

Eintagsfliegen des Bodenseegebietes (*Insecta, Ephemeroptera*)

VON PETER MALZACHER

Einleitung

Nach der Untersuchung der Chironomiden des Bodensees durch REISS (1968), soll in der vorliegenden Arbeit eine weitere wichtige Gruppe der seebewohnenden Insekten bearbeitet werden. Quantitative Untersuchungen waren zwar unter den gegebenen Bedingungen nicht möglich, doch wurde versucht, den heutigen Zustand der Ephemeropterenfauna des Sees festzuhalten, was in Anbetracht der kaum mehr aufzuhaltenden Eutrophierung und damit verbundenen Veränderung der Fauna unbedingt erforderlich erschien. Die Ephemeropteren einiger Ufergebiete waren schon von GEISSBÜHLER 1938 und MUCKLÉ 1942 bearbeitet worden, doch waren die taxonomischen Schwierigkeiten, hauptsächlich bei der Gattung *Caenis*, damals noch so groß, daß auch von diesem Gesichtspunkt aus eine Überarbeitung der Eintagsfliegen des Bodensees notwendig erschien.

In die Untersuchungen, die hauptsächlich in den Jahren 1966—67* und 1970—72 durchgeführt worden waren, wurden die Mündungsabschnitte einiger Zuflüsse des Bodensees miteinbezogen, um einmal einen faunistischen Überblick über das ganze Gebiet zu gewinnen und zum anderen die Verdriftung rheobionter Formen in den See zu studieren.

Für die stetige Förderung der Untersuchungen möchte ich Herrn Prof. GRIM von der Bodensee-Wasser-Versorgung und seinen Mitarbeitern meinen herzlichen Dank aussprechen. Besonderen Dank schulde ich auch Frau DR. MÜLLER-LIEBENAU, Plön, die mir bei der Lösung taxonomischer Fragen behilflich war.

Methodik

Die Verbreitung der Eintagsfliegenlarven beschränkt sich fast ausschließlich auf das obere Litoral, weshalb vorwiegend hier mit Kescher und Dredge Proben entnommen wurden. Dredgefänge in tieferen Regionen wurden nicht systematisch betrieben, da sie nur vereinzelt Larven der Gattung *Caenis* brachten.

Zur genauen Bestimmung mancher Arten war, neben der Anfertigung von Dauerpräparaten, die Zucht der Imagines notwendig. Dazu wurde im wesentlichen nach den Angaben von MÜLLER-LIEBENAU (1968) verfahren. Die dort beschriebenen Zuchtbecher wurden in durchbrochene Styroporplatten eingehängt, die in einem größeren, von Bodenseewasser durchflossenen Behälter schwammen. Auf diese Weise konnten auch einige rheophile Arten gezüchtet werden. Gefäße mit lebenden Larven wurden über größere Strecken in einem Styroporbehälter mit Kühlbeutel transportiert. Der Transport schlüpfreifer Larven gelang allerdings auch auf diese Weise nur selten.

* Mit dankenswerter Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Probestellen

An den folgenden Stellen wurden regelmäßig Proben entnommen. Die in Klammern angeführten Zahlen verweisen hier, wie auch im nächsten Kapitel, auf die Eintragungen in der Karte.

1. Uferzone bei Süßenmühle (1, 2)

Hier findet man neben kleineren Schilfbeständen große Sandflächen, die von Jahr zu Jahr mehr mit Faulschlamm durchsetzt und in zunehmendem Maße mit *Chara* und *Potamogeton* besiedelt werden. An anderen Stellen sind kleine bis mittelgroße Steine in mehr oder weniger festen, grobsandigen Grund eingelagert. Dieser für die seebewohnenden Eintagsfliegenlarven wichtige Biotop soll im folgenden als Stein- oder Kiespflaster bezeichnet werden. Vorwiegend als Formation der Steinbrandungsufer ist er im Bodensee weit verbreitet.

2. Verlandungsgebiet zwischen Ludwigshafen und Bodman (3, 4)

Die flachen Buchten sind von einem breiten Schilfgürtel eingefaßt. Rhizome und Wurzelwerk heben sich am Rande der Schilfbestände stufenartig über den sandig schlammigen Grund der Uferbank empor. Verschiedene Larvenarten besiedeln diese Formation, die Rhizomstufe genannt werden soll. Weite *Charawiesen* und große *Potamogeton*bestände sind für das Gebiet charakteristisch.

3. Mündungsabschnitt der Stockacher Aach (5)

Im neu verlandeten Gebiet bildet der mäandrierende Fluß ein tiefes, schlammiges Bett in den Schilfbeständen. Für manche Arten ein idealer Lebensraum, doch werden die Populationen von wechselnder Abwasserbelastung beeinträchtigt.

4. Bodanrück-Ufer (11, 12, 13)

Südöstlich von Bodman fällt der stark bewaldete Bodanrück steil zum Seeufer ab. Die schmale Uferbank wird an vielen Stellen von zerklüftetem Molassefels gebildet. Neben Stein- und Kiespflasterzonen findet man große, kleine und kleinste Sandanhäufungen, die meist mit Laubdetritus vermischt sind. Auch im Sommer herrscht hier verminderte Sonneneinstrahlung.

5. Untere Güll (14, 15)

Größere Schilfbestände kennzeichnen die zwischen der Insel Mainau und dem Festland gelegene Bucht. Der Grund wird von starken Sandschichten gebildet. Neben *Chara* und *Potamogeton* findet man im Sommer häufig Ansammlungen von Algenwatten in der stark eutrophierten Uferzone.

6. Verlandungsgebiet Rohrspitz (20, 21, 22)

Das ganze Gebiet ist von riesigen Schilffeldern bedeckt, die im Sommer zeitweilig unter Wasser stehen. Rhizomstufe und Schneisen im Schilf werden von Eintagsfliegen besiedelt.

7. Mündung der Bregenzer Aach (24, 25, 26)

Die umfangreichen Kiesablagerungen des Flusses bilden einen Grund, in dem sich zahlreiche Baggerlöcher und andere Vertiefungen befinden. Besonders bei hohem Wasserstand wird das Ufer durch kleine Buchten, überflutete Grasflächen und ähnliches sehr vielgestaltig. See- und Fließwasserbiotope gehen allmählich ineinander über.

8. Mündung der Argen (30, 31, 32)

Auch hier wird das Seeufer von mächtigen Kiesablagerungen gebildet. Der Fluß selbst hat im Mündungsabschnitt einen Kiespflastergrund mit niedrigem Algenbewuchs. Reicher Pflanzenwuchs an vielen Stellen der Uferböschung bietet den weniger strömungsliebenden Arten Lebensraum. Etwa $\frac{2}{3}$ aller im Untersuchungsgebiet gefundenen Arten sind im Unterlauf der Argen vertreten.

Daneben wurden zahlreiche in der Karte verzeichnete Stellen vereinzelt oder in unregelmäßigen Abständen aufgesucht.

Zusammenstellung der Arten

1. *Ephemera vulgata* LINNÉ

Larven wurden regelmäßig und häufig an den Probestellen des Bodanrück-Ufers gefunden. Sie bevorzugen kleine und kleinste mit Laubdetritus durchmischte Sandanhäufungen. Größere Sandflächen sind meist unbesiedelt. Der Schwarmflug der Männchen ist von Ende Mai bis Ende August über Wiesen und Waldlichtungen am Ufer (9, 10) zu beobachten. Die Schwärme bilden sich immer relativ nahe am Boden. Meldungen von früheren Autoren: GAMS (1925), verbreitet von Mai bis August. LINDNER (1955), von 1931—41 vermutlich zwischen Friedrichshafen und Meersburg. GEISSBÜHLER (1938), dichte Besiedlung in der Luxburger Bucht. MUCKLE (1942), häufig bei der Insel Mainau.

2. *Ephemera danica* MÜLLER

An den selben Stellen wie die vorige Art, jedoch häufiger. Die Larven besiedeln zusätzlich auch grobsandige, mit Kies und Gestein durchsetzte Sedimente. Eine einzelne Larve wurde bei Nußdorf (35) auf Kiespflaster gefunden. Außerhalb des Sees kommt *E. danica* an strömungsarmen Stellen in Fließgewässern vor: Im Dettelbach bei Liggeringen (6), in einem kleinen Stausee im Hödinger Tobel (38) und in der Uferböschung der Argen (30). Imagines fliegen am Bodanrück im Mai. Zahlreiche kleine Schwärme bilden sich am Nachmittag um die Gipfel der Waldbäume und über hohem Gesträuch. In der Luxburger Bucht war die Art nach GEISSBÜHLER seltener als *E. vulgata*.

3. *Potamanthus luteus* LINNÉ

Ein einzelnes Männchen, Ende August 1972 über den Wiesen bei Ludwigshafen (3) fliegend, beweist das Vorkommen der Art im Untersuchungsgebiet. Es konnten jedoch weder die Larven noch weitere Imagines gefunden werden.

4. *Caenis boraria* LINNÉ

Die Art ist im Bodensee weit verbreitet. Im Überlinger See wurden Larven an allen Probestellen oft in riesigen Mengen gefunden. Sie besiedeln alle Stellen, wo sich Detritus, vermischt mit niederen Algen, ansammelt: Flache Mulden und Vertiefungen, Stein- und Kiespflaster, den Oberflächenbewuchs von Krustensteinen und Felsformationen, die Rhizomstufe u. a. Imagines wurden von Juni bis August gefangen. Sie flogen abends in großen Mengen an Lichtquellen in Ufernähe. Die Männchen schwärmen nach Einbruch der Dunkelheit über der Uferbank des Sees.

5. *Caenis moesta* BENGTTSSON

Diese Art ist oft mit der vorigen vergesellschaftet, doch kommt sie nicht an allen Stellen vor. Regelmäßig wurden Larven bei Süßenmühle (2), am Bodanrück-Ufer (12, 13), seltener in der unteren Güll (14, 15) gefunden. Dazu kommen vereinzelte Funde am Rohrspitz (20) und in der Argen (30). Die Imagines fliegen bei Sonnenaufgang und in den Morgenstunden.

6. *Caenis undosa* TIENSUU (*Caenis nocturna* BENGTTSSON)

Die Larven besiedeln den Rand der Schilffelder und die benachbarte Uferbank am Rohrspitz (20, 21), bei Ludwigshafen (3, 4) und in der unteren Güll (14, 15). Auch im Untersee (40, 41) wurden sie bei gelegentlichen Proben gefunden. Ein Fundort außerhalb des Bodensees ist der Neuweiher bei Überlingen (36, 37). Vereinzelt kommt die Art auch im Unterlauf der Argen (30) vor. Die Männchen schwärmen am Neuweiher im August, bei Ludwigshafen dagegen erst Anfang September. Die geschlossenen Schwärme bilden sich über dem Schilf in 2 bis 4 m Höhe. Aus Deutschland wurde diese Art meines Wissens noch nicht gemeldet. Ihr Vorkommen in anderen europäischen Gebieten wie Skandinavien, Polen, Tschechoslowakei und Italien lassen jedoch auch in Deutschland eine weite Verbreitung vermuten.

7. *Caenis robusta* EATON

Eine mittelgroße Larve wurde im Juli 1966 im kleinen See bei Lindau gefangen (27). Außerdem kommt die Art häufiger im Neuweiher (36, 37) vor. Auch an anderen Stellen des Bodensees kann *C. robusta* vielleicht gefunden werden, sofern sie, wie der Lindauer kleine See, vom Hauptsee etwas abgetrennt sind und zu stärkerer Eutrophierung neigen.

8. *Caenis rivulorum* EATON

Vereinzelt fanden sich ältere Larven in den Monaten Mai und Juli im Mündungsabschnitt der Argen (30). Sie bewohnen dort Algenbewuchs und Detritus am Grund des Flusses und an der Uferböschung.

9. *Caenis macrura* STEPHENS

Ein Schwarm von Männchen flog im Juli 1966 über dem Uferweg in der Nähe der Bregenzer Aach-Mündung (25). Die Larven der Art sind im Unterlauf der Argen weit verbreitet. Sie erreichen ihre volle Größe im Juli und Anfang August. Die Fluginsekten schlüpfen am Spätnachmittag und in den Abendstunden (Zuchtversuche im Labor), um wenige Minuten später die Subimagohaut abzustreifen.

Eine weitere Art dieser Gattung, *Caenis lactea* PICTET, wurde von MUCKLE und GEISSBÜHLER im Bodensee gefunden. Sehr wahrscheinlich liegt hier eine Verwechslung mit der sehr variablen *C. boraria* vor. Die Arten können nach den früher allgemein verwendeten Tabellen von SCHOENEMUND nicht sicher getrennt werden. In meinem Larvenmaterial war jedenfalls keine weitere Form vorhanden, die als *C. lactea* hätte angesprochen werden können*.

10. *Ephemera ignita* PODA

Die Art ist in Süddeutschland weit verbreitet, erreicht hohe Populationsdichten und besiedelt die meisten weniger verschmutzten Fließgewässer. In der Argen treten die Larven im Bewuchs der Uferböschung sehr zahlreich auf. An anderen Fundorten, dem Mündungsgebiet der Bregenzer Aach (24, 25), Goldach (19) und Stockacher Aach (5) waren sie weniger häufig. Verdriftete Larven gelangen regelmäßig in den See und besiedeln vereinzelt das mündungsnahe Seeufer. Eine etwas dichtere Population konnte einmal etwa 200 m von der Mündung der Bregenzer Aach entfernt gefunden werden. MACAN beschrieb 1954 das Vorkommen der Art in stehenden Gewässern.

11. *Torleya belgica* LESTAGE

Im Mai und Juni fanden sich mittelgroße Larven vereinzelt im Mündungsabschnitt der Argen (30). Sie bewohnen den steinigen Grund des Flusses in Ufernähe.

12. *Centroptilum luteolum* MÜLLER

Von den Baetiden ist diese Art die häufigste im Bodensee, da sie fast alle Bereiche des Litorals besiedelt. Besonders dichte Populationen bilden die Larven in der Rhizomstufe des Phragmitetum, der Stein- und Kiespflasterzone, in den *Charawiesen* und an verschiedensten Stellen mit reichem Algenbewuchs. Der Überlinger See ist dichter besiedelt als der Obersee, wo die Larven an Ufern mit geröllartigem Grund und starker Brandung ganz fehlen. Regelmäßig findet man sie dagegen im Unterlauf der Argen (30) und der Stockacher Aach (5). Hohe Populationsdichten und unterschiedliche Bedingungen in den verschiedenen Biotopen und Seebezirken führen dazu, daß Sommer- und Herbstgeneration der Fluginsekten oft ineinander übergehen. Die Flugperiode dauert dann von Mai bis Oktober. Die besonders im Herbst zahlreichen Männenschwärme findet man an vielen Stellen am Ufer des Überlinger Sees. Die Tiere fliegen sowohl am Nachmittag und Abend bis nach Sonnenuntergang, als auch

* Für die Nachbestimmung der *Caenis*-Arten danke ich Herrn Dr. MACAN, Windermere.

in den frühen Morgenstunden. Lockere Schwärme bilden sich bevorzugt am Ufer über der Land-Wasser-Grenze und über Gesträuch und niederen Bäumen. Die Art wurde bereits von GEISSBÜHLER und MUCKLE gefunden.

13. *Centroptilum pennulatum* EATON

Ausgewachsene Larven dieser Art fanden sich im Juni und Juli oft zahlreich in der Argen (30). Im August 1923 fing SCHOENEMUND an der selben Stelle ein Weibchen. Es ist daher anzunehmen, daß sich die ziemlich seltene Art seit dieser Zeit in der Argen gehalten hat, obwohl diese zeitweilig starker Abwasserbelastung ausgesetzt war. Auch MÜLLER-LIEBENAU fand *C. pennulatum* in der Eifel in zum Teil stark verschmutztem Wasser.

14. *Cloeon dipterum* LINNE

Die Larven bevorzugen Stellen mit reichem Pflanzenwuchs: flache Uferstellen, vom See etwas abgetrennte Buchten (32, 27, 28), vor allem aber die Verlandungsgebiete (3, 4, 21, 22), wo sie die Rhizomstufe und die Pflanzen am Rand der Schilffelder, die *Charawiesen* und bodennahen Teile der *Potamogeton*-pflanzen, bei Hochwasser auch überflutete Grasflächen besiedeln. Im Fließwasser kommt *C. dipterum* sehr häufig in der Stockacher Aach, seltener in der Argen vor. Die Männchen der Art konnten trotz intensiver Suche nie gefunden werden. Dagegen wurden im August viele Weibchen bei der Ablage der Junglarven in einen Entwässerungsgraben bei Ludwigshafen (3) beobachtet. *C. dipterum* ist von GEISSBÜHLER und MUCKLE nachgewiesen.

14a. *C. dipterum* var. *inscriptum* war hin und wieder in den Populationen im Mündungsgebiet der Stockacher Aach (5) enthalten. Männliche Imagines, die sich von der Stammart hauptsächlich durch höhere, zylinderförmige Turbanaugen unterscheiden, wurden durch Zucht aus den Nymphen erhalten. Die Larven der beiden Formen konnten nicht sicher unterschieden werden.

15. *Cloeon simile* EATON

Bewohnt die gleichen Biotope wie *C. dipterum*, ist aber i. a. weniger häufig. 1971 wurden am Rohrspitz (22) und in der unteren Güll (14) reine *C. simile* Populationen gefunden, am Rohrspitz an einer Stelle, die in den Jahren zuvor immer von *C. dipterum* besiedelt war. In den Fließgewässern kommen die Larven nur ganz vereinzelt vor (im Unterlauf der Argen). Männchenschwärme können besonders zahlreich im August und September beobachtet werden. Die Tiere flogen bei Ludwigshafen (3, 4), bei Süßenmühle (1) und am Süd- und Ostufer des Neuweihers (36, 37). GEISSBÜHLER fand *C. simile* in der Luxburger Bucht.

16. *Procloeon pseudorufulum* KIMMINS

Vereinzelt wurden Larven in der Argen (30), in der unteren Güll (15) und bei der Marienschlucht (13) gefunden. Die beiden Fundstellen im Überlinger See sind durch Algen- und *Potamogeton*-bewuchs auf sandigem Grund ausgezeichnet. Im Untersee (40) besiedeln die Tiere dagegen die Kiespflasterzone vor den *Phragmites*-Beständen. Die Art bewohnt normalerweise Bäche und Flüsse.

17. *Baetis alpinus* PICTET

Viele Larven leben in den kleinen, kühlen Waldbächen, die von der Höhe des Bodanrücks in den Überlinger See fließen (7, 8). Häufig findet man die Tiere auch in der Mündung des Rhein (23), der den torrenticolen Larven durch seine starke Strömung günstige Lebensbedingungen bietet.

18. *Baetis lutheri* MÜLLER-LIEBENAU

Die Art bildet im Unterlauf der Argen zwei Generationen im Jahr aus. Gelegentlich werden Larven ans mündungsnahen Seeufer verdriftet, wo sie sich aber sicher nicht über längere Zeit

halten können. Da die Larven im Mündungsabschnitt der Argen nicht jedes Jahr gefunden wurden, muß angenommen werden, daß dieser Flußabschnitt hin und wieder von flußaufwärts befindlichen Populationen aus besiedelt wird.

19. *Baetis rhodani* PICTET

Die Larven der im Untersuchungsgebiet häufigsten Baetis-Art bewohnen fast alle Zuflüsse des Sees, an deren Mündungen Einzeltiere oft am Seeufer gefunden werden. Fundstellen sind die Stockacher Aach (4, 5), verschiedene Bäche, die in den Überlinger See münden (2, 7, 8), die Argen (30, 31) und die Bregenzer Aach (24, 26). Bemerkenswert sind kleine Populationen im See, wo die Larven u. U. die ganze Entwicklung durchlaufen können. Eine solche Ansammlung wurde an der Seeseite einer Mole bei Bottighofen (16) gefunden. An treibendem *Potamogeton* wurden Larven vor der Rheinmündung weit in den See verdriftet und an den Schilffeldern des Rohrspitz (20) angetrieben (vgl. S. 134).

20. *Baetis vernus* CURTIS

Ebenfalls sehr häufig in Stockacher Aach (4, 5), Argen (30), Bregenzer Aach (24, 25) und Rhein (23). Kleine Bäche scheint die Art jedoch zu meiden. Die Überlebenschancen der in den See verdrifteten Larven sind ähnlich günstig wie bei *B. rhodani*. Larven waren ebenfalls am Rohrspitz angeschwemmt.

21. *Baetis fuscatus* LINNE (*Baetis bioculatus* LINNE)

Fundstellen liegen in der Argen (30, 31), Bregenzer Aach (24) und Goldach (19). Verdriftete Larven sind vereinzelt am mündungsnahen Seeufer zu finden. Wenige Männchen flogen im August um 6⁰⁰ Uhr früh auf den Wiesen im Mündungsgebiet der Stockacher Aach, obwohl die Larven dort nicht gefunden wurden.

22. *Baetis scambus* EATON

Meist mit *B. fuscatus* vergesellschaftet, jedoch weniger häufig. Larven finden sich ebenfalls vereinzelt am Seeufer, z. B. im Mündungsgebiet der Argen (31, 32), der Stockacher Aach (5) und Bregenzer Aach (24).

23. *Baetis muticus* LINNE (*Baetis pumilus* BURMEISTER)

In der Argen sind die Larven der Art häufig (30). Vereinzelt kommen sie auch in der Bregenzer Aach (24) und in einem kleinen Bach bei Überlingen vor.

24. *Baetis niger* LINNE

Wurde im Untersuchungsgebiet nur in der Argen (30) gefunden, hier jedoch regelmäßig, wenn auch nicht häufig. Die Larven dieser und der vorhergehenden Art konnten nie am Seeufer gefunden werden.

25. *Baetis buceratus* EATON

Einige weitere *Baetis*-Larven konnten keiner der oben genannten Arten zugeordnet werden. Diese Tiere wurden, jeweils in 1 oder 2 Exemplaren, in der Argen (30), der Stockacher Aach (5) und beim Campingplatz Ludwigshafen in einem stark bewachsenen Drainagegraben mit schwacher Strömung gefunden.

Zeichnung und Feinstruktur der Abdominaltergite wiesen bei allen Larven auf *Baetis buceratus* hin, was Frau MÜLLER-LIEBENAU, Plön, bestätigte. Die weit gestreute, aber nirgends häufige Art wurde in Deutschland bisher nur in der Eifel und in der Barbenregion der Fulda gefunden (MÜLLER-LIEBENAU 1969).

26. *Siphonurus lacustris* EATON

Strömungsarme Stellen in Flüssen und Bergbächen bilden den Lebensbereich der Larven von *S. lacustris*. Sie werden regelmäßig, wenn auch nicht häufig, in der Argen, vereinzelt auch am

nahen Seeufer (30, 31) gefunden. Den Idealbiotop finden sie jedoch in der weitläufigen Mündung der Bregenzer Aach (24, 25). *S. lacustris* ist eine Sommerart. Der größte Teil ihrer Larvalentwicklung fällt somit in die Zeit des hohen Wasserstandes, wo sie den auf S. 124 geschilderten Lebensraum vorfinden. Auch in einem großen Baggersee östlich der Mündung (25), der eine nach Osten geöffnete Bucht des Bodensees darstellt, wurden Larven zahlreich gefunden. Die Ansiedlung einer größeren Zahl von verdrifteten Larven ist an dieser Stelle nicht sehr wahrscheinlich. Es muß daher angenommen werden, daß Eigelege direkt in den See gelangt sind. Leider konnten die Fluginsekten nicht beobachtet werden.

27. *Paraleptopplebia submarginata* STEPHENS

Larven wurden häufig in der Argen (30), hin und wieder auch am nahen Seeufer (31) gefunden. Sie durchlaufen einen großen Teil ihrer Entwicklung in der kalten Jahreszeit (Winterart). Zu dieser Zeit wird die eigentliche Mündung des Flusses wegen des niedrigen Wasserstandes des Sees auf dessen trockenliegende Uferbank verlegt. Gerade an der Grenze vom Fluß- zum Seeufer siedeln sich viele, vermutlich verdriftete Larven an. An dieser Stelle ist die Strömung weitgehend aufgehoben, so daß es zu einer reichen Sedimentation von Algen und Detritus aus dem Flußwasser kommt. Mit dem steigenden Seewasserspiegel wandern die Larven im Frühjahr an das mündungsnahe Seeufer. Obwohl die Art aus stehenden Gewässern bekannt ist (Großer Plöner See und Eifelmaare, MÜLLER-LIEBENAU 1956 und 1960), besiedelt sie den Bodensee außerhalb der Mündungsgebiete nicht. Dagegen wurden die Larven in einem dicht mit *Phragmites* bewachsenen schmalen Wassergraben im Verlandungsgebiet bei Ludwigshafen gefunden. Über diesem Graben und den benachbarten Wiesen flogen Mitte Mai am Abend die Männchen.

28. *Habropplebia fusca* CURTIS

Die trägen Larven dieser Art kommen vereinzelt in der Argen (30, 31) und der Bregenzer Aach (24) vor. Werden sie in den See verdriftet, so können sie sich dort an algen- und detritusreichen Uferzonen am Leben erhalten, wie ein Fund bei Nußdorf (35) auf Kiespflaster beweist. Diese Fundstelle war fast einen Kilometer von der Mündung des nächsten Fließgewässers, eines kleinen Baches, entfernt.

29. *Habropplebia lauta* EATON

Ein schlüpfreifes Männchen fand sich Ende Juni in der Argen (30). Die im Bodenseeraum gesammelten Larven der Gattung *Habropplebia* zeigen, bezüglich der von LANDA (1957) angegebenen Unterscheidungsmerkmale, eine starke Variabilität, so daß eine sichere Bestimmung nicht möglich war.

30. *Habroleptoides modesta* HAGEN

Ende Februar 1972 wurden 2 mittelgroße Larven an zwei verschiedenen Stellen im Mündungsabschnitt der Argen (30) gefunden. Obwohl die Art nach eigenen Beobachtungen in Baden-Württemberg weit verbreitet und nicht selten ist, konnte sie im Untersuchungsgebiet in den Jahren zuvor nicht nachgewiesen werden. Auch in diesem Falle liegen wohl die eigentlichen Wohngebiete weiter flußaufwärts in der Argen und ihren Nebenflüssen und der Mündungsabschnitt wird nur gelegentlich durch verdriftete Larven oder Imagines besiedelt.

31. *Oligoneuriella rhenana* IMHOFF

Die Art kommt vereinzelt in der Argen vor. Im Mündungsabschnitt wurden Mitte Juni drei mittelgroße Larven aus dem Pflanzenbewuchs der überfluteten lehmigen Uferböschung gesammelt. Eine ausgewachsene Larve fand sich Ende Juli bei Laimnau. Der hauptsächliche Lebensraum von *O. rhenana*, die großen Ströme, ist heute nicht mehr besiedelbar. Um so erfreulicher ist es, daß die Art offenbar in manchen kleineren Fließgewässern ein Refugium gefunden hat, wenn es auch hier nicht zu den früher üblichen Massenpopulationen kommt.

32. *Ecdyonurus insignis* EATON

Von Mai bis September konnten in der Argen mehrfach Larven gefangen werden. Sie bevorzugen steinige, detritusreiche Stellen mit geringerer Strömung und halten sich auch vereinzelt im Bewuchs der Uferböschung auf. Subimagines schlüpfen von Ende Juli bis Anfang September in den Mittagstunden. Die Häutung zur Imago erfolgte in Gefangenschaft erst 2 Tage später.

33. *Ecdyonurus venosus* FABRICIUS

Die Larven bewohnen in größerer Zahl Bregenzer Aach (24, 26) und Argen (30, 31, 32). Auf Kiesgrund, der im Mündungsgebiet beider Flüsse das Seeufer bildet, finden sie vorübergehend brauchbare Lebensbedingungen, da im Obersee meist eine mehr oder weniger starke Brandung für ständigen Wechsel des umgebenden Wassers sorgt. Unter bestimmten Voraussetzungen können die Larven auch das Seeufer außerhalb der Mündungsgebiete bewohnen. Ein Beweis dafür ist ihr reichliches Vorkommen am Bodanrückufer (11, 12) im Juli 1972. In den vorhergehenden Jahren wurde die Art an diesen Stellen nicht gefunden.

34. *Heptagenia sulphurea* MÜLLER

Ende Juni flogen mehrere Männchen am Ufer des Neuweiher (36). Über das gelegentliche Vorkommen der Art in stehenden Gewässern berichtet MACAN (1961). Im Bodensee wurde sie jedoch noch nicht gefunden.

35. *Heptagenia quadrilineata* LANDA?

Je eine Larve einer nicht eindeutig bestimmbar *Heptagenia*-Art fand sich im Mai und Juni 1971 in der Stockacher Aach (5) und in einem kleinen Bach bei Süßenmühle (2). Beide Larven wiesen Merkmale der 1970 von LANDA neu beschriebenen Art *H. quadrilineata* auf (Kiemerform und Beborstung der Femora). Doch kommt eventuell auch *Heptagenia (Ecdyonurus) lateralis* CURTIS in Frage.

36. *Rbitrogena semicolorata* CURTIS?

Larven einer *Rbitrogena*-Art kommen regelmäßig, aber meist in geringer Zahl in der Argen (30), der Bregenzer Aach (24, 26) und in den kleinen Bächen am Bodanrück (7, 8) vor. Die ausgewachsenen Larven wurden alle im Frühjahr gefunden. Sie gehören also zu der Gruppe der Winterarten, deren häufigster Vertreter *Rb. semicolorata* ist. Eine genaue Bestimmung ist nicht möglich. Mit Sicherheit handelt es sich jedoch nicht um die Larven der nachfolgenden Art, da diese zu den Sommerarten zählt, also den Großteil ihrer Entwicklung in den Sommermonaten durchläuft.

37. *Rbitrogena aurantiaca* BURMEISTER (*Rb. diaphana* NAVAS)*

Große Männchen-Schwärme konnten Anfang September über der Argen bei Laimnau beobachtet werden. Sie flogen in den Mittagstunden in einer Höhe von 2 bis ca. 15 m über dem Fluß.

Die meisten *Rbitrogena*-Arten sind Indikatoren für den oligosaprobien Gewässerzustand (ZELINKA & MARVAN, 1961). Ihr Vorkommen in der Argen ist daher mit ein Beweis für die wesentliche Verbesserung der Wasserqualität dieses Flusses in den vergangenen Jahren.

Beobachtungen zu Phaenologie und Schwärmverhalten einiger seebewohnenden Arten

Von drei im Bodensee häufig vorkommenden Gattungen treten jeweils zwei Arten auf, die als Larven in den gleichen Biotopen leben. Die Imagines der drei Artenpaare — *Ephemera*

* Für die Bestimmung danke ich Herrn DR. PUTHZ, Schlitz.

vulgata und *Ephemera danica*, *Caenis horaria* und *Caenis moesta*, *Cloeon dipterum* und *Cloeon simile* — zeigen jedoch in ihrer Phaenologie erhebliche Unterschiede.

Die beiden *Ephemera*-Arten leben im Larvenstadium beide in den Sandanhäufungen auf der Uferbank am Bodanrück, wo sie eine zweijährige Entwicklung durchlaufen. Die Erscheinungsformen ihrer Imaginalphasen unterscheiden sich hauptsächlich in drei Punkten:

1. Die Imagines von *E. danica* fliegen unter günstigen Bedingungen bereits Ende April. Ihre Flugperiode erstreckt sich bis Ende Mai. Zu diesem Zeitpunkt beginnen erst die Schwärme von *E. vulgata*, die bis Ende August andauern können. Eine Überschneidung wurde nur einmal beobachtet: am 22. 5. 67 wurde bei kräftiger Schwarmbildung von *E. danica* ein einzelnes Männchen von *E. vulgata* gefunden.

2. *E. danica* liebt als Schwarmplatz die Gipfel der hohen Waldbäume, die bis ans Seeufer herantreten. Über den Bäumen des steil ansteigenden Ufers fliegen die Männchen bis in Höhen von ca. 100 m über dem Wasserspiegel. Insgesamt ist das Flugverhalten also vertikal ausgerichtet. Die Männchen von *E. vulgata* fliegen dagegen über den unbewaldeten Flächen am Ufer. Die Schwärme bilden sich meist in Bodennähe. An den dicht bewaldeten Uferstellen kann man die Tiere auch über dem Wasser fliegen sehen. Der Wald scheint für sie an diesen Stellen ein unüberwindliches Hindernis zu bilden. Sie fliegen oft lange Strecken am Ufer entlang, wobei der Horizontalflug oft durch den charakteristischen Auf- und Abwärtsflug unterbrochen wird. Vielleicht finden sie durch dieses horizontal ausgerichtete Flugverhalten die freien Uferstellen, wo sie sich zu den großen Schwärmen sammeln.

3. Der Schwarmflug von *E. danica* beginnt meist erst am späten Nachmittag, *E. vulgata* fliegt dagegen den ganzen Tag über.

An anderen Stellen weicht das Verhalten beider Arten oft erheblich von dem hier geschilderten ab. In der Eifel fliegen sie, nach MÜLLER-LIEBENAU (1960), zur gleichen Jahreszeit, *E. danica* ebenfalls nur nachmittags und abends, *E. vulgata* dagegen nur vormittags. In Oberschwaben und auf der Hochfläche der Schwäbischen Alb erscheinen die Männchen von *E. danica* erst später, im Juni und Juli, und fliegen im flachen, baum- und straucharmen Gelände in 5 bis 10 m Höhe.

Das Erscheinungsbild des Schwarmfluges ist also offenbar das Resultat von mehreren überlagerten Verhaltensweisen, die im Einzelfalle, je nach Umweltbedingungen, verschieden stark wirksam werden, in ihrer Gesamtheit aber eine Trennung von der anderen Art bewirken.

Caenis horaria und *Caenis moesta* sind ebenfalls im Larvenstadium vergesellschaftet, wenn auch mehrfach Populationen gefunden wurden, die fast ausschließlich aus einer Art bestanden. Zwei Generationen im Jahr, wie sie LANDA 1968 beschreibt, sind möglich, konnten aber am Bodensee nicht sicher nachgewiesen werden. Im allgemeinen erscheint *C. horaria* etwas bälde als *C. moesta*, doch überschneiden sich die Flugperioden weitgehend. Die beiden Arten sind aber durch extrem unterschiedliche tägliche Flugzeiten voneinander getrennt.

Bereits vor Sonnenaufgang kann man die ersten Männchen von *C. moesta* fliegen sehen. Die Subimagines sind im Laufe der vorhergehenden Nacht geschlüpft (im Laborversuch alle in der zweiten Nachthälfte) und haben kurz darauf die letzte Häutung vollzogen. Wenn die Sonne aufgeht, schwärmen die Männchen in großer Zahl über dem Wasser. Die Tiere fliegen entweder einzeln, wobei sie bei großer Individuendichte den Luftraum über der Uferbank bis in 3—4 m Höhe gleichmäßig erfüllen, oder sie verdichten sich an bestimmten Stellen, etwa an der Seeseite exponierter Uferbäume, zu großen Schwärmen, in denen sie sich schnell und unregelmäßig auf und ab bewegen. Solche Schwärme können sehr schnell, wie aus dem Nichts, entstehen und lösen sich, oft schon nach kurzer Zeit, ebensoschnell wieder auf, um sich an anderen Stellen neu zu formieren. Die Flugzeit, die bis in die frühen Vormittagstunden dauern kann, wird oft durch Perioden unterbrochen, in denen kein fliegendes Männchen zu sehen ist. Eine Synchronie im Flugverhalten der Tiere ist unverkennbar.

Die Imagines von *Caenis boraria* fliegen in den ersten Nachtstunden. Erst nach Einbruch völliger Dunkelheit schwärmen die Männchen über dem Wasser in Ufernähe, also an den selben Stellen wie *C. moesta* in den Morgenstunden. Schaltet man vom Ufer oder von einem Boot aus eine starke Taschenlampe ein, so stürzen sie sich gleich in großer Zahl in den Lichtkegel. Es ist anzunehmen, daß auch *C. boraria* in geringer Höhe über der Wasseroberfläche in mehr oder weniger diffuser Verteilung schwärmt, da in den senkrecht nach oben gerichteten Lichtstrahl nur vereinzelt Tiere einfliegen. Auch bei dieser Art haben die beiden letzten Häutungen wenige Stunden zuvor, kurz vor Sonnenuntergang oder in der Abenddämmerung stattgefunden. Subimagines kann man in diesen Stunden häufig fliegen sehen.

Bei dem dritten Artenpaar, *Cloeon dipterum* und *Cloeon simile*, konnten die Verhältnisse nicht völlig geklärt werden, da schwärmende Männchen von *Cl. dipterum* nie beobachtet wurden. BERNHARD beschreibt 1907 individuenreiche Schwärme dieser Art, die er in den Abendstunden in ziemlich großer Entfernung vom Wohngewässer der Larven (800—1000 m) beobachten konnte. Vielleicht liegt ein ähnliches Verhalten am Bodensee vor, und die Tiere, die offensichtlich zum Vagabundieren neigen, wurden deshalb bisher übersehen. Jedenfalls sind sie auf irgend eine Weise wirksam von den Männchen von *Cl. simile* getrennt, deren Schwärme regelmäßig zu beobachten waren, obwohl die Larven i. a. seltener sind als die von *Cl. dipterum*.

Von Juni bis Anfang Juli sowie im August und September fliegen die Männchen von *Cloeon simile* am Nachmittag und in den Abendstunden über Wiesen und Feldern. Sie entfernen sich dabei bis zu 400 m vom Seeufer und schwärmen in einer Höhe von 0,5 bis ca. 8 m über dem Boden, wobei sie sich gelegentlich auch an Geländemarken wie Sträucher und niederen Bäumen orientieren. Sowohl die Dichte der Schwärme als auch die Anzahl der Individuen ist sehr unterschiedlich und wechselt häufig. In dichten Schwärmen stören sich die Tiere offenbar gegenseitig. Der Fallflug wird dann oft durch kurze ruckartige Flugbewegungen nach vorne und oben unterbrochen, sodaß das Schwarmbild manchmal Ähnlichkeit mit dem der großen Chironomiden-Arten hat.

Obwohl die Larven eines Artenpaares dieselben Biotope besiedeln, muß doch angenommen werden, daß geringe Unterschiede bezüglich der an den Lebensraum gestellten Anforderungen bestehen. Das geht schon daraus hervor, daß jeweils eine der beiden Arten häufiger ist und in Biotopen mit höherem Eutrophiegrad oder anderen veränderten Bedingungen vorkommt. Auch konnten bei den *Caenis*- und *Cloeon*-Arten manchmal Populationen festgestellt werden, die nur aus einer der beiden Arten bestanden. Eine im Normalfalle durch großes Nahrungsangebot maskierte Konkurrenz kann hier offenbar, durch zeitweilige Veränderungen im gemeinsamen Biotop, zugunsten einer Art zum Durchbruch kommen. Allerdings sind wohl auch häufig Einwirkungen während der Imaginalphase für das zeitweilige Fehlen einer Art verantwortlich zu machen. Bei keiner der genannten Arten hat jedoch eine erkennbare Einnischung stattgefunden. Eine phaenologisch-ethologische Trennung im Imaginalstadium ist daher notwendig, zumal auch sexualmorphologische Unterschiede in allen drei Fällen nur geringe Bedeutung haben. Auf eine solche Trennung könnte ohnehin nur dann verzichtet werden, wenn eine Einnischung im Larvenstadium auch bereits eine örtliche Trennung der Larvenpopulationen zur Folge hätte.

Die Bewohner verschiedener Gewässertypen

Man kann die gefundenen Arten zunächst nach den von ihnen bewohnten Gewässertypen aufteilen, wobei die Beziehung zum See als Lebensraum in den Vordergrund gestellt werden soll. Man erhält auf diese Weise 3 Gruppen.

1. Reine Fließwasserbewohner. Die Larven der folgenden Arten sind morphologisch und physiologisch so stark an fließendes Wasser angepaßt, daß sie eine Verdriftung in den See nicht längere Zeit überleben. Auch Eigelege gelangen wohl nur in Ausnahmefällen in den See,

wo sie zu einer Weiterentwicklung nicht befähigt sind. Diese Arten interessieren hier nur faunistisch, und es soll lediglich ihr Vorkommen im Untersuchungsgebiet registriert werden: *Potamanthus luteus*, *Torleya belgica*, *Centroptilum pennulatum*, *Baetis alpinus*, *Baetis lutheri*, *Baetis fuscatus*, *Baetis scambus*, *Baetis muticus*, *Baetis niger*, *Habrophlebia lauta*, *Oligoneuriella rhenana*, *Ecdyonurus insignis*, *Rhitrogena semicolorata*, *Rhitrogena aurantiaca*, *Baetis buceratus*, *Habropleptoides modesta*.

2. Seebewohner. In dieser Gruppe werden alle Arten zusammengefaßt, die über viele Generationen die Biotope des Seelitorals bewohnen, ohne daß es zu regelmäßiger Neubesiedlung aus Fließgewässern kommt. Stehende Gewässer sind ein Hauptlebensraum der hier genannten Arten, obwohl sie auch alle in fließendem Wasser vorkommen. *Caenis undosa* wird zwar in der Limnofauna Europaea (ILLIES 1967) als reine Form stehender Gewässer angegeben. Für das Untersuchungsgebiet ist dies jedoch durch Funde in der Argen widerlegt. *Caenis boraria* ist im Untersuchungsgebiet nur in stehenden Gewässern gefunden worden, anderenorts jedoch auch in Flüssen. Die Arten *Ephemera vulgata*, *Ephemera danica*, *Caenis moesta*, *Caenis robusta*, *Centroptilum luteolum*, *Cloeon dipterum* und *Cloeon simile* kommen gleichermaßen in stehendem und fließendem Wasser vor, oder tendieren mehr oder weniger stark zu einem der beiden Gewässertypen. *Procloeon pseudorufulum* war bisher nur aus Flüssen bekannt (Limnofauna Europaea). Bei den Funden im Bodensee handelt es sich aber um Seepopulationen, die keine Beziehung zu Fließgewässern haben. Der Bodensee beherbergt somit nach den bisherigen Ermittlungen 10 seebewohnende Ephemeropterenarten. Davon kommen zwei Arten nur vereinzelt und in geringer Individuenzahl vor (*Caenis robusta* und *Procloeon pseudorufulum*). Die restlichen 8 Arten stellen, im Gesamtlitoral oder in bestimmten exponierten Abschnitten, Charakterarten dar, die produktionsbiologisch eine wichtige Rolle spielen.

3. Fließwasserbewohner, die an manchen Stellen in den See vordringen. Hier handelt es sich um euriöke Formen, deren Larven weniger stark an das Leben im fließenden Wasser angepaßt sind, sodaß sie unter gewissen Bedingungen in den Biotopen des Seeufers leben können. Es kommt aber, zumindest was die Verhältnisse im Bodensee anbetrifft, zu keiner von den Flußpopulationen unabhängigen Dauerbesiedlung: *Ephemerella ignita*, *Baetis rhodani*, *Baetis vernus*, *Siphonurus lacustris*, *Paraleptophlebia submarginata*, *Habrophlebia fusca* und *Ecdyonurus venosus*.

Bei allen diesen Arten kann eine erste Stufe der Besiedlung des Seeufers, nämlich durch verdriftete Larven, als gesichert angenommen werden. Dabei ist ein aktives Verhalten der Larven sehr wahrscheinlich, da auch andere im Fließgewässer vorkommende Arten verdriftet werden, jedoch nicht am Seeufer zu finden sind. Wie eine solche Besiedlung vor sich gehen kann zeigt das Beispiel von *Paraleptophlebia submarginata*, das auf S. 130 beschrieben wurde. Nach DENDY (1944) besiedeln die meisten in den See verdrifteten Flußbewohner eine eng begrenzte Zone am Rande des Mündungskegels. Bei starkem Wellengang wird jedoch ein großer Teil der Tiere ans Ufer gespült, um dort zu verenden. Im Bodensee trifft dies auf die hier genannten Eintagsfliegen-Arten nicht zu. Sie sind durchaus in der Lage, der Brandung zu widerstehen, bzw. sich ihrer Wirkung durch aktiven Ortswechsel zu entziehen.

Für eine gute Anpassung an die Verhältnisse im See spricht auch die Fernverdriftung von Larven an losgerissenem Pflanzenmaterial. Besonders die driftenden Larven der Gattung *Baetis* zeigen eine ausgeprägte Thigmotaxis und klammern sich an treibenden Gegenständen fest. Während die Larven normalerweise, bei nicht zu starker Strömung, den Flußboden schon nach wenigen Metern wieder erreichen (ELLIOTT 1970), werden sie, an schwimmende Pflanzenteile geklammert, an der Oberfläche gehalten. Im Mündungsgebiet von Rhein und Bregenzer Aach findet man im Sommer oft große und kleine Inseln von schwimmendem *Potamogeton*, die weit in den See hinausgetrieben werden. Daran wurden häufig Larven von *Baetis rhodani* und *Baetis vernus* gefunden, einmal sogar eine große Larve von *Baetis alpinus* und eine Plecoptere der Gattung *Leuctra*. An den Schilffeldern des Rohrspitz angetrieben,

hatten die Inseln mehrere Kilometer durch den See zurückgelegt. Trotz der veränderten Wasserverhältnisse waren die Larven von *B. rhodani* und *B. vernus* noch voll aktiv. Es ist anzunehmen, daß sie hier ihre Entwicklung bis zur Imago durchlaufen können. Den Untersuchungen BOHLES (1968) zufolge ist es jedoch fast ausgeschlossen, daß sich Eigelege der beiden Arten in dem stark eutrophen Wasser mit hohen Sommertemperaturen entwickeln, ja daß sie dort von eventuell geschlüpften Weibchen überhaupt abgelegt werden.

Eine zweite Stufe der Besiedlung ist gegeben, wenn Eigelege der genannten Fließwasserarten direkt in den See gelangen und sich dort entwickeln. Bei zwei Arten sprechen Beobachtungen für einen solchen Vorgang. 1. An der Mole in Bottighofen wurden im September 1966 zahlreiche Larven von *Baetis rhodani* gefunden. Da in der Nähe nur ein kleiner Bach mündet, konnten sie kaum alle an dieser Stelle angespült worden sein. In den Jahren danach wurden auch nie mehr *Baetis*-Larven dort gefunden. *Baetis*-Weibchen legen ihre Eier an der Unterseite von Steinen ab, die aus dem strömenden Wasser herausragen, wobei sie sich unter die Wasseroberfläche begeben. Die von der Brandung umspülten Steine der Mole stellen unter diesem Gesichtspunkt einen für die Eiablage geeigneten Ort dar. 2. Am Bodanrückufer des Überlinger Sees waren im Juli 1972 an verschiedenen Stellen zahlreiche erwachsene Larven von *Ecdyonurus venosus* zu finden, in den Jahren zuvor niemals. Daraus folgt, daß an dieser Stelle im Sommer 1971 Eier in den See abgelegt worden waren.

Bei den bisher genannten Vorgängen kommt es, selbst wenn sie sich wiederholen, kaum zu einer dauerhaften Besiedlung des Seeufers. *Siphonurus lacustris* bewohnt dagegen das Mündungsgebiet der Bregenzer Aach dauernd. Die *Siphonurus*-arten besiedeln mit Vorliebe die Übergangszone vom fließenden zum stehenden Wasser (KNÖPP 1958). Wenn diese Zone, wie im Fall der Bregenzer Aach Mündung, sehr ausgedehnt ist, kommt es zu großen Populationen, wobei auch das mündungsnahen Seeufer regelmäßig durch Eigelege und verdriftete Larven besiedelt wird.

Die Besiedlung der litoralen Biotope

Die im folgenden beschriebenen Biotope beherbergen regelmäßig oder zeitweilig Eintagsfliegenlarven. Einen Überblick über Vorkommen und Häufigkeit der einzelnen Arten, sowohl an den verschiedenen Untersuchungsstellen, als auch in den Biotopen, soll Tabelle 1 vermitteln.

1. Größere Sandflächen: Sie sind heute fast in allen Fällen mit großen Mengen von Faulschlamm durchsetzt und werden daher nur an Stellen besiedelt, wo sich oberflächlich lockerer Detritus und Algen angesammelt haben.
2. Kleine Sandflächen mit Laubdetritus durchmischt, findet man am bewaldeten Bodanrück in Vertiefungen des Untergrunds, der aus Molassefelsen, oder aus Ablagerungen von Grobsand, Steinen und Kies besteht.
3. Lockerer Stein- und Kiesgrund: Hauptsächlich im Obersee als Ablagerungen mancher Zuflüsse. Dieser Grund ist nur besiedelbar, wenn reichlich Detritus und Algen sedimentiert werden. Wegen der vielen Zwischenräume entsteht kaum stagnierendes Wasser.
4. Stein- und Kiespflaster (vgl. S. 124) sind für die Besiedlung mit Ephemeropteren-Larven sehr geeignet. Ein großes und vielseitiges Nahrungsangebot ist vorhanden, da sich in den Vertiefungen zwischen den Steinen Detritus, Diatomeen, einzellige und fädige Grünalgen ansammeln und die Oberfläche der Steine oft bewachsen ist (Krustensteine). Lokaler Sauerstoffmangel wird weitgehend ausgeschlossen, da sich keine größeren Mengen von oberflächlichem Faulschlamm bilden können, die Algen für reichlichen Assimilationssauerstoff sorgen und die Oberseite der Steine zudem in den bewegten Wasserkörper hineinragen.
5. Große bewachsene Steine und Ufermauern — oft Hochwasserbiotope — haben ähnliche Vorzüge wie die unter 4. genannten.

Tabelle 1

Biotop		große Sandablagerungen	Sand-Laubdetritus	lockerer Kiesgrund	Stein- u. Kiespflaster	bewachs. Steine/Ufermauern	Charawiesen	Potamogeton	Algenwatten u. ä.	Schilfpflanzen	Rhizomstufe	Überflutete Grasflächen
Lokalität	Arten											
Ufer bei Süßenmühle und Nußdorf (stellvertretend für viele gleichartige Uferstrecken)	<i>E. danica</i>				1							
	<i>C. horaria</i>	ro		ro	+	r+						
	<i>C. moesta</i>	uo		u+								
	<i>Ct. luteolum</i>			ro	r+	ro	r+			ro		
	<i>Cl. dipterum</i>						o*	o*				
	<i>Cl. simile</i>						o*	o*				
	<i>Habr. fusca</i>					1						
Bodanrückufer	<i>E. vulgata</i>	ro										
	<i>E. danica</i>	ro		r+								
	<i>C. horaria</i>	+ u+		ro				2	+			
	<i>C. moesta</i>			ro						+		
	<i>Ct. luteolum</i>	u+		r+		ro	ro	o				
	<i>Cl. dipterum</i>							1*				
	<i>Pr. pseudoruf.</i>							2*				
Verlandungszone Ludwigshafen-Bodman (Mündungsgebiet der Stockacher Aach)	<i>B. rhodani</i>							1		1		
	<i>B. scambus</i>							1				
	<i>B. vernus</i>									2		
	<i>C. horaria</i>								+		u+	
	<i>C. undosa</i>						r+		+		ro	
	<i>Ct. luteolum</i>						u+	+		ro	ro	+
	<i>Cl. dipterum</i>						o*	+		r+		+
<i>Cl. simile</i>						o*		+	u+	u+		
Rohrspitz	<i>B. rhodani</i>										u+	
	<i>B. vernus</i>										u+	
	<i>C. horaria</i>											r+
	<i>C. moesta</i>											1
	<i>C. undosa</i>	+							+		ro	
	<i>Ct. luteolum</i>										u+	
	<i>Cl. dipterum</i>										uo	uo
<i>Cl. simile</i>										o*	u+	
Untere Güll	<i>C. horaria</i>	ro					1		u+		u+	
	<i>C. moesta</i>	ro									u+	
	<i>C. undosa</i>										u+	
	<i>Ct. luteolum</i>										ro	ro
	<i>Cl. simile</i>						o*			r+		
	<i>Pr. pseudoruf.</i>									1*		

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Biotop		große Sandablagerungen	Sand-Laubdetritus	lockerer Kiesgrund	Stein- u. Kiespflaster	bewachs. Steine/Ufermauern	Charawiesen	Potamogeton	Algenwatten u. ä.	Schilfpflanzen	Rhizomstufe	Überflutete Grasflächen
Bregenzer Aach Mündung (Nur See- und Übergangs- biotope)	B. fuscatus									2		
	B. muticus											
	B. rhodani		u+							u+		
	B. scambus		1							1		
	B. vernus		1							u+		1
	Ct. luteolum									2		
	Cl. dipterum									1		
	Ecd. venosus		u+									
	Eph. ignita									u+		
	Habr. fusca		2									
	R. semicolor		u+									
S. lacustris		ro							u+		o	
Argen Mündung (Nur See- und Übergangs- biotope)	B. fuscatus		u+									
	B. lutheri		2									
	B. rhodani		u+									
	B. scambus		1									
	C. horaria		uo									
	C. moesta		1									
	Cl. dipterum											+
	Ecd. venosus		u+									
	Eph. ignita		3									
	Habr. fusca		1									
	P. submargin.		u+									
	R. semicolor.		1									
	S. lacustris		uo									

r = an der Fundstelle regelmäßig zu finden

u = kommt an der Fundstelle nur unregelmäßig vor

o = häufig und sehr häufig, dichte Population

+ = weniger häufig bis vereinzelt, zerstreute Population

Zahl = Einzelfund

* = Angabe gilt nur oder hauptsächlich für 1971 und 1972; weist auf bemerkenswerte Veränderungen im Vergleich zu früheren Jahren hin

6. *Charawiesen*: Es wurden nur die oberen *Charawiesen* bis ca. 2 m Tiefe untersucht, die im Sommer meist eine dichte Besiedlung, vor allem mit Baetiden-Larven aufweisen. Nach MÜLLER-LIEBENAU 1956 dienen *Chara*-Reste in größeren Tiefen oft als Winterquartier.

7. *Potamogeton*: In *Potamogeton*-beständen sind meist nur die bodennahen Teile der Pflanzen besiedelt, oft in Zusammenhang mit Populationen in benachbarten *Charawiesen*.

8. Algenbestände und -watten: Im Sommer, besonders in eutrophen Buchten, manchmal häufig in Form von Konjugatenansammlungen und dichtem *Cladophora*-bewuchs auf sandigem Grund. Die großen *Potamogeton*- und *Chara*-bestände der eutrophen Seebezirke beginnen schon im frühen Herbst zu zerfallen, wobei neben Sauerstoffzehrung auch eine starke Belastung des umgebenden Wassers mit Abbauprodukten, besonders Stickstoffverbindungen, zustande kommt. In dieser Zeit sammeln sich die Ephemeropteren-Larven (alte, noch nicht geschlüpfte Larven und Junglarven, die sich zur Überwinterung anschicken) in etwa vorhandenen *Cladophora*-beständen an. Diese Pflanzen bleiben noch längere Zeit am Leben, auch wenn sie vom Substrat losgerissen und in Massen zusammengetrieben werden.

9. Schilfpflanzen: Die vom Wasser überfluteten Stengel und Blätter der *Phragmites*-bestände werden hauptsächlich in den Randzonen der Schilffelder besiedelt, was schon GEISSBÜHLER 1938 erkannte.

10. Rhizomstufe (vgl. S. 124): In den verwachsenen Rhizomen sammeln sich reichlich zerfallende Pflanzenreste und Algen an. Die Stufe hebt sich zudem aus den faulschlammhaltigen Sanden empor. Der Biotop hat damit ebenfalls die unter 4. genannten Vorteile, die für die starke Besiedlung der Randzone des Phragmitetums mit verantwortlich sind. Die bei steigendem Wasserspiegel uferwärts strebenden Larven finden hier optimale Bedingungen und dringen daher nicht weiter in den Schilfgürtel ein.

11. Überflutete Grasflächen, auch freigespültes Wurzelwerk und ähnliches, stellen für die landwärts vordringenden Larven der Baetiden die letzten Besiedlungsräume bei Hochwasser dar.

Wie schon aus der Tabelle 1 hervorgeht bewohnen die einzelnen Arten meist mehrere der hier beschriebenen Lebensräume. Nur die *Ephemera*-Arten beschränken sich auf wenige Biotope, da sie, wegen ihrer grabenden Lebensweise, auf sandigen oder lehmigen Grund angewiesen sind. *E. danica* ist beweglicher als *E. vulgata*. Im See besiedeln sie auch kleinste Sandanhäufungen in der Steinpflasterzone; außerhalb des Sees Uferböschungen und oft recht unterschiedliche Sedimente in den verschiedensten Fließgewässern.

Bei den *Caenis*-Arten ist zwar eine gewisse Abhängigkeit vom Substrat festzustellen. Den trägen Larven dient pflanzlicher Detritus nicht nur als Nahrungsquelle, sondern auch zur Tarnung. Detritus sammelt sich jedoch in den verschiedensten litoralen Bereichen an, weshalb die Larven auch weit verbreitet sind. Während *C. horaria* und *C. moesta* neben sandigen Biotopen hauptsächlich die Stein- und Kiespflasterzone bewohnen, ist *C. undosa* an die pflanzenreichen Gewässer der Verlandungsgebiete gebunden. Bei dieser Art zeigt sich eine Vorliebe für stärker eutrophierte Gewässer, die bei einem weiteren Vertreter der Gattung, *C. robusta*, noch stärker ausgeprägt ist.

Die beiden *Cloeon*-Arten sind offenbar auf dichten Pflanzenbewuchs im Zusammenhang mit einer artenreichen Algenflora angewiesen. Die Untersuchungen BROWN'S (1960) haben ergeben, daß die Larven von *Cloeon dipterum* während ihrer Entwicklung verschiedene Arten und Größenklassen von Blau- und Grünalgen benötigen, die sie bevorzugt in Gewässern finden, die zumindest zeitweilig einen stärkeren Eutrophiegrad aufweisen. *Procloeon pseudorufulum* scheint ähnliche Anforderungen zu stellen. Die Larven bewohnen im stark eutrophierten Untersee die Steinpflasterzone vor den Schilffeldern. Eine ausgesprochen euriöke Art ist dagegen *Centroptilum luteolum*. Sie bewohnt nicht nur fast alle Bereiche des Litorals, sondern auch die verschiedensten Fließgewässer.

Das Litoral des Bodensees liegt im Winter zu einem erheblichen Teil trocken. Gerade dieser Bereich bildet aber den sommerlichen Lebensraum der meisten Eintagsfliegen-Larven. Die Larven müssen daher im Herbst mit sinkendem Wasserspiegel oft große Strecken seewärts wandern und im Frühjahr die frisch überfluteten Gebiete wieder neu besiedeln. Dabei kommen sie zwangsläufig durch oft sehr unterschiedliche Biotope. Besonders der winterliche Aufenthaltsort unterscheidet sich meist erheblich vom Wohnbereich in der warmen Jahreszeit. Zwei Eigenschaften wirken sich daher für die seebewohnenden Arten besonders positiv aus. Zum einen müssen die Arten im Larvenstadium überwintern, um die Wanderungen durchführen zu können. Ei-Überwinterer, von denen es im Bodensee nur eine Art gibt (*Caenis undosa*, nach LANDA 1968), sind benachteiligt, wenn nicht ein großer Teil ihrer Eier bereits in tieferes Wasser abgelegt wird. Zum zweiten müssen die Larven, besonders gegenüber Temperatur und Sauerstoffgehalt des Wassers euryplastisch sein. Hier zeichnet sich *Caenis boraria* aus, die, selbst bei hohen Temperaturen, unter fast anaeroben Verhältnissen einige Zeit existieren kann (vgl. auch KNÖPP 1952). Die genannten Bedingungen sind zu einem großen Teil für die Zusammensetzung der Ephemeropteren-Fauna im Bodensee und in anderen großen Seen verantwortlich. Hieraus erklärt sich auch, daß z. B. die häufig aus Fließgewässern verdrifteten Baetis-Arten kaum eine Chance haben, das Seeufer über mehrere Generationen zu bewohnen, es sei denn durch fortgesetzte Neubesiedlung.

Die seewärts gerichteten Wanderungen können im Herbst an den oben erwähnten *Cladophora*-Ansammlungen beobachtet werden. Mit fortschreitender Jahreszeit sind die seewärts gelegenen Algenmassen wesentlich dichter besiedelt als die ufernahen (im Gegensatz zu den Verhältnissen im Sommer).

Centroptilum- und *Caenis*-Larven werden im Winter in großer Zahl auf den äußeren Abschnitten der Uferbank, vorzüglich auf Kies- und Steinpflastergrund gefunden. Im Sommer besiedelt *Centroptilum* von hier aus bevorzugt den Rand der Schilffelder (alte, seewärts gelegene Rhizomreste dienen oft als Übergangsbiotop) Charawiesen und die ufernahen Kies- und Steinpflaster. Die *Caenis*-Larven dringen zwar im Sommerhalbjahr ebenfalls in großer Zahl uferwärts vor, besiedeln aber außerdem das ganze Jahr über günstige Stellen in tieferen Seeregionen, bis ins obere Sublitoral (LUNDBECK 1936). Da *Caenis boraria* und *C. moesta* in großer Zahl über der ganzen Uferbank schwärmen, gelangt ein Großteil ihrer Eigelege ohnehin in tieferes Wasser. Problematisch wird die Überwinterung bei den Bewohnern der Verlandungsgebiete. Hier besteht das ufernahe Litoral fast ausschließlich aus Sand- und Schlammgrund, der im Winter sehr starke Sauerstoffzehrung erwarten läßt und z. B. für die bewuchsliebenden *Cloeon*-Arten als Winterquartier äußerst ungeeignet erscheint. Tatsächlich wurden hier auch im Winter nie Larven gefunden und es muß offen bleiben, wo die *Cloeon*-Arten die kalte Jahreszeit überdauern. Die Tatsache, daß die Frühjahrsgeneration meist wesentlich individuenärmer ist, als die Sommer-Herbstgeneration läßt vermuten, daß ein beträchtlicher Teil der Überwinterer den schlechten Bedingungen zum Opfer fällt.

Veränderungen der Ephemeropterenfauna im Zusammenhang mit der fortschreitenden Eutrophierung

Die Untersuchungen fielen in einen Zeitabschnitt, in dem der Bodensee in eine entscheidende Phase seiner Umwandlung trat. 1971 und 72 zeigten sich an vielen Stellen der Uferzone des Überlinger Sees Eutrophierungserscheinungen, die sich zu Beginn der Untersuchungen, 1966, kaum andeuteten. Unter Berücksichtigung älterer Literaturangaben wurde es daher bei den meisten Arten möglich, Veränderungen in bezug auf Häufigkeit der Individuen und auf die Besiedlung verschiedener Uferbezirke zu beobachten.

Eine bisher noch nicht erwähnte Art, *Choroterpes picteti* EATON, fiel vermutlich schon vor Jahrzehnten den Anfängen der Eutrophierung zum Opfer. GAMS fand ihre Larven 1925 noch

Tabelle 2

	oligotroph	mesotroph	schwach eutroph	stark eutroph
Choroterpes picteti	—————	-----		
Ecdyonurus (venosus)	—————	-----		
Ephemera vulgata	-----	—————		
Ephemera danica	-----	—————	-----	
Caenis moesta	-----	—————	-----	
Caenis horaria	-----	—————	-----	
Centroptilum luteolum	-----	—————	-----	
Caenis undosa		-----	—————	-----
Procloeon pseudorufulum		-----	—————	-----
Cloeon simile		-----	—————	-----
Cloeon dipterum		-----	—————	-----
Caenis robusta			-----	—————

häufig im Litoral des Sees. MUCKLE 1942 konnte bei seinen umfangreichen Untersuchungen nur eine einzelne Larve finden, und heute ist die Art aller Wahrscheinlichkeit nach ganz aus der Fauna des Bodensees verschwunden. Eine *Ecdyonurus*-Art (vermutlich *venosus*) wird von GAMS ebenfalls als häufiger Bewohner der Brandungsufer genannt. Die Art kommt heute nur noch gelegentlich im Zusammenhang mit Fließwasserpopulationen im See vor.

Nach MUCKLE und GEISSBÜHLER waren *Ephemera vulgata* in der oberen Güll, *E. vulgata* und *E. danica* in der Luxburger Bucht häufig. (Nach LINDNER, 1955, auch am Nord-Ufer des Obersees). Die Gebiete sind heute stark eutrophiert und durch Abwässer belastet. *Ephemera*-Larven werden dort nicht mehr gefunden. Ein Refugium für die beiden Arten war das Bodanrück-Ufer des Überlinger Sees, ein Uferbezirk, dessen Sedimente die geringste Belastung im ganzen Bodensee aufwiesen. Dort waren 1966/67 die Larven beider Arten noch häufig. 1971 fanden sich auch hier wesentlich weniger Larven, die hauptsächlich der Art *E. danica* angehörten. Vor dem Ufer erstreckte sich ein fast geschlossener *Potamogeton*-Gürtel, wo früher nur vereinzelt Bestände dieser Pflanzen vorkamen. Alle größeren Sandflächen waren zur Faulschlammabildung übergegangen. Damit sind sie für die Besiedlung mit *Ephemera*-Larven nur noch bedingt brauchbar. Vor allem die Entwicklung der Eigelege ist bei stärkerer Sauerstoffzehrung gefährdet. Auch Häufigkeit und Größe der Imagoschwärme am Bodanrück sind in den letzten Jahren zurückgegangen.

Eine umgekehrte Tendenz ist bei den *Cloeon*-Arten zu beobachten. *Cloeon dipterum* hat im Verlandungsgebiet bei Ludwigshafen in den vergangenen Jahren stark zugenommen. Bei

Süßenmühle wurden erstmals 1971 Larven, und zwar in großer Menge, gefunden. Vereinzelt trat die Art im selben Jahr auch am Bodanrück auf und lieferte einen weiteren Beweis für die fortschreitende Eutrophierung dieses Uferbezirks. Die Befähigung der Art, eutrophe Gewässer zu bewohnen, läßt erwarten, daß sich Häufigkeit und Verbreitungsareal in der Zukunft weiter vergrößern werden. Im Untersee besiedeln einige Arten, die im übrigen Bodensee als Bewohner eutropher Buchten auftreten, bereits die Kiespflasterzone. Hiervon ist *Cloeon simile* auch im Überlinger See schon auf dem Vormarsch (in den letzten Jahren häufig bei Süßenmühle). Ausgehend vom Verlandungsgebiet Ludwigshafen und der unteren Güll wird *Caenis undosa* vermutlich folgen. Etwas unklar sind die Verhältnisse bei *Procloeon pseudorufulum*. Obwohl im Untersee relativ häufig, kommt diese Art im Überlinger See selbst in den Verlandungszonen bisher nur sporadisch vor.

In der Tabelle 2 werden die geschilderten Verhältnisse zusammenfassend dargestellt. Der angegebene Trophiegrad bezieht sich dabei auf den Wasserkörper der besiedelten Seeabschnitte, da er für die Biotope des Litorals nur sehr schwer zu erfassen ist und einem häufigen Wechsel unterliegt. Die Darstellung der Verhältnisse im oligotrophen Bodensee beruhen auf wenigen Literaturangaben (vor allem von GAMS). Im stark eutrophen Bereich muß die Entwicklung noch weitgehend als hypothetisch betrachtet werden. Der Ablauf vom mesotrophen bis zum schwach eutrophen Gewässerzustand ist dagegen durch die eigenen Untersuchungen sowie durch die Angaben GEISSBÜHLERS und MUCKLES fundiert.

Zusammenfassung

1. Im Bodenseegebiet wurden in den Jahren 1966—1972 37 Eintagsfliegen-Arten festgestellt. Davon besiedeln 10 Arten den See als selbständigen Lebensraum. 7 Arten dringen aus Fließwasserpopulationen mehr oder weniger regelmäßig in den See vor. Der Rest, also 20 Arten, bewohnt nur die Zuflüsse des Bodensees.
2. Die Lebensweise der meisten seebewohnenden Eintagsfliegen wird beschrieben. Dabei können in 3 Gattungen Artenpaare festgestellt werden, deren Larven die selben Biotope bewohnen, während durch Unterschiede im Verhalten der Imagines eine Trennung der Populationen erreicht wird.
3. Die Ephemeropteren-Larven bewohnen fast alle Biotope des oberen Litorals. Bezüglich der verschiedenen Lebensräume sind die einzelnen Arten in den meisten Fällen ziemlich euryplastisch. Besonders dicht besiedelt sind die Randzone des Phragmitetum (Rhizomstufe), die Kies- und Steinpflaster des freien Seeufers, die oberen Charawiesen sowie große und kleine Algenansammlungen (*Cladophora*, Konjugaten etc.). Stark faulschlammhaltige Sedimente und bewuchsarmer Kies- und Geröllgrund werden dagegen von den meisten Arten gemieden.
4. Mit fortschreitender Eutrophierung des Bodensees konnte eine Veränderung in der Zusammensetzung der Ephemeropteren-Fauna festgestellt werden, von der die meisten Arten betroffen sind.

Literatur

- BERNHARD, C.: Über die vivipare Ephemeride *Chloeon dipterum*. Biol. Centr. 27, 467—479 (1907)
- BOHLE, H. W.: Untersuchungen über die Embryonalentwicklung und die embryonale Diapause bei *Baetis vernus* CURTIS und *Baetis rhodani* (PICTET) (*Baetidae*, *Ephemeroptera*). Zool. Jb. Anat. 86, 493—575 (1968)
- BROWN, D. S.: The ingestion and digestion of algae by *Cloeon dipterum* L. (*Ephemeroptera*). Hydrobiologia 16, 81—96 (1960)
- DENDY, J. S.: The fate of animals in stream drift when carried into lakes. Ecol. Monogr. 14, 333—357 (1944)

- EHRENBERG, H.: Die Steinfauna der Brandungsufer ostholsteinischer Seen. Arch. Hydrobiol. 53, 87–159 (1956)
- ELLIOTT, J. M.: The distance travelled by drifting Invertebrates in a Lake District stream. Oecologia (Berl.) 6, 350–379 (1971)
- GAMS, H.: Seefliegen. Bilder aus dem Insektenleben des Bodensees. Festschrift Inst. f. Seenforschung, Langenargen/B. 1925, 1–10
- GEISSBÜHLER, J.: Beiträge zur Kenntnis der Uferbiozöosen des Bodensees. Mitt. Thurg. naturf. Ges. 31, 3–74 (1938)
- ILLIES, J.: Limnofauna Europaea (*Ephemeroptera* 220–229) Fischer, Stuttgart (1967)
- KIMMINS, D. E.: A Revised Key to the Adults of the British Species of *Ephemeroptera*. Freshw. Biol. Ass. Sci. Publ. No. 15 (1954)
- KNÖPP, H.: Studien zur Statik und Dynamik der Biozöosen eines Teichausflusses. Arch. Hydrobiol. 46, 15–102 (1952)
- LANDA, V.: Contribution to the Distribution, Systematic, Development and Ecology of *Habroplebia fusca* (CURT.) and *Habroplebia lauta* MC. LACHL. (*Ephemeroptera*). Acta Soc. Entomol. Cechoslov. 54/2, 148–156 (1957)
- , —: Development cycles of Central European *Ephemeroptera* and their interrelations. Act. ent. bohemoslov. 65 (4), 276–284 (1968)
- , —: *Ecdyonurus submontanus*, *Heptagenia quadrilineata*, *Rhitrogena hercynia* — new species of the family *Heptageniidae* from Czechoslovakia. Act. ent. bohemoslov. 67, 13–20 (1970)
- LINDNER, E.: Insekten des Bodenseeuferes. Schr. Ver. Gesch. Bodensees 73, 193–204 (1955)
- LUNDBECK, J.: Untersuchungen über die Bodenbesiedlung der Alpenrandseen. Arch. Hydrobiol. Suppl. 10, 207–358 (1936)
- MACAN, T. T.: A Key to the Nymphs of the British species of *Ephemeroptera*. Freshw. Biol. Ass. Sci. Publ. No. 20 (1961)
- MACAN, T. T. and LUND, J. W. G.: Records from some Irish lakes. Proc. Royal Irish Acad. 56, 135–157 (1954)
- MUCKLE, R.: Beiträge zur Kenntnis der Uferfauna des Bodensees. Beitr. naturk. Forsch. im Oberrheingebiet 7, 3–109 (1942)
- MÜLLER-LIEBENAU, I.: Die Besiedlung der Potamogeton-Zone ostholsteinischer Seen. Arch. Hydrobiol. 52, 470–604 (1956)
- , —: *Caenis robusta* EATON, eine für Deutschland neue Ephemeropterenart. Gewässer und Abwässer 22, 59–65 (1958)
- , —: Eintagsfliegen aus der Eifel. Gewässer und Abwässer 27, 55–79 (1960)
- , —: Revision der europäischen Arten der Gattung *Baetis* LEACH, 1815 (*Insecta*, *Ephemeroptera*) Gewässer und Abwässer 48/49, 3–214 (1969)
- REISS, F.: Ökologische und systematische Untersuchungen an Chironomiden (*Diptera*) des Bodensees. Arch. Hydrobiol. 64, 176–323 (1968)
- SAARISTO, M.: Revision of the Finnish species of the genus *Caenis* STEPH. (*Ephemeroptera*). Ann. Ent. Fenn. 32/1, 68–87 (1966)
- SCHOENEMUND, E.: Eintagsfliegen oder *Ephemeroptera*. In: DAHL: Die Tierwelt Deutschlands. 19, 1–103 (1930)
- ZELINKA, M. & MARVAN, P.: Zur Präzisierung der biologischen Klassifikation der Reinheit fließender Gewässer. Arch. Hydrobiol. 57 (3), 389–407 (1961)

Anschrift des Verfassers: DR. PETER MALZACHER, 7000 Stuttgart, Hasenbergsteige 12

zu Nr. 9.

Fehlbestimmung: es handelt sich um *Caenis beskidensis* SOWA. -

Caenis macrura STEPH. ist vereinzelt im Material von Nr. 5
enthalten. -

Caenis lactea PICT. ist nach neuer Erkenntnis identisch mit
Caenis horaria (L).