

Diss. ETH Nr. 6510

**Autoökologische Untersuchung der
Eintagsfliegenlarve *Ecdyonurus venosus*
(Fabr.) (Ephemeroptera) unter
besonderer Berücksichtigung der Aufwanderung**

ABHANDLUNG

zur Erlangung des Titels eines
Doktors der Naturwissenschaften
der
EIDGENÖSSISCHEN TECHNISCHEN
HOCHSCHULE ZÜRICH

vorgelegt von
MAX RUETTIMANN
Dipl. sc. nat. ETH
geboren am 7. Januar 1945
von Steinhausen (Kt. Zug)

Angenommen auf Antrag von
Prof. Dr. H. Ambühl, Referent und
Prof. Dr. W. Sauter, Korreferent

ADAG Administration & Druck AG

Zürich 1980

Inhaltsverzeichnis

1.	EINLEITUNG	1
2.	METHODIK	3
2.1.	Versuchsobjekt	3
2.2.	Rheodrom	4
2.3.	Lebensraum und Nahrung	7
2.4.	Sammelmethode für die driftenden und aufwandernden Larven	8
2.5.	Zähleinheit und Registrierung	11
2.6.	Tageslängen - und Dämmerungssteuerung	13
2.7.	Allgemeiner Versuchsablauf	14
3.	RESULTATE UND DISKUSSION	15
3.1.	Rhythmik von Aufwanderung und Drift	15
3.2.	Einfluss der Wassertemperatur	26
3.2.1.	Driftweg in Abhängigkeit von Fließgeschwindigkeit und Temperatur	26
3.2.2.	Drift und Aufwanderung in Abhängigkeit der Wassertemperatur	33
3.3.	Bewegungsaktivität in Abhängigkeit vom Futterangebot	37
3.4.	Einfluss der Konstitution auf Drift und Aufwanderung	39
3.5.	Einfluss des Geschlechtes auf Drift und Aufwanderung	42
3.6.	Einfluss des Entwicklungsstadiums auf Drift und Aufwanderung	45
4.	KOMPENSATION	49
5.	GESAMTDISKUSSION	53
6.	ZUSAMMENFASSUNG	57
7.	LITERATURVERZEICHNIS	59
8.	ANHANG	64

1. EINLEITUNG

Der von MUELLER [50] eingeführte Begriff "organic drift" bedeutet allgemein eine gleichsinnig mit der Strömung verlaufende Ortsbewegung von Organismen (Tieren und Pflanzen) im freien Wasser. Bewegen sich Invertebraten des Fliesswasserbenthos gegen die Strömung, d.h. flussaufwärts, bezeichnen wir diese Gegenstromwanderung [48] als "Aufwanderung".

In den Literaturarbeiten von MUELLER [56], WATERS [79] und BOURNAUD und THIBAUT [8] ist der gegenwärtige Stand des Wissens zusammengetragen. Es ist daraus ersichtlich, dass die Phänomene der Drift und Aufwanderung von einer Vielfalt von Tierarten, Gewässertypen, geographischen Regionen bekannt und aus verschiedenen Problemstellungen heraus zwar beschrieben, aber kaum analysiert worden sind. Andererseits ist unbestritten, dass die Invertebraten unterschiedliche und artspezifische Verhaltensmuster haben und auf die Umwelteinflüsse somit verschieden reagieren. Die Wirkung von Umwelteinflüssen kann aber nur im Experiment sauber geprüft werden ; Experimente sind bis heute jedoch sehr selten.

In der vorliegenden Arbeit untersuchen wir rein experimentell einige Aspekte von Aufwanderung und Drift, um die Kenntnis einer bereits gut bekannten Art [34] weiter zu vertiefen. In diesem Zusammenhang interessieren endogene (Geschlecht, Entwicklungsstadium) und exogene (Wassertemperatur, Strömung, Futterangebot) Faktoren als mögliche aufwanderungs- und driftbeeinflussende Faktoren, sowie die Rhythmik beider Aktivitäten. In Anlehnung an die Arbeiten von ELLIOTT [22] wird der Driftweg in Abhängigkeit der Wassertemperatur und der Fliessgeschwindigkeit experimentell bestimmt, und es wird versucht, eine Aussage über den Aufwanderungsweg zu machen.

Die Experimente zeigen, wie die Versuchstiere im fließenden Wasser der Versuchsrinne reagieren. Ob dieses Verhalten mit demjenigen der gleichen Species im natürlichen Habitat gleichgesetzt werden darf, muss verschiedentlich offen bleiben. Es wird jedoch versucht, diesen Mangel, der jeder experimentellen Laborarbeit anhaftet, durch Vergleiche unserer Ergebnisse mit entsprechenden Felduntersuchungen zu beheben.

2. METHODIK

2.1. VERSUCHSOBJEKT

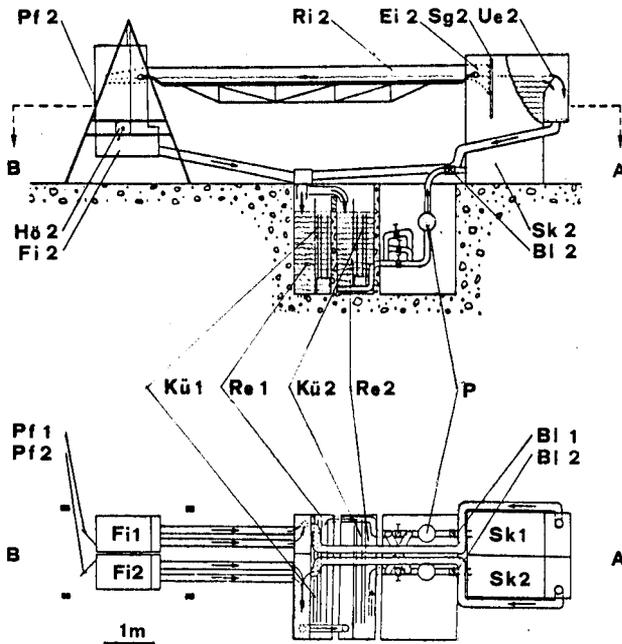
In unsern Experimenten wurde mit *Ecdyonurus venosus* (Fabr.) (Ephemeroptera) gearbeitet. Die verwendeten Larven sammelten wir mit Hilfe der Fusstritt - Sammeltechnik (Kicksampling) (SCHWOERBEL [70]) im Fluss Töss (bei Sennhof, südlich von Winterthur). Eine auf sämtliche Individuen zutreffende Species - Angabe ist dabei kaum möglich, zumal *Ecdyonurus* - Larven eine Bestimmung bis zur Species nicht erlauben; diese ist nur anhand der Imagines möglich. Von 40 im Frühling 1975 zu Imagines grossgezogenen Larven konnten 38 als *E. venosus* und zwei als *E. helveticus* (Etn.) bestimmt werden. KELLER [34] hat die Homogenität der *Ecdyonurus* - Larvenpopulation im gleichen Tössabschnitt in gleicher Weise an 152 Individuen im Frühling 1974 kontrolliert, dabei erwiesen sich 148 als *E. venosus* und nur 4 als *E. helveticus*. RIEDERER [64] hat vom Frühjahr 1975 bis Herbst 1976 am gleichen Fundort monatlich Proben erhoben und bestätigt, dass hauptsächlich *E. venosus* vorkommt. Genau besehen gelten unsere Ergebnisse für eine Mischpopulation von *E. venosus* ($\geq 95 \%$) und *E. helveticus* ($\leq 5 \%$). Weil aber *E. venosus* mengenmässig überwiegt, werden sie weitgehend durch diese Art geprägt. Im folgenden sprechen wir deshalb nur noch von *E. venosus*.

2.2. RHEODROM

Die Experimente wurden im "Rheodrom" [33], das in der Versuchshalle der Technischen Versuchsstation "Tüffenwies" der EAWAG steht, durchgeführt. Im Laufe der Arbeiten erwies es sich als notwendig, die Anlage so umzubauen, dass die beiden Rinnen, welche aus dem selben Reservoir gespiesen wurden, ihre eigenen Wasserkörper haben und unabhängig voneinander betrieben werden können.

In der umgebauten Anlage (Abb. 1) zirkulieren zwei mal ca. $4 - 4,5 \text{ m}^3$ Wasser, welches aus den zwei Reservoiren (Re 1 und Re 2) durch Umwälzpumpen in die entsprechenden Steigkasten (Sk 1 und Sk 2) gepumpt wird. Die geförderte Wassermenge kann mit Blendschiebern stufenlos reguliert werden. Im ca. 3 m hohen Steigkasten beruhigt sich das Wasser. Durch verstellbare Ueberläufe wird der Wasserstand in den Steigkästen eingestellt und kann in seitlich angebrachten Schaugläsern abgelesen werden. Das über die Ueberläufe fließende Wasser wird direkt ins entsprechende Reservoir zurückgeleitet. Aus den Steigkästen fließt das Wasser turbulenzarm durch parabelförmige Einlauftrichter [33] in die 6 m langen Plexiglas - Versuchsrinnen von 30 cm Höhe und 15 cm Breite. In den Filterkästen fällt das Wasser vom Rinnenende durch die Abscheidetrichter in die Zwischenbecken und fließt anschließend durch je zwei Faltenschläuche in die beiden Reservoir zurück, wo es auf die Versuchstemperatur gekühlt wird. Die Kühlleistung der Anlage reicht aus, um beide Wasserkörper auf $4^\circ \text{C} \pm 0,3^\circ \text{C}$ zu halten, oder mit einem Wasserkörper auf 1°C zu fahren, während der andere gleichzeitig auf tiefstens ca. 6°C steht (bei Umgebungstemperaturen von $17 - 20^\circ \text{C}$).

Abb. 1 : Aufriss und Grundriss der Versuchsanlage



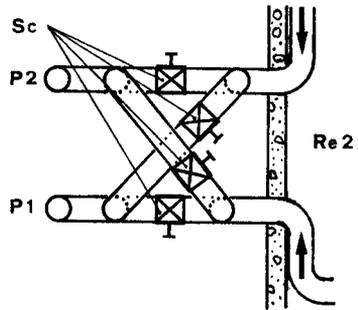
Zeichenerklärung:

Ag	Auffanggefäße	1,2	P	Pumpe	1,2
Bl	Blendenschieber	1,2	Pf	Probenahmefenster	1,2
Ei	Einlauftrichter	1,2	Re	Reservoir	1,2
Fi	Filterkasten	1,2	Ri	Rinnen	1,2
Hö	Höhenverstellung	1,2	Sg	Steigglas	1,2
Kü	Kühlschlangen	1,2	Sk	Steigkasten	1,2
			Ue	verstellbare Ueberläufe	1,2

Im Pumpenraum sind Schieber und Verbindungsleitungen so angebracht, dass das Wasser kreuzweise von der einen auf die andere Seite gepumpt, oder dass je nach Bedarf auch ein Mischwasserkörper hergestellt werden kann.

Abb. 2 : Grundriss der Schieberanordnung im Pumpenraum.

- Re 2 Reservoir 2
- P 1 Umwälzpumpe 1
- P 2 Umwälzpumpe 2
- Sc Schieber



Das Gefälle der Rinnen ist frei wählbar. Es kann mit einer fest montierten Schlauchwasserwaage genau eingestellt werden.

2.3. LEBENSRAUM UND NAHRUNG

In Anlehnung an KELLER [34] wurde der Boden der Versuchsrinnen mit weissen, unglasierten Porzellankugeln von 5 cm Durchmesser belegt. Die 90 Porzellankugeln bedeckten eine Rinnenbodenfläche von 15 cm Breite und 150 cm Länge und bildeten den Lebensraum der Larven. Die Strömungsgeschwindigkeit des Wassers wurde 1 cm über den Kugeln mit dem Flügelrad - Anemometer "Minewater" mit elektronischer Abtastung (Firma E.Schildknecht, CH-8625 Gossau) gemessen.

Die Larven ernährten sich von den Algen, welche die Kugeloberseite bewuchsen. Im Rheodrom wuchsen die Algenbeläge am schnellsten bei geringer Düngung (Blumendünger "Mio - Plant"), bei Temperaturen zwischen 15 - 20° C und grossem Lichtangebot (Leuchtstoffröhren Philips TL MF 40 W/35 RS). So war nach 20 - 30 Tagen die Kugeloberseite von einem dichten Algenrasen überzogen, der für eine Versuchsdauer von 20 - 30 Tagen genügend Futter lieferte. Die Artzusammensetzung der Algen schwankte, jahreszeitlich bedingt, ziemlich stark. Die am häufigsten vertretenen Gattungen waren Diatomeen *Fragilaria*, *Achnanthes*, *Navicula* und in kleinerer Anzahl *Synedra*, *Cymbella*, *Nitzschia* und *Gomphonema* sowie die Grünalgen *Tribonema* und *Stigeoclonium*, ferner die Blaualge *Phormidium*.

2.4. SAMMELMETHODE FUER DIE DRIFTENDEN UND AUFWANDERNDEN

LARVEN

Vorrichtungen, welche driftende Larven aus grossen Wassermassen abscheiden müssen, sind unproblematisch. In unserer Versuchsanlage fällt das Wasser am Rinnenende frei durch einen Trichter aus Netzstoff (Maschenweite 830μ). Hier werden die driftenden Larven aus der Hauptmasse des Wassers abgetrennt und mit einem schwachen Wasserstrom durch einen Plastikschauch in die Auffanggefässe gespült ([34], Abb. 4).

Die Registrierung der Aufwanderung ist aufwendiger. In der Literatur sind verschiedene Aufwanderungsfallen erwähnt: MEIJERING [47] beschrieb Systeme für künstliche Fließwasser-Rinnen. LEHMANN [38], ELLIOTT [23], MEIJERING [49], HULTIN [31], BISHOP und HYNES [6], OTTO [58], BOURNAUD und THIBAUT [8], WILLIAMS and HYNES [81] und MUELLER [53] beschrieben Fallen für den Einsatz in natürlichen Fließgewässern.

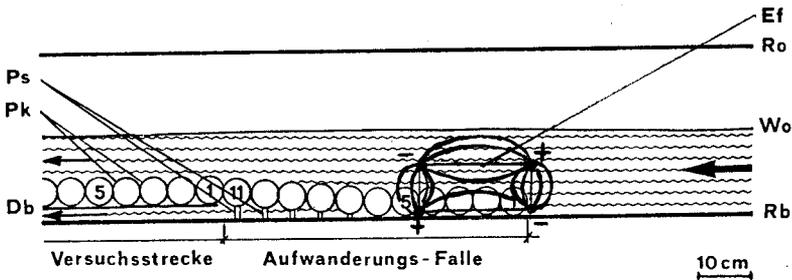
In unsern Versuchsrinnen wurde im untern Teil eine einfache Falle konstruiert (Abb. 3,4). Auf den untersten 2 m jeder Rinne wurde ein doppelter Plexiglasboden eingebaut. Auf diesem befand sich die 1,5 m lange Versuchsstrecke, die am oberen Ende in die Aufwanderungsfalle übergang (Abb. 3). Die Porzellankugeln Nr. 11 bis 6 mussten auf abnehmend kürzere Plexiglasständer gestellt werden, um einen kontinuierlichen Uebergang auf den Rinnenboden zu gewährleisten.

Die Wassermenge, die unter dem doppelten Boden durchfließt, ist so bemessen, dass alle aus der Aufwanderungsfalle driftende Larven nach unten abgesogen werden. Die von Kugel zu Kugel in die Aufwanderungsfalle aufgewanderten Larven werden durch zwei elektrische Felder (Gleichspannung 40 V) zum Driften veranlasst [38]. Das untere Feld liegt zwischen der drit-

ten bis fünften Kugelreihe und pulsiert (Pause 25'', Impuls 5''). Ueber den Kugelreihen 1 und 2 liegt ein Dauerfeld. Dieses verhindert jegliche weitere Aufwanderung. Die ganze Aufwanderungsfalle erstreckt sich über 11 Kugelreihen (55 cm).

Abb. 3 : Aufriss der Aufwanderungsfalle in den Versuchsrinnen.

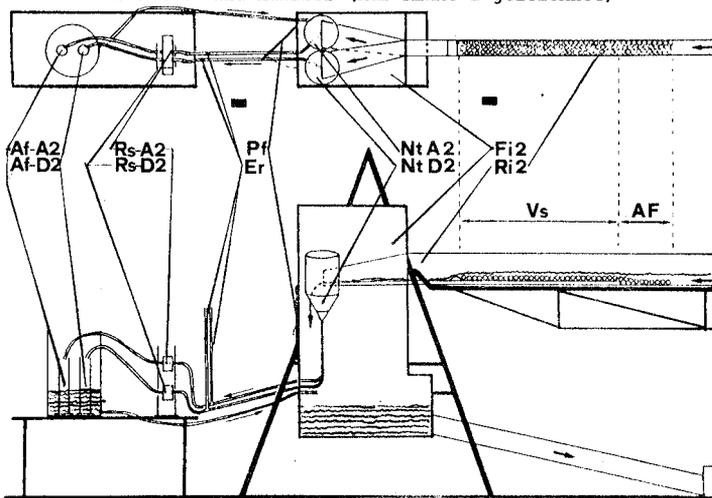
- | | | | |
|----|------------------|----|--------------------|
| Ro | Rinnenoberkante | Ps | Plexiglasständer |
| Wo | Wasseroberfläche | Pk | Porzellankugeln |
| Db | doppelter Boden | Ef | elektrische Felder |
| Rb | Rinnenboden | | |



Der Einsatz eines doppelten Bodens (Abb. 3,4) erlaubt, die aus der Versuchsstrecke von 150 cm driftenden und die aufwandernden Larven im Filterkasten mit zwei Trichtern aus Netzstoff (Maschenweite 830 μ) getrennt aus der grossen Wassermasse heraus zu filtrieren. Durch einen schwachen Wasserstrom werden die Larven aus dem festen Trichterende durch

Plastikschläuche in die Auffanggefäße gespült. Diese befinden sich je in einem grossen PVC - Behälter mit konstantem Wasserstand. Von hier fliesst das Wasser in den Filterkasten zurück. Im Leitungssystem zwischen Trichter und Auffanggefässen ist in allen vier Leitungen je eine Entgasungsröhre eingebaut, um die mitgerissenen Luftblasen, welche sonst von der Lichtschranke mitgezählt werden, abzuscheiden. Die Auffanggefässe besitzen einen Boden aus Netzstoff (Maschenweite 830μ), durch den das Wasser in die PVC - Behälter fliesst. Dieser Netzboden kann weggenommen werden und erleichtert das Herausnehmen der Larven.

Abb. 4 : Abscheide-, Registrier- und Sammelvorrichtung
im Grund- und Aufriss (nur Rinne 2 gezeichnet)



Erklärungen:

A	Aufwanderung 1,2	Fi	Filterkasten 1,2	Rs	Registrierstrecken 1,2
Af	Auffanggefässe	Nt	Netztrichter	AF	Aufwanderungsfalle
D	Drift 1,2	Pf	Probenahmefenster	Vs	Versuchsstrecke
Er	Entgasungsröhren	Ri	Rinne 1,2		

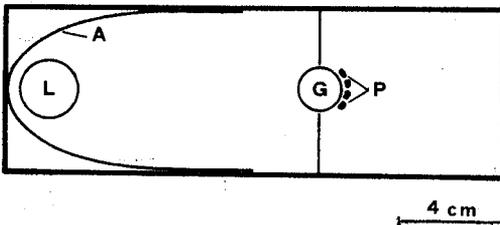
2.5. ZAEHLEINHEITEN UND REGISTRIERUNG

Die meisten in der Literatur beschriebenen automatischen Sammelmethode arbeiten mit einem einzigen, aber fixen Sammelintervall. MUELLER [53] und LEHMANN [38] sammeln über zwei Stunden, KELLER [34] und ELLIOTT [18] über 30 Minuten. Für die Auswertung sind diese festen Sammelzeiten oft nachteilig. Wir haben diesen Nachteil durch kontinuierliche Registrierung aufgehoben.

Zwischen den Netztrichtern in den Filterkasten und den Auffanggefäßen passieren die Larven im blasenfreien Wasser die aus einem Glasrohr (Durchmesser 15 mm) bestehende Registrierungsstrecke. Jede vorbeigeschwemmte Larve unterbricht mindestens einen Strahlengang zwischen der Lampe und den vier Photozellen. Ueber einen Verstärker wird ein Impuls erzeugt, der zeitanalog auf einem Schreiber (Minigor Typ 501, von Goerz Electro) registriert wird.

Abb. 5 : Aufriss der Registrierungsstrecke.

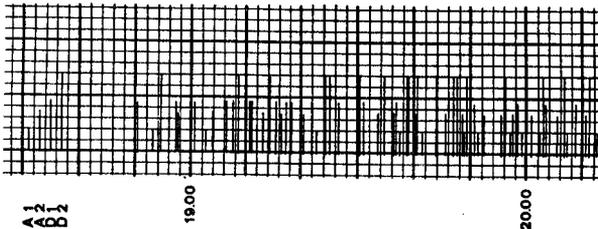
A	Al - Spiegel	G	Glasrohr
L	Lichtquelle	P	Photozellen



Die Impulshöhen (2.0/3.5/4.5/7.0 mV) aller vier Registrierungseinheiten für Drift und Aufwanderung je Rinne sind so gewählt, dass auch bei zufällig gleichzeitiger Registrierung immer auf

die beteiligten Einheiten zurückgeschlossen werden kann. *
Für die Auswertung der Rhythmikaufnahmen wurde ein 10 - Minuten - Intervall - Raster auf die Papierstreifen des Mini-gor - Schreibers gelegt und die Summe für Aufwanderung und Drift je Rinne für alle 10 Minuten herausgelesen. Für die weitere Verarbeitung wurden diese Daten sodann auf einen Elektronischen Datenträger gebracht.

Abb. 6 : Ausschnitt aus einem Schreiber - Papierstreifen von der Rhythmikregistrierung mit verschiedenen Ausschlägen für Aufwanderung A und Drift D der Rinnen 1 und 2.

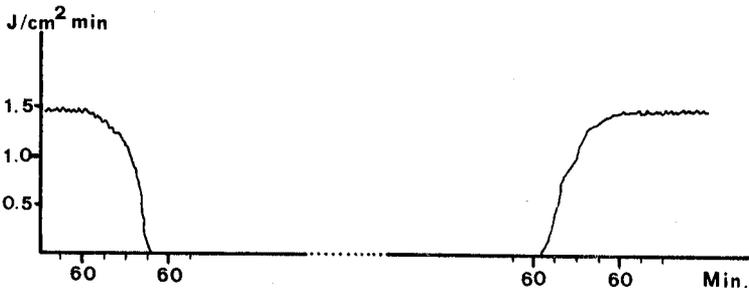


*) Die Grundschialtung für die vier Registriereinheiten und die beiden stabilisierten Speisegeräte hat H.J. Meng entworfen. Als Lichtquellen dienten 12 V/15 W Autolampen.

2.6. TAGESLAENGEN - UND DAEMMERUNGSSTEUERUNG

Die Werkhalle, in der das Rheodrom steht, liegt an einer beleuchteten Strasse. Zudem wird im Winter oft die Beleuchtung der Halle eingeschaltet. Um diese Störungen zu eliminieren, wurde das ganze Rinnensystem mit einer lichtundurchlässigen Folie vollständig verdunkelt und der natürliche Tag - Nacht - Rhythmus durch eine künstliche Beleuchtung ersetzt. Um den von MUELLER [54] beschriebenen und von HOLT und WATERS [28] bestätigten "Licht - aus - Effekt" zu vermeiden, musste eine Dämmerungsschaltung eingebaut werden, mit der vermieden wird, dass die Drift unmittelbar nach dem Abschalten stark ansteigt. Mit einer Dämmerungsschaltung [61], auf Verwendung von Leuchtstoffröhren 40 W modifiziert, können mit der Schaltuhr die Tageslängen beliebig und mit der elektronischen Schaltung die Dauer der Morgen - und Abenddämmerung von wenigen Minuten bis gegen 60 Min. variiert werden. Während allen Versuchen wurde mit einheitlichen Morgen - und Abenddämmerungen von ca. 45 Min. (Abb. 7) gearbeitet.

Abb. 7 : Mit der Steuerung eingestellter Dämmerungsverlauf am Abend und am Morgen bei Jahreszeitlich verschieden langer Dunkelperiode.



2.7. ALLGEMEINER VERSUCHSABLAUF

Die in der Töss gesammelten Larven wurden in der Versuchstation während 1 - 2 Tagen in Hälterrinnen oder direkt im Wasser der Versuchsrinnen an die neue Wassertemperatur angepasst. Um einen Temperaturschock zu vermeiden, wurde darauf geachtet, dass die Temperaturdifferenz des Wassers (Töss/Rinne) höchstens 4° C betrug.

Als günstige Besatzdichte erwiesen sich 160 - 220 Larven pro Versuchsstrecke (150 x 15 cm). So war das Futterangebot auch nach drei bis vier Wochen noch genügend gross und die Streuung der Werte der Aufwanderungs - und Driftfänge konnte von Nacht zu Nacht minimalisiert werden.

Bei Versuchsbeginn wurden die gehälterten Larven in zwei möglichst gleiche Gruppen zu je etwa 200 - 220 Larven aufgeteilt und diese gleichmässig auf die zwei gestauten Versuchsstrecken verteilt. Auch beim täglichen Wiedereinsetzen in die Rinnen wurde darauf geachtet, dass die Larven gleichmässig auf die Versuchsstrecken verteilt waren. Zur Wiedereinsetzung gelangten nur äusserlich nicht beschädigte Larven bis und mit Stadium XVI (Bestimmt nach RAWLINSON [62]). Sobald die Larven sich an der Kugeloberfläche festgesetzt hatten, wurde der Durchfluss wieder auf den eingestellten Wert erhöht.

Vor jeder experimentellen Aenderung einer Bedingung in einer Rinne wurden beide Rinnen während 5 - 10 Tagen (Phase I) auf gleiche Aufwanderungs - und Driftraten geprüft. Anschliessend erfolgte die Aenderung des gewünschten Faktors (z.B. Wassertemperatur). Während mindestens 8 Tagen (Phase II) wurden die Aufwanderungs - und Driftraten erneut gemessen. Anschliessend erfolgte wieder Prüfung auf Gleichheit (Phase III). Die statistische Auswertung erfolgte in zwei Phasen: Täglich wurde mit einem t -Test entschieden ob ein allfällig beobachteter Unterschied der Aufwanderungs- resp. Driftraten beider Rinnen signifikant ist. Am Ende jeder mehrtägigen Phase wurden diese Raten als gepaarte Stichproben dem MANTEL-HAENZEL-Test unterworfen (s.S. 65).

3. RESULTATE UND DISKUSSION

3.1. RHYTHMIK VON AUFWANDERUNG UND DRIFT

Die meisten Lebewesen unterliegen spezifischen Tag - Nacht - Rhythmen, [4,7,11,12,13,18,19,20,26,39,40,47,53]. Die Driftaktivität von *E. venosus* ist hauptsächlich auf die Nacht beschränkt [34]. Dieser Befund gilt auch für viele andere Makroinvertebraten. Ueber die Aufwanderungsrhythmik von *E. venosus* liegen dagegen keine Untersuchungen vor. Wir haben deshalb u.a. die Frage bearbeitet, ob zwischen der Rhythmik von aufwandernden und von driftenden Larven ein Zusammenhang besteht und in welchem Ausmass. Zur experimentellen Abklärung wurden, über das ganze Jahr verteilt, Rhythmik - Kurven von Drift und Aufwanderung von *E. venosus* im Rheodrom aufgenommen. KELLER [34] und ELLIOTT [19] haben gezeigt, wie wichtig ein kurzer Sammelintervall ist; bei langen Sammelintervallen gehen Nebenmaxima verloren, woraus je nach Beginn des Sammelintervalls verschieden aussehende Kurvenbilder resultieren. Diese Feststellung hat sich in unsern Versuchen bestätigt.

In unsern zwei Labor - Rinnen mit je ca. 200 Larven drifteten gesamthaft pro Nacht zwischen 50 bis 200 Larven, und etwa 40 bis 100 Larven fanden wir in den Aufwanderungsfallen. Für ein 10 - Minuten - Sammelintervall ergab dies durchschnittliche Werte zwischen 0 bis 2 Larven für die Aufwanderung resp. Drift bei Nachtlängen zwischen 8 bis 14,5 Stunden. Für eine Auswertung genügten diese kleinen Zahlen nicht. Deshalb wurde in Anlehnung an Arbeiten von MUELLER [53],[56] und ELLIOTT [19] jeweils während 10 Nächten die Drift und die Aufwanderung mittels der Lichtschranke registriert. Die Dämmerung begann während einer ganzen Rhythmikaufnahme (10 Nächte) stets zur gleichen Zeit und wurde so angesetzt, dass in der Mitte der Rhythmikaufnahme, etwa 20 Minuten nach dem astronomischen

Sonnenuntergang in Zürich, in der Anlage völlige Dunkelheit herrschte, und etwa 20 Minuten vor dem astronomischen Sonnenaufgang in Zürich die Morgendämmerung begann. Von Aufnahme zu Aufnahme wurde nur der Beginn der Dämmerung verschoben. Die Dämmerzeit blieb immer gleich, auf ca.45 Min. fix eingestellt (Abb. 7). In der Tabelle 1 sind die Daten der Rhythmikaufnahmen und die entsprechenden Dunkelperioden zusammengestellt.

Tabelle 1 : Angabe der Dauer der Rhythmikaufnahmen, der Länge der Dunkelperioden und der Resultatwiedergabe.

Dauer der Rhythmikaufnahme	Dunkelperiode			Resultate Abb.
	Beginn	Ende	Dauer Std. Min.	
17. 7. - 28. 7.76	20.20	04.00	8 30	9 a
31. 8. - 10. 9.76	19.30	05.20	9 50	9 b
22.10. - 3.11.76	17.50	06.40	12 50	9 c
17.11. - 28.11.76	16.50	07.00	14 10	9 d
7.12. - 18.12.76	16.50	07.10	14 20	9 e
15. 2. - 25. 2.77	18.20	07.10	12 50	9 f
14. 3. - 25. 3.77	18.50	06.15	11 25	9 g
19. 4. - 30. 4.77	19.50	05.10	9 20	9 h
8. 6. - 19. 6.77	20.10	04.10	8 00	9 i

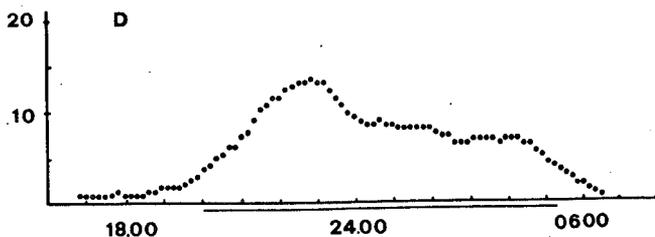
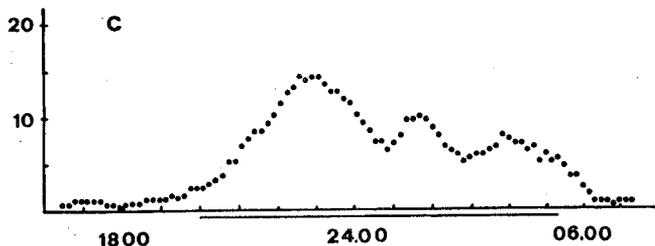
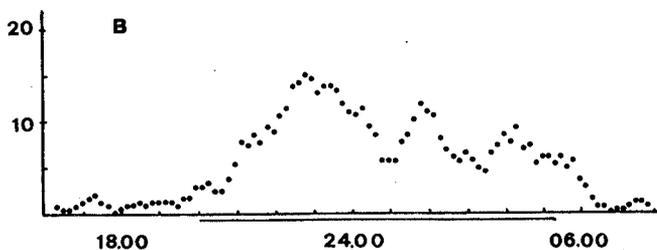
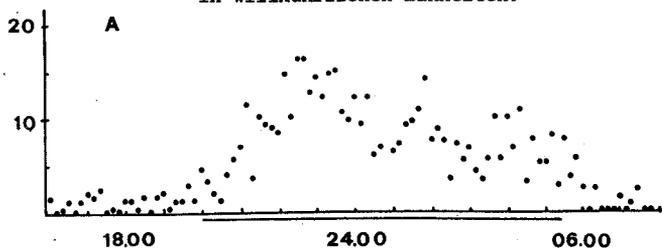
Die Rohdaten wurden in der nachstehend beschriebenen Weise zu den in Abb. 9a - i gezeichneten Rhythmikdarstellungen weiterverarbeitet. Die Methode erlaubt, den Einfluss der sinkenden Populationsdichte während einer Nacht und über

die ganze Rhythmikaufnahme auszugleichen.

Für jede Nacht wurde auf die Registrierstreifen des Minigor - Schreibers ein 10 - Minuten - Intervall - Raster gelegt und die Summen der Driftenden und Aufwandernden Larven der Rinne 1 und 2 gebildet (Abb. 6). Mit dem Computer wurden diese vier Summenwerte in % Drift (D_1 resp. D_2) und % Aufwanderung (A_1 resp. A_2) (= Prozente der am 10 - Minuten - Intervallanfang jeweils noch in der Rinne 1 resp. 2 vorhandenen Larven) umgerechnet. Anschliessend wurden diese vier Relativwerte der entsprechenden 10 - Minuten - Intervalle über 10 Nächte addiert und das Total der Relativwerte von Drift ($D = D_1 + D_2$) und Aufwanderung ($A = A_1 + A_2$) bestimmt. Die Summenwerte der totalen Drift D und Aufwanderung A der benachbarten 10 - Minuten - Intervalle variieren noch beträchtlich (Abb. 8A). Mit dem gleitenden Mittel über 3 Werte (dies entspricht 30 Min.) wurden deshalb die Kurven geglättet und in Abb. 8B und 9 dargestellt. Abb. 8 zeigt an einer willkürlich herausgegriffenen Rhythmikaufnahme (September 76), dass durch eine Glättung der Summenwerte der totalen Drift (Abb. 8A) mit Hilfe des gleitenden Mittels über 3 und 6 Werte (Abb. 8B resp. C) neben dem Hauptmaximum die Nebenmaxima deutlich in Erscheinung treten. Bei einer gleitenden Mittelwert - Bildung über 12 Werte (entsprechen 120 Minuten) gehen diese Nebenmaxima indessen verloren; es bleiben nur noch schwach ausgeprägte Schultern (Abb. 8D). Da in der über 3 Werte gemittelten Darstellung anscheinend noch keine Information verloren geht, haben wir uns für diese Methode entschlossen. Eine analoge Feststellung hat ASCHOFF [2] gemacht. Er zeigt, dass je nach zeitlicher Auflösung tiefer stehende Aktivitätsstufen verloren gehen. Bei der Maus überlagert eine 24 - Stunden - Periodik eine 2 - 3 Stunden - Periodik und diese wiederum eine "Minuten - Periodik".

Abb. 8 : Glättungsgrad der Driftrhythmik vom Sept. 76 je nach Intervall - Länge bei der Bildung des gleitenden Mittels. Kurve A zeigt den ungeglätteten Verlauf, B,C und D den über 3,6 und 12 Werte gemittelten Verlauf.

Abzisse : Tageszeit; der Strich zeigt die Dunkelphase an.
 Ordinate : Σ der Relativwerte pro 10 Min. über 10 Nächte
 in willkürlichen Einheiten.



Wie aus den Abb. 9a bis i ersichtlich ist, bleibt die Aufwanderungs - und Driftaktivität auf die Nacht beschränkt. Wie bei KELLER [34] können auch in diesen Rhythmikaufnahmen kleine Spitzen als unterste Hierarchiestufe der Rhythmik festgestellt werden. Diese Spitzen liegen zeitlich etwa 1 - 2 Stunden auseinander.

Die Darstellungen deuten darauf hin, dass die Rhythmik der Aufwanderung und der Drift während einer Aufnahme ähnlich bis gleich verlaufen. Diese Feststellung stimmt überein mit den von MUELLER [53] und MEIJERING [47] gemachten Beobachtungen. Diese betreffen den gleichen Verlauf der Rhythmik von Aufwanderung und Drift bei *Gammarus pulex*, *Baetis vernus* und *Baetis rhodani* in natürlichen Fließgewässern.

Die Totale der Relativwerte der Drift waren im Mittel 1,5 (1,1 - 2,5) mal so gross wie jene der Aufwanderung, da in unserer Versuchsanlage nur diejenigen Larven erfasst wurden, welche die Versuchsstrecke verlassen hatten. Diese unterschiedlichen Werte entsprechen nicht dem natürlichen Verhältnis, da ca. 70 % der einmal driftenden Larven, aber nur etwa 20 % aller aufwandernden Larven die Versuchsstrecke verliessen (vergl. Kap. 4).

Unsere Resultate (Abb. 9a - i) deuten darauf hin, dass das Grundmuster im 24 - Stunden - Tag bei *E. venosus* sich über das Jahr ändert. Typische Bigeminus - Kurven mit z.T. deutlich ausgebildeten Nebenmaxima erhielten wir für Drift und Aufwanderung in den Monaten Juli, September, November, Dezember, Februar, März und Juni. Jeweils im Oktober und April ergaben sich Zwischenformen (die teilweise dem Alternans - Muster folgen).

Die typische Bigeminus - Kurve zeigt das Hauptmaximum in der ersten Hälfte der Nacht. Es können noch weitere Nebenmaxima folgen, besonders in langen Winternächten [1a].

Die typische Alternans - Kurve zeigt das Hauptmaximum in der zweiten Hälfte der Nacht. In langen Dunkelperioden können diesem Hauptmaximum Nebenmaxima vorausgehen.

Zu ähnlichen Ergebnissen kommt KELLER [34] in Experimenten mit *E. venosus*. MUELLER'S Darstellungen [53] zeigen ebenfalls im Frühling und Herbst (April, Mai und September, Oktober) die kleinsten Unterschiede zwischen Haupt - und Nebenmaxima. Diese Feststellung gilt für *Gammarus pulex*, der nach MUELLER dem Bigeminus - Muster folgt, wie für *Baetis rhodani* und *B. vermis*, die dem Alternans - Muster folgen. Eine Erklärung für diese Aenderung des 24 - Stunden - Grundmusters im Verlaufe eines Jahres im Laborexperiment wie auch im natürlichen Fließgewässer ist in der Literatur [34, 47, 53] nicht zu finden. Aber auch aus unsern Beobachtungen lässt sich keine Erklärung ableiten.

Abb. 9a : Rhythmik von Aufwanderung A und Drift D im Juli 76.
Abszisse : Tageszeit; der Strich zeigt die Dunkelphase an.
Ordinate : Σ der Relativwerte pro 10 - Minuten - Intervall
über 10 Nächte in willkürlichen Einheiten.

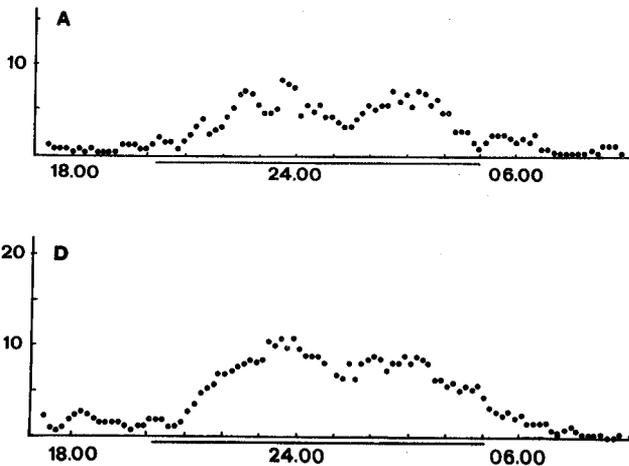


Abb. 9b : Rhythmik von Aufwanderung A und Drift D im September 1976. Achsenanschriften siehe Abb. 9a.

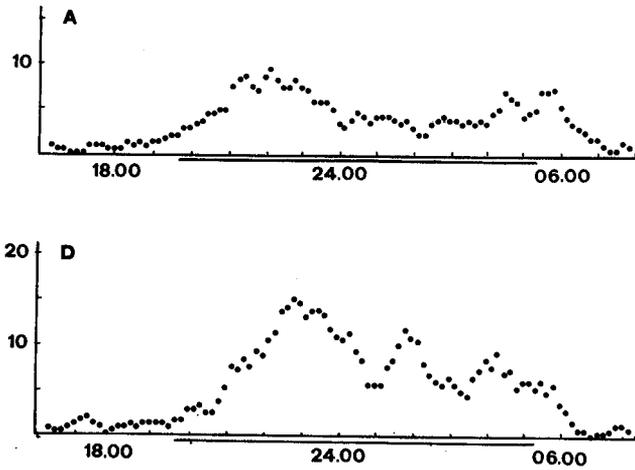


Abb. 9c : Rhythmik von Aufwanderung A und Drift D im Oktober 1976. Achsenanschriften siehe Abb. 9a.

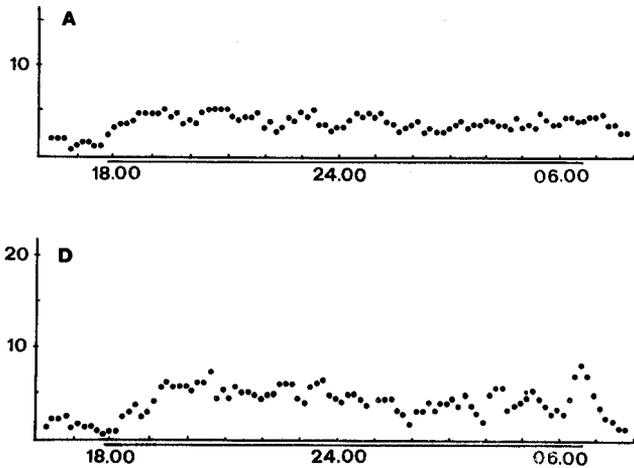


Abb. 9d : Rhythmik von Aufwanderung A und Drift D im November
1976. Achsenanschriften siehe Abb. 9a.

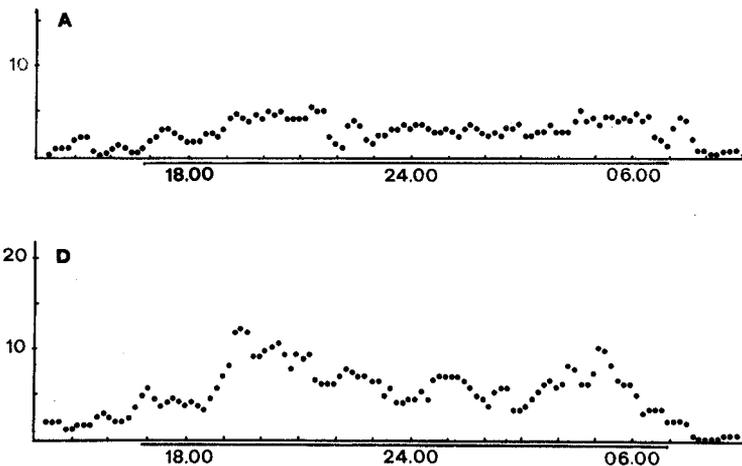


Abb. 9e : Rhythmik von Aufwanderung A und Drift D im Dezember
1976. Achsenanschriften siehe Abb. 9a.

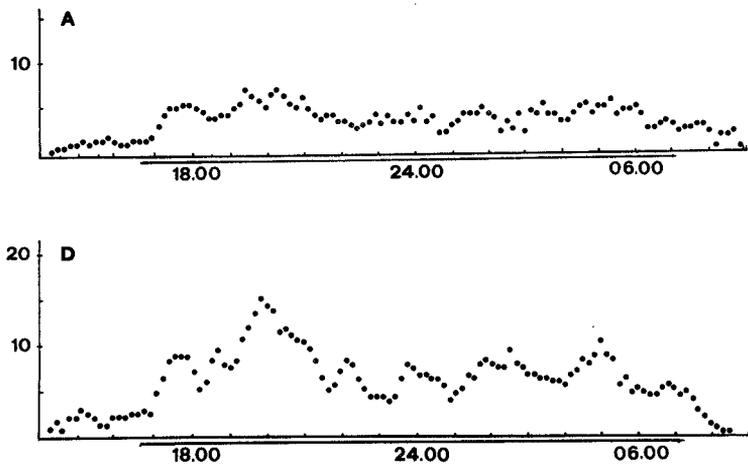


Abb. 9f : Rhythmik von Aufwanderung A und Drift D im Februar 1977. Achsenanschriften siehe Abb. 9a.

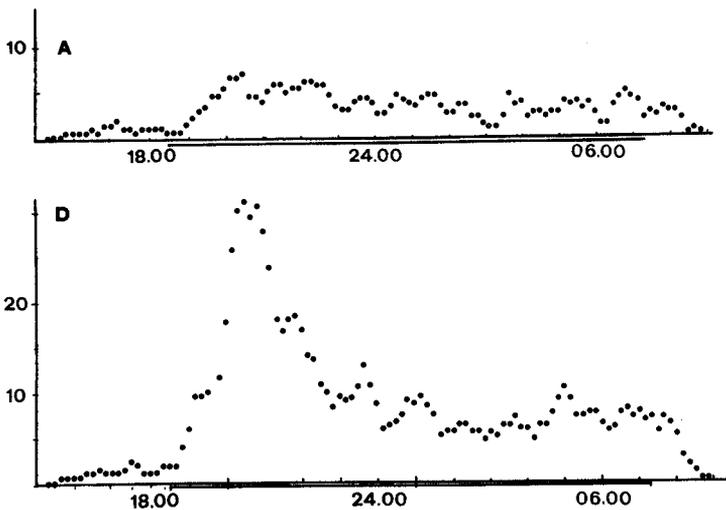


Abb. 9g : Rhythmik von Aufwanderung A und Drift D im März 1977. Achsenanschriften siehe Abb. 9a.

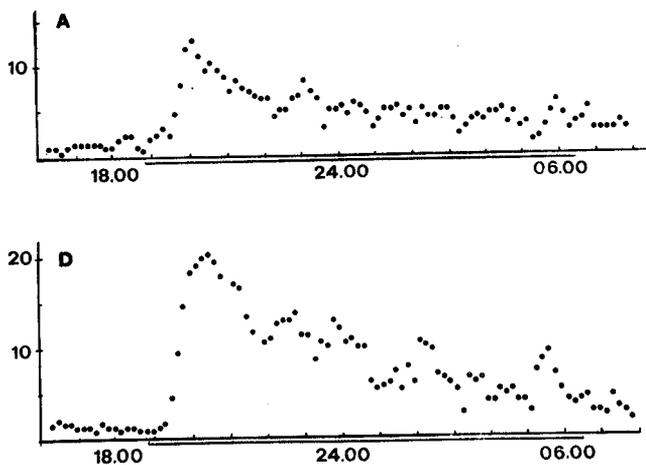


Abb. 9h : Rhythmik von Aufwanderung A und Drift D im April 1977. Achsenanschriften siehe Abb. 9a.

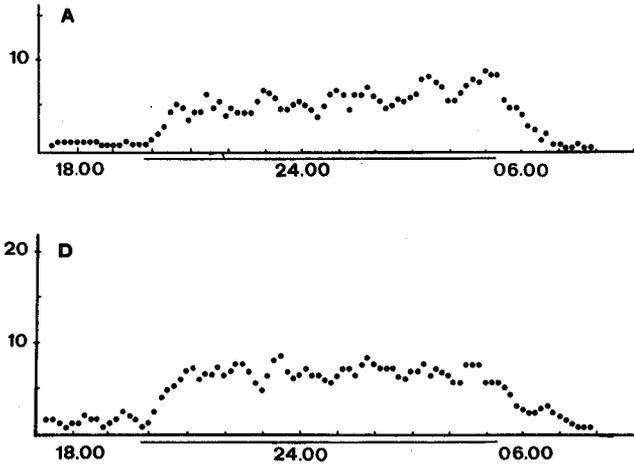
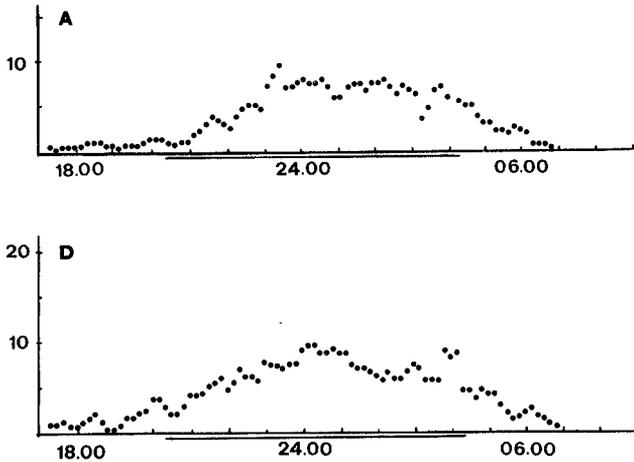


Abb. 9i : Rhythmik von Aufwanderung A und Drift D im Juni 1977. Achsenanschriften siehe Abb. 9a.



WOJTALIK und WATERS [82] zeigen in Experimenten an *Gammarus pseudolimnaeus* und *Baetis vagans*, dass die Aufhebung des natürlichen Temperaturganges die Driftrhythmik nicht ändert. Sie folgern daraus, dass die hell - dunkel - Periodik die Rhythmik steuert. Auch MUELLER [53] bezeichnet die hell - dunkel - Periodik als den die Rhythmik steuernden Faktor. Unsere Resultate bestätigen diese Feststellung. Eine Steuerung der Rhythmik durch den Temperaturgang kann in unserer Anlage zum vorneherein ausgeschlossen werden, da die eingestellte Wassertemperatur nur den technisch bedingten Schwankungen unterworfen war (maximal $\pm 0,3^{\circ}$ C).

3.2. EINFLUSS DER WASSERTEMPERATUR

3.2.1. DRIFTWEG IN ABHÄNGIGKEIT VON FLIESSGESCHWINDIGKEIT

UND TEMPERATUR

In den Arbeiten von MC LAY [46], ELLIOTT [21] und KELLER [34] wird gezeigt, dass der mittlere Driftweg abhängig ist

von der Strömungsgeschwindigkeit
von der Bodenbeschaffenheit und
von der Aktivität der Larven.

MADSEN [42] wies in Versuchen mit *Heptagenia sulphurea* und *H. fuscogrisea* nach, dass die Temperatur den Driftweg beeinflusst. Die betrachtete Temperaturdifferenz betrug allerdings 10° C. Im Gegensatz dazu konnte ELLIOTT [22] bei einer mittleren Temperaturdifferenz von $2,8^{\circ}$ C für *E. venosus* keinen signifikanten Unterschied nachweisen. Er fand bei einer Strömungsgeschwindigkeit von 30 cm/s die folgenden mittleren Driftwege:

bei $8,3 - 8,9^{\circ}$ C	476 ± 66 cm
bei $5,4 - 6,2^{\circ}$ C	512 ± 75 cm

Zufälligerweise ist auch hier bei tieferen Temperaturen der Driftweg länger.

In unsern eigenen Versuchen im Rheodrom war beim täglichen Einsetzen der aus den Rinnen gedrifteten und aufgewanderten Larven bei Wassertemperaturen von 1° C und 6° C ein unterschiedliches Verhalten festzustellen.

Am Morgen wurden die aus den Rinnen gedrifteten und aufgewanderten Larven jeweils wieder in die entsprechenden Rinnen eingesetzt. Dazu wurde das Wasser in beiden Rinnen gestaut und damit die Fließgeschwindigkeit auf praktisch Null reduziert. Bei Wassertemperaturen von $6,12$ und 18° C musste nach dem Einsetzen der Larven die Fließgeschwindigkeit während 1 - 4 Minuten langsam auf die Standardfließgeschwindigkeit von 40 cm/s erhöht werden. Bei einer Wassertemperatur von 1° C waren nun 10 Min. nötig. Wurde die Fließgeschwindigkeit schneller erhöht, wurden praktisch alle wieder eingesetzten Larven sofort weggeschwemmt.

Diese Beobachtung veranlasste uns, die Wassertemperatur als driftwegbeeinflussenden Faktor bei *E. venosus* nochmals zu untersuchen, aber bei Versuchstemperaturdifferenzen von 5 resp. 6° C (1,6 und 12° C).

Versuchsablauf

Die Versuchsrinne wurde auf einer Länge von 580 cm mit 115 mal 3 Porzellankugeln von 5 cm Durchmesser belegt. In jedem Versuch wurden 50 Larven durch einen Trichter 1 cm über der Kugeloberfläche der mittleren Kugel der zweitobersten Reihe in die Strömung gegeben. Für jede eingesetzte Larve wurde der Driftweg X vom Trichter bis zum Punkt des dauernden Festsetzens einzeln bestimmt. Das Alter der verwendeten Larven schwankte zwischen Stadium XII und XVI (Larvenalter bestimmt nach RAWLINSON [62]). Das Verhältnis der Larvenstadien war in Parallelversuchen dasselbe. Die Larven wurden vorher 10 - 20 Tage lang an die Versuchstemperaturen von 1, 6 und 12° C akklimatisiert. Die Temperaturdifferenz zwischen dem Wasser der Töss und dem Wasser der Rinnen betrug höchstens 4° C, da die Versuche in zwei Perioden durchgeführt wurden. Anfangs Frühling 1977 wurden die Driftwege bei Wassertemperaturen von 1 und 6° C und Ende Frühjahr 1977 bei Wassertemperaturen von 6 und 12° C bei verschiedenen Fliessgeschwindigkeiten ermittelt. Für jede Temperatur - Geschwindigkeitskombination sind zwei Versuche (mit je 50 Larven) durchgeführt und die Daten gemeinsam ausgewertet worden. Die Fliessgeschwindigkeiten wurden mit dem Messflügel des Miniwater - Gerätes direkt über der Kugeloberfläche gemessen und auf ca. 10, 30, 50 cm/s eingestellt. Die Wasserstände betragen bei 0 m 12 cm, bei 2,5 m 12 cm und bei 5 m 11,5 cm (Tabelle 3).

Die Auswertung der Resultate erfolgte nach der von ELLIOTT [22] beschriebenen Methode. Die Versuchsstrecke wurde in

Abschnitte von 10 resp. 20 cm eingeteilt. Für jeden Abschnitt wurde die Anzahl der Larven bestimmt, die diesen passieren. Zu dieser Zahl wurde 1 dazugezählt, um in der nachfolgenden Logarithmierung ln 0 zu vermeiden. Nach McLAY und ELLIOTT erfolgt das Absetzen nach folgender Exponentialfunktion:

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

Y_0 : Anzahl Larven total
 Y_X : Anzahl Larven, die X noch passieren
 X : Abstand vom Einsetzpunkt zum Absetzplatz gleich individueller Driftweg
 R : Steigung der Regressionsgeraden

Logarithmiert man diese Funktion, kann sie semilogarithmisch als Regressionsgerade dargestellt werden:

$$\ln (Y_X + 1) = \ln (Y_0 + 1) - RX$$

Der mittlere Driftweg \bar{X} ist durch die Summe der individuell gemessenen Driftwege, geteilt durch die am Versuch teilgenommene Anzahl Larven bestimmt:

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

Tabelle 2 : Vergleich der mittleren Driftwege \bar{X} in Abhängigkeit von Fließgeschwindigkeit v und Wassertemperatur t sowie mit den von ELLIOTT [22] und KELLER [34] gefundenen Werten.

*) Temperaturen zwischen 8 - 10° C.

v [cm/s]	mittlere Driftwege und Standardabweichungen in cm								
	ELLIOTT				KELLER				
	1 °C		6 °C		12 °C		*)		11 °C
10	76,8	2,9	60,9	1,2	49,9	2,4	159	23	30
30	239,9	6,2	171,1	3,6	133,0	7,1	476	66	83
50	355,7	14,9	266,4	6,0	161,4	5,2	833	86	264

Während der Versuche konnte das von HUGHES [39] und KELLER [34] beschriebene Rückwärtssaltoschwimmen ebenfalls beobachtet werden. Mehr als die Hälfte aller Larven verhielt sich jedoch passiv, bis sie mit dem Substrat in Kontakt kamen, worauf sie sich sofort festhielten. Bei einer Strömungsgeschwindigkeit von 10 cm/s blieben die Larven zunächst auf der oberen Halbkugel sitzen und verkrochen sich erst nach einigen Sekunden auf die untere Halbkugel. Bei den Versuchsgeschwindigkeiten von 30 und mehr cm/s suchten sie sofort die untere Halbkugel auf. Die gleiche Beobachtung machte HUGHES [30] bei *G. pulex*.

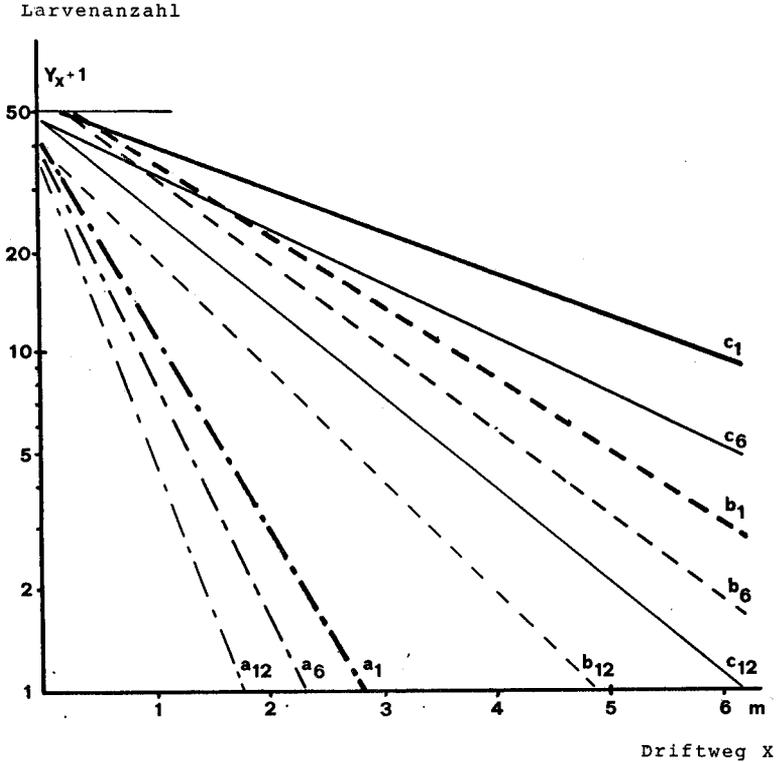
Die Achsenabschnitte der Regressionsgeraden (Abb. 10) liegen teilweise etwas höher als der theoretische Wert ($\ln(50 + 1)$), da die Wahrscheinlichkeit, dass die Larven das Kugelsubstrat in den obersten Zentimetern erreichen, wegen der Stauwirkung der ersten Kugeln und der damit verbundenen Turbulenz etwas geringer war. Daraus resultiert eine Parallelverschiebung nach rechts; die Diskussion der Resultate wird dadurch aber nicht beeinflusst.

Ein Vergleich aller Steigungen der neun Regressionsgeraden gegeneinander ergab in 35 Vergleichskombinationen einen hochsignifikanten Unterschied (die Wahrscheinlichkeiten P für gleiche Steigungen waren $\leq 0,003$). Nur in der Kombination b_6 gegen c_{12} betrug die Wahrscheinlichkeit P für ungleiche Steigung 0,873. In dieser Vergleichskombination sind aber die Fließgeschwindigkeiten (30 resp. 50 cm/s) und die Wassertemperatur (6 resp. 12° C) verschieden.

Der Driftweg wird somit durch die Fließgeschwindigkeit und die Wassertemperatur beeinflusst:

Je tiefer die Wassertemperatur und je höher die Fließgeschwindigkeit, desto flacher die Regressionsgerade bzw. desto länger der mittlere Driftweg \bar{X} (Tabelle 2).

Abb. 10 : Regressionsgeraden $\ln(Y_x + 1) = \ln(Y_0 + 1) - RX$
 in Abhängigkeit von Fließgeschwindigkeit v und
 Wassertemperatur t .



Erklärung der Beschriftung:

v in cm/s	t in °C		
	1	6	12
10	a ₁	a ₆	a ₁₂
30	b ₁	b ₆	b ₁₂
50	c ₁	c ₆	c ₁₂

Diese Resultate stehen im Widerspruch zu den von ELLIOTT [21] gefundenen Zusammenhängen. So kann er für *E. venosus* keinen Einfluss der Temperatur auf die Länge des mittleren Driftweges nachweisen. Wir erklären uns dieses Ergebnis damit, dass bei einer Temperaturdifferenz von etwa 3° C der Unterschied noch nicht signifikant ist. Seine für *E. venosus* angegebenen mittleren Driftwege sind bei niedrigerer Temperatur eher länger (s. S. 26). Es ist aber denkbar, dass die Unterschiede bei grösseren Temperaturdifferenzen signifikant geworden wären.

In Tab. 2 sind auch die von KELLER [34] und ELLIOTT [22] veröffentlichten mittleren Driftwege aufgeführt. Dabei liegen unsere mittleren Driftwerte in der gleichen Grössenordnung wie diejenigen von KELLER [34]. Die mittleren Driftwege von ELLIOTT [22] liegen um die Faktoren 3 - 5 höher als diejenigen von KELLER und um die Faktoren 2 - 5 höher als unsere.

KELLER [34] gibt zwei mögliche Erklärungen an, denen wir uns anschliessen:

- a.) Die gegenüber dem natürlichen Gewässer kleinere Turbulenz der Rinnen verringert die Wahrscheinlichkeit, dass die Larven mit dem Kugelsubstrat in Kontakt kommen, vergrössert jedoch die Wahrscheinlichkeit, sich festhalten zu können, falls ein Kontakt einmal stattgefunden hat. Dass in den Versuchsrinnen die Turbulenz kleiner ist als bei ELLIOTT's Versuchsstrecke, geht aus den kleineren Schwankungsbereichen der Strömungsgeschwindigkeit in den Rinnen hervor (Tab. 3).
- b.) In Vorversuchen hat KELLER in den Versuchsrinnen mit einem Substrat aus Steinen vom Fundort der Larven beobachtet, dass sie oft mehrmals kurz hintereinander driften. Dieser Effekt trat mit dem Porzellankugelsubstrat nicht mehr auf. Wir beobachteten auch nur bei 50 cm/s Fliessgeschwindigkeit vereinzelt ein zweimaliges driften. Das verwendete Kugelsubstrat simuliert günstigere Bedingungen, als sie im Bach vorliegen, und damit könnten sich auch die mittleren Driftwege verkürzen.

Tabelle 3 : Zusammenstellung der unterschiedlichen Fließgeschwindigkeits-Schwankungsbereichen, Wasserständen und Breiten in den Rinnen und in ELLIOTT's Freilandversuchen.

Fließgeschwindigkeit cm/s			Wasserstände cm		Breite cm	
Mittel	Schwankungsbereich		ELLIOTT	Rinnen	ELLIOTT	Rinnen
	ELLIOTT	Rinnen				
10	8 - 15	9 - 11	16	12	350	15
30	20 - 35	30 - 32	18	12	370	15
50	28 - 68	48 - 52	18	11,5	370	15

3.2.2. DRIFT UND AUFWANDERUNG IN ABHAENIGKEIT DER

WASSERTEMPERATUR

Die Wassertemperatur ist ein wichtiger Faktor, der alle Lebewesen im System direkt beeinflusst. Verschiedene Autoren zeigen an verschiedenen Arten, wie diese auf Temperaturänderungen reagieren. Es gibt kein für alle Arten gültiges Verhaltensmuster. Man findet im Gegenteil sehr vielfältige Reaktionen.

Für die Makroinvertebraten der Fließgewässer wurde hauptsächlich das Driftverhalten bei Temperaturänderungen beschrieben [12,34,38,53,63,68,78,82]. Einzig MEIJERING [47] weist für *G. pulex* für eine Temperaturerniedrigung eine Erhöhung der Aufwanderung nach.

KELLER [34] hat gezeigt, dass die Driftrate von *Ecdyonurus venosus* auf Temperaturänderungen von 5° C (Temperaturschock) schon in der zweiten Nacht bereits auf dem neuen Niveau liegt. In dieser Arbeit soll nun der Einfluss der Temperatur auch auf das Aufwanderungsverhalten von *E. venosus* untersucht werden. In den Versuchen werden die Drift und die Aufwanderung von *E. venosus* zwischen Kontrollrinne und Versuchsrinne auf verschiedenen Temperaturniveaus verglichen.

Versuchsablauf :

Phase I : Prüfen auf Gleichheit

Während 5 - 8 Tagen wurden in den Rinnen die Drift und Aufwanderung gemessen. Beide Rinnen enthielten Wasser mit gleicher Temperatur. Ebenso waren Wasserstand und Fließgeschwindigkeit, Futterangebot und Lichtintensität gleich. Ein Versuch wurde erst gestartet, wenn während mehrerer Tagen Drift und Aufwanderung in beiden Rinnen keinen nachweisbaren Unterschied aufwiesen.

Phase II : Temperaturversuch

Wir stellten die Wassertemperatur der Versuchsrinne auf das neue Niveau ein (1, 6, 12, 18° C) und verglichen die Drift - und Aufwanderungswerte während 8 - 10 Tagen. Dabei benötigte das Aufheizen resp. Abkühlen des Wassers etwa 10 Stunden.

Phase III : Prüfen auf Gleichheit

Die Wassertemperatur der Versuchsrinne wurde wieder gleich eingestellt wie in der Kontrollrinne und das Verhalten der Tiere erneut während 5 - 8 Tagen auf Gleichheit geprüft.

Resultate

In der Tabelle 4 wurden die Ergebnisse der Auswertung der Versuchsphasen II mit dem MANTEL - HAENZEL - Test zusammengestellt. Es zeigte sich, dass die Bewegungsaktivität bei tiefen Temperaturen (1° C) reduziert war ($P < 0,001$), verglichen mit der Kontrollrinne von 6° C. Die im Februar für diesen Versuch verwendeten Larven waren relativ gut an tiefere Temperaturen angepasst, weil die Wassertemperatur im Februar in der Töss etwa zwischen 3 - 7° C lag. Vergleichen wir die Resultate der Versuche, in denen mit höherer Wassertemperatur gearbeitet wurde, sehen wir, dass *E. venosus* kein nachweisbar verschiedenes Driftverhalten mehr zeigte. Die Aufwanderung war teilweise noch erhöht (Temperaturgang 6 - 12 - 6° C).

Bei der ersten Versuchsanordnung (1° C verglichen mit 6° C) genügte eine Temperaturdifferenz von 5° C, um einen Verhaltensunterschied nachzuweisen. Bei den andern Versuchsanordnungen (6° verglichen mit 12° C und 12° verglichen mit 18° C) konnte mit einer Ausnahme bei einer Temperaturdifferenz von 6° C kein unterschiedliches Verhalten mehr nachgewiesen werden. Es ist jedoch nach KROGH [37] nicht auszuschliessen, dass bei einer grösseren Temperaturdifferenz noch ein Unterschied nachgewiesen werden könnte. Er zeigte, dass für eine Temperaturerhöhung um ein bestimmtes ΔT in niedrigeren Tem-

peraturbereichen die biologische Aktivität um einen grösseren Faktor ansteigt, als dies in höheren Temperaturbereichen der Fall ist.

Tabelle 3 : Zusammenstellung der T - Werte des Vergleiches von Aufwanderung, Drift und der Summe von Aufwanderung + Drift (A + D) in Abhängigkeit von verschiedenen Temperaturen. Dabei weisen T - Werte $> 3,84$ einen beobachteten Unterschied als signifikant aus ($P \leq 0,05$).

Temperaturverlauf der Versuchsrinne *)	T - Werte der Temperaturversuche		
	Aufwanderer	Drifter	A + D
6° - 1° - 6°C	13,41	24,36	44,32
6° - 12° - 6°C	21,64	0,04	8,82
12° - 6° - 12°C	0,44	1,42	2,20
12° - 18° - 12°C	1,65	0,11	1,54

*) Die Temperatur der Kontrollrinne bleibt gleich

Im kalten Winter 1962/63 mit Wassertemperaturen unter 2° C vom Dezember bis Februar erhält LEHMANN [38] für *Gammarus pulex* geringere Driftwerte als im Winter 1963/64 mit Temperaturen über 4° C. MUELLER [51] stellt ebenfalls bei *G. pulex* eine Korrelation zwischen der Zunahme von Wassertemperatur und Drift fest. SCHWARZ [68] zeigt an *Diura bicaudata* ein Ab-

sinken der Driftrate auf ein tieferes Niveau nach einer Temperaturerhöhung um 5°C von 1 - 2 auf 6 - 8°C . Ausserdem gibt es weitere Hinweise auf jahreszeitlich bedingte Aenderung der Driftrate [1, 76, 75], für deren Entstehung der Temperaturgang verantwortlich gemacht wird. Diese Feststellungen stimmen mit unsern Resultaten überein, nämlich dass extrem tiefe Wassertemperaturen die Bewegungsaktivität einschränken, dass aber Temperaturänderungen zwischen $6 - 18^{\circ}\text{C}$ für ein $\Delta T = 6^{\circ}\text{C}$ keinen nachweisbaren Einfluss mehr auf das Verhalten von *E. venosus* haben. Da in den gemässigten Breiten die Wassertemperaturen der Fliessgewässer während 8 - 10 Monaten hauptsächlich zwischen $5 - 15^{\circ}\text{C}$ liegen, ist dieses Resultat auch sinnvoll. Mit unserer Anlage konnten aus technischen Gründen keine Versuche mit höheren Temperaturen ausgeführt werden.

Es darf auch bei *E. venosus* damit gerechnet werden, dass sich die Bewegungsaktivität bei extrem hohen Temperaturen ändert, wie dies SHERBERGER et al. [71] z.B. für *Hydropsyche* sp. (Trichoptera) und *Isonychia* sp. (Ephemeroptera) zeigen.

3.3. BEWEGUNGSAKTIVITAET IN ABHAENIGKEIT VOM FUTTERANGEBOT

Das Futterangebot hat auf die Makroinvertebraten in einem Fließgewässer einen entscheidenden Einfluss, indem sie ihr Verhalten dem jeweiligen Futterangebot anpassen [39, 3, 27, 10, 36, 9, 65 und 49].

An *E. venosus* hat KELLER [34] gezeigt, dass durch Futterentzug die Drift drastisch erhöht werden kann. Bei *Gammarus pules* hat HUGHES [30] bei Futterentzug nebst Drift auch eine erhöhte Aufwanderung feststellen können. Mit unsern Versuchen wollten wir prüfen, ob der Nahrungsentzug neben der Drift auch die Aufwanderung beeinflusst.

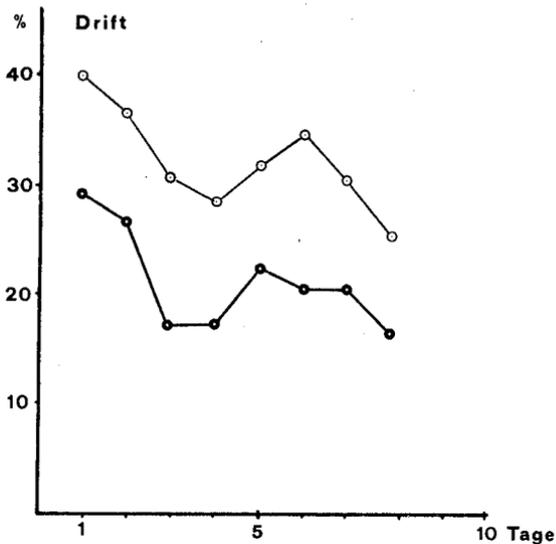
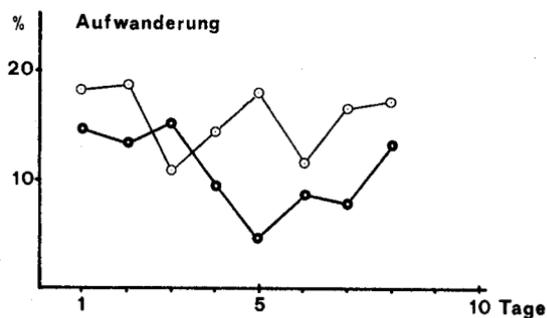
Eine der beiden Versuchsrinnen wurde mit blanken Porzellan-kugeln, die andere mit algenbewachsenen Kugeln beschickt. Alle andern Bedingungen (Licht, Temperatur, Fließgeschwindigkeit, Wasserstand) waren in beiden Rinnen gleich.

Die Resultate (Abb. 11) zeigen deutlich, dass in der Rinne ohne Futter jeweils die Drift und die Aufwanderung hochsignifikant ($P < 0,0005$) erhöht waren.

Die in den Versuchen gefundenen Resultate dürfen nicht einfach auf das natürliche Fließgewässer übertragen werden. In jedem Bach finden wir auch nach starken Hochwässern noch genügend Detritus, von dem sich *E. venosus* ernähren kann, bis wieder Algenrasen auf dem Bachsubstrat nachgewachsen ist. Der Futtermangel wird nie so extrem sein wie in unseren Versuchen, in denen Detritus fehlte.

Zusammenfassend kann also gesagt werden, dass Futtermangel bei *E. venosus* Aufwanderung und Drift erhöht. Diese Feststellung steht nicht im Widerspruch zur Aussage, dass die Drift hauptsächlich ein Mittel zum Aufsuchen neuer Futterplätze sei [34, 50, 58]. Sie muss aber dahin ergänzt werden, dass die Aufwanderung ein der Drift äquivalentes Mittel zum Aufsuchen neuer Futterplätze darstellt bzw. dass die Bewegungsaktivität im Gesamten dieser Aufgabe nachkommt.

Abb. 11 : Aufwanderung und Drift mit und ohne Futterangebot.
Futterentzug erhöht die Aktivität hochsignifikant.



Erklärung:

- Rinne 1 : Porzellankugeln ohne Futter
- Rinne 2 : Porzellankugeln mit Algen überwachsen

3.4. EINFLUSS DER KONSTITUTION AUF DRIFT UND AUFWANDERUNG

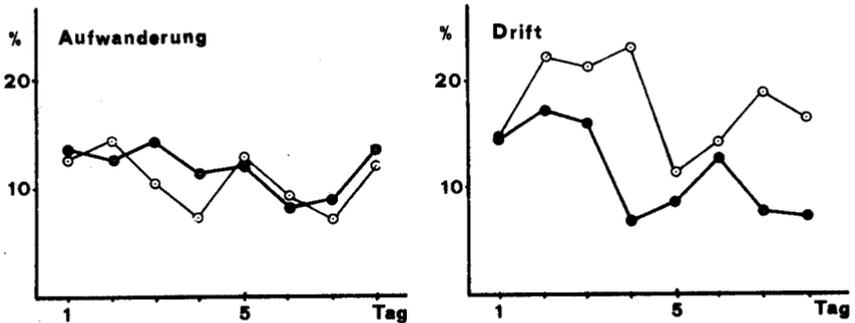
MEIJERING [47] stellte in seinen experimentellen Untersuchungen an *Gammarus fossarum* und *Gammarus pulex* fest, dass in der Drift der Anteil geschwächter Tiere höher war als in der Aufwanderung. LEHMANN [38] kommt in seinen Untersuchungen an Gammariden im Breitenbach zum Ergebnis, dass das Ueberwiegen der Männchen und der grösseren Exemplare in Drift und Aufwanderung eine positive Auslese der kräftigsten Individuen darstellt. Im Gegensatz zu MUELLER [52] erklärt ELLIOTT [16] die Drift als Unfallgeschehen, da er keinen bachaufwärtsgerichteten Flug festgestellt hatte und weniger als 0,1 % der Bachbewohner pro 24 Stunden in der Drift fand. Er postuliert, dass Makroinvertebraten von besonders exponierten Stellen weggerissen werden und nur kurze Strecken driften. Diese kontroversen Meinungen bestätigen einmal mehr, dass die Verhaltensweisen artspezifisch sind und daher entsprechend analysiert und interpretiert werden müssen. Verallgemeinerungen wären irreführend.

Weil in unseren Versuchen die Larven täglich rezirkuliert wurden und dabei Schaden nehmen konnten, war es wichtig, den Anteil der geschädigten und deshalb vermehrt driftenden Larven zu kennen. Gleichzeitig wollten wir untersuchen, ob allenfalls kräftigere Larven vermehrt in der Aufwanderung, geschwächte vermehrt in der Drift erscheinen. Um diese beiden Fragen abzuklären, wurde, nachdem in einer ersten Phase (I) die Rinnen auf Gleichheit geprüft waren, in der Versuchsphase (II) jeweils am Morgen die gedrifteten Larven der Rinne 1 und 2 getrennt ausgezählt und alle gedrifteten Larven in die Versuchsrinne 1 rezirkuliert. Analog wurden die aufgewanderten Larven der beiden Rinnen getrennt ausgezählt, vereinigt und in die Versuchsrinne 2 eingesetzt. Dadurch wurden die mindestens ein-

mal gedrifteten bzw. aufgewanderten Larven in Rinne 1 bzw. 2 angereichert. Falls sich die so veränderte Population der Rinnen 1 und 2 unterscheiden, kann dies an Hand des Driftverhaltens nachgewiesen werden.

Abb. 12 : Unterschiedliche Aufwanderung und Drift in Abhängigkeit der Konstitution (Versuchsphase II)

—○— Rinne 1 (Drifter) —●— Rinne 2 (Aufwanderer)



Mit dem täglich durchgeführten Vergleich der Drift aus Rinne 1 und 2 mit einer Vierfeldertafel (Korrektur nach YATES) konnte etwa an der Hälfte der Versuchstage ein signifikanter Unterschied nachgewiesen werden (Abb. 12) ($P < 0,05$). An den restlichen Tagen war der Unterschied zwar gleichgerichtet, aber nicht signifikant.

Ein täglich durchgeführter Vergleich der Aufwanderung in beiden Rinnen zeigte keinen Unterschied. Bei der Prüfung mit dem M - H - Test über die ganze Versuchsperiode erhielten wir beim Vergleich der Aufwanderung beider Rinnen keinen, bei der Drift beider Rinnen jedoch einen hochsignifikanten Unterschied ($0,0005$).

Die Drift aus der Rinne 1 war während der Versuchsperiode um durchschnittliche 6 % höher als die tägliche Drift aus Rinne 2. Es scheint also, dass dieser erhöhte Anteil durch Larven verursacht wurde, die wiederholt in der Drift erscheinen. Wenn wir die durchschnittliche Differenz von 6 % auf beide Rinnen verteilen, weil ja die geschwächten Larven aus beiden Rinnen hier anfielen, drifteten nur etwa 3 % der Gesamtpopulation beider Rinnen mehrmals. Somit konnte ein mehrmaliges Wiedereinsetzen äusserlich nicht beschädigter Larven in andern Versuchen verantwortet werden (siehe dazu auch Seite 14).

Dass die erhöhte Drift durch geschwächte Larven verursacht wurde, wird durch die folgende Tatsache erhärtet: Während der Versuchsdauer wurden aus Rinne 1 (Rinne mit rezirkulierten, gedrifteten Larven) 12 tote Larven, aus Rinne 2 (mit rezirkulierten, aufgewanderten Larven) aber nur 2 tote Larven gezählt. Die Vitalität der mindestens einmal gedrifteten Larven scheint erniedrigt. Diese Beobachtung stimmt mit den Ergebnissen von MEIJERING [47] überein, der bei den gedrifteten Gammariden die kleinere Ueberlebensrate festgestellt hatte.

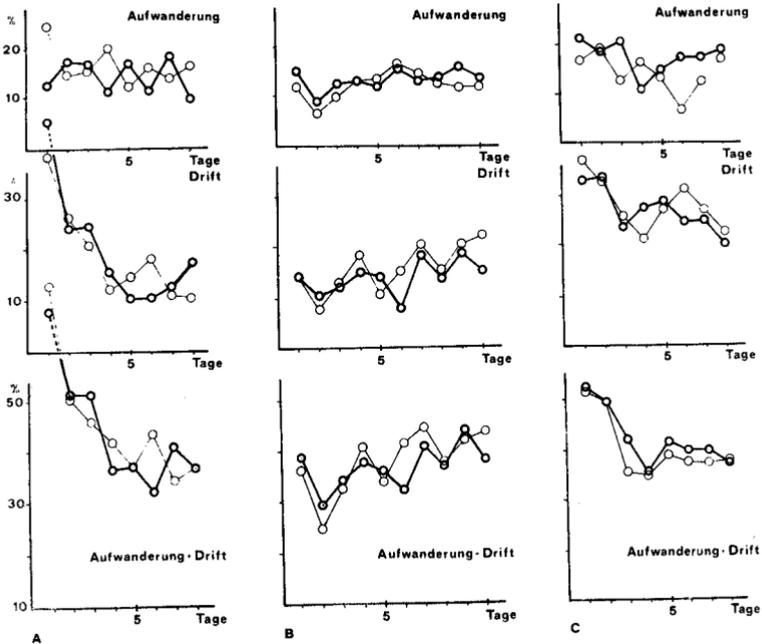
Da in den beiden Rinnen kein Unterschied der Aufwanderung nachgewiesen werden konnte, dürfen auch von diesem Gesichtspunkt her die Larven mehrmals rezirkuliert werden, ohne in weiteren Versuchen eine Artefakt - Situation hervorzurufen.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass die Aufwanderung und ein grosser Teil der Drift durch die Bewegungsaktivität der Larvenpopulation bedingt ist. Vorherrschende Aufwanderung konnte in keinem Fall festgestellt werden; stets dominiert die Drift. Eine etwa 3 % starke Gruppe der Gesamtpopulation zeigt erhöhte Drift. Diese Gruppe dürfte sich aus geschädigten Tieren zusammensetzen, da der Anteil der toten Larven aus Rinne 1 (mit mindestens einmal gedrifteten Larven angereichert) 6 mal höher war als der Anteil toter Larven in Rinne 2 (mit mindestens einmal aufgewanderten Larven angereichert). Diese Aussage gilt qualitativ wohl auch für die natürlichen Fließgewässer, doch können keine quantitativen Aussagen gemacht werden.

3.5. EINFLUSS DES GESCHLECHTES AUF DRIFT UND AUFWANDERUNG

LEHMANN [38] und MEIJERING [47] zeigen an *Gammarus* - Arten, SCHMIDT [67] an Wassermilben und THOMAS [74] an *Aseillus coxalis*, dass sich Männchen und Weibchen unterschiedlich bewegen. Teilweise ist eine erhöhte Bewegungsaktivität der Geschlechter auf die Paarungszeit beschränkt. MEIJERING findet bei *Gammarus* - Männchen immer höhere Aufwanderung und Drift als bei Weibchen. Von Insektenlarven sind ähnliche Beobachtungen nicht bekannt. Die geschlechtsreifen Stadien verlassen das Wasser meist und paaren sich ausserhalb. Somit fällt die von MEIJERING [47] beschriebene Partnersuche im Wasser weg. Es ist deshalb nicht zu erwarten, dass sich männliche und weibliche Larven verschieden verhalten.

Abb. 13 : Abhängigkeit der Aufwanderung, der Drift und der Summe Aufwanderung + Drift vom Geschlecht der Larven in den drei Versuchsserien A, B und C.
Zeichenerklärung: ○ weibliche Larven ● männliche Larven



In drei Versuchen wurden die gedrifteten und aufgewanderten Larven von *E. venosus* nach Geschlechtern sortiert (Abb. 13). Nach RAWLINSON [62] besitzen die männlichen Larven ab Larvenstadium XIV kleine Styli, was sie genügend deutlich von den weiblichen unterscheidet. In Abb. 13 sind die Daten der drei Versuche graphisch dargestellt. In Tab. 5 sind die Aufwanderer, Drifter und für deren Summe errechneten T - Werte des MANTEL - HAENZEL - Testes [45] aufgeführt. Rechts in Tabelle 5 stehen die täglich abnehmenden Werte der männlichen und weiblichen Larven. Tote, Beschädigte und Larven des Stadiums XVII (Larven vor der Subimaginalhäutung) wurden aussortiert, deshalb sinken die täglichen Totale.

Der MANTEL - HAENZEL - Test weist im Versuch C für männliche Larven eine erhöhte Aufwanderung nach. Ein Vergleich mit den Vierfelder - Tests jeder Nacht zeigt in der dritten und sechsten Nacht signifikant erhöhte männliche Aufwanderung ($P = 0,03$ resp. $P = 0,01$). Wird aber der gesamte Kurvenverlauf betrachtet (Abb. 13 C) und mit den Daten der andern Versuche verglichen, so unterscheidet er sich nicht wesentlich von andern, ebenfalls stark schwankenden Kurven.

Tabelle 5 : Zusammenstellung der T - Werte des Vergleiches der männlichen und weiblichen Larven in den Aufwanderungs - und Driftfängen und in der Summe aus Aufwanderung + Drift, sowie der Anfangs - und Endwert der täglich abnehmenden Anzahl männlicher und weiblicher Larven (100 % Werte für die Zeichnungen Abb. 13)

Versuch	T - Werte des M - H - Testes			Abnahmebereich der tägl. 100 %-Werte für	
	Aufwanderer	Drifter	S (A + D)	männliche Larven	weibliche Larven
A	2,98	0,48	0,47	148 - 101	277 - 203
B	0,08	2,38	0,28	241 - 211	238 - 227
C	5,00*	0,36	0,96	177 - 169	225 - 205

* männliche Aufwanderung erhöht ($P < 0,05$)

Wir gelangen zum Resultat, dass das Geschlecht die Aufwanderung nicht beeinflusst. Ein Unterschied der Geschlechter bezüglich Drift und auch der Summe der Aufwanderer und Drifter (= bewegte Larven) konnte nicht gezeigt werden (Tabelle 5). Damit bestätigt sich auch KELLER's [34] Feststellung, dass männliche und weibliche Larven in gleichem Ausmass driften. Dieses Resultat ist biologisch sinnvoll, da *E. venosus* die Geschlechtsreife erst ausserhalb des Wassers erreicht und die Partnersuche erst dort notwendig wird.

3.6. EINFLUSS DES ENTWICKLUNGSSTADIUMS AUF DIE DRIFT UND

AUFWANDERUNG

Für natürliche Fließgewässer haben verschiedene Autoren [1, 26] gezeigt, dass Driftfänge nicht repräsentativ sind für die Alterszusammensetzung der Arten im Benthos. Bei *Gammarus pulex* fand LEHMANN [38] die kleinen Individuen in der Drift untervertreten. Für Ephemeropteren und Plecopteren fand WENIGER [80] die kleinen Stadien in Driftfängen untervertreten. Für *E. venosus* zeigte KELLER [34] , dass das letzte Larvenstadium (nach RAWLINSON Stadium XVII) in der Drift signifikant untervertreten ist. Er konnte aber keinen signifikanten Unterschied für verschiedenes Driftverhalten von Stadium XVI (grosse Larven) gegenüber Stadien XII - XIV (kleine Larven) nachweisen. Für *Potamophylax cingulatus* (Trichoptera zeigten HULTIN [32] und OTTO [58], dass in Aufwanderungsfängen praktisch nur das letzte Larvenstadium V vorkam. Wie die angeführten Beispiele veranschaulichen, lässt sich eine allgemeingültige Tendenz nicht feststellen.

Für *E. venosus* wurde nun in verschiedenen Versuchen im Rheodrom untersucht, ob die einzelnen Stadien verschieden stark aufwandern. Leider standen uns für diese Versuche nur Larven von mehr als 3 - 4 mm (\approx Stadium XIII) zur Verfügung. Bei Versuchsbeginn wurde von allen eingesetzten Larven die Stadienzugehörigkeit nach RAWLINSON [62] bestimmt. Während den Versuchen wurden die driftenden und aufwandernden Larven am Morgen, nach Stadien getrennt, ausgezählt. Die Versuche wurden in den mit Kugelsubstrat ausgelegten Rinnen bei 40 cm/s Fließgeschwindigkeit und bei Wasserständen zwischen 11 und 15 cm ausgeführt. Die Wassertemperatur wurde der aktuellen Temperatur der Töss (Fundort der Larven) angepasst.

Tabelle 6 : Ergebnisse der Stadienvergleiche mit dem MANTEL - HAENZEL - Test

Irrtumswahrscheinlichkeiten : gl für $P > 0,10$,
 + für $P < 0,05$ und
 ++ für $P < 0,01$

Verglichene Stadien	Versuch	Signifikanz nach dem M - H - Test für		
		Aufwanderer	Drifter	Aufwanderer + Drifter
XIII mit XIV	V 12 V 14 V 15 V 17	gl gl gl gl	XIV + gl XIV + gl	gl gl XIV ++ gl
XIII mit XV	V 14 V 17	gl gl	gl XV ++	gl XV ++
XIII mit XVI	V 17	XVI ++	XVI ++	XVI ++
XIV mit XV	V 9 V 14 V 17	XV ++ XV + gl	XV ++ gl XV ++	XV ++ gl XV ++
XIV mit XVI	V 9 V 17	XVI ++ XVI ++	XVI ++ XVI ++	XVI ++ XVI ++
XV mit XVI	V 9 V 17	gl XVI +	XVI + gl	gl gl

Bei signifikantem Unterschied ist immer die Bewegungsaktivität der älteren Larven höher.

Die Vergleiche der verschiedenen Stadien mit dem MANTEL - HAENZEL - Test (Tabelle 6) ergeben ziemlich stark streuende Werte. Aus diesem Grunde wagen wir es nicht, eine eindeutige Aussage zu machen. Es scheint aber, dass sich die Stadien XV und XVI gegenüber den Stadien XIII und XIV vermehrt bewegen, sowohl driften als auch aufwandern. Diese Aussage steht aber im Widerspruch zu KELLER's Resultat. Seine Durchschnittswerte (mit Futter 67 % zu 72 % und ohne Futter 89 % zu 92 %) deuten aber auch darauf hin, dass die grossen Larvenstadien XVI gegenüber XII - XIV (klein) vermehrt drifteten. Er konnte aber keinen signifikanten Unterschied nachweisen.

Für die erhöhte Bewegung der ältesten Stadien sehen wir drei mögliche Erklärungen:

- Larvengrösse
- Futtersuche
- Aufsuchen von Standorten, die das Emergieren begünstigen.

Zwischen den Stadien XII bis XVI findet besonders im Sommer ein stürmisches Wachstum statt. Die Larven wachsen in 3 (Sommer) resp. 8 Monaten (Winter) von 3 - 4 mm auf ca. 15 - 17 mm Körpergrösse. Grössere Larven bieten der Strömung vermehrte Angriffsfläche. Damit könnten die Larven vermehrt in der Drift erscheinen, und um diese zu kompensieren, müssten sie vermehrt aufwandern. Um das erwähnte Wachstum zu ermöglichen, müssen die Larven ferner mehr Nahrung aufnehmen. Dies verlangt ebenfalls erhöhte Bewegung, um zum Futter auf der Kugeloberfläche zu gelangen. Die dritte Erklärung lehnt sich an Beobachtungen in der Natur an. In der Töss finden sich grössere, ältere Larven meist in ruhiger fliessenden, ufernahen Streckenabschnitten. Die mittlere Strömungsgeschwindigkeit im freien Wasser, ca. 3 cm über der Bachsohle, liegt dort bei 20 cm/s \pm 10 cm/s. Diese für das Emergieren geeigneten Bachabschnitte werden vermutlich von den reifenden Larven aufgesucht, da in Ufernähe am ehesten Gegenstände (Steine, Aeste, etc.) die Wasseroberfläche durchstossen

und das Emergieren von *E. venosus* erleichtern.

In unsern Rinnen traten am Ende verschiedener Versuche mehrmals Larven des Stadiums XVII auf, die teilweise während mehrerer Tage auf der gleichen Kugel sitzend beobachtet wurden. Es konnte nie ein signifikanter Unterschied zwischen Aufwanderung und Drift der Larven des Stadiums XVII nachgewiesen werden. Die Aufwanderung und Drift waren immer gering. Diese Beobachtung stimmt mit der Feststellung von KELLER [34] überein, dass *E. venosus* des Stadiums XVII, verglichen mit den Stadien XIV - XVI, in der Drift signifikant untervertreten ist. Es darf gefolgert werden, dass die Larven des Stadiums XVII sich in den Rinnen sehr wenig bewegen. Die emergierenden Subimagines werden in den Versuchsrinnen meist weggeschwemmt und erscheinen dann in der Drift. Da aber *E. venosus* in der Töss (wie RIEDERER [64] bestätigt) hauptsächlich in strömungsarmen Uferzonen emergiert, scheinen die Larvenstadien XV und XVI aus den andern Bachabschnitten diese Zonen aufzusuchen. Diese erhöhte Suchbewegung der Stadien XV und XVI gegenüber den Stadien XIII und XIV konnte in den Rinnen nachgewiesen werden.

4. KOMPENSATION DER DRIFT

Viele Tierarten sind bestrebt, einen möglichst grossen Lebensraum zu besiedeln. Larven in Fliessgewässern tun dies (durch die Abmessungen des Gewässers bedingt polarisiert) unter Anwendung von Drift und Aufwanderung; ältere (flugfähige) Stadien durch Fliegen. MUELLER [53] entwarf dazu ein Kolonisationsmodell, in welchem die flugfähigen Imagines den Driftverlust durch quellwärtsgerichteten Flug kompensieren. Dieses Modell, das aber nur auf wenige Species wirklich zutrifft, lässt sich durch weitere Kompensationsmöglichkeiten erweitern. Im Gesamten enthält es schliesslich folgende Varianten:

1. Grosse Vermehrungsrate der in Quellnähe lebenden Arten [38,68]
2. Quellwärts gerichtete Bewegung
 - a. Aufwanderung der Larven im Fliessgewässer [30,23,57]
 - b. Wanderung der Imagines ausserhalb des Fliessgewässers [15,55]
 - c. Quellwärts gerichteter Kompensationsflug [66,53,44,43]

Wie diese Liste zeigt, werden die durch Drift verursachten Verluste auf recht unterschiedliche Art kompensiert. Die beschriebenen Kompensationsmechanismen sind der Tierart und dem Fliessgewässer angepasst. Zur Illustration seien zwei Beispiele herausgegriffen:

- Wanderung der flugunfähigen Imago *Capnia atra* (Plecoptera) ausserhalb des Wassers zur Eiablage in Richtung der Quelle [55].
- Quellwärts gerichteter Flug von *Potamophylax cingulatus* (Trichoptera) zur Eiablage. Die Larve driftet zu 99 %, und nur etwa 1 % der Population wandert nach SVENSSON [72] im Fliessgewässer aufwärts.

Für *E. venosus* fällt es schwer, über die Kompensation exakte Angaben zu machen, zumal unsere Untersuchungen experimenteller Art waren und im Labor statt fanden. Immerhin stehen uns einige Informationen darüber zur Verfügung:

Ueber eine allfällige grosse Vermehrungsrate in der Töss sind keine Angaben vorhanden. Die Bedeutung des quellwärts gerichteten Kompensationsfluges von *E. venosus* ist nach KELLER [34] gering. Die von ihm untersuchten Subimagines flogen weniger als 1 km, die männlichen Imagines durchschnittlich 3,2 km und die weiblichen Imagines durchschnittlich 2,5 km. Mit diesen in der Flugmühle erhaltenen Flugleistungen kann nach KELLER nur die Abdrift der Eier vom Ablegen auf die Wasseroberfläche bis zum Festsetzen auf dem Grund und der Terrainverlust durch driftende Nymphen bei der Emergenz ausgeglichen werden. RIEDERER [64] stellt in der Töss bei Sennhof aber fest, dass praktisch alle Subimagines an Steinen oder andern Gegenständen aus dem Wasser kriechen und selten durch den freien Wasserkörper emergieren. Der Driftverlust beim Emergieren wird deshalb gesamt- haft gesehen äusserst gering sein. Eine Aufwanderung von *E. venosus* ausserhalb der Töss ist nicht beobachtet worden. Dies spricht für eine Kompensation der Drift durch die Larven in der Töss, wobei im Folgenden gezeigt werden soll, dass die Aufwanderung von *E. venosus* tatsächlich genügt, um die Driftverluste zu kompensieren.

Die Driftwege für Fliesswasser - Makroinvertebraten sind relativ leicht bestimmbar [22,34]. Die Aufwanderungsstrecken, welche Individuen einer Art zurücklegen, wurden in künstlichen Rinnen - oder mit markierten Invertebraten auch in natürlichen Systemen bestimmt. Für *E. venosus* gibt KELLER [34] eine Spitzenleistung von 97 m in 3 Stunden in 140 m langen Betonrinnen an. Diese Aufwanderungsleistung wurde vermutlich nur erbracht, weil in den gereinigten Betonrinnen keine Versteckmöglichkeiten vorhanden waren. In Markierungsexperimenten erhielt ELLIOTT [23] Aufwanderungswerte von 1 - 5 m in 24 Stunden für *E. venosus* im natürlichen Fliessgewässer. Diese Grössenordnung wird von vielen Autoren auch für andere Arten angegeben. (Zusammenstellung bei KELLER [34] S. 319/320).

In unsern Modellrinnen war für jede Versuchsnacht die Anzahl der Larven bekannt, welche die Versuchsstrecke durch Drift oder Aufwanderung verliessen. Da bei einer Fliessgeschwindigkeit von 40 cm/s und einer Versuchsstrecke von 1,5 m ein Teil der gedrifteten und aufgewanderten Larven innerhalb der Versuchsstrecke bleibt, entsprechen unsere gemessenen Zahlen nicht 100 %. Gemäss Abschätzung an Hand der Regressionsgeraden (Abb. 10) werden etwa 70 % aller im System gedrifteten Larven in den Driftfängen erfasst. Diese Fangrate sinkt in 12 ° C warmem Wasser auf ca. 60 % und erreicht 80 % bei einer Wassertemperatur von 1 ° C, weil sich die Länge der Driftwege temperaturabhängig verändert (Tab. 2). Eine analoge Abschätzung erfolgt anschliessend für die Aufwanderungsleistung von *E. venosus*.

Wir versuchen zuerst den durch Drift erlittenen Gebietsverlust und durch Aufwanderung gemachten Gebietsgewinn für die Versuchsbedingungen von 40 cm/s Fliessgeschwindigkeit und 12 ° C Wassertemperatur abzuschätzen. Anschliessend wird mit Literaturdaten verglichen:

In einer Nacht drifteten durchschnittlich zwischen 15 - 40 % der Population. Daraus resultiert bei einem mittleren Driftweg in den Rinnen von 1,5 m ein Gebietsverlust von 22,5 bis 60 m pro 100 Larven pro Nacht. Weil aber bei 40 cm/s und einer Wassertemperatur von 12 ° C nur 60 % der einmal in der Versuchsstrecke gedrifteten Larven in der Driftfalle erscheinen, erhöht sich der totale Gebietsverlust auf 37,5 bis 100 m pro 100 Larven pro Nacht. Die in der Aufwanderungsfalle registrierten Larven entsprachen im Mittel 10 - 20 % der Population. Bei blockartiger Aufwärtsbewegung aller ca. 200 regelmässig über die Versuchsstrecke verteilten Larven erschienen die obersten 20 - 40 Larven der obersten 3 - 6 Kugelreihen resp. der obersten 15 - 30 cm in der Aufwanderungsfalle. Die Annahme, dass sich die ganze Population blockartig aufwärts bewegt, scheint

in erster Annäherung aus folgenden Gründen erlaubt:

- Die gesamte Aufwanderung wurde durch Rezirkulation der aufgewanderten und in der Falle erschienenen Larven in einer Rinne nicht nachweisbar erhöht. (Siehe Kap. Konstitution) Es wanderten also nicht einzelne Larven bevorzugt gegen die Strömung, sondern an der Aufwanderung beteiligte sich ein grosser Teil aller Larven.
- Die Körperform der Larven ist so gestaltet, dass sie der Strömung die kleinste Angriffsfläche bietet, wenn der Kopf gegen die Strömung gerichtet ist. Dies erhärtet die Annahme, dass sich die meisten Larven gehäuft gegen die Strömung bewegen, sobald sie dieser ausgesetzt sind, und damit aufwärts wandern.

Ein Vergleich des täglichen Gebietsverlustes durch Drift (37,5 - 100 cm/Larve/Nacht) mit dem täglichen Gebietsgewinn durch Aufwanderung (15 - 30 cm/Larve/Nacht) zeigt, dass diese in ähnlicher Grössenordnung liegen. Die im Rheodrom gefundenen Aufwanderungsleistungen dürfen aber nicht unbesehen auf natürliche Verhältnisse übertragen werden. Der Anteil der an der Drift beteiligten Larven im natürlichen Fliessgewässer ist bedeutend geringer und liegt vermutlich unter 1 %. ELLIOTT [16] gibt für verschiedene Arten einen Drifteranteil von 0,1 - 0,6 % an. BISHOP und HYNES [7] finden gar nur 0,0002 - 0,0004 % Drifter, gemessen am Benthosanteil. Bei einem Anteil von 1 % Drift und dem von ELLIOTT [16] im fliessgewässer für *E. venosus* gemessenen Driftwege von 4,7 m [22] ergibt sich pro Nacht ein mittlerer Gebietsverlust von 4,7 cm/Larve. Dieser Verlust muss im Fliessgewässer von einer Larve durch Aufwanderung pro Nacht kompensiert werden. Ein Vergleich der zu erbringenden Aufwanderungsleistung mit den in der Literatur [34,22] und im Rheodrom gefundenen Werten zeigt demnach, dass *E. venosus* imstande ist, die Drift durch Aufwanderung zu kompensieren. Gestützt auf diese Tatsache und auf Grund anderer zahlreicher Beobachtungen bestätigen wir (auf experimenteller Basis) die Vermutung KELLERS, dass *E. venosus* die Drift durch Aufwanderung kompensiert.

5. GESAMTDISKUSSION

Mit den Experimenten wurde die Reaktion von *E. venosus* auf jeweils einen einzigen äusseren Einfluss geprüft. Aus den Resultaten, welche in den betreffenden Kapiteln unter dem jeweiligen Aspekt diskutiert und mit den Erfahrungen anderer Autoren verglichen wurden, ergibt sich ein Gesamtbild darüber, wie sich *E. venosus* den vielen Faktoren gegenüber, welche ihn in seinem Lebensraum beeinflussen können, verhält. Es muss - vielleicht überflüssigerweise - darauf hingewiesen werden, dass unsere autoökologischen Erkenntnisse in künstlichen und in gewisser Hinsicht abstrakt gestalteten "Habitaten" gewonnen wurden. Schon aus grundsätzlichen Erwägungen lassen sie sich nicht unmittelbar und ohne Interpretation auf natürliche Gewässer übertragen. Vergleiche mit Beobachtungen aus natürlichen Bächen bestätigen diese Bedenken. Es wird aber im Verlauf der Arbeit verschiedentlich offenbar, dass der Umstand, dass sämtliche Experimente mit einem ziemlich homogenen Tiermaterial und in ein und derselben Versuchsanlage ausgeführt wurden, eine ähnliche Basis liefert, wie es Beobachtungen an ein und demselben Gewässer tun würden. Unsere Resultate mögen deshalb da und dort quantitativ nicht mit natürlichen Werten übereinstimmen; die Interpretation bezüglich des allgemeinen Verhaltens der Tiere wird dadurch aber nicht verändert, und die Endresultate, welche im natürlichen Gewässer überhaupt nicht hätten gewonnen werden können (aus technischen Gründen), dürften deshalb in jeder Hinsicht gültig sein.

Dass das Verhalten der untersuchten Art (namentlich in Bezug auf Drift und Aufwanderung bzw. Standortwahl und Lokomotion) für die gesamte Insektenlarvenfauna oder gar für die gesamten Invertebraten des Biotops repräsentativ ist, darf wohl nicht angenommen werden. Trotzdem weisen unsere Kenntnisse über die Fliesswasserfauna dahin, dass sich zwar kaum zwei Arten genau

gleich verhalten, was angesichts ihrer verschiedenen Körpergestalt plausibel ist, dass aber die Verhaltensweisen dieser Tiere bis auf quantitative Unterschiede im grossen ganzen dieselben sind, zumal sie sich auch unter den gleichen einseitigen physikalischen Stressbedingungen behaupten müssen. *E. venosus* dürfte für diese ganz spezialisierte Fauna zwar nicht gerade ein Repräsentant, aber doch ein typischer Vertreter sein.

Die von uns untersuchten Faktoren beeinflussen das Bewegungsverhalten, wobei sich beide Komponenten, nämlich Drift und Aufwanderung, meist gleichsinnig verändern, solange jedenfalls, als die untersuchten Populationen sich in guter physiologischer Verfassung befinden. Werden die Versuchstiere durch wiederholte Experimente geschwächt (ersichtlich am Ansteigen der Sterberate der Larven bis zum sechsfachen Wert), so steigt die Drift an, während sich der Anteil der Aufwanderung nicht verändert.

Eine vom erwähnten "Normalverhalten" weit entfernte Ausnahme bildet die Drift, welche durch rasche, katastrophale Änderung des Habitats ausgelöst wird. Im Experiment stört langsames Drehen der Kugeln um eine Kugelhälfte in zwei Minuten eine Drift in Bewegung, die grösser ist als die normale Drift einer ganzen Nacht und steht damit im Einklang mit entsprechenden Beobachtungen im Feld. Unter diesen Verhältnissen wird die Drift vom biologisch sinnvollen, der Ortsveränderung und der Nahrungssuche dienenden Bewegungsverhalten zur regellosen, ungezielten und mit grossen Verlusten verbundenen Flucht; das normale Bewegungssystem von Drift und Aufwanderung ist hier überspielt und funktioniert deshalb während der Katastrophensituation nicht (KELLER [34]).

Die Aktivität der Larven unterliegt dem Tag - Nacht - bzw. Hell - Dunkel - Rhythmus; die übrigen Faktoren, welche auf den einfachen Tagesablauf der Tiere Einfluss nehmen können, steu-

ern dessen Amplitude. Das Futterangebot übt den grössten Einfluss aus; wenig Futter löst Futtersuche aus und erhöht damit Drift und Aufwanderung, während die übrigen Parameter (Konstitution, Wassertemperatur, Entwicklungsstadium) von untergeordneter Bedeutung sind. Auch die Erhöhung der Besatzdichte bis auf vier Larven pro Kugel (Normalfall zwei Larven pro Kugel) hat bei grossem Futterangebot die Drift und Aufwanderung in unsern Rinnen nur linear erhöht. Dieses Ergebnis wird durch manche Arbeiten bestätigt. Werden die Algen durch erhöhten Frass bei grosser Larvendichte praktisch vollständig abgeweidet, erhöht sich, wie KELLER [34] zeigt, die Drift mit zunehmendem Futtermangel kontinuierlich von 30 % auf 80 %. Diese Tatsache weist auf eine enge Koppelung der Larvendichte mit dem Futterangebot hin. Dabei spielt nicht nur die Menge des vorhandenen Futters eine Rolle, sondern auch dessen Lokalisierung. Ist das Futter, d.h. periphytische Algen, leicht erreichbar (im Experiment auf der dem Boden zugewandten unteren Kugelhälfte), ist auch die Drift geringer, als wenn es auf der gefährlichen (strömungsexponierten) Oberseite gesucht werden muss.

Für diese Beobachtung gibt es zwei Erklärungsmöglichkeiten: Einerseits kann die verminderte Drift darauf zurückgeführt werden, dass für die Futterraufnahme keine strömungsexponierten Zonen aufgesucht werden müssen und die Gefahr, weggerissen zu werden, sinkt. Dadurch wurde die Vorstellung gestützt, dass Drift ein Unfallgeschehen sei. Andererseits kann aber auch angenommen werden, dass die Larven beim Angebot des Futters auf der oberen Kugelhälfte eher abdriften, weil sie hier tagsüber kein Futter aufnehmen können. Nach MOORE [49] scheinen die Larven im natürlichen Habitat aber auch während des Tages Futter aufzunehmen; jedenfalls konnte er in Trockengewichtsbestimmungen des Mageninhaltes keine Tagesrhythmik feststellen. In unsern Rinnen ist aber am Tage die Futterrauf-

nahme erschwert, weil zwischen den einzelnen Porzellankugeln kein Detritus liegt und das Licht die Larven hindert, auf die Kugeloberseite zu steigen. Somit kann die beobachtete Drifterniedrigung bei leichter erreichbarem Futter auch auf erhöhtes Wohlbefinden der Larven zurückgeführt werden, weil sie nun trotz Fehlens von Detritus auch tagsüber ungehindert Futter finden.

Physiologisch verständlich ist, dass tiefe Temperaturen (1° C) die Bewegungsaktivität hemmen. In solchen Zeiten sind auch die Predatoren (insbesondere Fische der Familie Salmonidae) inaktiv, ein Nachteil wird der Population aus der Bewegungspassivität deshalb kaum erwachsen. Interessant und biologisch von besonderer Bedeutung ist die Beobachtung, dass sich ältere Larven (Stadien XV und XVI) im Vergleich zu jüngeren (Stadien XII bis XIV) intensiver bewegen, scheinbar, um für ihre bevorstehende Emergenz einen günstigeren Standort zu suchen.

Wie weit neben den untersuchten physikalischen Faktoren auch gelöste Stoffe, d.h. chemische Einflüsse die Bewegungsaktivität beeinflussen, konnte nicht geprüft werden. Derartige Untersuchungen dürften unsere Kenntnisse über die Toxizität von gewässerschädlichen Stoffen insofern in wertvoller Weise ergänzen, als über chronisch - toxische und sublethale Konzentrationen, welche die Invertebraten nicht akut schädigen, sie aber allmählich zum Abwandern veranlassen, nur sehr wenig bekannt ist. Das Driftverhalten als Indikator derartiger Wirkungen könnte in dem von uns benützten Rheodrom unter standardisierten Bedingungen geprüft werden.

6. ZUSAMMENFASSUNG

In einem Fließwassermodell wurde die Aufwanderung und die Drift von *Ecdyonurus venosus* (Fabr.) (Ephemeroptera, Heptageniidae) experimentell untersucht.

Es wurden Aufwanderungs- und Driftrhythmen mit 10 - Minuten - Registrierintervall während jeweils 10 Nächten aufgenommen.

Die Rhythmik von Aufwanderung und Drift sind jeweils gleich. Das Bild verändert sich jedoch im Laufe eines Jahres. Im Sommer und Winter können Hauptmaxima und besonders in langen Winternächten auch Nebenmaxima beobachtet werden. Im Frühjahr und Herbst ist keine Hauptmaximum festzustellen.

Aufwanderung und Drift beeinflussende Faktoren:

Als messbare Reaktion der Larven wurde die Anzahl aufgewanderter resp. gedrifteter Tiere in Prozenten der Versuchspopulation pro Nacht gewählt.

Temperatur: Nur extrem niedere Temperaturen (1° C) erniedrigen Aufwanderung und Drift signifikant; bei Temperaturen zwischen 6° und 18° C kann kein Unterschied festgestellt werden. Dagegen nimmt die Länge des Driftweges mit steigender Fließgeschwindigkeit (10, 30, 50 cm/s) und sinkender Wassertemperatur (12° , 6° , 1° C) zu. Die im Rheodrom ermittelten Werte liegen unter denjenigen im natürlichen Fließgewässer.

Das Futterangebot beeinflusst Aufwanderung und Drift sehr stark, indem ein reduziertes Angebot die Bewegungsaktivität erhöht.

Konstitution: Im Experiment konnte gezeigt werden, dass ein Teil (3 %) der Population vermehrt driftet. Ein vermehrt aufwandernder Anteil war nicht erkennbar.

Geschlecht: Ein Einfluss konnte nicht nachgewiesen werden.

Entwicklungsstadium: Die Larven im Stadium XV und XVI erscheinen erhöht in Aufwanderung und Drift, verglichen mit den Larven im

Stadium XIII und XIV. Diese erhöhte Bewegungsaktivität dient anscheinend dem Aufsuchen von günstigen Standorten für die Emergenz. Die Larven des Stadiums XVII können sich wohl bewegen, bleiben aber bis kurz vor der Häutung zu Subimago meist am gleichen Ort sitzen.

Kompensation: Die Aufwanderungsleistung von *E. venosus* genügt, um die durch Drift verursachten Gebietsverluste wieder auszugleichen.

7. LITERATURVERZEICHNIS

- [1] ANDERSON, N.H., Biology and downstream drift of some Oregon Trichoptera. Can.Ent.: 99, 507 - 521, (1967).
- [2] ASCHOFF, J., Aktivitätsmuster der Tagesperiodik. Natwiss. 44, 361 - 367, (1957).
- [3] BAERLOCHER, F. and KENDRICK, B., Assimilation efficiency of *Gammarus pseudolimnaeus* feeding in fungal mycelium or antum - shed leaves. Oikos: 26/1, 55 - 60, (1975).
- [4] BENEDETTO, L.A., Annual and diurnal periodicity of stoneflydrift at the arctic circle. Limnologica:11/1, 47 - 56, (1977).
- [5] BISHOP, J.E., Light control of aquatic insect activity and drift. Ecology: 50, 371 - 380, (1969).
- [6] BISHOP, J.E. and HYNES, H.B.N., Upstream movements of benthic invertebrates in the Speed River, Ontario. J.Fish. Res.Bd.Canada: 26, 279 - 298, (1969 a).
- [7] BISHOP, J.E. and HYNES, H.B.N., Downstream drift of invertebrate fauna in a stream ecosystem. Arch.Hydrobiol.: 66, 56 - 90, (1969 b).
- [8] BOURNAUD, M. et THIBAUT, M., La dérive des organismes dans les eaux courantes. Ann.Hydrobiol.: 4/1, 11 - 50, (1973).
- [9] BRENNAN, A., McLACHLAN, A.J. and WOTTON, R.S., Particulate material and midge larvae (Chironomidae, Diptera) in an upland River. Hydrobiologia: 59/1, 67 - 73, (1978).
- [10] CHAPMAN, D.W. and DEMORY, R., Seasonal changes in the food ingested by aquatic insect larvae and nymphs in two Oregon Streams. Ecology: 44, 140 - 146, (1963).
- [11] CLOUD, J.T. and STEWART, K.W., Seasonal fluctuations and periodicity in the drift of caddisfly larvae in the Brazos River, Texas. Ann.Entomol.Soc.Am.: 67, 805 - 811, (1974).
- [12] COWELL, B.C. and CAREW, W.C., Seasonal and diel periodicity in the drift of aquatic insects in a subtropical florida stream. Freshwater Biology: (, 587 - 594, (1976).
- [13] DETTNER, K., Populationsdynamische Untersuchung an Wasser käfern zweier Hochmoore des Nordschwarzwaldes. Arch. Hydrobiol.: 77/3, 375 - 402, (1976).
- [14] DIMOND, J.B., Evidence that drift of stream benthos is density related. Ecology: 48, 855 - 857, (1967).
- [15] EBERHARDT, L.L., Quantitative ecology and impact assessment J.Env.Manag.: 4, 27 - 70, (1976).

- [16] ELLIOTT, J.M., Invertebrate drift in a Dartmoor stream. Arch.Hydrobiol.: 63, 202 - 237, (1967 a).
- [17] 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).
- [18] ELLIOTT, J.M., The daily activity patterns of mayfly nymphs. J.Zool.Lond.: 155, 201 - 221, (1968).
- [19] ELLIOTT, J.M., Diel periodicity in invertebrate drift and the effect of different sampling periods. Oikos: 20, 524 - 528, (1969).
- [20] ELLIOTT, J.M., The diel activity patterns of caddis larvae. J.Zool.: 160, 279 - 290, (1970).
- [21] ELLIOTT, J.M., Methods of sampling invertebrate drift in running water. Annls.Limnol.: 6, 133 - 159, (1970 b).
- [22] ELLIOTT, J.M., The distances traveled by drift in invertebrates in a Lake District stream. Oecologia: 6, 350 - 379, (1971 a).
- [23] ELLIOTT, J.M., Upstream movements of benthic invertebrates in a lake district stream. J.Anim.Ecol.: 40/1, 235 - 252 (1971 b).
- [24] ELLIOTT, J.M., Life histories and drifting of three species of Limnophilidae (Trichoptera). Oikos: 22, 56 - 61, (1971 c).
- [25] ELLIOTT, J.M., Effect of temperature on the hatching time of eggs of *Ephemerella ignita* (Ephemeroptera). Fresh.Biol.: 8, 51 - 58, (1978).
- [26] ELLIOTT, J.M. and MINSHALL, G.W., The invertebrate drift of the River Duddon, English Lake District. Oikos: 19, 39 - 52, (1968).
- [27] HILDEBRAND, S.G., The relation of drift to benthos density and food level in an artificial stream. Limnol and Oceanography: 19/6, 951 ff, (1974).
- [28] HOLT, C.S. and WATERS, T.F., Effects of light intensity on the drift of stream invertebrates. Ecology: 48, 225 - 234, (1967).
- [29] HUGHES, D.A., On the dorsal light response in a mayfly nymph. Anim.Behavior: 14, 17 - 33, (1966).
- [30] HUGHES, D.A., Some factors affecting drift and upstream movements of *Gammarus pulex*. Ecology: 51, 301 - 305, (1970)
- [31] HULTIN, L., SVENSSON, B. and ULFSTRAND, S., Upstream movements of insects in a South Swedish small stream. Oikos: 20, 553 - 557, (1969).
- [32] HULTIN, L., A method of trapping freshwater Amphipoda migration upstream. Oikos: 19, 400 - 402, (1968).

- [33] IBSCHER, L. and KELLER, A., Das "Rheodrom", eine neue Fließwasser - Versuchsanlage. Schweiz.Z.Hydrol.: 37/1, 187 - 192, (1975).
- [34] KELLER, A., Die Drift und ihre oekologische Bedeutung. Experimentelle Untersuchungen an *Ecdyonurus venosus* (Fabr.) in einem Fließwassermodell. Schweiz.Z.Hydrol.: 37/2, 294 - 331, (1975).
- [35] KERSTING, K., Some features of feeding, respiration and energy conversion of *Daphnia magna*. Hydrobiologia: 59/2, 113 - 120, (1978).
- [36] KOSTALOS, M. and SEYMOUR, R.L., Role of microbial enriched detritus in the nutrition of *Gammarus minus*. Oikos: 27/3, 512 - 515, (1976).
- [37] KROGH, A., The quantitative relation between temperature and standard metabolism in animals. Int.Z.physiol.-chem. Biol.: 1, 491 - 508, (1914).
- [38] LEHMANN, U., Drift und Populationsdynamik von *Gammarus pulex fossarum* (Koch). Z.Morph.Oekol.Tiere: 60, 227 - 274, (1967).
- [39] LEHMANN, U., Tagesperiodisches Verhalten und Habitatswechsel der Larven von *Potamophylax luctuosus* (Trichoptera). Oecologia: 9, 265 - 278, (1972).
- [40] LEHMANN, U., Short - term and circadian rhythms in the behaviour of the vole *Microtus agrestis*. Oecologia: 23/3, 185 ff, (1976).
- [41] LEHMKUHL, D.M. and ANDERSON, N.H., Microdistribution and density as factors affecting the downstream drift of mayflies. Ecology: 53, 661 - 667, (1972).
- [42] MADSEN, B.L., A comparative ecological investigation of two mayfly nymphs. Hydrobiologia: 31, 337 - 349, (1968).
- [43] MADSEN, B.L., BENGSTSSON, J. and BUTZ Ilse, Upstream movement by some Ephemeroptera species. Arch.Hydrobiol. 81/1, 119 - 127, (1977).
- [44] MADSEN, B.L. and BUTZ, Ilse, Population movements of adult *Brachyoptera risi* (Plecoptera). Oikos: 27, 273 - 280, (1976).
- [45] MANTEL, N.: JASA 58, 690 - 700, (1963).
- [46] 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).
- [47] MEIJERING, M.P.D., Experimentelle Untersuchungen zur Drift und Aufwanderung von Gammariden in Fließgewässern. Arch. Hydrobiol.: 70/2, 133 - 205, (1972).
- [48] MEIJERING, M.P.D., Zur methodik der Driftmessung im Rahmen produktionsbiologischer Untersuchungen in Fließgewässern. Verh.Deut.Zool.Ges.: 65, 69 - 73, (1972).

- [49] MOORE, J.W., Some aspects of the feeding biology of benthic herbivores. *Hydrobiologia*: 53/2, 139 - 146, (1977).
- [50] MUELLER, K., Investigations on the organic drift in North - Swedish streams. Rept.Inst.Freshwater Res. Drothingholm: 35, 133 - 149, (1954).
- [51] MUELLER, K., Temperatur und Tagesperiodik der "Organischen Drift von *Gammarus pulex*. *Natwiss.*: 50, 410 - 411, (1963 a).
- [52] MUELLER, K., Diurnal rhythm in "Organic Drift" of *Gammarus pulex*. *Nature* (London): 198, 806 - 807, (1963 b).
- [53] MUELLER, K., Die Tagesperiodik von Fließwasserorganismen. *Z.Morph.Oekol.Tiere*: 56, 93 - 142, (1966).
- [54] MUELLER, K., Zur Periodik von *Gammarus pulex*. *Oikos*: 17, 207 - 211, (1966).
- [55] MUELLER, K., Circadian rhythms of locomotor activity in aquatic organisms in the subarctic area. *Aquilo Ser.Zool.* 14, 19 - 31, (1973).
- [56] MUELLER, K., Stream drift as a chronobiological phenomenon in running water ecosystems. *Ann.Rev.Ecology and Systematics*: 5, 309-323, (1974).
- [57] NILSSON, L.M., Incubation time, growth and mortality of the amphipod *Gammarus pulex* under Laboratory conditions. *Oikos*: 29, 93 - 98, (1977).
- [58] OTTO, Chr., Growth and population movements of *Potamophylax cingulatus* (Trichoptera) larvae in a South - Swedish stream *Oikos*: 22/3, 292 - 301, (1971).
- [59] PEARSON, W.D. and FRANKLIN, D.R., Some factors affecting the drift rates of *Baetis* and Simuliidae in a larger river. *Ecology*: 49, 75 - 81, (1968).
- [60] PEARSON, W.D. and KRAMER, R.H. Drift and production of two aquatic insects in a mountain stream. *Ecology Monogr.* 42, 365 - 386, (1972).
- [61] PELTZ, G., Programmierbarer Thyristor - Helligkeitsregler. *Elektronikbaubuch für Praxis und Hobby*. Franz Verlag, 185 - 192, (1974).
- [62] RAWLINSON, Ruth., Studies on the Life - history and breeding of *Ecdyomurus venosus*. *Proc. Zool. Soc. Land (B)*: 109, 377 - 450, (1939).
- [63] REISEN, W.K. and PRINS, R., Some ecological relationships of the invertebrate drift in Praters Creek, Pickens Country, South Carolina. *Ecology*: 53, 876 - 884, (1972).
- [64] RIEDERER, R., Synökologische Bearbeitung der Invertebratenfauna eines voralpinen Fließgewässers (Töss). *Dissertation an der EAWAG - ETH Zürich*.

- [65] ROBY, K.B., NEWBOLD, J.D. and ERMAN, D.C., Effectiveness of an artificial substrate for sampling macroinvertebrates in small streams. *Freshwater Biology*: 8, 1 - 8, (1978).
- [66] RUSSEV, B., Ueber die Migration von Rheobionten in Fließgewässern. *Ver. Int. Ver. Limnol.*: 18, 730 - 734 (1972).
- [67] SCHMIDT, H.W., Tages - und jahresperiodische Driftaktivität der Wassermilben (Hydracnellae, Acari). *Oecologia*: 3, 240 - 249, (1969).
- [68] SCHWARZ, P., Autökologische Untersuchung zum Lebenszyklus von *Setipalpia*- Arten (Plecoptera). *Arch. Hydrobiol.*: 67, 103 - 140, (1970).
- [69] SCHWARZ, P., Autökologische Untersuchungen zum Lebenszyklus von *Setipalpia*-Arten. *Arch. Hydrobiol.* : 67, 141-173, (1970).
- [70] SCHWOERBEL, J., Methoden der Hydrobiologie. Frank'scher Buchverlag, (1966).
- [71] SHERBERGER, F.F., BENFIELD, E.F., DICKSON, K.L. and CAIRNS, J., Effects of thermal shocks on drifting aquatic insects: a laboratory simulation. *J.Fish. Res.Board Canada*: 34/4, 529 - 536, (1977).
- [72] SVENSSON, B.W., Populations movements of adult Trichoptera at a South Swedish stream. *Oikos*: 25, 157-175, (1974).
- [73] SWEENEY, B.W., Bioenergetic and developmental response of mayfly to thermal variation. *Limnol.Oceanogr.*:23/3, 461-477, (1978).
- [74] THOMAS, E., Die Drift von *Asellus coxalis*. *Oikos*: 20, 231-247, (1965).
- [75] WATERS, T.F., Diurnal periodicity in the drift of stream invertebrates. *Ecology*: 43, 316 - 320, (1962).
- [76] WATERS, T.F., A method to estimate the production rate of a stream bottom invertebrate. *Trans. Amer.Fish.Soc.*: 91, 243 - 250, (1965).
- [77] WATERS, T.F., Production rate, pupation density and drift of a stream invertebrate. *Ecology*: 47, 152 - 153, (1968).
- [78] WATERS, T.F., Diurnal periodicity in the drift of a day-active stream invertebrate. *Ecology*: 49, 152-153, (1968)
- [79] WATERS, T.F., The drift of stream insects. *Ann.Rev.Entomol.*: 17, 253 - 272, (1972).
- [80] WENINGER, G., Vergleichende Driftuntersuchungen an Niederösterreichischen Fließgewässern. *Schweiz.Z.Hydrology*: 30, 138 - 185, (1968).

- [81] WILLIAMS, D.D. and HYNES, H.B.N., The recolonization mechanisms of stream benthos. *Oikos*: 27, 265 - 272 (1976).
- [82] WOJTALIK, Th.A. and WATERS, Th.F., Some effects of heated water on the drift of two Species of stream invertebrates. *Trans.American.Fish.Soc.*: 99, 782 - 788, (1970).
- [83] ZIMMERMANN, M.C., and WISSLING, T.E., Effects of temperature on gut - loading and gut-clearing times of Burrowing Mayfly *Hexagenia* sp. . *Freshwater Biology*: 8 269 - 277, (1978)

8. ANHANG

Das MANTEL - HAENZEL - Verfahren [45]

Mit diesem Verfahren können an der gleichen Stelle beobachtete Prozenzhäufigkeiten mehrerer Messtage miteinander verglichen werden. Anhand des berechneten T - Wertes kann entschieden werden, ob ein allfällig beobachteter Unterschied signifikant ist. Die T - Werte folgen einer χ^2 - Verteilung mit 1 Freiheitsgrad.

Die Berechnung von T erfolgt nach der Formel:

$$T = \frac{\left[\left| \sum_{i=1}^n a_{i1} - \sum_{i=1}^n E(a_{i1}) \right| - 0,5 \right]^2}{\sum_{i=1}^n V(a_{i1})}$$

Hierbei wurden die Absoluten Häufigkeiten (z.B. die Werte der Drift aus der Rinne 1 mit Futter und der Rinne 2 Ohne Futter (Kap. 3.3) in einer Datentabelle zusammengestellt:

Messtage	1	2			i
Drift aus Rinne mit Futter	a_{11}	a_{21}			a_{i1}
Larventotal dieser Rinne	N_{11}	N_{21}			N_{i1}
Drift aus Rinne ohne Futter	a_{12}	a_{22}			a_{i2}
Larventotal dieser Rinne	N_{12}	N_{22}			N_{i2}

So sieht die 2 x 2 Feldertafel an jedem Messtag i aus:

Larven	gedriftet	verblieben	Σ
Rinne 1	a_{i1}	b_{i1}	N_{i1}
Rinne 2	a_{i2}	b_{i2}	N_{i2}
Σ	a_{i0}	b_{i0}	N_{i0}

Die Aufteilung der a_{i0} entsprechend dem Umfang N_{i1} der Stichprobe ergibt den Erwartungswert:

$$E(a_{i1}) = N_{i1} \cdot \frac{a_{i0}}{N_{i0}}$$

und die "Varianz" V wird nach folgender Formel errechnet:

$$V(a_{i1}) = \frac{N_{i1} N_{i2} a_{i0} b_{i0}}{(N_{i0})^2 (N_{i0} - 1)}$$

Die Grössen a_{i1} , a_{i2} , b_{i1} und b_{i2} sind dem Zufall unterworfen und deshalb auch der aus ihnen berechnete T -Wert. Im Durchschnitt wird der T -Wert umso grösser, je grösser der Unterschied der beiden zu vergleichenen Häufigkeiten ist. Ueberschreitet T einen gewissen Wert, so wird der beobachtete Unterschied signifikant.

Verdankung

Prof. Dr. H. Ambühl, Institut für Gewässerschutz und Wassertechnologie ETHZ, hat diese Arbeit ermöglicht und das Manuskript kritisch überarbeitet. Prof. Dr. W. Sauter, Dr. P. Perret, Dr. A. Keller, H. Güttinger und R. Riederer haben mich freundlich beraten und das Manuskript durchgesehen. Die Belegschaft der EAWAG Versuchsstation Tüffenwies hat grosszügig die technischen Probleme gelöst. P. Schlup (EAWAG) übernahm die photographische Laborarbeit. Die Lichtschranke zur Registrierung von Drift und Aufwanderung wurde von Dr. H.J. Meng (EAWAG) entwickelt. Ihnen allen, sowie allen ungenannten Diskussionspartnern gilt mein herzlicher Dank. Sie haben Entscheidendes zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen.

Lebenslauf

Ich wurde am 7. Januar 1945 in St. Gallen geboren. Nach sechs Jahren Primarschule, drei Jahren Sekundarschule und zwei Jahren Oberrealschule begann ich eine Lehre als Laborant (Rtg.F). Anschliessend an die Lehre arbeitete ich 18 Monate auf meinem Beruf und begann dann mit der Maturavorbereitung am Tagesgymnasium Juventus in Zürich. Zwei Jahre später bestand ich im Herbst 1969 die eidg. Maturitätsprüfung und erlangte das Maturitätsdiplom Typ C. Nun begann ich an der Abteilung X der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich das Studium der Naturwissenschaften. Im Herbst 1973 bestand ich nach acht Semestern die Schlussdiplomprüfung. 1974 - 77 arbeitete ich an der limnologischen Abteilung der EAWAG - ETH in Zürich ganztätig an der vorliegenden Promotionsarbeit, seit 1978 neben einer hauptberuflichen Tätigkeit.

Abstract

Upstream movement and drift behaviour of *Ecdyonurus venosus* (Fabr.) were examined in a flow channel (Rheodrome). Experiments with a continuous rhythm recorder showed no differentiation between upstream movement rhythm and drift rhythm. During longer nights (winter), not only main peaks but also secondary peaks were registered. However, the main peaks usually observed in spring (April) and autumn (October) could not be detected. Food supply has the major influence on the upstream movement and drift, whereas to the contrary the sex of larvae has none. Weaker larvae show a greater drift frequency; and larvae of stage XV and XVI a superior movement activity than those of stage XII - XIV. Extremely low temperatures (1°C) were found to be the only external factor inducing a marked reduction in upstream movement and drift. Temperature fluctuations within 6 and 18°C do not influence the movement activity. Decreasing water temperatures as well as a higher flow velocity, increase the drift travel distance. The upstream movement performance of *E. venosus* (15 - 30 cm per larva per night), is sufficient to compensate the loss of ground.

Kurzfassung

In einem Fließwassermodell wurden Aufwanderung und Drift von *Ecdyonurus venosus* (Fabr.) untersucht. Mit einer zeitanalogen Rhythmikregistrierung konnte gezeigt werden, dass die Rhythmik von Aufwanderung und Drift gleich sind. Bei längerer Nacht (Winter) wurden neben einem Hauptmaximum auch Nebenmaxima registriert. Im Frühjahr (April) und Herbst (Oktober) konnte das sonst vorhandene Hauptmaximum nicht nachgewiesen werden. Der die Aufwanderung und die Drift hauptsächlich beeinflussende Faktor ist das Futterangebot. Das Geschlecht der Larven hat keinen Einfluss auf Aufwanderung und Drift. Schwächere Larven driften häufiger und Larven der Stadien XV und XVI bewegen sich vermehrt gegenüber denjenigen von Stadium XII - XIV. Als einziger äusserer Einfluss, der Aufwanderung und Drift signifikant herabzusetzen vermag, wurden extrem niedrige Temperaturen (1°C) erkannt. Temperaturschwankungen innerhalb des Bereiches zwischen 6 und 18°C haben keinen Einfluss auf die Bewegungsaktivität. Sinkende Wassertemperaturen sowie steigende Fließgeschwindigkeit vergrössern den Driftweg. Die von *E. venosus* erbrachte Aufwanderungsleistung ($15 - 30$ cm pro Larve pro Nacht) genügt, um den Driftverlust zu kompensieren.