

herzlicher Gruß  
UDO

## Analyse der Ephemeroptera-Jahresemergenz des Breitenbaches bei Schlitz/Hessen (Bundesrepublik Deutschland)

Analysis of the Ephemeroptera-emergence of the Breitenbach near Schlitz/Hesse (F.R.G.)

Von UDO JACOB

Mit 8 Abbildungen und 18 Tabellen im Text

### Abstract

About one million Ephemeroptera emerge from the Breitenbach, Hesse, FRG, every year. Some 30 000 specimens taken in 1983 and 1984 in a series of emergence traps along a 2000 m section of the stream are analysed. The total number of species in the stream is 16. However, only six species occur every year and even less contribute significantly to numbers emerging. Temporal patterns, diversity and distribution along the stream are examined in detail. All agree well between years, thereby reflecting the homogeneity of the system. A modified, density-corrected SHANNON-WEAVER index of diversity is proposed.

### 1. Einleitung

Der Breitenbach bei Schlitz im Vogelsbergkreis Hessen (BRD) gehört aufgrund der seit 1969 durchgeführten Emergenzuntersuchungen zu den bezüglich ihrer Biozönose am besten bekannten rhithralen Ökosystemen Mitteleuropas. Detaillierte Beschreibungen des Biotops und seiner Biozönosestruktur finden sich vor allem bei ILLIES (1971), MEJERING (1971), MENDL (1973), WAGNER (1973), RINGE (1974), HAVELKA (1976), SANDROCK (1978), ILLIES (1978) und SCHWANK (1981), jüngere Ansätze einer Ökosystemanalyse bei ILLIES (1982, 1983).

Innerhalb der E(phemeroptera)-P(lecoptera)-T(richoptera)-Emergenz wurden die Ephemeroptera des Breitenbaches seit 1969 jährlich gesammelt und ausgewertet, jedoch waren sie bisher nicht Gegenstand einer separaten Analyse. Die hier mitgeteilten Daten beziehen sich in erster Linie auf das Untersuchungsjahr 1984. Vergleiche bieten sich insbesondere mit 1983 an, da Fallenzahlen und -standorte in beiden Jahren übereinstimmten und die Determination der 1983er Ephemeropteren-Emergenz durch STÜBER sehr sorgfältig erfolgte. Eine hinreichend verlässliche Determination der jeweiligen Jahresemergenz ist insofern wichtig, als das Material für Trockengewichtsbestimmungen aufgebraucht wird und somit später nicht mehr verifiziert werden kann.

## 2. Biotopcharakterisierung und Fallenstandorte

Der dem submontanen Epirhithral zuzurechnende Breitenbach wird aus starken Quellen und einem nur periodisch wasserführenden Graben in etwa 280 m NN gespeist, zieht sich 2000 m durch ein in Buntsandstein eingebettetes Wiesental (als Grünland genutzt) hin und mündet auf etwa 220 m NN in die Fulda. Der Bach ist durchschnittlich 0,8 bis 1 m breit, 0,1 bis 0,2 m tief, sein Bett ein Mosaik aus Geröll-, Kies- und Sandpartien, deren Interstitial mit feinsten Sanden, Erde und Schlamm zugesetzt ist; außerdem liegen Tonbänke frei. Nach der vorzüglichen Kartierung von Grobsubstrat und Vegetation des Breitenbaches durch SCHWANK (1984, unveröffentlicht) dominieren als submerse, flutende oder emerse Makrophyten *Sium*, *Callitriche*, *Myosotis*, *Sparganium*, *Glyceria*, *Mentha* und *Fontinalis*, während vom Ufer her *Phalaris*, *Filipendula*, *Urtica*, *Rubus* und *Epilobium*, am Unterlauf auch *Alnus*-Gebüsch, den Bach  $\pm$  überwuchern.

Das Wasser des Breitenbaches weist chemisch keine Besonderheiten auf; der pH ist erwartungsgemäß schwach sauer (BREHM, unveröffentlicht; RINGE, 1970).

Über die als Emergenzfallen dienenden Glashäuser wurde ausführlich publiziert (zuerst von ILLIES, 1972). Abb. 1 zeigt ein solches Haus. 1983 wurden 7,



Abb. 1. Der Breitenbach mit überbautem Glashaus (im Hintergrund rechts ein weiteres) als Emergenzfall.

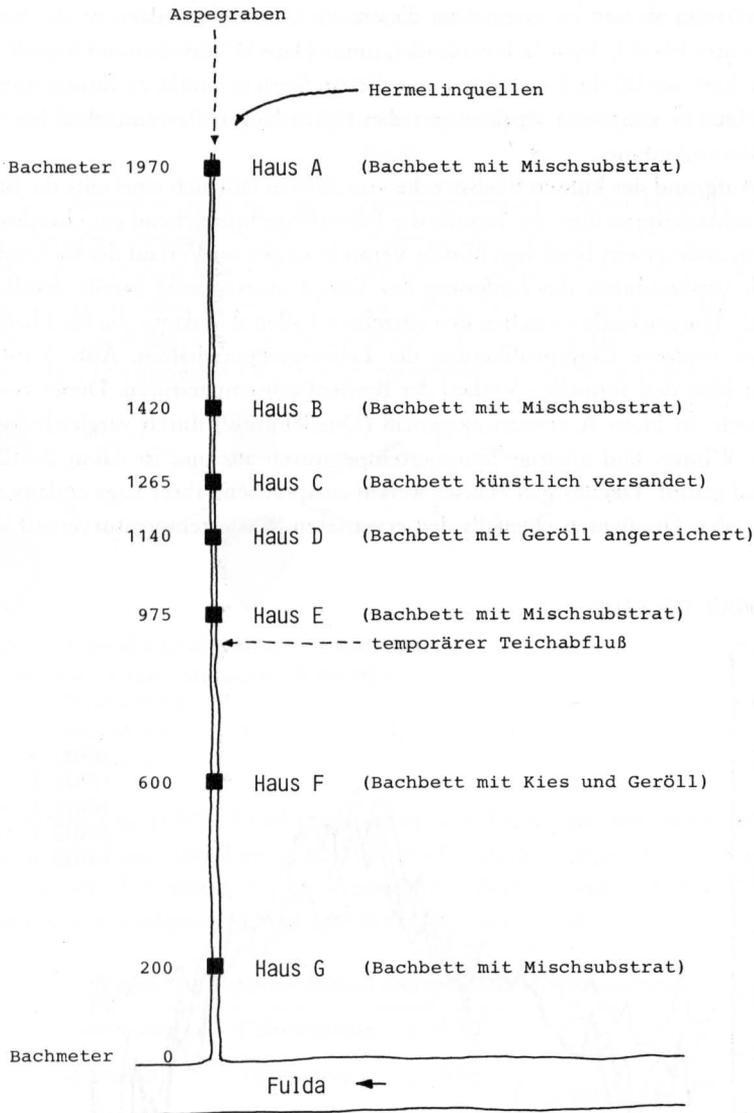


Abb.2. Schematische Darstellung des Breitenbaches mit Kennzeichnung der Fallstandorte und Fallenbezeichnungen.

1984 5 dieser 6 m langen Emergenzfallen betrieben und von technischen Mitarbeitern täglich in den Vormittagsstunden abgesammelt. Abb. 2 weist die Lage und die Bezeichnungen aus. Von den 1984 verbliebenen Häusern A, B, C, E, G repräsentiert Haus A den Oberlauf (hier etwas willkürlich mit 240 Bachmetern angesetzt); die Häuser B und E decken jeweils eine 600 m lange Bachstrecke des

Mittellaufes ab und repräsentieren diesen; im Unterschied dazu ist das Bachbett unter Haus C künstlich versandet, unter Haus D künstlich mit Geröll angereichert, so daß die Emergenz unter diesem Gesichtspunkt zu interpretieren ist; Haus G wiederum repräsentiert den 600 m langen Bachunterlauf bis zur Fuldaeinmündung.

Aufgrund der kurzen Fließstrecke von 2040 m läßt sich einerseits die Breitenbachbiozönose über die Summe der Fallenfänge hinreichend gut charakterisieren, andererseits bewirken klinale Veränderungen im Verlauf der fließenden Welle (insbesondere die Änderung des Temperaturregimes) bereits deutliche zonale Unterschiede zwischen den einzelnen Fallen und damit die für Fließgewässer typische Längsprofilierung der Lebensgemeinschaften. Abb. 3 informiert über den annuellen Verlauf der Breitenbachtemperaturen. Dieser zeichnet sich im Haus A erwartungsgemäß (Quelleinfluß!) durch vergleichsweise hohe Winter- und niedrige Sommertemperaturen aus und ist damit deutlich krenal getönt. Die übrigen Häuser weisen entsprechend ihrer Lage entlang des rhithralen Gradienten ebenfalls den erwarteten Wassertemperaturverlauf auf,

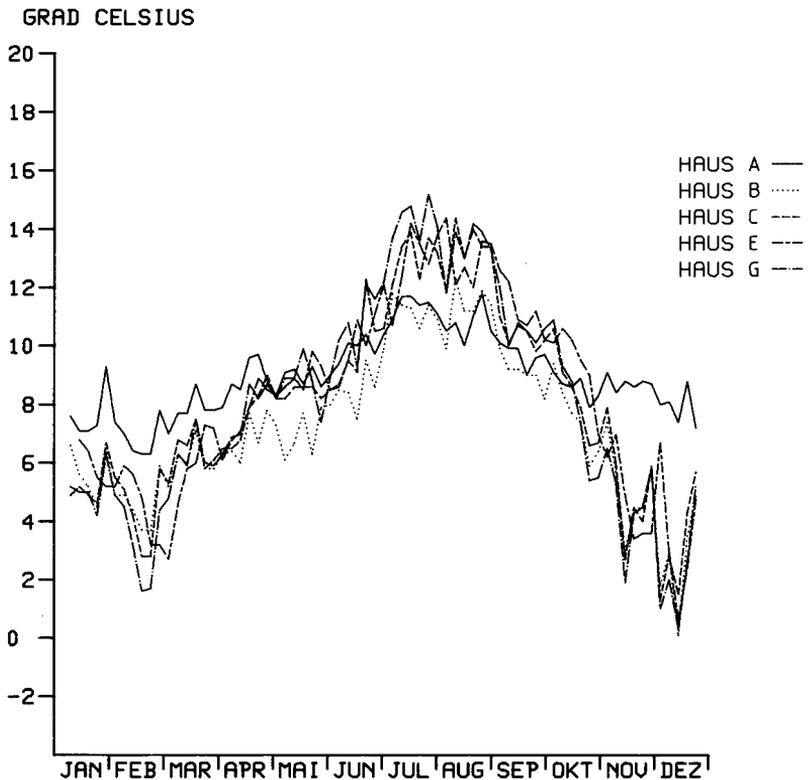
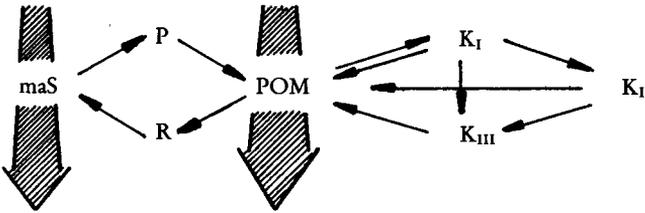


Abb. 3. Temperaturregime des Breitenbaches an den Fallenstandorten.

wobei die zonalen Unterschiede während der Vegetationsperiode (April–September) weit deutlicher zutage treten als im Winter.

### 3. Stellung und Anteil der Ephemeroptera im Ökosystem Breitenbach

Mit Ausnahme ganz weniger Ephemeropterentaxa (in der Holarktis wohl nur *Baetopus*, *Spinadis*, *Pseudiron*, *Anepeorus* überwiegend carnivor) ernähren sich orbis terrarum Ephemeropterenlarven von Periphyton und/oder feinem Detritus (bzw. dem darin enthaltenen partikulären organischen Material – POM). Es sind daher obligate Konsumenten I. Ordnung und im Nahrungssystem eines epirhithralen Ökosystems entsprechend dem Schema eingepaßt:



- maS = mineralische anorganische Substanzen,  
 POM = partikuläres organisches Material,  
 P = Produzenten,  
 K = Konsumenten (I., II., III. Ordnung),  
 R = Reduzenten.

SANDROCKS (1978) Erhebungen über die Emergenz des Breitenbaches 1970–1972 lassen eine hinreichend genaue Partikulierung der  $K_{I(II)}$ -Ebene (sofern Insecta betreffend) im Breitenbach zu. Bezogen auf Individuenzahlen kann man mit folgender Dominanzstruktur rechnen (Tabelle 1):

Tabelle 1. Gruppendominanz (bezogen auf Individuenzahlen).

eudominant	Chironomidae	( 81 %)	} als EPT-Fraktion eudominant (15 %)
dominant	Trichoptera	( 8 %)	
subdominant	Ephemeroptera	( 4 %)	
	Plecoptera	( 3 %)	
rezedent	Simuliidae	( 1,5 %)	
	Ceratopogonidae	( 1,2 %)	
subrezedent	Limoniinae	( 0,7 %)	
	Coleoptera	( 0,2 %)	
	Ptychopteridae	( 0,1 %)	
	Psychodidae	( 0,1 %)	
	Tipulidae	(< 0,1 %)	
	Megaloptera	(≪ 0,1 %)	

99,5% aller Individuen der in Tabelle 1 genannten Taxa gehört der  $K_{II}$ -Ebene an, wenn man die  $K_{II}$ -Ebene wie folgt kalkuliert (Tabelle 2):

Tabelle 2.  $K_{II}$ -Repräsentanten (Insecta betreffend, auf Individuenzahlen bezogen).

Tanypodinae (Chironomidae)*	0,21 % der Gesamtemergenz
<i>Prodiamesa olivacea</i> (Chironomidae)*	0,14 % der Gesamtemergenz
<i>Dicranota/Limnophila</i> (Limoniinae)	0,084 % der Gesamtemergenz
<i>Rhyacophila fasciata</i> (Trichoptera)	0,024 % der Gesamtemergenz
<i>Isoperla goertzi</i> (Plecoptera)	0,015 % der Gesamtemergenz
<i>Stalis</i> (Megaloptera)	0,008 % der Gesamtemergenz
übrige Carnivore (z. B. Tipulidae, part.;	
<i>Polycentropus</i> [Trich.] veranschlagt auf	0,019 % der Gesamtemergenz
	0,5 % der Gesamtemergenz

\* Wertermittlung durch Kombination von RINGE (1974) und SANDROCK (1978).

Hinter den 4% Ephemeroptera verbergen sich, von der durch die Häuser A, B, E, G überdeckten Bachstrecke (je 6 m) auf die jeweilige Bachstrecke (240 bzw. je 600 m) hochgerechnet (Tabelle 3):

Tabelle 3. Ephemeroptera (Individuen/Jahr).

Haus	1984	1983	Bachstrecke	1984	1983
A	1461	1141	240 m	58 440	45 640
B	3908	2247	600 m	380 900	224 700
E	5712	4170	600 m	571 200	417 000
G	5462	5272	600 m	546 200	527 200
				1 556 740	1 214 540

Ungeachtet aller Fehlerquellen, die zum Teil bereits die Emergenzmethode als solche beinhaltet, liefert eine derartige Kalkulation doch einen Hinweis, in welchem Größenbereich die Individuenzahlen schlüpfender, d. h. das Adultenstadium erreichender Ephemeroptera liegen:

für 1984 etwa 1,5 Millionen

für 1983 etwa 1,2 Millionen.

Damit ist auch die Größenordnung der Gesamtemergenz des Breitenbaches erschließbar, etwa 2000 m Bachstrecke bringen jährlich 30...40 Millionen Insekten hervor!

#### 4. Artenliste der Ephemeroptera des Breitenbaches

Bedingt durch den eintägigen Sammelrhythmus fallen die Ephemeroptera überwiegend als Subimagines an. In diesem Stadium gelten die meisten Ephemeroptera-Arten als schlecht- oder sogar unbestimmbar, ähnliches gilt für die

♀ ♀-Imagines. Da jedoch im Breitenbach nur wenige Ephemeropterenarten siedeln, die auch hin und wieder als Imagines eingetragen werden, lassen sich die meisten Individuen zweifelsfrei determinieren, sofern sie nicht durch das routinemäßige Absammeln, Konservieren und Vorsortieren zu stark beschädigt sind. Problematisch bleibt jedoch die Artzuordnung der ♀ ♀-Imagines zu *Baetis rhodani* bzw. *B. vernus*, hier mußte entsprechend dem Zahlenverhältnis der Männchen statistisch zugeordnet werden (meist sind die Schwanzfäden der Tiere beim Vorsortieren abgebrochen, so daß auch das Kriterium „geringelt“ [d. h. *rhodani*] — „ungeringelt“ [d. h. *vernus*] nicht mehr herangezogen werden kann).

Hinzu kommt die generelle Schwierigkeit der Ephemeropterenbestimmung (Merkmalsarmut vor allem Adulter; die Genitalien sind überwiegend sehr einfach strukturiert, die Farbmerkmale variabler, als allgemein angenommen). Dadurch erklärt sich auch, daß die von den einzelnen Bearbeitern vorgelegten Artenlisten nur zum Teil übereinstimmen, obwohl guter Grund zu der Annahme besteht, daß sich die Artenzusammensetzung über viele Jahre hinweg nur unerheblich ändert. Nachgewiesen sind für den Breitenbach bislang 16 Ephemeropterenarten. Allerdings besteht nicht allein eine Fehlerquelle darin, daß Subzedente vom Bearbeiter unerkant bleiben; es ist auch zufällig, welche der subzedenten Arten jährlich überhaupt in die Fallen geraten.

1984 traten folgende Taxa in der Emergenz auf:

*Baetis rhodani* (P ICTET)

*Baetis vernus* CURTIS

Differenzierung dieser beiden Arten bei den ♂♂ anhand unterschiedlicher Turbanaugen, bei *B. vernus* basal mit einem breiten, braunen Ring, darüber scharf abgesetzt eine gelbe Zone; bei *B. rhodani* ist der Schaft farblich nicht so deutlich differenziert, der helle Ring viel schmaler. Frühere Trennung dieser Arten wurde nach unterschiedlicher Ausprägung des Musters der letzten Sternite durchgeführt, das jedoch stärker variieren dürfte als das Augenmerkmal.

Beide Geschlechter von *B. vernus* sind gegenüber der Wintergeneration von *B. rhodani* zierlich, gegenüber der Sommergeneration merklich düsterer, durchschnittlich etwas kleiner, die Flügel schmaler und dunkler getönt.

*Baetis fuscatus* (L.) / *B. scambus* EATON

Kleiner und viel heller als *B. rhodani*/*B. vernus*; sichere Auftrennung subimaginalen Materials wohl nicht möglich; beide Arten könnten im Breitenbach siedeln.

*Centroptilum luteolum* (MÜLLER)

Leicht kenntlich an der Hinterflügelform.

*Cloeon dipterum* (L.)

Allenfalls mit *Procloeon* oder (♀ ♀) subimaginal mit *C. simile* EATON zu verwechseln. Da alle diese Taxa im Breitenbach nicht in merklicher Abundanz und nicht auf Dauer bodenständig sind, verliert das Determinationsproblem an Stellenwert.

*Ephemerella (Serratella) ignita* (PODA)*Ephemerella (Ephemerella) mucronata* (BENGTSSON)

Letzte Art ist merklich größer, die Flügelmembran heller; die subimaginale Genitalmorphologie der ♂♂ gestattet ein sicheres Ansprechen; überdies zeitliche Vikarianz!

*Paraleptophlebia submarginata* (STEPHENS)

Sofort mit bloßem Auge an der charakteristischen Subimaginalflügelflekkung kenntlich; bei verwandten Taxa (*P. cincta*, *P. werneri*) sind die Subimaginalflügel homogen getönt.

*Habrophlebia fusca* (CURTIS)*Habrophlebia lauta* EATON

Trennung nach abdominalen Farbmerkmalen bietet nicht in jedem Fall die Gewähr richtiger Determination; Verifizierung von *H. fusca* durch im Emergenzmaterial enthaltene ♂-Imago abgesichert.

*Ecdyonurus torrentis* KIMMINS / *E. macani* THOMAS & SOWA

Diese Taxa zeichnen sich gegenüber *E. venosus* (FABRICIUS) durch eine deutliche helle Zickzackbinde im subimaginalen Vorderflügel aus (Flügel von *E. venosus* eher netzartig durch dunkel gehöfte Queraderung). Stattlichkeit und Subimaginalflügel (Zickzackbinde wenig kontrastreich abgehoben) sprechen eher für *E. macani* als *E. torrentis*; Verifizierung wegen fehlender ♂-Imagines nicht möglich.

*Ecdyonurus ujhelyi* SOWA

Gegenüber der in Mitteleuropa weiter verbreiteten Art *E. lateralis* (CURTIS) anhand der Abdominalmusterung trennbar (lateral deutliche braune Dreiecksflecke bei *E. ujhelyi*), auch deutlich größer.

*Ephemera danica* MÜLLER

ist allenfalls mit *E. vulgata* L. zu verwechseln, die jedoch ein anderes Tergitmuster hat.

Die Emergenz 1983 enthält an weiteren Taxa:

*Baetis muticus* (L.)

Diese Art ist anhand ihrer Hinterflügelneratur leicht kenntlich.

*Epeorus sylvicola* (PICTET)

Gegenüber ähnlich stattlichen Arten der *Ecdyonurus venosus*- und *E. helveticus*-Gruppe anhand der Subimaginalflügefärbung und der Sternitmusterung gut unterscheidbar.

Das Vorkommen der beiden letztgenannten Arten im Breitenbach war zu erwarten; daß sie als Subrezedente in der Emergenz 1984 nicht erfaßt wurden, ist zufällig.

Weder 1984 noch 1983, aber 1976 in der Breitenbach-Emergenz enthalten ist 1 Exemplar von

*Rhithrogena iridina* (KOLENATI).

Offenbar bezieht sich die Meldung von *Rhithrogena semicolorate* durch ILLIES (1982) auf dieses Tier. Die von SANDROCK (1978) und ILLIES (1982) als *Ecdyonurus venosus* geführte Art ist *E. torrentis* oder *E. macani*, der im Beifang erwähnte *E. lateralis* ist entweder aus der Quellregion (dort von GÜMBEL, 1976, sub nomen *Heptagenia* gemeldet) verdriftet oder wurde mit dem wärmebedürftigeren und subrezedent im Breitenbach siedelnden *E. ujhelyi* verwechselt. *Paraleptopblebia cincta sensu* SANDROCK (1978) ist *P. submarginata* (wenigstens den Breitenbach betreffend; die Verknennung beruht offenbar auf ILLIES, 1971).

Aus ökologischer Sicht merkwürdig ist die extreme Subrezedenz von *Rhithrogena iridina*, *Baetis muticus* und das offenbar vollständige Fehlen von *Habroleptoides modesta* (HAGEN), *Ecdyonurus subalpinus* (KLAPALEK), *Baetis melanonyx* (PICTET) und *Caenis beskidensis* SOWA. Diese Arten besiedeln limnologisch und physiognomisch vergleichbare Bäche im mitteldeutschen Vor- und Mittelgebirgsland (z. B. Eichsfeld, Harz, Thüringer Wald, Erzgebirgsvorland) regelmäßig, oft sogar in starken Populationen.

## 5. Dominanzstruktur

In Tabelle 4 sind die 1984 und 1983 in der Breitenbach-Emergenz vertretenen Ephemeroptera aufgeführt, und zwar geordnet nach ihrer durchschnittlichen Jahresabundanz. Die Angaben für 1983 beruhen auf den sehr korrekt gefertigten Listen von STÜBER. Die von STÜBER getrennten *Baetis scambus* und *B. fuscatus* wurden hier zusammengefaßt, die *Baetis* sp. — ♀♀-Imagines der STÜBERSCHEN Listen prozentual dem jeweiligen Männchenanteil der Arten *B. rhodani* und *B. vernus* zugeschlagen. Für 1983 wurde sowohl die Gesamtmergenz (7 Fallen) als auch der direkt vergleichbare Anteil (5 Fallen wie 1984) ausgewiesen:

Bei einer Dominanzklassen-Aufteilung von

eudominant	(10 %)
dominant	(10...5 %)
subdominant	(5...2 %)

Tabelle 4. Dominanzstruktur der Ephemeroptera.

	1984 (Fallen A, B, C, E, G)	1983 (Fallen A, B, C, E, G)	1983 (Fallen A, B, C, D, E, F, G)
<i>Baetis rhodani</i>	12 474 = 73,02 %	9 314 = 68,56 %	13 664 = 66,22 %
<i>Baetis vernus</i>	1 159 = 6,78 %	2 734 = 20,19 %	4 204 = 20,37 %
<i>Ephemerella ignita</i>	2 299 = 13,46 %	759 = 5,59 %	1 623 = 7,87 %
<i>Ephemerella mucronata</i>	676 = 3,96 %	255 = 1,88 %	472 = 2,29 %
<i>Paraleptophlebia submarginata</i>	415 = 2,43 %	162 = 1,19 %	268 = 1,30 %
<i>Centroptilum luteolum</i>	25 = 0,14 %	334 = 2,46 %	367 = 1,78 %
<i>Habroplebia fusca</i>	12 = 0,07 %	9 = 0,06 %	10 = 0,05 %
<i>Baetis scambus/fuscatus</i>	8 = 0,05 %	9 = 0,06 %	24 = 0,12 %
<i>Ecdyonurus torrentis/macani</i>	10 = 0,06 %	—	1 = 0,005 %
<i>Ephemerella danica</i>	2 = 0,01 %	—	—
<i>Ecdyonurus ujbelyi</i>	1 = 0,005 %	—	—
<i>Cloeon dipterum</i>	1 = 0,005 %	—	—
<i>Habroplebia lauta</i>	1 = 0,005 %	—	—
<i>Epeorus sylvicola</i>	—	1 = 0,01 %	1 = 0,005 %
<i>Baetis muticus</i>	—	—	1 = 0,005 %

rezedent (2...1 %)

subrezedent (1 %)

fallen auf die Dominanzklassen (Tabelle 5):

Tabelle 5. Verteilung der Ephemeroptera auf die Dominanzklassen (Häuser A, B, C, E, G).

	1984	1983
eudominant:	2 Arten ( <i>B. rhodani</i> , <i>E. ignita</i> )	2 Arten ( <i>B. rhodani</i> , <i>B. vernus</i> )
dominant:	1 Art ( <i>B. vernus</i> )	1 Art ( <i>E. ignita</i> )
subdominant:	2 Arten ( <i>E. mucronata</i> , <i>Paraleptophl.</i> <i>submarginata</i> )	1 Art ( <i>Centropt. luteolum</i> )
rezedent:	—	2 Arten ( <i>E. mucronata</i> , <i>Paraleptophlebia</i> <i>submarginata</i> )
subrezedent:	8 Arten (darunter <i>C. luteolum</i> )	3 Arten

Der Fang Subrezedenter in den Fallen ist zufällig. Wie ein Vergleich der Jahre 1969—1976 (ILLIES, 1978) und 1983/84 zeigt, sind im Breitenbach 4 Ephemeropterenarten (*Baetis rhodani*, *B. vernus*, *Ephemerella ignita*, *E. mucronata*) dauerhaft etabliert, zu denen fast regelmäßig *Paraleptophlebia submarginata* und *Centroptilum luteolum* in nennenswerter Populationsdichte hinzu

kommen. Die von ILLIES (1978) getroffene Feststellung, daß der Artenbestand eine hohe Konstanz aufweist (bezogen auf solche Arten, die merklich die Biomasse mitbestimmen), gilt für diese 6 Taxa; sie werden folgend als „etabliert“ bezeichnet.

## 6. Schlupfperiodik

Sowohl ILLIES (1971) als auch SANDROCK (1978) haben sich zur Schlupfperiodik der Ephemeroptera geäußert, letzter Autor derart, daß ein „schwankender Schlupfmodus ohne genaue zeitlich fixierte Schwerpunktbildung“ vorliege. Diese Feststellungen basieren auf Ergebnissen des Hauses B, das nicht den gesamten Breitenbach genügend gut repräsentiert.

Nach den Erhebungen 1984 und 1983 bilden die etablierten Ephemeropteren, wenn man die in Tagesdekaden zusammengefaßten Schlupfraten der Ephemeroptera-Gesamtemergenz (d. h. aus allen Fallen) miteinander vergleicht, einen flachen Vorsommertypus in der 1. Junidekade. Ihm folgt eine ± deutliche Schlupfdepression, die sich — abhängig von der Großwetterlage — bis in den Juli hineinziehen kann. Der sich anschließende, extrem hohe Sommertypus umfaßt den Hauptanteil der Jahresemergenz, fällt bei günstigem Witterungsverlauf gleichmäßig ab (Herbst 1984) oder wird (2. Augustdekade 1983) durch kühlfeuchtes Wetter beeinträchtigt (vgl. Abb. 4).

Ein Vergleich mit den beiden anderen Fraktionen der EPT-Emergenz zeigt für die Trichoptera ähnliche Verhältnisse, d. h. einen sehr hohen Sommer-/Frühherbstgipfel, während sich dazu die Plecoptera mit hohem Frühjahrs- und flachem Herbstgipfel sowie Sommerdepression fast kompensatorisch verhalten.

Abb. 5 weist aus, welchen Anteil die etablierten Arten innerhalb der Ephemeroptera-Emergenz haben, und in welcher zeitlichen Folge diese Arten erscheinen bzw. kombiniert auftreten. Wiederum werden die Verhältnisse 1984 denen von 1983 (bezogen auf Fallen A, B, C, E, G) gegenübergestellt.

Trotz teilweiser Verschiebung der Dominanzverhältnisse demonstriert die Gleichläufigkeit der Artenkurven 1983/1984 gut das offenbar regelmäßige Geschehen der E-Emergenz am Breitenbach: Im März und April bestreitet, wenn auch individuenarm, *Baetis rhodani* mit seiner Wintergeneration (siehe unten) innerhalb der Ephemeroptera allein die Flugszene. Anfang Mai erscheinen 3 weitere Arten (*Ephemerella mucronata*, *Paraleptophlebia submarginata* und — in der Regel (vgl. Diskussion unten) — *Baetis vernus*). Sie verursachen den ersten, vorsommerlichen Fluggipfel in der ersten Junidekade. Von diesen Arten hat nur *B. vernus* eine langgestreckte Flugzeit mit dauerhafter Abundanz, die übrigen sind in der ersten Julidekade nicht mehr nennenswert vertreten. Ihr Verschwinden verursacht die Frühsommerdepression, ehe die Sommergeneration von *Baetis rhodani* entweder synchron mit *Ephemerella ignita* oder gefolgt von

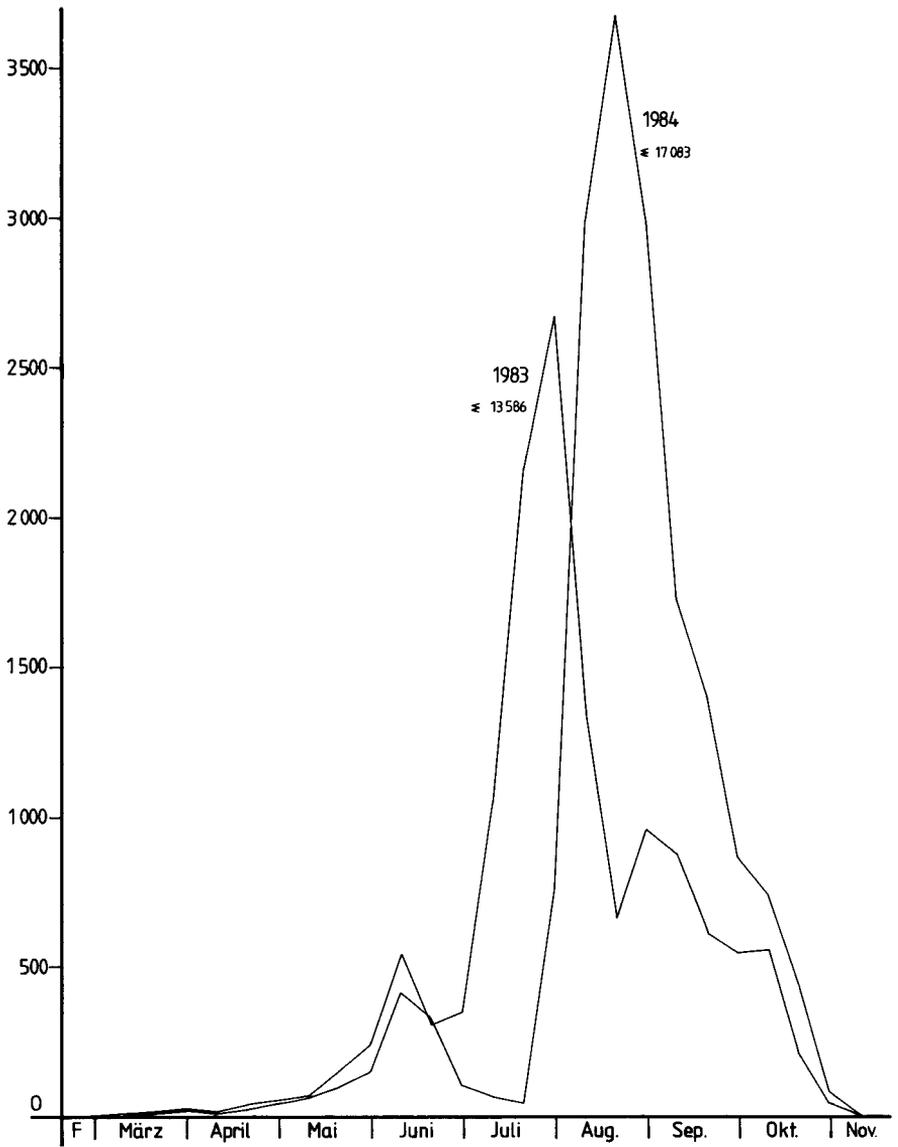


Abb. 4. Ephemeroptera-Gesamtemergenz, Schlupfraten jeweils in Dekaden zusammengefaßt.

dieser erscheint. Beide Arten bilden den Hauptanteil des Sommergipfels, der vom immer noch präsenten *Baetis vernus* verstärkt wird. Dagegen kann *Centroptilum luteolum* selbst bei günstigen Entwicklungsbedingungen das Emergenzgeschehen nur unbedeutend beeinflussen. *Baetis vernus* und *Ephemerella*

*ignita* verringern ihre Abundanz im Herbst eher als *Baetis rhodani*, so daß mit letztgenannter Art die Ephemeroptera-Jahresemergenz ausklingt.

## 7. Entwicklungsstrategien

Die etablierten Ephemeroptera behaupten sich im Breitenbach mit drei unterschiedlichen Entwicklungsstrategien, in Anlehnung an CLIFFORD (1982) bezeichnet mit

— Bws (bivoltin, eine Generation überwintert im Larvenstadium und verwandelt sich im Frühjahr, eine Sommergeneration folgt)

repräsentiert durch *Baetis rhodani* (?) und *Centroptilum luteolum*.

— Uw (univoltin, die Population überwintert im Larvenstadium und verwandelt sich im Frühjahr/Frühsommer)

repräsentiert durch *Paraleptophlebia submarginata* und *Ephemerella mucronata*.

— Us (univoltin, Überwinterung der Population als Eier, Schlupf der Larven im Spätwinter/Frühjahr, schnelle Larvalentwicklung zu Adulten)

repräsentiert durch *Baetis vernus* (?), *Ephemerella ignita*.

Auf Dauer am erfolgreichsten, wenn auch nicht immer mit Spitzenabundanz, behauptet sich *Baetis rhodani* im Breitenbach. Die Entwicklungsstrategie dieser Art ist entweder sehr plastisch (univoltin bis polyvoltin, vgl. Literaturübersicht bei CLIFFORD, 1982; LANDA, 1968, nimmt neben Bws auch 3 Generationen in 2 Jahren an; JOOST & ZIMMERMANN, 1983, postulieren Uw mit Flugzeit im Herbst) oder bislang nicht richtig erkannt. In der Breitenbach-Emergenz 1984 erschien *B. rhodani* in zwei zeitlich und morphologisch deutlich getrennten Schüben im Individuenverhältnis 1:45, die einen Bws-Zyklus nahelegen, vielleicht aber nur vortäuschen.

Für *Centroptilum luteolum* darf Bws-Strategie als sicher gelten. Daß diese Art im Breitenbach allenfalls die Rezedenten-Klasse erreicht, ist ökologisch erklärbar; als potamo-, thermo- und psammophile Art herrschen für sie im Epi-rhithral Pejus-Bedingungen vor.

Über die auffälligen jährlichen Abundanzschwankungen von *Baetis vernus* berichteten ILLIES & MASTELLER (1977). Ungeachtet dessen ist diese Art langjährig mit durchschnittlich 19% Gewichtsanteil Spitzenproduzent von Biomasse innerhalb der EPT-Emergenz. 1984 war *Baetis vernus* allerdings nicht nur *B. rhodani*, sondern auch *Ephemerella ignita* (Us-Strategie wie *B. vernus*) unterlegen. Unter durchschnittlichen Bedingungen mag im Rhithral die über Monate diapausierende Ei-Phase weit weniger gefährdet sein als die zu dieser Zeit schon vorhandenen Larven der Bws- und Uw-Strategen. Andererseits wirken extreme Ereignisse auf die fest lokalisierten Gelege existenzökologisch vernichtender als auf die frei beweglichen Larven (z. B. Absterben der Embryonen durch Trockenfallen der Gelege, Beschädigung der Gelege durch Substratumschichtung durch Hochwasser). Die Schlupfkurve von 1984 für *Baetis vernus* ist

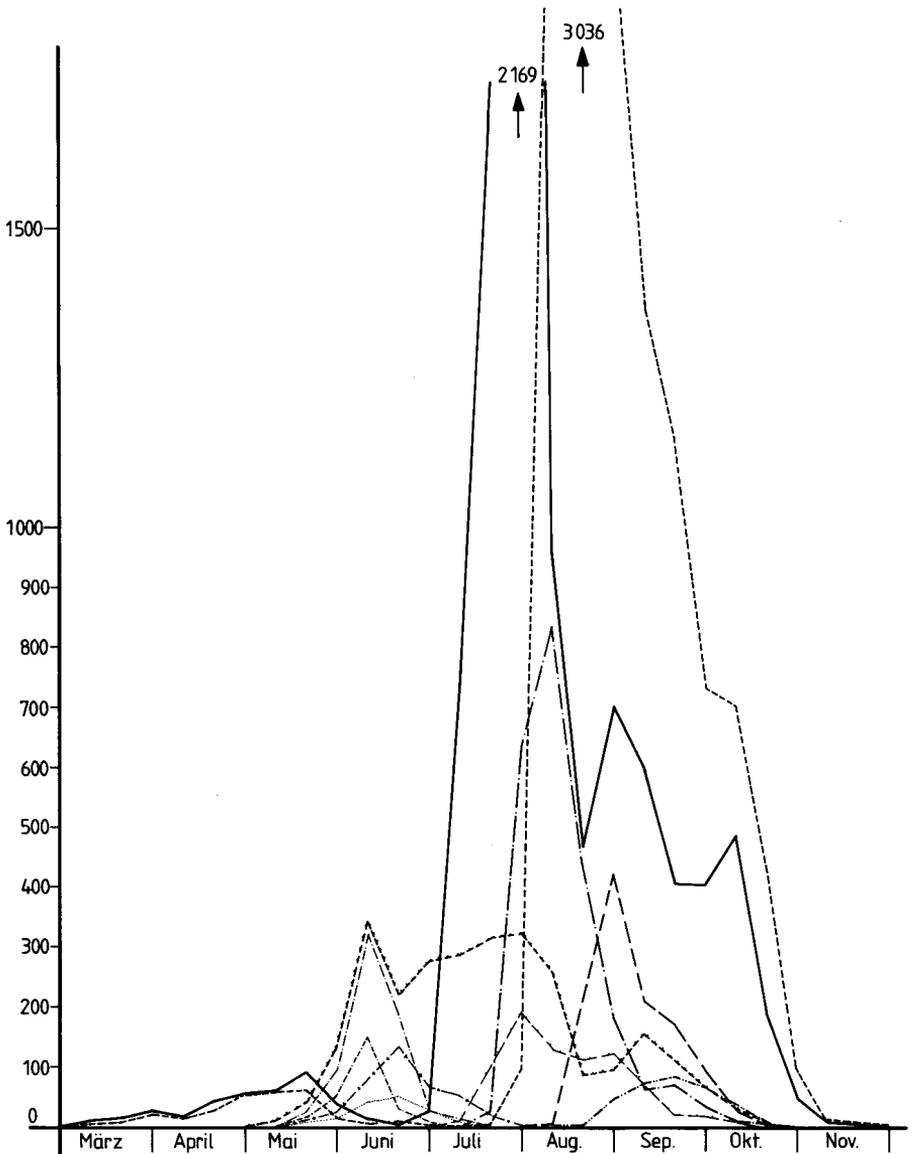


Abb. 5. Anteil der etablierten Ephemeroptera-Arten an der Gesamtemergenz der Ephemeroptera; Schlupfraten jeweils in Dekaden zusammengefaßt.

damit aber nicht erklärbar. Zwar traten die genannten Katastropheneignisse in Form weitgehenden Trockenfallens der Gelegesubstrate (Herbst 1983) und zwei Hochwässern (Frühjahr 1984) ein, müßten aber für obligate Us-Strategen (und ein solcher ist *B. vernus* nach SCHMIDT, 1984) die Emergenz über die ge-

samte Flugzeit hin erniedrigen. Während bis Ende Juli lediglich 12 (!) Exemplare in der Gesamtemergenz enthalten waren, trat *Baetis vernus* ab August in „normaler“ Häufigkeit auf (> 1000). Das macht vielmehr wahrscheinlich, daß *Baetis vernus* neben dem Us-Zyklus auch über andere Strategien verfügt, die einige Autoren tatsächlich angeben (bi- oder trivoltin nach ILLIES & MASTELLER, 1977; Bss und Bws nach CLIFFORD, 1982; Bws und Kombination von Uw und Us nach LANDA, 1968).

Einen sehr schönen Strategienvergleich ermöglichen die beiden *Ephemerella*-Arten, die praktisch einen morphologisch-trophisch-ethologisch identischen Larventyp, jedoch unterschiedliche Entwicklungszyklen haben. *Ephemerella ignita* ist mit obligater Us- erfolgreicher als *E. mucronata* mit obligater Uw-Strategie, letzte Art vergleichbar mit *Paraleptophlebia submarginata* (ebenfalls mit obligatem Uw-Zyklus). Immerhin langt aber die Uw-Strategie aus, um sich, an rhithrale Bedingungen adaptiert oder diese tolerierend, im Breitenbach dauerhaft zu behaupten.

Das subrezedente Auftreten der übrigen Ephemeropteren-Arten des Breitenbachs läßt sich in der Mehrzahl der Fälle ökologisch begründen. So benötigt *Habrophlebia fusca* als holomediterranes Faunenelement der planaren bis montanen Stufe zur Entwicklung eine höhere Temperatursumme, als im Breitenbach anfällt. Für *Baetis muticus*, *Epeorus sylvicola* und *Rhithrogena iridina* als montane Arten liegt der Breitenbach auf zu niedriger Höhenstufe; außerdem bevorzugen diese Arten breitere oder doch wenigstens nicht von Ufervegetation stark eingeengte Rhithralbereiche.

Für *Ecdyonurus torrentis/macani* und *E. ujbelyi* stellt der Breitenbach von der Höhenlage und dem Gewässertyp her eigentlich einen geeigneten Lebensraum dar. Das subrezedente Auftreten mag damit zusammenhängen, daß das Interstitial der Geröllstrecken weitgehend zugesetzt ist und so den Larven geeignete Mikrohabitate fehlen.

---

Legende zu Abb. 5.

- *Baetis rhodani*, 1983;
- *Baetis rhodani*, 1984;
- +++++++ *Baetis vernus*, 1983;
- *Baetis vernus*, 1984;
- — — — *Ephemerella ignita*, 1983;
- · — · — *Ephemerella ignita*, 1984;
- *Ephemerella mucronata*, 1983;
- *Ephemerella mucronata*, 1984;
- ..... *Paraleptophlebia submarginata*, 1983;
- · · · · · *Paraleptophlebia submarginata*, 1984;
- · · · · · *Centroptilum luteolum*, 1983  
(für 1984 wegen zu geringer Abundanz nicht dargestellt).

Auch für *Baetis fuscatus/scambus* kann der Breitenbach als geeigneter Biotop gelten; offenbar sind aber die kleinwüchsigen *Baetis* der Konkurrenz von *B. rhodani* und *B. vernus* nicht gewachsen.

*Cloeon dipterum* stammt wohl aus einem der Fischteiche, die in den Breitenbach entwässern. Die lenitischen Larven dieser Art können sich im Breitenbach auf längere Dauer nicht behaupten, sondern driften in die Fulda.

Andererseits ist unklar, warum im Breitenbach *Ephemera danica* und *Habroplebia lauta* mit ihren lotischen, kälteadaptierten Larven keine nennenswerten Populationsdichten erreichen. Eigentlich gehören sie zu den typischen Besiedlern submontaner Rhithralbereiche, wenn, wie im Falle des Breitenbaches, wenigstens streckenweise kiesig-sandiges Substrat vorhanden ist.

## 8. Geschlechterverhältnis

Der Geschlechterindex, hier definiert als Quotient aus Männchenanzahl und Individuenanzahl (Männchen und Weibchen pro Art), beträgt theoretisch für jede Ephemeropterenart des Breitenbaches 0,5. Partielle Parthenogenese tritt zwar gelegentlich bei den Ephemeroptera auf, jedoch nicht bei den im Breitenbach nachgewiesenen Arten. Sicher ganz zufällig, jedenfalls nicht gleichsinnig — auch nicht in Abhängigkeit vom thermischen Regime im Bach — schwanken die in Tabelle 6 und 7 ausgewiesenen Geschlechterindizes zum Teil erheblich.

## 9. Ephemeroptera-Emergenz in zeitlicher Verteilung

Die aus den Tagesleerungen aller Fallen gesammelten Ephemeroptera sind, nach Arten aufgeschlüsselt, und die Tagessummen zu Dekaden zusammengefaßt, für 1984 in Tabelle 8, für 1983 in Tabelle 9 ausgewiesen. Dadurch ist das Emergenzgeschehen einerseits noch genügend detailliert sichtbar, andererseits durch die Eliminierung von „Tagesereignissen“ überhaupt erst überschaubar aufbereitet.

Tabelle 6. Geschlechterindex (bezogen auf die Gesamtemergenz).

	1984 (Fallen A, B, C, E, G)	1983	1983 (A, B, C, D, E, F, G)
<i>Baetis rhodani/B. vernus</i> *	0,52	0,58	0,58
<i>Ephemerella ignita</i>	0,46	0,57	0,54
<i>Ephemerella mucronata</i>	0,57	0,51	0,56
<i>Paraleptopplebia submarginata</i>	0,41	0,46	0,49
<i>Centroptilum luteolum</i>	0,60	0,54	0,54

\* Zusammenfassung beider Arten wegen Determinationsschwierigkeiten der Weibchen.

Tabelle 7. Geschlechterindex (bezogen auf Emergenz/Fälle).

	A	B	C	D	E	F	G
<i>Baetis rhodani/B. vernus*</i>	0,53	0,57	0,59		0,46		0,39
	0,55	0,60	0,64	0,56	0,59	0,60	0,57
<i>Ephemerella ignita</i>	0,40	0,36	0,50		0,41		0,51
	0,50	0,49	0,53	0,50	0,55	0,53	0,63
<i>Ephemerella mucronata</i>	–	0,50	0,37		0,56		0,59
	0,29	0,80	0,50	0,50	0,55	0,63	0,48
<i>Paraleptophlebia submarginata</i>	–	0,20	0,25		0,45		0,42
	–	–	0,37	0,25	0,30	0,59	0,47
<i>Centroptilum luteolum</i>	–	–	0,62		–		0,75
	–	–	0,55	–	0,47	0,55	0,44

\* Zusammenfassung beider Arten wegen Determinationsschwierigkeiten der Weibchen.  
 – keine oder zu wenig Werte;  
 obere Zeile: Jahr 1984; untere Zeile: Jahr 1983.

Das Ausbleiben des Frühsommeraspektes von *Baetis vernus* in der Emergenz 1984 wurde bereits diskutiert (s. S. 227 ff). Ein weiterer augenfälliger Unterschied zwischen 1984 und dem Vorjahr besteht darin, daß 1983 *Centroptilum luteolum* seine Hochsommergeneration erheblich aufbauen konnte, während diese 1984 nicht wesentlich stärker als die 1. Generation war. Nach Erfahrungen anderenorts zu urteilen, dürfte der erste Fall die Regel sein. Dagegen mag 1984 die permanent starke Wasserführung des Breitenbaches (bedingt durch überdurchschnittlich hohe Regenfälle bis einschließlich Juli) einen Großteil der (sandiges Substrat bevorzugenden!) *Centroptilum*-Larven in die Fulda verdriftet haben. Daß *Ephemerella ignita* 1984 mit erheblich höherer Abundanz als im Vorjahr aufwartet, kann innerhalb des säkularen Emergenzgeschehens als „normal“ gelten. Bemerkenswert ist eher die geringe Abundanzänderung der hier nicht genannten Arten, verglichen 1984 mit 1983. Dies deutet auf die Konstanz der Ephemeropterenbesiedlung im Breitenbach.

## 10. Diversität in zeitlicher Verteilung

Entsprechend den Vertikalsummen in Tabelle 8 und 9, und diese zu Monatssummen zusammengefaßt, wurden mit der SHANNON-WEAVER-Formel

$$H = - \sum_{i=1}^n p_i \ln p_i$$

für jeden Monat (sofern 2 oder mehr Ephemeropterenarten flogen) die Diversitätswerte ermittelt. Diese dürften für 1984 und 1983 hinreichend genau sein, für 1982 und 1981 sind es (bedingt durch das Nichterfassen Subzedenter) zu niedrig ausgefallene Näherungswerte.

Tabelle 8. E-Gesamtemergenz 1984 (in Individuen/Dekade).

Monat →	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI																			
<i>Baetis rhodani</i>	1	–	5	19	17	25	54	62	62	13	5	8	3	–	4	97	2147	3036	2375	1423	1155	733	703	429	89	7	2		
<i>Ephemera</i>																													
<i>ignita</i>											27	643	833	434	178	63	71	33	12	4	1								
<i>Baetis vernus</i>						3	–	–	3	1	–	5	215	418	211	170	97	27	7	1	1								
<i>Ephemera</i>																													
<i>mucronata</i>						25	94	324	191	29	13																		
<i>Paraleptoptelebia</i>																													
<i>submarginata</i>				8	12	36	79	130	66	53	18	11	1	–	1														
<i>Centropitulum</i>																													
<i>luteolum</i>						4	3	3	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–		
<i>Habroplebia</i>																													
<i>fusca</i>											1	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–		
<i>Ecdyonurus</i>																													
<i>torrentis/macani</i>						1	2	1	3	3																			
<i>Baetis</i>																													
<i>fuscatus/scambus</i>																													
<i>Ephemera</i>																													
<i>danica</i>																													
<i>Ecdyonurus</i>																													
<i>ujbelyi</i>											1																		
<i>Cloeon dipterum</i>																													
<i>Habroplebia</i>																													
<i>lauta</i>																													
$\bar{N}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{5}{1}$	$\frac{19}{1}$	$\frac{17}{1}$	$\frac{25}{1}$	$\frac{54}{1}$	$\frac{70}{2}$	$\frac{100}{4}$	$\frac{150}{6}$	$\frac{415}{6}$	$\frac{335}{5}$	$\frac{105}{6}$	$\frac{71}{5}$	$\frac{50}{4}$	$\frac{752}{4}$	$\frac{2987}{5}$	$\frac{3685}{3}$	$\frac{2974}{5}$	$\frac{1703}{6}$	$\frac{1408}{6}$	$\frac{870}{6}$	$\frac{744}{6}$	$\frac{442}{5}$	$\frac{744}{5}$	$\frac{442}{5}$	$\frac{91}{6}$	$\frac{8}{3}$	$\frac{2}{2}$	
$n$	1	1	1	1	1	1	2	4	6	6	5	6	5	4	4	5	3	5	6	6	6	6	5	5	6	5	3	2	1

N = Individuen/Dekade; n = Artenzahl/Dekade.



Der zeitliche Verlauf der Diversität ist in Abb. 6 für die genannten Jahre dargestellt. Dabei fällt auf (wiederum ein Hinweis auf die Konstanz der Ephemeropterenbesiedlung im Breitenbach), daß alle Kurven weitgehend gleichsinnig verlaufen und nur die Kurve für den Herbst 1984 ausschert. Demnach dürfen für den Breitenbach (und vergleichbare Epirhithralbereiche?) bezüglich der Ephemeropteren-Diversität ein Hauptgipfel im Frühjahr (Mai) und ein Nebengipfel im Hochsommer (August/September) als reguläre jährliche Abfolge gelten. Unregelmäßig ist die Depression des Hochsommertgipfels im Jahr 1984. Die Ursachen liegen im schon diskutierten Ausbleiben einer hinreichend starken 2. Generation von *Centroptilum luteolum* in Kombination mit einer über-

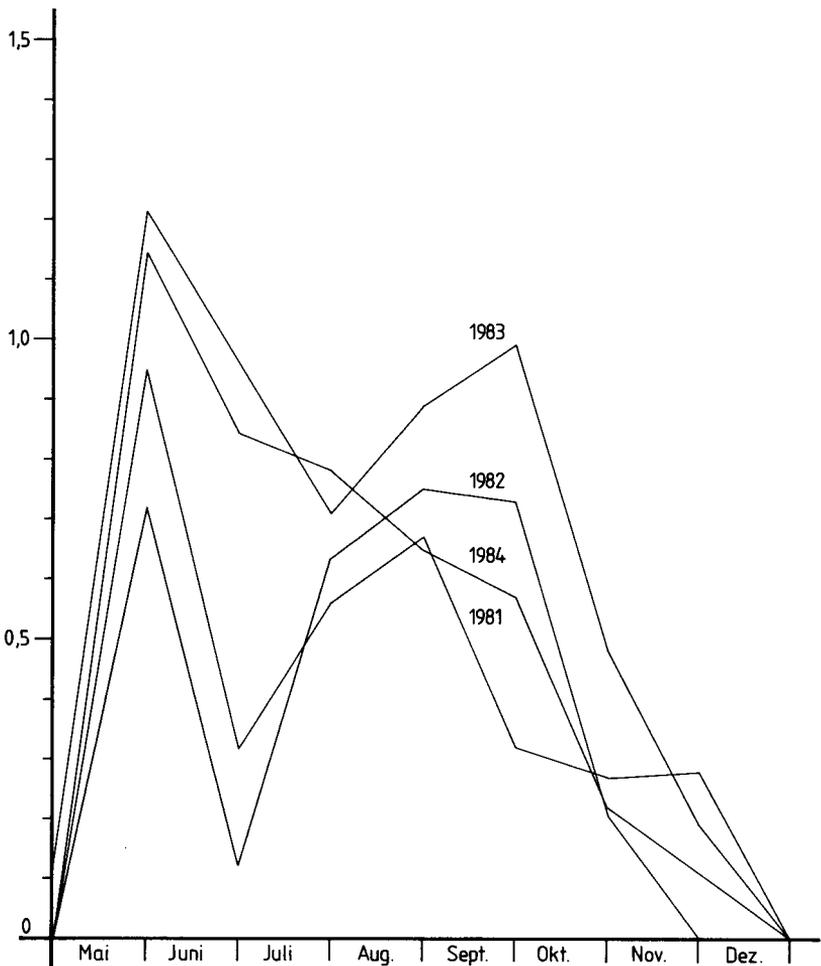


Abb. 6. Zeitlicher Verlauf der Ephemeroptera-Diversität; Schlupfraten jeweils in Monate zusammengefaßt.

durchschnittlich starken 2. Generation von *Baetis rhodani*. Dieser Effekt wird durch die überdurchschnittlich ausgedehnte Länge der Flugzeit von *Ephemerella mucronata* und *Paraleptophlebia submarginata* als Folge eines naßkalten Frühlommers und — nach Wetterbesserung — den fast gleichzeitigen Massenschlupf von *Ephemerella ignita* und *Baetis rhodani* verstärkt, denn dadurch fehlt das Diversitätsminimum im Juli/August. Dieser Fall mag verdeutlichen, daß wahrscheinlich im wechselhaften Sommerklima Mitteleuropas das Hochsommer-Diversitätsmaximum weniger fixiert ist als das Frühjahrsmaximum (Mai).

Aufgrund der gleichsinnig verlaufenden Diversitätsmuster darf man vermuten, daß das Integral der Diversität Jahr für Jahr einen ähnlichen Wert an-

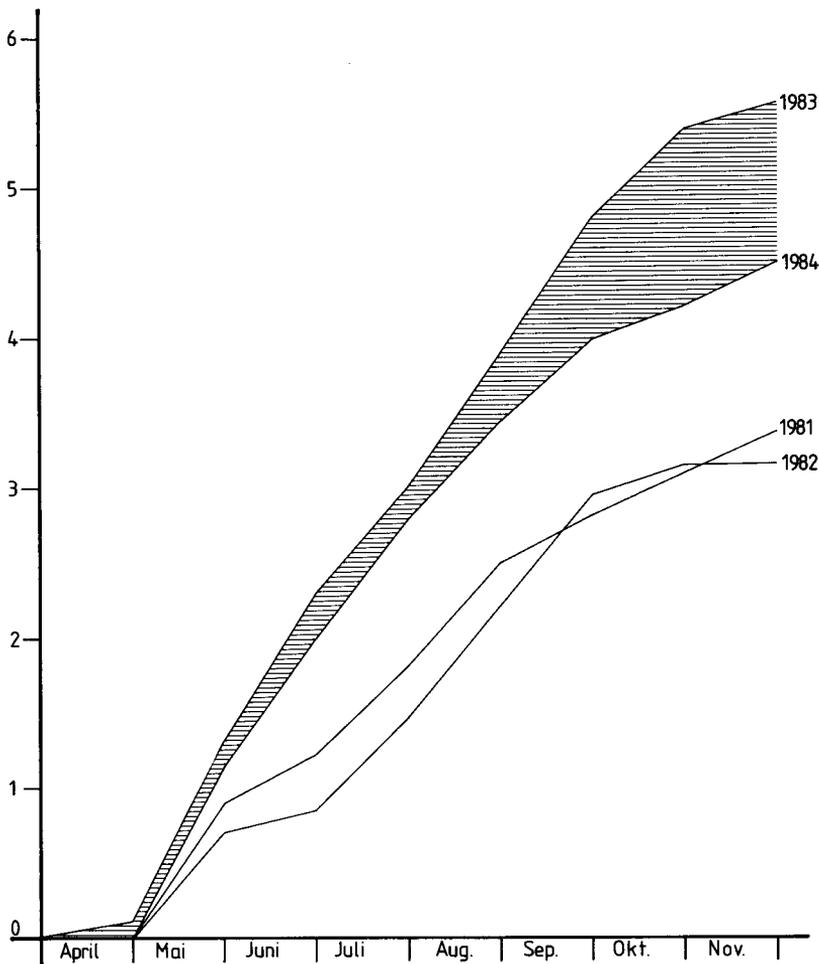


Abb. 7. Summation der monatlichen Ephemeroptera-Diversitätswerte. Die schraffierte Fläche verdeutlicht den Diversitätsverlust des Jahres 1984 gegenüber 1983.

strebt. Demnach hätte ein Ökosystem ein jeweils charakteristisches Reservoir an Mannigfaltigkeit, das jährlich in unterschiedlichen Teilsommen — auf die Emergenz bezogen — ausgeschüttet wird. Extreme Ereignisse können das Diversitätsmaximum vermindern, jedoch in der Regel nicht nachhaltig. Die Kurven in Abb. 7 beruhen auf einer Summation der monatlichen Diversitätswerte. Für 1981 und 1982 erreichen sie fast den gleichen Maximalwert von 3 (dieser liegt wegen des schon erwähnten Nicht-Erkennens subrezedenter Arten für den Breitenbach zu niedrig). Gut vergleichbar sind wiederum die Kurven für 1983 und 1984. Der Maximalwert von ca. 5,6 für 1983 liegt deutlich optimaler als der für 1984 mit ca. 4,5; die hervorgehobene Fläche verdeutlicht den Verlust an Diversität durch nichtreguläre Ereignisse (außergewöhnlich niedriger Wasserstand im Sommer/Herbst 1983 mit Folgen für 1984, 2 starke Hochwasserwellen im Frühjahr 1984, überdurchschnittlich hohe Wasserführung im 1. Halbjahr 1984).

## 11. Ephemeropterenemergenz in räumlicher Verteilung

Erwartungsgemäß sind die Ephemeropterenarten im Breitenbach nicht homogen verteilt, sondern in Abhängigkeit von Strömung, Substrat, Nahrung und klimaler Änderung des Temperaturregimes. Einsinnige Emergenzänderungen im Längsprofil dürften im wesentlichen durch diesen Temperaturklim, aber auch durch Drift verursacht werden. Dagegen widerspiegeln signifikant herausfallende Emergenzwerte eher lokale Besonderheiten von Strömung, Substrat, Nahrung und Konkurrenz, oder sie sind zufällig (besonders bei subrezedentem Auftreten der Arten).

Da von den 7 im Jahre 1983 betriebenen Fallen im Jahr 1984 nur 5 verblieben, ist es zweckmäßig, die Emergenz 1983 auf zweierlei Weise aufzuschlüsseln:

- für den direkten Vergleich der in beiden Jahren betriebenen Fallen (A, B, C, E, G);
- für die Auswertung des Gesamtmaterials (alle Fallen, d. h. A bis G).

Tabelle 10 weist für die im Breitenbach 1984 und/oder 1983 in der Emergenz enthaltenen Ephemeropterenarten den prozentualen Anteil pro Falle aus. Einzel Exemplare in der jeweiligen Falle sind mit + gekennzeichnet.

Für relative Homogenität des Breitenbaches als Ökosystem spricht, daß die fest etablierten Ephemeropterenarten in allen Fallen auftraten, d. h. den gesamten Bachlauf besiedeln. Der gehäufte Nachweis von Subrezedenten im Unterlauf ist für ein epirhithrales Gewässer typisch und überrascht daher nicht.

Die unterschiedlichen Verteilungsmuster werden übersichtlicher durch Tabelle 11, in der nicht die realen Anteile, sondern deren Abweichung von einer regelmäßigen Verteilung aufgelistet sind, berechnet als:

Tabelle 10. Artanteil (in %)/Fälle.

	A	B	C	D	E	F	G	Summe (Jahr)
<i>Baetis rhodani</i>	7,59	26,40	3,87		35,13		27,01	100 % 1984
	8,66	17,91	2,61		34,38		36,44	100 % 1983
	5,91	12,21	1,78	18,88	23,43	12,95	24,84	100 % 1983
<i>Baetis vernus</i>	43,57	35,20	5,87		12,08		3,28	100 % 1984
	11,59	15,24	3,86		18,96		50,35	100 % 1983
	7,57	9,94	2,52	15,89	12,37	18,36	32,85	100 % 1983
<i>Ephemerella ignita</i>	0,22	2,91	0,70		41,02		55,15	100 % 1984
	0,26	19,50	6,72		40,71		32,81	100 % 1983
	0,12	9,12	3,14	16,76	19,04	36,48	15,34	100 % 1983
<i>Ephemerella mucronata</i>	0,00	5,03	3,99		30,18		60,80	100 % 1984
	2,74	1,96	7,06		35,69		52,55	100 % 1983
	1,48	1,06	3,82	1,27	19,28	44,70	28,39	100 % 1983
<i>Paraleptophlebia submarginata</i>	0,72	1,21	4,82		7,95		85,30	100 % 1984
	2,47	1,85	16,67		16,05		62,96	100 % 1983
	1,49	1,12	10,07	4,48	9,70	35,08	38,06	100 % 1983
<i>Centroptilum luteolum</i>	4,00	4,00	52,00		8,00		32,00	100 % 1984
	0,60	1,20	91,02		4,49		2,69	100 % 1983
	0,54	1,09	82,83	0,55	4,09	8,45	2,45	100 % 1983
<i>Habrophlebia fusca</i>	–	8,33	66,67		8,33		16,67	100 % 1984
	–	11,11	77,78		0,00		11,11	100 % 1983
	–	10,00	70,00	–	0,00	10,00	10,00	100 % 1983
<i>Baetis scambus/fuscatus</i>	–	–	37,50		62,50		0,00	100 % 1984
	–	–	11,11	–	77,78		11,11	100 % 1983
	–	–	4,17	–	29,17	62,50	4,16	100 % 1983
<i>Ecdyonurus torrentis/macani</i>	–	–	–		–		100,00	100 % 1984
	–	–	–		–		00,00	1983
	–	–	–	–	–	+	00,00	1983
<i>Ephemera danica</i>	–	–	+		+		–	1984
	–	–	–	–	–	–	–	1983
<i>Ecdyonurus ujbelyi</i>	–	–	–		–		+	1984
	–	–	–	–	–	–	–	1983
<i>Cloeon dipterum</i>	–	–	–		+		–	1984
	–	–	–	–	–	–	–	1983
<i>Habrophlebia lauta</i>	–	–	–		–		+	1984
	–	–	–	–	–	–	–	1983
<i>Epeorus sylvicola</i>	–	–	–		–		–	1984
	–	–	–	–	–	–	+	1983
<i>Baetis muticus</i>	–	–	–		–		–	1984
	–	–	–	+	–	–	–	1983

Obere Zeile: Jahr 1984 – mittlere Zeile: Jahr 1983 (Fallen A, B, C, E, G) – untere Zeile: Jahr 1983 (Fallen A, B, C, D, E, F, G).

+ = Einzelindividuen.

Tabelle 11. Abweichung von der regelmäßigen Verteilung/Falle.

	A	B	C	D	E	F	G	Summe	Jahr
<i>Baetis rhodani</i>	0,38	1,32	0,19		1,76		1,35	5	1984
	0,43	0,90	0,13		1,72		1,82	5	1983
	0,41	0,85	0,12	1,32	1,64	0,91	1,74	7	1983
<i>Baetis vernus</i>	2,18	1,76	0,29		0,60		0,17	5	1984
	0,58	0,76	0,19		0,95		2,52	5	1983
	0,53	0,69	0,18	1,11	0,87	1,32	2,30	7	1983
<i>Ephemerella ignita</i>	0,01	0,15	0,03		2,05		2,76	5	1984
	0,01	0,97	0,34		2,04		1,64	5	1983
	0,01	0,64	0,22	1,17	1,33	2,55	1,08	7	1983
<i>Ephemerella mucronata</i>	0,00	0,25	0,20		1,51		3,04	5	1984
	0,14	0,10	0,35		1,78		2,63	5	1983
	0,10	0,07	0,27	0,09	1,35	3,13	1,99	7	1983
<i>Paraleptophlebia submarginata</i>	0,04	0,06	0,24		0,40		4,26	5	1984
	0,13	0,09	0,83		0,80		3,15	5	1983
	0,10	0,08	0,71	0,31	0,68	2,46	2,66	7	1983
<i>Centroptilum luteolum</i>	0,20	0,20	2,60		0,40		1,60	5	1984
	0,03	0,06	4,55		0,23		0,13	5	1983
	0,04	0,08	5,80	0,04	0,28	0,59	0,17	7	1983
<i>Habrophlebia fusca</i>	–	0,42	3,33		0,42		0,83	5	1984
	–	0,56	3,88		0,00		0,56	5	1983
	–	0,70	4,90	–	0,00	0,70	0,70	7	1983
<i>Baetis scambus/fuscatus</i>	–	–	1,87		3,13		0,00	5	1984
	–	–	0,56		3,89		0,55	5	1983
	–	–	0,29	–	2,04	4,38	0,29	7	1983
<i>Ecdyonurus torrentis/macani</i>	–	–	–		–		5,00	5	1984
	–	–	–		–		0,00		1983
	–	–	–	–	–	+	0,00		1983

Index: Quotient aus realem %-Anteil und theoretischem %-Anteil

$$\left( = \frac{\% \text{-Anteil} \times \text{Fallenzahl}}{100 \%} \right).$$

Obere Zeile: Jahr 1984 – mittlere Zeile: Jahr 1983 (Fallen A, B, C, E, G) – untere Zeile: Jahr 1983 (Fallen A, B, C, D, E, F, G).

$$v_i = \frac{\text{Fallenanteil der Art}_i \times \text{Fallenzahl}^1}{\text{Summe der Art}_i \text{ in allen Fallen}}$$

<sup>1</sup> Bei einer regelmäßigen Verteilung ist  $v_i = 1$ . Mit zunehmender Unterrepräsentanz strebt  $v_i$  gegen 0, mit zunehmender Überrepräsentanz gegen den Wert der Fallenzahl.

Beim Interpretieren der Werte in Tabelle 10, 11 und 14 ist zu beachten, daß klinale Verteilungen durch einsinnige Änderung der Fallenfolge A, B, E, G zum Ausdruck kommen müssen, während Falle C in erster Hinsicht Substratpräferenz widerspiegelt (erhöhte Werte bei Argyllophilie, erniedrigte Werte bei anderer Substratbevorzugung). Mit den Fallen D und F kann für 1983 geprüft werden, ob vermutete klinale Verteilung in Richtung Signifikanz oder Zufall tendiert.

Die Verteilungsmuster lassen sich kategorisieren, indem sie den Repräsentanztypen nach MÜLLER (1978)<sup>2</sup> zugeordnet werden (Tabelle 12).

Alle im Breitenbach stet auftretenden Ephemeroptera sind entweder dispers oder transgredient (dann meist mit Schwerpunkt zum Bachunterlauf) verteilt. Aufgrund der relativen Homogenität des Breitenbaches entsprechen diese Repräsentanztypen den Erwartungen. Daß *Centroptilum luteolum* aufgrund der Präferenz der Larven für sandiges Substrat im Bereich C zur Hochrepräsentanz tendiert, unterstreicht nur den Störwert des anthropogenen Eingriffs, auf den im Kap. 13 noch eingegangen wird. Auch bei *Habrophlebia fusca* ist die Bevorzugung sandigen Substrates augenfällig.

Weiterhin verdient das exklusive Auftreten von *Ecdyonurus torrentis/macani* im Bachunterlauf Erwähnung, da auch eine transgrediente (so *Ephemera danica*) oder disperse Verteilung denkbar wäre.

*Baetis vernus* zeichnet sich nicht nur durch besonders starke jährliche Abundanzschwankungen aus (in der EPT-Emergenz des Breitenbaches nach ILLIES et al., 1977, zwischen 4 % und 54 %!), sondern im Vergleichszeitraum 1984/83 auch durch einen unterschiedlichen Verteilungstrend. Zur Prüfung, wie die Verteilung langjährig ist, wurden in diesem Falle die Emergenzdaten früherer Jahre herangezogen (Tabelle 13) mit der Prämisse genügend verlässlicher Determination. Danach ist der Verteilungstyp dieser Art im gesamten Zeitraum

---

<sup>2</sup> „Exklusive“ sind mit mindestens 90 % in einem Katenaglie (hier Haus) konzentriert und als hochrepräsentante Art für dieses charakteristisch.

„Transgrediente“ dagegen verbinden mehrere Glieder der Katena, da sie in keinem Glied 90 % erreichen. Man unterteilt sie in proximale und distante Transgredienten.

„Proximale“ können ihrerseits als

„Superiore“ in einem der benachbarten Katenaglieder stark gehäuft, d. h. mit einer Individuenmenge von mindestens 70 % auftreten und damit einen Schwerpunkt ihrer an sich disperiven Verteilung bilden, während sie im Nachbarglied dann als „Inferiore“ zu werten sind.

„Äquale“ bleiben dagegen mit ihren Prozentanteilen in den beiden benachbarten Katenaggliedern unter dieser Grenze.

„Distante“ sind Transgrediente, die 90 % Häufigkeit in 2 voneinander entfernten Gliedern der Katena erreichen.

„Disperse“ erreichen weder in 2 benachbarten noch in zwei entfernten Gliedern zusammen 90 %.

Tabelle 12. Repräsentanz.

<i>Baetis rhodani</i>	dispers transgredient-proximal-superior (▼) dispers
<i>Baetis vernus</i>	transgredient-proximal-superior (▲) dispers dispers
<i>Ephemerella ignita</i>	transgredient-proximal-superior (▼) transgredient-proximal-superior (▼) dispers
<i>Ephemerella mucronata</i>	transgredient-proximal-superior (▼) transgredient-proximal-superior (▼) transgredient-proximal-superior (▼)
<i>Paraleptophlebia submarginata</i>	transgredient-proximal-superior (▼) transgredient-proximal-superior (▼) transgredient-proximal-superior (▼)
<i>Centroptilum luteolum</i>	dispers (mit Schwerpunkt Sand) exklusiv (Sand) transgredient-proximal-superior (Sand)
<i>Habroptlebia fusca</i>	transgredient-proximal-superior (Sand) transgredient-proximal-superior (Sand) transgredient-proximal-superior (Sand)
<i>Baetis scambus/fuscatus</i>	transgredient-proximal-superior (X) transgredient-proximal-superior (X) transgredient-proximal-äqual (X)
<i>Ecdyonurus torrentis/macani</i>	exklusiv (▼) – –

Obere Zeile: Jahr 1984 – mittlere Zeile: Jahr 1983 (Fallen A, B, C, E, G) – untere Zeile: Jahr 1983 (Fallen A, B, C, D, E, F, G).

(▲) bevorzugt Oberlauf; (X) bevorzugt Mittellauf; (▼) bevorzugt Unterlauf.

1974 bis 1982 dispers gewesen, lediglich sandiges Substrat wird gemieden. Ob die z. T. erheblichen Abweichungen von der regelmäßigen Verteilung von der im Laufe der Zeit wechselnden Struktur des Bachbettes beeinflusst werden oder ganz zufällig sind, kann mit der Emergenzmethode nicht geklärt werden.

*Ephemerella mucronata* sollte als boreo-montan verbreitetes Faunenelement den kühlen Bachoberlauf bevorzugen. Eigenartigerweise ist die Präferenz für den unteren Bereich des Breitenbaches noch deutlicher ausgeprägt als bei *Ephemerella ignita* (holomediterranes Faunenelement expansiven Typs!). Möglicherweise liegt hier aber nur ein Driftphänomen vor, denn die Larven von *E.*

Tabelle 13. Abweichung der regelmäßigen Verteilung von *Baetis vernus* in den Vorjahren.

A	I	B	III	C	D	E	F	G	Jahr
	0,67	2,03	0,93	0,37					1974
	1,82	0,37	0,39	1,42					1975
	1,59	0,92	0,96	0,53					1976
	0,90	1,35	1,17	1,02		0,56			1977
	1,30	0,66	0,94	0,99		1,11			1978
	0,77	1,17	0,98	0,74		1,34			1979
	0,93	1,31	1,10	0,60		1,06			1980
	1,34	0,76	1,06	0,22*		1,26	1,36		1981
	0,86	1,14	0,88	0,13*		2,12	1,05	0,82	1982

\* Bachstrecke künstlich versandet!

*mucronata* sind als Uw-Strategen der Strömung um Monate länger ausgesetzt als die *E. ignita* mit Us-Strategie.

## 12. Artenkombination in räumlicher Verteilung

Die Artenkombinationen und deren Dominanzstrukturen im Einzugsbereich der Fallen und damit in gewässerrepräsentativer Abfolge verdeutlicht Tabelle 14 synoptisch. Hier sind die Jahresemergenzen jeder Falle mit 100 % festgesetzt und die Anteile der Arten prozentual ausgewiesen. Sowie eine Art im Vergleich zu ihrer Durchschnittsabundanz (berechnet aus allen Fallen) über- oder unterrepräsentiert auftritt, ist das durch einen entsprechend gerichteten Pfeil gekennzeichnet. Auffällig ist, daß sich auch Falle C mit dem anthropogenen Sandgrund von den kinalen Änderungen bezüglich Artenzahlen und Dominanzstrukturen her harmonisch einreicht.

In Quellnähe (Bereich A) siedeln nur 2 Arten, die ihre Durchschnittsabundanz behaupten, außerdem 4 Arten, die gegenüber den Vergleichsstrecken mehr oder weniger stark benachteiligt sind.

Bereich B, noch krenal beeinflusst, weist ähnliche Verhältnisse auf, jedoch siedelt eine Art mehr, und *Ephemerella ignita* ist bei genügend warmem Frühsummer (1983) nicht mehr benachteiligt.

Weiter bachabwärts, im Bereich C, treten nunmehr trotz homogenem, wenig gewässertypischem Sandsubstrat 9 Ephemeropterenarten auf, davon jährlich 6 in der für sie typischen Durchschnittsdominanz.

Strecke E, schon zum Unterlauf vermittelnd, beherbergt 10 Arten, davon ist — unerklärlicherweise — *Paraleptophlebia submarginata* sowohl 1984 als auch 1983 unterrepräsentiert.

Im Bereich G, mündungsnah, siedeln 12 Ephemeropterenarten, diese zueinander in ausgeglichener Dominanzstruktur. Bereich G wäre vermutlich noch diverser und harmonischer besiedelt, wenn sich die Taxozönose von ge-

Tabelle 14. Dominanzstruktur/Fälle (1984/1983).

	A	B	C	D	E	F	G	Durchschnitts- Gesamtdominanz (laut Tab. 4)
<i>Baetis rhodani</i>	64,82	86,45	75,59		76,72		61,68	73,02
	70,79	74,23	32,10	72,86	76,79	50,46	64,38	66,22 ( 68,56)
<i>Baetis vernus</i>	34,56†	10,71†	10,64†		2,45↓		0,70†††	6,78
	27,89	18,60	14,00	18,86	12,47	22,60	26,20	20,37 ( 20,19)
<i>Ephemera ignita</i>	0,34††††	1,76†††	2,50††		16,15		23,21	13,46
	0,18†††	6,59	6,74	7,68	7,41	16,88†	4,72↓	7,87 ( 5,59)
<i>Ephemera mucronata</i>	0,00††	0,89††	4,23		3,57		7,52†	3,36
	0,61††	0,22††	2,38	0,17††	2,18	6,01†	2,54	2,29 ( 1,88)
<i>Paraleptophlebia submarginata</i>	0,21††	0,13††	3,13		0,58††		6,48†	2,43
	0,35†	0,13†	3,57†	0,34†	0,62↓	2,68†	1,93	1,30 ( 1,19)
<i>Centroptilum luteolum</i>	0,07	0,03	2,03†		0,04		0,15	0,14
	0,18†	0,18†	40,16†††	0,06†	0,36†	0,88†	0,17†	1,78 ( 2,46)
<i>Habrophlebia fusca</i>		0,03	1,25		0,02		0,04	0,07
		0,05	0,92		0,00	0,03	0,02	0,05 ( 0,06)
<i>Baetis scambus/fuscatus</i>			0,47		0,09		0,00	0,05
			0,13		0,17	0,43	0,02	0,12 ( 0,06)
<i>Ecdyonurus torrentis/macani</i>							0,18	0,06
						0,03	0,00	<0,02 ( 0,00)
<i>Ephemera danica</i>			0,16		0,01			0,01
			0,00		0,00			0,00 ( 0,00)
<i>Ecdyonurus ujbelyi</i>							0,02	<0,01
							0,00	0,00 ( 0,00)
<i>Cloeon dipterum</i>					0,01			<0,01
					0,00			0,00 ( 0,00)
<i>Habrophlebia lauta</i>							0,02	<0,01
							0,00	0,00 ( 0,00)
<i>Epeorus sylvicola</i>							0,00	0,00
							0,02	<0,02 ( 0,01)
<i>Baetis muticus</i>								0,00
				0,03				<0,02 ( 0,00)
1984	100,00	100,00	100,00		100,00		100,00	100,00
1983	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00 (100,00)

Gegenüber der Durchschnittsabundanz je Klasse † (erhöht) bzw. ‡ (erniedrigt).

wässerabwärts her genügend rekolonisieren könnte. Die faunenveredete Fulda ist aber dazu nicht ausreichend in der Lage; im Gegenteil muß mit einem Verdünnungseffekt der Breitenbach-Populationen durch Drift und Abflug in bisher unbekannter Größenordnung gerechnet werden.

### 13. Diversität im Längsprofil des Breitenbaches am Beispiel der Ephemeropteren-Emergenz

Um den in Kap. 12 verbal beschriebenen Sachverhalt mathematisch zu fassen und die anthropogene Substratveränderung im Bereich C als Störung darzustellen, ist die SHANNON-WEAVER-Diversität nicht ausreichend, da in ihr die sehr unterschiedlichen Individuendichten/Fallenfläche nicht berücksichtigt werden.

In eine — wesentlich aufwendigere — Diversitätsberechnung nach BRILLOUIN gehen zwar die absoluten Individuenmengen ein, aber auch hier zeigt die Wertefolge nicht das erwartete Bild im Sinne einer klaren klinalen Änderung, wie sie für ein rhithrales Ökosystem a priori postuliert werden darf. Im Falle des Breitenbaches muß zusätzlich der Bereich C (Sandstrecke) mit seiner Arten- und Individuenverödung deutlich durch einen niedrigen Wert herausfallen.

Nach der SHANNON-WEAVER-Formel ergibt sich aber (Tabelle 15):

	A	B	C	D	E	F	G
1983:	0,674	0,750	1,449!	0,779	0,801	1,317	0,964!
1984:	0,685	0,491!	0,954!		0,754		1,070

In den Fällen wurden folgende Individuensummen erfaßt (Tabelle 16):

	A	B	C	D	E	F	G
1983:	1140	2247	757	3541	4170	3508	5272
1984:	1461	3809	639		5712		5462

Die Wertescharen aus Tabelle 16/17 sind nun so in Beziehung zu setzen, daß weder der absolute Diversitätsaspekt noch die Individuendichte überrepräsentiert werden. Zugleich soll der gesuchte Koeffizient aus Gründen der Vergleichbarkeit ein relativer Wert sein. Dafür bietet sich die Abweichung von der regelmäßigen Verteilung —  $v_i$  — an (s. S. 236); aus Tabelle 16 ergibt sich folglich (Tabelle 17):

	A	B	C	D	E	F	G
1983:	0,39	0,76	0,26	1,20	1,41	1,19	1,79
1984:	0,43	1,11	0,19		1,67		1,60

Durch Multiplikation der korrespondierenden  $v_i$ - und Diversitätswerte nach SHANNON-WEAVER erhält man eine „dichtekorrigierte Diversität“,  $H_i$ , die alle oben gestellten Anforderungen, sowohl die klinalen als auch die lokalen Gegebenheiten im Geschehen der Ephemeroptera-Emergenz am Breitenbach widerzuspiegeln, voll erfüllt (Tabelle 18):

	A	B	C	D	E	F	G
1983:	0,263	0,570	0,376	0,935	1,130	1,568	1,726
1984:	0,295	0,546	0,181		1,259		1,712

Maßstäblich übertragen auf den Abstand der Fallenstandorte am Breitenbach ergeben die  $H_i$ -Werte für beide Jahre nicht nur einen fast kongruenten, sondern auch regelmäßigen Kurvenverlauf, in geforderter Weise gestört durch die anthropogene Substratveränderung im Bereich C (Abb. 8).

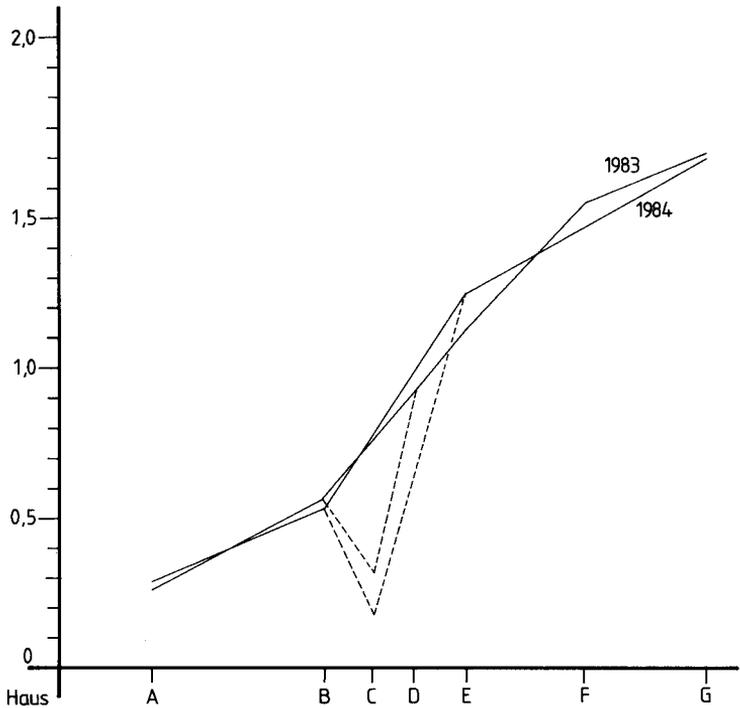


Abb. 8. Klinaler Verlauf der „dichtekorrigierten Diversität“  $H_i$  der Ephemeroptera im Breitenbach (vgl. Text).

Dieser Kurvenverlauf läßt vermuten, daß im Längsprofil eines Epirhithrals ein mathematisch faßbarer  $H_i$ -Gradient vorliegt, dem das Besiedlungsgefüge — zumindest der Ephemeroptera — gehorcht.

#### 14. Zusammenfassung

Die Ephemeroptera-Jahresemergenz 1984 des submontan gelegenen Breitenbaches in Hessen (Bundesrepublik Deutschland) wurde analysiert und mit der Vorjahresemergenz verglichen. Als Emergenzfallen dienten 1984 fünf, 1983 sieben Glashäuser (je 6 m lang) entlang einer Bachstrecke von 2000 m.

Einleitend werden Stellung und Anteil der Ephemeroptera im Breitenbach-Ökosystem dargestellt. Nach einer Hochrechnung schlüpfen im Breitenbach pro Jahr über 1 Million Ephemeropteren und 30...40 Millionen andere Insekten.

Mit den Emergenzfallen wurden im Jahr 1984 17 083 Ephemeropteren erfaßt, deren Artenzahl 13 beträgt. Zwei weitere Arten traten in der 1983-Emergenz auf (13 586 Individuen in 11 Arten). Insgesamt umfaßt die revidierte Ephemeroptera-Liste des Breitenbaches nunmehr 16 Arten. Allerdings sind nur 6 Arten (*Baetis rhodani*, *Baetis vernus*, *Ephemerella ignita*, *Ephemerella mucronata*, *Paraleptophlebia submarginata* und *Centropilum luteolum*) im Breitenbach dauerhaft etabliert, wobei die beiden letztgenannten nur in manchen Jahren merklich zur Biomasse beitragen.

Die Dominanzstruktur dieses Artengefüges kann jährlich wechseln, insbesondere treten bei *Baetis vernus* drastische Abundanzschwankungen auf. Nach den Erhebungen 1984 und 1983 bilden die etablierten Ephemeropteren einen flachen Vorsommertgipfel in der 1. Junidekade; ihm folgt eine  $\pm$  ausgeprägte Schlupfdepression, die sich bei ungünstiger Wetterlage bis in den Juli hineinziehen kann. Der sich anschließende, extrem hohe Sommertgipfel umfaßt den Hauptanteil der Jahresemergenz, wird aber im Breitenbach nur durch *Baetis rhodani*, *Baetis vernus* und *Ephemerella ignita* gebildet.

Für 1984 und 1983 verlaufen sowohl die Kurven des zeitlichen Emergenzmusters als auch der monatlichen Diversitätswerte bemerkenswert konform. Eine Summation der Monatsdiversitäten für die einzelnen Jahre veranschaulicht deutlich Diversitätsverluste des Ökosystems durch nichtreguläre Ereignisse (wie Hochwässer, Trockenfallen von Gelegen).

Die im Breitenbach stets auftretenden Ephemeroptera sind entweder dispers oder transgradient-proximal entlang des Längsprofils verteilt. Dies entspricht der weitgehenden Homogenität des Ökosystems bzw. dokumentiert diese.

Um sowohl klinale Änderungen der Ephemeropterenbesiedlung als auch „Störungen“ (bedingt durch lokalen anthropogenen Eingriff, wie Versandung) befriedigend mathematisch beschreiben zu können, wurde eine „dichtekorrigierte SHANNON-WEAVER-Diversität“,  $H_1$ , eingeführt. Das räumliche  $H_1$ -Muster der Ephemeropteren-diversität im Breitenbach für die Jahre 1984 und 1983 zeigt so viel Übereinstimmung und verläuft so harmonisch, daß offenbar im Längsprofil eines Epirhithrals ein klinaler  $H_1$ -Gradient vorliegt, dem das Besiedlungsgefüge — zumindest der Ephemeroptera — gehorcht.

### Summary

Ephemeroptera emerging from the Breitenbach, a submontane stream in Hesse, FRG, in 1984 were analysed and compared with mayfly emergence from the preceding year. Five (1984) or seven (1983) greenhouses, each 6 m long, were used as emergence traps along a 2000 m stretch of stream.

The introduction describes the importance of Ephemeroptera in the Breitenbach ecosystem. One million mayflies, compared to 30–40 million other insects, are estimated to emerge from the Breitenbach every year.

In 1984, 17083 mayfly specimens (13 species) were taken in the traps. The 13586 specimens collected in 1983 included two additional species. The revised Ephemeroptera list from the Breitenbach includes 16 species. However, only six of these (*Baetis rhodani*, *Baetis vernus*, *Ephemerella ignita*, *Ephemerella mucronata*, *Paraleptophlebia submarginata* und *Centroptilum luteolum*) are permanently established in the Breitenbach, and the last two only occasionally contribute significantly to total biomass.

Dominance structure may change from year to year. In particular, the abundance of *Baetis vernus* varies dramatically. According to findings in 1983 and 1984, emergence of established species from the Breitenbach produces a low early summer peak during the first third of June. Thereafter emergence rates are lower, extending, when the weather is unfavourable, into July. Later, there is an extremely high summer peak accounting for most of the annual emergence. In the Breitenbach, however, only *Baetis rhodani*, *Baetis vernus* and *Ephemerella ignita* contribute to this.

Both temporal emergence patterns und monthly diversity show remarkable agreement between 1983 and 1984. Summation of monthly diversity indices clearly demonstrates diversity losses due to exceptional events (e.g., floods, or egg masses falling dry).

Distribution of established Ephemeroptera species along the Breitenbach is either regular (dispersed), or transgradient-proximal, i.e., exhibits a regular cline. This agrees with and documents the considerable homogeneity of the system.

To describe both clinal changes in the Ephemeroptera fauna and "disturbances" (siltation, caused by local human interference) mathematically,  $H_i$ , a density-corrected SHANNON-WEAVER index of diversity is proposed. Spatial patterns of  $H_i$  for Ephemeroptera in 1983 and 1984 agree well and change gradually along the stream, thereby revealing a clinal trend of  $H_i$ , at least for Ephemeroptera, in the epirhithral of the Breitenbach.

## 16. Literatur

- CLIFFORD, H. F. (1982): Life cycles of mayflies (Ephemeroptera), with special reference to voltinism. — *Quaest. Ent.* **18**: 15—90.
- GÜMBEL, D. (1976): Emergenzvergleich zweier Mittelgebirgsquellen 1973. *Schlitzer Produktionsbiologische Studien* (18). — *Arch. Hydrobiol./Suppl.* **50** (1): 1—53.
- HAVELKA, P. (1976): Ceratopogoniden-Emergenz am Breitenbach und am Rohrwiesenbach (1971—1972). *Schlitzer Produktionsbiologische Studien* (16). — *Arch. Hydrobiol./Suppl.* **50**: 54—95.
- ILLIES, J. (1971): Emergenz 1969 im Breitenbach. *Schlitzer Produktionsbiologische Studien* (1). — *Arch. Hydrobiol.* **69** (1): 14—59.
- (1972): Emergenzmessung als neue Methode zur produktionsbiologischen Untersuchung von Fließgewässern. *Schlitzer Produktionsbiologische Studien* (2). — *Verh. dt. zool. Ges.* (65. Jahresvers. 1971): 65—68.
- (1974): Emergenzschwankungen — ein produktionsbiologisches Problem. *Schlitzer Produktionsbiologische Studien* (7). — *Verh. Ges. Ökol., Saarbrücken* 1973. The Hague: Junk, **1974**: 131—142.
- (1978): Vergleichende Emergenzmessung im Breitenbach 1969—1976 (Ins.: Ephemeroptera, Trichoptera, Plecoptera). *Schlitzer Produktionsbiologische Studien* (25). — *Arch. Hydrobiol.* **82**: 432—448.
- (1982): Längsprofil des Breitenbachs im Spiegel der Emergenz (Ins.: Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera). — *Arch. Hydrobiol.* **95** (1/4): 157—168.
- (1983): Ökosystemforschung an einem Mittelgebirgsbach (Emergenzanalyse). — *Verh. Ges. Ökol., Mainz* 1981, Bd. **10**: 247—253.
- ILLIES, J. & MASTELLER, E. C. (1977): A possible explanation of emergence patterns of *Baetis vernus* CURTIS (Ins.: Ephemeroptera) on the Breitenbach. *Schlitz studies on Productivity* (22). — *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* **62**: 315—321.
- JOOST, W. & ZIMMERMANN, W. (1983): Dreijährige Emergenz-Untersuchungen an einem rhithralen Gewässer des Thüringer Waldes als Beitrag zur Ökologie, insbesondere Produktionsbiologie merolimnischer Fraktionen der Bergbach-Biozönose. — *Diss. A, Univ. Leipzig* (unveröffentl.).
- LANDA, V. (1968): Developmental cycles of Central European Ephemeroptera and their interrelations. — *Acta ent. bohemoslov.* **65** (4): 276—284.
- MEIJERING, M. P. D. (1971): Die *Gammarus*-Fauna der Schlitzerländer Fließgewässer. — *Arch. Hydrobiol.* **68**: 575—608.
- MENDL, H. (1973): Limoniinen aus dem Breitenbach (Diptera, Tipulidae). *Schlitzer Produktionsbiologische Studien* (4). — *Arch. Hydrobiol.* **71** (2): 255—270.
- MÜLLER, H. J. et al. (1978): Zur Strukturanalyse der epigäischen Arthropodenfauna einer Rasenkatena durch Kescherfänge. — *Zool. Jb. Syst. Ökol. Geogr.* **105** (1): 131—184.
- RINGE, F. (1974): Chironomiden-Emergenz 1970 in Breitenbach und Rohrwiesenbach. *Schlitzer Produktionsbiologische Studien* (10). — *Arch. Hydrobiol./Suppl.* **45**: 212—304.

- SANDROCK, F. (1978): Vergleichende Emergenzmessung an zwei Bächen des Schlitzerlandes (Breitenbach und Rohrwiesenbach 1970—1971). Schlitzer Produktionsbiologische Studien (24). — Arch. Hydrobiol./Suppl. 54: 328—403.
- SCHMIDT, H.-H. (1984): Einfluß der Temperatur auf die Entwicklung von *Baetis vernus* CURTIS. — Arch. Hydrobiol./Suppl. 69 (3): 364—410.
- SCHWANK, P. (1981): Turbellarien, Oligochaeten und Archianneliden des Breitenbaches und anderer oberhessischer Mittelgebirgsbäche, Teil 1. Schlitzer Produktionsbiologische Studien (43-1). — Arch. Hydrobiol./Suppl. 62: 1—85.
- WAGNER, R. (1973): Psychodiden aus dem Breitenbach (Diptera, Psychodidae) 1970. Schlitzer Produktionsbiologische Studien (5). — Arch. Hydrobiol. 72: 517—524.

## Anschritt des Verfassers:

Dr. UDO JACOB, Altenbrucher Mühlenweg 35, 2190 Cuxhaven-Groden.