

# Zur Kenntnis der Eintagsfliege *Oligoneuria rhenana*

Autor(en): **Steinmann, Paul**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der aargauischen Naturforschenden Gesellschaft**

Band (Jahr): **15 (1919)**

PDF erstellt am: **24.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-171926>

## **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

## **Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

# Zur Kenntnis der Eintagsfliege *Oligoneuria rhenana*.

Von Paul Steinmann, Aarau.

Die Eintagsfliegen (Ephemeroptera oder Agnatha) gehören zu den von der Forschung stets stiefmütterlich behandelten Insekten, die in den großen Insektensammlungen unserer Museen in der Regel nur sehr schlecht oder gar nicht vertreten sind. Grund dieser bedauerlichen Tatsache ist die äußerst zarte Körperbeschaffenheit der Tiere, die eine befriedigende Konservierung verunmöglicht. Leider bringt diese Vernachlässigung einen weitem Nachteil: die außerordentlich interessante Biologie der Tiere ist nur sehr oberflächlich bekannt. In erster Linie ist es die Entwicklung des Tieres, sind es die Lebensgewohnheiten der Larven, die noch recht wenig studiert worden sind, kennt man doch von unsern häufigsten Formen kaum die zugehörige Larve, nicht zu reden von deren Lebensansprüchen und von den Umständen der Verwandlung.

Ich habe Gelegenheit gehabt, während einer Reihe von Jahren Beobachtungen über die Insektenwelt unserer Gewässer anzustellen und habe dabei mein Augenmerk besonders auf die Eintagsfliegen gerichtet. Wenn auch diese Studien noch weit davon entfernt sind, ein abgerundetes Bild von der Biologie der Gruppe zu geben, so sind doch die Feststellungen über eine der häufigsten Arten im Lauf der Jahre so zahlreich geworden, daß es sich verlohnt, sie einmal zusammenzustellen und damit wenigstens eine Biologie einer Einzelform zu bieten, die vielleicht weitere Studien auf diesem interessanten Gebiet anzuregen vermag.

*Oligoneuria rhenana*, die sog. Augstmücke oder Rheinmücke, im Volk auch Eintagsmücke oder Eintägler genannt, tritt bei uns regelmäßig im Monat August in großen Schwärmen auf und kann bisweilen geradezu ein Schneetreiben vortäuschen. Sie ist sozusagen jedem Kinde bekannt. Auch in den Tagesblättern findet man zur Zeit ihres Massenfluges nicht selten Notizen. Für den Fischer ist das Tier eine geschätzte Ködermücke, die alljährlich in großer Zahl auf den Brücken der Aare gefangen wird. Sie wird auch künstlich nachgebildet und beim Sportsangeln mit Vorteil verwendet.

Trotzdem Oligoneuria somit zu den bekanntesten Erscheinungen gehört, ist es auffällig, wie wenig man über ihr Leben und über ihre Herkunft weiß. Da kann man erzählen hören, es handle sich um lebend gewordenes Mehl, um losgelöste Blütenspelzen und dergleichen. Aber auch die Fischer, die sich jedes Jahr mit dem Tier zu befassen haben, wissen meist nur, daß es aus dem Wasser kommt, sind aber nicht imstande über das Aussehen der Larve und über ihre Lebensweise etwas auszusagen.

Meine Beobachtungen betreffen nun in erster Linie die Larve, die unter den Steinen der Flüsse in großer Zahl zu beobachten ist, in zweiter Linie die Erscheinungen der letzten Häutung, des Fluges und der Eiablage. Trotzdem Oligoneuria zu den bestbekanntesten Eintagsfliegen gerechnet wird und trotzdem eine Reihe von wissenschaftlichen Arbeiten sich mit ihr befassen, sind noch manche Punkte unklar und in anderer Beziehung hat sich ergeben, daß manche Angaben früherer Beobachter der Kritik nicht Stand halten. Unter diesen Umständen muß sich die vorliegende Arbeit nicht nur mit den neuen Beobachtungen befassen, sondern auch die bisherigen Literaturangaben einer kritischen Betrachtung unterwerfen.

### **Bisherige Untersuchungen über die Art in der Schweiz.**

Ich stelle zunächst die Hauptdaten aus der Literatur zusammen: Die Gattung Oligoneuria ist erstmals im Jahre 1845 wissenschaftlich beschrieben worden. Der Genfer Entomologe *F. J. Pictet*, der eine ausgezeichnete Monographie über die schweizerischen Netzflügler verfaßt hat, kennzeichnet auffälligerweise die von ihm benannte Gattung nicht nach schweizerischen, sondern nach ausländischen Exemplaren. Er führt das Tier nicht in den Listen der schweizerischen Netzflügler auf. Dies legt die Vermutung nahe, daß die Eintagsfliege zu Pictets Zeiten überhaupt noch nicht in der Schweiz vorkam; denn es ist kaum anzunehmen, daß der sorgfältige und überaus eifrige Entomologe die in Massen auftretende Form übersehen hätte. Als Entdecker der Oligoneuria in der Schweiz hat *J. Imhof* zu gelten, der sie bei Basel beobachtete und der nach jahrelangen Studien in den Verhandlungen der Basler naturforschenden Gesellschaft, Bd. X, 1852, die Ergebnisse seiner Beobachtungen zusammenfaßte. Im Jahre 1874 meldet *Meyer-Dür* das Vorkommen der Rheinmücke bei Burgdorf und berichtet gleich-

zeitig, daß *Boll* sie bei Bremgarten an der Reuß gefunden habe (Bulletin de la Soc. entomologique Suisse IV, 1874). Später ist das Insekt da und dort in der Literatur erwähnt, ohne daß dadurch Neues bekannt wurde. Etwas ausführlicher beschäftigt sich nur *Neeracher* mit *Oligoneuria* (*Neeracher*, F., Die Insektenfauna des Rheins und seiner Zuflüsse bei Basel. In Revue Suisse de zoologie 18. 1910) Er berichtet, daß die Larve Ende Mai erscheint, daß sie anfänglich zu Dutzenden gruppenweise an der Unterseite der Steine sitzt und sehr rasch wächst. Er konnte die Larve in der Stadt Basel am linken Rheinufer sehr häufig finden. Das geflügelte Insekt beobachtete er von Mitte August an etwa vier Wochen lang. Die Häufigkeit ist nicht in allen Jahren gleich groß. Auf einzelne Angaben *Neerachers* werde ich noch zurückkommen.

Meine eigenen Untersuchungen erstrecken sich über einen Zeitraum von etwa 12 Jahren. Ich habe schon 1907 (*Annales de biologie lacustre* II. 7 und später 1911 (*Zschokke F.* und *Steinmann P.* Die Tierwelt der Umgebung von Basel) einzelne Bemerkungen publiziert. Besonders eingehend habe ich mich mit *Oligoneuria* in den Sommermonaten 1915 und 1916 befaßt. Die vorliegende Arbeit stellt die erweiterte Form eines im Winter 1916 in der Schweizerischen zoologischen Gesellschaft gehaltenen Vortrages dar.

## I. Die Larve.

Verschiedenen Autoren verdanken wir eine Reihe von Angaben über das Aussehen der *Oligoneuria*-Larve. Sehr gute Abbildungen enthält eine Arbeit *Vayssières* (*Vayssières*, A. Recherches sur l'organisation des larves des Ephémérines. In: *Annales des sciences naturelles* VI. Sér. Tome XIII. 1882. S. 1—137). Diese Figuren sind teilweise reproduziert in der großen Ephemeridenmonographie *Eatons* (*Eaton*, A. E. A revisional Monograph of recent Ephemeridae or Mayflies. In: *The Transactions of the Linnean Society of London*, second Series. Volume III. Zoology 1888.) Die ausführlichste Beschreibung ist in der letztern Arbeit enthalten. An diesen Schilderungen ist nicht viel nachzutragen oder zu korrigieren. Dagegen ist die den morphologischen Eigentümlichkeiten gegebene *biologische Deutung* mehrfach als unrichtig zu bezeichnen. Überhaupt sind die erwähnten Beschreibungen, wie es scheint, lediglich an konserviertem Spiritusmaterial durchgeführt worden und daher scheint das biologische Verhalten den betreffenden Autoren in

verschiedenen Einzelheiten verborgen geblieben zu sein. Die Larve von *Oligoneuria* ist aber in erster Linie biologisch interessant. Sie erweist sich als eines der schönsten Beispiele *rheophiler Anpassung*. Als „rheophile Anpassungscharaktere“ bezeichne ich diejenigen Eigentümlichkeiten, die dem Tier offensichtlich das Leben im fließenden Wasser erleichtern.

Die Larve findet sich ausschließlich unter den Steinen der größeren Ströme und in erster Linie unter den stark überfluteten Geröllen der Flußsohle, seltener unter den eigentlichen Ufersteinen. Sie hält sich unter den hohl aufliegenden Geschieben oder an deren Rand auf. Zu Beginn der Flugzeit konnte ich nicht selten unter einem einzigen Stein 10—20 Larven finden.

**Anpassungen:** Die Tiere heften sich sehr fest an die Unterlage an, besonders die jüngeren Larven. Dabei kommt ihnen ihre abgeflachte Körpergestalt sehr zu statten. Besonders abgeplattet ist die Bauchseite. Hinterleibssegmente, Beine und Kopf schmiegen sich der Unterlage sehr eng an, sodaß eine Unterspülung durch die Strömung und damit eine Ablösung von dem Stein sehr erschwert ist. Außerordentlich eng wird der Kontakt dank dem Vorhandensein besonderer *Kontaktränder* an den Hinterleibssegmenten und am Kopf. Die schon von Vaysière erwähnte eigenartige Physionomie der Larve (vergl. Abb. 7) beruht auf einem sehr stark entwickelten schirmartigen Kontaktrand, der eine Reihe von feinen Kontaktborsten trägt (Abb. 1). Eben dadurch kommt die *keilförmige Gestalt des Kopfes* zustande, von der Vaysière (l. c.) schreibt: *La partie antérieure de la tête . . est taillée en biseau à sa face dorsale, ce qui permet à la larve de s'engager facilement sous les pierres et de soulever même celles qui ne sont pas trop grosses.*“ Nach meinen Beobachtungen an den lebenden Larven erscheint es mir allerdings sehr zweifelhaft, daß dem keilförmigen Kopf die von Vaysière angenommene Bedeutung wirklich zukommt. Wohl aber ist die Keilform das denkbar günstigste, wenn es gilt, das Tier vor der Wegspülung zu bewahren. Zu erwähnen ist in diesem Zusammenhang auch die *glatte Haut*, die Verbindung der beiden Flügelscheiden am Rücken, wodurch eine Art *Rückenschild* angedeutet ist, eine Anpassung, wie sie z. B. bei der Larve von *Prosopistoma foliaceum* mit ihrem mächtigen Rückenpanzer zu Ende geführt ist. Wir erkennen darin das Bestreben, alle Angriffspunkte für die Strömung zu vermeiden.

Als wichtigste und eigenartigste Anpassung der *Oligoneuria*-larve muß aber der mächtige, *aus der Unterlippe gebildete Saug-*

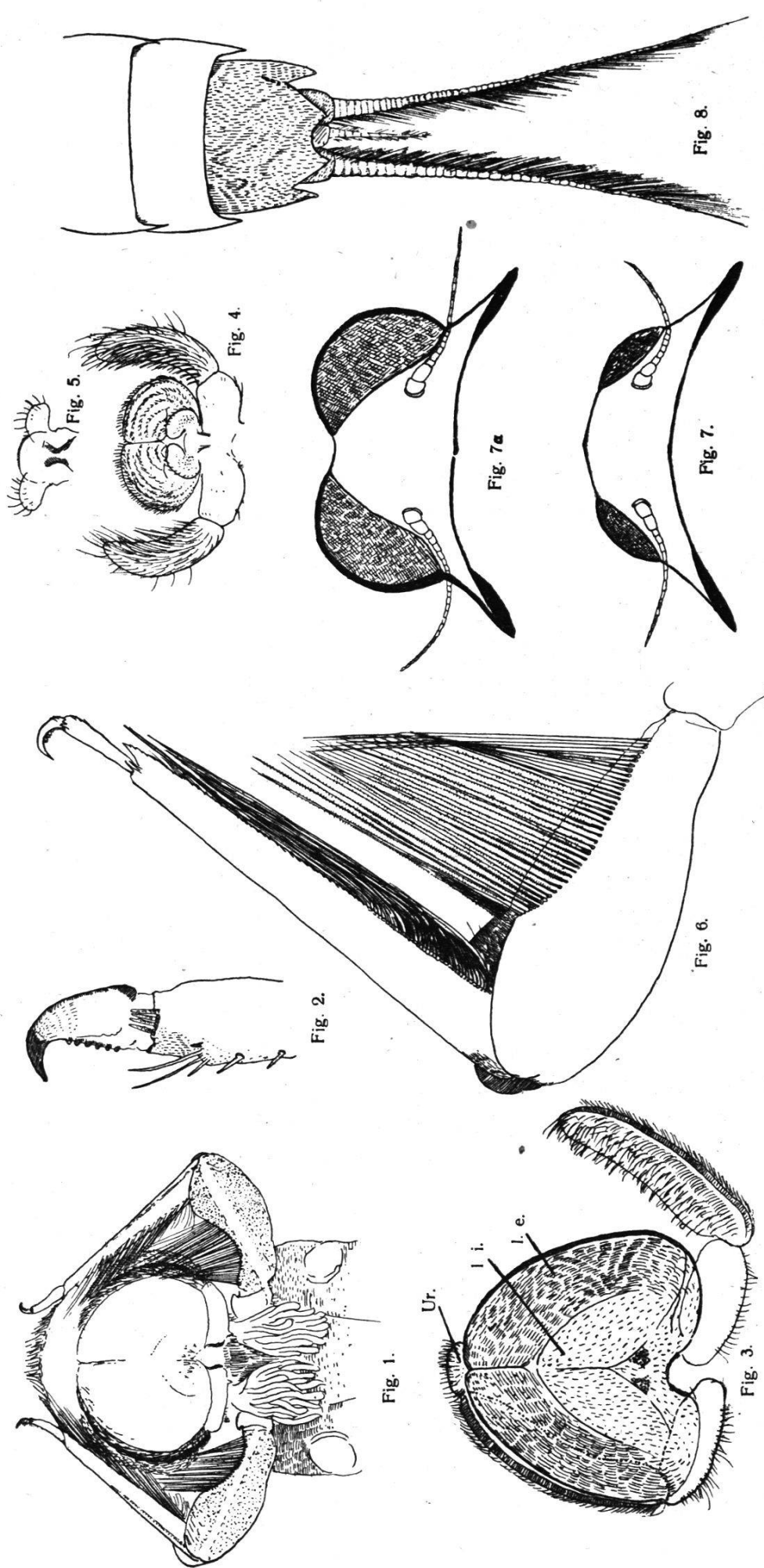


Fig. 1. Kopf der Oligoneurialarve von der Vorderseite, die Vorderbeine mit ihren Kontaktschienen und -borsten in Haftstellung, hinter dem Saugnapf die beiden Tracheenkiemenbüschel. Vergr. ca. 8.  
 Fig. 2. Krallen d. Vorderfüses, stark vergrößert.  
 Fig. 3. Labium einer erwachsenen Larve von der Vorderseite gesehen; der eine Labialtaster nach unten geschlagen (durchschimmernd). l. i. lobus internus, l. e. lobus externus.  
 Fig. 4. Labium einer Larve von ca. 1 mm Länge von der dorsalen Seite gesehen, zeigt die von der ventralen Seite nicht sichtbaren Lobi interni. Vergr. ca. 100.  
 Fig. 5. Hypopharynx einer jungen Larve. Vergr. ca. 100.  
 Fig. 6. Linkes Vorderbein.  
 Fig. 7. Kopf d. Larve von vorn gesehen, 7<sup>a</sup> Männchen, 7 Weibchen.  
 Fig. 8. Hinterleibsende einer Larve von ca. 4 mm Länge.

Fig. 1. Kopf der Oligoneurialarve von der Vorderseite, die Vorderbeine mit ihren Kontaktschienen und -borsten in Haftstellung, hinter dem Saugnapf die beiden Tracheenkiemenbüschel. Vergr. ca. 8.  
 Fig. 2. Krallen d. Vorderfüses, stark vergrößert.  
 Fig. 3. Labium einer erwachsenen Larve von der Vorderseite gesehen; der eine Labialtaster nach unten geschlagen (durchschimmernd). l. i. lobus internus, l. e. lobus externus.

*napf* gelten, mit dem die Larven, besonders die jungen Stadien, sich außerordentlich fest an die Unterlage anheften können. Dieser Saugnapf ist in allen Einzelheiten von *Eaton* abgebildet worden, doch ist auf seine Bedeutung als Saug- einrichtung meines Wissens noch niemals hingewiesen worden. Über seinen Bau konnte ich Aufschluß erhalten, als ich eine ganz junge, schon im April erbeutete Larve von ca. 1,5 mm Länge untersuchen konnte. Ich verweise auf die Figuren 1, 3 und 4. Die Unterlippe ist schon in den jugendlichsten Stadien ganz eigenartig spezialisiert. Die beiden Außenlappen (*lobi externi*) des Labiums sind ganz ungewöhnlich breit und berühren sich in der Mittellinie. Dadurch kommt eine einheitliche zusammenhängende, fast kreisrunde Scheibe zustande, die in der Mitte eine deutliche Naht aufweist. Die Innenlappen sind ebenfalls entwickelt, werden jedoch von den nach hinten gewachsenen *lobi externi* völlig verdeckt und sind nur sichtbar, wenn man die losgelöste Unterlippe von oben (*dorsal*) betrachtet. In diesem Falle erkennt man auch, daß die Außenlappen nur *ventral* völlig verwachsen sind, *dorsal* dagegen sich bloß eine Strecke weit berühren. Die Saugscheibe ist somit eine *ventrale* Duplikatur des *lobus externus*, die bis zum *Mentum* reicht. Dadurch entsteht jene eigenartige Maske, die bei der *Oligoneuria*-Larve so sehr in die Augen fällt. Wichtig ist nun, daß um diesen zentralen Teil des Saugnapfes sich weitere Elemente konzentrisch anschließen. Dies gilt in erster Linie für den *Palpus labialis*, dessen Endglied stark vergrößert ist und eine der zentralen Saugscheibe genau entsprechende Krümmung erhält. Das Gleiche trifft aber auch für den *Palpus maxillaris* zu, der sich als weitere ringförmige Bildung um die innern Elemente herum anschließt. Alle diese Teile der Mundgliedmaßen zeigen sehr dichte, in Reihen geordnete Behaarung. Dadurch, daß diese Haarreihen ineinandergreifen, kann wahrscheinlich der ganze Apparat einheitlich funktionieren. Am ehesten erinnert dieser eigenartige Saugnapf an die Saugscheiben der *Liponeura*-Larve, bei welcher auch drei konzentrisch angeordnete Zonen vorhanden sind (vergl. z. B. Fig. 11 in *Steinmann*, Die Tierwelt der Gebirgsbäche, *Annales de biologie lacustre* T. II, 1907).

Auf einen Irrtum in der Darstellung *Vaysières* muß ich hier noch aufmerksam machen. Wenn dieser Autor schreibt: „A la face ventrale de la tête nous trouvons une grande pièce un peu concave, limitant toute cette face et laissant seulement en son milieu un orifice, qui est l'ouverture buccale . . .“ so ist

dem entgegenzuhalten, daß die Mundöffnung nicht in der Mitte der Saugscheibe liegt, sondern hinter ihr, und daß der Zugang zu ihr am Vorderrand der Saugscheibe zu suchen ist. Gegenüber einer Figur *Eatons* ist einzuwenden, daß vielleicht eine Verwechslung vorliegt. Die Zungenanhänge seiner Fig. 14 auf Taf. 26 sind nach meinen Erfahrungen nicht nach oben, sondern im Gegenteil nach unten gekrümmt (Fig. 5). Endlich muß ich eine Angabe *Tümpels* über die Mundgliedmassen der *Oligoneuria* richtig stellen. Dieser Autor spricht in seinem Werk „Die Geradflügler Mitteleuropas“ auf S. 109 von einem am Grunde des Unterkiefertasters gelegenen „eigentümlichen fransenartigen Anhang, der vielleicht zur Wasseratmung dient.“ Das betreffende Gebilde (s. Fig. 1) ist nun aber ohne Zweifel eine Tracheenkieme, wie ich schon an den jüngsten Larven deutlich nachweisen konnte. Es scheint sogar, daß dieses mächtige Kiemenbüschel an Bedeutung alle andern zusammengenommen übertrifft. An seiner Basis konnte ich den Eintritt zweier ganz außerordentlich großer Tracheen feststellen.

Als eine eigenartige Anpassung muß endlich die Form und Beborstung des ersten Beinpaars bezeichnet werden. Die Zeichnung *Eatons* (Tafel 26, Fig. 15) giebt die Verhältnisse nur sehr unvollkommen wieder. Das Femur des Vorderbeines bildet zusammen mit der Tibia einen Apparat, der entweder als eine weitere Vergrößerung der Saugfläche zu dienen hat, oder die Aufgabe besitzt, den Saugnapf und die Unterlage jeweils vor Gebrauch zu reinigen. Die lebende Larve benützt zum Gehen vorwiegend die beiden hintern Beinpaare. Das vordere hält sie gewöhnlich eingeschlagen. Heftet sie sich irgendwo an, so sieht man, wie die Beine vorerst einige Beugungen machen und sich dann dem Kontaktrand des Kopfes entlang legen. Diese Stellung ist in unserer Abb. 1 wiedergegeben. Höchst eigentümlich ist das Femur gebaut. An der Beugeseite trägt es eine tiefe Rinne, in welche die Tibia etwa so eingeschlagen werden kann, wie ein Messer in sein Heft (s. Abb. 6). Die freien Ränder der Rinne sind mit steifen, eigenartig gefiederten Borsten besetzt. Ähnliche Gebilde trägt auch die Beugeseite der Tibia. Die ganze Borstenreihe kann willkürlich von der Larve bewegt werden, da am Grunde Gelenke vorhanden sind. Am lebenden Tiere ist die gelegentliche Spreizung der Borsten leicht zu beobachten. Ich vermute, daß die Borsten mit ihren rechtwinklig abstehenden Fiedern Schmutzteilchen zu beseitigen vermögen und gleichzeitig als Kontaktborsten zu funktionieren haben.



Als eine weitere rheophile Anpassung ist fernerhin die kräftige Kralle aufzufassen, die in den bisherigen Abbildungen auch nicht richtig zum Ausdruck gebracht worden ist. Sie trägt einen stark gekrümmten, gut chitinierten Endhaken und an der konkaven Seite einige als Widerhaken dienende Höcker (Vergl. Abb. 2).

Im Anschluß an die Ausführungen über die Anpassungen der Oligoneurialarve möchte ich kurz auf die schon ziemlich früh zu Tage tretenden Geschlechtsunterschiede der Larven aufmerksam machen. Die weibliche Larve ist im allgemeinen größer und plumper. Ihr Hinterleib ist deutlich verbreitert und scheint in den letzten Stadien vor der Metamorphose im Vergleich zum männlichen Abdomen ziemlich abgeplattet zu sein. Das sicherste Kennzeichen aber sind die Augen, die schon bei halbwüchsigen Larven in den beiden Geschlechtern auffällige Unterschiede zeigen. Die Augen der männlichen Larve sind viel größer, stärker gewölbt, und stoßen in der Medianlinie des Kopfes beinahe zusammen. Am deutlichsten treten die Unterschiede zutage, wenn man die Larven von vorn betrachtet. (Vergl. Abb. 7a und 7).

Was die Unterschiede zwischen der jungen und erwachsenen Larve betrifft, so ist hervorzuheben, daß der Kopf der jungen Tiere verhältnismäßig sehr groß ist. Die Kontaktränder sind gut ausgeprägt, der Saugnapf dagegen ist noch nicht so vollkommen gebaut wie bei den erwachsenen Tieren (vergl. oben). Ferner sind die Vorderbeine verhältnismäßig groß und das Femur erscheint stark verbreitert. Bei den jüngsten Larven von wenig über 1 mm Länge fehlt der mittlere Schwanzfaden völlig. Bei 4 mm langen Tieren ist er als kleines Stummelgebilde sichtbar. Seine Länge beträgt nur etwa  $\frac{1}{5}$  der Länge der beiden äußern Schwanzfäden, während er bei erwachsenen nicht viel kürzer ist als letztere (vergl. Abb. 8).

Die Larve von *Oligoneuria rhenana* ist im eigentlichen Sinne des Wortes als rheophil aufzufassen. Das fließende Wasser hat ihr seinen Stempel in einer Weise aufgedrückt, daß der Beobachter auf den ersten Blick erkennen muß, es handle sich um eine rheophile Form. Dieser Eindruck wird verstärkt, wenn man das Tier in seinen Bewegungen und in seinem Verhalten im Aquarium beobachtet. Eigentümlicherweise geht eine ins ruhige Wasser gesetzte Larve in kürzester Zeit zu Grunde. Eine ähnliche Empfindlichkeit eines rheophilen Tieres gegen stagnierendes Wasser ist mir nicht bekannt. Am 26. August hatte ich einige

Eintagsfliegenlarven, unter andern Oligoneuria und Heptagenia in einer Weithalsflasche mit wenig Wasser an der Aare geholt und  $1\frac{1}{2}$  Stunden lang in der Tasche transportiert. Das Wasser hatte daher, als ich zu Hause ankam, eine Temperatur von 22 Grad. Trotzdem kamen alle Tiere munter an. Die etwa  $\frac{1}{4}$  Liter enthaltende Flasche wurde dann unter den Wasserhahn gestellt. Alle Larven hielten sich ausgezeichnet. Nach einigen Stunden wurde ein Teller mit frischem Wasser gefüllt und 5 Oligoneurialarven zusammen mit einer Heptagenialarve hineingesetzt. Nach knapp einer Stunde waren die Oligoneurialarven in den letzten Zügen, nach 2 Stunden regte sich keine mehr. Die Heptagenialarve dagegen dauerte in dem Teller mit den in Fäulnis übergehenden Oligoneurien noch 3 Tage aus und wäre noch länger am Leben geblieben, wenn nach dieser Zeit der Versuch nicht unterbrochen worden wäre. Ich vermute, daß die hohe Empfindlichkeit der Oligoneurialarve gegen ruhiges Wasser darauf beruht, daß diese Larven im Gegensatz zu den meisten andern *nicht imstande sind, ihre Tracheenkiemen in Bewegung zu setzen und dadurch einen Atemstrudel zu erzeugen*. Heptagenia, Ecdyurus, Epeorus, Rhithrogena und andere Bewohner des raschfließenden Wassers zeigen, wenn man sie in einen Teller setzt, bald sehr heftige „Atembewegungen“, indem die Kiemenblättchen einen Wasserstrudel zu erzeugen vermögen. Bei Oligoneuria konnte ich nie dergleichen beobachten. Ihr Tod im ruhenden Wasser dürfte somit auf Erstickung zurückzuführen sein. Dies umsomehr, als die wichtigsten größten Tracheenkiemen ventral hinter dem Saugnapf gelegen sind, wo sie infolge ihrer versteckten Lage ihrer Aufgabe nur schwer genügen könnten, wenn nicht im Lebensmedium der Oligoneuria das sauerstoffgesättigte Wasser die Larve von allen Seiten umspülen würde.

## 2. Die zweitletzte Häutung.

Der Übergang vom Larven- zum Subimaginalstadium vollzieht sich am Wasserspiegel des Flusses und ist deshalb nicht leicht zu beobachten, weil diese zweitletzte Häutung sich meist in Uferferne während des raschen Dahintreibens abspielt. Beim Beginn der Flugzeit kann man, am besten beim Baden, Larven des letzten Stadiums im Wasser aufsteigen sehen. Auch wenn man alte Larven von den Steinen abliest, so kann man beobachten, daß sie sich nur noch mit Anstrengung in der Wasser-

tiefe halten können, da sie in diesen vorgeschrittenen Stadien reichliche Mengen von Gas entwickeln und daher spezifisch leichter sind als das Wasser. Ich habe wiederholt versucht, das Gas zu sammeln und zu analysieren. Es ist mir jedoch nicht gelungen, genügende Mengen zu erhalten. Fängt man die emporgetriebenen Larven, so kann man den Häutungsprozeß leicht im Sammelgefäß beobachten. Ich besitze eine Reihe von Präparaten, die den Vorgang in seinen einzelnen Stadien erläutern. Zunächst platzt der Rücken des ersten Thoraxsegmentes. Der Riß setzt sich nach vorn und hinten etwas fort und bald erkennt man, wie der Kopf aus der Larvenhaut herausgezogen wird, und wie in wenigen Sekunden der ganze Vorderkörper sich befreit. Die Flügel sind stark eingefettet und zunächst nicht benetzbar. Sobald sie aus ihren Scheiden herausgezogen sind, breiten sie sich auf der Wasseroberfläche aus, und nun beginnt das Tier von Zeit zu Zeit Zuckungen des ganzen Körpers auszuführen. Dabei streift es die Larvenhaut völlig ab. Sie sinkt sofort zum Grunde. Inzwischen wird der Hinterrand der ausgebreiteten Flügel während der zitternden Bewegungen zeitweise vom Wasserspiegel abgehoben, und dann gelingt es dem Insekt, sich plötzlich in die Luft zu erheben. Sinkt es auch noch einige Male zurück, so werden seine Bewegungen doch immer selbständiger und der Flug beginnt. In vielen Fällen gelingt die Befreiung der Flügel nur sehr schwer oder auch gar nicht. Besonders während der Massenflüge im August kann man häufig verunglückte Oligoneurien auf dem Wasser treiben sehen, die noch mit dem einen oder mit beiden Flügeln in der Larvenhaut stecken. Oft befreien sie dann zunächst den Hinterleib, kommen dann aber umso schwerer aus den Flügelscheiden heraus. Viele Tiere gehen in dieser hilflosen Lage zu Grunde.

### **3. Der Flug der Oligoneuria, ihre letzte Häutung und der Begattungstanz.**

Die sog. Augustmücke macht ihrem Namen insofern Ehre, als sie tatsächlich im Monat August in großen Massenflügen auftritt. Über die Zeit des Eintrittes und über die Dauer der Flugzeit weichen die Angaben in der Literatur ziemlich stark von einander ab. Während z. B. *Tümpel* (Die Geradflügler Mitteleuropas, Eisenach 1903) als Zeit des Auftretens den Anfang des Monats August angibt, erscheint das Tier nach *Neeracher* (Die Insektenfauna des Rheins und seiner Zuflüsse bei Basel.

In: Revue suisse de Zoologie T. 18, 1910) Mitte August und fliegt etwa vier Wochen. Nach meinen eigenen Beobachtungen in Basel und in Aarau *dauert die Flugzeit*, wenn man die Gesamtheit der Flugtage in Rechnung zieht, *sehr viel länger*, beginnt viel früher und endet später. Als frühestes Datum eines Oligoneuriensfluges habe ich bei Basel den 12. Juli (1915), bei Aarau den 20. Juli (1916) vermerkt. Die spätesten Beobachtungen fielen auf den 1. November (1916). Der Höhepunkt trifft nicht in allen Jahren auf die gleiche Zeit. So konnte ich 1916 und 1917 die größten Massenflüge erst in den ersten Septembertagen beobachten, während 1913, 1914 und auch 1918 der Flug Ende August seinen Höhepunkt bereits überschritten hatte. Ohne Zweifel sind hier Witterungseinflüsse verantwortlich zu machen. Allerdings kümmert sich das geflügelte Insekt kaum um das Wetter, sondern vollzieht seine Verwandlung, wenn es die nötige Reife erlangt hat, fliegt also auch bei Regen, ja selbst im Gewittersturm. Dagegen scheint die Dauer der Larvenentwicklung solchen Einflüssen zu unterstehen. Hochwasser sind imstande, die Flugzeit zu unterbrechen.

Eine mit dieser Empfindlichkeit der Larve gegen äußere Bedingungen im Zusammenhang stehende, im einzelnen aber noch recht rätselhafte Erscheinung ist die Abhängigkeit des Flugbeginnes von der Tageszeit. *Neeracher* berichtet, daß in den ersten Tagen der Flugzeit zwischen 6 und 7 Uhr abends die ersten Pärchen erscheinen und daß nach etwa acht Tagen von 5 $\frac{1}{2}$  Uhr bis gegen 7 $\frac{1}{2}$  Uhr ein endloser ununterbrochener Schwarm von Eintagsfliegen über den Strom dahinschwebt. Ich selbst habe beobachtet, daß während der ersten Flugtage im Juli die Eintagsfliegen *verhältnismäßig spät* erscheinen, durchschnittlich gegen 7 Uhr abends. Im August während der großen Massenflüge sieht man die ersten Männchen schon gegen 6 Uhr tanzen. *Später im Jahr verfrüht sich der Eintritt der Flugzeit zusehends*. Die ersten Exemplare des Spätfluges von 1916 beobachtete ich schon kurz nach 4 Uhr. Am 1. November des gleichen Jahres, einem warmen Föhnstag, konnte ich 3 Uhr 45 Minuten eine fliegende Oligoneuria beobachten und späterhin bis 4 Uhr 15 Minuten noch weitere 20 Exemplare. Man geht wohl nicht fehl, wenn man für diese Verschiebung des Eintrittes der täglichen Flüge die fortschreitende Verkürzung der Tage verantwortlich macht. Damit ist aber die uns vorschwebende Frage nach der Empfindlichkeit der am Flußboden lebenden Larve gegenüber den Bedingungen des Luftlebens keineswegs

gelöst. Auf alle Fälle ist es sehr verwunderlich, daß man zu keiner Jahreszeit Oligoneurien während des Tages beobachten kann, daß die Tiere dann aber mit einem Schlage in großen Mengen wie auf eine Verabredung hin, dem Wasser entsteigen, um zwischen 9 und 10 abends tot in den Strom zurückzusinken.

Sind wir auch zur Zeit nicht in der Lage, die letzten Ursachen dieser Erscheinung zu erkennen, so dürfen wir doch wohl eine Lösung des Problems von einem sorgfältigen Studium der Erscheinungen des Oligoneurienfluges erwarten. Ich habe diese Frage während mehreren Jahren verfolgt und bin in der Lage, einige Notizen früherer Beobachter über diesen Gegenstand teils zu ergänzen, teils zu korrigieren:

Über den Flug der *Oligoneuria rhenana* berichtet Eaton im Anschluß an A. Müller und andere folgende Einzelheiten:

„Der gewöhnliche Flug von *Oligoneuria* geschieht rasch, indem die Insekten eilig auf und nieder, flußaufwärts und flußabwärts schweben. Sie machen dabei rasche, unruhige Bewegungen, ähnlich denen der Leptoceriden, die Weibchen meist dicht über der Oberfläche und die Männchen einige Fuß weiter oben. Von Zeit zu Zeit steigt hier und dort ein Weibchen in die Höhe, verfolgt von einem Schwarm sich drängender Verehrer, aus deren Mitte sie sehr bald wieder schwer gegen das Wasser niedersinkt. Gelegentlich immerhin verhalten sich die Insekten auch anders: Während einer oder zweier Nächte im Verlauf jedes Sommers verlassen bei günstiger Witterung nach Sonnenuntergang unzählbare Scharen der Eintagsfliege den Fluß, füllen die Luft wie Schneeflocken eines ungeheuren Schneesturmes bis zu einer beträchtlichen Höhe (Müller hat einige in 500 Fuß Höhe über dem Rhein bei Basel beobachtet) und fliegen stets in derselben Richtung weiter.“

Diese Schilderung enthält einige Mißverständnisse und Unrichtigkeiten. Zunächst ist zu bemerken, daß die dicht über der Wasseroberfläche tanzenden Tiere nicht Weibchen, sondern zur Hauptsache Subimagines sind, die jeden Abend zuerst erscheinen und in verhältnismäßig langsamem Zickzackflug über die Stromoberfläche dahinfliegen, dabei jeweilen etwa 3—5 Meter flußaufwärts und ebensoviel flußabwärts streichen. Sehr charakteristisch ist das plötzlich scharfe Umdrehen. Daß Eaton und seine Gewährsmänner diese Insekten für Weibchen angesehen haben, ist nicht verwunderlich. Die Tiere haben nämlich in diesem Zustande noch die kurzen Schwanzfäden, wie man sie bei den Weibchen dauernd findet. Ich habe solche Tiere wieder-

holt eingefangen und konnte dabei feststellen, daß sie jeweilen nach kurzer Zeit die Subimagohaut abstreifen (über den Flügeln bleibt sie bekanntlich erhalten). Gelingt es, während der ersten Minuten des Fluges ein einzelnes Tier zu beobachten, so wird man bemerken, wie nach kurzer Zeit das Exuvium sich immer mehr vom Hinterleib des Insektes loslöst, wie es dann, während die Schwanzfäden sich strecken, noch eine Zeit lang an diesen haftet, um schließlich ganz abgestreift zu werden. Inzwischen hat das Insekt eine hohe Beweglichkeit erreicht und führt nun seinen stoßweisen Zickzackflug mit zunehmender Geschwindigkeit aus.

Immer größere Scharen von Männchen sieht man nun über dem Strome tanzen. Sie halten sich meist dicht über dem Wasserspiegel und bei etwas stärkerem Luftzug stellen sie sich flatternd gegen den Wind ein, so daß sie nur wenig vom Ort kommen. Bisweilen hat es den Anschein, als ob der ganze Schwarm sich wie mit einem Schlage umdrehe und einige Meter flußabwärts schieße. Dann dreht sich die Gesellschaft wieder und fliegt neuerdings dem Wasserstrom entgegen. Ich möchte diese erste Phase des Fluges als den *Männchenflug* bezeichnen. Sind die Männchen in ausnahmsweise großer Zahl erschienen, so beobachtet man häufig, daß sich die Tiere in Schwärmen jagen. Wiederholt konnte ich auch feststellen, daß an den warmen Sommerabenden Copulationes inter mares stattfinden. Ein aus zwei Männchen bestehendes Kopulationspäarchen konnte ich im August 1916 vom Ufer aus beobachten und schließlich mit dem Netze fangen. Die beiden Tiere hafteten ziemlich fest an einander, doch gelang es mir nicht, ihre Flugstellung einwandfrei festzustellen. Fliegt während der Flugzeit von Oligoneuria noch ein anderes Insekt schwarmweise über dem Fluß, so kann man bisweilen sehen, wie sich die Männchen der Eintagsfliege auf die andern Insekten stürzen. Derartige Beobachtungen konnte ich besonders im August 1918 bei Aarau machen. Die Oligoneurien belästigten damals hauptsächlich einige Trichopteren (Leptoceriden). Nachdem eine Zeit lang nur Männchen ausgeschlüpft sind, erscheinen an der Wasseroberfläche die ersten weiblichen Subimagines. Während sie noch auf dem Wasser treiben und ihre Flügel lüften, stürzen sich bereits die Männchen auf sie. Manchmal gelingt es ihnen noch, sich in die Luft zu erheben. Jedenfalls werden sie sehr rasch von den Männchen erfaßt und in wirbelndem Flug in die Luft emporgetragen. Dort findet die Begattung statt. Die Stellung der Tiere beim Kopulationsakt konnte ich wiederholt mit Hilfe eines Feldstechers

beobachten. Sicher ist, daß das Männchen von hinten an das Weibchen heranfliegt, daß letzteres seinen Hinterleib etwas emporhebt, sodaß sich das Männchen unter den Leib des Weibchen schieben kann. Seine Hinterleibsspitze ragt dabei weit über die des Weibchens hinaus. Nachdem sich die beiden Tiere vereinigt haben, setzen beide ihre energischen Flugbewegungen fort und nach einigen Sekunden hebt sich der Hinterleib des Männchens, biegt sich, wie ich mit aller Deutlichkeit feststellen konnte, oben über, und wenige Augenblicke später trennen sich die beiden Tiere. Die auffliegenden Kopulationspärchen sind an ihrem langsamen Flug von weitem kenntlich. Oft werden sie noch eine Strecke weit von Männchen begleitet, die sich herzu drängen wollen. In keinem einzigen Fall konnte ich die Beobachtung von *Eaton* bestätigen, nach welcher die Weibchen spontan vom Wasserspiegel in die Luft steigen. Immer sind es die Kopulationspärchen, die den Männchenschwarm über der Wasseroberfläche verlassen und emporstreben. Ganz irrtümlich ist auch die Angabe, die Weibchen kehren zur Wasseroberfläche zurück. In Wirklichkeit trennen sich die Pärchen in der Höhe von 5—10 Metern über der Flußoberfläche. Die Weibchen setzen sich dann sofort flußaufwärts oder doch dem Wind entgegen in Bewegung und kehren sich fernerhin nicht mehr um. Der Schwarm dieser begatteten Weibchen bewegt sich fortan in bedeutender Höhe über dem Wasserspiegel und fliegt bei windstillem Wetter ohne Unterlaß flußaufwärts, indem er sich anemotaktisch gegen die über dem Wasser entstehende Luftströmung orientiert. Auf hohen Brücken bekommt man hauptsächlich diesen Teil des Eintagsfliegenschwarmes zu sehen. Ich bezeichne ihn im Gegensatz zu der ersten Phase als *Weibchenflug*. Die Männchen beteiligen sich nur ganz ausnahmsweise am Weibchenflug, in den meisten Fällen senken sie sich sofort nach der Kopulation wieder zum Wasserspiegel nieder und mischen sich den übrigen Männchen bei. Jedenfalls beruht die Angabe *Eatons*, daß die Weibchen nach der Begattung sehr bald wieder schwer gegen das Wasser niedersinken, auf einer Verwechslung der beiden Geschlechter. Während nun die wohl ausnahmslos befruchteten Weibchen des „Weibchenfluges“ anemotaktisch orientiert in den Lüften schweben, löst sich bei ihnen erst die Subimago-Hülle. Wiederholt konnte ich beobachten, daß in der Nähe des Ufers die hoch aus der Luft kommenden weißen Häutchen, feinen Schneeflocken ähnlich, in großer Zahl niederfielen. Einmal im August 1918 konnte

ich ein Kopulationspäarchen erhaschen. Das Weibchen wurde in eine Flasche gebracht und legte dort nach wenigen Sekunden seine Eier ab. Erst dann löste sich seine Subimagohaut. *Damit ist erwiesen, daß mindestens die Befruchtung, vielleicht sogar die Eiablage sich bei Oligoneuria vor der letzten Häutung des Weibchens vollzieht.* In einem andern Fall konnte ich ein noch lebendes Weibchen von der Flußoberfläche abfischen, das seine Flügel benetzt hatte und daher nicht mehr vom Wasser loskommen konnte. Dieses Tier schleppte seine Subimagohaut noch am Hinterleibsende nach. Es hatte seine ganze Tracht Eier in diese Haut hinein abgelegt. Obwohl der Fall nicht als normal angesehen werden darf, scheint mir die Tatsache bemerkenswert zu sein, daß die Eier in die bereits gelockerte Haut hinein abgegeben worden waren. Eiablage und letzte Häutung scheinen hier zeitlich zusammengefallen zu sein. Unter den Weibchen des Weibchenfluges, die man auf den Brücken leicht zu Hunderten fangen kann, findet man immer solche mit und solche ohne Eiklumpen. Da ich an solchen Tieren eine letzte Häutung nie beobachten konnte, scheint das normale Verhalten von Oligoneuria in folgender Reihenfolge gegeben zu sein: Subimaginalhäutung des Männchens — Befruchtung der weiblichen Subimagines — Subimaginalhäutung der Weibchen — Eiablage. Wahrscheinlich kommen aber Abweichungen von dieser Reihenfolge vor.

Über die Art, wie sich die Oligoneurien während des Fluges orientieren, konnte ich einige Feststellungen machen, denen allgemeinere Bedeutung zukommt. Die Stellung der Tiere beim Flug ist normaler Weise *durch die Windrichtung bestimmt.* Die Eintagsfliegen sind, wie übrigens noch manche über dem Wasser schwebende Insekten *negativ anemotaktisch.* Sie stellen sich so, daß ihr Flug dem Wind entgegenstrebt. Oft reicht ihre Kraft gerade aus, um die verwehende Wirkung des Windes aufzuheben. Sie halten sich dann minutenlang nahezu an der gleichen Stelle. Bei heftigem Wind werden die Tiere allen Anstrengungen zum Trotz weggeweht, behalten aber ihre negativ anemotaktische Orientierung bei und kämpfen immer wieder von Neuem gegen den Luftzug an. Bei schwacher Luftbewegung endlich überwinden die Tiere den Widerstand und fliegen dem Luftzug entgegen.

Interessant ist das Verhalten des Oligoneurienschwarmes, wenn die Windrichtung schief oder rechtwinklig zur Stromrichtung verläuft. Die Tiere halten sich dann trotz der Orien-



tierung durch den Wind ausschließlich im Luftraum über dem Flusse auf. Nur zufällig wird etwa bei einem besonders heftigen Windstoß ein einzelnes Exemplar gegen das Ufer hin verweht. Es sucht dann aber sofort wieder den Fluß zu gewinnen.

Es fragt sich nun, ob die Tiere durch die vom Fluß reflektierten Lichtstrahlen oder vielleicht durch die feuchte Luft orientiert werden. Ich halte das erstere für wahrscheinlicher und zwar aus folgenden Gründen: Im August 1918 konnte ich einmal abends in der „Telli“ bei Aarau auf einer staubigen Straße ein Oligoneuriamännchen beobachten, das während einiger Minuten über der Straße den Zickzackflug ausführte, den man sonst über dem Fluß zu sehen gewohnt ist. Es flog die Straße entlang aufwärts, kehrte dann scharf um und flog etwa die gleiche Strecke weit abwärts. Ich kann mir die Erscheinung nicht anders erklären als durch die Annahme, das Insekt hätte die Straße mit einem Fluß verwechselt. Daß tatsächlich in vielen Fällen optische Orientierung angenommen werden muß, lehrt die Beobachtung, daß die Oligoneurien in den spätesten Abendstunden, wenn völlige Dunkelheit herrscht, die bekannten Kreisflüge um die Laternen ausführen und auch wohl in offene Lichter hineinfliegen. Ein von mir beobachteter Fall mag in diesem Zusammenhang ebenfalls noch Erwähnung finden. Auf ein etwa 200 Meter von der Aare entfernt ausgebreitetes, von einer elektrischen Lampe beleuchtetes Stück weißen Papiere flog eine Oligoneuria, ein entwickeltes Männchen. Es kehrte hierbei *den Rücken nach unten* gegen das Papier und konnte nicht davon abgebracht werden, sich immer und immer wieder in dieser Stellung zu nähern und in Kreisen auf dem Papier herum zu fliegen. Ohne Zweifel handelte es sich hier um die Folge einer optischen Reizung, die sich stärker zu äußern vermochte als der Gleichgewichtssinn des Insektes.

Wann die Eintagsfliegen sterben, ist nicht leicht zu sagen. Die Mehrzahl sinkt wahrscheinlich in den ersten Stunden der Nacht in den Strom zurück. Schon beim Eindunkeln kann man zahlreiche sterbende Tiere auf dem Wasser treiben sehen. Von etwa 20 Exemplaren, die ich gegen 7 Uhr fing und die ich hierauf in einem Teller mit etwas Wasser aufbewahrte, waren gegen 9 Uhr nur noch 3 am Leben und um 10 Uhr waren alle regungslos ausgestreckt. Die Angabe Neerachers und anderer, daß Oligoneuria etwa 4 Stunden lebe, ist also wohl zutreffend.

#### 4. Die Eiablage.

Über den Zeitpunkt der Eiablage habe ich mich schon im vorigen Abschnitt ausgesprochen. Die Eier treten wenige Sekunden, vielleicht auch in normalen Fällen einige Minuten nach der Begattung aus den beiden Geschlechtsöffnungen aus und haften als Klumpen am Grunde der Schwanzfäden. Sie sind leuchtend gelbrot gefärbt. Wahrscheinlich fallen dann die Klumpen direkt aus der Luft ins Wasser hinunter oder die ermatteten Tiere sinken mit ihren Eiern in den Strom zurück. Irgendwelche Tanzbewegungen zur Ablage der Eier konnte ich nie beobachten. Die Weibchen des Weibchenfluges, die man mit Leichtigkeit zu Hunderten auf den Brücken des Aareunterlaufes mit Netzchen fangen kann, tragen in der Regel die Eiklumpen noch bei sich. Ganz vereinzelt konnte ich Weibchen fangen, die ihre Eier schon abgelegt hatten. Gewöhnlich findet die Eiablage in der Gefangenschaft sofort statt, nachdem die hilflosen Tiere sich in den Netzen gefangen haben. Subimagines, die ich in einem Teller mit Wasser aufbewahrte, legten dort nach einiger Zeit ihre Eier ab. Ob sie befruchtet waren, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen; doch sprechen andere Beobachtungen dafür, daß die Weibchen im Subimaginalstadium zur Befruchtung kommen. Im Jahre 1916 versuchte ich, einige erwachsene Larven in einem Teller Wasser zu halten. Sie waren aber am folgenden Tage tot. Hierbei konnte ich die Beobachtung machen, *daß solche flugreife Larven bereits imstande sind, Eier abzulegen*. Ich fand in dem Versuchsgefäß einige hundert Eier, die nur von den betreffenden Larven herrühren konnten. Diese Beobachtung legt die Vermutung nahe, daß in Notfällen Oligoneuria sich *pädogenetisch fortpflanzen* könne. Ich war leider nicht in der Lage, die Eier weiterhin zu verfolgen. Als ich nach einigen Tagen nachsah, waren sie abgestorben. Das Ei besitzt eine ziemlich dicke Schale, die mit warzigen Erhebungen besetzt ist. Es ist außerordentlich klebrig, wohl dank den erwähnten Warzen. Sobald ein frischer Eiklumpen ins Wasser gelangt, lösen sich die Eier von einander. Erst dann scheint sich, wohl infolge von Quellungsvorgängen, der Klebstoff zu entwickeln. Einige Minuten später haben sich die Eier so fest an die Unterlage angeheftet, daß ein starker Wasserstrahl nicht imstande ist, sie loszulösen. In dieser Eigentümlichkeit haben wir wohl eine Anpassung an das Leben im Strom zu sehen. Die Eier, die spezifisch ziemlich schwer sind, sinken im

Flußwasser sofort zum Grund und heften sich dort an die Steine an. Über die Dauer der Entwicklung kann ich mich nicht mit Bestimmtheit äußern. Unrichtig ist ohne Zweifel die Angabe *Bernhards* (Über die vivipare Ephemeride *Cloëon dipterum*, in *Biolog. Zentralblatt* 27 1907 S. 467—479), der die *Oligoneuria* zu den lebendgebärenden Eintagsfliegen rechnen will. Es geht eben nicht an, aus einer Übereinstimmung des Ovarienbaues auf gleichartige Funktion zu schließen. Die Eier, die ich zu züchten versuchte, gingen alle nach und nach ein. Wahrscheinlich sagten ihnen die Versuchsbedingungen nicht zu. Immerhin darf angenommen werden, daß die Eientwicklung ziemlich lange dauert. Trotzdem ich häufig zur Winterszeit Steine der Flußsohle gründlich absuchte, traf ich nie lebende *Oligoneurien*larven. Die ersten Larven fand ich am 22. April 1916 bei Aarau. Sie saßen in großer Zahl unter einem einzigen Stein. Die Größe betrug nicht viel mehr als 1 mm. Im Juni trifft man dann durchwegs halbwüchsige Larven, und zwar scheinen alle Tiere ungefähr auf dem gleichen Entwicklungsstadium zu sein. Demnach dauert die Eientwicklung etwa vom August bis zum Mai. Auch Neeracher konnte in Basel niemals vor dem Mai *Oligoneurien*larven nachweisen. Das Wachstum der Larve geht dann erstaunlich schnell vor sich.

---