

PRIVATE LIBRARY
OF WILLIAM L. PETERS

*Kollegen W.L. Peters
mit herzlichem Grüßen!*

Verh. Internat. Verein. Limnol.

XIV

410—416

Stuttgart, Juli 1961

Die Periodizität der Ephemeropteren-Fauna einiger österreichischer Fließgewässer

GERTRUD PLESKOT (Wien)

Mit 3 Abbildungen und 1 Tabelle im Text und auf 1 Beilage

Mein Bericht betrifft Studien über den Entwicklungszyklus von Ephemeropteren. Das ist zunächst ein rein zoologisches Thema. Da aber die Entwicklungsperioden an die jahreszeitlichen Perioden der Außenbedingungen gebunden zu sein scheinen, erhebt sich die Frage, wieweit diese einen direkten Einfluß ausüben (und wenn ja, auf welche Art), womit limnologisches Gebiet betreten wird. Ich hoffe, zeigen zu können, daß entsprechende Freilandbefunde — auch ohne Laboratoriumsexperiment — die Klärung solcher Fragen vorwärtstreiben können; und weiter, daß diese für die Beurteilung einzelner Fänge, für das Verständnis der Faunenzusammensetzung eines Gewässers und für die Beurteilung der produktionsbiologischen Verhältnisse eine notwendige Voraussetzung ist.

Das Material für meine Untersuchungen stammt hauptsächlich aus dem Wienerwald und aus dem Gebiet der Biologischen Station Lunz, daneben aus verschiedenen anderen österreichischen Gebieten.

Zunächst in Kürze der Verlauf der Entwicklung einiger Arten in einem Wienerwaldfluß (in der Schwechat, siehe auch PLESKOT 1959).

Die monatlichen Aspekte der Ephemeropterenfauna der Schwechat (siehe die Abbildungen) sind außerordentlich verschieden. Noch im April verharren einzelne Arten im Ei-Stadium und fehlen daher in den Fängen (*Ephemerella*, *Baetis bioculatus*), bei anderen sind die überwinternden Eier bereits geschlüpft und zu Nymphen herangewachsen (*Habrophlebia*, *B. subalpinus*, *B. vernus*), aber auch die überwinternden Nymphen von *Torleya* und *Ephemera* bleiben noch halbwüchsig. Die ersten, die zur Metamorphose kommen und bereits im April schlüpfreife Nymphen und Imagines entwickeln, sind *Habroleptoides* und *B. rhodani*. Im Mai gesellen sich zu ihnen *Torleya* und *B. subalpinus*. Von *Ephemerella* und *B. bioculatus* wurden im Mai die ersten Larvulae gefangen.

Im Juni entwickeln alle Arten bereits Imagines. Mithin besteht ein enormer Unterschied in der Geschwindigkeit der Entwicklung vom Ei bis zur schlüpfreifen Nymphe: Sie dauert bei *Ephemerella* und *B. bioculatus* kaum 3—4 Wochen, bei *Habroleptoides*, *Torleya* und *Ephemera* dagegen fast ein Jahr.

In den Hochsommermonaten (Juli, August) verschwinden einige Arten vorübergehend fast ganz aus den Fängen oder sind nur als jüngste Larven und Larvulae vorhanden (*Habroleptoides*, *Torleya*, *Ephemera*, *B. rhodani*). Die anderen setzen ihre Flugperiode fort; der Flug von *Ephemerella* und *Habrophlebia* klingt im August allmählich ab, worauf die beiden Arten für den Rest des Jahres verschwunden bleiben. Der Flug der restlichen *Baetis*-Arten dauert bis in den Herbst hinein an, worauf auch sie nicht mehr oder nur gelegentlich als Larvulae gefunden werden. *B. rhodani* fliegt nach einer Unterbrechung im Hochsommer im September und Oktober noch einmal, bevor sie verschwindet.

In den Wintermonaten sind stets nur drei Ephemeropteren (*Ephemera*, *Torleya* und *Habroleptoides*) in den Fängen vertreten; von ihnen sind meist mehrere Entwicklungsstadien — von Larvulae oder Larven bis zu halbwüchsigen Nymphen — nebeneinander da. Die Weiterentwicklung zu erwachsenen Nymphen erfolgt am frühesten bei *Habroleptoides* (März), dann folgt *Torleya* (Mai), dann *Ephemera* (Juli).

Die übrigen Arten (also *Habrophlebia*, *Ephemerella* und alle *Baetis*-Arten) überwintern als Ei; bei den *Baetis*-Arten (besonders bei *subalpinus* und *rhodani*) wurden in den Wintermonaten mehrmals sporadisch größere Mengen von frischgeschlüpften Larvulae gefangen, aber durchaus nicht gleichmäßig in allen Monaten. (Siehe auch MACAN 1957). Diese Verhältnisse bedürfen noch einer näheren Untersuchung. Die von ILLIES (1959) beobachtete Retardierung im Schlüpfen von *Baetis*-Gelegen erklärt zwar das plötzliche Auftreten von Larvulae im Winter, aber nicht die zeitliche Beschränkung ihres Auftretens.

Die Länge der Flugperioden schwankt zwischen 4—6 Monaten bei den *Baetis*-Arten, zwischen 2—3 (4) Monaten bei den übrigen beobachteten Formen.

Die *Baetis*-Arten zeigen nicht nur eine ausgedehntere Flugzeit, sondern auch eine sehr auffällige Größendifferenz der Imagines (und erwachsenen Nymphen): Bei *bioculatus* wurde eine Schwankung der Körperlänge zwischen 3,5—6 mm gefunden, bei *subalpinus* zwischen 4—8,5 mm, bei *rhodani* zwischen 4,5—9 mm, bei *vernus* zwischen 4,5—8 mm; der Unterschied betrug also durchwegs das Zweieinhalbfache.

In allen Fällen, mit Ausnahme von *rhodani*, wurden die kleinsten Erwachsenen im Juli gefunden. Von Juli gegen den Herbst zu wurde überall eine allmähliche Größenzunahme festgestellt. Die größten Erwachsenen erschienen ausnahmslos im Frühjahr. *Rhodani* entwickelte, nach einer Unterbrechung der Flugperiode im Hochsommer, die kleinsten Erwachsenen im September.

Ein weiterer auffälliger Befund bei den *Baetis*-Arten ist die Menge der jeweils erbeuteten Larvulae in den Sommermonaten. Sie ist durchwegs auffallend groß und steht in einem krassen Mißverhältnis zu der geringen Anzahl gleichzeitig gefundener anderer Stadien, einschließlich der Erwachsenen. Wie nebenstehende Tabelle zeigt, gilt dies in besonderem Maße für *B. subalpinus* und *rhodani*, bei denen über 70% der aufgesammelten Individuen Larvulae waren; aber auch

bioculatus übersteigt mit 50% Larvulae die Werte der anderen Formen beträchtlich. (Die Aufsammlungen von *B. vernus* sind zu lückenhaft, um für Schlußfolgerungen herangezogen zu werden.)

Nun muß bei der Beurteilung dieser Zahlen ins Kalkül gezogen werden, wie ungleich „fänglich“ die verschiedenen Arten sind, was ganz besonders für die ersten Stadien gilt. Leider ist unser Wissen über die Biologie der Larvulae (ebenso wie über die der Eier) äußerst mangelhaft. So viel kann aber gesagt werden, daß sicher die Larvulae von *Habrophlebia* und *Habroleptoides* (und wahrscheinlich auch die von *Ephemerella*) sich im feinen Bodenkies viel mehr zerstreuen und daher in einem wesentlich geringeren Prozentsatz in die Proben gelangen als die älteren Stadien dieser Formen; wogegen die Larvulae der *Baetis*-Arten im wesentlichen an den Steinen bleiben, an die die Eier abgelegt wurden, und daher an diesen leicht und zahlreich aufgefunden werden. Demnach sind also sicher die niederen Werte in der Tabelle zu niedrig und der Gegensatz ist in Wirklichkeit nicht so kraß wie er dort aufscheint.

Tabelle 1. Vergleich des Anteiles von Larvulae in den Fängen.

Larvulae	<i>H. mod.</i>	<i>Hphl.</i>	<i>Ephlla.</i>	<i>Torleya</i>	<i>Ephemera</i>	<i>B. biocul.</i>	<i>B. subalp.</i>	<i>B. rhodani</i>	<i>B. vernus</i>
I	—	—	—	—	—	—	50	—	—
II	—	—	—	—	—	—	5	7	—
III	—	—	—	—	—	—	1	10	—
IV	—	3	—	—	—	—	4	4	2
V	3	5	—	—	—	4	21	47	—
VI	31	2	71	12	1	18	58	1	—
VII	9	—	23	1	—	157	211	9	15
VIII	132	1	1	7	2	65	67	59	—
IX	66	—	—	47	—	8	500	435	5
X	25	—	—	20	—	—	—	—	—
XI	—	—	—	37	—	—	430	—	—
XII	2	—	—	—	—	—	—	—	—
Summe	259	11	95	124	3	252	1347	572	22
Gesamtzahl	1076	115	438	324	78	501	1724	783	134
% Larvulae	24,0	9,5	21,7	38,2	3,8	50,3	78,1	73,0	16,4

Aber auch bei Berücksichtigung dieser technischen Fehler bleibt die enorme Zahl von *Baetis*-Larvulae auffällig, wie sie z. B. bei *bioculatus* im Juli und August, bei *subalpinus* im Juli, August und September, bei *rhodani* im August und September registriert wurden. Der Befund wird um so merkwürdiger, als gerade diesen großen Larvulae-Zahlen auffallend kleine Nymphenzahlen im gleichen und in den darauffolgenden Monaten gegenüberstehen. Da andererseits die Verteilungsfiguren der *Baetis*-Arten in den Frühjahrsmonaten den Figuren der anderen

Formen gleichen, sich aber von den Sommerfiguren der eigenen Art in der besprochenen Weise unterscheiden, müssen doch wohl bei *Baetis* im Sommer abweichende Verhältnisse herrschen.

Wie ich in meiner Arbeit über die Periodizität der Schwechat-Ephemeropteren dargelegt habe, lassen sich die abweichenden Befunde einordnen, wenn man annimmt, daß *Baetis* in der Ausbildung der Ruheperioden und in der Generationenfolge Besonderheiten zeigt.

Die normale, kontinuierliche Entwicklung ist wohl bei Ephemeropteren (zumindest bei den hier untersuchten Formen) ein rasch ablaufender Vorgang, der ein bis höchstens zwei Monate dauert. Trotzdem kommt in der Regel nur eine Generation pro Jahr zur Entwicklung, z. B. im vorliegenden Fall bei *Habroleptoides*, *Habrophlebia*, *Ephemerella* und *Torleya*. Der größte Teil des Jahres muß daher durch Ruheperioden überbrückt werden, die in jedem beliebigen Nymphenstadium eingeschaltet werden (bei *Habroleptoides*, *Torleya* und *Ephemerella*) oder im Ei-Stadium (bei *Ephemerella* und *Habrophlebia*) und von denen wenigstens in einigen Fällen gezeigt werden konnte, daß es sich um echte Diapausen handeln muß (PLESKOT 1959).

Der Entwicklungsrhythmus der *Baetis*-Arten folgt im wesentlichen dem zweiten Modus: Die von der überwinterten Generation abgelegten Eier treten in Diapause. Der Unterschied aber scheint darin zu bestehen, daß die Diapause-Eier von *Baetis* eine Tendenz zur Unterbrechung der Diapause haben und daß immer wieder ein Teil von ihnen schlüpft; weiter, daß während der Sommer- und Herbstmonate ein kleiner Teil dieser „vorzeitig“ geschlüpften Larvulae eine „zusätzliche“ Sommergeneration entwickelt, die, zumindest in der Schwechat, immer auffallend individuenarm bleibt.

Die Sommergeneration von *Baetis* scheint dadurch charakterisiert, daß ihre erwachsenen Stadien eine geringere Größe erreichen als die der Wintergeneration, die im Frühjahr heranreifen; besonders die ersten Erwachsenen der Sommergeneration bleiben sehr klein, während später die Größe allmählich wieder zunimmt. Dies dürfte eher einem inneren Rhythmus entsprechen als einem Umwelteinfluß, da in einem Fall (*B. rhodani*) die großen Wintertiere bis in den Juli hinein auftreten, während die winzigen „Sommertiere“ erst im September erscheinen. Eine direkte Wirkung der Temperatur oder Tageslänge, wie etwa Raschwüchsigkeit oder geringe Zahl von Häutungen, kann daher jedenfalls nicht die unmittelbare Ursache für die Kleinwüchsigkeit der „Sommertiere“ sein.

Eine Diapause im Ei- oder Larvenstadium wird auch zur „Übersommierung“ bei jenen Formen verwendet, für die die Sommertemperaturen (wegen der schlechten Atmungsbedingungen) zu hoch werden (*Habroleptoides*, *Torleya*, *B. rhodani*); tritt doch in der Diapause eine Zunahme des Sauerstoffbedürfnisses mit steigender Temperatur des Mediums nicht ein.

Es bleibt abzuwarten, wieweit diese an der Schwechat gewonnenen Resultate sich für andere Gewässer werden bestätigen lassen. Zum Abschluß möchte ich noch

einige Beispiele aus anderen österreichischen Fließgewässern anführen, die das Dargelegte zum Teil bestätigen, zum Teil aber auch interessante Abweichungen bringen.

Baetis subalpinus folgt im Kothbergbach bei Lunz und im Mauerbach bei Wien einem ähnlichen Rhythmus wie in der Schwechat, indem dort im April bzw. Mai 8 mm große Erwachsene auftreten, im Juli bzw. August dagegen 5—5,5 mm große, die im Protokoll schon vor Jahren als „außerordentlich zart“ vermerkt wurden. Im Mausrodlbach bei Lunz wurden Larvulae im Jänner beobachtet.

Interessant ist das periodische Auftreten von *subalpinus* im Ausrinnbach des Lunzer Untersees, dessen Sommertemperaturen wesentlich höher sein können als die der Schwechat. Hier zeigt nämlich *subalpinus* eine ähnliche sommerliche Unterbrechung der Flugperiode wie *rhodani* in der Schwechat. Im Mai sind Erwachsene von 5,5—6,5 mm Länge hier, aber im Juni wurden nur junge Stadien gefunden, und im Juli und August fehlte die Art stets. Im September (auch schon in der letzten Augustwoche) sind dann wieder erwachsene Nymphen festzustellen, die nur 4—5,5 mm groß werden und als „auffallend spärlich“ verbucht wurden.

Ein ähnlicher Befund ergab sich in der Traun unterhalb des Traunsees (Material von Dr. BRUSCHEK, Bundesinstitut Scharfling am Mondsee), wo die Erwachsenen im Mai 7 mm erreichen, im Juni und Juli nur Larvulae und Larven gefunden wurden und im August wieder Erwachsene auftreten, die 5—6 mm groß bleiben.

Interessante Vergleiche liefert *B. rhodani* im Lunzer Gebiet. Im Mündungsgebiet des Seebaches in den Untersee, in dem der sonst sommerkalte Bach in




Abbildungserklärungen

Abb. 1. Aspekte eines Teiles der Ephemeropterenfauna der Schwechat in den Monaten April, Mai und Juni.

Die Breite der Figuren zeigt die jeweilige Individuenzahl der einzelnen Entwicklungsstadien an.

Es werden folgende Stadien unterschieden: Larvulae (Lvl.), Larven (L.), junge (jg.), halbwüchsige (hw.) und erwachsene (erw.) Nymphen. Oberhalb des Pfeiles der Anteil schlüpfreifer Individuen unter den erwachsenen Nymphen. Darüber in Klammer die Körperlänge der erwachsenen Tiere.

Die Generationen sind voneinander durch verschiedene Raster unterschieden, und zwar:

-  = überwinterte Generation des vorigen Jahres
-  = in das nächste Jahr überwinternde Generation
-  = zusätzliche Sommergeneration

Die behandelten Arten sind: *Habroleptoides modesta*, *Habrophlebia lauta*, *Ephemerella ignita*, *Torleya major*, *Ephemera danica*, *Baetis bioculatus*, *subalpinus*, *rhodani*, *vernus*.

Abb. 2 und 3. Aspekte eines Teiles der Ephemeropterenfauna der Schwechat in den Monaten Juli, August und September bzw. Oktober, November und Dezember.

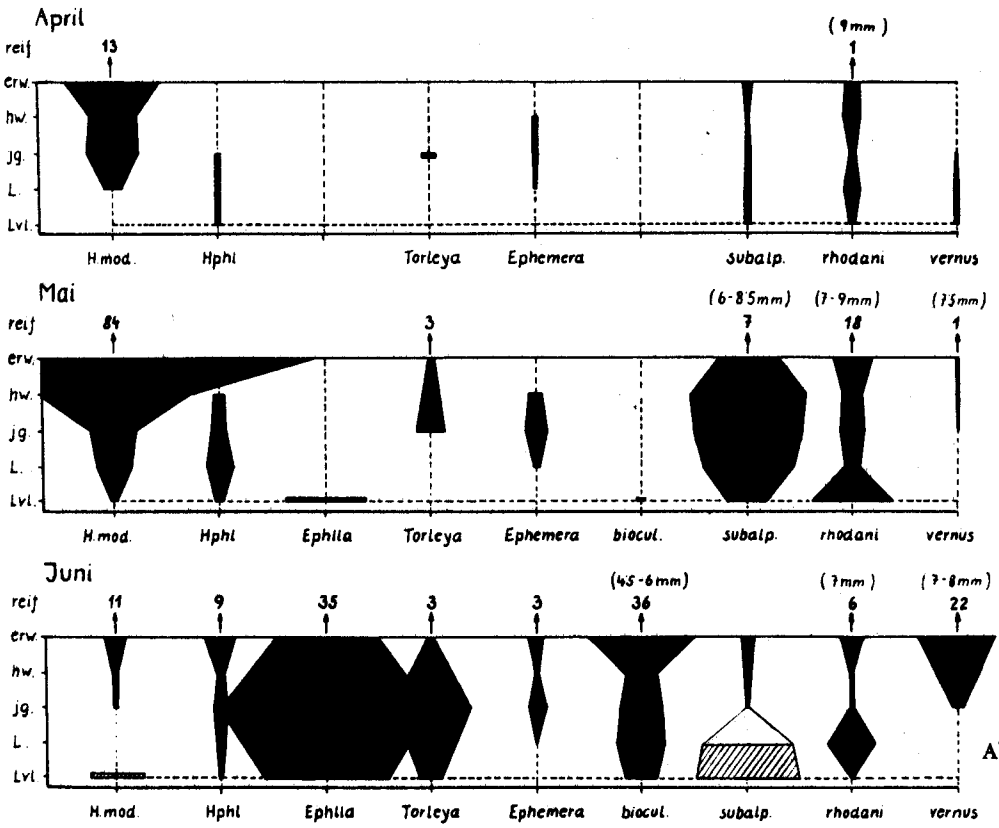


Abb. 1.

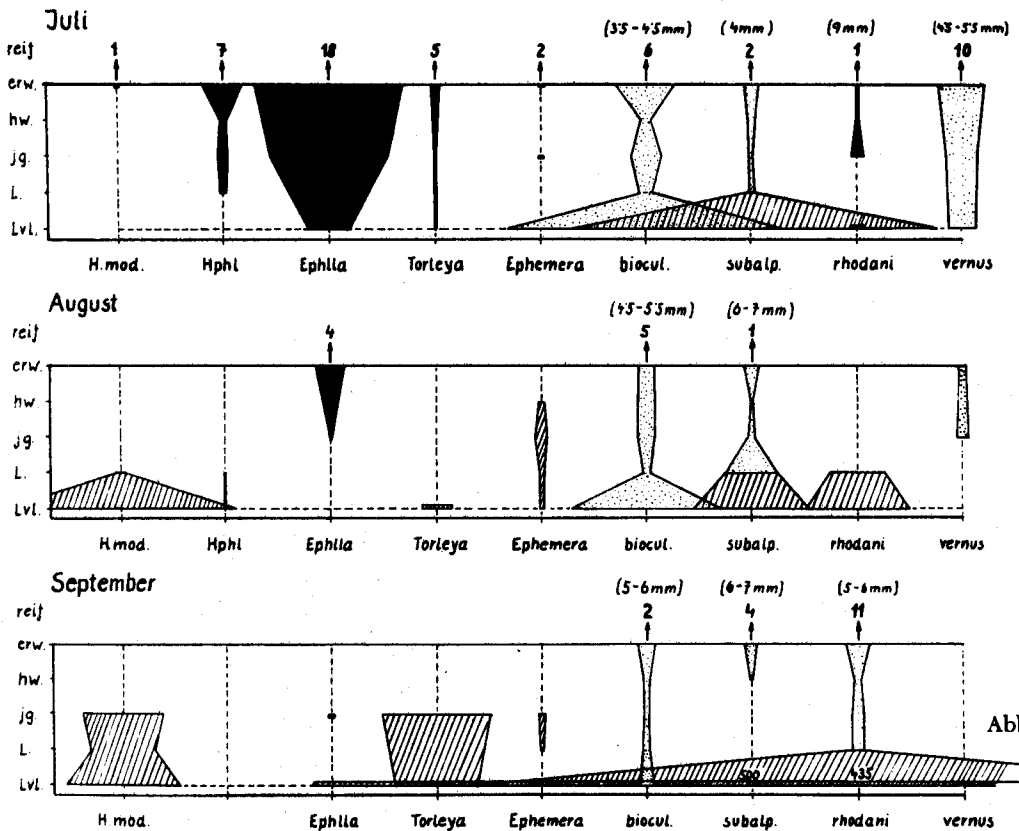
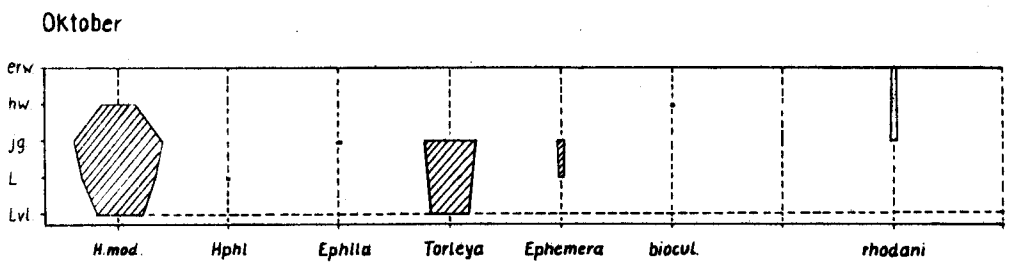


Abb. 2.



November



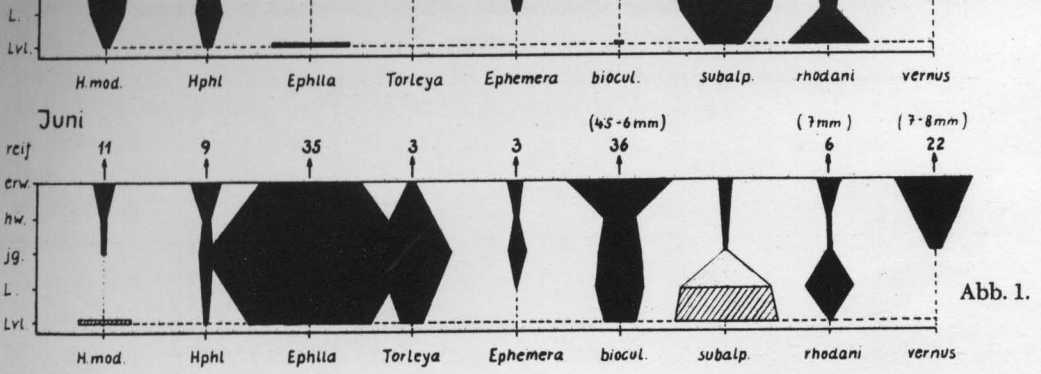


Abb. 1.

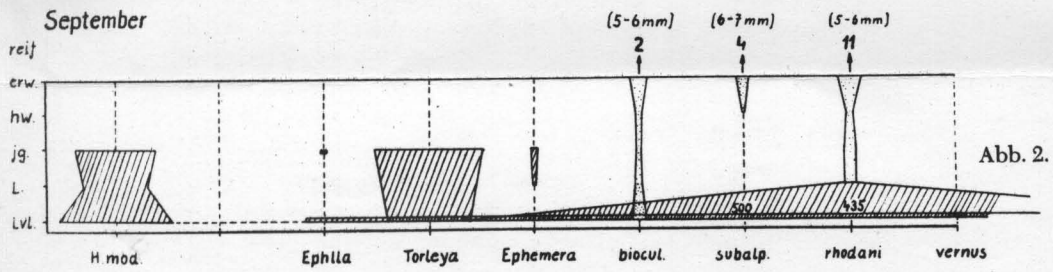
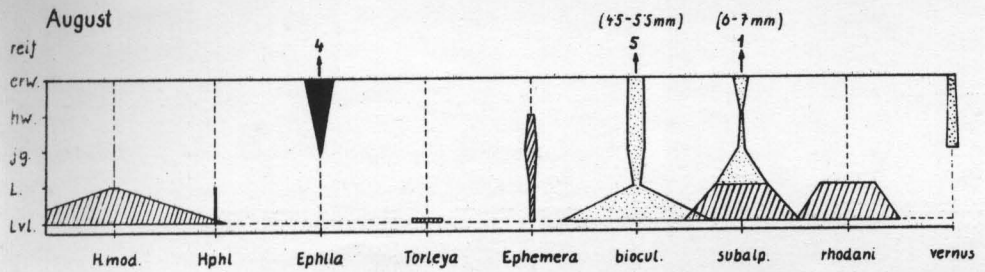
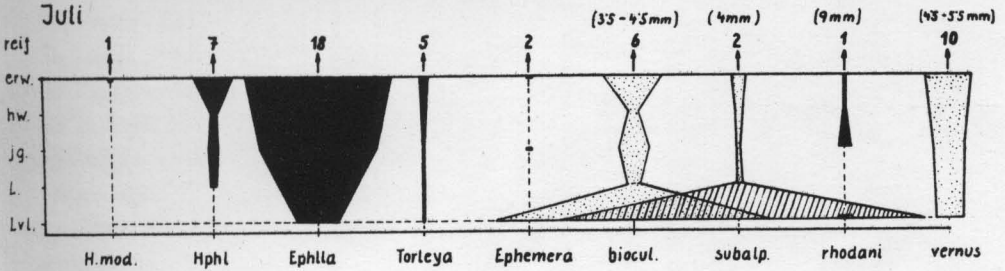


Abb. 2.

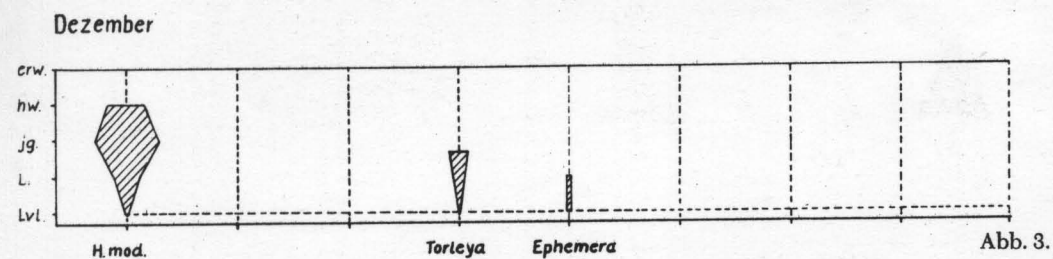
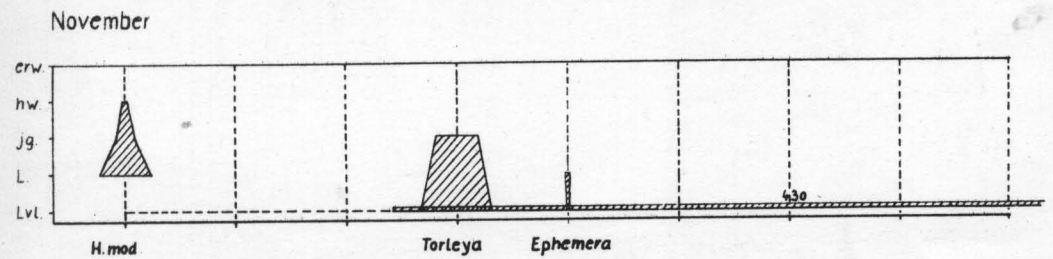
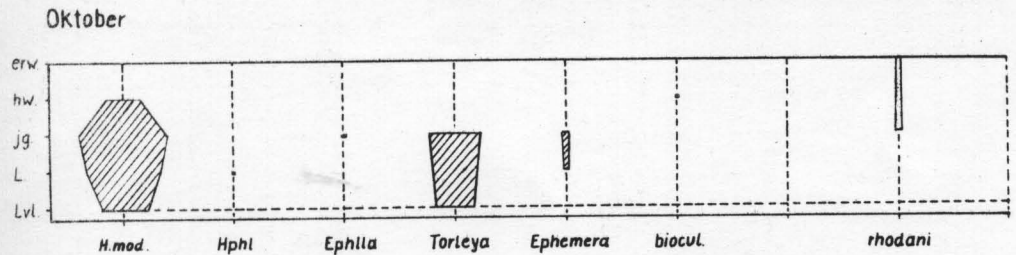


Abb. 3.

seinem eigenen Sediment flacher und langsamer fließt und sich daher stärker erwärmt, entspricht der Befund einigermaßen dem von der Schwechat. Die Frühjahrstiere erreichen 9—10 mm Länge, aber schon im Juni findet man nur mehr vereinzelt Erwachsene, und im Juli gibt es regelmäßig nur Larvulae, oft in auffallenden Mengen. Im August sind dann, hier ebenfalls sehr zahlreich, kleinere zarte Tiere (5—6 mm) da, im September erreichen sie auch 6,5 mm.

Im sommerkalten Bereich des Seebaches dagegen fällt die sommerliche Unterbrechung der Flugperiode von *rhodani* weg, hier finden sich von März bis Oktober praktisch pausenlos erwachsene Tiere, die die übliche Größendifferenz zeigen.¹ Besonders interessant ist die Population von *rhodani* im Rotmoosbach, einem Zufluß (Hochmoorabfluß) des 1100 m hoch gelegenen Lunzer Obersees. Auch hier währt die Flugperiode ununterbrochen vom Frühjahr bis weit in den Herbst, aber alle Erwachsenen zeigen die gleiche beträchtliche Größe von 9 mm, auch noch die Oktobertiere! Hier muß wohl angenommen werden, daß die besonderen Umstände zu einer Unterdrückung der zusätzlichen Sommergeneration führen, so daß ein einfacher einjähriger Entwicklungszyklus resultiert.

Unterschiede in der Größe der Sommertiere fand ich auch auf einer Sammelreise nach Nordschottland im August 1956. Hier schwankte die Größe der Tiere von Bach zu Bach zwischen knapp 5 und fast 7 mm, wobei die größeren Tiere durchweg in Bächen mit einem pH von über 7 lebten, während die kleinen auf schwach saure Bäche beschränkt waren.

Die Ergebnisse dieser Untersuchung zeigen auch, daß die Periodizität nahe verwandter Formen ganz gegensätzlich verlaufen kann, wie z. B. bei den Leptophlebiiden *Habroleptoides* und *Habrophlebia* oder bei den Ephemerelliden *Ephemerella* und *Torleya*.

In vielen Voralpenbächen gesellt sich zu den beiden in der Schwechat heimischen Ephemerelliden noch eine dritte Form, *Chitonophora*. Sie folgt wieder einem anderen Rhythmus als ihre beiden Verwandten: Die Überwinterung erfolgt bei ihr im Larvulastadium. Im Frühling wachsen die Larvulae sehr rasch heran, wobei sie aus den Kieslückenräumen an die Steine und in die Moosbüschel wandern. Nach einer kurzen Flugperiode verschwindet die Art wieder aus den Fängen.

Der Mausrodlbach bei Lunz ist ein solcher Bach mit allen drei Ephemerelliden. Alle drei sind mit einer sehr starken Population dort vertreten, und ihr Entwicklungsrhythmus ist für den Aspekt der Fauna dieses Baches sehr bestimmend. Im Winter und Vorfrühling sind die Nymphen von *Torleya* und die Larvulae von *Chitonophora* in den Schlupfwinkeln des Kieses verstreut, während *Ephemerella* noch im Ei-Stadium verharret. Als erste kommt *Chitonophora* zur Reifung und beherrscht von Mitte April bis Ende Mai oder Mitte Juni den Aspekt. Gegen Ende ihrer Flugzeit wandern plötzlich die halbwüchsigen *Torleya*-Nymphen an

¹ Die Beobachtungen an den Lunzer Gewässern werden in einer ausführlichen Darstellung an anderem Ort mitgeteilt werden.

die größeren Steinunterseiten, reifen rasch heran und verschwinden ebenso rasch wieder, nachdem sie 2—3 Wochen das Faunenbild beherrscht haben. Während der Hochblüte der Flugzeit von *Chitonophora* erscheinen von *Ephemerella* die Larvulae, und während *Chitonophora* allmählich wieder verschwindet, wachsen die Ephemerellen rasch heran und sind im Juli reif, wenn auch *Torleya* wieder verschwunden ist. Die reifen Ephemerellen beherrschen dann das Bild bis September.

Mit diesen noch sehr lückenhaften Mitteilungen möchte ich auf die Bedeutung der Entwicklungszyklen für die Faunenbilder hinweisen und ihre genauere Beobachtung anregen. Ihre offenbar große Plastizität wird sie vermutlich zu einem einfachen, empfindlichen Anzeiger für besondere Gewässerhältnisse machen, wenn wir erst einmal mehr Material für Vergleiche haben werden.

Für die Bearbeitung der Proben möchte ich vorschlagen, daß auf jeden Fall die Artenliste ergänzt werden sollte durch die Aufgliederung der gesammelten Individuen nach Entwicklungsstadien und durch Größenangaben für die erwachsenen Stadien. Der besonderen Beachtung empfehlen sich ferner — nach den Ergebnissen dieser Untersuchung — vor allem die jüngsten und kleinsten Stadien sowie der Biotopwechsel während der Entwicklung.

Literatur

- ILLIES, J. 1959. Retardierte Schlupfzeit von *Baetis*-Gelegen (Ins., Ephem.). — *Naturwiss.* **46**, 119—120.
- MACAN, T. T. 1957. The life-histories and migrations of the Ephemeroptera of a stony stream. — *Trans. Soc. Brit. Ent.* **10**, 143—166.
- PLESKOT, G. 1959. Die Periodizität einiger Ephemeropteren der Schwachat. — *Wasser u. Abwasser*, 1958, 1—32.