

ENTOMOLOGISCHE ABHANDLUNGEN

STAATLICHES MUSEUM FÜR TIERKUNDE IN DRESDEN

Band 44

Ausgegeben: 16. April 1981

Nr. 2

Ökologische Studien an Eintagsfliegen am Beispiel der Emergenz des zentralafrikanischen Bergbaches Kalengo (Zaire)

(Ephemeroptera)

Mit 29 Abbildungen

JENS-PETER KOPELKE

Frankfurt/M.

1. EINLEITUNG

In der limnologischen Forschung ist man besonders in den letzten Jahren um eine exakte Erfassung der energetischen Vorgänge in stehenden und fließenden Gewässern bemüht. Dazu werden verschiedene Methoden herangezogen, von denen eine die Erfassung der Emergenz darstellt. Als eine der Endfraktionen der Gesamtproduktion (vgl. ILLIES 1972) liefert die Emergenz relevante Daten für den jeweiligen Untersuchungsraum und erfüllt damit auch die Voraussetzung für das Studium der produktionsbiologischen Zusammenhänge eines Ökosystems.

Im Rahmen der Schlitzer produktionsbiologischen Studien lieferte ILLIES (1971, 1972, 1974) detaillierte Angaben über die Emergenz an zwei deutschen Mittelgebirgsbächen und gab damit eine umfassende Darstellung der Phänologie aquatischer Insekten aus gemäßigten Breiten.

Eine genauere Kenntnis der Phänologie tropischer Wasserinsekten war durch die umfangreichen Emergenzuntersuchungen an dem zentralafrikanischen Bergbach Kalengo zu erwarten, die Prof. Dr. K. BÖTTGER (Zool. Inst. d. Univ. Kiel) in den Jahren 1972/73 durchführte (vgl. BÖTTGER, 1975). Nach einer ersten quantitativen und qualitativen Auswertung des Emergenzmaterials durch BÖTTGER (1975) wurden danach die Trichoptera von STATZNER (1976) und die Plecoptera durch ZWICK (1976) speziell bearbeitet. Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit der ökologischen Auswertung der Ephemeropteren-Emergenz des Kalengo. Die Taxonomie der 21 in der Emergenz vertretenen Ephemeropteren-Arten wurde an anderer Stelle abgehandelt (KOPELKE, 1980 u. im Druck).

Mit ca. 36 500 Individuen stellen die Ephemeroptera den größten Anteil der Gesamtbiomasse dar (vgl. BÖTTGER, 1975) und bilden damit an diesem Bach die wichtigste produktionsbiologische Fraktion der Emergenz. Nach Klärung des Arteninventars werden hier erstmals detaillierte Angaben über Geschlechtsverhältnis und Abundanz der einzelnen Spezies ermöglicht. Mit den ermittelten Trockengewichtswerten wird der Biomasseanteil und damit der produktionsbiologische Stellenwert der häufigsten Arten festgestellt. Außerdem wird auf die möglichen Ursachen der unterschiedlichen Schlupfaktivitäten der einzelnen Arten und schließlich auf deren Fekundität eingegangen.

Herrn Prof. Dr. K. BÖTTGER danke ich für die Überlassung des umfangreichen Tiermaterials und die hilfreiche Betreuung der Arbeit.

2. UNTERSUCHUNGSGBIET

Auf Grund einer ausführlichen Beschreibung des Untersuchungsgebietes bei DIETERLEN (1967), VIETS & BÖTTGER (1974) und BÖTTGER (1975) werden hier nur einige wenige Hinweise gegeben.

Das Untersuchungsgebiet befindet sich im zentralafrikanischen Graben. Der Bergbach Kalengo entspringt oberhalb des in Lwiro ansässigen „Institut pour la Recherche Scientifique en Afrique Centrale“ (I. R. S. A. C., Rep. Zaïre) und fließt nach Osten ab, wo er in den etwa 10 km vom Institut entfernten Kivu-See mündet. Der Bach besitzt beim Standort des Emergenzhauses eine Breite von ca. 3 m und eine Tiefe von etwa 10 cm. Die jahreszeitlichen Schwankungen des Wasserstandes betragen nicht mehr als 2 cm. Hochwasserphasen traten nur kurzfristig nach starken Gewitterregen auf. Das Bachbett wird vornehmlich von anstehendem Lavagestein gebildet, Wasserpflanzen sind kaum vorhanden. Durch den Einfluß des Südostpassats kommt es in dieser Region zur Ausbildung hygri-scher Jahreszeiten. Die niederschlagsreichen Monate der Regenzeit dauern von Oktober bis April, während die Trockenzeit von Juni bis August herrscht. Mai und September bilden die Übergangsmomente. Regelmäßige starke Gewitterregen sind jedoch auch während der Trockenzeit zu verzeichnen. Die klimatischen Vorgänge während des Untersuchungszeitraumes haben allerdings gezeigt, daß gelegentlich geringe Abweichungen vom beschriebenen Muster der Trocken- und Regenphasen auftreten können (DIETERLEN, 1967). So waren während der Emergenzmessungen im Jahre 1972 das Ende der Regenzeit und der Beginn der Trockenzeit um jeweils 4 Wochen verschoben, während das Ende der Trockenphase wieder zur normalen Zeit eintrat.

Die mittlere Jahrestemperatur der Luft beträgt im Untersuchungsgebiet 18,6 °C. Dabei treten nur sehr geringe Schwankungen der einzelnen Monatsmittel auf. Amplituden bis zu 10,8 °C konnten allerdings bei der mittleren Tagestemperatur festgestellt werden. Das ganze Jahr über wurden im Kalengo Wassertemperaturen von 17–18 °C gemessen. Die Temperaturschwankungen fielen dabei bedeutend geringer aus. So betragen die Tagesamplituden maximal nur 2–3 °C.

3. MATERIAL UND METHODE

Das Emergenzhaus wurde während der Untersuchungszeit (April 1972 – Juli 1973) täglich einmal abgesammelt, und sämtliche geschlüpften Insekten wurden in jeweils einem Tages-sammelgefäß mit 70%igem Alkohol fixiert (BÖTTGER, 1975). Ich selbst übernahm die Ephemeroptera, nachdem BÖTTGER die Differenzierung in einzelne Gruppen bereits vorgenommen und Trockengewichte bestimmt hatte. Zu dieser Trockengewichtsbestimmung waren jeweils die Fänge des 1.–3. und 15.–17. Tages eines jeden Monats herangezogen worden; die Ephemeroptera dieser Tage standen deshalb nicht mehr zur Verfügung (vgl. BÖTTGER, 1975).

Die Individuenzahlen der einzelnen Arten wurden für beide Geschlechter und jeden Tag getrennt ermittelt. Dabei berücksichtigte ich wegen der z. T. starken Beschädigung des Materials nur die Abdomen.

Für die häufigeren Arten erfolgten Trockengewichtsbestimmungen, und zwar nach Geschlechtern getrennt. Die Trocknung erfolgte bei 105 °C bis zur Gewichtskonstanz. Die erhaltenen Werte wurden um 33,33% erhöht, um den Gewichtsverlust bei der Alkohol-fixierung auszugleichen (MACKAY & KALFF, 1969). Bei den selteneren Arten schloß ich auf das Gewicht, und zwar anhand einer der häufigeren Arten mit etwa gleicher Körpergröße.

4. ÖKOLOGIE

Nach der vorgezogenen taxonomischen Bearbeitung des Materials (KOPELKE, 1980 u. im Druck) soll im folgenden Abschnitt dieser Arbeit die ökologische Auswertung erfolgen. Dabei wird als erstes der quantitative Aspekt dargestellt, dann auf mögliche Ursachen der unterschiedlichen Schlupfaktivitäten während der Untersuchungsmonate und schließlich auf die Fekundität eingegangen.

4.1. Quantitativer Aspekt der Ephemeroptera-Emergenz

4.1.1. Anteile der Familien und Arten an der Gesamtindividuen-zahl der Ephemeroptera

Insgesamt standen mir aus dem Kalengo-Emergenzprogramm 29 892 Ephemeroptera-Individuen zur Verfügung. Diese Individuen verteilen sich laut taxonomischem Teil (KOPELKE, 1980 u. im Druck) auf 21 Arten aus 10 Gattungen und 5 Familien. Der Anteil der einzelnen Familien an der Ephemeroptera-Gesamtindividuenzahl ist sehr unterschiedlich (Tab. I, Abb. 1).

Individuenzahl - Anteile

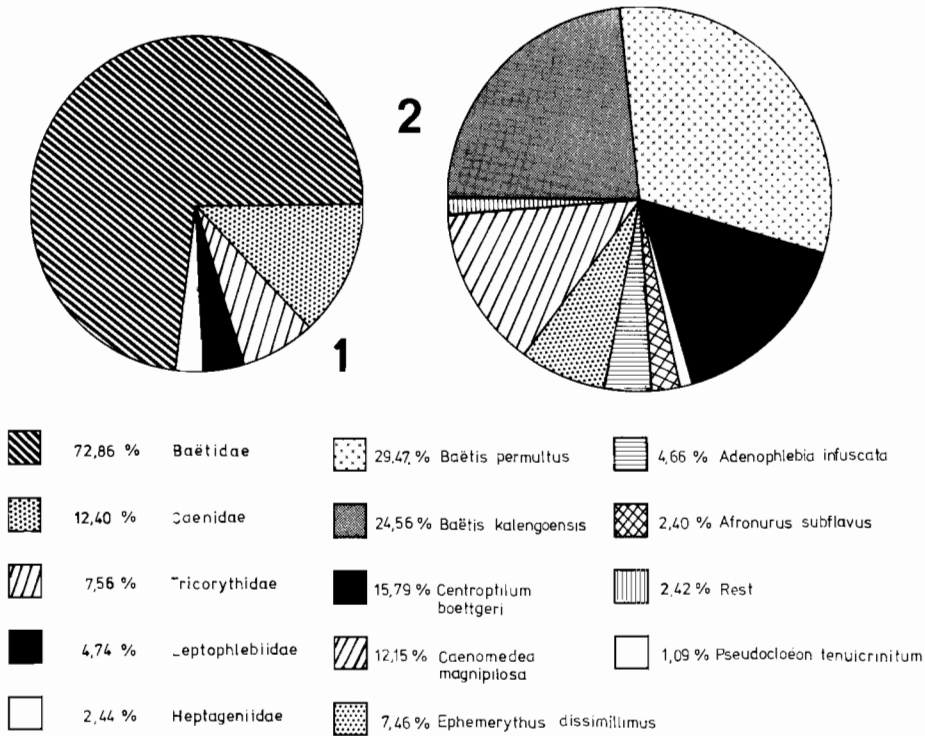


Abb. 1-2. Familien-Anteile (Abb. 1) und Arten-Anteile (Abb. 2) an der jährlichen Gesamtindividuenzahl der Ephemeroptera.

Tab. I. Anteil der 5 Familien an der Ephemeroptera-Gesamtindividuenzahl von 29 892.

Familie	Individuenzahl	Anteil der Gesamtindividuenzahl (%)
Baëtidae	21 780	72,86
Caenidae	3 708	12,40
Tricorythidae	2 260	7,56
Leptophlebiidae	1 416	4,74
Heptageniidae	728	2,44
Summe	29 892	

Auch die Anteile der einzelnen Arten an der Ephemeroptera-Gesamtindividuenzahl sind sehr unterschiedlich und gestatten eine Differenzierung in häufigere und seltenere Arten (Tab. II, Abb. 2).

4.1.2. Abundanzen

Im Folgenden werden die Schlupfzeiten für alle 21 Arten in Verbindung mit Angaben zum Geschlechtsverhältnis dargestellt. Die häufigeren Arten traten während der gesamten Untersuchungszeit (April 1972 – Juli 1973) im Emergenzhaus auf, d. h. die Mehrzahl der Arten schlüpft während des ganzen Jahres. Dabei sind die in den einzelnen Monaten auftretenden Individuenzahlen aber sehr unterschiedlich. So lassen sich für 8 Arten mit höheren Individuenzahlen Schlupfmaxima und -minima feststellen. Bei den 13 selteneren Arten (vgl. Tab. II) ist dieses auf Grund der geringeren Individuenzahlen nicht möglich.

Tab. II. Anteil der 21 Ephemeropteren-Arten an der Gesamtindividuenzahl von 29 892. Gleichzeitig Aufschlüsselung der Arten nach Geschlechtern.

Arten	Individuenzahl	Anteil an Gesamtindividuenzahl der Ephemeroptera (in %)	♀-Anteil an Gesamtindividuenzahl der Art (in %)
Häufigere Arten:			
<i>Baëtis permultus</i>	8 808	29,47	47,54
<i>Baëtis kalengoensis</i>	7 441	24,56	47,04
<i>Centroptilum boettgeri</i>	4 786	15,79	36,71
<i>Caenomedea magnipilosa</i>	3 682	12,15	51,53
<i>Ephemerythus dissimillimus</i>	2 260	7,46	33,25
<i>Adenophlebia infuscata</i>	1 411	4,66	54,42
<i>Afronurus subflavus</i>	728	2,40	35,57
<i>Pseudocloëon tenuicrinatum</i>	330	1,09	40,00
Seltenere Arten:			
<i>Centroptilum montanum</i>	147	0,49	29,25
<i>Baëtis monikae</i>	134	0,44	31,34
<i>Centroptilum badium</i>	43	0,14	30,23
<i>Cloëon permirum</i>	30	0,1	46,67
<i>Caenomedea inflexa</i>	26	0,09	57,69
<i>Baëtis insolitus</i>	25	0,08	25,00
<i>Centroptilum biarcuatum</i>	14 (1)	0,05	—
<i>Pseudocloëon fastigatum</i>	14	0,05	—
<i>Choroterpes (E.) magnaculeata</i>	5	0,02	—
<i>Cloëon insuetum</i>	2	0,01	—
<i>Pseudocloëon grandiculum</i>	2	0,01	—
<i>Centroptiloides spec. 1</i>	2	0,01	—
<i>Baëtis spec. 1</i>	1	—	—
Summe	29 892		

a) Häufigere Arten:

Baëtis permultus KOPELKE

Diese Art zeigt zunächst kurzfristige, starke Schwankungen der täglichen Individuenzahlen. Die Zahl der schlüpfenden ♂♂ ist dabei nahezu ständig größer als die der ♀♀ (vgl. Tab. III; KOPELKE, 1978). Die kurzfristigen Zeiten, in denen die ♀♀ überwiegen, treten nicht regelmäßig auf.

Baëtis permultus zeigt zudem innerhalb der Gesamtuntersuchungszeit mehrere deutliche Maxima und Minima ihrer halbmonatlichen Emergenzraten (Abb. 3). Eine Abhängigkeit von den hygrischen Jahreszeiten läßt sich nicht erkennen. So erfolgt z. B. in der Trockenzeit Juli–August 1972 ein Absinken der Schlupfraten und in der Trockenzeit Juni–August 1973 ein starker Anstieg (mögliche Zeitgeber für das Schlüpfen s. 4.1.4.).

Baëtis kalengoensis KOPELKE

Die Tageswerte der Emergenz von *B. kalengoensis* lassen auch kurzfristige und z. T. erhebliche Schwankungen der Individuenzahlen erkennen. Bei dieser Art weisen die ♀♀ ebenfalls meistens niedrigere Tageswerte als die ♂♂ auf. Nur gelegentlich übersteigen die Individuenzahlen der ♀♀ die der ♂♂. Ein regelmäßiges Auftreten dieser kurzfristigen Zeiten ist allerdings nicht zu erkennen (vgl. Tab. IV; KOPELKE, 1978).

Bemerkenswert sind auch bei *B. kalengoensis* die deutlich hervortretenden Schwankungen der halbmonatlichen Emergenzwerte (Abb. 4). So erscheinen innerhalb der Gesamtuntersuchungszeit wiederum mehrere Schlupfmaxima und -minima. Eine eindeutige Abhängigkeit von den hygrischen Jahreszeiten läßt sich allerdings nicht feststellen. Denn während der Trockenzeit Juli–August 1972 ist z. B. ein besonders starker Anstieg und in der Trockenzeit Juni–August 1973 ein Absinken der Schlupfraten zu verzeichnen.

Centroptilum boettgeri KOPELKE

Die Tageswerte der Emergenz von *C. boettgeri* zeigen ebenfalls kurzfristige, starke

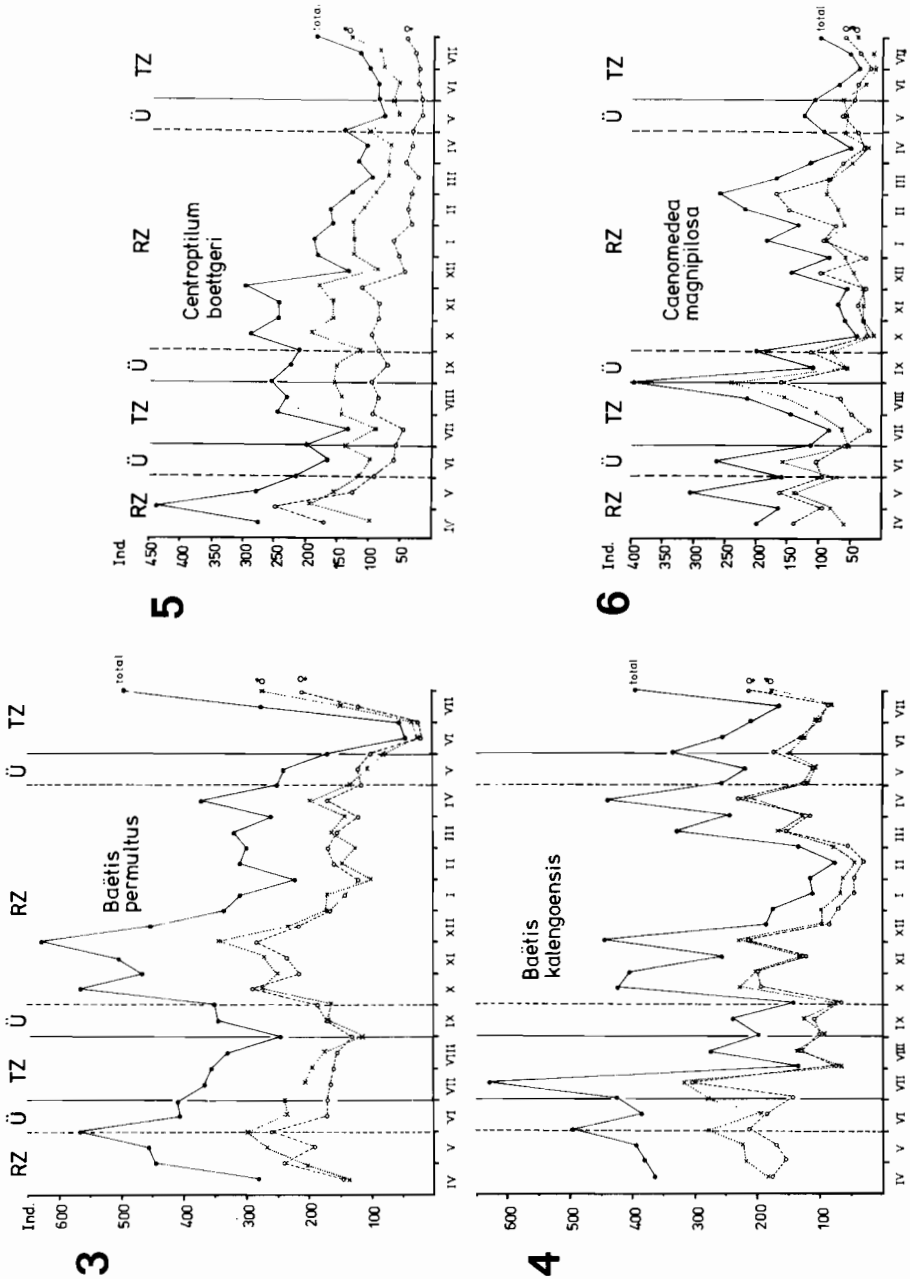


Abb. 3–6. Halbmonatliche Schlupfraten während der Untersuchungszeit April 1972 – Juli 1973 von *Baëtis permultus* KOPELKE (Abb. 3), *Baëtis kalengoensis* KOPELKE (Abb. 4), *Centroptilum boettgeri* KOPELKE (Abb. 5) und *Caenomedea magnipilosa* KOPELKE (Abb. 6). TZ = Trockenzeit, RZ = Regenzeit, Ü = Übergangszeit; (fehlende Tagesproben rechnerisch ergänzt).

Schwankungen der Individuenzahlen während des Untersuchungszeitraumes (April 1972 – Juli 1973). Die Zahl der schlüpfenden ♀♀ liegt dabei größtenteils unter der der ♂♂. Die kurzfristigen Zeiten, in denen die ♀♀ überwiegen, treten hier ebenfalls nicht regelmäßig auf (vgl. Tab. V, KOPELKE, 1978).

Außerdem lassen sich bei *C. boettgeri* Schwankungen der halbmonatlichen Emergenzwerte mit deutlichen Maxima und Minima feststellen (Abb. 5). Dabei fällt bei dieser Art eine im Verlauf der Untersuchungszeit stetige, relativ starke Abnahme der Individuenzahlen auf. Eine Abhängigkeit von den hygrischen Jahreszeiten ist bei *C. boettgeri* ebenfalls nicht zu erkennen. In der Trockenzeit Juli–August 1972 zeigt diese Art hohe Schlupfraten, während in der Trockenzeit Juni–August 1973 ein starkes Absinken zu verzeichnen ist.

Caenomedea magnipilosa KOPELKE

Bei den täglichen Schlupfraten von *Cae. magnipilosa* sind wiederum kurzfristige, relativ starke Schwankungen der Individuenzahlen zu erkennen. Dabei sind gelegentlich höhere Tageswerte der ♀♀ zu verzeichnen. Ein regelmäßiges Auftreten dieser kurzfristigen Zeiten ist allerdings nicht festzustellen (vgl. Tab. VI, KOPELKE, 1978).

Die halbmonatlichen Emergenzwerte zeigen auch für *Cae. magnipilosa* deutliche Schwankungen mit mehreren Schlupfmaxima und -minima (Abb. 6). Eine Abhängigkeit von den hygrischen Jahreszeiten läßt sich auch für diese Art nicht eindeutig nachweisen. So besitzt *Cae. magnipilosa* sowohl während der Trockenzeit Juli–August 1972 als auch innerhalb der Regenzeit Oktober 1972 – April 1973 hohe Schlupfraten.

Ephemerythus dissimillimus KOPELKE

Diese Art zeigt ebenfalls kurzfristige Schwankungen ihrer täglichen Schlupfraten (vgl. Tab. VII; KOPELKE, 1978). Die Tageswerte der ♀♀ liegen während des Untersuchungszeitraumes (April 1972 – Juli 1973) nahezu ständig und z. T. erheblich unter denen der ♂♂, so daß hier eine erhebliche Abweichung von einem ausgeglichenen Geschlechtsverhältnis zu verzeichnen ist (vgl. Tab. II).

Die halbmonatlichen Emergenzwerte (Abb. 8) zeigen auch bei *E. dissimillimus* Schwankungen mit deutlich ausgebildeten Maxima und Minima. Bemerkenswert ist das Auftreten eines relativ kurzen Zeitraumes stärkster Schlupfaktivität. So schlüpfen allein im Januar 1973 18,23 % der Gesamtindividuenzahl dieser Art. Dieses bedeutende Maximum fällt damit genau in die Mitte der Regenzeit Oktober 1972 – April 1973. Während der beiden Trockenzeiten (Juli–August 1972 und Juni–August 1973) sind z. T. sehr niedrige Emergenzwerte zu verzeichnen. Möglicherweise liegt deshalb bei dieser Art eine gewisse Abhängigkeit von den hygrischen Jahreszeiten vor.

Adenophlebia infuscata NAVAS

Die täglichen Schlupfraten von *A. infuscata* (vgl. Tab. VIII; KOPELKE, 1978) zeigen auch deutliche Schwankungen im Verlauf der Untersuchungszeit. Die Tageswerte der ♀♀ übersteigen dabei oft die der ♂♂. Der ♀♀-Anteil an der Gesamtindividuenzahl dieser Art beträgt deshalb auch 54,42 % (vgl. Tab. II).

Die halbmonatlichen Emergenzwerte von *A. infuscata* zeigen Schwankungen mit mehreren, deutlich ausgebildeten Maxima und Minima (Abb. 7). Eine Abhängigkeit von den hygrischen Jahreszeiten ist bei dieser Art nicht zu erkennen.

Afronurus subflavus KOPELKE

Bei den täglichen Emergenzwerten von *Af. subflavus* (vgl. Tab. IX; KOPELKE, 1978) fallen neben den Schwankungen der Schlupfraten auch die größtenteils höheren Tageswerte der ♂♂ auf. Der ♀♀-Anteil an der Gesamtindividuenzahl dieser Art beträgt deshalb nur 35,52 % (vgl. Tab. II).

Die halbmonatlichen Emergenzwerte von *Af. subflavus* zeigen wiederum Schwankungen mit mehreren Maxima und Minima (Abb. 9). Bemerkenswert ist eine besonders deutliche Abnahme der Individuenzahlen ab Februar 1973. In den Monaten Juli 1972 – Januar 1973

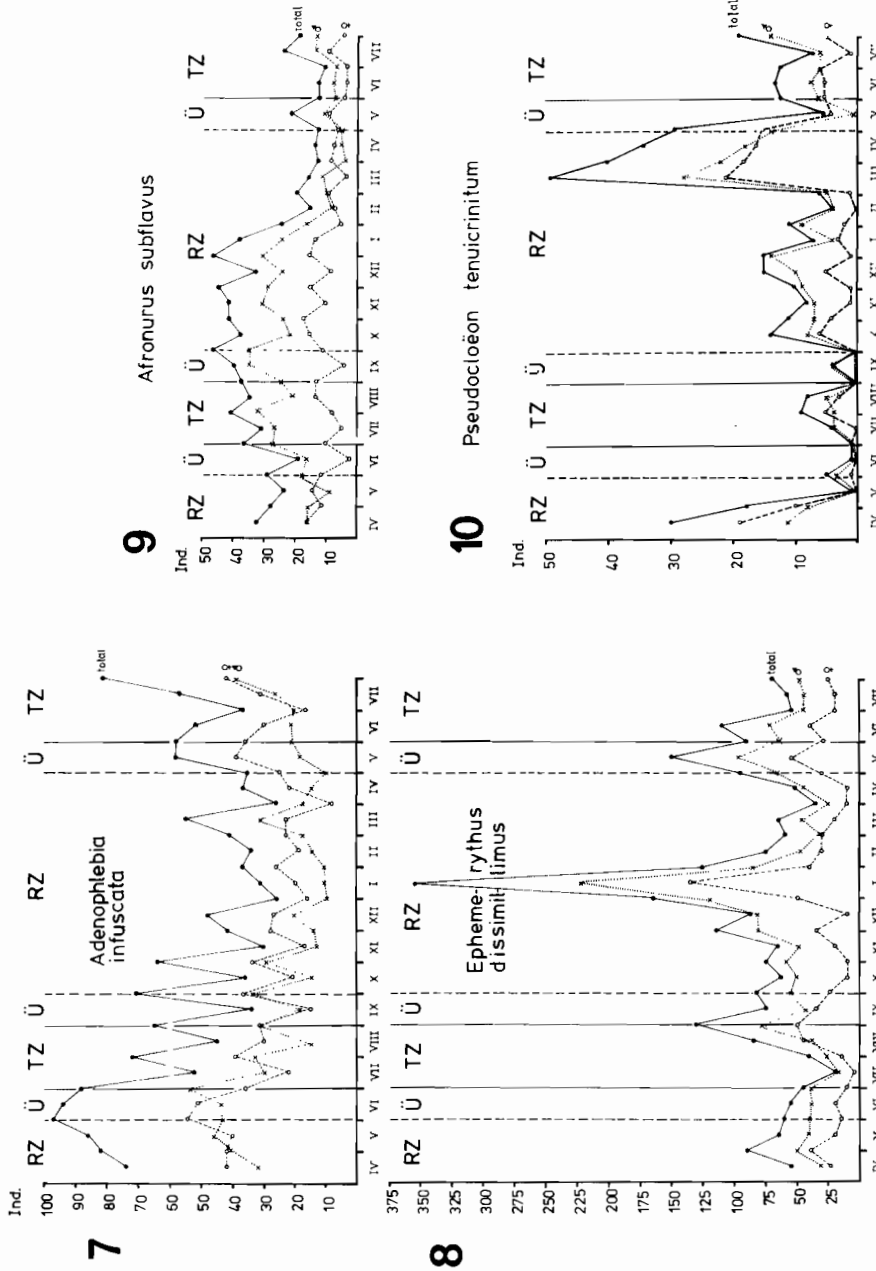


Abb. 7–10. Halbmonatliche Schlupfraten während der Untersuchungszeit April 1972 – Juli 1973 von *Adenophlebia infuscata* NAVAS (Abb. 7), *Ephemerythus dissimillimus* KOPELKE (Abb. 8), *Afronurus subflavus* KOPELKE (Abb. 9) und *Pseudocloëon tenuicrinutum* KOPELKE (Abb. 10); (fehlende Tagesproben rechnerisch ergänzt); Erläuterung der Abkürzungen s. Text zu Abb. 3–6.

besitzt *Af. subflavus* anhaltend hohe Emergenzwerte, die insbesondere durch die ♂♂-Individuenzahlen hervorgerufen werden. Eine Abhängigkeit von den hygrischen Jahreszeiten ist auch bei dieser Art nicht eindeutig festzustellen. Denn *Af. subflavus* besitzt sowohl während der Trockenzeit Juli–August 1972 als auch während der ersten Monate der Regenzeit (Oktober 1972 – April 1973) ständig relativ hohe Werte.

Pseudocloëon tenuicrinum KOPELKE

Auch bei dieser Spezies der Baëtidae ist mit einem ♀-Anteil von 39,96 % (vgl. Tab. II) eine erhebliche Abweichung von einem ausgeglichenen Geschlechtsverhältnis zu verzeichnen. So liegen auch die Tageswerte der ♀♀ größtenteils unter denen der ♂♂ (vgl. Tab. X; KOPELKE, 1978).

Die halbmonatlichen Emergenzwerte zeigen wiederum Schwankungen mit deutlichen Maxima und Minima (Abb. 10). Dabei fällt ein bemerkenswertes Ansteigen der Individuenzahlen gegen Ende des Untersuchungszeitraumes auf. So liegt auch eine besonders hohe Schlupfrate im März 1973 vor. Eine eindeutige Abhängigkeit von den hygrischen Jahreszeiten läßt sich bei *P. tenuicrinum* nicht feststellen.

b) Seltener Arten (vgl. Tab. XI; KOPELKE, 1978):

Centroptilum montanum KIMMINS

Diese Art erscheint jeden Monat in der Emergenz. Ein etwas verstärktes Auftreten ist in der 2. Hälfte Dezember 1972 und in der 1. Hälfte Januar 1973 zu verzeichnen. In der übrigen Zeit schlüpfte diese Art immer in etwa gleicher Anzahl.

Baëtis monikae KOPELKE

Diese Art zeigt ein verstärktes Auftreten zu Anfang des Untersuchungszeitraumes. Mit 57 Individuen erscheinen allein im April 1972 43,2 % der Gesamtzahl dieser Art. Während der restlichen Zeit tritt *B. monikae* zwar auch immer noch regelmäßig auf, aber in nur weitaus geringerer Zahl.

Centroptilum badium KOPELKE

C. badium tritt in der 1. Hälfte des Untersuchungszeitraumes fast regelmäßig auf (höchste Schlupfrate im April 1972 mit 12 Individuen = 29,3 % der Gesamtzahl dieser Art). In der 2. Hälfte erscheint diese Art nur noch im Juli 1973.

Cloëon permirum KOPELKE

Die Mehrzahl der Tiere schlüpfte in der Zeit von Juli–September 1972 und Mai–Juli 1973. Außerhalb dieser beiden Zeiträume von jeweils 3 Monaten traten nur noch einzelne wenige Exemplare auf.

Caenomedea inflexa KOPELKE

Diese Art ist mit einzelnen Individuen über den gesamten Untersuchungszeitraum zu finden.

Baëtis insolitus KOPELKE

B. insolitus tritt in Einzelexemplaren über den gesamten Untersuchungszeitraum auf. Zeiten erhöhter Schlupfraten existieren nicht.

Centroptilum biarcuatum KOPELKE

Diese Art tritt ebenfalls immer nur in Einzelexemplaren auf; ♀♀ wurden überhaupt nicht gefangen.

Pseudocloëon fastigatum KOPELKE

Diese Art erscheint mit einzelnen Individuen in unregelmäßigen Abständen; ♀♀ wurden ebenfalls nicht gefangen.

Choroterpes (Euthraulius) magnaculeata KOPELKE

Diese Art ist mit 1 ♂ und 4 ♀♀ in der Emergenz vertreten. Die ♀♀ schlüpfen zwischen Oktober 1972 und Januar 1973. Das einzelne ♂ schlüpfte im Mai 1973.

Cloëon insuetum KOPELKE

Die beiden gefangenen Tiere dieser Art schlüpfen im März bzw. Juni 1973.

Pseudocloëon grandiculum KOPELKE

Eines der beiden ♂ wurde im April 1972 und das andere im August 1972 gefangen.

Centroptiloides spec. 1

Die beiden Exemplare dieser Art erscheinen im Juni 1972 bzw. Juni 1973 in der Emergenz.

Baëtis spec. 1

Das einzelne ♀ dieser Art schlüpfte im März 1973.

4.1.3. Biomasse

BÖTTGER (1975) hatte die Trockengewichte der Ephemeroptera jeweils vom 1.–3. und 15.–17. Tag eines jeden Monats bestimmt und dadurch den Anteil der Ephemeroptera an der Gesamtemergenz ermitteln können. Der Anteil betrug maximal 72,5 %. Eine Aufschlüsselung nach Familien und Arten war BÖTTGER nicht möglich. Dieses kann erst jetzt nach der taxonomischen Bearbeitung des Materials erfolgen.

Von den 9 häufigsten Arten bestimmte ich das Trockengewicht unmittelbar und für beide Geschlechter getrennt¹⁾. Für die restlichen 12 selteneren Arten war ich auf Schätzungen der Gewichte angewiesen. Die Schätzungen erfolgten anhand einer der häufigeren, etwa gleichgroßen Art (Tab. III).

4.1.3.1. Angaben zur Gesamtbiomasse der Ephemeroptera

Für die Tage 1–3 und 15–17 der ersten 12 Untersuchungsmonate (April 1972 – März 1973) ergibt sich für die Ephemeroptera aus Tab. 9 von BÖTTGER (1975) ein Trockengewicht von 3,522 g. Dieser Wert bezieht sich auf die gesamte vom Emergenzhaus überspannte Fläche (8,9 m²). Pro m² und Jahr ergibt sich für die 6 von BÖTTGER berücksichtigten Tage: 0,396 g Ephemeroptera/m² × a.

Für die restlichen Tage 4–14 und 18–Monatsende ergaben meine Bestimmungen: 1,376 g/m² × a. Somit ist für die Gesamtproduktion (Berücksichtigung aller Tage) folgender Wert anzugeben: 1,772 g/m² × a. Dieses Gewicht entspricht nach CUMMINS (1967) 9 548 cal/m² × a bzw. 39 961 J/m² × a (Umrechnungsfaktor 4,1855; s. SCHWERDTFEGER, 1975).

Tab. III. Trockengewichte für die 21 Ephemeroptera-Arten der Kalengo-Emergenz; a) häufigere Arten (Gewicht durch Wägung ermittelt); b) selteneren Arten (Gewicht geschätzt) (nähere Erklärung im Text).

Art	Gewicht (mg) von 100 Individuen	
	♂♂	♀♀
a) <i>Baëtis permultus</i>	9,99	19,99
<i>Baëtis kalengoensis</i>	46,38	105,56
<i>Centroptilum boettgeri</i>	37,04	101,05
<i>Caenomedea magnipilosa</i>	2,13	25,16
<i>Ephemerythus dissimillimus</i>	23,98	81,62
<i>Adenophlebia infuscata</i>	91,17	307,35
<i>Afronurus subflavus</i>	158,00	519,75
<i>Pseudocloëon tenuicrinitum</i>	17,08	22,29
<i>Centroptilum montanum</i>	17,21	23,83
b) <i>Baëtis monikae</i>	88,49	267,33
<i>Centroptilum badium</i>	8,88	21,95
<i>Cloëon permirum</i>	35,71	107,14
<i>Caenomedea inflexa</i>	2,27	22,66
<i>Baëtis insolitus</i>	82,19	308,93
<i>Centroptilum biarcuatum</i>	25,48	—

¹⁾ Trocknung bei 105 °C bis Gewichtskonstanz. Erhöhung der ermittelten Gewichte um 33,3 %, um den durch Alkoholfixierung eingetretenen Gewichtsverlust auszugleichen (MACKAY & KALFF, 1969).

<i>Pseudocloëon fastigatum</i>	26,73	—
<i>Choroterpes (E.) magnaculeata</i>	—	28,98
<i>Cloëon insuetum</i>	34,65	—
<i>Pseudocloëon grandiculum</i>	59,09	—
<i>Centroptiloïdes spec. 1</i>	—	1090,91
<i>Baëtis spec. 1</i>	—	297,33

Außerdem wurde noch die Biomasse der bei den Eintagsfliegen anfallenden Exuvien ermittelt. Anhand der für 2 Tagesfänge pro Monat (für jede Monatshälfte wurde jeweils 1 Probe berücksichtigt) erhaltenen Trockengewichte wird eine Überschlagsrechnung für das Gesamttrockengewicht der Exuvien durchgeführt. Danach ergibt sich folgender Wert: $1,116 \text{ g/m}^2 \times \text{a}$. Daraus ergibt sich mit dem oben angegebenen Wert für die Ephemeroptera für den Zeitraum von einem Jahr folgendes Trockengewicht: $2,888 \text{ g/m}^2 \times \text{a}$. Diese Gesamtproduktion verteilt sich sehr ungleichmäßig auf die einzelnen Untersuchungsmonate (Abb. 11). So zeigen die halbmonatlichen Biomassewerte der Ephemeroptera Schwankungen mit deutlich ausgebildeten Maxima und Minima. Die Amplituden dieser Schwingungen verringern sich allerdings im Laufe des Untersuchungszeitraumes, so daß zumindest bis Juli 1973 von einer allmählichen Abnahme der Gesamtbiomasse der Ephemeroptera gesprochen werden kann. Besonders starke Maxima erscheinen vornehmlich in der Regenzeit.

4.1.3.2. Angaben zur Biomasse der einzelnen Familien

Die von mir für die Untersuchungstage 4–14 und 18–Monatsende festgestellte Ephemeropteren-Biomasse von $1,376 \text{ g/m}^2 \times \text{a}$ (die Werte für die Exuvien bleiben im folgenden unberücksichtigt) verteilt sich auf die 5 an der Kalengo-Emergenz beteiligten Familien sehr unterschiedlich (Abb. 12). Es ergibt sich eine andere Reihenfolge als bei Berücksichtigung der Individuenzahlen (vgl. Abb. 1). Nur die Baëtidae stehen an gleicher Stelle, nämlich wiederum an 1.

4.1.3.3. Angaben zur Biomasse der einzelnen Arten

Nach der Ermittlung der Individuengewichte beider Geschlechter (Wägung der 9 häufigeren Arten, Schätzung der 12 selteneren Arten; s. Tab. III) kann der Anteil aller 21 Ephemeroptera-Arten der Kalengo-Emergenz angegeben bzw. abgeschätzt werden (Tab. IV) (Abb. 13).

Baëtis kalengoensis erweist sich als die Art mit dem höchsten Gewichtsanteil an der Ephemeroptera-Gesamtemergenz, und zwar während beider Untersuchungsabschnitte (32,59 % in der Zeit von April 1972 – März 1973 und 32,83 % in der Zeit von April 1972 – Juli 1973, vgl. Tab. IV). Die zweitwichtigste Art ist *Centroptilum boettgeri*. Beide Arten zusammen erreichen bereits 50,41 % des Ephemeropteren-Gesamtgewichtes. 98,99 % werden von 8 Arten gestellt, während sich die restlichen 1,01 % auf weitere 13 Arten verteilen. Aus Abb. 13 ist die genaue Reihenfolge der Biomasseanteile der einzelnen Arten ersichtlich. – Aus der Tab. IV geht ferner hervor, daß der Gewichtsanteil der ♀♀ bei den meisten Arten über dem der ♂♂ liegt, obwohl die ♀♀ oftmals geringere Individuenzahlen aufweisen als die ♂♂.

Wie schon bei den Individuenzahlen, lassen sich auch bei den Biomassewerten erhebliche Schwankungen während des Untersuchungszeitraumes feststellen. Für die 5 wichtigsten Arten werden deshalb diese Schwankungen noch einmal gesondert dargestellt, und zwar in Verbindung mit den hygrischen Jahreszeiten (Fig. 14).

Die einzelnen Arten zeigen deutliche Maxima und Minima ihrer Biomassewerte. Dabei ist mit zunehmender Untersuchungszeit vor allem bei *Centroptilum boettgeri* eine Verringerung der Amplituden zu verzeichnen. Sehr hohe Biomassewerte besitzen die verschiedenen Arten vornehmlich während der Regenzeit. So zeigt *Baëtis kalengoensis* ihre höchsten Werte im Mai und Oktober 1972 sowie im April 1973. Der Biomasseanteil der ♀♀ ist häufig

Tab. IV. Gewichtsanteile der 21 Arten an der Ephemeroptera-Gesamtemergenz von 1 376,59 mg/m² für die Zeit April 1972 – März 1973 und von 1 843,96 mg/m² für die Zeit April 1972 – Juli 1973. Berücksichtigt wurden lediglich die Proben der Tage 4–14 und 18–Ende eines jeden Monats. Gewichtsangaben bei den selteneren Arten (12 Arten, vgl. Tab. III) geschätzt (nähere Erklärung s. Text).

Art	April 1972 – März 1973			April 1972 – Juli 1973		
	Gewicht (mg)	Gewichts- anteil (%) der Art an ♀	Gewichts- anteil (%) Eph.-Gesamt- emergenz	Gewicht (mg)	Gewichts- anteil (%) der Art an ♀	Gewichts- anteil (%) Eph.-Gesamt- emergenz
<i>Baëtis permultus</i>	42,66	77,71	8,75	51,56	93,64	7,87
<i>Baëtis kalengoensis</i>	154,76	293,53	32,59	200,58	405,16	32,83
<i>Centropitilum boettgeri</i>	105,04	140,10	17,82	127,85	202,33	17,90
<i>Caenomedea magnipilosa</i>	3,59	44,92	3,53	4,19	52,55	3,08
<i>Ephemerythus dissimilimus</i>	30,26	51,72	5,96	40,15	68,05	5,86
<i>Adenophlebia infuscata</i>	36,26	190,62	16,49	64,95	261,42	17,69
<i>Afronurus subflavus</i>	71,18	101,04	12,52	82,20	148,92	12,53
<i>Pseudocloëon tenuicrinitum</i>	2,57	2,08	0,34	3,72	3,23	0,38
<i>Centropitilum montanum</i>	1,47	1,07	0,18	1,99	1,15	0,17
<i>Baëtis monikae</i>	7,46	10,80	1,33	8,95	12,62	1,17
<i>Centropitilum badium</i>	0,27	0,27	0,04	0,29	0,30	0,03
<i>Cloëon permirum</i>	0,40	1,20	0,12	0,64	1,69	0,13
<i>Caenomedea inflexa</i>	0,02	0,23	0,02	0,03	0,38	0,02
<i>Baëtis insolitus</i>	1,20	1,73	0,21	1,20	1,73	0,21
<i>Centropitilum biarcuatum</i>	0,40	—	0,03	0,40	—	0,03
<i>Pseudocloëon fastigiatum</i>	0,27	—	0,02	0,33	—	0,02
<i>Choroterpes (E.) magnaculeata</i>	—	0,13	0,01	—	0,13	0,01
<i>Cloëon insuetum</i>	—	—	—	—	—	—
<i>Pseudocloëon grandicolum</i>	0,13	—	—	0,13	—	—
<i>Centropitiloides spec. 1</i>	—	1,20	0,09	—	1,20	0,09
<i>Baëtis spec. 1</i>	—	0,30	0,02	—	0,30	0,02
Summe	—	1 376,59	—	—	1 843,96	—

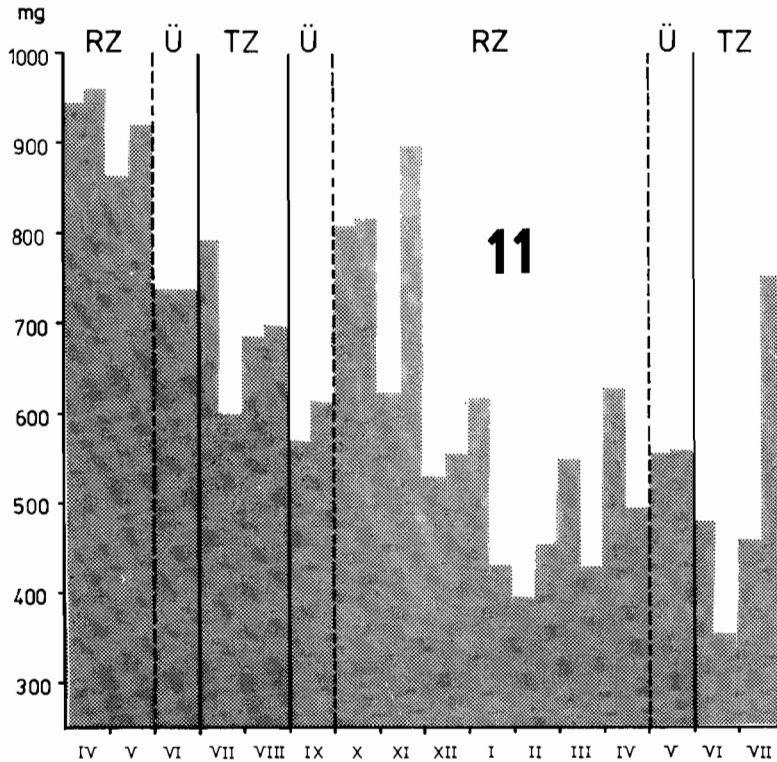


Abb. 11. Halbmonatliche Biomassewerte der Ephemeroptera während der Untersuchungszeit April 1972 – Juli 1973. Den Berechnungen liegen die Werte von BÖTTGER (1975) für die Tage 1–3 und 15–17 eines jeden Monats sowie die von mir für alle restlichen Tage ermittelten Werte zugrunde. Erläuterungen der Abkürzungen s. Text zu Abb. 3–6.

wesentlich größer als der der ♂♂, obgleich ein z. T. ausgeglichenes Geschlechtsverhältnis vorliegt. Am deutlichsten ist dieses Phänomen bei *Caenomedea magnipilosa* sichtbar, wo die ♀♀ trotz etwa gleicher Anzahl (vgl. Tab. II) 92,62 % der Biomasse dieser Art stellen. Bei *Adenophlebia infuscata* sind es 80,1 %. Auch diese Art erscheint mit etwa gleichen Individuenzahlen der ♂♂ und ♀♀ in der Emergenz.

4.1.3.4. Angaben zum Einfluß der Ephemeroptera-Biomasse auf die Insekten-Gesamtbiomasse

BÖTTGER (1975) zeigte aufgrund der Auswertung der Tage 1–3 und 15–17 eines jeden Untersuchungsmonats, daß der Biomasseanteil der Ephemeroptera an der Insekten-Gesamtbiomasse vielfach über 50 %, maximal sogar 72,5 % beträgt. Dieser hohe Anteil läßt ohne weiteres erwarten, daß die halbmonatlichen Schwankungen der Insekten-Gesamtbiomasse in starkem Maße durch die Schwankungen der Ephemeroptera-Biomasse bedingt werden (Abb. 15). Mathematisch wurde dieses durch die Berechnung des Korrelationskoeffizienten r nach CAVALLI-SFORZA (1974) bestätigt (Abb. 16). Es ergibt sich $r = 0,7124$ und somit eine hohe Intensität der Wechselbeziehungen (die Intensität ist um so größer, je stärker sich der Korrelationskoeffizient r dem Wert $+1$ nähert). Für die Berechnung entnahm ich die Werte der Insekten-Gesamtbiomasse der Arbeit von BÖTTGER

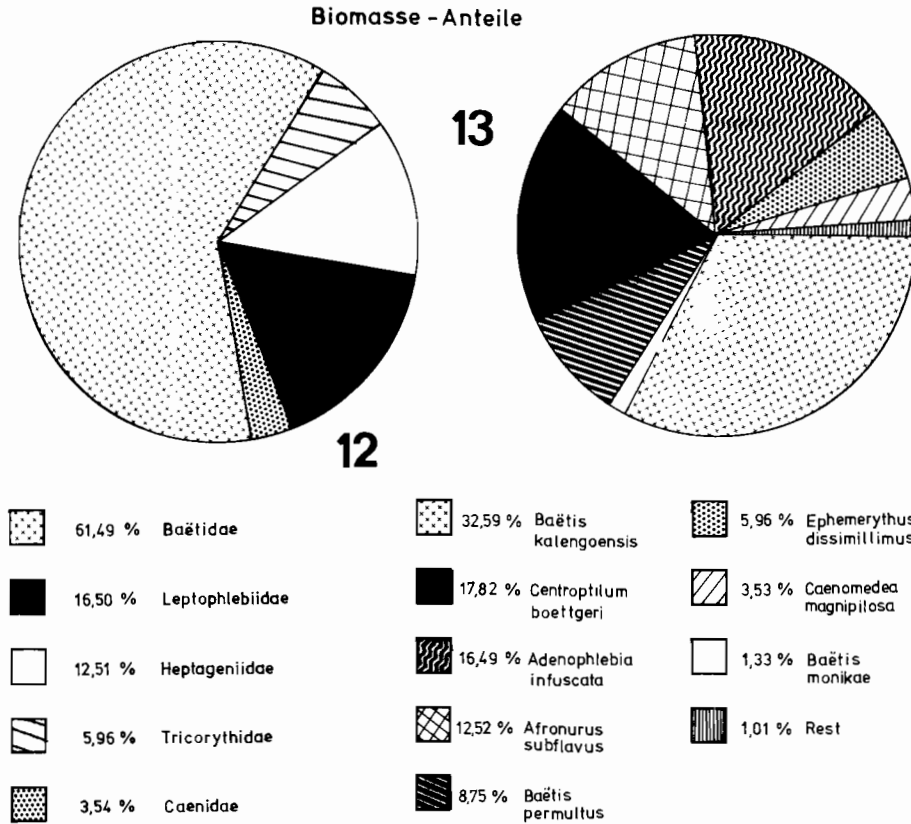


Abb. 12–13. Familien-Anteile (Abb. 12) und Arten-Anteile (Abb. 13) an der jährlichen Gesamtbiomasse der Ephemeroptera. Berücksichtigt wurden nur die Proben der Tage 4–14 und 18–Monatsende eines jeden Monats.

(1975, Tab. 8): es handelt sich um Durchschnittswerte für die 1. und 2. Hälfte aller Untersuchungsmonate. Sie wurden von BÖTTGER anhand der Tagesproben 1–3 und 15–17 eines jeden Monats ermittelt²⁾. Den Halbmonatswerten der Ephemeroptera-Biomasse liegen die Zahlen von BÖTTGER für die Tage 1–3 und 15–17 eines jeden Monats sowie die von mir für alle restlichen Tage ermittelten Werte zugrunde.

Innerhalb der Ephemeroptera besitzen die Baëtidae gewichtsmäßig einen bedeutenden Anteil (61,49⁰/₀; Abb. 12). So ist wiederum zu erwarten, daß die monatlichen bzw. halbmonatlichen Biomassenschwankungen der Ephemeroptera in erster Linie durch die Baëtidae bedingt werden (Abb. 15). Auch diese Abhängigkeit konnte mathematisch bestätigt werden. Es ergab sich der Korrelationskoeffizient $r = 0,9323$, der somit auf eine sehr hohe Intensität der Wechselbeziehung deutet. Der Berechnung liegen die Baëtiden-Biomassewerte der Tage 4–14 und 18–Monatsende eines jeden Monats zugrunde (Abb. 17).

²⁾ Die Angaben BÖTTGERS für die 1. und 2. Monatshälfte Juni 1972 sowie die 1. Monatshälfte Juli 1972 halte ich im Vergleich mit den von BÖTTGER angegebenen Individuenzahlen für zu niedrig. Ich lasse infolgedessen diese 3 Werte bei meinen Berechnungen unberücksichtigt.

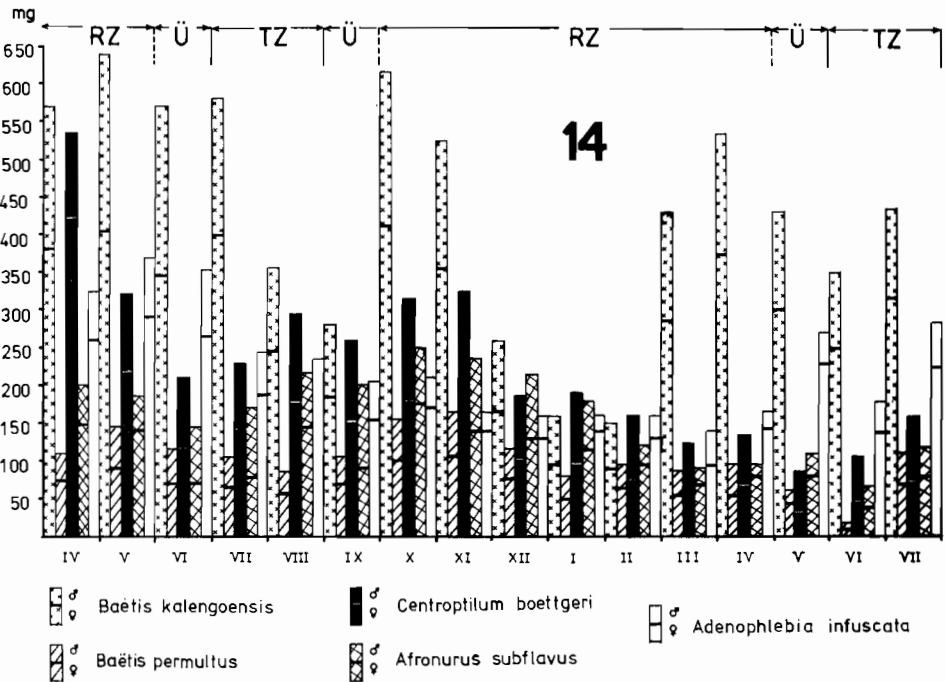
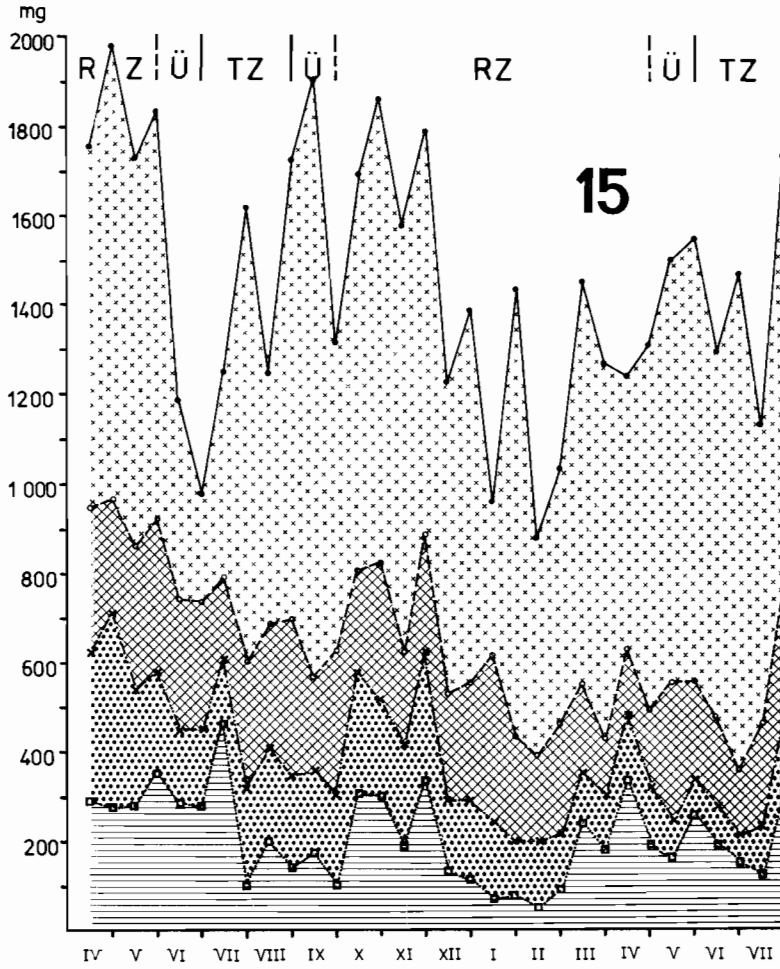


Abb. 14. Monatliche Biomassewerte der 5 wichtigsten Ephemeroptera-Arten während der Gesamtuntersuchungszeit (April 1972 – Juli 1973). Zugrunde liegen nur die Proben der Tage 4–14 und 18–Monatsende.

Die wichtigste Art der Baëtidae ist *Baëtis kalengoensis*. Die zu erwartende enge Beziehung zwischen den Biomasseschwankungen der Baëtidae und von *Baëtis kalengoensis* (Abb. 15) konnte ebenfalls mathematisch gesichert werden. Es ergab sich ein Korrelationskoeffizient $r = 0,9455$, der damit auf eine signifikante Wechselbeziehung deutet (Abb. 18). Der Berechnung liegen die Biomassewerte von *Baëtis kalengoensis* nur der Tage 4–14 und 18–Monatsende eines Monats zugrunde.

Ergänzend wird der Zusammenhang der Biomasseschwankungen der Baëtidae und der gesamten Insekten überprüft. Der Korrelationskoeffizient $r = 0,7477$ deutet auf eine hohe Wechselbeziehung (Abb. 19). Schließlich kann noch eine signifikante Abhängigkeit der Ephemeroptera-Biomasseschwankungen von den Trockengewichtsschwankungen der Art *Baëtis kalengoensis* mathematisch bestätigt werden ($r = 0,7253$; Abb. 20).

Für die Insekten-Gesamtbiomasse und Ephemeroptera-Biomasse ließ sich ein enger Zusammenhang nachweisen ($r = 0,7124$; s. o.). Anhand der Werte von STATZNER (1976) für die Trichoptera und von ZWICK (1976) für die Plecoptera wird ebenfalls geprüft, ob eine wechselseitige Beziehung vorhanden ist. Die beiden genannten Tiergruppen besitzen zusammen einen Anteil von 23,68 % (eigene Berechnung) an der Insekten-Gesamtbiomasse. Für die Trichoptera ergibt sich ein Korrelationskoeffizient $r = -0,0511$ und für die Plecoptera $r = -0,1971$. Somit besteht hier keine intensive Wechselbeziehung, d. h. die Fluktuationen der Trichoptera und Plecoptera besitzen keinen stärkeren Einfluß auf die Fluktuationen der Insekten-Gesamtbiomasse. Letzteres ist allein bei den Ephemeroptera gegeben.



Halbmonatliche Biomassewerte

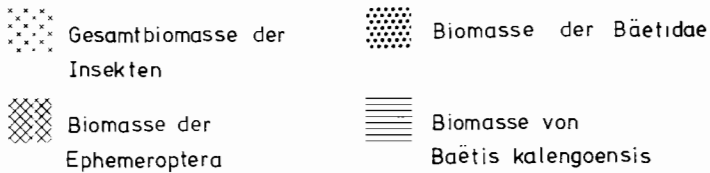
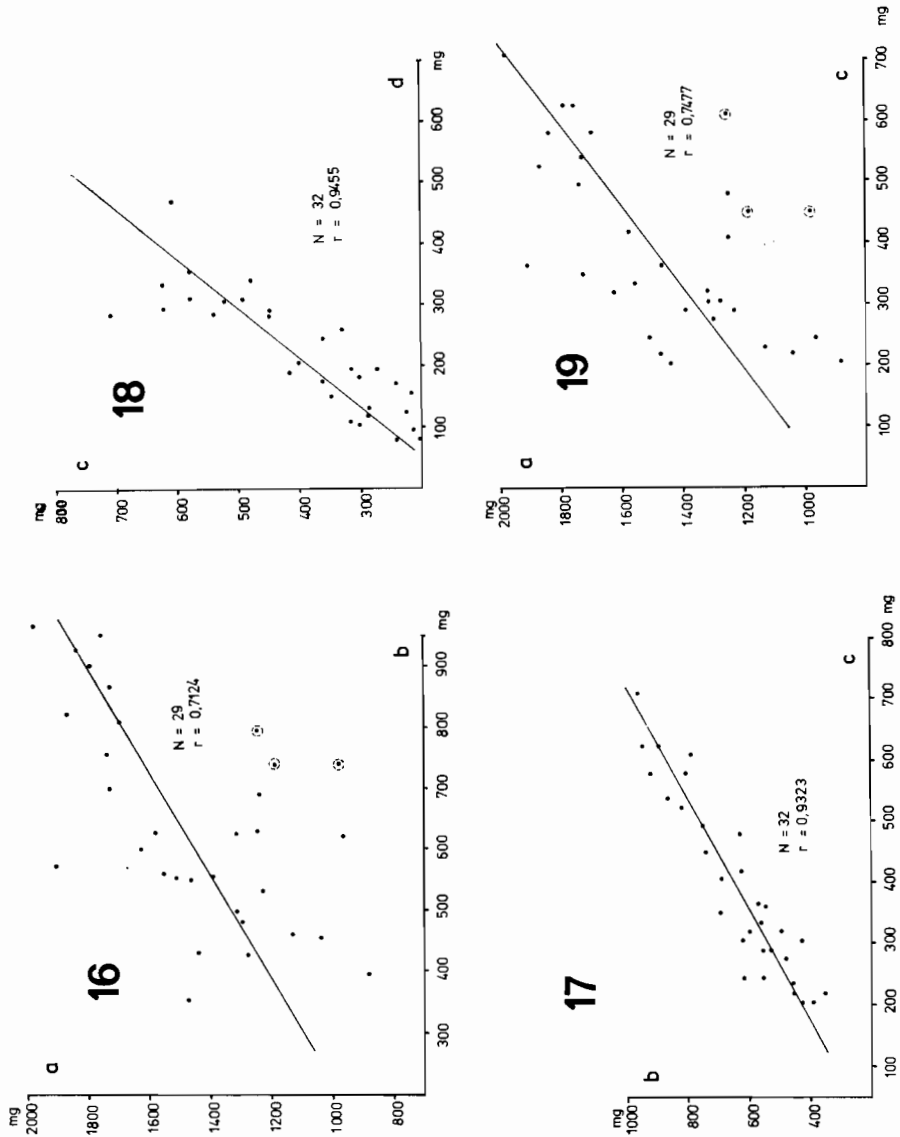


Abb. 15. Halbmonatliche Biomassewerte der gesamten Insekten, der Ephemeroptera, der Baëtida und von *Baëtis kalengoensis* KOPELKE, im Wechsel von Regen- (RZ); Übergangs- (Ü) und Trockenzeit (TZ); (fehlende Tagesproben unberücksichtigt). Nähere Erklärung im Text.

4.1.4. Mögliche Ursachen der unterschiedlichen Schlupfaktivitäten während der Untersuchungsmonate

In den Tropen erfolgt bei den Arthropoden durch konstante, ständig hohe Temperaturen

eine ungestörte Entwicklung der Generationen nacheinander und darüber hinaus eine Verzahnung der einzelnen Generationen. Denn zu jeder Zeit lassen sich bei den Insekten in der Regel sowohl Imagines als auch Larven beobachten, letztere in allen Stadien. Dieses allgemein bekannte Phänomen konnte auch im Untersuchungsgebiet nachgewiesen werden, und zwar bei den Trichoptera an verschiedenen Arten des Kalengo und benachbarter Fließgewässer (STATZNER, 1976) sowie bei den Heteroptera an mehreren Belostomatiden-Arten benachbarter stehender Gewässer (BÖTTGER, 1974 u. mündl. Mitt.). Für die Insekten waren aufgrund dieser ununterbrochenen Entwicklung unterschiedliche Schlupfaktivitäten nicht zu erwarten. Man vermutete vielmehr etwa gleich große Schlupf-



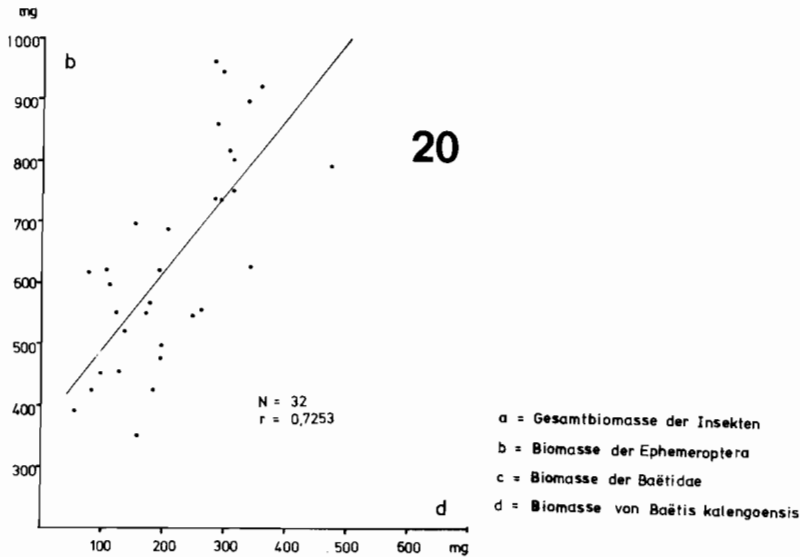


Abb. 16–20. Korrelation zwischen Insekten-Gesamtbiomasse (Ordinate) und der Ephemeroptera-Biomasse (Abszisse) (Abb. 16), zwischen Ephemeroptera-Biomasse (Ordinate) und Baëtidae-Biomasse (Abszisse) (Abb. 17), zwischen Baëtidae-Biomasse (Ordinate) und Biomasse von *Baëtis kalengoensis* KÖPELKE (Abszisse) (Abb. 18), zwischen Insekten-Gesamtbiomasse (Ordinate) und Baëtidae-Biomasse (Abszisse) (Abb. 19) und zwischen Ephemeroptera-Biomasse (Ordinate) und Biomasse von *Baëtis kalengoensis* KÖPELKE (Abszisse) (Abb. 20). N = Zahl der Merkmalspaare (z. B. in Abb. 16 Zahl der Halbmonatswerte für Insekten-Gesamtbiomasse und Ephemeroptera-Biomasse), r = Korrelationskoeffizient. Eingekreist sind in Abb. 16 u. 19 die 3 nicht berücksichtigten Werte aus BÖTTGER (1975). (Nähere Erklärung im Text.)

raten während aller Monate des Jahres (VAN SOMEREN, 1952; GILLIES, 1954; CORBET, 1964). Dieses ist jedoch nicht der Fall.

Erste Hinweise in dieser Richtung gaben vor allem HYNES & WILLIAMS (1962), HARRISON (1966) und HYNES (1975b). Eine genauere Kenntnis der Phänologie tropischer Wasserinsekten ist allerdings jetzt anhand des für einen tropischen Bergbach einmalig umfangreichen Emergenzmaterials zu erwarten. So wurden bereits auffällige Schwankungen an den beiden bisher untersuchten Insektengruppen (Plecoptera: ZWICK, 1976; Trichoptera: STATZNER, 1976) festgestellt. Dabei ergibt sich das Problem der Erklärung dieser Zeiten unterschiedlicher Schlupfaktivitäten. Als Möglichkeiten³⁾ bieten sich u. a. folgende an:

Innerhalb der während gleichmäßig hohen Wasser- und Lufttemperaturen (BÖTTGER, 1975) ständig sich entwickelnden Populationen kommt es

- 1) zu gewissen Synchronisationen mit Mondphasen und so innerhalb der während des ganzen Jahres schlüpfenden Arten zu einzelnen besonders hohen Schlupfraten (Lunarperiodizität) oder
- 2) durch Räuber zu zeitweilig derart starken Einbußen, daß verringerte Schlupfraten unausbleiblich sind.

³⁾ Eine Abhängigkeit von hygrischen Jahreszeiten konnte nicht eindeutig nachgewiesen werden (s. o.). Die Wasserstände waren während der Trocken- und Regenzeit im Mittel nicht unterschiedlich.

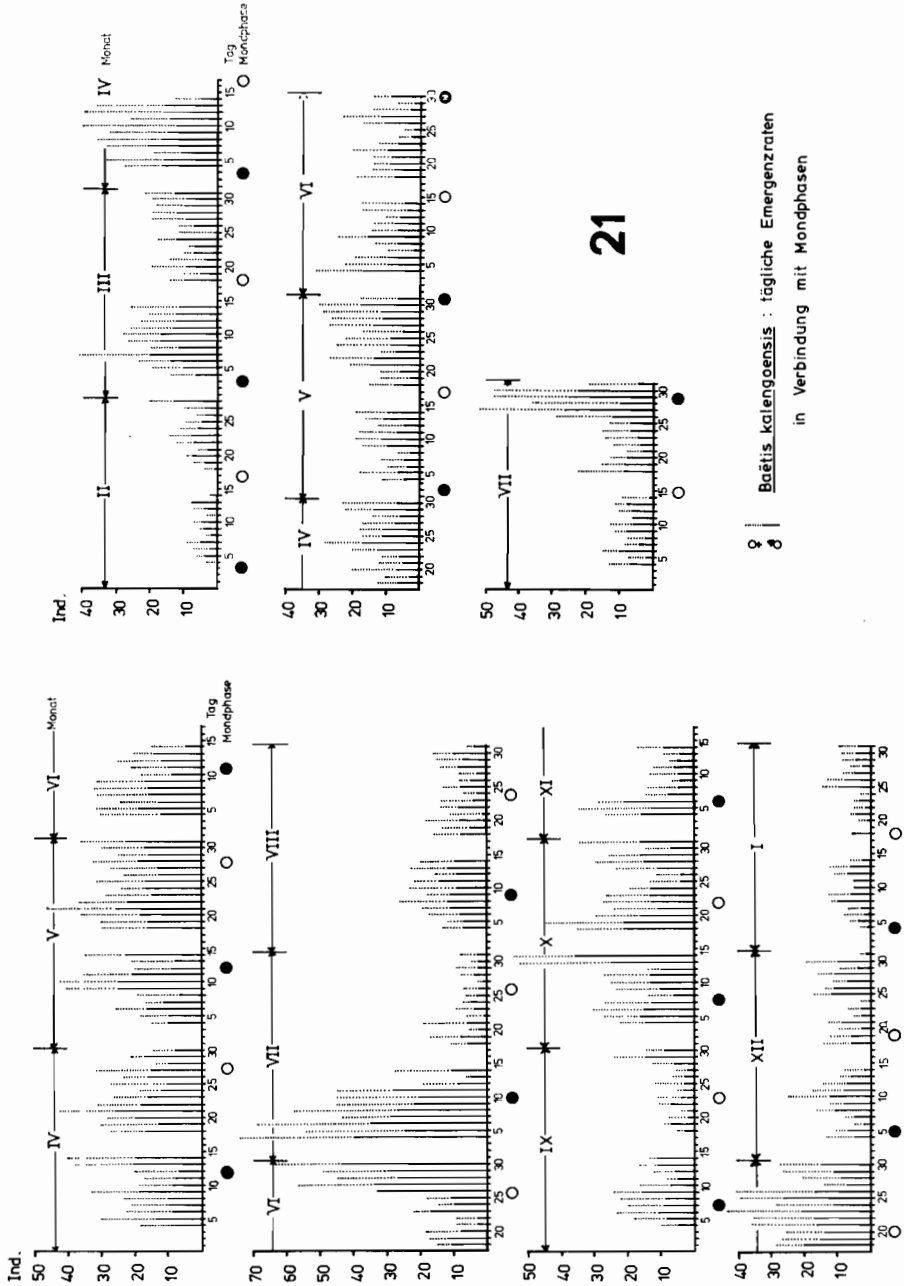


Abb. 21. *Baëtis kalengoensis* KOPELKE, tägliche Emergenzraten der Untersuchungsmonate April 1972 – Juli 1973 in Verbindung mit den Mondphasen und aufgeschlüsselt nach Geschlechtern (♂♂ als ausgezogene und ♀♀ als gestrichelte Linie). Die fehlenden Angaben zu Beginn und in der Mitte der Monate sind durch vorgezogene Trockengewichtsbestimmungen (BÖTTGER, 1975) der entsprechenden Tagesproben bedingt. ● = Neumond, ○ = Vollmond.

Beide Phänomene können sich vermutlich auch überlagern. Das Vorhandensein einer Lunarabhängigkeit bei tropischen Ephemeroptera wies HARTLAND-ROWE (1958) nach. Am Victoria-See beobachtete er jeweils bei Vollmond verstärkte Schlupfraten von *Povilla adusta* (Polymitaecidae). Für die Trichoptera-Emergenz des Kalengo diskutiert STATZNER (1976) beide Möglichkeiten, um die Schlupfmaxima und -minima zu deuten. Ich möchte das gleiche zumindest für einzelne der Ephemeroptera-Arten tun. Dabei sei aber ausdrücklich darauf hingewiesen, daß es sich um einen Deutungsversuch handelt. Für eine definitive Klärung der Schlupfperiodik sind weitere umfangreiche Studien an Tropenbächen erforderlich.

4.1.4.1. Mögliche Abhängigkeit von Lunarperioden

Um eine mögliche Abhängigkeit des Schlupfvorganges von Lunarperioden zu erkennen, werden im folgenden die Schlupfraten zweier Ephemeroptera-Arten in Beziehung mit den einzelnen Mondphasen gebracht⁴⁾.

1) *Baëtis kalengoensis* KOPELKE

Verfolgt man die täglichen Schlupfraten über die einzelnen Monate hinweg, so ergibt sich ein sehr unterschiedliches Bild (Abb. 21).

In mehreren Fällen (April 1972, Oktober 1972, Dezember 1972) sind etwa gleich hohe Schlupfraten während der verschiedenen Mondphasen zu verzeichnen. In anderen Fällen (z. B. Zeitraum Juni–Juli 1972) erscheint ein ausgesprochenes Schlupfmaximum bei abnehmendem Mond. In den Monaten Oktober 1972 und März, April 1973 liegen jedoch die höheren Emergenzraten bei zunehmendem Mond. Somit ist eine Bevorzugung einer bestimmten Mondphase für den Schlüpfvorgang anhand dieser Einzelwerte nicht erkennbar.

Möglicherweise tritt eine derartige Bevorzugung aber bei Bildung von Mittelwerten („Aufsummierung“) zutage. So wurden die Schlupfraten der einzelnen einander entsprechenden Tage der Mondmonate addiert; d. h. es wurden z. B. alle zu Vollmond geschlüpften Tiere der Gesamtuntersuchungszeit zu einem einzelnen Wert zusammengefaßt. Ebenso wurde dann mit den Tieren verfahren, die während der anderen Tage eines jeden Mondmonats schlüpften. Auf diese Weise erhielt man 29 Werte (Dauer des Mondmonats 29,5 Tage), die jeweils durch 16 dividiert wurden (16 = Anzahl der untersuchten Mondmonate) und somit Durchschnittswerte für jeden einzelnen Tag des Mondmonats lieferten. Zusätzlich erfolgte eine Aufschlüsselung nach Geschlechtern. Als Bezug für die 29 Werte nahm ich die mittlere Tagesschlupfrate der Gesamtuntersuchungszeit; diese Rate beträgt 18,9 und ergab sich aus 8808 geschlüpften *Baëtis kalengoensis* während der Zeit April 1972 – Juli 1973 (die Werte der fehlenden Tage 1–3 und 15–17 eines jeden Monats wurden rechnerisch ergänzt). Das Ergebnis zeigt Abb. 22. Aus dieser Abb. geht hervor, daß die höchste Schlupfrate 3 Tage vor Neumond liegt (positive Abweichung von der mittleren Tagesschlupfrate 20 ‰). Die niedrigste Schlupfrate erscheint genau zur Vollmondzeit (negative Abweichung von der mittleren Tagesschlupfrate 18 ‰). Insgesamt ergibt sich zwischen Maxima und Minima eine Differenz von 38 ‰. Diese Abweichung von der mittleren Tagesschlupfrate ist wesentlich geringer als bei *Povilla adusta*. Von einer ausgesprochenen Lunarperiodizität des Schlupfvorganges möchte ich folglich bei *Baëtis kalengoensis* nicht sprechen. Auch die Aufschlüsselung nach Geschlechtern führt zu keinen eindeutigen Abhängigkeiten.

2) *Adenophlebia infuscata* NAVAS

Die täglichen Schlupfraten von *Adenophlebia infuscata* zeigen ebenfalls ein sehr unterschiedliches Bild (Abb. 24). So sind auch bei dieser Art in mehreren Fällen (April/Mai 1972, Juni 1972, Juli 1972) etwa gleichhohe Schlupfraten während der verschiedenen Mondphasen zu verzeichnen. Eine Bevorzugung einer bestimmten Mondphase für den Schlüpfvorgang läßt sich anhand dieser Einzelwerte nicht klar erkennen, zumal die Fluktuationen

⁴⁾ Da keine der überprüften Arten eine eindeutige Abhängigkeit von bestimmten Mondphasen zeigt, wird im Rahmen der vorliegenden Arbeit nur eine exemplarische Darstellung von 2 Arten gebracht.

24

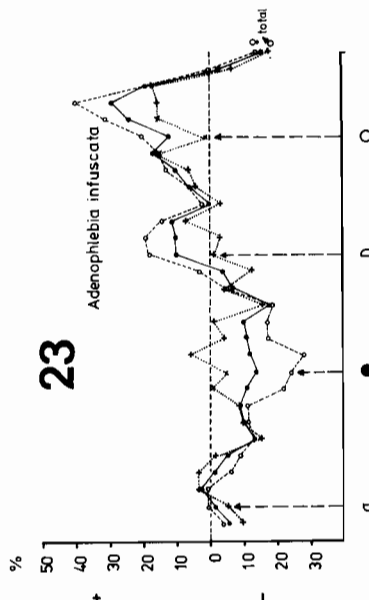
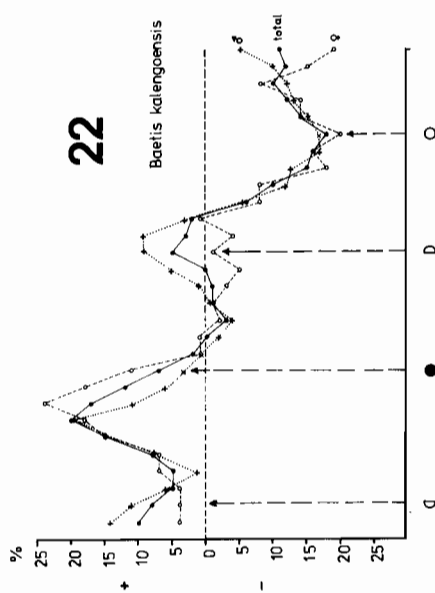
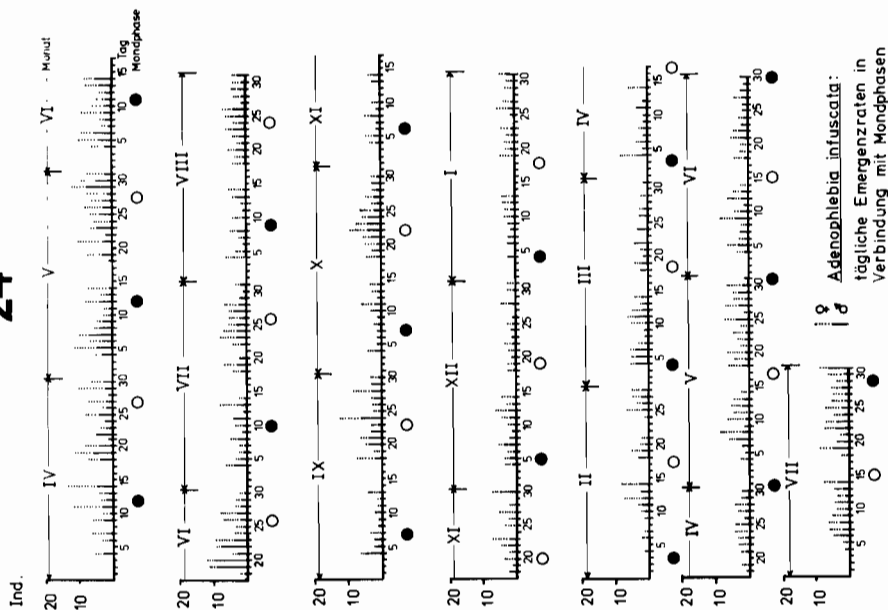


Abb. 22–23. *Baëtis kalengoensis* KOPELKE (Abb. 22) und *Adenophlebia infusciata* NAVAS (Abb. 23); durchschnittliche Schlupfaktivität an den einzelnen Tagen des Mondmonats. Auf der Ordinate sind die prozentualen Abweichungen von der mittleren Tagesschlupfrate der Gesamtuntersuchungszeit angegeben (positive Werte, wenn die Schlupfrate des betreffenden Montages höher als die mittlere Tagesschlupfrate ist u. u.). (Nähere Erklärung im Text.) →

Tab. V. Eizahlen und durchschnittliche Körperlänge der ♀♀ von 13 untersuchten Ephemeroptera-Arten aus der Kalengo-Emergenz; I = Imago, SI = Subimago.

Art	durchschnittl. Körperlänge (mm)	♀♀	Anzahl der untersuchten Tiere	Mittelwert	Eizahl pro ♀
					Minimum Maximum
<i>Baëtis kalengoensis</i>	6,89		10 (I)	1488,4	1225 1806
<i>Baëtis monikae</i>	8,23		6 (SI)	2399	1786 2907
<i>Baëtis permultus</i>	3,91		10 (I)	321,1	270 370
<i>Baëtis insolitus</i>	8,47		3 (SI)	2787	2136 3782
<i>Centropitulum boettgeri</i>	6,21		10 (I)	1826,7	1224 2599
<i>Centropitulum montanum</i>	4,6		5 (1 SI)	772	563 868
<i>Centropitulum badium</i>	3,9		3 (I)	490	416 564
<i>Pseudocloëon tenuicrinutum</i>	4,56		6 (I)	541,3	306 741
<i>Cloëon permirum</i>	5,5		2 (SI)	773,5	739 808
<i>Afronurus subflavus</i>	9,86		5 (SI)	2802,2	2259 3484
<i>Adenophlebia infuscata</i>	8,75		10 (SI)	2604,1	2418 3075
<i>Ephemerythus dissimilimus</i>	5,56		5 (I)	997,6	804 1147
<i>Caenomedea magnipilosa</i>	2,26		5 (2 SI)	671,4	501 806

Tab. VI. Angaben zur jährlichen Eiproduktion (ermittelt anhand von Schlupfraten und Fekunditätsdaten) sowie zur Mortalitätsquote und realisierten Zahl der Nachkommen (nach CLIFFORD & BOERGER, 1974) (nähere Erklärung s. Text).

Art	(A) durchschnittl. Eizahl pro ♀	(B) Anzahl ♀♀/m ² × a	(C) Anzahl ♂♂+♀♀/m ² × a	(D) Gesamteizahl	(E) Quotient D/C	(F) real. Zahl d. Nachk. (‰)	(G) Mortalitätsquote (‰)
<i>Baëtis kalengoensis</i>	1488,4	278,08	611,79	413 894,27	676,53	0,15	99,85
<i>Baëtis monikae</i>	2399	4,04	12,47	9 691,96	777,22	0,13	99,87
<i>Baëtis permultus</i>	321,1	388,65	815,84	124 795,52	152,97	0,65	99,35
<i>Baëtis insolitus</i>	2787	0,56	2,02	1 560,72	772,63	0,13	99,87
<i>Centropitulum boettgeri</i>	1826,7	138,65	422,25	253 271,95	599,82	0,17	99,83
<i>Centropitulum montanum</i>	772	4,49	13,03	3 466,28	266,02	0,38	99,62
<i>Centropitulum badium</i>	490	1,23	4,27	602,70	141,15	0,71	99,29
<i>Pseudocloëon tenuicrinutum</i>	541,3	9,33	24,38	5 050,33	207,15	0,48	99,52
<i>Cloëon permirum</i>	773,5	1,12	2,25	866,32	385,03	0,26	99,74
<i>Afronurus subflavus</i>	2802,2	19,44	64,49	54 474,77	844,7	0,12	99,88
<i>Adenophlebia infuscata</i>	2604,1	62,02	101,79	161 506,28	1 586,66	0,06	99,94
<i>Ephemerythus dissimilimus</i>	997,6	63,37	189,55	63 217,91	333,52	0,30	99,70
<i>Caenomedea magnipilosa</i>	671,4	178,54	346,85	119 871,76	345,6	0,29	99,71
Durchschnittswert		1149,52	2610,98	1 212 270,77	545,31	0,29	99,71

Abb. 24. *Adenophlebia infuscata* NAVAS, tägliche Emergenzraten der Untersuchungsmonate April 1972 - Juli 1973 in Verbindung mit den Mondphasen und aufgeschlüsselt nach Geschlechtern (♂♂ als ausgezogene und ♀♀ als gestrichelte Linie). Die fehlenden Angaben zu Beginn und in der Mitte der Monate sind durch vorgezogene Trockengewichtsbestimmungen (BÖTTGER, 1975) der entsprechenden Tagesproben bedingt.

auf Grund der während des gesamten Untersuchungszeitraumes auftretenden geringen Individuenzahlen dieser Art sowieso recht schwach ausfallen.

Wie bei *Baëtis kalengoensis* wurden auch bei *Adenophlebia infuscata* Durchschnittswerte („Aufsummierung“) für die einzelnen Tage des Mondmonats gebildet. Das Ergebnis zeigt (Abb. 23). Hieraus geht hervor, daß die höchste Schlupfrate 2 Tage nach Vollmond liegt (die positive Abweichung von der mittleren Tagesschlupfrate beträgt 29 ‰). Die niedrigste Schlupfrate ist 4 Tage nach Neumond festzustellen (negative Abweichung von der mittleren Tagesschlupfrate 18 ‰). Somit ergibt sich zwischen Maxima und Minima eine Differenz von 47 ‰. Diese Abweichung von der mittleren Tagesschlupfrate ist ebenfalls noch bedeutend geringer als bei *Povilla adusta*. Eine ausgesprochene Lunarperiodizität des Schlupfvorganges kann also auch bei *Adenophlebia infuscata* nicht eindeutig nachgewiesen werden. Die Aufschlüsselung nach Geschlechtern ergab ebenfalls keine deutlichen Abhängigkeiten.

4.1.4.2. Räuber–Beute-Beziehung

Weder hygrische Jahreszeiten noch Lunarperioden führten zu einer Erklärung der unterschiedlichen Schlupfaktivitäten der Ephemeroptera während der einzelnen Untersuchungsmonate. So soll im folgenden eine 3. Möglichkeit untersucht werden: der Einfluß von Räubern (Sekundärkonsumenten) auf die Ephemeroptera (Primärkonsumenten). Als Räuber kommen aus dem Ökosystem des Kalengo Plecoptera und Trichoptera in Frage⁵⁾. Die Plecoptera sind im Kalengo mit 5 Arten vertreten (ZWICK, 1976). Es handelt sich dabei um ausschließlich karnivore Arten der Gattung *Neoperla*. Für diese Gattung ist bekannt, daß sie sich von Ephemeroptera (und zwar bevorzugt von Baëtidae) ernährt (HYNES & WILLIAMS, 1962; HYNES, 1975b). Nur 2 der Arten treten allerdings in einer so großen Individuenzahl auf, daß eine Beeinflussung der Beutepopulationen möglich erscheint: *Neoperla spio* und *N. spec. 26*.

An Trichoptera leben im Kalengo 27 Arten (STATZNER, 1976). Als potentielle Räuber aufgrund einer omnivoren Lebensweise (HYNES, 1953; HYNES & WILLIAMS, 1962) und in größerer Individuenzahl vorkommend sind davon 3 Arten der Hydropsychidae zu nennen: *Cheumatopsyche explicanda*, *Ch. boettgeri* und *Diplectronella medialis*.

Zur Erfassung einer möglichen Räuber–Beute-Beziehung werden die jeweiligen Biomassewerte (nicht Individuenzahlen!) der geschlüpften Imagines miteinander verglichen. Dieser Vergleich soll allerdings nur mit den beiden stark dominierenden karnivoren Räubern *Neoperla spio* und *N. spec. 26* sowie der dominierenden omnivoren Räuberart *Cheumatopsyche explicanda* (Abb. 26) durchgeführt werden.

Die genannten 3 Räuber zeigen weitgehend synchrone Fluktuationen ihrer Biomasse (Abb. 25–26): Ihr Einfluß auf die Beutepopulationen wird sich insofern summieren. Tatsächlich zeigt ein unmittelbarer Vergleich zwischen Räubern und Baëtidae (Abb. 27) als der weitaus wichtigsten Ephemeroptera-Familie, daß ein direkter Zusammenhang zu bestehen scheint: Die Räuberpopulationen erreichen wiederholt hohe Biomassewerte nach Zeiten entsprechender Maxima bei den Baëtidae. Oder umgekehrt: Die Biomassewerte der Beutetiere sinken ab, wenn die der Räuber ansteigen.

4.1.5. F e k u n d i t ä t

Bei den Ephemeroptera entwickeln sich die Eier schon im Verlauf der Larvalzeit und werden während des kurzen Imaginalstadiums gleich nach der Kopulation vollständig abgelegt. Aus diesem Grunde ist es durch Untersuchungen vor allem der Subimagines oder z. T. auch der Imagines – sofern sie noch nicht abgelegt haben – möglich, exakte Angaben über die Fekundität (= potentielle Zahl der Nachkommen eines ♀; TISCHLER, 1975, 1976) zu bekommen. So liegen schon mehrere umfangreiche Studien über die Fekundität der Ephemeroptera aus gemäßigten Breiten vor (IDE, 1940; HUNT, 1951; BRITT, 1962; CLIFFORD, 1970; BENECH, 1972; CLIFFORD & BOERGER, 1974). Aus anderen klimatischen Regionen

⁵⁾ Mit Makro-Räubern (Fische, Süßwasserkrabben) ist der Kalengo nur schwach besetzt (BÖTTGER, 1975 u. mündl. Mitt.). Sie sollen deshalb hier unberücksichtigt bleiben.

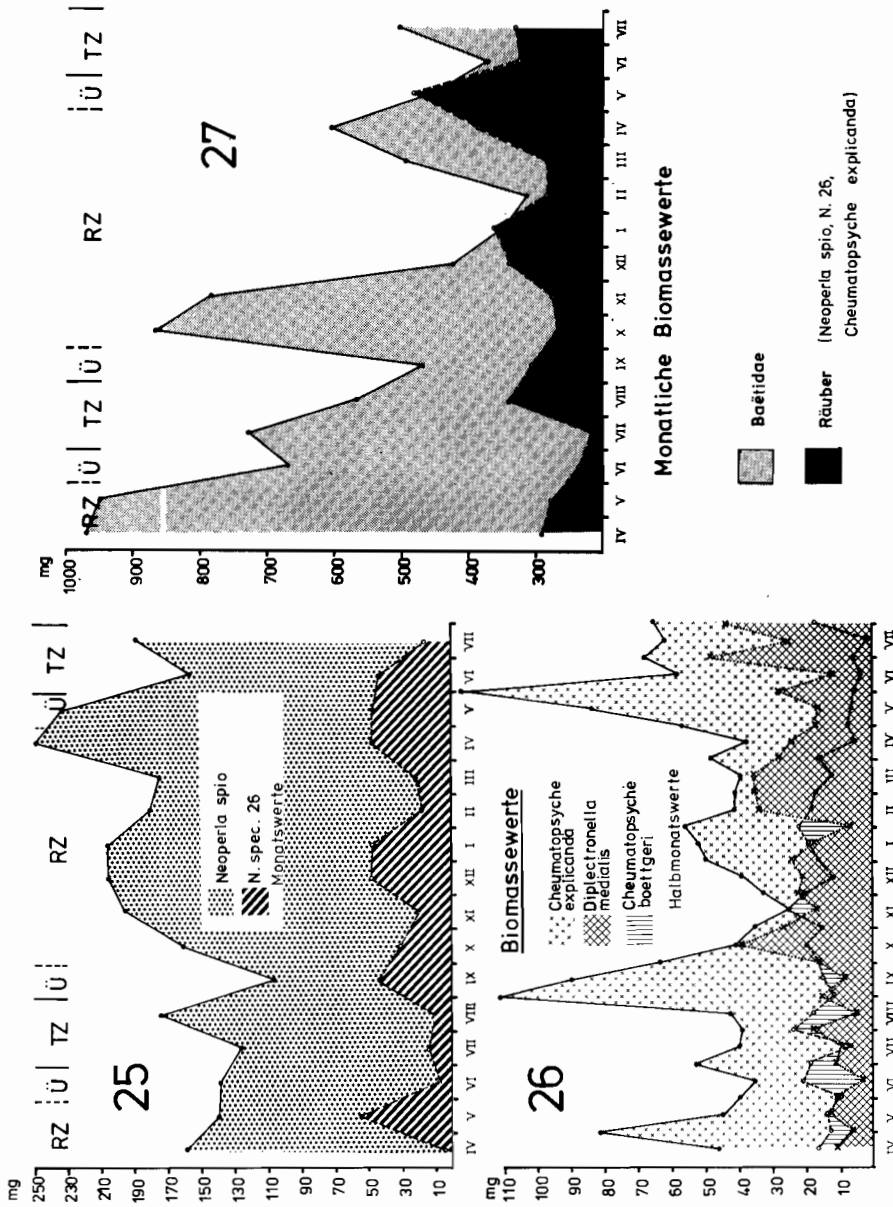


Abb. 25. Biomassewerte der beiden Plecopteren *Neoperla spio* und *N. spec. 26* nach Angaben von ZWICK (1976).

Abb. 26. Biomassewerte der drei Trichopteren *Cheumatopsyche explicanda*, *Ch. boettgeri* und *Diplectronella medialis* nach Angaben von STATZNER (1976).

Abb. 27. Monatliche Biomassewerte der drei dominierenden Räuber (*Neoperla spio*, *N. spec. 26* und *Cheumatopsyche explicanda*) und ihren vermutlich wichtigsten Beutetieren, den dominierenden Baëtiden-Arten.

existieren noch keine derartigen Studien. Der folgende Abschnitt über die Fekundität der Ephemeroptera des Kalengo stellt den ersten Beitrag für tropische Eintagsfliegen dar.

Die Angaben beziehen sich auf 80 Individuen aus 13 Arten (Tab. V). Für die restlichen 8 Arten können keine Angaben gemacht werden. Entweder fehlten ♀♀ dieser Arten in der Emergenz vollständig oder aber es traten nur einzelne wenige, stark beschädigte ♀♀ auf. Die Größe der untersuchten Eier beträgt 90–140 µm.

Die 80 untersuchten ♀♀ lassen zunächst 2 Phänomene erkennen:

1) Die Fekundität wechselt innerhalb ein und derselben Art. Obgleich die ♀♀ ein und derselben Art eine etwa gleiche Körpergröße besitzen, produzieren sie sehr unterschiedlich hohe Eizahlen (Tab. V). Die Eizahlen zweier ♀♀ erreichen im Extrem das Verhältnis 1:2 (*Centroptilum boettgeri*).

2) Die Fekundität wechselt innerhalb der verschiedenen Arten. Dabei ist offenbar eine Korrelation mit der Körperlänge gegeben. Während z. B. *Baëtis permultus*-♀♀ (durchschnittliche Körperlänge 3,91 mm) im Mittel nur 321,1 Eier produzieren, findet man bei *Afromurus subflavus*-♀♀ (durchschnittliche Körperlänge 9,86 mm) 2802,2 Eier.

Eine Ausnahme scheint *Cacnomedeia magnipilosa* darzustellen. Bei einer Körperlänge von nur 2,26 mm produzieren die ♀♀ die sehr hohe Eizahl von durchschnittlich 671,4. Die Erklärung liegt in einem besonders dicken Abdomen dieser Art.

Pro Millimeter Körperlänge erreichen 6 der 13 untersuchten Kalengo-Ephemeroptera (*B. kalengoensis*, *B. monikae*, *C. boettgeri*, *Af. subflavus*, *A. infuscata*, *Cae. magnipilosa*) 200–300 Eier. Für 5 weitere Arten (*C. montanum*, *C. badium*, *P. tenuicrinium*, *Cl. permirum*, *E. dissimillimus*) liegt der Wert bei 100–200 Eiern und damit in der Größenordnung, die CLIFFORD & BOERGER (1974) für die Ephemeroptera gemäßiger Breiten angeben. Bei *B. insolitus* liegt die Eizahl pro Millimeter Körperlänge über 300, bei *B. permultus* unter 100.

Die Berechnung des Korrelationskoeffizienten r bei den 13 Arten bestätigt die Beziehung zwischen Körperlänge und durchschnittlicher Eizahl (Abb. 28) (hierbei handelt es sich um eine vermutliche Korrelation; für definitive Aussagen müssen weitere Untersuchungen an einem umfangreicheren Material abgewartet werden). Als Wert ergab sich $r = 0,9201$.

Zwischen der Eizahl und dem Körpergewicht (Biomasse der ♀♀) konnte ebenfalls eine Korrelation (vermutliche Korrelation, s. o.) festgestellt werden (Abb. 29; $r = 0,9103$): mit steigender Eizahl nimmt das Körpergewicht zu.

Anhand der Schlupfraten (s. Kapitel 4.1.) und der hier ermittelten Fekunditäten läßt sich die Eizahl berechnen, die von den einzelnen Arten jährlich produziert wird (Tab. VI). Erwartungsgemäß erzielt *Baëtis kalengoensis* mit den hohen Individuenzahlen und der großen Fekundität den höchsten Wert: 413 894 Eier/m² × a. Damit übertrifft bereits diese eine Art den von CLIFFORD & BOERGER (1974) für sämtliche Ephemeroptera eines kanadischen Bachsystems angegebenen Wert. Für die 13 untersuchten Arten der Kalengo-Emergenz ergibt sich eine Gesamteizahl von 1 212 271. Durch die 7 von mir noch nicht bearbeiteten Arten wird sich dieser Wert noch erhöhen, allerdings nicht sehr stark, da es sich ausschließlich um subrezedente Arten handelt.

Mit Kenntnis der Gesamteizahlen und auch der Individuenzahlen von ♂♂ und ♀♀ der einzelnen Arten können schließlich auch Angaben über die Sterblichkeit während des Zeitraumes zwischen der Eiablage und dem Subimaginalstadium gemacht werden. Für die untersuchten Arten schwankt die Mortalitätsquote (= Anteil der Nachkommen eines ♀, der vor Erreichung des fortpflanzungsfähigen Alters zugrunde geht; vgl. TISCHLER, 1975) zwischen 99,29 % und 99,94 % (Durchschnittswert 99,71 %). Die realisierte Zahl der Nachkommen pro ♀, eine andere Form der Fekundität (TISCHLER, 1975), schwankt demzufolge zwischen 0,06 % und 0,71 % (Tab. VI, F) (Durchschnittswert 0,29 %). Es trägt also

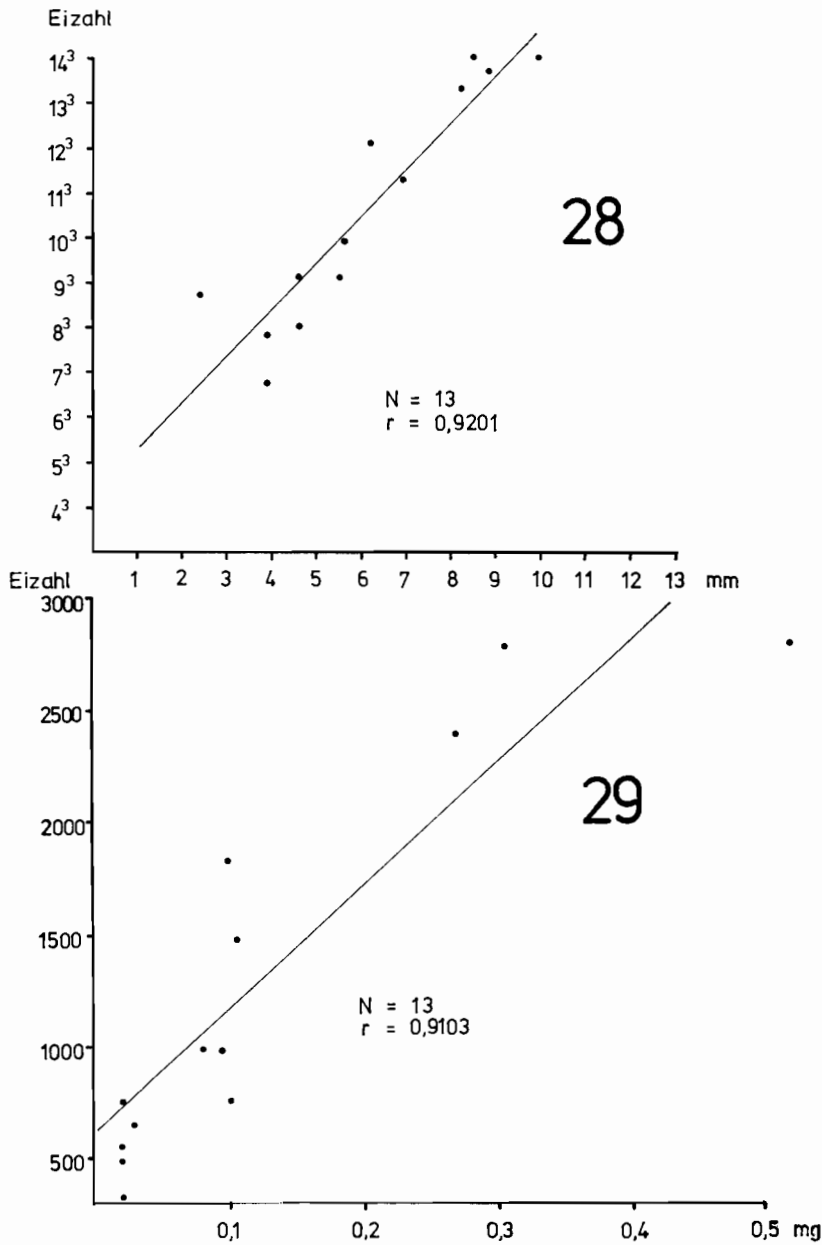


Abb. 28–29. Korrelation von durchschnittlicher Eizahl und durchschnittlicher Körperlänge (Abb. 28) sowie von durchschnittlicher Eizahl und Biomasse (Abb. 29) der 13 untersuchten Arten. N = Zahl der Merkmalspaare. Die Eizahl ist in Abb. 28 in der 3. Potenz dargestellt, da sich die Eier im Abdomen in einem dreidimensionalen Raum befinden.

nur ein sehr geringer Anteil der Ephemeroptera-Produktion zum Fortbestehen der Populationen bei. Die Hauptmasse von 99,71 % der Individuen geht vor Erreichung des fortpflanzungsfähigen Alters zugrunde. Ähnlich hohe Werte der Ephemeropteren-Mortalität wurden schon von IDE (1940), BENECH (1972) und CLIFFORD & BOERGER (1974) festgestellt.

Mit dem Quotienten aus Gesamteizahl (Tab. VI, D) und Gesamtindividuenzahl (Tab. VI, C) erhält man die Anzahl von Eiern, die für die Produktion einer einzigen Imago notwendig ist. Für die 13 untersuchten Arten beträgt diese Anzahl durchschnittlich 545,31. Dabei sind zwischen den einzelnen Arten allerdings erhebliche Unterschiede zu verzeichnen. So sind z. B. bei *Centroptilum badium* nur ca. 141 Eier für die Erzeugung einer Imago erforderlich, während *Adenophlebia infuscata* eine Zahl von etwa 1587 benötigt. Grundsätzlich scheint die erforderliche Eizahl mit zunehmender Körpergröße der einzelnen Arten anzusteigen. Da die ♀♀ der größeren Spezies auch bedeutend höhere Eizahlen als die kleineren Arten aufweisen, unterscheiden sich die Mortalitätsquoten der einzelnen Arten nur geringfügig.

V. DISKUSSION

Im folgenden werden die wichtigsten Ergebnisse dieser Arbeit diskutiert und in einen größeren Rahmen gestellt:

1) Individuen-, Familien- und Artenzahlen; Stabilität des Ökosystems

Die 21 Arten der Kalengo-Emergenz sind in sehr unterschiedlichen Abundanzen vertreten. Die beiden dominanten Arten *Baëtis permultus* und *Baëtis kalengoensis* stellen 54,03 % der gesamten pro Jahr schlüpfenden Ephemeroptera. Mit drei weiteren Arten (*Centroptilum boettgeri*, *Caenomedea magnipilosa*, *Ephemerythus dissimillimus*) erhöht sich der Anteil auf 89,43 %. Für die Trichoptera der Kalengo-Emergenz gilt nach STATZNER (1976) das gleiche Phänomen in noch stärkerem Maße: die häufigste Art stellt hier bereits 59,96 % und die 6 häufigsten Arten 92,09 %. Untersuchungen an mitteleuropäischen Bergbächen zeigen teils gleiche, teils aber auch andere Verteilungen: Am Lunzer Teichbach werden 90 % der Trichoptera-Gesamtindividuenzahl von 2–5 Arten und am benachbarten Schreierbach von 9–10 Arten erreicht (MALICKY, 1976). Insgesamt beherbergt der Lunzer Teichbach 33 Trichoptera-Arten und der Schreierbach 31 Arten. Am Breitenbach bilden 9 von insgesamt 15 Plecoptera-Arten 80 % der Gesamtindividuenzahl dieser Insektenordnung (ILLIES, 1974). MALICKY (1976) spricht der Schreierbach-Zönose (keine stark dominierenden Arten) eine höhere Stabilität zu als der Teichbach-Zönose (einzelne stark dominierende Arten). Der Kalengo wäre diesbezüglich mit dem Teichbach zu vergleichen, und zwar sowohl hinsichtlich der Ephemeroptera als auch der Trichoptera. Dieses Ergebnis ist erstaunlich, da als Tropencharakteristikum vielfach hohe Artenzahlen bei geringen Individuenzahlen angegeben werden.

Von den 5 Familien der Kalengo-Emergenz sind die Baëtidae am stärksten vertreten: Die 15 Arten dieser Familie stellen ca. 73 % der Gesamtindividuenzahl der Ephemeroptera. Nach ILLIES (1971) können die Baëtidae in mitteleuropäischen Bergbächen noch stärker dominieren. Nach BOERGER & CLIFFORD (1975) gibt es in Kanada Bäche, in denen diese Familie sehr stark zurücktritt. Ein allgemeines Übergewicht ist also nicht gegeben.

Hinsichtlich der Insekten-Gesamtindividuenzahl stehen die Ephemeroptera im Kalengo-Ökosystem hinter den Chironomidae an 2. Stelle. Der Anteil der Ephemeroptera betrug 22,5 % (BÖTTGER, 1975). Im deutschen Mittelgebirgsbach Breitenbach stehen die Ephemeroptera an 3. Stelle (Anteil 16,4 %; ILLIES, 1971) und im englischen Fluß Severn an 2. (Anteil 12,1 %; LANGFORD & DAFFERN, 1975).

Die Anzahl der pro Quadratmeter und Jahr schlüpfenden Individuen ist – wie obige Werte

erwarten lassen – sehr unterschiedlich (Tab. VII). Den höchsten Wert erreicht ein kanadisches Fließgewässer. An 2. Stelle folgt der Kalengo ⁶⁾.

Tab. VII. Zahl der pro m² und Jahr schlüpfenden Ephemeroptera-Individuen in verschiedenen Untersuchungsgebieten.

Untersuchungsland	Individuenzahl pro m ² u. Jahr	Gewässertyp	Autor
BRD	468–770	fließendes Gewässer	ILLIES (1971/72)
Kanada	348	fließendes Gewässer	BOERGER & CLIFFORD (1975)
Kanada	600–7300	fließendes Gewässer	IDE (1940)
USA	628	fließendes Gewässer	KRAFT (1964)
Finnland	213–851	stehendes Gewässer	PAASIVIRTA (1975)
Kanada	434	stehendes Gewässer	JUDD (1953)
Schottland	392–2635	stehendes Gewässer	MORGAN & WADDELL (1961)
Zaire	3349	fließendes Gewässer	vorliegende Untersuchung

Auch die Artenzahl zeigt für die einzelnen Untersuchungsgebiete erhebliche Differenzen (Tab. VIII). Die Artenzahl 21 des Kalengo kann als durchschnittlich bezeichnet werden.

Tab. VIII. Zahl der Ephemeroptera-Arten aus Fließgewässern verschiedener Untersuchungsgebiete.

Untersuchungsland	Artenzahl	Autor
Europa:		
BRD	5	ILLIES (1971)
England	23	LANGFORD & DAFFERN (1975)
England	16	LANGFORD (1975)
N. - Amerika:		
Kanada (Oregon)	22	KRAFT (1964)
Kanada (Alberta)	14	BOERGER & CLIFFORD (1975)
USA (Michigan)	28	LEONARD & LEONARD (1962)
USA (South Carolina)	45	CARLSON (1971)
USA (Florida)	18	PESCADOR & PETERS (1974)
Afrika:		
Zaire	21	vorliegende Untersuchung

2) Biomasse

Die Ephemeroptera erreichen 45 % der Gesamtbiomasse ⁷⁾. In anderen bisher untersuchten Fließgewässern ist der Anteil der Ephemeroptera meist wesentlich niedriger (Tab. IX). Nur im Rohrwiesenbach wird ebenfalls ein Wert von über 40 % erreicht (ILLIES, 1972).

⁶⁾ Gewisse Unterschiede können durch verschiedene Methoden der Emergenzerfassung (Häufigkeit des Absammelns, Fallenart etc.) bedingt sein; vgl. hierzu IDE (1940), SPRULES (1947), MACAN (1964), MUNDIE & MORGAN (1971), ILLIES (1971), RINGE (1974), McCAULEY (1976).

⁷⁾ Dieser Wert von 45 % würde sich noch beträchtlich erhöhen, wenn man die Biomasse der Subimagines-Exuvien hinzurechnete. Aus produktionsbiologischer Sicht müßte dieses bei den Ephemeroptera erfolgen. Ich habe es nicht getan, um meine Ergebnisse mit denen der anderen Autoren, die die Exuvien unberücksichtigt ließen, vergleichen zu können.

Tab. IX. Ephemeroptera-Biomasse aus verschiedenen untersuchten Gewässern.

Untersuchungs- land	0/0-Anteil an Gesamtbiomasse	Gewässertyp	Autor
BRD	24 (1969/70)	fließendes Gewässer: Breitenbach	ILLIES (1971)
	13 (1970)	Breitenbach	
	43 (1970)	Rohrwiesenbach	ILLIES (1972)
Österreich	33 (zusammen mit Diptera aufgeführt)	Schreierbach	MALICKY (1976)
Finnland	5-61 (abhängig vom Substrat)	stehendes Gewässer	PAASIVIRTA (1975)
Zaire	45	fließendes Gewässer: Kalengo	vorliegende Unter- suchungen

Mit dem Anteil von 45 0/0 stehen die Ephemeroptera in der Emergenz des Kalengo an 1. Stelle. Dieses ist bei keinem der anderen Bäche der Fall; dort stehen immer die Trichoptera an 1. Stelle.

Den größten Anteil (61,5 0/0) an dem hohen Biomassewert der Kalengo-Ephemeroptera hat die Familie Baëtidae und innerhalb dieser Familie wiederum die Art *Baëtis kalengoensis* (ca. 32,6 0/0 der Ephemeroptera-Biomasse). *Baëtis permultus*, die Art mit der größten Individuenzahl, folgt erst an 5. Stelle (ca. 8,8 0/0 der Ephemeroptera-Biomasse).

3) Schlupfaktivität der Ephemeroptera während der einzelnen Untersuchungsmonate

Diesbezüglich können zwei grundsätzliche Ergebnisse festgestellt werden:

a) Alle in größeren Individuenzahlen vorhandenen Arten schlüpfen das ganze Jahr über (für 12 nur vereinzelt auftretende Arten kann diesbezüglich noch nichts ausgesagt werden). Es müssen also das ganze Jahr über unterschiedlich weit entwickelte Larvenstadien im Wasser vorkommen. Daß dieses der Fall ist, hatte STATZNER (1976) bereits für die Trichoptera des Kalengo gezeigt. Andere Autoren stellten ebenfalls in unterschiedlichen Gewässern dieses Phänomen fest und zweifelten aus diesem Grunde ausgeprägte Emergenzperioden an (VAN SOMEREN, 1952, cit. ex HYNES, 1972; GILLIES, 1954; TJØNNE-LAND, 1960, 1961; HYNES & WILLIAMS, 1962; CORBET, 1964; PETR, 1970; BISHOP, 1973). Die Vermutung, daß die Schlupfraten aufgrund der Anwesenheit aller Larvenstadien während des ganzen Jahres konstant seien, hat sich nicht bestätigt.

b) Die Schlupfaktivität ist in den einzelnen Monaten des Jahres sehr unterschiedlich. Es treten starke Fluktuationen auf, die im Rahmen dieser Arbeit sowohl für die Individuenzahlen als auch Biomassewerte detailliert dargestellt werden.

In den gemäßigten Regionen treten derartige Fluktuationen regelmäßig auf. Sie sind durch den Wechsel der Jahreszeiten einerseits und eine strenge Generationsfolge andererseits leicht erklärbar. Für die tropische Region des Kalengo sind ganz andere Ursachen zu nennen; denn der Wechsel von Sommer und Winter entfällt und mit ihm das Nacheinander einzelner Generationen.

Aus diesem Grund müssen andere Faktoren für die unterschiedlichen Schlupfaktivitäten verantwortlich gemacht werden. Dabei sind 2 grundsätzliche Möglichkeiten zu nennen:

1) Die hohen Schlupfaktivitäten zu bestimmten Zeiten erfolgen aufgrund einer Synchronisation. Eine derartige Synchronisation durch die Temperatur scheidet aus; denn sowohl die Wasser- als auch die Lufttemperatur ist das ganze Jahr über weitgehend konstant. Theoretisch denkbar wäre eine Synchronisation durch:

a) Wechsel der hygrischen Jahreszeiten. Für terrestrische Tiere wie z. B. die Muriden (DIETERLEN, 1967) konnte eine eindeutige Abhängigkeit des Entwicklungsgeschehens von den hygrischen Jahreszeiten gezeigt werden. Eine allgemeine Abhängigkeit der Ephemeroptera-Emergenz von diesen Jahreszeiten ist allerdings nicht eindeutig festzustellen.

Denn mehrere Arten – so z. B. *Baëtis permultus*, *Baëtis kalengoensis*, *Caenomedea magnipilosa* und *Afronurus subflabus* – zeigen während der gleichen Jahreszeiten (z. B. Trockenzeit) sowohl niedrige als auch hohe Individuenzahlen. Ebenso wenig wirken die hygrischen Jahreszeiten bei den Plecoptera (ZWICK, 1976) synchronisierend. Für die Trichoptera des Kalengo wird jedoch der Trockenzeit eine steuernde Funktion nachgesagt (STATZNER, 1976).

Merkwürdigerweise zeigt der Wechsel von Regen- und Trockenzeit keine deutlichen Auswirkungen im Untersuchungsgebiet, denn im Kalengo sind starke Wasserstandsschwankungen nicht zu verzeichnen. Das ganze Jahr über erreicht der Wasserstand nahezu konstante Werte. Es treten lediglich stärkere tageszeitliche Schwankungen nach heftigen Gewitterregen auf (BÖTTGER, 1975 u. mündl. Mitt.).

Offensichtlich hat auch die unterschiedliche Sonneneinstrahlung während der Regen- und Trockenzeiten keinen Einfluß auf das Schlüpfen der Ephemeroptera. STATZNER (1976) bezieht das massierte Schlüpfen einiger Kalengo-Trichoptera während des Trockenzeit-Regenzeit-Überganges auf die sich ändernden Lichtintensitäten. Auch bei den Ephemeroptera wurde in zahlreichen Studien eine starke Aktivitätsbeeinflussung durch wechselnde Lichtintensitäten festgestellt, doch handelte es sich dabei zumeist um die extremen Unterschiede von Tag und Nacht (SCHERER, 1962; MÜLLER, 1963, 1965, 1966, 1973; HUGHES, 1966; HOLT & WATERS, 1967; ALBRECHT, 1968; ELLIOTT, 1968; PEARSON & FRANKLIN, 1968; BISHOP, 1969). Danach zeigen die Ephemeroptera-Larven stärkere Aktivitäten in der Nacht als am Tag. Außerdem ist bekannt, daß die Emergenz der meisten Arten nachts stattfindet (TJØNNELAND, 1960; u. a.). Aus diesem Grunde muß eine steuernde Funktion der relativ geringen Tageslichtintensitäten-Veränderungen für die Ephemeroptera-Emergenz angezweifelt werden.

b) Mondphasen. Eine Abhängigkeit der Schlupfaktivität von bestimmten Mondphasen zeigt *Povilla adusta* (Polymitarcidae) (HARTLAND-ROWE, 1955, 1958; TJØNNELAND, 1960; CORBET, 1964; PETR, 1970; CORBET et al., 1974). Jeweils zur Vollmondzeit ist bei dieser Art ein plötzlicher Anstieg und danach wieder ein steiler Abfall der Schlupfraten festzustellen. Doch zeigt diese auffällige Synchronisation der Emergenz und Mondphase auch bei *Povilla adusta* gelegentlich von der Jahreszeit und dem Untersuchungsort abhängige Variationen, die auf einen stärkeren Einfluß zusätzlicher, exogener Faktoren zurückzuführen sind (CORBET et al., 1974). So scheinen die Verhältnisse recht verwickelt und noch nicht restlos geklärt zu sein. Für die Kalengo-Ephemeroptera konnte eine derartige Korrelation von Mondphasen und Schlupfraten nicht nachgewiesen werden.

2) Die geringen Schlupfaktivitäten zu bestimmten Zeiten erfolgen durch Einbußen der Populationen. Als Gründe hierfür sind sowohl abiotische als auch biotische Faktoren zu nennen:

a) Abiotischer Faktor. Möglicherweise erleiden die Ephemeroptera des Kalengo Einbußen durch starke Gewitterregen, die in kurzen, meist täglichen Abständen während der Regenzeit und in längeren Abständen in der Trockenzeit auftreten. Diese heftigen Niederschläge führen zu vorübergehendem Anstieg von Wasserstand und Strömung des Baches (s. o.). In der Natur wird eine derartige natürliche „Katastrophe“ unterschiedlich bewertet. Einige Autoren (LEHMKUHL & ANDERSON, 1972) halten sie für bedeutungslos, andere sprechen ihr einen erheblichen dezimierenden Einfluß auf die Bachfauna zu (THORUP, 1970; PETR, 1970; HYNES, 1975a). Über Einbußen bei den Imagines und Subimagines durch derartige Faktoren liegen noch keine Beobachtungen vor. Sie sind bei schweren Gewittern aber ohne weiteres vorstellbar.

b) Biotische Faktoren.

— Nahrungsangebot: Der Kalengo weist aufgrund der starken Beschattung nur sehr geringe Vegetation auf (VIETS & BÖTTGER, 1974; BÖTTGER, 1975). Die Ephemeroptera,

die außer von Diatomeen vornehmlich von Detritus leben (WISSMEYER, 1926; BROWN, 1961; GILPIN & BRUSVEN, 1970; CUMMINS, 1973; KOSLUCHER & MINSHALL, 1973; STRENGER, 1973), sind folglich auf die Zufuhr allochthonen Materials angewiesen und damit abhängig von den unterschiedlichen Zeiten des Laubfalls der verschiedenen Uferpflanzen; denn das im allgemeinen zusätzlich auftretende Fallaub-Angebot stellt einen dominierenden Nahrungsfaktor für die Makrobenthos-Organismen dar (MACKAY & KALFF, 1969; CHUTTER, 1970; CASPERS, 1975; HARRISON & RANKIN, 1976).

— Nachstellung durch Räuber: Als wichtigste Räuber der Ephemeroptera treten im Kalengo die Plecoptera und Trichoptera auf. Beide zeigen ebenfalls starke Fluktuationen der Emergenzraten (ZWICK, 1976; STATZNER, 1976). Die Ursache dieser Schwankungen ist noch nicht eindeutig geklärt. Möglicherweise stehen aber die Schwankungen der Plecoptera und Trichoptera einerseits und die der Ephemeroptera andererseits in direkter Beziehung: Die Gegenüberstellung der entsprechenden Biomassewerte ergab, daß die Räuberpopulationen wiederholt hohe Werte nach Zeiten entsprechender Maxima der Beutepopulationen erreichen. Oder umgekehrt: die Biomassewerte der Beutetiere sinken ab, wenn die Räuber ansteigen.

Somit zeigen einige der aufgeführten Faktoren keine offensichtliche (z. B. hygrische Jahreszeiten, Mondphasen) und andere eine allerdings kaum abschätzbare Wirkung (z. B. Räuber-Einfluß). Welcher dieser Faktoren wirksam ist und in welchem Maße, ist noch völlig unbekannt. Vermutlich liegt auch in diesem Ökosystem des tropischen Bergbaches eine komplizierte Verknüpfung der einzelnen Faktoren vor, doch wird es sehr schwierig sein, die aufgezeigten starken Schwankungen der Schlupfaktivitäten kausal zu analysieren.

4) Geschlechtsverhältnis

Bei der Mehrzahl der untersuchten Arten aus der Kalengo-Emergenz überwiegen — wie auch bei den Studien von ILLIES (1971), FLANNAGAN & LAWLER (1972), CORBET et al. (1974) an Ephemeropteren anderer Klimaregionen — die ♂♂. Gerade bei den beiden häufigsten Arten war das Verhältnis aber nahezu ausgeglichen: bei *Baëtis kalengoensis* betrug der ♂-Anteil ca. 53 % und bei *Baëtis permultus* ca. 52,5 %. Dabei ist eine gewisse Beeinflussung des Geschlechtsverhältnisses durch die Fangmethode möglich (STATZNER, 1976): Im Emergenzhaus kann durch eine Schwarmverdichtung leichter eine Paarbildung erfolgen, d. h. die ♀♀ können nach dem Schlüpfen bald kopulieren, Eier legen und absterben. Sie werden dann im Bach verdriftet und entziehen sich dem Fang. Das nahezu ausgeglichene Geschlechtsverhältnis bei *Baëtis kalengoensis* und *Baëtis permultus* spricht gegen eine derartige Beeinflussung. Bei einer Art, *Adenophlebia infuscata*, kommt es sogar zu einem Überwiegen der ♀♀: Ihr Anteil beträgt ca. 54 %. Starke Abweichungen von einem ausgeglichenen Geschlechtsverhältnis konnten PETR (1970) und CORBET et al. (1974) bei den Ephemeroptera bereits in den Larvenstadien nachweisen. Die von mir für die Kalengo-Ephemeroptera festgestellten Abweichungen stellen also keine Besonderheit dar.

5) Fekundität

Die Fekundität als potentielle Nachkommenzahl pro ♀ wurde für insgesamt 80 ♀♀ aus 13 der 21 Ephemeroptera-Arten ermittelt. Für die einzelnen Arten ergeben sich unterschiedliche Durchschnittswerte. Dabei bestehen offensichtlich Beziehungen zwischen Körperlänge und Eizahl bzw. Körpergewicht und Eizahl.

7 der untersuchten Kalengo-Arten erreichen über 200 und 5 Spezies 100–200 Eier pro Millimeter Körperlänge. Nur letztere liegen damit in der von CLIFFORD & BOERGER (1974) für Ephemeroptera-Arten der gemäßigten Breiten angegebenen Größenordnung. Somit weist die Mehrzahl der tropischen Arten eine größere Eizahl pro Millimeter Körperlänge auf. Grundsätzliches kann jedoch erst nach Untersuchungen an einem umfangreicheren Material ausgesagt werden.

Anhand der ermittelten Fekunditäten und der Gesamtzahl der pro Jahr schlüpfenden ♀♀

ließ sich die Eizahl berechnen, die von den einzelnen Arten jährlich produziert wird. Das Ergebnis zeigt, daß in diesem Bach weitaus mehr Eier pro Quadratmeter produziert werden, als es aus anderen Regionen bekannt ist. So ist bereits für nur 13 der insgesamt 21 Arten der Kalengo-Ephemeroptera eine viermal höhere jährliche Produktion von Eiern anzugeben als z. B. für die insgesamt 12 Arten des von CLIFFORD & BOERGER (1974) untersuchten kanadischen Gewässers. Diese Unterschiede sind sicherlich vor allem mit einer größeren Anzahl von Generationen und den daraus resultierenden höheren Individuenzahlen zu begründen.

Die Ephemeropteren-Sterblichkeit während des Zeitraumes zwischen der Eiablage und dem Subimagonalstadium konnte mit Hilfe der Angaben über Gesamteizahlen und Individuenzahlen von ♂♂ und ♀♀ ermittelt werden. Die Mortalitätsquote zeigt nur geringe Unterschiede zwischen den einzelnen untersuchten Arten. Mit einem Durchschnittswert von 99,71 % liegt sie außerdem in dem von IDE (1940), BENECH (1972) und CLIFFORD & BOERGER (1974) angegebenen Rahmen. Somit bleibt der größte Teil der Ephemeroptera-Produktion dem Biotop erhalten und kommt anderen Organismen als Nahrung zugute.

Die Anzahl der Eier, die für die Produktion einer einzigen Imago notwendig ist, zeigt zwischen den Arten z. T. erhebliche Unterschiede. Die durchschnittliche Eizahl beträgt für die Kalengo-Ephemeroptera ca. 545 und liegt damit weit unter dem von CLIFFORD & BOERGER (1974) für die Ephemeroptera eines kanadischen Fließgewässers mit ca. 900 angegebenen Wert. Auch in diesem kanadischen Gewässer wurden bezüglich der für die Produktion einer Imago erforderlichen Eizahl starke Unterschiede zwischen den einzelnen Arten festgestellt. CLIFFORD & BOERGER (1974) vermuten, daß „these values, within limits, express the total environmental stress encountered by each species“.

Zusammenfassung

Im Jahre 1972 wurde über dem Bergbach Kalengo des zentralafrikanischen Grabens westlich des Kivu-Sees (Zaire) ein Emergenzhaus errichtet. 16 Monate lang erfolgte ein regelmäßiges Absammeln der aus dem Wasser schlüpfenden Ephemeropteren-Imagines. Das vorliegende Ephemeropteren-Material zeigt eine deutliche Gliederung in häufigere und seltenere Arten.

Die einzelnen Spezies sind über das ganze Jahr in der Emergenz vertreten, zeigen aber erhebliche Schwankungen ihrer Abundanz.

Das Geschlechtsverhältnis ist bei den meisten Arten zugunsten der ♂♂ verschoben. Die beiden häufigsten Arten (*Baëtis permultus* und *Baëtis kalengoensis*) zeigen ein weitgehend ausgeglichenes Geschlechterverhältnis. Bei *Adenophlebia infusca* überwiegen die ♀♀.

Die Bioproduktion der gesamten Ephemeropteren-Imagines beträgt 1,772 g Trockengewicht/m² und Jahr. Dieses entspricht 39 961 J/m² × Jahr (= 9 548 cal/m² × Jahr). Die Exuvien der Subimagines ergeben weitere 1,116 g Trockengewicht/m² × Jahr.

Die auftretenden Abundanz-Schwankungen sind auf den Einfluß verschiedener Faktoren zurückzuführen. Dabei zeigen einige der untersuchten Faktoren keine offensichtliche (z. B. hygrische Jahreszeiten, Mondphasen) und andere eine allerdings kaum abschätzbare Wirkung (z. B. Räuber-Einfluß).

Bei 13 untersuchten Arten werden unterschiedliche Eizahlen festgestellt. Innerhalb der einzelnen Spezies sind ebenfalls große Schwankungen der Eizahlen zu bemerken. Aufgrund der Fekunditäts- und Emergenzwerte wird für jede Spezies eine Kalkulation der jährlichen Eiproduktion durchgeführt.

Die Mortalitätsquote während des Zeitraumes von der Eiablage bis zum Subimagonalstadium liegt bei durchschnittlich 99,71 %.

Summary

ECOLOGICAL STUDIES ON MAYFLIES EMERGING FROM THE MOUNTAIN STREAM KALENGO IN CENTRAL AFRICA (ZAIRE)

In 1972 an emergence house was erected over the Kalengo mountain stream in Central Africa west of lake Kivu. Over a period of 16 months daily collections were made. The material of Ephemeroptera contains dominant and rare species.

Most of the species emerge during the whole year but there are considerable fluctuations of their abundances.

The two most abundant species (*Baëtis permultus* and *Baëtis kalengoensis*) show a ratio of the sexes like 1:1. In *Adenophlebia infuscata* females are more abundant. But in most of the other species males prevail.

The bioproduction of all adult Ephemeroptera amounts to 1.772 g dry weight/m²/year, equivalent to 39 961 J/m²/year (= 9 548 cal/m²/year). The dry weight of the exuvies of the subimagos amounts to 1.116 g/m²/year.

The cyclic fluctuations of the mayfly emergence are caused by different reasons. These are probably not only influenced by predators. No species of the Ephemeroptera appears to be clearly affected by seasonal changes or by a particular phase of the moon.

In 13 mayfly species different numbers of eggs are counted. A calculation is given about the total number of eggs produced by each species by combining fecundity data with females emergence data.

Mortality from unfertilized egg to the subimago stage averages up to 99,71 % for the entire mayfly fauna.

Literatur

- ALBRECHT, M. L., 1968: Die Wirkung des Lichtes auf die quantitative Verteilung der Fauna im Fließgewässer. — *Limnologica* (Berlin) **6**: 71–82.
- BENECH, V., 1972: La fécondité de *Baëtis rhodani* Pictet. — *Freshwat. Biol.* **2**: 337–354.
- BISHOP, J. E., 1969: Light control of aquatic insect activity and drift. — *Ecology* **50**: 371–380.
- , 1973: Limnology of a small Malayan river Sungai Gombak. — *Monogr. Biol.* **22**, The Hague, 485 S.
- BOERGER, H. & CLIFFORD, H. F., 1975: Emergence of mayflies (Ephemeroptera) from a northern brownwater stream of Alberta, Canada. — *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **19**: 3022–3028.
- BÖTTGER, K., 1974: Zur Biologie von *Sphaerodema grassei ghesquierei*. I. Studien an zentralafrikanischen Belostomatiden (Heteroptera, Insecta). — *Arch. Hydrobiol.* **74**: 100–122.
- , 1975: Produktionsbiologische Studien an dem zentralafrikanischen Bergbach Kalengo. — *Arch. Hydrobiol.* **75**: 1–31.
- BRITT, N. W., 1962: Biology of two species of Lake Erie mayflies, *Ephoron album* (Say) and *Ephemera simulans* Walk. — *Bull. Ohio Biol. Survey, N. S.* **1**: 1–70.
- BROWN, D. S., 1961: The food of the larvae of *Cloëon dipterum* L. and *Baëtis rhodani* (Pictet) (Insecta, Ephemeroptera). — *J. Anim. Ecol.* **30**: 55–75.
- CARLSON, P. H., 1971: Emergence and seasonal distribution of Ephemeroptera from Wildcat Creek, Pickens County, South Carolina. M. Sc. Thesis, Clemson Univ., 86 pp.
- CASPERS, N., 1975: Untersuchungen über Individuendichte, Biomasse und kalorische Äquivalente des Makrobenthos eines Waldbaches. — *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **60**: 557–566.
- CAVALLI-SFORZA, L., 1974: Grundzüge biologisch-medizinischer Statistik. Stuttgart, 212 S.
- CHUTTER, F. M., 1970: Hydrobiological studies in the catchment of Vaal Dam, South Africa. Part. I. River zonation and the benthic fauna. — *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **55**: 445–494.
- CLIFFORD, H. F., 1970: Analysis of a northern mayfly (Ephemeroptera) population, with special reference to allometry of size. — *Can. J. Zool.* **48**: 305–316.
- CLIFFORD, H. F. & BOERGER, H., 1974: Fecundity of mayflies (Ephemeroptera), with special reference to mayflies of a brown-water stream of Alberta, Canada. — *Can. Ent.* **106**: 1111–1119.
- CORBET, P. S., 1964: Temporal patterns of emergence in aquatic insects. — *Can. Ent.* **96**: 264–279.
- CORBET, S. A., SELLICK, R. D. & WILLOUGHBY, N. G., 1974: Notes on the biology of the mayfly *Povilla adusta* in West Africa. — *J. Zool. Lond.* **172**: 491–502.
- CUMMINS, K. W., 1967: Calorific equivalents for studies in ecological energetics. — *Pymatuning Lab. Ecology, Univ. of Pittsburgh*, 2nd ed.
- , 1973: Trophic relations of aquatic insects. — *Annu. Rev. Entomol.* **18**: 183–206.
- DIETERLEN, F., 1967: Jahreszeiten und Fortpflanzungsperioden bei den Muriden des Kivusee-Gebietes (Congo). — *Z. Säugetierk.* **32**: 1–44.
- ELLIOTT, J. M., 1968: The daily activity patterns of mayfly nymphs (Ephemeroptera). — *J. Zool.* **155**: 201–221.

- FLANNAGAN, J. F. & LAWLER, G. H., 1972: Emergence of caddisflies (Trichoptera) and mayflies (Ephemeroptera) from Heming Lake, Manitoba. — *Can. Ent.* **104**: 173–183.
- GILLIES, M. T., 1954: The adult stages of *Prosopistoma* Latreille (Ephemeroptera), with descriptions of two new species from Africa. — *Trans. R. ent. Soc. Lond.* **105**: 355–372.
- GILPIN, B. R. & BRUSVEN, M. A., 1970: Food habits and ecology of mayflies of the St. Maries River in Idaho. — *Melandaria* **4**: 20–40.
- HARRISON, A. D., 1966: Recolonisation of a Rhodesian stream after drought. — *Arch. Hydrobiol.* **62**: 405–421.
- HARRISON, A. D. & RANKIN, J. J., 1976: Hydrobiological studies of Eastern Lesser Antillean Islands. II. St. Vincent: Freshwater fauna — its distribution, tropical river zonation and biogeography. — *Arch. Hydrobiol. Suppl.* **50**: 275–311.
- HARTLAND-ROWE, R., 1955: Lunar rhythm in the emergence of an Ephemeropteran. — *Nature* **176**: 657.
- , 1958: The biology of a tropical mayfly *Povilla adusta* Navas (Ephemeroptera, Polymitarcidae) with special reference to the lunar rhythm of emergence. — *Rev. Zool. Bot. Afr.* **58**: 185–202.
- HOLT, C. S. & WATERS, T. F., 1967: Effect of light intensity on the drift of stream invertebrates. — *Ecology* **48**: 225–234.
- HUGHES, D. A., 1966a: The role of responses to light in the selection and maintenance of microhabitat by the nymphs of two species of mayfly. — *Anim. Behav.* **14**: 17–33.
- HUNT, B. P., 1951: Reproduction of the burrowing mayfly, *Hexagenia limbata* (Serville), in Michigan. — *Fla. Ent.* **34**: 59–70.
- HYNES, H. B. N., 1953: The nymph of *Neoperla spio* (Newman) (Plecoptera: Perlidae). — *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)* **28**: 93.
- , 1972: The ecology of running waters. Liverpool, 2nd impr., 555 pp.
- HYNES, H. B. N. & WILLIAMS, T. R., 1962: The effect of DDT on the fauna of a Central African stream. — *Ann. Tropical Med. & Parasit.* **56**: 78–91.
- HYNES, J. D., 1975a: Downstream drift of invertebrates in a river in Southern Ghana. — *Freshwat. Biol.* **5**: 515–532.
- , 1975b: Annual cycles of macroinvertebrates of a river in Southern Ghana. — *Freshwat. Biol.* **5**: 71–83.
- IDE, F. P., 1940: Quantitative determination of the insect fauna of rapid water. — *Univ. Toronto Stud. biol. Ser.* **47**: 1–20.
- ILLIES, J., 1971: Emergenz 1969 im Breitenbach. Schlitzer produktionsbiologische Studien (1). — *Arch. Hydrobiol.* **69**: 14–59.
- , 1972: Emergenzmessung als neue Methode zur produktionsbiologischen Untersuchung von Fließgewässern. — *Verh. Dt. Zool. Ges.*, **65**. Jahresvers.: 65–69.
- , 1974: Emergenzschwankungen — ein produktionsbiologisches Problem. — *Verh. Ges. Ökolog., Saarbrücken* 1973: 131–142.
- JUDD, W. W., 1953: A study of the population of insects emerging as adults from the Dundas Marsh, Hamilton, Ontario, during 1948. — *Amer. Midl. Natur.* **49**: 801–823.
- KIMMINS, D. E., 1960: Notes on East African Ephemeroptera, with descriptions of new species. — *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Ent.* **9**: 337–355.
- KOPELKE, J.-P., 1978: Taxonomische, morphologische und ökologische Studien an den Ephemeroptera (Insecta) aus der Emergenz des zentralafrikanischen Bergbaches Kalengo. Dissertation, Kiel.
- , 1980: Ephemeroptera aus der Emergenz des zentralafrikanischen Bergbaches Kalengo (Zaire). Teil I: Baëtidae. — *Entom. Abh. Mus. Tierk. Dresden* **43** (1979) (6): 99–129.
- , im Druck: Ephemeroptera (Insecta) aus der Emergenz des zentralafrikanischen Bergbaches Kalengo. II. Leptophlebiidae, Heptageniidae, Tricorythidae, Caenidae. — *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, im Druck.
- KOSLUCHER, D. G. & MINSHALL, G. W., 1973: Food habits of some benthic invertebrates in a northern cool-desert stream (Depp Creek, Curlew Valley, Idaho-Utah. — *Trans. Amer. Micros. Soc.* **92** (3): 441–452.
- KRAFT, G. F., 1964: Seasonal occurrence and distribution of aquatic insects in Berry Creek. — Ph. D. thesis, Oregon State Univ., 122 pp.
- LANGFORD, T. E., 1975: The emergence of insects from a British river, warmed by power station cooling-water. Part II. The emergence patterns of some species of Ephemeroptera, Trichoptera and Megaloptera in relation to water temperature and river flow, upstream and downstream of the cooling-water-outfalls. — *Hydrobiologia* **47**: 91–133.

- LANGFORD, T. E. & DAFFERN, J. R., 1975: The emergence of insects from a british river warmed by power station cooling-water. Part I. The use and performance of insect emergence traps in a large, spate river and the effects of various factors on total catches, upstream and downstream of the cooling-water-outfalls. — *Hydrobiologia* **46**: 71–114.
- LEHMKUHL, D. M. & ANDERSON, N. H., 1972: Microdistribution and density as factors affecting the downstream drift of mayflies. — *Ecology* **53**: 661–667.
- LEONARD, J. W. & LEONARD, F. A., 1962: Mayflies of Michigan trout streams. — *Bull. Cranbrook Inst. Sci.* **43**: 1–139.
- MACAN, T. T., 1964: Emergence traps and the investigation of stream faunas. — *Rivista di Idrobiol.* **3**: 75–92.
- MACKAY, R. J. & KALFF, J., 1969: Seasonal variation in standing crop and species diversity of insect communities in a small Quebec stream. — *Ecology* **50**: 101–109.
- MALICKY, H., 1976: Trichopteren-Emergenz in zwei Lunzer Bächen 1972–74. — *Arch. Hydrobiol.* **77**: 51–65.
- McCAULEY, V. J. E., 1976: Efficiency of a trap for catching and retaining insects emerging from standing water. — *Oikos* **27**: 339–345.
- MORGAN, N. C. & WADDELL, A. B., 1961: Insect emergence from a small trout loch and its bearing on the food supply of fish. — *Freshwat. Salm. Fish. Res.* **25**: 1–39.
- MÜLLER, K., 1963: Tag-Nachtrhythmus von Baëtidenlarven in der „organischen Drift“. — *Naturwissenschaften* **50**: 161.
- , 1965: Field experiments on periodicity of freshwater invertebrates. — *Circadian Clocks, Amsterdam*: 314–317.
- , 1966: Die Tagesperiodik von Fließwasserorganismen. — *Z. Morph. Ökol. Tiere* **56**: 93–142.
- , 1973: Circadian rhythms of locomotor activity in aquatic organisms in the subarctic summer. — *Aquilo, Ser. Zool.* **14**: 1–18.
- MUNDIE, J. E. & MORGAN, N. C., 1971: Insect emergence traps. In: *Secondary productivity in fresh waters* (Edmondson & Winberg ed.), IBP Handbook **17**: 80–108.
- NAVAS, L., 1936: Insectes du Congo Belge. Série IX. — *Rev. Zool. Bot. Afr.* **28**: 333–368.
- PAASIVIRTA, L., 1975: Insect emergence and output of incorporated energy and nutrients from the oligotrophic lake Pääjärvi, southern Finland. — *Ann. Zool. Fennici* **12**: 126–140.
- PEARSON, W. D. & FRANKLIN, D. R., 1968: Some factors affecting drift rates of *Baëtis* and Simuliidae in a large river. — *Ecology* **49**: 75–81.
- PESCADOR, M. L. & PETERS, W. L., 1974: The life history and ecology of *Baëtisca rogersi* Berner (Ephemeroptera: Baëtiscidae). — *Bull. Florida State Mus. Biol. Sc.* **17** (3): 148–209.
- PETR, T., 1970: The bottom fauna of the rapids of the Black Volta River in Ghana. — *Hydrobiologia* **36**: 399–401.
- RINGE, F., 1974: Chironomiden-Emergenz 1970 in Breitenbach und Rohrwiesenbach. Schlitzer produktionsbiologische Studien (10). — *Arch. Hydrobiol. Suppl.* **45**: 212–304.
- SCHERER, E., 1962: Phototaktisches Verhalten von Fließwasser-Insektenlarven. — *Naturwissenschaften* **49**: 477.
- SCHWERTFEGER, F., 1975: Ökologie der Tiere. Synökologie. Hamburg/Berlin, 451 S.
- SPRULES, W. M., 1947: An ecological investigation of strea minsects in Algonquin Park, Ontario. — *Univ. Toronto Studies, Biol. Ser.* **56**: 1–81.
- STATZNER, B., 1976: Die Köcherfliegen-Emergenz (Trichoptera, Insecta) aus dem zentralafrikanischen Bergbach Kalengo. — *Arch. Hydrobiol.* **78**: 102–137.
- STRENGER, A., 1973: Die Mandibelgestalt der Ephemeridenlarven als funktionsmorphologisches Problem. — *Verh. Dt. Zool. Ges. Mainz* 1972: 75–79.
- THORUP, J., 1970: The influence of a short-termed flood on a springbrook community. — *Arch. Hydrobiol.* **66**: 447–457.
- TISCHLER, W., 1975: Ökologie, mit besonderer Berücksichtigung der Parasitologie. In: *Wörterbücher der Ökologie*. Stuttgart, 125 S.
- , 1976: Einführung in die Ökologie. Stuttgart/New York, 307 S.
- TJØNNELAND, A., 1960: The flight activity of mayflies as expressed in some East African species. — *Årbok Univ. Bergen, Mat. Nat. Ser.*, 1960, pp. 3–88.
- , 1961: Light trap catches of *Neoperla spio* (Newman) (Insecta, Plecoptera) at Jinja, Uganda. — *Contr. Facult. Sci., Univ. Coll. Addis Abeba (C)* **1**: 6 pp.
- VAN SOMEREN, V. D., 1952: The biology of trout in Kenya colony. Nairobi, 114 pp.

- VIETS, K. O. & BÖTTGER, K., 1974: Zur Systematik und Ökologie rheophiler Hydrachnellae (Acari) Zentralafrikas I. — *Acaralugia* **16**: 106–159.
- WISSMEYER, A., 1926: Nahrungsuntersuchungen bei Ephemeridenlarven. — *Arch. Hydrobiol.* **16**: 668–698.
- ZWICK, P., 1976: *Neoperla* (Plecoptera, Perlidae) emerging from a mountain stream in Central Africa. — *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **61**: 683–697.

Anschrift des Autors:

Dr. J.-P. Kopelke, Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenberganlage 25,
D – 6000 Frankfurt/M. 1