

Lebenszyklen von Eintagsfliegen: Spielen sie eine Rolle bei der Wiederbesiedlung unserer Flüsse?

Armin KURECK

Einleitung

Die zeitliche Programmierung des Lebenszyklus ist für das Überleben unter periodisch wechselnden Bedingungen unentbehrlich. Die umfangreiche Literatur allein über Diapausen und die Schlüpfrythmen von Insekten zeigt die Vielfalt der Möglichkeiten, die es hier gibt. Der Anpassungswert ist insbesondere bei solchen Insekten, die nur eine kurze Flugzeit zur Reproduktion nutzen können, offensichtlich. Dazu gehören vor allem die Eintagsfliegen. Besonders gut untersucht ist jedoch die zeitliche Steuerung bei Mücken der Gattung *Clunio* (Chironomidae). Sie leben an verschiedenen Küsten in der Gezeitenzone und haben ihre Entwicklung nicht nur an die Jahres- und Tageszeiten, sondern auch an die lokal verschiedenen Gezeitenzyklen angepasst (NEUMANN 1995).

Unterschiedliche Lebenszyklen sind aber nicht nur eine Anpassung an wechselnde abiotische Bedingungen, sie mindern auch die interspezifische Konkurrenz. Oft finden wir im selben Flussabschnitt Arten mit ganz unterschiedlichen Entwicklungszyklen nebeneinander, obwohl alle ähnlichen jahreszeitlichen Änderungen ausgesetzt sind. Das ist zwar bekannt, doch wird die Bedeutung biologischer Zeitprogramme bei Veränderungen in Ökosystemen oder bei ökotoxikologischen Fragen wenig beachtet. Daher möchte ich hier auf die potentielle Bedeutung unterschiedlicher Lebenszyklen bei der Wiederbesiedlung unserer großen Flüsse hinweisen.

Änderungen im Artenspektrum des Rheins

Im Rhein wurde ein starker Anstieg der Artenzahlen seit den achtziger Jahren beobachtet. Das ist sicher ein Zeichen für die Erholung des Stroms. Die früheren und heutigen Artenzahlen sind aber nicht ohne weiteres vergleichbar. Seit 1986 wurde der Rhein viel intensiver untersucht als früher (TITZNER & KREBS 1996). Einige Arten sind erst in den letzten Jahrzehnten beschrieben worden und können daher nur in neueren Bestandsaufnahmen auftauchen (z.B. *Hydropsyche bulgaromanorum*).

Dazu kommt die immer noch wachsende Zahl bisher gebietsfremder, eingewanderter oder eingeschleppter Arten (Neozoen).

Ein Vergleich ist insbesondere dort problematisch, wo Flussbegradigungen und Staustufen die Struktu-

ren noch in diesem Jahrhundert grundlegend verändert haben. Am Niederrhein gibt es keine Staustufen und die letzte Begradigung war 1825 abgeschlossen. Daher betrachten wir hier nur Arten aus diesem Flussabschnitt. In Abb. 1 sind vier seit langem gut erfasste Gruppen des Makrozoobenthos des Niederrheins dargestellt. Hier sind die typischen potamalen Wasserinsekten, insbesondere die Eintagsfliegen, früh verschwunden und spät zurückgekehrt. Zur Zeit der stärksten Verschmutzung um 1970 gab es im untersuchten Bereich außer einigen Chironomiden keine Wasserinsekten mehr. Das Makrozoobenthos dominierten drei robuste Egel, Schnecken und Wasserasseln (SCHILLER 1990).

Bisher sind nur einige der früher vorhandenen Arten zurückgekehrt. Man geht davon aus, dass sie die verbliebenen chemisch-physikalischen Belastungen eher tolerieren als die noch fehlenden. Die Rückkehrer werden aber auch mit einem geänderten biologischen Umfeld konfrontiert. Sie müssen sich nun neben Arten behaupten, die es früher hier nicht gab und auf die sie sich noch nicht einstellen konn-

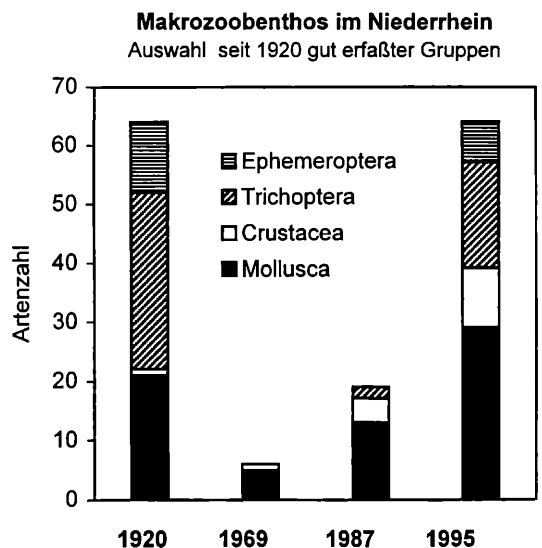


Abbildung 1

Veränderungen in der Artenzahl einiger gut erfasster Gruppen im Makrozoobenthos des Niederrheins
(Daten aus: TITZNER & KREBS 1996, SCHILLER 1990 und SCHÖLL et al. 1995).

ten. Für eine Wiederbesiedlung nach dem Rückgang der Gewässerverschmutzung kann es entscheidend sein, ob eine Art sich neben den Neozoen behaupten kann. Diese haben sich gerade in den durch Kanäle vernetzten schiffbaren Flüssen in letzter Zeit rasant ausgebreitet und vermehrt. (TITTIZER et al. 1994, SCHÖLL et al. 1995, KINZELBACH 1995). Sie haben auch zum Anstieg der Artenzahlen bei den Krebsen und Weichtieren im Rhein nach 1980 beigetragen. Die häufigsten Neozoen im Niederrhein sind in Tab. 1 mit dem ungefähren Jahr ihrer Ankunft aufgelistet.

Flussinsekten, insbesondere Eintagsfliegen: auffällige und empfindliche Arten

Ende der siebziger Jahre kamen die ersten Köcherfliegen zurück, die sich vor allem durch Massenflüge von *Hydropsyche contubernalis* bemerkbar machten. Ihre Rückkehr löste ein lebhaftes Presseecho aus, denn die Massen mottenähnlicher Imagines wurden stellenweise als Plage empfunden. Ähnlich ging es mit den Eintagsfliegen, die erst viel später kamen. Auch hier fiel eine Art durch Massenflüge sofort auf. So lässt sich die Rückkehr gerade der potamalen Insekten recht genau datieren. In Tab. 2 sind die typischen Flussinsekten mit dem ungefähren Jahr ihrer Rückkehr in den Niederrhein zusammengestellt. Die beiden Arten, die durch Massenschwärme auch Laien auffielen, sind fett gedruckt.

Tab. 3 stellt die Eintagsfliegen, die um 1920 aus dem Niederrhein bekannt waren, dem Bestand von 1988 gegenüber. Um 1920 lebten 12 Arten im Niederrhein, darunter auch noch die große *Palingenia longicauda*, deren Biologie im Rhein schon vor über 300 Jahren beschrieben wurde (SWAMMERDAM 1675). Sie ist inzwischen in ganz Deutschland ausgestorben. Auch andere Arten mit Massenschwärmen, wie die "Rheinmücke" *Oligoneuriella rhena* und das "Uferaa" *Ephoron virgo* lebten um 1920 noch im Rhein. Von diesen auffälligen Arten, zu denen wir auch die große *Ephemera vulgata* rechnen können, ist bisher nur eine zurückgekehrt.

Im Folgenden betrachten wir nur Beispiele der Ephemeroptera, denn die Eintagsfliegen sind verbreitete und empfindliche Bioindikatoren in allen Fließgewässern. Sie sind seit langem gut erfasst und meist gut bestimmbar. Ihre geflügelten Stadien können Wanderbarrieren in oder zwischen Flusssystemen überwinden und geeignete Bereiche nach Störungen rasch wieder besiedeln. Einige sind durch synchrones Schlüpfen oder Schwärmen auffällig und zeigen ihre Anwesenheit schon am Ufer. Das macht gerade die potamalen Arten zu guten Indikatoren an den großen Flüssen, in denen die Beprobung der Sohle mit einigem technischen Aufwand verbunden ist. Ephemeropteren haben zudem ausgeprägte biologische Zeitprogramme mit verschiedenen Entwicklungszyklen und Überwinterungsstrategien.

Tabelle 1

Seit 1970 eingewanderte Neozoen mit Massenentwicklung im Niederrhein

seit	Art	Gruppe	Herkunft
1982	<i>Gammarus tigrinus</i>	Amphipoda	Amerik. Ostküste
1988	<i>Corophium curvispinum</i>	Amphipoda	Pontokaspis
1988	<i>Chaetogammarus ischnus</i>	Amphipoda	Pontokaspis
1988	<i>Corbicula fluminea</i>	Bivalvia	Südostasien / USA
1988	<i>Corbicula fluminalis</i>	Bivalvia	Südostasien / USA
1995	<i>Dikergammarus villosus</i>	Amphipoda	Donau
1996	<i>Jaera istri</i>	Isopoda	Donau
1996	<i>Hypania invalida</i>	Polychaeta	Donau

zurück	Art	Ordnung
1978	<i>Hydropsyche contubernalis</i>	Trichoptera
1993	<i>Hydropsyche bulgaromanorum</i>	Trichoptera
1988	<i>Nemoura</i> sp.	Plecoptera
1988	<i>Heptagenia sulphurea</i>	Ephemeroptera
1990	<i>Ephoron virgo</i>	Ephemeroptera

Tabelle 2

Seit 1970 zurückgekehrte potamale Wasserinsekten im Niederrhein (ohne Dipteren). (Fettdruck: Arten mit Massenflug).

Tabelle 3

Eintagsfliegen im Niederrhein um 1920 und 1988

Fett: Arten die durch Größe und/oder Massen besonders auffallen. (Artenliste nach TITTIZER & KREBS 1996)
?? = unsicherer Fund

Eintagsfliegen im Niederrhein	1920	1988
Baetis sp.		+
Baetis fuscatus	+	+
Baetis vernus	+	
Cloeon simile		+
Oligoneuriella rhenana	+	
Rhitrogena diaphana	+	
Ecdyonurus fluminum -Gr. ?	??	
Heptagenia flava	+	
Heptagenia sulphurea	+	+
Ephemerella ignita		+
Caenis horaria	+	
Caenis luctuosa		+
Leptophlebia vespertina	+	
Ephoron virgo	+	+
Ephemera vulgata	+	
Palingenia longicauda	+	

Der Einzelfall:**Rückkehr und Lebenszyklus von *Ephoron virgo***

Im August 1990 und 1991 machten Eintagsfliegen Schlagzeilen im Raum Köln - Bonn. Weiße Insekten umschwärmten abends wie Schneegestöber die Lampen am Rheinufer und behinderten den Verkehr (Abb. 1). Zeitweise mussten sogar Rheinbrücken gesperrt werden.

Presse und Rundfunk berichtete ausführlich darüber und es wurde auch Unsinn über die Biologie dieser ungewohnten Tiere verbreitet. Dabei handelte es sich keineswegs um eine neue Art. *Ephoron virgo* (OLIVIER 1791) ist leicht erkennbar und war früher verbreitet und häufig. Auch ihre Massenschwärme waren seit langem bekannt. Eine eindrucksvolle Schilderung veröffentlichte schon SCHÄFFER (1757). Die in großen Mengen vom Licht angelockten Subimagines wurden stellenweise als Dünger oder Tierfutter genutzt (ILLIES 1968). In Deutschland verschwand die Art mit der zunehmenden Gewässerverschmutzung und stand schließlich als verschollen auf der Roten Liste (PUTHZ 1984). Ihre spektakuläre Rückkehr war daher ein besonders deutliches Zeichen für die Wiederbelebung des Stroms.

In der Literatur stehen immer noch widersprüchliche Angaben zum Lebenszyklus dieser Art. Nach LANDA (1968) überwintern ihre Larven und wachsen erst im folgenden Sommer rasch heran. CLIFFORD (1982) erwähnt, dass *Ephoron virgo* wie die

nearktische *Ephoron album* sowohl univoltine Winter-Zyklen (mit überwinterten Larven) als auch univoltine Sommer-Zyklen (mit überwinterten Eiern) habe. BURMEISTER (1989) und SCHLEUTER et al. (1989) gingen von einer zweijährigen Entwicklung der Larven aus, letztere wegen der großen Streubreite der Larvengrößen im Fluss. Andererseits hatten schon JOLY (1876) bei *Ephoron virgo*, IDE (1935) bei *Ephoron leukon* und EDMUNDS et al. (1956) bei *Ephoron album* lange Eidiapausen im Winter beobachtet.

Mehrjährige Beobachtungen am Rhein zeigen klar eine univoltine Entwicklung mit einer langen Eidiapause im Winter, wie sie auch in Spanien (IBANEZ et al. 1991) und bei anderen Ephoron-Arten in Nordamerika und Japan beobachtet wurde (EDMUNDS et al. 1956, BRITT 1962, WATANABE & TOKAO 1991). Überwinternde Larven wurden nie gefunden. Die Streubreite der Larvengrößen spiegelt die Variabilität innerhalb eines Jahrgangs und erklärt die relativ lange Flugzeit, maximal von Ende Juli bis Anfang September. Das Schema in Abb. 2 zeigt die Entwicklung beispielhaft für Tiere die am 1. August fliegen.

Zum Schlüpfen steigen die Nymphen an die Wasseroberfläche. Sie zeigen dabei eine präzise Tagesperiodik. Eine besondere saisonale und auch eine lunarperiodische Synchronisation, wie sie bei *Povilla adusta*, einer afrikanischen Art aus dieser Familie (Polymitarcidae), bekannt geworden ist (HARTLAND-ROWE 1955), gibt es hier nicht.

Die Männchen schlüpfen etwa 20 Minuten vor den Weibchen, fliegen ans Ufer, häuten sich innerhalb einer Minute zur Imago und schwärmen dann dicht über dem Wasser. Die Weibchen bleiben bei dieser Art im Stadium der Subimago. Sie werden unmittelbar nach dem Schlüpfen begattet und fliegen dann ununterbrochen bis zur Eiablage, meist gut eine Stunde lang. (FONTES 1994, KURECK & FONTES 1996, KURECK 1996). Die Eier werden als 2 Pakete auf der Wasseroberfläche abgelegt, lösen sich voneinander und sinken auf den Grund. Dort kleben sie mit Haftfäden an den Polkappen dauerhaft fest. Anschließend entwickeln sich Embryonen mit gut sichtbaren Augenpunkten, dann stoppt die Entwicklung. Das Diapausestadium ähnelt dem von *Ephemerella ignita*, das BOHLE (1972) beschrieben hat, weniger dem von *Baetis vernus* (BOHLE 1969). Erst nach einer Kälteperiode schlüpfen die Junglarven bei steigenden Temperaturen, im Freiland Ende April bis Anfang Mai, also etwa 9 Monate nach der Eiablage. Sie wachsen dann in 3 Sommermonaten rasch heran. Die Junglarven leben noch im Lückensystem vom Biofilm. Später graben sie dauerhafte U-förmige Röhren im Sediment. Durch diese pumpen sie mit ihren Kiemen am Abdomen das Flusswasser und ernähren sich von feinputikulärem Material das sie mit feinsten Filterborsten abfiltrieren (HEINEN 1995).

Aus einigen Eiern schlüpfen nach dem Temperaturanstieg im Frühjahr noch keine Junglarven. Die Eier überleben aber bis nach einer zweiten oder



Abbildung 2

Anflug von *Ephoron virgo* an einer Laterne in Köln im August 1991. Hier auf einer hohen Rheinbrücke fliegen fast nur Weibchen, die schon begattet und kurz vor der Eiablage sind. Dies ist also nicht der "Hochzeitsflug" dieser Art. Die Männchen bleiben nahe beim Fluss und schwärmen dicht über dem Wasser, wo sie die frisch geschlüpften Weibchen erwarten. Dort werden auch sie von künstlichen Lichtquellen angelockt.

weiteren Kälteperioden dann die Larven ausschlüpfen. Im Labor erhielten wir so noch nach mehr als 3 Jahren und bis zu 5 Kälteperioden vitale Larven. Ein derart lange Lagerzeit der Eier ist bisher von keiner anderen Eintagsfliege bekannt. Für Versuche

hat das große praktische Vorteile, da man immer schlüpfreife Eier zur Verfügung halten kann. Das wurde auch bereits für unsere Zuchtversuche und für ökotoxikologische Tests genutzt (GREVE et al. 1999). Die Eier sind mechanisch stabil und gegen

Sauerstoffmangel wenig empfindlich (FONTES 1994). Auch die Klebefäden halten im Labor jahrelang. Verpilzungen sind kein Problem. Im Freiland kann es zu einer Risikostreuung beitragen, wenn einige Eier in einer "Ei-Bank" überdauern, ähnlich wie bei einigen Plekopteren (ZWICK 1996, FRUTIGER 1996).

Das robuste Eistadium mit der langen Diapause erscheint vorteilhaft. Dreiviertel des Jahres, und damit auch den ganzen Winter, überdauert die Art geschützt. Die Larven sind nur ein Vierteljahr aktiv und damit der Konkurrenz oder Nachstellung anderer Arten aber auch potentiellen toxischen Stoßbelastungen in belasteten Flüssen ausgesetzt. Sie können so auch die nahrungsarme Zeit meiden und die Blüte des Phytoplanktons im Sommer optimal nutzen, die gerade im Niederrhein deutlich ausgeprägt ist (FRIEDRICH 1990).

Strategien anderer Arten

Diese günstig erscheinende Lebenszyklus-Strategie finden wir aber nicht bei allen Ephemeropteren. CLIFFORD (1982) hat Lebenszyklen von 297 Arten, meist aus der nördlichen Hemisphäre, zusammengestellt. Nur knapp die Hälfte von ihnen überwintert im Ei. 63 % der Arten haben eine Generation pro Jahr, nur 4 % verbringen 2-3 Jahre im Larvenstadium. Der Rest hat entweder mit mehreren Generationen pro Jahr oder wechselt je nach Bedingungen.

Andere große Ephemeropteren mit grabenden Larven, die mit *Ephoron virgo* vergleichbar sind, wie *Ephemera danica* oder *Ephemera vulgata*, sind das ganze Jahr über als Larven präsent und brauchen in der Regel 2 Jahre bis sie ausgewachsen sind (Abb. 3). Dabei leben mehrere Kohorten nebeneinander im Gewässer. *Palingenia longicauda* soll sogar drei Jahren lang wachsen, was aber nicht sicher belegt ist (LANDA 1968). Bei *Ephemera danica* beeinflusst die Ernährung die Generationszeit (WHELAN 1980). Wenn das Futterangebot sehr gut ist, kann sie bereits nach einem Jahr schlüpfen, sonst braucht sie zwei oder gar drei Jahre (SVENSSON 1977). Mit dieser Strategie ist die in Bächen häufige Art offenbar erfolgreich. Die ähnliche *Ephemera vulgata*, die früher auch im Niederrhein lebte, ist in belasteten Flüssen nicht mehr so verbreitet. Das könnte auch an ihrer langen Larvenzeit liegen, denn bisher ist keine der Arten mit mehrjähriger Larvalzeit in den Niederrhein zurückgekehrt.

Andererseits fehlt auch die "Rheinmücke" *Oligoneurielle rhenana* immer noch. Sie war (wie der Name sagt) früher im Rhein und anderen Flüssen sehr häufig und bildete wie *Ephoron virgo* Massenschwärme im August (MARTEN 1986). Sie hat auch einen ähnlichen Entwicklungszyklus wie mit einer langen winterlichen Diapause und einer kurzen Larvalzeit im Sommer. Ihre Larven graben nicht, sondern sitzen in der Strömung auf Steinen, ernähren sich aber auch als Filtrierer. Diese Art ist

kürzlich wieder in großen Dichten in die obere Elbe zurückgekehrt (SCHÖLL 1998). Sie fehlt aber immer noch im Rhein, obwohl sie in den Zuflüssen vorkommt (z.B. JANSEN et al. 1997). Bei dieser eher epipotamalen Art vermutet man, dass sie die heutige Salzbelastung im Rhein vielleicht nicht trägt. Experimentelle Untersuchungen dazu sind aber nicht bekannt.

Heptagenia sulphurea hat den Rhein inzwischen wieder gut besiedelt, fiel aber nie durch Massenschwärme auf. Sie hat einen völlig anderen Entwicklungszyklus mit meist zwei Generationen pro Jahr. Eine Generation überwintert als Larve und fliegt im Mai, die Sommergeneration schlüpft im Herbst. So sind den größten Teil des Jahres Larven aktiv im Fluss und damit potentiellen Stoßbelastungen und Prädatoren länger ausgesetzt. *Heptagenia* gehört aber zu einem ganz anderen Lebensformtyp. Ihre abgeplatteten Larven sitzen auf oder unter Steinen in der Strömung und weiden den Aufwuchs von Steinen im Fluss ab. Sie bauen auch keine Röhren und sind dadurch viel mobiler als Ephoron-Larven. Diese Beispiele zeigen, dass unterschiedliche Lebenszyklen und Überwinterungsstrategien auch im selben Flussabschnitt erfolgreich sein können.

Offensichtlich haben sich unterschiedliche Strategien im jeweiligen Lebensraum für verschiedene Lebensformtypen bewährt. Wenn sich die Situation ändert, kann eine bisher vorteilhafte Strategie aber versagen. In unseren Flüssen gab und gibt es solche Änderungen mit der Kanalisierung, der Verschmutzung, der Erwärmung oder der Versalzung. In jüngster Zeit habe sich Neozoen massiv ausgebreitet, denen sich die zurückkehrenden Arten stellen müssen. In dieser Situation könnte der Lebenszyklus und das Stadium der Überwinterung eine wichtige Rolle spielen.

Man sollte daher bei der Klärung der Frage, warum einige Arten in unsere Flüsse zurückgekehrt sind, andere aber noch nicht, neben ihrer unterschiedlichen Toleranz gegenüber Sauerstoffmangel oder schädlichen Stoffen auch den jeweiligen Lebenszyklus beachten. Ein potentieller Giftunfall kann sich auf die einzelnen Arten ja nach Jahreszeit ganz unterschiedlich auswirken. Es erscheint daher notwendig, das Auftreten neuer Arten und die Rückkehr der alten nicht nur zu registrieren, sondern auch ihre Interaktionen und ihre Biologie im betroffenen Flussabschnitt genauer zu studieren.

Zusammenfassung

Eintagsfliegen sind gute, weit verbreitete Bioindikatoren in Fließgewässern. Das gilt vor allem für die potamalen Arten, die mit der Verschmutzung der Flüsse früh verschwanden. Sie kehren nun teilweise zurück und müssen sich einer veränderten Fauna mit vielen Neozoen stellen. Eintagsfliegen haben unterschiedliche biologische Zeitprogramme. Im selben Gebiet gibt es Arten mit einer langen Eidiapause neben solchen, deren Larven das ganze Jahr

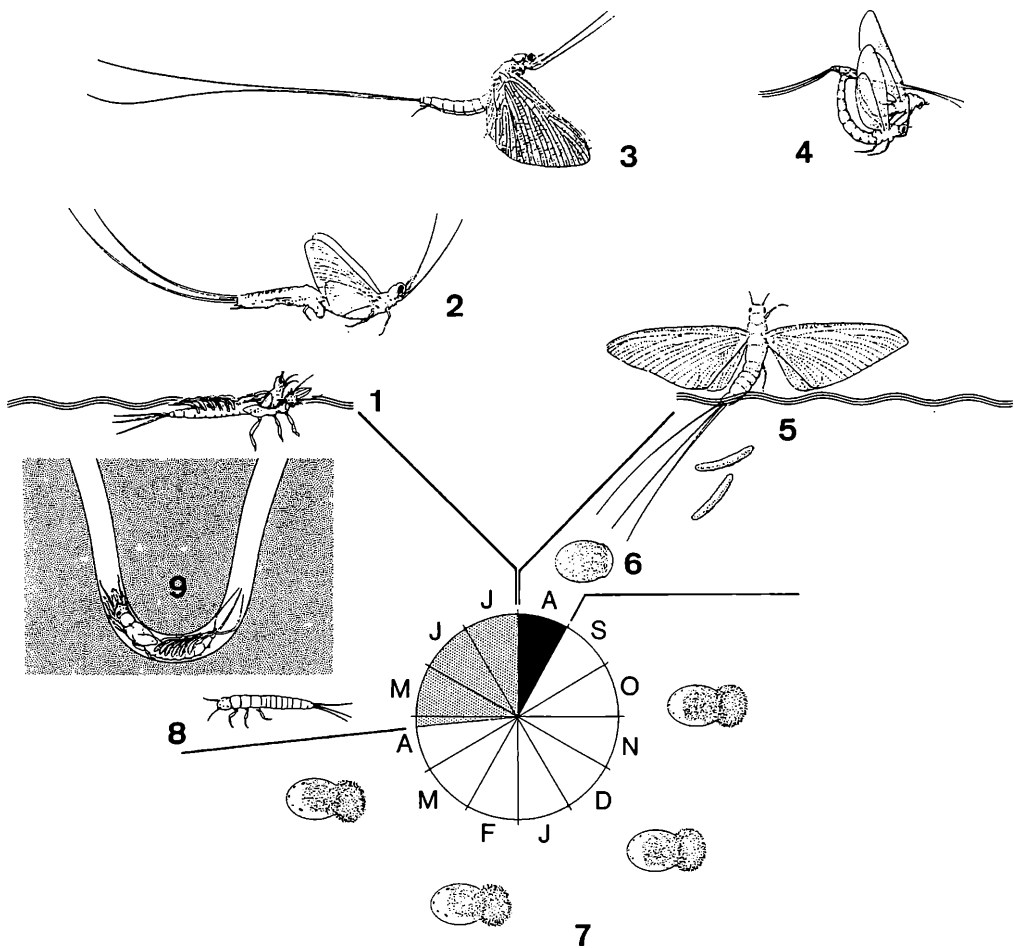


Abbildung 3

Lebenszyklus von *Ephoron virgo*: 1. Schlüpfen der Subimago. 2. Imaginalhäutung der Männchen. 3. Schwärmen (männliche Imago). 4. Paarung (oben Weibchen, unten Männchen). 5. Eiablage auf der Wasseroberfläche. Die Eier (6) entwickeln sich innerhalb eines Monats (schwarzer Sektor). Sie überwintern in Diapause (7: weiße Sektoren). Fats 9 Monate werden im Eistadium verbracht. Die Junglarven schlüpfen im April (8). Sie haben noch keine Kiemen und graben auch nicht; ältere Larven leben als Filtrierer in U-förmigen Gängen (9). Das aktive Leben eines Individuums ist auf 3-4 Monate begrenzt (punktierte Sektoren). Davon nimmt die Flugzeit nur gut eine Stunde ein.

Hier ist der Lebenszyklus eines "frühen" Individuums dargestellt, das am 1. August schlüpft. Da die Entwicklungszeiten innerhalb der Population streuen, kann man Larven und geflügelte Stadien noch bis Anfang September antreffen. Auch die abendliche Flugzeit der Population ist etwas länger als die eines Individuums.

über aktiv sind. Für ihre Entwicklung benötigen manchen Arten zwei Jahre, andere nur wenige Monate. Als Einzelfall wird der Lebenszyklus von *Ephoron virgo* beschrieben, die im Rhein seit Jahrzehnten ausgestorben war. Sie kehrte nach dem Rückgang der Verschmutzung Anfang der 90er Jahre in Massen zurück. Die Flugzeit erstreckt sich über gut einen Monat, hauptsächlich im August, und spiegelt die Streubreite der Entwicklungsdauer innerhalb der Population wieder. Es gibt keine besondere jahreszeitliche oder lunarperiodische Synchronisation des Schlüpfens. Die tageszeitliche Steuerung ist dagegen sehr genau. Die Eier entwickeln sich innerhalb eines Monats bis zu einem Stadium mit Augenpunkten, dann gehen sie in eine Diapause, die erst 9 Monate nach der Eiablage endet.

Viele Eier können aber auch mehrere Winter überdauern und noch nach mehr als 3 Jahren schlüpfen.

Im robusten Ei ist die Art im Winter gut geschützt. Die Larven können dann im Sommer bei optimalen Futterbedingungen schnell heranwachsen. Die potentiell mehrjährige Ei-Ruhe am Flussgrund trägt zu einer Risikostreuung bei.

Es werden Beispiele mit anderen zeitlichen Strategien genannt, die sich offenbar im jeweiligen Lebensraum bewährt haben. Unterschiedliche Zeitpläne tragen dazu bei, das je nach Ernährungstyp saisonal verschiedene Nahrungsangebot optimal zu nutzen. Sie mindern die interspezifische Konkurrenz. Anthropogene Änderungen im Fluss und eingeschleppte Neozoen könnten den Wert einer bisher erfolgreichen Strategie verändern. Deshalb kann beim Verschwinden oder der Rückkehr von Arten neben ihrer physiologischen Toleranz oder ihrem Nahrungsspektrum auch ihr Lebenszyklus eine wichtige Rolle spielen.

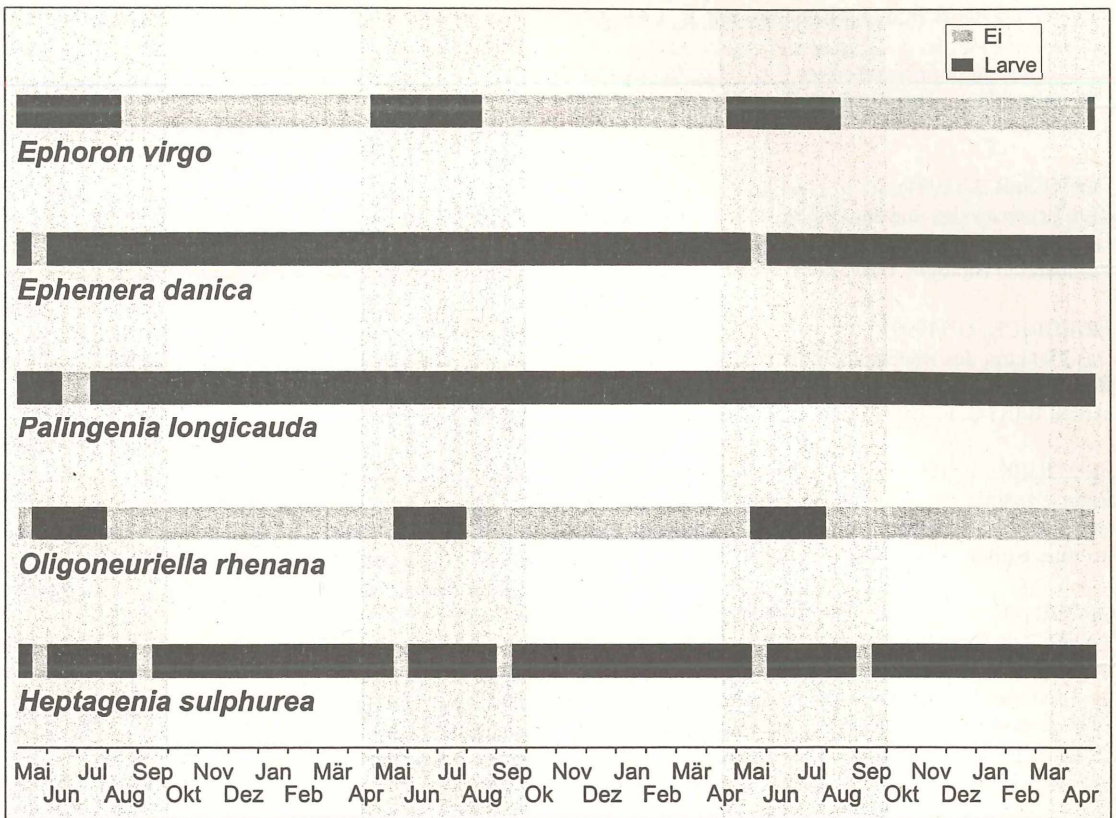


Abbildung 4

Lebenszyklen einiger Eintagsfliegen aus Flüssen (schematisch, ohne die Streubreiten innerhalb und zwischen Populationen). Es sind drei Jahre dargestellt, die im Extremfall für eine Generation benötigt werden. Die wärmere Jahreszeit ist zur Verdeutlichung dunkel unterlegt, die kältere weiß. Die schwarzen Balken zeigen die Larvenzeit, die grauen die Eientwicklung mit oder ohne Diapause. Die oberste und die unterste Art sind erfolgreich in den Rhein zurückgekehrt, die anderen bisher nicht.

Summary

Life cycles of mayflies: Their possible role in the recolonization of rivers

The mayfly *Ephoron virgo* disappeared with increasing pollution and has not been found in the Rhine for decades. After the improvement of the water quality it returned with spectacular mass flights. Some other aquatic insects also returned in large numbers, but many formerly common species are still missing. The conditions in the recovered Rhine are quite different from those at the beginning of this century. The fauna is now dominated by recent invaders (neozoa). Under these conditions, a suitable life cycle strategy may help not only to survive unfavourable seasons, but also to reduce interspecific competition and predation. *Ephoron virgo* has a long lasting diapause in the robust egg stage and the larvae grow rapidly during summer. It was shown that diapausing eggs can survive several years in the laboratory. With examples from other mayflies, the significance of different life cycle strategies for the recolonization of rivers is discussed.

Literatur

- BOHLE, H. W. (1969):
Untersuchungen über die Embryonalentwicklung und die embryonale Diapause bei *Baetis vernus* Curtis und *Baetis rhodani* (Pictet) (Baetidae, Ephemeroptera).- Zool. Jb. Anat. 86: 493-575.
- BOHLE, H. W. (1972):
Die Temperaturabhängigkeit der Embryogenese und der embryonalen Diapause von *Ephemerella ignita* (Poda) (Insecta, Ephemeroptera).- Oecologia 10: 253-268.
- BRITT, N. W. (1962):
Biology of two species of Lake Erie mayflies, *Ephoron album* (Say) and *Ephemera simulans* Walker.- Bull. Ohio Biol. Survey 1: 1-70.
- BURMEISTER, E. G. (1989):
Wiederfunde von *Ephoron virgo* (Olivier 1791), *Ephemera lineata* Eaton 1870 und *Oligoneuriella rhenana* (Imhoff 1852).- Spixiana 11: 177-185.
- CLIFFORD, H. F. (1982):
Life cycles of mayflies (Ephemeroptera), with special reference to voltinism.- Quaestiones Entomologicae 18: 15-90.

- EDMUNDS, G. F. Jr.; L.T. NIELSEN & J. R. LARSEN (1956):
The life history of *Ephoron album* (Say) (Ephemeroptera: Polymitarcidae).- The Wasmann Journal of Biology 14: 145-153.
- FONTES, R. J. (1994):
Zum Lebenszyklus und zur Ökologie von *Ephoron virgo* Ol. (Ephemeroptera, Polymitarcidae).- Diplomarbeit, Fachbereich Biologie, Univ. Köln: 1-88.
- FRIEDRICH, G. (1990):
Das Plankton des Rheins als Indikator.- in: Kinzelbach, R. & Friedrich, G. (ed.): Biologie des Rheins (Limnologie aktuell Bd.1) G. Fischer Verlag Stuttgart: 181-188.
- FRUTIGER, A. (1996):
Embryogenesis of *Dinocras cephalotes*, *Perla grandis* and *P. marginata* (Plecoptera: Perlidae) in different temperature regimes.- Freshwater Biology 36: 497-508.
- GREVE, G. D.; H. G. van der GEEST, S. C. STUIJF-ZAND, A. KURECK & M. H. S. KRAAK (1999):
Development and validation of an ecotoxicity tests using field collected eggs of the riverine mayfly *Ephoron virgo*. - Proceedings of the section Experimental and Applied Entomology of the Netherlands Entomological Society (N.E.V.) - (in press).
- HARTLAND-ROWE, R. (1955):
Lunar rhythm in the emergence of an ephemeropteran.- Nature 176: 657.
- HEINEN, W. (1995):
Ernährung und Entwicklung der Larve von *Ephoron virgo* Ol. (Ephemeroptera, Polymitarcidae) im Vergleich zu anderen grabenden Eintagsfliegenlarven.- Diplomarbeit, Fachbereich Biologie, Univ. Köln: 57 pp.
- IBANEZ, C.; R. ESCOSA, I. MUNOZ & N. PRAT (1991):
Life cycle and production of *Ephoron virgo* (Ephemeroptera: Polymitarcidae) in the lower River Ebro (NE Spain).- in: Alba-Tercedor J.; Sanchez Ortega, A. (ed.): Overview and Strategies of Ephemeroptera and Plecoptera. Sandhill Crane Press Florida: 483-492
- IDE, F.P. (1935):
Life history notes on *Ephoron*, *Potamanthus*, *Leptophlebia* and *Blasturus* with descriptions (Ephemeroptera).- Can. Entomol. 67 (6): 113-125.
- ILLIES, J. (1968):
Ephemeroptera (Eintagsfliegen).- Handbuch der Zoologie 4(2) (2/5): 1-63.
- JANSEN, W.; B. KAPPUS & J. BÖHMER (1997):
Massenvorkommen von Larven der Eintagsfliege *Oligoneuriella rhenana* (IMHOFF 1852) in der Nagold (Baden-Württemberg).- Lauterbornia 31: 109-115.
- JOLY, M.N. (1876):
On the embryogeny of the Ephemerae, especially that of *Palingenia virgo*, Oliv.- Ann. Mag. Nat. Hist. Series 4 17: 481-484.
- KINZELBACH, R. (1995):
Neozoans in European waters - Exemplifying the worldwide process of invasion and species mixing.- Experientia 51: 526-538.
- KURECK, A. (1996):
Eintagsfliegen am Rhein: Zur Biologie von *Ephoron virgo* (Olivier, 1791).- Decheniana-Beihefte 35: 17-24.
- KURECK, A. & R. J. FONTES (1996):
The life cycle and emergence of *Ephoron virgo*, a large potamal mayfly that has returned to the River Rhine.- Arch. Hydrobiol. Suppl. (Large Rivers 10) 113 (1-4): 319-323.
- LANDA, V. (1968):
Developmental cycles of central european Ephemeroptera and their interrelations.- Acta entomologica bohemoslov. 65: 276-284.
- MARTEN, M. (1986):
Drei für Deutschland neue und weitere, selten gefundene Eintagsfliegen aus der Fulda.- Spixiana (München) 9: 169-173.
- NEUMANN, D. (1995):
Physiologische Uhren von Insekten. Zur Ökophysiologie lunarperiodisch kontrollierter Fortpflanzungszeiten.- Naturwissenschaften 82: 310-320.
- PUTHZ, V. (1984):
Rote Liste der Eintagsfliegen (Ephemeroptera).- in: Blab, J.; Nowak, E.; Trautmann, W.; Sukopp, H. (ed.): Naturschutz Aktuell Nr. 1, Rote Liste der gefährdeten Tiere und Pflanzen in der Bundesrepublik Deutschland. 4. Auflage Greven.
- SCHÄFFER, J. C. (1757):
Das fliegende Uferaaß oder der Haft, wegen desselben am 11ten Augustmon. an der Donau, und sonderlich auf der steinernen Brücke, zu Regensburg ausserordentlich häufigen Erscheinung und Fluges.- Gedruckt bei Gebrüder Zunkel, Regensburg
- SCHLEUTER, A.; M. SCHLEUTER & T. TITTIZER (1989):
Beitrag zur Autökologie von *Ephoron virgo* (Olivier) (Ephemeroptera, Polymitarcidae).- Spixiana 12 (2): 135-144.
- SCHÖLL, F. (1998):
Bemerkenswerte Makrozoobenthosfunde in der Elbe: Erstnachweis von *Corbicula fluminea* (O.F. Müller 1774) bei Krümmel sowie Massenvorkommen von *Oligoneuriella rhenana* (Imhoff 1852) in der Oberelbe.- Lauterbornia 33: 23-23.
- SCHÖLL, F.; C. BECKER & T. TITTIZER (1995):
Das Makrozoobenthos des schiffbaren Rheins von Basel bis Emmerich 1986-1995.- Lauterbornia 21: 115-137.
- SVENSSON, B. (1977):
Life cycle, energy fluctuations and sexual differentiation in *Ephemera danica* (Ephemeroptera), a stream-living mayfly.- Oikos 29: 78-86.
- SWAMMERDAM, J. J. (1675):
Ephemeri vita, of afbeeldingh van 's menschen leven, ver-toont in de wonderbaarelycke historie van het vliegent ende een-daghevent Haft of Oever-aas etc. Amsterdam.

TITTIZER, T. & F. KREBS (Hrsg.) (1996):

Ökosystemforschung: Der Rhein und seine Auen - Eine Bilanz.- Springer, Berlin: 468.

TITTIZER, T.; F. SCHÖLL & M. DOMMERMUTH (1994):

The development of the macrozoobenthos in the River Rhine in Germany during the 20th century.- Wat. Sci. Tech. 29: 21-28.

WATANABE, N. C. & S. TAKAO (1991):

Effect of a low temperature period on the egg hatching of the Japanese burrowing mayfly, *Ephoron shigae*.- in: Alba-Tercedor, J.; Sanchez Ortega, A. (ed.): Overview and Strategies of Ephemeroptera and Plecoptera. (588pp.) Sandhill Crane Press Florida: 439-445.

WHELAN, K. F. (1980):

Some aspects of the biology of *Ephemera danica* Müll (Ephemeridae: Ephemeroptera) in Irish waters.- in: Flan-

nagan, J. F.; Marshall, K. E. (ed.): Advances in Ephemeroptera Biology. Proceedings of the 3. Internat. Conference on Ephemeroptera, Winnipeg July 4-19, 1979 Plenum Pr. New York: 187-199.

ZWICK, P. (1996):

Variable egg development of *Dinocras spp.* (Plecoptera, Perlidae) and the stonefly seed bank theory.- Freshwater Biology 35: 81-100.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Armin Kureck
Zoologisches Institut der
Universität zu Köln
Allgemeine Ökologie und Limnologie
Weyertal 119
D-50923 Köln