Zeitschrift: Bulletin de la Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles = Bulletin der Naturforschenden Gesellschaft Freiburg

Herausgeber: Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles

Band: 77 (1988)

Heft: 1-2

Artikel: Autökologische und enzymelektrophoretische Untersuchungen an zwei "Ecdyonurus venosus-" Populationen : Ephemeroptera, Heptageniidae

Autor: Imhof, Alexander / Tomka, Ivan / Lampel, Gerolf

Kapitel: 2: Autökologische Untersuchungen

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-308678

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 28.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

den konnten, mit der enzymelektrophoretischen Methode einwandfrei trennen. Eine Anwendung dieser Methode war allein schon aus diesem Grund für die vorliegende Arbeit angebracht.

2. Autökologische Untersuchungen

2.1. Beschreibung der Probestellen

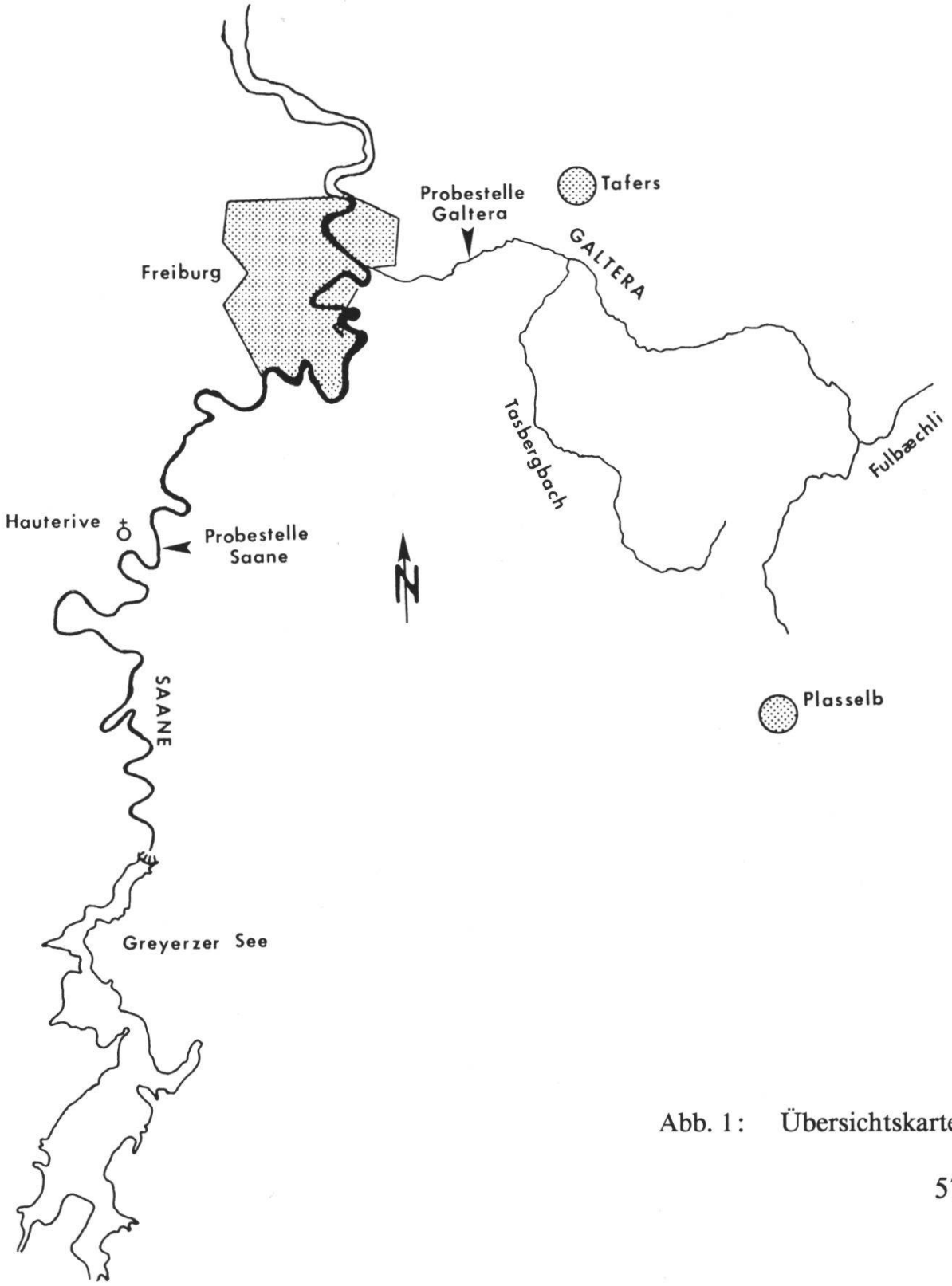


Abb. 1: Übersichtskarte.

2.1.1. Lage und Geomorphologie

2.1.1.1. Probestelle Galtera

Höhenlage	: 567 m ü.M.
Numerische Klassifizierung (nach LEOPOLD et al., 1964)	: 3 (Kartenmaßstab 1:50 000)
Topographische Gliederung (nach ILLIES et BOTOSANEANU, 1963)	: Bachzone
Ökologische Gliederung (nach ILLIES et BOTOSANEANU, 1963)	: Metarhithral
Neigung	: 0,7%
Tiefe	: bis ca. 40 cm
Breite	: 7–10 m

Die Galtera (Le Gottéron), welche nördlich von Plasselb entspringt, fließt zuerst in nördlicher, später in westlicher Richtung gegen Freiburg (Fribourg). Dort mündet sie in die Saane (Abb. 1). Die zwei wichtigsten Zuflüsse sind das Fulbächli bei Alterswil und der Tasbergbach auf der Höhe von Tafers (Abb. 1).

Im unteren Abschnitt, einem kalkhaltigen Sandsteinmolasse-Gebiet (IMHOF, 1978), bildet die Galtera eine tiefe Kerbe, den Galterengraben. Hier, d.h. ca. 1,5 km oberhalb der Mündungsstelle in die Saane, unmittelbar hinter dem letzten Wohngebäude des Galterengrabens, liegt die 80 m lange Probestelle (Abb. 1). Diese wird beidseitig durch zwei steil abfallende Hänge gesäumt (Abb. 3a). Der südliche Hang ist vollständig bewaldet, der nördliche nur im oberen Teil. Die baumlose rechte (nördliche) Uferseite ermöglicht somit eine direkte Sonnenbestrahlung der Wasseroberfläche. Die Sonneneinstrahlung dauert jedoch wegen der Tiefe und Enge des Tales nur wenige Stunden pro Tag.

Wie der Lageplan und die Gewässerprofile (Abb. 2a) zeigen, weist der Bach an der Probestelle eine weitgehend homogene Struktur auf. Die Wassertiefe und die Bachbreite ändern sich nur gering.

Das Bachbett selber besteht aus einem Molasseuntergrund, welcher nur mit einer geringen Substratschicht bedeckt ist. Das Substrat ist hauptsächlich steinig-kiesig. An einigen Uferstellen, besonders auf der linken Seite, treten jedoch sandige Zonen auf. In diesen Zonen ist die Strömung sehr gering. In der Bachmitte, in der hohe Strömungsverhältnisse herrschen, ist das Substrat stark ineinander verkeilt, so daß sich die einzelnen Steine nur schwer bewegen lassen. Dagegen liegen die Steine in den Uferregionen locker auf einem feinkiesigen Grund auf und lassen sich leicht verschieben.

Die Ufer verlaufen steil und sind hauptsächlich auf der linken (südlichen) Seite der ständigen Erosion durch mechanische Wasserkräfte ausgesetzt

(Hangerosion). Im rechten unteren Uferabschnitt wird die Erosionswirkung des Wassers durch eine künstliche Begradigung mit großen Felsbrocken eingedämmt. Hier fällt das Ufer gleichmäßig steil ab. Im oberen Teil der selben Seite bildet sich der einzige flache Uferabschnitt der Probestelle aus (Abb. 2a). Der ganze Bachabschnitt ist durch einheitliche Strömungsverhältnisse gekennzeichnet. Die Strömungsgeschwindigkeiten an der Wasseroberfläche sind allgemein hoch und erreichen in der Bachmitte Maximalwerte bis zu 130 cm/s. Erst in unmittelbarer Nähe der Ufer, in einem sehr schmalen, ca. 0,5 bis 1,5 m breiten Bereich, nimmt die Strömung stark ab.

Die Bachstelle wies einen sehr schwachen Algenaufwuchs auf. Das Algenwachstum konnte mit Porzellankugeln (Durchmesser 5 cm), welche an verschiedenen Stellen des Bachabschnittes während sechs Wochen im Mai-Juni (1987) und während vier Wochen im September (1987) exponiert wurden, beobachtet werden. Im Frühjahr zeigten die Kugeln keinen Algenaufwuchs. Im September war nur gerade auf den in den Uferregionen stationierten Kugeln ein geringer Aufwuchs zu erkennen. Das Futterangebot war also für benthische Makroorganismen, welche sich auf das Abweiden von Algen spezialisiert haben, während der ganzen Untersuchungszeit knapp. Es fiel jedoch auf, daß sich zwischen den Steinen der Uferregionen größere Mengen an Detritus und Laub ansammelten. Diese bildeten möglicherweise eine wichtige Futterquelle.

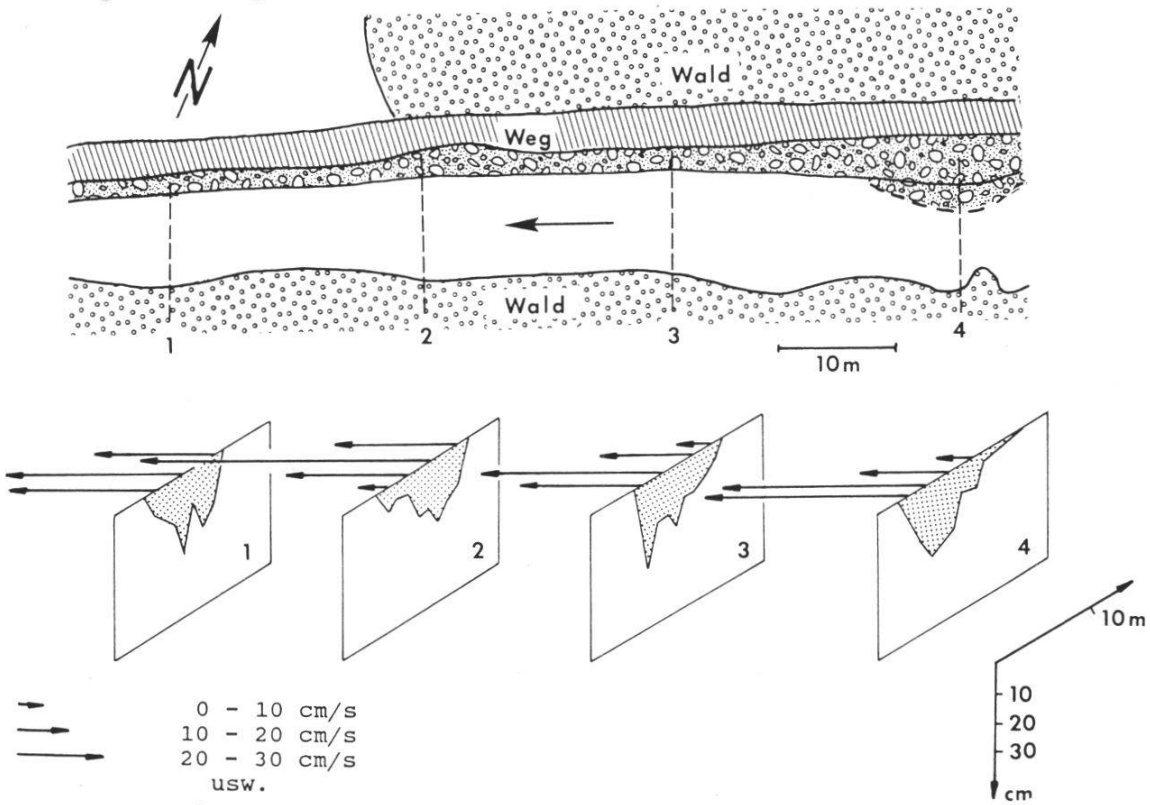


Abb. 2a: Galtera: Lageplan und Gewässerprofile mit Fließgeschwindigkeiten an der Wasseroberfläche. Die Pfeillänge entspricht den angegebenen Geschwindigkeitsbereichen.

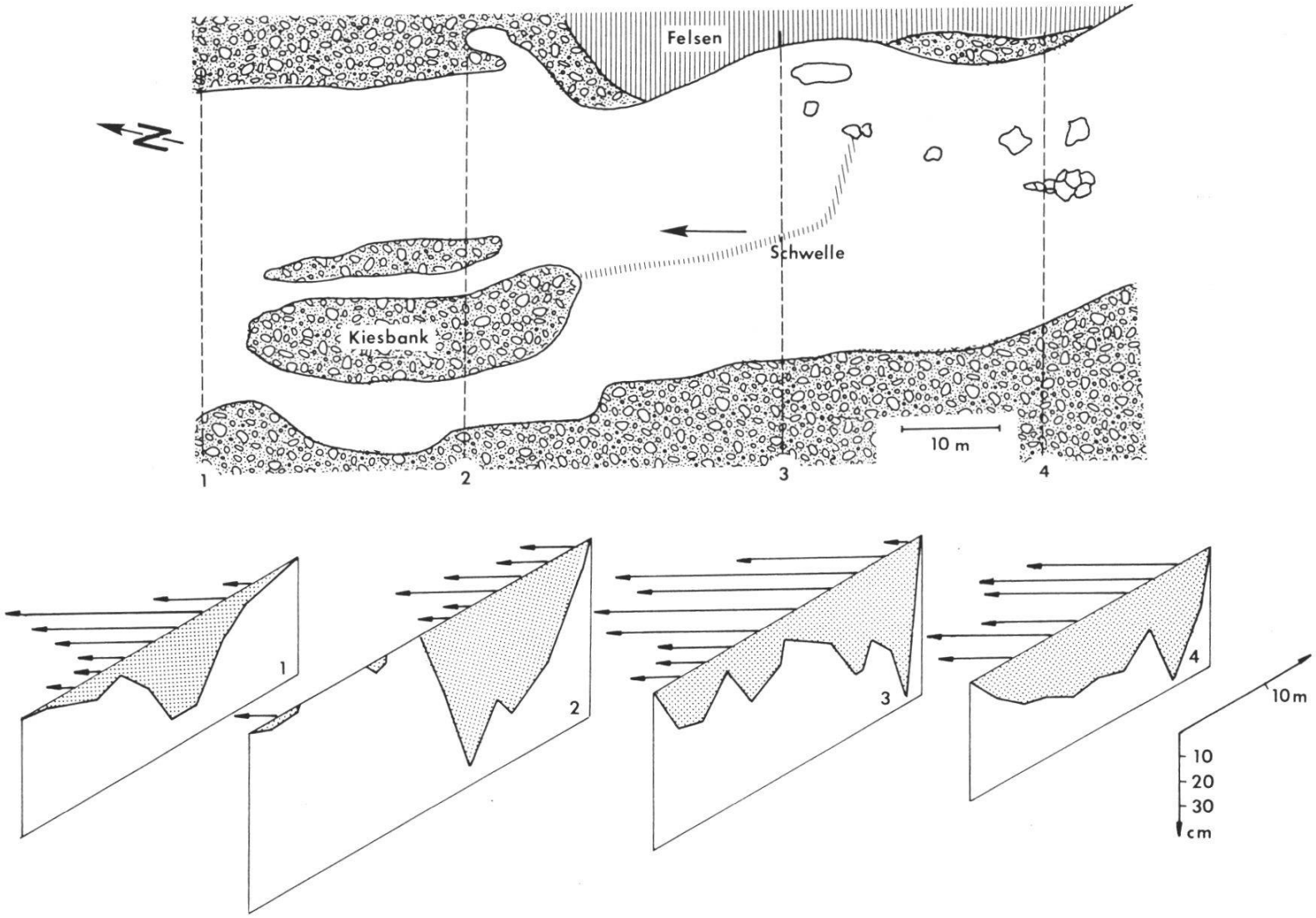


Abb. 2b: Saane: Lageplan und Gewässerprofile mit Fließgeschwindigkeiten an der Wasseroberfläche. Die Pfeillänge entspricht den angegebenen Geschwindigkeitsbereichen.

Abb. 3a: Galtera.

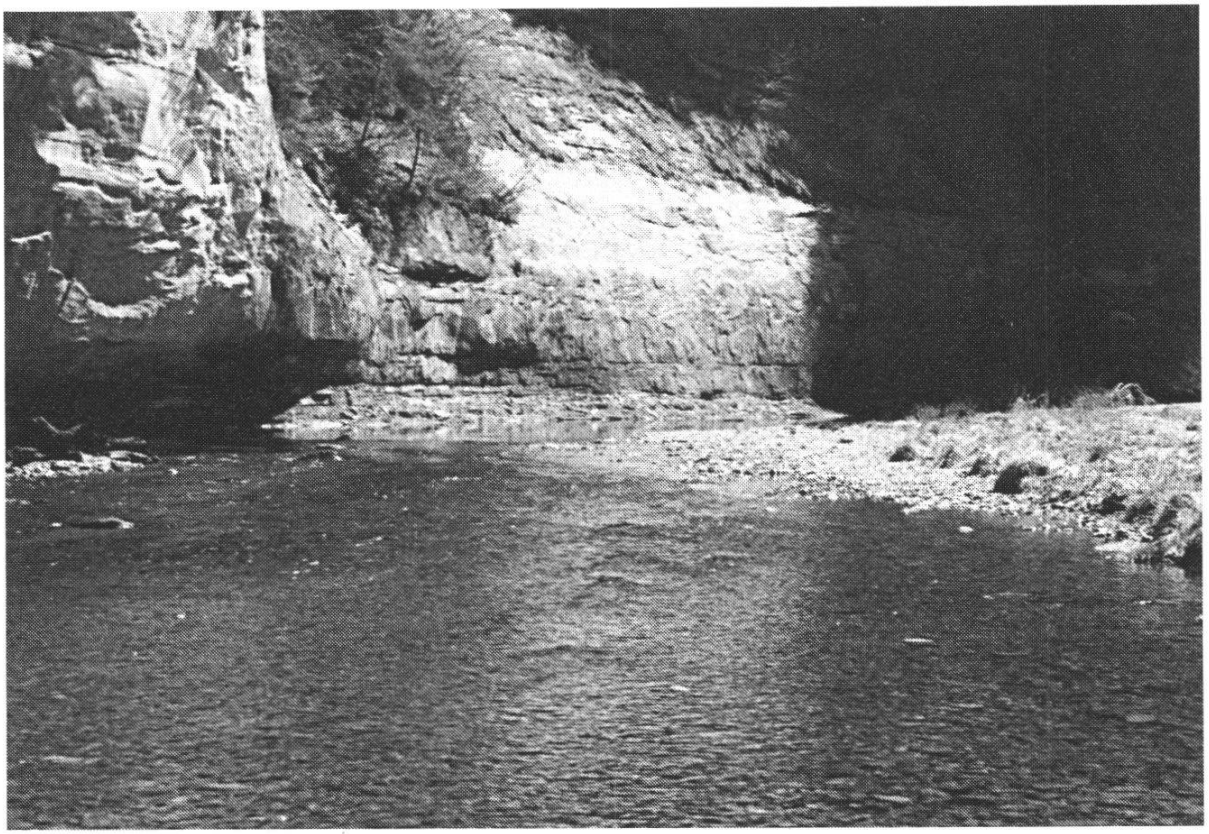


Abb. 3b: Saane.

2.1.1.2. Probestelle Saane

Höhenlage	: 579 m ü.M.
Numerische Klassifizierung (nach LEOPOLD et al., 1964)	: 6 (Kartenmaßstab 1:50 000)
Topographische Gliederung (nach ILLIES et BOTOSANEANU, 1963)	: Flußzone
Ökologische Gliederung (nach ILLIES et BOTOSANEANU, 1963)	: Hyporhithral
Neigung	: 0,3%
Tiefe	: bis zu 150 cm
Breite	: 30 bis 35 m

Der Greyerzer See (Lac de la Gruyère), ein Stausee, trennt die Saane (La Sarine) in einen Ober- und einen Unterlauf. Im Unterlauf, der «Basse Sarine», fließt der Fluß in weiten Mäandern durch einen breiten Canyon aus kalkhaltiger Sandsteinmolasse (IMHOF, 1978). Die Probestelle befindet sich ca. 5 km südlich von Freiburg auf der Höhe des Klosters Hauterive im Unterlauf der Saane (Abb. 1). Der Fußweg, der zwischen Klostergebäude und dem landwirtschaftlichen Betrieb verläuft, führt direkt zur Probestelle.

Betrachtet man den Lageplan der Probestelle und die Gewässerprofile (Abb. 2b), so fällt die inhomogene Struktur auf. Die Hauptwassermenge drängt sich im oberen Teil der Probestelle zwischen großen, aus dem Wasser ragenden Felsbrocken hindurch, fließt dann über eine natürliche Schwelle und sammelt sich in einer bis zu 1,5 m tiefen, jedoch nur etwa 15 m breiten «Mulde». Unterhalb dieser «Mulde» breitet sich das Flußbett etwas aus, und die Hauptwassermenge verteilt sich auf die ganze Flußbreite.

Das rechte (östliche) Ufer wird im oberen Teil durch eine senkrecht abfallende Felswand (Abb. 3b), im unteren durch eine steile Kiesbank gebildet. Die Uferregion ist hier 50 bis 150 cm tief und weist starke Strömungsverhältnisse auf (bis 100 cm/s). Diese lotische Zone reicht im oberen Teil bis in die Flußmitte, im unteren Teil beschränkt sie sich jedoch auf die rechte Uferregion. Die lenitische Zone bildet sich in den linken (westlichen) Uferbereichen aus (Abb. 3b). Sie reicht im unteren Teil bis in die Flußmitte, im oberen Teil ist sie jedoch nur 9 bis 10 m breit. In der lenitischen Zone ist das Wasser sehr flach und die Strömung gering (maximal 25 cm/s). Außerdem befinden sich in der unteren linken Uferregion zwei Kiesbänke, welche durch einen schmalen Wasserlauf voneinander getrennt sind (Abb. 2b). Größe und Form dieser Kiesbänke wurden während der Hochwasserperioden immer wieder stark verändert.

Das Substrat ist ausgesprochen steinig-kiesig. Entlang der Felswand des rechten Ufers, d.h. im vorwiegend lotischen Bereich, besteht die Flußsohle jedoch aus glattem Molassefels oder großen, unbeweglichen Felsbrocken.

Sandige Stellen findet man im ganzen Flußabschnitt praktisch keine.

Während der ganzen Untersuchungszeit von März bis November 1987 war die Flußsohle in allen Bereichen mit Algen überwachsen. Dieser auffallend dichte Algenaufwuchs läßt sich hauptsächlich auf optimale Lichtverhältnisse zurückführen und weniger auf die düngende Wirkung von Phosphat oder Nitrat (Kap. 2.1.2. «Physikalische und chemische Daten»). Die ganze Wasseroberfläche ist nämlich ab Mittag der direkten Sonneneinstrahlung ausgesetzt. Eine Beschattung durch Bäume und Sträucher ist nicht möglich, da diese erst etwa 10 m vom linken Ufer entfernt wachsen. Das Algenwachstum wurde auch hier mit Porzellankugeln, welche im Mai-Juni 1987 sechs und im September 1987 vier Wochen im Fluß exponiert wurden, verfolgt. Die Mai-Juni-Kugeln wurden sehr stark, die September-Kugeln jedoch nur gering mit Algen überwachsen. Dieses qualitative Resultat läßt auf ein erhöhtes Algenwachstum im Frühjahr schließen. Bei Hochwasser wurden die Aufwuchsalgen größtenteils von den Steinen abgerieben. Doch schon nach wenigen Wochen war das Substrat wieder vollständig mit Algen überwachsen. Die obigen Beobachtungen zeigen, daß die weidenden benthischen Makroorganismen in der Saanestelle, außer nach den Hochwassern, optimale Nahrungsverhältnisse vorfanden.

2.1.2. Physikalische und chemische Daten

Zur physikalischen und chemischen Charakterisierung der beiden Probestellen wurden während der Untersuchungszeit in regelmäßigen Abständen (ca. alle zwei Wochen) folgende Parameter gemessen:

1. die Strömungsgeschwindigkeit
2. der Pegelstand
3. die Wassertemperatur (Einzelmessungen und Extremwerte)
4. die Gesamthärte des Wassers (GH)
5. die Kalziumkonzentration (Ca)
6. die Magnesiumkonzentration (Mg)
7. das Säurebindungsvermögen (SBV)
8. die elektrische Leitfähigkeit (LF)
9. der pH-Wert
10. die Sauerstoffkonzentration (O_2) und die Sauerstoffsättigung
11. der biochemische Sauerstoffbedarf (BSB_5)
12. die Konzentration des Ammonium- ($N - NH_4$), des Nitrit- ($N - NO_2$) und des Nitratstickstoffs ($N - NO_3$)
13. die Phosphorkonzentration des Orthophosphats ($P - PO_4$).

Diese Messungen wurden hauptsächlich nach den von SCHWOERBEL (1980) und FREVERT (1983) beschriebenen Methoden durchgeführt. Die gemessenen physikalischen und chemischen Werte sind in der Tab. 1 zusammengestellt. Es sind die Mittelwerte aus der Untersuchungszeit von Februar bis November 1987.

Probestelle		Galtera	Saane
Abflussmenge	m^3/s	0,5 *	1 *
Strömung	cm/s	bis 130	bis 100
Temperatur	°C	1,5 - 15 **	4,5 - 20 **
GH	mmol/l	2,8 ± 0,3	2,1 ± 0,3
Ca	mg/l	96,8 ± 10,8	68,2 ± 14,4
Mg	mg/l	17,1 ± 4,9	15,8 ± 7
SBV	mVal/l	4,3 ± 0,3	2,9 ± 0,3
LF	µS/cm	486,0 ± 29,0	347,0 ± 36,0
pH		8,3 ± 0,1	8,2 ± 0,1
O_2	mg/l	10,8 ± 0,6	13,3 ± 2,4
O_2	%	96 ± 3	120 ± 16
BSB_5	mg/l	1,1 ± 0,3	1,9 ± 1,1
$N - NH_4$	µg/l	79,0 ± 46,0	221,0 ± 339,0
$N - NO_2$	µg/l	27,0 ± 11,0	9,0 ± 7,0
$N - NO_3$	µg/l	5'580,0 ± 1'481,0	1'448,0 ± 588,0
$P - PO_4$	µg/l	102,0 ± 63,0	18,0 ± 7,0

Tab. 1: Physikalische und chemische Daten der beiden Probestellen. * = bei Normalwasserstand, ** = Extremwerte. Die Zahlen nach dem ± Zeichen geben die Standardabweichung an.

2.1.2.1. Abflußmenge und Hochwasser

In der Galtera beträgt die mittlere Abflußmenge bei Normalwasserstand 0,5 m^3/s. Die Abflußmengen der Hochwasser sind nicht bekannt. Die einzelnen Hochwasserperioden lassen sich nicht so eindeutig trennen wie in der Saane. In der Abb. 4 erkennt man jedoch ein Hochwasser Ende März bis Anfang April und ein weiteres von Mitte bis Ende Juni. Ein drittes Hochwasser trat Ende April auf. Hierzu wurden jedoch keine Daten erfaßt.

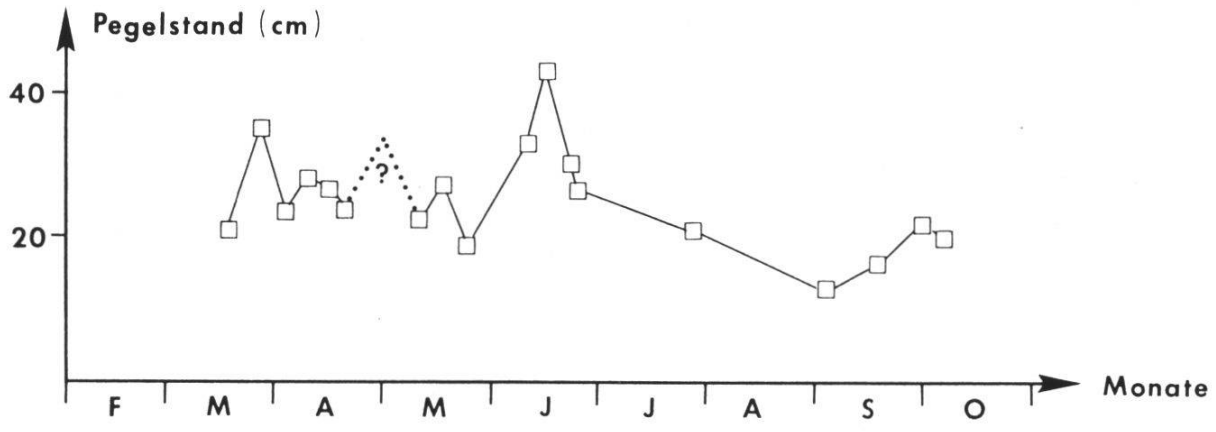


Abb. 4: Pegelstand Galtera.

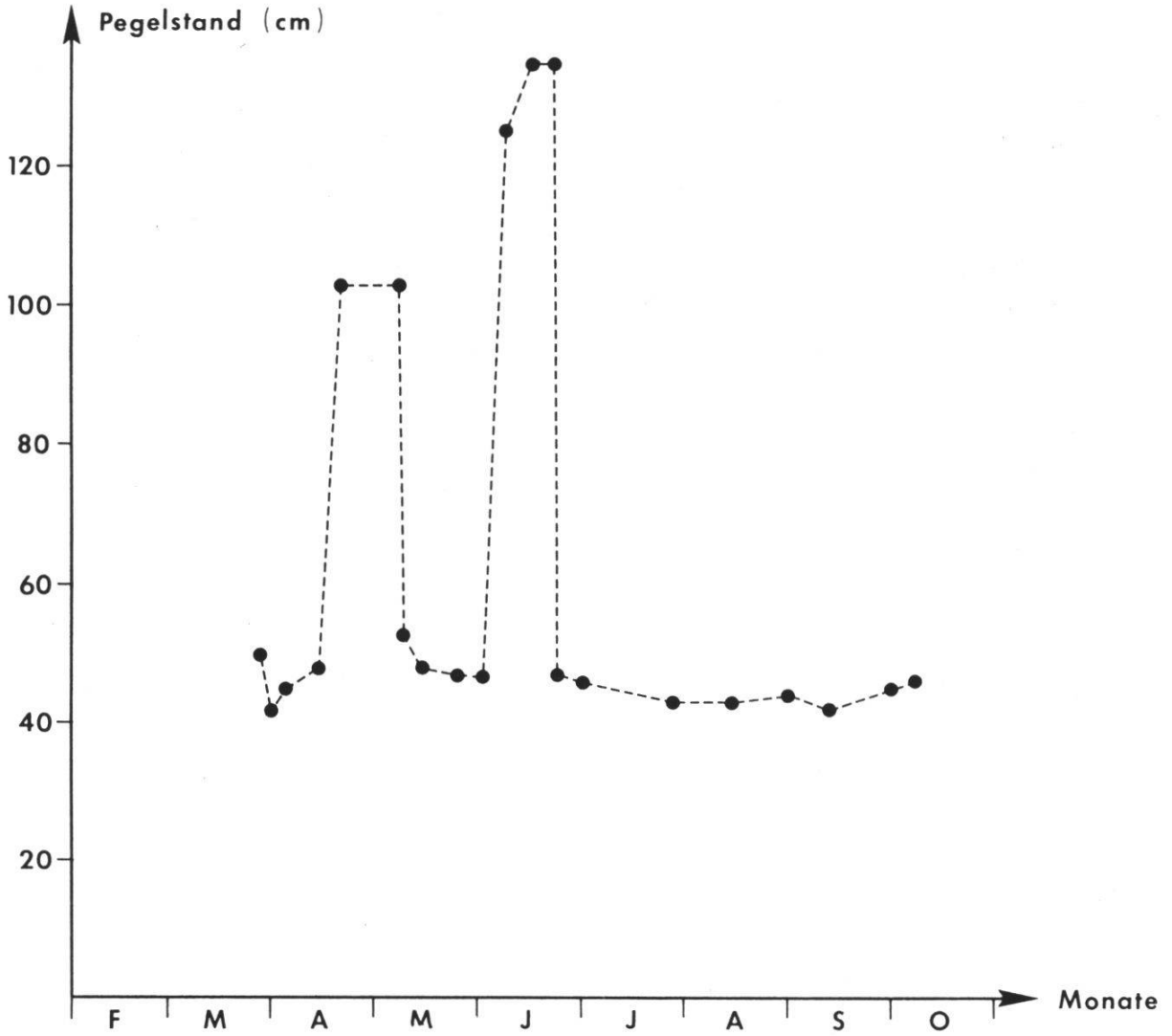


Abb. 5: Pegelstand Saane.

Die mittlere Abflußmenge der Saanestelle beträgt bei Normalwasserstand 1 m^3/s. Diese Abflußmenge wird hauptsächlich durch den Abfluß des Greyerzer Stausees, dessen Pegelstand bei Rossens reguliert wird, bestimmt. Im Frühjahr, zur Zeit der Schneeschmelze, und nach starken Regenfällen wird der erhöhte Wasserspiegel des Sees über Schleusen innert kurzer Zeit abgesenkt. Dies verursacht während wenigen Stunden einen unnatürlich raschen und großen Anstieg der Abflußmenge bis zu 80 m^3/s. Diese Wassermenge geht, sobald die Schleusen des Sees geschlossen werden, ebenso schnell wieder zurück. Die Hochwasserperioden lassen sich somit sehr deutlich abgrenzen. Während der Untersuchungszeit traten zwei Hochwasser auf: das erste von Anfang April bis Anfang Mai 1987 (Schneeschmelze), das zweite von Mitte bis Ende Juni 1987 (Abb. 5). Die flachen Uferregionen der lenitischen Zone wurden in beiden Hochwasserperioden durch Überschwemmungen und Geröllverfrachtungen stark in Mitleidenschaft gezogen.

2.1.2.2. Wassertemperatur

In den Abb. 6 und 7 sind die Temperaturkurven, welche aus den Einzelmessungen erstellt wurden, und die mit dem Maximum-Minimum-Thermometer gemessenen Extremwerte dargestellt. In der Galtera lagen die Wassertemperaturen im Februar (1987) noch unter 2° C. Die Temperaturkurve steigt dann jedoch steil an. Ab Anfang Mai bis in den September verläuft die Kurve konstant zwischen 10 und 13° C. Die größten Schwankungen der Wassertemperatur (7 bis 15° C) und zugleich die höchsten Temperaturwerte wurden im Mai gemessen.

Für die Saane verläuft die Wassertemperaturkurve im Frühjahr (1987) weniger steil. Sie beginnt im Februar bereits bei 4° C und steigt bis Anfang Juni auf 13,8° C. Von da an verläuft die Kurve konstant zwischen 12 und 14° C. Die Einzelmessungen zeigen, daß die Wassertemperaturen der Saane durchschnittlich 1° C über jenen der Galtera lagen. Für die Saane fallen die extrem hohen Temperaturschwankungen zwischen 8 und 20° C im Juni auf. Diese großen Temperaturamplituden hängen mit der Lage des Flusses zusammen. Gegenüber der Galtera weist die Saane eine größere Wasserfläche, welche an sonnigen Tagen der direkten Sonneneinstrahlung ausgesetzt ist, und geringere Fließgeschwingkeiten auf. Dadurch erwärmt sich das Saanewasser am Tag stärker, wird aber nachts durch größere Wärmeabstrahlung an die Umgebung wieder stark abgekühlt.

In der Saane sank die Temperatur in einzelnen Arealen mit stehendem Wasser (Tümpel auf Kiesbänken und am Ufer) im Winter bis gegen 0° C ab. Im Sommer wurden diese Areale um 2 bis 3° C stärker erwärmt als das fließende Wasser. In der Galtera konnten diese Beobachtungen nicht gemacht werden, da keine stehenden Wasser vorkamen und die Uferstellen relativ hohe Strömungsgeschwindigkeiten aufwiesen.

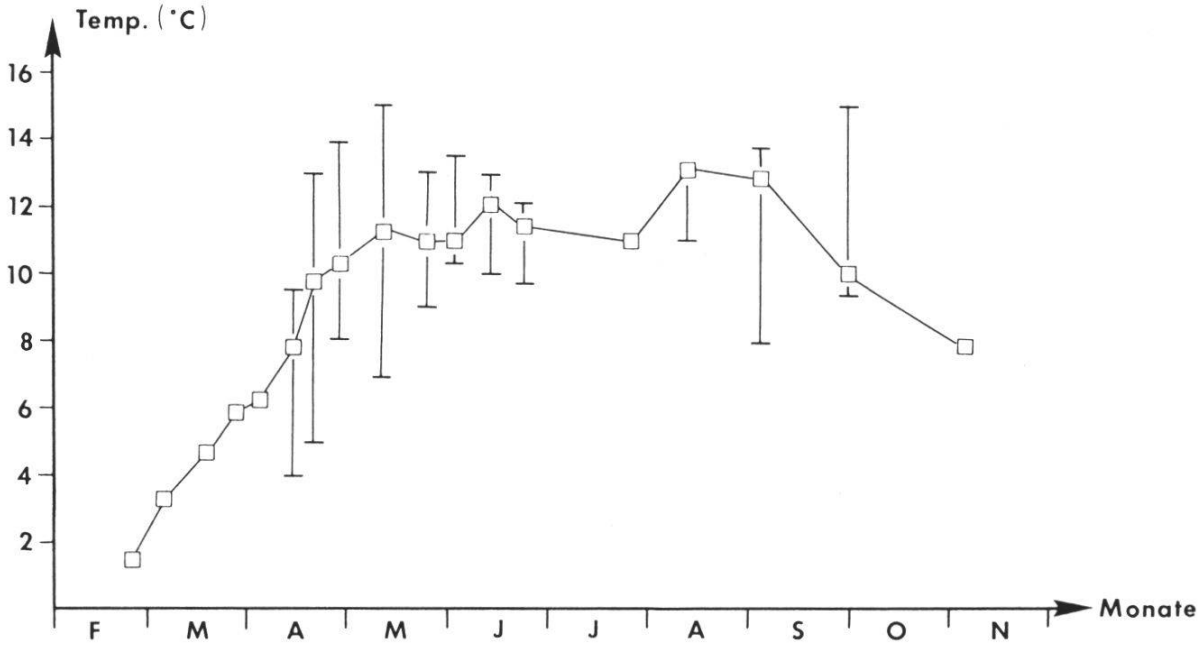


Abb. 6: Wassertemperatur Galtera. Die Temperaturkurve wurde aus Einzelmessungen erstellt. Die Balken geben die mit dem Maximum-Minimum-Thermometer gemessenen Extremwerte an.

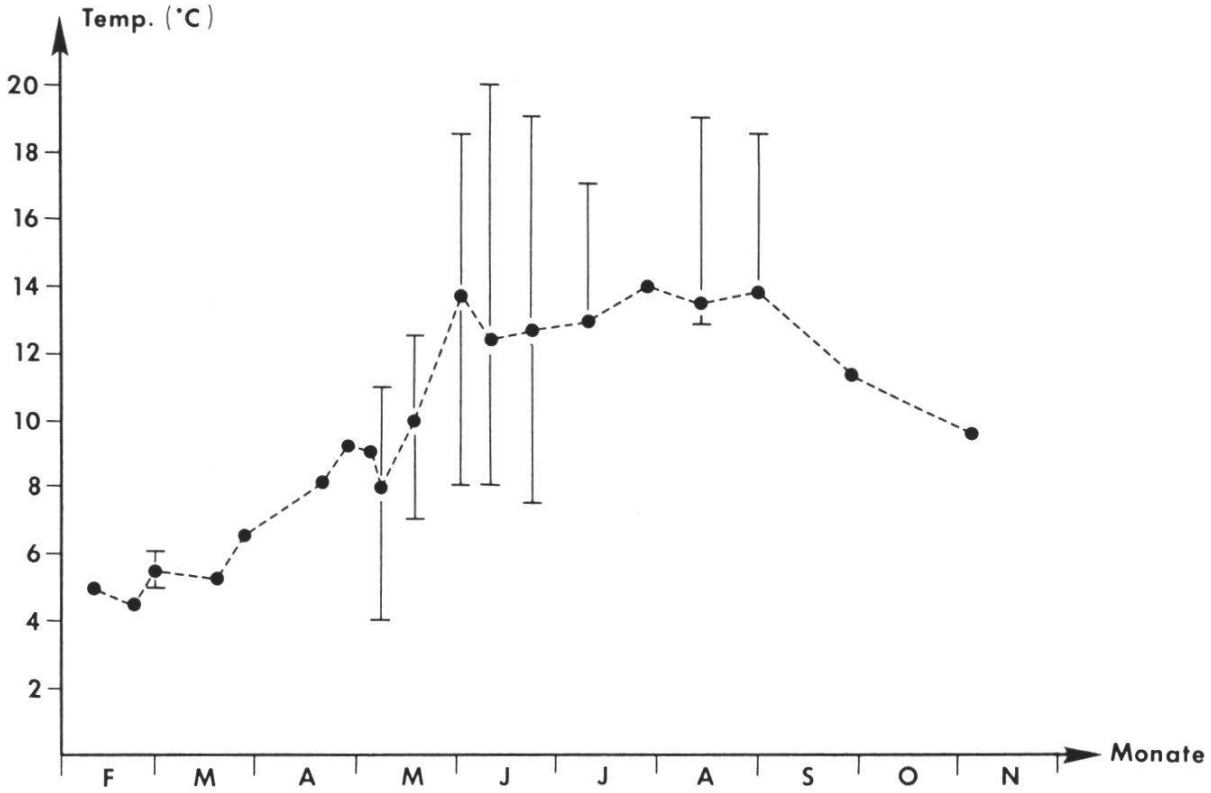


Abb. 7: Wassertemperatur Saane. Erklärungen siehe Abb. 6.

2.1.2.3. Wasserhärte, Ionenkonzentration und pH

Die beiden Probestellen wiesen mittel- bis ziemlich hartes Wasser mit hohen Kalzium- und niedrigen Magnesiumkonzentrationen auf (Tab. 1). Da beide Fließgewässer kalkhaltige Sandsteinmolasse durchfließen, ist dieses Meßergebnis zu erwarten. In der Saane wurden jedoch während der ganzen Untersuchungszeit geringere Kalziumkonzentrationen gemessen als in der Galtera. Da die geologische Situation beider Bachabschnitte sehr ähnlich ist, entstanden diese niedrigeren Kalziumkonzentrationen der Saane vermutlich durch biogene und chemische Entkalkungen im Greyerzer See.

Die hohen Kalziumkonzentrationen bewirken ein hohes Säurebindungsvermögen (SBV, Tab. 1). Dieses wiederum führt zu einer guten Pufferung des Wassers, d.h. einer Stabilisierung des pH-Wertes. Beide Probestellen wiesen nur geringe pH-Schwankungen auf. Der pH lag, wie es für kalkhaltiges Wasser typisch ist, im leicht alkalischen Bereich (Galtera: pH 8,15–8,6 / Saane: pH 8–8,45).

Im Zusammenhang mit der Ionenkonzentration des Wassers muß auf die elektrische Leitfähigkeit (LF) hingewiesen werden. Sie ist ein unspezifisches Maß für die Gesamtkonzentration (FREVERT, 1983). Während der ganzen Untersuchungszeit konnten in der Galtera höhere LF-Werte und somit höhere Gesamtionenkonzentrationen als in der Saane gemessen werden. Dieses Ergebnis ist zu erwarten, da bereits die durchschnittliche Kalziumkonzentration des Galterawassers höher lag als jene des Saanewassers (Tab. 1).

2.1.2.4. Ammonium, Nitrit und Nitrat

Die durchschnittliche Ammoniumkonzentration (Tab. 1) lag in der Galtera (79 µg/1) tiefer als in der Saane (221 µg/1). Umgekehrt stellten wir in der Galtera eindeutig höhere Nitrit- und Nitratkonzentrationen fest (Tab. 1). Für diese höheren Nitrit- und Nitratkonzentrationen gibt es hauptsächlich zwei Ursachen. Erstens bietet die Galtera mit ihren höheren SBV-Werten, d.h. durch eine bessere Pufferung des Wassers, günstigere Bedingungen für die Nitrifikanten (SCHWOERBEL, 1984). Dadurch laufen die Nitrifikationsprozesse, d.h. die Oxidation des Ammoniums zu Nitrat, wirkungsvoller ab. Zweitens weisen die hohen Nitratkonzentrationen auf eine stärkere Belastung des Gewässers durch N-haltige Verbindungen hin. Diese werden aus den stark landwirtschaftlich genutzten Böden im Einzugsgebiet der Galtera in den Bach geschwemmt.

2.1.2.5. Sauerstoff und biochemischer Sauerstoffbedarf

Der O_2–Gehalt erreichte in der Galtera tiefere Werte als in der Saane (Tab. 1). Sauerstoffmangel trat jedoch in beiden Gewässern während der Untersuchungszeit nie auf. Die Sauerstoffsättigungswerte lagen in beiden Probestellen immer über 90%, in der Saane meist über 100% (O_2-Übersättigung). Folglich herrschten für heterotrophe, benthische Organismen in beiden Probestellen bezüglich Sauerstoffangebot günstige Verhältnisse, d.h. der Sauerstoff wurde für diese Organismen während der Untersuchungszeit nie zum begrenzenden Faktor.

Der biochemische Sauerstoffbedarf gemessen für 5 Tage (BSB_5) war in die Saane während der ganzen Untersuchungszeit größer als in der Galtera. Dieser Unterschied weist auf eine höhere heterotrophe Bioaktivität durch Mikroorganismen und somit auf eine stärkere organische Belastung des Saanewassers hin.

2.2. Benthosuntersuchungen

2.2.1. Taxonomische Abgrenzung der *Ecdyonurus venosus*-Populationen

Wie aus der Einleitung hervorgeht, sollen in der vorliegenden Arbeit zwei *Ecdyonurus venosus*-Populationen beschrieben und verglichen werden. In den beiden dafür ausgewählten Probestellen – Galtera und Saane – fanden sich jedoch noch zwei weitere *Ecdyonurus*-Populationen, nämlich eine von *E. torrentis* KIMMINS, 1942, und eine von *E. dispar* (CURTIS, 1834). Für *E. venosus* konnten zwei Emergenzperioden, eine im Mai/Juni, die andere im September/Oktober, festgestellt werden. *E. torrentis* emergierte in beiden Probestellen im Frühjahr zusammen mit *E. venosus*. Die *E. dispar*-Subimagines schlüpften erst im Spätsommer, d.h. von August bis September.

Die Bestimmung der *Ecdyonurus*-Arten erfolgte mit Hilfe des Binokulars und den Beschreibungen von KIMMINS (1942), THOMAS (1968), MACAN (1979) und HEFTI et al. (1988). Da die morphologischen Unterscheidungsmerkmale von *E. venosus* und *E. torrentis* im frühen Larvenalter noch nicht vollständig ausgebildet sind, ließen sich die zwei Arten als junge Larven nicht immer eindeutig trennen. In beiden Gewässern ist jedoch die Population von *E. venosus* gegenüber jener von *E. torrentis* um ein Vielfaches größer (25 mal größer in der Galtera und 7 mal größer in der Saane). Eine Vermischung der beiden Arten als junge Larven verfälscht die Resultate der Benthosuntersuchungen folglich nur unwesentlich. Die Trennung zwischen *E. venosus* und *E. dispar* war nicht problematisch, da die *E. dispar*-Larven

im Sommer 1987 bereits einen Entwicklungsstand erreicht hatten, bei welchem ihre morphologischen Unterscheidungsmerkmale schon deutlich ausgebildet waren.

2.2.2. Vorgehen bei der Probenahme

Jede Probestelle umfaßt eine Fließgewässerperiode. Diese wird durch eine untere und eine obere Fließgewässerstufe begrenzt und repräsentiert die geomorphologische Struktur eines längeren Gewässerrinnenabschnittes (LEOPOLD et al., 1964, und HEFTI et al., 1985). Innerhalb jeder Periode variieren die Strömungs-, Wassertiefen- und Substratverhältnisse sehr stark. Dies führt zur Ausbildung jener Habitate, wie sie für den ganzen, geomorphologisch ähnlich strukturierten Gewässerabschnitt charakteristisch sind.

Für die Benthosuntersuchungen wurde folgendes Vorgehen gewählt: Über jede Probestelle wurde ein Raster aus gleich großen Feldern gezogen. Diese Raster bildeten die Vorlage, nach welcher die Proben entnommen wurden. Innerhalb der achtmonatigen Untersuchungszeit wurde in mehr oder weniger regelmäßigen Abständen, jedoch unter bestmöglicher Berücksichtigung der Larvenreife und der Emergenzperioden, an sechs Tagen gesammelt. Pro Sammeltag wurde in jedem Feld des Rasters, innerhalb diesem jedoch zufällig, eine Probe mit dem SURBER-Sampler (SURBER, 1939) entnommen. Für jede dieser Proben wurde die Wassertiefe, die Fließgeschwindigkeit, gemessen auf dem Scheitel des Substrats, und die Substratgröße bestimmt. Diese Messungen geschahen innerhalb der SURBER-Sampler-Grundfläche (= Untersuchungsfläche). Zwischen den Sammeltagen sowie am Schluß der Untersuchungszeit wurden in beiden Fließgewässern zusätzlich Stichproben erhoben.

Da in jedem Rasterfeld immer genau eine Probe entnommen wurde, entspricht die Anzahl Rasterfelder gerade der Anzahl Probenahmen pro Sammeltag. Die Probenanzahl wurde so festgelegt, daß der Standardfehler maximal ± 30 % des Mittelwertes ausmachte. Berechnet wurden diese Werte nach ELLIOTT (1983). Das dazu notwendige Zahlenmaterial stammte aus der ersten Sammlung (Galtera 25.2.1987 / Saane 12.3.1987), welche die Ausgangsbasis der weiteren Untersuchnungen bildete. Es ergaben sich für die Galtera 24, für die Saane 16 Proben pro Sammeltag. In der Galtera mußten also, trotz der 4,5 mal kleineren Probefläche, mehr Proben pro Sammeltag entnommen werden als in der Saane. Dieser scheinbare Widerspruch läßt sich aber aufgrund der Populationsdichten (Galtera: 16,5 Larven/m^2, Saane: 80 Larven/m^2) erklären. Für die Galterastelle entstand somit ein feinerer

Raster mit kleinern Feldern (Rasterfeldgröße der Galtera: 30 m^2, Rasterfeldgröße der Saane: 200 m^2).

Das Datenmaterial der Probestellen gab uns Aufschluß über die Populationsdynamik und den Lebenszyklus von *E. venosus* an der Saane und Galtera und ermöglichte uns sowohl die räumliche Verteilung der Population im Benthal zu verschiedenen Zeitpunkten festzuhalten, als auch Umgebungsfaktoren, welche diese Verteilung mitbeeinflussen, zu charakterisieren.

2.2.3. Lebenszyklus

2.2.3.1. Methodik

Nach jeder Sammlung wurden die Larven zunächst unter dem Binokular bestimmt, dann ausgemessen und ausgezählt. Ausgemessen wurden die Körperlänge (Kopf bis Abdomenspitze ohne Schwanzfäden) und die Länge der mesothorakalen Flügelscheiden. Aus den erhaltenen Daten konnten

a) die Populationsdichte (Anzahl Larven pro m^2) berechnet,
b) die mittlere Körperlänge bestimmt und
c) die Einteilung der Larven in 4 Größenklassen vorgenommen werden.

Es ließ sich zeigen, daß bei *E. venosus* mit zunehmendem Alter der Larven die Länge der mesothorakalen Flügelscheiden gegenüber der Körperlänge stärker zunimmt. Wir ermittelten daher den Quotienten

$$E = \frac{\text{Länge der mesothorakalen Flügelscheiden}}{\text{Körperlänge}}$$

und legten anhand dieses Quotienten folgende vier Größenklassen fest:

1. Kleine Larven (= Larvulae) mit $E \leq 0{,}175$ und einer Körperlänge von meist < 5 mm,
2. Larven mit $E > 0{,}175$ bis $E = 0{,}250$,
3. Larven mit $E > 0{,}250$ bis $E = 0{,}325$,
4. Larven mit $E > 0{,}325$; dazu gehören halberwachsene Nymphen und schlüpfreife Nymphen mit schwarzen Flügelscheiden.

Die der vierten Größenklasse angehörenden halberwachsenen Nymphen treten unmittelbar vor und auch während der Emergenzzeit auf. Dagegen kommen schlüpfreife Nymphen mit schwarzen Flügelscheiden nur innerhalb der Emergenzzeit vor.

2.2.3.2. Resultate

An beiden Probestellen konnten zwei deutlich voneinander getrennte Emergenzperioden festgestellt werden:

Galtera: 1. Emergenzperiode: Mitte Mai bis Mitte Juni,
2. Emergenzperiode: Anfang September bis Mitte Oktober.

Saane: 1. Emergenzperiode: Anfang Mai bis Mitte Juni,
2. Emergenzperiode: Anfang September bis Mitte Oktober.

Die Emergenzperioden wurden durch Feldbeobachtungen und Emergenzfallen (Kap. 2.3.) festgelegt und stimmen mit dem Auftreten von schlüpfreifen Nymphen überein.

Die weiteren Ergebnisse der Benthosaufsammlungen sind in den Abb. 8 bis 11 dargestellt. Für diese Darstellungen gelten folgende Abkürzungen:

A *E. venosus*-Individuen, welche von Mai bis Juni 1987 emergierten (1. Emergenzperiode),

B *E. venosus*-Individuen, welche von September bis Oktober 1987 emergierten (2. Emergenzperiode),

C *E. venosus*-Individuen, welche im darauffolgenden Jahr 1988 schlüpften.

Die Entwicklungsdiagramme der Abb. 8 und 9 stellen relative Häufigkeiten (%) dar. Jede Fläche pro Größenklasse entspricht dem prozentualen Anteil der insgesamt gesammelten Larven (100%). Die Zahlen, welche in der 4. Größenklasse eingetragen sind, geben den prozentualen Anteil an schlüpfreifen Nymphen in dieser 4. Klasse an.

Die Abb. 10 und 11 zeigen das mittlere Längenwachstum der Larven und den Verlauf der Wassertemperaturen während der Untersuchungszeit. Die Temperaturkurve setzt sich aus Einzelmessungen zusammen, welche jeweils am Nachmittag zwischen 13 und 16 Uhr vorgenommen wurden.

Im einzelnen ergab sich folgendes:

1. bis 4. Sammlung. Galtera: 25.2.1987, 1.4.1987, 23.4.1987 und 19.5.1987,
Saane: 12.3.1987, 31.3.1987, 20.4.1987 und 9.5.1987.

Im Februar und März waren die Wassertemperaturen noch recht tief. Dementsprechend stagnierte die Entwicklung der Larven (Abb. 8 und 9, 1. und 2. Sammeltag). Die Februar / März-Larven der Galtera wiesen jedoch bezüglich Entwicklungsgrad und Körperlänge gegenüber den Larven der Saane einen Rückstand auf (Abb. 8–11). Dieser Rückstand der Galteratiere wurde aber durch einen starken Entwicklungs- und Wachstumsschub im April wieder wettgemacht. Wahrscheinlich löste die starke Temperaturzunahme im April (von 6 auf 10,4°C) diesen Schub aus. Demgegenüber stieg die Temperatur im gleichen Monat in der Saane nur von 6,7 auf 9,2°C (Abb. 10 und 11).

Daß die Entwicklung der Saanetiere im März gegenüber jenen der Galtera schon recht fortgeschritten war, kann verschiedene Ursachen haben. Wahrscheinlich herrschten im vorangegangenen Herbst (1986) in der Saane bessere Umgebungsbedingungen (größeres Nahrungsangebot, optimalere Wassertemperaturen usw.) als in der Galtera. Diese beschleunigten die Entwicklung der jungen Larven im Herbst. Bekräftigt wird diese Vermutung dadurch, daß auch im Untersuchungsjahr 1987 die jungen Herbst-Larven der Saane einen höheren Entwicklungsstand (Abb. 8 und 9, Gruppe C) und eine größere mittlere Körperlänge (Abb. 10 und 11, Gruppe C) aufwiesen als die jungen Herbst-Larven der Galtera.

Die ersten schlüpfreifen Nymphen traten in der Saane Anfang und in der Galtera Mitte Mai auf. Wir wollen die Larven, welche bis zur und während der 1. Emergenzperiode an beiden Stellen gesammelt wurden, in einer Gruppe A (Abb. 8 und 9) zusammenfassen.

Anmerkung: Die am 20.4.1987 (Saane) und 19.5.1987 (Galtera) gesammelten Larven stammen aus einzelnen Stichproben.

5. Sammlung. Galtera: 25.6.1987,
Saane: 30.6.1987.

Kurz nach der ersten Emergenzperiode konnten an beiden Stellen wieder Larven gesammelt werden, deren Entwicklungsstand zum Teil unerwartet hoch war. Von der Saane können 24%, von der Galtera sogar 74% dieser Larven der zweiten und dritten Größenklasse zugeordnet werden (Abb. 8 und 9). An beiden Probestellen fanden sich jedoch keine Nymphen mehr; auch wurden zu dieser Zeit keine Subimagines und keine Schwärme beobachtet.

6. Sammlung. Galtera: 29.7.1987,
Saane: 13.8.1987.

Zwischen der fünften und sechsten Sammlung scheint ein großer Entwicklungsschub stattzufinden. Zur Zeit der sechsten Sammlung traten an beiden Stellen bereits Larven der vierten Größenklasse auf, jedoch, und dies muß betont werden, waren noch keine schlüpfreifen Nymphen mit schwarzen Flügelscheiden darunter (Abb. 8 und 9). Die Larvenzahlen der ersten Größenklasse nahmen aber zur gleichen Zeit nicht, wie zu erwarten gewesen wäre, ab, sondern zu. In der Saane gehörte die Hälfte der gesammelten Larven dieser ersten Größenklasse an.

Diese Feststellungen zeigen, daß zur selben Zeit zwei Gruppen von Larven, die sich in ihrer Entwicklung deutlich unterschieden, auftreten. Die eine Gruppe besteht zur Sammelzeit vorwiegend aus reiferen Larven, welche der zweiten bis vierten Größenklasse angehören. Wir nennen diese Gruppe B.

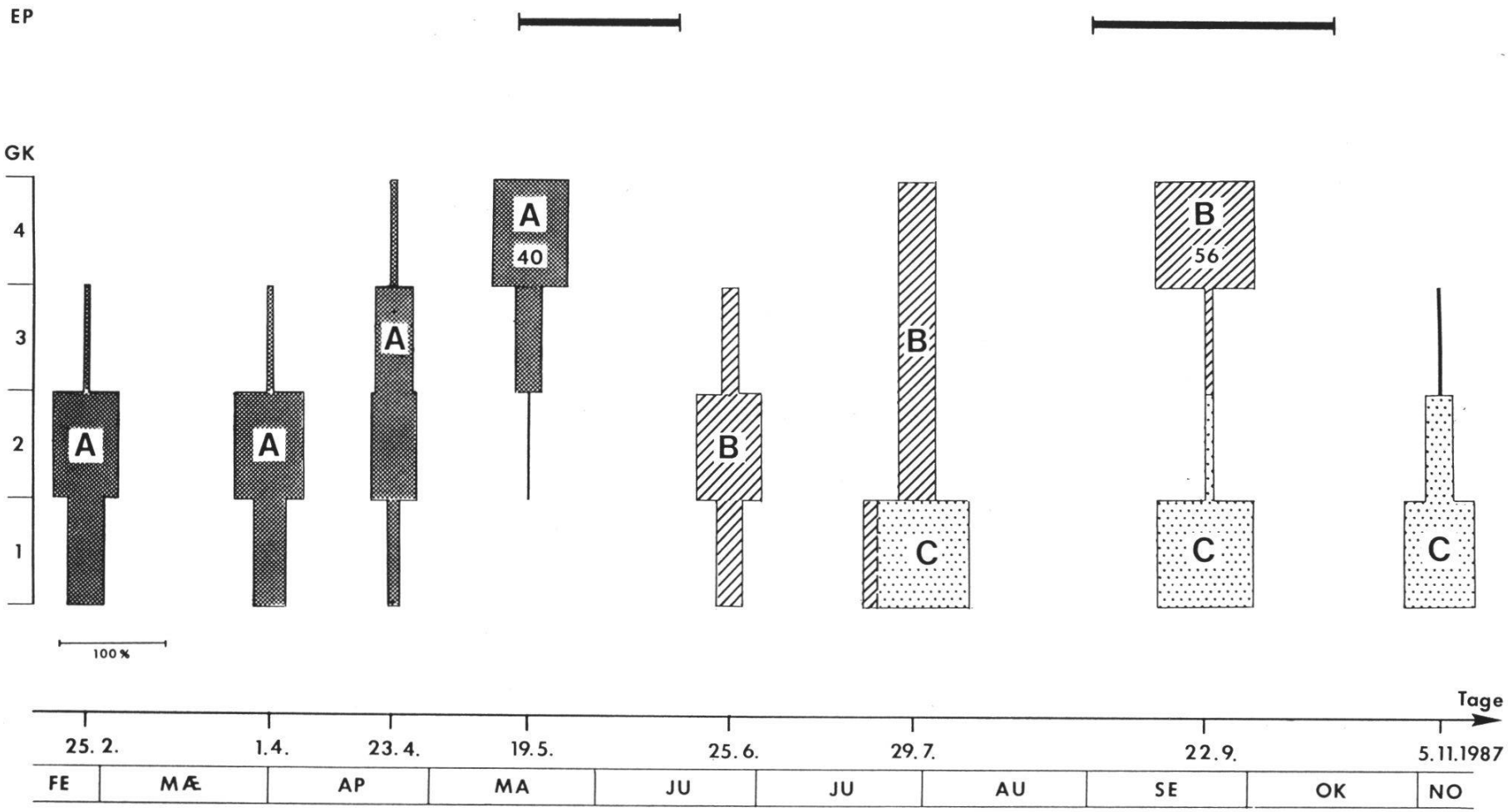


Abb. 8: Entwicklungsdiagramm von *E. venosus* – Galtera. GK: Größenklassen, EP: Emergenzperioden (schwarze Balken). Weitere Erklärungen im Text.

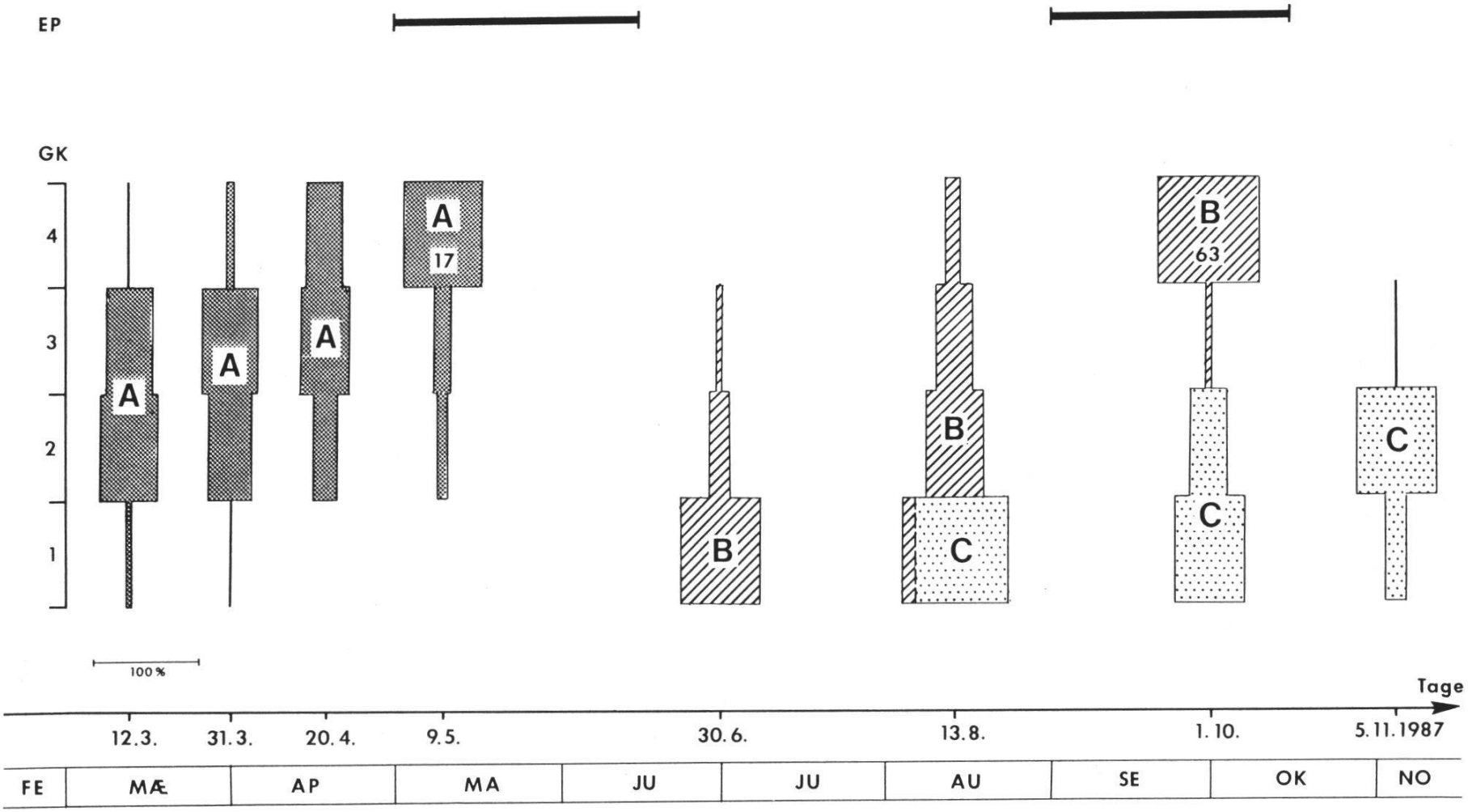


Abb. 9: Entwicklungsdiagramm von *E. venosus* – Saane. GK: Größenklassen, EP: Emergenzperioden (schwarze Balken). Weitere Erklärungen im Text.

Die andere Gruppe besteht zur Sammelzeit ausschließlich aus Larvulae der ersten Größenklasse. Wir fassen diese in der Gruppe C zusammen (Abb. 8 und 9). Wegen der Übersicht werden diese beiden Gruppen in den Abb. 8 und Abb. 9 getrennt dargestellt, d.h. die totale Anzahl Larven pro Gruppe wird als 100% gesetzt.

7. Sammlung: Galtera: 22.09.1987,
Saane: 1.10.1987.

Die Aufteilung in die zwei Larvengruppen kommt hier noch deutlicher zum Ausdruck (Abb. 8 und 9). Die reiferern Larven (Gruppe B) gehörten fast ausschließlich der vierten Größenklasse an. Davon waren 63% (Saane) bzw. 56% (Galtera) schlüpfreife Nymphen mit schwarzen Flügelscheiden. Wir befinden uns also in der zweiten Emergenzperiode (Anfang September bis Mitte Oktober 1987). Während dieser Emergenzzeit gehörte ein Teil der Larven der Gruppe C (jüngere Larven) bereits der zweiten Größenklasse an. Besonders in der Galtera, aber auch in der Saane, überwog jedoch die erste Klasse immer noch.

8. Sammlung: Galtera und Saane: 5.11.1987.

Bei dieser Sammlung wurden pro Probestelle drei Stichproben erhoben. Obwohl je zwei von diesen Proben an typischen Schlüpfstellen entnommen wurden, enthielten diese nur noch Larven der ersten und zweiten, vereinzelt der dritten Größenklasse (Abb. 8 und 9). Die an beiden Probestellen gesammelten Larven gehören höchstwahrscheinlch alle der Gruppe C an. Das Verhältnis zwischen den Größenklassen hat sich jedoch im Vergleich zur vorangegangenen Sammlung zugunsten der zweiten Klasse verschoben. In der Saane gehörten bereits 3/4 der gesammelten Larven der zweiten Größenklasse an. In der Galtera konnte 1/4 dieser Klasse zugeordnet werden. An beiden Probestellen fand folglich eine Weiterentwicklung der Larven der Gruppe C statt. Diese schritt jedoch in der Saane rascher voran als in der Galtera.

Betrachtet man die Wachstumskurve der Gruppe B (Abb. 10 und 11), so stellt man fest, daß beim ersten Auftreten dieser Gruppe die mittlere Körperlänge der Larven in der Saane bereits 4,8 mm, in der Galtera sogar schon 7,6 mm maß. Die Larven dieser Gruppe konnten während der ersten Emergenzzeit noch nicht beobachtet werden. Es muß deshalb angenommen werden, daß diese im April bis Mai entweder noch nicht als Larven vorhanden oder noch so klein waren, daß man sie nicht mit dem SURBER-Sampler erfassen konnte. Ende Mai bis Ende Juni muß hingegen ein sehr starkes Wachstum stattgefunden haben. Die Entwicklung schritt auch im Juli und

August rasch voran, so daß diese im September abgeschlossen war (Abb. 8 und 9).

Das Wachstum und die Entwicklung der jungen Larven (Gruppe C) verlief in der Saane rascher als in der Galtera (Abb. 10 und 11). Da die Wassertemperaturen in der Galtera im Spätsommer kaum tiefer waren als in der Saane, sind wahrscheinlich andere Faktoren, z.B. das geringe Nahrungsangebot, für die verzögerte Entwicklung und das langsamere Wachstum verantwortlich.

2.2.3.3. Diskussion

Die bisherigen Befunde über den Lebenszyklus von *E. venosus* lassen sich in zwei Gruppen einteilen. ELLIOTT (1967), LANDA (1968) und SOWA (1975) geben für die von ihnen untersuchten Populationen eine Generation und somit eine Emergenz- bzw. Flugzeit pro Jahr an. RAWLINSON (1939) und RIDERER (1981) hingegen berichten von Populationen mit zwei Generationen, d.h. einer Winter- und einer Sommergeneration mit den entsprechenden Emergenzzeiten im Frühjahr und Spätsommer.

Die Entwicklung der im Benthal lebenden Insektenlarven wird hauptsächlich durch die Wassertemperatur bestimmt (HYNES, 1970). Temperaturerhöhungen können die Entwicklung gewisser benthischer Arten beschleunigen (RUPPRECHT, 1975; HUMPESCH, 1981). Dies trifft auch für *E. venosus* zu. RAWLINSON (1939) und RIEDERER (1981) weisen darauf hin, daß hohe Wassertemperaturen im Sommer bei *E. venosus* die Entwicklung einer ganzen Generation ermöglichen. RAWLINSON (1939) zeigt dabei, daß das Körperwachstum direkt von der Temperatur abhängig ist, d.h. daß die Wachstumsrate der Sommergeneration sehr viel größer ist als jene der Wintergeneration.

In der Arbeit von PLESKOT (1951) wird *E. venosus* zu den wärmeliebenden Formen gerechnet. Sommertemperaturen zwischen 8 und 11° C wirken sich nach PLESKOT (1951) optimal auf die Entwicklung von *E. venosus* aus. Zu hohe Temperaturen beeinflussen die Entwicklung jedoch wieder negativ.

Unsere Resultate lassen trotz zweier Flugperioden den Schluß zu, daß die *E. venosus*-Larven der beiden Probestellen nicht eindeutig rein bivoltinen Populationen angehören, wie sie von RAWLINSON (1939) und RIEDERER (1981) beschrieben wurden. Erstens zeigt das Auftreten einer großen Zahl sehr junger Larven Ende Juli in der Galtera bzw. Mitte August in der Saane noch vor Beginn der zweiten Emergenzperiode sehr klar, daß diese jungen Larven (Gruppe C) nicht die Nachkommen einer Sommergeneration sein können; es müssen also Nachkommen der im Mai/Juni emergierten Tiere, d.h. Nachkommen der Gruppe A sein. Zweitens dauert die Embryonalent-

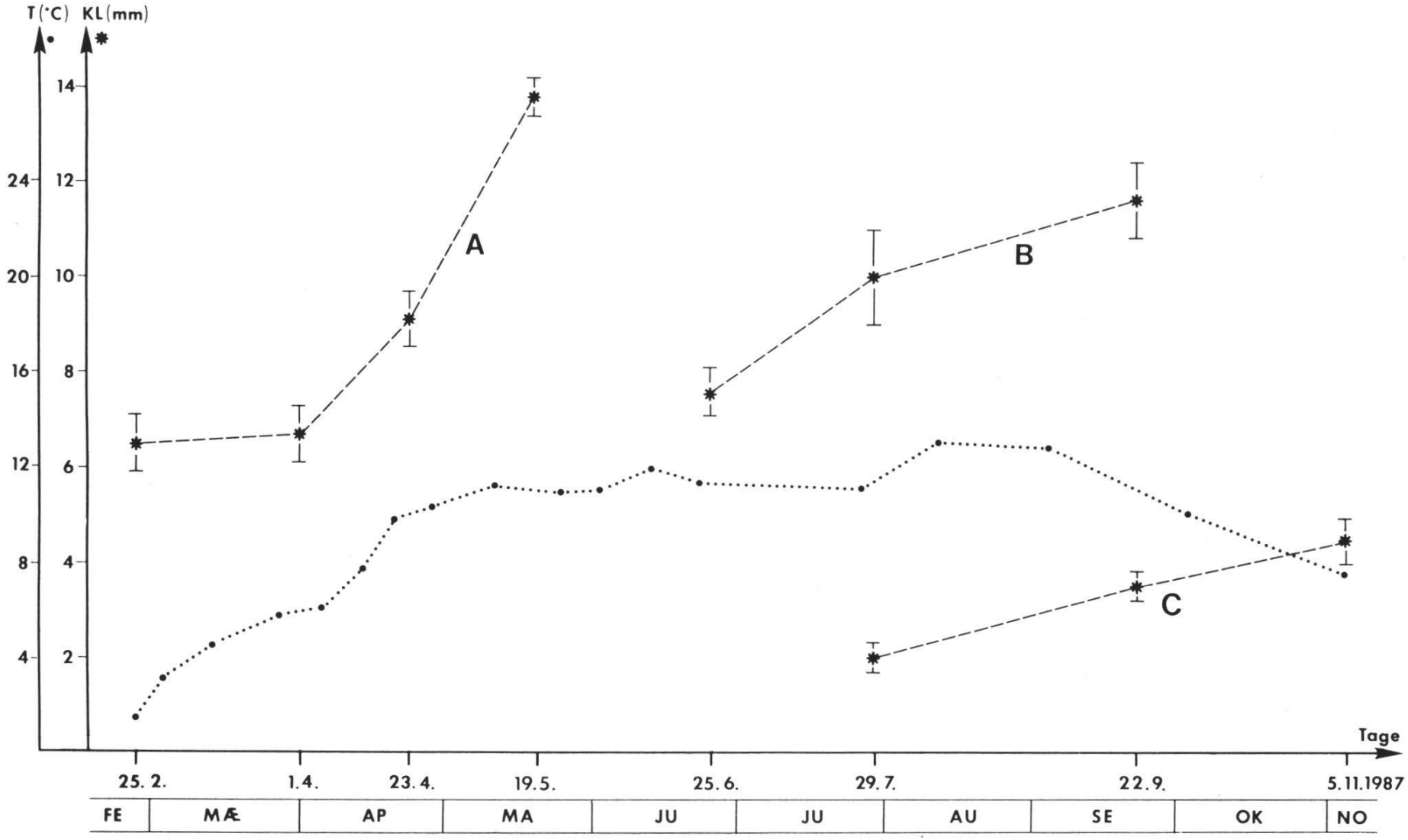


Abb. 10: Wachstumskurve von *E. venosus* – Galtera. KL: durchschnittliche Körperlänge mit 95%-Vertrauensbereich; T: Wassertemperaturen; A, B und C: Populationsgruppen.

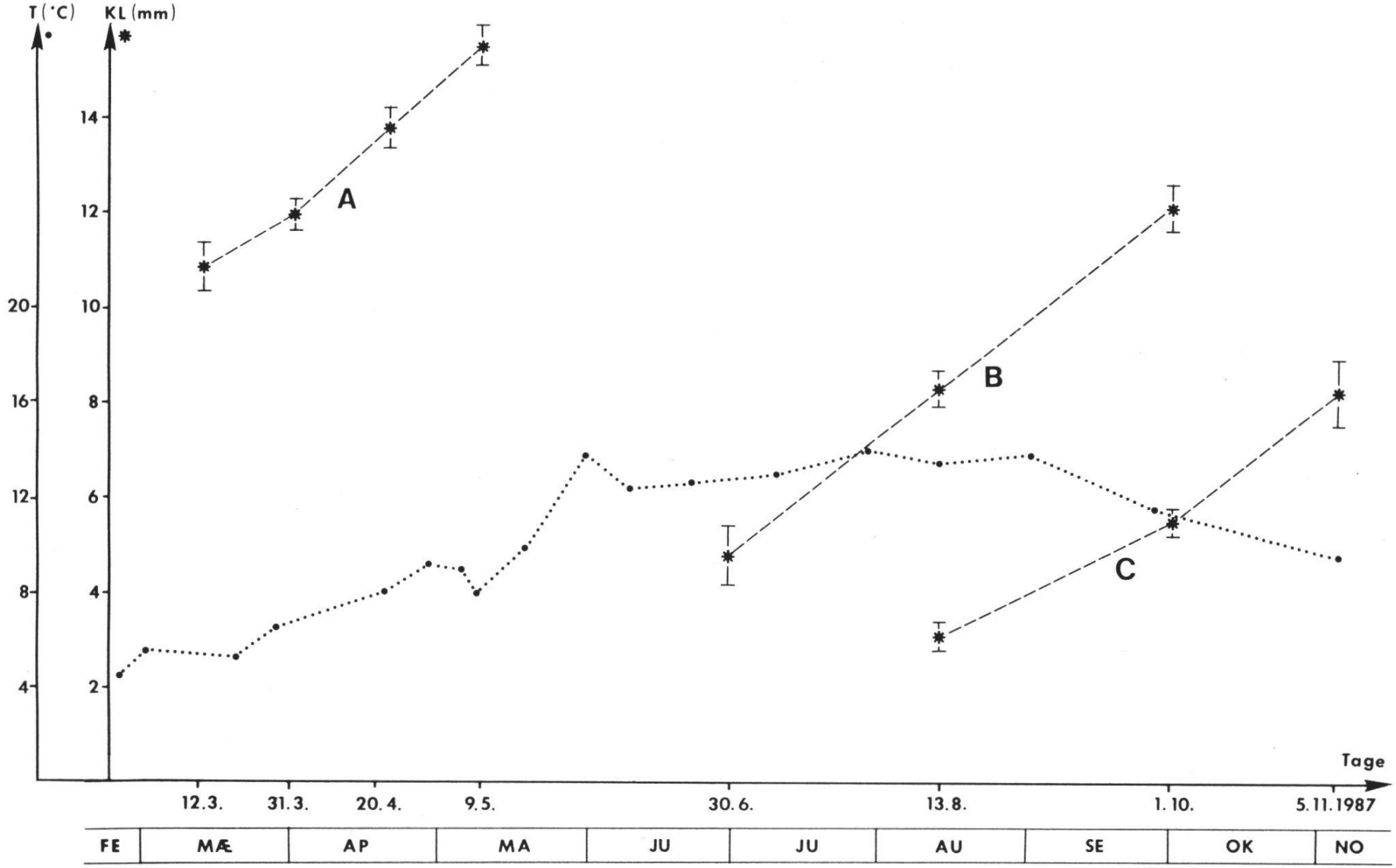


Abb. 11: Wachstumskurve von *E. venosus* – Saane. KL: durchschnittliche Körperlänge mit 95%-Vertrauensbereich; T: Wassertemperaturen; A, B und C: Populationsgruppen.

wicklung von *E. venosus* bei Wassertemperaturen unter 14° C, wie sie im Mai und Juni sowohl in der Galtera als auch in der Saane im Mittel gemessen wurden, länger als 30 Tage. Dies geht aus den Untersuchungen von HUMPESCH (1980), der die Embryonalentwicklungszeiten einiger *Ecdyonurus* spp. bei verschiedenen Wassertemperaturen zwischen 3,5 und 20,5° C maß, und unseren eigenen Untersuchungen an *E. venosus* der Galtera und Saane hervor. Da die Gruppe A ihre Eier erst ab Ende Mai abgelegt hat, müßte, falls die im Labor erzielten Resultate auch in natürlicher Umgebung ihre Gültigkeit haben, die Embryonalentwicklung mindestens bis Ende Juni dauern. Es ist daher anzunehmen, daß die Ende Juni gesammelten Larven, welche z.T. schon der zweiten und dritten Größenklasse angehörten (Abb. 8 und 9) und eine durchschnittliche Körperlänge von 7,6 mm (Galtera) bzw. 4,8 mm (Saane) aufwiesen (Abb. 10 und 11), nicht die Nachkommen der Gruppe A sind und somit auch nicht die Sommergeneration, wie sie RAWLINSON (1939) und RIEDERER (1981) beschrieben, bilden. Die Embryonalzeit variiert jedoch bei *E. venosus* von Individuum zu Inviduum sehr stark (HUMPESCH, 1980). Die oben erwähnte 30-tägige Embryonalzeit stellt somit nur einen Mittelwert dar. Ein kleiner Teil der im Frühjahr gelegten Eier kann sich durchaus in viel kürzerer Zeit entwickeln. Dies trifft besonders für Eier zu, welche während der Embryonalzeit in flachen, ruhigen und somit stärker erwärmten Gewässerzonen liegen. So ist es möglich, daß die fünfte Sammlung (Galtera: 25.6.1987, Saane: 30.6.1987) vereinzelt auch Larven enthielt, welche aus im Frühjahr gelegten Eiern stammten.

Die Zusammenhänge zwischen den drei Populationsgruppen A, B und C lassen sich aus den vorliegenden Resultaten nicht eindeutig ergründen. Wir schlagen jedoch folgendes Modell vor (Abb. 12): An beiden Probestellen kommen zwei zeitlich verschobene, univoltine Populationen vor. Die erste Population (Gruppen A + C) hat ihre Emergenz- und Flugperiode im Frühjahr. Aus ihren Eiern entwickeln sich im Sommer junge Larven (Gruppe C), welche im Bach überwintern und erst im nächsten Frühjahr zu reifen Nymphen werden (Gruppe A). Die zweite Population (Gruppe B), die an beiden Probestellen eine wesentlich kleinere Dichte als die erste aufweist, hat ihre Emergenz- und Flugperiode Anfang Herbst. Die von ihr abgelegten Eier entwickeln sich bei den niedrigen Wassertemperaturen im Winter sehr langsam (Diapausestadium), so daß der größte Teil der jungen Larven erst im Frühjahr aus den Eiern schlüpft und frühestens Anfang Sommer jene Größe erreicht, die eine Aufsammlung mit dem SURBER-Sampler ermöglicht. Im kommenden Herbst werden diese Larven zu schlüpfreifen Nymphen.

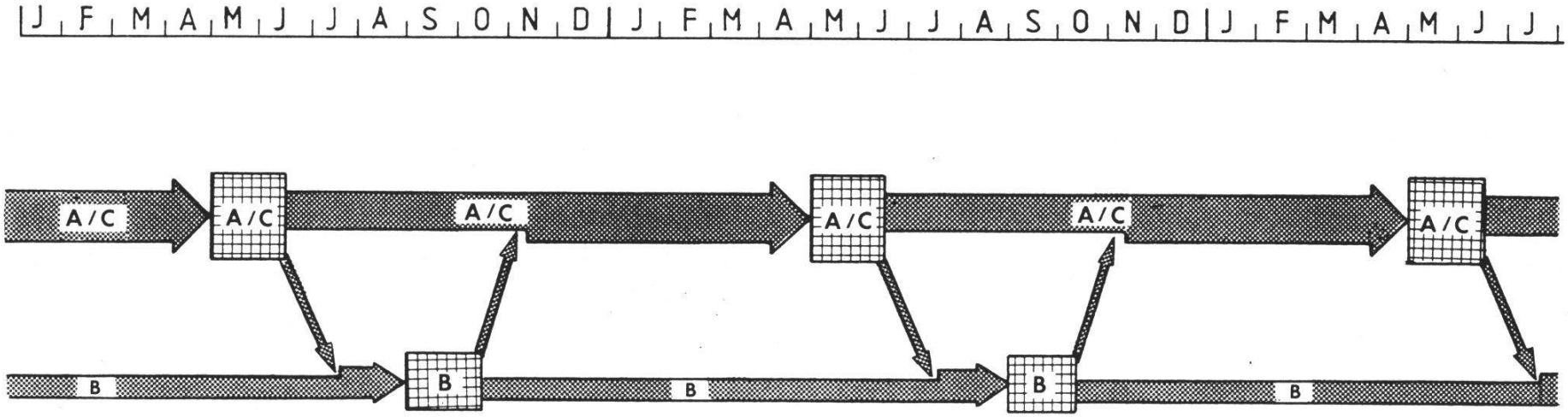


Abb. 12: Modell über die Zusammenhänge der Populationsgruppen A, B und C. Die karierten Felder stellen die Emergenzperioden dar.

HUMPESCH (1980) weist für die hier untersuchte Art bei einer Temperatur von 5° C eine Embryonalentwicklungszeit von mehr als 160 Tagen (5,3 Monate) nach. Da die Wintertemperaturen sowohl in der Saane als auch in der Galtera im Mittel unter 5° C liegen, würden nach diesen Ergebnissen die jungen Larven der Gruppe B erst im März aus ihren Eiern schlüpfen. Das Überwintern der Eier wäre also nach diesen Berechnungen möglich. Da das Körperwachstum exponentiell verläuft (HUMPESCH, 1981), nehmen die jungen Larven in der ersten Zeit ihrer Entwicklung nur wenig an Größe zu. Somit können diese Larven im Frühjahr, in unserem Fall während der ersten bis vierten Sammlung, noch nicht mit dem SURBER-Sampler erfaßt werden.

Da die beiden im Modell beschriebenen zeitlich verschobenen Populationen jedoch am gleichen Ort leben und die Embryonal- wie auch die Larvalentwicklungszeit bei *E. venosus* bei gleicher Wassertemperatur von Individuum zu Indivduum variieren kann (HUMPESCH 1980, 1981), muß angenommen werden, daß sich die Populationen nicht streng getrennt entwikkeln. Eine Vermischung darf nicht ausgeschlossen werden und kann wie folgt entstehen: Ein kleiner Teil der Frühjahrseier, und zwar jener, der am Anfang der Flugperiode gelegt wurde, und/oder jener, der während der Embryonalzeit im ruhigen, flachen und somit stärker erwärmten Wasser lag, entwickelt sich noch im selben Jahr zu schlüpfreifen Nymphen (bivoltiner Teil). Seine Emergenz- und Flugperiode fällt mit jener der Gruppe B zusammen. Bei der Kopulation kommt es so zur Vermischung der beiden Populationen A/C und B (Abb. 12). Aus denselben Gründen kann sich auch ein Teil der im Herbst gelegten Eier sehr rasch entwickeln. Noch im gleichen Jahr schlüpfen aus diesen Eiern junge Larven, welche bereits im kommenden Frühjahr zu schlüpfreifen Nymphen werden. Die Emergenz- und Flugzeit dieser Individuen fällt so mit jener der Gruppe A/C zusammen, was wiederum zu einer Vermischung der Populationen führt.

Wie bereits erwähnt, weist die im Frühjahr fliegende Gruppe A gegenüber der im Herbst fliegenden Gruppe B eine viel größere Dichte auf. Dies ist möglicherweise ein Hinweis darauf, daß sich im Laufe der Entwicklung aus einer ursprünglich rein univoltinen, im Frühjahr fliegenden Population eine im Herbst fliegende Gruppe abgespalten hat. Zum Zeitpunkt der Untersuchung lassen sich die drei Populationsgruppen A, C und B noch nicht eindeutig in zwei unabhängige, rein univoltine Populationen trennen (partieller Bivoltinismus). Dies wird auch durch die enzymelektrophoretischen Untersuchungen bestätigt (Kap. 3). Eine Aufspaltung in zwei unabhängige Populationen könnte jedoch im Laufe der Zeit eintreten, falls entsprechende Umweltbedingungen zu einer definitiven oder zumindest vorübergehenden Unterdrückung des Bivoltinismus führen.

2.2.4. Populationsdynamik

2.2.4.1. Resultate

Die Ergebnisse zur Populationsdynamik sind in der Tab. 2 zusammengestellt. Für jeden Sammeltag wird die mittlere Anzahl Larven pro m^2 mit dem dazugehörigen 95%-Vertrauensintervall angegeben. Die Gruppen A, B und C sind auch hier getrennt aufgeführt. Es gelten folgende Abkürzungen:

A *E. venosus*-Individuen, welche im Mai bis Juni 1987 emergierten,

B *E. venosus*-Individuen, welche von September bis Oktober 1987 emergierten,

C *E. venosus*-Individuen, welche erstmals im Sommer 1987 zwischen der 1. und 2. Emergenzperiode gesammelt wurden und erst im kommenden Frühjahr 1988 schlüpften.

Da für die meisten Sammeltage eine gruppierte räumliche Verteilung der Larven im Benthal nachgewiesen werden konnte (Kap. 2.2.5.), mußten zur Bestimmung der 95%-Vertrauensintervalle die einzelnen Probenwerte logarithmisch transformiert werden (ELLIOTT, 1983).

GALTERA				SAANE			
Datum	Pop. Gr.	Larven pro m^2	95%-VI	Datum	Pop. Gr.	Larven pro m^2	95%-VI
25.02.1987	A	16,7	[8 , 25]	12.03.1987	A	80	[48, 112]
01.04.1987	A	25,6	[7 , 30]	31.03.1987	A	96,7	[21, 103]
23.04.1987	A	47,8	[7 , 52]	09.05.1987	A	82,2	[15, 116]
25.06.1987	B	7,8	[3 , 13]	30.06.1987	B	33,3	[7, 38]
29.07.1987	B	2,2	[0,5, 5]	13.08.1987	B	36,7	[10, 42]
22.09.1987	B	7,8	[1 , 9]	01.10.1987	B	17,7	[3, 19]
22.09.1987	C	63,3	[29 , 70]	13.08.1987	C	12,2	[6, 19]
05.11.1987	C	278,9	[240 , 318]	01.10.1987	C	383,3	[122, 445]

Tab. 2: Populationsdynamik von *E. venosus*. 95%-VI = 95%-Vertrauensintervall.

2.2.4.2. Diskussion

Die Populationen der beiden Probestellen unterscheiden sich in erster Linie in ihrer Dichte. Diese war während der ganzen Untersuchungszeit in der Saane i.d.R. deutlich größer als in der Galtera (Tab. 2). Demzufolge bot die Saanestelle den *E. venosus*-Larven bessere Entwicklungsbedingungen. In

der Saane findet man ja auch im lenitischen Bereich weite, steinige Zonen mit geringer Wassertiefe und schwacher Strömung (Kap. 2.1.1.2.). Diese von *E. venosus* bevorzugten Zonen (AMBÜHL, 1959) fehlen weitgehend in der Galtera oder sind nur gerade in einem schmalen Uferbereich anzutreffen (Kap. 2.1.1.1.). Auch scheint in der Saane das Nahrungsangebot durch den dichten, ganzjährigen Algenaufwuchs viel größer zu sein als in der Galtera. Dort fand nur gerade im Spätsommer ein schwaches Algenwachstum statt. Besonders deutlich wurden die Unterschiede in den Populationsdichten im Frühjahr und Herbst, d.h. für die Larvengruppen A und C. Die mittlere Anzahl Larven pro m^2 schwankte in der Saane im Frühjahr 1987 zwischen 80 und 96,7, in der Galtera während der gleichen Zeit jedoch nur zwischen 16,7 und 47,8 (Tab. 2). Im Herbst stieg die Populationsdichte in der Saane auf ein Maximum von 383, in der Galtera nur auf ein solches von 279 Larven/m^2 (Tab. 2). Das Maximum trat in der Galtera gegenüber der Saane etwas verspätet auf. Die Galtera-Larven hatten erst im Spätherbst jene Körpergrößen erreicht, welche eine quantitativ repräsentative Aufsammlung mit dem SURBER-Sampler ermöglichten. Die Gruppe B wies – abgesehen von der Gruppe C am 13.8.1987 – in beiden Probestellen die kleinsten Populationsdichten auf. In der Galtera schwankte die Dichte dieser Gruppe zwischen 2,2 und 7,8, in der Saane zwischen 17,7 und 36,7 Larven/m^2 (Tab. 2). Weiter fallen sowohl in der Galtera als auch in der Saane die großen Dichteunterschiede zwischen der letzten Herbstaufsammlung der Gruppe C und der ersten Frühjahrsaufsammlung der Gruppe A (= gleiche Population!) auf: Die kleinen Herbstlarven überwintern und sind somit extremeren Umgebungsbedingungen ausgesetzt, was zu einer starken Dezimierung der Population führt (RIEDERER, 1981).

Zu den Befunden in der Galtera sind folgende zusätzliche Anmerkungen nötig. Die Populationsdichte der dritten Sammlung (23.4.1987, Tab. 2) ist signifikant größer als jene der beiden vorausgegangenen Sammlungen (25.2. und 1.4.1987, Tab. 2). Aufgrund einer natürlichen Dezimierung der Larven wäre jedoch gegen die Emergenzzeit hin eine Abnahme der Dichte zu erwarten. Das unerwartete Resultat hängt möglicherweise mit der ganz allgemein geringen Populationsdichte, welche das Fehlerrisiko bei der Probenahme erhöht, zusammen. Zur Sammlung vom 29.7.1987 muß ergänzt werden, daß zu diesem Zeitpunkt bereits Larven der Gruppe C gefunden wurden. Diese waren jedoch noch so klein, daß man sie noch nicht mit dem SURBER-Sampler aufsammeln konnte. Sie mußten einzeln mit Hilfe einer Pinzette von den Steinen abgelesen werden. Da solche Proben nur qualitativen Charakter haben, ist die Berechnung der Populationsdichte der Gruppe C zu diesem Zeitpunkt sinnlos.

Für alle hier aufgeführten empirischen Dichtemittelwerte muß ein Fehler von 30% in Kauf genommen werden. Berechnet man jedoch das 95%-Ver-

trauensintervall, wie es in der Tab. 2 angegeben ist, so steigt der Fehler des Mittelwertes auf ± 80%. Dieser große Fehler läßt sich durch die inhomogene Verteilung der Larven im Benthal erklären und könnte nur durch eine größere Probenzahl verringert werden.

2.2.5. Die räumliche Verteilung und ihr zeitlicher Verlauf

2.2.5.1. Grundlagen

Die Individuen einer benthischen Population können grundsätzlich drei räumliche Verteilungsmuster bilden (ELLIOTT, 1983):

1. die zufällige Verteilung (= random distribution),
2. die regelmäßige Verteilung (= regular distribution),
3. die gruppierte oder gehäufte Verteilung (= contagious distribution).

Die Charakterisierung der drei räumlichen Verteilungsarten und das Vorgehen bei der Bestimmung der Verteilung, welche die Individuen einer Population zu einem bestimmten Zeitpunkt innerhalb ihres Lebensraumes einnehmen, sind bei ELLIOTT (1983) beschrieben.

Da die Umgebungsfaktoren, wie etwa die Wassertiefe, die Substratgröße, die Fließgeschwindigkeit oder das Nahrungsangebot, in einem Fließgewässer immer ungleich verteilt sind, ist es leicht verständlich, daß sich die Individuen einer Population an bestimmten Stellen, an deren Bedingungen sie ihre Lebensweise angepaßt haben, häufen. Eine gruppierte Verteilung kann somit häufig beobachtet werden (ELLIOTT, 1983; SOUTHWOOD 1978). Dagegen ist die zufällige Verteilung eher selten. Sie tritt vor allem dann auf, wenn die Populationsdichte sehr klein ist (ELLIOTT, 1983). Noch seltener darf bei großflächigen Untersuchungen, wie der hier vorliegenden, eine regelmäßige Verteilung erwartet werden (ELLIOTT, 1983).

Das tatsächliche Muster einer gruppierten Verteilung hängt in erster Linie von der untersuchten Art und ihren Ansprüchen an die Umgebung ab. Verschiedene gruppierte Verteilungsmuster unterscheiden sich in der Größe der Gruppen, der Distanz zwischen den Gruppen, der räumlichen Verteilung der Gruppen selber und der räumlichen Verteilung der Individuen innerhalb der einzelnen Gruppen.

Die geeignetste Wahrscheinlichkeitsdichtefunktion zur Beschreibung irgend einer gruppierten Verteilung ist die negative Binomialverteilung (ANSCOMBE, 1949; BLISS and FISCHER, 1953; ELLIOTT, 1983; SOUTHWOOD, 1978). Aus ihr läßt sich der absolute Verteilungsindex 1/k ableiten (ANSCOMBE, 1949, 1950; ELLIOTT, 1983, S. 24ff, und SOUTHWOOD, 1978, S. 28ff). 1/k beschreibt das Ausmaß bzw. das Niveau einer von den Individuen einer Population zu einem bestimmten Zeitpunkt gebildeten gruppier-

ten Verteilung. Dabei lassen sich folgende Grenzfälle unterscheiden:

1. $1/k \rightarrow 0$. Damit nähert sich die gruppierte Verteilung einer zufälligen Verteilung, welche durch die Poissonverteilung als mathematisches Modell beschrieben werden kann.
2. $1/k \rightarrow \infty$. Diese Beziehung zeigt deutlich eine gruppierte Verteilung der Individuen einer Population an. Je größer also der Ausdruck $1/k$ wird, desto ausgeprägter ist die gruppierte Verteilung (ELLIOTT, 1983).

Dieser absolute Verteilungsindex ($1/k$) einer gruppierten Verteilung variiert zwischen einem minimalen Wert $1/k = 0$, was einer zufälligen Verteilung entspricht, und einem maximalen Wert $1/k = n - 1/\bar{x}$, was einer maximal gruppierten Verteilung gleichkommt (ELLIOTT, 1983). Eine maximal gruppierte Verteilung liegt dann vor, wenn bei einer Probenzahl $n>1$ alle gesammelten Individuen einer Population aus einer einzigen Probe a stammen. (Anmerkung: $\bar{x}$ entspricht dem empirischen Mittelwert, d.h. der im Mittel pro Probe gesammelten Anzahl Individuen.)

Der absolute Verteilungsindex $1/k$ ist von der Anzahl Proben n und vom emprisichen Mittelwert $\bar{x}$ abhängig. Will man jedoch das Ausmaß der gruppierten Verteilung von zwei oder mehreren Populationen oder von einer Population zu verschiedenen Zeitpunkten miteinander vergleichen, so muß ein relativer Verteilungsindex, hier mit dem Kleinbuchstaben d bezeichnet, berechnet werden:

$$d = \frac{1/k}{n - 1/\bar{x}}$$

$1/k$ = effektiver Verteilungsindex der Population,

$n - 1/\bar{x}$ = maximal möglicher Verteilungsindex bei gegebenem empirischem Mittelwert $\bar{x}$ und einer Anzahl Proben n.

Dieser relative Verteilungsindex liegt somit zwischen einem d(max) = 1 (maximal gruppierte Verteilung) und d(min) = 0 (zufällige Verteilung).

Die Verwendung des absoluten Verteilungsindex ($1/k$) und somit auch des relativen Index d ist jedoch nur erlaubt, wenn die gruppierte Verteilung durch eine negative Binomialverteilung beschrieben werden kann.

2.2.5.2. Resultate

Die Darstellungen in Kap. 2.2.3. haben gezeigt, daß im Herbst in beiden Untersuchungsgebieten zwei Larvengruppen (B und C) auftreten. Da sich die beiden Gruppen aufgrund ihres Entwicklungszustandes trennen lassen, ist zu erwarten, daß sie sich auch in ihren Verteilungsmustern unterscheiden. Aus diesem Grund werden die Gruppen B und C in den Tab. 3 und 4 getrennt aufgeführt.

Erklärungen zu den Tab. 3 und 4:

Gruppe A: *E. venosus*-Individuen, die im Mai/Juni 1987 emergierten,

Gruppe B: *E. venosus*-Individuen, die im September/Oktober 1987 emergierten,

Gruppe C: kleine, junge Larven, die erstmals im Sommer 1987 gesammelt werden konnten; die Individuen dieser Gruppe emergierten erst im Frühjahr 1988.

Pop. Gr.	Datum	Σx	n	$\bar{x}$	Verteilungsart	d
A	25.02.1987	84	58	1,5	gruppiert	0,046
A	01.04.1987	64	28	2,3	gruppiert	0,054
A	23.04.1987	95	22	4,3	gruppiert	0,111
C	22.09.1987	131	23	5,7	gruppiert	0,024
B	25.06.1987	19	28	0,7	zufällig	--
B	29.07.1987	6	27	0,2	zufällig	--
B	22.09.1987	16	23	0,7	gruppiert	0,079

Tab. 3: Galtera: Verteilungsart und relative Verteilungsindices. Σx: Anzahl gesammelter Larven, n: Anzahl Proben, d: relativer Verteilungsindex.

Pop. Gr.	Datum	Σx	n	$\bar{x}$	Verteilungsart	d
A	12.03.1987	295	41	7,2	gruppiert	0,035
A	31.03.1987	131	15	8,7	gruppiert	0,101
A	09.05.1987	81	11	7,4	gruppiert	0,121
C	13.08.1987	56	17	3,3	gruppiert	0,076
C	01.10.1987	656	19	34,5	gruppiert	0,034
B	30.06.1987	60	20	3,0	gruppiert	0,209
B	13.08.1987	19	17	1,1	zufällig	--
B	01.10.1987	30	19	1,6	gruppiert	0,134

Tab. 4: Saane: Verteilungsart und relative Verteilungsindices. Σx: Anzahl gesammelter Larven, n: Anzahl Proben, d: relativer Verteilungsindex.

2.2.5.3. Diskussion

Verteilungsarten:

Die Individuen der Gruppen A und C zeigen durchgehend, jene der Gruppe B zumindest während der Emergenzzeit im Herbst eine gruppierte Verteilung. Die Gruppierung der *E. venosus*-Larven ist zu erwarten, da die bevorzugten ökologischen Nischen nicht gleichmäßig über die untersuchten Fließgewässersohlen verteilt sind.

Die Gruppe B zeigt an verschiedenen Sammeltagen (Galtera: 25.6. und 29.7.1987/Saane: 13.8.1987; Tab. 3 und 4) eine zufällige Verteilung. Diese Resultate sind eher unerwartet, lassen sich aber durch die vielen Leerproben, die wir an den oben erwähnten Tagen erhielten, und die Tatsache, daß in keiner SURBER-Samplerprobe mehr als drei Larven gezählt werden konnten, erklären. Folglich war die Populationsdichte an allen drei Sammeltagen sehr gering und die Wahrscheinlichkeit p, in einer Probe eine Larve zu finden, konstant und sehr klein ($p \rightarrow 0$). Dies ist der typische Fall einer zufälligen Verteilung (ELLIOTT, 1983). Die geringe Populationsdichte wurde bei den Probeentnahmen zu wenig berücksichtigt. Mehr Proben auf derselben Fläche, d.h. ein verfeinerter Probenraster, hätten die Resultate für diese Sammeltage wahrscheinlich zugunsten einer gruppierten Verteilung verschoben.

Die Gruppe C der Galtera konnte erst im September für die Bestimmung der Verteilungsart berücksichtigt werden. Vor dem September waren die Larven dieser Gruppe in der Galtera noch sehr klein (siehe Kap 2.2.3.), so daß eine Aufsammlung mit dem SURBER-Sampler nicht möglich war.

Relativer Verteilungsindex d:

Die Verteilungsindices der Gruppe A nahmen gegen die Emergenzzeit um das ca. Doppelte (Galtera von 0,046 auf 0,111) bis Dreifache (Saane von 0,035 auf 0,121) zu (Tab. 3 und 4). Dies zeigt, daß mit zunehmendem Alter der Larven ausgeprägter Gruppen gebildet werden. Halberwachsene Larven und reife Nymphen konzentrieren sich stärker auf bestimmte Stellen der Gewässersohle. Dieses Ergebnis deckt sich mit der Feststellung, daß *E. venosus* in bevorzugten Bereichen namentlich der Uferregionen emergiert (RIEDERER, 1981). Trotzdem sind die berechneten relativen Verteilungsindices auch während der Emergenzzeiten relativ niedrig. Dies deutet auf große Gruppen hin, innerhalb deren die Larven eher zufällig verteilt sind.

Zeigten die Larven der Gruppe B im Sommer (Galtera: 25.6. und 29.7.1987/Saane: 13.8.1987) noch eine zufällige Verteilung (Tab. 3 und 4), so konnte während der Emergenzzeit eindeutig eine gruppierte Verteilung mit relativ hohen Verteilungsindices (Saane: $d = 0{,}134$; Galtera: $d = 0{,}079$) festgestellt werden. Diese Indices liegen im Bereich jener der Frühjahrs-

emergenzzeit (Tab. 3 und 4). Es darf angenommen werden, daß sich auch die reifen Larven der Gruppe B auf bevorzugte Gewässerstellen, an denen sie emergieren, konzentrieren. Darüber darf auch nicht der hohe Verteilungsindex (d = 0,209), welcher am 30.6.87 (Tab. 4) für die Saanepopulation berechnet wurde, hinwegtäuschen. Dieser hohe Wert läßt sich auf die Einwirkung des Hochwassers kurz vor dem 30.6.1987 (Kap. 2.1.2.) zurückführen und ist nicht durch eine aktive Wanderung der Larven entstanden. Das Hochwasser hat vor allem im lenitischen Bereich des Bachabschnittes (= Uferbereich) große Geröll- und Kiesverfrachtungen ausgelöst. Dabei wurde der Großteil der Makroinvertebraten, darunter natürlich auch die *E. venosus*-Larven, weggedriftet (= Katastrophendrift), so daß nur noch an wenigen geschützten Stellen *E. venosus*-Larven gefunden werden konnten. Die durch das Hochwasser stark entvölkerte Flußsohle wurde erst im Laufe der Zeit wieder besiedelt. Die Neubesiedlung kam wahrscheinlich durch aktive Aufwanderung der Larven und durch herangedriftete Tiere (KELLER, 1979; RUETTIMANN, 1980) zustande. Die Einwanderung kann, wie erste Untersuchungen über die dreidimensionale Verteilung des Makrozoobenthos gezeigt haben, zudem auch aus tieferen Sedimentschichten erfolgen (PANEK et al., 1987). Der Einfluß des Hochwassers zeigt auch, daß sich die Mikrohabitate der Fließgewässer durch die Wasserkraft ständig verändern. Eine Population kann nur dann überleben, wenn sie Strategien besitzt, mit denen sie sich diesen Veränderungen anpassen kann.

Für die jungen Larven der Gruppe C wurden bei der letzten Sammlung (Galtera: 22.9.1987/Saane: 1.10.1987; Tab. 3 und 4) sehr kleine d-Werte berechnet. Das Niveau der gruppierten Verteilung ist sehr tief und wahrscheinlich noch von der zufälligen Verteilung der Eier auf der Gewässersohle geprägt.

Am 13.8.1987 wurde in der Saane für die Gruppe C ein recht hoher relativer Verteilungsindex (d = 0,076) berechnet. Da zu diesem Zeitpunkt die meisten Larven noch sehr klein waren und damit nicht mit dem SURBER-Sampler erfaßt werden konnten, wird hier die tatsächliche Verteilung der Population durch den d-Wert nur unzureichend charakterisiert.

2.2.5.4. Schlußbemerkung

Die hier dargestellten Resultate stimmen mit den Angaben aus der Literatur (AMBÜHL, 1959; RIEDERER, 1981; HEFTI et al., 1985 usw.) und eigenen Beobachtungen gut überein. Der absolute Verteilungsindex 1/k scheint also ein gutes Maß für das Verteilungsmuster innerhalb einer benthischen Population zu sein. Er ermöglicht es, zeitliche Veränderungen der räumlichen Verteilung einer Population quantitativ darzustellen und mit der Verteilung anderer Populationen zu vergleichen. Darüber hinaus liefert dieser Index

zusätzlich Informationen über die Auswirkungen veränderter Umgebungsfaktoren (z.B. Hochwasserfolgen) auf eine Population.

2.2.6. Der Einfluß der Strömung, der Wassertiefe und des Substrats auf das Verhalten der Larven

2.2.6.1. Methodik

Bei jeder Probenahme wurden innerhalb der Untersuchungsfläche des SURBER-Samplers die Fließgeschwindigkeit, gemessen auf dem Substrat, die Wassertiefe und die Substratgröße bestimmt. Dadurch konnten wir den Einfluß der Strömung, der Wassertiefe und des Substrats auf das Verhalten der Larven verfolgen. Die drei gemessenen Parameter wurden zu diesem Zweck in die folgenden Klassen eingeteilt:

Die Strömungsklassen

1. Klasse: 0 – 20 cm/s
2. Klasse: 20 – 40 cm/s
3. Klasse: 40 – 60 cm/s
4. Klasse: 60 – 80 cm/s
5. Klasse: 80 – 100 cm/s
6. Klasse: 100 – 120 cm/s
7. Klasse: > 120 cm/s

Die Klassen der Wassertiefe

1. Klasse: 0 – 10 cm
2. Klasse: 10 – 20 cm
3. Klasse: 20 – 30 cm
4. Klasse: 30 – 40 cm
5. Klasse: 40 – 50 cm
6. Klasse: 50 – 60 cm
7. Klasse: > 60 cm

Die Substratklassen

1. Klasse: Fester, felsiger Untergrund und/oder feste, nicht verschiebbare Gesteinsbrocken
2. Klasse: Steine, die sich bewegen lassen und deren Volumina zwischen jenen der nicht verschiebbaren Gesteinsbrocken und dem vierfachen Faustvolumen liegen
3. Klasse: Steine, die ein vier- bis zweifaches Faustvolumen haben
4. Klasse: Steine, die ein zwei- bis einfaches Faustvolumen haben
5. Klasse: Steine, deren Volumina zwischen jenem einer Faust und dem einer Nuß liegen
6. Klasse: Steine, deren Volumina kleiner als eine Nuß sind
7. Klasse: Feiner Sand, Schlamm und Detritus

Jede Probe und deren Anzahl Larven gehören somit je einer bestimmten Strömungs-, Tiefen- und Substratklasse an. Da die Probenahmen aufgrund des oben besprochenen Rasters (Kap. 2.2.2.) gleichmäßig über die ganze Untersuchungsfläche verteilt waren, konnten natürlich nicht für jede Strömungs-, Tiefen- und Substratklasse gleich viele Proben entnommen werden. Um dennoch vergleichbare Zahlen zu erhalten, mußten relative Häufigkeiten berechnet werden. D.h. die für jede Parameterklasse erhaltene Anzahl Larven (x) wurde durch die in den entsprechenden Klassen entnommene Anzahl Proben (n) dividiert.

2.2.6.2. Resultate

Die Ergebnisse zu den drei Parametern Strömung, Wassertiefe und Substratgröße sind in den Abb. 13 bis 18 dargestellt. Diese Abbildungen geben die von der Strömungsgeschwindigkeit, der Wassertiefe und dem Substrat abhängigen relativen Häufigkeiten von *E. venosus* an. Die punktierten Bereiche entsprechen dem Anteil der schlüpfreifen Nymphen mit schwarzen Flügelscheiden in den jeweiligen Klassen. Die dazu geschriebenen Zahlen sind Prozentwerte und beziehen sich nur auf die Gesamtmenge (100%) der gesammelten reifen Nymphen. Beispiel: Die Zahl 68 in Abb. 16 (1.10.1987) sagt folgendes aus: 68% der total gesammelten schlüpfreifen Nymphen gehören der ersten Tiefenklasse (0–10 cm) an.

Anmerkung: Die im Herbst 1987 gesammelten jungen Larven (Kap. 2.2.3., Gruppe C) wurden nicht in die Darstellung der Resultate miteinbezogen.

Die Strömung

Der Einfluß der Strömung auf die Zusammensetzung der Bachzoozönosen wurde von AMBÜHL (1959) ausführlich beschrieben. AMBÜHLS Studien erlauben eine exakte Beschreibung der Lebensräume vieler in Fließgewässern lebender Insektenlarven. Über die *Ecdyonurus* spp. läßt sich folgendes nachlesen: «Diese Gattung hält sich im Gewässer zur Hauptsache in Totwässern auf», sie bevorzugt «eine ziemlich niedere Geschwindigkeit, etwa von 5 bis 30 cm/s, gemessen im freien Wasser» (AMBÜHL, 1959, S. 193). Totwässer bilden sich zwischen den Steinen geröllhaltiger Bachsohlen. Sie sind strömungsarm, aber dennoch mit Sauerstoff gesättigt. Durch den beweglichen Tracheenkiemenapparat ist *E. venosus* optimal an diese stagnierenden Wässer angepaßt.

AMBÜHLS (1959) experimentelle Untersuchungen wie auch seine Feldstudien zeigen aber ebenfalls, daß sich *E. venosus* bei der Nahrungssuche auch in großen Strömungsbereichen (bis zu 250 cm/s, gemessen im Labor) aufhalten kann. Dabei schmiegt sich die seitlich auffallend abgeflachte Larve dem Substrat an und nützt so die strömungsmildernde Grenzschicht aus.

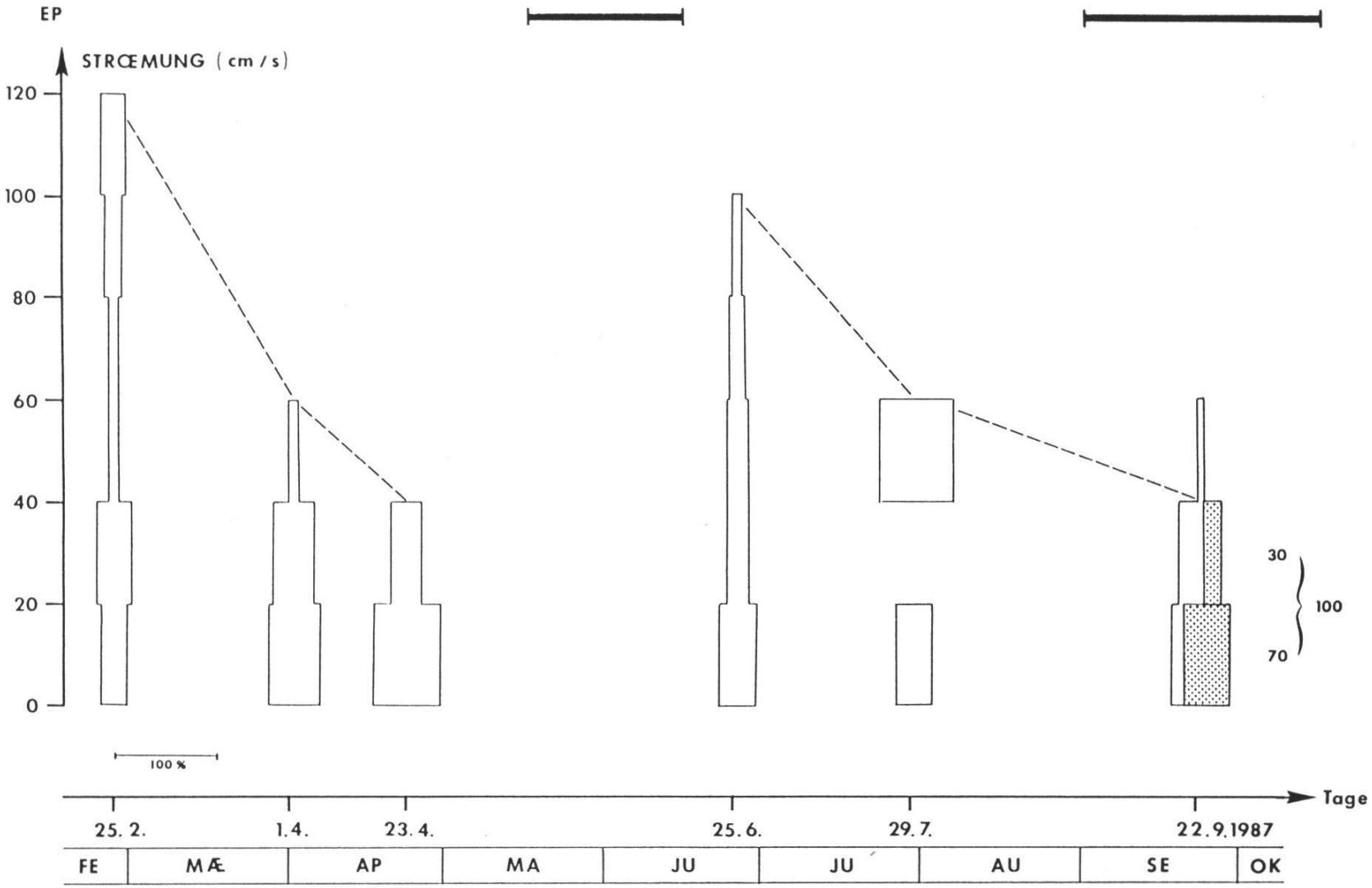


Abb. 13: Galtera: Strömungsabhängige relative Häufigkeiten (%) von *E. venosus*. Die punktierten Bereiche stellen den Anteil der schlüpfreifen Nymphen dar. EP: Emergenzperioden. Weitere Erklärungen im Text.

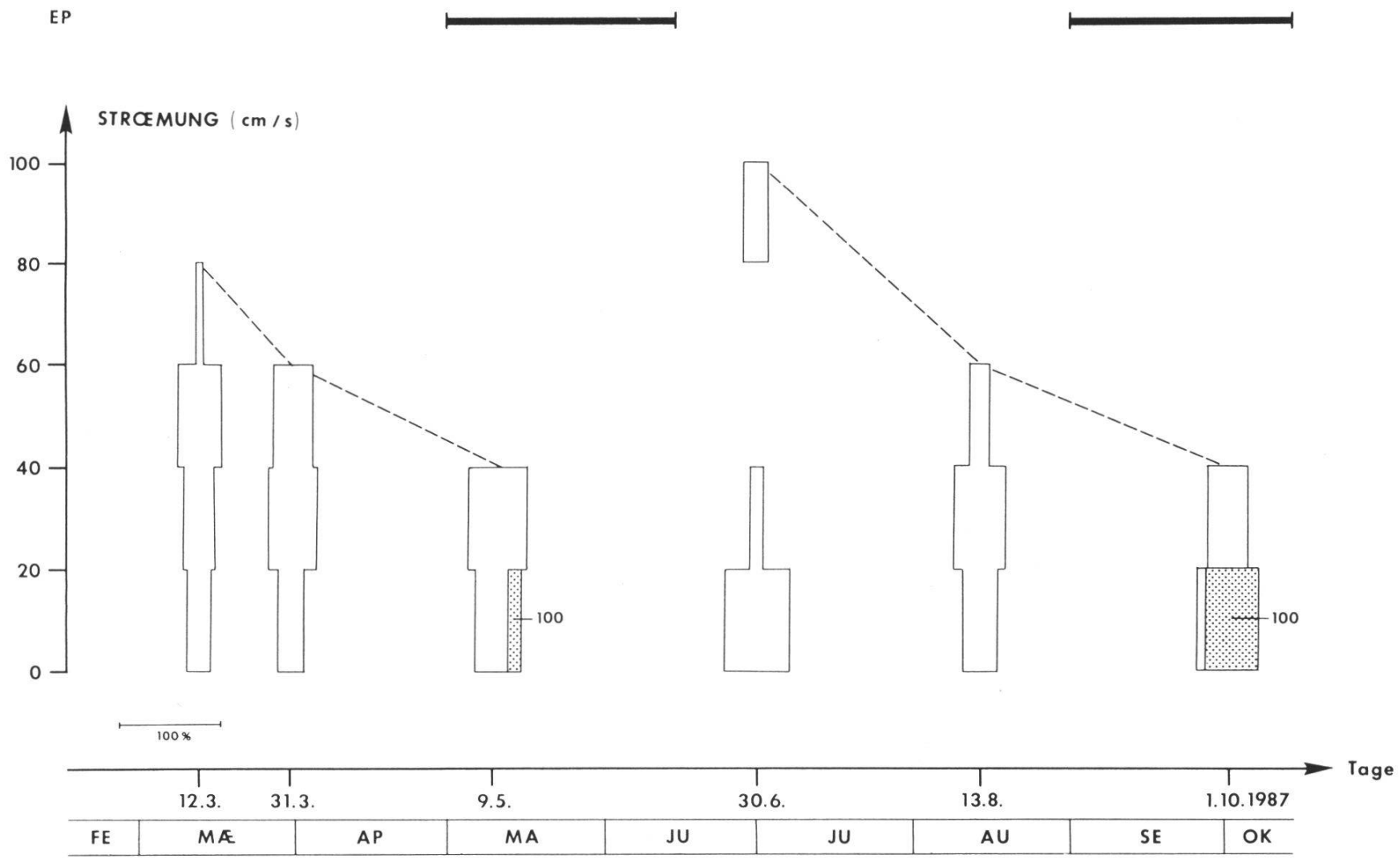


Abb. 14: Saane: Strömungsabhängige relative Häufigkeiten (%) von *E. venosus*. Die punktierten Bereiche stellen den Anteil der schlüpfreifen Nymphen dar. EP: Emergenzperioden. Weitere Erklärungen im Text.

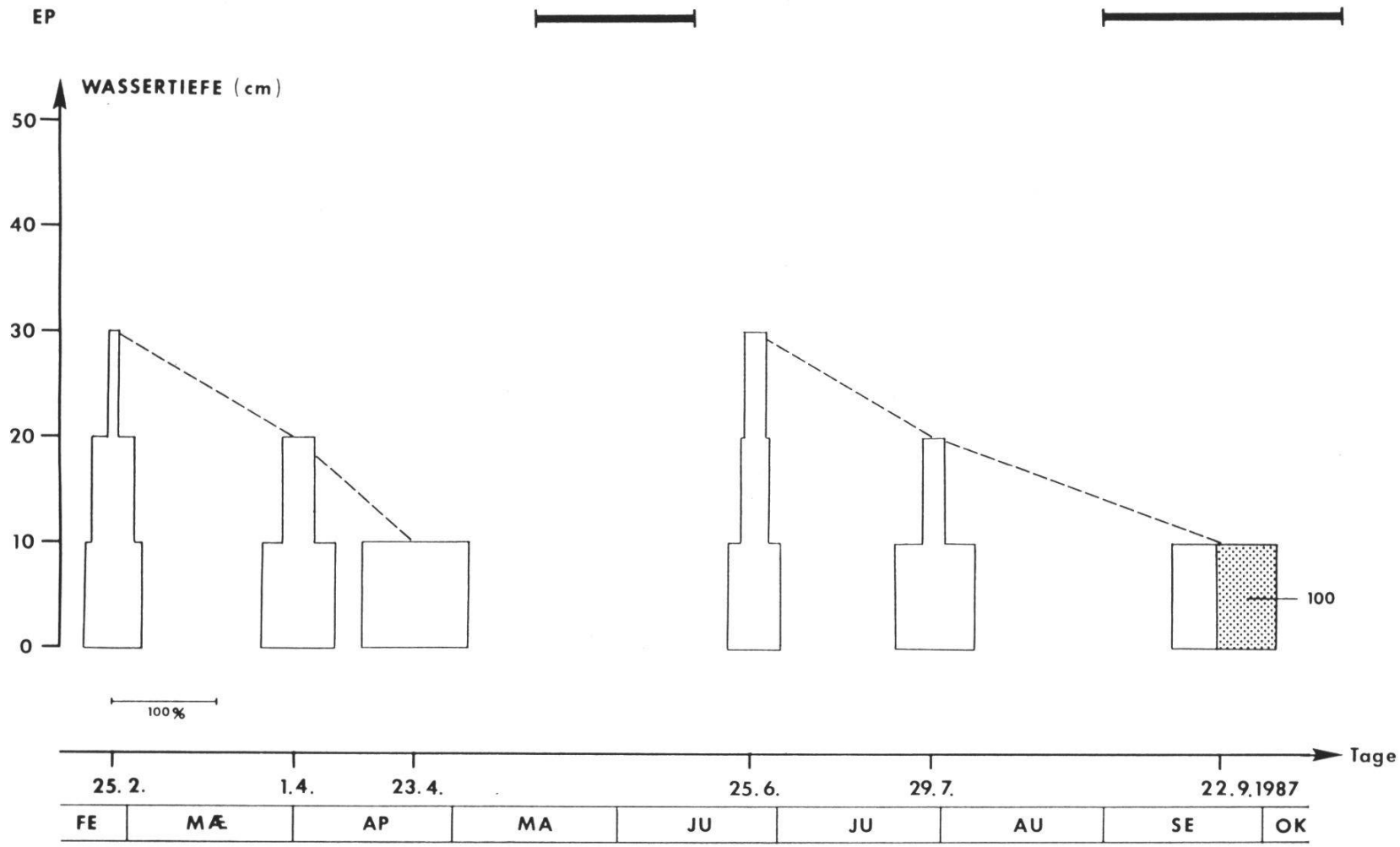


Abb. 15: Galtera: Wassertiefenabhängige relative Häufigkeiten (%) von *E. venosus*. Die punktierten Bereiche stellen den Anteil der schlüpfreifen Nymphen dar. EP: Emergenzperioden. Weitere Erklärungen im Text.

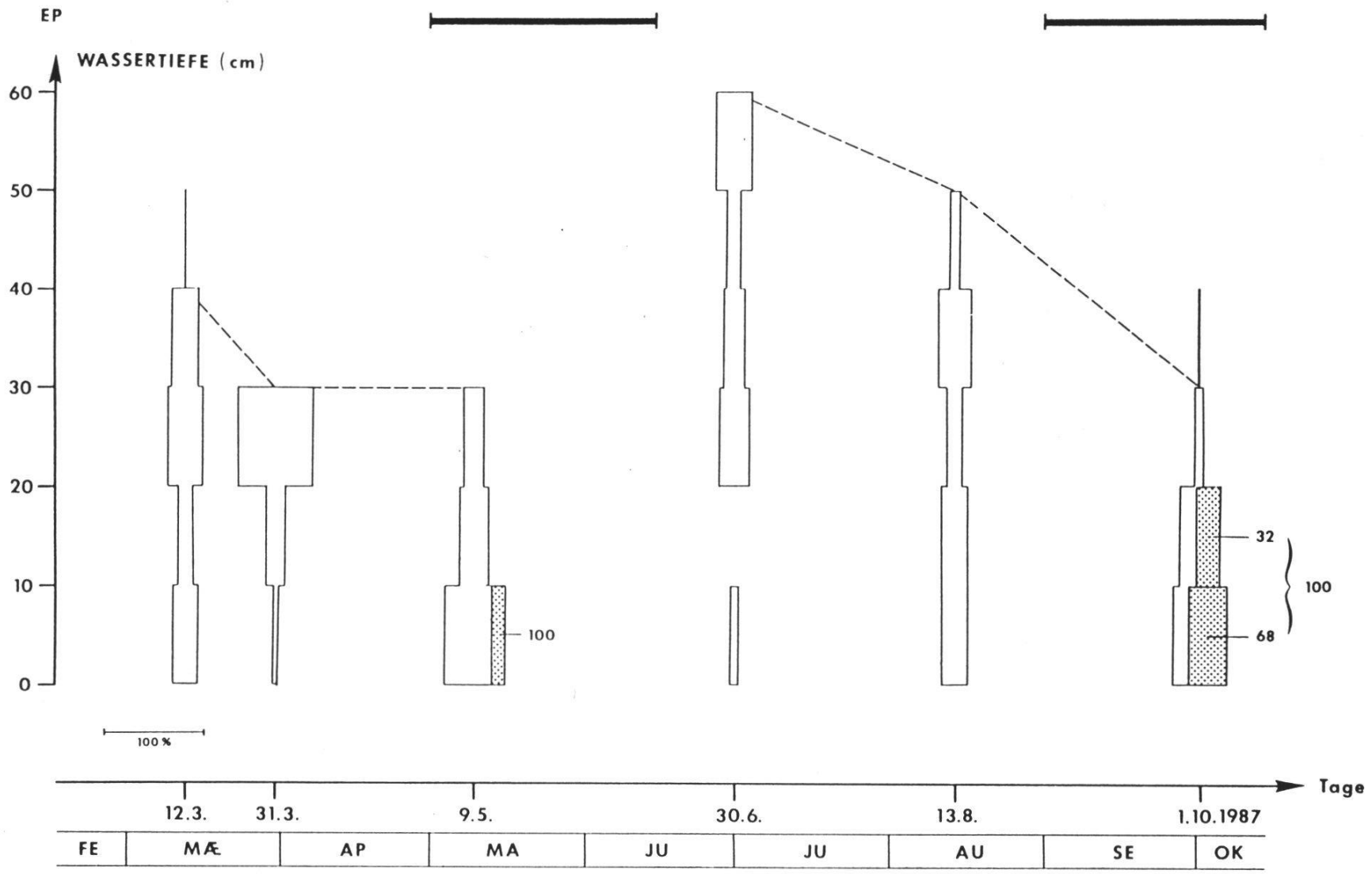


Abb. 16: Saane: Wassertiefenabhängige relative Häufigkeiten (%) von *E. venosus*. Die punktierten Bereiche stellen den Anteil der schlüpfreifen Nymphen dar. EP: Emergenzperioden. Weitere Erklärungen im Text.

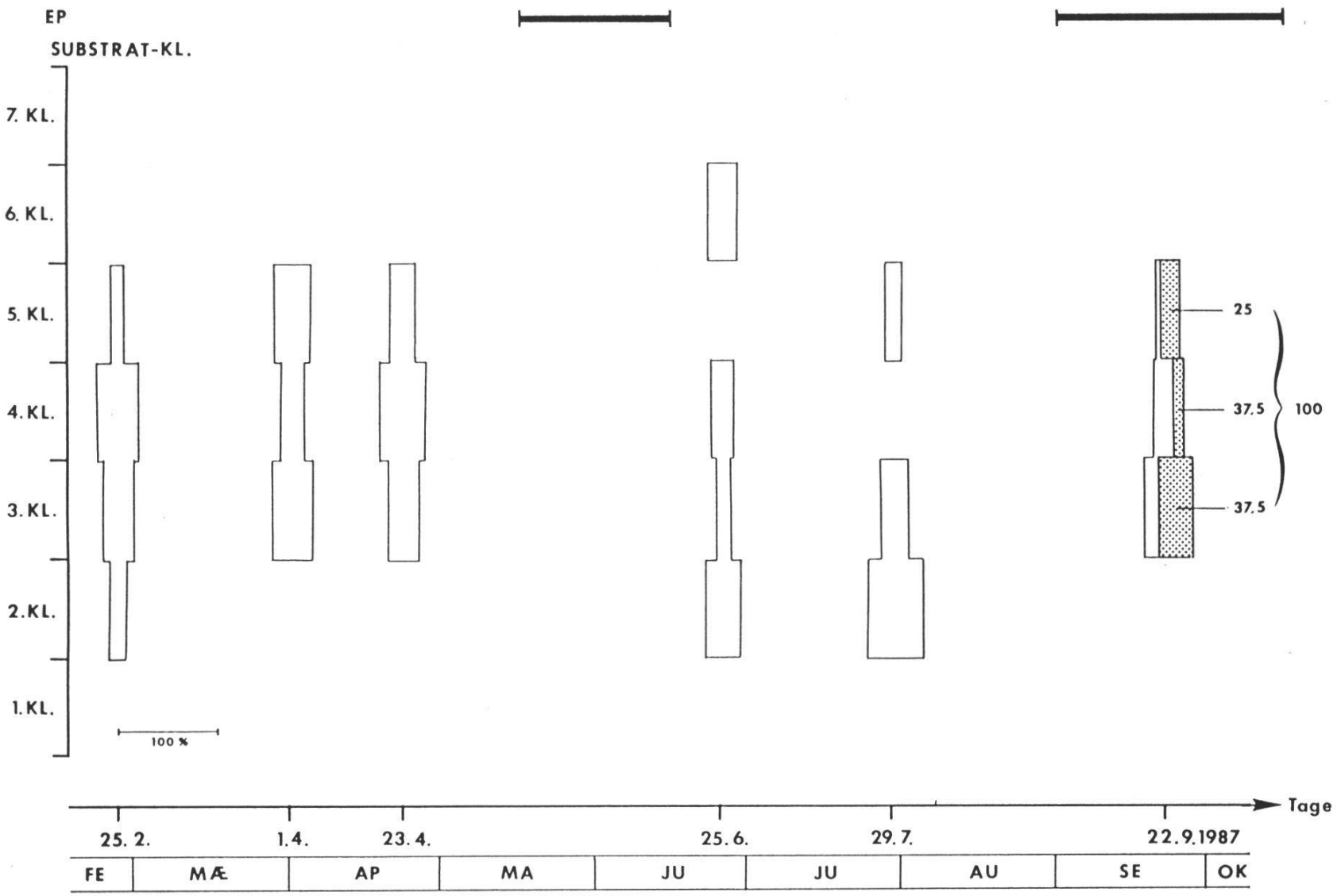


Abb. 17: Galtera: Substratabhängige relative Häufigkeiten (%) von *E. venosus*. Die punktierten Bereiche stellen den Anteil der schlüpfreifen Nymphen dar. EP: Emergenzperioden. Weitere Erklärungen im Text.

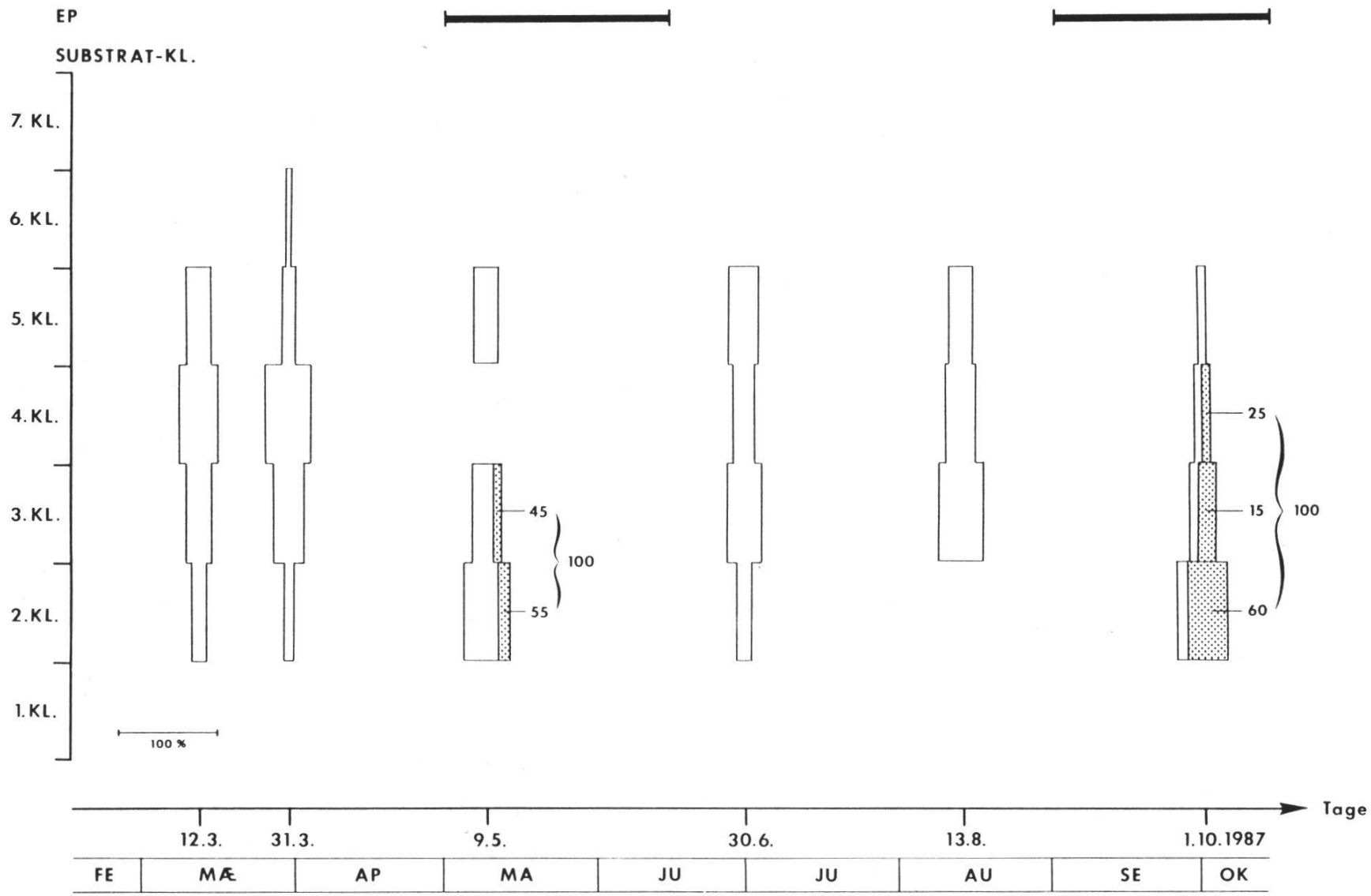


Abb. 18: Saane: Substratabhängige relative Häufigkeiten (%) von *E. venosus*. Die punktierten Bereiche stellen den Anteil der schlüpfreifen Nymphen dar. EP: Emergenzperioden. Weitere Erklärungen im Text.

RIEDERER (1981) stellt Unterschiede im Strömungsverhalten von kleinen, jungen Larven gegenüber größeren, älteren Larven fest. Kleine Larven erscheinen zuerst in starker Strömung (= Ort der Eiablage). Mit zunehmendem Alter wandern diese jedoch «in ruhigere Bereiche (Ufer) ab» (RIEDERER, 1981, S. 94). Als Gründe für diese Wanderung gibt RIEDERER (1981) zunehmende Platzbedürfnisse der Larven und hauptsächlich das Emergenzverhalten der Nymphen an. HEFTI et al. (1985) teilen die Heptageniidae-Larven bezüglich Strömungsgeschwindigkeit in zwei Kategorien ein. Die Gattung *Ecdyonurus* wird dabei jener Kategorie zugewiesen, deren Larven sich in schwacher Strömung aufhalten.

In beiden Probestellen ist gegen die Emergenzzeit hin eindeutig eine Abnahme der maximalen Fließgeschwindigkeit, bei welcher noch Larven gesammelt werden konnten, festzustellen (Abb. 13 und 14). Die besiedelten Geschwindigkeitsbereiche sind während der bzw. kurz vor den Emergenzzeiten (Galtera, 23.4. und 22.9.1987; Abb. 13 / Saane, 9.5. und 1.10.1987; Abb. 14) für beide Populationen und beide Untersuchungsstellen gleich. Sie liegen zwischen 0 und 40 cm/s. Diese Werte stimmen gut mit den Resultaten von AMBÜHL (1959) überein. Auch RIEDERER (1981) gibt einen bevorzugten Geschwindigkeitsbereich bis zu 40 cm/s an.

Schlüpfreife Nymphen mit schwarzen Flügelscheiden kamen in der Saane nur in der ersten Strömungsklasse (0 bis 20 cm/s) vor (Abb. 14). In der Galtera fällt das Resultat weniger deutlich aus. Doch die Tendenz zu schwächeren Strömungsbereichen ist auch hier ersichtlich, denn 70% der gesammelten schlüpfreifen Nymphen stammten ebenfalls aus der ersten Geschwindigkeitsklasse (Abb. 13, 2. Emergenzperiode).

Vergleicht man die besiedelten Geschwindigkeitsbereiche der beiden Probestellen miteinander, so stellt man einzig im Frühjahr große Unterschiede fest. Das Geschwindigkeitsspektrum der Galterastelle vom 25.2.1987 erstreckt sich von 0 bis 120 cm/s, jenes der Saanestelle vom 16.3.1987 von 0 bis 80 cm/s. Dieser Unterschied läßt sich in zweifacher Hinsicht erklären. Erstens weist die Galterastelle ganz allgemein eine höhere durchschnittliche Fließgeschwindigkeit auf als die Saanestelle. Zweitens sind die im Februar in der Galtera gefundenen Larven gegenüber jenen der Saane, welche 16 Tage später gesammelt wurden, noch sehr klein. Vor allem jene Galtera-Larven, welche im Bereich von 80 bis 120 cm/s gefunden wurden, sind alle kleiner als 6 mm. Die geringen Körpergrößen ermöglichen die Ausnützung kleinster, strömungsgeschützter Schlupfwinkel und den Aufenthalt im Interstitialbereich. Die kleinen Larven sind also der starken Strömung nicht direkt ausgesetzt.

Ansonsten zeigen die Geschwindigkeitsspektren in beiden Stellen und während beider Jahreszeiten (Frühjahr und Sommer/Herbst) einen sehr ähnlichen zeitlichen Verlauf (Abb. 13 und 14).

Die Wassertiefe

Die mit dem SURBER-Sampler erfaßte Wassertiefe reichte bis 100 cm. Ab 80 cm ist sein Einsatz nur noch erschwert möglich, läßt sich aber trotzdem rechtfertigen, da dadurch festgestellt werden konnte, daß in Wassertiefen unter 60 cm nie Larven zu finden sind. Der größte Teil der gesammelten Larven kam sogar nur bis in eine Tiefe von 40 cm vor. Diese Resultate sind ebenfalls mit denen von RIEDERER (1981), der für *E. venosus* eine maximale Wassertiefe von 40 cm angibt, vergleichbar.

Die untere Tiefengrenze, also jene maximale Tiefe, in der noch Larven gefunden wurden, nahm in beiden Probestellen gegen die Emergenzzeit ab. Die älteren Larven und reifen Nymphen suchen also weniger tiefe Bereiche auf. In der Galtera gehörten alle gefundenen schlüpfreifen Nymphen und, was nicht aus der Abb. 15 hervorgeht, sogar alle halberwachsenen Larven der ersten Tiefenklasse an. In der Saane kommen schlüpfreife Nymphen in der ersten und zweiten Tiefenklasse (0–20 cm) vor (Abb. 16).

Innerhalb einer Probestelle verändern sich die besiedelten Tiefenspektren der einzelnen Sammeltage gegen die Emergenzzeiten hin sehr ähnlich. Deutlich wird dies in der Galtera (Abb. 15), wo die maximale noch besiedelte Wassertiefe jeweils von 30 cm auf 20 cm und dann auf 10 cm abnahm. Weniger deutlich fällt das Resultat in der Saane aus. Doch auch dort ist eine gewisse Ähnlichkeit des Verlaufs der Tiefenspektren im Frühjahr und im Sommer/Herbst zu erkennen.

Zwischen den beiden Stellen – Galtera und Saane – lassen sich jedoch zwei hauptsächliche Unterschiede feststellen: Erstens ist die maximale Wassertiefe, bis zu welcher noch Larven gefangen wurden, in der Galtera niedriger (30 cm) als in der Saane (60 cm). Zweitens wurde in der Galtera die Tiefenklasse von 0 bis 10 cm immer am stärksten besiedelt. Es konnten stets über 50% der gesammelten Larven dieser ersten Klasse zugeordnet werden; kurz vor (23.4.1987) bzw. während der Emergenzzeit (22.9. 1987) gehörten sogar alle gesammelten Larven dieser Klasse an. In der Saane ist die Verteilung der Larven über die besiedelten Tiefenklassen viel ausgeglichener, obwohl auch hier während der Emergenzzeit flache Stellen deutlich bevorzugt wurden. So konnten wir während der ersten (9.5.1987) und zweiten Emergenzzeit (1.10.1987) über 80% der Larven und 100% der schlüpfreifen Nymphen den ersten beiden Tiefenklassen (0–20 cm) zuordnen. Diese Unterschiede zwischen den Probestellen ergeben sich hauptsächlich aus der Verschiedenartigkeit der Gewässerstrukturen. In der Galtera können Wassertiefen unterhalb 20 bis 30 cm einzig in der Bachmitte gemessen werden. Dort treten sehr starke, für ältere Larven und reife Nymphen äußerst ungünstige Fließgeschwindigkeiten auf (Kap. 2.1.1.). Anders ist es in der Saane, wo tiefe Flußstellen mit sehr geringer Strömung existieren (Kap. 2.1.1.). So sinkt zum Beispiel im unteren Teil der Saanestelle in der Flußmitte die Fließgeschwin-

digkeit bei einer Wassertiefe von 50 bis 150 cm auf ca. 2 cm/s ab (ausgenommen Hochwasserperioden). Hier können Larven auch Tiefen bis zu 60 cm besiedeln, ohne daß sie einer starken Strömung ausgesetzt sind.

Das Substrat

Der Einfluß des Substrates bzw. der Bodenstruktur des Fließgewässers auf die Verteilung der benthischen Organismen wurde bereits von verschiedenen Autoren, unter anderem von LINDUSKA (1942), PENNAK et al. (1947), SCOTT (1958), AMBÜHL (1959), WARD (1975), WISE et al. (1979), RIEDERER (1981) und HEFTI et al. (1985) beschrieben. PENNAK et al. (1947) halten ganz allgemein fest, daß Eintagsfliegen zwar auf allen Substratarten vorkommen, jedoch geröllhaltige Bereiche bevorzugen. Zu einem differenzierten Resultat kommt LINDUSKA (1942). LINDUSKA zeigt, daß je nach Ephemeropterenart andere Anforderungen ans Substrat gestellt werden. So kann ein bestimmter Substrat- bzw. Bodentyp das Vorkommen einer Art begünstigen oder verhindern und damit zu einem möglichen Indikator für das Auftreten einer Art werden.

Im Zusammenhang mit der Gattung *Ecdyonurus* muß nochmals auf AMBÜHL (1959) verwiesen werden. Er stellt nämlich fest, daß sich diese Gattung in «vornehmlich ruhigen Stellen des Baches» aufhält. «Und zwar sind es Stellen, die mit groben, sauberen Steinen angefüllt sind, zwischen denen das Wasser durchfließt und die eine Menge strömungsgeschützter Schlupfwinkel bieten, wo Nymphen am ehesten zu finden sind» (AMBÜHL, 1959, S. 203). Auch HEFTI et al. (1985) weisen für die Nymphen dieser Gattung ein inhomogenes Substrat aus großen Steinen (8–35 cm Durchmesser) nach.

Da die Larven von *E. venosus* direkt am Stein leben, ist es verständlich, daß *E. venosus* während der ganzen Untersuchungsperiode praktisch nur in den Substratklassen zwei bis fünf vorkam (geröllreiche Bodenzonen mit vielen Totwässern) (Abb. 17 und 18). Innerhalb dieses Substratspektrums war jedoch die Verteilung der Larven mehr oder weniger gleichmäßig. Im Laufe der Zeit konnte, im Gegensatz zu den anderen beiden Parametern, weder eine bevorzugte Substratklasse (abgesehen von den Emergenzzeiten), noch eine Verschiebung zu einer solchen festgestellt werden.

In der Galtera ist der Anteil an schlüpfreifen Nymphen über die Substratklassen drei bis fünf in etwa gleichmäßig verteilt (22.9.1987, Abb. 17). Je 37,5% der gesammelten Nymphen fanden sich auf Substrat der 3. bzw. 4 Klasse; der Rest ließ sich der fünften Klasse zuordnen. In der Saane lagen die Verhältnisse jedoch etwas anders. Hier lebten über 50% der halberwachsenen Larven und der größte Teil der reifen Nymphen (100% bzw. 75%) auf Substrat der zweiten und dritten Klasse (Abb. 18). Diesbezügliche Beobachtungen haben gezeigt, daß schlüpfreife Nymphen die Unterseite von großen,

flachen Molassebrocken (Durchmesser bis zu 50 cm), welche locker auf dem Geröll aufliegen und mit ihrer Oberseite aus dem Wasser ragen, dicht besiedeln. Diese Steine bilden ideale Emergenzorte.

In den Substratklassen sechs und sieben (Steine < Nußvolumen sowie Sand, Schlamm und Detritus) fanden sich sehr selten, und wenn, dann ganz junge Larven. Dieser Lebensbereich (Kies, Sand, Schlamm und Detritus) erweist sich für *E. venosus,* eher Weider als Sammler (CUMMINS, 1973), als ungeeignet.

In der ersten Substratklasse fanden wir während der ganzen Untersuchungsperiode nie Larven (Abb. 17 und 18). Große, unbewegliche, ineinander verkeilte Gesteinsbrocken in der Bachmitte der Galterastelle und glatter Molassefels im rechten Uferbereich der Saanestelle sind die typischen Vertreter dieser Substratklasse. Derart geformte Gewässersohlen weisen auf konstante, hohe Fließgeschwindigkeiten mit geringen Sedimentablagerungen hin. Die strömungsarme Grenzschicht ist hier sehr dünn und der Interstitialraum, wenn überhaupt vorhanden, für die *E. venosus*-Larven kaum zugänglich. Deshalb werden diese Zonen von *E. venosus* nicht besiedelt.

2.2.6.3. Diskussion

Die räumliche Verteilung der *E. venosus*-Larven im Benthal ist von allen drei hier untersuchten Faktoren, also der Strömung, der Wassertiefe und der Substratgröße, abhängig. Diese Verteilung konzentriert sich mit zunehmendem Alter der Larven, d.h. gegen die Emergenzzeit hin, auf Zonen mit mäßiger Strömung (0 bis 40 cm/s), geringer Wassertiefe (10 bis 20 cm) und geröllhaltiger Gewässersohle. Solche Zonen treten, wie HEFTI et al. (1985) gezeigt haben, vorwiegend entlang der flachen Uferregionen auf. Man findet sie in der Galtera nur an wenigen schmalen Stellen. In der Saane erstrecken sich dagegen diese strömungsarmen, wenig tiefen und geröllhaltigen Zonen vom linken Ufer z.T. bis in die Flußmitte. Diesbezüglich finden die *E. venosus*-Larven in der Saane bessere Lebensbedingungen als in der Galtera.

Offensichtlich wandern die Larven mit zunehmender Größe und Reife in die Uferregionen. Diese Wanderung wird von der Strömung und der Wassertiefe geleitet. Die beiden Parameter korrelieren insofern miteinander, als flache Wasser sehr oft auch geringe Fließgeschwindigkeiten aufweisen (Uferregion). In beiden Probestellen sind die von *E. venosus* besiedelten Strömungsbereiche sowohl in ihrer Ausdehnung als auch in ihrer zeitlichen Veränderung sehr ähnlich. Im Gegensatz dazu gleichen sich die besiedelten Tiefenspektren der beiden Probestellen wenig. Sie verkleinern sich zwar in beiden Stellen gegen die Emergenzzeit hin, sind jedoch in der Saane immer größer als in der Galtera. Diese Überlegungen könnten ein Hinweis darauf

sein, daß der Strömungsfaktor die Entstehung und Zunahme der gruppierten Verteilung (Kap. 2.2.5.) stärker beeinflußt als die Wassertiefe. Letztere gewinnt, wie wir später sehen werden, erst in der Emergenzzeit an Bedeutung (Kap. 2.3.).

Die Substratart scheint zwar die Verteilung, nicht aber deren zeitliche Veränderung zu beeinflussen. Sie ist jedoch für *E. venosus* aus drei Gründen von großer Bedeutung: Erstens bilden die Steine der zweiten bis fünften Substratklasse die von *E. venosus* bevorzugten strömungsarmen Schlupfwinkel (Totwässer). Zweitens bieten die großen Steine günstige Weideflächen an, welche von *E. venosus*-Larven auch bei starker Strömung unter Ausnützung der Grenzschicht (AMBÜHL, 1959) problemlos aufgesucht werden können. Und drittens spielt das Geröll in den Uferzonen bei der Emergenz eine entscheidende Rolle (Kap. 2.3.).

Zum Schluß muß darauf hingewiesen werden, daß sich gewiß noch andere, hier nicht untersuchte Parameter auf die Verteilung der Larven im Benthal auswirken. Zu nennen sind hier etwa das Nahrungsangebot, die natürliche Drift, wie sie bei der Nahrungssuche vorkommt (KELLER, 1975, RÜTTIMANN, 1980), die Aufwanderung der Larven (RÜTTIMANN, 190) oder die vom Hochwasser ausgelöste Katastrophendrift.

2.3. Das Verhalten der Subimagines und Imagines

2.3.1. Das Emergenzverhalten

Die Beobachtungen im Feld sowie die in Kapitel 2.2.6. dargestellten Resultate haben gezeigt, daß halberwachsene Larven und reife Nymphen flache, steinige Uferregionen besiedeln. Hier finden die *E. venosus*-Nymphen jene Bedingungen, die sie für die Emergenz benötigen. Dies sind niedrige Strömungsgeschwindigkeiten und aus dem Wasser herausragende Steine (RIEDERER, 1981). Die Abb. 19 zeigt solche typische Emergenzstellen.

Beim Schlüpfvorgang hält sich die reife Nymphe an einem aus dem Wasser ragenden Stein fest. Sie bevorzugt dabei die Steinunterseite oder die von der direkten Sonneneinstrahlung abgewandte Frontseite. Die Nymphe befindet sich dabei etwa 1 bis 4 cm unter der Wasseroberfläche. Die Subimago emergiert also unter Wasser, taucht dann ruckartig auf und klettert anschließend auf die trockene Steinoberseite. Dieser Vorgang konnte im Feld und im Labor beobachtet werden. Er läßt sich auch dadurch beweisen, daß an der vom Wasser umspülten Unterseite von typischen «Emergenzsteinen» (Kap. 2.2.6. «Substrat»), neben vielen schlüpfreifen Nymphen, noch festgehakte Exuvien und ab und zu sogar frisch emergierte Subimagines gefunden werden konnten. Diese Subimagines hingen mit vollständig aufgeklappten

Flügeln an der Steinunterseite. Vermutlich waren sie gerade im Begriff, aus dem Wasser auf die trockene Steinoberseite zu klettern.

Abb. 19: Typische Emergenzstellen von *E. venosus* (Saane).

2.3.2. Emergenzauslösende Faktoren

2.3.2.1. Methodik

Emergenzfalle:

Mit der Emergenzfalle kann man die Schlüpfraten und -zeiten der im Benthal lebenden Insektenlarven bestimmen. Die in der Literatur (MUNDIE, 1956, 1964; MACAN, 1964, und ILLIES, 1971) diskutierten Fallen überdecken alle, sei es als Quader, als Pyramide oder Kegel, eine bestimmte Fläche des Fließgewässerbodens. Somit wird die Schlüpfrate einer festgelegten Benthalfläche erfaßt.

Da *E. venosus* in flachen, strömungsarmen Uferregionen schlüpft, war es relativ einfach, eigene Emergenzfallen zu konstruieren. Das Grundgerüst der Fallen bestand aus drei Matallbögen, wie sie von den Überdachungen der Gartenbeete bekannt sind. Über diese drei Metallbögen wurde ein grobmaschiges, lichtdurchlässiges, weißes Netz gelegt und mit Klammern an den Bögen befestigt (Abb. 20). Das Netz wurde nur bis an die Wasseroberfläche fixiet, so daß eine freie Wanderung der Nymphen möglich war.

An den gewässeraufwärts und gewässerabwärts gerichteten Frontseiten mußte das Netz jedoch zum Teil mit Steinen am Boden befestigt werden. Dadurch wurde die freie Wanderung der Nymphen an diesen beiden Fronten etwas eingeschränkt. Die Falle überdeckte eine Fläche von 1 m^2. Enleert wurde sie mit einer Federpinzette; dabei mußte das Netz auf einer Seite etwas angehoben werden.

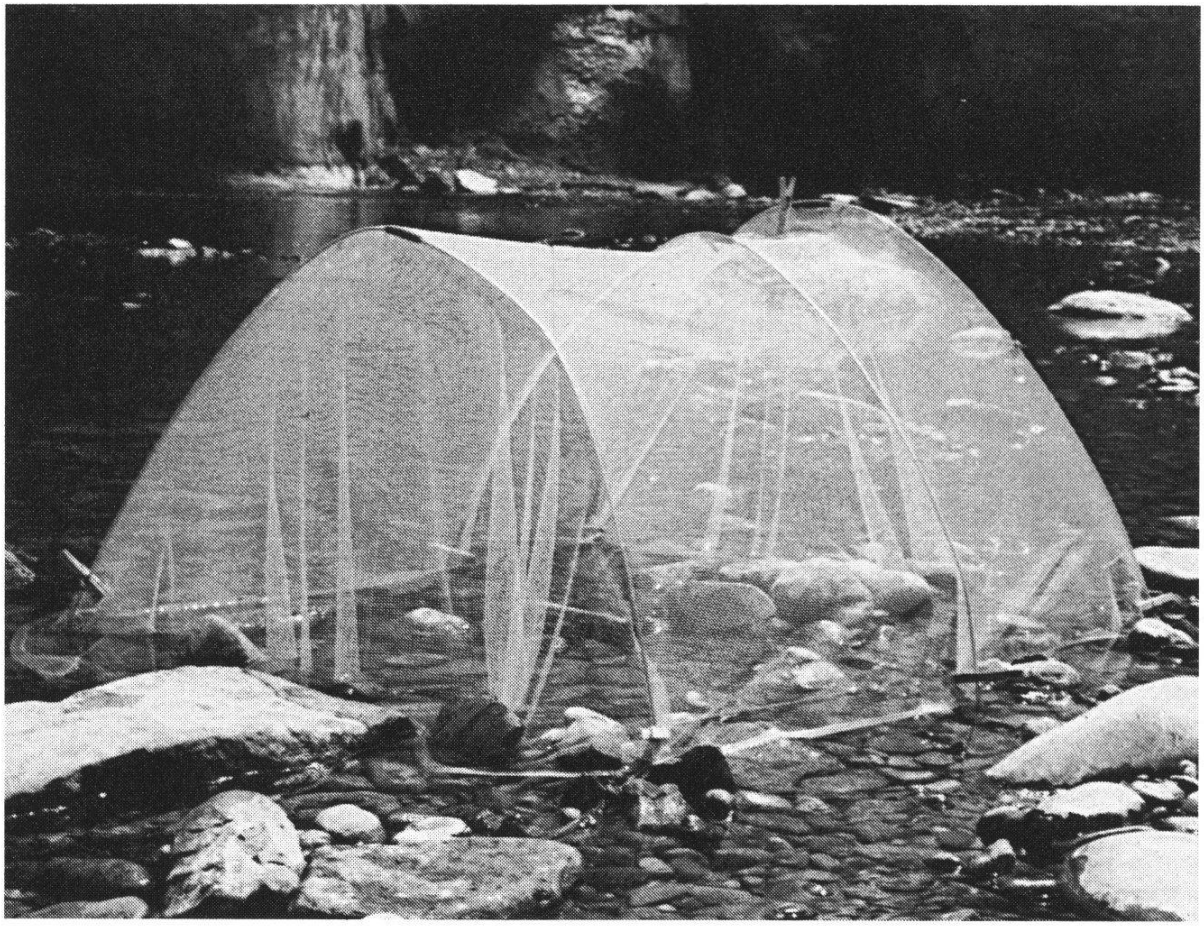


Abb. 20: Emergenzfalle, aufgestellt in der Saane.

Versuchsanordnung:

An verschiedenen Tagen der ersten Emergenzperiode wurden Emergenzfallen aufgestellt. Für den Standort der Fallen wählten wir typische Emergenzstellen aus (Kap. 2.3.1.). Die Emergenzfallen standen von 8 Uhr morgens bis zur Dämmerung (ca. 21.30 Uhr). Das Absammeln der Subimagines erfolgte stündlich. Ebenfalls stündlich wurden die Wassertemperaturen und die Beleuchtungsstärken beim Fallenstandort gemessen. Zur Messung der Beleuchtungsstärke benutzten wir ein «Panlux electronic»-Luxmeter.

Wegen der ungünstigen Wetterlage in den Monaten Mai und Juni 1987 war es nicht möglich, die Emergenzuntersuchungen parallel an beiden Probestellen durchzuführen. Wir konzentrierten deshalb unsere Feldarbeit auf die Saane. Alle hier präsentierten Resultate stammen somit aus der ersten Emergenzperiode in der Saane.

2.3.2.2. Resultate

In den Abb. 21 bis 25 werden die Tagesbeleuchtungsstärken, die Wassertemperaturen und die Schlüpfraten pro Fangstelle dargestellt.

Zuoberst wird jeweils der Standort der Emergenzfalle bezüglich Substrat, Wassertiefe und Strömung kurz beschrieben (A). Dann folgt die Darstellung der Wassertemperatur und Beleuchtungsstärke (B). Die unterste Grafik zeigt die Anzahl Subimagines, die stündlich pro m^2 emergiert sind (C).

Es gelten folgende Abkürzungen:

E = Beleuchtungsstärke (lx),
WT = Wassertemperatur (°C),
SI = Subimagines.

2.3.2.3. Diskussion

Emergenzauslösende Faktoren wurden bereits von RIEDERER (1981) beschrieben. Nach seinen Ausführungen wird die Emergenz von *E. venosus* durch das Sonnenlicht, die Wassertemperatur und die Tageslänge ausgelöst. Die genaue Tageszeit der Emergenz wird v.a. von der Wassertemperatur beeinflußt. Die Tageslänge ist nur ein «grober Zeitgeber» und bestimmt den Zeitraum, in dem die Emergenz stattfinden kann, falls alle Bedingungen dafür erfüllt sind.

An den drei Fangtagen (Abb. 21 bis 25) begann die Emergenz frühestens um 10 Uhr und endete spätestens um 20.30 Uhr. Die Hauptemergenzzeit lag jedoch zwischen 12 und 15 bis 16 Uhr. Dies entspricht ziemlich genau jenem Zeitbereich, in dem die Emergenzfallen E3 bis E5 der direkten Sonneneinstrahlung (Beleuchtungsstärke auf Maximalhöhe) ausgesetzt waren. Die Emergenz findet also bei hellem Tageslicht statt.

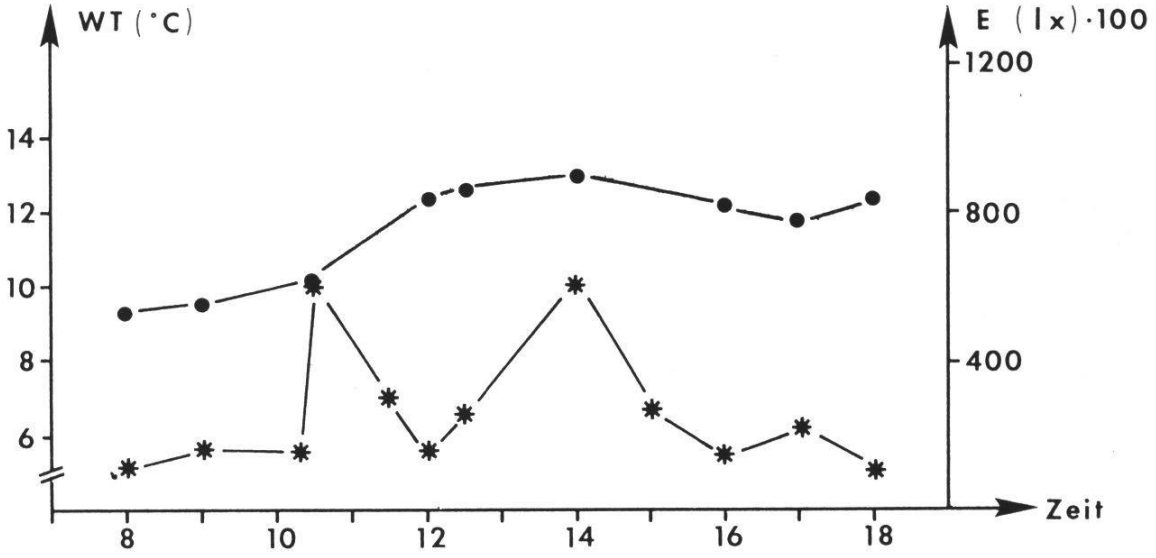
Wie aus den Abb. 23 bis 25 hervorgeht, wird durch die direkte Sonneneinstrahlung das Wasser erwärmt. Dabei folgte das Maximum der Wassertemperaturkurve (●) jenem der Beleuchtungsstärke (*) mit einem zeitlichen Abstand von ca. einer Stunde. Mit der Erwärmung des Wassers stieg jeweils auch die Emergenz stark an. Diese erreichte in E3 bis E5 (Abb. 23 bis 25) ca. eine Stunde, nachdem die Wassertemperatur 8°C überschritten hatte, ihr Maximum.

In E4 und E5 (Abb. 24 und 25) begann die Emergenz in geringem Maße schon zwei Stunden vor dem Anstieg der Beleuchtungsstärke, also zu einer Zeit, in der die Emergenzfallen noch im Schatten lagen. Möglicherweise waren aufgrund der schlechten Witterung an den Vortagen (der 13.5. und der 22.5.1987 wiesen ganztägige Niederschläge auf) nur wenig Subimagines geschlüpft. Nachdem sich jedoch die Wetterlage an den beiden Fangtagen

A. Beschreibung der Fangstelle

Ort	: Saane/Hauterive
Datum	: 10.05.87
Grundfläche der Emergenzfalle	: 1 m^2
Strömung	: 0 bis 5 cm/s
Wassertiefe	: 2 bis 4 cm
Substrat	: Kies und Geröll (4. und 5.Substratklasse).

B. Wassertemperatur und Beleuchtungsstärke



C. Schlüpfrate

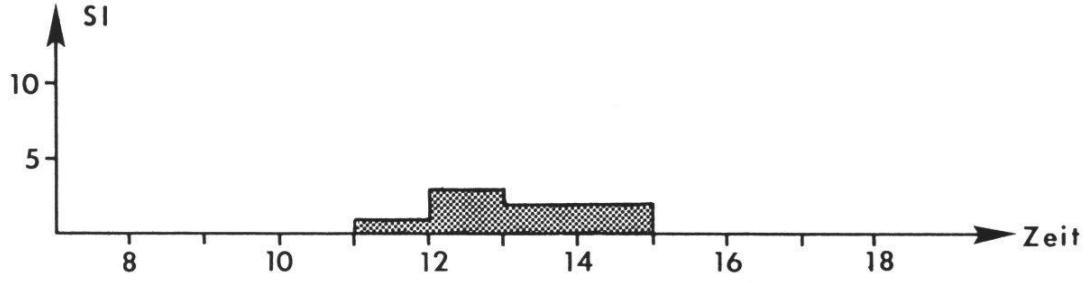
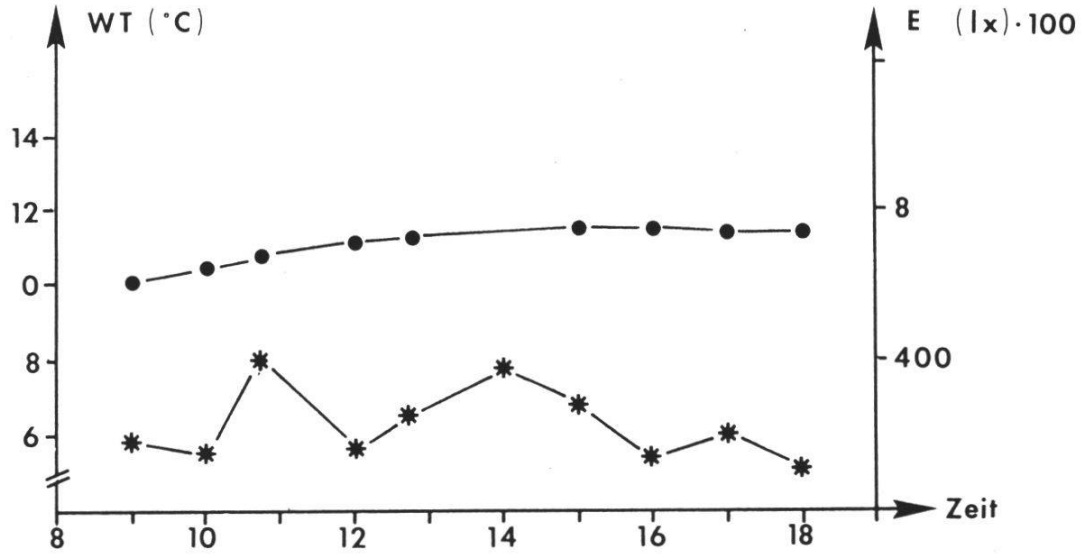


Abb. 21: Emergenzstelle E1. * = Beleuchtungsstärke, ● = Wassertemperatur.

A. Beschreibung der Fangstelle

Ort	: Saane/Hauterive
Datum	: 10.05.87
Grundfläche der Emergenzfalle	: 1 m^2
Strömung	: 0 cm/s
Wassertiefe	: 4 bis 7 cm
Substrat	: Kies und Geröll (4. und 5. Substratklasse) Steine ragen z.T. aus dem Wasser.

B. Wassertemperatur und Beleuchtungsstärke



C. Schlüpfrate

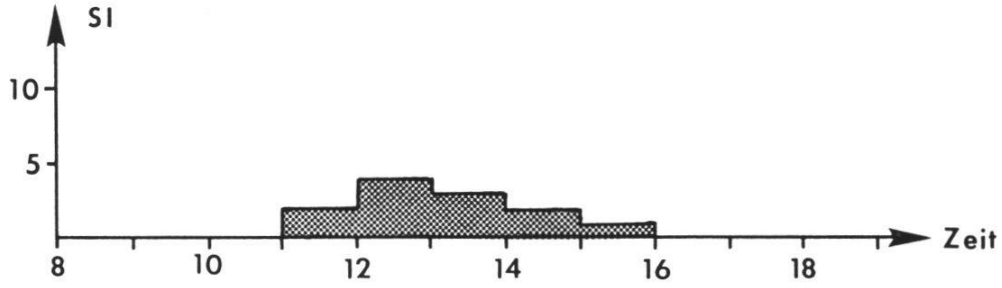
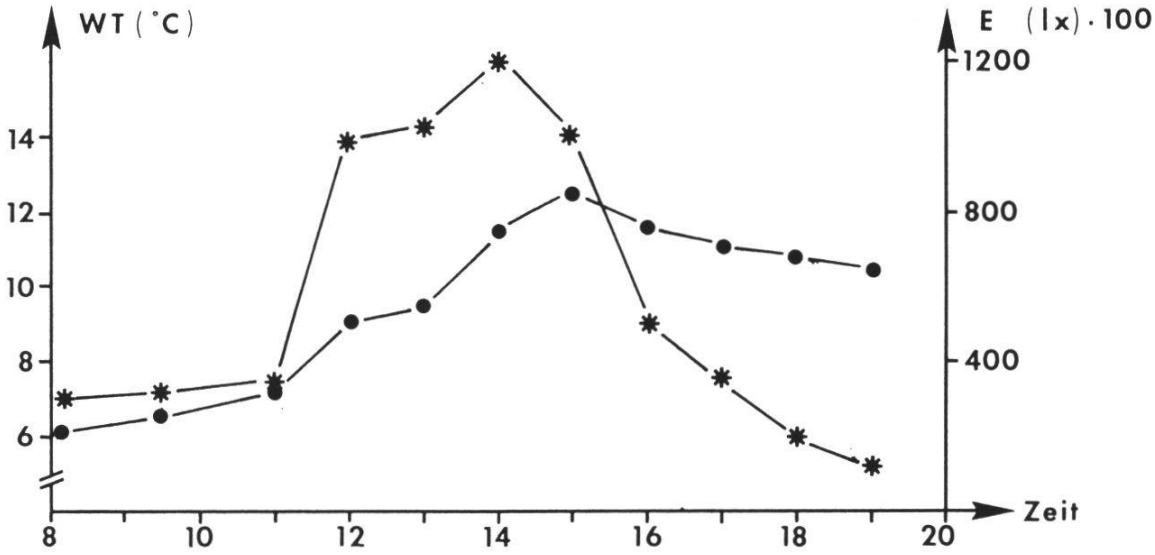


Abb. 22: Emergenzstelle E2. * = Beleuchtungsstärke, ● = Wassertemperatur.

A. Beschreibung der Fangstelle

Ort	: Saane/Hauterive
Datum	: 14.05.87
Grundfläche der Emergenzfalle	: 1 m^2
Strömung	: 0 bis 2 cm/s
Wassertiefe	: 4 bis 6 cm
Substrat	: Kies und Geröll (3. bis 5. Substratklasse), Steine ragen z.T. aus dem Wasser.

B. Wassertemperatur und Beleuchtungsstärke



C. Schlüpfrate

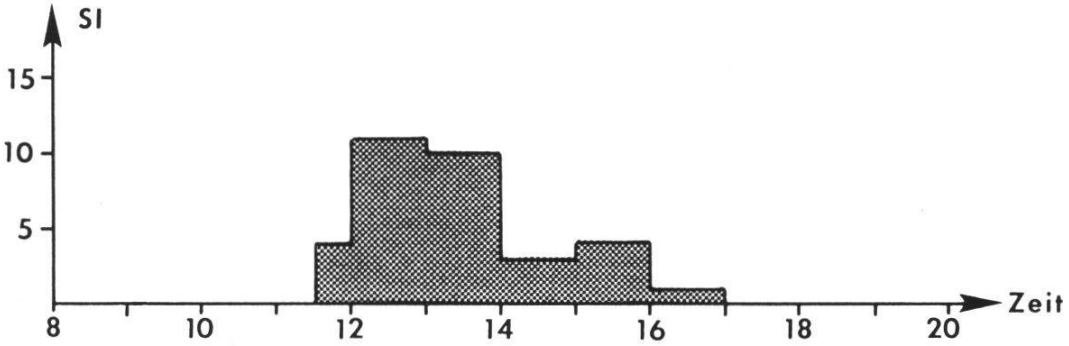
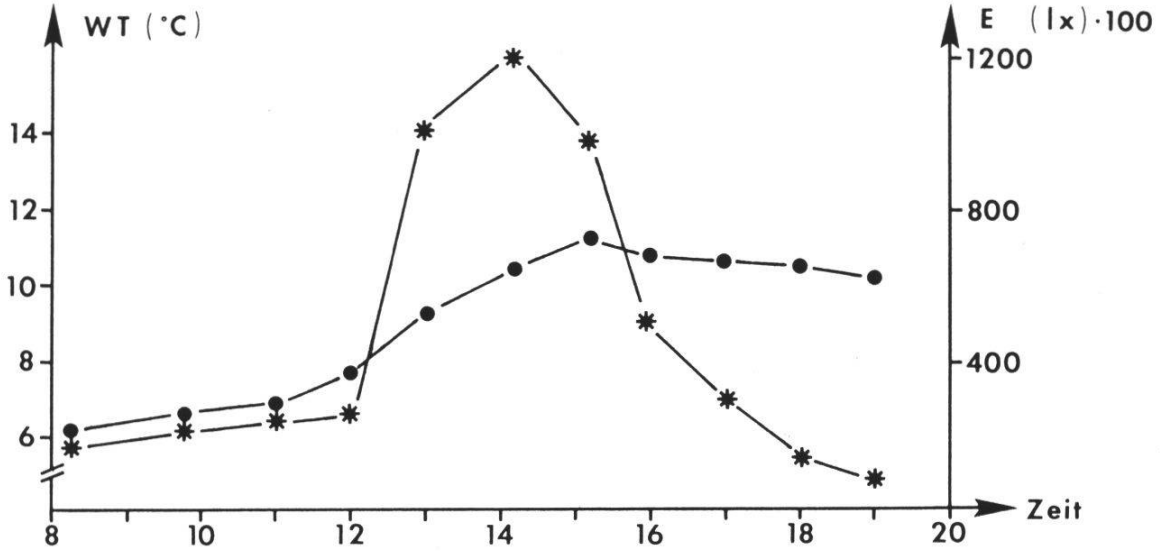


Abb. 23: Emergenzstelle E3. * = Beleuchtungsstärke, ● = Wassertemperatur.

A. Beschreibung der Fangstelle

Ort	: Saane/Hauterive
Datum	: 14.05.87
Grundfläche der Emergenzfalle	: 1 m^2
Strömung	: 0 cm/s
Wassertiefe	: 6 cm
Substrat	: Geröll (3. bis 5. Substratklasse), Steine ragen z.T. aus dem Wasser.

B. Wassertemperatur und Beleuchtungsstärke



C. Schlüpfrate

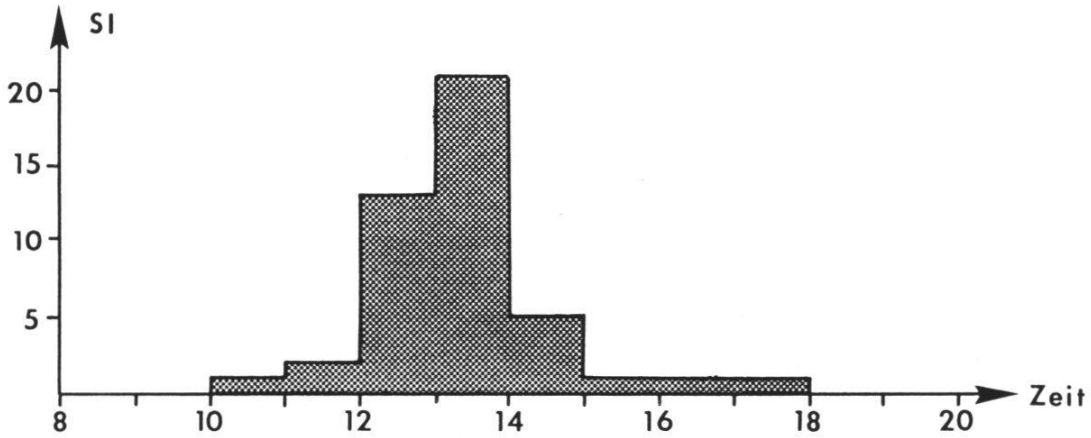
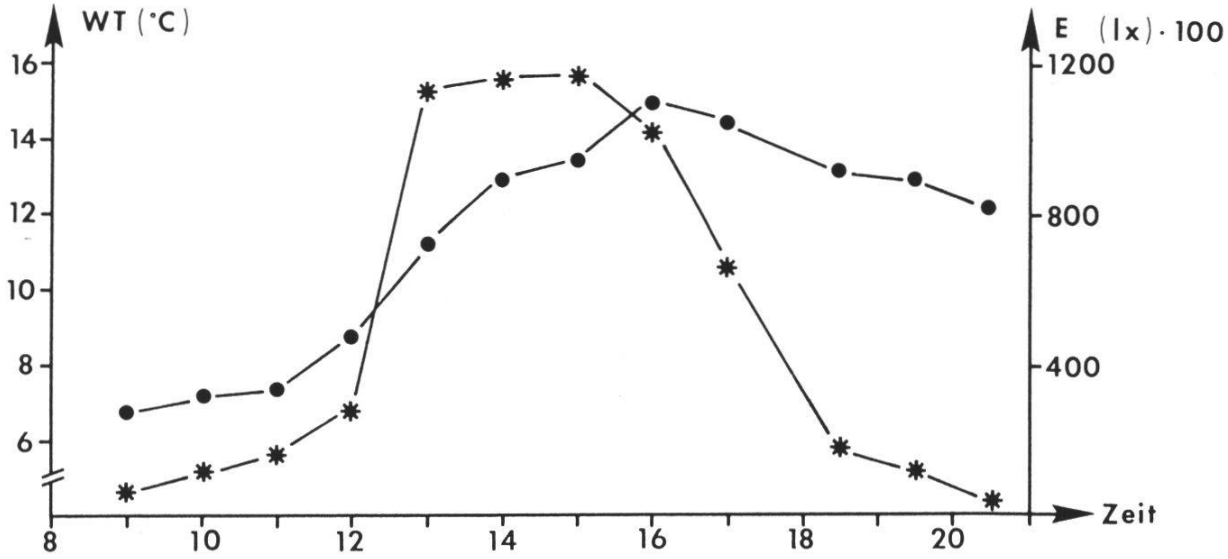


Abb. 24: Emergenzstelle E4. * = Beleuchtungsstärke, ● = Wassertemperatur.

A. Beschreibung der Fangstelle

Ort	: Saane/Hauterive
Datum	: 23.05.87
Grundfläche der Emergenzfalle	: 1 m^2
Strömung	: 0 bis 6 cm/s
Wassertiefe	: 3 bis 6 cm
Substrat	: Geröll (3. bis 4. Substratklasse), Steine ragen z.T. aus dem Wasser.

B. Wassertemperatur und Beleuchtungsstärke



C. Schlüpfrate

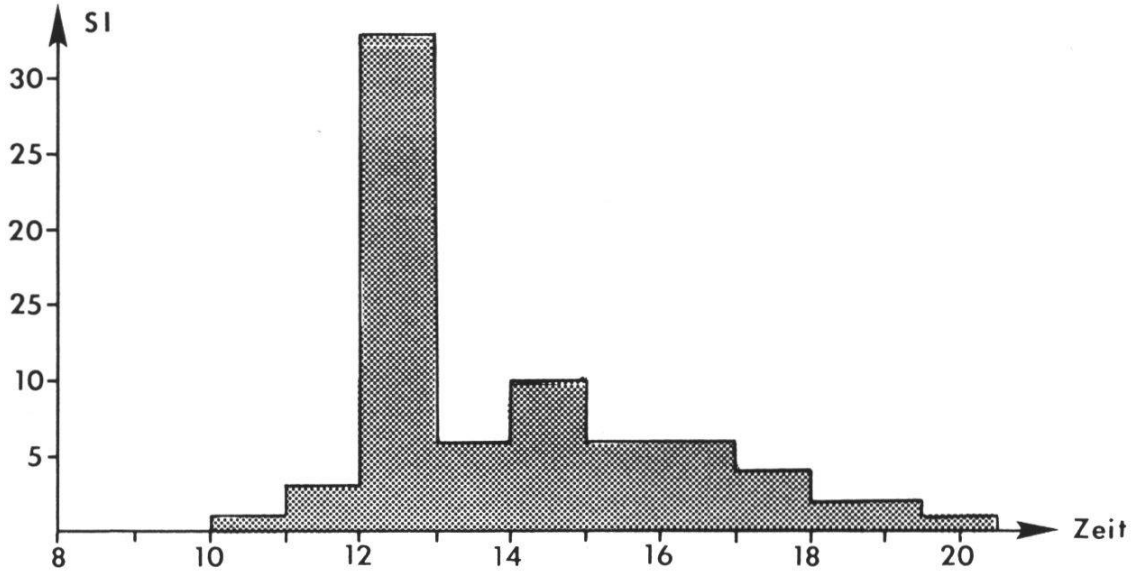


Abb. 25: Emergenzstelle E5. * = Beleuchtungsstärke, ● = Wassertemperatur.

(14.5.1987 und 23.5.1987) verbessert hatte, schlüpften jene Subimagines, welche eigentlich schon am Vortag hätten emergieren können, bereits am Morgen des Fangtages.

Die Emergenz nahm in E4 und E5 nach Erreichen ihres Maximums rasch ab und blieb jeweils für den Rest des Tages sehr tief. Dieser Emergenzverlauf kann man auch in der Abb. 23, wenn auch etwas weniger deutlich, erkennen. Im Gegensatz zu RIEDERER (1980) konnten wir nur monomodale Emergenzkurven festhalten. Das auffallende Absinken dieser Kurven nach Erreichen ihres mittäglichen Maximums hängt möglicherweise mit der Wassertemperatur zusammen. Überschreitet diese einen gewissen Schwellenwert, so wird der Emergenzvorgang für den Rest des Tages gehemmt. In E3, E4 und E5 betrug dieser Schwellenwert etwa 10°C.

Bei E5 (Abb. 25) dauerte die Tagesemergenz am längsten (bis 20.30 Uhr). An diesem Emergenztag waren die Wassertemperaturen am Morgen bereits relativ hoch (aber immer noch unter 8°C). Durch diese hohen und günstigen Temperaturen wurden möglicherweise sehr viele Nymphen in ihrer Entwicklung beschleunigt. Deshalb emergierten, trotz hoher Wassertemperaturen, auch am Nachmittag und Abend noch relativ viele Subimagines.

Abb. 21 und Abb. 22 zeigen den Verlauf der Emergenzkurve bei schlechten Wetterbedingungen (bewölkt, ab 15 Uhr z.T. Regen). Die Schlüpfraten sind hier, verglichen mit jenen von Abb. 23, 24 und 25, sehr gering. Dies ist möglicherweise eine Folge der geringen Sonneneinstrahlung, kann aber auch von den hohen Wassertemperaturen (>10°C) oder vom frühen Zeitpunkt in der Emergenzperiode herrühren.

2.3.3. Das Flugverhalten der Subimagines

2.3.3.1. Methodik

Das Flugverhalten der frisch emergierten Subimagines wurde anhand von Feldbeobachungen, die sich nach den drei Kriterien Flugrichtung (gewässerauf- bzw. -abwärts oder quer zum Gewässerverlauf), angestrebtes Flugziel und Flugart (flach über dem Boden, schwach oder steil aufsteigend) richteten, aufgezeichnet.

2.3.3.2. Ergebnisse

Die Ergebnisse dieser Beobachtungen lassen sich wie folgt zusammenfassen: Schlüpften die Subimagines bei hoher Luftfeuchtigkeit, d.h. an bedeckten, regnerischen Tagen oder in den Morgenstunden bis Mittag, dann verweilten sie oft sehr lange (15 bis 30 Minuten) am Boden. Dabei «hüpften» oder krochen sie von Stein zu Stein und kamen immer wieder mit dem Wasser in Berühung. Vereinzelt wurden sie auch von der Strömung erfaßt

und vom Ufer weggeschwemmt. Falls diese weggeschwemmten Subimagines nicht zufällig auf eine trockene Stelle (z.B. einen Stein) zudrifteten, gelang es ihnen nicht mehr, sich von der Wasseroberfläche zu lösen. Auf dem Wasser treibend fielen sie so den Fischen als Beute zum Opfer. Bei trockenem Wetter und direkter Sonneneinstrahlung (Mittag und Nachmittag) wurden die Subimagines jedoch schon nach ein bis zwei Minuten flugaktiv. Es scheint, daß der Körper zuerst trocknen und sich erwärmen muß, bevor die Flugaktivität einsetzen kann. Der Wegflug von der Emergenzstelle in die wind- und sonnengeschützte Uferbaumzone wirkt sehr schwerfällig und ähnelt demjenigen einer Motte. Sehr viele Subimagines wurden auf ihrem ungeschützten Flug von Vögeln erbeutet, so daß auch hier eine Dezimierung der Population stattfand. Die plötzlich zunehmende Flugaktivität der Vögel über der Wasseroberfläche und entlang der Ufer gab uns mit der Zeit einen direkten Hinweis auf die Emergenz.

Die Flüge der Subimagines veliefen hauptsächlich quer zum Fließgewässer oder waren nur schwach gewässeraufwärts- bzw. -abwärtsgerichtet. Die letzten beiden Flugrichtungen waren jedoch eher vom Wind abhängig und tendierten ebenfalls zum Ufer hin. Stark gewässeraufwärts- bzw. -abwärtsgerichtete Flüge waren selten. Allgemein war eine aufsteigende Flugtendenz feststellbar. Das angestrebte Flugziel lag im oberen Teil der Uferbäume ca. 10 bis 15 m über dem Boden. Die Subimagines suchten also keine neuen Bachstellen auf, ein Kompensationsflug scheint ebenfalls ausgeschlossen. Dies wird durch die Ergebnisse von KELLER (1975) bestätigt, der mit seinen Versuchen an der Flugmühle für *E. venosus*-Subimagines eine Flugleistung von unter einem Kilometer nachwies. Diese geringe Flugleistung ermöglicht, so KELLER, keinen Kompensationsflug. Die von uns beobachteten Subimagines suchten bevorzugt jene Bäume auf, welche der Emergenzstelle am nächsten lagen (direkt benachbarte Uferbäume). Bachüberquerungen waren selten.

Da sich im Labor zwischen der Subimaginal- und der Imaginalhäutung keinerlei Aktivitäten nachweisen ließen, darf angenommen werden, daß die Subimagines ihre letzte Häutung in den oberen Bereichen der Uferbäume abwarten und keine weiteren Flüge unternehmen. Ersteres läßt sich auch dadurch bestätigen, daß wir nach wiederholtem Absuchen der unteren Baumbereiche und der Strauchschicht (Höhe zwsichen 0 und 5 m) auf einer Länge von ca. 100 m an vier Tagen insgesamt nur gerade sechs Subimagines und keine Subimago-Exuvien fanden.

Alle an den Bäumen und im Gebüsch gefundenen Subimagines sowie jene in den Baumnetzchen (folgendes Kap. 2.3.4.) klammerten sich an der Unterseite von Laubblättern fest. Diese hängende Ruhestellung schützt die Tiere vor Regen und vor zu starker Sonneneinstrahlung (verminderte Austrocknungsgefahr).

2.3.4. Dauer des Subimaginalstadiums

2.3.4.1. Methodik

Die Dauer des Subimaginalstadiums konnte im Feld im Hilfe von Baumnetzchen festgestellt werden. Diese Netzchen bestehen aus einem becherförmigen Drahtgerüst, welches mit einem grobmaschigen (Maschenweite: 0,8 mm) und lichtdurchlässigen Stoff umgeben ist. Frisch geschlüpfte Subimagines wurden einzeln in solche Netzchen gegeben. Diese fixierten wir in beschatteter Lage, etwa auf Körperhöhe, an belaubten Ästen. Es wurde darauf geachtet, daß mindestens ein Laubblatt vom Netzchen umschlossen war. So konnten sich die Subimagines an der Blattunterseite (natürliche Stellung) festhalten. Die Netzchen wurden während des Tages von 7 bis 21 Uhr regelmäßig kontrolliert.

2.3.4.2. Ergebnisse und Diskussion

Das Subimagostadium dauerte in den aufgehängten Netzchen im Freien ca. 3,5 Tage. Da jedoch alle Subimagines am gleichen Tag (23.5.1987) schlüpften, nur sechs Tiere untersucht wurden und zudem die Netzchen nicht im oberen, von den Subimagines bevorzugten Teil der Uferbäume, sondern im Gebüsch etwa auf Körperhöhe hingen, dürfen die Befunde nicht verallgemeinert werden.

Aus der Literatur sind uns nur die Laboraufzeichnungen von RAWLINSON (1939) bekannt. Bei den von ihr untersuchten Subimagines des River Alyn (21. Mai 1932 und 1937) dauerte das Subimagostadium zwei Tage. In unserem eigenen Labor variierte die Länge des Subimagostadiums bei einer Raumtemperatur von 14 bis 17°C und einem Hell-Dunkel-Rhythmus von 12 Stunden zwischen 2,5 und 3,5 Tagen.

2.3.5. Kopulation und Eiablage

2.3.5.1. Methodik

Das Flug- und Kopulationsverhalten von *E. venosus* soll anhand von Feldbeobachtungen beschrieben werden. Um sicher zu gehen, daß die gesichteten Schwärme tatsächlich aus *E. venosus*-Imagines bestanden, wurden einzelne Tiere mit dem Luftnetz eingefangen und anschließend im Labor unter dem Binokular bestimmt. Zusätzlich wurden, um Bestimmungsfehler möglichst auszuschließern, alle gesammelten Imagines enzymelektrophoretisch analysiert (Kap. 3).

2.3.5.2. Resultate

Die ersten Kopulationsflüge der *E. venosus*-Imagines wurden an der Saane am 28.5.1987, an der Galtera am 5.6.1987 beobachtet. Von da an traten bis Ende Juni regelmäßig, d.h. bei sonnigem Wetter täglich, Kopula-

tionsflüge auf. Von Anfang Juli bis Mitte September konnten an beiden Probestellen keine Schwärme mehr beobachtet werden. Ab Mitte September 1987 traten dann an beiden Bachstellen wieder vereinzelt Imagines auf. Diese bildeten jedoch nur noch Gruppen von 3 bis 6 Tieren, oft sah man sie auch nur im Einzelflug. Ab Mitte Oktober konnten weder an der Saane noch an der Galtera fliegende Imagines gefunden werden.

Während der Monate Juni und September/Oktober, an denen Adulttiere auftraten, beobachteten wir an beiden Probestellen folgendes:

- Fliegende Imagines traten hauptsächlich an sonnigen und eher warmen Tagen auf. Die Zahl der beobachteten Imagines ging an windigen, bedeckten Tagen stark zurück; an Regentagen wurden nie Imagines beobachtet.
- Fliegende Imagines erschienen immer ab Mittag und verschwanden erst beim Einsetzen der Dämmerung. Bei schlechtem Wetter verkürzten sich die Flugzeiten stark.
- Die Imagines flogen meist in Schwärmen. Diese Schwärme traten während der ganzen Beobachtungszeit konstant an derselben Stelle auf.
- Die Schwärme erschienen immer über dem fließenden Wasser, wo die Strömung relativ stark war. An der Saane befanden sich die Schwärme in der Nähe der steil abfallenden Felsen des rechten Ufers (Kap. 2.1.1.2.) etwa in einer Höhe von 5 bis 10 m. Es schien, daß dieser Platz am besten vom Wind geschützt war. An der Galtera trafen wir die Schwärme ausschließlich im oberen Teil der Probestelle in einer Höhe von 4 bis 8 m ebenfalls in windgeschützter Lage an.
- Bei plötzlich auftretenden Windböen lösten sich die Schwärme sofort auf. Nach Abklingen der Böen erschienen die Imagines aber sogleich wieder.
- Die Schwärme waren nie sehr dicht und ließen sich räumlich weniger klar abgrenzen als etwa die ebenfalls beobachteten Kopulationsschwärme von *Ecdyonurus dispar* (Heptageniidae).
- Im Schwarm selber waren die männlichen Tiere, soweit man dies beobachten konnte, gegenüber den weiblichen Tieren stark übervertreten. Im Flug richteten sich die männlichen Imagines mit nach vorne ausgestreckten Vorderbeinen und nach hinten ausgespreizten Cerci immer gegen den Wind aus. In dieser Flugstellung bewegten sie sich periodisch auf- und abwärts. Diese vertikalen Auf- und Abwärtsbewegungen wurden häufig durch kurze Horizontalflüge gegen den Wind unterbrochen.
- Weibliche Imagines konnten im Schwarm nur in Kopulation mit männlichen Imagines beobachtet werden. Hingegen sahen wir zahlreiche Weibchen, welche den Schwarm verließen, mit unruhigen Bewegungen auf die Wasserfläche zuflogen und diese zur Eiablage ein- bis zweimal kurz

berührten. Der Körper der Weibchen war bei der Eiablage immer parallel zur Strömung gerichtet, der Kopf gewässerabwärts. Ob die Weibchen nach der Eiablage wieder in den Schwarm zurückflogen, konnte nicht beobachtet werden.

2.3.5.3. Diskussion

Die ersten fliegenden Imagines konnten erst 20 Tage nach Einsetzen der ersten Emergenzperiode beobachtet werden. Auch RAWLINSON (1939) berichtet, daß die ersten Imagines erst 8 bis 20 Tage nach dem Beginn der Emergenzzeit auftraten. Im Labor leben Imagines nach eigenen Feststellungen vier bis fünf Tage. Möglicherweise können jedoch Adulttiere in der natürlichen Umgebung bei niedrigen Lufttemperaturen und schlechter Witterung viel länger überleben als unter künstlichen Laborbedingungen. Schlechte Witterungsverhältnisse herrschten auch in der ersten Maihälfte des Untersuchungsjahres 1987. Diese war sehr niederschlagsreich und kalt. Bis zum 25. Mai 1987 lag die mittlere tägliche Lufttemperatur bei 8,5°C; in der Nacht sanken die Temperaturen noch bis zu −1,2°C ab (nach Angaben der meteorologischen Station von Grangeneuve). Erst nach dem 25. Mai 1987 wurden die Tage bedeutend wärmer.

An beiden Probestellen schwärmten die Imagines ausschließlich über dem Gewässer. Diese Aussage steht im Widerspruch zu RAWLINSON (1939), welche nie Schwärme über der Wasseroberfläche beobachtet hat.

Entsprechend den kleinen «Sommerpopulationen» (Kap. 2.2.4.) traten im Sepember/Oktober Imagines viel seltener und nur in kleinen Schwärmen oder vereinzelt auf.

Sonnige und windstille Tage scheinen die wichtigste Voraussetzung für das Auftreten von Kopulationsschwärmen zu sein. An diesen Tagen ist der optische Eindruck der schwärmenden Männchen auf die Weibchen am besten. Dies garantiert eine hohe Kopulationsrate. Bei starkem Wind und bei Regen scheinen die Imagines fluguntüchtig zu sein.

Die Eier werden von *E. venosus* direkt ins fließende Wasser abgelegt. Es ist interessant, daß sich *E. venosus* bei der Eiablage grundsätzlich anders verhält als die nahe verwandte Art *E. dispar*. Nach eigenen Beobachtungen suchen *E. dispar*-Weibchen zur Eiablage strömungsfreie Wasserstellen in den Uferregionen auf. Bei der Eiablage setzt sich das *E. dispar*-Weibchen so auf einen aus dem Wasser ragenden Stein, daß sein Abdomen die Wasseroberfläche berührt. Durch ruckartige Körperbewegungen werden dann die Eier ins Wasser abgegeben. Im übrigen unterscheidet sich auch das Flugverhalten der männlichen Imagines von *E. dispar* stark von jenem der *E. venosus*-Männchen. Während letztere wie oben erwähnt hoch über dem strömenden Wasser schwärmen, fanden wir die Schwärme von *E. dispar* im Bereich der

benetzten Uferzone knapp über dem Boden bzw. Wasserspiegel in eher schattigen Bereichen. Daß es sich bei den hier beobachteten Individuen tatsächlich um *E. dispar* handelte, konnten wir sowohl morphologisch als auch enzymelektrophoretisch eindeutig nachweisen.

3. Enzymelektrophoretische Untersuchungen

3.1. Ziele

Im Kap. 2.2.1. «Taxonomische Abgrenzungen der *E. venosus*-Populationen» haben wir bereits erwähnt, daß in beiden Probestellen die drei nahe verwandten Arten *E. venosus* (FABRICIUS, 1775), *E. torrentis,* KIMMINS, 1942, und *E. dispar* (CURTIS, 1834) gefunden wurden. Die taxonomische Trennung dieser Arten ist morphologisch möglich und durch die enzymelektrophoretischen Untersuchungen von ZURWERRA et al. (1987) und HEFTI et al. (1988) bestätigt worden. Anhand von früheren faunistischen Arbeiten (ZURWERRA et al., 1984) ist in der Umgebung von Freiburg noch eine weitere *Ecdyonurus*-Art zu erwarten. Es handelt sich dabei um *E. forcipula* (PICTET, 1843). Im Gegensatz zu den drei obigen Arten sind sich *E. forcipula* und *E. venosus* sowohl morphologisch als auch in ihrem Lebenszyklus sehr ähnlich. Die enzymelektrophoretischen Untersuchungen von ZURWERRA et al. (1987) und HEFTI et al. (1988) haben jedoch gezeigt, daß eine eindeutige Trennung von Populationen dieser beiden Arten möglich ist. Um eine sichere Artenbestimmung vornehmen zu können, mußten wir folglich auf die enzymelektrophoretische Trennungsmethode zurückgreifen. Die Analysen der Elektrophoresen habenn wir im Sinne der Arbeiten von ZURWERRA et al. (1986, 1987) ausgewertet. Es stand uns im weiteren Referenzmaterial von verschiedenen Populationen der Schweiz zur Verfügung.

Mit Hilfe der Enzymelektrophoresen ist es ferner möglich, die intraspezifischen genetischen Variabilitäten einer Population zu bestimmen und diese mit jenen anderer Populationen derselben Art zu vergleichen (FERGUSON, 1980). So können unsere Elektrophoresen Hinweise geben, ob die im Frühjahr 1987 und die im Herbst 1987 emergierten Individuen von *E. venosus* derselben Population oder zwei unabhängigen Populationen angehören.