

Michael Hubbar

Beziehungen zwischen dem Nahrungsangebot, der Drift und der räumlichen Verteilung bei Larven von *Baëtis rhodani* (PICTET) (Ephemeroptera: Baëtidae)*

Untersuchungen in künstlichen Fließwasseranlagen

Relation between food supply, drift and microdistribution of larvae of *Baëtis rhodani*
Investigations in a stream model

VON HANS WILHELM BOHLE

Mit 8 Abbildungen und 6 Tabellen im Text

Abstract

Food supply proved to be of great importance on drifting and microdistribution of the larvae of *Baëtis rhodani*. Food supply caused local concentration of larvae and lack of drift. Depletion of food primarily resulted in a more uniform distribution of the animals, followed later on by increasing drift rates. Drift shows normal periodicity with maximum rates during night. Food consumption and microdistribution proved to be nearly constant during day and night.

1. Einleitung

Die Drift von wirbellosen Tieren in Fließgewässern ist seit den Untersuchungen von MÜLLER (1963) und anderen im Freiland viele Male untersucht und beschrieben und in einigen Fällen auch in künstlichen Fließwasseranlagen reproduziert worden (vgl. Zusammenfassungen bei WATERS, 1972, BOURNAULT & THIBAUT, 1973 und die neueren Untersuchungen von HILDEBRAND, 1974 und KELLER, 1975). Auch Vertreter der Gattung *Baëtis*, darunter mehrfach *B. rhodani*, sind wegen ihrer weiten Verbreitung in den Fließgewässern in Freiland- und experimentellen Untersuchungen mehrfach berücksichtigt worden (Zusammenstellung bei BOURNAULT & THIBAUT, 1973). Bereits von MÜLLER wurde die Drift als ein Mittel zur Ausbreitung der Population zur optimalen Ausnützung des Futterangebotes gedeutet (z. B. MÜLLER, 1970). Experimentell wurde diese Hypothese durch die Befunde von KELLER (1975) gestützt. Auf die mögliche Bedeutung des Algenaufwuchses für die Verteilung der Larven

* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

von *Baëtis rhodani* in Fließgewässern wies ULFSTRAND (1967) nach Untersuchungen in Lappland hin.

Der vorliegende Beitrag bringt Befunde über den Einfluß des Nahrungsangebotes auf das Verhalten der Larven von *Baëtis rhodani*. Im Mittelpunkt stehen die Komplexe Drift und räumliche Verteilung, weil sie der Beobachtung leicht zugänglich und für Vergleiche mit Freilandverhältnissen gut geeignet sind. Obgleich experimentelle Untersuchungen zu derartigen ökologischen Phänomenen die Gefahr in sich bergen, gemessen an natürlichen Lebensraumverhältnissen, untypische Verhaltensweisen hervorzurufen, geben sie andererseits oft die einzige Möglichkeit zur näheren Analyse. Um Anteil und Art unnatürlicher Abweichungen des Verhaltens abschätzen zu können, wurden außer den Freilandbefunden verschiedene Haltungsbedingungen in Fließwasseranlagen verglichen.

2. Material und Methoden

Um Material mit bekannter und möglichst einheitlicher Herkunft zu erhalten, verwendete ich für die meisten Versuche aufgezogene Larven. Die Gelege stammten aus dem „Breitenbach“ bei Schlitz (Hessen) und ließen sich auf Grund von Ei- und Gelegemerkmalen determinieren (BOHLE, 1969). Im Freiland aufgewachsene Tiere dienten für Vergleichszwecke: Sie stammten aus dem „Treisbach“ nahe Marburg/L. Zur Absicherung der Determination wurden Stichproben ausgedrifteter Larven und ihrer Exuvien aus allen Versuchen auf ihre Artzugehörigkeit geprüft.

2.1. Die Fließwasseranlagen

Für Aufzucht und Experimente verwendeten wir mehrere Fließwasseranlagen mit geschlossenem Wasserkreislauf. Die Temperatur (14,0 °C) und die Beleuchtung (2 Leuchtstoffröhren „Universal White“, 1 Warm White; 8 Stunden (20—4 Uhr) dunkel, 16 Stunden hell) waren für alle Versuche konstant.

Quell- und Leitungswasser wurden im Verhältnis 2 : 1 verwendet. Pro Woche wurde $\frac{1}{4}$ der Gesamtwassermenge ausgetauscht. In den meisten Versuchen war ein Filter mit einer Leistung von 6 l/min. parallel geschaltet. Neben Filterwatte und Kies enthielt er den Ionenaustauscher Amberlite IRC 50, eingestellt auf pH 6,4 bis 7,2. In älteren Versuchen ohne diese Pufferung stieg der Wert in der Regel auf 7,8 bis 8,2.

Um stärkere Veränderungen des Chemismus des Wassers registrieren zu können, wurde der pH-Wert fast täglich, der O₂-Gehalt in größeren Abständen kontrolliert. In einigen Proben wurden die Konzentrationen für Ammonium, Phosphat und Nitrat sowie die Gesamthärte gemessen. Die Werte für die genannten Ionen stiegen nicht über 0,1 mg/l, der O₂-Gehalt lag immer nahe der Sättigungsgrenze, die Gesamthärte schwankte zwischen 1 und 4° dH.

Die Fließwassertreppe besteht aus treppenartig hintereinander angeordneten Schalen aus Polystyrol. Auf Grund der Konstruktion der Schale (vgl. Fig. 1) mit in der Mitte gelegener, relativ schmaler Ausflußstille entstehen zum Rand horizontale Wirbel und Totwasserräume. Diese sind in einzelnen Versuch in Abhängigkeit vom jeweils verwendeten Substrat veränderlich. Die durchflie-

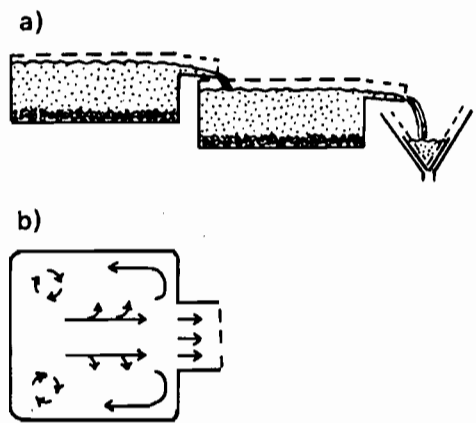


Fig. 1. Fließwassertreppe. a) Seitenansicht der zwei unteren von sechs Schalen. b) Einzelschale in Aufsicht. Die Pfeile deuten den hauptsächlichsten Strömungsverlauf an. Maximale Strömungsgeschwindigkeit (zwischen Einlauf und Ausfluß): ca. 35 cm/sec.

bende Wassermenge betrug 8 l/min bei einer Gesamtmenge von 150 l. Die Lichthelligkeit variierte von der oberen bis zur unteren Schale zwischen 2800 und 4000 Lux, die regulierte Temperatur betrug $14 \pm 0,2$ °C. Diese Anlage wurde vor allem zur Aufzucht der Larven benutzt; in diesem Fall wurde die Temperatur unter 16 °C nicht reguliert. Für die Larvenaufzucht enthielten die Schalen eine 2 cm hohe Kiesschicht und Steine mit Algenaufwuchs.

Die Fließwasserrinnen

Die für die meisten Versuche verwendete Anlage ist in Fig. 2 dargestellt. Die Rinnen bestehen aus Plexiglas, die übrigen Kunststoffteile aus Hart-PVC („Trovidur“), die Schlauchverbindungen aus Silicon. In jeder Etage laufen zwei Rinnen parallel. Die Rinnen sind 2 m lang, 7,4 cm breit und 7,0 cm hoch. Am Einlauf enthalten sie Siebe zur Verminderung der Verwirbelung des Wassers. Der Wasserdurchsatz beträgt 13 l/min, die Strömungsgeschwindigkeit 27 cm/sec. Die Strömung verläuft verhältnismäßig gleichförmig. Die Wassertiefe beträgt 3 cm. In die beiden oberen Rinnen wurden eingepaßte Kies-Zementplatten (nach Art von Waschbeton) mit Silicon verkittet (Typ 1), während das untere Rinnenpaar eine lockere Schicht Kies (Körnung 2—15 mm) von 2—3 cm Höhe als Substrat enthielt (Typ 2). Die Temperatur betrug $14 \pm 0,5$ °C, die Lichthelligkeit 4000 bis 5200 Lux an der Wasseroberfläche.

Für die photographische Registrierung (vgl. S. 515) wurde eine Plexiglasrinne von 50 cm Länge und 5,5 cm Breite mit Kieslage und bealigten Steinen als Substrat verwendet. Die Lichthelligkeit betrug 1200 Lux, die Schaltdifferenz der Temperatur $\pm 0,2$ °C, die Strömungsgeschwindigkeit 25 cm/sec.

2.2. Die Nahrung

Als Nahrung wurde immer Substrataufwuchs angeboten, der überwiegend aus Diatomeen, daneben aus Blau- und Grünalgen, Protozoen, Rotatorien und anderem bestand. Für die Anzucht und einige Versuche handelte es sich um

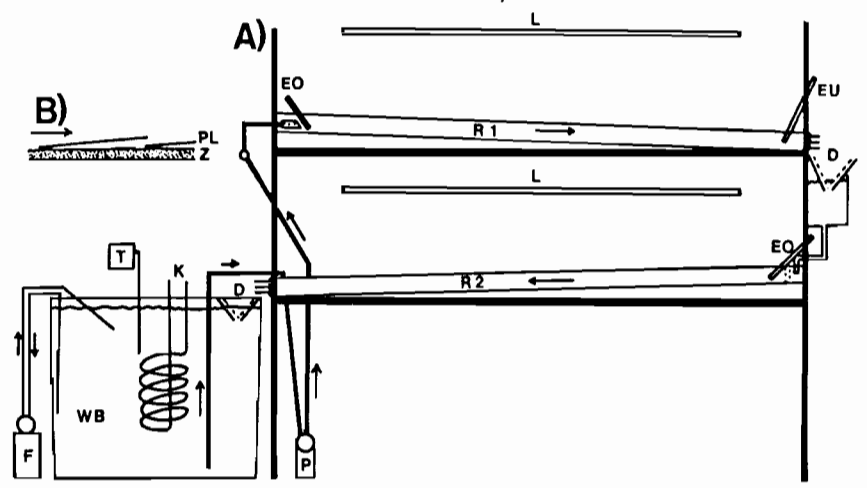


Fig. 2. Fließwasserrinnen, schematische Darstellung.

A) Übersicht. — B) Detail zur Darstellung der Anordnung der Substratplatten
 Abkürzungen: D: Auffangtrichter mit Netz für die Ausdrift, EO, EU: Obere und untere Einsatzstelle für die Larven: Glasrohre, die unten zwischen Steinen münden. F: Filter, K: Kühlschlange des Kühlaggregats, L: Lampen, PL: Substratplatte, P: Kreiselpumpe, R 1: Rinnen des Typs 1: Am Boden fest eingekittete Zement-Kies-Platten, R 2: Rinnen des Typs 2: Am Boden lockere Kieseinlage, T: Temperaturschreiber, WB: Wasserbehälter, Inhalt: 470l, Z: Zement-Kiesplatte.

natürlich bealgte Steine aus Bergbächen. Um das Nahrungsangebot ungefähr quantifizieren zu können, benutzte ich Substratplatten. Sie bestehen aus dunkel- oder hellgrauem Hart-PVC mit aufgerauhter Oberfläche, messen 85 × 70 mm und werden einseitig mit Aufwuchsalgen in annähernd gleicher Dicke beschichtet.

Der Aufwuchs auf Steinen schwach eutrophierter Bäche (β -mesosaprob) wird im Wasser vom Herkunftsort abgebürstet und sofort nach dem Transport durch Nylon-Gaze der Maschenweite 200 μ m gesiebt. Die gewonnene Suspension kommt zur Sedimentation in wassergefüllte 12-l-Aquarien, auf deren Boden sich die Platten befinden. Die Sedimentation geschieht in 8 bis 12 Stunden unter Abdunkelung. Anschließend muß die sedimentierte Schicht auf den Platten haften, worauf diese für ca. 48 Stunden in feuchte Kanütern übertragen werden. Dort sind sie der natürlichen Beleuchtung ausgesetzt. Nach dieser Behandlung haften Schichten aus lebenden Algen gut, so daß sie auch in den Fließwasserrinnen nicht abgedriftet werden. Die Diatomeen überleben diese Behandlung und vermehren sich von neuem. Das Ausmaß der Reproduzierbarkeit erwies sich als ausreichend für die hier notwendigen Vergleiche.

2.3. Die Larvenanzucht

Die eingesetzten Gelege wurden auf den Schlüpftermin kontrolliert. Vom Schlüpfen der Eilarven bis zum Erscheinen der ersten Subimagines vergingen bei 13—16 °C 32 Tage. Die Unterschiede in der Wachstumsgeschwindigkeit

gleichaltriger Larven sind groß, doch gelang es in der Regel zum Zeitpunkt der Versuche, gleichzeitig 1000 bis 2000 Tiere gleicher Größe und gleichen Alters vorzufinden. Die verwendeten Larven hatten bei Versuchsbeginn eine Länge von 4,5–6,0 mm ohne Cerci und Antennen. Die Flügelscheiden werden gerade sichtbar: Nach der Definition PLESKOTS (1958) handelt es sich um junge Nymphen. Während der Versuche wachsen die Larven heran und erreichen häufig die Schlüpfreife: Die Subimagines wurden an Hand der ausgedrifteten letzten Larvenexuvien gezählt. Nach Kontrollen war die Ausdrift fast vollständig.

Die Exuvien des letzten Larvenstadiums unterscheiden sich von den übrigen am auffälligsten durch das Auftreten pigmentierter Tracheen in den Kiemenblättchen. Abbildungen solcher Stadien finden sich bei MÜLLER-LIEBENAU (1969), zum Beispiel in der Abbildung 54. Neben diesem Merkmal sind noch der nicht gehäutete Terminalfaden und die Größe der Flügelscheiden verwertbar.

2.4. Allgemeiner Versuchsablauf

Spätestens 2 Tage vor Versuchsbeginn wurden die Rinnen mit 20 oder 19 Substratplatten ausgelegt (vgl. Fig. 2 B) und danach unter Versuchsbedingungen betrieben. Die Platten entsprechen einer Fläche von 0,12 m² pro Rinne. Der Raum unter den Platten dient den Larven als Schlupfwinkel. Im Fall der Rinnen des Typs 2 steht dafür zusätzlich das Lückensystem der Kieslage zur Verfügung.

Spätestens während der zweitägigen Vorbereitungszeit lief auch die Aufzucht-Anlage schon mit der Versuchstemperatur von 14 °C. Danach wurden die *Baëtis*-Larven nach ihrer Größe ausgelesen und mit Hilfe von Pipetten in die Versuchsrinnen eingesetzt. Sie verteilten sich fast ausschließlich in unmittelbarer Nähe des Einsatzrohres (EO, EU in Fig. 2). Um Störungen zu vermeiden, waren Rinnen und Treppen durch Sichtblenden abgeschirmt.

Zur Kontrolle der Ausdrift floß das Wasser jeder Rinne getrennt durch ein Netz von 100 µm Maschenweite. Um Beschädigungen der Tiere vorzubeugen, hingen die Netze in das Wasser und enthielten Steine zum Festsetzen. Die Ausdrift wurde in regelmäßigen Abständen gezählt und alle 8 oder 12 Stunden zurückgesetzt: Die Population in der Rinne erreichte damit jeweils wieder ihre Ausgangsgröße. Bei 8stündiger Versuchsperiodik geschah dies um 4, 12 und 20 Uhr, bei 12stündiger um 7.30 und 19.30 Uhr.

Der Anteil letaler Tiere lag in den Versuchen bei $4,1 \pm 2,0\%$ (Mittelwert und Streuung, Versuchsdauer ca. 7 Tage). Auch bei getrennter Hälterung von Proben ausgedrifteter Larven über 4 bis 5 Tage traten deutlich geschädigte nur vereinzelt auf. Damit ist eine geringe Anreicherung von Individuen verminderter Vitalität in der Drift, wie MEIJERING (1972) sie für *Gammarus* nachwies, nicht ausgeschlossen.

Die räumliche Verteilung wurde durch Auszählen der Larven aus den Plattenoberseiten bestimmt, der Nahrungsverbrauch durch Abschätzen der Anteile abgeweideter Flächen. Nur vollständig abgetragene Aufwuchsflächen wurden berücksichtigt.

3. Ergebnisse

3.1. Die Periodik der Drift unter verschiedenen Versuchsbedingungen

MÜLLER (1963, 1966) beschrieb die Driftperiodik der *Baëtis*-Larven im „Breitenbach“, aus dem auch die Gelege für die dargestellten Versuche stammen. An der Drift waren dort *Baëtis rhodani* und *B. vernus* beteiligt. Es trat das typische Zeitmuster mit starkem Überwiegen der Nachtdrift auf.

Die Drift in den Fließwasseranlagen zeigt ebenfalls generell ein nächtliches Maximum. Die Fig. 3 a, b zeigt zwei typische Beispiele. Bei 8stündiger Versuchsperiodik (3 a) läßt sich das Ausdriftmaximum eindeutig der Dunkelperiode zuordnen. Dieses nächtliche Maximum erscheint bei 12stündiger Versuchsperiodik bei der Kontrolle um 7.30 Uhr (3 b).

Das geschilderte Grundmuster der Drift stimmt demnach mit den Freilandbefunden überein, doch fällt auf, daß die Tag-Nacht-Differenz — auf Grund einer relativ hohen Tag-Drift — deutlich geringer ist. Es war daher zu prüfen, ob durch Veränderung einiger Versuchsbedingungen Veränderungen der Driftraten auftreten. Geändert wurden Substrat (Fig. 3 e), Nahrungs- (Fig. 3 d) und Strömungsbedingungen (Fig. 3 f), sowie die Larvenherkunft (Fig. 3 c), insgesamt mit dem Ziel, eine gewisse Annäherung an natürliche Verhältnisse zu erreichen. Im Beispiel 3 c sind 220, sonst immer zwischen 400 und 500 Larven im Versuch. Bei 3 b und 3 d nimmt die Larvenzahl stufenweise ab.

Die in den Abbildungen erkennbaren Unterschiede sind gering und liegen im Bereich der zu erwartenden Streuung (vgl. Tabelle 1). Wenn demnach durch die veränderten Versuchsbedingungen Veränderungen der Drift auftreten sollten, so können sie nur geringen Einfluß haben und die quantitativen Abweichungen von den Freilandbefunden nicht erklären. Andererseits erweist sich das Driftverhalten der Larvenpopulationen

Tabelle 1. *Baëtis rhodani*: Ausdrift der Larven.

Anzahl der Larven im Versuch	Ausgetrifteter Anteil in %	
	19.30—7.30 Uhr	7.30—19.30 Uhr
410—490	51,4 ± 4,5	28,0 ± 6,1
$\bar{x} = 460$	(± 6,1)	(± 8,4)
274—345	48,8 ± 6,9	28,1 ± 5,7
$\bar{x} = 301$	(± 8,7)	(± 7,5)

Vertrauensbereich des Mittelwertes für P = 0,01; t-Verteilung, in Klammern: Streuung (s).

in allen Versuchen als relativ einheitlich, was die Vergleichbarkeit der Experimente begünstigt.

Auf Grund der Ergebnisse der dargestellten Vorversuche wurden die weiteren Untersuchungen überwiegend nach dem Verfahren wie in Fig. 3 b durchgeführt.

3.2. Der Einfluß der Populationsgröße auf die Drift

Auf Grund anfänglicher Versuche mit Larvenzahlen von 200 bis 1200 pro Rinne erwiesen sich die mittleren Werte versuchstechnisch als günstig. Wir beschränkten uns daher später auf Populationen von ca.

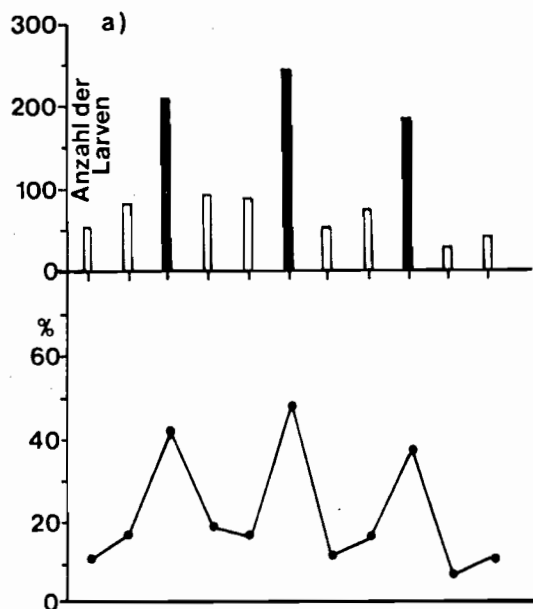


Fig. 3. *Baëtis rhodani*: Ausdriftperiodik der Larven, Vergleich verschiedener Versuchsbedingungen.

a) 8stündige Versuchsperiodik, ca. 500 Larven im Versuch, Rinne Typ 1. — b)–f) 12stündige Versuchsperiodik. — b) Rinne Typ 1 (vgl. Fig. 2) mit Substratplatten. |— A —| ca. 500, |— B —| ca. 400, |— C —| ca. 300 Larven im Versuch. c) wie b), ca. 220 Larven unmittelbar vor Versuchsbeginn aus einem Bach gesammelt. — d) Rinne Typ 2: mit Kies und natürlich bealigten Steinen als Substrat (vor Beginn des dargestellten Versuchsausschnitts abgeweidet). |— A —| ca. 400, |— B —| ca. 350, |— C —| ca. 300 Larven. — e) Rinne Typ 2 mit Kies und Substratplatten, ca. 400 Larven im Versuch. — f) Fließwassertreppe. Substrat: natürlich bealigte Steine: Bei Beginn des dargestellten Versuchsausschnitts bereits abgeweidet. Ca. 500 Larven im Versuch. — Oberes Diagramm: Absolutwerte. Unteres Diagramm: Relative Driftwerte, bezogen auf die Gesamtzahl der Larven in der Rinne zu Beginn der 8- bzw. 12stündigen Versuchsperiode. Schwarze Säulen: Nachtausdrift: 19.30—7.30 bzw. 20—4 Uhr. Helle Säulen: Tag-Ausdrift.

450—500 und ca. 300 pro Rinne. Für diese beiden Gruppen liegen Serien von jeweils 5 bzw. 6 Versuchen mit jeweils 14 bis 16 Einzeldaten pro 12 Stunden vor, so daß eine statistische Prüfung möglich ist. Die Tabelle 1 zeigt Ausdriftmittelwerte für 7.30 von ca. 50 und 19.30 Uhr von ca. 28 % der in der Rinne zu Beginn der 12stündigen Versuchszeit vorhandenen Lar-

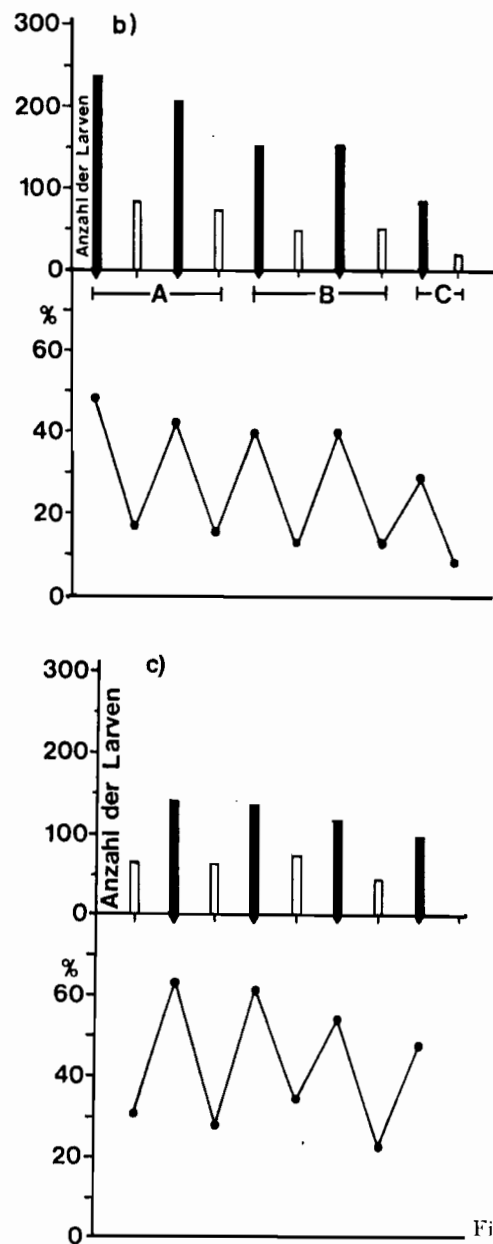


Fig. 3 b--c.

ven. Die Driftraten für $\bar{x} = 460$ und 301 Larven stimmen überein: Im Bereich dieser Populationszahlen ist die Drift demnach der Dichte proportional. Ob dies für sehr hohe und sehr niedrige Populationsdichten auch gilt, muß offen bleiben, doch fand auch HILDEBRAND (1974) die Dichte-Unabhängigkeit der Drift, allerdings ohne Überprüfung von *Baë-*

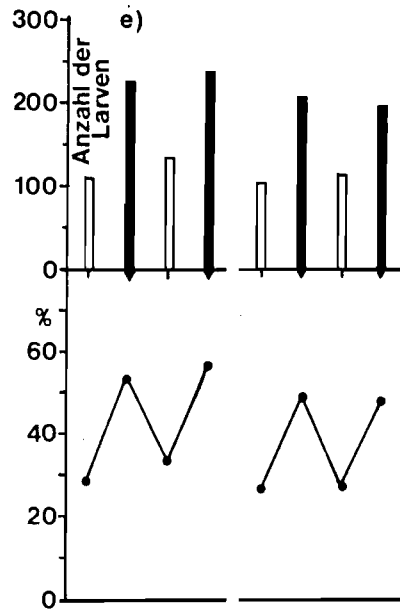
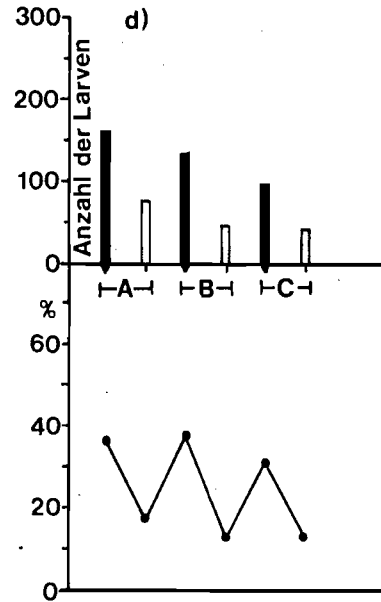


Fig. 3 d-e.

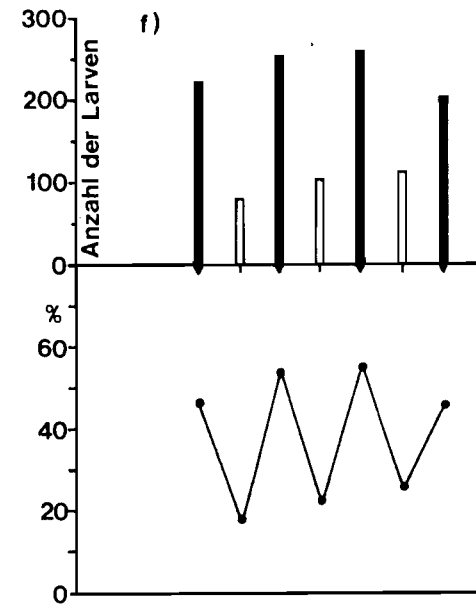


Fig. 3 f.

tis-Arten. DIMOND (1967) beschrieb dagegen eine dichteabhängige Steigerung der Driftrate nach Erschöpfung der Kapazität des Lebensraumes.

Driftraten von 28 bis 50 % der Population pro 12 Stunden sind allerdings ebenso wie Populationsdichten von — umgerechnet — 2520 bis 4200/m² für Freilandverhältnisse ungewöhnlich hoch. ULFSTRAND (1968) fand eine mittlere Dichte von 242 Individuen/m² bei *B. rhodani* und eine Driftrate von 0,74 %. ELLIOTT (1967) errechnete maximale Dichten von 1100 Individuen/m².

3.3. Das Nahrungsangebot und die räumliche Verteilung der *Baëtis*-Larven

3.3.1. Das Verhalten der Larven und ihre Verteilung auf den Plattenoberseiten

Bei Versuchsbeginn halten sich die Larven überwiegend in der Nähe der Einsatzstelle auf. Nur sehr wenige driften über eine oder mehrere Plattenlängen weit. Langsam nimmt während der folgenden Stunden die Anzahl der fressenden Larven auf der nächst gelegenen Platte zu.

Die Nahrungsschicht wird in regelmäßiger Folge abgeweidet: Die Larven beginnen überwiegend vom Rand in der oberen, strömungszugewandten Hälfte der Platte und entfernen die Schicht sehr sorgfältig, so daß eine scharfe Grenze zwischen abgeweidetem und stehendem Teil entsteht. Die größte Larvendichte wird in diesem Grenzbereich erreicht. Sie kann so groß werden, daß sich die Tiere regelmäßig mit Extremitäten

und Schwanzfäden berühren und die Abstände nur etwa eine Körperbreite betragen. Bei größeren, natürlich bealigten Steinen begann das Abweiden überwiegend an den Seiten. Das gleiche beschreibt KELLER (1975) für *Ecdyonurus venosus*.

In der Zone hoher Dichte kommt es oft zu aggressivem Verhalten der Larven. Dies kann in verschiedenen Formen auftreten (vgl. BUTZ, 1970). Beim frontalen Angriff bewegen sich die Partner ruckartig aufeinander zu, dabei kann einer oder es können beide aktiv sein. Häufig war das „Anrempeln“ von der Seite, bei dem ein aktiver Partner auf den anderen zuläuft. Typisch war schließlich auch das ruckweise Schlagen mit den Schwanzfäden gegen den Partner. In fast allen Fällen sind Ausweichbewegungen eines Tieres die Folge: meistens ein Weglaufen rückwärts, seitwärts oder vorwärts, seltener ein Wegschwimmen über eine kurze Strecke. Derartige Bewegungen führen nicht selten zu Kettenreaktionen. Das geschilderte Verhalten tritt gehäuft im nahrungsfreien Teil dicht besiedelter Substrate auf und dürfte dort zur Verdünnung der Population beitragen.

Abschwimmende Larven lassen sich in der Regel mit dem Kopf gegen die Strömung verdriften, um nach wenigen Sekunden mit einigen schnellen Schwimmbewegungen schräg nach unten gegen die Strömung wieder das Substrat zu erreichen. Ein Rückwärts-Salto-Schwimmen, wie es KELLER (1975) für *Ecdyonurus venosus* und HUGHES (1966 a, b) für *Baëtis harrisoni* beschrieben, wurde nicht beobachtet, doch könnte das durch die gleichmäßigen Strömungsbedingungen bei geringer Wassertiefe in den Rinnen bedingt sein. Die stromabwärts driftenden Larven setzen sich bei vorhandener Nahrung in der Regel bereits auf der folgenden Platte wieder fest.

Die sichtbare Larvenausbreitung in der Rinne geschieht nach dem Prinzip der Ausnützung der nächst gelegenen Nahrungsquelle: Das führt zu einem gleichmäßigen Fortschreiten der Larven- und der Nahrungsfrent. Das trifft sowohl für die überwiegend stromabwärts sich ausbreitende Population (Fig. 4 a) zu, als auch beim Überwiegen der Aufwärtswanderung (Fig. 4 b). Bis zu 66 % der sichtbaren Larven können sich auf einer der 19 bzw. 20 Platten befinden. Die höchsten beobachteten Zahlen pro Platte lagen zwischen 125 und 143; das entspräche einer Dichte von 20 962 bzw. 23 981 Ind./m². Der erste Wert trat bei einer Gesamtpopulation von ca. 500, der zweite bei ca. 1000 Tieren auf. Möglicherweise ist damit die räumliche Kapazität der Substratplatte annähernd ausgeschöpft, obgleich die Verteilung auf der Platte noch unregelmäßig ist.

Wenn die Nahrung einer Platte überwiegend erschöpft ist, beginnt die Verringerung der Larvenzahl (vgl. × in Fig. 4 a, b). Viele Larven hal-

ten sich jedoch noch längere Zeit in nahrungsfreien Bereichen auf, bevor sie abwandern. Die Abwanderung führt zum Teil auf die Oberseite benachbarter Platten, auf die Seitenwand der Rinnen oder in Schlupfwinkel unter den Platten.

Ist die Nahrung in der Rinne erschöpft, verteilen sich die Larven gleichmäßig. In der Tabelle 2 ist dieser Vorgang auf Grund von zwei Versuchen aus der Fließwassertreppe dargestellt. Gegenübergestellt sind die seit Beginn der Beobachtung bereits nahrungsfreien Platten 1—3 der Platte 4, die zu Beginn noch Nahrung trägt. Alle 4 Platten befinden sich in gleichmäßiger Anordnung in einer Schale. Nach dem Kahlfraß der vierten Platte erscheinen auf 1—3 signifikant mehr Larven als vorher: Die erhöhte lokomotorische Aktivität der Tiere nach Erschöpfung der Nahrung führt zu ihrer Ausbreitung auch auf den Plattenoberseiten.

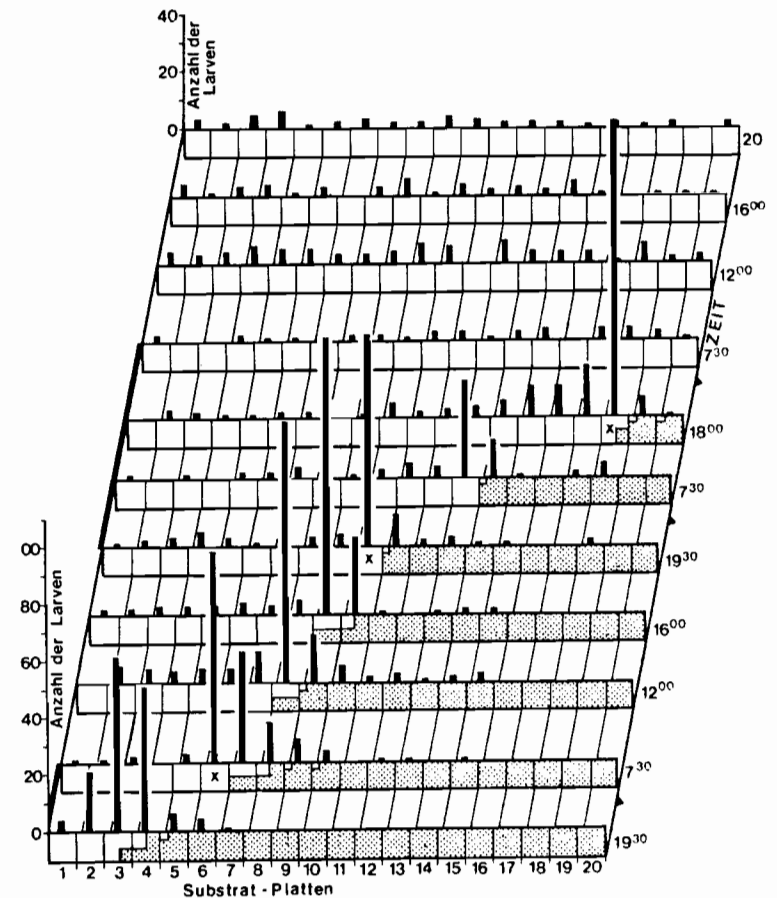


Fig. 1a

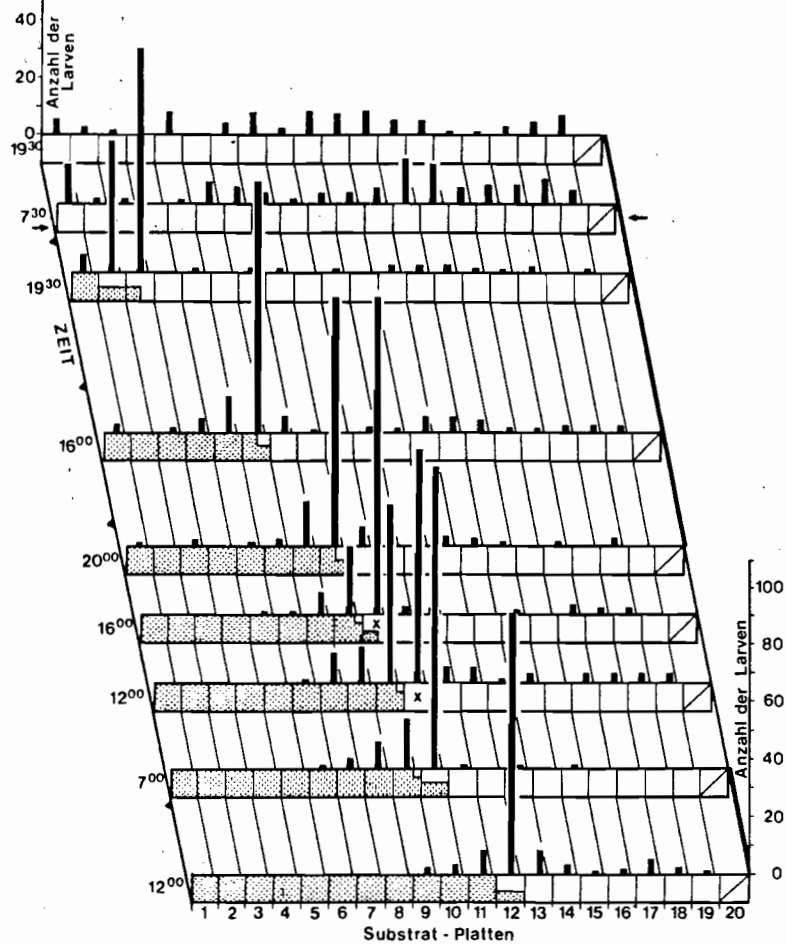


Fig. 4 b

Fig. 4. *Baëtis rhodani*: Verteilung der Nahrung und der Larven in den Fließwasserrinnen (Typ 1).

a) Larven-Einsatz am oberen Rinnenende (Fig. 1, EO), Larvenwanderung überwiegend stromabwärts zur Nahrung. Ca. 500 Larven im Versuch. — b) Larven-Einsatz am unteren Rinnenende (Fig. 1, EU), Larvenwanderung überwiegend stromaufwärts zur Nahrung. Ca. 500 Larven im Versuch, Substratplatte 20 fehlt. — Die Numerierung der Substratplatten beginnt am oberen Ende der Rinne; punktiert: mit Algenaufwuchs bedeckt, weiß: bereits abgeweidet. Zeitachse: Uhrzeit, verstärkte Linie: Maßstab auf $\frac{1}{3}$ verkürzt. Dreieckige Markierungen: Tageswechsel (24 Uhr).

Die Populationszusammensetzung in den Schalen bleibt relativ gleichmäßig, weil keine Larven aus Nachbarschalen hinzukommen und nur wenige abdriften. Der dargestellte Verlauf ist aber auch in den Rin-

Tabelle 2. *Baëtis rhodani*: Larvenverteilung auf der Oberseite der Substratplatten mit und ohne Aufwuchs als Nahrung.

Uhrzeit	Anzahl der Larven			
	Pl. 1—3 (ohne Aufwuchs)		Pl. 4 (zu Versuchsbeginn mit Aufwuchs)	
	Versuch Nr.		Versuch Nr.	
	1	2	1	2
00'8	1 (1,6)	2 (2,5)	$\frac{3}{4}$ 60 (98,4)	$\frac{1}{2}$ 79 (97,5)
10.00	—	0	—	$\frac{1}{4}$ 71 (100)
12.00	1 (1,7)	16 (40)	$\frac{1}{4}$ 58 (98,3)	24 (60,0)
16.00	26 (53,1)	21 (61,8)	23 (46,9)	13 (38,2)
18.00	24 (75,0)	27 (77,1)	8 (25,0)	8 (22,9)
20.00	16 (69,6)	19 (67,9)	7 (30,4)	9 (32,1)

() % der Gesamtzahl der Larven auf der Oberseite der Substratplatten.

Bruchzahlen: mit Aufwuchs bedeckter Anteil der Pl. 4.

Differenzen Pl. 4 mit und ohne Nahrung $\chi^2 = 158,9 > 10,82 = \chi^2_{0,001}$.

Differenzen Pl. 1—3 vor und nach Erschöpfung der Nahrung $\chi^2 = 95,6 > 10,8 = \chi^2_{0,001}$.

nen nachweisbar, wie es die Fig. 4 veranschaulicht. Eine Analyse der Zahlen für das in Fig. 4 b auszugsweise dargestellte Beispiel zeigt ebenfalls, daß auf der Oberseite abgeweideter Platten die Larvendichte nach Erschöpfung aller Nahrung in der Rinne steigt: Statt 2,3 ergibt sich ein Mittelwert von 4,5 Larven pro nahrungsfreier Platte. Umgerechnet auf 19 Platten und die zur Kontrollzeit jeweils vorhandene Gesamt-Larvenzahl errechnet sich mit Nahrung ein Anteil von $\bar{x} = 11,0\%$, ohne Nahrung von 22,7% (für 2 Tage nach dem Verschwinden der letzten Nahrung). Die Differenz der Mittelwerte ist signifikant ($P < 0,01$; vgl. HASELOFF-HOFFMANN 1965, S. 142).

3.3.2. Die Verteilung der Larven zwischen den Plattenoberseiten und lichtabgewandten Schlupfwinkeln

Der überwiegende Teil der nicht auf der Plattenoberseite weilenden Larven befand sich unter den Platten: Kontrollen bestätigten, daß nur im Bereich der oberen Einsatzstelle (Fig. 2, EO) Ansammlungen unter 5% der Larven sich länger als 2 Stunden aufhielten. Die Spalträume unter und zwischen den Steinen, wo sich die meisten dieser Tiere aufhielten, können auch als Schlupfwinkel angesehen werden.

Umfangreiche Untersuchungen über den Aufenthaltsort liegen für die Zeit zwischen 7.30 und 19.30 Uhr vor. Sie lassen erkennen, daß der Anteil der Larven auf der lichtzugewandten Seite des Substrats zwischen

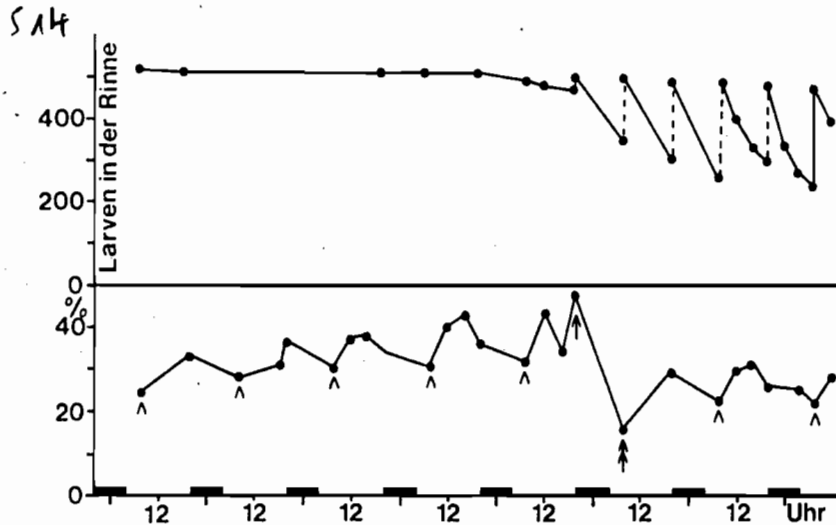


Fig. 5. *Baëtis rhodani*: Verteilung der Larven in der Rinne (Typ 1).

Oberes Diagramm: Gesamtzahl der jeweils in der Rinne vorhandenen Larven. Gestrichelter Kurventeil: Erhöhung der Larvenzahl durch Zurücksetzen der Ausgedrifteten: 7.30 und 19.30 Uhr. — Unteres Diagramm: Auf der Oberseite der Substratplatten befindlicher Anteil dieser Larven. ^ Kontrolle 7.30 Uhr. † Nur noch Platte 19 (vgl. Fig. 4 a) mit Nahrung. † Nahrung erschöpft. Schwarze Balken auf der Abszisse: Dunkelperioden.

cirka 15 und 50 % schwankt (Fig. 5). Die in diesem Beispiel erkennbare Periodik ist ausgezeichnet durch Minima in den frühen Morgenstunden, ein deutliches Maximum, während die letzten 1—2 Platten der Rinne abgeweidet werden, gefolgt von einem ausgeprägten Minimum. Dieses Verteilungsmuster ist in den meisten Beispielen ausgeprägt, ohne daß es zur Zeit schon erklärt werden kann.

Tabelle 3. Anteil der Larven auf der Oberseite der Substratplatten bei verschiedener Populationsdichte (7.30—19.30 Uhr).

Anzahl der Larven im Versuch I	% Larven auf Plattenoberseite ²	
	II Platten mit Aufwuchs	III Platten ohne Aufwuchs
998—1160	21,1 ± 3,3	—
450—500	30,5 ± 2,6	22,3 ± 2,5 ¹
271—326	32,6 ± 2,7	25,9 ± 2,9 ¹

Vertrauensbereich des Mittelwertes für P = 0,01.

¹ Werte bis zu 3 Tagen nach Erschöpfung der Nahrung.

² Prozentwerte beziehen sich auf die Zahl der jeweils in der Rinne vorhandenen Larven. Die Zahlen der Spalte I sind für Spalte III daher nur Ausgangswerte für 7.30 Uhr, die sich auf Grund der Drift bis 19.30 Uhr verringern.

Die Gesamtverteilung der Larven geht aus der Tabelle 3 hervor: Die zunehmende Populationsdichte wirkt sich im Bereich zwischen ca. 500 und 1000 Larven durch signifikante Verringerung des Anteils auf den Platten aus, während zwischen ca. 500 und 300 der Unterschied nicht signifikant ist (Spalte II). Für die Werte der Spalte III gelten niedrige Populationszahlen [vgl. Anmerkung (2)]. Diese beiden Werte sind untereinander ebenfalls nicht signifikant verschieden. Sie sind jedoch ca. 7—8 % niedriger als in Spalte II und demonstrieren die Abnahme des Larvenanteils auf den Platten nach Erschöpfung der Nahrung.

Dieser Anteil von 22 bis 26 % (Spalte III, Tabelle 3) kommt dem nahe, den Butz (1970) in einer Fließwasseranlage für *B. rhodani* beobachtete: Diese Larven hielten sich nicht auf der lichtabgewandten Seite einer Kunststoffplatte auf.

Nachtdaten über die Verteilung der Larven wurden mit Hilfe einer Rotlichtlampe (Interferenzfilter 610 nm) und — genauer — durch automatische Blitzlicht-Photographie einer Substratplatte und eines natürlich bealigten Steines im Abstand von 2 Stunden registriert. Beide Verfahrensweisen störten die Tiere anscheinend nicht. Die Ergebnisse zeigen über-

Tabelle 4. *Baëtis rhodani*: Anzahl der Larven auf der Oberseite eines natürlich bealigten Steins nach photographischer Registrierung.

Uhrzeit		Anzahl der Larven	% der Fläche Aufwuchsalgen
20.00	D	43	ca. 75
22.00		41	
24.00		41	
2.00		45	
4.00	D	47	ca. 50
6.00		46	
8.00		39	
10.00		40	
12.00		41	
14.00		40	ca. 25
16.00		35	
18.00		29	
20.00	D	28	
22.00		21	
24.00		21	
2.00		21	
4.00	D	16	
6.00		16	

D

| Dunkelperiode

D

516 einstimmend, daß die Larvendichten auf der Substratoberseite zwischen Tag und Nacht nur geringfügig schwanken (Tabelle 4). Die langsame Abnahme der Larvenzahl im dargestellten Beispiel dürfte durch die Verringerung der bealigten Fläche entstehen.

3.3.3. Der Nahrungsverbrauch

Die für das Abschätzen des Verbrauchs verwendeten Schichten wurden allgemein schneller abgeweidet als natürlicher Aufwuchs, vermutlich wegen geringerer Haftung.

Der Verbrauch für jeweils 12 Stunden ist auch bei gleicher Larvendichte variabel, was durch die qualitativen und quantitativen Unterschiede der Schichten bedingt sein dürfte. Die Mittelwerte für 19.30—7.30 („Nacht“) und 7.30—19.30 Uhr („Tag“) stimmen jedoch mit 0,45 Platten pro 12 Stunden und 100 Larven überein. Die Streuung beträgt für die Tageswerte $s = \pm 0,15$, für die Nachtwerte $\pm 0,25$. Auch durch die Verwendung des Vorzeichentests ergibt sich kein signifikanter Unterschied im Nahrungsverbrauch beider Perioden (Tabelle 5): Die Nahrungsaufnahmeaktivität ist demnach am Tage und in der Nacht nicht erkennbar verschieden.

Tabelle 5. *Baëtis rhodani*: Differenzen im Nahrungsverbrauch „Tag“ (T) (7.30 bis 19.30 Uhr) : „Nacht“ (N) (19.30 bis 7.30 Uhr). Anzahl der abgeweideten Substratplatten/12 Stunden. Aufgliederung der Fälle nach ihrem Vorzeichen

n	Verbrauch T = N	Verbrauch T > N (+)	Verbraucht T < N (-)
39	10	19	10

Vorzeichentest: Unterschied „Tag“ : „Nacht“ für $P = 0,05$ nicht signifikant.

3.4. Nahrungsangebot und Drift

Beginnt die Ausbreitung der Larven an der oberen Einsatzstelle der Rinne (Fig. 2, EO), findet bis zum vollständigen Abweiden der Nahrung nennenswerte Drift nicht statt. Nach Erschöpfung der Nahrung steigt die Driftrate während der folgenden 24 bis 36 Stunden an (Fig. 6). Nach dieser Steigerungsphase pendelt sich das typische Tag-Nacht-Muster ein (z. B. Fig. 3).

ELLIOTT (1971) wies in verschiedenen Experimenten nach, daß die Larven von *B. rhodani* intensiv stromaufwärts wandern, allerdings vorwiegend unter Beteiligung kleinerer Exemplare. Durch Einsetzen von

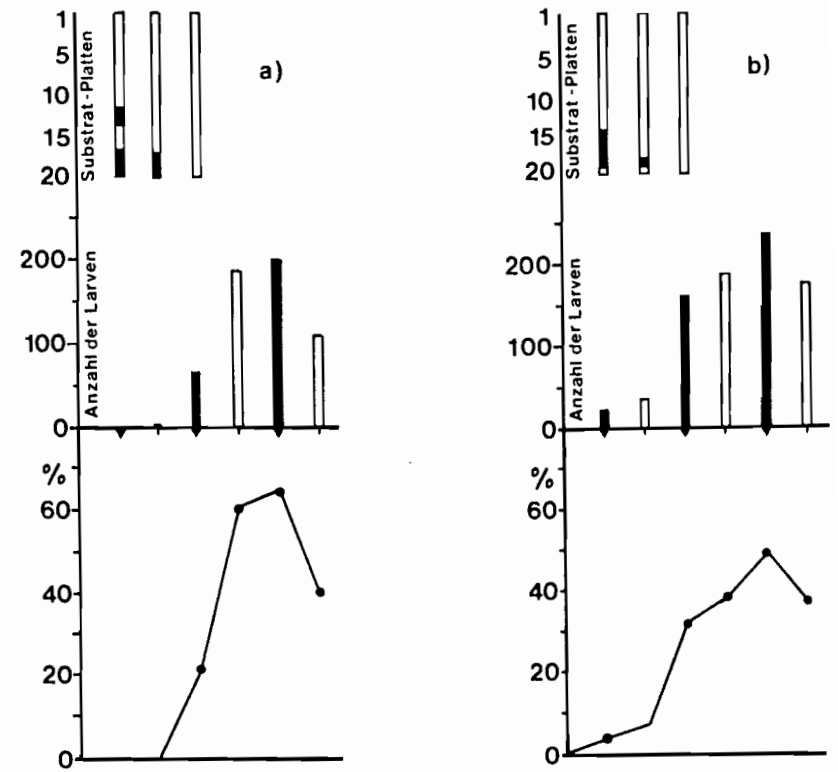


Fig. 6. *Baëtis rhodani*: Beginn der Larven-Drift bei Erschöpfung der Nahrung (Rinne Typ 1).

a) Versuch mit ca. 300, — b) Versuch mit ca. 500 Larven. Oberstes Diagramm: schwarzer Teil der Säulen: Platten noch nicht abgeweidet. Übrige Erläuterungen wie in Fig. 3.

Larven am unteren Rinnenende (Fig. 2, EU) wurde in unseren Experimenten erreicht, daß nur aufwärts wandernde Larven zur Nahrung gelangen (vgl. Fig. 4 b). Auch die ausgedrifteten Larven wurden jeweils 7.30 und 19.30 Uhr an derselben Stelle zurückgesetzt. Bei den sechs Versuchen dieser Gruppe — einer mit ca. 900, drei mit ca. 500, zwei mit ca. 300 Larven — stimmten die wesentlichen Ergebnisse überein. Ein Beispiel ist in Fig. 8 dargestellt.

In allen Fällen nimmt die Driftrate kontinuierlich ab, wobei die Tag-Nacht-Periodik abgeschwächt erkennbar bleibt. Auch zwei unbeschichtete Platten in Platz 13 und 14 hemmten die Aufwärtsverbreitung nicht merklich. Obgleich der Weg bis zur Nahrung kontinuierlich zunimmt, müssen, wie die abnehmenden Driftraten zeigen, immer weitere Larven dorthin gelangen. Es bleibt jedoch eine Restdrift von 4—12% aller Larven erhalten.

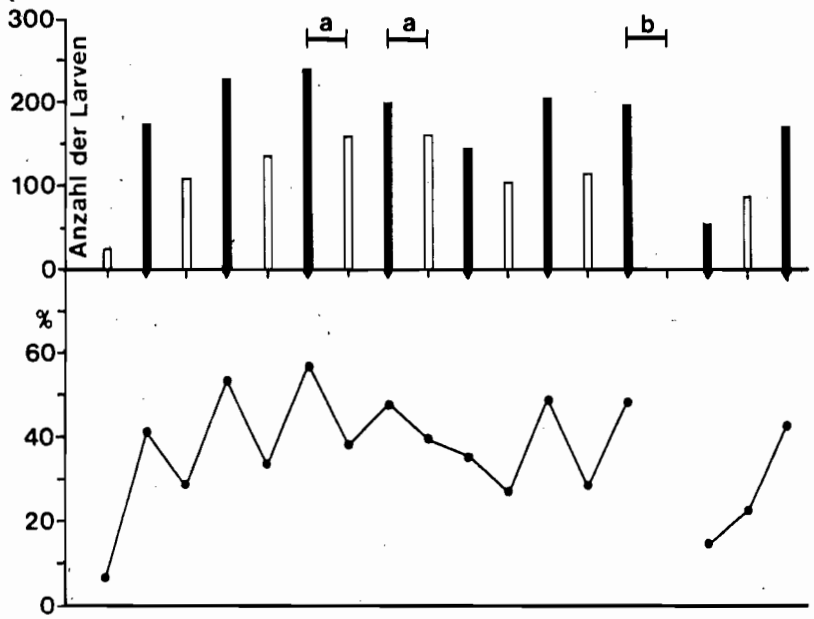


Fig. 7 *Baëtis rhodani*: Ausdrift der Larven, Driftdepression infolge Fütterung ausgedrifteter Tiere.

— a — Fütterung der zwischen 7.30 und 19.30 Uhr ausgedrifteten Larven.
 — b — Fütterung der in 24 Stunden zwischen 19.30 und 19.30 Uhr ausgedrifteten Larven. Versuch mit ca. 430 Larven. Übrige Erläuterungen wie in Fig. 3.

Nach dem Verbrauch der letzten Nahrung verstärkt sich auch nach der Aufwärtswanderung die Drift in der üblichen Weise (Fig. 8). Die Fig. 4 b läßt für 7.30 (←) Uhr eine annähernd gleichmäßige Larvenverteilung erkennen; die lokale Larvenkonzentration im Bereich der Platten 1 bis 3 ist verschwunden. Das Ausdriftmaximum wurde hier 12 Stunden später, um 19.30 Uhr erreicht. Im Beispiel der Fig. 8 tritt das Driftmaximum nicht früher als 24 Stunden nach Erschöpfung der Nahrung auf. Nach Nahrungsverbrauch beginnt demnach auch hier der Ausbreitungsvorgang, ohne daß gleichzeitig die Drift erkennbar zunimmt.

Um diesen Verteilungsvorgang näher charakterisieren zu können, wurde der Einfluß des Zeitpunktes der letzten Nahrungsaufnahme kontrolliert. Die ausgedrifteten Larven erhielten bis zum Zurücksetzen in die Rinne ein Futterangebot unter üblichen Versuchsbedingungen. Das hatte im Versuch 12 Stunden nach Zurücksetzen der Larven eine Driftdepression zur Folge (Fig. 7). Nach 24 bis 36 Stunden hatte sich das Ausgangsniveau annähernd wieder eingestellt. Der Befund des abgebildeten Beispiels wurde in zwei weiteren Experimenten mehrfach verifiziert.

Bei der Ausbreitung der Larven sind demzufolge zwei Vorgänge unterscheidbar: In einem ersten Zeitabschnitt breiten sich die Tiere zwar

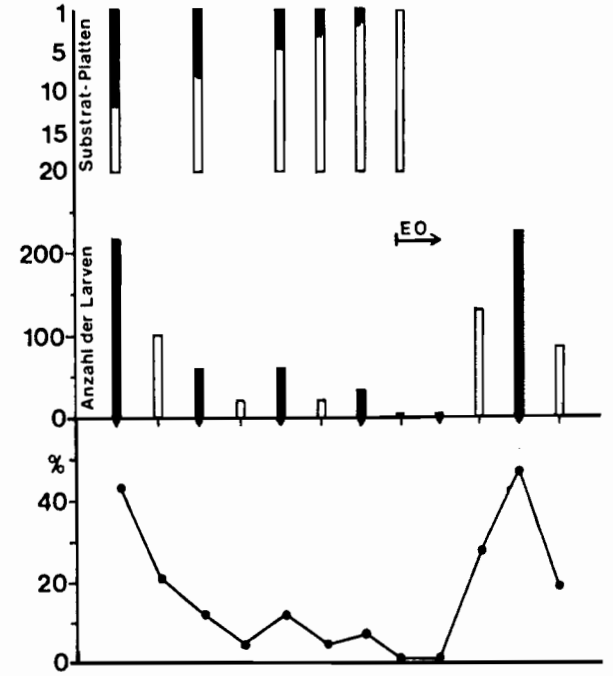


Fig. 8 *Baëtis rhodani*: Ausdrift der Larven nach Einsetzen und Zurücksetzen am unteren Rinneneende (EO in Fig. 2). Versuch mit ca. 500 Larven. Zurücksetzen der Larven bei EO nach weitgehender Beendigung der Aufwärtswanderung. Übrige Erläuterungen wie in Fig. 3 und 6.

aus, doch ist die Tendenz zur Drift als Ausbreitungsmittel gering. In einem zweiten Abschnitt, nach 24 bis 36 Stunden, erreicht die „Driftaktivität“ ihr Maximum.

3.5. Der Einfluß des Larvenalters

Bei der häufig vorkommenden Beobachtungszeit von über 7 Tagen seit dem Einsetzen der Larven sinken gegen Ende die Driftzahlen ab. Ein wichtiger Grund scheint in der Zunahme des Anteils annähernd schlüpfreifer Larven des letzten Stadiums zu liegen. In der Drift tauchen schlüpfbereite Larven sowie Exuvien des letzten Stadiums fast vollzählig zwischen ca. 12 und 18 Uhr auf, doch sind die voll erwachsenen, aber noch nicht schlüpfbereiten Exemplare deutlich unterrepräsentiert (Tabelle 6). In den überprüften Beispielen waren diese Larven mit 12,4% in der Drift, in der Gesamtpopulation aber mit 78,1% vertreten. Beim Aussammeln der Rinnen ergab sich darüber hinaus, daß sich Tiere dieses Entwicklungsstadiums fast ausnahmslos unter den Substratplatten aufhielten, gehäuft im oberen Rinnenteil.

Tabelle 6. *Baëtis rhodani*: Die Anteile annähernd schlüpfreifer¹ Larven des letzten Stadiums in der Ausdrift² und der in der Rinne verbliebenen Population.

	erwachsene Larven	schlüpfreife Larven	Larven insgesamt
Ausdrift	25	8	266
Rinne	100	197	380

¹ erwachsene und schlüpfreife Nymphen entsprechend der Definition von PLESKOT (1958).

² Ausdrift in 14 Stunden vor der Untersuchung der in der Rinne verbliebenen Population.

Unterschied Ausdrift: Rinne hoch signifikant (Vierfelder- χ^2 -Test).

4. Diskussion

Baëtis rhodani bewahrt unter den künstlichen Bedingungen in den Fließwasseranlagen die aus dem Freiland bekannte Erscheinung der Drift mit tagesperiodisch wechselnder Intensität. Die von MÜLLER (1966) beschriebenen Freilandbefunde beziehen sich grundsätzlich auf *Baëtis rhodani* und *B. vernus*: Auf Grund der Eidiapause von *B. vernus* (BOHLE, 1969) müßte ab August *B. rhodani* mindestens stark überwiegen. Die Tag-Nacht-Differenzen der Drift liegen aber auch für die Monate August und September deutlich höher als im Experiment. Verhältnismäßig geringe Differenzen sind im Freiland für die Monate Dezember bis März typisch.

Offen bleiben auch die Bedeutung der Strömungsgeschwindigkeit und der Wassertiefe für die Drift von *B. rhodani*. Der von ULFSTRAND (1967) für diese Art angegebene Präferenzbereich über 75 cm/sec wird in den Fließwasserrinnen höchstens in sehr schmalen Zonen erreicht. Eine Bevorzugung der schneller überströmten Bereiche in den Versuchen ließ sich nicht beobachten. Andererseits scheint diese Art auch in Fließgewässern geringerer Strömungsgeschwindigkeit verbreitet zu sein (ELLIOTT, 1971). MINSHALL & WINGER (1968) fanden zwar nach Reduktion der Fließgeschwindigkeit starke Driftzunahme einer undeterminierten *Baëtis*-Art, doch lassen sich daraus Aussagen über die Wirkung konstanter, relativ schwacher Strömung nicht ableiten. LEMKUHL & ANDERSON (1972) weisen auf eine jahreszeitlich wechselnde Präferenz bei *B. tricaudatus* hin, anscheinend die Folge unterschiedlich großer Wasserführung.

ELLIOTT (1968) beschrieb nach Beobachtungen in einer Fließwasseranlage die Larven von *B. rhodani* als ausgeprägt nachtaktiv. Nur während dieser aktiven Phase halten sie sich auf der lichtzugewandten Seite des Substrats auf. BUTZ (1970) betont ebenfalls die negative Phototaxis

dieser Art im Gegensatz zu *B. lutheri*. Allerdings gibt es in ihren Experimenten ca. 20% der Larven, die nicht auf der lichtabgewandten Seite der Schablone sitzen. Für die Wahl des Aufenthaltsortes spielen nach BUTZ negative Phototaxis und Strömung, nicht dagegen Thigmotaxis und die Farbe des Untergrundes eine Rolle.

Die eigenen Befunde stimmen mit den zitierten insoweit überein, als eine statistische Bevorzugung der lichtabgewandten Substratseite auftritt, bei Fehlen der Nahrung in annähernd demselben Anteil wie bei BUTZ. Eine Tag-Nacht-Periodik ist zwar für die Drift und das Schlüpfen der Subimagines (vgl. ELLIOTT a. CORLETT, 1972, HUMPESCH, 1971), nicht dagegen für den Aufenthaltsort und die Aktivität der Nahrungsaufnahme nachweisbar. Bereits SCHERER (1965 a, 1965 b) fand im „Breitenbach“ und in Experimenten mit Breitenbach-Material, daß negative Phototaxis für *B. rhodani* zwar deutlich erkennbar ist, jedoch nur in relativen Unterschieden der Larvenzahlen auf den Steinoberseiten: z. B. 1 : 2,1 bis 1 : 3,3 für 14 : 22 Uhr im September. Der Schwellenwert der Lichtintensität für das negativ-phototaktische Verhalten liegt im Freiland bei 4000 bis 7000 Lux (beschattete Stellen), also in einem Bereich, der in den von mir benutzten Anlagen nicht überschritten wurde. Ein ähnliches Verhalten fand HUGHES (1966 b) für *B. harrisoni*. Lokomotorische Aktivität am Tage fand ELLIOTT (1971) bei der Wanderung stromaufwärts bei *B. rhodani*.

Bei der Larvenverteilung im Lebensraum ist die Altersabhängigkeit zu berücksichtigen. Nach den vorliegenden Befunden tauchen voll erwachsene Larven wenig auf den Plattenoberseiten und in der Drift auf. Schlüpfbereite Larven klettern dann wieder zur Wasseroberfläche.

HILDEBRAND (1974) und KELLER (1975) fanden Drifterhöhung bei abnehmender Nahrung für die Ephemeropteren *Ephemerella* spec. und *Tricorythodes* spec. bzw. *Ecdyonurus venosus* in Fließwasserrinnen. Dieses Phänomen war in unseren Anlagen noch strenger ausgeprägt: Bemerkenswerte Drift trat bei stromabwärts zur Nahrung wandernden Larven nur nach der Erschöpfung der Nahrung auf. Der Unterschied dürfte sich aus der Konstruktion der Versuchsanlage erklären, bei der abwärts wandernde Tiere nach Strömungsverhältnissen und Anordnung der Nahrungsplatten immer die Möglichkeit hatten, dies Substrat zu erreichen. Daneben spielt vielleicht die Befähigung der Larven von *Baëtis* zu schnellem Anschwimmen der Objekte gegen die Strömung eine Rolle. Die Versuchsanordnung ließ daher den Einfluß der Nahrung besonders deutlich erkennen.

Im Freiland ist meines Wissens eine enge Beziehung zwischen Driftstärke und Nahrungsangebot nicht eindeutig nachgewiesen. Es bliebe zu überprüfen, ob das Driftminimum im Frühjahr (z. B. MÜLLER,

1966) auch Folge des gleichzeitigen Maximums der Aufwuchsdiatomeen ist. Jedenfalls sollte man berücksichtigen, daß sich die Kapazität des Lebensraumes für die Fauna möglicherweise im Laufe des Jahres mit dem Nahrungsangebot ändert.

Geformte Nahrung wurde in größeren Mengen nur auf der Substratoberseite angeboten, während im Freiland der Detritus im Lückensystem zwischen den Steinen eine Rolle spielen könnte (vgl. BROWN, 1960, EGGLESHAW, 1969). Wenn trotz des fehlenden Detritus in den Experimenten sich im Mittel nur 33 % der Larven auf der Plattenoberseite aufhielten, kann nur regelmäßiger Wechsel des Aufenthaltsortes gewährleisten, daß alle Larven fressen können.

Die auf der Substratoberseite angebotene Nahrung führt lokal zu hohen Larvendichten, während beim Fehlen der Nahrung die Verteilung annähernd gleichmäßig ist. Die Konzentrationen entstehen, weil stromabwärts und stromaufwärts wandernde Larven überwiegend die nächst gelegene Nahrungsquelle ausnutzen und die Individualdistanz sehr gering ist. Nach Freilandbefunden vermutet auch ULFSTRAND (1967), daß die deutliche Bevorzugung nackter Steine durch *Baëtis rhodani* durch den dort üblichen Algenaufwuchs verursacht ist.

Erschöpfung der Nahrung führt zunächst innerhalb weniger Stunden zur Abwanderung der meisten Larven. Möglicherweise tragen die in diesem kahl gefressenen Bereich häufigen aggressiven Verhaltensweisen dazu bei. Aufgesucht werden benachbarte lichtzugewandte Stellen oder Schlupfwinkel unter den Substratplatten. Die resultierende Ausbreitungstendenz kann als Suche nach Nahrung gedeutet werden, das Verbergen als Aufsuchen eines Ruheplatzes. Einen periodischen Wechsel von Ruhe und lokomotorischer Aktivität, allerdings ohne Nahrung und Wasserströmung im Experiment, fand HARKER (1953) für *B. rhodani*.

Mit zeitlicher Verzögerung von 12 bis 36 Stunden nach dem Verschwinden des letzten Futters erreicht die Drift ihren typischen hohen Wert: Satte Larven, das zeigen weitere Experimente, driften weniger als hungrige, auch wenn Nahrung nicht vorhanden ist.

Wie die dargestellten Untersuchungen erkennen lassen, führt Nahrungsmangel zu erhöhter lokomotorischer Aktivität und zur Ausbreitung im Lebensraum. Die Drift ist eine Form dieser Ausbreitung. Ihre höchste Intensität wird nach längerer Hungerzeit erreicht. Die Drift hat auch dann ein nächtliches Maximum, wenn ein solches für die Wahl des Aufenthaltes auf der Substratoberseite nicht vorhanden ist. Auch ELLIOTT (1968) weist darauf hin, daß das allgemeine tagesperiodische Aktivitätsmuster als Erklärung für die Driftperiodik nicht ausreicht. Das Nahrungsangebot beeinflußt die räumliche Verteilung der Larven sehr stark.

5. Zusammenfassung

In verschiedenen Fließwasseranlagen wurde der Einfluß des Nahrungsangebotes auf die Drift und die räumliche Verteilung der Larven von *B. rhodani* untersucht.

Ein Vergleich der Driftraten und der Larvenverteilung für verschiedene Substrate und Strömungsbedingungen sowie von Larven aus der Anzucht und aus dem Freiland ergab keine relevanten Unterschiede. In allen Fällen war ein nächtliches Driftmaximum ausgeprägt (Fig. 3).

In den meisten weiteren Versuchen war außer der angebotenen Menge und Verteilung der Nahrung nur die Populationsdichte variabel. Diese betrug entweder ca. 300 oder ca. 450 bis 500 Larven pro Rinne. Das entspricht einer Dichte von 2500 bis 4200 Larven/m². Dichteabhängige Unterschiede der Drift-rate gab es für diese Populationen nicht (Tabelle 1). Dagegen sinkt der Driftanteil annähernd erwachsener Larven (Tabelle 6).

Im Gegensatz zur Driftrate gibt es für die Menge abgeweideter Nahrung pro 12 Stunden keine tagesperiodischen Unterschiede (Tabelle 5). Das gleiche gilt für die Verteilung der Larven zwischen lichtzugewandter Oberseite des Substrats und lichtabgewandten Schlupfwinkeln (Tabelle 4, Fig. 5).

Nahrungsangebot in der Form von Substrataufwuchs führt zu lokalen Larvenansammlungen (Fig. 4) und zum Fehlen bemerkenswerter Drift bei vorwiegend stromabwärts zur Nahrung wandernden Larven (Fig. 7). Bei vorwiegend stromaufwärts zur Nahrung wandernden Tieren verringert sich die Drift kontinuierlich (Fig. 8). Fehlt die Nahrung, nimmt die Ausbreitungstendenz der Larven zu und ihre Verteilung wird annähernd gleichmäßig (Tabelle 2, Fig. 4), zudem begibt sich ein größerer Anteil in Schlupfwinkel (Tabelle 3). Mit zunehmender Hungerzeit steigt die Tendenz zum Driften: Sie erreicht im Experiment 12 bis 36 Stunden nach Erschöpfung der Nahrung ein maximales Niveau, das anschließend mehrere Tage annähernd beibehalten wird (Fig. 6, 7).

Summary

The influence of food supply on drifting and microdistribution of *Baëtis rhodani* larvae was investigated by experiments with several running-water devices. Quantity and distribution of food were the main variables. Differences in further experimental parameters — substrate, water flow and the origin of the larvae — proved to be unimportant (Fig. 3). The larval population density was either approximately 300 or 450 to 500 per stream tank (comparable to 2500 and 4200 larvae/m²).

Drift rates of these populations were not density related (Table 1). Almost-adult larvae tended to drift less than younger-ones (Table 6). In general, drift reached its maximum during night (Fig. 3).

The rate of food consumption showed no diurnal periodicity (Table 5). Nearly 30 % of the larvae settled on the upper surface of the substrate when food was available there. Their number was reduced to about 22 % after its depletion (Table 3, Fig. 5). There was no evidence of diurnal periodicity in larval distribution between the illuminated substrate surface and shaded hiding places (Table 4).

The food was offered as "aufwuchs" consisting predominantly of diatoms. Abundant food supply caused local concentrations in the population whereas, after its exhaustion, larvae assumed a nearly uniform distribution (Fig. 4). Drift-

524
ing only occurred when food was not available (Fig. 7) or difficult to reach, for instance, upstream (Fig. 8). Starvation led to increasing drift, reaching and maintaining its maximum rate 12 to 36 hours after food depletion (Fig. 6 and 7).

Literatur

- BOHLE, H. W. (1969): Untersuchungen über die Embryonalentwicklung und die embryonale Diapause bei *Baëtis vernus* CURTIS und *Baëtis rhodani* (PICTET) (Baëtidae, Ephemeroptera). — Zool. Jb. Anat. **86**: 493—575.
- BOURNAUD, M. & THIBAUT, M. (1973): La dérive des organismes dans les eaux courantes. — Ann. Hydrobiol. **4**: 11—49.
- BROWN, D. S. (1960): The food of the larvae of *Cloëon dipterum* L. and *Baëtis rhodani* (PICTET) (Insecta, Ephemeroptera). — J. Anim. Ecol. **30**: 55—75.
- BUTZ, I. (1970): Strömungsverhalten einiger Ephemeridenlarven des Fließwassers. — Dissertation, Wien.
- DIMOND, J. B. (1967): Evidence that drift of stream benthos is density related. — Ecology **48**: 855—857.
- EGGLISHAW, H. J. (1969): The distribution of benthic invertebrates on substrata in fast-flowing streams. — J. Anim. Ecol. **38**: 19—33.
- ELLIOTT, J. M. (1971): Upstream movements of benthic invertebrates in a lake district stream. — J. Anim. Ecol. **40**: 235—252.
- (1967): The live histories and drifting of the Plecoptera and Ephemeroptera in a Dartmoor stream. — J. Anim. Ecol. **36**: 343—362.
- (1968): The daily activity patterns of mayfly nymphs (Ephemeroptera). — J. Zool., Lond. **155**: 201—221.
- ELLIOTT, J. M. & CORLETT, J. (1972): The ecology of Morecambe Bay. IV. Invertebrate drift into and from the river Leven. — J. appl. Ecol. **9**: 195—205.
- HARKER, J. E. (1953): The diurnal rhythm of activity of mayfly nymphs. — J. Exp. Biol. **30**: 525—533.
- HASELOFF-HOFFMANN (1965): Kleines Lehrbuch der Statistik. — de Gruyter & Co., Berlin. 2. Aufl.
- HUGHES, D. A. (1966 a): On the dorsal light response in a mayfly nymph. — Anim. Behav. **14**: 13—16.
- (1966 b): The role of responses to light in the selection and maintenance of microhabitat by the nymphs of two species of mayfly. — Anim. Behav. **14**: 17—33.
- HUMPESCH, U. (1971): Zur Faktorenanalyse des Schlüpfrythmus der Flugstadien von *Baëtis alpinus* PICT. (Baëtidae, Ephemeroptera). — Oecologia (Berl.) **7**: 328—341.
- KELLER, A. (1975): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. Experimentelle Untersuchung an *Ecdyonurus venosus* (FABR.) in einem Fließwassermodell. — Schweiz. Z. Hydrol. **37**: 294—331.
- LEHMKUHL, D. M. & ANDERSON, N. H. (1972): Microdistribution and density as factors affecting the downstream drift of mayflies. Ecology **53**: 661—667.
- MADSEN, B. L. (1968): A comparative ecological investigation of two related mayfly nymphs. — Hydrobiologia **31**: 337—349.
- MEIJERING, M. P. D. (1972): Experimentelle Untersuchungen zur Drift und Aufwanderung von Gammariden in Fließgewässern. — Arch. Hydrobiol. **70**: 133—205.

- MINSHALL, G. W. & WINGER, P. V. (1969): The effect of reduction in stream flow on invertebrate drift. — Ecology **49**: 580—582.
- MÜLLER, K. (1963): Tag-Nachtrhythmus von Baëtidenlarven in der „Organischen Drift“. — Naturwiss. **50**: 161.
- (1966): Die Tagesperiodik von Fließwasserorganismen. — Z. Morph. Ökol. Tiere **56**: 93—142.
- (1970): Die Drift von Insektenlarven in Nord- und Mitteleuropa. — Österreichs Fischerei **23**: 111—117.
- MÜLLER-LIEBENAU, I. (1969): Revision der europäischen Arten der Gattung *Baëtis* LEACH, 1815. — Gewässer und Abwässer Heft 48/49.
- PLESKOT, G. (1958): Die Periodizität einiger Ephemeropteren der Schwechat. — Wasser und Abwasser: 1—32.
- SCHIERER, E. (1965 a): Zur Methodik experimenteller Fließwasser-Ökologie. — Arch. Hydrobiol. **61**: 242—248.
- (1965 b): Analytisch-ökologische Untersuchungen zur Verteilung tierischer Bachbesiedler. — Dissertation Gießen.
- ULFSTRAND, ST. (1967): Microdistribution of benthic species (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera: Simuliidae) in lapland streams. — Oikos **18**: 293—310.
- (1968): Benthic animal communities in lapland streams. — Oikos Suppl. **10**.

Anschrift des Verfassers:

Dr. H. W. BOHLE, Fachbereich Biologie, Zoologie, der Universität Marburg, Lahnberge, 3550 Marburg Lahn.

Ergänzung des Literaturverzeichnisses

- Hildebrand, S.G. (1974): The relation of drift to benthos density and food level in an artificial stream. — Limnol. Oceanogr. **19**: 951—959.
- Waters, T.F. (1972): The drift of stream insects. — Ann. Rev. Ent. **17**, 253—272.