

# Die Drift und ihre ökologische Bedeutung

## Experimentelle Untersuchung an *Ecdyonurus venosus* (Fabr.) in einem Fließwassermodell

VON ANDRES KELLER

Eidg. Technische Hochschule Zürich, Institut für Gewässerschutz und Wassertechnologie<sup>1)</sup>

Manuskript eingegangen am 20. Juni 1975

### ABSTRACT

*The Drift and its Ecological Significance. Experimental Investigation on Ecdyonurus venosus (Fabr.) in a Stream Model*

With one-factor experiments, the drift of larvae of *Ecdyonurus venosus* has been analysed in a stream model. The distances travelled by drifting animals as a function of water velocity have been determined, as well as some drift rhythms. Drift-inducing factors are principally scarcity of food (lack of periphyton) and movement of substrate. Induction of drift by small water velocities can be caused by insufficient oxygen supply. The typical drift minimum during the final larval instar is said to be caused by a pseudo-pupal stage. After temperature shocks of  $\pm 5^{\circ}\text{C}$  respectively, the animals acclimate within 2 days. An increase in temperature induces a decrease in drift rates and vice versa. Sex, predation and competition do not influence drift. The mean flight range of the imagoes (flight-mill) is 2,794 m, the maximum upstream movement of the larvae 140 m/24 h.

### INHALTSVERZEICHNIS

<b>1. Einleitung</b> . . . . .	295
<b>2. Methodik</b> . . . . .	296
2.1 <i>Das Versuchsobjekt</i> . . . . .	296
2.2 <i>Das «Rheodrom»</i> . . . . .	296
2.3 <i>Das Substrat</i> . . . . .	297
2.4 <i>Driftsammelmethodik</i> . . . . .	298
2.5 <i>Allgemeiner Versuchsablauf</i> . . . . .	299

<sup>1)</sup> Die Arbeit wurde an der Eidg. Anstalt für Wasserversorgung, Abwasserreinigung und Gewässerschutz (EAWAG) ausgeführt.

<b>3. Resultate und Diskussion</b> . . . . .	299
3.1 <i>Driftweg</i> . . . . .	299
3.2 <i>Rhythmik</i> . . . . .	302
3.3 <i>Driftbeeinflussende Faktoren</i> . . . . .	306
3.31 Entwicklungsstadium . . . . .	306
3.32 Geschlecht . . . . .	307
3.33 Futterangebot . . . . .	308
3.34 Räuber, Konkurrenten . . . . .	311
3.35 Temperaturschocks . . . . .	312
3.36 Katastrophendrift . . . . .	313
3.361 Hochwasser . . . . .	314
3.362 Kleine Strömungsgeschwindigkeiten . . . . .	316
<b>4. Kompensation</b> . . . . .	318
4.1 <i>Einleitung</i> . . . . .	318
4.2 <i>Aufwanderung</i> . . . . .	319
4.3 <i>Flugleistung</i> . . . . .	320
<b>5. Gesamtdiskussion</b> . . . . .	323
<b>6. Zusammenfassung, Summary, Résumé</b> . . . . .	325
Literaturverzeichnis . . . . .	328

## 1. Einleitung

Unter dem Begriff «organische» oder «organismische» Drift (organic drift), der 1954 von MÜLLER [63] eingeführt wurde, versteht man allgemein eine Ortsveränderung von Organismen gleichsinnig zur Strömung. Als Organismen kommen neben terrestrischen Tieren und Pflanzen insbesondere die Invertebraten des Fließwasserbenthos in Frage. In der vorliegenden Arbeit bleibt der Begriff «Drift» ausschliesslich auf diese Gruppe angewandt.

Der gegenwärtige Stand des Wissens über dieses ubiquitäre natürliche Phänomen ist in drei neueren Literaturarbeiten zusammengefasst: WATERS [105], BOURNAUD und THIBAUT [12] und MÜLLER [69]. Trotz der Fülle des (weitgehend deskriptiven) Materials ist nicht zu übersehen, dass ein allgemeineres Verständnis kausaler Zusammenhänge und des Zustandekommens der Drift noch weitgehend fehlt. Dies ist vor allem darauf zurückzuführen, dass die Arbeiten in den verschiedensten Gewässertypen, in verschiedensten geographischen Regionen, mit verschiedensten Tierarten und auch unter verschiedenster Thematik durchgeführt worden sind. Dazu kommt, dass experimentelle Arbeiten, welche allein die Wirkung von Umwelteinflüssen sauber zu untersuchen erlauben, nur in bescheidener Zahl vorliegen: für Gammariden HUGHES [40], MEIJERING [58], für Plecopteren SCHWARZ [87], MADSEN [54], für Ephemeropteren BUTZ [11], MADSEN [53] und HILDEBRAND [37].

Die Grundidee der vorliegenden Arbeit war, diese Lücke füllen zu helfen, d.h. rein experimentell möglichst viele Aspekte der Drift zu untersuchen, und dies an einer einzigen Tierart, um damit eine kompaktere Übersicht über den Einfluss verschiedener Faktoren auf die Drift zu erhalten.

In Anlehnung an SCHWARZ [87] sollten die Rhythmik aufgenommen, analog zu ELLIOTT [27] der Driftweg bestimmt und Beobachtungen über Kompensationsmöglichkeiten gemacht werden. Bei den driftbeeinflussenden Faktoren interessierten endogene (Entwicklungsstadium, Geschlecht) und exogene. Biotische Faktoren, wie Futterangebot, Räuber, Konkurrenz, stehen hier abiotischen gegenüber (Temperaturschock, Hochwasser, kleine Strömungsgeschwindigkeiten).

Bei den beiden letztgenannten Einflüssen ging es darum, im Rahmen der experimentellen Möglichkeiten die Faktorenkomplexe so weit aufzuschlüsseln, dass der jeweils wirksame Auslösungsmechanismus erkennbar wurde. Zwei wesentliche driftbeeinflussende Größen konnten aus technischen Gründen nicht untersucht werden: Licht und Populationsdichte.

Experimentelle Arbeiten laufen oft Gefahr, sich von der ursprünglichen, aus Beobachtungen in der Natur hergeleiteten Fragestellung zu entfernen und Resultate zu liefern, welche nicht mehr an natürlichen Verhältnissen überprüft werden können; die Frage nach dem Sinn des Ganzen ist dann berechtigt. Um diese Gefahr wenigstens so klein als möglich zu halten, wurden alle Ergebnisse mit Literaturangaben aus Felduntersuchungen und über andere Tierarten sowie mit eigenen Beobachtungen verglichen.

## 2. Methodik

### 2.1 Das Versuchsobjekt

Für die Experimente wurde nur eine Tierart verwendet: *Ecdyonurus venosus* (Fabr.)<sup>2)</sup> (Ephemeroptera, Heptageniidae). Fundort: Töss bei Sennhof, 7 km oberhalb Winterthur. Die Larven wurden durch «Kicksampling» gesammelt. Das Substrat wird dabei vor einem in die Strömung gehaltenen Fangnetz mit den Stiefeln aufgewühlt.

Die Wahl dieser Spezies hatte praktische Gründe. Sie dominiert in der Fauna des Fangplatzes und ist im allgemeinen häufig und weit verbreitet. Die Tiere sind robust und für experimentelle Arbeiten wenig problematisch. Ihre Biologie ist gut bekannt [1, 21, 31, 76, 107]. Ferner sind einzelne Teilaspekte dieser Arbeit schon bearbeitet, was eine fortlaufende Kontrolle des Arbeitsfortschrittes ermöglichte.

Im Larvenstadium sind die einzelnen *Ecdyonurus*arten schwer voneinander zu unterscheiden. Es wurden deshalb männliche Subimagines, die während der Versuche schlüpfen, im Labor zu Imagines gezüchtet und bestimmt. Von den 152 Männchen erwiesen sich 148 als *E. venosus*, 4 Stück gehörten zu *E. helveticus* [47]. Es darf daraus gefolgert werden, dass das Material genügend homogen war, um Rückschlüsse auf die Spezies zuzulassen.

### 2.2 Das «Rheodrom»

Für die meisten Experimente der vorliegenden Arbeit wurde das «Rheodrom» der EAWAG (Abb. 1) [45] verwendet. Es ist ein Kreislaufsystem, in welchem 8–9 m<sup>3</sup> Wasser durch zwei 6 m lange, 30 cm tiefe und 15 cm weite Plexiglasrinnen zirkuliert

<sup>2)</sup> Bestimmung: Dr. V. Puthz, Schlitz.

werden. Ein Kühlaggregat gestattet das Vorwählen der Temperatur in den Grenzen 4–28°C mit einer Konstanz von  $\pm 0,2^\circ\text{C}$ . Das Wasser ist ständig mit Sauerstoff gesättigt. Eine Anreicherung von Schwermetallen konnte nicht nachgewiesen werden.

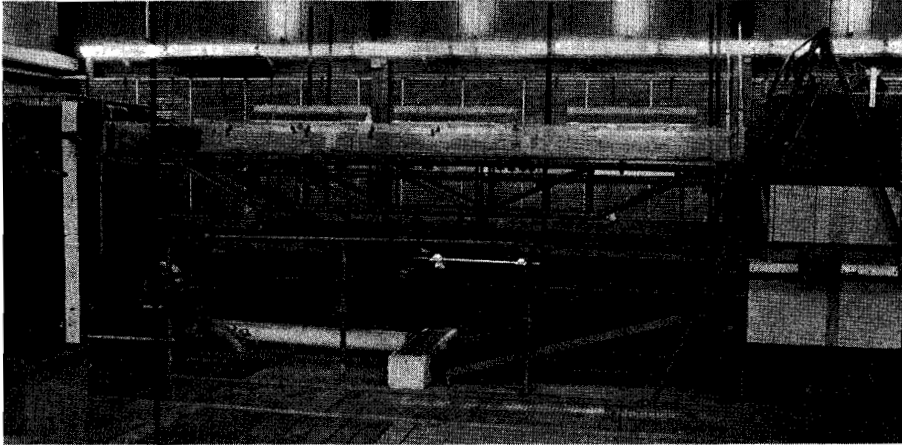


Abb. 1. Das «Rheodrom» der EAWAG; Details bei IBSCHER und KELLER [45].  
Fig. 1. EAWAG's 'Rheodrom'; for details see IBSCHER and KELLER [45].

### 2.3 Das Substrat

Es wurde ein künstliches Bodensubstrat verwendet: lose, einzeln in die Rinnen eingelegte Kugeln aus weissem, unglasiertem Porzellan, mit 50 mm Durchmesser. Die Kugeln lagen direkt auf dem Plexiglasboden, was die Beobachtung auch von unten gestattete. Abgesehen von technischen Vorteilen ermöglichen es diese Porzellankugeln, in Versuch und Kontrolle reproduzierbare Strömungsverhältnisse zu schaffen.

MASON et al. [56] untersuchten den qualitativen und quantitativen Unterschied der Besiedlung von Netzzylindern in situ, die mit Kalksteinen bzw. mit genau denselben Porzellankugeln wie in unseren Versuchen gefüllt waren. Die Autoren kommen zum Schluss: 'Unglazed porcelain is considered an acceptable substitute for limestone because it yields comparable numbers of taxa and offers an inert substrate of standard size and texture' (S. 432).

Da unsere Resultate mit Untersuchungen aus dem Freiland gut übereinstimmen, darf gefolgert werden, dass unser Substrat das natürliche Verhalten der Tiere kaum beeinflusst (siehe auch Kap. 3.1).

Von der ganzen Rinnenlänge wurde für die Versuche nur eine Substratlänge von 1,4 m verwendet. Dies garantierte bei der Standardströmungsgeschwindigkeit von 0,4 m/sec (Messflügel Ott, Kempten, 3 cm über dem Substrat), dass mindestens 50% der Tiere, die von der fließenden Welle erfasst wurden, keinen Kontakt mit dem Substrat mehr herstellen konnten und somit sofort bis zum Driftsammler mitgeschwemmt wurden.

Als Futter für die Versuchstiere diente der natürliche Algenbewuchs auf den Kugeln. Die Artenzusammensetzung dieses periphytischen Materials wechselte jahreszeitlich. Die häufigsten Gattungen waren die Diatomeen *Fragillaria*, *Achnanthes* und *Navicula*, stets begleitet von *Gomphonema*, *Synedra*, *Cymbella* und *Nitzschia*. Von den Grünalgen trat vor allem *Stigeoclonium* auf, begleitet von *Tribonema* und der Konjugate *Mougeotia*. Hie und da fand sich auch *Phormidium* sp. (Cyanophyta).

Dies entspricht anscheinend den qualitativen Nahrungsansprüchen von *Ecdyonurus* [74, 76, 107]. Da zudem nur sehr wenige tote Tiere anfielen und die Entwicklung zur Subimago ungestört verlief, war offenbar auch die Menge dieser Nahrung genügend.

#### 2.4 Driftsammelmethodik

Am Ende der Rinnen fällt das Wasser mit den abgedrifteten Tieren frei durch einen Trichter aus Netzstoff (830  $\mu$ ), der in einem festen Trichter endet. Hier werden die Tiere von der Hauptmenge des Wassers getrennt und mit wenig Wasser durch einen Plastikschauch aus dem Filterkasten in einen Driftsammler geführt, in dem die Drift am Ende jeder Versuchsperiode ausgezählt werden kann.

Zur Aufnahme der Rhythmik (Kap. 3.2) wurde teilweise eine Lichtschranke verwendet. Die passierenden Tiere wurden in einem Glasrohr, das in den Plastikschauch eingeschaltet war, gezählt und der Zählerstand alle 30 Minuten ausgedruckt.

Da die Drift besonders nachts gehäuft auftritt, wurden die Versuchsperioden von abends 17 Uhr bis morgens 8 Uhr angesetzt, mindestens aber von 1 Stunde vor Sonnenuntergang bis 1 Stunde nach Sonnenaufgang. Die Tagesdrift erwies sich in den Kontrollen mit weniger als 2% als sehr gering und wurde vernachlässigt. Tagsüber wurden die gedrifteten Tiere wieder in die Rinnen zurückgesetzt. Dies wurde mehrmals wiederholt, wobei alle beschädigten und toten Tiere sowie die geschlüpften Subimagines aussortiert wurden.

Die naheliegende Frage, ob wiedereingesetzte Larven in der nächsten Nacht zu verstärkter Drift neigen, wurde folgendermassen abgeklärt: Während mehrerer Tage wurden die Driftraten aus den beiden Rinnen verglichen. In der einen wurden die Tiere täglich zurückgesetzt, in der anderen wurden sie im Driftsammler gelassen. Dabei konnte zwar festgestellt werden, dass die Driftrate in der Rinne mit Rezirkulation grösser war; ein statistisch signifikanter Unterschied (siehe Kap. 2.5) konnte jedoch auch nach 4–5 Tagen nicht nachgewiesen werden. Die entstandenen Differenzen sind eher der abnehmenden Populationsdichte und damit der zurückgehenden Konkurrenz ums Futter in der einen Rinne zuzuschreiben. Eine Verfälschung der Experimente, welche signifikante Driftunterschiede lieferten, ist mit Sicherheit auszuschliessen.

Die Driftraten wurden folgendermassen ermittelt: Von der Gesamtzahl der eingesetzten Tiere wurden jene abgezählt, die sich zu Beginn der Versuchsperiode im Driftsammler fanden; dies ergab die Versuchspopulation (100%). Von den bis zum nächsten Morgen gedrifteten Tieren wurden wiederum tote Exemplare und geschlüpfte Subimagines subtrahiert und so die Driftrate bestimmt. Sie ist also für die vorliegende Arbeit definiert als Prozentsatz der in einer Nacht gedrifteten Tiere, bezogen auf die lebende Gesamtpopulation.

## 2.5 Allgemeiner Versuchsablauf

Die gesammelten Tiere wurden im Labor vorerst in einer mit Grundwasser gespeisten Hälterrinne an die gerade herrschende Temperatur akklimatisiert. Die Temperatur des Rheodroms wurde dieser Hältertemperatur angepasst, um Temperaturschocks zu vermeiden. Gleichzeitig konnte dadurch auch eine Akklimatisierung an die herrschenden Futterverhältnisse, das verwendete Substrat und die experimentellen Lichtverhältnisse erreicht und der von BUTZ [11] beschriebene Effekt, nämlich ein kontinuierliches Abfallen der Driftraten während der ersten fünf Tage, fast vollständig eliminiert werden. Als einziger Effekt des Einsetzens blieb eine leicht erhöhte Drift während der ersten Nacht. Als günstigste Besatzdichte erwies sich pro Rinne (15 × 140 cm Substrat) eine Zahl von etwa 100 bis 160 Tieren. Die Driftstreuung von Tag zu Tag bleibt dadurch relativ klein, andererseits ermöglicht aber das vorhandene und zuwachsende Futter eine Versuchsdauer von mehreren Wochen. In Abb. 7 (Versuch «Räuber») wurde mit durchschnittlich 80 Tieren pro Rinne gearbeitet: die Unterschiede von Tag zu Tag sind relativ gross.

Bei Versuchsbeginn wurden die Tiere zufällig auf die beiden Rinnen verteilt und bei gestautem Abfluss gleichmässig über das Substrat eingesetzt. Beim täglichen Wiedereinsetzen der gedrifteten Larven wurde jeweils eine möglichst homogene Verteilung über die ganze Substratlänge angestrebt.

Schon sehr kleine Lichtintensitäten während der Nacht können die Drift teilweise oder ganz unterdrücken [2, 9, 14, 30, 38, 85]. MÜLLER [66] zeigte, dass auch die Lichtintensität des vorhergehenden Tages die Nachtdrift beeinflussen kann. Um diese Störungen auszuschliessen und damit die Unterschiede von Tag zu Tag möglichst klein zu halten, wurden die Rinnen mit schwarzen Tüchern abgedeckt. Unter der Abdeckung wurde mit zwei Leuchtstoffröhren (1 × 40 W und 1 × 100 W) während der Versuche jeweils eine konstante Licht-Dunkel-Periodik, zeitlich möglichst genau den natürlichen Verhältnissen angepasst (allerdings ohne Dämmerung), eingestellt. Nur für die Aufnahme der Rhythmik (Kap. 3.2) wurde auf künstliches Licht verzichtet.

Zu Beginn eines jeden Experimentes wurden die Tiere in den beiden Rinnen während 5 Tagen unter gleichen Bedingungen gehalten und auf gleiche Driftraten geprüft. Dann wurden in einer Rinne ein Faktor geändert (beispielsweise Räuber eingesetzt) und wieder während mindestens 5 Tagen die Driftraten gemessen. Am Schluss folgte eine Periode von 5 Tagen, während der wieder auf Gleichheit geprüft wurde. Ein Beispiel hierzu ist in Abb. 7, Kapitel 3.34, dargestellt. Die statistische Auswertung erfolgte in zwei Phasen: Ein täglicher Vergleich der gedrifteten Tiere mit den in den beiden Rinnen gebliebenen mit einer Vierfeldertafel (Korrektur nach Yates); Erwartungswerte unter 5 wurden nicht zugelassen. Am Ende jeder 5-Tage-Periode wurden sodann die Driftzahlen noch als gepaarte Stichproben einem *t*-Test unterworfen.

## 3. Resultate und Diskussion

### 3.1 Driftweg

Verliert ein Tier den Kontakt mit dem Substrat, so wird es vom Wasser mitgeschwemmt. Nach einem bestimmten Driftweg wird es wieder festen Halt finden. Die

Länge des mittleren Driftweges hängt ab von der Strömungsgeschwindigkeit, dem Substrattyp (und dadurch von der Turbulenz) und seiner eigenen Aktivität und ist, wie McLAY [57] zeigte, artspezifisch. Die von ELLIOTT [27] verfeinerte Methode von McLAY wurde, an die Verhältnisse unserer Versuchsanlage leicht angepasst, übernommen. Die Resultate sollten neben einem allgemeinen Einblick in das Driftverhalten des Untersuchungsobjektes die Grundlagen zur Definition der Standardbedingungen (Strömungsgeschwindigkeit, Substratlänge) für die Versuche der folgenden Kapitel liefern. Zudem ermöglichte dieses Vorgehen den Vergleich des künstlichen Substrates mit den Substraten des Silverspring (Neuseeland) und des Wilfin Beck (English Lake District).

Wie ELLIOTT [27] zeigte, bestehen keine Unterschiede in den Driftwegen

- zwischen Tag und Nacht,
- in verschiedenen Jahreszeiten (Temperaturen)
- zwischen Tieren aus Drift- und Benthossammlungen.

So konnten die Experimente bei Tag und bei der Grundwassertemperatur von 11,2 °C, an die die Tiere akklimatisiert waren, durchgeführt werden und auf Larven aus Benthossammlungen beschränkt bleiben.

MADSEN [53] wies zwar eine Temperaturabhängigkeit der Driftwege nach, doch wurden die Larven (*Heptagenia*) für die Versuche nur 24 Stunden an eine um 10 °C erhöhte Temperatur akklimatisiert. Auf Grund unserer Versuche in Kapitel 3.35 müssen wir annehmen, dass diese Akklimatisationszeit zu kurz ist und Artefaktbildung vorliegt.

Das Vorgehen war folgendermassen:

50 Tiere wurden 3 cm über der ersten Kugel des 5,9 m langen Substrates durch einen Trichter einzeln eingesetzt. Verwendet wurden Larven des XIII. und XIV. Larvenstadiums nach RAWLINSOHN [76]. Für jedes Tier wurde die Distanz zum Punkt des dauernden Festsetzens auf den Kugeln bestimmt. Pro Strömungsgeschwindigkeit (0,1, 0,3 und 0,5 m/sec) wurde dieser Versuch zweimal durchgeführt, die Daten wurden zusammen ausgewertet. Am Schluss wurden die Tiere in Formol getötet und damit das gleiche Experiment wiederholt.

Auswertung [27]: Das Substrat wurde in Intervalle (je nach Strömungsgeschwindigkeit 10 bis 100 cm) eingeteilt. Für jedes dieser Intervalle wurde die Anzahl Tiere bestimmt, die diesen Abschnitt gerade noch passierten. Um  $\log(0)$  zu vermeiden, wurde überall 1 addiert. Das Absetzen der Tiere folgt nach McLAY [57] und ELLIOTT [27] folgender Exponentialfunktion:

$$(Y_x + 1) = (Y_0 + 1) e^{-RX}.$$

Semilogarithmisch dargestellt ergibt dies eine Gerade, die als Regressionsgerade bestimmt werden kann:

$$\log(Y_x + 1) = \log(Y_0 + 1) - RX.$$

Dabei bedeuten:

- $Y_0$  Summe der Tiere, die am Versuch teilnahmen (hier 50)
- $Y_x$  Anzahl der Tiere, die den Punkt im Abstand  $X$  vom Einsetzpunkt noch passierten
- $X$  Abstand vom Einsetz- zum Absetzpunkt
- $R$  Steigung der Regressionsgeraden

Aus dieser Steigung  $R$  lässt sich der mittlere Driftweg  $\bar{X}$  bestimmen:

$$\bar{X} = \int_0^{\infty} \frac{Y_0 e^{-RX} dX}{Y_0} = \frac{1}{R}.$$

Zur Vereinfachung der Darstellung wurden die Logarithmen zur Basis 10 verwendet.

Die Ergebnisse sind in Abb. 2 dargestellt. Die angegebene Exponentialfunktion eignet sich auch für unser Material als gut passendes Modell.

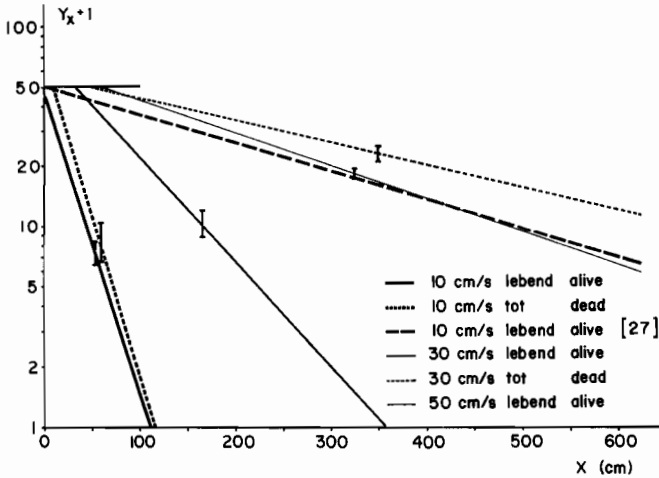


Abb. 2. Darstellung der Regressionsgeraden  $\log(Y_x + 1) = \log(Y_0 + 1) - RX$ . Die vertikalen Strecken geben das 95%-Vertrauensintervall für die Mittelwerte der  $X$  an.

Fig. 2. Representation of the regression lines  $\log(Y_x + 1) = \log(Y_0 + 1) - RX$ . The vertical lines show the 95% confidence limits for the means of  $X$ .

Die Achsenabschnitte liegen im allgemeinen höher als der theoretische Wert  $\log(51)$  (50 Tiere + 1). Durch die Stauwirkung der ersten Kugeln und die damit verbundene Turbulenz war offenbar für die dort eingesetzten Tiere die Wahrscheinlichkeit, das Substrat auf den ersten Zentimetern zu erreichen, leicht reduziert. Dies ist gleichbedeutend mit einer Parallelverschiebung der Geraden nach rechts. Die Diskussion der Resultate wird dadurch nicht beeinflusst.

Vergleich der Driftstrecken lebender und toter Tiere:

10 cm/sec: Die Steigungen der Regressionsgeraden können nicht als verschieden betrachtet werden.

30 cm/sec: Die Steigungen sind verschieden (Signifikanzniveau  $< 0,01$ ).

50 cm/sec: Die Versuche mit toten Larven führten zu keinen Ergebnissen; die Rinne war zu kurz.

Während der Versuche konnte das von HUGHES [39] an *Baetis harrisoni* beschriebene «Somersaulting» (Rückwärtssaltoschwimmen) häufig beobachtet werden. Zum Teil verhielten sich die Larven jedoch vollkommen passiv. Bei 10 cm/sec scheint das genannte Verhaltensmuster ineffizient zu sein, wirkt doch offenbar die Schwerkraft allein schon gleich gut (tote Tiere). Hingegen zeigt der Vergleich der mittleren Driftwege bei 30 cm/sec (314,7 bzw. 82,6 cm), wie gut die verhaltensmässige Anpassung an höhere Strömungsgeschwindigkeiten ist.

In Abb. 2 wurde die Regressionsgerade für *Ecdyonurus venosus*, lebend, bei 10 cm/sec aus ELLIOTT [27] übernommen. Der Vergleich mit unserer entsprechenden



Geraden bestätigt das allgemeine Bild: Die Driftwege aus unserer Versuchsanordnung sind wesentlich kleiner.

McLAY [57] hat keine Zahlen für *E. venosus* angegeben, jedoch liegen seine Werte generell in derselben Grössenordnung wie die von ELLIOTT [27]. Der Unterschied muss deshalb grundsätzlicher Natur sein.

Ein Vergleich der mittleren Driftwege von *E. venosus* ergibt folgendes Bild:

	10 cm/sec	30 cm/sec	50 cm/sec	
$\bar{X}_{\text{Elliott}}(\text{cm})$	159	494	833	
$\bar{X}_{\text{Keller}}(\text{cm})$	30	83	264	
Quotient	5,4	6,0	3,2	Durchschnitt: 4,8

Die grossen Differenzen können nicht auf Unterschiede in der Experimentiertechnik zurückgeführt werden (gleiche Art, identische Methode der Strömungsmessung usw.).

Zwei Erklärungen sind möglich:

1. Die kleinere Turbulenz des Abflusses in unseren Rinnen verringert zwar die Wahrscheinlichkeit für die Tiere, das Substrat zu erreichen, steigert jedoch die Wahrscheinlichkeit, sich festhalten zu können, wenn ein Kontakt einmal stattgefunden hat. Ein Indiz hierfür bilden die gleich grossen Driftwege für lebende und tote Tiere bei 10 cm/sec. Hier haben offenbar die lebenden Tiere keinen Vorteil, da die toten gleich rasch liegenbleiben, als sich die lebenden festhalten können. Bei höheren Strömungsgeschwindigkeiten, wo die toten Tiere längere Zeit über das Substrat geschoben werden, halten sich die lebenden Larven sofort fest, offenbar als verhaltensmässige Anpassung an die Strömung.

2. Vorversuche mit einem Substrat aus Steinen vom Fundort der Tiere haben gezeigt, dass die Larven oft mehrmals kurz hintereinander drifteten, offenbar solange, bis die thigmotaktischen Strömungs- und Lichtbedürfnisse der Larven [11] befriedigt sind. Dieser Effekt trat mit dem Porzellansubstrat nicht mehr auf. Der Schluss liegt nahe, dass die Tiere im Bach durchschnittlich mehr als einmal driften, ehe sie sich endgültig festsetzen, und dass deshalb die Driftwege in der Natur eher länger sind. Unser Substrat simuliert demnach nicht natürliche, einem Bach entsprechende, sondern günstigere Bedingungen.

### 3.2 Rhythmik

Voneinander unabhängig haben drei Autoren fast gleichzeitig erstmals die Rhythmik der Drift nachgewiesen: TANAKA [92], WATERS [99] und MÜLLER [64]. Seither sind viele Arbeiten über Drift- und Aktivitätsrhythmen von Fließwasserorganismen erschienen. Eine Zusammenfassung findet sich bei MÜLLER [69]. Über *Ecdyonurus venosus* liegen zwei Arbeiten vor: ELLIOTT [23] und BUTZ [11]. In beiden werden nur Aktivitätsrhythmen angegeben.

Diese Arbeit verfolgte unter anderem das Ziel, Driftrhythmen in verschiedenen Jahreszeiten (bei verschiedenen Nachtlängen) aufzunehmen und diese mit publi-

zierten Aktivitätsrhythmen zu vergleichen. Zudem interessierte die Frage, ob ein an einer artreinen Population und unter konstanten Temperatur- und Strömungsverhältnissen experimentell aufgenommener Driftrhythmus gegenüber den Rhythmen im natürlichen Biotop – allerdings an anderen Arten – Unterschiede ergibt.

Gesammelt wurde jeweils zu Zeiten relativ hoher Driftraten, meist zu Beginn eines Experimentes, während der Kontrolle der beiden Rinnen auf Gleichheit. Die Tiere waren also gut akklimatisiert und wurden dem natürlichen Hell-Dunkel-Rhythmus (inkl. Dämmerung) ausgesetzt. Um den störenden Einfluss künstlicher Lichtquellen während der Nacht auszuschalten, wurden die Rinnen von etwa 2 Stunden nach Sonnenuntergang bis rund 2 Stunden vor Sonnenaufgang mit schwarzen Tüchern abgedeckt.

In Abb. 3 sind 4 verschiedene Ergebnisse dargestellt. Um den Einfluss sinkender Populationsdichte während der Nacht auszugleichen, ist die Drift in jedem Zeitabschnitt als Prozentsatz der Tiere berechnet, die zu Beginn dieser Periode in den Rinnen waren. Die Werte stellen Summen aus den beiden Rinnen dar. Nach ASCHOFF [5] setzt sich die Rhythmik irgendeiner Lebensäußerung eines Organismus aus verschiedenen, hierarchisch überlagerten Mustern zusammen. So weist der Autor bei der Maus 3 Periodenlängen nach: 2, 4 und 24 Stunden. Diese drei verschiedenen Rhythmen lassen sich dann erkennen, wenn verschiedene Sammelintervalle angewandt werden. Um sowohl die kurzen Perioden als auch das 24-Stunden-Muster erkennbar zu machen, sind deshalb in Abb. 3 sowohl Intervalle von 30 Minuten (Histogramm, Ordinate links) als auch solche von 2 Stunden (dick ausgezogenes Diagramm, Ordinate rechts) aufgetragen.

*Interpretation:* Die Driftaktivität bleibt ganz auf die Nacht beschränkt. Nur im Juni ist auch noch während der Morgendämmerung eine deutliche Drift festzustellen. Die unterste, erkennbare Hierarchiestufe der Rhythmik setzt sich aus 5 (Juni, August) bis 9 (Januar) kleinen Spitzen zusammen, die zeitlich 1–2 Stunden auseinanderliegen.

Das 24-Stunden-Grundmuster lässt sich nicht für alle Jahreszeiten klar einordnen. Folgen die Januar- und Märzkurven eher einem Alternanzmuster (Hauptmaximum in der zweiten Nachthälfte [5]), so müssen die Juni- und Augustbilder als typische Bigeminusmuster bezeichnet werden (Hauptmaximum zu Beginn der Nacht).

Dass jedoch eine Art nicht das ganze Jahr einem bestimmten Rhythmusmuster folgt, hat beispielsweise MÜLLER [66] gezeigt. Dazu muss beachtet werden, dass unsere Abbildungen mit relativ kleinen Zahlen und damit mit einer recht erheblichen Streuung zustande gekommen sind. Trotzdem decken sich unsere Befunde recht gut zum Beispiel mit denen von MÜLLER-HÄCKEL und MÜLLER [62] von *Gammarus*.

Typisch ist auch, dass sich das übliche Bild von Haupt- und Nebenmaximum in den kurzen Sommernächten in einem einzigen Maximum auflöst [25, 93]. WOJTALIK und WATERS [108] haben an *Gammarus pseudolimnaeus* und *Baetis vagans* gezeigt, dass sich der Driftrhythmus bei einem experimentellen Aufheben des natürlichen Temperaturtagesganges nicht ändert, dass also die Hell-Dunkel-Periodik die Rhythmen steuert. Da auch *E. venosus* keine Desynchronisation zeigte, ist anzunehmen, dass auch hier das Licht die Steuerfunktion ausübt. Ein Vergleich der Driftrhythmik mit den Aktivitätsdiagrammen von ELLIOTT [23] und BUTZ [11] ergibt folgendes Bild: Bewegungsaktivität wie Drift bleiben auf die Dunkelheit beschränkt. Die 24-Stun-

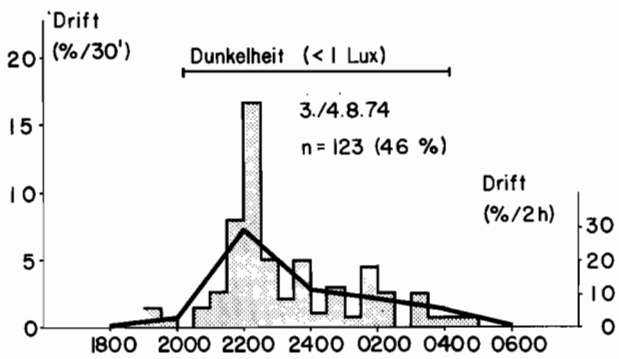
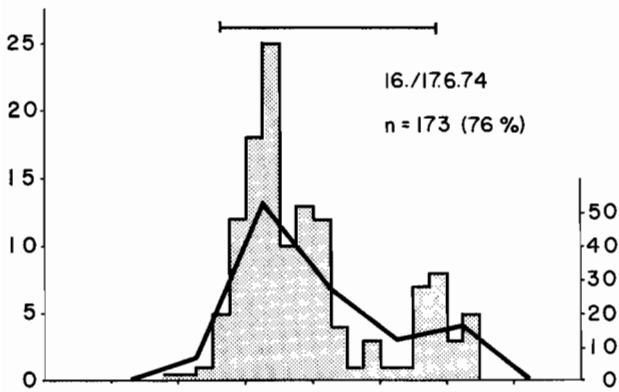
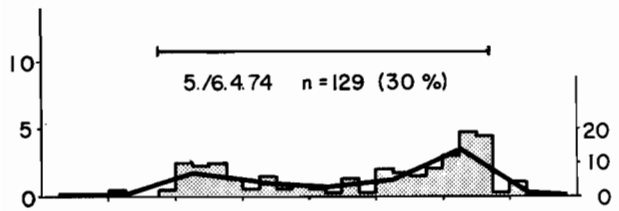
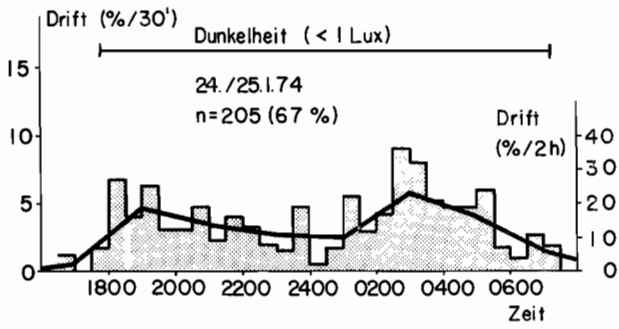


Abb. 3. Driftrhythmen.  
Fig. 3. Drift rhythms.

den-Rhythmen unterscheiden sich leicht, was einerseits mit anderen Methoden der Messung, andererseits mit der erwähnten Streuung erklärt werden kann. Ein wesentlicher Unterschied ist aber nicht erkennbar.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass die im Rheodrom festgestellten Driftrhythmen den Aktivitätsrhythmen der Art ziemlich gut folgen, ohne jedoch eine detaillierte Interpretation zu erlauben. Auch gegenüber den Rhythmen anderer Fließwasserinvertebraten fallen keine wesentlichen Unterschiede auf (siehe z.B. auch die ähnlich bestimmten Driftrhythmen von *Diura bicaudata* bei SCHWARZ [87] und von verschiedenen Ephemeropteren bei HILDEBRAND [37]).

Wichtig erscheint uns ferner, dass die beschriebene Methode erlaubt, die Driftrhythmik von *E. venosus* aufzunehmen. Dies ist in der Natur sehr schwierig, da unser Versuchstier in Driftfängen relativ selten auftritt [20, 21, 106].

In Abb. 4 sind alle vier möglichen Kombinationen der 30-Minuten-Driftzahlen

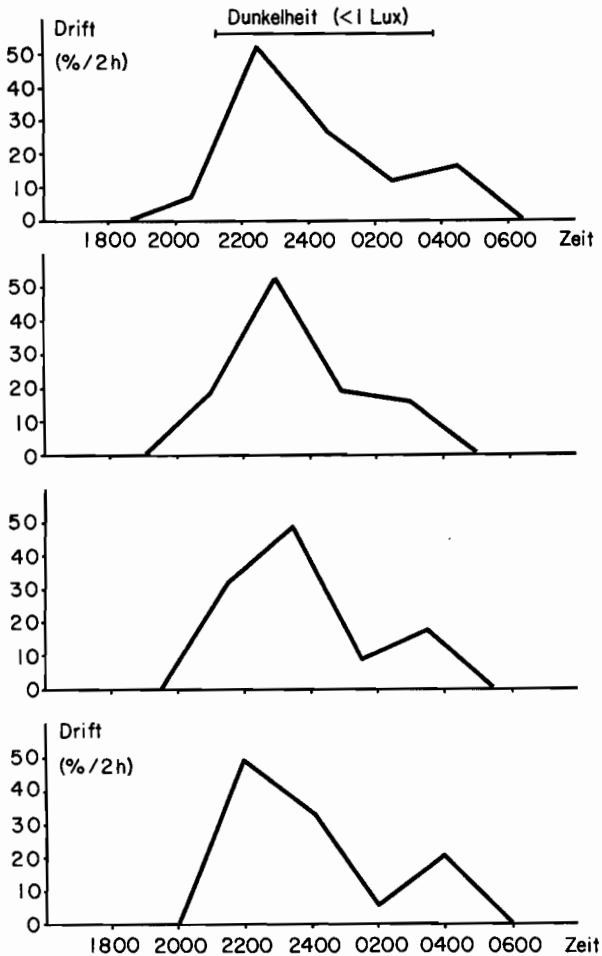


Abb. 4. Driftrhythmus vom 16. auf den 17. Juni 1974; 4 verschiedene Zusammenfassungen der 30-Minuten-Sammelintervalle in solche von 2 Stunden Dauer.

Fig. 4. Drift rhythm from 16 to 17 June 1974; 4 different compilations of the 30-minutes sampling intervals for periods of 2 hours.

zu 2-Stunden-Intervallen der Nacht vom 16. auf den 17. Juni 1974 dargestellt. Wie ASCHOFF [5] und ELLIOTT [25] zeigten, wird bei verlängerten Sammelintervallen nurmehr die oberste Hierarchiestufe der Rhythmik erkennbar (wenn von jahreszeitlichen Schwankungen abgesehen wird): die 24-Stunden-Periodik.

Wie schwierig die Interpretation der 2-Stunden-Intervalle ist, zeigt die Abbildung. Einerseits schwankt der Zeitpunkt des Hauptmaximums innerhalb von  $1\frac{1}{2}$  Stunden, und andererseits geht ein im untersten Bild recht deutliches Nebenmaximum im zweitobersten ganz verloren.

Es muss daraus gefolgert werden, dass eine detaillierte Interpretation von Driftrhythmen auf Grund von 2-Stunden-Sammelintervallen, wie sie in den bisherigen Arbeiten üblich waren, besonderer Vorsicht bedarf, namentlich bei Messungen in kurzen Sommernächten.

### 3.3 Driftbeeinflussende Faktoren

#### 3.31 Entwicklungsstadium

ANDERSON [3] beobachtete, dass Driftsammlungen bei Trichopteren für die Zusammensetzung der Entwicklungsstadien des Benthos nicht repräsentativ sind. ELLIOTT [29] bestätigt dies. WENINGER [106] fand für Ephemeropteren und Plecopteren die kleineren Larven in der Drift übervertreten. Demgegenüber fanden ANDERSON und LEHMKUHL [4] sowie SCHWARZ [87] die grösseren Tiere häufiger in der Drift. Dieses Bild wird durch die Feststellung von STEINE [90] kompliziert, wonach nachts eher grössere Ephemeropteren-Stadien, tagsüber eher kleinere driften.

Unsere eigenen Beobachtungen zum Einfluss der Entwicklungsstadien auf die Drift von *E. venosus* sind folgende:

Einige Minuten bis mehrere Stunden vor der Subimaginalhäutung erscheinen die Nymphen im Driftsammler. Dies steht im Einklang mit den Ergebnissen verschiedener Autoren [20, 32, 50, 66, 67, 77, 94, 96], nämlich dass bei verschiedenen Insektengruppen vor der Emergenz oder der Pupation eine erhöhte Driftrate festzustellen ist.

Bei unseren Beobachtungen fiel auf, dass letzte Larvenstadien, mit bereits dunkelbraunen bis schwarzen Flügelscheiden, in der Drift untervertreten sind. Um eventuelle Unterschiede nachzuweisen, wurden daher in zwei gleichen Rinnen einerseits Stadien XVII mit dunklen Flügelscheiden und andererseits jüngere Larven eingesetzt. Die jüngeren Tiere (Stadien XIV–XVI) zeigten eine mittlere Driftrate von 90% über 5 Tage hinweg, die Stadien XVII eine rasch abnehmende mit einem Mittelwert von 32%. Der Unterschied ist signifikant ( $< 0,001$ ). Als Illustration hierfür kann auch Abb. 7 gelten: Während der Versuchsdauer von 18 Tagen fiel die mittlere Driftrate kontinuierlich auf fast die Hälfte des Anfangswertes. Am 7. Tag nach Versuchsabbruch schlüpfen die ersten Subimagines, d. h. dass während des Experimentes mehr und mehr XVII. Larvenstadien auftraten, die dann wesentlich seltener drifteten. Dasselbe Driftminimum im letzten Larvenstadium lässt sich auch aus den Abb. 2 und 3 der Untersuchungen von SCHWARZ [86] an *Isoperla goertzi* ablesen.

Wie JONES [46] zeigte, nehmen Ephemeropteren und Plecopteren während der letzten Tage vor der Subimaginal- bzw. Imaginalhäutung kein Futter mehr auf. Dies scheint eine Art «Pseudopuppenruhe» zu sein, während der die Mundwerkzeuge und der Verdauungsapparat zurück- bzw. umgebildet werden. In dieser Zeit fällt offenbar die Aktivität zur Futteraufnahme weg. Der Einfluss des Futterangebotes auf die

Driftrate (Kap. 3.33) legt den Gedanken nahe, dass das Absinken der Driftrate durch das Wegfallen dieses wichtigsten driftsteigernden Faktors verursacht wird.

Beachtet man zudem, dass diese Zeit der «Pseudopuppenruhe» zugleich oft auch die Zeit intensivster Aufwanderung ist [41, 51, 71], so erkennt man, dass offenbar die Wanderungsaktivität der Larven für das Zustandekommen der Drift keine primäre Ursache darstellt. Der Zusammenhang zwischen Bewegungsaktivität und Drift bzw. von Futtersuchaktivität und Drift müsste demnach verschiedener Natur sein. Es stellt sich hier die generelle und zentrale Frage, ob Drift als Unfallgeschehen im Zusammenhang mit Bewegungen interpretiert werden darf oder ob Drift eher ein Element des Futtersuchverhaltens sei. Untersuchungen auf diesem Gebiet drängen sich jedenfalls auf.

Um einen allfälligen Unterschied in den Driftraten jüngerer Larven verschiedener Stadien aufzudecken, wurden Tiere in sonst gleiche Rinnen eingesetzt, aber einmal mit und einmal ohne Futter. Nymphen mit dunklen Flügelscheiden sowie alle mittleren Larvengrößen wurden dabei aussortiert. Dies gestattet sodann, beim Auszählen der Drift von Auge in «gross» und «klein» zu unterteilen. Die so verglichenen Stadien waren: «gross» = XVI, «klein» = XII–XIV. Das Experiment wurde im April bei 9°C ausgeführt. Die Driftraten betragen (Mittelwert aus 5 bzw. 6 Tagen): mit Futter: «gross» = 67%, «klein» = 72%; ohne Futter: «gross» = 89%, «klein» = 92%. In beiden Fällen ist der Unterschied nicht signifikant.

Es kann natürlich nicht ausgeschlossen werden, dass noch jüngere Stadien, die aber für Experimente zu klein waren, Unterschiede aufweisen. Hingegen scheint es nicht zuzutreffen, dass bestimmte Stadien eine erhöhte Drift zeigen, sondern dass die grössten Driftraten während des stärksten Wachstums, das in der Natur freilich meist mit bestimmten Entwicklungsstadien zusammenfällt, auftreten. Erhöhte Driftraten zur Zeit des grössten Wachstums haben nachgewiesen: ELLIOTT [20] für verschiedene Ephemeropteren und Plecopteren, MÜLLER [67] für diverse Ephemeropteren, Plecopteren, Trichopteren und Simuliiden, THOMAS [94] für Plecopteren, OTTO [71] für *Potamophylax cingulatus* sowie LEHMKUHL und ANDERSON [50] für *Baetis bicaudatus*.

Zusammenfassend ist festzustellen:

- Ein Zusammenhang zwischen erhöhten Driftraten und Perioden schnellen Wachstums ist gegeben. Dies ist wahrscheinlich auf Nahrungskonkurrenz zurückzuführen.
- Während der weiteren Entwicklung folgt während der «Pseudopuppenruhe» ein Driftminimum.
- Ein zweites Maximum tritt vor der Emergenz auf.

### 3.32 Geschlecht

LEHMANN [49] zeigte für *Gammarus fossarum* und THOMAS [93] für *Asellus coxalis septentrionalis* ein häufigeres Auftreten der Männchen in den Driftfängen, als dies dem relativen Anteil an der Gesamtpopulation entsprochen hätte; dies allerdings nur während der Fortpflanzungszeit. Die Autoren bringen diese Erscheinung mit einem Partnersuchverhalten in Zusammenhang. Ähnliches beobachtete SCHMIDT [83] an Wassermilben: Bei *Atractides nodipalpis* driften vorwiegend Eier tragende Weibchen. MEIJERING [58] stellte bei drei *Gammarus*-arten fest, dass die Driftrate der Männchen immer etwas höher liegt als die der Weibchen. Als Ursache werden kleine Unterschiede in Morphologie und Verhalten genannt.

Das in der Drift feststellbare Geschlechtsverhältnis unseres Versuchstiers wurde in zwei verschiedenen Jahreszeiten untersucht: Die nächtliche Drift wurde nach Männchen und Weibchen getrennt ausgezählt und mit den in der Rinne gebliebenen Tieren verglichen. Im Mai lieferten 46 Männchen bei 9°C eine mittlere Driftrate von 40%, die 77 Weibchen eine von 39%. Im September, bei 17°C, lauteten die entsprechenden Werte 36% bzw. 42%. Diese Versuchsgruppe bestand aus 23 Männchen und 54 Weibchen. Die Unterschiede müssen als zufällig betrachtet werden.

### 3.33 Futterangebot

Wie z. B. SCOTT [82], MACAN [52], ULFSTRAND [96, 97] feststellten, ist das Futterangebot ein entscheidender Faktor für die Verteilung des Makrobenthos in Flüssen und Bächen. HUGHES [40] zeigte für *Gammarus* und HILDEBRAND [37] für *Ephemere*lla und Hydropsychidae, dass im Experiment die Drift sehr stark ansteigt, wenn das Futterangebot zu klein ist.

Dasselbe Ergebnis zeitigten unsere eigenen Versuche. Wie das abnehmende Futterangebot die Driftrate unter sonst konstanten Bedingungen beeinflusst, zeigt Abb. 5. Die eingefügten Photos (Sicht senkrecht von oben in die Rinne) gestatten ein ungefähres Abschätzen der jeweils verfügbaren Algenmenge.

*Ergebnisse:* Der mit der Zeit auftretende Futtermangel steigert die Driftrate von 30% auf über 80% pro Nacht.

Der steile Abfall der Kurve am Anfang ist auf einen Temperaturschock von +5°C zurückzuführen (siehe auch Kapitel 3.35).

Das Futter wurde an den Kugeln von unten nach oben aufsteigend abgeweidet, d. h. die Algen an den Stellen stärkster Strömung wurden erst zuletzt gefressen. Siehe hierzu auch die Bildserie des gleichen Versuchs (Abb. 6).

In einem zweiten Versuch wurden Tiere mit gleicher Vorgeschichte auf die beiden Rinnen verteilt. Das eine Substrat wies einen Bewuchs auf, das andere war aufwuchsfrei. Das Experiment fand im Mai bei 8,6°C statt. Der Unterschied zwischen den Driftraten war vom ersten Tag an signifikant ( $< 0,01$ ) (mit Futter: 70%, ohne Futter: 90,5%). Dies bestätigt den entscheidenden Einfluss des Futterangebots auf die Drift des Versuchstiers.

Veranlasst durch die Beobachtung, dass der Algenrasen auf den Kugeln regelmässig von unten nach oben abgeweidet wird, wurden in einem Versuch (nach Kontrolle auf Gleichheit) in einer Rinne die einseitig bewachsenen Kugeln umgedreht. Dadurch wurde das Futterangebot quantitativ nicht verändert, jedoch musste die eine Versuchsgruppe ihr Futter weiterhin auf der Oberseite, in der stärksten Strömung, suchen, während es die andere Gruppe nun unter den Kugeln fand, wo sich die Tiere tagsüber aufhielten. Der Versuch fand im August statt, bei 13,1°C, und lieferte in der Kontrollrinne während Kontrolle und Versuch eine mittlere Driftrate von 41%. Die Driftrate bei gewendeten Kugeln fiel auf 33%. Der Unterschied war nur an 2 der 5 Versuchstage (Vierfeldertafel) signifikant, hingegen lieferte der *t*-Test einen Unterschied mit einem Signifikanzniveau  $< 0,05$ .

Dies stützt die Vorstellung, dass Drift als Unfallgeschehen, während die Larven in strömungsexponierten Zonen nach Futter suchen müssen, zustande kommt. Fällt dies weg, ist also genügend Futter in strömungsgeschützten Zonen verfügbar, so ist die Driftrate entsprechend kleiner.

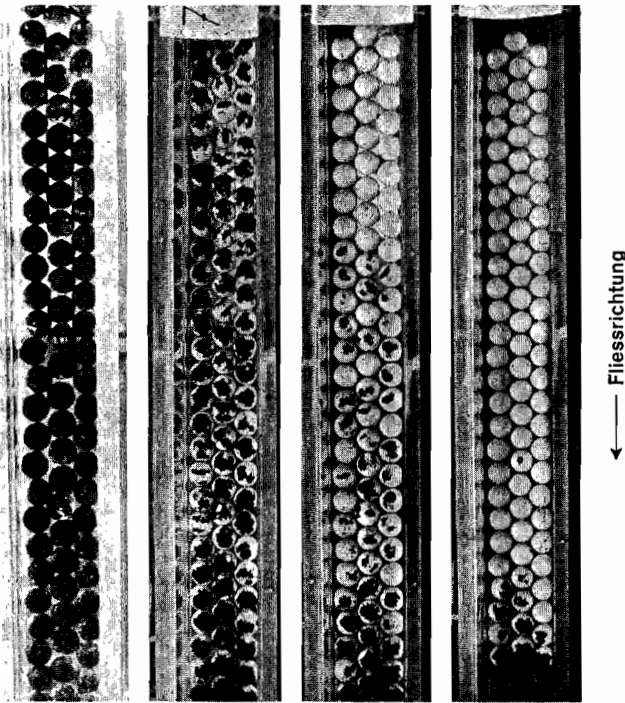
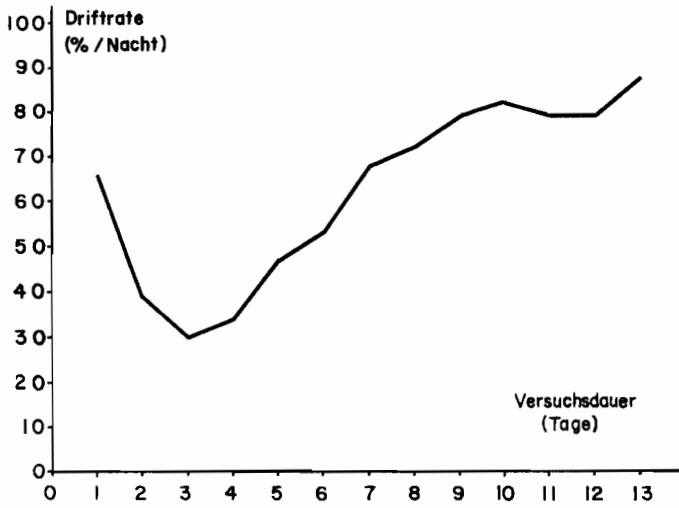


Abb. 5. Abhängigkeit der Driftrate vom Futterangebot. Die unter dem Diagramm eingefügten Photographien sind Ansichten senkrecht von oben in die Rinnen. Sie wurden, von links nach rechts, vor Versuchsbeginn, am 4., 8. und 12. Versuchstag aufgenommen.

Fig. 5. Dependence of the drift rate from available food. The photographs inserted under the diagram are vertical views of the troughs from above. The pictures have been taken (from left to right) before starting experiments on the 4<sup>th</sup>, 8<sup>th</sup> and 12<sup>th</sup> day.



In diesem Zusammenhang interessiert auch die Frage, wieviel Futter eine Larve pro Nacht etwa benötigt. Über Zeiträume von 6 bis 20 Tagen wurde deshalb in verschiedenen Experimenten versucht, die total abgeweidete Fläche zu schätzen und auf den Tageskonsum pro Individuum zu schliessen. Die Resultate liegen zwischen 0,5 und 2,5 cm<sup>2</sup>. Dabei muss natürlich berücksichtigt werden, dass diese Zahlen nur für Laborverhältnisse zutreffen. In der Natur fressen die meisten Tiere mindestens teilweise auch Detritus (eine Zusammenfassung von einschlägiger Literatur findet sich bei EGGLESHAW [18]). Dieser fehlte in unseren Versuchen gänzlich. Zudem waren die Algenrasen, die teilweise bis 3 mm dick waren, weit dichter, als dies jemals am Fundort der Tiere beobachtet werden konnte.

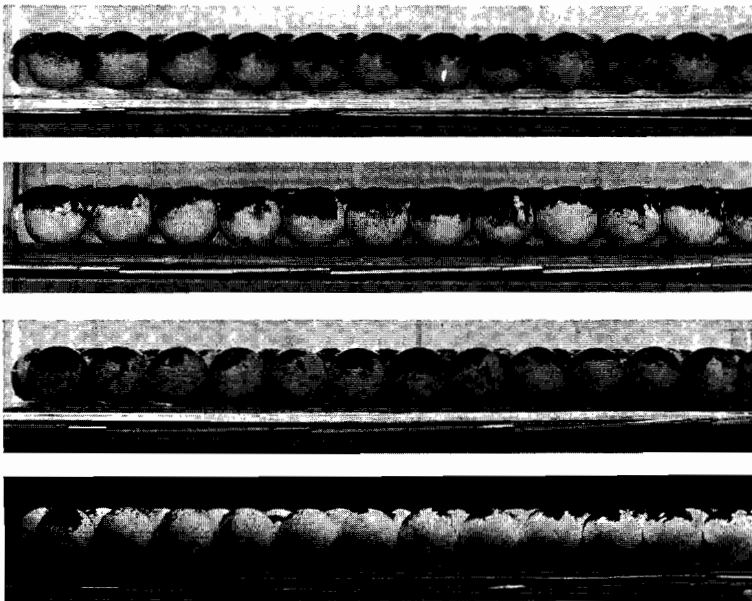


Abb. 6. Frassbilder am 1., 3., 5. und 7. Tag eines Versuchs (von oben nach unten), Ansicht horizontal in die Rinnen. Fließrichtung von links nach rechts.

Fig. 6. Feeding figures on the 1<sup>st</sup>, 3<sup>rd</sup>, 5<sup>th</sup> and 12<sup>th</sup> day. Direction of flow from left to right.

Zusammenfassend kann somit festgestellt werden, dass der alles dominierende driftauslösende Faktor der *Futtermangel* ist. Dies stützt auch die von MÜLLER [63] publizierte Interpretation, Drift sei primär ein Mittel zur Ausbreitung der Populationen über ein Flußsystem zur optimalen Ausnützung des Futterangebots. SCHUHMACHER [85] vertritt die Ansicht, dass Drift ein Verhalten zur Suche nach neuen Futterplätzen sei, und OTTO [71] fügt bei, Drift sei die energiesparendste Form der Bewegung zur Futtersuche.

## 3.34 Räuber, Konkurrenten

In die Rinnen wurden zu den *Ecdyonurus*larven grosse, räuberische Plecopterenlarven eingesetzt (*Perlodes microcephala* und *Dinocras cephalotes*). Dabei konnte folgendes beobachtet werden: Beim geringsten Kontakt, etwa der Schwanzfäden von *Ecdyonurus* mit den Antennen der Räuber, wichen die Ephemeropteren fluchtartig aus. Ist Drift ein Unfallgeschehen, so müsste die zusätzliche Bewegungsaktivität der mit Räubern in Kontakt gebrachten Versuchsgruppe die Driftrate erhöhen.

Ein solcher Sachverhalt wurde an Simuliiden schon nachgewiesen [48]. Bei unserem Versuch wurden nach Kontrolle auf Gleichheit in eine Rinne 5 *Perlodes microcephala* Pictet eingesetzt. Die Räuber stammten ebenfalls aus der Töss, frassen in einer Kontrolle wirklich *Ecdyonurus*larven und waren nach unserer Schätzung der Populationsdichte in der Rinne mehrfach häufiger vorhanden als in der Natur.

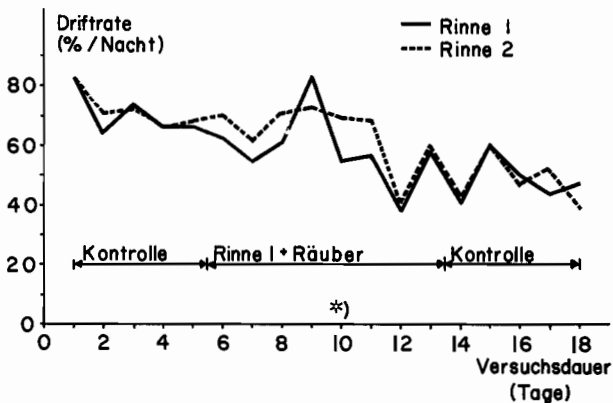


Abb. 7. Driftraten während des Versuchs «Räuber» (5.–23. Februar 1974).

\*) Signifikanter Unterschied (Einzelwert).

Fig. 7. Drift rates during the experiment 'predators' (5–23 February 1974).

\*) Difference significant (single value).

*Ergebnisse* (siehe Abb. 7): Wohl kann ein Trend zur *Reduktion* der Driftrate festgestellt werden; ein signifikanter Unterschied zwischen den Rinnen war jedoch auch nach Ausdehnung des Versuchs auf 8 Tage nicht nachzuweisen. Eine Wiederholung des Experimentes brachte dasselbe Resultat.

Dieses erstaunliche Ergebnis ist nicht etwa darauf zurückzuführen, dass die Räuber selbst gedriftet hätten und dadurch für den Rest der Nacht die Tiere in den Rinnen nicht mehr stören konnten. Ein Kontrollversuch, bei dem während einer ganzen Nacht die abgedrifteten Räuber alle 30 Minuten in die Rinnen zurückgesetzt wurden, erbrachte keinen sichtbaren Effekt.

Ausser der Feststellung, dass die Anwesenheit von Räubern (mindestens im vorliegenden Fall) die Driftrate offenbar nicht steigert, ist uns keine Interpretation möglich.

Analog zu diesem Versuch «Räuber» wurde ein Versuch «Konkurrenten» angesetzt. Um das Futter nicht innerhalb weniger Tage knapp werden zu lassen, mussten wir uns begnügen, 20 *Rhithrogena* sp. und 40 *Baetis* spp., vom üblichen Fundort, in

die Rinnen zu setzen. Der Versuch fand Ende Februar, bei 9°C, statt. Die Driftraten betragen im Mittel: mit Konkurrenten 44%, ohne 38%. Der Unterschied ist nicht signifikant. Dieser relativ kleine interspezifische Populationsdruck ist demnach ohne Einfluss auf die Driftrate.

### 3.35 Temperaturschocks

Die Oberflächengewässer sind heute potentielle Quellen für Kühlwasser. Die Wirkung der dadurch erzeugten Temperaturveränderung auf die Fauna ist in vieler Hinsicht noch mangelhaft bekannt, so auch die Wirkung auf die Drift.

MÜLLER [66] stellt bei *Gammarus* eine erhöhte Drift bei höherer Temperatur fest. Für *Polycelis cornuta* beobachtet der Autor eine entgegengesetzte Reaktion. – LEHMANN [49] bestätigt die Ergebnisse Müllers an *Gammarus fossarum*. – WATERS [103] weist auf die Bedeutung der Temperatur als Zeitgeber für den Driftrhythmus der tagaktiven Trichopterenlarve *Oligophlebodes sigma* hin. – WOJTALIK und WATERS [108] weisen an *Baetis vagans* eine Steigerung der Drift nach Erwärmung des Wassers ihrer Versuchsrinnen in einem Bach nach, können aber bei *Gammarus pseudolimnaeus* keine signifikante Reaktion finden. – SCHWARZ [87] stellt bei *Diura bicaudata* einen direkten Zusammenhang zwischen Temperatur und Drift fest. – REISEN und PRINS [77] beobachten bei verschiedenen Ephemeropteren keine Abhängigkeit der Drift von der Temperatur. – MEIJERING [58] stellt an drei *Gammarus*arten generell fest, dass Temperatursteigerung die Drift steigert, Temperaturfall aber die Aufwanderung.

Da das Rheodrom nicht gestattet, in beiden Rinnen gleichzeitig verschiedene Temperaturen einzustellen, war es nicht möglich, den Einfluss einer Temperaturdifferenz im Parallelversuch zu prüfen.

Unser Datenmaterial erlaubt nicht, zu ermitteln, ob die Driftraten vom absoluten Temperaturwert beeinflusst werden. Sollte eine derartige Abhängigkeit existieren, so würde sie jedenfalls durch andere Faktoren wie Futter und Altersstruktur der Versuchsgruppen verwischt.

Um wenigstens den Einfluss von Temperaturänderungen zu prüfen, wurde folgender Versuch angesetzt:

Die Versuchstiere wurden während mindestens einer Woche und mindestens eines Tags/°C an eine bestimmte Temperatur akklimatisiert [36, 89]. Dies geschah in einzelnen Versuchen direkt im Rheodrom (z.B. unteres Diagramm in Abb. 8), zum Teil in der Hälterrinne (oberes Diagramm in Abb. 8). Bei Versuchsbeginn wurde dann ein Temperaturschock herbeigeführt, entweder durch eine Veränderung der Wassertemperatur im Rheodrom (tagsüber) oder durch das Umsetzen der Tiere in die Versuchsrinne. Dabei wurde eine qualitative oder quantitative Veränderung des Futterangebots sorgfältig vermieden. Die maximale Abkühlung, die das Kühlaggregat der Anlage in wenigen Stunden bewältigen kann, beträgt 5°C. Da ein Effekt schon bei 2°C sichtbar ist, wurden 5° als grösste Temperaturänderung festgelegt.

*Ergebnisse:* In Abb. 8 ist der Verlauf der Driftraten während der ersten 7 Tage nach dem Temperaturschock dargestellt. Eine Erhöhung der Temperatur zieht eine Reduktion der (nächtlichen) Driftrate nach sich, eine Abkühlung eine Erhöhung derselben. Erkennbar wird dieser leicht reproduzierbare Sachverhalt (siehe auch Abb. 5) bereits bei Temperaturdifferenzen von 2°C. Auffallend ist, dass sich die neue Driftrate dort sehr rasch einstellt, d.h. die Driftrate der zweiten Nacht liegt bereits auf dem neuen

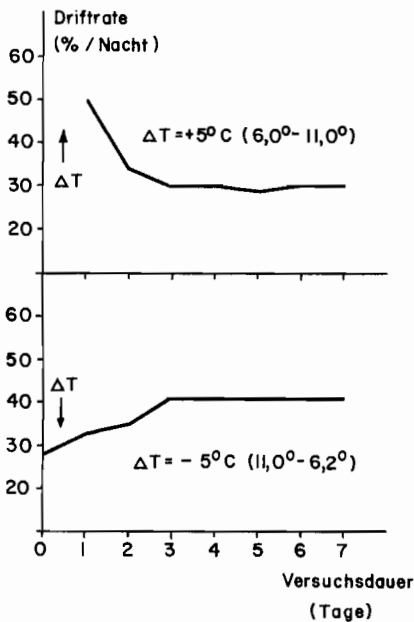


Abb. 8. Veränderung der Driftraten bei Temperaturschocks.  
Fig. 8. Change of drift rates caused by temperature shocks.

Niveau. Im dargestellten Beispiel dauert die Anpassung 2 Tage. Ein Unterschied der Akklimatisationszeit für steigende und fallende Temperaturen konnte nicht beobachtet werden.

*Interpretation:* Es sind uns keine Arbeiten an Wassertieren bekannt, welche die obigen Befunde erklären könnten.

Hingegen finden sich analoge Beobachtungen bei zwei anderen Autoren. Die abfallende Aktivität während der ersten 5 Tage nach Einsetzen von *Ecdyonurus venosus* in die Versuchsrinne, von der BUTZ [11] berichtet und die wir in den ersten Experimenten ebenfalls gefunden haben, lassen sich mindestens teilweise auf Temperaturschocks zurückführen. Jedenfalls konnte der beschriebene Effekt nach Vermeidung von Temperatur- und anderen Veränderungen nicht mehr beobachtet werden (siehe auch Kap. 2.5). Auch SCHWARZ [87] stellt (in Abb. 27, S. 147) an *Diura bicaudata* dasselbe Bild fest: Nach einem Temperaturschock von 1 bis 2 auf 6 bis  $8^{\circ}\text{C}$  beim Einsetzen seiner Tiere in die Versuchsrinne sinkt die Driftrate während 5 Tagen und stabilisiert sich dann.

### 3.36 Katastrophendrift

WATERS [101] hat die Drift nach ihrem Zustandekommen in drei Gruppen unterteilt: «constant», «behavioural» und «catastrophic drift». Unter «constant drift» versteht er eine konstante, meist kleine Drift, die durch zufällige physikalische Geschehnisse ausgelöst wird. Beispielsweise kann ein Fallaub fressendes Tier ohne eigenes Zutun mitsamt dem beweideten Blatt mitgeschwemmt werden. Kennzeichen dieser konstanten Drift ist das Fehlen eines Rhythmus, wie er sonst bei Lebensäußerungen eines Tiers auftritt. Demgegenüber stellt die «behavioural drift» den rhythmischen Anteil der Drift und gewissermassen den Normalfall dar. Die «cata-

strophic drift» endlich tritt unregelmässig auf, bringt zum Teil riesige Fangzahlen und wird ausgelöst durch Hochwasser, drohendes Austrocknen eines Flussabschnitts, hohe Temperaturen oder Insektizide. Die beiden ersten Faktoren wurden experimentell bearbeitet.

### 3.361 Hochwasser

Dass Hochwasser Katastrophendrift nach sich ziehen kann, haben verschiedene Autoren gefunden [4, 6, 26, 29, 35, 43, 87, 95].

Uns interessierte in diesem Zusammenhang, welcher der möglichen Detailfaktoren diese Wirkung verursacht. Als Kriterium wurde das Auftreten von driftenden Tieren während der Tageshelle betrachtet, was einer Durchbrechung des normalen Driftrhythmus entspricht.

In Frage kommen folgende Faktoren:

- Licht
- Temperaturschwankungen
- hohe Strömungsgeschwindigkeiten
- Abschwemmen des Futters
- Erhöhter Wasserstand
- Auftreten von Trübung
- Substratbewegung

*Licht* scheint keine Drift auszulösen; eher müsste man von einem driftunterdrückenden Faktor sprechen [2]. Dass eine Verdunkelung, bei Hochwasser z.B. durch die entstehende Trübung erzeugt, den Driftrhythmus nicht verändert, zeigten MÜLLER [65] und ELLIOTT [22].

Auch die *Temperaturschwankungen*, sofern sie nicht zu extrem werden, scheinen nur einen untergeordneten Einfluss zu haben; jedenfalls konnte nie eine Tagesdrift, die auf den Einfluss der Temperatur hätte zurückgeführt werden können, beobachtet werden.

Die *Strömungsgeschwindigkeit* als isolierter Faktor kann ebenfalls nicht als Auslöser für eine Katastrophendrift in Betracht gezogen werden: Wie ELLIOTT [27] und CLIFFORD [15] zeigten, lösen Geschwindigkeiten von mehr als etwa 10 cm/sec keine besondere Drift aus. Gleichlautende Ergebnisse stammen von MEIJERING [58]. Die erhöhten Driftzahlen, die man bei höheren Strömungsgeschwindigkeiten findet, sind vielmehr auf die verlängerten Driftwege der einzelnen Tiere zurückzuführen.

Wie unsere eigenen Versuche zeigten, kann ein *Futtermangel* tagsüber keine Drift auslösen. Der Einfluss des Abschwemmens von Algen und Detritus wirkt sich also nur auf die Amplitude, nicht auf die Frequenz des Rhythmus aus.

Die Folgen des erhöhten *Wasserstandes* konnten in unseren (zu wenig tiefen) Rinnen nicht untersucht werden. Dafür haben PEARSON und FRANKLIN [72] bei ihren Untersuchungen an *Baetis* und Simuliiden keinen direkten Einfluss gefunden, und MIRON [61] hat erst bei einigen Metern Wasserstand bei den offenbar besonders empfindlichen Plecopteren (*Perla burmeisteriana*) eine Auswirkung auf die Überlebenschancen feststellen können.

Der Versuchsablauf zum Faktor *Trübung* war folgender: Vorerst wurden tagsüber vor das Substrat, auf dem sich eine Versuchsgruppe akklimatisiert hatte, während einer Stunde einige Liter ungewaschener Sand in das normal fließende

Wasser (12 cm Wasserstand, 40 cm/sec Geschwindigkeit) zudosiert. Dabei entstand eine starke Trübung, und unter und zwischen den Kugeln bildeten sich langsam wandernde Sandrippel. Obwohl die Tiere auch räumlich stark eingeschränkt wurden, reagierten sie nicht auf diese Veränderung. Eine Tagesdrift liess sich auch bei Wiederholung mit 80 cm/sec Strömungsgeschwindigkeit nicht beobachten. Um den Einfluss auf die «behavioural drift» feststellen zu können, wurde das ganze Wasservolumen bei 40 cm/sec mit Sand undurchsichtig gemacht. Eine Steigerung der mittleren unbeeinflussten Nachtdrift (35%) konnte nach Einführung der Trübung (34%) nicht festgestellt werden.

Somit scheint die Trübung keinen Einfluss auf die Drift zu haben. Dies bestätigt die Beobachtungen von PEARSON und FRANKLIN [72].

Offenbar kommen die Tiere in ihren strömungsgeschützten Habitaten [1] nicht mit einer mechanischen Wirkung der Trübung (Sandstrahlgebläse) in Kontakt.

HARKER [35] vermutet, unseres Wissens als erste, in der *Bewegung des Substrates* den Hauptfaktor, der bei Hochwasser zu Katastrophen-drift führt. BAILEY [6] weist darauf hin, dass hohe Driftraten in Flussabschnitten mit hoher Erosion auftreten. Auch PEARSON und KRAMER [73] bestätigen die Vermutung von Harker.

Um dies an unseren Versuchstieren zu überprüfen, wurde die bestehende Versuchsgruppe am Ende eines Experimentes, d.h. gute Akklimatisation, folgendem Versuch unterworfen: Durch Herausnehmen von verschiedenen Distanzhölzern wurden die Kugeln veranlasst, mit der Strömung zu rollen. Der Versuch wurde mit  $\frac{1}{4}$ ,  $\frac{1}{2}$ ,  $\frac{3}{4}$  und 1 Umdrehung, dies jeweils innerhalb einer Minute, bei Tag und dann auch bei Nacht, durchgeführt. Dabei wurden die Tiere beobachtet und die Drift innerhalb der ersten 2 Minuten als Mass für die direkte Reaktion gewertet.

*Ergebnisse:* Die erzeugten Driftraten liegen tagsüber wie auch nachts zwischen 25 und 68% und streuen so stark, dass sich eine detaillierte Interpretation verbietet. Die maximale Drift wird etwa bei  $\frac{1}{2}$  Umdrehung erreicht (wenn die ganze Unterseite nach oben gewendet ist). Ein weiteres Drehen bringt keine sichere Zunahme mehr.

Ein Fluchtverhalten (z.B. ein «In-die-Strömung-Schwimmen», um dem Zerquetschwerden auszuweichen) konnte nicht beobachtet werden. – Es fielen sehr viele tote Tiere an, die von den langsam rollenden Kugeln zerquetscht worden waren. – Tiere, die nicht sofort von der Strömung fortgerissen wurden oder die wieder Halt fanden, liefen sofort auf die Unterseite der Kugeln, auch wenn sich diese noch bewegten. Der Grund für dieses Verhalten ist nicht offensichtlich; eine mögliche Erklärung wäre negative Phototaxis.

Zusammenfassend ist festzuhalten: Vom Faktorenkomplex «Hochwasser» bleibt allein die Substratbewegung als auslösender Faktor für die Katastrophen-drift, dafür ausgesprochen deutlich: Eine halbe Umdrehung erzeugt während 2 Minuten eine Driftrate, die über der Rate einer ganzen, normalen Nacht liegt. Das Rollen unserer Kugeln darf aber nicht verglichen werden mit dem in der Natur, d.h. im Flussbett, wohl üblicheren Übereinandergeschobenwerden der Steine. Die Resultate des Experiments sind also nur mit Vorbehalten auf natürliche Verhältnisse übertragbar. Ein Experiment mit einem naturähnlichen, aus übereinander zu schiebenden Steinen bestehenden Substrat war aus technischen Gründen nicht möglich. Offenbar existiert für *E. venosus* kein Verhaltensmuster im Sinne einer Fluchtreaktion, das die Tiere auf Grund von Substratbewegungen in die Strömung führt. Eher müsste

man hier von einem Unfallgeschehen sprechen. Für eine solche These spricht auch die Tatsache, dass Rollbewegungen, welche eine halbe Umdrehung der Kugeln überstiegen, die Driftrate nicht mehr steigerten.

Das Auftreten vieler toter und beschädigter Tiere deckt sich mit der Feststellung WENINGERS [106]: «Bei starkem Hochwasser und knapp nachher fehlen meist lebende Larven (Ephemeropteren, Plecopteren) in der Drift» (S. 183). Auch HARKER [35] berichtet von vielen zerquetschten Larven, unter anderem von *E. torrentis*, als Folge eines Hochwassers.

### 3.362 Kleine Strömungsgeschwindigkeit

Nicht nur Hochwasser kann eine Katastrophendrift auslösen. Verschiedene Autoren haben denselben Effekt auch für extreme Niedrigwasser beobachtet [40, 54, 60, 72, 75].

Folgende Einzelfaktoren sind dabei als Driftauslöser denkbar:

- Eine Einengung des Lebensraums durch den sinkenden Wasserstand und eine dadurch erhöhte Besiedlungsdichte,
- ein durch starkes Absinken von Wasserstand und/oder Strömungsgeschwindigkeit hervorgerufenes Fluchtverhalten, dessen Selektionswert darin bestehen würde, austrocknenden Bachabschnitten zu entfliehen,
- sekundäre (gekoppelte) Faktoren, wie Temperatur, Sauerstoffangebot [104], die sich parallel mit den augenfälligen Veränderungen verschieben.

Wie schon erwähnt, sind die Rinnen des Rheodroms zu wenig tief, um den Einfluss des Wasserstandes untersuchen zu können. Deshalb kann hier weder der Einfluss des Wasserstandes noch der der Einengung des Lebensraums diskutiert werden. Einzig der Einfluss der Strömungsgeschwindigkeit konnte geprüft werden.

Da Driftsammlungen bei sehr kleinen Strömungen keine Resultate liefern, wurde darauf verzichtet; an ihrer Stelle wurden Aktivitätsbestimmungen vorgenommen.

Die Bewegungsaktivität wurde dabei nach der leicht veränderten Methode von ELLIOTT [23] quantifiziert: Jeweils etwa 10 Tiere wurden in einem 20 cm langen Rinnenabschnitt von unten beobachtet. Pro Aktivitätsbestimmung wurden während 10 einzelnen Minuten alle Bewegungen der Tiere, die mit einem Ortswechsel verbunden waren, gezählt.

Auf ähnliche Weise wurde die Kiemenbewegungsaktivität bestimmt: 10 Tiere wurden je 1 Minute lang einzeln beobachtet und dabei diejenigen 2-Sekunden-Intervalle gezählt, während denen mindestens eine Kiemenbewegung stattfand. Als Zeitgeber diente ein Metronom. Dieses Verfahren liefert Zahlen zwischen 0 und 30 (Methode in Anlehnung an HARKER [34]). Der Versuch wurde am Tag durchgeführt. Um eine Bezugsgrösse zu gewinnen, bestimmte man zunächst bei 40 cm/sec die Normalaktivitäten zweimal (mit einer Stunde Zwischenzeit), worauf die Rinne plötzlich gestaut wurde. Sofort nach dem Einfügen des Stauwehrs wurden Bewegungs- und Kiemenaktivität wieder bestimmt, mit Wiederholung nach einer Stunde. Nachher wurden abrupt die ursprünglichen Strömungsverhältnisse wiederhergestellt und noch zweimal, wieder mit einer Stunde Zwischenzeit, die Aktivitäten gemessen.

Der Stau hielt nicht ganz dicht, weshalb sich das Wasser allmählich erneuern konnte. Da es ferner vor Versuchsbeginn mit Sauerstoff gesättigt war, darf angenommen werden, dass im freien Wasser immer gegen 100% Sauerstoffsättigung vor-

handen waren. Eine messbare Veränderung der Wassertemperatur (13,1°C) konnte nicht festgestellt werden.

*Ergebnisse:* In Abb. 9 sind, von oben nach unten, jeweils auf der Ordinate aufgetragen:

- Die Strömungsgeschwindigkeit in cm/sec.
- Aktivitätseinheiten der Bewegung pro Tier pro Minute (Durchschnitt aus 10 Tieren und 10 Minuten). Die vertikalen Strecken geben die Schwankungsbreite der Mittelwerte pro Minute an.
- Kiemenaktivität (Durchschnitt aus 10 Tieren). Die vertikalen Linien verbinden die Extremwerte.

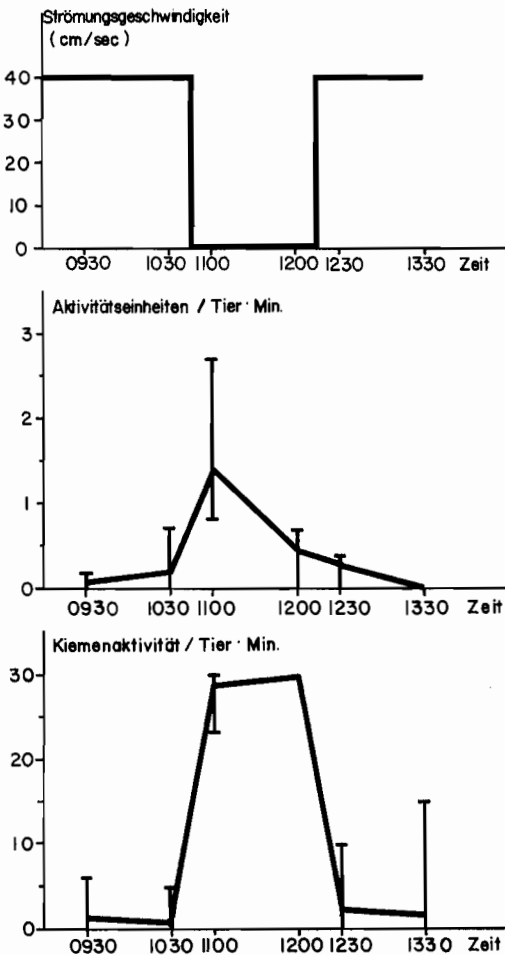


Abb. 9. Einfluss der Strömungsgeschwindigkeit auf die Bewegungs- und Kiemenaktivität.  
Fig. 9. Influence of water velocity on the activities of movement and gills.

Nach Wegfall der Strömung steigt die Bewegungsaktivität signifikant an und klingt dann wieder ab.



In keinem Versuch wurden Tiere beobachtet, die die Oberseite der Kugeln oder gar das freie Wasser aufgesucht hätten.

Die Kiemenaktivität steigt nach dem Stau bis zur Dauertätigkeit an und erholt sich nicht. Wenn das Wasser wieder fliesst, fällt sie sofort in die alte Grössenordnung zurück.

ELLIOTT [23] gibt für *E. venosus* den Wert  $1,5 \pm 0,54$  Aktivitätseinheiten pro Tier pro 10 Minuten als Tagesmittelwert (95% Vertrauensintervall) an. Der entsprechende Wert unserer 4 Bestimmungen mit strömendem Wasser beträgt  $1,03 \pm 0,48$ . Der Unterschied ist nicht signifikant.

*Interpretation:* Die Tiere reagieren auf das Absinken der Strömungsgeschwindigkeit mit einer deutlichen Steigerung der Bewegungsaktivität. Dies könnte in der Natur eine gesteigerte Driftrate nach sich ziehen (siehe auch ELLIOTT [23], MADSEN [54]). Diese Beobachtung lässt es als fraglich erscheinen, ob die von HARKER [34] und CHASTON [13] in stehendem Wasser bestimmten Aktivitätsrhythmen von Fliesswassertieren auf die Natur übertragbar sind.

Die Steigerung der Kiemenaktivität ist sehr auffallend. Trotz der (mit makrochemischen Methoden nachweisbaren) Sauerstoffsättigung des Wassers wurde das O<sub>2</sub>-Angebot durch Verarmung der Kiemenumgebung für die Tiere offenbar zu knapp. Dies beweist die starke Bindung der Fliesswassertiere an die Strömung [1]. Nun hat *Ecdyonurus* mit den beweglichen Kiemen die Möglichkeit, stationär einen Atemwasserstrom zu erzeugen. Tiere mit unbeweglichen Kiemen müssen sich in der entsprechenden Situation relativ zum stehenden Wasser Bewegung verschaffen, sei es durch vertikale Nickbewegungen (Plecopteren) oder durch Ortsveränderung. Dies könnte dann zur Drift führen.

Vorversuche zeigten, dass die Kiemenaktivität schon bei einer Geschwindigkeit von 1 bis 3 cm/sec erlischt. So könnten wohl die Strömungsansprüche an die Tagesaufenthaltsplätze, wie sie BUTZ [11] unter anderem für *E. venosus* aufgezeigt hat, interpretiert werden als minimale Strömung, bei der ohne Bewegung (ohne Energieverlust) der austauschhemmende Diffusionshof um die Kiemen genügend dünn bleibt.

Zusammenfassend ist festzustellen, dass Temperatur- und Wasserstandsschwankungen sowie die Einengung des Lebensraums eine Drift auslösen können. Die sinkende Strömungsgeschwindigkeit steigert eindeutig die Aktivität, namentlich die der Kiemenbewegung. Besitzen Tiere keine oder unbewegliche Kiemen, so ist die Gefahr einer respiratorischen Notsituation gross, und die Annahme, dass dies eine Katastrophendrift auslösen kann, ist dann berechtigt.

## 4. Kompensation

### 4.1 Einleitung

Angenommen, die Drift wäre die einzige regelmässige Longitudinalbewegung der Fliesswasserinvertebraten, so müssten konsequenterweise die Flussoberläufe an Tieren verarmen. Dies ist aber bekanntermassen nicht der Fall. Zwar sind die Driftwege von *E. venosus* sehr klein, ferner tritt er in Driftfängen, bezogen auf die Besiedlungsdichte, eher selten auf [20, 21, 106]; trotzdem kann er seine Position im Gewässer ohne Kompensationssystem nicht halten.

Die Driftkompensation hat primär wohl den Sinn, Terrainverlust auszugleichen. PEARSON und KRAMER [73] weisen auf eine weitere Möglichkeit hin: Werden die Eier in Quellnähe abgelegt, so entgehen sie und die jüngeren Larven extremen Wintertemperaturen, dem Einfluss der Vereisung und starken Hochwassern.

Grundsätzlich sind vier Kompensationsmöglichkeiten denkbar:

1. Eine Überreproduktion der in quellnahen Gebieten bleibenden Tiere, die LEHMANN [49] für *Gammarus fossarum* und SCHWARZ [87] für *Diura bicaudata* festgestellt haben.
2. Passives Verbreiten durch Anheften an Wasservögeln, Säugern, Schiffen [80].
3. Durch Aufwanderung der Larven.
4. Durch Kompensationsflug der Imagines, im Sinne des Besiedlungskreislaufs nach MÜLLER [63].

Anstelle von Freilanduntersuchungen, welche aus technischen Gründen nicht möglich waren, haben wir versucht, die physiologischen Leistungsgrenzen für Aufwanderung und Flugleistung auf experimentellem Weg zu approximieren.

#### 4.2 Aufwanderung

Um die Aufwanderungsleistung von *E. venosus* zu bestimmen, wurden in den Modellrinnen der Versuchsanlage Tüffenwies der EAWAG [109] zwei Wanderungsexperimente durchgeführt. Beiden Versuchen ging eine Reinigung voraus. Die Rinnen enthielten deshalb keine Futteralgen. Sämtliche Totwasserräume waren vorher mit Füllmasse ausgekittet worden. Die Strömungsgeschwindigkeit des Wassers betrug 30 bis 35 cm/sec (Ott-Messflügel, 3 cm über Boden). Die Rinnen wurden mit Grundwasser gespiesen. Die Temperatur betrug beim Januarversuch 10°C, beim Märzversuch 6°C. Für die Experimente wurden frischgefangene Larven eingesetzt und ihre Bewegungen in den insgesamt 140 m langen betonierten Rinnen beobachtet.

*Ergebnisse:* Die meisten Tiere drifteten sofort aus den Rinnen (70% in den ersten 7 Stunden). Die wenigen, die sich hielten, begannen sofort aufzuwandern. – Nach 24 Stunden hatten 3 bzw. 5, entsprechend 7 bzw. 4% der eingesetzten Tiere das obere Ende der Rinne erreicht. – Die bei allen 176 Larven einmal beobachtete Spitzenleistung beträgt 97 m in 3 Stunden.

*Interpretation:* Die Ergebnisse dieser Experimente sind zweifellos nicht auf die Natur übertragbar, zeigen aber, zu welchen Leistungen *E. venosus* fähig ist. – Vergleichszahlen aus der Natur liegen für *E. venosus* einzig aus Markierungsexperimenten von ELLIOTT [28] vor; sie betragen 1 bis 5 m in 24 Stunden. – Auf Grund zahlreicher früherer Arbeiten mit anderen Tierarten ist die Aufwanderung längst als allgemeines Phänomen bekannt. Die folgenden Literaturstellen geben einen Überblick über Geschwindigkeiten und Leistungen:

Ephemeroptera:

- 1,6 km mit 200 m/Tag Durchschnittsgeschwindigkeit für *Blasturus cupidus* (*Leptophlebia cupida*) in der Natur nach NEAVE [70]
- 0–6 m/Tag für verschiedene Arten in der Natur nach ELLIOTT [28]

## Plecoptera:

- 2–8 m/Tag für verschiedene Arten in der Natur nach ELLIOTT [28]
- 30 m in 5 Tagen durch markierte *Diura bidaudata* in der Natur nach SCHWARZ [87]
- 370 m in 36 Tagen durch <sup>32</sup>P-markierte Isoperlinae in der Natur nach BALL, WOJTALIK und HOOPER [7]

## Trichoptera:

- 0–10 m/Tag in der Natur für verschiedene Arten nach ELLIOTT [28]
- 120 m in 6 Monaten für *Hydropsyche instabilis* (Natur) nach SCHUHMACHER [85]

## Amphipoda:

- 22 m/h bei 10 cm/sec Wassergeschwindigkeit für *Gammarus* im Experiment nach HUGHES [40]
- 3 km in 4 Jahren für eine Population von *G. pulex* in der Natur nach HYNES [44], Seite 154
- 45 m in 3 Tagen eines <sup>32</sup>P-markierten *G. fossarum* in der Natur nach LEHMANN [49]
- Spitzengeschwindigkeit von 37,6 m/h an *G. fossarum* in der Natur beobachtet, MEIJERING [58]
- 5 m in 30 Minuten für *G. bousfieldi* in der Natur, nach MINCKLEY [59]
- Bis 14 m pro Tag für *G. pulex* in der Natur nach ELLIOTT [28]

## Turbellaria:

- 175 m in 2–3 Monaten für *Planaria (Crenobia) alpina* in der Natur, nach BEAUCHAMP [8]

## Mollusca:

- 180 m in 28 Tagen für markierte *Physa* in der Natur nach BALL, WOJTALIK und HOOPER [7]
- 2,4 km/Jahr für *Limnaea* nach HYNES [42]

Die angegebenen Werte stellen fast ausschliesslich Höchstwerte dar; von ökologischem Interesse wären aber Populationsmittelwerte. Noch ein weiterer Umstand erschwert die Interpretation von Arbeiten über Aufwanderung: Mehrere Autoren arbeiten mit Aufwanderungsfallen. Diese bringen zum Teil grosse Fangzahlen, lassen aber keine Rückschlüsse auf zurückgelegte Distanzen zu. Dazu kommt, dass Aufwanderung oft auf ganz wenige Stellen im Flussquerschnitt beschränkt ist [10, 58], was die Interpretation weiter erschwert.

Deshalb gestatten schliesslich nur wenige Arbeiten eine gute Abschätzung der Kompensationsleistung durch Aufwanderung: Nach ELLIOTT [28] werden je nach Jahreszeit und Art 7–30% der Drift distanzmässig kompensiert. – SCHWARZ [87] findet bei *Diura bicaudata* die Drift durch Aufwanderung ganz kompensiert. Die Imagines sind kurz- bzw. stummelflüglig und sind nicht flugtüchtig. Dagegen kompensiert *Isoperla goertzi* nicht mit Aufwanderung, sondern mit dem Flug der Imagines. – Es scheint demnach, dass weder Aufwanderung noch Kompensationsflug einem allgemeinen, auf die Mehrheit der Arten zutreffenden Schema folgen.

### 4.3 Flugleistung

Kompensationsflüge im Sinne MÜLLERS [63] sind verschiedentlich beobachtet worden, vor allem bei Trichopteren, so 1974 von SVENSSON [91]. Die neueste Literaturzusammenfassung über die Ephemeropteren stammt von RUSSEV [81]. Dieser Arbeit ist zu entnehmen, dass Flüge, welche dem Wohngewässer gerichtet stromaufwärts folgen, häufig beobachtet worden sind; allerdings fehlen Angaben über zurückgelegte Distanzen weitgehend. Ferner ist uns keine Untersuchung bekannt, welche alle Komponenten des Besiedlungskreislaufs (Larvendrift, Aufwanderung, Kompensationsflug, Eiablage in Quellnähe) von Eintagsfliegen gleichzeitig erfasst.

Kann man sich bei den guten Fliegern der Ordnung Trichoptera eine wirkliche Kompensationsflugleistung ohne Mühe vorstellen, so fällt dies bei den Ephemeropteren eher schwer. Um eine bessere Beurteilungsgrundlage für die Möglichkeit eines

effizienten Kompensationsflugs von *E. venosus* zu erhalten, wurde auf der «Flugmühle» der Eidg. Forschungsanstalt für Obst-, Wein- und Gartenbau in Wädenswil die Flugleistung näherungsweise im Experiment bestimmt.

Auf einer Flugmühle werden die Insekten an möglichst reibungsfrei drehenden Armen befestigt. Dadurch bewegt sich ein fliegendes Tier gezwungenermassen auf einer Kreisbahn. Mit einer Lichtschranke wird die Zahl der Umdrehungen und damit die Flugleistung bestimmt (Abb. 10). Einzelheiten und eine kritische Diskussion der Methodik finden sich bei REMUND und BOLLER [78].

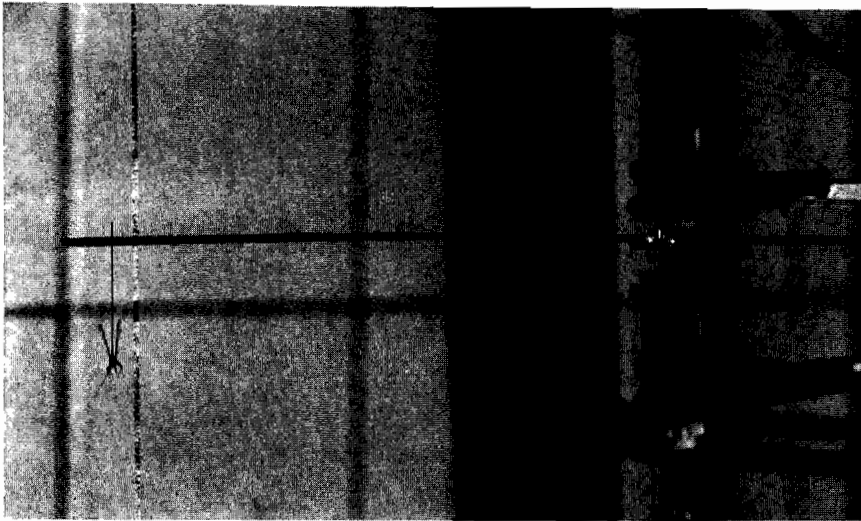


Abb. 10. Einzelner Arm der Flugmühle mit befestigtem *E. venosus*, im Hintergrund die vertikale Lichtschranke.

Fig. 10. Single branch of the flight-mill with attached *E. venosus*, in the background the vertical light-barrier.

Die Versuche wurden folgendermassen ausgeführt: Nymphen des letzten Stadiums der Sommergeneration wurden vom Fanggewässer Töss in die Hälterrinnen gebracht, wo die Subimagines schlüpften. Diese wurden zum grössten Teil bis zur Imaginalhäutung im Labor gehalten und dann sofort auf die Flugmühle gebracht; einige Subimagines wurden direkt verwendet.

Die Tiere wurden mit toluolverdünntem «Brigatex» (1:1) auf eine Insektennadel geklebt und diese auf dem Dreharm der Flugmühle befestigt. Eine störende wellenförmige Bewegung des Fluges, die bei Fixierung der Tiere in einer natürlichen, d. h. schrägen Flugposition eintrat, konnte gemäss den Empfehlungen von REMUND und BOLLER [78] durch Veränderung der Fluglage in die Horizontale vermieden werden.

Als Versuchstiere haben Ephemeropteren gegenüber anderen Insekten den Vorteil, dass sie als Imagines kein Futter mehr aufnehmen. So konnten die Tiere bis zu

ihrem Tode nach 2–4 Tagen auf der Mühle belassen werden, ohne dass ein Fehler infolge Futtermangels hätte in Kauf genommen werden müssen. Im Versuchsraum herrschten eine Temperatur von 26 bis 27°C und eine relative Luftfeuchtigkeit von 70% bis 90%. Flugleistungen unter 500 m wurden bei der Auswertung nicht berücksichtigt.

*Ergebnisse:* Die Flugleistung der Subimagines liegt durchwegs unter 1 km. Die durchschnittliche Flugleistung der 24 geprüften Weibchen beträgt 2547 m; Extremwerte: 651 m, 8082 m. Der Durchschnitt für 16 Männchen beträgt 3164 m (610 m, 8008 m). Der Unterschied zu den Weibchen ist nicht signifikant. Die Flügelschlagfrequenz der Subimagines (mit Stroboskoplampe bestimmt) beträgt 1400–1600 min<sup>-1</sup>, die der Imagines 1900–2200 min<sup>-1</sup>. Die mittlere Fluggeschwindigkeit auf der Mühle betrug 3,82 km/h, Spitzenwert: 5,4 km/h.

*Interpretation:* Die geringen Flugleistungen der Subimagines sind als Kompensationsmechanismus vernachlässigbar. Sowohl die kleine Flügelschlagfrequenz als auch die Beobachtung, dass die Tiere zwischen Subimaginal- und Imaginalhäutung im Labor keinerlei Aktivität erkennen liessen, legt den Schluss nahe, dass die Subimagines lediglich vom Bach weg auf die Uferbäume fliegen, um dort die letzte Häutung abzuwarten.

Die Fluggeschwindigkeit im Experiment (3,8 km/h) stimmt mit publizierten Werten aus der Natur grössenordnungsmässig überein: 2,3–4,3 km/h für *Oligophlebodes sigma* [73], bis zu 18 km/h für *Palingena longicauda* [81], «Geschwindigkeit eines Fussgängers» für *Caenis macrura* nach SCHÖNEMUND [84], Seite 60.

Folgende Flugleistungen sind aus der Literatur bekannt:

Ephemeroptera:

13 km für *Hexagenia bilineata* (Beobachtung in der Natur) nach Fremling, Diskussionsbeitrag in RUSSEV [81]

Plecoptera:

50–250 m für *Brachyptera risi*, nach MADSEN, BENGTON und BUTZ [55]

1,5 km für Weibchen wie Männchen von *Isoperla goertzi*, nach SCHWARZ [87]

2 km für *Nemoura borealis*, nach ROOS [79]

Trichoptera:

6 km für *Hydropsyche ornatula* nach SCHUHMACHER [85]

Weniger als 2 km für *H. instabilis* nach SCHUHMACHER [85]

2–3 km geschätzter Mittelwert für *Oligophlebodes sigma* nach PEARSON und KRAMER [73]

2–5 km für verschiedene Arten nach ROOS [79]

Diptera:

1 km für Simuliidae nach ROOS [79]

Bei allen Vorbehalten, welche bei der Interpretation von Flugmühlenwerten anzubringen sind, fällt doch die gute Übereinstimmung der Literaturdaten mit unseren Resultaten auf.

Die als Kompensation in Frage kommende Flugleistung der Weibchen ist – absolut betrachtet und unter Vernachlässigung methodischer Fehler – erstaunlich gering. Rechnet man von den 2,5 km noch etwas Flugleistung für ungezielte Bewegungen, Aufsuchen der Männchenschwärme und Kopulation ab, so erscheint eine wirkliche Kompensation wenig wahrscheinlich.

Die Ansicht WATERS [101], dass vor allem die Katastrophendrift durch Flug kompensiert werden müsse, da für die «behavioural drift» keine Kompensation nötig sei, indem dort die Aufwanderung genüge, bestätigt diese Zweifel.

Die Auffassung von EINSELE [19] und von SCHWÖRBEL [88], die einen Kompensationsflug als unwahrscheinlich bzw. nicht nachgewiesen bezeichnen, ist auf Grund der heutigen Kenntnisse allerdings nicht mehr haltbar. Neben klaren Beweisen (z.B. [87]) muss doch als gesichert gelten, dass die Flugrichtung vieler Wasserinsekten tatsächlich gegen die Strömungsrichtung der Gewässer gerichtet ist. Allerdings spielen hier Lokalwinde eine schwer interpretierbare Rolle. Übrigens gilt die Flugrichtung gegen die Strömung nicht nur für Wasserinsekten. GÖTHBERG [33] fand dasselbe Phänomen auch bei terrestrischen Lepidopteren und Coleopteren. Dass ein Gegenstromflug weit verbreitet ist, beweist allerdings noch nicht, dass die Hypothese des Besiedlungskreislaufs allgemein zutrifft. Einerseits lassen die gemessenen und zitierten Flugleistungen daran zweifeln, ob ein Kompensationsflug in dieser Grössenordnung überhaupt von Bedeutung für die Lebenszyklen der fraglichen Insekten sein kann, und andererseits ist der Kompensationsflug keine regelmässige Erscheinung [81, 87, 104]. Wir kommen deshalb zur Ansicht, dass ein Kompensationsflug bei den Ephemeropteren bestenfalls geeignet ist, die Abdrift der Eier vom Ablegen auf der Wasseroberfläche bis zum Festsetzen auf dem Grund und den Terrainverlust durch driftende Nymphen bei der Emergenz auszugleichen [81].

Jedenfalls lässt sich für *E. venosus*, der ein schlechter Drifter, ein guter Aufwanderer, aber wieder ein schlechter Flieger ist, ein Besiedlungskreislauf im eigentlichen Sinn nur schwer vorstellen. Existiert er trotzdem, so dürfte er für die Populationsdynamik und die Verteilung der Art eine untergeordnete Bedeutung haben.

## 5. Gesamtdiskussion

Wie bereits mehrmals zitiert, erscheint die Larve von *Ecdyonurus venosus*, verglichen mit ihrer Besiedlungsdichte, in Driftfängen relativ selten. Dass unsere Experimente trotzdem interpretierbare Resultate ergeben haben, beweist, dass die angewandte Methode empfindlich ist und auch für weitere, ähnliche Experimente erfolgreich zu sein verspricht. Als Indiz dafür, dass die Ergebnisse nicht auf besondere Stressverhältnisse zurückzuführen sind, mag die Tatsache gelten, dass auch Faktorenkombinationen wie Futterangebot und Temperaturschock (Abb. 5) oder Räuber und Entwicklungsstadium (Abb. 7) die gleichen Ergebnisse widerspiegeln, wie sie auch aus Einfaktorenversuchen gewonnen wurden.

Die Frage, ob die Methodik auf andere Tierarten übertragbar ist, kann bedingt bejaht werden. Die Anwendbarkeit der Kugeln als Substrat und der verwendeten Driftsammelmethodik wurde an folgenden Gattungen mit Erfolg erprobt: *Habroleptoides*, *Rhithrogena*, *Baetis*, *Perlodes*, *Leuctra*. Für *Gammarus* ist das Substrat ungeeignet, und für Trichopterenlarven (*Rhyacophila* und *Hydropsyche*) sowie für die Ephemeroptere *Epeorus* müsste die Abscheidevorrichtung umgebaut werden. Weit wichtiger allerdings ist die Frage, wieweit die angegebenen Resultate auf die Natur übertragbar seien. Wir haben uns deshalb bemüht, die eigenen Ergebnisse mit

möglichst vielen anderen Arbeiten aus der Natur, auch solchen an anderen Arten, zu vergleichen. Die Zitate sind über den ganzen Text verstreut und sollen hier nicht nochmals erwähnt werden. Als Gesamteindruck steht fest, dass die Befunde vieler Autoren, obschon an verschiedensten Arten und an verschiedensten Orten der Erde gewonnen, mit den Befunden unserer Experimente gut übereinstimmen.

Wie die meisten Modellversuche zu ökologischen Problemen lassen sich unsere Resultate nicht quantitativ, sondern nur in ihrer qualitativen Aussage auf die Natur übertragen. Auch ist nicht zu erwarten, dass eine Aussage für «die Fließwasserinvertebraten» generelle Gültigkeit haben kann. Immerhin hat auch hier der Vergleich mit publizierten Arbeiten ein erstaunlich kleines Spektrum an Abweichungen zwischen Arten recht verschiedener systematischer Stellung erbracht. Diese deutlichen Konvergenzerscheinungen in den verschiedenen Gruppen dürfte das Ergebnis einer evolutiven Anpassung an einen sehr speziellen Lebensraum, wie ihn Fließgewässer darstellen, sein.

Wir sind der Meinung, dass zwar nicht direkt auf andere Arten geschlossen werden darf, dass aber andererseits das Bild des Driftgeschehens, wie es sich am Beispiel von *E. venosus* ergeben hat, keinen isolierten Spezialfall darstellt.

Auf Grund der Experimente ergibt sich von der Drift unseres Versuchsobjektes folgendes Bild: Neben den beiden die Katastrophendrift auslösenden Faktoren *Substratbewegung* und *kleine Strömungsgeschwindigkeit* ( $O_2$ -Angebot), die generell das Leben der Versuchstiere bedrohen, kommt (bei natürlichem Rhythmus) dem *Futterangebot* der dominierende Einfluss auf die Driftrate zu. Hier existiert ausser dem quantitativen Aspekt auch ein qualitativer: Es ist nicht gleichgültig, wo die Algen angeboten werden. Mit dem Futterangebot direkt gekoppelt, ist der Parameter Populationsdichte. Zwar liegen keine eigenen experimentellen Resultate vor, doch sei auf folgende Beobachtung hingewiesen: Anfänglich wurde versucht, bei der Aufnahme der Bewegungsaktivität (Kapitel 3.362) mit 20 statt 10 Tieren im Beobachtungsfeld zu arbeiten. Durch die gegenseitige Beeinflussung der Larven stieg die durchschnittliche Tagesaktivität auf den vierfachen Wert. Es ist anzunehmen, dass auf ähnliche Weise auch die Drift beeinflusst wird. Ein schönes Beispiel dafür lieferte SCHUHMACHER [85] mit der Beobachtung, dass Drift bei der Gattung *Hydropsyche* durch Revierkämpfe ausgelöst werden kann. Eine Reihe weiterer Autoren haben für verschiedenste Tierarten den Einfluss der Populationsdichte auf die Drift nachgewiesen [17, 21, 24, 49, 72, 73, 85, 87, 100, 102]. Da anzunehmen ist, dass eine Wirkung erst von einem bestimmten Verhältnis von Besiedlungsdichte zu Futterangebot an eintritt, kann es nicht erstaunen, dass einige Autoren denn auch keinen entsprechenden Einfluss fanden [37, 66, 71, 77].

Wenn die drei hauptsächlichsten Anforderungen der Tiere an ihren Habitat, nämlich Futter, Sauerstoffversorgung und Substratstabilität, erfüllt sind und sie somit nicht mehr in grösseren Zahlen in der Drift anzutreffen sind, kommen andere, eher untergeordnete Faktoren zur Wirkung. Aus unseren Beobachtungen sind dies die *Temperatur* und das *Entwicklungsstadium*. Daneben gibt es eine Reihe weiterer Grössen, zu denen Untersuchungen anderer Autoren vorliegen:

Auf die Bedeutung des Lichtes wurde schon in Kapitel 2.5 hingewiesen. – LEHMANN [49] beobachtete an *Gammarus fossarum* eine erhöhte Drift bei Befall durch den Parasiten *Echinorhynchus trutta*. – MEIJERING [58] überprüfte die Überlebenschancen gedrifteter Gammariden und

stellte dabei fest, dass sich mindestens ein Teil der Drift aus geschwächten Tieren rekrutiert. – Vieh, das bei der Tränke das Substrat bewegt, wird von BAILEY [6] und BUTZ [11] als Driftauslöser genannt. – DECAMPS und ELLIOTT [16] fanden für Dichromat und Fluoreszein, wie es für Färbeversuche bei Abflussuntersuchungen verwendet wird, eine Steigerung der Gesamtdrift. Auch Insektizide wirken als Auslöser für Katastrophendrift. Literaturzitate hiezu finden sich bei DIMOND [17] und WALLACE et al. [98]. – O'DONNELL und CHURCHILL, zitiert nach WATERS [105], wiesen auf den Einfluss von Eis («anchor ice») hin.

Diese Liste erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit, mag aber doch zeigen, dass über die für den Gewässerschutz interessanten, chemischen Einflussgrößen praktisch keine Untersuchungen vorliegen.

Geht man von der vereinfachten Annahme aus, dass ein Tier dann driftet, wenn die Umweltbedingungen nicht mehr optimal sind, dann darf wohl das Rheodrom und die angegebene Driftsammelmethode als eine Versuchsanordnung gelten, mit deren Hilfe «ökologische Schwellenwerte» bestimmt werden können, bei denen die Tiere abzuwandern beginnen (im Gegensatz zu physiologischen, die für den Gewässerschutz wenig relevant sind). Die Kenntnis solcher Werte würde z.B. die Grundlage bilden zu einer sinnvollen Interpretation saprobiologischer Befunde. Sollte es gelingen, auch die andere Komponente der Benthoswanderung, nämlich die Aufwanderung, quantitativ zu erfassen, so liesse sich an einer verbesserten Versuchsanlage (mit zwei völlig getrennten Kreisläufen, für Versuch und Kontrolle) mit chemischen Gradienten arbeiten und so auf lange Frist wesentliche Grundlagenforschung für den Gewässerschutz betreiben.

Prof. Dr. H. Ambühl, Institut für Gewässerschutz und Wassertechnologie, ETHZ, hat diese Arbeit ermöglicht und das Manuskript überarbeitet. Dipl. Natw. L. Ibscher hat mich stets freundlich beraten und das Manuskript durchgesehen. Die Belegschaft der EAWAG-Versuchstation Tüffenwies hat grosszügig die technischen Probleme gelöst. Dr. E. Eichenberger, EAWAG, hat mich mit zahlreichen Diskussionen und mit der Überlassung der Betonmodellrinnen unterstützt. Dr. E. Boller und U. Remund, Eidg. Forschungsanstalt für Obst-, Wein- und Gartenbau, Wädenswil, haben mir ihre Flugmühle und ihre Erfahrung zur Verfügung gestellt. P. Schlup, EAWAG, übernahm die photographische Laborarbeit. Dr. Töni, Laboratorium für Biometrie und Populationsgenetik, ETHZ, hat mich bei statistischen Problemen beraten. Dr. V. Puthz, Limnologische Flußstation des Max-Planck-Instituts für Limnologie, Schlitz (BRD), hat Musterexemplare meines Versuchstiers bestimmt. Ihnen allen, wie auch allen ungenannten Diskussionspartnern, gilt mein herzlicher Dank. Sie haben Entscheidendes zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen.

Die Arbeit wurde mit Unterstützung der «Stiftung der Wirtschaft zur Förderung des Gewässerschutzes in der Schweiz» ausgeführt.

## 6. Zusammenfassung

In einem Fliesswassermodell wurde die Drift von *Ecdyonurus venosus* (Fabr.) (Ephemeroptera, Heptageniidae) experimentell analysiert. Als Substrat dienten weisse, unglasierte Porzellankekeln mit 5 cm Durchmesser.

Die mittleren Driftwege im Modell sind kürzer als unter natürlichen Bedingungen. Sie betragen für 10 cm/sec Strömungsgeschwindigkeit 30 cm, für 30 cm/sec 83 cm und



für 50 cm/sec 264 cm. Ein Unterschied zwischen lebenden und toten Tieren erscheint erst bei 30 cm/sec (83 cm bzw. 315 cm).

Es wurden Driftrhythmen mit 30-Minuten-Sammelperioden aufgenommen und an einem Beispiel zu 2-Stunden-Intervallen zusammengefasst.

Driftbeeinflussende Faktoren: Mit Versuch und Kontrolle in den beiden Rinnen wurde versucht, den Einfluss verschiedener Parameter nachzuweisen. Als messbare Reaktion der Tiere wurde die Drift in Prozenten der Versuchspopulation pro Nacht gewählt.

Zwischen den Driftmaxima zur Zeit stärksten Wachstums und kurz vor der Emergenz zeigt sich ein Minimum während des letzten Larvenstadiums, offenbar infolge einer Pseudopuppenruhe.

Ein Einfluss des Geschlechtes konnte nicht nachgewiesen werden.

Der dominierende driftauslösende Faktor ist das Futterangebot. Der Algenrasen wird von unten nach oben abgeweidet. Die gleiche Futtermenge ergibt eine grössere Driftrate, wenn der Periphytonrasen den oberen Teil der Kugeln bedeckt. Bei umgewendeten Kugeln (Periphyton unten) ist die Driftrate signifikant kleiner.

Weder Räuber noch Konkurrenten beeinflussen die Drift nachweisbar.

Nach Temperaturschocks von + bzw.  $-5^{\circ}\text{C}$  akklimatisieren sich die Tiere in 2 Tagen. Eine steigende Temperatur bewirkt eine sinkende Driftrate und umgekehrt. Aus dem Faktorenkomplex Hochwasser konnte nur für die Substratbewegung eine auslösende Wirkung für die Katastrophendrift gefunden werden.

Der Einfluss der Strömungsgeschwindigkeit wurde anhand der Bewegungs- und Kiemenaktivität in der temporär gestauten Rinne verfolgt. Als Auslöser für Katastrophendrift kommen respiratorische Schwierigkeiten in Frage.

Kompensation: Die Aufwanderungsleistung unter extremen Versuchsbedingungen beträgt 140 m/24 h.

Die mittlere Flugleistung der Imagines (Flugmühle) beträgt für Weibchen 2547 m, für Männchen 3164 m. Ein Besiedlungskreislauf im Sinne MÜLLERS erscheint wenig wahrscheinlich.

#### SUMMARY

*The Drift and its Ecological Significance. Experimental Investigation on Ecdyonurus venosus (Fabr.) in a Stream Model*

In a stream model (Fig. 1) the drift of *Ecdyonurus venosus* (Fabr.) (Ephemeroptera, Heptageniidae) has been analysed experimentally. White unglazed porcelain spheres with a 5 cm diameter have been used as substratum.

The mean distances travelled by drifting animals is shorter in the model than under natural conditions. They are for 10 cm/sec water velocity 30 cm, for 30 cm/sec 83 cm and for 50 cm/sec 264 cm. A difference between live animals and dead ones appears for the first time at a velocity of 30 cm/sec (83 cm and 315 cm respectively) (Fig. 2).

Drift rhythms with sampling intervals of 30 minutes have been taken (Fig. 3) and in one example these intervals have been extended to 2 hour periods (Fig. 4).

Factors that influence drift: The influence of different parameters on drift has been studied in two parallel troughs. The drift in percent per night has been chosen as reaction parameter of the animals.

Between the drift maximums during the period of maximum growth and a short time before emergence, the last larval instar shows a drift minimum. Apparently this is due to a pseudo-pupal stage. An influence of sex could not be detected.

The dominant factor causing drift is availability of food (Fig. 5). The same quantity of food available on the sphere surface induces a significantly larger drift rate than when the spheres are turned upside down.

Neither predators nor competitors influence the drift in a detectable manner (Fig. 7).

After temperature shocks of  $\pm 5^\circ\text{C}$  the animals acclimate within 2 days. A raising temperature causes a sinking drift rate and vice versa (Fig. 8).

From the complex of factors during flood conditions, only movement of substratum has shown an induction of catastrophic drift. The influence of small water velocities has been observed by measuring the activities of movement and gills during a temporary slack water in the troughs. Induction of catastrophic drift can be caused by respiratory difficulties (Fig. 9).

Compensation: The maximum upstream movement under extreme experimental conditions is 140 m/24 h.

The mean flight range of the imagoes (flight-mill, Fig. 10) are for females 2,547 m, for males 3,164 m. A colonization cycle as suggested by MÜLLER does not appear likely.

## RÉSUMÉ

*La dérive et son rôle écologique. Recherches expérimentales sur Ecdyonurus venosus (Fabr.) dans un simulateur de cours d'eau*

La dérive d'*Ecdyonurus venosus* (Fabr.) (Ephemeroptera, Heptageniidae) a été analysée expérimentalement dans un simulateur de cours d'eau (fig. 1). Des billes de porcelaine d'un diamètre de 5 cm ont servi de substratum.

Les distances moyennes de dérive sont plus courtes dans le simulateur que dans le milieu naturel. Elles sont de 30 cm pour une vitesse du courant de 10 cm/sec, de 83 cm pour un courant de 30 cm/sec et de 264 cm pour 50 cm/sec. Une différence, entre organismes vivants et morts, n'apparaît qu'à partir d'une vitesse du courant de 30 cm/sec (respectivement 83 cm et 315 cm) (fig. 2).

Des rythmes de dérive ont été établis par intervalles de récoltes de 30 minutes (fig. 3) puis on les a résumés dans un exemple à intervalles de 2 heures (fig. 4).

Facteurs responsables de la dérive: l'influence de différents paramètres a été analysée par des expériences faites dans les deux canaux parallèles du simulateur. La dérive en pour-cent par nuit a été choisie comme critère de réaction des animaux.

Entre les deux maxima de dérive, l'un à la période de croissance la plus forte et l'autre peu avant l'émergence, on a trouvé un minimum de dérive pendant le dernier stade larvaire, apparemment à cause d'un pseudo-repos des pupes.

Aucune influence du sexe sur la dérive n'a été constatée.

Le facteur dominant de la dérive a été la nourriture (fig. 5). Le «gazon» d'algues à la surface de chaque bille a été brouté de bas en haut (fig. 6). La même quantité de nourriture donne un taux de dérive plus grand lorsque le «gazon» de periphyton recouvre la partie supérieure des billes. Lorsque les billes sont retournées (periphyton dessous), le taux de dérive est significativement plus petit. Ni les prédateurs ni les concurrents n'ont influencé visiblement la dérive (fig. 7).

Les animaux se sont adaptés, en deux jours, aux chocs de température de + ou de  $-5^\circ\text{C}$ . Lorsque la température est montée, le taux de dérive est descendu et inversement (fig. 8).

Du complexe de facteurs provoqués par les crues, il n'y a que le déplacement du substratum qui a induit une dérive exceptionnelle.

L'influence d'une faible vitesse du courant a été constatée par l'observation des mouvements et l'activité branchiale lors de retenue temporaire de l'eau (fig. 9). Les difficultés respiratoires ont pu provoquer la dérive exceptionnelle.

Compensation: le déplacement compensateur des organismes vers l'amont a été de 140 m/24 heures dans des conditions expérimentales extrêmes.

Les performances moyennes de vol des imagos («moulin à vol», fig. 10) ont été de 2547 m pour les femelles et de 3164 m pour les mâles. Un cycle de colonisation dans le sens de MÜLLER semble peu probable.

## LITERATURVERZEICHNIS

- [1] AMBÜHL, H., *Die Bedeutung der Strömung als ökologischer Faktor*, Schweiz. Z. Hydrol. 21, 133–264 (1959).
- [2] ANDERSON, N. H., *Depressant Effect of Moonlight on Activity of Aquatic Insects*, Nature 209, 319–320 (1966).
- [3] ANDERSON, N. H., *Biology and Downstream Drift of some Oregon Trichoptera*, Can. Ent. 99, 507–521 (1967).
- [4] ANDERSON, N. H., und LEHMKUHL, D. M., *Catastrophic Drift of Insects in a Woodland Stream*, Ecology 49, 198–206 (1968).
- [5] ASCHOFF, J., *Aktivitätsmuster der Tagesperiodik*, Naturwiss. 44, 361–367 (1957).
- [6] BAILEY, R. G., *Observations on the Nature and Importance of Organic Drift in a Devon River*, Hydrobiologia 27, 353–367 (1966).
- [7] BALL, R. C., WOJTALIK, T. A., und HOOPER, F. F., *Upstream Dispersion of Radiophosphorus in a Michigan Trout Stream*, Pap. Mich. Acad. Sci. 48, 57–64 (1963).
- [8] BEAUCHAMP, R. S. A., *Rheotaxis in Planaria alpina*, J. exp. Biol. 10, 113–129 (1933).
- [9] BISHOP, J. E., *Light Control of Aquatic Insect Activity and Drift*, Ecology 50, 371–380 (1969).
- [10] BISHOP, J. E., und HYNES, H. B. N., *Upstream Movement of the Benthic Invertebrates in the Speed River, Ontario*, J. Fish. Res. Bd. Canada 26, 279–298 (1969).
- [11] BUTZ, I., *Strömungsverhalten einiger Ephemeridenlarven des Fließwassers*, Diss. Universität Wien (1970).
- [12] BOURNAUD, M., und THIBAUT, M., *La dérive des organismes dans les eaux courantes*, Ann. Hydrobiol. 4, 11–49 (1973).
- [13] CHASTON, I., *Endogenous Activity as a Factor in Invertebrate Drift*, Arch. Hydrobiol. 64, 324–334 (1968).
- [14] CHASTON, I., *The Light Threshold Controlling the Periodicity of Invertebrate Drift*, J. Anim. Ecol. 38, 171–180 (1969).
- [15] CLIFFORD, H. F., *Drift of Invertebrates in an Intermittent Stream Draining Marshy Terrain of West-Central Alberta*, Can. J. Zool. 50, 985–991 (1972).
- [16] DECAMPS, H., und ELLIOTT, J. M., *Influence de la mesure chimique du débit sur les invertébrés d'un ruisseau de montagne*, Ann. Limnol. 8, 217–222 (1972).
- [17] DIMOND, J. B., *Evidence that Drift of Stream Benthos is Density Related*, Ecology 48, 855–857 (1967).
- [18] EGGLESHAW, J. H., *The Distributional Relationship between the Bottom Fauna and Plant Detritus in Streams*, J. Anim. Ecol. 33, 463–476 (1964).
- [19] EINSELE, W., *Die Strömungsgeschwindigkeit als beherrschender Faktor bei der limnologischen Gestaltung der Gewässer*, Österreichs Fischerei Suppl. 1, 1–40 (1960).
- [20] ELLIOTT, J. M., *Invertebrate Drift in a Dartmoor Stream*, Arch. Hydrobiol. 63, 202–237 (1967 a).
- [21] ELLIOTT, J. M., *The Life Histories and Drifting of the Plecoptera and Ephemeroptera in a Dartmoor Stream*, J. Anim. Ecol. 36, 343–362 (1967 b).
- [22] ELLIOTT, J. M., *The Food of Trout (Salmo trutta) in a Dartmoor Stream*, J. appl. Ecol. 4, 59–71 (1967 c).
- [23] ELLIOTT, J. M., *The Daily Activity Pattern of Mayfly Nymphs (Ephemeroptera)*, J. Zool. (London) 155, 201–221 (1968 a).
- [24] ELLIOTT, J. M., *The Life Histories and Drifting of Trichoptera in a Dartmoor Stream*, J. Anim. Ecol. 37, 615–625 (1968 b).
- [25] ELLIOTT, J. M., *Diel Periodicity in Invertebrate Drift and the Effect of Different Sampling Periods*, Oikos 20, 524–527 (1969 a).
- [26] ELLIOTT, J. M., *Life History and Biology of Sericostoma personatum (Spence) (Trichoptera)*, Oikos 20, 110–118 (1969 b).
- [27] ELLIOTT, J. M., *The Distance Travelled by Drifting Invertebrates in a Lake District Stream*, Oecologia 6, 350–379 (1971 a).
- [28] ELLIOTT, J. M., *Upstream Movement of Benthic Invertebrates in a Lake District Stream*, J. Anim. Ecol. 40, 235–252 (1971 b).
- [29] ELLIOTT, J. M., *Life Histories and Drifting of Three Species of Limnephilidae (Trichoptera)*, Oikos 22, 56–61 (1971 c).

- [30] ELLIOTT, J. M., und MINSHALL, G. W., *The Invertebrate Drift in the River Duddon, English Lake District*, *Oikos* 19, 39–52 (1968).
- [31] FAHY, E., *Observations on the Growth of Ephemeroptera in Fluctuating and Constant Temperature Conditions*, *Proc. R. Irish Acad. B* 73, 133–149 (1973).
- [32] GALLEPP, G. W., *Behavioural Ecology of Brachycentrus occidentalis Banks during the Pupa-tion Period*, *Ecology* 55, 1283–1295 (1974).
- [33] GÖTHBERG, A., *Gerichtete Flugbewegungen von Insekten an fließenden Gewässern*, *Aquila*, Ser. Zool. 13, 5–7 (1972).
- [34] HARKER, J. E., *The Diurnal Rhythm of Activity of Mayfly Nymphs*, *J. exp. Biol.* 30, 525–533 (1953a).
- [35] HARKER, J. E., *An Investigation of the Distribution of the Mayfly Fauna of a Lancashire Stream*, *J. Anim. Ecol.* 22, 1–13 (1953b).
- [36] HEIMAN, D. R., und KNIGHT, A. W., *Upper-Lethal-Temperature Relations of the Nymphs of the Stonefly Paragnetia media*, *Hydrobiologia* 39, 479–493 (1972).
- [37] HILDEBRAND, S. G., *The Relation of Drift to Benthos Density and Food Level in an Artificial Stream*, *Limnol. Oceanogr.* 19, 951–957 (1974).
- [38] HOLT, C. S., und WATERS, T. F., *Effect of Light Intensity on the Drift of Stream Invertebrates*, *Ecology* 48, 225–234 (1967).
- [39] HUGHES, D. A., *On the Dorsal Light Response in a Mayfly Nymph*, *Anim. Behav.* 14, 13–16 (1966).
- [40] HUGHES, D. A., *Some Factors Affecting Drift and Upstream Movement of Gammarus pulex*, *Ecology* 51, 301–305 (1970).
- [41] HULTIN, L., SVENSSON, B., und ULFSTRAND, S., *Upstream Movement of Insects in South Swedish Small Streams*, *Oikos* 20, 553–557 (1969).
- [42] HYNES, H. B. N., *The Biology of Polluted Waters* (University Press, Liverpool 1960).
- [43] HYNES, H. B. N., *Further Studies on the Invertebrate Fauna of a Welsh Mountain Stream*, *Arch. Hydrobiol.* 65, 360–379 (1968).
- [44] HYNES, H. B. N., *The Ecology of Running Waters* (University Press, Liverpool 1970).
- [45] IBSCHER, L., und KELLER, A., *Das «Rheodrom», eine neue Fließwasser-Versuchsanlage*, *Schweiz. Z. Hydrol.* 37, 187–192 (1975).
- [46] JONES, J. R. E., *A Further Ecological Study of the River Rheidol; the Food of Common Insects of the Main Stream*, *J. Anim. Ecol.* 19, 159–174 (1950).
- [47] KIMMINS, D. E., *The Ecdyonurus helveticus (Eaton) Complex (Ephemeroptera)*, *Ann. Naturhist. Mus. Wien* 62, 225–232 (1958).
- [48] KURECK, A., *Tagesrhythmen lappländischer Simuliiden (Diptera)*, *Oecologia* 2, 385–410 (1969).
- [49] LEHMANN, U., *Drift und Populationsdynamik von Gammarus pulex fossarum Koch*, *Z. Morph. Ökol. Tiere* 60, 227–274 (1967).
- [50] LEHMKUHL, D. M., und ANDERSON, N. H., *Microdistribution and Density as Factors Affecting the Downstream Drift of Mayflies*, *Ecology* 53, 661–667 (1972).
- [51] MACAN, T. T., *The Life Histories and Migration of the Ephemeroptera in a Stony Stream*, *Trans. Soc. Br. Ent.* 12, 129–156 (1957).
- [52] MACAN, T. T., *Biotic Factors in Running Water*, *Schweiz. Z. Hydrol.* 24, 386–407 (1962).
- [53] MADSEN, B. L., *A Comparative Ecological Investigation of two Related Mayfly Nymphs*, *Hydrobiologia* 31, 337–349 (1968).
- [54] MADSEN, B. L., *Reactions of Brachyptera risi (Morton) (Plecoptera) Nymphs to Water Current*, *Oikos* 20, 95–100 (1969).
- [55] MADSEN, B. L., BENGTON, J., und BUTZ, I., *Observations on Upstream Migration by Imagines of some Plecoptera and Ephemeroptera*, *Limnol. Oceanogr.* 18, 678–681 (1973).
- [56] MASON, W. T., WEBER, C. I., LEWIS, P. A., und JULIAN, E. C., *Factors Affecting the Performance of Basket and Multiplate Macroinvertebrate Samplers*, *Freshwat. Biol.* 3, 409–436 (1973).
- [57] MCLAY, C., *A Theory Concerning the Distance Travelled by Animals Entering the Drift of a Stream*, *J. Fish. Res. Bd. Canada* 27, 359–370 (1970).
- [58] MEIJERING, M. P. D., *Experimentelle Untersuchung zur Drift und Aufwanderung von Gammari-den in Fließgewässern*, *Arch. Hydrobiol.* 70, 133–205 (1972).

- [59] MINCKLEY, W. L., *Upstream Movements of Gammarus (Amphipoda) on Doe Run, Meade County, Kentucky*, Ecology 45, 195-197 (1964).
- [60] MINSHALL, G. W., und WINGER, P. V., *The Effect of Reduction in Stream Flow on Invertebrate Drift*, Ecology 49, 580-582 (1969).
- [61] MIRON, I., *Réponse des larves de Perla burgmeisteriana Claassen (Plecoptera) aux variations de la pression hydrostatique*, Hydrobiologia 42, 345-354 (1973).
- [62] MÜLLER-HÄCKEL, A., und MÜLLER, K., *Chronobiologie in Fließgewässern*, Österreichs Fischerei 23, 90-96 (1970).
- [63] MÜLLER, K., *Investigations on the Organic Drift in North-Swedish Streams*, Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 35, 133-149 (1954).
- [64] MÜLLER, K., *Tag- und Nachtrhythmen von Baetidenlarven in der organismischen Drift*, Naturwiss. 50, 161 (1963).
- [65] MÜLLER, K., *Field Experiments on Periodicity of Freshwater Invertebrates*, in: *Circadian Clocks* (North-Holland Publ. Comp., Amsterdam 1965), S. 314-317.
- [66] MÜLLER, K., *Die Tagesperiodik von Fließwasserorganismen*, Z. Morph. Ökol. Tiere 56, 93-142 (1966).
- [67] MÜLLER, K., *Die Drift von Insektenlarven in Nord- und Mitteleuropa*, Österreichs Fischerei 23, 111-167 (1970a).
- [68] MÜLLER, K., *Die Tagesperiodik der Driftaktivität von Plekopterenlarven am Polarkreis*, Entomologica scand. 7, 55-62 (1970b).
- [69] MÜLLER, K., *Stream Drift as a Chronobiological Phenomenon in Running Water Ecosystems*, Ann. Rev. Ecol. Syst. 5, 309-323 (1974).
- [70] NEAVE, F., *Migratory Habits of the Mayfly Blasturus cupidus Say.*, Ecology 11, 568-576 (1930).
- [71] OTTO, CH., *Growth and Population Movements of Potamophylax cingulatus (Trichoptera) Larvae in a South Swedish Stream*, Oikos 22, 292-301 (1971).
- [72] PEARSON, W. D., und FRANKLIN, D. R., *Some Factors Affecting Drift Rates of Baetis and Simuliidae in a Large River*, Ecology 49, 75-81 (1968).
- [73] PEARSON, W. D., und KRAMER, R. H., *Drift and Production of Two Aquatic Insects in a Mountain Stream*, Ecol. Monogr. 42, 365-385 (1972).
- [74] PERCIVAL, E., und WHITEHEAD, H., *Observations on the Ova and Ovipositions of certain Ephemeroptera and Plecoptera*, Proc. Leeds phil. Lit. Soc. 7, 271-288 (1928).
- [75] RADFORD, D. S., und ROWE, R. H., *A Preliminary Investigation of Bottom Fauna and Invertebrate Drift in an Unregulated and a Regulated Stream in Alberta*, J. appl. Ecol. 8, 883-903 (1971).
- [76] RAWLINSON, R., *Studies on the Life-History and Breeding of Ecdyonurus venosus (Ephemeroptera)*, Proc. Zool. Soc. Lond. B 109, 377-450 (1939).
- [77] REISEN, W. K., und PRINS, R., *Some Ecological Relationships of the Invertebrate Drift in Praters Creek, Pickens County, South Carolina*, Ecology 53, 876-884 (1972).
- [78] REMUND, U., und BOLLER, E., *Qualitätskontrolle bei Insekten: Messung von Flugparametern*, Z. angew. Entomol., 78, 113-126 (1975).
- [79] ROOS, T., *Studies on Upstream Migration in Adult Stream-Dwelling Insects*, Ann. Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 38, 167-193 (1957).
- [80] RUSSEV, B., *Über die Migration der Rheobionten in Fließgewässern*, Verh. int. Ver. Limnol. 78, 730-734 (1972).
- [81] RUSSEV, B., *Kompensationsflug bei der Ordnung Ephemeroptera*, Proc. first int. Conf. Ephemeroptera, S. 132-142 (1973).
- [82] SCOTT, D., *Ecological Studies on the Trichoptera on the River Dean, Cheshire*, Arch. Hydrobiol. 54, 340-392 (1958).
- [83] SCHMIDT, H. W., *Tages- und jahresperiodische Driftaktivität der Wassermilben (Hydrachnellae, Acari)*, Oecologia 3, 240-248 (1969).
- [84] SCHÖNEMUND, E., *Eintagsfliegen oder Ephemeroptera*, in: *Die Tierwelt Deutschlands* (Gustav Fischer, Jena 1930).
- [85] SCHUHMACHER, H., *Untersuchungen zur Taxonomie, Biologie und Ökologie einiger Köcherfliegenarten der Gattung Hydropsyche Pict. (Insecta, Trichoptera)*, Int. Revue ges. Hydrobiol. 55, 511-557 (1970).

- [86] SCHWARZ, P., *Untersuchungen zum Besiedlungskreislauf von Isoperla goertzi*, Arch. Hydrobiol. 64, 75–87 (1967).
- [87] SCHWARZ, P., *Autökologische Untersuchungen zum Lebenszyklus von Setipalpia-Arten (Plecoptera)*, Arch. Hydrobiol. 67, 130–172 (1970).
- [88] SCHWÖRBEL, J., *Ökologie der Süßwassertiere – Fließgewässer*, Fortschr. Zool. 20, 45–78 (1969).
- [89] SPRAGUE, J. B., *Resistance of Four Freshwater Crustaceans to Lethal High Temperature and Low Oxygen*, J. Fish. Res. Bd. Canada 20, 387–415 (1963).
- [90] STEINE, I., *The Number and Size of Drifting Nymphs of Ephemeroptera, Chironomidae, and Simuliidae by Day and Night in the River Stranda, Western Norway*, Norsk. ent. T. 19, 127–131 (1972).
- [91] SVENSSON, B. W., *Population Movements of Adult Trichoptera at a South Swedish Stream*, Oikos 25, 157–175 (1974).
- [92] TANAKA, H., *On the Daily Change of the Drifting of Benthic Animals in Stream, Especially on the Types of Daily Change Observed in Taxonomic Groups of Insects*, Bull. Freshwat. Fish. Res. Labor. Tokio 9, 13–26 (1960).
- [93] THOMAS, E., *Die Drift von Asellus coxalis septentrionalis Herbst (Isopoda)*, Oikos 20, 231–247 (1969).
- [94] THOMAS, E., *Die Drift von Plecopterenlarven in Beziehung zum larvalen Wachstum und zur Schlüpfzeit*, Oikos Suppl. 13, 65–69 (1970).
- [95] THORUP, J., *The Influence of a Short-Termed Flood on a Springbrook Community*, Arch. Hydrobiol. 66, 447–457 (1970).
- [96] ULFSTRAND, S., *Microdistribution of Benthic Species (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera: Simuliidae) in Lapland Streams*, Oikos 18, 293–310 (1967).
- [97] ULFSTRAND, S., *Benthic Animal Communities in Lapland Streams*, Oikos Suppl. 10 (1968).
- [98] WALLACE, R. R., WEST, A. S., DOWNE, A. E. R., und HYNES, H. B. N., *The Effects of Experimental Blackfly (Diptera: Simuliidae) Larviciding with Abate, Dursban, and Methoxychlor on Stream Invertebrates*, Can. Ent. 105, 817–831 (1973).
- [99] WATERS, T. F., *Diurnal Periodicity in the Drift of Stream Invertebrates*, Ecology 43, 316–320 (1962).
- [100] WATERS, T. F., *Recolonization of Denuded Stream Bottom Areas by Drift*, Trans. Am. Fish. Soc. 93, 311–315 (1964).
- [101] WATERS, T. F., *Interpretation of Invertebrate Drift in Streams*, Ecology 46, 327–334 (1965).
- [102] WATERS, T. F., *Production Rate, Population Density, and Drift of Stream Invertebrate*, Ecology 47, 595–604 (1966).
- [103] WATERS, T. F., *Diurnal Periodicity in the Drift of a Day-Active Stream-Invertebrate*, Ecology 49, 152–153 (1968).
- [104] WATERS, T. F., *Invertebrate Drift-Ecology and Significance to Stream Fishes*, in: *Symposium Salmon and Trout in Stream*, H. R. MacMillan Lectures in Fisheries (Univ. British Columbia, Vancouver 1969), S. 121–134.
- [105] WATERS, T. F., *The Drift of Stream Insects*, Ann. Rev. Ent. 17, 253–272 (1972).
- [106] WENINGER, G., *Vergleichende Drift-Untersuchungen an niederösterreichischen Fließgewässern (Flysch-, Gneis-, Kalkformation)*, Schweiz. Z. Hydrol. 30, 138–185 (1968).
- [107] WISSMEYER, A., *Nahrungsuntersuchungen bei Ephemeridenlarven*, Diss. (Tierärztliche Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität München 1926).
- [108] WOJTALIK, T. A., und WATERS, T. F., *Some Effects of Heated Water on the Drift of Two Species of Stream Invertebrates*, Trans. Am. Fish. Soc. 99, 782–788 (1970).
- [109] WUHRMANN, K., *River Bacteriology and the Role of Bacteria in Self-Purification of Rivers*, in: *Principles and Applications in Aquatic Microbiology* (Hrsg. Henkelekan und Dondero; Wiley 1964), S. 167–192.

Adresse des Autors:

A. Keller, Dr. sc. nat. ETH, EAWAG, CH-8600 Dübendorf.