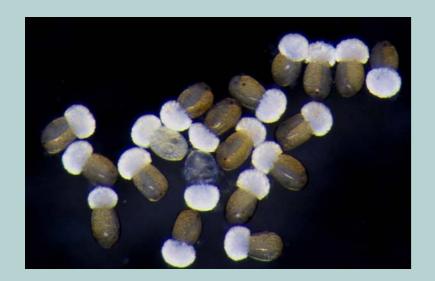
Die Eier des Uferaas (Ephoron virgo) besitzen an einem Ende Polkappen mit Anheftungsstrukturen, die das Abdriften der Eier verhindern. Foto: A. Kureck.



ARNOLD STANICZEK



Die Larve des Uferaas (Ephoron virgo) besitzt geweihartige Auswüchse der Oberkiefer, die als Graborgane zum Bau der Wohnröhren verwendet werden. Foto: A. Kureck.



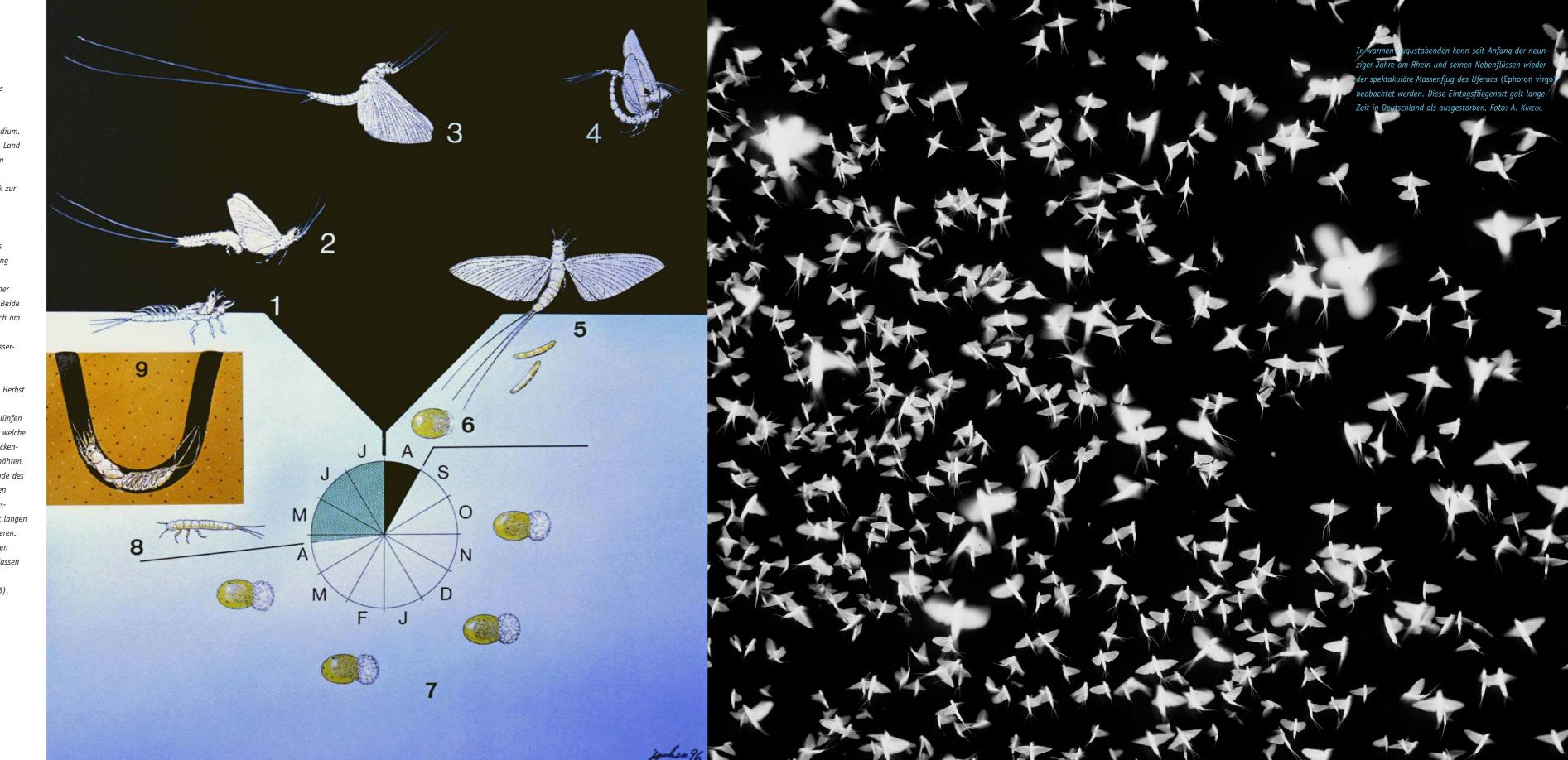
Die weibliche Subimago von Heptagenia flava,
eine in früheren Zeiten in den Flüssen des
Flachlandes verbreitete Eintagsfliege in
Deutschland. Heutzutage ist sie leider nur
noch auf den Roten Listen der gefährdeten
Tierarten häufig anzutreffen. Foto:
P. MAIHÖFER.

Beiträge zur Naturkunde - Serie (

Manna der Flüsse Der einjährige Entwicklungszyklus des Uferaas (Ephoron virgo):

- Im August schlüpft die geflügelte
 Subimago aus dem letzten Larvenstadium.
- Die männliche Subimago fliegt an Land und häutet sich bereits nach wenigen Minuten zur Imago.
- 3. Die männliche Imago fliegt zurück zur Gewässermitte und patrouilliert die Wasseroberfläche nach schlüpfenden Weibchen.
- 4. Unmittelbar nach dem Schlupf des Weibchens findet im Fluge die Paarung statt.
- 5. Das begattete Weibchen wirft an der Wasseroberfläche seine Eipakete ab. Beide Geschlechter sterben in der Regel noch am gleichen Abend.
- 6. Die Eier sinken einzeln zum Gewässerboden und heften sich an diesen an.
- 7. In einer achtmonatigen Diapause überdauern die Eier den kommenden Herbst und Winter am Gewässerboden.
- 8. Im April des folgenden Jahres schlüpfen aus den Eiern die kleinen Erstlarven, welche sich zunächst als Weidegänger im Lückensystem des Bodens von Aufwuchs ernähren.
 9. Die älteren Larven bauen am Grunde des Gewässers U-förmige Röhren, an deren Grund sie mit ihren Kiemen Nahrungspartikel herbeistrudeln und diese mit langen Haaren an Kopf und Beinen ausfiltrieren.
 Nach nur drei Monaten sind die Larven herangewachsen und bereit zum Verlassen des Wassers.

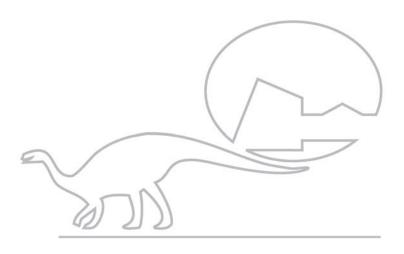
Zeichnung: J. JACOBI (aus KURECK 1996).



6	Vorwort
7 7 11 15 18	Vier Stationen des Lebens Was sind Eintagsfliegen – und wie erkennt man sie? Die Subimago – nicht Fisch, nicht Fleisch Die Larven – auf die Kiemen kommt es an Kein Ei gleicht dem anderen
19 23 26 28	Schwarmflug und Paarung Sie tanzen nur für einen Tag Weiße Schmetterlinge in Köln? Sturmwarnung am Erie-See – Orkan <i>Hexagenia</i> nähert sich Ein Tag an der Theiß
35 35 43 44	Stammesgeschichte und Verwandtschaft Fossile Eintagsfliegen Wie immer: Streit um die lieben Verwandten Ähnlich, aber nicht gleich – andere Wasser-Insekten
47 49 51 54	Ökologie Ein Mitesser der anderen Art – Epoicocladius flavens Natürliche Feinde Von der Quelle bis zur Mündung Eintagsfliegen als Bio-Indikatoren
56 67	Arten-Vielfalt Steckbriefe heimischer Eintagsfliegen Gefräßige Exoten
69	Der Werkzeugkasten im Bachbett
71	Fliegenfischen
74	Gefährdung und Schutz
77 77 78	Dank Der Autor Literatur

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie C – Wissen für alle Heft 53, 2003



ARNOLD STANICZEK

Eintagsfliegen

Manna der Flüsse



Impressum Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie C – Wissen für alle Heft 53, 2003

Herausgeber Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart und Gesellschaft zur Förderung des Naturkundemuseums in Stuttgart

© 2003 Alle Rechte vorbehalten

Gestaltung Dr. HELMUT SCHMALFUSS

Redaktion und

Druckerei Oehler Offset, Fellbach

Lieferbar nur vom Herausgeber, Formular am Ende des Heftes

ISSN 0341-0161

Herausgeber, Autoren und Redaktion sind zu erreichen unter:

Staatliches Museum

für Naturkunde Stuttgart

70191 Stuttgart

70191 Statigart

Rosenstein 1

Tel.: 0711-8936-0 Fax: 0711-8936-100

Internet: www.naturkundemuseum-bw.de



Abgeleitet sind all diese Wörter vom griechischen "ephemeros" – für einen Tag. Setzt man dahinter noch das griechische "pteros" für Flügel, so ist man dem Geheimnis der Eintagsfliegen schon auf die Spur kommen. Der wissenschaftliche Name, welcher für die Eintagsfliegen geprägt wurde, lautet denn auch Ephemeroptera – die für einen Tag Geflügelten!

Was sind eigentlich Eintagsfliegen? Sehen sie aus wie Fliegen? Sind sie mit den Stubenfliegen verwandt? Leben Eintagsfliegen tatsächlich nur einen Tag? Wo leben sie? Kaum ein Mensch hat auf Anhieb auf all diese Fragen eine Antwort parat. Dabei haben diese grazilen Geschöpfe mit Sicherheit mehr Beachtung verdient als ihnen gemeinhin zuteil wird. Wussten Sie, dass Eintagsfliegen zu den wichtigsten Gliedern in der Nahrungskette unserer Fließgewässer gehören? Angler benutzen kunstvolle Nachbildungen von Eintagsfliegen als Köder zum Fang von Forellen. Ökologen und Gewässerkundler ziehen Eintagsfliegen als wichtigste Bioindikatoren zur Beurteilung der Gewässergüte heran. Auch für den Paläontologen und Systematiker sind Eintagsfliegen interessant, da sie als ursprüngliche Gruppe gelten, die an der Basis der Fluginsekten stehen. Ihr Studium kann uns daher viel über den Ursprung der geflügelten Insekten verraten. Selbst die Bionik hat die höchst unterschiedlich geformten Mundwerkzeuge der Eintagsfliegenlarven als lohnende Forschungsobjekte entdeckt – vielleicht fahren Sie bereits mit Autoreifen der Marke "Eintagsfliege" und Sie wissen es nur noch nicht?

Neben all diesen Aspekten, welche eine nähere Beschäftigung mit diesen Tieren als interessant oder lohnenswert erscheinen lassen, sollte man den vielleicht wichtigsten nicht unerwähnt lassen: Kaum iemand, der es schon einmal erleben durfte, konnte sich der Faszination eines Massenschwarmes von Eintagsfliegen entziehen. Wenn sich Millionen und Abermillionen dieser Tiere zu ihrem Hochzeitsflug versammeln, dann ist dies ein Erlebnis, das sicherlich nicht nur für einen Tag im Gedächtnis haften bleibt. So manch einen hat dieses Naturschauspiel derart gefesselt, dass er diesen Tieren ein Leben lang verbunden blieb. Vielleicht bewundern ja auch Sie nach dem Studium der folgenden Seiten beim nächsten Spaziergang an einem Fließgewässer diese grazilen Flieger, die hoch über ihren Köpfen in stetigem Auf und Ab ihren anmutigen Hochzeitstanz tanzen, wie sie es schon seit Millionen Jahren tun - trotz ihres kurzen individuellen Daseins auf Erden.

> Abb. 2. Die hinteren Flügel bei Eintagsfliegen sind verkleinert, so auch bei Paraleptophlebia submarginata. Foto: P. Maihöfer.

6

Vier Stationen des Lebens

Was sind Eintagsfliegen – und wie erkennt man sie?

Eintagsfliegen (wissenschaftlich: Ephemeroptera) besitzen wie alle Insekten einen in Kopf, Brust und Hinterleib gegliederten Körper (Abb. 1). Jedes der drei Brustsegmente trägt ein Beinpaar, und wie die meisten Insekten sind auch die Eintagsfliegen mit zwei Flügelpaaren ausgestattet, die an Mittel- und Hinterbrust ansetzen (Abb. 2).

Eintagsfliegen repräsentieren einen frühen, eigenständigen Zweig der Fluginsekten, welcher mit den Zweiflüglern (Diptera), zu denen die echten Fliegen und Mücken gestellt werden, nur entfernt verwandt ist. Sie sind hemimetabol, ihnen fehlt also ein Puppenstadium, wie es etwa Schmetterlingen, Käfern oder Zwei-

flüglern eigen ist. Zudem sind die Larven der Eintagsfliegen an Süßwasser gebunden. Sie besiedeln in großer Individuenzahl vor allem Fließgewässer und ernähren sich dort vorwiegend von Algen und abgestorbenen Pflanzenteilen.

Aus Deutschland sind derzeit 112 verschiedene Eintagsfliegenarten bekannt. Weltweit sind bis heute etwa 2800 Arten wissenschaftlich beschrieben, doch ist die tatsächliche Zahl der existierenden Arten mit Sicherheit höher. Selbst im gut untersuchten Europa werden noch heute neue Arten entdeckt, und wie viele unbeschriebene Arten noch in den wenig erforschten tropischen Regionen zu erwarten sind, kann niemand auch nur annähernd abschätzen. Dies liegt zum einen daran, dass sich Eintagsfliegen vom





Abb. 3. Pfriemförmige Antennen und eine stark gekielte Kopfvorderseite wie bei der hier abgebildeten Heptagenia flava (Heptageniidae) sind charakteristisch für den Kopf der Eintagsfliegen. Die bei anderen Insektengruppen an der Unterseite des Kopfes inserierenden Mundwerkzeuge fehlen meist völlig. Foto: P. Maihöfer.

Aussehen her oft sehr stark ähneln und ähnliche Arten daher oft übersehen werden. Zum anderen liegt der mangelnde Kenntnisstand sicher auch darin begründet, dass es nur wenige Spezialisten gibt, die sich mit dieser Gruppe beschäftigen.

Obwohl die meisten Menschen mit Eintagsfliegen zumindest im täglichen Sprachgebrauch vertraut sind, wissen die wenigsten, wie diese Tiere überhaupt aussehen und wie man sie von anderen Insekten unterscheiden kann:

Der **Kopf** einer Eintagsfliege ist sehr charakteristisch gebaut (Abb. 3): Bei den geflügelten Stadien der Eintagsfliegen sind die Mundwerkzeuge weitestgehend verkümmert, oft gar vollständig zurückgebildet. Dies hängt damit zusammen, dass die erwachsenen Tiere keinerlei Nahrung mehr zu sich nehmen. Die Kopfvorderseite ist meist gekielt und verleiht dem Kopf ein bizarres Aussehen. Neben den drei Einzelaugen (Ocellen) gehören auch gut entwickelte Facettenaugen zur Grundausstattung jeder Eintagsfliege. Es sind Augentiere, die ihre Sexualpartner und die Eiablageplätze optisch lokalisieren. Bei vielen Arten kann sogar ein Sexualdimorphismus bezüglich der Augen beobachtet werden. So sind die Augen der Männchen in der Regel etwas größer als die der weiblichen Tiere. Bei den Männchen mancher Gruppen kann im Extremfall ein Teil der Augen ganz abgetrennt und zu stielförmigen, so genannten Turbanaugen umgebildet sein (Abb. 4). In unserer einheimischen Fauna kann man die Männchen der Baetidae leicht an solchen charakteristischen Turbanaugen erkennen.

An der dreigeteilten **Brust** der Insekten sitzt an jedem der Segmente ein Beinpaar. Die Vorderbeine der Männchen sind extrem verlängert und in Ruhestellung oft schräg nach oben gerichtet (Abb. 1). An Mittel- und Hinterbrust sitzen auch die

Vorder- bzw. Hinterflügel. Die meisten Fluginsekten falten ihre Flügel in Ruhe horizontal oder dachförmig über dem Hinterleib zusammen. Eintagsfliegen hingegen sind nur dazu in der Lage, ihre Flügel senkrecht über dem Hinterleib hochzuklappen (Abb. 2). Lediglich Libellen haben diesen ursprünglichen Stellmodus der Flügel ebenfalls beibehalten (s. Abb. 42). Zwar stellen auch Tagfalter ihre Flügel senkrecht, doch ursprüngliche Schmetterlinge klappen ihre Flügel ebenfalls dachförmig über dem Körper zusammen. Dies weist darauf hin, dass es sich beim Stellmodus der Tagfalterflügel um eine sekundäre Entwicklung handelt. Lediglich Eintagsfliegen und Libellen fehlt nämlich noch das dritte von drei Flügelgelenkstücken, welche das horizontale Einschieben der Flügel erst ermöglicht. Im Gegensatz zu den Libellen sind bei den Eintagsfliegen aber die Hinterflügel stark reduziert (Abb. 2 und 5) oder fehlen ganz. Im Wesentlichen fliegen die geflügelten

Stadien also mit den Vorderflügeln, die in der Regel eine Vielzahl von Längs- und Queradern aufweisen. Die Längsadern stehen dabei im Profil abwechselnd hoch und tief, so dass der Flügel insgesamt eine wellblechartige, stabile Struktur erhält (Abb. 5). Insektenkundler bezeichnen die hochstehenden Adern als positiv, die tief stehenden entsprechend als negative Adern. Wenn eine Längsader sich teilt, sind meist gegenläufige Adern, so genannte Interkalaradern, eingeschoben, Solche Interkalaradern kennen wir nur von den ursprünglichsten Fluginsekten, auch die Libellen besitzen sie. Die zahlreich vorhandenen Queradern gelten ebenfalls als eine Reminiszenz an die netzadrigen

> Abb. 4. Die zweigeteilten Komplexaugen, deren oberer Teil ein turbanähnliches Aussehen besitzt, sind ein charakteristisches Kennzeichen der männlichen Baetidae. Foto: P. MAIHÖFER.



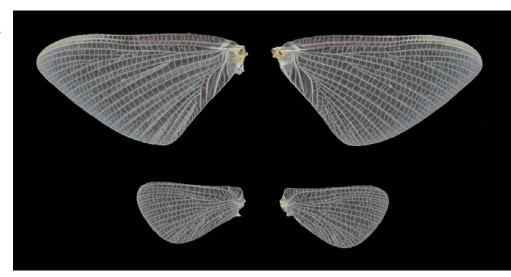
Flügel ihrer Vorfahren, die bereits in den Steinkohlewäldern der Karbonzeit umherschwirrten.

Eines der auffälligsten Merkmale der Eintagsfliegen am Hinterleib sind sicherlich deren meist mehr als körperlange Schwanzanhänge (Abb. 1). Oftmals sind nicht nur die beiden seitlichen Schwanzfäden, die so genannten Cerci, sondern noch ein mittlerer dritter Schwanzfaden, das Terminalfilum, vorhanden (s. Abb. 57 und 58). Dieses Terminalfilum tritt sonst bei keiner anderen Gruppe der Fluginsekten mehr auf. Lediglich manche primär flügellosen Ur-Insekten, nämlich die Felsenspringer (Archaeognatha) und die Silberfischchen (Zygentoma), können ebenfalls mit drei Abdominalanhängen aufwarten.

In der Nähe des Körperendes, nämlich am Hinterrand des neunten Hinterleibssegmentes, befinden sich auch die Geschlechtsorgane des Männchens (Abb. 6). Während der Paarung umklammert das Männchen mit seinen zu Haltezangen umgewandelten Geschlechtsfüßen den Hinterleib des Weibchens. Zwischen diesen so genannten Gonopoden befinden sich paarige Penes. Dementsprechend sind bei den weiblichen Tieren in der Regel auch zwei Geschlechtsöffnungen vorhanden. Dieses Kuriosum entsteht dadurch, dass in der Larvalentwicklung eine Fusion der paarigen Geschlechtsanlagen unterbleibt, wie dies bei den meisten anderen Insekten der Fall ist.

Begegnet Ihnen also ein Insekt, das mit hochgeklappten Flügeln etwa an einer Schaufensterscheibe sitzt und zwei oder drei lange Schwanzanhänge von sich streckt, dann wissen Sie, dass es sich nur um eines handeln kann – um eine Eintagsfliege!

Abb. 5. Dieses Flügelpräparat des
Uferaas (Ephoron virgo) zeigt
anschaulich den Größenunterschied
zwischen Vorder- und Hinterflügel bei
Eintagsfliegen. Deutlich zu erkennen
sind auch die zahlreichen Längs- und
Queradern, die dem Flügel sein
charakteristisches netzadriges
Aussehen verleihen. Vorderflügellänge
12 mm. Foto: A. STANICZEK.



10



Abb. 6. Die männlichen Geschlechtsorgane der Eintagsfliegen sitzen auf der Unterseite des Hinterleibs am Ende des neunten Segmentes. Sie bestehen wie hier bei Epeorus assimilis (Heptageniidae) aus zu Haltezangen umgebildeten Abdominalfüßen. Dazwischen liegt ein paariger Penis. Gut zu sehen ist, wie aus beiden Penisloben jeweils ein dünner Spermafaden austritt. Die spezifische Form der männlichen Genitalien und Gonopoden ist eines der wichtigsten Kriterien zur Unterscheidung der verschieden Arten. Foto:

Die Subimago – nicht Fisch, nicht Fleisch

Die Larven der hemimetabolen Insekten, also der Gruppen ohne Puppenstadium, entwickeln ihre Flügelanlagen sukzessive in Flügelscheiden, bis sich das letzte Larvenstadium zur geflügelten Imago häutet. Bei den Insekten mit vollständiger Verwandlung wird noch ein Puppenstadium eingeschoben, welches dem Tier

eine größere Umstrukturierung des Körpers ermöglicht. Bei diesen holometabolen Insekten werden die Flügel erst im Puppenstadium gebildet. Allen Fluginsekten gemeinsam ist jedoch, dass die Imago, das erwachsene geschlechtsreife Flugstadium, sich nicht mehr häutet.

Eintagsfliegen tanzen hier mit einer im Insektenreich einmaligen Erscheinung aus der Reihe: Wenn nach zahlreichen Häutungen das letzte Larvenstadium erreicht ist, stellt die Larve die Nahrungsaufnahme ein. Kurze Zeit später findet die Häutung zu einem ersten geflügelten Stadium statt, welches sich aber noch nicht fortpflanzt - die so genannte Subimago (Abb. 7). Dieses im Prinzip voll ausgebildete Fluginsekt nimmt keine Nahrung mehr zu sich und häutet sich binnen weniger Minuten oder Stunden, spätestens nach ein bis drei Tagen, nochmals zur Imago, dem geschlechtsreifen Endstadium der Eintagsfliegen. Dies ist ein kritisches Unterfangen, denn während dieser Häutung sind die Tiere zum einen fluchtunfähig und so einem noch größeren



Risiko ausgesetzt, von einem Räuber erbeutet zu werden. Zum anderen ist es für ein Fluginsekt auch mechanisch nicht die einfachste Sache, die Flügel nochmals zu häuten. Nicht wenige der Subimagines einer Generation schaffen diesen Schritt nicht. Die Tatsache, dass sich alle anderen Fluginsekten nicht mehr im geflügelten Stadium häuten, wird daher oft mit dem negativen Selektionsdruck erklärt, welcher auf diesem Entwicklungsschritt lastet. Worin liegt also der Vorteil oder die Notwendigkeit für solch einen komplizierten Vorgang?

Viele Forscher haben sich bereits mit der Frage auseinandergesetzt, warum dies so sein mag. Endgültig geklärt ist sie allerdings immer noch nicht. Einen Ansatzpunkt für eine mögliche Erklärung bieten aber die primär ungeflügelten Ur-Insekten. Diese ursprünglichen Insekten häuten sich nämlich wie alle anderen Gliedertiere auch noch als erwachsene Tiere. Es liegt daher auf der Hand, das Subimaginalstadium als Überbleibsel einer solchen Imaginalhäutung zu deuten. Warum aber ist nicht auch bei den Ein-

Abb. 7. An dieser Subimago von Habrophlebia lauta (Leptophlebiidae) sind im durchscheinenden Licht gut die haarbesetzten Hinterränder an den milchigen Flügeln zu erkennen. Foto: P. Maihöfer.

tagsfliegen dieser Schritt wie bei allen anderen Fluginsekten verloren gegangen, da er doch eher von selektivem Nachteil zu sein scheint? Vergleicht man einmal die beiden geflügelten Stadien miteinander, so fallen zunächst die Unterschiede in der Färbung der Flügel auf (Abb. 7 und 8). Hierin können die beiden Stadien in der Regel auch auf Anhieb unterschieden werden. Die Flügelmembranen der Imagines sind stets glasklar und durchscheinend, die der Subimagines erscheinen dagegen milchig getrübt oder gräulich. Zudem sind die Hinterränder der subimaginalen Flügel stets mit einer Reihe von Haaren versehen, und auch der Flügel selbst ist mit feinsten Härchen bedeckt (Abb. 9). Dies wird im Allgemeinen mit der Unbenetzbarkeit der Flügel in Zusam-



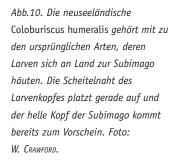
menhang gebracht, und so liegt die Vermutung auf der Hand, dass das Subimaginalstadium der Eintagsfliegen trotz der offenkundigen Nachteile deshalb erhalten geblieben ist, weil deren unbenetzbare Flügel beim Schlupf einen Vorteil für den Übergang vom Wasser auf das Land darstellen. Doch nicht alle Subimagines schlüpfen wie etwa die Rheinmücke (Oligoneuriella rhenana) unter Wasser oder wie die Theißblüte (Palingenia longicauda) auf der Wasseroberfläche. Bei vielen ursprünglichen Gruppen findet der Schlupf nämlich am Uferrand oder auf Steinen und an Pflanzenteilen statt, die aus dem Wasser herausragen (Abb. 10). Vielleicht hängt der Erhalt des Subimaginal stadiums aber indirekt mit dem hochspezialisierten Paarungsflug der Imagines zusammen. Vergleicht man männliche Subimagines mit Imagines, so kann man nämlich feststellen, dass sowohl Schwanzanhänge als auch die Vorderbeine der Imagines noch einmal um etliches länger sind als die der Subimagines. Besonders die Fußglieder der männlichen Vorderbeine sind extrem

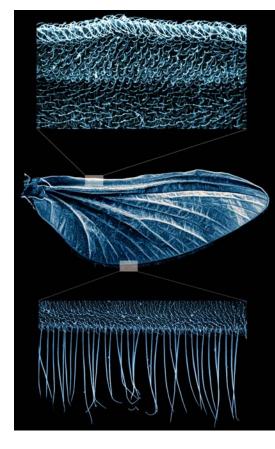
Abb. 8. Die weibliche Imago von
Coloburiscus humeralis
(Coloburiscidae) kurz vor der
Eiablage mit einem Eipaket. Die
Flügel sind im Gegensatz zur
Subimago glaskar und
durchscheinend. Foto: W. CRAWFORD.

verlängert, mit ihnen umgreifen sie bei der Paarung die Flügelwurzel der Weibchen (s. Abb. 16), und die langen Schwanzanhänge wirken beim Hochzeitstanz als Stabilisator im Sinkflug. Der spezifische Paarungstanz und die Paarung selbst sind mit subimaginalen Vorderbeinen gar nicht möglich. Die Subimago könnte also deshalb nötig sein, weil aus konstruktionsbedingten Beschränkungen für die Tiere eine extreme Verlängerung der Vorderbeine und Schwanzanhänge in einem Schritt von der Larve zur Imago nicht zu schaffen ist. Demnach wäre der Paarungstanz eher als evolutionäre Einbahnstraße zu interpretieren, bei der die Subimago ein notwendiges Übel darstellt. Es gibt in der Tat eine Reihe von Gruppen, bei denen das weibliche Imaginalstadium

weggefallen ist, doch zumindest die Männchen müssen sich etwa auch beim Uferaas (Ephoron virgo) oder der Theißblüte (Palingenia longicauda) noch einmal vor der Fortpflanzung häuten.

Abb. 9. Die rasterelektronenmikroskopischen Detailaufnahmen des subimaginalen Flügels von Serratella ignita (Ephemerellidae) zeigen die dichte Behaarung der gesamten Flügeloberfläche (oben) und die langen Haare am Flügelhinterrand (unten). Foto: A. STANICZEK.









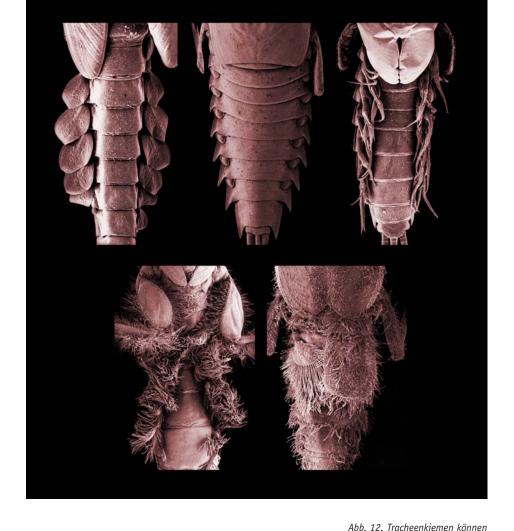


Die Larven - auf die Kiemen kommt es an

Die Larven aller Eintagsfliegen leben im Süßwasser. Dort wachsen sie, je nach Art, zwischen drei Monate und drei Jahre lang heran. Jeder, der sich einmal die Mühe macht und in einem Bach einen größeren Stein umdreht, wird auf dessen Unterseite eine Vielzahl von Insektenlarven entdekken, die sich schnell in Sicherheit zu bringen versuchen. Neben den ebenfalls aguatischen Larven der Köcher- und Steinfliegen werden mit Sicherheit auch Larven von Eintagsfliegen darunter zu finden sein. Für den ungeübten Beobachter sehen sich all die verschiedenen Insektenlarven sehr ähnlich, aber auf den zweiten Blick kann man die Larven der Eintagsfliegen stets an den Tracheenkiemen erkennen, die sich paarweise zu

Abb. 11. Die paarigen Tracheenkiemen der Larven sitzen an den ersten sieben Hinterleibssegmenten. Bei Epeorus assimilis (Heptageniidae) sind sie in einen oberen blattförmigen und einen unteren büscheligen Teil gegliedert. Foto: P. MAIHÖFER.

beiden Seiten der ersten sieben Hinterleibssegmente befinden (Abb. 11). Als Tracheenkiemen werden ganz allgemein membranöse Atemorgane aquatischer Insektenlarven bezeichnet, an denen der im Wasser gelöste Sauerstoff bevorzugt in das Tracheensystem der Tiere übertreten kann. Die Tracheen – das stark verzweigte innere Röhrensystem, welches bei Insekten den Körper und dessen Organe mit Sauerstoff versorgt – durchziehen auch die dünnen Kiemenplättchen bei Epeorus assimilis (Abb. 11), einer Aderhaft (Heptageniidae). Hier sind die Tracheenkiemen



zweiteilig gebaut. Zusätzlich zu einer blattförmigen Kieme ist noch jeweils ein büschelartiger zweiter Kiementeil vorhanden, der für zusätzliche Sauerstoffzufuhr sorgt (Abb. 11). Tracheenkiemen bei Eintagsfliegen sind so vielgestaltig wie deren Lebensweisen. Sie können einteilig, zweiteilig, blattförmig, büschelartig, verzweigt, gefranst, unter einem Kiemendeckel versteckt oder miniaturisiert sein (Abb. 12). Diese Organe sind meist verwandtschaftsspezifisch, so dass die Tracheenkiemen oft zur Bestimmung der Familien verwendet werden. Tracheenkiemen sind bemuskelt und können bei den meisten Arten aktiv bewegt werden, um einen Wasserstrom zu erzeugen, der die Tiere stets mit frischem Wasser versorgt. Lediglich bei Arten, die sich Zeit ihres Larvendaseins in stark strömendem

sehr vielgestaltig sein (von links nach rechts und von oben nach unten):

Blattförmig bei Baetis rhodani, miniaturisiert bei Oligoneuriella rhenana, fadenförmig bei Habroleptoides confusa, gefranst bei Ephemera danica, mit Kiemendeckel bei Caenis luctuosa (linker Kiemendeckel entfernt). Foto:

A. STANICZEK.

und daher sauerstoffreichem Wasser aufhalten, kann die Beweglichkeit der Kiemen sekundär verloren gegangen sein.

Frisch aus dem Ei geschlüpfte Erstlarven besitzen in der Regel noch keine Tracheenkiemen. Sie wachsen erst sukzessive im Laufe der ersten Häutungen aus. Während dieser Zeit wird der benötigte Sauerstoff ausschließlich durch Hautatmung aufgenommen. Auch später wird die Hautatmung noch beibehalten, die Sauerstoffaufnahme erfolgt also nie ausschließlich über die Tracheenkiemen.

Bei manchen Gruppen werden diese Tracheenkiemen indirekt auch zur Nahrungsaufnahme benötigt. Sie nutzen den durch die Tracheenkiemen erzeugten Wasserstrom, um aus ihm mit Mundwerkzeugen oder Vorderbeinen Schwebteile herauszufiltern.

Ein weiteres untrügliches Kennzeichen einer Eintagsfliegenlarve ist auch ihre Ausstattung mit drei Schwanzanhängen (Abb. 13). Dies unterscheidet sie unter anderem von den ähnlich aussehenden Larven der Steinfliegen, die nur mit zwei Cerci aufwarten können. Das Terminalfilum wächst oft erst im Laufe der postembryonalen Entwicklung aus, jüngste Larven können also durchaus nur zwei Schwanzanhänge aufweisen. Lediglich die Larven

der beiden einheimischen *Epeorus*-Arten aus der Familie Heptageniidae haben das Terminalfilum vollständig reduziert (s. Abb. 52), doch zeigen deren abdominale Tracheenkiemen, dass es sich auch bei diesen Tieren um Eintagsfliegen handelt. Die Larven der einheimischen Steinfliegen besitzen keine Tracheenkiemen am Hinterleib, bei manchen Vertretern dieser Tiere sind dagegen büschelförmige Kiemen an den Seiten der Brustsegmente vorhanden.

Abb. 13. Die mehrästigen Tracheenkiemen von Habrophlebia lauta (Leptophlebiidae) sind büschelförmig verzweigt. Wie fast alle einheimischen Eintagsfliegenlarven trägt auch diese Art am Hinterleibsende drei Schwanzanhänge. Foto: Р. МАІНŌFER.



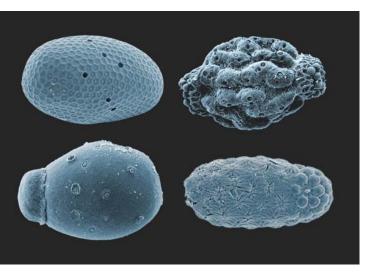
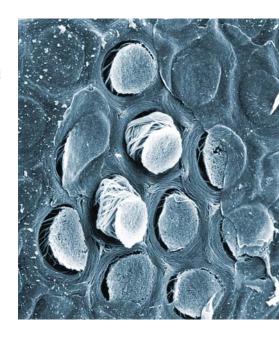


Abb. 14. Die Form und Oberfläche der Eier ist oft artspezifisch: Nesameletus austrinus (oben links), Rallidens mcfarlanei (oben rechts), Serratella ignita (unten links), Choroterpes picteti (unten rechts). Foto A. STANICZEK.

Kein Ei gleicht dem anderen

Die Weibchen setzen ihre Eier in der Regel über der Wasseroberfläche fliegend portionsweise oder als gesamtes Eipaket ab (Abb. 8), während sie die Hinterleibsspitze kurz in das Wasser tauchen. Viele Arten der Leptophlebiidae geben ihre Eier auf Ufersteinen sitzend ins Wasser ab, und nur die Weibchen der Baetidae kriechen an Steinen entlang unter die Wasseroberfläche und heften diese an Steine am Grund des Gewässers.

So ähnlich sich nahe verwandte Arten der Eintagsfliegen auch sehen, so unterschiedlich sind ihre Eier, die bereits im letzten Larvenstadium ausgereift sind. Dies nutzen Taxonomen oft, um ausgewachsene weibliche Larven oder auch erwachsene Weibchen durch Untersuchung der Eier sicher unterscheiden zu können (Abb. 14). Allen Eiern gemeinsam sind Einlassöffnungen für die Spermien, so genannte Micropylen. Diese können in unterschiedlicher Anzahl, Lage und Form ausgebildet sein. Die meisten Eier weisen außerdem unter ihrer Hülle höchst unterschiedlich gestaltete Haftorgane auf. Einmal ins Wasser gefallen, löst sich der hüllenartige Überzug auf und die AnhefAbb. 15. Kommen die Eier von Nesameletus ornatus (Nesameletidae) mit Wasser in Berührung, löst sich der Überzug der Eier auf und die Spiralfäden der Anheftungsstrukturen können sich entfalten. Foto: A. STANICZEK.



tungsstrukturen werden aktiviert (Abb. 15). Dies hilft so manchem Ei gegen das Verdriften und stellt sicher, dass sich die abgelegten Eier am Gewässergrund festsetzen.

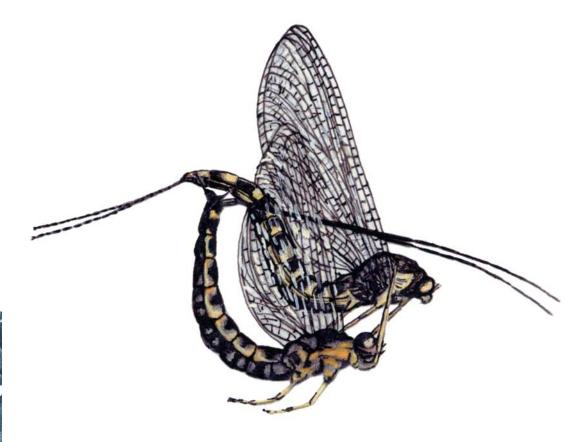


Abb. 16. Der Paarungsflug der Eintagsfliegen ist einzigartig unter den Insekten: Das Männchen fliegt das Weibchen von unten an und umgreift es mit den verlängerten Vorderfüßen an der Flügelwurzel. Gleichzeitig wird es am Hinterleib mit den Genitalfüßen umgriffen. Zeichnung: B. ВЕСНТНОLD.

Sie tanzen nur für einen Tag

Wenn sich beide Geschlechter zur Imago gehäutet haben, dann ist der Rest der ihnen verbleibenden kurzen Lebenszeit nur auf ein Ziel ausgerichtet – die Paarung und die Eiablage der Weibchen. Eintagsfliegen haben hierzu einen hochspezialisierten Schwarmflug entwickelt, der in erster Linie zur Geschlechterfindung dient. Es handelt sich typischerweise um einen

19

ntagsfliegen





Abb. 17. An Centroptilum luteolum (Baetidae) ist deutlich der längs verlaufende Darm in der Mitte des Hinterleibs durchscheinend zu erkennen. Er ist luftgefüllt und erleichert so das Tanzen in der Luft. Foto: P. Maihöfer.

ausdauernden vertikalen Schwebeflug der Männchen an exakt definierten und räumlich eng begrenzten Orten. Die männlichen Tiere orientieren sich dabei optisch an einer Landmarke der näheren Umgebung und fliegen fortwährend in stereotyper Weise mehrere Meter hoch und nieder. In der Regel werden bei diesem Manöver Achten oder Schleifen geflogen. Das gesamte Flugmanöver findet dabei ausschließlich in einer vertikalen Ebene statt und wird unablässig wiederholt.

Die Männchen der Maifliege (Ephemera danica) sind an Nachmittagen von Mitte Mai bis Anfang August an vielen Bächen und kleinen Flüssen gut bei ihrem Hochzeitsflug zu beobachten. Die Tiere tanzen mehrere Meter meist über dem Gewässer oder in Gewässernähe stets an markanten Landschaftsmarken, an denen sie sich orientieren. Dies können einzelne Büsche, Gehölzgruppen oder die Wipfel weit emporragender Bäume sein, aber auch Brücken werden gerne als Orientierungspunkt genutzt. Es sind aber stets Orte, die den Blick zum Himmel freigeben, denn nur so können die Männchen wohl ihre Paarungspartner erkennen. Ein Männchen flattert zunächst mit wenigen Flügelschlägen in einem schnellen Hubflug mit senk-

recht gehaltenem Körper steil nach oben, um sich dann in Horizontallage in einem Fallschirmflug wieder absinken zu lassen. Dabei werden die Flügel waagerecht ausgestreckt, die Vorderbeine schräg nach oben gehalten und die Schwanzanhänge weit gespreizt. Die Amplitude eines solchen Tanzzyklus beträgt zwischen einem halben und fast zwei Meter, und der Körper ist bei diesem rhythmischen Tanzflug stets gegen den Wind gerichtet. Beim Absinken wird das Tier bei ausreichender Windströmung dadurch ein Stück mitgetragen. In einer weiteren Komponente können bei diesem Paarungsflug auch zusätzliche horizontale Bewegungselemente eingebaut sein, dann bewegt sich das Tier während des Tanzes auch etwa einen Meter nach vorne. Dieses Verhalten wird vor allem bei völliger Windstille praktiziert, es scheint sich dabei um eine Reaktion des Tieres auf ein Abflauen des Windes zu handeln. Weht aber zu starker Wind, wird der Tanzflug ganz eingestellt. Dann kehren die Tiere zu ihren Ruheplätzen in der Ufervegetation zurück.

An einem Nachmittag beträgt die individuelle Tanzzeit der Männchen etwa eine Stunde. Während dieser Zeit fliegen die Weibchen in schnellem, meist geradlinigem Flug in die Schwarmwolke der Männchen ein. Die optische Erkennung des Geschlechtspartners ist entscheidend für den Paarungserfolg - die Augen der Männchen sind daher meist zweigeteilt (Abb. 2, 4 und 17). Ihre Beschaffenheit lässt bewegte Objekte besonders gut erkennen. Sobald ein Weibchen in das Sichtfeld des Männchens kommt, verfolgt das Männchen dieses bis zu einem Meter weit in nur wenigen Zentimetern Abstand und ergreift das Weibchen schließlich von unten. Die Fußglieder der Vorderbeine werden um die Vorderflügelwurzel des Weibchens geschwungen, und die Genitalfüße umgreifen den Hinterleib. Zur Stabilisierung der

Fluglage schlägt das Männchen seine Schwanzfäden nach oben um, so dass sie über dem Körper des Weibchens nach vorne laufen. In dieser charakteristischen Stellung findet schließlich die Kopulation im Fluge statt (Abb. 16).

Als eine Anpassung an den Schwarmflug wird auch der prall mit Luft gefüllte Darm der geflügelten Stadien gedeutet, der so zu einem aerostatischen Organ geworden ist, das spezifische Gewicht der Tiere verringert und den Aufstieg in die Luft erleichtert (Abb. 17).

Der Schwarmflug kann innerhalb der verschiedenen Gruppen vielfach abgewandelt sein. Manche Arten schwirren beim Absinken mit den Flügeln, andere lassen sich einfach ein Stück fallen. Wenige Arten - in der Regel Arten mit einem synchronisierten Massenschlupf wie das Uferaas - sind zum horizontalen Schwarmflug übergegangen. Die Theißblüte und ihre Verwandten aus der Familie Palingeniidae paaren sich auf der Wasseroberfläche (s. Abb. 29). Diese Entwicklung ist leicht nachzuvollziehen, denn für die Männchen dieser Massenarten entfällt die Notwendigkeit, über einen Hochzeitstanz auf sich aufmerksam zu machen.

Nach der Paarung fliegt das Weibchen zur Eiablage ein Stück flussaufwärts, um dadurch die Strecke auszugleichen, die die Eier bis zum Absinken auf den Gewässergrund stromabwärts verdriftet werden. Auch die Abdrift mancher Larven wird so ausgeglichen. Dieses Verhalten wird als Kompensationsflug bezeichnet. Für die Weibchen ist es deshalb besonders wichtig, Gewässer orten zu können. Eintagsfliegen sind mit ihren Augen dazu in der Lage, polarisiertes Licht wahrzunehmen. Sonnenlicht schwingt in den verschiedensten Ebenen, treffen Sonnenstrahlen aber auf eine Wasseroberfläche, wird das Licht gewissermaßen geeicht reflektiert. Das gespiegelte Licht ist zu

einem hohen Anteil horizontal polarisiert, das heißt, dass die reflektierten Lichtwellen vornehmlich in der waagerechten Ebene schwingen und so der Eintagsfliege ein Gewässer signalisieren. Doch mitunter macht ihr der Mensch einen Strich durch die Rechnung: Asphaltierte Wege reflektieren das Licht auf ähnliche Weise wie Gewässer, nehmen oft einen ähnlichen Verlauf und sind meist ebenfalls nach oben hin frei von Vegetation. Dies sind drei Faktoren, die eine Eintagsfliege auf Abwege bringen können. So kann man des öfteren Eintagsfliegen sehen, die versuchen, ihre Eier an parallel zu Bächen verlaufenden asphaltierten Wanderwegen abzulegen. Auch manche ansonsten über dem Wasser schwärmenden Männchen haben im wahrsten Sinne des Wortes Pech und verirren sich zuweilen auf den Asphalt. So gut die Eintagsfliegen an ihre Welt angepasst sind, so wenig können sie ahnen, dass der Mensch ihnen zuweilen mit solchen künstlichen "Bächen" unbeabsichtigt den Garaus macht.

Weiße Schmetterlinge in Köln?

Im August 1990 wurden Autofahrer am Rhein mit gefährlich klingenden Warnungen des Verkehrsfunkes vor ominösen Schwärmen "weißer Schmetterlinge" gewarnt, die durch ihr an heftiges Schneegestöber erinnerndes massenhaftes Auftreten (s. hinterer Hefteinschlag) teilweise den Verkehr zum Erliegen brachten. In Bonn und Köln bildeten die Tierkörper, von Straßenlaternen angelockt (s. Abb. 75), an Brücken über den Rhein eine rutschige Schicht auf den Straßen, so dass es dort sogar zu Auffahrunfällen kam. In den folgenden Jahren wiederholte sich das Schauspiel nicht nur am Rhein, sondern auch weiter südlich am Neckar um Heidelberg, am Main und an der Donau.

Was war geschehen? Die unbekannten Insekten waren natürlich keine weißen Schmetterlinge, auch keine der sieben biblischen Plagen, sondern es handelte sich um die Eintagsfliegenart Ephoron virgo, die seit Jahrzehnten in Deutschland als verschollen galt und nur noch in der Roten Liste der vom Aussterben bedrohten Tiere zu finden war. Die erste Frage zahlreicher verstörter und besorgter Bürger war, was man denn gegen diese Plage wohl tun könne, und warum die Natur offensichtlich aus dem Gleichgewicht geraten sei. Den wenigsten Menschen war klar, dass dieses Naturschauspiel nach Jahren der biologischen Verödung im Gegenteil ein gutes Zeichen für die Verbesserung der Wasserqualität unserer Flüsse bedeutete.



Die Massenschwärme dieses Tieres, das den deutschen Namen Uferaas oder auch Weißwurm trägt, gehörten einst zum jährlich wiederkehrenden Spektakel an Rhein, Main, Mosel und vielen anderen großen Flüssen in Mitteleuropa. Meyers Konversationslexikon aus dem Jahre 1888 weiß zu berichten, dass die Tiere stellenweise sogar mit Fackeln, Feuern und ausgebreiteten weißen Laken angelockt und so regelrecht abgeerntet wurden. Nachdem die Flügel ausgesiebt waren, wurden die Leiber der Tiere getrocknet und als Vogelfutter unter dem Namen "Weißwurm" in den Handel gebracht. Sogar Äcker wurden früher mit Ephoron virgo gedüngt, und an der Saône sollen noch in den dreißiger Jahren des zwanzigsten Jahrhunderts jährlich rund 100 Tonnen dieser Tiere geerntet worden sein, die das Ufer nach Schwarmnächten in dicken Schichten bedeckten. Der deutsche Name Uferaas rührt übrigens nicht etwa von dem intensiven fischigen Geruch her, den die abgestorbenen, eiweißreichen Leiber der Tiere verbreiten, sondern daher, dass die ausgewachsenen Larven oft "zur Äsung dienend" als Köder beim Fischfang verwendet wurden.

Die lokale Presse griff das Phänomen natürlich begeistert auf (Abb. 18), doch Berichte über die "Rheinmücke" (eine andere Eintagsfliegenart, Oligoneuriella rhenana) und "mondsüchtige Männchen" gingen im Eifer des Gefechtes zuweilen an der Wirklichkeit vorbei. Zwar wird bei der afrikanischen Eintagsfliegenart Povilla adusta der Schlupf von einer mondgesteuerten Rhythmik beeinflusst, doch ist dies beim Uferaas wahrscheinlich nicht der Fall.

Ephoron virgo ist der einzige mitteleuropäische Vertreter der Polymitarcyidae. Diese Familie gehört systematisch gesehen zu den Ephemeroidea, einer Verwandtschaftsgruppe, deren Larven in der Regel alle grabend im Uferboden leben. Auch die Palingeniidae mit der Theißblüte oder die Ephemeridae mit der amerikanischen Gattung Hexagenia gehören zu diesem Verwandtschaftskreis, in dem solche hoch synchronisierten Massenschwärme augenscheinlich weiter verbreitet sind. Während der Lebenszyklus der anderen Massenschwärmer aber mehrere Jahre umfasst, durchläuft das Uferaas binnen eines Jahres alle Stationen seines Lebens (s. vorderer Hefteinschlag).

In den im August abgelegten Eiern beginnt sofort die Entwicklung der Embryonen fast bis zur Junglarve, aber über die Wintermonate hinweg wird die Entwicklung des Keimes gestoppt und die Eier verharren in einem Ruhephase am Gewässerboden (s. hintere Aussenklappe). Dann erst schlüpfen im April die Erstlarven, deren Oberkiefer noch nicht zum Graben ausgebildet sind. Sie halten sich zunächst als Weidegänger im Lückensystem des Bodens auf und ernähren sich dort von Algenaufwuchs. Erst wenn die Oberkiefer die typischen geweihartigen Fortsätze gebildet haben (s. vordere Aussenklappe), beginnen die Larven damit, u-förmige Gänge im Sediment zu graben (Abb. 19) und mit ihren Borsten an Kopf und Vorderbeinen Schwebstoffe aus dem Wasser zu filtern. In nur wenigen Monaten sind die Larven mit einer Größe von bis zu 15 mm ausgewachsen.

Die adulten Tiere schwärmen dann ab Ende Juli bis Mitte August an warmen Abenden. Ihre individuelle Lebensdauer beträgt jeweils nur wenige Stunden. Die männlichen Subimagines schlüpfen etwa eine halbe Stunde nach Sonnenuntergang, fliegen sofort an das Ufer, um sich zur Imago zu häuten und kehren umgehend horizontal schwärmend zum Fluss zurück. Erscheinen die Weibchen etwa zwanzig Minuten nach dem Auftauchen der ersten Männchen, erfolgt die Paarung noch im

Abb. 19. Die Larven von Ephoron virgo sitzen am Grunde ihrer uförmigen Röhren. Foto: A. Kureck.



subimaginalen Stadium. Die Weibchen werden sich auch nicht mehr häuten, sondern beenden noch in derselben Nacht ihr Leben als Subimago, nachdem sie ihre Eier abgelegt haben. Ihr gesamtes Subimaginalleben spielt sich in der Luft ab, so ist es nicht verwunderlich, dass ihre Beine verkümmert und funktionslos geworden sind. Die fliegenden Weibchen werden oft bis zu zwanzig Kilometer landeinwärts aufgefunden, offensichtlich dient der Flug der begatteten Weibchen auch der weiteren Dispersion der Art.

Die Gründe für die Rückkehr dieser Art in den Rhein und in andere große Flüsse liegen sicher in der Verbesserung der Wasserqualität seit dem massiven Ausbau von Kläranlagen ab Mitte der siebziger Jahre (s. Abb. 46). Dadurch verbesserte sich zum einen der Sauerstoffgehalt des Wassers, zum anderen wurde auch die Belastung an Schwermetallen deutlich geringer. Es erscheint plausibel, hier einen direkten ursächlichen Zusammenhang mit der Wiederbesiedlung durch das Uferaas anzunehmen. Die Rheinmücke, deren Name schon darauf hindeutet, dass diese Eintagsfliege früher ebenfalls im Rhein zu

finden war, hat es dagegen bisher nicht geschafft, diesen Strom wieder zu besiedeln, obwohl sie wieder in mehreren Zuflüssen zum Rhein nachgewiesen ist.

Nicht auf den ersten Blick ersichtlich sind auch die Gründe für den Rückgang der *Ephoron*-Populationen in den Jahren nach den ersten Massenschwärmen zu Beginn der Neunziger Jahre. Erste Untersuchungen an der Universität Köln weisen darauf hin, dass die Larvenpopulation nicht durch das Nahrungsangebot begrenzt ist. Die Abnahme der Populationsgröße könnte aber mit dem seit 1995 über den Rhein-Main-Donaukanal aus der Donau eingewanderten Flohkrebs Dikerogammarus villosus (Amphipoda) zusammenhängen, der in Versuchen Ephoron-Kolonien empfindlich dezimierte. Es könnte also sein, dass die Globalisierung, die auch vor unseren Flüssen nicht halt gemacht hat, dem wieder gewonnenen Schauspiel von Ephoron virgo auch bald wieder ein Ende bereitet.

Sturmwarnung am Erie-See: Orkan *Hexagenia* nähert sich!

Auch in anderen Industrieländern trug die Verbesserung der Wasserqualität in den letzten Jahrzehnten zur Rückkehr mancher ausgestorben geglaubter Eintagsfliegen zurück. Die größten nordamerikanischen Arten aus der Gattung Hexagenia (Ephemeridae) waren ebenfalls Opfer der Industrialisierung geworden. Bis in die fünfziger Jahre des zwanzigsten Jahrhunderts gehörten Massenschwärme von Hexagenia zum Bild der fünf Großen Seen entlang der Grenze zwischen den USA und Kanada, die zu den größten Seen der Welt gehören. Danach verschwand Hexagenia sukzessive mit der zunehmenden Über-

düngung der Großen Seen, und auch alle Fischarten, deren Nahrung zu einem großen Teil auf Eintagsfliegen basierte, gingen drastisch zurück. Unter dem Rückgang der Eintagsfliegen hatten zum Beispiel der Amerikanische Zander, Renken (Coregonus artedii und C. clupeiformis), der Seestör und der vom Aussterben bedrohte Karpfenfisch Macrhybopsis storeiana zu leiden.

Erst Mitte der neunziger Jahre kehrten diese Fische mit *Hexagenia* zurück (Abb. 20). Langjährige Sauerstoffmessungen am Eriesee, dem südlichsten der Großen Seen, wiesen auf einen direkten Zusammenhang zwischen dem Rückgang von *Hexagenia* und der Zunahme von sauerstofffreien Bedingungen am Grunde des Sees als Folge einer übermäßigen Einleitung organischer Nährstoffe hin. Die Larven der "big yellow" oder auch "giant mayfly"



Abb. 20. Zur Schwarmzeit von Hexagenia säumen Millionen von Tieren die Straßen der Städte an den fünf Großen Seen. Foto: S. Scholz.



genannten Eintagsfliege konnten als Bodengräber die anaeroben Bedingungen am Grunde des Sees nicht überleben.

So war der Meteorologe des örtlichen Fernsehsenders WJET-TV, Dave Call, am 26. Juni 1999 bei der abendlichen Wettervorhersage für den Eriesee wohl leicht verunsichert, denn auf seinem live geschalteten Radarmonitor braute sich trotz schönen Wetters offensichtlich in kürzester Zeit ein rätselhafter Sturm über dem See zusammen. Auf sechzehn bis vierundzwanzig Kilometer Länge und drei bis sechs Kilometer Breite verdunkelte sich der See. Des Rätsels Lösung war schnell gefunden: Hexagenia war wieder da!

Ed Masteller, Biologieprofessor an der Pennsylvania State University in Erie, und

Abb. 21. Die Entwicklung dieses etwa dreißig Meilen langen Hexagenia-Schwarmes wurde in Zeitabständen von jeweils vier Minuten am Erie-See per Radar erfasst. Foto: E. MASTELLER.

seine Mitarbeiter nutzten in den folgenden Jahren die Radartechnologie, um mehr über die Schwarmbewegungen von Hexagenia herauszufinden (Abb. 21). Die Wissenschaftler konnten per Radar auf elegante Weise die genauen Schlupforte der Subimagines und damit auch die Lebensräume der Larve aufspüren. Der Abgleich mit geologischen Daten zur Bodenbeschaffenheit erbrachte neue Kenntnisse über die Ansprüche der Larven. Die Wissenschaftler wiesen ebenfalls nach,

dass die Schwärme zunächst an Land ziehen, wo die Kopulation stattfindet, und nur die Weibchen anschließend zur Eiablage zurück zum See fliegen.

Heute gehören die sommerlichen Hexagenia-Schwärme wieder zu den jährlichen Ereignissen, die die Biologen am Eriesee freudig begrüßen, denn das Schwärmen der Eintagsfliegen zeigt ihnen an, dass es mit der Wasserqualität des Sees wieder aufwärts geht. Manch anderer empfindet eher gemischte Gefühle, wenn eine Wolke von Eintagsfliegen wieder einmal einen Kurzschluss im Elektrizitätswerk verursacht und den Strom ausfallen lässt. Auch die Angler und Fischer sehen mit Erleichterung, dass die Fischbestände dank der verbesserten Nahrungsgrundlage wieder zunehmen und auch wieder ein dicker Fisch an der Angel möglich ist. Ein bitterer Wermutstropfen sorgt aber dafür, dass so manchem Angler dennoch der Fisch im Halse stecken bleibt: Untersuchungen von Hexagenia-Larven zeigten, dass die Seeverschmutzung der letzten fünfzig Jahre ihre Spuren hinterlassen hat. Alle untersuchten Larven wiesen signifikant erhöhte Konzentrationen an polychlorierten Biphenylen, Penta- und Hexachlorbenzol sowie anderen Umweltgiften auf. Als Filtrierer häufen Hexagenia-Larven die über Jahre in den See eingebrachten giftigen Substanzen an und geben sie an die Fische weiter, von denen sie gefressen werden. An der Spitze dieser Nahrungskette steht aber der Mensch. Es wird wohl noch lange dauern und weitere Anstrengungen erfordern, bis das Ökosystem des Eriesees im wahrsten Sinne des Wortes wieder genießbar wird.

Ein Tag an der Theiß

Einer der größten Donauzuflüsse ist die Theiß. Sie entspringt in den Karpaten und fließt im Süden der Ukraine westwärts nach Ungarn. Der Oberlauf der Theiß (Abb. 22) ist im Nordosten Ungarns noch weit gehend naturbelassen und unverbaut. Hier hat der Fluss Landschaften und Lebensräume gestaltet, die inzwischen in Europa fast einmalig sind. Wo nachts die Rufe des Wachtelkönigs die Stille durchdringen, der Fischotter noch reiche Jagdgründe vorfindet und wo an den intakten Uferabbrüchen der Theiß Bienenfresser und Uferschwalben brüten, da ist auch das letzte Refugium der Theißblüte (Palingenia longicauda).

Die Theißblüte (Abb. 23) ist mit ihren stattlichen drei bis vier Zentimetern Körperlänge die größte europäische Eintagsfliege. Mit seinen beiden langen Schwanzanhängen erreicht das erwachsene Insekt eine imposante Gesamtlänge von mehr als zehn Zentimetern. Ihr ursprüngliches Verbreitungsgebiet erstreckte sich von Holland ostwärts bis nach Westrussland und südwärts bis nach Bulgarien, doch diese Zeiten sind längst vergangen. Seit Beginn des zwanzigsten Jahrhundert ist Palingenia im Westen ihres ursprünglichen Verbreitungsgebietes verschwunden, und seit 1974 gilt sie auch im gesamten Verlauf der Donau als ausgestorben. Die zunehmende Belastung mit Schadstoffen, aber auch die Veränderung und Bebauung unserer Flusssysteme hat diesem Kleinod unserer Flüsse den Garaus gemacht. So ist die Theißblüte heute in nennenswerter Anzahl nur noch am Oberlauf der Theiß und deren Zuflüssen Bodrog und Maros zu finden. Die Larve der Theißblüte (Abb. 24) benötigt nämlich ein natürliches Flussbett, das sich noch durch ausgeprägte Gleit- und Prallhänge auszeichnet. Ein



Abb. 22. Der Oberlauf der Theiß ist weit gehend naturbelassen und bietet noch Lebensmöglichkeiten für die Theißblüte. Foto: C. ELPERS.



Abb. 23. Die Theißblüte (Palingenia longicauda). Foto: V. Lubini.



natürlich mäandrierender Fluss weist in seinen Kurven im Querschnitt eine unterschiedlich starke Fließgeschwindigkeit auf. In der Innenkurve fließt er langsamer, so dass sich an diesem flachen, so genannten Gleithang mitgeführtes Sediment ablagert. In der Außenkurve dagegen prallt das Wasser mit stärkerer Kraft gegen das Ufer, so dass an solchen Prallhängen das Ufer abgetragen wird und dadurch steile Abhänge entstehen, die meist senkrecht nach oben ragen. An diesen Stellen ist das Flussbett oft mehrere Meter tief,

Abb. 24. Bei der ausgewachsenen Larve der Theißblüte sind die Flügelscheiden schwarz gefärbt. Foto: V. Lubini.

Abb. 25. Ein kritischer Moment im Leben einer Theißblüte: die männliche Subimago häutet ihre Flügel. Foto: V. Lubini.



Abb. 26. Die Schwerkraft unterstützt die Subimaginalhäutung bei Palingenia. Foto: V. Lubini.

Abb. 27. Unter heftigem Flügelschlag befreit die Theißblüte auch ihre Schwanzfäden aus der Subimaginalhülle und fliegt sofort zurück an den Fluss. Foto: V. Lubini.

und genau dort findet die Larve der Theißblüte ihre optimalen Lebensbedingungen. Doch auch an die Beschaffenheit des Untergrundes richtet sie hohe Ansprüche, denn nur in tonigem Grund kann sie mit ihren schaufelförmigen Vorderbeinen und Kiefern einen bis zu siebzehn Zentimeter tiefen, u-förmigen Stollen in den Boden treiben, an dessen Grund sie sich dann ständig aufhält. Dort, in bis zu zehn Meter Tiefe unter der Wasseroberfläche, wächst die Larve der Theißblüte heran. Der röhrenförmige Stollen bietet ihr Schutz vor den zahlreichen Fischen, die sie liebend gerne als Leckerbissen verspeisen würden, und hier kann sie ungestört ihrem Nahrungserwerb nachgehen. Die Röhre ist stets gegen die Fließrichtung des Flusses angelegt, so dass auch in der Wohnröhre ein Wasserstrom vorhanden ist. Mit dem ständigen rhythmischen Schlagen ihrer gefiederten Abdominalkiemen verstärkt sie zusätzlich den Durchsatz des Wassers, das reichhaltige organische Schwebstoffe mit sich führt. Diese Schwebstoffe, vor allem Algen, filtert *Palingenia* mit den stark behaarten Vorderbeinen heraus und transportiert sie zu den Mundwerkzeugen. Bevor die Nahrung geschluckt werden kann, muss die Larve die feinen Partikel mit ihren Kiefern zu kleinen Kügelchen verdichten. So wächst die Larve der Theißblüte drei Jahre lang im Verborgenen heran, bis sie im Juni des dritten Jahres ihr letztes von mehr als zwanzig Larven-





stadien erreicht hat. Je älter sie wird, desto mehr verlagert sie ihren Wohnsitz in Richtung Flussmitte, es werden also in periodischen Abständen neue, größere Stollen angefertigt. Ausgewachsen ist die Larve etwa vier Zentimeter lang und nimmt keine Nahrung mehr auf. Sie verharrt am Grunde ihrer Röhre, und nur die schwarz gefärbten Flügelscheiden verraten, dass sich bald Dramatisches abspielen wird.

Es ist an einem Spätnachmittag irgendwann zwischen Ende Juni bis Anfang Juli an der Theiß. Der Fluss fließt träge, und nichts deutet auf das Spektakel hin, das bald beginnen wird. Doch tief am Boden des Gewässers werden Millionen reifer Palingenia-Larven unruhiq. Die Hochwasser des Frühjahrs sind vorbei, so dass der Fluss nicht mehr so viel Wasser führt. Durch das Absinken des Wasserstandes gelangt mehr Licht auf den Boden des Gewässers. Die Theiß ist jetzt etwa 18°C warm, aber dennoch ist durch die Produktion der Wasseralgen genug Sauerstoff im Wasser. Licht, Wärme, Sauerstoff: Drei Signale, die den Startschuss für das massenhafte Aufsteigen der Larven aus den Tiefen der Theiß bedeuten.

Nun geht alles sehr schnell: Eine männliche Larve nach der anderen verlässt ihre Röhre und schwimmt an die Wasseroberfläche, um sich dort aus ihrer Larvenhülle zu zwängen. Das Aufsteigen und die Häutung zur Subimago muss so schnell wie möglich vonstatten gehen, da in dieser Zeit das Tier allen räuberischen Fischarten schutzlos ausgeliefert ist. Keine dreißig Sekunden dauert es, bis die Subimago sich in die Luft erhebt und zielstrebig dem Ufer zuflattert. Dort lässt sie sich direkt am Ufer oder in der Ufervegetation nieder und häutet sich sofort erneut zur Imago (Abb. 25 - 27). Die Chitinhülle der Subimago platzt an Kopf und Vorderbrust auf, und unter rhythmischen peristaltischen Muskelkontraktionen des ganzen Leibes zwängt sich das Tier aus der subimaginalen Hülle. Dabei lässt es sich im Verlaufe der Häutung kopfüber herunterhängen, so dass die Schwerkraft die Häutung unterstützen kann (Abb. 26). Nach etwa fünf Minuten hat es Palingenia dann vollbracht, auch die Flügel aus der alten Haut zu schälen. Im Leben dieser Eintagsfliegen ist dies der kritischste Moment, und nicht wenige sterben dadurch, dass sie das Häuten der empfindlichen Flügel nicht schaffen. Unter heftigsten Flügelschlägen zieht das Tier schließlich auch die langen Schwanzfäden aus der alten Hülle und erhebt sich im gleichen Moment als Imago in die Lüfte (Abb. 27). Sofort fliegen die gehäuteten Männchen zum Fluss zurück. Bis zu einhundertfünfzig Meter jagen die Männchen dabei auf ihrem Patrouillenflug unablässig die Theiß auf und ab, ständig auf der Ausschau nach den Weibchen. Sie orientieren sich dabei optisch, und jedes helle Objekt in passender Größe wird angeflogen. Die einheimischen Fischer, die die Gelegenheit nutzen und am Ufer oder auf ihren Booten im Fluss zahlreiche Gefäße mit diesen hervorragenden Fischködern voll stopfen, müssen das Rauchen einstellen, da keine Zigarette als potenzielle Braut vor Dutzender liebeshungriger Männchen sicher ist.

Etwa zwanzig bis vierzig Minuten nach dem Schlupf der männlichen Subimagines geht dann der Vorhang für den nächsten Akt dieses Naturschauspiels auf. Die weiblichen Larven drängen nun in Massen zur Wasseroberfläche, um sich sogleich zur Subimago zu häuten. Sofort versucht eine Anzahl Männchen gleichzeitig, die frisch geschlüpften Weibchen auf der Wasseroberfläche zu begatten. Nach einiger Zeit ist der ganze Fluss von Millionen von Eintagsfliegen bevölkert (Abb. 28). Überall auf dem Wasser kann man nun



Abb. 28. Die Theiß ist binnen weniger Stunden von Massen an Tieren bedeckt. Mehrere Männchen umlagern ein Weibchen und bilden so eine blütenartige Traube an Leibern, die auf dem Wasser treiben. Foto: C. ELPERS.

Abb. 29. Die Kopulationsstellung ist typisch für Eintagsfliegen, auch wenn sie wie bei Palingenia nicht mehr in der Luft erfolgt. Foto: V. Lubini.



diese charakteristischen Trauben beobachten, die dieser Tierart ihren volkstümlichen Namen gaben. Wie treibende Blüten auf der Wasseroberfläche erscheinen diese Ansammlungen, und so ist es nicht verwunderlich, dass der Volksmund diese Tiere mit dem blumigen Namen Theißblüte versehen hat.

Die Paarung erfolgt nicht wie bei Eintagsfliegen sonst üblich in der Luft, sondern direkt auf der Wasseroberfläche. doch die typische Paarungshaltung der Eintagsfliegen wurde auch bei Palingenia beibehalten (Abb. 29). Das Männchen positioniert sich unter dem Weibchen und umfasst es mit seinen nach oben und nach hinten geschwungenen Vorderbeinen an der Flügelwurzel. Gleichzeitig krümmt es seinen Hinterleib nach oben und umklammert das weibliche Abdomen mit seinen Genitalfüßen. Währenddessen reibt das hoch erregte Männchen unablässig seinen Kopf an die Brust des Weibchens. Wie alles an diesem Tage erfolgt auch die Kopulation wie im Zeitraffer – nach höchstens zehn Sekunden befreit sich das begattete Weibchen aus der männlichen Umklammerung und versucht, die rettende Mitte des Flusses zu erreichen. Erst wenn es etwa zwanzig Meter Richtung Flussmitte geschafft hat, bleibt es unbehelligt. Bis dahin stürzen sich noch Unmengen liebeshungriger Männchen auf das schon begattete Weibchen. Sicher in der Flussmitte angekommen, fliegt es zielstrebig inmitten der anderen begatteten Weibchen eine gute Strecke flussaufwärts, um schließlich seine Eier über dem Fluss abzuwerfen. Eine Häutung zur Imago unterbleibt bei den weiblichen Tieren, Kopulation und Eiablage erfolgen bei dieser Art also bereits im subimaginalen Stadium. Etwa eineinhalb Stunden nach dem Schlupf der männlichen Subimagines können gegen Abend nur noch die Massen der Weibchen beobachtet werden, die sich

in der Mitte des Strom zu ihrem Kompensationsflug und der anschließenden Eiablage zusammenfinden. Dieser flussaufwärts gerichtete Flug gleicht die Abdrift der Eier aus, die von dem Wasserstrom ein Stück weit flussabwärts mitgenommen werden, bevor sie zu Boden sinken. Die Männchen sind zu dieser Zeit schon vollständig erschöpft und treiben sterbend zu Millionen den Fluss hinunter. Auch die Weibchen sterben nach der Eiablage, und das ganze Spektakel des Hochzeitsfluges ist nach etwa zwei bis drei Stunden vorüber.

Während dieser Zeit durften sich alle Fische im Fluss satt fressen, aber der synchrone Schlupf der Tiere erfüllte seinen Zweck: Nur so konnte sich der größte Teil der Population trotz aller Feinde unbehelligt fortpflanzen, den Lebenszyklus vollenden und eine neue Generation von Theißblüten sichern.

Am Ende des Tages zeugen nur noch die leeren Häutungsreste der männlichen Subimagines, die die gesamte Ufervegetation übersäen, von dem Schauspiel, das die Theiß an diesem Tage bot. Der Schlupf der gesamten Population findet in der Regel innerhalb dreier aufeinander folgenden Tage statt. Die zahllosen Larvenhäute und toten Tiere, die auf der Theiß schwimmen, werden von dem Strom mitgenommen, und kurze Zeit später ist alles wie ein Spuk vorüber. Erst in einem Jahr, wenn der nächste Jahrgang der Palingenia longicauda schlüpft, wird die Theißblüte wieder blühen und das alljährliche Schauspiel von neuem beginnen.

Fossile Eintagsfliegen

Denkt man an die ersten Fluginsekten, so tauchen vor dem geistigen Auge des fachkundigen Betrachters meist die bereits seit der Trias wieder ausgestorbenen Ordnungen der palaeodictyopteren Insekten auf: Riesenhafte Formen mit netzadrigen Flügeln und langen saugenden Mundwerkzeugen lassen sich da an Cordaitenstämmen nieder und laben sich an den Zapfen der urzeitlichen Nacktsamer. Mancher mag auch an die Riesenlibellen denken, die in den Wäldern der Karbonzeit zwischen mächtigen Siegelbäumen und Schachtelhalmgewächsen nach Beute jagen. Bei all diesen wohlbekannten Szenarien vermuten die wenigsten, dass außer den Libellen auch die unscheinbaren Eintagsfliegen seit 300 Millionen Jahren bis heute überdauert haben und durch Fossilfunde aus dem oberen Karbon und unteren Perm über inzwischen zahlreiche Funde im Erdmittelalter bis hin zu jüngeren, etwa 65 Millionen Jahre alten Bernsteininklusen einen interessanten Einblick in die Evolution dieser Gruppe geben.

So einfach es ist, ein heutiges Insekt als Eintagsfliege zu charakterisieren, so schwierig kann die Beurteilung der Frage sein, welche der frühen Fossilien aus der Zeit der ersten Fluginsekten überhaupt in die Ahnenreihe der Eintagsfliegen einzuordnen sind. Lange Zeit galt etwa die 300 Millionen Jahre alte Triplosoba pulchella aus dem oberen Karbon von Commentry (Frankreich) als früheste Vertreterin der Eintagsfliegen, doch nur wenige Merkmale sprechen dafür. Zu den wichtigsten Merkmalen bei der Beurteilung fossiler Insekten gehört die Flügeladerung, da zum einen oftmals nur die Flügel des Tieres erhalten geblieben sind, zum anderen aber die Flügeladerung meist

Stammesgeschichte und Verwandtschaft

gruppenspezifisch ist. Neben den bereits erwähnten ursprünglichen Flügelmerkmalen besitzen moderne Eintagsfliegen an der Flügelbasis eine Verspantung zwischen den vorderen drei Längsadern, die als Costalbrücke bezeichnet wird (Abb. 30). Sie wird als eine verkürzte Längsader interpretiert, die zusätzlich wahrscheinlich mit einer basalen Querader verschmolzen ist und sich so nach hinten bis zur dritten Längsader des Flügels zieht. Solch eine Costalbriicke tritt zwar auch bei anderen ursprünglichen Gruppen der Fluginsekten auf, nimmt aber nur bei den Eintags- fliegen diesen charakteristischen, nach hinten gebogenen Verlauf. Triblosoba pulchella fehlt eine solche Costalverspantung jedoch völlig. Auch die für später auftretende Eintagsfliegen kennzeichnende basale Trennung der dritten und vierten Flügellängsader ist bei diesem Tier nicht gegeben, so dass manche Wissenschaftler dieses Tier gar nicht zu den Eintagsfliegen gehörend betrachten. Vielleicht werden wir es auch nie mehr mit Sicherheit erfahren, denn das einzige Stück, nach dem diese Art beschrieben worden ist, ist seit langem aus dem Pariser Naturkundemuseum verschwunden und gilt als verschollen.

Ähnliche Schwierigkeiten bereitet die Deutung des Flügelgeäders von Lithoneura lameerei aus dem oberen Karbon von Mazon Creek, Illinois (Abb. 31). Das Tier wurde seit seiner Beschreibung ebenfalls von mehreren Wissenschaftlern untersucht, doch auch hier gehen die Meinungen darüber auseinander, ob die Konturen,



Abb. 30. Die Costalbrücke ist eine schräg verlaufende Ader an der Basis des Flügels und kennzeichnet jede Eintagsfliege. Foto: A. STANICZEK.

Abb. 31. Die 300 Millionen Jahre alte Lithoneura lameerei – eine Eintagsfliege oder nicht? Foto: G. BECHLY.

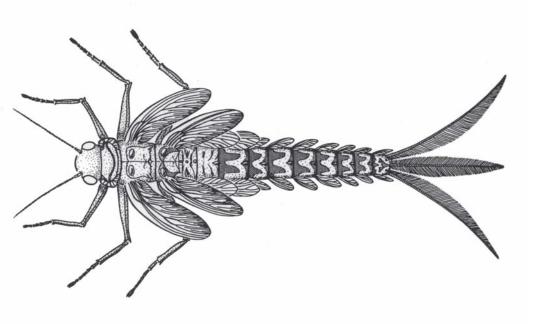


die sich im Stein abzeichnen, als Costalbrücke zu interpretieren sind oder nicht. Wäre ersteres der Fall, handelte es sich bei Lithoneura lameeri tatsächlich um einen frühen Vertreter der Eintagsfliegen. Dafür spräche auch der Verlauf mancher Längsadern, die sich jeweils gabeln und unter Einschaltung jeweils einer Zwischenader charakteristische so genannte Triaden bilden. Bei all diesen Unwägbarkeiten der Deutung dieser karbonischen Formen kann aber als sicher gelten, dass die Flügel der frühesten Eintagsfliegen noch etwa gleich groß waren und dementsprechend auch die Mittel- und Hinterbrust ähnlich gebaut waren. Als größte Eintagsfliege aller Zeiten gilt Bojophlebia prokopi aus dem Oberkarbon von Böhmen mit einer Flügelspannweite von 45 cm.

Anhand der Fossilien, deren Anzahl ab dem unteren Perm deutlich zunimmt, lässt sich eine ganze Reihe fossiler Larven und Imagines der so genannten Permoplectoptera nachweisen, welche eindeutig in die Ahnenreihe der Eintagsfliegen gestellt werden können. Hier sind vor allem die Funde der Protereismatidae aus dem unteren Perm von Elmo in Kansas, Midco in Oklahoma sowie aus Mähren und dem Ural von Bedeutung. Die Larven der Protereismatidae (Abb. 32) lebten wohl ebenfalls im Wasser, weisen aber manche Unterschiede zu heutigen Formen auf. Sie besaßen noch gelenkige Flügelscheiden, die seitlich vom Körper abstanden. Die Flügelanlagen ruhen bei modernen Eintagsfliegenlarven nach hinten gelegt in unbeweglichen Flügelscheiden, die fest mit der Brust verwachsen sind. Weitere Vergleiche zeigen, dass diese fossilen Vorläufer noch bis zu neun Paare blattförmiger Tracheenkiemen trugen. Im Laufe der Evolution sind also die letzten beiden Kiemenpaare weggefallen.

Um der Entwicklung des Insektenfluges auf die Spur zu kommen, liegt es auf der

Hand, bei diesen ursprünglichen Fossilien nach Strukturen zu suchen, die als Vorläufer der Flügel in Frage kommen. Die geradezu suggestiven Ähnlichkeiten im Bau von Flügelscheiden und Blattkiemen bei diesen Vorläufern der Eintagsfliegen ließen schon so manchen Forscher vermuten, dass es sich bei den Flügeln der Insekten um nichts anderes als Tracheenkiemen handelt, die einen Funktionswandel durchgemacht haben. Ein alternativer Erklärungsansatz geht davon aus, dass sich die Flügel aus verbreiteten seitlichen Brustplatten entwickelten, die erst sekundär gelenkig wurden. In der Tat sind auch bei Silberfischchen, den nächsten Verwandten der Fluginsekten, die Brustsegmente seitlich verbreitet und wie die Flügel von Tracheen durchsetzt. Auch bei Palaeodictyopteren finden sich an der Vorderbrust solche seitlich verbreiterten Brustplatten, und die postembryonale Entwicklung der Flügelscheiden bei heutigen Insekten lässt sich am besten mit dieser Deutung in Einklang bringen. Unabhängig davon ist ebenfalls umstritten, ob es sich auch bei den abdominalen Tracheenkiemen um abgewandelte Rückenplatten oder um umgebaute Gliedmaßen handelt. Bei heute lebenden Eintagsfliegenlarven sind nur die ersten sieben Abdominalsegmente mit Tracheenkiemen versehen, aber bei deren permischen Vorläufern war zweifelsfrei auch das achte und neunte Hinterleibssegment mit Kiemenblättchen besetzt (Abb. 32). Da sich aber bei Eintagsfliegen die gemeinhin als Extremitätenderivate gedeuteten männlichen Genitalfüße auch am neunten Abdominalsegment entwickeln (s. Abb. 6), kann es sich bei den Tracheenkiemen eigentlich nicht um umgewandelte Gliedmaßen handeln. Die Vermutung liegt also nahe, dass sich sowohl Abdominalkiemen als auch Flügelscheiden eher aus verbreiterten Rückenplatten entwickelten. Die



Extremitätentheorie setzt weiterhin zwangsläufig voraus, dass die Vorfahren aller Fluginsekten zumindest als Larven wasserlebend gewesen sein müssten. Dagegen spricht aber die Tatache, dass bei den aquatischen Larven der verschiedenen ursprünglichen Gruppen der Fluginsekten höchst unterschiedliche Atmungsweisen verwirklicht wurden: Bei den Eintagsfliegenlarven befinden sich die sieben Paar Kiemen seitlich an den ersten sieben Hinterleibssegmenten. Kleinlibellen (Zygoptera) dagegen besitzen drei Blattkiemen am Hinterleibsende, die mit Sicherheit nicht den Kiemen bei Eintagsfliegenlarven homolog sind. Bei den Larven der Großlibellen (Anisoptera) ist eine Rektalatmung vorhanden, bei welcher der Sauerstoff über in den Darm eingesogenes Atemwasser aufgenommen wird. Schlauchförmige abdominale Anhänge mancher Libellenfamilien (Epallagidae, Polythoridae) sind mit Sicherheit ebenfalls unabhängige Neubildungen. Manche Larven der Steinfliegen besitzen Kiemen an den Brustsegmenten, doch treten bei einigen Gruppen (u.a. Eustheniidae, Pteronarcyidae) auch abdominale Kiemen

Abb. 32. Die Larven der Gattung
Protereisma aus dem Perm
besaßen gelenkige Flügelscheiden
und noch neun Paar
Tracheenkiemen am Hinterleib
(Zeichnung verändert nach
KUKALOVA-PECK 1990).

auf, so dass noch kein abschließendes Urteil über den Ursprung der Kiementracheen oder Flügel gefällt werden kann.

Neben blattförmigen Tracheenkiemen haben die schwimmenden Formen der heutigen Eintagsfliegenlarven auch die charakteristische Befiederung der drei Schwanzanhänge beibehalten, welche die Schwimmbewegungen des Hinterleibs unterstützen. Die bei den Larven der Protereismatidae noch vorkommenden paarigen Klauen an den Beinen wurden jedoch durch eine unpaare Klaue ersetzt.

Die Imagines der Protereismatidae besitzen durchweg gleichartige Vorder- und Hinterflügel mit einer Costalbrücke. Im Unterschied zu heutigen Eintagsfliegen ist diese Verspantung nicht mit dem vorderen Flügelrand verschmolzen, sondern noch deutlich von der ersten Flügellängsader (Costa) getrennt. Im basalen Drittel des

Vorderflügels ist der Flügelhinterrand bei heutigen Eintagsfliegen deutlich abgewinkelt (Abb. 5). Dadurch ist bei modernen Formen ein sogenannter Tornus entwickelt, der dem Vorderflügel seine charakteristische dreieckige Form verleiht. Die schmalen Flügel der Protereismatiden dagegen zeigen einen gleichmäßigen Hinterrand ohne Tornus - ein weiteres ursprüngliches Merkmal dieser permischen Stammgruppenvertreter, An manchen gut erhaltenen imaginalen Köpfen kann man auch ersehen, dass die permischen Vorläufer der Eintagsfliegen noch voll entwickelte, beißende Mundwerkzeuge besaßen. Wir können also davon ausgehen, dass die Protereismatidae auch noch als erwachsene Tiere Nahrung zu sich nahmen und das Imaginalleben länger dauerte als bei den heutigen Formen. Aus der Tatsache, dass auch bei den Männchen der Protereismatidae zangenförmige Halteorgane als Hilfsapparate zur Kopulation ausgebildet waren, kann auch nicht zwangsläufig auf eine Paarung nach Eintagsfliegenart in der Luft geschlossen werden, da die Vorderbeine der Protereismatidae zwar verlängert, aber wohl noch nicht wie bei heutigen Formen als Klammerorgane ausgebildet waren. Eine Verkürzung der Imaginalzeit und die Paarung in der Luft sind möglicherweise erst gegen Ende des Erdaltertums oder gar im Erdmittelalter vor etwa 250 Millionen Jahren entwickelt worden.

Das Erdmittelalter galt lange Zeit als eine erdgeschichtliche Periode, aus der nur seltenste Funde an Eintagsfliegen zu vermelden waren, doch hat sich dieses Bild mit der Erforschung der etwa 100 Millionen Jahre alten kreidezeitlichen Crato-Formation aus dem Araripe-Becken im Nordosten Brasiliens (auch unter dem Namen Santana-Formation bekannt) gründlich gewandelt. Hier kann der Faunenwechsel von altertümlichen zu

modernen Eintagsfliegen direkt beobachtet werden, da sich im gleichen Zeithorizont neben Vertretern heutiger Familien auch altertümliche Reliktformen nachweisen lassen. Denn mit zu den größten Überraschungen in der Eintagsfliegenfauna der Santana-Formation zählen Funde von eigenartigen Larven, die keiner der heutigen Familien angehören und offensichtlich bereits zur Kreidezeit lebende Fossilien waren. Diese Larven ähneln mit ihrer seitlich abgeplatteten Gestalt eher Bachflohkrebsen und sind erst auf den zweiten Blick durch das Vorhandensein dreier Schwanzanhänge, sieben Paar Abdominalkiemen sowie Flügelscheiden als Eintagsfliegenlarve kenntlich. Ein genaueres Hinsehen lässt erkennen, dass die Flügelscheiden wie bei den permischen Protereismatiden noch gelenkig an der Brust ansitzen, aber die letzten beiden Kiemenpaare bereits weggefallen sind. Höchst ungewöhnlich an diesen Larven ist die Form der nach unten weisenden abdominalen Kiemenanhänge, die eher an die Beinrudimente der ungeflügelten Ur-Insekten als an die Kiemen anderer Eintagsfliegenlarven erinnern. Sucht man bei Santana-Fossilien nach den erwachsenen Stadien dieser Larven, findet man tatsächlich noch unbeschriebene Imagines, die mit ihren langgezogenen, gleichartig gebauten Flügeln ohne Tornus in die Verwandtschaft der Protereismatidae gehören und mit aller Wahrscheinlichkeit diesen Larven zuzuordnen sind. Übrigens wurden ähnliche Larven bereits in den siebziger Jahren unter dem Gattungsnamen Mesogenesia beschrieben und fälschlicherweise der Familie Palingeniidae zugeordnet. Tatsächlich handelt es sich jedoch um Stammgruppenvertreter der Eintagsfliegen, die sich aus dem Perm noch bis in die Kreidezeit gerettet haben.

Die häufigsten Eintagsfliegen aus der Santana-Formation stellen die Larven der



Abb. 34. Diese Larve der Gattung Pristiplocia (Euthyplociidae) lebte am Grunde schneller Fließgewässer. Foto: B. Schuster.

Abb. 33. Die Larven der Gattung
Protoligoneuria aus der
ausgestorbenen Familie der
Hexagenitidae zählen zu den
häufigsten Eintagsfliegen aus der
kreidezeitlichen Santana-Formation.
Foto: A. STANICZEK.



Gattung Protoligoneuria aus der ausgestorbenen Familie der Hexagenitidae dar (Abb. 33). Im Unterschied zu den altertümlichen Larven der Protereismatidae sind die Flügelscheiden bei diesen Tieren bereits fest mit der Brust verwachsen und nach hinten gerichtet, die Klauen der Beine unpaar und die Blattkiemen des achten und neunten Abdominalsegmentes verloren gegangen. Diese Larven gleichen bereits denen moderner Eintagsfliegen und würden in der rezenten Fauna nicht weiter auffallen. Auch die Imagines dieser Familie zeichnen sich durch Flügel mit einem Tornus und ein Flügelgeäder aus, welches durchaus mit dem heutiger Formen vergleichbar ist. So verwundert es nicht, wenn wir in diesen kreidezeitlichen Schichten auch Arten finden, die sich nahtlos in heute noch existierende Familien der Eintagsfliegen einordnen lassen. Die Larven von Pristiplocia (Abb. 34) ähneln mit ihren geweihartigen Oberkiefern den in Südamerika vorkommenden Campylocia-Arten aus der Familie Euthyplociidae (Abb. 35), und auch das Kopfschild und die mit Filterhaaren besetzten Vorderbeine der Colocrus-Larven gleichen denen moderner Vertreter der Oligoneuriidae "bis auf's Haar". Dies legt nahe, dass auch die ökologischen Ansprüche und die Lebensweise der modernen Formen auf ihre fossilen Verwandten übertragen werden können und hilft so bei der Rekonstruktion des längst vergangenen Lebensraumes: Da die heutigen Verwandten der Larven von Colocrus und auch Pristiplocia (wie übrigens auch die rezenten Verwandten der dort häufig gefundenen Libellenlarven der Familie Gomphidae) alle an schnell fließende Gewässer angepasste Formen sind, kann davon ausgegangen werden, dass einst in unmittelbarer Nähe der Ablagerungsstätte ein solches Gewässer mündete, aus welchem diese Larven eingespült wurden.

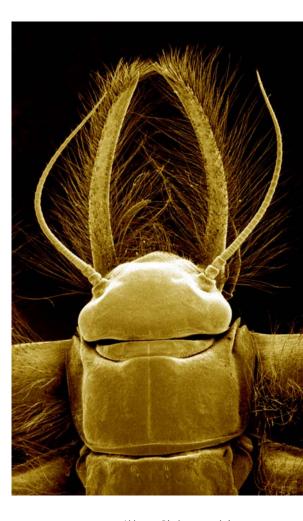


Abb. 35. Die heute noch in Südamerika verbreitete Gattung Campylocia *ähnelt mit ihren* Kieferhörnern auf verblüffende Weise ihren kreidezeitlichen Vorfahren. Foto: A. STANICZEK.

Finden wir in der 100 Millionen Jahre alten Santana-Formation noch ein Mosaik aus altertümlichen und modernen Formen, so stellen die Funde der Erdneuzeit im Wesentlichen bereits ein Abbild der modernen Familien dar. Bestens erhalten können hier vor allem die Arten im Bernstein studiert werden. Zahlreiche Funde aus dem 45 Millionen Jahre alten Balti-

Abb. 36. Im Dominikanischen Bernstein hat Borinquena parva (Leptophlebiidae) dreißig Millionen Jahre überdauert. Ihre heutigen Verwandten in der Karibik sind nur schwer von ihr zu unterscheiden. Foto: A. STANICZEK.



schen Bernstein und dem 30 Millionen Jahre alten Dominikanischen Bernstein zeugen von einer Fauna, die sich seither nur unwesentlich verändert hat. Die Eintagsfliegen der tertiären Fauna unterscheiden sich - meist nur für den Experten kenntlich - lediglich in kleinsten Details von den heute lebenden Arten. Daher stehen für den Wissenschaftler vor allem zoogeographische Gesichtspunkte im Vordergrund: So konnte erst kürzlich mit der Neubeschreibung von Balticobaetisca velteni aus dem Baltischen Bernstein erstmals nachgewiesen werden, dass die heute ausschließlich in Nordamerika verbreitete Familie der Baetiscidae einstmals auch in Europa verbreitet war. Im Dominikanischen Bernstein fanden sich bisher ausschließlich enge Verwandte von Arten, die auch heute noch die Karibik besiedeln. Die Weibchen dieser Arten besitzen als Besonderheit auf der Bauchseite des Hinterleibes ein sekundär verlängertes Segmentende, welches als Eiführungsschiene bei der Eiablage dient. Die Männchen dieser Arten haben extrem lange Genitalfüße entwickelt. Diese Strukturen finden sich auch bei deren fossilen Verwandten aus dem Bernstein (Abb. 36), so dass man daran erkennen kann, dass sich seither wenig im Lebenswandel dieser Tiere geändert hat.

Betrachtet man die Gesamtheit der fossil erhaltenen Eintagsfliegen, so wird ein Wandel dieser Insektenordnung im Laufe der Jahrmillionen von den großen Flatterern der Urzeit bis zu den kurzlebigen ätherischen Formen der heutigen Zeit deutlich.

Wie immer: Streit um die lieben Verwandten

Bis heute umstritten ist die Frage nach den nächsten Verwandten der Eintagsfliegen. Je weiter wir in erdgeschichtliche Zeiträume zurückgehen, desto ähnlicher werden sich Eintagsfliegen und Libellen. Früher wurde die Starrflügeligkeit beider Gruppen oft als Grund für eine gemeinsame Verwandtschaft angeführt, doch handelt es sich hier um ein ursprüngliches Merkmal, welches nicht zur Begründung einer näheren Verwandtschaft geeignet ist. Vor allem von paläontologischer Seite werden aber oft Ähnlichkeiten im Flügelgeäder als evolutive Neuerungen interpretiert und daher als Argument für eine nähere Verwandtschaft angeführt. So sind zum Beispiel zwischengeschaltete Längsadern zwischen den Hauptadern, so genannte Interkalaradern, nur bei Libellen und Eintagsfliegen vorhanden. Weitere Ähnlichkeiten der fossilen Flügelgeäder betreffen Längsaderfusionen auf kurzer Distanz.

Demgegenüber vertreten viele Zoologen die Ansicht, dass die Libellen näher mit den restlichen Fluginsekten verwandt seien und die Eintagsfliegen dementsprechend früher in der Entwicklung abzweigten. Hierfür sprechen neben dem Verlust des subimaginalen Stadiums auch Veränderungen des Kauapparates. Die Oberkiefer (Mandibeln) der Eintagsfliegenlarven (Abb. 37) ähneln in vieler Hinsicht denen

Abb. 37. Die Oberkiefer von Oniscigaster wakefieldi (Oniscigastridae) ähneln denen der Siberfischchen und deuten darauf hin, dass Eintagsfliegen der basale Ast im Stammbaum der Fluginsekten sind. Foto: A. STANICZEK.



der ursprünglichen Silberfischchen, deren Mandibeln mit nicht fest fixierten Gelenken an der Kopfbasis entlanggleiten. Bei Libellen und den restlichen Insekten sind die Mandibelgelenke fixiert und ermöglichen so ein festeres Zupacken. Damit einher geht auch die Bildung von Leisten in der Kopfseitenwand, die den erhöhten transversalen Druck auffangen können. Dies sind Merkmale, die bei Eintagsfliegen nicht ausgebildet sind und ein Hinweis für deren basale Stellung innerhalb der Fluginsekten sein könnten.

Diese beiden Theorien widersprechen sich, und leider können auch die neuen molekularbiologischen Methoden keine abschließende Klärung des Problems bieten. Verschiedene bisher miteinander verglichene Genomabschnitte unterstützen einmal die eine, einmal die andere Hypothese. Die verwandtschaftlichen Verhältnisse sind also weiterhin umstritten, bis vielleicht neuere Untersuchungen den Ausschlag für die eine oder die andere Hypothese geben werden.

Ähnlich, aber nicht gleich – andere Insekten am Wasser

Libellen entwickeln sich wie Eintagsfliegen im Wasser, doch sie sind – abgesehen von den Arten der Quelljungfern und Prachtlibellen – vorwiegend an stehende Gewässer gebunden. Durch ihr markantes Aussehen (s. Abb. 42) sind sie auch für Laien leicht zu erkennen. Wir können an unseren Fließgewässern aber neben Libellen noch eine Vielzahl weiterer Insekten mit aquatischen Larven finden, die Eintagsfliegen unter Umständen sehr ähnlich sehen können.

Es sind vor allem **Steinfliegen** (Abb. 38), die oft mit Eintagsfliegen verwechselt werden. Steinfliegen sind jedoch dazu in

Abb. 38. Steinfliegen wie hier Capnopsis schilleri (Capniidae) tragen ihre Flügel horizontal über den Hinterleib gefaltet. Foto: A. STANICZEK.





Abb. 39. Die Köcherfliege Annitella obscurata (Limnephilidae) ist mit Schmetterlingen näher verwandt als mit Eintagsfliegen. Foto: J. HOLSTEIN.

Abb. 40. Der Bachhaft Osmylus fulvicephalus (Osmylidae) gehört zu den holometabolen Netzflüglern und damit in die Verwandtschaft der Florfliegen. Foto: A. STANICZEK.



der Lage, ihre Flügel horizontal über dem Körper zusammen zu legen - dieses Merkmal teilen sie mit den meisten Fluginsekten. Ein weiteres untrügliches Unterscheidungsmerkmal stellen die längeren Fühler der Steinfliegen dar. Steinfliegen besitzen in der Regel auch eine längere Lebensspanne als Imago. Viele Arten nehmen daher auch im Adultstadium noch Nahrung zu sich. Eine echte Schwarmbildung wie bei Eintagsfliegen ist nicht bekannt.

Köcherfliegen (Abb. 39) haben ihre Kinderstube ebenfalls im Bachbett. Dort fertigen die meisten Larven kunstvolle Behausungen aus Steinen, leeren Schnekkenhäusern oder Pflanzenteilen an, die ihnen als Schutz vor Fressfeinden dienen. Köcherfliegen gehören zu den holometabolen Insekten und besitzen daher ein Puppenstadium. Sie sind Nächstverwandte der Schmetterlinge, ihre Flügel sind aber nicht beschuppt, sondern behaart. Zusammen mit Stein- und Eintagsfliegen zählen sie zu den wichtigsten Bioindikatoren in Gewässern, die zur Beurteilung der Gewässergüte herangezogen werden.

Manche Netzflügler (Planipennia) wie etwa die Schwammfliegen (Sisyridae) oder der Bachhaft Osmylus fulvicephalus sind auch an Fließgewässer gebunden. Die Larve des Bachhaftes hält sich dicht am Bachufer unter Steinen auf und ernährt sich räuberisch von anderen Insekten. Das erwachsene Tier (Abb. 40) ähnelt durch das ausgeprägte Adernetz im Flügel ebenfalls Eintagsfliegen, doch Netzflügler gehören ebenfalls zu den holometabolen Insekten. Dem geübten Beobachter zeigen die langen Antennen und die fehlenden Schwanzanhänge auf den ersten Blick, dass es sich nicht um eine Eintagsfliege handelt.

Die in Europa nur mit wenigen Arten vertretenen **Schlammfliegen** (Megaloptera) sind eng mit den Netzflüglern verwandt. Die Larven der Gattung Sialis leben räuberisch am Grunde des Gewässers, die Imagines sitzen meist wie Köcherfliegen mit dachartig zusammen gelegten Flügeln in der Ufervegetation.

Zahlreiche Arten der Zweiflügler entwickeln sich ebenfalls in Gewässern. Vor allem die Schwärme der Zuckmücken erinnern sehr an Eintagsfliegen, wenn sie zu Tausenden in dichten Säulen über Seen tanzen, und wie Eintagsfliegen nehmen auch sie als Imago keine Nahrung mehr zu sich. Als echte Zweiflügler gehören sie aber zu den holometabolen Insekten, ihre Hinterflügel sind wie bei allen Mücken und Fliegen zu Schwingkölbchen umgewandelt. Zuckmücken sind bei uns mit über 1000 beschriebenen Arten die artenreichste Miickenfamilie und treten mitunter in hohen Dichten auf. Die roten Zuckmückenlarven der Gattung Chironomus sind jedem Aquarianer als beliebtes Fischfutter ein Begriff. Die meisten der aguatischen Larven fressen Detritus und pflanzliche Mikroorganismen. Manche frei lebenden Arten ernähren sich aber auch räuberisch, und einige wenige Arten leben kommensalisch oder sogar als Parasiten an verschiedensten Wirten, darunter auch Eintagsfliegenlarven.

Ökologie

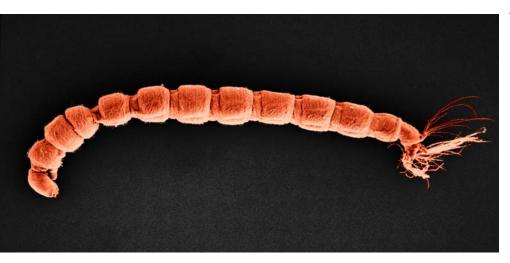
Ein Mitesser der anderen Art – Epoicocladius flavens

Die Maifliege (s. Abb. 47) (Ephemera danica) ist an unseren Mittelgebirgsbächen noch häufig anzutreffen. Sie gehört zum Verwandtschaftskreis mit grabenden Larven, die mit ihren sichelförmigen Mandibeln und den kräftigen Grabbeinen in ruhigen Gewässerabschnitten kurze, temporäre Gänge in sandigem Untergrund erzeugen. Dort im Sand oder feinem Kies ernähren sie sich zwei Jahre lang von Detritus und herbeigestrudelten Schlammpartikeln.

Dies macht sich die Larve einer Zuckmücke mit dem Namen *Epoicocladius* flavens (Abb. 41) zu Nutze: Die jungen Zuckmückenlarven suchen im sandigen Substrat gezielt nach den Larven der Maifliege und haken sich mit ihren stacheligen Nachschiebern an der Eintagsfliegenlarve fest. Sehr gerne macht es sich *E. flavens* zwischen den Tracheenkiemen auf dem Hinterleibsrücken oder zwischen den stark behaarten Mittel- und Hinterbeinen der Maifliegenlarve gemütlich. Fest

eingenistet lässt sie sich nicht mehr ohne weiteres von der Eintagsfliegenlarve ablösen und lebt dort von den Nahrungspartikeln, die Ephemera übrig lässt. Epoicocladius nutzt so als Kommensale der Maifliege deren herbeigestrudeltes Wasser als Atem- und Nahrungsquelle zugleich. In mitteleuropäischen Populationen von Ephemera danica können bis zu 60% aller Individuen von einer oder sogar mehreren Zuckmückenlarven besetzt sein, die den gedeckten Tisch für sich nutzen. Ist eine Zuckmückenlarve herangewachsen, kriecht sie auf die Unterseite der Ephemera-Larve und verpuppt sich dort zwischen den Basen ihrer Mittel- und Hinterbeine. Hierzu spinnt Epoicocladius unter Zuhilfenahme des Spinnsekrets ihrer Speicheldrüsen einen Kokon aus feinen Sandkörnchen, in den sich das Tier zur Puppenruhe zurückzieht. Die fertige Zuckmücke lässt sich nach dem Schlupf nach oben treiben und verlässt das Wasser, um sich bald zu verpaaren.

> Abb. 41. Epoicocladius flavens besitzt zwei Nachschieber, die fest in den Kiemen der Maifliege verankert werden. Foto: A. STANICZEK.



47

Interessanterweise finden sich die Larven der Zuckmücke an allen Altersklassen von Ephemera. Ausgewachsene Eintagsfliegenlarven müssen also vor oder spätestens bei deren Schlupf aktiv von der Zuckmückenlarve verlassen werden, die sich dann einen neuen Wirt suchen muss. Das Risiko der Zuckmücke, als unbewegliche Puppe von einer schlupfreifen Eintagsfliegenlarve mit an die Oberfläche genommen und dort hilflos an der leeren Larvenhaut zurückgelassen zu werden, umgeht Epoicocladius mit einer Verzögerung der Verpuppung während der Sommermonate.

Die Larven von *Epoicocladius* stellen nur ein harmloses Beispiel der Vergesellschaftung mit Eintagsfliegen dar. Die Zuckmückenlarven der Gattung *Symbiocladius* sind in der Entwicklung einen Schritt weiter gegangen. Als Parasit sitzt *Symbiocladius rhithrogenae* in selbst gesponnenen Röhren unter den Flügelscheiden verschiedener Eintagsfliegenarten und ernährt sich von deren Körperflüssigkeit. Parasitische Zuckmückenlarven sind vor allem von Eintagsfliegen der Gattungen *Rhithrogena*, *Electrogena* und *Ecdyonurus* (Heptageniidae) beschrieben worden.



Abb. 42. Libellen wie dieses Weibchen des Plattbauchs (Libellula depressa) erbeuten im Fluge Eintagsfliegen der stehenden Gewässer. Foto: P. MAIHÖFER.





Natürliche Feinde

Eintagsfliegen sind als Larve und als geflügeltes Insekt für viele Fische eine wichtige Nahrungsquelle. In den meisten einheimischen Fließgewässern der Forellenregion machen Eintagsfliegen einen sehr großen Teil der Biomasse aus. Unter den Fischen sind es vor allem die Lachsartigen (Salmoniden), deren Nahrung zumindest im Jugendstadium zum größten Teil aus Eintagsfliegen, Steinfliegen und Köcherfliegen besteht. Die bekanntesten Salmoniden unserer Gewässer sind die Bachforelle, die eingesetzte nordamerikanische Regenbogenforelle und die Äsche. Beobachtet man etwa von einer Brücke aus eine längere Zeit im Wasser stehende Forellen, so kann man sehen, wie sie gierig nach jeder Eintagsfliege schnappen, die auf das Wasser fällt. Äschen kann man zuweilen auch dabei beobachten, wie sie Steine des Gewässergrundes umwälzen. um so an die begehrten Larven der Eintagsfliegen zu gelangen. Doch nicht nur

Abb. 43. Auf langen Tauchgängen sucht die Wasseramsel unter Wasser auch nach Eintagsfliegenlarven. Foto: R. MOENTG.

Salmoniden, auch zahlreiche andere Fische wie die Groppe oder auch alle Karpfenartigen schätzen als Jungfische Insektenlarven, die sie auf dem Gewässergrund finden. Kleinfische wie die Ukelei oder der Stichling fressen gerne Eintagsfliegen oder andere Insekten von der Wasseroberfläche. Eintagsfliegen sind also ein wichtiger Nahrungsbestandteil vieler Fische, deren Bestandsentwicklung auch von den zur Verfügung stehenden Eintagsfliegen und anderen Wasserinsekten abhängt.

Neben Fischen lauern natürlich noch andere Räuber im Flussbett. Unter den Wirbellosen sind es auch unspezifische Räuber wie die Flusskrebse oder die in Fließgewässern vorkommenden Libellenlarven der Flussjungfern und Prachtlibellen, die unter anderem Eintagsfliegenlarven fressen. Die Eintagsfliegen stehender Gewässer fallen über Wasser oft



anderen Libellenarten (Abb. 42) zum Opfer, unter Wasser stellt der Gelbrandkäfer deren Larven nach. Die Larven der Eintagsfliegen sind selbst vor Vögeln nicht sicher, denn die Wasseramsel (Abb. 43) sucht den Gewässerboden in langen Tauchgängen nach Insektenlarven ab und wendet dabei sogar Steine, um sie zu erbeuten.

Noch beim Schlupf und bei der Eiablage werden Eintagsfliegen von Fischen gefressen. Haben sie es in die Luft geschafft, werden zahlreiche fliegende oder schwärmende Tiere von Vögeln wie zum Beispiel der Bachstelze erbeutet, die vom Gewässerrand her Jagd auf die Imagines macht. Unter den Säugern sind es vor allem die Wasserfledermäuse oder Abendsegler, die gerne über dem Wasser nach

Abb. 44. Die Wasserfledermaus (Myotis daubentonii) jagt knapp über der Wasseroberfläche ruhig fließender und stehender Gewässer nach Beute. Foto: D. Nill.

Beute jagen und dabei auch Eintagsfliegen nicht verschmähen. Die Wasserfledermaus vermag die Insekten sogar von der Wasseroberfläche wegzufangen (Abb. 44).

Insgesamt gesehen stellen Eintagsfliegen also eine wichtige Nahrungsquelle für die verschiedensten Tierarten dar, für manche Fische bedeuten sie sogar deren Lebensgrundlage.

Von der Quelle bis zur Mündung

Ein typisches Fließgewässer entspringt in der Quelle, vergrößert sich durch einmündende Nebengewässer und abfließendes Oberflächenwasser zum Bach und weiter zum Fluss, der schließlich ins Meer mündet. Dabei ändern sich die prägenden ökologischen Faktoren wie Fließgeschwindigkeit, Wassertemperatur, Sauerstoffgehalt des Wassers und Sohlenbeschaffenheit des Gewässergrundes kontinuierlich. Anhand der unterschiedlichen Zusammensetzung der Fischfauna können die meisten Bach- oder Flussabschnitte daher einer bestimmten Fischregion zugeordnet werden, die nach den jeweils vorkommenden Leitfischarten benannt werden. Diese Übergänge sind aber fließend, nicht alle Gewässer können sich daher in diese fischereibiologische Schema der Zonierung pressen lassen. Vor etwa fünfzig Jahren wurde dieses Unterteilungsschema mittels Leitfischen zum Konzept der biozönotischen Regionen (auch "Rhithron-Potamon-Konzept" genannt) erweitert und schließt nun neben Fischen auch bodenbewohnende Tiere ein. Dabei unterteilt man das Fließgewässer in das Krenal (Quellregion), das Rhithral (Bergbach, Gebirgsbach) und das Potamal (Tieflandfluss). Das Rhithral und das Potamal sind selbst wieder in weitere Regionen unterteilt. Für jede dieser Regionen stehen ganz bestimmte abiotische (Strömung, Temperatur, Chemismus) und biotische (darin lebende Tiere und Pflanzen) Faktoren.

Unter den abiotischen Faktoren kommt der Strömungsgeschwindigkeit zentrale Bedeutung zu, denn sie bestimmt die Schleppkraft des Wassers und damit die Beschaffenheit der Gewässersohle. Während im Oberlauf unserer Bäche die Gewässersohle meist aus Fels oder Kies besteht, lagern sich durch die geringeren Fließgeschwindigkeiten im Unterlauf sandige und schlammige Substrate am Boden ab.

Die jahreszeitlichen Temperaturschwankungen nehmen zum Unterlauf unserer Gewässer hin zu. Quellwasser ist annähernd temperaturkonstant und sorgt im Sommer für eine Abkühlung des Bachwassers, im Winter für dessen Aufwärmung. Die schmalen Oberläufe sind außerdem meist durch Ufervegetation beschattet, so dass der Einfluß direkter Sonnenbestrahlung und damit der Algenwuchs gering bleibt. Organisches Material wird hier vor allem durch Fall-Laub und Totholz eingetragen. Dadurch wird die Insektenfauna vor allem durch den Ernährungstyp der Zerkleinerer bestimmt. Mit zunehmender Entfernung zur Quelle weitet sich der Gewässerguerschnitt und die Sonne kann das Wasser stärker erwärmen. Als direkte Folge nimmt die Algenproduktion zu, wodurch der Ernährungstyp der Weidegänger an Bedeutung gewinnt. In Flussunterläufen ist eine starke Abkühlung im Winter und eine relativ hohe Wassertemperatur während des Sommers charakteristisch. Hier leben bevorzugt *Detritusfresser* und Filtrierer. Die vorherrschende Temperatur korreliert direkt mit der Menge des Sauerstoffes, der im Wasser gelöst werden kann. Die mitunter turbulente Wasserbewegung der schnell fließenden Oberläufe begünstigt weiterhin das Lösen von Sauerstoff, während in den Unterläufen der ruhig fließenden Ströme der Sauerstoffeintrag vornehmlich durch die Photosynthese der Wasserpflanzen geleistet wird.

Die **Quellregion** (das **Krenal**) beherbergt nur eine geringe Artenvielfalt und stellt für Eintagsfliegen keinen bedeutenden Lebensraum dar, da letztere als überwiegende Weidegänger auf eine größere organische Eigenproduktion des Gewässers angewiesen sind. *Ecdyonurus subalpinus* ist neben überall vorkommenden Generalisten wie *Baetis rhodani* eine der wenigen Eintagsfliegenarten, die bei uns ausschließlich im Krenal zu finden ist. Von den häufigen rhithralen Arten ist *Habroleptoides confusa* auch regelmäßig in Quellbächen anzutreffen.

Die sommerkalten Bachoberläufe (das Rhithral) werden von den Gewässerkundlern in das Epi-, Meta- und Hyporhithral unterteilt. Dem Epi- und Metarhithral entsprechen hierbei die obere bzw. die untere Forellenregion, dem Hyporhithral die Äschenregion. Die meisten Bachoberläufe in Baden-Württemberg gehören der unteren Forellenregion an (Abb. 45). Lediglich im Schwarzwald findet sich eine ausgeprägte obere Forellenregion. Neben der Bachforelle kommen auch Groppe und Bachneunauge als charakteristische Fische in der Forellenregion vor. Hier findet auch im Sommer selten eine Erwärmung des Wassers über 10°C statt. Der Untergrund besteht überwiegend aus grobem Geröll und Kies, da die Fließgeschwindigkeiten meist mehr als einen Meter pro Sekunde betragen.

Die Äschenregion ist durch kleine Flussläufe mit Fließgeschwindigkeiten von maximal einem Meter pro Sekunde und ausgedehnten Kies- und Sandbänken gekennzeichnet. Der Leitfisch des Hyporhithrals ist die Äsche, neben ihr ist auch der Döbel ein häufiger Fisch. In Baden-Württemberg sind unverbaute Strecken des oberen Neckars sowie weite Strecken von Enz, Kinzig und Wutach der Äschenregion zuzurechnen.

Im Rhithral wird die größte Vielfalt unserer Eintagsfliegenfauna erreicht. Als typische Vertreter der Forellenregion können Ameletus inopinatus, Baetis vernus, Ecdyonurus venosus, Rhithrogena semicolorata, Ephemera danica, Habroleptoides confusa und Serratella ignita genannt werden.

Die sommerwarmen Bachunterläufe und Flüsse (das Potamal, s. Abb. 22) werden wie das Rhithral in drei Abschnitte gegliedert, die als Epi-, Meta- und Hypopotamal bezeichnet werden. Von größerer Bedeutung für die Eintagsfliegenfauna ist das Epipotamal oder die Barbenregion. Außer dem Leitfisch, der Barbe, sind in der Barbenregion auch das Rotauge und der Hasel anzutreffen. Das Epipotamal ist durch seine ausgeprägten Mäander gekennzeichnet. Durch das Abwechseln von Prall- und Gleithängen entstehen auf engem Raum sehr unterschiedliche Strömungs- und Tiefenverhältnisse. Die Strömung ist noch ausreichend, um für eine gute Sauerstoffversorgung und eine Bewegung des Geschiebes zu sorgen. In Baden-Württemberg zählen Kocher, Jagst und Tauber sowie Teile der Donau zur Barbenregion. Zum Metapotamal wird in Baden-Württemberg der untere Neckar gerechnet. Hier ist der Leitfisch der Brachsen, auch Flussbarsch und Rotfeder sind in der Brachsenregion zu Hause. Das Wasser ist hier bereits durch mineralische und organische Schwebstoffe stark getrübt, und im Hochsommer kann die Temperatur in solchen Bereichen mehr als 20°C betragen. Die abnehmende Strömungsgeschwindigkeit führt zu großräumigen Schlammablagerungen. Die Kaulbarsch-Flunder-Region, das Hypopotamal, ist für Eintagsfliegen nicht mehr von Bedeutung.

Als charakteristische Eintagsfliegen unserer Flüsse sind die Rheinmücke (Oligoneuriella rhenana), das Uferaas (Ephoron virgo), der Gelbhaft (Potamanthus luteus), Heptagenia sulphurea und Caenis luctuosa zu nennen. Leider sind in Mitteleuropa unsere großen Flussläufe durch menschliche Eingriffe wie Begradigungen und Staustufen ökologisch monoton geworden,



so dass viele der genannten Arten nur noch lokal auftreten und hochgradig gefährdet sind. Andere Arten wie das Schildhaft (Prosopistoma pennigerum), Isonychia ignota, Ametropus fragilis oder die Theißblüte sind schon vor langer Zeit aus unseren Flüssen verschwunden und werden wohl in absehbarer Zeit auch nicht mehr wiederkehren.

Als ein weiterer Lebensraum für Eintagsfliegen sind schließlich noch **periodisch** austrocknende Tieflandbäche zu nennen. Sie bieten Lebensräume für die bedrohten Eintagsfliegenarten Metreletus balcanicus oder Siphlonurus armatus.

Auch in stehenden Gewässern sind manche Eintagsfliegenarten zu finden. In größeren Seen (im Litoral) sind etwa

Abb. 45. Die meisten Bachoberläufe in Baden-Württemberg gehören zur unteren Forellenregion. Im Bild die Schaich bei Weil im Schönbuch. Foto: A. STANICZEK.

Cloeon simile, Ephemera glaucops, Caenis horaria oder Siphlonurus lacustris zu Hause, in Tümpeln (im Limnion) kommt mit größerer Regelmäßigkeit nur Cloeon dipterum vor.

Abb. 46. Ein Vergleich der Gewässergütekarten Baden-Württembergs aus den Jahren 1974 und 2000 zeigt die deutliche Verbesserung der Wasserqualität in den letzten dreißig Jahren. Es werden sieben Stufen der Gewässergüte unterschieden: Güteklasse I (unbelastet bis gering belastet), I-II (gering belastet), II (mäßig belastet), II-III (kritisch belastet), III (stark verschmutzt), III-IV (sehr stark verschmutzt), Cübermäßig verschmutzt). Grafik: LFU Karlsruhe.

54

Eintagsfliegen als Bio-Indikatoren

Es gibt verschiedene Methoden, den Verschmutzungsgrad eines Fließgewässers zu bestimmen. Zum einen sind dies biochemische Verfahren, welche relevante Parameter wie etwa den Sauerstoffgehalt, die Nitrit- und Nitratbelastung, das Säurebindungsvermögen (SBV), den pH-Wert, die Temperatur, den Gehalt an Ammonium, Ammoniak und Schwefelwasserstoff zur Beurteilung der Gewässergüte heranziehen. Diese chemische Gewässergütebestimmung ist jedoch nur eine Moment-



aufnahme, deren einmalige Bestimmung keine Aussagen über länger zurückliegende Zeiträume erlaubt.

Die biologische Gewässergütebestimmung ist dagegen ein exakt definiertes und DIN-genormtes Verfahren, welches anhand bestimmter Zeigerarten die Einordnung eines Gewässers in ein Güteklassensystem erlaubt. Dieses System zur Ermittlung des biologischen Verschmutzungsgrades von Fließgewässern wird als das **Saprobiensystem** bezeichnet. Der Name rührt vom griechischen *sapros* (faulig) her. Saprobien sind Organismen, die von fäulnisfähigen Stoffen leben. Der Sauerstoffgehalt im Wasser hängt weitge-

hend davon ab, in welchem Ausmaß das Gewässer mit fäulnisfähigen organischen Stoffen belastet ist. Viele wasserbewohnende Tier- und Pflanzenarten, darunter auch Eintagsfliegenlarven, reagieren empfindlich auf einen Sauerstoffmangel. Daher kann man aus dem Vorkommen bestimmter Zeigerarten auf den Belastungsgrad des Gewässers schließen. Zeigerarten sind neben Eintagsfliegenlarven noch die Larven von Steinfliegen und Köcherfliegen, aber auch zum Beispiel Strudelwürmer, Krebse und Schnecken. Den ungefähr 160 verschiedenen Zeigerarten wird jeweils ein Saprobiewert zwischen 1 und 4 zugeordnet. Ein sehr anspruchsvolles und verschmutzungsempfindliches Tier wie die Eintagsfliege Baetis alpinus hat zum Beispiel den Saprobiewert 1,1, eine verschmutzungstolerante Art wie die Mistbiene (eine Schwebfliegenart) dagegen den Wert 4,0.

Diese Abstufungen entsprechen den Gewässergüteklassen I (unbelastet bis gering belastet) bis IV (übermäßig verschmutzt). Aus einem Faktor, der die jeweilige Häufigkeit aller an einer Fundstelle gefundenen Zeigerarten berücksichtigt und einem weiteren Faktor, der gewichtet, wie empfindlich die jeweilige Zeigerart auf Veränderungen der Wasserqualität reagiert, lässt sich dann der Saprobienindex einer Fundstelle berechnen, der wiederum einer bestimmten Gewässergüteklasse entspricht.

Die durch dieses Verfahren ermittelten Güteklassen verschiedener Messpunkte werden dann mit einer entsprechenden Farbkodierung zur Herstellung von Gewässergütekarten verwendet (Abb. 46). Auf diese Weise dienen Eintagsfliegen als empfindliche Zeigerorganismen zur ökologischen Charakterisierung und Einstufung der Güte unserer Fließgewässer.

Arten-Vielfalt

Steckbriefe heimischer Eintagsfliegen

Die Stachelhafte (Siphlonuridae)

repräsentieren recht ursprünglich gebaute Eintagsfliegen (Abb. 47). Die Larven von Siphlonurus gehören dem Typus des **Schwimmers** an (Abb. 48). Sie besiedeln meist stehende oder langsam fließende Gewässer der gering bis mäßig belasteten Zonen des gesamten Rhithrals. In den Seen des Schwarzwaldes ist die Larve von Siphlonurus aestivalis noch regelmäßig anzutreffen. Seine drei Schwanzfäden sind auf der Innenseite mit dicht stehenden Haaren besetzt. Durch schnelles Auf- und Abschlagen des spindelförmigen Hinterleibes wirkt der Schwanzfächer als Paddel, mit dem sich Siphlonurus rasant durch das Wasser bewegen kann. Die Larven halten

sich im Pflanzenwuchs der Uferzonen auf und tragen gut bewegliche, blattförmige Tracheenkiemen, die in der Regel an den ersten beiden Hinterleibssegmenten zweiteilig ausgebildet sind. Siphlonurus aestivalis zeigt als **Detritusfresser** eine relativ unspezialisierte Ernährungsweise und nimmt neben losem Detritus hauptsächlich Gewebereste höherer Pflanzen, Fadenalgen oder Pilzhyphen auf. Bei Hälterung im Aguarium fressen die Tiere sogar Aas und kleinere Eintagsfliegenlarven. Die ausgewachsene Larve geht zum Schlupf an Land oder kriecht an Uferpflanzen hoch. Die Art erzeugt meist nur eine Generation im Jahr. Die Larven wachsen im Frühjahr heran und schlüpfen

> Abb. 47. Der Stachelhaft Siphlonurus aestivalis ist noch regelmäßig an den Seen des Schwarzwaldes anzutreffen.

> > Foto: P. MAIHÖFER.





während der Sommermonate, die Art überwintert im Eistadium.

Die Familie der **Glashafte** (Baetidae) umfasst zahlreiche kleine Arten, die sich mitunter sehr ähnlich sehen. Ein besonderes Kennzeichen der männlichen Imagines sind deren ausgeprägte Turbanaugen (s. Abb. 4 und 17). Die Flügeladerung dieser Tiere ist reduziert, auch die Hinterflügel insgesamt sind weitestgehend zurückgebildet oder fehlen ganz. Auch das Terminalfilum der erwachsenen Stadien ist vollkommen weggefallen. Die spindelförmigen Larven gehören ebenfalls zum schwimmenden Bewegungstyp und besitzen sieben Paar blattförmige Tracheenkiemen, die einfach oder verdoppelt ausgebildet sein können.

Mit zu den häufigsten Arten der einheimischen Eintagsfliegen überhaupt zählt Baetis rhodani, deren Larven als Ubiquisten in fast allen Fließgewässern allgemein verbreitet sind. Die nahe verwandte

Abb. 48. Die Larve des Stachelhaftes ist selbst für Eintagsfliegen recht ursprünglich gebaut. Foto: P. Maihöfer.

Baetis alpinus (Abb. 49) stellt dagegen viel höhere Ansprüche an den Sauerstoffgehalt des Wassers und ist daher vor allem in der oberen Forellenregion zu finden. In Stillgewässern ist der Fliegenhaft Cloeon dipterum (Abb. 50) die häufigste Art der Glashafte, die eine hohe Toleranz gegenüber Gewässerverunreinigungen und Sauerstoffdefizite aufweist. Die Larven sind sogar in der Lage, in zugefrorenen Tümpeln 3-4 Monate unter Sauerstoffmangel zu überdauern. Sie schalten dabei auf einen anaeroben Glykogenstoffwechsel um. Die Weibchen dieser Art sind für Eintagsfliegen sehr langlebig. Erst nach 10-14 Tagen wirft das ovovivipare Weibchen mehrere hundert Eier ab, aus denen binnen einer Minute die Larven schlüpfen. Auch Fälle von Jungfernzeugung sind





Abb. 49. Baetis alpinus (Baetidae) ist auf einen hohen Sauerstoffgehalt im Wasser angewiesen und daher nur in kalten Bachoberläufen höherer Lagen zu finden. Foto: V. LUBINI.



Abb. 50. Ein häufiger Gast in Gartenteichen ist Cloeon dipterum, der sich in Menschennähe oft in Wohnungen verirrt. Foto: V. Lubini. bekannt, bei denen unbefruchtete Weibchen entwicklungsfähige Eier ablegen können. Glashafte bilden meist zwei Generationen pro Jahr aus und werden vom Ernährungstyp ebenfalls den *Detritusfressern* zugeordnet.

Die zahlenmäßig umfangreichste Familie der Aderhafte (Heptageniidae) umfasst viele ähnliche Arten, die an stärkere Wasserströmungen angepasst sind. Die Larven sind stark abgeplattet (Abb. 51 und 52) und schmiegen sich so als Steinklammerer in der nur Millimeter hohen strömungsberuhigten Grenzschicht über Steinen eng deren Oberfläche an, von der die Tiere mit ihren Lippentastern als Weidegänger Algenaufwuchs abweiden (s. Abb. 67). Die Tracheenkiemen sind in der Regel zweigeteilt und bestehen aus einem oberen blattförmigen und einem büschelartigen unteren Teil (s. Abb. 11). Es sind nur schlechte Schwimmer, die sich stets versteckt zwischen Steinen aufhalten. Die meisten Aderhafte schlüpfen unter Wasser

und steigen wie eine Luftblase zur Oberfläche empor. Manche Arten wie die bei uns äußerst seltene Märzbraune (Rhithrogena germanica) sind sehr empfindlich gegenüber Wasserverschmutzung und auf saubere, größere Bäche und Flüsse montaner Prägung mit grobschottrigem Substrat beschränkt (Abb. 51). Der deutsche Name weist auf deren frühen Schlupf von Februar bis April hin. In Baden-Württemberg ist diese Art aktuell nur aus dem Hochrhein und dem Bodenseegebiet gemeldet. Weit häufiger ist *Epeorus assimilis* (s. Abb. 1) an rasch fließenden Gewässerabschnitten anzutreffen. Die Tracheenkiemen der *Epeorus* –Larven (Abb. 52) ragen bis auf die Bauchseite der Tiere und bilden dort einen Saugnapf. Mit ihm schafft es das Tier, sich auch bei stärkster

Abb. 51. Die seltene Aderhaft Rhithrogena germanica ist eine typische Flussart, die sehr früh im Jahr fliegt. Foto: V. Lubini.





Abb. 52. Mit Hilfe ihrer
Tracheenkiemen, die einen Saugnapf
auf der Unterseite des Tieres bilden,
ist Epeorus alpicola in der Lage, sich
selbst in reißender Strömung auf
Steinen zu halten. Die Vertreter der
Gattung Epeorus sind unsere einzigen
Eintagsfliegen, deren Larven nur zwei
Schwanzanhänge besitzen. Foto:
V. Lubini.

Abb. 53. Die stromlinienförmige Larve der Rheinmücke, die einzige heimische Vertreterin der Büschelhafte (Oligoneuriidae). Foto: P. Maihöfer.



Strömung auf den Steinen zu halten. Die Larven sind auf den ersten Blick zu erkennen, denn sie sind die einzigen einheimischen Arten, bei denen der mittlere Schwanzfaden fehlt.

Die Büschelhafte (Oligoneuriidae) sind in Deutschland nur mit einer Art vertreten, der Rheinmücke oder Augustmücke Oligoneuriella rhenana. Sie war früher mit ausgeprägten Massenschwärmen eine Charakterart der Äschen- und Barbenregion des Rheins und anderer großer Flüsse. Heute ist die Rheinmücke durch die industrielle Belastung ihrer Wohngewässer und Flussverbauungen akut bedroht und nur noch in wenigen kleineren Flüssen nachgewiesen. Die Larven schlüpfen Anfang April und wachsen dann in rasantem Tempo in nur wenigen Monaten heran. Sie gehören wie die Larven der Aderhafte zum Typ der abgeflachten Steinklammerer und sind wie diese ideal an die Strömung angepasst (Abb. 53). Die Tracheenkiemen sind nur sehr klein, aber wie die der Aderhafte mit einem unteren Kiemenbüschel versehen. Zusätzlich tragen sie als Anhänge der Mundwerkzeuge auf der Unterseite des Kopfes große, büschelartige Fadenkiemen (Abb. 54). Die Vorderbeine von Oligoneuriella sind mit jeweils zwei Reihen zahlreicher langer Haare besetzt, die eine entscheidende Rolle beim Nahrungserwerb spielen. Die Larven strecken als passive Filtrierer die Vorderbeine in die Strömung (s. Abb. 53) und fangen so mit ihren Filterhaaren organische Feinpartikel auf, die von der Strömung mitgeschwemmt werden. Die an den Filterhaaren haftenden Kleinteile werden von den Tastern der Mundwerkzeuge abgekämmt, verdichtet und schließlich gefressen. Die ausgewachsenen Larven schlüpfen im August unter Wasser und lassen sich von der Strömung nach oben mitreißen. Der abendliche Paarungsflug der Rheinmücke ist - für Eintagsfliegen

ungewöhnlich - durch einen Horizontalflug der Männchen gekennzeichnet. Die Beine der Tiere sind verkümmert, da sie die wenigen Stunden ihres Daseins ausschließlich in der Luft verbringen. Das Weibchen häutet sich erst nach der Paarung im Flug, wobei lediglich der Körper gehäutet wird, die Flügel jedoch ungehäutet bleiben.

Die kosmopolitische Familie der Leptophlebiidae ist vor allem in der Südhemisphäre mit vielen Arten verbreitet, in unserer heimischen Fauna sind sie aktuell mit nur zehn Arten vertreten. Die Larven unserer Leptophlebiiden leben bevorzugt an Stellen langsamer Strömung zwischen Steinen und Kies oder an sich in Zersetzung befindlichen Pflanzenteilen. Sie bewegen sich meist kriechend mit unbeholfen wirkenden seitlichen Schlängelbewegungen in ihrem Lebensraum und werden daher dem Bewegungstyp der Schlängler zugeordnet. Zu den häufigsten Arten zählt die belastungstolerante Paraleptophlebia submarginata (s. Abb. 2) oder auch Habroleptoides confusa, die in Deutschland allgemein verbreitet sind. Die Larven von Paraleptophlebia halten sich bevorzugt in Ansammlungen von Fall-laub und weichen Substraten auf. Sie ernähren sich als *Detritusfresser*. Die Kiemen dieser Arten sind zweiästig und schmal, andere Arten wie Habrophlebia lauta (s. Abb. 13) besitzen mehrästige Kiemen, die büschelartig verzweigt sind.

Die Gelbhafte (Potamanthidae) sind in unserer Fauna nur mit einer Art. Potamanthus luteus, vertreten. Den deutschen Namen hat Potamanthus von der leuchtend gelben Körperfärbung der imaginalen Stadien (Abb. 55), die an sauberen Flüssen in den Sommermonaten zum Teil in großen Massenflügen auftreten können. Der Gelbhaft ist aber wie die meisten unserer Flussarten selten geworden. Die Larven (Abb. 56) benötigen ein



Abb. 54. An den Vorderbeinen der Rheinmückenlarve befinden sich Filterhaare, die als Reuse Nahrungspartikel auffangen. An den Mundwerkzeugen sind büschelförmige Tracheenkiemen zu erkennen, eine Besonderheit dieser Familie. Foto: A. STANICZEK.

Abb. 55. Der Gelbhaft Potamanthus luteus (Potamanthidae) trägt mit seiner leuchtend gelben Färbung seinen Namen zu Recht. Foto: P. MAIHÖFER.



Abb. 56. Die zweigeteilten gefiederten Tracheenkiemen verraten, dass der Gelbhaft in die Verwandtschaft der grabenden Familien gehört. Foto: P. МАІНÖFER.





Abb. 57. Eine der bekanntesten Eintagsfliegen überhaupt ist die Maifliege, Ephemera danica. Durch ihre gefleckten Flügel kann man sie leicht von anderen Familien unterscheiden. Foto: V. Lubini.

relativ grobkörniges Substrat und vertragen keine Verschlammung, die durch die Stauregulierung unserer Flüsse leider immer weiträumiger um sich greift. Die Ernährungsweise der Larven ist recht vielfältig. Neben der Möglichkeit des passiven Filtrierens sammelt Potamanthus in erster Linie mit Vorderbeinen und Mundwerkzeugen Algen und Detritus auf. Die zweiästigen und gefiederten Kiemen deuten auf eine Verwandtschaft mit den anderen grabenden Familien der Eintagsfliegen hin. Dies wird auch durch die kurzen Kieferauswüchse ersichtlich, die bei amerikanischen Gelbhaften noch bedeutend länger sein können.

Zu den bekanntesten und auffälligsten Eintagsfliegen unserer Fauna zählen die vier Arten der Maifliegen (Ephemeridae), deren häufigsten Vertreter Ephemera danica (Abb. 57) man von Ende Mai bis Ende Juni bei ihrem Paarungsflug an Bächen und Flüssen beobachten kann. Auch die Larven der Maifliegen sind durch ihre langen sichelförmigen Auswüchse des Oberkiefers leicht als *Gräber* kenntlich. Früher war man der Annahme, dass die Larven sich der gefährlich aussehenden Hörner wegen räuberisch ernähren, doch heute weiß man, dass diese Auswüchse zusammen mit den Vorderbeinen als Grabschaufel dienen. Die Larven wachsen in unseren Breiten zwei Jahre lang, bis sie an die Oberfläche schwimmen, um sich dort zur Subimago zu häuten. Die Vertreter der Ephemeridae sind unsere einzigen Eintagsfliegen, die auch im Imaginalstadium gefleckte Flügel besitzen.

Mit zu unseren Allerweltsarten gehört Serratella ignita aus der Familie Ephemerellidae, die praktisch zum Arteninventar jedes Gewässers zählt (Abb. 58). Die Art kommt dabei oft massenhaft vor und hat eine Flugzeit von Juni bis September. Die Weibchen können dann oft beobachtet werden, wie sie im Fluge über dem Ge-

wässer ihre Eier abwerfen. Die Larven haben einen gedrungenen, nur wenig abgeplatteten Körper und leben als *Kriecher* und *Mooskletterer* auf den Substraten, die sie als *Detritusfresser* besiedeln. Die Tracheenkiemen sind bei den Larven der Ephemerellidae nur an fünf Segmenten auf dem Rücken des Hinterleibs zu finden, der überdies meist mit zwei kleinen Längsreihen von Dornen besetzt ist (Abb. 59).

Die Wimperhafte (Caenidae), neun einander sehr ähnlich sehende Arten, gehören mit durchschnittlich 6 mm Körperlänge zu den kleinsten Vertretern der Eintagsfliegen. Die Hinterflügel fehlen bei den geflügelten Stadien völlig, bereits bei den Larven werden keine hinteren Flügelscheiden mehr angelegt. Die Vorderflügel sind auch bei der Imago am Hinterrand stets bewimpert. Die Flugzeiten der meisten Arten liegen im Sommer bis Herbst, bisweilen kann ein kurzzeitiges Massenschlüpfen erfolgen. Die Larven leben versteckt als Kriecher in kiesigen (C. beskidensis, Abb. 60) bis schlammigen Substraten und ernähren sich als Detritusfresser. Die Kiemen der Larven sind charakteristisch gebaut (s. Abb. 12): Das erste Kiemenpaar ist stiftförmig, unter dem als Deckel ausgebildeten zweiten Kiemenpaar befinden sich vier weitere Paare dünnhäutiger Tracheenkiemen. Der Kiemendeckel schützt die darunter liegenden Kiemen vor Schmutz- und Schlammteilchen, so dass man Larven der Caeniden auch in schlammigen Gewässerböden finden kann.

Abb. 58. Mit zu den häufigsten Eintagsfliegen Deutschlands gehört Serratella ignita (Ephemerellidae). Foto: B. EISELER.



Abb. 59. Die Larven der Ephemerellidae wie etwa Ephemerella mucronata halten sich meist in der Vegetation des Baches auf. Foto: A. STANICZEK.



Abb. 60. Die zu einem Kiemendeckel umgebildeten Kiemen des zweiten Hinterleibsegmentes schützen bei Caenis beskidensis (Caenidae) die darunter liegenden Kiemen vor Verschmutzung. Foto: P. МАІНÖFER.





Abb. 61. Auch diese Larve der Gattung Prosopistoma gehört zu den Eintagsfliegen! Ihre Brust ist mit den Vorderflügelscheiden zu dem Deckel einer Kiemenkammer verwachsen, die fast den gesamten Hinterleib bedeckt. Foto: A. STANICZEK.

Abb. 62. Die Kiefer- und Lippentaster von Dolania americana (Behningiidae) sind verlängert und beinähnlich. Die Larve jagt in lockerem Sand ausschließlich nach Zuckmückenlarven. Foto: W. Arens.



Gefräßige Exoten

Nicht alle Larven der Eintagsfliegen ernähren sich so friedlich als Weidegänger oder Filtrierer wie die oben genannten Vertreter unserer einheimischen Fauna. Die winzigen Larven der früher in unseren großen Flüssen beheimateten Schildhafte (Prosopistomatidae) werden heute nur noch sporadisch in Europa gefunden, denn die Gewässerverschmutzung hat auch ihnen den Garaus gemacht. Aus der einzigen Gattung Prosopistoma sind bis heute siebzehn Arten beschrieben, die von Europa über die gesamte orientalische Region bis nach Australien verbreitet sind. Die Larven von Prosopistoma (Abb. 61) ernähren sich räuberisch von Zuckmückenlarven und Würmern (Oligochaeten), und genauso ungewöhnlich wie ihre Ernährungsweise ist auch ihr Aussehen. Die vorderen Flügelscheiden von Prosopistoma sind mit Anteilen der Vorder- und Mittelbrust zu einem Rückenschild verwachsen. welcher den Hinterleib fast vollständig bedeckt. So ähneln die Tiere mehr Krebsen als Eintagsfliegen, und als der französische Forscher Fourcroy die Tiere im Jahre 1776 zuerst beschrieb, ordnete er sie wegen dieses Rückenschildes auch den Krebsen zu. Dieser Rückenschild fungiert als Deckel für eine Kiemenkammer, Durch Schlitze auf der Bauchseite kann Wasser in diese Atemkammer eingezogen und über den Rücken des Hinterleibs wieder ausgestoßen werden. Bei Gefahr erzeugt die Larve einen Unterdruck, so dass sie sich wie ein Saugnapf an einem Stein festsaugen und nicht mehr abgehoben werden kann. Die Imagines waren wegen der Seltenheit der Tiere bis vor fünfzig Jahren unbekannt. Ein Grund hierfür mag auch die ungewöhnliche Tageszeit des Schwarmfluges sein - Prosopistoma fliegt in der Morgendämmerung!

Die bizarren Larven von Dolania americana (Behningiidae) sind in sandigen Flüssen im Südosten der USA zu Hause, Weitere Vertreter dieser Familie sind in Asien und Osteuropa verbreitet. Die Vorderseite des Larvenkopfes und seitliche Auswüchse der Vorderbrust sind mit dicken Haarpolstern besetzt, die dem Tier ein rammbockartiges Aussehen verleihen. Auch die Außenseiten der abgeflachten Beine und der Hinterleib sind über und über mit langen Haaren besetzt. die Kiemen sind auf die Bauchseite verlagert. So ausgestattet, gräbt sich die Larve durch losen Sandboden. Die verlängerten, beinartigen Kiefertaster unterstützen dabei die Grabbewegungen der Beine (Abb. 62). Der Kopf wird zusätzlich als Schaufel eingesetzt, die Hinterbeine schützen die Kiemen vor Sand. Die Larve treibt sich auf diese Weise durch den losen Sand auf der Suche nach Zuckmückenlarven, von denen sie sich fast ausschließlich ernährt.

Die Ameletopsidae kommen mit je einer Gattung ausschließlich in Neuseeland, Südostaustralien und Chile vor. Die Larven der neuseeländischen Art Ameletopsis perscitus (Abb. 63) besitzen zu gewaltigen Zangen umgebaute Kiefer (Abb. 64), mit denen sie auf alles Jagd machen, was sie überwältigen können. Sie packen mit ihren Maxillen die Beute und verschlingen sie in einem Stück. Untersuchungen ihres Mageninhaltes brachten vor allem Reste von Köcherfliegenlarven zu Tage, aber auch die Larven von Steinfliegen und anderen Eintagsfliegen stehen auf ihrem Speiseplan. Wenn die herrlich gelb gefärbte Subimago aus dem letzten Larvenstadium geschlüpft ist, ahnt niemand mehr, was für ein gefräßiger Räuber sich hinter diesem anmutigen Tier verbarg.



Abb. 63. In Neuseeland macht
Ameletopsis perscitus
(Ameletopsidae) als gefräßiger
Räuber die Gewässer unsicher. Foto:
W. CRAWFORD.



Abb. 64. Ameletopsis perscitus packt mit seinen dolchartigen Mundwerkzeugen die Beute und schlingt sie im Ganzen hinunter. Foto: A. STANICZEK.

Der Mundwerkzeuge unserer ven ist schier unerschöpfes nicht, wenn Forscher ch Baumustern der Natur

Abb. 65 – 72. Die Larven der Eintagsfliegen haben schon vor langer Zeit Werzeuge entwickelt, die denen der Menschen auf verblüffende Weise ähneln. Fotos: A. STANICZEK.

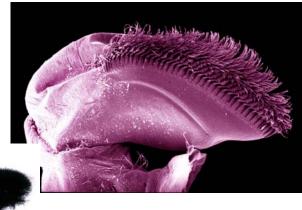
Die Vielfalt der Mundwerkzeuge unserer Eintagsfliegenlarven ist schier unerschöpflich. So wundert es nicht, wenn Forscher auf der Suche nach Baumustern der Natur bei Eintagsfliegen fündig werden und versuchen, deren Konstruktionsprinzipien auf technische Anwendungen zu übertragen. Der relativ junge Forschungszweig, der sich damit beschäftigt, wird – zusammengesetzt aus Biologie und Technik – als Bionik bezeichnet. Vergleicht man die Mundwerkzeuge mancher Larven mit Werkzeugen aus dem eigenen Haushalt, drängen sich oft verblüffende Parallelen auf:

Die Oberkieferspitze dieser Eintagsfliegenlarve könnte die Miniaturausgabe eines Hohlmeißels sein (Abb. 65), bei dem eine lange, gewölbte Klinge aus massivem Metall in einer scharfen Spitze

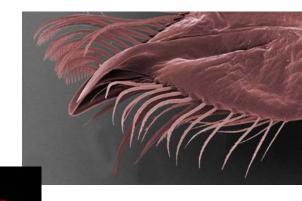
massivem Metall in einer scharfen Spitze

endet (Abb. 66). Beim einen wird Holz oder Linoleum bearbeitet, beim anderen werden Kieselalgen abgeschabt.

Bei diesem Handfeger handelt es sich um den Lippentaster einer Eintagsfliege, die mit diesem Werkzeug den Algenaufwuchs von Steinen abfegt (Abb. 67, 68).



Verschieden geformte Rechen und Kämme am Ende der Maxillen dienen Eintagsfliegen zum Zusammenkratzen von Algen (Abb. 69, 70). Dieses erfolgreiche Konstruktionsprinzip ist nicht nur innerhalb der Eintagsfliegen mehrfach unabhängig voneinander entstanden.



Der bei Eintagsfliegen aufgenommene Detritus muss vor der Passage durch den Darm verdichtet werden. Hierzu werden die Kauflächen der Oberkiefer verwendet, die den losen Detritus zu kompakten Klumpen verarbeiten. Eintagsfliegen stehen hier vor dem gleichen Problem wie Reifenhersteller,



die Reifen entwickeln müssen, die ein Aquaplaning auf regennasser Fahrbahn verhindern sollen. Das Phänomen ist bekannt: Wenn der Kontakt zwischen Reifenfläche und Straßenbelag abreißt, kommt der Wagen durch das Quetschwasser ins Schleudern. Auch Eintagsfliegen müssen das Quetschwasser abführen, welches beim Verdichten des Detritus

entsteht. Hierzu wurden verschiedene Zahnprofile entwickelt, die Ähnlichkeiten mit der Oberfläche von Autoreifen aufweisen (Abb. 71-72). Vielleicht könnte ja die Bodenhaftung mit einem Reifen Marke Eintagsfliege noch weiter verbessert werden?

Fliegenfischen

Das Angeln gehört mit zu den ältesten Jagdtechniken der Menschheit. Wann der Mensch zum ersten Mal versucht hat, mit nachgemachten Beutetieren Fische zu überlisten, liegt im Dunkeln. Doch bereits seit dem Mittelalter liegen schriftliche Nachweise zum Fischen mit künstlichen Fliegen aus verschiedenen Regionen Europas vor.

Das Fliegenfischen hat sich seit dem 19. Jahrhundert mit der Herausgabe des ersten Lehrbuches für Fliegenfischer durch den Engländer Alfred Ronalds im Jahre 1836 zu einer Freizeitbeschäftigung entwickelt, der heute vor allem in den angelsächsischen Länder Millionen von Menschen nachgehen. Auch bei uns ist diese Art des Angelsportes spätestens seit der Hollywood-Verfilmung "Aus der Mitte entspringt ein Fluss" durch Robert Redford einem breiteren Publikum bekannt geworden. Für viele Fliegenfischer ist diese Variante des Angelns nicht nur eine Freizeitbeschäftigung, sondern zu einer Lebenseinstellung geworden, mit der sie zu sich finden und eins mit der Natur werden können.

Fliegenfischen ist die wohl eleganteste und -da generell widerhakenlose Angelhaken verwendet werden - auch die schonendste Art des Fischfangs und hat mit dem herkömmlichen Angeln wenig gemein. Es handelt sich um ein aktives Angeln, bei der die Flugschnur einer speziellen Fliegenrute immer wieder ausgeworfen und eingeholt wird (Abb. 73). An der Spitze der Schnur ist ein Kunstköder befestigt, der einem Insekt, meist einer Eintagsfliege, nachempfunden ist (Abb. 74). Der Fliegenfischer bietet diese Kunstfliege durch zielgenaues Werfen im Wasser stehenden Salmoniden an. Die Fische bekommen so den Eindruck, dass eine Eintagsfliege auf die Wasseroberfläche gefallen ist, und beißen an.

Diese Art des Angelns ist nicht leicht zu

erlernen, und ein beginnender Fliegenfischer kehrt am Anfang oft mit einem leeren Korb nach Hause zurück. Die komplizierte Wurftechnik verlangt eine lange Übungsphase, bevor sich Erfolg einstellt und der Köder genau dort landet, wo eine vorher im Wasser ausgemachte Forelle steht. Vereinfacht gesagt wird die Angelschnur zunächst einige Meter auf dem Wasser ausgerollt. Dann wird die horizontal nach vorne weisende Angel mit einem Rückschwung nach oben beschleunigt, bis sie senkrecht steht. In dieser Stellung wird die Angel abrupt abgestoppt. Dadurch fliegt die Angelschnur nach hinten oben schräg über den Angler hinweg. Wenn die Angelschnur hinter dem Angler gestreckt ist, erfolgt der Vorschwung der biegsamen Kohlenstoffangel, so dass die Angelschnur eine Vorwärtsbeschleunigung erfährt und über den Kopf des Fliegenfischers hinweg nach vorne saust. Ein erneutes abruptes Stoppen der Angelrute veranlasst ein Strecken der Schnur, die im Idealfall dann sanft auf dem Wasser aufsetzt und die künstliche Fliege direkt vor dem Maul des Fisches präsentiert. Während des Wurfes obliegt der zweiten Hand die Aufgabe, zur Wurfverlängerung zum richtigen Zeitpunkt die benötigte Schnurmenge von der Rolle zu ziehen, während der Wurfphase freizugeben, und sie nach dem Wurf wieder einzuholen.

Diese vereinfachte Beschreibung des Normalwurfes läßt erahnen, wie schwierig es für den Anfänger sein muss, diese Schritte zeitlich so zu koordinieren, dass die Angelschnur im Wasser landet, ohne dass sich der Angler oder unbeteiligte Passanten dabei verletzen. Einem Könner, der mit Leichtigkeit auch Roll-, Katapult-, Lücken- und Fallschirmwürfe beherrscht, sieht man nicht an, wieviel Übung und Ausdauer erforderlich waren, um diese Angeltechnik zu erlernen. Doch wenn man

sich diese Art des Angelns zu Eigen gemacht hat, wird man oft mit einem reichen Fang belohnt, auch dann, wenn konventionelle Angler das Nachsehen haben.

Mit entscheidend für den Erfolg ist auch das Anbieten der richtigen Fliege, denn die Fische beißen nur dann an, wenn man den genau passenden Köder zu den zu diesem Zeitpunkt gerade fliegenden Tieren anbietet. Es gibt Hunderte unterschiedlicher Imitate zu kaufen, aber ein passionierter Fliegenfischer wird sich seine Fliegen auf kunstvolle Weise am eigenen Bindetisch selbst anfertigen. Hierbei werden verschiedenste leichte Materialien (meist Vogelfedern) mit einem Bindefaden um einen Angelhaken gewickelt, bis schließlich ein möglichst detailliertes Imitat einer Eintagsfliege oder eines anderen aquatischen Insektes nachgebildet ist (Abb. 74). So genannte Trockenfliegen sind Imitate der Imagines, und als Nassfliegen werden nachgebildete Larven auch unter Wasser angeboten. Jeder Fliegenfischer führt bei seinen Angelausflügen eine ganze Reihe dieser Kunstköder mit solch klangvollen Namen wie Blue Dun, Black Zulu, Olive Dun oder Red Spinner mit sich. Die Namen weisen darauf hin, dass diese Form des Angelns in England entwickelt wurde, und alle Fachbezeichnungen sind dementsprechend dem Englischen entlehnt. Die Larve wird als Nymphe bezeichnet, die Subimago ist ein Dun, die Weibchen werden Spinner und die gestorbenen Tiere Spent genannt. Die verschiedenen Varianten der Köder füllen ganze Bücher, und alljährlich messen die Fliegenfischer ihre Bindekünste in internationalen Weltmeisterschaften. Ein ganzer Handwerkszweig versorgt die Fliegenfischer mit entsprechender Ausrüstung, und in speziellen Kursen kann ein Angler die Kunst des Fliegenfischens erlernen. Petri Heil!



Abb. 73. Geschick, Übung und Konzentration sind die Voraussetzungen, um beim Fliegenfischen den Köder genau vor einem hungrigen Fisch zu platzieren. Foto: P. Maihöfer.

Abb. 74. Mit solch kunstvollen Imitaten von Wasserinsekten werden Forellen beim Fliegenfischen überlistet. Foto: P. МАІНÖFER.



73

Eintagsfliegen (

Gefährdung und Schutz

Eintagsfliegen sind nicht nur natürlichen Feinden ausgesetzt. Ihr Reproduktionsverhalten sorgt dafür, dass Verluste durch Fressfeinde wieder ausgeglichen werden. Den Veränderungen ihres Lebensraumes durch den Menschen sind sie dagegen schutzlos ausgeliefert. Von den derzeit 114 für Deutschland verzeichneten Eintagsfliegenarten sind vier Arten ausgestorben oder verschollen, neun weitere Arten gelten als vom Aussterben bedroht. Vier Arten werden als stark bedroht, acht weitere als bedroht eingestuft. Von elf Arten liegt zu wenig Datenmaterial vor, um konkrete Aussagen über deren Gefährdungsgrad überhaupt treffen zu können. vier Arten kommen nur lokal eng begrenzt in Deutschland vor. So sind von 114 Arten lediglich 74 Arten derzeit nicht als gefährdet anzusehen, mit anderen Worten ist mehr als ein Viertel aller für Deutschland nachgewiesenen Arten in ihrem Bestand bedroht.

Die Gründe für die Bedrohung unserer Eintagsfliegenfauna sind vielfältig: Alle unsere großen Flussläufe sind seit langer Zeit von Menschenhand gestaltet und so verändert, dass die potamalen Eintagsfliegenarten keine geeigneten Lebensräume mehr vorfinden. Die Begradigung unserer Flüsse führte aufgrund der Laufverkürzung direkt zur Vereinheitlichung von Strömung und Substrat. Die Zerstörung der mäandrierenden Flussunterläufe und damit der strukturreichen Habitate ging so mit einem Artenschwund der ursprünglichen Fauna einher. Zur Schiffbarmachung im Rahmen von Gewässerausbau und -unterhaltung werden durch die Entfernung von Hartsubstraten natürliche Sohlenstrukturen vernichtet, was die Auslöschung der darauf angewiesenen Arten zur Folge hat. Diese Auswirkungen

der modernen Nutzung unserer großen Gewässer sind in unserer Industriegesellschaft unumkehrbar, eine Rückkehr potamaler Arten wie der Theißblüte oder dem Schildhaft ist daher leider nicht zu erwarten.

Generell gilt es aber aus Sicht des Naturschutzes, weitere massive Eingriffe in die Morphologie unserer Gewässer zu verhindern, die eine Schiffbarmachung bisher naturnaher Abschnitte zum Ziel haben, denn der zu erwartende Nutzen steht in keinem Verhältnis zum Schaden an den einheimischen Fließwassergemeinschaften.

Ein weiteres Gefährdungspotenzial stellen Querbauwerke wie Stauwerke dar, die in der Regel zu einer Isolation der Populationen fließgewässertypischer Arten führen und dadurch die Gefahr ihrer Auslöschung erhöhen, wenn die Verinselung nicht mehr durch Kompensationsflüge ausgeglichen werden kann. Auch Dämme zum Hochwasserschutz bringen unweigerlich Veränderungen des Fließgewässercharakters mit sich, welche sich direkt negativ auf die Artenzusammensetzung des Gewässers auswirken. In der Vergangenheit wurden leider ohne Rücksicht auf die Notwendigkeit der Erhaltung von natürlichen Versickerungsarealen Flächen verbaut, die nun in periodisch immer kürzeren Abständen von Hochwassern heimgesucht werden. Im Zuge der weltweiten Erwärmung und der damit einhergehenden erhöhten Wahrscheinlichkeit extremer Wetterereignisse wird es immer wichtiger, mit raumordnerischen Maßnahmen potenziell überflutungsgefährdete Gebiete von einer weiteren Bebauung unbedingt freizuhalten.

Eintagsfliegen sind auch durch jeden Eintrag organischer und anorganischer Stoffe aus kommunalen Abwässern oder Ausschwemmungen aus landwirtschaftlichen Nutzflächen potentiell gefährdet, denn dies führt zu einer erhöhten Sauerstoffzehrung im Gewässer und damit zu schädlichen Auswirkungen für die aquatische Lebensgemeinschaft. Generell hat sich seit den letzten dreißig Jahren durch den Ausbau und die Verbesserung der Abwasserklärung die Wasserqualität unserer großen sommerwarmen Flüsse deutlich verbessert. Dies ist an der Rückkehr mancher Eintagsfliegen wie etwa die von Ephoron virao im Rheinsystem direkt abzulesen. Doch im gleichen Zeitraum hat sich der Zustand von Gewässern, die sich im Einzugsbereich intensiv bewirtschafteter Flächen befinden, eher verschlechtert. Dies gilt vor allem für langsam fließende, wasserarme Oberläufe. Durch das Ablassen von Fischteichen, die sich direkt an Gewässern befinden, kann es zur Schlammund Sandüberfrachtung sowie Nährstoffanreicherung und Sauerstoffzehrung kommen. Kraftwerke, die sich ihrer Abwärme durch Einleitung in Gewässer entledigen, führen zu einer unnatürlichen Erwärmung des Gewässers mit allen negativen Folgen für die Eintagsfliegenfauna. Fin weiteres Problem ist die zunehmende Versauerung der Bäche und Flüsse unserer Mittelgebirge. Im Schwarzwald zeichnet sich hierdurch seit längerem ein Rückgang bereits gefährdeter Arten wie Ameletus inopinatus ab, und das Fortschreiten der Übersäuerung wird sich langfristig noch stärker auch über Veränderungen der Vegetation und Bodenstruktur negativ auf die dortigen Biozönosen auswirken.

Die Beseitigung uferbegleitender Gehölze an Gewässern trägt zu deren Erwärmung und damit zu ungünstigen Sauerstoffverhältnissen aufgrund mangelnder Beschattung bei. Der dadurch bedingte fehlende Eintrag von Laub und Totholz, die als Nahrung und besiedelbares Substrat benötigt werden, trägt zu einer weiteren Verarmung der Fauna bei. Schließlich benötigen die flugfähigen Stadien der Eintagsfliegen ufernahe Gehölze auch als Schutzmöglichkeiten vor Fressfeinden sowie als Landmarken für ihren Paarungsflug.

Nicht zu unterschätzen ist auch die Belastung mancher Populationen durch die Lichtverschmutzung, die durch die Urbanisierung der industrialisierten Welt immer größere Ausmaße angenommen hat. Insekten sind generell extrem empfindlich gegenüber Lichteinwirkung, da sie über UV-sensitive Augen verfügen. Auch dämmerungsaktive Eintagsfliegen werden durch das UV-haltige weiße Licht von Straßenbeleuchtungen angezogen und verenden dann massenweise an Straßenlaternen, bevor sie zur Paarung oder Eiablage kommen (Abb. 75). Für Arten mit einem engen Zeitfenster zur Fortpflanzung bedeuten solche Lampen eine akute Gefährdung der gesamten Population. Hier sind vor allem die grellweißen Quecksilberdampf-Hochdrucklampen zu nennen, die einen besonders hohen Anteil an ultraviolettem Licht besitzen. Hochrechnungen am Beispiel der Stadt Kiel (Einwohnerzahl ca. 240000) haben ergeben, dass dort in einem dreimonatigen Zeitraum etwa 270 Millionen Insekten an Straßenlaternen verenden eine Zahl, die sich bereits der Grenze der Vorstellungskraft nähert.

Um die negativen Auswirkungen der Lichtemissionen durch ufernahe Straßenlampen zu minimieren, sollte generell auf Quecksilberdampf-Hochdrucklampen verzichtet werden (Abb. 75). Für Insekten viel weniger attraktiv ist Licht aus gelben Natriumdampf-Hochdrucklampen, die zudem auch noch um 30-70% weniger Strom verbrauchen, langlebiger sind und keine Entsorgungsprobleme für Quecksilber verursachen. Versuche haben gezeigt, dass durchschnittlich 55% weniger Insekten diese umweltfreundlicheren Lampen anfliegen. Dass manche Kommu-





nen heutzutage immer noch Quecksilberdampflampen installieren, da diese in der Anschaffung günstiger als Natriumdampf-Hochdrucklampen sind, ist an ökonomischer und ökologischer Kurzsichtigkeit nicht mehr zu überbieten.

Als geeignete **Schutzmaßnahmen** auf globaler Ebene tragen generell die Verringerung von Schadstoffausstoß, das Vermeiden der Einleitung giftiger Chemikalien und eine verbesserte Sicherung ihres Transportes, die Ökologisierung der Landwirtschaft und der dadurch bedingte Rückgang des Phosphat- und Nitrateinwaschungen in die Gewässer sowie der konsequente Schutz der letzten Flussauen zum Erhalt gefährdeter Eintagsfliegen bei.

Auf lokaler Ebene haben Renaturierungsmaßnahmen verbauter Flussabschnitte unserer Gewässer bereits erstaunliche Erfolge gezeigt. Die naturnahe

Abb. 75. Tausende Weibchen des Uferaas verenden vom Licht angelockt an dieser Lampe, bevor sie ihre Eier im Fluss ablegen konnten. Foto: A. Kureck.

Weiterentwicklung stehender Gewässer, vor allem auch von Sekundärbiotopen wie Kiesgruben, bietet vielfältige Lebensmöglichkeiten für gefährdete Arten wie Ephemera glaucops. Auch durch die Erhaltung und Neuanlage strukturreicher Uferlandschaften wird die Voraussetzung für eine artenreiche Eintagsfliegenfauna geschaffen. Eine verbesserte Abwasserklärung schließlich nützt nicht nur der aquatischen Lebewelt, sondern kommt auch uns als Menschen direkt zu Gute.

Dank

Allen Fotografen, die ihre besten Aufnahmen zu diesem Werk beigesteuert haben, möchte ich meinen herzlichen Dank aussprechen: Dr. W. Arens, Dr. G. Bechly, W. Crawford, Dr. C. Elpers, Dr. A. Kureck, Dr. J. Holstein, Dr. V. Lubini, P. Maihöfer, Prof. Dr. E. Masteller, R. Moenig, D. Nill, S. Scholz und B. Schuster. Frau B. Bechthold danke ich für das Anfertigen der Zeichnung von Siphlonurus.

Die LFU Karlsruhe genehmigte die Verwendung der Gewässergütekarten Baden-Württembergs. Gedankt sei auch dem Kölner Stadt-Anzeiger, der Kölnischen Rundschau und dem Bonner Generalanzeiger für die Erlaubnis zum Abdruck ihrer Artikel über Eintagsfliegen.

V. Bahr, Dr. G. Bechly, Dr. H. Schmalfuss und U. Schmid lasen das Manuskript kritisch durch. Ihnen allen gilt mein bester Dank.

Der Autor

Dr. Arnold Staniczek

Jahrgang 1963. Studium der Biologie an der Eberhard-Karls-Universität Tübingen mit Studienaufenhalten an den Universitäten Helsinki und Oulu, Finnland sowie am Canterbury Museum, Christchurch, Neuseeland. Diplom- und Doktorarbeit in Tübingen mit evolutionsbiologischen Fragestellungen an Eintagsfliegen. 2002- 2003 als wissenschaftlicher Volontär am Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart für die Bearbeitung fossiler Eintagsfliegen zuständig. Seit Oktober 2003 Wissenschaftlicher Mitarbeiter (Konservator) in der dortigen Abteilung für Entomologie. Wissenschaftliches Arbeitsgebiet: Stammesgeschichte und Systematik der Eintagsfliegen, Phylogenie der niederen Insektenordnungen.

Sie wollen die Arbeit des Naturkundemuseums Stuttgart unterstützen?

Dann sind Sie herzlich eingeladen, Mitglied der Gesellschaft zur Förderung des Naturkundemuseums zu werden! Als Mitglied helfen Sie nicht nur einer der bedeutendsten wissenschaftlichen Institutionen unseres Landes; auch Sie gewinnen dadurch, denn Mitglieder erhalten kostenlos:

- ----- das Monatsprogramm mit Einladungen zu Vorträgen
- ----- die Hefte der Serie C der Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
- ----- Eintritt zu den Ausstellungen

Mitgliedsbeiträge und Spenden sind steuerlich absetzbar. Nähere Informationen:

Gesellschaft zur Förderung des Naturkundemuseums in Stuttgart e. V.

Rosenstein 1 D - 70191 Stuttgart Tel. 0711-8936-115 Fax 0711-8936-100

Literatur

Grundlagenwerke, Bestimmungsliteratur und Faunistik

BAUERNFEIND, E. & HUMPESCH, U.H. (2001): Die Eintagsfliegen Zentraleuropas (Insecta: Ephemeroptera): Bestimmung und Ökologie. 239 S.; Wien (Verlag des Naturhistorischen Museums Wien).

Berner, L & Pescador, M. L. (1988): The mayflies of Florida. 416 S.; Tallahassee & Gainesville, Fla. (University Presses of Florida).

EATON, A. E. (1883): A Revisional Monograph of Recent Ephemeridae or Mayflies. Transactions of the Linnean Society of London, Zoology **3 (1-6)**: 352 S.

HAYBACH, A. (1998): Die Eintagsfliegen (Insecta: Ephemeroptera) von Rheinland-Pfalz. 417 S; unveröffentlichte Dissertation der Johannes-Gutenberg-Universität Mainz.

HAYBACH, A. & MALZACHER, P. (2002): Verzeichnis der Eintagsfliegen Deutschlands (Insecta: Ephemeroptera).- Entomologische Zeitschrift **112(2)**: 34-45.

Schwarm- und Massenflug

Brinck, P. (1957): Reproductive system and mating in Ephemeroptera. Opuscula Entomologica 22: 1-37.

FISCHER, C. (1992): Evolution des Schwarmfluges und Flugverhalten der Ephemeropteren. 171 S; unveröffentlichte Dissertation der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg.

Kureck, A. (1996): Eintagsfliegen am Rhein: Zur Biologie von Ephoron virgo (Olivier, 1791). – Decheniana – Beihefte **35**: 17-24.

MASTELLER, E. C. & OBERT, E. C. (2000): Excitement Along the Shores of Lake Erie – *Hexagenia* – Echoes from the Past. – Great Lakes Research Review **5(1)**: 25-36.

Russev, B. K. (1987): Ecology, Life History and Distribution of Palingenia longicauda (Olivier) (Ephemeroptera). - Tijdschrift vor Entomolologie **130**:109-127.

SARTORI, M., LANDOLT, P., LUBINI, V., RUFFIEUX, L. (1995): Biological studies of Palingenia longicauda (Olivier) (Ephemeroptera: Palingeniidae) in one of its last European refuges - Abiotic characteristics and description of the habitat. - In: CORKUM, L. D. & CIBOROWSKI, J. J. H. (Hrsg.): Current directions in research on Ephemeroptera. Proceedings of the seventh International Conference on Ephemeroptera, Orono, Me., 1992. S. 263-272; Toronto (Canadian Scholars' Press).

Stammesgeschichte und Verwandtschaft

Bechly, G. (2001): Ur-Geziefer. Die faszinierende Evolution der Insekten. - Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie C, Nr. 49: 95 S.

CARPENTER, F. M. (1979): Lower Permian Insects from Oklahoma. Part 2. Orders Ephemeroptera and Palaeodictyoptera. - Psyche **86**: 261-290.

Кикаlová-Реск, J. (1985): Ephemeroid wing venation based upon new gigantic Carboniferous mayflies and basic morphology, phylogeny, and metamorphosis of pterygote insects (Insecta, Ephemerida). - Canadian Journal of Zoology **63**: 933-955.

STANICZEK, A. H. (2001): Der Larvenkopf von *Oniscigaster wakefieldi* McLachlan, 1873 (Insecta: Ephemeroptera: Oniscigastridae).

http://w210.ub.uni-tuebingen.de/dbt/volltexte/2001/310/

STANICZEK, A. H. (2003): New Mayflies from Dominican Amber. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, Nr. **341**: 21 S.

78

TILLYARD, R. J. (1932): Kansas Permian Insects. Part 15. The order Plectoptera. -American Journal of Science 23, No.134: 97-134.

WILLMANN, R. (1999): The Upper Carboniferous Lithoneura lameerei (Insecta, Ephemeroptera?). - Paläontologische Zeitschrift 73 (3/4): 289-302.

Ökologie und Gewässergüte

HOFMANN, R., BERG, R., BLANK, S., DEHUS, P., GRIMM, R., RÖSCH, R. (1995): Fische in Baden-Württemberg --Gefährdung und Schutz. Ministerium für Ländlichen Raum, Ernährung, Landwirtschaft und Forsten Bad.-Württ., 92 S., Stuttgart.

MAIER, K.-J. & LINNENBACH, M. (2001): Köcherfliegen – Baukünstler und Bioindikatoren unserer Gewässer. Naturschutz-Praxis, Arbeitsblätter 25, 48 S., Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg (Hrsq.).

Bionik und Ernährungsweise

Arens, W. (1990): Wear and tear of mouthparts: a critical problem in stream animals feeding on epilithic algae. Canadian Journal of Zoology 68: 1896-1914.

ELPERS, C. (1994): Untersuchungen zur Ernährungsökologie verschiedener Larven der Ephemeroptera. 100 S.; Dissertation der Universität Fribourg, Schweiz.

WITT, R. (1993): Der Bergbach als Ideenquelle – wie klein darfs sein? – In: World Wide Fund For Nature (Hrsq.): Bionik: Natur als Vorbild. 224 S.; München (Pro Futura Verlag).

Fliegenfischen

GÖLLNER, A. (1991): Fliegenfischen. 214 S.; Stuttgart (Ulmer).

Reisinger, W., Bauernfeind, E., Loidl, E. (2002): Entomologie für Fliegenfischer. 287 S.; Stuttgart (Ulmer).

Gefährdung und Schutz

EISENBEIS, G. (2001): Künstliches Licht und Lichtverschmutzung – eine Gefahr für Insekten? – Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentages, Löbbecke-Museum Düsseldorf 2000, S. 31-50.

MALZACHER, P., JACOB, U., HAYBACH, A., REUSCH, H. (1998): Rote Liste der Eintagsfliegen (Ephemeroptera). – In: Bundesamt für Naturschutz (Hrsq.): Rote Liste gefährdeter Tiere in Deutschland. - Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz 55: 434 + 16 S.; Bonn - Bad Godesberg.

Eintagsfliegen im Internet

Ephemeroptera Germanica - deutschsprachige Seite mit umfangreicher faunistischer Literatur, Bestimmungsschlüsseln und Roten Listen: http://www.ephemeroptera.de/ Ephemeroptera Galactica – US-amerikanische Seite mit großer Literaturdatenbank: http://www.famu.org/mayfly/

Mayfly Central – US-amerikanische Seite mit faunistischer Datenbank: http://www.entm.purdue.edu/Entomology/research/mayfly/mayfly.html Nikita Kluge – englischsprachige Seite des russischen Forschers:

http://www.bio.pu.ru/win/entomol/kluge-en.htm

Benthos – Verbreitungskarten französischer Eintagsfliegen: http://www.invfmr.org/

Lieferbare Hefte

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde - Serie C

Lieferung	Nr.		
erfolgt gegen	4	3	Ammoniten
Rechnung.	5	3	Pflanzenwelt im Wandel Meteorite und Meteorkrater
recimany.	6	3	Meteorite und Meteorkrater
200/ D-L-++ -L	9	3	Beuteltiere
20% Rabatt ab	10	4	Vogelnester und Gelege Flechten Höhlen
10 Exemplare	12	4	Flechten
einer Nummer.	13	3	Höhlen
			Winterschlaf
	15	3	Der Mensch im Eiszeitalter
	16	4	Staatenbildende Insekten und ihre Bauten
	1/	3	Asseln
	20	4	Staatenbildende Insekten und ihre Bauten Asseln Vulkanismus Das Museum am Löwentor
	22	3	Umwelt in Gefahr
	23	4	Der Weiße Jura der Schwäbischen Alb
	25	4	Das Stuttgarter Quartär
	26	4	Spinnentiere
	27	4	Spinnentiere Führer durch das Museum am Löwentor Das Bernstein-Kabinett
	28	5	Das Bernstein-Kabinett
	29	4	Heilpflanzen Aus der Geschichte des Stgt. Naturkundemus.
	30	4	Aus der Geschichte des Stgt. Naturkundemus.
	31	3	Bilder aus der Gesch. des Stgt. Naturkundemus.
	32	4	Mineralien in der Technik
	33	4	Das Tertiär in Südwestdeutschland
	34	4	Bilder aus der Gesch. des Stgt. Naturkundemus. Mineralien in der Technik Das Tertiär in Südwestdeutschland Schloß und Park Rosenstein Führer durch das Museum Schloß Rosenstein
	35	4	Fuhrer durch das Museum Schloß Rosenstein
	30 27	4	Der Posidonien-Schiefer und seine Fossilien Wirbellose Meeresbewohner
	3 <i>1</i>	6	Dio Pflanzonwolt Australians
	30	4	Miozana Großsäugetiere
Bestellung per	40	5	Die Pflanzenwelt Australiens Miozäne Großsäugetiere Auf gläsernen Schwingen: Schwebfliegen
Fax, Brief oder	41	5	Mythos Schlange
telefonisch an:	42	5	Parasiten – Leben und leben lassen
teteromstir an.	43	6	Das Randecker Maar
0 11 1 6	44	5	Urmenschen
Gesellschaft	45	6	Urmenschen Nusplinger Plattenkalk Tiere im Stadtpark
zur Förderung	46	7	Tiere im Stadtpark
des Staatlichen	47	7	
Museums für	48	7	Regenwald
Naturkunde	49	7	Ur-Geziefer
Stuttgart	50 51	7 7	Indikator Flechte
3	51 52	7	Frösche und Co. Mammut & Höhlenbär
Rosenstein 1	53	7	Eintagsfliegen
70191 Stuttgart		/	zmagainegen
70191 Stuttyall			
Tolofon 0711	Name		
Telefon 0711-			
8936-103	Straße		
Fax 0711-		- — — -	
8936-100	Postloit	tzahl, Ort	
	1 0311811	<u> </u>	

Telefon Fax