

AUTÖKOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN ZUM ENTWICKLUNGSZYKLUS VON *BAETIS ALPINUS* (PICT.)*

UWE HUMPESCH

*Institut für Limnologie und Gewässerschutz der Österreichischen Akademie der Wissenschaften,
Berggasse 18/19, A-1090 Wien, Austria*

I. Einleitung und Methodik

In der vorliegenden Arbeit wird über das Entwicklungsgeschehen von *Baetis alpinus* (PICT.) aus Lunzer Fliessgewässern berichtet. *Baetis alpinus* wurde im Fichtenbach, einem Quellbach in 1355 m Seehöhe mit ziemlich konstanter Wassertemperatur (Schwankungen während des Jahres zwischen 3° und 5°C, Wintermessungen fehlen) und im sommerkalten Seebach in 615 m Seehöhe mit einer Wassertemperatur von 3,5° bis 11°C (selten bis 12°C) untersucht (Abb. 1). Die Beobachtungen erlauben also einen Vergleich der Entwicklung einer Art aus verschiedenen Höhenlagen.

Die Untersuchungen wurden an 6317 Larven durchgeführt, die aus monatlichen Aufsammlungen aus den Jahren 1965–1968 stammten.

Für die Analyse der Entwicklungsvorgänge musste neben der Länge der Larven (Kopf bis Abdomen ohne Cerci) noch ein Merkmal herangezogen werden, das den Reifegrad (= Entwicklungsstadium) des Tieres wiedergibt, da nach PLESKOT (1961) bei *Baetis* die Larvengrösse allein keine Aussage über den Entwicklungszustand des Tieres zulässt. Bei einigen Arten werden nämlich Saisonformen ausgebildet. ELBING (1971) untersuchte an *Ephemera danica* Kopflänge, Kopfbreite, Augengrösse, Thorakallänge, Thorakalbreite, Flügelscheidenlänge, Körperlänge und Ocellenabstand für die Beurteilung des Reifegrades. Sie fand, daß die absolute Länge der Flügelscheiden und die Lagebeziehung derselben zum Thorax die einzigen durchgehenden Merkmale für den Entwicklungszustand sind; deshalb wurden diese Merkmale auch meiner Entwicklungsstudie zugrunde gelegt.

Für die flügellosen Stadien diente als zusätzliches Merkmal das Auftreten bzw. der Ausbildungszustand der Tracheenkiemen. (Die Trennung der Geschlechter im Larvenstadium konnte nach dem Vorhandensein bzw. Fehlen der Turbanaugenanlagen vorgenommen werden).

Für *Baetis alpinus* ließen sich sieben Entwicklungsstadien unterscheiden (Symbole — siehe Abb. 3), die folgendermassen charakterisiert sind (HUMPESCH, 1971):

1) Larvula: erstes Tracheenkiemenpaar fehlt, zweites bis 7. Kiemenpaar entweder ebenfalls fehlend oder ausgebildet.

* Aus der Biologischen Station Lunz/See und dem I. Zoologischen Institut der Universität Wien.

- 2) junge Larve: alle 7 Kiemenpaare ausgebildet; mesothorakales und metathorakales Flügelscheidenpaar fehlen.
- 3) Larve: alle 7 Kiemenpaare ausgebildet; mesothorakales Flügelscheidenpaar angedeutet, metathorakales Flügelscheidenpaar fehlt.
- 4) Larvonymphe: mesothorakales Flügelscheidenpaar den Metathorax zur Hälfte bedeckend; metathorakales Flügelscheidenpaar angedeutet. (Ab diesem Stadium können die Weibchen von den Männchen durch die in Ausbildung befindlichen Turbanaugen unterschieden).

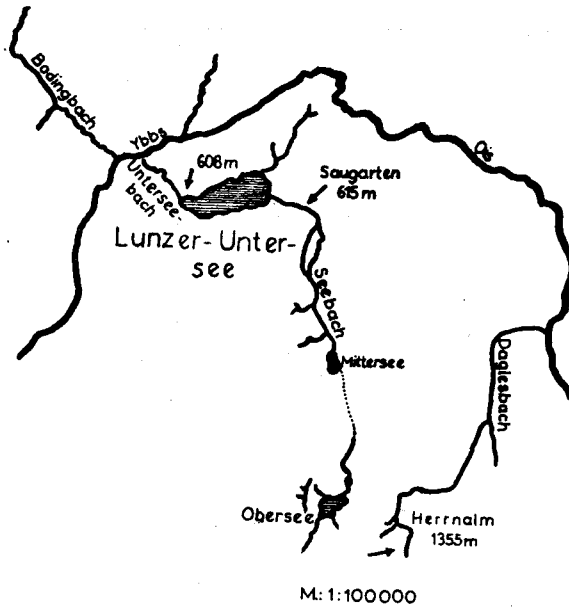


Abb. 1: Karte der Gewässer des Lunzer Gebietes; → = Fundstellen.

Aus: PLESKOT (1951), etwas geändert

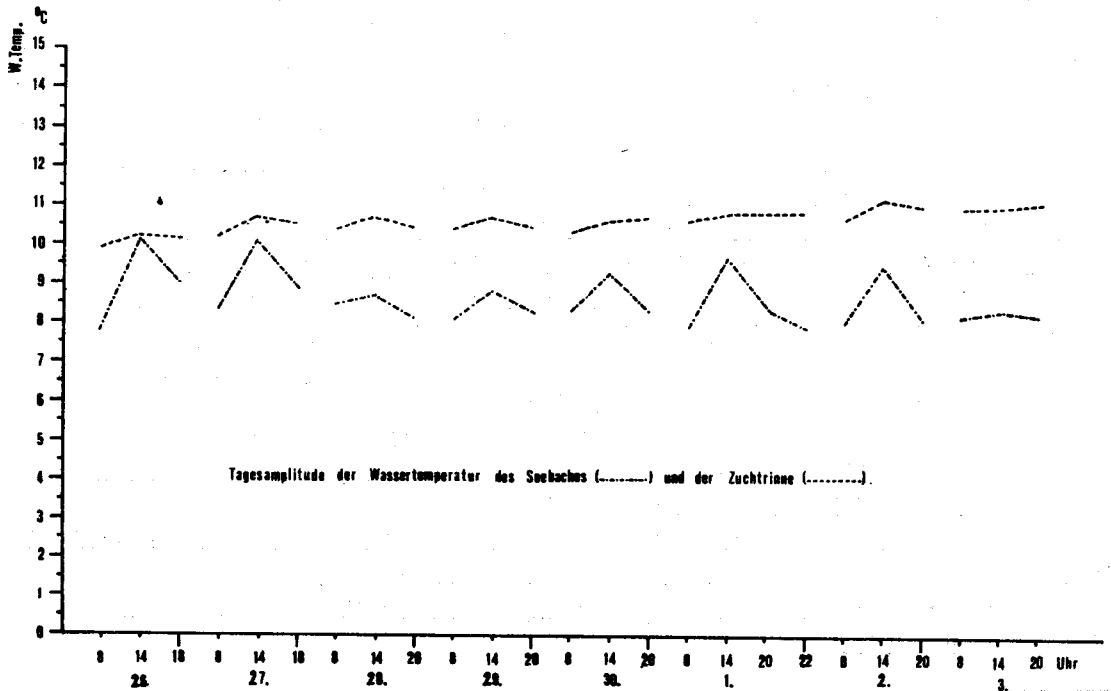


Abb. 2. Tagesamplitude der Wassertemperatur des Seebaches und der Zuchtrinne

5) junge Nymphe: mesothorakales Flügelscheidenpaar bedeckt den Metathorax.

6) halberwachsene Nymphe: mesothorakales Flügelscheidenpaar bedeckt das 1. Abdominalsegment.

7) erwachsene Nymphe: mesothorakales Flügelscheidenpaar bedeckt das 2. Abdominalsegment. Erwachsene Nymphen mit schwarzen Flügelscheiden sind schlüpfreife Nymphen. Dieses Stadium in den Fängen bedeutet gleichzeitig das Vorhandensein von Flugstadien. Die Dauer der Flugperiode lässt sich nach den reifen Nymphen bestimmen.

Die Darstellung der Fangergebnisse erfolgt nach der Form der Entwicklungsdiagramme von BRETSCHKO (1965).

Für die Analyse der Wachstums-, Häutungs- und Metamorphosevorgänge wurden in 68 Zuchten 491 Tiere unter natürlichen Licht-Dunkelverhältnissen in Einzel- bzw. Massenkulturen gehalten, und alle 3 Tage kontrolliert (Zuchtbedingungen siehe HUMPESCH, 1971). Aus methodischen Gründen konnten erst Tiere ab dem III. Entwicklungsstadium unter Zuchtbedingungen beobachtet werden. Die maximale und minimale Wassertemperatur in der Zuchtrinne und im Seebach waren annähernd gleich, jedoch zeigte sich ein deutlicher Unterschied in der Tagesamplitude (Abb. 2), die in der Zuchtrinne nur wenige Zehntelgrade betrug. Außerdem wurden im Sommer und im Winter relativ hohe Temperaturen gemessen, nämlich 11–12°C und 4–5°C. Bei der Interpretation der Zuchtergebnisse sind diese Verhältnisse zu berücksichtigen. Möglicherweise war wegen dieser Temperaturen in den Sommermonaten der Zuchterfolg sehr gering: von 30 Zuchten konnten nur 10 teilweise ausgewertet werden.

II. Ergebnisse

Der monatliche Aspekt der Stadienverteilung im Fichtenbach und im Seebach zeigt Unterschiede in der Entwicklung an (Abb. 3): der Beginn der Flugzeit im Fichtenbach ist gegenüber der im Seebach deutlich gegen den Sommer hin verschoben. Diese Erscheinung ist auch von anderen Ephemeropterenarten aus verschiedenen Höhenlagen bekannt (vgl. MACAN, 1974, S 153). Die Flugzeit als Ganzes gesehen deckt sich mit den bisher festgestellten Befunden (u. a. DITTMAR 1955, DEGRANGE, 1957, KAMLER, 1960, LANDA, 1968, MÜLLER-LIEBENAU, 1969, THOMAS, 1975). In diesem Zusammenhang muß erwähnt werden, daß im Gegensatz zu den Beobachtungen von THOMAS (1975) bei den Untersuchungen im Fichtenbach immer reife Nymphen, eiablegende Weibchen und Gelege in der Quellregion wie auch in den übrigen Bachabschnitten in gleicher Häufigkeit gefunden wurden. (Diese Beobachtungen decken sich also nicht mit jenen von THOMAS, der eiablegende Weibchen und reife Nymphen nur an verschiedenen Stellen findet und daraus auf einen Aufwärtsflug von *Baetis alpinus* — Weibchen im Sinne eines Kompensationsfluges (MÜLLER, 1954) schliesst).

Die von der übersommernden Generation des Fichten- und Seebaches abgelegten Eier müssen sich den Freilandbefunden zufolge sofort bis zum Schlüpfen entwickelt haben, da spätestens zwei Monate nach Beginn der Flugzeit Eilarven in den Fängen waren. Gelegezuchten aus beiden Biotopen bestätigen diese Ergebnisse (Abb. 4). Die Embryonalentwicklung läuft zügig ab und ist in ihrer Dauer von der Wassertemperatur abhängig. Eine Entwicklungsretardierung im Sinne von ILLIES (1959) konnte nicht festgestellt werden. Die Zuchtbefunde bei 4°C ergeben eine Entwicklungsdauer von ungefähr 75 Tagen (Dies entspricht annähernd der von *Baetis rhodani* (ELLIOTT, 1972, BENECH, 1972)), diese Entwicklungsdauer läßt sich wegen der Übereinstimmung mit der Wassertemperatur des Biotopes direkt auf das Freiland übertragen, das bedeutet, daß sowohl im Fichten- wie im Seebach die letzten Eilarven im Jänner schlüpfen müßten. Tatsächlich findet man im Seebach ab Mitte Jänner nur leere Gelege.

Da der Zeitpunkt der Eiablage in keinem Fall bekannt ist, besteht die Möglichkeit, daß es dabei um diapausierende Gelege einer früheren Generation handelt (wie z. B. bei *Baetis vernus*, BOHLE, 1969). Die Beobachtungen aus dem Fichtenbach sprechen gegen diese Annahme: im Mai und Juni wurden dort immer nur leere Gelege gefunden, die von der letzten Wintergeneration stammen müssen und bereits geschlüpft waren, da bei diesen Untersuchungen keine schlüpfreifen Nymphen gefunden

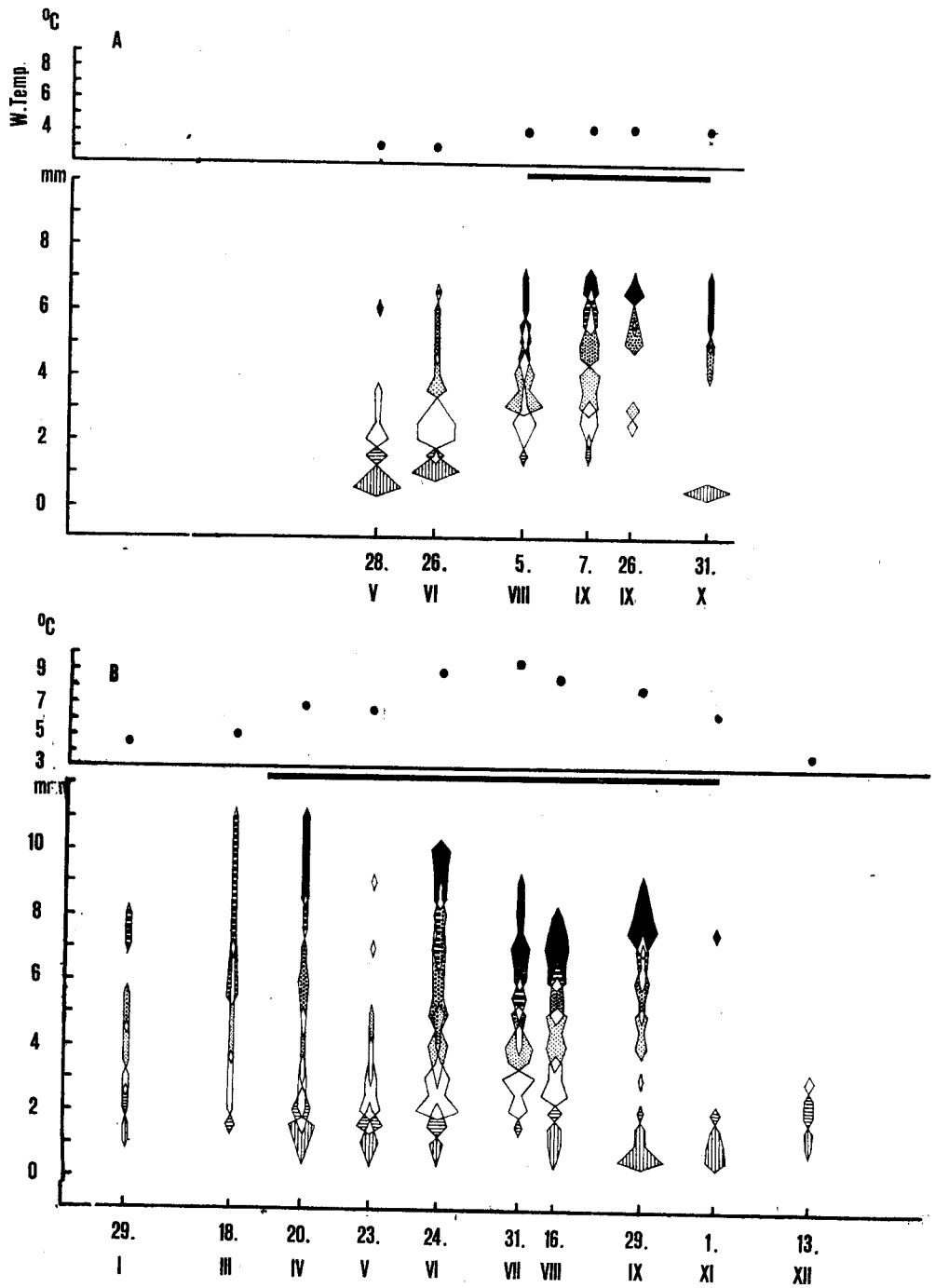


Abb. 3 Entwicklungsdiagramm von *Baetis alpinus* PICT. 1967, A: Herrnalm (1355 m), B: Seebach (615 m).

Ordinate: Grösse der Tiere in mm und Entwicklungsstadium (▨=I Larvaiae, ▩=II junge Larve,

□=III Larve, ▤=IV Larvo-Nymphe, ▥=V junge Nymphe, ▦=VI halberwachsene Nymphe,

▧=VII erwachsene, reife Nymphe) und Flugzeit. Abszisse: Tag der Probenentnahme.

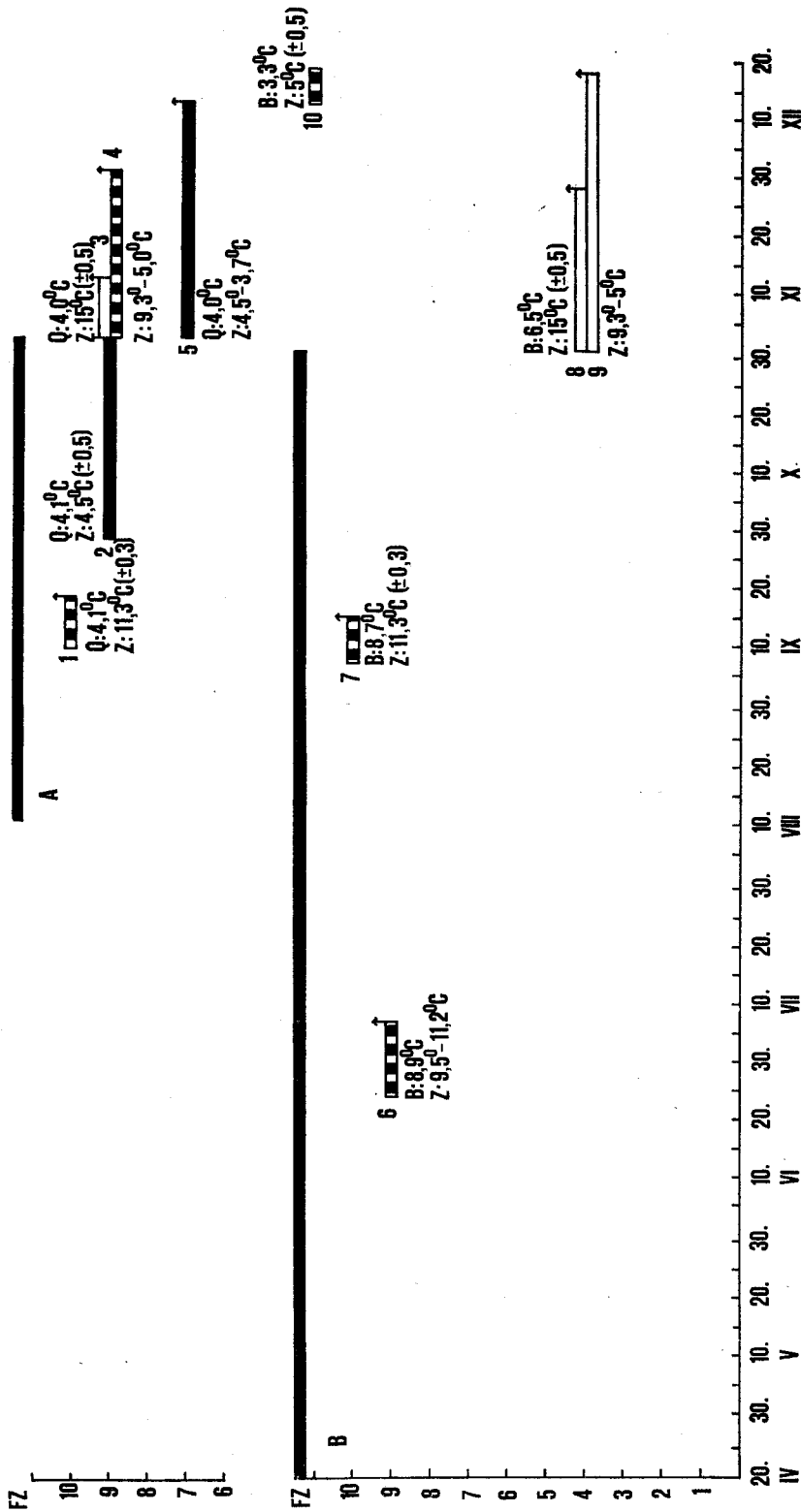


Abb 4: Dauer der Embryonalentwicklung von *Baetis alpinus* PICT. 1967 unter Zuchtbedingungen (Eiablagedatum ist nicht bekannt). A: Herrnalm, B: Seebach
 Ordinate: Entwicklungsstadien nach BOHLE (1969); Abszissen: Tag der Geleentnahme. FZ= Flugzeit, Q= Quelltemperatur, B= Bachttemperatur zum Zeitpunkt der Geleentnahme, Z= Wassertemperatur in der Zuchttrinne während des Versuches; Lichtverhältnisse während des Versuches: □□□□ natürlich Licht-Dunkelwechsel, □□□□ Dauerhell, ■■■■■ Dauerdunkel; † 50% der Larvalae geschlüpft. 1= 14 Gelege, 2-2 G. (1430 Eier), 3-2 G. (1457 E.), 4-2 G. (1723 E.), 5-5 G., 6-5 G., 7-22 G., 8-1 G. (827 E.), 9 G. (2586 E.), 10-6 G.

wurden. Erst mit dem Auftreten der Imagines (Anfang August) der neuen Generation wurden wieder volle Gelege entdeckt. Auch rein rechnerisch kommt man auf einen Ablegezeitpunkt Ende Juli/Anfang August — das ist der im Freiland gefundene Flugzeitbeginn — wenn man die Entwicklungsdauer von *Baetis rhodani*, den am 7. September 1967 geprüften Gelegen im Entwicklungsstadium 10 unterlegt. Die Entwicklungszeit von *Baetis rhodani* entspricht ungefähr der von *Baetis alpinus* und verläuft dormanzlos (BOHLE, 1969, ELLIOTT, 1972, BENECH, 1972). Für eine dormanzlose Entwicklung bei *Baetis alpinus* spricht auch die relativ kurze Schlüpfdauer aus einem Gelege (BOHLE, briefliche Mitteilung): bei 11,3°C waren alle Eilarven innerhalb von drei Tagen geschlüpft. Der mögliche Einfluß der unterschiedlichen Lichtbedingungen in den Kulturen wurde nicht überprüft. BOHLE, 1969 bezeichnet diesen Einfluß im Gegensatz zu GROS (1923) und PLESKOT (1960) als „allenfalls gering“.

Bei der Weiterentwicklung der Winterlarvulae (Abb. 3), die ich in ihrer Gesamtheit als Wintergeneration bezeichne, zeigen sich in den beiden Biotopen Unterschiede: im Fichtenbach läßt sich im Winter eine sehr verzögerte Larvenentwicklung vermuten, eine Larvendormanz ist aber nicht auszuschließen; im Oktober sind zwar Larvulae zu finden, im darauffolgenden Frühjahr (April) aber nur Tiere bis zum Stadium V. In Seebach zeigen die Spätherbst- und Winterfänge eine kontinuierliche Abfolge der Entwicklungsstadien, allerdings ist von Jänner bis März meistens nur ein Größenzuwachs zu erkennen.

Ein Teil der Wintergeneration schließt die Entwicklung bis zum März hin ab, so daß ab April die ersten Larvulae der neuen Generation, die ich als Sommergeneration bezeichne, anzutreffen sind. Die Entwicklung der Sommergeneration geht kontinuierlich von sich, die ersten Imagines sind Anfang August anzutreffen. Zu diesem Zeitpunkt begann im Fichtenbach die Flugzeit der Wintergeneration. Gegenüber der Fichtenbach-Population zeigt die Seebach-Population einen saisongebundenen Unterschied in der Größe der reifen Nymphen und der Imagines. Dieser Unterschied betrug oft mehr als 100%, wobei die großen Tiere jeweils im Frühjahr, die kleinsten im August auftraten. Gegen den Herbst hin nahm die Größe wieder zu. Auch DEGRANGE (1957) weist für *Baetis doriei* (= *alpinus*) auf diesen Größenunterschied hin, der auch bei anderen Ephemeropterenarten mit ausgedehnter Flugzeit mehrfach beobachtet wurde (u. a. PLESKOT, 1961). In Übereinstimmung mit LANDA (1968) kann also festgestellt werden, daß *Baetis alpinus* in beiden Biotopen perennierend — im Fichtenbach univoltin, im Seebach bivoltin — ist. Im Seebach benötigt die Wintergeneration durchschnittlich acht Monate, die Sommergeneration durchschnittlich vier Monate für die gesamte Entwicklung.

Die unterschiedliche Entwicklungsdauer von Winter- und Sommergeneration im Seebach wird durch die Befunde aus den Larvenzuchten bestätigt:

Ab dem Stadium III bis zum Schlüpfen der Subimagines benötigt die frühe Sommergeneration 45, die frühe Wintergeneration 97 Tage (Abb.: 5, 6). Da die Häutungszahlen der beiden Generationen ab dem Stadium III fast gleich waren (7 bzw. 8), resultiert die unterschiedliche Entwicklungsdauer aus den verschiedenen Häutungsfrequenzen. Ähnliches gilt für die späteren Vertreter der Winter- und Sommergeneration (Abb. 7, 8). Bei der Sommergeneration war unabhängig vom Entwicklungsstadium eine durchschnittliche Häutungsfrequenz von 7 Tagen zu verzeichnen (nur einmal, im August, betrug die Häutungsfrequenz drei Tage).

Bei der Wintergeneration konnte eine unterschiedliche Häutungsfrequenz beobachtet werden: Im Frühherbst durchschnittlich 8 Tage, im Winter durchschnittlich 12 Tage (bei Tieren des Stadiums III stellte ich im Dezember eine Häutungsfrequenz von 21–30 Tagen fest), im Frühsommer wiederum durchschnittlich 8 Tage. Die Häutungsfrequenz des Stadiums VII wich von den genannten Frequenzen ab, offenbar wird das Häutungsgeschehen von reifer Nymphe zur Subimago von anderen Faktoren beeinflusst.

Die hier für *Baetis alpinus* festgestellten Häutungsfrequenzen stimmen im großen und ganzen mit denen anderer Ephemeropteren überein (u. a. LUBBOCK, 1863, DÜRKEN, 1923, LICHTENBERG, 1970). Eine jähe Verlangsamung der Häutungsfrequenz im Herbst von 3–4 Tagen auf 14 Tage, wie sie LICHTENBERG (1970) für *Cloeon dipterum* beschreibt, konnte bei *Baetis alpinus* nicht beobachtet werden. Bei *Baetisca rogersi* stellen PESCADOR und PETERS (1974) keine jahreszeitliche, sondern stadienspezifische Abnahme der Häutungsfrequenz fest. Wenn die zeitliche Abfolge der Häutungen im Jahresverlauf und für gewisse Stadien, wie hier gezeigt wurde, verschieden ist, kann die Exuviendrift meines

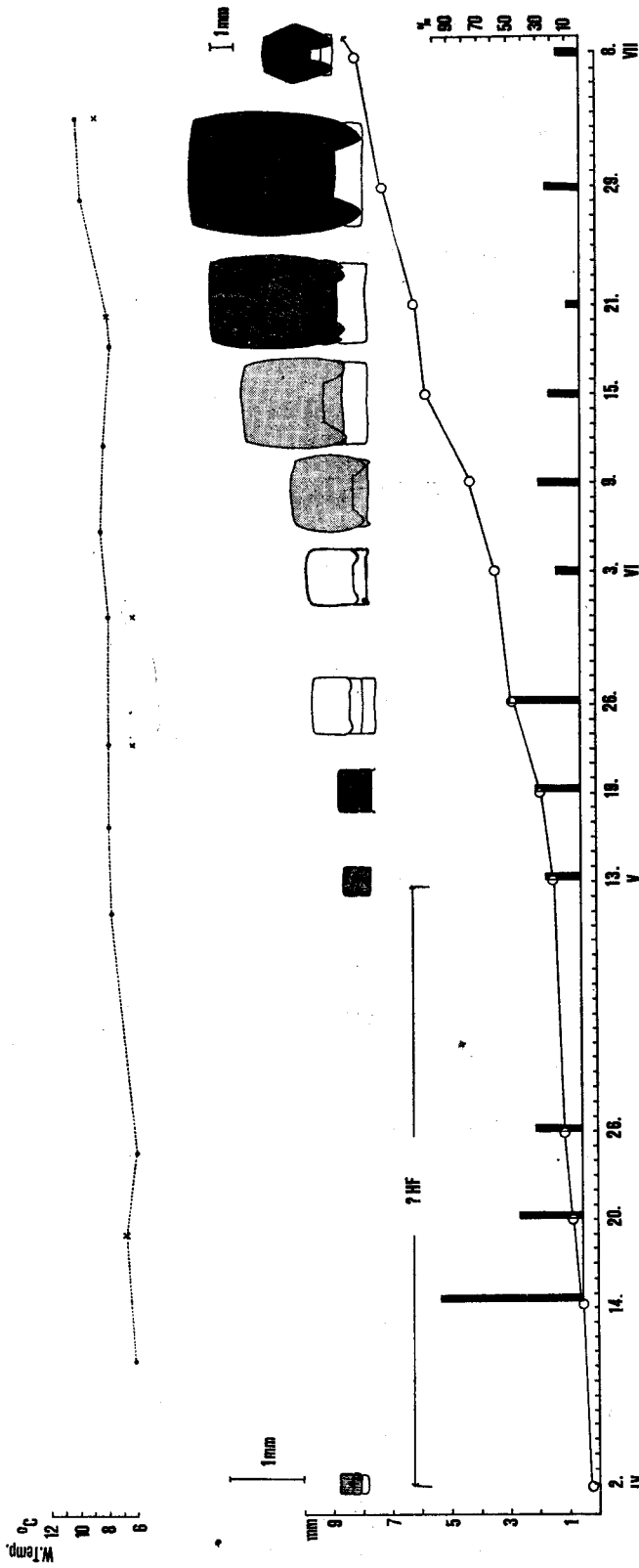


Abb. 5. Larvenentwicklung von *Baetis alpinus* (Pict.) 1967 aus dem Seebach unter Zuchtbedingungen, Sommergeneration. Ordinate: links: Länge der Tiere (Kopf-Abdomen) in mm; rechts: Zuwachsrage in % der Körperlänge; Abszisse: Tag der Häutung. Symbole für die Entwicklungsstadien siehe Abb. 3, ● = Wassertemperatur in der Zuchttrinne während des Versuches, x = Bachttemperatur

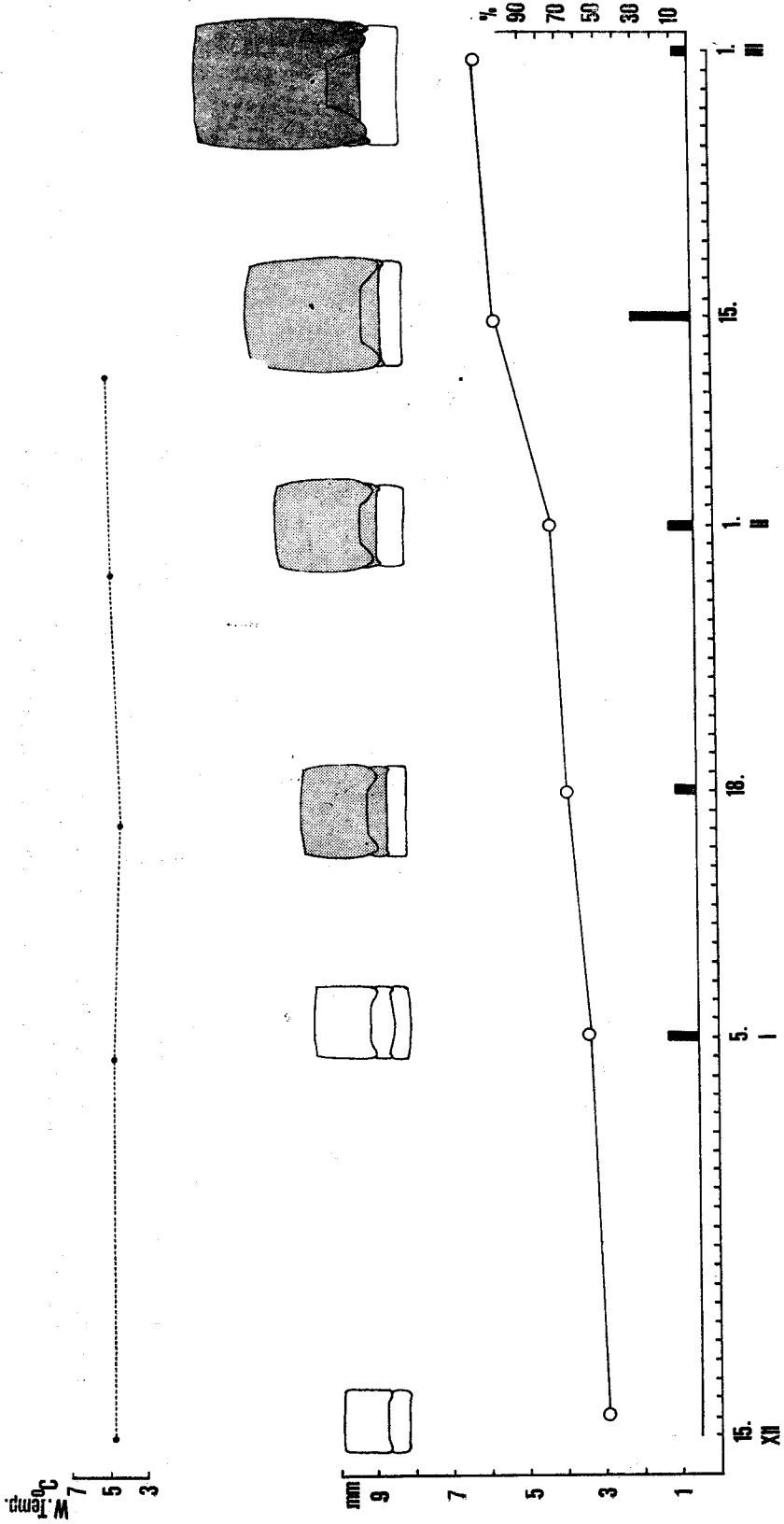


Abb. 6. Larvenentwicklung von *Baetis alpinus* (Pict.) 1967 aus dem Seebach unter Zuchtbedingungen, Wintergeneration. Ordinate: links: Länge der Tiere (Kopf-Abdomen) in mm; rechts: Zuwachsrate in % der Körperlänge; Abszisse: Tag der Häutung. Symbole für die Entwicklungsstadien siehe Abb. 3, ● = Wassertemperatur in der Zuchttrinne

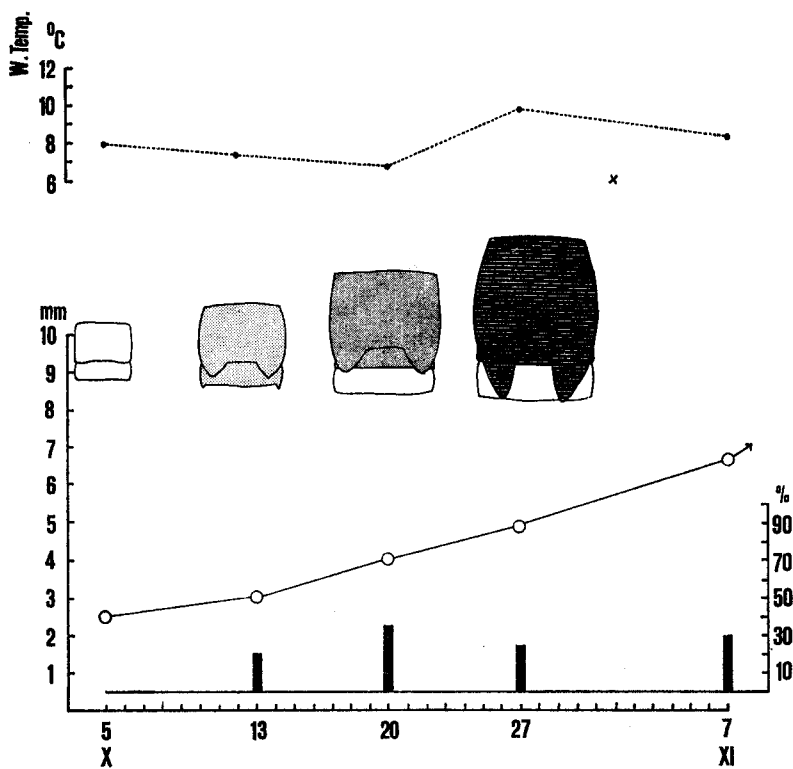


Abb. 7. Larvenentwicklung von *Baetis alpinus* (Pict.) 1967 aus dem Seebach unter Zuchtbedingungen, Sommergeneration. Ordinate: links: Länge der Tiere (Kopf-Abdomen) in mm; rechts: Zuwachsrate in % der Körperlänge; Abszisse: Tag der Häutung. Symbole für die Entwicklungsstadien siehe Abb. 3, ● = Wassertemperatur in der Zuchttrinne während des Versuches, x = Bachtemperatur

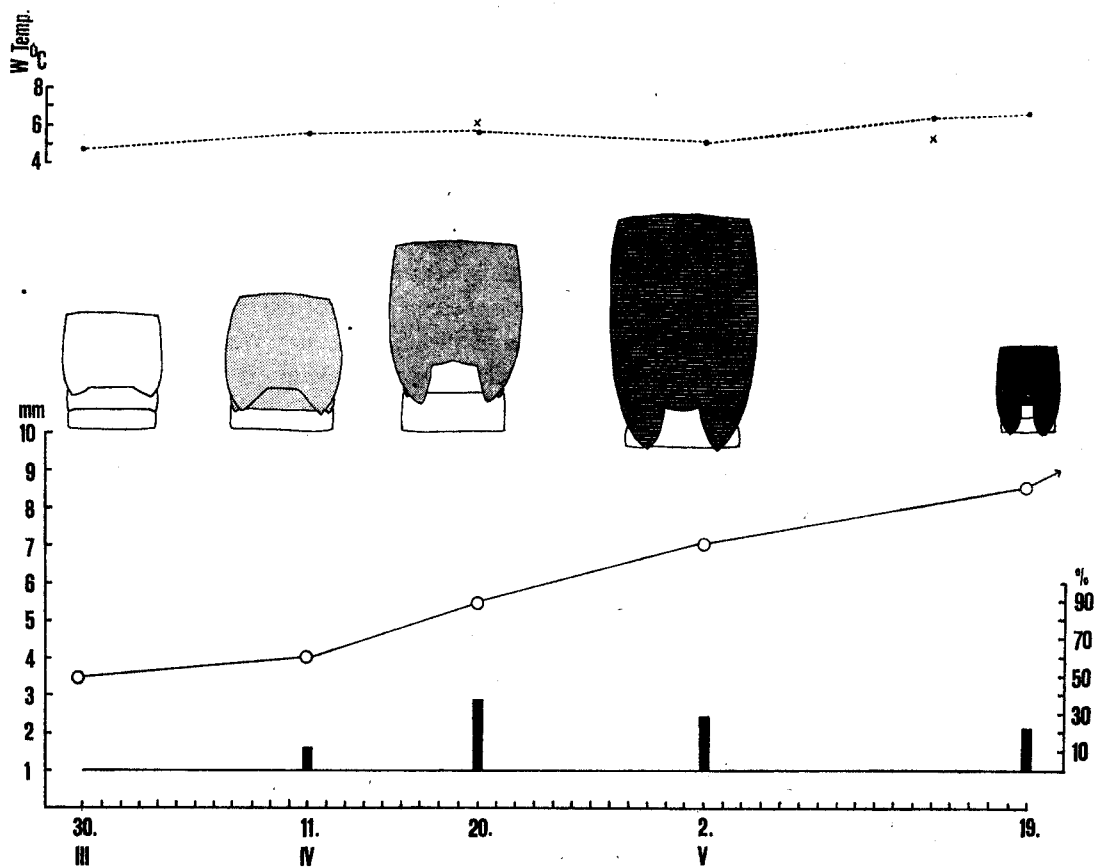


Abb. 8. Larvenentwicklung von *Baetis alpinus* (Pict.) 1967 aus dem Seebach unter Zuchtbedingungen, Wintergeneration. Ordinate: links: Länge der Tiere (Kopf-Abdomen) in mm; rechts: Zuwachsrate in % der Körperlänge; Abszisse: Tag der Häutung. Symbole für die Entwicklungsstadien siehe Abb. 3, ● = Wassertemperatur in der Zuchttrinne während des Versuches, x = Bachtemperatur

Erachtens erst Anhaltspunkt (WENIGER, 1968) oder direkter Ausdruck für die Besiedelungsdichte (ILLIES), 1971 sein, wenn der Häutungsrythmus der einzelnen Arten genau bekannt ist.

Bei *Baetis alpinus* konnten ab dem Stadium III 5–8 Häutungen gezählt werden. Im Vergleich zu anderen Ephemeropterenarten ist das eine geringe Zahl: ab dem Stadium III bzw. IV werden für *Cloeon dimidiatum* (LUBBOCK, 1863, 1866) 17–18, für *Cloeon simile* (GRANDI, 1941) 5–15, für *Ephemera danica* (ELBLING, 1971) 7–12 Häutungen angegeben. Ausnahme ist *Baetisca rogersi* mit nur 7 Häutungen (PESCADOR und PETERS, 1974). Berücksichtigt man allerdings die Angaben über die Gesamtzahl der Häutungen bei den verschiedenen Ephemeropterenarten, die zwischen 21–50 schwanken (vgl. u. a. LUBBOCK, 1863, 1866; MURPHY, 1922, IDE, 1935, RAWLINSON, 1939, SCHMIDT, 1951, GRANDI, 1941, GROS, 1925, DEGRANGE, 1959, FRÖHLICH, 1969, ELBLING, 1971), dann könnte auch bei *Baetis alpinus* die Gesamtzahl der Häutungen wesentlich höher liegen. Das würde bedeuten, daß eine größere Zahl von Häutungen in den ersten Stadien stattfindet. Die große Zahl von Häutungen bei Ephemeropteren muß nicht die Regel sein, wie der Befund von *Baetisca rogersi* (PESCADOR und PETERS, 1974) mit nur insgesamt 13 Häutungen zeigt.

Setzt man nun das aus der Zucht festgestellte Häutungsgeschehen mit der Weiterentwicklung und damit mit der Metamorphose des Zuchtieres in Beziehung (Abb. 9; vergl. mit Abb. 5–8) so fällt auf, daß bei frühen Vertretern der Winter- bzw. Sommergeneration in den Stadien III und IV 3 bzw. 2 Häutungen notwendig waren um eine Änderung im Entwicklungsstadium herbeizuführen. Bei später auftretenden Tieren der Wintergeneration und Sommergeneration jedoch führte jeder Häutungsschritt zu einem neuen Entwicklungsstadium. Daraus ergibt sich, daß die Entwicklung und damit der Metamorphoseablauf bei den frühen Vertretern jeder Generation langsamer verläuft als bei den späteren Vertretern der jeweiligen Generation. Ab welchem Zeitpunkt diese Änderung im Metamorphosegeschehen eintritt, kann aufgrund dieser Zuchten nicht gesagt werden.

Da bei diesen Untersuchungen das Metamorphosegeschehen nur nach äußeren Merkmalen beurteilt wurde, bleibt die Frage offen, ob die innere Metamorphose in gleicher Weise abläuft.

Betrachtet man nun das Wachstum in Zusammenhang mit dem Häutungsgeschehen, ergab sich aus den Zuchten, daß Häutung und Wachstum immer parallel gehen. D. h. jedem Häutungsschritt entsprach eine Zunahme der Größe. Der Wachstumsverlauf zwischen verschiedenen Generationen und innerhalb einer Generation zeigte Unterschiede auf: Bei den frühen Vertretern der Wintergeneration ließ sich während der Wintermonate ein langsam ansteigendes Wachstum mit anschließendem Wachstumsschub feststellen (Abb. 10). Im Gegensatz dazu zeigten sowohl die späteren Vertreter dieser Generation sowie die Vertreter der Sommergeneration einen Wachstumsschub in einem früheren Stadium mit anschließend abnehmender oder annähernd gleichbleibender Wachstumsrate (Abb. 11). Diese war ab dem Entwicklungsstadium V zu beobachten, was als Hinweis gewertet werden kann, daß mit einem eventuell verstärkt einsetzendem Metamorphosegeschehen ab Stadium V das Wachstum zurückbleibt.

Eine Beziehung zwischen Häutungsanzahl und Endgröße der Tiere konnte aus diesen Zuchten nicht abgeleitet werden. Wie das Wachstum allerdings in den ersten Stadien verläuft, bleibt weiterhin offen. Ein Befund deutet daraufhin (Abb. 5), daß die Größenzunahme kurz nach dem Schlüpfen aus dem Ei sehr stark ist, was mit den Beobachtungen an anderen Ephemeropterenarten (LUBBOCK, 1863, MURPHY, 1922, GROS, 1923, DÜRKEN, 1923, EDMUNDS, TRAVER u. HSU, 1935, MOON, 1938, ILLIES, 1952, PLESKOT, 1953, BRETSCHKO, 1965) übereinstimmt.

Der interessante Vergleich, ob die aus den Zuchten stammenden Wachstumsbefunde mit dem Wachstum in Freiland übereinstimmt, läßt sich nicht durchführen, da durch die lange Anwesenheit von schlüpfreifen Gelegen die Änderung der mittleren Länge nicht nur von Wachstumsprozess abhängig ist. Ebenso ist ein Vergleich mit den Angaben über das Wachstum anderer *Baetis* bzw. Ephemeropterenarten nur bedingt möglich, da es sich dabei durchwegs um Freilandbefunde aus geographisch verschiedenen Gebieten handelt. Die perennierende bivoltine *Baetis rhodani* (THORUP, 1963) wächst als Sommergeneration rasch und kontinuierlich und zeigt als Wintergeneration zum Unterschied von *Baetis alpinus* einen Wachstumsstop. *Cloeon dipterum* überwintert in einer völligen Wachstumsruhe, auf die Wachstumsruhe erfolgt ein Wachstumsschub (BRETSCHKO, 1965) (Abb. 12). Ein konstanter monatlicher Zuwachs wie ihn TECKELMANN (1974) für *Baetis* sp. angibt, kann aus diesen mitgeteilten

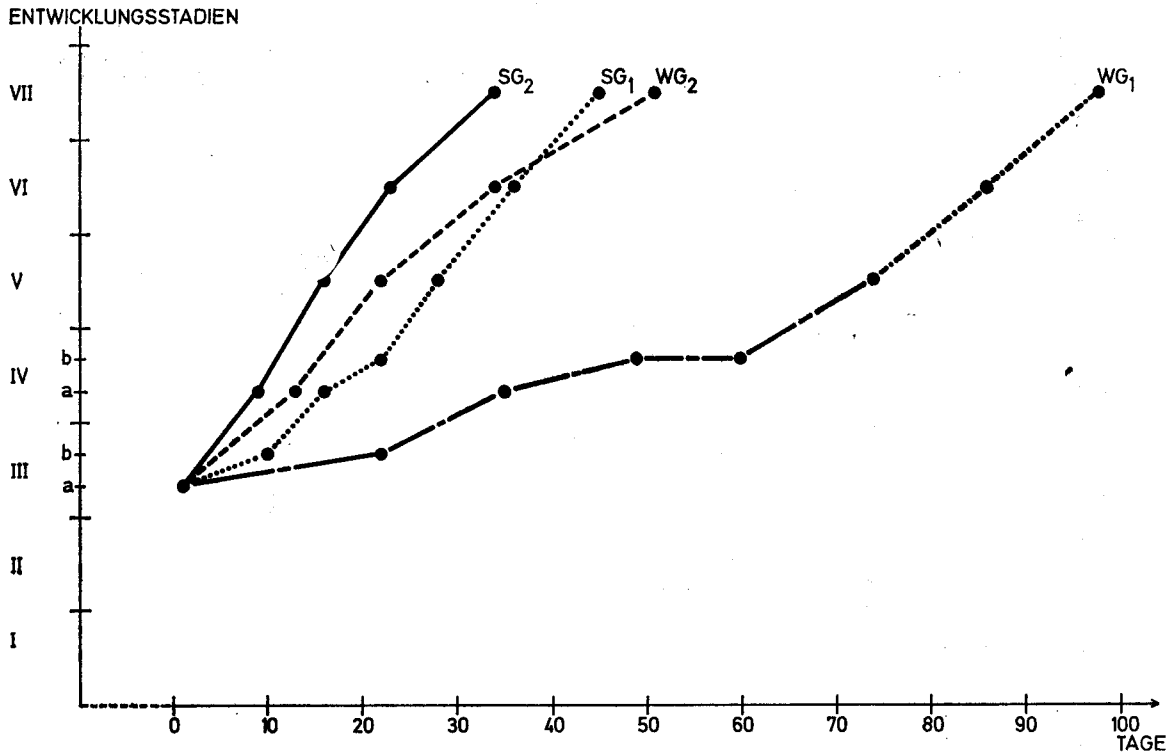


Abb. 9. Metamorphoseverlauf von *Baetis alpinus* (PICT.). Ordinate: Entwicklungsstadien; Abszisse: Entwicklungsgang ab Stadium III; WG₁, SG₁ = frühe Vertreter der Winter — bzw. Sommergeneration; WG₂, SG₂ = späte Vertreter

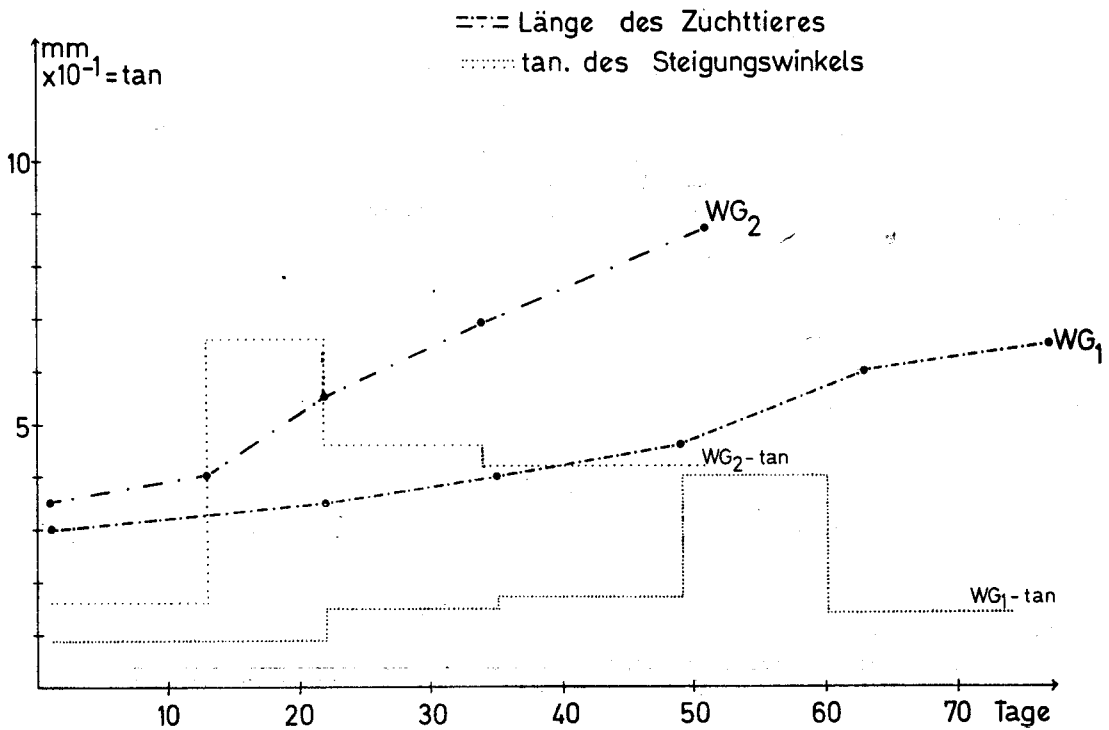


Abb. 10. Wachstumsverlauf von *Baetis alpinus* (PICT.): Wintergeneration, tan = Tangens

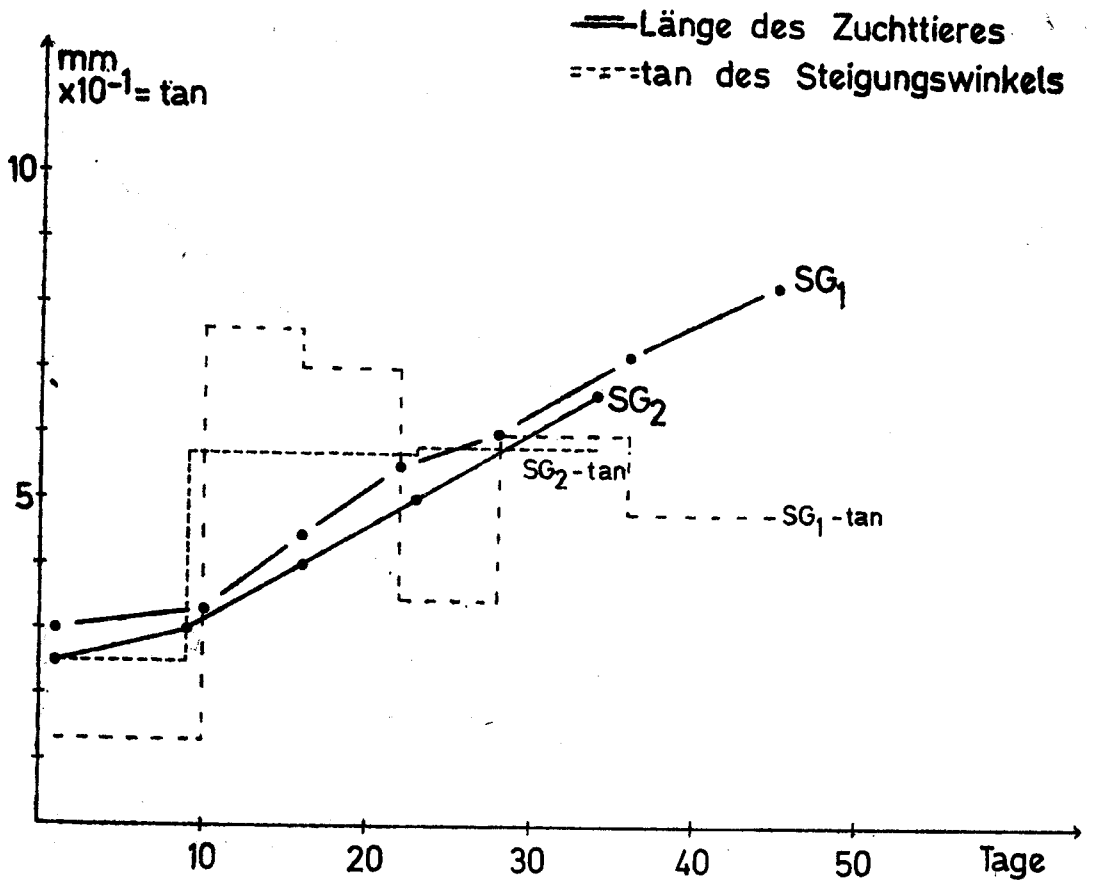


Abb. 11. Wachstumsverlauf von *Baetis alpinus* (PICT.): Sommergeneration, tan = Tangens

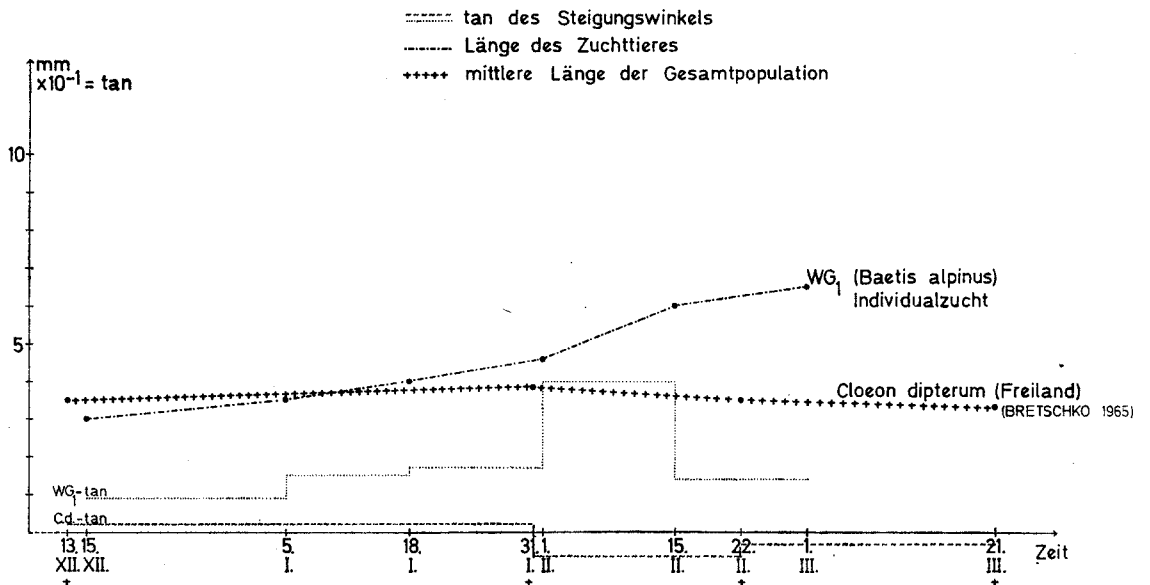


Abb. 12. Vergleich des Wachstums von *Baetis alpinus* (PICT.) und *Cloeon dipterum* (L.) (nach BRETSCHKO, 1965)

Befunden nicht abgeleitet werden. Grundsätzlich muß zu den zitierten Ergebnissen die Frage gestellt werden, ob es sich hierbei nicht um solche von einer oder mehreren *Baetis*-arten handelt und ob durch das alleinige Berücksichtigen der Länge ohne Auftrennung nach Entwicklungsstadien nicht das Wachstum zweier überlappender Generationen erfaßt wurde.

III. Zusammenfassung

Die Ergebnisse zeigen, daß die Embryonalentwicklung in den untersuchten Populationen gleich abläuft, was zur Folge hat, daß *B. alpinus* in beiden Biotopen perennierend ist. Die Larvenentwicklung verläuft im Fichtenbach anders als im Seebach, was sich in den verschiedenen Zyklen widerspiegelt. Die Fichtenbachpopulation ist univoltin, die Seebachpopulation bivoltin. Aus den Larvenzuchten ergeben sich Hinweise über den möglichen Entwicklungsverlauf der Larven im Seebach: die unterschiedliche Entwicklungsdauer der aufeinanderfolgenden Generation resultiert aus der verschiedenen Häutungsfrequenz, da ja die Häutungszahl ab dem Stadium III im Jahresverlauf relativ konstant blieb. Die Zunahme der Größe nicht aber der Entwicklungsstadien im Winter erklärt sich daraus, daß das Metamorphosegeschehen nicht unbedingt mit dem Wachstum synchron verlaufen muß. Für das weitere Verständnis der Häutungs-, Entwicklungs- und Wachstumsvorgänge wäre die Einbeziehung der ersten Larvenstadien unbedingt erforderlich.

Untersuchungen über mögliche Faktoren oder Faktorengefüge, die das Häutungs-, Metamorphose- und Wachstumsgeschehen bei *Baetis alpinus* beeinflussen können bzw. die über die ökologischen Ansprüche der einzelnen Stadien Auskunft geben, konnten im Rahmen dieser Studie nicht durchgeführt werden. Für andere Ephemeropterenarten liegen Hinweise aus Freilandbefunden (u. a. HARKER, 1952, MACAN, 1958, 1960, THORUP, 1963, ALBRECHT, 1968), kaum aber experimentelle Untersuchungen vor, sodaß über das Zusammenspiel zwischen Entwicklung und beeinflussende Faktoren nichts ausgesagt werden kann.

Die Anregung zu dieser Arbeit verdanke ich meiner verehrten Lehrerin Frau Univ. Prof. Dr. G. PLESKOT.

SUMMARY

Autecological studies on the life-cycle of Baetis alpinus (Pict.)

Life cycles were described for *Baetis alpinus* (PICT.) from Fichtenbach (a spring: 3–5°C, altitude 1355 m) and from Seebach (3–11°C, 615 m). *B. alpinus* is perennial; univoltin in Fichtenbach, bivoltin in Seebach with a winter generation lasting 8 months and a summer generation 4 months.

These results are supported by laboratory work. The duration of embryological development depends upon the water temperature and proceeds continuously with no delayed hatching in the range 4±0.5 to 15±0.5°C with natural conditions. Seven stages of larval development are recognized according to morphological features (wing pads, eyes). Because of technical problems in cultures of single larvae, it was only possible to observe the development of *B. alpinus* from stage two. Larval development under natural light conditions was seasonally dependent (day-length and temperature), with some variations between stages. In winter (4–5°C), *B. alpinus* in stage two moults every 14 days, but the frequency is more than 20 days in stage 3. The moulting frequency is 14 days from stage 3

in February (4–5°C) and later months. From May onwards (8–9°C) *B. alpinus* moults every 7 days. There are 5–7 moults between stages three and seven. As higher values are given in the literature, there may be a larger number of moults in stages one or two. A change in the stage of development does not always occur with a moult, and a distinction is made between "status quo", growth, and metamorphosis moults.

LITERATUR

- ALBRECHT M. L. (1968). Die Wirkung des Lichtes auf die quantitative Verteilung der Fauna im Fließgewässer. *Limnol.* 6, 71–82.
- BENECH V. (1972). Étude expérimentale de l'incubation des oeufs *Baetis rhodani* PICTET. *Freshwat. Biol.*, 2, 243–252.
- BOHLE H. W. (1969). Untersuchungen über die Embryonalentwicklung und embryonale Diapause bei *Baetis vernus* CURTIS und *Baetis rhodani* PICTET (*Baetidae*; *Ephemeroptera*). *Zool. Jb. Anat.*, 86, 493–575.
- BRETSCHKO G. (1965). Zur Larvenentwicklung von *Cloeon dipterum*, *Cloeon simile*, *Centroptilum luteolum* und *Baetis rhodani*. *Ztschr. f. wiss. Z.*, 172, 17–36.
- DEGRANGE Ch. (1957). Description de l'adulte et de la nymphe de *Baetis doriei* n. sp. (*Ephemeroptera* — *Baetidae*). *Trav. Lab. Hydrobiol. et Piscis. Univ. Grenoble*, 48/49, 17–31.
- , (1959). Nombre de mues et organe de Palmén de *Cloeon simile* Etn. (Ephéméroptères). *C. R. Acad. Scie. (Paris)*, 249, 2118–2119.
- , (1960). Recherches sur la reproduction des Ephéméroptères. Thèses Univ. Grenoble, Nr. 132, 5–193.
- DITTMAR H. (1955). Ein Sauerländbuch. *Arch. Hydrobiol.*, 50, 305–552.
- DÜRKEN B. (1923). Die postembryonale Entwicklung der Tracheenkiemen und ihre Muskulatur bei *Ephemerella ignita*. *Zool. Jb. Anat.*, 44, 439–614.
- ELBING L. (1971). Untersuchungen zur Larvalentwicklung von *Ephemera danica* MÜLLER, unter besonderer Berücksichtigung der Anatomie des Gehirns. Diss. a. d. Phil. Fak. d. Univ. Wien, 1–79.
- ELLIOTT J. M. (1972). Effect of Temperature on the Time of Hatching in *Baetis rhodani* (*Ephemeroptera*: *Baetidae*). *Oecologia*, 9, 47–51.
- FRÖHLICH C. G. (1969). *Caenis cuniana* sp. n., a parthenogenetic mayfly. *Beitr. neotrop. F.*, 6, 103–108.
- GRANDI M. (1941). Contributi allo studio degli Efemerotteri italiani III. *Cloeon dipterum* L. *Boll. Ist. Entomol. (R) Univ. Stud. Bologna*, 13, 29–71.
- GROS A. (1923). Études sur les premiers stades des Ephémères du Jura français. I. *Ecdyonurus forcipula* (KOLL., PICT.). *Ann. Biol. lacust.*, 12, 49–74.
- HARKER J. (1952). A study of life cycles and growth of four species of mayflies. *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, 2, 77–85.
- HUMPE SCH U. (1971). Zur Faktorenanalyse des Schlüpfrythmus der Flugstadien von *Baetis alpinus* PICT. (*Baetidae*, *Ephemeroptera*). *Oecologia*, 7, 328–341.
- , (1971). Autökologische Untersuchungen zum Entwicklungszyklus von *Baetis alpinus* PICT. *Baetis lutheri* M.-L. und *Baetis rhodani* (*Baetidae*: *Ephemeroptera*). Diss. a. d. Phil. Fak. d. Univ. Wien. 1–253.
- HUNT B. (1953). The life history and economic importance of a burrowing mayfly, *Hexagenia limbata*, in southern Michigan Lakes. *Bull. Inst. Fish. Res.*, 4, 5–151.
- IDE F. P. (1935a). Postembryological development of *Ephemeroptera* (Mayflies). External character only. *Cand. J. Res. (Ottawa)*, 12, 433–478.
- ILLIES J. (1952). Die Mölle. *Arch. Hydrobiol.*, 46, 424–612.
- , (1959). Retardierte Schlüpfzeit von *Baetis*-Gelegen (Ins., Ephem.). *Naturwiss.*, 46, 119–120 (1959). Die Lebengemeinschaft des Bergbaches. 106 S. Wittenberg-Lutherstadt, A. Ziemsen 1961.
- , (1968). *Ephemeroptera*. *Handb. Zool.*, 4 (2) 2/5, 63 S. Berlin, W. de Gruyter.
- , (1971). Emergenz 1969 im Breitenbach (Schlitzer produktions-biologische Studien (1)). *Arch. Hydrobiol.*, 69/1, 14–59.
- KAMLER E. (1960). Notes on the *Ephemeroptera* Fauna of Tatra streams. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 8 (21), 107–127.
- LANDA V. (1968). Developmental cycles of central european *Ephemeroptera* and their interrelations. *Acta ent. bohemoslov.*, 65, 276–284.
- LICHTENBERG R. (1970). Zoo-Benthosuntersuchungen an einem Ziegelteich südlich von Wien (Hallateich). Diss. a. d. Phil. Fak. d. Univ. Wien, 1–170.
- , (1973). Die Entwicklung einiger charakteristischer Benthosorganismen des „Hallateiches“ südlich von Wien. *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 77, 305–311.
- LUBBOCK J. (1963). On the development of *Cloeon* (*Ephemera*) *dimidiatum*. Part 1. *Trans. Linn. Soc. London*, 24, 61–78.
- , (1866). On the development of *Cloeon* (*Ephemera*) *dimidiatum*. Part II. *Trans. Linn. Soc. London*, 25, 477–492.
- MACAN T. T. (1958). Causes and effects of short emergence periods in insects. *Verh. int. Ver. theor. angew. Limnol.*, 13, 845–849.
- , (1960). The effect of temperature on *Rhithrogena semicolorata* (Ephem.). *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 45, 197–201.
- , (1963). *Freshwater ecology*. 343 S. London, Longman.

- MOON H. P. (1938). The growth of *Caenis horaria* (L.), *Leptophlebia vespertina* (L.) and *L. marginata* (L.) (Ephemeroptera). *Proc. Zool. Soc.*, Ser. A, 507-512.
- MÜLLER-LIEBENAU I. (1969). Revision der europäischen Arten der Gattung *Baetis* Leach (Insecta, Ephemeroptera). *Gewässer u. Abwasser*, 48/49, 1-214.
- MÜLLER K. (1954). Die Drift in fließenden Gewässern. *Arch. Hydrobiol.*, 49, 539-545.
- MURPHY H. E. (1922). Notes on the biology of the genus *Baetis*. *Bull. Lloyd Libr.*, Cincinnati, ent. ser., 22/2, 1-46.
- NEEDHAM J. G., TRAVER J. R., und HSU Y. C. (1935). The biology of mayflies with a systematic account of North American species. 759 S, New York.
- PLESKOT G. (1951). Wassertemperatur und Leben im Bach. *Wetter u. Leben*, 5/7, 129-143.
- , (1953). Zur Ökologie der Leptophlebiiden (Ins., Ephem.). *Österr. Zool. Z.*, 4, 1/2, 45-107.
- , (1958). Die Periodizität einiger Ephemeropteren der Schwechat. *Wasser u. Abwasser*, 1-32.
- , (1960). Beobachtungen über Diapausen in der Entwicklung der Ephemeropteren. *Verh. XI. Int. Kongr. Entomol.*, 1, 363-366.
- , (1961). Die Periodizität der Ephemeropteren-Fauna einiger österreichischer Fließgewässer. *Verh. Intern. Ver. Limnol.*, 14, 410-416.
- PESCADOR M. L., PETERS W. L. (1974). The life history and ecology of *Baetis rogersi* Berner (Ephemeroptera: Baetiscidae). *Bull. Florida State Mus.*, 17, 151-209.
- RAWLINSON R. (1939). Studies on the life-history and breeding of *Ecdyonurus venosus* (Ephem.). *Proc. Zool. Soc. London.*, 109, 377-450.
- SCHMIDT H. (1951). Amputation und Regeneration von Schwanzfäden und Abdominalsegmenten bei Larven der Ephemeridenart *Cloeon dipterum* L. und ihr Einfluss auf die Häutungsintervalle. *Zool. Jb. Physiol.*, 62, 395-428.
- TECKELMANN U. (1974). Temperaturwirkungen auf Wachstum und Stoffwechsel kaltstenotethermer Fließwassertiere. *Arch. Hydrobiol.*, 74, 479-527.
- THOMAS A. G. (1975). Ephéméroptères du sud-ouest de la France. I. Migration d'imagos à haute altitude. *Ann. Limnol.*, 11, 47-66.
- THORUP J. (1963). Growth and life-cycle of invertebrates from Danish springs. *Hydrobiol.*, 22, 1-2, 55-84.
- WENIGER G. (1968). Vergleichende Drift-Untersuchungen an niederösterreichischen Fließgewässern (Flysch-, Gneis- und Kalkformation). *Schweiz. Ztschr. Hydrol.*, 30, 1, 138-185.