

Die Oberflächendrift eines lappländischen Fließgewässers

EBERHARD THOMAS

Ökologische Station Messaure

Thomas, E. 1970. Die Oberflächendrift eines lappländischen Fließgewässers. - Oikos Suppl. 13: 45-64. Copenhagen.

The surface drift of a stream near Messaure (66°32'N, 20°25'E) was sampled from the break-up of ice in May until ice-cover in September. Samples were automatically taken at 2h-intervals. The diel pattern of hatching, egg-laying, flight activity and larval ecdysis was examined for a number of Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera and Diptera Chironomidae. Invariably these events were taking place in a diel pattern which frequently differed even between closely related species.

Dr. E. Thomas, Giessenerstrasse 10, D-6301 Leihgestern, BRD.

Проводили сборы дрифта с поверхности воды в реке около Мессауре (66°42' с.ш., 20°25' в.д.) с мая (из проруби) и до нового ледового покрова в сентябре роботы брали автоматически с интервалом в 2 часа. Исследован суточный ритм вылупления из яиц, откладки яиц, лета имаго и линьки личинок у некоторых *Ephemeroptera*, *Plecoptera*, *Trichoptera* и *Diptera Chironomidae*.

Во всех случаях эти процессы имели суточный ритм, который часто отличался даже у очень близких видов.

1. Vorwort

Die Erscheinung der »organic drift«, der bachabwärts gerichteten Bewegung von Bachorganismen, war in den letzten Jahren Gegenstand eingehender Untersuchungen. Die in der Zeit ab 1960 erschienenen Arbeiten (Tanaka 1960, Waters 1961, Müller 1966, Elliott 1967, Ulfstrand 1968) befassen sich alle mit der Drift von Tieren, die unter der Wasseroberfläche treiben oder sich aktiv fortbewegen. Diese Bewegungen wurden als Mass einer Aktivität der Tiere (meist der lokomotorischen) gewertet.

Auch an der Oberfläche von Fließgewässern treiben Organismen, insbesondere Insekten, oft in grosser Zahl. Diese »surface drift« erregte bisher nur als Faktor für die Fischernährung Interesse (Needham 1928, Nilsson 1957, Morgan and Waddell 1960, Bailey 1966, Elliott 1967 b, Norlin 1967). Dass die Oberflächendrift ebenfalls als Mass einer Aktivität – hier meist der Schlüpfaktivität – gewertet werden kann, wurde zwar erkannt (Needham 1928, Mundie 1956, Elliott 1967 a, Elliott and Minshall 1968), doch fehlen tagesperiodische Untersuchungen, speziell im 2h-Intervall.

Besonderes Interesse erhielten die Untersuchungen durch die geographische Lage des Untersuchungsortes

am Polarkreis. Arbeiten zur Tagesperiodik von Insekten aus diesen Breiten sind bisher recht selten (Hempel und Hempel 1955, Remmert 1965, Müller 1966, Kureck 1966, 1969).

2. Methodik

Vom 14.5.–20.9.1967 wurde die Oberflächendrift bei Messaure (Schwedisch-Lappland, 66°42'N, 20°25'E) mit nur wenigen Unterbrechungen im 2h-Intervall eingeholt. Die Untersuchung fand in einer ca. 130 m langen, 73 cm breiten Holzrinne statt, die einen Teil des Kaltisjokkwassers (Bachbeschreibung bei Müller 1970) ableitet. Mit Steinen ausgelegt, bildet diese Rinne einen kleinen, gut besiedelten Parallelbach mit stark variierenden Boden- und Strömungsbedingungen. Die Wassertiefe war unterschiedlich, überstieg aber nicht 0,40 m. Die im Winter trocken liegende Rinne wurde im Frühjahr beim Fluten rasch durch Larvendrift aus dem Hauptbach besiedelt.

Die Lage der Rinne zeigt Abb. 1 in einer (nicht massstabgetreuen) Skizze. 1 bis 3 m vom Bachufer entfernt, zieht sie sich 125 m durch das Ufergebüsch hin und biegt dann zum Waldrand ab. Um nur die Oberflächendrift der Rinne zu erhalten leitete am Einlauf ein schräg gestelltes, ca. 0,10 m tief ins Wasser tauchendes Brett (A) das Oberflächenwasser des Kaltisjokk ab. Wie effektiv diese Absperrung war, zeigt folgender Versuch: Von 500 Papierschnitzeln unterhalb des Sperrbrettes eingeworfen, kamen 47% in den Fangsieben an, von 600 oberhalb eingeworfenen erreichten nur 7% die Fanganlage. 96% aller Wiederfänge erfolgten 6–7 Minuten nach dem Einwerfen, was einer durchschnittlichen Strömungsgeschwindigkeit von 0,33 m/sec entspricht. 2 m unterhalb der oberen Absperrung befanden sich Staubretter (B) zur Regulierung des Rinnendurchlaufes. Bei niedriger Stauhöhe floss bei A weniger Wasser nach links in den Bach zurück, Durchlauf und Strömungsgeschwindigkeit waren grösser als bei höherem Stau. Nach einem kleinen Fall (C) folgte bis zur Fanganlage ein 7 m langes Rinnenstück (D), das nicht mit Steinen ausgelegt war. Hier floss das Wasser gleichmässig mit einer Geschwindigkeit um 0,30 m/sec. Ein diagonal gestelltes Brett (E) schliesslich leitete das Oberflächenwasser durch eine Öffnung in der Rinnenwand und ein anschliessendes Rohr in ein Fangsieb (F) der Maschenweite 0,5 mm. Das Brett (E) tauchte, abhängig von der Wassertiefe an der Fanganlage (0,36–0,39 m), 6,5 bis 9,5 cm tief in das Wasser ein. Die Fänge in 2h-Intervallen erfolgten in dem von Müller (1965) beschriebenen, automatischen Probensammler. Da dabei mit offenen Sieben gearbeitet werden musste, wurden über mehrere Tage vergleichende Untersuchungen mit einem geschlossenen Käfigsieb, wie es schon bei Voruntersuchungen verwendet worden war (Tobias und Thomas 1967), durchgeführt. Es konnten weder qualitative noch quantitative Unterschiede zwischen beiden Fangmethoden festgestellt werden; ein Entweichen der geflügelten

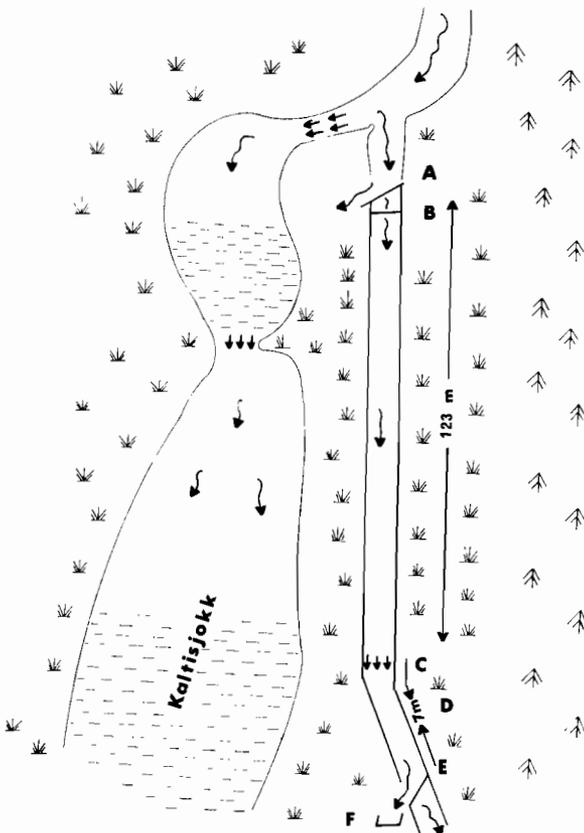


Abb. 1. Die Untersuchungsrinne. Waagerechte Strichelung: Staubereich. Wellenförmiger Pfeil: Strömung. Gerade, kurze Pfeile: Wasserfall. (Weitere Erläuterungen im Text.)

Insektenstadien aus den offenen Fangsieben war nicht gegeben.

In der Regel wurden zwischen 6.00 morgens und 22.00 abends, von Zeit zu Zeit auch über 24 Stunden durchgehend, alle 2 Stunden, der Wasserstand an der Fanganlage, Bewölkungsgrad, Windrichtung und -stärke gemessen. Wasser- und Lufttemperatur und Luftfeuchtigkeit wurden kontinuierlich mit einem Fern-Thermographen, bzw. Thermo-Hygrographen registriert. Ein Dämmerungsschalter ermittelte die Zeit, in der die Beleuchtungsstärke unter 5 Lux lag.

3. Ergebnisse

3.1. Tagesperiodik des Schlüpfens

3.1.1. Ephemeroptera

Zur Beobachtung des tageszeitlichen Schlüpfverlaufes ist die Oberflächendrift besonders bei Formen geeignet, deren Subimagines an der Wasseroberfläche schlüpfen. Dies ist bei den Arten der Gattung *Baetis* der Fall. Die schlüpfreifen Larven schwimmen zur Oberfläche, wo die Subimago in wenigen Sekunden die Larvenhaut verlässt (Schönemund 1930). Dabei werden sowohl die Exuvien als auch zahlreiche Subimagines vom Wasserstrom davongeführt und gelangen in die Driftsiebe.

Da die *Baetis*-Subimagines mit wenigen Ausnahmen nicht bis zur Art bestimmbar sind, wurden in der Hauptschlüpfzeit die an den Rinnenwänden sitzenden Tiere gefangen und bis zur Imaginalhäutung gehalten. Es zeigte sich, dass von den Massenformen nur *Baetis pumilus* und *B. rhodani* zu gleicher Zeit im Juni schlüpfen und fliegen (Tab. 1). Ihre Subimagines sind leicht zu unterscheiden (Kimmins 1954). Die Flugzeiten von *B. macani* und *B. subalpinus* von Anfang August bis Mitte September überschneiden sich nur in den ersten beiden Augustwochen.

Den tageszeitlichen Verlauf des Schlüpfens von *B. pumilus* (D) und *B. rhodani* (F) zeigt Abb. 2. Beide Arten schlüpfen hauptsächlich in den Nachmittagsstunden, das Maximum liegt in der Regel zwischen 12.00 und 16.00 Uhr. Zur gleichen Zeit werden auch die meisten Exuvien (E) gefunden. Die Tageszeiten des Schlüpfens von *B. macani* (Abb. 3 D) und *B. subalpinus* (Abb. 4 D) unterscheiden sich nicht von den beiden ersten Arten.

Die Summierung aller ohne Störung verlaufenen Untersuchungstage und die Aufschlüsselung der Fänge nach Geschlechtern offenbart eine leichte Bevorzugung der ersten Hälfte der täglichen Hauptschlüpfzeit durch die Männchen (Abb. 5) (geprüft nach dem χ^2 -Test, Irrtumswahrscheinlichkeit p zwischen 0,02 und 0,03). Es schlüpfen zwischen 10.00 und 14.00 Uhr, gemessen an

Tab. 1. Ephemeroptera-Dekadensummen der Oberflächendriftfänge. A: Subimagines. B: Subimagines, Geschlechterverhältnis Weibchen: Männchen. C: Imagines. D: Geschlechterverhältnis Weibchen: Männchen d. Imag. August I+II: Fänge vom 1.-4. und 14.-20.VIII., dazwischen Hochwasser.

	Juni			Juli			August		September		♀:♂ gesamt	
	I	II	III	I	II	III	I+II	III	I	II		
<i>Baetis pumilus</i> (Burm.)	—	188	939	273	142	4	—	—	—	—	—	A
	—	0.74	1.27	1.44	1.71	—	—	—	—	—	1.25	B
	—	6	72	15	8	—	—	—	—	—	2.36	C
<i>B. rhodani</i> (Pict.)	30	307	715	442	769	358	169	99	14	1	—	A
	1.0	1.95	1.95	1.95	2.26	2.12	2.19	1.83	2.5	—	2.02	B
	—	54	139	54	42	15	7	9	8	2	—	C
	—	3.14	5.32	8.00	2.50	2.75	—	—	—	—	3.86	D
<i>B. niger</i> (L.)	—	5	—	1	—	—	—	—	—	—	—	A
<i>B. macani</i> (Kimm.)	—	—	—	83	1898	1180	—	—	—	—	—	A
	—	—	—	0.89	1.52	1.68	—	—	—	—	1.59	B
	—	—	—	10	283	229	—	—	—	—	173.00	C
<i>B. subalpinus</i> (Bgtn.)	—	—	—	—	—	—	—	525	204	67	—	A
	—	—	—	—	—	—	—	1.68	2.28	1.23	1.81	B
	—	—	—	—	—	—	—	771	296	68	126.89	C
<i>B. lapponicus</i> (Bgtn.)	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	A
<i>Centroptilum luteolum</i> (Müll.)	—	2	8	2	—	—	—	—	—	—	—	A
	—	2	14	9	3	1	—	4	1	—	0.79	C
<i>Siphonurus lacustris</i> (Etn.)	—	10	16	2	9	1	—	—	—	—	0.41	A
	—	—	1	—	2	2	—	—	—	—	—	C
<i>Ameletus inopinatus</i> (Etn.)	—	30	12	2	—	—	—	—	—	—	0.63	A
	—	18	13	1	—	—	—	—	—	—	0.52	C
<i>Ecdyonurus joernensis</i> (Bgtn.)	—	—	—	—	—	3	8	5	2	—	—	A
	—	—	—	—	—	—	2	4	—	1	—	C
<i>Heptagenia sulphurea</i> (Müll.)	—	117	209	47	33	18	11	4	—	—	—	A
	—	0.42	1.35	0.74	2.10	2.0	2.67	—	—	—	1.01	B
	—	—	11	12	16	5	5	1	—	—	1.38	C
<i>Leptophlebia marginata</i> (L.)	12	36	1	—	—	—	—	—	—	—	0.82	A
	—	82	54	—	—	—	—	—	—	—	3.16	C
<i>Paraleptophlebia submarginata</i> (Steph.)	7	14	1	—	—	—	—	—	1	—	—	A
	—	—	—	—	—	—	—	—	23	4	4.97	C

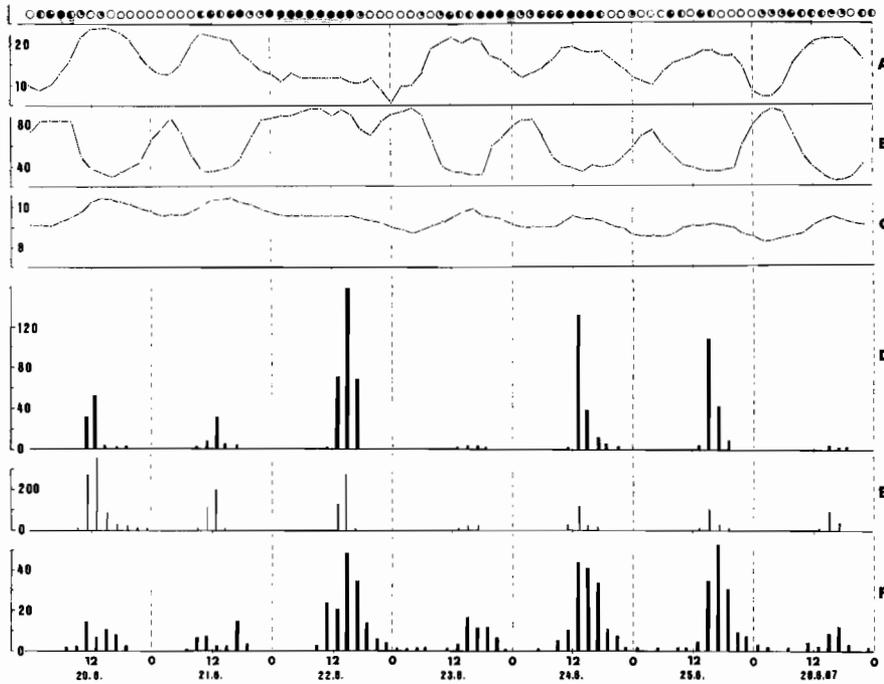


Abb. 2. Tagesgang der Oberflächendriftingänge von *Baetis pumilus* (Burm.) und *Baetis rhodani* (Pict.). A. Lufttemperatur, Ordinate: °C. B. Luftfeuchtigkeit, Ordinate: % rel. Feuchte. C. Wassertemperatur, Ordinate: °C. D. *B. pumilus* - Subimagines, Ordinate: Anzahl/2h. E. *B. spec.* - Exuvien, Ordinate: Anzahl/2h. F. *B. rhodani* - Subimagines, Ordinate: Anzahl/2h. Abszisse: Tageszeit in Stunden MEZ.

ihrer jeweiligen Gesamtzahl, prozentual mehr Männchen als Weibchen, zwischen 14.00 und 18.00 Uhr mehr Weibchen als Männchen (Abb. 5). Das Geschlechterverhältnis Weibchen/Männchen zeigt in den Abendstunden die höchsten Werte. Im ganzen gesehen überwiegen aber in den Fängen die Weibchen (Tab. 1).

Ebenfalls recht zahlreich in den Oberflächendriftingängen waren Subimagines von *Heptagenia sulphurea* Müll. Über das Schlüpfen der *Heptagenia*-Arten liegen nur spärliche Angaben vor: Schönemund (1930) berichtet, dass sich die Verwandlung zur Subimago von

H. lateralis Curt. an der Wasseroberfläche vollzieht. Nach Kimmins (1941) geschieht dies in der Regel aber unter Wasser, die Subimago steigt dann zur Oberfläche. *H. fuscogrisea* Retz. schlüpft ebenfalls unter Wasser (Tiensuu 1935). Für *H. sulphurea* wurden keine Angaben in der Literatur gefunden. Das häufige Auftreten in den Fängen der Oberflächendrift macht aber einen ähnlichen Schlüpfvorgang wie bei den genannten Arten wahrscheinlich.

Das Schlüpfmaximum von *Heptagenia sulphurea* liegt in den Nachmittagsstunden; in der Regel werden die

Tab. 2. Ephemeroptera-Summen der pro 2 Stunden in der Oberflächendrift gefangenen Tiere. A: Subimagines. B: Imagines. C: Subimagines, Geschlechterverhältnis Weibchen: Männchen.

	0-2	2-4	4-6	6-8	8-10	10-12	12-14	14-16	16-18	18-20	20-22	22-24	
<i>Siphonurus lacustris</i> (Etn.)	-	-	-	1	5	2	6	7	3	9	3	1	A
<i>Ameletus inopinatus</i> (Etn.)	-	1	1	1	-	1	-	-	2	-	-	1	B
	-	-	-	1	-	6	12	3	14	5	2	1	A
<i>Baetis niger</i> (L.)	-	1	-	1	2	5	6	3	4	9	1	1	B
<i>Baetis lapponicus</i> (Bgtn.)	-	-	-	-	-	2	-	1	2	-	-	-	B
<i>Centroptilum luteolum</i> (Müll.)	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	B
<i>Ecdyonurus joernensis</i> (Bgtn.)	1	1	-	1	-	3	-	3	10	10	2	3	B
	-	-	-	1	-	-	4	3	4	1	3	1	A
	-	-	-	-	-	-	-	-	1	5	1	-	B
<i>Heptagenia sulphurea</i> (Müll.)	6	6	2	18	29	35	51	70	86	54	45	21	A
	-	-	-	0.8	0.61	1.50	1.12	1.33	1.30	1.13	0.8	1.10	C
	5	2	2	4	4	1	1	4	3	5	6	12	B
<i>Leptophlebia marginata</i> (L.)	-	-	-	-	13	11	9	2	2	-	-	-	A
	-	1	1	3	12	21	31	20	31	13	2	-	B
<i>Paraleptophlebia submarginata</i> (Steph.)	-	-	-	-	6	5	3	-	-	1	-	-	A
	-	-	-	-	-	10	13	14	3	10	2	-	B
<i>Paraleptophlebia strandi</i> (Etn.)	-	-	-	-	1	2	1	1	-	-	-	-	A
	1	1	-	3	8	37	48	42	30	6	2	1	B

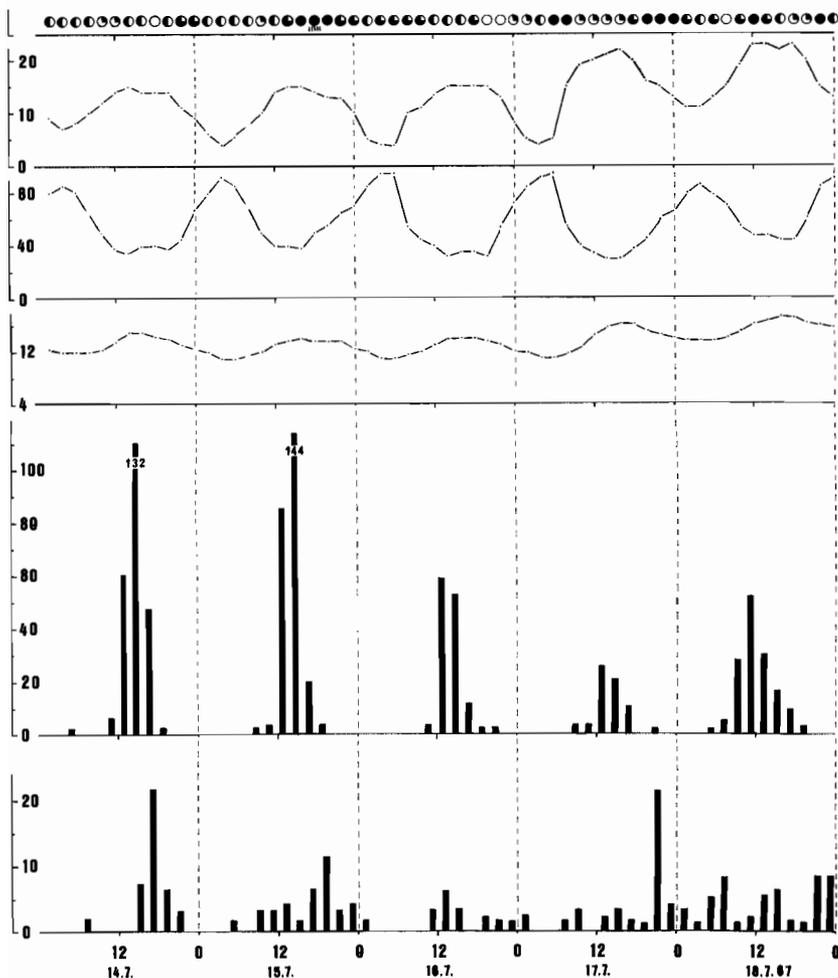


Abb. 3. Tagesgang der Oberflächendrift von *Baetis macani* (Kimm.).
 A. Lufttemperatur, Ordinate: °C. B. Luftfeuchtigkeit, Ordinate: % rel. Feuchte. C. Wassertemperatur, Ordinate: °C. D. Subimagines, Ordinate: Anzahl/2h. E. Weibliche Imagines, Ordinate: Anzahl/2h. Abszisse: Tageszeit in Stunden MEZ. Kreise zeigen den Bewölkungsgrad, senkrechte Striche Regen an.

ersten Subimagines schon morgens gefangen (Abb. 6). Gegenüber den untersuchten *Baetis*-Arten beginnt das Schlüpfen hier früher und endet meist später am Tage. Signifikante Unterschiede im Geschlechtsverhältnis der tagesperiodischen Fänge waren nicht festzustellen (Tab. 2).

Subimagines von *Leptophlebia marginata*, *Ameletus inopinatus* und *Siphonurus lacustris* tauchten in geringerer Zahl in den Fängen auf. Wie in gemäßigten Breiten scheint *L. marginata* auch am Polarkreis am späten Morgen und in der Mittagszeit zu schlüpfen (Morgan und Waddell 1961, Thomas 1969) (Tab. 2), *A. inopinatus* bevorzugt die Nachmittagsstunden.

3.1.2. Plecoptera

Die schlüpfreifen Larven der Steinfliegen kriechen wenige Zentimeter weit, andere Arten mehrere Meter aus dem Wasser heraus, klammern sich fest und die Imago schlüpft (Brinck 1949). Dieser Vorgang konnte an den Rinnenwänden oft beobachtet werden. Dabei fielen

auch frisch geschlüpfte Tiere auf das Wasser und wurden in die Fanganlage abgetrieben. Die helle Färbung junger Imagines ist bei *Amphinemura borealis* und *A. sulcicollis* nach 1,5 bis 2 Stunden gerade noch zu erkennen. Zu Beginn der Flugzeit der häufigeren Arten wurden deshalb die Siebe in der Regel nach jedem 2h-Intervall kontrolliert. Da die untersuchten Massenformen, vor allem die Nemouriden, nur wenige Zentimeter über dem Wasserspiegel schlüpfen, werden schon bei geringer Wasserstandserhöhung zahlreiche Exuvien von den Wänden abgeschwemmt und erscheinen in der Oberflächendrift. Ihre Anzahl per Zeiteinheit ist somit als Mass für die Schlüpfaktivität ungeeignet. Das Schlüpfen der Plecopteren ausserhalb des Wassers bringt es mit sich, dass die Zahl der abgedrifteten Imagines auch bei Massenformen sehr viel geringer ist als bei den Eintagsfliegen. Für die Arten *Leuctra hippopus* und *Amphinemura borealis* können daher nur Summenkurven für die Tagesperiodik des Schlüpfens gegeben werden (Abb. 7, A und B). Frischgeschlüpfte Tiere beider Arten wurden während des ganzen Tages gefangen, dabei wurden die Morgenstunden

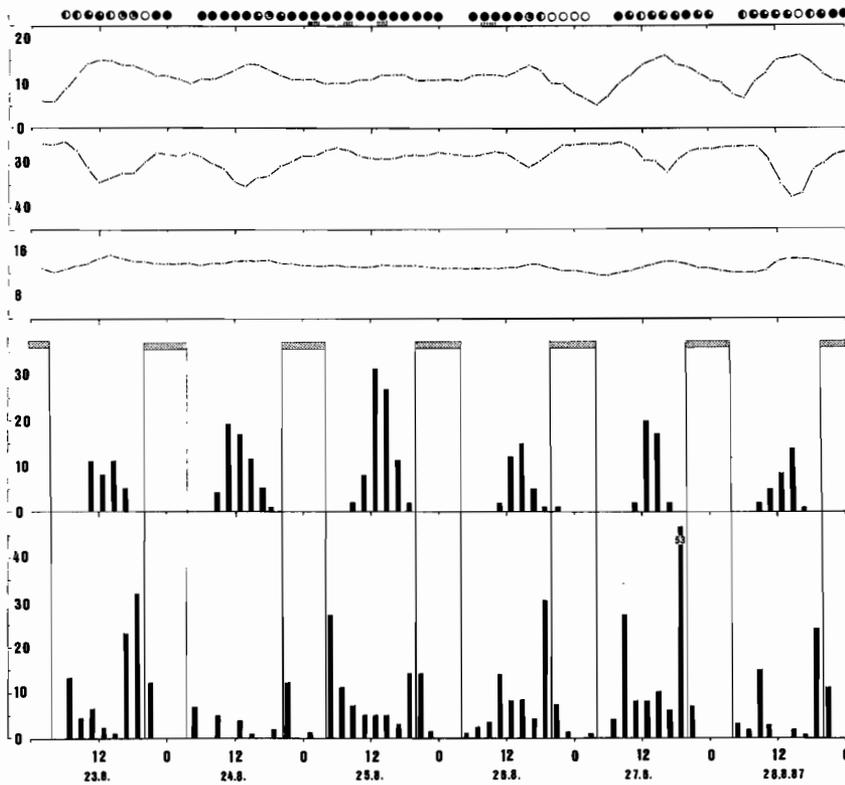
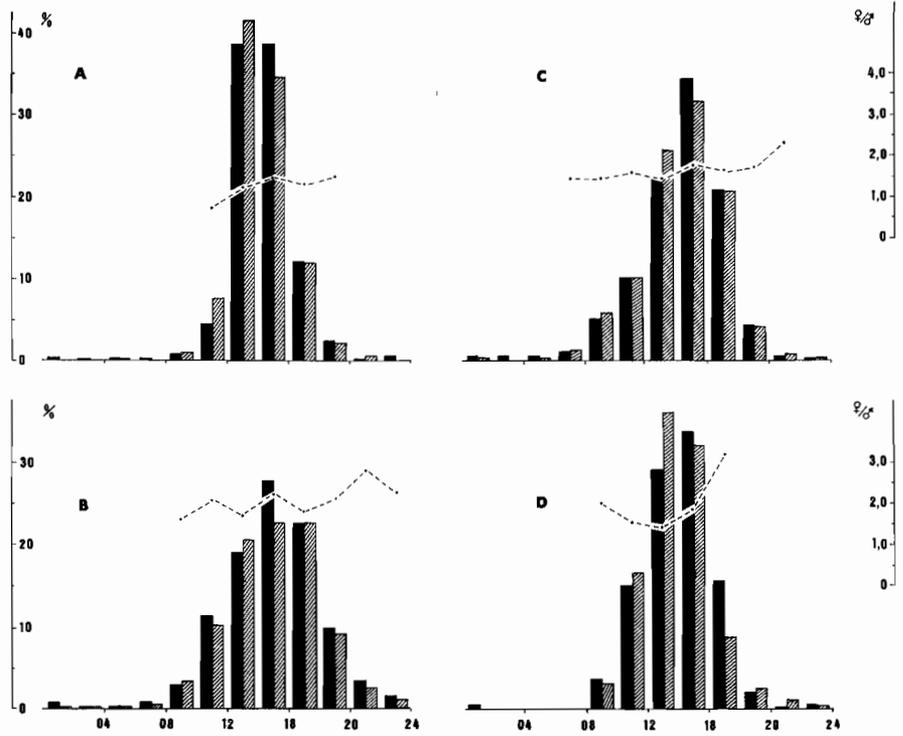


Abb. 4. Tagesgang der Oberflächendrift von *Baetis subalpinus* (Bgt.). A. Lufttemperatur, Ordinate: °C. B. Luftfeuchtigkeit, Ordinate: rel. Feuchte. C. Wassertemperatur, Ordinate: °C. D. Subimagines, Ordinate: Anzahl/2h. E. Weibliche Imagines, Ordinate: Anzahl/2h. Abszisse: Tageszeit in Stunden MEZ. Kreise zeigen den Bewölkungsgrad, senkrechte Striche Regen an.

Abb. 5. Tagesgang der Oberflächendriftingänge von *Baetis*-Subimagines (Säulen) und des Geschlechterverhältnisses Weibchen: Männchen (gestrichelte Linie) dieser Fänge. A. *B. pumilus* (Burm.), Summe 11.VI.–20.VII.67, n = 1546. B. *B. rhodani* (Pict.), Summe 10.VI.–4.VIII.67, n = 2740. C. *B. macani* (Kimm.), Summe 1.31.VII.67, n = 3161. D. *B. subalpinus* (Bgt.), Summe 21.VIII.–20.IX.67, n = 796. Schwarze Säulen: Weibchen, Ordinate: 2h-Fänge in % aller gefangenen Weibchen. Gestreifte Säulen: Männchen, Ordinate: 2h-Fänge in % aller gefangenen Männchen. Gestrichelte Linie: Ordinate – Quotient Weibchen: Männchen. Abszisse: Tageszeit in Stunden MEZ.



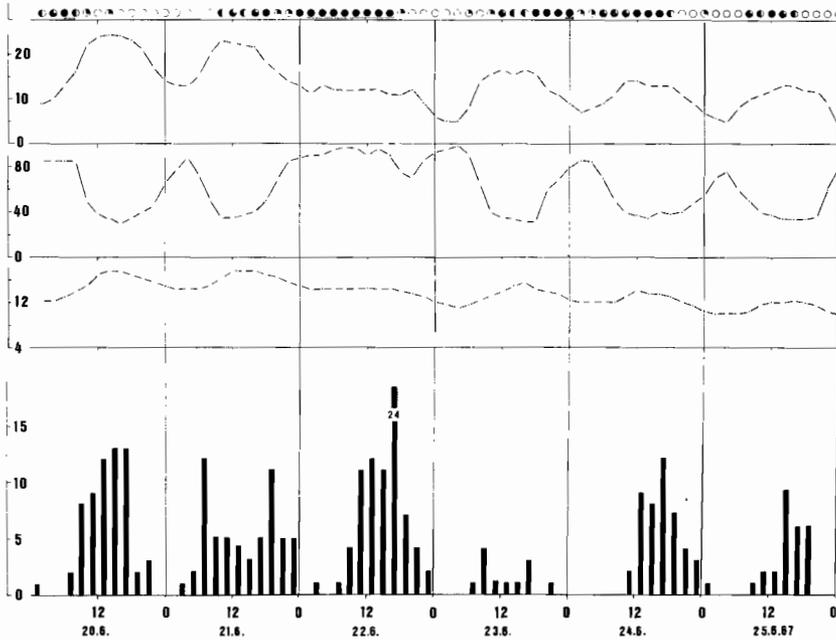


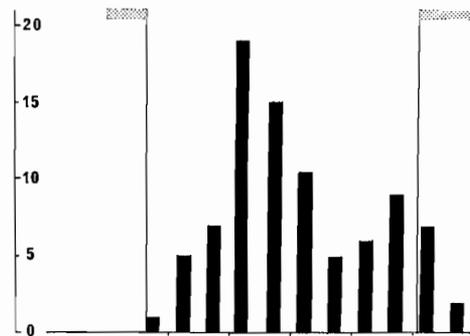
Abb. 6. Tagesgang der Oberflächendriftfänge von *Heptagenia sulphurea* (Müll.). A. Lufttemperatur, Ordinate: °C. B. Luftfeuchtigkeit, Ordinate: % rel. Feuchte. C. Wassertemperatur, Ordinate: °C. D. Subimagines, Ordinate: Anzahl/2h. Abszisse: Tageszeit in Stunden MEZ. Kreise zeigen den Bewölkungsgrad, senkrechte Striche Regen an.

zwischen 6.00 und 12.00 Uhr bevorzugt, ein zweites, kleineres Maximum erscheint am Nachmittag. In Tab. 3 ist ein ähnliches Verhalten bei *Nemoura cinerea*, *Amphinemura sulcicollis*, *A. standfussi* und *Siphonoperla burmeisteri* angedeutet.

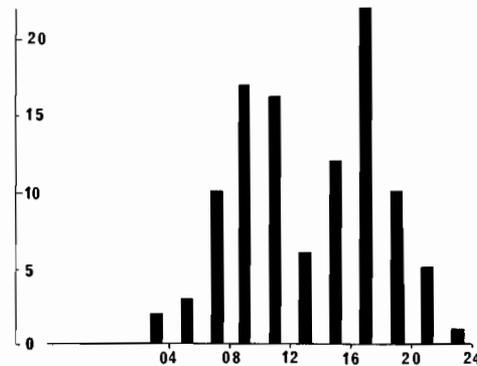
Einen ganz anderen tageszeitlichen Verlauf des Schlüpfens zeigt *Leuctra fusca*. Diese Herbstform schlüpft ausschließlich in den beiden 2h-Intervallen um Mitternacht (Abb. 8). In diesem Fall wurden die Proben auch nachts sofort nach jedem 2h-Fang ausgelesen, um die frisch geschlüpften, noch nicht ausgefärbten Insekten sicher zu erkennen. Die Frühjahrsform *Leuctra hippopus* und die Herbstform *L. fusca* unterscheiden sich somit deutlich in der Phasenlage ihrer Schlüpfaktivität.

3.1.3. Trichoptera

Im Gegensatz zu den hemimetabolen Ephemeropteren und Plecopteren schlüpfen die Trichopteren aus Puppen. Schlüpfbeschreibungen sind bisher selten. Morgan (1956) beschreibt den Vorgang bei der Stillwasserform *Athripsodes aterrimus* Steph., die an der Wasseroberfläche schlüpft. Nach Tobias (1968) schneidet die pharate Imago, eine Vorstufe des adulten Insekts, das Puppengehäuse auf und verlässt das Wasser. Dies geschieht oft an Gegenständen, die ins Wasser ragen. Im vorliegenden Fall kletterten die Tiere ein Stück an der Rinnenwand hoch und streiften die Hülle der pharaten Imago ab. Die Exuvien fielen auf das Wasser und gaben mit ihrer Zahl pro Zeiteinheit ein Mass für die Schlüpfaktivität; auch pharate Tiere wurden in das Sieb abgetrieben.



A



B

Abb. 7. Tagesgang der Oberflächendriftfänge frisch geschlüpfter Imagines von *Leuctra hippopus* (Kemp.) (A) und *Amphinemura borealis* (Mort.) (B). A. Summe 14.-16.V.67, B. Summe 11.VI.-10.VII.67. Ordinate: Anzahl/Fangintervall. Abszisse: Tageszeit in Stunden MEZ.

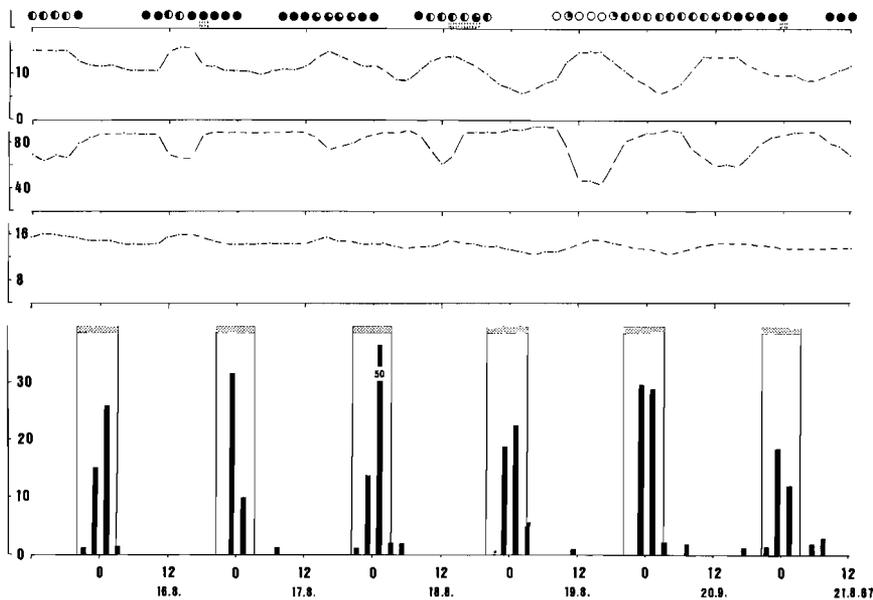


Abb. 8. Tagesgang der Oberflächendriftfänge frisch geschlüpfter *Leuctra fusca* (L.). A. Lufttemperatur, Ordinate: °C. B. Luftfeuchtigkeit, Ordinate: % rel. Feuchte. C. Wassertemperatur, Ordinate: °C. D. Frisch geschlüpfte Imagines, Ordinate: Anzahl/2h. Abszisse: Tageszeit in Stunden MEZ. Kreise zeigen den Bewölkungsgrad, senkrechte Striche Regen an.

Tab. 3. Plecoptera-Summen der pro 2 Stunden in der Oberflächendrift gefangenen frisch geschlüpften Tiere.

	0/2	2/4	4/6	6/8	8/10	10/12	12/14	14/16	16/18	18/20	20/22	22/24
<i>Nemoura cinerea</i> (Retz.)	2	2	4	8	5	11	4	4	5	7	4	5
<i>Amphinemoura sulcicollis</i> (Steph.)	—	1	3	18	21	19	10	16	8	8	9	3
<i>Amphinemoura standfussi</i> (Ris)	8	11	8	8	10	3	3	5	3	3	1	6
<i>Siphonoperla burmeisteri</i> (Pict.)	—	—	8	9	16	14	7	11	7	7	4	—

Philopotamus montanus Don. schlüpft zur Mittsommerzeit bevorzugt in der ersten Tageshälfte (Abb. 9). Nachmittags und abends werden weniger Exuvien und pharate Imagines abgetrieben, ab 22.00 steigt ihre Zahl wieder an. Signifikante Unterschiede im Geschlechtsverhältnis der tagesperiodischen Fänge wie bei den *Baetis*-Arten konnten hier nicht festgestellt werden (Abb. 10 B).

Die Mittags- und Nachmittagszeit zum Schlüpfen bevorzugen *Hydropsyche saxonica* (Abb. 11) und *Sericostoma personatum* (Abb. 12). Bei *H. saxonica* lässt sich eine Bevorzugung der ersten Hälfte der täglichen Schlüpfzeit (8.00–12.00 Uhr) durch die Männchen erkennen; die Weibchen sind in der Zeit zwischen 12.00 und 16.00 Uhr stärker vertreten (Abb. 10 C, $p < 0,01$).

In den Nachmittagsstunden schlüpfen auch *Lepidostoma hirtum* (Abb. 13 A) und *Polycentropus flavomaculatus* (Abb. 13 B). Hauptsächlich nachts schlüpfen *Silo pallipes* (Abb. 14), *Halesus digitatus* (Abb. 13 C) und *Chaetopteryx sahlbergi* (Abb. 13 D).

Bei *Philopotamus montanus* und *Hydropsyche saxonica*, die daraufhin untersucht wurden, überwiegen zu Anfang der Flugzeit die Männchen, am Ende der Flugzeit die weiblichen Tiere.

3.1.4. Chironomidae

In der zweiten Julihälfte wurden reichlich Puppenexuvien und frisch geschlüpfte, noch unausgefärbte Imagines von Chironomiden in den Driftsieben gefunden. Es handelte sich dabei hauptsächlich um die Art *Conchapelopia pallidula*. Die Tiere schlüpften, ähnlich vielen anderen Chironomidenarten (Remmert 1952), im wesentlichen nachts zwischen 22.00 und 02.00 Uhr (Abb. 15).

3.2. Tagesperiodik der Eiablage und Flugaktivität

3.2.1. Ephemeroptera

Den Vorgang der Eiablage der Gattung *Baetis* beschrieb schon Eaton (1888): Die Weibchen kriechen an Steinen unter Wasser und legen ihre Eier ab. Danach lassen sie sich wieder an die Oberfläche treiben, flattern ans Ufer oder ertrinken. Dies bestätigen viele Autoren (Wesenberg-Lund 1913, Percival and Whitehead 1928, Bogoescu 1939, Degrange 1960). Demgegenüber beschrieb Heiner (1915) die Eiablage von *Baetis bioculatus* L. wie folgt: »Die Tiere setzen sich vielmehr mit den Füßen auf das Wasser und lassen sich von diesem fortreiben, tauchen dabei mit dem Abdomen in das Wasser ein und lassen ihre Eier fallen...«. Dies bestätigt Schöne-

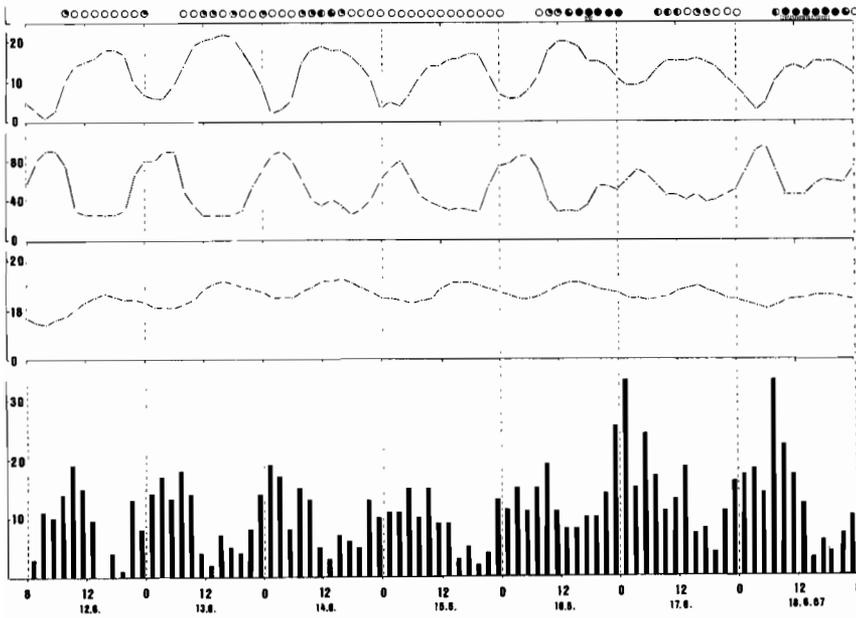
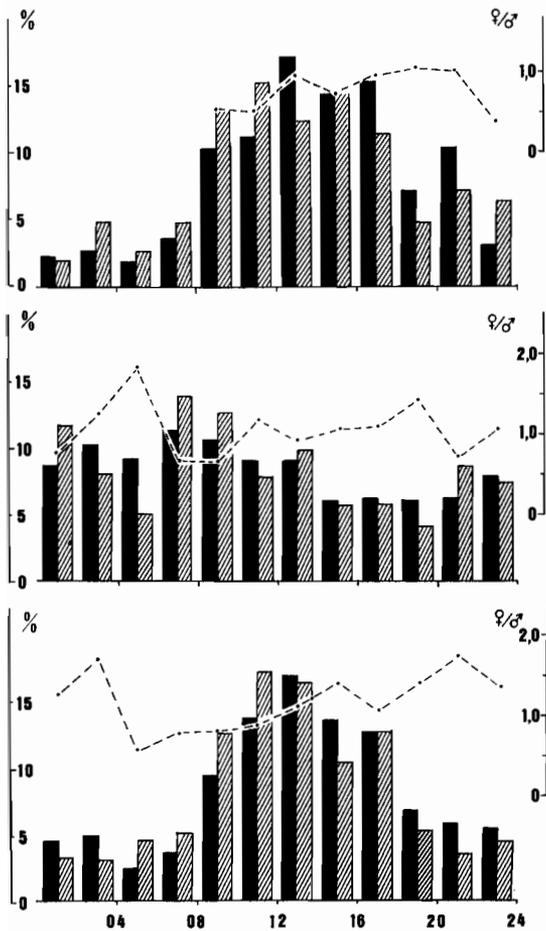


Abb. 9. Tagesgang der Oberflächendriftfänge pharater Imagines und Exuvien von *Philopotamus montanus* (Donov.). A. Lufttemperatur, Ordinate: °C. B. Luftfeuchtigkeit, Ordinate: % rel. Feuchte. C. Wassertemperatur, Ordinate: °C. D. Pharate Imagines und Exuvien, Ordinate: Anzahl/2h.



mund (1930), desgleichen Gillies (1950) auch für *B. pumilis*. Auch für *Leptophlebia*-Weibchen beschreiben Schönemund (1930) und Burks (1953) die gleiche Art der Eiablage. Welche Beschreibung der Eiablage auch für die vorliegenden *Baetis*-Arten zutreffen mag, bei beiden Arten wird ein grosser Teil der weiblichen Tiere von der Strömung abgetrieben. Um solche Tiere dürfte es sich bei den zahlreichen *Baetis*-Weibchen handeln, die mit dem Oberflächenwasser in die Fangsiebe geraten. Nahezu alle Weibchen trugen keine Eier mehr, ein weiterer Hinweis, dass es sich wirklich um Tiere nach der Eiablage handelte. Da die Weibchen der Gattung *Baetis* mit wenigen Ausnahmen nicht bestimmbar sind, konnte nur aus der Flugzeit auf die Art geschlossen werden (Tab. 1). *Baetis pumilis* und *B. rhodani*-Weibchen sind ausserdem an der verschiedenartigen Äderung der Hinterflügel unterscheidbar, *B. rhodani* und *B. macani*-Weibchen an der unterschiedlichen Zeichnung der Cerci.

Die vier untersuchten *Baetis*-Arten unterscheiden sich zwar nicht in der Tageszeit des Schlüpfens ihrer Sub-

Abb. 10. Tagesgang der Oberflächendriftfänge von Trichopteren (Säulen), des Geschlechterverhältnisses Weibchen: Männchen (gestrichelte Linie) dieser Fänge. A. *Philopotamus montanus* (Donov.) - Imagines. Summe: 11.VI.-20.VII.67, n = 526. B. *P. montanus* - pharate Imagines und Exuvien. Summe: 11.VI.-20.VII.67, n = 1833. C. *Hydropsyche saxonica* (McLachlan) - pharate Imagines und Exuvien, Summe: 11.VI.-10.VII.67, n = 3012. Schwarze Säulen: Weibchen, Ordinate: 2h-Fänge in % aller Weibchen. Gestreifte Säulen: Männchen, Ordinate: 2h-Fänge in % aller Männchen. Abszisse: Tageszeit in Stunden MEZ. Gestrichelte Linie, Ordinate: Quotient Weibchen: Männchen.

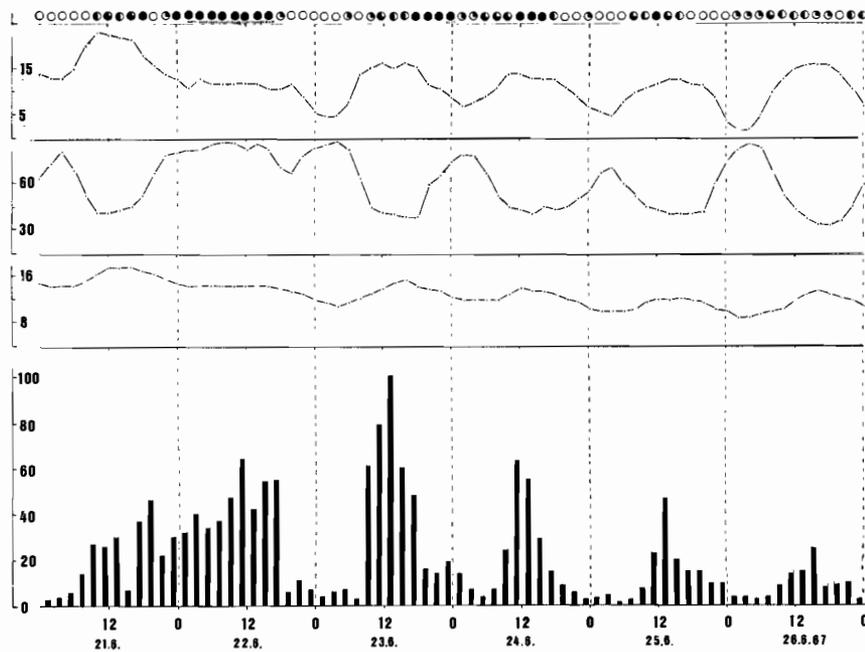
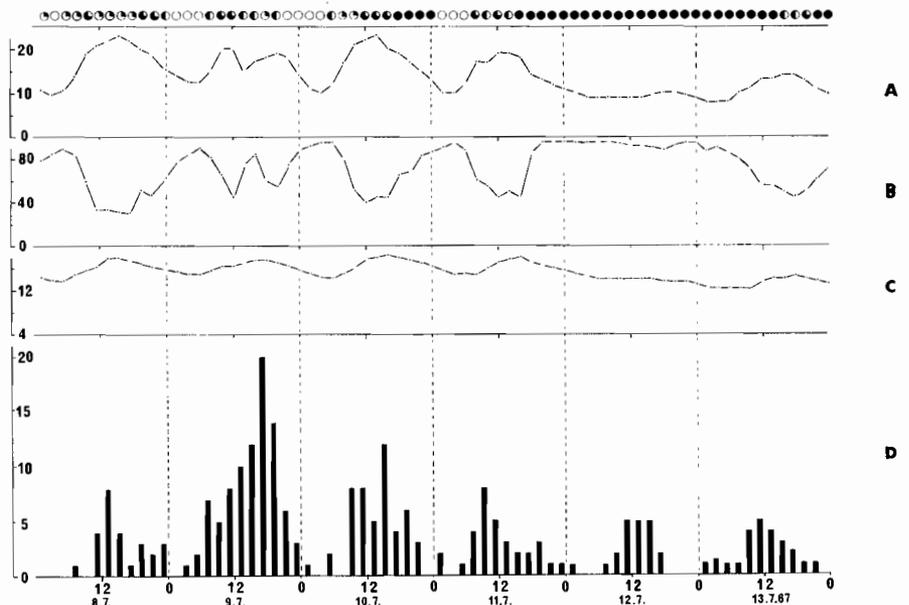


Abb. 11. Tagesgang der Oberflächendriftingänge pharater Imagines und Exuvien von *Hydropsyche saxonica* (McLachlan). A. Lufttemperatur, Ordinate: °C. B. Luftfeuchtigkeit, Ordinate: % rel. Feuchte. C. Wassertemperatur, Ordinate: °C. D. Pharate Imagines und Exuvien, Ordinate: Anzahl/2h. Abszisse: Tageszeit in Stunden MEZ.

imagines, jedoch in der Tageszeit ihrer Eiablage (Abb. 16). *Baetis pumilis* (A) und *B. rhodani* (B) legen ihre Eier hauptsächlich in den Nachmittags- und Abendstunden ab. Bei *B. macani* (C) vollzieht sich die Eiablage über den ganzen Tag mit steigenden Werten, die höchsten werden zwischen 16.00 und 22.00 Uhr erreicht. Bei *B. subalpinus* (D) schliesslich erfolgt die Eiablage bevorzugt in den Morgen- und Abendstunden; ein ausgeprägtes Minimum liegt in den Nachtstunden (Abb. 4 E). Die Einzeldarstellung der Fänge von *B. macani*-Weibchen findet sich in Abb. 3 E.

Die in der Oberflächendrift gefangenen Weibchen von *Leptophlebia marginata* und *Paraleptophlebia strandi* enthielten ebenfalls keine Eier mehr; auch sie dürften nach der Eiablage abgetrieben sein. Abb. 17 (schwarze Säulen) zeigt die Anzahl der Weibchen von *L. marginata* (A) und *P. strandi* (B) pro 2 Stunden in der Oberflächendrift. Die Eiablage findet danach hauptsächlich zwischen 10.00 und 18.00 Uhr statt. Lyman (1955) beobachtete Weibchen von *L. nebulosa* Etn. zwischen 9.00 und 11.00 Uhr morgens bei der Eiablage. Männchen (gestreifte Säulen) wurden nur in geringer

Abb. 12. Tagesgang der Oberflächendrift pharater Imagines und Exuvien von *Sericostoma personatum* (Spence). A. Lufttemperatur, Ordinate: °C. B. Luftfeuchtigkeit, Ordinate: % rel. Feuchte. C. Wassertemperatur, Ordinate: °C. D. Pharate Imagines und Exuvien, Ordinate: Anzahl/2h. Abszisse: Tageszeit in Stunden MEZ. Kreise zeigen Bewölkungsgrad, senkrechte Striche Regen an.



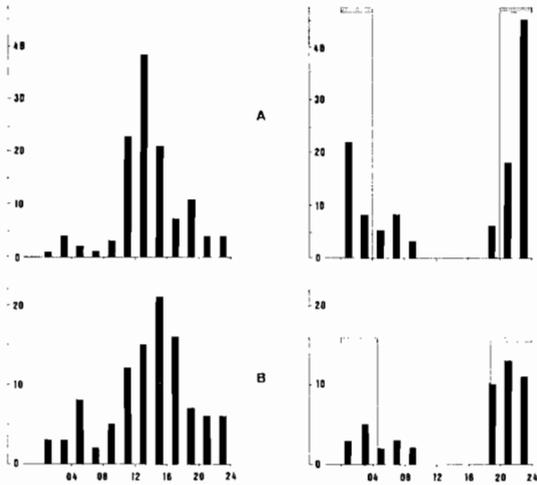


Abb. 13. Tagesgang der Oberflächendriftingänge pharater Imagines und Exuvien von: A. *Lepidostoma hirtum* (Fabricius), Summe: 27.VI.–12.VII.67. B. *Polycentropus flavomaculatus* (Pict.), Summe: 23.VI.–20.VII.67. C. *Halesus digitatus* (Schrank), Summe: 20.VII.–2.IX.67. D. *Chaetopteryx sahlbergi* (McLachlan), Summe: 3.–18.IX.67. Ordinate: Anzahl/Fangintervall. Abszisse: Tageszeit in Stunden MEZ.

Zahl gefangen, aber ihre Flugaktivität deckt sich mit der Aktivitätszeit der weiblichen Tiere.

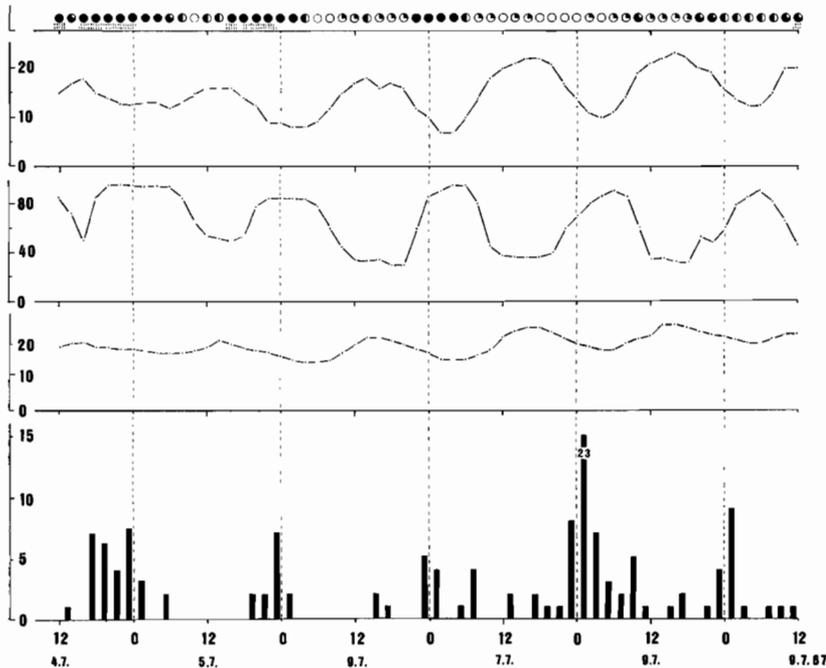
3.2.2. Plecoptera

Auch bei einer Steinfliegenart konnte die Tagesperiodik der Eiablage festgestellt werden. An warmen Nach-

mittigen Anfang September sassen zahlreiche Weibchen von *Amphinemura standfussi* an den Rinnenwänden nur wenige Zentimeter über dem Wasserspiegel. Viele von ihnen trugen Eiballen am Abdomenende, bei anderen konnte man die Bildung des Eipakets beobachten. Von Zeit zu Zeit flatterten Tiere auf das Wasser, um Eier abzulegen. Viele gerieten dabei in die Strömung und wurden abgetrieben. Eine ähnliche Beschreibung der Eiablage von Plecopteren geben Percival und Whitehead (1928) und Brinck (1949).

Die meisten Weibchen wurden am Nachmittag gefangen (Abb. 18); die Eiablage findet demnach bei *Amphinemura standfussi* hauptsächlich zwischen 14.00 und 18.00 Uhr statt.

Die Maxima der Oberflächendriftingänge von *Leuctra fusca* (Tobias und Thomas 1967) und *L. hippopus* (Abb. 19 A) liegen ebenfalls in den Nachmittagsstunden. Schlüsselte man die Fänge nach Geschlechtern auf, so zeigt sich, dass zwischen 16.00 und 18.00 Uhr das Verhältnis Weibchen/Männchen am grössten ist (Abb. 20 A, B). Das Geschlechterverhältnis in den Fängen zwischen 10.00 bis 14.00 und 14.00 bis 18.00 Uhr ist deutlich verschieden ($p < 0,01$). Das bedeutet ein signifikantes Überwiegen der Weibchen am späten Nachmittag, wemgleich die Maxima der Fänge bei beiden Geschlechtern zur gleichen Zeit liegen. Weiterhin ist das Geschlechterverhältnis der Oberflächendriftingänge gegenüber den Kescherfängen im rinnennahen Gebüsch stets zugunsten der Weibchen verschoben (Tab. 5). Somit dürften bei der Eiablage abgetriebene Weibchen eine bedeutende Komponente der Siebfänge der beiden *Leuctra*-Arten darstellen. Wahrscheinlich trifft dies auch für einige andere Arten zu (Tab. 6). Bei *Siphonoperla burmeisteri*



A
B
C
D

Abb. 14. Tagesgang der Oberflächendriftingänge pharater Imagines und Exuvien von *Silo pallipes* (Fabricius). A. Lufttemperatur, Ordinate: °C. B. Luftfeuchtigkeit, Ordinate: % rel. Feuchte. C. Wassertemperatur, Ordinate: °C. D. Pharate Imagines und Exuvien, Ordinate: Anzahl/2h. Abszisse: Tageszeit in Stunden MEZ. Kreise zeigen den Bewölkungsgrad, senkrechte Striche Regen an.

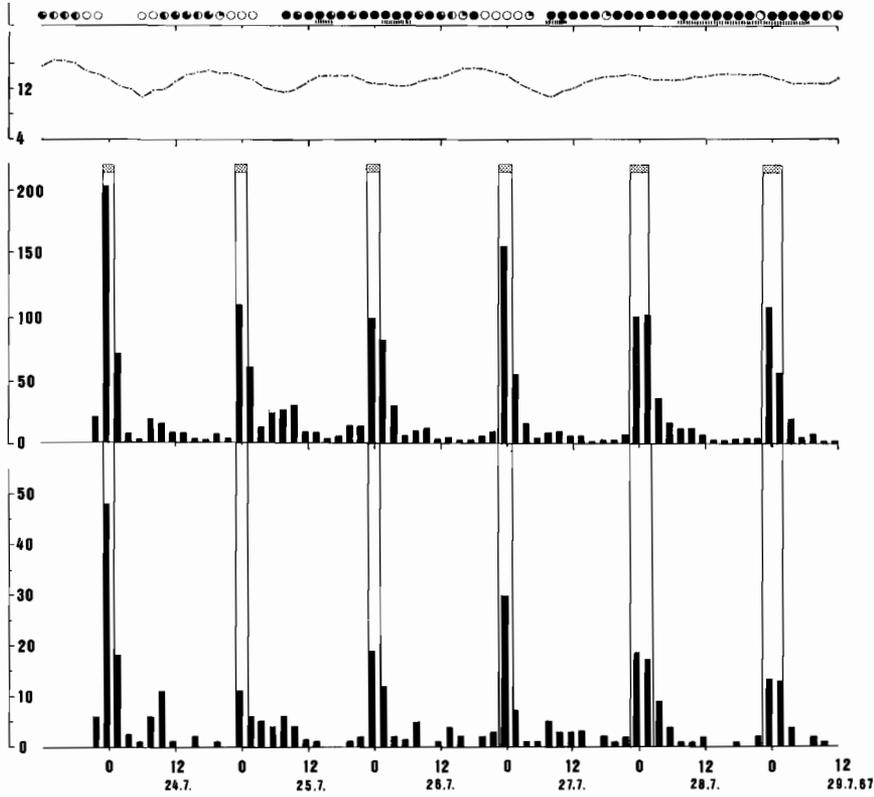


Abb. 15. Tagesgang der Oberflächendriftfänge frisch geschlüpfter Imagines und Puppenexuvien von *Conchapelopia pallidula* Meigen. A. Wassertemperatur, Ordinate: °C. B. Puppenexuvien, Ordinate: Anzahl/2h. C. Imagines, Ordinate: Anzahl/2h.

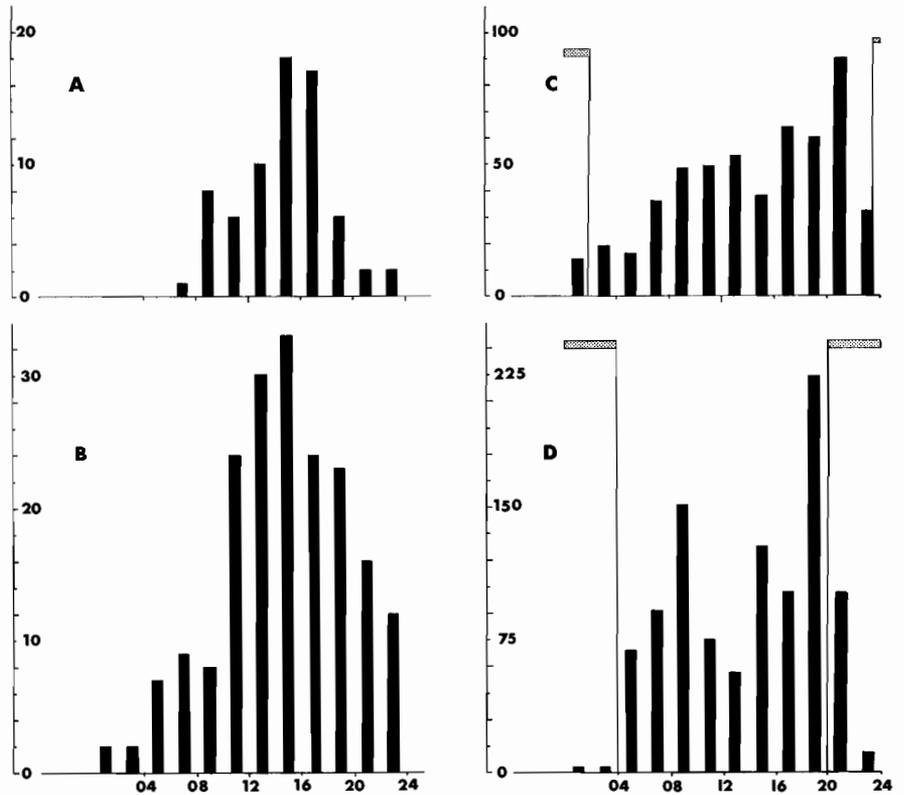


Abb. 16. Tagesgang der Oberflächendriftfänge von *Baetis*-Weibchen. A. *Baetis pumilus* (Burm.), Summe 11.VI.-20.VII.67. B. *Baetis rhodani* (Pict.), Summe 11.VI.-31.VII.67. C. *Baetis macani* (Kimm.), Summe 11.-31.VII.67. D. *Baetis subalpinus* (Bgtn.), Summe 21.VIII.-20.IX.67. Ordinate: Anzahl weiblicher Imagines/Fangintervall. Abszisse: Tageszeit in Stunden MEZ.

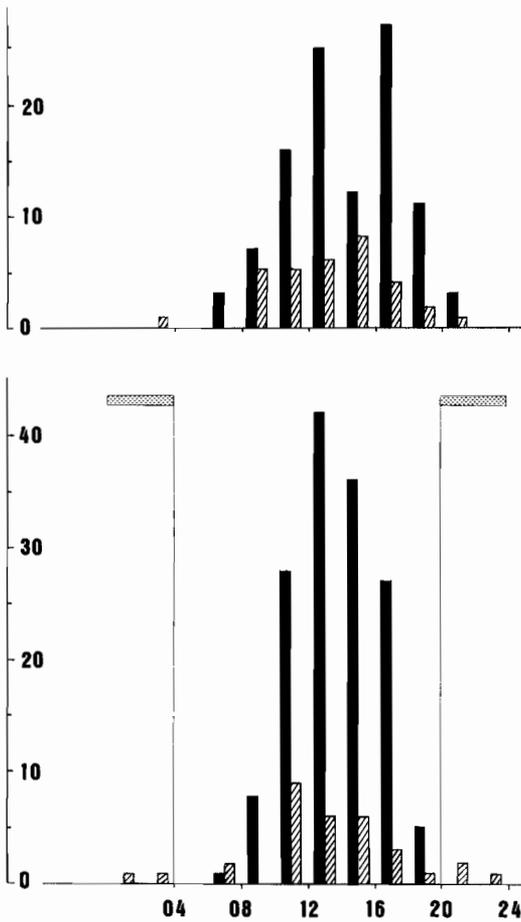


Abb. 17. Tagesgang der Oberflächendriftfänge von *Leptophlebia marginata* (L.) (A) und *Paraleptophlebia strandi* (Etn.) (B). Schwarze Säulen: Weibchen, gestreifte Säulen: Männchen. Ordinate: Anzahl/Fangintervall. Abszisse: Tageszeit in Stunden MEZ. A. Summe 12.–26.VI.67, B. Summe 14.VIII.–6.II.67.

liegt die grössere Weibchenhäufigkeit möglicherweise in der ersten Hälfte der täglichen Aktivitätszeit (Abb. 20 C); aus dem vorliegenden Material liess sich dies nicht sichern ($p \approx 0,07$).

A 3.2.3. Trichoptera

Imagines von *Philopotamus montanus* wurden hauptsächlich tagsüber in der Oberflächendrift gefangen (Abb. 19 B). Das Geschlechterverhältnis der Fänge zwischen 6.00 bis 12.00 und 12.00 bis 18.00 ist unterschiedlich ($p \sim 0,025$). Die gesteigerte Weibchenaktivität in der zweiten Tageshälfte könnte mit der Eiablage zusammenhängen (Abb. 10 A). Das Verhältnis Weibchen/Männchen der wöchentlichen Populationsfänge (381 Tiere) ist mit 0,69 dem in den Oberflächendriftfängen gleich (Tab. 4).

3.3. Tagesperiodik der Larvalhäutung

B Ab Mitte August erschienen in steigendem Masse Exuvien von Plecopterenlarven der Arten *Leuctra hippopus*, *Protonemura meyeri* und *Diura nanseni* in der Oberflächendrift. Alle drei Arten zählen zum »hiemal growth type« (Brinck 1949, Svensson 1966, Ulfstrand 1968), ihre Wachstumskurven zeigen im Herbst einen steilen Anstieg. Die Häute von *L. hippopus* hatten in den ersten beiden Septemberwochen eine Länge von 3–5 mm, von *P. meyeri* 2–5 mm und von *D. nanseni* 4–10 mm, die meisten um 6–8 mm.

Die Anzahl der pro zwei Stunden angetriebenen Larvenhäute zeigt Abb. 21. Danach finden bei allen drei Arten, *L. hippopus* (A, B), *P. meyeri* (C) und *D. nanseni* (D–F) den ganzen Tag über Häutungen statt. In allen Fällen häuften sich die Exuvien aber in den Morgen- und Abendstunden. Erst die Summenkurven zeigen diese Bevorzugung bestimmter Tageszeiten deutlich;

Tab. 4. Trichoptera-Dekadensummen der Oberflächendriftfänge. A: pharate Imagines + deren Exuvien. B: Geschlechterverhältnis in A, Weibchen: Männchen. C: Imagines. D: Imagines, Geschlechterverhältnis Weibchen: Männchen. E: Geschlechterverhältnis Weibchen: Männchen in der Population (bei über 30 Tieren).

	Juni			Juli			August		September		♀:♂ gesamt
	I	II	III	I	II	III	I+II	III	I	II	
<i>Philopotamus montanus</i> (Don.)	46	1275	478	82	59	9	–	–	–	–	–
	0.92	0.91	0.77	1.48	1.95	–	–	–	–	–	0.92
	25	271	251	11	5	3	–	–	–	–	–
	0.14	0.59	0.93	–	–	–	–	–	–	–	0.69
	0.41	1.47	1.66	–	–	–	–	–	–	–	0.69
<i>Polycentropus flavomaculatus</i> (Pict.)	–	–	47	21	17	11	–	–	–	–	1.29
<i>Hydropsyche saxonica</i> (McLachlan)	–	18	1832	1162	531	38	4	–	–	–	–
	–	0.38	1.04	1.67	–	–	–	–	–	–	1.08
<i>Halesus digitatus</i> (Schrank)	–	–	–	1	13	26	74	49	13	–	–
<i>Chaetopteryx sahlbergi</i> (McLachlan)	–	–	–	–	–	–	–	–	41	8	–
<i>Lepidostoma hirtum</i> (Fabr.)	–	–	94	38	6	2	1	–	–	–	–
<i>Sericostoma personatum</i> (Spence)	–	–	–	157	84	1	–	–	–	–	–
<i>Silo pallipes</i> (Fabr.)	–	–	5	166	15	6	–	–	–	–	–

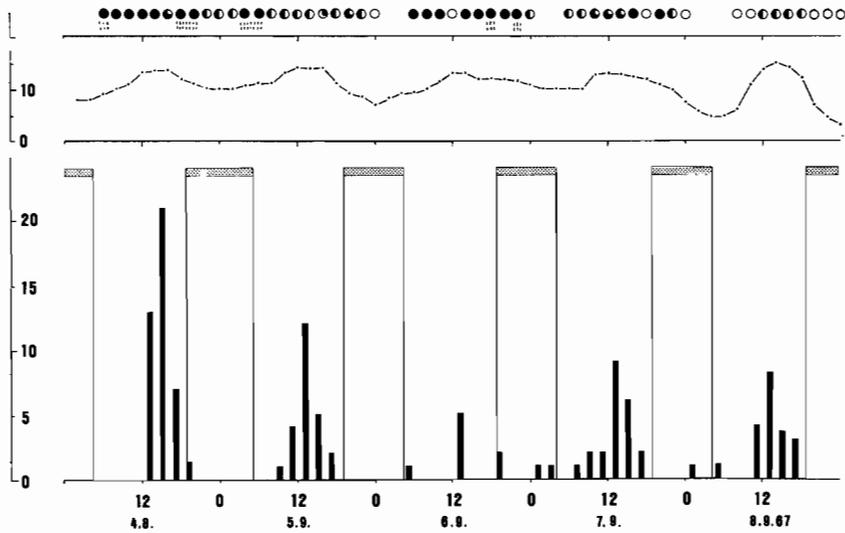
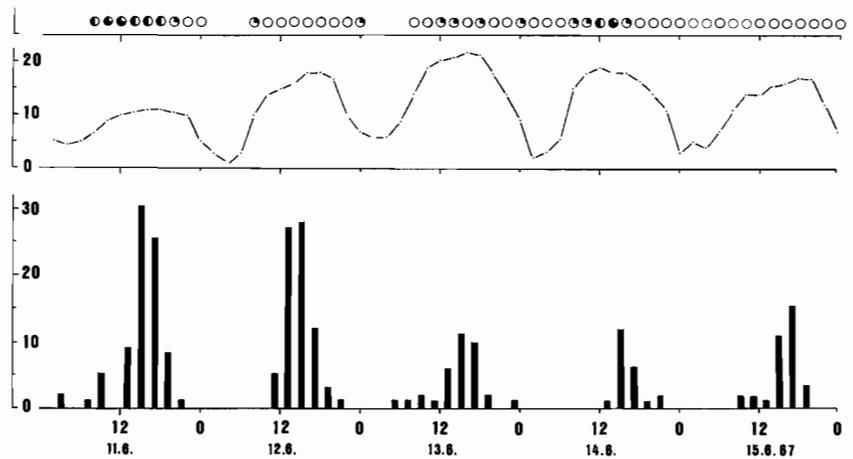
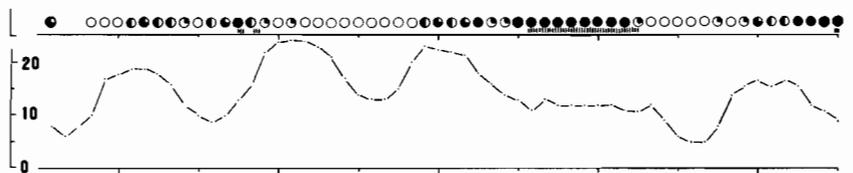


Abb. 18. Tagesgang der Oberflächendriftingänge weiblicher Imagines von *Amphinemura standfussi* (Ris). A. Lufttemperatur, Ordinate: °C. B. Anzahl Weibchen/2h. Abszisse: Tageszeit in Stunden MEZ. Kreise zeigen den Bewölkungsgrad, senkrechte Striche Regen an.



A



B

Abb. 19. Tagesgang der Oberflächendriftingänge der Imagines von *Leuctra hippopus* (Kemp.) (A) und *Philopotamus montanus* (Donov.) (B). A. Lufttemperatur, Ordinate: °C. B. Imagines, Ordinate: Anzahl/2h. Abszisse: Tageszeit in Stunden MEZ. Kreise zeigen den Bewölkungsgrad, senkrechte Striche Regen an.

aus der Einzeldarstellung (Abb. 22) geht dies im Fall *L. hippopus* nicht klar hervor. Die Maxima liegen hier selten zur gleichen Tageszeit.

4. Diskussion

Die Untersuchung der Oberflächendrift in einem Fließgewässer erbrachte für eine Reihe von Wasserinsekten Aufschlüsse über deren Tagesperiodik. Die Methode war besonders geeignet, weil die natürlichen Bedingungen vollkommen gewahrt blieben; Störungen und Artefakte durch Fallenplatzierung oder Beschattung, wie sie in der Literatur diskutiert werden (Scott and Opdyke 1941, Mundie 1956, Morgan, Waddell und Hall 1963) waren ausgeschlossen.

Nicht auszuschließen waren Störungen durch den Wind. Terrestrische Insekten werden oft sehr zahlreich von Luftströmungen auf das Wasser getrieben (Norlin 1967). Im vorliegenden Fall ist nicht auszuschließen, dass Windstöße Insekten von den die Versuchsrinne säumenden Büschen abschüttelten. Eine Abhängigkeit

der Fangzahlen von der Windstärke war aber in keinem Fall nachzuweisen (Tab. 7). In der Regel blieben auch starke Wasserstandsschwankungen, wie sie durch starke Niederschläge (Tab. 7, z.B. 29.6.) oder bei zu niedrigem Wasser durch Aufstauen am Einlauf verursacht wurden, ohne erkennbare Wirkung, ausser dass die an den Rinnenwänden hängenden Plecopteren-Exuvien abgeschwemmt und dann sehr zahlreich im Sieb gefunden wurden. Weder der Wind noch die Wasserstandsschwankungen hatten Einfluss auf die Tagesperiodik der Insekten.

Elliott (1967) und Elliott and Minshall (1968) bezeichnen alle mit der Oberflächendrift gefangenen Imagines als »emerging imagines«. Diese Annahme trifft nicht ohne weiteres für alle systematischen Gruppen zu. Bei den Eintagsfliegen ist der Anteil frisch geschlüpfter Tiere nicht schwer zu erkennen: Subimagines die in der Oberflächendrift gefangen werden, dürften während der Metamorphose abgetrieben worden sein. Denn bis zur Imaginalhäutung halten sich Insekten dieses Stadiums in der Regel in Verstecken auf und

Tab. 5. Plecoptera-Dekadensummen der Oberflächendriftfänge. A: ausgefärbte Imagines. B: Geschlechterverhältnis Weibchen: Männchen in A. C: Geschlechterverhältnis in den Populationsproben (bei über 30 Tieren/Dekade, Weibchen/Männchen).

	Juni			Juli			August		September		♀:♂ Popul.	Gesamt. ♀:♂ Sdr.	
	I	II	III	I	II	III	I+II	III	I	II			
<i>Brachyptera risi</i> (Mort.)	-/1	-/3	-/2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A
<i>Protonemura meyeri</i> (Pict.)	2/-	3/3	1/1	-	2/-	-	-	-	-	-	-	-	A
<i>Amphinemura sulcicollis</i> (Steph.)	1	79	65	35	28	-	-	-	-	-	-	-	A
	-	1.26	0.97	0.95	1.33	-	-	-	-	-	1.10	-	B
	-	0.63	1.47	-	-	-	-	-	-	-	-	1.00	C
<i>Amphinemura borealis</i> (Mort.)	-	4	43	23	74	26	12	10	-	-	-	-	A
	-	-	0.87	0.53	1.24	3.33	-	-	-	-	1.21	1.14	B
<i>Amphinemura standfussi</i> (Ris)	-	-	-	-	7	40	76	122	210	110	-	-	A
	-	-	-	-	-	0.43	4.42	5.42	5.18	2.44	3.22	2.16	B
<i>Nemoura cinerea</i> (Retz.)	-	32	43	22	37	26	9	6	1	-	-	-	A
	-	0.72	0.87	0.83	1.64	1.89	-	-	-	-	1.13	-	B
<i>Nemoura flexuosa</i> (Aub.) (nur ♂ angegeben)	10	10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A
<i>Nemurella picteti</i> (Klap.)	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	A
<i>Capnopsis schilleri</i> (Mort.)	-/1	52	31	11	6	-	-	-	-	-	-	-	A
	-	4.78	1.21	-	-	-	-	-	-	-	2.74	-	B
<i>Capnia atra</i> (Mort.)	-	9/1	3/1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A
<i>Leuctra hippopus</i> (Kemp.)	169	400	186	48	8	-	537	-	-	-	-	-	A
	8.95	3.35	2.00	2.00	-	-	0.64	-	-	-	1.62	-	B
	3.45	2.57	-	-	-	-	0.85	-	-	-	-	1.31	C
<i>Leuctra digitata</i> (Kemp.)	-	-	-	-	-	-	-/5	-/1	-	-	-	-	A
<i>Leuctra fusca</i> (L.)	-	-	-	-	-	-	109	136	185	144	-	-	A
	-	-	-	-	-	-	1.06	1.43	1.47	1.94	1.46	-	B
	-	-	-	-	-	-	0.96	0.81	1.56	1.67	-	1.12	C
<i>Diura bicaudata</i> (L.)	-	-/1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A
<i>Diura nanseni</i> (Kemp.)	47	32	11	11	5	-	-	-	-	-	-	-	A
	1.04	3.0	4.5	2.67	-	-	-	-	-	-	2.12	-	B
<i>Isoperla difformis</i> (Klap.)	-/2	3/7	2/-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A
<i>Isoperla grammatica</i> (Poda)	-	-	-	1/-	2/1	-	-	-	-	-	-	-	A
<i>Isoperla obscura</i> (Zett.)	-	-	-/3	1/1	2/1	-	1/-	-	-	-	-	-	A
<i>Dinocras cephalotes</i> (Curt.)	-	-	-	2/4	3/-	-	-	-	-	-	-	-	A
<i>Siphonoperla burmeisteri</i> (Pict.)	-	106	130	44	73	63	-	-	-	-	-	-	A
	-	1.17	1.28	2.14	1.35	2.00	-	-	-	-	1.42	-	B
	-	0.67	0.99	1.03	1.61	-	-	-	-	-	-	1.06	C

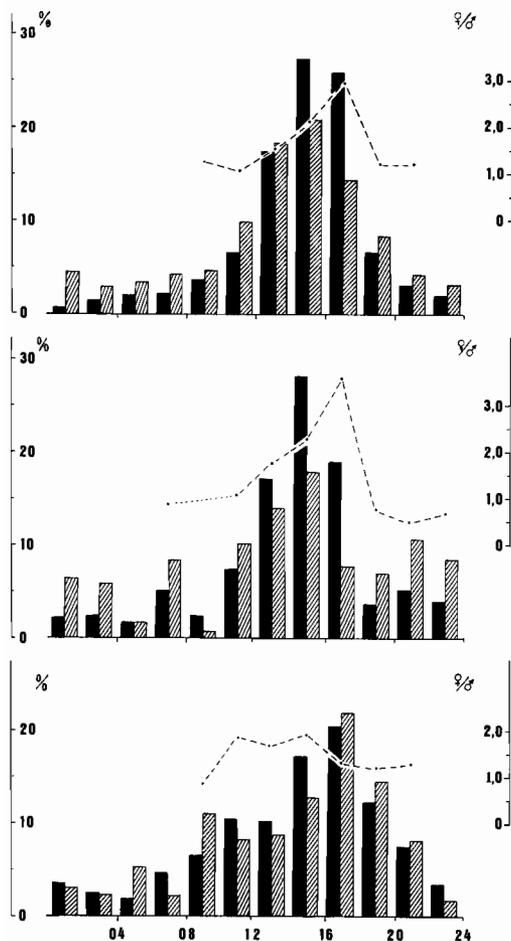
Tab. 6. Plecoptera-Summen der pro 2 Stunden in der Oberflächendrift gefangenen Tiere, Weibchen/Männchen.

	0/2	2/4	4/6	6/8	8/10	10/12	12/14	14/16	16/18	18/20	20/22	22/24
<i>Brachyptera risi</i> (Mort.)	-	-	-	-	-	-1	-2	-	-	-1	-	-2
<i>Protonemura meyeri</i> (Pict.)	-	1/-	1/-	1/-	3/-	-1	3/-	3/2	1/1	-1	-	-
<i>Amphinemura sulciollis</i> (Steph.)	3/2	1/1	4/-	3/6	6/7	10/11	22/20	21/16	23/13	9/7	5/10	2/6
<i>Amphinemura borealis</i> (Mort.)	3/4	1/5	5/4	6/12	4/12	9/9	14/16	12/11	11/6	24/7	8/4	7/1
<i>Amphinemura standfussi</i> (Ris)	6/4	4/3	7/3	2/4	10/3	63/26	139/42	121/21	57/12	12/4	5/5	8/4
<i>Nemoura cinerea</i> (Retz.)	1/2	2/6	-5	2/4	6/8	12/17	17/11	18/11	13/9	5/5	3/1	2/3
<i>Nemoura flexuosa</i> (Aub.) ♂♂	-	1	2	3	8	1	2	2	-	1	-	-
<i>Nemurella picteti</i> (Klap.)	-	-	-	-	-	-	-	-1	-	-	-	-
<i>Capnopsis schilleri</i> (Mort.)	1/1	-	1/1	2/2	2/3	2/3	24/2	24/4	12/3	2/3	2/1	2/4
<i>Capnia atra</i> (Mort.)	-	-	-	-	1/-	2/-	6/1	1/-	2/-	-	-1	-
<i>Leuctra digitata</i> (Kemp.)	-	-	-	-1	-1	-2	-1	-	-1	-	-1	-
<i>Diura bicaudata</i> (L.)	-	-	-	-	-	-	-1	-	-	-	-	-
<i>Diura nanseni</i> (Kemp.)	-	3/8	5/1	-	19/9	5/2	12/8	11/2	10/2	-	1/1	4/-
<i>Isoperla difformis</i> (Klap.)	-	-	-1	1/2	1/1	2/-	-2	1/-	2/1	-	-	-
<i>Isoperla grammatica</i> (Poda)	-	-	-	-	-	-	-	1/-	-	1/-	-	1/1
<i>Isoperla obscura</i> (Zett.)	-	-	-	-2	-1	1/-	-	-	-	1/1	-	2/1
<i>Dinocras cephalotes</i> (Curt.)	-	-1	-1	1/-	-	-	1/1	-	2/-	1/-	-1	-

fliegen nur kurze Strecken, wenn sie gestört werden. Ihr tagesperiodisches Erscheinen in den Driftfängen zusammen mit den Exuvien (Abb. 2) kann nur auf den Tagesgang des Schlüpfens zurückgeführt werden. Bei

den in der Oberflächendrift gefangenen Plecopteren- und Trichopterenimagines dagegen handelt es sich sicher nicht nur um eben geschlüpfte Tiere. Beim Schlüpfen, bei der Eiablage oder auch während der täglichen Flugzeit fallen zahlreiche Tiere auf das Wasser und erscheinen als Oberflächendrift in der Fanganlage. Sie dürften auch in der »emerging component of the drift« (Elliott 1967 a) enthalten sein. Die von den beiden Autoren angewandten Sammelintervalle von drei bzw. vier Stunden schliessen bei den Plecopteren die Bestimmung des Schlüpfzeitpunktes anhand der Färbung in vielen Fällen aus. Über die Tageszeit des Schlüpfens von Wasserinsekten ist Folgendes aus der Literatur bekannt: Nach Schönemund (1930) und Elliott und Minshall (1968) erfolgt das Schlüpfen der *Baetis*-Arten tagsüber. Genauere Zeitangaben machen Pleskot und Pomeisl (1952); danach vollzieht sich die Verwandlung zur Subimago in dieser Gattung im Sommer vormittags und verschiebt sich zum Herbst hin in die frühen Nachmittagsstunden zwischen 12.00 und 14.00. Die vier im Kaltsjock massenhaft auftretenden *Baetis*-Arten (*B. rhodani*, *B. pumilis*, *B. macani* und *B. subalpinus*) schlüpfen alle während der Hellzeit mit einem Maximum zwischen 12.00 und 14.00. Eine Verschiebung der täglichen Schlüpfzeit war in Lappland bei *B. rhodani* während der Flugzeit von Mitte Juni bis Ende August (Tab. 1) nicht zu beobachten.

Tageszeitlich deutlich getrenntes Schlüpfen der Ge-



A. *Leuctra hippopus* (Kemp.), Summe 11.VI.-10.VII.67, n = 1179. B. *Leuctra fusca* (L.), Summe 1.VIII.-20.IX.67, n = 574. C. *Siphonoperla burmeisteri* (Pict.), Summe 11.VI.-31.VII.67, n = 416.

Abb. 20. Tagesgang der Oberflächendriftfänge von Plecopterenimagines (Säulen) und des Geschlechterverhältnisses (gestrichelte Linie) dieser Fänge. A. *Leuctra hippopus* (Kemp.), Summe 11.VI.-10.VII.67, n = 1179. B. *Leuctra fusca* (L.), Summe 1.VIII.-20.IX.67, n = 574. C. *Siphonoperla burmeisteri* (Pict.), Summe 11.VI.-31.VII.67, n = 416. Schwarze Säulen: Weibchen, Ordinate: 2h-Fänge in % aller Weibchen. Gestreifte Säulen: Männchen, Ordinate: 2h-Fänge in % aller Männchen. Abszisse: Tageszeit in Stunden MEZ.

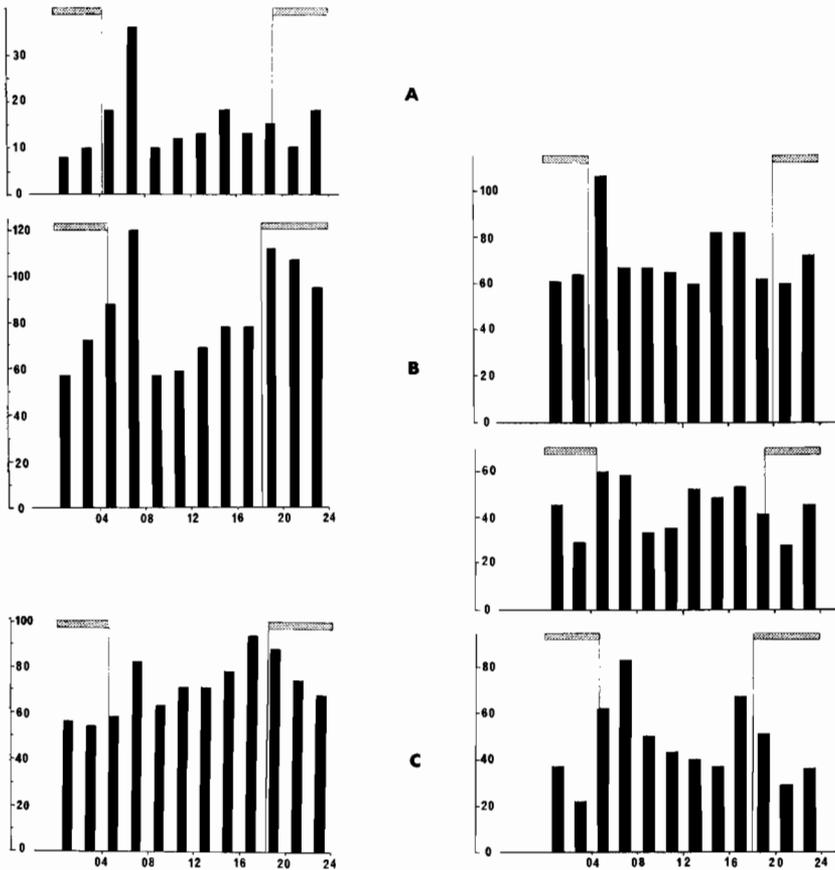


Abb. 21. Tagesgang der Oberflächendriftfänge der Larvenexuvien von: A. *Leuctra hippopus* (Kemp.), Summe 1.-10.IX.67. B. *Leuctra hippopus* (Kemp.), Summe 11.-20.IX.67. C. *Protoneura meyeri* (Pict.), Summe 1.-20.IX.67. D-F. *Diura nanseni* (Kemp.), D = Summe 21.-31.VIII.67, E = Summe 1.-10.IX.67, F = Summe 11.-20.IX.67. Ordinate: Anzahl/Fangintervall. Abszisse: Tageszeit in Stunden MEZ.

Tab. 7. A: Bewölkungsgrad; (1 = bedeckt, 0 = klar, R = Regen: 1 = leicht, s = stark); B: Windstärke (m/sec) und Windrichtung (bö = böig); C = Wasserhöhe an der Versuchsanlage (cm); D: Anzahl Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera und Chironomidae pro 2 Std. (Registrierung am Ende jedes Fangintervalls).

	0/2	2/4	4/6	6/8	8/10	10/12	12/14	14/16	16/18	18/20	20/22	22/24	
28.VI.67	0	0	0	0	1/4	3/4	1/2	1R.1	1	1	1	1	A
	0.30	0.42	0.81	1.25	1.02	0.90	0.91	0.49	0.00	0.52	0.68	0.02	B
	NE	N	SW	W	W.bö	W.bö	NW	W	-	NE	NE	NE	
	36.6	36.5	36.3	36.3	36.1	35.6	35.6	35.3	35.6	35.4	35.5	35.5	C
29.VI.67	3	5	5	9	2	9	20	63	40	21	20	6	D
	1R.1	1R.1	1	1	1	1	1R.1	1R.1	sR.1	1R.1	1R.1	1	A
	0.45	0.50	0.51	0.93	0.48	1.10	0.77	0.48	0.40	0.00	0.00	0.00	B
	NE	NE	NE	E	SW	SW	W.bö	W	W	-	-	-	
30.VI.67	35.5	35.6	35.6	35.6	35.5	35.4	35.3	35.4	38.5	39.0	38.5	38.5	C
	2	5	3	2	6	12	36	14	16	8	10	7	D
	1	1	3/4	1/2	3/4	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	A
	0.11	0.00	0.25	0.84	0.72	0.7	0.91	1.10	0.33	0.40	0.47	0.38	B
1.VII.67	NE	-	W	W.bö	W	W	W	W	W	NE	NE	NE	
	38.3	38.0	37.9	37.8	37.4	37.3	37.0	38.3	38.4	38.5	38.6	38.8	C
	2	3	2	2	10	25	98	48	12	7	3	10	D
	1/2	1	3/4	1R.1	3/4	3/4	3/4	1	1	1/2	1/4	0	A
2.VIII.67	0.83	0.52	0.45	0.75	1.25	1.60	0.86	0.35	0.30	0.77	0.00	0.39	B
	NE	NE	W	W.bö	W.bö	W.bö	W.bö	W	NW	N.bö	-	NE	
	38.9	38.9	38.7	38.5	38.3	37.8	37.6	37.5	35.9	36.1	37.0	37.0	C
	5	1	-	7	6	21	66	49	24	12	11	2	D
1.VIII.67	1/4	1/4	1/4	1/2	3/4	1/2	3/4	1/2	1/2	1/2	3/4	1/2	A
	0.00	0.50	1.47	0.52	0.75	0.45	0.25	0.39	0.40	0.67	0.19	0.35	B
	-	NE	N.bö	N	W	SW	NE	SW	W	N	NE	NE	
	37.3	37.3	37.4	37.4	37.4	37.4	36.5	36.7	36.8	36.9	37.1	37.0	C
3	-	2	8	3	8	17	59	29	14	5	5	D	

schlechter wurde von Schönemund (1930), Tiensuu (1935), Edmunds, Nielsen und Larsen (1956) und Tjønne-land (1960) bei nur wenige Stunden lebenden Arten beobachtet; stets schlüpften zuerst die Männchen und danach nur Weibchen. Bei unseren Fängen konnten wir nur ein Überwiegen der Männchen zwischen 10.00 und 14.00 Uhr gegenüber dem Überwiegen der Weibchen zwischen 14.00 und 18.00 Uhr konstatieren.

Zur Tageszeit des Schlüpfens von Plecopteren existieren nur wenige Beobachtungen. Nach Brinck (1949) schlüpfen die Setipalpiere in den frühen Morgenstunden oder nachts, was Schwarz (1969) für einige Arten experimentell bestätigt. Viele Filialpalpiere schlüpfen den ganzen Tag über. Elliott (1967 a) schreibt: »that most of the Plecoptera ... emerged during the early hours of the night«. Dem widersprechen die Angaben von Elliott und Minshall (1968) über nachts und tagsüber schlüpfende Arten: Von sechs Arten, die in mehr als 30 Exemplaren gefangen wurden, fand sich nur *Leuctra fusca* meist nachts in den Proben, die Fänge von *L. hippopus* sind zu $\frac{3}{4}$ am Tage, zu $\frac{1}{4}$ nachts verzeichnet. Unsere Befunde haben ergeben, dass *L. hippopus* und *Amphinemura borealis* am Tage schlüpfen, und zwar mit einem Vormittags- und einem Nachmittagsmaximum, während *L. fusca* streng begrenzt um Mitternacht schlüpft.

Nach Remmert (1962) verläuft das tägliche Schlüpfen der Insekten in der Regel eingipfelig, mit einem deutlichen Maximum; zwei Schlüpfmaxima wurden nur in fünf Fällen beobachtet. Gerade bei Plecopteren sind aber offenbar zwei Schlüpfmaxima sehr verbreitet (*Leuctra hippopus*, Nemouriden); für *Nemoura cinerea* konnte dies auch in Mitteleuropa nachgewiesen werden (Thomas 1969). Tobias (1967) wies ein zweigipfeliges Schlüpftagesmuster bei der Köcherfliege *Anabolia nervosa* Curt. nach, und Kureck (1969) stellte bei einigen Simuliidenarten einen zweigipfeligen Tagesgang des Schlüpfens fest.

Eine Zusammenstellung der Arbeiten über die Schlüpfzeiten von Köcherfliegen findet sich bei Tobias (1967). In der Gattung *Halesus* schlüpfen *H. radiatus interpunctatus* Zett. und *H. tessellatus* Ramb. bevorzugt in der ersten Nachthälfte. In der Dunkelzeit schlüpften nach unseren Befunden: *Silo pallipes*, *Halesus digitatus* Schrk. und *Chaetopteryx sahlbergi*, die übrigen Arten

des Kaltisjokks waren Tagschlüpfer: *Philopotamus montanus*, *Hydropsyche saxonica*, *Sericostoma personatum*, *Lepidostoma hirtum* und *Polycentropus flavomaculatus*.

Die von Remmert (1962) angedeutete Regel, nach der terrestrische Insekten vorzugsweise am Tage, aquatische vorwiegend nachts schlüpfen, wird in den vorliegenden Befunden für die Ordnungen Plecoptera und Ephemeroptera nicht bestätigt. Die meisten Arten dieser Gruppen bevorzugen in gemäßigten und nördlichen Breiten offensichtlich den Tag oder die Abenddämmerung zum Schlüpfen, was auch den Angaben anderer Autoren entspricht (Schönemund 1930, Morgan und Waddell 1961). Von den acht in Lappland untersuchten Trichopteren-Arten schlüpften drei nachts, vier am Tage und eine hauptsächlich morgens. Auch frühere Arbeiten berichten von tagschlüpfenden Formen (Morgan und Waddell 1961, Tobias 1967), in den meisten Fällen lag aber die Metamorphose in der Dunkelzeit.

Zur Eiablage der Steinfliegen finden sich in der Literatur folgende Angaben: Sie geschieht bei Sonnenschein und ruhigem Wetter (Percival und Whitehead 1928). Brinck (1949) meint: »oviposition of Filialpalpia seems to take place at any time when the physical conditions are suitable: more or less calm weather without rain or most«. Diese günstigen Bedingungen werden wohl in der Regel in den warmen Nachmittagsstunden erreicht. Auch die zu den Setipalpiern zählenden Arten *Pteronarcys proteus* Newm. (Miller 1939) und *Isoperla clio* Newm. (Minshall und Minshall 1966) legen um diese Zeit ihre Eier ab. *Chloroperla* (= *Isoperla*) *grammatica* Poda soll zur Eiablage in den Abendstunden kleine Weibchenschwärme bilden (Pomeisl 1953). Auch für andere Plecopterenarten wurde gefunden, dass die Eiablage vorwiegend in den Nachmittagsstunden zwischen 12.00 und 18.00 Uhr stattfindet.

Im Fall von *Leuctra hippopus* lässt sich ein interessanter Vergleich zwischen Häutungs- und Schlüpfperiodik anstellen. Die meisten Imagines verlassen morgens das Wasser, ein zweites, kleineres Schlüpfmaximum liegt in den Abendstunden. Die Larven dieser Arten häuten sich vorzugsweise ebenfalls morgens und abends. Weitere Ähnlichkeiten der Häutungs- und Schlüpfperiodik sind in der Familie der Nemouridae zu beobachten: Die Maxima der Häutung von *Protonemura meyeri* liegen wie bei der vorigen Art morgens und

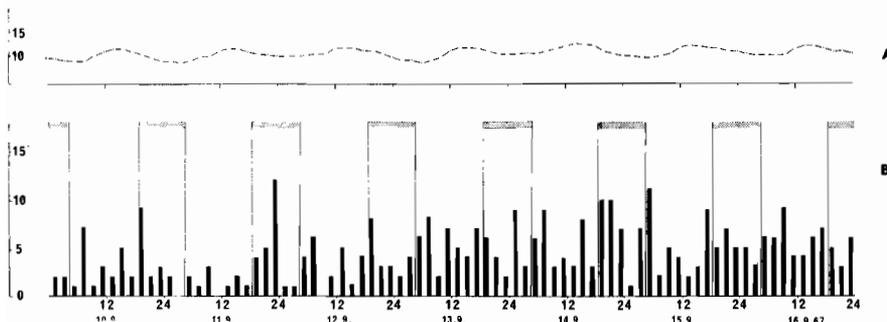


Abb. 22. Tagesgang der Oberflächendriftfänge der Larvenexuvien von *Leuctra hippopus* (Kemp.).
A. Wassertemperatur, Ordinate: °C. B. Exuvien, Ordinate: Anzahl/2h. Abszisse: Tageszeit in Stunden MEZ.

abends; morgens und abends schlüpfen aber auch andere Vertreter dieser Familie: *Amphinemura borealis*, *A. sulcicollis*, *Nemoura cinerea*. Von *P. meyeri* selber wurden nur wenige frisch geschlüpfte Tiere am Morgen gefangen. Betrachtet man das Schlüpfen hemimetaboler Insekten als letzte (bei Ephemeropteren vorletzte) Häutung (Rensing 1965), so wäre eine Übereinstimmung der Tagesperiodik beider Vorgänge nicht verwunderlich. Leider fehlen Hinweise auf die Tagesperiodik der Larvalhäutung monophasisch schlüpfender Formen, z.B. der *Baetis*-Arten oder von *Leuctra fusca*. Stimmt die Tagesperiodik der Häutung und des Schlüpfens hemimetaboler Insekten tatsächlich überein, dürfte nur ein Häutungsmaximum vorhanden sein.

Äussere Einflüsse, die den Schlüpfvorgang von Ephemeropteren und Plecopteren tageszeitlich steuern, sind bisher noch nicht nachgewiesen worden. Mögliche Einflüsse von Licht, Temperatur, Luftfeuchtigkeit, Wind, Bewölkung und Barometerstand werden diskutiert (Rawlinson 1939, Brinck 1949, Pleskot und Pomeisl 1952, Tjønneland 1960, Morgan und Waddell 1961). Bei den aus Puppen schlüpfenden Trichopteren kann das Licht und die Temperatur als »Zeitgeber« (Aschoff 1955) der Schlüpfperiodik wirken (Tobias 1967). In Lappland sind auch im Dauertag des arktischen Sommers stets Tageschwankungen der Lichtstärke zwischen ca. 500 Lux um Mitternacht und ca. 50.000 Lux kurz vor 12.00 Uhr mittags vorhanden, Wasser und Lufttemperatur sowie Luftfeuchtigkeit zeigen ebenfalls einen deutlichen Tagesgang. Welche Umweltfaktoren die ausgeprägte Tagesperiodik des Schlüpfens, der Eiablage und Larvalhäutung der untersuchten lappländischen Eintags-, Stein- und Köcherfliegen synchronisieren, lässt sich nach den vorliegenden Untersuchungen nicht entscheiden.

5. Zusammenfassung

Die Oberflächendrift eines lappländischen Fließgewässers bei Messaure (66°42'N, 20°25'E) wurde vom Eisauflauf, Mitte Mai, bis zur Eislegung, Mitte September, kontinuierlich im 2h-Intervall eingeholt. Die Untersuchung erbrachte Aufschlüsse über die Tagesperiodik des Schlüpfens, der Eiablage und Flugaktivität und der Larvalhäutung von Ephemeropteren, Plecopteren und Trichopteren.

1. Während der Hellzeit mit einem Maximum am Nachmittag schlüpfen: Ephemeroptera: *Baetis pumilus*, *B. rhodani*, *B. macani*, *B. subalpinus*, *Heptagenia sulphurea*, *Leptophlebia marginata*.

Trichoptera: *Hydropsyche saxonica*, *Sericostoma personatum*, *Lepidostoma hirtum*, *Polycentropus flavomaculatus*.

Bevorzugt morgens schlüpft *Philopotamus montanus* (Trichoptera). Tagsüber mit einem Morgen- und einem meist kleineren Nachmittagsmaximum schlüpfen die Plecopteren-Arten: *Leuctra hippopus*, *Amphinemura borealis* und *Amphinemura sulcicollis*.

Während der Nacht schlüpfen *Leuctra fusca* (Plecoptera); *Silo pallipes*, *Halesus digitatus*, *Chaetopteryx sahlbergi* (Trichoptera).

Diptera Chironomidae: *Conchapelopia pallidula*.

2. Die Eiablage erfolgt vorwiegend nachmittags mit einem Maximum bei: Ephemeroptera: *Baetis pumilus*, *B. rhodani*, *Paraleptophlebia strandi*.

Plecoptera: *Amphinemura standfussi*; tagsüber mit einem Maximum am Abend: *Baetis macani* (Ephemeroptera); tagsüber mit einem kleineren Morgenmaximum und einem abendlichen Hauptmaximum: *Baetis subalpinus* (Ephemeroptera).

3. Das Maximum der Flugaktivität liegt nachmittags bei: Plecoptera: *Leuctra hippopus*, *Leuctra fusca*; Trichoptera: *Philopotamus montanus*.

4. Larvalhäutungen finden tagsüber statt mit einer Häufung in den Morgen- und Abendstunden bei den Plecopteren *Leuctra hippopus*, *Protonemura meyeri* und *Diura nanseni*.

6. Dank

Die Arbeit wurde mit finanzieller Unterstützung der Max-Planck-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften, des Staatlichen Schwedischen Naturwissenschaftlichen Forschungsrates und der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt. Allen Organisationen gebührt mein Dank. Danken möchte ich weiterhin allen, die durch tatkräftige Unterstützung beim Zustandekommen der Arbeit geholfen haben: Herrn Docent K. Müller, Frau Dr. A. Müller-Haackel, den Herren Dr. Armin Kureck, Dr. Wolfgang Tobias, Karl Schreiber und Horst Glaser. Mein Dank gilt Fräulein Dr. Ingrid Müller-Liebenau, Plön, für die wertvolle Hilfe und Einführung in die Systematik der Ephemeropteren, Herrn Dr. Wolfgang Tobias für die Bestimmung der Trichopteren, Herrn Dr. E. J. Fittkau, Plön, für die Bestimmung der Chironomiden und meiner Frau Waltraud Thomas für die zeichnerische Ausführung der Ergebnisse.

Literatur

- ASCHOFF, J. 1954. Zeitgeber der tierischen Tagesperiodik. – Naturwiss. 41: 49–56.
- BAILEY, R. G. 1966. Observations on the nature and importance of organic drift in Devon River. – Hydrobiologia 27: 353–367.
- BRINCK, P. 1949. Studies on Swedish Stoneflies (Plecoptera). – Opusc. Ent. Suppl. 11: 1–250.
- BOGOESCU, C. 1939. Biologische Beobachtungen an Ephemeropteren. – Verhlg. VII. Int. Kongr. Entomol. 2: 1032–1043.
- BURKS, B. D. 1953. The mayflies, or Ephemeroptera, of Illinois. – Bull. Ill. nat. Hist. Surv. 26: 1–216.
- DEGRANGE, G. 1960. Recherches sur la reproduction des Ephéméroptères. – Diss. Grenoble (1960): 1–193.
- EATON, A. E. 1888. A revisional monograph of recent Epheméridae or mayflies. – Trans. Linn. Soc. Lond. (Zool.) 3: 1–319.
- EDMUNDS, G. F., NIELSEN, L. T. und LARSEN, J. R. 1956. The life history of *Ephoron album* (SAY) (Ephemeroptera: Polymitarcidae). – Wasmann J. Biol. 14: 145–153.
- ELLIOTT, J. M. 1967 a. Invertebrate drift in a Dartmoor stream. – Arch. Hydrobiol. 63: 202–237.
- 1967 b. The food of trout (*Salmo trutta*) in a Dartmoor stream. – J. appl. Ecol. 4: 59–71.
- 1969. Life history and biology of *Sericostoma personatum* Spence (Trichoptera). – Oikos 20: 110–118.
- und MINSHALL, G. W. 1968. The invertebrate drift in the River Duddon, English Lake District. – Oikos 19: 39–52.
- GILLIES, M. T. 1950. Egg laying of olives. – Salm. Trout. Mag. 129: 106–108.
- HEINER, H. 1915. Zur Biologie und Anatomie von *Cloeon dipterum* L., *Baetis binoculatus* L. und *Habrophlebia fusca* Curt. – Jen. Zeitschr. Naturw. 53: 289–340.
- HEMPEL, G. und HEMPEL, J. 1955. Über die tägliche Verteilung der Laufaktivität bei Käfern des hohen Nordens. – Naturwiss. 42: 77–78.

- HUNT, R. L. 1965. Surface-drift insects as trout food in the Brule river. – Trans. Wisc. Acad. Sci. 54: 51–61.
- KIMMINS, D. E. 1941. Under-water emergence of the sub-imago of *Heptagenia lateralis* (Curtis) (Ephemeroptera). – Entomologist 74: 169–170.
- 1954. A revised key to the adults of the British species of Ephemeroptera. – Sci. Publ. Freshw. Biol. Ass. 15: 1–71.
- KURECK, A. 1966. Schlüpfrythmus von *Diamesa arctica* (Diptera, Chironomidae) auf Spitzbergen. – Oikos 17: 276–277.
- 1969. Tagesrythmus lappländischer Simuliiden (Diptera, Nematocera). – Oecologia 2: 385–410.
- LYMAN, F. E. 1955. Seasonal distribution and life cycle of Ephemeroptera. – Ann. Ent. Soc. Amer. 48: 380–391.
- MILLER, A. 1939. The egg and the early development of the stonefly *Pteronarcys proteus* Newman (Plecoptera). – Journ. Morph. 64: 555–610.
- MINSHALL, G. W. und MINSHALL, J. N. 1966. Notes on the life history and ecology of *Isoptera clio* (Newman) and *Isoptera decisus* (Walker) (Plecoptera: Perlodidae). – Amer. Midl Nat. 76: 340–350.
- MORGAN, N. C. 1956. The biology of *Leptocerus aterrimus* Steph. with reference to its availability as a food for trout. – J. Anim. Ecol. 25: 349–365.
- 1961. Diurnal variation in the emergence of some aquatic insects. – Trans. R. Ent. Soc. 113: 123–137.
- und WADDELL, A. B. 1960. Insect emergence from a small trout loch, and its bearing on the food supply of fish. – Sci. Invest. Freshwat. Fish. Scot. 25: 1–39.
- WADDELL, A. B. und HALL, W. B. 1963. A comparison of the catches of emerging aquatic insects in floating box and submerged funnel traps. – J. Anim. Ecol. 32: 203–219.
- MÜLLER, K. 1965. An automatic drift sampler. – Limnol. Oceanog. 10: 483–485.
- 1966. Die Tagesperiodik von Fließwasserorganismen. – Z. Morph. Ökol. Tiere 56: 93–142.
- 1970. Das Untersuchungsgebiet der Ökologischen Station Messaure. – Oikos Suppl. 13: 9–13.
- MUNDIE, H. H. 1956. Emergence traps for aquatic insects. – Mitt. Int. Ver. Limnol. 7: 1–13.
- NEEDHAM, P. R. 1928. A net for the capture of stream drift organisms. – Ecol. 9: 339–342.
- NILSSON, N. A. 1957. On the feeding habits of trout in a stream of Northern Sweden. – Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm 38: 154–166.
- NORLIN, A. 1964. The occurrence of terrestrial insects on the surface of two lakes in Northern Sweden (Ankavattnet and Blåsjön). – Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm 45: 196–205.
- 1967. Terrestrial insects on lake surfaces. Their availability and importance as fish food. – Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm 47: 39–55.
- PERCIVAL, B. S. und WHITEHEAD, H. 1928. Observations on the ova and oviposition of certain Ephemeroptera and Plecoptera. – Proc. Leeds Phil. Soc. 1: 271–288.
- PLESKOT, G. und POMEISL, E. 1952. Bedeutung der Lichtintensität beim Schlüpfen und bei der Eiablage aquatischer Insekten, im besonderen von *Torleya belgica*. – Wetter und Leben 4: 41–47.
- POMEISL, E. 1953. Über die Plecopteren des Mauerbaches. – In: Beiträge zur Limnologie der Wienerwaldbäche, ed. G. Pleskot, Wetter und Leben, Sonderheft 2: 103–121.
- RAWLINSON, R. 1939. Studies on the life history and breeding of *Ecdyonurus venosus* (Ephemeroptera). – Proc. Zool. Soc. Lond. (B) 109: 377–450.
- RENSING, L. 1965. Ontogenetic timing and circadian rhythms in insects. – In: Circadian clocks, ed. J. Aschoff, North-Holland Publ. Comp., pp. 407–412.
- REMMERT, H. 1962. Der Schlüpfrythmus der Insekten. – Franz Steiner Verlag, Wiesbaden, 73 pp.
- 1965. Über den Tagesrythmus arktischer Tiere. – Z. Morph. Ökol. Tiere 55: 142–160.
- SCHÖNEMUND, E. 1930. Eintagsfliegen oder Ephemeroptera. – In: F. Dahl (ed.), Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile, Verlag Gustav Fischer Jena, pp. 1–106.
- SCHWARZ, P. 1969. Autökologische Untersuchungen zum Lebenszyklus von Setipalpia-Arten (Plecoptera). – Diss. Giessen (1969): 1–95.
- SCOTT, W. und OPDYKE, D. F. 1941. The emergence of insects from Winona Lake. – Invest. Ind. Lakes 2: 3–14.
- SVENSSON, P. O. 1966. Growth of the nymphs of stream living stoneflies (Plecoptera) in Northern Sweden. – Oikos 17: 197–206.
- TANAKA, H. 1960. On the daily change of drifting of benthic animals in stream especially on the types of daily change observed in taxonomic groups of insects. – Bull. Freshwater Fisheries Res. Lab. 9: 13–26.
- THOMAS, E. 1969. Zur Tagesperiodik des Schlüpfens von Ephemeropteren und Plecopteren. – Oecologia 3: 230–239.
- TIENSUU, L. 1935. On the Ephemeroptera fauna of Laatokan Karjala (Karelia Ladogenensis). – Suom. Hyönt. Aikak. 1: 1–23.
- TJØNNELAND, A. 1960. The flight activity of mayflies as expressed in some East African species. – Årbok Univ. Bergen Math.-Natv. Ser. 1: 1–88.
- TOBIAS, W. 1967. Zur Schlüpfrythmik von Köcherfliegen (Trichoptera). – Oikos 18: 55–75.
- und THOMAS, E. 1967. Die Oberflächendrift als Indikator periodischer Aktivitätsverläufe bei Insekten. – Ent. Z. 77: 153–163.
- ULFSTRAND, S. 1968. Life cycles of benthic insects in Lapland streams (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera Simuliidae). – Oikos 19: 167–190.
- WATERS, T. F. 1961. Standing crop and drift of stream bottom organisms. – Ecol. 42: 532–537.
- WESENBERG-LUND, C. 1913. Fortpflanzungsverhältnisse: Paarung und Eiablage der Süßwasserinsekten. – In: Abderhalden, Fortsch. naturw. Forsch., Berlin-Wien 8: 161–286.