

Putz

✓ Peter

Herrn Professor Dr. Franz Berger zur Vollendung des 80. Lebensjahres gewidmet

Zur Ökologie adulter Ephemeropteren Österreichs

Ecology of Austrian ephemeropteran adults

Von U. H. HUMPESCH und J. M. ELLIOTT

Illustrationen von M. MIZZARO-WIMMER

Mit 10 Abbildungen und 8 Tabellen im Text

Abstract

The chief functions of ephemeropteran adults are reproduction and dispersal, and their ecology is reviewed under three major headings: emergence and flight period; flight behaviour and mating; fecundity and oviposition behaviour, including egg development.

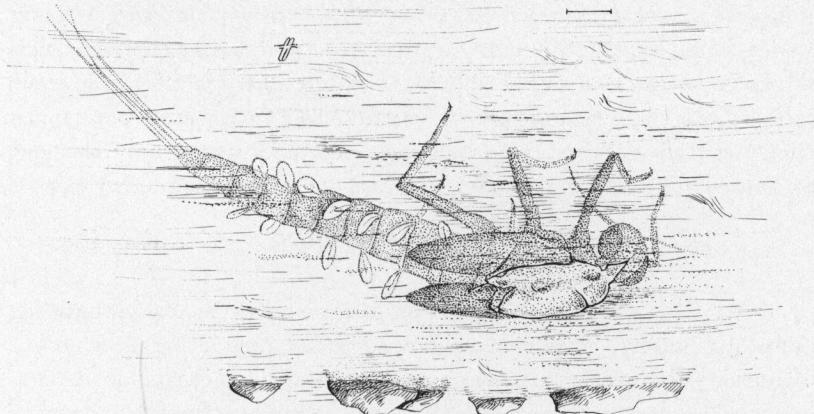
Die Ephemeropteren oder Eintagsfliegen sind eine kleine, aber bedeutende Insektenordnung mit wasserlebenden Larven. Bei den rezenten Ephemeropteren lassen sich 19 Familien, etwa 200 Genera und ungefähr 2000 Arten unterscheiden (in Österreich ca. 70 Arten, siehe Tabelle 3 [PUTZH, schriftl. Mitt.]). Gegenüber anderen Insekten zeichnen sich die Ephemeropteren dadurch aus, daß sich das aus der Larve schlüpfende landlebende Adultstadium, die sog. Subimago, in der Regel noch einmal häutet. Die adulten Ephemeropteren (Subimago und Imago zusammen) haben eine Lebensdauer von oft nicht länger als 3 Tagen, sie können auch keine Nahrung aufnehmen (die Mundwerkzeuge und der Darm sind rückgebildet).

Schlüpfen und Flugzeit

Die Larve bewegt sich im letzten Larvenstadium für die Häutung zur Subimago zur Wasseroberfläche. Während dieser Zeit ist die Larve ungeschützt und somit leichte Beute für verschiedene Räuber wie Fische, Libellen und Vögel. Kurz vor dem Schlüpfen wird die reife Larve sehr aktiv; das tägliche Aktivitätsmuster ändert sich bei den Arten, die tagsüber schlüpfen (vgl. ELLIOTT, 1968, mit THOMAS, 1970). Die Vorbereitungszeit zum Schlüpfen ist von Art zu Art verschieden und hängt auch von den örtlichen Gegebenheiten ab. Der Schlüpfakt selbst dauert oft nur wenige Sekunden. Die meisten Arten schlüpfen an der Wasseroberfläche, einige Arten kriechen als reife Larve an

Skala 1 m.

Abb. 1. Im Wasser treibende Larvenexuvie von *Baetis thorelli*, nachdem die Subimageo-
genitalzschülpf ist. Originalzeichnung von M. Mizzaro, aus Elliott & Humpesch, 1983.



(Tabelle 1).

Makrophäten oder Stelen aus dem Wasser und häufiger sicht dann erst. Von einem Arzt ist bekannt, daß die Subimageo unter Wasser schwimmt (Tabelle 1).

Zitate: 1, LA BAUME 1909; 2, DRENKELDORT 1910; 3, HARRIS 1956; 4, HEINER 1915; 5, HUMPELICH 1941; 6, KIMMINS 1941; 7, KJELBERG 1972; 8, PERCIVAL 1982
 WHITHEAD 1926; 9, PLESKOT 1957; 10, RAWLINSON 1939; 11, REIDERER 1981; 12, SCHÖFEN 1930; 13, TENSU 1935; 14, ULMER 1924.

3. Schizophyten auf Steinchen unter Wasser.

22. Schuppenfalten auf Steinchen, Stengeln oder Makrophyten, die aus dem Wasser treagen.
 Siphlonurus lacustris (2, 14), Siphlonurus sp. (3), Rhytidogena cf. hybrida (5), R. loyo-
 laea (5), Ecdyonurus dispars (5), E. insignis (5), E. pictetii (5), E. torrentis (5), E. venosus
 (5, 11), Ecdyonurus spp. (10), Lepidoplectina espeletina (7, 12, 13), Paralleliplebia sub-
 marginata (12), Hamatoplectina fuscata (4, 9, 12), Epboronius virgo (1), Ephemerula dianica (8).
 Polumantibus luteus (12).

1. Schüppen auf der Wasseroberfläche.
 Baeotis muticus (3), B. rhoadaea (3, 11), Baeotis spp. (4, 12), Cloeon diplectronum (1, 4, 9, 14), C. simile (3), Oligoneuriella bhenana (12), Rhyacophila semicolorata (11, 12), Ecdyonurus trituberculatus (12), E. variosus (12), Ephemerella ignita (5, 11, 12), E. mucronata (12), Caenis spp. (5), Lepidolebia hesperima (7), Habroptiloides modesta (12), Hydropsyche tia fissa (12, 14), Ephemerella dimitra (3, 5, 8, 9), Polymitobius luteus (12).

1. Schlußverhälten der Submagnes der in Österreich vorzumenden Ephæ-
meropteren.

Tabelle 2. Schlüpfzeit der Subimagines der in Österreich vorkommenden Ephemerop-
teren.

1. Schlüpfen erfolgt bei Tageslicht.

Siphlonurus alternatus (8), *S. lacustris* (2, 5, 20 b), *Baëtis alpinus* (9 a), *B. fuscatus* (11, 15 b), *B. muticus* (5, 11, 21 b), *B. niger* (3, 11, 15 b), *B. rhodani* (3, 4, 5, 9 b, 11, 19, 21 b), *B. scambus* (3, 5, 11, 15 b), *B. vernus* (11), *Baëtis* spp. (18), *Centroptilum luteolum* (11, 15 a, 18 a), *C. pennulum* (14 a), *Cloëon dipterum* (8, 11, 14, 20), *C. simile* (6, 14), *Cloëon* spp. (18), *Epeorus sylvicola* (20), *Rhithrogena* cf. *hybrida* (9 b), *R. loyolaea* (9 b), *R. semicolorata* (5, 15 a, 19, 20), *Ecdyonurus dispar* (9 b), *E. insignis* (9 b, 14), *E. picteti* (9 b), *E. torrentis* (9 b), *E. venosus* (5, 9 b, 19), *Ephemerella ignitia* (3, 5, 11, 15 a, 17, 19, 21 a), *E. major* (17), *E. mucronata* (15 a), *Leptophlebia marginata* (14, 21 b, 22), *L. vespertina* (12, 14, 15 a), *Paraleptophlebia submarginata* (21 b), *Habroleptoides modesta* (15 a, 20), *Habrophlebia lauta* (15 a), *Ephemera danica* (15 a, 16, 21 a).

2. Schlüpfen erfolgt in der Morgendämmerung.

Caenis luctuosa (10 b, 13, 15 a), *Ephemera vulgata* (18).

3. Schlüpfen erfolgt in der Abenddämmerung.

Baëtis rhodani (4), *B. vernus* (11), *Cloëon dipterum* (1), *Procloëon bifidum* (15 a), *Oligoneuriella rhenana* (18, 20), *Ecdyonurus lateralis* (18), *E. venosus* (20), *Ecdyonurus* spp. (18), *Heptagenia sulphurea* (4), *Ephemerella ignita* (4, 18, 20, 21 a), *Caenis horaria* (7, 8, 10 a, b, 14), *Ephemera vulgata* (22), *Potamanthus luteus* (20).

4. Schlüpfen erfolgt in der Morgen- und Abenddämmerung.

Rhithrogena semicolorata (18).

Zitate: 1, LA BAUME 1909; 2, DRENKELFORT 1910; 3, ELLIOTT 1967 b; 4, ELLIOTT & CORLETT 1972; 5, ELLIOTT & MINSHALL 1968; 6, HARRIS 1956; 7, HEINER 1915; 8, HIRVENOJA 1964; 9, HUMPESH a 1971, b unveröffentlicht; 10, KIMMINS a 1943 a, b 1943 b; 11, KITE 1962; 12, KJELLBERG 1972; 13, MALZACHER 1973; 14, MORGAN & WADDELL 1961; 15, MÜLLER-LIEBENAU a 1960, b 1969; 16, PERCIVAL & WHITEHEAD 1926; 17, PLESKOT 1954; 18, PLESKOT & POMEISL 1952; 19, RIEDERER 1981; 20, SCHOENEMUND 1930; 21, THOMAS a 1969, b 1970 b; 22, WESENBERG-LUND 1913.

Beim Schlüpfen platzt bei allen Arten die sog. „Naht“ (Bruchlinie von Kopf und Thorax) am Rücken; die Larvenhautränder breiten sich aus und bilden eine Art Floß, auf dem sich nun die Subimago aus der Haut schiebt und gleichzeitig ihre großen Flügel entfaltet. Während der Schlüpfzeit können häufig die leeren Larvenhäute (Exuvien) im Wasser treibend beobachtet werden (Abb. 1).

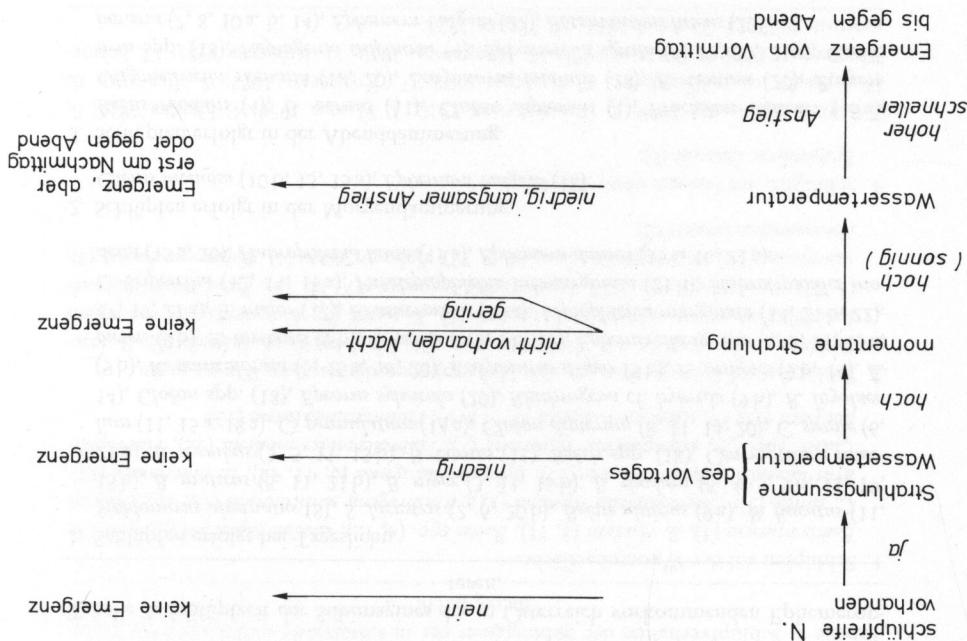
Die überwiegende Anzahl der Arten schlüpft bei Tageslicht, meistens um die Mittagszeit, einige Arten schlüpfen in der Morgen- oder Abenddämmerung, eine Art schlüpft sowohl morgens als auch abends (Tabelle 2). Da Arten wie zum Beispiel *Baëtis muticus*, *B. rhodani* und *Heptagenia sulphurea* auch im Dauertag des arktischen Sommers (Lichtstärke zwischen ca. 500 Lux um Mitternacht und ca. 50 000 Lux kurz vor 12 Uhr mittags) ihren täglichen Schlüpfrythmus mit einem ausgeprägten Nachmittagsmaximum beibehalten

geblüsch führt. Im Ufergebüscht geschart, bleibt die Subimago für einige Zeit ersten Flügels, der sie von der Wasseroberfläche geradlinig zum nächsten Ufer-Nachdem die Subimago geschüpfelt ist, reicht sie sich sofort zu ihrem Begegnung des Schüppens festge stellt (Riedecker, 1981; Brittain, 1982).

Beimmal wurde alledings ein Mainnchen- oder Weibchenüber schule am Schüppens zogt für gewöhnlich keine gescharten spezifischen Unterschiede, wurde von Riedecker (1981) in Abb. 2 zusammengefaßt. Die Tagessperiotik des Schüppens besteht aus zwei überhaupt beeinflussten Komponenten, beide 2). Welche Faktoren das Schüppen überhaupt überstimmen (Ta- achtungen der verschiedenen Autoren nicht immer übereinstimmen (Ta- Einfuß bei der Faktoren scheint eine Erklärung dafür zu sein, daß die Beob- gänge der Wassertemperatur und/oder der Lichtintensität mitbestimmt. Der Einfluß der Wassertemperatur wird möglichstens vom Tagess- pesch, 1971). Die Form der Schüppen wird unterschiedlich (Hun- bei Dauer dunkel wird das Schüppen zum Teil überhaupt unterdrückt (Hun- der tagliche Schüpprythmus von Basitarsus alpinus andererseits bei Dauerlicht, dingen eine Reduktion der Schüpprate von Basitarsus rhodani (Riedecker, 1981); Lichtwerte unter 320 cal/m² (entspricht einer Lichtstärke von ca. 3 Lux) be- Schüpprythmus mit der Starke verschiedener Umweltfaktoren anderer- rüng. Andere Umversuchungen ergaben allerdings, daß sich der (Thomas, 1970), vermutet man eine endogene Komponente für seine Steue-

1981).

Abb. 2. Faktoren, die die Emergenz von Ephemeropoden beeinflussen (nach Riedecker,



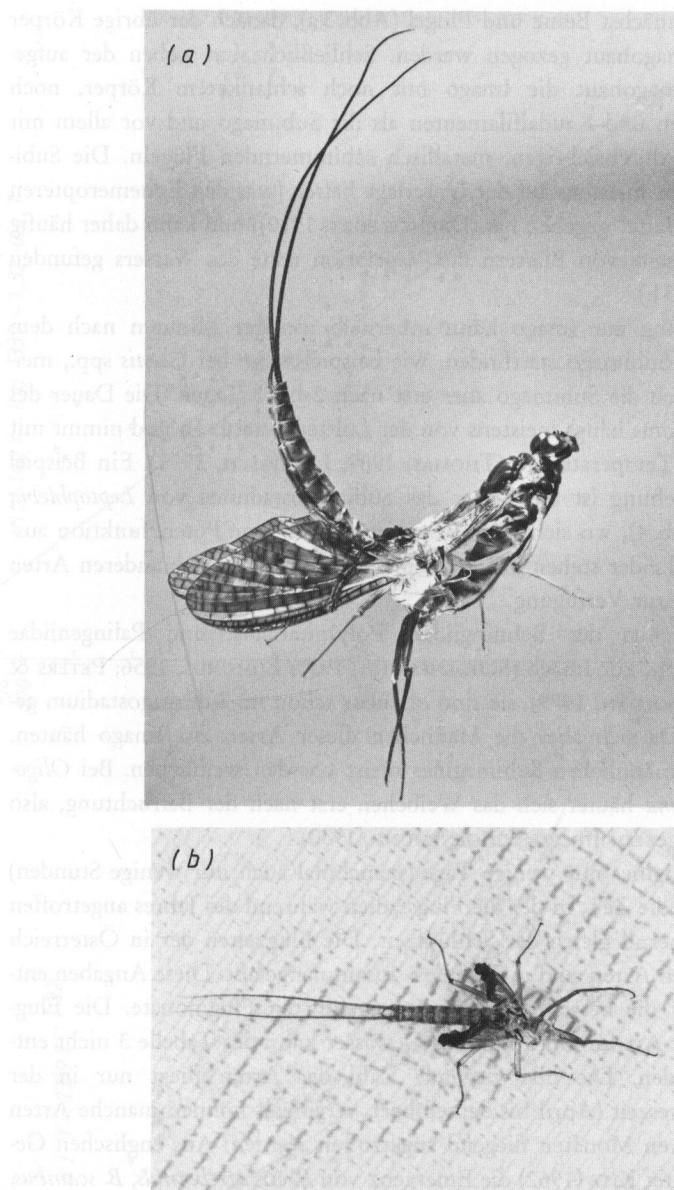


Abb. 3. (a) Schlüpfen der männlichen Imago von *Ecdyonurus venosus* (Photo von M. MIZZARO); (b) Subimagoexuvie eines Männchens von *E. venosus*, nachdem die Imago geschlüpft ist (Photo von E. KRONSTEINER).

ruhig sitzen, während sich in ihr eine neuerliche Häutung vorbereitet. Unter Kontraktionen und Zuckungen befreit sich der Körper der Imago durch einen Bruchspalt in der Kopf-Thorax-Region von der subimaginalen Kuti-

Die Häutung zur *Limafo* kann innerhalb weniger Minuten nach dem Schuppen der *Subimago* stattfinden, wie beispielsweise bei *Caneus spp.*, meistens häutet sich die *Subimago* aber erst nach 2 bis 3 Tagen. Die Dauer des Subimagozustands hängt meistens von der Lüfttemperatur ab und nimmt mit zunehmender Temperatur ab (Thomä, 1969; Humpesch, 1971). Ein Beispiel für diese Beziehung ist die Dauer des Subimagozustands von *Lepiophlebia marginata* (Abb. 4), wo sich diese Beziehung durch eine Potenzfunktion ausdrücken lässt. Leider stehen keine entsprechenden Daten von anderen Arten zum Vergleich zur Verfügung.

Kula, wobei zunächst Beine und Flügel (Abb. 3), danach der übrige Körper aus der Submarginal gezoogen werden. Schließlich sitzt neben der aufge- platzten Submarginal die Imago mit noch schlankem Kopf, noch langeen Beinen und Kaudalfilamenten als die Subimago und vor allem mit hauchdünnen, durchsichtigen, metallisch schimmernden Flügeln. Die Subi- magophore hat ein breites Mesothoraxsegment, das die Unterlage bildet und kann daher häufig auf der Unterseite von Blättern der Vegetation nahe des Wassers gefunden den Namen „Hafte“ gegeben hat (DRENKELEFORT, 1910]) und kann daher häufig auf der Unterseite von Blättern der Vegetation nahe des Wassers gefunden

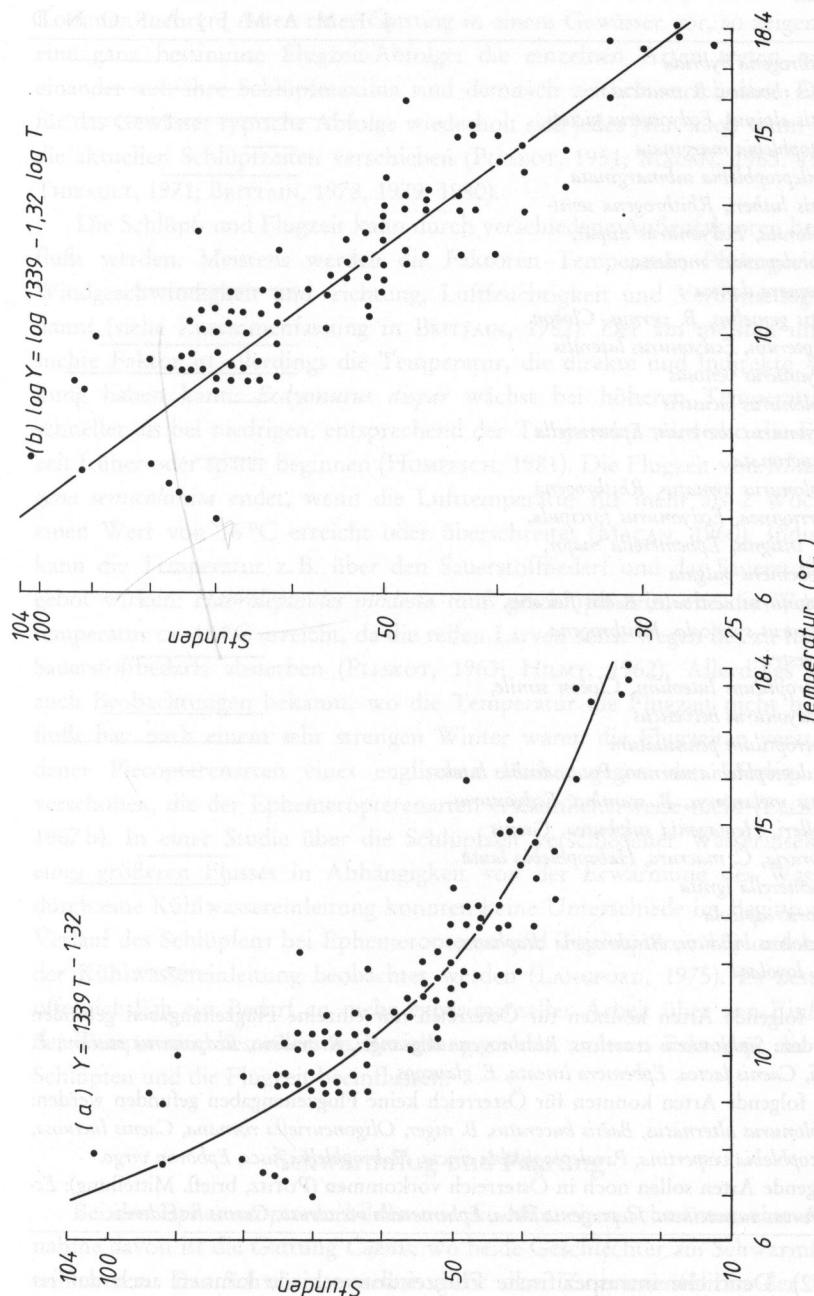


Abb. 4. Beziehung zwischen der Dauer des Subimago Stadiums (Stunden) und der Lufttemperatur (${}^{\circ}C$) von *Leptophlebia marginata*: (a) auf einer arithmetischen Skala; (b) auf einer \log/\log Skala. [Die einzelnen Punkte stehen für mehrere identische Werte; diese können bei THOMAS (1969) abgelesen werden.]

1972). Deutliche intraspezifische Flugzistrumentenschiede konnen auch auf relativ kurzen Strecken vorkommen. *Rhithrogena hybrida* fliegt am Lünzer See-
bach über vier Monate, im Mündungsgebiet desselben Baches nur ein-

Tabelle 3. Die Flugzeiten der Ephemeriden-Arten Österreichs.

Arten	Monat	J F M A M J J A S O N D
<i>Ribithrogeana hygrophila</i>		
<i>Baetis hydromii</i> , <i>B. mutinicus</i>		
<i>Leptophlebia marginata</i>		
<i>Baetis alpinus</i> , <i>Ecdyonurus picteti</i>		
<i>Paraleptophlebia submarginata</i>		
<i>Baetis luteus</i> , <i>Ribithrogeaana semini-</i>		
<i>Habroptilodes modesta</i>		
<i>Colurita</i> , <i>Ecdyonurus dispar</i>		
<i>Sippholoniurus lacustris</i>		
<i>Ecdyonurus torrentis</i> , <i>Ephemerella</i>		
<i>Hydropsyche</i>		
<i>Baetis gemellus</i> , <i>B. venans</i> , <i>Cloeon</i>		
<i>Ecdyonurus annularis</i>		
<i>Ephemerella ulugbara</i>		
<i>E. insigeta</i> , <i>Ephemerella major</i> ,		
<i>Sippholoniurus ammaria</i> , <i>Ribithrogea</i>		
<i>Hydropsyche</i>		
<i>Ecdyonurus aestualis</i> , <i>Baetis fuscatus</i> ,		
<i>Ephemerella</i>		
<i>Centropotulum peninsulatum</i>		
<i>Ecdyonurus heteroculus</i>		
<i>Centropotulum lacustrinum</i> , <i>Cloeon simile</i> ,		
<i>Hydropsyche</i>		
<i>Ecdyonurus scutellatus</i>		
<i>Paraleptophlebia weiri</i> , <i>Potamanthus lutescens</i>		
<i>Baetis melanonyx</i> , <i>B. scambus</i> , <i>Ecdyonurus</i>		
<i>zelleri</i> , <i>Hiploglenia sulphurea</i> , <i>Comps</i>		
<i>horaria</i> , <i>C. macrura</i> , <i>Habroptilida lauta</i>		
<i>Ephemerella ignita</i>		
<i>Epoconia alpigena</i>		
<i>Procloeon bifidum</i> , <i>Ribithrogeaana diaphana</i>		
<i>R. logjolae</i>		
Für folgende Arten konnten für Österreich nur einzelne Fliegenstirnagaben gefunden werden:		
<i>Sippholoniurus altimatus</i> , <i>Baetis bicrenatus</i> , <i>Oligoneuriella heterina</i> , <i>Carenis lucifera</i>		
<i>Lepidophlebia despectrina</i> , <i>Paraleptophlebia clinica</i> , <i>Habroptilida fuscata</i> , <i>Ephemerella mesoleuca</i> , <i>Carenia bekiertensis</i> .		
Für folgende Arten sollen noch in Österreich vor kommen (Puthz, briefl. Mitteilung): <i>E. corynorhini</i>		

Monat, *Ecdyonurus venosus* fliegt an demselben Bach über fünf Monate, in einem der höher gelegenen Nebenbäche nur drei Monate (PLESKOT, 1951). Kommen mehrere Arten einer Gattung in einem Gewässer vor, so zeigen sie eine ganz bestimmte Flugzeit-Abfolge: die einzelnen Arten treten nacheinander auf, ihre Schlüpfmaxima sind demnach zeitlich verschoben. Diese für das Gewässer typische Abfolge wiederholt sich jedes Jahr, auch wenn sich die aktuellen Schlüpfzeiten verschieben (PLESKOT, 1951; MACAN, 1965, 1981; THIBAULT, 1971; BRITTAINE, 1978, 1979, 1980).

Die Schlüpf- und Flugzeit kann durch verschiedene Außenfaktoren beeinflußt werden. Meistens werden die Faktoren Temperatur, Photoperiode, Windgeschwindigkeit und -richtung, Luftfeuchtigkeit und Verdunstung genannt (siehe Zusammenfassung in BRITTAINE, 1982). Der am meisten untersuchte Faktor ist allerdings die Temperatur, die direkte und indirekte Wirkung haben kann: *Ecdyonurus dispar* wächst bei höheren Temperaturen schneller als bei niedrigen, entsprechend der Temperatur wird also die Flugzeit früher oder später beginnen (HUMPESCH, 1981). Die Flugzeit von *Rhithrogena semicolorata* endet, wenn die Lufttemperatur für mehr als 2 Wochen einen Wert von 16 °C erreicht oder überschreitet (MACAN, 1960). Indirekt kann die Temperatur z.B. über den Sauerstoffbedarf und das Sauerstoffangebot wirken: *Habroleptoides modesta* muß geschlüpft sein, ehe die Wassertemperatur ca. 18 °C erreicht, da die reifen Larven sonst wegen des zu hohen Sauerstoffbedarfs absterben (PLESKOT, 1963; HILMY, 1962). Allerdings sind auch Beobachtungen bekannt, wo die Temperatur die Flugzeit nicht beeinflußt hat: nach einem sehr strengen Winter waren die Flugzeiten verschiedener Plecopterenarten eines englischen Baches gegen den Herbst hin verschoben, die der Ephemeropterenarten erstaunlicherweise nicht (ELLIOTT, 1967 b). In einer Studie über die Schlüpfzeit verschiedener Wasserinsekten eines größeren Flusses in Abhängigkeit von der Erwärmung des Wassers durch eine Kühlwassereinleitung konnten keine Unterschiede im Beginn und Verlauf des Schlüpfens bei Ephemeropteren und Trichopteren vor und nach der Kühlwassereinleitung beobachtet werden (LANGFORD, 1975). Es besteht offensichtlich ein Bedarf an mehr experimenteller Arbeit über den Einfluß der Temperatur, besonders in Beziehung zu den anderen Faktoren, die das Schlüpfen und die Flugzeit beeinflussen.

Schwarmflug und Paarung

Bei den Ephemeropteren bilden nur die Männchen Schwärme, eine Ausnahme davon ist die Gattung *Caenis*, wo beide Geschlechter am Schwarmflug teilnehmen. Das Schwärmen selbst dient dem Zusammenführen der Geschlechter. Die Weibchen fliegen direkt zu den Männchen und paaren sich dort. Die schwärmenden Männchen orientieren sich positiv zur Windrich-

Tabelle 4. Schwärzzeit der Männchen der in Österreich vorkommenden Ephemeropteren.

1. Schwärmen bei Sonnenaufgang (morgens).

Baëtis fuscatus (11 a), *B. rhodani* (14 a), *Caenis luctuosa* (4, 8 a, b, 11 a, 15), *C. macrura* (16, 4, 8 c, 11 a, 14 a, b), *Ephemerella vulgata* (12, 16).

2. Schwärmen tagsüber.

Baëtis fuscatus (14 a), *B. muticus* (5, 12, 14 a), *B. scambus* (5), *Centroptilum luteoleum* (5, 11 a, 19), *Cloëon simile* (5), *Cloëon* sp. (14 b), *Rhithrogena semicolorata* (12, 15), *R. diaphana* (11 a), *Rhithrogena* spp. (1 b), *Ecdyonurus* spp. (1 b), *Ephemerella major* (12), *Leptophlebia marginata* (17, 19), *L. vespertina* (10, 12, 17, 19), *Paraleptophlebia cincta* (5, 19), *P. submarginata* (12), *Habroleptoïdes modesta* (12, 15, 18), *Habrophlebia lauta* (12), *Ephemerella danica* (15), *E. vulgata* (11 a, 15, 19), *Ephemerella* spp. (14 b).

3. Schwärmen vorwiegend nachmittags bis abends.

Baëtis rhodani (5), *B. gemellus* (4), *Centroptilum luteolum* (9, 12, 17), *C. pennulatum* (4, 12), *Cloëon dipterum* (4, 18), *C. simile* (11 a), *Epeorus sylvicola* (12, 18), *Rhithrogena semicolorata* (5, 7), *Ecdyonurus dispar* (5, 12), *E. insignis* (5), *E. helveticus* (4), *E. venosus* (5, 12, 16), *Heptagenia sulphurea* (5, 19), *Ephemerella ignita* (12, 19), *E. mucronata* (12), *Caenis horaria* (17), *Ephemerella danica* (5, 11 a, 12, 13 a), *E. vulgata* (17).

4. Schwärmen bei Sonnenuntergang (abends).

Siphlonurus alternatus (5), *S. armatus* (13 b), *Baëtis fuscatus* (19), *B. muticus* (14 a), *B. niger* (12), *Procloëon bifidium* (12), *Procloëon* sp. (5), *Oligoneuriella rhenana* (15, 18), *Epeorus sylvicola* (15), *Rhithrogena diaphana* (4), *R. semicolorata* (1 a, 4), *Ecdyonurus dispar* (14 a), *E. insignis* (15), *E. venosus* (18), *Ecdyonurus* spp. (14 b, 15), *Heptagenia sulphurea* (18), *Heptagenia* spp. (15), *Ephemerella ignita* (5, 13 b, 19), *E. major* (14 b, 15), *Caenis horaria* (6, 11 a, 14 a, 19), *C. macrura* (18), *Leptophlebia vespertina* (18), *Paraleptophlebia submarginata* (11 a), *Habrophlebia lauta* (1 a), *Ephemerella danica* (18, 19), *E. glaucopterus* (11 b), *E. vulgata* (20).

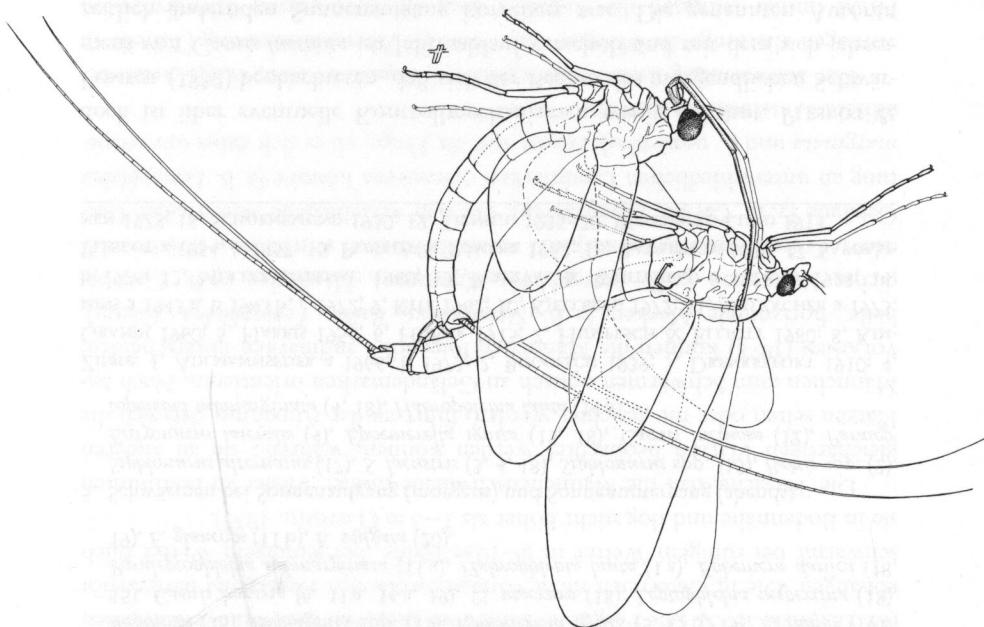
5. Schwärmen bei Sonnenaufgang (morgens) und Sonnenuntergang (abends).

Siphlonurus alternatus (17), *S. lacustris* (3, 4, 18), *Siphlonurus* spp. (15), *Baëtis* spp. (2), *Ecdyonurus lateralis* (4), *Ephemerella ignita* (15, 18), *Caenis luctuosa* (12), *Paraleptophlebia submarginata* (4, 18), *Habrophlebia lauta* (14 a).

Zitate: 1, ADLMANNSEDER a 1966, b 1973; 2, BOGOESCU 1939; 3, DRENKFORT 1910; 4, GRANDI 1960; 5, HARRIS 1956; 6, HEINER 1915; 7, HUMPESCH & ELLIOTT 1980; 8, KIMMINS a 1943 a, b 1943 b, c 1972; 9, KITE 1962; 10, KJELLBERG 1972; 11, MALZACHER a 1973, b 1976; 12, MÜLLER-LIEBENAU 1960; 13, PERCIVAL & WHITEHEAD a 1926, b 1928; 14, PLESKOT a 1954, b 1957; 15, PLESKOT & POMEISL 1952; 16, RAWLINSON 1939; 17, SAVOLAINEN 1978; 18, SCHOENEMUND 1930; 19, TIENSUU 1935; 20, WESENBERG-LUND 1913.

doch ist über eventuelle Kontrollmechanismen wenig bekannt. PLESKOT & POMEISL (1952) beobachteten, daß sich der Beginn des morgendlichen Schwärms von *Caenis luctuosa* im Jahresablauf verschob und mit dem sich jahreszeitlich ändernden Sonnenaufgang korreliert war. Die genannten Autoren vermuten, daß die Lichtintensität die zeitliche Einordnung des Schwärms kontrolliert. Diese Art der Kontrolle wird von verschiedenen Autoren ange-

Abb. 5. Parchen von *Siphlonurus aestivalis* im Flüg (Kopulationsrad) (Originalzeichnung von M. Mizzaro).



nommen. SAVOLAINEN (1978) gibt für verschiedene Arten kritisches Literatur-

statten an. Die unterschiedlichen Angaben in Tabelle 4 sind wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß die Autoren die Tagesszett, nicht aber die jewei-

lige Lichtintensität, angegeben haben. Mit der Lichtintensität synergistisch

wirken sicher noch andere Faktoren, wie z. B. Wind, Lufttemperatur und

Feuchtigkeit, doch ist über diese Zusammenhänge durch experimentelle Untersu-

chungen gestützt, auch beiont SAVOLAINEN (1978), daß es verschiedene

Aspekte beim Schwarmerlauf gibt, die durch die genannte Faktoren nicht

erklaart werden können, so daß auch eine endogene Komponente in Beziehung

gezogen werden muss. Es ist auch eine endogene Komponente in Beziehung

chen an einem anderen Mainchen oder sich jedes Mainchen an derselben

Landmarke orientiert.

Die Parung geht im Flüg vor sich. Dabei hängt das Mainchen unter dem

Wetzen, umklammert es mit den stark verlängerten Vorderbeinen an

seinen Flügelwurzeln und umgreift es mit den Körperteilen am Hinter-

leib (Abb. 5). Während der Parung schwelt das Paar mit schlagenden Flü-

geln und gespreizten Schwanzfädchen zu Boden. Die Dauer der Kopulation ist

sehr kurz und das Parchen trennt sich meist, bevor es den Boden erreicht hat.

Tabelle 5. Chromosomenzahl von Ephemeropteren, die in Österreich vorkommen ($2n$ = diploide Chromosomenzahl).

Arten	$2n$	und ♂ / ♀	Zitate
<i>Baëtis rhodani</i>	8	XY XX	1
<i>B. vernus</i>	8	XY XX	1
<i>Cloëon dipterum</i>	8	XY XX	2 b, 3
<i>Ecdyonurus dispar</i>	18	XY XX	4
<i>Ephemerella ignita</i>	14	(?) XY XX	4
<i>Caenis horaria</i>	6	XO -	4
<i>Ephemera danica</i>	10	XO XX	2 a, 4

Zitate: 1, BOHLE 1969; 2, WOLF a 1946, b 1960; 3, KIAUTA & MOL 1977; 4, MOL 1978.

Nach dem Kopulationsflug kehrt das Weibchen zum Wasser zurück und sucht eine geeignete Stelle für die Eiablage.

Das Verhältnis von Männchen zu Weibchen variiert sowohl bei den verschiedenen Arten als auch bei den Populationen einer Art. Das theoretisch zu erwartende Geschlechterverhältnis von 1:1 wird nur selten erreicht, meistens ist das Verhältnis nach der einen oder anderen Seite mehr oder minder deutlich verschoben (HIRVENOJA, 1964; ILLIES, 1971, 1980; LANGFORD, 1975; SANDROCK, 1978; RÖSER, 1980).

Über die Chromosomenzahl und die geschlechtsbestimmenden Chromosomen der in Österreich vorkommenden Ephemeropterenarten ist wenig bekannt, das verfügbare Material ist in Tabelle 5 zusammengefaßt. Am Beispiel von *Ephemera danica* soll ein Überblick über das Chromosomenbild gegeben werden (Abb. 6).

Fekundität, Eiablage und Dauer der Embryonalentwicklung

Fekundität ist definiert als die Zahl reifer Eier, die ein Weibchen vor der Eiablage enthält. Angaben über die Fekundität von Ephemeropterenarten sind zahlreich (Tabelle 6), doch stammen diese Daten oft nur von wenigen Weibchen, deren Größe meist nicht angegeben ist. Letzteres wäre besonders deswegen wünschenswert, da zwischen der Größe des Weibchens und seiner Fekundität eine Beziehung besteht. Diese ist für *Ecdyonurus venosus* (HUMPESH, unpubliziert), *Baëtis rhodani* (BENECH, 1972 b; ELLIOTT & HUMPESH, 1980) und einige amerikanische Arten (HUNT, 1951; BRITT, 1962; CLIFFORD, 1970; CLIFFORD & BOERGER, 1974) durch eine Potenzfunktion beschrieben worden. Dabei wird für die Konstante b ein Wert von 2,66 bis 3,77 angegeben (Abb. 7). SWEENEY (1978) fand, daß die Fekundität dreier amerikanischer Arten eine lineare Funktion des Körpertrockengewichtes ist.

Bei Arten mit langer Flugzeit in einem Biotop (Tabelle 3) sind die Weibchen, die früher schlüpfen, größer und daher fekunder als die, die später im Jahr schlüpfen (Abb. 7; PLESKOT, 1961; BENECH, 1972; ELLIOTT & HUMPESH,

1980), dies wird von SWENNEY & VANNOTE (1978) bei amerikanischen Arten beschrieben. Die Morphologie der Eier wurde verschiedentlich beschrieben (DE-GRANGE, 1960; KOSS, 1968; KOPELKOVIC MULLER-LIBERNAU, 1981a, b, 1982; MALZACHER, 1982), sie weisen eine erstaunliche Vielfalt der Formen und Oberflächenstrukturen auf. Letztere sind für einzelne Gattungen, oft auch für Arten, so charakteristisch, daß sie ein verlässliches systematisches Merkmal darstellen. Die Form der Eier ist rund und oval, ihre Länge schwankt zwischen 150 und 300 µm, ihre Breite zwischen 90 und 200 µm. Das Endochorion ist flach, das Exochorion dagegen reich strukturiert und weist eine Vielzahl von speziellen Haftorganen auf, die sicherstellen sollen, daß sich die abgelegten Eier an Untergränen festsetzen (PLISKOT, 1957).

Abb. 6. *Ephemerella dianica*: (a) Webliche Imagines von E. KRONSTEDTER; (b) Geschlechtschromosomen des Weibchens (Metaphase); (c) Geschlechtschromosomen des Männchens (Metaphase). — Metaphase) (Photos von A. W. M. Mol).

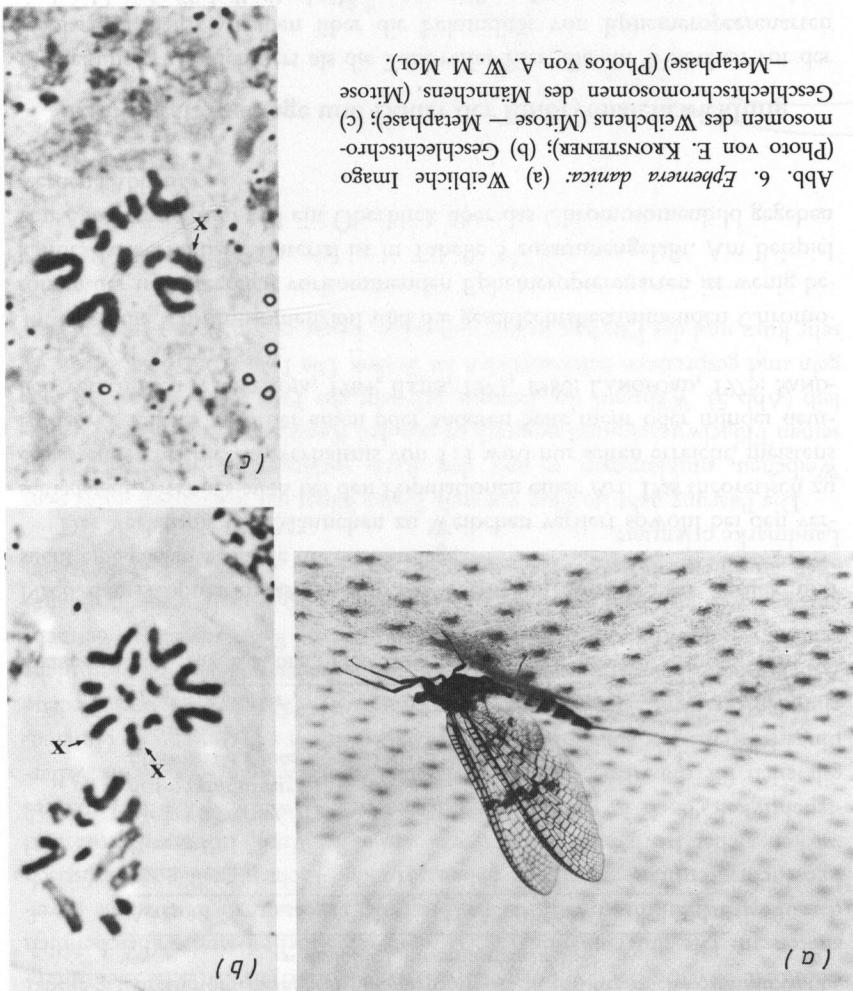


Tabelle 6. Fekundität von Ephemeropteren, die in Österreich vorkommen.

1. Bis zu ca. 1200 Eier pro Weibchen.

Siphlonurus aestivialis (12), *Baëtis fuscatus* (8, 17), *B. muticus* (5, 13), *B. niger* (5), *Cloëon dipterum* (5, 18), *Oligoneuriella rhenana* (13), *Ecdyonurus helveticus* (8), *Ephemerella ignita* (2 b, 5, 6 b, 9, 13), *Caenis horaria* (5), *C. luctuosa* (5), *C. macrura* (5), *Leptophlebia vespertina* (12), *Paraleptophlebia submarginata* (8, 13, 17), *Habrophlebia fusca* (8), *H. lauta* (5, 13).

2. Bis zu ca. 2500 Eier pro Weibchen.

Siphlonurus aestivalis (13), *S. lacustris* (5, 13), *Centroptilum luteolum* (5, 13), *C. pen-nulum* (5), *Oligoneuriella rhenana* (5, 8), *Ecdyonurus dispar* (5, 10), *E. lateralis* (5), *Ephemerella major* (5, 13), *E. mucronata* (5), *Leptophlebia marginata* (3), *L. vespertina* (3, 5, 8, 13, 17), *Habroleptoides modesta* (5, 13).

3. 2000 bis 3500 Eier pro Weibchen.

Siphlonurus aestivalis (5), *C. lacustris* (3), *Cloëon simile* (4, 5), *Rhithrogena semicolata* (10, 11), *Ecdyonurus insignis* (10), *Ephemera danica* (19), *E. glaucoptera* (5).

4. Bis zu ca. 4500 Eier pro Weibchen.

Baëtis rhodani (1, 2 a, 6 a, 7, 9), *Rhithrogena cf. hybrida* (10), *R. loyolaea* (10), *Ecdyonurus helveticus* (5), *Ephemera danica* (8, 13, 14, 15).

5. Bis zu ca. 6000 Eier pro Weibchen.

Ecdyonurus venosus (16), *Ephemera danica* (5, 9), *E. vulgata* (8, 13).

6. 5000 bis 9300 Eier pro Weibchen.

Epeorus sylvicola (5, 13), *Ecdyonurus torrentis* (10), *E. picteti* (10), *Ephemera danica* (20).

Zitate: 1, BENECH 1972 b; 2, BOHLE a 1969, b 1972; 3, BRITAIN 1980; 4, DAVIDSON 1956; 5, DEGRANGE 1960; 6, ELLIOTT a 1972, b 1978; 7, ELLIOTT & HUMPESCH 1980; 8, GRANDI 1960; 9, HARRIS 1956; 10, HUMPESCH unveröffentlicht; 11, HUMPESCH & ELLIOTT 1980; 12, KJELLBERG 1972; 13, LANDA 1969; 14, OTTO & SVENSSON 1981; 15, PERCIVAL & WHITEHEAD 1926; 16, RAWLINSON 1939; 17, SCHOENEMUND 1930; 18, SOLDAN 1979; 19, WHELAN 1980; 20, WRIGHT, HILEY & BERRIE 1981.

Die meisten Weibchen fliegen vor der Eiablage bach- oder flußaufwärts. Die Besiedlung des Oberlaufes durch die Eiablage wird von verschiedenen Autoren als Kompensation für die bach- oder flußabwärts driftenden Eier und Larven gedeutet (siehe Übersicht in MÜLLER, 1982; weiters THOMAS, 1975; LAVANDIER, 1982). Andere Autoren betonen allerdings, daß die Flugdistanz relativ kurz ist und hauptsächlich vom Wind bestimmt wird (ELLIOTT, 1967 a; WATERS, 1969; BISHOP & HYNES, 1969; KELLER, 1975; GYSELMAN, 1980), oder daß diese bach- oder flußaufwärts gerichtete Flugbewegung nicht bei allen Spezies eines Gewässers zu beobachten ist (BIRD & HYNES, 1981). Die Weibchen von *Ephemerella* spp. formieren sich vor der Eiablage (das ist meist während der Abenddämmerung) zu Schwärmen und ziehen dann gemeinsam bachauf- und -abwärts (PLESKOT & POMEISL, 1952; PLESKOT, 1957).

1. Eiablage erfolgt im Flüg, mehrere Eiipakte werden an der Wasseroberfläche abgesetzt (Abb. 8a).
 2. Wasseroberfläche oder flüssigkeitsflächen auf die Wasseroberfläche herab gelegt eine Zick-Zack-Flüge; im tanzenenden Hubflug richtet sich das Weben des Weibchens vollflüchtig an der Wasseroberfläche oder flüssigkeitsflächen ab (Abb. 8b).

Die Eiablage unterscheidet sich von der Wasseroberfläche über dem Wasserstand nicht immer das Eiablageverhältnis gibt die Tabelle 7. Diese Zeigt, daß verschiedene Arten der Eiablage verschieden werden können, und daß die Möglichkeit nicht immer die Überblick über den Wasserstand zu unterscheiden vermag.

Abb. 7. Beziehung zwischen der Fekundität (Eizahl pro Weibchen) und der Körperlänge (mm) von *Ecdyonurus venosus* (●) Sommergeneration (○) Wintergeneration: (a) auf einer arithmetischen Skala; (b) auf einer \log/\log Skala.

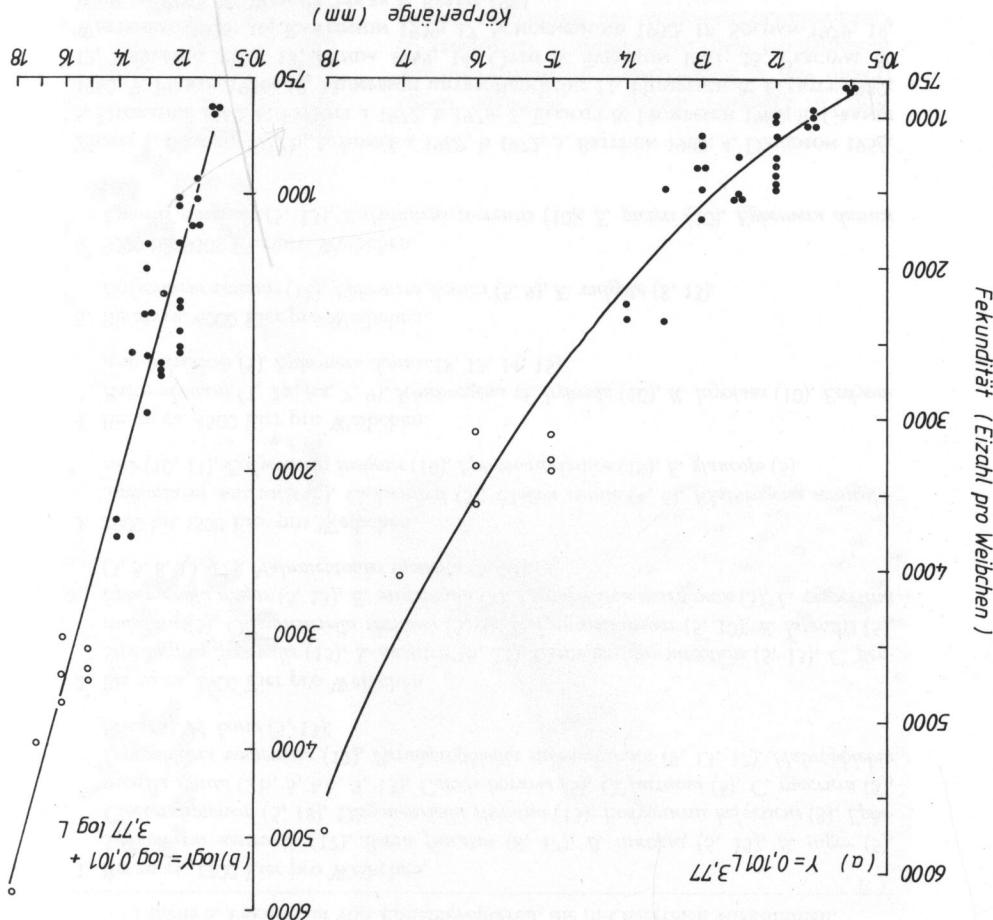


Tabelle 7. Eiablageverhalten von Ephemeropteren, die in Österreich vorkommen.

1. Weibchen fliegt zur Wasseroberfläche und gibt dort die Eier portionsweise ab.
Baëtis fuscatus (9, 10, 11, 23), *B. muticus* (8, 18), *Cloëon simile* (5 b, 9), *Oligoneuriella rhenana* (23), *Rhithrogena semicolorata* (7, 14, 17, 18, 23), *Rhithrogena* spp. (13), *Ecdyonurus insignis* (23), *E. torrentis* (7), *E. venosus* (20 b, 22, 23), *Ecdyonurus* spp. (13), *Heptagenia sulphurea* (10, 19), *Heptagenia* spp. (3), *Caenis macrura* (17), *Leptophlebia vespertina* (16, 23), *Habroplebia fusca* (10, 23), *Ephoron* sp. (3), *Ephemera danica* (5 b, 20 a), *E. vulgata* (12, 17, 23), *Ephemera* sp. (3).
2. Weibchen fliegt zur Wasseroberfläche und gibt das Eipaket als Ganzes ab.
Siphlonurus armatus (20 b), *S. lacustris* (23), *Centroptilum luteolum* (10, 15), *Oligoneuriella rhenana* (9), *Rhithrogena semicolorata* (9), *Ephemerella ignita* (1, 9, 21 c und Zitate in 6 b), ? *Paraleptophlebia submarginata* (23), ? *Ephemera danica* (10).
3. Weibchen fliegt auf Ufersteine und gibt dort, im Trockenen sitzend, die Eier ins Wasser ab.
Epheorus sylvicola (23), ? *Rhithrogena semicolorata* (17), ? *Ecdyonurus venosus* (23), *Habroleptoides modesta* (21 a, 23).
4. Weibchen kriecht an Steinen unter die Wasseroberfläche und klebt dort die Eier an das Substrat.
Baëtis alpinus (9, 13), *B. fuscatus* (17, 20 b), *B. lutheri* (13), *B. muticus* (10, 20 a), *B. rho-dani* (2, 4, 6 a, 10, 13, 17, 21 b, 24), *B. scambus* (2, 10), *B. vernus* (4), *Baëtis* spp. (1, 3, 20 c).
5. Ovovivipare Art.
Cloëon dipterum (Zitate in 5 a).

Zitate: 1, ADLMANNSEDER 1973; 2, BENECH 1972 a; 3, BOGESCU 1939; 4, BOHLE 1969; 5, DEGRANGE a 1959, b 1960; 6, ELLIOTT a 1972, b 1978; 7, ELLIOTT & HUMPESCH 1980; 8, GILLIES 1950; 9, GRANDI 1960; 10, HARRIS 1956; 11, HEINER 1915; 12, HEYMONS 1896; 13, HUMPESCH unveröffentlicht; 14, HUMPESCH & ELLIOTT 1980; 15, KIMMINS 1972; 16, KJELLBERG 1972; 17, LANDA 1969; 18, MACAN 1957; 19, MOSLEY 1938; 20, PERCIVAL & WHITEHEAD a 1926, b 1928; 21, PLESKOT a 1953, b 1954, c 1957; 22, RAWLINSON 1939; 23, SCHOENEMUND 1930; 24, THOMAS 1970 a.

und taucht dabei die Hinterleibsspitze ins Wasser, wodurch die aus den Geschlechtsöffnungen herausgequollenen Eier abgespült werden, und erhebt sich dann wieder gegen den Wind. Die so abgelegten Eier sinken zu Boden und werden dabei über ein weiteres Areal verteilt. Nachdem das Weibchen diesen Vorgang mehrmals wiederholt hat und alle Eier abgelegt sind, fällt es meistens erschöpft auf die Wasseroberfläche, wird abgetrieben und stirbt.

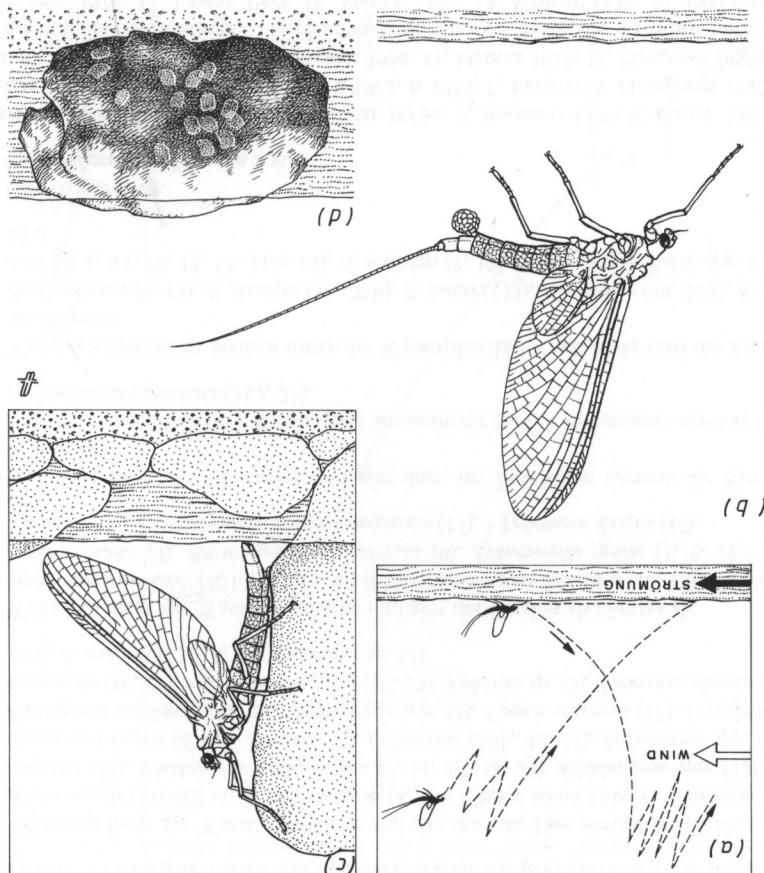
Die meisten Ephemeropterenarten legen auf diese Weise ihre Eier ab, so zum Beispiel die Arten der Siphlonuridae, Heptageniidae, Leptophlebiidae und Ephemeridae (PLESKOT, 1957; ILLIES, 1968; EDMUNDS et al., 1976; HUM-PESCH & ELLIOTT, 1980).

fällt das Weibchen meist erschöpft auf die Wasseroberfläche, wird abgetrieben, meistens dort, wo sich Wasserpflanzen befinden. Nach der Eiablage ab, wird die Eiablage in schmelzflüssige und bzw. turbulent-stromende Wasserwirft den Eiablagen in der Lage zu halten. Das Weibchen fliegt beschwingt und den Eiablagen in der Nähe zu halten. Das Weibchen nach unten gesogen werden, um wobei die hinteren Abdominalsegmente nach unten gesogen werden, um die Eier bilde ein Balloon, der an den Genitalöffnungen geragen wird, der Wasseroberfläche abgeworfen (Abb. 8 b).

2. Eiablage erfolgt im Fluge, alle Eier werden in einem Ballon als Ganzes über

abgelegt wurden) (Originalzeichnung von M. Mazzaro).

jeder Fliecke besteht aus 30—40 Eiern zu circa 20 Eiern, die alle von einem Weibchen (je einer Eiablage; (d) Baetis-Clege auf einem raschen Fließendem Wasser umspülten Stein von Epimera ligata mit Eiablagen; (c) Weibchen von *Habrolophodes modestus* bei der Eiablage; (b) Eiablage eines Weibchens von *Rhyacogena semicolarata*; (a) Weibchen



ben und stirbt. Die abgelegten Eier quellen auf und setzen sich am Substrat fest.

Vertreter der Gattungen *Siphlonurus*, *Centroptilum*, *Ephemerella* und *Ephoron* legen auf diese Weise ihre Eier ab (PLESKOT, 1957; ILLIES, 1968; ELIOTT, 1978). HARRIS (1956) zählt auch *Ephemera danica* diesem Eiablagetyp zu, alle übrigen Autoren stellen diese Art zu Typ 1.

3. Eiablage erfolgt auf einer Unterlage über der Wasseroberfläche (Abb. 8 c). Das Weibchen lässt sich auf einem in Ufernähe befindlichen, aus dem Wasser ragenden Stein nieder, stößt beim Umhergehen die Schwanzfäden ab und schiebt sich an einer passenden Stelle rückwärts kriechend mit der Abdomenspitze bis an die feuchte oder nasse Kante zwischen Stein und Untergrund vor. Dann drückt das Weibchen das 7. Segment mehrmals gegen die Unterlage, wobei es das Abdomen charakteristisch abknickt, und entlässt die Eier. Diese sinken in den feuchten Winkel an der Basis des Steines und werden beim nächsten Ansteigen des Baches weiter unter Wasser gesetzt bzw. von der Strömung vertragen.

Diese Art der Eiablage wurde bisher nur bei *Habroleptoides modesta* beobachtet (PLESKOT, 1953).

4. Eiablage findet auf einer Unterlage unter der Wasseroberfläche statt (Abb. 8 d).

Das Weibchen setzt sich auf einen in stärkerer Strömung liegenden, etwas aus dem Wasser ragenden Stein und kriecht mit dem Kopf voran unter die Wasseroberfläche, um einen geeigneten Eiablageplatz, meistens auf der Steinunterseite, zu suchen. Beim Eintritt ins Wasser werden die unbenetzbarren Flügel passiv um das Abdomen gerollt, eine Luftschicht umschließend, die als Atemvorrat längeres Verweilen unter Wasser ermöglicht. Die Eier werden dann einzeln in einer Reihe abgelegt und bleiben auf der Unterlage kleben. Die Krümmung der Reihe zeigt das Pendeln des Abdomens an. Nach Fertigstellung einer Eireihe schreitet das Weibchen langsam vorwärts und beginnt mit einer neuen Reihe; so entsteht eine typische Gelegeform (Abb. 8 d) mit einer Fläche von ca. 0,5 cm². Der gesamte Eiablageprozess dauert ca. 15 Minuten. Nach der Eiablage können die Weibchen wieder aus dem Wasser herauskriechen und eventuell ans Ufer fliegen, meistens werden die erschöpften Weibchen jedoch von der Strömung erfaßt und abgetrieben.

Diese Art der Eiablage ist für die Gattung *Baëtis* typisch, wobei manche Arten möglicherweise ein von diesem Typ abweichendes Eiablageverhalten zeigen können [z. B. *B. muticus* nach GILLIES (1950) und MACAN (1957), nicht aber nach PERCIVAL & WHITEHEAD (1928) und HARRIS (1956)]. Allerdings meiden die Weibchen von *Baëtis* Eiablageplätze, wo der pH-Wert des Wassers < 6,0 ist (SUTCLIFFE & CARRICK, 1973).

(siehe Übersicht in DEGRANGE, 1959).

Das Webchen von *Cladon dipterum* liegt nach der Kopulation nicht an das Wasser zurück, sondern verbleibt sich im Gebüsch und verharrt dort, bis sich die Eier in einem Körper fertig entwickelt haben (ca. 10–14 Tage). Wenn sich das Webchen schließlich zum Wasser begibt und dort beim Zick-Zack-Flug den Hinterteil ins Wasser taucht, werden die Eier abgespiilt und die Junglarven schlüpfen noch wähernd des Wassers. Absinken der Eier. Einige Autoren meinen, daß die Junglarven bereits im Abdomen aus den Eiern schlüpfen, dies scheint jedoch ungewöhnlich.

5. Ovovipare Art.

Tabelle 8. Zusammenfassung der Ergebnisse über die Dauer der Embryonalentwicklung von Ephemeropteren, die in Österreich vorkommen; annähernd der Temperaturbereich, in dem sich die Eier entwickeln; durchschnittliche Werte für den maximalen Prozentsatz der aus einem Gelege schlüpfenden Elalven; Gleichung, die die Beziehung zwischen Dauer der Embryonalentwicklung und Wassertemperatur ausdrückt; Überprüfung der Beschreibung im Freiland; durchschnittliche Anzahl von Tagen (mit 95 % Vertrauensbereich), die 50 % der Eier eines Geleges bei 5° bzw. 10° C bis zum Schlüpfen brauchen.

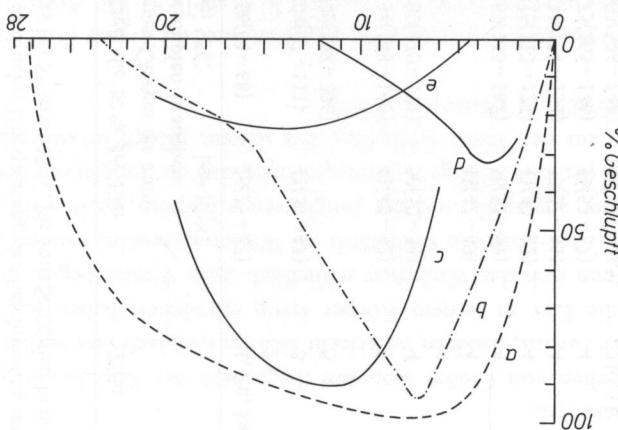
Art	T °C	Maximum % ge- schlüpft	Gleichung	Im Frei- land über- prüft	Tags, die 50 % der Eier eines Geleges bis zum Schlüpfen brauchen bei 5 °C	Zitat
<i>Baetis rhodani</i>	3,0–25,0	99	Potenzfunktion	ja	66(64–68)	26(25–27) 1, 2a, 3a
<i>B. venus</i>	6,8–20,0	>94	nicht bekannt	nein	–	– 2a
<i>Rhithrogena cf. hybrida</i>	4,5–20,1	33*	Potenzfunktion	ja	104(97–111)	41(39–43) 5
<i>R. loyolaea</i>	1,9–10,2	33*	Potenzfunktion, Hyperbel	nein	202(198–206)	– 5
<i>R. semicolorata</i>	5,9–19,9	28	Potenzfunktion	ja	154(148–160)	41(40–42) 5
<i>Ecdyonurus dispar</i> (See) (Fluß)	3,9–20,3	38*	Potenzfunktion	ja	180(170–191)	52(50–54) 4
<i>E. insignis</i>	4,4–20,1	21*	nicht bekannt	–	–	– 4
<i>E. picteti</i> Herrnalm Seebach	8,7–19,9 3,5–17,3	13*	Potenzfunktion	nein	–	48(47–49) 4
<i>E. torrentis</i>	3,5–20,4	30*	Potenzfunktion	nein	155(143–167)	56(53–59) 4
<i>E. venosus</i>	3,9–19,6	29*	Potenzfunktion	ja	115(110–121)	41(40–42) 4
<i>Ephemerella ignita</i>	3,6–20,6	48*	Potenzfunktion	nein	138(124–154)	39(37–41) 4
	5,9–19,8	>90	Hyperbel	ja	175(165–186)	55(53–57) 4
					603(526–744)	134(117–165) 2b, 3b

Zitate: 1, BENECH 1972 a; 2, BOHLE a 1969, b 1972; 3, ELLIOTT a 1972, b 1978; 4, HUMPESH 1980 a; 5, HUMPESH & ELLIOTT 1980.

* künstlich befruchtet.

Übererhöhung zwischen der angepassten Potenzfunktion und den dazugehörigen Daten ist am Beispiel von *Ecdyonurus venosus* abz. 10 zu ersehen. Der Wert und die Nützlichkeit solcher Beschreibungsarten steigt in dem Maße, als durch sie die Dauer der Embryonalentwicklung im Freiland berechnet und vorausgesagt werden kann. Letzteres könnte für 6 Arten erfolgreich überprüft werden (Tabelle 8). Die Dauer der Embryonalentwicklung ist für einzelne Arten charakteristisch, so z.B. die Anzahl der Tage, die 50 % der Eier erreicht haben (Tabelle 8). Bei verschiedenartigen Populationen ist die Entwicklung (Tabelle 8). Bei verschiedenen Populationen einiger Arten ist zu unterscheiden, um sich bei 5 °C bzw. 20 °C bis zur Schlußreife der Eier einiges Gelegenheit zu verschaffen (Tabelle 8). Bei unterschiedlichen Arten ist die Dauer der Embryonalentwicklung um 5 °C höher, die Dauer der Entwicklung der Larven aus zwei englischen Seen (Humpeesch, 1980a) und einer französischen Bach (Humpeesch, 1980a); *E. picteti* aus zwei österreichischen Seen und einem französischen Fluß (Humpeesch, 1980a); *E. picteti* aus zwei englischen Seen und einem französischen Bachen (Thibaut, 1969; Bothé, 1972; Elliott, 1978)]. Außerdem kommt es für zwei *Ecdyonurus*-Arten und eine *Rhabirogena*-Art gezeigt werden, daß sich die Dauer der Embryonalentwicklung unter konstanten Temperaturen nicht unterscheidet (Humpeesch, 1982). Sobald die Larven einmal zu schlüpfen begonnen haben, ist der Zeitraum, in dem aus den meisten Eiern schlüpfen beginnen (Humpeesch, 1982).

Abb. 9. Schlüpfen aus dem Ei (in Prozent) bei verschiedenen Wasserempfunden (°C): (a) *Baetis rhodani*; (b) *B. venosus*; (c) *Ephemerella ignita*; (d) *Rhabirogena lioyolae*; (e) *R. semicolarata*.



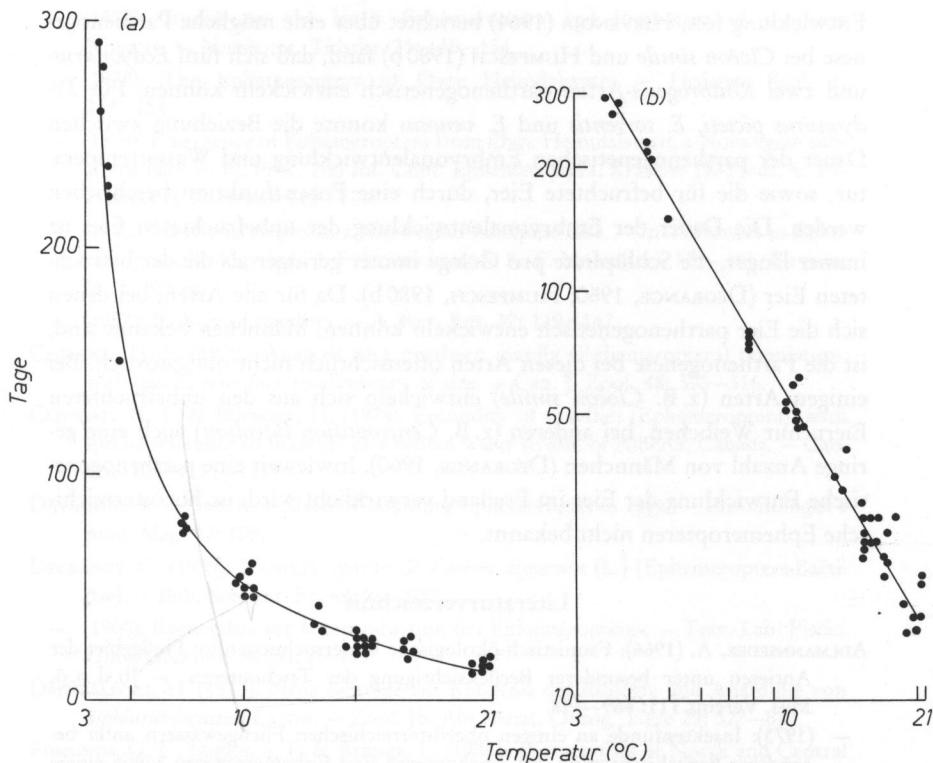


Abb. 10. Beziehung zwischen der Zeit (in Tagen), die 50 % der Eier eines Geleges von *Ecdyonurus venosus* benötigen, um im Labor zu schlüpfen, und der Wassertemperatur (°C): (a) auf einer arithmetischen Skala ($y = 2592.96 T^{-1.68}$); (b) auf einer log/log Skala ($\log y = \log 2592.96 - 1.68 \log T$).

Tage für *Baëtis rhodani* und *Rhithrogena cf. hybrida* und *R. semicolorata* (wenn $T > 5^\circ\text{C}$) und *Ecdyonurus* spp. (wenn $T > 10^\circ\text{C}$) (ELLIOTT, 1972; HUMPESCH, 1980a; HUMPESCH & ELLIOTT, 1980). Kleine Larven der genannten Arten werden über mehrere Monate hin in den Freilandfängen festgestellt. Diese Beobachtung wurde oft dahingehend interpretiert, daß bei diesen Arten die Periode des Schlüpfens aus einem Gelege relativ lang sei (sog. „retardiertes“ Schlüpfen; ILLIES, 1959). Aus den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit geht jedoch hervor, daß diese Interpretation nicht richtig ist, und daß die wahrscheinlichste Erklärung für diese Erscheinung ein langsames Larvenwachstum nach dem Schlüpfen aus dem Ei ist (HUMPESCH, 1981). Dies ist nur ein Beispiel für die Nützlichkeit der Daten über die Dauer der Embryonalentwicklung und unterstreicht auch, welche Bedeutung solche Daten für die Interpretation von Lebenszyklen haben.

Bei vielen Arten können sich die Eier auch parthenogenetisch entwickeln. DEGRANGE (1960) stellte für 26 europäische Arten eine parthenogenetische

- ADMANNSEDER, A. (1966): Faunistisch-ökologische Untersuchungen im Fließgewässer der Anticissen unter besonderer Berücksichtigung der Trichopteren. — Jb. d. o. ö. Mus., Ver eins 111: 49–498.

(1973): Insektenfauna der Berücksichtigung der Trichopteren im Fließgewässer unter besonderer Berücksichtigung der Beroberzone. — Jb. d. o. ö. Mus., Ver eins 118: 227–246.

BAUME, W. LA (1909): Über die Metamorphose der Ephemeriden. — Sber. Ges. naturf. Freunde Berl. 3: 137–153.

BENECH, V. (1972a): Étude expérimentale de l'incubation des œufs de *Baetis rhoadani* Pictet. — Freshwater Biol. 2: 243–252.

— (1972b): La fécondité de *Baetis rhoadani* Pictet. — Freshwater Biol. 2: 337–354.

BIRD, G. A. & HANES, H. B. N. (1981): Movements of adult aquatic insects near streams in southern Ontario. — Hydrobiologia 77: 65–69.

BISHOP, J. E. & HANES, H. B. N. (1969): Downstream drift of the invertibratate fauna in a stream ecosystem. — Arch. Hydrobiol. 66: 56–90.

BOGOESCU, C. (1939): Biologische Beobachtungen an Ephemeropteren. — Int. Congr. Bionomie Diapause bei *Baetis ventris* Curtius und *Baetis rhoadani* (Pictet) (Baetidae, Ephemeroptera). — Zool. Jahrb. Abt. Natur. Öntog. Tiere 86: 493–575.

(1972): Die Temperaturabhängigkeit der Embryogenese und der embryonalen Diapause von *Ephemerella ignita* (Po da) (Insecta, Ephemeroptera). — Oecologia 10: 253–268.

BRETT, N. W. (1962): Biology of two species of Lake Erie mayflies, *Ephoron album* (Say) and *Ephemera simulans* Walker. — Bull. Ohio Biol. Surv. (N.S.) 15: 1–70.

(1972): The life cycles of *Leptophlebia vesperina* (L.). And L. marginata (L.). (Ephemeroptera) in Lyman Dunes, North Wales. — Freshwater Biol. 27: 277–282.

BRITTAJN, J. E. (1972): The life cycles of two species of Lake Erie mayflies, *Ephoron album* (Say) and *Ephemera simulans* Walker. — Bull. Ohio Biol. Surv. (N.S.) 15: 1–70.

Literaturverzeichnis

Entwicklungsfeist, Hirvenoja (1964) berichtet über eine mögliche Parthenogenese bei *Cloeo n. simile* und Humpech (1980b) fand, dass sich fünf Ecdysonuts- und zwei Rhabrogena-Arten parthenogenetisch entwickeln können. Für Ec- dysonuts *picteti*, *E. tornensis* und *E. venosus* konnte die Beziehung zwischen Dauer der parthenogenetischen Embryonalentwicklung und Wassermperatur, sowie die für die befruchtete Eier, durch eine Potenzfunktion beschrieben werden. Die Dauer der Embryonalentwicklung der unbefruchteten Eier ist immer länger, die Schülpfrate pro Gelege nimmt geringer als die der befruchteten Eier (Degrangé, 1960; Humpech, 1980b). Da für alle Arten, bei denen ist die Eierparthenogenese bei diesen Arten offensichtlich nicht obligatorisch. Bei einigen Arten (z.B. *Cloeo n. simile*) entwickeln sich aus den unbefruchteten Eiern nur Weibchen, bei anderen (z.B. *Centroptilum laterolum*) auch eine geringe Anzahl von Männchen (Degrangé, 1960). Inwieviel eine parteneogene- tische Entwicklungs der Eier im Freiland verwirklicht wird, ist für ostereichische Populationen (z.B. *Centroptilum laterolum*) auch eine ge- sche Ephemeropteren nichth bekannt.

- (1974): Studies on the lentic Ephemeroptera and Plecoptera of southern Norway. — Norsk ent. Tidsskr. **21**: 135—154.
- (1978): The Ephemeroptera of Øvre Heimdalsvatn. — Holarct. Ecol. **1**: 239—254.
- (1979): Emergence of Ephemeroptera from Øvre Heimdalsvatn, a Norwegian sub-alpine lake. — In: Proc. 2nd Int. Conf. Ephemeroptera, Krakow 1975 (eds. K. PASTERNAK & R. SOWA): 115—123.
- (1980): Mayfly strategies in a Norwegian subalpine lake. — In: Advances in Ephemeroptera Biology (eds. J. F. FLANNAGAN & K. E. MARSHALL), 179—186. Plenum, N. Y. 525 pp.
- (1982): Biology of mayflies. — A. Rev. Ent. **27**: 119—147.

CLIFFORD, H. F. (1970): Analysis of a northern mayfly (Ephemeroptera) population, with special reference to allometry of size. — Can. J. Zool. **48**: 305—316.

CLIFFORD, H. F. & BOERGER, H. (1974): Fecundity of mayflies (Ephemeroptera), with special reference to mayflies of a brown water stream of Alberta, Canada. — Can. Ent. **106**: 1111—1119.

DAVIDSON, A. (1956): A method of counting Ephemeropteran eggs. — Entomologist's mon. Mag. **92**: 109.

DEGRANGE, C. (1959): L'ovolarviparité de *Cloeon dipterum* (L.) (Ephemeroptera-Baëtidæ). — Bull. Soc. ent. Fr. **64**: 94—100.

- (1960): Recherches sur la reproduction des Éphéméroptères. — Trav. Lab. Piscic. Univ. Grenoble **50/51**: 7—193.

DRENKEFORT, H. (1910): Neue Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Anatomie von *Siphlonurus lacustris* EATON. — Zool. Jb. Abt. Anat. Ontog. Tiere **29**: 527—617.

EDMUND, G. F., JENSEN, S. L. & BERNER, L. (1976): The mayflies of North and Central America. — Univ. Minnesota, Minneapolis. 330 pp.

ELLIOTT, J. M. (1967 a): Invertebrate drift in a Dartmoor stream. — Arch. Hydrobiol. **63**: 202—237.

- (1967 b): The life histories and drifting of the Plecoptera and Ephemeroptera in a Dartmoor stream. — J. Anim. Ecol. **36**: 343—362.
- (1968): The daily activity patterns of mayfly nymphs (Ephemeroptera). — J. Zool. Lond. **155**: 201—221.
- (1972): Effect of temperature on the time of hatching in *Baëtis rhodani* (Ephemeroptera: Baëtidæ). — Oecologia **9**: 47—51.
- (1978): Effect of temperature on the hatching time of eggs of *Ephemerella ignita* (PODA) (Ephemeroptera: Ephemerellidae). — Freshwat. Biol. **8**: 51—58.

ELLIOTT, J. M. & CORLETT, J. (1972): The ecology of Morecambe Bay. IV. Invertebrate drift into and from the River Leven. — J. appl. Ecol. **9**: 195—205.

ELLIOTT, J. M. & HUMPESCH, U. H. (1980): Eggs of Ephemeroptera. — Rep. Freshwat. biol. Ass. **48**: 41—52.

- (1983): A key to the adults of the British Ephemeroptera with notes on their ecology. — Scient. Publs Freshwat. biol. Ass. No. 47. 101 pp.

ELLIOTT, J. M. & MINSHALL, G. W. (1968): The invertebrate drift in the River Duddon, English Lake District. — Oikos **19**: 39—52.

GILLIES, M. T. (1950): Egg laying of olives. — Salm. Trout Mag. **129**: 106—108.

GRANDI, M. (1960): Ephemeroidea. — Fauna d'Italia, Vol. III. Calderini, Bologna. 474 pp.

- Gryseman, E. C. (1980): The mechanisms that maintain population stability of selected species of Ephemeroptrera in a temperate stream. — In: Advances in Ephemeroptrera Biology (eds. J. F. FLANNAGAN & K. E. MARSHALL), 309–319. Plenum, N. Y.
- Harris, J. R. (1956): An angler's entomology. 2nd ed. — Collins New Naturalist, London. 268 pp.
- Heinrich, H. (1915): Zur Biologie und Anatomie von *Cloeon dipterum* L., *Baetis binoculatus*, L. und *Hydropsyche fuscata* CURT. — Jena Z. Naturf. 53: 289–340.
- Hermans, R. (1986): Lebensweise und Entwicklung von *Ephemerella vulgaris* L. — Situationsber. Ges. naturf. Freunde Berlin 6: 82–96.
- Himby, A. M. (1962): Experimente zur Atmungssphysiologie von Ephemeroptrera-zungenber. — Int. Congr. Ent. (Vienna) 11: 254–258.
- Hirvenoja, M. (1964): Studien über die Wasserinselkten in Riihimäki (Südfinnland). Larven. — Int. Congr. Ent. (Vienna) 11: 254–258.
- Hümpeisch, U. H. (1971): Zur Faktorenanalyse des Schizophryhimus der Flugsäden von *Baetis alpinus* Pict. (Baetidae, Ephemeroptrera). — Oecologia 7: 328–341.
- (1980a): Effect of temperature on the hatching time of eggs of five *Ecdyonurus* spp. (Ephemeroptrera) from Austrian streams and rivers and lakes. — J. Anim. Ecol. 49: 927–937.
- (1980b): Effect of temperature on the hatching time of parthenogenetic eggs of lakes. — J. Anim. Ecol. 49: 317–333.
- Hümpeisch, U. H. & Elliott, J. M. (1980): Effect of temperature on the hatching time of five *Ecdyonurus* spp. and two *Rhytrogena* spp. (Ephemeroptrera) from Austrian streams and rivers. — Freshwater Biol. 11: 441–457.
- (1982): Effect of fluctuating temperature on larval growth of *Ecdyonurus dispar* (Ephemeroptrera: Heptageniidae) from two English lakes. — Freshwater Biol. 11: 441–457.
- Hümpeisch, U. H. & Elliott, J. M. (1980): Effect of temperature on the hatching time of eggs of two *Ecdyonurus* spp. and *Rhytrogena* spp. (Ephemeroptrera) from English streams and rivers. — Freshwater Biol. 11: 441–457.
- Hunt, B. P. (1951): Reproduction of the burrowing mayfly, *Hexagenia limbata* (SERVILLE), in Michigan. — Fla. Ent. 34: 59–70.
- Iltiss, J. (1959): Reterritorialization of the burrowing mayfly, *Hexagenia limbata* (SERVILLE), in Michigan. — Fla. Ent. 34: 59–70.
- Kellerer, A. (1975): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 90: 217–229.
- (1980): Ephemeroptrera-Emergenz im zwei-Länder-Bereich. — Arch. Hydrobiol. 69: 14–59.
- Krämer, B. & Mol, A. W. M. (1977): Behavior of the spermatocyte chromosomes of *Krautia mayfly*, *Cloeon dipterum* (Linnæus, 1761) sl. (Ephemeroptrera: Baetidae), with a note on the cytology of the order. — Genen Phaeenon 19: 31–39.
- Krämer, D. E. (1941): Under-water emergence of the subimago of *Heptagenia lateralis* (CURTI) (Ephemeroptrera). — Entomologist 74: 169–170.
- Krämer, D. E. (1943a): A species of *Caenis* (Ephemeroptrera) new to Britain, with notes on the nymphs of some other species. — Entomologist 76: 123–125.
- Krämer, D. E. (1943b): A note on the ecology of the order. — Genen Phaeenon 19: 31–39.
- Lehrer, A. (1972–1977): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 37: 294–331.
- Lehrer, A. (1975): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 90: 217–229.
- Lehrer, A. (1977): Emergenz 1969 im Breitenthal. — Arch. Hydrobiol. 69: 14–59.
- Lehrer, A. (1980): Ephemeroptrera (Ephemeridae). — Handb. Zool. 4(2)/5: 1–63.
- Lehrer, A. (1986): Ephemeroptrera (Ephemeridae). — Handb. Zool. 4(2)/5: 1–63.
- Littles, J. (1959): Reterritorialization of the burrowing mayfly, *Hexagenia limbata* (SERVILLE), in Michigan. — Fla. Ent. 34: 59–70.
- Müller, B. P. (1951): Reproduction of the burrowing mayfly, *Hexagenia limbata* (SERVILLE), in Michigan. — Fla. Ent. 34: 59–70.
- Naturschutz, J. (1959): Reterritorialization of the burrowing mayfly, *Hexagenia limbata* (SERVILLE), in Michigan. — Fla. Ent. 34: 59–70.
- Neudecker, H. (1972–1977): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 37: 294–331.
- Neudecker, H. (1975): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 90: 217–229.
- Neudecker, H. (1977): Emergenz 1969 im Breitenthal. — Arch. Hydrobiol. 69: 14–59.
- Neudecker, H. (1980): Ephemeroptrera (Ephemeridae). — Handb. Zool. 4(2)/5: 1–63.
- Neudecker, H. (1986): Ephemeroptrera (Ephemeridae). — Handb. Zool. 4(2)/5: 1–63.
- Neudecker, H. (1988): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 37: 294–331.
- Neudecker, H. (1990): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 90: 217–229.
- Neudecker, H. (1992): Ephemeroptrera (Ephemeridae). — Handb. Zool. 4(2)/5: 1–63.
- Neudecker, H. (1996): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 37: 294–331.
- Neudecker, H. (1998): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 90: 217–229.
- Neudecker, H. (2000): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 37: 294–331.
- Neudecker, H. (2002): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 90: 217–229.
- Neudecker, H. (2004): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 37: 294–331.
- Neudecker, H. (2006): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 90: 217–229.
- Neudecker, H. (2008): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 37: 294–331.
- Neudecker, H. (2010): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 90: 217–229.
- Neudecker, H. (2012): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 37: 294–331.
- Neudecker, H. (2014): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 90: 217–229.
- Neudecker, H. (2016): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 37: 294–331.
- Neudecker, H. (2018): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 90: 217–229.
- Neudecker, H. (2020): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 37: 294–331.
- Neudecker, H. (2022): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 90: 217–229.
- Neudecker, H. (2024): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 37: 294–331.
- Neudecker, H. (2026): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 90: 217–229.
- Neudecker, H. (2028): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 37: 294–331.
- Neudecker, H. (2030): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 90: 217–229.
- Neudecker, H. (2032): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 37: 294–331.
- Neudecker, H. (2034): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 90: 217–229.
- Neudecker, H. (2036): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 37: 294–331.
- Neudecker, H. (2038): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 90: 217–229.
- Neudecker, H. (2040): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 37: 294–331.
- Neudecker, H. (2042): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 90: 217–229.
- Neudecker, H. (2044): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 37: 294–331.
- Neudecker, H. (2046): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 90: 217–229.
- Neudecker, H. (2048): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 37: 294–331.
- Neudecker, H. (2050): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 90: 217–229.
- Neudecker, H. (2052): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 37: 294–331.
- Neudecker, H. (2054): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 90: 217–229.
- Neudecker, H. (2056): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 37: 294–331.
- Neudecker, H. (2058): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 90: 217–229.
- Neudecker, H. (2060): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 37: 294–331.
- Neudecker, H. (2062): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 90: 217–229.
- Neudecker, H. (2064): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 37: 294–331.
- Neudecker, H. (2066): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 90: 217–229.
- Neudecker, H. (2068): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 37: 294–331.
- Neudecker, H. (2070): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 90: 217–229.
- Neudecker, H. (2072): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 37: 294–331.
- Neudecker, H. (2074): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 90: 217–229.
- Neudecker, H. (2076): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 37: 294–331.
- Neudecker, H. (2078): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 90: 217–229.
- Neudecker, H. (2080): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 37: 294–331.
- Neudecker, H. (2082): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 90: 217–229.
- Neudecker, H. (2084): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 37: 294–331.
- Neudecker, H. (2086): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 90: 217–229.
- Neudecker, H. (2088): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 37: 294–331.
- Neudecker, H. (2090): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 90: 217–229.
- Neudecker, H. (2092): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 37: 294–331.
- Neudecker, H. (2094): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 90: 217–229.
- Neudecker, H. (2096): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 37: 294–331.
- Neudecker, H. (2098): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 90: 217–229.
- Neudecker, H. (20100): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. — Extreme fließwassermedien. Arch. Hydrobiol. 37: 294–331.

- (1943 b): Further notes on *Caenis moesta* BENGTTSS. (Ephemeroptera). — Entomologist 76: 199—200.
- (1972): A revised key to the adults of the British species of Ephemeroptera with notes on their ecology. — Scient. Publs Freshwat. biol. Ass. No. 15, 2nd Revised Edn. 74 pp.
- KITE, O. W. A. (1962): Notes on the emergence of ephemeropteran subimagines in 1961. — Salm. Trout Mag. 165: 124—131.
- KJELLBERG, G. (1972): Autekologiska studier över *Leptophlebia vespertina* (Ephemeroptera) i en mindre skogstjärn 1966—1968. — Ent. Tidskr. 93: 1—29.
- KOPELKE, J.-P. & MÜLLER-LIEBNAU, I. (1981 a): Estrukturen bei Ephemeroptera und deren Bedeutung für die Aufstellung von Artengruppen am Beispiel der europäischen Arten der Gattung *Baëtis* LEACH, 1815. Teil II: *rhodani*-, *vernus*- und *fuscatus*-Gruppe. — Spixiana 4: 39—54.
- (1981 b): Estrukturen bei Ephemeroptera und deren Bedeutung für die Aufstellung von Artengruppen am Beispiel der europäischen Arten der Gattung *Baëtis* LEACH, 1815. Teil III: *buceratus*-, *atrebatus*-, *niger*, *gracilis*- und *muticus*-Gruppe (Ephemeroptera, Baetidae). — Dt. ent. Z. 28: 1—6.
- (1982): Estrukturen bei Ephemeroptera und deren Bedeutung für die Aufstellung von Artengruppen am Beispiel der europäischen Arten der Gattung *Baëtis* LEACH, 1815 (Insecta: Baetidae). Teil 1: *alpinus*-, *lutheri*-, *pavidus*- und *lapponicus*-Gruppe. — Gewäss. Abwäss. 68/69: 7—25.
- KOSS, R. W. (1968): Morphology and taxonomic use of Ephemeroptera eggs. — Ann. ent. Soc. Am. 61: 696—721.
- LANDA, V. (1969): Jepice — Ephemeroptera. Fauna CSSR 18. — Academia, Praha. 349 pp.
- LANGFORD, T. E. (1975): The emergence of insects from a British river, warmed by power station cooling-water. Pt. II: The emergence patterns of some species of Ephemeroptera, Trichoptera and Megaloptera in relation to water temperature and river flow, upstream and downstream of cooling-water outfalls. — Hydrobiologia 47: 91—133.
- LAVANDIER, P. (1982): Evidence of upstream migration by female adults of *Baëtis alpinus* PICT. (Ephemeroptera) at high altitude in the Pyrenees. — Annls. Limnol. 18: 55—59.
- MACAN, T. T. (1957): The life histories and migrations of the Ephemeroptera in a stony stream. — Trans. Soc. Br. Ent. 12: 129—156.
- (1960): The effect of temperature on *Rhithrogena semicolorata* (Ephem.). — Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr. 45: 197—201.
- (1965): The fauna in the vegetation of moorland fishpond. — Arch. Hydrobiol. 61: 273—310.
- (1981): Life histories of some species of *Ecdyonurus* (Ephemeroptera) in the River Lune, North-Western England. — Aquat. Ins. 3: 225—232.
- MALZACHER, P. (1973): Eintagsfliegen des Bodenseegebietes (Insecta, Ephemeroptera). — Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl. 32: 123—142.
- (1976): Nachtrag zur Eintagsfliegenfauna des Bodenseegebietes. Beschreibung einer neuen Art der Gattung *Caenis* (Insecta, Ephemeroptera). — Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl. 35: 129—136.
- (1982): Estrukturen europäischer Caenidae (Insecta, Ephemeroptera). — Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser. A, 356: 1—15.
- MOL, A. W. M. (1978): Notes on the chromosomes of some West European Ephemeroptera. — Chromosome Inf. Ser. 24: 10—12.

- MORGAN, N. C. & WADDELL, A. B. (1961): Diurnal variation in the emergence of some aquatic insects. — Trans. R. Ent. Soc. Lond. 113: 123—134.
- MOSLEY, M. E. (1938): The spinner and its eggs. — Salim. Trout Mag. 90: 18—23.
- MULLER, K. (1982): The colonization cycle of freshwater insects. Oecologia 52: 202—207.
- MULLER-LIEBERAU, I. (1960): Eintragstabellen aus der Falle (Insecta, Ephemeropatra). — Geviass, Abwasis. 25: 55—79.
- (1969): Revision der europäischen Arten der Gattung *Baetis* Leach, 1815. (In-
secta, Ephemeropatra). — Geviass, Abwasis. 48/49: 1—214.
- OTTO, C. & SVENSSON, B. S. (1981): A comparison between food, feeding and growth
to two mayflies, *Ephemerella dianica* and *Siphlonurus aeratus* (Ephemeropatra) in a
south Swedish stream. — Arch. Hydrobiol. 91: 341—350.
- PERCIVAL, E. & WHITHEAD, H. (1926): Observations on the biology of the mayfly,
Ephemerella dianica Muell. — Proc. Leds Phil. Lit. Soc. 1: 271—288.
- (1928): Observations on the ova and oviposition of certain Ephemeropatra
and Plecoptera. — Proc. Leds Phil. Lit. Soc. 1: 136—148.
- PETERS, W. L. & PETERS, J. G. (1977): Adult life and emergence of *Dolania americana* in
Northwestern Florida (Ephemeropatra: Behningidae). — Int. Revue ges. Hydro-
biol. Hydrogr. 62: 409—438.
- PLIESKOT, G. (1951): Wasseremperatur und Leben im Bach. — Wett. Leben 3: 129—143.
- (1953): Zur Ökologie der Leptophlebiiden (Inse., Ephemeropatra). — Ost. Zool.
4: 45—107.
- (1954): 29. Ordnung: Ephemeropatra. — In: Die Nordost-Alpen im Spiegel ihrer
Landesrheine — (ed. H. FRANZ), 653—664. Universitätsverlag Waagner, Innsbruck.
- (1956): Die Periodizität der Ephemeropatra: einiger österreichischer
Fliegenwasser. — Verh. int. Verein. theor. biol. Angew. 14: 410—416.
- PLIESKOT, G. & PODMEIS, E. (1952): Bedeutung der Lichtintensität beim Schuppen und
bei der Eiablage von aquatischen Insekten, im besonderen von *Toreya belgica*. —
Wett. Leben, Sonderheft 1: 41—47.
- RAVANSOON, R. (1939): Studies on the life-history and breeding of *Ecdyonurus venosus*
(Ephemeropatra). — Proc. Zool. Soc. Lond. Series B, 109: 377—450.
- RIDDERER, R. A. A. (1981): Die Eintags- und Steinfliegenfauna (Ephemeropatra und Ple-
coptera) im Mittelauft der Tisis. — Diss. ETH Zürich 6935. 169 pp.
- ROSEIER, B. (1980): Emergenz eines Mittelgebirgsbaches des Vorberwestwaldes. —
Arch. Hydrobiol. (Suppl.) 58: 56—96.
- SANDROCK, F. (1978): Vergleichende Emergenzmessungen an zwei Bächen des Schlier-
zeralands (Breitenbach und Rohrwiesenbach, 1970—1971). — Arch. Hydrobiol.
- SCHÖRGENHUND, E. (1930): Eintragstabellen der Ephemeropatra. — In: Die Tierwelt
Savolainen, E. (1978): Warming in Ephemeropatra: the mechanism of swarming and
the effects of illumination and weather. — Annls. Zool. Fenn. 15: 17—52.
- SOLDAN, T. (1979): The structure and development of the female internal reproductive
system in six European species of Ephemeropatra. — Acta ent. bohemoslava. 76:
Fischer, Ena. 106 pp.
- SOLODOVNIKOV, E. (1930): Eintragstabellen der Ephemeropatra. — Acta ent. bohemoslava. 76:

- SUTCLIFFE, D. W. & CARRICK, T. R. (1973): Studies on mountain streams in the English Lake District. I. pH, calcium and the distribution of invertebrates in the River Duddon. — Freshwat. Biol. 3: 437—462.
- SVENSSON, B. S. (1977): Life cycle, energy fluctuations and sexual differentiation in *Ephemeridae* (*Ephemeroptera*), a stream-living mayfly. — Oikos 29: 78—86.
- SWEENEY, B. W. (1978): Bioenergetic and developmental response of a mayfly to thermal variation. — Limnol. Oceanogr. 23: 461—477.
- SWEENEY, B. W. & VANNOTE, R. L. (1978): Size variation and the distribution of hemimetabolous aquatic insects: two thermal equilibrium hypotheses. — Science, N. Y. 200: 444—446.
- THIBAULT, M. (1969): Le développement des Éphéméroptères semivoltins et univoltins d'un ruisseau de Pays Basque Français. — Doctorat thèse. Univ. Paris. 78 pp.
- (1971): Le développement des Éphéméroptères d'un ruisseau à truites des Pyrénées-Atlantiques, le Lissuraga. — Annls. Limnol. 7: 53—120.
- THOMAS, A. G. B. (1975): Éphéméroptères du sud-ouest de la France. 1. Migrations d'imagos à haute altitude. — Annls. Limnol. 11: 47—66.
- THOMAS, E. (1969): Zur Tagesperiodik des Schlüpfens von Ephemeropteren und Plecopteren. — Oecologia 3: 230—239.
- (1970 a): Die Oberflächendrift im Kaltisjokk. — Öst. Fisch. 23: 101—110.
- (1970 b): Die Oberflächendrift eines lappländischen Fließgewässers. — Oikos, Suppl. 13: 45—64.
- TIENSUU, L. (1935): On the Ephemeroptera fauna of Laatokan Karjala (Karelia Ladogensis). — Annls. ent. fenn. 1: 3—23.
- ULMER, G. (1924): Ephemeroptera. Eintagsfliegen. — In: Biologic der Tiere Deutschlands, Teil 34 (ed. P. SCHULZE). Borntraeger, Berlin. 27 pp.
- WATERS, T. F. (1969): Invertebrate drift-ecology and significance to stream fishes. — In: Symposium on salmo and trout in streams, 121—134. Univ. B. C., Vancouver.
- WESENBERG-LUND, C. (1913): Ephemeridae. — In: Fortpflanzungsverhältnisse: Paarung und Eiablage der Süßwasserinsekten. Fortschr. naturw. Fortschr. 8: 167—172.
- WHELAN, K. F. (1980): Some aspects of the biology of *Ephemera danica* MÜLL. (Ephemeridae: Ephemeroptera) in Irish waters. In: Advances in Ephemeroptera Biology (eds. J. F. FLANNAGAN & K. E. MARSHALL), 187—199. Plenum, N.Y. 525 pp.
- WOLF, E. (1946): Chromosomenuntersuchungen an Insekten. — Z. Naturf. 1: 108—109.
- (1960): Zur Karyologie der Eireifung und Furchung bei *Cloeon dipterum* L. (BENGSSON) (Ephemerida, Baetidae). — Biol. Zbl. 79: 153—198.
- WRIGHT, J. F., HILEY, P. D. & BERRIE, A. D. (1981): A 9-year study of the life cycle of *Ephemera danica* MÜLL. (Ephemeridae: Ephemeroptera) in the River Lambourn, England. — Ecol. Ent. 6: 321—331.

Anschrift der Verfasser:

Univ.-Doz. Mag. Dr. UWE H. HUMPESCH, Institut für Limnologie der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Gaisberg 116, A-5310 Mondsee.

Dr. J. M. ELLIOTT, Freshwater Biological Association, Windermere Laboratory, Ambleside, Cumbria LA22 0LP, England.

Prof. MARIA MIZZARO-WIMMER, Institut für Zoologie der Universität Wien, Bioczentrum, Althanstraße 14, A-1090 Wien.