

Systematik und Verbreitung der Gattung *Heptagenia* und nahestehender Taxa in Europa

U. Jacob, A. Dorn und A. Haybach

Allen, die sich mit der Fauna von Fließgewässern näher beschäftigen, sind Heptageniidae mit Gattungen wie *Ecdyonurus*, *Heptagenia*, *Epeorus* und *Rhithrogena* aufgrund deren Häufigkeit und stattlichen Erscheinung wohl vertraut. Und seit ZURWERRA & TOMKA, 1985, für die sog. *lateralis*-Gruppe die Gattung *Electrogena* etabliert haben, ist auch - wenngleich wohl nur mit einer pragmatischen Lösung - der Streit geschlichtet, ob diese teils an *Ecdyonurus*, teils an *Heptagenia* erinnernden Taxa besser zur erst- oder zur letztgenannten Gattung gestellt werden sollen. Trotzdem verbleiben im europäischen Raum bei den Heptageniidae viele Unsicherheiten nicht nur auf Art-, sondern auch auf Gattungsebene, die es aufzuhellen gilt. So werden einerseits immer mehr neue Gattungen kreiert, andererseits faßt beispielsweise KLUGE (1988 b, 1989) 13 Gattungen wieder zur alten Gattung *Ecdyonurus* zusammen und beläßt es für Europa bei *Ecdyonurus*, *Rhithrogena*, *Heptagenia*, *Epeorus* und *Cinygma*. Damit wären wir wieder beim Erkenntnisstand EATON'S (1883-88), also vor über hundert Jahren angelangt. Die Realität wird irgendwo zwischen den Auffassungen von Spaltern und Generalisten angesiedelt sein. Betrachten wir diesbezüglich die Gattung *Heptagenia* und nahestehende Taxa:

Innerhalb der Heptageniidae war *Heptagenia* über lange Zeit die einzige Gattung mit holarktischer Verbreitung, etabliert von WALSH, 1863, in Nordamerika. Bereits EATON, 1870, erkannte, daß diese Gattung auch europäische Repräsentanten hat. Schon aufgrund dieser Verbreitung dürfte es sich im Vergleich zu *Ecdyonurus* s.str. um eine "alte" Gattung handeln.

Im Larvalstadium ist *Heptagenia* besonders gut kenntlich an einer als apomorph geltenden Fiederborstenreihe auf der Maxillenlade, während *Ecdyonurus* und *Electrogena* dort ein plesiomorphes Haarborstenfeld aufweisen (Abb. 1, Abb. 2):

Gattung *Heptagenia*

Lt. HUBBARD, 1990, gibt es für dieses Taxon folgende verfügbare Namen:

- *Heptagenia* WALSH, 1863
- *Kageronia* MATSUMURA, 1931 - Subgenus
- *Sigmoneuria* DEMOULIN, 1964
- *Dacnogenia* KLUGE, 1987 - Subgenus.

Typische Art ist *Palingenia flavescens* WALSH - nearktisch.

Als konstitutives und diagnostisches Merkmal gilt bei der Imago die Tarsalrelation der Hinterbeine (Glied 1 kürzer als Glied 2) und der Penisbau (dornartig zugespitzte Sklerite; zum Verständnis des Penisbaues am besten BOGUESCU & TABACARU, 1962 heranziehen). Larvalkennzeichen sind die erwähnte Fiederborstenreihe auf den Maxillen, die Hypopharynx- und Glossac-Formen, Schwanzfäden mit

Schwimthaaren und die Kiemengestalt (+- schmale Außenlamelle und große Fiederlamelle).



Abb. 1: Larvalmerkmal von *Ecdyonurus*: Borstenfeld auf der Maxillenlade



Abb. 2: Larvalmerkmal von *Heptagenia*: Fiederborstenreihe auf der Maxillenlade

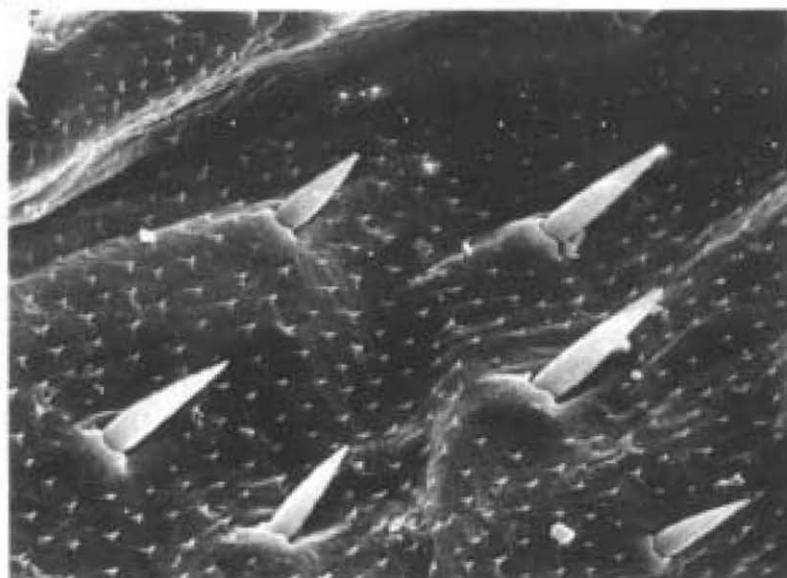


Abb. 3: Larvalmerkmal von *Kageronia*: Pflörmförmige Femurborsten

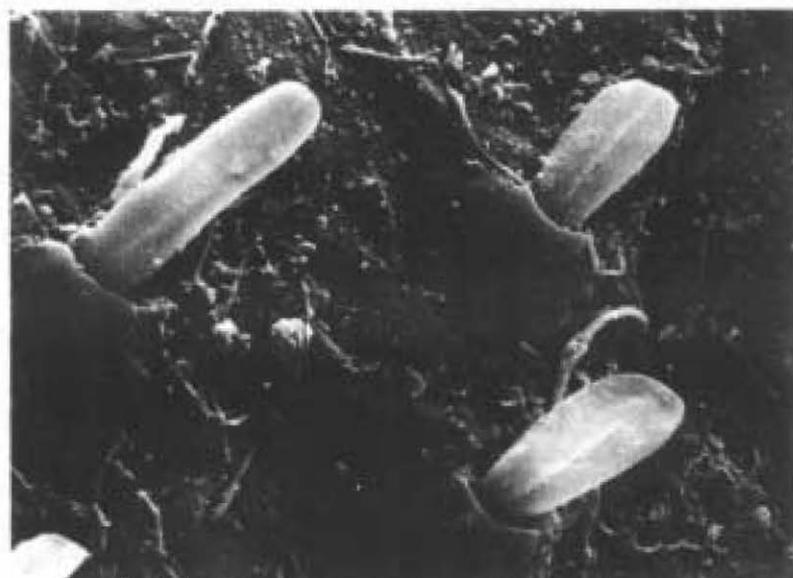


Abb. 4: Larvalmerkmal von *Heptagenia*: Spatelförmige Femurborsten

Die "klassischen" europäischen Vertreter von *Heptagenia* lassen sich drei Artengruppen zuordnen:

***fuscogrisea*-Gruppe** (vor BOGUESCU & TABACARU, 1962, oft zu *Ecdyonurus* gestellt):

Bei den ♂♂-Imagines ist das innere Penis-sklerit nicht wie bei den folgenden Gruppen in einen starken Dorn ausgezogen, sondern abgerundet. Die Tarsenrelationen entsprechen eher *Ecdyonurus* als *Heptagenia* (Hinterbein-Tarsalglied 1 länger als Glied 2). Die Larven haben (im Unterschied zu *Heptagenia* s.str.) eher pfriem- als spatelförmige Femurborsten (Abb. 3, Abb. 4). Die Glossae sind mit einem stark gekrümmten Außen- und einem geraden Innenrand sehr charakteristisch und augenfällig. Die Schwanzfäden sind sehr spärlich mit Schwimmhaaren besetzt.

Das sind im Vergleich mit *Heptagenia* s.str. solche Abweichungen, daß nach dem "Gleichbehandlungsgebot" innerhalb der Familie eine generische Trennung geboten scheint. Der älteste und möglicherweise einzige verfügbare Name ist *Kageronia* Matsumura, 1931 (typische Art: *Kageronia suzukiella* MATSUMURA, 1931, = *K. kkihada* MATSUMURA, 1931). Es ist das Verdienst von KLUGE (1987), die Zugehörigkeit von *fuscogrisea* zu *Kageronia* erkannt zu haben, wobei KLUGE dem Taxon *Kageronia* nur subgenerischen Rang zubilligt.

In Europa zwei Vertreter:

***Kageronia fuscogrisea* (RETZIUS)**

- *Ephemera fusco-grisea* RETZIUS, 1783
- *Heptagenia volitans* EATON, 1870
- *Ecdyurus convergens* ARO, 1910
- *Ecdyonurus rossicus* TSHERNOVA, 1928
- *Ecdyonurus confinis* TSHERNOVA, 1928

Die Art ist boreo-kontinental, wahrscheinlich sogar paläarktisch verbreitet und dringt vom Osten breit keilförmig zwischen Südfennoskandien und dem Alpennordrand bis auf die Britischen Inseln vor.

***Kageronia orbiticola* (KLUGE)**

- *Heptagenia orbiticola* KLUGE, 1986; in: TSHERNOVA et al., 1986.

Die Art weist larval die typischen *Kageronia*-Glossae auf; bei der Imago vermittelt der Penisumriß an die *Electrogena*-Verwandtschaft.

Sie wurde aus Ostsibirien beschrieben und für Europa von SAARISTO et. al., 1993, aus Schwedisch und Finnisch Lappland gemeldet.

Die bei *Heptagenia* verbleibenden europäischen Taxa haben sämtlich die für die Gattung typische Penismorphe (inneres und äußeres Sklerit dornartig zugespitzt, von ventral aber kaum sichtbar) und Hinterbein-Tarsalrelation (Glied 1 kürzer als Glied 2). Die Larven haben sämtlich die schmalen, gekrümmten, d.h. am Innenrand +/- konkav eingezogenen Glossen, und die Femurborsten sind breit spatel- bis herzförmig abgeflacht.

In Europa treten zwei Artengruppen auf: *sulphurea*- und *flava*-Gruppe

***sulphurea*-Gruppe**

Die Vertreter sind imaginal durch einen winkeligen Einschnitt zwischen den Penisloben gekennzeichnet.

***Heptagenia sulphurea* (MÜLLER)**

- *Ephemera sulphurea* MÜLLER, 1776
- *Baetis marginalis* BURMEISTER, 1839
- *Baetis cyanops* PICTET, 1843-45
- *Heptagenia elegans* EATON, 1871

Die Verbreitung ist paläarktisch, in Europa reicht das Areal vom mediterranen Raum bis Lappland.

***Heptagenia dalecarlica* BENGTTSSON**

- *Heptagenia dalecarlica* BENGTTSSON, 1912

Bestes diagnostisches Larvenmerkmal zur Trennung von *sulphurea* sind merkwürdigerweise "vertauschte" Mandibeln (Links-Rechts-Inversion). Auf diese Auffälligkeit wies bereits BENGTTSSON, 1917, hin. Die Imagines sind im Vergleich zu *H. sulphurea* stark tingiert.

Die Art ist tundra-paläarktisch, vielleicht sogar holarktisch verbreitet. In Westeuropa ist sie auf Fennoskandien beschränkt. Südlich endet das Areal etwa in der schwedischen Provinz Dalarna.

***Heptagenia coerulans* ROSTOCK**

- *Heptagenia coerulans* ROSTOCK, 1878
- *Heptagenia gallica* EATON, 1885

Auch die Larven dieser Art haben "vertauschte" Mandibeln, was bislang offenbar niemandem aufgefallen ist. Außerdem zeichnet sich *H. coerulans* am Hypopharynx durch eine sehr kurze Lingua aus, was KLUGE, 1987, in Verbindung mit weiteren Merkmalen für systematisch bedeutsam hält und darauf das monotypische Subgenus *Dacnogenia* gründet.

Die Art ist pontomediterran verbreitet, hat also in Europa ihren Verbreitungsschwerpunkt auf der Balkanhalbinsel und kommt in Mitteleuropa nur in thermisch begünstigten Lagen vor.

***flava*-Gruppe**

Hier ist der Einschnitt zwischen den Penisloben basal breit gerundet, dadurch sind die Loben voneinander distanziert. Auch sind die Forcipes auffällig kurz.

***Heptagenia flava* ROSTOCK**

- *Heptagenia flava* ROSTOCK, 1878
- *Heptagenia arsenjevi* TSHERNOVA, 1952

Die ♂-Imago weist einen auffälligen rotbraunen, medianen Längsstreifen auf dem Abdomen auf.

Die Verbreitung ist kontinental-meridional, also wärmegetönt; die Art dringt vom Osten und Südosten Europas keilförmig zwischen Alpennordrand und Dänemark nordwestlich bis zur holländischen Provinz Limburg vor.

***Heptagenia longicauda* (STEPHENS)**

- *Baetis longicauda* STEPHENS, 1835

- *Ephemera flavipennis* DUFOR, 1841

Der ♂-Imago fehlt der rotbraune Längsstreifen auf dem Abdomen.

Diese Art war in Europa lange verschollen und ist erst in neuerer Zeit wiedergefunden worden. Aktuelle Funde vermehren sich für Süddeutschland MALZACHER, 1981 (Hochrhein), DORN (Ach, Isar, Donau) teilweise publiziert in WEINZIERL & SEITZ, 1993, für Westdeutschland HAYBACH & FISCHER, 1994 (Erlenbach, Pfalz) sowie für Norddeutschland REUSCH & BLANKE, 1993 (Niedersachsen).

Heptagenia longicauda ist ebenfalls kontinental-meridional verbreitet. Sie dringt vom Osten und Südosten keilförmig zwischen Alpen und Ostseeküste vor und erreicht im Unterschied zu *H. flava* Südengland.

Als unsicheres Taxon der Gattung *Heptagenia* verbleibt:

***Heptagenia bipunctata* ESBEN-PETERSEN, 1916**, - terra typica arktischer Ural. Die Synonymierung mit *Heptagenia flava* durch KLUGE, 1995, ohne vorliegendes Typusmaterial dürfte schon aufgrund des Verbreitungstyps von *H. flava* ungerechtfertigt sein.

Einige weitere nordische Taxa wurden teils unter *Heptagenia*, teils unter *Ecdyonurus* geführt. Wir wissen aber inzwischen (JACOB, VIII. Int. Eph.-Konf., 1995, Lausanne), daß in Fennoskandien die Gattungen *Ecdyonurus*, *Electrogena*, *Rhithrogena* und *Epeorus* überhaupt nicht vertreten sind. *Epeorus* findet bereits am Rand der zentralen Mittelgebirge seine nördliche Verbreitungsgrenze, während *Ecdyonurus*, *Rhithrogena* und *Electrogena* mit einigen expansiven Taxa wenigstens noch die Britischen Inseln erreichen. Dies dürfte damit zusammenhängen, daß nacheiszeitlich die Themse ein Nebenfluß des Rheins war. Aber den Sprung vom Rand des alpinen Eisschildes zur fennoskandischen Eiskalotte schaffte von diesen Gattungen keine einzige.

Wenn also *Ecdyonurus* s.str. und *Electrogena* in Fennoskandien fehlen und die Taxa *joernensis* BENGTTSSON und *hyalinus* ESBEN-PETERSEN keine *Heptagenia* repräsentieren, wohin gehören sie dann? Bei holarktischer Betrachtung wird deutlich, daß nicht nur *Heptagenia*, sondern auch weitere nearktische Heptageniidae-Gattungen paläarktische Vertreter haben.

Nixe wurde von FLOWERS, 1980, etabliert und von TSHERNOVA et al., 1986, irrtümlich mit *Ecdyonurus* synonymiert. Irrtümlich schon deshalb, weil *Ecdyonurus* als

konstitutives Larvalmerkmal laterale Pronotumlappen aufweist, die *Nixe* nicht hat. *Nixe* fand bereits Einführung in das europäische Schrifttum (z.B. bei ZURWERRA, METZLER & TOMKA, 1987), dabei vertritt KLUGE (1988 b ff) die Auffassung, daß *Nixe* nicht nur kongenerisch mit *Leucrocuta* FLOWERS, sondern auch mit der ostpaläarktischen *Paracinygmula* BAIKOVA ist. *Leucrocuta* und *Nixe* sind in fast allen Merkmalen identisch und unterscheiden sich letztlich im Imaginalstadium nur an der Augendistanz und bei den Larven durch vorhandene bzw. fehlende Schwimmhaare an den Schwanzfäden. Mit diesen Taxa hat *Paracinygmula* gemein, daß bei den Larven ein identischer Kiementyp auftritt (lamellärer Teil fast kreisförmig, fibrillärer Teil sehr reduziert und an den Kiemen 7 - oder 6 und 7 - fast oder sogar völlig fehlend). Es handelt sich also um eine einheitliche Verwandtschaftsgruppe, bei der sog. generisch bedeutsame Merkmale beliebig gemischt aufzutreten scheinen. Deshalb fassen wir *Leucrocuta*, *Nixe* und *Paracinygmula* höchstens als subgenerisch getrennt auf, wobei *Paracinygmula* der älteste verfügbare Name ist und *Leucrocuta* lediglich Seitenpriorität vor *Nixe* hat.

Gattung *Paracinygmula* BAIKOVA

- *Paracinygmula* BAIKOVA, 1975
- *Leucrocuta* FLOWERS, 1980
- *Nixe* FLOWERS, 1980
- *Akkarion* FLOWERS, 1980 - Subgenus

Typische Art ist *Paracinygmula zhiltzovae* BAIKOVA - ostpaläarktisch.

Die Larven weisen eine "ecdyonuride" Maxillenbeborstung auf, und bei den Imagines sind am Hinterbein die Tarsalglieder 1 und 2 entweder gleichlang oder tendieren zu *Ecdyonurus*.

In Europa bisher nur:

***Paracinygmula joernensis* (BENGTSSON) comb. nov.**

- *Ecdyurus joernensis* BENGTSSON, 1909
- *Ecdyurus flavomaculatus* ARO, 1928

Diese Art ist sehr zierlich, als Imago auf dem Abdomen für europäische Verhältnisse aberrant gemustert (auf den Tergiten dicke paarige halbmondförmige, karminrote Makeln). Sie ist paläarktisch verbreitet (FLOWERS, 1986) und kommt in Europa nur in Fennoskandien und im tundrales Rußland vor. Die südliche Verbreitungsgrenze verläuft etwa in der schwedischen Provinz Dalarna.

Streng hochnordisch ist schließlich die

Gattung *Cinygma* EATON

- *Cinygma* EATON, 1885

Typische Art ist *Cinygma integrum* EATON - nearktisch.

Im Vorderflügel ist die Pterostigmaregion sehr charakteristisch, eine scheinbar zusätzliche Längsader (vorgetäuscht durch rechtwinklig anastomosierende Queraern) teilt das C-Feld dieses Areals in eine Serie kleinerer vorderer und größerer hinterer Zellen. Der Penis ist etwa bis zur Mitte durch einen apikalen Einschnitt getrennt, die Loben sind klein, kompakt und wenig differenziert. Bei den Larven ist der lamelläre Teil von Kieme 1 klein, eiförmig und der fibrilläre Teil mehr als doppelt so lang; die übrigen Kiemen sind *Ecdyonurus*-ähnlich, d.h. mit flacher Unterkante und stark gekrümmter Oberkante, rundem Apex und gut entwickeltem fibrillären Teil. Der Apex der Maxillenlade ist ohne die für die meisten Heptageniidae typische Kammborstenreihe, sondern dort sitzen Haarborsten; sonst ist die Maxillarborstung "heptagenioid", d.h. mit Fiederborstenreihe versehen. Eine vergleichsweise gute Gattungsübersicht gibt TSHERNOVA, 1980.

In Europa nur:

***Cinygma lyriformis* (McDUNNOUGH)**

- *Ecdyonurus lyriformis* McDUNNOUGH, 1924

- *Ecdyurus hyalinus* ESBEN-PETERSEN, 1916

- *Ecdyonurus Peterseni* LESTAGE, 1930

- *Heptagenia abnormis* TSHERNOVA, 1949

Die Art ist zirkumtundral und somit holarktisch verbreitet; in Europa ist sie bislang nur vom aktischen Ural und dem Petschorabecken bekannt. Es dürfte aber lohnen, auch in Finnisch Lapland nach ihr zu suchen.

Nach einem Diskussionsbeitrag von KLUGE 1995 in Lausanne sind im Norden Fennoskandiens sogar noch diverse weitere "sibirische" Arten zu erwarten. Deshalb schließen wir unsere Betrachtungen mit einer "vorläufigen" Liste ab, die 4 Gattungen mit insgesamt 9 Arten enthält:

Die "heptagenioiden" Heptageniidae Europas:

Gattung *Heptagenia* WALSH

***sulphurea*-Gruppe**

***H. sulphurea* (MÜLLER)**

***H. dalecarlica* BENGTTSSON**

***H. coerulans* ROSTOCK**

? in Untergattung *Dacnogenia* KLUGE

***flava*-Gruppe**

***H. longicauda* (STEPHENS)**

***H. flava* ROSTOCK**

Gattung *Kageronia* MATSUMURA

***K. fuscogrisea* (RETZIUS)**

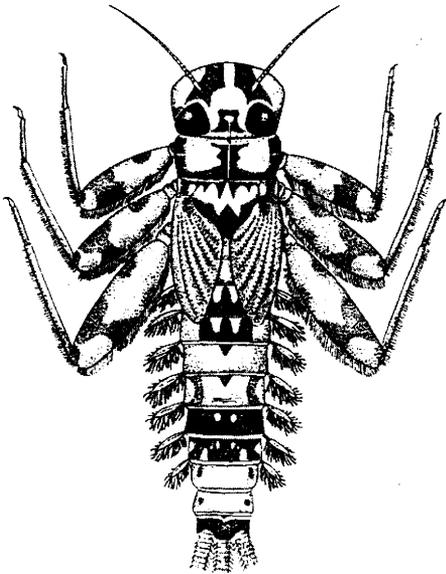
***K. orbiticola* KLUGE**

Gattung *Paracinygmula* BAIKOWA

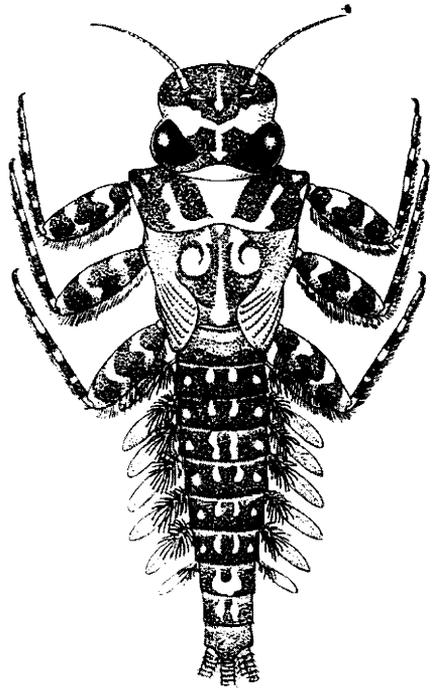
P. joernensis (BENGTSSON)

Gattung *Cinygma* EATON

C. lyriformis (McDUNNOUGH)

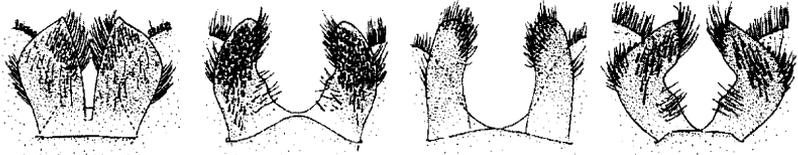


H. coeruleans



H. longicauda

Abb. 5-6: Larvenhabitus von *Heptagenia*



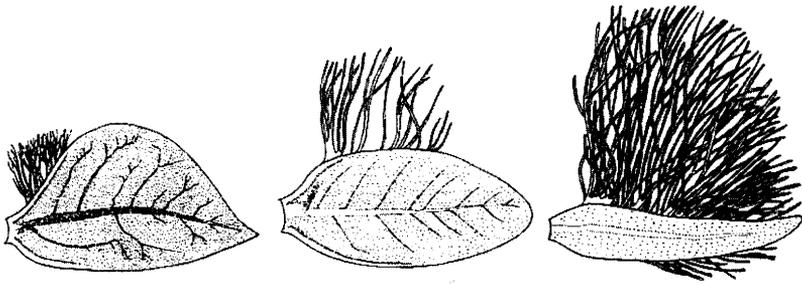
K. fuscogrisea

H. sulphurea

H. dalearctica

H. flava

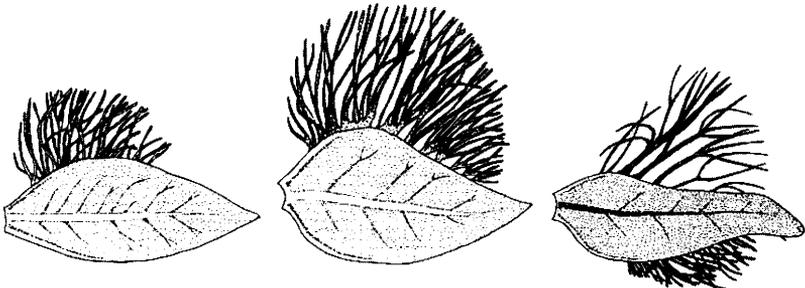
Abb. 7-10: Diagnostische Larvalmerkmale: Form der Glossae



K. fuscogrisea

H. sulphurea

H. coerulans

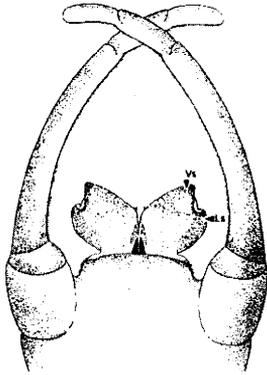


H. dalearctica

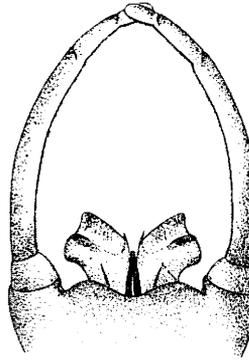
H. flava

H. longicauda

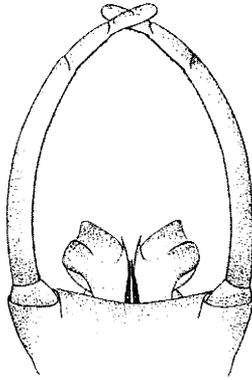
Abb. 11-16: Diagnostische Larvalmerkmale: Gestalt der mittleren Kiemen



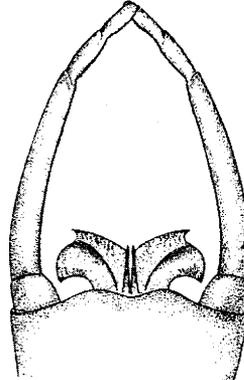
K. fuscogrisea



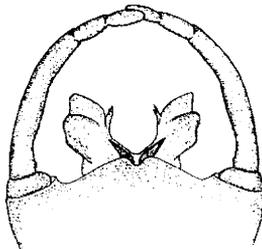
H. coeruleans



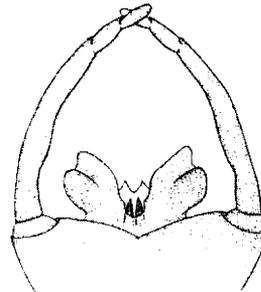
H. sulphurea



H. dalecarlica

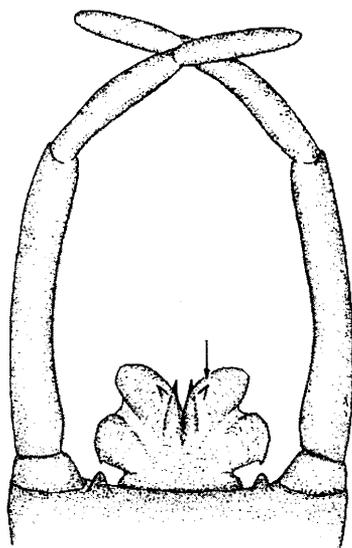


H. flava

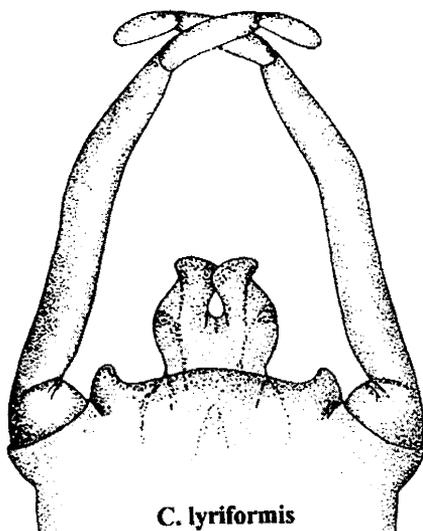


H. longicauda

Abb. 17-22: Diagnostische Imaginalmerkmale: ♂♂-Genitalien



P. joernensis



C. lyriformis

Abb. 23-24: Diagnostische Genitalmerkmale: ♂♂-Genitalien

Literatur:

- BAIKOWA, O.A., 1975: Nowy rod podenki iz Primorja (Ephemeroptera: Heptageniidae); Izv. Sibir. Otdel. AN SSSR, (Biol.) 1: 54-57.
- BENGTSSON, S., 1917: Weitere Beiträge zur Kenntnis der nordischen Eintagsfliegen; Ent. Tidskr., 38: 174-194.
- BOGUESCU, C. & I. TABACARU, 1962: Beiträge zur Kenntnis der Untersuchungsmerkmale zwischen den Gattungen *Ecdyonurus* und *Heptagenia* (Ephemeroptera); Beitr. Ent., 12 (3/4): 273-291.
- EATON, E.A., 1870: On some new British species of Ephemeridae; Trans. Ent. Soc. London: 1-8.
- EATON, E.A., 1883-88: A revisional monograph of recent Ephemeridae or Mayflies; Trans. Linn. Soc. London, (2) 3: 1-352, 65 Taf.
- ESBEN-PETERSEN, M., 1916: Ephemerida, in: Résultats scientifiques de l'expédition des frères KUSNECOV à l'Oural Arctique en 1909, sous la direction de H. BACKLUND; Mém. Acad. Sci., (8) phys.-math., 28 (12): 1-12.
- FLOWERS, R.W., 1980: Two new genera of Nearctic Heptageniidae (Ephemeroptera); Flor. Ent., 63 (3): 296-307.
- 1986: Holarctic distribution of three taxa of Heptageniidae (Ephemeroptera); Ent. News, 97 (5): 193-197.
- HAYBACH, A. & J. FISCHER, 1994: Zur Kenntnis der Eintagsfliegenfauna (Insecta: Ephemeroptera) von Rheinland-Pfalz; Lauterbornia, 19: 173-189.

- HUBBARD, M., 1990: Mayflies of the World, A Catalog of the Family and Genus Group Taxa (Insecta, Ephemeroptera); Flora & Fauna Handbook No. 8, Sandhill Crane Press, Inc., Gainesville: 1-119.
- KLUGE, N.J., 1987: Podenki roda *Heptagenia* WALSH (Ephemeroptera, Heptageniidae) fauny SSSR; Ent. Obozr., **66**: 302-320.
- 1988a: Mayflies of the genus *Heptagenia* (Ephemeroptera, Heptageniidae); Ent. Rev. Wash., **67** (1): 60-79.
- 1988b: Rewisija rodow *Heptagenia* WALSH, 1.(Artikel von Kluge, 1989, in Russ.), Ent. Obozr., **67** (2), 291-313.
- 1989: Generic revision of Heptageniidae (Ephemeroptera). I. Diagnose of tribes, genera, and subgenera of Heptageniinae; Ent. Rev. Wash., **68**: 1-24.
- 1995: Katalog tipowych eksemplarow kolekczii Zoologicheskogo Instituta RAN, podenki (Ephemeroptera); Zool. Inst. RAN, 1995: 3-50.
- MALZACHER, P., 1981: Beitrag zur Insekten-Faunistik Südwestdeutschlands: Ephemeroptera - Eintagsfliegen; Mitt. Ent. Ver. Stuttgart, **16**: 41-72.
- REUSCH, H. & D. BLANKE, 1993: Rote Liste der in Niedersachsen und Bremen gefährdeten Eintags-, Stein- und Köcherfliegenarten (Insecta: Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera); Inform. Naturschutz Nieders., Hannover: **13**: 130-148.
- SAARISTO, M.I., NILSSON, A.N. & E. SAVOLLAINEN, 1993: *Heptagenia orbiticola* KLUGE, a mayfly species new to Europe (Ephemeroptera, Heptageniidae); Ent. Tidskr., **114**: 51-54.
- TSHERNOVA, O.A., 1980: O maloizwestnom rode podenok *Cinygma* EATON (Ephemeroptera, Heptageniidae); Ent. Obozr., **59** (1): 107-113.
- TSHERNOVA, O.A., KLUGE, N.J., SINITSCHENKOWA, N.D. & V.V. BELOV, 1986: (Order Ephemeroptera - Mayflies; in Russ.) Keys to the insects of Far Eastern USSR in six volumes, Leningrad, I.: 99-142.
- WEINZIERL, A. & G. SEITZ, 1993: *Raptobaetopus tenellus* (ALBARDA, 1878) (Ephemeroptera, Baetidae) im bayerischen Donaugebiet; Lauterbornia, **13**: 21-24.
- ZURWERRA, A., METZLER, M. & I. TOMKA; 1987: Biochemical systematics and evolution of the European Heptageniidae (Ephemeroptera); Arch. Hydrobiol., **109**: 481-510.
- ZURWERRA, A. & I. TOMKA, 1985: *Electrogena* gen. nova, eine neue Gattung der Heptageniidae (Ephemeroptera); Ent. Ber. Luzern, **13**: 99-104.

U. Jacob

Altenbrucher Mühlenweg 35

D 27472 Cuxhaven

A. Haybach

Tannenweg 3

D 55129 Mainz

A. Dorn

Weißbürger Str. 13

D 81667 München