

# Faunistisch-ökologische Untersuchungen über die Ephemeroptera des südlichen Schwarzwaldes unter besonderer Berücksichtigung der Donauquellflüsse Breg und Brigach und des obersten Donauabschnittes bis zur Versickerung bei Immendingen\*

Faunistic-ecological studies on the Ephemeroptera in the south of the  
Black Forest, especially in the headwaters of the Danube, Breg and  
Brigach, and in the upper Danube down to the oozing away near  
Immendingen

von UWE SANDER

Mit 20 Abbildungen im Text

### Abstract

Within the framework of a comprehensive investigation of the upper Danube and its sources, the Breg and the Brigach, the distribution of the different ephemeroptera species is to be determined under the varying environmental conditions. First of all, it is to be established, which species are dependent upon the quality of the water, differences in temperature at the particular altitudes and the composition of the underground in the specific sections of the river.

To do this, detailed observations and investigations regarding the number, frequency of the species, their development and growth, their flight times, food and adaptibility to the flow conditions have to be made first. Then, one has to investigate whether the individual species can be classified as indicators of bad-quality water.

The question then arises of incorporating the ephemeroptera in the saprobia system.

### Inhaltsverzeichnis

I.	Einleitung . . . . .	410
II.	Beschreibung des Untersuchungsgebietes . . . . .	411

---

\* Aus dem Limnologischen Institut der Universität Freiburg in Falkau (Schwarzwald). Das Manuskript wurde bereits 1967 abgeschlossen. Seine Veröffentlichung unterblieb bisher aus persönlichen Gründen.

III. Biologischer Teil . . . . .	416
A. Methodik . . . . .	416
B. Besprechung der Arten . . . . .	417
C. Zusammenfassung und Vergleich mit früheren Untersuchungen im Schwarzwald . . . . .	428
D. Auswertung der Freilanduntersuchungen . . . . .	432
1. Verbreitung und Häufigkeit . . . . .	432
2. Flugzeiten . . . . .	436
3. Wachstum . . . . .	439
4. Nahrungsuntersuchungen . . . . .	444
5. Drift- und Strömungsuntersuchungen . . . . .	445
6. Einstufung in das Saprobiensystem und Vergleich des Auftretens einiger Arten im Zusammenhang mit einigen chemischen Faktoren . . . . .	452
Zusammenfassung – Summary . . . . .	459
Literaturverzeichnis . . . . .	460

## I. Einleitung

Untersuchungen über die Fauna der Schwarzwaldbäche, in welchen auch die Ephemeroptera berücksichtigt werden, wurden erstmals von MCLACHLAN (1884) und ZSCHOKKE (1902) durchgeführt.

SCHOENEMUND (1930) führt bei der Bearbeitung der Ephemeroptera ebenfalls Fundstellen aus dem Schwarzwald an. Die Zahl der dort beschriebenen Arten ist ungenau, da bei einigen mit Sicherheit Fehlbestimmungen vorliegen. Einige weitere Arten werden oft anhand eines einzigen Exemplares beschrieben. Dabei kann es sich ebenfalls um eine Verwechslung handeln oder um einzelne Tiere, die eingeflogen sind.

SCHOENEMUND beschreibt für Deutschland 84 Arten, die als Imagines bestimmt wurden. Hingegen sind nur von 54 Arten die Larven angegeben. Für die Larven der Familie Baetidae gab es damals keine Bestimmungsmöglichkeiten. Es konnten also von knapp 30 Ephemeropteren-Arten die Larven nicht oder nur sehr schwer bestimmt werden.

EIDEL (1933) führt in seinen Untersuchungen über die Fauna einiger Schwarzwaldbäche die Ephemeroptera mit 33 Arten an. Den Angaben von SCHOENEMUND fügt er keine neuen Arten hinzu. Da gerade die Vertreter der Familie Baetidae kaum bestimmbar waren, sind Verwechslungen unvermeidbar gewesen. In seiner Arbeit berücksichtigt EIDEL auch die Rheinebene bis Karlsruhe. Die dort vorkommenden Arten, die größtenteils reine Niederungsformen sind, werden bei den vorliegenden Untersuchungen nicht berücksichtigt.

Somit ist diese Tiergruppe in unserem Gebiet seit über 30 Jahren nicht näher untersucht und revidiert worden. In der neueren Literatur wird sie in den Faunenlisten ökologischer Arbeiten meist nur gestreift.

Nachdem in den letzten Jahren vor allem durch KIMMINS (1942, 1947) und MACAN (u. a. 1940, 1957) in Großbritannien, PLESKOT (1958, 1961) in Österreich und MÜLLER-LIEBENAU (1960) in Deutschland einige Gattungen und Familien revidiert wurden und brauchbare Bestimmungstabellen erschienen, versuche ich ein Bild über Zahl und Verbreitung der Ephemeropteren im Südschwarzwald zu geben. Besonders berücksichtigt sind dabei die Donauquellflüsse Breg und Brigach sowie die obere Donau bis zur Versickerung bei Immendingen\*.

Zur Erfassung möglichst aller im Schwarzwald vorkommenden Arten berücksichtigte ich weitere Gebiete um den Feldberg, einige Seen und Flüsse im Nord-schwarzwald, sowie die Abflüsse in die Rheinebene.

Da in einer früheren Arbeit (BACKHAUS & SANDER 1967) bereits eine Beschreibung des Untersuchungsgebietes in Bezug auf Geologie, Hydrographie und Chemie erfolgte, sind diese Faktoren hier nicht mehr ausführlich berücksichtigt.

Zum besseren Verständnis sind jedoch einige physiographische Daten kurz zusammengefaßt sowie die Lager der Untersuchungsstationen angegeben. Es werden nur diejenigen chemischen Werte angeführt, die für meine Arbeit von Bedeutung sind.

## II. Beschreibung des Untersuchungsgebietes

### A. Physiographische Daten und Hydrographie

Die Quelle der Breg liegt in 1078 m Höhe oberhalb Furtwangen bei der Martinskapelle (an der Wasserscheide von Rhein und Donau). Die Länge bis zum Zusammenfluß mit der Brigach beträgt 48,5 km.

Die Brigach entspringt in 924 m Höhe im oberen Brigachtal im Keller eines Bauernhofes und tritt wenige Meter vor dem Haus zutage. Ihre Gesamtlänge beträgt 42,7 km. Der Zusammenfluß mit der Breg liegt in einer Höhe von 678 m.

Das durchschnittliche Gefälle der Breg beträgt somit 8,25‰, das der Brigach 5,76‰ (Abb. 1).

Die Länge der Donaustrecke bis zur Versickerung bei Immendingen in 644 m Höhe beträgt 28,5 km, mit einem Gefälle von 0,9‰. Die Niederschlagsmengen in den Quellregionen der beiden Flüsse sind durch ihre Lage im Zentralbereich des mittleren Schwarzwaldes sehr hoch und liegen bei 800–900 mm/hydrologisches Halbjahr. Sie nehmen jedoch mit dem Übergang zur Leeseite des Schwarzwaldes rasch ab (Regenschatten), und so fallen bei Donaueschingen nur noch 250 mm/Halbjahr. (BACKHAUS & SANDER 1967). Die mittlere jährliche Wasserführung der Breg (Pegel Hüfingen) beträgt  $5,12 \text{ m}^3/\text{s}$ , die der Brigach (Pegel Donaueschingen) liegt fast um die

---

\* Da seit Abschluß dieser Arbeit mehr als ein Jahrzehnt vergangen ist und sich inzwischen eine Reihe von taxonomischen Änderungen ergeben hat, erschien es angebracht, sie in einem ergänzenden Textteil anzufügen, den freundlicherweise Dr. INGRID MÜLLER-LIEBENAU (Plön) verfaßt hat (vgl. S. 462/463).

Hälfte niedriger bei  $3,00 \text{ m}^3/\text{s}$ . In der Donau liegt sie bei  $11,19 \text{ m}^3/\text{s}$  oberhalb der Versickerung und bei  $6,01 \text{ m}^3/\text{s}$  unterhalb der Versickerung. (Pegel Kirchenhausen und Möhringen). Die Meßwerte der Wasserführung sind dem „Deutschen Gewässerkundlichen Jahrbuch 1960“ entnommen.

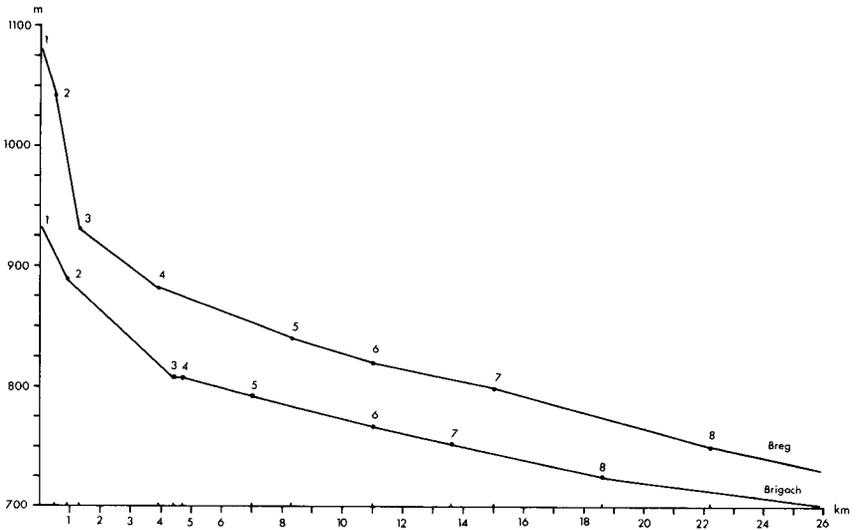


Abb. 1. Gefällkurven von Breg und Brigach mit eingezeichneten Probestellen (ohne unteren Mittellauf).

Die Wassertiefe beider Flüsse ist ziemlich gleich. Eine stärkere Wasserführung der Breg wird durch größere Flußbreite ausgeglichen. Ebenso wie die Wasserführung ändert sich die Strömungsgeschwindigkeit in kurzer Folge. Beim Übergang vom Niedrig- zum Hochwasser kann sie sich um  $1 \text{ m/s}$  erhöhen, wie Messungen ergeben haben. Aber gerade die kurzfristigen Erhöhungen der Strömungsgeschwindigkeit können für die Besiedlung eines betreffenden Bachabschnittes von großer Bedeutung sein. Die Messungen erfolgten stichprobenartig mit einem Meßflügel der Firma Ott. (Vgl. BACKHAUS & SANDER 1967). Es wäre daher falsch, die gesamte Variationsbreite der Fließgeschwindigkeit aufgrund der wenigen Messungen zu beurteilen. Deutlich zeigt sich jedoch die Abnahme der Fließgeschwindigkeit von der Wasseroberfläche zum Boden hin. Hinter Steinen des Bodengrundes erniedrigt sie sich oft bis nahe Null (AMBÜHL 1962). Ferner sei in diesem Kapitel auf die Abwasserleitungen hingewiesen, die eine für die Besiedlung bedeutsame Rolle spielen.

Die Breg kann als relativ sauberer Fluß bezeichnet werden. Außer häuslichen Abwässern, die von den Nebenbächen zugeleitet werden und von untergeordneter Bedeutung sind, ist nur die Zuleitung der Stadt Furtwangen (F in Abb. 2) zu nennen. Die Einwirkung ist schon nach wenigen Kilometern infolge Selbstreinigung nicht mehr nachzuweisen.

Dagegen ist die Brigach stark abwasserbelastet. Vor allem die Industriestädte St. Georgen und Villingen, die zum Untersuchungszeitpunkt noch keine genügenden Kläranlagen in Betrieb hatten, entließen große Abwassermengen in den Fluß. In Donaueschingen machten vor allem Brauereiabwässer die Brigach zu einem für faunistische Untersuchungen dieser Art unbrauchbaren Fluß\*.

Die Donau, die nach dem Zusammenfluß das Abwasser der Brigach aufnehmen muß, erfährt nach 2,6 km eine erneute Belastung durch die stark salzhaltige Stille Musel von der Saline in Bad Dürkheim. Im weiteren Verlauf gelangen nur häusliche und landwirtschaftliche Abwässer der anliegenden Gemeinden in den Fluß, jedoch ist die Selbstreinigung durch die langsame Fließgeschwindigkeit in diesem Flußabschnitt nicht sehr groß.

## B. Die Untersuchungsstationen

An den beiden Flüssen Breg und Brigach wurden je zwölf Probestellen festgelegt. Dabei kamen auf den Oberlauf einschließlich Quellregion je vier Stationen, auf den oberen und unteren Mittellauf ebenfalls je vier Stationen. Vom Zusammenfluß bei Donaueschingen bis zur Versickerung wurden sechs Probestellen festgelegt (Abb. 2).

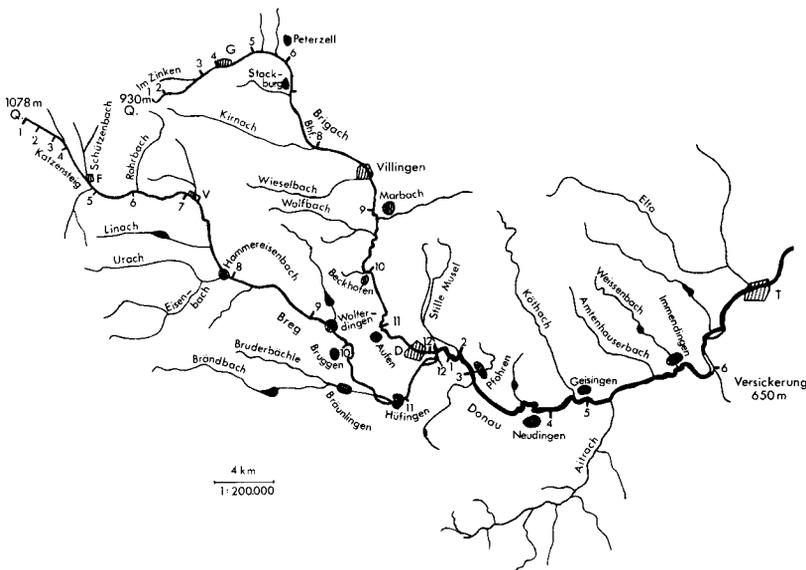


Abb. 2. Übersichtskarte des Untersuchungsgebietes mit Lage der Probestellen.

\* Stand 1960. Inzwischen sind mehrere Kläranlagen gebaut worden.

Die Untersuchungsstationen sind dieselben, welche auch für die Wasserproben gewählt wurden. (BACKHAUS & SANDER 1967). Die Auswahl mußte außerdem so vorgenommen werden, daß gleichzeitig alle in den einzelnen Flußabschnitten auftretenden Biotope erfaßt wurden. Sie erfolgte in Zusammenarbeit mit Herrn Dr. D. BACKHAUS, der zur selben Zeit die Algenbesiedlung dieses Gebietes untersuchte (BACKHAUS 1965).

An allen Untersuchungsstationen wurden außerdem auch allgemein faunistische Untersuchungen durchgeführt. Zur besseren Erfassung der Oberlauformen schoben wir im zweiten Untersuchungsmonat an der Breg zwei, an der Brigach eine weitere Station ein, die nur faunistisch bearbeitet wurden (Abb. 2). Die Exkursionen wurden an jedem Flußlauf einmal monatlich in möglichst gleichen Zeitabständen von Januar 1960 bis Dezember 1960 durchgeführt.

Ferner wurden folgende Gewässer zum Vergleich bearbeitet: Feldseebach mit 8, Haslach mit 6 und Elz mit 4 Untersuchungsstationen. Die Auswahl dieser Stationen erfolgte nach den gleichen Gesichtspunkten wie bei Breg und Brigach. Weitere Proben wurden den verschiedenen Schwarzwaldseen, dem Bodensee, sowie Rhein und Wutach entnommen.

### C. Chemie

Da die Chemie der Donauquellflüsse gesondert veröffentlicht wurde (BACKHAUS & SANDER 1967), sei in diesem Teil der Arbeit nur kurz auf die chemischen Daten eingegangen, die hier wichtig sind. Bei der Vielzahl der Stationen war die erforderliche schnelle Analyse der Wasserproben im Einmann-Betrieb nicht möglich. Herrn Dr. D. BACKHAUS danke ich daher an dieser Stelle herzlich für die Zusammenarbeit.

Folgende Faktoren sind hier kurz zusammengefaßt: Temperatur, Wasserhärte, pH-Wert, Sauerstoff, freies Kohlendioxyd und Chlorid.

#### 1. Temperaturverhältnisse

Die Lufttemperatur wurde am Ufer über dem Wasserspiegel gemessen. Infolge der großen räumlichen und zeitlichen Abstände zwischen den einzelnen Stationen und den damit verbundenen erheblichen Tagesamplituden sind die gewonnenen Meßergebnisse nur als Annäherungswerte aufzufassen.

Im Untersuchungsjahr lagen die niedrigsten Temperaturen an den Exkursionstagen in den Monaten Januar und Februar mit nur  $-2,6^{\circ}\text{C}$ . Die höchsten Tageswerte an einzelnen Stellen betragen an der Breg im Juni  $24,2^{\circ}$ , an der Brigach im August  $28,0^{\circ}$ . An der Donau wurden im August bei Neudingen und Pfohren  $28,4^{\circ}$  gemessen.

Genauer erfassen lassen sich die Temperaturen des Wassers, obwohl Messungen, die an einigen Stellen im Verlauf eines Tages stündlich gemacht wurden, eine Tagesamplitude von  $5^{\circ}\text{C}$  ergaben. (Vgl. BACKHAUS & SANDER 1967, Fig. 14–16)

#### 2. Wasserhärte

Ein Unterschied zwischen beiden Flüssen zeigt sich schon im Oberlauf, wo die Härtewerte der Brigach etwa doppelt so hoch liegen wie die der Breg. Im Oberlauf

der Breg betragen sie etwa 0,6 °dH im Durchschnitt, steigen im Mittellauf auf 1,0 °dH und liegen vor dem Zusammenfluß um 3,7 °dH.

Im Oberlauf der Brigach wurden 1,3 °dH gemessen, an der Station St. Georgen beträgt der Jahresmittelwert 2,7 °dH. Nach Beginn der Muschalkalkformation bei Villingen steigt die Gesamthärte auf 6,0 °dH im Mittel. Bei Donaueschingen schließlich betrug der Durchschnittswert aus allen Messungen 8,6 °dH. Dieser Anstieg beruhte auf der starken Abwasserzufuhr. Die Gesamthärte der Donau lag zunächst zwischen der von Breg und Brigach bei 5,6 °dH. Durch die Abwässer der Stillen Musel erfolgt ein sprunghafter Anstieg um 2–3 Härtegrade. Im weiteren Verlauf nimmt die Härte gleichmäßig zu bis etwa 9,5 °dH bei der Versickerung.

### 3. ph-Werte

In der Breg stieg der ph-Wert zunächst gleichmäßig von 5,9 auf 7,4 an und fiel bei Station 8 (Hammereisenbach) auf 6,8 zurück. Die Ursache dieses Absinkens ist nicht geklärt, dürfte aber auf industrielle Abwässer oder auf Einwirkung kleinerer, nicht untersuchter Nebenbäche zurückzuführen sein. Im oberen Mittellauf wurden Maxima von 8,0–8,5 sowie Minima von 6,6 gemessen.

In der Brigach ist der Verlauf zunächst ähnlich. Der ph-Wert steigt von 5,7 auf 7,7 an. An den beiden Abwasserleitungen St. Georgen und Villingen stieg die Kurve auf 7,6 und 8,1 an. In der Donau betrug der ph-Wert gleichmäßig 7,2–7,4.

### 4. Sauerstoff

Im Oberlauf der Breg wurden keine vollen Sättigungswerte angetroffen. Die Jahresmittelwerte der beiden obersten Stationen lagen bei 82,9 und 97,5%. Im oberen und unteren Mittellauf lagen die Sättigungswerte um oder über 100%. In der Brigach lag die O<sub>2</sub>-Sättigung im Quellgebiet um 93%, unterhalb bis Station 4 um 100%. Danach fiel sie auf 82%. Bei Station 8 (Kirnach Bhf) erreichte sie wieder 100%. Erst nach Zufluß der Brauereiabwässer bei Donaueschingen fiel die Sättigung auf 50% ab. In der Donau blieb vor allem am Vormittag ein Sauerstoff-Defizit bestehen, das meist mehr als 10% betrug.

### 5. Freies Kohlendioxyd

Die Werte der Bregquelle lagen um 3,7–22,3 mg/L, die der Brigach wesentlich höher bei 9,3–43,7 mg/l. Im weiteren Flußverlauf der Breg lagen die Werte um 3–4 mg/l, in der Brigach bei 5–8 mg/l. Nur an den Abwasserleitungen bei St. Georgen und Villingen stiegen sie auf 18–32 mg/l. Im Donauabschnitt betrug der CO<sub>2</sub>-Gehalt um 10 mg/l, nur bei wenigen Messungen schwankten die Werte stärker.

## 6. Chlorid

In beiden Quellflüssen war der Chloridgehalt relativ niedrig. Im Oberlauf der Breg lagen die Chloridwerte zwischen 0,3 und 0,8 mg/l, während die in der Brigach um 2–6 mg/l betragen. Im Mittellauf der Breg blieben die Werte niedrig, während sie in der Brigach an den Abwasserzuflüssen bis 27,5 mg/l erreichen konnten und unterhalb wieder abfielen. Der hohe Cl-Gehalt der oberen Donau wird durch die Abwässer der Saline Bad Dürheim hervorgerufen. Der Durchschnittswert für Station 1 betrug 8,5 mg/l, die Konzentrationserhöhung zwischen Station 1 und Station 2 schwankt um 6 mg/l. Im weiteren Verlauf steigt der Cl-Gehalt an bis etwa 16 mg/l im Jahresmittel (vgl. BACKHAUS & SANDER 1967).

## III. Biologischer Teil

### A. Methodik

Eine genaue quantitative Erfassung der Tiere war ohne spezielle Sammelgeräte nicht möglich. Auch sind die bisher beschriebenen Sammelmethode in diesen meist mit Steinen verschiedener Größen erfüllten Flußstrecken zu ungenau, wenn sich auch einige Autoren darauf berufen (DITTMAR 1955, ALBRECHT 1959).

Ich habe mit der folgenden, eigenen Methode versucht, die Häufigkeit sowie die Besiedlungsdichte einigermaßen genau festzustellen: Bei Larvenfängen wurde ein kleiner Handkäscher mit einem Durchmesser von 20 cm und einer Netztiefe von 25 cm verwendet. Dieser wurde bei Sand- oder Schlammproben einmal gefüllt, sorgsam ausgewaschen und die Tiere ausgelassen. Bei Proben aus steinigem Untergrund wurden drei handtellergroße Steine abgelesen. In Moos oder auf Pflanzen lebende Tiere wurden durch vorsichtiges Ausreißen eines Pflanzenbüschels von vergleichbarer Größe bei den einzelnen Probenentnahmen gesammelt. Dabei wurde ein Käscher davorgehalten, um abtreibende Tiere mitzuerfassen. Auslese und Fixierung erfolgte an Ort und Stelle, um Verluste beim Transport zu vermeiden.

Infolge der kurzen Zeit, die für die Untersuchung einer Station zur Verfügung stand, mußte diese Methode genügen, um Aussagen über Artenverteilung und Besiedlungsdichte zu machen. Anfänglich fixierte ich in 70% Alkohol. Infolge der starken Wasserabgabe aus dem Körper der Tiere und der damit verbundenen Verdünnung des Fixierungsmittels wurden die Tiere dann direkt in 85–90% Alkohol gebracht, ohne daß Schädigungen des Materials auftraten. Mußte dieses bis zur Determinierung einige Zeit aufbewahrt werden, wurden die Tiere nach etwa einer Woche in 70% Alkohol umgebettet, da sie sich sonst leicht verfärbten oder zerbrachen. Überhaupt wurden sowohl Larven als auch Imagines sehr zerbrechlich, sobald sie längere Zeit fixiert waren, was die Bestimmung sehr erschwerte. Andere Fixierungsmittel, wie Alkohol-Glycerin u. ä., erwiesen sich nicht als besonders geeignet. Glyceringemische taten zwar gute Dienste beim Transport, da sie die Schüttelbewegung hemmen, verfärben aber in kurzer Zeit das Material. Die sicherste Methode ist daher baldiges Aufarbeiten der Proben, um Verluste zu vermeiden.

Der Fang der Imagines war relativ schwierig. Da die höchste Flugintensität im allgemeinen in den Vormittags- und Abendstunden liegt, wurde die genaue Erfassung aus folgenden Gründen erschwert: Infolge der großen Zeitabstände, die zwischen den einzelnen Probestellen lagen, verschob sich die Flugintensität so, daß zu Beginn der Untersuchungen noch sitzende Imagines bzw. Subimagines gefangen werden konnten, im weiteren Verlauf jedoch schwärmten

die Tiere bereits in unerreichbarer Höhe. Der Schlüpftermin konnte mittels einer später (s. 439) beschriebenen Methode trotzdem ermittelt werden.

Das Sammeln erfolgte durch Abklopfen oder Ablezen der noch nicht schwärmenden Tiere von Sträuchern, Mauern o. ä. Bei Flugbeginn konnten noch Tiere aus niedrig fliegenden Schwärmen herausgekäschert werden. Bei schlechtem Wetter war ein Sammeln ohnehin unmöglich, da dann keine Tiere schlüpften. Das Material an Imagines reicht daher für spezielle Untersuchungen nicht aus; für die vorliegende Arbeit waren vor allem die Larven von Wichtigkeit.

## B. Besprechung der Arten

Im Untersuchungszeitraum wurden im Untersuchungsgebiet die Larven von 36 Ephemeropteren-Arten gefunden. Die mit x bezeichneten sind Erstfunde für den Schwarzwald.

Die Ordnung der Familien erfolgt nach BERTRAND 1954.

### Ephemeridae

*Ephemera danica* MÜLL.

Material: 24 Larven

Einzig grabende Form aus dem Schwarzwald. Die Larve lebt im Sand oder Schlamm, etwa 5–6 cm tief, meist 50 cm unter der Wasseroberfläche. Besiedlungsdichte 5–6 Tiere/qm. An ruhigen Stellen im Ober- und oberen Mittellauf. Im Unterlauf kleinerer Quellbäche wurde sie in Kolken gefunden.

Flugzeit: Juli-August. Nach DITTMAR (1955) ist die Art kaltstenotherm, was auch dem Auftreten im Oberlauf der Brigach und einiger kleinerer Quellbäche entspricht. Die Art ist perennierend, d. h., das ganze Jahr über sind Larven und Nymphen zu finden. In der Breg wurde die Form trotz gleicher Bodengrundbeschaffenheit nicht gefunden.

Eine nahe verwandte Art, *Ephemera vulgata*, wurde im Bodensee mit dem Bodengreifer in einer Tiefe von 5–6 m aus dem Schlamm geholt. Diese Art ist im Schwarzwald selbst nicht vertreten.

### Ecdyonuridae

*Epeorus assimilis* EAT.

Material: 244 Larven

Die Art gehört wie alle Ecdyonuriden zur rheophilen Gruppe. Ausschließlicher Steinbewohner an rasch fließenden Stellen. Flugzeit: Juli-August. Die Art ist kaltstenotherm.

Nr.	A r t	Biotop				Flufabschnitt						Flug	St.	eut.	Saprobiengrad			
		St.	Pfl.	Schl.	S.	Q	QB	OL	o.ML	u.ML	See				bos	aos	bms	ams
1	<i>Ephemera vulgata</i>				●					○	●	7-8	X		X	?		
2	<i>Ephemera danica</i>				●				×	○	○	6-8	X		X	?		
3	<i>Epeorus assimilis</i>	●							○	●	○	8	X		X			
4	<i>Ecdyonurus venosus</i>	●								○	○	6-10		X		X		
5	<i>Ecdyonurus fluminum</i>	●									●	7		X				
6	<i>Ecdyonurus forcipula</i>	●									●	7-8		X		X		
7	<i>Heptagenia sulphurea</i>	●									○	7-9	X				X	
8	<i>Heptagenia fuscescens</i>	●	×								●	-	X				X	
9	<i>Rhythrogena semicolorata</i>	●								●	○	6-7	X		X			
10	<i>Siphonurus aestivalis</i>		●	×						○	●	4-7		X			X	
11	<i>Siphonurus lacustris</i>		○	○							●	5-8	X				X	
12	<i>Siphurella linnaeana</i>		●								●	6-7		X			X	
13	<i>Ameletus inopinatus</i>	○	●								○	4-8	X		X			
14	<i>Cloeon dipterum</i>		●			×	○	○			○	5-10		X			X	
15	<i>Cloeon simile</i>		●								●	3-9		X			X	
16	<i>Procloeon pseudorufulum</i>	×	●								○	5-6	X		X			
17	<i>Centropitilum luteolum</i>		●	○							○	7-9	X				X	
18	<i>Centropitilum pennulatum</i>	×	●	○							○	7-9		X	X			
19	<i>Baetis rhodani</i>	●	●	×		×	●	○	○		○	3-10		X			X	
20	<i>Baetis alpinus</i>	●	●				○	●				5-10	X					
21	<i>Baetis subalpinus</i>	●	○				○	●				-	X			X		
22	<i>Baetis pumilus</i>	○	○				●	○				6-7	X	X	X			
23	<i>Baetis niger</i>	×	●	×		×	○	●	○		○	6-9		X				
24	<i>Baetis scambus</i>	○	●					●				7-8	X				X	
25	<i>Baetis vernus</i>	●	○						○	○		9		X			X	
26	<i>Baetis buceratus</i>	○	●						○	○		10		X				
27	<i>Leptophlebia vespertina</i>		●	○					○		○	5-7		X			X	
28	<i>Leptophlebia marginata</i>	○	○	●						○	○	5-9	X					
29	<i>Habrophlebia fusca</i>	○		●	×			●	○			6-7	X				X	
30	<i>Habroleptoides modesta</i>	●	×	○					○	●		5-6	X				X	
31	<i>Paraleptophlebia submarginata</i>	×	○	○							○	5-7	X				X	
32	<i>Ephemerella ignita</i>	●	●	○	×				○	●	○	6-10		X		X	?	
33	<i>Chitonophera krieghoffi</i>	×	●	○		×	●					5	X		X			
34	<i>Torleya belgica</i>		○	●	×			●				5-7	X				X	
35	<i>Caenis horaria</i>		○	●						○	○	6		X			X	
36	<i>Caenis moesta</i>		○	●							○	8		X	X			
37	<i>Caenis robusta</i>	○		●	×						○	7-8		X			X	

Abb. 3. Verbreitung, Biotope, Flugzeit, thermische Eigenschaft sowie Angaben über Abwasserresistenz der im südl. Schwarzwald vorkommenden Ephemeropteren-Arten. (St. = Steine, Pfl. = Pflanzen, Schl. = Schlamm, S. = Sand, Q = Quellregion, QB = Quellbach, OL = Oberlauf, o.ML = oberer Mittellauf, u.ML = unterer Mittellauf, stt. = stenotherm, eut. = eurytherm, bos =  $\beta$ -oligosaprob, aos =  $\alpha$ -oligosaprob, bms =  $\beta$ -mesosaprob, ams =  $\alpha$ -mesosaprob.)

*Rhitrogena semicolorata* CURT.

Material: 116 Larven

Die Art ist neben *Epeorus* sp. und *Ecdyonurus venosus* eine der häufigsten Ecdyonuriden. Die Hauptverbreitung liegt im Oberlauf; im unteren Mittellauf ist sie nicht vorhanden.

Lebt auf Steinen oder grobem Kies in starker Strömung, wo sie sich mit Hilfe ihrer saugblätträhnlichen, großen ventral gelegenen ersten Kiemenpaare festzuhalten vermag.

Die Flugzeit dauert im Schwarzwald vom Mai bis in den August. DITTMAR (1955) bezeichnet sie als echte rheobionte, eurytherme Bachform. Ein Befall mit der Chironomide *Symbiocladius equitans*, die in manchen Gebieten bis 50% der Population befällt, wurde im südlichen Schwarzwald nicht festgestellt, wohl aber liegen Meldungen darüber aus den Niederungsbächen der Rheinebene vor. Wodurch das Fehlen im Schwarzwald hervorgerufen wird, ist noch ungeklärt. (CODREANU 1939).

*Heptagenia sulphurea* MÜLL.

Material: 24 Larven

Die Art ist im Untersuchungsgebiet sehr selten und wurde fast nur in der Donau gefunden, wo sie zusammen mit anderen rheophilen Arten lebt. Die Flugzeit dauert von Juli bis August. Die Art wird als stenotherm bezeichnet.

*Heptagenia fuscogrisea* RETZ.

Material: 46 Larven

Eine ziemlich seltene, nur in der Donau und einigen Nebenbächen gefundene Art. Stenotherm. Die Flugzeit konnte nicht ermittelt werden, liegt aber nach SCHOENEMUND (1930) im Juni.

*Ecdyonurus venosus* FABR.

Material: 256 Larven

Die Art lebt meist mit *Epeorus assimilis* zusammen auf Steinen. Im ganzen Bachlauf gleichmäßig vertreten jedoch im Oberlauf häufiger. Diese Art ist wie die meisten Arten der Gattung *Ecdyonurus* eurytherm, d. h., sie ist im Quellbezirk bei ca. 5 °C Wassertemperatur genau so häufig anzutreffen wie im Oberlauf mit 7–8 °C im Jahresmittel. Aber auch bei Temperaturen von 15–16 °C kann die Art dominant sein (RAWLINSON 1939).

Die Ecdyonuriden haben allgemein einen einjährigen Entwicklungszyklus. Die Flugzeit liegt im Untersuchungsgebiet von Juni bis August, vereinzelt wurden im unteren Mittellauf noch im Oktober Imagines beobachtet.

*Ecdyonurus fluminum* PICT.

Material: 12 Larven

Die Larve ist im Schwarzwald seltener als bisher angenommen wurde (Vgl. EIDEL 1933 und SCHOENEMUND 1930). An der Donau wurde sie in der Nähe der Versickerung festgestellt. In höheren Regionen ist sie nach meinen Beobachtungen nicht sehr häufig und hat ihre Hauptverbreitung in den Niederungsbächen. Flugzeit von Juli bis August.

*Ecdyonurus forcipula* PICT.

Material: 45 Larven

Eine nicht sehr häufige, vor allem im unteren Mittellauf lebende Art. Flugzeit von Juli bis September. Sie lebt wie alle Ecdyonuriden in stärkerer Strömung in etwa 0,5–1,5 m Wassertiefe meist auf oder seitlich an Steinen. Mit zunehmender Strömung zieht sie sich auf die der Strömung abgewandte Seite zurück. In stark turbulenten Bächen wurde sie auch an der Unterseite der Steine gefunden (AMBÜHL 1961). Infolge ihrer Fähigkeit, sich sowohl seitlich wie vorwärts und rückwärts bewegen zu können, bekamen die Ecdyonuriden den volkstümlichen Namen „Krabbenhaft“.

## Siphonuridae (Abb. 4)

*Ameletus inopinatus* EAT.

Material: 96 Larven

Eine kleine *Baetis*-ähnliche Art, die auf Steinen oder Pflanzen lebt. Sie ist im Untersuchungsgebiet selten und wurde nur im unteren Mittellauf gefunden. Da die Art kaltstenotherm ist und ihre Hauptverbreitung in subalpinen Regionen, vor allem in den Feldbergflüssen hat, ist ihr Vorkommen in der Donau bei Temperaturen um 15–16 °C bemerkenswert.

*Siphurella linnaeana* EAT. x

Material: 77 Larven

Sie lebt ausschließlich im unteren Mittellauf in ruhigen, langsam fließenden oder stehenden Gewässern. Gelegentlich wurde sie mit *S. aestivalis* zusammen beobachtet, meist leben die Arten jedoch getrennt voneinander. Vorkommen auf Pflanzen oder abgestorbenen Pflanzenteilen. Ausgesprochen eurytherme Form. Flugzeit von Juni bis Juli in großen Schwärmen.

*Siphonurus lacustris* EAT. x

Material:

Die Larve wurde nur an zwei Stationen der Donau gefunden. Sie lebt an ruhigen Stellen im unteren Mittellauf auf Pflanzen. Die Larve gehört zum Typ der natanten

Formen. Sie wurde nie zusammen mit anderen Siphonuriden beobachtet. Die Art ist hemistenotherm. Die Flugzeit liegt zwischen Mai und August. Der Entwicklungszyklus der Siphonuriden ist einjährig. Die lange Flugzeit ist auf das verschiedenen schnelle Heranwachsen der Larven in den einzelnen Flußabschnitten zurückzuführen.

*Siphonurus aestivalis* EAT.

Material: 356 Larven

Eine sehr häufige Art, vor allem in ruhigen Buchten oder Tümpeln des Oberlaufes und oberen Mittellaufs. Auch in der Quellbachregion angetroffen. In manchen Flußabschnitten trägt diese große Larve oft den Charakter einer Leitform. Im unteren Mittellauf wird sie durch *Siphurella linneana* abgelöst. Gemäß ihrer weiten Verbreitung ist die Art als eurytherm zu bezeichnen. *S. aestivalis* ist in den meisten Schwarzwaldseen zu finden. Die Flugzeit liegt in tieferen Lagen in der Zeit von April bis Juni, in höheren Regionen etwa im Juni/Juli.

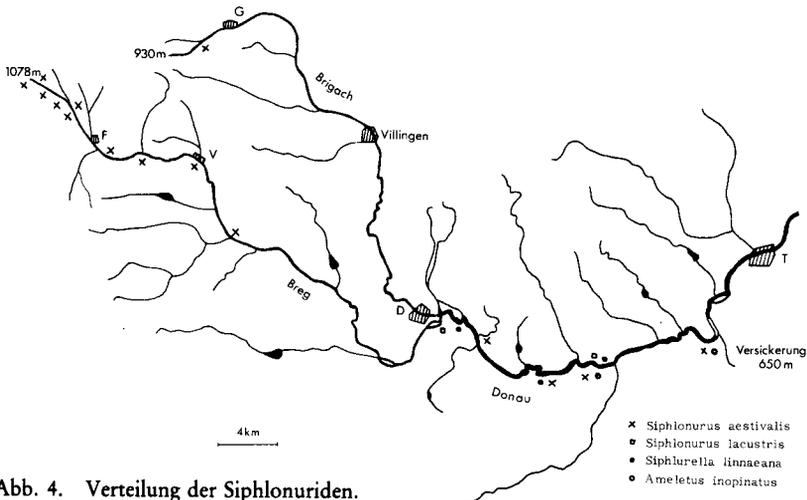


Abb. 4. Verteilung der Siphonuriden.

Baetidae (Abb. 5 und 6)

*Baetis alpinus* PICT. x

Material: 117 Larven

Diese Art wurde zusammen mit der folgenden bereits für den Schwarzwald gemeldet (SANDER 1961). Sie lebt zusammen mit anderen *Baetis*-Arten auf Steinen oder Pflanzen. In höheren Regionen dominant (Feldberg). Eine ausgesprochene kaltstenotherme Art ( $5-7^{\circ}\text{C}$ ), die jedoch auch an der Donauversickerung gefunden wurde. Sonst aus allen schnellfließenden Bächen höherer Lagen bekannt. Die Flugzeit dauert je nach Region von Mai bis Oktober.

*Baetis subalpinus* BENGTS. x

Es wurden nur wenige Larven gefangen. Diese Art wurde im Oberlauf der Brigach nur vereinzelt gefunden, häufiger dagegen im Feldberggebiet. Die Art hat eine gleichmäßige Flugperiode von Mai bis Oktober. Die Überwinterung erfolgt als Larvulae, welche eine Diapause von mehreren Monaten haben können, die von den Umweltbedingungen abhängig ist (PLESKOT 1958, MÜLLER-LIEBENAU 1960).

Es könnten so zwei Generationen im Jahr vorkommen, da vor allem im Oberlauf der Brigach im Januar kleine Larven angetroffen wurden, die bis zum März herangewachsen waren, wo dann außerdem wieder Larvulae der Art vorhanden waren, die vorher im Untergrund eine Diapause durchgemacht hatten (vgl. PLESKOT 1958).

*Baetis rhodani* PICT.

Material: 1195 Larven

Sie ist im Schwarzwald, wie in den anderen Untersuchungsgebieten, als die häufigste Ephemeroptere anzusehen. Im Donaugebiet ist sie von den Oberläufen bis zur Versickerung die Leitform, eine der wenigen abwasserresistenten Arten (bis zur  $\beta$ -mesosaprobien Stufe). Gehört wie alle *Baetis*-Arten zur natanten Gruppe und lebt meist auf Steinen oder Pflanzen. Die Art ist eurytherm. Die Flugzeit ist unterteilt in eine Frühjahrsflugperiode von März bis Mai (in der Stadt Freiburg wurden schon im Februar Imagines gefangen), und in eine Sommer- oder Herbstflugperiode von Juni bis Oktober. Nach ILLIS (1959) macht die Art ebenfalls eine Diapause durch, die aber vermutlich nicht im Eistadium, sondern im Larvenstadium erfolgt. Bei meinen Untersuchungen wurden im Winter im Sandlückensystem immer Larvulae verschiedener Baetiden gefunden, jedoch nie Eier.

*Baetis scambus* EAT.

Material: 78 Larven

Die Larve dieser Art läßt sich nur schwer von *Baetis bioculatus* unterscheiden, die Imago hingegen gut. Eine stenotherme Art. Im Untersuchungsgebiet leben sie fast ausschließlich im Oberlauf auf Steinen und Pflanzen. Im unteren Mittellauf wurden sie nur noch vereinzelt angetroffen. Flugzeit von Juli bis August.

*Baetis vernus* CURT. x

Eine seltenere, eurytherme Art, die am oberen und unteren Mittellauf der Breg gefangen wurde. Im September wurden Schwärme der Art beobachtet. Infolge der geringen Funde können aber über die Biologie dieser Art keine sicheren Aussagen gemacht werden. Nach PLESKOT (1958) erfolgte die Überwinterung im Ei.

*Baetis buceratus* EAT. x

Material: 156 Larven

Die Hauptverbreitung liegt im unteren Mittellauf, wo sie auf Pflanzen, seltener auf Steinen vorkommt. Die Art ist hemistenotherm. Die Flugzeit ist nicht sicher

festgestellt worden, jedoch wurden an der Breg im Oktober Massenschwärme der Art beobachtet.

*Baetis pumilus* BURM.

Material: 176 Larven

Die Art ist hauptsächlich aus dem Oberlauf der Breg bekannt, wo sie bis in die Quellregion geht. In der Brigach wurden nur einzelne Larven gefangen. Ein zweites größeres Auftreten wurde an der Donau im Gebiet der Versickerung festgestellt. Die Tatsache, daß gerade dort zahlreiche Oberlauformen anzutreffen sind, dürfte auf den Einfluß eines kleineren Nebenbaches, der von der Höhe herabkommt, zurückzuführen sein, aus welchem kleine Larven eingeschwemmt werden. Eine Entwicklungsmöglichkeit der Larven ist dann in folgenden Faktoren gegeben:

Die Bodenbeschaffenheit ist steinig wie im Bergbach selbst, die Strömung ist direkt an der Versickerung relativ groß und die Wassertemperatur im Durchschnitt nicht sehr hoch, da die Donau hier fast den Charakter eines breiten Waldbaches hat. Bei Normalwasserstand entspricht auch die Wassertiefe mit etwa 50 cm der eines Waldbaches. Die Flugzeit liegt in der Zeit von Juni bis Juli.

*Baetis niger* L.

Material: 256 Larven

Eine im Oberlauf recht häufige Art. In der Breg bis in die Quellregion gehend. In der Donau ebenfalls an der Versickerung gefunden. Im Gegensatz zu anderen *Baetis*-Arten lebt sie meist nur auf Pflanzen, oft zusammen mit *B. alpinus*. Nach DITTMAR (1955) soll die Art auch im Mittellauf häufig sein; er bezeichnet sie als eurytherme Form. Im Schwarzwald ist sie jedoch reine Oberlauform und auf die Quellbezirke beschränkt; sie müßte daher eher als kalt-stenotherme Art angesehen werden. Die Flugzeit liegt zwischen Juni und September.

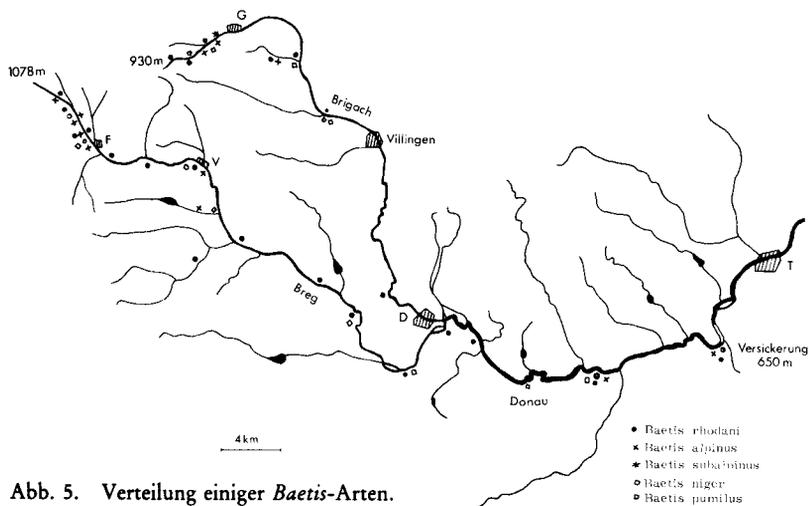


Abb. 5. Verteilung einiger *Baetis*-Arten.

*Procloeon pseudorufulum* KIMM.

Material: 76 Larven

Auch diese Art, die in der Breg nur in höheren Lagen vorkommt, hatte an der Donau in der Gegend der Versickerung ein Optimum. Sie lebt an fließenden Stellen auf Steinen oder Pflanzen. In der Brigach ist die Art nicht vorhanden. Sie scheint kaltensterntherm zu sein. Flugzeit von Mai bis Juni.

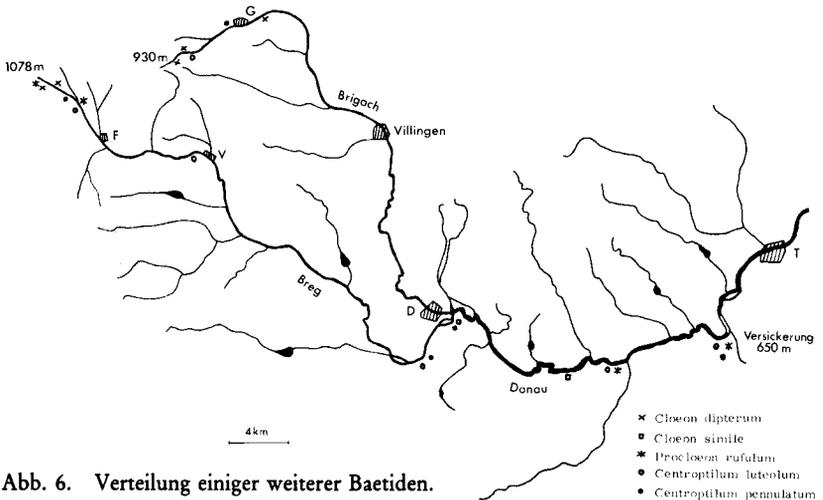


Abb. 6. Verteilung einiger weiterer Baetiden.

*Cloeon dipterum* L.

Material: 174 Larven

Lebt in Tümpeln und Weihern der Quellregion und des Oberlaufs und ist dort die häufigste Ephemeroptere. Im Unterlauf ist sie nicht vorhanden. Besonders in der Quellregion der Brigach war sie recht zahlreich. Man kann sie trotz ihres Auftretens in so hohen Lagen als eurytherm bezeichnen, da sich die Tümpel in den Sommermonaten stark erwärmen, während die Larven in den Wintermonaten bei Wassertemperaturen von 4–5 °C ebenso häufig zu finden waren. Die sehr lange Flugzeit von Mai bis Oktober läßt ebenfalls auf eine Diapause im Eistadium oder Larvulastadium schließen. Zumindest ist eine Teilstagnation der Entwicklung anzunehmen, da außer Kleinstlarven immer auch größere Larven gefangen wurden.

*Cloeon simile* EAT.

Material: 45 Larven

Diese Art war im Untersuchungsgebiet sehr selten und nur im unteren Mittellauf in ruhigen Buchten zu finden. Die Art ist ebenfalls eurytherm; die relativ lange Flugzeit währt von März bis Oktober. Ob hier zwei Generationen auftreten, ist nicht untersucht worden.

*Centroptilum luteolum* MÜLL. x

Material: 87 Larven

Die Art ist bisher im Schwarzwald nicht festgestellt worden, obwohl sie bei meinen Untersuchungen relativ zahlreich auftrat. Im Donaugebiet wurde sie allerdings nur am Oberlauf und unteren Mittellauf gefunden, wo sie auf Pflanzen, vereinzelt auch auf abgestorbenen Pflanzenteilchen o. ä. lebt, die Art ist stenotherm; die Flugzeit liegt in der Zeit von Juli bis September.

*Centroptilum pennulatum* EAT. x

Material: 26 Larven

Diese ebenfalls im Schwarzwald erstmalig gefundene Art tritt nur vereinzelt im Oberlauf von Breg und Brigach, etwas häufiger im Unteren Abschnitt der Donau auf. Sie lebt zusammen mit anderen Baetiden auf Steinen in ruhigen Zonen. Sie scheint eurytherm zu sein. Die Flugzeit dauert von Juli bis September.

## Leptophlebiidae (Abb. 7)

*Habrophlebia fusca* CURT.

Material: 56 Larven

Die Art gehört zum Typus der kriechenden Larven. Sie wurde im Verlauf dieser Untersuchungen nur vereinzelt im Oberlauf der Brigach und in der Donauversickerung gefunden, während sie im übrigen Schwarzwald weiter verbreitet ist. Sie lebt zwischen Steinen und im Schlamm. Nach DITTMAR (1955) ist die Art kaltstenotherm, was auch für die hier gesammelten Larven zutreffen dürfte. Die Larven waren nur in den frühen Sommermonaten anzutreffen. Die Flugzeit dauerte von Juni bis Anfang August. In den übrigen Monaten wurden keine Larven dieser Art gefunden, was auf eine Ruhepause im Ei hinweist. PLESKOT (1958) machte die gleiche Feststellung bei der nahe verwandten Art *Habrophlebia lauta* (die im Untersuchungsgebiet nicht vertreten war) und bezeichnete diese als temporäre Form, die den Sommer und Winter in Diapause im Ei überdauert.

*Leptophlebia vespertina* L.

Material: 146 Larven

Die Art ist in den Schwarzwaldseen und Weihern recht häufig. In Fließwasser lebt sie in ruhigen Buchten, auf Pflanzen und Schlamm. Verbreitet im Oberlauf der Breg und in der Donau, fehlt in der Brigach. Die Art gehört zum natanten Typus. DITTMAR (1955) bezeichnet sie als schwach kaltstenotherm. Nach meinen Untersuchungen scheint sie aber eher eurytherm zu sein, da sie vor allem in Uferzonen von Seen mit starken Temperaturschwankungen stets anzutreffen war. Die Flugzeit liegt zwischen Mai und Juli.

*Leptophlebia marginata* L.

Material: 23 Larven

Diese wenigen Larven stammen aus dem Oberlauf der Breg. Ihre Lebensweise ist ähnlich der vorigen Art, sie kommt auch vergesellschaftet mit dieser vor. In den Seen ist sie allerdings häufiger anzutreffen. Die Flugzeit liegt wie bei *L. vespertina* zwischen Mai und Juli (EIDEL 1933).

*Paraleptophlebia submarginata* STEPH.

Material: 54 Larven

Auch diese Art, die im Oberlauf der Breg vorkommt, wurde an der Donau bei der Versickerung festgestellt. Aus der Brigach stammen nur zwei Einzelfunde im Oberlauf. Sie gehört zum Typus der kriechenden Larven und lebt im Schlamm, seltener auf Pflanzen oder unter Steinen. KIMMINS (1938) bezeichnet sie als schwach rheophile, hemistenotherme Art. Die Flugzeit liegt zwischen Mai und Juli.

*Habroleptoides modesta* HAGEN

Material: 56 Larven

Eine im Donauegebiet nicht allzu häufige Art, die jedoch im ganzen Schwarzwald weit verbreitet ist. In der Haslach bei Falkau war sie dominant. Die Larve gehört zum Typus der Schlängler. Sie lebt in der Strömung zwischen Steinen u. ä., wurde aber auch auf Steinen beobachtet. Die Art hat nur eine Generation im Jahr; nach PLESKOT (1958) übersommern die Tiere im Larvulastadium. Die Flugzeit liegt in der Zeit von Mai bis Juni, häufig wurden Massenschwärme beobachtet.

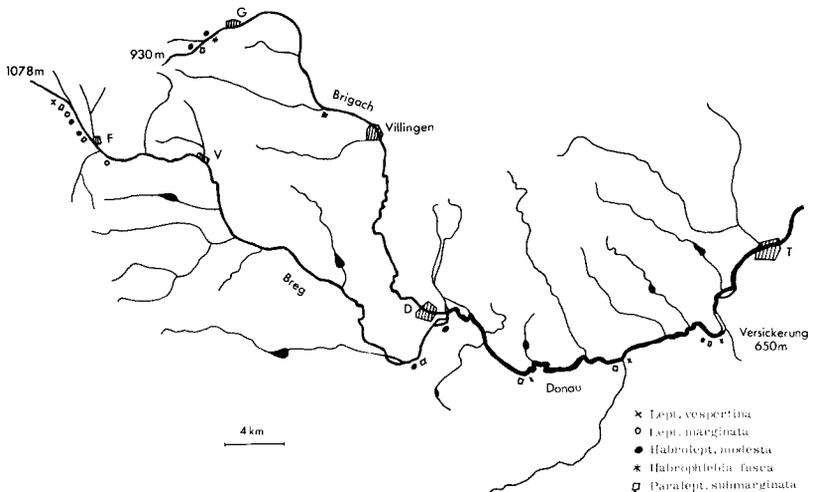


Abb. 7. Verbreitung der Leptophlebiiden.

## Ephemerellidae

*Ephemerella ignita* PODA

Material: 859 Larven

Gehört zum Typus der kriechenden Larven. Die Larve macht eine etwa 10-monatige Diapause im Larvulastadium durch, bevor sie sich im Frühjahr rasch entwickelt. Nach PLESKOT (1958) erfolgt die Diapause im Eistadium. Nach meinen Untersuchungen trifft dies aber nicht zu, da bereits ab November zahlreiche Larvulae zusammen mit Baetiden im hyporheischen Lebensraum gefunden wurden (SCHWOERBEL 1961). Es dürften folglich zwei Diapausen auftreten: Eine im Eistadium bis in den Spätherbst hinein, eine zweite im Larvulastadium bis zum März. Die Hauptverbreitung liegt im oberen Mittellauf, jedoch wird sie auch im Oberlauf bis zum Quellbach und im unteren Mittellauf angetroffen. Sie ist oft so zahlreich, daß sie dann als Leitform anzusehen ist. Sie lebt meist in Pflanzenbüscheln, im Schlamm oder auch auf Steinen. Die Art ist rheophil und eurytherm. Die Flugzeit von Juni bis Oktober.

*Chitonophora krieghoffi* ULM.

Material: 149 Larven

Eine reine Oberlauform, die stellenweise bis in den Quellbach geht. Sie lebt in Moos, auf Steinen oder im Schlamm. Sie wächst in den Wintermonaten heran, wenn die Larven von *Ephemerella ignita* noch im Hyporheal leben, und hat eine kurze Flugzeit im Mai. Während der Entwicklungszeit der *Ephemerella*-Larven ist sie bereits aus dem Bach verschwunden. Da im Hyporheal keine Larven von *Ch. krieghoffi* gefunden wurden, macht diese Art vermutlich zunächst eine Diapause im Eistadium durch, die nach dem Flug von *Ephemerella ignita* beendet wird. Ab September-Oktober ist *Chitonophora krieghoffi* wieder vorhanden.

*Torleya belgica* LEST.

Material: 34 Larven.

Sie wurde im Donaugebiet nur an der Mündung eines Nebenbaches der Brigach gefunden, im oberen Mittellauf. Lebt hier meist im Schlamm, selten auf Steinen. Stenotherme Art. Flugzeit nach EIDEL (1933) von Mai-Juni. Die Art wurde von mir im Oberlauf der Elz, der Wutach und des Wagensteigbaches gefunden, jedoch nie in größerer Zahl.

## Caenidae

*Caenis horaria* L.

Material: 28 Larven

Die Caeniden sind im Untersuchungsgebiet fast ausschließlich Schlammbewohner. Infolge ihrer Schlammbedeckung sind sie schwer zu finden und werden daher oft

übersehen. Die wenigen Exemplare wurden im oberen Mittellauf der Brigach und in der Donau gefangen. Dort nimmt die Häufigkeit stromabwärts zu. Die Art ist eurytherm, die Flugzeit währt von Juli bis August. Die Entwicklung ist einjährig. Ob eine Diapause auftritt, konnte infolge der sporadischen Funde nicht geklärt werden. Massenschwärme wie bei anderen *Caenis*-Arten wurden nicht beobachtet.

*Caenis moesta* BENGTS. x

Material: 46 Larven

Etwas häufiger als die vorige Art. Vom Oberlauf bis zum unteren Mittellauf verbreitet, am zahlreichsten bei der Donauversickerung. Die Art ist ebenfalls eurytherm. Die Flugzeit dauert von August bis September.

*Caenis robusta* ETN x

Material: 34 Larven

Die Art wurde im Donauebiet nicht gefunden, soll aber vollständigshalber angeführt werden, da sie in den meisten Schwarzwaldseen sowie in ruhigen Buchten von Elz, Wutach u. a. vertreten ist. Aus dem Bodensee wurde sie mit Greiferproben aus 5–7 m Tiefe geholt. Die Flugzeit ist hauptsächlich im August, wo riesige Massenschwärme beobachtet wurden.

### C. Zusammenfassung und Vergleich mit früheren Untersuchungen im Schwarzwald

Im südlichen Schwarzwald wurden insgesamt sieben Ephemeropteren-Familien mit zusammen 36 Arten festgestellt, davon allein im Untersuchungsgebiet 35. Hierbei sind die Baetiden mit 14 Arten am häufigsten vertreten, gefolgt von den Ecdyonuriden mit sechs und den Leptophlebiiden und Siphonuriden mit je vier Arten. (Abb. 8).

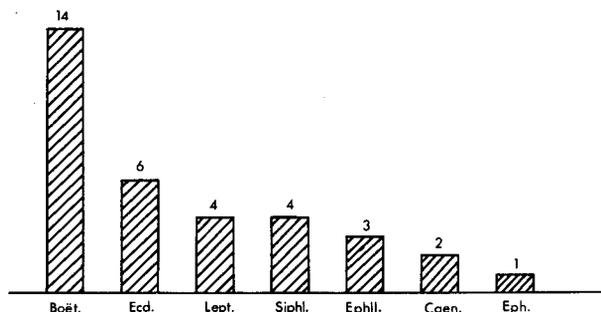


Abb. 8. Familien- und Artenzahl der im Donauebiet gefundenen Ephemeropteren.

Von 21 Arten wurden auch die Imagines gefunden. Die Zahl der gesammelten Larven und Imagines beträgt etwa 5000. Davon entfallen auf die Breg 2500 (26 Arten), auf die Brigach 1500 (23 Arten) und auf die Donau 1000 (26 Arten).

Infolge der Anzahl vergleichbarer Proben an den jeweiligen Probenstellen (die Untersuchungen wurden überall in gleicher Zahl durchgeführt, außer an der Donau, die nur sechs Stationen aufwies), kann auf die Häufigkeit der Ephemeropteren in den einzelnen Flußsystemen gedeutet werden. Die Summe der in der Donau gefundenen Individuen muß zum Vergleich verdoppelt werden, da dort nur halb so viele Stationen wie an Breg und Brigach untersucht wurden.

Sechs der von EIDEL (1933) angeführten Arten fehlen in meiner Artenliste. Zwei sind reine Unterlaufformen, die ich nicht zur eigentlichen Schwarzwaldfauna hinzurechne; zwei weitere sind mit anderen Arten identisch, so daß nur zwei Arten nicht wiedergefunden wurden.

Hingegen kamen zehn Arten hinzu, die in bisherigen Untersuchungen im südwestdeutschen Raum nicht gefunden wurden. Es sind dies: *Baetis alpinus*, *Baetis subalpinus*, *Baetis buceratus*, *Baetis vernus*, *Centroptilum pennulatum*, *Heptagenia fuscogrisea*, *Siphonurus lacustris*, *Siphurella lineana*, *Caenis moesta* und *Caenis robusta*.

Für den Schwarzwald neu gemeldet ist *Centroptilum luteolum*, die von SCHOENEMUND (1930) zwar für den südwestdeutschen Raum genannt wird, von der jedoch keine Angaben über ein Vorkommen im Schwarzwald vorliegen.

*Baetis niger* und *Baetis buceratus*, die von mir häufiger gefunden wurden, bezeichnet SCHOENEMUND (1930) als im Schwarzwald selten auftretend.

Bei ähnlichen Untersuchungen stellen ILLIES (1952) in der Mölle elf Arten und DITTMAR (1955) im Aabach 23 Arten fest. Dort handelte es sich aber um kleinere Mittelgebirgsbäche in niedrigerer Höhenlage.

Vergleicht man die Zahl der im Donaugebiet gefundenen Ephemeropteren-Arten mit der Gesamtzahl aller im Schwarzwald bisher festgestellten Arten, so zeigt sich, daß im untersuchten Donaugebiet lediglich *Ephemera vulgata* fehlt, die nur in größeren Wassersystemen mit starker Schlammabfuhr vorkommt. Ich fand sie im Bodensee und in einigen Flüssen der Freiburger Bucht. Die Zahl der im südwestdeutschen Raum vorkommenden Ephemeropteren läßt sich daher mit ziemlicher Sicherheit auf etwa 40 Arten beziffern, wie sich aus den Untersuchungen von SCHOENEMUND (1930), EIDEL (1933) und den vorliegenden nach gründlicher Revision ergibt.

Im Gebiet der Bundesrepublik Deutschland sind etwa 70 Arten Ephemeropteren-Arten bekannt, von denen mit Sicherheit sowohl Larven als auch Imagines festgestellt wurden.

Aus den Tabellen geht hervor, daß in der gesamten Breg die Art *Baetis rhodani* als Leitform anzusehen ist. Das gleiche trifft für die Brigach zu, während sich in der Donau das Gleichgewicht zu Gunsten der Leptophlebiiden verschiebt, wenn man das zeitlich beschränkte Massenauftreten von *Ephemerella ignita* und *Chitonophora krieghoffi* nicht mit berücksichtigt.

Das Fehlen der Ephemeropteren in der Quellregion der Breg ist auf den im Sommer starken Weidebetrieb und die damit verbundene Verschmutzung des Wassers zurückzuführen. In Abb. 3 sind alle im Gebiet der obersten Donau vorkommenden Arten in bezug auf ihren Biotop, ihre Verteilung im Flußsystem, ihre Flugzeiten und ihre ungefähre Einpassung in das Saprobiensystem aufgeführt. Die dunklen Kreise bedeuten „Dominanz“, offene Kreise „häufiges Auftreten“ und die Kreuze „Irrgast“, d. h. im betreffenden Biotop nur gelegentlich vorhanden.

Wie aus diesen Tabellen hervorgeht, sind in allen drei Flußläufen sowie in allen untersuchten Schwarzwaldbächen bis in die Niederungen die beiden Ephemeropteren *Baetis rhodani* und *Ephemerella ignita* die dominierenden Arten. Wie in der Artenbeschreibung schon erwähnt, wird *Ephemerella ignita* ab September von der verwandten Art *Chitonophora krieghoffi* abgelöst. Aber auch diese hat dann ein Massenaufreten und ist als Leitform anzusehen.

In der Quellregion der Brigach, einem Quelltümpel, war *Cloeon dipterum* als einzige Art vorhanden, während die der Breg aus den genannten Gründen (s. oben) praktisch unbesiedelt blieb.

Im Oberlauf der Breg war *Baetis alpinus* ebenfalls sehr häufig. In den Tümpeln und Stillwasserzonen war *Siphonurus aestivalis* dominierend, vor allem im oberen und unteren Mittellauf. In der Donau wird sie durch *Siphurella linneana* „abgelöst“.

In kleineren Zuchtversuchen wurde die Feststellung gemacht, daß sich die großen *Siphonurus*-Larven stets verdrängten, wie das von Odonaten-Larven bekannt ist. Kannibalismus ist jedoch nie beobachtet worden, wie überhaupt rein carnivore Arten entgegen früheren Ansichten zumindest unter den mitteleuropäischen Familien nicht existieren\*.

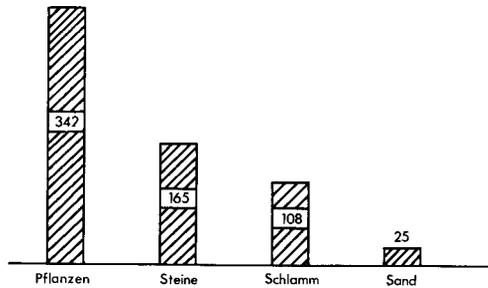


Abb. 9. Individuenzahl/Biotop der Donau.

Man kann vier Grundtypen von Biotopen für Ephemeropteren-Larven unterscheiden: Steine, Pflanzen, Sand und Schlamm. Interessant ist aber die unterschiedliche Besiedlung der einzelnen Lebensräume. Die Abb. 3 zeigt, daß nicht, wie häufig angenommen wurde, die meisten Ephemeropteren auf Steinen vorkommen, sondern

\* Vgl. hierzu die Taxonomische Ergänzung S. 462/463.

auf Pflanzen. So wurden auf Pflanzen 25 Arten, auf Steinen 19, im Schlamm 10 und im Sand eine Art gesammelt. Von 640 gesammelten Tieren lebte über die Hälfte auf Pflanzen. (Abb. 9)

Die folgende Liste gibt zusammenfassend die bisher im Schwarzwald gefundenen Arten an, wobei mit ? die nicht mit Sicherheit bestimmten bezeichnet sind.

Die Liste ist zusammengestellt aus den Untersuchungen von SCHÖNEMUND 1930 (SCH), EIDEL 1933 (E) und SANDER 1961 (S)

1. <i>Ephemera vulgata</i> . . . . .		E	S
2. <i>Ephemera danica</i> . . . . .		E	S
3. <i>Oligoneuriella rhenana</i> . . . . .	SCH	E	
4. <i>Epeorus assimilis</i> . . . . .	SCH	E	S
5. <i>Ecdyonurus fluminum</i> . . . . .	SCH	E	S
6. <i>Ecdyonurus forcipula</i> . . . . .		E	S
7. <i>Ecdyonurus venosus</i> . . . . .	SCH	E	S
8. <i>Heptagenia fuscogrisea</i> . . . . .			S
9. <i>Heptagenia flava</i> ? . . . . .		E	
10. <i>Heptagenia lateralis</i> ? . . . . .		E	
11. <i>Heptagenia sulphurea</i> . . . . .		E	S
12. <i>Rhitrogena semicolorata</i> . . . . .	SCH	E	S
13. <i>Siphonurus aestivalis</i> . . . . .	SCH	E	S
14. <i>Siphonurus lacustris</i> . . . . .			S
15. <i>Ameletus inopinatus</i> . . . . .	SCH	E	S
16. <i>Siphurella linneana</i> . . . . .			S
17. <i>Baetis rhodani</i> . . . . .	SCH	E	S
18. <i>Baetis scambus</i> + <i>bioculatus</i> . . . . .	SCH	E	S
19. <i>Baetis niger</i> . . . . .		E	S
20. <i>Baetis pumilus</i> . . . . .	SCH	E	S
21. <i>Baetis alpinus</i> . . . . .			S
22. <i>Baetis subalpinus</i> . . . . .			S
23. <i>Baetis buceratus</i> . . . . .			S
24. <i>Baetis vernus</i> . . . . .			S
25. <i>Centroptilum pennulatum</i> . . . . .			S
26. <i>Centroptilum luteolum</i> . . . . .	SCH		
27. <i>Cloeon dipterum</i> . . . . .	SCH	E	S
28. <i>Cloeon simile</i> . . . . .	SCH	E	S
29. <i>Procloeon pseudorufulum</i> . . . . .		E	S
30. <i>Paraleptophlebia submarginata</i> . . . . .		E	S
31. <i>Leptophlebia marginata</i> . . . . .		E	S
32. <i>Leptophlebia vespertina</i> . . . . .	SCH	E	S
33. <i>Habroleptoides modesta</i> . . . . .	SCH	E	S
34. <i>Habrophlebia fusca</i> . . . . .		E	S
35. <i>Habrophlebia lauta</i> ? . . . . .	SCH	E	
36. <i>Ephemerella ignita</i> . . . . .	SCH	E	S
37. <i>Chitonophora krieghoffi</i> . . . . .		E	S
38. <i>Torleya belgica</i> . . . . .		E	S
39. <i>Caenis horaria</i> . . . . .		E	S
40. <i>Caenis moesta</i> . . . . .			S
41. <i>Caenis robusta</i> . . . . .			S
42. <i>Caenis macrura</i> . . . . .	SCH		

## D. Auswertung der Freilanduntersuchungen

### 1. Verbreitung und Häufigkeit

Zunächst sei auf die Artenverteilung und die Häufigkeit der einzelnen Arten in den Verschiedenen Flußabschnitten eingegangen.

In den folgenden Tabellen sind die Arten nach ihrer Häufigkeit in den einzelnen Regionen prozentual verzeichnet, wobei unter dominant Arten mit mehr als 5% der Gesamtzahl, unter subdominant solche zwischen 2–5%, rezedent zwischen 1–2% und subrezedent solche unter 1% der Gesamtzahl zu verstehen sind.

Die ausgewerteten Proben lassen sich insofern miteinander vergleichen, als an jeder Station 12 Proben/Jahr mit gleicher Methode entnommen wurden. Die Tabellen sind nach einer Einteilung von DITTMAR (1955) zusammengestellt.

Mit x sind die Arten bezeichnet, die nicht das ganze Jahr im Bach vorhanden sind, so daß sich das prozentuale Bild bei Nichtberücksichtigung natürlich entsprechend verschieben würde.

#### Breg

Quellregion: Nur einzelne Funde von *Baetis pumilus*, *Cloeon dipterum* und *Siphonurus aestivalis*.

Oberlauf: 1520 Exemplare in 36 Proben

#### Dominant

<i>Baetis rhodani</i> . . . . .	27,4%	
<i>Ephemerella ignita</i> . . . . .	22,6%	x
<i>Siphonurus aestivalis</i> . . . . .	8,2%	
<i>Chitonophora krieghoffi</i> . . . . .	7,9%	x
<i>Baetis alpinus</i> . . . . .	7,7%	
<i>Rhithrogena semicolorata</i> . . . . .	7,2%	
<i>Baetis niger</i> . . . . .	6,0%	

#### Subdominant

<i>Epeorus assimilis</i> . . . . .	4,1%
------------------------------------	------

#### Rezedent

<i>Leptophlebia vespertina</i> . . . . .	1,9%
<i>Baetis pumilus</i> . . . . .	1,0%
<i>Ecdyonurus venosus</i> . . . . .	1,9%

#### Subrezedent

<i>Habroleptoides modesta</i> . . . . .	0,9%
<i>Procloeon pseudorufulum</i> . . . . .	0,8%
<i>Paraleptophlebia submarginata</i> . . . . .	0,7%
<i>Baetis scambus</i> und <i>bioculatus</i> . . . . .	0,7%

<i>Cloeon dipterum</i> . . . . .	0,3%
<i>Caenis moesta</i> . . . . .	0,2%
<i>Leptophlebia marginata</i> . . . . .	0,2%
<i>Habrophlebia fusca</i> . . . . .	0,2%
<i>Centroptilum luteolum</i> . . . . .	0,1%

## Oberer Mittellauf: 500 Exemplare in 48 Proben

## Dominant

<i>Baetis rhodani</i> . . . . .	68,4%	
<i>Ephemerella ignita</i> . . . . .	18,4%	x

## Subdominant

<i>Siphonurus aestivalis</i> . . . . .	4,2%
<i>Baetis alpinus</i> . . . . .	2,9%
<i>Epeorus assimilis</i> . . . . .	2,1%

## Rezedent

<i>Chitonophora krieghoffi</i> . . . . .	1,7%	x
--	------	---

## Subrezedent

<i>Baetis scambus</i> . . . . .	0,8%
<i>Baetis niger</i> . . . . .	0,5%
<i>Centroptilum luteolum</i> . . . . .	0,5%
<i>Rhithrogena semicolorata</i> . . . . .	0,5%

## Unterer Mittellauf: 480 Exemplare in 48 Proben

## Dominant

<i>Baetis rhodani</i> . . . . .	37,3%
<i>Ephemerella ignita</i> . . . . .	31,1%
<i>Epeorus assimilis</i> . . . . .	12,4%

## Subdominant

<i>Baetis scambus</i> . . . . .	3,7%
<i>Ecdyonurus venosus</i> . . . . .	3,2%
<i>Baetis buceratus</i> . . . . .	2,7%

## Rezedent

<i>Centroptilum pennulatum</i> . . . . .	1,6%
<i>Centroptilum luteolum</i> . . . . .	1,6%
<i>Habroleptoides modesta</i> . . . . .	1,6%
<i>Baetis pumilus</i> . . . . .	1,5%
<i>Siphonurus lacustris</i> . . . . .	1,2%

## Subrezedent

<i>Paraleptophlebia submarginata</i> . . . . .	0,8%
--	------

<i>Rhithrogena semicolorata</i> . . . . .	0,8%
<i>Baetis vernus</i> . . . . .	0,5%

### Brigach

Quellregion: 100 Exemplare in 12 Proben

<i>Cloeon dipterum</i> . . . . .	62,2%
<i>Baetis rhodani</i> . . . . .	37,8%

Oberlauf: 1000 Exemplare in 36 Proben

#### Dominant

<i>Baetis rhodani</i> . . . . .	41,4%	
<i>Ephemerella ignita</i> . . . . .	41,2%	x
<i>Chitonophora krieghoffi</i> . . . . .	6,9%	

#### Subdominant

<i>Baetis niger</i> . . . . .	2,7%
<i>Epeorus assimilis</i> . . . . .	2,2%

#### Rezedent

<i>Cloeon dipterum</i> . . . . .	1,2%
<i>Habroleptoides modesta</i> . . . . .	1,0%

#### Subrezedent

<i>Baetis scambus</i> und <i>bioculatus</i> . . . . .	0,9%
<i>Baetis subalpinus</i> . . . . .	0,7%
<i>Habrophlebia fusca</i> . . . . .	0,7%
<i>Caenis moesta</i> . . . . .	0,3%
<i>Baetis pumilus</i> . . . . .	0,2%
<i>Paraleptophlebia submarginata</i> . . . . .	0,2%
<i>Rhithrogena semicolorata</i> . . . . .	0,2%
<i>Baetis alpinus</i> . . . . .	0,1%
<i>Siphonurus aestivalis</i> . . . . .	0,1%

Oberer Mittellauf: 400 Exemplare in 48 Proben

#### Dominant

<i>Baetis rhodani</i> . . . . .	34,9%	
<i>Ephemerella ignita</i> . . . . .	27,6%	x
<i>Chitonophora krieghoffi</i> . . . . .	8,1%	x
<i>Ephemera danica</i> . . . . .	7,3%	

#### Subdominant

<i>Epeorus assimilis</i> . . . . .	4,8%
<i>Ecdyonurus venosus</i> . . . . .	4,2%

<i>Torleya belgica</i> . . . . .	2,4%
<i>Caenis horaris</i> . . . . .	2,4%
<i>Baetis pumilus</i> . . . . .	2,4%

## Rezedent

<i>Centroptilum pennulatum</i> . . . . .	1,8%
--	------

## Subrezedent

<i>Cloeon dipterum</i> . . . . .	0,9%
<i>Habrophlebia fusca</i> . . . . .	0,8%

## Unterer Mittellauf:

Infolge zu starker Abwasserbelastung  
keine Ephemeropteren!

## Donau

## Unterer Mittellauf: 1000 Exemplare in 72 Proben

## Dominant

<i>Ephemerella ignita</i> . . . . .	27,1%	x
<i>Siphonurus aestivalis</i> . . . . .	19,1%	
<i>Siphurella linneana</i> . . . . .	11,9%	
<i>Procloeon pseudorufulum</i> . . . . .	5,9%	
<i>Baetis niger</i> . . . . .	5,7%	

## Subdominant

<i>Baetis rhodani</i> . . . . .	4,9%
<i>Leptophlebia vespertina</i> . . . . .	4,8%
<i>Baetis pumilus</i> . . . . .	3,5%
<i>Baetis scambus und bioculatus</i> . . . . .	2,3%
<i>Baetis buceratus</i> . . . . .	2,2%
<i>Caenis moesta</i> . . . . .	2,1%
<i>Paraleptophlebia submarginata</i> . . . . .	2,0%

## Rezedent

<i>Baetis alpinus</i> . . . . .	1,7%
<i>Ameletus inopinatus</i> . . . . .	1,5%
<i>Centroptilum luteolum</i> . . . . .	1,3%

## Subrezedent

<i>Ephemera danica</i> . . . . .	0,8%
<i>Caenis horaria</i> . . . . .	0,7%
<i>Heptagenia fuscigrisea</i> . . . . .	0,6%
<i>Ecdyonurus venosus</i> . . . . .	0,3%
<i>Siphonurus lacustris</i> . . . . .	0,3%
<i>Epeorus assimilis</i> . . . . .	0,3%

<i>Ecdyonurus fluminum</i> . . . . .	0,2%
<i>Cloeon simile</i> . . . . .	0,3%
<i>Heptagenia sulphurea</i> . . . . .	0,2%
<i>Centroptilum pennulatum</i> . . . . .	0,1%
<i>Habroleptoides modesta</i> . . . . .	0,1%

**2. Flugzeiten**

Über die Flugzeiten der einzelnen Arten gibt Abb. 10 Aufschluß. Da nicht von allen Arten die Imagines gefunden wurden, versuchte ich deren Flugzeit auf folgende Weise zu ermitteln: Die schlüpfreifen Larven („Nymphen“ nach PLESKOT 1958) haben sehr dunkle Flügelscheiden mit weitgehend ausgebildeten Flügeln im Inneren. Solche Tiere wurden in große Petrischalen gesetzt und in Thermostaten bei der am Fundort herrschenden Wassertemperatur unter Zuleitung von Sauerstoff zum

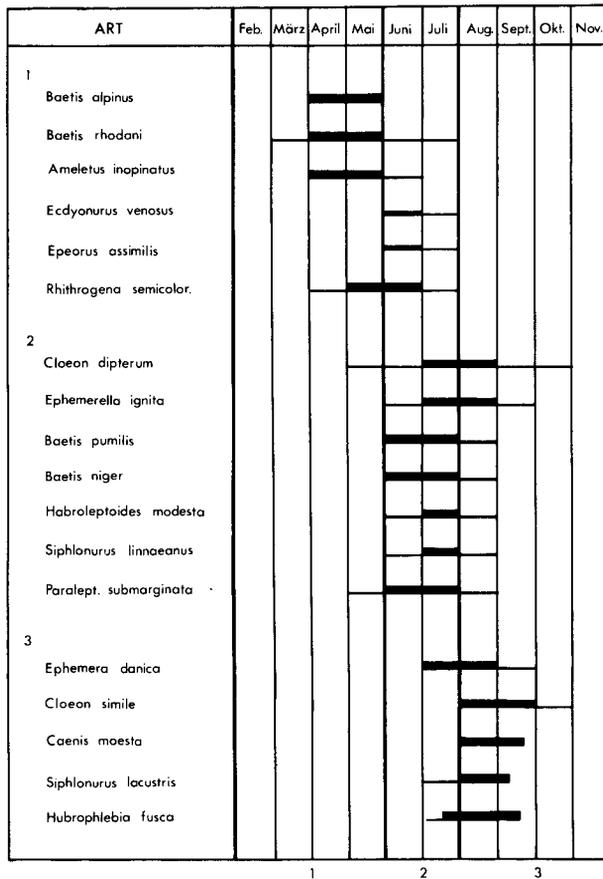


Abb. 10. Flugzeiten einiger Ephemeropteren-Arten an Breg, Brigach und Donau 1960.

Schlüpfen gebracht. Durch Zugabe von Steinen mit Aufwuchs oder Pflanzen war für genügende Fütterung gesorgt. Da die Temperaturverhältnisse denen im Freiland angepaßt waren, schlüpften die Tiere fast zur gleichen Zeit wie die im Freiland beobachteten. Es trat nur eine Verzögerung von ein bis zwei Tagen ein. Diese Methode bewährte sich bei den meisten nicht rheophilen Arten.

An der Donau wurden schon im Februar an rel. warmen Tagen, d. h. bei Lufttemperaturen um 4 °C und Wassertemperaturen um 3 °C, einzelne Imagines von *Baetis rhodani* beobachtet; allerdings bildeten sie keine Schwärme. Sehr früh schlüpften auch *Ameletus inopinatus* und *Baetis alpinus*, deren Flugzeit an der Breg schon im März bei Wassertemperaturen um 7 °C und Lufttemperaturen um 10 °C begann.

*Baetis rhodani* wurde, wie oben erwähnt, im Stadtgebiet von Freiburg schon Anfang Februar bei Lufttemperaturen von etwa 3–4 °C gefangen.

Während von manchen Arten, wie *Centroptilum luteolum*, *Leptophlebia vespertina* und *Siphonurus aestivalis*, den ganzen Sommer über einzelne Imagines gefangen wurden, bildeten vor allem *Rhithrogena*, *Ephemerella* und *Habroleptoides* an warmen Tagen bei Wassertemperaturen über 10 °C und Lufttemperaturen um 18–20 °C große Schwärme. Dabei handelt es sich um reine Männchenschwärme, die in einer Höhe von 8–10 m etwa 20–100 m vom Ufer entfernt auftreten. Erst nach längerer Zeit fliegen die Weibchen einzeln dazu. So beobachtete ich an der Haslach bei Falkau am 8. 8. 1961 einen Schwarm von *Habroleptoides modesta*. Es handelt sich um mehrere hundert ♂♂, die etwa 70–80 m vom Ufer entfernt über einer Wiese schwärmten. Erst etwa eine Stunde später, gegen 17.00 Uhr, flogen weibliche Tiere vom Ufergebüsch aus hinzu. Welche Auslösefaktoren hier eine Rolle spielen, ist meines Wissens bisher nicht bekannt. Es war daher zu prüfen, ob die Weibchen später schlüpfen, die Imaginalreife später erreichen oder einfach nur eine gewisse Zeit „ausharren“, bis sie sich zum Schwarm gesellen. Dazu konnte ich am 23. 7. 1963 an Station 2 der Elz (Straßenbrücke nach Buchholz) folgende Beobachtung machen:

In den Vormittagsstunden (10–11.00 Uhr) begannen bei einer Wassertemperatur von 17 °C und einer Lufttemperatur um 22 °C große Mengen von *Ephemerella ignita* zu schlüpfen. Die Subimagines saßen zunächst an Steinen, Sträuchern usw. Ich sammelte 100 Tiere, wobei die Bestimmung ein Verhältnis von Männchen/Weibchen = 4/1 ergab. Die Häutung zur Imago begann in den Nachmittagsstunden (14–15.00 Uhr). Als sich große Schwärme zu bilden begannen, las ich weitere Tiere, die die Imaginalhäutung noch nicht vollendet hatten, ab und stellte dabei fest, daß jetzt fast nur noch Weibchen zurückgeblieben waren. Die Zahl der ♂♂ war so gering, daß diese für die Auswertung kaum noch eine Rolle spielten (ca. 20/1).

Erst nach einer weiteren Stunde begannen die Subimago-♀♀ mit der Häutung und flogen dann in die ♂♂-Schwärme. Wie diese Beobachtungen zeigen, verharren bei *Ephemerella ignita* die ♀♀ längere Zeit im Subimaginalzustand als die ♂♂. Ob diese Erscheinung auch für andere Ephemeropteren zutrifft, müssen weitere Untersuchungen klären.

Die Dauer der in der Luft erfolgten Begattung schwankte zwischen zwei Minuten bei *Ephemerella ignita* und zehn Minuten bei *Cloeono dipterum*. Immer waren die Schwärme nach Arten getrennt. Vergleicht man die Flugzeiten verschiedener Arten miteinander, so zeigt sich eine zeitliche Verschiebung derselben in drei Abschnitte (Abb. 10).

Am frühesten, d. h. in den Monaten März–Mai, schlüpften (flogen) die Arten, die in strömendem Wasser leben. In den Monaten Juni bis Juli folgten die in ruhigen Buchten und Tümpeln lebenden, und von Juli bis September schlüpften (flogen) die Arten, die in Sand oder Schlamm ihre Hauptverbreitung haben. Aus der Tabelle (S. 436) geht diese zeitliche Verschiebung deutlich hervor.

Beobachtungen über die Flugintensität und tägliche Flugdauer ergaben folgendes Bild (Abb. 11): An zwei Tagen (3. und 4. 8. 1962) wurden Schwärme von *Ephemerella ignita* am Oberlauf der Breg (900 m ü. M.) und an der Elz im unteren Mittellauf (300 m ü. M.) kontrolliert. Dabei zeigte es sich, daß die Flugintensität in beiden Fällen um die Mittagsstunde und abends um 18.00 Uhr etwa am größten ist. An der Elz ergab sich jedoch ein Unterschied in der Dauer der Flugzeit. Infolge der geringen Höhenlage und schnelleren Erwärmung begannen schon früh morgens die ersten Tiere zu fliegen, kamen relativ rasch zu einer Schwarmbildung und bis zum zweiten, eigentlichen Schwärmen am Abend wurden während des Nachmittags weitere kleinere Schwärme beobachtet. Die abendliche Schwarmperiode zog sich bis in die späten Nachtstunden hin, was mit Hilfe von Lichtfallen (durch Scheinwerfer angestrahlte weiße Tücher) kontrolliert wurde. An der Breg hingegen begann der Flug wesentlich später und erreichte um die Mittagsstunde nur ein geringes Maximum; erst in den späten Nachmittagsstunden erreichte die Schwarmbildung in einer zweiten Flugperiode eine ähnliche Intensität wie an der Elz. Nach Beginn der Dämmerung und der damit verbundenen Abkühlung fällt die Kurve steil ab. Der Vergleich ist möglich, da an beiden Stellen *Ephemerella ignita* etwa gleich häufig auftrat. Die Schwarmgröße an der Breg blieb bis auf die Schwärme in den Abendstunden weit geringer als an der Elz.

Es wurden jeweils drei bis vier *E. ignita*-Schwärme in einem Umkreis von 100–150 m beobachtet und für die Kurven zusammengefaßt. Die Untersuchungen ergaben folgende interessante Tatsache: Während die Tiere in der Niederung noch im Dunkeln flogen und mit der beschriebenen Lichtfalle oder im Stadttinneren an beleuchteten Schaufenstern gefangen wurden, flog in den gleichen Stunden in Höhen um 900 m nie eine einzige Ephemeroptere auf die Lichtfalle zu, so wie es zahlreiche andere Insektenarten taten. Wiederholte Temperaturmessungen ergaben, daß unter 15 °C die Flugaktivität erlosch. Fiel in der Niederung die Temperatur plötzlich unter + 15 °C ab, so ließ die Schwarmtätigkeit der Ephemeropteren auch hier rasch nach. Aus der Tatsache, daß in den höheren Regionen die Temperatur abends rasch unter +15 °C fällt und diese kritische Grenze morgens viel später wieder erreicht wird, während in den tiefer gelegenen Gebieten die Temperaturen um 22.00 Uhr noch bei 18–20° liegen können, erklären sich die Unterschiede der täglichen Flugzeiten an

beiden Stationen. Diese Beobachtung deutet darauf hin, daß die Flugaktivität der Ephemeropteren weniger von einem bestimmten Lichtangebot als von der Lufttemperatur gesteuert wird. Hierzu sind jedoch weitere Versuche nötig.

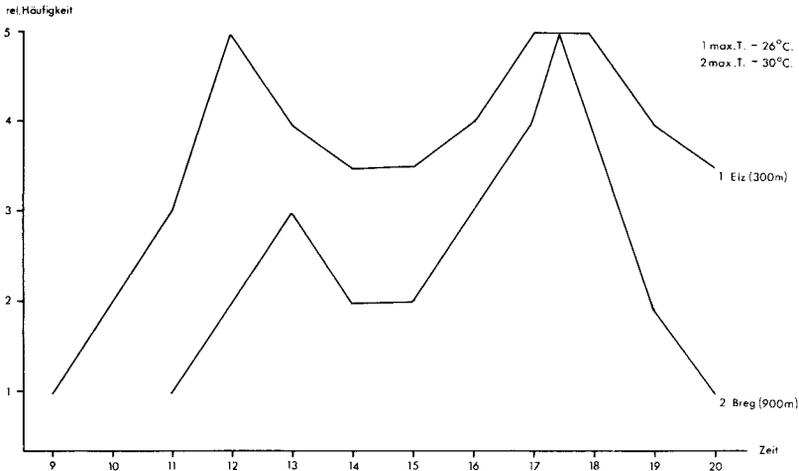


Abb. 11. Flugintensität von *Ephemera ignita* in verschiedenen Höhenlagen. (3. und 4. 8. 62) rel. Häufigkeit = Schwarmstärke in Hundert (geschätzt).

### 3. Wachstum

Für das Schlüpfen der Nymphen spielt die Wassertemperatur, für den Flug der Imagines die Lufttemperatur eine wichtige Rolle. Es wurde untersucht, wie weit die Temperatur auch für das Schlüpfen der Larvulae aus dem Ei und das Wachstum der Larven von Bedeutung ist. Dazu wurden bei den drei häufigsten Arten (*Epeorus assimilis* als Steinbewohner, *Baetis rhodani* als Stein- und Pflanzenbewohner und die in Pflanzenbüscheln und auf dem Schlamm lebende *Ephemera ignita*) in monatlichen Abständen die Längen aller an einer Station gesammelten Tiere der entsprechenden Art gemessen. Bei *E. assimilis* wurden versuchsweise die Messungen der Larven aller Breg-Stationen durchgeführt, bei *B. rhodani* nur für den Oberlauf der Breg, bei *E. ignita* für den Oberlauf der Brigach. In Abb. 12 ist das Wachstum von *Baetis rhodani* dargestellt. Die obere Kurve gibt die monatliche Durchschnittstemperatur des Wassers an. Gemessen wurde stets zwischen 10 bis 11.00 Uhr. Da *Baetis rhodani* zwei Generationen pro Jahr hat, sind immer zwei verschieden große Larvengruppen im Bach vorhanden. In den Messungen sind folglich beide Gruppen berücksichtigt. PLESKOT (1958) beschreibt für die Schwachat bei *Baetis rhodani* zwei getrennte Flugzeiten. Im Untersuchungsgebiet wie überhaupt im Schwarzwald ist die Trennung in eine Frühjahrs- und eine Herbstgeneration stark verwischt, so daß die Kurve der Larvalentwicklung von *Baetis rhodani* bis zur Schlüpfreife über zwei getrennte Generationen keinen Hinweis gibt (vgl. MACAN 1957).

Der plötzliche Abfall der unteren Kurve in Abb. 12 im Januar ist auf den Temperaturanstieg in der Breg um wenige Grade zurückzuführen, wo zahlreiche kleine Larven, die bisher im Hyporheal lebten, auftauchten und durch ihre große Individuenzahl die monatliche Durchschnittsgröße heruntersetzten. Im wesentlich kälteren Februar verschwanden die Kleinlarven wieder, was die Untersuchungen an Ort und Stelle bestätigten, und die Durchschnittsgröße der Larven im oberirdischen Bachbereich war wieder erheblich größer. Mit der Erwärmung ab März kamen die Kleinlarven unter 3 mm Länge aus dem Bachgrund hervor und begannen mit dem Wachstum. Im Juni begannen die meisten Tiere zu schlüpfen. Wie schon erwähnt (S. 437) schlüpfte *Baetis rhodani* jedoch auch schon früher (März-Mai). Dies ist in der Kurve nicht berücksichtigt, da erst nach dem eingezeichneten Schlüpftermin echte Schwärme zustande kamen und erst dann die Kopulationen stattfanden. Infolge der großen Wachstumsanregung zog sich die Schwärmperiode bis in den Herbst hinein. Deutlich getrennte Flugzeiten waren aber nicht zu unterscheiden.

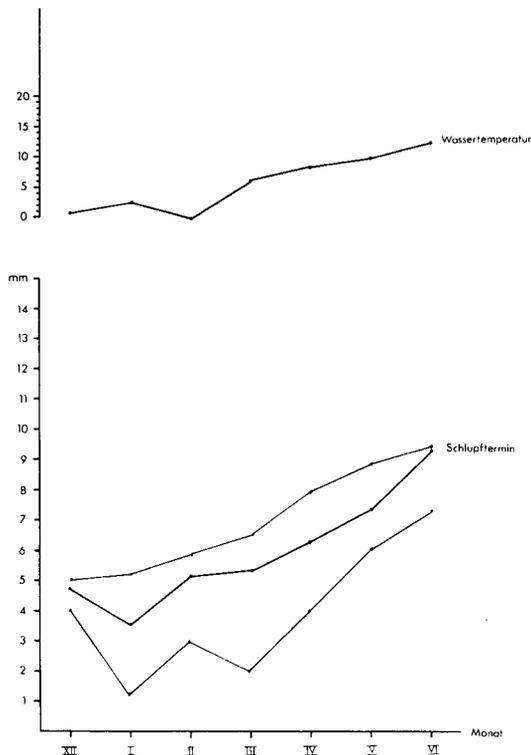


Abb. 12. Wachstum der Larven von *Baetis rhodani* am Oberlauf der Breg (monatliche Messung von jeweils 50 Larven). Die beiden äußeren Kurven geben die Minima/Maxima an.

Abb. 13 zeigt deutlich die Temperaturabhängigkeit der Entwicklung von *Epeorus assimilis* im unteren Mittellauf. In den Monaten mit den niedrigsten Wassertemperaturen stagniert die Entwicklung. Dann steigt mit der Temperaturkurve die Zuwachsrate bis zum Schlüpfen der Nymphen im Juni.

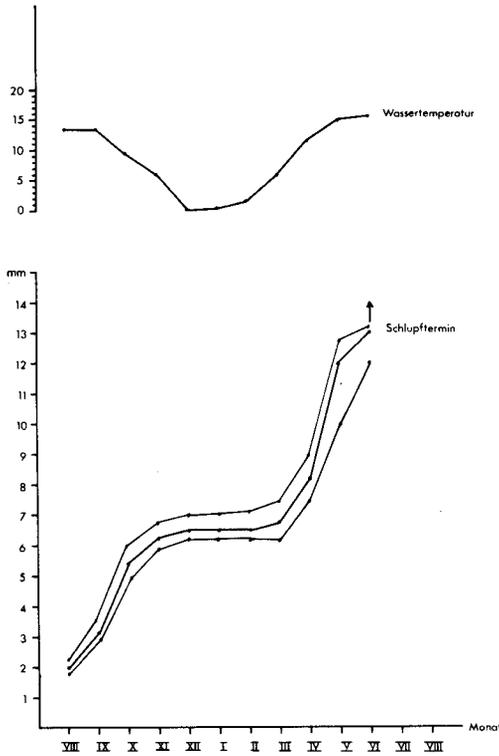


Abb. 13. Wachstum der Larven von *Epeorus assimilis* im unteren Mittellauf der Breg (monatliche Messung von jeweils 10 Larven). Die beiden äußeren Linien geben die Minima/Maxima an.

Das Wachstum von *Ephemerella ignita* läßt sich nur von einer bestimmten Größe an verfolgen, da die Larvulae wie bei *Baetis rhodani* im hyporheischen Bereich leben und erst ab Mai bei Temperaturen um 6–7°C auftauchen. Die Larven sind dann etwa 3 mm groß (Abb. 14). Die Entwicklung verläuft sehr rasch, eine Abhängigkeit von der Temperatur ist nur in den ersten beiden Monaten zu beobachten, da ab Juni – wie auch bei *E. assimilis* und *B. rhodani* – die Temperatur mehr oder weniger konstant bleibt.

Die Flugzeit von *E. ignita* beginnt im Untersuchungsgebiet im September und hält bis in den Oktober hinein an. Der Bach ist dann wieder frei von Larven dieser Art. Verglichen mit den Untersuchungen PLESKOTS (1958) an der Schwechat, scheint die Entwicklung im Schwarzwald doppelt so lange zu dauern, auch erstreckt sich die

Flugzeit über eine längere Zeitspanne. MACAN (1957) schreibt, daß *E. ignita* in den nördlichen Voralpen eine Flugperiode von Juni bis Ende September hat, auch Larvulae seien während dieser ganzen Zeit noch vorhanden. Die Flugzeit von *E. ignita* des Donauquellgebietes liegt also etwa zwischen den Populationen von Schwechat und Voralpen, was auch der Höhenlage, die ungefähr in der Mitte der beiden genannten Regionen liegt, entsprechen würde. Es scheint sich also die Entwicklung von *Ephemerella ignita* mit zunehmender Höhenlage des betreffenden Gewässers zu verlangsamen bzw. zu streuen, so daß auch die Flugzeit mehr auseinandergezogen wird. Hierfür müssen aber weitere Untersuchungen Klarheit verschaffen.

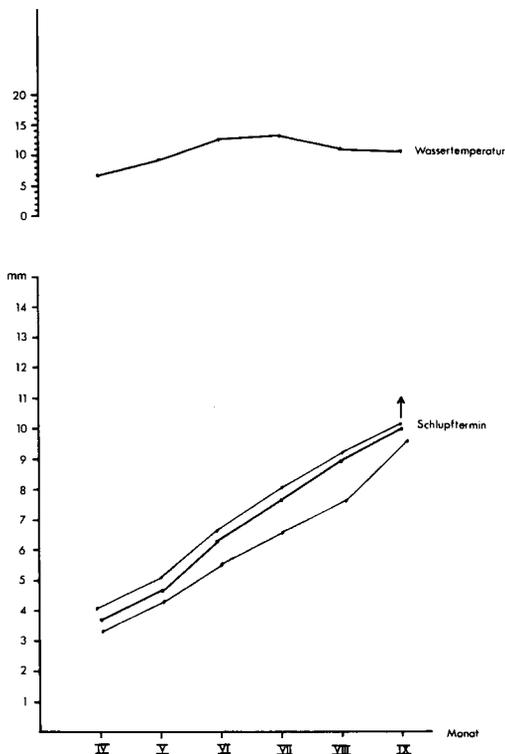


Abb. 14. Wachstum der Larven von *Ephemerella ignita* im Oberlauf der Brigach (monatliche Messung von jeweils 60 Larven). Die beiden äußeren Linien geben die Minima/Maxima an.

ILLIES (1952) bezeichnet in seiner Arbeit über die „Mölle“ den Punkt, an dem die Entwicklung zu einem vorläufigen Stillstand kommt, als den Entwicklungsnullpunkt (E. N. P.) in Anlehnung an FRIEDRICHS (1930). Der E. N. P. wird bei einer bestimmten Temperatur erreicht, die nach den Beobachtungen von ILLIES bei 5–10 °C liegt. Nach meinen Untersuchungen trifft das auch für die Schwarzwaldge-

wässer, insbesondere für die Donauquellflüsse zu, jedoch liegt der E. N. P. in diesen höheren Regionen im oberen Mittellauf ziemlich genau bei 5 °C, im Oberlauf bei 4–5 °C.

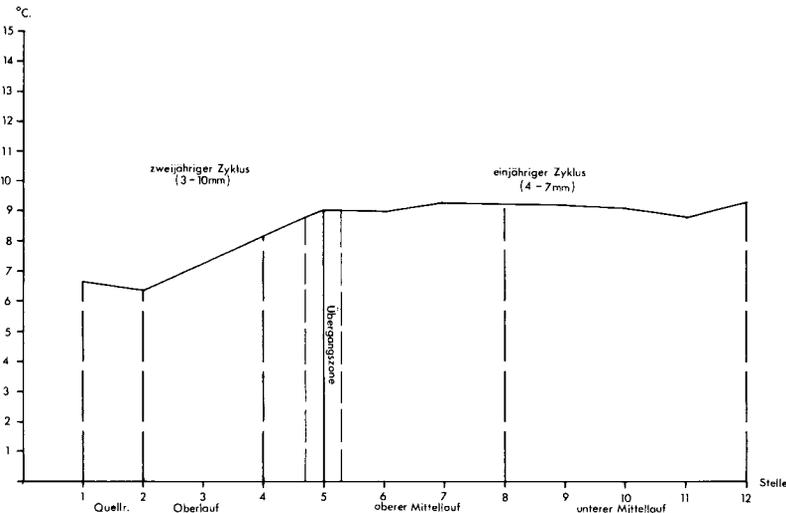


Abb. 15. Wachstum der Larven von *Epeorus assimilis* in Abhängigkeit von der Wassertemperatur.

Dies trifft zu für alle Arten, die eine winterliche Diapause im Ei-Stadium oder auch im Larvulae-Stadium durchmachen (vgl. ILLIES 1959). Untersucht man ferner in einem Wintermonat eine gesamte Flußstrecke von oben nach unten in Bezug auf das Wachstum einzelner Arten, so stellt man fest, daß von manchen Arten, die allgemein einen einjährigen Entwicklungszyklus (also nur eine Generation im Jahr) haben (z. B. *Habroleptoides modesta* und *Epeorus assimilis*), beim Vergleich von Ober- und Unterlauf während des E. N. P. eine große Variationsbreite der Größen vorliegt. So liegen die Durchschnittsgrößen von *Epeorus assimilis* im Januar am unteren Mittellauf der Breg bei 6,5 mm und variieren von 4–7 mm. Im Oberlauf hingegen variiert die Größe von 3–10 mm. Es wurden alle gesammelten Tiere gemessen (Abb. 15). ILLIES (1952), der an anderen Ephemeropteren-Arten ähnliche Beobachtungen machte, deutet sie folgendermaßen:

Die gesamte Wärmesumme, die in einem Sommer im Oberlauf zur Verfügung steht, ist sowohl zeit- wie temperaturmäßig viel kleiner als im unteren Mittellauf. Sind trotzdem zu jeder Jahreszeit, vor allem zu Beginn der Überwinterung, fast erwachsene Larven im Bach vorhanden (was bei meinen Untersuchungen gerade bei den Ecdyonuriden immer der Fall war), so ist das ein Zeichen, daß im Oberlauf die Larvenentwicklung von sonst einjährigen Formen zweijährig wird. Der Übergang vom ein- zum zweijährigen Zyklus geht in Richtung zur Quelle allmählich vor sich, so daß also im unteren Teil nur einjährige, im oberen nur zweijährige Formen

vorhanden sind. ULMER (1929) betont, daß bei den Trichopteren die Entwicklungsdauer nicht artspezifisch, sondern milieubedingt ist. Nach den bisherigen Untersuchungen trifft das auch für die Ephemeropteren zu. So überwintern Larven, die aus spät abgelegten Eiern schlüpfen und die Imaginalreife in einem Jahr nicht erreichen können, in fast erwachsenem Zustand und wachsen erst im Frühjahr weiter. Sie schlüpfen dann bereits zu Beginn der Flugzeit der betreffenden Art als größere Imagines. Die Junglarven der ersten Imagines innerhalb der artspezifischen Flugzeit hingegen haben eine zu lange Wärmeperiode für ihre Entwicklung zur Verfügung, so daß sie sich zwar bis zum Ende der Flugzeit im nächsten Jahr entwickeln können, aber nur zu kleinen Exemplaren (ILLIES 1952). Die Entwicklung geht also alternierend vor sich. Die großen Frühjahrformen mit zweijährigem Zyklus erzeugen eine Sommergeneration mit einjährigem Zyklus (ILLIES 1959).

Diese Feststellungen wurden bei meinen Untersuchungen nur bei *Epeorus assimilis*, *Rhithrogena semicolorata* und *Ecdyonurus venosus* gemacht, wieweit es auch für andere Arten zutrifft, ist noch offen. Im allgemeinen ist es schwierig, zwischen auseinandergewachsenen Generationen und einem echten zweijährigen Zyklus zu unterscheiden. Vor allem in den Übergangszonen dürfte es zu einer Vermischung der beiden Fakten kommen. Hier sind weitere Untersuchungen nötig.

#### 4. Nahrungsuntersuchungen

Über die Nahrung und Ernährungsweise der Ephemeropteren-Larven wurden verschiedentlich Untersuchungen angestellt. Hier handelte es sich vor allem um die Frage, ob die Larven rein herbivor bzw. omnivor sind, oder ob es rein carnivore Arten gibt. WISSMEYER (1926) gibt in seinen Nahrungsuntersuchungen bei Ephemeriden-Larven in einigen Fällen tierische Ernährung an. So stellte er im Darm von *Ephemerella ignita* Reste von *Daphnia spec. fest*, BROWN (1960) weist dagegen für *Cloeon*- und *Baetis*-Arten eine derartige Ernährung zurück.

Für meine Zuchten mußte ich, da nicht von allen Arten entsprechende Angaben vorlagen, zunächst feststellen, was die Tiere fressen (vgl. MEIERJÜRGEN 1935).

Die Ernährungsweise folgender Arten wurde untersucht: *Cloeon dipterum*, *Siphonurus aestivalis*, *Habroleptoides modesta*, *Ephemerella ignita*, *Ephemera danica* und *Ecdyonurus venosus*. Alle diese Arten hielt ich bei den im Freiland herrschenden Temperaturen mit kräftiger Durchlüftung. Larven jeder Art wurden in drei Schalen gehalten, wobei auf jede Schale 10 Tiere kamen. Dabei wurden in eine Schale nur Detritusteilchen und Steine mit Aufwuchsalgen, in die zweite lebende Chironomiden-Larven und Cladoceren, in die dritte beides gegeben. Es zeigte sich, daß alle untersuchten Ephemeropteren-Arten pflanzliche Nahrung bevorzugten. In der Schale mit nur tierischer Kost gingen die Larven in zwei Tagen ein. In den Schalen mit gemischter Nahrung wurden keine Chironomiden-Larven oder Cladoceren gefressen. Nur *Cloeon dipterum* und *Habroleptoides modesta* begannen nach drei Tagen an toten Chironomiden-Larven oder Cladoceren zu fressen. Diese beiden Ephemeropteren-Arten hatten ohnehin ein größeres Überdauerungsvermögen als die anderen.

Anschließend wurde mit beiden Arten bei einer Wassertemperatur von 10 °C ein Hungerversuch durchgeführt, der die Länge der Hungerperiode, die diese Arten zu überstehen vermögen, zeigen sollte. Von den in die Versuchsgefäße eingesetzten je 10 *Habroleptoides modesta*-Larven überlebten nach 8 Tagen sechs, die restlichen waren bereits nach dem 6. und 8. Tage abgestorben.

Wie aus den Versuchen hervorgeht, wurden nie lebende Tiere erfaßt, und nur in zwei Fällen wurde an toten Tieren gefressen (was Darmuntersuchungen bestätigten); im übrigen wurde nur pflanzliche Kost angenommen (*Siphonurus aestivalis* zeigte eine Vorliebe für ein handelsübliches Trockenfischfutter). Bei den von WISSMEYER durchgeführten Darmuntersuchungen an *Ephemerella ignita* dürften die Reste von *Daphnia* von abgestorbenen Tieren herrühren, die zufällig angefressen wurden. Um eine derartige Beute lebend zu fangen, sind gerade diese Arten zu langsam. Räuberische Formen sind unter den mitteleuropäischen Arten nicht bekannt.

Die Darmuntersuchungen der getesteten sechs Arten, wobei jeweils 20 Tiere/Art untersucht wurden (außer *Ephemera danica*), ergaben folgende Zusammensetzung des Darminhaltes:

Desmidiaceen (*Cosmarium*, *Closterium*)  
 Protococcoidae (*Scenedesmus*, *Pediastrum*)  
 Bacillariales (*Fragilaria*, *Cocconeis*, *Achnanthes*).

Die folgende Zusammenstellung gibt die Häufigkeit der einzelnen Formen im Nahrungsbrei an, wobei 10 sehr häufig, 1 selten bedeutet.

Desmidiacea	<i>Closterium</i>	— 1
	<i>Cosmarium</i>	— 3
Protococcoidae	<i>Scenedesmus</i>	— 3
	<i>Pediastrum</i>	— 4
Bacillariales	<i>Fragilaria</i>	— 10
	<i>Cocconeis</i>	— 6
	<i>Achnanthes</i>	— 9
Sonstige	unbest. Formen	— 3
	tierische Reste	— 0–1

## 5. Drift- und Strömungsuntersuchungen

SCHOENEMUND (1929) beschreibt einen Kompensationsflug bei *Caenis macrura*. Hierbei flogen die ♀♀ stromaufwärts, um dann erst die Eier abzulegen. Da die Larven im Laufe ihrer Entwicklung oft weite Strecken im Bach abgedriftet werden, wird auf diese Weise die Besiedelung der oberen Bachabschnitte gewährleistet. Wie die Tiere den Weg stromaufwärts finden, ist bisher unbekannt. Sicher ist, daß nicht

nur die Eier, sondern auch die Larven abgedriftet werden. Für die Eier vieler Arten kommt eine Drift kaum in Frage, da sie am Untergrund befestigt werden oder sich nach wenigen Metern mit Hilfe einer klebrigen Schleimhülle von selbst anheften. Die Junglarven der meisten Arten leben zwischen den Steinen auf dem Bachboden oder wandern ins Hyporheal, wo sie vor der Gefahr des Abgeschwemmtwerdens sicher sind (vgl. SCHWOERBEL 1960, HYNES 1961).

Offene Fragen bleiben also: Wie weit treiben die Larven ab, welche Arten werden am häufigsten davon betroffen, aus welchen Biotopen stammen diese Larven, wandern die Larven auch aktiv stromaufwärts? Erste Versuche, bei denen ein Käscher mit einem Durchmesser von 25 cm 15 Minuten lang in die Strömung über den Bodengrund gehalten wurde, zeigten, daß die Drift verschiedener Insektenlarven, vor allem auch der Ephemeropteren, schon bei relativ geringer Strömung groß sein kann. In dieser kurzen Zeitspanne sammelten sich durchschnittlich immerhin acht Larven von *Baetis rhodani*, zwei von *Ephemerella ignita* und eine von *Cloeon dipterum* im Netz an.

Zur weiteren Klärung dieser Fragen führte ich im Juni 1963 am Altersbach, einem vom Kandel kommenden Nebenbach der Elz, mit den dort vorkommenden Arten folgenden Versuch durch:

An einer festgelegten Station in 600 m Höhe bei einer Bachbreite von etwa 1,80 m, einer Wassertiefe von durchschnittlich 50 cm und einer mittleren Fließgeschwindigkeit von 0,6–0,7 m/sec bei normaler Wasserführung, wurden in weiter oberhalb gelegenen Bachabschnitten je 50 Larven von *Baetis alpinus*, *Ephemerella ignita*, *Ecdyonurus venosus* und *Epeorus assimilis* gesammelt. Die Tiere wurden in eine große flache Glasschale gebracht, in der sich nur so viel Wasser befand, daß der Thorax der Tiere gerade aus dem Wasser herausragte. Mittels eines feinen Pinsels wurden die Tiere auf dem Thorax dorsal mit einem kleinen Fleck roten Nagellacks markiert. Die Haftung dieses Lacks war verhältnismäßig gut, so daß die Larven ohne Schädigungen alsbald wieder in den Bach auf einem Areal von 5 qm ausgesetzt werden konnte. Um ein sofortiges Abtreiben der Larven zu verhindern, wurde der Bach an der betreffenden Stelle mit Steinen etwas angestaut. Diese Steine wurden nach einer Stunde nach und nach entfernt, so daß die alten Strömungsverhältnisse wieder hergestellt waren. In einer Entfernung von 100 m wurde ein Netz aus grober Gaze quer durch den Bach gespannt, so daß es unten mit dem Untergrund (wo es auch befestigt war) und oben mit der Wasseroberfläche abschloß. Die Versuchsdauer betrug sechs Stunden (11.00–17.00 Uhr). Das Auslesen angetriebener Tiere aus dem Netz erfolgte stündlich. Eine Änderung in der Wasserführung trat in dieser Zeitspanne nicht ein. Die Temperatur betrug etwa 10–11 °C. Eine größere Tagesamplitude der Wassertemperatur konnte kaum auftreten, da der Bach von der Quelle bis zur Untersuchungsstation (2 km) ausschließlich durch Wald verläuft.

Nach Ende der Versuchszeit wurde der Bach in Abständen von 75, 50, 40, 30, 20, 10, 5–1 m vom Ausgangspunkt A jeweils in der ganzen Breite und einer Länge von einem Meter ausgeräumt. Dies geschah so, daß das Netz immer vor der

betreffenden Metermarke ausgespannt wurde. Dann wurden die größeren Steine herausgenommen und abgelesen, auch *Fontinalis*-büschel, falls vorhanden, während der feine Kies mit dem Käscher ausgeschwimmt wurde. Schließlich wurden die zahlreich ins Netz getriebenen Larven ausgelesen. Das Areal, in das die Larven vorher eingesetzt waren, sowie eine Strecke von 5 m unterhalb und 1 m oberhalb wurden völlig ausgelesen.

Das Ergebnis war folgendes (Abb. 16): Von den 50 eingesetzten *Baetis alpinus*-Larven wurden 30 (60%), vom *Ephemerella ignita* 39 Larven (78%), von *Ecdyonurus venosus* 17 Larven (34%) und von *Epeorus assimilis* 5 Larven (10%) wiedergefunden. In das Netz waren nach sechs Stunden insgesamt sieben markierte Larven angetrieben worden, davon sechs *Ephemerella ignita* und eine *Baetis alpinus*. Darüber hinaus wurden weitere unmarkierte Larven, und zwar 18 *Ephemerella ignita*, 5 *Baetis alpinus*, 12 *Baetis rhodani*, eine *Heptagenia sulphurea* und ein *Cloeon dipterum* im Netz gefangen.

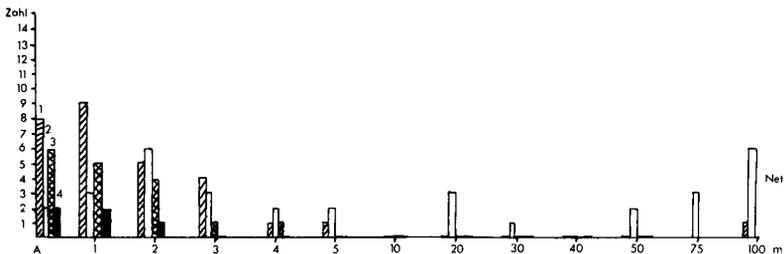


Abb. 16. Erfassung der Drift nach sechsständiger Versuchsdauer.

1 = *B. alpinus*, 2 = *Ephemerella ignita*, 3 = *Ecdyonurus venosus*, 4 = *Epeorus assimilis*.

Die zeitliche Verteilung der angetriebenen sieben markierten Larven war folgende: In der ersten Stunde waren zwei *Ephemerella ignita* sowie der *Baetis alpinus*, in der zweiten Stunde zwei weitere *Ephemerella ignita* und je eine in der 4. und 5. Stunde angeschwemmt worden.

Aus Abb. 16 geht gut hervor, wie wenig die Steinbewohner im Gegensatz zur Aufwuchs bewohnenden *Ephemerella ignita* abdriften; diese wurde ziemlich gleichmäßig über den ganzen untersuchten Abschnitt verteilt. Erstaunlich ist die weite Abdrift von *Baetis alpinus*, dessen Larven trotz ihrer guten Anpassung an starke Strömungen bis 5 m abgedriftet wurden.

Am Ausgangspunkt (A) wurden relativ wenige markierte Larven wiedergefunden. Worauf das zurückzuführen ist, konnte ich nicht ermitteln, da das Ausräumen genau so erfolgte wie an den anderen Stellen und ein Abblättern der Farbmarkierung auch nicht anzunehmen ist. Nach oben waren die Tiere nicht gewandert, da im anschließenden ersten Meter keine markierten Tiere zu finden waren. Vermutlich ist dieser Verlust auf die doch sehr schwierige Kontrollmethode zurückzuführen.

Von *Epeorus assimilis* wurden nur fünf Tiere wiedergefunden. Eine große Abdrift schied bei dieser Art aus, wie ebenfalls aus der Abbildung hervorgeht.

Vermutlich waren diese empfindlichen Larven nach der Markierung doch so geschwächt, daß sie eingingen und an der Wasseroberfläche abtrieben, obwohl im Netz keine toten Larven der Art hängenblieben, oder sie versteckten sich beim Auslesen so rasch wieder an anderen Steinen, daß sie nicht erfaßt wurden.

Dies Ergebnis weist darauf hin, daß vor allem die Ecdyonuriden als Strömungsbewohner nur selten weggeschwemmt werden und sich dann rasch wieder am Untergrund festsetzen können. Bei *Baetis alpinus*, dessen Larve von einigen Autoren als die der Strömung am besten angepaßte Form beschrieben wird (EINSELE 1960, PLESKOT 1958, MACAN 1950), trifft dieses rasche Festhaltevermögen nicht ganz zu, wie die Untersuchung zeigt. Die Larven wurden häufiger abgetrieben als zuerst angenommen. Bei dieser gegenüber den anderen Versuchstieren kleinen Art ist zu berücksichtigen, daß die markierten Tiere zu stark geschwächt waren, um rasch ihre spezifischen Mikrobiotope wiederzufinden, oder daß diese bereits besetzt waren.

Weitere Fragen wurden untersucht: Hierzu konstruierte ich die folgende kleine Umlaufapparatur: Ein Glasrohr von 50 cm Länge und einem inneren Durchmesser von 4 cm wurde als Strömungskammer verwendet (Abb. 17). Von beiden Seiten des Rohres gehen Plastikschläuche ab, die in einem Ausgleichsbehälter laufen, in welchem das Wasser mit Sauerstoff versehen werden konnte. Am Rohrauslauf war Gaze angebracht, um ein Wegschwemmen der Tiere zu verhindern. Die Umwälzung des Wassers erfolgte mit einer kleinen Kreiselpumpe. Mittels eines Drehwiderstandes konnte die Geschwindigkeit derselben und damit auch die Fließgeschwindigkeit des Wassers geregelt werden. Zur Einstellung bestimmter Strömungsgeschwindigkeiten mußte der Drehwiderstand geeicht werden. Hierzu werden Pollen in die Kammer gegeben und mit der Stoppuhr die Zeitdauer der Verdriftung der Pollen bei einer bestimmten Fließgeschwindigkeit über eine Meßstrecke von 20 cm gemessen. Durch mehrere Messungen bei verschiedenen Geschwindigkeiten konnten so am Widerstand Eichmarken angebracht werden und die Strömungsgeschwindigkeit direkt eingestellt werden.

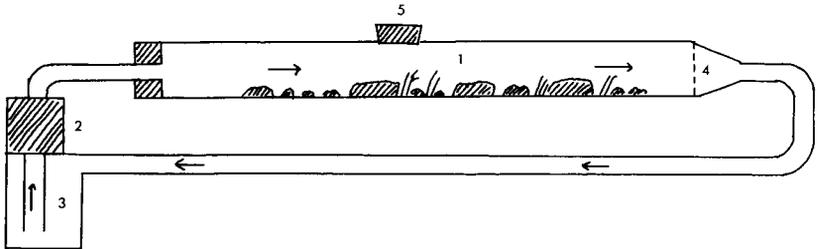


Abb. 17. Skizze der Umlaufapparatur.

1 = Strömungskammer, 2 = Pumpe, 3 = Vorratsgefäß, 4 = Fangnetz, 5 = Einstützöffnung.

Die hiermit erreichten Strömungen betragen 0–0,80 m/sec. Alle Eichmessungen erfolgten bei leerem Rohr (ohne Substrat). Die ganze Apparatur kann in einen Thermostaten eingebaut werden, so daß die Wassertemperatur bei jedem beliebigen Wert konstant gehalten werden konnte.

Das Rohr wurde dann mit dem entsprechenden Substrat versehen und Wasser eingelassen. Durch eine verschließbare Öffnung oben am Rohr wurden die Versuchstiere eingesetzt, und zwar jeweils fünf Tiere der gleichen Art. Die Wassertemperatur wurde den jeweiligen Bachtemperaturen angepaßt. Es wurden fünf Versuchsserien zur Erfassung der Strömungsresistenz verschiedener Ephemeropteren-Arten durchgeführt. Folgende Arten wurden ausgewählt:

- |                              |  |
|------------------------------|--|
| 1. Versuch - rheophile Arten | ( <i>Epeorus assimilis</i> , <i>Ecdyonurus venosus</i> ) |
| 2. Versuch - natante Art     | ( <i>Baetis rhodani</i> )                                |
| 3. Versuch - ambulante Arten | ( <i>Torley belgica</i> , <i>Ephemerella ignita</i> )    |
| 4. Versuch - Schlängler      | ( <i>Habroleptoides modesta</i> )                        |
| 5. Versuch - grabende Art    | ( <i>Ephemera danica</i> )                               |

Als Substrat dienten in Versuch 1, 2 und 4 kleine Steine bis zu 2 cm Durchmesser und kleinste *Fontinalis*-Büschel; bei Versuch 3 wurde etwas Schlamm zugesetzt und in Versuch 5 das Rohr halb mit feinem Sand gefüllt. Die Versuche wurden stets mit sehr geringen Strömungen angefangen, d. h. mit den unteren Geschwindigkeiten, bei denen sich die betreffende Art noch wohlfühlte. Dann wurde die Geschwindigkeit solange gesteigert, bis die Larven das Haltevermögen verloren und abtrieben. Dies war dann die obere Grenzgeschwindigkeit. Vor Versuchsbeginn mußte zur Eingewöhnung der Tiere eine dem entsprechenden Fundort gemäße Strömung eingestellt werden. Diese Eingewöhnungszeit betrug durchschnittlich eine Stunde. Dann wurde den Larven Detritus ins Wasser beigegeben, die Steine waren mit Algen bewachsen. Die Temperatur bei dieser Versuchsserie betrug stets 9–10 °C. Um die Sauerstoffverhältnisse möglichst bei allen Serien gleich zu halten, wurde die Apparatur eine Stunde vor Einsetzen der Tiere eingeschaltet. Da die ganze Apparatur dicht verschlossen war, konnte ein geringer Gasaustausch nur über die Luftschicht im Vorratsgefäß erfolgen (vgl. WOYNAROVICH 1961).

### Versuch I

*Epeorus assimilis* und *Ecdyonurus venosus* wurden bei einer Strömungsgeschwindigkeit ( $V$ ) =  $V-0,2$  m/sec eingesetzt. Beim Senken von  $V$  auf  $0,1$  m/sec wurden die Tiere unruhig und liefen auf den Steinen umher. Bei weniger als  $0,1$  m/sec gingen sie innerhalb einer Stunde ein. Bei  $0,3$  m/sec saßen sie auf den Oberflächen der Steine und zogen sich mit zunehmender  $V$  nach den Seiten, vor allem nach der der Strömung abgewandten Seite der Steine zurück. Bei  $V=0,6$  m/sec schien sich *E. assimilis* einem Optimum zu nähern. Jedenfalls starben diese empfindlichen Larven bei dieser Strömung kaum ab, während unterhalb  $V=0,6$  m/sec die Sterblichkeitsrate höher war. Bei  $V=0,7$  m/sec wurden die Larven von *E. assimilis* losgerissen und, da sie sich nicht mehr festheften konnten, an das Austrittsgitter geschwemmt. Von *E. venosus* wurden bereits bei  $V=0,45$  m/sec alle drei Versuchstiere nach und nach von den Steinen losgerissen. Allerdings zeigten diese Larven im Gegensatz zu *E. assimilis* bei niedrigen Strömungen um  $0,1$  m/sec noch keine Tendenzen zu Unruhe oder Flucht. Bei weniger als  $0,1$  m/sec begannen sie dann stromaufwärts zu laufen. Dieser Unterschied zu *E. assimilis* ist auf die verschiedene Beschaffenheit der Kiemenanhänge zurückzuführen. Während *E. assimilis* keine Kiemenventilation hat und zur genügenden Sauerstoffaufnahme auf die Strömung angewiesen ist, kann *E. venosus* durch ventilierende Kiemenschläge den notwendigen Wasserstrom selbst erzeugen bzw. verstärken (FOX-SIMMONDS 1937, VERRIER 1948).

### Versuch II

Für *Baetis rhodani* wurde die Kammer außer mit Steinen auch mit einigen kleinen Büscheln *Callitriche* und *Elodea* besetzt, um das Verhalten der Larven am

natürlichen Substrat zu erfassen. Da diese Art ebenfalls keine Kiemenventilation hat und eine Darmatmung nicht nachgewiesen ist (vgl. DEWITZ 1890), muß sie in der Strömung leben, um die notwendige Sauerstoffmenge aufnehmen zu können. Das Einsetzen erfolgte bei  $V=0,15$  m/sec. Bei Verringerung auf 0,1 m/sec zeigten die Larven keine Änderung in ihrem Verhalten. Bei weniger als 0,1 m/sec wurden sie unruhig, und bei Aussetzen der Strömung gingen sie nach 15–20 Minuten ein. Genaue Messungen des Sauerstoffverbrauchs wurden nicht durchgeführt, da die empfindlichen Tiere in der Warburg-Apparatur sofort abstarben. Dies traf auch für die anderen untersuchten Arten zu. Bei Erhöhung von  $V=0,25$  m/sec schienen die Larven von *Baetis rhodani* ihr Optimum zu haben. Sie wurden sowohl auf Steinen wie auf den Pflanzenbüscheln gefunden. Bei 0,3 m/sec begannen sie mehr auf die Steine bzw. in deren Strömungsschatten auszuweichen; bei 0,4 m/sec wurden sie abgetrieben, wenn es ihnen nicht gelang, an die Unterseite der Steine zu kommen.

### Versuch III

Jeweils drei Larven von *Ephemerella ignita* und *Torleya belgica* wurden bei  $V=0,1$  m/sec eingesetzt. Beide Arten hatten bei diesen Strömungsgeschwindigkeiten ihr Optimum. Eine Senkung auf 0,05–0 schien ihnen nichts auszumachen. *E. ignita* saß dann ganz oben auf den Steinen oder in den Pflanzen, während *T. belgica* auf dem feineren Kies blieb, wo sie auch im Freiland gefunden wird. Bei Erhöhung auf 0,2 m/sec verließ *E. ignita* die Pflanzen und saß nur auf größeren Steinen im Strömungsschatten. Auch *T. belgica* wanderte hinter die Steine. Bei 0,3 m/sec wurden die Tiere weggerissen, sobald sie in die Strömung kamen.

### Versuch IV

Sechs Larven von *Habroleptoides modesta*, die dem Typ der „Schlängler“ angehört, wurden bei ca. 0,1 m/sec Strömungsgeschwindigkeit in die Kammer gebracht. Diese Art zeigte eine enorme Resistenz gegenüber den verschiedenen Strömungsänderungen. Bei  $V=0$  zeigte sie keine Veränderungen in ihrem Verhalten; die Larven blieben zwischen oder auf den Steinen sitzen. Bei Steigerung auf 0,3 m/sec krochen die Larven zwischen die Steine und wurden erst dann abgedriftet, als die Strömung auf 0,6 m/sec gestiegen war. Dabei wurden sie oft von der Strömung erfaßt und abgetrieben.

### Versuch V

Hier wurde die Kammer mit feinem Sand und Schlamm bis zur Hälfte gefüllt und drei Larven von *Ephemera danica* eingesetzt. Die Strömung wurde zunächst bei 0,05 m/sec gehalten. Nach einiger Zeit hatten sich die Larven in den Sand eingegraben. Bei Senkung von  $V$  auf 0 m/sec verblieben sie so in der obersten Schicht des Sandes, daß sie eben bedeckt waren. Eine Erhöhung der Strömungsgeschwindigkeit

konnte nur bis zu  $V=0,2$  m/sec erfolgen, da bei größeren Geschwindigkeiten der Sand weggespült wurde. Bei  $0,2$  m/sec aber machten die Tiere sichtlich den Versuch, in tiefere Sandschichten zu gelangen, um vor dem Abgeschwemmtwerden geschützt zu sein. Im Freiland, wo sich die Larven einige cm tief eingraben können, wurden über der Sandschicht höhere Strömungen gemessen, von denen die Larven natürlich dann nicht erfaßt wurden. Die Larven sitzen meist waagrecht im Sand und ernähren sich von Stoffen, die durch das Sandlückensystem geschwemmt werden. Wurde die Strömung längere Zeit (zwei bis drei Stunden) bei  $V=0$  gehalten, so begannen die Larven aus dem Sand herauszukriechen und versuchten andere, günstigere Standorte zu erreichen, die in der Versuchsanlage natürlich nicht vorhanden waren. Die Larven starben darauf sehr rasch ab.

Alle Versuchsreihen wurden ein zweites Mal wiederholt. Dabei wurde aber die Strömung nicht mehr in einstündigen Abständen langsam erhöht, sondern es wurde durch eine kontinuierliche, rasche Erhöhung eine plötzliche Hochwasserwelle vorgetäuscht. Diese Erhöhung erfolgte in 5 Minuten auf  $0,3$  m/sec. In Versuch I reagierten wie erwartet die Ecdyonuriden sehr schnell auf diesen Wechsel, indem sie sich sofort auf die Unterseite der Steine zurückzogen. In Versuch II konnte *Baetis rhodani* das wesentlich weniger gut und wurde abgetrieben, ebenso wie *Ephemerella ignita* in Versuch III. *T. belgica* dagegen konnte sich im Strömungsschatten der größeren Steine auf Sand halten. In Versuch IV wurden *Habroleptoides modesta*-Larven weggerissen, wenn sie auf Steinen saßen. Anscheinend konnten sie in der relativ langen Zeit von 5 Minuten nicht schnell genug ausweichen; wurde die Strömung innerhalb von 10 Minuten erhöht, konnten sie das sehr gut.

Diese Versuche sind natürlich nicht ausreichend, um detaillierte Aussagen über die Strömungsresistenz zu ermöglichen, vor allem nicht in bezug auf den unteren Grenzwert. (vgl. AMBÜHL 1961 und ZIMMERMANN 1961).

Die oben geschilderte Versuchsreihe wurde bei einer Wasser-Temperatur von  $15^{\circ}\text{C}$  wiederholt. Hierbei zeigten sich im Verhalten der Tiere gegenüber der Strömung jedoch keine anderen Reaktionen als in der ersten Serie.

Sowohl aus den Freiland- wie aus den Laborversuchen geht hervor, wie hoch die Verdriftung der im Wasser lebenden Insektenlarven sein kann, was vor allem für die Plecopteren (die in den Netzen immer zahlreich angetrieben wurden) und die Ephemeropteren zutrifft.

Gemäß ihrem Körperbau und ihrer Lebensweise treiben die nicht ausgesprochenen rheophilen Larvenarten sehr häufig ab, während die rheophilen Larvenarten meist nur bei plötzlichem Hochwasser über weite Strecken weggeschwemmt werden. Die Larven von *Baetis rhodani* und *Ephemerella ignita*, die häufig in stärkerer Strömung vorkommen, wurden relativ stark abgedriftet. Auch die Larven von *Baetis alpinus*, die als rheophile Form in ihrem Körperbau an extrem starken Strömungen angepaßt sind, wurden, wie beschrieben, häufig abgedriftet, was bei den Ecdyonuriden weniger häufig vorkam. Eine Erklärung dafür könnte folgende sein: *Baetis alpinus* verhält sich im Gegensatz zu den meisten Ecdyonuriden, die sich öfter auf den

Steinen hin und her bewegen, meist ruhig an einer bestimmten Stelle auf den Steinen. Da der Wasserdruck dort über lange Zeit hinweg gleichmäßig bleiben kann, ist sie der Gefahr der Verdriftung nicht so stark ausgesetzt wie z. B. die Larven von *Ecdyonurus venosus*. Auch ist ihr Reaktionsvermögen sichtlich langsamer als bei Ecdyonuriden, so daß sie bei plötzlichem Strömungsanstieg leicht vom Untergrund losgerissen werden kann. Die Ecdyonuriden sitzen meist an der Rück- oder Unterseite der Steine, wodurch sie stärkeren Strömungen ausweichen. Nur *Rhithrogena semicolorata* hielt sich mit ihren Kiemen, die im Zusammenwirken eine saugnapfähnliche Funktion ausüben, auf der Oberfläche der Steine bei Strömungsgeschwindigkeiten um 0,8 m/sec, wobei sie allerdings keinen häufigen Ortswechsel vornahm. Die Art wurde auch nie bei den Driftmessungen in den Netzen gefunden. Es scheint also, daß die rheophilen Arten, die sich häufiger bewegen, auch ein besseres Festhaltevermögen haben als die lange Zeit ruhig sitzenden rheophilen Arten.

Von einigen Untersuchern wurde die Frage aufgeworfen, wie solche Bachstrecken, die durch große Strömungen und der damit verbundenen Abdrift eigentlich fast leer von Larven sein müßten, immer wieder aufs Neue besiedelt werden.

Ob die Larven gerichtet stromaufwärts wandern, ist unbekannt. Ein gewisser Verlust-Prozentsatz kann durch Überproduktion an Nachkommen kompensiert werden, ein weiterer durch den sogenannten Kompensationsflug der Imagines stromaufwärts (RUSSEV 1959).

Verschiedentlich wurde die Ansicht vertreten, die Imagines machten einen gerichteten Kompensationsflug stromaufwärts. Nach meinen Beobachtungen kann das für die Weibchen vor der Eiablage zutreffen. Bei verschiedenen Arten flogen sie vor und während der Ablage wenige Meter stromaufwärts. Jedoch wurden sie bereits von leichten Windböen stromabwärts getrieben. Die Schwärme selbst hielten sich meist an ein- und derselben Stelle auf. Wurden sie vom Wind abgetrieben, so konnte ich beobachten, daß sie versuchten, langsam wieder an die ursprüngliche Schwarmstelle, die meist an eine bestimmte Marke wie ein Baum o. ä. gebunden schien, zurückzuflogen. Ob tatsächlich Kompensationsflüge im Untersuchungsgebiet stattfinden, läßt sich vorläufig noch nicht mit Bestimmtheit sagen.

## 6. Einstufung in das Saprobiensystem und Vergleich des Auftretens einiger Arten im Zusammenhang mit einigen chemischen Faktoren

Bei zwei so verschieden belasteten Flüssen wie Breg und Brigach (BACKHAUS & SANDER 1967) liegt es nahe, die Einwirkung der zahlreichen Abwasserleitungen auf die Ephemeropterenfauna zu untersuchen. ZELINKA (1961) ordnete 22 Ephemeropteren-Arten in das Saprobiensystem ein. LIEBMANN (1954) bezeichnet einige Ephemeropteren-Arten als Indikatoren zur Ermittlung des Verunreinigungsgrades eines Gewässers. In Anlehnung an KOLLWITZ-MARSSON (1908) zählt er *Cloeon dipterum* und *Habrophlebia lauta* zu den typischen Arten der mesosaprobien Zone. In die

oligosoprobe Zone stuft er *Rhitrogena semicolorata*, *Ecdyonurus fluminum* und *Oligoneuriella rhenana* ein.

In meinen Aufzeichnungen halte ich mich an die von LIEBMANN (1954) aufgestellten Güteklassen. Die Zuordnung der drei untersuchten Flußsysteme zu diesen Gütestufen geht aus dem chemischen Teil hervor (BACKHAUS & SANDER 1967).

Die Arten *Baetis rhodani* und *Cloeon dipterum* wurden in allen untersuchten Flußläufen bis zu Güteklassen II–III angetroffen, hatten ihr Optimum aber stets in klarem, sauberem Wasser. Die Ecdyonuriden wurden fast immer in Güteklasse I, selten in den geringen Klassen gefunden, lediglich die Arten der Gattung *Heptagenia* waren noch in Gewässern der Klasse II zu finden.

Nur *Siphonurus aestivalis* kam in den Tümpeln der Breg bei Güteklasse III noch vor, wo sie wesentlich häufiger war als an anderen Stellen im Fluß mit besserer Wassergüte. Es wäre aber falsch, diese Art als Indikator für verunreinigtes Wasser anzusehen. Da *S. aestivalis* eine ausgesprochene Tümpelform ist, – sie kommt nur in Weihern oder ruhigen Buchten vor – muß sie größere Verunreinigungen ertragen können, da gerade derartige Tümpel fast immer einen höheren Verunreinigungsgrad haben. Außerdem fehlt dort die kompensierende Wirkung der Strömung. In Stillwasserzonen des Baches kam sie, da diese Regionen nur klein sind, weniger häufig vor. Es liegt hier also mehr eine Abhängigkeit vom Biotop als von der Wassergüte vor.

Da sich keine der gefundenen und untersuchten Arten nach einem bestimmten Schema in das Saprobiensystem einstufen ließ, vor allem nicht als „Indikator“, vertrete ich die Ansicht, daß die Ephemeropteren bis auf wenige Ausnahmen, die in verunreinigtem Wasser besser auszuhalten vermögen, Bewohner von sauberem, reinem Wasser sind.

Man könnte folgende Faustregel aufstellen: Je mehr Arten verschiedener Familien an einer Stelle zu finden sind, desto sauberer muß das Wasser sein.

Für genauere Untersuchungen in dieser Richtung erwiesen sich die beiden Flüsse, zumindest in bezug auf den Vergleich mit der Ephemeropteren-Fauna, also nicht so geeignet. Die Abwasserleitungen der Brigach waren so stark, daß schon nach Station 5 (St. Georgen) bei einer Wassergüte von III–IV kaum noch Larven gefunden wurden. Ab Station 8 (Villingen) wurden im ganzen Untersuchungs-jahr außer an den Mündungen kleinerer Nebenbäche keine Ephemeropteren-Larven gefunden. Die Wassergüte betrug dort häufig IV, entsprach also fast der polysaprobe Stufe.

Geeigneter für derartige Untersuchungen wäre ein Fluß, bei dem die Abwasserbelastung nach und nach erfolgt, nicht in so starkem Ausmaß wie 1960 an der Brigach. Die Dosierung müßte wesentlich feiner sein. Die Untersuchungen zeigen, daß sich der Fluß in faunistischer Hinsicht nach dem ersten starken Abwasserzufluß bei St. Georgen nur langsam erholt. So wurden an der nachfolgenden Station nach ca. 4 km nur die Larven von *Baetis rhodani* und *Cloeon dipterum* angetroffen. (s. Abb. 19). Nach weiteren 2,4 km war außer diesen noch *Ephemerella ignita* vertreten. Dies sind die abwasserresistenten Arten. Da sich der Fluß nicht weiter erholen konnte,

sondern weiter unterhalb erneut große Abwassermengen hinzukamen, konnte auch die Zahl der Ephemeropteren-Arten nicht mehr zunehmen; sie sank auf Null ab. Demgemäß wäre es schwierig, die gewonnenen chemischen Daten mit der Ephemeropteren-Fauna zu vergleichen. Die folgenden Angaben betreffen diejenigen chemischen Werte, die für die Gewässergüte charakteristisch sind.

### Chloridgehalt

Eine Resistenz gegenüber dem Chloridgehalt war insofern zu erkennen, als bei einem Gehalt bis zu 16 mg/l die meisten Arten angetroffen wurden. Stieg er darüber, so sanken die Häufigkeit und die Zahl der Arten rasch ab. Die Ursache ist noch unbekannt.

### Härte

Eine direkte Abhängigkeit von der Härte bzw. dem Kalkgehalt konnte nicht festgestellt werden. Es wurde aber eine interessante Beobachtung gemacht: Durch Versinterung der Steine in stark kalkhaltigen Gewässern wurden die Steinbewohner ausgeschlossen. Bewohner anderer Lebensräume waren jedoch vorhanden.

Die Ursache war bisher nicht bekannt; steinbewohnende Larven wurden auf nicht versinterten Steinen desselben Bachabschnitts gefunden, wenn auch nicht sehr zahlreich.

Eine Klärung sollte folgender Versuch bringen: Im Altersbach, den ich schon im vorigen Abschnitt für Versuche heranzog, brachte ich in 550 m an einer schnell fließenden Stelle, wo sich zahlreiche Steinbewohner – darunter drei Ecdyonuriden-Arten – aufhielten, zwischen das Geröll vier stark versinterte Steine aus einem kleinen, kalkhaltigen Bach im südlichen Schwarzwald. (Hotzenwald). Die Steine waren kaum bewachsen. Nach 10 Tagen wurden sie zusammen mit Steinen, die aus dem Bach selbst stammten und etwa gleich groß waren, entnommen, und ihre Besiedlung untersucht. Die Steine waren inzwischen stärker mit Algen bewachsen und mit Larven verschiedener Insektenarten besetzt. Es fehlten aber die Ephemeropteren und Plecopteren. Die anderen Steine hingegen waren mit Ecdyonuriden, Baetiden und Perliden besetzt. Damit war bewiesen, daß die Wasserbeschaffenheit nicht die direkte Ursache für das Fehlen der Ephemeropteren auf den versinterten Steinen war.

In einem weiteren Versuch wurden einige Larven von *Baetis alpinus* und *Ecdyonurus venosus* in die oben beschriebene Umlaufapparatur gebracht. Das Wasser entstammte wie bei den Driftversuchen dem Fundort der betreffenden Arten. Die Temperatur wurde gemäß den momentanen Freilandtemperaturen an der Probestelle bei  $\pm 12^\circ\text{C}$  gehalten. In die Kammer wurden kleine Steine gegeben, von denen einige mit einer Kalkkruste bedeckt waren. Bei Strömungen um 0,2 m/sec verteilten sich die Larven gleichmäßig auf alle Steine. Wurde die Strömungsgeschwindigkeit jetzt langsam erhöht, so wichen die Tiere auf die der Strömung abgewandten Seite aus. Bei

$V=0,3$  m/sec wurden sie allmählich von den Kalksteinen abgetrieben, während sie auf den glatten Steinen im Strömungsschatten blieben. Bei Strömungen um  $0,5$  m/sec waren die versinterten Steine völlig frei von Larven, während sich auf den anderen vor allem *Baetis alpinus* gut behaupten konnte. *E. venosus* hingegen begann auch hier (wie bei den Driftmessungen) um  $0,7$  m/sec wegzutreiben.

Die Ursache liegt darin, daß die Larven auf der glatten Fläche einen wesentlich besseren Halt finden, d. h. infolge ihres flachen, der Strömung angepaßten Körperbaus können sie auf glatten Flächen mit dem Körper direkt anliegen und bieten so dem Wasser wenig Angriffsfläche. (AMBÜHL [1961]). Diesen Abschluß finden sie auf der rauhen Oberfläche der Sintersteine nicht und werden daher häufig unterspült und abgedriftet. Messungen der Strömung am Herkunftsort der Sintersteine ergaben Strömungsgeschwindigkeiten von  $0,2-0,7$  m/sec, die denen der Versuche entsprechen.

Außerdem zeigte sich noch eine andere Möglichkeit, die das Meiden solcher Steine hervorrufen könnte: Während vor allem die Larven von *Ecdyonurus venosus* auf den glatten Steinen den Aufwuchs abweideten, was im Versuch zu erkennen war, liefen sie auf den versinterten Steinen unruhig hin und her. Eine Nahrungsaufnahme wurde trotz Algenbewuchses nicht beobachtet. Die Erklärung liegt nahe, daß die Larven mit ihren breiten Mandibeln in die engen Lücken der Kalksteine zur Nahrungsaufnahme nicht eindringen können. Um diese Annahme zu erhärten, sind aber weitere Versuche notwendig.

#### pH-Wert

Der pH-Wert zeigt in den Flußläufen einen gleichmäßigen Verlauf. Eine Beziehung zur Häufigkeit und Artenzahl der Ephemeropteren geht nicht eindeutig hervor. (Abb. 18–20).

Im allgemeinen wurden die Larven der meisten Arten bei einem pH unter 7 gefunden. Stieg er über 7.2 an, so waren die meisten Arten verschwunden. Meist erfolgte dieser Anstieg in Breg und Brigach bei den Abwassereinleitungen; nur im unteren Mittellauf der Breg und in der Donau stieg er ohne Abwassereinwirkung auf 7.4 an. Während in der Breg die Zahl der Arten, vor allem aber die Häufigkeit der Individuen zurückging, waren an der Donau bei Stelle 6 (Versickerung) und einem pH von 7.4 zahlreiche Arten vorhanden.

Im allgemeinen scheinen die abwasserresistenten Formen eine größere Anpassung an den alkalischen Bereich zu haben. MACAN (1940) schreibt, daß in kalkreichen Gebieten mehr Arten vorkommen sollen. Die vorliegenden Untersuchungen zeigen aber, daß bei hohem Kalkgehalt weniger Arten vertreten waren. In kleineren, kalkreichen Bächen des Hotzenwaldes bei einer Wassertemperatur von  $7-10^{\circ}\text{C}$  wurden bei pH-Werten über 7.1 nur die Larven der Arten *Baetis rhodani*, *Cloeon dipterum*, *Cloeon simile*, *Ephemerella ignita*, *Epeorus assimilis* und *Ecdyonurus venosus* gefunden.

### Temperatur und Sauerstoffangebot

Weit anschaulicher zeigt sich die Abhängigkeit des Auftretens der meisten Arten von der Temperatur und dem Sauerstoffangebot. In Abb. 18–20 wird das Auftreten der für den betreffenden Flußlauf wichtigsten Arten im Vergleich mit den Kurven der Sauerstoffsättigung, der Sauerstoffzehrung (49<sup>h</sup>) in % des Anfangsgehalts und mit der Kurve des Temperaturmittelwertes/Jahr gebracht. Die Pfeile deuten auf die Abwasereinflüsse hin. Die Häufigkeit der Arten ist durch verschieden große Kästchen bezeichnet, deren Unterteilung in Abb. 18 vermerkt ist. Aus den Abbildungen, vor

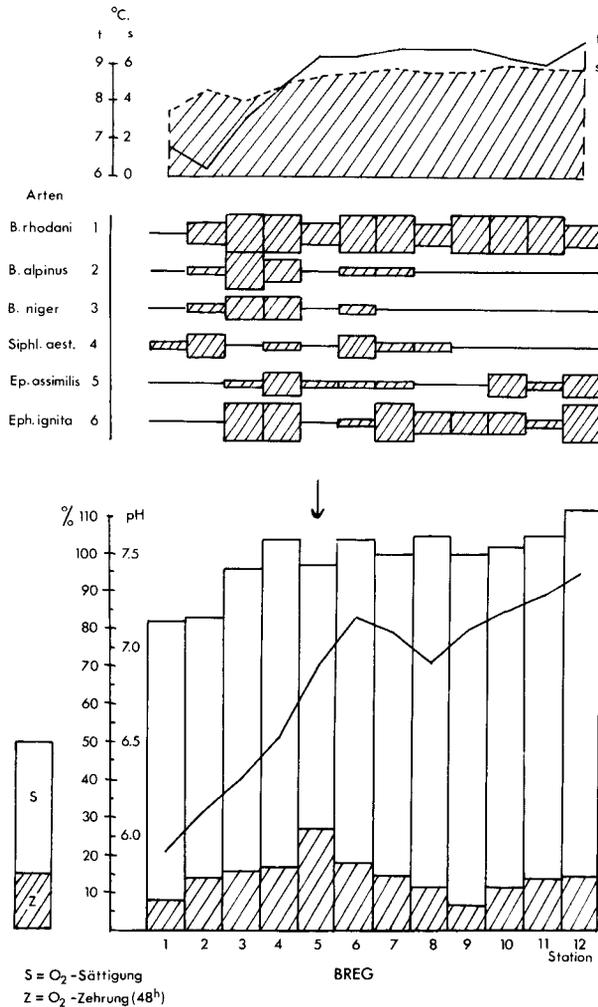


Abb. 18. Breg. Vergleich von Temperatur-Mittelwert, Temperatur-Streuung, pH, O<sub>2</sub>-Sättigung und O<sub>2</sub>-Zehrung (48<sup>h</sup>) in % des Anfangsgehalts mit dem Auftreten der häufigsten Arten (Larvenhäufigkeit s. Abb. 20).

allein von der Brigach, ergibt sich die Abhängigkeit der Larven vom Sauerstoffgehalt. Die Abwassereinleitungen fallen sofort durch niedrigen  $O_2$  Sättigungswert, besonders aber durch hohe  $O_2$  Zehrungswerte, auf. Im Unterlauf der Brigach steigt die Zehrung auf 90% des Anfangsgehalts. Dazu kommt ein relativ hoher Jahresmittelwert der Temperatur. Das Fehlen jeglicher Fauna (mit Ausnahme von *Tubifex*) ist somit verständlich. Mit steigender Zehrungsquote nimmt die Häufigkeit der Larven ab. Eine kritische Grenze dürfte in der Brigach bei 30–40% liegen. Geringe Sauerstoffzehrungen hatten noch keinen Einfluß auf die Häufigkeit der einzelnen

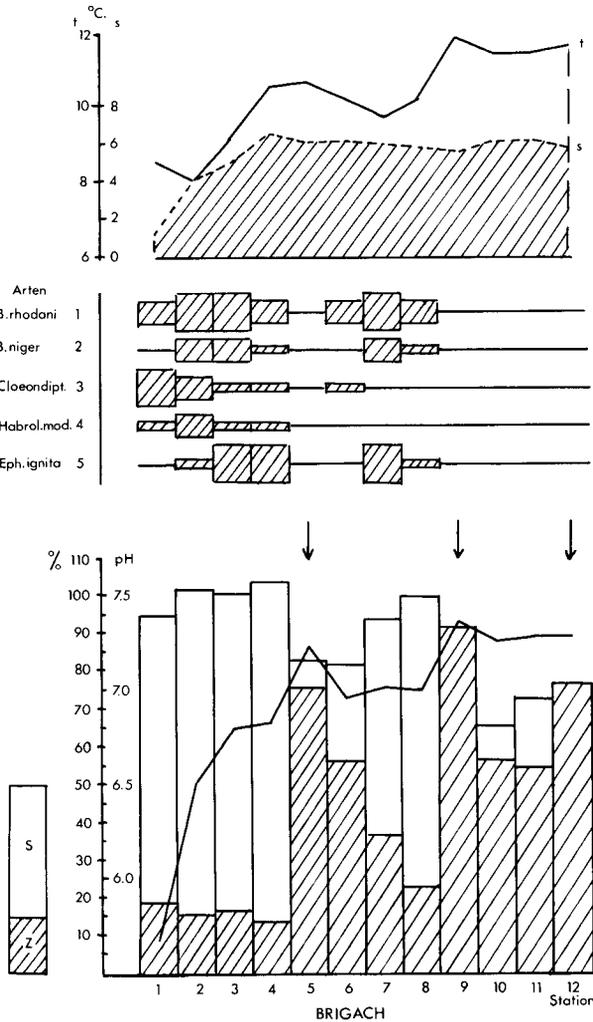


Abb. 19. Brigach. Vergleich von Temperatur-Mittelwert, Temperatur-Streuung, pH,  $O_2$ -Sättigung,  $O_2$ -Zehrung (48<sup>h</sup>) in % des Anfangsgehalts, mit dem Auftreten der häufigsten Arten (Larvenhäufigkeit s. Abb. 20).

Arten. Bei einem Anstieg über 40% hielt sich nur *Baetis rhodani* und weniger häufig *Cloeon dipterum*.

Bei sehr hoher  $O_2$ -Zehrung und hohem Temperaturmittelwert ergeben sich für die meisten Ephemeropteren-Arten erschwerte Lebensbedingungen, die zum Verschwinden der Gruppe führten. An der Breg sind schon bei Station 5 bei einer  $O_2$ -Zehrung von knapp 30% bei höherer Durchschnittstemperatur außer *Baetis rhodani* keine Ephemeropteren anzutreffen. In der Donau hingegen, wo die Zehrungswerte um 30% lagen, waren zahlreiche Arten vertreten. Die Temperaturkurve zeigt aber eine relativ niedrigere Durchschnittstemperatur an.

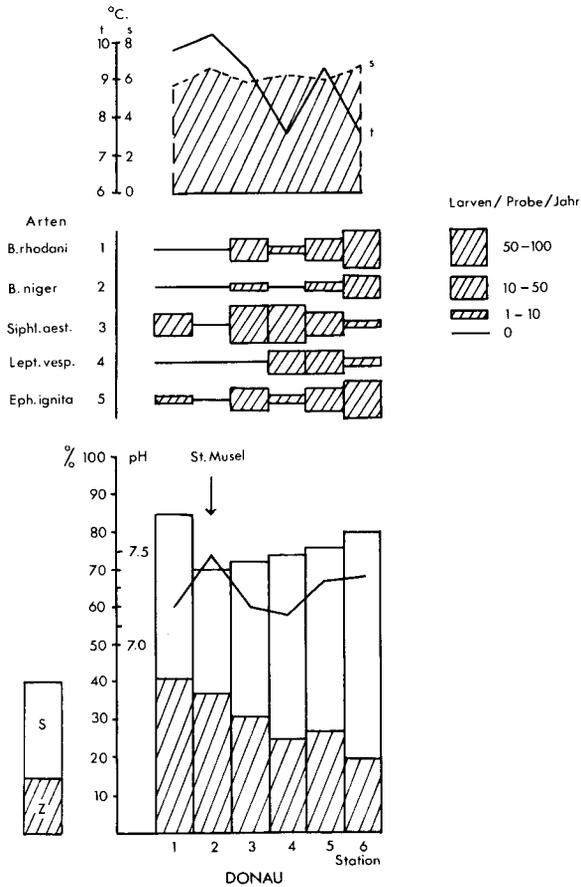


Abb. 20. Donau. Vergleich von Temperatur-Mittelwert, Temperatur-Streuung, pH,  $O_2$ -Sättigung,  $O_2$ -Zehrung ( $48^h$ ) in % des Anfangsgehalts mit dem Auftreten der häufigsten Arten.

Die verschiedenen Ausschlußgründe der Arten an den einzelnen Stationen werden sehr wahrscheinlich noch durch weitere Faktoren-Kombinationen im Chemosismus des Wassers hervorgerufen.

### Zusammenfassung

Untersucht wurde die Ephemeropteren-Fauna einiger Gewässer des Südschwarzwaldes unter spezieller Berücksichtigung der Donauquellflüsse Breg und Brigach in monatlichen Abständen. Es wurden 36 Ephemeropteren-Arten festgestellt, von denen 9 Arten bisher im südwestdeutschen Raum nicht gefunden worden waren. Die Larven von zwei Arten, nämlich *Baetis alpinus* und *C. pennulatum*, waren in Deutschland bisher nicht bekannt. Die Larven wurden nach ihrer relativen Häufigkeit eingestuft (s. S. 432–436). Die Besiedlung der verschiedenen Lebensräume der einzelnen Arten wurde untersucht. Die Flugzeiten liegen in den höheren Regionen später als in den Niederungen. Die tägliche Flugdauer scheint demnach nicht von einem bestimmten Lichtangebot, sondern ausschließlich von der Lufttemperatur gesteuert zu werden. Die Flugzeiten sind nach Lebensweise der Arten in Sand, Pflanzen oder auf Steinen deutlich gestaffelt. Die Weibchen führen die Imaginalhäutung später durch als die Männchen. Die Flugaktivität hat im Untersuchungsgebiet eine untere Grenze bei einer Temperatur von etwa 15°C. Das Wachstum der Larven wurde in Abhängigkeit von der Temperatur untersucht. Die Entwicklung kann in höher gelegenen Gebieten von einjährigem in zweijährigen Zyklus übergehen.

Alle Larventypen wurden hinsichtlich ihrer Nahrungsauswahl untersucht. Unter den einheimischen Arten wurden keine räuberischen Formen festgestellt. Tierische Nahrung wurde nur von *Cloeon dipterus* und *Habroleptoides modesta* nach einem Hungerversuch aufgenommen. Bei Magenuntersuchungen wurden sonst keine tierischen Reste gefunden.

Zur Feststellung der Drift wurden Freiland- und Laborversuche durchgeführt. Für diese wurde eine kleine Umlaufapparatur konstruiert (Abb. 17). Die oberen Grenzbereiche der Strömungsgeschwindigkeit, in denen sich die verschiedenen Larven noch halten konnten, wurden bestimmt. *Baetis alpinus* wurde trotz guter Strömungsanpassung im Körperbau bereits bei 0,3 m/sec häufig abgetrieben. Versuche zeigten, daß Steine mit einer Kalkkruste weniger stark besiedelt wurden.

Eine Einstufung der Ephemeropteren in das Saprobiensystem wird versucht. Die Ephemeropteren lassen sich nicht als Indikatoren für Abwasser bezeichnen. Einige Arten sind aber abwasserresistenter als andere. Durch die zu starke Abwasserbelastung der Brigach und die dadurch bedingte Ausschaltung der Ephemeropteren wurde ein Vergleich der beiden Flüsse erschwert. Verbreitung und Häufigkeit der Larven wurden mit der Temperatur, der Sauerstoffzehrung, dem pH-Wert und der jeweiligen Härte verglichen.

### Summary

Research was carried out at monthly intervals on the ephemeroptera fauna of some waters in the southern Black Forest region, taking the sources of the Danube – the Breg and the Brigach – into particular consideration.

36 species of ephemeroptera were determined, of which nine species had not been found in the south-west region of Germany until now.

The larvae of two species were not known in Germany until now. The larvae were categorized according to their relative frequency (see pp. 432–436). The colonization of the different living spaces of the individual species was investigated. The flight times are later in the higher regions than in the lowland. There the daily duration of flight is also longer. Hence, the flight activity does not seem to be governed by a particular light supply, but exclusively by the air temperature. The flight times are clearly differentiated according to the mode of life to the species in sand, on plants or stones. The females carry out imaginal ecdysis later than the males. The flight activity in the region under research had a low limit at temperatures of

approximately 15 °C. The growth of the larvae was investigated as regards dependency upon temperature. In higher situated regions, the development can merge from a one-year to a two-year cycle. All the species of larvae were investigated as to their choice of food. Amongst the species found, no predatory forms were determined. Animal food was only consumed by the *Cloeon dipterum* and *Habroleptooides modesta* after a hunger test. In stomach investigations, no animal remains were otherwise found. For determining drift, tests in the open-air and the laboratory were carried out. For the latter, a small circulating device was constructed (Fig. 17). The upper limit ranges of the flow velocity which the different larvae could still keep to were determined. *Baetis alpinus* were frequently drifted as soon as 0.4 m/sec., despite good adaptability to the flow in body structure. Tests showed, that stones with a lime crust were not as strongly colonized. The attempt was made to classify the ephemeroptera in the saprobial system. However, they cannot be denoted as indicators for waste water. Some species are more resistant to waste water than others. Due to the too strong a pollution of the waste water of the Brigach and the elimination of the ephemeroptera thereby caused, a comparison of the two rivers was made very much more difficult. Spread and frequency of the larvae was compared with the temperature, the oxygen intake, the index of pH and the respective hardness.

### Literaturverzeichnis

- AMBÜHL, H. (1959): Die Bedeutung der Strömung als ökologischer Faktor. – Schweiz. Z. Hydrol. 21, Fasc. 2; 133–264.
- (1961): Die Strömung als physiologischer und ökologischer Faktor. Experimentelle Untersuchungen an Bachtieren. – Verh. Internat. Ver. Limnol. 14: 390–395.
- ALBRECHT, M. L. (1959): Die quantitative Untersuchung der Bodenfauna fließender Gewässer. – U. Fischerei 8: 481–550.
- BACKHAUS, D. & SANDER, U. (1967): Zur Chemie der Donauquellflüsse Breg und Brigach und des obersten Donauabschnittes bis zur Versickerung bei Immendingen. – Arch. Hydrobiol. Suppl. XXX: 228–305.
- BERTRAND, H. (1954): Les Ephemeropteres. – Encyclopedie entomologiques. Vol. 1.
- BROWN, S. (1961): The food of the larvae of *Cloeon dipterum* and *Baetis rhodani*. – Journ. anim. ecol. 30: 55–75.
- CODREANU, R. (1939): Recherches biologiques sur un chironomide: *Symbiocladius rhithrogenae* ZAV., ectoparasite cancerigine des ephemeres torrenticoles. – Arch. zool. exper. gen. 81:– –
- DITTMAR, H. (1955): Ein Sauerlandbach. Hydrobiol. Untersuchungen. – Arch. Hydrobiol. 50: 305–552.
- EIDEL, K. (1933): Beiträge zur Biologie einiger Bäche des Schwarzwaldes mit besonderer Berücksichtigung der Insektenfauna der Elz und Kinzig. – Diss. Freiburg.
- (1937): Beiträge zur Insektenfauna des Rheins. – Beitr. Naturk. Forsch. SW. Deutschl. 2, H. 1:
- EINSELE, W. (1960): Ephemeriden, Abhängigkeit zur Strömung. – Österreichs Fischerei 1, H. 2.
- FOX, SIMMONDS, (1937): The oxygen consumption of Ephemerid Nymphs of flowing and from still water in relation to the concentration of oxygen in the water. – Journ. exp. Biol. 14: 44–56.
- HARKER, J. E. (1933): An investigation of the distribution of the mayflyfauna of a Lancashire-stream. – Journ. anim. ecol. 22: 1–13.
- HYNES, H. B. (1961): The invertebrate fauna of a Welsh mountain stream. – Arch. Hydrobiol. 57: 344–388.

- ILLIES, J. (1952): Die Mölle. — Arch. Hydrobiol. **46**: 424–612.  
— (1959): Redadierte Schlupfzeit von *Baetis*-Gelegen. — Naturwiss. **46**: 119–120.  
— (1961): Versuch einer allgemeinen biocoenotischen Gliederung der Fließgewässer. — Internat. Rev. ges. Hydrobiol. **46**: 205–213.
- KIMMINS, D. E. (1942): The British species in the genus *Ecdyonurus*. — Ann. Mag. Nat. Hist. **9**: 486–507.  
— (1957): Notes on *Procloeon pseudorufulum* and on *Cloeon simile*. Ent. Gaz. **8**: 29–36.
- LIEBMANN, H. (1954): Biologie und Chemie des ungestauten und gestauten Stromes. — Münchner Beiträge z. Abwasser-, Fischerei- und Flußbiologie **2**: 111–209.
- MACAN, T. (1940): Preliminary notes on the Ephemeroptera and Plecoptera of the Hamshire Avon and its tributaries. — Journ. Soc. Brit. Entom. Vol. **2**, 2: 36–40.  
— (1957): The Ephemeroptera of a stony stream. — Anim. Ecol. **26**: 317–342.  
— (1961): A review of running water studies. — ?
- MEIERJÜRGEN, G. A. (1935): Zur Ernährungsbiologie der Bergbachfauna. — Diss. Albaum.
- MÜLLER-LIEBENAU, I. (1960): Eintagsfliegen aus der Eifel. — Gewässer u. Abwasser **27**: 55–79.
- PLESKOT, G. (1958): Die Periodizität einiger Ephemeropteren der Schwechat. — Wasser u. Abwasser **1**: 1–31.  
— (1961): Die Periodizität der Ephemeropteren-Fauna einiger österreichischer Fließgewässer. — Verh. Internat. Ver. Limnol. **XIV**: 410–416.
- RAWLINSON, R. (1939): Studies on the life history and breeding of *Ecdyonurus venosus*. — Proc. zool. Soc. Lond. **109**: 377–450.
- RUSSEV, B. (1959): „Vol de compensation pour la ponte“ de *Palingenia longicauda* OLIV (Ephem.) contre le courant du Danube. — Acad. bulg. Scis. **12**: 165–168.
- SANDER, U. (1961): Zwei für den Schwarzwald neue Eintagsfliegen, *Baetis alpinus* und *Baetis subalpinus*. — Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz, N.F. **8**, 1: 71–73.
- SCHOENEMUND, E. (1930): Ephemeroptera. — Dahls Tierwelt Deutschlands, **19**. Teil.
- ULMER, G. (1929): Ephemeroptera. — Tierwelt Mitteleuropas, Lief. III, **4**.
- VERRIER, M. L. (1948): la vitesse du courant et la repartition des larves d' Ephemerés. — C. R. Ac. Sc. Paris, **227**.
- WOYNAROVICH, E. (1961): Sauerstoffverbrauch einiger Wassertiere bei verschiedener Temperatur. — Verh. Internat. Ver. Limnol. **XIV**: 1014–1018.
- ZELINKA, M. (1953): The nymphs of Ephemeræ from the riverbasin of Moravice and their relation to the cleanliness of water. — Act. Acad. Sc. Nat. Moravo-Silesiaca **25**, 5, F 283: 181–200.
- ZELINKA, M. & MARVAN, D. (1961): Zur Präzisierung der biol. Klassifikation der Reinheit fließender Gewässer. — Arch. Hydrobiol. **57**: 389–407.
- ZIMMERMANN, P. (1961): Experimentelle Untersuchungen über die ökologische Wirkung der Strömungsgeschwindigkeit des fließenden Wassers. — Schweiz. Z. Hydrol. **23**: 1–81.

Adresse des Verfassers:

UWE SANDER  
Unteres Breitle 4  
D-7800 Freiburg 36