

MARTA GRANDI

Istituto di Entomologia dell'Università degli Studi di Bologna

I comportamenti di volo nelle diverse fasi della vita aerea
degli Efemerotteri

Estratto dal

Bollettino dell'Istituto di Entomologia della Università di Bologna

Vol. XXXI, 1972-73, pp. 109-127

Pubblicato il 20 settembre 1973



TIPOGRAFIA COMPOSITORI - BOLOGNA

1973

MARTA GRANDI

Istituto di Entomologia dell'Università degli Studi di Bologna

I comportamenti di volo nelle diverse fasi della vita aerea degli Efemerotteri.

Gli stadi alati degli Efemerotteri possono spostarsi in due modi, per deambulazione, o a volo.

LA DEAMBULAZIONE.

Nonostante l'esilità delle loro zampe, gli Efemerotteri sono in grado, salvo eccezioni, di camminare. Questo avviene, prima di tutto, quando la subimmagine esce dalla spoglia ninfale, nel caso che la ninfa si sia precedentemente attaccata ad un qualche supporto per compiere lo sfarfallamento ⁽¹⁾. L'insetto libera dapprima la parte anteriore del corpo e, con questa, le ali e le zampe, sulle quali procede poi di quei pochi passi che le permettono di estrarre l'addome e i cerci. La subimmagine si allontana quindi a volo e, trovato un luogo adatto, resta lì ferma o quasi fino al momento dell'ultima muta. A questo punto le zampe, sempre salvo eccezioni, servono di nuove all'immagine per uscire dalla spoglia subimmaginale nella stessa maniera descritta prima. Le immagini degli Efemerotteri, come è ben noto, hanno una vita assai breve, che dura alcune ore o, al massimo, pochi giorni. Durante questo tempo esse compiono piccoli spostamenti sulle foglie o sui rami o comunque sul supporto ove si sono posate. Si possono vedere gli adulti del *Cloëon dip-terum* L. procedere sui vetri delle finestre; immagini o subimmagini di specie varie camminare sulle pareti di garza delle gabbie che le contengono. Le femmine di diverse specie del genere *Baëtis* Leach, infine, al momento della ovid deposizione si posano sul fango o sui ciottoli della riva e poi, camminando (e accartocciando le ali attorno al corpo), scendono sotto il pelo dell'acqua per deporre le uova sul fondo.

Gli Efemerotteri adulti a zampe deboli o involute e perciò inservibili alla progressione ⁽²⁾ costituiscono una eccezione, sia pure non rara. In seno alla fauna italiana se ne conoscono due: *Oligoneuriella rhenana* Imh., i cui stadi alati non si posano mai e *Ephoron virgo* Oliv., che può posarsi solo per un istante al momento della muta subimmaginale.

(1) Non raramente lo sfarfallamento si compie semplicemente alla superficie dell'acqua e in tal caso la subimmagine, come fuoriesce dalla spoglia ninfale, spicca subito il volo.

(2) Nei maschi esse possono tuttavia ancora servire per aderire alla femmina durante l'accoppiamento.

IL VOLO.

Il volo costituisce il mezzo di locomozione di gran lunga più comune negli Efemerotteri, creature aeree per eccellenza, nelle quali ogni carattere morfologico o anatomico del corpo sembra essersi evoluto allo scopo di permettere loro di compiere librati in aria tutti gli atti della loro vita di adulti. Sul meccanismo, le modalità, le condizioni e gli scopi del volo delle Effemere si sono accumulate numerosissime ricerche. Questa mia nota ha lo scopo di offrire un quadro panoramico e sintetico su quanto ora si sa in proposito, attingendo alla ricca letteratura e alle mie numerose osservazioni personali.

Gli Efemerotteri volano essenzialmente per tre ragioni diverse:

- 1) per portarsi da un luogo ad un altro; parleremo, in tal caso, di « v o l o d i s p o s t a m e n t o »;
- 2) per preparare e permettere l'incontro dei due sessi e l'accoppiamento; è la nota « d a n z a n u z i a l e »;
- 3) per deporre le uova; lo chiameremo, questo, « v o l o d i o v i d e p o s i z i o n e ». Esso è limitato, naturalmente, alle femmine e non tutte le specie lo presentano.

Solo la danza nuziale, a quanto mi consta, esiste in tutti i rappresentanti dell'ordine. Quando questa si svolge sull'acqua, nel luogo stesso dello sfarfallamento e quando le femmine fecondate lasciano poi cadere immediatamente o quasi le uova nello stesso bacino dal quale poche ore prima erano fuoriuscite, il volo (e la vita) di questi insetti si condensa e si esaurisce in una sola « danza », talora spettacolare. Questo comportamento può tuttavia considerarsi un caso limite, che si trova solo in poche specie, delle quali si dirà meglio oltre.

La quasi totalità degli Efemerotteri presenta, più o meno nettamente distinti nel tempo e nello spazio, i tre tipi di volo sopra indicati, i quali si compiono spesso con tecniche decisamente diverse. È bene notare qui tuttavia, da un punto di vista molto generico, che il comportamento di volo delle diverse specie non è gran che vario e che le variazioni sono più spesso imposte dalle circostanze ambientali piuttosto che da caratteristiche specifiche. Voglio dire che la forza e la direzione del vento, il gradiente termico, l'umidità, ecc. inducono specie diverse a comportarsi nello stesso modo e che ogni singola specie mostra un alto grado di adattabilità alle condizioni ambientali in cui viene a trovarsi.

Voli di spostamento.

I voli di spostamento degli Efemerotteri vengono effettuati in tre circostanze diverse della loro vita: quando le subimmagini si allontanano dalla spoglia ninfale in cerca di un sostegno sul quale posarsi; quando le immagini lasciano il supporto ove è avvenuta l'ultima muta per portarsi sul luogo della danza; quando le femmine fecondate abbandonano la danza e si diri-

gono verso qualche specchio d'acqua per iniziare il volo di ovideposizione ⁽¹⁾. Gli spostamenti compiuti dalle subimmagini sono sempre di scarsa entità; non così gli altri, ai quali specialmente si riferiscono le osservazioni che seguono.

Questo tipo di volo non presenta tecniche o modalità particolari. Gli alati procedono orizzontalmente, in linea retta, ad una altezza variabile fra due e cinque metri, con velocità costante pari o di poco superiore a quella di un uomo che cammini di buon passo. Avvistatone qualcuno in buone condizioni di visibilità, non è difficile infatti seguirlo per un certo tratto. Data la loro leggerezza e fragilità, essi possono volare solo se l'aria è calma o se spira un vento leggero; in quest'ultimo caso si dirigono sempre controvento. In assenza di vento si orientano di solito verso il sole. Scelgono di preferenza per tali voli luoghi aperti, privi di alberi o di altri ostacoli, ove sia possibile il loro procedere rettilineo. Le ore preferite sono quelle del tramonto o dell'alba, le ore in cui di solito si concentra la loro breve vita di alati, ma non è raro veder volare esemplari anche in pieno giorno e si ha notizia di voli notturni.

Solo qualche volta mi è capitato di osservare Efemerotteri in volo di spostamento riuniti in sciami (come, per esempio, specie del genere *Caenis* Steph.) e ritengo che, nel caso più comune, ciascuno individuo voli per conto suo. Alcuni reperti di Hovasse e Olivier (1945) e di Verrier (1954) dimostrano tuttavia che, almeno per certe specie, gli spostamenti in gruppo o addirittura in grandi masse non sono rari. Le distanze che in tal modo vengono coperte variano, nel caso più comune, da poche decine di metri a un chilometro o due. Gli Autori testè citati e Dufour (1909 e 1910) ricordano però diverse specie (*Potamanthus luteus* L., *Ephoron virgo* Oliv., *Oligoneuriella rhenana* Imh., *Ecdyonurus venosus* Fab., *Rhithrogena alpestris* Etn., *Ephemerella ignita* Poda, *Caenis horaria* L., *Centroptilum pennulatum* Etn., *Baëtis pumilus* Etn.) capaci di vere e proprie migrazioni del valore di cinque o sei chilometri. Vale la pena di ricordare che numerosi esemplari di *Potamanthus luteus* L. furono raccolti a Clermond-Ferrand (Francia) a undici chilometri dal luogo dello sfarfallamento e che sciami di *Ephoron virgo* Oliv. furono visti, sempre nella Francia centrale, a tredici chilometri dalle acque natali. Da notarsi che tali distanze vennero coperte volando contro vento e nel giro di poche ore.

Il termine « migrazione », usato in questi casi dagli Autori, non appare del tutto appropriato, dato che esso dovrebbe indicare uno spostamento seguito dal ritorno; meglio sarebbe parlare di « esodi » o di « migrazioni dispersive », movimenti che permettono agli individui di cambiare ambiente

⁽¹⁾ Le femmine del *Cloëon dipterum* L., dopo l'accoppiamento, abbisognano di un periodo di quiete di una decina di giorni per maturare i loro germi. Pertanto, quando sono state fecondate, esse volano in cerca di un luogo protetto (entrano allora volentieri nelle case) che lasceranno poi allorchè saranno pronte a liberare la prole. Il caso è del tutto eccezionale nell'ordine e connesso con la viviparità della specie in questione (Grandi M., 1941).

alla ricerca di migliori condizioni di vita (Grandi G., 1966, pp. 312-313). Infatti la causa più semplice e diretta che spinge questi insetti ad allontanarsi dalle acque in cui sono cresciuti e dove le femmine dovranno ovideporre per andare a compiere la danza nuziale altrove, consiste certamente nel fatto che spesso il luogo dello sfarfallamento o quello ove le subimmagini si sono posate per la muta, non si presta per la danza nuziale, la quale abbisogna per svolgersi di determinate condizioni, come si dirà appresso. Concorrono poi al fatto fenomeni di fototropismo (l'attrazione esercitata, per esempio, dalle luci di una città o dai fanali di una strada) e di termotropismo. D'altra parte si ha ragione di ritenere che il volare favorisca l'ultima maturazione delle cellule germinali e, soprattutto, prepari la loro espulsione. Probabilmente agiscono infine quegli oscuri istinti che spingono le specie a diffondersi sulla più vasta area possibile. È infatti solamente in questo momento della loro vita che gli Efemerotteri hanno la possibilità di allargare i confini del territorio da loro occupato.

Le migrazioni che allontanano gli adulti dalle acque natali appaiono però controproducenti ai fini della riproduzione. Infatti le femmine che via via vengono fecondate sul posto della danza devono fare un certo tragitto per trovare un corso d'acqua che si presti alla deposizione delle uova e pertanto non solo sono esposte più a lungo ai vari pericoli che minacciano la loro esistenza (primo dei quali altri insetti o uccelli o pipistrelli che le divorano), ma spesso non riescono a trattenere le uova negli ovidotti per un tempo sufficiente e sono costrette ad abbandonarle in luogo non atto al loro sviluppo. Ovideposizioni aberranti, compiute anche in massa, su strade asfaltate o su altre aree prive di acqua sono state infatti osservate più volte da diversi Autori e da me.

Danze nuziali.

La danza nuziale degli Efemerotteri è una caratteristica dell'ordine. Non mi consta infatti che altri insetti la compiano con modalità analoghe, tanto che basta un poco di pratica per riconoscere a colpo d'occhio, anche da una certa distanza, un gruppo di Effemere danzanti. Non tutte le specie però seguono in tale volo le regole che valgono per la maggior parte dell'ordine e pertanto ritengo bene distinguere la danza nuziale « tipica » da quella « atipica ».

Danza nuziale tipica.

È stata descritta innumerevoli volte ed è pertanto arcinota. Mi limito ad una esposizione sintetica. Gli individui, di regola maschi ⁽¹⁾, pervenuti

⁽¹⁾ Verrier (1943, 1954) riferisce di aver visto, in via eccezionale, sciami di *Ephemera ignita* Poda composti di sole femmine, ma non è chiaro dal contesto se si trattasse di una vera e propria danza nuziale oppure, come è più probabile, di voli di spostamento. La stessa Autrice riporta che con atmosfera asciutta prevalgono in volo i maschi, con atmosfera umida le femmine.

nel luogo adatto, si abbandonano a lenti movimenti verticali di salita e discesa: salgono attivamente vibrando con rapidità le ali, col corpo in posizione quasi verticale, le zampe anteriori tese in alto, le altre aderenti al corpo, i cerci uniti; scendono passivamente ad ali ferme, col corpo un po' obliquo, le zampe distese, i cerci divaricati. Questo modo di volare viene spesso chiamato dagli Autori « pendolare » in quanto la direzione del movimento viene regolarmente invertita. Lo spostamento verticale dei singoli esemplari ha di solito il valore di qualche metro. Questo lento movimento di sali-scendi è però interrotto ogni tanto da bruschi e fulminei scarti orizzontali. Se spira un po' di vento i danzanti si tengono invariabilmente voltati contro di esso; nel movimento di salita si spingono allora un poco in avanti, per compensare evidentemente lo spostamento all'indietro che si determina passivamente durante la discesa.

Una variante alle modalità di cui sopra è la « posizione librata » descritta per la prima volta da Eaton (1883-88) e poi da altri (Cooke 1940, Spieth 1940) per alcune specie di Eptageniidi. Consiste nel fatto che i maschi non vanno in su e in giù ma si tengono pressochè fermi in aria col corpo rigido e verticale (onde il nome di « gialli dritti »), le zampe anteriori tese in alto, i cerci orizzontali cioè ad angolo retto col corpo. Tale positura è stata osservata solo quando non c'è vento, ma non si sa quali fattori ne siano responsabili.

Lo sciame danzante può tenersi più o meno alto sul suolo, a seconda delle circostanze; nel caso più comune fra due e cinque o sei metri di altezza, talora anche fino a dieci metri. La danza si compie preferibilmente quando il cielo è sereno e l'aria tranquilla. Le ore di volo sono di solito quelle della sera o del primo mattino, ma non di rado, specialmente in montagna, gli Efemerotteri volano in pieno giorno. La numerosità dello sciame non conosce regole: da due o tre individui (si vedono anche esemplari che danzano isolati) a centinaia o migliaia. Però, secondo la mia esperienza e limitatamente quindi alle specie italiane, raramente la danza tipica raccoglie un numero imponente di individui, come succede invece più spesso nelle danze atipiche.

Le femmine, che di solito raggiungono lo stato di immagine un poco dopo i maschi, non partecipano alla danza, ma, appena si insinuano fra i compagni in volo, vengono subito afferrate da uno di essi e si forma la coppia ⁽¹⁾. Sciolte dall'amplesso dopo pochi istanti o qualche minuto, si dirigono verso l'acqua per deporre le uova.

Più volte ho avuto occasione di osservare verso sera, per due o tre ore consecutive uno sciame in volo di nozze. Esso di solito si fa via via più nume-

⁽¹⁾ Sono stati osservati, in via eccezionale, anche accoppiamenti a terra, sulle foglie o sull'acqua. Le modalità dell'accoppiamento e il comportamento della coppia esulano da questa trattazione (si veda a tale proposito il lavoro di Brinck, 1957). Eaton (1883-88) e in seguito altri Autori hanno osservato casi di poligamia e di poliandria. Degrange (1954, 1955, 1956, 1960) ha dimostrato sperimentalmente la possibilità di riproduzione partenogenetica da parte di numerose specie di Efemerotteri.

roso per il sopraggiungere di nuovi individui e poi all'imbrunire si riduce fino ad estinguersi. I singoli danzatori cambiano, ma la danza si mantiene nello stesso posto, talora su un'area di pochi metri quadrati. Purchè le condizioni atmosferiche non cambino, nelle sere dei giorni successivi si ritrova l'assemblamento esattamente nello stesso luogo, nonostante che gli individui siano di massima sempre diversi, dato che per la maggior parte di essi il termine della danza segna anche il fine della vita ⁽¹⁾.

Da quanto sopra risulta dunque che il luogo ove si svolge il volo nuziale non è stabilito fortuitamente dai primi individui sopraggiunti, bensì da precise condizioni ambientali e, in particolare, meteorologiche alle quali gli Efemerotteri sono estremamente sensibili. Tali condizioni, a quanto se ne sa finora, riguardano i seguenti punti:

1) la morfologia del suolo. Le Effemere ricercano per la loro danza luoghi pianeggianti, aperti, meglio se un poco più alti della campagna circostante, non incassati e angusti. Se in mezzo a un prato o al greto del fiume si trova un mucchio di pietre o qualche altro punto un po' sopraelevato, è proprio su questo che si raccolgono di preferenza i maschi danzanti. In montagna, quando il torrente o il ruscello dal quale le immagini sono sfarfallate si trova sul fondo di una gola o di uno stretto vallonecello, il volo nuziale si compie anche a centinaia di metri più in alto, sui pianori o là dove la valle si allarga.

2) la vegetazione. La necessità di un'area aperta fa sì che i nostri insetti scelgano di regola un posto privo di alberi, in quanto i danzatori hanno bisogno di avere sopra di sé il cielo libero ⁽²⁾. Se il ruscello di origine attraversa una zona densamente boscosa, il volo di nozze si compirà lontano, ai margini della foresta, oppure, più raramente, al di sopra degli alberi.

3) la temperatura. È probabilmente il fattore di maggior importanza. Risulta per certo che gli Efemerotteri cercano il luogo più caldo, sia esso raggiunto direttamente dai raggi del sole, sia riscaldato da radiazioni termiche rimandate dal suolo. Ecco che, quando il corso d'acqua è affiancato da un largo greto sassoso e privo di vegetazione, lì facilmente si raccolgono le immagini; ecco perchè la danza si compie molto frequentemente su strade, meglio se asfaltate: il greto sassoso e la sede stradale si riscaldano durante il giorno assai più del terreno circostante coperto di vegetazione e seguitano anche durante la sera a diffondere nell'aria sovrastante una certa

⁽¹⁾ I maschi delle specie più longeve, capaci cioè di vivere alcuni giorni allo stato di immagine (come molti Eptageniidi), possono partecipare alla danza per due o tre sere consecutive.

⁽²⁾ Eaton (1883-88) riferisce però di aver visto nell'Appennino tosco-emiliano sciame di *Habrophlebia umbratilis* Etn. danzare all'ombra degli alberi (dove il nome della specie). Wesenberg-Lund (1943, pag. 47) ricorda uno sciame di *Siphonurus aestivalis* Etn. danzante all'ombra degli abeti.

quantità di calore. Ecco perchè, infine, gli Efemerotteri amano in particolare i ponti: questi infatti uniscono i caratteri di luogo caldo e di luogo elevato ⁽¹⁾. Invero, quando si suppone presente nella zona un volo nuziale e non lo si vede sul greto, è dalle strade più vicine che bisogna iniziare le ricerche e spesso non si resta delusi ⁽²⁾. Probabilmente è in relazione con la temperatura il fatto che in montagna le danze nuziali si svolgono abitualmente in pieno giorno ⁽³⁾ e non nelle ore del crepuscolo o dell'alba, come avviene di solito in pianura. Ad alte quote infatti la temperatura scende troppo e troppo rapidamente col calare del sole ⁽⁴⁾.

4) l'umidità. La sensibilità degli Efemerotteri al grado di umidità atmosferica è stata più volte dimostrata ed è certo che i periodi di forte siccità sono senza dubbio sfavorevoli ai voli di questi insetti. È di Verrier (1954) l'osservazione che una strada bagnata esercita un'attrazione assai maggiore di una asciutta.

5) il vento. Anche un vento moderato disturba o addirittura impedisce la danza nuziale e vengono pertanto preferiti i luoghi posti al riparo dalle correnti d'aria.

6) la luminosità. Gli Efemerotteri sono dotati di un forte fototropismo positivo così che, come è noto, di notte vengono facilmente attratti

(1) Leggendo i lavori di Verrier può sembrare che le danze degli Efemerotteri si svolgano quasi sempre sulle strade, a distanze anche notevoli dall'acqua, mentre io ho visto di regola i voli presso l'acqua e assai più raramente sulle strade. Credo che la ragione di questa divergenza consista semplicemente nel fatto che Verrier ha compiuto la maggior parte delle sue osservazioni nel massiccio centrale francese, io nell'Emilia-Romagna. I corsi d'acqua che scendono dal massiccio centrale francese portano pochi detriti, in quanto quei colli, residuo delle catene erciniche del paleozoico, sono già stati oggetto di una lunga degradazione meteorica; quei fiumi sono canali di acque tranquille, scorrenti fra sponde erbose, seguiti spesso da filari di alberi. I corsi d'acqua che scendono dall'Appennino, catena geologicamente giovane, trascinano con sé quantità imponenti di materiale alluvionale e verso la pianura scorrono su larghi letti ghiaiosi. Non raramente un filone d'acqua di qualche metro di larghezza scorre nel mezzo di un greto largo cinquanta o cento metri. Su questi letti ghiaiosi e asciutti, ben riscaldati dal sole durante il giorno e sgombri di vegetazione arborea, i nostri Efemerotteri trovano il luogo ideale per le loro danze nuziali e non hanno bisogno di migrare lontano in cerca di lidi migliori. Ove si vede come la storia geologica della Terra trova ripercussioni anche nella danza nuziale degli Efemerotteri.

(2) Il traffico stradale ora intenso anche su strade una volta assai tranquille disturba fortemente questi assembramenti e concorre forse alla odierna diminuzione degli Efemerotteri.

(3) Ho visto, per esempio, sull'Alpe di Siusi (m 2.000) danze di *Ecdyonurus helveticus* Etn. svolgersi dalle ore dieci alle sedici (Grandi M., 1946).

(4) Verrier (1954) avanza un'ipotesi diversa, in quanto esperimenti di laboratorio hanno dimostrato che le radiazioni gialle, aranciate e specialmente rosse esercitano una indiscutibile azione eccitante sugli Efemerotteri adulti, mentre le radiazioni azzurre e violette hanno un'azione inibitrice. Ciò potrebbe spiegare, secondo l'Autrice, sia il fatto che la grande maggioranza degli Efemerotteri vola all'alba o al tramonto sia il fatto che in montagna prevalgono i voli diurni (l'aria meno umida sarebbe più ricca di radiazioni rosse).

da lampade, fari o altre sorgenti di luce. Le condizioni di luminosità risultano, per diversi aspetti, assai importanti nel determinare il luogo e il momento della danza. Questa si svolge infatti preferibilmente in luogo soleggiato e talvolta cessa appena il sole scompare sotto l'orizzonte o viene oscurato da una nuvola. Quanto però in questo comportamento influisca la luminosità e quanto la temperatura, l'umidità o altri agenti è impossibile dire. Non poche specie volano in piena notte. Interessanti a questo riguardo le osservazioni compiute da Hartland-Rowe (1957, 1958) su *Povilla adusta* Nav., specie tropicale il cui sfarfallamento e volo nuziale è in stretta relazione con la luce lunare.

Per concludere, la danza nuziale si effettua nel posto ove le complesse azioni e interazioni di tanti fattori diversi si compongono a creare un optimum. Bisogna però aggiungere che in questo campo le nostre conoscenze sono assai superficiali e grossolane e che pertanto sarebbe assai azzardato voler stabilire delle regole fisse. Infatti, nella mia lunga pratica, non poche volte ho visto i miei insetti danzare proprio là ove meno me lo sarei aspettato.

Nell'ambito della fauna italiana, presentano la danza nuziale tipica le specie delle famiglie *Siphonuridae*, *Heptageniidae*, *Baetidae*, *Leptophlebiidae*, *Ephemeridae* e, con tutta probabilità, *Ephemereidae* ⁽¹⁾, vale a dire la grande maggioranza dei nostri Efemerotteri ⁽²⁾.

Danza nuziale atipica.

In Italia la danza nuziale atipica è compiuta da *Oligoneuriella rhenana* Imh. e da *Ephoron virgo* Oliv. (specie che da noi rappresentano da sole rispettivamente le famiglie *Oligoneuridae* e *Polymitarcidae*) sulle quali in particolare ci tratteremo. Alcune specie del genere *Caenis* Steph. (famiglia *Caenidae*) hanno inoltre un volo nuziale che si compie con modalità intermedie fra quelle delle due categorie.

⁽¹⁾ Spieth (1940) pone il genere *Ephemerella* Walsh fra quelli che compiono la danza nuziale nella maniera tipica e ciò si accorda con alcune mie osservazioni. Verrier (1956) invece riferisce che il volo nuziale di *Ephemerella* Walsh non viene compiuto con i caratteristici movimenti di sali-scendi, ma piuttosto con brevi spostamenti orizzontali di qualche metro di lunghezza al di sopra del luogo di ovideposizione. Le specie del genere *Ephemerella* Walsh presentano una venulazione alare di normale sviluppo, una regione ascellare che può essere considerata tipica dell'ordine e zampe bene sviluppate. In base a questi caratteri (vedi oltre) sono propensa a considerare aderente al vero l'osservazione di Spieth (volo nuziale tipico) piuttosto che quella di Verrier (volo nuziale atipico). È probabile che quest'ultima autrice abbia visto un gruppo di *Ephemerella* in volo di spostamento o di ovideposizione.

⁽²⁾ Si ignorano le modalità della danza nuziale di *Potamanthus luteus* L., rappresentante in Europa la famiglia *Potamanthidae*, danza che si compie probabilmente di notte. Di questa specie si sono osservati voli di spostamento su notevoli distanze (vedi pag. 111).

Le diverse fasi della breve vita immaginale di *Oligoneuriella rhenana* Imh. sono state più volte osservate e ampiamente descritte (Grandi M., 1947). Riassumo i punti che qui interessano. Gli adulti di questa specie hanno le zampe assai involute, non atte a sostenere il corpo e pertanto essi sono costretti a trascorrere in aria tutta la propria esistenza. I maschi sfarfallano al tramonto, un poco prima delle femmine, e si dedicano subito alla danza che si svolge sull'acqua⁽¹⁾, in modo affatto particolare. Infatti mancano qui del tutto i lenti e caratteristici movimenti di sali-scendi, ma i danzanti si muovono velocemente in senso orizzontale, tenendosi da pochi palmi a qualche metro di altezza, in direzione contraria a quella della corrente; ogni tanto però procedono a zig-zag e spesso, per brevi istanti, in senso inverso, cioè nello stesso senso della corrente; in tal caso la velocità è anche maggiore. È come se, volando contro corrente, ogni tanto fulmineamente ritornassero indietro di un breve tratto. Ricordano in tal modo un poco il volo delle libellule. Durante la danza, senza posarsi neppure per un momento, essi compiono la muta subimmaginale, che non riguarda però la cuticola delle ali. Nel frattempo le femmine neosfarfallate si uniscono ai danzanti e quasi subito, ancor prima di subire l'ultima muta, vengono afferrate da uno dei loro compagni. Si formano così le coppie che volano in alto allontanandosi un poco dal branco. Le femmine feconde ridiscendono ben presto, si mescolano di nuovo con la massa dei convenuti, compiono, sempre volando, la muta subimmaginale e abbandonano le uova che cadono nelle acque ove loro stesse e i loro compagni precipiteranno dopo poco esausti. Il tutto si compie nel giro di due o tre ore e termina quando si spengono le ultime luci del giorno. Così, a differenza di quanto avviene nei casi tipici, maschi e femmine, subimmagini e immagini, tutti concorrono alla danza nuziale, nel corso della quale vengono esauriti tutti gli atti essenziali della vita di questi insetti. Il numero dei presenti può essere sterminato e il fenomeno spettacolare⁽²⁾.

Ephoron virgo Oliv., i cui voli sulla città di Firenze sono famosi, ha anch'essa, come la specie precedente, le zampe alquanto deboli e involute. Le subimmagini maschili sono però in grado di posarsi un momento per compiere l'ultima muta (Edmunds, Nielsen e Larsen, 1956), mentre le femmine permangono per tutto il resto della vita allo stato subimmaginale. Salvo questi fatti, la vita aerea delle specie di *Ephoron* Will. finora studiate si

(¹) Così almeno risulta da tutte le mie osservazioni. Verrier (1943, 1954, 1956) riferisce però più volte di aver visto voli di *O. rhenana* Imh. a notevole distanza dall'acqua e annovera la specie fra quelle capaci di migrazioni.

(²) Edmunds (1951) ha osservato e descritto un volo nuziale di *Lachlania powelli* Edm., un Oligoneuriide dell'America settentrionale, il cui comportamento è del tutto simile a quello di *O. rhenana* Imh. È probabile che le modalità descritte siano proprie di tutti i rappresentanti della famiglia.

svolge in modo assai simile a quella di *O. rhenana* Imh (1). Ciò che qui maggiormente interessa è che la danza non viene condotta con i classici, lenti movimenti verticali ma con rapidi, impetuosi andirivieni in senso prevalentemente orizzontale (Eaton, 1883-88; Thew, 1958).

Un comportamento analogo è stato segnalato per i generi neotropici *Campsurus* Etn. (Morgan, 1929) e *Tortopus* Need. e Mur. della stessa famiglia *Polymitarcida* e (2), per *Behningia* Lest. e per *Palingenia* Burm., unici rappresentanti europei rispettivamente delle famiglie *Behningiidae* e *Palingeniidae* (Spieth 1940, Edmunds 1956, Russev 1959, Illies 1968) e infine per *Prosopistoma foliaceum* Fourc., unico rappresentante in Europa della famiglia *Prosopistomatidae*. Tutte queste forme hanno in comune, oltre alla danza nuziale atipica in quanto compiuta con spostamenti rapidi e orizzontali, anche l'involuzione più o meno spinta delle zampe e di conseguenza la necessità di trascorrere in volo tutta la loro esistenza di alati.

Ho avuto occasione di osservare le danze nuziali di alcune specie del genere *Caenis* Steph. (3) (*C. macrura* Steph., *C. felsinea* Grnd. M.). I movimenti di sali-scendi degli individui che vi partecipano non risultano gli unici e non vengono effettuati con quella continuità e lentezza che sono le principali caratteristiche della danza tipica. La discesa infatti è spesso rapida e impetuosa, come se l'insetto volasse veloce in basso invece di lasciarsi calare passivamente. Brusche deviazioni e spostamenti in senso orizzontale si alternano con frequenza ai moti verticali, tanto che uno sciame di *Caenis*, composto talora da miriadi di maschi, può essere facilmente confuso, a prima vista, con un volo di moscerini o di altri insetti.

Voli di ovideposizione

Questo tipo di volo è naturalmente limitato alle femmine, non si effettua in tutte le specie e risulta particolarmente soggetto alle condizioni ambientali del luogo e del momento.

(1) Queste due specie, *O. rhenana* Imh. ed *E. virgo* Oliv., sono quelle che più frequentemente davano origine alle famose « cadute di manna ». Infatti i corpi degli insetti morti e le ovature abbandonate sulle sponde hanno formato più volte accumuli imponenti di materiale del quale gli abitanti del luogo si sono serviti per scopi vari. Ho detto « davano » perchè il progressivo inquinamento delle acque e l'alterazione dell'ambiente hanno fatto sentire ormai la loro influenza anche sugli Efemerotteri che mi risultano, almeno nell'Emilia, in forte diminuzione. Temo che le cadute di manna saranno in futuro assai rare.

(2) Carbonell (1959) descrive un volo nuziale di *Asthenopodes* sp. (fam. *Polymitarcidae*), forma a zampe involute, almeno nella femmina. L'A. parla di movimenti di salita e discesa, ma insiste sulla rapidità del volo, specialmente in fase di discesa.

(3) Il genere *Caenis* Steph. è assai ricco di specie, ma i loro voli nuziali sono stati oggetto di scarse e sporadiche osservazioni. Alcuni Autori (Bernier, 1950, per *C. diminuta* Walk.) parlano di volo pendolare, altri (Eaton, 1883-88) accennano a movimenti di tipo particolare.

In alcuni casi, specialmente in quelli di danza nuziale atipica, qualora volo, accoppiamento e ovideposizione si compiono in breve tempo, sopra lo specchio acqueo o nelle immediate vicinanze, non si può parlare di un volo di ovideposizione distinto dagli altri e compiuto con modalità particolari. Le femmine appena fecondate espellono o lasciano semplicemente cadere le uova nell'acqua. Talvolta l'ovatura raggiunge il proprio elemento quando la madre, al termine della vita, vi cade dentro. In questo quadro debbono essere inserite le deposizioni aberranti, cioè l'abbandono delle uova a caso e non nel luogo opportuno, fenomeno abbastanza frequente negli Efemerotteri (1).

Il volo di ovideposizione manca inoltre nelle specie del genere *Baëtis* Leach. che, come si è detto sopra, scendono sott'acqua camminando per depositare sul fondo i loro germi. Anche *Habrophlebia modesta* Hag., secondo Pleskot (1953), striscia fra i ciottoli delle sponde fino ad avvicinarsi all'acqua per deporre in essa o anche sul fango umido la propria ovatura.

In tutti gli altri casi le femmine, dopo aver percorso, mediante un volo di spostamento, la distanza fra il luogo della danza e lo specchio d'acqua che accoglierà la prole, si dedicano alla deposizione delle uova adottando particolari modalità di volo. In generale esse si abbassano più o meno sul pelo dell'acqua e diminuiscono la velocità, talora fin quasi a fermarsi, librate in aria. Poi il comportamento risulta vario, in quanto talvolta la femmina seguita a volare lentamente sulla superficie acquee, ad altezza variabile da pochi centimetri ad alcuni palmi, procedendo in linea retta e contro corrente o descrivendo cerchi e ghirigori e lascia cadere intanto le uova in un'unica massa o a poco per volta. Altre volte l'insetto vola sull'acqua, di solito in senso contrario alla corrente (2), sollevandosi e abbassandosi, così che ogni tanto la estremità posteriore dell'addome sfiora la superficie liquida; ad ogni contatto un certo numero di uova abbandona le vie genitali. Talora basta una sola rapida immersione degli ultimi uriti perchè tutta l'ovatura si sparga nel liquido. In altri casi, infine, la femmina si abbassa fino a posarsi con le zampe e con l'estremità dell'addome sull'acqua e, mentre le ali di solito seguitano a vibrare, espelle i germi (3). Essa non è più in grado, poi, di sollevarsi di nuovo e il volo di ovideposizione si riduce, in tal caso, a un ammarraggio.

(1) Lestage (1937), Ferago (1937) e Verrier (1941, 1943, 1954, 1956) hanno segnalato ovideposizioni in massa su strade asfaltate, specialmente quando sono bagnate da una recente pioggia.

(2) Russev (1959) ritiene che il volo di ovideposizione di *Palingenia longicauda* Oliv., che si compie in senso contrario a quello della corrente, raggiunga lo scopo di « compensare » la deriva a valle delle uova e delle ninfe per effetto della corrente stessa.

(3) In casi del tutto eccezionali la femmina può ovideporre tenendosi aggrappata a un oggetto sporgente dalla superficie liquida e immergendo in questa l'estremità dell'addome (Grandi M., 1946).

A quanto mi risulta finora, alcune specie adottano sempre l'uno o l'altro dei tre metodi descritti. Per esempio le femmine del genere *Caenis* Steph., secondo le mie numerose osservazioni, si posano sempre sull'acqua per ovideporre e lì subiscono, a questo scopo, quello strano « sbudellamento » del quale altre volte mi sono occupata ⁽¹⁾. Molto più spesso avviene invece che le femmine di una stessa specie si comportano nell'uno o nell'altro dei modi. È assai difficile stabilire che cosa determini la loro maniera di procedere. Si tratta probabilmente di fattori ambientali e di condizioni fortuite riguardanti la maggiore o minore adesione delle uova fra loro e con le vie genitali.

La descrizione di particolari modalità di voli di ovideposizione (Needham, Traver e Hsu, 1935 per *Heptagenia hebe* Mc Dun.; Kimmins, 1942 per *Ecdyonurus dispar* Curt.) non sono di grande interesse, in quanto non riguardano presumibilmente il comportamento della specie bensì quello di un singolo individuo in un determinato luogo e in un certo momento.

* * *

I fatti esposti sopra si prestano ad alcune considerazioni di carattere generale. Dal punto di vista del comportamento di volo al momento della riproduzione, gli Efemerotteri si possono dividere in due categorie:

I — quelli che compiono il volo pendolare conducendo la danza nuziale tipica e sono la grande maggioranza;

II — quelli che non compiono il volo pendolare e presentano una danza nuziale atipica; risultano casi eccezionali.

Le due categorie sono distinguibili però anche per altri caratteri. Le specie che appartengono alla prima sono in grado di posarsi e in tal caso esse tengono le ali verticali normalmente all'asse del corpo, postura che, insieme al volo pendolare, viene considerata una caratteristica dell'ordine. La ventilazione alare è ricca, come di regola in questi insetti, e la regione ascellare mostra quella struttura propria dell'ordine che ho descritto in un mio precedente lavoro (Grandi M., 1947). Le zampe sono normalmente sviluppate e atte a sostenere il corpo. La durata della loro vita può valutarsi in media di 24 ore o anche di più.

⁽¹⁾ Quando queste femmine si sono posate in maniera che la superficie ventrale del loro corpo sia a contatto con l'acqua, avviene che il tubo digerente, probabilmente a causa di alcune violente contrazioni muscolari, si rompe a livello circa della faringe e subito dopo gli ultimi uriti si piegano verso l'alto in modo che la membrana intersegmentale fra il 7° e l'8° urosterno si rompe. Attraverso la larga spaccatura così formata viene espulso buona parte dell'apparato digerente, compresi i due lunghi ureteri e con questo inusitato processo sono trascinate fuori anche le masse ovariche le cui sottili pareti si rompono lasciando che le uova si spargano nell'acqua (Grandi M., 1955).

Le specie che appartengono alla seconda categoria (assenza di volo pendolare) hanno come caratteri comuni che non tengono mai le ali verticali sul dorso e che la loro vita è brevissima, in genere di poche ore. Per il resto queste forme vanno suddivise in due sottocategorie (vedi lo schema sotto riportato):

1) quelle che, quando si posano, tengono le ali a tetto sull'addome, come avviene in tutte le specie a me note del genere *Caenis* Steph. Esse hanno una venulazione alare parzialmente ridotta e una regione ascellare atipica (vedi op. cit.) in relazione alla eccezionale positura delle ali in riposo. Le zampe invece appaiono di normale sviluppo e in grado di sostenere il corpo.

2) quelle che non si posano mai (o si fermano solo un istante per la muta subimmaginale) perchè trascorrono in volo tutta la loro breve esistenza; le loro zampe sono sempre più o meno involute. Le specie che appartengono a quest'ultima sottocategoria hanno alcune la venulazione alare e la regione ascellare di sviluppo e costituzione normale (normale per l'ordine, s'intende) e tali sono *Ephoron virgo* Oliv. e *Palingenia longicauda* Oliv., altre invece una venulazione assai ridotta e una regione ascellare atipica e tali sono *Oligoneuriella rhenana* Imh. e *Prosopistoma foliaceum* Fourc⁽¹⁾. (Fontaine-Lafon, 1955; Degrange 1955).

SCHEMA I. — Categorie di Efemerotteri in base al comportamento nel volo nuziale e ad altre caratteristiche etologiche e morfologiche connesse con quello (spiegazione nel testo).

I) *volo pendolare e danza tipica*, ali verticali in riposo, venulazione e regione ascellare normali, vita di 24 ore o più (questa categoria comprende la maggior parte degli Efemerotteri)

II) <i>volo non pendolare e danza atipica</i> , ali mai verticali, vita di poche ore	}	1) <i>ali a tetto</i> in riposo, venulazione ridotta, regione ascellare atipica, zampe normali (<i>Caenis</i> sp. pl.)	{	a) venulazione alare e regione ascellare di normale sviluppo (<i>Ephoron</i> , <i>Palingenia</i>)
		2) <i>ali mai in riposo</i> , zampe involute		b) venulazione ridotta, regione ascellare atipica (<i>Oligoneuriella</i> , <i>Prosopistoma</i> e, forse, <i>Behningia</i>)

(1) Le specie del genere *Behningia* Lest. rientrano per tutti i loro caratteri in quest'ultimo gruppo, ma di esse non si conosce la regione ascellare.

Si può affermare dunque che negli Efemerotteri caratteristiche morfologiche, anatomiche ed etologiche, come la venulazione alare di tipo arcaico, la struttura tutta particolare e aberrante dalla norma della regione ascellare dell'ala, la muscolatura relativa a tale regione, la positura verticale delle ali in riposo, il volo pendolare ⁽¹⁾, caratteristiche che in genere distinguono questi insetti dagli altri Pterigoti, sono strettamente correlate fra loro e coinvolgono più o meno tutte le fasi della loro vita di adulti.

In seno all'ordine esiste però un esiguo numero di specie aberranti sia nelle strutture sia nel comportamento. Queste infatti mancano del volo pendolare, non tengono mai le ali verticali sul dorso, hanno una vita eccezionalmente breve e presentano una involuzione più o meno vistosa degli organi locomotori, involuzione che può riguardare o solo la venulazione alare o solo le zampe o entrambe. A quanto finora mi risulta, la costituzione della regione ascellare è correlata alla venulazione e risulta atipica quando questa è ridotta.

Queste forme aberranti appartengono a generi che comprendono spesso una sola o pochissime specie e che a loro volta, non raramente, sono gli unici rappresentanti di una famiglia. Ciò equivale a dire che i sistematici hanno trovato tali specie così diverse dalle altre da doverle isolare in un genere a sè o addirittura in una famiglia a sè.

Nel quadro delle diverse phila evolutive, elaborato recentemente da Edmunds (1972), le forme in questione appartengono a rami assai diversi e, in genere, vi compaiono come specie filogeneticamente recenti.

RIASSUNTO

Gli Efemerotteri volano in modo diverso e per ragioni varie nelle diverse fasi della loro vita di adulti e pertanto si distinguono tre tipi di volo.

Voli di spostamento. — Vengono effettuati quando la subimmagine si allontana dalla spoglia ninfale in cerca di un sostegno cui appoggiarsi, quando le immagini, compiuta l'ultima muta, si portano sul luogo della danza e, infine, quando le femmine fecondate si dirigono verso qualche specchio d'acqua per iniziare il volo di ovideposizione. In queste circostanze gli Efemerotteri procedono orizzontalmente, in linea retta, ad un'altezza di 2-5 metri, con una velocità di 5-6 km/ora, di regola contro vento e si mostrano fototropicamente positivi. Possono percorrere così, isolati o più di rado in sciami, da poche decine di metri a qualche chilometro. Solo in casi eccezionali sono stati osservati spostamenti di dieci o più chilometri. Diverse certamente sono le cause di questi « esodi » o « migrazioni dispersive »: la necessità di compiere la danza nuziale o il volo di ovideposizione in un luogo adatto, fenomeni di foto- o di termotropismo, necessità fisiologiche relative alla maturazione delle cellule germinali, ecc. Da notarsi che tali spostamenti sono controproducenti ai fini della moltiplicazione in quanto gli individui restano esposti più a lungo a diversi pericoli che minacciano la loro esistenza.

Danze nuziali. — Possono svolgersi nel modo tipico, più volte descritto, mediante il volo pendolare o in modo atipico. Nel primo caso gli individui, di regola maschi, compiono, voltati contro vento, lenti movimenti verticali: salgono attiva-

(¹) Sulle relazioni fra i meccanismi di volo degli Efemerotteri e l'evoluzione delle loro ali, vedi Edmunds e Traver (1954).

mente, vibrando le ali, col corpo quasi verticale, le zampe e i cerci tesi, scendono passivamente, con le ali ferme, il corpo un po' obliquo, zampe e cerci divaricati. Lo sciame, composto da un numero assai vario di individui (da due o tre a centinaia), resta fermo a 5-10 metri di altezza dal suolo; ogni danzante sale o scende per un dislivello di qualche metro. La danza si compie preferibilmente nelle ore del tramonto o dell'alba (talora però, specialmente in montagna, anche in pieno giorno) in giornate serene e senza vento. Spesso la danza si ripete per più sere consecutive esattamente nello stesso posto, pur essendo i danzanti sempre diversi. Questo fatto dimostra che il luogo del convegno non è stabilito fortuitamente, ma dipende da precise condizioni ambientali cui gli Efemerotteri sono assai sensibili. I posti preferiti sono di solito un po' sopraelevati, sgombri di alberi, in modo che lo sciame abbia sopra di sè il cielo libero, caldi (sopra strade o greti sassosi che diffondono il calore del sole), luminosi e con un certo grado di umidità. La grande maggioranza degli Efemerotteri esegue la danza nuziale tipica.

Poche specie si distinguono nettamente dalle altre per la danza nuziale atipica, ove non compare il volo pendolare. In Italia sono tali *Ephoron virgo* Oliv. e *Oligoneuriella rhenana* Imh. Queste specie, a zampe involute e incapaci di sostenere il corpo, trascorrono sempre in volo le poche ore della loro vita di adulti. Esse non si muovono con i classici, lenti spostamenti verticali, ma con rapidi e impetuosi andirivieni in senso orizzontale. La danza vede talora riuniti un numero sterminato di individui (maschi e femmine, sub-immagini e immagini) i quali compiono volando tutti gli atti essenziali della loro vita. Comportamenti analoghi sono stati segnalati per diversi altri generi europei ed esotici (*Campsurus* Etn., *Tortopus* Need. e Mur., *Behningia* Lest., *Palingenia* Burm., *Prosopistoma* Fourc.). Alcune specie del gen. *Caenis* Steph. hanno un volo nuziale che si compie con modalità intermedie fra la danza tipica e quella atipica, in quanto i movimenti di sali-scendi non sono gli unici e non vengono effettuati con la regolarità e la lentezza che sono proprie del volo pendolare.

Voli di ovideposizione. — Sono quelli compiuti, con tecniche particolari, dalle femmine di molte specie allo scopo di deporre le uova nell'acqua. In molti casi l'insetto lascia cadere i germi mentre vola a una certa altezza sullo specchio acquoso; in altri la femmina, sempre volando, immerge rapidamente una o più volte l'estremità dell'addome; in altri, infine, essa si posa direttamente sulla superficie liquida (così, per esempio, *Caenis* Steph.). In questa circostanza il volo, in genere, è diretto in senso contrario alla corrente. Spesso femmine della stessa specie adottano l'uno o l'altro di questi metodi. Il volo di ovideposizione non è peraltro esteso a tutto l'ordine: viene a mancare, nel senso che non è distinto dagli altri tipi di volo, nei casi di danza nuziale atipica, quando tutti gli atti della vita immaginale sono condensati ed esauriti in breve tempo, presso l'acqua, in un unico frenetico danzare. Manca altresì totalmente qualora la femmina, come avviene nel gen. *Baëtis* Leach e in altre poche forme, scende camminando sott'acqua per depositare le uova sul fondo.

Alla fine, si considera il fatto che, dal punto di vista del comportamento di volo al momento della riproduzione, gli Efemerotteri si possono dividere in due categorie a seconda che compiono la danza nuziale tipica (cioè il volo pendolare) oppure no. Il volo pendolare, proprio della maggior parte delle specie, è legato a diversi altri caratteri: postura verticale delle ali durante il riposo, ricca venulazione alare, struttura tipica (per l'ordine) della regione ascellare, zampe normalmente sviluppate, durata media della vita di circa 24 ore. Le poche specie che non presentano il volo pendolare hanno sempre vita brevissima, in genere di poche ore, e non tengono mai le ali verticali sul corpo, in quanto o in riposo le ali sono tenute a tetto, come in *Caenis* sp. pl., oppure le immagini non si posano mai, come *Ephoron virgo* Oliv., *Palingenia longicauda* Oliv., *Oligoneuriella rhenana* Imh. e *Prosopistoma foliaceum* Fourc.; in quest'ultimo caso le zampe sono sempre involute e talora la venulazione alare ridotta. Si può affermare pertanto che negli Efemerotteri le principali caratteristiche morfologiche, anatomiche ed etologiche (venulazione di tipo arcaico, particolare costituzione della regione ascellare, muscolatura alare, postura verti-

cale delle ali in riposo, volo pendolare, ecc.), che valgono a distinguere questi insetti dagli altri Pterigoti, sono strettamente correlate tra loro e coinvolgono tutte le fasi della loro vita di adulti. Le poche forme aberranti, sono tali sia nella costituzione che nel comportamento. Isolate dai sistematici, quasi tutte, in un genere a sè o addirittura in una famiglia a sè, esse appaiono specie filogeneticamente recenti.

The flight behaviours in the different periods of aerial life of Ephemeroptera.

S U M M A R Y

In the various periods of the adult life Ephemeroptera fly in different ways and this happens for various reasons; therefore, three types of flight can be recognized.

Shifting flights. — They are performed when the sub-imago leaves the nymphal cast skin in search of a support, when the imago after the last ecdysis moves to the dancing place and, at last, when the fertilized females move towards some sheet of water to begin the egg-laying flights. In such cases Ephemeroptera go on horizontally along a straight line, at a speed of 5 to 6 kilom. per hour, as a rule against the wind and appear to be phototropically positive. Thus, isolated or more seldom in swarms, they can cover from a few tens of metres to some kilometres; only exceptionally shiftings of ten or more kilometres have been observed. Of course, these « journeys » or « dispersive migrations » have different causes: the need to perform the nuptial dance or the oviposition flight in a suitable place, phenomena of photo- or thermotropism, physiological needs concerning the maturation of germ cells, etc. It is necessary to point out that such movements affect unfavourably reproduction, in that may-flies remain exposed a longer time to various dangers threatening their life.

Nuptial dances. — They may be exercised in the « typical way », described several times, by performing the « pendular flight », or in an atypical way. In the first case the insects, as a rule males, perform turned against the wind slow vertical up and down motions: a fluttering swift ascent with the body kept almost upright, legs and cerci stretched, is followed by a passive fall without moving the wings, holding the body a little aslant, with the legs and cerci wide apart. The swarm composed of a very various number of individuals (from two-three to hundreds of mayflies) keeps still at a height of 5 to 10 metres above the earth; every dancer goes up or down with a variation of level of some metres. The dance is generally carried out during the sunset or dawn hours (sometimes, however, especially in the mountains also in broad daylight) in clear and calm days. The dance is often repeated for many evenings in succession in the same precise place, even if the dancers are always different. This fact shows that the meeting place is not selected at random, but the choice depends on definite environmental conditions to which Ephemeroptera are very sensitive. Generally they prefer places which are a little raised, without trees so that above the swarm there is the open sky, warm (above roads or gravel beds diffusing the heat of the sun), bright and with a certain degree of dampness. Most of Ephemeroptera perform the typical nuptial dance.

A few species differ clearly from the others in the « atypical » nuptial dance, where the pendular flight does not occur. In Italy such behaviour is peculiar to *Ephoron virgo* Oliv. and *Oligoneuriella rhenana* Imh. These species with vestigial legs, which are unable to support the body, spend always on the wing the few hours of their adult life. They do not move with the classical slow vertical shifts, but go back and forth swiftly and hastily in a horizontal direction. Sometimes during the dance an immense number of individuals (males and females, sub-imagoes and imagoes) come together; they carry out on the wing all the essential actions of their life.

Similar behaviours have been recorded for several other European and exotic genera (*Campsurus* Etn., *Tortopus* Need. et Mur., *Behningia* Lest., *Palingenia* Burm., *Prosopistoma* Fourc.). Some species belonging to the gen. *Caenis* Steph. exhibit a nuptial flight which is performed with methods intermediate between the typical and the atypical dance, in that the ups and downs are not the only movements and are carried out without the evenness and slowness peculiar to the pendular flight.

Oviposition flights. — They are performed with particular procedures by the females of many species in order to lay eggs into the water. In many cases females discharge their eggs while they are flying at some height on the sheet of water, in others they still on the wing dip swiftly the tip of their abdomen one or more times; in others, at last, they alight direct on the water surface (for instance, so it occurs in *Caenis* Steph.). In this case the flight is generally directed against the current. Females belonging to the same species often adopt either of these methods. The oviposition flight, however, is not pertaining to the whole order; it is lacking, in the sense that it is not distinct from the other types of flight, in the cases of atypical nuptial dance, when all the actions of the imaginal life are concentrated and performed in a short time dancing phrenetically united near the water. Likewise it is completely absent when the females, as it occurs in the gen. *Baëtis* Leach. and in few other species, descend walking beneath the water and deposit their eggs on the bottom.

At last the author considers the fact that, as concerns the flight behaviour at the time of reproduction, Ephemeroptera can be divided into two groups according to whether they carry out or do not the typical nuptial dance (i.e. the pendular flight). The pendular flight peculiar to most species is related to several other characters: the wings held upright during the rest, a rich venation of the wings, a typical structure (for the order) of the axillary region, legs normally developed, an average duration of life of 24 hours. The few species, which do not exhibit the pendular flight, are always very short-lived (generally they exist for few hours) and never hold their wings upright, in that either the wings in repose are held rooflike over the body, as in *Caenis* sp. pl., or the imagoes never alight, as *Ephoron virgo* Oliv., *Palingenia longicauda* Oliv., *Oligoneuriella rhenana* Imh. and *Prosopistoma foliaceum* Fourc.; in this latter case the legs are always vestigial and sometimes the venation of the wings is reduced. Therefore, it is possible to state that in Ephemeroptera the chief morphological, anatomical and behavioural features (venation of a very primitive type, a peculiar structure of the axillary region, wing musculature, vertical position of the wings at rest, pendular flight and so on), which serve to distinguish these insects from the other Pterigota, have close reciprocal relations and involve all the periods of their adult life. The few aberrant forms are abnormal both in structure and behaviour. It appears that these forms, almost all grouped by taxonomists in a separate genus or even in a separate family, are phylogenetically recent.

BIBLIOGRAFIA CITATA

- BERNER L., 1950. — The Mayflies of Florida. - *Univ. Florida Stud., Biol. Sc. Series*, 4: 267 pp.
- BRINCK P., 1957. — Reproductive system and mating in Ephemeroptera. - *Opusc. ent., Lund*, 22: 1-37.
- CARBONELL O. S., 1959. — Vuelos diurnos de Epheméridos del género *Astenopodes*. - *Rev. Soc. Uruguay Ent.*, 3: 61-66.
- COOKE H. G., 1940. — Observations on mating flights of the mayfly *Stenonema vicarium*. - *Ent. News*, 51: 12-14.
- DEGRANGE CH., 1954. — Deux cas de parthénogénèse chez les Ephéméroptères: *Siphonurus aestivalis* Eat. et *Centropitulum luteolum* Müll. - *C. R. Acad. Sc.*, 239: 1082-1083.

- DEGRANGE CH., 1955. — Sur la morphologie de *Prosopistoma foliaceum* Fourc. - *C. R. Acad. Sc.*, 240: 1668-1669.
- DEGRANGE CH., 1955. — Nouveaux cas de parthénogénèse chez les Ephéméroptères. - *C. R. Acad. Sc.*, 241: 1860-1861.
- DEGRANGE CH., 1956. — La parthénogénèse facultative deutérotoque de *Centropitilum luteolum* (Müll.). - *C. R. Acad. Sc.*, 243: 201-203.
- DEGRANGE CH., 1960. — Recherches sur la reproduction des Ephéméroptères: 193 pp. - *Imprim. Allier*, Grenoble.
- DENIS J. R., PARIS P., PILLON M., 1936. — Note sur la *Polymitarcys virgo* Ol., la manne blanche des riverains de la Saône. - *Bull. Sc. Bourgogne*, 6: 99.
- DUFOUR G., 1909. — Les Insectes attirés en ville par la lumière électrique. - *Ann. Stat. Limnol. Besse*, 1, 2: 185.
- DUFOUR G., 1909. — Les Insectes attirés en ville par la lumière électrique. - *Ann. Stat. Limnol. Besse*, 2, 1: 133.
- EATON A. E., 1883-188. — A revisional monograph of recent Ephemeridae or Mayflies. - *Trans. Linn. Soc. London, Zool.*, 3: 352 pp.
- EDMUNDS G. F., 1951. — New species of Utah Mayflies. I. *Oligoneuriidae*. - *Proc. Ent. Soc. Wash.*, 53, 6: 327-331.
- EDMUNDS G. F., 1956. — Exuviation of subimaginal Ephemeroptera in flight. - *Ent. News*, 67, 4: 91-93.
- EDMUNDS G. F., 1972. — Biogeography and evolution of Ephemeroptera. - *Ann. Rev. Entom.*, 17: 21-43.
- EDMUNDS G. F., TRAVER J. R., 1954. — The flight mechanics and evolution of the wings of Ephemeroptera, with notes on the archetypic insect wing. - *Jour. Wash. Acad. Sc.*, 44, 12: 390-400.
- EDMUNDS G. F., NIELSEN L. T., LARSEN J. R., 1956. — The life history of *Ephoron album* (Say) (Ephemeroptera: Polymitarcidae). - *Wasmann Jour. Biol.*, 14, 1: 145-153.
- FERAGO, 1937. — La pêche de la truite à la mouche de mai. - *La Pêche illustrée*, 193: 122.
- FONTAINE-LAFON J., 1955. — Les formes ailees de *Prosopistoma foliaceum* Fourc. - *Bull. Soc. Linn. Lyon*, 24, 3: 60-65.
- GRANDI G., 1966. — Istituzioni di Entomologia generale: XIV+655 pp., 426 figg. - *Edizioni Calderini*, Bologna.
- GRANDI M., 1941. — Contributi allo studio degli Efemerotteri italiani. III. *Cloëon dipterum* L. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 13: 29-71.
- GRANDI M., 1942. — Contributi allo studio degli Efemerotteri italiani. IV. *Caenis macrura* Stephens. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 13: 137-171.
- GRANDI M., 1946. — Contributi allo studio degli Efemerotteri italiani. VII. Osservazioni etologiche sull'*Ecdyonurus helveticus* Eat. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 15: 229-232.
- GRANDI M., 1947. — Contributi allo studio degli Efemerotteri italiani. VIII. Gli scleriti ascellari (pseudopteralia) degli Efemeroidi, loro morfologia e miologia comparate. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 16: 85-114.
- GRANDI M., 1947. — Contributi allo studio degli Efemerotteri italiani. IX. *Oligoneuriella rhenana* Imh. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 16: 176-218.
- GRANDI M., 1955. — Contributi allo studio degli Efemerotteri italiani. XIX. I gonodotti femminili degli Efemeroidi, loro comportamento e loro sbocco. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 21: 9-42.
- GRANDI M., 1960. — Ephemeroida in «Fauna d'Italia»: 3, 474 pp. - *Edizioni Calderini*, Bologna.
- HARTLAND-ROWE R., 1957. — The biology of a tropical mayfly. - *Proc. R. Ent. Soc. London*, 22, 5: 24.

- HARTLAND-ROWE R., 1958. — The biology of a tropical mayfly *Povilla adusta* Navas (Ephem. Polymitaecidae) with special reference to the lunar rhythm of emergence. - *Rev. Zool. Bot. afr. Brussels*, 58: 185-202.
- HOUASSE R., OLIVIER L., 1945. — Une importante chute de « manne » sur la région de Clermont-Ferrand. - *Rev. Sc. Nat. d'Auvergne*, 2, 3-4: 4.
- ILLIES J., 1968. — Ephemeroptera (Eintagsfliegen) in *Handb. der Zool., Berlin*, 4, 2/5: 63 pp.
- LESTAGE J. A., 1937. — Contribution à l'étude des Ephéméroptères. Quelques cas de pontes aberrantes. - *Bull. Ann. Soc. Ent. Belgique*, 77: 332.
- MORGAN A., 1929. — The mating flight and the vestigial structures of the stumpled mayfly *Campsurus segnis* Needham. - *Ann. Entom. Soc. Amer.*, 22: 61-68.
- NEEDHAM J., TRAVER J., HSU Y. C., 1935. — The Biology of Mayflies. - *Ithaca, New York*, 759 pp.
- PLESKOT G., 1953. — Zur Oekologie der Leptophlebiiden. - *Oest. Zool. Zeits.*, 4: 45-107.
- RUSSEV B., 1959. — « Vol de compensation pour la ponte » de *Palingenia longicauda* Oliv. (Ephem.) contre le courant du Danube. - *C. R. Acad. Bulgare Sc.*, 12, 2: 165-168.
- SPIETH H. T., 1940. — Studies on the biology of the Ephemeroptera. II. The nuptial flight. - *Jour. New York Ent. Soc.*, 48: 379-390.
- THEW T. B., 1958. — Studies on the mating flights of the Ephemeroptera. I. The mating flights of *Ephoron album* (Say) and *Stenonema canadense* (Walker). - *The Florida Ent.*, 41, 1: 9-12.
- VERRIER M. L., 1941. — Pontes aberrantes chez les Ephémères et conséquences biologiques. - *C. R. Acad. Sc.*, 213: 630-632.
- VERRIER M. L., 1943. — Notes biologiques sur quelques Ephéméroptères d'Auvergne. - *Bull. Soc. Zool. France*, 68: 170-175.
- VERRIER M. L., 1954. — Rassemblements et migrations chez les Ephémères. - *Bull. Biol. France Belgique*, 88, 1: 68-89.
- VERRIER M. L., 1956. — Biologie des Ephémères: 216 pp. - *Colin Ed.*, Paris.
- WESENBERG - LUND C., 1943. — Biologie des Süßwasserinsekten: 682 pp. - *Kopenhagen*.