Zeitschrift: Insecta Helvetica. Fauna
Herausgeber: Schweizerische Entomologische Gesellschaft
Band: 9 (1992)

Artikel: Ephemeroptera (deutsche Ausgabe)
Autor: Studemann, Denise / Landolt, Peter / Sartori, Michel
Kapitel: III.: Biologie
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-1006760

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 16.09.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

III. BIOLOGIE

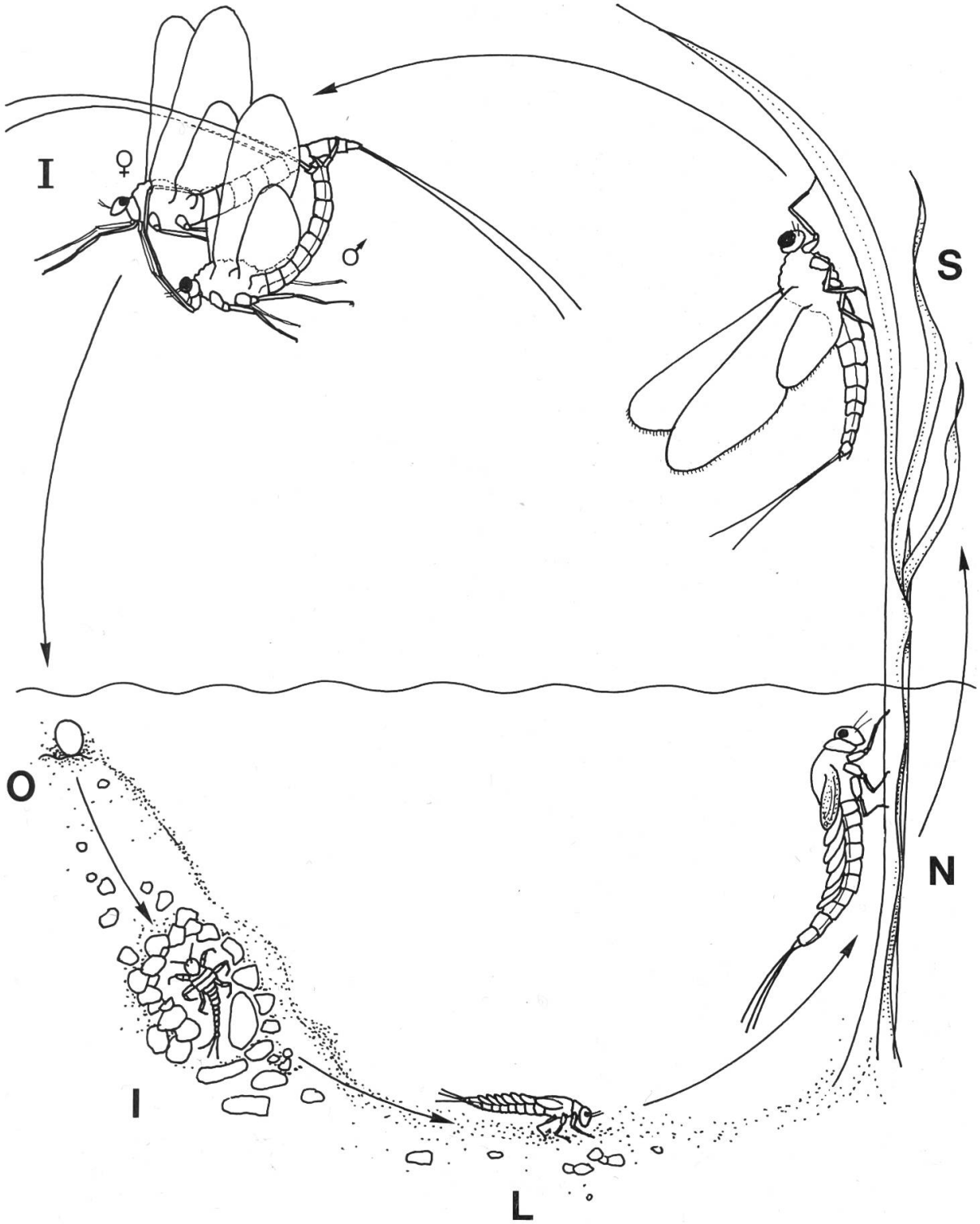
1. Entwicklung

Die Eintagsfliegen gehören den hemimetabolen Insekten an, das heisst, dass die Morphologie der Larve sich während des Wachstums allmählich derjenigen der Imago angleicht und sich so der Übergang zum Imaginalstadium ohne vollständige Metamorphose vollzieht. Dem Imaginalstadium geht jedoch, einmalig in der Klasse der Insekten, ein geflügeltes Stadium voran, das Subimaginalstadium. Dieser Entwicklungstyp wird als Prometabolie bezeichnet (WEBER & WEIDNER, 1974).

Die **Embryonalentwicklung** läuft im Ei ab (Fig. 15: O = Ovum, Ei) und dauert im Mittel 10 bis 20 Tage, abhängig vor allem von der Wassertemperatur (ELLIOTT & HUMPESCH, 1983). Einige Eintagsfliegenarten, wie *Baetis vernus* oder *Ephemerella ignita*, legen eine Diapause im Eistadium ein (BOHLE, 1969; 1972). Die Eier der Eintagsfliegen sind meist oval und mikroskopisch klein (200µm × 100µm) und können mit einer Substanzschicht versehen sein, die bei Wasserberührung aufquillt. Die Eier sinken nach ihrer Ablage mehr oder weniger schnell auf den Grund und werden dabei durch die Wasserströmung verfrachtet. Durch Haftstrukturen oder eine klebrige Aussenschicht werden die Eier am Substrat verankert.

Die postembryonale **Larvalentwicklung** beginnt nach dem Schlüpfen der Junglarven aus der Eischale (Fig. 15: l = Junglarve). Für gewisse Arten (z.B. *Rhithrogena loyolaea*) konnte eine Beziehung zwischen der Schlüpfrate einer Population und der Wassertemperatur nachgewiesen werden (HUMPESCH, 1980a). Der Schlüpferfolg variiert je nach Art, erreicht bei *Baetis rhodani* 90%, bei gewissen Arten der Heptageniidae weniger als 50% (HUMPESCH, 1980b). Die frisch geschlüpften Tiere sind kleiner als ein Millimeter und besitzen keine sichtbaren Kiemen. Während der ersten Larvalstadien halten sich die Larven in einer Tiefe bis zu einem Meter im Substrat auf. Die sich entwickelnden Larven (Fig. 15: L = Larven) wachsen, was ein periodisches Ersetzen des Exoskelettes bedingt. Möglicherweise dienen die häufigen Häutungen nicht nur dem Wachstum, sondern auch der Erneuerung der verletzten oder durch Parasiten besetzten Aussenhaut. Nach der Häutung bleibt die alte Larvenhaut, die Exuvie, zurück. Während des larvalen Lebens sind in der Regel 15 bis 25 Häutungen zu beobachten (FINK, 1980). Die Larvalentwicklung beinhaltet eine progressive morphologische und physiologische Annäherung an adulte Kennzeichen (Flügel, Genitalien).

Fig. 15.
Entwicklungszyklen.
O = Ei; l = Junglarve; L = Larve; N = Nymphe; S = Subimago; I = Imago.


I
♀
♂
S
O
N
I
L

Wenn die Larve das letzte Stadium (Fig. 15: N=Nymphe) erreicht hat, ist sie oft dunkler gefärbt, besonders im Thoraxbereich, und die gefalteten Flügel schimmern dunkel durch die Flügelscheiden. Die dunklere Pigmentierung begünstigt eine Erhöhung der Körpertemperatur durch eine erhöhte Lichtabsorption und kann so zur Aktivierung der Entwicklung beitragen. Kurz vor der Häutung zur Subimago nimmt die Nymphe keine Nahrung mehr zu sich. Schliesslich wandelt sie sich in ein geflügeltes Stadium, das **Subimaginalstadium**, um (Fig. 15: S=Subimago). Dieser Schlüpfvorgang wird Emergenz genannt. Das Stadium der Subimago dauert je nach Art einige Minuten (bei *Oligoneuriella rhenana, Ephoron virgo, Caenis* spp.) bis einige Tage (z.B. bei den Heptageniidae und Siphlonuridae). Die Umgebungstemperatur beeinflusst die Dauer des Subimaginalstadiums, das im Augenblick der Imaginalhäutung endet. Ein geflügeltes Adultstadium, das sich nochmals häutet, ist einmalig in der Insektenwelt. Mögliche Erklärungsversuche zu diesem Phänomen werden diskutiert. So könnte das Subimaginalstadium ein primitives Merkmal in der Entwicklungsgeschichte der Eintagsfliegen darstellen, das sich ohne selektiven Druck wegen der Kürze des Stadiums halten konnte (SCHAEFFER, 1975). Eine andere Erklärung gründet auf der Morphologie: die langen Caudalfilamente und die langen Vorderbeine der Männchen könnten unmöglich direkt in einem Schlüpfvorgang aus dem Larvenstadium ausgebildet werden (MAIORANA, 1979). Ausserdem bilden die behaarten Flügel der Subimagines eine wasserabstossende Grenzschicht, so dass die Flügel auch nach einem Wasserkontakt der Subimago funktionell bleiben. Die Flugleistung der Subimago ist durch die Behaarung der Flügel allerdings vermindert (EDMUNDS & MCCAFFERTY, 1988).

Das Schlüpfen zur Imago (Photos V-VIII) vollzieht sich innerhalb von Minuten meist an einer geschützten Stelle in der Vegetation. Das **Imaginalstadium** (Fig. 15: I=Imago) dient ausschliesslich der Fortpflanzung. Männchen begatten Weibchen meist in einem charakteristischen Hochzeitsflug. Weder Subimago noch Imago nehmen Nahrung zu sich, denn die Mundwerkzeuge und der Verdauungstrakt sind atrophiert. Der Verdauungstrakt, oft mit Luft gefüllt, spielt bei den Imagines nur noch eine areostatische Rolle. Die erwähnten Rückbildungen und der hohe Energieverbrauch (Lipid- bzw. Glykogenreserven) für den Hochzeitsflug erklären die relativ kurze Lebensdauer der Imagines. In der Natur beträgt sie im Mittel um die 30 Stunden.

Die Fortpflanzung ist meist bisexuell, jedoch kommt bei einigen Ephemeropterenarten ebenfalls Parthenogenese vor. Bei diesen Arten sind sehr selten Männchen zu finden (z.B. bei *Ephemerella notata*). Wie aus Zuchtversuchen bekannt ist (DEGRANGE, 1960), können bei parthenogenetischer Fortpflanzung beide Geschlechter entstehen (z.B. bei *Centroptilum luteolum*), oder es werden nur Weibchen gebildet (z.B. bei *Cloeon simile*). In unseren Breiten lebt eine ovovivipare Art, *Cloeon dipterum*. Die Embryogenese läuft im Geschlechtsapparat des Weibchens ab. Nach ungefähr zwei Wochen legt es Eier mit schlüpfreifen Junglarven auf die Wasseroberfläche ab.

2. Ethologie

Während seiner Entwicklung nimmt der Embryo in der Eischale eine charakteristische Stellung ein: der Körper ist gebogen, und die Beine sind S-förmig gefaltet. Vor dem Schlüpfen nimmt der Embryo Amnionflüssigkeit und einströmendes Wasser auf. Der **Schlüpfvorgang** beginnt mit dem Aufreissen der Eischale längs einer vorgegebenen Risslinie mit Hilfe des Eizahns («ruptor ovi») über den mittleren Ozellen der Larve, begleitet vom Abstossen der Larvenkutikula. Durch Muskelbewegungen der Larve werden zuerst Kopf und Thorax aus der Eischale gestreckt, der Rest des Körpers wird anschliessend mit den aussen verankerten Beinen herausgezogen. Das Körpervolumen der Junglarve erhöht sich durch die laufende Wasseraufnahme beträchtlich. Der von DEGRANGE (1956, 1961) beschriebene Schlüpfvorgang dauert ungefähr 5 Minuten.

Während der ersten Stadien halten sich die Junglarven im Interstitial des Substrates auf. Später differenziert sich die Aktivität der Larven, insbesondere in Hinsicht auf ihre Ernährungsweise. Junge Larvenstadien finden sich eher in der Strömung, Nymphen halten sich in geschützter Ufernähe zum Schlüpfen bereit, so z.B. *Ecdyonurus venosus* (IMHOF *et al.*, 1988). Die meisten Larven sind eher nachtaktiv. Durch die Wasserströmung werden Larven vom Substrat losgerissen oder direkt mit dem Substrat verfrachtet, was als Drift bezeichnet wird. Nach WATERS (1972) und ALLAN (1978) soll die Drift der Larven während der Nachtzeit erhöht sein. Dieses Phänomen wird allerdings von WILZBACH (1990) in Frage gestellt. Die Drift der Larven stellt den Hauptmechanismus der Verbreitung einer Population flussabwärts dar und wird teilweise durch eine aktive Migration flussaufwärts kompensiert.

Die **Emergenz** stellt eine gefährliche Zeit im Eintagsfliegenleben dar, denn es kann weder eine Flucht vor den Prädatoren im Wasser (Fische, Trichopteren-, Plecopteren-, Odonaten- und Käferlarven etc.), noch eine vor jenen auf dem Land oder in der Luft (Spinnen, Libellen, Vögel etc.) erfolgen. Für das Schlüpfen der Subimago aus der Nymphe entwickelten sich verschiedene Strategien. Die Subimagines der *Electrogena* spp. schlüpfen unter Wasser, Nymphen anderer Arten (Ephemerellidae, *Rhithrogena* spp., *Baetis* spp.) lassen sich an die Wasseroberfläche treiben und häuten sich dort innerhalb ungefähr 20 Sekunden. Die Larven der Ephemeridae schwimmen an die Wasseroberfläche und häuten sich dort innerhalb einer Sekunde. Eine vierte Strategie besteht darin, dass die Larven aus dem Wasser an Steinen oder Pflanzenteilen hochsteigen und sich dort zur Subimago häuten, so z.B. die Siphlonuridae, verschiedene *Habroleptoides* und *Paraleptophlebia.*

Bei gewissen Arten ist das Schlüpfen synchronisiert, so dass eine hohe Anzahl von Individuen während einiger Tage schlüpfen (*Oligoneuriella rhenana, Ephoron virgo*) und grosse Schwärme bilden. Die Faktoren Licht, Temperatur und Sauerstoffsättigung des Wassers (SAVOLAINEN, 1978) können als Synchronisationsfaktoren wirken. Durch das massenhafte Auftreten finden sich Tiere beider Geschlechter leichter zur Begattung, zusätzlich werden möglicherweise die Prädatoren gesättigt und so das Überleben der Population

gesichert (SWEENEY & VANOTE, 1982). Bei einigen Arten, wie *Cloeon dipterum*, kann sich das Schlüpfen über eine längere Zeitspanne bis zu einigen Wochen hinziehen. Dabei transformieren sich Individuen einzeln zu Subimagines. Verbleibende Individuen im Wasser ermöglichen einer Population, ungünstige Umweltbedingungen zu überdauern, verlängerte Flug- oder Schlüpfperioden verteilen klimatische Gefahren auf eine längere Zeitspanne. Die sich nicht sofort transformierenden Subimagines begeben sich in die ufernahe Vegetation, wo sie sich einige Tage aufhalten können.

Nach der Imaginalhäutung unternehmen die Männchen den **Hochzeitsflug**, wobei sie auf die Weibchen warten. Zahlreiche Faktoren lösen den Hochzeitsflug aus, wobei die wichtigsten die Lichtintensität, Lufttemperatur, Luftfeuchtigkeit und der Wind darstellen (SAVOLAINEN, 1978). In unseren Breitengraden fliegen die meisten Arten während der Nachmittagsstunden bis zum Abend nach Sonnenuntergang. Einige Arten sind allerdings ausschliesslich bei Sonnenaufgang aktiv, so *Caenis macrura* (MALZACHER, 1986). Zusätzlich zu den obengenannten Faktoren kann eine Verschiebung der Flugperioden nach der Höhenlage beobachtet werden. Eine montane Population fliegt tageszeitlich früher als eine in tieferen Lagen (SAVOLAINEN, 1987).

Der Tanz der Männchen ist im allgemeinen durch eine vertikale Flugrichtung gekennzeichnet. Der aktive Aufwärtsflug wird vom passiven Fall gefolgt; die Amplitude des Fluges variiert je nach Art bis zu einigen Metern. Selten wird der Flug horizontal ausgeführt, wie z.B. von *Caenis pusilla* oder *Oligoneuriella rhenana.*

Der Hochzeitsflug von *Oligoneuriella rhenana, Centroptilum luteolum* sowie einigen *Baetis*- und *Epeorus*-Arten findet über dem Gewässer oder in Wassernähe statt. Schwärme von *Ephemerella ignita, Rhithrogena semicolorata, Ecdyonurus venosus* und *Ephemera danica* können z.T. kilometerweit vom Wasser entfernt beobachtet werden. Es gibt keine genauen Regeln für den Flugort, er ist vor allem von einer günstigen Umgebung (Waldlichtung, Waldweg, Gebüsch etc.) abhängig. Die Flughöhe ist unterschiedlich, abhängig von äusseren Bedingungen wie der Windstärke oder dem Atmosphärendruck. Die Tiere fliegen in variablen Höhen, von einigen zehn Metern über Grund bis nur einigen Zentimetern über der Wasseroberfläche wie bei *Oligoneuriella rhenana.*

Anzahl und Flugverhalten der beteiligten Männchen während des Wartens auf die Weibchen ist von einer Gruppe zur andern unterschiedlich. Einige Dutzend Männchen von *Caenis luctuosa, Habroleptoides* spp., *Baetis* spp. bilden kompakte Schwärme. Bei andern Arten (wie *Epeorus* spp., *Ecdyonurus* spp., *Siphlonurus* spp., *Ephemera* spp.) sind die Schwärme aufgelockert und umfassen mehrere hundert bis zu mehreren tausend Individuen. Bei gewissen Arten, wie z.B. denen der Gattung *Electrogena*, sind die Männchen Individualisten und fliegen vereinzelt.

Nachdem die Weibchen den Imaginalhäutungsort in der Vegetation verlassen haben, fliegen sie in den Männchenschwarm und werden dort von den

Männchen gepackt. Die nur einige Sekunden dauernde **Begattung** erfolgt im Flug (Fig. 15). Das Männchen begibt sich unter das Weibchen, biegt seine Vorderbeine über die Sklerite des weiblichen Vorderflügels und hält das Abdomen des Weibchens mit seinen Gonopoden in einer günstigen Position fest (BRINCK, 1957). Nach der Begattung beginnen die Weibchen mit der Eiablage. Weibchen einiger Arten unternehmen davor den sogenannten Kompensationsflug. Dabei fliegen die begatteten Weibchen flussaufwärts und legen die Eier mehrere hundert Meter bis mehrere Kilometer vom Begattungsort ab. Damit soll die Drift der Eier und Larven kompensiert werden, die über eine längere Zeitdauer eine Entvölkerung der Oberläufe der Flüsse zur Folge hätte. Allerdings erlaubt die Drift einer Art, neue Biotope zu kolonisieren (MÜLLER, 1954; THOMAS, 1978).

Nach der Wahl eines günstigen Legeortes beginnt die **Eiablage**. Bei den Gattungen *Rhithrogena, Heptagenia, Ephemerella* und *Ephemera* (Photo XXVIII) fliegen die Weibchen nahe an die Wasseroberfläche und geben die Eier während des Antippens der Oberfläche des Wassers mit dem Abdomen ab. Die Weibchen von *Oligoneuriella* und *Siphlonurus* werfen die Eier über der Wasseroberfläche ab, diejenigen von *Epeorus, Habroleptoides* und einiger *Ecdyonurus* spp. setzen sich auf Steine, tauchen das Abdomen ins Wasser und legen dann die Eier. Die meisten *Baetis*-Weibchen tauchen vollständig ins Wasser ein und kleben die Eier an einem geeigneten Substrat fest, häufig unter einem Stein. Die ovoviviparen Weibchen der Art *Cloeon dipterum* setzten die Eier mit den schlüpfreifen Larven auf der Wasseroberfläche ab (DEGRANGE, 1961).

Die Anzahl der Eier pro Gelege ist in gewissen Grenzen artspezifisch und von der Grösse des Tieres abhängig (HUMPESCH, 1984; SARTORI & SARTORI-FAUSEL, 1991), ebenso wie von der Generation bei multivoltinen Arten (HUMPESCH & ELLIOTT, 1984). Die eierreichsten Arten unserer Regionen legen mehr als 7000 Eier (z.B. *Epeorus* und *Ephemera*), die eierärmsten Arten, wie jene der Gattungen *Ephemerella, Habrophlebia, Caenis* oder gewisser *Baetidae* legen im allgemeinen weniger als 1000 Eier (DEGRANGE, 1960).

3. Lebenszyklen

Die Lebenszyklen beinhalten zwei Entwicklungsschritte: die Wachstumsperiode der Larven, abgeschlossen mit der Emergenz und die Flugperiode der geflügelten Tiere. Mehrere abiotische Faktoren beeinflussen mehr oder weniger stark die Lebenszyklen. Der Emergenzzeitpunkt ist unter anderem von der Wassertemperatur, der Sauerstoffversorgung und dem Lichteinfall abhängig (SAVOLAINEN, 1978).

Typen von Lebenszyklen. Die Eintagsfliegen haben unterschiedliche Lebenszyklustypen entwickelt (CLIFFORD, 1982; BRITTAIN, 1982). Die Unterschiede des Lebenszyklus basieren auf der Anzahl der Generationen pro Jahr. So gibt

es den Zyklus mit einer Generation (univoltin), den mit mehr als einer Generation (multivoltin) und den, bei dem die Entwicklung einer Generation länger als ein Jahr dauert (partivoltin). Die Unterscheidung zwischen Sommer- und Winterzyklus hängt vom Zeitpunkt der larvalen Stadien ab. In der Schweiz und den umgebenden Regionen können folgende Typen unterschieden werden:

– Univoltiner Zyklus

Uw	univoltiner Winterzyklus	Überwinterung im Larvenstadium
Us	univoltiner Sommerzyklus	Larvalentwicklung, Wachstum und Schlüpfen während des Sommers; Überwinterung im Eistadium
Us-Uw	univoltiner Zyklus	Überwinterung des Grossteils der Population im Eistadium, eines kleinern Teiles im Larvenstadium

– Multivoltiner Zyklus

MB	bivoltiner Zyklus	zwei Generationen pro Jahr
MBss	bivoltiner Sommerzyklus	Larvalentwicklung und Emergenz zweier Generationen im Sommer, Überwinterung im Eistadium
MBws	bivoltiner Winter-/Sommerzyklus	Überwinterung einer Generation im Larvenstadium, gefolgt von einer Sommergeneration
MP	polyvoltiner Zyklus	drei oder mehr Generationen pro Jahr, meist mit zwei oder mehr Sommergenerationen und einer im Larvenstadium überwinternden Generation

– Partivoltiner Zyklus

2Y	semivoltiner Zyklus	Dauer einer Generation: ungefähr zwei Jahre

Es ist möglich, dass gewisse Arten keinem der beschriebenen Haupttypen zugeordnet werden können. Sie weisen variable Lebenszyklen auf, die von einem Jahr zum andern, einem Habitat zum andern wechseln. Eventuell weisen sogar einzelne Populationen ein und derselben Art einen unterschiedlichen Lebenszyklus auf, z.B. an geographisch verschiedenen Orten. So ist *Baetis alpinus* unter 1000 m bivoltin, über 1000 m univoltin (HUMPESCH, 1984).

4. Habitate und morpho-ökologische Larventypen

Die Eintagsfliegenlarven besiedeln praktisch alle Süsswasserbiotope, Fliessgewässer (Gebirgsbäche, Bäche, Flüsse und Ströme) und stehende Gewässer (Teiche, Seen). Sie gehören der Benthosgemeinschaft an, das heisst den Organismen, die in direktem Kontakt mit dem Substrat der Gewässer leben. Gewisse limnophile Arten haben zusätzlich eine Lebensweise im freien Wasser. Gemäss der Natur des kolonisierten Substrates lassen sich die Eintagsfliegenarten in zwei Typen einteilen: Die lithophilen Arten leben auf hartem (Steinblöcke), mobilem (Kies, Sand) oder weichem (Lehm, Ton) Substrat, die phytophilen Arten besiedeln eher Pflanzen oder mit organischem Material besetztes Substrat.

Die Mehrzahl der Eintagsfliegenlarven kommen in **Fliessgewässern** vor. Die Struktur eines natürlichen Fliessgewässers bietet eine Reihe verschiedener Habitate an (Fig. 16). Die Eintagsfliegenlarven haben sich im Verlaufe ihrer Entwicklung durch ihre physiologischen Adaptationen und durch die Anpassung ihres Verhaltens an die dort herrschenden Bedingungen angepasst (HEFTI *et al.*, 1985). Einerseits gibt es lotische Erosionszonen, die durch eine relativ starke Strömung, eine geringe Wassertiefe und ein Substrat mit variabler Korngrösse charakterisiert sind. Die an eine solche Umgebung adaptierten Arten sind rheophile Arten (z.B. jene der Gattungen *Epeorus* oder *Rhithrogena*), die nur in Zonen mit starken Turbulenzen überleben können. Andererseits gibt es lenitische Zonen, ausgezeichnet durch eine geringe Wasserströmung, die eine Ablagerung des Feinsedimentes zulassen. Solche lokale Anreicherungen modifizieren das Bett des Gewässers von Zeit zu Zeit. Die lenitischen Zonen finden sich in Ufernähe, wo sie eine für die Emergenz der Eintagsfliegen wichtige Übergangszone zwischen dem Wasser und der festen Erde bilden.

Einige Eintagsfliegenarten leben in **stehenden Gewässern** und stellen einen Teil der limnophilen Tiergemeinschaft. Meistens sind sie an die litorale Zone oder an den Makrophytengürtel gebunden. Allerdings leben nur wenige Arten ausschliesslich in stehenden Gewässern (z.B. *Cloeon dipterum, Caenis lactea, C. robusta* oder *Leptophlebia marginata*). Diese Tatsache deutet auf eine sekundäre Adaptation dieser Lebensweise hin. Einige typisch lotische Arten (z.B. Arten der Gattungen *Ecdyonurus, Caenis* und *Baetis*) finden sich in der litoralen Zone, die dem Wellenschlag ausgesetzt ist.

Morphologisch-ökologische Larventypen. Die Eintagsfliegenlarven lassen sich hinsichtlich ihrer Morphologie in verschiedene Typen einteilen, die vom Habitat abhängig sind. Diese Einteilung ist nicht absolut, da die Larven einiger Arten während ihrer Entwicklung das Habitat wechseln. Die folgende Klassifizierung nach ELLIOTT *et al.* (1988) unterscheidet folgende Typen: den Schwimmer-, Klammer-, Kriech-, Kletter- und Graber-Typ.

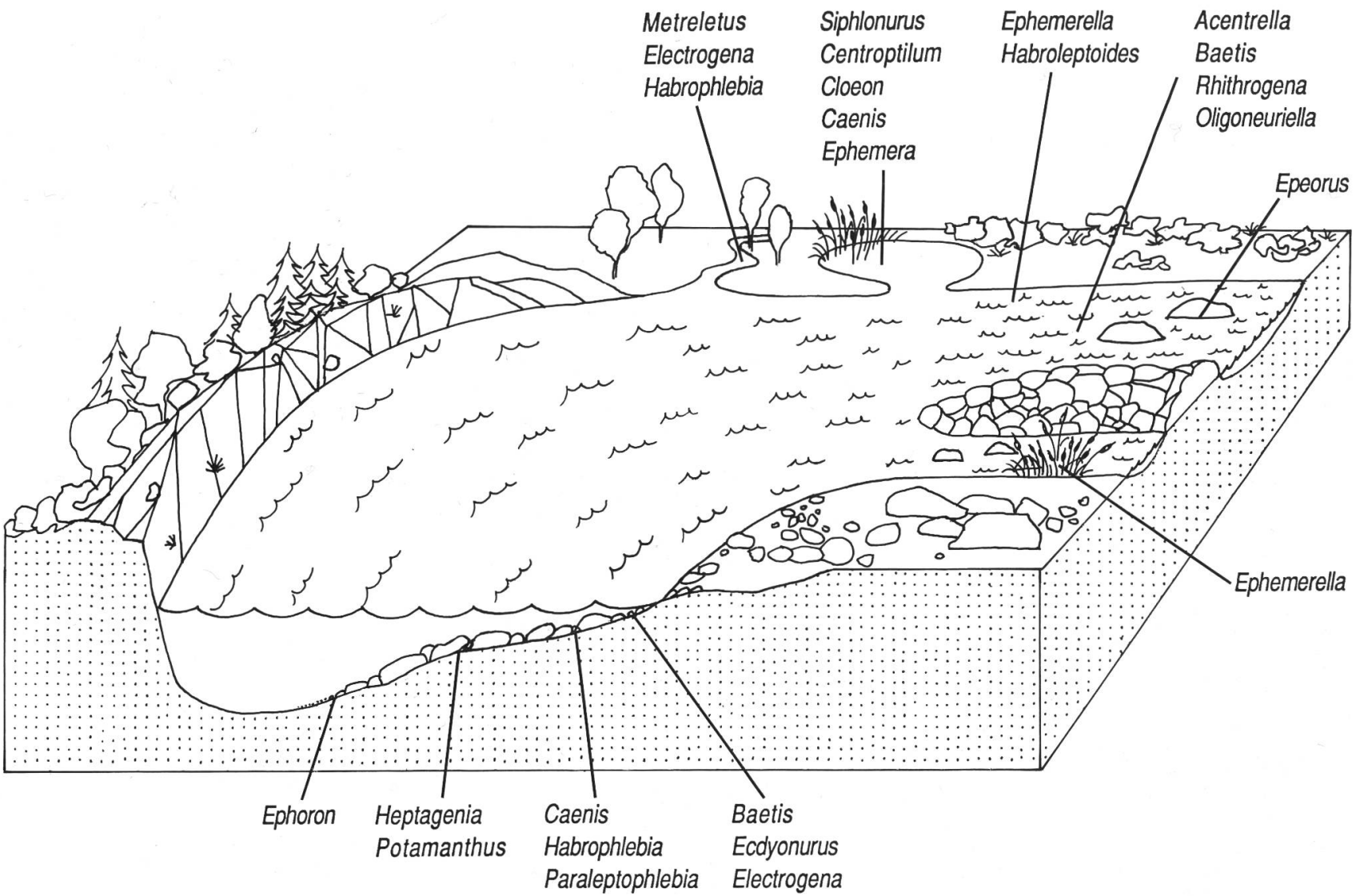
Schwimmertyp (Fig. 18-20; 23-26). Die Larven dieses Types haben einen langgestreckten, hydrodynamischen Körper mit im allgemeinen mit langen Borsten besetzten Caudalfilamenten. Durch rasche Schlängelbewegungen des Abdomens bewegen sich die Larven behende im freien Wasser oder zwischen den Pflanzen. Die Zappelbewegung der Larven im Fangnetz erinnert an das Verhalten gefangener Fischbrut. In Ruhezeiten verstecken sich die Larven in der Vegetation oder zwischen den Steinen des Grundes. Zum Schwimmertyp gehören ausschliesslich in lenitischen Zonen lebende Arten, so Vertreter der Siphlonuridae, Rallidentidae und Baetidae (ausser der Gattungen *Baetis* und *Acentrella*).

Klammertyp (Fig. 21-22; 27-32). Der Klammertyp ist der charakteristischste Larventyp bei den Eintagsfliegen. Obwohl schwimmfähig, bleiben die Larven im direkten Kontakt mit dem Substrat, indem sie sich mit den gut ausgebildeten Tarsalkrallen festhaften. Dem Klammertyp gehören die rheophil benthischen Arten an, so alle Vertreter der Familie der Heptageniidae und Oligoneuriidae wie auch diejenigen der Gattungen *Baetis* und *Acentrella*. Die variable Morphologie der dem Klammertyp angehörenden Larven weist auf die Besetzung vieler verschiedener Mikrohabitate hin.

Die Larven der Heptageniidae und Oligoneuriidae sind durch eine dorsoventrale Abplattung des Körpers sowie die laterale Stellung der Beine gekennzeichnet. Der resultierende trapezförmige Körperquerschnitt erlaubt den Larven, sich in der Strömungszone aufzuhalten. An die Steine geschmiegt, befinden sich die Larven in der sogenannten Grenzschicht, in der der Wasserfluss geringer ist. Bei Vertretern einzelner Gattungen (*Rhithrogena* oder *Epeorus*) haben die Tracheenkiemen wichtige Modifikationen erfahren: die Kiemenlamellen sind unbeweglich; das erste Kiemenpaar ist ventral miteinander in Berührung und bildet so einen «Saugnapf». Andere Gattungen (*Ecdyonurus, Electrogena, Heptagenia*) sind weniger auf ein bestimmtes Habitat spezialisiert. Sie besiedeln auch lenitische Zonen, wo sie die durch rhythmisches Schlagen der Tracheenkiemen ihre Sauerstoffversorgung sichern.

Im Gegensatz zu den Heptageniidae besitzen die Vertreter der Gattungen *Baetis* und *Acentrella* einen hydrodynamischen Körperbau, wodurch sie relativ starker Strömung widerstehen können. Mit den Krallen am Substrat festgeklammert, stellen die Larven ihr Abdomen in die Wasserströmung und benützen die Caudalfilamente als Steuerruder.

Fig. 16.
Lokalisierung der Larven einiger Gattungen im Gewässer.


Metreletus
Electrogena
Habrophlebia
Siphlonurus
Centroptilum
Cloeon
Caenis
Ephemera
Ephemerella
Habroleptoides
Acentrella
Baetis
Rhithrogena
Oligoneuriella
Epeorus
Ephemerella
Ephoron
Heptagenia
Potamanthus
Caenis
Habrophlebia
Paraleptophlebia
Baetis
Ecdyonurus
Electrogena

Kriechtyp (Fig. 34-39; 42). Als schlechte Schwimmer meiden die Larven dieses Types die Wasserströmung. Sie bewegen sich zwischen den Substratelementen, organischen Abfällen und toten Blättern. Ihr Habitat umfasst die Zonen zwischen den Steinen des Flussbettes. Der schlangenförmige Larvenkörper ist mit einem biegsamen Abdomen und geschmeidigen Kiemen versehen (z.B. die Leptophlebiidae oder *Potamanthus luteus*). Die Larven der Caenidae sind gedrungen und die funktionellen Kiemen mit plattenartigen Kiemen abgedeckt.

Klettertyp (Fig. 33; 168-170). Diesem Typ gehören die Ephemerellidae an. Sie sind ebenfalls schlechte Schwimmer und meiden die Strömung. Sie tummeln sich nicht nur im Flussbett, sondern auch in der Vegetation (Moose, Algen, Makrophyten). Ihr Körper ist mit Fortsätzen besetzt, die ein Festhaften in der dichten Vegetation erleichtern.

Grabertyp (Fig. 40-41). Die Larven dieses Types (Ephemeridae, Polymitarcyidae) brauchen ein mobiles, weiches Substrat, in das sie sich mindestens partiell eingraben können. Das Graben wird mit den robusten Vorderbeinen durchgeführt, unterstützt von den verlängerten Mandibeln. Der Larvenkörper ist langgestreckt und trägt federartige, dorsal angeordnete Tracheenkiemen, die so beim Graben der Höhlen geschützt sind. Die Vertreter dieses Types besiedeln stehende Gewässer wie auch lentische Zonen der Fliessgewässer.

Vergleichende Studien der funktionellen Morphologie geben wertvolle Informationen über die Lebensweise einzelner Gruppen. Die morphologisch-ökologische Einteilung der Larven beruht zum Teil auf Konvergenzphänomenen, die während der Evolution der Ephemeroptera aufgetreten sind, ausgelöst durch Einflüsse ihrer Umwelt. Diese Klassifizierung besitzt somit keine Gültigkeit im systematischen Sinn, da zwei morphologisch ähnliche Larven, im gleichen Habitattyp lebend, unterschiedlichen taxonomischen Gruppen angehören können (z.B. *Ephemera* und *Ephoron*).

5. Ernährungstypen

Die Nahrung der Larven der Ephemeroptera besteht in der Hauptsache aus Detritus, Aufwuchsalgen, Bakterien und Pilzen, wobei letztere als Biofilm am Detritus oder von dem mit Organogelen belegten Substrat aufgenommen werden.

Die juvenilen Larven sind kaum spezialisiert und nehmen im Interstitial des Substrates Detritus, Bakterien und Pilze auf. Die älteren Larvenstadien der Baetidae, Potamanthidae und Caenidae sind ebenfalls kaum spezialisiert. Sie werden als **Kollektoren** bezeichnet (STRENGER, 1973; 1979). Ihre Mundwerkzeuge funktionieren folgendermassen: die Labial- und Maxillarpalpen sind

spärlich mit dünnen Haaren besetzt und nehmen die Nahrungspartikel vom Substrat auf. Die Galeae-Laciniae kämmen anschliessend die Partikel aus den Palpen aus und befördern sie weiter auf Glossae, Paraglossae sowie den Hypopharynx. Von hier werden sie durch Abwischen in den Bereich der Mandibeln gebracht und von deren Molarflächen zu kleinen Klumpen verdichtet. Mit Hilfe des Hypopharynx und der Mandibeln werden diese Nahrungsklumpen in den Schlund befördert.

Die Baetidae nehmen Nahrung von der Substratoberfläche auf, die meist von andern Organismen (wie *Gammarus*) stark zerkleinert wird. Die Potamanthidae suchen oft das Interstitial in seinen gröbsten Unterteilungen unter grösseren, flachen Steinen auf. Ähnlich ernähren sich die Caenidae in den obersten Schichten des feinen Substrates.

Im Gegensatz zu den oben beschriebenen Familien sind die älteren Larvenstadien anderer Familien für die Nahrungsaufnahme spezialisiert, was sich bei den Mundwerkzeugen der Vertreter dieser Familien, hauptsätzlich in der abgeänderten Form der Maxillar- und Labialpalpen, der Krone der Galeae-Laciniae sowie der Glossae und Paraglossae zeigt.

Die Heptageniidae sind **Weider** des Aufwuchses auf festem Substrat und haben hierzu kräftige Maxillar- und Labialpalpen entwickelt (STRENGER, 1953; MCSHAFFEREY & MCCAFFERTY, 1986). Die Palpen und der Apex der Galeae-Laciniae sind ausserdem mit sklerotisierten Kämmen und Borsten für den Abschabvorgang versehen. Die Larven der Ephemerellidae nehmen nur losen Aufwuchs vom Substrat und von höheren Pflanzen auf und ernähren sich fakultativ auch räuberisch, in dem sie z.B. Larven der Chironomidae im oberen Interstitial fangen. Die apikalen Enden der Galeae-Laciniae der Ephemerellidae besitzen grosse Dornen, und die Maxillar- und Labialpalpen sind stark zurückgebildet. Eine weitere Spezialisierung ist bei den Siphlonuridae zu beobachten. Sie schaben die angefaulten, pektinisierten Schichten von grösseren Pflanzenteilen ab.

Unter den **Filtrierern** unterscheidet man Passiv- und Aktiv-Filtrierer. Die Larven der Oligoneuriidae gehören der ersten Kategorie an. Zur Filtration wird der Kopf leicht vom Substrat abgehoben, die ausgestreckten Vorderbeine fangen mit ihren Borsten feine Detrituspartikel, Plankton oder Einzeller aus der Wasserströmung ein. In regelmässigen Abständen werden die Beine eingezogen und durch beborstete Mundwerkzeugteile ausgekämmt (ELPERS & TOMKA, 1992). Die Larven von *Ephoron virgo* sind hingegen Aktiv-Filtrierer (WALLACE, 1980). Sie bauen beidseitig offene Gänge im kompakten Substrat (Lehm) und halten durch Kiemenbewegung eine Wasserströmung aufrecht. Die auf diese Weise herbeigeschaffte Nahrung (Feindetritus und Bakterien) wird aus dem Wasser herausfiltriert. Die Larven der Gattung *Ephemera* sind ebenfalls Aktiv-Filtrierer und dringen unter Röhrenbildung in lockeres Substrat ein, gröberes (*E. danica*) oder feineres (*E. glaucops*).