

Die limnologische Erforschung fließender Gewässer hat in den letzten Jahrzehnten in einer großen Zahl von Monographien einzelner Bäche und Flüsse zur qualitativen Bestandsaufnahme des faunistischen Inventars ge-

1. Einleitung

14	1. Einleitung
20	2. Der Breitenbach
22	3. Untersuchungsmethodik
25	4. Ergebnisse
25	a) Arten und Individuenzahlen
36	b) Biomasse
38	c) Schlupfperiodik
44	d) Geschlechterverhältnisse
49	e) Fehlerquellen
54	5. Zusammenfassung
55	6. Summary
56	7. Literatur

Inhalt

Quantitative information about the number and biomass of water-insect adults in a given area of running water was obtained by setting a greenhouse over a small stream and collecting the daily amount of emerging specimens. Over a period of one year (April 1969 to March 1970) a total of 52.000 insects (with more than 6.000 phoretic mites) of about 150 species was collected, i. e. 4.684 individuals/m² (3,74 g dry organic matter/m²). For the more abundant species detailed information on monthly numbers, sex-ratio and dry-weight is given on tab. 1—7. This study forms the first contribution in a series of papers under preparation, dealing with the productivity of small lotic watersheds.

Abstract

führt (bei ILLIES & BOTOSANEANU 1963 wird — nach Ländern getrennt — eine Liste von mehr als einhundert solcher Monographien aufgezählt). Es war den Bearbeitern dieser faunistischen Zusammenstellungen zumeist klar, daß eine solche qualitative Analyse lediglich den ersten Schritt zum Verständnis des Ökosystems Fließgewässer darstellen konnte, doch waren bereits in dieser ersten Etappe so große methodische Schwierigkeiten zu bewältigen, daß die folgenden Untersuchungsschritte meist ausblieben. Diese Schwierigkeiten, von den Autoren immer wieder hervorgehoben und beklagt, bestehen einerseits in der exakten Determination des Materials, für die Spezialkenntnisse in der betreffenden Tiergruppe nötig sind, andererseits in der Unzulänglichkeit der quantitativen Sammelmethode (s. ALBRECHT 1959, 1961, ULFSTRAND 1968), mit denen fast stets nur ein Teil aus dem biozönotischen Mosaik der Populationen erfaßt wird. Die Ergebnisse der Bestandsaufnahmen zeigen daher oft einen kasuistischen Charakter, erfassen nur einen Teil des Individuen- und Artenbestandes an der untersuchten Stelle und sind daher miteinander nur beschränkt vergleichbar, so daß sie wenig Material für eine regionale oder gar kausale Ökologie der Fließgewässer erbrachten und in ihrer Aussage weit mehr zur Faunistik des betreffenden Gebietes beitrugen als zu seiner Limnologie.

Auch die Versuche mancher Autoren, die schwierige erste Etappe der zoologischen Bestandsaufnahme zu überspringen und mit einem nicht näher definierten Material zur zweiten Etappe, nämlich zur quantitativen, produktionsbiologischen Erfassung des Bestandes überzugehen, konnten keinen ernsthaften Fortschritt auf dem Wege zu einer exakten limnologischen Bilanz des Ökosystems darstellen. (Beispiele aus dem Schreckenskabinett dieses Wissenschaftszweiges sind vor allem ältere fischereibiologische Flußuntersuchungen, bei denen die Chironomiden in „grüne“ und „rote“ Larven eingeteilt wurden und auch alle anderen „Fischnährtiere“ allenfalls bis zur Familie oder Gattung, und das heißt: überhaupt nicht exakt bestimmt wurden.) Daß man allerdings auch mit grob-summarischer Bestandsaufnahme zu Angaben über den Energiefluß eines lotischen Systems gelangen kann, zeigte erstmals ODUM (1957) in den Silver Springs. Doch ist der Energiefluß, der auf diese Weise ermittelt werden kann, nur die Quersumme der energetischen Umsetzungen und gibt daher zwar Auskunft über den Gesamtumfang, nicht aber über den eigentlichen Verlauf der Prozesse. Für das Ziel eines wirklichen Verständnisses dieser Vorgänge bleibt er zu grob, worauf zuletzt SCHWOERBEL (1969) hinwies.

Es bot sich als ein methodisch gangbarer Ausweg an, von den so unübersichtlichen Freilanduntersuchungen abzugehen und in die überschaubaren Bedingungen experimenteller, stark vereinfachter Modellgerinne auszuweichen. Im „gnotobiotischen“ Modell oder im „semi-natural system“, d. h. in künstlich vereinfachten Ökosystemen, deren sämtliche Glieder taxonomisch (und physiologisch) bekannt sind, versucht man daher neuerdings vor allem in den USA unter Einsatz von detaillierter Calorimetrie und elektronischer Datenverarbeitung die energetischen Jahres-Budgets in Fließ-

gewässers-Biozöosen abzubilden (CUMMINS 1969). Durch allmählichen Aufbau solcher Modelle wird man zweifellos in zunehmender Annäherung an die natürlichen Verhältnisse eines Tages zu einer echten quantitativen Erfassung der energetischen Umsetzungen in der Biozöose gelangen. Doch bleibt dies ein weiter Weg, der jahrzehntelange theoretisch-experimentelle Bemühungen erfordert.

Inzwischen gehen die Versuche weiter, mit der klassischen Methode des Benthos-Sammelns und der mathematischen Bearbeitung dieser Resultate zu einem exakten-quantitativen Einblick in die Produktion von Fließgewässern zu kommen. Hier haben vor allem HYNES (1961, 1968) bei der Bearbeitung des Aton Himant in Wales und ULRSTRAND (1968) bei der Untersuchung lappländischer Bäche neue Maßstäbe gesetzt. Einwandfrei determiniertes Benthos-Material wurde sorgfältig quantitativ erfaßt und führte zu ersten fundierteren Berechnungen der Wirbellosen-Produktion in den untersuchten Bächen. Für die mathematische Behandlung der Benthos-Auszählungen entwickelte HYNES mit SCHÜLLER dabei zugleich eine Methode der Hochrechnung (HYNES & COLEMAN 1968), in der für jede Größenklasse der Ver-Just an Individuen abgeschätzt wird. Diese Methode wurde von HAMPTON (1969) und von FAGER (1969) kritisiert und modifiziert. Einen gänzlich anderen Ansatz zur Schätzung der Produktionswerte schlägt WATERS (1969) vor. Daß alle diese Bemühungen noch weit vom Erreichen einer wissenschaftlichen Verbindlichkeit entfernt sind, zeigt die Tatsache, daß die Ergebnisse dieser unterschiedlichen Hochrechnungsmethoden vorläufig noch um den Faktor 10 variieren. Doch ist zu hoffen, daß weitere intensive Verbesserungen der Sammel- und Berechnungsmethoden schließlich bis zu einem Punkt führen, wo ein Einblick in den Stoff- und Energiekreislauf in Fließgewässern möglich wird und wo damit zugleich die Produktionsraten verschiedener Gewässer echt vergleichbar werden. Die letzten Arbeiten von BISHOP & HYNES (1969 a, b) sind wesentliche Schritte auf diesem Wege.

In dieser Situation bleibt ein dritter Weg offen, um auch in kurzer Zeit zu exakten Aussagen über die natürlichen Verhältnisse in den Biozöosen zu gelangen: die Beschränkung auf eine Fraktion des Ökosystems, die methodisch zu solcher Messung geeignet ist und zugleich einen Aussagewert für das Gesamtgeschehen besitzt. Es wurde daher fast gleichzeitig von mehreren Bearbeiterguppen (TANAKA 1960, WATERS 1961, MÜLLER 1963) vor allem die Fraktion der organischen Drift in den Mittel- und Aufschlüssen über die Aktivitätsrhythmen der Bachbesiedler und tragen dadurch zur Kenntnis der Physiologie einzelner Arten bei. Die limnologische und produktionsbiologische Bedeutung der periodischen Drift erwies sich dagegen als unbedeutend.

Nach ELLIOTT (1967) wird von ihr jeweils weniger als 0,01% der Population erfaßt, nach BISHOP & HYNES (1969 b) höchstens 0,004%, so daß auch die ursprünglich geforderte Kompensationswirkung zu stromaufwärts gerichteten Etablageschlüssen (Besiedlungskreislauf, MÜLLER 1966 a) unerheblich bleibt. Wird die Aufsammlung der Drift allerdings kontinuierlich und ganzjährig durchgeführt (MÜLLER 1966 a, 1970), so werden für einige Besiedlergruppen Zahlenwerte erreicht, die in ihrer Größenordnung der Gesamtpopulation auf der Strecke einiger Meter

oberhalb des Driftenahmeortes vergleichbar sind. Auch dann aber kann die exakte Kenntnis der Jahresdrift die Messung der Produktivität nicht ersetzen, sondern mußte sie als bekannt voraussetzen, um den Prozentsatz an driftender Population und ihre Verweildauer in der Drift zu ermitteln, wobei auch die kompositionelle Aufwärtswanderung der Benthos-Organismen noch zu berücksichtigen wäre (BISHOP & HYNES 1969 a). Das Bild wird weiterhin verwirrt durch offensichtlich regional unterschiedliches Driftverhalten selbst innerhalb der gleichen Biedlergruppe: MÜLLER (1966 a) meldet die Turbellarien in der Drift in größerer Anzahl als Tridachteren und Plecopteren zusammen, ELLIOTT (1967) dagegen konstatiert, daß Turbellarien bei ihm in der Drift überhaupt nicht auftreten.

So kann die periodische Drift bei ganzjähriger Erfassung allenfalls einen groben Indikator für die Produktion eines Fließgewässers abgeben, da die unterschiedliche Driftrate in verschiedenen Bachsystemen beschränkt vergleichbar ist und insofern die Produktionsverhältnisse widerspiegelt (WATERS 1965, MÜLLER 1970). Doch bleibt sie für die Ermittlung dieser Produktion selbst ein Faktor, der wegen seiner ungeklärten quantitativen Beziehung zu ihr unergiebig ist. In einer sorgfältigen Vergleichsuntersuchung an österreichischen Flüssen kam WENIGER (1968) zu dem Ergebnis, daß selbst ein grober Indikatorwert der Drift für die Produktion abzulehnen ist, da sich Bodensubstrukt, Strömungsgeschwindigkeit und Wasserstand in ihr dominierend bemerkbar machen. Lediglich die Exuvienzahl erwies sich, wie theoretisch nicht anders zu erwarten, als direkter Ausdruck der Biedlerungsdichte, aber gerade diese Fraktion der organistischen Drift wurde bisher von fast allen Beobachtern vernachlässigt. Eine gänzlich andere Situation liegt bei der apertischen Drift vor, wie sie durch menschliche Eingriffe (MÜLLER 1954) oder durch Hochwasserfluten (THORUP 1970) verursacht wird: hier handelt es sich um tiefgreifende Einbußen der Produktion, aber gerade bei dieser Art von Biomasseverlust durch Verschwemmung wird die exakte Messung zu einem kaum löslichen Problem. Zusammenfassend kann daher festgestellt werden, daß Driftuntersuchungen keine geeignete Methode für die exakte Ermittlung der Produktivität einer Fließgewässerselbionose sind (s. BISHOP & HYNES 1969 b).

Es soll daher im folgenden von einem Versuch berichtet werden, eine andere Fraktion der Biozönose exakt zu vermessen, und zwar eine, deren Erfassung methodisch keine großen Schwierigkeiten bietet und die zugleich produktionsbiologisch hochgradig relevant ist: die Emergenz. Wir stehen darunter die Gesamtmenge adulter Insektenimagines, die während eines Jahres aus einem exakt definierten Abschnitt des Fließgewässers schlüpft. Diese Fraktion der organistischen Produktion geht dem Biotop normalerweise weitgehend verloren ("loss of adults to the terrestrial habitat", BISHOP & HYNES 1969 b), stellt gewissermaßen einen Produktionsüberschuß dar und ist zugleich ein gesetzmäßiger Teil dieser Produktion (s. Abb. 1). Zusammen mit dem Zuwachs der Endkonsumenten (Fischproduktion) stellt die Emergenz den Anteil der Gesamtproduktion dar, der sich der "standing biomass" als jährlicher "Überschuß" ("turnover") überlagert. Zugleich ist die Emergenz selbst nichts anderes als eine fraktionierte Variante dieser "standing biomass" und macht daher auch diese methodisch faßbar. Ist die Emergenz exakt gemessen, so fehlt nur noch die Kenntnis der Verlustrate ihrer Mitglieder während der Larvenzeit, um die gesamte organistische Pro-

ktion dieser Benthos-Gruppe zu errechnen. Bei der Ermittlung dieser Verluste liegen zwar weiterhin große methodische Probleme vor, doch hilft die Messung der jährlichen Emergenz auf diesem Wege insofern, als sie die exakten Enddaten liefert, d. h. die Anzahl der Individuen pro Flächen- einheit, die ihre gesamte Entwicklung ungestört (und un-konsumiert) durch- laufen haben. (Zweifellos ist nicht die gesamte Emergenz endgültig für den Biotop verloren, sondern ein Teil kehrt zur Eiablage oder als Oberfläch- drift — Thomas 1970 — in den Produktionskreislauf zurück, doch ist dieser Anteil leicht messbar und kann daher voll berücksichtigt werden, wie in Abb. 1 angedeutet wurde.)

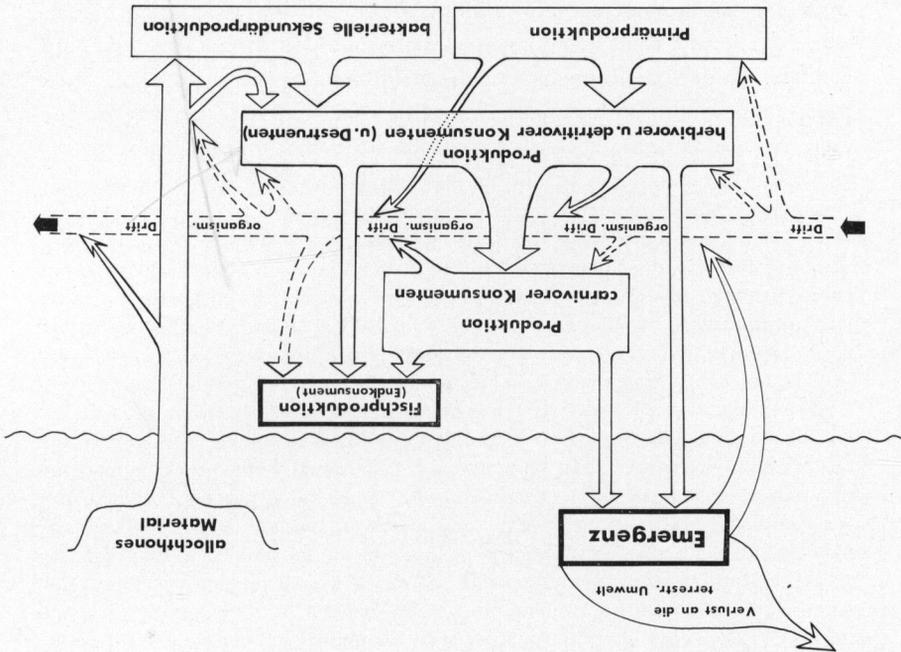


Abb. 1. Schematische Darstellung des Energieflusses in einem Bach. (Stark umrandet: leicht meßbare Endfraktionen).

Quantitative Emergenzuntersuchungen an Fließgewässern wurden — ohne in der europäischen Literatur Beachtung zu finden — bereits vor längerer Zeit in Kanada eingeführt, und zwar erstmals von IBE (1940), der im Costello Creek (Al- gonguin Park, Ont.) für seine Populationsstudien an Ephemeropteren "cages" (kubische, mit Kupfermaschendraht bespannte Holzkäfige von 1 Yard Kantenhöhe) im Bachbett aussetzte und während der Sommermonate 1937 und 1938 regelmäßig absammelte. Später verwandte SPRULES (1947) die gleiche Methode für verglei- chende Untersuchungen an einem Bachsystem (Mud Creek), um die Abhängigkeit der Fauna vom Substrat und den örtlichen Temperatur- und Strömungsbedingun- gen zu ermitteln. Für moderne produktionsbiologische Analysen von Fließgewäs- sern sind diese ersten Ansätze bisher nicht aufgegriffen worden.

An der Schlitzer Außenstelle des Max-Planck-Instituts für Limnologie ist daher im Jahre 1969 begonnen worden, mit der qualitativen und quantitativen Erfassung der Emergenz an einem geeigneten Fließgewässer, dem Breitenbach, die ersten Schritte zu einer exakten Messung der Produktionsvorgänge durchzuführen. Nur über das Ergebnis des ersten Meßjahres soll im Folgenden berichtet werden. Wie sich dabei zeigen wird, sind nicht allein die erwarteten exakten Daten zur Produktionsbiologie ermittelt worden, sondern zugleich — als Nebeneffekt dieser Untersuchungsmethode — eine Fülle limnologisch interessanter Details, angefangen von einer erstmals vollständigen Artenliste für die Wasserinsekten dieses Bachabschnittes (bei der sich mehrere für die Wissenschaft neue Arten und eine neue Gattung befinden!), über die Einblicke in den Zusammenhang zwischen Schlüpfaktivität und Temperaturverlauf und die Dauer der Flugzeiten, bis zum Zahlenverhältnis der Geschlechter der einzelnen Arten. Wesentlich vertiefte Einblicke in diese und andere Phänomene sind zu erwarten, wenn die Emergenz-Messungen mehrere Jahre zur Verfügung stehen und wenn die inzwischen angelaufenen Untersuchungen an einem weiteren Bachlauf in der Umgebung von Schlitz (Ruhwiesebach) zum Vergleich herangezogen werden können. Außerdem wurde inzwischen damit begonnen, auch andere Fraktionen der Konsumenten-Schicht (benthische Larven, Gamariden etc.) am gleichen Ort quantitativ zu erfassen. Schließlich soll sowohl im zoologischen wie im mikrobiologischen und biochemischen Bereich die Stoff- und Energiebilanz einzelner wichtiger Komponenten experimentell überprüft werden, um von allen Seiten her auf das Ziel loszugehen, das darin gesehen wird, das mechanische Modell der Abb. 1 durch ein exaktes Calorigramm zu ersetzen und dabei mit den individuellen energetischen Besonderheiten der untersuchten Einzelbäche zugleich das allgemeine Phänomen des Ökosystems Rhythron zu verstehen. Erst dann, so scheint es uns, wird es möglich sein, auch über die Auswirkungen menschlicher Einflüsse (Vernureinigungen etc.) auf dieses Ökosystem die von der Technik lange erwartete naturwissenschaftlich einwandfreie Auskunft zu geben, die Intensität solcher Eingriffe zu beurteilen und ihre Kontrolle zu gewährleisten.

Eine solche Aufgabenstellung erfordert ein Team-work und kann daher nur von einer gut eingespielten Arbeitsgruppe durchgeführt werden, die zugleich über die technischen Voraussetzungen des erheblichen Arbeitsaufwandes für die regelmäßigen Aufsammlungen der Registrierungen verfügt. Vor allem aber bedeutet die Forderung nach taxonomisch einwandfreier Determinierung, Zählung und Aufbereitung des umfangreichen Materials die Notwendigkeit, Spezialisten für sämtliche auftretenden Insektengruppen an der Hand zu haben. Hier erweist es sich als günstig, daß die an der Schlitzer Station seit vielen Jahren betriebenen systematischen Bestandsaufnahmen der Fließwasserfauna eine solche Ansammlung von Fachleuten hervorgebracht hat. Diese Spezialisten, sowohl als feste Mitarbeiter wie als wissenschaftliche Gäste und Doktoranden, fanden sich zur gemeinsamen Arbeit am Projekt der Schlitzer Produktionsbiologischen Studien bereit. Schon die erste dieser

Studien, die hiermit vorgelegt wird (sie stellt die Bearbeitung von ca. 52 000 Insekten-Imagines dar), hätte ohne diese Mitarbeiter zahlreicher Helfer kaum durchgeführt werden können. Für die folgenden Arbeiten dieser Serie, d. h. für das gesamte Forschungsprojekt der Schlitzer Produktionsbiologischen Studien, ist diese Zusammenarbeit eine Notwendigkeit. Zugleich jedoch hat sich gezeigt, daß die Eindringung solcher Spezialistenarbeit in ein allgemeines Forschungsprogramm auch für das wissenschaftliche Verständnis der betreffenden Spezialgruppen und für deren Sonderprobleme eine erweiterte Grundlage schafft, die jede Gefahr einer Isolierung bannet und so dem einzelnen wie der Gesamtheit der beteiligten Wissenschaftsbamntung dient.

In diesem Sinne danke ich allen Mitarbeitern und Helfern, die an der Fertigstellung dieser ersten Studie mitwirkten, und von denen einige inzwischen bereits an der Abfassung weiterer Einzelstudien dieser Serie sind. Für die technische Außenarbeit, die Aufstellung des Gewächshauses, die Entwicklung von Fanggeräten und das Fahrbarmachen eines fast unbenutzbaren Waldweges und zahlreiche Hilfen beim Aufsammeln der Tiere danke ich unserem unermüddlichen techn. Assistenten G. SUSEMICHEL, sowie Herrn E. GRAEM, der ihn bei manchen dieser Aktionen unterstützte. Auch alle übrigen technischen Hilfskräfte des Instituts sowie zahlreiche studentische Aushilfskräfte haben in verschiedenen Stadien der Einbringung und Aufbereitung und Dokumentierung des Materials mitgeholfen. Für Detektion und Zählung ihrer Gruppen standen zur Verfügung: Dr. P. ZWICK (Pleocoptera), Frau H. ZWICK (Simuliidae), F. RINGE (Chironomidae), V. PUTZ (Ephemeroptera), K. MENDEL (Limoniidae), Fräulein N. GERTZ (Ceratopogonidae, Psychomyidae). Schließlich habe ich meiner techn. Assistentin Frau M. PUTZ zu danken für vielfache und umsichtige Zählungen, Kontrollen und Berechnungen, Anfertigung von Zeichnungen und für die selbständige Durchführung der Wägungen.

2. Der Breitenbach

Das Untersuchungsobjekt der hier vorgelegten ersten Emergenz-Messung ist der Breitenbach, ein ca. 2 km langer Mittelgebirgsbach. Er entspringt in 272 m über NN im Buntsandstein und fließt mit einer Wasserführung von durchschnittlich ca. 50 l/sec nach Westen ab. Auf 220 m über NN mündet er ca. 2 km unterhalb des Dorfes Pfordt in die Fulda, die hier bereits den limnologischen Charakter eines Potamons besitzt (Abb. 2).

Der Breitenbach ist in die limnologische Literatur bereits eingeführt, da er von Mitarbeitern der Schlitzer Außenstelle mehrfach im Verlauf spezieller Fragestellungen studiert wurde. Vor allem stellte er für MÜLLER und seine Mitarbeiter den Ort dar, an dem die Untersuchungen der Drift durchgeführt wurden (MÜLLER 1963 a, b, c, 1966 a, b, 1970, MÜLLER-HAECKEL 1966, SCHMIDT & MÜLLER 1967, SCHMIDT 1969, LEHMANN 1967, SCHWARZ 1967). Außerdem ist der Breitenbach in den Arbeiten von TOBIAS (1964, 1966) und SCHWARZ (1970) berücksichtigt worden. Zum Wasserchemismus sei der geringe Elektrolytgehalt erwähnt: ganzjährige Werte um 100 μ Siemens²⁰ wurden bereits von Frau MÜLLER-HAECKEL (1966) gemeldet und sind auch im Jahr 1969 in dieser Höhe nachweisbar. Eine Analyse durch J. BRENN ergab 0,9 mval Ca-Mg pro Liter; entspr. 18,0 mg Ca-Mg. Auf weitere Angaben kann hier verzichtet werden, da eine entsprechende Spezialarbeit in Vorbereitung ist.

Die Temperatur im Breitenbach scheint in einzelnen Jahren erhebliche Unterschiede aufzuweisen. Nach MÜLLER (1966 a) war sie in den Jahren 1960—1963 ausgesprochen niedrig: die Maximalwerte lagen bei 14°C , das höchste Monatsmittel der Tagestemperaturen 1962 (s. Abb. 7 bei MÜLLER 1966 a) und für 1963 (s. SCHWARZ 1970, Tab. 13) lag bei $10,5^{\circ}$. SCHWARZ zeigt dann (1967, Abb. 1) für das Beobachtungsjahr 1963—1964 einen gegenüber dem Vorjahr deutlich erhöhten Verlauf der Temperaturkurve. Unsere eigenen kontinuierlichen Aufzeichnungen seit April 1969

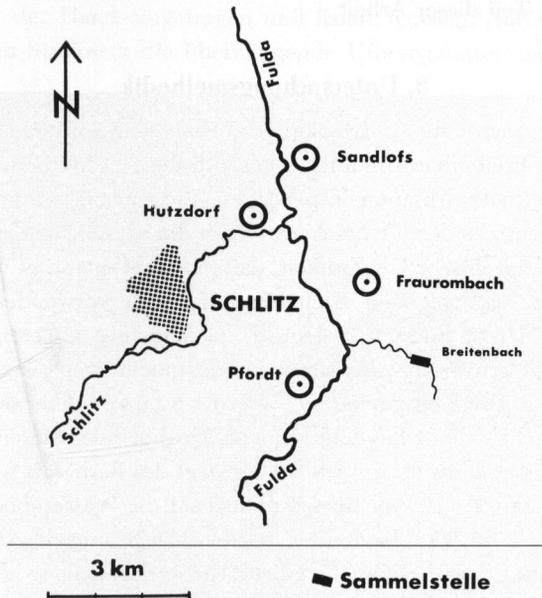


Abb. 2. Lageskizze des Untersuchungsortes.

zeigen ebenfalls höhere Werte, was besonders bei den sommerlichen Maximaltemperaturen deutlich wird (s. Temperaturverlauf in Abb. 8). Auch die Temperaturverhältnisse werden in einer späteren Spezialarbeit eingehend geschildert werden, so daß hier die allgemeine Feststellung genügt, daß es sich beim Breitenbach um einen thermisch normalen Mittelgebirgsbach handelt, der zweifellos zum limnischen Ökosystem des Rhithrons zu zählen ist.

Der Faunenbestand des Breitenbachs ist bei den zahlreichen Driftuntersuchungen meist nur am Rande behandelt worden, da sie zentral auf einzelne, häufige Arten ausgerichtet waren. Eine Ausnahme machen die gründlichen Untersuchungen zur Hydrachnellen-Fauna durch SCHMIDT (1969), der eine zuverlässige Artenliste für den Breitenbach gibt. Von den übrigen Angaben der Faunenliste, die MÜLLER (1966 a, p. 101—102) mitteilt, sind die Angaben für Ephemeropteren (KIMMINS det.), Trichopteren (DOEHLER det.) und Coleopteren (STEFFAN det.) zuverlässig, doch ist in kei-

dem Fall der Gesamtbestand erfaßt worden. Die gelegentlich zitierte Arbeit von BERNSTEIN (1963), eine unveröffentlichte Examensarbeit, ist in ihren faunistischen Ergebnissen voll in der erwähnten Liste von MÜLLER (1966 a) enthalten. Dagegen bringt TOBIAS (1964), der als Sammelpunkt 7 seiner Liste den Breitenbach behandelt, einige Ergänzungen zur Trichopterenfauna, nämlich drei weitere Trichopterenarten. Die wesentlich erweiterte Kenntnis der Entomofauna des Breitenbachs, die sich im Zuge der Emergenzmessung 1969/70 einstellte, ergibt sich aus dem Text und den Tabellen im speziellen Teil dieser Arbeit.

3. Untersuchungsmethodik

Zu einer quantitativen Erfassung der Emergenz auf einem begrenzten Abschnitt des Breitenbachs mußten alle sonst üblichen Methoden des Insektenfangs (Streifenetz, Absammeln per Hand, Lichtfallen) von vornherein als ungenügend ausscheiden. (Tatsächlich zeigen die Ergebnisse der hier vorgelegten Studie mit großer Deutlichkeit, daß eine echt quantitative Aufsammlungsmethode, wie sie beim Breitenbach erstmals verwendet wurde, zu wesentlich anderen, und zwar deutlich zahlenmäßig höheren Resultaten gelangt, als alle konventionellen Methoden des qualitativen Fangs.) Es wurde daher durch die Errichtung eines G e w ä c h s h a u s e s über dem zu untersuchenden Bachabschnitt die vollkommene Abschließung dieser Strecke von der Umgebung angestrebt. Eintritt und Austritt des Bachlaufs wurden durch Schürzen aus Kunststoffolie abgedichtet, die bis auf die Wasseroberfläche reichen. Die Wände des Gewächshauses wurden gleichzeitig durch eine basale Holzkonstruktion fest mit der Erdoberfläche verbunden, so daß ein vollständiger Abschluß auf allen Seiten gewährleistet war. Einzelne Glasfenster wurden durch Gazezitter ersetzt, um die Temperatur im Inneren des Gewächshauses niedrig zu halten (Abb. 3—6).

Das Gewächshaus besitzt folgende Ausmaße: Länge: 12,25 m; Breite: 2,80 m; Höhe 2,30 m. Im Inneren wurden einige Holzplanen verlegt, die das Begehen erleichterten, außerdem wurde innerhalb und außerhalb der Tür eine hölzerne Arbeitsplattform errichtet, auf der die Registrierinstrumente (Temperaturschreiber etc.) sowie ein Arbeitstisch Platz fanden (Abb. 5, 6). Durch diese Aufbauten verringert sich die bei der Emergenzmessung effektiv erfaßte Bachstrecke auf ca. 10 m. Die Bachbreite schwankt auf dieser Strecke zwischen 0,50 und 1,20 m. Insgesamt wurde daher eine Fläche von 11,10 qm Bachoberfläche für die Emergenzuntersuchung ausgewertet.

Der vom Gewächshaus umschlossene Raum umfaßt nicht nur die gesamte Bachbreite, sondern auch einen Teil des angrenzenden Wiesenbodens (s. Abb. 5, 6). Die hier eingesammelten Insektenimagines stellen daher nicht nur die Emergenz des Baches selbst dar, sondern auch die Insektenproduktion der Uferbezirke. Im

Einzelfall ist jedoch die Herkunft der Individuen (mit Ausnahme weniger Dipterenfamilien, s. S. 34) leicht zu entscheiden, da für die verschiedenen Biotope ganz unterschiedliche Insektengruppen als Besiedler in Frage kommen. Es dürfte daher jede im Gewächshaus angetroffene Ephemeroptere, Plecoptere, Trichoptere, etc. mit Sicherheit aus dem Bach selbst stammen, während z. B. die Aphiden, Zikaden, Hymenopteren mit Sicherheit aus dem terrestrischen Biotop stammen und daher ausgesondert werden können.

Die Innenwände des Gewächshauses wurden in regelmäßigen Abständen, meist alle zwei Tage, abgesammelt, wobei alle Insekten mit Exhaustoren oder mit der Hand eingetragen und fixiert wurden. Außerdem wurde auch mit dem Streifnetz die überhängende Ufervegetation und per Hand



Abb. 3. Breitenbach mit Gewächshaus (Luftaufnahme).

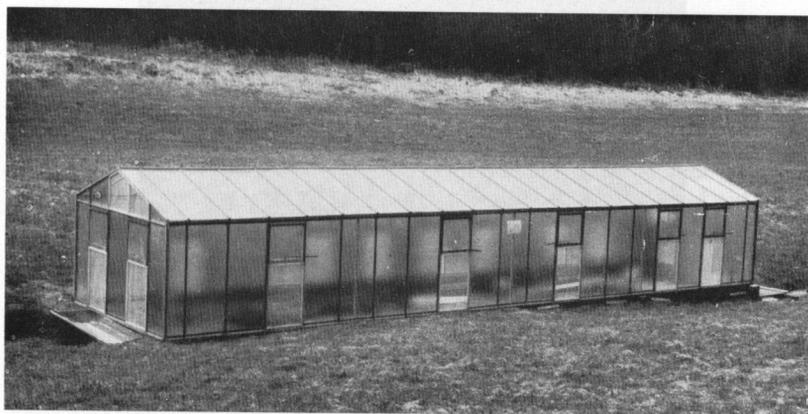


Abb. 4. Gewächshaus, fertig montiert, in Seitenansicht.

die Bodenbretter und die aus dem Wasser ragenden Steine sorgfältig abgezogene Aufenthaltsorte innerhalb des Hauses. Vor allem die Gazefenster an

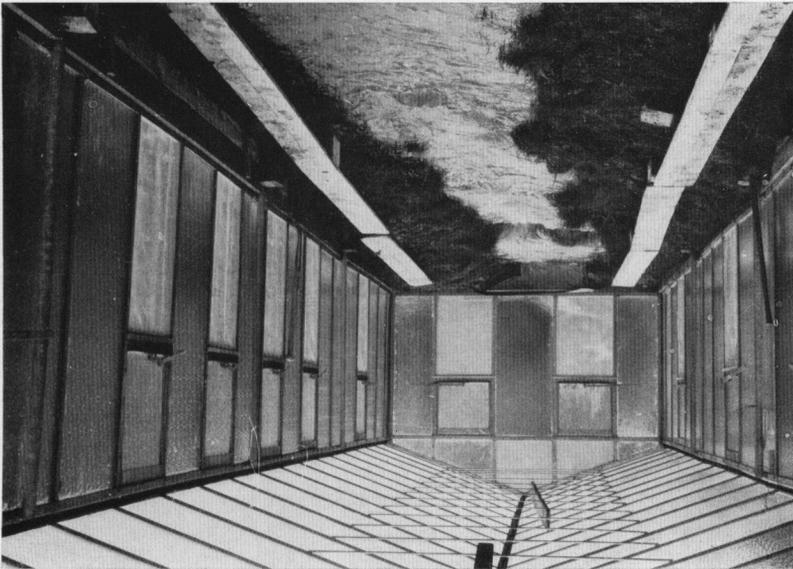


Abb. 5. Gewächshaus von innen, Blickrichtung bachaufwärts.

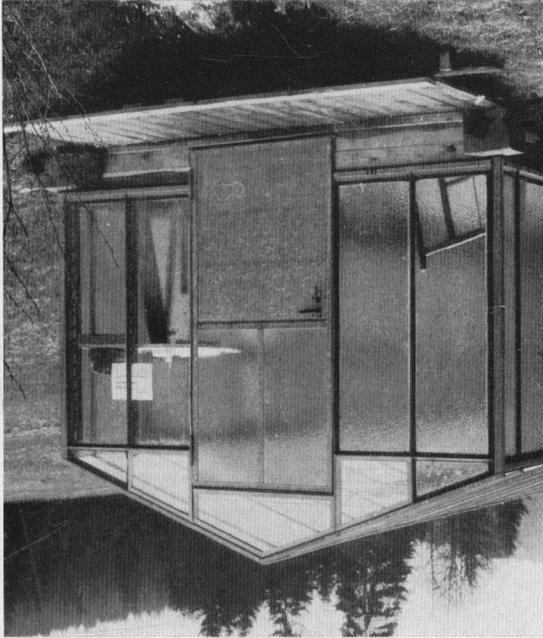


Abb. 6. Gewächshaus, untere Stirnseite mit Arbeitsplattform.

der bachaufwärts gerichteten Stirnwand und die Fugen zwischen den einzelnen Fächern der Stahlkonstruktion waren solche Orte deutlicher Konzentration der Individuen, wobei auch die Tageszeit eine bestimmende Rolle spielte. (Die Fragen der methodischen Fehlerquellen bei der Erfassung der Gesamtemergenz werden auf Seite 49 behandelt.)

Die regelmäßigen Aufsammlungen begannen unmittelbar nach der Erriichtung (1. IV. 1969) und erfolgten Abdichtung (15. IV. 1969) des Gewächshauses und werden seitdem kontinuierlich fortgesetzt. In der vorliegenden Abhandlung wird über das Ergebnis des ersten Jahreszyklus, also die Sammelerperiode vom April 1969 bis Ende März 1970 berichtet.

4. Ergebnisse

a) Arten und Individuenzahlen

Als Ergebnis der Emergenzuntersuchung 1969/70 liegen ca. 52 000 Insektenindividuen (in ca. 150 Arten) und ca. 6500 Wassermilben (in ca. 15 Arten), als deren phoretische Fracht, vor. Insgesamt ergaben sich dabei die folgenden, nach den wichtigsten Gruppen geordneten Individuenzahlen und Gewichte (s. auch Abb. 7).

	Individuen	(%)	Gewicht in g
Chironomidae	23 514	(42,4)	3,3
Trichoptera	11 703	(22,5)	15,3
Ephemeroptera	8 548	(16,4)	7,4
Plecoptera	4 949	(9,5)	3,3
Simuliidae	1 185	(2,3)	0,3
Ceratopogonidae	1 066	(2,1)	0,1
(Sonstiges)	1 035	(2,0)	1,1
Summe	52 000	(100,0)	30,8
(Milbenfracht)	6 448		< 0,5

In der Position „Sonstiges“ befinden sich sowohl die individuenarmen Insektenordnungen Planipennia und Coleoptera als auch die Tipulidae und Limoniidae, also Dipteren, deren Zugehörigkeit zur aquatischen Fauna nicht sicher ist, wie auf S. 34 näher ausgeführt wird. Ihre Individuenzahl als Mitglieder der Emergenz wurde daher geschätzt, wodurch sich die Abrundung der Gesamtzahl auf genau 52 000 erklärt.

In den Tab. 1—7 sind nach Ordnungen getrennt die einzelnen Arten aufgeführt und zugleich für alle häufigen Arten die monatlichen Individuenzahlen sowie die Jahressumme angegeben. Außerdem enthalten die Tabellen Angaben über die Geschlechterverhältnisse (% ♂ im Gesamtumfang) und die ermittelten Trockengewichte (Zahlenangaben in kursiv bedeuten geschätzte Werte).

Tabelle 1.

Ephemeroptera	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jan.	Feb.	März	Summe	♂ %	Einzel- gewicht in mg	Gesamt- gewicht in g
	1969															
<i>Baetis rhodani</i>	—	1	1	193	1758	3022	1007	21	—	—	—	—	6003	} 54,1	} 0,086	} 7,338
<i>Baetis vernus</i>	4	20	6	981	921	380	218	—	—	—	—	—	2530			
Sonstiges (3 ssp.)	—	1	3	—	5	6	—	—	—	—	—	—	15			
Monatssummen	4	22	10	1174	2684	3408	1225	21	—	—	—	—	8548	—	—	7,351

Sonstiges: *Paraleptophlebia cincta* (1), *Ephemerella ignita* (11), *Ephemerella krieghoffi* (3).

Tabelle 2.

Plecoptera	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jan.	Feb.	März	Summe	♂ %	Einzel- gewicht in mg	Gesamt- gewicht in g
	1969															
<i>Leuctra nigra</i>	44	1611	607	208	4	—	—	—	—	—	—	—	2474	43,0	0,29	0,717
<i>Protonemura intricata</i>	—	396	552	35	21	1	—	—	—	—	—	—	1005	54,0	1,22	1,220
<i>Siphonoperla torrentium</i>	—	196	170	34	—	—	—	—	—	—	—	—	400	39,4	0,44	0,174
<i>Protonemura auberti</i>	8	65	45	115	77	—	—	—	—	—	—	—	310	59,4	1,22	0,378
<i>Leuctra digitata</i>	—	—	—	—	—	147	73	22	—	—	—	—	242	36,8	0,29	0,072
<i>Nemoura cambrica</i>	28	206	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	238	48,4	0,56	0,130
<i>Amphimemura standfussi</i>	—	—	2	—	34	1	—	—	—	—	—	—	114	52,6	0,55	0,063
<i>Isoperla goertzi</i>	—	47	13	—	—	—	—	—	—	—	—	—	60	36,6	6,21	0,373
<i>Nemurella picteti</i>	5	26	4	1	13	1	—	—	—	—	—	—	50	51,0	0,93	0,047
Sonstiges (7 ssp.)	11	19	1	—	—	12	—	2	—	—	3	8	56	—	—	0,112
Monatssummen	96	2566	1398	470	149	162	73	24	—	—	3	8	4949	—	—	3,286

Sonstiges: *Leuctra fusca* (2), *Leuctra prima* (13), *Protonemura megeri* (18), *Protonemura nitida* (12), *Nemoura marginata* (9), *Nemoura cinerea* (1), *Petolodes microcephala* (1).

L8

Tabelle 3.

Trichoptera	April	Mai	Juni	Juli	Aug. 1969	Sept.	Oktober	Nov.	Dez.	Jan. (1970)	Feb. März (1970)	Summe	♂ %	Einzelgewicht in mg	Gesamtgewicht in g
<i>Agapetus fuscipes</i>	—	33	1953	3200	270	2	5	—	—	—	—	5 463	68,0	0,55	3,005
<i>Tinodes rostocki</i>	—	773	2313	664	49	—	—	—	—	—	—	3 799	50,7	0,48	1,832
<i>Chaetopteryx villosa</i>	—	—	—	—	—	98	1254	252	1	—	—	1 605	68,6	4,91	7,880
<i>Apatania fimbriata</i>	11	27	130	119	6	3	—	—	—	—	—	296	62,4	1,01	0,298
<i>Sericost. pedemontanum</i>	—	—	63	139	12	—	—	—	—	—	—	214	63,4	4,91	1,050
<i>Rhyacophila fasciata</i>	—	24	38	—	12	16	19	3	—	—	—	112	77,7	4,95	0,554
<i>Potamophylax luctuosus</i>	—	—	—	—	15	5	—	—	—	—	—	20	60,0	19,65	0,393
<i>Drusus annulatus</i>	—	—	—	1	14	4	—	—	—	—	—	21	57,0	4,33	0,091
<i>Silo pallipes</i>	—	1	2	8	10	—	—	—	—	—	—	21	66,7	1,43	0,030
<i>Plectrocnemia conspersa</i>	—	—	4	2	7	4	—	—	—	—	—	17	29,5	4,23	0,072
Sonstiges (14 sp.)	—	2	10	7	3	7	5	1	—	—	—	35	—	—	0,053
Monatssummen	11	860	4515	4140	398	139	1283	256	1	—	—	11703	—	—	15,258

Sonstiges: *Wormaldia occipitalis* (2), *Ptilocolepus granulatus* (1), *Hydropsyche saxonica* (4), *Hydropsyche* spec. (nov.?) (1), *Adicella reducta* (13), *Micrasema longulum* (1), *Potamophylax latipennis* (1), *Stenophylax permistus* (1), *Linnephilus centralis* (1), *Linnephilus rhombicus* (1), *Linnephilus lunatus* (1), *Linnephilus sparsus* (1), *Halesus digitatus* (5), *Anabolia nervosa* (1).

Tabelle 4.

	1969												Summe	♂ %	Einzel- gewicht in mg	Gesamt- gewicht in g
	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jan.	Feb.	März				
<i>Planipennia</i>	—	—	34	13	3	—	—	—	—	—	—	—	50	84,0	8,64	0,423
<i>Osmylus drysops</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Coleoptera																
<i>Helodes marginata</i>	—	—	63	—	—	—	—	—	—	—	—	—	63	—	—	0,086
<i>Helodes minuta</i>	—	—	—	17	8	—	—	—	—	—	—	—	25	—	1,36	0,034
<i>Helophorus spec.</i>	—	—	—	6	9	—	—	—	—	—	—	—	15	—	0,06	0,001
Monatssummen	—	—	63	23	17	—	—	—	—	—	—	—	103	—	—	0,121

Tabelle 5.

Chironomidae	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jan.	Feb.	März	Summe	♂ %	Einzelgewicht in mg	Gesamtgewicht in g
					1969						(1970)					
<i>Eukiefferiella minor</i>	297	241	684	2444	1810	15	33	1	—	—	20	123	5 668	49,9	0,05	0,295
<i>Orthocladius frigidus</i>	1378	534	120	1918	122	2	5	1	—	—	12	149	4 241	51,2	0,26	1,136
<i>Orthocladius saxicola</i>	47	213	20	2268	273	2	2	—	—	—	—	—	2 825	27,6	0,05	0,160
<i>Eukiefferiella hospita</i>	17	29	35	1491	788	—	—	1	—	—	—	—	2 361	45,1	0,03	0,091
<i>Diamesa hamaticornis</i>	52	193	477	877	39	—	—	—	—	—	—	1	1 639	34,7	0,27	0,453
<i>Diamesa prolongata</i>	7	1	—	—	—	101	1161	14	—	—	6	12	1 302	41,9	0,27	0,351
<i>Thienemanniella partita</i>	1	7	—	—	924	3	—	—	—	—	—	—	935	45,7		
<i>Rheocricotopus spec.</i>	23	21	10	634	151	—	—	—	—	—	—	—	839	49,1		
<i>Metricnemus spec.</i>	34	30	67	254	114	14	1	—	—	—	—	1	515	58,8		
<i>Orthocl. thienemanni</i>	30	115	17	184	61	—	—	—	—	—	—	—	407	72,5		
<i>Brillia modesta</i>	22	36	20	156	74	19	21	18	—	—	—	11	377	30,8		
<i>Limnophyes prolongatus</i>	10	47	5	147	84	9	2	1	—	—	—	1	306	41,8		
<i>Prodiamesa olivacea</i>	90	198	5	—	6	38	5	—	—	—	—	—	342	9,1		
<i>Orthocladius oblidens</i>	32	11	5	15	10	16	12	—	—	—	—	—	101	67,3		
Sonstiges (56 spec.)	97	42	106	780	585	13	9	14	—	1	—	9	1 656			
Monatssummen	2137	1718	1571	11 168	5041	232	1251	50	—	1	38	307	23 514	—	—	3,308

Sonstiges: Für die genaue Liste der sonstigen Chironomidenarten wird auf die in Vorbereitung befindliche Arbeit von RINGE verwiesen; dort auch die Beschreibung der neuen Arten und der neuen Gattung, die in der Breitenbach-Emergenz entdeckt wurden.

Tabelle 6.

	1969												Summe	♂ %	Einzel- gewicht in mg	Gesamt- gewicht in g			
	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jan.	Feb.	März							
<i>Ceratopogonidae</i>																			
<i>Palpomyia quadrispinosa</i>	—	96	557	65	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	728	41,0	} 0,085
<i>Palpomyia flavipes</i>	—	58	108	7	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	170	41,7	
<i>Neostilbezzia ochracea</i>	—	—	—	33	18	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	58	55,2	
<i>Palpomyia grossipes</i>	—	—	4	20	13	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	37	19,0	
<i>Forcipomyia dicitricata</i>	—	8	5	13	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	28	35,8	
Sonstiges (5 spec.)	—	12	2	21	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	45	—	
Monatssummen	—	174	683	156	53	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1066	—	
Sonstiges: <i>Forcipomyia corticis</i> (5), <i>Culicoides diopterus</i> (18), <i>Monohalea leucopexa</i> (1), <i>Serromyia femorata</i> (14), <i>Palpomyia ephippium</i> (7).																			
<i>Limoniidae</i>																			
	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jan.	Feb.	März	Summe	♂ %	Einzel- gewicht in mg	Gesamt- gewicht in g			
<i>Ornosia hederae</i>	—	9	—	—	—	386	35	—	—	—	—	—	430	44,7	} 0,600				
<i>Pilaria nemoralis</i>	—	54	48	28	34	1	—	—	—	—	—	—	165	60,6					
<i>Elaeophila maculata</i>	—	66	12	2	7	1	—	—	—	—	—	—	88	48,9					
<i>Erioptera lutea</i>	—	13	1	17	35	19	2	—	—	—	—	—	87	65,5					
<i>Pedicia immaculata</i>	—	10	3	—	—	50	14	—	—	—	—	—	77	—					
Sonstiges (7 spec.)	—	40	38	31	15	14	9	—	—	—	—	—	147	—					
Monatssummen	—	192	102	78	91	471	60	—	—	—	—	—	994	—					

Sonstiges: *Dicranomyia modesta* (52), *Elaeophila trinaculata* (39), *Dicranota bimaculata* (18), *Dicranomyia chorea* (13), *Erioptera stictica* (2), *Erioptera hybrida* (9), *Limnophila punctata* (4).

Tabelle 7.

Simuliidae	April	Mai	Juni	Juli	Aug. 1969	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jan.	Feb. (1970)	März	Summe	♂ %	Einzelgewicht in mg	Gesamtgewicht in g
<i>Odagmia ornata</i>	14	21	2	208	56	142	87	—	—	—	—	1	531	28,1	0,30	0,355
<i>Odagmia monticola</i>	24	137	36	54	218	47	3	—	—	—	—	6	525	43,6		
<i>Eusimulium latipes</i>	8	45	2	8	31	11	1	—	—	—	—	2	108	56,5		
Sonstiges (2 spp.)	1	17	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	21	—		
Monatssummen	47	220	43	270	305	200	91	—	—	—	—	9	1185			
Sonstiges: <i>Prosimulium hirtipes</i> (18), <i>Wilhelmia equina</i> (3).																
Psychodidae																
<i>Psychoda gemina</i>	—	32	103	55	20	2	—	—	—	—	—	—	212	—	0,15	0,041
<i>Pericoma trivialis</i>	—	10	37	10	5	1	—	—	—	—	—	—	63	—		
Monatssummen	—	42	140	65	25	3	—	—	—	—	—	—	275			

Wie die Tabellen zeigen, ist sowohl die Individuenzahl, in der einzelne Arten auftreten, wie die zeitliche Ausdehnung der Flugzeit sehr unterschiedlich. Neben ausgesprochen häufigen Arten mit mehreren tausend Individuen treten in fast allen Gruppen in sporadischen Funden seltene Arten auf, die sich im Extrem auf ein einziges Individuum während der gesamten Beobachtungszeit beschränken: 1 Ephemeropterenart, 9 Trichopterenarten, 2 Plecopterenarten, 1 Ceratopogonidenart und einige Chironomidenarten sind nur in je einem Exemplar repräsentiert (s. Tab. 1—7). Die Wahrscheinlichkeit ist daher hoch, daß in folgenden Beobachtungsjahren noch weitere Arten mit ähnlich geringen Individuenzahlen hinzutreten und daß andererseits einzelne der hier aufgeführten seltenen Arten gänzlich fehlen. Die Angabe der insgesamt im untersuchten Abschnitt vorkommenden Insektenarten bleibt also mit einem Unsicherheitsfaktor von ca. 10% behaftet; die Angabe „150 Arten (± 15)“ dürfte daher die größtmögliche Exaktheit der überhaupt erreichbaren Aussage über die Emergenz an der Untersuchungsstelle sein. (Von der Plecopterenart *Perlodes microcephala* kann z. B. mit Sicherheit ausgesagt werden, daß es sich bei dem einzigen gefangenen Exemplar um den Zufallsfund eines verschleppten Individuums handeln muß, da diese große und auffällige Art im Breitenbach sonst nicht bekannt ist.)

Ordnet man die Arten nach der Menge der Individuen, mit denen sie in der Breitenbach-Emergenz auftreten, so ergibt sich eine Liste abnehmen-

der Bedeutung der Einzelarten für die Gesamtmenge an Individuen:

Individuen	Summe der Individuen	Summen-%
1. <i>Baetis rhodani</i>	6 003	11,5
2. <i>Eukiefferella minor</i>	5 668	22,4
3. <i>Agapetus fuscipes</i>	5 463	32,9
4. <i>Orthocladus frigidus</i>	4 241	41,1
5. <i>Timodes rostocki</i>	3 799	48,4
6. <i>Orthocladus saxicola</i>	2 825	53,8
7. <i>Baetis vernalis</i>	2 530	58,7
8. <i>Leuctra nigra</i>	2 474	63,4
9. <i>Eukiefferella hospita</i>	2 361	68,0
10. <i>Diaamesa prolomgata</i>	1 639	71,1
11. <i>Chaetopteryx villosa</i>	1 605	74,2
12. <i>Protonemura intricata</i>	1 005	76,1
13. <i>Thienemannella partita</i>	935	77,9
14. <i>Rheocricotopus spec.</i>	839	79,5
15. <i>Palpomylia quadrispinosa</i>	728	80,9
16.—20. Art	2 409	85,6
21.—30. Art	2 937	91,3
31.—50. Art	1 568	94,3
51.—148. Art	2 971	100,0

Die Aufstellung ergibt eine Beziehung zwischen Artenzahl und Individuenzahl, wie sie für natürliche und artenreiche Biozöosen typisch ist: "a very characteristic and consistent feature of communities is that they contain a comparatively few species that are common and a comparatively large number of species that are rare at any given locus in time and space" (Opus 1963). In Abb. 7 sind die Werte der Liste graphisch dargestellt: es entsteht ein Kurvenzug von bemerkenswert regelmäßigem Verlauf. Wie sich zeigt, wird in unserem Material die Hälfte aller überhaupt gefangenen Individuen von nur fünf Arten gestellt, die 15 häufigsten Arten zusammen (also 10% des Artenbestandes) repräsentieren bereits mehr als 80% des Gesamtfaanges. Die Kurve nähert sich dann flach ausstreichend einem Grenzwert, der in unserem Fall bei ca. 150 erreicht wird. Es ist daher klar, daß die Schwankungen in der Artenzahl, die durch seltene (d. h. extrem individuenarme) Arten hervorgerufen werden, nur einen minimalen Einfluß auf den Endwert der Individuenzahlen haben.

Eine besondere Schwierigkeit tritt bei den Dipteren auf. Als ein- zige der in der Emergenz vorkommenden Insektenordnungen weist diese sowohl terrestrische wie aquatische Arten innerhalb der gleichen Familien auf. Außerdem sind von einer erheblichen Anzahl von Arten bisher die Larven und ihre Lebensweisen nicht hinreichend bekannt. Zur taxonomischen Bearbeitung des Materials muß hier also zusätzlich die Klärung der Frage treten, ob die betreffenden Arten überhaupt zur Emergenz des Baches gehören oder terrestrische Befänge darstellen. Bei zukünftigen Emergenz-messungen wird durch mechanisches Abdecken der Uferbezirke ein großer Teil der terrestrischen Dipteren zu ermitteln und auszuschließen sein, im

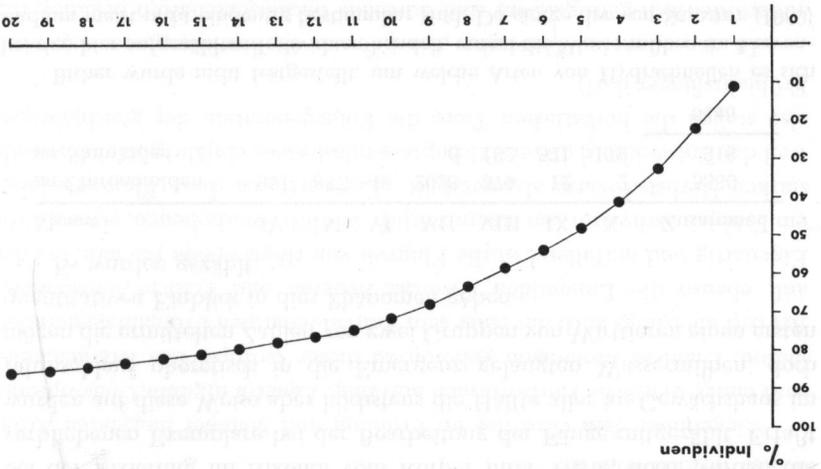


Abb. 7. Verhältnis der Individuenzahl zur Artenzahl in der Breitenbach-Emergenz 1969. (Arten nach abnehmender Häufigkeit ihrer Individuenzahlen geordnet.)

Augenblick jedoch besteht bei der Bewertung unseres Materials noch der erwähnte Unsicherheitsfaktor. Bei den Chironomiden sind die terrestrischen Formen bekannt, sie werden daher in der Spezialarbeit von RINGE leicht ausgeschlossen werden können; alle in unserer Tab. 5 aufgenommenen Arten sind aquatisch. Auch in der Tab. 6 sind nur die als aquatisch bekannten Limoniden-Arten aufgenommen (12 von insges. 43 Arten), doch ist diese Zuordnung nicht eindeutig! Schwierig ist das Problem auch bei den Tipuliden, die in einer späteren Studie durch MENDL behandelt werden. Es wurde daher für die Zählung der Emergenz-Fraktionen bei den Limoniden und Tipuliden der Anteil an der Gesamtmenge nur geschätzt.

Auf die mögliche Bedeutung weiterer Dipterenfamilien für die aquatische Fauna hat A. THOMAS (1969) in Bädern der Pyrenäen hingewiesen. Besonders aufschlußreich ist die Aufzählung der aquatischen Dipteren der Tschechoslowakei durch ROZKOSNY (1970). Er weist nach, daß Vertreter von 23 Familien aquatische Larven besitzen, darunter eine Reihe von in der vorliegenden Arbeit nicht berücksichtigten Gruppen: Stratomyidae, Rhagionidae, Empedidae, Dolichopodidae, Syrphidae, Sciomyzidae, Scatophagidae und Muscidae. In dem geringen, noch unbearbeiteten Restmaterial an Dipteren aus unseren Breitenbadhängen dürften sich also noch vereinzelt Mitglieeder der Bach-Emergenz finden lassen. Bei den bekanntesten Schwierigkeiten der taxonomischen Bearbeitung gerade dieser Gruppe wird es aus dem Breitenbad vervollständigt werden kann.

Schließlich verdient die phoretische Fracht an Wasserinsekten hier Erwähnung. Ein beträchtlicher Anteil der gefangenen Insektenimagines trug auf dem Körper festsetzende parasitische Larvenstadien von Hydrachnellien. Zwar lösten sich manche Exemplare schon beim Fang ab und andere fielen bei der Fixierung im Alkohol vom Körper ihrer Wirte, doch wurden die verbliebenen Exemplare bei der Bearbeitung der Fänge mitgezählt. Erfabt wurden auf diese Weise aber höchstens die Hälfte aller im Gewächshaus im Jahresablauf phoretisch in die Emergenz gelangten Wasserinsekten, doch wegen die ermittelten Zahlen von zwei Gruppen von Wirttieren einen ersten quantitativen Einblick in dies Phänomen geben.

Es wurden gezählt:

Monat	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	Zusammen
an Chironomiden	981	887	46	2023	579	12	2	5530
an Simuliden	—	—	—	6	162	571	179	918
	6448							

Bisher wurde nicht festgestellt, um welche Arten von Hydrachnellien es sich bei den hier aufgezählten Individuen handelt, zumal die Wasserinsekten im Larvenstadium meist nicht eindeutig bestimmbar sind. Da einige der von SCHMIDT (1969) aus dem Breitenbad gemeldeten Arten kein phoretisches Larvenstadium besitzen, engt sich die mögliche Zugehörigkeit der Individuen zu den hier vorkommenden Arten weiter ein. Wir dürfen annehmen, daß die in der Drift häufigsten (*Sperion glandulosus*, *Sperion setiger*, *Lebertia salebrosa*, *Atractides nodipapilis*, und *Leber-*

tia glabra) auch hier die Menge der Individuen stellen, zumal SCHMIDT die Ansicht vertritt, daß die Häufigkeit der Auftretens in der Drift in direktem Zusammenhang mit dem Aufsuchen von geeigneten Phorese-Wirten steht. Spezielle Untersuchungen des vorliegenden Materials werden diese Fragen später zu klären haben.

Die Flugzeit der Arten, deren Ausdehnung aus Tab. 1—7 hervorgeht, erweist sich insgesamt als länger, als bisher aus der Literatur und nach eigenen Beobachtungen bekannt war. Offenbar hat sich die wesentlich intensivere Erfassung der einzelnen (verspäteten oder verfrühten) Exemplare, wie sie die Gewächshaus-Methode mit sich brachte, dahingehend ausgewirkt, daß die Flugzeiten nun, d. h. bei restloser Erfassung aller Individuen, grundsätzlich über mehrere Monate reichen. Flugzeiten von nur einem oder zwei Monaten sind ausgesprochen selten (*Isoperla goertzi*, *Potamophylax luctuosus*, *Helodes minuta*, *Helodes marginata*); der Durchschnitt aller häufigeren, in den Tabellen erfaßten Arten, liegt bei fünf Monaten und im Extrem (die beiden häufigsten Chironomidenarten *Eukiefferiella minor* und *Orthocladius frigidus*) sind praktisch das ganze Jahr hindurch wenigstens einzelne Exemplare nachzuweisen. (Im Dezember und Januar fehlen beide Arten in der Tabelle ganz, doch darf man wohl annehmen, daß intensive Nachsuche bei Fortsetzung der Beobachtungen auch in dieser Zeit einzelne Exemplare auffinden wird.) Das eigentliche Maximum der Flugzeit ist auch bei diesen beiden Arten auf etwa vier bis fünf Monate im Frühling und Sommer beschränkt (übrigens mit deutlich unterschiedenem Höhepunkt, der bei *Orthocladius frigidus* einige Monate früher liegt), aber die außerordentlich hohe Gesamtzahl der Individuen macht es gerade bei diesen Arten wahrscheinlich, daß auch die im Grunde recht seltenen Nachzügler noch beobachtet werden können.

Gegenüber dem Gros der im Frühling und Sommer fliegenden Arten sind einige deutliche Herbstformen auffällig: *Leuctra digitata*, *Chaetopteryx villosa*, *Diamesa prolongata* gehören zu dieser Gruppe. Die letztgenannte Art tritt allerdings auch mit einer sehr individuenarmen Frühjahrgeneration auf, ebenso die Limoniiden *Ormosia hederæ* und *Pedicia immaculata*. Eigenartig und auffallend ist die Flugzeit von *Rhyacophila fasciata*, bei der ein Frühjahrsschwarm von einem zeitlich deutlich verschobenen, etwa gleichstarken Herbstschwarm abgesetzt ist. (Eigenartig ist diese Flugverteilung, weil die Entwicklung dieser Trichoptere mindestens einjährig ist; keinesfalls also stellen die herbstlichen Tiere die Folgegeneration der gleichjährigen Frühjahrsvlieger dar!)

In den Monaten Dezember bis Februar ist die Emergenz insgesamt außerordentlich gering. Zwar sind durchaus Bachinsektenarten bekannt, die in der kältesten Jahreszeit schlüpfen, doch findet sich nur ein Vertreter davon in der Breitenbach-Fauna: *Leuctra prima*. Die wenigen Plecopteren-Imagines, die in der Tabelle 2 für die Monate Februar und März angegeben

sind (unter „Sonstiges“), gehören zu dieser Art, die aber insgesamt an der Untersuchungsstelle selten ist.

b) Biomasse

Um den produktionsbiologischen Stellenwert der Emergenz zu ermitteln, ist es nötig, die organische Substanz zu messen, die in den 52 000 Individuen des Beobachtungszeitraums vorliegt. Es wurde daher das Trockengewicht der einzelnen Fraktionen der Emergenz festgestellt, und zwar für die häufigeren Arten einzeln, während die geringfügigen Fraktionen „Sonstiges“ geschätzt wurden.

Methoden: Es wurden von der zu messenden Art 100 ♂ und 100 ♀ (bei einigen Arten geringere Anzahlen) aus dem Fixierungsmittel (Alkohol) entnommen und gewogen. Anschließend wurde das Material bei einer Temperatur von 110°C in den Trockenschrank eingebracht und nach 24 Stunden erneut gewogen. Die Wägungen wurden bei gleicher Behandlung nach weiteren 24 Stunden wiederholt und solange fortgesetzt, bis sich das Gewicht nicht mehr merkbar veränderte, was spätestens nach 3—4 Tagen der Fall war. Aus dem so ermittelten Trockengewicht wurde das Durchschnittsgewicht des Einzelieres errechnet und mit der Gesamtzahl der Individuen (ohne Berücksichtigung des Geschlechterverhältnisses der betreffenden Art) multipliziert.

Es wurden die in den Tab. 1—7 angegebenen Einzelwerte ermittelt, die zusammen für die gesamte Emergenz des Untersuchungszeitraumes ein Gewicht von 30,8 g Trockensubstanz (organische Substanz und Asche) ergeben. Ein Korrekturfaktor von 25% ist nach MACKAY & KARL (1968) zu berücksichtigen, da bei Alkoholfixierung einige lösliche organische Substanzen dem Material durch die Fixierungsflüssigkeit entzogen werden. Wir gelangen daher zu einem Trockengewicht von 41,6 g für die Jahres-Emergenz auf 11,11 gm Bachoberfläche, was einer Produktion von 3,74 g/gm entspricht. Wenn für dieses Gewicht an organischer Trockensubstanz der von CUMMINS (1967) aus zahlreichen Messungen ermittelte durchschnittliche Kalorienwert für Wasserinsekten (5388 cal/g) eingesetzt wird, so ergibt sich als Annäherungswert für die Breitenbach-Emergenz ein Gesamtbetrag von 18,151 Kcal/gm/Jahr.

Dieser Wert ist erstaunlich hoch: er liegt in der Größenordnung, die sonst für die gesamte Biomasse von Bachinsekten im Biotop, also für die Populationen der Larven im Benthos angegeben wird. Da die Emergenz aber naturgemäß nur einen Bruchteil der „standing biomass“ (standing crop) darstellen kann — nämlich den Anteil der Insekten-Gesamtproduktion, der während eines Jahres nicht konsumiert wurde —, beweisen die Ergebnisse der Emergenzmessung im Breitenbach, daß alle bisherigen Methoden zur Erfassung der benthischen Besiedlung problematisch sind. Ein Vergleich mit einigen besonders gut belegten Angaben der Insektenlarven-Biomasse aus anderen Fließgewässern macht dies deutlich:

Gewässer	Indiv./qm	Trockengew. g/qm	cal/qm
Ilm, Oberlauf (Thüringen) (ALBRECHT & TESCH 1959)	4 723	2,6	14 008
Afon Hirnant, Schottland (HYNES 1961)	—	0,6	3 232
Firehole River, Wyoming (ARMITAGE 1958)	1 215	1,98	10 668
West Creek, Quebec (MACKAY & KALFF 1968)	3 110	2,21	11 907
Doe Run, Kentucky (MINCKLEY 1963)	18 560*	2,76*	14 870
Linesville Creek, Pennsylv. (COFFMANN 1967)	17 845	4,83	26 024

* 20 % des Originalwertes, da 80 % der von MINCKLEY angegebenen Gesamtproduktion auf Crustacea entfallen, so daß die Insektenproduktion etwa diesem Wert entspricht.

Die verhältnismäßig einheitliche Größenordnung der Werte dieser Aufstellung gibt Durchschnittszahlen wieder, die über größere Gewässerstrecken mathematisch integrieren. Am einzelnen Standort schwanken die Werte sehr erheblich in Abhängigkeit vom Substrat, worauf alle Bearbeiter von Bächen hingewiesen haben. Besonders in den beiden letzterwähnten Arbeiten sind diese Schwankungen der Biomasse pro Substrat und zeitlichem Transekt ausführlich behandelt. So fand MINCKLEY (1963) im Doe Run in der *Fissidens*-Vegetation 93 945 Individuen/qm, in der *Myriophyllum*-Vegetation 37 311 Individuen/qm und im lockeren Sand nur 1995 Individuen/qm.

Wie Abb. 8 zeigt, ist die Bedeutung der einzelnen Insektenordnungen in der Emergenz bei Berücksichtigung der Individuenzahlen anders als bei der Biomasse-Berechnung. Die große Zahl der Chironomidenindividuen spielt in der Gesamtproduktion nur eine verhältnismäßig geringe Rolle, während die Trichopteren, deren Kopfzahl nur etwa ein Viertel der Emergenz ausmacht, ungefähr die Hälfte der organischen Produktion stellen. Genau die gleichen Verhältnisse fand COFFMANN (1967) im Linesville Creek: "In terms of numbers/qm, the Chironomidae and Trichoptera dominated the riffle community. However, in terms of calories/qm the Chironomids were less important." Bei der überaus gründlichen und detaillierten Bestandsaufnahme und Messung, die COFFMANN vorlegte, ist diese Ähnlichkeit zwischen einem mitteleuropäischen und einem nordamerikanischen Waldbach sicher mehr als ein Zufall: hier drückt sich vermutlich ein allgemeines Gesetz für das Ökosystem des Rhithrons aus.

Wieweit das Bild der in Abb. 8 dargestellten Emergenz auch im Detail für den Breitenbach und für Bäche dieses Typs überhaupt typisch ist, kann

erst entschieden werden, wenn in Fortsetzung unserer Untersuchungen auch die Ergebnisse weiterer Jahre vorliegen, und zwar sowohl am Breitenbach wie an heranzuziehenden Vergleichsbächen. Man darf vermuten, daß die Auswertung solcher mehrjähriger Beobachtungen die Möglichkeit bringen wird, sowohl die generellen wie die individuellen Merkmale der Insektenproduktion in einem Fließgewässer quantitativ zu erkennen und getrennt zu erfassen.

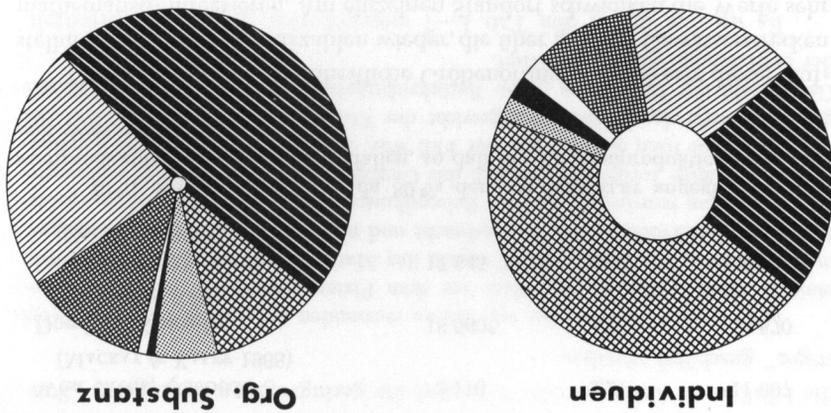


Abb. 8. Anteil der einzelnen Insektengruppen an der Gesamtzahl und an der Biomasse der Breitenbach-Emergenz 1969/70.

c) Schlupfperiodik

Daß die Schlupfzeit der Insektenimagines in artspezifischer Weise jahreszeitlich fixiert ist, gehört zu den Grunderfahrungen der Entomologie. Bei Fließwasserinsekten ist wegen des im Wasser gegenüber der terrestrischen Umwelt deutlich gedämpften Temperaturverlaufs diese jahreszeitliche Fixierung wesentlich stärker ausgeprägt als bei Landinsekten; die Schlupftermine können bei einzelnen Plecopterenarten fast bis auf den Tag genau eine Jahresperiodik einhalten, die offenbar gegenüber den klimatischen Differenzen einzelner Jahre unempfindlich bleibt (ILLIES 1952). Andererseits ist vor allem von Ephemeropterenarten seit langem bekannt, daß der aktu-

ellen Wasser- und auch Luft-Temperatur eine auslösende Wirkung auf das Schlüpfen der Imagines zukommt, so daß es zu massierten Schwarmflügen an günstigen Tagen innerhalb eines kritischen Zeitraumes kommt (PLESKOT 1951, 1961).

Diese älteren Aussagen der Literatur beruhen auf mehr oder weniger qualitativen Beobachtungen, denen es an der exakten Erfassung der zahlenmäßigen Zusammenhänge fehlte. Das vorliegende Material der Breitenbach-Emergenz bietet dagegen die Möglichkeit, den jahreszeitlichen Gesamtverlauf des Schlüpfens einzelner Arten mit dem Temperaturverlauf am Untersuchungsort zu vergleichen. Erst langfristige Fortsetzung dieser Messung über mehrere Jahre wird ein ausreichendes Datenmaterial erbringen, um die Einwirkung der aktuellen Klimalage auf das Schlüpfen der einzelnen Arten beurteilen zu können, doch sind auch diese Ergebnisse des ersten Beobachtungsjahres schon geeignet, einen ersten Eindruck zu vermitteln.

In Abb. 9 sind für drei besonders charakteristische Insektenordnungen die jeweiligen 10-Tages-Summen der geschlüpften Imagines aufgezeichnet, um eine erste Orientierung über die Gesamtsituation zu ermöglichen. Wie sich zeigt, beginnen die Plekopteren („Frühlingsfliegen“ ist einer ihrer deutschen Namen) bereits im April zahlreich zu schlüpfen, erreichen eine Höchstzahl Anfang Juni und fallen dann zum Ende Juni hin stark ab. Das Maximum der Schlupfzahlen wird durch eine starke Depression in der zweiten Mai-Dekade unterbrochen, so daß sich ein zweigipfliger Kurvenverlauf ergibt. Diese auffallende Zweigipfligkeit ist nicht durch Artenwechsel bedingt, wie sich an der folgenden Aufstellung der Dekadenwerte für die drei häufigsten Arten in der fraglichen Zeit zeigt:

(Dekaden):	IV ₃	V ₁	V ₂	V ₃	VI ₁	VI ₂	VI ₃	VII ₁
<i>Leuctra nigra</i>	44	644	147	744	250	209	148	87
<i>Protonemura intricata</i>	—	5	20	296	332	146	74	15
<i>Siphonoperla torrentium</i>	—	8	17	171	78	62	30	7

Deutlich wird in dieser Aufstellung sichtbar, daß *Leuctra nigra* als die häufigste Art für sich allein genommen den gleichen zweigipfligen Kurvenverlauf der Individuenzahlen aufweist, wie die Plekopteren insgesamt. Es muß also zumindest für diese Art in der zweiten Mai-Dekade ein ungünstiger Außenfaktor als Ursache für die geringe Zahl geschlüpfter Imagines angesetzt werden. Die Kurve der täglichen Maximaltemperaturen im Breitenbach (Abb. 9, unten) zeigt in der Tat in der zweiten Mai-Dekade eine fallende Tendenz (s. auch die Tageswerte für 15.—20. V. in Abb. 10), die am 20. Mai ihren Tiefstand erreichte. Es folgt unmittelbar darauf eine kurze Schönwetterlage, die für einige Tage fortgesetzte Anstiege der täglichen Maxima von ca. 9° C auf mehr als 11° C brachte; parallel dazu liegt der Anstieg zum zweiten Gipfel der Plekopterenkurve, so daß die Vermutung eines ursächlichen Zusammenhangs nahe liegt.

Bei den Trichopteren zeigt sich der gleiche Vorgang zeitlich um etwa einen Monat verschoben: die dritte Mai-Dekade, die den zweiten Plecopteren-Gipfel brachte, weist zugleich einen steilen Anstieg der Anzahl geschlüpfter Trichopteren auf. Dieser Anstieg der Kurve verlangsamt sich in der ersten Juni-Dekade, die wiederum einen Temperaturabfall bringt und zugleich das Ende des zweiten Plecopteren-Maximums bedeutet. Auch der weitere Verlauf der Trichopteren-Kurve folgt in seinen Höhen und Tiefen deutlich der Temperatur. Die lang anhaltende Schönwetterlage der zweiten Juni-Dekade und ebenso die der zweiten und dritten Juli-Dekaden spiegeln sich in ansteigenden Individuenzahlen, die dann im August bei fallenden Temperaturen stark zurückgehen. Die Schönwetterperiode Anfang Septem-

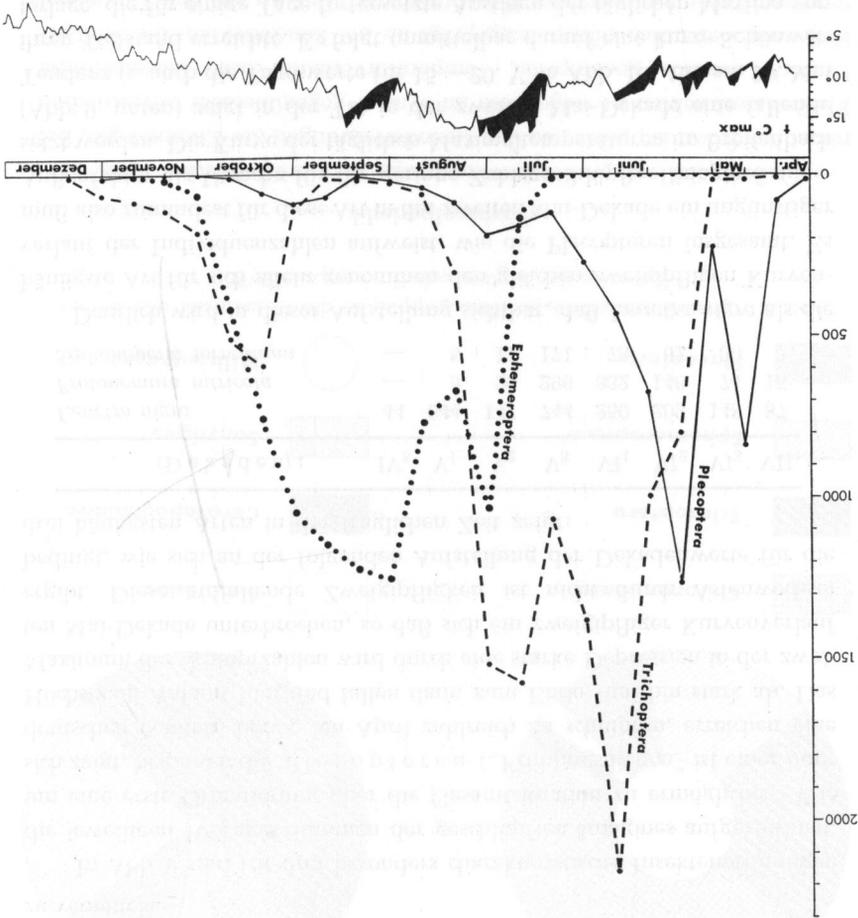


Abb. 9. Menge der geschlüpften Individuen von drei Insektenordnungen im Verlauf des Beobachtungszeitraums (Dekadenwerte) und tägliche Maximaltemperatur im Breitenbach (Schwarz: Schönwetterlagen mit stark ansteigender Tendenz der Wassertemperatur).

ber hatte dagegen keine Erhöhung der Schlüpfzahlen der Trichopteren zur Folge, denn der Bestand an Frühjahrs- und Sommerfliegern war offenbar zu dieser Zeit bereits erschöpft. Die Herbstart *Chaetopteryx villosa* bringt dann in der ersten Oktober-Dekade nochmals steil ansteigend einen Gipfel hervor, der aber keinen deutlichen Zusammenhang mit der Tendenz der Wassertemperaturen mehr zeigt.

Die Ephemeropteren-Kurve steigt zu Beginn (zweite Juli-Dekade) synchron zu dem Nebenmaximum der Trichopteren und fällt auch in der ersten August-Dekade wieder gemeinsam mit diesen. Die Schönwetterlage Anfang September, die bei den Trichopteren keine Auswirkung mehr zeigte, leitet dann das eigentliche Ephemeropteren-Maximum ein, das sich bis in den Oktober erstreckt und dann — parallel mit der abklingenden Kurve der Herbst-Trichopteren — steil abfällt. Für die Erklärung der Depression in der Ephemeropteren-Kurve Mitte August ist der Artenwechsel mit verantwortlich: die Sommerart *Baetis vernus* hat ihr Schlüpfmaximum im Juli — August, während *Baetis rhodani* massenhaft im August — Oktober auftritt (s. Tabelle 1).

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß die Schlüpfzeiten der einzelnen Insektenordnungen deutlich jahreszeitlich nacheinander angeordnet sind (in der Reihenfolge: Plecoptera — Trichoptera — Ephemeroptera), und daß längere Schönwetterlagen mit mehrtägigem Anstieg der maximalen Wassertemperaturen einen auslösenden Effekt zeigen, während fallende Temperatur-Tendenz sich im Abnehmen der Anzahl schlüpfender Imagines ausdrückt. Diese Zusammenhänge sind jeweils während des Maximums der Flugzeiten deutlicher als gegen deren Ende, da sich für die letzten noch nicht geschlüpften Exemplare einer Population zum Ende der kritischen Zeit ein „Staudruck“ einstellt, der die Reizschwelle für das Auslösen des Schlüpfaktes erniedrigt.

Die Protokolle der täglichen Aufsammlungen zeigen diese Zusammenhänge naturgemäß noch deutlicher als die Dekaden-Werte der Abb. 9. Für zwei besonders häufige Trichopterenarten der Breitenbach-Emergenz wurde daher eine detaillierte Analyse durchgeführt und in Abb. 10 dargestellt.

Um die Tendenz des Temperaturgefälles sicher zu erfassen, wurden dazu die täglichen Maxima mathematisch zu Triaden gedämpft, indem für jeden Tag der Durchschnittswert aus der Summe des betreffenden Tages und des vorangegangenen sowie des folgenden Tages ermittelt wurde. Auch für die Individuenzahlen wurden 3-Tages-Werte errechnet und deren Durchschnitt jeweils dem mittleren dieser Tage zugeordnet. Auf diese Weise ließen sich Unregelmäßigkeiten im Rhythmus des Einsammelns ausgleichen, da manchmal täglich, aber zu verschiedenen Tageszeiten, manchmal auch nur in zweitägigem Abstand eingesammelt worden war.

Die so erhaltenen Kurven der Abb. 10 zeigen eindeutig, daß steigende und fallende Tendenzen der Anzahl geschlüpfter Imagines bei beiden Arten

in weiten Bereichen parallel laufen, obwohl die Hauptflugzeiten dieser Arten um mehr als einen Monat gegeneinander verschoben sind. In der Zeit vom 10. VI. bis 31. VII. weisen beide Kurven zehn parallele Maxima und ebenso viele parallele Minima auf. Mehr oder weniger deutlich sind die steigenden und fallenden Tendenzen mit dem Verlauf der Temperaturkurve gekoppelt. (Die fehlenden Temperaturwerte an je drei Tagen im VI. und VII. sind durch den Ausfall der Registriergeräte bei plötzlich einsetzenden Hochwassern bedingt.) Eine Fortsetzung der genauen Protokollierung wird in den nächsten Jahren die Möglichkeit eröffnen, exakte Beziehungen zwischen

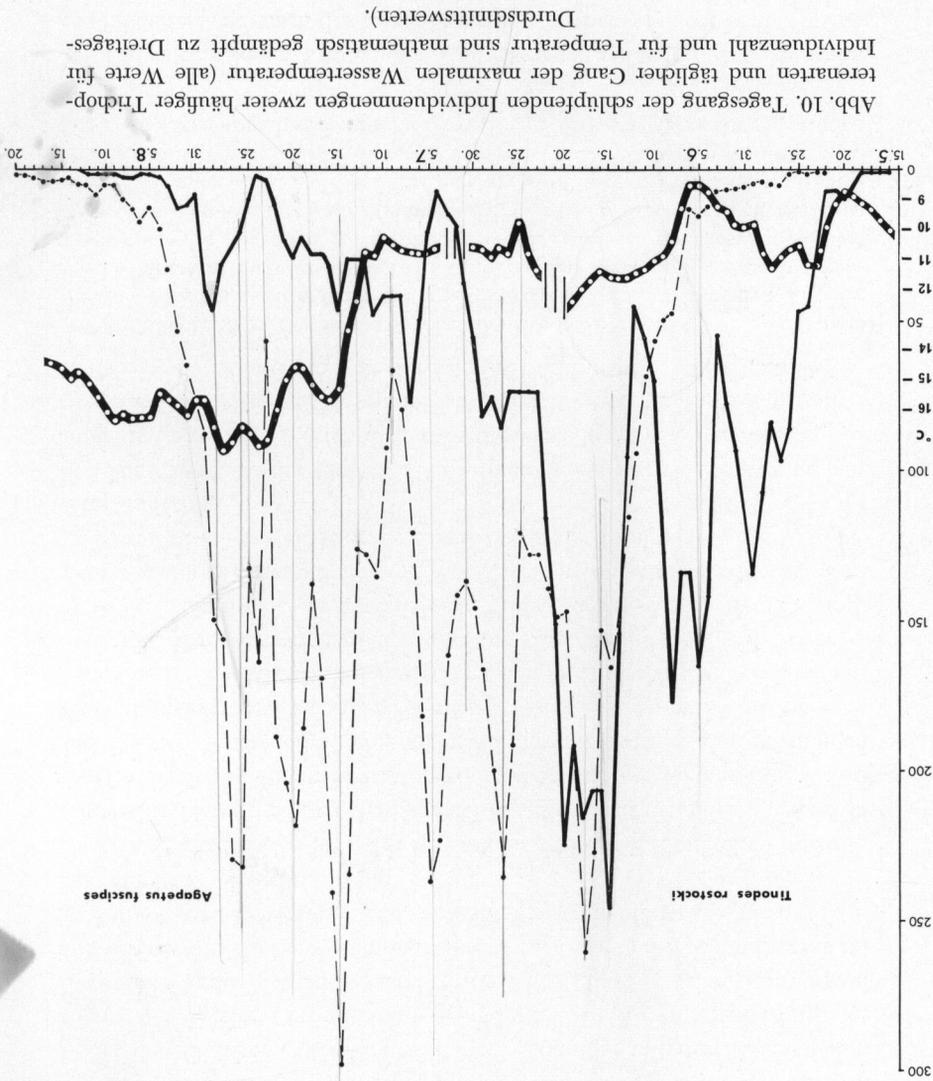


Abb. 10. Tagesgang der schlüpfenden Individuenmengen zweier häufiger Trichopterenarten und täglicher Gang der maximalen Wassertemperatur (alle Werte für Individuenzahl und für Temperatur sind mathematisch gedämpft zu Dreitages-Durchschnittswerten).

Schlüpfaktivität und Wassertemperatur zu ermitteln, wie sie in den vorliegenden Daten bereits angedeutet sind. Die hier vorgelegten Werte bestätigen in vollem Umfang die Angaben von TOBIAS (1967), der in einer allgemeinen Untersuchung über Schlüpfrrhythmen von Trichopteren auch *Agapetus fuscipes* im Breitenbach untersuchte. Er stellte damals bereits fest, daß diese Art innerhalb ihrer kritischen Schlüpfzeit einzelne „Schlüpffolgen“ aufweist, die ausschließlich temperaturbedingt sind und mit den Perioden steigender Wassertemperatur zusammenfallen.

Einen engen Zusammenhang zwischen der nächtlichen „Flugaktivität“ und dem täglichen Gang der mittleren Lufttemperatur stellte TOBIAS (unveröffentlicht, i. l.) bei Lichtfängen in der Uferregion der Schlitz an *Tinodes waeneri* fest. Ansteigende Temperatur bedingte regelmäßig ein paralleles Ansteigen der Individuenzahlen in den Lichtfallen. Da man annehmen darf, daß die in den Lichtfallen-Fängen gemessene Flugaktivität der Art ein Maß für die Menge der geschlüpften Individuen darstellt, weil die meisten der im Gebiet geschlüpften Tiere bereits in der gleichen Nacht in die Lichtfalle geraten, spiegelt sich also auch hier der Zusammenhang zwischen steigenden Temperaturen und steigender Zahl schlüpfender Insekten.

Offensichtlich gilt für jede Art, was sich hier an besonders häufigen Vertretern der Emergenz zeigen ließ: der Beginn der Flugzeit und die Intensität des Schlüpfens innerhalb der Population ist genetisch fixiert, innerhalb eines kritischen Zeitraumes jedoch bei jeder Art von den aktuellen Temperaturverhältnissen abhängig. Allerdings ist bemerkenswert, daß während der kritischen Phase die Schlupfaktivität auch bei ungünstiger Temperaturlage niemals ganz auf Null sinkt. Einzelne Individuen scheinen infolge ihres individuellen Reifungszustandes nur einen beschränkten Zeitraum für den Schlupfakt zur Verfügung zu haben; ist dieser wegen Ausbleibens eines Temperatur-Auslösers überschritten, so wirkt der „Staudruck“ schließlich selbst als Auslöser und läßt den Schlupfakt dann unabhängig von den Milieubedingungen ablaufen.

Vereinzelte Individuen treten auch außerhalb der artspezifischen Flugzeit auf; sie sind es, die als Vorläufer oder Nachzügler die Gesamtflugzeit der betreffenden Arten bei intensiver Beobachtung erheblich ausdehnen. Für die Fortpflanzung dürften sie eine geringe Rolle spielen, da die Auffindung der Geschlechtspartner bei so geringer Individuenzahl stark erschwert sein muß. In Abb. 11 und 12 sind zwei Tagesfänge dargestellt, die das geschilderte Phänomen illustrieren: eine verfrühte Ephemeroptere (*Baetis rhodani*) an diesem Juni-Tag ist einsamer Vorläufer der im August fliegenden Menge der Art; in dem Augustfang sind andererseits zwei *Agapetus*-Exemplare enthalten, die als späte Nachzügler auf den Massenflug der Art im Juni—Juli folgen (s. auch Abb. 10). Insgesamt zeigen die Abb. 11 und 12 beispielhaft im zeitlichen Querschnitt nochmals den charakteristischen unterschiedlichen Aspekt der Tagesfänge zu verschiedenen Jahreszeiten, wie er sich aus dem Längsschnitt der Abb. 9 ergibt.

Auch über die tageszeitliche Schlüpfrrhythmik der Wasserinsekten kann die hier angewandte Methode des Absammelns der Gesamtemer-

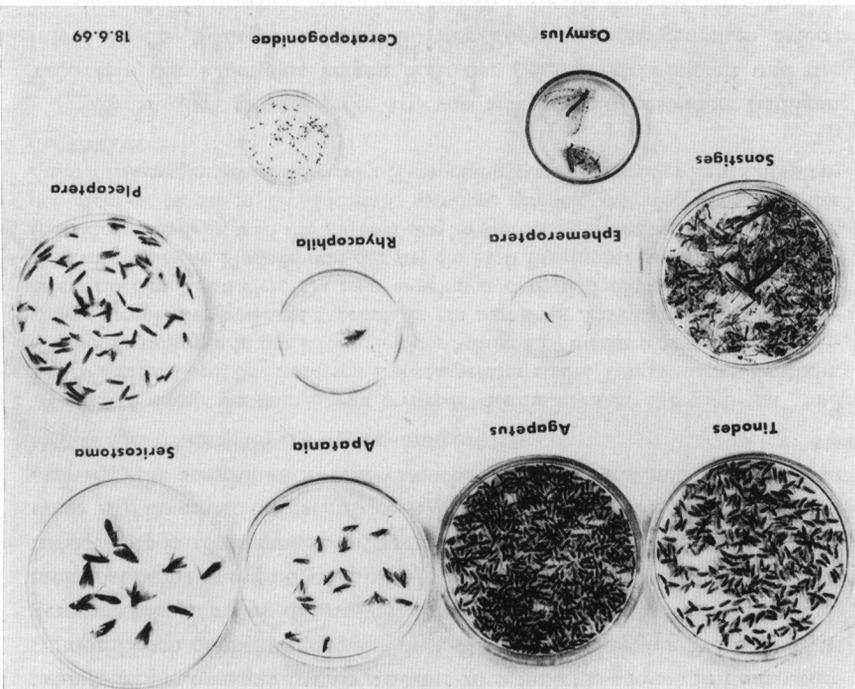


Abb. 11. Typischer Sommer-Aspekt eines Tagesanges im Gewächshaus.

genz im geschlossenen Gewächshaus exakte Daten liefern, sofern mehrmals täglich oder gar stündlich eingesammelt wird. Während des Beobachtungszeitraums wurde solche wiederholte intensive Absammlung nur versuchsweise im Zusammenhang mit der Fehlerdiskussion durchgeführt (s. S. 52), doch liegen für *Agapetus fuscipes* aus dem Breitenbach bereits exakte Untersuchungen durch Tobias (1967) vor. Er wies nach, daß diese Art (im Gegensatz zu anderen von ihm untersuchten Trichopteren aus anderen Biotopen) ausschließlich am Tage schlüpft, und zwar mit deutlichem Maximum in den Mittagstunden. Abdunklungsexperimente bestätigten, daß nicht das Licht, sondern die Temperatur den auslösenden Faktor für den Schlüpfakt darstellt.

d) Geschlechterverhältnisse

Die Auswertung des Emergenz-Materials geschah in getrennter Zählung der Männchen und Weibchen jeder Art und erlaubte so einen Einblick in das Geschlechterverhältnis; es ist in einer besonderen Spalte der Tabellen 1—7 für jede Art als δ/σ angeführt. Überraschenderweise zeigt sich dabei, daß die theoretisch zu erwartende Sex-Ratio von 1:1 (entspr. 50% δ) fast nirgends auftritt, sondern eine deutliche Verschiebung in der einen oder anderen Richtung zu verzeichnen ist. Die Durchschnittswerte für

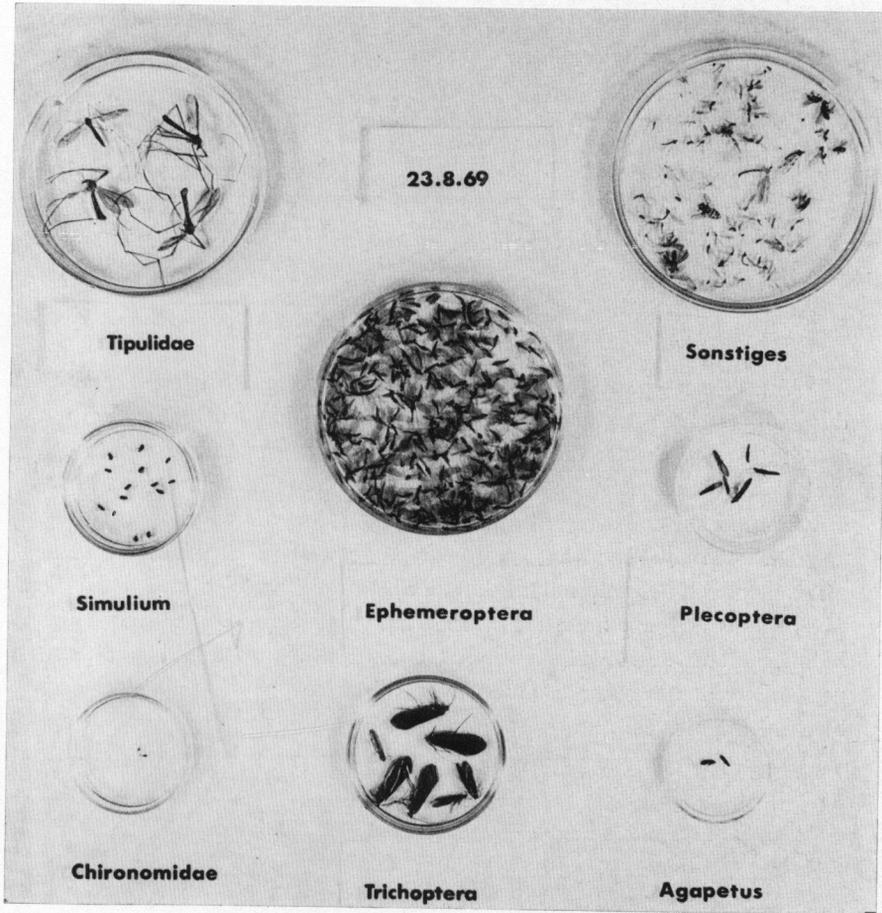


Abb. 12. Tagesfang an einem Spätsommer-Tag (23. VIII. 1969).

die einzelnen Gruppen lassen sich in der folgenden Reihe steigender Männchen-Zahlen anordnen:

	♂ %
Ceratopogoniden	38,5
Chironomiden	44,7
Plecopteren	46,8
Limnioniiden	51,7
Ephemeropteren	54,1
Trichopteren	60,4
Planipennia	84,0

Da diese Durchschnittswerte von einem sehr zahlreichen Material stammen, ist die Abweichung vom statistischen Mittel durchaus signifikant und liegt weit außerhalb der Zufallsstreuung. Selbst wenn man eine Streuung

bis ca. 1 % noch als „normal“ betrachten will, ergibt sich, daß lediglich fünf Arten in unserem Material ein ausgeglichenes Geschlechterverhältnis aufweisen:

	♂ %	Anzahl der Individuen
<i>Eukiefferiella minor</i>	49,9	5668
<i>Tinodes rostocki</i>	50,7	3799
<i>Orthocladius frigidus</i>	51,2	4241
<i>Elaeophila maculata</i>	48,9	88
<i>Nemurella picteti</i>	51,0	50

Von diesen fünf Arten sind die beiden letzten nur in geringer Individuenzahl vertreten, so daß die Zahlenwerte nicht signifikant sind. Dagegen erfüllt die erste Art der Liste auch strenge Anforderungen an ein statistisch gesichertes Geschlechterverhältnis von 1 : 1 und auch bei den beiden anderen Massenarten sind die Abweichungen von der Norm immerhin sehr gering.

Die Problematik des in der Emergenz gemessenen Geschlechterverhältnisses zeigt sich besonders deutlich in der Gattung *Orthocladius*, von der die Art *frigidus* in der obigen Liste enthalten ist und nur 1,2 % überzählige Männchen aufweist. Zwei weitere Arten der gleichen Gattung haben dagegen außerordentlich starke Abweichungen von der Norm, und zwar nach beiden Extremen hin:

	♂ %	Anzahl der Individuen
<i>Orthocladius saxicola</i>	27,6	2825
<i>Orthocladius thienemanni</i>	72,5	407

Der Vergleich dieser Arten beweist, daß nicht ein Fehler in der Aufsammlungstechnik der Grund für das stark verschobene Geschlechterverhältnis sein kann: als nächstverwandte Arten haben sie eine ähnliche Lebensweise und man braucht daher nicht zu befürchten, daß etwa das eine Geschlecht sich infolge abweichenden Verhaltens (Verbleiben am Erdboden, Rückkehr ins Wasser zur Eiablage) signifikant der Erfassung entzogen hat. Wir stehen also vor einem Phänomen, für das eine Erklärung notwendig ist. Sie wird nur durch experimentelle Untersuchung der Einzelfälle zu finden sein, wobei zunächst festzustellen sein wird, ob ein vom 1 : 1-Verhältnis abweichender Vorgang bei der genotypischen Geschlechtsbestimmung vorliegt oder ob die in gleicher Anzahl als Larven vorhandenen Geschlechter deutlich unterschiedliche Überlebenschancen aufweisen, die in einem Fall zum Überwiegen der Männchen-Imagines führen und im anderen Fall zu deren Seltenheit. Der Mangel an Männchen ist im Extrem bei der Chironomide *Prodiamesa olivacea* so groß (unter 342 Individuen befanden sich nur 31 ♂, also nur 9,1 %), daß man einen einschneidenden Unterschied in der Lebensweise beider Geschlechter vermuten darf. Denkbar wäre z. B., daß die Männchen dieser Art sofort nach dem Schlüpfen kopulieren und unmittelbar nach der Kopulation absterben, so daß sie tot zu Boden fallen und so der späteren Aufsammlung entzogen sind.

Tatsächlich kommt ein grundlegender Fehler in der Aufsammlungstechnik als ausreichende Erklärung für das verschobene Geschlechterverhältnis nicht in Betracht, wie sich an den *Baetis*-Arten zeigen läßt. Es ist bekannt, daß die Weibchen nach erfolgter Kopulation in das Wasser zurückkehren und dort an untergetauchten Steinen vergesellschaftet ihre Eier ablegen. Danach verlassen sie das Wasser wieder und kehren in den terrestrischen Biotop zurück, doch kann dies nicht allen gelingen, da sie unter Wasser dem Zugriff von karnivoren Benthosorganismen und Fischen ausgesetzt sind. Nun zeigen aber in unseren Emergenz-Fängen gerade die *Baetis*-Arten ein nur geringes Überwiegen der Männchen (54,1 0/0), womit erwiesen ist, daß (eine genotypisch normale Sex-Ratio von 1 : 1 vorausgesetzt) nur wenige Weibchen auf diese Weise der Aufsammlung entzogen worden sein können.

Bei den Trichopteren treffen wir auf das gleiche Phänomen einer deutlichen Verschiebung im Geschlechterverhältnis. Zwar gibt es einige Formen (z. B. *Parachionis picicornis*), bei denen man auch im Freiland regelmäßig nur Männchen fängt, weil die Weibchen nicht fliegen, sondern sich verborgen am Boden aufhalten, doch kommt gerade diese Art in der Breitenbach-Emergenz nicht vor; übrigens wurde auf am Erdboden laufende Exemplare bei der Aufsammlung besonders geachtet. Immerhin ist bei der Herbsttrichoptere *Chaetopteryx villosa*, die einen ♂-Prozentsatz von 68,6 aufweist, ein Verlust solcher am Boden verharrender Weibchen der wahrscheinlichste Grund für das Ungleichgewicht der Geschlechter, denn auch bei dieser Art bevorzugen die Weibchen eindeutig den Aufenthalt auf dem Boden und verkriechen sich an schattigen Stellen, so daß sie zumindest vereinzelt der Aufsammlung entgangen sein werden.

Für die meisten und gerade die individuenreichen Arten im Breitenbach kann diese Möglichkeit jedoch ausgeschlossen werden: beide Geschlechter fliegen und ließen sich in großer Anzahl an den Wänden des Gewächshauses einsammeln. Auch die Rückkehr ins Wasser zur Eiablage, die theoretisch als Grund für verminderte Weibchenzahlen in Frage käme, kann hier ausgeschlossen werden, denn *Tinodes rostocki*, die zweithäufigste Trichoptere der Breitenbach-Emergenz, weist bei 3799 Exemplaren das ausgeglichene Verhältnis von 50,7 0/0 Männchen auf, so daß bei dieser Art offensichtlich kein Weibchen-Verlust eintrat, obwohl die befruchteten Weibchen zur Eiablage zumindest den Gewässerrand aufsuchen müssen, eventuell sogar ins Wasser eintauchen. Dagegen besitzt die am zahlreichsten vertretene Trichoptere *Agapetus fuscipes* bei 5463 gefangenen Exemplaren einen stark erhöhten Wert von 68,0 0/0 Männchen. Eine frühere Beobachtung von TOBIAS (1967) bestätigt für diese Art den Männchen-Überschuß anhand von Aufzucht-Experimenten mit Puppen-Material aus dem Breitenbach. Es wurde in den Jahren 1964 und 1965 entnommen und im Laboratorium zur experimentellen Untersuchung der Schlüpfrythmik gehalten: bei insgesamt 10 402

Individuen von *Agapetus fuscipes* fand Tobias einen Männchen-Anteil von 55,2%. Es kann also als erwiesen gelten, daß zumindest bei dieser Art unter den Imagines ein echter Männchen-Überschuß besteht. Die Gründe dafür kann nur eine spezielle Untersuchung klären.

In einem Fall allerdings läßt sich infolge eines für uns günstigen Umstands in der Lebensgeschichte der Arten der Grund für das verschobene Geschlechterverhältnis eindeutig ermitteln, und zwar bei den Simuliden. Wie Tabelle 7 zeigt, besteht bei *Odagmia ornata* ein sehr starker Weibchen-Überschuß (28,1 ♂/0), während die beiden anderen Simuliden-Arten nur geringe Abweichungen vom 1:1-Verhältnis zeigen. Es traten in den Emergenz-Fängen überraschender Weise vereinzelt Simuliden-Weibchen der Art *Odagmia ornata* auf, die reife Eier im Abdomen trugen, also bereits Rinderblut als Nahrung aufgenommen haben mußten. Da diese Blutaufnahme keinesfalls im Gewächshaus geschehen sein konnte, muß als erwiesen gelten, daß diese Exemplare nicht an dieser Stelle geschlüpft sind, sondern von außen eindringen.

Nach der Blutmahlzeit und erfolgten Kopulation suchen *Odagmia*-Weibchen in der weiteren Umgebung nach geeigneten Eiablageplätzen, wobei sie weite Strecken zurücklegen können. Offenbar hat das Gewächshaus für solche Weibchen eine Falle dargestellt, wobei der Schatten des Gewächshauses oder die dunkle Abdichtungsfolie als optische Auslöser gewirkt haben können (s. Abb. 5). Das Kriechen und Eindringen in enge und dunkle Öffnungen liegt auch bei der Nahrungssuche im Verhaltensinventar der Weibchen dieser Art: man findet sie bevorzugt in den Öffnungen der Rinder.

In Abbildung 13 sind die Fänge von *Odagmia ornata* während des Untersuchungszeitraums graphisch dargestellt. Es wird deutlich, daß bei der in drei Generationen auftretenden Art in der Herbstgeneration eine normale Sex-Ratio mit leichter Protandrie vorliegt, während in der Sommergeneration der enorme Weibchenüberschuß auftritt, der sich in der Jahrestatistik so auffällig manifestierte. Gerade im Juli ist die Anzahl der mit Sicherheit eingewanderten, trächtigen Weibchen sehr hoch; in diesem Monat schwärmt die Art im unteren Bachlauf und in der Fulda selbst in großer Individuenzahl (mdl. Mitteilung von H. Zwick). Der Populationsdruck und die Suche nach Wirtstieren für die Blutmahlzeit treibt die Weibchen zu dieser Zeit verstärkt hinaufwärts. Dabei ist es einer Anzahl von ihnen gelungen, in das Gewächshaus einzudringen: es wurden 54 Exemplare gezählt, deren Abdomen prall mit Eiern gefüllt war. Man darf annehmen, daß sich auch unter den restlichen, nicht als trächtig erkennbaren Weibchen in dieser Zeit viele befanden, die auf dem gleichen Wege in das Gewächshaus gelangten. Wenn wir schätzen, daß zu den mit Sicherheit eingewanderten noch eine dreifache Menge ebenfalls eingewandert, aber nicht nachweisbar trächtiger Weibchen gehören, so kommen wir auf ca. 200 „Eingewanderte“, und zugleich würde sich damit für *Odagmia ornata* das normale Geschlechterverhältnis

herstellen, denn den im Gewächshaus gefangenen 158 ♂ ständen dann ca. 170 ♀ gleicher Provenienz gegenüber.

Zusammenfassend läßt sich über das Geschlechterverhältnis in der Breitenbach-Emergenz sagen, daß es in vielen Fällen signifikante Abweichungen von der 1 : 1-Norm aufweist, die zum großen Teil auf artspezifische Beson-

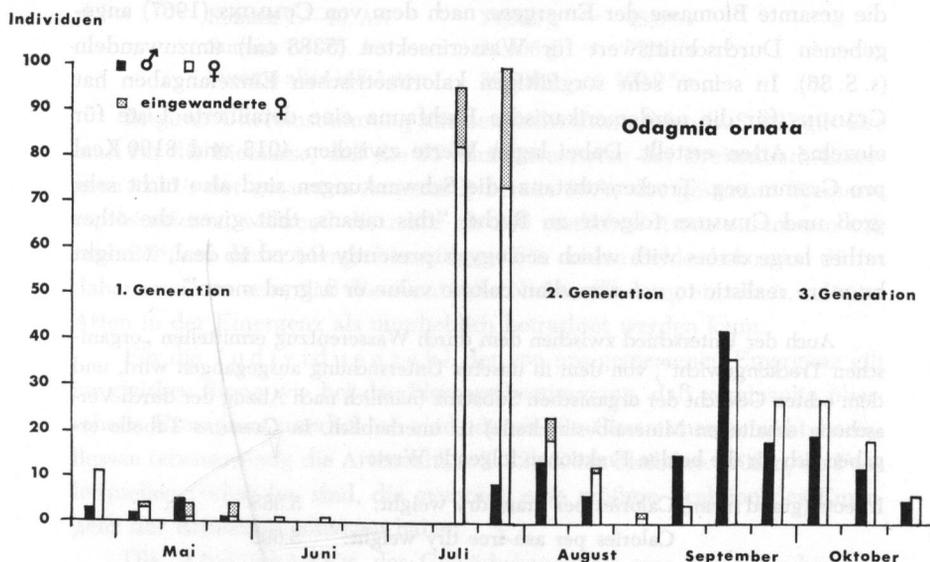


Abb. 13. Individuenzahlen (in Dekadenwerten) für die Simuliide *Odagmia ornata* in der Breitenbach-Emergenz, getrennt nach Geschlechtern. Besonders angegeben sind die trächtigen (d. h. mit Sicherheit eingewanderten) Weibchen.

derheiten zurückgehen dürften, deren Grund man aber nur durch spezielle Untersuchungen klären kann. In einigen Fällen sind technische Mängel beim Aufsammeln nicht auszuschließen, in einem Fall (*Odagmia*-Arten) wirkt das Gewächshaus für ein Geschlecht als Falle. Über die sich daraus ergebenden Korrektur-Faktoren für die Gesamt-Emergenz-Messung ist im folgenden Abschnitt die Rede.

e) Fehlerquellen

Bei der großen Bedeutung, die wir der Emergenz als einer signifikanten Fraktion der Gesamtproduktion zusprechen (s. Abb. 1), ist es von Wichtigkeit, sich über die Quellen und den Umfang möglicher Meßfehler klar zu werden. Falls die aufgesammelte Zahl der Individuen bei einzelnen Arten oder ganzen Artengruppen nicht ihrer wirklichen Repräsentanz entspräche, waren Korrekturfaktoren zu ermitteln, um den Endzweck der Untersuchung — eine eindeutige Aussage über die produktionsbiologische Bedeutung der Emergenz — sicher zu stellen.

Bei der Biomasse-Berechnung war ein solcher Korrekturfaktor von 25% notwendig (s. S. 36), um den Verlust an löslicher organischer Substanz in der Fixierungsfähigkeit (Alkohol) zu kompensieren. Dieser Faktor konnte der Literatur entnommen werden, so daß es hier keiner weiteren methodischen Begründung bedarf. Dagegen ist zu prüfen, ob wir berechnigt sind, die gesamte Biomasse der Emergenz nach dem von CUMMINS (1967) angegebenen Durchschnittswert für Wasserinsekten (5388 cal) umzuwandeln (s. S. 36). In seinen sehr sorgfältigen kalorimetrischen Einzelangaben hat CUMMINS für die nordamerikanische Bachfauna eine detaillierte Liste für einzelne Arten erstellt. Dabei lagen Werte zwischen 4013 und 8190 Kcal pro Gramm org. Trockensubstanz; die Schwankungen sind also nicht sehr groß und CUMMINS folgte zu Recht: "this means, that given the other rather large errors with which ecology is presently forced to deal, it might be more realistic to use a median caloric value or a grad mean".

Auch der Unterschied zwischen dem durch Wasserentzug ermittelten "organischen Trockengewicht", von dem in unserer Untersuchung ausgegangen wird, und dem echten Gewicht der organischen Substanz (nämlich nach Abzug der durch Verdunstung erhaltenen Mineralbestandteile) ist unerheblich. In CUMMINS Tabelle ergaben sich für die beiden Fraktionen folgende Werte:

Insecta (grand mean) Calories per gram dry weight:	5.388
Calories per ash-free dry weight:	5.692

Wir sind also — in voller Übereinstimmung mit CUMMINS — berechtigt, den Mittelwert für Insekten (plus Asche) in unserer Berechnung einzusetzen, da eine detaillierte Aufrechnung pro Einzelart nur eine geringfügige Korrektur des erhaltenen Globalwertes erwarten läßt. Detailsstudien für die Produktionswerte einzelner Arten, wie sie für die zukünftige Arbeit geplant sind, werden dagegen eine exakte Kalorimetrie der einzelnen Entwicklungsstadien nötig machen.

Schließlich ist noch die Frage zu klären, ob ähnlich wie bei den Individuenzahlen auch für deren Biomasse die Bedeutung der häufigeren Arten so eindeutig überwiegt, daß seltene — und daher bei der Aufsammlung möglicherweise übersehene — Arten vernachlässigt werden dürfen. Eine Gesetz-mäßigkeit, wie sie sich in Abb. 7 für die Individuenzahlen ergab, ist für die Biomasse nicht unbedingt zu erwarten, denn hier tritt der Faktor der Körpergröße hinzu, dessen Beziehung zur Individuenzahl zwar in extremen Biotopen reziprok ist, dessen Zusammenhang mit der Artenzahl aber nicht erkennbar ist, vielmehr einen weiten Spielraum für den bestidungsgeschichtlichen Zufall offen läßt. So kann, wie die Tabellen bei COFFMANN (1967) zeigen, bei der Produktionsberechnung im Benthos eines Baches das Auftreten eines einzigen Exemplares von "Macroconus" (*Cambarus*) die berechneten Werte pro Fläche um mehr als 100% verschieben.

In der Emergenz sind jedoch die Schwankungen der spezifischen Körpergröße der einzelnen Arten nicht so erheblich, daß mit einem entsprechenden Fehler gerechnet werden müßte. Tatsächlich zeigt eine Berechnung an unserem Material, daß folgende Beziehungen zwischen Artenzahl (in abnehmender Individuenhäufigkeit angeordnet) und Biomasse bestehen:

Summe 1.— 5. Art	11,374 g	=	37,0 %
Summe 1.—10. Art	14,982 g	=	48,6 %
Summe 1.—15. Art	24,406 g	=	79,2 %
Summe aller 148 Arten	30,800 g	=	100,0 %

In guter Übereinstimmung mit den Individuenzahlen (s. S. 32) gilt also auch für die Biomasse, daß die 15 häufigsten Arten der Breitenbach-Emergenz (10 % der gesamten Artenzahl) bereits 80 % der gesamten Biomasse repräsentieren, während die mehr als 130 restlichen Arten zusammen nur noch 20 % zu dieser Menge hinzufügen. Für unsere Fehlerdiskussion dürfte daher erwiesen sein, daß die eventuelle Nichtauffindung einzelner, seltener Arten in der Emergenz als unerheblich betrachtet werden kann.

Für die Individuenzahl der von uns gemessenen Emergenz gilt im gleichen Sinne wie bei der Biomassebestimmung, daß vereinzelt übersehene Exemplare unerheblich sind, da sie die Gesamtmenge nicht beeinflussen (ebensowenig die Artenzahl, s. S. 32). Doch bleibt zu prüfen, ob Fehlerquellen vorhanden sind, die eventuell eine größere Fraktion der Emergenz der Erfassung entzogen haben.

Die Abdichtung des Gewächshauses ist eine der Grundvoraussetzungen für einwandfreie Fangergebnisse. Während der Zeit der Probenentnahme wurden auftretende Spalten und Risse zwischen Gewächshaus und dem darunter liegenden Holzrahmen, wenn sie bemerkt wurden, sofort abgedichtet; geringfügige Schäden an den Gaze- und Glasfenstern wurden ebenfalls umgehend beseitigt. Eine spürbare Einbuße an Emergenz wurde nach unserer Meinung dadurch nicht erlitten.

Insgesamt erhielt man beim Aufsammeln den Eindruck, daß ein nennenswerter Verlust durch aktive Auswanderung aus dem Glashaus nicht zu erwarten ist. Die Tiere hielten sich in der weit überwiegenden Mehrzahl an den Glaswänden, vor allem auf der Unterseite des Daches auf, also in Bereichen, in denen das Gewächshaus absolut dicht war. Trichopteren und Plecopteren laufen vor allem an den Wänden eilig hin und her, so daß sie einen eventuellen Spalt finden und zur Flucht benutzen könnten, Ephemeropteren und die meisten Dipteren dagegen kriechen kaum oder gar nicht, sondern fliegen ihren Standort an und verharren dort oder verlassen ihn wieder im Fluge. Das gilt auch für die meisten der sehr kleinen Ceratopogoniden und Chironomiden, so daß deren Entweichen durch die Maschen des Gazefensters ebenfalls ausgeschlossen werden kann.

Der Verlust an Individuen im Gewächshaus durch Absterben vor der Einsammlung stellt dagegen eine schwerer wiegende mögliche Fehlerquelle dar. Nimmt man an, daß ein Insekt nach dem Schlüpfen nur wenige Stunden lebt, so könnte es eventuell schon abgestorben sein, bevor die

nächsttägliche Einsammlung einsetzt. Es wäre damit — da vor allem die kleineren Formen, wenn sie tot zu Boden oder ins Wasser fallen, praktisch nicht mehr auffindbar sind — der Erfassung entzogen. Nun ist eine derart kurze Lebensdauer für Wasserinsekten-Imagines an sich nicht bekannt (auch die Ephemeropteren leben als Subimago und anschließende Imago mindestens zwei Tage), doch wissen wir über die Lebensdauer vieler Dipterenarten nichts. Es könnte sein, daß bei einigen von ihnen die Männchen nach der Kopulation schnell sterben (s. Diskussion auf S. 46). Vor allem aber besteht die Möglichkeit, daß die Klimabedingungen im Gewächshaus, nämlich die sommerliche Überhitzung infolge des Glashauses-Effekts (UV-Strahlung) ein vor schnelles Ende der Tiere herbeiführen könnte. Diese Frage wird durch entsprechende Experimente zu klären sein; für die behandelte erste Sammelperiode blieb sie für kleinere Dipteren unberücksichtigt. Für die größeren Formen der anderen Wasserinsektenordnungen war ein solcher Verlust nicht nachweisbar (s. die im folgenden geschilderte Verdopplung des Einsammlungsrhythmus).

Ein ein- bis zweitägiger Sammelrhythmus erschien uns — von den eben geschilderten Bedenken absehend — als ausreichend, da sich die natürliche Lebensdauer der Wasserinsekten über mindestens zwei Tage erstreckt. Es wurde jedoch versuchsweise an zwei Tagen der Sammelperiode (29. und 30. VIII. 69) zweimal täglich gesammelt, um zu prüfen, ob sich dadurch eine Steigerung der erhaltenen Individuenzahlen erzielen ließ. Die folgende Aufstellung enthält die Sammelergebnisse des betreffenden Zeitraums, der auch tägliches und zweitägiges Sammeln einschloß (s. auch Abb. 14).

F a n g		korrigiert		3-Tages-Durchschnitt	
24. VII.	(nicht gesammelt)	142	142	(106)	198
25. VII.		284	142	198	253
26. VII.	(nicht gesammelt)	623	311	276	276
27. VII.		205	312	276	276
28. VII.	vormittags	211	205	242	242
29. VII.	nachmittags	262	211	254	254
30. VII.	vormittags	85	347	297	297
	nachmittags	287			
31. VII.		47	334	296	296
1. VIII.		206	206	(276)	(276)

Die Zahlenwerte der ersten Spalte (entspr. den senkrechten Balken der Abb. 12) geben die echten Sammelergebnisse wieder, und zwar für die im angegebenen Zeitraum erbeuteten Trichopteren, Ephemeropteren und Plecopteren. Eine erste Korrektur dieser Werte (zweite Spalte) berücksichtigt, daß bei zweitägigem Einsammeln die Emergenz des vorangehenden Tages jeweils mit ein gesammelt wird, so daß die erzielte Menge sich auf zwei Tage verteilt. Andererseits

ist bei zweimaligem täglichen Einsammeln nur die erste tägliche Ausbeute als „normaler“ Tagesfang anzusehen, während die Nachmittagsfänge sonst am folgenden Tage mitgesammelt worden wären. Sie müssen daher zu diesen hinzugerechnet werden. Schließlich wurden die Dreitage-Durchschnitte berechnet (s. auch Kurve 2 in Abb. 14), die durch rechnerische Dämpfung die vom Einsammelrhythmus unabhängige echte Mengenentwicklung des Schlüpfens während der Beobachtungszeit aufzeigen.

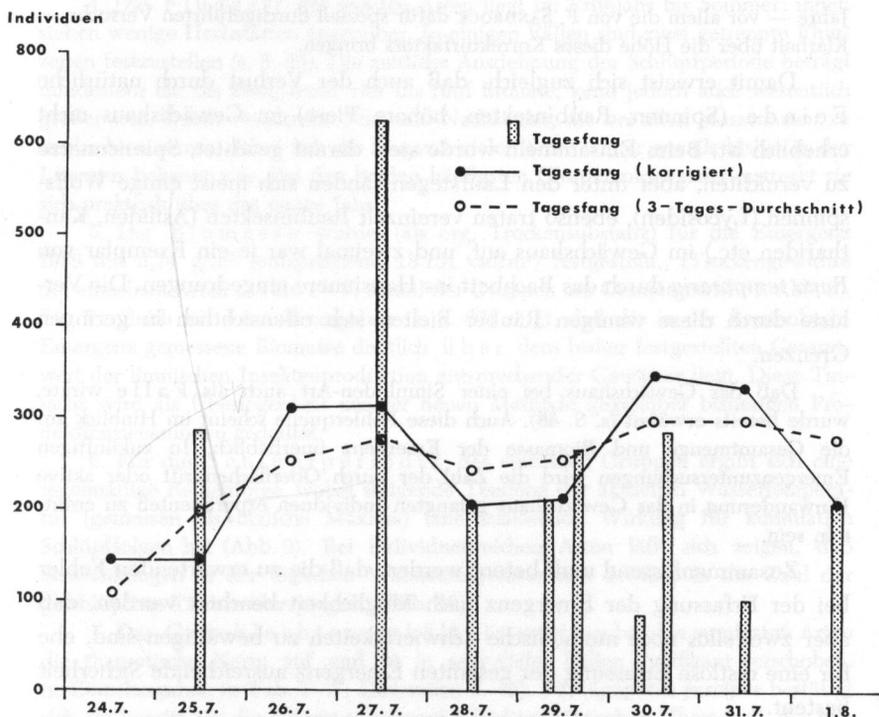


Abb. 14. Tagesgang der Fangergebnisse bei unterschiedlichen Einsammelsterminen, sowie deren rechnerische Korrektur. (Angaben für Trichopteren, Ephemeropteren und Plecopteren, insgesamt 2.210 Individuen.)

Diese Aufstellung zeigt, daß ein Wechsel im Rhythmus des Einsammelns bei den größeren Insekten (Trichopteren, Ephemeropteren und Plecopteren) keine signifikante Änderung in der Menge der erfaßten Tiere mit sich brachte. Unsere methodische Voraussetzung kann also zu Recht bestehen: die Exponierung der Imagines im Gewächshaus wird offenbar auch bei hochsommerlicher Hitze von den Tieren ertragen, ohne daß es zu nennenswerten Verlusten kommt.

Für die Arten mit kleinem Körpervolumen (vor allem für einige winzige Dipteren, z. B. die Chironomidengattung *Thienemanniella*) muß dagegen mit erheblichen Verlusten bei der Aufsammlung der Emergenz 1969 gerechnet werden. Sowohl eine Erhöhung des Sammelrhythmus' wie eine Verengung der Maschenweite

der Fenster könnte den Anteil dieser Arten an der Gesamtindividuenzahl noch erheblich steigern, was sich allerdings wegen der geringeren Körpergröße der Individuen auf die Berechnung der Biomasse-Produktion kaum auswirken dürfte. In entsprechenden Versuchen von SPRULES (1947) zeigte sich ein erhebliches Anwachsen der Zahl gefangener Imagines von Arten mit geringerer Körpergröße, als der Sammelmethode von täglich auf stündlich gesteigert wurde. Dabei dürften allerdings die speziellen Verhältnisse in den von ihm verwendeten IDe-cages eine Rolle spielen. Für den Breitenbach können erst die Sammelergebnisse der folgenden Jahre — vor allem die von F. SANDROCK dafür speziell durchgeführten Versuche — Klarheit über die Höhe dieses Korrekturfaktors bringen.

Damit erweist sich zugleich, daß auch der Verlust durch natürliche Feinde (Spinnen, Raubinsekten, höhere Tiere) im Gewächshaus nicht erheblich ist. Beim Einsammeln wurde stets darauf geachtet, Spinnennetze zu vernichten, aber unter den Laufstegen fanden sich meist einige Wolfs-spinnen (Lycosiden), ebenso traten vereinzelt Raubinsekten (Asiliden, Kanthariden etc.) im Gewächshaus auf, und zweimal war je ein Exemplar von *Rana temporaria* durch das Badbett ins Hausinnere eingedrungen. Die Verluste durch diese wenigen Räuber hielten sich offensichtlich in geringen Grenzen.

Daß das Gewächshaus bei einer Simuliden-Art auch als Falle wirkte, wurde bereits erwähnt (s. S. 48). Auch diese Fehlerquelle scheint im Hinblick auf die Gesamtmenge der Biomasse der Emergenz unerheblich. In zukünftigen Emergenzuntersuchungen wird die Zahl der durch Oberflächendrift oder aktive Einwanderung in das Gewächshaus gelangten Individuen experimentell zu ermitteln sein.

Zusammenfassend muß betont werden, daß die zu erwartenden Fehler bei der Erfassung der Emergenz nach Möglichkeit beachtet wurden, daß aber zweifellos noch methodische Schwierigkeiten zu bewältigen sind, ehe für eine restlose Erfassung der gesamten Emergenz ausreichende Sicherheit besteht.

5. Zusammenfassung

1. Die Bemühungen um eine exakte produktionsbiologische Erfassung der energetischen Vorgänge in Fließgewässern sind durch die methodischen Schwierigkeiten der quantitativen Erfassung der organischen Biomasse belastet. Weder die bisherigen Methoden der quantitativen Benthos-Aufsammlungen und ihrer rechnerischen Behandlung noch die Erfassung der organischen Drift liefern eindeutige und für die Produktion am Untersuchungsort relevante Daten. Dagegen ist die Emergenz (d. h. die Gesamtproduktion an adulten, flugfähigen Wasserinsekten) eine Fraktion der Gesamtproduktion (s. Abb. 1), die methodisch leicht erfassbar und im Energie-Budget des Untersuchungsortes leicht interpretierbar ist.

2. Als Gemeinschaftsarbeit der Limnologischen Flußstation Schlitz wurde daher im Jahr 1969 begonnen, am Breitenbach (s. Abb. 2) die Emergenz während eines Jahreszyklus zu messen. Es wurde zu diesem Zweck ein Gewächshaus über dem Bach errichtet (Abb. 3—6), in dem alle aus dem betreffenden Abschnitt des Baches schlüpfenden Imagines eingesammelt wurden. Der auf diese Weise quantitativ erfaßte Abschnitt des Breitenbachs beträgt 11,10 m².

3. Das Ergebnis der Aufsammlungen des ersten Beobachtungsjahres (1. IV. 1969—31. III. 1970) wird vorgelegt. Es beträgt eine Gesamtemergenz von 52 000 Insektenindividuen (zusätzl. 6 448 phoretische Wassermilben-Larven), die sich auf 148 Arten (darunter einige nov. spec.) verteilen. Genaue Daten enthalten die Tabellen 1—7. Die 15 häufigsten Arten (s. S. 32) machen 80% der gesamten Individuenzahl aus. Den Anteil der einzelnen Insektengruppen an der Emergenz zeigt Abb. 8 (links). Einige methodische Schwierigkeiten bei der Zuordnung der Dipteren zur Emergenz werden (S. 33) diskutiert.

4. Die Flugzeit der meisten Arten liegt im Frühjahr bis Sommer; ihnen stehen wenige Herbstarten gegenüber. In einigen Fällen sind zwei getrennte Flugzeiten festzustellen (s. S. 35). Die zeitliche Ausdehnung der Schlüpfperiode beträgt mindestens ein bis zwei, meist vier bis fünf Monate, kann jedoch auch wesentlich größer sein. Durch vereinzelte Vor- und Nachzügler, die bei allen Massenarten zu beobachten waren, dehnt sich die Flugzeit vieler Arten weiter aus als bisher in der Literatur bekannt war. Bei den beiden häufigsten Chironomidenarten erstreckt sie sich praktisch über das ganze Jahr.

5. Die Biomasse wurde (als org. Trockensubstanz) für die Emergenz 1969 mit 3,74 g/m² (entsprechend 18 151 cal/m²) festgestellt. (Trockengewichte der einzelnen Arten s. Tab. 1—7; Anteil der Gruppen am Gesamtgewicht s. Abb. 8). Ein Vergleich mit Literaturangaben (s. S. 37) zeigt, daß die in der Breitenbach-Emergenz gemessene Biomasse deutlich über dem bisher festgestellten Gesamtwert der limnischen Insektenproduktion entsprechender Gewässer liegt. Diese Tatsache wird als Überlegenheit unserer neuen Methode gegenüber bisherigen Produktionsmessungen gedeutet.

6. Für die Schlüpfperiodik der einzelnen Gruppen ergibt sich eine regelmäßige Reihenfolge, wobei steigende Tendenz der aktuellen Wassertemperatur (gemessen als tägliche Maxima) eine auslösende Wirkung für kumulative Schlüpffolgen hat (Abb. 9). Bei individuenreichen Arten läßt sich zeigen, daß Schwankungen in der täglichen Wassertemperatur sich deutlich in der Zahl der geschlüpften Tiere widerspiegeln (Abb. 10).

7. Das Geschlechterverhältnis weist nur bei den wenigsten Arten die theoretische Norm auf und ist in sehr vielen Fällen signifikant verschoben. (s. Einzelangaben in Tab. 1—7; Diskussion S. 45). Für *Agapetus fuscipes* bestätigt sich ein bereits aus der Literatur bekannter leichter Männchen-Überschuß, der bisher nicht erklärt werden kann. Dagegen läßt sich für *Odagmia ornata* nachweisen, daß der Weibchenüberschuß durch Exemplare bedingt ist, die eingewandert sind, da das Gewächshaus auf sie selektiv als Falle wirkt (Abb. 13).

8. Die Fehlerquellen, die einer exakten Erfassung der Emergenz entgegenstehen, werden diskutiert. Ein nennenswerter Verlust an Individuen im Gewächshaus durch Klima, Feinde etc. ist nicht anzunehmen. Eine kurzfristige Verdopplung des Einsammel-Rhythmus (auf zweimal täglich) brachte keinen signifikanten Zuwachs an Individuen (Abb. 14), so daß der von uns eingehaltene Rhythmus von ein- bis zweitägigem Einsammeln als ausreichend gelten darf.

6. Summary

1. The approach for exact productivity data of energetic processes in running fresh-water is remarkably hindered by methodic disadvantages in measuring the quantity of the respective fractions of biomass. Up to date methods for quantitative benthos collecting and their mathematical assessment as well as the study of organismic drift rates did not yield relevant and satisfying data for the computation

of productivity in a given area. Emergence (emerging adults of water insects), however, forms a fraction of the production which can completely be obtained and easily interpreted in its role in the energy budget (Fig. 1).

2. Beginning in 1969 a team from the Limnologische Forschungsstation, Schlitz started to study the emergence in Breitenbach (Fig. 2) in its annual pattern. To this purpose a Greenhouse was erected over the small stream (Fig. 3—6) and all emerging insects in it were collected. The area under observation was 11,10 m².

3. The results of the first year (I. IV. 1969—31. III. 1970) are presented. A total of 52,000 specimens of insects (and 6,448 phoretic water-mites in addition) from 148 species, including some nov. spec., was obtained. For exact data see Tab. 1—7. The 15 most abundant species represent 80% of the total number of individuals. The respective representation of the systematic groups is shown in Fig. 8. Some methodical difficulties in the interpretation of Diptera as members of the emergence are discussed on p. 33.

4. The flight-period of most species is springtime and early summer, with a few species flying in autumn. The average emergence period is between one to two and four to five months; single early emergers and late emergers, which occur in all abundant species, expand the flight-period much wider than hitherto known from the literature. In the two most abundant chironomid species, the flight-period extends over almost the whole year.

5. Biomass (as organic dry weight) of the 1969/70 emergence was determined as 3,74 g/m² (=18.151 cal/m²). For the specific dry-weight values, see Tab. 1—7; for representation of the respective groups in the total weight, see Fig. 8. Comparing the obtained data with the literature, the Breitenbach emergence is distinctly larger than the data hitherto reported for the entire insect biomass of running-water communities. This fact is interpreted as an advantage of the method here employed.

6. The periodicity of emergence of the respective groups and species is in direct proportion to the increase in water temperature, which shows a cumulating effect (Fig. 9). In two abundant species, the synchronization of daily water temperatures and daily rate of emergence is obvious (Fig. 10).

7. The sex-ratio is normal only in rare cases, mostly however, a clear and significant disproportionality occurs (see specific ration values on Tab. 1—7). *Agabus fuscipes* has (as already known from the literature) a distinct excess of males, for which an explanation as yet is not available. For *Odagmia ornata*, however, the reason for the abundance of females can be given; the greenhouse works as a selective trap for ovipositing females (Fig. 13).

8. Possible sources of error in the determination of the exact amount of emergence are discussed. A significant loss of specimens because of climate (green-house-effect), carnivorous enemies and technical failures can be excluded. The timing and regularity of collections (daily or every two days) must be considered as adequate, because a doubling of the collecting rate did not show a significant increase in the number of specimens obtained (Fig. 14).

7. Literatur

- ALBRECHT, M.-L. (1959): Die quantitative Untersuchung der Bodenfauna fließender Gewässer. — Z. Fischerei (N. F.), 8: 482—550.
- (1961): Ein Vergleich quantitativer Methoden zur Untersuchung der Makrofauna fließender Gewässer. — Verh. internat. Verein. Limnol. 14: 486—490.

- ALBRECHT, M.-L., & TESCH, F. W. (1959): Fischereibiologische Untersuchungen an Fließgewässern. II. Die Ilm. — Z. Fischerei (N. F.) 8: 113—164.
- ARMITAGE, K. B. (1958): Ecology of the riffle insects of the Firehole River, Wyoming. — Ecology 39: 571—580.
- BISHOP, J. E., & HYNES, H. B. N. (1969 a): Upstream Movements of the Benthic Invertebrates in the Speed River, Ontario. — J. Fish. Res. Board, Canada 26: 276—298.
- (1969 b): Downstream Drift of Invertebrate Fauna in a Stream Ecosystem. — Arch. Hydrobiol. 68: 56—90.
- COFFMANN, W. P. (1967): Community structure and Trophic Relations in a small woodland stream; Linesville Creek, Crawford County, Pennsylvania. — Dr.-Thesis Univ. of Pittsburgh.
- CUMMINS, K. W. (1967): Calorific equivalents for studies in ecological energetics (2nd. ed.) — Pymatuning Lab. Ecology, Univ. of Pittsburgh.
- (1969): Energy Budgets. — In: The stream ecosystem; an American Ass. Adv. Sci. Symposium; Techn. Rep. 7: 31—37.
- ELLIOTT, J. M. (1967): Invertebrate drift in a Dartmoor Stream. — Arch. Hydrobiol. 63: 202—237.
- FAGER, E. W. (1969): Production of stream benthos: a critique of the method of assessment proposed by HYNES and COLEMAN (1968). — Limnol. and Oceanogr. 14: 766—770.
- HAMILTON, A. L. (1969): On estimating annual production. — Limnol. and Oceanogr. 14: 771—782.
- HYNES, H. B. N. (1961): The invertebrate fauna of a Welsh mountain Stream. — Arch. Hydrobiol. 57: 344—388.
- (1968): Further studies on the invertebrate fauna of a Welsh mountain stream. Arch. Hydrobiol. 65: 360—379.
- HYNES, H. B. N., & COLEMAN, M. J. (1968): A simple method of assessing the annual production of stream benthos. — Limnol. and Oceanogr. 13: 569—573.
- IDE, F. P. (1940): Quantitative determination of the insect fauna of rapid water. — Univ. Toronto Studies, Biol. Ser. Nr. 47: 1—20.
- ILLIES, J. (1952): Die Plecopteren und das MONARDSche Prinzip. — Ber. Limnol. Flußstat. Freudenthal 3: 53—69.
- ILLIES, J., & BOTOȘĂNEANU, L. (1963): Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérés surtout du point de vue faunistique. — Mitt. internat. Verein. Limnol. 12: 1—57.
- LEHMANN, U. (1967): Drift und Populationsdynamik von *Gammarus pulex fossarum* Koch. — Z. Morph. Ökol. Tiere 60: 227—274.
- MACKAY, R. J. (1969): Aquatic insect Communities of a Small Stream on Mt. St. Hilaire, Quebec. — J. Fish. Res. Board Canada 26: 1157—1183.
- MACKAY, R. J., & KALFF, J. (1969): Seasonal variation in standing crop and species diversity of insect communities in a small Quebec stream. — Ecology 50: 101—109.
- MINCKLEY, W. L. (1963): The ecology of a spring stream; Doe Run, Meade County, Kentucky. — Wildlife Monogr. 11: 1—124.
- MÜLLER-HAECKEL, A. (1966): Diatomeendrift in Fließgewässern. — Hydrobiologia 28: 73—87.

- MÜLLER, K. (1954): Investigations on the Organic Drift in North Swedish Streams. — Inst. Freshw. Res., Drottningholm, Rep. 35: 133—148.
- (1963 a): Tag-Nacht-Rhythmus von Baeddenlarven in "Organischer Drift". — Naturschwissenschaft 50: 161.
- (1963 b): Diurnal rhythm in "Organic drift" of *Gammarus pulex*. — Nature 198: 806—807.
- (1963 c): Temperatur und Tagesperiodik der "Organismischen Drift" von *Gammarus pulex*. — Naturschwissenschaft 50: 410—411.
- (1966 a): Die Tagesperiodik von Fließwasserorganismen. — Z. Morph. Ökol. Tiere 56: 93—142.
- (1966 b): Zur Periodik von *Gammarus pulex*. — Öikos 17: 207—211.
- (1970): Die Drift von Insektenlarven in Nord- und Mitteleuropa. — Österreicherischer Fischerei 23: 111—117.
- ODUM, H. & T. (1957): Trophic structure and productivity of Silver Springs, Fla. — Ecol. Monogr. 27: 55—112.
- ODUM, E. D. (1963): Ecology. Modern Biology Series. — Holt, Rinehard & Winston, USA.
- PLESKOT, T. (1951): Wassertemperatur und Leben im Bach. — Wetter und Leben 3: 129—143.
- (1961): Die Periodizität der Ephemeropteren-Fauna einiger österreichischer Fließgewässer. — Verh. internat. Verein. Limnol. 14: 411—416.
- ROZKOSZY, R. (1970): New data on aquatic Diptera in Czechoslovakia. — Biol. Princip. Agriculture 8: 229—238.
- SCHMIDT, H. W., & MÜLLER, K. (1967): Zur Tages- und Jahresperiodik der Gattung Lebertia (Hydrachnellae, Acari). — Öikos 18: 357—359.
- SCHMIDT, H.-W. (1969): Tages- und jahresperiodische Driftaktivität der Wassermilben (Hydrachnellae, Acari). — Oecologia (Berlin), 3: 240—248.
- SCHWARZ, F. (1967): Untersuchungen zum Bestäubungskreislauf von *Isoptera goertzii* (Insecta, Plecoptera). — Arch. Hydrobiol. 64: 75—87.
- (1970): Autökologische Untersuchungen zum Lebenszyklus von Setipalpia-Arten (Plecoptera). — Arch. Hydrobiol. 67: 103—172.
- SCHWOBERT, J. (1969): Ökologie der Süßwasserterre; Fließgewässer. — Fortsch. Zool. 20: 173—206.
- SERLES, WM. M. (1947): An ecological investigation of stream insect in Algonquin Park, Ontario. — Univ. Toronto Studies, Biol. Ser. 56: 1—81.
- TANAKA, H. (1960): On the daily change of drifting benthic animals in stream, especially on the types of daily changing observed in taxonomic groups of insects. — Tokyo bull. Freshw. Fish. Res. Lab. 9: 13—24.
- THOMAS, A. (1969): Sur l'importance des Diptères dans l'environnement de quelques cours d'eau pyrénéens. — Ann. de Limnol. 5: 61—71.
- (1970): Die Oberflächendrift im Kaltsjök. — Österreichs Fischerei 23: 101—110.
- TORIAS, W. (1964): Ein Beitrag zur Trichopterenfauna des Fuldagebietes (Teil I). — Entomol. Z. (Stuttgart) 74: 129—145.
- (1967): Zur Schlüpfphysiologie von Köcherfliegen (Trichoptera). — Öikos 18: 55—75.
- THORUP, J. (1970): The influence of a short-termed flood on a springbrook community. — Arch. Hydrobiol. 66: 447—457.
- ULFSTAND, Sr. (1968): Benthic animal communities in Lapland streams. — Öikos, Suppl. 10: 1—120.

- WATERS, TH. F. (1961): Standing crop and drift of stream bottom organism. Ecology **42**: 532—537.
- (1965): Interpretation of invertebrate drift in streams. — Ecology **46**: 327—334.
- (1969): The turnover ratio in production ecology of freshwater invertebrates. — The Amer. Naturalist **103**: 173—185.
- WENIGER, G. (1968): Vergleichende Drift-Untersuchungen an niederösterreichischen Fließgewässern (Flysch-, Gneis-, Kalkformation). — Schweiz. Z. Hydrolog. **30**: 138—185.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. JOACHIM ILLIES, Limnologische Flußstation Schlitz, Außenstelle des MPI für Limnologie, D-6407 Schlitz/Hessen, Postfach 102.