

Beiträge zur Kenntnis der Untersuchungsmerkmale zwischen den Gattungen *Ecdyonurus* und *Heptagenia*

(*Ephemeroptera*)

C. BOGOESCU

Universität „C. I. Parhon“
Bukarest

I. TABACARU

Institut für Speläologie
Bukarest

(Mit 10 Textfiguren)

Zu den schwierigen Problemen der Systematik der Ephemeropteren gehört auch die Unterscheidung der Gattungen *Heptagenia* und *Ecdyonurus*. Diese Frage, wurde in der für die Systematik der Ephemeropteren grundlegenden Arbeit von EATON: „A Revisional Monograph of recent Ephemeridae or Mayflies“ (1883—1888) untersucht, aber nicht gelöst; obwohl sie seither von hervorragenden Forschern wie BENGTTSSON, CLEMENS, LESTAGE, NEEDHAM, SCHOENEMUND, ULMER sehr aufmerksam weiter verfolgt wurde, sind auch heute sichere Unterscheidungsmerkmale zwischen den beiden Gattungen noch nicht bekannt. Die Schwierigkeit in der Unterscheidung dieser beiden Gattungen besteht in dem Mangel an Übereinstimmung der für die Imagines festgelegten Gattungsmerkmale mit denen der Larven. Das Grundmerkmal für die Unterscheidung der Imagines war bis zu der von SCHOENEMUND (1930) durchgeführten Revision das Verhältnis zwischen dem ersten und dem zweiten Glied der Hintertarsen: das erste Glied des Hintertarsus ist kürzer als das zweite bei *Heptagenia* und ebenso lang oder länger bei *Ecdyonurus* (KLAPALEK, 1909; ULMER, 1929). Was die Larven betrifft, stellt LESTAGE (1916, p. 279—284; 1919, p. 85—89) nach Untersuchung der durch die Autoren vorgeschlagenen verschiedenen Merkmale für die Unterscheidung der Gattungen *Ecdyonurus* und *Heptagenia* fest, daß kein einziges sicheres Merkmal festgelegt werden konnte, und bezweifelt überhaupt, daß ein derartiges Merkmal je gefunden werden könnte, so daß es seiner Ansicht nach am besten wäre, die beiden Gattungen in einer einzigen zusammenzufassen.

E. SCHOENEMUND hat in seiner Arbeit „Die Unterscheidung der Ephemeropteren-Gattungen *Heptagenia* und *Ecdyonurus*“ die Resultate, zu denen alle Ephemeropterenforscher, die sich bis zu ihm mit dieser Frage befaßt haben, gelangt sind, einer kritischen Durchsicht unterzogen und legt anschließend auf Grund eigener Beobachtungen neue Unterscheidungsmerkmale für die beiden Gattungen fest. Er widmet besondere Aufmerksamkeit der Arbeit von CLEMENS (1913), der die Behauptung aufstellt, daß die männlichen Imagines, deren Penis in L-form verbreiterte Loben hat, der Gattung *Ecdyonurus* angehören, während diejenigen, die verlängerte, also

nicht L-förmige Penisloben haben, der Gattung *Heptagenia* zuzuweisen sind. SCHOENEMUND führte zahlreiche Zuchten von Larven durch und erhielt ihre Imagines, so daß es ihm gelang, die Artzugehörigkeit der Larven zu bestimmen. Da die Gruppierung der Larven auf Grund ihrer Kiemenstruktur sich als unausführbar erwiesen hat, hat er ein anderes Unterscheidungsmerkmal gesucht und es in der Form des Pronotums gefunden. Auf Grund dieses auch von EATON (1888, p. 277) beobachteten, aber nicht besonders beachteten, Merkmals teilt SCHOENEMUND die Larven in zwei Gruppen ein: eine Gruppe von Larven mit fast rechteckigem Pronotum und eine zweite Gruppe mit in den hinteren Ecken beiderseits zu je einer Scheibe verlängertem Pronotum. Er behauptet, ohne aber den Gegenstand weiter zu erörtern, daß die derselben Gruppe angehörenden Larven sich auch durch den Bau ihrer Mundteile einander nähern. Ferner kommt SCHOENEMUND durch die vergleichende Untersuchung der Imagines zu derselben Schlußfolgerung wie CLEMENS, und zwar, daß die Form der Penisloben ein gutes Merkmal für die Unterscheidung der beiden Gattungen darstellt. So stellt er fest, daß bei den männlichen Imagines aller Larven mit verlängerten Hinterecken des Pronotums die Penisloben seitlich in ihrem Apex etwa in Form eines umgekehrten L verbreitert sind. Diese gehören also zur Gattung *Ecdyonurus*. Die männlichen Imagines aller Larven, deren Pronotum die scheibenförmigen Verlängerungen fehlen, haben die Penisloben nicht seitlich umgekehrt L-förmig verbreitert, sondern diese sind eher „eiförmig und nahe zusammenstehend oder aber nach dem Apex zu flach erweitert und dann durch einen dreieckigen Einschnitt gesondert“. Sie gehören demnach der Gattung *Heptagenia* an.

Nach dieser Festlegung der Unterscheidungsmerkmale der Gattungen *Ecdyonurus* und *Heptagenia* nahm SCHOENEMUND eine Umgruppierung der Arten dieser Gattungen vor, indem er folgende drei Arten von *Ecdyonurus* in die Gattung *Heptagenia* einreichte: 1. *Heptagenia fuscogrisea* RETZ. (= *Ecdyonurus fuscogriseus* RETZ., = *Ecdyonurus volitans* EATON, PETERS., KLP. = *Heptagenia sulphurea* LEUE); 2. *Heptagenia lateralis* CURT. (= *Ecdyonurus lateralis* CURT., EAT., KLP.); 3. *Heptagenia affinis* EAT. (= *Ecdyonurus affinis* EAT.).

Diese neuen Merkmale für die Unterscheidung der beiden Gattungen hat SCHOENEMUND auch in seiner Arbeit „Eintagsfliegen oder Ephemeroptera“ in DAHL, „Die Tierwelt Deutschlands“, benützt, und dann wurden sie auch von fast allen Ephemeropteren-Forschern als die besten betrachtet und folglich für die Bestimmung der Gattungen verwendet (KIMMINS, 1942; GRANDI, 1953; UJHELYI, 1960).

Unter Berücksichtigung der Tatsache, daß die der Gattung *Ecdyonurus* zugeteilten Larven der amerikanischen Arten die Verlängerungen der Pronotumecken nicht aufweisen, wurde für diese Arten eine besondere Gattung, *Stenonema* TRAVER 1933, aufgestellt. Um die Gattung *Stenonema* von der Gattung *Heptagenia* zu unterscheiden, berücksichtigten die amerikanischen

Autoren (NEEDHAM, TRAVER, HSU 1935) in erster Reihe das Längenverhältnis zwischen den vorderen Tarsusgliedern der Männchen. So wird die Gattung *Heptagenia* dadurch charakterisiert, daß das erste Glied ihrer Vordertarsen $\frac{1}{6}$ bis $\frac{1}{3}$ der Länge des zweiten Gliedes aufweist. Dieser Charakterisierung widerspricht aber die Tatsache, daß bei einigen nicht amerikanischen Arten von *Heptagenia* die Länge des ersten Gliedes mehr als $\frac{1}{3}$ der Länge des zweiten Gliedes beträgt, z. B. bei *H. fuscogrisea* mehr als die Hälfte.

ULMER, indem er in seiner Arbeit „Eintagsfliegen (Ephemeropteren) von den Sunda-Inseln“ (1939, p. 545) von der Familie *Ecdyonuridae* spricht, behauptet unter anderem: „Die bisherige Abgrenzung (und der Umfang) der Gattungen in dieser Familie ist wenig befriedigend. Die amerikanischen Forscher legen bei der Gattungstrennung mehr Gewicht auf die Längenverhältnisse der Vordertarsen, ich möchte mich wie bisher an EATON anschließen und als wichtiger die Verhältnisse der Hintertarsen annehmen.“ In derselben Arbeit erklärt ULMER, daß er den Gattungsbegriff *Heptagenia* gewissermaßen im Sinne EATONS anwendet, so wie er es schon in seiner Arbeit „Revised Key to the genera of Ephemeroptera“ (1933, p. 213) getan hat, zum Teil auch die Gattung *Stenonema* einbegreifend. Um die Gattung *Heptagenia* von den anderen Gattungen zu trennen, zieht er in erster Linie das Verhältnis zwischen dem ersten und dem zweiten Glied des Hintertarsus in Betracht, indem das erste kürzer ist als das zweite.

In der Diagnosis, die SCHOENEMUND für die Gattungen *Heptagenia* und *Ecdyonurus* aufgestellt hat, wird das Merkmal betreffend das Verhältnis zwischen dem ersten und zweiten Glied des Hintertarsus ganz vernachlässigt, da er der Gattung *Heptagenia* auch Arten zuteilt, bei welchem das erste Glied des hinteren Tarsus länger ist als das zweite (*H. lateralis* CURT., *H. affinis* EAT.).

Indem wir das einzige Merkmal, das SCHOENEMUND der Unterscheidung der Imagines dieser beiden Gattungen zugrunde legt, und zwar die umgekehrt L-förmige Verbreiterung der Penisloben bei *Ecdyonurus* untersuchen, stellen wir fest, daß sie nicht bei allen Arten dieser Gattung vorhanden ist. So kann festgestellt werden, daß, wenn bei einigen Arten wie *E. insignis*, *E. venosus*, *E. forcipula*, dieses Merkmal auffällig ist, bei anderen Arten, wie *E. fluminum*, *E. dispar*, *E. subalpinus*, *E. zelleri* keine größere Verbreiterung der Loben nach den Seiten hin erscheint, als bei den Arten der Gattung *Heptagenia*.

M. GRANDI (1953, p. 330) erklärt bei der Untersuchung der Gattung *Ecdyonurus* folgendes: „Sarà bene osservare qui che il genere *Ecdyonurus* ETN. non risulta distinto dall'affine *Heptagenia* WALSH, mediante caratteri molto precisi e ciò è confermato dal fatto che diverse specie sono state attribuite alternativamente all'uno e all'altro genere. Unico criterio di distinzione è infatti la forma dei peni, carattere che talora lascia luogo a dei dubbi. Non ritengo tuttavia, per ragioni di praticità, che sia il caso per ora di fondere i due generi.“

Um ein sichereres Unterscheidungsmerkmal zwischen den Gattungen *Ecdyonurus* und *Heptagenia* zu finden, haben wir es für nötig erachtet, die Struktur der Penisloben einer genaueren Untersuchung zu unterziehen.

Das Material für die vorliegende Arbeit stammt aus verschiedenen Gegenden Rumäniens, mit Ausnahme der Art *H. fuscogrisea*, welche uns aus Polen von Frau Mgr. M. KEFFERMÜLLER geschickt wurde. Wir möchten auch hier für diese lebenswürdige Materialsendung bestens danken.

Um die Struktur der Penisloben genauer zu untersuchen, wurden sie einige Minuten mit heißer KOH oder NaOH Lösung behandelt, und dann sukzessiv mit Wasser und Alkohol gewaschen. Als Einschlußmittel für mikroskopische Untersuchungen der Objekte verwendeten wir einen Tropfen Glycerin oder Glyzeringelatine, ohne Deckglas.

Die Unterscheidungsmerkmale im Bau der Penisloben

Im allgemeinen können in der Struktur der Penisloben beider Gattungen drei Sklerite unterschieden werden (Fig. 2): ein Sklerit sitzt auf der Ventralseite der Loben (Ventralsklerit); ein dorsal oder apikal verlängertes Sklerit sitzt auf dem inneren (inneres Sklerit) und das andere, dorsal verlängerte Sklerit sitzt auf dem äußeren Rand (äußeres oder seitliches Sklerit).

Bei der Untersuchung des Baues der Penisloben an einer Reihe von den beiden Gattungen zugeteilten Arten konnten wir das Vorhandensein von zwei Strukturtypen feststellen, die sich durch die Form der Skleriten glatt unterscheiden. So zeichnet sich der erste Typus, den wir für spezifisch für

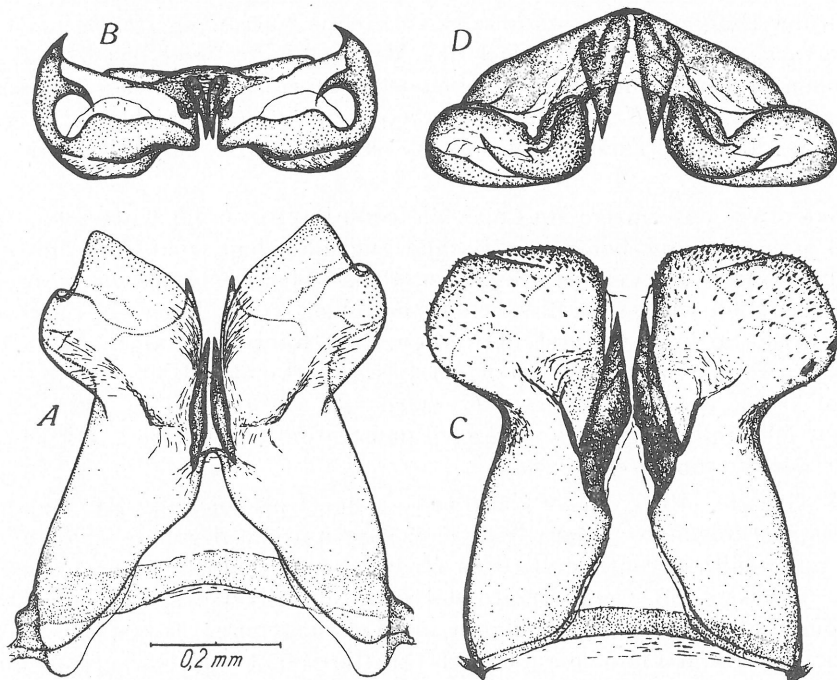


Fig. 1. A und B — *Heptagenia sulphurea* (MÜLL.), A — Penis, ventral, B — Penis, apikal; C und D — *Ecdyonurus subalpinus* KLAPÁLEK, C — Penis, ventral, D — Penis, apikal

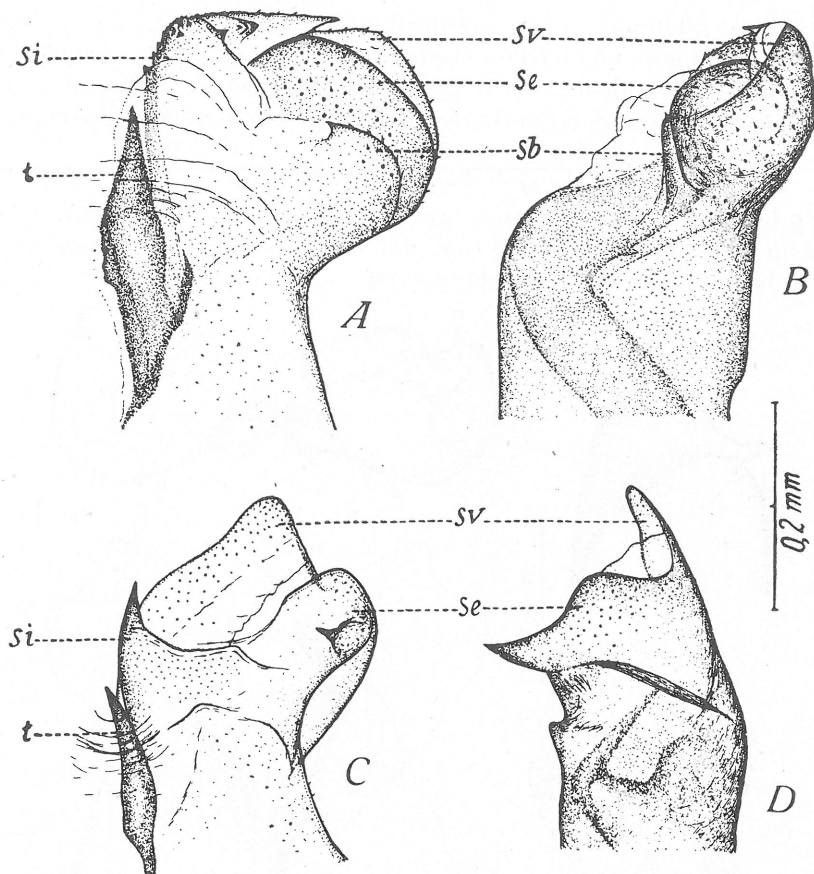


Fig. 2. A und B — *Ecdyonurus subalpinus* KLAPALEK, C und D — *Heptagenia sulphurea* (MÜLL.), A und C — linker Penislobus, dorsal, B und D — linker Penislobus, lateral; si — Inneres Sklerit, se — äußeres Sklerit, sv — Ventralsklerit, sb — Basilarsklerit, t — Titillator

die Gattung *Heptagenia* halten, durch das äußere (seitliche) Sklerit aus, das von dem Ventralsklerit durch einen tiefen Einschnitt getrennt, in eine scharfe Spitze verlängert und gegen die dorsale Seite gebogen ist (Fig. 1 A und B; Fig. 2 C und D). Beim zweiten Typus, den wir als für die Gattung *Ecdyonurus* spezifisch betrachten, ist das äußere von dem ventralen Sklerit nicht durch einen Einschnitt getrennt und nicht in eine scharfe, nach der Dorsalseite gebogene Spitze verlängert, sondern im Gegenteil gegen das Innere der Penisloben gekrümmt (Fig. 1 C und D; Fig. 2 A und B).

Wenn wir der Diagnose der Gattungen *Heptagenia* und *Ecdyonurus* diese beiden klar unterscheidbaren Strukturtypen der Penisloben zugrundelegen, müssen wir die *lateralis*-Gruppe als zur Gattung *Ecdyonurus* und nicht, wie nach der Revision von SCHOENEMUND, als zur Gattung *Heptagenia* gehörig betrachten.

Gleichzeitig können auf Grund der Untersuchung des Baues der Penisloben im Rahmen der beiden Gattungen natürliche Artengruppen mit Leichtigkeit unterschieden werden. In den folgenden Ausführungen geben wir die Beschreibung der Penisloben der von uns untersuchten Arten.

Gattung *Heptagenia* WALSH, 1863

Bei den Arten dieser Gattung weisen die Penisloben das Ventralsklerit apikal im Winkel verlängert auf; am inneren Sklerit kann die innere Apikalecke in einen kräftigen Dorn verlängert oder abgerundet und nur mit einigen

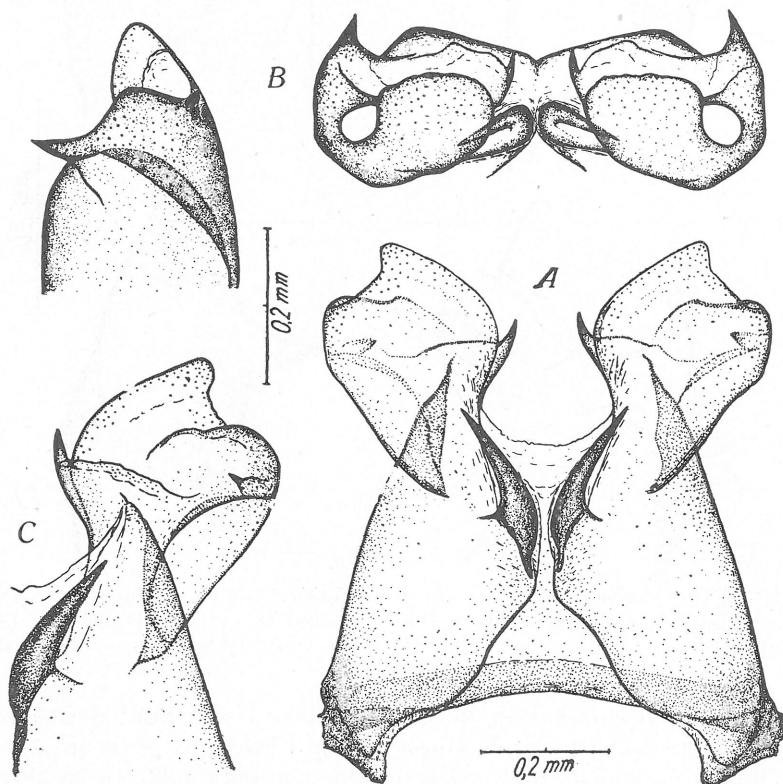


Fig. 3. *Heptagenia flava* (Rostock), A — Penis, ventral, B — Penis, apikal, C — linker Penislobus, dorsal, D — linker Penislobus, lateral

Zähnen versehen sein; das äußere Sklerit ist immer vom Ventralsklerit durch einen tiefen Einschnitt getrennt und nach der Dorsalseite hin in einen stark chitinierten Dorn verlängert. Nach der Form des inneren Sklerits können wir zwei Artengruppen unterscheiden.

1. *sulphurea*-Gruppe. Bei den Arten dieser Gruppe sind die Penisloben durch das innere Sklerit, in der inneren Apikalecke in einen scharfen stark chitinierten Dorn verlängert, charakterisiert.

H. sulphurea (MÜLLER), 1776. (Fig. 1 A und B; Fig. 2 C und D.) Die Penisloben stehen an der Basis nahe beieinander. Das Ventralsklerit ist winklig hervorragend, aber mit abgerundetem Ende; das innere Sklerit mit einem leicht ausgehöhlten, fein gekerbten apikalen Rand und in der apikalen Ecke mit einem kräftigen Dorn versehen. Die Titillatoren sind schmal, mehr oder weniger nach der Ventralseite eingebogen.

H. flava (ROSTOCK), 1877. (Fig. 3.) Die Penisloben stehen weit auseinander, durch einen breit-ovalen Einschnitt voneinander getrennt. Das Ventralsklerit ist apikal weniger prominent als bei *H. sulphurea*, und das

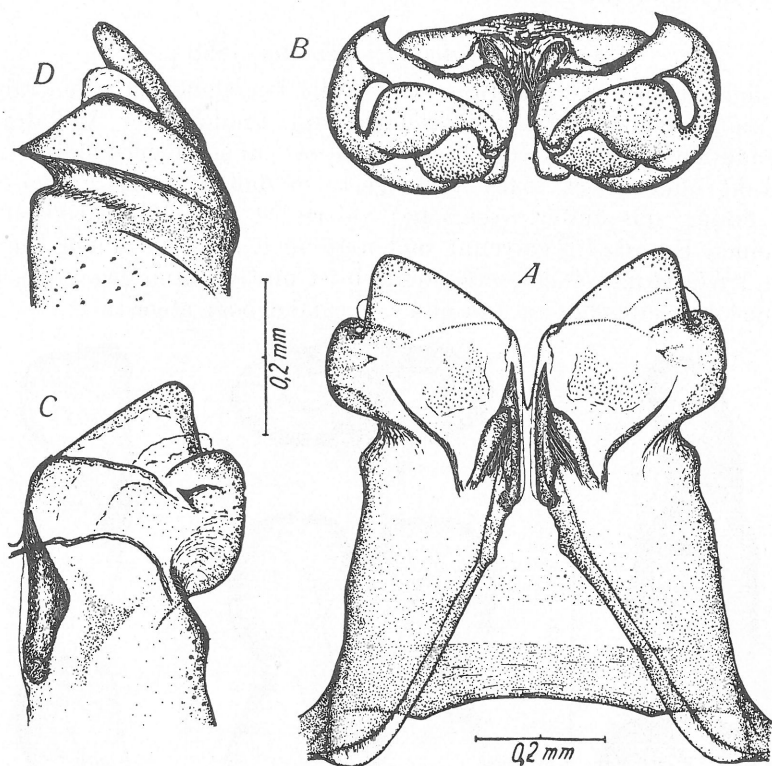


Fig. 4. *Heptagenia fuscigrisea* (RETZIUS), A — Penis, ventral, B — Penis, apikal, C — linker Penislobus, dorsal, D — linker Penislobus, lateral

innere Sklerit hat einen geraden oder leicht konvexen Apikalrand. Der Dorn in der Apikalecke ist manchmal zweispitzig. Die Titillatoren sind an der Basis breit und stark latero-ventral gekrümmt.

Unter Berücksichtigung der Abbildungen SCHOENEMUNDS (1930, Abb. 32 und 36) für die Arten *H. longicauda* (STEPH.) (= *H. flavipennis* DOUFOUR) und *H. coerulans* (ROSTOCK) glauben wir, daß sie gleichfalls zu dieser Artengruppe gehören.

2. *fuscogrisea*-Gruppe. Die Penisloben weisen das innere Sklerit mit einer abgerundeten, nicht in einen starken Dorn verlängerten Apikalecke auf.

H. fuscogrisea (RETZIUS), 1783. (Fig. 4.) Nach der Untersuchung der Struktur der Penisloben betrachten wir diese Art, wie SCHOENEMUND (1930), als zur Gattung *Heptagenia* gehörend. Die Penisloben haben auf der Ventralfläche je ein mit kleinen Zähnen bedecktes medianes Feld und auf jeder Seite der Titillatoren zwei blattförmige, auf der Lobenfläche senkrecht stehende Vorsprünge. Das innere Sklerit ist an der inneren apikalen Ecke gerundet und gewöhnlich mit 1—2 Zähnen versehen.

Gattung *Ecdyonurus* EATON, 1868

Bei den Arten dieser Gattung weisen die Penisloben das Ventralsklerit apikal nicht in einen Winkel verlängert auf, sondern der Apikalrand ist fast gerade; das innere Sklerit ist entweder nur auf einen gerundeten Lappen beschränkt oder es ist stark verlängert, so daß sich ein apikal-inneres Sklerit bildet; das äußere (seitliche) Sklerit ist vom Ventralsklerit nicht durch einen Einschnitt getrennt und ragt auch nicht in einem Dorn vor, wie bei der Gattung *Heptagenia*, sondern ist im Gegenteil gegen das Innere der Penisloben eingebogen und endet gerundet oder abgestutzt.

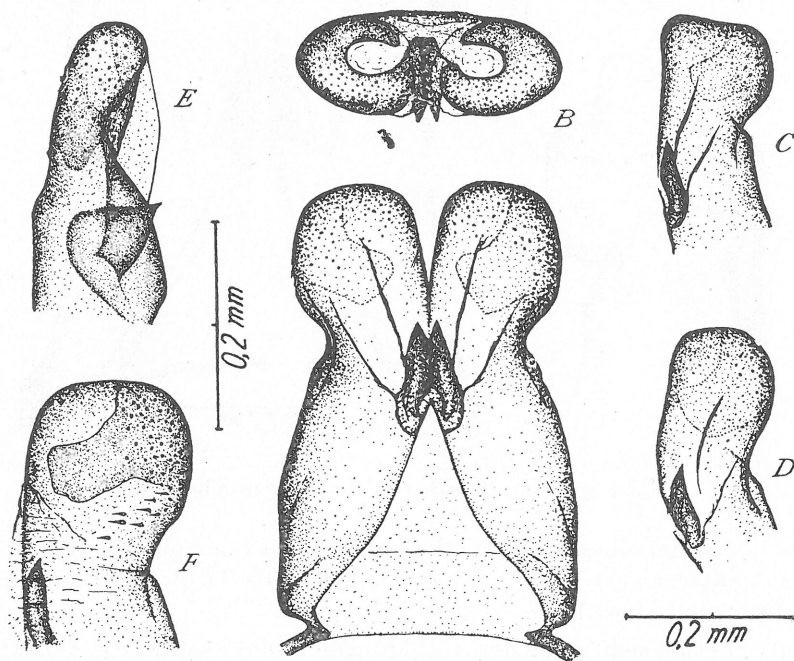


Fig. 5. *Ecdyonurus lateralis* (CURTIS), A — Penis, ventral, B — Penis, apikal, C und D — rechter Penislobus bei zwei anderen Exemplaren, F — linker Penislobus, dorsal, E — linker Penislobus, lateral

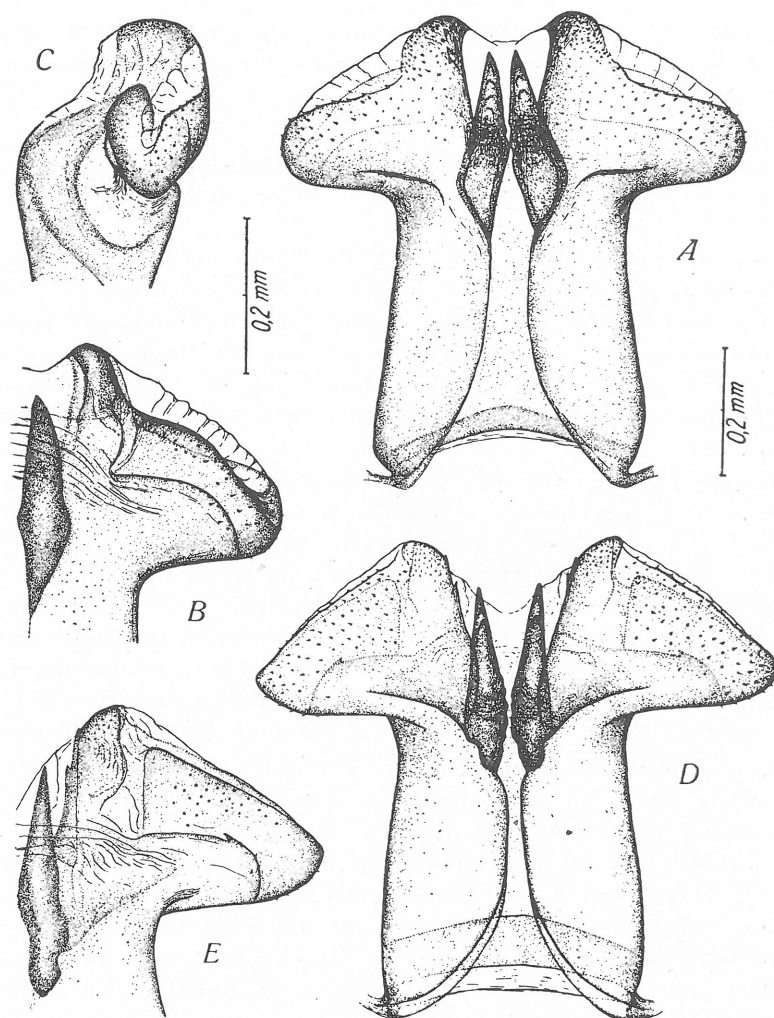


Fig. 6. A—C — *Ecdyonurus insignis* (EATON), A — Penis, ventral, B — linker Penislobus, dorsal, C — linker Penislobus, lateral; D und E — *Ecdyonurus venosus* (FABRICIUS), D — Penis, ventral, E — linker Penislobus, dorsal

Nach der Struktur der Penisloben haben wir drei Artengruppen unterscheiden können:

1. *lateralis*-Gruppe. Nach SCHOENEMUNDS Revision (1930) betrachtete die Mehrzahl der Autoren diese Gruppe als zur Gattung *Heptagenia* gehörig, da die Larven keine scheibenförmige Verlängerungen auf dem Pronotumrand und die Männchen nicht seitlich verbreiterte Penisloben aufweisen. Nach der Untersuchung der Struktur der Penisloben müssen wir aber annehmen, daß diese Artengruppe nicht der Gattung *Heptagenia*, sondern der Gattung *Ecdyonurus* angehört, worin wir auch mit EATON

(1883—1888), Klapálek (1909), Komárek (1920), Ulmer (1929), Bayard & Verrier (1950), Verrier (1951), Bogoescu (1958) übereinstimmen.

Die Arten aus dieser Gruppe (*E. lateralis* Curtis, *E. affinis* Eaton, *E. fallax* Hagen?, *E. gridellii* Grandi, *E. concii* Grandi, *E. macedonica* Ikonomov) zeichnen sich durch schmal-ovale Penisloben aus, ohne gut differenzierte Sklerite aufzuweisen; nur das äußere Sklerit ist schwach angedeutet.

E. lateralis (Curtis), 1834. (Fig. 5.) Die Penisloben stehen an der Basis nahe beieinander und haben eine ovale Form mit gerundetem oder manchmal leicht abgeplattetem Apikalrand. Auf der Dorsalfläche ist das äußere Sklerit in schwachem Umriß sichtbar und an der Basis der Penisloben, in der äußeren Hälfte, sind einige kräftige, gegen die Mittellinie gerichtete Borsten, vorhanden. Die Titillatoren sind kurz, kegelförmig und an ihren Enden spitz.

2. *venosus*-Gruppe. Bei den Arten dieser Gruppe weisen die mehr oder weniger seitlich verbreiterten Penisloben ein inneres Sklerit, ein Ventralsklerit, ein äußeres und ein basilar-dorsales Sklerit auf, alle deutlich unterscheidbar. Das innere Sklerit ist abgerundet lappenförmig und nicht apikal verlängert. Zu dieser Gattung gehören zahlreiche Arten: *E. venosus* (Fabricius), *E. fluminum* (Pictet), *E. dispar* (Curtis), *E. forcipula* (Pictet), *E. insignis* (Eaton), *E. torrentis* Kimmins, *E. ruffii* Grandi. Die Struktur der Penisloben wurde durch D. E. Kimmins (1942) für die Arten *E. venosus*, *E. torrentis*, *E. dispar*, *E. insignis* und *E. forcipula* genau beschrieben.

E. venosus (Fabricius), 1775. (Fig. 6 D und E.) Die Penisloben sind seitlich stark in einem an der Spitze abgerundeten Winkel verbreitert. Das Ventralsklerit hat einen fast geraden Apikalrand, während das innere Sklerit gewölbt und auf der Innenfläche mit einigen kräftigen Zähnen versehen ist. Das äußere Sklerit ist lang und im mittleren Teil verschmälert, gegen das innere Ende leicht verbreitert und abgestumpft. Das dorsale Basilarsklerit hat auf seinem distalen Rand einen oder zwei gegen die Mittellinie gekrümmte Zähne und einige kleine Borsten. Die Titillatoren sind ventral kräftig gezähnt.

E. fluminum (Pictet) 1843—45. (Fig. 7.) Die Penisloben weisen keine starke laterale Verbreiterung auf, der Außenrand ist breit abgerundet, während der Apikalrand fast geradlinig ist. Das innere Sklerit ist gewölbt und trägt auf der Innenfläche einige kräftige Zähne. Das äußere Sklerit ist kurz, breit und am Innenende abgestumpft und bietet den Anblick eines Rechtecks dar. Das Basilarsklerit trägt auf seinem distalen Rand einen nach der Mittellinie hin gebogenen Zahn und einige Borsten. Die Titillatoren sind ventral kräftig gezähnt.

E. insignis (Eaton), 1870. (Fig. 6 A—C.) Die Penisloben sind seitlich stark in einen Winkel, der aber eine weitere Abrundung aufweist als bei *E. venosus*, verbreitert. Das Ventralsklerit hat den apikalen Rand leicht konkav. Das innere Sklerit hat ebenfalls eine konkave und mit einigen Zahn-

chen besetzte Innenseite. Das äußere Sklerit bietet ein demjenigen von *E. venosus* nahestehenden Anblick dar. Das Basilarsklerit hat seinen distalen Rand abgerundet gewölbt, ohne Zähne, und nur mit einigen Borsten besetzt. Die Titillatoren sind apikal-ventral schwach gezahnt.

3. *helveticus*-Gruppe. Bei den Arten dieser Gruppe haben die Penisloben den Apikalrand mehr oder weniger gewölbt und sind im allgemeinen wenig seitlich verbreitert. Das innere Sklerit ist apikal stark verlängert, wobei sich ein apikal-inneres gut entwickeltes Sklerit bildet. Zu dieser

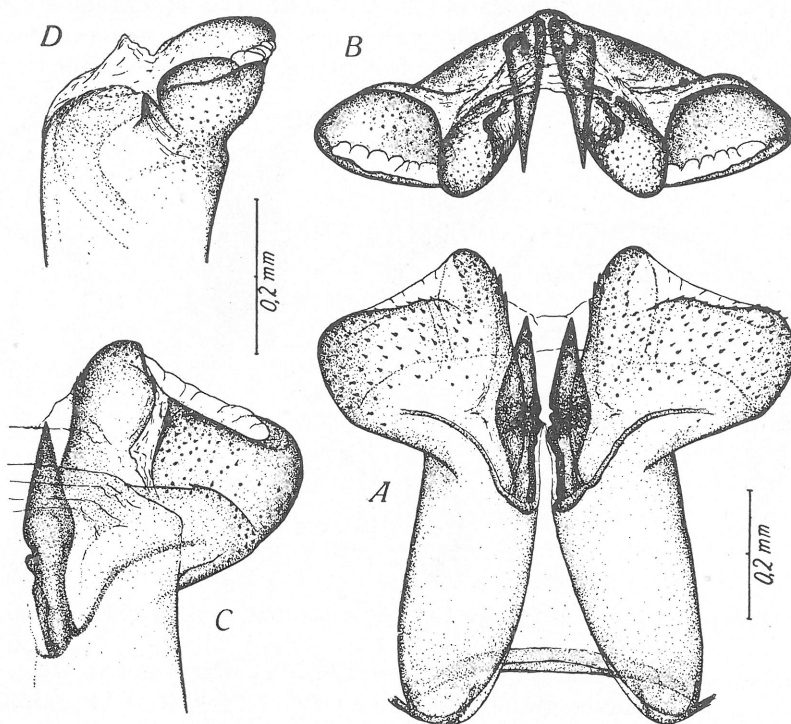


Fig. 7. *Ecdyonurus fluminum* (PICTET), A — Penis, ventral, B — Penis, apikal, C — linker Penislobus, dorsal, D — linker Penislobus, lateral

Gruppe gehören: *E. helveticus* (EATON), *E. zelleri* (EATON), *E. subalpinus* (KLAPALEK), *E. austriacus* KIMMINS. Die Struktur der Penisloben wurde durch DEMOULIN (1955) für die Art *E. epeorides* DEMOULIN, die nach KIMMINS (1958, p. 231) mit *E. zelleri* synonym ist, und von KIMMINS für die Arten *E. helveticus*, *E. zelleri* und *E. austriacus* in allen Einzelheiten beschrieben.

E. helveticus (EATON), 1883. (Fig. 8.) Die Penisloben sind seitlich abgerundet verbreitert und apikal gewölbt. Das apikal-innere Sklerit ist in seinem apikalen Teil gegen die Dorsalseite gebogen und allmählich verschmälert. Auf dem konkaven Rande hat es einen Zahn mit breiter Basis.

Im inneren apikalen Winkel bei dem von uns untersuchten Material sind die von KIMMINS erwähnten Zähne nicht, sondern nur kleine Börstchen vorhanden. Das äußere Sklerit ist verhältnismäßig lang und schmal, sein Rand gegen den apikal-inneren Sklerit konvex. Das Basilarsklerit hat auf dem distalen Rand einen kräftigen Zahn mit gegen die Mittellinie dorsal gebogener Spitze und einige Borsten. Die Titillatoren sind auf der Ventralseite mit starken, aber stumpfen Zähnen versehen.

E. subalpinus KLAPALEK, 1907. (Fig. 1 C und D.) Die Penisloben sind weniger seitlich verbreitert als bei *E. helveticus*. Das apikal-innere Sklerit ist im apikal-inneren Winkel mit zahlreichen Zähnchen von verschiedener Größe besetzt. In seinem apikalen Teil ist das apikal-innere Sklerit gegen

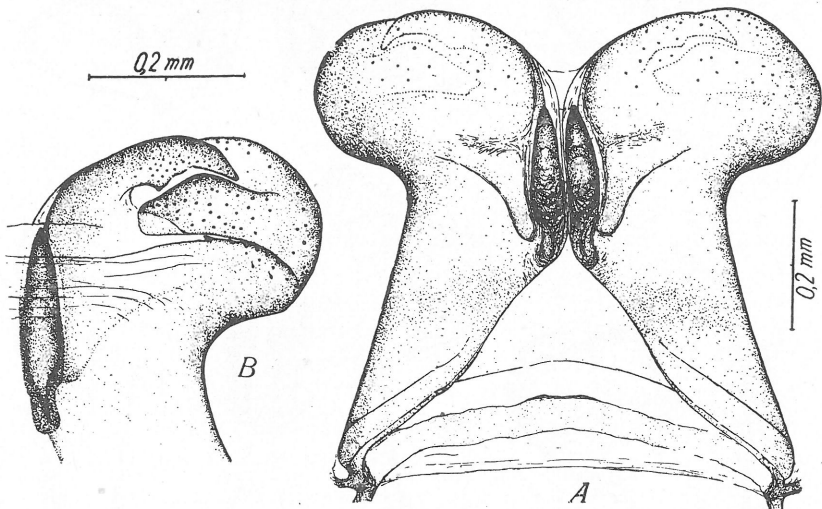


Fig. 8. *Ecdyonurus helveticus* (EATON), A — Penis, ventral, B — linker Penislobus, dorsal

die Dorsalseite gebogen, allmählich verschmälert und endet in eine scharfe Spitze. Sein konkaver Rand trägt einen zwei- oder dreifach gespaltenen Zahn. Das Basilarsklerit hat auf seinem distalen Rand einen kräftigen, gegen die Mittellinie gebogenen Zahn und einige Borsten. Die Titillatoren sind ventral kräftig gezahnt.

Analyse der Längenverhältnisse der Tarsenglieder

Die Messungen, die wir für jede Art bezüglich der Gliederlänge der Vorder-, Mittel- und Hintertarsen ausführten (an zahlreichen Exemplaren von verschiedenen Orten), zeigen eine große Variabilität. Trotz alledem behalten im allgemeinen die Längenverhältnisse der Tarsenglieder für jede Art eine gewisse Konstanz.

Nach Untersuchung der Längenverhältnisse zwischen den Tarsengliedern der Arten, bei denen wir den Bau der Penisloben studiert haben, können wir folgendes bemerken:

Das Längenverhältnis zwischen dem ersten und zweiten Glied des Vordertarsus bei den Männchen, ein in der Systematik der Ecdyonuriden verwendetes Merkmal, ist für die Unterscheidung der Gattungen *Ecdyonurus* und *Heptagenia* nicht brauchbar. Es ist zwar für einige Arten innerhalb der Gattungen charakteristisch, aber nicht charakteristisch für die Unterscheidung beider Gattungen.

So ist bei der Gattung *Ecdyonurus* das erste Glied des Vordertarsus bei den meisten Arten länger als die Hälfte des zweiten Gliedes; aber es existieren auch Arten, die dem Bau der Penisloben nach offensichtlich zu dieser Gattung gehören, bei denen jedoch das erste Vordertarsusglied etwa einem Drittel der Länge des zweiten Gliedes entspricht (*E. helveticus*). Bei der Gattung *Ecdyonurus* ist die Reihenfolge der Gliederlänge des Vordertarsus, bei den Männchen, in abnehmender Ordnung 2 3 4 1 5 oder 2 3 1 4 5.

Bei der Gattung *Heptagenia* ist das erste Glied des Vordertarsus gewöhnlich sehr kurz und stellt $\frac{1}{3}$ des zweiten Gliedes dar; aber es gibt auch Arten, die nach dem Bau der Penisloben zweifellos dieser Gattung angehören und deren erstes Glied länger ist als die Hälfte des zweiten Gliedes (*H. fusco-grisea*). Bei der Gattung *Heptagenia* ist die Reihenfolge in abnehmender Ordnung der Gliederlänge des Vordertarsus bei den Männchen 2 3 4 5 1 oder 2 3 4 1 5.

Bei der Untersuchung der Längenverhältnisse zwischen dem ersten und zweiten Glied der Hintertarsen, ein durch EATON (1883—1888), KLA-PALEK (1909), ULMER (1929) für die Unterscheidung der Gattungen *Ecdyonurus* und *Heptagenia* verwendetes Merkmal, stellen wir fest, daß im allgemeinen dieses Verhältnis für jede der beiden Gattungen charakteristisch ist.

So nehmen bei der Gattung *Ecdyonurus* die Glieder der Mittel- und Hintertarsen von Glied 1 bis 4 an Länge ab, während Glied 5 länger oder kürzer sein kann als Glied 1. In selteneren Fällen sind die ersten beiden Glieder gleich lang. Die Reihenfolge der Längenabnahme der Glieder der Mittel- und Hintertarsen, kann bei dieser Gattung folglich 5 1 2 3 4 oder 1 5 2 3 4 sein.

Bei der Gattung *Heptagenia* ist Glied 1 der Mittel- und Hintertarsen gewöhnlich kürzer als Glied 2 und sehr selten gleich diesem Gliede. Glied 3 kann kürzer oder länger sein als Glied 1, Glied 5 ist das längste. Somit ist die Reihenfolge der Längenabnahme der Mittel- und Hintertarsenglieder bei dieser Gattung folgende: 5 2 3 1 4 oder 5 2 1 3 4.

Es ist selbstverständlich, daß der Unterschied zwischen den Gattungen *Ecdyonurus* und *Heptagenia* hinsichtlich des Verhältnisses zwischen dem ersten und zweiten Glied der mittleren und hinteren Tarsen nicht immer dargestellt ist, denn in beiden Gattungen existieren Arten, bei welchen diese beiden Glieder gleich sind. Dort aber, wo dieser Gattungsunterschied vorhanden ist, dient er zur Ergänzung der sich aus der Untersuchung der Penisloben ergebenden Gattungsmerkmale und bleibt dann auch für die Weibchen gültig.

Die Unterscheidungsmerkmale bei den Larven

Was die Larven betrifft, so ist das Merkmal, das SCHOENEMUND für die Unterscheidung der beiden Gattungen benützt, nämlich das Vorhanden- oder Nichtvorhandensein der seitlichen Pronotumsverlängerungen, nicht mehr anwendbar, wenn man die neue Gruppierung der Arten, die wir in dieser Arbeit vorschlagen, berücksichtigt.

So weist die Artengruppe *lateralis*, die, wie wir gezeigt haben, der Struktur der Penisloben nach zur Gattung *Ecdyonurus* gehört, Larven auf, bei denen die seitlichen Verlängerungen des Pronotums fehlen. Übrigens müssen wir darauf hinweisen, daß kein einziges anderes Merkmal der Larven, außer der Verlängerung des Pronotums, die Gruppierung der Arten, so wie SCHOENEMUND es vorschlägt, unterstützt. Selbst die seitlichen Verlängerungen des Pronotums als Merkmal, das im Sinne von SCHOENEMUNDS Definition der Gattung *Ecdyonurus* zugrunde liegt (DEMOULIN, 1953, p. 267), sind nicht bei allen Arten gleich gut entwickelt. So sind bei einigen Arten, wie *E. helveticus*, *E. venosus*, die seitlichen Verlängerungen des Pronotums kräftig entwickelt und schieben sich mit der Hinterecke über das Mesonotum, während sie aber bei anderen Arten, wie *E. fluminum*, *E. dispar* schwach entwickelt sind und nicht über das Mesonotum hinausreichen (GRANDI, 1946, p. 121—122; MACAN, 1949, p. 65—67).

DEGRANGE (1961, p. 96) untersucht die kaum aus dem Ei entschlüpften Larven der Art *H. lateralis* und bemerkt, daß sie näher der Larven der *Ecdyonurus*- als der *Heptagenia*-Arten sind und demzufolge äußert er sich: „L'attribution générique de *Heptagenia lateralis* (CURT.) ayant été plusieurs fois mise en cause, ces constatations seraient en faveur de son inclusion dans le genre *Ecdyonurus*.“ Folglich wird die von uns in dieser Arbeit angegebene Gruppierung der Arten auch durch die Larvenuntersuchungen unterstützt.

Um Charaktere für die Gattungsunterscheidung bei den Larven zu finden, haben wir die Morphologie einer Reihe *Ecdyonurus* und *Heptagenia*-Arten untersucht.

Die Form der Kiemenlamellen und das Längenverhältnis zwischen dem Fadenbüschel und der Lamelle, wie auch die Haar- und Borstengebilde der Beine, bieten gute Merkmale für die Unterscheidung der Arten innerhalb der Gattungen; aber sie sind keine gemeinsamen Charaktere für die Larven jeder der beiden Gattungen und können folglich nicht als Gattungsmerkmale verwertet werden.

Bei den von uns untersuchten Larven der europäischen Arten haben wir im Bau der Mundwerkzeuge Merkmale gefunden, die für die Unterscheidung der beiden Gattungen brauchbar sind. So weist der Hypopharynx bei allen Arten der Gattung *Ecdyonurus* die Seitenloben in den äußeren apikalen Ecken mit nach hinten gebogenen Verlängerungen auf (Fig. 9 A und B). Bei den Larven der *Heptagenia*-Arten weist der Hypopharynx derartige gebogene Verlängerungen nicht auf, indem die Seiten-

loben gerade seitliche Ränder oder höchstens eine äußere leicht hervorragende apikale Ecke besitzen. Bei den Larven der Arten *H. sulphurea*, *H. flava* und *H. longicauda* (= *flavipennis*) (Fig. 9C und D) sind die äußeren apikalen Ecken der Seitenloben des Hypopharynx leicht seitlich hervorragend, infolge der Anwesenheit je eines kleinen Einschnitts im äußeren Rande unter diesen Ecken. Bei *H. coerulans* sind die Seitenloben des Hypopharynx stark verbreitert, aber die Seitenränder sind beinahe gerade, ohne

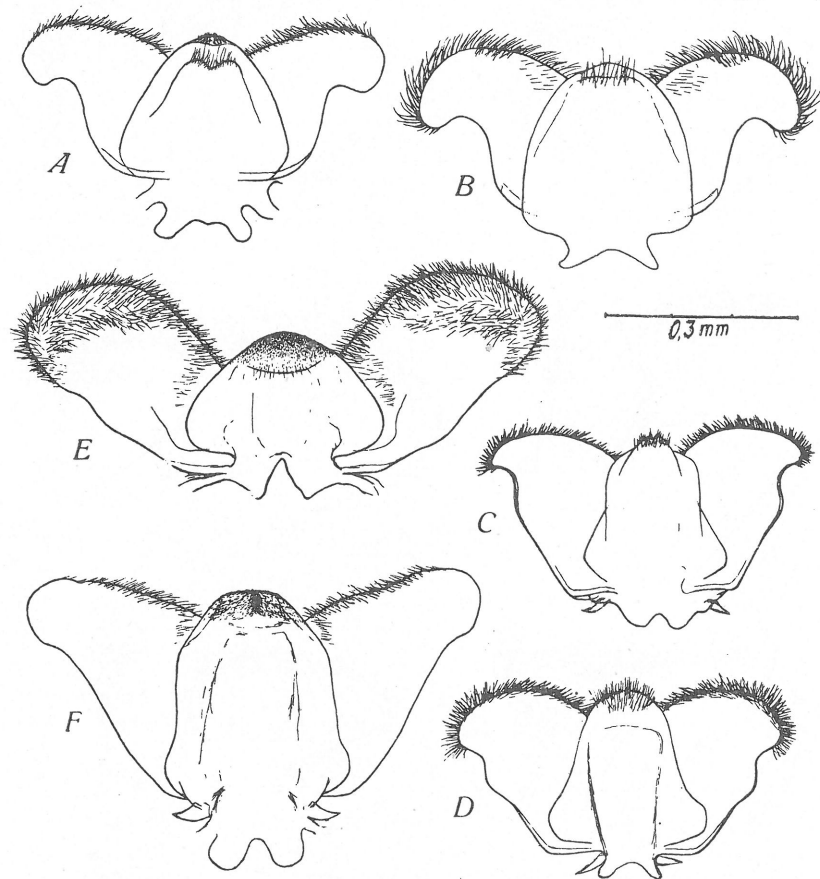


Fig. 9. Hypopharynx: A — *Ecdyonurus lateralis* (CURTIS), B — *Ecdyonurus insignis* (EATON), C — *Heptagenia sulphurea* (MÜLL.), D — *Heptagenia longicauda* (STEPH.), E — *Heptagenia coerulans* (ROSTOCK), F — *Heptagenia fuscogrisea* (RETZIUS)

hervorragende apikale Ecken. Bei *H. fuscogrisea* (Fig. 9 F) sind die Außenränder der Seitenloben des Hypopharynx gleichfalls fast gerade, mit sehr wenig seitlich verbreiterten Außenecken.

Die Maxillen haben gewöhnlich bei der Gattung *Heptagenia* die Lacinia schmal und verlängert, die distale, kammförmige Stachelreihe immer kurz; und die Zahl der Stacheln ist 11–12 bei *H. sulphurea*, 9–11 bei *H. flava*,

9—10 bei *H. coerulans*, 11—12 bei *H. fuscogrisea*, 9—10 bei *H. longicauda* (= *H. flavipennis*). Bei den Larven der *Ecdyonurus*-Arten ist die Lacinia gewöhnlich kürzer und breiter, mit der kammförmigen Stachelreihe gegen die äußere apikale Ecke der Lacinia verlängert. Die Zahl der kammförmigen Stacheln ist bei *E. helveticus* 23, bei *E. venosus* 23, bei *E. insignis* 18—20,

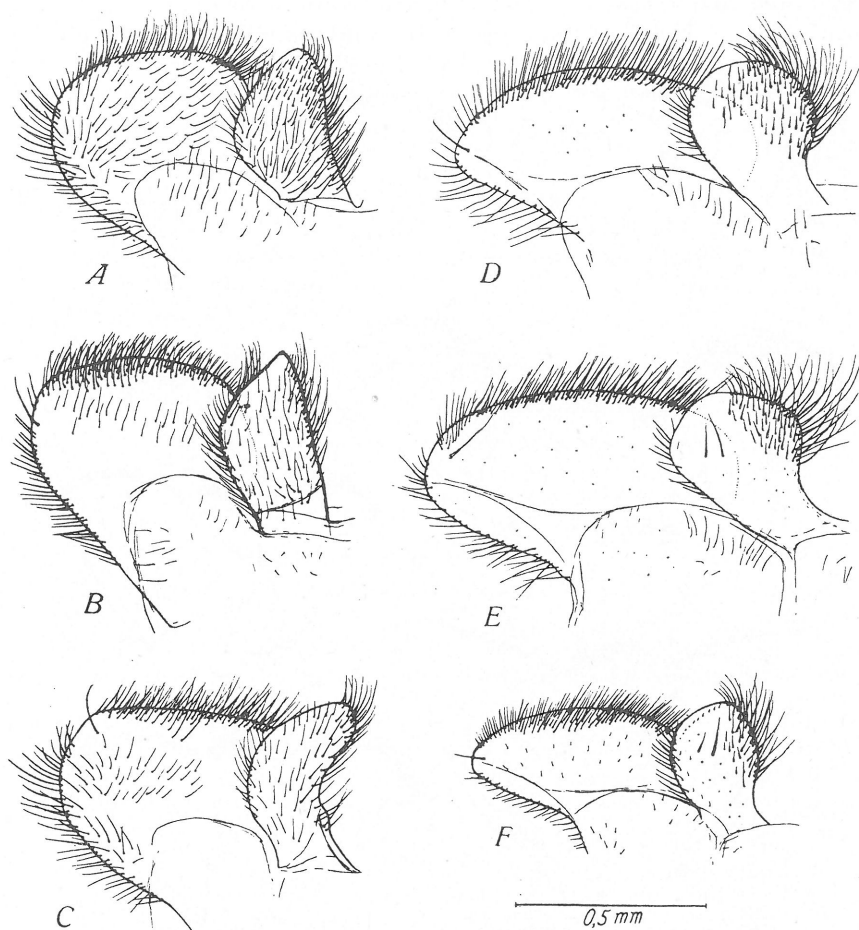


Fig. 10. Linke Außen- und Innenlade des Labiums: A — *Heptagenia coerulans* (ROSTOCK), B — *Heptagenia fuscogrisea* (RETZIUS), C — *Heptagenia sulphurea* (MÜLL.), D — *Ecdyonurus insignis* (EATON), E — *Ecdyonurus helveticus* (EATON), F — *Ecdyonurus lateralis* (CURTIS)

bei *E. lateralis* 14—16, bei *E. falax* 20 (GRANDI, 1953, p. 356), bei *E. concii* 14—18 (GRANDI, 1953, p. 370), bei *E. macedonica* 17—18 (IKONOMOV, 1954, p. 67.) Wir können also sagen, daß die Zahl der kammförmigen Stacheln auf dem Distalrand der Lacinia bei der Gattung *Heptagenia* zwischen 9 und 12, bei der Gattung *Ecdyonurus* aber zwischen 14 und 24 schwankt.

Wenn wir die Struktur des Labiums untersuchen, können wir leicht beobachten, daß bei allen Larven der *Ecdyonurus*-Arten die Außenladen (= Paraglossae) stark in die Breite ausgedehnt und die Innenladen (= Glossae) an der Basis schmal sind, sich dann stark verbreitern und die Form eines keulenförmigen Lappens annehmen (Fig 10 D—F). Bei den Larven der *Heptagenia*-Arten sind die Außenladen nicht sehr in die Breite ausgedehnt, sondern im Gegenteil mehr in die Länge entwickelt, und die Innenladen bieten nicht den Anblick eines abgerundeten keulenförmigen Lappens wie bei den *Ecdyonurus*-Arten, sondern sie weisen dieselbe Breite in ihrer ganzen Länge auf oder sind gegen die Spitze verschmälert. So sind bei *H. coerulans* (Fig 10 A) und *H. flava* die Innenladen oval, verlängert, mit abgerundetem Ende; ihr Innenrand ist gerade oder leicht konvex, der Außenrand stark konvex. Bei den Arten *H. sulphurea* (Fig. 10 C) und *H. longicauda* sind die Innenladen schmal, gebogen, mit der konkaven Seite gegen die Mittellinie gerichtet, und die Spitze abgerundet. Bei *H. fuscogrisea* (Fig. 10 B) sind die Innenladen am Ende zugespitzt, mit fast geradem Innenrand und konvexem Außenrand.

Auf Grund einer genauen Untersuchung der Struktur der Penisloben der Arten der Gattungen *Heptagenia* und *Ecdyonurus* gelangen wir zu folgender neuer Differentialdiagnose für diese beiden Gattungen:

Imagines

- Bei den Penisloben ist das äußere (seitliche) Sklerit vom Ventral-sklerit durch einen tiefen Einschnitt getrennt und dorsal in einen spitzen Dorn verlängert; an den mittleren und hinteren Beinen ist bei beiden Geschlechtern das erste Tarsusglied im allgemeinen kürzer als das zweite und sehr selten gleich dem zweiten.

Gattung *Heptagenia* WALSH

- Bei den Penisloben ist das äußere (seitliche) Sklerit vom Ventral-sklerit nicht durch einen Einschnitt getrennt und gegen die Dorsal-seite nicht in einen Dorn verlängert, sondern abgerundet und gegen das Innere der Penisloben eingebogen. Gattung *Ecdyonurus* EATON

Larven

- Die Seitenloben des Hypopharynx in den äußeren apikalen Ecken schwach oder gar nicht hervorragend; die Maxillen weisen auf dem distalen Rand der Lacinia 9—12 kammförmige Stacheln auf; die Innenladen sind schmal, gerade oder gekrümmt, mit abgerundetem oder spitzem Ende.

Gattung *Heptagenia* WALSH

- Die Seitenloben des Hypopharynx in den äußeren apikalen Ecken mit nach hinten gebogenen Verlängerungen; die Maxillen haben auf dem distalen Rand der Lacinia 14—23 kammförmige Stacheln; die Innenladen sind schmal an ihrer Basis und dann in Form eines keulenförmigen Lappens verbreitert. Gattung *Ecdyonurus* EATON

Wir glauben, daß die Verwendung des Baues der Penisloben als Kriterium für die Unterscheidung der beiden Gattungen, die Gegenstand dieser Arbeit ist, wesensgetreuer und genauer ist als die Merkmale, die bisher benützt wurden, und daß die neue Gruppierung der Arten auch natürlicher ist. Wir sind überzeugt, daß das eingehende Studium der Struktur der Penisloben bei den Ecdyonuriden zu einer besseren Definition der Arten sowie auch zu einer besseren Erkenntnis ihrer natürlichen Gruppierung führen wird.

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit stellen die Verfasser auf Grund einer genauen Untersuchung der Struktur der Penisloben eine neue Diagnose für die Gattungen *Heptagenia* und *Ecdyonurus* auf. Zugleich werden die europäischen Arten dieser beiden Gattungen in Artengruppen gegliedert.

Summary

There is given a new diagnosis of the genera *Heptagenia* and *Ecdyonurus* based upon detailed studies of the penis lobes. The European species of the two genera are divided into species groups.

Résumé

S'appuyant sur l'étude détaillée de la structure des lobes du pénis, les auteurs ont établi une nouvelle diagnose différentielle en ce qui concerne les genre *Ecdyonurus* EATON et *Heptagenia* WALSH. Les espèces européennes de ces genres ont été groupées de la manière suivante:

Genre *Heptagenia* WALSH

(Sclérite externe séparé du sclérite ventral par une échancrure et prolongé dorsalement en une épine; pattes II et III, aux deux sexes, avec premier article tarsien généralement plus court que le second et rarement égal à celui-ci.)

1. Groupe *sulphurea*: *H. sulphurea* (MÜLLER), *H. flava* (ROSTOCK), *H. longicauda* (STEPH.), *H. coerulans* (ROSTOCK).
2. Groupe *fuscogrisea*: *H. fuscogrisea* (RETZIUS).

Genre *Ecdyonurus* EATON

(Lobés du pénis sans échancrure séparant le sclérite externe et ventral; prolongement dorsal en forme d'épine absent; sclérite externe recourbé vers l'intérieur; pattes II et III, aux deux sexes, généralement avec premier article tarsien plus long que le second et rarement égal à celui-ci.)

1. Groupe *lateralis*: *E. lateralis* (CURTIS), *E. affinis* EATON, *E. fallax* HAGEN?, *E. gridellii* (GRANDI), *E. concii* (GRANDI), *E. macedonica* (IKONOMOV).
2. Groupe *venosus*: *E. venosus* (FABRICIUS), *E. fluminum* (PICTET), *E. insignis* (EATON), *E. dispar* (CURTIS), *E. forcipula* (PICTET), *E. torrentis* KIMMINS, *E. ruffii* GRANDI.
3. Groupe *helveticus*: *E. helveticus* (EATON), *E. zellerii* (EATON), *E. subalpinus* (KLAPALEK), *E. austriacus* KIMMINS.

Les auteurs montrent également les caractères de différenciation entre les genres cités, en ce qui concerne les larves des espèces européennes.

Резюме

В данной работе авторы сообщают о своем новом диагнозе родов *Heptagenia* и *Ecdyonurus* на основе подробного исследования структуры лоби penis. Одновременно подразделяются европейские виды этих двух родов в видовые группы.

Literatur

- BAYARD, A. & VERRIER, M.-L., Note sur *Ecdyonurus lateralis* CURTIS et la morphologie comparée des *Ecdyonuridae* (Ephéméroptères). Bull. Soc. zool. France, **75**, 89—90, 1950.
- BOGOESCU, C., Ephemeroptera. Fauna R.P.R., Insecta, **7**, 1958.
- CLEMENS, W. A., New Species and new Life Histories of *Ephemeridae* or Mayflies. Canad. Entomol., **45**, 246—262, 329—341, 1913.
- DEGRANGE, CH., Recherches sur la reproduction des Éphéméroptères. Thèse, Grenoble, 1960.
- DEMOULIN, G., Additions et rectifications aux „Ephéméroptères“ du „Traité de Zoologie“ publié sous la direction de P.-P. GRASSÉ. Bull. Ann. Soc. ent. Belg., **89**, 265—268, 1953.
- , Mission E. JANSSEN et R. TOLLET en Grèce (juillet-août 1953), 4^e note *Ephemeroptera*. Bull. Ann. Soc. ent. Belgique, **91**, 38—44, 1955.
- EATON, A. E., A Revisional Monograph of Recent *Ephemeridae* or Mayflies. Trans. Linn. Soc. (Zool.), London, (2) **3**, 1—352, 1883—1888.
- GRANDI, M., Contributi allo studio degli „Efemeroidei“ italiani VI. Indagini morfologiche comparative su due specie del genere *Ecdyonurus* EATON (*E. fluminum* PICT., *E. helveticus* ETN.). Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna, **15**, 103—128, 1946.
- , Contributi allo studio degli Efemeroidei italiani XVII. *Ecdyonuridae*. Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna, **19**, 307—386, 1953.
- IKONOMOV, P., Über eine neue *Heptagenia* (*Ephem.*) aus Mazedonien. Fragmenta Balcanica, **1**, 57—68, 1954.
- KIMMINS, E. D., The British Species of the Genus *Ecdyonurus* (*Ephemeroptera*). Ann. Mag. nat. Hist., (11) **9**, 486—507, 1942.
- , A Revised Key to the adults of the British Species of *Ephemeroptera*. Sci. Publ. Freshwater biol. Assoc., **15**, 1—71, 1954.
- , The *Ecdyonurus helveticus* (EATON) Complex (*Ephemeroptera*). Ann. naturhist. Mus. Wien, **62**, 225—232, 1958.
- KLAPALEK, FR., Additamentum ad Trichopterorum ac Ephemeridarum in Karpatibus Orientalibus faunae cognitionem. Casopis ceskoslov. Spol. ent., **5**, 32—34, 1907.
- , *Ephemerida*. In: BRAUER, Die Süßwasserfauna Deutschlands, **8**, 1909.
- KOMARECK, J., Nymphy Ceskych Jepic II. *Ecdyonurus lateralis*. Casopis ceskoslov. Spol. ent., **17**, 59—62, 1920.
- LESTAGE, J.-A., Contribution à l'étude des larves des Ephémères paléarctiques. Ann. Biol. lac., **8**, 213—458, 1916.
- , Contribution à l'étude des larves des Éphémères paléarctiques (Serie 2). Ann. Biol. lac., **9**, 79—182, 1918.
- MACAN, T. T., The taxonomy of the nymphs of the British species of the genus *Ecdyonurus* (*Ephem.*). Ent. mont. Mag., **85**, 64—70, 1949.
- , Descriptions of the nymphs of the British species of *Heptagenia* and *Rhithrogena* (*Ephem.*). Entomol. Gaz. **9**, 83—92, 1958.
- NEEDHAM, J. G., TRAVER, J. R. & HSU, Y.-C., The Biology of Mayflies, with a systematic account of North American species. Ithaca, N. Y., 1935.
- SCHOENEMUND, E., Die Unterscheidung der Ephemeropteren-Gattungen *Heptagenia* und *Ecdyonurus*. Zool. Anz., **90**, 45—48, 1930.
- , Eintagsfliegen oder *Ephemeroptera*. In: DAHL, Die Tierwelt Deutschlands, **19**, 1930.
- UJHELYI, S., Kérészek — *Ephemeroptera*. Fauna Hung., **49**, 1959.
- ULMER, G., Eintagsfliegen, *Ephemeroptera* (*Agnatha*). In: BROHMER, EHRLMAN, ULMER, Die Tierwelt Mitteleuropas, **4**, 1929.
- , Aquatic Insects of China. Article VI. Revised Key to the Genera of *Ephemeroptera*. Peking nat. Hist. Bull., **7**, 1932—1933, 195—218, 1933.
- , Eintagsfliegen (*Ephemeropteren*) von den Sunda-Inseln. Arch. Hydrobiol., Suppl., **16**, 443—692, 1939.
- VERRIER, M. L., Sur la repartition géographique d'*Ecdyonurus lateralis* CURTIS. Vie et Milieu, **2**, 406—408, 1951.