

SONDERDRUCK

J. Illies: Ephemeroptera (Eintagsfliegen)

Handb. Zool. 93
Ante 1.

HANDBUCH DER ZOOLOGIE

EINE NATURGESCHICHTE DER STÄMME DES TIERREICHES

GEGRÜNDET VON WILLY KÜKENTHAL

HERAUSGEGEBEN VON

J. G. HELMCKE
BERLIN

D. STARCK
FRANKFURT/M.

H. WERMUTH
LUDWIGSBURG

PRIVATE LIBRARY
OF WILLIAM L. PETERS

IV. Band: Arthropoda — 2. Hälfte: Insecta

Zweite Auflage

Hauptredakteur: M. BEIER, Wien

2. Teil: Spezielles

5. J. Illies: Ephemeroptera (Eintagsfliegen)



WALTER DE GRUYTER & CO.

VORMALS G. J. GÖSCHEN'SCHE VERLAGSHANDLUNG · J. GÜTTENTAG-VERLAGS-
BUCHHANDLUNG · GEORG REIMER · KARL J. TRÜBNER · VEIT & COMP.

BERLIN 1968

Handb. Zool.	Berlin	4 (2) 2/5	Seite 1—63	November 1968	Lieferung 7
--------------	--------	-----------	------------	---------------	-------------

HANDBUCH DER ZOOLOGIE

EINE NATURGESCHICHTE DER STÄMME DES TIERREICHES

GEGRÜNDET VON WILLY KÜKENTHAL

HERAUSGEGEBEN VON

J.-G. HELMCKE
BERLIN

D. STARCK
FRANKFURT/M.

H. WERMUTH
LUDWIGSBURG

IV. Band: Arthropoda — 2. Hälfte: Insecta

Zweite Auflage

Hauptredakteur: M. BEIER, Wien

2. Teil: Spezielles

5. Ephemeroptera (Eintagsfliegen)

JOACHIM ILLIES, Schlitz

Inhaltsübersicht

Erforschungsgeschichte	1	Abgeplattete Larven	22
Kennzeichnung	3	Schwimmende Larven	24
Paläontologie	4	Kletternde Larven	25
Systematik	7	Ökonomie	26
Heptagenioidea	9	Morphologie und Anatomie	27
Siphonuridae	9	Kopf	27
Siphlaenigmatidae	9	Thorax	29
Baetidae	9	Abdomen	32
Oligoneuriidae	10	Verdauungssystem	34
Heptageniidae	10	Blutkreislauf	34
Ametropodidae	11	Exkretion	35
Leptophlebioidea	11	Atmungsorgane	35
Leptophlebiidae	11	Nervensystem	37
Ephemerellidae	11	Sinnesorgane	38
Tricorythidae	11	Geschlechtsorgane	39
Ephemeroidea	12	Physiologie	40
Behningiidae	12	Atmung	40
Potamanthidae	12	Ernährung	41
Euthyphlociidae	12	Cytologie	42
Ephemeridae	12	Fortpflanzung	42
Polymitarcidae	13	Schwarmflug	42
Palingeniidae	14	Paarung	43
Caenoidea	14	Parthenogenese	44
Neophemeridae	14	Eiablage	44
Caenidae	14	Entwicklung	46
Prosopistomatoidea	15	Eier	46
Baetiscidae	15	Embryonalentwicklung	47
Prosopistomatidae	15	Diapause	49
Verbreitung	15	Larvalentwicklung	50
Ökologie	19	Subimago	53
Lebensraum	19	Flugperiodik	54
Lebensform-Typen	20	Verzeichnis der wissenschaftlichen Namen	56
Grabende Larven	20	Literaturverzeichnis	59

Anschrift des Verfassers:

Professor Dr. Joachim Illies, Limnologische Flußstation des Max-Planck-Instituts für Limnologie, 6407 Schlitz

Handb. Zool.

Berlin

4 (2) 2/5

Seite 1—63

November 1968

Lieferung 7

IV. Überordnung Ephemeroidea und 5. Ordnung Ephemeroptera (Eintagsfliegen)

Von Joachim Illies, Schlitz

Erforschungsgeschichte

Die erste Erwähnung von Eintagsfliegen in der wissenschaftlichen Literatur, zugleich die Erklärung ihres Namens, findet sich bei ARISTOTELES (384 bis 322 v. Chr.) in seiner *Historia Animalium*, Kapitel 5;19:

Im Flusse Hypanis am Kimmerischen Bosphorus (heute: Kuban) wird um die Sommersonnenwende von der Strömung eine Art von Bälgen herabgeführt, etwas größer als Weinbeeren, aus welchen, wenn sie zerreißen, ein geflügeltes Tier mit vier Füßen (sic!) herauskommt: dasselbe lebt und fliegt bis zur Abenddämmerung umher, mit dem Neigen der Sonne aber wird es schwach, und mit Sonnenuntergang stirbt es, so daß es nur einen Tag gelebt hat, weshalb es auch Ephemeron (Eintagstier) heißt.

Trotz der eigenartigen, in ARISTOTELES' Schriften mehrfach wiederholten Behauptung, daß es sich um vierfüßige Tiere handelt (vergleiche dazu auch die Bibel, 3. Moses 11:20, die ebenfalls von vierfüßigen Insekten spricht!), läßt sich mit einiger Mühe ein Vertreter der Ordnung Ephemeroptera in dem beschriebenen Tier erkennen: die „Bälge“ dürften die im Wasser treibenden Exuvien der letzten Larvenhäutung sein. In den folgenden fast 2000 Jahren abendländischer Geschichte ist keine weitere Darstellung der Eintagsfliegen bekannt; erst bei A. CLUTIUS (1634) „de Hemerobio sive Ephemero Insecto“ finden wir eine neuerliche Schilderung und zugleich die erste Abbildung (Fig. 1), in der sich *Palingenia longicauda*, die auffallende Massenform in den Strömen und größeren Flüssen jener Zeit, erkennen läßt. Die Larven und der „Balg“ (Exuvie) sind stark verzeichnet und ohne genaue Beobachtung, doch ist die Imago recht gut dargestellt.

Die eigentliche wissenschaftliche Behandlung der Eintagsfliegen beginnt erst mit SWAMMERDAM, der 1675

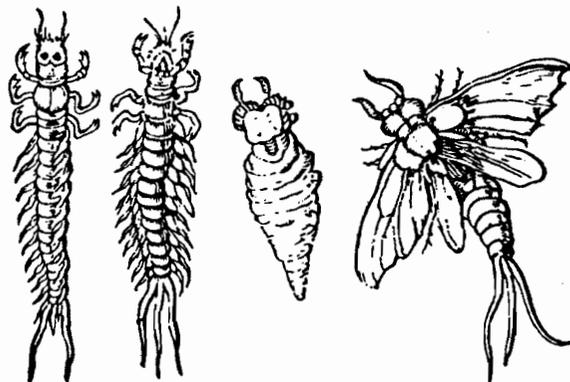


Fig. 1. Eintagsfliegen nach A. CLUTIUS 1634. Larve (dorsal, ventral), „Puppe“ (Exuvie) und Imago von *Palingenia longicauda*.

die „Ephemerae vita“ publiziert, in der äußere und innere Anatomie, Larve, Schlüpfvorgang und Imago des „Hafts oder Uferaa“ (*Palingenia longicauda*) exakt und detailliert dargestellt (Fig. 2) und dem Stil der Zeit folgend in Vergleich zum Menschenleben gesetzt werden. Wenige Autoren folgen im 18. Jahrhundert seinem Beispiel mit theologischen Betrachtungen und erneutem Beobachten und Abbilden der Verwandlung, des Massenschlüpfens und kurzen Imagallebens der größeren Species (BAIER 1718, ROESEL 1749, SCHAEFFER 1757). Morphologische Details und biologische Beobachtungen geben REAUMUR 1738 und DE GEER 1771 in ihren „Mémoires“. In LINNAEUS' *Systema Naturae* (Editio 10, 1758) nimmt die Gruppe den Rang der Gattung *Ephemera* in der Ordnung Neuroptera ein und umfaßt sechs Arten.

Das neunzehnte Jahrhundert bringt ein erhebliches Anwachsen der systematischen und anatomischen



Fig. 2. Anatomie der Larve von *Palingenia longicauda* nach SWAMMERDAM, etwa 1660. (Aus Biblia Naturae, nach SWAMMERDAMS Tode herausgegeben 1737)

Kenntnisse, was sich in der zunehmenden klassifikatorischen Gliederung der Gruppe niederschlägt. In schneller Folge werden neue Gattungen erkannt: *Cloeon* und *Baetis* (LEACH 1815), *Brachycercus* (CURTIS 1834), *Caenis* (STEPHENS 1835), *Palingenia* (BURMEISTER 1838), *Leptophlebia* (WESTWOOD 1840), *Potamanthus* und *Oligoneuria* (PICTET 1841). Nach der Behandlung als Kapitel in allgemeineren Handbüchern der Zeit (STEPHENS 1835, BURMEISTER 1838, RAMBUR 1842) erhalten die Ephemeropteren bei PICTET (1843–45) erstmalig eine umfassende monographische Darstellung, zugleich mit ausgezeichneten, kolorierten Abbildungen. Dieses Buch von 300 Seiten und 47 Tafeln stellt das klassische Werk der frühen Ephemeropterologie dar, dem für einige Jahrzehnte lediglich vereinzelte Neubeschreibungen anderer Autoren folgen, bis dann 1883–1888 in E. A. EATONS „Revisional Monograph“ das Werk erscheint, das den Grundstein zur modernen Ephemeropteren-Systematik legt und in seiner ausführlichen Darstellung der Welt-

fauna bis zum heutigen Tage das umfangreichste Buch über diese Gruppe geblieben ist. Auf 350 Folio-Seiten und 65 Tafeln sind 270 Arten in 55 Gattungen behandelt. Im Bereich der vergleichenden Anatomie bringt C. G. CARUS mit der „Entdeckung eines einfachen, vom Herzen aus beschleunigten Blutkreislaufes in den Larven netzflüglicher Insekten“ (1827) die Ephemeropteren erstmals ins Zentrum wissenschaftlichen Interesses. Darm und Gonaden, die schon SWAMMERDAM beschrieben hatte, werden von DUFOUR (1834), das Tracheensystem von PALMÉN (1877) und die Embryonalentwicklung von HEYMONS (1896) behandelt.

Das zwanzigste Jahrhundert zeigt eine deutliche Steigerung des Interesses an Ephemeropteren, das sich in bisher ungefähr 1000 Fachveröffentlichungen niederschlägt und die Zahl der bekannten Formen erheblich anwachsen läßt: aus 55 Gattungen, die EATON 1888 kannte, sind 1920 bereits 87 Gattungen (ULMER 1920), zwölf Jahre später 145 Gattungen (ULMER 1932) und gegenwärtig 200 Gattungen (bis zum Jahre 1967) geworden, die etwa 2000 Arten umschließen. Eine geplante Zusammenfassung des Formenbestandes durch ULMER für „Das Tierreich“, von der das Manuskript nach dem ersten Weltkrieg fast fertig vorlag, konnte wegen der Zeitumstände nicht erscheinen. Nahezu 1500 Seiten und 850 Abbildungen sind im Museum Hamburg deponiert. Doch gab ULMER (1920) eine kurze Zusammenfassung – mit Nachtrag 1932 – und damit die letzte Gesamtdarstellung der Weltfauna bis zur Art. In Nord-Amerika erschien 1935 das umfangreiche Buch von NEEDHAM, TRAVER & HSU über „The Biology of Mayflies“, das auch den gesamten nordamerikanischen Artenbestand abhandelt. Für einzelne Länder entstehen zusammenfassende Bearbeitungen: Skandinavien (BENGTSSON 1909 ff.), Kanada (MCDUNNOUGH 1923 ff.), Frankreich und Belgien (LESTAGE 1917 ff.), Neotropis (NEEDHAM & MURPHY 1924), Deutschland (SCHOENEMUND 1930), Neuseeland (PHILLIPS 1930), Japan (IMANISHI 1931 ff.), North-Carolina (TRAVER 1932), Süd-Afrika (BARNARD 1932), Polen (MIKULSKI 1936), Norwegen (BREKKE 1938), China (ULMER 1935–36), Sunda-Archipel (ULMER 1939), Florida (BERNER 1950), nördliches Rußland (TISHERNOVA 1941), Australien (HARKER 1950, 1954), Illinois (BURKS 1953), England (KIMMINS 1954), Nord-Amerika (EDMUNDS & ALLEN 1957), Rumänien (Bo-

GOESCU 1958), Ungarn (UJHELYI 1959), Italien (GRANDI 1960), Mazedonien (IKOMONOV 1960) und andere, zuletzt: ganz Europa (ILLIES 1967). Die Systematik der gesamten Ordnung wird von EDMUNDS & TRAVER (1954) revidiert, ebenso (in einzelnen Punkten abweichend) von DEMOULIN (1958).

Gleichzeitig bringt die limnologische Erforschung der Fließgewässer einen weiteren Impuls zum Studium der Ephemeropteren, da sie im Larvenstadium einen wesentlichen Bestandteil der Bodentierwelt der Flüsse und Bäche ausmachen. Über Ökologie, Verbreitung und Wachstum der Arten wird daher ausführlich berichtet aus den Adirondack-Bächen bei New York (NEEDHAM & BETTEN 1901), aus Sauerland-Bächen (THIENEMANN 1912), aus dem Chicago-River (SHELFORD 1918), der Wolga (BEHNING 1928), aus Fließgewässern der Vogesen (HUBAULT 1927), Japans (UENO 1935), der Schweiz (GEIJSKES 1935), der Tschechoslowakei (BALTHASAR 1936), Dänemarks (BERG 1948), Englands (MACAN 1940 ff.), des deutschen Mittelgebirges (ILLIES 1952), des Wienerwaldes (PLESKOT 1953) und der Eifel (MÜLLER-LIEBENAU 1960). In Colorado-Bächen stellen DODDS & HISAW (1925)

an Ephemeropteren die Höhenzonierung der Gebirgsbach-Tierwelt fest, in kanadischen Flüssen IDE (1935) die Einwirkung der Temperatur auf die Verbreitung der Eintagsfliegen-Fauna. Von besonderer Bedeutung sind außerdem die paläontologischen Arbeiten von DEMOULIN (1953 ff.) und die entwicklungs-physiologischen von DEGRANGE (1960 ff.) sowie die Studien von EDMUNDS (und Schüler), der in Salt Lake City (Utah) ein Forschungszentrum für Ephemeropterologie eingerichtet hat und von dort aus auch die Zeitschrift „EATONIA“ herausgibt, die speziell den Ephemeropteren gewidmet ist, und bisher in 8 Heften (1954 bis 1967) erschien. Internationale Symposien – das erste in Wien 1960, das zweite in London 1964 – vertiefen gegenwärtig den wissenschaftlichen Kontakt zwischen den zahlreichen Ephemeropterologen in aller Welt, so daß man damit rechnen darf, daß die Sichtung und erste Erfassung des gesamten Formenbestandes der Ordnung in absehbarer Zeit abgeschlossen sein wird. Damit ist der Weg frei für die ökologischen und physiologischen Untersuchungen, deren die Ephemeropterenkunde dringend bedarf, um den Anschluß an die moderne Zoologie zu wahren.

Kennzeichnung

Name. Die Eintagsfliegen wurden von LINNE (1758) als Gattung der alten Sammelordnung Neuroptera betrachtet, von CUVIER (1805) als Agnathes, von LATREILLE (1810) als Ephemerinae im Rang angehoben und fortan unter wechselnden Namen (Anisoptera oder Ephemeridae STEPHENS 1835, Ephemeridae BILLBERG 1820) als Familie geführt, die man nach Aufteilung der alten Neuroptera zur Ordnung Pseudo-Neuroptera (GERSTÄCKER 1856) stellte. Als eigene Ordnung treten sie als Plectoptera (PACKARD 1886) und wenig später mit dem Namen Ephemeroptera (HAECKEL 1896) auf.¹⁾ Spätere Bearbeiter erkennen der Gruppe den Rang einer Überordnung Ephemeroidea (HANDLIRSCH 1908) zu, und schließlich werden sie als Archipterygota (BÖRNER 1909) allen übrigen

geflügelten Insekten (Metapterygota) gegenübergestellt, so daß sie den Rang einer eigenen Unterklasse einnehmen.

Definition. Zarte Imagines mit glattem, unbehaartem Körper. Kopf klein und recht unbeweglich. Fühler sehr kurz, aus zwei Grundgliedern und einer ungegliederten Borste bestehend. Mundteile funktionslos und weitgehend verkümmert. Große Facettenaugen, 3 Ocellen, beim Männchen in manchen Gruppen ein zusätzliches Komplexaugen-Paar. Thorakalregion mit stark entwickeltem Mesothorax; Beine zart, die einzelnen Paare von unterschiedlicher Länge, das vordere, besonders beim Männchen, deutlich am längsten. Tarsen 3- bis 5gliedrig, letztes Glied trägt ein Paar meist ungleicher Krallen. Flügel glatt, häutig; das hintere Paar stets beträchtlich kleiner als das vordere, zuweilen verkümmert oder ganz fehlend. In Ruhelage werden die Flügel senkrecht aufgerichtet und mit der Oberseite aneinandergelegt (Fig. 3). Flügeladerung reichlich entwickelt, mit zahlreichen Längs- und Quer-

¹⁾ Zoologische Ordnungsamen unterliegen nicht den Nomenklatur-Gesetzen, es besteht daher keine Notwendigkeit, aus Prioritätsgründen den gut eingebürgerten Namen Ephemeroptera durch den weit weniger gebräuchlichen Ausdruck Plectoptera zu ersetzen, zumal dies allzuleicht zu Verwechslungen mit der Ordnung Plectoptera führt.

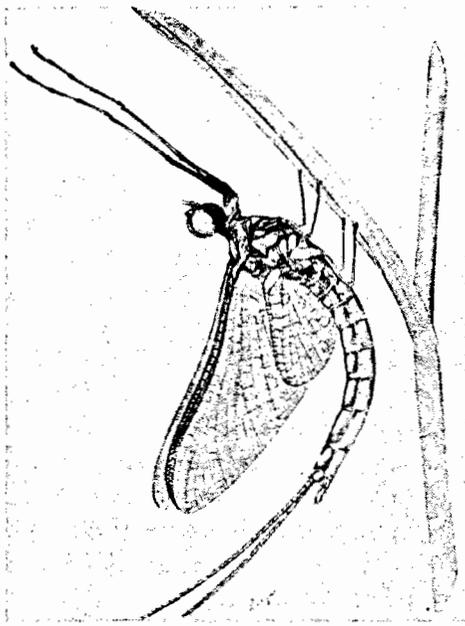


Fig. 3. *Hexagenia munda*. Imago, Familie Ephemeridae. [14]

adern, selten ist die Nervatur reduziert. Zwischen den Längsadern am Flügelrand meist kurze Interkalar-Adern. Abdomen langgestreckt, aus 10 Segmenten bestehend und in drei gegliederte, lange Körperanhänge endend: die Cerci und das – manchmal reduzierte – Filum terminalis. Paarige Geschlechtsausführgänge, beim Weibchen in der Intersegmentalhaut hinter Sternit VII gelegen, beim Männchen als paariger oder zweizipfliger Penis hinter dem Sternit IX. Gegliederte Gonopoden am Segment IX der Männchen fungieren als Kopulationszangen. Lebensdauer der Imagines sehr kurz, nur einige Stunden oder Tage, ohne Nahrungsaufnahme.

Larven aquatisch, meist in Fließgewässern lebend, im allgemeinen Körperbau den Imagines ähnlich, jedoch

meist deutlich gedrungener sowie mit speziellen Anpassungen an die Lebensweise. Beißende Mundteile, manchmal zu schabender oder bürstender Funktion spezialisiert. Geschlossenes Tracheensystem, das am Abdomen in bis zu 7 Paaren von metameren Kiemenblättern unterschiedlicher Form endet. Nur eine Krallen ausgebildet. Lebensdauer der Larven meist einjährig, Ernährung überwiegend vegetarisch.

Die reifen Larven (Nymphen) häuten sich zur Subimago, einem flugfähigen, meist jedoch noch nicht kopulationsfähigen Stadium, das durch milchig getrübe Flügel mit behaartem Rand und durch noch nicht voll gestreckte Körperanhänge ausgezeichnet ist. Nach kurzem Flug und Ruhepause von wenigen Stunden häutet sich die Subimago zur geschlechtsreifen Imago.

Eintagsfliegen sind im allgemeinen unscheinbare und wenig beachtete Bewohner der Fließgewässer, die jedoch im Larvenstadium als Fisch-Nährtiere eine gewisse Rolle spielen. Die Imagines können, vor allem in größeren Flüssen, gelegentlich durch Massenschwärmen (Fig. 43) auffallen, und dadurch sogar eine ökonomische Bedeutung erlangen.

Zum Abschluß dieser kurzen Kennzeichnung sei auf einige für die phylogenetische Deutung besonders wichtige Charakteristika der Ordnung nochmals hingewiesen; Details sind im speziellen Kapitel ersichtlich.

Plesiomorphe Merkmale: Flügeltracheen mit einfacher Wurzel (im Gegensatz zu allen übrigen Pterygota), flugfähiges Subimagonalstadium, zahlreiche Häutungsstadien bei den Larven, paarige Geschlechtsausführgänge, lange Cerci und Terminalfila, aquatische Larven mit metameren Tracheenkiemen.

Apomorphe Merkmale: Reduzierte Hinterflügel, reduzierte Mundteile der Imagines, ungliederte, borstenförmige Antennengeißel, Turbanaugen der Männchen, Funktionswandel des Mitteldarms der Imagines zum aerostatischen Organ, PALMÉNSches Organ im Tracheensystem der Kopfkapsel, Interkalaradern in den Flügeln.

Paläontologie

Innerhalb der Pterygota sind die Vorfahren der Ephemeropteren zweifellos in der archaischen Gruppe zu suchen, die MARTYNOV als Palaeoptera den Neoptera gegenüberstellte. Neuere Systeme [90] bezweifeln die monophyletische Herkunft dieser Gruppe und halten Konvergenzen im Flügelgeäder für wahrscheinlich, doch bleibt davon die Tatsache unberührt, daß

der paläozoische Typ der großen, homonom geflügelten Pterygota, deren Flügel mit reichlicher Queraderung versehen waren und die wahrscheinlich als Larven aquatisch und als Imagines räuberisch lebten, im Karbon durch die vier Gruppen der Palaeodictyoptera, Megasecoptera, Meganisoptera und Archiptera vertreten war. Die beiden erstgenannten Gruppen

starben bereits im Perm wieder aus, während in den beiden übrigen die Vorfahren der heutigen Odonata und Ephemeroptera zu suchen sind.

Die Gruppe der Ardiptera ist durch Interkalaradern am Flügelrand und drei lange, reichgegliederte Schwanzfäden (Cerci und Terminalfilum) ausgezeichnet und besteht [39] aus zwei nächstverwandten Schwestergruppen, die sich in ihrer Flügeladerung wie folgt unterscheiden:

Vorderflügel ohne Humeralast, MA auch an der Basis unabhängig von RS; MP und CuA an der Basis verschmolzen: Archodonata

Vorderflügel mit Humeralast, MA an der Basis mit RS verschmolzen; MP und CuA an der Basis unabhängig: Ephemeroptera.

Die Ordnung der Archodonata, die trotz ihres Namens nichts mit der Vorfahrenreihe der Odonata zu tun hat, ist offenbar bereits im Perm wieder ausgestorben, da keine späteren Belege bekannt geworden sind. Die Ephemeroptera dagegen sind in den meisten geologischen Schichten überliefert, so daß sich ihre Geschichte vom Paläozoikum bis zur Gegenwart verfolgen läßt.

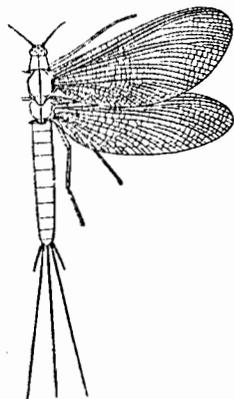


Fig. 4. *Triplosoba pulchella*, mittleres Oberkarbon (Stephanien von Commentry, Frankreich). Rekonstruktion einer Imago. Flügelspannweite des Originals etwa 50 mm (Vorderflügel) und 46 mm (Hinterflügel). [42]

Ihr erster bekannter Vertreter ist *Triplosoba pulchella* aus dem Stephanien von Commentry (mittleres Ober-Karbon). Diese Art, der einzige bekannte Vertreter der Familie Triplosobidae, bildet eine eigene Unterordnung Protephemeroptera (= Protephemeroidea), der die gesamten übrigen permischen bis rezenten Ephemeroptera als nächstverwandte Schwestergruppe gegenüberstehen. Sie trägt einige deutlich plesiomorphe Züge, das heißt, sie ähnelt der gemeinsamen Stammform beider Unterordnungen und kann daher als Abbild der Ur-Ephemeroptere gelten. Beide Flügelpaare sind fast gleichgroß, die Gonopoden des Männchen sind machiliden-artig und die Fühler vermutlich vielgliedrig (Fig. 4).

Im Perm sind Ephemeroptera von Nord-Amerika, Rußland und Europa nachgewiesen, und zwar hauptsächlich in der Überfamilie Protereismatoidea [46]. Vor allem die Gattung *Protereisma* ist mehrfach aus Nord-Amerika (Kansas) belegt, neuerdings [81] auch aus dem niederrheinischen Zechstein (Fig. 5). Die Rekonstruktion dieser Gattung zeigt eine bis auf die gleichgroßen Flügelpaare typische Ephemeroptere.



Fig. 5. *Protereisma rossenayensis*, niederrheinischer Zechstein, Kupferschiefer aus der Schachtanlage Rossenay (Perm, Zechstein 1). Flügelspannweite etwa 65 mm. [81]

Einen besonderen Glückfalls stellt es dar, daß aus dem oberen Perm von Rußland in *Phthartus rossicus* das Fossil einer paläozoischen Ephemeropterenlarve vorliegt, die zweifellos in den Formenkreis der Protereismatoidea zu stellen ist. Die Rekonstruktion dieser Larve (Fig. 6) zeigt einige weitere plesiomorphe Züge der Gruppe: metamere Kiemenpaare bis zum 9. Abdominalsegment – alle rezenten Ephemeropterenlarven

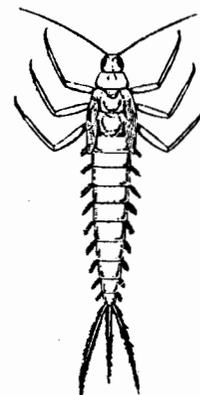


Fig. 6. *Phthartus rossicus*, oberes Perm von Rußland. Rekonstruktion von HANDLIRSCH. Originallänge – ohne Cerci und Antennen – etwa 22 mm. [186]

besitzen höchsten 7 Kiemenpaare -, homonom gegliederte Antennen. Ebenfalls im oberen Perm (Iva Gora, Zentral-Asien) tritt *Palingeniopsis* auf, eine apomorphe Form mit spezialisiertem Flügelgeäder, in dem die Queraderung weitgehend reduziert ist; die bogenförmig verlaufende Ader CuA stellt eine Apomorphie dar, die bei der primitiven Familie der Palingeniidae auch rezent nachweisbar ist.

Man [46] faßt daher die permischen Palingeniopsidae mit den rezenten Palingeniidae und Behningiidae zur Superfamilie Palingenioidea zusammen. Die [169] für alle genannten permischen Ephemeropteren eingeführte Unterordnung Permoplectoptera, denen alle jüngeren Formen als Euplectoptera gegenübergestellt wurden, bildet eine polyphyletische Gruppe und läßt sich daher nicht halten.

Im Mesozoikum liegt aus der Trias nur ein Beleg vor, der uns die Existenz der Ordnung in dieser Periode überliefert: *Mesoplectopteron longipes*, eine Larve aus dem Buntsandstein der Vogesen. Acht Paare lateraler Kiemen und fast homonome Flügel-scheiden sind plesiomorphe Merkmale, doch wird [41] die Gattung aufgrund von Synapomorphien auch der rezenten Familie Ametropodidae zugeordnet.

Im Jura treffen wir auf ein ziemlich reiches fossiles Ephemeropteren-Material, vor allem im Solnhofener Schiefer. Die bekannt gewordenen Stücke gehören zu zwei Familien, von denen die Mesephemeridae näher mit den permischen Palingeniopsiden verwandt sind und den plesiomorphen Typ mit homonomen Flügelpaaren repräsentieren. Dagegen zeigen die Paedephemeridae zum erstenmal deutlich verkürzte Hinterflügel und sind damit in einem entscheidenden Merkmal synapomorph mit allen jüngeren Ephemeropteren. Leider sind von zwei Gattungen (*Paedephemera* und *Hexagenites*) fast nur die Flügel bekannt, von Körper und Beinen fehlen alle näheren Kenntnisse. Das gleiche gilt für die „mongolische Riesen-Eintagsfliege“ *Ephemeropsis* [29], eine Form mit Flügelspannweite bis zu 75 Millimetern. Larven sind aus dem Plattenschiefer nicht überliefert, doch liegen sie in größerer Zahl aus dem Dogger Sibiriens vor: die als *Mesoneta* beschriebenen Formen werden [46] ebenso wie *Turfanerella* aus dem Jura von Sinkiang, zur rezenten Familie Ephemerellidae gestellt. Aus dem Jura Transbaikaliens stammt die Gattung *Stackelbergisca* (Siphonuridae).

Dagegen ist die einzige bisher bekannt gewordene Ephemeroptere aus der Kreide, ein *Ephemeropsis* aus Sibirischen Fundstätten, durch zahlreiche Bruch-

stücke belegt, so daß [43] eine detaillierte Rekonstruktion möglich war (Fig. 7). Wir sehen eine typische

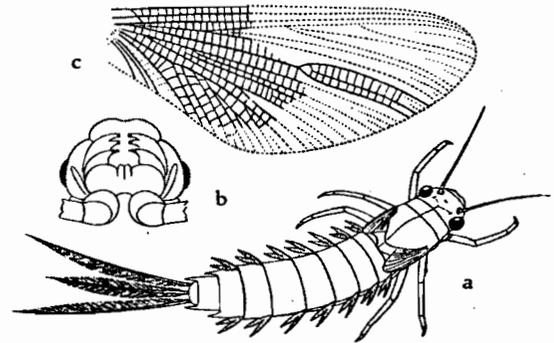


Fig. 7. *Ephemeropsis trisetalis* aus der sibirischen Kreide, Rekonstruktion (Flügelspannweite 75 bis 80 mm!). a) Habitusbild der Larve; b) Kopf der Larve von unten; c) Vorderflügel (Rekonstruktion). [43]

Eintagsfliegen-Larve vom Siphonuriden-Typ, die man in die Vorfahrenreihe der rezenten Heptagenioidea-Siphonuroidea einordnen darf.

Aus dem Känozoikum liegen von alttertiären Braunkohlen des Geiseltales Fragmente vor, die mit Vorbehalt zu den Ephemeropteren gestellt werden können. Ihre Aussagekraft ist jedoch so gering, daß keine sicheren Schlüsse auf Familienzugehörigkeit möglich sind. Zu welcher geradezu grotesken Fehldeutung das als *Parabaetis eocaenicus* beschriebene Flügelfragment führte, zeigt Figur 8. Nicht besser erging es einem

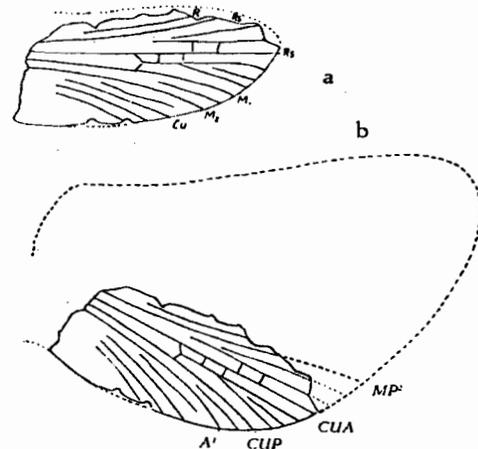


Fig. 8. „*Parabaetis eocaenicus*“ ein Flügelfragment von 6 mm Länge aus der alttertiären Braunkohle des Geiseltales. a) ursprüngliche Deutung als Vorderflügel einer Baetide; b) richtige Deutung als Fragment des Hinterflügels einer Ephemeride (Buchstaben am Flügelrand bezeichnen die jeweiligen Adern) [45]

Flügelrest aus dem oberen Miozen von Californien; er wurde als *Aphelophlebedes stocki* beschrieben und einer eigenen neuen Insektenordnung zugewiesen, den „Aphelophlebia“. Die Nachprüfung [47] ergab, daß es sich um ein Flügelfragment einer Ephemeroptere, vermutlich aus der Familie Siphonuridae handelt. Im Gegensatz zu den unbefriedigenden Überlieferungen aus den tertiären Braunkohlen und Schiefen steht die großartige Erhaltung der im Bernstein eingeschlossenen oligocaenen Insekten. Die Fauna des Bernsteinwaldes, die bisher bekannt geworden ist, enthält eine ganze Anzahl von Ephemeropteren. Leider ist dieses Material nur in geringem Umfang studiert worden: zwischen der ersten großen Bearbeitung der Königsberger Bernsteinsammlung [82] und der des Kopenhagener Museums [48] klafft eine Lücke von 110 Jahren! Soviel sich bisher überblicken läßt, zeigen die Bernstein-Ephemeropteren Zugehörigkeit zu rezenten Familien, stellen aber vermutlich eigene Gattungen dar. Die untersuchten Stücke gehören teils [82] zu den Polymitarciidae, Isonychiidae und Leptophlebiidae, teils [48] zu den Ametropodidae, Leptophlebiidae und Heptageniidae. Zu letzterer ist ebenfalls *Electrogenia* zu stellen, von der genaue Einzelheiten bekannt sind (Fig. 9). Durch einen glücklichen Zufall ist schließlich von dieser Familie sogar eine fast vollständige Larve (Fig. 10) erhalten, die sich kaum von Larven der rezenten Gattung *Heptagenia* unterscheidet. Neuestens (DEMOULIN 1968) sind auch Vertreter der Ephemeridae, Siphonuridae und Ephemerellidae im Bernstein nachgewiesen worden, aber noch keine Baetidae, die in der rezenten Fauna besonders häufig sind.

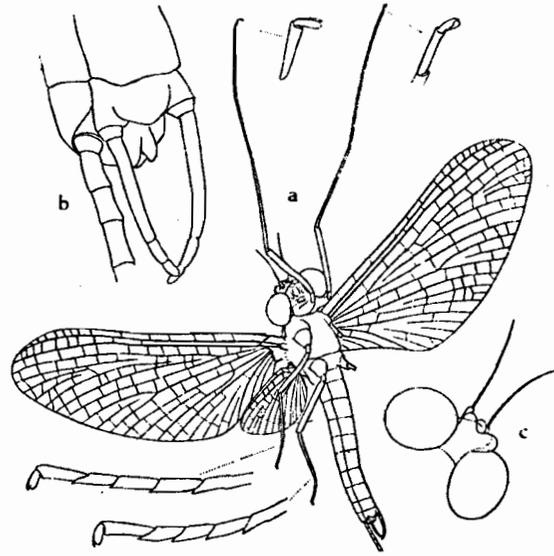


Fig. 9. *Electrogenia dewalschei*, eine Heptageniide aus dem baltischen Bernstein, ♂-Imago (Holotypus). a) Gesamtansicht, ventral, 6-fach vergrößert; b) Hinterleibsspitze; c) Kopf, stärker vergrößert. [44]

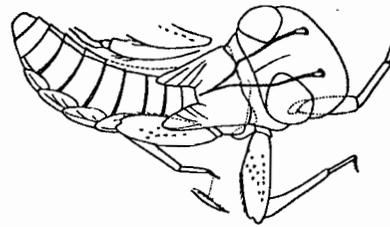


Fig. 10. *Succinogenia larsoni*, eine Heptageniiden-Larve aus dem baltischen Bernstein (Coll. Mus. Kopenhagen). Holotypus, 10-fach vergrößert. [48]

Systematik

Die Klassifikation der Gruppe oberhalb der Gattungen ist im Verlauf der Erforschungsgeschichte einem erheblichen Wandel unterworfen gewesen, und eine völlig einheitliche Auffassung hat sich bis heute nicht durchsetzen können. Innerhalb der Ephemeroptera zeigt die Morphologie der Imagines, speziell das Flügelgädder, eine geringe Weite der Variation, so daß die Definition der Familien schwierig ist. Die Larven dagegen bieten deutliche Familienmerkmale, haben aber durch die Besonderheiten in der Lebensweise eine solch komplizierte und formenreiche Skala von An-

passungen hervorgebracht, daß die Entscheidung über Synapomorphien oder Konvergenzen schwierig wird. Dies gilt ganz besonders für einige sehr alte, divergente Seitenzweige der Evolution – zum Beispiel Baetiscidae, Behningiidae, Neophemeridae –, bei denen infolge von Spezialisationskreuzungen das Urteil über die phylogenetischen Beziehungen außerordentlich erschwert ist.

Es kommt hinzu, daß über die absolute Höhe der hierarchischen Ränge der einzelnen Taxa bis in die neueste Zeit unterschiedliche Auffassungen herrschen, da man einer-

seits die ganze Gruppe der rezenten Ephemeroptera – zuletzt noch bei HANDLIRSCH 1925 – in einer einzigen Familie zusammenfaßt, so daß nur Unterfamilien und Tribus oberhalb der Gattungen anerkannt werden, während man andererseits die Gruppe als Ordnung sieht mit entsprechender Unterteilung in Unterordnungen und Superfamilien.

Eine Dreiteilung des gesamten Formenbestandes enthielt bereits das klassische Werk von EATON (1883 bis 1888), der drei Gruppen und 14 Sektionen unterschied. Mit geringen Änderungen und Erweiterungen, die dem inzwischen gewachsenen Kenntnisstand Rechnung tragen, begegnet uns die gleiche Einteilung noch in der Revision ULMERS (1920), wo sie folgende Form annimmt:

1. Unterordnung: Ephemeroidea
(Familien: Palingeniidae, Polymitarcidae, Ephemeridae, Potamanthidae)
2. Unterordnung: Baetoidea
(Familien: Leptophlebiidae, Ephemerellidae, Caenidae, Baetidae, Oligoneuriidae, Prosopistomatidae)
3. Unterordnung: Heptagenioidea
(Familien: Baetiscidae, Siphonuridae, Ametropodidae, Ecdyonuridae)

Von diesen drei Unterordnungen ist lediglich die erste eine echte monophyletische Gruppe, die durch Synapomorphien charakterisiert wird. Sie tritt daher auch in allen späteren Systemen in ähnlicher Form auf. Dagegen sind die beiden anderen Unterordnungen

ULMERS – oder Gruppen EATONS – polyphyletisch und werden in der Folgezeit aufgelöst.

Einen entscheidenden Fortschritt gegenüber der Konzeption von EATON und ULMER bringt erst SPIETH (1933), der in stärkerem Maße als seine Vorgänger die Larvenmerkmale (Kiemen und Mundteile) und männlichen Genitalien neben der Flügeladerung zur Klassifizierung heranzieht. Als Ergebnis seiner Untersuchung erkennt er die trotz unterschiedlicher Körperform der Larven sehr nahe phylogenetische Beziehung zwischen Baetiden, Siphonuriden und Heptageniiden als Subfamilie Siphonuroidea und die ebenfalls Superfamilien-Rang beanspruchende Sonderstellung der Caenoidea und Baetiscoidea als Prosopistomatoidea. Polyphyletisch ist in seinem System noch die große Gruppe seiner „Ephemeroidea“; hier bringt erst die Revision von EDMUNDS & TRAVERS (1954) mit der Abtrennung der Leptophleboidea eine phylogenetisch befriedigende Situation. Damit ist das Konzept der höheren Klassifikation erreicht, wie es Figur 11 darstellt. Es gibt die derzeit bestmögliche Darstellung unserer Kenntnisse über die phylogenetischen Beziehungen der einzelnen Familien, ist jedoch noch keineswegs gegen jede Kritik gesichert, da die konsequent-phylogenetische Begründung der einzelnen Superfamilien – nach Synapomorphien im Sinne von HENNIG – noch aussteht.

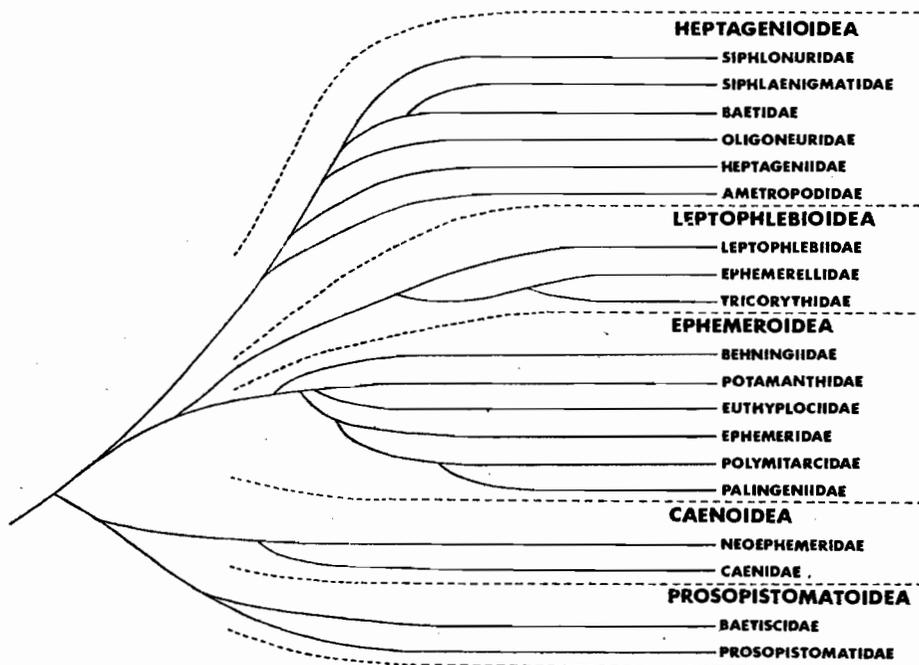


Fig. 11. Phylogenetische Beziehungen der rezenten Familien und Superfamilien; (der Knickwinkel an den Abzweigsstellen deutet den Grad der Apomorphie an). [59]

Der Grad der noch bestehenden Unterschiedlichkeit in der Auffassung und Interpretation der phylogenetischen Beziehungen wird durch die Tatsache beleuchtet, daß von den hier behandelten fünf Familiengruppen sensu EDMUNDS & TRAVERS (1954) nicht eine einzige mit einer der sechs Superfamilien sensu DEMOULIN (1958) übereinstimmt!

Superfamilie Heptagenioidea

Eine Verwandtschaftsgruppe mit plesiomorphen Zügen im Flügelgeäder und der Larvengestalt. In einzelnen Familien werden jedoch zum Teil erhebliche apomorphe Spezialisierungen erreicht, wie die völlige Reduktion der Hinterflügel (Fam. Baetidae, Gattung *Cloeon*) oder die Verringerung der Tarsengliederzahl an den Hinterbeinen von fünf (Heptageniidae) bis auf drei (Baetidae).

Fam. Siphonuridae. Flügeladerung reichlich entwickelt, zwischen Cu_1 und dem Hinterrand des Vorderflügels zahlreiche bogenförmige, zum Rande ziehende Queradern (Fig. 12 A). Augen der Männchen

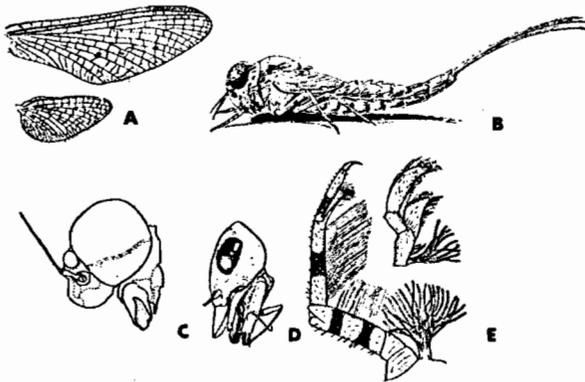


Fig. 12. Siphonuridae. A) Flügel (*Siphonurus*); B) Larve (*Siphonurus*), lateral; C) Kopf (♂), lateral (*Siphonurus*) [23]; D) Kopf der Larve, lateral (*Mirawara*) [61]; E) *Isonychia*: Vorderbein und Maxille der Larve [156]

geteilt (Fig. 12 C). Larven von sehr unterschiedlichem Bautyp, so daß sieben Unterfamilien deutlich zu unterscheiden sind.

Subfam. Siphonurinae: Larven mit drehrundem Körper, sieben Paar blattförmiger Kiemen: die letzten Abdominalsegmente an den Hinterecken in scharfe Spitzen ausgezogen (Fig. 12 B). Kosmopolitisch. – Gattungen: *Ameletoides*, *Ameletus*, *Dipteromimus*, *Edmundsius*, *Metamonius*, *Metretetus*, *Nesameletus*, *Parameletus*, *Siphonisca*, *Siphonurus*, *Siphuriscus*.

Subfam. Rallidentinae: Larven ähnlich der vorigen Subfamilie, jedoch mit einem Büschel Blattkiemen unter jedem

Kiemenblatt und spezialisierten Mundwerkzeugen. Neuseeland. – Gattung: *Rallidens*.

Subfam. Acanthametropodinae: Larven an Thorax und Abdomen dorsal mit spitzen Auswüchsen; die sieben Kiemenpaare bilden Doppelkiemen aus je einem einfachen oberen und gefiederten unteren Blatt. Krallen auffallend lang, an den Hinterbeinen länger als der Tarsus. Holarktis. – Gattung: *Acanthametropus*.

Subfam. Oniscigastrinae: Larven mit dorsal gestellten Kiemen. Amphinotisch. – Gattungen: *Oniscigaster*, *Siphonella*, *Tasmanophlebia*.

Subfam. Ameletopsinae: Larven karnivor mit spezialisierten Mundwerkzeugen: Mandibel und Maxillen mit Greifzähnen, alle Palpen fadenförmig und vielgliedrig (Fig. 12 D). Amphinotisch. – Gattungen: *Ameletopsis*, *Chaquibua*, *Chiloporter*, *Mirawara*.

Subfam. Isonychiinae: Larven als „Filtrierer“ mit spezialisierten Mundwerkzeugen: Mundteile und 1. Beinpaar mit langen, steifen, nach vorne gerichteten Haarsäumen (an der Basis außerdem mit zusätzlichem Kiemenbüschel) (Fig. 12 E). Holarktis und Orientalis. – Gattung: *Isonychia*.

Subfam. Coloburiscinae: Larven sind Filtrierer und tragen am ersten und zweiten Beinpaar nach vorne gerichtete Haarsäume. Kiemen fehlen oder sind starr, dornig, zweistöckig. Amphinotisch. – Gattungen: *Coloburiscoides*, *Coloburiscus*, *Murphyella*.

Fam. Siphlaenigmatidae. Diese erst kürzlich entdeckte Familie steht in zahlreichen Merkmalen der Larven und Imagines zwischen den Siphonuriden (*Mesameletus*-Komplex der Siphonurinae) und den Baetiden. Die Augen der Männchen sind schwach vergrößert, ungeteilt (Fig. 13), die Larven sind im Habitus

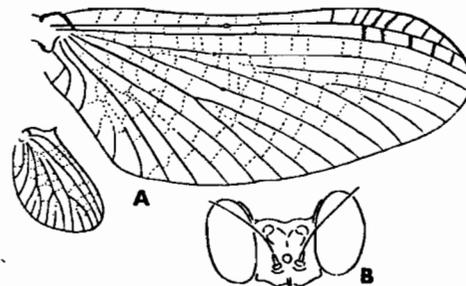


Fig. 13. Siphlaenigmatidae. A) Flügel; B) Kopf (♂), frontal (*Siphlaenigma*). [141]

denen der Baetiden sehr ähnlich. Neuseeland. Gattung: *Siphlaenigma*.

Fam. Baetidae. Eine apomorphe, artenreiche Gruppe von Formen mit geringer Körpergröße. Die Flügeladerung ist reduziert, besonders die Queraderung. Am Flügelrand freistehende einfache oder doppelte Inter-

kalaradern (Fig. 14 A). Hinterflügel sehr klein oder ganz fehlend. Männchen mit zusätzlichen Turbanaugen (Fig. 14 B). Hinterbeine mit nur drei Tarsengliedern (Fig. 14 C).

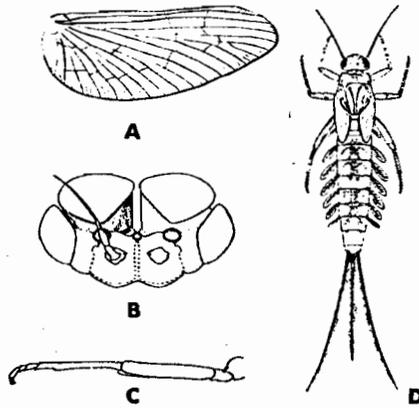


Fig. 14. Baetidae. A) Vorderflügel (*Baetis*); B) Kopf (δ), frontal (*Callibaetis*); C) Hinterbein (δ) von *Callibaetis* [23]; D) Larve von *Baetis* [156]

gliedern (Fig. 14 C). Larven mit drehrundem Körperquerschnitt, mit sechs oder sieben Paaren einfacher oder doppelter blattförmiger Kiemen. Kopfachse senkrecht. Kosmopolisch, aber nicht in Neuseeland.

Gattungen: *Apobaetis*, *Baetiella*, *Baetis*, *Baetodes*, *Baetopus*, *Bungona*, *Callibaetis*, *Camelobaetidius*, *Centroptiloides*, *Centroptilum*, *Cloeodes*, *Cloeon*, *Neobaetis*, *Neocloeon*, *Paracloeodes*, *Procloeon*, *Pseudocentroptilum*, *Pseudocloeon*.

Fam. Oligoneuriidae. Hochspezialisierte Gruppe mit extremer Reduktion der Flügeladerung: nur fünf Längsadern (davon Sc und R verwachsen), Queradern nur in den ersten drei bis vier Zwischenräumen. Vorderflügel dreieckig, mit den Hinterflügeln zusammen eine funktionelle Einheit von dreieckigem Umriss bildend. Entsprechend dem hohen Flugvermögen sind die Beine oft reduziert und funktionslos (Fig. 15 A).

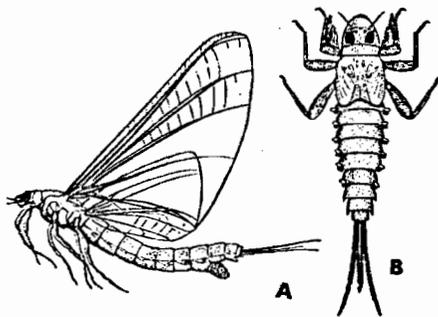


Fig. 15. Oligoneuriidae. A) von *Oligoneuriella rhenana* beim Eiablage-Flug [186]; B) Larve von *Oligoneuriella rhenana* [156]

Die Larven mit breitem, plattgedrücktem Kopf und büstend-filtrierenden Mundwerkzeugen (ähnl. Isonychiinae); Kiemen einfach, vorderes Paar meist ventral inseriert (Fig. 15 B).

Subfam. Chromarcyinae (= Paedephemeridae sensu DEMOULIN): Alle Kiemenpaare der Larven dorsal inseriert. China und Sumatra. – Gattung: *Chromarcys* (= *Pseudoligoneuria*).

Subfam. Oligoneuriinae: Kiemen des ersten Abdominal-segments der Larve liegen ventral. Holarktis mit Aethiopia und Orientalis. – Gattungen: *Elassoneuria*, *Homoeoneuria*, *Lachlania*, *Oligoneuria*, *Oligoneuriella*, *Oligoneurioides*, *Oligoneuriopsis*, *Oligoneurisca*, *Spaniophlebia*.

Fam. Heptageniidae. Im Vorderflügel liegen zwischen Cu1 und Cu2 zwei Paare von Interkalaradern, von denen das vordere das kürzere ist (Fig. 16 A). Augen der Männchen ungeteilt; Hinterbeine mit fünf deutlich abgesetzten Tarsengliedern. Larven mit abgeplattetem Körper und Kopf; Kiemen mit einem lamellenförmigen und unterem fadenförmig-büschligem Teil (Fig. 16 C). Holarktis mit Aethiopia und Orientalis, Neotropis.

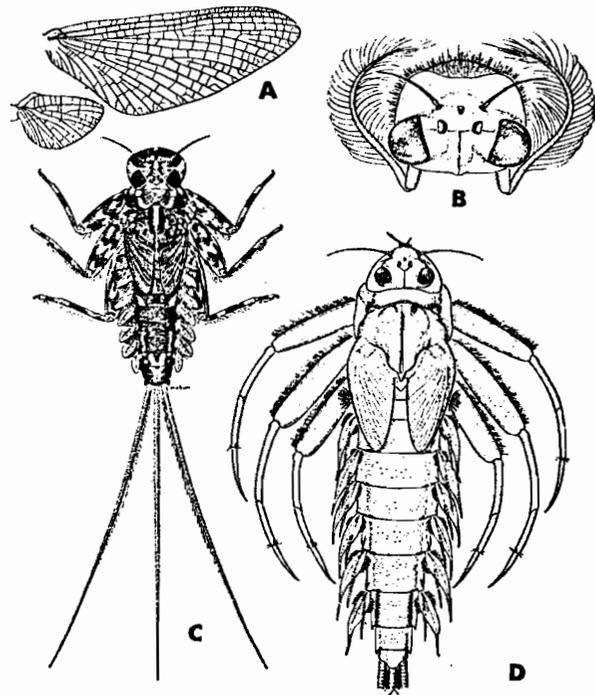


Fig. 16. Heptageniidae. A) Flügel (*Epeorus*) [23]; B) Kopf der Larve von *Artbroplea* [61]; C) Larve von *Heptagenia* [23]; D) Larve von *Pseudiron* [61]

Subfam. Heptageniinae: Kiemen dorsal oder lateral inseriert, Klauen aller Beine gleichartig, kurz. Gattungen:

Afghanurus, *Afronurus*, *Atopopus*, *Bleptus*, *Cinygma*, *Cinygmula*, *Cinygmula*, *Compsoeureia*, *Compsoeureiella*, *Ecdyonurus*, *Epeiron*, *Epeirella*, *Epcorus*, *Heptagenia*, *Notonurus*, *Ororotsia*, *Paegniodes*, *Rhitrogena*, *Rhitrogeniella*, *Sigmoeureia*, *Stenonema*, *Thalerosphyrus*.

Subfam. *Arthropleinae*: Maxillarpalpus der Larven in ein langes, gefiedertes Bürstenorgan umgestaltet (Fig. 16 b). Holarktis. – Gattung: *Arthroplea*.

Subfam. *Pseudoironinae*: Spezialisierte, karnivore Larven mit nach hinten gebogenen, als Stützapparat im Treibsand des Flußbodens dienenden Beinen; Krallen verlängert (Fig. 16 D) Nearktis. – Gattung: *Pseudiron*.

Subfam. *Anepeorinae*: Larvenkiemen ventral inseriert. Nearktis. – Gattung: *Anepeorus*.

Fam. *Ametropodidae*. Flügel ähnlich der vorigen Familie, bei den zwischen Cu1 und Cu2 auftretenden beiden Paaren von Interkalaradern ist jedoch das vordere Paar länger (Fig. 17 A). Larven mit drehrundem

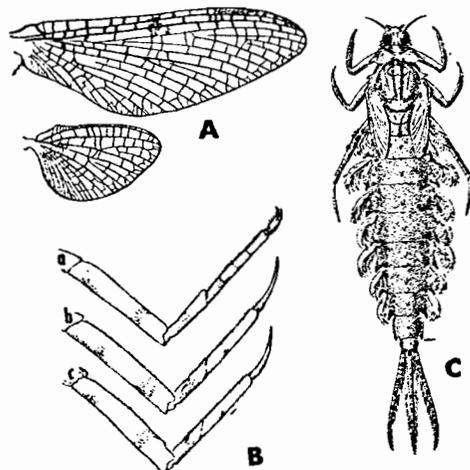


Fig. 17. *Ametropodidae*. A) Flügel von *Siphloplecton*; B) Beine von *Siphloplecton*; C) Larve von *Metretopus*. [23]

Körper, Klauen der Mittel- und Hinterbeine auffallend verlängert (Fig. 17 C). Holarktis.

Subfam. *Ametropodinae*: Larven mit normalen Klauen an den Vorderbeinen. Holarktis. – Gattung: *Ametropus*.

Subfam. *Metretopodinae*: Larven mit gespaltenen Klauen an den Vorderbeinen (Fig. 17 B) Holarktis. – Gattungen: *Metretopus*, *Siphloplecton*.

Superfamilie Leptophlebioidea

Flügel vom Grundtyp, Hinterbeine mit nur vier Tarsengliedern, Augen der Männchen geteilt (Fig. 23 B), Vorderbeine in beiden Geschlechtern am längsten, Krallen in den Paaren ungleich. Meist drei Schwanzborsten, Genitalfüße meist dreigliedrig. Lar-

ven von unterschiedlichem Körperbau bei den einzelnen Familien (keine Synapomorphie bekannt).

Fam. *Leptophlebiidae*. Im Vorderflügel ist Cu2 nur schwach zum Flügelrand hin abgeknickt, Flügelaußenrand ohne unverbundene Interkalaradern (Fig. 18 A). Larven mit 5 bis 7 lateralen, blatt- bis fiederförmigen Kiemenpaaren (Fig. 18 B, C). Kosmopolitisch.

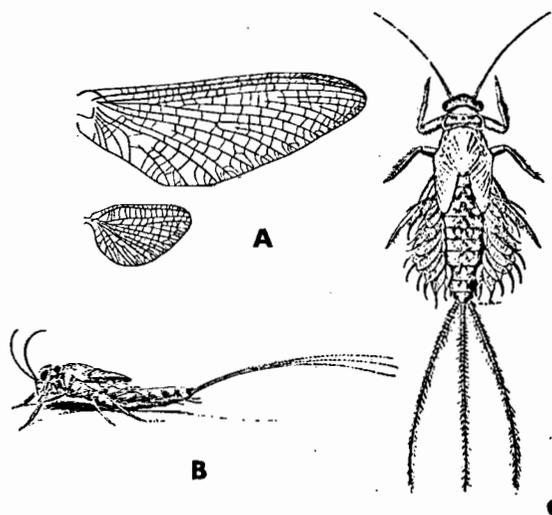


Fig. 18. *Leptophlebiidae*. A) Flügel von *Leptophlebia*; B) Larve von *Paraleptophlebia*, lateral; C) Larve von *Leptophlebia*, dorsal. [23]

Gattungen: *Adenophlebia*, *Adenophlebioides*, *Aprionyx*, *Atalomicria*, *Atalonella*, *Atalophlebia*, *Atalophlebioides*, *Borinquena*, *Calliarcys*, *Castanophlebia*, *Choroterpes*, *Choroterpides*, *Cryptopenella*, *Deleatidium*, *Dipterophlebiodes*, *Fullea*, *Fullemimus*, *Gilliesia*, *Habrophlebia*, *Habrophlebiodes*, *Hagenulodes*, *Hagenulopsis*, *Hagenulus*, *Hermanella*, *Homothraulius*, *Indialis*, *Isca*, *Jappa*, *Kimminsula*, *Kirra*, *Leentvaaria*, *Leptophlebia*, *Mabeathraulius*, *Masharikella*, *Massartella*, *Massartellopsis*, *Megaglena*, *Minyphlebia*, *Miroculus*, *Nathanella*, *Neohagenulus*, *Nesophlebia*, *Nousia*, *Paraleptophlebia*, *Simothraulius*, *Simothraulopsis*, *Thraulodes*, *Thraulophlebia*, *Thraulius*, *Traverella*, *Ulmeritus*, *Ulmerophlebia*, *Zephlebia*.

Fam. *Ephemerellidae*. Im Vorderflügel ist Cu2 fast rechtwinklig nach unten zum Flügelrand abgeknickt, am Außenrand zwischen den Längsadern einzelne, kurze, unverbundene Interkalaradern (Fig. 19 A). Larven gedrungen und robust, meist mit Tuberkeln oder Dornen-Reihe auf dem Rücken des Abdomens (Fig. 19 C). Holarktis mit Orientalis und Aethiopia, Notogaea.

Gattungen: *Austremerella*, *Ephemerella*, *Ephemerellina*, *Melanemerella*, *Teloganella*, *Teloganodes*, *Teloganopsis*.

Fam. *Tricorythidae*. Vorderflügel mit auffallend

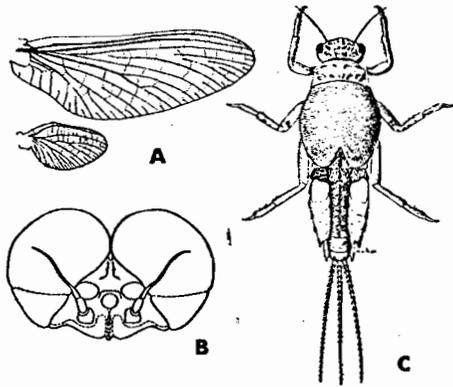


Fig. 19. Ephemerellidae. A) Flügel (*Ephemerella*); B) Kopf (♂) frontal (*Ephemerella*); C) Larve (*Ephemerella*). [23]

wenig Queradern (in der hinteren Flügelhälfte, hinter M 2 ganz ohne Queradern, Fig. 20 A), Hinterflügel fehlen. Cu2 kurz, Genitalfüße dreigliedrig. Ähnlichkeiten der Imagines und Larven mit den Caeniden (Fig. 20 D) werden als Konvergenz betrachtet. Nach der Larvenform werden Subfamilien unterschieden:

Subfam. Tricorythinae: Larven mit 5 lateralen Kiemenpaaren, Mundteile: Glossae und Paraglossae verwachsen, Mandibeln mit langem Haarsaum (Fig. 20 B). Aethiopsis, Orientalis. – Gattungen: *Tricorythus*, *Neurocaenis*.

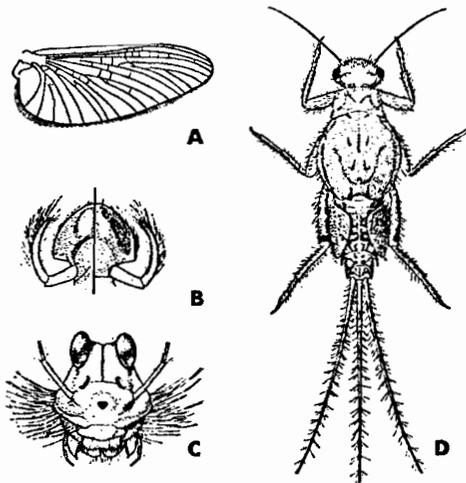


Fig. 20. Tricorythidae. A) Flügel von *Tricorythus* [23]; B) Labium der Larve von *Tricorythus* [61]; C) Kopf der Larve von *Machadorythus* [61]; D) Larve von *Tricorythus* [23]

Subfam. Machadorythinae: Larven mit hochgestellten Augen (Fig. 20 C), Kiemen in einem Rezeptakulum auf dem Rücken verborgen. Aethiopsis. – Gattung: *Machadorythus*.

Subfam. Ephemerythinae: Vorderecken des Pronotums ragen vor; Kiemenpaar des Segments 2 als Deckel über den folgenden liegend. Aethiopsis. – Gattung: *Ephemerythus*.

Subfam. Leptoxyphinae: Das 2. und 3. Glied der Labialpalpen der Larven ist stark verkürzt. Nearktis, Neotropis, Aethiopsis. – Gattungen: *Haploxyphes*, *Leptoxyphes*, *Leptoxyphodes*, *Tricorythafer*, *Tricorythodes*, *Tricorythopsis*.

Subfam. Dicercomyzinae: Kiemen nur aus einem Blatt bestehend, Larven mit nur zwei Schwanzfäden, Thorax ventral mit Saugnapf. Aethiopsis. – Gattung: *Dicercomyzon*.

Superfamilie Ephemeroidea

Flügel mit reicher Aderung, als auffallende Synapomorphie im Vorderflügel ist M 2 an ihrer Basis scharf nach unten (in Richtung auf Cu 1) abgelenkt und verläuft danach zu dieser parallel (Fig. 22 A). Hinterbeine stets mit nur vier freibeweglichen Tarsengliedern. Larven in den einzelnen Familien jeweils charakteristisch ausgeprägt, meist vom grabenden Typ, mit zweiästigen, gefiederten Kiemen und langen Mandibelfortsätzen.

Fam. Behningiidae. Sehr apomorphe Gruppe mit extremer Flugleistung der Imagines (Flügeladerung und Beine reduziert, ähnl. Oligoneuriidae und Prosoptomatidae). Eigenartig geformte Larven, die an eine grabende Lebensweise im Treibsand des Flußbodens großer Ströme angepaßt sind: Körper dicht behaart, Stirn und Pronotum mit Haarkissen; Palpen, Vorder- und Mittelbeine zu Grabschaufeln umgewandelt, die Hinterbeine bilden einen schützenden Atemraum für die ventralen Kiemen (Fig. 21). Holarktis.

Gattungen: *Behningia*, *Dolania*, *Protobehningia*.

Fam. Potamanthidae. Flügeladerung plesiomorph, durch reiche Queraderung entsteht ein dichtes Netzwerk rechteckiger Maschen. A₁ ist stets gegabelt (Fig. 22 A); Larven mit lateralen, gespaltenen und gefiederten Kiemenblättern (Fig. 22 B). Holarktis und Orientalis.

Gattungen: *Neopotamanthodes*, *Potamanthindus*, *Potamanthodes*, *Potamanthus*, *Rhoenanthodes*, *Rhoenanthus*.

Fam. Euthyplociidae. Flügeladerung ähnlich den Polymitarcidae (Fig. 23 A), Genitalfüße bestehen aus nur einem Glied; Larven mit stark verlängerten Maxillarpalpen und langen Haaren auf den Mandibelfortsätzen (Fig. 23 B). Alle Tropen.

Gattungen: *Afroplocia*, *Campylocia*, *Euthyplocia*, *Exeuthyplocia*, *Mesoplocia*, *Polyplocia*, *Probosciodplocia*.

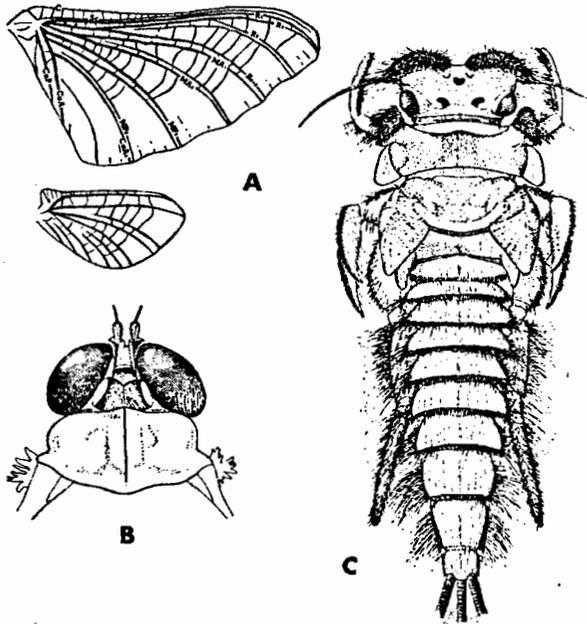


Fig. 21. Behningiidae. A) Flügel von *Behningia*; B) Kopf und Prothorax der ♂-Imago von *Behningia*; C) Larve von *Dolania* (Cerci weggelassen). [64]

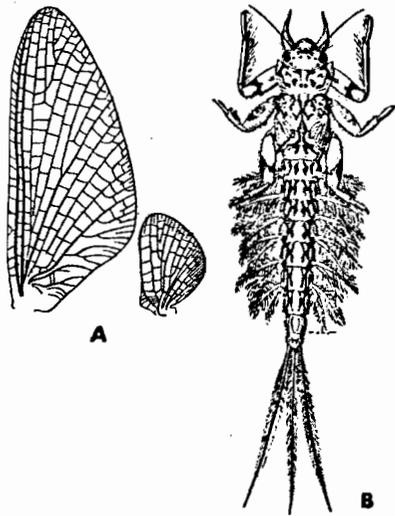


Fig. 22. Potamanthidae. A) Flügel von *Potamanthus*; B) Larve von *Potamanthus*. [23]

Fam. Ephemeroidea. Im Vorderflügel ist A_1 ungegabelt aber durch zahlreiche, zum Teil gegabelte Interkalaradern mit dem Hinterrand des Flügels verbunden (Fig. 24 A). Larven mit auf den Rücken des Abdomens geschlagenen Kiemen und langen spitzen Mandibelfortsätzen (Grabwerkzeuge, Fig. 23 B). Kosmopolitisch.

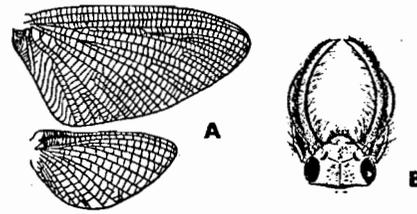


Fig. 23. Euthyplociidae. A) Flügel von *Campylocia* [137]; B) Kopf der Larve von *Campylocia* [61]

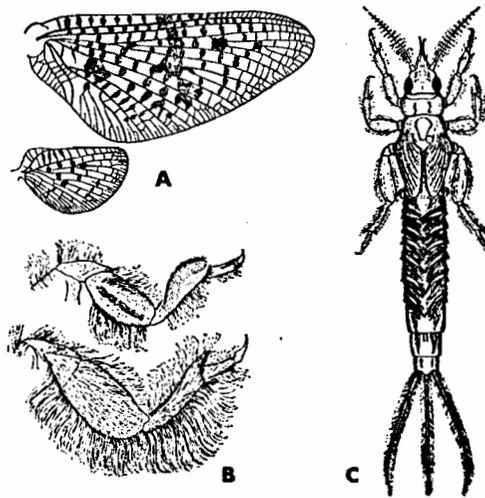


Fig. 24. Ephemeridae. A) Flügel von *Ephemera* [23]; B) Vorder- und Hinterbein der Larve von *Ephemera* [60]; C) Larve [156]

Gattungen: *Afromera*, *Eatonica*, *Eatonigenia*, *Ephemera*, *Hexagenia*, *Ichthybotus*, *Pentagenia*.

Fam. Polymitarcidae. Im Vorderflügel ist der Raum zwischen Cu_1 und Cu_2 mit einem System von Interkalaradern erfüllt, die aus Cu_1 zu entspringen scheinen (Fig. 25 A). Vorderbeine – besonders der Männchen – verlängert, dienen nicht als Laufwerkzeuge, sondern als Fühler. Larven vom grabend-bohrenden Typ mit langen Mandibelfortsätzen und auf den Abdomenrücken gelegten Kiemen (Fig. 25 B).

Subfam. Polymitarcinae: Interkalaradern im Cubitalfeld mit Queradern; Mandibelfortsatz der Larven mit Warzen und Dornen an Ober- und Außenseite. Holarktisch mit *Aethiopsis* und *Orientalis*. – Gattung: *Ephoron* (= *Polymitarcis*).

Subfam. Campsurinae: Pronotum und Vorderbeine normal, Mittel- und Hinterbeine atrophiert, funktionslos. Mandibelfortsätze der Larven nur am Innenrand mit Dornen oder Zähnen (Fig. 25 C). Nearktisch und Neotropisch. – Gattungen: *Campsurus*, *Tortopus*.

Subfam. Asthenopodinae: Pronotum der Imagines kurz, ringförmig, Vorderbeine der Männchen körperlang. Larven mit beißenden Mandibeln (zum Einbohren in Holz) (Fig. 25 D). Tropische Aethiopia und Neotropis. - Gattungen: *Asthenopodes*, *Asthenopus*, *Povilla*.

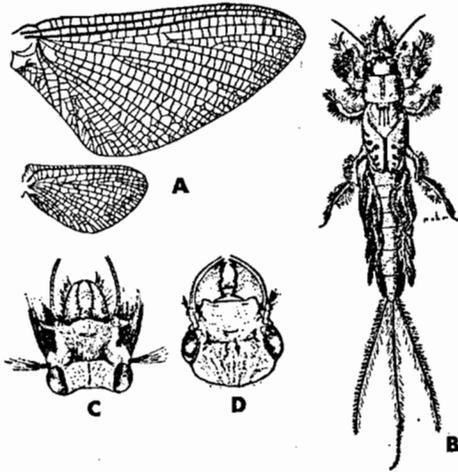


Fig. 25. Polymitarciidae. A) Flügel von *Eporon* [23]; B) Larve von *Eporon* [23]; C) Kopf der Larve von *Campsurus* [61]; D) Kopf der Larve von *Asthenopus* [61]

Fam. Palingeniidae. Im Vorderflügel ist Sc nur in der basalen Hälfte sichtbar, in der apikalen Hälfte in einer Falte des Flügelrandes verborgen; R- und M-Äste einander paarweise genähert. Beine der Weibchen schwach, verkümmert. Nur zwei Schwanzfäden; Genitalfüße dreigliedrig. Larven grabend; Kiemen dorsal, Mandibelfortsätze außen gezähnt (Fig. 26 B, C). Paläarktis und Orientalis, auch Madagaskar.

Gattungen: *Anagenesia*, *Chankagenesia*, *Cheirogenesia*, *Mortogenesia*, *Palingenia*, *Plethogenesia*.

Superfamilie Caenoidea

Eine eindeutige Synapomorphie der Imagines, die dieser Familiengruppe dauernde Existenzberechtigung im konsequent-phylogenetischen System verleihe, ist bisher nicht bekannt, doch zeigen die Larven beider Familien auffallende Ähnlichkeit, so daß EDMUNDS sie für nächstverwandt hält: die Kiemen des ersten Segments sind rudimentär, die des zweiten bilden eine große dorsale Platte, unter welcher die Blattkiemen der folgenden Segmente liegen.

Fam. Neoephemeridae. Flügel vom Grundtyp der Ephemeroidea; Körpergröße beträchtlich (Abb. 27). Holarktis.

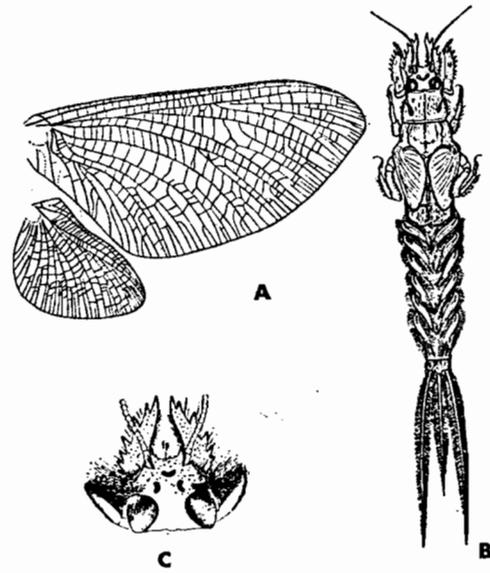


Fig. 26. Palingeniidae. A) Flügel von *Palingenia* [178]; B) Larve von *Palingenia* [156]; C) Kopf der Larve von *Palingenia* [61]

Gattungen: *Neoephemera*, *Neoephemeropsis*, *Potamanthellus*.

Fam. Caenidae. Apomorphe Gruppe von geringer Körpergröße. Flügel mit reicher Längsaderung aber nur einer Reihe von Queradern; keine kurzen Inter-

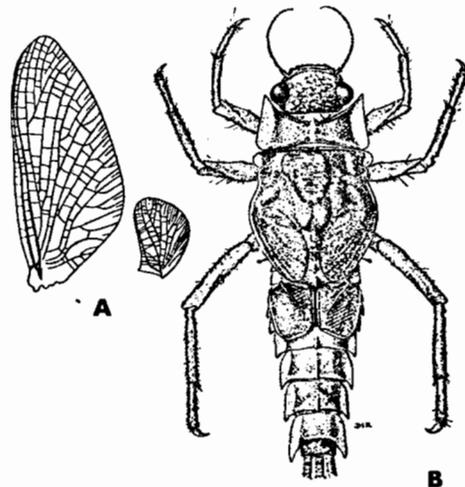


Fig. 27. Neoephemeridae. A) Flügel von *Neoephemera* [23]; B) Larve von *Neoephemera* (Schwanzfäden abgeschnitten) [61]

kalaradern am Flügelrand, aber lange Interkalaradern zwischen R_3 und R_4 , M_1 und M_2 , Cu_1 und Cu_2 ; Flügelrand bewimpert (Fig. 28 A). Hinterflügel fehlen

ganz. Augen der Männchen nicht vergrößert; Ocellen halb so groß wie die Augen. Thorax groß und breit, Abdomen kurz, alle Beine mit 5gliedrigen Tarsen.

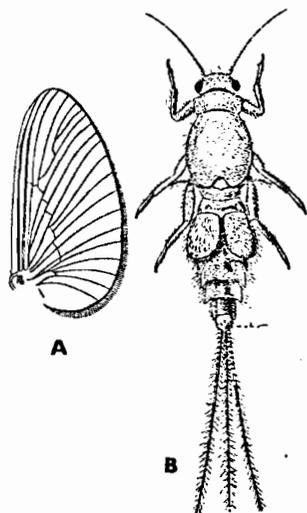


Fig. 28. Caenidae. A) Flügel (*Brachycercus*); B) Larve (*Caenis*). [23]

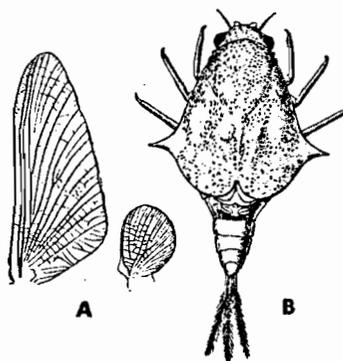


Fig. 29. Baetiscidae. A) Flügel von *Baetisca*; B) Larve von *Baetisca*. [23]

Fam. Prosopistomatidae. Flügel ohne Queradern, Beine reduziert, funktionslos; Weibchen verbleibt im Subimago stadium (Fig. 30 A, B). Larve mit großem Carapax, der fast den gesamten Körper bedeckt und in den sich auch der Kopf einfügt (Fig. 30 C). Paläarktisch und Aethiopis. – Gattung: *Prosopistoma*.

Larven mit flachgedrücktem Körper. Hinterränder der Abdominalsegmente spitz ausgezogen (Fig. 28 B). Kosmopolitisch, nicht Madagaskar und Neuseeland.

Gattungen: *Austrocaenis*, *Brachycercus*, *Caenis*, *Caenodes*, *Caenomedea*, *Tasmanocaenis*.

Superfamilie Prosopistomatoidea

Die zwei hierhergestellten Familien besitzen als Synapormorphie den eigenartigen Körperbau der Larven, bei denen ein „Carapax“ ausgebildet ist: das Mesonotum ist seitlich und nach hinten schildförmig erweitert und bedeckt teilweise oder völlig das Abdomen.

Fam. Baetiscidae. Flügelladerung vom Grundtyp; Queradern reichlich vorhanden (Fig. 29 A). Larven mit einem Carapax, der den Thorax und das halbe Abdomen überdeckt (Fig. 29 B). Nearktis. – Gattung: *Baetisca*.

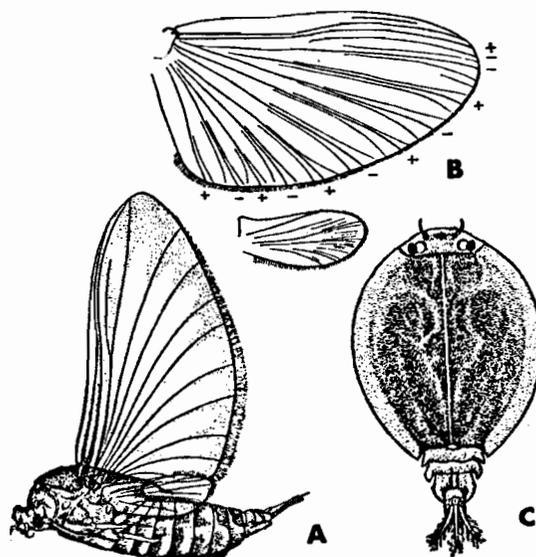


Fig. 30. Prosopistomatidae. A) (*Prosopistoma*) fliegend; B) Flügel (konkave und konvexe Adern sind am Flügelrand bezeichnet) (♂); C) Larve. [71]

Verbreitung

Wie bei den meisten Wasserinsekten sind auch bei den Ephemeroptera die Verbreitungsareale der einzelnen Arten nur wenig ausgedehnt. Vor allem die kaltstenothermen Bewohner der Bergbäche sind fast stets auf einzelne Gebirgsmassive beschränkt.

So erweisen sich von den insgesamt 200 europäischen Arten der Ordnung etwa ein Drittel als Endemiten von Gebirgsgegenden, und zwar

Iberische Halbinsel	8 Arten
Italien	13 Arten

Korsika, Sardinien, Sizilien	7 Arten
Balkan	16 Arten
Alpen	10 Arten
Karpaten	4 Arten
Kaukasus	7 Arten.

Etwa 50 bis 60 Arten sind in mehreren der oben erwähnten Gebiete gleichzeitig vertreten, wie beispielsweise die meisten Angehörigen der Gattungen *Epeorus* und *Ecdyonurus*. Die europäischen Tiefebene mit ihren langsam strömenden Fließgewässern weisen keine Endemiten auf, sind aber von einer Anzahl Flußbewohnern (*Potamanthus*, *Ephoron*, *Palingenia*, *Oligoneuriella*) und Seebewohner (*Ephemera*, *Caenis*) besiedelt. Auch der hochnordische Bereich weist einige Endemiten auf (*Metretopus*, *Parameletus*), die zum Teil zirkumpolar – also auch im arktischen Nordamerika – verbreitet sind. Schließlich gibt es einige Arten, die das Gesamtgebiet Europas besiedeln (wie *Cloeon simile*) oder gar die ganze Holarktis (zum Beispiel *Centroptilum luteolum*). (Für weitere Einzelheiten über die europäische Verbreitung der Arten siehe [107]).

In den dichtbesiedelten Industrieländern wirkt sich die starke Abwasserbelastung der größeren Flüsse deutlich negativ auf die Verbreitung der Ephemeropteren aus: viele sind heute in weiten Bereichen ihres ehemaligen Vorkommens verschwunden. Die große *Palingenia longicauda*, einst aus dem holländischen Rhein beschrieben, ist fast nur noch in der Theiß und Donau vorhanden; *Prosopistoma foliaceum* aus dem Rhein und *Neophemera maxima* aus der Rhône galten als ausgestorben, bis man sie in den Flüssen des nördlichen Rußland wiederentdeckte [110].

Alle angegebenen Zahlenwerte für Europa sind provisorisch, da einerseits die faunistische Erfassung mancher Landesteile bisher ganz ungenügend ist – vor allem in Spanien, in den Alpen und im Kaukasus –, andererseits die notwendige taxonomische Überprüfung der Arten in vielen Fällen noch Änderungen des systematischen Status erbringen wird. Beides gilt auch außerhalb Europas, ganz besonders in den noch ungenügend erforschten Gebieten Asiens und der Süd-Hemisphäre.

Betrachtet man die Verbreitung der einzelnen Familien und Unterfamilien, so ergibt sich ein sehr vielseitiges Bild. Nur die wenigsten von ihnen sind in allen Kontinenten vertreten, vielmehr zeigen fast alle die charakteristischen Züge einer eingeschränkten Verbreitung mit deutlicher Auslassung einzelner Regionen und Kontinente. Da die faunistische Erfassung des Bestandes auf der Basis der höheren Taxa durch zahlreiche Expeditionen praktisch als abgeschlossen gelten darf, wird sich an dem heute erreichten Kenntnisstand für die Verbreitung der Familien kaum noch Wesentliches ändern. Die einzelnen Typen der Verbreitung, die sich dabei ergeben, werden im folgenden aufgezählt.

Amphintotische Verbreitung. (Australien – Neuseeland – Südamerika) (I in Fig. 34). Die ursprünglichste, zweifellos der gemeinsamen Wurzel der Ordnung am nächsten stehende Familie der Siphonuridae (Fig. 11) zeigt bezeichnenderweise in drei ihrer sieben Unterfamilien dieses Verbreitungsbild: Oniscigastrinae, Ameletopsinae und Coloburiscinae, ebenso in der primitiven *Metamonius*-Gruppe der Unter-

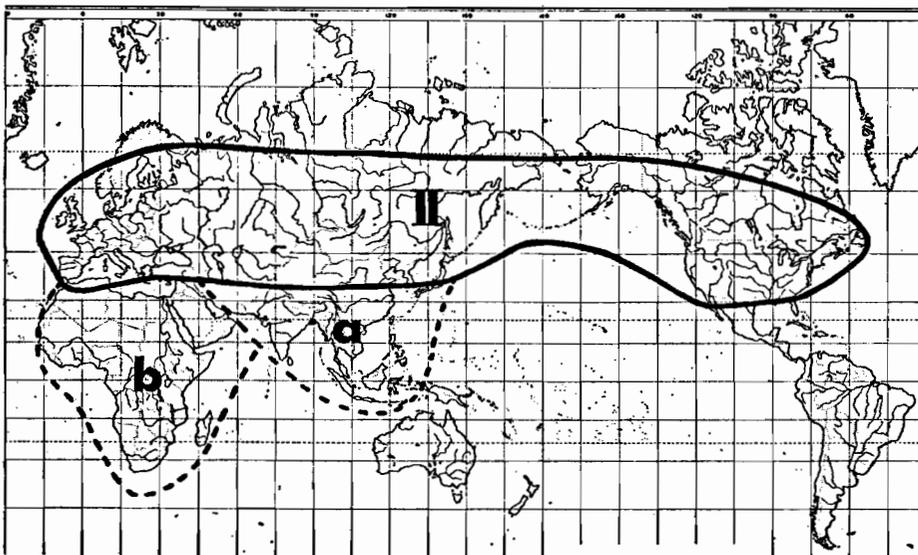


Fig. 31. Holarktischer Verbreitungstyp (II) mit Orientalis (a) und Aethiopia (b); (Original).

familie Siphonurinae. Eine fünfte Unterfamilie (Rallidentinae) ist auf Neuseeland beschränkt. Ebenfalls ausschließlich in Neuseeland lebt die den Baetiden nahestehende Familie Siphlaenigmatidae.

Holarktische Verbreitung (Fig. 31). Auf die gemäßigten Breiten der nördlichen Hemisphäre beschränkt sind einige artenarme Gruppen, die in Lebensweise wie in ihrem rezenten Areal einen reliktdären Eindruck machen: Die hochnordischen Ametropodidae, die eigenartigen, im Sandboden größerer Fließgewässer lebenden Behningiidae, die filtrierenden Arthropoleinae und die als Larve karnivoren, heute nur im Amur-Gebiet und den östlichen USA auftretenden Acanthametropodinae. Im gleichen Gebiet, jedoch mit Einschluß der Orientalis (II und a in Fig. 31), also auch tropische Fließgewässer bewohnend, liegen die Areale der Familien Potamanthidae und Neoephemeridae, deren Larven die großen Flüsse besiedeln, sowie die der Isonychiinae. Noch ausgedehnter ist das Verbreitungsgebiet der ebenfalls flußbewohnenden Polymitarciidae: sie besiedeln die Holarktis, Orientalis und Aethiopia (II und a und b in Fig. 31).

Kosmopolitische Verbreitung. Von dem oben behandelten Typ der holarktischen Verbreitung finden sich stufenweise Übergänge zu einem Typ, bei dem die Verbreitung auch auf die übrigen Erdteile ausgedehnt ist. So sind die Oligoneuriidae und die Heptageniinae bei ähnlicher Verbreitung wie Typ II und a und b (Fig. 31) auch in der Neotropis vertreten, fehlen also nur in der Notogäa. Die Ephemeridae fehlen nur in Australien und Madagaskar, Caenidae treten auch in Australien auf, fehlen aber in Neuseeland und Madagaskar, die Ephemerellidae fehlen nur in Neuseeland und auf den ozeanischen Inseln. Auch die Baetidae fehlen nur in Neuseeland, werden dort aber durch die nächstverwandte Schwestergruppe ersetzt, die Siphlaenigmatidae. Faßt man beide Gruppen als Unterfamilien

auf, so entsteht eine Familie Baetidae von vollständig kosmopolitischer Verbreitung, die sich übrigens in der Gattung *Cloeon* auch auf ozeanischen Inseln findet. Von kosmopolitischer Verbreitung sind schließlich die Leptophlebiidae, die in großem Formenreichtum die nördliche Hemisphäre bewohnen und, offenbar von dort ausgehend, mit stark abgeleiteten Typen auch die Südkontinente erreicht und durchdrungen haben.

Tropische Verbreitung. In den tropischen Breiten aller Erdteile finden sich, zum tiergeographischen Grundstock der Tropenfauna gehörig, die Familien der Euthyplociidae und Tricorythidae (nicht in der Neotropis!) sowie die Asthenopodinae, deren Verbreitungsgebiet sich wie ein schmales äquatoriales Band über die Festländer zieht (III in Fig. 34).

Paläogäische Verbreitung. Auf die Alte Welt sind zwei Familien beschränkt: Die Palingeniidae sind in der ganzen Paläarktis und Orientalis bis Neu-Guinea sowie in Madagaskar verbreitet (Fig. 32). Dagegen treten die Prosopistomatidae rezent nur noch in einigen Refugien innerhalb dieses Gebietes auf: Mittel-Europa, Süd-Afrika, Madagaskar, Ceylon, Java und Philippinen (Fig. 39). Offenbar hat hier eine wärmeliebende, im Tertiär in der ganzen Alten Welt verbreitete Gruppe an wenigen Stellen als Relikt überlebt.

Neogäische Verbreitung. Ausschließlich in der Nearktis finden sich drei Gruppen, und zwar die Pseudironinae und Anepeorinae in großen, sandigen Flüssen des südlichen, zentralen und westlichen Nord-Amerika; die Baetiscidae in Seen und Flüssen des östlichen Nord-Amerika (Fig. 33). Dagegen besiedeln die Campsurinae die wärmeren Flüsse der südlichen Nearktis sowie die tropischen Regionen von Zentral- und Süd-Amerika (Fig. 32).

Aus der geschilderten Verbreitung ergibt sich im Zusammenhang mit der phylogenetischen Situation

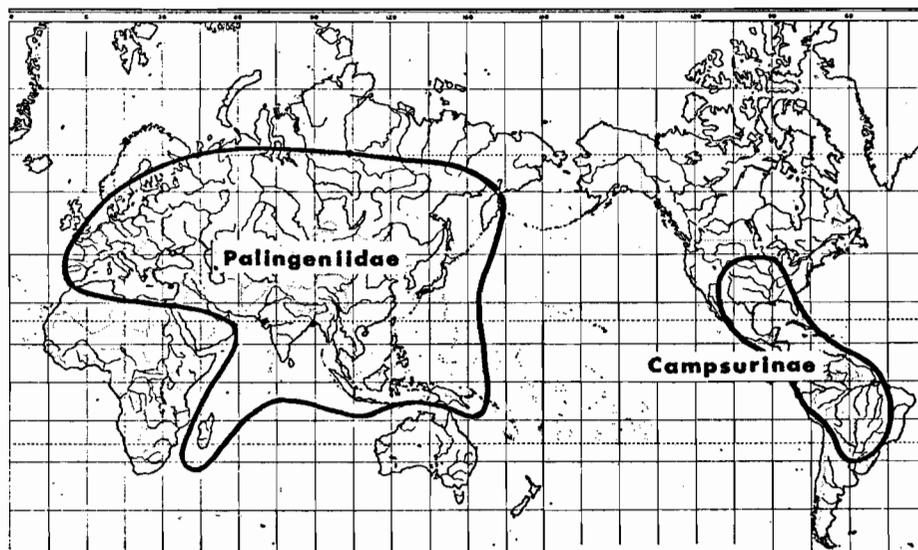


Fig. 32. Paläogäischer Verbreitungstyp (Fam. Palingeniidae) und neogäischer Verbreitungstyp (Unterfam. Campsurinae); (Original).

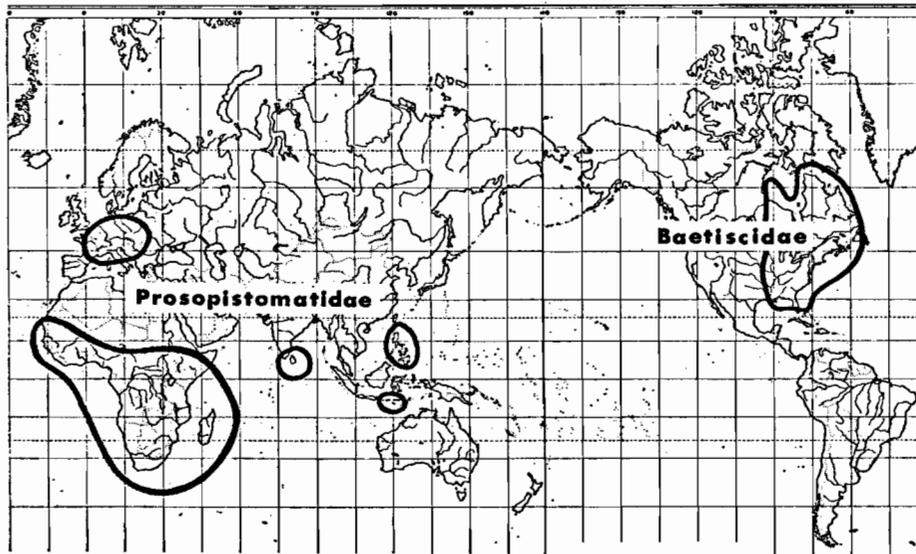


Fig. 33. Reliktäre Verbreitung der Prosopistomatidae und Baetiscidae; (Original).

(Fig. 11) eine erste Vorstellung von der Entstehungs- und Verbreitungsgeschichte der Ordnung.

Für die primitive Familie der Siphonuridae erweist sich die amphinotische Region, auf die noch heute vier der sieben Unterfamilien beschränkt sind, als der Ursprungsort. Auch von der fünften Unterfamilie (Siphonurinae), die holarktisch verbreitet ist, existiert ein plesiomorpher Zweig (die *Metamonius*-Gruppe), der amphinotisch ist, so daß die Nordwanderung (im Sinne der schwarzen Pfeile in Fig. 34) sich als Ausbreitungsbewegung der Familie anbietet. Nach Erreichen der holarktischen Region kam es dort zu weiterer Ausbreitung von insgesamt drei Unter-

familien. Ähnlich scheint der Verlauf der Entstehungsgeschichte bei den Siphlaenigmatidae-Baetidae gewesen zu sein, nur dehnten diese nach Erreichen der Nord-Hemisphäre ihre Ausbreitung nach Süden über den Äquator aus (siehe weiße Pfeile in Fig. 34) und erreichten so auch die Süd-Kontinente wieder. Die drei restlichen Familien der Heptagenioidea sind im holarktischen Raum verblieben und zum Teil dort sogar in extrem nördliche Bereiche vorgedrungen oder abgedrängt, wie die Ametropodidae. Nur die Oligoneuriiden und Heptageniinen haben eine teilweise Rückwanderung in die Aethiopia und die Neotropis angetreten.

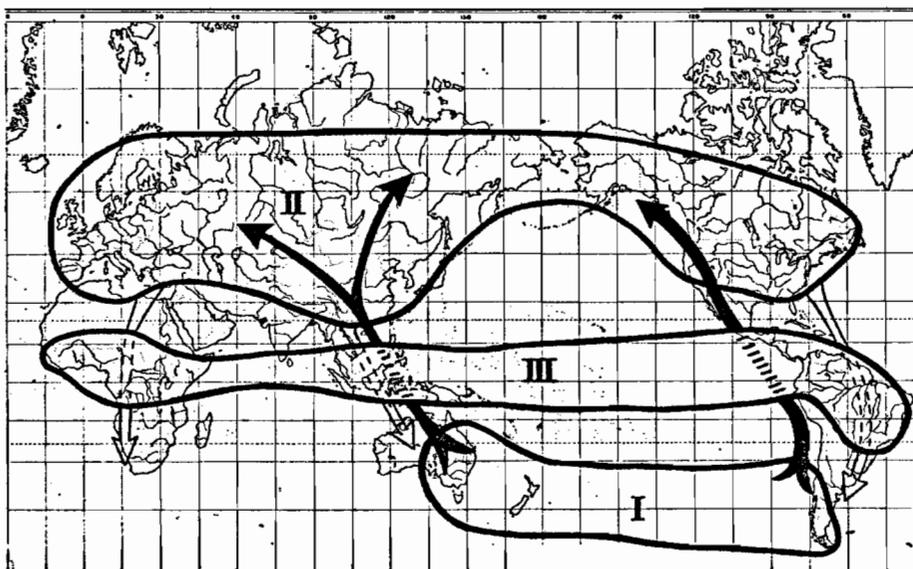


Fig. 34. Hauptverbreitungstypen und ihre verbreitungsgeschichtlichen Beziehungen zueinander. I = amphinotische Verbreitung; II = holarktische Verbreitung; III = tropische Verbreitung. Schwarze Pfeile = Nordwanderung (bei den Siphonuridae); weiße Pfeile = Rückwanderung in die Südhemisphäre (bei mehreren Gruppen); (Original).

Bei den Leptophlebioidea mag eine ähnliche Entstehungsgeschichte mit Ausbreitung von Süden nach Norden vorliegen, doch ist dies schwieriger zu erkennen. Die Leptophlebiidae sind in den Süd-Kontinenten, einschließlich Afrika, in adaptiver Radiation zu vielen „Lebensformen“ aufgespalten, was auf lange und konkurrenzlose Anwesenheit hindeutet, während sie in der Nord-Hemisphäre nur einen ökologischen Typ – um die Gattung *Paraleptophlebia* – repräsentieren. Die Ephemerellidae sind in der Aethiopia und Orientalis deutlich plesiomorpher als in der Holarktis, wo sie, vor allem in der Nearktis, heute sehr artenreich in der Großgattung *Ephemerella* vorliegen. In den aethiopischen und orientalischen Tropen leben die Tricorythidae, von denen die Ephemerellidae ausgegangen sein könnten. Doch kann die Entwicklung auch umgekehrt verlaufen sein. Kürzlich wurde [152] für Trichopteren nachgewiesen (als „Double-DECKER-Effekt“), daß kalt- und warmstenotherme Gruppen voneinander abstammen können, das heißt, daß sowohl die tropischen Breiten von den gemäßigten her besiedelt werden können wie umgekehrt.

Für die restlichen Unterordnungen und Familien gilt die gleiche Unsicherheit über die Herkunft. Keine von ihnen zeigt amphinotische Verbreitung oder besitzt in dieser Region besonders plesiomorphe Vertreter, dagegen sind einige deutlich relikitär in einzelnen Refugien der Holarktis, an-

dere kosmopolitisch verbreitet. So dürften diese Familien alle in der Nord-Hemisphäre entstanden sein und erst sekundär die Süd-Kontinente besiedelt haben. Damit ist allerdings nicht ausgeschlossen, daß auch ihre Vorfahren mit dem im Süden entstandenen Siphonuriden-Typ einst in der Nord-Hemisphäre einwanderten.

Insgesamt zeigt sich die Andeutung einer Entstehungs- und Besiedlungsgeschichte, wie sie ähnlich von den Plecopteren berichtet wurde [106]. Entstehung im amphinotischen Raum als kaltstenotherme Fließwasser-Bewohner, Überquerung des Äquators (in klimatisch günstiger Zeit? Permische Eiszeit?) und Besiedlung der Holarktis, von dort Rückwanderung (im Quartär?) in die südlichen Regionen. Außerdem bilden sich wärmeliebende Formen aus, die in den tropischen Gewässern leben können. Von diesen tropischen Gruppen dürfte es ebenfalls zur Evolution kälteresistenter Formen gekommen sein, die die gemäßigten Breiten besiedeln konnten. Gemäß der insgesamt größeren ökologischen Adaption der Ordnung an unterschiedliche Gewässer- und Temperatur-Typen verläuft die Besiedlungs-Geschichte vermutlich in komplizierter Überlagerung mehrfacher Nord- und Süd-Vorstöße über den Äquator sowie in der Eroberung des tropischen Raumes, aus dem dann sekundäre Vorstöße in die gemäßigten Breiten beider Hemisphären zurückgeführt haben.

Ökologie

Die Umweltbeziehungen der Ephemeroptera sind infolge ihrer „merolimnischen“ (das heißt: als Larven limnischen, als Imagines aber terrestrischen) Lebensweise auf ganz verschiedene Ökosysteme verteilt, so daß sich eine getrennte Behandlung der einzelnen Stadien anbietet. Da die Ökologie der Imagines mit der Entwicklung und Fortpflanzung in engstem Zusammenhang steht, wird die gesamte Imaginal-Ökologie dort besprochen werden. Im folgenden wird daher ausschließlich von dem Larvenstadium die Rede sein.

Lebensraum

Alle Ephemeropterenlarven sind für die gesamte Dauer ihrer Entwicklung aquatisch und leben ausschließlich in Süßwasser. Eine Versalzung im Brackwassergebiet der Flußmündungen oder durch Industrieabwässer wird von besonders resistenten Gattungen

wie *Cloeon*, *Centroptilum* und *Ephemerella* bis zu Konzentrationen von maximal 3 ‰ ertragen [155]. Innerhalb des limnischen Bereiches werden alle Biotope von Quellen bis zu stehenden Gewässern besiedelt, doch liegt das Schwergewicht eindeutig auf den Fließgewässern und hier besonders auf den sommerkalten Bächen der Gebirge oder der höheren Breitengrade. Die meisten Verwandtschaftskreise sind daher „cool-adapted groups“ im Sinne von Ross, doch sind einige Familien auch „warm-adapted“ und zu reinen Tropenbewohnern geworden (Tricorythidae, Campsurinae und andere).

Der Unterschied zwischen beiden Biotopen besteht vor allem in dem verschiedenen Sauerstoffgehalt, der bei niedrigerer Temperatur hoch ist und bei großer Strömungsgeschwindigkeit durch raschen Wechsel des Mediums schnell in der ursprünglichen Höhe ersetzt wird, während er bei hoher

Temperatur niedrig ist und außerdem bei geringer oder ganz fehlender Bewegung des Mediums durch schnellen Verbrauch noch niedriger wird. So ist die Frage des Lebensraumes für die Ephemeropteren vor allem ein Problem der Adaption an geringe Sauerstoffmengen (warm-adapted groups) oder an großen Sauerstoffreichtum des Milieus und dabei meist gleichzeitig auftretender starker Schwemmkraft der Strömung (cool-adapted groups).

Die unterschiedlichen ökologischen Nischen, die sich aus der verschiedenen reichlichen Sauerstoffversorgung und der unterschiedlichen Schwemmkraft der Strömung ergeben, sind bereits innerhalb des Längsverlaufes eines einzelnen Fließgewässers der gemäßigten Breiten markant genug, um sich in einer regelmäßig gestuften Abfolge einzelner Arten von der Quelle bis zum Unterlauf abzuzeichnen. Figur 35 zeigt eine solche

Ephemeroptera:

1. *Ephemera danica*
2. *Leptophlebia marginata*
3. *Leptophlebia vespertina*
4. *Paraleptophlebia submarginata*
5. *Habrophlebia lauta*
6. *Habroleptoides modesta*
7. *Ephemerella ignita*
8. *Torleya major*
9. *Chitonophora krieghoffi*
10. *Caenis macrura*
11. *Baetis pumilus*
12. *Baetis niger*
13. *Baetis rhodant*
14. *Baetis alpinus*
15. *Baetis tenax* P
16. *Baetis gemellus*
17. *Cloeon simile*
18. *Siphonurus lacustris*
19. *Epeorus assimilis*
20. *Heptagenia lateralis*
21. *Rhithrogena semicolorata*
22. *Ecdyonurus forctipula*
23. *Ecdyonurus venosus*

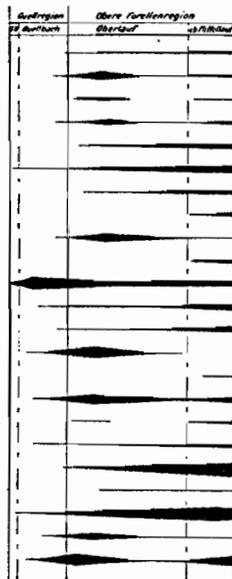


Fig. 35. Die Arten eines Mittelgebirgsbaches des Sauerlandes in ihrer Abfolge im Längsverlauf des Gewässers. Durch die Dicke des Striches wird die relative Individuenmenge angedeutet. [49]

ökologische Sequenz für 23 Arten eines Baches des Sauerlands [49]. Sie ist durchaus typisch für sämtliche ähnlichen Gewässer der nördlichen und südlichen gemäßigten Breiten und ist daher geeignet als Hilfsmittel für die Klassifizierung und Zonierung der Biotope der Fließgewässer (zum Beispiel für Colorado, USA [51], für die Fulda [101]). In Mittel-Europa sind für die entsprechenden Fließwasser-Regionen [103] die folgenden Differentialarten erkannt worden:

Epirhithron (Forellen-Region):

Habrophlebia lauta

Hyporhithron (Äschen-Region):

Oligoneuriella rhenana

Potamon (Cypriniden-Region):

Heptagenia sulphurea

Wenn die Einteilung nicht vom einzelnen Fluß ausgeht, sondern ganze Landschaften berücksichtigt, so ergibt sich aus dem jeweils typischen Faktorengefüge eine ebenfalls deutliche Stufung der vorhandenen Arten. So zeigten sich bei Untersuchungen in Mazedonien vier Höhenstufen mit jeweils charakteristischer Eintagsfliegen-Fauna [99].

Lebensform-Typen

Eine ökologische Einteilung der Ephemeropteren-Larven in Lebensform-Typen traf bereits PICTET [143]. Er unterschied die vier Typen der grabenden, abgeplatteten, schwimmenden und kriechenden Larven. Spätere Ergänzungen dieser Einteilung mit den neuen Typen, wie Wühler, Kletterer, Filtrierer, erwiesen sich als nützlich, doch läßt sich die Formenmannigfaltigkeit zwanglos in den vier erwähnten Hauptgruppen unterbringen. Sie sollen im folgenden zusammen mit den jeweils nötigen Erörterungen über spezielle Umweltfaktoren, Nahrungserwerb, und so weiter, behandelt werden.

Grabende Larven. Ein geschlossener Verwandtschaftskreis (die Superfamilie Ephemeroidea) gehört mit allen Familien zum Lebensform-Typ der grabenden, bohrenden oder wühlenden Larven, wie er bei den übrigen Familien nicht auftritt. Es handelt sich um Tiere von langgestrecktem Körper mit seitlich abstehenden oder über dem Rücken zusammengeschlagenen, meist stark aufgefrazten, beweglichen Kiemen, kräftigen, zum Graben geeigneten Vorderbeinen und auffallend starken Mandibeln. Den Grundtyp stellen die Potamanthidae und Euthyplociidae (Fig. 22, 23) dar, die sich im weichen Schlammuntergrund der Flußböden oberflächlich einwühlen und verstecken. Ihre Nahrung besteht aus organischem Mulm (Detritus) dieser Zonen, ihr Vorkommen ist auf Flußbereiche beschränkt, in denen es zu regelmäßigen Schlammablagerungen kommt, also außerhalb der Gefällestrecken und der Gebirgsbach-Oberläufe.

Bei den Ephemeridae ist die Entwicklung insofern fortgeschritten, als hier an Stelle des Wühlens ein

echtes Graben tritt. Der an die Maulwurfsgrille (*Gryllotalpa*) erinnernde Vorderkörper mit kräftigen, verbreiterten Grabbeinen, die von den langen Mandibeln unterstützt werden, ist dieser Lebensweise angepaßt (Fig. 24), ebenso die auf den Rücken geschlagenen Kiemen, deren rhythmischer Schlag der Versorgung mit Atemwasser in den im Untergrund gegrabenen Röhren dient. Diese Röhren durchziehen wirr den Boden; die Schlamm- und Bodenpartikel werden offenbar beim Graben gefressen. Im lehmig-schlammigen Boden größerer Flüsse finden sich die Vertreter dieses Typs oft in großer Zahl und können, wie zum Beispiel die Larven von *Hexagenia* im Mississippi, in enormer Dichte auftreten (Seite 26).

Zu einem regulären Bau von Wohnröhren kommt es bei den Palingeniidae. Die *Palingenia*-Larven, die im lehmigen Flußufer der großen Ströme der Alten Welt leben und an weniger verunreinigten Stellen, wie in der unteren Donau, noch heute in riesigen Mengen auftreten, graben mit Vorderbeinen und Mandibeln (Fig. 26) horizontale, zylindrische Röhren, in denen sie sich rasch hin- und herbewegen können. Als Nahrung dient der Detritus, der von den Wänden der Wohnröhre abgebürstet und vermutlich durch die Bewegung der Larven in diese Röhren hineingespült wird. Zur Vollkommenheit ist der Grab- und Bauinstinkt in der Familie der Polymitarciidae gesteigert. Bei *Ephoron* (Fig. 25 B) wird eine U-förmige, horizontale Wohnröhre im Flußufer angelegt (Fig. 36);

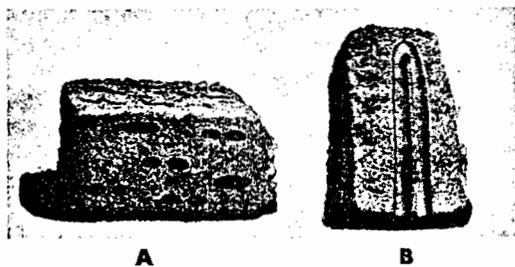


Fig. 36. Ein Bodenstück des Flußufers der Marne mit den Wohnröhren der *Ephoron*-Larve. A) von vorne; B) eine Wohnröhre längs aufgeschnitten (nach RÉAUMUR 1734/42).

bereits der erste Beobachter [150] dieser Larvengänge bemerkte, daß die Wand der Röhren feiner als die umgebende Erde sei und anscheinend von der Larve als Schicht aufgetragen werde. Die kräftigen Mandibeln erlauben den Larven der Campsurinae, außer in Lehm auch in verrottetem Holz und sogar in Sand-

stein zu bohren; auch hier kommt es zu einer Innenauskleidung der Wohnröhren mit einem Gespinst. Am genauesten ist dieser Vorgang bei der dritten Unterfamilie, den Asthenopodinae, untersucht, deren Larven ebenfalls in Holz (*Povilla* gelegentlich auch in Schwämmen) bohren, in den Tropen weit verbreitet sind und dort eine gewisse Bedeutung als Holzschädlinge haben.

Die im Amazonas häufigen Larven von *Asthenopus* bohren kurze U-förmige Wohnröhren in im Wasser liegende Holzstücke (Fig. 37) und kleiden diese mit einer Sekret-Tapete aus Seidengespinst aus, das von ihren MALPIGHISCHEN Gefäßen produziert und aus dem Enddarm ausgeschieden wird [153]. Die Larven erzeugen in den Wohnröhren durch Schlagbewegung des Abdomens einen Atem-

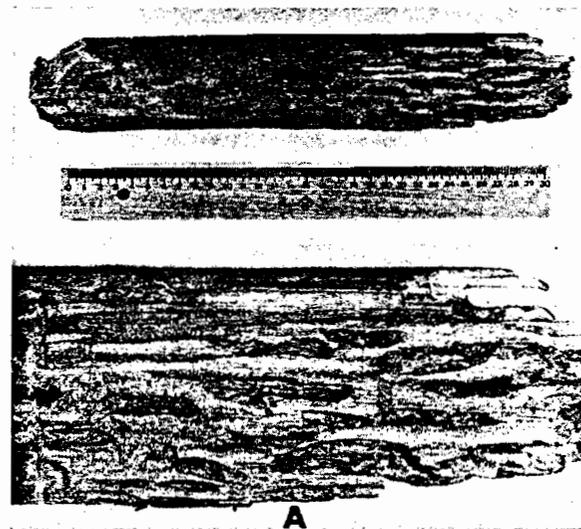


Fig. 37. Die holzbohrende Larve von *Asthenopus* aus dem Amazonasgebiet. A) von Wohngängen durchzogenes Holzstück (oben) und dessen rechte, angesägte Hälfte stärker vergrößert (unten); B) erwachsene *Asthenopus*-Larve. [153]



wasserstrom und sehen gleichzeitig durch ein kompliziertes System von Reusenapparaten an Kopf und Vorderbeinen die Nahrungspartikel aus dem passierenden Wasser ab. Diese Partikel haben nur eine Größe von etwa $10 \mu\text{m}$ – meist sogar weniger als $5 \mu\text{m}$ –, denn in dem äußerlich kristallklar erscheinenden Wasser der amazonischen Bäche, in denen die *Asthenopus*-Larven leben, sind nur Suspensionen und Detritusteilchen von dieser extrem geringen Größe vorhanden; in Anpassung an diese Verhältnisse sind die Filterbürsten am Vorderkörper der Larve entsprechend engmaschig (Fig. 38) gestaltet. Die Tiere gehören also zum Ernährungstyp der „Mikro-Tripton-Filtrierer“.

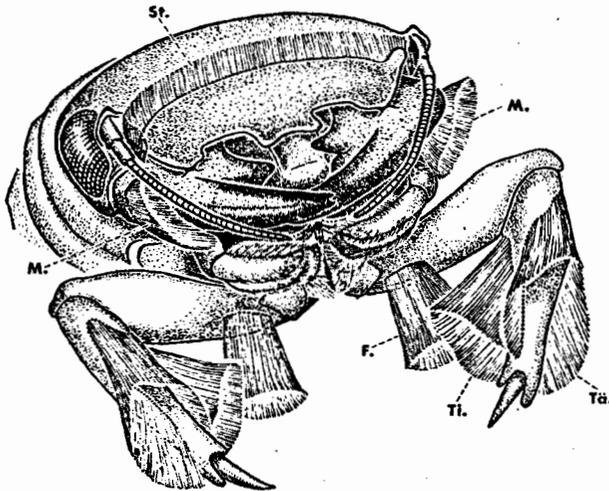


Fig. 38. *Asthenopus*-Larve; Vorderende, schräg-frontal mit dem als Filtrierapparat dienenden Haarbesatz. [153] F = Femurbürste, M = Mandibelnbürste, St = Stirnbürste, Tä = äußere Tibialbürste, Ti = innere Tibialbürste.

Schließlich seien die eigenartigen Larven der Behningiidae erwähnt, die im System, wenn auch mit Vorbehalt, zu den Ephemeroidea gestellt werden und mit ihnen die Eigentümlichkeit des Grabens teilen. Allerdings leben die Larven nicht in Schlamm oder festem Boden, sondern in dem feinen Sand und Kies, der sich an schnell strömenden Stellen großer Flüsse findet. Hier graben sie sich mit großer Geschwindigkeit ein, leben sozusagen „unterirdisch“ und dürften sich dabei von organischen Partikeln ernähren. Genaue Angaben darüber liegen bisher nicht vor. Ihr Körperbau ist der grabend-schwimmenden Lebensweise im fließenden Trieb sand des Flußbodens angepaßt, wobei vor allem die haarigen Polster an Stirn und Prothorax und die zu Grabschaufeln oder Schwimfflossen umgestalteten Beine und Palpen diese Tiere zu einem der eigenartigsten aller Formentypen der Ephemeropteren überhaupt machen (Fig. 21 C).

Im Anschluß an diese Trieb sand-Schwimmer sollen hier die Familien der Unterordnung Heptagenioidea erwähnt werden, soweit man sie mit Vorbehalt zu den „grabenden“ Lebensformtypen rechnen kann. Auch sie leben im Sandboden der Flüsse, in dem sie aber nicht graben wie die Behningiidae, sondern sich mit den Beinen verankern. Es handelt sich um die Acanthometropodinae, die Ametropodidae und Pseudironinae. In bemerkenswerter Konvergenz sind als Anpassung an diese Lebensweise die Tarsen zu langen und spitzen Stelzen ausgezogen, mit denen sich die Tiere im Trieb sand verankern können (Fig. 16 D, 17 C). Diese Gruppen sind angeblich alle karnivor, was ebenfalls als Anpassung an den extremen Aufenthaltsort zu bewerten ist, denn organischer Detritus ist auf der Oberfläche des Trieb sandes am Flußboden nicht vorhanden. Auch die Larven der Machadorythinae gehören hierher (Fig. 20 C).

Abgeplattete Larven. Abplattung des Körpers, oft auch der Beine und Kiemen, tritt deutlich bei fast allen Heptageniidae, einigen Ephemerellidae, den Proso-pistomatidae und gewissen Leptophlebiidae auf. Offensichtlich handelt es sich dabei um eine Anpassung an die Strömung im schnellbewegten (lotischen) Bereich der Flüsse.

Diese Annahme wurde energisch bestritten [131] mit dem Hinweis auf das Vorkommen abgeplatteter Formen im lenitischen – nicht strömenden – Bereich sowie unter grundsätzlichem Zweifel an der Wirksamkeit solcher Abplattung gegenüber der turbulenten Strömung im Bach. Durch Experimente [4] ließ sich jedoch eindeutig nachweisen, daß die abgeplattete Körperform den Stromlinien-effekt einer verringerten Schubkraft der Strömung hervorbringt. Es ist das Einschleichen der abgeplatteten Körperseiten in die fast strömungsfreie Grenzschicht am Substrat, die bewirkt, daß die eigentliche Strömung über das Tier hinwegstreicht, da es selbst, strömungstechnisch gesehen, ein Teil des Substrats geworden ist und im Idealfall wie dieses von der Grenzschicht umhüllt wird (Fig. 39).

In diesem Sinne sind auch weitere Adaptationen zu deuten, die bei diesem Lebensform-Typ auftreten können: scheibenförmige Randbildung an der Vorderseite des Kopfes, verbreiterte Kiemen, die sich fächerartig überdecken und so eine (angeblich als „Saugnapf“ fungierende) flach scheibenförmige Kontaktzone zum Substrat bilden (*Rhithrogena*) oder schließlich ein ventraler Haarsaum (*Ephemerella doddsi*), der sich ebenfalls als ringförmige Kontaktzone flach in die Grenzschicht der Strömung einschleibt (Fig. 40). In

Konvergenz zu den Heptageniidae zeigen auch einige südhemisphärische Leptophlebiidae (*Kimminsula*), die schnell strömende Gewässer besiedeln, starke Abplattung des Körpers und der Beine.

Die extremste Ausbildung der stromlinienförmigen Abplattung besitzen die Larven der Prosopistomatidae (Fig. 30C) mit einem vom Mesothorax gebildeten

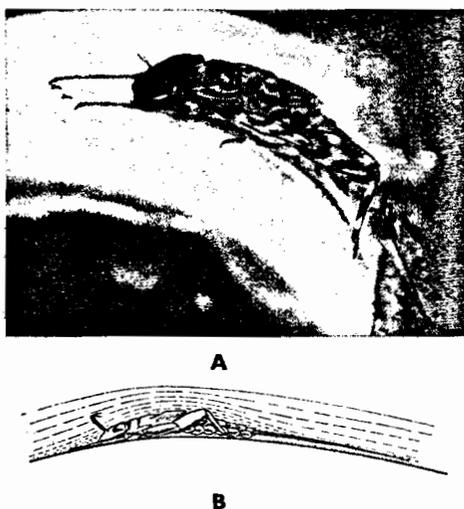
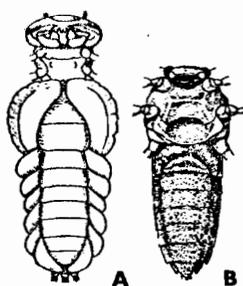


Fig. 39. *Ecdyonurus*-Larve in schnell strömendem Wasser. A) Foto eines Tieres in der Beobachtungsrinne mit starker Strömung von links; B) schematische Darstellung der Körperhaltung (Eintauchen in die Grenzschicht!) bei 20 cm/sec. [4]

Fig. 40. Ausbildung von Adhäsions-Scheiben bei Larven aus schnellfließenden Bachstrecken. A) *Rhithrogena*, Bauchseite mit fächerartig zum Ring zusammgelegten Kiemen [156]; B) *Ephemerella doddsi* (Nordamerika) mit entsprechendem ventralen Haarsaum am Abdomen [138]



Schild (Carapax), der den Körper flach halbkuglig überdacht. Man hat diese eigenartig geformten Larven bei ihrem ersten Auffinden an Steinen in starker Strömung größerer Flüsse (GEOFFROY 1762) für Krebs gehalten, da sie tatsächlich einem *Apus* ähnlicher sehen als einem Insekt. Bei ihnen scheint der abgeplattete Körper zugleich als echter Saugnapf zu fungieren, das heißt, durch Zug der dorso-ventralen Abdominalmuskulatur einen Unterdruck zwischen Substrat und

Körper zu erzeugen. Nach Berichten sollen die Tiere so fest an der Steinoberfläche sitzen, daß man sie nur mit einem Messer lösen könne. *Prosopistoma*-Larven können auch gut schwimmen [3]; sie schlagen dazu mit ihrem kurzen „Schwanz“, das heißt den freien Abdominalsegmenten und den flossenartig gefächerten Cerci. Als es fast 200 Jahre nach der ersten Entdeckung der Larven endlich auch gelang, die Imagines aufzufinden, wurde [71] darauf hingewiesen, daß diese auffällige Fähigkeit zum Schwimmen nicht überbewertet werden darf: die Larven treten nur im strömenden Wasser auf und sind dort niemals schwimmend anzutreffen. Ihre Nahrung stellen Insektenlarven (Chironomiden, Simuliiden) dar, die im gleichen Biotop leben, doch wird die ausschließlich karnivore Lebensweise bezweifelt.

Die Larven können stagnierendes – also sauerstoffarmes – Wasser längere Zeit ertragen und halten sich bis zu zwei Wochen lang lebend in einem Sammelröhrchen mit Wasser [71]. Damit wird das alte Problem [139] der Effektivität der Abplattung und der Existenz abgeplatteter Formen im Stillwasser aufgeworfen. Abplattung ist ursprünglich nur eine Strömungsanpassung, die den Aufenthalt in schnellbewegtem Medium ermöglicht, aber nicht erfordert. Flußarten zeigen somit Strömungsanpassung und zugleich Adaptation an geringen Sauerstoffgehalt des – warmen – Mediums; sie können daher durchaus auch in stehendem Wasser existieren. Dagegen sind echte Gebirgsbachformen nicht nur der Strömung, sondern auch der geringen dort herrschenden Temperatur der lotischen Bezirke angepaßt und damit dem extrem hohen Sauerstoffgehalt. Sie werden deshalb niemals in stehendem Wasser angetroffen. Eine *Epeorus*- oder *Rhithrogena*-Larve aus dem Gebirgsbach ist selbst bei niedriger Temperatur bereits nach wenigen Minuten erstickt, wenn sie sich in der Sammelschüssel in unbewegtem Wasser befindet.

Der Aufenthalt in strömendem Wasser bringt also für die Larven, wenn sie in kühlen Bachläufen leben, den Vorteil der günstigen Sauerstoffversorgung. Dies zeigt sich in einer deutlichen Reduktion der Kiemenoberfläche und in einem Verlust der Bewegungsfähigkeit der Kiemen, deren sonst übliche schlagende Bewegungen zum Herantransport von Atemwasser bei diesem Lebensform-Typ nicht zu beobachten sind.

Mit dem Aufenthalt in der Strömung ist jedoch noch ein weiterer Vorteil verbunden, nämlich die Möglichkeit, sich der von der Strömung mitgeführten Partikel (Detritus, organismische Drift) als Ernährung zu bedienen. Der Typ der filtrierenden Larven leistet diese Aufgabe. Bereits in drei Unterfamilien der Siphonuridae (Coloburiscinae, Ameletopsinae und

Isonychiinae), also erdgeschichtlich sehr früh, tritt dieser Ernährungstyp auf. In allen drei Gruppen sind die Vorderbeine und Mundteile durch dichten und steifen Haarbesatz zu Reusenapparaten umgestaltet, die aus der Wasserströmung Partikel abseihen können (Fig. 12 E). Das gleiche Verhalten und die gleiche morphologische Anpassung zeigen die Oligoneuriidae (Fig. 15 B), bei denen die stromlinienförmige Abplattung von Kopf und Körper besonders deutlich ist, ebenso auch die Reduktion der Kiemen am Abdomen. Auch einige Leptophlebiidae leben als Filtrierer (wie *Choroherpes*), doch sind hier die Reusenapparate auf die Mundteile beschränkt, während die Beine keine auffallende Behaarung zeigen. Die eigenartigen Arthropleinae sind ebenfalls vom filtrierenden oder bürstend-fegenden Typ, wie ihre stark abgewandelten Palpen zeigen (Fig. 16 B). Doch lebt *Arthroplea* in kalten, stagnierenden Moorgewässern, so daß ihre abgeplattete Körperform „zwecklos“ erscheint (siehe Seite 23); sie ist als Plesiomorphie innerhalb der Familie zu deuten, die bei einer abgeleiteten Form auch beibehalten wurde, als ihr keine ökologische Bedeutung mehr zukam.

Schwimmende Larven. Der Normaltyp der Ephemeropterenlarve, an deren Körperbau keine auffälligen Anpassungen an Sonderbedingungen der Lebensweise erkennbar sind, wird traditionsgemäß als der schwimmende Typ bezeichnet. Es ist damit nicht gemeint, daß diese Tiere regelmäßig oder gar ständig schwimmen, sondern daß sie es können und meist in einem Biotop leben, der gelegentliche Schwimmbewegungen ermöglicht.

Dem Larven-Typ der Siphonuridae (besonders die Subfam. Oniscigastrinae und Siphonurinae, Fig. 12 B) kommt hier wegen seiner Stellung an der Basis des gesamten Stammbaums der Ephemeropteren eine besondere Bedeutung zu. Offenbar repräsentiert er den Lebensform-Typ der permischen oder noch älteren Vorfahren aller heutigen Eintagsfliegen. Der Körper ist hochgewölbt im Thorax, dagegen deutlich verbreitert im Abdomen, wo eine kräftige Längsmuskulatur ausgebildet ist, die, zusammen mit den als Schwimmlösse gestalteten Schwanzfäden, die Tiere zu schnellen auf und ab schlängelnden Schwimmbewegungen befähigt. Sie leben meist in ruhigen Gewässerstrecken – stillen Kolken, Uferbuchten – kühler Fließgewässer und sitzen oder laufen dort auf der Schlammoberfläche

umher, die auch ihre Nahrung bildet. Sie sind omnivor und bevorzugen organischen Detritus. Werden sie aufgestört, so flichen sie mit geschickten und schnellen Schwimmbewegungen; das Schlagen des Abdomen treibt die Tiere in vibrierender Bewegung schräg nach vorne und oben, worauf sie dann mit gespreizten Beinen wieder zu Boden sinken.

Im gleichen Biotop, besonders häufig auf und zwischen den zerfallenden Blättern am Boden kleinerer Bäche, finden sich zahlreiche Leptophlebiidae (Fig. 18 B, C), die dem gleichen Lebensform-Typ zuzuordnen sind. Ihr Schwimmen ist meist nur ein kurzer „Sprung“, wonach sie wieder aufs Substrat zurücksinken. Geraten sie bei solchem Sprung in die Strömung, so erreichen sie durch lebhaft zappelnde Schwimmbewegung bald wieder die Uferregion, wo die Wasserbewegung schwächer ist und ihnen ein Festsetzen erlaubt.

In der Familie der Baetidae ist am Körper und den hohen Gangbeinen keine Anpassung ans Schwimmen festzustellen, doch ist auch bei ihnen die Schwanzflosse – aus den gefiederten Schwanzfäden – gut entwickelt (Fig. 14 D). Einige Arten leben in stehenden Gewässern, wo sie in der Vegetation umherklettern (*Cloeon*) oder auf dem Sandboden in Ufernähe sitzen (*Centroptilum*). Bei ihnen wird die Schwimmbewegung unterstützt durch das plötzliche Ausstoßen von Atemwasser aus dem Enddarm, was zu einem schnellen Vorwärtsschießen des Körpers im Wasser führt, allerdings nur für eine kurze Strecke. Auch stille Buchten von Fließgewässern werden besiedelt (*Centroptilum*), von der weltweit verbreiteten Gattung *Baetis* dagegen hauptsächlich die fließenden Strecken

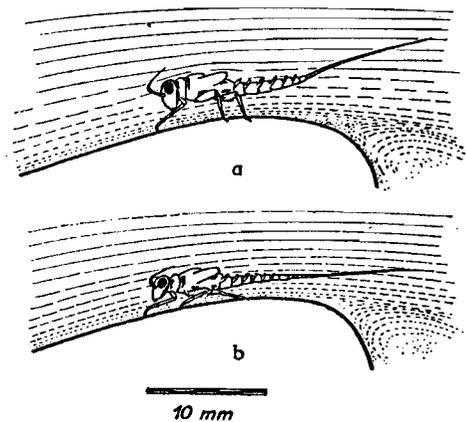


Fig. 41. Larve von *Baetis*. a) bei schwacher Strömung; b) bei starker Strömung. Die Strömungsverhältnisse im Medium sind durch schematische Stromlinien angedeutet. [4]

der Bäche und Flüsse. *Baetis*-Larven gehören in den Bergbächen aller Kontinente, aber auch in schnellfließenden Strecken der meisten Flüsse, zu den häufigsten und regelmäßigsten Besiedlern. Obwohl sie keine bemerkenswerten Anpassungen an den Strömungsdruck in ihrem Körperbau aufweisen, treten sie auch am Geröll mitten in der schnellsten Strömung der Bergbäche noch auf. Offenbar verbergen sie sich in Spalten der Steine und in den „Totwasser“-Räumen, das heißt, den ruhigen Winkeln im Strömungsschatten der Steine, zwischen den Geröllbrocken. Außerdem sind sie in der Lage, durch passendes Verhalten – nämlich eine variable Körperhaltung – die jeweilige Beanspruchung durch die Schubkraft der Strömung auszugleichen (Fig. 41).

Trotz dieser Möglichkeiten, sich zumindest vorübergehend auch in starker Strömung zu halten, ist es nicht verwunderlich, daß ein hoher Prozentsatz der Individuen ständig vom Substrat abgerissen wird und in den Wasserstrom gerät. Es bilden daher *Baetis*-Larven den überwiegenden Anteil aller Insekten in der organischen Drift der Bergbäche, während Vertreter des abgeplatteten Typs (Heptageniidae) praktisch keine Rolle in ihr spielen. Bei *Baetis vagans* in den Bergbächen von Minnesota spiegelt sich die nächtliche Aktivität der Larven in einer gegenüber dem Tag deutlich erhöhten Driftrate wider [187]. Für Mitteleuropa wurde das gleiche Phänomen an *Baetis rhodani* und *B. vernus* beobachtet und später experimentell bestätigt [132, 133]. Ob *Baetis* wirklich nachtaktiv ist (was bei einem vegetarisch lebenden Augentier immerhin verwunderlich wäre) oder nur deshalb nachts zahlreicher in die Drift gerät, weil es im Dunkeln auf Störungen, zum Beispiel bei der Begegnung mit anderen, eventuell karnivoren Larven, leichter abgetrieben wird als im Hellen, mag hier unerörtert bleiben. Wichtig ist jedoch, daß der Lebensform-Typ der schwimmenden Larve das schnellströmende Milieu offensichtlich nur besiedeln konnte, weil ein ständiger Substanzverlust der Population durch Abdriften mittels besonderer Mechanismen, wie retardiertem Schlupfrhythmus der Larven (siehe Seite 50) und ungewöhnlich großen Individuenreichtum ständig kompensiert wird.

Kletternde Larven. Den schwimmenden Larven ähnlich, jedoch von gedrungener Körperform, mit kurzen und kräftigen Beinen und ohne die Fähigkeit zu freiem Schwimmen, ist der Lebensform-Typ der kletternden Larven zweimal bei der Evolution der Ordnung Ephemeroptera gebildet worden.

Bei den Leptophlebioidea sind die beiden nahe verwandten Familien der Ephemerellidae und Tricorythidae typische Kletterer im Pflanzenbewuchs der Fließgewässer. Beide Familien besiedelten alle Gewässertypen, doch sind die kühlen, schnellströmenden

Bergbäche in den gemäßigten nördlichen Breiten der bevorzugte Aufenthalt der Ephemerellidae. Vor allem in der Nearktis ist die Großgattung *Ephemerella* sehr artenreich; sie zeigt bei vielen Arten die Tendenz zur Ausbildung von Retentionseinrichtungen, das heißt dornigen Auswüchsen an Körper und Beinen, vor allem auf der Dorsalseite, die einer Verankerung der Tiere in der flutenden Vegetation dienen (Fig. 42).

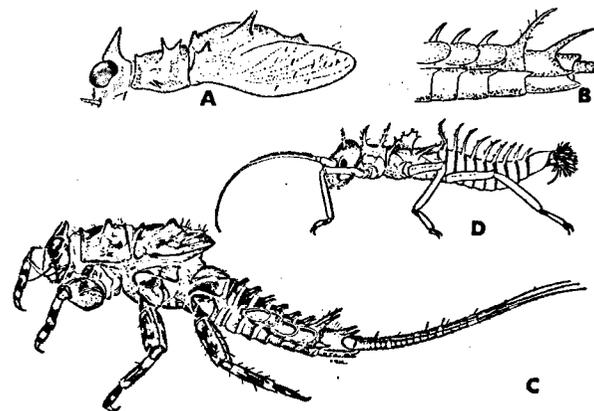


Fig. 42. Retentionseinrichtungen bei Larven vom kletternden Typ. A) *Ephemerella spinifera*, Kopf und Thorax-Rückenfläche; B) Hinterleibspitze; C) *Ephemerella proserpina*, Larve [138]; D) konvergenter Larventyp bei der Plecopterengattung *Araucanioperla* aus Südamerika. [105]

Diese Art der Verankerung durch dornige Auswüchse auf der Rückenfläche von Kopf, Thorax und Abdomen, eventuell sogar auf den Beinen, stellt offensichtlich ein sehr wirksames Mittel zur Fixierung im strömenden Milieu dar, denn sie findet sich in bemerkenswerter Konvergenz auch bei einer anderen, den gleichen Biotop besiedelnden Insektenordnung: den Larven der Plecopteren. In zwei Familien dieser Ordnung (Taeniopterygidae und Gripopterygidae) treten Larventypen auf, die bis in die Einzelheiten der Bedornung, ihre Lokalisation auf bestimmten Stellen der Rückenfläche und ihre Größe dem hier abgebildeten Typ von *Ephemerella* entsprechen (Fig. 42 D).

Schließlich sind die Caenidae und die ihnen im Larvenstadium sehr ähnlichen Neoephemeridae zu erwähnen, die beide den Lebensform-Typ der kriechend-kletternden Larven darstellen. Sie wohnen hauptsächlich am Boden von stehenden Gewässern, doch sind einige Arten auch aus Flüssen bekannt. Der Körper der *Caenis*-Larve ist dicht behaart, ebenso die Schwanzfäden (Fig. 28 B). An der Behaarung haften meist Schlammartikel, so daß die Tiere auf der Schlammoberfläche des Seegrundes, die sie bis zu

Tiefen von 10 bis 12 m in großer Zahl bevölkern, gut getarnt sind. Auch das erste Paar der dorsalen Kiemenblätter ist behaart, doch dient es zugleich als

Deckel für die darunter sitzenden weiteren Paare von Kiemenblättern, die durch Spreizen und Aufklappen des Deckels mit Atemwasser versorgt werden können.

Ökonomie

Die Eintagsfliegen besitzen praktisch keine unmittelbare wirtschaftliche Bedeutung. Das Massenschwärmen einiger flußbewohnender Arten führt jedoch gelegentlich zum Auftreten solcher enormen Mengen, daß es für einige Stunden oder Tage in der Gewässernähe zu ernsthaften Verkehrsbehinderungen kommen kann (Fig. 43); die Zahl der toten Exemplare



Fig. 43. Eintagsfliegen als Verkehrshindernis. Ein Massenflug von *Hexagenia* im Juli 1946 (Aus "Chicago Daily News"). [23]

nach solchen Massenflügen ist so groß, daß sie, wie zum Beispiel *Hexagenia* im Mississippi, sogar für die Schifffahrt ein ernsthaftes Problem werden kann. In Mitteleuropa sind solche Massenflüge, die nach dem Bericht von Augenzeugen wie dichtes Schneetreiben wirken und die Straßen und Brücken in kurzer Zeit mit einer meterhohen Schicht abgestorbener Leiber

und Eiballen bedecken können, vor allem von *Ephoron virgo* bekannt geworden; so im Neckar bei Mannheim, im Main bei Lohr, in der Fulda bei Kassel. Doch gehören solche Erscheinungen wegen der zunehmenden Abwasserverschmutzung unserer Flüsse bereits der Vergangenheit an.

In Flußgebieten, die solche Massenflüge regelmäßig aufweisen, wie das der Mosel und der Elbe, nutzte man die Saison (Juli bis August) in geringem Umfang kommerziell, indem man die Tiere nachts durch flackernde Feuer oder durch Auslegen von weißen Laken ans Ufer lockte, um sie dann unter dem Namen „Weißwurm“ als Angelköder und Fischfutter zu verkaufen [156]. Es wird berichtet [177], daß die toten Massen gewaltiger Schwärme dort, wo sie anfallen, als Dünger in der Landwirtschaft Verwendung finden. Zwischen 1935 und 1940 wurden in der Saone zwischen Verdun und Chalon jährlich ungefähr 100 Tonnen geerntet [186].

Eine gewisse Schädwirkung zeigen die tropischen Polymitarciden, da sie im Wasser befindliches Holz anbohren, um dort ihre Wohnröhren zu errichten (Fig. 37). Doch sind bisher lediglich geringfügige Schäden durch die Larven der altweltlichen Gattung *Povilla* bekannt geworden; so wird aus Thailand von Bohrschäden an im Wasser stehenden Holzpfählen und am hölzernen Boden eines Fährbootes berichtet [184], ebenso [181] von Beschädigungen hölzerner Wasserleitungen in Sumatra. In beiden Fällen verursachte *Povilla corporaali* den Schaden. Im tropischen Afrika sind ähnliche Schadensfälle, verursacht durch *Povilla adusta*, gemeldet worden. Hölzerne Schiffsböden im Victoriasee und im Njassa-See wurden von den Larven durchlöchert, doch konnten die Tiere das Holz nur dort angreifen, wo der Farbanstrich schadhaft geworden war [111]. Eine echte wirtschaftliche Bedeutung dürfte allen diesen Fällen nicht zukommen.

Als Fischnährtiere besitzen die Ephemeropteren dagegen einen erheblichen mittelbaren Wirtschaftswert. Sie sind ein wesentlicher Bestandteil der Nah-

rung aller Flußfische und zugleich Hauptnahrungsobjekt der karnivoren Wasserinsekten, wie Plekopteren, einige Trichopteren und Dipteren, die ebenfalls als Fischnahrung dienen. Wegen der komplizierten indirekten Nahrungsbeziehungen und dem meist jahreszeitlich und auch nach dem Alter der Fische schwankenden Anteil am Gesamt-Nahrungsspektrum sind genaue Zahlen über die Bedeutung der Eintagsfliegen für die Fischernahrung nicht zu erhalten. Der Anteil (vor allem von *Hexagenia*) als Flußfischnahrung wird [138] in Nord-Amerika mit Werten bis zu 50% angegeben, ebenso [130] für Junglachse in Schwedisch-Lappland und [2] für Forellen in Neuseeland. Es dürfte keinesfalls zu hoch gegriffen sein, wenn man 20% der gesamten Flußfisch-Produktion in den gemäßigten Breiten auf die Ernährungsbasis der Ephemeropteren zurückführt.

Vermutlich ist deren Anteil sogar noch wesentlich höher, entzieht sich bisher jedoch der quantitativen Erfassung. Durch Rückberechnung stellte man fest, daß neuseeländische Forellen 17mal größere Wachstumsleistungen zeigten, als nach der Menge der nachweisbaren Nahrungstiere in den

betreffenden Wohngewässern zu erwarten war [2]. Bei den bisherigen quantitativ-limnologischen Methoden der Erfassung der Bestandsdichte von Insektenlarven in Fließgewässern ist also offenbar noch ein Fehler in der Größenordnung einer Zehnerpotenz enthalten. Ein Hinweis auf die mögliche Fehlerquelle ist der, daß die Bevölkerungspyramide bei Ephemeropteren, besonders bei *Baetis*-Larven, eine wesentlich breitere Basis hat, als man zuvor annahm [123]. Benutzt man nämlich engmaschige Fangnetze, so kommen auf ungefähr 1500 *Baetis*-Larven unter 3 mm, wie man sie mit dem konventionellen Netz fängt, nicht weniger als 54 000 Junglarven, die man bei Benutzung eines feimmaschigen Netzes im gleichen Raum zusätzlich fangen kann. Es kommt hinzu, daß diese Junglarven, die offenbar in großem Umfang von der Fischbrut, den karnivoren Insekten und den „Driftsammlern“ (Filtrierern) gefressen werden, das ganze Jahr über und unabhängig von der Jahreszeit zur Verfügung stehen, da sie aus den Gelegen infolge „retardierter Schlupfzeit“ ständig nachgeliefert werden [102]. Man darf also erwarten, daß eine quantitative Stoffbilanz unserer Fließgewässer, zu der bis heute erst Ansätze vorhanden sind, in Hinblick auf die Bedeutung der Ephemeropteren für den Haushalt und damit auch für das Fischwachstum dieser Biotope noch Überraschungen erbringen wird.

Morphologie und Anatomie

Das Exoskelett ist bei Ephemeropteren weich und elastisch. Im folgenden wird das Exoskelett des Körpers und der Extremitäten zusammen mit der zugehörigen Muskulatur getrennt nach Körperabschnitten behandelt.

Kopf. Der Kopf der *Imagines* ist klein, in Aufsicht dreieckig. Seine Funktion ist auf das Tragen der Sinnesorgane beschränkt. Die Augen (siehe Seite 38) nehmen stets einen erheblichen Teil der Kopfoberseite ein (Fig. 3). Sie sind in vielen Familien bei den Männchen geteilt, so daß vier große, zum Teil erhöht stehende Komplexaugen (bei manchen Baetiden: „Turbanaugen“) das äußere der Kopfkapsel bestimmen (Fig. 14 B). Drei Ocellen liegen im Winkel zwischen den Augenpaaren und dem Kopfvorderrand (Fig. 19). Die Anordnung von Augen und Ocellen kann jedoch auch anders sein, wie bei den Behningiidae (Fig. 21 B). Die Antennen sind auffallend kurz und bestehen stets nur aus zwei Grundgliedern (Scapus und Pedicellus) sowie einer kurzen, ungegliederten Borste. Offensichtlich sind sie rudimentär und vermutlich funktionslos – bei Larven sind sie gut entwickelt und in Funktion.

Auch die Mundteile der *Imagines* sind verkümmert und funktionslos: eine Nahrungsaufnahme findet im Imaginalstadium nicht statt. Bei mehr plesiomorphen Gruppen sind im Mundfeld der *Imagines* außer dem Labium auch Mandibeln und Maxillen noch als stummelförmige Rudimente erkennbar, bei den meisten Familien aber sind die Mandibeln gänzlich verschwunden, so daß nur das Labium und eingliedrige, walzenförmige Maxillen-Stummel übrigbleiben.

Bei den *Larven* ist der Aufbau der Kopfkapsel wesentlich komplizierter, da außer den Sinnesorganen auch die Mundteile in voller Funktion sind. Die Kopfkapsel ist dorsal durch seine Scheitellaht geteilt, die sich in die M-förmige Stirnnaht gabelt, welche zwischen den Ocellen verläuft. Ventral ist die Kopfkapsel im oralen Teil mit einem chitinösen Innenskelett (Tentorium) ausgestattet, das als Gegenlager für die Einlenkung der Mundteile dient. Die dorsalen (oder hinteren) Tentoriumarme reichen weit ins Innere der Kopfkapsel und bilden die Ansatzstelle der Mandibelreduktoren. Clypeus (nicht immer vorhanden)

und Labrum verlängern die Kopfkapsel nach oral und formen das Dach der Mundhöhle.

Die Mundteile sind vom orthopteroiden Normaltyp, das heißt kauendbeißend. Auffallend kompliziert ist die Gestaltung der Mandibeln (Fig. 44): sie sind

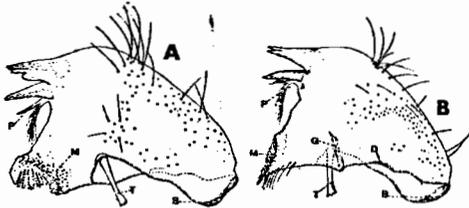


Fig. 44. Mandibeln der Larve von *Habropblebia fusca*. A) Linke Mandibel in Ventralansicht; B) rechte Mandibel in Dorsalansicht. [72] — B = ventrales Mandibलगelenk, D = dorsales Mandibलगelenk, G = Pseudogelenk, M = Molarteil, P = Prostheka, T = Adductor-Sehne.

normalerweise asymmetrisch. Ihre Form ist sehr variabel und liefert zum Teil Artbestimmungs-Merkmale. Der einwärtsgerichtete Teil bildet einen Kaurand (Molar-Teil), der entweder aus einer Reihe von Einzelzähnen oder aus komplizierten, in Serien angeordneten Leisten besteht. Die korrespondierenden Molar-teile beider Mandibeln sind asymmetrisch zueinander, und zwar meist so, daß die Molarfläche der linken Mandibel eine Mulde bildet, in welche der spitz-dreieckige Molarteil der rechten Mandibel eingreift. Beim Schließen der Mandibeln ergibt sich so eine Reib-bewegung zwischen beiden Molar-teilen. Diese Reib-flächen können auch verkümmert sein, wie bei Prosopistomatidae, die als Karnivore reine Reiß-Mandibeln besitzen. Andererseits finden sich bei den Familien mit grabenden Larven (Fig. 22 B, 23 B) starke, nach vorne gerichtete Verlängerungen der Außenfläche der Mandibeln, die als Grabschaufeln mit nach außen gerichteter Wirkung dienen.

An der Mandibelspitze befinden sich zwei besonders starke Schneidezähne, Incisivi, die entweder einfach zugespitzt oder sekundär gezähnt sein können. Zwischen Molarteil und Incisivi, meist nahe der Wurzel der Schneidezähne, befindet sich die Prostheka (*Lacinia molaris*), ein vergleichend-anatomisch sehr bemerkenswertes Gebilde, das als Rudiment des Endopodits der Spalttextremität der Crustaceen-Mandibel gedeutet wird. Es ist meist unbeweglich, erweist jedoch seinen Charakter als Extremität durch gelenkige Inserierung, griffelförmige Gestalt, trägt meist einige

Haare oder Borsten an der Spitze und kann tief gespalten sein (Fig. 44).

Die Mandibeln sind mit einem vorderen und einem hinteren Condylus in der Kopfkapsel eingelenkt, oft ist ein drittes „Pseudogelenk“ ausgebildet, nämlich eine stark chitinisierte Kante auf der Dorsalfläche (Fig. 44 B: G). Zur Bewegung dient der Beugemuskel (Adductor) und Streckmuskel (Abductor); der erstere entspringt im Dach der Kopfkapsel und inseriert über die Adductor-Sehne (Fig. 44 T) an der Mandibel. Die Abductoren sind geteilt und kommen vom Tentorium (Fig. 45).

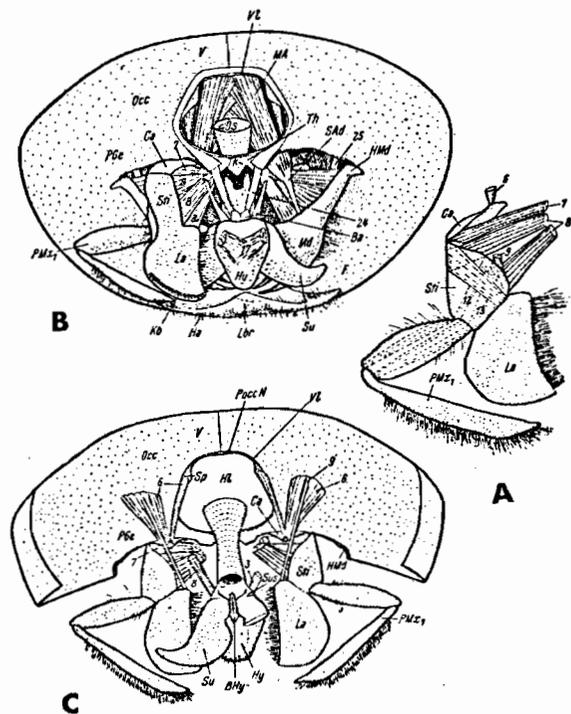


Fig. 45. Mundteile der Larve von *Ecdyonurus*. A) rechte Maxille, dorsal; B) Kopf in Ventralansicht nach Entfernung von rechter Maxille und Labium; C) Kopf in Dorsalansicht, nur Hypopharynx und Maxillen in situ. (Die Detailangaben der Abbildung werden zum Teil im Text erläutert). [163]

Von variabler, vielgestaltiger Form, mit unterschiedlichen Funktionen der einzelnen Flächen, unsymmetrisch, dreifach eingelenkt und von zahlreichen Muskeln bewegt, sind die Mandibeln der Ephemeropteren auffallend kompliziert und weisen mehr plesiomorphe Beziehungen zur Crustaceen-Extremität auf als bei allen anderen Insekten-Ordnungen. Im einzelnen ist die Form der Mandibeln so unterschiedlich und zugleich so charakteristisch, daß eine Bestimmungstabelle der nordamerikanischen Ephemeropteren-

Genera allein mittels Mandibel-Merkmalen aufgestellt werden konnte [135].

Die Maxillen sind vom Normaltyp: auf die beiden Grundglieder Cardo und Stipes folgt die Innenlade (Lacinia), an deren Außenrand der Maxillarpalpus eingelenkt ist. Eine Außenlade (Galea) fehlt den meisten Ephemeropteren, doch sind ihre Rudimente zumindest bei den Leptophlebiidae noch vorhanden. Die Innenfläche der Lacinia ist meist reich behaart oder beborstet, kann auch Zähne tragen und ist je nach ihrer Funktion zum Filtrieren, Bürsten oder Beißen geeignet. Der Palpus ist viergliedrig, bei apomorphen Gruppen (wie Heptageniidae) dreigliedrig oder zweigliedrig (Fig. 45 C). Als bemerkenswerte Ausnahme ist das letzte Palpenglied bei den Ameletopsinae lang fadenförmig und sekundär gegliedert. Stark abgewandelt sind schließlich die Maxillarpalpen bei den Arthropleinae, wo ihr letztes Glied (Fig. 16 C) lange Filterhaare trägt. Die Muskulatur besteht aus Adductoren und Abductoren vom Normaltyp (Fig. 45: 6-9, 12, 13).

Die 2. Maxillen (Labium) sind vom Normaltyp; sie bestehen aus Submentum und Mentum sowie dem eigentlichen Labium mit Innenlade (Glossa) und Außenlade (Paraglossa) und einem drei- oder zweigliedrigen Labialpalpus (Fig. 46). Sehr selten (Tricorythinae) sind Glossen und Paraglossen miteinander verwachsen. Die Labialpalpen sind, wenn sie in die bürstende oder fegende Funktion der Mundteile einbezogen werden, oft stark behaart oder beborstet, ähnlich wie die Maxillarpalpen. Über die Muskeln informiert die Figur 46.

Auf dem Labium liegt der Hypopharynx, eine dreizipflige Aufwölbung des Mundbodens (Fig. 46 B), der in Bewegung und Funktion weitgehend mit den 2. Maxillen gekoppelt ist. Der Mittellappen trägt oft eine bürstenartige Haarreihe und liegt direkt unter dem Molarteil der Mandibeln, so daß er deren Kautätigkeit unterstützt. Sowohl durch zahlreiche innere wie auch durch außen ansetzende Muskeln ist der Hypopharynx sehr beweglich (Fig. 45 B) und schafft so die Nahrungsteile in den Ösophagus.

Genau und ausführliche Studien über die Mundteile liegen für einige Gattungen vor; *Ecdyonurus* und *Heptagenia* [163] sowie *Arthroplea* [68]. Auf diese Arbeiten sei wegen aller weiteren Details, besonders auch in der Muskulatur, verwiesen.

Thorax. Der Thorax der Imagines ist von charakteristischem Bau. Eingehende Untersuchungen liegen über *Hexagenia* vor [113].

Der Prothorax ist klein und besteht nur aus wenigen Skelett-Elementen: dem quer-rechteckigen Pronotum, einfachen Pleuralplatten, die auch fehlen können, und einem meist dreieckig-schildförmigen Sternum, an dessen kaudalem Ende sich die beiden Furcae befinden, das heißt hohle, hornförmig ins Innere des Prothorax ragende Endosklerite.

Der Mesothorax ist mächtig aufgewölbt und stets das größte der drei Thorax-Segmente. Die zu ihm gehörigen Vorderflügel sind immer größer als die Hinterflügel und tragen die Hauptlast des Fluges. Das Mesonotum ist als großes Scutum ausgebildet, das sich durch Querfalten in Praescutum, Scutum, Scutellum und Postscutum teilt. Der Scutum-Schild ist seinerseits oft durch Querfalten in vier deutliche, ovale Felder geteilt, die den Ansatzstellen der dorsoventralen Flug-

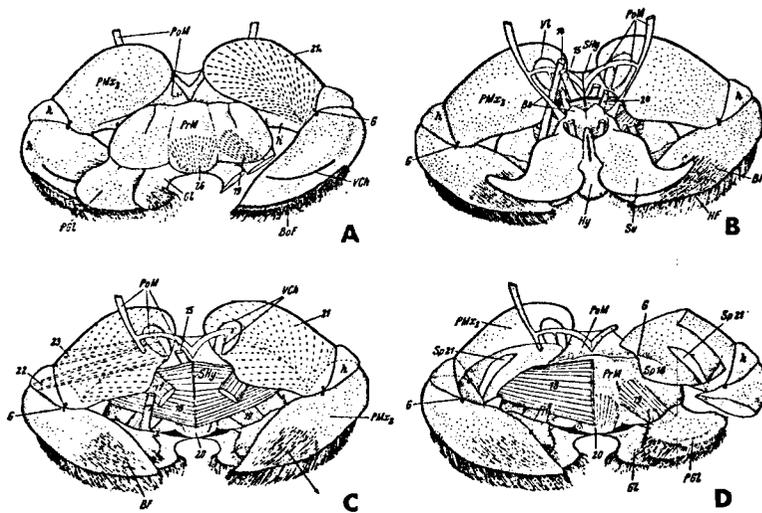


Fig. 46. Mundteile der Larve von *Ecdyonurus*. A) Labium in Ventralansicht; B) Labium in Dorsalansicht mit Hypopharynx; C) Labium in Dorsalansicht ohne Hypopharynx; D) Labium in Dorsalansicht wie C) aber nach Abtragung des linken Palpus. (Die Detailangaben für Muskeln und Strukturelemente werden zum Teil im Text erläutert). [163]

muskulatur entsprechen. An den Seiten liegen die nach ventral übergreifenden Episterna und die mit diesen verwachsenen Epimeren. Ventral ist ein Sternum aus-

gebildet, an dessen Hinterrand zwei Furcae liegen, die gemäß der geringeren Beweglichkeit der Mittelbeine deutlich kleiner sind als die des Prothorax. Nach hinten schließt ein Poststernum ab. Der Metathorax ist wesentlich kleiner als der Mesothorax und bildet mit ihm eine funktionelle Einheit. Scutum, Scutellum und Postscutum sind zu unterscheiden, im Pleuralbereich Episternum und Epimeron sowie ventral ein einheitliches Sternum mit kleinen Furcae oder ganz ohne diese.

Die Muskulatur des Thorax entspricht dem Insekten-Normaltyp und weist für die Bewegung der Flügel eine reiche direkte und indirekte Flugmuskulatur auf. Eine detaillierte Studie des gesamten thorakalen Bewegungsapparates liegt bereits vor [113]; auf diese Arbeit sei hier verwiesen. Als Beispiel wird lediglich die indirekte Flugmuskulatur im Thorax der adulten *Hexagenia recurvata* demonstriert (Fig. 47). Man beachte den großen dorsalen

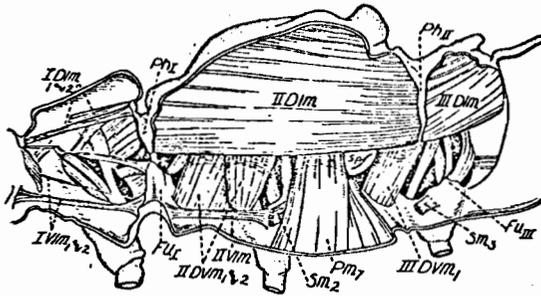


Fig. 47. Imaginale Thorax-Muskulatur bei *Hexagenia recurvata*. [113]. I-II-III = Pro-, -Meso-Metathorax, DIm = dorsale Längsmuskeln, Dvm = dorsoventrale Muskulatur, Fu = Furca, VIm = ventrale Längsmuskulatur (für weitere Details s. Originalarbeit).

Longitudinal-Muskel (DIm), der sich an wohlentwickelten Phragmen ansetzt und fast $\frac{2}{3}$ des Thorax ausfüllt; seine Kontraktion bewirkt den kraftvollen Abwärtsschlag der Flügel. Die überragende Ausbildung dieses Muskels erscheint für die im allgemeinen ursprüngliche Ordnung sehr bemerkenswert.

Das Flügelgelenk entsteht aus Seitenteilen des Meso- oder Meta-Notum und einigen Skleriten der membranösen Flügelbasis, den Pseudopteralia. Tegula, Humeralplatte und drei Pseudopteralia sind stets vorhanden, jedoch in den einzelnen Familien sehr unterschiedlich ausgebildet. Eine ausführliche vergleichende Spezialuntersuchung, die auch die zahlreichen an den Flügelgelenkstätten ansetzenden Muskeln, die sogenannte direkte Flugmuskulatur, berücksichtigt, liegt aus jüngerer Zeit vor; auf diese Arbeit sei ausdrücklich für alle Details verwiesen [76].

Die Flügel sind stark ausgebildet, am Vorder- rand kräftig chitinisiert und stets von sehr unterschiedlicher Größe: der Hinterflügel ist wesentlich kleiner als der Vorderflügel, bildet mit diesem eine funktionelle Einheit, wobei er vor allem den Anteil des Vorderflügels stützt, und kann sogar gänzlich fehlen; so bei der Gattung *Cloeon*. Der Umriss des Vorderflügels ist dreieckig. Die Flügelmembran ist durch regelmäßigen Wechsel konkaver und konvexer Adern deutlich gerieft (siehe + und - in Fig. 48 A und 49 C).

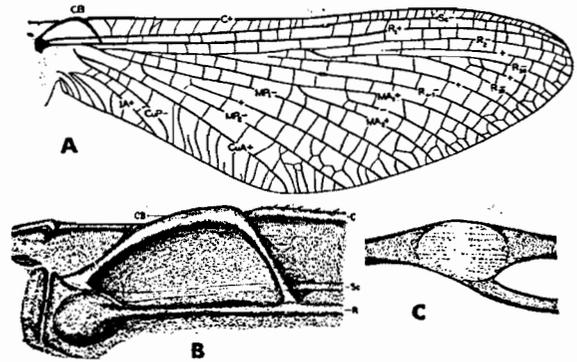


Fig. 48. Flügel. A) Vorderflügel von *Siphonurus* mit Bezeichnung der Längsadern und Angabe der konkaven (-) und konvexen (+) Adern sowie der Costalbrücke (CB); B) Costalbrücke (Humeralbogen) stärker vergrößert; C) die Bulla der Gabel R_2-R_3 stärker vergrößert. (Im Flügel die Angabe der heute gültigen Ader-Bezeichnungen). [62]

Die alternierende Anordnung der konkaven und konvexen Adern wird auch bei Gabelungen nicht aufgegeben, sondern jeweils durch eine Interkalarader wieder hergestellt. So bleibt die MA auch nach ihrer Gabelung in beiden Ästen konvex (+), da die dazwischenliegende Interkalarader IMA konkav (-) ist. Umgekehrt sind beide MP-Äste konkav, während die IMP konvex ist (Fig. 48 A). Das Auftreten solcher Dreiergruppen oder Triaden in der äußeren Flügelhälfte ist charakteristisch für die Ephemeroptera und in diesem Umfang von keiner anderen Insektenordnung bekannt.

Die beiden ersten konvexen Adern (Costa und Radius 1) sind an ihrer Basis über die konkave Subcosta hinweg durch ein bogenförmiges Strukturelement, den Humeralbogen oder die Costalbrücke, verstärkt (Fig. 48 B). Die Funktion dieser Struktur ist eine Versteifung des Flügelvorderrandes, der durch diese drei parallel ziehenden und stark chitinisierten Adern seine besondere Festigkeit erhält. Im Gegensatz zur Festigkeit des Vorderrandes ist die übrige Flügelmembran,

vor allem der Analteil, verhältnismäßig weichhäutig und elastisch. Besondere Gelenke, die Bullae (Fig. 48 C), die sich bei vielen Arten etwa in der Flügelmitte auf Subcosta und Radius finden, ermöglichen ein teilweises Einknicken des Flügels während des Aufschlagens (Fig. 49 B). Die Bezeichnung der einzel-

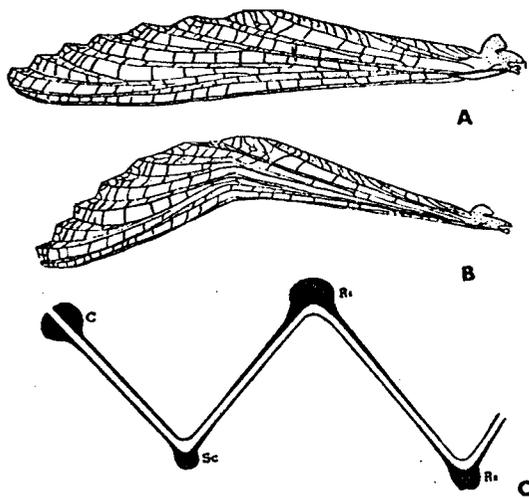


Fig. 49. Flugmechanik bei *Siphonurus*. A) Vorderflügel im Abschlag; B) Vorderflügel im Aufschlag; C) Querschnitt durch den vorderen Flügelrand, stärker vergrößert, mit getrennter Dorsal- und Ventral-Lamelle des Flügels zur Demonstration der Lage der Aderverstärkung bei konkaven (Sc und Rs) und konvexen (R 1) Adern. [62]

nen Flügeladern, wie sie sich heute durchgesetzt hat, ist in Figur 48 A angegeben.

Längere Zeit hindurch hat es in der Ephemeropteren-Literatur im Hinblick auf die Benennung der Flügeladern unterschiedliche Ansichten gegeben; erst durch die Publikationen von DEMOULIN und EDMUNDS & TRAVER (1954) ist jetzt Einmütigkeit der Auffassungen hergestellt. Die Unterschiede lagen vor allem in der Interpretation von MA und Cu 1, deren Homologisierung Schwierigkeiten bereitet. EATON (1883) hatte gänzlich auf Aderbenennung verzichtet und sie statt dessen numeriert. Später wurde das System von COMSTOCK & NEEDHAM (1899) gebräuchlich, das TILLYARD zunächst (1923) ablehnte, aber später (1926) unterstützte. Nach diesem System ist auch ULMER (vor 1939) vorgegangen: MP 1 und MP 2 werden dabei fälschlich als Cu 1 und Cu 2 bezeichnet, während die wirkliche Cu 1 als A 1 verkannt wird. Eine Revision der Benennung erfolgte durch NEEDHAM, TRAVER & HSU (1935), welche zwar die Cubitalregion richtig deuteten, jedoch die MA-Gabel für R 4-5 hielten. Nach diesem System ging auch BURKS (1953) vor.

Die Flugtechnik steht in engem Zusammenhang mit dem Aderverlauf. Bei den Flügeln mit regel-

mäßigem Wechsel konkaver und konvexer Adern ergibt sich ein faltiger Flügelquerschnitt (Fig. 49 C), der zur Versteifung der Flügelmembrane beim Abschlag beiträgt und gleichzeitig eine Verringerung des Oberflächen-Widerstandes beim Aufschlag ermöglicht. Durch die Einknickung des Flügels in den Bullae wird diese Widerstandsverringerng noch größer (Fig. 49 A, B). Auf diese Weise wird ein flatternder Hubflug erreicht, der es den Tieren ermöglicht, senkrecht oder in steilem Winkel aufwärts zu flattern und sogar im Rüttelflug auf der Stelle zu stehen, was für die Eiblage und den Hochzeitsflug von Bedeutung ist. Bei einigen apomorphen Formen (Behningiidae, Oligoneuriidae, Prosopistomatidae) ist an die Stelle des Hubfluges der schnelle, vorwärts gerichtete Skufflug getreten, bei dem die Flügelmembran im ganzen versteift ist und als Tragfläche dient, während der starre Flügelvorderrand die Luft unter die Tragflächen schaufelt. Der Vorderrand ist daher verstärkt, besonders deutlich durch Queradern bei Behningiidae (Fig. 21 A) und Oligoneuriidae (Fig. 15 A), bei denen außerdem in bemerkenswerter Konvergenz die Längsadern paarweise zusammentreten und so ein besonders wirksames Spantengefüge für die Versteifung des Flügels liefern. Bei den Behningiidae erreicht die Flugtechnik der Ephemeropteren ihren Höhepunkt: die Tiere sind zu einem schnellen, gerichteten Flug auch gegen den Wind in der Lage; da die Beine bei ihnen verkümmert sind, verbringen sie ihr gesamtes Imaginalleben im Fluge.

Die Beine der adulten Ephemeropteren haben fast keine Lauffunktion, sondern dienen lediglich als Stütze im Stand, können sogar funktionslos und verkümmert sein, wie bei den Oligoneuriidae (Fig. 15 A), Prosopistomatidae (Fig. 30 A), Campsurinae und Behningiidae. Wenn die Beine normal ausgebildet sind, so ist das vordere stets das längste aller Beinpaare; die der Männchen spielen bei der Kopulation eine große Rolle (siehe Seite 43), da sie die Flügelwurzel der Weibchen umgreifen und festhalten. Zu diesem Zweck ist ein besonderes, nach oben drehendes Gelenk zwischen Tibia und Metatarsus der männlichen Vorderfüße ausgebildet. Die ersten Tarsenglieder zeigen die Tendenz, mit der Tibia zu verwachsen, was praktisch zu einer Eliminierung des Fußgelenkes führt. Die Normalzahl der Tarsenglieder ist fünf, doch kommen bei apomorphen Familien Reduktionen der Zahl bis auf drei vor (Hinterbeine der Baetidae, Fig. 14 C).

Das letzte Tarsenglied trägt die Krallen, die nur bei den plesiomorphen Siphonuridae gleich sein können, während sie im allgemeinen stark unterschiedlich ausgeprägt sind: eine spitze, gekrümmte Normal-Kralle und eine meist gleich große, aber stumpfe, oft walzen- oder blasenartig umgebildete zweite Kralle. Über die Funktion dieser abgewandelten zweiten Kralle (Sinnesorgane?) wissen wir nichts.

Der Thorax der Larven zeigt nur eine schwache Entwicklung der imaginalen Sklerite. Mit Ausnahme des Sternums ist die Außenhaut nicht deutlich sklerotisiert. Auf dem Sternum sind die Furcae wohl entwickelt, besonders stark auf dem Prothorax. Außerdem sind die Praesternite, an denen die Beinmuskulatur ansetzt, zu wohlausgebildeten Apodemen invaginiert. Für alle Details der Sklerite und Muskulatur wird auf die Arbeit von W. KNOX [113] verwiesen.

In seiner allgemeinen Form ähnelt der Thorax der Larven bei plesiomorphen Gruppen sehr dem der Imagines: er ist stark gewölbt, wesentlich höher als breit, das Pronotum ist schmal und unbedeutend (Fig. 12 B). Im Verlauf der Evolution hat sich mit der Veränderung der Körperform auch die Gestalt des Thorax z. T. erheblich gewandelt, besonders bei den plattgedrückten Larven der Heptageniidae (Fig. 16 und 39) und Behningiidae (Fig. 21 C), bei denen der Prothorax verhältnismäßig groß und stark verbreitert ist.

Die seitlichen Verlängerungen am Prothorax einiger Heptageniidae, besonders deutlich bei *Epeorus* und *Ecdyonurus*, aber auch bei *Behningia* (Fig. 16 C, 21 C), sind gelegentlich mit den Flügeln homologisiert worden, da sie einige Ähnlichkeit mit den Flügelscheiden des Meso- und Metathorax zeigen. Zuletzt wurde [96] eine solche Homologisierung auf Grund morphometrischer Details versucht. Es spricht allerdings gegen diese Deutung, daß solche „Pseudoflügel“ bei ausgesprochen apomorphen Familien auftreten sollten. Eine direkte Homologisierung mit den prothorakalen Flügeln der Palaeodictyoptera bleibt weiterhin höchst problematisch.

Im Mesothorax zeigt das Tergit in einigen Familien die Tendenz, über seine Funktion als Basis der Flügelscheiden hinaus sich aufzublähen und die benachbarten Tergite zu überwölben. Schon bei den *Caenis*-Larven (Fig. 28 B) ist diese Tendenz sichtbar, doch wird sie bei den Baetiscidae (Fig. 29 B) wesentlich verstärkt und erreicht schließlich bei Prosopistomatidae (Fig. 30 C) mit der Ausbildung eines regulären Carapax ihren Höhepunkt.

Die Flügelscheiden auf Meso- und Meta-Thorax entstehen erst in einem verhältnismäßig späten Stadium der Larvenentwicklung, um dann von Häutung zu Häutung sehr schnell an Größe zuzunehmen. Auf ihnen treten bald Andeutungen der Flügelladerung auf (Fig. 16 D), doch bricht dieses sukzessive Wachsen der Flügelscheiden im letzten Larvenstadium auf einer noch frühen Stufe ab: die Größe beträgt kaum $\frac{1}{4}$ der in ihnen enthaltenen Submaginal- und Imaginal-Flügel, die deshalb in diesem letzten Stadium stark gefaltet in den Scheiden liegen.

Die Beine der Larven sind wohl ausgebildet und voll beweglich – im Gegensatz zu denen der Imagines – und zeigen einen je nach Lebenform-Typ sehr verschiedenartigen Bau. Bei den grabenden Larven sind sie robust und stark (Fig. 24 B, 26 B), bei den kletternden und schwimmenden Formen zierlich und dünn (Fig. 12 B), bei den abgeplatteten Larven auffallend verbreitert und flach (Fig. 16 C). Stelzenförmig steif und nach hinten gekrümmt sind sie bei den Bewohnern des Triebsandes (Fig. 16 D), dagegen werden sie bei Behningiidae zu Ruderblättern mit stark reduzierter Gliedzahl umgestaltet (Fig. 21 C). Schließlich können sie in den Dienst des Nahrungserwerbes gestellt werden, indem sie Reusenhaare tragen (Fig. 12 E) oder die komplizierten Filtertrichter der Mikrofiltrierer (Fig. 38). Der Tarsus ist gewöhnlich eingliedrig, doch können auch mehrere (Pseudo-)Segmente auftreten (Fig. 17 C). Die Krallen sind stets nur in Einzahl vorhanden – im Gegensatz zu den Imagines – und können einfach zugespitzt, gezähnt oder auch gespalten sein. Bei den Heptageniidae ist die Kralle in ihrer Längsachse unsymmetrisch verdreht, da sie an der Spitze ihrer Ventralseite eine Kante zum Festhaken am Untergrund entwickelt.

Abdomen. Der Hinterleib der Imagines besteht aus 11 Segmenten, von denen das letzte jedoch nur an der Basis der Cerci noch jederseits als ein Pleuralstück erkennbar ist (Fig. 50 A). Die 10 vollausgebildeten Abdominalsegmente tragen jeweils ein Tergum und ein Sternum; nur in Segment X fehlt das Sternum. Diese ziehen sich auf die Körperflanken und lassen meist eine dünne, häutige Zone als Seitenlinie zwischen sich frei. Die Stigmen liegen jeweils im Pleuralteil der Terga. Am Hinterrand von Sternum VII der Weibchen liegt die paarige Geschlechtsöffnung. Bei Leptophlebiidae gibt es Ansätze zur Ausbildung

eines Ovipositors, der aus einer fingerförmigen kaudalen Verlängerung des Sternit VII besteht und auch Teile von Sternit VIII einbeziehen kann.

Die Muskulatur des Abdomens zeigt hinsichtlich der dorsalen Längsmuskulatur drei Typen [79]:

1. „Typ *Choroterpes*“: alle dorsalen Längsmuskeln sind in streng segmentaler Anordnung als metamere Einzelmuskeln ausgebildet.
2. „Typ *Baetis*“: die Muskelbündel sind in segmentale, schräg verlaufende Einzelbündel getrennt, von denen die äußeren jeweils durch drei Segmente verlaufen.
3. „Typ *Ecdyonurus*“: die Musculi tergalis interni formieren zwei Längsbündel, die zu beiden Seiten der Mittellinie das ganze Abdomen durchziehen.

Beim Männchen bildet die Abdomenspitze, und zwar im wesentlichen das IX. Segment, die äußeren Geschlechtsorgane (Fig. 50). Das Sternit IX trägt an

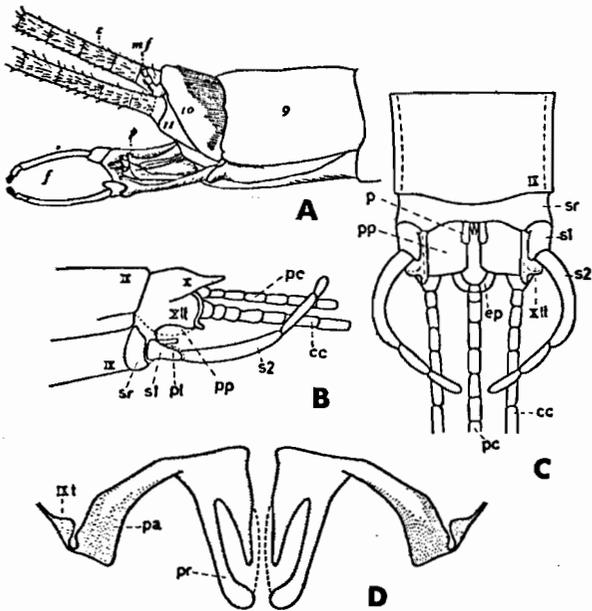


Fig. 50. Äußere männliche Genitalien. A) Hinterleibsspitze von *Siphonurus* — *c* = Cercus, *f* = Forceps (Genitalfüße), *mf* = Mittelfaden (Filum terminalis), *p* = Penis (nach MORGAN aus NEEDHAM, TRAVER, HSU 1935); B–D) *Ephemera vulgata*-Genitalien (B) lateral; C) ventral; D) Penis mit Stützstrukturen, ventral. [18]

seinem Hinterrand eine breite, gelenkig gelagerte Platte, den Styli (Forcepsbasis), an dessen Hinterecken zwei extremitätenähnliche Styli (Forcipes) oder Genitalfüße ansetzen. Diese bestehen bei Palingeniidae aus 6–7 Gliedern, bei anderen Familien aus nur 3–4 Gliedern (Fig. 9 B und 50 A, B) und können bis auf ein Glied reduziert sein (Caenidae). Oft ist die Ab-

grenzung der Glieder gegeneinander unvollständig. Proportionen und Form der Einzelglieder sind meist streng spezifisch, so daß die Styli eines der wichtigsten Determinationsmerkmale bilden; bei den Baetidae ist man fast ausschließlich darauf angewiesen. Die Genitalöffnungen am Hinterrand von Sternit IX liegen in zwei kaudal gerichteten Auswüchsen der Segmentbasis, den Penes, deren Chitingerüst meist aus einem zweispaltigen Spitzenteil und einem von der Basis nach außen strebenden Basalarm besteht (Fig. 50 D). Bei manchen Gruppen (Baetidae, Caenidae) fehlen die Penes. Hinsichtlich der Muskulatur der männlichen äußeren Geschlechtsorgane sei auf eine spezielle Studie verwiesen [80].

Am Körperende sitzen Schwanzfäden, und zwar entweder nur die beiden Cerci (Fig. 3) oder zusätzlich ein dritter, meist gleichlanger Mittelfaden (Filum terminalis), der Paracercus. Der Paracercus kann sehr stark verkürzt sein (Fig. 50 A: mf). Alle Schwanzfäden sind borstenförmig, meist körperlang und vielgliedrig. Sie haben die Aufgabe, den Körper im Fluge zu stabilisieren.

Der Hinterleib der Larven entspricht in seiner Segmentierung und Sklerotisierung dem der Imagines, zeigt jedoch eine größere Variabilität der Form. Im Zuge der adaptiven Ausbildung der Lebensformtypen kann das Abdomen walzenförmig gerundet sein, wie beim grabend-bohrenden Typ, oder mehr oder weniger abgeplattet. Oft treten in diesem Falle die Hinterecken der Segmente in scharfen, nach hinten gerichteten Seitenplatten hervor (Fig. 17 C, 27 B). Dornige Auswüchse der Tergite (Fig. 42) oder auffallende Haarsäume der Pleuren oder der Sternite (Fig. 21 C, 40 B) kommen ebenfalls vor.

Seitlich an den Abdominalsegmenten – seltener ventral oder dorsal eingelenkt – sitzen die Kiemen, von denen normalerweise 7 Paare an den Segmenten I–VII ausgebildet sind. Mesozoische Ephemeropteren besaßen noch bis zu 9 Kiemenpaaren (Fig. 6). Die Kiemen sind im einfachsten Fall, beim grabenden Lebensform-Typ, schlauchförmig und stark behaart (Fig. 2), meist jedoch bis auf den Grund gespalten, so daß jede Kieme aus zwei solchen Schläuchen besteht (Fig. 22 B, 25 B). Fast alle anderen Bautypen der Larvenorganisation weisen blattförmige Kiemen auf, die entweder in Einzahl (Fig. 14) oder meist doppelt auftreten (Fig. 18 C). Häufig besteht jede Einzelkieme aus einem

äußeren, blattförmigen Teil und einem dahinter verborgenen tubulösen Kiemenbüschel (Fig. 16 D). Weitgehend reduziert sind die Kiemen der Oligoneuriidae (Fig. 15 B); auf dem Abdomen der Prosopistomatidae-Larven fehlen sie gänzlich. Beim Lebensform-Typ der schwimmenden Larven wird das erste Kiemenpaar zum Deckel, der vor Verschlammung schützt und die folgenden Kiemenblätter unter sich birgt.

Verdauungssystem. Der Verdauungstrakt besteht aus einem röhrenförmigen, gestreckten Darmkanal, der sich ohne Verzweigung oder Ausbildung von Blindsäcken gerade zwischen Mundöffnung und After, im 10. Segment, durch den Körper zieht.

Das Stomodaeum ist kurz und besteht aus der Mundhöhle (Pharynx) und dem Oesophagus (Fig. 45 B, C: Ös), einem muskulösem Rohr, das noch innerhalb des Kopfes oder spätestens in der Halsregion mit einer ventilartig verschließbaren Klappe in den Mitteldarm mündet. Das Mesenteron, in dem die Verdauung der Nahrung stattfindet, zieht sich als weitlumiger Schlauch durch Thorax und Abdomen, um etwa im 7. Abdominalsegment, an der Ansatzstelle der MALPIGHISCHEN Gefäße, zu enden und in den Pylorus-Valven seinen Abschluß zu finden. Das kurze sich anschließende Proctodaeum ist durch Ausbildung zweier weiterer Klappenventile (Fig. 51 A, VIC und VR) in drei Abschnitte geteilt, die Ilium, Colon und Rectum genannt werden (Fig. 51). Sie dienen der Passage und Austreibung der Exkremente und können – zum Beispiel bei den Larven der Heptageniidae – durch plötzliche Kontraktion und das damit verbundene Austreiben von Wasser eine ruckartige Vorwärtsbewegung des Körpers nach dem Raketenprinzip bewirken, wie dies auch von den Larven der anisopteren Odonaten bekannt ist.

Die Morphologie und Histologie des Verdauungssystems untersuchte für eine Reihe von Arten GRANDI [77]. Wegen aller weiteren Details sei daher auf diese Arbeit verwiesen.

Bei den Imagines findet keinerlei Nahrungsaufnahme und Verdauungstätigkeit statt, der Darm ist hier in völligem Funktionswandel zu einem aerostatischen Organ geworden. Sowohl Proctodaeum wie Stomodaeum sind fest gegen den Mitteldarm verschlossen, dieser aber ist prall mit Luft gefüllt und schafft dadurch den notwendigen Turgor des Körpers und die elastische, aber feste Verbindung zwischen Thorax und Abdomen bei der statischen Belastung

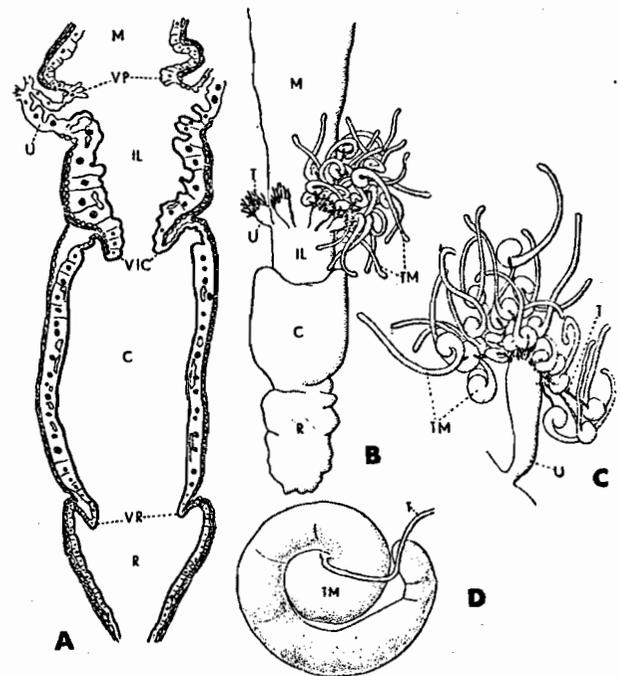


Fig. 51. Verdauungskanal (hinterer Teil) und MALPIGHISCHE Gefäße. A) Querschnitt; B) Totalansicht des hinteren Darmteiles von *Ephemerella ignita* (C = Colon, IL = Ilium, M = Mesenteron, R = Rectum, T = Tubuli uriniferi, TM = MALPIGHIGEFÄßE, VIC = Klappen zwischen Ilium und Colon, VR = Colon-Rektum-Klappen, U = Urether); C) ein Urether mit MALPIGHIGEFÄßEN bei *Ecdyonurus fluminum*; D) isoliertes MALPIGHIGEFÄß von *Caenis macrura*. [77]

während des Fluges. Ohne diese elastische Achse, die als Binnenskelett (nach Art der Chorda der Tunikatlarven) dem weichen Körper eine feste Haltung verleiht, wären der Flug, die Begattung und die Eiablage nicht möglich.

Blutkreislauf. Das farblose Blut der Ephemeropteren befindet sich in regelmäßiger Zirkulation durch den Körperstamm und die Extremitäten, wobei das Rückengefäß die Funktion eines Herzens übernimmt. Es ist ein langgestreckter, muskulöser Schlauch, der aus 10 Kammern – entsprechend den 10 Abdominalsegmenten – besteht, die jeweils zwei Ostien besitzen, durch die das Blut einströmt. Durch die Kontraktion der Kammern wird das Blut in die sich nach oral anschließende Aorta gedrückt und tritt an deren Vorderende direkt oberhalb des Gehirns in die Körperhöhle aus (Fig. 52 A).

Die Ephemeropteren sind das klassische Objekt für die Entdeckung des Blutkreislaufs der Insekten. Während das Rückengefäß bereits lange bekannt war, herrschte über

seine Bedeutung weitgehende Unklarheit, zumal die Funktion als Herz wegen des Fehlens von Blutgefäßen im Körper ausgeschlossen schien. C. G. CARUS (1827) entdeckte dann an jungen, durchsichtigen *Cloeon*-Larven sowie an juvenilen Odonaten-Larven den Blutkreislauf.

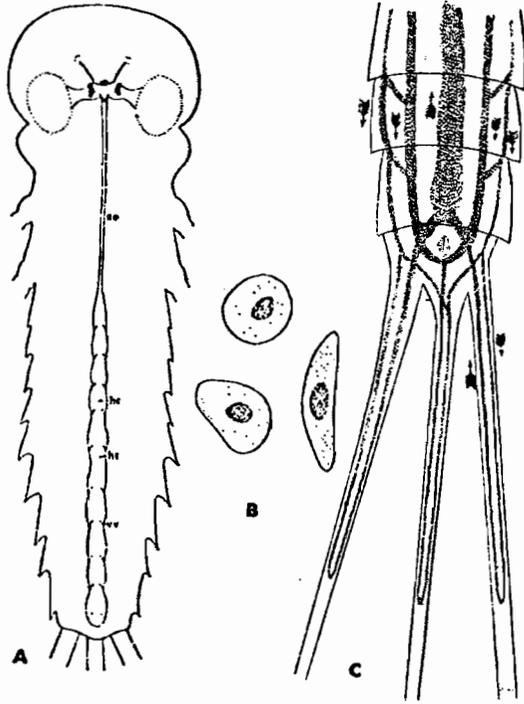


Fig. 52. Blutkreislaufsystem. A) Rückengefäß der Larve von *Stenonema vicarium* (ao = Aorta, bc = Herzkammer, ht = Herz, vv = Klappen); B) Blutkörper von *Stenonema vicarium* [138]; C) Abdomenspitze einer jungen *Baetis*-Larve mit Rückengefäß und blutgefüllten Lückensystemen (Pfeile geben die Strömungsrichtung an). [25]

Der Rückstrom des Blutes erfolgt in Lückensystemen des Körpers und der Extremitäten und führt so wieder zum Herzen (Fig. 52 C). Das Blut selbst besteht aus einer wässrigen Flüssigkeit, die dicht mit farblosen Blutkörpern angefüllt ist; die Blutkörper sind von variabler Gestalt, rundlich oder oval, und besitzen einen Zellkern (Fig. 52 B).

Exkretion. Als Exkretionsorgane dienen die MALPIGHI'schen Gefäße, die als schlauchförmige Ausstülpungen des Proctodaeums an der Grenze zum Mesenteron ansitzen (Fig. 51 B). Sie sind also ektodermaler Herkunft. Während die MALPIGHI-Gefäße bei den meisten Insektenordnungen einfache, mehr oder weniger lange Schläuche sind, haben sie bei den Ephemeropteren eine charakteristische Gestalt. Stets ist der eigentliche Körper aufgeschwollen und dabei

meist leicht gekrümmt; Krümmung und Schwellung nehmen distalwärts zu, so daß ihre Form einer Retorte ähnelt (Fig. 51 D). An diesem Körper setzt der deutlich dünnere Ausführungsgang (Tubulus uriniferus) an. Mehrere solche Ausführungsgänge sind meist zu einigen Uretheres vereinigt, die in das Ilium des Proctodaeum münden (Fig. 51 A).

Die Zahl der MALPIGHI-Gefäße ist gewöhnlich hoch; sie kann bis auf 160 steigen und gehört damit zu den höchsten bei Insekten überhaupt. Die Anzahl der Uretheres ist sehr unterschiedlich in den einzelnen Familien. Bei Baetiden (für *Baetis atrebatinus* gemeldet [77]) mündet jedes der ungefähr 40 MALPIGHI-Gefäße direkt in den Darm, so daß hier Tubuli uriniferi und Uretheres identisch sind. Offenbar stellt dies den plesiomorphen Zustand dar, der auch für *Siphonurus* nachgewiesen ist [116]. In der folgenden Tabelle stellen wir die entsprechenden Zahlen für einige Gattungen zusammen [77]:

	Uretheres	Tub. Malpighi
<i>Caenis</i>	2	ca. 100
<i>Choroterpes</i>	6	ca. 100
<i>Ecdyonurus</i>	8	160
<i>Ephemerebella</i>	8	50
<i>Baetis</i>	(40)	40

Für alle weiteren Details liegt eine ausführliche Spezialarbeit vor [77].

Die Funktion der MALPIGHI-Gefäße besteht darin, die Stoffwechselprodukte der Blutflüssigkeit zu entnehmen und in den Enddarm auszuscheiden. Hierbei werden offenbar auf dem Wege der Exkretions-synthese verhältnismäßig komplizierte organische Substanzen in den drüsenartig verdickten Teilen produziert. Bei den Palingeniidae entsteht auf diese Weise – ähnlich wie bei den Larven der Ordnung Megaloptera – ein Spinnsekret, das zur Auskleidung der Wohngänge benutzt wird (siehe Seite 21). Bei *Asthenopus* ist dieses Spinnsekret in den stark angeschwollenen Tubuli uriniferi nachweisbar [153].

Atmungsorgane. Bei den Larven dienen die normalerweise sieben Paare von Abdominal-Kiemem dem Gasaustausch mit dem Medium. Sie sind von feinen Tracheenästen durchzogen (Fig. 53 C), die sich zu jeweils einer Tracheenwurzel vereinigen. Diese Wurzeln münden in die beiden dorsalen Tracheen-Längsstämme, die sich in Thorax und Kopf fortsetzen und diese Gebiete nebst den Extremitäten versorgen (Fig. 53 A). Im Abdomen gehen in jedem Segment von jedem Längsstamm je ein dorsaler, ein visceraler und ein ventraler Ast ab, wodurch alle abdominalen Organe mit Atemluft versorgt werden (Fig. 53 D). Bei den

2. (Leptophlebioidea): starke Anastomosen in den dorsalen und ventralen Ästen der Abdominalsegmente III–VIII. Visceraläste der Segmente I und II fehlen.
3. (Ephemeroidea): ventrale Anastomosen in Segment II bis IX; viscerale Äste I–III fehlen, so daß eine Abzweigung des Visceralastes vom Segment IV den Kopf versorgt.

An den Anastomosen der Tracheen, besonders deutlich im Kopf – hinter dem Gehirn, direkt oberhalb des Oesophagus – kommt es zur Bildung der PALMEN'schen Organe (Induvia). Diese bestehen aus der blasig erweiterten Verbindungsstelle der beiderseitigen Tracheenäste und einer diesen Hohlraum ausfüllenden Masse von Intima-Lagen, die sich als Kugelschalen konzentrisch um ein im Zentrum liegendes Sekretgranulum anordnen (Fig. 53 B). Die Zahl der Intima-Schichten entspricht der Zahl der absolvierten Larvenhäutungen [35].

Offensichtlich ist die normale Häutung der Tracheen, bei der die chitinöse Intima ausgewechselt wird, an den Anastomosen technisch unmöglich, so daß hier die bei jeder Larvenhäutung neu anfallende Intima abreißt und sich als neue Kugelschale über die bereits vorhandenen legt. Für eine (mehrfach vermutete) Funktion dieses Organs als Statocyste besteht kein histologisches Argument; ob den PALMEN'schen Organen irgendeine Funktion zukommt, ist unbekannt.

Nervensystem. Das Zentralnervensystem besitzt den normalen Bau und präsentiert sich entsprechend dem hohen phylogenetischen Alter der Ephemeropteren in sehr plesiomorpher Form, von der nur die hochentwickelten Familien der Gruppe Prosopistomatoidea abweichen.

Das Oberschlundganglion ist gut entwickelt und kann bei Formen mit hoher optischer Sinnesleistung im Zuge der Ausbildung der zusätzlichen Frontaläugen im männlichen Geschlecht sehr kräftig entwickelt sein. In Figur 55 A sind die mächtigen Lagen der äußeren und inneren Medullarmassen sichtbar, die fast das ganze Innere der Kopfkapsel ausfüllen. Normalerweise – das heißt im Falle weniger exzessiver Ausbildung der Augen – ist das Oberschlundganglion wesentlich kleiner (Fig. 54 B). Das Unterschlundganglion, von dem die Mundwerkzeuge versorgt werden, ist bei den Larven von normaler Ausprägung (Fig. 54 B, C) und bei den Imagines reduziert. Die Thorakalganglien liegen zentral in den jeweiligen Thorax-Segmenten.

Beim abdominalen Gangliensystem zeigt sich eine gewisse Tendenz zur Cephalisation – zum Aufrücken

und Verschmelzen der Ganglien in oraler Richtung. Ganglion 1 wird davon regelmäßige erfaßt und rückt daher in den Metathorax, wo es dem Thorax-III-Ganglion dicht anliegt (Fig. 54 A) oder mit diesem völlig verschmilzt (Fig. 54 B). Die übrigen Segmente des Abdomens bleiben im Besitz ihrer Ganglien (Fig. 54 A), jedoch nur bis maximal Segment VIII, in dem das letzte – aus 8-11 verschmolzene – Ganglion liegt, dessen Nerven die folgenden Segmente mit versorgen (Fig. 54 D).

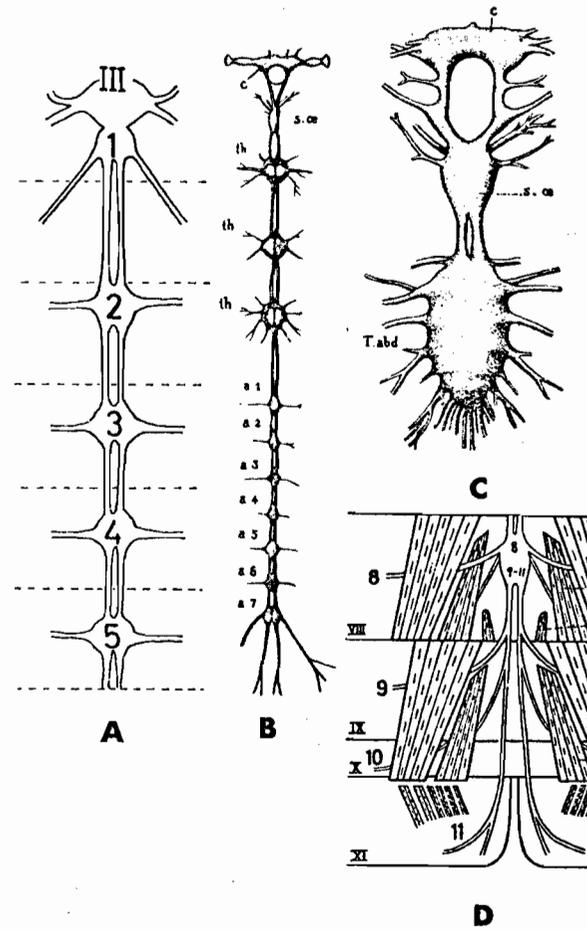


Fig. 54. Nervensystem. A) schematische Darstellung der Lage der ersten 5 Abdominalganglien bei *Siphonurus* [104]; B) Nervensystem von *Tricorythus* [183]; C) Nervensystem von *Prosopistoma* [183]; D) hinteres Ende des abdominalen Nervensystems, schematisch, mit Muskeln [18]

Eine vergleichende Untersuchung der Abdominalganglien bei den einzelnen Familien zeigte, daß sich synapomorphe Typen zunehmender Cephalisation unterscheiden lassen [116]:

1. Ganglion 1 ist noch vorhanden, wenn auch nahe an Thorax-III-Ganglion gerückt; im Segment VIII liegt das abschließende Ganglion (8-11). Diese Typ tritt bei plesiomorphen Gruppen, zum Beispiel Siphonuridae auf.
 2. Ganglion 1 verschmilzt gänzlich mit Thorax-III-Ganglion; Ganglion (8-11) wandert in Segment VII (Heptageniidae) oder verschmilzt dort zu einem Ganglion (7-11) (Baetidae).
 3. Die Ganglien 2 bis 7 (8-11) verlagern sich nach oral in die Segmente I-VI (Caenidae).
 4. Alle Thorakal- und Abdominal-Ganglien verschmelzen zu einem zentralen, im Thorax liegenden Komplex (Fig. 54 c); bei Baetiscidae und Prosopistomatidae.
- Detaillierte Angaben über den Verlauf der Nerven in den letzten Abdominalsegmenten finden sich bei BRINCK [18].

Sinnesorgane. Die Ephemeropteren, vor allem die Imagines, sind ausgesprochene Augentiere. Die Komplex-Augen der männlichen Imagines sind bei fast allen Familien (Ausnahme: Caenidae, Ephemeridae) in jeweils charakteristischer Weise vergrößert und ge-

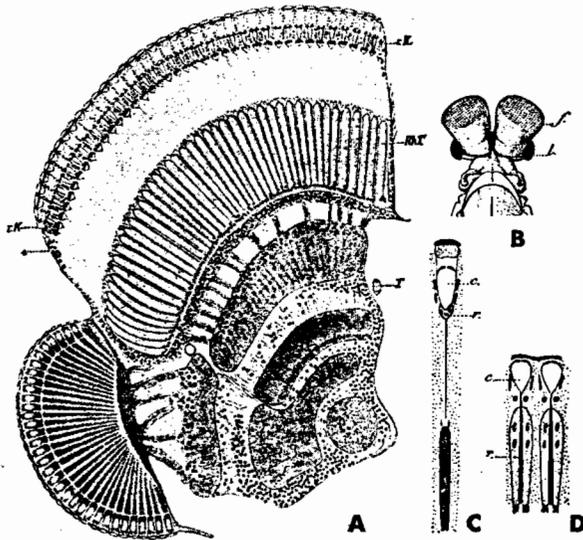


Fig. 55. Augen von *Cloeon*, Imagines. A) Querschnitt durch den Kopf eines Männchen mit Turbanaugen und normalen Seitenaugen (T = Trachee, RbT = Rhabdom-Teil, rK = rudimentäre Kegel) [194]; B) Kopf eines Männchen mit Turbanaugen (f = Frontalauge, Turbanauge, l = Lateral-Auge); C) Ommatidium des Turbanauges (c = Kristallkegel, r = Retinula) [186]; D) zwei Ommatidien des Lateralauges.

teilt (Fig. 12 C, 14 B, 19 B), wobei sich von den normalen, lateral gelegenen und grobfacettierten Augen eine median-frontale, meist feiner facettierte Partie mehr oder weniger deutlich absetzt und schließlich

– als Frontalauge – völlig isoliert und exzessiv ausgebildet sein kann, wie die „Turbanaugen“ der Baetidae und einiger Leptophlebiidae (Fig. 55 B). Die Ommatidien der lateralen Augenteile sind nach dem Typ des AppositionsAuges gebaut (Fig. 55 D), während die Ommatidien des FrontalAuges zum Typ der Superpositionsaugen gehören.

Eine ausführliche Studie über die Augen der Ephemeropteren hat [194] die histologischen Verhältnisse geklärt. Man entdeckte die „Nebenstäbchen“, die in Siebenzahl um die Kristallkegel der Ommatidien des FrontalAuges gelagert sind und die perzipierenden Elemente dieses Augenteils erheblich vermehren. Damit erweist sich das Frontalauge als besonders geeignet für das Sehen im Dämmerlicht sowie für das Bewegungssehen. Allerdings wurde auch eine ganz abweichende Ansicht [186] vertreten: Ihrer Meinung nach sind die nervösen Elemente der Ommatidien in den FrontalAugen der Imagines degeneriert, während sie in späten Larvenstadien und im Subimagnalstadium noch funktionsfähig sind. Sie bestreitet aus der Freilandbeobachtung jeden Unterschied in der optischen Leistung beider Geschlechter und bezweifelt den biologischen Sinn einer nächtlichen Seh-tüchtigkeit der Männchen. Da andererseits gerade bei der nachtaktiven *Oligoneuriella* reine Appositionsaugen gefunden wurden, bezweifelt sie die gesamte EXNERSche Theorie des Nachtsehens mit Superpositionsaugen.

Die Autorin, die offenbar eine Fülle unveröffentlichter histologischer Studien speziell diesem Problem gewidmet hat, scheint den Wert unterschätzt zu haben, der Superpositionsaugen neben dem Dämmersehen für das Bewegungssehen zukommt. Das Verhalten der Arten beim Hochzeitsflug (siehe Seite 43) macht eine wesentlich höhere optische Leistung beim Bewegungssehen der Männchen notwendig. Auch bei rein tagaktiven Tieren ist daher das zusätzliche superpositionelle Augenpaar der Männchen offensichtlich zum Auffinden der Weibchen notwendig. Eine experimentelle Überprüfung der Frage, die eine eindeutige Lösung bringen könnte, steht bisher noch aus.

Die Ocellen sind bei Larven wie bei Imagines stets gut ausgebildet und stellen einen hochentwickelten Typ dar: Cornea, Linse, Iris und Tapetum sind vorhanden, zum Beispiel bei *Ecdyonurus* und bei *Stenonema* [138].

Von den Chordotonalorganen findet sich im zweiten Glied der Antenne (Pedicellus) das JOHNSTON'sche Organ; es wurde von Hsu 1933 erstmalig für Ephemeropteren nachgewiesen. Bei *Stenonema* besteht es aus einem Ring großer, bipolarer Nervenzellen, die dem Antennennerv entspringen und an der Gelenkhaut zwischen 2. und 3. Antennenglied innervieren. Irigendwelche Beobachtungen über eine akustische Lei-

stung dieses Organs liegen bei Ephemeropteren nicht vor.

Über Hautsinnesorgane gibt es für die Larven der Gattung *Caenis* eine ausführliche Studie [55]. Auf den Kiemen und der übrigen Körperoberfläche liegt ein reiches System von Sinneshaaren (trichoide Sensillen) und Sinneskuppeln (campaniforme Sensillen). In den letzteren vermutet man Sinnesorgane zur Perzeption des Partikelgehaltes des Atemmediums, das heißt der Schlammartikel im Atemwasser.

Als Geschmacksorgan wird die Reihe von Sinneshaaren angesehen, die sich auf dem Mittelteil des Hypopharynx der Larven befindet (Fig. 46 B). Auch an anderen Stellen der Mundteile, besonders an der Galea der Maxille I, sind solche Sensillen zu vermuten.

Geschlechtsorgane. Die Reproduktionsorgane der Ephemeropteren zeichnen sich durch plesiomorphe Organisation aus: sie sind stets und in beiden Geschlechtern paarig bis in die Ausführgänge hinein, enden in zwei Genitalporen und besitzen keine Anhangsdrüsen.

Bei den Männchen (Fig. 56 A) bestehen die Gonaden aus einer großen Zahl von runden Hodenfollikeln, die dorsal und lateral an den beiden Samenleitern (Vasa deferentia) ansitzen. Sie erstrecken sich – bei voller Entwicklung in den letzten Larvenstadien – vom Beginn des Abdomens bis zum Segment VII; bei reifenden Larven entleeren sie sukzessive ihre Spermien in den kaudalen Teil der Ducti, die auf diese Weise bei den Imagines zu voluminösen, ovalen Samenblasen (Vesiculae seminales) anschwellen. Die Samenblasen münden am Hinterrand von Sternit IX getrennt – nur bei *Polymitarcis* ist an dieser Stelle eine kurze Anastomose ausgebildet – in die beiden zu Segment X gehörigen Penes, in denen die Genitalporen liegen. (Über die Struktur der Penes und der übrigen äußeren Geschlechtsorgane siehe Seite 33).

Bei den Weibchen zeigen die Gonaden die gleichen Grundzüge der Organisation wie beim Männchen, sind jedoch bei maximaler Entwicklung in späten Larvenstadien (Fig. 56) noch voluminöser und können bis in den Thorax hineinragen. Die sehr zahlreichen Ovariolen entleeren die von ihnen gebildeten Eier in die tubulösen Eileiter (Oviducte), die sich im Verlauf des Reifungsprozesses füllen und dabei zunehmend größere Teile des Abdomens beanspruchen,

bis sie schließlich den gesamten Raum einnehmen, der vorher von den Gonaden besetzt war. In älteren Darstellungen findet sich daher die Angabe, daß die weiblichen Gonaden der Ephemeropteren aus einfachen, mit

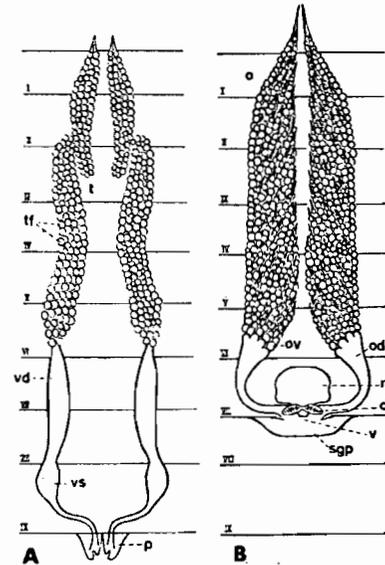


Fig. 56. Innere Genitalien von *Siphonurus*. A) Männchen; B) Weibchen. [18]

<i>cp</i> = Kopulationstasche	<i>T</i> = Hoden
<i>O</i> = Ovarium	<i>tf</i> = Hodenfollikel
<i>od</i> = Oviduct	<i>v</i> = Vestibulum
<i>ov</i> = Ovariolen	<i>vd</i> = Vas deferens
<i>p</i> = Penis	<i>vs</i> = Vesiculum seminalis
<i>rs</i> = Receptaculum seminis	<i>I-IX</i> = Abdominalsegmente
<i>sgp</i> = Subgenitalplatte	

Eiern gefüllten Schläuchen beständen. Die Eileiter münden getrennt am Hinterrand von Sternit VII, wo es meist zur Bildung einiger (ektodermaler) Hilfsorgane für die Kopulation und Eiablage kommt: ein Vestibulum, paarige Kopulationstaschen als Gegenlager für die Penes, eine geräumige, unpaare Samentasche (*Bursa copulatrix*) zur Aufnahme des Spermas sowie eine Subgenitalplatte als Ausstülpung des Hinterrandes des Segments, die in wenigen Fällen zum Ovipositor auswachsen kann. Nach der Ausbildung dieser Hilfsorgane unterscheidet man [18] eine Reihe von Typen, die mindestens zum Teil als evolutive Trends und Synapomorphien von systematisch-phylogenetischer Bedeutung sind:

1. Keine Subgenitalplatte ausgebildet; die Gonoporen enden in der unmodifizierten Intersegmentalhaut: Baetidae, Ephemeridae ("and related families").
2. Hinterrand von Sternit VII zu einer Subgenitalplatte ausgezogen; die Gonoporen münden direkt und ohne

Hilfsorgane in die darunter liegende Kammer; primitive Ecdyonuriden.

- Die Subgenitalplatte bedeckt ein Vestibulum, in dem ein Receptaculum, eventuell auch Kopulationstaschen ausgebildet sind: Heptageniidae, Siphonuridae, Ephemerellidae.
- Unter der Subgenitalplatte befindet sich ein Vestibulum (ohne Receptaculum), das sich nach kaudal verengt und so selbst die Funktion einer Bursa copulatrix über-

nimmt: Oligoneuriidae.

- Keine oder sehr gering entwickelte Subgenitalplatte, ein Vestibulum entsteht durch taschenartige Einstülpungen am Hinterrand von Segment VII: einige Leptophlebiidae (zum Beispiel *Habrophlebioides*).
- Voll entwickelte Subgenitalplatte mit Tendenz zur Ausbildung eines Ovipositors mit zum unpaaren Ausführungsgang verschmolzenen Oviducten: einige Leptophlebiidae (zum Beispiel *Habrophlebia*).

Physiologie

Aus dem reichen Schrifttum über die Insektenphysiologie sollen hier nur die wesentlichsten, in der Literatur weit zerstreuten Angaben über die wichtigsten Komplexe der Stoffwechselphysiologie der Ephemeropteren erwähnt werden. Für alle Details sei auf die zitierten Spezialarbeiten hingewiesen.

Atmung. Wie schon die Freilandbeobachtung lehrt, sind die einzelnen Arten im Larvenstadium gemäß ihren streng geschiedenen Lebensbereichen an unterschiedliche Sauerstoffversorgung angepaßt. Vertreter der „cool-adapted groups“ (Kalt-stenotherme) ersticken bereits bei kurzem Aufenthalt in stagnierendem oder stärker erwärmtem Wasser (siehe S. 20). Ihr Sauerstoff-Bedürfnis ist offensichtlich stark erhöht, meist bei gleichzeitiger Reduktion der atmenden Kiemenoberfläche. Diese Verhältnisse wurden [66, 67] experimentell überprüft. Für einige europäische Arten aus unterschiedlichen Biotopen ergab sich die in Figur 57 A dargestellte Situation für den O_2 -Verbrauch bei ansteigendem Sättigungswert des Wassers. Besonders rheophile (cool-adapted) Formen (*Baetis* spec., Fig.

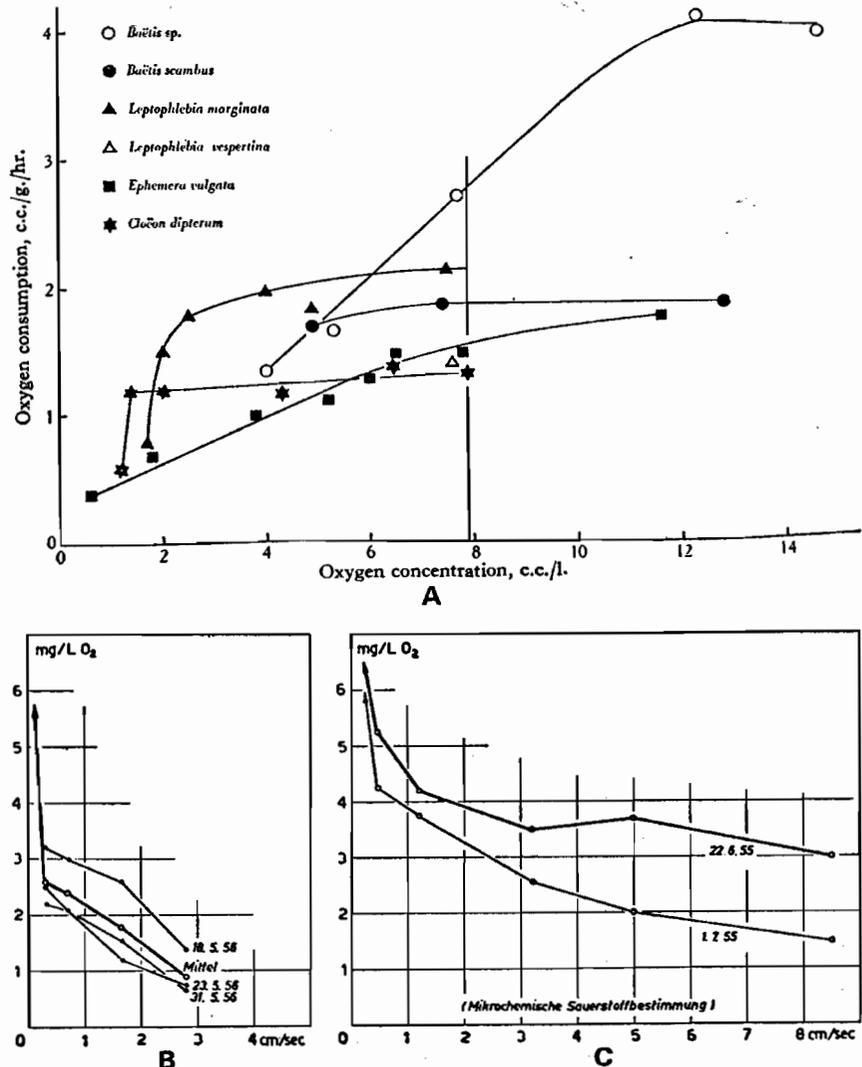


Fig. 57. Sauerstoffbedarf. A) Sauerstoffverbrauch (bei 10°C) bei unterschiedlichem Sauerstoffgehalt des Atemmediums für einige Still- und Fließwasserarten Englands. Die senkrechte Linie bezeichnet den natürlichen Sättigungswert [66]; B) Letaler Sauerstoffgehalt bei unterschiedlicher Strömungsgeschwindigkeit des Mediums für *Baetis vernus* [4]

57 A) sind demnach in stagnierendem, sauerstoffgesättigtem Wasser noch längst nicht im Optimum ihrer Atmungsintensität, während typische (warm-adapted) Stillwasserformen wie *Cloeon* ohne Leistungsabfall noch mit $\frac{1}{4}$ der normalen Sättigung auskommen.

Eingehende Untersuchungen liegen über das Zusammenwirken der Faktoren O_2 -Gehalt und Strömung (den „physiologischen Sauerstoffreichtum“ im Sinne RUTNERS) vor [45]. Wie die experimentell ermittelten Kurven für die rheophile *Baetis vernus* zeigen (Fig. 57 B), wird von dieser Art, deren Sauerstoffbedarf der „*Baetis spec.*“ in der Kurve der Figur 57 A entsprechen dürfte, bei Strömungsgeschwindigkeiten über 5 cm/sec noch ein Sauerstoffgehalt von weniger als der Hälfte des Sättigungswertes ertragen, während bei abnehmender Fließgeschwindigkeit des Mediums – und damit abnehmendem Austausch des körpernahen, durch die Atmung verarmten Wassers – der erträgliche Minimalgehalt sehr schnell steigt.

Die Atmungsgröße ist temperaturabhängig und ändert sich im Verlauf der Entwicklung [92]. Ebenso verändert sich die Kiemenoberfläche bei unterschiedlichem atmosphärischem Druck [51]. Gegenüber hohen Temperaturen erwiesen sich erwartungsgemäß Bewohner stehender Gewässer weniger empfindlich als Arten aus fließenden Wasserläufen, wie an englischen [192] und australischen Arten [85] gezeigt wurde. Dabei ertrugen Stillwasserarten noch kurzfristig Temperaturen von 40 °C. Die letale Wirkung hoher Temperaturen darf man [144] auf ihren Einfluß auf den Sauerstoffverbrauch bei gleichzeitiger Verringerung des Sauerstoffgehaltes im Medium zurückführen. Auch die Herzfrequenz wirkt als Regulator unterschiedlichen Sauerstoffangebots [66].

Zur Funktion der Kiemen bei der Atmung liegen gegensätzliche Ansichten vor. Hatte man früher [49] eine direkte Beziehung zwischen Kiemengröße und O_2 -Gehalt des Atemwassers konstatiert, ließ sich später [54] feststellen, daß die Hauptaufgabe der Kiemen in der Erzeugung einer Atemwasser-Strömung liegt, während die Respiration weitgehend an der Körperoberfläche erfolgt. (Vgl. dazu auch [92]). Im Experiment an *Baetis* und *Cloeon* [190] ergab sich, daß der Sauerstoffverbrauch von Larven, deren Kiemen entfernt wurden, dem von normalen, mit Kiemen ausgestatteten Vergleichstieren gleich ist, wenn eine künstliche Wasserströmung die ausgefallene Kiemenbewegung ersetzt. Bei *Ephemera* dagegen ließ sich die respiratorische Funktion der Kiemen nachweisen.

Ernährung. Während die älteren Autoren wegen der stets kräftig ausgebildeten Mandibeln der Larven der Meinung waren, daß alle Ephemeropteren karnivor seien, haben moderne Untersuchungen gezeigt, daß die räuberische Lebensweise eine bemerkenswerte Ausnahme darstellt.

In der europäischen Fauna ist als einzige Gattung vermutlich *Prosopistoma* karnivor; in Süd-Afrika hat *Centroptiloides bifasciata* rein karnivore Lebensweise [1], und für Nord-Amerika gelten die Gattungen *Pseudiron* und *Anepeorus* wegen des Baues der Mundwerkzeuge als vermutlich räuberisch [57].

Über die Zusammensetzung der Nahrung liegen zahlreiche, zum Teil widersprüchliche Untersuchungen vor. So soll sich *Siphonurus lacustris* rein herbivor [53], beziehungsweise karnivor [36] ernähren. Unterschiede treten besonders dann auf, wenn sowohl Freiland- wie Laborbedingungen berücksichtigt werden. Im Darm freilebender *Cloeon*- und *Ephemera*-Larven fanden sich nur Pflanzenreste, dagegen nahmen die gleichen Arten im Aquarium auch tierische Nahrung auf [191]. Von den Versuchslarven hatten 90% Daphnien gefressen, während Copepoden (*Cyclops* und *Diaptomus*) seltener im Darm nachzuweisen waren. Man beobachtete sogar, wie die Larven auf lebende Daphnien jagten, so daß die im Darmkanal nachgewiesenen Tier-Reste nicht von in totem Zustand aufgenommenen Tieren zu stammen brauchen.

Neuere Untersuchungen und Experimente an *Baetis* und *Cloeon* [21, 22] erwiesen, daß Detritus, Gewebefetzen höherer Pflanzen und Algen deren Hauptnahrung darstellen, und daß sich das saisonmäßige und dem Lebensraum entsprechende Angebot an derartiger Nahrung im Darminhalt widerspiegelt, eine Nahrungswahl also kaum stattfindet. Mit dem Detritus gelangen offensichtlich regelmäßig auch tierische Reste in den Darminhalt.

Die häufigste Form des Nahrungserwerbes ist das Abweiden des Algenbewuchses und des Detritus-Belages vom Boden, von Steinen und von den Blättern und Stengeln höherer Pflanzen. Für die Stärke des Algenbewuchses bilden die Ephemeropteren einen wichtigen Kontrollfaktor; das Abweiden der Epiflora kann sehr rasch und vollständig erfolgen. So räumten 10 Larven von *Leptophlebia vespertina* in vier Tagen einen dichten Algenfilz (*Achnanthes*, *Cymbella*, *Gomphonema*, *Tabellaria* und *Bulbochaete*) von einem 30 cm langen Pflanzenstengel restlos ab [20].

Über die energetischen Vorgänge bei der Verdauung der Nahrung liegt eine Spezialarbeit an *Stenonema pulchellum* vor [171].

Cytologie

Über die histologischen Verhältnisse wurde im Zusammenhang mit der Anatomie bereits berichtet. Für weitere Einzelheiten sei auf die dort zitierten Arbeiten verwiesen. Es soll daher an dieser Stelle lediglich über die Chromosomenzahl der Ephemeropteren informiert werden.

Folgende Angaben sind bekannt:

Ephemera danica ♂: $2n = 10 + x$ (= 11) [193]
 ♀: $2n = 10 + 2x$ (= 12) [193]
Ameletus costalis: $2n = 16 + x + y$ (= 18) [109]
Baetis spec. div.: $2n = 10$ [17]

Bei BOHLE finden sich Details über die Spermiogenese und Eireifung von *Baetis* sowie über die bekannt gewordenen Erscheinungen der Polyploidie der Energiden. Aus der (noch unveröffentlichten) Arbeit sind die Fotos der Figur 58 entnommen [17].

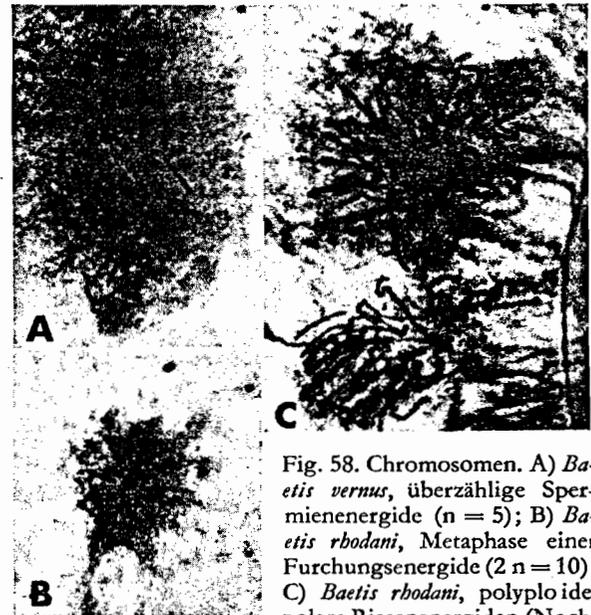


Fig. 58. Chromosomen. A) *Baetis vernus*, überzählige Spermienenergide ($n = 5$); B) *Baetis rhodani*, Metaphase einer Furchungsenergide ($2n = 10$); C) *Baetis rhodani*, polyplöide, polare Riesenergiden (Nachfolgeenergiden der Richtungkörper); alle Fotos nach Quetschpräparaten und Orcinissäure-Behandlung. [17]

Fortpflanzung

Das Imaginalleben, dessen kurzer Dauer die Ephemeropteren ihren Namen verdanken, steht ausschließlich im Dienst der Fortpflanzung und besteht aus dem kurzwährenden Schwarmflug, der dem Finden der Geschlechter dient, der Paarung und der Eiablage, so daß es insgesamt nur wenige Stunden oder maximal Tage dauert.

Schwarmflug. Nach der Imaginalhäutung verbringen die meisten Ephemeropteren eine kurze Zeit (bei *Caenis* nur wenige Sekunden, meistens aber einige Stunden, bei ungünstigen Wetterbedingungen auch Tage) in Ruhe, um sich dann zum „Hochzeitsflug“ zu erheben. Bei vielen Arten bilden die Männchen einen Schwarm, der in einer bestimmten Höhe, meist über dem Wasser, auf der Stelle „tanzt“. Dieses optische Signal lockt die in der Vegetation sitzenden Weibchen an, die solche Schwärme anfliegen und dabei von einem kopulationswilligen Männchen ergriffen werden.

Der charakteristische Tanz der Männchen hängt mit der Flugtechnik des Hubfluges (siehe Seite 31) zusammen. Bei absoluter Windstille wird mit jedem Abwärtsschlag der Flügel eine Körperbewegung schräg nach vorne und oben

bewirkt, während beim Hochschlag der Körper, durch die Schwanzfäden gebremst, senkrecht nach unten durchfällt. Die schwärmenden Männchen richten sich stets in ihrer Flugrichtung gegen den Wind, so daß bei schwacher Windstärke der schräge Vorwärtsflug durch die Windverfrachtung kompensiert wird. Auf diese Weise entsteht eine auf der Stelle tanzende Bewegung. Nur bei den nach der Skulptur fliegenden Arten (*Oligoneuriella*, *Lachlania* und anderen) tritt an die Stelle dieses charakteristischen Tanzfluges der schnelle Horizontalflug, der mit plötzlichem Verharren auf der Stelle und jäher Kehrtwendung der Bewegung einer Libelle vergleichbar ist.

Als Fluggebiet werden bestimmte Lokalitäten bevorzugt: Über dem freien Wasser tanzen zum Beispiel *Hexagenia*, *Caenidae*, *Heptageniidae*, *Ephoron*. In einiger Entfernung über offenem Gelände tanzt *Ephemera*. Lichtungen zwischen Bäumen und Gebüsch entlang eines Flusses oder Baches werden häufig von kleineren Arten gewählt, die ungeschützte Stellen meiden: *Baetidae*, *Leptophlebiidae*. Bei *Isonychia* und *Siphonurus* dagegen scheint keine spezielle Bevorzugung bestimmter Geländeteile vorzuliegen [151].

Die Flughöhe ist sehr veränderlich und hängt stark von den Windverhältnissen ab. So fliegen die Männchen von *Heptagenia darlearlica* bei ruhigem Wetter in 8–10 m Höhe, bei windigem Wetter dagegen in höchstens 3 m Höhe [166]. Einzelne Ecdyonuriden-Arten fliegen bis 30 m hoch.

Die Tageszeit des Hochzeitsfluges ist artspezifisch und hängt eng mit der Lichtintensität zusammen. Die meisten Arten schwärmen nachmittags oder in den frühen Abendstunden. Manche fliegen außerhalb der Hauptschwärmzeit auch in den Vormittagsstunden, doch wird die helle Mittagszeit fast immer ausgespart. In der Abenddämmerung fliegen *Potamanthus*- und *Ephemera*-Arten, dagegen sind manche *Caenis*- und *Ephemerella*-Arten erst im letzten Dämmerlicht des Tages, fast schon in völliger Dunkelheit schwärmend anzutreffen.

Die Flugzeit kann bei nahverwandten Arten erheblich differieren, und wirkt dann als Isolationsmechanismus. So flog in der Eifel im Juni und Juli *Ephemera vulgata* von 10 bis 11 Uhr vormittags, *Ephemera danica* dagegen von 17 bis 21 Uhr [134].

In den Tropen wird der Schwarmflug weitgehend in mondhele Nachtstunden verlegt und findet meist kurz nach Sonnenuntergang, weniger häufig kurz vor Sonnenaufgang statt [170].

Paarung. Wenn ein Weibchen, vom Schwarmflug der Männchen angelockt, in Reichweite heranfliegt, wird es von einem von ihnen ergriffen. Die Paarung findet im Fluge statt, während das Paar langsam, mit schlagenden Flügeln und ausgebreiteten Schwanzfäden niedersinkt. Meist trennen sich die Partner bereits wieder, ehe der Boden erreicht wird, in manchen Fällen dauert die Paarung nach der Landung auf dem Boden noch für einige Sekunden an. Nur von wenigen Arten weiß man, daß die Vereinigung der Geschlechter nicht im Fluge, sondern auf dem Substrat (*Ephemera guttulata* [161]) oder auf der Wasseroberfläche (*Plethogenesia papuana* [56]) stattfindet.

Da die nur Sekunden währende Paarung in der Luft schlecht zu beobachten ist, haben für lange Zeit falsche Vorstellungen über die Körperhaltung der Partner geherrscht. Die Behauptung [15], nach der die Geschlechter von *Cloeon dipterum* dabei mit gegeneinander gekehrter Ventralseite, das Männchen in Rückenlage unter dem Weibchen, fliegen, ist Jahrzehnte lang in der Literatur wiederholt worden, obwohl ihre Unrichtigkeit seit langem [188] feststeht. Auch für *Siphonurus*, *Paraleptophlebia* und *Cinygmula* findet sich die korrekte Haltung der Partner bei der Paarung angegeben [138].

Durch Beobachtungen an *Parameletus chelifer* sind wir über die genaue Position der Partner während der Kopula unterrichtet [18] (Fig. 59). Das Männchen

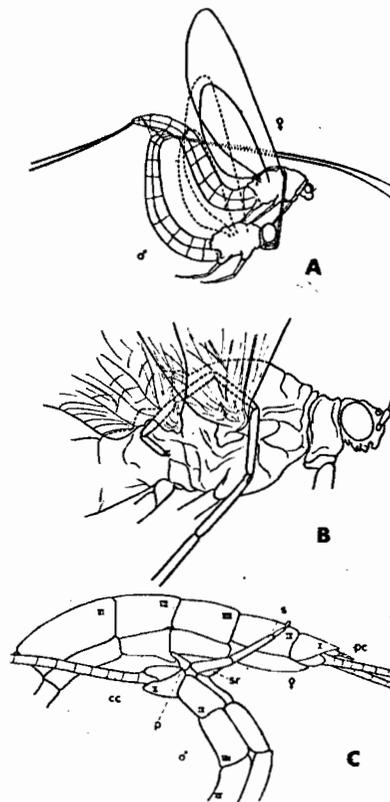


Fig. 59. Begattung bei *Parameletus chelifer*. A) Pärchen im Fluge; B) Verankerung des männlichen Vorderbeins an der Flügelwurzel des Weibchens; C) Abdomenspitze des Pärchens in Kopula (cc = Cerci, p = Penis, s = Stylus, sr = Styliker). [18]

fliegt unter das Weibchen und umgreift mit den Vorderfüßen von unten dessen Flügelwurzel, wobei der Tarsus nach oben eingeschlagen wird (Fig. 59 B). Gleichzeitig ergreifen die Genitalfüße (Styli) der nach dorsal gewendeten Abdomenspitze die Ventralseite des weiblichen Abdomen in Höhe des Segment IX (Fig. 59 C). Auf diese Weise sind die Körper beider Partner an zwei Stellen fest miteinander verbunden, so daß sie aerodynamisch eine flugfähige Einheit bilden. Die Penes des Männchen werden gleichzeitig in das weibliche Vestibulum eingeführt und das Sperma übertragen.

Die stets besonders langen Vorderfüße der Männchen erklären sich aus ihrer Funktion bei der Paarung, ebenso das akzessorische reversible Gelenk an der Tibia der Vor-

derbeine (siehe Seite 31). Auch bei Arten, deren Beine bei weiblichen Imagines weitgehend verkümmert sind (Fig. 15 A, 30 A), sind die Vorderbeine der Männchen in voller Größe ausgebildet und funktionieren in der geschilderten Weise.

Nach der Paarung sucht das Männchen wiederum den Schwarm auf und setzt dort seinen Hochzeitsanzug fort; ob es zu weiteren Kopulationen fähig ist, ließ sich bisher nicht feststellen, ist aber wahrscheinlich, da man mehrfache Paarungen beim Weibchen beobachten konnte [36].

Parthenogenese. In wenigen Fällen scheint echte Parthenogenese bei Eintagsfliegen vorzukommen. Das Fehlen oder die Seltenheit von Männchen fiel schon früh bei einigen Arten auf, jedoch nur bei der nordamerikanischen *Ameletus ludens* ließ sich durch Zucht aus Eigelegen, die von unbefruchteten Weibchen stammten, natürliche Parthenogenese nachweisen [27]; später entdeckte man bei dieser Art auch einzelne Männchen. Bei der ebenfalls nordamerikanischen *Ephemerella rotunda* ergaben einzelne Aufzuchten – an offenbar unbefruchteten Gelegen – 100% Weibchen, andere dagegen normales Geschlechterverhältnis 50 : 50, so daß man auf eine fakultative Parthenogenese (Tycho-Parthenogenese) schließen muß [138]. Für das Baltikum wird berichtet, daß in den Populationen von *Chitonophora aurivillii* keine Männchen auftreten, so daß hier der Fall einer regionalen Parthenogenese vorliegt [110].

Völlig neue Aspekte in dieser Frage brachten Untersuchungen an den Arten der französischen Fauna [33–37]. Es wurden jungfäuliche – durch isolierte Aufzucht aus letzten Larvenstadien gewonnene – Weibchen zur Eiablage veranlaßt oder die Eier künstlich aus dem Abdomen dieser Tiere extrahiert. Die Hälfte aller untersuchten Arten (26 von 51) erwies sich dabei als fakultativ parthenogenetisch (=tycho-Parthenogenetisch), da ein schwankender Prozentsatz der unbefruchteten Eier sich im Experiment zu normalen Larven entwickelte.

Bei den meisten Arten erreichten diese Larven nicht die Imaginalreife, was sich jedoch mit unzulänglichen Kultivierungsmethoden erklären läßt, denn auch unter normalen Bedingungen ist die Aufzucht von Ephemeropteren in Kulturgefäßen recht schwierig. Einige Arten ließen sich jedoch auf diese Weise über mehrere Generationen züchten, wobei sich erwies, daß zwei Typen der Parthenogenese vorliegen:

1. Thelytoke Parthenogenese zeigten zwei *Cloeon*-Arten: aus den unbefruchteten Eiern der aufeinanderfolgenden Generationen gingen stets Weibchen hervor.
2. Deuterotoke Parthenogenese wurde bei *Centroptilum luteolum* gefunden: in jeder Generation gingen aus den unbefruchteten Eiern Weibchen und Männchen (im Verhältnis 6 : 1) hervor [36].

Über die Chromosomenzahlen dieser Arten liegen bisher noch keine Angaben vor, so daß die Frage nach der Zahl der Kernsätze bei Nachkommen aus unbefruchteten Gelegen noch unbeantwortet ist.

Eiablage. Unmittelbar nach der Paarung beginnt für das Weibchen der letzte Abschnitt des Imaginallebens: die Eiablage. In wenigen Fällen kommt es vorher zu einem Schwärmflug der Weibchen, der dem Männchen-Schwärmflug vor der Paarung gleicht. Bei *Chitonophora aurivillii*, die sich im Baltikum rein parthenogenetisch vermehrt, bilden sich regelmäßig solche Schwärme [110], aber auch normale, zweigeschlechtliche Arten zeigen nach der Kopulation gelegentlich diese Erscheinung (*Torleya belgica* [148]).

Das Weibchen sucht nach erfolgter Kopulation die geeignete Lokalität auf, an der die Eier abgelegt werden sollen. Meist quellen die Eier bereits während des Fluges aus den Geschlechtsöffnungen und bilden dabei charakteristische Eiballen (Fig. 60 und 15 A).

Eine besonders plesiomorphe Form dieser Eiballen liegt bei *Ephemera* vor, wo aus jedem Gonopor ein walzenfö-

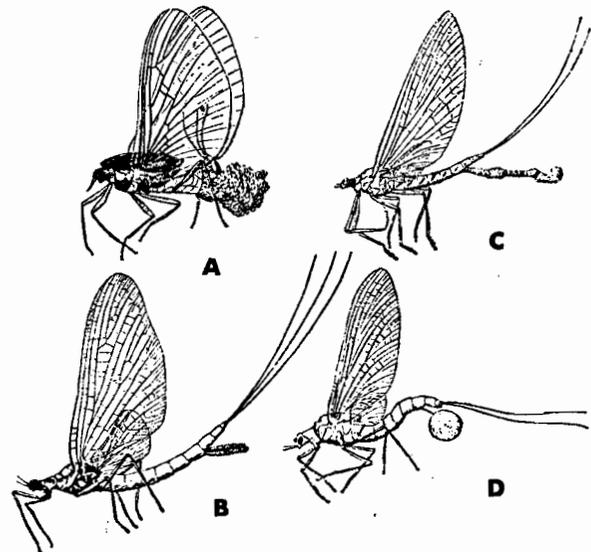


Fig. 60. Eiablageflug der Weibchen. A) *Caenis boraria*; B) *Ephemera vulgata*; C) *Rhitrogena alpestris*; D) *Ephemerella ignita*. [186]

miges Eipaket austritt, das dem gesamten Inhalt der Oviducte entspricht (Fig. 60 B). Bei Heptageniidae (Fig. 60 C) verkleben die Eier zu einem einheitlichen, länglichen Ballen, und bei Caeniden (Fig. 60 A) knickt unter dem Druck der hervorquellenden Eimassen der hinter den Geschlechtsöffnungen liegende Teil des Abdomes regelmäßig nach oben ab. Ein kugelförmiger Eiballen, der an einem dünnen Tragestiel hängt, ist bei *Ephemerella* ausgebildet (Fig. 60 D).

Die Eiablage erfolgt im Flug, wobei das Eipaket als Ganzes über der Wasseroberfläche abgeworfen wird und sich dort nach dem Einsinken auflöst, so daß die Eier einzeln zu Boden sinken (zum Beispiel *Ephemerella*, *Polymitarcis*). Manche Weibchen (zum Beispiel *Cloeon*) spülen den Eiballen während des Fluges durch kurzes Eintauchen der Abdomenspitze ins Wasser ab.

In den Fällen, wo die Eier in mehreren Schüben nacheinander aus den Geschlechtsöffnungen hervorquellen, kommt es zu einem charakteristischen Eiablage-Flug. Im tanzenden Hubflug richten sich die Weibchen dabei gegen den Wind, gleiten dann auf die Wasseroberfläche herab, ruhen für einige Sekunden, während derer die Eier abgespült werden, und flattern erneut gegen den Wind nach oben (Fig. 61). Diese Art

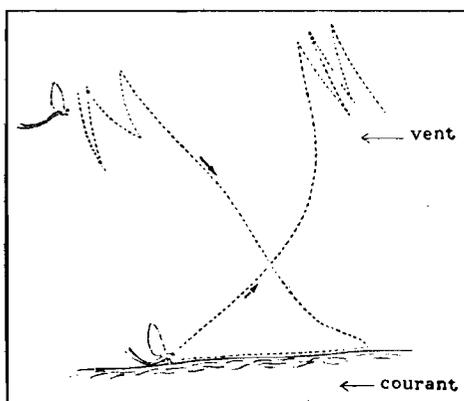


Fig. 61. Eiablageflug gegen die Strömung (courant) und gegen den Wind (vent) bei *Heptagenia bebe*. [186]

der Eiablage bringt eine weitere Streuung der einzelnen Eier mit sich als einmaliges Absetzen eines Ballens. Beobachtungen über solche Eiablageflüge liegen vor für *Ephemerella*, *Rhithrogena*, *Heptagenia*, *Leptophlebia* und *Siphonurus*.

Da in den Luftschichten oberhalb der Bäche und Flüsse meist eine der Fließrichtung des Wassers parallele Windströmung herrscht, führt der gegen den Wind gerichtete Eiablageflug die Weibchen meist flussaufwärts. Auf diese Weise werden die Eier sehr oft weit oberhalb des Ortes

abgelegt, an dem das betreffende Individuum das Wasser zur Submaginalhäutung verließ. Man [130] erkannte dieses bei der Eiablage von Wasserinsekten häufige Verhalten als den stromaufwärts gerichteten Teil eines Besiedlungskreislaufs (Colonisation cycle), durch den sich der Geländeverlust ausgleicht, den die Larven infolge der Driftwirkung der Strömung im Laufe ihres Aufenthalts im Fließwasser erleiden. Die ökologische Bedeutung des flussaufwärts gerichteten Eiablagefluges der Weibchen liegt auf der Hand: Die betreffenden Arten können sich auf diese Weise im Biotop halten, obwohl ihre Larven im Laufe ihres Wasserlebens eine ständige Abwärtsverfrachtung erfahren.

Seltener findet die Eiablage auf dem Substrat statt, wie man sie bei *Habrophlebia modesta* beobachtete [144]: Die Weibchen lassen sich auf dem feuchten Uferboden oder auf aus dem Wasser ragenden Steinen nieder und legen von dort aus ihre Eier ins Wasser ab. Bemerkenswert ist die Eiablage der *Baetis*-Arten: Sie findet unter Wasser statt. Dabei kriechen die Weibchen mit dem Kopf voran an der strömungsabgewandten Seite eines Steines unter die Wasseroberfläche. Ihre Flügel werden passiv auf das Abdomen herabgedrückt und umschließen eine Luftschicht, die als Atemvorrat ein längeres Verweilen unter Wasser ermöglicht. Durch regelmäßige Schwenkbewegungen des Abdomens unter langsamem Vorwärtsschreiten kleben sie eine Eireihe nach der anderen an der Steinoberfläche fest, wobei ein etwa $\frac{1}{2}$ cm² großes, rundes Gelege aus regelmäßig nebeneinanderstehenden Eiern entsteht. Nach der Eiablage tauchen die Weibchen völlig trocken wieder aus dem Wasser und fliegen ans Ufer [112].

Aberrant ist das Eiablage-Verhalten bei den Arten mit Ovoviviparie. Sowohl von den paläarktischen *Cloeon dipterum* und *Cl. inscriptum* wie von den Arten der nearktischen Gattung *Callibaetis* ist diese Besonderheit nachgewiesen. Die Weibchen dieser Arten legen ihre Eier nicht sofort nach der Paarung ab, sondern fliegen im Anschluß an die Kopula an einen geschützten Ort in Gewässernähe und verharren dort 10–14 Tage in Ruhe. Während dieser Zeit entwickeln sich in ihren Oviducten die Eier bis zur Schlupfreife. Bei der Eiablage verlassen dann die Junglarven die Eihülle nach wenigen Sekunden oder Minuten. Der Kontakt der Eihülle mit dem Wasser ist für das Schlüpfen unerlässlich; wird das Weibchen gehindert, die reifen Eier ins Wasser abzulegen, so sterben die Junglarven innerhalb der Eihülle ab [34].

Da *Cloeon dipterum* in Europa nahezu ubiquitisch auftritt und selbst in sauerstoffarmen, stehenden Gewässern vorkommt, liegt es nahe, anzunehmen, daß die Viviparie,

also der Ausfall des gegen Umwelteinflüsse empfindlichen Eistadiums im Gewässer, der ökologische Grund für die extrem weite Verbreitung der Art ist [112].

Die Zahl der Eier schwankt in weiten Grenzen, wobei eine Abhängigkeit von der vorgenommenen Brutfürsorge der Weibchen besteht. Das eben geschilderte Anheften von Gelegen unter Wasser (*Baetis*) gestattet eine verhältnismäßig geringe Eizahl; auch die ovovivipare *Cloeon dipterum* produziert weniger Eier als die rein ovipare *Cl. simile*. Große Eizahlen treten dagegen besonders bei Arten auf, die im Fluge Eiballen abwerfen.

Eine Zusammenstellung der in der Literatur genannten Eizahlen [112] ergibt folgende Werte:

	Eizahl
<i>Baetis niger</i>	592
<i>Baetis atrebatinus</i>	735
<i>Cloeon dipterum</i>	898-910
<i>Cloeon simile</i>	2378-3415
<i>Oligoneuriella rhenana</i>	1610
<i>Ephemerella danica</i>	2434-460
<i>Palingenia longicauda</i>	7000
<i>Epeorus assimilis</i>	9341

Innerhalb der Art schwankt die Eizahl je nach der Körpergröße der Individuen. So wurden bei *Hexagenia limbata* 2500 Eier bei einem 20 mm langen Weibchen, dagegen 7500 Eier bei einem von 30 mm Länge gezählt [95].

Entwicklung

Eier. Die Eier der Ephemeropteren weisen eine erstaunliche Vielfalt der Formen und Oberflächenstruktur auf und sind dabei für die einzelnen Gattungen, oft auch Arten, so charakteristisch, daß sie ein verlässliches systematisches Merkmal darstellen.

So wurde [159] bereits eine Bestimmungstabelle der nordamerikanischen Gattungen nach Ei-Merkmalen publiziert, ebenso eine [36] für die Gattungen und viele Arten der französischen Fauna.

Die Form ist rund oder oval, das Endochorion meist glatt. Dagegen ist das Exochorion reich strukturiert und weist eine große Vielfalt von spezifischen Haftorganen auf. Ein haubenartiger Aufsatz (Epithema) an einem oder beiden Polen des Eies (Fig. 62 A, B) besteht aus einer fibrillären Masse, deren Einzelfasern auf einer polaren Platte inserieren. Im Wasser quellen die Epithemata auf, behalten aber ihre charakteristische Form bei. Jede Fibrille des Epithema endet in einem lichtbrechenden, kugligen Körper, der offenbar Klebfunktion besitzt. Zusätzliche isolierte Haftkörper, zum Beispiel bei *Potamanthus* (Fig. 62 B), sind mit spiraligen Filamenten dem Chorion verbunden und wirken als Kleb-Anker. Bei anderen Gattungen ist das Chorion gleichmäßig oder an bestimmten Zonen mit warzenartigen Haftorganen bedeckt, die erst beim Quellen im Wasser Spiralfäden freigeben, an denen sich runde Haftanker befinden (Fig. 62 D). Schließlich haben die Eier vieler Arten statt der Haftorgane granulöse oder fibrilläre, schleimige Klebschichten, die auf bestimmte Bezirke lokalisiert sind

(Fig. 62 F) oder das ganze Ei umhüllen (Fig. 62 C). Sie quellen im Wasser zu einer klebrigen Substanz auf, mit der die Eier an der Unterlage festhaften.

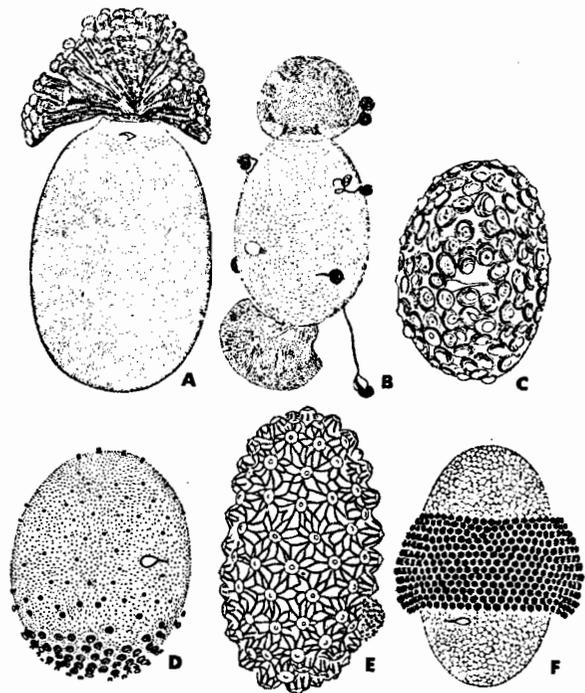


Fig. 62. Eier verschiedener Arten. A) *Ephoron virgo*; B) *Potamanthus luteus*; C) *Siphonurus lacustris*; D) *Heptagenia sulphurea*; E) *Choroterpes picteti*; F) *Centropitulum lituratum*. [36]

Die komplizierten Strukturen am Exochorion der Eier werden bereits in den Ovariolen gebildet und sind voll

ausgeformt, wenn sich die noch unbefruchteten Eier in den Ovidukten sammeln. Sie besitzen stets deutlich ausgebildete Mikropylen, um das Eindringen der Spermien ins Innere der Eier zu ermöglichen. Die Zahl und Form dieser Mikropylen ist artspezifisch: Meist sind es 2, seltener 3-4, bei *Ecdyonurus* und einigen *Ephemerella*-Arten 5-7; andererseits ist bei den Eiern mancher Gattungen (*Thraulius*, *Paraleptophlebia*, *Caenis*, *Choroterpes*) stets nur eine Mikropyle ausgebildet. Die flaschenförmige Mikropyle ist auf einigen der in Fig. 62 gezeigten Eiern deutlich sichtbar (62D: rechte Hälfte der Eimitte; 62F: knapp links unterhalb des Klebschicht-Gürtels).

Embryonalentwicklung. Über die Embryogenese der Ephemeropteren liegen außer der klassischen Arbeit von HEYMONS (1896) an *Ephemera vulgata* neuere Untersuchungen an *Ephemera strigata* [6], an *Cloeon dipterum* [193] sowie an *Baetis rhodani* und *B. vernus* [17] vor. Die folgende Schilderung stützt sich weitgehend auf die Beobachtungen an *Baetis*.

Bei der Eiablage befinden sich die Eier im Stadium der 2. Reifungsteilung; die beim Durchgang der Eier durch das Vestibulum mitgerissenen Spermien liegen noch auf der Oberfläche, dringen jedoch im Verlauf der nächsten Minuten durch die Mikropylen ins Innere des Eies vor, und zwar in der Regel zwei von ihnen (Dispermie), deren eines mit der Zygote zum Furchungskern verschmilzt, während das andere als überzählige Spermien-Energide in der Dottermasse verbleibt. Gleichzeitig verschmelzen die 1. und 2. Richtungskörper am vorderen Eipol. Damit sind, bei *Baetis* ungefähr 3 Stunden nach der Eiablage, drei Kerne im Ei vorhanden: der diploide Furchungskern, der haploide überzählige Spermienkern und der triploide Richtungskörperkern (Fig. 63 A).

Bei der nun einsetzenden Furchung teilen sich in synchronen Schritten alle drei Systeme (Fig. 63 B-D), wobei die entstehenden Furchungskerne ins Innere des Dotters einwandern, die Energiden des Richtungskörper-Plasmas in der Nähe des Vorderpols verbleiben und der überzählige Spermienkern zu einer solitären, polyploiden Riesen-Energide anwächst. Die Richtungskörper-Energiden bilden für kurze Zeit im weiteren Verlauf der Furchung eine Anzahl von Riesenkernen am Eipol aus, diese zerfallen später aber wieder und wandern zum Teil als Vitellophagen ins Dotter-Innere, während andere sich an der Blastodermbildung beteiligen. Die überzählige Spermien-Energide verschwindet im späten Blastodermstadium; über ihr Schicksal ist nichts bekannt.

Der gleiche Verlauf der frühen Furchungsschritte wurde auch bei *Cloeon* beobachtet, wogegen bei *Ephemera* keine

überzähligen zentralen oder polaren Energiden auftreten [6]. Man kann daher beim derzeitigen Kenntnisstand nichts darüber aussagen, wieweit die Dispermie und die Teilnahme

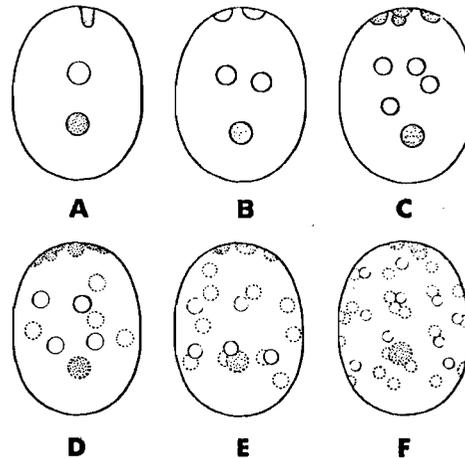


Fig. 63. Furchung bei *Baetis rhodani*. A) Situation nach der Befruchtung und vor dem ersten Furchungsschritt; B) nach dem ersten Furchungsschritt (2 Furchungsenergiden); C) 4-Energiden-Stadium; D) 8-Energiden-Stadium; E) 16-Energiden-Stadium; F) nach dem fünften Furchungsschritt: 32-Furchungsenergiden-Stadium. (Punktiert, polar: Richtungskörper und daraus hervorgegangene Energiden; punktiert, zentral: überzählige Spermien-Energide; unpunktiert; Furchungsenergiden). [17]

der Richtungskörper an der Furchung bei den Ephemeropteren verbreitet ist.

Zur Bildung des Blastoderms platten sich die an die Oberfläche des Eies gewanderten Energiden ab, wobei aus ihrem Hofplasma eine feine Plasmahülle entsteht, in der die flach ausgebreiteten Kerne liegen. In diesem dünnen, aber geschlossenen Epithel sind auch die Tochterenergiden der polaren Richtungsplasma-Riesenkerne enthalten, während einige Vitellophagen weiterhin im Inneren des Dotters verbleiben.

In der hinteren Eihälfte erhöht sich allmählich die Kerndichte des Blastoderms und es entsteht als Keimanlage eine einschichtige Kalotte mit undeutlicher Begrenzung, die anfangs bis zu $\frac{2}{3}$ der Eioberfläche bedeckt. Dieser Abschnitt verdickt sich dann unter gleichzeitiger Kontraktion und bildet am hinteren Eipol eine Schicht zylindrischer Zellen (Fig. 64 A). Aus der Keimanlage differenziert sich nun der Keimstreif, indem die ursprünglich scheibenförmige Keimanlage sich durch einseitiges Wachstum längs der Oberfläche der dorsalen Seite des Dotters in Richtung zum vorderen Pol streckt. Gleichzeitig beginnen ein-

zelne Zellen des Keimstreifens diesen nach innen zu unterwandern und formieren so die erste Anlage des unteren Keimblattes (Endoderm) (Fig. 64 B). Der nicht zum Keimstreifen gehörige Teil des Blastoderms bil-

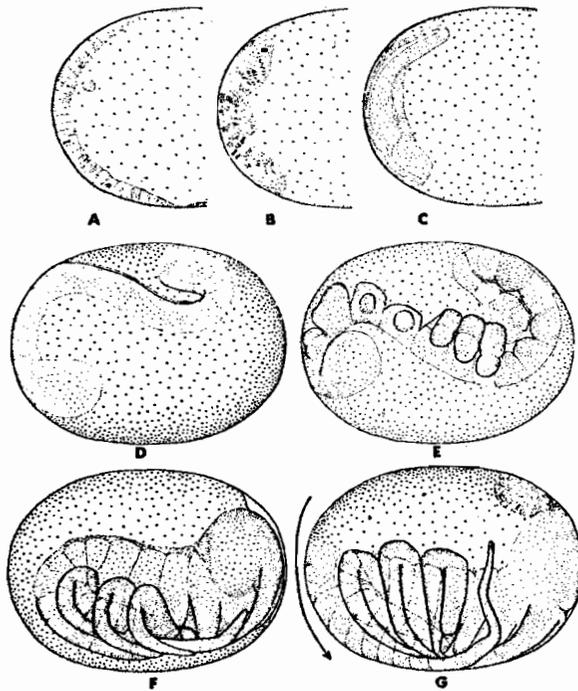


Fig. 64. Embryogenese von *Baetis rhodani*. A) Keimanlage, optischer Schnitt; B) beginnende mediane Unterlagerung durch das untere Keimblatt, optischer Querschnitt; C) Keimanlage bei beginnender Verlängerung zum Keimstreifen, mit Amnion und unterem Keimblatt; D) der Keimstreif beginnt, sich in den Dotter einzusenken; E) segmentierter Keimstreif vor Beginn der Ausrollung; F) Abschluß der ersten Katatrepsis-Phase, Glättung des Abdomens (typisches Diapause-Stadium); G) nach der Ausrollung, Embryo mit Dorsalorgan, vor dem Rückenschluß. [17]

det das Amnion, eine trichterförmige Einsenkung am Vorderende des Keimstreifens bezeichnet die Stelle verstärkter Einwanderung der Zellen in das sich ausdehnende untere Keimblatt (Fig. 64 C).

Im darauffolgenden Stadium der Blastokinese erfolgt eine schleifenförmige Einsenkung der hinteren Partie des sich weiter verlängernden Keimstreifens; gleichzeitig gliedert sich an seinem Vorderende ein Kopflappen ab (Fig. 64 D). Die Neuralanlage senkt sich zu dieser Zeit als schmaler, ventraler Mittelstreifen ins Innere des Keimes. Nach weiterem Wachstum löst sich der kaudale Teil des Keimstreifens von

der Oberfläche, rollt sich spiralg ein und legt sich unter die Ventralseite des vorhergehenden Abschnittes; in diesem Stadium wird die von oral nach kaudal fortschreitende Segmentierung des Keimes in Kopflappen, Antennen- und Mundwerkzeug-Anlagen, drei Thorax-Segmente mit Beinanlagen und 10 Abdominalsegmente deutlich (Fig. 64 E).

In der anschließenden Phase der Ausrollung (Katatrepsis) konzentrieren sich zunächst die Kopf- und Thorax-Segmente, wobei erstere zur Kopfregion (Gnathencephalon) zusammentreten. Die Extremitäten wachsen und das schleifenartig eingerollte Abdomen entrollt sich und liegt nun gestreckt, der Ventralseite des Thorax angeschmiegt (Fig. 64 F). Daraufhin findet – oft nach einer längeren Ruhepause (siehe Seite 49) – die eigentliche Ausrollung des Embryos statt, bei der dieser um den Hinterpol des Eies herumwandert und seine definitive Lage an der ventralen Eiseite erreicht. Extremitäten und Cerci gliedern sich und erreichen Schlupfgröße. Die gestauchte Serosa bildet hinter der Kopfregion ein kugliges Dorsalorgan mit stark aufgequollenen, pyknotischen Kernen, das sich später wieder auflöst. Auch die inneren Organe sind in diesem Stadium differenziert, nur der Mitteldarm ist dorsal nicht geschlossen, sondern liegt offen unter der verbliebenen dorsalen Dottermasse (Fig. 64 G).

In der Endphase der Embryogenese wird der Dotter vom Mitteldarm umwachsen und ins Innere des Keimes aufgenommen, die dorsale Rinne wird gleichzeitig mit Ectoderm verschlossen (Rückenschluß). Als letztes bilden sich dunkle Pigmente in den nun deutlich werdenden Augenanlagen, womit die Embryonalentwicklung abgeschlossen ist (Fig. 65 A).

Der zeitliche Ablauf der Embryogenese vollzieht sich bei *Baetis rhodani* in folgenden Schritten [17]: 1. Furchungsteilung etwa 9 Stunden nach der Eiablage; 2. Furchungsteilung 4 Stunden später; 6. Furchungsteilung (64-Furchungsenergidien-Stadium) 30 Stunden nach Eiablage. Beginn der Einsenkung des Keimstreifens (Fig. 64 D) am 10. Tage; Segmentierung des Abdomens (Fig. 64 E) am 16. Tage; Beginn der Katatrepsis (Fig. 64 F) am 30. Tage; Rückenschluß und Auflösung des Dorsalorgans am 35. Tage; die Schlupfreife wurde am 45. Tage erreicht.

Der zügige Ablauf der Embryonalentwicklung, wie er für *Baetis rhodani* geschildert wurde, nimmt bei vielen darauf untersuchten Arten nur etwa 2 bis 3 Wochen in Anspruch (*Habrophlebia modesta*, *Torleya belgica*, *Ephemera danica*). Die Zeitdauer von

der Eiablage bis zum Schlüpfen der Junglarven ist dabei stark temperaturabhängig, wie die Experimente an *Hexagenia limbata* zeigten: Im Temperaturbereich von 16 bis 23° schlüpfen die Junglarven nach 20 bis 26 Tagen, bei Zuchttemperaturen von 24 bis 35° dagegen schon nach 11 bis 14 Tagen [107].

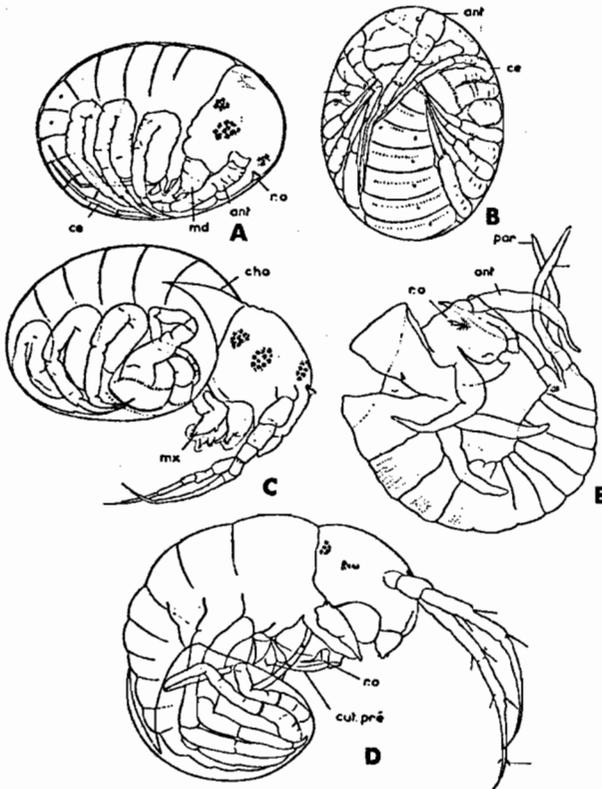


Fig. 65. Schlüpfen aus dem Ei (*Cloeon simile*). A) Embryo kurz vor dem Schlüpfen, lateral; B) derselbe ventral; C) Austritt des Kopfes aus dem Ei; D) Sprengen der Embryonal-Hülle (prälarvale Kutikula); E) abgeworfene Embryonalhülle von *Ephemerella ignita*. [37]

<i>ant</i> = Antenne	<i>md</i> = Mandibel
<i>cho</i> = Chorion	<i>mx</i> = Maxille
<i>ce</i> = Cercus	<i>par</i> = Paracercus
<i>cut pre</i> = Embryonalhülle	<i>r. o.</i> = Ruptor ovi

Etwa 1 bis 2 Tage nach der Pigmentierung der Augen erfolgt das Schlüpfen der Junglarven aus dem Ei. Es vollzieht sich wie bei den meisten Wasserinsekten unter Zuhilfenahme eines besonderen Larvenorgans, des Ruptor ovi (Eischalensprenger, Eizahn), der sich median zwischen den Antennenwurzeln am Vorderkopf des Embryos ausgebildet (Fig. 65).

Dieser Eizahn ist von charakteristischer Gestalt und kann daher als Familien- oder Gattungsmerkmal benutzt

werden. Für eine größere Zahl von Arten ist er beschrieben und abgebildet worden [36].

Der Schlupfakt beginnt mit pharyngealen Schluckbewegungen des Embryos, durch die Amnionflüssigkeit in den Darm aufgenommen wird. Von außen dringt gleichzeitig durch die Mikropylen Wasser ins Innere des Eies ein, das ebenfalls geschluckt wird, so daß die Larve an Größe zunimmt und den Druck im Ei-Inneren verstärkt. Zugleich beginnt sie mit nickenden Kopfbewegungen, mit denen der Ruptor ovi die Eihülle einschneidet und nach kurzer Zeit sprengt, so daß der Kopf aus dem Ei hervortritt (Fig. 65 C). Zu diesem Zeitpunkt sind Kopf und Körper noch von einer Embryonalhülle (prälarvale Kutikula) umgeben, die eine echte Erst-Larvenhaut darstellt; sie trägt den Ruptor ovi. Durch erneute Wasseraufnahme mit heftigen Schluckbewegungen schwillt der Körper der Larve weiter an, bis die prälarvale Kutikula in der Kopfregion zerreißt. Nunmehr findet eine komplette Häutung statt: Thorax, Beine, Abdomen und zuletzt die Cerci schälen sich aus der Embryonal-Kutikula (Fig. 65 D); diese verbleibt entweder in der Eihülle oder wird außerhalb des Eies von der Junglarve abgeworfen (Fig. 65 E).

Diapause. Das Studium der Entwicklungszeiten bei einzelnen Arten hat in letzter Zeit das überraschende Ergebnis gebracht, daß die Erscheinung der Entwicklungsruhe (Diapause, Quieszenz) in der Embryonalentwicklung der Ephemeropteren weit verbreitet ist. Wo solche Entwicklungsruhe eintritt, findet sie im letzten Stadium der Embryogenese, entweder unmittelbar vor der Katatrepsis (Fig. 64 F) oder erst nach dem Rückenschluß (Fig. 65 A) statt.

Die obligatorische Diapause dürfte den ökologischen Zweck haben, klimatisch ungünstige Jahreszeiten im Eistadium zu überdauern. Sie tritt daher in den gemäßigten Breiten, aus denen allein sie bisher bekannt ist, als Winterdiapause auf (zum Beispiel bei den paläarktischen Arten *Ephemerella ignita*, *Baetis biculatus*, *Oligoneuriella rhenana*). Bei allen diesen Arten findet man die ersten Junglarven im Fluß erst 7 bis 10 Monate nach der Flugzeit der vorhergehenden Generation, so daß sie die dazwischenliegende Zeit im Eistadium verbracht haben müssen.

Für die nordamerikanische *Ephoron album* wurde die Winterdiapause experimentell untersucht [65]. Die Embryonalentwicklung verläuft hier nach der Eiablage etwa einen Monat lang zügig, dann tritt eine obligatorische Dia-

pause von 6 Monaten ein. Hielt man solche Ruhe-Eier für länger als 3 Tage bei tiefen Temperaturen (ca. 11°), so setzte die Weiterentwicklung der Embryonen ein und führte bereits nach 2 Monaten zum Schlüpfen, also um 4 Monate verfrüht. In diesem Fall wirkt also eine Kälteperiode, wie sie normalerweise während des Winters eintritt, als auslösender Reiz für die Beendigung der Diapause.

Bemerkenswerterweise zeigen einige Arten eine Entwicklungsruhe im Eistadium, die sich nur auf einen Teil des Geleges erstreckt (retardierte Schlupfzeit). So schlüpfen die ersten in Zucht genommenen Eier eines Geleges von *Hexagenia limbata* nach 18 Tagen, die letzten erst nach 98 Tagen [95]; ähnliche Verzögerung des Schlüpfens wurde schon [96] für *Stenonema canadense* und *Iron pleuralis* gemeldet. Extreme Retardierung zeigten Gelege von *Baetis*, bei denen sich der Schlüpfbeginn am 47. Tag, die „Halbwertszeit“ am 200. Tag und das Schlüpfen der letzten Nachzügler nach 268 Tagen beobachten ließ [102]. Vermutlich bildet solche Schlupfverzögerung bei Ephemeropteren nicht die Ausnahme, sondern die Regel [147].

Die ökologische Bedeutung dieses Phänomens ist erheblich. Statt des schlagartigen Auftretens großer Mengen von Junglarven kurz nach der Flugzeit der Art, wie sie bei synchronem Schlüpfen zu erwarten wäre, verteilen sich diese praktisch über das ganze Jahr. Dadurch kann die Ernährungsgrundlage (Detritus, Algen) entsprechend den jahreszeitlichen Gegebenheiten optimal genutzt und zugleich der ständige Verlust der Population durch Verdriftung und durch Eingriff der Karnivoren kompensiert werden. Auch nach Hochwasser-Katastrophen oder sommerlichem Sauerstoffdefizit kann sich die reduzierte Bevölkerung stets in kürzester Zeit wieder aus den verspätet schlüpfenden Beständen regenerieren.

Über die physiologischen Mechanismen, die die retardierte Schlupfzeit bewirken, herrscht noch völlige Unklarheit. Zwar konnte man den Sauerstoffmangel im Inneren der dicht gelagerten Eimassen als Anlaß

für eine gewisse Entwicklungsverzögerung erkennen [95], doch reicht diese Erklärung für das Phänomen im ganzen nicht aus. Experimente zeigten, daß auch die Temperaturschwankungen der Umgebung keinen signifikanten Einfluß auf die Retardation ausüben [102].

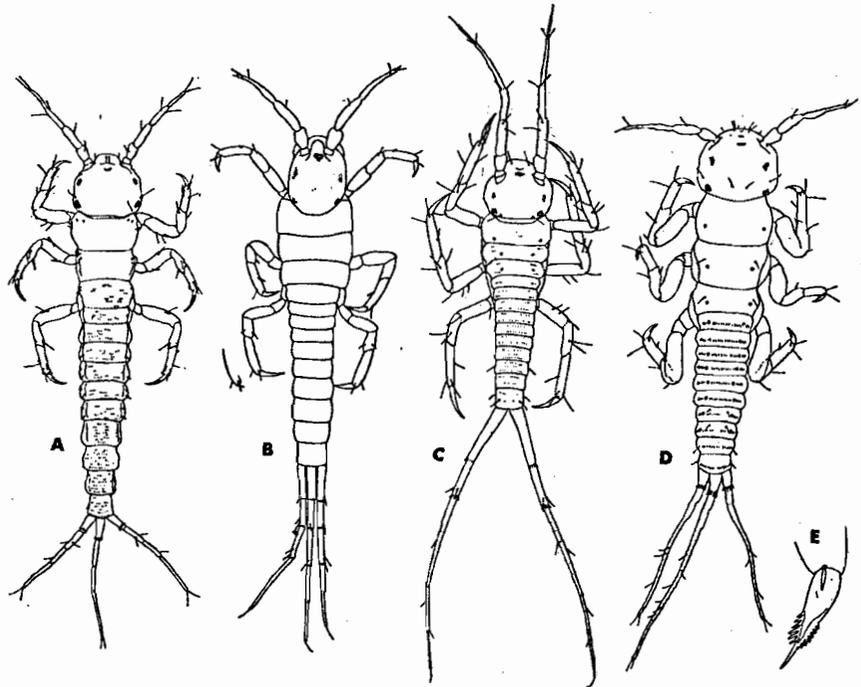


Fig. 66. Eilarven aus verschiedenen Familien. A) *Ephemera* (Körperlänge, ohne Cerci und Antennen, 0,75 mm); B) *Siphonurus* (0,54 mm); C) *Cloeon* (0,40 mm); D) *Rhitrogena* (0,52 mm); E) Krallenglied von unten. [36]

Larvalentwicklung. Das erste, soeben dem Ei entschlüpfte Larvenstadium, die Eilarve (Neonata), trägt noch eigentümliche, embryonale Züge und ähnelt nur in geringem Umfang den späteren Larvenstadien (Fig. 66). Die bei erwachsenen Larven so auffallenden Unterschiede im Körperbau der einzelnen Familien sind kaum entwickelt, so daß es lange Zeit für unmöglich galt, auch nur die Familienzugehörigkeit der Neonaten zu erkennen.

Inzwischen sind wir über feinere morphologische Details dieses Stadiums unterrichtet. Es gelang sogar, eine Bestimmungstabelle der Eilarven aufzustellen, die eine Unterscheidung der einzelnen Gattungen ermöglicht [36].

Auffallend ist vor allem das völlige Fehlen von Kiemen. Die Atmung findet ausschließlich durch die Körperoberfläche statt. Auch die Komplexaugen

fehlen. Der Kopf der Neonaten trägt fünf Augenflecke, von denen erst später die beiden hinteren zu Komplexaugen anwachsen. Die Cerci und Antennen sind meist unverhältnismäßig groß und dick, dabei jedoch nur gering gegliedert; der Paracercus fehlt bei manchen Arten noch ganz (Fig. 66 C). Auch die Mundwerkzeuge sind noch nicht endgültig ausgebildet, zeigen jedoch bereits alle wesentlichen Strukturen. Andererseits besitzt die Neonata ein echtes Larvenorgan, das erst in späteren Stadien wieder verschwindet: Die Krallen aller Beine tragen fast stets (Ausnahme: *Siphonurus*, *Ephemera*) eine doppelte Reihe von Zähnen oder Borsten auf ihrer Innenseite (Fig. Nr. 66 E).

Nach etwa 1 bis 2 Tagen häutet sich die Eilarve zum 2. Larvenstadium, und es setzt nun in regelmäßigen Häutungsschritten das Heranwachsen und die Morphogenese der Larvenentwicklung ein.

Die ersten Kiemenanlagen treten bei *Cloeon* [74] im 2. Stadium auf (Fig. 67 B), sind jedoch zunächst

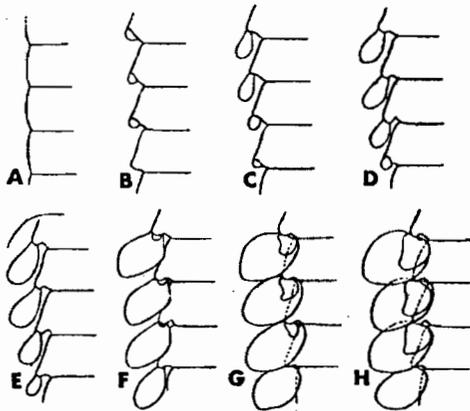


Fig. 67. Entwicklung der Kiemen bei der Larve von *Cloeon dipterum*. A) Eilarve; B) 2. Larvenstadium; C) 3. Larvenstadium; D) 4. Larvenstadium; E) 5. Larvenstadium; F) 8. Larvenstadium; G) 10. Larvenstadium; H) 13. Larvenstadium. [74]

einblättrig und erst vom 9. Stadium ab normal doppelblättrig (Fig. 67 G). Die Mundteile haben bereits im 7. Stadium ihre endgültige Form, die Komplexaugen sind bereits vom 3. Stadium an deutlich. Im 5. Stadium beginnt auch der Paracercus in Erscheinung zu treten und wird nun bei jedem Häutungsschritt größer, bis er seine normale Proportion zu den Cerci erreicht hat. Als letztes beginnen im 14. Stadium die Flügelscheiden am Hinterrand des Mesono-

tums zu wachsen: von diesem Moment an bezeichnen manche Autoren die Larven als Nymphen. Mit dem 22. Häutungsschritt ist bei *Cloeon* die Entwicklung der Larve abgeschlossen.

In gleicher Weise wie für *Cloeon* geschildert, vollzieht sich die Larvenentwicklung für alle Ephemeropteren. Unter allmählicher Verschiebung der Proportionen der einzelnen Körperteile, mit sukzessivem Auftreten und Ausformen der Kiemen, schrittweiser Vermehrung der Cercus- und Antennenglieder nehmen die Larven im Verlauf einer Häutungsserie die spezifische Gestalt ihres Lebensform-Typs an (Fig. 68),

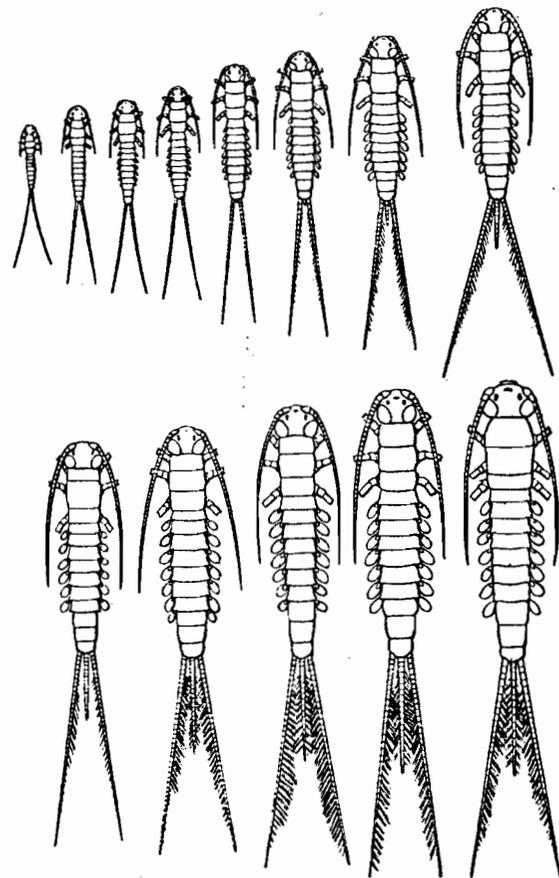


Fig. 68. Larvenentwicklung bei *Cloeon dipterum*. Die ersten 13 Larvenstadien der Sommergeneration. [74]

worauf zuletzt – im „Nymphenstadium“ – die Flügelscheiden als Beginn der imaginalen Strukturen erscheinen.

Die Zahl der Häutungen ist bei Ephemeropteren wesentlich höher als bei fast allen anderen Insektenordnungen. Sie liegt meist bei mehr als 20, ist jedoch

nicht nur spezifisch verschieden, sondern schwankt auch bei den Individuen einer Art, wo sie von der Länge der Entwicklungszeit abhängt. Bei *Cloeon simile* schwankt sie zwischen 21 und 30 [34].

Da die Haltung von jungen Larven technisch sehr schwierig ist, liegen nur wenige genaue Angaben über die Häutungszahlen vor. Auch die Zählung der Intima-Schichten in den PALMENSCHEN Organen (siehe Seite 37) ist schwierig, da die inneren Schichten verkleben und nicht deutlich zu trennen sind. Folgende Angaben in der Literatur liegen vor:

<i>Cloeon dipterum</i>	22 Häutungen [121]
<i>Baetis vagans</i>	27 Häutungen [135]
<i>Ephemera simulans</i>	ca. 30 Häutungen [97]
<i>Stenonema canadense</i>	40-45 Häutungen [97]

Die Wachstumsgeschwindigkeit der Larven ist in erheblichem Maße temperaturabhängig. Bei tropischen Arten oder bei solchen, deren gesamte Entwicklung innerhalb der warmen Jahreszeit liegt, wie die Sommergeneration von *Cloeon dipterum* in Italien (Fig. 68), verläuft das Wachstum kontinuierlich. Dagegen machen sich jahreszeitliche Temperaturschwankungen bei den Arten mit ganzjähriger Entwicklungszeit deutlich bemerkbar, und zwar findet sich ein „retardiertes Wachstum“ [144] im Winterhalbjahr, das zu einem markanten Knick in den Wachstumskurven führt.

Die Larven wachsen im Laufe des Sommers etwa zu halber Endgröße heran, bilden bereits Flügelscheiden aus und verlangsamen dann ihre Größenzunahme bis zum fast völligen Wachstumsstillstand (Diapause). Die Erwärmung des Wassers im Vorfrühling bringt dann den zweiten Wachstumsstoß (Fig. 69). Hierbei muß als physiologischer Auslösereiz offenbar nicht allein die Temperatur maßgeblich sein. Wenn der Wachstumsstop im Herbst beim Unterschreiten einer Temperatur von 5 bis 10° einsetzt (Entwicklungsnullpunkt), so genügt im Frühjahr eine erheblich niedrigere Temperatur, um das Wachstum erneut einsetzen zu lassen [100].

Bei *Torleya belgica* sind sogar zwei derartige Diapausen in den Entwicklungsgang eingeschaltet. Die erste betrifft die Junglarven, die eine sommerliche Entwicklungsruhe von etwa 4 Monaten einlegen. Das Wachstum setzt dann erst im September wieder ein, jedoch nicht bei allen Larven gleichzeitig, sondern gestaffelt nach dem Alter, das heißt nach dem Ablagetermin der Eier durch die vorige Generation. Das strikte Einhalten einer viermonatigen Diapause zeigt also, daß die Temperatur allein nicht der ausreichende Auslöser für ihre Beendigung ist. Im Winter

treten dann die halberwachsenen Larven in eine erneute Diapause, die wiederum gestaffelt vom Januar bis zum März einsetzt und bis ins Frühjahr reicht [146].

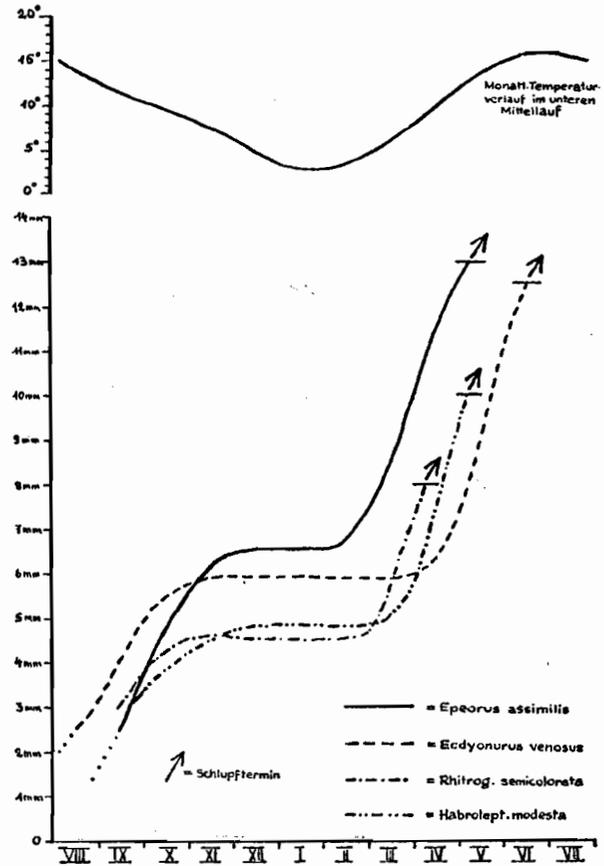


Fig. 69. Zeitlicher Verlauf des Größenwachstums einiger Arten aus einem Bach des deutschen Mittelgebirges; (oben) Kurve der monatlichen Temperaturmittelwerte im Biotop. [100]

Die Entwicklungszeiten schwanken erheblich, wenn auch für die überwiegende Mehrzahl aller Arten der gemäßigten Breiten gilt, daß sie einjährig sind, wobei die Imagines in jedem Jahr zu einer bestimmten Flugzeit auftreten und die übrige Zeit des Jahres entweder in Diapause – im Ei- oder Larvenstadium – oder während des Wachstums der Larve verbracht wird.

Die kürzeste Entwicklungszeit der Larven besitzt die nordamerikanische *Parameletus colombiae*: Nach der Flugzeit im Juni liegen die Eier für 11 Monate in Diapause; die Eilarven schlüpfen erst im Mai des folgenden Jahres und entwickeln sich dann innerhalb von 16 bis 22 Tagen zur Imago [58].

Von einigen Arten der gemäßigten Breiten sind zwei Generationen im Jahr bekannt, unter günstigen

Umständen sogar drei (*Cloeon dipterum*, *Caenis horaria*). Für *Ecdyonurus torrentis* wird [87] ein Zyklus von drei Generationen in zwei Jahren gemeldet. Zweijährige Entwicklung wird [117] für die *Ephemera*-Arten angegeben, und die Entwicklung der größten europäischen Ephemeroptere *Palingenia longicauda* ist dreijährig [178].

Die Angaben über mehrjährige Entwicklung entstammen meist der indirekten Methode vergleichender Messung der Larvengröße im Biotop und nicht direkter Aufzucht. Sie enthalten daher erhebliche Fehlerquellen – zum Beispiel infolge des retardierten Schlüpfens – und bedürfen noch der Bestätigung. So schwanken die Angaben über die Entwicklungsdauer unserer *Ephemera*-Arten in der Literatur zwischen ein und drei Jahren.

Subimago. Der Häutung des letzten Larvenstadiums, der „Nymphe“, zur Subimago geht eine mehrtägige Vorbereitungszeit voraus. Sie wird meist in völliger Ruhe in einem dunklen Versteck verbracht. Das Integument der Larve verdickt sich, die Pigmentierung nimmt zu und erreicht eine größere Intensität als in allen vorhergehenden Larvenstadien; vor allem die Flügelscheiden, in denen sich die vollentwickelten, stark eingefalteten Flügel befinden, färben sich fast schwarz. Die sekundären Geschlechtsmerkmale (Gonopoden und Turbanaugen der Männchen) werden unter der Larvenhaut deutlich erkennbar. Der Darm leert sich von allen Nahrungsbestandteilen. Gleichzeitig beginnt die Reduktion der Mundteile, die sich cytologisch als Transformation der Muskulatur nachweisen läßt.

Die Degeneration der Muskelzellen des Kauapparates setzt bei *Hexagenia recurvata* bereits 5 Tage vor dem Schlüpfen der Subimago ein. Die quergestreifte Muskulatur löst sich auf, während die Zahl der amöboiden Plasmazellen im Blut erheblich zunimmt. Phagozytose konnte nicht beobachtet werden, offensichtlich gelangen jedoch die Protein-Bestandteile der Muskelzellen in die Plasmazellen. Solche mit Reservestoffen angefüllte Plasmazellen, die in der Blutflüssigkeit nach der Metamorphose zahlreich sind, dürften die Energieversorgung der Imagines während ihres kurzen Lebens sicherstellen [135].

Auch die innere Metamorphose des Darmes (siehe Seite 34) und die eventuelle Reduktion des Paracercus vollziehen sich während dieser Vorbereitungszeit. Wenn sie abgeschlossen ist, nimmt die Nymphe mit lebhaften Schluckbewegungen Wasser in den Darm auf und dehnt ihn so zu seinem vollen Umfang aus

[138]. Anschließend setzt ein Wandel im phototaktischen Verhalten der Larven ein und die Häutung beginnt. Die Tiere verlassen die Schlupfwinkel und streben dem Licht zu, indem sie an die Oberfläche oder an die Ufernähe des Gewässers schwimmen und ersteigen aus dem Wasser ragende Steine oder Pflanzenstengel; manchmal bringen sie auch frei schwimmend den Kopf aus dem Wasser heraus und beginnen Luft zu schlucken. Diese Luft gelangt in den Darm der Nymphe und von dort durch präformierte Bruchstellen in den Darm der Subimago. Zwischen den auf diese Weise getrennten Darmwänden der beiden Stadien sucht sich die Luft einen Weg aus der Mundöffnung der Subimago hinaus und von dort um ihren gesamten Körper herum, wobei dieser schließlich völlig von der Nymphenhaut isoliert wird [129]. In einer dorsalen Bruchlinie von Kopf und Thorax platzt nun die Nymphenhaut auf und die Subimago schlüpft aus ihr heraus (Fig. 70 A, B). Die Flügel sind sofort

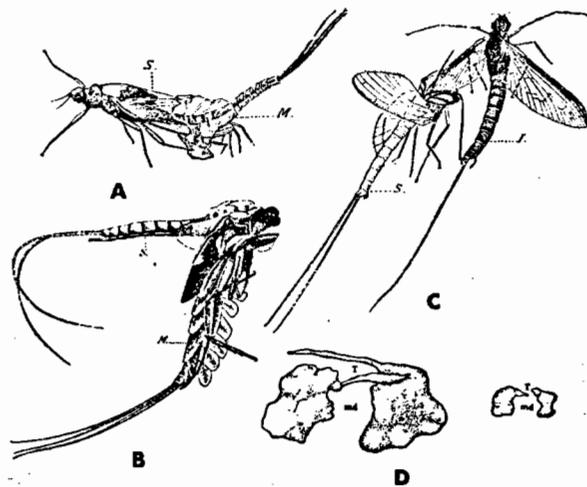


Fig. 70. Subimaginal- und Imaginal-Häutung. A) Subimaginalhäutung bei *Caenis horaria*; B) Subimaginalhäutung bei *Ecdyonurus venosus*; C) Imaginalhäutung bei *Cloeon dipterum* (M = Exuvie des letzten Larvenstadiums, S = Subimago, I = Imago) [186]; D) Mandibeln von *Hexagenia recurvata*, Subimago; Mandibeln von *Hexagenia recurvata*, Imago. [135]

nach dem Schlüpfen flugbereit, so daß das Tier unmittelbar nach der Häutung ans Ufer fliegt.

Bei vielen kleineren Arten, vor allem bei Flußbewohnern, erfolgt die Häutung der Nymphen an der Wasseroberfläche. Die Subimago verweilt dabei meist nur einen kurzen Moment auf der als Floß benutzten Larvenhülle. Es kann sich der Abflug der Subimago aber auch ohne jede Pause

an das Schlüpfen anschließen, wie bei *Cloeon dipterum*, wo der gesamte Vorgang vom Erreichen der Wasseroberfläche bis zum ersten subimaginalen Flug höchstens zwei Sekunden dauert. Andere Arten schlüpfen auf dem Substrat, wobei die Ruhepause vor dem Abflug der Subimago sich auf einige Minuten ausdehnen kann (*Siphonurus*). Bei *Heptagenia lateralis* schlüpfen die Subimagines unter Wasser [111].

Im Körperbau gleichen die Subimagines im Prinzip bereits den Imagines, doch sind die Körperanhänge meist nicht zu voller Größe gestreckt, die sie erst nach Verlassen der subimaginalen Kutikula erlangen. Vor allem sind die Cerci und männlichen Gonopoden noch verkürzt (Fig. 70C). Die Flügel haben bereits die endgültige Größe, sind jedoch von einer behaarten, manchmal auch charakteristisch gefärbten Subimaginal-Kutikula bedeckt, so daß sie stets milchig-trübe aussehen. Besonders der Hinterrand der Flügel ist deutlich mit einer regelmäßigen Reihe von Haaren besetzt, woran die Subimago stets untrüglich zu erkennen ist. Die Reduktion der Mundteile ist noch nicht abgeschlossen. Die Mandibeln sind zwar verkümmert und funktionsunfähig, jedoch noch deutlich größer als bei der Imago (Fig. 70D).

Die Dauer des Subimaginalstadiums variiert sowohl innerhalb der Population, vor allem infolge von Witterungsbedingungen, als auch bei verschiedenen Arten. Sehr oft beträgt sie nur wenige Minuten, so daß sich die Tiere innerhalb kürzester Zeit zweimal zu häuten haben. Vor allem die Männchen der großen, fließbewohnenden Arten (*Palingenia*, *Polymitarcis*, *Oligoneuriella*, *Choroterpes*, *Behningia*, *Ephoron*), aber auch manche Seebewohner (*Eopolymitarcis*) und einige tropische Formen (*Povilla adusta*) gehören zu dieser Gruppe. Über mehrere Stunden bis Tage erstreckt sich die Dauer des Subimaginalstadiums bei anderen Arten: Sie beträgt 6–9 Stunden bei *Potamanthus luteus*, 16–24 Stunden bei *Cloeon dipterum*, 18 bis 70 Stunden bei *Leptophlebia vespertina* und 24–30 Stunden bei *Ephemera vulgata* [156, 166]. In einigen Fällen ist das Subimaginalstadium das endgültige, da das Imaginalstadium unterdrückt wird. Dies gilt für beide Geschlechter von *Plethogenesia papuana* aus Sumatra [56], außerdem für die Weibchen der oben genannten großen, fließbewohnenden Formen *Palingenia*, *Polymitarcis*, *Ephoron*, *Behningia*. Dagegen häuten sich die Weibchen von *Oligoneuriella rhenana* erst nach der Kopulation [155].

Es besteht eine gesetzmäßige Beziehung zwischen der Länge der Subimaginal- und Imaginal-Stadien [56]: Lebt die Subimago länger als 12 Stunden, so überdauert die Imago mehr als einen Tag; erfolgt die Imaginalhäutung dagegen schon kurz nach der Subimaginalhäutung, so ist das Leben der Imago auf wenige Stunden beschränkt.

Die Dauer des Subimaginallebens ist stark von Außenbedingungen abhängig. Vor allem die Temperatur spielt dabei eine entscheidende Rolle. *Isonychia albomanicata* häutet sich bei 28 ° nach 22–25 Stunden zur Imago, bei 15,5 ° nach 48–49 Stunden, bei 8 °C erst nach 4 Tagen oder überhaupt nicht [26]. Ähnliche Werte zeigt *Leptophlebia vespertina*: Bei 20 °C findet die Imaginalhäutung nach 18–20 Stunden statt, bei 8 °C erst nach 60–70 Stunden [166]. Auch die Luftfeuchtigkeit hat Einfluß auf die Stadiendauer. Ist sie hoch, so kann die Imaginalhäutung nicht stattfinden, da die Subimago Wasser abgeben muß, um sich häuten zu können. Zu schneller Wasserverlust bei trockener Luft führt andererseits zum Tode der Subimago [23].

Mit der Imaginalhäutung endet das Subimaginalstadium. Diese letzte Häutung zur geschlechtsreifen Form findet meist auf einer festen Unterlage statt. Unter Kontraktionen und Zuckungen befreit sich der Körper der Imago durch einen Bruchspalt in der Kopf-Thorax-Region von der subimaginalen Kutikula (Fig. 70C), wobei zunächst Flügel und Beine, danach der übrige Körper aus der Hülle gezogen werden. Die Oligoneuriidae (*Oligoneuriella* und *Lachlania*) häuten sich im Fluge zur Imago; allerdings findet bei ihnen nur eine partielle Häutung statt, da die Flügel im Subimaginalstadium verbleiben.

Flugperiodik. Am Ende der Entwicklung beginnt für die Ephemeropteren der kurze, ausschließlich der Fortpflanzung gewidmete Abschnitt des imaginalen Lebens, über den oben (siehe Seite 43) bereits berichtet wurde. Wegen der starken Abhängigkeit der Entwicklungsdauer der einzelnen Stadien von Umweltsbedingungen und wegen der Kürze des Imaginallebens ist die Flugzeit ein charakteristisches Phänomen, dessen Behandlung hier im Anschluß an die Larvenentwicklung erfolgen soll.

Die jährliche Flugzeit erweist sich als artspezifisch, wobei wir allerdings in den gemäßigten Breiten kaum mehr als Sommer- und Herbst-Flieger unterscheiden können. So fliegen bei uns *Baetis*-Arten von Mai bis Oktober – also 6 Monate lang –, dagegen *Chitonophora krieghoffi* nur im Mai, *Oligoneuriella rhenana* nur im August-September, *Isonychia ignota* und *Ame-*

letus inopinatus nur im Juli [178]. Einzelne Populationen zeigen an speziellen Lokalitäten – zum Beispiel einzelnen Bachabschnitten – meist wesentlich kürzere jährliche Flugzeiten als im Gesamtgebiet; daraus erklären sich die teilweise sehr unterschiedlichen Angaben in der Literatur. Es kann bei besonderen Wetterlagen stellenweise sogar zu plötzlichem, enormen Massenflug kommen, der sich auf wenige Tage beschränkt (siehe Seite 26).

Zwischen den speziellen Temperaturbedingungen eines Biotopes und der jährlichen Flugperiode der Arten besteht offenbar ein enger Zusammenhang. Bei *Habrophlebia modesta*, die als schlupffreie Larve überwintert, setzt die Subimagonalhäutung ein, wenn das Gewässer im Frühjahr eine Mindesttemperatur überschreitet, endet aber mit steigenden Temperaturen bald wieder, da für die erhöht sauerstoffbedürftigen Larven letale Werte erreicht werden [144]. Das gleiche Phänomen zeigt sich bei *Rhitrogena semicolorata* [124]. Man konnte auch konstatieren, daß sich die Flugzeit einzelner Arten im gleichen Bachsystem in Richtung auf die Quelle zu wegen der geringeren Temperaturamplitude immer mehr verkürzt [96].

Die tägliche Flugzeit wurde bereits im Zusammenhang mit dem Paarungsflug erwähnt (siehe Seite 43). Sie hängt eng mit Lichtintensität, Luftfeuchtigkeit und Temperatur im klimatischen Tagesgang zusammen und zeigt daher erhebliche Schwankungen.

Detaillierte Beobachtungen [134] ergaben für *Ephemera ignita* im Jahre 1959 in der Eifel folgende Flugzeiten:

im Mai zwischen 16 und 18 Uhr, im Juni zwischen 15 und 21 Uhr, im Juli von 20 bis 21 Uhr, im September von 17 bis 18.30 Uhr und im Oktober von 16.30 bis 17 Uhr. Beim Vergleich von Arealen unterschiedlicher Meereshöhe zeigte sich in Südfrankreich in sechs aufeinanderfolgenden Jahren, daß *Baetis*-Arten, die in 400 Meter Meereshöhe nur in der Abenddämmerung fliegen, in zunehmender Höhe ihre Flugzeit vorverlegen und zwischen 1000 und 1200 m Höhe bei vollem Sonnenschein gegen Mittag fliegen [185].

Die Mondperiodik stellt einen Sonderfall der strengen tageszeitlichen Periodik dar; sie ist von der tropisch-afrikanischen *Povilla adusta* aus dem Viktoriasee bekannt [170]. Das nächtliche Schwärmen der Art setzt das ganze Jahr hindurch jeweils kurz vor Vollmond ein und erreicht seinen Höhepunkt in der 2. Nacht nach Vollmond, um dann schnell abzuklingen. Die ersten schlupffreien Nymphen erscheinen an den Flugtagen gegen 19.30 Uhr an der See-Oberfläche, die Häutung zur Subimago und die unmittelbar darauf folgende zur Imago nimmt nur wenige Minuten in Anspruch, und der Höhepunkt der Flugaktivität liegt bei 19.55 Uhr. Bereits kurz danach ist der Schwarmflug beendet; nach 20.30 Uhr konnten keine Tiere mehr gefangen werden. Das Schwärmmaximum um 19.55 Uhr blieb während eines Untersuchungszeitraumes von 6 Tagen trotz der Änderung der Mondstellung konstant, kann also nicht unmittelbar über die Lichtintensität gesteuert werden [89].

Verzeichnis der wissenschaftlichen Namen

Kursivzahlen hinter dem Bindestrich (-) = Seitenzahlen — *Kursivzahlen* mit * = Hinweise für Figuren

- Acanthametropodinae EDMUNDS 1963 - 9, 17, 22
Acanthametropus TSHERNOVA 1948 - 9
Adenophlebia EATON 1881 - 11
Adenophlebiodes ULMER 1924 - 11
Afghanurus DEMOULIN 1964 - 11
Afromera DEMOULIN 1955 - 13
Afronurus LESTAGE 1924 - 11
Afroplocia LESTAGE 1939 - 12
Ameletoides TILLYARD 1933 - 9
Ameletopsinae EDMUNDS 1957 - 9, 16, 23, 29
Ameletopsis PHILLIPS 1930 - 9
Ameletus EATON 1885 - 9
A. costalis (MATSUMARA 1931) - 42
A. inopinatus EATON 1887 - 55
A. ludens NEEDHAM 1905 - 44
Ametropodidae BENGTTSSON 1913 - 6, 7, 8, 11, 17*, 17, 18, 22
Ametropodinae BENGTTSSON 1913 - 11
Ametropus ALBARDA 1878 - 11
Anagenesia EATON 1883 - 14
Anepeorinae EDMUNDS & TRAVER 1959 - 11, 17
Aneporus McDUNNOUGH 1925 - 11, 41
Aphelophlebia PIERCE 1945 - 7
Aphelophlebodes PIERCE 1945 - 7
A. stocki PIERCE 1945 - 7
Apobaetis DAY 1955 - 10
Aprionyx BARNARD 1923 - 11
Arthroplea BENGTTSSON 1909 - 16*, 11, 24, 29
Arthropleinae BALTHASAR 1937 - 11, 17, 24, 29
Asthenopodinae EDMUNDS & TRAVER 1954 - 14, 17, 21
Asthenopodes ULMER 1924 - 14
Asthenopus EATON 1871 - 14, 25*, 21, 37*, 22, 38*, 35
Atalomicria HARKER 1957 - 11
Atalonella NEEDHAM & MURPHY 1924 - 11
Atalophlebia EATON 1881 - 11
Atalophlebioides PHILLIPS 1930 - 11
Atopopus EATON 1881 - 11
Austremarella RIEK 1963 - 11
- Austrocaenis* BARNARD 1932 - 15
- Baetidae LEACH 1815 - 7, 8, 9, 14*, 17, 18, 24, 31, 33, 38, 39, 42
Baetiella UENO 1931 - 10
Baetis LEACH 1815 - 2, 10, 14*, 24, 25, 41*, 27, 33, 52*, 35, 40, 41, 42, 45, 46, 47, 50, 54, 55
B. alpinus (PICTET 1845) - 20
B. atrebatinus EATON 1870 - 35, 46
B. bioculatus (LINNAEUS 1758) - 49
B. gemellus EATON 1885 - 20
B. niger (LINNAEUS 1761) - 20, 46
B. pumilus (BURMEISTER 1839) - 20
B. rhodani PICTET 1843 - 20, 25, 42, 47, 63*, 64*, 48
B. scambus EATON 1870 - 57*
B. tenax EATON 1870 - 20
B. vagans McDUNNOUGH 1925 - 25, 52
B. vernus CURTIS 1843 - 25, 57*, 41, 42, 47
Baetisca WALSH 1862 - 15, 29*
- Baetiscidae LAMEERE 1917 - 7, 8, 15, 29*, 17, 33*, 32, 38
Baetodes NEEDHAM & MURPHY 1924 - 10
Baetopus KEFFERMÜLLER 1960 - 10
Behningia LESTAGE 1930 - 12, 21*, 32, 54
Behningiidae MOTAS & BACESCO 1938 - 6, 7, 12, 21*, 17, 22, 27, 31, 32
Bleptus EATON 1883 - 11
Borinquena TRAVER 1938 - 11
Brachycercus CURTIS 1834 - 2, 15, 28*
Bungona HARKER 1957 - 10
- Caenidae NEWMAN 1853 - 8, 14, 17, 25, 33, 38, 42
Caenis STEPHENS 1835 - 2, 15, 28*, 16, 25, 32, 35, 39, 42, 43, 47
C. horaria (LINNAEUS 1758) - 60*, 53, 70*
C. macrura STEPHENS 1835 - 20, 51*
- Caenodes* ULMER 1924 - 15
Caenomedea THEW 1960 - 15
Calliarcys EATON 1882 - 11
Callibaetis EATON 1881 - 10, 14*, 45
Camelobaetidius DEMOULIN 1966 - 10
Campsurinae TRAVER 1944 - 13, 17, 32*, 19, 21, 31
Campsurus EATON 1868 - 13, 25*
Campylocia NEEDHAM & MURPHY 1924 - 12, 23*
Castanophlebia BARNARD 1932 - 11
Centroptiloides LESTAGE 1918 - 10
C. bifasciata ESSEN-PETERSEN 1913 - 41
Centroptilum EATON 1869 - 10, 19, 24
C. lituratum EATON 1871 - 62*
C. luteolum (MÜLLER 1776) - 16, 44
Chankagenesia BULDIVSKII 1935 - 14
Chaquihua DEMOULIN 1955 - 9
Cheirogenesia DEMOULIN 1952 - 14
Chiloporter LESTAGE 1931 - 9
Chitonophora BENGTTSSON 1909 - 44
Ch. aurivillii BENGTTSSON 1909 - 44
Ch. krieghoffi ULMER 1920 - 20, 54
Choroterpes EATON 1881 - 11, 24, 33, 35, 47, 54
C. picteti (EATON 1871) - 62*
Choroterpides ULMER 1940 - 11
Chromarcyinae DEMOULIN 1953 - 10
Chromarcys NAVAS 1932 - 10
Cinygma EATON 1855 - 11
Cinygmina KIMMINS 1937 - 11
Cinygmula McDUNNOUGH 1933 - 11, 43
Cloeodes TRAVER 1938 - 10
Cloeon LEACH 1815 - 2, 9, 10, 17, 19, 24, 30, 35, 55*, 41, 44, 45, 66*, 51
C. dipterum (LINNAEUS 1761) - 57*, 43, 45, 46, 47, 67*, 68*, 52, 53, 70*, 54
C. inscriptum BENGTTSSON 1914 - 45
C. simile EATON 1870 - 16, 20, 46, 65*, 52
Coloburiscinae EDMUNDS 1963 - 9, 16, 23
Coloburiscoides LESTAGE 1935 - 9
Coloburiscus EATON 1887 - 9

- Componeuria* EATON 1881 - 11
Componeuriella ULMER 1939 - 11
Cryptopenella GILLIES 1951 - 11

Deleatidium EATON 1899 - 11
Diceromyzinae EDMUNDS & TRAVER 1954 - 12
Diceromyzon DEMOULIN 1954 - 12
Dipteromimus MCLACHLAN 1875 - 9
Dipterophlebiodes DEMOULIN 1954 - 11
Dolania EDMUNDS & TRAVER 1959 - 12, 21*

Eatonica NAVAS 1912 - 13
Eatonigenia ULMER 1939 - 13
Ecdyonurus EATON 1868 - 11, 16, 23, 39*, 45*, 46*, 29, 32, 33, 35, 38, 47
E. fluminum (PICTET 1843) - 51*
E. forcipula (KOLLAR 1845) - 20
E. torrentis KIMMINS 1942 - 53
E. venosus (FABRICIUS 1775) - 20, 69*, 70*
Edmundsius DAY 1953 - 9
Elassoneuria EATON 1881 - 10
Electrogenia DEMOULIN 1956 - 7
E. dewalschei DEMOULIN 1956 - 9*
Eopolymitarcs TSHERNOVA 1934 - 54
Epeiron DEMOULIN 1964 - 11
Epeorella ULMER 1939 - 11
Epeorus EATON 1881 - 16*, 11, 16, 23, 32
E. assimilis EATON 1885 - 20, 46, 69*
Ephemera LINNAEUS 1758 - 1, 13, 24*, 16, 19, 41, 43, 44, 45, 47, 55*, 51, 53
E. danica MÜLLER 1776 - 20, 42, 43, 46, 48
E. guttulata PICTET 1843 - 43
E. siciliana WALKER 1853 - 52
E. strigata EATON 1892 - 47
E. vulgata LINNAEUS 1758 - 50*, 57*, 43, 60*, 47, 54
Ephemarella WALSH 1862 - 11, 19*, 19, 25, 35, 41, 42, 43, 45, 47
E. doddsi NEEDHAM 1927 - 22, 40*
E. ignita (PODA 1761) - 20, 51*, 60*, 65*, 49, 55
E. proserpina TRAVER 1934 - 42*
E. rotunda MORGAN 1911 - 44
E. spinifera NEEDHAM 1927 - 42*
Ephemereillidae Klapálek 1909 - 7, 8, 11, 19*, 17, 19, 22, 25, 40
Ephemrellina LESTAGE 1924 - 11
Ephemeridae LEACH 1815 - 7, 8, 13, 24*, 17, 20, 38, 39
Ephemeroidea HANDLIRSCH 1908 - 12, 20, 37

Ephemeroopsis EICHWALD 1864 - 6
E. trisetalis EICHWALD 1864 - 7*
Ephemerythinae GILLIES 1960 - 12
Ephemerythus GILLIES 1960 - 12
Ephoron WILLIAMSON 1802 - 13, 25*, 16, 21, 36*, 42, 54
E. album SAY 1824 - 49
E. virgo McDUNNOUGH 1926 - 26, 62*
Euthyplocia EATON 1871 - 12
Euthyplociidae LESTAGE 1921 - 12, 23*, 17, 20
Exenthyplocia LESTAGE 1918 - 12

Fullea NAVAS 1930 - 11
Fulletomimus DEMOULIN 1956 - 11

Gilliesia PETERS 1966 - 11

Habraphlebia EATON 1881 - 11, 40
H. fusca (CURTIS 1834) - 44*
H. laeta MCLACHLAN 1884 - 20
H. modesta (HAGEN 1864) - 20, 45, 48, 69*, 55
Habrophlebiodes ULMER 1920 - 11, 40
Hagenulodes ULMER 1920 - 11
Hagenulopsis ULMER 1920 - 11
Hagenulus EATON 1882 - 11
Haplohyphes ALLEN 1966 - 12
Heptagenia WALSH 1863 - 7, 16*, 11, 29, 53*, 45
H. darlearlica BENGSSON 1912 - 43
H. hebe McDUNNOUGH 1924 - 61*
H. lateralis (CURTIS 1834) - 20, 54
H. sulphurea (MÜLLER 1776) - 20, 62*
Heptageniidae NEEDHAM 1901 - 7, 9, 10, 16*, 17, 22, 25, 29, 32, 34, 38, 40, 42, 45
Heptageniinae NEEDHAM 1901 - 10
Heptagenioidea NEEDHAM 1901 - 9, 22, 36
Hermanella NEEDHAM & MURPHY 1924 - 11
Hexagenia WALSH 1863 - 13, 21, 26, 43*, 27, 29, 42
H. limbata (GUERIN 1829) - 46, 49, 50
H. munda EATON 1883 - 3*
H. recurvata MORGAN 1913 - 30, 47*, 53, 70*
Hexagenites SCUDDER 1880 - 6
Homoeoneuria EATON 1881 - 10
Homothraulid DEMOULIN 1955 - 11

Ichthyobotus EATON 1899 - 13
Indialis PETERS 1966 - 11

Iron EATON 1883 - 50
I. pleuralis BANKS 1910 - 50
Isca GILLIES 1951 - 11
Isonychia EATON 1871 - 12*, 9, 42
I. albomanicata NEEDHAM 1905 - 54
I. ignota (WALKER 1853) - 54
Isonychiinae BURKS 1953 - 7, 9, 17, 24

Jappa HARKER 1954 - 11

Kimminsula PETERS 1966 - 11, 23
Kirrara HARKER 1954 - 11

Lachlania HAGEN 1868 - 10, 42, 54
Leentvaaria DEMOULIN 1966 - 11
Leptohyphes EATON 1882 - 12
Leptohyphinae EDMUNDS & TRAVER 1954 - 12
Leptophlebia WESTWOOD 1840 - 2, 11, 18*, 45
L. marginata (LINNAEUS 1767) - 20, 57*
L. vespertina (LINNAEUS 1758) - 20, 57*, 41, 54
Leptophlebiidae BANKS 1900 - 7, 8, 11, 18*, 17, 19, 22, 23, 24, 29, 32, 38, 40, 42
Leptophlebioidea EDMUNDS & TRAVER 1954 - 11, 19, 25, 37

Machadorythinae EDMUNDS & al. 1963 - 12, 22
Machadorythus DEMOULIN 1959 - 12, 20*
Mabeathraulid PETERS, GILLIES & EDMUNDS 1964 - 11
Masharikella PETERS, GILLIES & EDMUNDS 1964 - 11
Massartella DEMOULIN 1955 - 11
Massartellopsid DEMOULIN 1955 - 11
Megaglena PETERS 1966 - 11
Melanemerella ULMER 1919 - 11
Mesoneta BRAUER, REDTENBACHER & GANGLBAUER 1889 - 6
Mesoplectopteron HANDLIRSCH 1918 - 6
M. longipes HANDLIRSCH 1918 - 6
Mesoplocia DEMOULIN 1952 - 12
Metamonius EATON 1883 - 9, 16, 18
Metretelus DEMOULIN 1951 - 9
Metretopodinae LESTAGE 1938 - 11
Metretopus EATON 1901 - 11, 17*, 16
Minyphlebia PETERS 1966 - 11
Mirawara HARKER 1954 - 12*, 9
Miroculis EDMUNDS 1963 - 11
Mortogenesis LESTAGE 1923 - 14
Murphyella LESTAGE 1924 - 9

- Nathanelia* DEMOULIN 1955 - 11
Neobaetis NAVAS 1924 - 10
Neocloeon TRAVER 1932 - 10
Neophemera McDUNNOUGH 1925 - 14
 27*
N. maxima (JOLY 1873) - 16
 Neophemeridae (NEEDHAM & al. 1935 - 7, 14, 27*, 17, 25
Neophemeropsis ULMER 1939 - 14
Neobagenulus TRAVER 1938 - 11
Neopotamantbodes HSU 1938 - 12
Nesameletus TILLYARD 1933 - 9
Nesopblebia PETERS & EDMUNDS 1964 - 11
Neurocaenis NAVAS 1936 - 12
Notonurus CRASS 1947 - 11
Nousia NAVAS 1918 - 11
- Oligoneuria* PICTET 1845 - 2, 10
Oligoneuriella ULMER 1924 - 10, 16, 38, 42, 54
O. rhenana (IMHOFF 1852) - 15*, 20, 46, 49, 54
 Oligoneuriidae ULMER 1914 - 10, 15*, 17, 24, 31, 34, 40, 54
 Oligoneuriinae ULMER 1914 - 8, 10
Oligoneuriodes DEMOULIN 1955 - 10
Oligoneuriopsis CRASS 1947 - 10
Oligoneurisca LESTAGE 1938 - 10
Oniscigaster McLACHLAN 1873 - 9
 Oniscigastriinae LAMEERE 1917 - 9, 16, 24
Ororotsia TRAVER 1939 - 11
- Paedephemera* HANDLIRSCH 1908 - 6
Paegniodes EATON 1881 - 11
Palingenia BURMEISTER 1893 - 14, 26*, 16, 21, 54
P. longicauda (OLIVIER 1791) - 1, 1*, 2*, 2, 16, 46, 53
 Palingeniidae JACOBSON & BIANCHI 1905 - 6, 8, 26*, 17, 32*, 21, 33, 35
Palingeniopsis MARTYNOV 1932 - 6
Parabaetis HAUPT 1956 - 6
P. eocaenicus HAUPT 1956 - 6, 8*
Paracloeodes DAY 1955 - 10
Paraleptopblebia LESTAGE 1917 - 11, 18*, 19, 43, 47
P. submarginata (STEPHENS 1835) - 20
Parameletus BENGTTSSON 1908 - 9, 16
P. chelififer BENGTTSSON 1908 - 43, 59*
P. colombiae (WALKER 1853) - 52
Pentagenia WALSH 1863 - 13
Phtartus HANDLIRSCH 1908 - 5
P. rossicus HANDLIRSCH 1908 - 5, 6*
- Pletbogenesis* ULMER 1920 - 14
P. papuana (EATON 1883) - 43, 54
 Polymitarcidae BANKS 1900 - 7, 8, 13, 25*, 17, 21
 Polymitarcinae BANKS 1900 - 13
Polymitarcis EATON 1888 - 13, 39, 45, 54
Polyplacia LESTAGE 1921 - 12
Potamantbellus LESTAGE 1930 - 14
 Potamantidae JACOBSON & BIANCHI 1905 - 8, 12, 22*, 17, 20
Potamantbindus LESTAGE 1930 - 12
Potamantbodes ULMER 1919 - 12
Potamantus PICTET 1843 - 45 - 2, 12, 22*, 16, 43, 46
P. luteus (LINNAEUS 1767) - 53*, 62*, 54
Povilla NAVAS 1912 - 14, 21, 26
P. adusta NAVAS 1912 - 26, 54, 55
P. corporaali LESTAGE 1922 - 26
Proboscidoplocia DEMOULIN 1966 - 12
Procloeon BENGTTSSON 1914 - 10
Prosopistoma LATREILLE 1833 - 15, 30*, 23, 54*, 41
P. foliaceum (FOURCROY 1785) - 16, 17
 Prosopistomatidae LAMEERE 1917 - 8
 15, 30*, 33*, 22, 23, 28, 31, 32, 34, 38
 Prosopistomatoidea EDMUNDS & TRAVER 1954 - 15, 37
Protereisma SELLARDS 1907 - 5
P. rossenrayensis GUTHÖRL 1965 - 5*
Protobehningia TSHERNOVA 1960 - 12
Pseudiron McDUNNOUGH 1931 - 16*, 11, 41
 Pseudironinae EDMUNDS & TRAVER 1954 - 11, 17, 22
Pseudocentropitulum BOGOESCU 1947 - 10
Pseudocloeon KLAPÁLEK 1905 - 10
- Rallidens* PENNIKET 1966 - 9
 Rallidentinae PENNIKET 1966 - 9, 17
Rhithrogena EATON 1881 - 11, 22, 40*, 23, 45, 66*
R. alpestris EATON 1885 - 60*
R. semicolorata CURTIS 1834 - 20, 69*, 55
Rhithrogeniella ULMER 1939 - 11
Rhoenanthodes LESTAGE 1930 - 12
Rhoenanthus EATON 1881 - 12
- Sigmoneuria* DEMOULIN 1964 - 11
Simothraulopsis DEMOULIN 1966 - 11
Simothraululus ULMER 1939 - 11
Siphlaenigma PENNIKET 1963 - 9, 13*
- Siphlaenigmatidae PENNIKET 1962 - 9, 13*, 17, 18
Siphlonella NEEDHAM & MURPHY 1924 - 9
Siphlonisca NEEDHAM 1908 - 9
 Siphlonuridae BANKS 1900 - 6, 7, 8, 9, 12*, 16, 18, 34*, 23, 24, 32, 38, 40
 Siphlonurinae BANKS 1900 - 9, 17, 18, 24
Siphlonurus EATON 1868 - 12*, 9, 48*, 49*, 50*, 35, 54*, 56*, 42, 43, 45, 66*, 51, 54
S. lacustris EATON 1870 - 20, 41, 62*
Siphloplecton CLEMENS 1915 - 11, 17*
Siphyluriscus ULMER 1919 - 9
Spaniophlebia EATON 1881 - 10
Stackelbergisca TSHERNOVA 1967 - 6
Stenonema TRAVER 1933 - 11, 38
S. canadense (WALKER 1853) - 50, 52
S. pulchellum (WALSH 1862) - 41
S. vicarium (WALKER 1853) - 52*, 53*
Succonigenia DEMOULIN 1965 - 7
S. larssoni DEMOULIN 1965 - 10*
- Tasmanocaenis* LESTAGE 1930 - 15
Tasmanopblebia TILLYARD 1933 - 9
Teloganella ULMER 1939 - 11
Teloganodes EATON 1882 - 11
Teloganopsis ULMER 1940 - 11
Thalerosphyrus EATON 1881 - 11
Tbraulodes ULMER 1920 - 11
Tbraulopblebia DEMOULIN 1955 - 11
Tbraulus EATON 1881 - 11, 47
Torleya LESTAGE 1917 - 44
T. belgica LESTAGE 1925 - 44, 48, 52
T. major (KLAPÁLEK 1905) - 20
Tortopus NEEDHAM & MURPHY 1924 - 13
Traverella EDMUNDS 1948 - 11
Tricorythafer LESTAGE 1942 - 12
 Tricorythidae LESTAGE 1942 - 11, 20*, 17, 19, 25
 Tricorythinae LESTAGE 1942 - 12, 29
Tricorythodes ULMER 1920 - 12
Tricorythopsis TRAVER 1958 - 12
Tricorythus EATON 1868 - 12, 20*, 54*
Triplosoba BRONGNIART 1893 - 5
T. pulchella BRONGNIART 1893 - 5, 4*
Turfanerella DEMOULIN 1954 - 6
- Ulmeritus* TRAVER 1959 - 11
Ulmeropblebia DEMOULIN 1955 - 11
Zepblebia PENNIKET 1961 - 11

Literaturverzeichnis

Die Literatur wurde berücksichtigt bis zum Dezember 1967

1. AGNEW, J. D. (1962): The distribution of *Centroptiloides bifasciata* (E.-P.) (Baetidae: Ephem.) in Southern Africa, with ecological observations on the nymphs. – Hydrobiologia, Den Haag, 20:367–372.
2. ALLEN, K. R. (1951): The Horokivi Stream. A study of a trout population. – New Zealand Mar. Dep. Fish. Bull. 10:1–231.
3. ALM, G. (1918): Till kännedom om *Prosopistoma foliaceum* FOURC. – Entomol. Tidskr., Stockholm (Uppsala), 39:54–59.
4. AMBÜHL, H. (1959): Die Bedeutung der Strömung als ökologischer Faktor. – Schweiz. Z. Hydrol. 21:135–261.
5. – (1961): Die Strömung als physiologischer und ökologischer Faktor. – Experimentelle Untersuchungen an Bachtieren. – Verh. int. Ver. Limnol., Basel, 14:390–395.
6. ANDO, H. & T. KAWANA (1956): Embryology of May Fly (*Ephemera strigata*) (Eaton) as studied by external observation. – Kontyû, Tokyo, 24 (4):224–233.
7. ARISTOTELES: Tierkunde (Kritisch-berichtigter Text, mit deutscher Übersetzung, sachlicher und sprachlicher Erklärung und vollständigem Index von Dr. H. AUBERT und Dr. FR. WIMMER) – Leipzig 1868.
8. BAIER, J. J. (1718): De Ephemeri vita. – Adagium medicinalis centuria p. 54 – Frankfurt et Leipzig, 4 (Erschien in 9 Heften, seit 1711 betitelt Syllogismus).
9. BALTHASAR, V. (1936): Entomo-Limnologische Forschung in den Gewässern des östlichen Teiles des slowakischen Karstgebietes. – Prače Učene Společ. Safarikovy v Bratislavě, 19:1–75.
10. BARNARD, K. H. (1932): South African May-flies (Ephemeroptera) – Trans. R. Soc. S. Afr., Cape Town, 20 (3): 251–259.
11. BEHNING, A. (1928): Das Leben der Wolga. Zugleich eine Einführung in die Fluß-Biologie. – Die Binnengewässer, Stuttgart, 5.
12. BENGSSON, S. (1909): Beiträge zur Kenntnis der Paläarktischen Ephemeriden. – Lunds Univ. Aarskr., Lund, (n. F. Afd. 2) 5 (4):4–19.
13. BERG, K. (1948): Biological studies on the River Susaa. – Fol. Limnol. Scand., Kopenhagen, 4:1–318.
14. BERNER, L. (1950): The Mayflies of Florida. – Univ. Florida St., Biol. Sc., Gainesville, 4 (4):1–267.
15. BERNHARD, C. (1907): Über die vivipare Ephemeride *Cloeon dipterum*. – Biol. Zbl., Leipzig, 27:467–479.
16. BOGOESCU, C. (1958): Ephemeroptera. – Fauna Republicii Populare Romine, Bukarest, Insecta 3 (3):1–187.
17. BOHLE, W. (1968): Untersuchungen über die Embryonalentwicklung und die embryonale Diapause bei *Baetis vernus* CURTIS und *Baetis rhodani* (PICTET) (Baetidae, Ephemeroptera). – Dissertation, Marburg, noch nicht veröffentlicht.
18. BRINCK, P. (1957): Reproductive system and mating in Ephemeroptera. – Opusc. entomol., Lund, 22:1–37.
19. BREKKE, R. (1938): The Norwegian Mayflies. – Norsk. entomol. Tidsskr., Oslo, 5:55–73.
20. BROOK, A. J. (1955): The Aquatic Fauna as an Ecological Factor in Studies on the Occurrence of Freshwater Algae. – Rev. algologique, Paris (n. S.) 1:142–145.
21. BROWN, D. S. (1960): The Ingestion and Digestion of Algae by *Cloeon dipterum* L. (Ephemeroptera). – Hydrobiologia, Den Haag, 16:81–96.
22. – (1961): The food of the Larvae of *Cloeon dipterum* L. and *Baetis rhodani* (PICTET) (Insecta, Ephemeroptera) – J. anim. Ecol., London, 30:55–75.
23. BURKS, B. D. (1953): The Mayflies or Ephemeroptera of Illinois. – Bull. Illinois nat. Hist. Surv., Urbana, 26:1–216.
24. BURMEISTER, H. C. (1838): Handbuch der Entomologie. – Berlin, 2:757–1050.
25. CARUS, C. G. (1827): Entdeckung eines einfachen vom Herzen aus beschleunigten Blutkreislaufes in den Larven netzflügler Insekten. – Leipzig, 4:1–40.
26. CLEMENS, W. A. (1917): An ecological study on the Mayfly *Chironetes*. – Univ. Toronto Studies, Toronto, (biol. Ser.) 17:1–43.
27. – (1922): A parthenogenetic Mayfly (*Ameletus ludens* NEEDHAM). – Canad. entomol. News, Lancaster, 51:12–14.
28. CLUTIUS, A. (1634): De Hemrobio sive Ephemero Insecto et Majali verme. – Opuscula duo singularia, Opusculum II: 111–113.
29. COCKERELL, T. D. A. (1927): New light on the giant fossil May-flies of Mongolia. – Amer. Mus. Novit., New York, 244.
30. COMSTOCK, J. H. & J. NEEDHAM (1899): The Wings of Insects: chap. iv. contd. Amer. Nat., New York, 33:118 bis 126.
31. CURTIS, J. (1834): British Entomology. – London, 11:482 bis 529.
32. DE GEER, C. (1771): Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. – Stockholm, 2 (I):10–616, (II):617–1175.
33. DEGRANGE, CH. (1954): Deux cas de parthenogenèse chez les Ephéméroptères: *Siphonurus aestivalis* EAT. et *Centroptilum luteolum* MÜLL. – C.R. Acad. Sci., Paris, 239:1082 bis 1083.
34. – (1959): L'ovoviparité de *Cloeon dipterum* (L.). – Bull. Soc. entomol. Fr., Paris, 64:94–100.
35. – (1959): Nombre de mues et organe de Palmén de *Cloeon simile* Etn. (Ephéméroptères). – C.R. Acad. Sci., Paris, 249:2118–2119.
36. – (1960): Recherches sur la reproduction des Ephéméroptères. – These, Grenoble, 132:7–193.

37. - (1960/61): Processus cinétique de l'éclosion chez les Ephéméroptères. - Trav. Lab. Hydrobiol., Grenoble, 52/53: 1-6.
38. DEMOULIN, G. (1953): A propos d'*Hexagenites weiyenbergi* SCHUDDER, Ephéméroptères du Jurassique supérieur de Solenhofen. - Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., Brüssel, 25: 251-258.
39. - (1954): Quelques remarques sur les Archodonates. - Bull. Ann. Soc. r. Entomol. Belg., Brüssel, 90:327-337.
40. - (1955): Contribution à l'étude morphologique, systématique et phylogénétique des Ephéméroptères jurassiques d'Europe Centrale. I. Mesephemeridae. - Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., Brüssel, 31:1-10.
41. - (1955): Quelques remarques sur les composantes de la famille Ametropodidae (Ephemeroptera). - Bull. Ann. Soc. r. Entomol. Belg., Brüssel, 91:342-346.
42. - (1956): Nouvelles recherches sur *Triplosoba pulchella* (Brongniart) (Insectes Ephéméroptères). - Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., Brüssel, 32 (14):1-8.
43. - (1956): Le „Mystère“ des Ephéméropsis (Ephéméroptères Jurassico-Cretacés d'Asie Paléarctique). - Inst. r. Sci. nat. Belg., Brüssel, 32 (53):1-8.
44. - (1956): *Electrogenia dewalschei* n. gen. n. sp., Ephéméroptère fossile de l'ambre. - Bull. Ann. Soc. r. Entomol. Belg., Brüssel, 92:95-99.
45. - (1957): A propos de deux Insectes Eocènes. - Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., Brüssel, 33 (45):1-4.
46. - (1958): Nouveau schéma de classification des Archodonates et des Ephéméroptères. - Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., Brüssel, 34 (27):1-19.
47. - (1962): A propos de l'ordre des Aphelophlebia (Insecta Palaeoptera). - Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., Brüssel, 38 (8):1-4.
48. - (1965): Contribution à la connaissance des Ephéméroptères de l'ambre oligocène de la Baltique. - Entomol. Meddel., Kopenhagen, 34:143-153.
49. DITTMAR, H. (1955): Ein Sauerlandsbach. Untersuchungen an einem Wiesen-Mittgebirgsbach. - Arch. Hydrobiol., Stuttgart, 50:305-552 (Ephemeropteren: 377-394).
50. DODDS, G. S., & F. L. HISAW (1924): Ecological studies of aquatic insect. II. Size of respiratory organs in relation to environmental conditions. - Ecology, Durham, 5:262 bis 271.
51. - (1925): Ecological studies of aquatic insect. IV. Altitudinal range and zonation of Mayflies, Stoneflies and Caddisflies in the Colorado Rockies. - Ecology, Durham, 6:380-390.
52. DUFOUR, M. L. (1842): Recherches Anatomiques et Physiologiques sur les Orthoptères, les Hyménoptères et les Névroptères. - Acad. Sci. Savants Etrang. 7.
53. DUNN, D. R. (1954): The feeding habits of some of the fishes and some members of the bottom fauna of Llyn Tegid (Bala Lake), Merionethshire. - J. Anim. Ecol., London, 23:224-233.
54. EASTHAM, L. E. S. (1923): Currents produced by the gills of mayfly nymphs. - Nature, London, 13:58.
55. - (1936): The Sensillae and related structures on the gills of nymphs of the Genus *Caenis* (Ephemeroptera). - Trans. R. entomol. Soc., London, 85:401-413.
56. EATON, A. E. (1883/88): A revisional monograph of recent Ephemeridae or Mayflies. - Trans Linn. Soc., London, (Zool.) 3, 1-352.
57. EDMUNDS, G. F. (1957): The predaceous mayfly nymphs of North America. - Utah Acad. Proc., Salt Lake City, 34: 23-24.
58. - (1957): On the life history of *Parameletus columbiae*. - Utah Acad. Proc., Salt Lake City, 34:25-26.
59. - (1962): The principles applied in determining the hierarchic level of the higher categories of Ephemeroptera. - Systematic Zoology, Baltimore, 11:22-31.
60. -, & R. K. ALLEN (1957): A Checklist of Ephemeroptera of North America North of Mexico. - Ann. entomol. Soc. Amer., Columbus, 50:317-324.
61. -, R. K. ALLEN, & W. PETERS (1963): An Annotated Key to the Families and Subfamilies of Mayflies (Ephemeroptera). - Univ. Utah Biol. Ser., Salt Lake City, 13:3-53.
62. -, & J. R. TRAVER (1954): Entomology - The flight mechanics and evolution of the wings of Ephemeroptera, with notes on the archetype insect wing. - J. Wash. Acad. Sci., Washington, 44:390-400.
63. -, & - (1954): An outline of a reclassification of the Ephemeroptera. - Proc. entomol. Soc. Washington, 56:236-240.
64. -, & - (1959): The classification of the Ephemeroptera I. Ephemeroidae: Behningiidae. - Ann. entomol. Soc. Amer., Columbus, 52:43-51.
65. -, L. T. NIELSEN, & J. R. LARSEN (1956): The life history of *Ephoron album* (SAY) (Ephemeroptera: Polymitarcidae). Wasman J. Biol., San Francisco, 14:145-153.
66. FOX, H. M., C. A. WINGFIELD, & B. G. SIMMONDS (1936): Oxygen consumption of mayfly nymphs in relation to available oxygen. - Nature, London, 138:1015.
67. -, B. G. SIMMONDS, & R. WASHBOURN (1937): The oxygen consumption of Ephemerid nymphs from flowing and from still waters in relation to the concentration of oxygen in the water. - J. exp. Biol., Cambridge, 14:210-218.
68. FROELICH, C. G. (1964): The feeding apparatus of the nymph of *Arthroplea* BENGTSSON (Ephemeroptera). - Opusc. Entomol., Lund, 24:187-208.
69. GEIJSKES, D. S. (1935): Faunistisch-ökologische Untersuchungen am Röserenbach bei Liestal im Baseler Tafeljura. - Tijdschr. Entomol., Amsterdam, 78:251-382.
70. GEOFFROY, E. L. (1762): Histoire abrégée des Insectes qui se trouvent aux environs de Paris, dans laquelle ces animaux sont rangés suivant un ordre méthodique. - Paris, 2 Bde., 1.
71. GILLIES, M. T. (1954): The Adult Stages of *Prosipistoma Latreille* (Ephemeroptera), with Descriptions of two New Species from Africa. - Trans R. entomol. Soc., London, 105:355-372.
72. GRANDI, M. (1940): Contributi allo studio degli Efemerotteri italiani. I. Note di morfologia e di etologia comparate su alcune specie di Baetidi, Efemerellidi ed Eptagenidi. - Boll. Ist. entomol. R. Univ., Bologna, 12:1-62.
73. - (1941): Contributi allo studio degli Efemerotteri italiani. II. Reperti su *Choroterpes Picteti* (EATON). - Boll. Ist. Entomol. r. Univ. Bologna, 12:179-205.
74. - (1941): Contributi allo studio degli Efemerotteri italiani. III. *Cloeon dipterum* L. - Boll. Ist. Entomol. r. Univ. Bologna, 13:29-71.
75. - (1943): Contributi allo studio degli Efemerotteri italiani. V. Reperti su *Habrophlebia fusca* (CURTIS). - Boll. Ist. Entomol. r. Univ. Stud. Bologna, 14:114-130.

76. – (1947): Contributi allo studio degli Efemerotteri italiani. VIII. Gli scleriti ascellari (pseudopteralia) degli Efemeroidi, loro morfologia e miologia comparate. – Boll. Ist. Entomol. Univ. Stud. Bologna, 16:85–114.
77. – (1950): Contributi allo studio degli Efemerotteri italiani. XIV. Morfologia ed istologia dell'apparato digerente degli stadi preimmaginali, subimmaginali ed immaginali di vari generi e specie. – Boll. Ist. Entomol. Univ. Stud. Bologna, 18:58–92.
78. – (1960): Ephemeroidea. – Fauna d'Italia, Bologna, 3:1 bis 474.
79. – (1962): Contributi allo studio degli Efemerotteri italiana XXIV. I. muscoli somatici addominali degli Efemerotteri. – Boll. Ist. Entomol. Univ. Stud. Bologna, 26:179–206.
80. – (1964): Contributi allo studio degli Efemerotteri italiani. XXV. Gli organi genitali esterni maschili nelle forme preimmaginali degli Efemerotteri. – Boll. Ist. Entomol. Univ. Stud. Bologna, 27:77–117.
81. GUTHÖRL, P. (1965): Zur Arthropoden-Fauna des Karbons und Perms. 21. – Paläontol. Z., Stuttgart, 39:229–233.
82. HAGEN, H. & F. J. PICTET (1856): Die im Bernstein befindlichen Neuropteren. – Berlin, 2:1–125.
83. HANDLIRSCH, A. (1908): Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. – Leipzig.
84. – (1925): Systematische Übersicht in: CHR. SCHRÖDER, Handbuch der Entomologie. – Jena, 3:414–424.
85. HARKER, J. E. (1950): The effect of temperature on the final instar nymphs of three species of Australian Ephemeroptera. – Proc. R. Soc., London, (A) 25:111–114.
86. – (1950): Australian Ephemeroptera. Part. I. Taxonomy of New South Wales species and evolution of taxonomic characters. – Proc. Linn. Soc. N.S. Wales, Sydney, 75: 1–34.
87. – (1952): A Study of the life cycles and growth-rates of four species of mayflies. – Rroc. R. entomol. Soc., London, (A) 27:77–85.
88. – (1954): The Ephemeroptera of Eastern Australia. – Trans. R. entomol. Soc., London, 105:241–268.
89. HARTLAND-ROWE, R. (1958): The Biology of a tropical Mayfly *Povilla edusta*. – Rev. Zool Bot. Afric., Brüssel, 58:185–202.
90. HENNIG, W. (1953): Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. – Beitr. Entomol. Berlin, 3 (Sonderheft):1–63.
91. HEYMONS, R. (1896): Über die Lebensweise und Entwicklung von *Ephemera vulgata* L. – S. Ber. Ges. naturf. Freunde, Berlin, 82–96.
92. HILMY, A. M. (1962): Experimente zur Atmungsphysiologie von Ephemeropteren-Larven. – Verh. XI. Int. Kongr Entomol. 1960, Wien, 3:254–258.
93. Hsu, Y.-CH. (1933): Some new morphological findings in Ephemeroptera. – 5th Congr. Int. Entomol. 1932, Paris, 2:361–368.
94. HUBAULT, E. (1927): Contribution a l'étude des invertébrés torrenticoles. – Bull. biol. France Belg., Paris, Suppl. 9:1–388.
95. HUNT, B. P. (1951): Reproduction of the burrowing mayfly, *Hexagenia limbata* (SERVILLE), in Michigan. – Canad. Entomol., Orillia, 67:113–125.
96. IDE, F. P. (1935): The effect of temperature on the distribution of the mayfly fauna of a stream. – Univ. Toronto Studies, Biol. Ser. 39, Publ. Ont. Fish. Res. Lab., Toronto, 50:9–76.
97. – (1935): Post embryological development of Ephemeroptera (Mayflies). External characters only. – Canad. J. Res., Ottawa, 12:433–478.
98. – (1936): The significance of the outgrowths on the prothorax of *Ecdyonurus venosus* FABR. (Ephemeroptera). – Canad. Entomol., Orillia, 68.
99. IKOMONOV, P. (1960): Die Verbreitung der Ephemeroptera in Mazedonien. – Acta Mus. Macedon. Sci. Nat., Skopje, 7:41–74.
100. ILLIES, J. (1952): Die Mölle. Faunistisch-ökologische Untersuchungen an einem Forellenbach im Lipper Bergland. – Arch. Hydrobiol., Stuttgart, 46:424:612.
101. – (1953): Die Besiedlung der Fulda (insbes. das Benthos der Salmonidenregion) nach dem jetzigen Stande der Untersuchung. Berl. limnol. Flußst., Freudenthal, 5:1–28.
102. – (1959): Retardierte Schlupfzeit von *Baetis-Gelegen* (Ins., Ephem.). – Naturwissch., Berlin, 46:119–120.
103. – (1961): Versuch einer allgemeinen biozönotischen Gliederung der Fließgewässer. – Internat. Rev. Ges. Hydrobiol., Leipzig, 46:205–213.
104. – (1962): Das abdominale Zentralnervensystem der Insekten und eine Bedeutung für Phylogenie und Systematik der Plecopteren. – Ber. 9. Wandervers. dtsh. Ent., Berlin, 139–152.
105. – (1963): Revision der südamerikanischen Grypopterygiden (Plecoptera). – Mitt. Schweiz. entomol. Ges., Schaffhausen, 36:145–248.
106. – (1965): Phylogeny and Zoogeography of the Plecoptera. – Ann. Rev. Entomol., Palo Alto, Calif., 10:117–140.
107. – (1967): Limnofauna Europaea. Eine Zusammenstellung aller die europäischen Binnengewässer bewohnenden mehrzelligen Tierarten mit Angaben über ihre Verbreitung und Ökologie. (Ephemeroptera 220–229) – Stuttgart.
108. IMANISHI, K. (1930): Mayflies from Japanese torrents I. New Mayflies of the genera *Acentrella* and *Ameletus*. – Trans. nat. Hist. Soc. Formosa, Taihoku, 20:263–267.
109. KATAYAMA, H. (1939): The sex chromosomes of a mayfly *Ameletus costalis* MATS. (Ephemera). – Japan J. Genetics, Tokyo, 15:139–144.
110. KAZLAUSKAS, R. (1962): Neue Angaben über die Eintagsfliegenfauna (Ephemeroptera) des Baltikums. – Hydrobiol. Murim, Tartu, (Hidrobiol. Issledov., Riga), 3:147–151.
111. KIMMINS, D. E. (1941): Under-water emergence of the subimago of *Heptagenia lateralis* (Curtis). – Entomologist, London, 74:169–170.
112. KOCH, R. (1964): Zur Biologie und Ökologie der Ephemeroptera. – Staatsexamensarbeit, Kiel, (unveröffentlicht).
113. KNOX, V. (1935): The body-wall of the thorax; the musculature of the thorax. – The biology of Mayflies by NEEDHAM, TRAVER, Hsu, 135–178.
114. LAMBEERE, A. (1917): Etude sur l'évolution des éphémères. – Bull. Soc. zool. France, Paris, 42:41–59.
115. LANDA, V. (1948): Contribution to the Anatomy of Ephemeropterid Larvae. I. Topography and Anatomy of Tracheal System. – Vestn. Čsl. zool. spol., Prag, 21 (3):25–82.
116. – (1959): Problems of internal anatomy of Ephemeroptera and their relation to the Phylogeny and Systematic of their order. – 15th Int. Congr. Zool. 1958, London, 54.
117. – (1962): Die Entwicklung der mitteleuropäischen Ephemeropteren. – Verh. XI. Int. Kongr. Entomol. 1960, Wien, 3:250–251.
118. LEACH, W. E. (1815): Entomology. – Brewster's Edinburgh Encyclopaedia, 9:57–172.

119. LESTAGE, J. A. (1917): Contribution a l'étude des larves des Ephémères paléarctiques. – Ann. Biol. Lacustre, Brüssel, 8:213–457.
120. LINNAEUS, C. (1758): Systema Naturae, sive regna tria naturae systematice prosposita per classes, ordines, genera, et species... 10. Aufl., von Linné umgearbeitet und sehr vermehrt.
121. LUBBOCK, J. (1864/66): On the development of *Chloeon* (*Ephemera*) *dimidiatum*. – Trans. Linn. Soc. London, 24:61–78; 25:477–492.
122. MACAN, T. T. (1940): Preliminary note on the Ephemeroptera and Plecoptera of the Hampshire Avon and its Tributaries. – J. Sci. British Entomol., Kings Somborne, Mants, 2:53–61.
123. – (1958): Methods of sampling the bottom fauna in stony streams. – Mitt. Internat. Vereinig. Limnol, Stuttgart, 8:1–21.
124. – (1960): The effect of temperature on *Rhithrogena semicolorata* (Ephem.). – Int. Rev. Hydrobiol., Berlin, 45:197 bis 201.
125. MARTYNOV, A. (1925): Sur une nouvelle forme d'Orthopteroidea depots permians dans la région de l'Oussouri méridional. – C. R. Acad. Sci. Russie, Leningrad, 41.
126. – (1932): (Plecoptera in) New Permian Palaeoptera with the discussion of some problems in their evolution. – Trav. Inst. Palaeozool. Akad. Sci. SSSR., Leningrad, 1:10–17.
127. McDUNNOUGH, J. (1923): New Canadian Ephemeroidea with notes. – Canad. Entomol., Orillia, 55:39–50.
128. MIKULSKI, J. S. (1936): Ephemeroptera – Fauna Slodkowna Polski. – Warschau.
129. MOSELY, M. E. (1939/40): The Ephemerid nymph an its last moult. – Fly-Fisher's Club J., London, 29:115–118.
130. MÜLLER, K. (1954): Die Drift in fließenden Gewässern. – Arch. Hydrobiol., Stuttgart 49:539–545.
131. – (1957): Zur Biologie des Junglachs (*Salmo salar* L.) im Stora und Lilla Lule Älv. – Ber. limnol. Flußst. Freudenthal, 8:33–59.
132. – (1963): Tag- u. Nachtrhythmus von Baetidenlarven in der „Organischen Drift“. – Naturwissenschaften, Berlin, 50:161.
133. – (1966): Die Tagesperiodik von Fließwasserorganismen. – Z. Morph. Ökol. Tiere, Berlin, 56:93–142.
134. MÜLLER-LIEBENAU, I. (1960): Eintagsfliegen aus der Eifel. – Gewässer und Abwässer, 27:55–79.
135. MURPHY, H. E. (1922): Notes on the biology of some of our North American species of May-flies. – Lloyd Libr. Bot., Pharm mat. med. Bull. 22 (Ent. Ser. 2):1–46.
136. NEEDHAM, J. G. (1901): Ephemeridae. In Aquatic insects in the Adirondacks, by J. G. NEEDHAM and CORNELIUS BETTEN. – N. Y. State Mus. Bull., New York, 47:418–429.
137. NEEDHAM, J., & H. MURPHY (1924): Neotropical Mayflies. – Bull. Lloyd. Library, Cincinnati, 24(4):5–79.
138. –, J. TRAVER & HSU (1935): The Biology of Mayflies with a systematic account of North American species. – New York, 1–759.
139. NIELSEN, A. (1950): The Torrential Invertebrate Fauna. – Oikos, Kopenhagen, 2:176–196.
140. PALMEN, J. A. (1877): Zur Morphologie des Tracheensystems. – Leipzig.
141. PENNIKET, J. G. (1962): Notes on New Zealand Ephemeroptera. III. A New Family, Genus and Species. – Rec. Canterbury Mus., Christchurch, 7:389–398.
142. PHILLIPS, J. S. (1930): A Revision of New Zealand Ephemeroptera. Trans. N. Z. Inst., Wellington, 61:335–390.
143. PICTET, F. J. (1843/45): Histoire naturelle générale et particulière des Insectes Neuroptères. Seconds Monographie: Famille des Ephémères. – Genève.
144. PLESKOT, G. (1953): Zur Ökologie der Leptophlebiiden (ins. Ephemeroptera). – Österr. zool. Z., Wien, 4:45–107.
145. – (1953): Die bisher festgestellten Ephemeropteren der Wienerwaldbäche. – Wetter und Leben, Wien, Sonderheft 2:179–228.
146. – (1958): Die Periodizität einiger Ephemeropteren der Schwedat. Wasser und Abwasser, Wien 1958:1–32.
147. – (1961): Beobachtungen über die Diapause in der Entwicklung der Ephemeropteren. – Verh. XI. Internat. Kongr. Entomol. 1960, Wien, 1:363–366.
148. –, & E. POMEISL (1962): Bedeutung der Lichtintensität beim Schlüpfen und bei der Eiablage von aquatischen Insekten, im besonderen von *Torleya belgica*. – Wetter und Leben, Wien, 4, Sonderheft 1:41–47.
149. RAMBUR, J. P. (1842): Histoire naturelle des Insectes. Neuroptères (Suites à BUFFON). – Paris.
150. REAUMUR, R. (1738): Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. – Paris. 4:36–636.
151. ROESEL, A. J. (1749): Das sogenannte Ufer-Aas nebst seiner Verwandlung und anderen Eigenschaften. – Insecten-Belustigung. Der Wasser-Insecten zweyte Classe.
152. ROSS, H. H. (1967): The Evolution and past dispersal of the Trichoptera. – Ann. Rev. Entomol., Palo Alto, Calif., 12:169–206.
153. SATTLER, W. (1967): Über die Lebensweise, insbesondere das Bauverhalten, neotropischer Eintagsfliegen-Larven (Ephemeroptera, Polymitarcidae) – Beitr. Neotrop. Fauna, Jena, 5:89–110.
154. SCHAEFFER, J. C. (1757): Das fliegende Ufer-aas oder der Haft, wegen desselben am 11. August an der Donau und sonderlich aus der steinernen Brücke zur Regensburg außerordentlich häufigen Erscheinung und Fluges (*Paling. virgo*). – Regensburg, 4:1–34.
155. SCHMITZ, W. (1959): Zur Frage der Klassifikation der Binnenländischen Brackwässer. – Arch. Oceanografia Limnologia, Venedig, 11 (Suppl.):179–226.
156. SCHOENEMUND, E. (1930): Eintagsfliegen oder Ephemeroptera. – DAHL: Die Tierwelt Deutschlands, 19:1–103.
157. SCHRÖDER, CHR. (1928): Handbuch der Entomologie. – Handbuch der Entomologie. – Jena, 1–1365.
158. SHELFORD, V. E. (1918): Conditions of existence. – WARD & WIPPLE, Fresh. Biol., New York, 21–60.
159. SMITH, O. R. (1935): The eggs and egg-laying habits of North American Mayflies. – In: NEEDHAM, TRAVER, HSU: The Biology of Mayflies., New York, 67–89.
160. SPIETH, H. T. (1933): The phylogeny of some mayfly genera. – J. N. Y. entomol. Soc., New York, 41:55–86.
161. – (1940): Studies of the biology of the Ephemeroptera. II. The nuptial flight. – J. N. Y. entomol. Soc., New York, 48:379–390.
162. STEPHENS, J. F. (1835): Illustrations of British Entomology. – (Suppl.: H. G. BOHN), London, 6:1–240.
163. STRENGER, A. (1953): Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven. – Österr. zool. Z., Wien, 4:191–228.
164. SWAMMERDAM, J. J. (1675): Ephemerida vita, of afbeelding van's menschen leven, vertoont in de wonderbaarelycke historie van het vliegent ende cen-daghevent Haft of Oever-aas etc. – Amsterdam.
165. – (1737): (Ephemera in) Biblia naturae; sive Historia insectorum. – Amsterdam.

166. TIENSUU, L. (1935): On the Ephemeroptera-fauna of Laatokan Karjala (Karelia Ladogensis). - Ann. Entomol. Fenn., Helsingfors, 1:3-23.
167. TILLYARD, R. J. (1923): The Wing-Venation of the Order Plecoptera of Mayflies. - Linn. J.-Zool., London, 35:143 bis 162.
168. - (1926): The insects of Australia and New Zealand. - 17-560. Sidney, N. S. W. (Plecoptera, Chap. VIII, 57 bis 64).
169. - (1932): Kansas Permian insects, Pt. 15. The order Plecoptera. - Amer. J. Sci., New Haven, 23:97-134.
170. TJONNELAND, A. (1960): The flight activity of Mayflies as expressed in some East African Species. - Univ. Bergen Arbok 1960, mat. nat. Ser., Bergen, 1:1-88.
171. TRAMA, F. B. (1957): The transformation of energy by an aquatic herbivore *Stenonema pulchellum* (Ephem.). - Ph. D. Dissertation, University of Michigan.
172. TRAYER, J. R. (1932): Mayflies of North Carolina. - J. Elisha Mitchell Sci. Soc., Chapel Mill, 47:85-236.
173. TSHERNOWA, O. A. (1941): Die Ephemeriden-Fauna des Nordens des Europäischen Teiles der UdSSR. - Zool. Zhurn., Moskau, 20:213-236.
174. UENO, M. (1935): Animal Life of the Azusa River System, Prov. of Shinano, Middle Japan. - Tokio.
175. UJHELYI, S. (1959): Ephemeroptera - Kérészek. - Fauna Hung., Budapest, 49:1-96.
176. ULMER, G. (1920): Übersicht über die Gattungen der Ephemeropteren nebst Bemerkungen über einzelne Arten. - Stett. entomol. Z., Stettin, 81:97-144.
177. - (1924): Ephemeroptera, Eintagsfliegen. - SCHULZE, P.: Biologie der Tiere Deutschlands. - Berlin, 34:1-40.
178. - (1929): 6. Ordnung: Eintagsfliegen, Ephemeroptera (Agnatha). - Tierwelt Mitteleuropas, Leipzig, 4:1-43.
179. - (1932): Bemerkungen über die seit 1920 neu aufgestellten Gattungen der Ephemeropteren. - Stett. entomol. Z., Stettin, 93:204-219.
180. - (1935/36): Neue chinesische Ephemeropteren, nebst Übersicht über die bisher aus China bekannten Arten. - Peking nat. Hist. Bull. 10:201, 215.
181. - (1939): Eintagsfliegen (Ephemeropteren) von den Sunda-Inseln. - Arch. Hydrobiol., Stuttgart, Suppl. 16:443-692.
182. UNGER, E. (1929): The food of fishes from hungarian lakes, fishponds and rivers. - X. Congr. Int. Zool. 1927, Budapest, 4:766-782.
183. VAYSSIÈRE, A. (1882): Recherches sur l'organisation des larves des Éphémères. - Ann. Sci. nat., Paris, (6) Zool. 13:1-137.
184. VEJABHONGSE, N. P. (1937): A note on the habits of a may-fly and the damage caused by its nymphs. - J. Siam. Soc. nat. Hist. Suppl., Bangkok, 2 (11,1):53-56.
185. VERRIER, M.-L. (1948): La vitesse du courant et la répartition des larves d'Ephémères. - C. R. Acad. Sci., Paris, 227:1056-1057.
186. - (1956): Biologie des Ephémères. - Paris, 1-216.
187. WATERS, TH. (1962): Diurnal periodicity in the drift of stream invertebrates. - Ecology, Durham, 43:316-320.
188. WEBER, H. (1933): Lehrbuch der Entomologie. - Jena.
189. WESTWOOD, J. O. (1840): (Ephemeridae in) An introduction to the modern classification of insects. - London, 24-34.
190. WINGFIELD, C. A. (1939): The function of the gills of may-fly nymphs from different habits. - J. exp. Biol., Cambridge, 16:363-373.
191. WISSMEYER, A. (1926): Nahrungsuntersuchungen bei Ephemeridenlarven. - Arch. Hydrobiol., Stuttgart, 16:668-698.
192. WITNEY, C. A. (1939): The thermal resistance of mayfly nymphs from ponds and streams. - J. exp. Biol., Cambridge, 16:374-385.
193. WOLF, E. B. (1946): Chromosomenuntersuchungen an Insekten. - Z. Naturforsch., Göttingen, 1:108-109.
194. ZIMMER, C. (1897): Die Facettenaugen der Ephemeriden. - Z. wiss. Zool., Leipzig, 63:236-262.