

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Graz
(Vorstand: Prof. Dr. E. Reisinger)

PRIVATE LIBRARY
OF WILLIAM L. PETERS

Zur Larvalentwicklung von
Cloeon dipterum, *Cloeon simile*, *Centroptilum luteolum* und
*Baetis rhodani**

Von

Gernot Bretschko¹

Mit 6 Abbildungen und 3 Tabellen

(Eingegangen am 16. Juli 1964)

1. Einleitung und Methodik

Die *Ephemeropteren*-Larvalentwicklung ist ein dynamischer Prozeß, der durch mannigfaltige Verzögerungen und Beschleunigungen kompliziert sein kann. Eine zu einem bestimmten Zeitpunkt entnommene Probe ergibt ein statisches Bild des Entwicklungsgeschehens zur Zeit der Probeentnahme (ELSTER 1955). Zeitlich nacheinander entnommene Proben lassen die Dynamik im Vergleich erkennen. Die Gültigkeit der weitgehend extrapolierten Aussage hängt dabei von der Frequenz der Entnahmen und von der Stetigkeit des Entwicklungsgeschehens ab.

Eine quantitative, streng vergleichbare Probeentnahme konnte nicht durchgeführt werden, infolge der üblichen Schwierigkeiten, die hier nicht näher diskutiert werden sollen. Bei der Entnahme wurde eine immer gleich lange Strecke dreimal mit einem Handkäscher abgefischt. Bei *Baetis rhodani* (Fließwasserform) wurde eine definierte und vor dem aufgestellten Netz liegende Bachstrecke umgewühlt bzw. wurden die darin befindlichen großen Steine abgespült. Die Wahl dieser in quantitativer Hinsicht sehr unvollkommenen Methode erbrachte den Vorteil eines größeren Zahlenmaterials,

¹ Dr. Gernot Bretschko, Graz/Österreich, Universitätsplatz 2, Zoologisches Institut.

* Meinem Lehrer, Herrn Prof. Dr. E. REISINGER, zum 65. Geburtstag gewidmet.

was für die gegebene Fragestellung von großer Bedeutung ist. Die Proben wurden sofort mit Formol fixiert, im Labor sortiert und in Alkohol übergeführt.

Die Länge der Tiere wurde in einer Meßkammer unter dem Binokular bestimmt. Als Meßkammer diente ein Wachsbecken, in dem ein Plastikmaßband eingegossen war. An dem einen Ende des Maßbandes war zum Anlegen der Tiere ein vertikaler Winkel aus Glasstreifen gebildet, seitlich bestanden erhöhte Kammern zur Aufnahme der vermessenen und unvermessenen Tiere. Gleichzeitig wurde der Reifegrad der Tiere bestimmt. Es ist dies eine wichtige Ergänzung zur Längenangabe (PLESKOT 1958, 1961), beim Auftreten einer Schlüpfverzögerung sogar die einzige Möglichkeit, ein klares Bild vom Entwicklungsgeschehen zu bekommen (BRETSCHKO ¹⁹⁶⁴ unpubl.). Als Kriterium für die Bestimmung des Reifegrades wurde die Ausbildung der Kiemen und Flügelscheiden herangezogen (LUBBOCK 1865, PLESKOT 1958, 1961). Die Abgrenzung der Stadien ist eine willkürliche, da eine Zuordnung zu den Häutungszahlen noch aussteht. Unterschieden wurden sechs Stadien: Larvulae, Larven i. e. S., junge Nymphen, halberwachsene Nymphen, erwachsene Nymphen und schlüpfreife Nymphen (PLESKOT 1958). Die Charakteristika der einzelnen Stadien sind bei den verschiedenen Arten unterschiedlich und werden gesondert angegeben. Der Begriff „Nymphe“ wird dabei auf bedeutend mehr Stadien ausgedehnt (PLESKOT 1958), als sonst in der deutschen Literatur üblich ist (z. B. WEBER 1933).

Zur Auswertung war es erforderlich, die vier Beobachtungsdaten (Zeit, Länge, Stadium und Häufigkeit) übersichtlich und voneinander unabhängig darzustellen. Dafür hat sich folgendes Diagramm am besten bewährt: auf der Ordinate ist die Länge der Tiere in Millimetern ($\pm 0,5$ mm) und auf der Abszisse die Zeit in Tagen angegeben. Die Häufigkeit wird parallel zur Abszisse symmetrisch nach beiden Seiten abgeschlagen. Der Mittelpunkt wird durch Entnahmezeit (Abszisse) und Länge (Ordinate) definiert. Damit entsteht für jedes Stadium eine polygonale Figur. Die Stadien selbst sind durch verschiedene Rasterung gekennzeichnet. Als Einheit der Häufigkeit wurde die Quadratwurzel aus der Fangzahl gewählt.

2. Beschreibung der Fundorte

Die Tiere wurden in den südlichen Ausläufern des Hochschwabmassives (nördl. Kalkalpen, Steiermark, Österreich) gesammelt, *Cloeon dipterum*, *Centropilum luteolum* und *Baetis rhodani* in der Nähe des Grünen See bei Tragöß-Oberort, 760 m ü. NN (BRETSCHKO ¹⁹⁶⁴ unpubl.); *Cloeon simile* im Sackwiesensee, 1420 m, Sonnschianalpe, Hochschwab. Letztere Art wurde von Herrn Klaus KOSSWIG im Rahmen einer Dissertationsarbeit gesammelt und

mir freundlicherweise zur Bearbeitung übergeben, wofür ich herzlich danke. Außerdem bin ich Herrn K. KOSWIG für die Überlassung physiographischer Daten des Sackwiesensees zu Dank verpflichtet.

Tabelle 1

Temperatur in Celsiusgraden, Konzentrationen in mval, Leitfähigkeit in Mikrosiemens. Mit Ausnahme von *Cl. simile* wurden die Werte in der Zeit vom 25. 10. 1960 bis 30. 1. 1962 bestimmt. Die Werte für *Cl. simile* wurden von Herrn K. KOSWIG in der Zeit vom 13. 7. bis 11. 11. 1962 bestimmt (eisfreie Periode)

	T	p ^H	A	Ca	Mg	LF	RLF
<i>Cloeon dipterum</i>							
Maximalwert	18,5	7,62	2,75	3,16	0,96	260	91
Minimalwert	0,5	7,07	1,64	1,92	0,32	204	27
Mittelwert	7,0	7,44	2,39	2,57	0,54	245	53
<i>Cloeon simile</i>							
Maximalwert	18,5	7,80	1,64	5,28	0,40	484	349
Minimalwert	4,1	7,47	1,30	2,83	0,10	257	140
Mittelwert	13,9	7,70	1,49	4,03	0,28	377	255
<i>Centroptilum luteolum</i>							
Maximalwert	17,5	7,85	2,69	3,24	0,79	264	71
Minimalwert	3,5	7,33	2,32	2,28	0,32	234	45
Mittelwert	7,5	7,67	2,52	2,7	0,55	253	51
<i>Baetis rhodani</i>							
Maximalwert	7,0	7,91	2,66	3,04	0,76	263	97
Minimalwert	5,0	7,25	1,98	2,48	0,50	229	26
Mittelwert	6,3	7,65	2,46	2,71	0,58	250	50

Chemische Analysen der einzelnen Biotope

Cloeon dipterum besiedelt als einzige Ephemeroptere die Randbezirke eines allseits von Wald umgebenen kleinen Hochmoores. Obwohl das Wasser eine leichte Gelbfärbung zeigt, wird der Chemismus nur ganz geringfügig vom Moor beeinflusst (Tab. 1). Der Jahrgang der Temperatur zeigt eine große Amplitude, wie es bei einem flachen, stehenden Gewässer zu erwarten ist. Zu berücksichtigen ist, daß bei der Messung der sicher in Erscheinung tretende Tagesgang nicht erfaßt wurde. Auf Grund der zahlreichen Messungen können die angegebenen Werte aber sicher als gute Rahmenwerte gelten (Abb. 1). Die Wassertiefe überschreitet nirgends 0,5 Meter. Der Boden besteht aus detritusreichem, weichem Schlamm; auf der Moorseite bilden Sphagnumpolster die Grenze, landwärts ein gut ausgebildetes Caricetum. An den tieferen Abschnitten finden sich vereinzelt Potamogetonarten.

Cloeon simile ist die einzige Ephemeropterenart im Litoral des Sackwiesensees. Sie bevölkert zahlreich die gesamten Uferpartien, sowohl die bewachsenen (Potamogeton, Carex) als auch die unbewachsenen (vor allem Faulschlamm, selten Geröll).

Von großer Bedeutung sind die chemischen Verhältnisse: im allgemeinen fällt der höhere Elektrolytgehalt auf (Tab. 1), der auf einen stärkeren Gipsgehalt zurückzuführen ist. Durch die lange Eisbedeckung (1961/62: Nov. bis zweite Junihälfte, 1962/63: Mitte Nov. bis Mitte Mai) kommt es in den nicht bis zum Grund durchgefrorenen Uferpartien zu einem völligen Sauerstoffschwund und zu reicher Schwefelwasserstoffbildung. Im Zuge dieser Entwicklung flüchten alle Litoralformen entlang der Eisdecke zur Seemitte (z. B.: Trichopteren, Corixen, Copepoden, Coleopteren). Die Zehrungsvorgänge im Schlamm sind so stark, daß auch während der eisfreien Periode die litorale Bodenfauna fast ganz zurückgedrängt ist (KOSSWIG, unpubl. Diss.).

Das durchweg flache Litoral erwärmt sich sehr schnell, so daß schon wenige Wochen nach dem Eisbruch Temperaturen über 15 °C erreicht werden (Abb. 3). Die Temperaturen pendeln dann bis knapp vor der Eislegung zwischen 15 und 20 °C. Lange Schlechtwetterperioden können die Temperatur auf ungefähr 10 °C drücken (Abb. 3).

Centroptilum luteolum wurde in einem flachen, höchstens 20 bis 30 cm tiefen Wiesentümpel gesammelt. Während hoher Wasserstände steht der Tümpel mit dem Grünen See in offener Verbindung. Er beherbergt dann auch Larven von *Siphonurus aestivalis* Eatn.; es konnte jedoch nie beobachtet werden, daß diese Larven die Entwicklung vollendet hätten. Sie dürften infolge der hier auftretenden hohen Temperaturen abgestorben sein (BRETSCHKO unpubl.). Bei der Interpretation der Temperaturangaben gelten hier die Einschränkungen bezüglich des Tagesganges in verstärktem Maß. Während die sommerliche Erwärmung, bezogen auf die Quelltemperatur (6 bis 7 °C) groß ist, wird die winterliche Abkühlung durch den Zustrom einer kleinen Quelle (ungef. 50 m entfernt) gemildert (Tab. 1, Abb. 4). Chemisch handelt es sich um ein normales Kalkalpengewässer. Die Strömungsgeschwindigkeit wurde nicht gemessen, liegt aber ungefähr in der Größenordnung von einigen Zentimetern pro Minute. Der Grund besteht aus einem tiefgründigen Faulschlamm. Die Randbezirke sind dicht mit Carex bestanden.

Baetis rhodani bewohnt einen kleinen Wiesenbach, der in der oben genannten Quelle entspringt. *B. rhodani* ist mit *Baetis subalpinus* vergesellschaftet, weshalb die Determination der Larvulae in diesem Fall nicht eindeutig möglich war. *B. subalpinus* tritt zahlenmäßig jedoch stark in den Hintergrund. Der Bach selbst mündet nach einem leicht mäandrierenden, etwa 50 Meter langen Verlauf in den oben beschriebenen *Centroptilum*-Tüm-

pel. Die Quellschüttung liegt unter 10 Liter/Sekunde (ZÖTL 1961), die Strömungsgeschwindigkeit beträgt im Bachverlauf ungefähr 50 m/min. Die Ionenzusammensetzung entspricht den Erwartungen (Tab. 1). Die Temperaturkurve überrascht durch ihre überaus geringe, nur 2 Grad betragende Jahresamplitude. Dabei ist zu berücksichtigen, daß Temperaturen unter 6°C nur kurz auftreten und durch lokale Schmelzwassereinbrüche bedingt sind. Im wesentlichen pendelt die Temperatur zwischen 6 und 7°C. Der Bachgrund ist angefüllt mit Sand und etwa faustgroßem Schotter. Die Breite des Bachbettes überschreitet selten 0,5 Meter.

3. Ergebnisse

Cloeon dipterum (L.)

Material: 4652 Tiere aus 18 Proben wurden quantitativ ausgewertet. Die Proben wurden im Laufe der Jahre 1960/61 entnommen.

Stadienabgrenzung:

Larvulae: Keine äußeren Atmungsorgane bzw. allmähliche Ausbildung derselben.

Larven i. e. S.: Voll ausgebildete Kiemen, keine Flügelscheiden.

Junge Nymphen: Mesothorakale Flügelscheiden gut sichtbar.

Halberwachsene Nymphen: Mesothorakale Flügelscheiden reichen über das Metatergit.

Erwachsene Nymphen: Mesothorakale Flügelscheiden reichen über das erste Abdominaltergit hinaus.

Schlüpfreife Nymphen: Flügelscheiden schwarz und mit dem fertigen Flügel prall gefüllt.

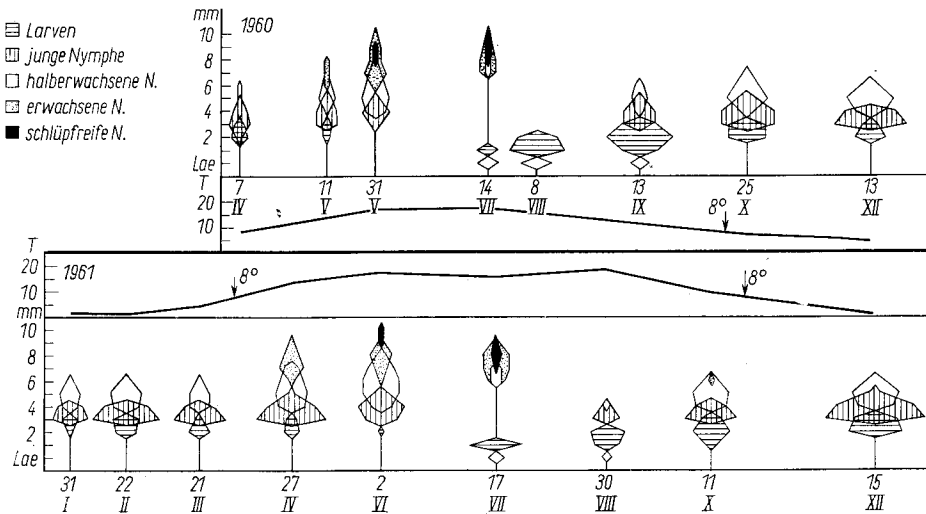


Abb. 1. Entwicklungsdiagramm von *Cloeon dipterum*.

Legt man die Untersuchungen LUBBOCKS (1865) an *Cloeon dimidiatum* zugrunde, so ergeben sich für die einzelnen Stadien folgende Häutungszahlen (dabei ist zu berücksichtigen, daß LUBBOCKS Zuchten keine Eier oder legerife Weibchen, sondern die kleinsten von ihm gefangenen Larvulae zugrunde lagen!):

Larvulae	1. und 2. Häutung
Larven:	3. bis 10. „
Junge Nymphen:	11. bis 15. „
Halberwachsene Nymphe	16. bis 18. „
Erwachsene Nymphen:	19. bis 20. „

Ungefähr ab der 13. Häutung ist die Zuordnung nicht mehr exakt, da in den höheren Stadien auch mehr Häutungen auftreten können.

Beobachtungen: Aus den in der kurzen Flugzeit (Ende Mai bis Ende Juni) abgelegten Eiern² schlüpfen bis Mitte September Larvulae (Abb. 1). Bis zu dieser Zeit ist das gesamte Gelege geschlüpft. Die Larvulae entwickeln sich sofort weiter zu Larven. Diese wachsen bis Ende Oktober, wobei sie eine mittlere Länge von 2,5 mm erreichen. Gleichzeitig häuten sich ungefähr 80 bis 90% zu höheren Stadien. Der Rest überwintert in völliger Entwicklungsruhe. Erst nach 7 Monaten, in der ersten Maihälfte, setzt die Entwicklung wieder ein, die dann rasch zum Verschwinden der Larven führt.

Junge Nymphen erscheinen in der ersten Septemberhälfte und repräsentieren von Dezember bis April 60 bis 70% der Ausbeute. Wie die Larven überwintern sie in völliger Entwicklungsruhe. Im Mai wachsen sie rasch heran und treten im Juli in den Proben nicht mehr auf. Halberwachsene Nymphen sind gleichzeitig mit den ersten jungen Nymphen zu finden, also in der ersten Septemberhälfte. Nach einer zahlenmäßig schwachen Zunahme während der Herbstmonate (bis 20 und 30%) tritt die winterliche Entwicklungsruhe ein. Sie haben dabei eine mittlere Länge von knapp 5 mm. Im April beginnt die Weiterentwicklung: einerseits nehmen die halberwachsenen Nymphen durch die Entwicklungstätigkeit der Larven und jungen Nymphen zahlenmäßig zu (im Juni machen sie über 50% aller Stadien aus), andererseits zeigen sie ein deutliches Längenwachstum. Es werden Maximalwerte von 8 mm erreicht, und die mittlere Länge dieses Stadiums erhöht sich bis auf 7,5 mm (1960) bzw. 6,5 mm (1961). Halberwachsene Nymphen sind während der ganzen Flugzeit zu finden.

Ende April, Anfang Mai treten die ersten erwachsenen Nymphen auf, schlüpfreife Nymphen wurden in beiden Untersuchungsjahren erst ab Ende Mai nachgewiesen. Beide Stadien sind bis Mitte Juli zu finden. Die mittlere Länge der erwachsenen Nymphen erhöht sich während der Flugzeit. Dies

² Ob bei der hier vorliegenden *Cloeon dipterum* Population Viviparie auftritt (BERNHARD 1907), wurde nicht untersucht.

hängt wahrscheinlich mit den allmählich kleiner werdenden „Nachschub von unten“ zusammen. Die Länge der schlüpfreifen Nymphen schwankt unregelmäßig zwischen 7 und 10 mm.

Die Hauptmasse der untersuchten *Cloeon dipterum*-Population entwickelt sich, wie oben ausgeführt, mit einer 6 Monate währenden Winterruhe. Ein kleiner Teil des Geleges entwickelt sich jedoch noch während der Sommermonate bis zur Imago, die um Mitte Oktober fliegt. Beweis dafür ist das plötzliche Auftreten einer erwachsenen Nympe am 12. 10. 1961 (Abb. 1). Das Erscheinen einer 7 mm langen halberwachsenen Nympe am 7. 10. 1960 könnte man ebenfalls damit deuten, obwohl nach MACAN (1961) eine kurze Sommergeneration nicht jedes Jahr gebildet werden muß. Soweit ein Vergleich mit den kurzen Mitteilungen in der eben zitierten Arbeit möglich ist, stimmen unsere Untersuchungsergebnisse damit gut überein.

Da das Schlüpfen aus dem Gelege in einer verhältnismäßig kurzen Zeit erfolgt (keine Eidiapause!) und die ganze Population sich, mit Ausnahme

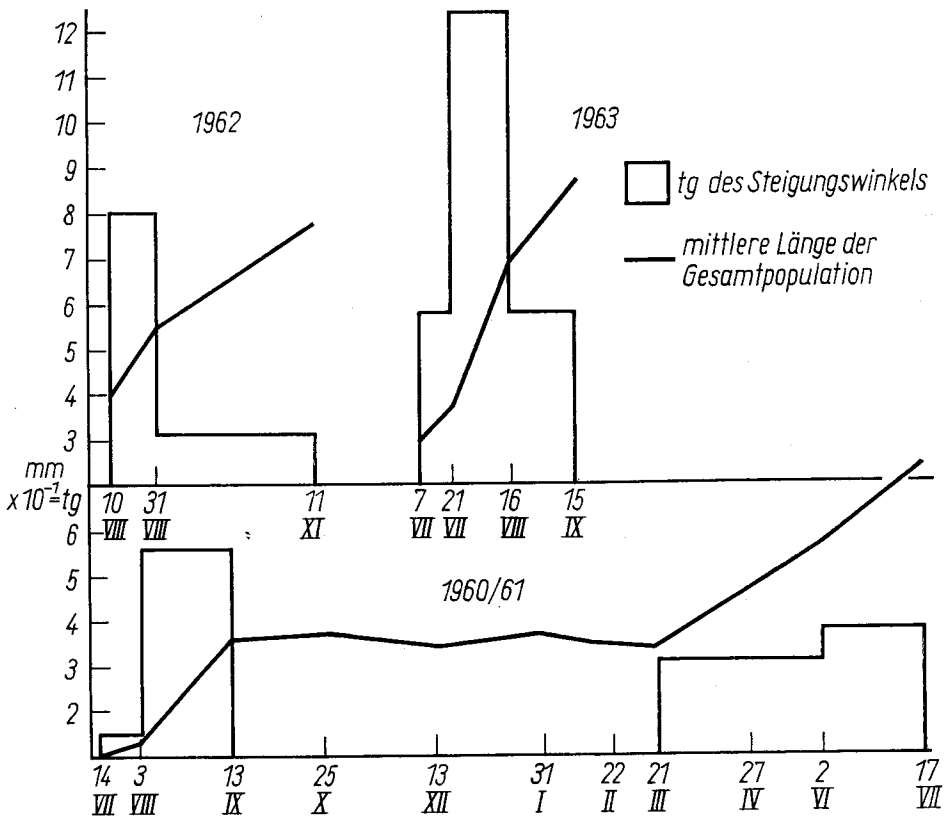


Abb. 2. Mittlere Länge nach der Zeit und Tangens des Steigungswinkels von *Cloeon simile* (oben) und *Cl. (dipterum)* (unten)

der vernachlässigbar kleinen Herbstgeneration, synchron entwickelt, ist die Bestimmung der Entwicklungsintensität möglich (MACAN 1957). Die Prozentkurven der Stadien spiegeln den Verlauf der Reifeentwicklung wider. Damit parallel verläuft die Längenentwicklung, wie die Kurve der mittleren Länge der Gesamtpopulation in Abb. 2 zeigt.

Da die Änderung der mittleren Länge nur vom Wachstumsprozeß abhängt (wenn keine schlüpfreifen Gelege vorhanden sind!), ist der Tangens des Steigungswinkels ein Maß für die Wachstumsgeschwindigkeit. Der Wert des Tangens ist in Abb. 2 eingetragen. Daraus wird ersichtlich, daß das Wachstum kurz nach dem Schlüpfen am größten ist. Die Werte sind dabei in diesem Bereich noch zu niedrig, da die Larvulaeproduktion nicht berücksichtigt werden konnte. So ist z. B. der für den Beginn des Entwicklungszyklus (14. 7. bis 3. 8.) gefundene Wert kein Maß für die Wachstumsgeschwindigkeit infolge der zu dieser Zeit gehäuften Schlüpfvorgänge. Während des Winters ist die Intensität gleich Null, in der anschließenden Flugzeit werden nur ungefähr die halben Werte des angeführten Maximums erreicht. Die absoluten Werte sind der Tab. 2 zu entnehmen. Diese Beobachtungen stimmen recht gut mit den von LUBBOCK (1865) experimentell gefundenen Daten überein (Tab. 3). Beim Vergleich ist zu berücksichtigen,

Tabelle 2

Zeit in Tagen	Mittleres Wachstum		Wachstum pro Tag	
	in mm	in %	in mm	in %
	Körperlänge		Körperlänge	
0—20	0,3	30	0,015	1,5
20—103	2,4	184,6	0,0289	2,2
103—250	0	0	0	0
250—323	2,3	67,8	0,0315	0,89
323—368	1,7	29,8	0,0377	0,662

daß LUBBOCK sicher in einem anderen Temperaturmilieu gearbeitet hat (keine Angaben), daß er im Experiment die Larvulaeproduktion ausschalten konnte und daß es sich um eine andere Art gehandelt hat (*Cl. dimitiatum*).

Tabelle 3

	Mittlere Häutungsfrequenz in Tagen
September	3
November bis Februar	14
März bis April	10

Das Ende bzw. der Anfang der progressiven Entwicklung fällt deutlich mit dem Über- bzw. Unterschreiten der Acht-Grad-Grenze zusammen, wie ein Vergleich mit der Temperaturkurve in Abb. 1 zeigt. Aus dieser Koinzidenz kann geschlossen werden, daß die Temperatur von 8 °C, *cum grano salis*, als Entwicklungsnullpunkt angesprochen werden kann. Mit diesen relativ hohen Temperaturansprüchen könnte man auch das Fehlen dieser Art im benachbarten Grünen See erklären (es wurden dort nur ganz selten einzelne Larven gefunden), da die Temperaturen dieses Gewässers ständig in der Nähe dieser kritischen Grenze pendeln (BRETSCHKO ~~unpubl.~~).

Cloeon simile Etn.

Material: 4314 Tiere wurden quantitativ ausgewertet. Die Probenentnahmen erfolgten in den Jahren 1961, 1962 und 1963. Aus der Probe vom 31. 8. 62 wurden nur ungefähr die Hälfte, vom 21. 7. 63 nur ungefähr ein Achtel aller Larven untersucht. Die Proben wurden an verschiedenen Stellen des Sees entnommen. Zwischen den einzelnen Entnahmestellen ergaben sich keine signifikanten Unterschiede im Entwicklungsgeschehen, weshalb von einer derartigen Aufgliederung in der Auswertung Abstand genommen wurde.

Stadienabgrenzung:

Larven i. e. S.: Voll ausgebildete Kiemen, keine Flügelscheiden.

Junge Nymphen: Mesothorakale Flügelscheiden reichen nicht über das Metatergit.

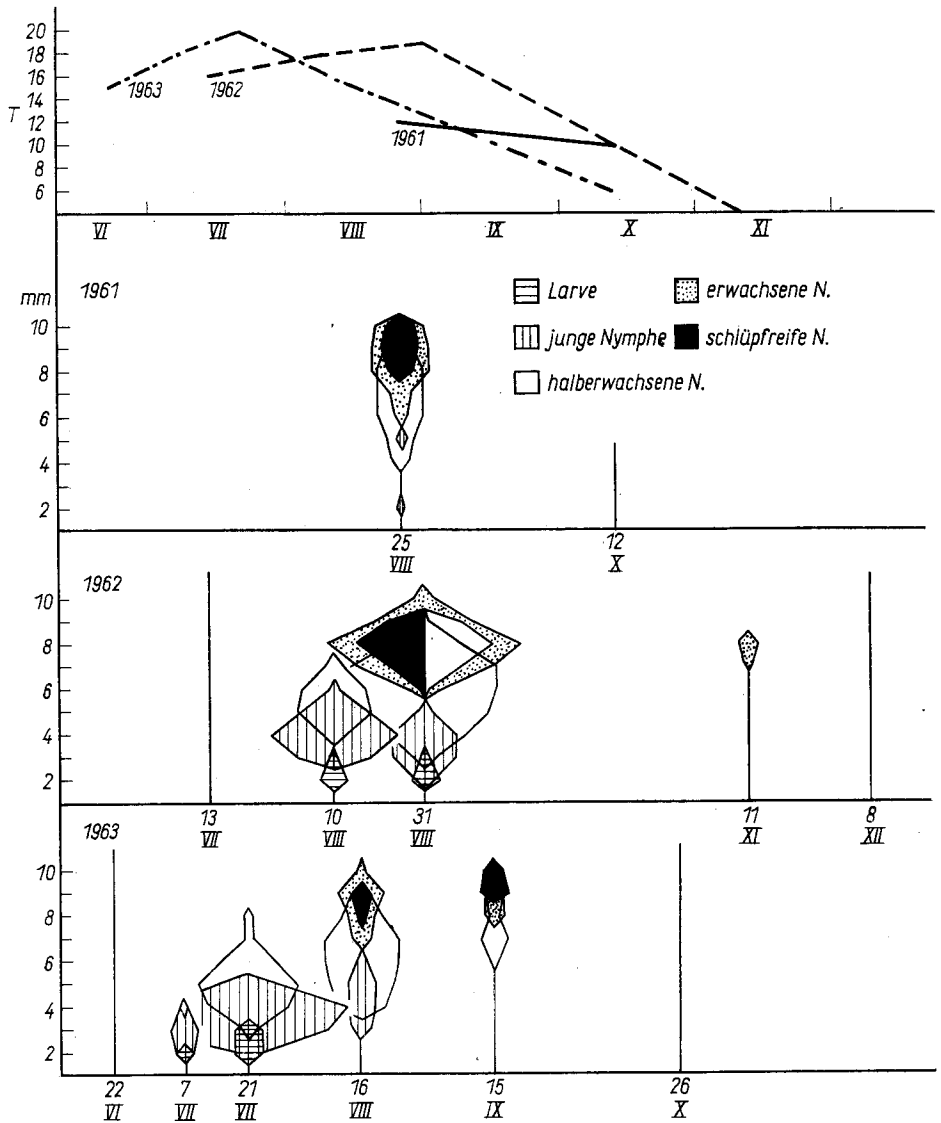
Halberwachsene Nymphen: Mesothorakale Flügelscheiden reichen nicht über das zweite Abdominaltergit und sind in der Regel flach und durchsichtig.

Erwachsene Nymphen: Mesothorakale Flügelscheiden reichen über das zweite Abdominaltergit und sind in der Regel im Querschnitt rund und undurchsichtig.

Schlüpfreife Nymphen: Flügelscheiden dunkel und mit dem fertig entwickelten Flügel prall gefüllt.

Beobachtungen (Abb. 3): Ungefähr 5 Wochen nach dem Eisbruch beginnt die Entwicklung aus dem Ei, die sehr rasch zu jungen und halberwachsenen Nymphen führt. Larvulae konnten nicht nachgewiesen werden, Larven nur ganz selten. Bereits nach 4 bis 5 Wochen verlassen die ersten Imagines den See. Die Flugzeit dürfte unter normalen Bedingungen von Anfang August bis Ende September währen. Die extrem lange Eisbedeckung 1962 verschob den Beginn der Entwicklung und verlängerte die Flugzeit, so daß in diesem Jahr noch am 11. 11. einige Nachzügler gefunden werden konnten. Außerhalb der im Diagramm gezeigten Zeitspanne sind die Proben immer ephemeropterenfrei (angegeben ist jeweils nur die letzte und erste ephemeropterennegative Probe).

Das Entwicklungsbild von *Cloeon simile* ist geprägt von einer 9 bis 10 Monate währenden Eidiapause. In diesem besonderen Fall kann auch ohne direkte Beobachtung der Gelege (BRETSCHKO ~~unpubl.~~) mit großer Sicherheit von einer Schlüpfverzögerung gesprochen werden, da die Lebens-

Abb. 3. Entwicklungsdiagramm von *Cloeon simile*

bedingungen im Litoral unter Eis bzw. im Substrat derartig ungünstig sind, daß eine Larvulaediapause mit hoher Wahrscheinlichkeit ausgeschlossen werden kann.

Beim Vergleich mit dem Entwicklungsablauf anderer Ephemeropteren, insbesondere *Cl. dipterum*, fällt auf, daß die niederen Entwicklungsstadien äußerst rasch durchlaufen werden. Die Häutungsfrequenz ist so groß, daß

die Proben zeitlich zu weit auseinander liegen, um eine wirkliche Vorstellung von den Vorgängen zu geben. Bei diesem Vergleich der Stadienverteilung ist, wenn es sich auch um nahe verwandte Arten handelt, der Einwurf der willkürlichen Stadienabgrenzung berechtigt. Der Vergleich der reinen Längenentwicklung ist demgegenüber korrekter, zumal das Entwicklungsziel (Länge der Imagines) bei beiden Arten ungefähr gleich ist. Es zeigt sich dabei, daß das Längenwachstum durchwegs ungefähr doppelt so rasch abläuft wie bei *Cl. dipterum* (Abb. 2). Der relativ niedere Wert am Beginn 1963 wird durch die zu dieser Zeit forciert ablaufenden und nicht berücksichtigten Schlüpfvorgänge aus den Gelegen deutbar. Es ist anzunehmen, daß auch zu dieser Zeit die Wachstumsgeschwindigkeit ähnliche Werte aufweist, wie sie nach Beendigung der Schlüpfvorgänge gefunden wurden. Überhaupt macht der ganze Entwicklungsablauf von *Cl. simile* einen „gehetzten“ Eindruck. Verursacht wird dies wohl durch den Umstand, daß die für ein aktives Wasserleben günstigen chemisch-physikalischen Bedingungen nur ganz kurze Zeit herrschen. Es ist dies ein gutes Beispiel für eine physiologische Anpassung an ein Extrembiotop ermöglicht durch die äußerst plastische Larvalentwicklung der Ephemeropteren (z. B. *Baetis rhodani*).

Centroptilum luteolum (Müll.)

Material:

272 Tiere wurden quantitativ ausgewertet. Die Probenentnahmen erfolgten in den Jahren 1960 und 1961. Während die Generation 1959/60 zahlenmäßig sehr klein war, war die folgende häufiger und vor allem regelmäßig anzutreffen. An Hand der Daten dieser Generation ist der Verlauf der Entwicklung zu erkennen. Die Larvulae konnten nicht eindeutig bestimmt werden.

Stadienabgrenzung:

Larvulae: Keine äußere Atmungsorgane bzw. allmähliche Ausbildung derselben.

Larven i. e. S.: Voll ausgebildete Kiemen, keine Flügelscheiden.

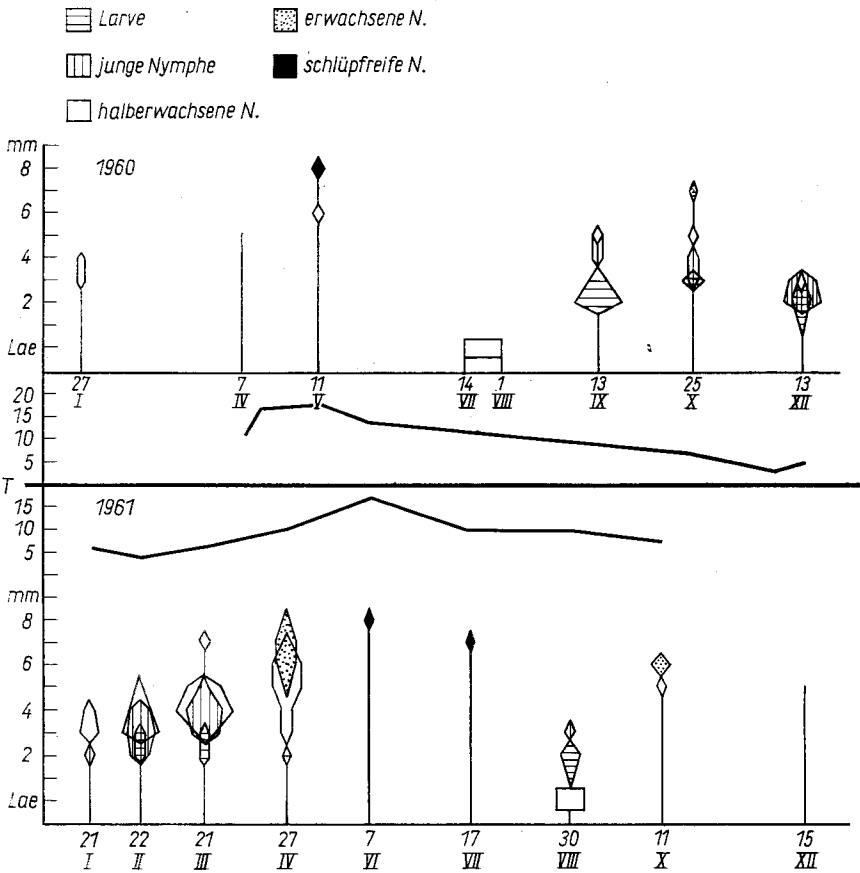
Junge Nymphen: Mesothorakale Flügelscheiden gut sichtbar.

Halberwachsene Nymphen: Mesothorakale Flügelscheiden reichen über die metathorakalen und sind flach und durchsichtig.

Erwachsene Nymphen: Mesothorakale Flügelscheiden reichen über das erste Abdominaltergit hinaus, sind undurchsichtig und liegen etwas lateral.

Schlüpfreife Nymphen: Flügelscheiden dunkel und mit dem fertig entwickelten Flügel prall gefüllt.

Beobachtungen (Abb. 4): Vom Mai bis Juli wurden 1961 erwachsene und schlüpfreife Nymphen gefunden, 1960 nur im Mai. Larvulae traten in der Juli- und Augustprobe 1960 auf; in diesen Proben fanden sich nur Larvulae. Mitte September erschien eine große Zahl von Larven und einige junge und halberwachsene Nymphen. Diese entwickelten sich in beiden Jahren im Verlauf des Oktobers bis zu Imagines weiter. In den Winterpro-

Abb. 4. Entwicklungsdiagramm von *Centroptilum luteolum*

ben fanden sich Larven, junge und halberwachsene Nymphen; Ende April war die Entwicklung bereits wieder bis zur erwachsenen Nymphe fortgeschritten.

C. luteolum zeigt im untersuchten Gewässer eine deutlich bivoltine Entwicklung. Zwischen den beiden Flugzeiten kann, offenbar bei anhaltend hohen Wassertemperaturen (Abb. 4), wie sie 1960 verwirklicht waren, eine sommerliche Larvulae-Diapause liegen. Es ist allerdings möglich, daß auch 1961 eine solche auftrat, die aber durch Nachzügler aus der Frühjahrgeneration und durch schlechtere Fängigkeit der Larvulae im Diagramm nicht klar zum Ausdruck kommt. Ob die gesamte Population im Herbst noch einmal fliegt oder nur ein Teil, wie etwa bei *Baetis rhodani* (PLESKOT 1958, MACAN 1954), geht aus dem vorliegenden Material nicht eindeutig hervor. Das fast völlige Verschwinden der Larven und jungen Nymphen im Oktober

1960 bzw. das gänzliche Fehlen dieser Stadien im Oktober 1961 deutet wohl auf eine synchrone Entwicklung der gesamten Population hin. Das Fehlen eines Stadiums in den Proben kann aber nicht als sicherer Beweis gelten. In die gleiche Richtung deutet jedoch auch die Einfachheit und Regelmäßigkeit des Entwicklungsablaufes. Würde etwa ein Teil der Sommergelege eine Schlüpfverzögerung aufweisen, so würde sich diese Tatsache in einem wesentlich komplizierteren Kurvenbild offenbaren. Zusammenfassend erscheint eine synchrone Entwicklung der gesamten Population wahrscheinlich.

Larvulae der Herbstimagines wurden nicht gefunden. Ob zwischen der Winter- und Sommergeneration signifikante morphologische Unterschiede bestehen (Körperlänge), konnte wegen Materialmangels nicht untersucht werden.

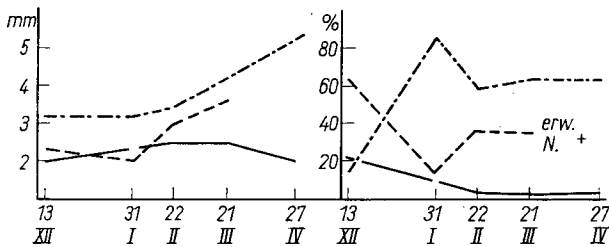


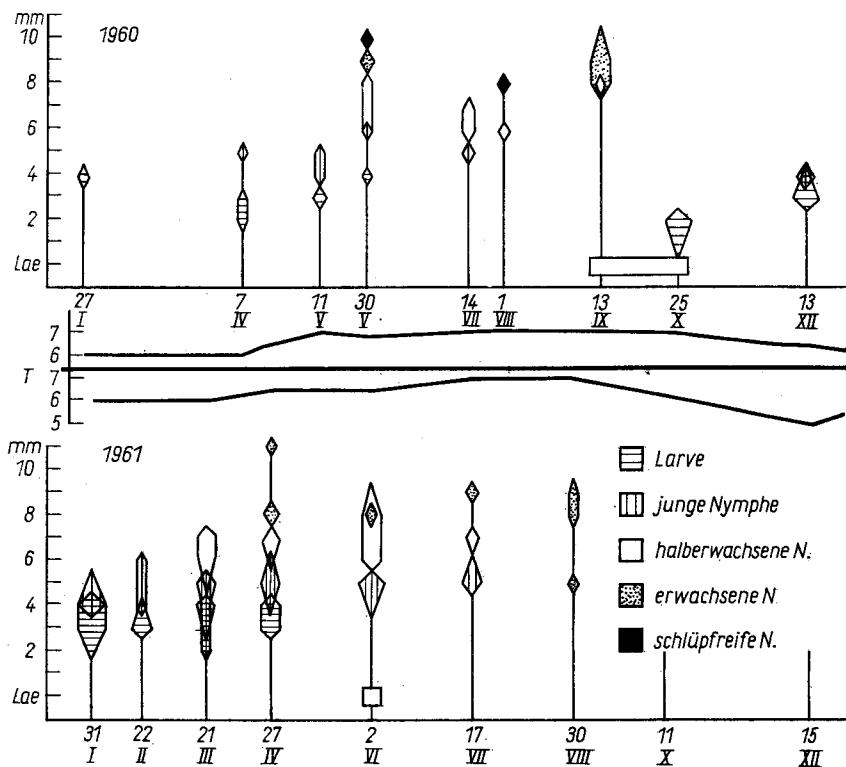
Abb. 5. Mittlere Länge (links) und prozentuale Stadienverteilung (rechts) nach der Zeit von *Centropilum luteolum*. Volle Linien = Larven, gestrichelte Linien = junge Nymphen, strichpunktierte Linien = halberwachsene Nymphen

Während in den Sommermonaten die gesamte Entwicklung zum Stillstand kommen kann (wenn man das evtl. auftretende Schlüpfen aus den Gelegen vernachlässigt), wird im Winter nur die Längsentwicklung weitgehend eingeschränkt: wie Abb. 5 zeigt, bleibt die mittlere Länge der einzelnen Stadien annähernd konstant, während die Prozentkurven der Stadien instruktiv die ablaufende Reifeentwicklung zeigen. Betrachtet man nach den bisherigen Erfahrungen die Temperatur als den die Entwicklung am stärksten beeinflussenden Faktor, so haben bei dieser Art anscheinend Längen- und Reifeentwicklung verschiedene kritische Temperaturen. Die Lage dieser Grenzen läßt sich aus den vorliegenden Daten nicht ersehen, da der in diesem Biotop sicher stark in Erscheinung tretende Tagesgang der Temperatur nicht berücksichtigt wurde. Die Temperaturkurve besitzt eine zu geringe Aussagekraft, als daß eine Korrelierung mit dem Entwicklungsablauf statthaft wäre.

Baetis rhodani (Pict.)

Material: 311 Tiere aus 18 Proben, die in den Jahren 1960 und 1961 entnommen wurden. Infolge der Vergesellschaftung mit *B. subalpinus* konnten die Larvulae nicht eindeutig definiert werden.

Stadienabgrenzung: Wie bei *Centropilum luteolum*.

Abb. 6. Entwicklungsdiagramm von *Baetis rhodani*

Beobachtungen (Abb. 6): 1960 fanden sich im September und Oktober Larvulae. Noch im Oktober entwickeln sich daraus Larven, im Dezember die ersten jungen Nymphen. Diese nehmen während der Wintermonate sowohl an Länge als auch an Häufigkeit zu, um in der zweiten Märzhälfte die ersten halberwachsenen Nymphen zu bilden, aus denen sich auch bereits die ersten erwachsenen Nymphen entwickelt haben. Im Mai verschwinden die Larven aus den Proben, Ende August finden sich nur mehr erwachsene Nymphen. Larvulae wurden 1961 nur Anfang Juni gefunden. Im Oktober und Dezember 1961 waren die Proben ephemeropterennegativ.

B. rhodani wurde in anderen Gewässern schon mehrfach untersucht. So fand PLESKOT (1958) in der sommerwarmen Schwechat, daß aus der in Entwicklungsruhe überwinterten Generation im Frühjahr große Imagines entstehen, deren Eier zum Teil überwintern, zum Teil sofort schlüpfen, in einer Larvulae-Diapause übersommern und im Herbst eine Generation mit kleineren Imagines bilden. MACAN (1957) fand im sommerkühlen Ford Wood Beck eine lange überwinterte und eine kurze Sommergeneration. Beide

lassen sich wieder in zwei Generationsgruppen teilen, je nach Länge der Ei-Diapause.

Der untersuchte Biotop zeichnet sich, wie schon erwähnt, durch eine bemerkenswerte Temperaturkonstanz aus (S. 5), so daß dieser Faktor im Entwicklungsgeschehen überhaupt nicht in Erscheinung treten kann. Erwartungsgemäß konnte weder eine Winter- noch Sommerruhe nachgewiesen werden. Befunde, die für eine Ei-Diapause sprechen würden, liegen ebenfalls nicht vor. Im Winter erscheint die Entwicklung allerdings etwas langsamer abzulaufen. Man könnte dahinter die unterschiedliche Tageslänge vermuten.

Die lange Flugzeit (1960: Juni bis September, 1961: Ende März bis Anfang September) deutet auf eine polyvoltine Entwicklung hin (MACAN 1957). Das einmalige geschlossene Larvulaevorkommen und das regelmäßige Entwicklungsbild (Abb. 6) sprechen dagegen. Infolge der geringen Populationsdichte läßt sich diese interessante Frage jedoch nicht eindeutig beantworten.

Obwohl die Fangergebnisse 1960 sehr schlecht waren, ist der zeitlichen Stadienverteilung doch eine Verschiebung des Entwicklungsgeschehens gegenüber 1961 zu entnehmen (Abb. 6). Bei der hohen Konstanz der äußeren Faktoren ist dieser Unterschied zwischen zwei aufeinanderfolgenden Generationen erstaunlich.

5. Zusammenfassung

1. Es wird kurz auf die Problematik der weitgehend extrapolierten Aussage hingewiesen und die Methodik beschrieben.

2. Mit Ausnahme von *Cloeon simile* stammen alle Arten aus Gewässern, die in der Nähe des Grünen See liegen (Tragöb Oberort, Steiermark, Österreich, südliche Ausläufer des Hochschwabmassives, 760 m ü. NN). *Cloeon simile* wurde im Litroal des Sackwiesensee gesammelt, Hochschwab, Sonn-schianalpe, 1420 m ü. NN. Die chemisch-physikalischen Charakteristika der einzelnen Biotope werden angegeben.

3. *Cloeon dipterum* (L.) fliegt von Ende Mai bis Mitte Juli. Die Gelege (ob die Population vivipar ist, wurde nicht untersucht) entwickeln sich sofort zu Larven, jungen und halberwachsenen Nymphen. Diese überwintern in völliger Entwicklungsruhe. Ein kleiner Teil der Population kann sich noch im Herbst bis zum geflügelten Stadium entwickeln.

4. Die Entwicklung von *Cloeon simile* Etn. ist durch eine 9 bis 10 Monate währende Ei-Diapause geprägt. Der Entwicklungsbeginn liegt ungefähr 5 Wochen nach dem Eisbruch und führt in einem Monat zu Imagines. Flugzeit rund zwei Monate.

5. *Centroptilum luteolum* (Müll.) ist im untersuchten Gewässer bivoltin. Flugzeit von Mai bis Juli und im Oktober. Im Sommer kann eine Larvula-

4. Zahlenwerte zu den einzelnen Entwicklungsdiagrammen

Cloeon dipterum

Datum	Stadium	Lae	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	mm
7. 4. 60	L	—	—	7	3	—	—	—	—	—	—	—	—
	jg. N.	—	—	2	15	11	2	—	—	—	—	—	—
	hw. N.	—	—	—	—	2	2	2	—	—	—	—	—
11. 5. 60	L	—	—	2	3	—	—	—	—	—	—	—	—
	jg. N.	—	—	—	14	13	5	—	—	—	—	—	—
	hw. N.	—	—	—	—	1	7	6	1	—	—	—	—
31. 5. 60	erw. N.	—	—	—	—	—	—	1	2	1	—	—	—
	jg. N.	—	—	—	5	26	5	—	—	—	—	—	—
	hw. N.	—	—	—	—	14	24	20	11	1	—	—	—
14. 7. 60	erw. N.	—	—	—	—	—	—	3	13	4	3	1	—
	(N)	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—
	Lae	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3. 8. 60	L	—	16	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	hw. N.	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—
	erw. N.	—	—	—	—	—	—	—	10	9	5	—	—
13. 9. 60	(N)	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	1	—
	Lae	41	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	L	—	129	57	—	—	—	—	—	—	—	—	—
25. 10. 60	Lae	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	L	—	44	177	53	—	—	—	—	—	—	—	—
	jg. N.	—	—	—	35	39	6	—	—	—	—	—	—
13. 12. 60	hw. N.	—	—	—	—	3	10	3	—	—	—	—	—
	L	—	—	46	53	—	—	—	—	—	—	—	—
	jg. N.	—	—	—	96	103	10	—	—	—	—	—	—
31. 1. 61	hw. N.	—	—	—	—	10	71	21	1	—	—	—	—
	L	—	—	36	10	—	—	—	—	—	—	—	—
	jg. N.	—	—	—	190	99	—	—	—	—	—	—	—
22. 2. 61	hw. N.	—	—	—	—	23	73	8	—	—	—	—	—
	L	—	—	2	10	—	—	—	—	—	—	—	—
	jg. N.	—	—	—	44	25	—	—	—	—	—	—	—
21. 3. 61	hw. N.	—	—	—	—	11	18	4	—	—	—	—	—
	L	—	—	19	24	—	—	—	—	—	—	—	—
	jg. N.	—	—	—	166	74	—	—	—	—	—	—	—
27. 4. 61	hw. N.	—	—	—	—	29	36	5	—	—	—	—	—
	L	—	—	17	3	—	—	—	—	—	—	—	—
	jg. N.	—	—	—	102	36	—	—	—	—	—	—	—
2. 6. 61	hw. N.	—	—	—	—	13	18	3	—	—	—	—	—
	L	—	—	7	6	—	—	—	—	—	—	—	—
	jg. N.	—	—	—	182	82	1	—	—	—	—	—	—
2. 6. 61	hw. N.	—	—	—	—	28	41	29	11	—	—	—	—
	erw. N.	—	—	—	—	—	—	1	23	11	1	—	—
	L	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2. 6. 61	jg. N.	—	—	—	34	73	7	—	—	—	—	—	—
	hw. N.	—	—	—	—	14	56	45	26	—	—	—	—

Fortsetzung

Datum	Stadium	Lae	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10 mm
17. 7. 61	erw. N.	—	—	—	—	—	—	1	11	16	3	—
	(N)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
	Lae	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	L	—	96	—	—	—	—	—	—	—	—	—
30. 8. 61	hw. N.	—	—	—	—	—	—	6	3	—	—	—
	erw. N.	—	—	—	—	—	—	7	25	21	2	—
	(N)	—	—	—	—	—	—	—	1	4	2	—
	Lae	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11. 10. 61	L	—	22	35	—	—	—	—	—	—	—	—
	jg. N.	—	—	—	26	6	—	—	—	—	—	—
	hw. N.	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—
	L	—	8	50	4	—	—	—	—	—	—	—
15. 12. 61	jg. N.	—	—	—	97	42	—	—	—	—	—	—
	hw. N.	—	—	—	—	34	46	7	—	—	—	—
	erw. N.	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
	L	—	—	102	64	—	—	—	—	—	—	—
30. 1. 62	jg. N.	—	—	—	379	212	3	—	—	—	—	—
	hw. N.	—	—	—	—	55	74	11	—	—	—	—
	L	—	—	5	3	—	—	—	—	—	—	—
	jg. N.	—	—	—	29	20	—	—	—	—	—	—
	hw. N.	—	—	—	—	6	3	1	1	—	—	—
<i>Clocon simile</i>												
25. 8. 61	jg. N.	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—
	hw. N.	—	—	—	—	5	9	24	27	29	8	1
10. 8. 62	erw. N.	—	—	—	—	—	—	1	3	35	34	22
	(N)	—	—	—	—	—	—	—	—	7	17	12
31. 8. 62	L	—	—	10	8	—	—	—	—	—	—	—
	jg. N.	—	—	—	68	183	59	2	—	—	—	—
11. 11. 62	hw. N.	—	—	—	—	8	66	48	5	—	—	—
	L	—	—	11	1	—	—	—	—	—	—	—
7. 7. 62	jg. N.	—	—	6	52	46	4	—	—	—	—	—
	hw. N.	—	—	—	5	72	190	254	265	60	1	—
21. 7. 63	erw. N.	—	—	—	—	—	—	7	237	460	99	3
	(N)	—	—	—	—	—	—	1	71	223	59	—
16. 8. 63	erw. N.	—	—	—	—	—	—	—	2	5	—	—
	L	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—
7. 7. 62	jg. N.	—	—	4	7	1	—	—	—	—	—	—
	hw. N.	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
21. 7. 63	L	—	—	7	9	—	—	—	—	—	—	—
	jg. N.	—	—	7	320	485	66	—	—	—	—	—
16. 8. 63	hw. N.	—	—	—	1	86	127	41	2	1	—	—
	jg. N.	—	—	—	3	10	7	1	—	—	—	—
7. 7. 62	hw. N.	—	—	—	—	24	46	69	57	20	4	—
	erw. N.	—	—	—	—	—	—	—	4	11	24	2
	(N)	—	—	—	—	—	—	—	—	2	3	—

Fortsetzung

Datum	Stadium	Lae	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	mm
15. 9. 63	hw. N.	—	—	—	—	—	—	2	7	1	3	—	
	erw. N.	—	—	—	—	—	—	—	—	6	5	4	
	(N)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9	4	
<i>Centroptilum luteolum</i>													
27. 1. 60	hw. N.	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—
11. 5. 60	hw. N.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	(N)	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
14. 7. 60	Lae	?	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1. 8. 60	Lae	?	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13. 9. 60	L	—	—	28	2	—	—	—	—	—	—	—	—
	jg. N.	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—
	hw. N.	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
25. 10. 60	L.	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—
	jg. N.	—	—	—	1	4	—	—	—	—	—	—	—
	hw. N.	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
13. 12. 60	erw. N.	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
	L.	—	2	5	2	—	—	—	—	—	—	—	—
	jg. N.	—	—	19	18	—	—	—	—	—	—	—	—
31. 1. 61	hw. N.	—	—	—	5	1	—	—	—	—	—	—	—
	jg. N.	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
22. 2. 61	hw. N.	—	—	—	5	1	—	—	—	—	—	—	—
	L.	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	jg. N.	—	—	4	10	3	—	—	—	—	—	—	—
21. 3. 61	hw. N.	—	—	—	17	8	2	—	—	—	—	—	—
	L.	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	jg. N.	—	—	—	9	20	1	—	—	—	—	—	—
27. 4. 61	hw. N.	—	—	—	5	31	19	—	1	—	—	—	—
	L.	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	hw. N.	—	—	—	1	1	7	8	1	—	—	—	—
2. 6. 61	erw. N.	—	—	—	—	—	1	4	3	1	—	—	—
	(N)	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
17. 7. 61	(N)	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—
30. 8. 61	Lae	?	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	L.	—	2	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	jg. N.	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
11. 10. 61	hw. N.	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
	erw. N.	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—
<i>Baetis rhodani</i>													
27. 1. 60	L.	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
7. 4. 60	L.	—	—	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	jg. N.	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
11. 5. 60	hw. N.	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
	L.	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	jg. N.	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—

Fortsetzung

Datum	Stadium	Lae	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
31. 5. 60	L.	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	jg. N.	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—
	hw. N.	—	—	—	—	—	—	1	1	1	—	—	—
	erw. N. (N)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	1
14. 7. 60	jg. N.	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
	hw. N.	—	—	—	—	—	—	2	1	—	—	—	—
1. 8. 60	hw. N. (N)	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—
	Lae	?	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
13. 9. 60	hw. N.	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
	erw. N.	—	—	—	—	—	—	—	—	3	3	1	—
	Lae	?	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
25. 10. 60	L.	—	—	12	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13. 12. 60	L.	—	—	—	12	2	—	—	—	—	—	—	—
	jg. N.	—	—	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—
31. 1. 61	L.	—	—	1	8	8	—	—	—	—	—	—	—
	jg. N.	—	—	—	—	8	1	—	—	—	—	—	—
22. 2. 61	L.	—	—	—	3	2	—	—	—	—	—	—	—
	jg. N.	—	—	—	—	2	2	1	—	—	—	—	—
21. 3. 61	L.	—	—	1	2	3	—	—	—	—	—	—	—
	jg. N.	—	—	—	1	2	3	—	—	—	—	—	—
	hw. N.	—	—	—	—	—	1	6	3	—	—	—	—
27. 4. 61	L.	—	—	—	4	3	—	—	—	—	—	—	—
	jg. N.	—	—	—	—	2	6	1	—	—	—	—	—
	hw. N.	—	—	—	—	—	—	2	3	—	—	—	—
	erw. N.	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	1
2. 6. 61	Lae	?	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	jg. N.	—	—	—	—	2	3	—	—	—	—	—	—
	hw. N.	—	—	—	—	—	—	4	1	3	1	—	—
	erw. N.	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
17. 7. 61	jg. N.	—	—	—	—	—	3	1	—	—	—	—	—
	hw. N.	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—
	erw. N.	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—
30. 8. 61	erw. N.	—	—	—	—	—	1	—	—	1	1	—	

Erklärung der in den Tabellen verwendeten Abkürzungen:

Lae = Larvulae, Lae...? = Larvulae gefunden, aber nicht eindeutig determiniert, L. = Larve i. e. S., jg. N. = junge Nymphe, hw. N. = halberwachsene Nymphe, erw. N. = erwachsene Nymphe, (N) = schlüpfreife Nymphe.

diapause auftreten, im Winter wurde nur eine Reifeentwicklung beobachtet.

6. *Baetis rhodani* (Pict.) weist eine äußerst lange Flugzeit auf: 1961 von Mai bis September. Entsprechend der konstanten Wassertemperaturen konnten keine Diapausen nachgewiesen werden. Die Ergebnisse werden mit anderen Untersuchungen verglichen.

7. Die Zahlenwerte zu den einzelnen Entwicklungsdiagrammen werden angegeben.

Schrifttum

- BERNHARD, C.: Über die vivipare Ephemeride *Chloeon* dipterum. Biol. Centr. 27 (1907) 467–479.
- BRETSCHKO, G.: Zur Hydrobiologie des Grünen See bei Tragöß/Stmk. (unpubl.).
- ELSTER, H. J.: Ein Beitrag zur Produktionsbiologie des Zooplanktons. VIVL XII (1955) 404–411.
- KOSSWIG, K.: Zur Hydrobiologie des Sackwiesensee. (unpubl.).
- LUBBOCK, J.: On the Development of *Chloeon* (Ephemera) dimidiatum II. Trans. Lim. Soc. London XXV (1865) 477–492.
- MACAN, T. T.: The life histories and migrations of the Ephemeroptera in a stony stream. Trans. Soc. Brit. Ent. 12/5 (1957) 129–156.
- A Key to the Nymph of the British species of Ephemeroptera. Fr. Biol. Ass. Sc. P. Nr. 20 (1961) 1–64.
- PLESKOT, G.: Die Periodizität einiger Ephemeropteren der Schwechat. Wasser und Abw. (1958) 1–32.
- Die Periodizität der Ephemeropterenfauna einiger österr. Fließgewässer. VIVL. XIV (1961a) 410–416.
- Beobachtungen über Diapausen in der Entwicklung der Ephemeropteren. XI. Int. Kongr. f. Ent. Wien 1960 BI (1961b) 363–366.
- WEBER, H.: Lehrbuch der Entomologie. G. Fischer, Jena 1933.
- ZÖTL, J.: Die Hydrographie des nordostalpinen Karstes. Steir. Beitr. z. Hydrogeol. Jhg. 1960/61, 54–183.