Verh. Westd. Entom. Tag 1996, S. 101-113, Löbbecke-Mus., Düsseldorf 1997

Freiland- und Laboruntersuchungen zur Lebensweise von *Atherix ibis* (Fabricius, 1798) (Diptera, Athericidae)

Dziock, Frank; Kaschek, Norbert; Meyer, Elisabeth, I.

1. Einleitung

In der vorliegenden Arbeit werden einige Aspekte der Lebensweise der Ibisfliege *Atherix ibis* (Fabricius, 1798), einer in Fließgewässerökosystemen vorkommenden Diptere, dargestellt. Den räuberischen Larven kommt aufgrund ihrer hohen trophischen Effizienz und ihres außergewöhnlichen Ernährungsverhaltens eine Schlüsselfunktion im Fließgewässer zu (THOMAS 1975, 1976, 1993b). Sie sind durch ihre Euryphagie, die Fähigkeit, mehrere Monate zu fasten, ihre Driftneigung und ihren fehlenden Kannibalismus sehr gut an wechselnde Umweltbedingungen angepaßt. Bei anthropogenen Störungen in Fließgewässern kann die Art daher durch Massenauftreten einen sehr starken Einfluß auf das natürliche Nahrungsnetz haben (NEVEU 1974, THOMAS 1985, THOMAS & THOMAS 1987).

Das Interesse und die Phantasie der Hydrobiologen hat *Atherix ibis* aber seit jeher durch ihre eigentümliche Art der kollektiven Eiablage geweckt. Dabei bilden die eiablegenden Weibchen Klumpen, die an Bienenschwärme erinnern und aus zehntausenden Individuen bestehen können. Schon TOURNIER (1874) vermutet, daß die frisch geschlüpften Larven ihre Mütter fressen; das Gelege würde so immer instabiler, bis der ganze Klumpen ins Wasser fällt. Dort leben die Larven dann weiter. LANDOIS (1888) deutet die Ansammlungen als Sammelstätten zur Verpuppung. Er berichtet, daß die verpuppungsreifen Larven aus dem Wasser klettern und sich zur Verpuppung unter Gewölbe, Bretter oder an Pflanzenstengel begäben. Auch WESENBERG-LUND (1943) beschreibt die "vollkommen abenteuerliche" Art der Fortpflanzung.

LOTZ (1994), NAGATOMI (1958, 1962), SCHREMMER (1952), STUCKENBERG (1973) und THOMAS (1974a, b; 1975; 1976) haben wesentlich zur Kenntnis der Taxonomie, Morphologie und Ökologie von *Atherix ibis* beigetragen. Dennoch blieben vor allem Fragen zur Biologie der Art offen.

Durch die Kombination von Freilandbeobachtungen und Hälterung der Larven, Puppen, Imagines und Eier im Labor konnte ein breites Spektrum an Fragen zur Lebensweise von *Atherix ibis* angegangen werden (DZIOCK 1997). An dieser Stelle sollen Ergebnisse zum Entwicklungszyklus der Art und zur Biologie der Erstlarven vorgestellt werden.

2. Untersuchte Art

Atherix ibis (Fabricius, 1798) gehört zur Familie der Athericidae, die den Tabanidae (Bremsen) nahesteht. Früher wurde sie zu den Rhagionidae (Schnepfenfliegen) gerechnet, von denen STUCKENBERG (1973) aufgrund morphologischer Merkmale

der Imagines die Athericidae abtrennt. In der Paläarktis kommen 18 Arten vor, in Mitteleuropa sind es drei Arten (MAJER 1988, SAMIETZ 1993, THOMAS 1993a). *A. ibis* ist holarktisch verbreitet (NAGATOMI 1958; THOMAS 1978, 1993b). In Westfalen ist sie im Einzugsbereich der Ems heute eine verbreitete und durchaus häufige Art (BUSSMANN et al. 1991, LOTZ 1994). Sie besiedelt größere Bäche und kleinere Flüsse mit Hartsubstrat, auf dem die Larven räuberisch leben.

3. Untersuchungsgebiet und Methoden

Die Freilanduntersuchungen wurden am Eltingmühlenbach bei Ostbevern 15 km nordöstlich von Münster (Westf.) und an der Münsterschen Aa bei Münster-Sprakel von März bis Juli 1996 durchgeführt. Die beiden untersuchten Bäche liegen im Einzugsbereich der mittleren Ems im Norden von NRW. Es handelt sich um Karbonat-Flachlandbäche. Wie die meisten Fließgewässer in der stark überformten Kulturlandschaft des Münsterlandes sind auch die untersuchten Bäche ausgebaut und weisen nahezu keine natürliche uferbegleitende Vegetation mehr auf. Lediglich an einer Probestelle an der Münsterschen Aa sind überhängende Weiden am Gewässerrand vorhanden.

Benthosproben im Gewässer dienten der Larvensuche, das Ufersubstrat wurde nach Puppen abgesucht. Um Eigelege zur weiteren Untersuchung im Labor zu erhalten, wurden Holzbretter unter Brücken montiert und regelmäßig auf abgelegte Eier untersucht.

Die Hälterung der Larven im Labor erfolgte in Aquarien, die mit einer Aquarienpumpe durchströmt wurden. In den Becken befand sich eine Ufersimulation aus Styropor, auf der verschiedene Verpuppungssubstrate angeboten wurden. Die auf die Ufersimulation gekrochenen verpuppungsreifen Larven wurden einzeln in kleinen Behältern gehalten. Diese wurden regelmäßig kontrolliert und erfolgte Verpuppungen bzw. Schlupf der Imagines protokolliert. Die im Labor geschlüpften bzw. im Freiland gefangenen Imagines wurden an den Flügeln farbig markiert (Farbcode für das Schlüpf- bzw. Fangdatum) und in einem Flugkäfig gehalten. Hier wurden Beobachtungen zur Eiablage und zur Nahrungsaufnahme durchgeführt.

Die aus dem Freiland mitgebrachten kollektiven Eigelege wurden im Labor aufgehängt. Eine Schale mit Wasser, die täglich gewechselt wurde, fing die aus dem Gelege fallenden Erstlarven auf. Die Larven wurden dann im Wasser direkt ausgezählt.

4. Entwicklungszyklus und Phänologie

Abbildung 1 bietet einen schematischen Überblick über den Entwicklungszyklus und die Habitate der einzelnen Entwicklungsstadien von *Atherix ibis*.

Die Weibchen zeigen bei der Suche nach potentiellen Eiablageplätzen eine Vorliebe für Strukturen, die über der Wasseroberfläche hängen. Insbesondere durch

Verh. Westd. Entom. Tag 1996, S. 101-113, Löbbecke-Mus., Düsseldorf 1997

Hochwässer entstandene Genistknäuel werden sehr gern angeflogen. Bei der Eiablage wird der Hinterleib möglichst weit in das Eiablagemedium hineingesteckt, vermutlich um so die Eier optimal zu schützen. Beim Fehlen von gewässerbegleitender Vegetation und damit natürlicher Eiablageplätze wird auch die Unterseite von Brücken als Eiablageplatz angenommen. Sowohl bei natürlichen als auch bei künstlichen Eiablagestrukturen besteht die Tendenz zur kollektiven Eiablage. Die Weibchen bleiben dabei auf ihrem Eigelege sitzen und sterben recht schnell. Andere Weibchen folgen (optisch und/oder olfaktorisch angelockt?) und legen ihre Eier an derselben Stelle ab. Dadurch entsteht ein Klumpen aus toten Weibchen und ihren Eiern, welcher aus zehntausenden Tieren bestehen kann (im folgenden "Gelege" genannt).

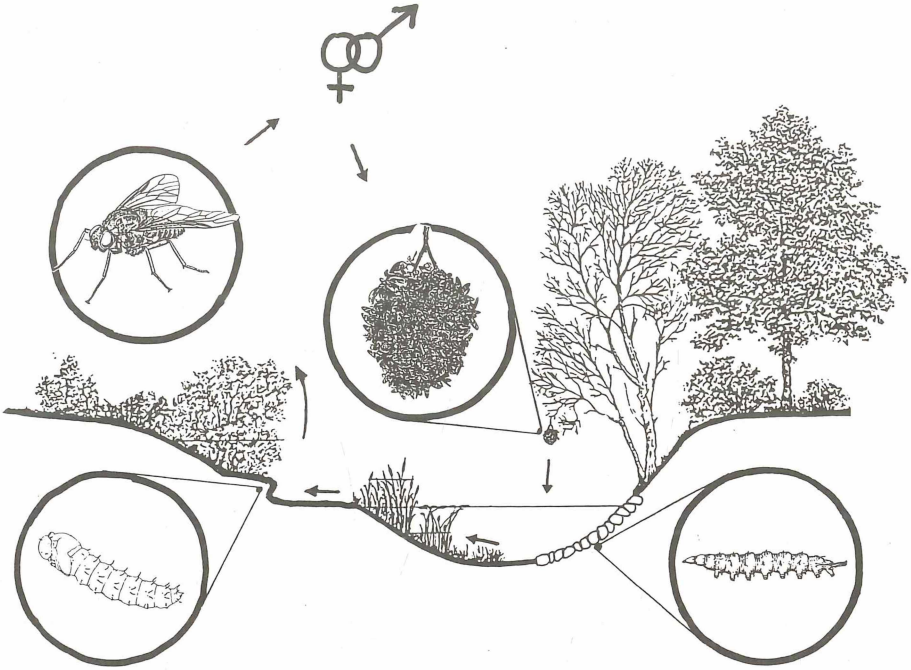

Abb.1: Entwicklungszyklus von *Atherix ibis* mit den Aufenthaltsorten der Entwicklungsstadien. Erläuterung im Text. Die einzelnen Stadien sind nicht maßstabsgetreu abgebildet. (Einzelabbildungen aus TOURNIER 1874, MCALPINE et al.1981, THOMAS 1974b)

Die Lebensdauer der Imago beträgt drei bis zehn Tage, wobei die Männchen etwas länger zu leben scheinen. Ein Weibchen legt 700 bis 1200 Eier (LOTZ 1994, NAGATOMI 1962). Die Eientwicklung bis zum Schlupf der Erstlarve dauert ca. neun Tage.

Das Verhalten der Erstlarve unmittelbar nach dem Schlupf wird im nächsten Kapitel erläutert.

Nach dem Schlupf fällt die Erstlarve ins Wasser. Ab dem zweiten Larvenstadium ernährt sich *A. ibis* räuberisch von weichhäutigen Wasserinsekten, nach Untersuchungen von THOMAS (1975) in Pyrenäenbächen hauptsächlich von Ephemeroptera, Philopotamidae (Trichoptera), Chironomidae und Limoniidae (Diptera). Die Beute wird mit den zu riesigen Mundhaken umgebildeten Mandibeln durchbohrt, mit Gift betäubt, extraoral verdaut und ausgesaugt (HUNTER & MAIER 1994, SCHREMMER 1952).

Im Laufe des Sommers häutet sich die Larve mehrmals und überwintert im vorletzten oder letzten Larvenstadium. Die genaue Zahl der Larvenstadien ist nicht bekannt, verwandte Arten haben vier bzw. fünf Larvenstadien (VANHARA 1975, LAUZON & HARPER 1993). In Westfalen ist *A. ibis* univoltin, einige wenige Tiere sind semivoltin und überwintern ein zweites Mal. Sie tragen somit zur Risikoverteilung der Population bei. Im Frühjahr verlassen die verpuppungsreifen Larven das Wasser und begeben sich in feuchte Uferbereiche mit lockerer Erde, die weit entfernt vom Ufer (bis drei Meter), aber auch sehr nah an der Wasserkante liegen können (POMEISL 1953, THOMAS 1976, eigene Beobachtungen). In der letzten Larvenhaut bildet sich jetzt die Puppe heran. NAGATOMI (1962) nennt diesen Zustand "Präpupa", obwohl morphologisch keine Unterschiede zur Larve zu erkennen sind. Kurz vor der Verpuppung schwillt jedoch der Kopf/Thoraxbereich der Larve an. In der vorliegenden Untersuchung betrug die Dauer dieses Stadiums sechs bis zwölf Tage, in einer Population in den Pyrenäen dauerte es jedoch vom Verlassen des Wassers bis zur Verpuppung bis zu zwei Monate (THOMAS 1976). Die noch sehr bewegliche Puppe windet sich aus der letzten Larvenhaut. Nach der sechs bis dreizehn Tage dauernden Puppenruhe schlüpft die Imago. Laborergebnisse deuten darauf hin, daß der Schlupf bevorzugt während der hellen Tagesstunden stattfindet (9 - 20 Uhr). Auch im Freiland wurden tagsüber frisch geschlüpfte Imagines mit unausgefärbten Flügeln und Hinterleib gefunden.

Wahrscheinlich nimmt die Imago keine Nahrung zu sich, die Weibchen legen auch ohne jede Nahrungsaufnahme fertile Eier ab (NAGATOMI 1962, eigene Beobachtungen im Flugkäfig). Andere Athericidae saugen Blut (z.B. *Atrichops crassipes* (Meigen, 1820), evtl. auch *Ibisia marginata* (Fabricius, 1781)). Bei *A. ibis* fehlen die zur Blutaufnahme notwendigen Mandibeln beim Männchen, beim Weibchen sind sie reduziert (eigene Untersuchungen, NAGATOMI & SOROIDA 1985). Blütenbesuch ist nicht bekannt geworden.

Abbildung 2 macht die zeitliche Einnischung der einzelnen untersuchten Entwicklungsstadien deutlich und gibt die in den Laborhälterungen ermittelte mittlere Dauer der Stadien wieder.

Im Untersuchungsjahr 1996 fanden sich am 10. April die ersten verpuppungsbereiten Larven im Ufersubstrat. Die ersten Puppen wurden am 24. April nachgewiesen. Zu diesem Zeitpunkt hatten alle Larven das Wasser verlassen, es wurden keine Larven mehr dort gefunden. Die ersten Imagines wurden am 15. Mai festgestellt. Berücksichtigt man die maximal ermittelte Puppendauer und den ersten Puppenfundtermin vom 24. April, ist es aber durchaus denkbar, daß schon eine Woche früher Imagines auftraten. Allerdings ist die Länge des Puppenstadiums temperaturabhängig, so daß womöglich frühe Puppen aufgrund der niedrigeren Temperaturen länger zur Entwicklung brauchten.

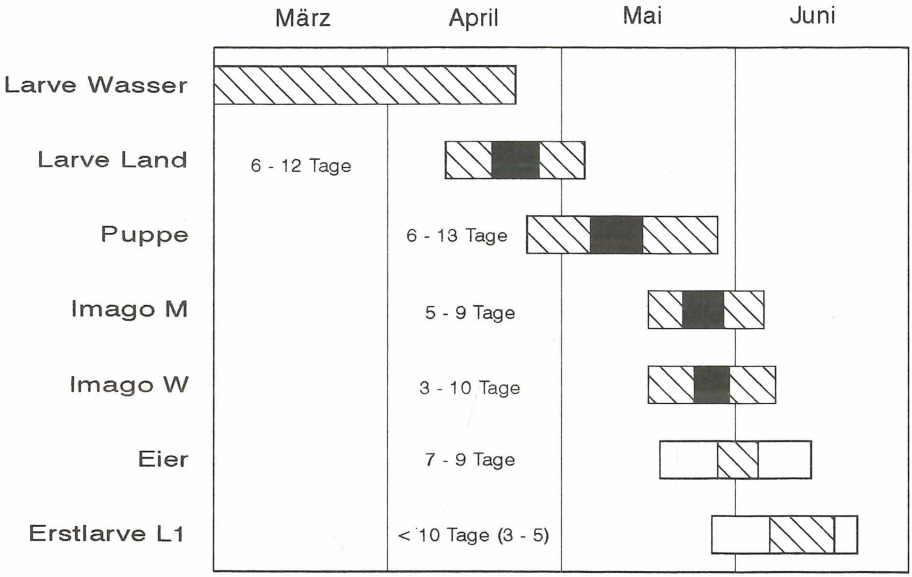

Abb. 2: Zeitliche Einnischung und Dauer der untersuchten Entwicklungsstadien von *Atherix ibis*. Untersuchungszeitraum 14. März bis 20. Juni 1996. Schematische Darstellung. Phänologische Daten aus Freilandbeobachtungen, die Dauer der einzelnen Stadien wurde in Laborhälterungen ermittelt.

schraffierte Balken: Im Freiland wirklich beobachtetes Auftreten des jeweiligen Stadiums
weiße Balken: Mutmaßliches Auftreten des Stadiums
schwarze Balken: Die Breite des schwarzen Bereiches innerhalb der schraffierten Balken gibt die mittlere Dauer des jeweiligen Entwicklungsstadiums wieder. Durch den Vergleich der Zeitdauer des phänologischen Auftretens und der Lebensdauer eines Stadiums wird deutlich, daßsich die einzelnen Tiere innerhalb der untersuchten Population deutlich asynchron verhalten.

Weder im Freiland noch im Labor konnte Protandrie oder Protogynie festgestellt werden. Auch das Geschlechterverhältnis unterschied sich nicht signifikant von 1:1 (Laborergebnisse: 22 WW, 13 MM).

Die Zeit vom Schlupf der Imago bis zur Eiablage betrug im Labor zwei bis acht Tage. Daher kann man davon ausgehen, daß im Freiland schon Mitte Mai Eier abgelegt wurden. Dementsprechend ist von einem früheren Auftreten der Erstlarven auszugehen.

Die Zeit des Auftretens eines Entwicklungsstadiums ist ca. dreimal so lang wie die Dauer dieses Stadiums. Die Flugzeit beträgt z.B. drei bis vier Wochen, die Lebensdauer der Imago aber nur drei bis zehn Tage. Daraus folgt, daß sich die einzelnen Individuen innerhalb der untersuchten Population stark asynchron verhalten. Dies bewirkt ähnlich wie einzelne semivoltine Tiere eine Risikoverteilung innerhalb der Population.

Gegenüber vorhergehenden Jahren war die Abundanz von *Atherix ibis* im Jahr 1996 mindestens um den Faktor zehn kleiner. Womöglich ist dies auf den kalten Winter 1995/96 zurückzuführen.

5. Biologie des ersten Larvenstadiums

Viele Autoren berichten, die Erstlarven verblieben nach dem Schlupf einige Zeit im Gelege und würden an ihren Müttern fressen (z.B. TOURNIER 1874, LINDNER 1925, OLDROYD 1964, BUSSMANN et al. 1991, FELDMANN 1995). Zur Klärung dieser Frage und zur Aufdeckung des Verhaltens der L1-Larve nach dem Schlupf wurden folgende Untersuchungen durchgeführt:

- Direkte Beobachtungen an L1-Larven
  - a) unmittelbar nach dem Schlupf
  - b) nach dem Fall ins Wasser
- Erfassung der Dynamik des Larvenfalls aus kollektiven bzw. einzelnen Eigelegen
- Untersuchungen der Mundwerkzeuge der L1-Larven mit Hilfe eines Raster-Elektronen-Mikroskopes (REM)

Unmittelbar nach dem Schlupf sind die Larven sehr aktiv und fallen aufgrund ihrer hohen Aktivität mehr oder weniger zufällig ins Wasser. Schon NAGATOMI (1962) beobachtete, daß die Eier eines Legedatums mehr oder weniger synchron schlüpfen und die Larven unmittelbar danach ins Wasser fallen. Die Larven sind extrem austrocknungsempfindlich, bei der Fortbewegung über eine Tischplatte waren die meisten Larven schon nach 10 cm ausgetrocknet. Auch dies macht ein Verweilen der Larven im Gelege unwahrscheinlich.

L1-Larven konnten nie bei der Nahrungsaufnahme beobachtet werden. Dies gilt sowohl für Larven im Gelege als auch für Larven, die schon ins Wasser gefallen waren und denen Detritus und Kleinorganismen als Nahrung angeboten wurden. Auch eine Färbung der inneren Organe (Darmtrakt) konnte im Gegensatz zu LOTZ (1994) nicht beobachtet werden.

Der Larvenfall aus dem Gelege erfolgt nur von der Dämmerung bis ungefähr Mitternacht (NAGATOMI 1962, eigene Beobachtungen). Abbildung 3 zeigt die Dynamik des Larvenfalls dreier sehr kleiner Gelege. Der Larvenfall konzentriert sich weitgehend auf einen Tag. Abbildung 4 stellt den Larvenfall aus zwei kleinen Gelegen dar, eines davon ist ein Einzelgelege. Die an einem Tag gelegten Eier scheinen auch alle weitestgehend synchron an einem Tag zu schlüpfen.

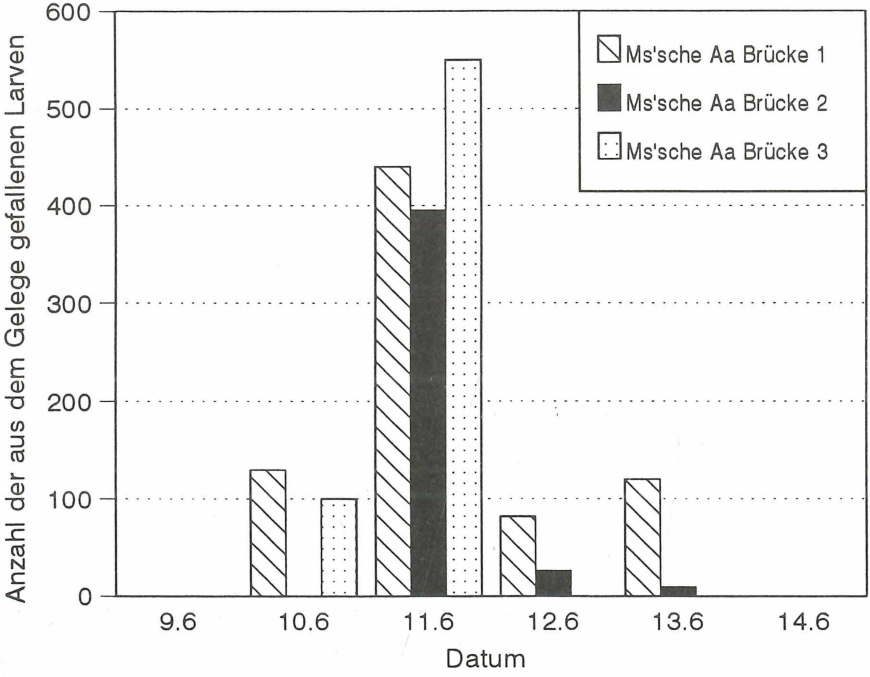

Abb. 3: Larvenfall aus drei kleinen Gelegen von einer Brücke an der Münsterschen Aa. Die Gelege bestanden zum größten Teil aus den Überresten von letztjährigen Fliegen und nur aus wenigen diesjährigen Weibchen mit ihren Eiern. Kontrolle: 9. Juni bis 17. Juni, nur der Zeitraum mit Larvenfall ist dargestellt.

Um die Besonderheiten der Mundwerkzeuge der Erstlarven zu verstehen, wird hier ein Vergleich mit denen des zweiten Larvenstadiums durchgeführt. Die Mundwerkzeuge des letzten Larvenstadiums entsprechen weitgehend denen des zweiten Larvenstadiums und werden hier deshalb nicht besprochen.

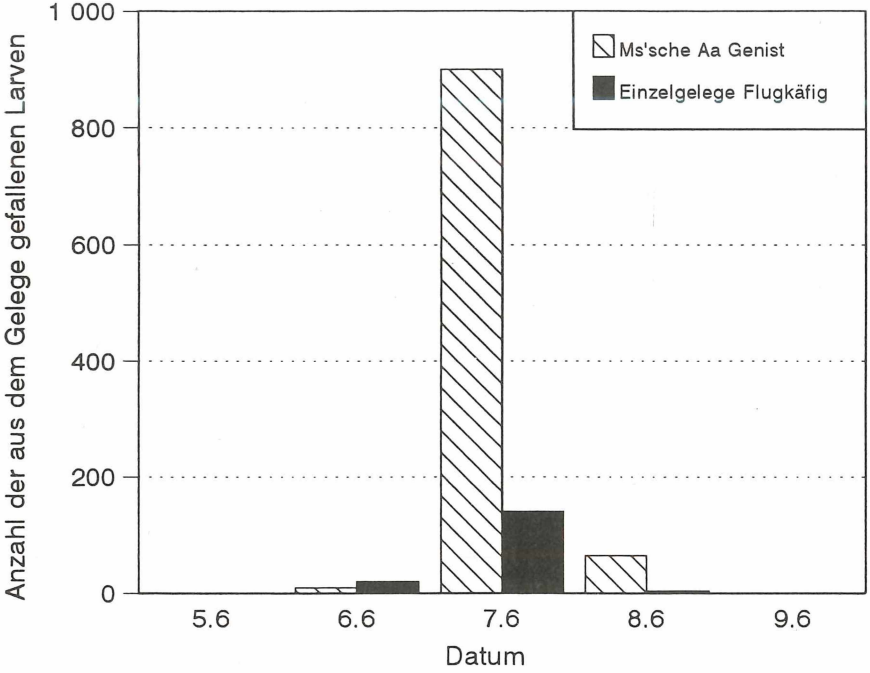

Abb. 4: Larvenfall aus zwei kleinen Eigelegen. Das Gelege von der Münsterschen Aa bestand aus drei Weibchen und ihren Eiern. Das andere entstammt einer befruchteten Eiablage im Flugkäfig. Kontrolle: 3. Juni bis 12. Juni, nur der Zeitraum mit Larvenfall ist dargestellt.

Abb. 5A zeigt die Kopfkapsel einer L2-Larve. Auf der Ventralseite liegen die riesigen Mundhaken, die von einem Giftkanal durchzogen sind, der sich kurz vor der Spitze des Mundhakens schlitzförmig öffnet (Abb. 5B). Die Mundhaken werden aus dem Distalglied der zweigliedrigen Mandibeln gebildet. Diese sind an der Basis teilweise mit den Maxillen verwachsen (Schremmer 1952, Hennig 1973). Dieser Maxillo-Mandibular-Komplex kann zum Beutefang um ca. 110° nach vorne geklappt werden. In Ruhestellung liegen die Mundhaken rechts und links neben dem Labrumschnabel auf der Dorsalseite. Dorsal neben dem Labrumschnabel liegen auch die fächerförmigen Borstenareale ("cephalic brushes", Webb 1977) (Abb. 5C). Diese stehen nur bei ausgefahrenen Mundhaken aufrecht. Liegen die Mundhaken in den Vertiefungen neben dem Labrumschnabel, sind die Borstenareale eingezogen in einer kleinen Grube verborgen. Sie dienen vermutlich zur Verankerung der Larve am Substrat während des Beutefangs (Webb 1977).

Abb. 5D zeigt die Kopfkapsel einer L1-Larve. Median erstreckt sich der Labrumschnabel mit seitlich gelegenen Aussparungen. Nach den mandibulären Mundhaken sucht man aber vergeblich (Abb. 6A). Auch die für die L2-Larve beschriebenen

Borstenareale sind hier bestenfalls angedeutet zu erkennen. Im Pharynxbereich ist über dem Labium eine bürstenartige Struktur zu erkennen (Abb. 6B). Diese ähnelt den pharyngealen Filterstrukturen einiger Nematoceren (Culicidae, Psychodidae) und der Stratiomyidae. Der L1-Larve fehlen also sämtliche für die räuberische Lebensweise notwendigen Mundwerkzeuge (Mundhaken, Borstenareale).

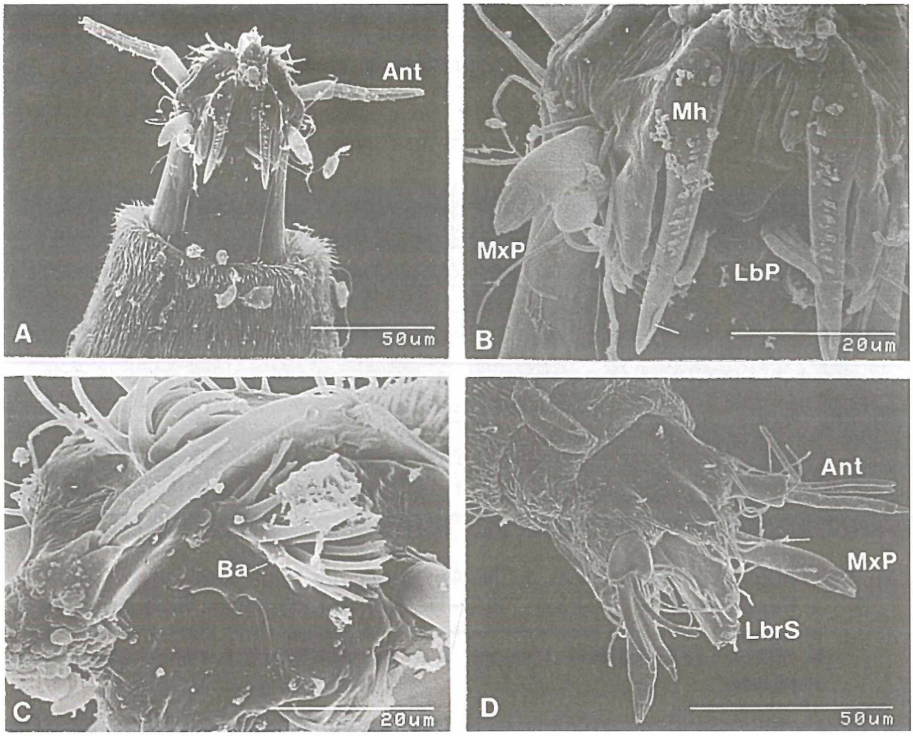

Abb. 5: Larvenstadien von *Atherix ibis*. REM-Aufnahmen der Mundwerkzeuge.
A Zweitlarve: Ventrale Ansicht der Kopfkapsel. Der Maxillo-Mandibularkomplex ist nach ventral geklappt. **B** Zweitlarve: Ventrale Ansicht der Kopfkapsel. Detailaufnahme der Mundhaken; diese sind deutlich gesägt. Am distalen Ende sind die schlitzförmigen Öffnungen der Giftkanäle zu erkennen (Pfeil). **C** Zweitlarve: Laterodorsale Ansicht der Kopfkapsel. Die Borstenareale (cephalic brushes) sind ausgefahren und die Mundhaken nach ventral geklappt. **D** Erstlarve: Dorsolaterale Ansicht der Kopfkapsel. Nach den mandibulären Mundhaken und dem Borstenareal (cephalic brushes) sucht man hier vergeblich.
Ant Antenne, **Ba** Borstenareal, **LbP** Labialpalpen, **LbrS** Labrumschnabel (sensu SCHREMMER 1952), **Mh** Mundhaken, **MxP** Maxillarpalpen

Folgende Indizien sprechen somit dafür, daß die L1-Larven sehr schnell nach dem Schlüpfen ins Wasser fallen und nicht an ihren Müttern fressen:

- Beobachtung, daß L1-Larven nach dem Schlupf sehr aktiv umherkriechen und dabei "aus Versehen" ins Wasser fallen

- extreme Austrocknungsempfindlichkeit der L1-Larven
- L1-Larven besitzen keine Mundwerkzeuge, die eine Nahrungsaufnahme im Gelege ermöglichen würden
- weitgehend synchroner Schlupf der Erstlarven aus dem Ei und synchrones Fallen der Erstlarven aus dem Gelege
- Nie wurde eine Färbung der inneren Organe beobachtet, die auf eine Nahrungsaufnahme hindeuten würde. Dies gilt sowohl für frisch gefallene Larven, als auch für solche, die schon zwei Tage im Wasser lebten.

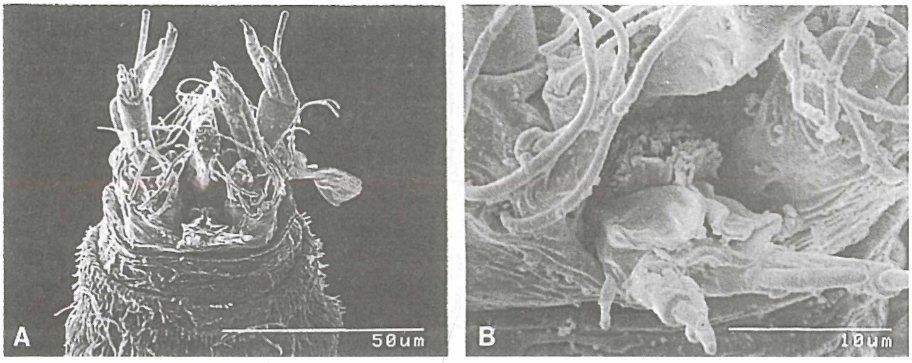

Abb. 6: Erstlarve von *Atherix ibis*. REM-Aufnahme der Mundwerkzeuge.
A Ventrale Ansicht der Kopfkapsel. Die bei der Zweitlarve ausgebildeten Mundhaken fehlen bei der Erstlarve. B Ventrale Ansicht der Kopfkapsel. Detailaufnahme des Pharynxbereiches. Unten im Bild das Labium mit den Labialpalpen. In der Pharynxöffnung ist eine bürstenartige Struktur zu erkennen.

Die Bedeutung funktionsmorphologischer Untersuchungen der Mundwerkzeuge für das Verständnis der Ernährungsbiologie einzelner Arten wird von HASLETT (1989a, b) in Frage gestellt. In diesem Fall ist aber aufgrund des vollständigen Fehlens einer beißtauglichen Struktur davon auszugehen, daß die L1-Larven nicht in der Lage sind, ihre Mütter anzufressen.

Frühe Larvenstadien spiegeln oft frühe Entwicklungszustände (Grundbaupläne) innerhalb der Phylogenese wider. SINCLAIR (1992) spricht daher von der "evolutionarily conservative nature of early instars". In diesen Zusammenhang kann auch das Vorhandensein eines pharyngealen Filterapparats bei der Erstlarve von *Atherix ibis* gestellt werden. Dieser Filterapparat der Erstlarve stellt demnach den plesiomorphen Zustand der Brachycera dar, die ursprünglich eine saprophage (filtrierende) Ernährungsweise hatten. Die folgenden Larvenstadien von *Atherix ibis* repräsentieren die Weiterentwicklung der Mandibeln zu Mundhaken (abgeleitetes Grundbauplanmerkmal der Brachycera). Diese ermöglichen eine räuberische Lebensweise,

gleichzeitig wird der Pharynx reduziert und stellt jetzt nur noch eine simple Röhre dar (SINCLAIR 1992). Der hochkomplexe pharyngeale Filterapparat der Stratiomyidae ist unabhängig entstanden und nicht homolog zu dem der Nematoceren (SCHREMMER 1952, SINCLAIR 1992, SINCLAIR et al. 1993), folglich auch nicht zu dem von *Atherix ibis*.

Das Auftreten von Grundbauplanmerkmalen im Rahmen der Rekapitulation der Phylogenese durch die Ontogenese muß nicht notwendigerweise einen funktionalen Zusammenhang besitzen. Bei allen Wirbeltieren (auch bei den Säugern) werden z.B. Kiemenspalten ohne Funktion angelegt (HADORN & WEHNER 1972). Berücksichtigt man die kurze Lebensdauer der Erstlarven von *Atherix ibis* (ca. vier Tage nach NAGATOMI 1962) und die Beobachtung, daß die inneren Organe der Erstlarven sich auch bei Nahrungsangebot nicht färben (vgl. aber LOTZ 1994), so ist damit zu rechnen, daß die Erstlarven keine Nahrung zu sich nehmen. Eine endgültige Klärung dieser Frage steht aber noch aus.

Literatur

BUSSMANN, M., FELDMANN, R., LINDENSCHMIDT, M. & REHAGE, H.-O. (1991): Zur Verbreitung der Ibisfliege, *Atherix ibis* (Fabricius, 1798), in Westfalen. Natur und Heimat, 51: 101-107.

DZIOCK, F. (1997): Freiland- und Laboruntersuchungen zur Lebensweise von *Atherix ibis* (Fabricius, 1798) (Diptera, Athericidae) im Einzugsbereich der mittleren Ems (Münsterland). - Diplomarbeit, Institut für Spezielle Zoologie, Abteilung für Limnologie der Westfälischen Wilhelms-Universität Münster [unveröf fentlicht].

FELDMANN, R. (1995): Zur Verbreitung und Ökologie der Ibisfliegen *Atherix ibis* (F.) und *Atherix marginata* (F.) in Westfalen. Verhandlungen Westdeutscher Entomologentag, 1994: 133-135.

HADORN, E. & WEHNER, R. (1972): Allgemeine Zoologie. - Stuttgart.

HASLETT, J.R. (1989a): Interpreting patterns of resource utilization: randomness and selectivity in pollen feeding by adult hoverflies. Oecologia, 78: 433-442.

---- (1989b): Adult feeding by holometabolous insects: pollen and nectar as complementary nutrient sources for *Rhingia campestris* (Diptera: Syrphidae). Oecologia, 81: 361-363.

HENNIG, W. (1973): Diptera. Handbuch der Zoologie, Bd. 11. Berlin.

HUNTER, F.F. & MAIER, A.K. (1994): Feeding behaviour of predatory larvae of *Atherix lantha* Webb (Diptera: Athericidae). Can. J. Zool., 72: 1695-1699.

LANDOIS, H. (1888): Eine fünftägige zoologische Exkursion auf den kahlen Astenberg. Jahresbericht der zoologischen Sektion des Westfälischen Provinzialvereins für Wissenschaft und Kunst, 16: 57-62.

LAUZON, M. & HARPER, P.P. (1993): The life cycle of the aquatic snipe fly *Atherix lantha* Webb (Diptera Brachycera; Athericidae) in Quebec. Can. J. Zool., 71: 1530-1533.

LINDNER, E. (1925): 20. Rhagionidae (Leptidae). in: LINDNER, E. (Hrsg.): Die Fliegen der paläarktischen Region. Band IV, 1, E: 1-49.

LOTZ, I. (1994): Studien zur Biologie und Ökologie der Ibisfliege, *Atherix ibis* (Insekta, Diptera, Brachycera). Schriftliche Hausarbeit, Institut für Spezielle Zoologie und Vergleichende Embryologie der WWU Münster [unveröffentlicht].

MAJER, J. (1988): Family Athericidae. in: PAPP, L. & SOOS, A. (Hrsg.): Catalogue of Palearctic Diptera. Volume 5 Athericidae - Asilidae. Amsterdam - Oxford, New York, Tokyo.

MCALPINE, J.F., PETERSON, B.V., SHEVELL, G.E., TESKEY, H.J., VOCKEROTH, J.R. & WOOD, D.M. (1981): Manual of Nearctic Diptera Volume 1. Research Branch Agriculture Canada Monograph, No. 27.

NAGATOMI, A. (1958): Studies in the aquatic snipe flies of Japan Part I. Descriptions of the adult (Diptera, Rhagionidae). Mushi, 32: 47-67.

---- (1962): Studies in the aquatic snipe flies of Japan Part V. Biological notes (Diptera, Rhagionidae). Mushi, 36: 103-149.

NAGATOMI, A. & SOROIDA, K. (1985): The structure of the mouthparts of the orthorrhaphous Brachycera (Diptera) with special reference to blood-sucking. Beitr. Ent., 35: 263-368.

NEVEU, A. (1974): La dérive des stades aquatiques de quelques familles de diptères torrenticoles. - Annales d'Hydrobiologie, 5: 15-42.

OLDROYD, H. (1964): The Natural History of Flies. London.

POMEISL, E. (1953): Der Mauerbach. Wetter und Leben, Sonderheft 2: 103-121. Wien.

SAMIETZ, R. (1993): Athericidae. in: MENZEL, F. & BÄHRMANN, R. (Hrsg.): Zweiflügler (Diptera) Ostdeutschlands. Kritische Liste ausgewählter Familien. Nova Supplementa Entomologica, 5: 35. Selbstverlag Deutsches Entomologisches Institut Eberswalde-Finow.

SCHREMMER, F. (1952): Die Mundteile der Brachycerenlarven und der Kopfbau der Larve von *Stratiomys chamaeleon* L. Öst. zool. Z., 3: 326-397. Wien.

SINCLAIR, B.J. (1992): A phylogenetic interpretation of the Brachycera (Diptera) based on the larval mandible and associated mouthpart structures. - Syst. Ent., 17: 233-252.

SINCLAIR, B.J., CUMMING, J.M., WOOD, D.M. (1993): Homology and phylogenetic implications of male genitalia in Diptera - Lower Brachycera. - Ent. scand., 24: 407-432.

STUCKENBERG, B.R. (1973): The Athericidae, a new family in the lower Brachycera (Diptera). Ann. Nat. Mus., 21: 649-673. Pietermaritzburg.

THOMAS, A.G.B. (1974a): Diptères torrenticoles peu connus: I. - Les Athericidae (Larves et imagos) du sud de la France (Brychycera, Orthorrhapha). Annales de Limnologie, 10: 55-84.

---- (1974b): Diptères torrenticoles peu connus: II. - Les Athericidae (Nymphes) du sud de la France (Brachycera, Orthorrhapha). Annales de Limnologie, 10: 121-130.

---- (1975): Diptères torrenticoles peu connus: III. - Les Athericidae du sud de la France (Régime alimentaire des larves: Aspect qualitatif) (Brachycera, Orthorrhapha). Annales de Limnologie, 11: 169-188.

---- (1976): Diptères torrenticoles peu connus: IV. - Les Athericidae (Écologie et biologie) du sud de la France (Brachycera, Orthorrhapha). Annales de Limnologie, 12: 175-211.

---- (1978): Athericidae et rhagionidae. in: ILLIES (Hrsg.): Limnofauna Europaea. Stuttgart, New York, Amsterdam: 477-478.

---- (1985): Diptères torrenticoles peu connus: les Athericidae et Rhagionidae européens et circum-méditerranéens. Mitt. S E G, 58: 449-460.

---- (1993a): Athericidae Ouest paléarctiques: le genre *Atherix* Meigen, 1803. I. Description d'*A. nicolae* n. sp. du Népal (Diptera, Brachycera Orthorrhapha). Bulletin de la Societé d'Histoire Naturelle Toulouse, 129: 51-54.

---- (1993b): Athericidae néarctiques: *Atherix pachypus* Bigot, 1887 est synonyme de l'espèce holarctique *A. ibis* Fabricius, 1798 (Diptera, Brachycera Orthorrhapha). Bulletin de la Societé d'Histoire Naturelle Toulouse, 129: 55-61.

THOMAS, A.G.B. & THOMAS, N. (1987): Diptères torrenticoles peu connus XI. Les Athericidae du Sud de la France (La dérive des larves d'*Atherix ibis* en haute montagne) (Brachycera, Orthorrhapha). - Bulletin de la Societé d'Histoire Naturelle Toulouse, 123: 89-94.

TOURNIER, H. (1874): [*Atherix ibis*]. Ann. Soc. ent. Belg., 17: 89-91.

VANHARA, J. (1975): Larval development of *Atherix marginata* (Diptera, Athericidae) under natural conditions. Acta Ent. Bohem., 72: 92-98.

WEBB, D.W. (1977): The Nearctic Athericidae (Insecta: Diptera). J. Kans. ent. Soc., 50: 473-495.

WESENBERG-LUND, C. (1943): Biologie der Süßwasserinsekten.

Frank Dziock
Dr. Norbert Kaschek
Prof. Dr. Elisabeth I. Meyer
Abteilung für Limnologie
Institut für Spezielle Zoologie der Westfälischen Wilhelms-Universität
Hüfferstr. 1
D 48149 Münster

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: 1996

Autor(en)/Author(s): Dziock Frank, Kaschek Norbert, Meyer Elisabeth Irmgard

Artikel/Article: Freiland- und Laboruntersuchungen zur Lebensweise von Atherix ibis (Fabricius, 1798) (Diptera, Athericidae) 101-113