

BERICHTE

der Limnologischen Flußstation Freudenthal

Außenstelle der Hydrobiologischen Anstalt

der Max-Planck-Gesellschaft

III

HANN.-MÜNDEN 1952

Das vorliegende Heft der "Berichte" widmen
die Mitglieder der Limnologischen Flußstation Freudenthal
ihrem hochverehrten Lehrer, dem Direktor
der Hydrobiologischen Anstalt der Max-Planck-Gesellschaft,

Herrn Professor Dr. A. Thienemann

mit den besten Wünschen zu seinem 70. Geburtstage
am 7. September 1952!

Vorwort

Erstmalig erscheint unser bisheriger "Jahresbericht" in diesem Jahre unter dem Titel "Berichte der Limnologischen Flußstation Freudenthal". Diese Berichte sollen weiterhin jährlich erscheinen und laufend durchnummeriert werden.

Für das Zitieren der in den Berichten enthaltenen Arbeiten ist das Erscheinungsdatum der Berichte massgebend. Bei den bisherigen "Jahresberichten" hatten sich hier Unklarheiten ergeben. - Es liegen bisher folgende Berichte vor: I) Jahresbericht 1949 (zu zitieren Jber. L.F.F. I, 1950); II) Jahresbericht 1950 (zu zitieren Jber. L.F.F. II, 1951) und die vorliegenden Berichte (zu zitieren Ber. L.F.F. III, 1952).

In dieses Heft ist eine Bestätigungskarte eingelegt. Wir bitten die Empfänger unserer Berichte, diese Karte ausgefüllt an uns zurückzusenden.

Hann.-Münden, den 1. 7. 1952
Galgenberg 19

Limnologische Flußstation
Freudenthal

Literatur

1. MÜLLER, K. Fischereibiologische Untersuchungen an der Fulda, Diss. Kiel 1951
2. WILLER, A. und SCHNIGENBERG, E.
Untersuchungen über das Wachstum der Fische I. Über den Einfluss des Raumfaktors auf das Wachstum der Bachforellenbrut. Zeitschr.f. Fischerei Bd. XXV, 1927
3. HOFER, VOGT, GROTE
Die Süßwasserfische Mitteleuropas, Leipzig 1909
4. HOFER, VOGT, GROTE
Bildtafeln der Süßwasserfische Mitteleuropas, Leipzig 1909.

- - - - -

Die Plecopteren und das MONARDSche Prinzip

von Joachim Illies

MONARD untersuchte 1912 bei der Behandlung der Profundalfauna des Neuenburger Sees das Verhältnis von Gattungszahl zu Artzahl in verschiedenen Biotopen. Er kam zu dem Ergebnis, dass sich dieses Verhältnis (generischer Koeffizient) in dem Maße dem Wert 1 nähert, in dem das Lebensmilieu der betreffenden Bevölkerung gleichförmiger wird.

In einer ausführlichen Untersuchung (ILLIES 1952) wurde bereits dargelegt, unter welchen Bedingungen der generische Koeffizient = 1 wird: Der betreffende Biotop muss

1. von Verschleppung oder Einwanderung benachbarter Arten abgeschirmt sein,

2. von tiefgreifenden Veränderungen durch den "überorganischen Faktor" (THIENEMANN) verschont geblieben sein,
3. seine entscheidende Milieustruktur während der Eiszeit (allgemeiner gesagt: in der plastischen Phase der betreffenden Stammart) erfahren haben.

Alle diese Voraussetzungen treffen für die limnischen Biotope des Bergbaches in besonderem Maße zu, so dass das MONARDsche Prinzip in diesen Bereichen folgende konkrete Form annimmt:

"In den Biotopen des Mittelgebirgsbaches findet sich von jeder Gattung gewöhnlich nur eine Art. Wenn weitere Arten auftreten, so sind sie entweder erratisch, oder sie besiedeln verschiedene Habitats des betreffenden Biotops, oder aber sie haben deutlich unterschiedene Flugzeiten" (ILLIES, 1952 p. 593).

Die im vorliegenden (und im vorjährigen) Jahresbericht veröffentlichten Listen der Ephemeropteren, Plecopteren und Trichopteren der Fulda enthalten von einigen Gattungen zahlreiche Arten. Damit ist die Möglichkeit gegeben, die Richtigkeit der obigen Behauptung erneut zu überprüfen.

Wenn wir in den erwähnten Faunenlisten von Arten gleicher Gattungen absehen, die die Fulda in verschiedenen Regionen besiedeln (z.B. Hydropsyche, Brachycentrus, Isoperla), so verbleiben doch einige Gattungen, die im gleichen Biotop (vor allem Fundort Obernhausen) mit mehreren Arten auftreten. Dies gilt im besonderen für die Plecopteren der Gattungen Protonemura, Nemoura, Amphinemura und Leuctra.

Unter den Ausnahmen vom MONARDschen Prinzip wurden die verschiedenen Flugzeiten bereits erwähnt (Saisonformen bei MONARD) und es wurde (ILLIES, 1.c.) bereits darauf hingewiesen, dass die Plecopteren in besonderem Maße zu diesen Flugzeitspezialisten zu zählen sind. Es wurden dort aber nur zwei oder höchstens drei (Leuctra) Arten der betreffenden Gattungen

berücksichtigt, die als Frühjahr-, Sommer- und Herbstflieger deutlich zu unterscheiden waren.

Im vorliegenden Falle jedoch haben wir es z. T. mit mehreren - in der Gattung *Leuctra* z.B. mit sechs - verschiedenen Arten zu tun und es bleibt zu untersuchen, wie weit auch hier noch isolierte Flugzeiten festzustellen sind.

Eine einfache Aufzählung der Monate, in denen die betreffenden Arten gefangen wurden, zeigt zwar insgesamt deutliche Unterschiede, bei zeitlich benachbarten Arten jedoch fast stets Überschneidungen. So wurden z.B. die Arten der Gattung *Leuctra* in folgenden Monaten gefunden:

<i>L. prima</i>	III, IV
<i>L. nigra</i>	V
<i>L. inermis</i>	V, VI, VII
<i>L. albida</i>	VII, VIII, IX
<i>L. braueri</i>	VIII, IX, X
<i>L. digitata</i>	IX, X, XI

Diese Angaben stammen von Fängen, die an der gleichen Stelle des Fuldaoberlaufes (Erlenwäldchen oberhalb Straßenbrücke Obernhausen) gemacht wurden. Dieser Ort wurde einmal in jedem Monat mit möglichster Gründlichkeit auf einer ca. 100 m langen Strecke auf Imagines abgesammelt. Diese Absammlung wurde stets im ersten Drittel des Monats vorgenommen. Die obigen Angaben besagen also z.B. für *L. braueri* (VIII, IX, X) nicht, dass diese Art vom 1. August bis zum 31. Oktober fliegt, sondern lediglich, dass sie am 8. August, 7. September und 1. Oktober angetroffen worden ist. Gleiche Zahlen bei verschiedenen Arten (z.B. IX bei *L. albida*, *braueri* und *digitata*) besagen aber, dass diese Arten nicht nur im gleichen Monat sondern auch am gleichen Tage zusammen gefangen wurden.

Die Überschneidungen im Auftreten der einzelnen, zeitlich benachbarten Arten sind also ganz deutlich.

Nun gab jedoch das verhältnismässig zahlreiche Material der einzelnen Monatsfänge die Möglichkeit, die Analyse der Flugzeit zu verfeinern. Dies geschah durch Untersuchung des Geschlechterverhältnisses und des Zustands der Weibchen. Auf diese Weise treten auffällige Gesetzmässigkeiten im Ablauf der Flugzeit jeder Art deutlich hervor:

Beim erstmaligen Auftreten einer Art finden wir Männchen in der Überzahl bzw. ausschliesslich. Im Höhepunkt der Flugzeit treten beide Geschlechter in etwa gleicher Zahl auf, und im jeweils letzten Monat des Auftretens der Art war sie nur oder fast nur durch Weibchen vertreten. Diese Weibchen hatten dann ihre Eier bereits (oder doch zum grössten Teil) abgelegt (Bei Nemouriden-Weibchen ist das Abdomen in diesem Zustand stark geschrumpft und kürzer als die Hinterschenkel. Bei Leuctra-Weibchen enthält das geöffnete Abdomen nur noch lockeres Fettgewebe.).

Das so gewonnene Bild vom Verlauf der Flugzeit einer Art entspricht dem, was schon SCHÖNEMUND (1924) und BRINCK (1949) beobachteten: Die Flugzeit beginnt mit dem Schlüpfen der Männchen. Auf ihrem Höhepunkt sind Männchen und Weibchen gleichmässig vertreten. Die Männchen sterben nach der Kopulation bald ab. Die Weibchen beginnen unmittelbar nach der Kopulation mit der Eiablage, die nach ca. einer Woche beendet ist. Die Gesamtlebensdauer der einzelnen Individuen überschreitet selten vier Wochen.

Die Abb. 1 zeigt das Auftreten der einzelnen Arten der Gattungen Leuctra, Protonemura, Nemoura und Amphinemura unter Berücksichtigung des jeweils zu beobachtenden Stadiums der Flugzeit.

Da - wie betont - in jedem Monat nur ein Fang durchgeführt werden konnte, kann nicht erwartet werden, dass sich bei der vorliegenden Untersuchung die drei Stadien der Flugzeit bei jeder Art stets deutlich unterscheiden liessen. Auch wurden bei einigen Arten einzelne Stadien nicht beobachtet (s. L. prima, nigra, braueri).

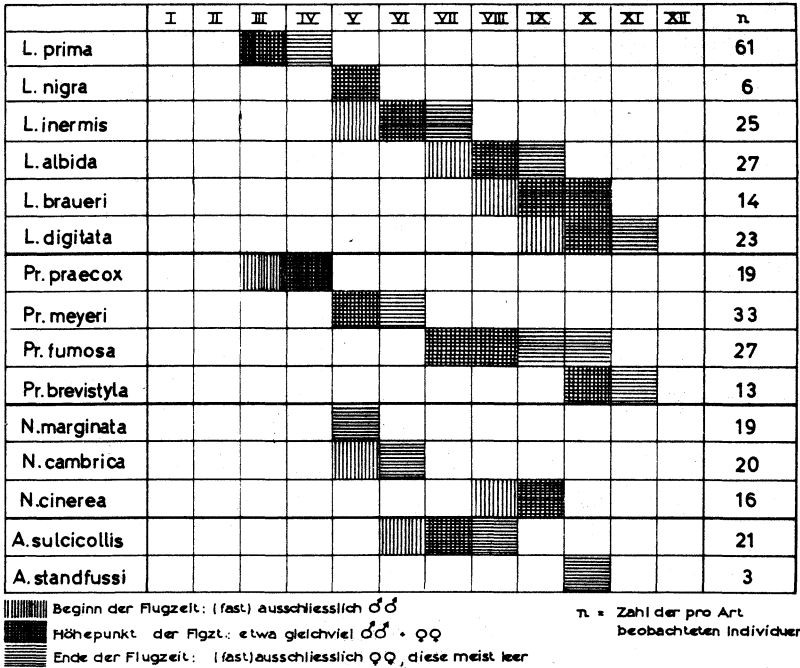


Abb. 1

Trotzdem zeigt die Abb. 1 deutlich, dass die Flugzeiten der einzelnen Arten jeder Gattung in ihren Höhepunkten voneinander unterschieden sind. Überschneidungen während der gesamten Dauer der Flugzeit entstehen durch die ersten Männchen einer Art, die auf die letzten Weibchen der anderen Art treffen.

BRINCK (1949, p.119) beobachtete, dass "the males do not mate until fully developed. The females, however, are often attacked as soon as they have left the nymphal skin". Weiterhin berichtet er (1. c.), dass die Männchen sowohl wie die Weibchen mehrmals kopulieren können. Dies sei aber

ohne Bedeutung für die Befruchtung der Eier, da das Weibchen bereits bei der ersten Kopulation eine Spermamenge aufnimmt und lebend in seiner Spermatheka verwahrt, die für die Befruchtung sämtlicher Eier ausreicht.

Berücksichtigen wir diese Tatsache, so ergibt sich z.B. für die engste beobachtete Überschneidung der Flugzeit (Abb. 1) für *L. albida*, *braueri* und *digitata* im IX (7. September) folgende Lage:

Von *L. digitata* treten soeben die ersten Männchen auf. Sie sind noch nicht voll entwickelt (oft an der ungenügenden Ausfärbung zu erkennen) und daher noch nicht kopulationsfähig bzw. noch nicht in der gleichen hohen Kopulationsstimmung wie die viel älteren Männchen von *L. braueri*. Diese fliegen bereits seit Wochen, sind völlig ausgereift und können die Weibchen der gleichen Art, die gerade schlüpfen, innerhalb kurzer Zeit befruchten. Von *L. albida* leben lediglich noch einige Weibchen, die ihre Eier bereits ganz oder fast ganz abgelegt haben. Würde ein solches Weibchen mit einem Männchen der anderen Art kopulieren, so wäre dies ohne Einfluss auf ihre bereits befruchteten Eier.

Damit zeigt sich, dass im vorliegenden Falle auch zeitlich benachbarte, in ihrer Flugzeit sich überschneidende Arten **g e n e t i s c h v ö l l i g v o n e i n a n d e r i s o l i e r t s i n d .**

Die Plecopteren erweisen sich somit erneut als Flugzeitspezialisten. Unter Berücksichtigung der entsprechenden Ausnahme (Temporalvarianten) bleibt das MONARDsche Prinzip für die hier untersuchten Arten in vollem Maße gültig, obwohl das Verhältnis Gattung: Art (generischer Koeffizient) wie $10 : 22 = 0,45$ ist.

In den anderen im gleichen Biotop untersuchten Insektenordnungen wurden solche Temporalvarianten fast garnicht aufgefunden - bei ihnen zeigt sich das MONARDsche Prinzip unmittelbar:

So flogen im gleichen Bereich im Laufe des Jahres

Ephemeropteren: 8 Arten aus 8 Gattungen
(gen. Koeff. = 1)

Trichopteren: 19 Arten aus 17 Gattungen
(gen. Koeff. = 0,89)

(Bei den Trichopteren stellt die Gattung *Rhyacophila* zwei Arten, von denen eine - *R. tristis* - im Sommer, die andere - *R. obliterata* - im Spätherbst fliegt. Bei der Gattung *Philopotamus* - mit den beiden Arten *ludificatus* und *variegatus* - ist eine Entscheidung über die ev. Unterschiede z.Zt. noch nicht möglich, da von *Ph. variegatus* nur wenige Exemplare gefangen wurden. Wahrscheinlich sind diese erratisch und stammen aus einem Nachbarbiotop).

Wir haben nunmehr nach dem Grunde für die auffallende Sonderstellung der Plecopteren zu fragen, die sich in ihrer Flugzeitspezialisierung und dem damit verbundenen polyspezifischen Auftreten im gleichen Biotop ausdrückt.

Sie hängt offensichtlich mit der Besonderheit zusammen, die das *W a c h s t u m* der Plecopterenlarven von dem anderer wasserbewohnender Insekten unterscheidet.

Bei anderen Wasserinsektenordnungen nämlich zeigt die Larvenentwicklung einen Verlauf, der - ebenso wie bei Landinsekten - von der Temperatur der Umgebung in starkem Maße abhängig ist. Unterschreitet die Temperatur in den Wintermonaten einen - artlich jeweils verschiedenen - bestimmten Punkt (Entwicklungsnullpunkt n. FRIEDERICHS 1930), so hört das Wachstum auf. Steigt dann die Temperatur im Frühjahr wieder an, so setzt das Wachstum beim Überschreiten dieses Punktes erneut ein, so dass diese Insekten ihre einjährige Entwicklung in zwei Etappen zurücklegen (bitemporäres Wachstum n. GISLEN 1944). Die Abb. 2 zeigt als Beispiel für diesen Wachstumsmodus die Längenzunahme der Larven einiger Ephemeropterenlarven während eines Jahres, wie sie vom Verfasser

(ILLIES 1952) für ein Biotop in einem Bergbach des Weserberglandes ermittelt wurde. Darüber ist der Jahrestemperaturverlauf des Wassers an der gleichen Untersuchungsstelle eingetragen.

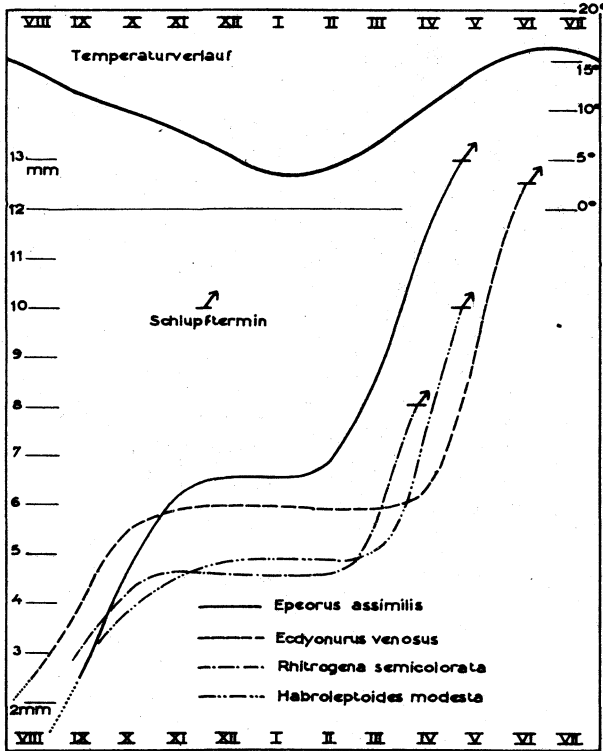


Abb. 2

Die Plecopterenlarven aber wachsen nach einem anderen Modus, wie Abb. 3 an drei Arten des gleichen Biotops zeigt. Die Winterkälte macht sich nicht bemerkbar, das Wachstum verläuft im ganzen langsamer, aber stetig während des ganzen Jahres. BRINCK (1949) stellte das gleiche Verhalten bei den von ihm untersuchten südschwedischen Plecopterenpopulationen fest und nannte diesen Wachstumstyp "hibernal growth".

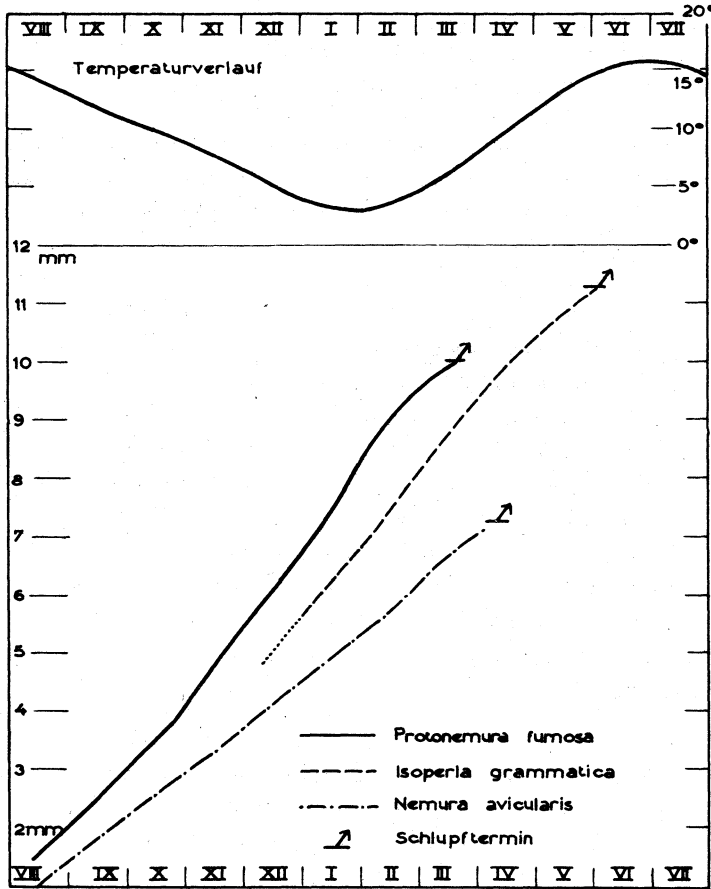


Abb. 3

Nun bedeutet das hibernal growth nicht, dass die Plecopteren garkeinen Entwicklungsnullpunkt haben. In Biotopen, wo das Wasser im Winter friert (nordschwed. Seen und Flüsse) ist vielmehr ein deutlicher Wachstumsstillstand zu bemerken. Der Unterschied zwischen den Plecopteren und anderen Wasserinsekten liegt also lediglich darin, dass der Entwicklungsnullpunkt bei den ersteren deutlich niedriger liegt als bei diesen. Er liegt bei Plecopteren bei oder nur wenig über 0°,

eine Temperatur, die vom Wasser der Mittelgebirgsbäche fast nie erreicht wird, so dass es hier zu dem geschilderten stetigen Wachstum kommt.

Entsprechend dieser Anschauung zeigen die von BRINCK (1949, Abb. 30 B) mitgeteilten Wachstumskurven für Plecopterenarten aus dem extrem eustatischen Quellmilieu das stetige Wachstum besonders deutlich. (Quellen haben bekanntlich nur eine sehr geringe - oder gar keine - Temperaturschwankung um einen Mittelwert, der in seiner Höhe der mittleren Jahrestemperatur des betreffenden geographischen Areals entspricht. Die Tatsache, dass Ephemeropteren in unseren Quellen nur erratisch auftreten, dürfte daher darin begründet sein, dass die mittlere Quelltemperatur dem Entwicklungsnullpunkt dieser Tiere zu sehr benachbart ist, als dass es zu einem Wachstum kommen könnte. D.h. physiologisch ausgedrückt: die nutzbare Wärme reicht zwar aus für den Betriebsstoffwechsel, nicht aber für ein Anlaufen des Baustoffwechsels. Larven von Bachephemeropteren können also in eustatischen Mittelgebirgsquellen zwar leben, nicht aber wachsen.)

Und ebenfalls ganz im Sinne dieser Anschauung zeigt sich eine leichte Verzögerung (aber doch kein Stillstand) des Wachstums bei Plecopteren-Populationen aus Gewässern mit einer grösseren Temperaturamplitude als in Mittelgebirgsbächen (s. BRINCK Abb. 29 A).

Welche Bedeutung hat nun die Höhe des Entwicklungsnullpunktes der Larven für die Flugzeit der Imagines?

Es liegt auf der Hand, dass Larven vom Typ des bitemporalen Wachstums (Abb. 2) in ihrer Entwicklung auf Schwankungen im Temperaturverlauf ihres Milieus deutlich reagieren werden: Der Entwicklungsnullpunkt wird in einem Jahre mit kühlem Frühjahr Wochen später überschritten werden als in einem anderen Jahr mit gleichmässig warmer Frühjahrstemperatur. Hat das Wachstum im Frühjahr aber eingesetzt, so wird die Zeit bis zum Erreichen der Schlupfreife weiterhin

abhängen von der Grösse, mit der es begonnen wird. Diese, d.h. die Grösse, welche die Larven bis zum Beginn der Überwinterung bereits erreicht hatten, ist abhängig vom Ende der herbstlichen Zuwachsperiode. Auch hier wird ein warmer Herbst das Erreichen des Entwicklungsnullpunktes um Wochen verschieben gegenüber einem kühlen Herbst in einem anderen Jahre. Schliesslich aber ist die Entwicklung der Larven von ihrem Beginn abhängig, d.h. vom Datum der Eiablage und damit von den Entwicklungsbedingungen der vorangegangenen Generation.

Arten mit deutlich bitemporalem Wachstum, d.h. mit hohem Entwicklungsnullpunkt, werden also einen jährlichen Flugzeitbeginn haben, der von den speziellen Temperaturbedingungen während einiger kritischer Monate des betreffenden Jahres beeinflusst ist. Im Mittel über mehrere Jahre wird die Flugzeit dieser Arten sehr ausgedehnt sein und die normale Lebensdauer der Einzelindividuen sowie auch die Flugzeit der einzelnen Jahre bei weitem überschreiten (Dies zeigen z.B. die von THIENEMANN 1951 mitgeteilten Flugzeiten von *Chironomus bathophilus* = *anthracinus* im Plöner Seengebiet 1918 - 1950). Hinzu kommt noch, daß die Flugzeit, auch wenn die Schlupfreife bereits erreicht ist, oft erst bei ganz bestimmten klimatischen Verhältnissen einsetzt, die dann zum Massenschwärmen führen können.

Aus diesen Gründen findet man eine Flugzeitspezialisierung bei Arten mit bitemporalem Wachstum gewöhnlich nur in grobem Maße, etwa in der Form von "Frühjahrs-", "Sommer-" und "Herbstfliegern", und muss ihr Auftreten in einem Biotop mit einer Unsicherheit von einigen Wochen angeben.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei den Plecopteren mit ihrem niedrigen Entwicklungsnullpunkt. Da er beim jährlichen Temperaturverlauf im Mittelgebirgsbach niemals unterschritten wird (Abb. 3), da also überhaupt kein Wachstumsstillstand während des Winters eintritt, sind die speziellen klimatischen Bedingungen der einzelnen Jahre ohne

wesentlichen Einfluss auf die Entwicklungsdauer dieser Arten. Auch bei ihnen ist das Wachstum natürlich von der Temperatur abhängig. Ihr langsamer Baustoffwechsel und das Fehlen eines völligen Wachstumsstillstandes macht sie dabei aber unempfindlich für spezielle und kurzfristige Temperaturschwankungen und macht ihre Wachstumsgeschwindigkeit lediglich zur Funktion der insgesamt während der Entwicklungszeit zugeführten Wärme. (Dieser Vorgang ist zu vergleichen mit einer gedämpften Schwingung, die über die Gesamtzahl kleiner Impulse integriert, während eine ungedämpfte Schwingung für die Einzelimpulse "empfindlich" bleibt.)

Für die Gesamtwärme, die in einem Biotop zur Verfügung steht, ist die jährliche Durchschnittstemperatur ein genauerer Ausdruck als die Mittelwerte extremer Monate oder Jahreszeiten, welche bei den Plecopteren nur indirekt, auf dem Umweg über die Gesamtwärme von Einfluss auf die Entwicklungsdauer sind.

Dieser Umstand wurde bereits von BRINCK (1949) bemerkt, der hierzu schreibt: "It is curious that the annual mean values which are usually less valuable for ecological and zoogeographical purposes in this case (nämlich bei Betrachtung der Flugzeit) give a tolerably good limitation of the areas found when studying the present stoneflies." (1.c., p. 146).

Zweifellos sind nun die jährlichen Schwankungen um den Mittelwert der Jahrestemperatur sehr viel geringer als die um die Durchschnittstemperatur einzelner Monate. Dies gilt bereits für die Lufttemperatur der Umgebung, in weit verstärktem Maße jedoch für die des Wassers im untersuchten Milieu. Die hier behandelten Arten leben in einem Biotop (quellnaher Teil eines Mittelgebirgsbaches), dessen Temperatur direkt von der - weitgehend konstanten - Quelltemperatur abhängt. Diese ist selbst ein direkter Ausdruck des Jahres-Temperatur-Mittels und "puffert" die Temperaturextreme der Umgebung (Luft und Boden) zu einzelnen Jahres- und

Tageszeiten weitgehend ab, so dass die Temperaturamplitude im Biotop wesentlich kleiner ist als in der Umgebung.

Damit sind wir in der Lage zu folgern:

Der Beginn der Flugzeit einer Art, deren Entwicklungszeit ein direkter Ausdruck der Jahresmitteltemperatur ist, ist an jedem Ort sehr viel konstanter als der von Arten, bei denen sich Extreme einzelner Monate direkt auswirken.

Dieser Sachverhalt ist - wie oben ausgeführt - bei den Plecopteren im Gegensatz zu fast allen anderen Insekten gegeben. Wie gross diese Konstanz im Beginn der Flugzeit ist, mag eine Beobachtung von SCHÖNEMUND (1924, p. 27) zeigen: "Die einzelnen Arten treten im Laufe eines jeden Jahres mit einer solchen Regelmässigkeit auf, dass ihr Erscheinen an einem bestimmten Orte genau vorhergesagt werden kann. Bei Unterschieden wird es sich nur um einige Tage handeln." -

Nach der Untersuchung des Beginns der Flugzeit wenden wir uns nun der Länge der Flugzeit zu.

Die Flugperiode einer Art erstreckt sich vom Schlüpfen des ersten Individuums bis zum Tode des Zuletztgeschlüpfen. Sie ist also in ihrer Länge gleich der Schlüpfzeit der Art + der Lebensdauer der Imagines. Die Lebensdauer von Plecopterenimagines beträgt nach Angabe verschiedener Autoren fast nie mehr als 2 - 3 Wochen. Um diesen Zeitraum ist also die Schlüpfzeit der Arten kürzer als die zu beobachtende Flugzeit.

Während die Lebensdauer der Imagines einer Art kaum wesentlichen Schwankungen unterliegen dürfte, ist nun die Schlüpfzeit durchaus variabel. Ausführliche Untersuchungen hierüber hat vor allem NEERACHER (1910) angestellt. Er kam zu dem Schluss (l.c., p. 544): "Gleichartige Lebensbedingungen einer Larvengeneration bedingen eine gleichzeitige Entwicklung aller Individuen derselben Art und eine kurze Flugzeit der Imagines." In solchen gleichartigen Lebensbedingungen, d.h. in solch weitgehend eustatischem Milieu,

lebten in seinem Untersuchungsbereich (Rhein bei Basel) besonders die Bewohner der Flußsohle, an deren Flugzeit er seine Feststellung belegte.

Im selben Maße aber gilt diese Gleichartigkeit der Lebensbedingungen für die Bewohner des quellnahen Bachtails: Nahrungsangebot, Temperatur, Sauerstoffangebot usw. sind hier zwar zu verschiedenen Zeiten unterschiedlich, in jedem Zeitpunkt aber innerhalb des Biotops überall gleich. Auch hier sind deshalb die Flugzeiten der Plecopteren (und der meisten anderen Insekten) kurz.

Dies bedeutet, dass die Länge der zu beobachtenden Flugzeit bei Plecopteren im Areal gleicher Jahresmitteltemperatur (also bei konstantem Flugzeitbeginn) ein Ausdruck für die Ungleichheit der von ihnen besiedelten Biotope sein muss. In der Tat lässt sich ein solcher Zusammenhang aufweisen:

So zeigt die Tab. 3 bei BRINCK (1949, p. 142 - 144) für das Gebiet Südschwedens (Zone A), in dem die Oberflächentemperatur des Wassers im Jahresmittel 7° - $8,6^{\circ}$ beträgt, die Flugzeit von 27 Plecopterenarten. Ihre Dauer beträgt durchschnittlich 3,0 Monate. Länger als vier Monate fliegen nur drei Arten: *Nem. cinera* und *Nemurella picteti* 5 Monate und *Leuctra fusca* 6 Monate. Nun sind bekanntlich die beiden genannten Nemouriden die beiden einzigen Ubiquisten unter den Plecopteren, während *L. fusca* zumindest in Fließgewässern aller Art auftritt.

Entsprechendes gilt für die Art *Protonemura fumosa*, die in der Abb. 1 der vorliegenden Arbeit auffällt: Sie hat die grösste ökologische Amplitude innerhalb der Arten der Gattung (KÜHTREIBER 1934 meldet sie sogar aus Schilfsümpfen).

Kehren wir zu unserer Fragestellung zurück, so können wir nunmehr für die Bewohner der quellnahen Bachtteile zusammenfassend feststellen:

1. J ä h r l i c h e U n t e r s c h i e d e i m
Z e i t p u n k t d e s B e g i n n s d e r
F l u g z e i t s i n d b e i d e n P l e c o -
p t e r e n s e h r g e r i n g , d a d i e
D a u e r d e r E n t w i c k l u n g v o n
J a h r z u J a h r f a s t g l e i c h
i s t .

Dies gilt, wie gezeigt wurde, für Arten, deren Ent-
wicklungsnullpunkt so niedrig ist, dass Temperaturextre-
me einzelner Jahreszeiten gedämpft werden und eine direk-
te Abhängigkeit von der gesamten nutzbaren Wärme eintritt.
Für diese Wärmesumme ist das Jahresmittel der Temperatur
maßgebend. Ein derartiger Entwicklungsmodus (hibernal growth)
ist bei Bachinsekten nur von den Plecopteren bekannt.

2. D i e F l u g z e i t i s t n u r k u r z ,
d a d i e i n d i v i d u e l l e n U n t e r -
s c h i e d e i n d e r E n t w i c k l u n g
d e r e i n z e l n e n A r t e n i n f o l g e
d e r g l e i c h a r t i g e n L e b e n s b e -
d i n g u n g e n n u r g e r i n g s i n d .

Dies gilt prinzipiell für alle Insektenordnungen, de-
ren Arten diesen Biötop mit einer Generation pro Jahr be-
siedeln, falls das Imaginalleben kurz ist und ausserhalb
des Wassers verläuft. (Bei langer Lebensdauer der Imagines
und bei einem völlig im Wasser verlaufenden Lebenszyklus
finden sich dagegen im Extrem sogar Arten, die im gleichen
Biötop zu allen Zeiten des Jahres als Larven und als Imagi-
nes vorkommen (siehe dazu Dryopiden bei ILLIES 1952).

Damit sind die Voraussetzungen geschaffen, um die Son-
derstellung der Plecopteren als Flugzeitspezialisten im Rah-
men des MONARDschen Prinzips zu erklären:

Die Besonderheit im Wachstumsverlauf der Plecopteren-
arten erlaubt ihnen eine zeitliche Fixierung ihrer Flug-
und damit Fortpflanzungsperioden innerhalb der Jahreszeiten,
die sich auch über längere erdgeschichtliche Epochen (nämlich

seit dem Ende der Eiszeit) nicht verschiebt.

Damit ergibt sich ein Raum für mögliche Isolationen, der für andere Insektenordnungen nicht annähernd in diesem Maße offen steht.

Denn nur, wenn die Flugzeit im Biotop streng fixiert ist, wird eine Population, die infolge von Veränderungen im Temperaturmilieu zu einer anderen Jahreszeit geschlechtsreif wird, dauernd genetisch von der Stammkolonie getrennt bleiben. Genauso wie die räumliche Trennung infolge von Veränderungen eines Areals nur dann zur wirksamen geographischen Isolation werden kann, wenn die Ausbreitungsenergie der Art selbst zu gering ist, um das trennende Zwischengebiet zu überwinden.

Mit jeder solchen Isolation einer Population aus der Gesamtbevölkerung einer Art ist nun aber die Möglichkeit für eine Art-Neubildung geschaffen, falls diese Isolation über längere Zeiträume bestehen bleibt.

Dass die Möglichkeit einer solchen phänologischen Isolation tatsächlich als artbildender Faktor gewirkt hat, dürfte das Vorkommen der zahlreichen, phänologisch getrennten, rezenten Arten beweisen. Denn diese Arten sind jeweils nahe miteinander verwandt, sie gehören zur gleichen Gattung.

Wir finden also bei Plecopteren im gleichen Biotop zu verschiedenen Zeiten mehrere Arten einer Gattung, während wir bei den Gruppen, in denen eine phänologische Isolation nicht in diesem Maße möglich war und die deshalb bei der Artbildung auf geographische Isolationen angewiesen waren, in verschiedenen Biotopen zur gleichen Zeit mehrere Arten einer Gattung antreffen.

Für jeden einzelnen Zeitpunkt innerhalb des Jahres trifft also auch für die Plecopteren zu, dass sich in einem Biotop von einem Lebenstyp jeweils nur ein Vertreter (Systematisch: von jeder Gattung eine Art) fortpflanzungsfähig vorfindet.

Betrachten wir jedoch die Zusammensetzung einer Biozönose unabhängig von der Zeit, so gilt das MONARD'sche Prinzip in der eingangs zitierten Form, bei der die Ausnahme der Flugzeitspezialisten bereits berücksichtigt ist.

- - - - -

Literatur

- BRINCK, P. Studies on Swedish Stoneflies (Plecoptera).
Opusc. Ent. Suppl. 9 - 1949
- FRIEDERICHS, K. Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der
land- und forstwirtschaftlichen Zoologie,
insbesondere der Entomologie. Berlin 1930
- GISLEN, T. Zur Verbreitung und Ökologie von *Rhynchodes-*
mus terrestris mit Bemerkungen zur Bitempora-
lität. Arch. f. Hydrob., 40. - 1944
- ILLIES, J. Die Mösle. Faunistisch-ökologische Untersuchun-
gen an einem Forellenbach im Lipper Bergland.
Arch. f. Hydrob., 46. - 1952
- KÜHTREIBER, J. Die Plecopterenfauna Nordtirols.
Ber. Naturw.-med. Ver. Innsbruck 43-44. - 1934
- MONARD, A. La Faune Profonde du Lac de Neuchâtel.
Bull. Soc. neuchâteloise de sc.natur., 44.
- 1912
- NEERACHER, F. Die Insektenfauna des Rheins und seiner Zu-
flüsse bei Basel. - Rev.Suisse de Zool., 18.
- 1910
- SCHÖNEMUND, E. Plecoptera. Steinfliegen. - In Schulze: Biolo-
gie der Tiere Deutschlands, 10, 32. - 1924
- THIENEMANN, A. Das Schwärmen von *Chironomus bathophilus* K.
(= *anthracinus* Zett.) im Plöner Seengebiet
1918 - 1950. -
Arch. f. Hydrob. Suppl. 18 - 1951

- - - - -

Inhaltsverzeichnis

	Seite
1.) P. Sabaneeff - Das Zooplankton der Fulda-Expedition 1948	1
2.) R. Remane - Die Wanzen der Fulda-Expedition	8
3.) J. Illies - Weitere Ephemeropteren, Plecopteren und Trichopteren aus der Fulda	14
4.) L. Simon - Die Spongilliden der Schlitz und Fulda	21
5.) K. Müller - Fischereibiologische Untersuchungen am Edersee	26
6.) K. Höll - Chemische Untersuchungen im Weserflußgebiet II	35
7.) K. Müller - Über das Wachstum verschiedener Forellenpopulationen in Mittelgebirgsbächen	47
8.) J. Illies - Die Plecopteren und das MONARDsche Prinzip	53
9.) K. Müller - Die Mühlkoppe und ihre Nahrungskonkurrenz zur Bachforelle	70
10.) W. Schmitz - Die physiographische Flußforschung	74
11.) Kleine Mitteilungen (1 - 3)	85

Veröffentlichungen ausserhalb der Berichte

- 1.) J. Illies - Die Mölle. Faunistisch-ökologische Untersuchungen an einem Forellenbach im Lipper Bergland. Arch.f.Hydrob. 46, 424-612 1952
- 2.) Ders. Die bayerischen Plecopteren der Zoologischen Sammlung des Bayerischen Staates. - Nachr.-Bl.d.Bayer.Entomologen, 1, 7 - 8, - 1952.
- 3.) Ders. Zwei neue Arten der Plecopterengattung Isoperla aus dem deutschen Mittelgebirge. - Zool.Anz., 149, - 1952.
- 4.) K. Müller - Beobachtungen an Meerforellen (Trutta trutta L.) in Mittelgebirgsbächen. - Der Fischwirt, 2, 170 - 172, - 1952.
- 5.) M. Scheele - Die Bedeutung des Lochkartenverfahrens für die Biologie. - Nachr.f.Dokumentation, 2.Jg., Heft 3, 1951.
- 6.) Ders. Systematisch-ökologische Untersuchungen über die Diatomeen-Flora der Fulda. - Arch.f.Hydrob. 46, Heft 3/4 - 1952.