PRIVATE LIBRARY OF WILLIAM L. PETERS

Verh. Internat. Verein. Limnol.	XIV	390395	Stuttgart, Juli 1961

Die Strömung als physiologischer und ökologischer Faktor Experimentelle Untersuchungen an Bachtieren

H. Ambühl (Aarau, Schweiz)

Mit 4 Abbildungen im Text

Die Strömung als Erscheinung

In jedem turbulent strömenden System bildet sich ein Randeffekt aus, die Prandtliche Grenzschicht. In Substratnähe hört die Wasserbewegung allmählich auf, und in Spalten, Ritzen, Zwischenräumen zwischen einzelnen Steinen und dergleichen, dazu aber auch hinter jeder in die Strömung hineinragenden Erhebung bildet sich eine Totwasserzone aus, welche von der Bewegung des freien Wassers weitgehend getrennt ist. Der größere Teil des rheophilen Lebens spielt sich in solchen Totwässern und im Schlamm ab, während sich der Rest, namentlich die lithophile Fauna mit ihren Charaktertieren Epeorus, Baetis, Rhithrogena, Rhyacophila, Simulium, Liponeura u. a. sich der Strömung äußerlich wohl direkt aussetzt, in Wirklichkeit aber von der strömungsmindernden Wirkung der Grenzschicht Gebrauch macht. Modellversuche haben uns gezeigt, daß die Mächtigkeit der Grenzschicht in der gleichen Größenordnung liegt wie die Schulterhöhe der meisten Bachtiere. Grenzschicht und Totwasser haben demnach eine ausgezeichnete biologische Bedeutung für die Fließwasserfauna.

Die ökologische Wirkung der Strömung

Daß die Strömung die Zusammensetzung der Zoozönose entscheidend beeinflußt, ist längst bekannt und wurde kürzlich von Scott (1958) erneut bestätigt. Eigene biologische Aufnahmen ergaben ein ähnliches Resultat (Abb. 1). Die Frage nach den Ursachen dieses Verhaltens führt uns nun freilich in ein Mosaik der verschiedensten Faktoren, welche anders als experimentell nicht auseinanderzuhalten sind. Während biologische Aufnahmen im Gewässer selber, unter Beachtung der Strömungsgeschwindigkeit des freien Wassers, wohl summarisch das strömungsabhängige ökologische Optimum der einzelnen Arten ergeben, so sagen sie doch nichts aus über die Gründe, welche die Tiere zu dieser Handlungsweise veranlassen. Diese Gründe können sehr verschiedenartig sein, wenn man bedenkt, auf wie manchem Weg die Strömung das Tier beeinflussen kann, sei es direkt in Form eines eigentlichen Strömungsreizes, den es beantwortet, sei es atmungsphysiologisch, sei es durch die Gestaltung des Substrates oder durch das strömungsbeeinflußte Nahrungsangebot, z. B. bei netzspinnenden Arten.

Wir haben versucht, zwei dieser Faktoren, nämlich die Beantwortung des Strömungsreizes und den Einfluß der Strömung auf die Atmung von Fließwassertieren experimentell zu prüfen in der Annahme, damit einen Anfang für die Lösung dieses Problemkomplexes zu machen.

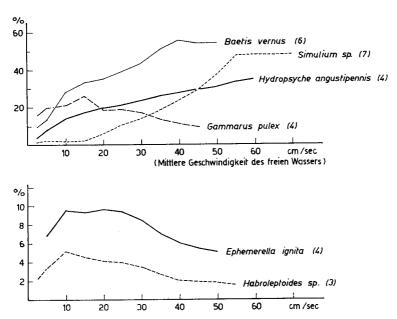


Abb. 1. Einfluß der Strömung auf die Häufigkeit einiger Bachtiere innerhalb der örtlichen Zoozönose. Die Messung der Geschwindigkeit erfolgte im freien Wasser; die Angabe der Häufigkeitswerte (in %) bezieht sich auf die im untersuchten Areal ausgezählte totale Anzahl Tiere. Die in Klammern gesetzte Zahl hinter den Artnamen gibt an, aus wie mancher Einzeluntersuchung die Kurven gemittelt wurden.

Die Reaktion von Fließwassertieren auf den Strömungsreiz

Methode: Rinne aus Glas, $6\times 6\times 60$ cm, mit sauerstoffreichem Leitungswasser gespeist; sie ist besetzt mit Modellsteinen. Das ganze System ist mit einem optischen Verfahren hydraulisch geeicht; die Strömungsverhältnisse sind genau bekannt. Aus dem Standort der Tiere, welcher für jede Art mehrmals graphisch protokolliert wird, kann durch geeignete Auswertung geschlossen werden, bei welcher effektiven Geschwindigkeit sich die (frei beweglichen) Tiere am ehesten aufhalten. Die Resultate sind in Abb. 2 zusammengestellt.

Die untersuchten Arten verhalten sich der Strömung gegenüber deutlich verschieden. Ephemerella ignita meidet sie, andere Arten suchen sie dagegen auf (Rhyacophila nubila, Baetis vernus, B. scambus, Rhithrogena sp.) oder verhalten sich mehr oder weniger indifferent (Ecdyonurus venosus, Hydropsyche angustipennis).

Dieses rheotaktische Verhalten ist zusammen mit den übrigen biologischen Eigenheiten der einzelnen Arten durchaus erklärbar. Bezeichnenderweise stimmen aber diese Diagramme nicht mit den Resultaten quantitativer Bachuntersuchungen überein (Abb. I), indem wir dort eine Summenwirkung registrieren, hier aber nur

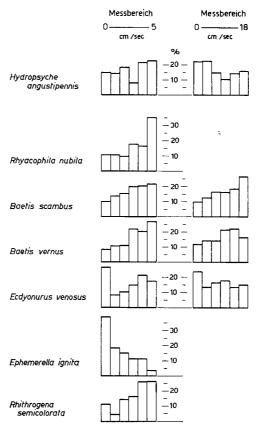


Abb. 2. Rheotaktische Einstellung verschiedener Bachtiere innerhalb eines gegebenen Geschwindigkeitsbereiches. Resultate von Messungen in der Versuchsrinne. Die Summe der Säulen beträgt jeweils 100%. Die Angabe der Geschwindigkeit ist absolut; sie bezeichnet die effektive Strömung, welche in unmittelbarer Nähe des Tieres herrscht.

einen einzigen Faktor analysieren unter Ausschaltung störender Agenzien. Wir betrachten diese Untersuchung bloß als ersten Versuch und glauben, daß in dieser Richtung weitere interessante Resultate zu gewinnen sind.

Strömung und Respiration

Es ist bekannt, daß verschiedene Fließwassertiere nicht anders zu hältern sind als im bewegten Wasser; im stehenden Wasser ersticken sie. Als zweites prüften wir deshalb, wie weit die Strömungsgeschwindigkeit die Atmung rheophiler Tiere

beeinflussen kann. In einem "Umlaufrohr" genannten Gerät (JAAG 1955) maßen wir den Sauerstoffverbrauch rheophiler Insektenlarven bei verschiedener, jeweils konstanter Strömungsgeschwindigkeit (mit der elektrochemischen Methode nach Tödt 1958), und zwar im dynamischen Meßsystem, indem wir den Sauerstoffkonsum durch Messung des Sauerstoffgehaltes bzw. der Geschwindigkeit seiner Abnahme in einem abgeschlossenen Wasservolumen berechneten. Die Einzelheiten

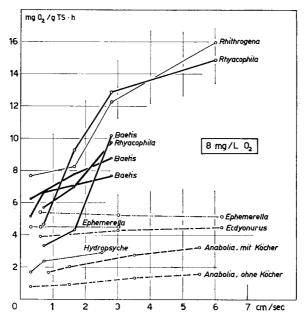


Abb. 3. Einfluß der Strömungsgeschwindigkeit auf den Sauerstoffkonsum einiger Fließwassertiere. Meßwerte bei 8 mg/l O₂ und 18° C.

der umfangreichen Arbeit müssen wir hier übergehen und geben bloß den Sauerstoffkonsum der untersuchten Tiere wieder (Abb. 3) bei der einheitlichen Sauerstoffspannung von 8 mg/l O_2 , während die Messungen jeweils bis zu jenem Sauerstoffgehalt fortgesetzt wurden, bei dem die Tiere erstickten.

Aus Abb. 3 ist ersichtlich, daß der Sauerstoffkonsum je nach Spezies ganz verschieden mit der Strömung zusammenhängt. Die als stark rheophil bekannten Arten Rhithrogena semicolorata, Baetis vernus und Rhyacophila nubila haben die größte absolute und auch die am stärksten strömungsabhängige Stoffwechselrate, während die übrigen Arten diese Abhängigkeit nicht oder nur schwach zeigen. Bei Rhithrogena, Baetis und Rhyacophila handelt es sich überdies um jene Arten unter unseren Versuchstieren, welche infolge ihres Baues, vermutlich auch infolge sekundärer morphologischer oder funktioneller Änderungen bzw. Reduktionen ihres Atmungsapparates (Rhithrogena, Baetis) nicht mehr in der Lage sind, sich aktiv Atemwasser zuzustrudeln; sie sind auf die Strömung angewiesen, welche den äußeren, mechanischen Teil der Atmung, nämlich die Wasserzufuhr, über-

nommen hat. Eine ähnliche, wenn auch nicht so ausgeprägte Abhängigkeit finden wir auch bei den Trichopterenlarven *Hydropsyche angustipennis* und *Anabolia nervosa*.

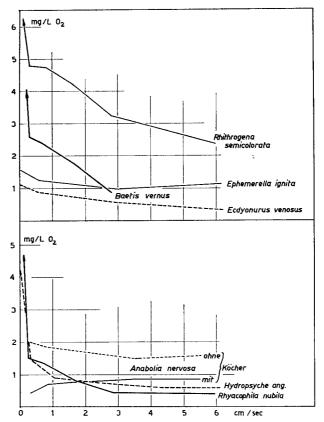


Abb. 4. Von den Versuchstieren eben nicht mehr ertragene (letale) Sauerstoffkonzentration, gemessen bei verschiedener Strömungsgeschwindigkeit. Oberes Diagramm: Ephemeridenlarven; unteres Diagramm: Trichopterenlarven.

Die empfindlichste, sauerstoffbedürftigste Art ist Rhithrogena semicolorata. Sie ist es auch, welche die geringste Sauerstofferniedrigung erträgt. Der eben noch ertragene Sauerstoffgehalt ist im allgemeinen um so niedriger, je rascher das Wasser fließt (Abb. 4), wobei sich aber auch hier die Eigenarten der Spezies geltend machen.

Rheophilie und Anpassung

Als Ergänzung der biologischen und ökologischen Begriffe "rheophil" und "rheobiont" belegen wir alle jene Organismen des fließenden Wassers, welche aus irgendeinem Grund an dasselbe gebunden sind und nichtim stagnierenden Wasser leben können, mit dem physiologisch verstandenen Terminus "rheosten" nach einem Vorschlag von Paul

STEINMANN († 1953). Um schließlich zur viel diskutierten Frage der Anpassung Stellung zu nehmen, sind wir der Ansicht, daß bei aller morphologischen Raffinesse, welche als das hervorstechendste Merkmal der rheophilen Lebewelt wohl kaum in Abrede zu stellen ist, doch in erster Linie die Reaktionsfähigkeit und Reaktionsbereitschaft im Vordergrund stehen muß, sich mit den besonderen Ansprüchen und Gefahren des Lebens im fließenden Wasser auseinanderzusetzen. Wir erachten dieses fraglos primäre sogenannte rheophile Verhalten als das notwendigste und wichtigste Anpassungsmerkmal der rheophilen Lebewelt an die Strömung.

Literatur

- Амвüнl, H. 1959. Die Bedeutung der Strömung als ökologischer Faktor. Schweiz. Z. Hydrol. 21, 133—264.
- JAAG, O. 1955. Die Verunreinigung der Fließgewässer, dargestellt am Beispiel des Rheinstroms. — Ber. Abwassertech. Ver. 6, 1—21.
- Scott, D. 1958. Ecological Studies on the Trichoptera of the River Dean, Cheshire. Arch. Hydrobiol. 54, 340—392.
- Tödt, F. 1958. Elektrochemische Sauerstoffmessungen. De Gruyter, Berlin.