

Die Periodizität einiger Ephemeropteren der Schwechat

Gertrud Pleskot

Das periodische Auftreten und Verschwinden von Organismen des Benthos im Laufe des Jahres ist eine auffällige Erscheinung. Aufsammlungen aus verschiedenen Jahreszeiten können eine so verschiedene Zusammensetzung zeigen, als handelte es sich um Proben aus verschiedenen Gewässern. Während nun für das Plankton die entsprechenden Erscheinungen durch umfangreiche Untersuchungen deskriptiv erfaßt und auch in den Hauptzügen kausal deutbar sind, bleiben an den Veränderungen im Aspekt der Bodenbiocoenosen vorläufig noch viele Rätsel zu lösen. Fehlen doch von den meisten Mitgliedern dieser formenreichen Lebensgemeinschaften selbst die grundlegendsten Beobachtungen über ihr artspezifisches Verhalten. Unter anderen gilt dies auch für sehr viele Wasserinsekten.

Wenn es sich darum handelt, die kennzeichnenden Merkmale der jahreszeitlichen Verteilung einer Art festzustellen, dann erweisen sich Beobachtungen über ein einziges Jahr meist als unzureichend, da besondere und unregelmäßig wiederkehrende Umstände — wie Hochwasser und andere mechanische Einwirkungen oder besondere Zustände der Population oder der ganzen Lebensgemeinschaft — das Bild erheblich abändern, beziehungsweise seine wesentlichen Züge verschleiern können.

Die vorliegende Mitteilung wurde dadurch möglich, daß an der Schwechat, einem Flußlauf des Wienerwaldes und Wiener Beckens, vier Jahre lang möglichst häufige Probenentnahmen durchgeführt wurden (1954 bis 1957). * Im Jahre 1954 wurde an 19 Punkten des Flusses gesammelt. Es wurde ein Siebkäscher verwendet, dessen relativ grobes Netz (Grießgaze Nr. 6) allerdings die kleinsten Larven (unter 2.5 mm) passieren ließ

* Die Untersuchungen erfolgten durch die „Arbeitsgemeinschaft zur Untersuchung der Ökologie der Gewässer Wiens“, einer Abteilung der Forschungsgemeinschaft für Großstadtprobleme im Institut für Wissenschaft und Kunst, Wien. Es ist mir eine angenehme Pflicht, auch an dieser Stelle für die materielle Hilfe durch diese Institution bestens zu danken.

Die Planung und Durchführung der Aufsammlungen stand unter der tatkräftigen Leitung meines Mitarbeiters Dr. Ferdinand Starmühlner, dem ich das Zustandekommen des Materials verdanke. Eine monographische Darstellung der Untersuchungen an der Schwechat wird noch im Laufe des Jahres in Druck gehen.

(„qualitative Proben“). Außerdem wurde an einigen charakteristischen Stellen besonders sorgfältig gesammelt, mit dem Ziel, möglichst alle Habitate zu erfassen und möglichst vollständige Fänge zu bekommen. Dabei wurde ein Rahmenkasten von 1/16 m² Bodenfläche an verschiedenen Punkten des Standortes auf den Untergrund aufgesetzt und dieser in ein Netz abgewaschen, durch Siebsätze gesiebt und mit der Pinzette abgesammelt. Das hiebei verwendete Phytoplankton-Netz hält auch die kleinsten Stadien zurück. Diese „quantitativen Proben“ stammen hauptsächlich aus dem Jahre 1957, ergänzt durch Stichproben aus 1955 und 1956 (Tabelle 1)

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
1954	0	8	29	26	23	25	12	7	18	25	2	16
1955	2	0	0	0	0	2	6	0	2	4	0	0
1956	0	0	0	0	0	11	5	17	4	0	0	0
1957	6	0	1	1	17	11	0	8	9	1	8	0
Summe	8	8	30	27	40	49	23	32	33	30	10	16

*Tab. 1. Jährliche und monatliche Verteilung
der entnommenen 306 Proben*

Es ist nicht die Absicht dieser kurzen Mitteilung, die Befunde aus den einzelnen Jahren gegeneinander abzuwägen und ihre Unterschiede zu diskutieren. Für die hier behandelten Fragen können diese Unterschiede zunächst vernachlässigt werden. Die in den Tabellen und Diagrammen aufscheinenden Zahlenangaben beziehen sich deshalb auf die Gesamtsumme der in allen vier Jahren jeweils erbeuteten Individuen.

Der untersuchte Fluß hat ein Einzugsgebiet von 200 km² und ist 70 km lang. Er entspringt in den östlichen Ausläufern der Ostalpen in 500 bis 800 m Seehöhe mit mehreren teils sommerkalten, teils sommerkühlen Quellen, durchzieht das Mittelgebirge des Wienerwaldes und fließt dann in weiten Bögen durch das Wiener Becken zur Donau, in die er unterhalb Wiens von Süden her mündet. In der Ebene sind größere Flußstrecken durch Abwässer stark verunreinigt und dort bleibt die biologische Untersuchung gebietsweise ergebnislos; ansonsten ist aber der natürliche Zustand der Schwechat noch ziemlich unverändert erhalten geblieben. In den sommerkalten Strecken steigt die Temperatur des Wassers im Sommer kaum über 8–10° C, in der Ebene aber werden oft 25–27° C erreicht; bei Baden wird das Temperaturgefuge des Flusses durch die Ein-

mündung von Thermen (35° C) stark verändert. Das Jahresmittel der Lufttemperatur liegt im Quellgebiet bei 8° C, im Wiener Becken bei 9,3° C. Die Niederschläge nehmen vom Quellgebiet zum Unterlauf im Mittel von 1000 auf 400 mm ab. Im Unterlauf wird das Flußbett bis 30 Meter breit, die Wassertiefe kann 1 Meter erreichen. Die Strömung bleibt durchwegs so stark, daß ein Bewuchs des Untergrundes mit submersen Phanerogamen nur in Ausbuchtungen und an geschützten Uferstreifen erfolgen kann, nicht aber im Stromstrich. Der Untergrund ist meist steinig, Sandbänke und schlammige Buchten sind vorhanden. Die Gesteine des Untergrundes sind zum größten Teil Sandsteine, Tone oder Mergel, in einer Zone des Mittellaufes Kalk, im Unterlauf jungquartäre Schotter.

Methode

Es wurde mit 5173 Ephemeropterenlarven aus 306 Proben gearbeitet. Unberücksichtigt blieben die Larven der Caeniden, die zu spärlich und nur sporadisch vertreten waren, und die zahlreichen Larven der Ecdyonuriden, weil weder die Taxonomie der Arten noch die Unterscheidung ihrer Larven genügend bekannt ist. Dagegen erwiesen sich die Baetis-Arten, die dank der Vorarbeit von Macan (1950 und 1957) der ökologischen Bearbeitung zugänglich geworden sind, als besonders interessant.

Zur Analyse der Proben für die Untersuchung der Periodizität wurden die Larven jedes Fanges nach Arten gesondert ausgezählt, ihre Längen gemessen (Kopf bis Körperende) und das Entwicklungsstadium festgestellt.

Dieser letzte Schritt der Auswertung, der sich beim Ablesen der Entwicklungsvorgänge aus den Proben als wichtiges Hilfsmittel bewährte, macht einige Erläuterungen notwendig. Die postembryonale Entwicklung der exopterygoten Ephemeropteren weist eine ungewöhnlich große Zahl von Häutungen auf. Die meisten der zahlreichen Entwicklungsstadien sind äußerlich voneinander unterschieden, aber diese Merkmale sind für keine der hier behandelten Arten beschrieben worden. Ich habe daher versuchsweise für jede Art einige mehr gefühlsmäßig gewählte Stufen der Entwicklung unterschieden. Angesichts der uneinheitlichen Nomenklatur für die Stadien der Exopterygoten-Entwicklung habe ich mich für folgende Benennung entschieden:

Als „Larven“ (im engeren Sinne) bezeichne ich die Stadien ohne Flügelscheiden, als „Larvulae“ die etwa drei bis vier ersten Stadien nach dem Schlüpfen der Primärlarve aus dem Ei; diese Larvulae haben oft noch nicht Bau und Form der Larve; sie sind nicht immer bis zur Art bestimmbar.

„Nymphen“ nenne ich alle Stadien mit Flügelscheiden und unterscheide als „junge, halbwüchsige und erwachsene“ Nymphen die Stadien mit sehr kurzen, mittellangen und vollausgebildeten Flügelscheiden.* Die erwachsene Nymphe ist — wie ich mich bei verschiedenen Gattungen überzeugen konnte — das letzte Stadium vor der Häutung zur Subimago. Sie kann zwar ein sehr verschiedenes Aussehen annehmen, indem Färbung und Proportionen des Körpers sich verändern, während die Flügelscheiden von hell über grau in schwarz wechseln. Aber diese Veränderungen der Ausdruck für die letzten Schritte der Metamorphose Larve-Subimago — gehen ohne weitere Häutung im gleichen Stadium vor sich. Erwachsene Nymphen mit schwarzen Flügelscheiden sind schlüpfreife Nymphen: aus ihrem Vorhandensein kann auf das Vorhandensein von Flügeltieren zum selben Zeitpunkt geschlossen werden, die Dauer der Flugperiode kann also hier nach den wasserlebenden Stadien einwandfrei festgestellt werden.

Die Angabe des Entwicklungsstadiums erwies sich aus verschiedenen Gründen als eine wichtige Ergänzung zur Längenangabe. Einmal kann die endgültige Länge der wasserlebenden Phase schon von der jungen Nymphe erreicht werden, obwohl dann noch mindestens zwei Häutungsschritte bis zur erwachsenen Nymphe notwendig sind und dazwischen auch mehrere Monate vergehen können (z. B. bei *Ecdyonurus*). Ferner kann die Länge des erwachsenen Tieres und damit die relative Länge der anderen Stadien Schwankungen bis über 100% unterliegen, und zwar von Gewässer zu Gewässer, von Monat zu Monat oder auch von Individuum zu Individuum (z. B. bei *Baetis*-Arten). Und schließlich können parasitierte Larven ohne weitere Metamorphose bis zur Länge der erwachsenen Nymphe heranwachsen (z. B. bei *Habroleptoides modesta*, Pleskot 1953). Die Längenangabe allein sagt also über den erreichten Entwicklungsgrad nicht genug aus.

Was das Auszählen der erbeuteten Individuen betrifft, scheint es mir wichtig zu betonen, wie sehr bei der Auswertung die geringe absolute und relative Verlässlichkeit berücksichtigt werden muß. Über die Unzulänglichkeit der „quantitativen Methoden“ für das Aufsammeln auf steinigem Boden wird ja überall Klage geführt und es ist dafür noch keine Abhilfe gefunden worden. Es wäre nicht nur müßig zu hoffen, daß es einem gelingen könnte, aller Organismen des besammelten Areals habhaft zu werden, sondern es kann auch kein Zweifel darüber bestehen, daß

Ich habe früher (Pleskot 1953) nur das letzte Stadium als Nymphe bezeichnet. Da aber die innere Metamorphose zweifellos schon früher beginnt, und zwar vermutlich eben mit dem Auftreten der ersten Anlagen der Flügelscheiden (unveröffentlichte Untersuchungen an verschiedenen Gattungen), halte ich es jetzt für richtig, den Ausdruck in der oben angegebenen Weise zu verwenden.

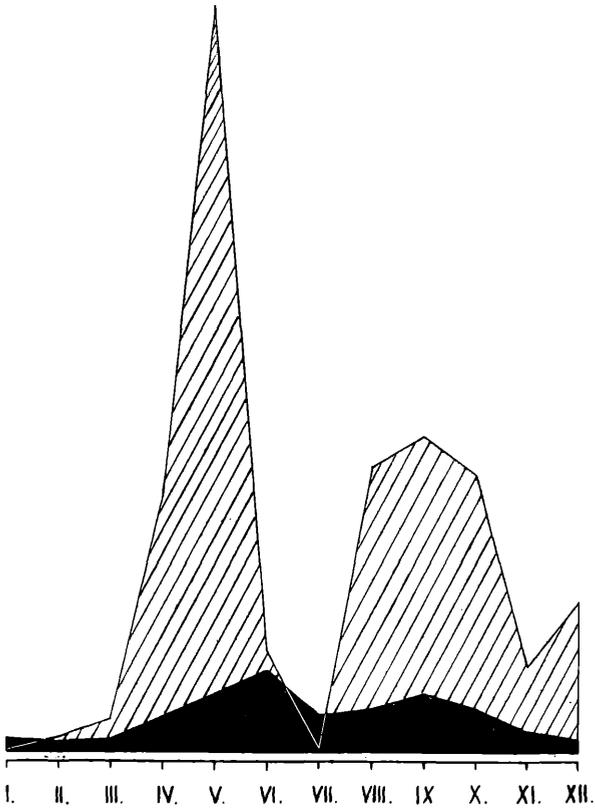
man weder von Fang zu Fang noch von Art zu Art immer wieder denselben Prozentsatz der tatsächlich vorhandenen Tiere erbeutet. Zu diesen Mängeln der Sammelmethode kommt noch die oft kaum zu überbrückende Schwierigkeit, daß die fraglichen Organismen auch in gleichartig strukturierten Biotopen sich nicht immer gleichmäßig verteilen, sondern daß sie sich gerne vergesellschaften; dies gilt gerade für die hier besonders interessierenden ältesten und jüngsten Stadien. Weiter kann das Fehlen einer Art in einer Probe bedeuten, daß sie sich der sonst erfolgreichen Sammelmethode in einem bestimmten Stadium oder Zeitpunkt durch einen radikalen Biotopwechsel entzogen hat; auf diese Frage kann im Rahmen der Arbeit nicht eingegangen werden, jedoch sei hier auf das Phänomen als eine mögliche Fehlerquelle hingewiesen. Es erweist sich aus all diesen Gründen folgende Deutung der erhaltenen Zahlen für notwendig: Jedes Vorhandensein eines bestimmten Stadiums in der Probe (und sei es auch in nur geringer Anzahl) kann als sein sicherer Nachweis für den betreffenden Zeitpunkt und Ort angesehen werden. Das Fehlen eines Stadiums aber stellt noch keinen Beweis für sein Fehlen am natürlichen Standort dar; es kann bloß als Hinweis auf eine Möglichkeit gewertet und muß entsprechend den jeweiligen besonderen Umständen erst ausgedeutet werden.

In den Tabellen und Diagrammen werden die monatlichen Summen der erhaltenen Individuenzahlen angegeben. Das ergibt einen guten Überblick über das Fortschreiten der Entwicklung im Laufe des Jahres. Man muß sich aber doch vergegenwärtigen, daß auch eine Vergrößerung des Bildes entsteht: ein deutlicher Wechsel in der Zahl der vorhandenen Tiere oder Stadien kann auch mitten in einem Monat liegen und durch die Zusammenziehung unsichtbar werden; andererseits können durch die monatliche Darstellung stoßweise Vorgänge in einem in Wirklichkeit kontinuierlichen Ablauf vorgetäuscht werden.

Leider sind die Aufsammlungen trotz größter Bemühungen doch nicht gleichmäßig über das ganze Jahr verteilt, sondern in den Wintermonaten wurde wesentlich seltener und weniger gründlich untersucht (Tabelle 1). Aus verständlichen klimatischen Gründen sind besonders die Monate Jänner bis März meist zu wenig belegt, um etwas sicheres aussagen zu können. Manche Fragen können wegen dieses Umstandes aus dem vorliegenden Material nicht beantwortet werden.

1. *Habroleptoides modesta*

Von den Punkten der Schwechat, an denen *H. mod.* vorkommt, wurden 194 Proben entnommen und aus 93 dieser Proben 1076 Larven gewonnen und untersucht.

Abb. 1. *Habroleptoides modesta*

Periodische Veränderung der Gesamtzahl Laufe des Jahres

Abszisse: Monate

Ordinate: schraffierter Teil = Zahl der untersuchten Tiere
 schwarzer Teil Zahl der Proben

Die Verteilung der Proben und der Larven über das ganze Jahr ist, nach Monaten zusammengefaßt, in Tabelle 2 dargestellt. Die Gesamtzahl der Larven nimmt im Frühjahr rapid zu, erreicht im Mai ihren Höhepunkt, fällt dann jäh ab und beträgt im Juli fast null. Von August bis

in den Herbst und Winter muß eine ungefähr gleichbleibende Zahl angenommen werden — die scheinbare Abnahme im November und Dezember und die geringen Zahlen von Jänner bis März sind auf die geringe Probenanzahl zurückzuführen; die letzte Rubrik Tabelle 2 entnommene Proben“) gibt darüber Aufschluß.

Abb. 1 veranschaulicht diese Verhältnisse. Sie werden verständlich durch die Aufgliederung der Gesamtzahl der Tiere nach Entwicklungsstadien (Tabelle 2, Abb. 2).

Monat	Lvl	L	yg	hw	erw	(r)	Gesamtzahl	positive Proben	entnommene Proben
I	0	0	0	0	0	0	0		6
II	0	0	0	0	6	0	6	1	4
III	0	4	3	4	4	0	15	5	5
IV	0	10	29	27	55	(13)	121	13	16
V	3	20	26	81	226	(84)	356	21	27
VI	31	0	2	3	12	(11)	48	4	38
VII	9	0	0	0	1	(1)	1	1	17
VIII	132	4	0	0	0	0	136	9	20
IX	66	37	47	0	0	0	150	17	27
X	25	40	48	19	0	0	132	11	20
XI	0	28	10	2	0	0	40	4	9
XII	2	14	35	20	0	0	71	5	
Summe	259	157	200	156	304	(109)	1076	98	194

Tab. 2. *Habroleptoides modesta*

Die in den Köpfen der Tabellen 2 bis 10 verwendeten Kürzungen bedeuten: Monatliche Verteilung der Larvulae (Lvl), Larven (L), der jungen (yg), halbwüchsigen (hw), erwachsenen (erw) und schlüpfreifen (r) Nymphen. Die letzten drei Kolonnen beinhalten: Gesamtzahl der bearbeitenden Tiere. Anteil der positiven Proben und Zahl der entnommenen Proben.

Die Abgrenzung der Entwicklungsstadien wurde folgendermaßen vorgenommen:

- 1) Larvulae (Lvl) = Larven bis 3 mm;
- 2) Larven i. e. S. (L) größere Larven;

- 3) junge Nymphen (jg) = Nymphen, deren Flügelscheiden bis zum Ende des ersten oder knapp in das zweite Abdominalsegment reichen;
- 4) halbwüchsige Nymphen (hw) Nymphen mit Flügelscheiden bis in das 2. oder 3. Segment;
- 5) erwachsene Nymphen (erw) == Flügelscheiden über das 3. Segment hinausreichend, hell- bis dunkelbraun;
- 6) schlüpfreife Nymphen (r oder ↑) erwachsene Nymphen mit schwarzbraunen Flügelscheiden.

Abb. 2 zeigt die Ursache für die hohen Mai-Werte in Abb. 1 auf: Es wurde im Mai eine vergleichsweise sehr hohe Zahl von halbwüchsigen und erwachsenen Nymphen gefangen, von denen ein großer Teil (mehr als ein Drittel) schlüpfreif war. Erwachsene Nymphen waren auch im Februar und März in geringer Zahl erbeutet worden (ihre Zahl wäre bei größerer Dichte der Fänge zweifellos wesentlich größer gewesen), und bereits im April war ein Viertel der erwachsenen Nymphen schlüpfreif gewesen. Obwohl im Juni die meisten Proben eingesammelt wurden, ist die Zahl der erbeuteten erwachsenen Nymphen kaum noch ein Zwanzigstel von der im Mai, die Larven und jüngeren Nymphen aber fehlen fast völlig. Im Juli treten sichtlich nur mehr vereinzelt Nymphen auf, denn in 17 Proben war nur eine einzige vorhanden (schlüpfreif).

Larvulae waren am Anfang des Jahres nicht in den Proben. Sie finden sich vereinzelt in den Maiprobe, überflügeln aber bereits in den Juni-proben die Nymphen (während Larven in diesem Monat völlig fehlen) und erreichen im August und September ihr Maximum, während — besonde im August — andere Stadien praktisch fehlen. (Das Fehlen auch der Larvulae in den Juliprobe muß auf sammlungstechnische Umstände zurückgehen. Es müßten ja im Juli mindestens ebensoviele Larvulae wie im Juni aufscheinen.) Ob im Dezember und Jänner ein zweites Auftreten von Larvulae erfolgt (wie es für andere Formen von *Macan* [1957] gefunden wurde) kann an dem Schwechatmaterial wegen der spärlichen Winterfänge nicht entschieden werden. Die wenigen im Dezember gefundenen Larvulae würden dafür sprechen.

Im Laufe des Herbstes wächst die Zahl der Larven und jüngeren Nymphen an, während gleichzeitig die der Larvulae abnimmt. Obwohl die Jänner- und Februarbefunde spärlich sind, kann aus dem Diagramm abgelesen werden, daß während der Wintermonate wohl im wesentlichen Nymphen vorhanden sind, wobei vermutlich im späteren Winter (Februar) bereits das letzte Nymphenstadium erreicht wird. Das heißt, daß während des Winters ein langsames Wachstum erfolgt und auch Häutungen stattfinden.

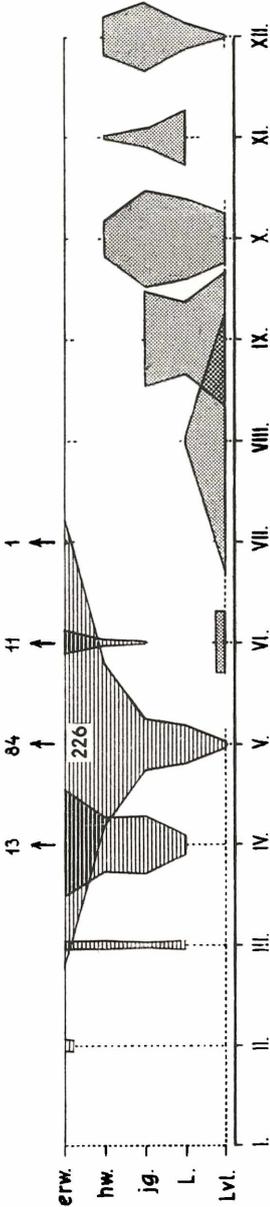


Abb. 2. *Habropleptoides modesta*. Periodisches Auftreten der Entwicklungsstadien während des Jahres.

Achse: Monate

Ordinate: Entwicklungsstadien (Lvl. = Larva; L. = Larve; jg., hw. und erw. = junge, halbwegsige und erwachsene Nymphen. Oberhalb des Pfeiles der Anteil von schlüpfreifen Individuen unter den erwachsenen Nymphen).

Durch die wechselnde Breite der Monatssäulen ist die jeweilige Individuenzahl der einzelnen Stadien dargestellt. Die Generationen sind voneinander durch verschiedene Raster unterschieden.

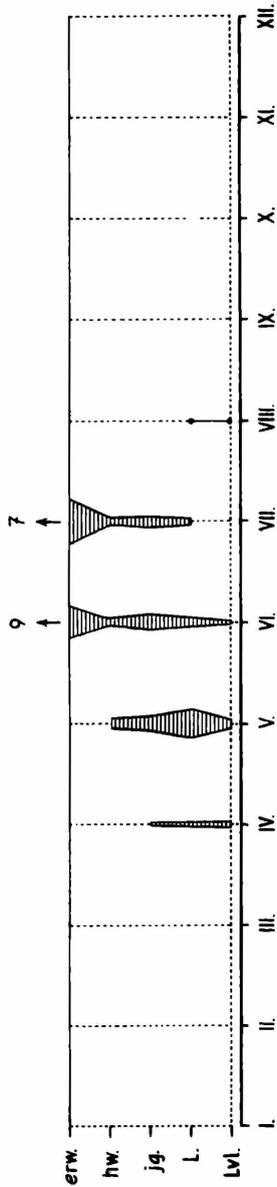


Abb. *Habrophlebia lauta*. Periodisches Auftreten der Entwicklungsstadien während des Jahres (Erläuterungen siehe Abb. 2).

Mit diesen Ergebnissen wird für die Schwechat bestätigt, was bereits an anderen Flüssen festgestellt worden war (Pleskot 1953): *Habroleptoides modesta* durchläuft eine kontinuierliche einjährige Entwicklung. Die Flugzeit liegt im Frühjahr (April bis Juni oder Juli); da bereits im Mai die ersten Larvulae auftreten, ergibt sich, daß die Entwicklung, die bei Ephemeropteren erfahrungsgemäß ca. 3 Wochen dauert, unmittelbar nach der Ablage der Eier durchlaufen wird. Die Larven entwickeln sich während der Sommermonate, die Nymphen im Herbst und Winter. In den ersten Frühjahrstagen ist das Endstadium der Nymphenentwicklung erreicht.

Damit wurde der periodische Ablauf der Entwicklung von *H. mod.* beschrieben. Auf einige besondere Punkte wird noch später hingewiesen werden, weil die betreffenden Erscheinungen bei anderen Arten deutlicher wurden.

2. *Habrophlebia lauta*

Es wurden 115 Tiere aus 35 von 112 Proben untersucht (Tabelle Abb. 3). Die Entwicklungsstadien wurden in gleicher Weise abgegrenzt wie bei *Habroleptoides*.

Monat	Lvl	L	yg	hw	erw	(r)	Gesamtzahl	positive Proben	entnommene Proben
I	0	0	0	0	0	0	0	0	4
II	0	0	0	0	0	0	0	0	3
III	0	0	0	0	0	0	0	0	5
IV	3	0	2	0	0	0	5	4	14
V	5	15	8	6	0	0	34	10	17
VI	2	5	8	4	17	(9)	36	10	22
VII	0	4	6	4	23	(7)	37	8	13
VIII	1	1	0	0	0	0	2	2	10
IX	0	0	0	0	0	0	0	0	16
X	0	1	0	0	0	0	1	1	10
XI	0	0	0	0	0	0	0	0	3
XII	0	0	0	0	0	0	0	0	5
Summe	11	26	24	14	40	(16)	115	35	112

Tab. 3. *Habrophlebia lauta*

Die beiden sehr nahe miteinander verwandten Formen unterscheiden sich in der Periodizität ihres Auftretens auffallend. Während von *Habroleptoides* zu jeder Zeit des Jahres irgendein Larvenstadium da ist, fehlt *Habrophlebia lauta* während Dreiviertel des Jahres in den Fängen gut wie ganz.

Auf eine rasche Entwicklung der Larven und Nymphen im April und Mai erfolgt Reifung und Flug im Juni und Juli, und darnach ist die Art wieder verschwunden.

Besonders aus ihrem Fehlen in den genügend zahlreichen September- und Oktoberfängen kann geschlossen werden, daß die Eier nicht unmittelbar nach der Ablage sich bis zum Schlüpfen weiterentwickeln, sondern erst nach einer ausgiebigen Eiruhe, die Spätsommer, Herbst und Winter umfaßt. Die Larvulae erscheinen im Laufe des April, Mai und Juni und entwickeln sich ohne weitere Unterbrechung zur schlüpfreifen Nymphe weiter, die sich im Juni und Juli zur Subimago verwandelt.

Habrophlebia lauta repräsentiert also ebenso klar den Typus einer TEMPORÄREN FORM, deren Larven außerhalb der Flugperiode im Wasser fehlen, wie *Habroleptoides modesta* eine eindeutige PERENNIERENDE FORM ist, deren Larven das ganze Jahr über, wenn auch in verschiedenen Entwicklungsstadien, auftreten.

Ephemerella ignita

Das gleiche Verhalten wie es für *Habrophlebia lauta* an Hand des Schwechatmaterials aufgezeigt werden kann, ist seit langem von *Ephemerella ignita* bekannt, bei der es als ein Kuriosum in der Ephemerotenentwicklung angesehen wurde.

Das periodische Auftreten von *Ephemerella* in der Schwechat ist in Tabelle 4 und Abb. 4 dargestellt. Es wurden 438 Tiere aus 46 von 143 Proben untersucht. Es werden dreierlei Entwicklungsstufen unterschieden: Larvulae (bis 3 mm), Larven und jüngere Nymphen (keine oder kurze Flügelscheiden), erwachsene Nymphen (voll entwickelte Flügelscheiden); die Abgrenzung der mittleren Stadien ist bei den Ephemerelliden wegen der Verwachsung der Flügelscheiden zu einem unpaaren Schild weniger gut möglich.

Das Verschwinden der Larven außerhalb der Flugzeit ist bei *Ephemerella* besonders auffällig. Von November bis Mai fehlen sie im Bach ganz und bis September und Oktober überdauern nur vereinzelte ältere Nymphen.

Beim Vergleich mit *Habrophlebia* fällt die explosive Larvenentwicklung der *Ephemerella* im Lauf des Juni auf; die erwachsenen Nymphen erreichen schon im Juni ihre höchste Zahl.

Monat	Lvl	L. N	erw	(r)	Gesamtzahl	positive Proben	entnommene Proben
I	0	0	0	0	0	0	1
II	0	0	0	0	0	0	4
III	0	0	0	0	0	0	5
IV	0	0	0	9	0	0	15
V	0	0	0	0	0	0	25
VI	71	120	59	(35)	250	22	29
VII	23	67	84	(18)	174	14	15
VIII	1	1	7	(4)	9	7	9
IX	0	3	0	0	3	2	14
X	0	2	0	0	2	1	13
XI	0	0	0	0	0	0	9
XII	0	0	0	0	0	0	4
Summe	95	193	150	(57)	438	46	143

Tab. 4. *Ephemerella ignita*

Die Flugzeit fällt ganz in den Sommer. Sie erstreckt sich auch noch in den August hinein.

Das Schlüpfen aus den Eiern zieht sich über dieselbe Zeitspanne hin wie die Reifung der Nymphen.

Die Eiruhe muß also 10 bis 11 Monate dauern können, während sich die Entwicklung von der Larvula bis zur schlüpfreifen Nymphe in etwa 4 Wochen abzuwickeln scheint.

Nimmt man an, daß die Ruhezeit konstant und für alle Eier gleich lang ist — so daß die früher abgelegten Eier im nächsten Jahr früher schlüpfen, die später abgelegten später — so ergibt sich für jedes Jahr die gleiche Flugzeit der Art.

Allerdings können die Ephemerellen verschiedener Populationen Unterschiede in Lage und Dauer der Flugzeit aufweisen, worauf Macan (1957) unter Hinweis auf verschiedene Befunde englischer Autoren aufmerksam macht, und was auch aus Österreich belegt werden kann: Im Gegensatz zu den Ephemerellen der Schwechat haben die Ephemerellen in Bächen der nördlichen Voralpen eine längere Flugperiode, nämlich von Juni bis Ende September; auch Larvulae sind während der ganzen Flugperiode vorhanden. Auf die Frage der Verschiebung der Periodizität unter dem Einfluß verschiedener Umweltsbedingungen kann hier nicht weiter eingegangen werden.

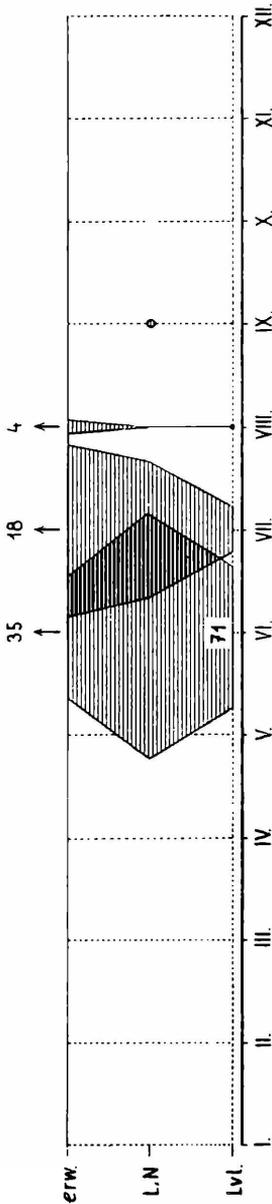


Abb. 4. *Ephemera ignita*
 Periodisches Auftreten der Entwicklungsstadien während des Jahres
 (Erläuterungen siehe Abb. 2. Es wurden hier drei Entwicklungsstadien
 unterschieden: Larva, Larve und jüngere Nympe, erwachsene
 Nympe.)

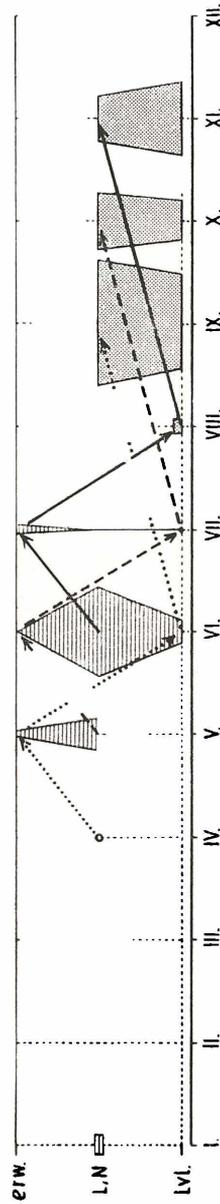


Abb. 5. *Torleya major*
 Periodisches Auftreten der Entwicklungsstadien während des Jahres
 (Erläuterungen siehe Abb. 4)

4. *Torleya major*

Die Befunde stammen von 324 Tieren aus 47 von 97 Proben und sind in Tabelle 5 und Abb. 5 dargestellt.

Monat	Lvl	L, N	erw	Gesamtzahl	positive Proben	entnommene Proben
I	0	10	0	10	2	3
II	0	0	0	0	0	3
III	0	3	0	3	1	5
IV	0	2	0	2	5	10
V	0	16	3	19	9	14
VI	12	45	2	59	3	11
VII	1	1	5	7	6	11
VIII	7	0	0	7	3	6
IX	47	62	0	109	10	16
X	20	28	0	48	1	6
XI	37	23	0	60	7	8
XII	0	0	0	0	0	4
Summe	124	190	10	324	47	97

Tabelle 5. *Torleya major*

Trotz naher Verwandtschaft mit *Ephemerella* folgt *Torleya* einem ganz anderen Entwicklungsrythmus. Sie ist eine perennierende Form, wie *Habroleptoides*. Aus den Diagrammen dürften sich folgende Zusammenhänge ablesen lassen:

Die Überwinterung erfolgt als Larve und jüngere Nymphe, wobei in den Monaten mit abnehmender Tageslänge (September bis November) 4 mm nicht überschritten werden, wogegen ab Januar 5 mm lange Nymphen, ab Mai 6 mm lange Nymphen entwickelt werden. Erst ziemlich spät im Frühjahr (im Lauf des Mai) treten auch erwachsene Nymphen auf (bis 8,5 mm lang). Die kurze Flugzeit erstreckt sich über Mai und Juni und etwas in den Juli hinein.

Larvulae wurden von Juni bis November festgestellt. Da sie in allen anderen Frühjahrsmonaten fehlen, gehören die Larvulae des Juni offenbar schon zur nächsten Generation: Die im Mai abgelegten Eier

haben sich also ohne Einschaltung einer Eiruhe sofort bis zum Schlüpfen entwickelt. Der Juni-Gipfel der Gesamtzahl der Tiere (Tabelle 5) ergibt sich somit aus dem gleichzeitigen Vorhandensein der Nymphen der vorjährigen Generation und der Larvulae der neuen Generation.

Im Hochsommer (Juli, August) ist die vorjährige Generation aus dem Bach verschwunden; von der neuen Generation sind nur Larvulae (infolge ihrer versteckten Lebensweise in geringer Menge) aufgefunden worden (*UBERSOMMERUNG DER LARVULAE*). Ihre Weiterentwicklung zu Larven und jungen Nymphen setzt (genau wie bei *Habroleptoides*) erst im September schlagartig ein (Septembertopf der Gesamtzahl der Tiere, Tabelle 5). Da bis November immer noch Larvulae neben den mittleren Stadien vorhanden sind, ist eine für alle Larvulae gleiche Entwicklungsruhe von etwa vier Monaten (VI—IX, VII—X, VIII—XI) anzunehmen. Die restlichen sieben Monate scheinen sich in eine Periode des langsamen Heranwachsens der mittleren Stadien und in eine vermutlich drei- bis viermonatige Entwicklungsruhe der halb wüchsigen Nymphen zu teilen (etwa I—IV, II—V, III—VI), während in vier bis sechs Wochen die Reifung der erwachsenen Nymphen, die Eiablage und die Entwicklung der Eier bis zur Larvula durchlaufen wird.

Dieser Rhythmus zieht sich in einem drei Monate breiten Band durch das Jahr, wie es die Pfeile in Abb. 5 andeuten.

Eintritt und Dauer der zweimaligen Entwicklungsruhe kann nicht durch den direkten Einfluß von Umweltbedingungen bewirkt sein. Würde die Beendigung der Sommerruhe der Larvulae durch die herbstliche Witterung im September ausgelöst, so müßten alle Larvulae sich von diesem Zeitpunkt an weiterentwickeln; statt dessen bleibt ein großer Teil von ihnen noch bis in den September unverändert. Ähnliches gilt für die Entwicklungsruhe der Nymphen.

Es handelt sich also um *ECHTE DIAPAUSEN*, die auf zwei verschiedenen Stadien in den Entwicklungsgang von *Torleya* obligat eingeschaltet sind. Sie erfüllen ökologisch die Funktion einer „*UBERSOMMERUNG*“ und einer „*UBERWINTERUNG*“, obwohl sie faktisch zum Teil vom Sommer weit in den Herbst und vom Winter weit in das Frühjahr reichen. Daß neben der verbreiteten Diapause-Überwinterung auch eine Übersommerung in Diapause vorkommt, ist vom ökologischen Standpunkt aus leicht verständlich, da in der Diapause nachgewiesenermaßen der O₂-Verbrauch mit der Temperatur nicht ansteigt (Melvin R., 1928), wodurch einer anspruchsvollen Form (wie z. B. *Torleya* oder *Habroleptoides*) das Ausdauern in wärmeren Gewässern möglich werden kann.

Eine analoge Entwicklungsruhe im Larvula-Stadium zeigt auch *Habroleptoides* (Abb. 2). Dem frühen Flugbeginn entsprechend (IV) finden sich die ersten Larvulae im Mai. Im Juni und Juli — während die vorjährige Generation mit den letzten erwachsenen Stadien ausklingt — ist die neue Generation nur durch Larvulae vertreten, im August sind diese die einzigen Repräsentanten der Art im Bach. Erst im September setzt schlagartig die Weiterentwicklung zu den mittleren Stadien ein. Die sommerliche Unterbrechung der Larvenentwicklung dauert hier also ca. 5 Monate.

Allerdings müßten bei der langen Flugdauer von *Habroleptoides* ruhende Larvulae bis Dezember immer vorhanden sein. Es sind nun zwar einige Larvulae in Dezemberproben gefunden worden, aber nicht im November; die spärlichen Winterbefunde erlauben keine sichere Antwort.

5. *Ephemeradanica*

Von dieser Art wurde eine relativ geringe Anzahl von Larven gefunden, weil infolge der besonderen Lebensweise nur besondere, im Bach nicht überall vorhandene Arten des Untergrundes für die Tiere geeignet sind und weil sie nur durch gründliches Sieben an solchen Stellen erbeutet werden. Es konnten 78 Tiere aus nur 39 von 170 Proben bearbeitet werden. Die Larven waren 3—5 mm lang, die jungen Nymphen 6—15 mm (Flügelscheiden nicht über den Thorax hinausreichend), die halbwüchsigen Nymphen 12—20 mm (Flügelscheiden in das 1. Abdomensegment reichend) und die erwachsenen Nymphen 14—20 mm (Flügelscheiden in das 2. Segment reichend). Zwischen männlichen und weiblichen Larven ist ein beträchtlicher Größenunterschied.

Immerhin ergibt die Verteilung der Entwicklungsstadien (Tabelle 6 und Abb. 6) ein genügend vollständiges Bild, um zu zeigen, daß der Entwicklungsgang im Prinzip dem von *Torleya* und *Habroleptoides* gleicht.

Daß *Ephemeradanica* perennierend ist, kann zwar hier nicht sicher belegt werden, da in den meisten Wintermonaten nichts gefunden wurde. Aber ein Fang im Januar 1959 aus dem Bodenschlamm des Lunzer Untersees — wo aus einer dichten Population leicht eine größere Anzahl Larven gewonnen werden kann — bestätigte die Vermutung, daß ständig neben den großen Nymphen auch die kleineren Stadien bis zu den Larven vorhanden sind. Auch bei *Habroleptoides* und *Torleya* habe ich aus Winter- und Frühjahrsbeobachtungen die Erfahrung, daß man immer Larven und Nymphen verschiedener Größe nebeneinander antrifft, was also für die perennierenden Formen charakteristisch zu sein scheint.

Monat	Lvl	L	jg	hw	erw	(r)	Gesamtzahl	positive Proben	entnommene Proben
I	0	0	0	0	0	0	0	0	
II	0	0	0	0	0	0	0	0	4
III	0	0	0	0	0	0	0	0	6
IV	0	1	2	2	0	0	5	4	15
V	0	3	12	7	0	0	22	13	31
VI	1	1	10	2	8	(3)	22	9	27
VII	0	0	2	0	2	(2)	4	2	12
VIII	2	3	6	3	0	0	14	4	19
IX	0	2	4	0	0	0	6	4	22
X	0	1	1	0	0	0	2	2	15
XI	0	2	0	0	0	0	3	1	7
XII	0	0	0	0	0	0	0	0	
Summe	4	13	37	14	10	(5)	78	39	170

Tabelle 6. *Ephemera danica*

Das nahezu gleichmäßige Vorhandensein aller Entwicklungsstadien im ganzen Jahr hat *Ephemera* den Ruf eingetragen, eine mehrjährige Entwicklung zu haben. Daß dem nicht so ist, ist schon seit längerer Zeit bekannt. Es läßt sich aus dem Schwechat-Material dadurch belegen, daß *Ephemera* im Juli praktisch fehlt (einige reifende Nachzügler ausgenommen [Abb. 6]). Ob diese kurze Unterbrechung durch eine bei der großen Form etwas länger dauernde Ei-Entwicklung oder durch eine kurze Diapause im Ei verursacht wird, läßt sich nicht sagen. Ab August sind jedenfalls wieder Larven und jüngere Nymphen vorhanden, die aber schon der nächsten Generation angehören.

6. *Baetis bioculatus*

501 Larven aus 54 von 142 Fängen wurden determiniert (Tabelle 7 und Abb. 7). Die in den Fängen oft zahlreich vorhandenen Primärlarven von *Baetis* konnten nicht bis zur Art bestimmt werden, erst Larvulae über 1 mm Länge, sodaß die Zahl der gesammelten *Baetis*-Larvulae vermutlich bei allen Arten höher war als angegeben.

Monat	Lvl	L	lg	hw	erw	(r)	Gesamtzahl	positive Proben	entnommene Proben
I	0	0	0	0	0	0	0	0	5
II	0	3	0	0	0	0	3	1	4
III	0	0	0	0	0	0	0	0	6
IV	0	0	0	0	0	0	0	0	15
V	4	0	0	1	0	0	5	2	11
VI	18	27	24	19	60	(36)	148	21	27
VII	157	7	17	5	33	(20)	219	11	16
VIII	65	4	10	10	9	(5)	98	8	16
IX	8	4	3	5	10	(2)	30	9	16
X	0	0	0	1	0	0	1	2	13
XI	0	0	0	0	0	0	0	0	9
XII	0	0	0	0	0	0	0	0	4
Summe	252	45	54	41	112	(63)	501	54	142

Tabelle 7 *Baetis bioculatus*

Die Befunde an *Baetis bioculatus* ergeben das schon bekannte Bild einer temporären Form, die von Oktober bis April absolut fehlt, das heißt, daß sie diese Zeit einer obligaten Ei-Diapause zubringt.

Zum Unterschied von den anderen Formen erstreckt sich die Flugzeit, die im Juni beginnt, bis Ende September, vielleicht mit einzelnen Exemplaren auch noch in den Oktober hinein. Larvulae sind während der ganzen Flugperiode vorhanden, ebenso alle anderen Stadien. Das Diagramm bietet keinen Anlaß, einen anderen Entwicklungsrhythmus anzunehmen als bei *Habrophlebia* und *Ephemerella*, wobei die Ähnlichkeit mit der zweiten Form größer erscheint.

Einen auffälligen Befund bieten die reifen Nymphen durch ihre wechselnde Länge. Diese schwankt zwischen 3,5 und 6 mm. Unter den Juni-Nymphen ist die größte Länge häufig vertreten, die kleinsten Nymphen finden sich ausschließlich im Juli; im August und September nimmt die Länge der Nymphen wieder allmählich zu und erreicht auch den größten Wert wieder.

Die Ausbildung verschieden großer Imagines (und damit auch reifer Nymphen) bei *Baetis*-Arten ist schon mehrmals beschrieben

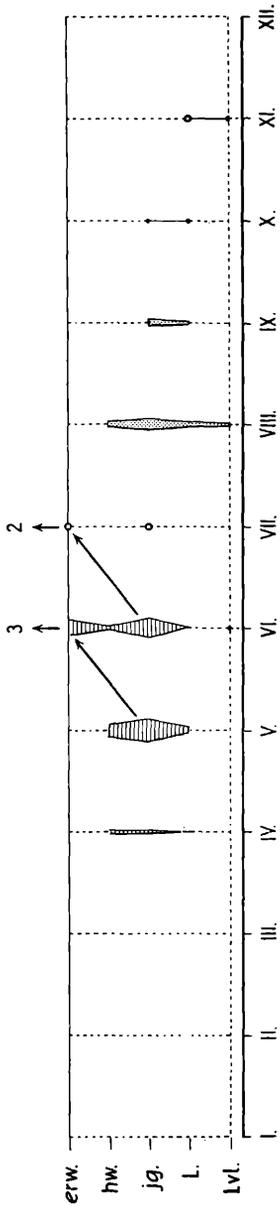


Abb. 6. *Ephemera danica*
 Periodisches Auftreten der Entwicklungsstadien während des Jahres
 (Erläuterungen siehe Abb. 2).

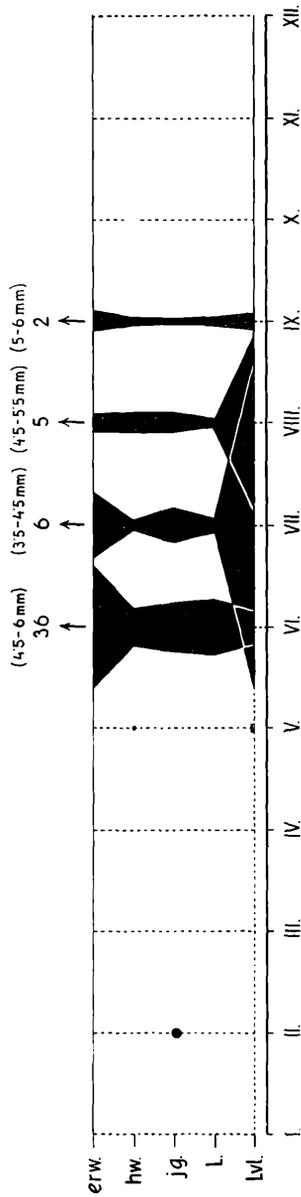


Abb. 7 *Baetis bioculatus*
 Periodisches Auftreten der Entwicklungsstadien während des Jahres
 (Erläuterungen siehe Abb. 2).

worden (z. B. an nordamerikanischen und japanischen Formen) und wurde zuletzt ausführlich bei *Baetis rhodani* behandelt (Macan 1957). Sie galt bisher immer als Zeichen für die Existenz von zwei Generationen, nämlich einer langsamwüchsigen Wintergeneration und einer schnellwüchsigen Sommergeneration.

Da *B. bioculatus* nicht perennierend sondern temporär ist, fällt bei ihr das längere und langsamere Wachstum einer Wintergeneration als Begründung für den Größenunterschied weg.

Eine Deutung des Diagrammes als Aufeinanderfolge kurzlebiger Generationen ist allerdings möglich. Wenn nämlich die jeweils abgelegten Eier sich während des Sommers sofort wieder entwickeln und heranreifen, sodaß etwa die Juli-Larvulae aus Eiern der Juni-Imagines stammen und sich aus ihnen Juli- oder August-Imagines entwickeln usf., bis die September-Imagines schließlich Diapause-Eier produzieren, die 7 bis 8 Monate lang ruhen und dadurch überwintern. Also möglicherweise Sommereier ohne Diapause, Wintereier mit langer Diapause und während des Sommers mehrere Generationen.

Es dürfte sich bei *bioculatus* kein Argument finden lassen, ob diese Deutung zutrifft oder ob die Art dem bisher festgestellten Rhythmus der temporären Form folgt, wonach jedes Ei eine 10- bis 11monatige obligate Diapause durchmacht und daher alle Imagines aus solchen Diapause-Eiern stammen, die nacheinander abgelegt werden und daher auch im nächsten Jahr wieder nacheinander schlüpfen.

Die verschiedene Größe der Imagines könnte sich in beiden Fällen daraus erklären, daß die im Juni und September heranwachsenden Nymphen andere Witterungsbedingungen (Wassertemperatur) antreffen als die im Juli oder im August.

7 *Baetis subalpinus**

Von dieser Art konnten 1724 Larven aus 60 von 149 Fängen untersucht werden (Tab. 8, Abb. 8).

Das Diagramm der Entwicklung entspricht weitgehend dem von *B. bioculatus*. Die Flugzeit ist noch ausgedehnter (V—IX), die Größendifferenz der reifen Nymphen noch stärker (4 bis 8,5 m).

* Die Beschreibung der Larve von *B. subalpinus* Bengtsson 1930 wird in einer eigenen Publikation gegeben werden.

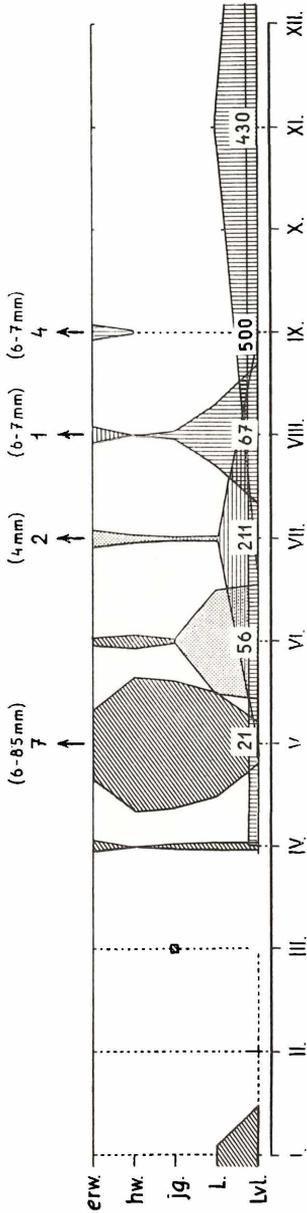


Abb. 8. *Baetis subalpinus*
Periodisches Auftreten der Entwicklungsstadien während des Jahres
(Erläuterungen siehe Abb. 2).

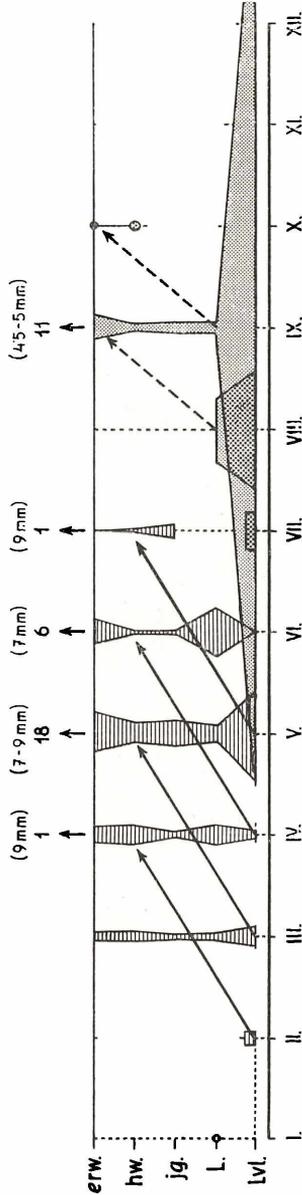


Abb. 9. *Baetis rhodani*
Periodisches Auftreten der Entwicklungsstadien während des Jahres
(Erläuterungen siehe Abb. 2).

Monat	Lvl	L	jg	hw	erw	(r)	Gesamtzahl	positive Proben	entnommene Proben
I	50	10	0	0	0	0	60	3	5
II	5	0	0	0	0	0	5	2	4
III	1	0	4	0	0	0	5	2	6
IV	4	4	3	0	5	0	16	7	18
V	21	48	62	66	35	(7)	232	16	23
VI	58	51	2	7	5	0	123	9	23
VII	211	3	2	4	8	(2)	228	4	12
VIII	67	30	4	1	9	(1)	111	6	10
IX	500	0	0	2	8	(4)	510	8	19
X	0	0	0	0	0	0	0	1	15
XI	430	4	0	0	0	0	434	2	9
XII	0	0	0	0	0	0	0	0	5
Summe	1347	150	77	80	70	(14)	1724	60	149

Tabelle 8. *Baetis subalpinus*

Es scheint aber keine Ei-Diapause zu geben, sondern alle Eier entwickeln sich gleich nach der Ablage bis zum Schlüpfen weiter. Die Überwinterung erfolgt daher hier im Larvula- und Larven-Stadium. Die erste junge Nymphe wurde erst im März gefunden.

Die Zahl der Larvulae ist von Februar bis April gering. Sie steigt im Mai etwas, im Juni stärker, schwillt im Juli auf das Vierfache an und erreicht im September ihr Maximum, das im November nahezu unvermindert noch vorhanden ist.

Ich möchte diese Verhältnisse in Fortsetzung der bei *bioculatus* angestellten Überlegungen folgendermaßen deuten:

Die Diapause-Larven des Winters entwickeln sich ab März zu Nymphen und reifen im Mai und Juni zu sehr großen Frühjahrsimagines heran. Die Eier dieser Imagines entwickeln sich sofort zu Larvulae (Juni, Juli). Der Großteil dieser Larvulae tritt in die Winterdiapause ein, aber ein kleiner Teil von ihnen reift sofort und sehr schnell zu den winzigen Juli-Imagines ob auch die wieder größeren August- und September-Imagines noch von hier ausstrahlen, oder ob sie eigene Generationen — entwickelt aus den Eiern der

Juli- und August-Imagines — darstellen, läßt sich kaum sagen. In Abb. 8 ist der zweite Fall angenommen (die Wespentailen der monatlichen Figuren legen eine solche Ausdeutung nahe); es sind 4 „Generationen“ eingetragen. Die Zahl 4 wird aber durch die monatliche Darstellungsweise erzeugt und entspricht sicher nicht der Wirklichkeit; es soll nur durch diese Darstellung die Vorstellung versinnbildlicht werden, daß während des Sommers immer wieder Gelege sich entwickeln, u. zw. in der gleichen Weise wie die Gelege der Wintergeneration: daß nämlich ein Teil davon sofort heranreift, während der große Rest in Diapause verfällt. Die Zahl der Generationen, die so in einem Jahr zur Entwicklung kommt, mag dann von der speziellen Witterung des Jahres abhängen.

Die rasche Zunahme der Larvulae gegen den Herbst hin erklärt sich demnach aus der Summierung der Gelege den ganzen Sommer über und daraus, daß die Mehrzahl dieser Eier Diapause-Larvulae liefert. Allerdings scheinen diese Larvulae ihre Diapause alle zugleich, nämlich im Februar, zu beenden, die Dauer des Ruhestadiums würde also hier zwischen 5 und 10 Monaten schwanken und seine Beendigung würde vermutlich durch äußere Bedingungen (vielleicht die Witterungsänderung im März) ausgelöst.

B. subalpinus erweist sich somit als eine multivoltine Form. Man könnte (unter Anwendung eines von Roubaud geprägten Begriffs-paares) von einem Wechsel zwischen zwei oder mehreren homodynamischen Sommergenerationen (ohne Diapause) und einer heterodynamischen Wintergeneration sprechen. Allerdings erweist sich die Sommergeneration infolge der Entwicklung der meisten Sommercier zu Diapause-Larvulae im wesentlichen ebenfalls als heterodynamisch.

Auf *B. bioculatus* mag dieselbe Ausdeutung zutreffen. Da die Diapause-Stadien (die Eier) in den Fängen nicht aufscheinen, bietet *B. bioculatus* nun Anhaltspunkte für die vorhin offen gelassene Frage nach der Zahl der Generationen. Denn in den bei *B. bioculatus* aufscheinenden Larvulae sind nach dieser Ausdeutung die diapauselosen Sommerlarven repräsentiert, während sich diese bei *B. subalpinus* von den dortigen Diapause-Larven nicht abtrennen lassen. Die Verteilung der Larvulae bei *B. bioculatus*, ihre große Zahl im Juli und August und ihr Vorhandensein auch noch im September spricht vielleicht doch dafür, daß mehr als zwei Generationen entwickelt werden.

Trotz allem muß auch am Ende dieser Ableitung zugegeben werden, daß auch die Befunde an *B. subalpinus* unter der Annahme erklärt werden

könnten, daß mehrere Linien ein- und derselben Generation mit ganzjähriger Entwicklung und elfmonatiger Diapause der Larvulae parallel laufen, wobei durch die allmähliche Anhäufung der Gelege die Zahl der entstehenden Diapause-Larvulae ständig steigen muß.

8. *Baetis rhodani*

738 Larven aus 55 von 154 Fängen wurden bearbeitet. Diese allgemein verbreitete *Baetis*-Art fügt sich in das besprochene Schema zwanglos ein und trägt zu seiner weiteren Entwicklung bei (Tab. 9 und Abb. 9).

Monat	Lvl	L	kg	hw	erw	(r)	Gesamtzahl	positive Proben	entnommene Proben
I	0	2	0	0	0	0	2	1	5
II	7	0	0	0	0	0	7	1	4
III	10	4	3	5	5	0	27	4	5
IV	4	10	3	10	9	(1)	36	8	15
V	47	9	2	2	13	(18)	73	12	20
VI	1	25	2	2	13	(6)	43	10	31
VII	9	0	7	8	1	(1)	25	4	12
VIII	59	31	0	0	11	(11)	101	5	9
IX	435	6	6	4	13	0	464	7	20
X	0	0	3	0	2	0	5	3	19
XI	0	0	0	0	0	0	0	0	9
XII	0	0	0	0	0	0	0	0	
Summe	572	87	26	31	67	(37)	733	55	154

Tabelle 9. *Baetis rhodani*

Die *Baetis rhodani* der Schwechat fliegt von April bis Oktober, also länger als jede andere hier besprochene Form.

Aber diese lange Flugzeit weist eine sommerliche Unterbrechung auf. Von Mitte Juli bis Ende August sind nur Larvulae und Larven gefunden worden.

Im September erscheint dann neben einer enormen Anzahl von Larvulae wieder eine heranreifende Larvengruppe, deren Entwicklung sich mit Nachzüglern bis in den Oktober hinzieht.

Die im September (!) heranreifenden Nymphen bleiben kleiner (5 bis 6 mm) als die Nymphen des Frühjahres (7 bis 9 mm). Die erwachsenen Nymphen im Oktober erreichen 7 bis 7,5 mm, sind also wieder etwas größer als die September-Nymphen.

Bei *B. rhodani* lassen sich also deutlich zwei Generationen (Generationsgruppen?) unterscheiden: eine Frühjahrgeneration, die aus den überwinternden Stadien von März bis Juli heranreift, in breitem Band, wie das schon bei *Torleya* dargestellt wurde; sie erreicht (auch im Juli!) die stattliche Länge von 9 mm, und eine Herbstgeneration, welche von der Frühjahrgeneration durch ein übersommerndes Diapausestadium (Larvula oder Larve) getrennt wird, nach Eintritt der Herbstabkühlung im September rasch heranwächst und noch eine zweite Flugzeit für die Art schafft. Diese Herbsttiere werden nur 4,5—5 mm groß.

Die Eier der Wintergeneration überwintern (vermutlich als Ei). Daß auch die Eier der Frühjahrgeneration zum Großteil in Diapause verfallen und als Ei sowohl übersommern als auch überwintern, muß auch bei *B. rhodani*, wie bei den vorigen Arten, aus den Zahlenverhältnissen geschlossen werden.

Zwei solche Generationen leitet auch Macan aus dem Material des Ford Wood Beck ab. Die Befunde lassen sich dort viel schwieriger deuten, weil die Generationen sich überschneiden und die hochsommerliche Unterbrechung der Flugzeit wegfällt.

Dieser Unterschied läßt sich aus den verschiedenen klimatischen Bedingungen erklären, wie ich es schon an *Ecdyomurus*-Arten beschreiben konnte (Pleskot 1951). Während Ford Wood Beck sommerkühl ist (Maximum meist 16 bis 17° C. Winter nicht zugefroren), ist die Schwachat größtenteils sommerwarm (Maximum über 20° C, im Winter zugefroren). *B. rhodani* ist von den besprochenen *Baetis*-Arten am kälteresistentesten und wärmempfindlichsten (ihre Verbreitung reicht hoch ins Gebirge hinauf). Die sommerliche Unterbrechung der Flugzeit bedeutet daher eine Flucht in die Diapause vor ungünstigen hochsommerlichen Bedingungen; fehlen diese, so fehlt auch die Unterbrechung. Der Flug erstreckt sich dann kontinuierlich vom Frühjahr bis in den Herbst.

Die er Fall (keine sommerliche Unterbrechung, kontinuierlicher Flug) trifft in der Schwachat auch auf *Baetis bioculatus* und *Baetis subalpinus* zu. Beide sind wärmeresistent genug, um die hochsommerlichen Bedingungen in der Schwachat in voller Aktivität zu durchleben.

Rückschließend von den klaren Verhältnissen bei der *Baetis rhodani* der Schwachat bietet sich nun als Grenze zwischen der über-

winternden Generation und der oder den Sommergenerationen das Auftreten der kleinsten Imagines an. Bei *B. bioculatus* und *B. subalpinus* (und auch bei *vernus*, Abb. 10) erscheinen diese übereinstimmend und ausnahmslos im Juli und es liegt daher nahe, die hochsommerlichen Temperaturverhältnisse oder auch die größte Tageslänge mit ihrem Erscheinen in Zusammenhang zu bringen.

Bei *B. rhodani* aber reift eine Generation kleiner Imagines (4,5 mm) im September heran, während im Juli noch Imagines von 9 mm Länge auftreten. Dieser Befund beweist wohl, daß die geringe Größe der zweiten Generation nichts mit den besonderen äußeren Bedingungen (besonders nicht mit den Temperaturverhältnissen) während ihrer Entwicklung zu tun hat. Es mögen daher wohl innere Bedingungen maßgeblich sein: jene Generation, die sich ohne Überwinterung entwickelt, hat offenbar einen anderen, schnelleren Rhythmus mit kürzeren Häutungsintervallen, aus denen eine kleinere Endgestalt resultiert. Besonders der „erste Schub“, der aus den Sommereiern hervorsproßt, scheint das zu zeigen.

So läßt sich also aus jeder Art ein anderes Detail des Entwicklungsgeschehens ablesen. Unter Verwendung aller Resultate läßt sich die so verschieden erscheinende Periodizität der *Baetis*-Arten auf ein gemeinsames Schema zurückführen, das von dem der anderen hier behandelten Formen abweicht. Die wesentliche Besonderheit ist die Neigung zur Unterbrechung der langen Ei- oder Larven-Diapause durch Entwicklung von Sommer- oder Herbstgenerationen, die entsprechend den äußeren Umständen mehr oder weniger oft und mehr oder weniger zahlreich aus den Diapause-Stadien hervorsprossen.

9. *Baetis vernus*

Diese *Baetis*-Art ist auf den wärmsten Teil der Schwechat beschränkt, der durch die Ebene des Wiener Beckens fließt. Die relativ geringe Zahl von Proben ergibt ein recht unvollständiges Bild, das sich aber durch den Vergleich mit den Ergebnissen bei den anderen Arten doch verstehen läßt.

Es wurden 134 Larven aus 15 von 31 Proben bearbeitet (Tab. 10 und Abb. 10).

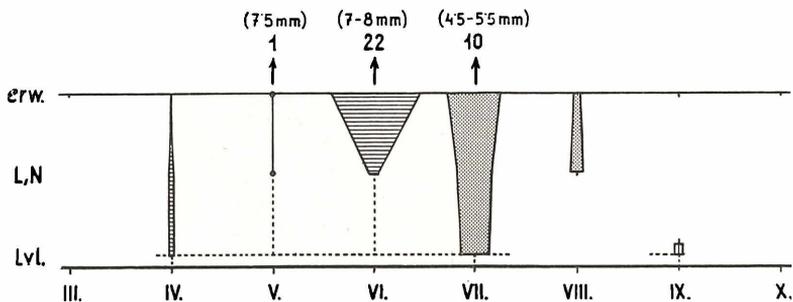
Die Überwinterung scheint im Eistadium zu erfolgen. Die überwinternde Generation reift im Mai und Juni zum Flug heran und erreicht eine Größe von 7 bis 8 mm.

Aus den von ihr abgelegten Eiern (vermutlich nur aus einem Teil davon) sprossen im Juli Larvulae, die sich im Juli und August zu reifen Nymphen und Imagines entwickeln (4,5 bis 5 mm).

Im August fehlen Larvulae, im September wurden in einem Fang fünf Stück gefangen, im Oktober waren keinerlei Larven zu finden. Von November bis März liegt kein Fang vor.

Baetis vernus ist also eine temporäre Form wie alle untersuchten *Baetis*-Arten, und sie ist eindeutig bivoltin.

Monat	Lvl	L, N	erw	(r)	Gesamtzahl	positive Proben	entnommene Proben
I	—	—	—	—	—	—	0
II	—	—	—	—	—	—	0
III	—	—	—	—	—	—	0
IV	2	2	1	0	5	2	5
V	0	1	1	(1)	2	1	1
VI	0	6	45	(22)	51	5	9
VII	15	18	27	(10)	60	4	4
VIII	0	7	4	0	11	2	4
IX	5	0	0	0	5	1	4
X	0	0	0	0	0	0	4
XI	—	—	—	—	—	—	0
XII	—	—	—	—	—	—	0
Summe	22	34	78	(33)	134	15	31

Tabelle 10. *Baetis vernus*Abb. 10. *Baetis vernus*

Periodisches Auftreten der Entwicklungsstadien während des Jahres (Erläuterungen siehe Abb. 2).

Zusammenfassung und Diskussion

Aus dem Schwechatfluß 1954—1957 aufgesammelte Proben wurden auf die Periodizität der Ephemeropterenlarven hin untersucht. Die Analyse des Entwicklungsganges folgender neun Arten wird hier mitgeteilt: der Leptophlebiiden *Habroleptoides modesta* (1076 Stück) und *Habrophlebia lauta* (115 Stück), der Ephemerelliden *Ephemerella ignita* (438 Stück) und *Torleya major* (324 Stück), von *Ephemera danica* (78 Stück) und von den Baetiden *Baetis bioculatus* (501 Stück), *B. subalpinus* (1724 Stück), *B. rhodani* (738 Stück) und *B. vernus* (134 Stück). Die Ergebnisse sind in den Tabellen 2 bis 10 und in den Abbildungen 1 bis 10 zusammengestellt, nach monatlichen Summen und nach einigen Entwicklungsstufen aufgliedert.

Die Arten gruppieren sich nach ihrem Auftreten im Winter in perennierende (die das ganze Jahr über als Larve oder Nymphe vorhanden sind) und temporäre (mit winterlicher Diapause im Ei- oder Larvenstadium, was zum Fehlen der Arten zumindest in den größeren Netzfängen führt).

In diesem Sinne perennierende Arten sind *Habroleptoides modesta*, *Torleya major* und *Ephemera danica*. Als temporäre Arten wären demnach zu bezeichnen *Habrophlebia lauta*, *Ephemerella ignita* und *Baetis bioculatus*, die im Ei überwintern, *Baetis subalpinus*, die als Larvula überwintert, *Baetis rhodani* und *Baetis vernus*, die entweder als Ei oder als Larvula überwintern.

Alle drei perennierenden Arten sind univoltin, die temporären auch polyvoltin.

Das Auftreten einer sommerlichen Diapause wird nachgewiesen bei *Habroleptoides modesta* (Juni, Juli, August), *Torleya major* (Juli, August) und *Baetis rhodani* (Juli, August). Unter Berücksichtigung von Überwinterung und Übersommerung reihen sich also auch *Habroleptoides* und *Torleya* zu den temporären Arten ein.

Als einzige perennierende Art bleibt dann *Ephemera danica* bestehen. Diese Art scheint tatsächlich trotz eindeutig einjährigem Entwicklungszyklus jahraus jahrein durch jüngere und ältere Larven sowie junge und halbwüchsige Nymphen vertreten zu sein; nur die Flugperiode (in der Schwechat Juni, Juli) ist durch das Auftreten der reifenden erwachsenen Nymphen besonders charakterisiert.

Habroleptoides und *Torleya* gleichen der *Ephemera danica* darin, daß sie den Winter als ältere Larven und Nymphen überdauern, unterscheiden sich aber durch eine Sommer-Diapause, durch die sie sich als weniger wärmeresistent klassifizieren.

Alle anderen untersuchten Arten bringen den Winter im Ei- oder Larvula-Stadium zu. *Habrophlebia* und *Ephemerella* sind wärmeresistent genug, um in der Schwechat die Produktion von reifen Nymphen über den Juli und auch in den August hinein auszudehnen. Bei *Baetis bioculatus* und *B. subalpinus* treten reife Nymphen vom Frühjahr bis in den Herbst hinein in ununterbrochener Folge auf, wobei sich aber die Sommertiere von den Frühjahrs- und Herbsttieren durch ihre geringere Größe unterscheiden. Bei *B. rhodani* treten in der Schwechat zwei temporäre Generationen (oder Generationengruppen?) abwechselnd auf: als Ei (oder Larvula?) in Diapause überwinterte mit größeren Imagines und als Larvula in Diapause übersommernde mit kleineren Imagines.

Die Zahlenrelation, in der die Entwicklungsstadien der *Baetis*-Arten jeweils auftreten, läßt sich so deuten, daß die Eier der Frühjahrs- und Sommergelege zwar zum Teil sofort eine weitere Generation reifer Nymphen entwickeln (so daß vielleicht mehrere homodynamische Sommergenerationen aufeinander folgen können), daß aber die Mehrzahl von ihnen in eine Ei- oder Larvula-Diapause verfällt, in der sie sowohl den Sommer wie den Winter über verharren.

Ein solches verschiedenes Verhalten der Eier desselben Geleges ist von anderen Insekten bekannt — zum Beispiel von *Phlebotomus* oder *Anopheles* (Roubaud 1927, Theodor 1934). Während es sich dort aber um eine latente Neigung der Sommerie zur Diapause handelt, besteht im Falle der *Baetis*-Entwicklung eher das umgekehrte Verhältnis, eine latente Neigung der Diapause-Eier zu sofortiger Weiterentwicklung. Der Prozentsatz, in dem diese latente Neigung verwirklicht wird, scheint in beiden Fällen sowohl von inneren Faktoren (jahreszeitlichem Rhythmus) wie von äußeren Faktoren (Witterungsverhältnisse im Sommer und Herbst) beeinflusst zu werden.

Die untersuchten Arten zeigen in der Schwechat folgende Charakteristika ihres Entwicklungsganges:

Ephemerella danica: einjährig, univoltin. Das ganze Jahr über durch Larven, junge und halbwüchsige Nymphen repräsentiert, während erwachsene Nymphen nur während der Flugperiode (Juni, Juli) auftreten. Die Diapause scheint sich in verschiedener Weise auf die mittleren Stadien zu verteilen. Die Eier dürften sich nach der Ablage ohne Verzögerung bis zum Schlüpfen entwickeln. (Über die Larvulae, deren Biotop und Lebensweise unbekannt ist, kann nichts ausgesagt werden.)

Torleya major: Univoltin. Den Winter über perennierend. Allmähliches Heranwachsen der Larven und Nymphen im Herbst, winterliche Diapause der halbwüchsigen Nymphen. Erwachsene Nymphen nur während der Flugperiode (Mai, Juni, Juli). Sofortige Entwicklung der Eier

nach der Ablage bis zum Schlüpfen. In den Sommermonaten Diapause der Larvulae (Juni, Juli, August).

Habroleptoïdes modesta: Univoltin. Auch hier Unterbrechung der Entwicklung durch eine Übersommerung im Larvula-Stadium (Juni, Juli, August). Allmähliches langsames Heranwachsen der Larven und Nymphen während des Winters, bis zur erwachsenen Nymphe, die einen Entwicklungsstillstand (Quieszenz) bis zur Auslösung der Reifung durch Umweltfaktoren zeigt. Flugperiode April bis Juli. Sofortige Entwicklung der Eier nach der Ablage bis zum Schlüpfen.

Habrophlebia lauta: Univoltin. Ca. 10monatige obligate Diapause im Eistadium, die der Überwinterung dient. Allmähliches Heranwachsen der Larven und Nymphen im April und Mai. Flugperiode Juni und Juli (einzelne Nachzügler vermutlich bis September).

Ephemerella ignita: Univoltin. Ca. 10monatige obligate Diapause im Eistadium zur Überwinterung. Rasches Heranwachsen der Larven und Nymphen im Juni und Juli. Flugperiode Juni bis August (einzelne Nachzügler bis September).

Baetis subalpinus: Polyvoltin. Kontinuierliche Flugperiode von Mai bis September. Sofortige Entwicklung der Eier nach der Ablage bis zum Schlüpfen. Überwinterung als Larvula.

Die Larvulae dürften normalerweise in einer 10monatigen Diapause verharren, nämlich vom Schlüpfen bis zum Start ihrer weiteren Entwicklung im nächsten März. Aber diese Diapause dürfte nicht obligat sein. Soweit die Umweltbedingungen es ermöglichen, dürfte sich jeweils ein Teil der Larvulae unmittelbar nach dem Schlüpfen aus dem Ei weiterentwickeln, so daß mindestens zwei Generationen im Jahr zur Entwicklung kommen, vielleicht aber auch mehrere Generationen gebildet werden können.

Die erwachsenen Nymphen (und die Imagines) zeigen eine saisongebundene Größendifferenz von 8,5 bis 4 mm. Die kleinsten Tiere kommen ausschließlich im Juli vor, die größten im Mai; die Herbsttiere erreichen eine mittlere Größe. Möglicherweise sind die kleinsten Julitiere die ersten Repräsentanten der zusätzlichen Sommergeneration (oder -generationen).

Baetis bioculatus: Polyvoltin. Kontinuierliche Flugperiode von Juni bis September. Überwinterung im Eistadium. Die meisten Eier verharren in einer 7—10-monatigen Diapause und schlüpfen erst im nächsten Juni. Die Diapause dürfte aber nicht obligat sein, sondern ein Teil der Eier scheint schon im Juli, August oder September desselben Jahres zu schlüpfen und so zusätzliche Sommergenerationen zu entwickeln. Wieder werden im Juli winzige Tiere entwickelt (3,5—4,5 mm), während die Größe

im August zwischen 4,5 und 5,5 mm, im September zwischen 5 und 6 mm liegt. Die Tiere, die sich im Juni aus den überwinternden Eiern entwickeln, werden 4,5—6 mm lang.

Baetis rhodani: Polyvoltin. Teilung der Flugzeit in eine Frühjahrsflugperiode (April bis Juli) und eine Herbstflugperiode (September, Oktober). Dazwischen übersommert *B. rhodani* der Schwechat als Larvula und Larve. Überwinterung vermutlich als Larvula. März und April Entwicklung zur Schlüpfreife.

In Analogie zu *B. bioculatus* dürfte auch bei *B. rhodani* die Mehrzahl der Eier (bzw. Larvulae) aus den Frühjahrsgelegen in eine längere, den Winter überdauernde Diapause eintreten, während sich jeweils ein Teil dieser Eier zu einer oder mehreren zusätzlichen Generationen entwickelt; aber wegen der für diese Art zu starken sommerlichen Erwärmung der Schwechat wird die Produktion von zusätzlichen Generationen durch eine Entwicklungsruhe des Larvenstadiums in den Sommermonaten unterbrochen oder verzögert.

Auch unter diesen, abgeänderten Umständen werden Imagines verschiedener Größe entwickelt. Die kleinsten Imagines (4,5 bis 5 mm) sind aber nicht im Juli, sondern im September (nach dem Ende der Sommerdiapause) anzutreffen. Die Imagines, die vor der Sommerdiapause heranwachsen, erreichen dagegen durchwegs (von April bis Juli!) 7 bis 9 mm.

Baetis vernus (Befunde unvollständig wegen zu geringer Probenzahl): Bivoltin. Flugperiode Mai bis August. Überwinterung im Ei. Allmähliches Heranwachsen der Larven und Nymphen ab April, Flug der überwinternden Generation im Mai und Juni, erreichte Größe 7 bis 8 mm. Im Juli sofortiges Schlüpfen eines Teiles der Sommereier und Flug dieser Generation im Juli und August; erreichte Größe 4,5 bis 5,5 mm.

Literatur

1. Bengtsson S.: Ent. Tidskr. 38: 188, 1917.
2. Brinck P.: „Studies on Swedish stoneflies“. Opuscula Entom. Suppl. XI, 1949.
3. Edmunds G. F.: Utah Acad. Proc. 34, 1957.
4. Harker J. E.: „A study of the life cycles and growth rates of four species of mayflies“ Proc. R. Ent. Soc. Ldn. (A) 27: 77—85, 1952.
5. Ide F. P.: „Post embryological development of Ephemeroptera“ Can. J. Res. 12: 433—478, 1935.
6. Illies J.: Arch. Hydrob. 46: 424—612, 1952.
7. Jensen C. F.: Saertyk af Fauna og Flora 62: 53—75, 1956.

-
- Lee A. D.: Cambridge Monographs in Exp. Biol. No. 4, 1955.
9. Macan T. T.: Trans. Soc. Brit. Ent. 10: 143—166, 1950.
10. Macan T. T.: Trans. Soc. Brit. Ent. 12: 157—164, 1957.
11. Macan T. T.: „The life histories and migrations of the Ephemeroptera a stony stream“. Trans. Soc. Brit. Ent. 12: 129—156, 1957.
12. Macan T. T.: J. Anim. Ecol. 26: 317—342, 1957.
13. Macan T. T.: „Methods of sampling the bottom fauna in stony streams“ Mitt. Int. Ver. Limnol. No. 8, 1958.
14. Melvin R.: Biol. Bull. 55: 135—142, 1928.
15. Moon H. P.: „The growth of *Caenis horaria*, *Leptophlebia vespertina* und *L. marginata*“. Proc. Zool. Soc. Ldn. (A) 108: 507—512, 1939.
16. Percival E. und Whitehead H.: J. Ecol. 17: 282—314, 1930.
17. Pleskot G.: Wetter und Leben 3: 129—143, 1951.
18. Pleskot G.: Osterr. Zool. Z. 4: 45—107, 1953.
19. Pleskot G. und Pomeisl E.: Wetter und Leben 4, Sonderheft 1, 1952.
20. Roeder K. D.: N. Y.-Ldn., Insect Physiology, 1953.
21. Roubaud E.: Bull. Biol. Fr. Belge 56: 455—544, 1919.
22. Roubaud E.: Bull. Soc. Ent. Fr.: 61—64, 1927.
23. Theodor O.: Bull. Ent. Res. 25: 459—472, 1934.
24. Wigglesworth V. B.: „The principles of insect physiology“ N. Y.-Ldn. 4. Ed., 1950.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Wasser und Abwasser](#)

Jahr/Year: 1958

Band/Volume: [1958](#)

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

Artikel/Article: [Die Periodizität einiger Ephemeropteren der Schwechat 188-219](#)