

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Biologischen Station Lunz der Österreichischen Akademie der Wissenschaften.)

## Zur Ökologie der *Leptophlebiiden* (Ins., Ephemeroptera)\*).

Von

Gertrud Pleskot, Wien.

Mit 24 Textabbildungen.

Die im folgenden mitgeteilten Beobachtungen wurden im Zuge von Untersuchungen an der Wasserinsektenfauna des Lunzer Seengebietes gemacht, also an Gewässern der nördlichen Kalkalpen und des Alpenvorlandes. Hier sind unter den *Leptophlebiiden* zwei Formen vorherrschend, nämlich *Habroleptoides modesta* Hagen und *Habrophlebia lauta* McLachlan, auf die sich die Mitteilungen daher hauptsächlich beziehen. *Paraleptophlebia submarginata* Stephens tritt im Gebiete ebenfalls, aber nur vereinzelt auf.

Andere *Leptophlebiiden* konnte ich während 10-jähriger, auf alle Jahreszeiten ausgedehnter Sammeltätigkeit nicht feststellen. Zwar wurden seinerzeit, im ersten Bericht über die Biocönosen der Lunzer Gewässer (Brehm-Ruttner 1926), *Leptophlebia cincta* für die Tolyptothrixzone des Lunzer Untersees und *Habrophlebia fusca* für seine Rivulariazone angegeben, mir ist aber niemals ein Vertreter einer dieser beiden Arten untergekommen.

Die Methodik, die ich bei meinen Untersuchungen anwendete, ist die der vergleichenden Freilandbeobachtungen, im Laboratorium nur unterstützt durch die Aufzucht der Formen in der künstlichen Bachanlage (im Glashaus der Lunzer Station) und durch die Lebendbeobachtung unter dem binokularen Präpariermikroskop. Natürlich war es auch notwendig, konserviertes Material und Schnittpräparate zu mikroskopieren.

---

\*) Ich erlaube mir, meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Franz Rüttner, dem ich die Einführung in die limnologischen Arbeitsweisen und stete Unterstützung meiner Arbeiten an der Biologischen Station Lunz verdanke, diese Studie zu seinem 70. Geburtstage zu widmen.

Bei den Freilandbeobachtungen ging es einerseits darum, die Verbreitung der Arten in der Landschaft und die genaue Lokalisierung ihres Wohnortes festzustellen. Das Untersuchungsgebiet ist zwar räumlich relativ eng begrenzt, aber es enthält — wofür ja die Umgebung der Lunzer Station rühmlich bekannt ist — trotzdem eine beachtliche Anzahl sehr verschiedenartiger Gewässer, sodaß die Enge des Raumes hier zum Vorteil wird.

Andererseits wurde dabei angestrebt, die Eigentümlichkeiten der besonderen Wohnorte der Tierarten festzustellen und zu analysieren, in welcher besonderen Weise sich die Arten mit ihrer spezifischen Umwelt auseinandersetzen und welche Besonderheiten von dieser daher das Vorkommen der Arten ermöglichen oder begrenzen. Dazu waren einerseits eingehende Studien über die Biotopeigentümlichkeiten der verschiedenen Gewässer des Gebietes und ihrer Abschnitte nötig, andererseits möglichst detaillierte Beobachtungen über die Lebensweise der Tiere in ihren verschiedenen Entwicklungszuständen.

Von den morphologischen Merkmalen der Untersuchungstiere wurden etliche so weit untersucht, als sie in Zusammenhang mit der Ökologie dieser Formen stehen, ja vielfach erst aus dieser verständlich werden, also etwa im Sinne einer „ökologischen Morphologie“ (C. J. van der Klaauw, 1951). Darüber hinaus ergab sich bezüglich des Genitalapparates der Weibchen eine allgemaimorphologische Untersuchung.

Der äußere Verlauf der Larvenentwicklung und der Metamorphose wurde ebenfalls in einigen Punkten näher betrachtet.

Soweit physiologische Aussagen gemacht werden, wurden diese hier aus dem Vergleich zwischen der Verbreitung der Arten und den besonderen Eigenschaften ihrer Biotope abgeleitet. Einschlägige physiologische Laboratoriumsversuche an Wasserinsekten sind bisher in sehr geringem Maße — an den hier besprochenen Arten überhaupt nicht — angestellt worden und wurden auch im Zuge dieser Arbeiten nicht in Angriff genommen.

Natürlich könnte eine vollständige Ökologie der Gruppe erst nach Studien in einem viel ausgedehnteren und vielfältigeren Gebiet gegeben werden. Die vorliegenden Mitteilungen sind nur ein erster Beitrag zu einer solchen und mögen wegen des beschränkten Untersuchungsgebietes auch in mancher Hinsicht später vielleicht noch korrigiert werden müssen.

Die an und für sich nicht sehr umfangreiche biologische und ökologische Literatur über Ephemeropteren ist gerade in bezug auf die hier behandelten *Leptophlebiiden*-Arten äußerst spärlich. Sie enthält bisher nur äußerst wenige und kurz gehaltene Angaben, die zum Vergleich mit den eigenen Befunden hier herangezogen werden können.

Schoenemund gibt 1930 (in Dahl, Tierwelt Deutschlands) ausführlichere Larvenbeschreibungen und einige biologische Daten. Darnach ist die Larve von *Habroleptoides modesta* „in den kälteren und schneller fließenden Bächen der deutschen Mittelgebirge, weniger in den größeren, langsameren Gewässern der Ebene“ heimisch; die Flugzeit erstreckte sich von April bis Juni; die Häutung zur Subimago gehe tagsüber an der Wasseroberfläche oder an den Ufersteinen vor sich, der Paarungsflug tagsüber und abends „ziemlich hoch in der Luft“. „Nach der Befruchtung fliegt das Weibchen mit Vorliebe auf kleine, durch irgendwelche Anschwemmungen entstandene Erhöhungen des Flußbettes (in 1 Minute konnte ich etwa 50 Stück zählen), kriecht an den Steinen umher und spült die Eipaketten ab“. *Habrophlebia lauta* findet er „hauptsächlich in den kleinen Bächen der deutschen Mittelgebirge“. „Hier sucht das schlanke Tierchen in den Rillen und Spalten der Ufersteine sicheren Schutz gegen allzu starke Strömung. Auch in den Moosrasen hält die Art sich gerne auf. Gegenüber veränderten Wasser- und Temperaturverhältnissen ist sie weniger empfindlich“. Die Imagines sollen, so wie bei *H. fusca*, niemals Schwärme bilden, die Eiablage durch Abwerfen der Eipakete beim Flug der Weibchen knapp über dem Wasser vor sich gehen. *Paraleptophlebia submarginata* „hält sich mit Vorliebe in den dichten Moosrasen auf ... Hier führt ihr das Wasser reichliche Nährstoffe zu, ... auch an faulenden Pflanzenteilen nagt sie eifrig“; Schwarmbildung bei auf- und niedergehender Sonne ziemlich nahe über dem Wasser; Eiabwurf im Fluge über dem Wasser.

*Habroleptoides modesta* ist erst 1929 von Schoenemund neu beschrieben und als eigene Gattung abgetrennt worden. Da sie (nach Schoenemund) in Brauers Süßwasserfauna Deutschlands von Klapálek (1909) irrtümlich als *Habrophlebia fusca* Ct. beschrieben ist, kann es sein, daß manche Literaturangaben über diese Art eigentlich auf *Habroleptoides modesta* zu beziehen wären. H. Heiner aber, der ausführlichere biologische und anatomische Befunde mitteilt (1915), hat wohl die richtige (nach Schoenemund in Eaton 1888 richtig beschriebene) *Habrophlebia fusca* Curt. vorgelegen, jedenfalls aber keine der hier behandelten Formen.

Eidel (1935) findet in den Bächen des Schwarzwaldes *Habroleptoides*-Larven hauptsächlich im Oberlauf, wo er sie zur Steinflora zählt. Er berichtet, daß sie flußabwärts an Häufigkeit abnehmen und „verschwinden, wo der Untergrund von Geröll in Schlamm übergeht“. Als Flugzeit gibt er April und Mai an. *Habrophlebia lauta* findet er nur vereinzelt im Oberlauf der Elz und nur sehr selten in ihrer Quelle. Auch sie rechnet er zur Steinflora; die Flugzeit sei Juli und August. *Paraleptophlebia submarginata* wird als Charakterart der stillen Buchten des Oberlaufes angeführt, wo sie zusammen mit *Leptophlebia marginata*, *L. verspertina* und *Siphonurus aestivalis* vorkommt; Flugzeit Juni bis August.

Kühn (1940) stellt *Habroleptoides modesta* an den Steinen der Quellen und des Baches seines Untersuchungsgebietes fest, die sie zusammen mit *Rhithrogena*- und *Heptagenia*-Larven bevölkert. *Paraleptophlebia submarginata*-Larven bezeichnet er als rheophil, u. zw. langsame Strömung bevorzugend, ferner als krenophil und als schwach kälteliebend; er findet sie in den überschwemmten und dichten Moosrasen.

Die sonstigen spärlichen Literaturangaben über die hier behandelten Formen (z. B. bei Nietzke 1937, Geijskes 1935, Greven 1935) beziehen sich nur auf Vorkommen und Flugzeit und bringen keine weiteren hier wesentlichen Details.

Auch die ausgezeichnete amerikanische „Biology of Mayflies“ (Needham-Traver-Hsu 1935) berücksichtigt bei den biologisch-ökologischen Angaben die *Leptophlebiiden* sehr wenig. Bei der Gruppierung der Larvenformen wird der im Folgenden geschilderte Larventypus nicht berücksichtigt. Ebenso sind bei der Darstellung der Variation der Mundgliedmaßen der Ephemeriden oder bei den sonst so reichhaltigen Angaben über Eiformen und Eiblage *Leptophlebiiden* fast nicht bearbeitet. Unter den 507 Ephemeriden-Arten der amerikanischen Fauna sind zwar immerhin 55 *Leptophlebiiden*, aber diese scheinen ökologisch ganz anders differenziert zu sein als die hier besprochenen Arten. Diese selbst fehlen der amerikanischen Fauna.

Dagegen sind hier die einzigen — bisher in die europäische Literatur nicht übernommenen — Angaben über die ovipositorartige Ausgestaltung der Genitalsegmente der Weibchen von *Leptophlebiiden*. Die Beispiele aus der amerikanischen Fauna werden im Zusammenhang mit den in dieser Arbeit behandelten Formen im entsprechenden Abschnitt diskutiert.

## I. Verbreitung der Arten. Temperatur und Strömung als begrenzende Faktoren. Flugzeit.

### 1. *Habroleptoides modesta*.

Die Larven von *Habroleptoides* bewohnen folgende Gewässer des Untersuchungsgebietes (Abb. 1, Tab. 1):

*Bodingbach, Weißenbach, Ybbs, Unterseebach, Mayrgraben, Mündungsgebiet des Seebaches in den Untersee, Oberseebach, Schwarzlackn.*

Sie fehlen in den drei Seen des Gebietes, meiden aber auch alle übrigen ruhigeren Wasserläufe, wie z. B. die Nebenarme des Seebaches in seinem Mündungsgebiet in den Untersee oder die Übergangsbereiche von den Seen zu den Seebächen. In der Schwarzlackn, die ein aufgestauter, aber lebhaft durchströmter Teil des Oberseebaches ist, meiden sie die ruhigen, schlammigen Buchten und halten sich in den durchströmten, steinigen Bereichen auf.

Die übrigen angeführten Wohngewässer sind durchwegs raschfließende Gebirgsbäche<sup>2)</sup>.

*Habroleptoides* gehört also der torrentikolen Fauna an, d. h. sie beansprucht in ihrem Biotop eine lebhaft Wasserströmung.

Nach oben dürfte der Stärke der Wasserströmung für das Gedeihen der Art keine Grenze gesetzt sein, da die Larven die beträchtlichen Frühjahrshochwässer, die z. B. den Mayrgraben zeitweise zu einem schäumenden und reißenden Wildbach, die Ybbs zu einem tosenden Gebirgsfluß machen, ungeschwächt überdauern.

Aus der Verbreitung der Larven im Untersuchungsgebiet ergibt sich weiters, daß auch der Temperaturfaktor eine begrenzende Rolle spielt. Die von ihnen bewohnten Bäche Mayrgraben, Bodingbach und Weißenbach sind sommerwarme Gewässer, Oberseebach mit Schwarzlackn und Unterseebach haben die Thermik von Seeabflüssen, also extrem hohe Sommertemperaturen, aber keine winterliche Vereisung. In dem Teil des Seebaches zwischen Mittersee und Länd dagegen, wo dieser den Charakter eines echten

sommerkalten Gebirgsbaches hat, sowie in seinen Zuflüssen Schreyerbach und Trübenbach, die sommerkalte Quellbäche darstellen, fehlen die Larven von *Habroleptoides*. Sie fehlen auch in den hochgelegenen Bächen des Gebietes, wie den Herrnalmbächen und Rot-



Abb. 1. Verbreitungskarte der Larven von *Habroleptoides modesta*. Abkürzungen: 1 Ybbs, 2 Bodingbach, 3 Weißenbach, 4 Mayrgraben, 5 Seebach, 6 Mündungsgebiet des Seebaches in den Untersee, 7 Unterseebach, 8 Venosusbach, 9 Oberseebach, 10 Rotmoosbäche, 11 Herrnalmbäche, 12 Untersee.

<sup>2)</sup> Beschreibung der angeführten Gewässer sowie ihrer geographischen und hydrographischen Daten s. Beier 1948, Brehm-Ruttner 1926 und 1942, H. Fuchsig 1922, L. Geitler 1927, E. Kann 1933, H. Krawany 1928, G. Pleskot 1951.

Tabelle 1. Verbreitung und Flugzeit von *Habroleptooides modesta*, *Habrophlebia lauta* und *Paraleptoophlebia submarginata*. Thermik der Wohngewässer.

Gewässer	Sommer- temperaturen (°C)	Jahres- schwankung der Temperatur (°C)	Angaben zur Beurteilung der Gewässer- kategorie	Vorkommen			Flugzeit	
				Habro- leptooides <i>modesta</i>	Habro- phlebia <i>lauta</i>	Para- leptoophlebia <i>submarginata</i>	Habroleptooides <i>modesta</i>	Habrophlebia <i>lauta</i>
Untersee	24—27	24—27	See	—	*	*	—	Juni, Juli (Aug.)
Unterseebach	—24	20	Seeabfluß	*	*	*	Mai (Juni)	Juli, Aug. (Sept.)
Oberseebach	—24	20	Seeabfluß	*	—	—	?	—
Schwarzlackn	—23	—23	Stau des Ober- seebaches	*	—	—	?	—
Mayrgraben	15—17	13—15	sommerwarm	*	—	—	April, Mai	—
Bodingbach	15—18	15—18	sommerwarm	*	*	—	Mai, Juni	Juli, Aug. (Sept.)
Weißbach	—16	12—14	sommerwarm	*	*	—	Mai, Juni	Juli, Aug. (Sept.)
Seebach, Mün- dung	11—13	8—10	sommerkalt	*	—	*	Juni (Juli)	—
Seebach	8—10	4—6	sommerkalt	—	—	—	—	—
Schreyerbach	5—7	2	sommerkalt (Quellbach)	—	—	—	—	—
Rotmoosbäche	8—10	5—7	über 1000 m	—	—	—	—	—
Herrnalmbäche	10—14	7—11	über 1000 m	—	—	—	—	—

moosbächen, die infolge ihrer Höhenlage einerseits aus der kalten Quellen gespeist werden und andererseits nur kurze Zeit des Jahres eine sommerliche Erwärmung erfahren, also im ganzen eine sehr ungünstige Thermik aufweisen.

Die Larven von *Habroleptoides* sind also zwar in allen sommerwarmen Gewässern des Gebietes heimisch, was auch ihrer sonstigen Verbreitung (z. B. in Österreich nach eigenen Beobachtungen in den Urgebirgsbächen des Waldviertels und den Mittelgebirgsbächen des Wienerwaldes) entspricht; aber ihr Vorkommen im Mündungsgebiet des Seebaches und in der Ybbs bei Lunz zeigt andererseits, daß die Ansprüche der Art an die Wärme der Wohngewässer ihrer Larven nicht sehr strenge sind, sondern daß auch kühlere Gewässer noch bewohnt werden können. Dagegen werden, wie schon besprochen, extrem sommerkalte Gewässer gemieden.

Da *Habroleptoides*-Larven auch die wärmsten Bäche, nämlich die Seeabflüsse, zu bewohnen vermögen, scheinen hohe Temperaturen für das Vorkommen der Art keine Begrenzung zu bedeuten.

In einer Hinsicht aber besteht doch eine Empfindlichkeit gegen hohe Temperaturen der Wohngewässer: Die Flugzeit von *Habroleptoides* wird (wie die von manchen anderen Wasserinsekten, s. a. Pleskot 1951) durch sie bestimmt und in Abhängigkeit von ihnen von Gewässer zu Gewässer variiert.

*Habroleptoides* gehört zu den Frühjahrsfliegern unter den Ephemeropteren. Im allgemeinen ist der Hauptflugmonat der Mai. Die Flugzeit kann aber einerseits schon im April beginnen und andererseits den ganzen Juni andauern, ja sich auch noch in den Juli hinein erstrecken, und diese feinen Variationen von Gewässer zu Gewässer oder auch in verschiedenen Jahren an demselben Gewässer hängen unmittelbar vom jeweiligen Temperaturgang ab (Tab. 1).

So traf ich sowohl im Unterseebach, wie im Mayrgraben — also in den beiden wärmsten Bächen des Untersuchungsgebietes — durch mehrere Jahre hindurch schon Ende Mai nur mehr vereinzelt schlüpfreife Larven im Wasser an. Dagegen kann im Mündungsgebiet des sommerkalten Seebaches und — in geringerem Grade — auch in den relativ kühleren (wenn auch schon sommerwarmen) Bächen Bodingsbach und Weißenbach der Juni normalerweise noch durchaus als Flugmonat mit regelrechter Schwarmbildung der

Imagines gelten, wenn auch im Laufe des Monats die Zahl der Fluginsekten immer mehr abnimmt. Am Seebach (Mündungsgebiet) selbst aber — dem kältesten *Habroleptoides*-Bach des Gebietes — treten noch im Juli Nachzügler regelmäßig auf, die allerdings nicht mehr zahlreich genug sind, um richtige Schwärme zu bilden.

Wie erstaunlich fein die Reaktion auf die Temperaturverhältnisse sein kann, sollen zwei besonders auffällige Beobachtungen am Mayrgraben illustrieren:

Das Frühjahr 1952 zeichnete sich durch eine abnorme Wärmeperiode im Vorfrühling (ca. 10. April bis 10. Mai) aus, mit hochsommerlichen Lufttemperaturen (s. Wetter und Leben 4, 1952, p. 111/112). In diesem Jahr begann die Flugzeit am Mayrgraben schon Mitte April. Und bereits vor Mitte Mai waren alle *Habroleptoides*-Larven restlos aus dem Bach verschwunden.

Das Frühjahr 1951 wiederum brachte nach einem sehr milden Winter und einem kühlen März einen sonnigen und in der 2. Hälfte auch sehr warmen April (Wetter und Leben 3, 1951). Als Mitte Mai durch einen längeren Kälteeinbruch infolge Unterbrechung der Schneeschmelze im Mayrgraben Niederwasserstand eintrat, so daß der Bach zugänglich wurde, war folgender Zustand eingetreten: Während im oberen Abschnitt des Baches, der vollkommen beschattet durch den Wald fließt, noch schlüpfreife *Habroleptoides*-Larven reichlich vorhanden waren, wie es der Jahreszeit entsprach, enthielt der untere Abschnitt, der als offener Wiesengraben der Sonnenstrahlung frei ausgesetzt ist, zu diesem Zeitpunkt nur mehr ganz junge *Habroleptoides*-Larven der neuen Generation, aber kein einziges erwachsenes Individuum. Die wesentlich raschere und stärkere Frühjahrserwärmung des offen dahinfließenden Bachabschnittes hatte zu einer Differenz in der Flugzeit an diesem und an dem Waldgrabenabschnitt geführt.

In diesem Zusammenhang ist es auch interessant, daß Eidel für die Bäche des Schwarzwaldes April und Mai als Flugzeit von *Habroleptoides* angibt. Die Arbeit enthält keine Darstellung des jährlichen Temperaturganges in den Gewässern, doch wird berichtet, daß die Bäche, obwohl sie aus starken und kalten Quellen ( $3^{\circ}$ — $6^{\circ}$  C) gespeist werden, schon wenige Meter unter diesen im Winter auf fast  $0^{\circ}$  C abkühlen und „nur das rasche Strömen ein Zufrieren verhindert“. Daraus wäre zu schließen, daß diese Bäche

umgekehrt im Frühjahr sich unter dem Einfluß der Atmosphäre sehr rasch und stark erwärmen, was — nach den oben mitgeteilten Beobachtungen — das relativ zeitige Ende der Flugzeit von *Habroleptoides* hier erklärt.

Die Schwankungen der Flugzeit von *Habroleptoides* an Gewässern mit verschiedenem Wärmehaushalt, bzw. am selben Gewässer in klimatisch verschiedenen Jahren deuten auf die Ursache für die Beschränkung des Fluges von *Habroleptoides* auf das Frühjahr: Der Zeitpunkt für den Ablauf der Metamorphose von der Larve zum Fluginsekt („Nymphose“ nach G. Marlier) wird offenbar durch die Temperatur des Wohngewässers bestimmt. Die Nymphose der im erwachsenen Zustand überwinterten Larven setzt dann ein, wenn das Wasser im Verlauf der Temperaturzunahme im Frühjahr eine bestimmte Erwärmung erfahren hat (ausreichendes Zahlenmaterial über die maßgebenden Temperaturwerte kann ich vorläufig noch nicht beibringen), und das ist bei den meist sommerwarmen Wohngewässern von *Habroleptoides* relativ zeitig im Jahr. Sie muß aber offensichtlich auch beendet sein, bevor das Wasser einer zu starken Erwärmung unterliegt, was je nach Gewässer und speziellen Klimabedingungen eben zu sehr verschiedener Zeit erfolgt.

Die Ursache für diese Abhängigkeit der Nymphose der Ephemeropteren von der Thermik der Wohngewässer dürfte in der Physiologie der Ephemeropteren-Nymphen liegen. Das letzte, in Metamorphose begriffene Larvenstadium, das sogenannte Nymphenstadium, ist aus naheliegenden Gründen — Erhöhung des Stoffumsatzes, Verringerung der Leistungsfähigkeit der larvalen Atmungsorgane während der Metamorphose — zwar wärmeliebend, aber vor allem ganz besonders empfindlich gegen eine Verschlechterung der Atmungsbedingungen in seinem Biotop. Eine solche ist aber durch eine Erhöhung der Wassertemperatur automatisch gegeben. Die Höhe der für die Nymphen deshalb noch erträglichen Temperatur ist natürlich arteigen, und daher muß die Flugzeit je nach der Temperaturresistenz des Nymphenstadiums einer Art von der Thermik ihrer Wohngewässer abhängen.

Für *Habroleptoides* ist also wohl eine relativ geringe Temperaturresistenz des Nymphenstadiums artspezifisch, und dies bringt eine Beschränkung der Flugzeit auf das Frühjahr mit sich und die

Erscheinung, daß die Flugzeit umso mehr vorverlegt wird, je schneller und stärker sich das Wohngewässer im Frühjahr erwärmt. Die sommerkalten Gewässer aber, die sich nie über das für *Habroleptoides*-Nymphen erträgliche Maß hinaus erwärmen und an denen daher ein Flug von *Habroleptoides* auch im Hochsommer denkbar wäre, sind infolge ihres ungünstigen Jahres-Wärmehaushaltes als Wohngewässer für *Habroleptoides*-Larven meist überhaupt ungeeignet. Immerhin kommt es aber, wie beschrieben, in Grenzfällen zu einer Erstreckung des *Habroleptoides*-Fluges bis in den Juli hinein, sodaß *Habroleptoides* hier fast zu einer Sommerform wird.

Die jungen Larvenstadien von *Habroleptoides* sind dagegen ohne weiteres in der Lage, die starke Erwärmung des Wassers während der hochsommerlichen Wärme- und Niederwasserperioden zu ertragen. Man findet sie kurze Zeit nach der Eiablage und von da an den ganzen Sommer über in den Bächen.

Ähnliche Befunde über die Abhängigkeit der Flugzeit der Wasserinsekten von den Temperaturverhältnissen wurden von Neeracher (1912) am Rhein, von E. Gordon (1933) aus Nordamerika und von Ide (1935) und Sprules (1947) aus Kanada mitgeteilt. Neeracher berichtet, daß „warme und trockene Witterung die Flugzeit der später Fliegenden gegen das Frühjahr verschiebt und umgekehrt“. Ide stellt für die Ephemeropterengattung *Iron fest*, daß längs eines Flußlaufes die Flugzeit im Oberlauf länger dauert als im Unterlauf und daß sie weiter flußabwärts sich immer mehr gegen das Frühjahr zu verschiebt. Auch er hält die Temperaturunterschiede und ihren Einfluß auf das letzte Larvenstadium dafür verantwortlich und sieht den Grund für die Verschiebung darin, daß die Sommertemperaturen im Unterlauf für das letzte Larvenstadium allmählich zu hoch werden. Sprules kommt auf Grund umfangreicher Freilandbeobachtungen über die Flugzeit der Wasserinsekten zu dem Ergebnis: „Der Beginn des Schlüpfens und die Dauer der Schlüpfperiode änderten sich von Jahr zu Jahr, u. zw. entsprechend jährlicher Temperaturverschiedenheiten.“

Ferner stellte Sprules fest, daß trotz dieser Verschiebungen die Reihenfolge des Schlüpfens der verschiedenen Arten stets die gleiche bleibt. Das gleiche fand Gordon, die die Mehrzahl der damals in Nordamerika bekannten Leptophlebiiden untersucht hat;

sie stellte fest, daß die Imagines in einer festgelegten Reihenfolge zu schlüpfen scheinen, obwohl die Schlüpfzeit jeder Art in verschiedenen Gewässern und in verschiedenen Jahren wechselt.

Dieses Festhalten an der Reihenfolge des Schlüpfens der verschiedenen Arten scheint mir ein weiteres, sehr eindeutiges Zeichen dafür zu sein, daß es sich bei diesen Erscheinungen um arteigene Unterschiede in der Temperaturempfindlichkeit der Larven handelt.

Zusammenfassend läßt sich also zunächst sagen, daß die Verbreitung von *Habroleptoides modesta* begrenzt wird durch die Strömungsverhältnisse und die Temperaturbilanz des Wohngewässers der Larven, die beide für das Gedeihen der Art eine gewisse Mindesthöhe erreichen müssen, dagegen — in den beobachteten Grenzen — kein begrenzendes Maximum aufweisen. Die ökologische Valenz in bezug auf die beiden Faktoren ist sehr beträchtlich. Die Flugzeit der Imagines wird, vermutlich besonders infolge der geringen Resistenz des Nymphenstadiums gegen hohe Temperaturen, durch die Sommertemperatur der Wohngewässer der Larven und durch die Temperaturverhältnisse während des Frühjahres sehr deutlich beeinflusst.

## 2. *Habrophlebia lauta*.

Die Larven von *Habrophlebia lauta* bewohnen im Untersuchungsgebiet folgende Gewässer (Abb. 2, Tab. 1):

*Bodingbach, Weißenbach, Unterseebach, Venosusbach, Untersee.*

Sie fehlen im stark strömenden Seebach mit allen seinen thermisch so verschiedenen Teilen ebenso wie in dem in der Wasserführung sehr schwankenden Mayrgraben. Andererseits nehmen sie mit dem schwachen Geriesel des Venosusbaches, eines wasserarmen Quellrinnsales am rechten Ufer des Unterseebaches, vorlieb und bewohnen in großer Zahl die steinigigen Ufergebiete des Untersees. Hier beschränken sie sich ausschließlich auf die äußerste Zone der Krustensteine (*Rivularia*- und *Tolybothrix*zone), wo sie von einer meist geringen, aber stetig vorhandenen Brandung umspült werden. In den rasch fließenden Bächen Weißenbach, Bodingbach und Unterseebach halten sie sich vorwiegend in den hier reichlich wachsenden dichten Moospolstern auf, wodurch sie sich der Einwirkung der Strömung weitgehend entziehen.

Die Larven von *Habrophlebia lauta* beanspruchen also ebenfalls bewegtes Wasser für ihr Gedeihen, aber sie meiden die direkte Einwirkung starker Strömung und sind daher vor allem in Gewässern mit schwacher Wasserbewegung oder in solchen mit Pflanzenwuchs als Zufluchtstätte heimisch.

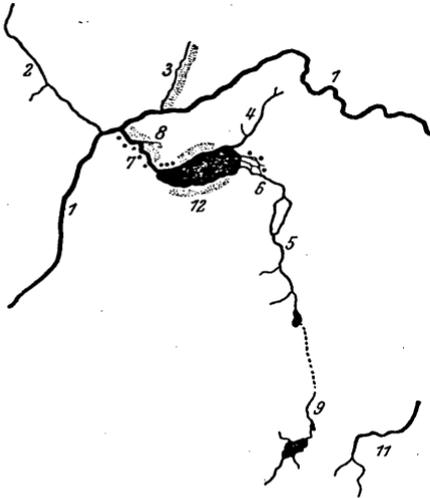


Abb. 2. Verbreitungskarte der Larven von *Habrophlebia lauta* (punktiert) und *Paraleptophlebia submarginata* (einzelne Punkte). Abkürzungen wie Abb. 1.

Nymphose, andererseits eine sehr gute Wärmeresistenz des Nymphenstadiums.

*Habrophlebia lauta* bevorzugt also, kurz gesagt, geringere Strömung und höhere Temperaturen als *Habroleptoides*.

### 3. *Paraleptophlebia submarginata*.

Die Larven wurden in folgenden Gewässern festgestellt (Abb. 2, Tab. 1):

*Unterseebach, Venosusbach, Übergangsgebiet zwischen Unterseebach und Untersee, Nebenarme des Seebaches in seinem Mündungsgebiet in den Untersee.*

Besonders die Verteilung im Ausrinnggebiet des Untersees zeigt, daß *Paraleptophlebia* in ihren Ansprüchen an die Stärke der Strömung zwischen *Habrophlebia lauta* und *Habroleptoides mo-*

Im Untersuchungsgebiet bewohnen sie ausschließlich sommerwarme Gewässer. Besonders an den Seeufnern sind sie sehr hohen Sommertemperaturen ausgesetzt.

Trotzdem liegt die Hauptflugzeit dieser Art in den Hochsommermonaten. Der Flug geht in den Bächen im Juli und August vor sich und, ausklingend, auch noch im September, während er am Untersee schon im Juni beginnt und bereits im August zu Ende geht. Daraus ergibt sich gegenüber *Habroleptoides* einerseits ein wesentlich höherer Wärmeanspruch für den Beginn der

*desta* steht. Sie hält sich aber fast ausschließlich in den Moorsrasen und anderen Wasserpflanzen auf, die einen besseren und vor allem konstanteren Strömungsschutz bieten. Warme Gewässer scheint sie zu bevorzugen.

Ihre Phänologie und Lebensweise wurde wegen des zu spärlichen Vorkommens im Untersuchungsgebiet nicht näher beobachtet. Das Untersuchungsgebiet liegt zweifellos am äußersten Rande des Verbreitungsgebietes dieser Art.

## II. Entwicklungszyklus.

Sowohl *Habroleptoides modesta* wie *Habrophlebia lauta* haben einen klaren einjährigen Entwicklungs-Zyklus.

Die jungen Larven der neuen Generation sind bald nach Beginn der Flugperiode in den Gewässern festzustellen. Die Eier machen also, wie das bei Ephemeropteren die Regel ist, nach der Ablage keine Ruheperiode (Diapause) durch, sondern entwickeln sich sofort bis zum Schlüpfen der Primärlarve weiter, mit einer vermutlichen Entwicklungsdauer von ungefähr 2 bis 3 Wochen. Über die Organisation der Primärlarven wird an anderer Stelle berichtet werden.

Durch den Mangel einer Ruheperiode nach der Eiablage unterscheiden sich die hier untersuchten Ephemeriden (an *Paraleptophlebia submarginata* konnte ich diesbezüglich keine Beobachtungen anstellen) von den von Moon (1939) untersuchten Leptophlebiiden *Leptophlebia vespertina* und *Leptophlebia marginata*. Für diese Arten stellt Moon fest, daß — in seinem Untersuchungsgebiet, dem English Lake District — das Schlüpfen ungefähr am 10. Mai innerhalb weniger Tage vor sich geht und daß dann bis Oktober keine Larven mehr auftreten. Das würde also bedeuten, daß diese Art, ähnlich wie *Ephemerella ignita*, eine ca. 20 Wochen dauernde Ruheperiode zwischen der Eiablage und dem Schlüpfen der Primärlarve einschaltet. Diese Differenz in der Biologie so nahe verwandter und ähnlich lebender Formen wird sich möglicherweise auf ökologischer Basis verstehen lassen, doch liegen vorläufig für derartige Überlegungen noch viel zu wenige Befunde vor. Sie sei deshalb zunächst hier nur nachdrücklich aufgezeigt.

Das Wachstum der Larven geht im wesentlichen in zwei Stößen vor sich, u. zw. bei allen Individuen ziemlich gleichmäßig,

sodaß jeweils zu gleicher Zeit Tiere von ungefähr derselben Größe anzutreffen sind. Im folgenden wird der Ablauf dieser Entwicklung für *Habroleptoides modesta* genauer beschrieben (Abb. 3).

Im Laufe des Sommers wachsen die Larven auf 4 bis 5 mm Körperlänge heran. Damit ist die voll ausgebildete Larve entwickelt, die bereits auch den ersten Ansatz von nymphalen Flügelscheiden trägt. In diesem Stadium überwintern die Larven ohne wesentliches Wachstum. Erst zugleich mit der neuerlichen Erwärmung der Gewässer im Vorfrühling, normalerweise etwa im März, erfolgt ein zweiter Wachstumsstoß, und bald sind die nun etwa 6 mm langen Tiere auf 7 bis 8 mm herangewachsen. Sie tragen nun große Flügelscheiden und stellen bereits die verwandlungsbereite Nymphe dar, die die innere Metamorphose zur Subimago vollzieht. Etwa Mitte April bis Anfang Mai (oder, temperaturbedingt, auch früher oder später; s. oben) beginnt das Schlüpfen der Nymphen zur Subimago, worauf unmittelbar die Schwarmbildung und die neuerliche Eiablage folgt.

Der Entwicklungszyklus von *Habrophlebia lauta* verläuft, mit der der anderen Flugzeit entsprechenden jahreszeitlichen Verschiebung, ebenso wie der von *Habroleptoides*.

In Abbildung 3 sind diese Verhältnisse für *Habroleptoides* schematisch dargestellt. Da die verwendeten Werte Mittelwerte aus jahrelangen Beobachtungen sind, die Wachstumslinien aber eigentlich in jedem Jahr entsprechend der jeweiligen Witterung etwas anders verlaufen würden, kann die Darstellung nur ganz grob den Rhythmus des Wachstums illustrieren. Interessanterweise zeigt dieser in gewisser Hinsicht eine Parallele zu dem der Leptophlebien, die Moon untersuchte. Ich habe zum Vergleich Moons Ergebnisse, die aus fast 4000 Messungen in einer Entwicklungsperiode stammen, ebenfalls schematisiert, in die gleiche Abbildung eingetragen.

Beide Wachstumslinien stimmen insofern überein, als sie eine Periode starken Wachstums der Larven gleich nach dem Schlüpfen aus dem Ei anzeigen, dann aber einen Umschlag in ein gewissermaßen retardiertes Wachstum und schließlich, knapp vor dem Schlüpfen zum Flügeltier, wieder eine kurze zweite Periode sehr raschen Wachstums.

Die erste Knickstelle liegt für *Habroleptoides* bei ca. 4,5 mm, für *Leptophlebia* nach Moon bei 3,5 mm, die zweite Knickstelle für *Habroleptoides* bei ca. 6 mm, für *Leptophlebia* nach Moon bei 5,6 mm Körperlänge. Da die ausgewachsenen Larven von *Habroleptoides* 8 mm messen gegenüber nur 6,4 mm bei *Leptophlebia*, liegen also die beiden Knickstellen der Wachstumslinien bei beiden Formen in Entwicklungsstadien, die zumindest größtmäßig einander entsprechen.

Diese Übereinstimmungen sind vor allem deshalb so bemerkenswert, weil die beiden Entwicklungszyklen sich ansonsten so-

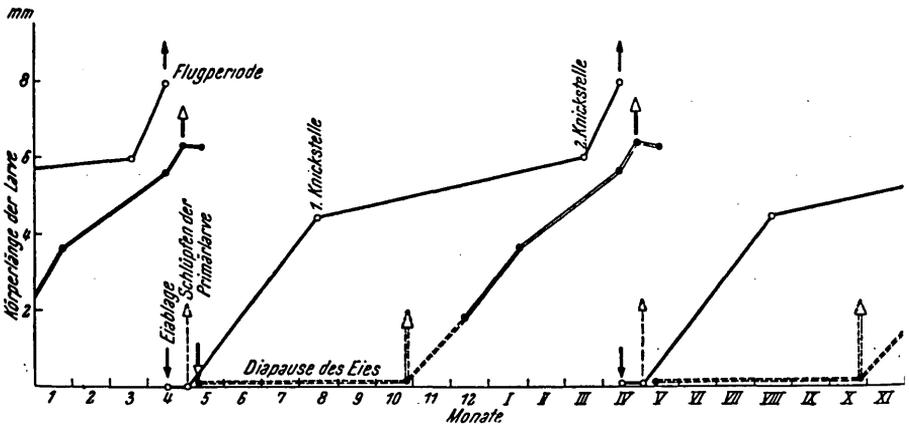


Abb. 3. Entwicklungszyklus und Wachstum. Schema.

- *Habroleptoides modesta* (original).
- *Leptophlebia marginata* und *Leptophlebia vespertina* (nach Moon 1939), — nach dem auf Messungen beruhenden Diagramm, = = = nach den Angaben im Text.

wohl in der Dauer wie in der jahreszeitlichen Lage so sehr unterscheiden. Während sich die Entwicklung der *Habroleptoides*-Larven über ein volles Jahr hinzieht, beschränkt sich die der *Leptophlebia*-Larven auf die Monate Oktober bis April. Und während bei *Habroleptoides* beide Hauptwachstumszeiten in die warme Jahreszeit fallen, gilt dies bei den *Leptophlebia* nur für die zweite starke Wachstumsperiode, während die erste sich auf Oktober bis Jänner beschränkt und der Übergang zum langsameren Wachstum Ende Jänner, also im Winter, erfolgt.

Leider ist der Entwicklungsverlauf bei Ephemeropteren-Larven noch zu wenig untersucht, um die Befunde darnach sicher

beurteilen zu können. Doch scheint es mir möglich, daß die erste stärkere Wachstumsperiode jene Stadien umfaßt, in deren Verlauf die bei ihrer „Geburt“ ja noch in vieler Hinsicht unvollständig ausgebildete Larve sich voll entwickelt. Dieser Zustand mag bei einer Körperlänge von 3,5, bzw. 4,5 mm gerade erreicht sein. Die zweite Phase des langsameren Wachstums könnte einer Periode entsprechen, in der die vollentwickelte Larve ohne weitere Änderungen ihrer Organisation langsam weiterwächst.

In diesem Zusammenhang sei auf die Befunde von H. E. Murphy (1922) hingewiesen, die bei *Baetis posticus* nach einer rascheren Aufeinanderfolge der Häutungen im ersten Abschnitt der Entwicklung (2—3, bzw. 4—6 Tage) später nur mehr Häutungen im Abstände von 7—10 Tagen feststellte, sodaß die Wachstumslinie bei dieser Form vermutlich ebenfalls zunächst steiler und später flacher verlaufen würde.

Dieser Übergang von einer raschwüchsigen Periode der Ausbildung der Larven zu einem späteren langsameren Wachstum der ausgebildeten Larve scheint, nach dem vorliegenden Befund, völlig unabhängig von den Außenbedingungen, rein nur nach einer inneren Gesetzmäßigkeit zu erfolgen. Denn dieser „erste Knick“ der Wachstumslinie liegt zwar bei *Habroleptoides* am Ende des Hochsommers, also nach Überschreitung der höchsten sommerlichen Gewässererwärmung, aber bei den Leptophlebien liegt er in der kältesten Jahreszeit. Ja es verläuft die Wachstumslinie entsprechend der kürzeren verfügbaren Zeit bei den Leptophlebien im ganzen wesentlich steiler, obwohl das Wachstum gerade hier größtenteils in die kalte Jahreszeit fällt. Es ist also demnach nicht möglich, den ersten Knick in der Wachstumslinie der *Habroleptoides*-Larven mit den Temperaturverhältnissen oder anderen jahreszeitlich bedingten Umweltfaktoren in Zusammenhang zu bringen.

Dagegen scheint mir nach meinen bisherigen Beobachtungen an diesen wie an anderen Wasserinsekten das Auftreten des „zweiten Knickes“ sehr wohl jahreszeitlich, u. zw. temperaturbedingt zu sein. Diese letzte Entwicklungsperiode der Larven fällt bei den Ephemeropteren zusammen mit dem Einsetzen der inneren Metamorphose der Larven zum Flügeltier, der sogenannten Nymphose. Sie wird äußerlich deutlich markiert durch das nun rasch zunehmende Wachstum der Flügelscheiden, die sich seit dem

Ende der ersten starken Wachstumsperiode der Larven trotz einiger Größenzunahme der Larven selbst nicht verändert haben; weiters, im letzten Stadium, durch die immer dunklere Ausfärbung der Flügelscheiden. Zugleich mit der beträchtlichen Größenzunahme läßt sich eine mächtige Anreicherung von Reservestoffen im Fettkörper der Larven feststellen.

Diese Entwicklungsperiode läuft rasch ab und endet mit dem Schlüpfen der Subimagines. Nach meinen Beobachtungen richtet sich Beginn und Dauer der Nymphose ganz nach den Temperaturverhältnissen ebenso, wie dies schon für das Einsetzen der Flugperiode oben ausgeführt worden ist. Der Verlauf der Witterung in den ersten Frühjahrsmonaten der letzten zehn Jahre war außerordentlich verschieden, sodaß sich einem diese Abhängigkeit ganz von selbst aufdrängte. Wie schon bei der Beschreibung der Entwicklung von *Habroleptoides* ausgeführt worden ist, setzt eben die letzte Wachstumsphase der Larven zugleich mit der Frühjahrs-erwärmung der Gewässer ein. Einen Befund, der in die gleiche Richtung weist, teilt Pomeisl (1953) mit: Bei *Wiedemannia lamellata* (Empididae) beginnt die Frühjahrs- generation mit der Verpuppung der Larven erst, wenn die Wassertemperatur auf ca.  $6,5^{\circ}\text{C}$  gestiegen ist; und bei der Herbstgeneration endet die Verpuppung der Larven schlagartig, wenn die Wassertemperatur unter ca.  $6,5^{\circ}\text{C}$  sinkt.

Es ist unmittelbar einleuchtend, daß gerade in dieser Phase erhöhten Stoffumsatzes und — wie ausgeführt — verringerter physiologischer Leistungsfähigkeit an die Temperatur des Mediums erhöhte Ansprüche gestellt werden. Daß aber gerade hier auch zu hohe Temperaturen leicht nachteilig werden können, wurde schon aufgezeigt.

Moon stellt zur Diskusion, ob für die Wachstumszunahme im Frühjahr an Stelle der Temperaturzunahme etwa die andere Zusammensetzung der pflanzlichen Produktion des Gewässers und damit die andere Zusammensetzung der Nahrung der Larven maßgeblich wäre. Für die seebewohnenden *Habrophlebia*-Larven in Lunz würden in dieser Hinsicht ähnliche Verhältnisse bestehen, wie sie Moon für die beiden *Leptophlebia*-Arten in den englischen Seen angibt. Bei *Habroleptoides* aber und für die bachbewohnenden *Habrophlebia*en würde zumindest der Charakter der

Nahrungsänderung im Frühjahr gegenüber dem Winter ganz anders sein, sodaß es fraglich bleibt, ob hiervon die gleiche Wirkung ausgehen könnte. Es ist auch kein zwingender Anlaß, eine verschiedene Beeinflussung der Wachstumsfähigkeit durch Algen verschiedener systematischer Gruppenzugehörigkeit vorauszusetzen. Ich würde also annehmen, daß dieser Gesichtspunkt zu einer Klärung des Phänomens nichts beitragen kann.

Jedenfalls ist hier ein sehr komplexes Problem angeschnitten. Eingehendere vergleichende Untersuchungen gerade bei der so plastischen und ökologisch so vielseitigen Gruppe der Ephemeropteren würden hier zweifellos interessante Ergebnisse liefern. Dazu wären einerseits mehr Untersuchungen über den Wachstumsverlauf, ähnlich wie sie Moon angestellt hat, notwendig. Besonders interessant wäre es dabei, den genauen Verlauf der Wachstumslinie im ersten Beginn der Entwicklung sowie an den Knickstellen zu eruieren, wozu eine Messung von Häutungsschritt zu Häutungsschritt nötig wäre; gerade dieses stößt freilich bei den Ephemeropteren mit ihren zahlreichen Häutungen auf große Schwierigkeiten. Andererseits müßten aber auch der zeitliche Ablauf der Metamorphose vom Ei bis zum Fliegtier bei möglichst verschiedenen Formen und seine Abweichungen in klimatisch verschiedenen Gebieten und Jahren beobachtet werden. Die wenigen in dieser Richtung durchgeführten Untersuchungen lassen noch keine allgemeinen Schlüsse zu. Möglicherweise würde im Zuge solcher Untersuchungen auch das Phänomen der Überwinterung von einigen wenigen Ephemeropteren im Ei-Stadium in seiner ökologischen Bedeutung erkannt werden können.

### III. Parasiten.

Im Herbst fallen neben den normalen, 4 mm langen *Habro-leptoides*-Larven dieser Jahreszeit andere auf, die 6—9 mm Körperlänge erreichen und ein dickes, steifes Abdomen haben. Durch ihre gespannten Intersegmentalhäute schimmert der Körperinhalt weißlich durch.

Diese Tiere sind mit Sporozoen aus der Gruppe der *Microsporidia* infiziert, wie sie auch sonst in Ephemeropteren-Larven häufig vorkommen. Die Bearbeitung einer anderen infizierten Ephemeropteren-Art (*Rhithrogena hybrida*) aus dem gleichen

Untersuchungsgebiet, die liebenswürdigerweise Herr Dr. J. Weiser (Prag, Institut für Parasitologie) durchgeführt hat, ergab eine neue Art, die als *Telohania rhithrogenae* Weiser beschrieben wurde (Weiser 1946). Die Bearbeitung des infizierten Materiales von *Habroleptoides* wurde bisher noch nicht abgeschlossen, sodaß es noch fraglich bleibt, ob hier ein anderer Wirt für *Telohania rhithrogenae* vorliegt oder eine andere Microsporidie.

Die Larven scheinen zunächst durch die Infektion nicht geschädigt zu werden. Jedenfalls bleibt der Anteil der infizierten Tiere in den Sammelproben von September bis Februar ungefähr gleich. Erst bei Beginn der Nymphose im Frühjahr verschwinden die infizierten Larven. Sie gehen also wohl in dieser Entwicklungsperiode zugrunde.

Neu infizierte Tiere sind — nach dem äußeren Erscheinungsbild beurteilt — erst wieder im September festzustellen.

Bei *Habrophlebia lauta* habe ich einen Befall mit Microsporidiern nicht festgestellt.

## VI. Lebensraum und Körperbau der Larven.

### 1. *Habroleptoides modesta*.

Die Larven von *Habroleptoides modesta* sind Bewohner der steinig-kiesigen Bachabschnitte (Abb. 4). Sie gehören nicht der eigentlichen Steinflora an, sondern ihr Biotop sind die Lückenträume im Sand und Kies sowie zwischen diesem und den darauf liegenden Steinen. In diesen bewegen sie sich ungemein gewandt, und sie flüchten bei Beunruhigung auch in sie. Die ganze Organisation der *Habroleptoides*-Larven und ihr Verhalten ist auf das Leben an diesem eigenartigen Wohnort abgestimmt.

Der Körper ist langgestreckt, bandförmig-flach und von beträchtlicher dorso-ventraler und seitlicher Biegsamkeit (Abb. 5 a). Das ermöglicht eine schlängelnde Fortbewegung, eng angeschmiegt an die feinen Unebenheiten und Labyrinthgänge.

Zusätzlich zu der normalen Bedornung und Beborstung des Körpers sind feine, lange, senkrecht vom Körper abstehende Sinneshaare ausgebildet. Alle Körperteile sind gleichmäßig, sowohl dorsal, wie ventral, wie lateral (die Schwanzanhänge nur ventral) mit diesen Haaren besetzt (Abb. 5 b). Dadurch wird offensichtlich

eine gleichmäßige Kontrolle über den Kontakt des ganzen Körpers mit der Umgebung ermöglicht. So können die Tiere einerseits durch die dunklen, vielfältig gewundenen und verschieden weiten Gänge und Spalten ihrer Wohnstätte laufen, ohne anzustoßen. Andererseits werden sie von den Veränderungen in diesen Gängen, die sicher infolge der Wasserbewegungen immerfort vor sich gehen und vor denen sich die Larven stets sehr in acht nehmen müssen,

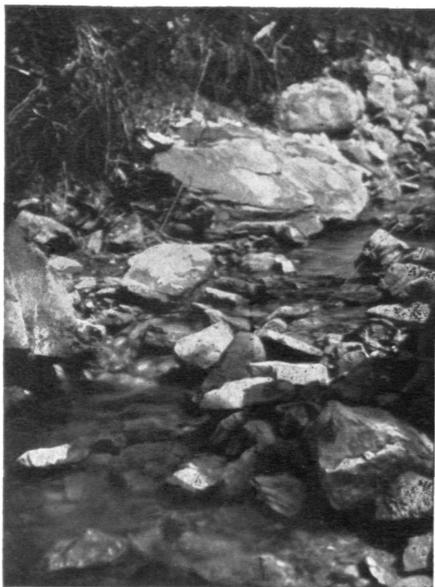


Abb. 4. Mayrgraben (Photo Wimmer).  
Bewohnt von *Habroleptoides modesta*.

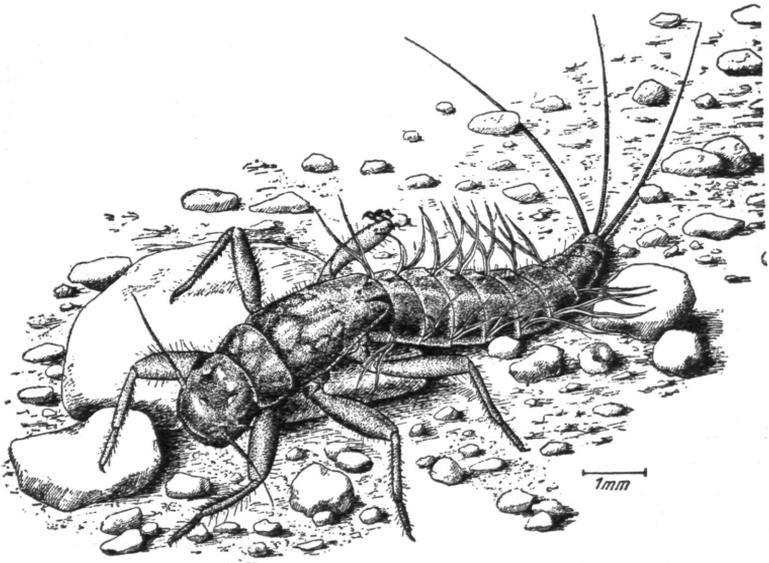
sofort in Kenntnis gesetzt, u. zw., dank der Länge der Tasthaare, rechtzeitig genug, um sich aus der Gefahrenzone noch heil weggeben zu können. Dieser Tasthaarmantel bedeutet den *Habroleptoides*-Larven sicherlich das Hauptorientierungsmittel und ist eine ganz ausgezeichnete spezielle Anpassung an den besonderen Lebensraum.

Möglicherweise sind auch die fast körperlangen Schwanzanhänge selbst eine Art Fern-Tastorgan.

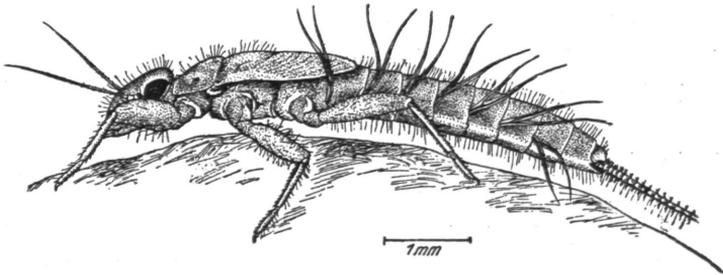
Die Fortbewegung ist ein sehr charakteristisches Klimmlaufen. Die Hauptarbeit leisten dabei die Vorderbeine. Ihre Ansatzstelle am Thorax ist stark median-

wärts gerückt. Coxa und Trochanter stehen senkrecht von der ventralen Thoraxwand ab und sind gegeneinander verdreht (Abb. 5 b, c). Dadurch bekommt die Vorderextremität eine sehr gute, weit ausladende Beweglichkeit. Ihr Femur ist kurz und außerordentlich muskulös, die Endkralle sehr kräftig und mit einer Reihe starker Dornen versehen. Das Mittelbein und mehr noch das Hinterbein sind länger und schlanker und ihre Femora sind wesentlich weniger muskulös.

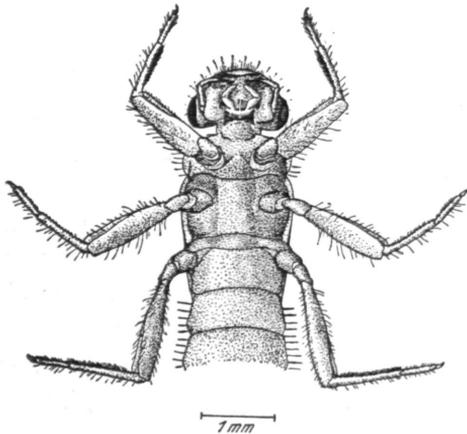
Beim Laufen greifen die Vorderbeine abwechselnd weit nach vorne aus. Dann fassen sie die Unterlage und ziehen mit kräftigem



a



b



c

Abb. 5. a—c *Habroleptoides modesta*, Larve (Körperlänge 7 bis 8 mm, Schwanzfäden 6 bis 7 mm).

a Habitus (nach dem Leben gezeichnet von M. Wimmer).

b Lateralansicht (nach dem Leben gezeichnet von M. Wimmer), Tasthaarmantel.

c Ventralansicht (orig. Wimmer). Lage und Stellung der Hüftgelenke.

Ruck den ganzen Körper nach. Die Hinterbeine unterstützen diese Arbeit durch kräftiges Nachschieben: Ihre Schenkel bleiben immer fast parallel mit dem Abdomen, nur Tibia und Tarsus werden nach vorne gebracht, greifen hier ebenfalls in die Unterlage und schieben, indem sie sich wieder strecken, den Körper vorwärts. Die Mittelbeine scheinen von untergeordneter Bedeutung zu sein und eine bloß steuernde und unterstützende Rolle zu spielen.

Dieses Klimmlaufen nach vorne wird häufig in ein Rückwärtslaufen verändert, das genau so behend vor sich geht. Auch dabei spielen die Vorderbeine die Hauptrolle.

Durch eine außerordentlich geschickte Rollbewegung drehen sich die Larven auch häufig von der Bauchlage in die Rückenlage oder umgekehrt. Der „Vorderarm“ beginnt dabei die Drehung.

Mit Hilfe all dieser Bewegungsweisen zieht, schiebt und dreht sich die Larve gewandt durch enge Spalten und gewundene Gänge zwischen den Steinen. Ist sie in eine Sackgasse geraten, so läuft sie ebenso geschickt rückwärts wieder heraus. Ist der Boden eines Ganges aus irgendeinem Grunde unwegsam, so läuft sie mit der gleichen Behendigkeit an seiner Decke weiter und dreht sich hinauf und hinunter, wie es gerade notwendig ist. Auf die geringste Bewegung von Steinchen in ihrer Nähe reagiert sie mit rascher Flucht in einer ungefährdeten Richtung.

Solange die *Habroleptoides*-Larven in den Kiesgängen bleiben, sind sie wohl meist keiner besonderen Beanspruchung durch die Strömung ausgesetzt. Auch bei sehr starker Strömung des freien Wassers muß — nach den Gesetzen der Hydraulik — die Abnahme der Geschwindigkeit in diesen Räumen sehr groß sein (Messungen über diese Verhältnisse liegen bisher mangels genügend feiner Meßgeräte nicht vor) und vielfach auch praktisch den Nullpunkt erreichen. Die Larven haben daher — im Gegensatz zu den echten Steinbewohnern unter den torrentikolen Ephemeropteren — die Ventilationsbewegungen ihrer Tracheenkiemen beibehalten. Nur die erste, schräg nach vorne gerichtete, und die letzte, schräg nach hinten zeigende Kieme (Abb. 5 a) sind unbeweglich und werden seitlich vom Körper abstehend getragen; die übrigen Kiemenpaare schlagen metachron von vorne nach hinten wellenförmig über dem Abdomen zusammen, indem jede einzelne Kieme nach hinten umgelegt und dann, im Ge-

lenk rotierend, gehoben und gesenkt wird. Durch diese Kiemenschläge entsteht ein Wasserstrom, der von den Seiten des Körpers her zur Mitte des Larvenrückens und über diesen nach hinten führt (s. a. Eastham 1932). Die Tracheenstämme der Kiemen sind im Bereich der Gabeläste reichlich in Tracheolen aufgespalten, sodaß vermutlich in diesem Abschnitt der Kiemen eine rege Sauerstoffaufnahme vor sich geht, während die Kohlendioxydabgabe an der Basis der Kiemen erfolgen mag<sup>3)</sup>. Durch diese Ventilationsbewegungen der Kiemen sind ihre beiden Atmungsorte auch dann ständig von frischem, unverbrauchtem Wasser umspült, wenn die Strömung in dem umgebenden Medium sehr gering ist oder ganz aufgehört.

Dennoch kann *Habroleptoides* aber keineswegs als eine Form ruhigen Wassers angesehen werden. Sowohl die Nahrungssuche wie auch die große Unbeständigkeit ihres Wohnraumes zwingt diese Larven ja immer wieder zu ausgiebigem Standortwechsel, sodaß sie sicherlich ebensooft der vollen Wucht der Strömung ihres Wohngewässers ausgesetzt sind wie sie in ruhigen Schlupfwinkeln zurückgezogen leben. Sie müssen also auch in der Lage sein, sich in der Strömung zu behaupten. Tatsächlich zeigt ihr Körperbau Merkmale, wie sie sich für Ephemeropteren-Larven, die echte Steinbewohner — sogenannte Petrikole nach G. Marlier — sind, als kennzeichnend erweisen.

Sitzen die *Habroleptoides*-Larven in starker Strömung an einem Stein, so hängen sie hier, den Kopf stromaufwärts gerichtet, mit den kräftigen Vorderbeinen verankert, während die Mittel- und Hinterbeine den Thorax an die Unterlage pressen, Abdomen und Schwanzanhänge aber frei flottieren. Diese Körperhaltung wird durch folgende Baumerkmale ermöglicht: Der Thoraxabschnitt des ganzen flach-bandförmigen Körpers ist an der Bauchseite abgeflacht, sodaß der Querschnitt hier etwa die Form eines Kreissegmentes hat. Denselben Querschnitt zeigen auch die ersten, ebenfalls an die Unterlage angepreßt getragenen Abdominalsegmente, während die hinteren, frei flottierenden Abdominalsegmente im

<sup>3)</sup> Ein solches Bild vom Ablauf der Atmung bei Wassertieren mit Tracheenkiemen würde sich jedenfalls aus den bisherigen diesbezüglichen Untersuchungen ergeben. Es wird jedoch notwendig sein, in gesonderten Untersuchungen festzustellen, ob sich die von Metzky (1950) an Coleopteren- und von Russ (1953) an Dipterenlarven gewonnenen Ergebnisse auch auf Ephemeropteren-Larven übertragen lassen.

Querschnitt annähernd linsenförmig sind, also die ventrale Abflachung nicht zeigen. Die Hüften der Mittelbeine und besonders der Hinterbeine setzen lateral — gewissermaßen in den Ecken des Kreissegmentes — an und stehen seitlich in der Ebene der Ventralseite des Thorax vom Körper ab (Abb. 5). Durch diese beiden Eigenschaften, die Abflachung der Unterseite und den seitlichen Ansatz der Beine, wird es möglich, daß die Larve ihren Körper ganz an die Unterlage anschmiegt und dadurch einen engen Kontakt und eine größere Reibungsfläche schafft. Weiters sind die Femora der Beine außerordentlich muskulös, die Krallen sehr kräftig und mit starken Dornen bewehrt, sodaß eine wirkungsvolle Verankerung des Körpers gewährleistet ist.

Die Auswirkung des Lebens in der Strömung auf die Körperform torrentikoler Tiere ist ein viel diskutiertes Problem, das in letzter Zeit besonders von Nielsen (1949 und 1950) wieder erörtert wird. Dieser wirft die Frage auf, ob tatsächlich, wie (seit Steinmann 1909) vielfach angenommen wird, die starke Abflachung des Körpers für Torrentikole besonders charakteristisch und besonders vorteilhaft sei. Nielsen lehnt diese Auffassung ab und weist neuerlich darauf hin, daß auch Bewohner ganz anderer Biotope flache, ja oft noch viel flachere Körper haben; er bezweifelt auch die Nützlichkeit der Abflachung, da die Wirbelströme, die in den natürlichen Gewässern überall vorliegen, an breiten Flächen viel bessere Ansatzmöglichkeiten vorfinden, was bei ihrer wechselnden Strömungsrichtung ebenso zum Aufwirbeln wie zum Niederpressen der Formen führen würde.

Es will mir scheinen, daß für diese Frage die Bezeichnung „flach“ oder „abgeplattet“ doch zu allgemein ist, um einem so komplexen Problem gerecht werden zu können. Und daß man heute, fast ein halbes Jahrhundert nach Steinmanns grundlegenden Mitteilungen, hier schon mehr ins Detail gehen können müßte. Gerade bei den Insekten, die ja ihre äußere Gestalt in Anpassung an die Umstände in faszinierender Feinheit zu variieren vermögen, ist die sorgfältige Beachtung der feinen Unterschiede im Körperbau tatsächlich für das Verständnis ihrer Einpassung in die Umwelt besonders wichtig.

Als charakteristisch für torrentikole Formen erscheint mir vielfach nicht so sehr die Abflachung schlechtweg, als die

Einhaltung eines kreissegmentförmigen Querschnittes, wie er oben auch für den Thoraxabschnitt von *Habroleptoides*-Larven beschrieben wurde. Es wird damit erreicht, daß die flache Unterseite des Tieres an die Unterlage angeschmiegt werden kann, während die gewölbte Oberseite als „stromlinienförmiger“ Körper auf die Wirbelbildung ausgleichend wirkt und der Strömung ermöglicht, relativ reibungslos über den Tierkörper hinwegzugleiten.

Dabei ist allerdings zweierlei zu bedenken: Erstens ist es für die Konstruktion der Körperform bei gleicher Beanspruchung durch die Strömung auch ausschlaggebend, mit welchen Mitteln das Tier sich an der Unterlage festheftet, welcher Art also seine „Retentions“einrichtungen (nach Steinmann) sind. Denn die Situation ist, rein mechanisch gesehen, natürlich ganz anders, wenn das Tier z. B. bloß an eingehakten Krallen hängt, als wenn es, wie etwa die Larven von *Simulium* oder *Liponeura*, mittels Klebsekret oder raffiniert konstruierter Saugnäpfe praktisch festgeklebt ist. Im letzteren Falle fehlt die Notwendigkeit, möglichst große Flächen des Körpers zur Unterstützung der Wirkung der Haftenrichtungen mit der Unterlage in Kontakt zu bringen, und die Formung des Körpers gehorcht daher hier ganz anderen Anforderungen. Hier ist natürlich weder eine „Abflachung“, noch ein segmentförmiger Querschnitt zu fordern und vielfach auch nicht vorhanden.

Ein zweiter wichtiger Punkt ist es aber, daß verschiedene Organismen zu ihrer Auseinandersetzung mit der Umwelt, in diesem Falle mit der Strömung des Mediums, sehr verschiedene Wege einschlagen. So kommt es eben, daß in der stärksten Strömung neben der flach an den Untergrund gepreßten Larve von *Epeorus assimilis* und der sich in die Steinritzen schmiegenden *Helmis*-Larve auch die frei schwimmende *Baetis*-Larve existenzfähig ist, die durch Muskelkraft und geschickte Bewegungen der Strömung in freier, von der Unterlage abgehobener Haltung zu trotzen vermag. Doch gibt es, wie schon Dodds und Hisaw (1924) gezeigt haben, bei Vergleichung verschiedener *Baetis*-Arten aus verschiedenen Biotopen Gestaltsunterschiede dieser Larven, die sehr wohl den Einfluß verschieden starker Strömung auch auf diese Tiere widerspiegeln. An anderer Stelle soll, an geeigneterem Material als den nicht echt torrentikolen *Leptophlebiiden*, diese Diskussion fortgeführt und Beispiele aus der europäischen Fließwasserfauna dazu angeführt werden.

Man wird jedenfalls mit Rücksicht auf die so verschiedene Reaktionsweise des Tierkörpers auf die Umwelt eher zu einem Verständnis dieser Erscheinungen kommen, wenn man zunächst möglichst nahe verwandte Formen miteinander vergleicht. So treten die Merkmale, die ich hier für die *Habroleptoides*-Larve als Strömungsanpassungen angeführt habe, nämlich flache Unterseite, gewölbte Oberseite (zusammen = segmentförmiger Querschnitt) und

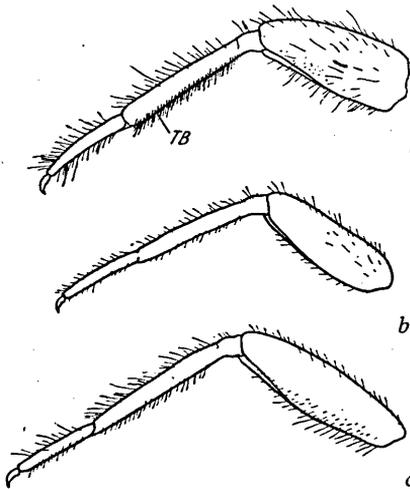


Abb. 6 a—c. Beine der Larve von *Habroleptoides modesta*.

a Vorderbein (mit Tibiabürste),  
b Mittelbein,  
c Hinterbein.

muskulöse Beine, die ganz lateral am Körper ansetzen, tatsächlich bei diesen strömungsliebenden Larven gegenüber ihren in ruhigeren Gewässern beheimateten Verwandten stark hervor. Die Beine der *Habrophlebia-lauta*-Larven z. B. sitzen dagegen ventral am Thorax an und ihre Coxen liegen nicht flach, sondern sind schräg gegen die Unterlage hin vorgewölbt. Der Querschnitt aller Abdominal-segmente ist linsenförmig. Die Mittel- und Hinterbeine sind schlanker und weniger muskulös als bei *Habroleptoides* (Abb. 6 u. 8). Selbst die Krallen, obwohl denen von *Habroleptoides* sehr ähnlich, sind bei *Habrophlebia*

schlanker, länger und weniger stark sklerotisiert. Kurz alle die als Strömungsanpassungen gewerteten Merkmale treten hier nicht oder weniger ausgeprägt auf, entsprechend der Tatsache, daß es sich bei den Larven von *Habrophlebia* um Bewohner von Biotopen mit schwächerer Strömung handelt. Bei den noch mehr an lenitische Lebensräume gebundenen Larven von *Paraleptophlebia* verschwinden diese Merkmale vollständig. Keinerlei Abflachung der Thorax-ventralseite, normaler Beinansatz, lange, schlanke Beine und ebensolche Krallen charakterisieren diese Formen.

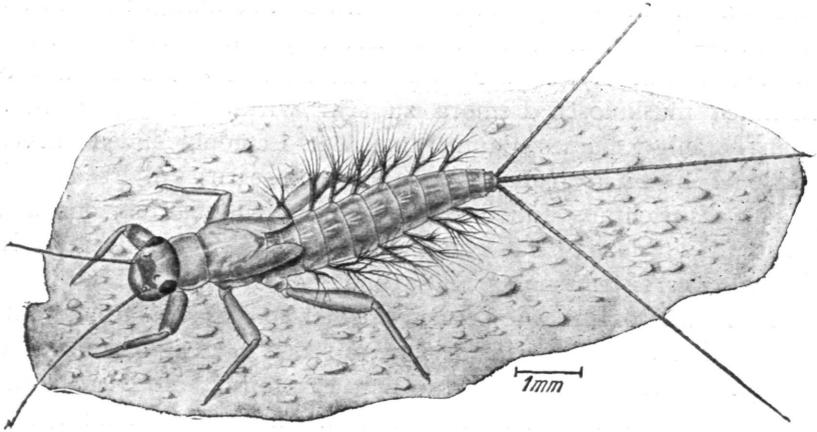
Dagegen wird die besondere Differenzierung der Vorderbeine, wie sie für *Habroleptoides* beschrieben wurde, auch bei

anderen *Leptophlebiiden* beibehalten. Auch bei den *Habrophlebia*-Larven z. B. sind die Vorderbeine kurz und stämmig, median am Thorax eingefügt, durch die besondere Ausbildung von Coxa und Trochanter sehr frei in der Beweglichkeit und durch die außerordentlich muskulösen Femora zu sehr wirkungsvollen Klimmzügen befähigt. Dieses Baumerkmal der *Leptophlebiiden*-Larven gehört nicht zu den petrikolen Anpassungen. Es ist eine spezielle Einrichtung für das eigenartige Klimmlaufen, das hier entwickelt wurde und das eine Anpassung an das Leben in den Lückenträumen des Kiesgrundes darstellt.

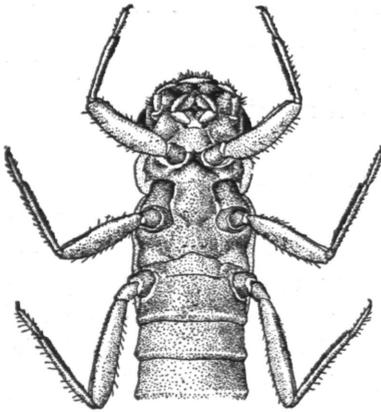
Es ist interessant, wie bei den Larven von *Habroleptoides* eine Kombination dieser Spezialisierung mit den Strömungsanpassungen verwirklicht wurde, indem der Prothorax, im Dienste der besonderen Vorderbeinkonstruktion und im Gegensatz zu Meso- und Metathorax, von den allgemeinen Strömungsanpassungen des Körpers ausgenommen bleibt (linsenförmiger Querschnitt, ventro-median ansetzende, nach unten gerichtete Coxen). Andererseits sind aber doch wieder die Vorderbeine bei *Habroleptoides*, entsprechend ihrer größeren Beanspruchung durch die stärkere Strömung, noch gedrungener und muskulöser ausgebildet als bei *Habrophlebia* (vgl. Abb. 6 und 8).

Die Bandform des Körpers dieser Larven ist ebenfalls als Anpassung an das Leben in den Lückenträumen des Bachgrundes zu verstehen. Sie kommt vor allem dadurch zustande, daß das Abdomen hier im Verhältnis zum Thorax auffallend langgestreckt ausgebildet ist und daß die Breite der Abdominalsegmente nach hinten im wesentlichen gleich bleibt. Dieses mächtige, muskulöse Abdomen ist geeignet, die nötigen Windungen und Schängelungen auszuführen.

Im Gegensatz dazu ist es für echt petrikole Ephemeropteren-Larven (wie z. B. verschiedene Ecdyonuriden und einzelne Baetiden) charakteristisch, daß das Abdomen relativ kurz und schwach ausgebildet ist, weil hier die Hauptmasse der Muskulatur als Beinmuskulatur im Thorax liegt, dem Abdomen aber bei diesen Tieren keine besondere Muskelleistung zufällt. In diesen Fällen verjüngt sich das Abdomen auch rasch und gleichmäßig nach hinten. Die Länge des Abdomens bei *Leptophlebiiden* beträgt im Durchschnitt etwa das Vierfache bis Viereinhalbfache der Breite, dagegen z. B. bei petrikolen Ecdyonuriden nur ca. das Dreifache.

2. *Habrophlebia lauta* und *Paraleptophlebia submarginata*.

a



b

Abb. 7 a, b. *Habrophlebia lauta*, Larve (Körperlänge 5–6 mm, Schwanzfäden 7–8 mm).

a Habitus (n. d. Leben gez. von M. Wimmer),

b Ventralansicht (orig. Wimmer).  
Lage und Stellung der Hüftgelenke.

Der Körperbau der Larven dieser beiden Arten stimmt im wesentlichen mit dem der *Habroleptoides*-Larven überein. Die Differenzen, die sich feststellen lassen, stehen deutlich mit den Unterschieden in Vorkommen und Lebensraum zwischen diesen Formen in Zusammenhang. Diese Unterschiede beziehen sich einerseits auf die verschiedene Stärke der Strömung, der die Tiere ausgesetzt sind, und andererseits auf die Verschiedenheiten im „Untergrund“, den sie bevorzugen. Die Unterschiede in bezug auf die Strömungsanpassungen wurden schon bei der Besprechung von *Habroleptoides* diskutiert.

Da die Larven von *Habrophlebia lauta* und *Paraleptophlebia submarginata* stärkere Strömung meiden, fehlen ihnen

dementsprechend alle jene Merkmale, die bei *Habroleptoides* als Strömungsanpassung auftreten. Daher repräsentieren sie in reinerer Form als die *Habroleptoides*-Larven den Typus der Anpassung an das schlängelnd-kletternde Leben in Spalt- und Lückerräumen.

Diese Lebensweise ermöglicht es ihnen aber auch, einen anderen Lebensraum als die Kieslücken zwischen den Steinen des Bachgrundes zu besiedeln, nämlich die Polster und flutenden Büschel von Wassermoosen an größeren Steinen. Auch in diesem Lebensraum sind sie der direkten Einwirkung der Wasserströmung entzogen, und ihr Körperbau befähigt sie, sich zwischen den Stämmchen und Blättern der Wassermoose ebenso geschickt zu bewegen wie im anderen Fall zwischen den Steinen. Während nun *Paraleptophlebia* den Aufenthalt in den Wasserpflanzen bevorzugt, zeigt sich *Habrophlebia* an keinen der beiden Biotop<sup>e</sup> fix gebunden. In Gewässern, die geeignete Wasserpflanzen enthalten — wie im Untersuchungsgebiet der Bodingbach, Weißenbach und Unterseebach — findet man sie sowohl in diesen wie auch zwischen den Steinen. An den Ufern des Untersees dagegen, wo ihr Vorkommen wegen der nur hier ausreichenden Wasserbewegung auf die steinigen Brandungsufer beschränkt ist, steht ihnen ausschließlich der steinig-kiesige Biotop zur Verfügung.

### 3. Die „Schlängler“ unter den Ephemeropteren-Larven — Vertreter der „fissikolen“ Fauna.

Zusammenfassend läßt sich also feststellen, daß die hier behandelten Leptophlebiiden-Larven einen eigenartigen Typus darstellen. Dieser fügt sich nicht in die bisher üblichen Unterscheidungen der Kategorien von Ephemeropteren-Larven.

Als solche werden in dem zusammenfassenden Werk von Lestage-Rousseau (1921) unterschieden: grabende, flache, kriechende und schwimmende Larven. Leptophlebiiden werden in keiner dieser Gruppen beispielsweise erwähnt, und auch bei der Besprechung der Biologie der einzelnen Gattungen werden diese keiner der Gruppen zugeteilt. Daß dies der Ausdruck für eine Schwäche dieser Einteilung ist, geht besonders aus der Besprechung der Biologie von *Habrophlebia* hervor. Dort wird zitiert, daß Vaysiere auf Grund der Ausbildung der Kiemen in dieser Form eine

grabende Larve vermutet, daß sie aber in Wirklichkeit ein Mittelding zwischen den grabenden und den flachen Formen sei und daß ihre Lebensweise mehr der der flachen Formen ähnele.

Auch Bengtsson (1925) trifft eine ähnliche Unterscheidung: in schwimmende, kriechende und grabende Larven; wobei die Leptophlebiiden hier unter den kriechenden eingeteilt erscheinen. Eine Gruppe der flachen Larven unterscheidet Bengtsson nicht.

Hora (1927) unterscheidet auf Grund von Untersuchungen an der indischen Fließwasserfauna ebenfalls nur drei Kategorien von Ephemeropterenlarven, nämlich grabende, kriechende und flache; eine Gruppe der schwimmenden Larven fehlt bei ihm. Leptophlebiiden werden in keiner seiner Gruppen als Beispiel angeführt.

In dem Buch von Needham-Traver-Hsu (1935) über die amerikanischen Eintagsfliegen wird bereits eine etwas feinere Unterscheidung durchgeführt, indem zunächst eine Gruppe von lenitischen und von lotischen Ephemeropteren-Larven unterschieden und erst innerhalb dieser Gruppen eine der obigen Einteilung ähnliche getroffen wird. Unter den lenitischen Ephemeropteren-Larven werden Kletterer, Kriecher und Graber unterschieden, unter den hier interessierenden lotischen 1. Schwimmer (stromlinienförmig, mit *Baetis* und *Paraleptophlebia*), 2. Kriecher (steifbeinig, im Schlamm; mit *Ephemerella* und *Potamanthus*), 3. Hafter (unter Steinen). Die Leptophlebiiden werden also als Beispiel nur bei den lotischen Schwimmern mit der Gattung *Paraleptophlebia* angeführt. Die in der vorliegenden Arbeit behandelten Arten der Leptophlebiiden kommen aber, wie schon erwähnt, in der amerikanischen Fauna nicht vor.

Imanishi (1941) gibt eine ausführliche Erörterung der Lebensformen von Ephemeropteren. Er unterscheidet grabende, schwimmende und gleitende (= haftende, flache) Formen. Die Gruppe der kriechenden Formen fehlt bei ihm. Als vierte Lebensform beschreibt er dagegen „Bewohner des losen Kieses in schwacher Strömung oder zwischen den größeren Steinen in stärkerer Strömung“, was auf die Leptophlebiiden völlig zutreffen würde. Aber Imanishi stellt diese Gruppe für die in der außereuropäischen Fauna sehr artenreich vertretenen Ephemerelliden auf, die stämmig und plump gebaut, also von ganz anderem Typus als die Leptophlebiiden sind. Er faßt diese Lebensform als einen Übergang

zur grabenden Lebensweise auf. Die *Leptophlebiiden* erwähnt er dagegen zusammen mit den *Ecdyonuriden* unter den an Steinen haftenden und gleitenden (flachen) Formen.

Auch Ulmer (1939) gibt — an Hand von Material von den Sundainseln — eine sehr ausführliche Beschreibung der Gruppen von Ephemeropteren-Larven. Er unterscheidet, wie Hora, lenitische und lotische Formen und unter den lotischen drei Abteilungen, die etwa den Schwimmern, Kriechern und Flachen der anderen Autoren entsprechen, aber hier durch genauere Beschreibung ihrer Baueigentümlichkeiten, ihrer Wohnorte und ihrer Lebensweise näher bestimmt werden. Die *Leptophlebiiden*, mit den Gattungen *Choroterpes*, *Choroterpides* und *Habrophlebiodes*, werden unter den Flachen erwähnt, wie noch später genauer besprochen werden wird, doch wird auf die Besonderheiten ihres Baues nicht weiter eingegangen.

Derartige Einteilungsversuche entsprechen dem Bestreben der Aufstellung von „Lebensformen“, wenn man solche mit Imanishi (1941) definiert als die besondere Art des Lebens, die in einem Organismus auf Grund seiner besonderen Struktur und auf Grund seiner besonderen Umwelt verwirklicht ist, oder mit Remane (1943 und 1952) als den speziellen Weg, auf dem eine bestimmte Lebensweise durch einen Komplex gleichartiger Strukturen erfüllt wird.

Demnach gehören also solche Formen dem gleichen Lebensformtyp an, welche gleiche Lebensweise, gleichen Habitus, gleiche Anpassungen und gleiche Lebenserscheinungen zeigen (Remane 1943). Etwas abweichend davon definiert Kühnelt (1943): „Die Summe aller zu einem bestimmten Faktor des Aufenthaltsortes in Beziehung stehenden Merkmale wird als Lebensform bezeichnet.“ In dieser Form wäre der Begriff aber auf die bisher vorliegenden Versuche der Typisierung der Ephemeropteren-Larven nicht anwendbar. Denn diese Gruppen sind offensichtlich nicht in Hinblick auf einen einzelnen Faktor, dem sie ausgesetzt sind, gebildet worden, sondern wechselnd nach der Bewegungsweise, der Körperform, dem Untergrund und der Strömung des Mediums in ihrem Wohnort. Einzig die Gruppierung in lotische und lenitische Formen stellt einen Versuch in dieser Richtung dar.

Überblickt man die bisher für die Ephemeropteren-Larven aufgestellten Lebensformen, so ergeben sich immer wieder dieselben vier Kategorien der schwimmenden, kriechenden, flachen und grabenden Larven, die allerdings in einer merkwürdigen Inkonsequenz der Durchführung bei fast keinem Autor vollzählig angeführt werden. Die *Leptophlebiiden*-Larven fügen sich aber in keine dieser

Gruppen richtig ein, was sich schon darin zeigt, daß sie von den zitierten Autoren abwechselnd jeder der unterschiedenen Lebensformen zugeteilt werden, aber immer mit einer gewissen Unsicherheit und niemals (außer für die lotischen Schwimmer (s. u.!) in Needham-Traver-Hsu) als typisches Beispiel dafür.

Aus den Befunden an den hier aus dem Lunzer Seengebiet beschriebenen Leptophlebiiden ergibt sich die Lösung dieser Schwierigkeit: Die Leptophlebiiden-Larven gehören einer neuen, bisher nicht unterschiedenen Lebensform an. Man könnte diese Gruppe in Anschluß an die gebräuchlichen Ausdrücke „Klimmschlängler“ oder kurz „Schlängler“ nennen. Es kommen ihr folgende Charakteristika zu:

Lotische Formen. Bewohner der Spalt- und Lückenräume zwischen den Steinen des Bachgrundes oder in den frei im strömenden Wasser flutenden Pflanzenbüscheln. Langgestreckter, stark biegsamer Körper mit Tasthaarmantel. Fortbewegung schlängelnd und kletternd, mit besonderer Differenzierung der Vorderbeine. Ventilationsbewegungen der Tracheenkiemen.

Für die meisten Leptophlebiiden (z. B. *Leptophlebia*-Arten) dürfte das Schlängeln in Pflanzenbüscheln bei geringerer Strömung charakteristisch sein, wie es in der hier bearbeiteten Fauna *Paraleptophlebia submarginata* tut. So berichtet Gordon (1933), die die meisten amerikanischen Leptophlebiiden-Arten untersucht hat: Die Larven leben hauptsächlich in seichtem, mäßig fließendem Wasser, über Boden mit losen Steinen; oder in ruhigem Wasser auf Fallaub; oder in größeren Stromläufen mehr in den Moosbüscheln und untergetauchten Phanerogamen.

Von einem echten „Schwimmen“, nämlich im freien Wasserschwimmen, kann man zwar auch dabei nicht sprechen, doch kommen diese Formen der bisher unterschiedenen Gruppe der Schwimmer tatsächlich am nächsten, entsprechend der Einteilung bei Needham-Traver-Hsu.

Bei zunehmender Strömungsgeschwindigkeit wird das Festheften an der Unterlage und die Anwendung der Möglichkeit zum Klimmlaufen immer wichtiger, die Pflanzenbüschel werden kompakter und verschwinden schließlich überhaupt, sodaß die Tiere zum ausschließlichen Leben in den Kieslückenräumen übergehen müssen. *Habrophlebia lauta* ist in allen diesen Situationen anzutreffen.

Schließlich, bei starker Strömung, können nur mehr solche Formen dieses Typus bestehen, die zusätzlich noch Anpassungen an das petrikole Leben zeigen, wie sie sonst für die Gruppe der Gleitend-Haftenden charakteristisch sind. Für diese Ausprägung der Lebensform der Schlängler sind die *Habroleptoides*-Larven ein Beispiel. Für sie wird die Einteilung der *Leptophlebiiden* in die Gruppe der flachen Larven, wie sie Imanishi und Ulmer geben, verständlich.

Die Schlängler unter den Ephemeropteren-Larven sind also nicht, wie es Vayssiere vermutete, von den Grabern, sondern von den Schwimmern abzuleiten. Es läßt sich eine Spezialisationsreihe aufstellen von fast reinen Schwimmern über die echten Schlängler zu Schlänglern, die zugleich Merkmale der flachen Formen aufweisen.

Damit erklärt sich auch die verschiedene Zuordnung der *Leptophlebiiden*-Larven zu den bisher unterschiedenen Lebensformen der Ephemeropteren-Larven: indem den Bearbeitern nur das eine oder andere Extrem der Spezialisationsreihe der Schlängler bekannt geworden war, trat bei ihm die Eigenart der Lebensform, die diese repräsentieren, nicht so klar hervor.

Die Lebensform der Schlängler unter den Ephemeropteren-Larven charakterisiert auch einen besonderen, wesentlichen Biotop des Fließwassers, der bisher nicht sehr beachtet wurde, nämlich die Spalt- und Lückenräume im Kies und zwischen den Steinen des Baches.

Außer dem schon erwähnten Hinweis von Imanishi auf die diesen Lebensraum bewohnenden Ephemerelliden hat Hora (1930) bei der Bearbeitung der Biotope indischer Gewässer diesen Lebensraum berücksichtigt. Unter der Gruppe „Bewohner der schnellen Strömung“ unterscheidet er solche an Pflanzen und solche an Steinen und unter diesen wieder solche an der exponierten Oberseite der Steine, solche an ihrer Unterseite und schließlich solche zwischen Sand und grobem Kies auf dem Boden. Aber während er für die anderen Gruppen charakteristische Baumerkmale und Beispiele von zugehörigen Formen gibt, wird für die letzte Gruppe nur festgestellt, daß hier praktisch keine Strömung herrsche und man daher hier fast die gleichen Formentypen wie im langsamen Wasser finde, nur daß die hierhergehörenden Formen viel-

fach einen höheren Sauerstoffbedarf und eine andere Art der Ernährung zeigen.

Auch Ulmer (1939) deutet die Besonderheit dieses Lebensraumes an. Unter den flachen Formen bespricht er getrennt von den extrem abgeflachten und als rein petrikol beschriebenen Ecdyonuriden eine Reihe anderer Formen und darunter auch die Leptophlebiiden seines Gebietes, die sich „unter Steinen oder in Spalten derselben aufhalten“.

In der außerordentlich interessanten Bearbeitung eines belgischen Flachlandbaches durch Marlier (1951) wird dagegen merkwürdigerweise dieser Lebensraum nicht unterschieden. Marlier unterteilt das Benthon in ein Etbenthon, das die grabenden Tiere umfaßt, ein Epibenthon mit den „Organismen, die den Boden bevölkern, ohne zu graben“ und ein Hydrobios mit den Bewohnern der Wasserpflanzenbestände. Die Stein- und Kieslücken müßten also beim Epibenthon Berücksichtigung finden, doch unterscheidet Marlier bei diesem nur einerseits eine petrikole Fauna, andererseits eine Fauna des Schlammgrundes. Da die petrikole Fauna die Tierassoziationen, die an Steine gebunden sind, umfassen soll, wäre hier eben noch eine weitere Unterscheidung der echt petrikolen, an und auf größeren Steinen lebenden Fauna von der die Lückenträume bewohnenden, etwa „fissikolen“ Fauna einzufügen. Da aber in der Faunenliste dieses Baches von den Leptophlebiiden nur *Paraleptophlebia submarginata* enthalten ist, also keine der fissikolen Formen, so ist anzunehmen, daß der Biotop der Spalt- und Lückenträume in diesem Bach gar nicht vorkommt und deshalb in dieser Arbeit auch nicht aufgezeigt werden konnte.

Die Berechtigung, die Spalt- und Lückenträume des Bachgrundes als gesonderten Biotop zu unterscheiden, müßte natürlich erst dadurch erwiesen werden, daß eine besondere, nur ihm zukommende Fauna aufgezeigt würde. Dieses würde über den Rahmen dieser Arbeit hinausgehen. Es sei nur kurz erwähnt, daß zwei andere Insektenlarven eine ganz entsprechende Biotopwahl und in manchem weitgehende ähnliche Differenzierungen ihres Körperbaues aufweisen. Es sind dies die Larven der Plecopteren-Gattung *Leuctra* und die Larven der Ephemeropteren-Art *Baetis pumilus*. Beide sind ausgesprochen fissikol und bewohnen sowohl die Lückenträume zwischen den Steinen des Bachgrundes wie auch (besonders *Baetis pumilus*) die flutenden Pflanzenbüschel. Beide zeichnen sich

unter ihren nächsten Verwandten durch auffallend langgestreckte, biegsame Körper aus und sind vorzüglich für das Schlüpfen und Schlängeln in Spalträumen und Labyrinthgängen eingerichtet. Im einzelnen zeigen sie allerdings wieder andere Spezialanpassungen zur Ausnützung dieses Lebensraumes, entsprechend der Definition der Lebensform, die sich nicht nur auf Grund der besonderen Umwelt, sondern auch auf Grund der besonderen Baueigentümlichkeiten der Organismen verwirklicht.

## V. Nahrung und Nahrungsaufnahme.

### I. *Habroleptoides modesta*.

Die *Habroleptoides*-Larven sind Detritusfresser. Ihre Nahrung besteht aus jenem Rheosestonmaterial, das die Strömung der Bäche mit sich führt und das sich gerade in den Lückenräumen zwischen den Steinen des Bachgrundes, wo die Strömungsgeschwindigkeit zeitweise auf ein Minimum absinkt, immer wieder vorübergehend verfängt und ansammelt. Es ist also ein locker gelagertes, in der Hauptsache fein zerriebenes Gemisch von anorganischen und organischen Bestandteilen.

Dementsprechend spielt sich die Nahrungsaufnahme ab, die sehr drollig zu beobachten ist. Von den Mundgliedmaßen ist die Maxille der aktivste Teil beim Heranholen der Nahrung. Ihre Lade ist dicht besetzt mit langen, weichen, gelb irisierenden Haaren, die eine wirksame Kehrbürste bilden. Zunächst tastet der Maxillartaster den detritusbedeckten Untergrund ab, dann holt die Maxillarbürste, weit ausgreifend, die erreichbare Nahrung zusammen.

Ab und zu greift aber auch eines der Vorderbeine, deren große Beweglichkeit schon geschildert wurde, aus und hakt einen Klumpen Bodenschlamm her, den die Mundteile übernehmen und verarbeiten. Dabei wird der Schlammklumpen mit einem resoluten, eleganten Schwung von dem Vorderbein zu den Mundteilen geworfen und von diesen im Flug aufgefangen.

Für diese Tätigkeit bei der Nahrungsaufnahme ist das Vorderbein der *Habroleptoides*-Larven besonders ausgerüstet (Abb. 6 a). Sein muskulöses Femur trägt an der Vorderkante einen weichhäutigen Teil, der es ermöglicht, daß die Tibia ganz eng an das Femur

herangebracht werden kann. Die Gelenkung des Femur im Thorax ist, wie schon erwähnt, so, daß eine große Beweglichkeit des Beines erreicht wird, was den Tieren nicht nur für die Durchführung des Klimmlaufens, sondern auch hier bei der Nahrungsaufnahme zustatten kommt.

Insbesondere ist aber die *Tibia* für das Herbeiholen der Nahrung besonders ausgestattet. Sie trägt, zusätzlich zu den einfachen Dornen, mit denen alle Extremitäten ausgestattet sind, an ihrer Vorderkante eine dichte Bürste aus kurzen, starken, gefiederten Dornen (Abb. 6 a, s. a. Abb. 8 a), die, wie man beobachten kann, außerordentlich wirksam ist. Wenn das Vorderbein weit ausgreift, verfängt sich in dieser Bürste ein Klumpen Nahrungsmaterial und wird nun entweder im Schwung zu den Mundteilen befördert, oder durch Anpressen an das Femur des Vorderbeines festgehalten. Der Tarsus des Vorderbeines trägt eine auffallend lange, buschige Behaarung, die ganz an die Behaarung des Labialtasters erinnert und wohl ebenso wie diese dem Zusammenkehren der Nahrungspartikel dient. Es steht also hier die Vorderextremität mit einer besonderen Differenzierung im Dienste der Nahrungsaufnahme.

Eine besonders merkwürdige Erscheinung ist ferner die regelmäßige Übung der Larven, den eigenen Kot wiederzufressen. Während der Kotballen, der sich optisch nicht von der aufgenommenen Nahrung unterscheidet, ausgeschieden wird, greift ein Vorderbein seitlich nach hinten, das Hinterende biegt sich an der gleichen Seite nach vorne, das Vorderbein umfaßt dieses und zieht es mitsamt dem Kotballen und den Schwanzanhängen zwischen Femur und *Tibia* durch. Der Kotballen bleibt an der *Tibia*-bürste hängen, wird vom Vorderbein bis über die Mitte nach vorne geführt und von der Gegenseite her durch die Maxillarbürste gezogen, die ihn neuerlich der Verarbeitung zuführt. Ein Fall von „Wiederkäuen“, bzw. „Auto-Coprophagie“, wie er zwar von verschiedenen höheren Tieren (z. B. Kaninchen), aber meines Wissens von Insekten als regelmäßige Übung noch nicht bekannt ist.

Es kann sein, daß der oft sehr geringe Gehalt des Rheosestons an organischer Substanz und die schwere Aufschließbarkeit der Blattreste, die einen wesentlichen Teil des Bach-Detritus ausmachen, zu dieser doppelten Verarbeitung der Nahrung Anlaß geben.

2. *Habrophlebia lauta*.

Bei den *Habrophlebia*-Larven geht die Nahrungsaufnahme und -verarbeitung grundsätzlich in derselben Weise vor sich wie bei den *Habroleptoides*-Larven. Ein auffälliger Unterschied besteht aber darin, daß die Ausbildung einer Bürste an der Tibia bei diesen Larven nicht nur am Vorderbein, sondern an allen drei Beinen in der gleichen Weise zu beobachten ist (Abb. 8). Tatsächlich helfen auch alle drei Beinpaare sowohl beim Herbeiholen der Nahrungsklumpen wie beim Nachvornebringen des Kotballens zusammen, wobei sehr häufig das Material von Bein zu Bein, u. zw. von Tibiabürste zu Tibiabürste,

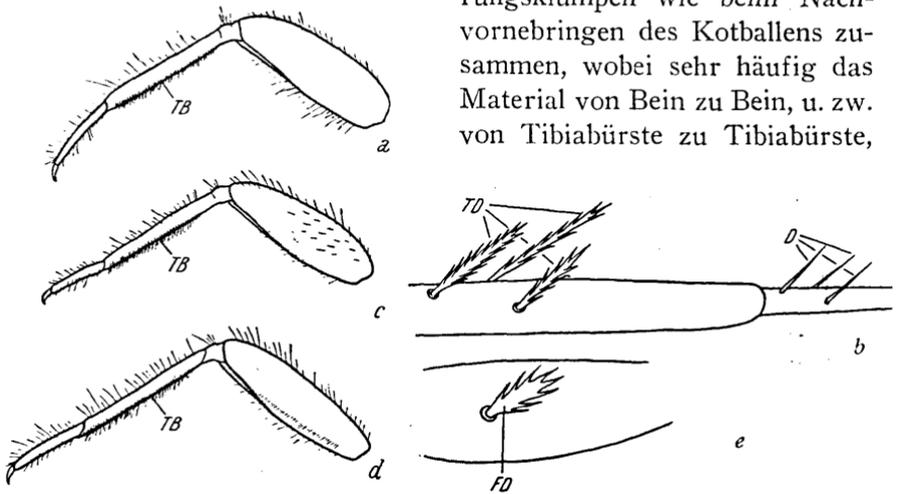


Abb. 8 a—d. Beine der Larve von *Habrophlebia lauta*.

a Vorderbein, b Detailbild von der Beborstung des Vorderbeines (*D* normale Dornen, *FD* Femurdornen, *TD* Dornen der Tibiabürste), c Mittelbein, d Hinterbein (alle drei Beine mit Tibiabürste), e Krallen.

weitergegeben wird. Dagegen fehlt hier die buschige Behaarung des Tarsus, wie sie am Vorderbein von *Habroleptoides modesta* vorhanden ist.

Da *Habroleptoides* in wesentlich stärker strömende Bäche vorzudringen vermag als *Habrophlebia*, ist die Beschränkung der Bürstenbildung auf die Tibia des Vorderbeines und damit der Mithilfe bei der Nahrungsaufnahme auf das Vorderbein vielleicht als eine Reduktion aufzufassen in dem Sinne, daß in starker Strömung ein Transport des Materiales über mehrere, immerhin der Strömung ungeschützt ausgesetzte Punkte hinweg sich nicht bewährt und

daher die entsprechende Einrichtung auf die in unmittelbarer Nähe der Mundteile befindliche Vorderextremität beschränkt bleibt.

Über die Nahrungsaufnahme beim Leben in den Pflanzenbüscheln habe ich keine Beobachtung gemacht, doch ist entsprechend dem Bau dieser Tiere anzunehmen, daß auch in diesem Falle das Rheoseston als Nahrung dient, das sich hier zwischen den Pflanzenteilen verfängt, und in der gleichen Weise aufgenommen und verarbeitet wird wie auf dem Bachgrunde.

*Habrophlebia fusca* hat, zumindest am Vorderbein, ebenfalls eine derartige Tibiabürste ausgebildet, wie man aus einer Abbildung in Macan 1952 entnehmen kann. Jedenfalls geht also hier die Nahrungsaufnahme in ähnlicher Weise vor sich wie bei *Habrophlebia lauta* und *Habroleptoides modesta*. Möglicherweise ist auch Mittel- und Hinterbein dieser Form, die bei Macan nicht abgebildet sind, mit einer Tibiabürste ausgestattet. Bezüglich der Lebensweise dieser Larven berichtet Macan aus England, daß sie in langsam fließenden Strömen mit sandigem Boden und einigen losen Steinen und mit Pflanzenwuchs leben und sich hier nur an den Steinen und eventuell auch in totem Laub, nicht aber in den Pflanzen aufhalten. Heiner 1915 berichtet dagegen von der Umgebung von Münster, daß hier die Larven von *Habrophlebia fusca* langsam fließende Gewässer lieben, die „stark mit Wasserpflanzen durchsetzt sind, zwischen denen sie sich aufhalten“. Dieser Gegensatz mag saisonbedingt oder regional bedingt sein, jedenfalls ähnelt die Lebensweise von *Habrophlebia fusca* wohl sehr der von *Habrophlebia lauta*, und die Nahrung, die beiden Formen zur Verfügung steht, ist ungefähr dieselbe, sodaß die Übereinstimmung in der Nahrungsaufnahme nicht überraschend ist.

Dagegen zeigt das von Macan abgebildete Hinterbein von *Leptophlebia marginata* eine zwar reichliche, aber doch sichtlich etwas anders angeordnete Bedornung an Tibia und Tarsus und es müßten hier erst Lebendbeobachtungen über die Verwendung dieser Dornenreihe Aufschluß geben.

Von *Paraleptophlebia submarginata* teilt Macan mit, daß die Tibien der Vorder- und Mittelbeine keine Dornen tragen. Bei dieser Form muß also die Nahrungsaufnahme, die ich selbst hier nicht beobachtet habe, auf andere Weise vor sich gehen.

Aus den sehr genauen Zeichnungen in Ulmer 1939 läßt sich entnehmen, daß auch die *Leptophlebiiden*-Larven der Sunda-Inseln

vielfach in ähnlicher Weise mit Tibiabürsten ausgestattet sind wie *Habroleptoides* und *Habrophlebia*. Besonders zeigt *Choroerripides major* weitgehende Übereinstimmungen mit *Habroleptoides modesta*. Während die Tibien von Mittel- und Hinterbein auch hier normal bedornt sind, ist das Vorderbein mit einer sehr kräftigen Tibiabürste aus langen, dicht stehenden, einseitig gekämmten Borsten ausgestattet. Da auch Maxille und Labium und ihre Taster buschig-haarig sind, kann man annehmen, daß die Nahrungsaufnahme hier ganz wie bei *Habroleptoides* vor sich geht. Die Larven von *Choroerripides* sind nach den angegebenen Fundorten Bewohner von Wasserfällen und Bächen.

Die von Ulmer beschriebenen Larven von *Choroerripes proba* dagegen tragen auch am Vorderbein keine Tibiabürste. Das Vorhandensein von gefiederten Dornen, die aber klein sind und schütter stehen, zeigt an, daß hier eine Reduktion dieses Organes vorliegt. Wie diese zu verstehen ist, läßt sich aus den vorliegenden Zeichnungen und Angaben klar ablesen. Auch die Mundteile dieser Form sind von einem ganz anderen Typus als die Lunzer Leptophlebiiden, u. zw. sind sie statt mit einer buschigen Behaarung mit starken Reihen rechenförmiger Dornen ausgestattet, so wie das sonst die Ecdyonuriden zeigen; sie dienen also zum Abkratzen eines dünnen, festhaftenden Algenaufwuchses. Die Femora aller Beine sind außerordentlich muskulös und sehr gedrungen gebaut, wie es bei petrikolen Bewohnern stark strömender Gewässer der Fall ist. Tatsächlich ist der Fundort dieser Formen der Ausfluß des Ranausees, wo sie „an Holz und Steinen in der Strömung“ angetroffen wurden. Es handelt sich also hier um eine noch extremere Abwandlung des Schlängler-Typus in der Richtung zu den rein petrikolen, flachen Formen, als dies bei *Habroleptoides* der Fall ist.

In Bezug auf die Ausbildung von Hilfseinrichtungen zur Nahrungsaufnahme zeigt sich also folgende Reduktionsreihe: Tibiabürste an allen drei Beinpaaren (*Habrophlebia lauta*, vielleicht auch *Habrophlebia fusca*. Bewohner langsam fließender Gewässer, rein fissikol, reine Schlängler) — Tibiabürste nur an den Vorderbeinen (*Habroleptoides modesta*, *Choroerripides major*. Bewohner schnell fließender Gewässer, fissikol, zeitweise petrikol, Schlängler mit Merkmalen der flachen Larven) — Tibiabürste des Vorderbeines rudimentär (*Choroerripes proba*. Bewohner stark fließender Gewässer, rein petrikol, Überwiegen der Merkmale der flachen Larven).

## VI. Häutung, Nymphose.

Während der Nymphose, also in der zweiten starken Wachstumsperiode des Entwicklungszyklus dieser Formen, verlassen sowohl die *Habroleptoides*- wie die *Habrophlebia*-Larven die Lückenräume und leben nun eine Zeitlang vorwiegend an der Unterseite von größeren Steinen. Sie gehen also in dieser Periode ihrer Entwicklung von der fissikolen zur petrikolen Lebensweise über.

Sie bevorzugen dabei solche Steine, die fest im Bodensand oder -schlamm des Baches ruhen und die nicht völlig überflutet sind. Das bedeutet also, daß die Bachformen sich jetzt mehr in den Ufergebieten des Baches aufhalten, während die im See lebenden *Habrophlebia*-Larven nur mehr die äußersten Bezirke der *Rivularia*-Zone oder, bei etwas höherem Wasserstand, auch nur die Steine der *Tolypothrix*-Zone des Seeufers bewohnen. Hier kann man sie in dieser Zeit in großer Menge angesammelt finden (Schlüpfgesellschaften), und in der Hauptschlüpfzeit sind viele Ufersteine dicht besetzt mit den leeren Häuten der Larven.

Das Schlüpfen zur Subimago erfolgt an der Wassergrenze, außerhalb des Wassers, an der Unter- oder Oberseite derartiger Steine. Der Schlüpfvorgang vollzieht sich normalerweise blitzschnell, und die ausgeschlüpfte Subimago fliegt sofort, ohne geringste Ruhepause, ab.

An Tieren, die infolge Haltung im Laboratorium etwas geschwächt sind, läßt sich aber der Schlüpfvorgang sozusagen im Zeitlupentempo beobachten.

Tiere, die schlüpfen wollen, beginnen im Aquarium lebhaft herumzulaufen und suchen eine Möglichkeit, über Wasser zu kommen. Nach einigem Herumsuchen auch hier wird ganz unvermittelt plötzlich das Kriechen eingestellt, und an dem nun ruhig liegenden Tier ist eine sehr charakteristische Kontraktionsbewegung des Abdomens zu beobachten, die ich Fernrohrbewegung nennen möchte (Abb. 9). Der Reihe nach, vom letzten (10.) Segment an nach vorne zu, wird nacheinander jedes Segment fernrohrartig in das vorherige eingezogen. Diese Bewegungen werden immer heftiger und auch durch den Thorax gehen schließlich Zuckungen, bis sich der Subimago-Körper von der Larvenhaut löst und nun

frei in ihr liegt. Der ziemlich weite Zwischenraum zwischen Körper und Larvenhaut ist von einer öligen Substanz und von Gas erfüllt.

Das Abdomen setzt dann seine Fernrohrbewegung fort, wobei sich das Hinterende nun innerhalb der Larvenhaut immer weiter nach vorne schiebt, bis schließlich auch die Schwanzanhänge allmählich aus ihrer larvalen Hautscheidung nach vorne gleiten (Abb. 9 b).

Wenn das Hinterende im Laufe dieser Verschiebung im achten Segment der Larvenhaut angelangt ist, gehen auch durch den Tho-

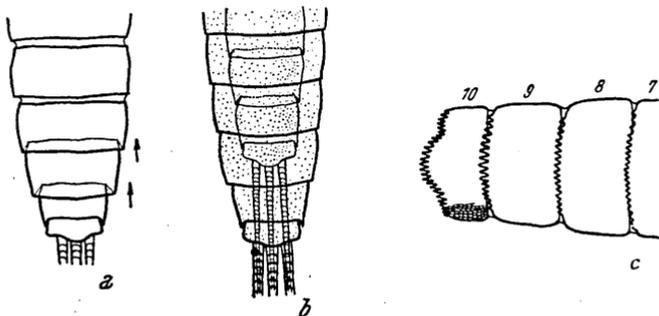


Abb. 9 a—c. „Fernrohrbewegung“ des Abdomens während der Häutung. a Skizze der Bewegung des Abdomens der Larve zu Beginn einer Häutung. b Lage des Abdomens der Subimago in der Larvenhaut im Augenblick der Sprengung der Thoraxnaht, c Schuppung der Haut (s. a. Abb. 16) und Bedornung der Tergithinterränder (Larve von *Habrophlebia lauta*, Hinterende des Abdomens).

rax wieder heftige Zuckungen, und es öffnet sich dort der Rückenpalt, durch den der weichhäutige, subimarginale Thorax zum Vorschein kommt, in welchem es deutlich zuckt und pulst. Unter weiteren Fernrohrbewegungen des Abdomens wölbt sich nun der Insektenkörper aus dem Thoraxspalt hervor, und es gleiten Flügel, Beine, Kopf, Hinterende und Schwanzanhänge gleichmäßig aus der Larvenhaut. Die Flügel werden noch während des Schlüpfens völlig geglättet und sind sofort funktionsfähig.

Der Angriffspunkt für die immer wieder wunderbar anmutenden Verschiebungen von Körper und Larvenhaut gegeneinander kann nach meinen Beobachtungen nichts anderes als das Eingrei-

fen der bedornten Tergithinterränder des Abdomens in die Larvenhaut sein (Abb. 9 c). Dadurch schiebt sich das Abdomen gewaltsam zusammen und erzeugt nach vorne hin die Spannung, die notwendig ist, um die Thoraxhaut der Larve zu sprengen, sowie das Widerlager für das weitere Hinausschieben der Subimago. Obwohl man auch an eine ähnliche Wirkung der Schwanzanhänge denken könnte, die ja wohl immer bei der Subimago länger sind als bei der Larve, schließt diese Möglichkeit aus, da ich völlig normal verlaufende Schlüpfvorgänge an Tieren beobachtet habe, deren Schwanzanhänge frisch abgebrochen und daher hinten offen waren, sodaß von ihnen eine mechanische Wirkung nicht ausgegangen sein kann. Interessant ist es, daß auch bei Tieren, die (infolge großer Schwächung) auf der Oberseite von Steinen lagen, ohne mit ihren Beinen darauf Halt zu nehmen, der Schlüpfakt ebenfalls normal verlaufen konnte, aber nur bis zu dem Moment, wo der Thoraxspalt sich öffnet, daß dagegen die Befreiung von Kopf und Thorax und daher auch die endgültige Befreiung des Abdomens in solchen Fällen nicht gelang. Es wäre zwar möglich, daß allein die große Schwächung der Tiere an diesem Mißlingen des Schlüpfens schuld ist, ich vermute aber, daß in diesem Stadium des Schlüpfaktes der Widerhalt der Beine an der Unterlage, der offenbar bis dahin belanglos war, von Bedeutung wird und daß sich nun die subimaginalen Beine, die ja wesentlich länger sind als die larvalen, zu strecken und zu versteifen beginnen und so das Vorderende des Tieres aus der Larvenhaut schieben.

Die Häutungen in der Larvenzeit gehen auf die gleiche Art vor sich, nur unter Wasser.

Da die Bewehrung der Segmenthintereränder von sich häutenden Insektenstadien (Larven und Puppen) eine sehr allgemein verbreitete Erscheinung ist, scheint es mir möglich, daß die Funktion dieser Dornen an den Segmenträndern immer die ist, die Kontraktion des Tieres in seiner alten Haut und damit seine Befreiung von dieser in der beschriebenen Weise zu gewährleisten.

## VII. Schwarmbildung und Eiablage.

Die fliegende *Habroleptoides* kann man mühelos beobachten, und sie ist kaum zu übersehen, wenn man im Mai einen Bach entlang wandert. Dann schweben in  $\frac{1}{2}$  bis 2 Meter Höhe über

dem Boden die schwarzbraunen Striche der schlanken Fliegen über dem Weg und fliegen so oft mehrere Meter weit vor einem her. Verscheucht man sie, so sammeln sie sich wieder in derselben Anordnung wie vorher, um das Spiel fortzusetzen.

In diesen Fällen handelt es sich ausschließlich um reine Männenschwärme. Offensichtlich verwechseln diese Tiere unter Umständen das weiße Band des Weges mit den weißen Ufern der Kalkbäche und sammeln sich zeitweise vorübergehend über diesem an.

An den Bachufeln nämlich sammeln sich normalerweise tagsüber die Männenschwärme über solchen Stellen, an denen die Ufersteine bei Niedrigwasser trocken liegen (Abb. 10, 11). Hier kann man sie zu Hunderten gemeinsam ihren Schwebetanz aufführen sehen.

Die Weibchen sitzen währenddessen im Ufergebüsch nahe dem Boden. Wenn sich eines von ihnen zum Flug über den Bach erhebt, wird es — in der für die Ephemeropteren charakteristischen Weise — sofort von einer Anzahl Männchen verfolgt. Nach kurzem Wettkampf der Männchen kommt es zur Kopulation eines Pärchens. Diese erfolgt im Fluge und dauert wenige Sekunden.

Nach der Lösung der Kopula flattert das Weibchen zum Bach zurück, an dieselbe Stelle, über der der Männenschwarm tanzt, oder an eine ihr nahegelegene ähnliche Stelle des Bachufers, um dort die Eiablage durchzuführen (Abb. 11). Diese geht auf eine für Ephemeropteren ungewöhnliche Art vor sich.

Das Weibchen läßt sich dazu auf solchen Ufersteinen nieder, die zwar trocken liegen, aber mit der Basis in vom Bache noch befeuchteten Boden stecken oder selbst noch von den Uferwellen des Bachwassers etwas umspült werden (Abb. 12). Es kriecht nun in die feuchten Räume hinein und tastet dabei mit den Vorderbeinen und mit dem Hinterende des Körpers in verschiedene Ecken und Lücken zwischen den Steinen. Zwischendurch treibt es auch minutenlang bewegungslos auf einer Wasserfläche, Mittel- und Hinterbeine wie ein Wasserläufer aufgesetzt, Vorderbeine und Abdomen flach auf dem Wasser ruhend. An geeigneten Uferstellen fanden sich in der Hauptflugzeit 4 bis 5 solche Weibchen pro Quadratdezimeter ein (s. a. Schoenemund 1930).

Die drei langen Schwanzanhänge der Imago, die das Weibchen vor und während der Kopula ebenso trägt wie das Männchen, die aber bei den Bewegungen zwischen den Steinen zweifellos sehr hinderlich wären, fehlen jetzt fast allen diesen Weibchen. Es liegt nahe, anzunehmen, daß sie beim Herumkriechen abgestoßen werden. Die Bruchstellen der Schwanzfäden, die ganz nahe an deren Basis liegen, sind völlig glatt und immer an derselben Stelle (s. Abb. 15), sodaß eine präformierte Bruchstelle angenommen werden kann. Wie bei der vielfach — aber nicht bei den Leptophlebiiden — auftretenden Abschnürung des mittleren Schwanzfadens



Abb. 10. Seebach, Uferstelle (Photo Pleskot). Typische Ei-Ablagestelle von *Habroleptoides modesta*.

während der Nymphose, würde es sich also hier auch um eine Autotomie handeln, die aber in diesem Falle unabhängig von einer Häutung, erst im Laufe des kurzen Lebens der weiblichen Imago und an allen drei Schwanzfäden vor sich geht.

Nach einiger Zeit schickt sich das Weibchen zur Eiablage an. Es klammert sich mit den Beinen an die Unterseite des ausgewählten Steines, schiebt sich, rückwärts kriechend, mit der Abdome Spitze bis in die feuchte oder nasse Kante zwischen Stein und Untergrund vor und drückt nun mehrmals das siebente Sternit gegen die Unterlage, wobei es das Abdomen sehr charakteristisch abknickt (Abb. 13).

In dieser Stellung gleiten die Eier über den Rand des siebenten Sternites, zu dem die V-förmige Chitinleiste, die das achte Sternit trägt (s. Abb. 15), ein Widerlager bildet, und sinken in den feuchten Winkel an der Basis des Steines. Beim Ansteigen des Baches durch den nächsten Regen werden sie hier unter Wasser gesetzt und vielleicht auch von der Strömung weitergetragen.

Die Eier sind ellipsoidisch und ungefähr doppelt so lang wie breit (im Durchschnitt  $100 \times 200 \mu$ ). Ihr  $2,5 \mu$  dickes Chorion trägt in  $3 \mu$  Abstand eine der Länge nach schraubig gedreht um



Abb. 11.

Abb. 11. Skizze einer Ei-Ablagestelle von *Habroleptoides modesta* in Aufsicht.  $\blacksquare$  Männchen eines Schwarmes,  $\circ$  Weibchen bei der Ei-Ablage.  $\rightarrow$  Strömungsrichtung,  $\sim$  Abbruch der Uferböschung.

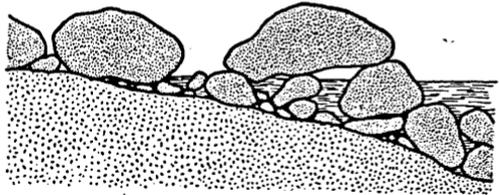


Abb. 12.

Abb. 12. Uferprofil an einer Ei-Ablagestelle von *Habroleptoides modesta* (schematische Skizze).

das Ei laufende Riefung, der eingelagerte Fäden dichter Chorionsubstanz zu entsprechen scheinen (Abb. 14).

Chorion-Differenzierungen sind bei den Eiern der Ephemeropteren sehr verbreitet (Bengtsson 1913, Smith in Needham-Traver-Hsu 1935). In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle handelt es sich dabei um Oberflächendifferenzierungen des Chorions, die diesem zunächst dicht anliegen, bei Berührung mit Wasser (nach der Eiablage) aber rasch aufquellen und dabei die verschiedensten Anhänge bilden. Sie erfüllen damit meist gleichzeitig zwei Funktionen, nämlich einerseits die Einzeleier des dicht gepackten Eiklumpens auseinanderzudrängen, andererseits sie dank der Klebrigkeit der gequollenen Chorionsubstanz am Substrat zu verankern.

Im Falle der Eier von *Habroleptoides* handelt es sich aber ausnahmsweise, wie erwähnt, um innere Choriondifferenzierungen

gen, und ein Quellen und Klebrigwerden des Chorions im Wasser konnte ich nicht feststellen. Die Funktion der schraubigen Chorionstrukturen mag daher hier eine andere sein: diese scheinen einen mechanischen Schutz darzustellen in der Weise, daß sie die Eier druckfester machen, so daß sie das Weiterrollen auf dem unwegsamen Bachgrunde mit der Strömung sicherer überstehen können.

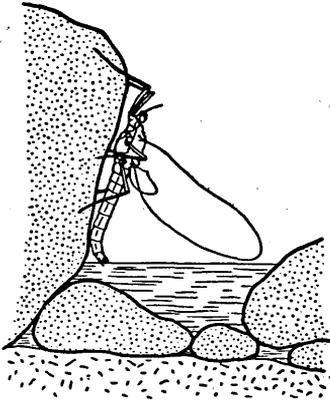


Abb. 13. Weibchen von *Habroleptoides modesta* bei der Ei-Ablage. Charakteristische Abknickung des Abdomens. 7. Sternit an die Unterlage angepreßt. Keine Schwanzanhänge.

Bengtsson (1913) beschreibt allerdings die Eier von *Leptophlebia marginata* etwas anders. Er beobachtete hier eine Zweischichtigkeit des Chorions: Ein festes, chitinisiertes und wabig strukturiertes Endochorion findet er überzogen von einem dünnen, homogenen, stark lichtbrechenden Exochorion, das schleimiger Natur ist und sich im Wasser mit hervorquellenden, 8 bis 11  $\mu$  hohen klebrigen Stäbchen bedeckt. Diese bewirken ein Festhaften des Eies an der Unterlage.

Die hier von *Habroleptoides modesta* beschriebene Eistruktur gehört zum Endochorion nach der Benennung durch Bengtsson.

Die hier von *Habroleptoides modesta* beschriebene Eistruktur gehört zum Endochorion nach der Benennung durch Bengtsson.

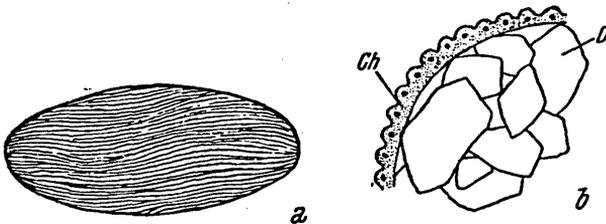


Abb. 14 a, b. Ei von *Habroleptoides modesta*.

a Totalansicht (Ovarial-Ei, n. d. Leben), b Querschnitt (Ovarial-Ei). Chorionstruktur. Ch Chorion, D Dotter.

Ihre schraubige Riefung entspricht der wabigen Strukturierung des Endochorions von *Leptophlebia marginata*. Eine dem Exochorion von *Leptophlebia marginata* entsprechende Differenzie-

rung sowie ein Auftreten von Schleimstäbchen an lebenden Eiern im Wasser konnte ich bei *Habroleptoides modesta* nicht beobachten.

Die geschilderte Form der Eiablage weicht von der sonst von Ephemeropteren geübten ab. In den überwiegend meisten Fällen (z. B. bei den Ephemeriden, Siphonuriden, Ecdyonuriden, Ephemerelliden) lassen die Weibchen ein oder mehrere Eipakete nacheinander einfach fallen, wobei sie entweder knapp über dem Wasser dahinfliegen oder im Zick-Zack-Gleitflug die Abdomenspitze wiederholt in das Wasser tauchen. Die Eipakete treten entweder schon vor der Ablage aus dem Körper aus und werden von den in Schwärmen tanzenden Weibchen zunächst noch eine Zeitlang herumgetragen (Ephemerelliden), oder aber sie treten erst im Moment des Niedergleitens zum Wasser aus. Im Wasser werden sie von der Strömung erfaßt und während des Niedersinkens mehr oder weniger rasch durch das Aufquellen der Chorionanhänge an den einzelnen Eiern aufgelöst. Die einzelnen Eier (oder auch noch die ganzen Eipakete) verankern sich dann mittels der Chorionanhänge dort, wo sie auf den Untergrund auftreffen.

Eine prinzipiell andere Eiablage war bisher nur von der Gattung *Baetis* bekannt, bei der das Weibchen — ähnlich wie einige rheophile Trichopteren — an stark strömenden Stellen an halbuntergetauchten Steinen unter Wasser kriecht und dort in regelmäßigen Reihen Ei für Ei zu einem dicht gepackten Eifleck an den Stein klebt (s. besonders Percival-Whitehead 1928 und Verrier 1942).

Die hier geschilderte Art der Eiablage von *Habroleptoides modesta* wurde bisher nicht beschrieben. Nur Schoenemund hat sie beobachtet und erwähnt sie kurz — wie schon zitiert — in seiner zusammenfassenden Darstellung in Dahl, Tierwelt Deutschlands (1930). *Habroleptoides modesta* sucht also zur Eiablage das Ufer auf und bleibt während der Eiablage über Wasser. Die Sorgfalt bei der Eiablage gilt nicht der Herstellung eines geschlossenen Geleges, sondern der sicheren Placierung der Eier an einem genügend feuchten Ort. Die Eier werden nicht angeklebt, sondern — druckfest ausgestattet — der Wasserbewegung frei überlassen. Ein Festhaften der Eier an der Unterlage durch stäbchenförmige Differenzierungen eines schleimigen Exochorions, wie es Bengtsson bei *Leptophlebia marginata* beobachtet hat, konnte ich nicht feststellen.

## VIII. Morphologie des weiblichen Genitalapparates.

Die Genauigkeit, mit der die Weibchen bei dieser Art der Eiablage ihr Genitalsegment an der Ablagestelle placieren, machte es wahrscheinlich, daß der ausführende Abschnitt der Geschlechtswege doch auch irgendwie für diese Leistung ausgestattet sein würde. Beim Studium von Längs- und Querschnittserien durch das Abdomen von *Habroleptoides*-Weibchen<sup>4)</sup> konnte denn auch eine Differenzierung festgestellt werden, die nicht nur durch ihre Funktion, sondern vor allem auch von einigem allgemein-morphologischen Interesse ist.

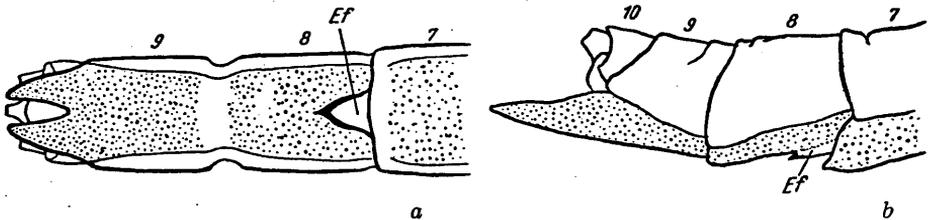


Abb. 15 a, b. Abdomen des Weibchens von *Habroleptoides modesta*, 7—10 Segment. a Lateralansicht, b Ventralansicht (in beiden Ansichten ist die Eiführung des 8. Sternums zu sehen).

Äußerlich ist an den Weibchen von *Habroleptoides* von einer Differenzierung des siebenten Abdominalsegmentes — das bei Ephemeriden die hier paarigen Genitalöffnungen trägt — fast nichts zu erkennen. Das Genitalsegment ist gegenüber den benachbarten Segmenten kaum länger oder mächtiger, und nur der Hinterrand des Sternums läßt an seiner deutlicheren Absetzung vom darauffolgenden Segment erkennen, daß hier die Segmentalfalte wesentlich tiefer ist als die sonst sehr wenig entwickelten übrigen Intersegmentalfalten des Abdomens. Das achte Segment trägt median in der vorderen Hälfte eine geschwungen V-förmige, etwas erhabene Chitinleiste, die ein leicht gebogenes Feld vom übrigen Sternum abgrenzt (Abb. 15).

<sup>4)</sup> Die Schnitte verfertigte Frl. Hedwig Glaser (Zoologisches Institut der Universität Wien), der ich für die Durchführung dieser Arbeit herzlich danke. Da ich dafür nur einfach in Alkohol konserviertes Material zur Verfügung stellen konnte, sind die Schnitte nur mikroanatomisch, nicht aber histologisch voll auswertbar. Die Färbung erfolgte nach Mallory.

Die Sagittalschnitte durch das Abdomen (Abb. 16—19) zeigen die äußerst schwach sklerotisierten Skelettstücke und die seichten Intersegmentfalten zwischen diesen. Der zum Calyx erweiterte (jeweils linke oder rechte) Oviductabschnitt, der in diesem Stadium, prall voll mit Eiern, das Abdomen nahezu gänzlich ausfüllt und den (leeren) Darmkanal sowie die anderen inneren Organe buchstäblich „platt an die Wand drückt“, reicht nach hinten bis gegen das Ende des siebenten Segmentes. Ein Ausführungsgang ist, da er sehr weit lateral liegt, nur an wenigen Schnitten getroffen.

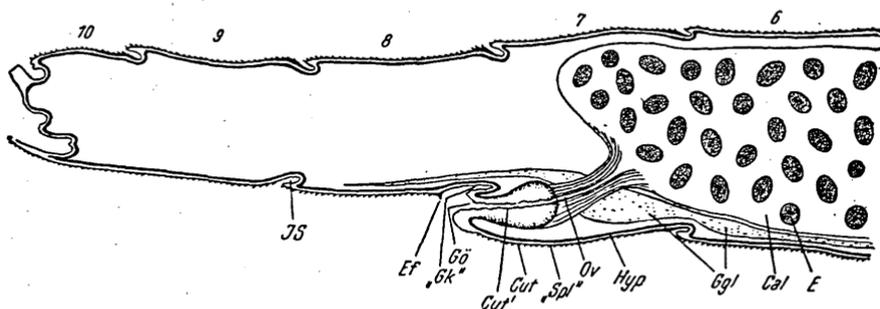


Abb. 16. Aus einer Sagittalschnittserie kombiniertes Schema des weiblichen Genitalapparates von *Habroleptoides modesta*, mit dem Genitalbulbus und der Eiführung.

Abkürzungen zu Abb. 16—24:

Cal Calyx, Cut Cuticula (Imago), Cut' Cuticula des Genitalbulbus (Imago), Cut'' Cuticula der Subimago, E Ei, Ef Eiführung, Ep Eipaket, G.B. Genitalbulbus, Ggl Ganglienknoten, Gk Genitalkammer, GÖ Genitalöffnung, Hyp Hypodermis, IS Intersegmentalfalte, Ol Ovariolen, Op Ovipositor, Ov Ovidukt, Spl Subgenitalplatte, TB Tibiabürste.

Die Intersegmentalhaut vom siebenten zum achten Segment ist ventral auffällig differenziert. Sie bildet eine um ein Vielfaches tiefere und weitere Falte, als sie zwischen den anderen Segmenten zur Ausbildung kommt, und vor dem Übergang in das achte Segment eine frei stehende Lippe. Dadurch entsteht ein in das Innere des siebenten Segmentes ragender, frei beweglicher Bulbus.

Die Hypodermis ist im Bereich der Bulbuswand gegenüber dem sonstigen Hautepithel spezifisch differenziert. Ihre Zellen bilden ein hohes Zylinderepithel, das dadurch noch wesentlich verdickt wird, daß zarte Plasmaausläufer von den Hypodermiszellen

zu der weit abgehobenen Cuticula ziehen, sich dabei vielfach verzweigend und miteinander anastomosierend. Die Räume zwischen diesen Plasmasträngen sind auf den Präparaten optisch leer. Die Cuticula der Bulbuswand gleicht der der übrigen Intersegmentalhäute, d. h. sie ist außerordentlich zart, nicht sklerotisiert und unbedornt (Abb. 19).

Wie dieser merkwürdige Bau der Wand des Genitalbulbus aufzufassen ist, bleibt nach den vorliegenden, unvollkommenen Präparaten unsicher. Möglicherweise bildet er ein elastisches Polster für den Durchtritt der Eier. In der Ruhelage sind die Cuticulae

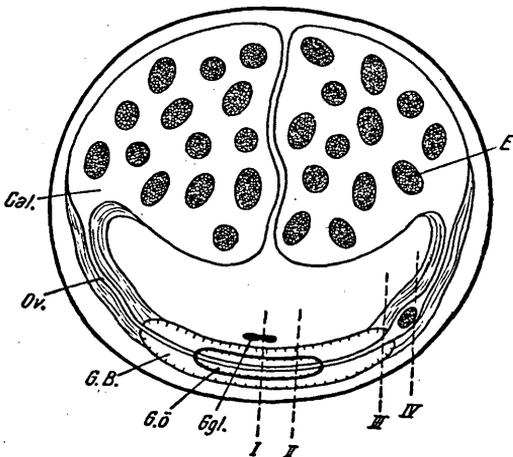


Abb. 17. Aus einer Querschnittserie kombiniertes Schema desselben Objektes. I—IV = Lage der in der Abb. 18 dargestellten Sagittalschnitte.

des Bulbushohlraumes aufeinandergedreht, so daß dieser nahezu auf Null reduziert ist. Seine Öffnung erfolgt durch den Zug der vom Ovidukt her außen an der Bulbuswand ansetzenden Muskulatur, sein Verschluss vermutlich durch die Elastizität seines Wandpolsters. Die Räume zwischen den Plasmasträngen sind wohl von einem Sekret der Hypodermiszellen erfüllt. Ob dieses — etwa irgendwie in Zusammenhang mit

der Eiablage — nach außen abgegeben wird oder ob es als eine Art endocuticulare Bildung mechanische Aufgaben in der Haut zu erfüllen hat, konnte ich an meinem Material nicht entscheiden.

Laterale Sagittalschnitte zeigen die Verbindung des intersegmentalen Genitalbulbus mit dem Calyx, also den (paarigen) Ovidukt. Die Muskulatur der Calyxwand, die zwar auch quergestreift, aber viel feinfaseriger als die Skelettmuskulatur ist, setzt sich auf den Ovidukt fort. Sie bildet dort einen dicken Muskelmantel aus hauptsächlich längsgerichteten Faserzügen, die mit zwei kräftigen Portionen an der Bulbuswand ansetzen. Möglicherweise wird durch die Kontraktionen dieser Muskeln der Bulbushohlraum erweitert

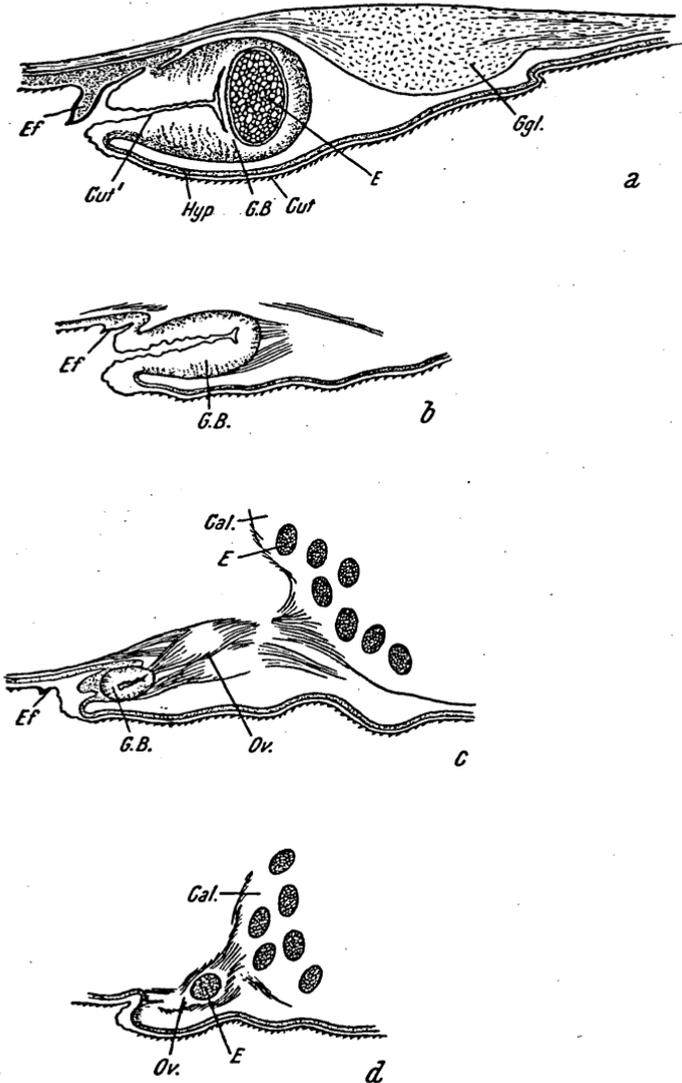


Abb. 18 a—d. Einzelbilder aus einer Sagittalschnittserie durch Genitalbulbus, Ovidukt und Calyx desselben Objektes:

a fast medianer Schnitt durch den Genitalbulbus; in diesem Ei getroffen; b dasselbe, weiter lateral getroffen, ohne Ei; Beginn der Muskelansätze am Genitalbulbus; c dasselbe, noch weiter lateral. Muskulatur der Ovidukt wand und ihre Einstrahlung in die Calyx wand; d Genitalbulbus nicht mehr getroffen. Ovidukt wand mit einem Ei.

und für den Durchtritt eines Eies freigegeben. In Abb. 18 *d* ist ein Ei, das gerade den Ovidukt der einen Seite passiert, getroffen, während Abb. 18 *a* ein Ei der anderen Seite schon im Bulbus liegend zeigt.

An Querschnitten durch das siebente und achte Segment des weiblichen Abdomens läßt sich erkennen, daß die Mündung des Bulbus nach außen relativ eng ist (weniger als  $\frac{1}{3}$  der Breite des Segmentes einnehmend), daß aber sein spaltförmiger Hohlraum weiter im Inneren zu einem breiten, flachen Band wird, das mehr als die Hälfte der Segmentbreite einnimmt. In dieses münden lateral die Ovidukte (Abb. 17).

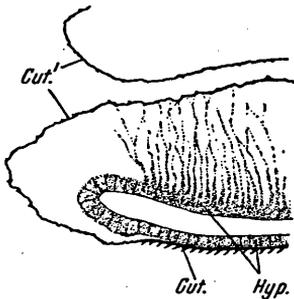


Abb. 19. Detailbild eines Sagittalschnittes durch die Wand des Genitalbulbus. Übergang der Haut-Hypodermis in die Hypodermis der Bulbuswand. Übergang der bedorneten Haut-Cuticula in die zarte, nackte Bulbus-Cuticula.

Die paarigen Ovidukte, in die sich die Calyces im siebenten Segment verengen, verlaufen seitlich an der Körperwand ventralwärts. Ihre Wand ist dick muskulös, der Hohlraum — in den Präparaten — sehr eng. Sie ziehen seitlich am siebenten Ganglienknoten vorbei und münden ventral davon seitlich in den Bulbus ein.

Die weiblichen Ausführungsgänge der Ephemeropteren wurden bisher nur selten untersucht. Eine Zusammenfassung der älteren Befunde bringt die klassische Arbeit von Palmén (1884), der dort auch sehr interessante Befunde an verschiedenen Ecdyonuriden mitteilt. Drenkelfort (1910) erwähnt ein Receptaculum seminis bei *Siphonurus aestivalis*. Heiner (1915) beschreibt die Ausmündung der Ovidukte von *Habrophlebia fusca*. In Needham-Traver-Hsu (1935) wird bei der Behandlung der Fortpflanzungsorgane aus Hsu 1933 ein Sagittalschnitt durch die Intersegmentalfalte vom siebenten zum achten Segment eines *Stenonema*-Weibchens wiedergegeben. Hsu beschreibt aber in der Originalarbeit nur die auf der Zeichnung dargestellten „Genitaldornen“ und geht auf die weiteren Teile des Genitalapparates nicht ein.

Das Bild, das sich aus diesen wenigen Mitteilungen ergibt, ist folgendes:

Bei einer Reihe von Ephemeropteren (nach Palmén z. B. bei *Oligoneuria*, *Ephemerella*, *Baëtis*) zeigt die Intersegmentalfalte vom siebenten zum achten Segment keinerlei Differenzierung gegenüber anderen Intersegmentalfalten des Abdomens.

Bei einer Reihe anderer Formen (nach Palmén z. B. bei *Polymitarcis*, *Palingenia*, *Ephemerella*) zeigt sich ein Beginn einer Differenzierung darin, daß siebentes und achttes Segment länger sind als die vorhergehenden und die Intersegmentalfalte zwischen beiden wesentlich tiefer ist als zwischen den anderen Segmenten. Man kann daher in diesen Fällen bereits von einer Ausgestaltung des siebenten Sternums zu einer Subgenitalplatte sprechen und den Raum zwischen dieser und der Bauchwand als Genitalkammer bezeichnen, wie man sie auch bei anderen Insekten, allerdings meist am achten Segment, kennt.

Bei *Siphonurus aestivalis* und verschiedenen Ecdyonuriden zeigt diese Genitalkammer paarige laterale Aussackungen, die als Receptaculum seminis und vermutlich auch (mindestens in einigen Fällen) als Bursa copulatrix funktionieren. Die Wand dieser Taschen zeigt eine verdickte Hypodermis und eine besonders kräftige Cuticula. Palmén vermutet, daß die Form des dadurch komplizierter gestalteten intersegmentalen Raumes beim Weibchen mit der Form der Begattungsglieder beim Männchen übereinstimmen dürfte, zumindest bei dem von ihm genauer untersuchten *Ecdyonurus venosus*.

Für *Ecdyonurus venosus* beschreibt Palmén außerdem in der dorsal und median zwischen den Mündungen der Ovidukte gelegenen Wand der Intersegmentalfalte einen Hypodermiswulst mit besonders stark verdicktem Epithel und äußerst dünner Cuticula. Er vermutet, daß hier ein Sinnesorgan vorliegt, das während der Copulation mit den Penisstacheln in Kontakt gerät.

Von *Habrophlebia fusca* teilt Heiner einen abweichenden Befund mit. Nach diesem wäre hier ein mesodermaler unpaariger Abschnitt des Oviduktes ausgebildet, was nach den bisherigen Darstellungen einen einzigartigen Fall im Insektenreich bedeuten würde. Die Abbildungen, die Heiner veröffentlicht hat, lassen aber keine andere Deutung zu.

Von diesem wohl noch zu klärenden Fall abgesehen, lassen sich also — wie gezeigt — die bisher bekannt gewordenen Differenzierungen der weiblichen Ausführungswege bei Ephemeropte-

ren zu einer Reihe wachsender Komplikationen ordnen. In dieser Reihe bedeutet die oben beschriebene Differenzierung bei *Habroleptoides modesta* eine weitere Neubildung. Der beschriebene „Genitalbulbus“ stellt mehr dar als eine Genitalkammer, also nur ein besonders geräumiges und eventuell auch besonders differenziertes

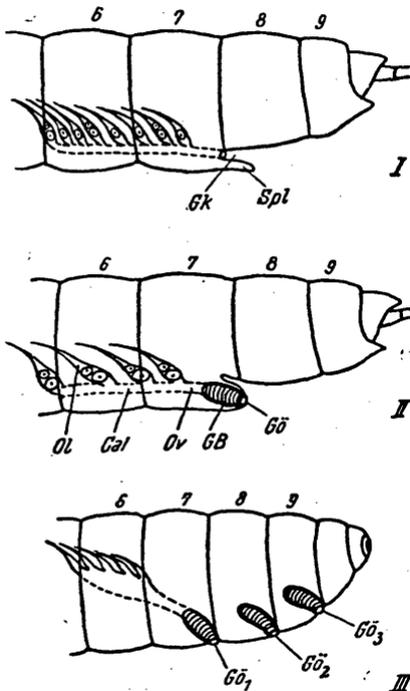


Abb. 20. Typen der weiblichen inneren Geschlechtsorgane von Insekten, schematisch.

- I Ephemeren, allgemein  
 II *Habroleptoides modesta*  
 III Typus mit 3 Geschlechtsöffnungen und 3 unpaaren, ectodermalen Mündungsanlagen.  
 (I und III nach Weber, 1949, II original).

Gebiet der Intersegmentalfalte. Er ist von dieser ringsum sowohl gestaltlich wie histologisch wohl abgegrenzt, besonders durch die dorsale Lippe, und kann bereits als ein den Fortpflanzungsorganen angehörender Abschnitt gewertet werden. Er würde demnach den im Insektenreich seltenen Fall eines dem siebenten Segment angehörenden ectodermalen weiblichen Ausführungsganges darstellen, also einen „Eiergang“ (nach Heberdey 1928), der aber hier nicht mit einer „Vagina“ des achten Segmentes in Verbindung tritt, sondern noch im siebenten Segment direkt ausmündet; bzw. einen „Oviductus communis“ (nach Snodgrass 1935, p. 564, Abb. 289 A), der auf das siebente Segment beschränkt ist, wie es Snodgrass nur von den Dermapteren angibt.

In der von Weber (1949, p. 95, Abb. 82) angewendeten Darstellungsart wäre daher der

Zustand der weiblichen Genitalorgane von *Habroleptoides modesta* wie in Abb. 20/II zu schematisieren. Dieses Schema fügt sich als Stufe zwischen Abb. 82 b und c bei Weber ein.

Bei *Habrophlebia lauta* zeigte das Studium von Schnittserien einen ganz analogen Bau der weiblichen Ausführungswege. Auch hier

ist die Subgenitalplatte Träger eines ectodermalen unpaarigen Ausführungsganges mit einer engen Öffnung und einem breiten inneren Lumen, in welches lateral die paarigen Ovidukte münden.

Die „Subgenitalplatte“ von *Habrophlebia* ist aber wesentlich deutlicher ausgebildet, sodaß die

Differenzierung der weiblichen Geschlechtsorgane hier schon äußerlich auffällig ist. Das Abdomen

des *Habrophlebia*-Weibchens trägt an der Bauchseite einen deutlichen „Ovipositor“, der ganz dem entspricht, wie ihn Morrison (1919) bei *Paraleptophlebia praepedita* beschrieben hat. Das

siebente Sternum ist median in einen Kegestumpfförmigen

Fortsatz ausgezogen, an dessen

Ende die weibliche Geschlechtsöffnung

liegt (Abb. 22). Der ectodermale unpaarige

Ausführungsgang ist daher hier wesentlich länger, röhrenförmig. Sein

histologischer

Aufbau entspricht genau dem bei *Habroleptoides modesta* (Abb. 23).

Die ectodermale Auskleidung reicht bei *Habrophlebia* von diesem unpaarigen Gang aus noch in die Ovidukte hinein, was bei

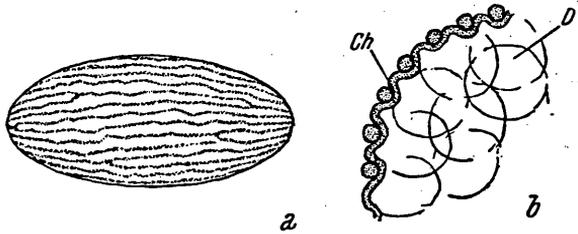
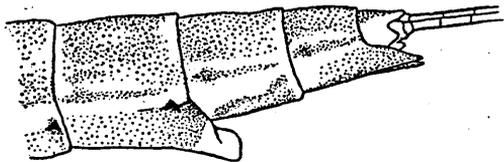
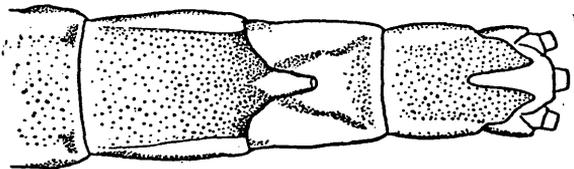


Abb. 21 a, b. Ei von *Habrophlebia lauta* (Ovarial-Ei), in Alkohol konserviert. Kein Unterschied gegen das lebende Ei.

a Totalansicht, b Querschnitt. Chorionstruktur. Ch Chorion, D Dotter.



a



b

Abb. 22 a, b. *Habrophlebia lauta*, Abdomen des Weibchens, 7.—10. Segment.

a Lateralansicht einer Subimago, Ovipositor der Subgenitalplatte noch plump und geschlossen (s. Abb. 22),

b Ventralansicht einer Imago. Ovipositor voll ausgebildet. Keine Schwanzfäden

*Habroleptoides modesta* nicht festgestellt werden konnte. Dieser Befund hat nichts Auffälliges an sich, da sich bei den Insekten das Ectoderm neben den Genitalsträngen am Aufbau der Ovidukte beteiligt (Weber 1949).

Über derartige Bildungen an den weiblichen Genitalorganen, wie sie hier von *Habroleptoides modesta* und *Habrophlebia lauta* beschrieben wurden, wird bisher nur in einer einzigen Untersuchung berichtet, die Morrison (1919) an amerikanischen Ephemeropteren angestellt hat. Morrison bringt drei Beispiele für „Ovipositor“-Bildungen, die alle ebenfalls Formen aus der Familie

der Leptophlebiiden zukommen. Sie beschreibt die äußerlich feststellbaren Differenzierung bei

*Habrophlebiodes betteni*, *Paraleptophlebia praepedita* und *Hagenulus*. Die Bildung bei *H. betteni* ist der bei *Habroleptoides modesta* sehr ähnlich, nur scheint, der Beschreibung und Zeichnung von Morrison nach, *H. betteni* eine

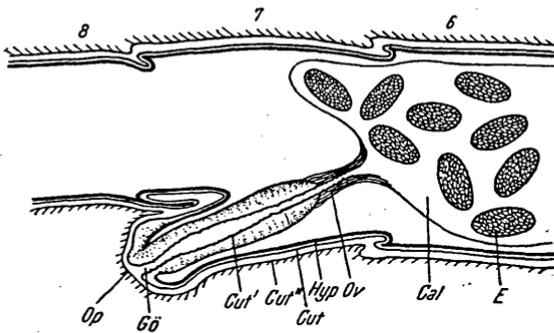


Abb. 23. Aus einer Sagittalschnittserie kombiniertes Schema des weiblichen Genitalapparates von *Habrophlebia lauta*, mit dem Ovipositor.

Subimago. Imaginaler Apparat voll ausgebildet. Geschlechtsöffnung durch subimaginale Cuticula verschlossen.

eine wesentlich stärker ausgebildete Eiführung und vielleicht demgegenüber eine etwas schwächer differenzierte Subgenitalplatte zu haben (Abb. 24). Von diesen Bildungen unterscheidet sich der Zustand bei *P. praepedita* und *Habrophlebia lauta* in zwei Punkten: erstens ist der mediane Fortsatz der Subgenitalplatte wesentlich weiter vorgezogen, sodaß ein röhrenförmiger Ausführungsgang entsteht; zweitens ist am achten Sternum keine Eiführung ausgebildet; der neu gebildete Ausführungsgang ist durch die röhrenförmige Verlängerung gewissermaßen selbständig geworden und übernimmt die Placierung der Eier allein, ohne Mithilfe des achten Segmentes.

Morrison weist weiter noch auf die interessante Form *Hagenulus* hin, bei der die röhrenförmige Verlängerung des siebenten Sternums noch wesentlich weitergetrieben ist, sodaß ihr Hinterende das Hinterende des Abdomens überragt. Bei dieser Form ist interessanterweise die Geschlechtsöffnung nicht terminal gelegen, sondern nach dorsal gerichtet, und die austretenden Eier bilden einen auf dem etwas nach oben gekrümmten Ende des Ovipositors ruhenden Klumpen.

Die bisher in Bezug auf ihre weiblichen Geschlechtsorgane untersuchten *Leptophlebiiden* lassen sich also in eine Differenzierungsreihe ordnen, wie sie in Abb. 24 dargestellt ist. Morrison erwähnt auch die Verhältnisse bei *Paraleptophlebia mollis* und *P. submarginata*, die denen von *Habroleptoides modesta* ähnlich zu sein scheinen, aber vielleicht auf einer noch niedrigeren Stufe der Differenzierung stehen.

Im Zusammenhang mit dieser zunehmenden Differenzierung des Ei-Ablage-Apparates bei den *Leptophlebiiden* wären die Ei-Ablage-Gewohnheiten dieser Formen von besonderem Interesse. Diese sind aber mit Ausnahme von den hier über *Habroleptoides modesta* berichteten Beobachtungen, noch unbekannt. Von *Habro-*

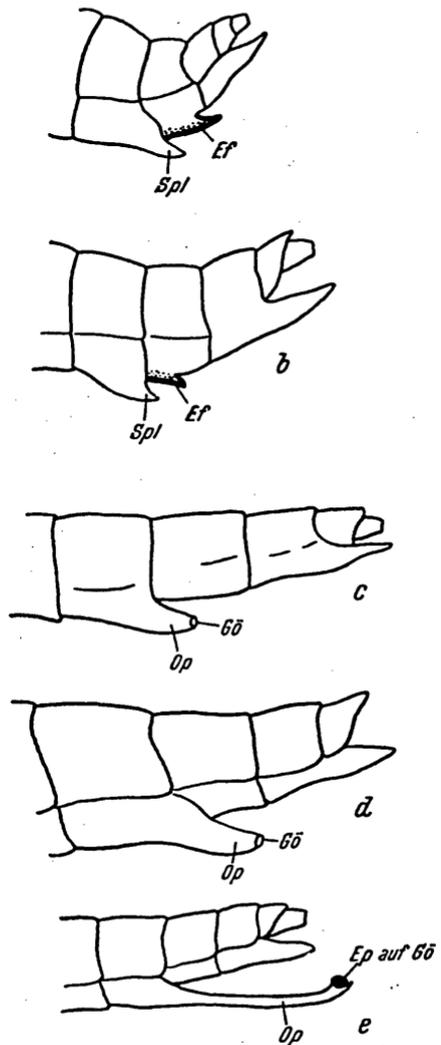


Abb. 24 a—e. Verschiedene Ausbildung der Mündung des weiblichen Geschlechtsapparates bei *Leptophlebiiden*. Lateralansicht des Abdomen-Hinterendes der Weibchen von

- a *Habrophlebioides betteni*,
- b *Habroleptoides modesta*,
- c *Habrophlebia lauta*,
- d *Paraleptophlebia praepedita*,
- e *Hagenulus caligatus*.

*phlebia lauta* und *Paraleptophlebia submarginata* verfüge ich vorläufig über keine diesbezüglichen Beobachtungen. Meine Aufmerksamkeit wurde erst durch die anatomische Untersuchung auf diese Frage gelenkt. Ich möchte aber auf Grund dieser anatomischen Befunde die Angaben in der Literatur, nach denen sowohl *Habrophlebia lauta* wie *Paraleptophlebia submarginata* ihre Eier im Fluge über dem Wasser abwerfen, sehr in Zweifel ziehen. Die biologische Bedeutung des nur in dieser Gruppe von Ephemeropteren entwickelten Ovipositors wird durch die Verwendung, die er bei *Habroleptoides* findet, sehr klar illustriert, und es scheint mir sehr unwahrscheinlich, daß die viel höher differenzierte Bildung bei *Habrophlebia* und bei den entsprechenden amerikanischen Formen keinerlei biologische Bedeutung haben sollte. Diese Frage wird aber leicht durch weitere Beobachtungen zu klären sein.

Die Eier von *Habrophlebia* (Abb. 21) ähneln denen von *Habroleptoides* sowohl in den Dimensionen wie in der Chorionstruktur. Jedoch ist diese derber und schütterer und zeigt im Querschnitt ein anderes Bild. Eine wellenförmig über die Ei-Oberfläche gelagerte Chorionschichte trägt in den Wellentälern Chorionknöpfe. Möglicherweise sind das quellungsfähige Gebilde, die im Wasser klebrige Stäbchen bilden ähnlich denen, die Bengtsson für *Leptophlebia marginata* beschreibt.

### Zusammenfassung.

In der vorliegenden Arbeit wurde versucht, auf Grund von Freilandbeobachtungen in Verbindung mit Lebendbeobachtungen im Laboratorium und Untersuchungen an konserviertem Material ein möglichst vollständiges Bild von der Lebensweise der im Untersuchungsgebiet vorkommenden Leptophlebiiden-Arten und von den Besonderheiten ihres Körperbaues in Anpassung an die spezielle Lebensweise zu gewinnen, sowie die Verbreitung dieser Form im Untersuchungsgebiet aus diesen Befunden und den Besonderheiten der Lebensräume zu verstehen.

Dabei ergab sich auch eine morphologische Studie über den weiblichen Genitalapparat der Insekten.

Die Untersuchungen beziehen sich hauptsächlich auf zwei Arten: *Habroleptoides modesta* und *Habrophlebia lauta*. In wenigen Punkten konnte auch die dritte, im Untersuchungsgebiet nur

spärlich vertretene Art *Paraleptophlebia submarginata* berücksichtigt werden.

Aus den Ergebnissen können folgende Punkte besonders hervorgehoben werden:

1. Die Verbreitung der Arten im Untersuchungsgebiet richtet sich nach den Eigenschaften der Wohngewässer ihrer Larven. Von diesen erweisen sich besonders Temperatur- und Strömungsverhältnisse, sowie die — hauptsächlich durch die Strömungsverhältnisse bedingte — Art des Untergrundes als maßgeblich.

a) *Habroleptoides modesta* bevorzugt niedrige Temperaturen, meidet aber extrem sommerkalte Gewässer. *Habrophlebia lauta* und *Paraleptophlebia submarginata* sind ausschließlich Bewohner sommerwarmer Gewässer und vertragen in allen Entwicklungsstadien auch sehr hohe Temperaturen.

Als ausgesprochen temperaturbedingt erweist sich auch bei den Leptophlebiiden — wie bei verschiedenen anderen Ephemeropteren — Lage und Dauer der Flugzeit, welche, wie an einer Reihe von Beobachtungen gezeigt werden kann, nicht nur von Art zu Art, sondern auch von Gewässer zu Gewässer und in klimatisch verschiedenen Jahren verschieden ist.

Für diese Abhängigkeit wird die verschiedene, für jede Art charakteristische Temperaturresistenz des Nymphenstadiums der Ephemeropteren, die vielfach niedriger ist als die der übrigen Larvenstadien, verantwortlich gemacht.

b) Alle drei Arten sind lotische Formen. *Paraleptophlebia submarginata* und *Habrophlebia lauta* meiden die direkte Einwirkung starker Strömung. *Paraleptophlebia* bevorzugt schwach strömende Gewässer und hält sich in den flutenden Wasserpflanzen auf, wo die Strömungseinwirkung noch geringer ist als im freien Wasser. *Habrophlebia* ist gegen die Strömungseinwirkung widerstandsfähiger als *Paraleptophlebia*; sie bevorzugt in schwach bewegtem Wasser den Aufenthalt in den Lückenräumen zwischen den Steinen des Untergrundes; sie vermag aber auch in stärker strömenden Gewässern zu leben, hält sich jedoch dort nicht zwischen den Steinen, sondern — wie *Paraleptophlebia* normalerweise — in den flutenden Wasserpflanzen auf, die einen besseren und vor allem konstanteren Strömungsschutz bieten.

2. Alle drei Formen entwickeln sich in einem einjährigen Zyklus. Die Eier entwickeln sich sofort nach der Ablage, ohne

Diapause. Das Wachstum der Larven zerfällt in 3 Perioden verschiedener Wachstumsgeschwindigkeit: Das Heranwachsen der Primärlarve zur fertig ausgebildeten Larve geht sehr rasch vor sich, dann folgt eine Periode verlangsamten Wachstums ohne weitere Veränderungen in der Organisation und schließlich eine zweite Periode sehr intensiven Wachstums, die mit der Nymphose zusammenfällt.

Dieser Wachstumsverlauf während der Larvenentwicklung läßt sich mit den Befunden anderer Autoren in Übereinstimmung bringen. Es läßt sich aus dem Vergleich ablesen, daß die erste Periode stärkeren Wachstums unabhängig von den Milieubedingungen abläuft und auch der Übergang in die langsamere Periode davon unabhängig ist, während die zweite Wachstumsperiode, während der Nymphose, durch die Erreichung einer bestimmten Höhe der Wassertemperatur im Frühjahr ausgelöst wird.

3. Unter den Larven von *Habroleptoides modesta* wurde eine Parasitierung mit Microsporidiern (Sporozoa) regelmäßig festgestellt. Die Larven scheinen erst bei eintretender Nymphose durch die Parasiten geschädigt zu werden.

4. Die besprochenen Arten sind in ihrer Lebensweise und in ihrem Körperbau an einen besonderen Lebensraum angepaßt: an die Lücken- und Spalträume, die sich entweder zwischen den Pflanzenteilen flutender Wasserpflanzen oder zwischen den Steinen des Untergrundes finden. Sie werden gegenüber der an den Oberflächen der Steine lebenden petrikolen Fauna einer neu zu unterscheidenden fissikolen Fauna zugeteilt.

Dementsprechend ist auch ihre Lebensform von der der bisher unterschiedenen Gruppen von Ephemeropterenlarven zu unterscheiden, wofür der Ausdruck „Schlängler“ gewählt wird. Die charakteristischen Besonderheiten des Körperbaues dieser Lebensform sind: flach-bandförmiger Körper, Tasthaarmantel, Differenzierung der Vorderextremität für eine eigenartige, dem Lebensraum vorzüglich angepaßte Fortbewegungsweise, die als „Klimmlaufen“ beschrieben wird.

*Habroleptoides* zeigt außerdem in ihrem Körperbau Züge der „Hafter“ unter den Ephemeropterenlarven, welche sonst ausschließlich der petrikolen Fauna angehören. Dies wird damit in Zusammenhang gebracht, daß diese Form in ihrem Biotop immer wieder

auch der starken Strömung direkt ausgesetzt ist. Während der Nymphase geht sie zur rein petrikolen Lebensweise über.

5. Die Schlängler als Vertreter der fissikolen Ephemeropterenlarven lassen sich von den schwimmenden Ephemeropterenlarven ableiten. Sie zeigen eine Tendenz zum Übergang in Bau und Lebensweise der flachen, petrikolen Ephemeropteren-Larven, die bei *Habroleptoides modesta* angebahnt ist und — wie sich aus der Darstellung dieser Larven von Ulmer ergibt — bei *Choroterpes proba* einen noch wesentlich höheren Grad erreicht.

6. Alle drei Arten nähren sich von Detritus, der sich aus dem Rheoseston in ihrem Biotop abgelagert. Für die Nahrungsaufnahme sind die Mundwerkzeuge mit dichten Kehrborstenreihen ausgestattet. Zur Herbeischaffung der Nahrung werden außerdem bei *Habrophlebia lauta* alle drei Extremitäten verwendet; sie tragen dazu eine besondere Differenzierung, die Tibiabürste.

Bei *Habroleptoides* steht nur die Vorderextremität im Dienste der Nahrungsbeschaffung, was mit der stärkeren Rheophilie dieser Form in Zusammenhang gebracht wird.

Eine merkwürdige Erscheinung, die vielleicht mit der Nährstoffarmut und der schweren Aufschließbarkeit des Rheosestonmaterials in Zusammenhang steht, ist es, daß die Larven regelmäßig ihren eigenen Kot wiederfressen, was mit einer charakteristischen Bewegung durchgeführt wird.

7. Auf Grund der vorhandenen Literatur wird eine weite Verbreitung des geschilderten Nahrungsaufnahme-Vorganges unter den Leptophlebiiden wahrscheinlich gemacht.

8. Es wird der Vorgang der Häutung der Larven näher beschrieben und die Mechanik des Herausschiebens des Körpers aus der alten Haut untersucht.

9. Bei *Habroleptoides modesta* wird eine besondere, von der übrigen Ephemeropteren abweichende Form der Ei-Ablage festgestellt und ein dementsprechender, abweichender Bau der weiblichen Ausführungswege (Ausstattung mit Ovipositor und Eiführung) nachgewiesen.

Die Eier von *Habroleptoides modesta* und *Habrophlebia lauta* werden beschrieben.

10. An Hand von Schnittserien werden die weiblichen Genitalorgane von *Habroleptoides modesta* und *Habrophlebia lauta* anatomisch untersucht und morphologisch ausgewertet.

## Morphologische Ergebnisse:

a) Die Leptophlebiiden verwirklichen den im Insektenreich seltenen Fall eines ektodermalen, unpaaren weiblichen Ausführungsganges im siebenten Segment.

b) Die Ausbildung eines solchen Ausführungsganges scheint unter den Leptophlebiiden verbreitet zu sein und seine Differenzierung variiert einigermäßen (s. Morrison 1919). Die bisher bekannten Variationen werden in eine Reihe zusammengestellt.

## Literatur.

- Beier, M.: Zur Kenntnis von Körperbau und Lebensweise der Helminen. Eos 24 (1948). — Bengtsson, S.: Undersökningar öfver äggen hos Ephemeriderna. Ent. Tidskr. 34 (1913). — Bengtsson, S.: La nutrition des larves des Ephémères. Ann. biol. lac. 13 (1925). — Brehm V.-F. Ruttnér: Die Biocönos der Lunzer Gewässer. Intern. Rev. Hydrob. 16 (1926). — Brehm, V.: Nochmals die Biocönos der Lunzer Gewässer. Ibid. 42 (1942). — Dodds, G. S.-F. L. Hisaw: Adaptation of mayfly nymphs to swift streams. Ecology 5 (1924). — Drenkelfort, H.: Neue Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Anatomie von *Siphonurus lacustris* Etn. Zool. Jb. Anat. 29 (1910). — Eastham, L.: Currents produced by the gills of mayfly nymphs. Nature 130 (1932). — Eaton, A. E.: A revisional monograph of recent Ephemeridae. Trans. Linn. Soc. London 3 (1888). — Eidel, K.: Beiträge zur Biologie einiger Bäche des Schwarzwaldes. Arch. Hydrob. 25 (1933). — Fuchsig, H.: Die im Wasser wachsenden Moose des Lunzer Seengebietes. Intern. Rev. Hydrob. 12 (1922). — Geijskes, D. C.: Faunistisch-ökologische Untersuchungen am Röserebach. 1935. — Geitler, L.: Über Vegetationsfärbungen in Bächen. Biol. gen. 3 (1927). — Gordon, E.: Notes on the Ephemerid genus *Leptophlebia*. Bull. Brooklyn Ent. Soc. 28 (1933). — Greven, H.: Hydrobiologische Untersuchungen niederrheinischer Gewässer VIII. Ephemeropteren im Gebiet von Schwalm und Nette. Arch. Hydrob. 28 (1935). — Heiner, H.: Zur Biologie und Anatomie von *Cloëon dipterum* L., *Baetis binoculatus* L. und *Habrophlebia fusca* Curt. Jen. Zeitschr. 53 (1915). — Hora, S. L.: Animal life in torrential streams. Journ. Bomb. Nat. Hist. Soc. 32 (1927). — Ders.: Ecology, Bionomics and Evolution of the torrential fauna, with special reference to the organs of attachment. Phil. Trans. Roy. Soc. London 218 (1930). — Hsu, Y.: Some new morphological findings in Ephemeroptera. Trav. V. Congr. Intern. Ent. Paris (1933). — Ide, P.: The effect of Temperature on the distribution of the mayfly fauna of a stream. Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. 39 (1935). — Imanishi, K.: Life forms and life zones of mayfly nymphs. Annot. Zool. Japon. 17 (1941). — Kann, E.: Zur Ökologie des litoralen Aufwuchses im Lunzer Untersee. Intern. Rev. Hydrob. 28 (1933). — van der Klauw, C. J.: Bau, Lebensweise und Milieu der Tiere. Die Grundlagen einer ökologischen Morphologie. Act. Soc. F. Fl. Fennica 67 (1951). — Klapálek, F.: Ephemerida. In Brauers Süßwasserfauna Deutschlands. (1909). — Krawany, H.: Trichopterenstudien im Gebiete der Lunzer Seen I.: Die Verbreitung einiger Bachformen und ihre Abhängigkeit von der Temperatur. Intern. Rev. Hydrob. 20 (1928). — Kühn, G.: Zur Ökologie und Biologie der Gewässer des Wassergsprengs bei Wien. Arch.

Hydrob. 36 (1940). — Kühnelt, W.: Die Leitformenmethode in der Ökologie der Landtiere. Biol. gen. 17 (1943). — Lestage-Rousseau: Les Larves et Nymphes Aquatiques des Insectes, Bruxelles (1921). — Macan, T. T.: Taxonomy of the nymphs of the British species of Leptophlebiidae. (Ephem.). Hydrobiologia IV (1952). — Marlier, G.: Le Smohain. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg., Memoir 114 (1951). — Metzky, I.: Morphologie und Physiologie des Branchialorgans der Helminen-Larven. Österr. Zool. Z. 2 (1950). — Morrison, E. R.: The mayfly ovipositor with notes on *Leptophlebia* and *Hagenulus*. Can. Entom. 51 (1919). — Moon, H. P.: The growth of *Caenis horaria* L., *Leptophlebia vespertina* L. and *Leptophlebia marginata* L. (Ephem.). Proc. Zool. Soc. London 108 (1939). — Murphy, H. E.: Notes on the biology of some of our North American species of mayflies. Bull. Ll. Libr., Entom. Ser. 2 (1922). — Needham, J. G. - J. R. Traver - Y. C. Hsu: The biology of mayflies. (N. Y.) 1935. — Neeracher, J. G.: Die Insektenfauna des Rheins und seiner Zuflüsse bei Basel. Rev. Suisse Zool. 18 (1910). — Nielsen, A.: The torrential invertebrate fauna. Oikos 2 (1950). — Ders.: Is dorso-ventral flattening of the body an adaptation to torrential life? Proc. Intern. Ass. Limnol. 11 (1951). — Nietzsche, G.: Die Kossau. Arch. Hydrob. 32 (1937). — Palmén, J. A.: Paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten. Helsingfors (1884). — Pomeisl, E.: Studien an Dipterenlarven des Mauerbaches [in: Beiträge zur Limnologie der Wienerwaldbäche, Sonderheft zu Wetter und Leben II (1952/53)]. — Pleskot, G.: Wassertemperatur und Leben im Bach. Wetter und Leben 3 (1951). — Remane, A.: Die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie. Biol. gen. 17 (1943). — Ders.: Die Besiedlung des Sandbodens im Meere und die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie. Verh. Dtsch. Zool. 1951 (1952). — Russ, K.: Beiträge zur Atmungsphysiologie und Biologie von *Calliophrys* und *Atherix* (Ins., Dipt.). Österr. Zool. Z. 4 (1953). — Schoenemund, E.: *Habroleptoides*, eine neue Gattung der Ephemeropteren. Zool. Anz. 80 (1929). — Ders.: Ephemeroptera (in Dahl, Tierwelt Deutschlands). (1930). — Snodgrass, R. E.: Principles of insect morphology (1935). — Sprules, W. M.: An ecological investigation of stream insects in Algonquin Park, Ontario. Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. 56 (1947). — Steinmann, P.: Die Tierwelt der Gebirgsbäche. Ann. biol. lac. II (1907). — Ulmer, G.: Eintagsfliegen (Ephemeropteren) von den Sunda-inseln. Arch. Hydrob. Suppl. 16 (1939). — Verrier, M. L.: Pontes aberrantes chez les éphémères et conséquences biologiques. C. r. Acad. Sci. Paris 213 (1942). — Weber, H.: Grundriß der Insektenkunde, 2. Aufl., 1949 (Jena). Weiser, J.: The microsporidia of insect larvae. Vestnik Csl. zool. spolecnosti Sv. 10 (1946). — Wetter und Leben 3, 1951, und 4, 1952, Zeitschrift für praktische Bioklimatologie. — Whitehead, H. - E. Percival: Observations on the ova and oviposition of certain Ephemeroptera and Plecoptera. Proc. Leeds Phil. Soc. 1 (1928).

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische Zoologische Zeitschrift](#)

Jahr/Year: 1954

Band/Volume: [04](#)

Autor(en)/Author(s): Pleskot Gertrud

Artikel/Article: [Zur Ökologie der Leptophlebiiden \(Ins., Ephemeroptera\).  
45-107](#)