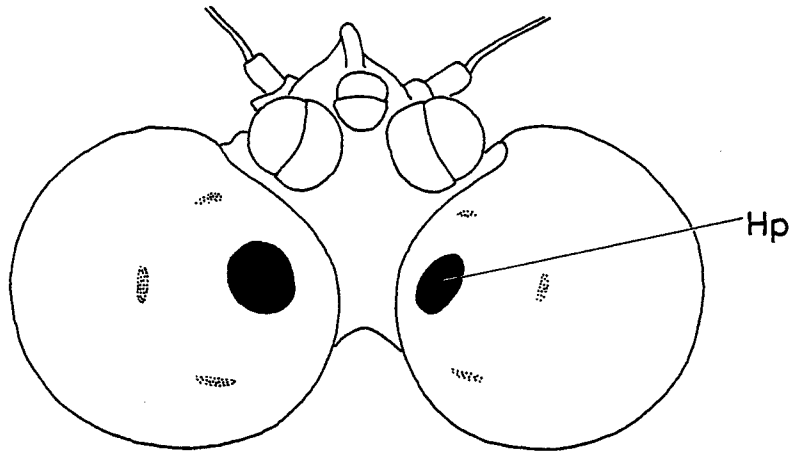


Abb.8. (oben) Kopf einer männlichen Imago von *Heptagenia flava*, von schräg dorsal. Dargestellt ist das Pseudopupillenmuster bei maximaler Hellfärbung der Augen. Infolge der Schrägstellung des Kopfes wird deutlich, daß die Form und Größe der Pseudopupillen von der Betrachtungsrichtung abhängen. Hp Haupt-Pseudopupille des rechten Auges. Neben-Pseudopupillen punktiert dargestellt. Vergr. 35 x

Erläuterungen zu den Abbildungen 9-11. (umseitig)  
 Augenfarbwechsel bei einem *Heptagenia*-Individuum (*H. flava*, männliche Imago). Von dorsal und etwas von caudal. Vergr. 28 x.

Abb.9. Helle Färbungsphase. Deutlich sichtbar sind an der Innenseite der Augen die großen schwarzen Haupt-Pseudopupillen. Weiter außen unscharf abgegrenzte Neben-Pseudopupillen. Es handelt sich nicht um maximal hell gefärbte Augen, da die Pseudopupillen bereits vergrößert sind. Trotzdem müssen die Augen noch der hellen Phase zugeordnet werden (Definitionen der Farbzustände im Text gegeben).

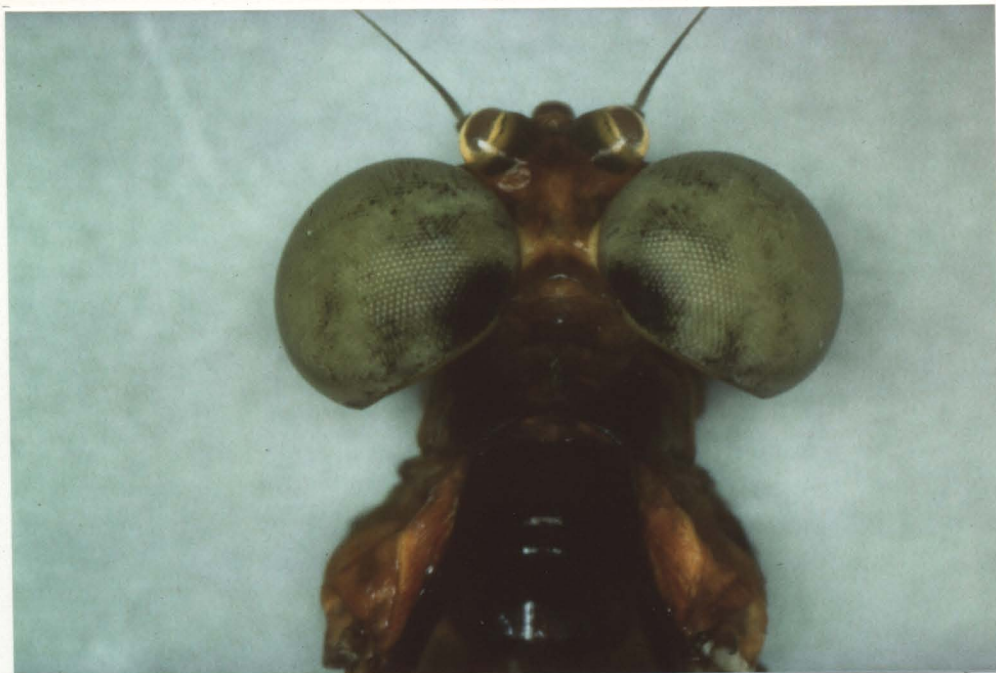
Abb.10. Mittlere Färbungsphase. Haupt- und Nebenpseudopupillen sind weiter vergrößert. Besonders deutlich ist die im Vergleich zu Abb.9 wesentlich dunklere Färbung der nicht-pseudopupillären Bereiche.

Abb.11. Dunkle Färbungsphase. Die Pseudopupillen sind nicht mehr klar sichtbar. Fast das gesamte Auge erscheint schwarz. Nur noch kleine Reste der hellen, jetzt weiter verdunkelten nicht-pseudopupillären Bereiche sind erkennbar.

In Abb.9-11 fallen außerdem farblose Reflexe der Corneae auf. Diese rühren von der Beleuchtung (Blitzlicht) her, die in der Richtung der Beobachtung über einen halbdurchlässigen Spiegel erfolgte, was auch für die Abb. 12-14 gilt. Die Farben dieser und der folgenden Fotos stimmen nicht genau mit den tatsächlichen Augenfärbungen der Tiere überein.

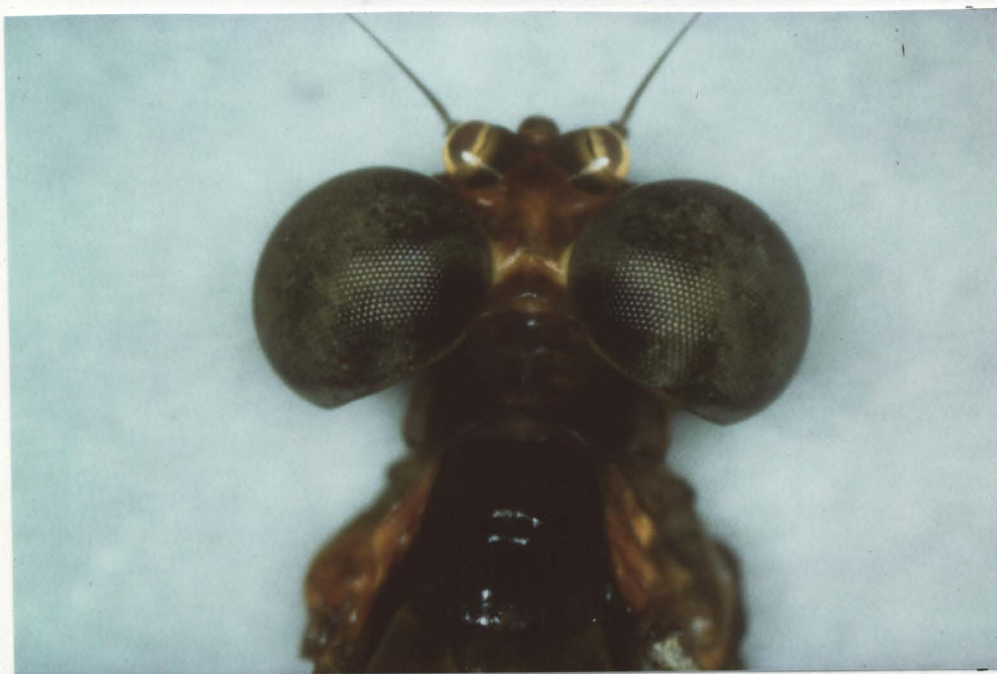
Auges  
er  
bach-  
das  
r aller-  
sh-  
crues-  
r sicht-  
kopu-  
Ja-  
ser  
kopu-  
dar,

Abb.9



wenn man den Kopf des Tieres etwas hin- und herdreht.

Abb.10



der  
Kon-  
allen  
le  
ge  
Anze-  
des  
te  
ntei-  
rin  
kopu-

Abb.11



endo-  
stet  
ver-  
ß sehr  
ohne  
en  
sion  
e ihre  
nur eine  
arte  
ers  
t die  
ten  
t), -  
der bei

Sie wurde besonders deutlich beim Anschauen des Auges von dorsal. Der Rest der Augenoberfläche erschien einheitlich gelb gefärbt, wobei es für diese Beobachtung gleichgültig war, aus welcher Richtung man das Auge betrachtete. Unter dem Binokular (30 x) war allerdings zu sehen, daß dieser gelbe Anteil der Augenoberfläche nicht gleichmäßig hell war. Einige Corneafacetten in der Nähe des Randes der schon vorher sichtbaren Pseudopupille, der sogenannten Haupt-Pseudopupille (s.Anm.), waren dunkler gefärbt als ihre Umgebung. Hierbei handelte es sich um die bei dieser Augenfärbungsphase erst angedeuteten Neben-Pseudopupillen (s.Anm.). Sie waren dann deutlich erkennbar, wenn man den Kopf des Tieres etwas hin- und herdrehte.

Im Lauf des Abends änderten die Männchen von *Heptagenia flava* in folgender Weise die Färbung ihrer Komplexaugen. Zunächst dehnten sich die Pseudopupillen aus. Die Haupt-Pseudopupille wurde größer und die Neben-Pseudopupillen wurden schon mit bloßem Auge deutlich als schwarze, etwa oval oder elliptisch geformte Flecken sichtbar. Es waren maximal (von dorso-lateral) 6 Neben-Pseudopupillen sichtbar. Nach dem Beginn der Vergrößerung der Pseudopupillen änderte sich die Färbung der vorher gelb erschienenen Anteile der Augenoberfläche. Sie sahen nunmehr graugrün aus (Abb.10).

Diese Veränderungen der Augenfarbe und des Pseudopupillenmusters stellten noch nicht den Abschluß des Farbwechsels dar. Vielmehr dehnten sich beide Pseudopupillentypen weiter aus, so daß die helleren, jetzt olivgrünen Anteile der Oberfläche der Augen fast verschwunden waren (Abb.11). Das Auge war zum Schluß sehr dunkel einheitlich olivgrün bis schwarz gefärbt, ohne daß noch ein Pseudopupillenmuster sichtbar gewesen

---

so scheinen die Pseudopupillen während dieser Manipulation über die Augenoberfläche zu "wandern". Dabei können sie ihre Form und Größe ändern. - An manchen Facettenaugen ist nur eine einzige Pseudopupille sichtbar, andere zeigen komplizierte Pseudopupillenmuster. Häufig wird eine rundliche mittlere "Pseudopupille" von weiteren umgeben. EXNER (1891) nennt die zentrale "Haupt-Pseudopupille", die darum herum liegenden "Neben-Pseudopupillen" (vgl. Abb.5 der vorliegenden Arbeit). - Die oben gegebene Pseudopupillen-Definition entspricht der bei YAGI & KOYAMA (1963) unausgesprochen vorausgesetzten.

wäre. Damit war der Farbwechsel abgeschlossen.

Der beschriebene Farbwechsel dauerte insgesamt 1 - 2 Stunden und erfolgte synchron im Dorsal- und Ventralabschnitt jedes Auges bei den Tieren, die während dieses Vorganges unter dem Binokular beobachtet wurden. Zu jedem beliebigen Zeitpunkt des Prozesses waren also beide Augen untereinander und der dorsale und ventrale Abschnitt jedes Auges gleich gefärbt, wenn man von den Unterschieden in der Wahrnehmbarkeit der Pseudopupillen absieht. An 2 ♂ von *H.flava* wurden diese Beobachtungen gemacht. Außerdem wurde der Farbwechsel an einem Individuum fotografisch festgehalten (Abb.9 - 11).

#### 4.1.1.1.2 Heptagenia flava ♀♀

Wie die Augen der männlichen Imagines von *H.flava* waren die Komplexaugen der weiblichen Imagines dieser Art tagsüber deutlich gelb bis grünlichgelb gefärbt. Auch bei ihnen war dann bereits beim Betrachten mit bloßem Auge jeweils eine Haupt-Pseudopupille sichtbar, die im Vergleich zu der männlicher Augen dieser Art sehr klein war. Schwach angedeutete Neben-Pseudopupillen waren wie die der Augen der ♂ erst unter dem Binokular sichtbar. Die Augen waren also einheitlich gelb gefärbt, wenn man von den Pseudopupillen absieht, die in diesem Zustand nur einen sehr geringen Anteil der Augenoberfläche einnahmen.

Der Farbwechsel verlief prinzipiell in der Weise, wie es bereits im vorigen Kapitel für die ♂ von *H.flava* beschrieben wurde. Im Gegensatz zu den ♂ erfolgte die Verfärbung bei den ♀♀, die mit dem Binokular beobachtet wurden, jedoch nicht in allen Teilen des Auges zur gleichen Zeit. Vielmehr ließ sich der Vorgang metachron von ventral nach dorsal ablaufend erkennen.

Wie oben beschrieben waren die Augen zunächst abgesehen von den Pseudopupillen hellgelb. Dies galt für alle Teile der Augen. Der Farbwechsel kündigte sich an durch eine leichte Verdunkelung im äußersten Ventralbereich. Sie war nach einer Stunde so deutlich, daß der am

weitesten ventral gelegene Teil schwarz erschien, ohne daß hier noch Pseudopupillen sichtbar gewesen wären. Gleichzeitig hatte sich der Rest des Auges bereits leicht verdunkelt. Er war zu diesem Zeitpunkt grau-grünlich. Unter dem Binokular zeigten sich etwas größere Neben-Pseudopupillen als zu Beginn. Davon waren nur die Haupt-Pseudopupillen mit unbewaffnetem Auge sichtbar.

Auch von lateral ließen sich beide Pseudopupillen-Typen mit dem Binokular noch erkennen. Währenddessen war nur der äußerste Ventralabschnitt gleichmäßig schwarz. Anschließend verdunkelte sich auch der restliche größere Teil der Augenoberfläche, bis das gesamte Auge einheitlich erschien und auch dorsal keine Pseudopupillen mehr erkennen ließ. Damit war der Farbwechsel nach insgesamt  $1\frac{1}{2}$  - 2 Stunden abgeschlossen. Er lief in beiden Augen gleichzeitig, also symmetrisch ab. Die in diesem Kapitel dargestellten Beobachtungen machte ich an 4 ♀♀ von *Heptagenia flava*.

#### 4.1.1.1.3 Heptagenia sulphurea ♂

Die Komplexaugen männlicher Imagines von *Heptagenia sulphurea* waren tagsüber weißlich grau (Abb.12). Diese Färbung war individuell leicht unterschiedlich nuanciert, mit einem Stich grünlicher oder gelblicher Färbung. Eine Haupt-Pseudopupille war bereits mit bloßem Auge sichtbar, während Neben-Pseudopupillen in diesem Zustand ebenso undeutlich und klein waren wie bei *H.flava*. Sie ließen sich einwandfrei nur mit dem Binokular erkennen.

Der Farbwechsel verlief bei den ♂♂ von *H.sulphurea* in folgender Weise: Die Haupt-Pseudopupille wurde größer, wobei die Neben-Pseudopupillen bereits mit bloßem Auge sichtbar wurden. Die vorher hellgrauen Anteile der Augenoberfläche wurden währenddessen dunkler und erschienen in einem mittleren Grauton (Abb.13). Beide Pseudopupillen dehnten sich weiter aus und auch das Grau verdunkelte sich fortlaufend. Der Endpunkt des Farbwechsels war erreicht, als das Auge keine





Abb.12. Kopf einer männlichen Imago von *Heptagenia sulphurea* in der hellen Augenfärbungsphase, von rechts. Die Haupt-Pseudopupille ist klein, Neben-Pseudopupillen sind nur schwach angedeutet. Der Rest des Auges ist sehr hell grau gefärbt. Vergr. 35 x.



Abb.13. Kopf einer männlichen Imago von *Heptagenia sulphurea*, von schräg dorsal. Mittlere Färbungsphase, Haupt- und Neben-Pseudopupillen groß. Übrige Corneae mittelgrau. Vergr. 31 x.

Pseudopupillen mehr zeigte, nämlich schwarz geworden war. Der Farbwechsel verlief synchron in allen Teilen jedes Auges bei den 5 mit dem Binokular beobachteten ♂ von *H. sulphurea*. Beide Augen waren gleichzeitig vom Farbwechsel betroffen.

#### 4.1.1.1.4 Heptagenia sulphurea ♀♀

Tagsüber waren die Komplexaugen der weiblichen Imagines von *Heptagenia sulphurea* weißlich grau. Auch die ♀♀ zeigten in diesem Zustand eine, wenn auch außerordentlich kleine Haupt-Pseudopupille. Sie war trotz ihrer Kleinheit bereits mit bloßen Augen sichtbar. Schwache Andeutungen Nebenpupillen waren unter dem Binokular sichtbar (Abb. 14). Die Komplexaugen weiblicher *H. sulphurea* waren somit, abgesehen von den Pseudopupillen, tagsüber einheitlich hell gefärbt, wie es auch an den ♀♀ von *H. flava* zu beobachten war.

Im Prinzip entsprach der Farbwechsel der ♀♀ von *H. sulphurea* dem der ♂♂. Wie bei den ♀♀ von *H. flava* zeigte sich unter dem Binokular ein metachroner Ablauf des Farbwechsels, der die ventralen Augenteile zuerst erfaßte. Im Anschluß an die tagsüber eingehaltene weißlich graue Färbung, verdunkelte sich das Auge in seinem äußersten ventralen Bereich leicht, so daß es hier dunkler grau erschien. Nach etwa einer halben Stunde war der ventrale Bereich schwarz. Zu diesem Zeitpunkt war auch der Rest des Auges nachgedunkelt und erschien jetzt in einem mittleren Grau. Gleichzeitig waren hier zusätzlich zu den mittlerweile vergrößerten Haupt-Pseudopupillen ebenfalls vergrößerte Neben-Pseudopupillen sichtbar. Schließlich verdunkelte sich auch der Dorsalabschnitt und zwar auf die Weise, wie für das ♂ dieser Art oben beschrieben. Vollständig schwarz war das Auge nach etwa 2 Stunden. Die Beobachtungen wurden an 4 ♀♀ von *Heptagenia sulphurea* gesammelt.



#### 4.1.1.1.5 Zusammenfassung und Folgerungen

Die in den vorangehenden Kapiteln mitgeteilten vergleichenden Beobachtungen beziehen sich einerseits auf den prinzipiellen Ablauf des Farbwechsels (s. Anm.) und andererseits auf die zeitliche Relation des Farbwechsels einzelner Augenteile zueinander. Zunächst sollen die Beobachtungen über den prinzipiellen Ablauf zusammengefaßt werden:

(1) Zu Beginn der Verfärbung waren die Komplexaugen artspezifisch gefärbt: *H. flava* hatte deutlich gelbe bis grünlichgelbe Augen, wohingegen die von *H. sulphurea* weißlich grau, eventuell mit einer leichten Farbnuance waren.

(2) Bei beiden Arten und Geschlechtern ließ sich während des Farbwechsels im Dorsalteil des Auges eine übereinstimmende Abfolge des Pseudopupillenmusters registrieren. Haupt- und Neben-Pseudopupillen dehnten sich dabei aus, wobei die Größenzunahme letzterer besonders deutlich war.

(3) Sobald die Neben-Pseudopupillen der ♂ beider Heptagenia-Arten ohne Vergrößerung sichtbar waren, erschien die artspezifische helle Augenfärbung bereits deutlich verdunkelt. Bei *H. flava* verwandelte sich der Farbton von Gelb in Graugrün und bei *H. sulphurea* von Hellgrau in einen mittleren Grauton.

(4) Der Endpunkt des Farbwechsels war bei beiden Arten und Geschlechtern eine gleichmäßige Schwarzfärbung der Augen, ohne erkennbare Pseudopupillen.

Das Phänomen des Augenfarbwechsels der beiden Heptagenia-Arten läßt sich im Prinzip also beschreiben:

- (a) als eine Verschiebung des Flächen-Verhältnisses der pseudopupillären (= immer dunkel erscheinenden) und der nicht-pseudopupillären (= artspezifisch gefärbten) Augenteile der Augenoberfläche, und

---

**Anm.:** Mit "prinzipiellem Ablauf" ist gemeint, daß von einem möglichst einfachen Augenfarbwechsel ausgegangen wird, und zwar einem solchen, der alle Teile des gesamten Auges gleichzeitig erfaßt. Solche Farbwechsel werden beschrieben in den Kapiteln 4.1.1.1.1 und 4.1.1.1.3 (s.o.).

- (b) als eine Veränderung der Färbung der nicht-pseudopupillären Anteile der Augenoberfläche.

Die oben zusammengefaßten Beobachtungen sind von wesentlicher Bedeutung für das verwendete Protokollverfahren der Augenfarbzustände (s.o., Kap. 3.1.1).

Die speziellen Ergebnisse der Kapitel 4.1.1.1.1 - 4.1.1.1.4, welche sich auf die zeitliche Abfolge des Farbwechsels in den einzelnen Teilen eines Auges beziehen, lassen sich wie folgt zusammenfassen:

- (5) Bei den ♂♂ beider Arten verlief der Farbwechsel in den Abschnitten jedes Auges synchron.
- (6) Die ♀♀ beider Arten zeigten einen metachronen Ablauf des Farbwechsels, wobei das Auge in seinem ventralen Augenabschnitt zuerst den Farbwechsel zeigte. Ehe der Farbwechsel hier abgeschlossen war, kündigte sich sein Beginn im restlichen, dorso-lateralen Teil des Auges an. Die Grenze zwischen beiden farblich gesonderten Teilen verlief unscharf.
- (7) Die Augenfarbwechsel beider Arten und Geschlechter verliefen bilateralsymmetrisch, bezogen auf die Körperlängsachse der Tiere.

Schon hier muß darauf hingewiesen werden, daß bei den mit unbewaffneten Augen durchgeführten Beobachtungen an weiteren Individuen auch Abweichungen von den Punkten (5) - (7) festzustellen waren. Diese sind in den Kapiteln 4.1.1.2, 4.1.2 und 4.2 dargestellt.

#### 4.1.1.2 Beobachtungen zum Ablauf des Farbwechsels

Im folgenden werden die Ergebnisse der Hälterungs- oder Beobachtungsserien dargestellt. *Heptagenia flava* und *H. sulphurea* werden getrennt abgehandelt. Alle bei diesen Serien beobachteten Färbungszustände aller Individuen sind im Anhang der vorliegenden Arbeit auf den Tafeln 1 - 19 zusammengestellt. Eine Erklärung der dort verwendeten Symbole wird in Tafel 20 am Ende der vorliegenden Arbeit gegeben.

##### 4.1.1.2.1 Heptagenia flava

Alle gehälterten Imagines von *Heptagenia flava* (12 ♂ und 7 ♀♀) zeigten abends bzw. nachmittags Verdunkelungen der Augenfarbe. Der Zeitpunkt der Farbwechsel hängt vermutlich von der Photoperiode ab: Die Farbänderungen waren bei den ♂ Mitte Juni frühestens um 19.25 h beendet (Anhang: Tafel 2). Im Oktober dagegen hatten die ♂ diese spätestens um 17.00 h abgeschlossen (Tafel 19). Die hier verglichenen ♂ wurden im Rahmen der Serien mit Tageslicht gehältert. Fröhorgens wurden 3 ♂ beobachtet, die auch um diese Zeit Farbwechsel zeigten. Sie fanden statt zwischen 4,00 h und 5.40 h. Im Verlauf dieser Farbänderungen wurden die Augen heller. Die Zeitspanne der abendlichen Augenfarbwechsel der ♂ und ♀♀ war unter den Versuchsbedingungen nicht genau vorhersehbar. So erfolgten die Farbwechsel bei ein und demselben Tier an aufeinanderfolgenden Tagen manchmal zu verschiedenen Zeiten. Das war in der Beobachtungsserie 5 bei den ♂ Nr.3 und 4 sowie dem ♀ Nr.6 und 8 deutlich der Fall. Von ♂ Nr.4 wird die dunkle Phase am 30.9. und 1.10. gegen 14.15 - 14.30 h erreicht und am 2.10. erst gegen 17 h (Anhang: Tafel 19). ♀ Nr.8 erreicht die dunkle Augenfärbung am 30.9. um 13.40 h, am 1.10. von 15.30 h bis 16.40 h und am 2.10. um 16.30 h (Tafeln 18 und 19). Außerdem erfolgten die Farbwechsel der Augen bei verschiedenen Individuen am gleichen Nachmittag zu unterschiedlichen

Zeiten. Das wurde ebenfalls bei Serie 5 deutlich z.B. am 30.9.. Klar erkennt man (vgl. Tafel 18) die zeitliche Differenz: Unter den ♂♂ zeigten Nr.1 um 13.40 h bereits die dunkle Phase, während Nr.3 diese erst um 15.05 h erreicht hatte. Die ♀♀ Nr.8 und 10 haben um 13.40 h diesen Zustand erreicht, Nr.6 ist dagegen erst um 18.10 h soweit. Dieses Tier hatte sich erst in der Nacht vom 29. zum 30.9. zur Imago gehäutet. Möglicherweise rührt die Verzögerung des Farbwechsels daher. ♂ Nr.5 und ♀ Nr.9 dieser Serie verharrten noch im Subimagostadium und zeigten an den 4 Beobachtungstagen keine tagesperiodischen Farbwechsel. An ihnen fiel auf, daß sie am ersten Beobachtungstag mittelmäßig hell gefärbte Augen hatten (dürfte etwa der M-Phase der Imagines entsprechen, vgl. Tafel 18). Am 30.9., 1.10. und 2.10. waren die Augen der Subimagines Nr.5 und 9 dagegen kontinuierlich sehr hell gefärbt (dürfte der H-Phase der Imagines entsprechen). Am 29.9. um 10.19 h hatten alle drei Subimagines unterschiedlich gefärbte Augen, was sich vielleicht aus unterschiedlichen Schlüpfzeiten aus der Larve ergeben könnte.

Die ♂♂ von *Heptagenia flava* zeigten die Farbwechsel meist in allen Teilen eines Auges und in beiden Augen gleichzeitig. Beide morphologischen Abschnitte der Augen der ♂♂ (vgl. Abb.4) wiesen nur bei wenigen Tieren gleichzeitig unterschiedliche Färbungszustände auf. Ferner lagen das rechte und linke Komplexauge eines Individuums selten in unterschiedlichen Färbungsphasen vor. (Zusammenstellung siehe Tabelle 1).

Gleichzeitige Färbungsunterschiede des dorsalen und ventralen Augenabschnittes bei übereinstimmender Färbung beider Augen zeigten nur 2 ♂ von *H.flava*, die beide im Rahmen der Hälterungsserie 1 beobachtet wurden (Tabelle 1, oben links). (Tabelle 1, oben links. Die Ziffern links von den Symbolen bedeuten: Hälterungsserie, Nr. des Individuums.) Beide Augen waren voneinander verschieden, aber in ihren Abschnitten einheitlich gefärbt bei nur einem ♂ dieser Art (Tabelle 1, Mitte links). Ein einheitlich gefärbtes und ein zwei-



1,12	⊕	18.6.,	18.20h
1,12	⊕	18.6.,	19.15h
1,13	⊕	18.6.,	5.20h
4,22	⊕	12.8.,	19.25h
1,12	⊕	19.6.,	19.15h
1,12	⊕	19.6.,	19.45h
1,12	⊕	19.6.,	20.10h u. 20.30h
1,13	⊕	18.6.,	18.20h



4,26	⊕	11.8.,	20.15h
5,7	⊕	30.9.,	16.05h u. 17.05h
5,7	⊕	1.10.,	14.30h
5,7	⊕	2.10.,	17.35h
5,8	⊕	1.10.,	15.35h
2,30	⊕	25.6.,	20.05h
2,30	⊕	25.6.,	21.00h

Tabelle 1. Zusammenstellung der im Labor (Hälterungsserien) beobachteten Fälle uneinheitlicher Augenfärbung der ♂♂ und ♀♀ von *Heptagenia flava*. Die Ziffern links von den Symbolen bedeuten: Nr. der Hälterungsreihe und Nr. des Individuums. Die Symbole werden im Anhang der vorliegenden Arbeit auf Tafel 20 erklärt.

farbiges Auge hatten 2♂♂, beide in Hälterungsserie 1 (Tabelle 1, unten links). Bei ♂ Nr.12 aus Serie 1 (= 1,12) stimmte die Grenze zwischen den verschieden gefärbten Teilen des rechten Auges nicht mit der Trennung beider morphologischer Abschnitte überein. Die Augen von Tier Nr.12 aus Serie 1 (♂) waren zunächst übereinstimmend gefärbt und etwa 24 h später asymmetrisch in der beschriebenen Weise (Tab. 1, links oben und unten). Auch bei ♂ 1,13 waren die Augen erst symmetrisch. Danach - allerdings noch während des gleichen Farbwechsels - wichen auch bei diesem Tier beide Augen in der Färbung voneinander ab.

An 2 aufeinanderfolgenden Tagen waren gleichzeitig verschiedene Augenfärbungsphasen eines Individuums nur bei einem ♂ (1,12) zu beobachten, die anderen beiden (1,13 und 4,22) zeigten die Erscheinung nur an einem Tag nach der Beobachtung des Phänomens. Möglicherweise zeigen besonders altersschwache ♂♂ derartig unsynchrone Farbwechsel.

Weibliche Imagines von *Heptagenia flava* zeigten nur z.T. synchrone dorsoventrale Färbungsunterschiede. Das ist im Hinblick auf die im Kap.4.1.1.1.2 mitgeteilten Ergebnisse überraschend. Nur 3 ♀♀ wiesen zeitweilig derartig gefärbte Augen auf (Tabelle 1, rechts oben). Beide Augen waren gleichzeitig voneinander verschieden nur bei einem ♀. Hier war das linke Auge einheitlich gefärbt, das rechte zunächst dorsal heller als ventral und danach ebenfalls einheitlich (Tabelle 1, rechts unten).

#### 4.1.1.2.2 Heptagenia sulphurea

Abends ließen sich an fast allen Imagines von *Heptagenia sulphurea* Augenfarbwechsel beobachten, in deren Verlauf die Augen dunkler wurden. Diese ereigneten sich zwischen 17.30 und 22.00 h. Fröhorgens erfolgten bei ♂♂ und ♀♀ ebenfalls Farbwechsel, wobei die Augen von einem dunkleren (D oder M) in einen helleren Zustand übergingen. Diese waren gegen 4.00 - 7.00 h zu

Tag: 24.6.78 Zeitpunkt der Kontrolle	1.Nachweis des Augenfarb- wechsels (Beginn M-Phase)		2.Nachweis des Augenfarb- wechsels (Beginn D-Phase)	
	Anzahl		Anzahl	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
17 <sup>20</sup> h	4	-	-	-
18 <sup>00</sup> h	1	-	-	-
19 <sup>15</sup> h	9	1	6	-
20 <sup>10</sup> h	1	6	9	5
20 <sup>45</sup> h	-	2	-	-
	15	9	15	5

Tabelle 2

Vergleich der Zeitpunkte des 1. Nachweises der M- und D-Phase beim Farbwechsel an ♂♂ und ♀♀ von *Heptagenia sulphurea*. Der abendliche Augenfarbwechsel männlicher Imagines von *Heptagenia sulphurea* erfolgt durchschnittlich früher als der weiblicher Imagines dieser Art. Verglichen wurden 15 ♂♂ und 9♀♀ einer Hälterungsserie (Nr.2) am 24.6.1978. Eindeutig registrierbar sind 2 Änderungen während eines abendlichen Farbwechsels: der Beginn der M-Phase und der Beginn der D-Phase. Beides ist bei den ♂♂ früher als bei den ♀♀ zu beobachten. In der rechten Spalte (Anzahl der vollendeten Farbwechsel) fehlen 4 ♀♀, die die D-Phase bei der Kontrolle um 20<sup>45</sup> h noch nicht erreicht hatten.

3,1	⊕	18., 12.05 u. 15.20 h
3,4	⊕	18., 7.15 h
<hr/>		
1,6	⊕	18.6., 4.05 h
3,3	⊕	18., 19.05, 19.25 u. 19.45 h
3,3	⊕	18., 20.20 h
3,6	⊕	18., 19.05 h
4,2	⊕	12.8., 19.25 h
4,15	⊕	12.8., 19.25 h
4,15	⊕	13.8., 19.45 u. 20.10 h
4,16	⊕	13.8., 9.30, 17.20 u. 18.20 h
<hr/>		
3,7	⊕	2.8., 5.40 h
3,7	⊕	2.8., 5.00 u. 5.20 h
4,12	⊕	13.8., 19.20 u. 19.45 h
4,12	⊕	13.8., 20.10 h

Tabelle 3. Zusammenstellung der im Labor beobachteten Fälle uneinheitlicher Augenfärbung der ♂♂ von Heptagenia sulphurea. Die Ziffern links von den Symbolen bedeuten: Nr. der Hälterungsserie und Nr. des Individuums. Die Symbole werden auf Tafel 2o am Ende der vorliegenden Arbeit erklärt.



2,18	⊕	25.6.,	19.15 h
2,21	⊖	27.6.,	19.30 h
2,26	⊕	27.6.,	19.30 h
3,9	⊕	31.7.,	6.45 h u. 20.00 h
3,9	⊖	31.7.,	5.45 h u. 20.30 h
3,10	⊕	31.7.,	5.45 h u. 19.20 h
	⊕	2.8.,	5.40 h
	⊖	31.7.,	5.20 h
	⊕	31.7.,	20.00 h
	⊖	1.8.,	4.45 h
3,11	⊕	1.8.,	18.25 h u. 18.45 h
	⊖	31.7.,	6.45 h
	⊖	1.8.,	19.05 – 20.20 h
	⊕	31.7.,	5.20 h
	⊖	1.8.,	5.05 h
3,12	⊕	1.8.,	18.25 h
	⊕	1.8.,	4.45 h u. 18.45–20.50 h
	⊖	2.8.,	5.00 – 5.40 h
4,18	⊕	11.8.,	19.40 h
	⊖	13.8.,	19.45 – 20.10 h
4,20	⊖	12.8.,	19.25 h

Tabelle 4. Zusammenstellung der im Labor (Hälterungs-  
serien) beobachteten Fälle uneinheitlicher Augenfär-  
bung der ♀♀ von *Heptagenia sulphurea*. Die Ziffern links  
von den Symbolen bedeuten: Nr. der Hälterungsserie und  
Nr. des Individuums. Die Symbole werden auf Tafel 2o  
(s. Anhang) erklärt.

beobachten. Abendliche Farbumschläge wurden an 51 ♂♂ und 19 ♀♀, morgendliche an 17 ♂♂ und 5 ♀♀ dieser Art beobachtet. Lediglich 1 ♀ zeigte keinen Farbwechsel: Nr.23 in Beobachtungsserie 2. Das Tier starb bereits am ersten Tag.

Die Zeitspanne, während der die Augenfarbwechsel der ♂♂ und ♀♀ erfolgten, war unter den Versuchsbedingungen nicht genau vorhersehbar. So erfolgten die Farbwechsel verschiedener ♂♂ am selben Abend oft zu verschiedenen Zeiten. Besonders deutlich wird dieses z.B. an den ♂♂ Nr.1 - 3 und Nr.5 - 10 der Beobachtungsserie 1 (s.Anhang, Tafel 4). Am 19.6. hatte ♂ Nr.2 bereits um 19.15 h seinen Augenfarbwechsel vollendet, befand sich in der D-Phase. Die ♂♂ Nr.5 und 6 waren dagegen erst um 20.30 h in dieser Phase. Nr.8 und 9 hatten den Farbwechsel sogar zu diesem Zeitpunkt noch nicht vollendet (s.Anhang: Tafel 4). Für die weiblichen Imagines trifft das ebenso zu. Ein gutes Beispiel bilden die ♀♀ Nr.18 - 22 der Serie 2 am 26.6.1978 (s. Anhang: Tafel 7). Während Nr.18 und 19 bereits um 20.15 h dunkle Augen hatten, erreichte Nr.21 diesen Zustand erst um 20.45 h. Nr.20 und 22 zeigten selbst um diese Zeit noch die helle Färbungsphase.

Auch die Zeit des Farbwechsels eines einzelnen Individuums war nicht an jedem Tag gleich. Unter den ♂♂ von *H.sulphurea* läßt sich das besonders bei Serie 4 erkennen: Tier Nr.11 hatte am 11.8. (Anhang: Tafel 15) um 20.15 h noch Augen, die sich in der M-Phase befanden. Um 20.10 h des folgenden Tages jedoch waren die Augen des Tieres bereits dunkel (Anhang: Tafel 16). Um 19.25 h waren die Augen von Nr.11 am 12.8. (Taf.16) noch in der mittleren Farbphase, am 13.8. jedoch waren sie bereits um 19.20 h dunkel (Taf.17).

Vor dem Tod einiger männlicher Imagines war zu beobachten, daß die helle Färbungsphase am Tage nicht oder nur in Augenteilen erreicht wurde. In Beobachtungsserie 2 zeigte das ♂ Nr.11, das am 29.6. starb, einen Tag vorher diese Phase nicht (Anhang: Tafel 9 und 10).

Ein weiteres Beispiel in dieser Serie ist das ♂ Nr.12, das in der Nacht vom 28. zum 29.6. starb. Der helle Augenfärbungszustand wurde am 28.6. nur um 12.30 h festgestellt, und zwar nur in den Dorsalabschnitten der Augen. Ebenso verhielten sich auch die ♂♂ Nr.4 und 8 der Beobachtungsserie 4 (Anhang:Tafel 15). Andere ♂♂ zeigten noch am Tage vor dem Tod einen normalen Augenfärbungswechsel, so in Serie 1 das ♂ Nr.4 (Tafeln 1 und 2). Einige ♂♂ zeigten einen Tag vor dem Tod nur kurze Zeit die helle Augenfärbung, z.B. ♂ Nr.14 aus Serie 2 (Tafeln 9 und 10). Der abendliche Farbwechsel wurde hier also vorverlegt. Hier dauerte der Übergangszustand der Farbwechsel länger als bei gleichzeitig beobachteten ♂♂.

Sehr eigenartig war der Verlauf der Augenfärbung bei ♂ Nr.4 der Serie 3 am 1.8.78: Bis 5.55 h waren seine Augen dunkel gefärbt. Um 6.10 h begann der Farbwechsel. Beide Augen waren jetzt dorsal und ventral in der M-Phase. Dieser Zustand hielt bis 6.40 h an. Bei einer erneuten Überprüfung der Färbung um 7.15 h waren die Ventralabschnitte beider Augen wieder dunkel gefärbt, die dorsalen noch mittelhell. Um 12.05 h waren beide Augen wieder komplett schwarz. Hier handelte es sich wahrscheinlich um eine Veränderung nach dem Tode: vermutlich war das schon seit einem Tag matte Tier bereits einige Stunden früher gestorben und irrtümlicherweise zu spät als tot protokolliert worden. Dafür spricht, daß die Augen des Tieres bereits deformiert waren (Tafel 12).

Die ♂♂ von *Heptagenia sulphurea* zeigten die abendlichen Augenfärbänderungen durchschnittlich früher als ♀♀ dieser Art. Dies wird in Serie 2 am 24.6. deutlich. Vergleicht man 15 ♂♂ und 9 ♀♀ dieser Serie, so ergibt sich, daß die erste erfaßbare Färbänderung der Augen (erster Nachweis der M-Phase) bei den ♂♂ durchschnittlich früher als bei den ♀♀ zu beobachten ist. Das gilt auch für die Beendigung des Farbwechsels (erstes Auf-

treten der D-Phase; vgl. Tabelle 2). Nicht mit in den Vergleich einbezogen wurden die bereits am folgenden Tage gestorbenen ♂♂ und ♀♀ 10, 16, 23 und 25 sowie ♀ 27, das am 26.6. tot aufgefunden wurde.

Bei männlichen Imagines von *H.sulphurea* liefen die Farbwechsel in allen Teilen eines Auges meist gleichzeitig ab. Beide morphologischen Abschnitte der Augen der ♂♂ wichen in der Färbung nur selten voneinander ab. Außerdem erfolgten die Farbwechsel meist synchron in beiden Augen. Gleichzeitige Färbungsunterschiede des dorsalen und ventralen Augenabschnittes bei gleicher Färbung beider Augen zeigten nur 2 ♂♂, beide im Rahmen der Beobachtungsserie 3 (Tabelle 3, oben). Bei einem waren die Augen dorsal dunkler als ventral (Tier 3,1). Beide Augen waren voneinander verschieden, aber dorsal und ventral gleich gefärbt bei insgesamt 6 ♂♂ von *H.sulphurea* (Tabelle 3, Mitte), und zwar einem in Serie 1, zwei ♂♂ in Serie 3 und 3 ♂♂ in Serie 4. Ein zweifarbiges und ein einheitlich gefärbtes Auge wiesen 2 ♂♂ von *H.sulphurea* auf, nämlich je ein Tier in Serie 3 und 4 (Tabelle 3, unten). Die genannten Zustände gleichzeitig unterschiedlich gefärbter Augen oder Augenabschnitte wurden in der Regel an einem Individuum nur während eines Tages beobachtet. Ausnahmen davon sind die Tiere 12 und 15 aus Beobachtungsserie 4 (Tabelle 3, unten und Mitte). Sie zeigten derartige Färbungskombinationen an zwei aufeinander folgenden Tagen.

Das bei einem Individuum gleichzeitige Auftreten verschiedener Färbungsphasen ließ sich bei ♂♂ beobachten, die kurz vor dem Tod standen. So starb 1 ♂ noch am gleichen Tage, und zwar wenige ( $\leq 5$ ) Stunden nach dem Auftreten des Phänomens. Dies traf beim ♂ Nr.7 (Anhang: Tafel 13) der Beobachtungsserie 3 zu. Ein weiteres ♂ wurde am Tage nach dem gleichzeitigen Auftreten verschiedener Färbungszustände tot aufgefunden. Es handelte sich um das ♂ Nr.16 aus Serie 4 (Tafel 17). Am Mittag des folgenden Tages (13 h) war dieses Tier tot und

hatte schwarze Augen. Ein ♂, das eine Asymmetrie der Augenfärbung an zwei aufeinander folgenden Tagen zeigte, war am Tag nach dem zweiten Auftreten des Phänomens tot. Es war das Tier Nr.15 aus Serie 4. Am 12. und 13.8. (Tafeln 16 und 17) ließ sich die Erscheinung beobachten. Dieses Tier war am 14.8. um 9.50 h tot und hatte einheitlich schwarz gefärbte Augen.

Bei den ♀♀ ließen sich zwei voneinander verschiedene Verläufe des Augenfarbwechsels erkennen. An manchen Abenden eilten die ventralen Regionen den dorsalen im Farbwechsel voraus, so daß die Augen zeitweilig ventral dunkler als dorsal gefärbt waren. Entgegen den in Kapitel 4.1.1.1.4 mitgeteilten Binokularbeobachtungen an einzelnen Tieren war dies jedoch nicht bei allen ♀♀ zu erkennen. So zeigten 10 ♀♀ während der Farbwechsel ausschließlich einheitlich gefärbte Augen. Die restlichen 9 ♀♀ hatten mindestens einmal dorsoventrale Farbunterschiede der Augen. Eine Zusammenstellung der ♀♀ und Zeitpunkte dorsoventral unterschiedlicher Augenfärbungen wird in Tabelle 4 gegeben: 4 von den 9 ♀♀ zeigten das Phänomen an mindestens 2 Tagen. Die ventralen Regionen der Augen waren nie heller als die dorsalen gefärbt.

Nie ließ sich ein synchroner Färbungsunterschied zwischen beiden Augen eines Weibchens feststellen.

#### 4.1.1.2.3 Zusammenfassung

Die wesentlichen Ergebnisse der in den Kapiteln 4.1.1.2.1 - 4.1.1.2.2 dargelegten Untersuchungen lassen sich folgendermaßen zusammenfassen.

(1) Männliche und weibliche Imagines von *Heptagenia sulphurea* und *H.flava* zeigen einen tagesperiodischen Augenfarbwechsel. Fröh Morgens hellt sich die Färbung der Augen auf, nachmittags bis abends wird sie dunkler. (♀♀ von *H.flava* wurden fröh Morgens nicht beobachtet.)

(2) Die Zeiten der Farbwechsel waren unter den Versuchsbedingungen nicht genau vorhersehbar. Gleichzeitig beobachtete Tiere zeigten die Farbwechsel zu unterschiedlichen Zeiten ( $\sigma\sigma$  und  $\varrho\varrho$  beider Arten).

(3) Die abendlichen Augenfarbwechsel ereigneten sich bei den  $\sigma\sigma$  von *H. sulphurea* durchschnittlich früher als bei den  $\varrho\varrho$ .

(4) Nur ausnahmsweise ereigneten sich die Farbwechsel in beiden Augen zu verschiedenen Zeiten, sowohl bei  $\sigma\sigma$  und  $\varrho\varrho$  von *H. flava* als auch bei  $\sigma\sigma$  von *H. sulphurea* (Tabellen 1 und 3). An  $\varrho\varrho$  dieser Art ließen sich derartige Asymmetrien nicht feststellen.

(5) Die  $\sigma\sigma$  beider Arten zeigten nur ausnahmsweise synchron dorsal andere Farbzustände als ventral. Die Grenze stimmte nicht immer mit der morphologischen Sonderung beider Augenabschnitte der  $\sigma\sigma$  überein. Ein  $\sigma$  von *H. flava* zeigte dieses.

(6) Neben ventral dunklerer Augenfärbung als dorsal war auch Dunkelfärbung der dorsalen Abschnitte bei gleichzeitig hellerer Färbung der ventralen zuweilen an den  $\sigma\sigma$  beider Arten zu beobachten (Tabelle 1, links oben und unten, sowie Tabelle 3, oben und unten).

(7) Die Augen der weiblichen Imagines von *H. sulphurea* waren dorsal oft anders als ventral gefärbt (Tabelle 4). Derartige Zustände ließen sich bei einigen Tieren an zwei aufeinanderfolgenden Tagen beobachten. Die *H. flava*  $\varrho\varrho$  wiesen relativ selten solche Zustände auf (Tabelle 1, rechts).

(8) Die Augen der  $\varrho\varrho$  beider Arten waren nicht gleichzeitig in ihren Dorsalabschnitten dunkler als ventral gefärbt.

#### 4.1.2 Freilandbeobachtungen

##### Augenfärbungen während der Flugaktivität

Fast alle im Freiland gefangenen Imagines von *Heptagenia flava* und *H. sulphurea* wurden abends oder nachmittags protokolliert. Im Laufe der Arbeit stellte sich heraus, daß einzelne *Heptagenia*-♂ auch in warmen Juli-Nächten zwischen 4 h und 4.45 h den Schwärmflug zeigen. Wegen der Kürze der Zeitspanne und der großen Flughöhe der einzelnen Tiere gelang um diese Zeit nur der Fang eines einzigen Männchens, das sich als *Heptagenia flava* zugehörig erwies.

Nachmittags oder abends flogen die ♂ beider Arten (je nach Jahreszeit, vgl. Kap. 3.1.2) bis zu 3 1/2 Stunden lang. Währenddessen herrschten Beleuchtungsstärken von 10.000 bis 3 Lux. Die Tiere flogen an manchen Tagen bereits während des abendlichen Sonnenscheins. Die nächtliche Flugzeit fand bei 30 bis ca. 3.000 Lux statt.

Im folgenden werden die im Freiland festgestellten Augenfärbungen der *Heptagenia*-Imagines getrennt nach Arten und Geschlechtern zusammengestellt (vgl. Tabelle 5).

##### 4.1.2.1 *Heptagenia flava* ♂

Insgesamt protokolliert wurde die Augenfärbung bei 57 männlichen Imagines von *Heptagenia flava* während ihres Schwarmfluges. Es waren verschiedene Augenfärbungen dabei zu beobachten.

Beide Augen aller 57 ♂ befanden sich im gleichen Farbzustand, die Köpfe der Tiere waren also bilateralsymmetrisch gefärbt. Dorsal- und Ventralteil der Augen wiesen bei allen ♂ bis auf ein einziges keinen deutlichen Farbunterschied auf.

Die Tiere mit dorsal und ventral übereinstimmend gefärbten Augen verteilen sich wie folgt auf die drei protokollierten Augenfarbzustände. (Die Prozentzahlen geben den Anteil bezogen auf alle im Freiland protokollierten männlichen Imagines von *H. flava* an.)

In der dunklen Färbungsphase (D) befanden sich die meisten Individuen, nämlich 46 ♂♂ bzw. 81 %. Darunter war auch das einzige frühmorgens gefangene ♂. Die mittlere Phase (M) wurde bei 8 ♂♂ angetroffen. In der hellen Phase (H) befanden sich nur 2 ♂♂.

Die Augenfärbung des einzigen im Freiland beobachteten ♂ von *H.flava* mit dorsal anders als ventral gefärbten Augen läßt sich wie folgt beschreiben. Der morphologische Dorsalabschnitt befand sich in der mittleren Phase (M), während der Ventralabschnitt sich in der dunklen (D) befand. Der Färbungsunterschied war sehr deutlich und stimmte mit der morphologischen Grenze (Falte) der Augenoberfläche überein.

#### 4.1.2.2 Heptagenia flava ♀♀

Die Augenfärbungen von insgesamt 49 weiblichen Imagines von *Heptagenia flava* wurden protokolliert. Bis auf ein Individuum hatten alle symmetrisch gefärbte Augen. Unter diesen Individuen waren 36 (74 %) mit dorsal und ventral übereinstimmend gefärbten Augen, während die restlichen 12 ♀♀ (25 %) Unterschiede der Augenfärbung im Dorsal- und Ventralabschnitt zeigten.

(Alle Prozentzahlen beziehen sich auf die Gesamtzahl der im Freiland gefangenen weiblichen Imagines von *H.flava*.)

Unter den ♀♀, deren Augen einheitlich gefärbt waren, befanden sich 27 (55 %) in der dunklen Phase (D). Im mittleren Farbzustand (M) befanden sich die Augen von 7 ♀♀. Der helle Farbzustand (H) war nur bei 2 ♀♀ anzutreffen.

Über die 12 Tiere, deren Augen dorsal anders als ventral gefärbt waren, läßt sich sagen, daß in jedem Fall die ventralen Regionen dunkler als die dorso-lateralen waren. Dabei ließ sich keine scharfe Grenze der Färbung beobachten. Die ventrale Augenfärbung entsprach immer dem dunklen Farbzustand (D). Die dorsale Augenfärbung war bei 10 dieser ♀♀ mittel (M) und bei nur zweien hell (H).



Das einzige im Freiland beobachtete ♀ von *H. flava* mit asymmetrisch gefärbten Augen hatte ein zweifarbiges und ein dunkles Auge. So war das rechte insgesamt im dunklen Farbzustand (D), während das linke dorsal im mittleren (M) und ventral im dunklen Zustand (D) vorlag.

#### 4.1.2.3 Heptagenia sulphurea ♂

Protokolliert wurden während der Flugaktivität insgesamt 177 männliche Imagines von *Heptagenia sulphurea*. Bei weitem der größte Teil der Tiere hatte dunkel gefärbte Augen.

Bis auf 2 ♂ stimmten beide Augen der überprüften ♂ in der Färbung überein. Von diesen 175 ♂ hatte nur eines Augen, deren morphologische Dorsalabschnitte anders als die Ventralabschnitte gefärbt waren.

Dieses ♂ war zugleich die einzige im Freiland gefangene *Heptagenia*-Imago mit dorsal dunkleren Augen als ventral (vgl. Tabelle 5). Die Grenze der verschiedenen Färbungen stimmte mit der morphologischen Unterteilung überein.

174 ♂ (98 % aller im Freiland protokollierten) hatten dorsal und ventral übereinstimmend gefärbte Augen. Sie gehörten folgenden Farbzuständen an. In der dunkleren Phase (D) befanden sich fast alle Tiere, nämlich 173 ♂. Beide Augen waren einheitlich in der M-Phase bei nur einem ♂. Kein ♂ hatte Augen, die sich beide in der H-Phase befanden.

Voneinander verschieden gefärbte Augen hatten 2 ♂. Eines zeigte das linke Auge einheitlich dunkel gefärbt (D), während das rechte einheitlich hell (H-Zustand) war. Beim anderen ♂ war der Farbunterschied zwischen beiden Augen nicht so deutlich: Das rechte Auge und der morphologische Ventralabschnitt des linken Auges befanden sich in der D-Phase, und nur der morphologische Dorsalabschnitt des linken Auges war mittelhell, in der M-Phase. Diese beiden ♂ waren verletzt: Je 1 - 2 Beine und je 1 Cercus fehlten.

#### 4.1.2.4 Heptagenia sulphurea ♀♀

Insgesamt protokollierte ich die Augenfärbungen von 50 weiblichen Imagines von *Heptagenia sulphurea* während ihrer abendlichen Flugaktivität. Beide Augen aller dieser Tiere waren in der Färbung miteinander übereinstimmend. 34 ♀♀ hatten einheitlich gefärbte Augen (68 %), bei den übrigen 16 ♀♀ (32 %) waren die Augen ventral in einer dunkleren Phase als dorsal. (Alle Prozentzahlen geben den Anteil bezogen auf alle im Freiland protokollierten ♀♀ von *H. sulphurea* wieder.)

Unter den Tieren mit einheitlich gefärbten Augen befanden sich 27 (54 %) in der dunklen (D-)Phase. Im mittleren Farbzustand (M) befanden sich 5 ♀♀. Die helle Farbphase (H) war bei 2 ♀♀ anzutreffen.

An den 16 ♀♀, deren Augen dorsal anders als ventral gefärbt waren, fiel keine scharfe Abgrenzung beider Färbungen auf. Dorsal hell (H-Phase) und ventral dunkel (D) waren die Augen von 7 ♀♀. Dorsal in der M-Phase und ventral im D-Zustand waren etwa ebensoviele Tiere (8 ♀♀). Nur 1 ♀ hatte dorsal helle (H) und ventral mittel (M) gefärbte Augen.

#### 4.1.2.5 Zusammenfassung

Bezüglich der Augenfärbungen während der Flugaktivität der Imagines beider *Heptagenia*-Arten läßt sich folgendes zusammenfassen (s. auch Tabelle 5):

(Die Prozentzahlen sind bezogen auf die beim Flug kontrollierten ♂♂ oder ♀♀ der betreffenden Art.)

(1) Der größte Teil der ♂♂ beider Arten hatte einheitlich gefärbte Augen. Ihr Anteil betrug 98 % unter den ♂♂ von *H. flava* und den ♂♂ von *H. sulphurea*. (Unter den ♀♀ waren es 74 % bei *H. flava* bzw. 68 % bei *H. sulphurea*.)

(2) Die ♀♀ beider Arten flogen im Gegensatz zu den ♂♂ in relativ großer Zahl mit dorsal anders als ventral gefärbten Augen: 25 % der fliegenden ♀♀ von *H. flava*

Färbungszustände	H. flava		H. sulphurea					
	Anzahl ♂♂	%	Anz ♀♀	%				
●	46	80.7%	27	55.1%	173	97.7%	27	54.0%
⊕	8	14.0%	7	14.3%	1	0.6%	5	10.0%
○	2	3.5%	2	4.1%	—	—	2	4.0%
<i>beide Augen einheitlich u. übereinstimmend mit- einander</i>	56	98.3%	36	73.5%	174	98.3%	34	68.0%
⊕	—	—	—	—	—	—	1	2.0%
●	—	—	2	4.1%	—	—	7	14.0%
⊕	1	1.8%	10	20.4%	—	—	8	16.0%
⊕	—	—	—	—	—	0.6%	—	—
<i>beide Augen dorsal anders als ventral</i>	1	1.8%	12	24.5%	1	0.6%	16	32.0%
●	—	—	—	—	1	0.6%	—	—
●	—	—	1	2.0%	1	0.6%	—	—
<i>Augen voneinander verschieden</i>	—	—	1	2.0%	2	1.2%	—	—
<i>Gesamtzahl</i>	57	100%	49	100%	177	100%	50	100%

Tabelle 5. Zusammenstellung der bei der Flugaktivität an *Heptagenia flava* und *sulphurea* protokollierten Augenfärbungszustände. Die Symbole werden in Tafel 20 des Anhanges der vorliegenden Arbeit erläutert.

und 32 % von *H.sulphurea* wiesen einen derartigen Färbungsunterschied auf. (Unter den ♂♂ waren es bei beiden Arten nur jeweils 1 Individuum.)

(3) Alle ♀♀ mit dorsoventralen Färbungsunterschieden der Augen zeigten dorsal eine hellere Färbungsphase als ventral. (Zu den ♂♂ läßt sich hier wenig sagen: Das einzige fliegende ♂ von *H.sulphurea* mit dorsal anders als ventral gefärbten Augen hatte jedoch dorsal dunkel (D) und ventral mittel (M) gefärbte Augen.)

(4) ♂♂ beider Arten hatten meist einheitlich dunkel gefärbte Augen (D-Phase). Ihr Anteil betrug bei *H.flava* 81 % und bei *H.sulphurea* sogar 98 %.

(5) Die ♀♀ beider Arten hatten weniger oft als die ♂♂ einheitlich dunkel gefärbte Augen (D-Phase). Es waren unter *H.flava* 55 % und bei *H.sulphurea* 54 %.

(6) Beide Augen eines Individuums waren nur in Ausnahmefällen unterschiedlich gefärbt. Nur bei 2 ♂♂ von *H.sulphurea* und 1 ♀ von *H.flava* ließen sich derartige Asymmetrien beobachten.

## 4.2 Ergebnisse der histologischen Schnitte

Die beobachteten Merkmale des Ommatidienbaues der Imagines seien im folgenden getrennt nach den Arten aufgeführt.

### 4.2.1 Heptagenia flava

Zunächst sollen die ♂♂, dann die ♀♀ von *Heptagenia flava* abgehandelt werden. Vor der vergleichenden Betrachtung der Augenanatomie bei unterschiedlichen Augenfärbungszuständen der *Heptagenia flava* ♂♂ muß eine Beschreibung ihres Ommatidienbaues gegeben werden.

Die Ommatidien sind hexagonal angeordnet. Die dünne, kaum linsenförmige Cornea ist sechseckig im Querschnitt. Im Längsschnitt durch das Ommatidium schließt sich an die Cornea der deutlich zweigeteilte Subcornealraum an. Dessen proximale Grenze wird von den Kernen der Semper'schen Zellen markiert, wovon je Ommatidium 4 vorhanden sind. Die Kerne der Semper'schen Zellen sind scheibenförmig flach. Sie erscheinen in Ommatidienlängsschnitten sehr schmal stabförmig (wie in Abb.15) und in Querschnitten rundlich. Die Kristallkegel sind stark lichtbrechend, die Augen gehören also dem euconen Typus an. Umhüllt werden die Kristallkegel von je 2 Hauptpigmentzellen. Sie sind sichtbar als granuläre, schwarze Pigmentmassen (wie in Abb.16-17). Die Kerne der Hauptpigmentzellen liegen in der Nähe des proximalen Kristallkegels. Die Pigmentlage der Nebenpigmentzellen ist in größerem Abstand von den Ommatidienlängsschnitten (vgl. Abb.16-17) sichtbar. Sie erscheint als gelbbraune Masse bei Mikroskopbetrachtung im Durchlicht. Unter schräg auf den Objektträger fallendem Auflicht leuchtet die Pigmentlage der Nebenpigmentzellen weiß auf. Das Pigment der Nebenpigmentzellen ist nicht in Präparaten nachweisbar, die mit Bouin'schem Gemisch fixiert wurden, und ebenfalls nicht in Hämatoxylin-Eosin gefärbten Präparaten. In den in Alkohol-Chloroform-Eisessig fixierten und ungefärbten Schnitten dagegen war das Pigment noch



Abb.14. Kopf einer weiblichen Imago von *Heptagenia sulphurea* in der hellen Färbungsphase, von links-dorsal. Corneaoberfläche des rechten Auges fokussiert. In der Tiefe des linken Auges sind auch Neben-Pseudopupillen sichtbar, was beim rechten nicht der Fall ist. Vergr. 31 x.

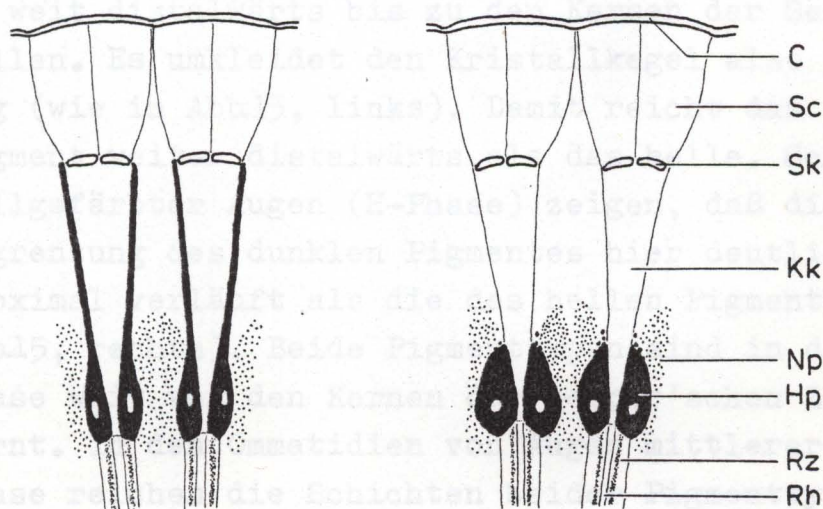


Abb.15. Längsschnitte von Ommatidien bei Dunkel- und Hellfärbung (D- und H-Phase) der Augen, am Beispiel männlicher Imagines von *Heptagenia sulphurea*. Dargestellt sind die distalen Teile der Ommatidien, links im dunkel gefärbten und rechts im hell gefärbten Auge. Das dunkle Pigment der Hauptpigmentzellen ragt in den beiden linken Ommatidien bis zu den Kernen der Semper'schen Zellen hervor. In den Ommatidien des hellgefärbten Auges (rechts) ist es weit hinter das helle Pigment zurückgewandert. C Cornea, Sc Subcornealraum, Sk Kerne der Semper'schen Zellen, Kk Kristallkegel, Np helles Pigment der Nebepigmentzellen (punktiert), Hp dunkles Pigment der Hauptpigmentzellen (schwarz), Rz distaler Endabschnitt einer Retinulazelle und (Rh) des Rhabdoms.



vorhanden. Es ist also offenbar wasserlöslich. Unmittelbar an die Kristallkegelspitze grenzt das Rhabdom des jeweiligen Ommatidiums. Es handelt sich also um Appositionsaugen. Die Rhabdome der einzelnen Retinulazellen eines Ommatidiums sind "geschlossen", also zu einem Strang vereinigt.

In den bisher genannten Details stimmen morphologisch abgegrenzter Dorsal- und Ventralabschnitt der Augen überein. Die Retinulae sind jedoch dorsal und ventral unterschiedlich ausgebildet. Die dorsalen Rhabdome und Retinulazellen sind relativ länger als die ventralen. Außerdem ist die Pigmentierung der dorsalen Retinulazellen weniger dicht als die der ventralen.

Die Augen verschiedener Färbungen unterscheiden sich bei den ♂ von *Heptagenia flava* hinsichtlich der Lage des hellen Pigmentes der Nebenzellen nicht. Das schwarze Pigment der Hauptpigmentzellen dagegen nimmt je nach Augenfärbung eine unterschiedliche Position ein. In dunkel gefärbten Augen (D-Phase) reicht es weit distalwärts bis zu den Kernen der Semper'schen Zellen. Es umkleidet den Kristallkegel also vollständig (wie in Abb.15, links). Damit reicht das schwarze Pigment weiter distalwärts als das helle. Schnitte hellgefärbter Augen (H-Phase) zeigen, daß die äußere Begrenzung des dunklen Pigmentes hier deutlich weiter proximal verläuft als die des hellen Pigmentes (vgl. Abb.15, rechts). Beide Pigmenttypen sind in dieser Phase weit von den Kernen der Semper'schen Zellen entfernt. In den Ommatidien von Augen mittlerer Färbungsphase reichen die Schichten beider Pigmenttypen etwa gleich weit distalwärts.

Es wurden je 5 ♂ von *Heptagenia flava* der dunklen, mittleren und hellen Färbungsphase untersucht. Alle hatten einheitlich gefärbte Augen und Augenabschnitte. Die Tiere wurden alle im Labor fixiert.

Bei den ♀ von *Heptagenia flava* stimmen die einzelnen Ommatidien mit denen der ♂ im Bau weitgehend überein. Die Kerne der Semper'schen Zellen sind jedoch im Längsschnitt nicht so schmal wie die der ♂ dieser

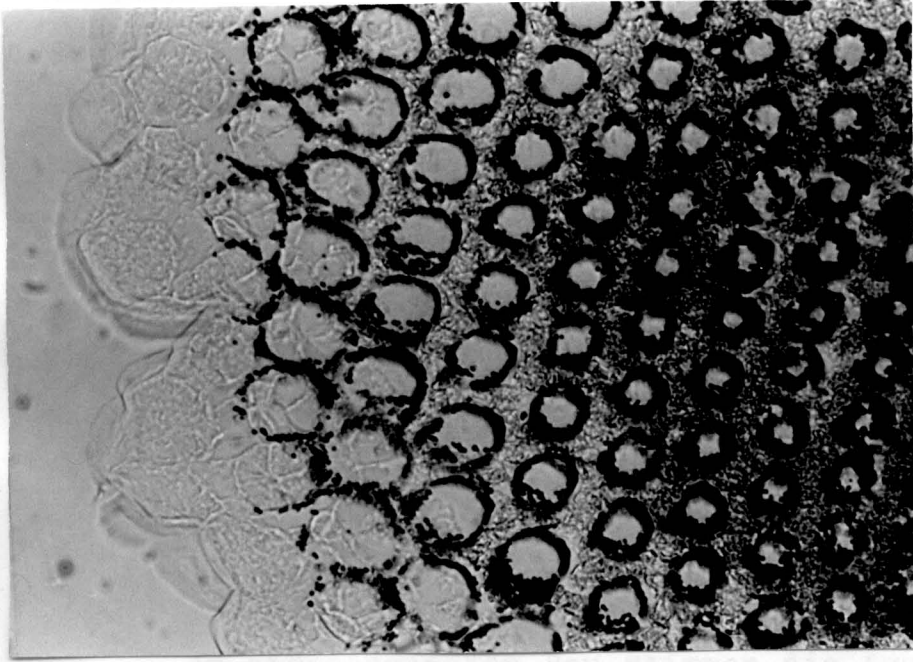


Abb.16.

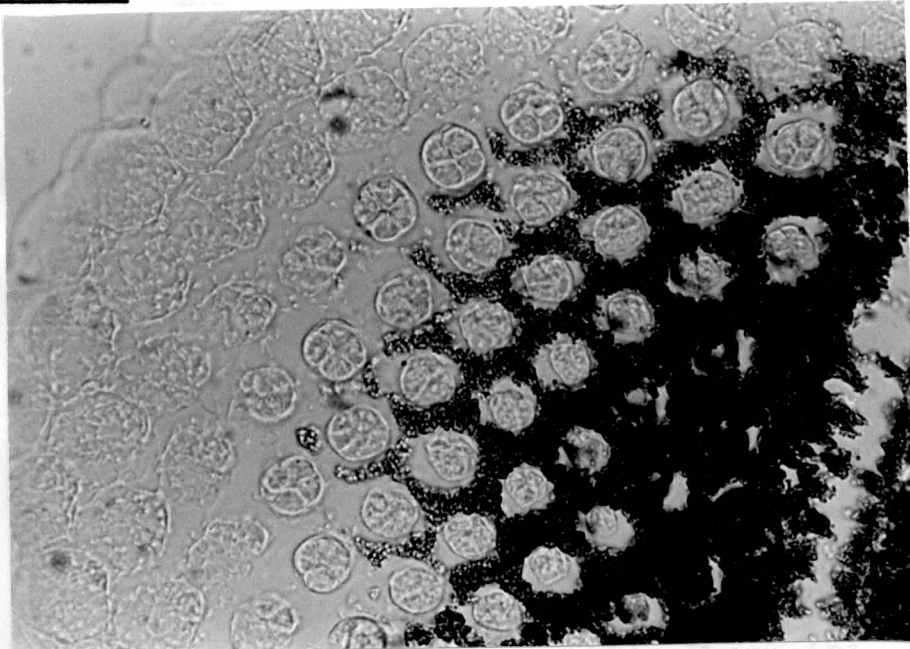


Abb.17.

Abb. 16 und 17. Querschnitte durch die Region der Kristallkegel zweier weiblicher Imagines von *Heptagenia flava*. Vergr. 400 x.

Abb.16. Tier mit dunkel gefärbten Augen (D). Das schwarze Pigment reicht weit distalwärts (im Foto nach links) und umgibt die Kristallkegel. Das helle (in der Abbildung dunkelgraue) Pigment liegt mehr in der Tiefe des Auges.

Abb. 17. Tier mit hell gefärbten Augen (H). Das schwarze Pigment ist auf die Kristallkegelbasen (im Bild rechts) beschränkt und bildet dort eine kompakte Lage. Es liegt somit weiter im Innern des Auges als das helle Pigment, welches als dunkelgraue körnige Masse sichtbar ist.



Art. Ferner sind die Retinulazellen der weiblichen Augen wesentlich stärker pigmentiert als die der männlichen. Außerdem sind sie kürzer als bei den ♂♂.

Die Augenfärbungsphasen unterscheiden sich nur hinsichtlich der Position des schwarzen Pigmentes der Hauptpigmentzellen. Die beobachteten Pigmentstellungen entsprechen denen der ♂♂ dieser Art. 7 ♀♀ der hellen, 1 ♀ der mittleren und 2 ♀♀ der dunklen Phase wurden präpariert und ausgewertet. Alle wurden im Labor fixiert.

#### 4.2.2 Heptagenia sulphurea

Im histologischen Bau stimmen die Augen der männlichen und weiblichen Imagines von *Heptagenia sulphurea* völlig mit denen von *H. flava* überein. Insbesondere lassen sich keine Unterschiede in der Färbung der Pigmente in Haupt- und Nebepigmentzellen erkennen. So erscheint das helle Pigment im Durchlicht gelbbraun. Von oben einfallendes Licht wird davon leuchtend weiß reflektiert. Das Pigment der Hauptpigmentzellen ist schwarz.

Je nach Färbungszustand der Augen nimmt das Pigment der Hauptpigmentzellen eine unterschiedliche Position ein. Dies entspricht genau den Beobachtungen an ♂♂ und ♀♀ von *Heptagenia flava*.

Ausgewertet wurden 27 ♂♂ mit einheitlich gefärbten Augen, davon 6 in der hellen (H), 2 in der mittleren (M) und 19 in der dunklen Phase (D). Außerdem gelang es, ein ♂ zu fixieren, das ein helles sowie ein dunkles Auge hatte. Ferner wurde 1 ♂ mit dorsal dunkel und ventral mittel (M) gefärbten Augen bearbeitet. Unter den ♀♀ dieser Art wurden 5 mit einheitlich dunkel gefärbten und 3 mit dorsal hellen und ventral dunkel gefärbten Augen ausgewertet. Die meisten Tiere wurden im Labor fixiert, 11 der dunkeläugigen aber im Freiland.

#### 4.2.3 Zusammenfassung

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Komplexaugen der Imagines von *Heptagenia flava* und *H. sulphurea* in der Anatomie übereinstimmen. Die ♂♂ beider Arten unterscheiden sich dagegen von den ♀♀ im Augenbau.

Die Eigenschaften der den Augenfarbwechsel verursachenden peripheren Teile des Ommatidiums seien im folgenden zusammengestellt:

(1) Die dioptrische (periphere) Region der Ommatidien stimmt bei beiden Arten überein: Es sind Subcornealraum, deutliche Kristallkegel (eucones Auge) und 4 Kerne der Semper'schen Zellen ausgebildet. Die 2 Hauptpigmentzellen enthalten dichte schwarze Pigmentmassen. Das Pigment der Nebenpigmentzellen ist gelbbraun im Durchlicht. Bei Auflichtbeleuchtung reflektiert es diese mit weißer Farbe.

(2) Die dioptrische Region ist bei beiden Geschlechtern offenbar im Bau weitgehend übereinstimmend. Lediglich in der Form der Kerne der Semper'schen Zellen läßt sich ein Unterschied erkennen.

(3) Ferner stimmt die dioptrische Region der Augen eines Individuums dorsal und ventral überein, auch bei den ♂♂. So unterscheiden sich die Ommatidien des dorsalen und ventralen Augenabschnittes der ♂♂ (vgl. Abb.4) voneinander nur im Bau der Retinula.

(4) Der Augenfarbwechsel wird bei beiden Arten und Geschlechtern durch die Wanderung des schwarzen Pigmentes der Hauptpigmentzellen verursacht. Das helle Pigment der Nebenpigmentzellen behält seine Lage bei. Die Relativposition beider Pigmente zueinander bestimmt die Augenfärbung. Das dunkle Pigment dunkel- äugig fixierter Imagines (D-Phase) reicht distal bis zu den Kernen der Semper'schen Zellen. Damit verdeckt es die periphere Begrenzung der hellen Pigmentlage (Abb.15, links). Im Gegensatz dazu reicht das dunkle

Pigment bei hellgefärbten Augen nicht so weit distalwärts wie das helle (Abb.15, rechts). Übergänge dazwischen sind in den Augen von Tieren der mittleren Phase anzutreffen. Tiere mit unterschiedlich gefärbten Augen oder Augenteilen zeigen in diesen die entsprechenden Positionen des schwarzen Pigmentes.

(5) Die Ursache der bei *Heptagenia flava* und *H. sulphurea* artspezifischen hellen und mittleren Augenfärbungen läßt sich nicht erkennen: Im Mikroskop läßt sich weder im Durchlicht noch im Auflicht ein Färbungsunterschied der hellen Pigmente beider Arten wahrnehmen.

## 5. Diskussion

Nur wenige Beschreibungen reversibler Augenfarbwechsel von Komplexaugen liegen in der Literatur vor. Die Erscheinung ist m.W. bekannt von Ephemeropteren (LYMAN, 1943), Odonaten (Veron, 1973), Mantodeen (FRIZA, 1928), Ensiferen (FRIZA, 1928; UCHIDA, 1934) und Lepidopteren (YAGI & KOYAMA, 1963). Alle genannten Autoren mit Ausnahme von LYMAN (1943) untersuchten das Phänomen histologisch.

Genauer beschrieben wird das Phänomen nur an *Mantis religiosa*. Nach FRIZA (1928) scheint mit der Verdunklung der Augenfärbung bei dieser Art eine Vergrößerung der Pseudopupille einherzugehen. YAGI & KOYAMA (1963) bilden den Augenfarbwechsel eines Noctuiden (*Adris tyrannus amurensis*) ab. Diese Art zeigt während des Farbwechsels komplizierte Änderungen des Pseudopupillenmusters. Diese Fälle stimmen also mit meinen Beobachtungen zum prinzipiellen Ablauf des Farbwechsels an *Heptagenia flava* und *H. sulphurea* überein. Neben der eigentlichen Farbänderung, genauer der Verfärbung der Teile des Auges, die nicht als Pseudopupillen in Erscheinung treten, ändert sich auch die Ausdehnung der Pseudopupillen.

Nach meinen Beobachtungen läuft der Augenfarbwechsel bei *Heptagenia flava* und *H. sulphurea* nicht immer in beiden Augen gleichzeitig ab. Eine derartige Asymmetrie kann bei bilateralsymmetrischen freibeweglichen Tieren nur eine Ausnahme sein.

An männlichen und weiblichen Imagines beider *Heptagenia*-Arten ließ sich beobachten, daß dorsale und ventrale Abschnitte der Augen den Farbwechsel nicht immer synchron vollziehen. Es traten an einem Tier also gleichzeitig verschiedene Augenfärbungen auf. Sowohl im Labor als auch bei der Flugaktivität war dies an den ♂ beider Arten nur ausnahmsweise zu beobachten. Dabei waren die Augen der Labor-Tiere dorsal dunkler

gefärbt als ventral oder umgekehrt. Das gilt auch für die vereinzelt im Freiland beobachteten ♂♂ mit dorsoventralen Färbungsunterschieden (vgl. Tabelle 5).

An den weiblichen Imagines ließ sich ebenfalls beobachten, daß der Farbwechsel nicht immer synchron in allen Teilen des Auges abläuft. Sowohl im Labor (4.1.1.1 und 4.1.1.2) als auch im Freiland zeigten relativ viele ♀♀ Augen, die gleichzeitig ventral dunkler als dorsal gefärbt waren.

Im Freiland waren ♀♀ mit derartigen Färbungszuständen deutlich häufiger als die ♂♂, mit entsprechenden Differenzen. Mehrere ♀♀ von *H. sulphurea* zeigten im Labor die Erscheinung wiederholt, im Unterschied zu den ♂♂. Obgleich die ♀♀ beider *Heptagenia*-Arten dorsoventrale Farbunterschiede häufiger zeigten als die ♂♂, waren im Gegensatz zu den ♂♂ an ♀♀ niemals Augen zu beobachten, die dorsal dunkler als ventral gefärbt waren. Die Färbungsunterschiede deuten auf eine Abhängigkeit einzelner Ommatidien oder Ommatidiengruppen von der Lichtintensität hin. Einen metachron über das Komplexauge laufenden Farbwechsel beschreibt meines Wissens nur FRIZA (1928) bei *Mantis religiosa*. LYMAN (1943) erwähnt, daß bei *Stenonema* alle Teile der Augen gleichzeitig eine übereinstimmende Färbung aufweisen.

Nach meinen Untersuchungen kommt der Farbwechsel zustande durch die unterschiedliche relative Position zweier Farbschichten im Auge der *Heptagenia*-Arten. Das schwarze Pigment der Hauptpigmentzellen zeigt Lageveränderungen. Das im Durchlicht gelbbraune und im Auflicht weiß leuchtende Pigment der Nebepigmentzellen jedoch behält seine Position bei. Das schwarze Pigment reicht bei dunkler Augenfärbung distalwärts bis zu den Kernen der Semper'schen Zellen. Bei HELLFÄRBUNG der Augen umkleidet es ausschließlich die Kristallkegelspitze.

FRIZA (1928) stellt dagegen bei der histologischen Untersuchung des Augenfarbwechsels der Larven und

Imagines von *Mantis religiosa* fest, daß das helle Pigment (= "Iristapetum") der Nebenpigmentzellen wandert. Es umkleidet die Cornea der hellgefärbten Augen fast vollständig. In dunklen Augen ist es zwischen die Retinula zurückgezogen. Das dunkle Pigment der Hauptpigmentzellen ist in der Nähe der Kristallkegelspitzen zusammengeballt und "scheint etwas beweglich" zu sein. FRIZA (1928) untersucht außerdem noch den Farbwechsel zweier Ensiferen (*Barbitistes serricauda* und *Phaneroptera falcata*). Auch hier zeigt das Pigment der Nebenpigmentzellen eine Wanderung, ähnlich wie bei *Mantis*. Das dunkle Pigment der Hauptpigmentzellen umkleidet im Unterschied zu *Mantis* den Kristallkegel jedoch vollständig und zeigt keine Lageänderungen. UCHIDA (1934) untersucht ebenfalls die histologischen Verhältnisse beim Augenfarbwechsel einer Ensifere (*Homorocoryphus lineosus*). Diese Beobachtungen weichen ab von denen FRIZA'S. Hier zeigt wieder die dunkle Pigmentierung der Hauptpigmentzellen eine Wanderung. In dunkel gefärbten Augen von *Homorocoryphus lineosus* reichen sie bis zu den Kernen der Semper'schen Zellen, in hellen Augen umkleiden sie nur den Kristallkegel. Ein helles Pigment in den Nebenpigmentzellen ist auch vorhanden, über eine Wanderung dieses Pigmentes sagt UCHIDA (1934) nichts. Der Fall entspricht dem beider *Heptagenia*-Arten.

Bei allen oben beschriebenen Tieren, den *Heptagenia*-Arten, *Mantis* und den drei Ensiferen ist das Pigment der Hauptpigmentzellen dunkel (schwarz) sowie in den Nebenpigmentzellen stärker reflektierendes Material enthalten. FRIZA (1928) und UCHIDA (1934) stellen fest, daß das Pigment oder Tapetum der Nebenpigmentzellen bei Auflichtbetrachtung eine starke Reflexion zeigt.

Anders sind die Verhältnisse beim von YAGI & KOYAMA (1963) untersuchten Schmetterling *Adris tyrannus amurensis*. Hier enthalten die Hauptpigmentzellen stark reflektierendes gelbliches Pigment, während in den Nebenpigmentzellen purpurfarbiges gefunden wurde.

Beide Pigmenttypen zeigen ausgedehnte Ortsveränderungen beim Augenfarbwechsel. Im dunkelfarbigen Auge liegen beide etwa gleich weit distal, im hellen Auge ist das dunkle Pigment weiter innen als das helle.

Die von VERON (1973) untersuchten Odonaten *Austrolestes annulosus* und *Ischnura heterosticta* zeigen Wanderungen eines dunklen distalen Pigmentes. In dunkel gefärbten Augen umkleidet es die Kristallkegel, andernfalls nur die Basis der Kristallkegel. Ein zweites bernsteinfarbiges Pigment ist bei *Ischnura* in Kristallkegelnähe zu finden. Es zeigt keine Wanderungen. Bei *Austrolestes* wird die helle (blaue) Färbung durch Streulicht an nicht näher bezeichneten Gebilden ("Tyndall-blue bodies" erzeugt).

In allen genannten Fällen außer *Austrolestes* sind zwei mindestens zeitweise in der distalen (dioptrischen) Region der Ommatidien befindliche Pigmentlagen zu finden. Die Rolle des zweiten Pigmentes vertreten bei *Austrolestes* Körper, die das Licht streuen und dem Auge im hellen Zustand so eine blaue Farbe verleihen. Die hellen Farbzustände sind bei den restlichen genannten Arten nicht blau: *Mantis*, grün mit weißen Streifen; *Barbitistes* und *Phaneroptera*, dorsal rot und ventral grün; *Homorocoryphus*, gelb; *Adris*, braun; *Heptagenia*, weißlichgrau bzw. gelb (nach den unter den betr. Insekten oben bereits zitierten Arbeiten).

Der von LYMAN (1943) an zwei nearktischen *Heptageniiden* beobachtete Augenfarbwechsel entspricht sicherlich dem der von mir untersuchten *Heptagenia*-Arten. So hatte eine Art nach seiner Beschreibung tagsüber sehr hell bläulich grau gefärbte Augen (*Stenonema femoratum*), die andere (*St.interpunctatum*) gelblich-grüne. Beim abendlichen Schwarmflug zeigten beide Arten sehr dunkel bläulich schwarze Augen. Das beobachtete LYMAN gleichermaßen bei beiden Geschlechtern. Diese Beobachtungen stimmen mit meinen an *Heptagenia* nicht genau überein. So waren die meisten ♂♂ und ♀♀ von *Heptagenia flava* und *H.sulphurea* beim Schwarmflug schwarzäugig,

jedoch nicht alle. Nach meinen Beobachtungen wiesen nur 54 - 55 % der ♀♀ beider Heptagenia-Arten diese Augenfärbung bei der Flugaktivität auf. Bei den ♂♂ waren es deutlich mehr: 81 % (*H.flava*) bzw. 98 % (*H.sulphurea*). Das stimmt überein mit meiner Laborbeobachtung an *H.sulphurea*, daß der abendliche Farbwechsel bei den ♂♂ früher erfolgt als bei den ♀♀. Die meisten ♂♂ haben den Farbwechsel nachmittags offenbar vor dem Schwarmflug abgeschlossen, im Gegensatz zu den ♀♀. LYMAN (1943) gelang es auch, tagsüber im Freiland ruhende *Stenonema*-Individuen zu beobachten. Diese Tiere hatten hellgefärbte Augen. Das glückte mir bei den Heptagenia-Arten nicht, infolge der Seltenheit oder wegen ihres Verhaltens: Am Ende der abendlichen Schwarmflüge beobachtete ich öfters, daß ♂♂ und ♀♀ von *H.sulphurea* einzeln in Richtung auf den nahen Wald flogen. Vermutlich ruhen die Tiere in den Baumkronen.

Mit einer Ausnahme scheint in den oben zitierten Fällen von Augenfarbwechseln die dunkle Färbung Bestandteil der Dunkeladaptation zu sein: FRIZA (1928) erwähnt, daß bei *Mantis religiosa* sowie *Barbitistes serricauda* und *Phaneroptera falcata* die Verdunkelung der Augen abends einsetzt. Bei den von UCHIDA (1934), YAGI & KOYAMA (1963) und LYMAN (1943) beschriebenen Farbwechseln handelt es sich um durch unterschiedliche Lichtintensität manipulierbare Vorgänge. Hier entspricht die dunkle Augenfärbung der Dunkeladaptation. Die von VERON (1973) beschriebenen Fälle stehen in keiner Beziehung zur Lichtintensität, sie sind temperaturabhängig. Es zeigt sich bei hoher Temperatur eine Tendenz zu heller Augenfärbung, bei niedriger eine zu dunkler Augenfärbung. Der Farbwechsel läuft bei den von VERON (1973) untersuchten Fällen in einem Tagesrhythmus ab, so daß bei Dunkelheit offenbar, wenn auch nicht dadurch hervorgerufen, die dunkle Augenfärbung bevorzugt sein dürfte.

Auch beim tagesrhythmischen Augenfarbwechsel von *Heptagenia flava* und *H.sulphurea* ist die dunkle Augen-



färbung nachts anzutreffen. Alle genannten Fälle von Augenfarbwechselln stimmen darin überein, obgleich den Farbwechselln unterschiedliche Pigmentwanderungen zugrunde liegen.

Über Pigmentwanderungen in Komplexaugen existiert eine Fülle von Veröffentlichungen (vgl. WALCOTT, 1975; SIEBECK, 1976). Dennoch sind Beschreibungen von Augenfarbwechselln in der Literatur selten. Schon das deutet darauf hin, daß nicht alle Pigmentwanderungen von Augenfarbwechselln begleitet werden. Lediglich die Erscheinung des Augenleuchtens (eye glow) ist besser bekannt. Abbildungen dieses mit den Augenfarbwechselln nicht vergleichbaren Phänomens finden sich in den Arbeiten von HÖGLUND (1966), SIEBECK (1976) und SEITZ (1978). Nach SWIHART, GORDON & MACHWART (1974) handelt es sich dabei um Reflexionen im peripheren Bereich der Ommatidien unterhalb der Cornea.

Von Krebsen sind Augenfarbwechsel nicht als solche beschrieben, bei ihnen lassen sich die Pigmentverschiebungen bereits oft von außen betrachten (vgl. KLEINHOLZ, 1937).

## 6. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse

Im Labor wird der Verlauf eines tagesperiodischen Augenfarbwechsels an Imagines zweier Ephemeropteren-Arten beobachtet. Außerdem werden die Augenfärbungen während der Flugaktivität im Freiland erfaßt. Mit histologischen Methoden werden die Augenfarbwechsel untersucht.

Es ergaben sich folgende wesentliche Ergebnisse:

- (1) Männliche und weibliche Imagines von *Heptagenia flava* und *H. sulphurea* zeigen im Labor tagesperiodische Augenfarbwechsel regelmäßig. Frühmorgens hellt sich die Färbung auf, und nachmittags bis abends ist eine Verdunkelung zu beobachten.
- (2) Die ♂♂ beider Arten zeigen den Farbwechsel i.d.R. synchron in allen Augenteilen.
- (3) Dagegen läuft die Farbänderung bei den ♀♀ oft metachron ab: Dabei sind die ventralen Regionen dunkler gefärbt als die dorsalen.
- (4) Der größte Teil der abends fliegenden männlichen Imagines von *H. sulphurea* befindet sich in der Endphase des Farbwechsels oder hat ihn bereits abgeschlossen.
- (5) Im Gegensatz dazu hatte unter den weiblichen Imagines von *H. sulphurea* ein geringerer Prozentsatz den Farbwechsel abgeschlossen.
- (6) Nach Beobachtungen im Labor erfolgen die abendlichen Farbwechsel der ♂♂ von *H. sulphurea* früher als die der ♀♀ dieser Art, was mit (4) und (5) übereinstimmt.
- (7) Beide *Heptagenia*-Arten stimmen im histologischen Bau der Augen überein.

(8) Der Sexualdimorphismus der Augen zeigt sich histologisch v.a. in den proximalen Regionen der Ommatidien (Retinula). Die dioptrische Region stimmt weitgehend überein.

(9) Der Augenfarbwechsel wird bei den ♂♂ und ♀♀ beider Heptagenia-Arten durch die Wanderung eines schwarzen Pigmentes der Hauptpigmentzellen hervorgerufen. Ein helles, stark reflektierendes Pigment oder "Tapetum" ist in den Nebepigmentzellen vorhanden. Es verändert seine Position nicht.

7. Literaturverzeichnis

- ADAM, H. & G. CZIHAK, 1964: Arbeitsmethoden der makroskopischen und mikroskopischen Anatomie. G. Fischer, Stuttgart, 583 S.
- BRODSKIY, A. K., 1973: The swarming behavior of mayflies (Ephemeroptera). Entomol. Rev. 52, 33-39
- EXNER, S., 1891: Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Deuticke, Leipzig u. Wien. VII + 206 S.
- FRIZA, F., 1928: Zur Frage der Färbung und Zeichnung des facettierten Insektenauges. Z. vergl. Physiol. 8, 289-336
- HÖGLUND, G., 1966: Pigment migration, light screening and receptor sensitivity in the compound eye of nocturnal Lepidoptera. Acta physiol. Scand., 69, Suppl. 282, 5-56
- HORRIDGE, G. A. & M. McLEAN, 1978: The dorsal eye of the mayfly *Atalophlebia* (Ephemeroptera). Proc. R. Soc. Lond., Ser. B., 200, 137-150
- JACOB, U., 1972: Beitrag zur autochthonen Ephemeropterenfauna in der Deutschen Demokratischen Republik. Diss. A, Math.-Natw. Fak., Univ. Leipzig, 158 S.
- JENSEN, C. F., 1956: Ephemeroptera (Døgnfluer). En faunistisk biologisk undersøgelse af Skern Å. II. Flora og Fauna, 62, 53-75
- KLEINHOLZ, L. H., 1937: Studies in the pigmentary system of Crustacea II. Diurnal movements of the retinal pigments of Bermudan Decapods. Biol. Bull., 72, 176-189
- KÖNIG, D., 1977: Die untere Bollingstedter Au. Jahrbuch f. d. Schleswigsche Geest, 1977, 23-42
- KÜPPERS, H., 1978: DuMont's Farben-Atlas, DuMont, Köln, 163 S.
- LYMAN, F. E., 1943: Eye-color changes in mayflies of the genus *Stenonema* (Ephemeridae). Ent. News, 54, 261-264
- MÜLLER-LIEBENAU, I., 1960: Eintagsfliegen aus der Eifel (Insecta, Ephemeroptera). Gewässer und Abwässer, 1960, 55-79
- PLESKOT, G. & E. POMEISL, 1952: Bedeutung der Lichtintensität beim Schlüpfen und bei der Eiablage von aquatischen Insekten, im besonderen von *Torleya belgica*. Wetter und Leben, Wien, Suppl. 1, 41-47
- PUTHZ, V., 1978: Ephemeroptera, S. 256-263. In: ILLIES, J. (Hrsg.): Limnofauna Europaea, 2. Aufl., G. Fischer, Stuttgart
- SCHOENEMUND, E., 1930: Eintagsfliegen oder Ephemeroptera. 106 S. In: DAHL, F. (Hrsg.): Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile. G. Fischer, Jena

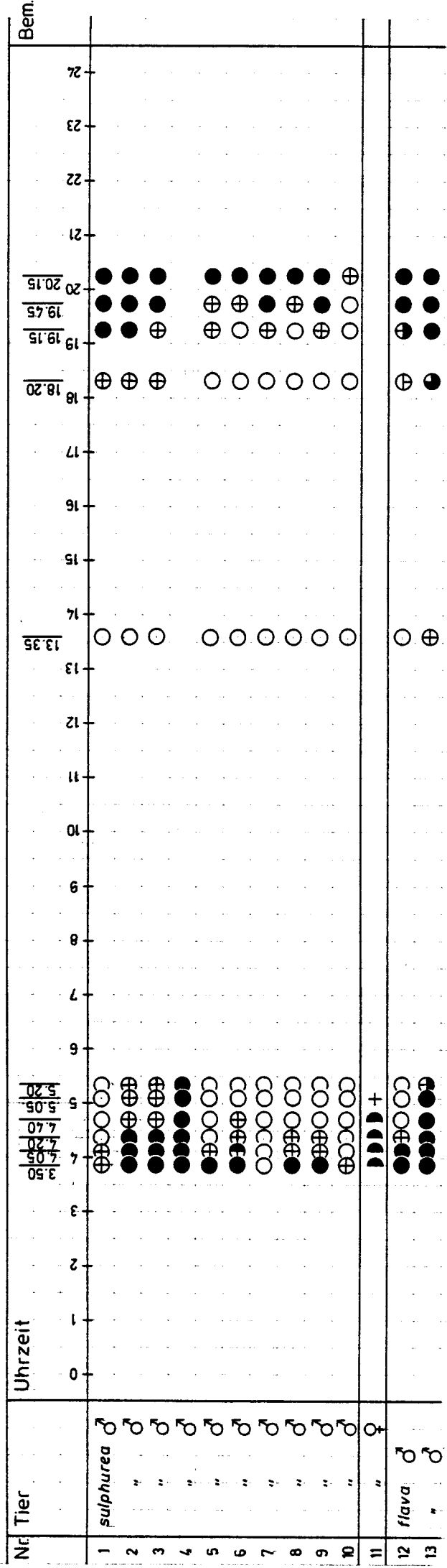
- SEITZ, G., 1978: Die Lichtreflexion vom Facettenauge der Florfliege (*Chrysopa vulgaris* Schneid., Planipennis). Zeiss-Inf., 23, 44-48
- SIEBECK, O., 1976: Sinnesphysiologie, Teil E: Photorezeptoren und Photorezeption. 219 S. In: BERTALANFFY, L. v. & F. GESSNER: Handbuch der Biologie, Bd. V, Heft 22-31
- SWIHART, S. L., W. C. GORDON & R. J. MACHWART, 1974: Reflections on the eyes of butterflies. J. Insect Physiol., 20, 359-381
- UCHIDA, H., 1934: Color changes in the eyes of a long-horned grasshopper, *Homocoryphus lineosus* in relation to light. J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect. 4, 3, 517-525
- VERON, J. E. N., 1974: Physiological colour changes in Odonata eyes. A comparison between eye and epidermal chromatophore pigment migrations. J. Insect Physiol., 20, 1491-1505
- WALCOTT, B., 1975: Anatomical changes during light-adaptation in insect compound eyes. S. 20-33. In: HORRIDGE, G. A. (Hrsg.): The Compound Eye and Vision of Insects. Oxford Univ. Press, London
- YAGI, N. & N. KOYAMA, 1963: The compound eye of Lepidoptera. Shinkyō Press, Tokyo, 319 S.
- ZIMMER, C., 1898: Die Facettenaugen der Ephemeren. Z. wiss. Zool., 63, 236-262





1. Beobachtungsserie (16.6.—19.6.1978)

3. Tag, 18.6.1978



Tafel 3



1. Beobachtungsserie (16.6. - 19.6.1978)

4. Tag: 19.6.1978

Nr.	Tier	Uhrzeit	12.05	17.00	18.20	18.50	19.15	19.45	20.10	20.30	Bem.
1	<i>sulphurea</i> ♂		○	○	○	⊕	⊕	●	●	●	1)
2	" ♂		○	○	⊕	⊕	●	●	●	●	1)
3	" ♂		○	○	⊕	⊕	●	●	●	●	1)
4	" ♂		○	○	○	○	○	⊕	⊕	●	
5	" ♂		○	○	○	○	○	⊕	⊕	●	
6	" ♂		○	○	○	○	○	⊕	⊕	●	
7	" ♂		○	○	○	○	○	⊕	⊕	●	
8	" ♂		○	○	○	○	○	⊕	⊕	●	
9	" ♂		○	○	○	○	○	⊕	⊕	●	
10	" ♂		○	○	○	○	○	⊕	⊕	●	
11	" ♀		○	○	○	○	○	○	○	○	
12	<i>flava</i> ♂		○	○	○	○	○	○	○	○	1)2)
13	" ♂		○	○	○	○	○	○	○	○	1)2)

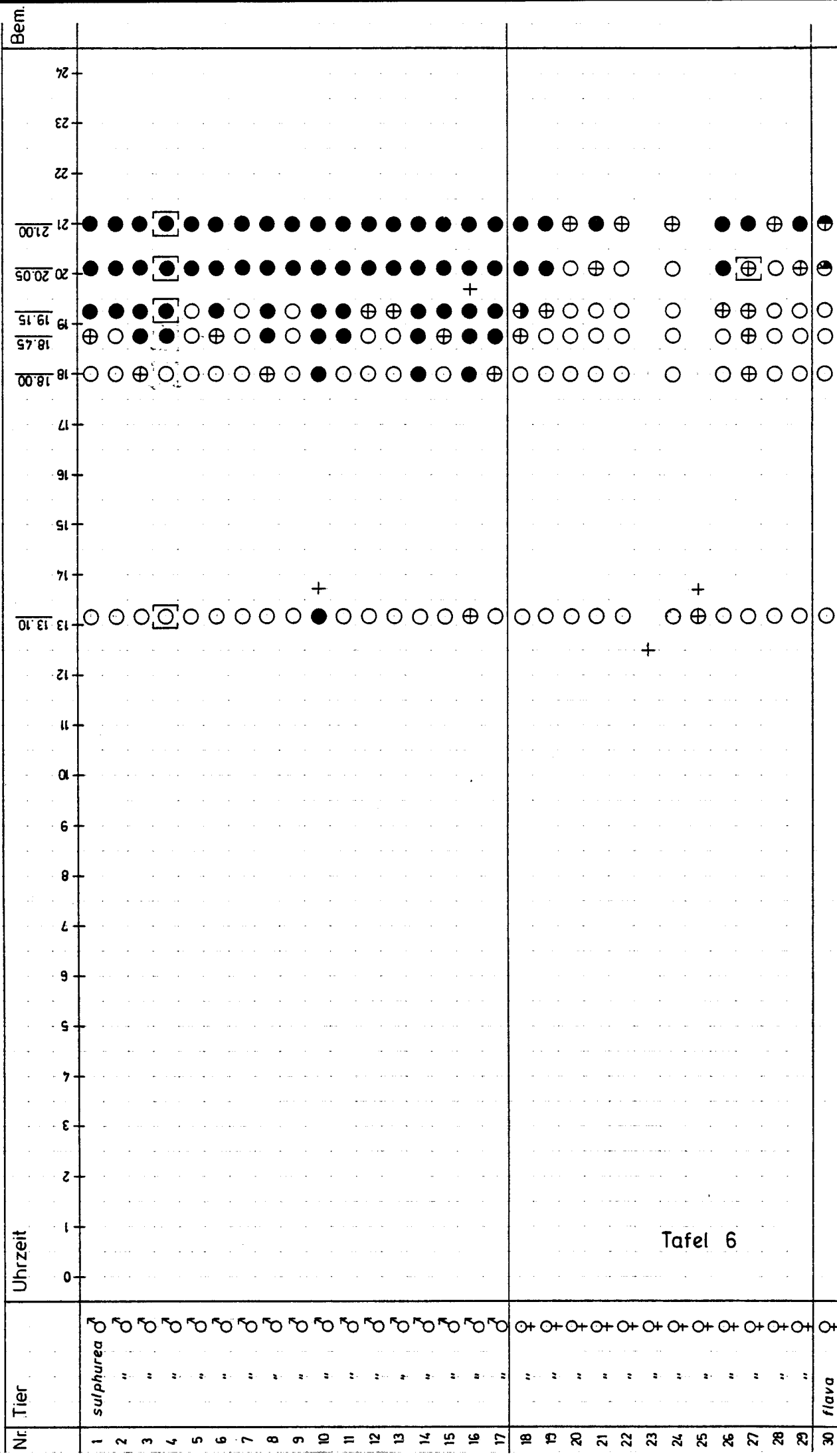
1) Am 20.6.1978 gegen 18.00 h tot

2) Das Zeichen gibt den wahren Farbzustand nicht genau wieder, da die Trennung der Bereiche der verschiedenen Färbungszustände nicht mit der morphologischen Trennung in dorsalen und ventralen Abschnitt des männlichen Auges übereinstimmt.



2. Beobachtungsserie (24.6. - 29.6.1978)

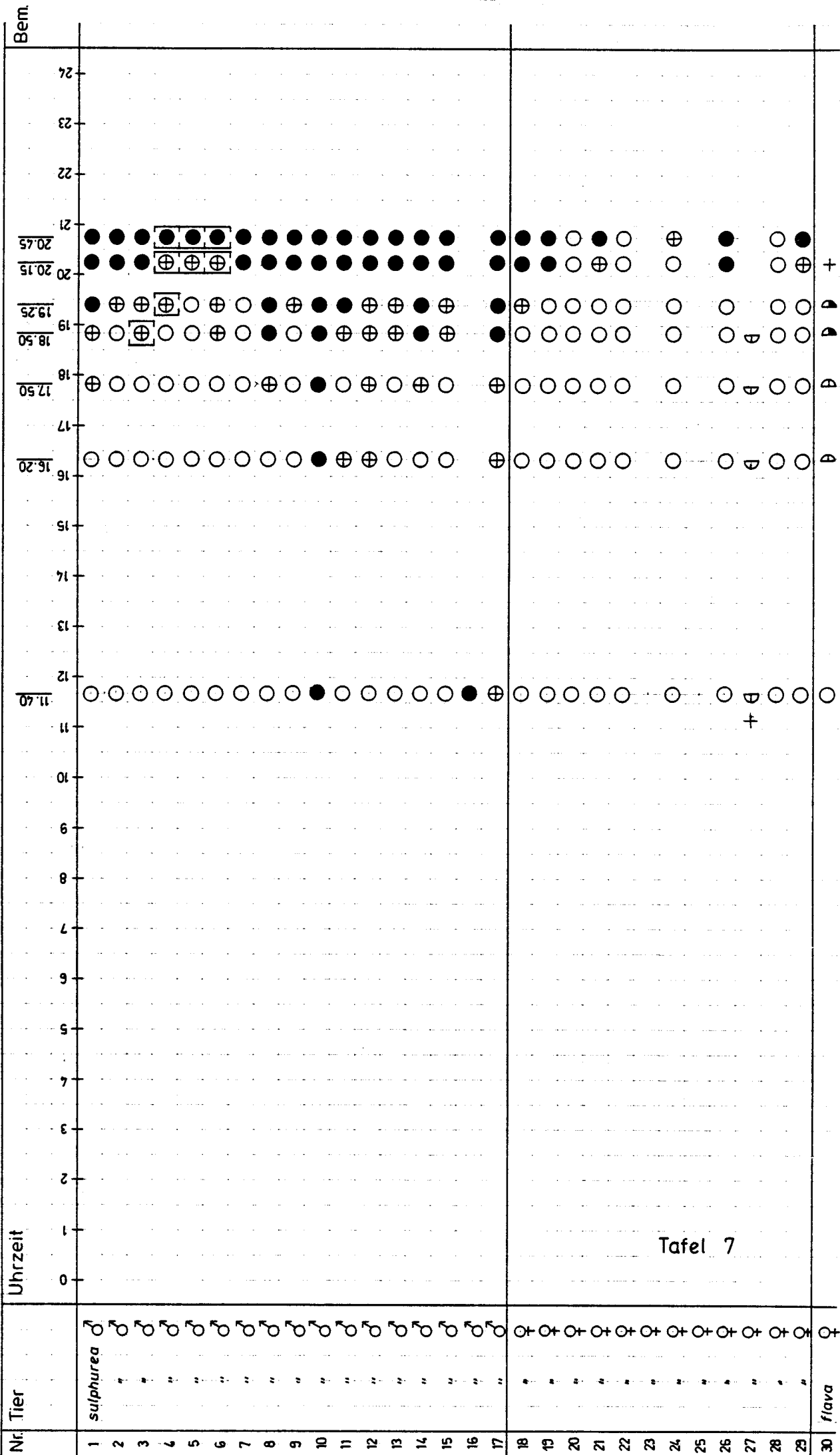
2. Tag: 25.6.1978



Tafel 6

2. Beobachtungsserie (24.6. - 29.6.1978)

3. Tag: 26.6.1978



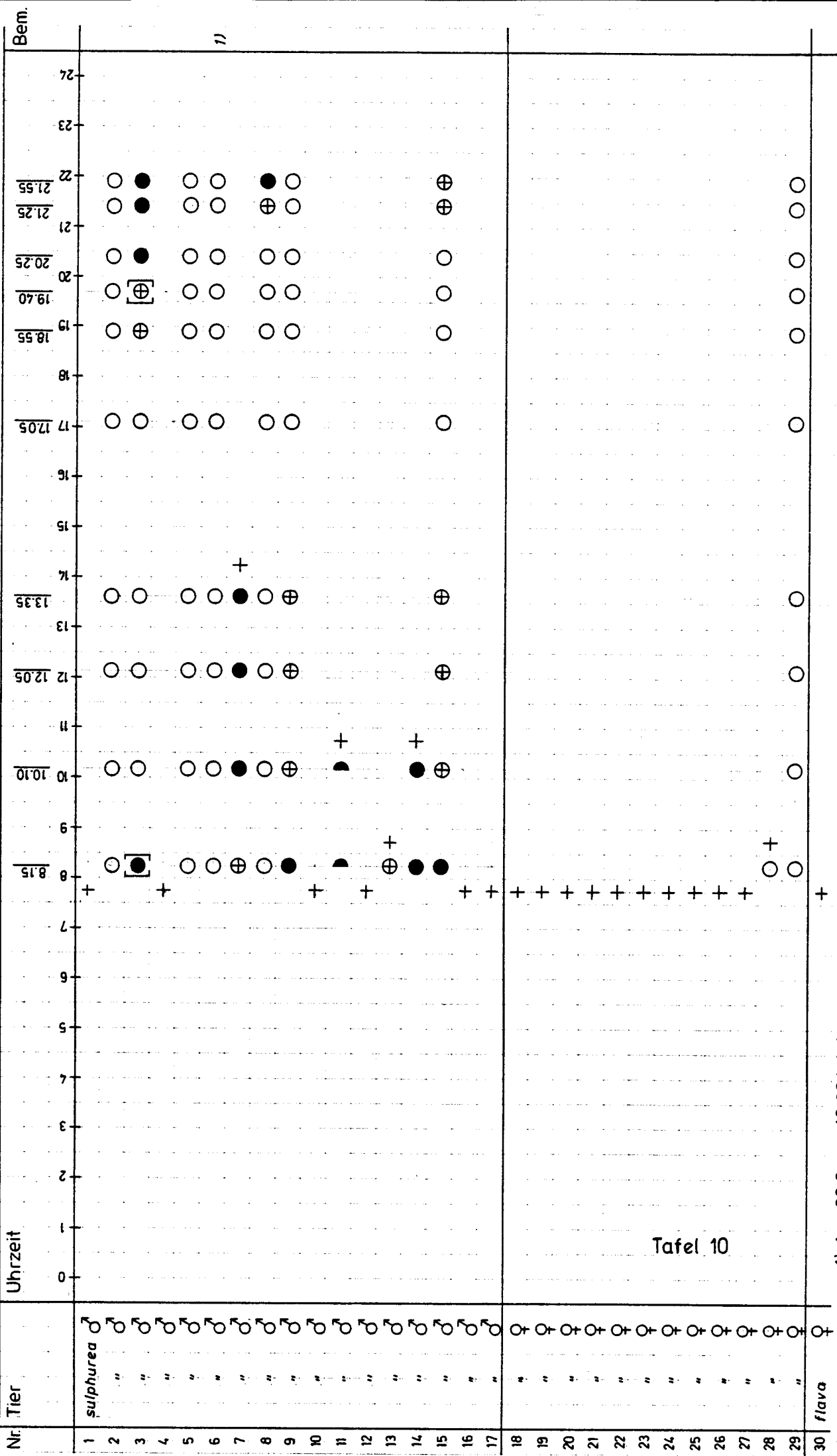
Tafel 7





2. Beobachtungsserie (24.6. - 29.6.1978)

6. Tag : 29.6.1978

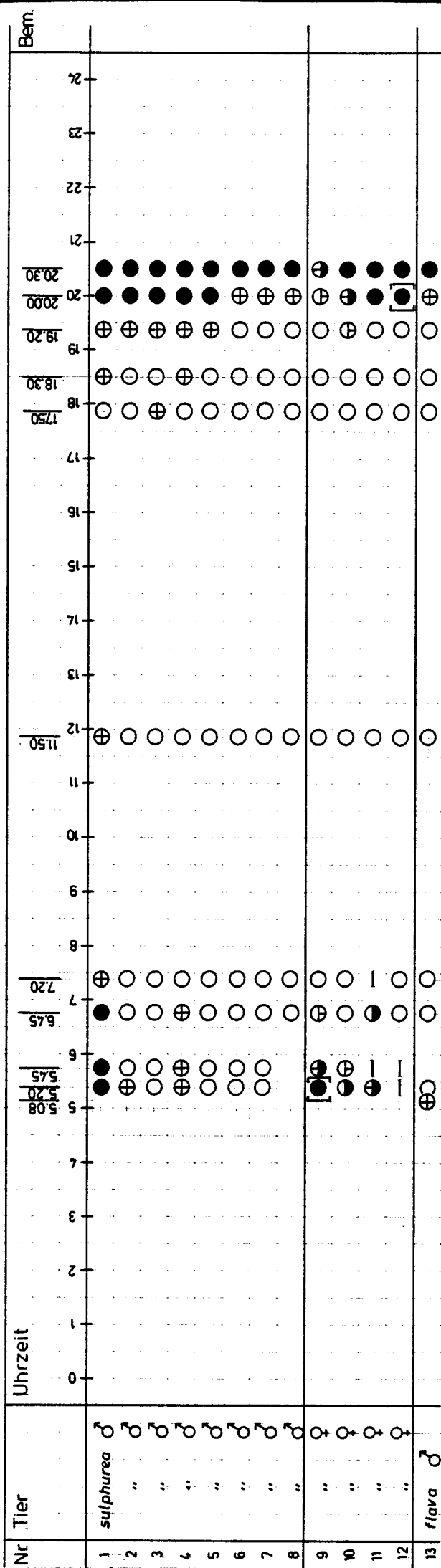


Tafel 10

1) Am 30.6. um 19.00 h tot.

3. Beobachtungsserie (31.7. - 2.8.1978)

1. Tag : 31.7.1978



Tafel 11



3. Beobachtungsserie (31.7. - 28.1978)

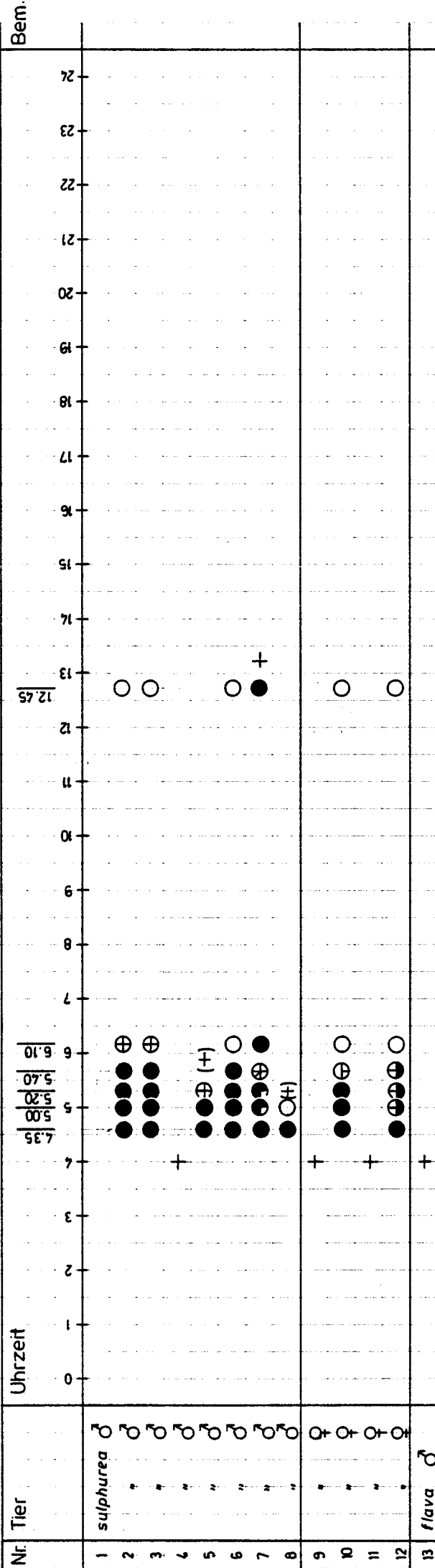
2. Tag: 1.8.1978

Nr.	Tier	Uhrzeit	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	18.25	18.45	19.05	19.25	19.45	20.20	20.50	21.05	Bem.	
1	<i> sulphurea</i> ♂		●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
2	" ♂		○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
3	" ♂		○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
4	" ♂		●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
5	" ♂		○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
6	" ♂		○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
7	" ♂		○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
8	" ♂		○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
9	" ♀		○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
10	" ♀		○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
11	" ♀		○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
12	" ♀		○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
13	<i> flava</i> ♂		○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	

\*1) Augen deformiert

3. Beobachtungsserie (31.7. - 2.8.1978)

3. Tag: 2.8.1978



Tafel 13



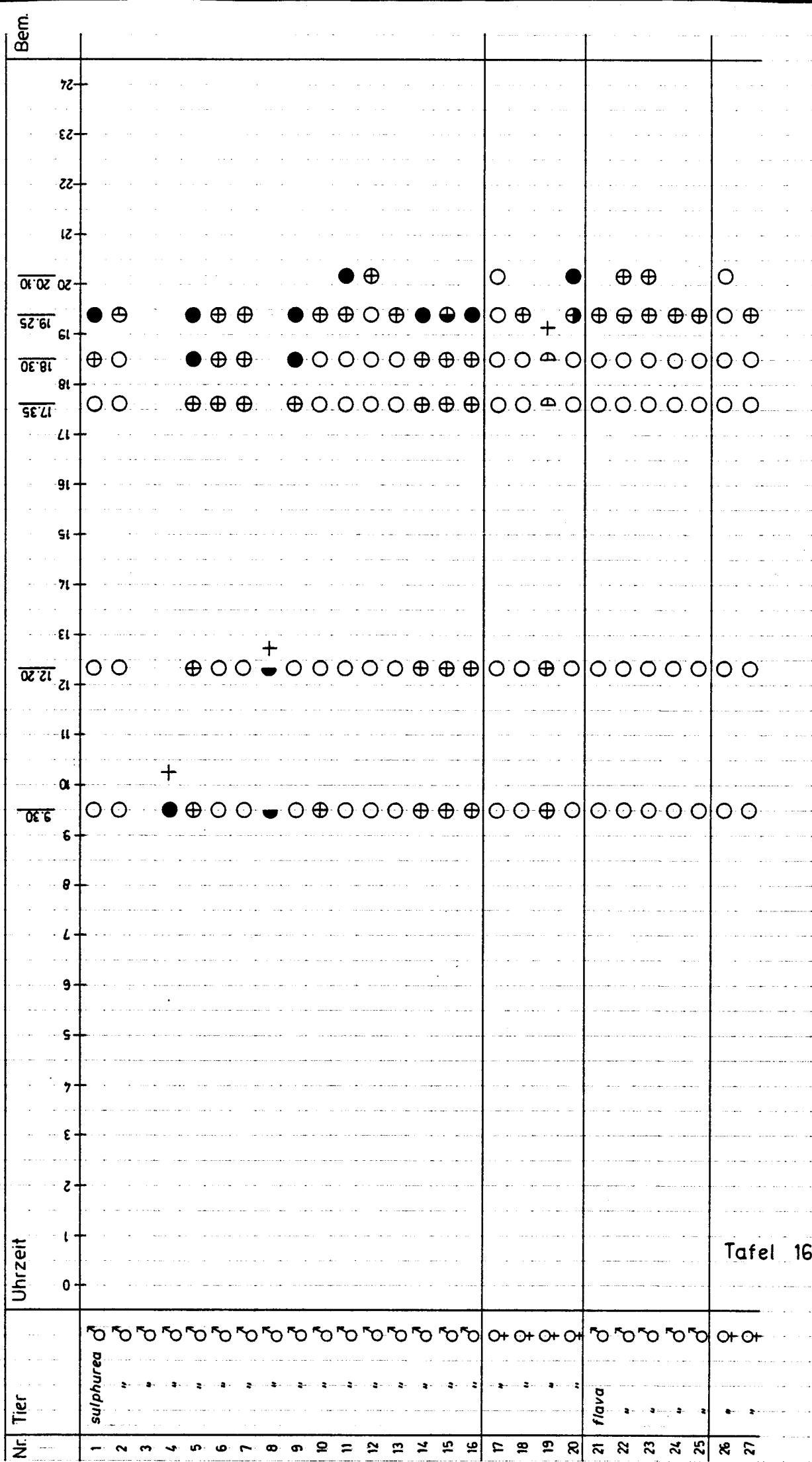
4. Beobachtungsserie (10.8. — 14.8.1978)

2. Tag : 11.8.1978

Nr.	Tier	Uhrzeit	Bem.
1	♂ sulphurea	9.20	○
2	♂ "	9.20	○
3	♂ "	9.20	▷
4	♂ "	9.20	⊕
5	♂ "	9.20	○
6	♂ "	9.20	○
7	♂ "	9.20	○
8	♂ "	9.20	⊕
9	♂ "	9.20	○
10	♂ "	9.20	○
11	♂ "	9.20	○
12	♂ "	9.20	○
13	♂ "	9.20	○
14	♂ "	9.20	○
15	♂ "	9.20	○
16	♂ "	9.20	○
17	♂ +	9.20	○
18	♂ +	9.20	○
19	♂ +	9.20	○
20	♂ +	9.20	○
21	♂ f/ava	9.20	○
22	♂ "	9.20	○
23	♂ "	9.20	○
24	♂ "	9.20	○
25	♂ "	9.20	○
26	♂ +	9.20	○
27	♂ +	9.20	○
		10	
		11	
		12	○
		12.15	○
		12.15	▷
		12.15	⊕
		12.15	○
		13	
		14	
		15	○
		15.10	○
		15.10	▷
		15.10	⊕
		15.10	○
		16	○
		16.15	○
		16.15	▷
		16.15	⊕
		16.15	○
		17	○
		17.00	○
		17.00	▷
		17.00	⊕
		17.00	○
		18	○
		18.15	○
		18.15	▷
		18.15	⊕
		18.15	○
		18.40	○
		18.40	▷
		18.40	⊕
		18.40	○
		19	○
		19.10	○
		19.10	▷
		19.10	⊕
		19.10	○
		19.40	○
		19.40	▷
		19.40	⊕
		19.40	○
		20	○
		20.15	○
		20.15	▷
		20.15	⊕
		20.15	○
		21	○
		22	○
		23	○
		24	○
		25	○
		26	○
		27	○

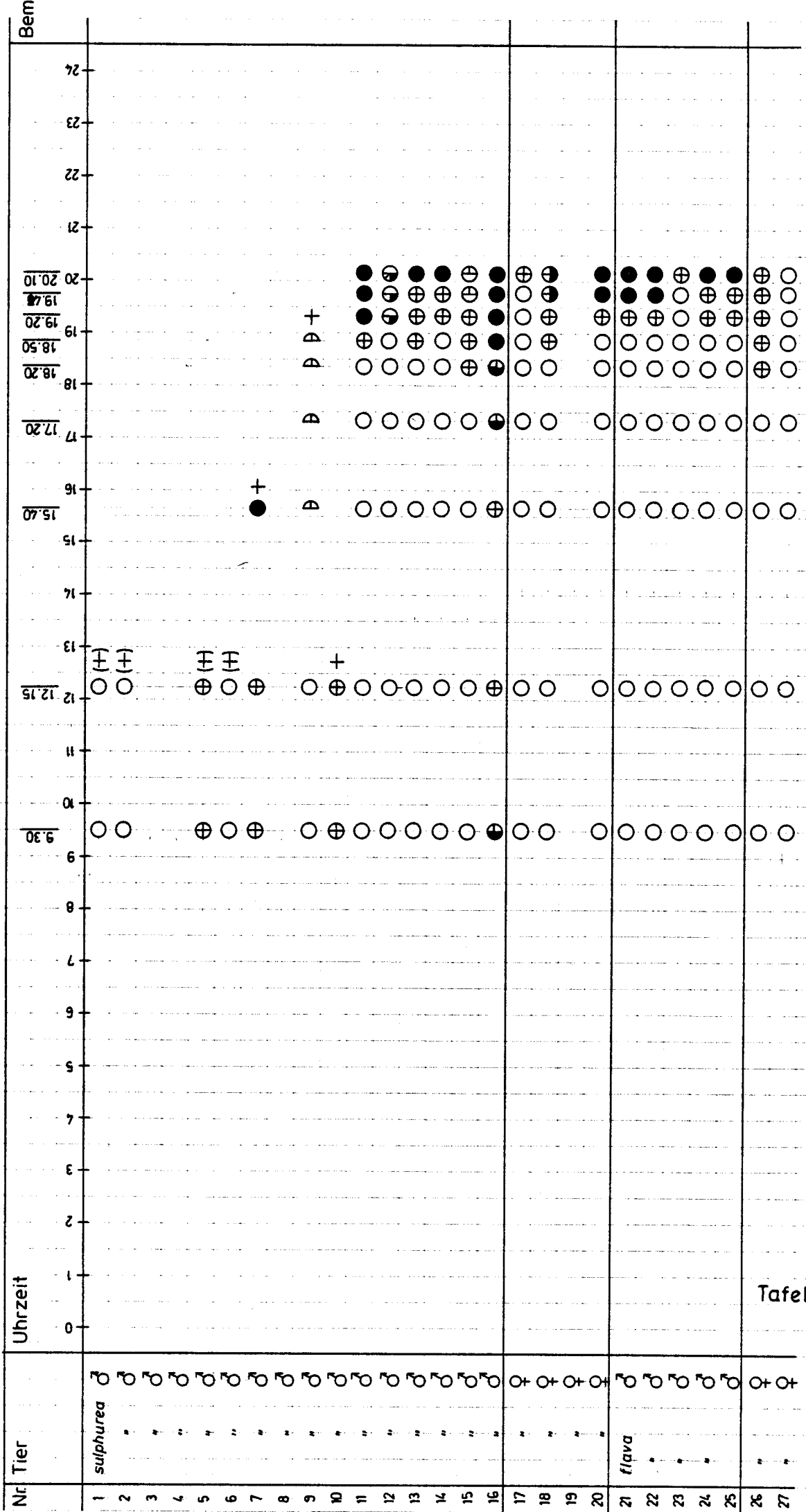
4. Beobachtungsserie (10.8. - 14.8.1978)

3. Tag : 12.8.1978



4. Beobachtungsserie (10.8. - 14.8.1978)

4. Tag: 13.8.1978

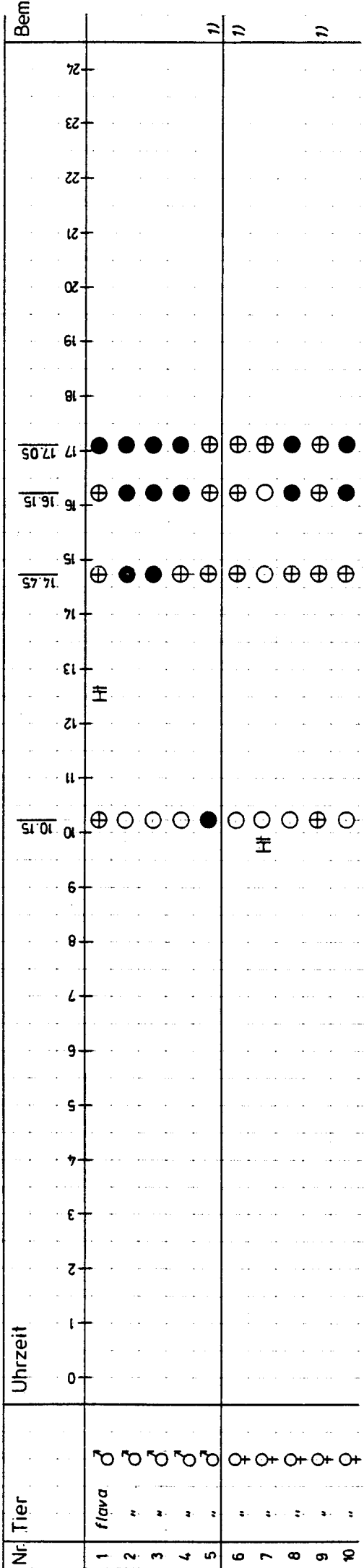


Tafel 17

Bem.

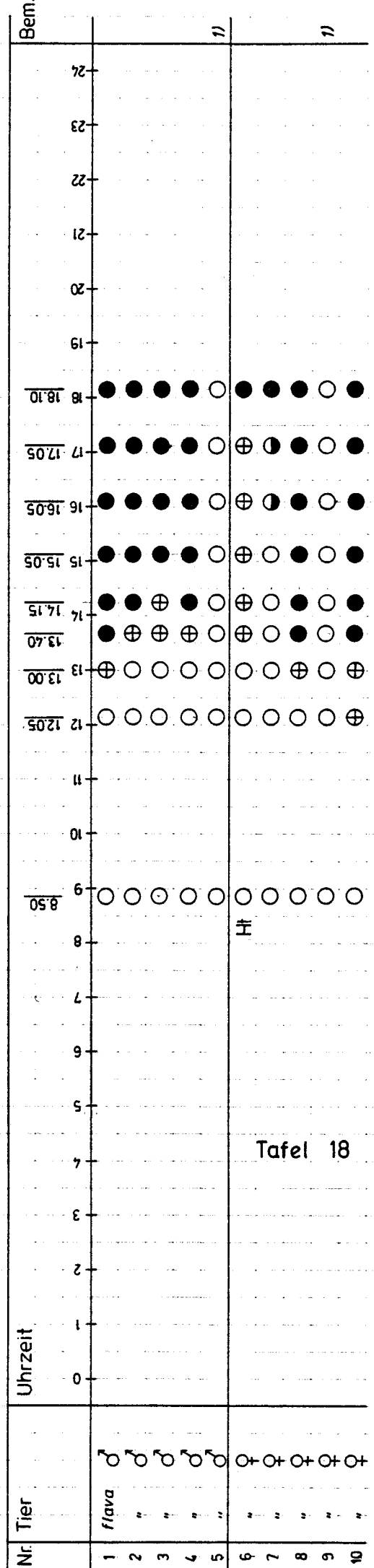
5. Beobachtungsserie (29.9. - 2.10.1978)

1. Tag: 29.9.1978



5. Beobachtungsserie (29.9. - 2.10.1978)

2. Tag: 30.9.1978



Tafel 18

1) noch Subimago

5. Beobachtungsserie ( 29.9. - 2.10.1978 )

3. Tag : 1.10.1978

Nr.	Tier	Uhrzeit	Bem.	
1	flava ♂	9.10	○	○
2	" ♂	10.15	○	○
3	" ♂	11.15	○	○
4	" ♂	12.15	○	○
5	" ♂	13.15	○	○
6	" ♂	13.45	⊕	⊕
7	" ♂	14.30	⊕	⊕
8	" ♂	15.35	⊕	⊕
9	" ♂	16.40	⊕	⊕
10	" ♂	17.40	⊕	⊕
		18.40	●	●

5. Beobachtungsserie ( 29.9. - 2.10.1978 )

4. Tag : 2.10.1978

Nr.	Tier	Uhrzeit	Bem.	
1	flava ♂	9.05	○	○
2	" ♂	11.15	○	○
3	" ♂	12.20	○	○
4	" ♂	13.10	○	○
5	" ♂	13.45	⊕	⊕
6	" ♂	14.05	⊕	⊕
7	" ♂	14.60	⊕	⊕
8	" ♂	15.30	⊕	⊕
9	" ♂	16.10	⊕	⊕
10	" ♂	16.30	⊕	⊕
		17.00	●	●
		17.35	●	●

Tafel 19

1) noch Subimago



## Erläuterung der Symbole

□	Beobachtung unsicher
Ht	Häutung
+	gestorben
(+)	getötet
-	nicht beobachtet

○	beide Augen in allen Teilen hell (H)
⊕	" " " " " " (M)
●	" " " " " " (D)

⊕	Augen oben : H, unten : M
⊖	" " : H, " " : D
⊕	" " : D, " " : M
⊖	" " : M, " " : D

⊕	linkes Auge : M, rechtes Auge : H
⊖	" " : D, " " : H
⊖	" " : H, " " : D
⊕	" " : M, " " : D
⊖	" " : D, " " : M

⊕	rechtes Auge und linkes Auge oben : M, Auge links unten : H
⊕	linkes " " rechtes " " : M, " rechts " : H
⊖	linkes Auge oben : H, unten : D, rechtes Auge : H
⊖	linkes Auge : H, rechtes Auge oben : M, unten : D
⊖	" " : D, " " " " : M, unten : H
⊖	" " : D, " " " " : H, unten : D
⊖	" " : D, " " " " : D, unten : H
⊖	linkes Auge oben : D, unten : H, rechtes Auge : D

D	nur rechtes Auge sichtbar : H
G	nur linkes " " : H
⊖	nur rechtes " " : M
⊖	nur linkes " " : M
⊖	nur rechtes " " : D
⊖	nur linkes " " : D
⊖	nur rechtes Auge sichtbar, oben : H, unten : D

Hiermit erkläre ich, daß ich meine Diplomarbeit  
ohne fremde Hilfe und nur mit den angegebenen  
Hilfsmitteln erarbeitet habe.

Kiel, den 24. 1. 1979

*Christian Fiehr*