

**DIE TAGESPERIODIK
VON FLIESSWASSERORGANISMEN***

K. MÜLLER

Hydrobiologische Anstalt der Max-Planck-Gesellschaft
Limnologische Flußstation, Schlitz/Hessen

Eingegangen am 22. Februar 1965

Inhaltsverzeichnis

	Seite
A. Einleitung	93
B. Problemstellung	94
C. Untersuchungsmethoden	96
D. Das Untersuchungsgebiet	99
E. Die Fauna des Breitenbaches	101
F. Ergebnisse der Driftuntersuchungen	102
G. Spezielle Untersuchungen zur Tagesperiodik an Fließwasserorganismen	104
I. Grundmuster der 24-Stundenperiodik	104
II. Analyse des Aktivitätswechsels bei <i>Gammarus pulex</i>	105
III. Analyse des Aktivitätswechsels bei den Bactiden	113
IV. Analyse der Tagesperiodik bei <i>Eusimulium costatum</i>	126
V. Analyse der Tagesperiodik bei <i>Polycelis cornuta</i>	128
VI. Untersuchungen an <i>Niphargus aquilex schellenbergi</i>	130
VII. Diskussion	133
Zusammenfassung	138
Summary	139
Literatur	140

A. Einleitung

Tagesperiodische Rhythmen sind im Tier- und Pflanzenreich seit langem bekannt und vielfach belegt. Im Lebensraum See beschrieb bereits CUVIER (1817) die in einer 24-Stunden-Periode ablaufende Vertikalwanderung des Planktons und gab damit die erste Anregung zur Erforschung biologischer Rhythmen in Gewässern. Aber erst in jüngster Zeit wurden von TANAKA (1960), WATERS (1962) und MÜLLER (1963) unabhängig voneinander Untersuchungsergebnisse vorgelegt, die den rhythmischen Aktivitätswechsel bei Tieren in Fließgewässern dokumentieren.

Die anschließenden Ausführungen sollen zeigen, daß fast alle Tierpopulationen eines Bergbaches sich in ihrer lokomotorischen Aktivität in eine zeitliche Ordnung einfügen. Die Zahl der Periodismus-Untersuchungen in Fließgewässern ist gering und Beobachtungen über einen

* Habilitationsschrift der Naturwiss.-Philosophischen Fakultät der Justus-Liebig-Universität Gießen.

vollen Jahreszyklus oder über den vollen Entwicklungszyklus einer Tierart fehlen nahezu ganz. Uns zwangen die Schwierigkeiten, die Bachorganismen im Laboratorium zu halten und zu züchten dazu, zunächst das Freilandexperiment zu wählen. Bei weitgehender Kontrolle der auf die Periodik der Tiere wirksamen und sie auslösenden Faktoren und durch Entwicklung geeigneter Versuchsanordnungen konnte die Basis für eine vielversprechende Forschungsrichtung in der Hydrobiologie geschaffen werden. Zugleich glaube ich, daß durch die Analyse der tagesperiodischen Rhythmen an Wasserorganismen in ihrem natürlichen Milieu und über lange Zeiträume sowie an einem großen Tiermaterial die Rhythmusforschung von der Ökologie her belebt und damit ein Beitrag zur allgemeinen Biologie geliefert werden kann.

Beim Abschluß dieser Arbeit gilt mein Dank allen, die mitgeholfen haben, eine Grundlage über tagesperiodische Rhythmen bei Fließwasserorganismen zu schaffen. Insbesondere möchte ich meiner Frau, Dr. AGNES MÜLLER-HAECKEL und Frä. Dr. FRIDERUN ANKEL, dafür danken, daß sie unter schwierigen Bedingungen die Untersuchungen über die Tagesperiodik im Polarsommer durchgeführt haben. Meiner langjährigen Mitarbeiterin Frä. INGEBORG DIPPEL gilt mein Dank für die große Hilfe bei der Bearbeitung des Materials und die zeichnerische Gestaltung der Ergebnisse. Herrn KARL SCHREIBER danke ich für die vielseitige Hilfe bei der Entwicklung und Betreuung der Apparaturen und Versuchsanordnungen. Herrn Prof. Dr. ASCHOFF, Herrn Dr. SATTLER, den Herren cand. rer. nat. SCHERER, TOBIAS, LEHMANN und KURECK sage ich Dank für die anregenden Diskussionen.

B. Problemstellung

Die Bedeutung der „Organischen Drift“ in Fließgewässern ist der Ausgangspunkt für die Problemstellung der Arbeit.

Zu den hier vorgelegten Untersuchungen wurde ich durch ein Experiment angeregt, das ich im Jahre 1952 in dem im nordschwedischen Waldgebiet verlaufenden Bach — Skravelbäcken — durchführte. Der Bach liegt ca. 30 km südlich des Polarkreises, fernab menschlicher Ansiedlungen und gehört zum Einzugsgebiet des Lule Älv. Er ist rund 10 km lang. Mit einem Bulldozer wurde der Bach auf 150 m ausgeräumt und erhielt auf diese Weise ein völlig neues Bachbett. Die wesentlichen Veränderungen des ursprünglichen Milieus lagen in einer Erhöhung der Strömungsgeschwindigkeit durch das schmaler gewordene Bachprofil und in der Schaffung anderer Substratverhältnisse; alles große Steinmaterial war auf den Uferbänken aufgeschichtet und nur kiesiges bis faustgrobes Steinmaterial kleidete das neue Bachbett aus. Vor dem Eingriff — 4. 6. 1952 — wurde im Bach eine Besiedlungsdichte von 3180 Organismen pro Quadratmeter, das entspricht $4,1 \text{ g/m}^2$, festgestellt. Elf Tage später konnten wir auf der gleichen Flächeneinheit 9240 Organismen ($10,1 \text{ g/m}^2$) registrieren. Die überraschend schnelle und starke Wiederbesiedlung des geräumten Bachabschnittes ließ vermuten, daß

innerhalb der genannten Zeitspanne Tiere aus dem oberhalb liegenden Bachbereich eingewandert waren. Da es sich im wesentlichen um *Simulium*-Larven handelte, konnte eine Einwanderung von unten, stromaufwärts, kaum in dieser Größenordnung angenommen werden (MÜLLER 1953).

In Versuchen des Sommers 1953 konnte dann der Beweis erbracht werden, daß in dem untersuchten Gewässer eine stetige Abdrift aller vorkommenden Tierarten stattfindet (MÜLLER 1954). Nach diesen Befunden wurde in Anlehnung an WOLFF (1947) der Begriff „Organic Drift“ (MÜLLER 1954) gewählt, um die im Wasser ablaufende Phase des

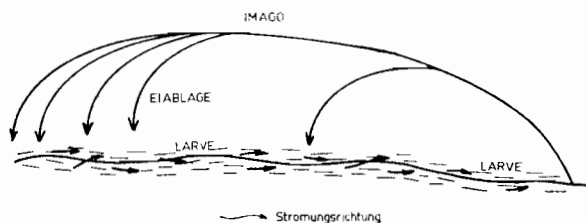


Abb. 1. Schematische Darstellung des Besiedlungskreislaufes in Fließgewässern

„Colonization Cycle“ (MÜLLER 1954) zu bezeichnen. Ein Schema für diese hypothetischen Wandervorgänge ist in Abb. 1 dargestellt, meine Interpretation ist diese:

Imagines aquatischer Insekten besitzen eine bach- oder flußaufwärts gerichtete Flugtendenz. Die Eiablage erfolgt in der Regel in den oberen, der Quelle naheliegenden Gewässerabschnitten oder an geeigneten Orten auf diesem Flugweg, nach unseren Beobachtungen in Stromschnellen. Von dieser konzentrierten Eiablage aus erfolgt dann eine Verteilung der jungen Larven bachabwärts im gesamten Bereich der Lebensmöglichkeit der jeweiligen Art. Das strömende Wasser wird dabei als Weg zur Abwanderung benutzt.

Bestätigungen für diese Hypothesen sind erbracht worden: ROOS (1957) konnte überzeugend den flußaufwärts gerichteten Insektenflug am mittelschwedischen Fluß Ammerån nachweisen. BERNSTEIN (1963) lieferte einen indirekten Beweis, als er in dem 1,7 km langen Breitenbach, unweit Schlitz, fand, daß 80% der Eigelege von *Baetis vernus* und *B. rhodani* im oberen Drittel des Gewässers abgelegt worden waren.

Die stromabwärts gerichtete Wanderung von Fließwasserorganismen wurde schon zu Anfang des Jahrhunderts beobachtet, aber sehr verschieden interpretiert. EKMAN (1915) betrachtete die Erscheinung unter tiergeographischem Gesichtspunkt und sah fließende Gewässer als Transportweg für die verschiedenen Tierformen an, die auf diese Weise außerhalb ihres vermuteten Verbreitungsgebietes als sog. Pseudorelikte

auftreten. Im Sinne von EKMAN findet RYLOW (1921) für die auf diesem Wege verbreiteten Organismen den Begriff adaptative Relikte. BEHNING (1928) beobachtete die Abdrift von Tieren in der Wolga und deutet die Erscheinung in folgender Weise: „Es scheint uns, daß diese Verbreitung hauptsächlich auf passivem Wege geschieht, denn es zeigt sich im allgemeinen, daß die einzelnen Formen sehr zähe an ihrem Biotop festhalten und nur im Bereich desselben sich bewegen. Dagegen konnten wir oft beobachten, wie bei starkem Wasser, also namentlich im Frühjahr, eine Reihe von Bodenbewohnern im Bereich der oberen Wasserschichten mit Planktonnetzen gefangen wurden, wie z. B. *Gammarus sarsii*, *Dikerogammarus haemobaphes*, Larven von *Heptagenia*, Chironomiden, Hydropsychiden u. a.“

Gegenüber dieser als rein passivem Vorgang verstandenen Abdrift von Bach- und Flußtieren erklärt erstmalig BORGH (1927), daß neben der standortgebundenen Fauna regelmäßig eine Abdrift der gleichen Arten in mittelschwedischen Flüssen vorkommt. MOON (1940) beschreibt die Erscheinung in diesem Sinne aus England, DENDY (1944) aus den USA, WOLFF (1947) aus dem südschwedischen Fluß Kävlingeån, der Autor von nordschwedischen Fließgewässern (MÜLLER 1953, 1954, 1955, 1956, 1962). Neue eingehende Untersuchungen zu diesem Problem wurden von TANAKA (1960) in Japan, WATERS (1961, 1962) aus den USA und dem Autor (1963a—d) aus Zentraleuropa vorgelegt.

Bei der Vielzahl dieser unter verschiedenen geographischen Breiten und bei stark differierenden abiotischen Verhältnissen gemachten Beobachtungen erhebt sich die Frage, ob es sich hierbei wirklich im Sinne von BEHNING (1928) lediglich um eine passive, beispielsweise durch Hochwasser bedingte, mechanische Abdrift handelt oder ob sich hierin nicht vielmehr eine Gesetzmäßigkeit im Lebenszyklus verschiedener Fließwasserbewohner ausdrückt. In den nachfolgenden Ausführungen soll diese Frage einer Klärung näher gebracht werden.

C. Untersuchungsmethoden

Für unser Ziel, den zeitlichen Ablauf der organischen Drift zu messen, war es notwendig, eine bestimmte, meßbare Wassermenge des Baches durch eine Siebanordnung zu filtrieren. Die ursprünglich von mir in Nordschweden benutzte Methode, die Drift in einem gegen die Strömung gestellten, mit festem Rahmen versehenen Netz einzufangen, war, was die filtrierte Wassermenge anbelangt, zu ungenau. Die Methode haben auch WATERS (1962) und TANAKA (1960) angewandt. Die Gefahr dieser Methode besteht darin, daß sich die Netze meist schnell zusetzen und daß durch den dadurch bedingten Rückstau die filtrierte Wassermenge vermindert und damit die Ergebnisse verfälscht werden.

Wir haben bei unseren Anlagen jeweils das natürliche Gefälle des Baches ausgenutzt und mit einem Rohr eine definierbare Wassermenge pro Zeiteinheit den Siebanlagen zugeführt. Unsere erste Anlage besaß 4 Siebsätze übereinander, deren Maschenweiten von oben nach unten 5 mm, 3 mm, 2 mm und 1 mm betragen.

Diese Fanganordnung haben wir vom 1. 5. – 31. 10. 1962 benutzt. Sie hatte einen Wasserdurchfluß von rund $35 \text{ m}^3/24 \text{ h}$.

Um die Untersuchungen über den Winter fortführen zu können, mußten wir den Wasserdurchlauf erhöhen und die Anlage mit einem Frostschutz umbauen. Abb. 2 zeigt die Winteranlage, bei der ein Sieb ($\varnothing 30 \text{ cm}$, Maschenweite $0,5 \text{ mm}$) 10 cm in das Wasser eingetaucht, in einem 50 cm \varnothing Betonrohr stand, das in den Bachgrund eingegraben und in das seitlich ein Zuflußrohr zum Sieb eingelassen war. Die Wasserzuführung in dieser Anlage lag bei $60\text{--}70 \text{ m}^3/24 \text{ h}$. Die ganze Anlage einschließlich des Zuleitungsrohres wurde mit einem Schnee- und Eispacklager umgeben. Auf diese Weise konnten die Untersuchungen trotz extremer Winterbedingungen störungsfrei durchgeführt werden.

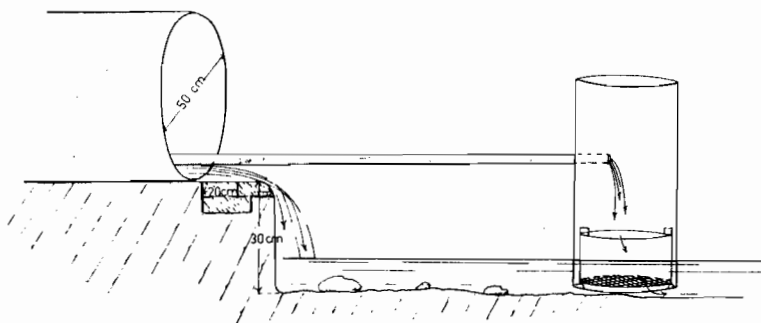


Abb. 2. Schematische Darstellung der Winterfanganlage und ihre Platzierung im Bach

Mit diesen beiden Fanganlagen haben wir über einen vollen Jahreszyklus (1. 5. 1962–30. 4. 1963) die Drift eines Anteiles der Wasserführung des Baches jeweils bei Sonnenaufgang und Sonnenuntergang eingeholt. Daß wir wirklich den abgefangenen Driftanteil als repräsentativ für den Gesamtquerschnitt des Baches ansehen können, zeigen die durch einen Versuch mit *Gammarus pulex* gewonnenen Verhältniszahlen. In der Nacht vom 11./12. 7. 1962 führten wir eine Kontrolle derart durch, daß wir neben der Driftfalle die Drift des übrigen Baches abfingen. Zur Zeit dieses Tests erfaßten wir ca. $\frac{1}{20}$ der Gesamtwasserführung des Baches in unserer Versuchsanlage. Wie aus dem nachstehenden Zahlenverhältnis ersichtlich, liegt die *Gammarus*-Drift des „Restbaches“ in einer zur Drift der Versuchsanlage entsprechenden Höhe.

Zahl der Gammariden in der Drift des Breitenbaches am 11./12. 7. 62:

von Sonnenuntergang 20 ²⁰ Uhr bis Sonnenaufgang 4 ²⁵ Uhr		
Versuchsanlage 1/20	Wasserführung	19/20 Restbach
192		3640

Driftuntersuchungen in kurzen Zeitintervallen im August 1962 zeigten uns, daß die verschiedenen Tierarten des Baches einen charakteristischen, artspezifischen Aktivitätsverlauf innerhalb einer 24-Stundenperiode besitzen. Um hierzu eingehende Versuche machen zu können, wurde die in den Abb. 3 und 4 dargestellte Anlage entwickelt. Da unsere Vorversuche ergeben hatten, daß wir durch Zweistundenintervall-Untersuchungen am besten ein Bild über die Aktivitätsrhythmik gewinnen konnten, wurde die Fanganlage entsprechend konstruiert.

Das Gerät ist in der Bachmitte auf einem Dreibock aufgehängt, in der Mitte befindet sich eine Scheibe mit acht Halterungen zum Einhängen von acht Sieben

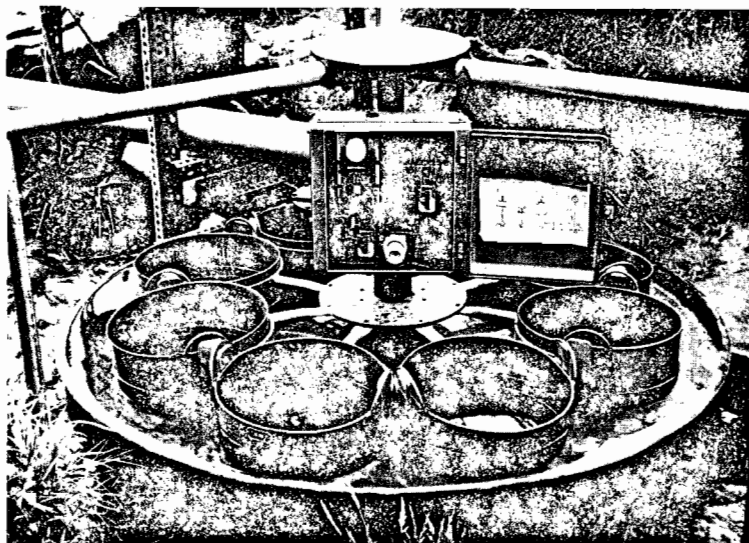


Abb. 3. Driftfanganlage für Untersuchungen im Zweistunden-Intervall, Blick auf den Schaltkasten

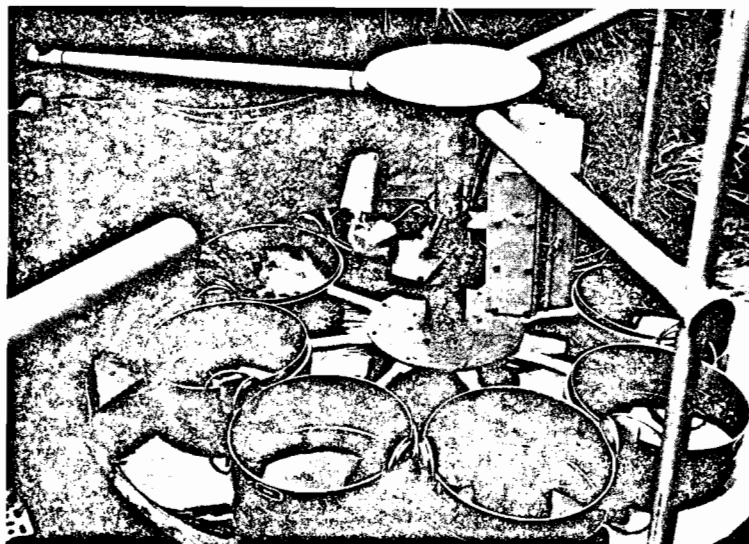


Abb. 4. Driftfanganlage für Untersuchungen im Zweistunden-Intervall, Ansicht auf den Wassereinflaß

(\varnothing 30 cm, Maschenweite 0,5 mm). Alle zwei Stunden erfolgt eine Achtefeldrotation durch einen Elektromotor (12 V, 60 W) über ein Zahnrad und Kettengetriebe. Die Energie liefert eine Batterie (12 V, 135 Amp/h), die über einen Zerhackler ein Uhrwerk betreibt. Relais und Endschalter geben den Schalt- resp. Abschaltkontakt. Die Siebe laufen 10 cm eingetaucht in einer Plastikwanne, um ein Austrocknen der

Proben zu verhindern. Durch die Anlage wurden 70–80 m³ Bachwasser/24 h filtriert.

Die Auswertung der eingesammelten Driftproben erfolgte täglich im Labor am lebenden Material. Zur Fixierung verwendeten wir 70%igen Alkohol, für die Hydracarinin das Gemisch nach VIETS (Eisessig, Alkohol und Glycerin).

Neben der bachabwärts gerichteten Drift von *Gammarus pulex* haben wir beobachtet, daß der Amphipode stromaufwärts wandert. Wir haben diese lokomotorische Aktivität mit der in Abb. 5 dargestellten Falle ebenfalls im Zweistundenintervall gemessen.

Der Vorteil dieser Freilandexperimente zur Analyse der Aktivitätsmuster von Fließwasserorganismen liegt vor allem darin, daß die Messungen unter vollkommen natürlichen, ungestörten oder auch nur beeinflussten Bedingungen erfolgen und

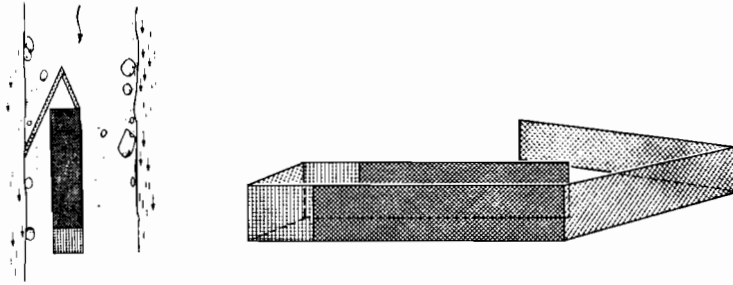


Abb. 5. Falle zur Kontrolle bachaufwärts gerichteter Wanderungen von *Gammarus pulex*. Rechts: Seitenansicht, links: schematische Darstellung der Fallenaufstellung am Bachufer

dazu an einem außerordentlich großen Tiermaterial. Hinzu kommt, daß die Untersuchungen mit dieser Methode mühelos über einen ganzen Jahreszyklus durchgeführt werden können. Unter diesen Verhältnissen sind Artefakte fast ausgeschlossen. Nachteilig bei Freilandexperimenten ist die Schwierigkeit, Außenfaktoren zu variieren bzw. sie bis auf einen variablen konstant zu halten.

D. Das Untersuchungsgebiet

Fast alle Beobachtungen und Untersuchungen wurden an dem 5 km von Schlitz entfernten Breitenbach durchgeführt (Abb. 6). Das Gewässer ist 1,7 km lang und mündet zwischen den Orten Pfordt und Frauombach in die Fulda. Quelle und Bachlauf liegen in der Buntsandsteinformation. Die Qualität des Wassers wird durch keinerlei Verunreinigungen beeinträchtigt. Unser Beobachtungspunkt liegt im oberen Drittel des Baches ca. 600 m unterhalb der Quelle. Die Quelle befindet sich auf dem Niveau von 272,4 m über NN, die Mündung auf 220,4 m über NN. Demnach beträgt das Gefälle des Baches insgesamt 52 m, so daß sich auf die Gesamtstrecke des Bachlaufes ein Durchschnittsgefälle von 1:32,7 ergibt. Die Wasserführung beträgt 30–50 l/sec, sie hält sich während des ganzen Jahres in diesen Grenzen und erreicht lediglich zur Zeit der Schneeschmelze Werte über 100 l/sec. Als höchste Strömungsgeschwindigkeit haben wir 0,70 m/sec gemessen.

Die Temperaturverhältnisse über einen Jahreszyklus (1962/63) sind in der Abb. 7 aufgetragen. Die Registrierung erfolgte mit einem Lambrecht-Fernthermographen, dessen Fühler 10 m unterhalb der Fanganlage in der Bachmitte ausgelegt war. Strömungsgeschwindigkeit und

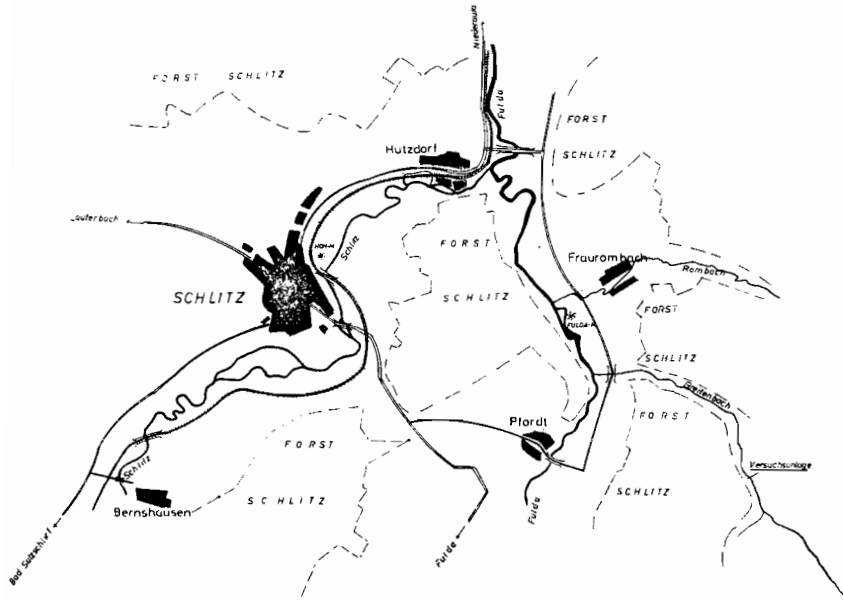


Abb. 6. Die geographische Lage des Untersuchungsgewässers

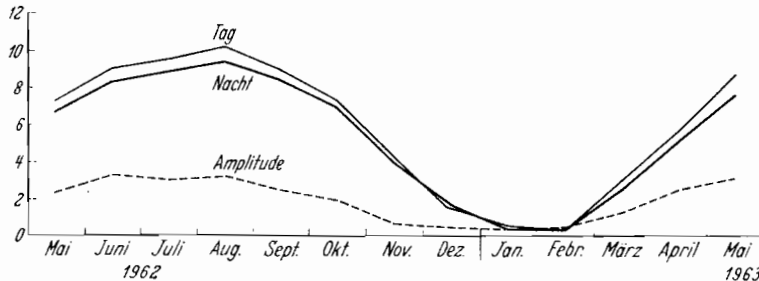


Abb. 7. Monatsmittel der Tag- und Nachttemperaturen im Breitenbach, 10 m unterhalb der Versuchsanlage, gestrichelte Linie: Monatsmittel der täglichen Temperaturdifferenzen

Turbulenz dieses Baches bedingen, daß Temperaturunterschiede zwischen Bachmitte und Ufer sowie in der Längsrichtung des Gewässers über eine Strecke von 50 m kleiner als $0,1^{\circ}\text{C}$ sind. Die höchsten Werte wurden im Monat August, die niedrigsten im Januar/Februar registriert. Der von Ost nach West verlaufende Bach erhält in der Zeit von 12⁰⁰ bis 15⁰⁰ Uhr die stärkste Sonneneinstrahlung, die höchsten Wassertempera-

turwerte liegen deshalb in den frühen Nachmittagsstunden. Der in den Jahren 1960—63 beobachtete Maximalwert der Wassertemperatur betrug 14°C . Die täglichen Temperaturdifferenzen erreichten maximal 6°C .

Zur kontinuierlichen Lichtmessung wurde ein Aktinograph nach Robitzsch-Fuess verwendet. Die Monatsmittel der Tageslichtsummen (Globalstrahlung, $\text{cal}/24\text{ h, cm}^2$) vom Jahr 1962/63 sind in der Abb. 8 aufgetragen. Diese Abbildung enthält zugleich die Tages- und Nacht-längen im Verlaufe des Jahres, bezogen auf den Ort Schlitz.

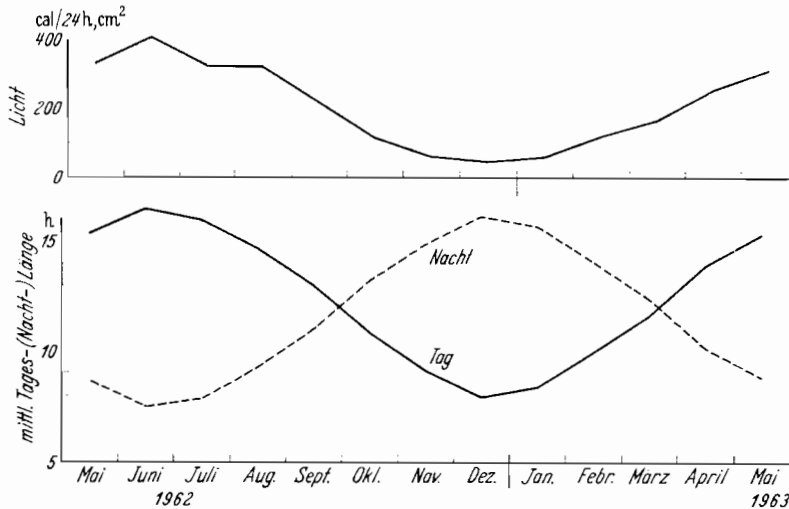


Abb. 8. Monatsmittel der Aktinograph-Aufzeichnungen ($\text{cal}/24\text{ h} \cdot \text{cm}^2$) des Jahres 1962/63 und mittlere monatliche Tages- und Nacht-längen im Jahreslauf für $9^{\circ}30'$ östlich Greenwich. (Tag = Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang, Nacht = Sonnenuntergang bis Sonnenaufgang)

E. Die Fauna des Breitenbaches

Vor einer Darstellung der eigentlichen Untersuchungen soll ein Überblick über die bisher bekannten Tierarten des Breitenbaches gegeben werden.

1. **Turbellaria.** *Polycelis cornuta* (JOHNSON), *Planaria gonocephala* DUGÉS.

2. **Hydracarina** (H. W. SCHMIDT det.). *Sperchon glandulosus* KOENICKE, *Sperchon setiger* THOR, *Sperchon squamosus* KRAMER, *Sperchon brevirostris* KOENICKE, *Sperchon denticulatus* KOENICKE, *Lebertia salebrosa* KOENICKE, *Lebertia lineata* THOR, *Lebertia stigmatifera* THOR, *Lebertia dubia* THOR, *Lebertia sefvei* WALTER, *Lebertia crenophila* VIETS, *Lebertia rivolorum* VIETS, *Lebertia rufipes* KOENICKE, *Atractides gibberipalpis* PIERSIG, *Atractides nodipalpis* VIETS, *Hygrobates norvegicus* (THOR), *Hygrobates nigromaculatus* (LEBERT), *Hygrobates calliger* PIERSIG, *Hygrobates fluvialtilis* (STRÖM), *Protzia eximia* (PROTZ).

3. Amphipoda. *Gammarus pulex pulex* KOCH, *Niphargus aquilex schellenbergi* KARAMAN.

4. Gastropoda. *Bythinella compressa* v. FRAUENFELD.

5. Ephemeroptera (KIMMINS det.). *Baetis vernus* CURTIS, *Baetis rhodani* CURTIS.

6. Plecoptera (BERNSTEIN det.). *Brachyptera risi* (MORTON), *Protone-mura auberti* ILLIES, *Protonemura intricata* RIS, *Amphinemura standfussi* RIS, *Nemoura cinerea* (RETZIUS), *Nemoura cambrica* (STEPHENS), *Nemoura erratica* CLAASEN, *Nemoura mortoni* RIS, *Nemurella picteti* KLA-PALEK, *Leuctra nigra* KEMPNY, *Leuctra prima* KEMPNY, *Leuctra digitata* KEMPNY, *Isoperla görtzi* ILLIES, *Chloroperla torrentium* (PICTET).

7. Trichoptera (DÖHLER det.). *Rhyacophila fasciata* HAGEN, *Rhyacophila nubila* ZETTERSTEDT, *Agapetus fuscipes* CURTIS, *Ptilocolepus granulatus* PICTET, *Wormaldia occipitalis* PICTET, *Plectrocnemia conspersa* CURTIS, *Tinodes rostocki* McLACHLAN, *Hydropsyche pellucidula* CURTIS, *Hydropsyche siltalai* nov. spec. (*instabilis* auct. pt., syn. *instabilis* MOSELY 1939), *Oecetis lacustris* PICTET, *Odontocerum albicorne* SCOPOLI, *Limnephilus rhombicus* L., *Limnephilus lunatus* CURTIS, *Limnephilus nigriceps* ZETTERSTEDT, *Limnephilus auricula* CURTIS, *Limnephilus extricatus* McLACHLAN, *Limnephilus hirsutus* PICTET, *Limnephilus sparsus* CURTIS, *Potamophylax nigricornis* PICTET, *Potamophylax stellatus* f. *latipennis* CURTIS, *Potamophylax luctuosus* PILLER, *Stenophylax permistus* McLACHLAN, *Micropterna sequax* McLACHLAN, *Micropterna lateralis* STEPHENS, *Halesus radiatus* f. *interpunctatus* ZETTERSTEDT, *Halesus digitatus* SCHIRANK, *Chaetopteryx villosa* FABRICIUS, *Drusus annulatus* STEPHENS, *Parachiona picicornis* PICTET, *Apatania fimbriata* PICTET, *Silo pallipes* FABRICIUS, *Sericostoma pedemontanum* McLACHLAN.

8. Neuroptera. *Osmylus chrysops* L., *Sialis fuliginosa* PICTET.

9. Hemiptera. *Velia caprai* TAMMANINI.

10. Coleoptera (STEFFAN det.). *Elmis maugetii* LATREILIE, *Oulimnius tuberculatus* (P. MÜLLER), *Limnius volckmaris* (PANZER).

11. Simuliidae (CARLSSON det.). *Odagmia ornata* MEIGEN, *Eusimulium costatum* FRIEDRICHS.

12. Cyclostomata. *Petromyzon planeri* BLOCH.

13. Pisces. *Salmo trutta* f. *fario* L.

F. Ergebnisse der Driftuntersuchungen

In Tabelle 1 zeige ich den Umfang des bearbeiteten Tiermaterials und die Anzahl der driftenden Tiergruppen.

In Tabelle 2 sind von den Tierarten, die wir eingehend untersucht haben, die Driftwerte pro Monat eingetragen.

Tabelle 1. Gesamtzahl der Driftfänge im Breitenbach im Zeitraum 1. 5. 1962 bis 30. 11. 1963

Tiergruppe	Anzahl der gefangenen Organismen
Amphipoda . .	176181
Ephemeroptera	73542
Plecoptera . .	5173
Trichoptera . .	5239
Simuliidae . .	8347
Sonst. Diptera	431
Coleoptera . .	1287
Hydracarina .	7973
Turbellaria . .	14162

Trotz der Wechsel in der Fangmethode läßt sich aus dieser Tabelle ablesen, daß *Gammarus* seine höchste Driftaktivität im Juni hat, daß sich bei den Insektenlarven die Driftaktivität im Juli, also bei den letzten Häutungsstadien vor dem Flug resp. vor der Verpuppung steigert und daß die höchsten Werte der Driftaktivität von *Polycelis cornuta* in den Wintermonaten gefunden wurden, während im Sommer ihre Driftaktivität fast erlischt.

Tabelle 2. Die pro Monat eingebrachte Drift einiger Tierarten im Zeitraum von Mai 1962 bis November 1963 (die Abstände bedeuten Wechsel in der Fangmethode, d.h. Veränderungen des Wasserdurchlaufs)

Zeit	Anzahl Organismen/Monat			
	<i>Gammarus pulex</i>	<i>Baetis vernalis</i> u. <i>Baetis rhodani</i>	<i>Eusimulium costatum</i> u. <i>Simulium</i> sp.	<i>Polycelis cornuta</i>
Mai 1962	1171	446	—	—
Juni	10640	577	—	18
Juli	6459	1098	—	11
August	4687	687	—	32
September	2025	256	—	40
Oktober	2010	76	—	240
November	9967	559	97	8339
Dezember	6929	621	180	2300
Januar 1963	4625	509	202	1508
Februar	4823	285	137	2596
März*	(2961)	(100)	(44)	(1297)
April	2641	2428	106	198
Mai	11289	7869	284	172
Juni	32044	13869	446	25
Juli	22735	25958	3893	779
August	15836	9983	1838	437
September	11869	4611	509	328
Oktober	18098	2136	135	498
November	6538	1469	432	314

* Im Monat März nur 14 Beobachtungstage.

Nachtaktive Tiergruppen	Tagaktive Tiergruppen
Amphipoda	Hydracarina
Ephemeroptera	Trichoptera
Plecoptera	
Trichoptera	
Simuliidae	
Coleoptera	
Turbellaria	

Bei den im Tag-Nachtintervall durchgeführten Driftuntersuchungen stellte sich heraus, daß zwischen Tag und Nacht erhebliche Zahlen-

unterschiede in der Drift bestehen. Die meisten der im Breitenbach vorkommenden Tierarten können dementsprechend auf Grund ihrer Driftaktivität zur Gruppe der nachtaktiven Tiere gestellt werden, während nur wenige der tagaktiven Tiergruppe zugeordnet werden müssen.

Lediglich die Ordnung der Trichoptera zeigt ein uneinheitliches Bild, sie besitzt tagaktive und nachtaktive Arten. Neuere Untersuchungen von H. W. SCHMIDT haben gezeigt, daß die Gattung *Lebertia* (Hydracarina) nachtaktiv ist.

G. Spezielle Untersuchungen zur Tagesperiodik an Fließwasser-Organismen

I. Grundmuster der 24-Stundenperiodik

Das Phänomen der Tagesperiodik ist von Medizinern und Biologen an einer großen Zahl von Objekten untersucht worden. ASCHOFF (1954,

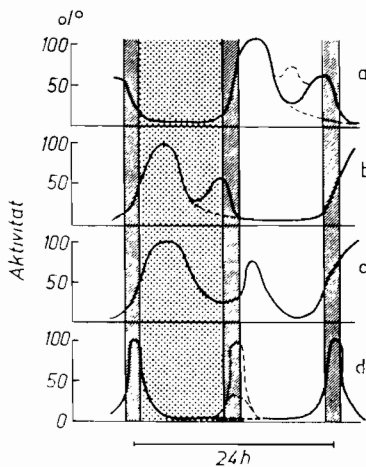


Abb. 9. Aktivitätsmuster der Tagesperiodik. Grundformen a und b Bigeminus licht- und dunkelaktiver Tiere; c Mischbigeminus; d Hypothetisches Muster dämmerungsaktiver Tiere (Punktierte Linien: Varianten, Schraffur: Dämmerung). Aus ASCHOFF 1957

1957, 1960, 1962), BÜNNING (1963) und CLOUDSLEY-THOMPSON (1961) haben das bisher auf diesem Gebiet Erreichte dargestellt. In der Natur zeigt jeder Organismus im Verlauf von 24 Stunden Phasen der Ruhe und der Aktivität. ASCHOFF (1957) hat aus der Fülle der vorliegenden Einzelarbeiten Grundmuster der 24-Stundenperiodik aufgestellt (Abb. 9). Bei den Driftuntersuchungen im Zweistundenintervall fanden wir bei den Bachorganismen Typen dieser Grundmuster der 24-Stundenperiodik.

Der mögliche Einwand, daß die Drift beispielsweise durch periodische Schwankungen des Wasserstandes ausgelöst werden könnte, kann entkräftet werden: Steigen und Fallen des Wasserstandes im Breitenbach

nach starken Niederschlägen oder in Trockenperioden erfolgen in unregelmäßig wechselnden kurzen bzw. sehr langen Zeiträumen von Stunden oder mehreren Wochen. Ein Zusammenfallen mit der 24-Stundenperiode konnte bisher nicht beobachtet werden.

Wichtig erscheint es mir, hier zu Beginn hervorzuheben, daß wir nicht gefunden haben, daß eine Tierart immer streng über einen ganzen Jahreszyklus einer Form des Grundmusters der Aktivitätsverteilung folgt, sondern daß im Verlaufe eines Jahres verschiedene Varianten eines

Grundmusters durchlaufen werden können, offenbar in Anpassung an Variationen von Außenfaktoren. Auch können unter verschiedenen geographischen Breiten Verhältnisse eintreten, die die Periodik einer Tierart unterdrücken (PEIPONEN 1962).

II. Analyse des Aktivitätswechsels bei *Gammarus pulex*

Wir haben bereits gesagt, daß *Gammarus pulex* zur Gruppe der nachtaktiven Tiere gehört. Die Tabelle 3 soll nun den Grad der Nachtaktivität des Tieres im Laufe der Untersuchungszeit zeigen.

Tabelle 3. Die Tag-Nachtdrift von *Gammarus pulex* pro Stunde im Zeitraum 1. Mai 1962 bis 30. November 1963

(Tag: Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang, Nacht: Sonnenuntergang bis Sonnenaufgang).

Monat	Drift/h		Drift/h Tag-Nacht- Verhältnis
	Tag	Nacht	
Mai 1962	1,0	2,6	1:2,6
Juni	9,1	25,8	1:2,8
Juli	4,3	12,3	1:2,9
August	3,8	10,4	1:2,7
September	1,9	4,6	1:2,4
Oktober	1,1	4,1	1:3,7
November	7,0	18,1	1:2,6
Dezember	3,4	12,1	1:3,6
Januar 1963	4,5	7,5	1:1,7
Februar	5,2	8,4	1:1,6
März	6,0	7,7	1:1,3
April	2,1	7,7	1:3,7
Mai	16,4	29,8	1:1,8
Juni	58,4	82,5	1:1,4
Juli	28,8	42,1	1:1,5
August	22,7	35,0	1:1,5
September	12,1	37,2	1:3,1
Oktober	16,3	39,3	1:2,4
November	7,5	19,8	1:2,6

Neben der oben beschriebenen Drift konnten wir in den Monaten Mai bis Juli 1963 eine hohe Aufwanderungsaktivität von *Gammarus pulex* nachweisen. Die Abb. 10 zeigt das Ergebnis der in Zweistundenintervallen gewonnenen Aufwanderungsaktivität und der Drift am gleichen Punkte des Baches.

Die Identität des Kurvenverlaufes in Form eines Bigeminus läßt die beiden Möglichkeiten, den Aktivitätswechsel von *Gammarus pulex* anhand der Aufwanderung oder der Drift zu messen, als gleichberechtigt

erscheinen. Da aber nach unseren bisherigen Untersuchungen die Aufwanderung nur während einer kurzen Zeitspanne beobachtet wurde, haben wir uns für die Driftuntersuchungen zur Analyse der Tagesrhythmik entschieden.

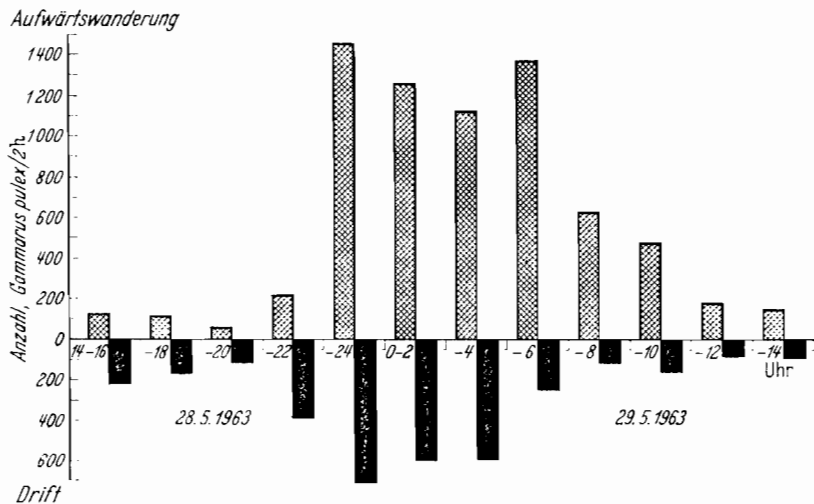


Abb. 10. Die Aufwärtswanderung und Drift von *Gammarus pulex* am 28./29. 5. 1963 an einem Punkt des Baches. Ordinate: Anzahl *Gammarus pulex* in Aufwärtswanderung und Drift pro 2 h; Abszisse: Tageszeit in Stunden

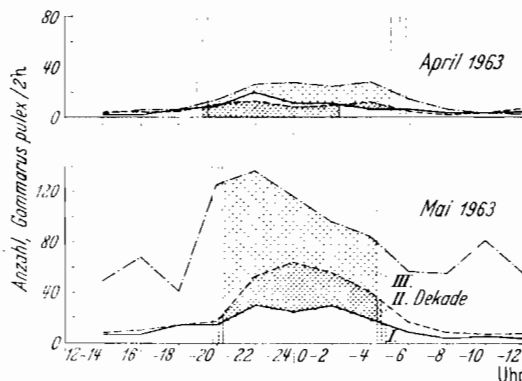


Abb. 11. Dekadennittelwerte der *Gammarus*-Drift pro 2 Stunden in den Monaten April und Mai 1963 — I. Dekade, - - - II. Dekade, - · - · - III. Dekade. Senkrechte Linien markieren den mittleren Sonnenaufgang und Sonnenuntergang innerhalb einer Dekade. Abszisse: Tageszeit in Stunden

Zu Beginn seien hier die Dekaden-Mittelwerte der Drift von *Gammarus* von acht Monaten vorgelegt (Abb. 11—17).

Wir gewinnen daraus einen Überblick über Lage und Ausprägung der Aktivitätsmaxima und -minima und über das Driftniveau, das in

zeitlichen Abständen steigt und fällt. Das Hauptmaximum, im April und Mai sowie in den Monaten Oktober und November nur schwach ausgebildet, ist während der drei Sommermonate um so stärker ausgeprägt, je höher die absoluten Driftwerte in den Dekaden liegen. Das

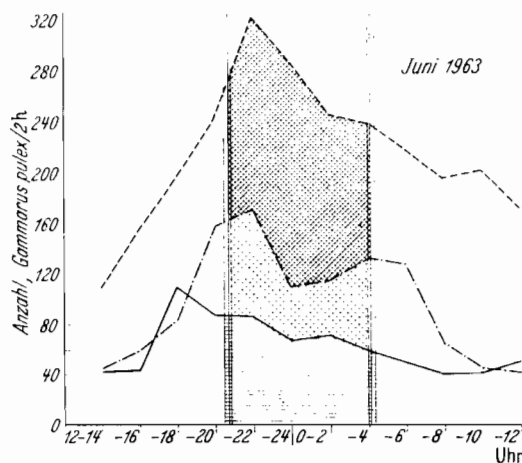


Abb. 12. Dekadenmittelwerte der *Gammarus*-Drift pro 2 Stunden im Monat Juni 1963. Zeichenerklärung s. Abb. 11

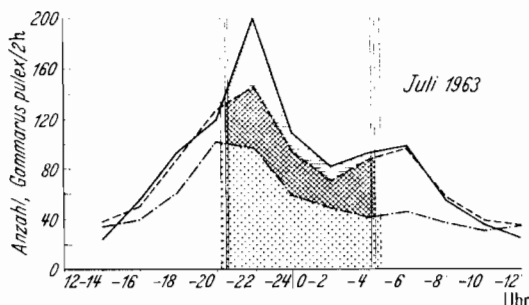


Abb. 13. Dekadenmittelwerte der *Gammarus*-Drift pro 2 Stunden im Monat Juli 1963. Zeichenerklärung s. Abb. 11

Nebenmaximum ist in den Sommermonaten nur schwach ausgebildet. Das Hauptmaximum fällt fast immer in die erste Nachthälfte, kann aber auch in die Tagphase vorverschoben sein (1. Junidekade, 3. Julidekade, Abb. 12 und 13). Auffällig ist, wie weit der Anstieg zum Maximum dieses nachtaktiven Tieres in den Tag hineinreicht. Das Minimum der Periode liegt durchweg in den Mittags- oder frühen Nachmittagsstunden.

Betrachten wir einige typische Einzelaktivitätsaufzeichnungen über ein volles Jahr, so kommen wir zu folgenden Resultaten:

1. Dem täglichen Aktivitätswechsel von *Gammarus pulex* liegt der Bigeminus zugrunde mit einem Hauptmaximum zu Beginn der Dunkel-

phase und einem Nebenmaximum kurz vor Ende der Nacht (14.—16. 8. 1962 und 22.—24. 4. 1963, Abb. 18 und 19).

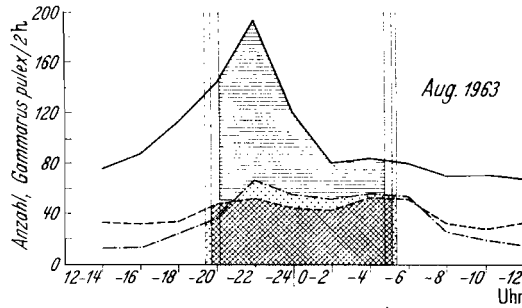


Abb. 14. Dekadenmittelwerte der *Gammarus*-Drift pro 2 Stunden im Monat August 1963. Zeichenerklärung s. Abb. 11

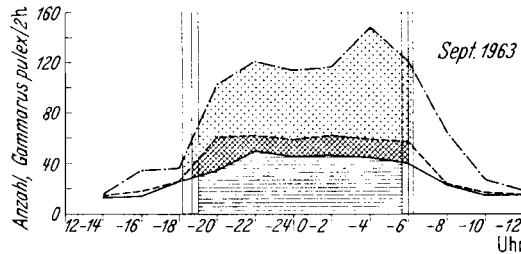


Abb. 15. Dekadenmittelwerte der *Gammarus*-Drift pro 2 Stunden im Monat September 1963. Zeichenerklärung s. Abb. 11

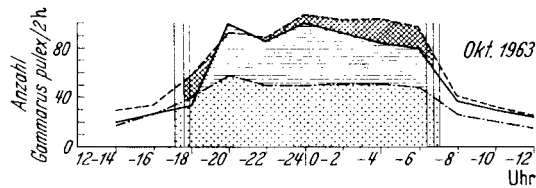


Abb. 16. Dekadenmittelwerte der *Gammarus*-Drift pro 2 Stunden im Monat Oktober 1963. Zeichenerklärung s. Abb. 11

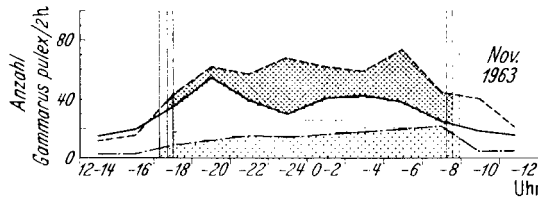


Abb. 17. Dekadenmittelwerte der *Gammarus*-Drift pro 2 Stunden im Monat November 1963. Zeichenerklärung s. Abb. 11

2. Mit der Zunahme der Nachtlänge über 12 Stunden hinaus erkennt man die Ausbildung eines 2. Nebenmaximums (3.—5. 10. 62, 20. bis

22. 12. 62. Abb. 18). Im Februar 1963 ist bei sehr niedrigen Absolutwerten der Aktivitätsverlauf unklar (Abb. 19).

3. Nach Durchlaufen einer klaren Bigeminuszeit (April 1963) setzt im Mai (ca. 8 $\frac{1}{2}$ -Stundemacht) sichtbar das Unterdrücken des Nebenmaximums ein, das im Juni vollzogen ist (Abb. 20).

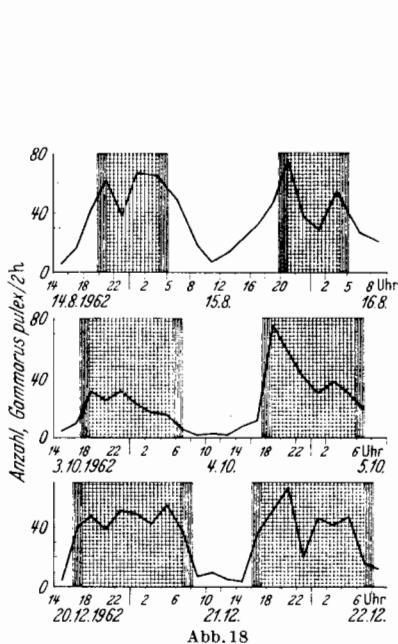


Abb. 18

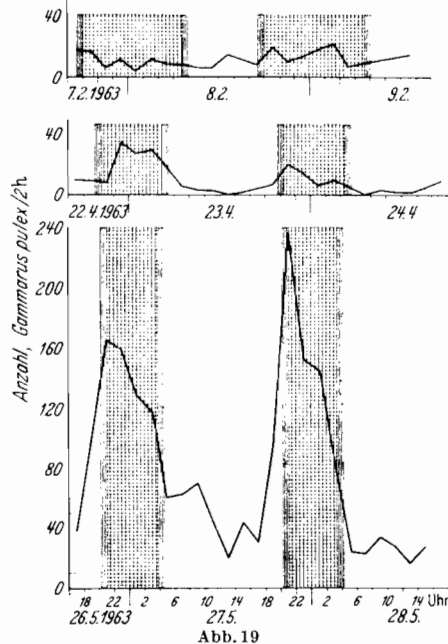


Abb. 19

Abb. 18. Aktivitätswechsel von *Gammarus pulex* in den Monaten August, Oktober und Dezember 1962. Ordinate: Anzahl driftender *Gammarus pulex* pro 2 h; Abszisse: Tageszeit in Stunden

Abb. 19. Aktivitätswechsel von *Gammarus pulex* in den Monaten Februar, April und Mai 1963. Ordinate: Anzahl driftender *Gammarus pulex* pro 2 h; Abszisse: Tageszeit in Stunden

Es werden also offenbar in Abhängigkeit von der Länge der Dunkelzeit, die in Abb. 21 gezeigten Varianten des Aktivitätsgrundmusters im Jahreszyklus durchlaufen.

Damit wird festgestellt, daß sich die Figuration des Aktivitätsverlaufes unter dem Einfluß der Nachtlänge ändert. Bei der Frage nach dem Einfluß durch andere Außenfaktoren auf die Form einzelner Aktivitätswechsel tritt die Schwierigkeit der Trennung tagesperiodisch sich ändernder Faktoren wie Licht und Temperatur im Freilandexperiment auf, die in den meisten Fällen keine eindeutige Zuordnung von Varianten des Aktivitätsverlaufes zu einem dieser Faktoren zuläßt. Die Abb. 22 zeigt, daß der Ausfall des 2. Maximums sowohl durch die größere Lichtmenge am 1. 8. 1963 wie auch durch die dadurch bedingte hohe Temperaturdifferenz hervorgerufen sein kann.

Abb. 23 zeigt die Vorverlegung des Hauptmaximums in die Nachmittagsstunden (Driftintervall 16⁰⁰—18⁰⁰ Uhr). Eine konstante Hochdruckwetterlage (27. 5.—10. 6. 1963), die hohe Tageslichtsummen und hohe Bachwassertemperaturen mit sich brachte, bewirkte an sechs von acht Untersuchungstagen die genannte Vorverlegung des Hauptmaxi-

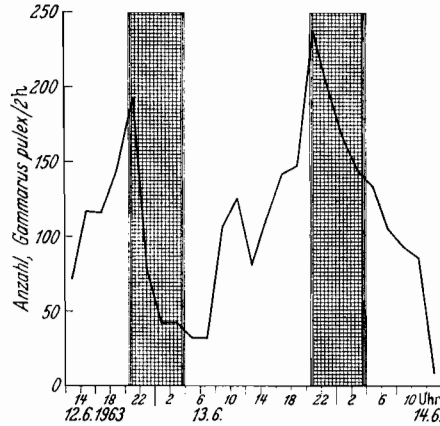


Abb. 20. Typischer, eingipfliger Aktivitätsverlauf von *Gammarus pulex* im Juni 1963. Ordinate: Anzahl driftender *Gammarus pulex* pro 2 h; Abszisse: Tageszeit in Stunden

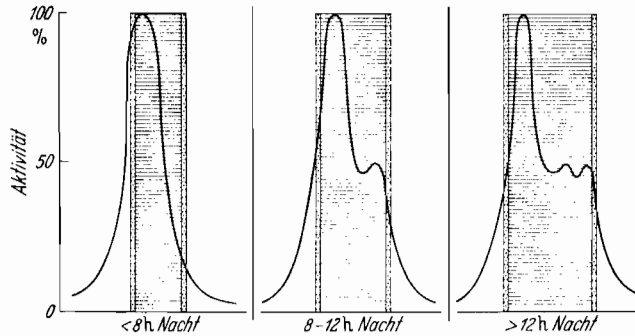


Abb. 21. Varianten des Aktivitätsgrundmusters von *Gammarus pulex* im Jahreszyklus

munis. Dieselbe Erscheinung trat bei entsprechenden Licht- und Temperaturverhältnisse an vier von den elf Beobachtungstagen der 3. Julidekade auf.

Wenden wir uns nun der Frage nach dem Zeitgeber für den Aktivitätswechsel von *Gammarus pulex* zu, der die Synchronisation des möglichen endogenen Rhythmus des Tieres auf die 24-Stundenperiode bewirkt, so kommt in erster Linie der Hell-Dunkelwechsel in Betracht.

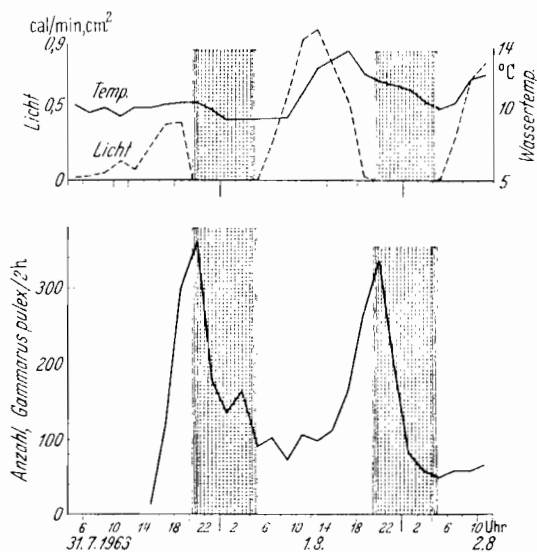


Abb. 22. Aktivitätswechsel von *Gammarus pulex* in zwei aufeinanderfolgenden 24-Stundenperioden mit unterschiedlicher Wassertemperatur und Lichtintensität. Ordinate oben links: Wassertemperatur in °C, oben rechts: Aktinographaufzeichnungen in cal min, cm². Ordinate unten: Anzahl driftender *Gammarus pulex* pro 2 h; Abszisse: Tageszeit in Stunden

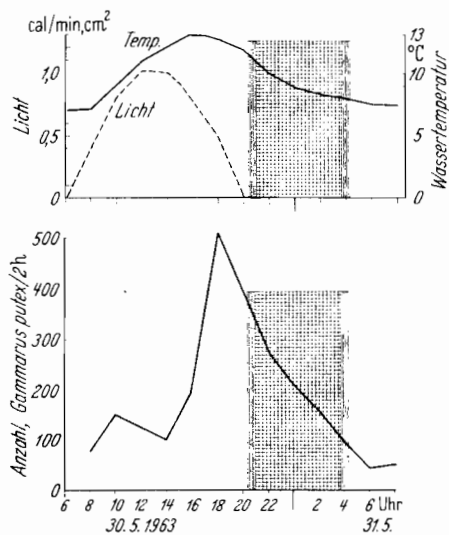


Abb. 23. Aktivitätswechsel von *Gammarus pulex* bei hohen Wassertemperaturen und hoher Lichtintensität. Ordinate oben links: Wassertemperatur in °C, oben rechts: Aktinographaufzeichnungen in cal/min, cm²; Ordinate unten: Anzahl driftender *Gammarus pulex* pro 2 h; Abszisse: Tageszeit in Stunden

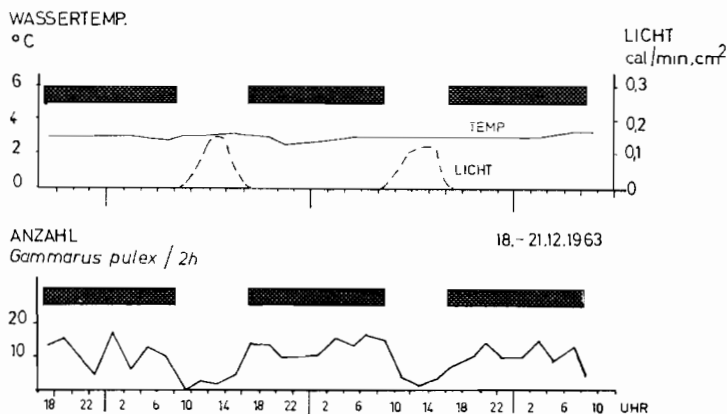


Abb. 24. Aktivitätswechsel von *Gammarus pulex* bei nahezu konstanter Wassertemperatur. Ordinate oben links: Wassertemperatur in °C, oben rechts: Aktinographaufzeichnungen in cal/min, cm², Ordinate unten: Anzahl driftender *Gammarus pulex* pro 2 h; Abszisse: Tageszeit in Stunden

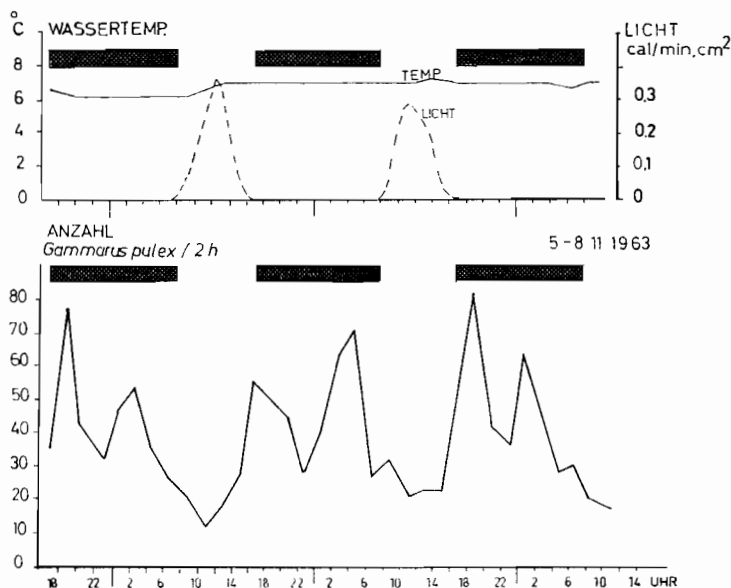


Abb. 25. Aktivitätswechsel von *Gammarus pulex* bei nahezu konstanter Wassertemperatur. Ordinate oben links: Wassertemperatur in °C, oben rechts: Aktinographaufzeichnungen in cal/min, cm², Ordinate unten: Anzahl driftender *Gammarus pulex* pro 2 h; Abszisse: Tageszeit in Stunden

Abb. 24 und 25 zeigen Aktivitätsabläufe in Wintermonaten, wo die Wassertemperatur nahezu konstant ist. Die Synchronisation auf den Hell-Dunkelwechsel ist in diesen Beispielen deutlich ausgeprägt.

III. Analyse des Aktivitätswechsels bei den Baetiden

Die beiden im Breitenbach vorkommenden Ephemeropteren-Arten, *Baetis vernus* und *Baetis rhodani* sind in ihren Larvenstadien nur schwer unterscheidbar. BOULE (1963) stellte fest, daß beide Arten sich in ihrer

Tabelle 4. Die Tag-Nachtdrift von *Baetis vernus* und *Baetis rhodani* pro Stunde im Zeitraum 1. Mai 1962 bis 30. November 1963

(Tag: Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang, Nacht: Sonnenuntergang bis Sonnenaufgang.)

Monat	Dritt/h		Dritt/h Tag-Nacht- Verhältnis
	Tag	Nacht	
Mai 1962	0,1	1,6	1:16,0
Juni	0,03	2,5	1:83,0
Juli	0,1	4,3	1:43,0
August	0,1	2,3	1:23,0
September	0,02	0,8	1:40,0
Oktober	0,01	0,2	1:20,0
November	1,1	0,6	1:0,5
Dezember	1,1	0,7	1:0,6
Januar 1963	0,8	0,7	1:0,9
Februar	0,5	0,4	1:0,8
März*	0,3	0,2	1:0,7
April	1,0	8,3	1:8,3
Mai	1,6	36,5	1:22,8
Juni	4,2	82,1	1:19,5
Juli	6,4	108,4	1:16,9
August	2,0	39,2	1:19,6
September	1,8	17,9	1:9,9
Oktober	2,2	4,4	1:2,0
November	1,8	4,4	1:2,4

* Im Monat März 1963 nur 14 Beobachtungstage.

Eientwicklung unterscheiden. Während *Baetis rhodani* eine kurze 12—15tägige Eientwicklung hat, verläuft die Embryonalentwicklung von *B. vernus* mit einer Diapause. Das hat zur Folge, daß erst im Januar die Larvenstadien von *Baetis vernus* auftreten und etwa in der zweiten Julihälfte die Flugzeit beginnt. Die Larven von *B. rhodani* dominieren in den Spätsommer-, Herbst- und Wintermonaten. Die Flugzeit dieser Art setzt im April ein. Wenn auch der Entwicklungsablauf beider Arten noch nicht restlos aufgeklärt ist, so können wir doch für unsere Untersuchungen aus dem bisher Bekannten festhalten, daß die steigenden und sehr hohen Driftwerte der Baetiden im Juni und Juli der Art *B. vernus* zuzuordnen sind.

Wie *Gammarus pulex* zeigen auch beide *Baetis*-Arten eine Driftaktivität bei Nacht. Die Tabelle 4 zeigt den Grad der Nachtaktivität im Verlauf der Untersuchungszeit.

Im Vergleich zu *Gammarus pulex* ist die Nachtaktivität der Baetiden in den Frühjahrs-, Sommer- und Herbstmonaten, gemessen an ihrer Drift sehr viel stärker ausgeprägt. Die starke Fluktuation in den Verhältniszahlen der Drift pro Stunde in den Monaten Mai—Oktober 1962

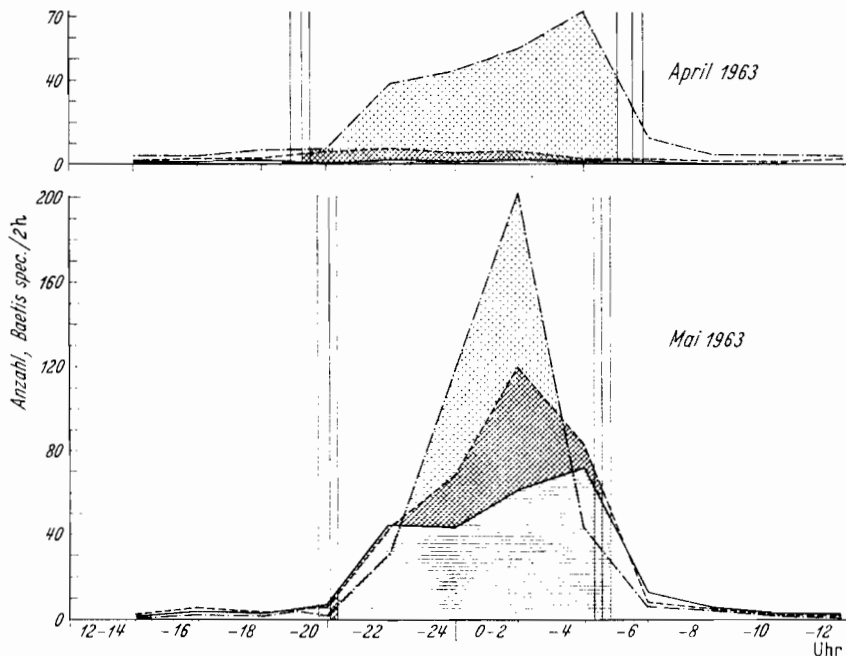


Abb. 26. Dekadenmittelwerte der Baetidendrift pro 2 Stunden in den Monaten April und Mai 1963. — I. Dekade, - - - - - II. Dekade, - · - · - III. Dekade. Senkrechte Linien markieren den mittleren Sonnenuntergang und Sonnenaufgang innerhalb der Dekade. Abszisse: Tageszeit in Stunden

gegenüber der gleichen Zeit des Jahres 1963 ist auf das wesentlich geringere Material des Jahres 1962 zurückzuführen. (Driftfänge von *Baetis vernus* und *B. rhodani* Mai bis Oktober 1962 — 3140 Larven, Mai bis Oktober 1963 — 66520 Larven.)

Bemerkenswert ist, daß von November 1962 bis März 1963 die Drift pro Tagstunde größer ist als pro Nachtstunde.

Es ist weiter festzustellen, daß die beiden *Baetis*-Arten offenbar dasselbe Aktivitätsgrundmuster besitzen. Denn obwohl zeitweise beide Larvenformen nebeneinander in der Drift vorkommen, zeitweise dagegen nur eine Art vertreten ist, sind die Bilder des Aktivitätsverlaufes der Baetiden im Jahreszyklus so, als ob sie von einer Tierart stammten.

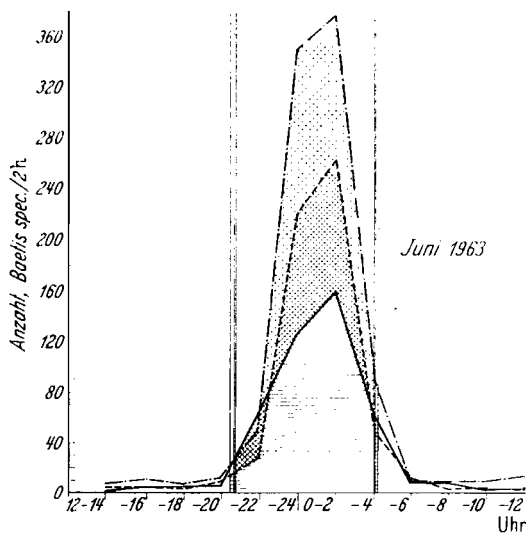


Abb. 27. Dekadenmittelwerte der Baetidendrift pro 2 Stunden im Monat Juni 1963.
Zeichenerklärung s. Abb. 26

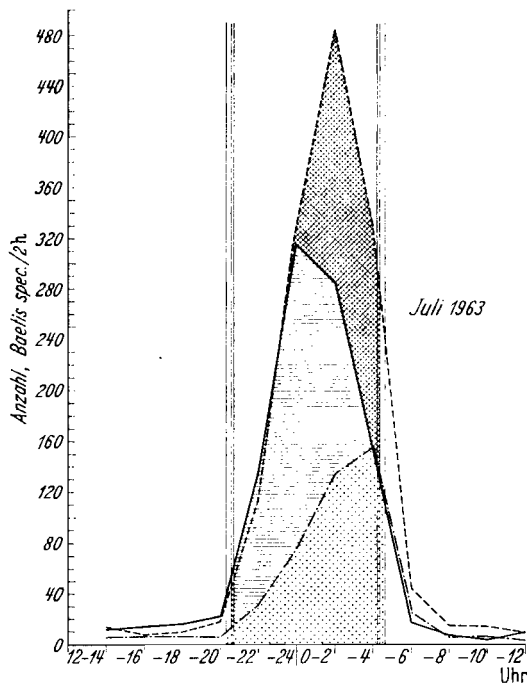


Abb. 28. Dekadenmittelwerte der Baetidendrift pro 2 Stunden im Monat Juli 1963.
Zeichenerklärung s. Abb. 26

Die über die Dekaden gemittelten *Baetis*-Driftaufzeichnungen von April bis November 1963 zeigen große Unterschiede in der Driftmenge auch innerhalb eines Monats. Kontinuierlich steigert sich die Driftaktivität in den Monaten April, Mai, Juni und Juli. Nach Eintritt der

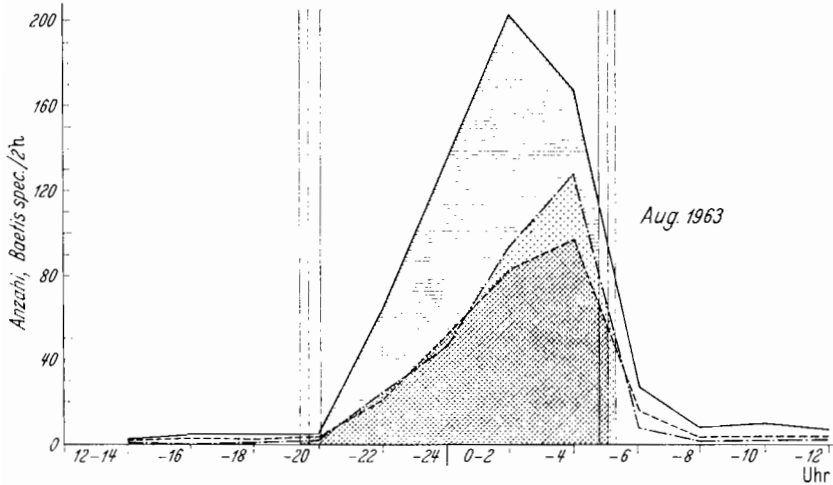


Abb. 29. Dekadenmittelwerte der Baetidrift pro 2 Stunden im Monat August 1963.
Zeichenerklärung s. Abb. 26

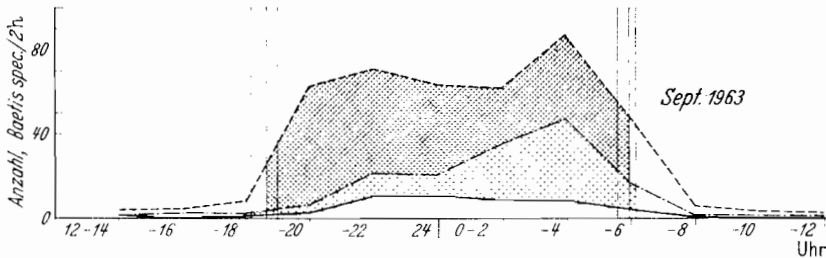


Abb. 30. Dekadenmittelwerte der Baetidrift pro 2 Stunden im Monat September 1963.
Zeichenerklärung s. Abb. 26

Flugzeit von *Baetis vernus* Mitte Juli erfolgt dann ein steiler Abfall der Drift in der dritten Julidekade. Die Befunde sind in den Abb. 26 bis 32 dargestellt.

Wir erkennen auf diesen Bildern den Wechsel im Aktivitätsmuster von der zweigipfeligen zur eingipfeligen Kurve von der 2. zur 3. Mai-dekade (Abb. 26) und die gegenläufige Entwicklung von der 2. zur 3. Augustdekade (Abb. 29). Der Übergang zur dreigipfeligen Kurve (Abb. 32) mit einem Hauptmaximum und zwei vorgelagerten Nebenmaxima ist in der ersten Novemberdekade vollzogen.

Die Variationen des Grundmusters, bei dem es sich um einen Alternans handelt, möchte ich anhand von Einzelaktivitätsaufzeichnungen erläutern.

Auf den Abb. 33 und 34 sehen wir die typische Alternanskurve, das Hauptmaximum liegt in der zweiten Nachthälfte, das Nebenmaximum geht diesem in der ersten Nachthälfte voraus.

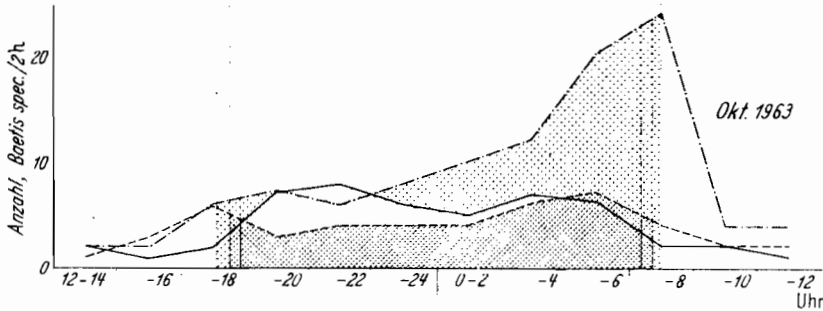


Abb. 31. Dekadenmittelwerte der Baetidendrift pro 2 Stunden im Monat Oktober 1963.
Zeichenerklärung s. Abb. 26

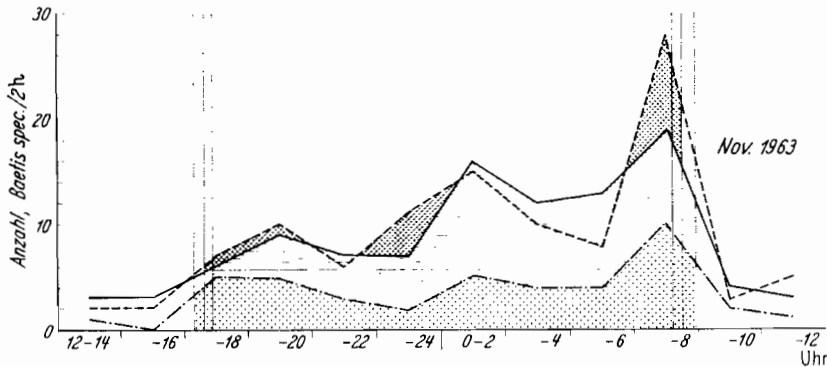


Abb. 32. Dekadenmittelwerte der Baetidendrift pro 2 Stunden im Monat November 1963.
Zeichenerklärung s. Abb. 26

In den Wintermonaten (Abb. 35) wird mit wachsender Nachtlänge die Kurve dreigipfelig.

Auch bei dem eingipfiligen Aktivitätsverlauf (Abb. 36) ist noch zu erkennen, daß das Maximum um oder nach Mitternacht liegt. Es läßt sich weiterhin verfolgen, daß sich das Hauptmaximum mit länger werdender Nacht von der Mitternacht gegen Sonnenaufgang verschiebt (Abb. 32, 33, 34, 35).

Fassen wir die Grundmustervariationen wieder schematisch zusammen, so erhalten wir die in Abb. 37 dargestellte Figuration des Aktivitätswechsels in den verschiedenen Jahreszeiten. Bei der Frage nach der

Wirkung der beiden Faktoren Licht und Temperatur auf den Aktivitätsverlauf gelten die gleichen Einschränkungen wie bei *Gammarus pulex*. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß wir in den Sommermonaten feststellen konnten, daß offenbar Beziehungen zwischen der Tageslichtsumme bzw. der Temperatur und der Höhe der Driftaktivität bestehen.

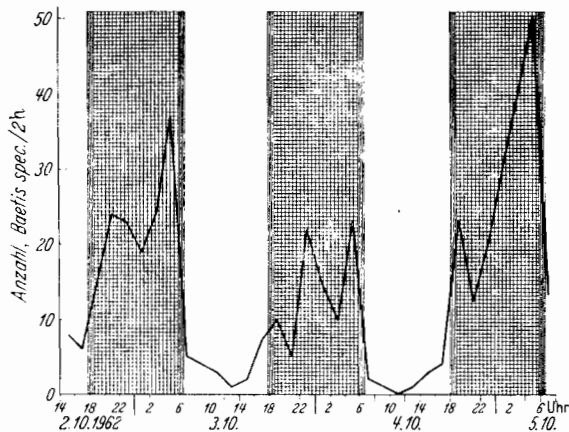


Abb. 33. Aktivitätswechsel von *Baetis* spec. im Monat Oktober 1962. Ordinate: Anzahl driftender Baetislarven pro 2 h; Abszisse: Tageszeit in Stunden

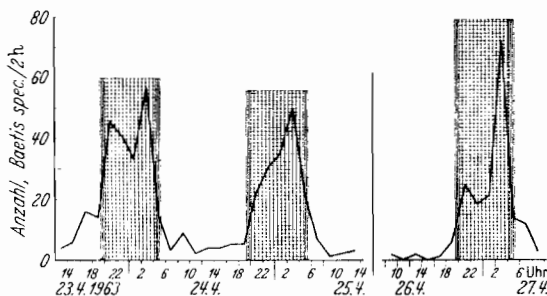


Abb. 34. Aktivitätswechsel von *Baetis* spec. im Monat April 1963. Ordinate: Anzahl driftender Baetidenlarven pro 2 h; Abszisse: Tageszeit in Stunden

Die in den Abb. 38 bis 41 dargestellten Beispiele zeigen, daß hohe Tageslichtsummen (bzw. hohe Temperatur) die Driftmenge der Baetiden herabsetzen.

Zur Isolierung der Außenfaktoren Licht und Temperatur haben wir folgende Versuche durchgeführt.

Innerhalb von Zeiten weitgehend stabiler Großwetterlagen, die unseren Feldversuchen einen, wie ich sagen möchte, gleichartigen Hintergrund gaben, wurde der Breitenbach auf 60 m oberhalb der Fanganlage verdunkelt. Dies erfolgte mit lichtundurchlässigen Plastikfolien, die

jederseits ca. 0,5 m über den Ufersaum herausgeführt wurden. Mit einem handelsüblichen Luxmeter (B. Lange/Berlin, Typ Standard II)

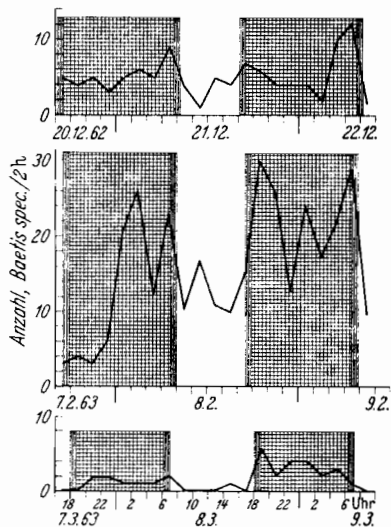


Abb. 35. Aktivitätswechsel von *Baetis spec.* in den Monaten Dezember 1962, Februar und März 1963. Ordinate: Anzahl driftender Baetislarven pro 2 h; Abszisse: Tageszeit in Stunden

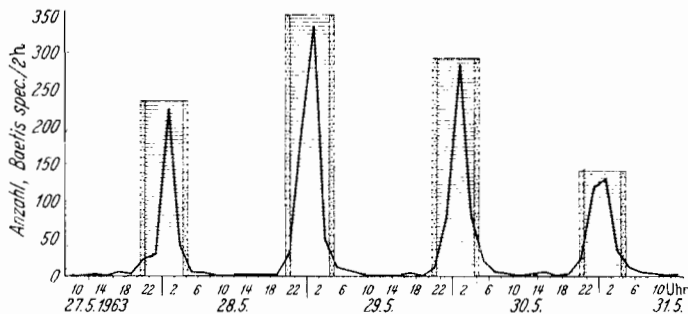


Abb. 36. Aktivitätswechsel von *Baetis spec.* im Monat Mai 1963. Ordinate: Anzahl driftender Baetislarven pro 2 h; Abszisse: Tageszeit in Stunden

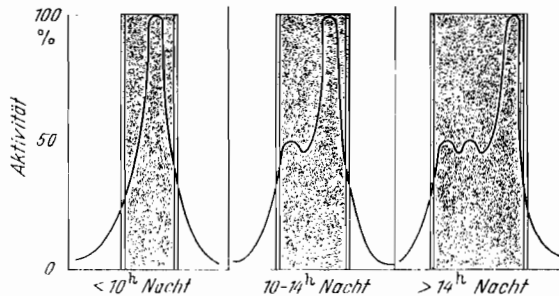


Abb. 37. Varianten des Aktivitätsgrundmusters von *Baetis vernus* und *B. rhodani* im Jahreszyklus

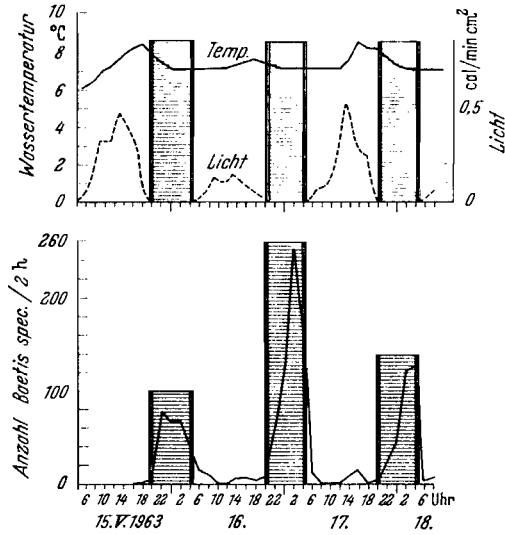


Abb. 38

Abb. 38—41. Aktivitätswechsel von *Baetis spec.* bei unterschiedlicher Wassertemperatur und Lichtintensität. Ordinate oben links: Wassertemperatur in °C, oben rechts: Aktinographaufzeichnungen in cal/min, cm², Ordinate unten: Anzahl driftender Baetislarven pro 2 h; Abszisse: Tageszeit in Stunden

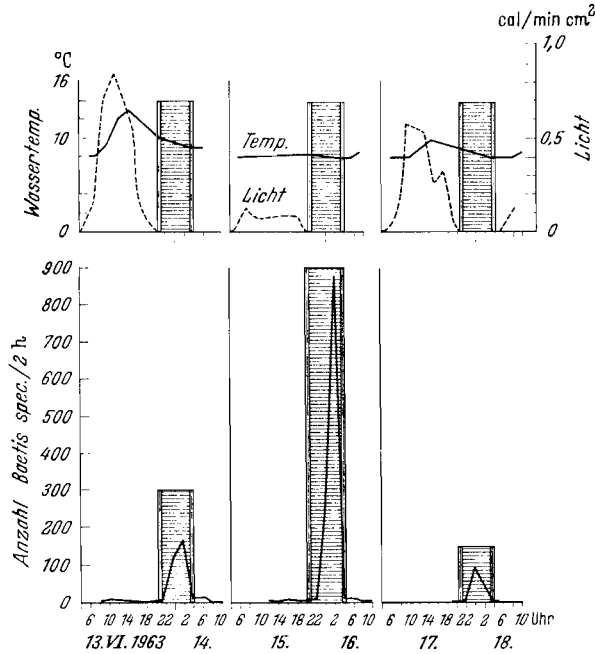


Abb. 39

konnten wir kein Licht unter der Folie messen. Natürlich können wir nicht behaupten, daß auf der ganzen Strecke im strengen Sinne Dauerdunkel geherrscht hätte. Die Wirkung aber, die mit der Abdunkelung des Baches erreicht wurde, war außerordentlich stark. Die folgende Tabelle 5 gibt die Driftaktivität der Baetiden vor, während und nach der 72stündigen Verdunkelung wieder.

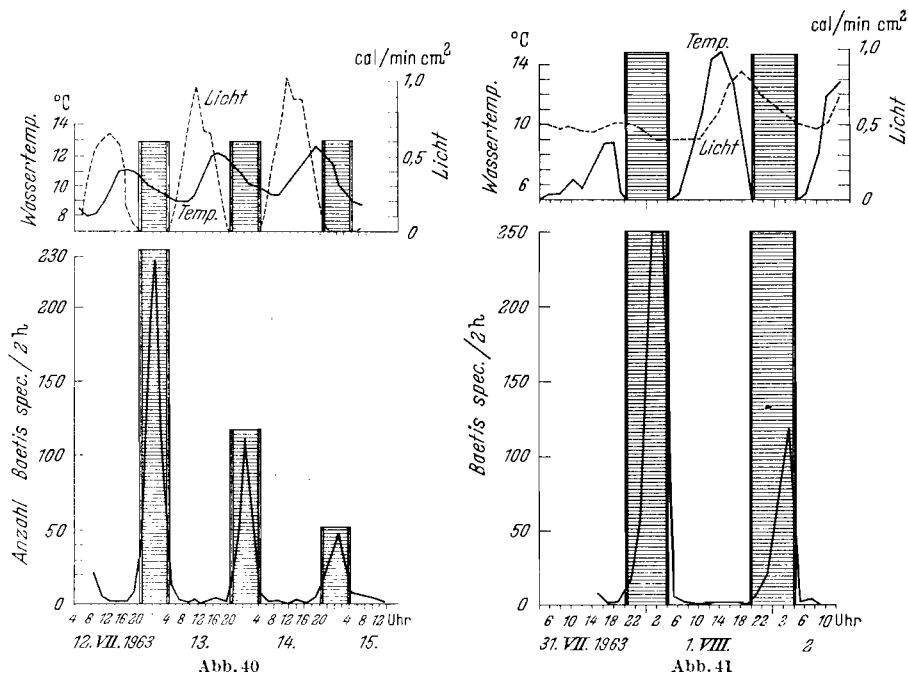


Tabelle 5. Höhe der Nachtdrift (Sonnenuntergang bis Sonnenaufgang) der Baetis-Larven in Verdunkelungsversuchen in den Monaten Juli, September und Oktober 1963

Zeit	Vor Verdunkelung			Während Verdunkelung			Nach Verdunkelung		
	3. Tag	2. Tag	1. Tag	1. Tag	2. Tag	3. Tag	1. Tag	2. Tag	3. Tag
8. 7. bis 15. 7. 63	837	542	476	2949	3282	2801	506	220	112
13. 9. bis 22. 9. 63	118	89	75	364	959	847	355	144	63
16. 10. bis 22. 10. 63	19	15	19	94	146	230	100	71	66

Im Monat Juli wurde weiterhin ein Verdunkelungsversuch durchgeführt, der zeigte, daß der in den ersten Tagen erkennbare Effekt der Driftsteigerung nach dem dritten Tage merklich abklingt (Tabelle 6).

Tabelle 6. Höhe der Nachdrift (Sonnenuntergang bis Sonnenaufgang) in einem vom 16.—23. 7. 1963 durchgeführten 16Stündigen Verdunkelungsversuch

Vor Verdunkelung		Während Verdunkelung								Nach Verdunkelung		
14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.	23.	24.	25.	26.7.
220	112	338	1127	1633	1466	1037	727	641	454	380	413	317

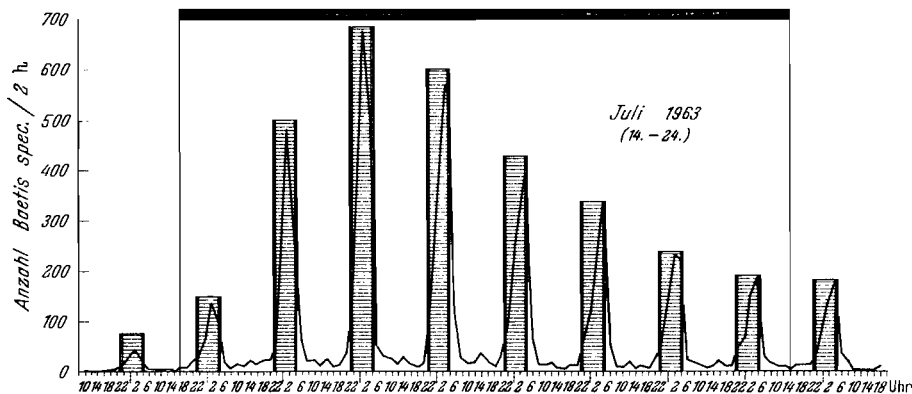


Abb. 42. Aktivitätswechsel von *Baetis spec.* bei Verdunkelung des Baches. Ordinate: Anzahl driftender Baetislarven pro 2 h; Abszisse: Tageszeit in Stunden

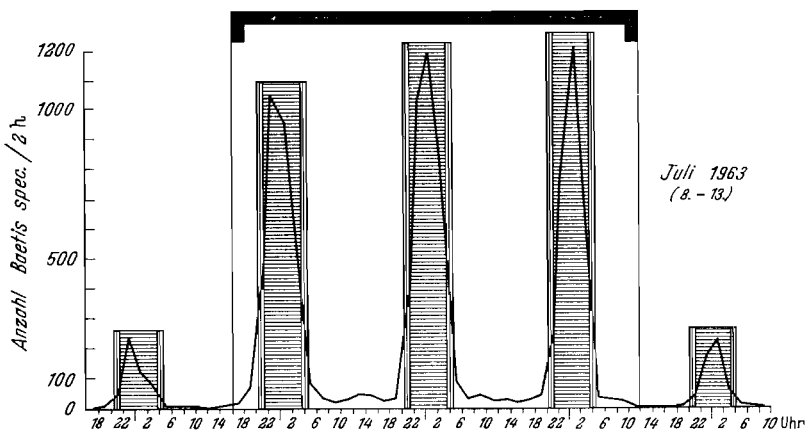


Abb. 43. Aktivitätswechsel von *Baetis pec.* bei Verdunkelung des Baches. Ordinate: Anzahl driftender Baetislarven pro 2 h; Abszisse: Tageszeit in Stunden

Vergleichen wir die Verdunkelungsversuche während mehrerer Monate (Abb. 42, 43, 44), so ergibt sich, abgesehen von dem Driftnstieg, eine besonders scharfe und klare Ausprägung der nach Abb. 37 zu fordernden Grundmustersvariante.

Der Aktivitätsverlauf von *Baetis vernus* bei Dauerlicht wurde in Driftuntersuchungen im Polarsommer Schwedisch-Lapplands beobachtet. Von meiner Arbeit in Schwedisch-Lappland war mir bekannt, daß in den Bächen dort in den Sommermonaten die Larve von *Baetis vernus* weit verbreitet ist und in hohen Abundanzwerten auftritt. Es handelt sich also um die gleiche Art, die auch im Breitenbach in den Monaten Juni und Juli die Baetidrift bestimmt.

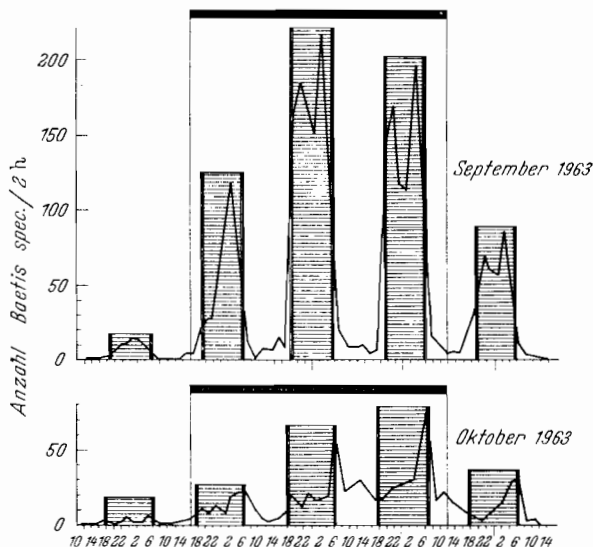


Abb. 44. Aktivitätswechsel von *Baetis spec.* bei Verdunkelung des Baches in den Monaten September und Oktober 1963. Ordinate: Anzahl driftender Baetislarven pro 2 h; Abszisse: Tageszeit in Stunden

Aus diesem Grunde konnten wir die Vergleiche über den Aktivitätsverlauf in verschiedenen geographischen Breiten anstellen.

Zunächst möchte ich die Lage unserer Untersuchungsorte angeben:

1. 50° 40' nördlicher Breite, Breitenbach.
2. 59° 30' nördlicher Breite, Bach unweit des Ortes Kopparberg (Einzugsgebiet des Mälarsees).
3. 66° 55' nördlicher Breite, Tjatjesjokk (Zufluß zum See Saggat, Einzugsgebiet des Lule Älv).

In Abb. 45 sind die Lichtverhältnisse der beiden nördlichen Untersuchungsorte über 24 Stunden dargestellt. Beim Untersuchungsort Breitenbach liegt der Hell-Dunkelwechsel, entsprechend der längeren Nacht (7½ Stunden) im Vergleich zum Untersuchungsort Kopparberg (4 Stunden) nur nach außen im Kurvenbild verschoben.

Das Ergebnis war nun, daß im Dauerlicht des Polarsommers kein Rhythmus im Aktivitätsverlauf von *Baetis vernus* erkennbar war.

Wir haben im Zweistundenintervall Paralleluntersuchungen an einem Bach (Abb. 46A und B) und Untersuchungen an aufeinanderfolgenden Tagen durchgeführt (Abb. 46C und D).

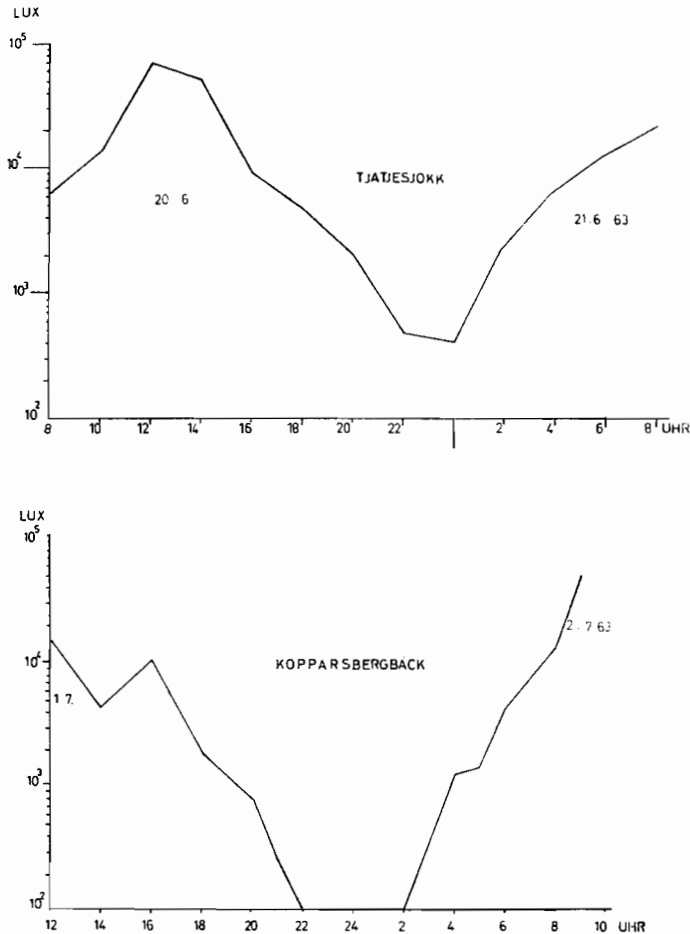


Abb. 45. Im 2-Stunden-Intervall gemessene Beleuchtungsstärke an den Untersuchungspunkten Tjatesjokk und Kopparsbergbäck. Ordinate: Beleuchtungsstärke in Lux; Abszisse: Tageszeit in Stunden

Über die Untersuchungen am Tjatesjokk hinaus wurden Tests in verschiedenen Gewässern nördlich des Polarkreises durchgeführt. Das Resultat blieb das gleiche: Weder *Baetis vernus* noch — das möge an dieser Stelle mit erwähnt sein — die Simuliidae noch verschiedene Arten der Ordnung Plecoptera zeigten in ihrer Driftaktivität bei Fehlen des Hell-Dunkelwechsels im arktischen Sommer einen tagesrhythmischen Wechsel von Aktivität und Ruhe.

Die 4-Stundennacht von Mittelschweden reichte aber ebenso wie die $7\frac{1}{2}$ -Stundennacht im Breitenbach aus, um bei allen genannten Tiergruppen ausgeprägte Nachtmaxima zu induzieren (Abb. 47 und 48).

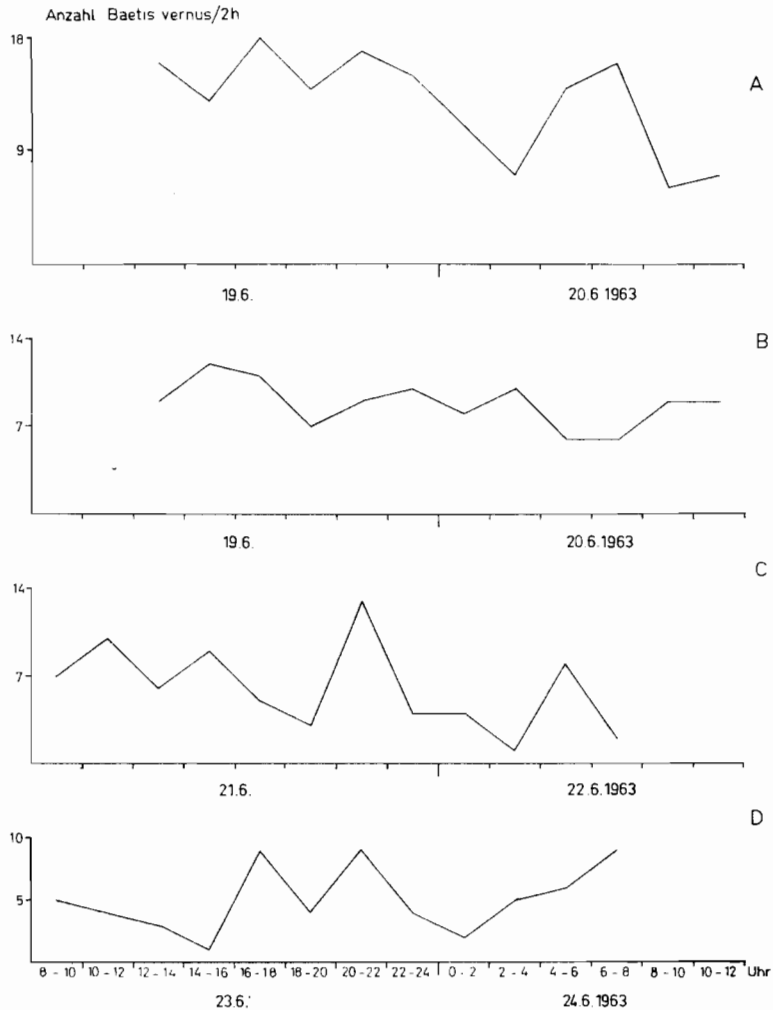


Abb. 46. Aktivitätswechsel von *Baetis vernus* in Dauerlicht des Polarsommers. (Tjatjesjokk) A und B zeitgleiche Drittmessungen an einer Meßstelle, C und D an aufeinanderfolgenden Tagen. Ordinate: Anzahl driftender Baetislarven pro 2 h; Abszisse: Tageszeit in Stunden

Fassen wir die Beobachtungen an den Larven der beiden untersuchten Ephemeropterenarten zusammen, so zeigt sich:

1. Die Baetidenlarven durchlaufen im Jahreszyklus offenbar in Abhängigkeit von der Länge der Nacht typische Grundmustervarianten des Aktivitätswechsels.

2. Die Verdunkelungsversuche ändern den Rhythmus des Aktivitätsverlaufes nicht, bedingen aber eine wesentliche Verstärkung der Driftaktivität.

3. Im Dauerlicht des Polarsommers ist eine Tagesperiodik der Baetidenlarven nicht zu erkennen, und das Niveau der Driftaktivität ist sehr niedrig.

Sowohl die Verdunkelungsversuche einerseits wie auch die Beobachtungen im nordischen Sommer andererseits sowie auch die Gegenläufigkeit

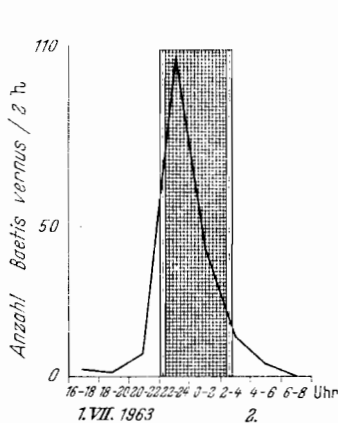


Abb. 47

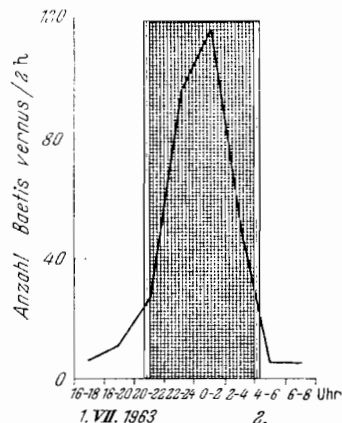


Abb. 48

Abb. 47. Aktivitätswechsel von *Baetis vernus* im Koppbergsbäck (Mittelschweden) am 1. 7. bis 2. 7. 1963. Ordinate: Anzahl driftender Baetislarven pro 2 h; Abszisse: Tageszeit in Stunden

Abb. 48. Aktivitätswechsel von *Baetis vernus* und *B. rhodani* im Breitenbach am 1. 7.—2. 7. 1963. Ordinate: Anzahl driftender Baetislarven pro 2 h; Abszisse: Tageszeit in Stunden

von hoher Tageslichtsumme (Temperatur) und Driftaktivität (Abb. 38 bis 41) deuten darauf hin, daß die Lichtintensität maßgeblich die Höhe der Driftaktivität mitbestimmt und daß das Fehlen eines Hell-Dunkelwechsels resp. das Nichterreichen eines bestimmten niedrigen Schwellenwertes der Lichtintensität die Tagesperiodik ausschalten kann. Unsere weiteren Untersuchungen sollen sich besonders mit dieser Frage befassen.

IV. Analyse der Tagesperiodik bei *Eusimulium costatum*

Die Simuliidae sind im Breitenbach in mehreren Gattungen und Arten vertreten, die im Larvenstadium schwer zu unterscheiden sind. Nur für die Zeit von Juni bis August können wir nach der Bestimmung der Larven (Dr. G. CARLSSON, Lund/Schweden det.) sagen, daß es sich um eine einheitliche Population und zwar um *Eusimulium costatum* handelt, die nach unseren Beobachtungen im Jahre 1963 ab Mai gleichmäßig herangewachsen ist. Analog zu den Baetiden, deren Driftaktivität in

den Larvenstadien vor der Flugreife zunimmt, konnten wir bei *Eusimulium costatum* gegen den Verpuppungstermin Ende Juli eine steigende Driftaktivität registrieren, wie aus der folgenden Tabelle 7 ersichtlich wird.

Der Aktivitätsverlauf von *Eusimulium costatum* während der Sommermonate zeigt ein Nachtmaximum, das sich im Monat August gegen Sonnenaufgang verlagert (Abb. 49).

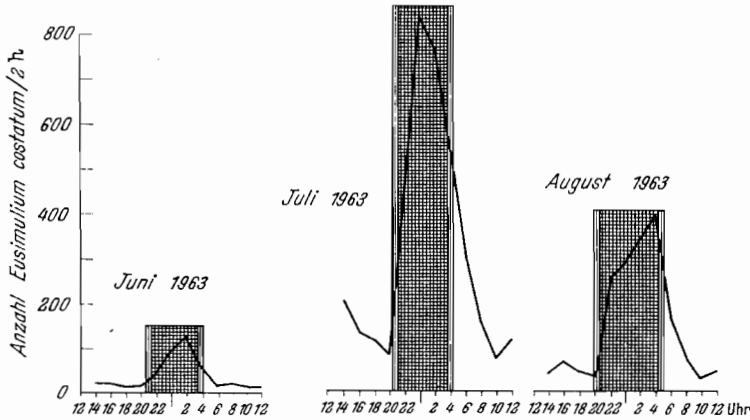


Abb. 49. Aktivitätswechsel von *Eusimulium costatum* in den Monaten Juni, Juli und August 1963. Ordinate: Anzahl driftender Larven von *Eusimulium costatum* pro 2 h über einen Monat summiert. Abszisse: Tageszeit in Stunden, die eingezeichneten Dämmerungs- und Nachtzeiten wurden jeweils über den Monat gemittelt

Tabelle 7. Die Tag-Nachtdrift von *Eusimulium costatum* pro Stunde in den Monaten Juni, Juli und August 1963

(Tag: Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang, Nacht: Sonnenuntergang bis Sonnenaufgang.)

Monat	Drift/h		Drift/h Tag-Nacht- Verhältnis
	Tag	Nacht	
Juni 1963	0,4	2,1	1:5,3
Juli	2,5	12,4	1:4,9
August	1,6	5,8	1:3,6

Die Einzelaufzeichnungen des Aktivitätswechsels lassen erkennen, daß während der Lichtzeit ein mehr oder weniger gut ausgeprägtes, aber nicht fest fixiertes Nebenmaximum auftritt, das im Monat Juni fehlt (Abb. 50 und 51).

Eine Wirkung hoher oder geringer Lichtsummen oder Temperaturen auf den Aktivitätsverlauf zeichnen sich auf den Abb. 50 und 51 mit stark wechselnden Wetterbedingungen nicht ab. Daß aber dem Licht offenbar

doch eine wesentliche Bedeutung zukommt, haben uns die Verdunkelungsversuche gezeigt. Während im Gegensatz zu *Baetis* die Driftmenge von *Eusimulium* in der Verdunkelungszeit stark reduziert wird, steigert sich die Drift der Larven bei Aufhebung der Verdunkelung auf das Dreifache. Mit neu einsetzender Verdunkelung fällt die Driftmenge auf den früheren Wert ab (Abb. 52).

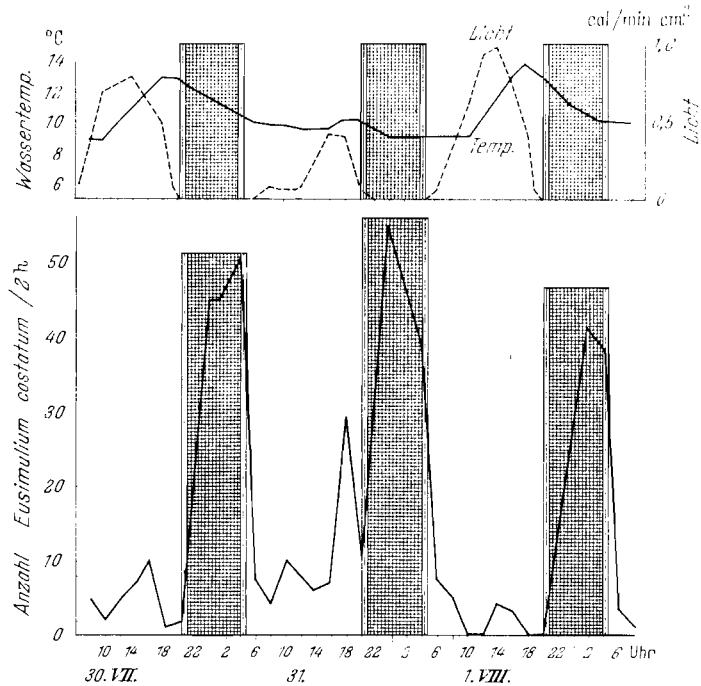


Abb. 50

Abb. 50 und 51. Einzelaufzeichnungen des Aktivitätswechsels von *Eusimulium costatum* in Beziehung zur Wassertemperatur und Lichtintensität. Ordinate oben links: Wassertemperatur in °C, oben rechts: Aktinographaufzeichnungen in cal/min, cm², Ordinate unten: Anzahl driftender Larven von *Eusimulium costatum*; Abszisse: Tageszeit in Stunden

V. Analyse der Tagesperiodik bei *Polycelis cornuta*

Im Breitenbach treten zwei Planarienarten auf, die entgegen den Vorstellungen von VOIGT (1892 und 1903) keine scharfe Zonierung im Bachverlauf zeigen. Zwar findet man *Planaria gonocephala* im Mittel- und Unterlauf häufiger als im Oberlauf, doch tritt sie schon nahe der Quelle mit *Polycelis cornuta* vergesellschaftet auf. Die Abundanzwerte von *Polycelis cornuta* liegen über den ganzen Bach ungleich höher als die von *Planaria gonocephala*. *Planaria* ist in der Drift nur ganz vereinzelt angetroffen worden. Demgegenüber zeigt *Polycelis* ein sehr

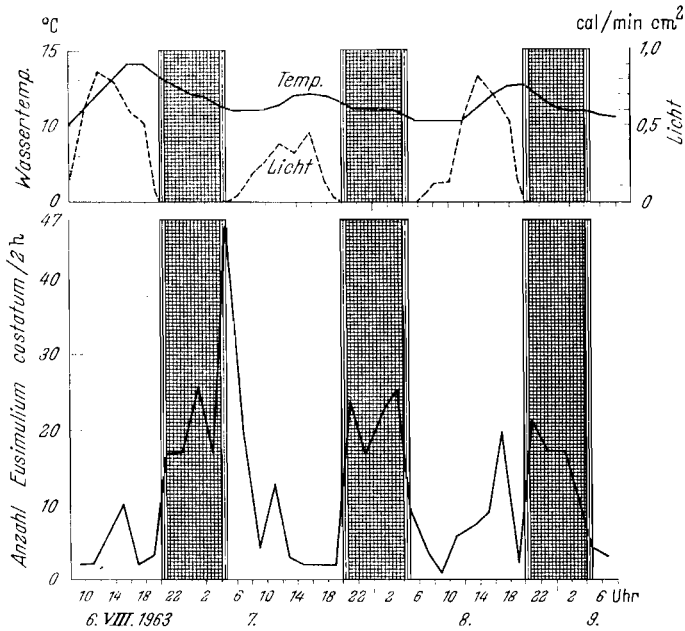


Abb. 51

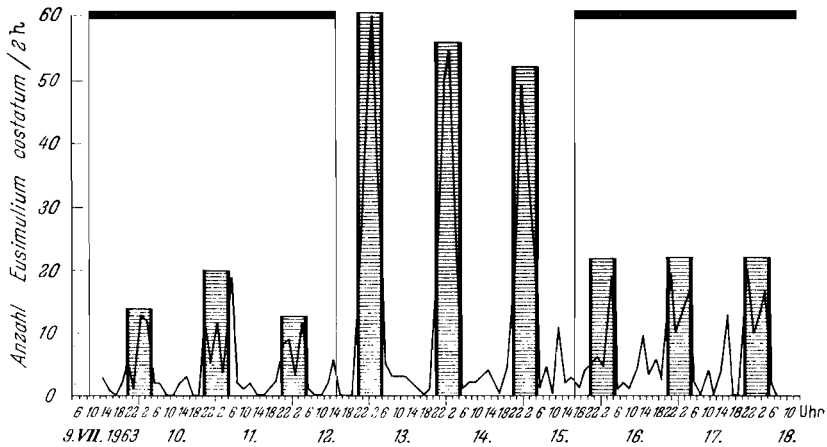


Abb. 52. Aktivitätswechsel von *Eusimulium costatum* vor, während und nach der Verdunkelung. Ordinate: Anzahl driftender Larven von *Eusimulium costatum*; Abszisse: Tageszeit in Stunden

spezifisches Verhalten im Jahresverlauf der Drift, wie die folgende Tabelle erkennen läßt.

Im Winterhalbjahr 1962/63 konnten wir einen steilen Driftanstieg mit fallender Wassertemperatur beobachten mit einem Optimum bei

Tabelle 8. Die Tag-Nachtdrift von *Polycelis cornuta* pro Stunde im Zeitraum
1. 11. 1962 bis 30. 11. 1963

(Tag: Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang, Nacht: Sonnenuntergang bis Sonnenaufgang).

Monat	Drift/h		Drift/h Tag-Nacht- Verhältnis
	Tag	Nacht	
November 1962	1,9	4,3	1:2,3
Dezember	1,1	4,2	1:3,5
Januar 1963	1,1	2,6	1:2,4
Februar	2,9	4,6	1:1,6
März*	3,4	4,3	1:1,3
April	0,1	0,7	1:7,0
Mai	0,2	0,6	1:3,0
Juni	0,03	0,05	1:1,7
Juli	0,3	1,6	1:5,3
August	0,4	1,3	1:3,3
September	0,2	1,1	1:5,5
Oktober	0,4	1,1	1:2,8
November	0,2	,01	1:5,0

* Im Monat März nur 14 Beobachtungstage.

2° C. Mit weiter fallender Temperatur von 2° auf 0,5° C und bei steigender Temperatur von 2° auf 4° nimmt die Driftaktivität ab. Im gesamten Sommerhalbjahr liegt die Driftaktivität sehr niedrig. Die Bilder vom Aktivitätsverlauf im Zweistundenintervall zeigen von April bis September (wegen des geringen Materials wurde der Monat Juni nicht ausgewertet) ein Nachtmaximum, das konstant im Intervall 0⁰⁰—2⁰⁰ Uhr liegt (Abb. 53, 54 und 55).

Im Oktober (Abb. 56) sehen wir die Ausbildung von zwei Maxima, wobei das Nebenmaximum zeitlich vor dem Hauptmaximum liegt.

In den Wintermonaten bleibt die Aktivitätskurve zweigipfelig, d.h. zwei Nebenmaxima wie bei *Gammarus* und *Baetis* treten nicht auf (Abb. 57 und 58).

VI. Untersuchungen an *Niphargus aquilex schellenbergi*

Da es im Freilandexperiment nicht möglich ist, Außenfaktoren konstant zu halten, suchten wir nach Versuchsobjekten, die unter wenigstens nahezu konstanten Umweltbedingungen leben. Wir wählten den in fast allen Quellen in der Umgebung von Schlitz vorkommenden Amphipoden *Niphargus aquilex schellenbergi* aus. Die Aktivität des Tieres und sein Aktivitätsverlauf wurden in entsprechender Weise wie bei den Bachorganismen gemessen: Die Ausdrift der Tiere aus der Quelle wurde als Aktivitätsmaß genommen (vgl. auch MÜLLER und Mitarbeiter 1963d).

Während es bei dem verwandten Amphipoden *Gammarus pulex* nicht ausgeschaltet werden kann, daß die Temperatur einen Einfluß auf den Aktivitätsverlauf hat, ist bei *Niphargus* der Faktor Temperatur in der

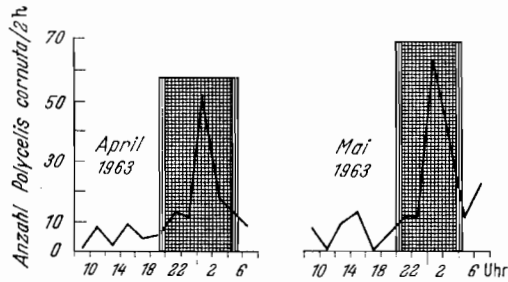


Abb. 53

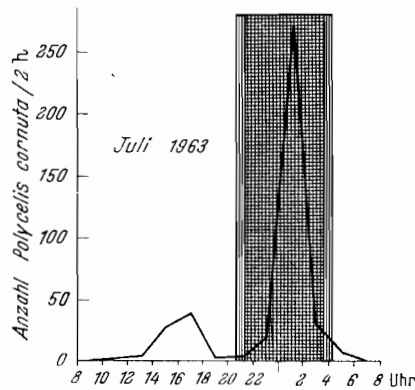


Abb. 54

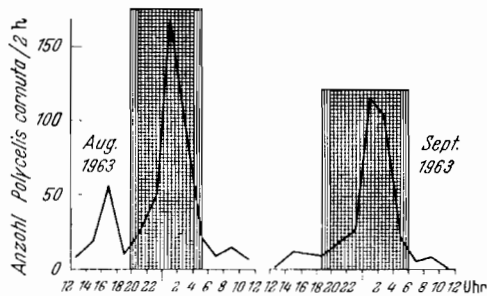


Abb. 55

Abb. 53—55. Aktivitätswechsel von *Polycelis cornuta* in den Monaten April, Mai, Juli, August und September 1963. Ordinate: Anzahl driftender *Polycelis cornuta* pro 2 h über einen Monat summiert; Abszisse: Tageszeit in Stunden, die eingezeichneten Dämmerungs- und Nachtzeiten wurden jeweils über den Monat gemittelt

Natur fast konstant und damit als Wirkungsfaktor weitgehend ausgeschaltet. Die totale Temperaturschwankung in der Quelle des Breitenbaches während des Jahres 1962/63 betrug 3°C (6°C im März, 9°C im September). Die höchste Tagesvariation lag bei $0,5^{\circ}\text{C}$, überstieg jedoch

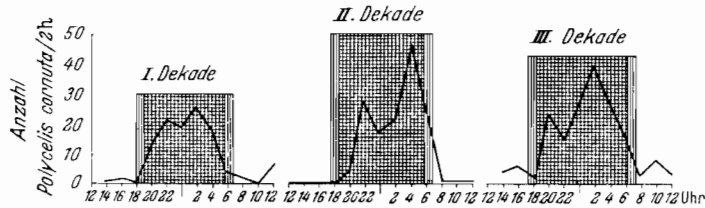


Abb. 56. Aktivitätswechsel von *Polycelis cornuta* in den Dekaden des Monats Oktober 1963. Ordinate: Anzahl driftender *Polycelis cornuta* pro 2 h; Abszisse: Tageszeit in Stunden, die Sonnenuntergangs- und Sonnenaufgangszeiten wurden jeweils für die Dekade gemittelt

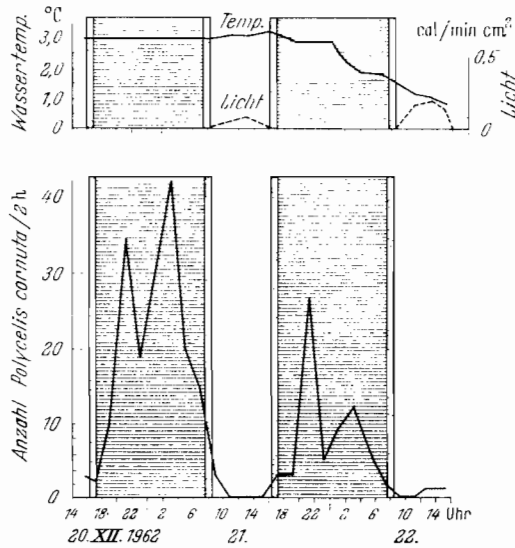


Abb. 57

Abb. 57 und 58. Einzelaufzeichnungen des Aktivitätswechsels von *Polycelis cornuta* im Winter 1962/63 in Beziehung zur Lichtintensität und Wassertemperatur. Ordinate oben links: Wassertemperatur in $^{\circ}\text{C}$, oben rechts: Aktinographaufzeichnungen in $\text{cal}/\text{min}, \text{cm}^2$, Ordinate unten: Anzahl driftender *Polycelis cornuta* pro 2 h; Abszisse: Tageszeit in Stunden

meistens nicht $0,1$ bis $0,2^{\circ}\text{C}$. Abb. 59 zeigt den Periodenverlauf von *Niphargus* während der Monate März, April und Juni 1963.

Wir sehen, daß der Amphipode wie *Gammarus pulex* dem Grundmuster des Bigeminus für nachtaktive Tiere folgt. Das Hauptmaximum

liegt in der ersten Nachthälfte, das Nebenmaximum in den Morgenstunden vor Sonnenaufgang. Dabei fällt im Vergleich zu *Gammarus* sofort auf, daß zur Zeit der kürzesten Nächte (Mitte Juni) das Nebenmaximum erhalten bleibt, die Kurve des Aktivitätsverlaufes nicht eingipfelig wird. Wie die Verhältnisse im Winterhalbjahr liegen, können wir noch nicht sagen; auf alle Fälle zeichnet sich ab, daß *Niphargus* fester am Grundtyp des Bigeminus festhält.

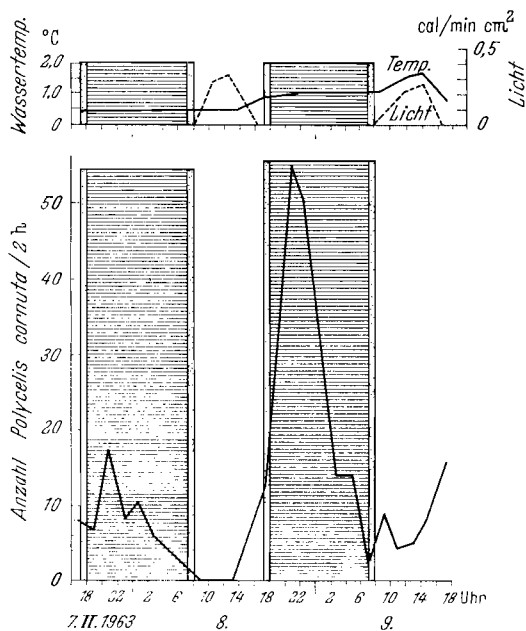


Abb. 58

Da die Wassertemperatur für dieses Tier im Jahres- und Tagesverlauf weitgehend konstant ist, kann man in diesem Falle mit größerer Sicherheit sagen, daß die Synchronisation auf die 24-Stundenperiode durch den Hell-Dunkelwechsel erfolgt.

VII. Diskussion

Unsere Fanganlage im Breitenbach liegt, wie schon oben erwähnt, 600 m unterhalb der Quelle. Diese 600 m Bachstrecke entsprechen einem Areal von rund 300 m² Wasserfläche bei mittlerer Wasserführung. Eine Aufwärtswanderung ist für die meisten Organismen ausgeschlossen (s. Abb. 2); dies muß lediglich für die Turbellarien eingeschränkt werden.

In Tabelle 1 ist dargestellt, daß im Zeitraum von 18 Monaten 292335 Tiere in unserer Anlage gefangen worden sind. Da nur ein Teil der Gesamtwasserrführung erfaßt wurde, ist dies nur ein Bruchteil der Totaldrift des Gewässers in diesem Zeitraum. Es erhebt sich die Frage, verarmt der

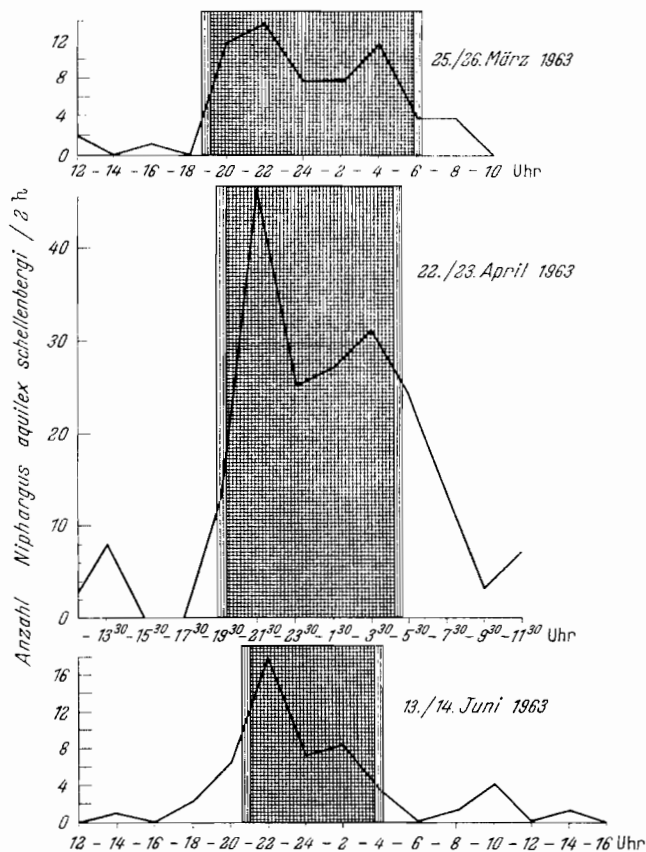


Abb. 59. Aktivitätswechsel von *Niphargus aquilex schellenbergi* in den Monaten März, April und Juni 1963. Ordinate: Anzahl dritsender *Niphargus aquilex schellenbergi* pro 2 h; Abszisse: Tageszeit in Stunden

Bach nicht an diesen Tieren im Bereich oberhalb unserer Fanganlage. HUET (1941) erklärt das Fehlen von *Gammarus pulex* in den Oberläufen von Ardennenbächen durch ein Ausschwimmen der Amphipoden bei Hochwasser. Unsere Untersuchungen während zweier Sommer (1962/63) zeigten trotz der Frühjahrshochwasser keine Abnahme der verschiedenen Tierarten in der Drift. LEHMANN (1963) konnte nachweisen, daß 100 m

oberhalb unserer Versuchsanlage im Breitenbach die Besiedlungsdichte von *Gammarus pulex* im Jahreslauf kaum Schwankungen zeigt. Diese Tatsache deutet darauf hin, daß der Verlust an Tieren durch die Drift über die Vermehrung des Krebses kompensiert wird. Die schon erwähnten Befunde von ROOS (1957) und BERNSTEIN (1963) belegen, daß die Imagines aquatischer Insekten bachaufwärts gerichtete Flüge durchführen und die Eiablage in oberen bzw. quellnahen Bereichen des Baches erfolgt. Daraus erklärt sich die immer wiederkehrende hohe Besiedlungsdichte durch Insektenlarven im Oberlauf des Gewässers (Colonization cycle, MÜLLER 1954).

WATERS (1961) wollte die Drift als Indikator für die Produktivität eines Gewässers heranziehen in der Annahme, daß stets ein bestimmter Prozentsatz der Bodenfauna der Drift entspreche. Daß diese Vorstellung nicht richtig sein kann, sagt die Überlegung, daß eine Insektenpopulation, wenn die Larven einmal aus dem Ei geschlüpft sind, die größte Abundanz besitzt und nach WATERS' Vorstellungen ihre Driftrate von diesem Zeitpunkt an stetig abnehmen müßte bis zur Flug- oder Verpuppungsreife; das Gegenteil ist aber bei unseren Untersuchungen gefunden worden.

Was die stromabwärts gerichtete Wanderung für das Einzeltier bzw. für eine Tierart bedeutet, kann nicht mit Bestimmtheit gesagt werden. Denkbar erscheint, daß es sich um eine Form der Ausbreitung auf Grund des Populationsdruckes handelt. Das wird besonders verständlich bei Insekten, deren Eigelege z.B. auf einem Stein derart dicht sind, daß unmöglich alle ausschlüpfenden Larven auf diesem Stein leben und heranwachsen könnten. Die Drift bzw. der ganze „colonization cycle“ ermöglicht also einer Tierart, von allen ihr zuträglichen Lebensräumen in einem Fließgewässer Besitz zu ergreifen.

Die Untersuchungsergebnisse haben gezeigt, daß eine bestimmte Verhaltensweise — die Drift — verschiedener Tierarten in einer zeitlichen Ordnung erfolgt. Neben einem in der 24-Stundenperiode zu beobachtenden charakteristischen Aktivitäts-Ruhewechsel variiert die Form dieses Aktivitätsgrundmusters im Jahreszyklus. Für *Gammarus pulex* und die *Baetis*-Larven konnten wir die Grundmuster des Aktivitätswechsels und ihre jahreszyklischen Variationen festlegen. Sowohl das Bigeminus- wie das Alternansmuster werden in Anpassung an die Nachtlängen im Jahreslauf in der gleichen Tendenz abgewandelt. Es hat den Anschein, daß der unter fast konstanten Umweltbedingungen lebende Höhlenkrebis *Niphargus aquilex schellenbergi* das Grundmuster des Bigeminus beibehält, zumindest haben wir das für die kurze Nacht des Sommers nachgewiesen. Für *Polydora cornuta* wechselt der in den Frühjahrs-, Sommer- und Herbstmonaten eingipfelige Aktivitätsverlauf

mit einer im Oktober beginnenden zweigipfeligen Kurve des Alternans-Typs ab. Ein drittes Aktivitätsmaximum in der langen Nacht der Wintermonate wie bei *Gammarus pulex*, *Baetis vernus* und *B. rhodani* konnte nicht beobachtet werden. Für *Eusimulium costatum* haben wir in der kurzen Nacht des Sommers eingipfelige und bereits im August zweigipfelige Kurven gefunden. Nach Lage von Haupt- und Nebenmaximum handelt es sich um einen Alternans-Typ.

Betrachten wir nun die verschiedenen Aktivitätsmuster der Tierarten innerhalb der Tagesperiode, so können wir feststellen, daß die untersuchten Arten der Ordnung Amphipoda alle nachtaktiv sind und dem gleichen Grundmuster folgen. Der Bigeminus mit dem Hauptmaximum in der ersten Nachthälfte und dem nachfolgenden Nebenmaximum liegt dem Aktivitätswechsel von *Gammarus pulex* (Breitenbach), *Gammarus tigrinus* (Werra), *Gammarus limnaeus* (WATERS 1962, Bäche Minnesota/USA) und *Niphargus aquilex schellenbergi* (Breitenbachquelle) zugrunde.

Bei der Ordnung der Ephemeroptera haben wir eine solche Geschlossenheit nicht gefunden. Zwar gehören bis auf eine Ausnahme alle untersuchten Arten zur Gruppe der nachtaktiven Tiere.

WATERS (1962) fand in *Baetis vagans* einen Bigeminus-Typ, während wir für *Baetis rhodani* und *B. vernus* einen Alternans im Aktivitätsmuster nachweisen konnten. MOON (1940) und TANAKA (1960) haben für eine große Anzahl von Ephemeropterenlarven lediglich ihre Nachtaktivität nachgewiesen, nicht aber ihr Aktivitätsgrundmuster bestimmt. (*Epeorus uenoi*, *E. latifolium*, *E. curvalus*; *Ecdyonurus yoshidae*, *E. kibunensis*, *E. tobiironis*; *Ephemerella* spec.; *Caenis* spec.; *Paraleptophlebia chocorata*; *Baetis* spec. und *Ameletus* spec.) Wir können diese Artenliste der nachtaktiven Ephemeropteren noch ergänzen aus Driftuntersuchungen im Gichenbach (Fuldazufuß in der Rhön): *Epeorus assimilis*, *Ecdyonurus venosus*, *Rhitrogena semicolorata*, *Chitonophora krieghoffi*, *Habroleptoides modesta*, *Ephemerella danica*. Demgegenüber hat SATTLER (Mündl. Mitteilung) in einem Bach der Minas Gerais (Brasilien, etwa 20° südlicher Breite) eine ausgeprägt tagaktive Ephemeropterenlarve (*Paracloeon* spec.) gefunden.

Auch bei einer anderen Insektengruppe, den Simuliiden, gibt es sowohl nacht- als auch tagaktive Arten. Während die von uns untersuchte *Eusimulium costatum* nachtaktiv ist, fand WATERS (1962) eine nicht näher bestimmte Larve (*Simulium* spec.), die ein Aktivitätsmaximum zwischen 12⁰⁰ und 16⁰⁰ Uhr aufweist.

Gehen wir von der Annahme aus, daß die von uns untersuchten Tiere einen endogenen Rhythmus besitzen, so müssen wir fragen, welcher Faktor die Synchronisation auf die Tagesperiode bewirkt.

DE RUDDER (1948) und ASCHOFF (1962) haben eine große Anzahl möglicher, als Zeitgeber fungierender Faktoren aufgestellt. In unseren Untersuchungen konnten wir folgende tagesrhythmisch verlaufende physikalische und chemische Faktoren im Wasser nachweisen:

- | | |
|--------------------------------|-------------------------------|
| 1. Licht | 5. pH-Wert |
| 2. Temperatur | 6. KMnO_4 -Verbrauch |
| 3. gelöster Sauerstoff | 7. Silizium |
| 4. gelöster Kohlendioxydgehalt | |

Der Kurvenverlauf von Sauerstoff, Kohlensäure, pH-Wert, KMnO_4 -Verbrauch und Silizium ist bei verschiedenen Wetterlagen so unterschiedlich, auch in verschiedenen Bächen, wo dieselben Tierarten vorkommen und den gleichen Aktivitätsgrundmustern folgen, derart divergent, daß sie als Synchronisatoren nicht funktionieren können.

Wie zu den Abb. 24 und 25 ausgeführt, ist bei nahezu konstanten Temperaturwerten in Tagesperioden der Aktivitätsverlauf streng an den Hell-Dunkelwechsel gebunden. Dies schaltet auch die Temperatur als möglichen Synchronisator aus. Auch die Beobachtungen an *Niphargus* und seiner Umweltbedingungen belegen, daß die Temperatur für die Synchronisation auf die 24-Stundenperiode nicht in Frage kommt (MÜLLER 1963d).

Für die wechselnd hohe Driftmenge der untersuchten Tierarten im Jahresverlauf sind einerseits endogene Faktoren verantwortlich zu machen. Wir konnten zeigen, daß bestimmte Entwicklungsstufen der Insektenlarven mit erhöhter Driftaktivität zusammenfallen: bei den hemimetabolen Baetiden die letzten Wochen vor dem Schlüpfen, bei der holometabolen Simuliidenlarve einige Wochen vor der Verpuppung. Bei *Gammarus pulex* können wir vorläufig nur vermuten, daß die starken Fluktuationen in der Drifthöhe (Abb. 11—17) mit den Fortpflanzungszyklen im Zusammenhang stehen. Denkbar ist, daß auch die Häutung der Gammariden Einfluß auf ihre Aktivität und damit auf die Drifthöhe hat.

Was den Einfluß exogener Faktoren auf die Drifthöhe anbelangt, so habe ich schon früher (MÜLLER 1963b) für *Gammarus pulex* mitgeteilt, daß die Temperatur die Drifthöhe im Sinne der RGT-Regel beeinflußt. Entsprechendes konnten wir für die Baetidenlarven nicht finden. Fiel aber die Wassertemperatur bis in Gefrierpunktnähe ab, sahen wir folgende Einwirkung auf die Drift der Ephemeropterenlarven: Die während der Frühjahrs-, Sommer- und Herbstmonate zu beobachtende deutliche Nachtaktivität schlug im November 1962 unter dem Einfluß der niedrigen Wassertemperatur in eine erhöhte Tagaktivität

um (s. Tabelle 4). Im November 1963 lag die Wassertemperatur durchweg höher: um 5° C, was offenbar die im Vorjahr beobachtete Umkehrung verhinderte.

Um die Wirkung des Lichtes auf die Drifthöhe beurteilen zu können, möchten wir die Verdunkelungsversuche heranziehen, wo dieser Faktor extrem verändert wurde und dadurch seine Wirkung deutlich werden mußte. *Gammarus pulex* wird durch das Herabsetzen der Beleuchtungsstärke gegen 0 Lux in seiner Drifthöhe nicht beeinflußt. Dagegen zeigen die Baetidenlarven in allen Versuchen (s. Abb. 42--44) eine Vervielfachung der Driftmenge, die Larven von *Eusimulium costatum* eine Verminderung. Vergleichen wir die Ergebnisse dieser Versuche mit den wechselnden Driftmengen unter natürlichen, wechselnden Tageslicht-Bedingungen (s. Abb. 38--41), so erscheint nun trotz gleicher Tendenz von Licht und Wassertemperatur der Einfluß des Lichtes auf die Drifthöhe wenigstens für die Baetidenlarven entscheidend zu sein.

Zusammenfassung

1. Die stromabwärts gerichtete Bewegung von Bachorganismen, organische Drift, wurde über einen Zeitraum von 1 $\frac{1}{2}$ Jahren kontinuierlich gemessen.

2. Dabei wurde gefunden, daß die Höhe der Drift abhängig ist von bestimmten Entwicklungsstadien der Tiere und nicht in Korrelation zu den Bestandsdichten der jeweiligen Tierart steht. Die höchsten Driftwerte im Jahresverlauf lagen bei *Gammarus pulex* im Juni, bei den Baetiden jeweils vor der Flugreife, bei den Simuliidenlarven vor der Verpuppungsreife. Die höchste Driftaktivität von *Polycelis cornuta* war in den Wintermonaten zu verzeichnen.

3. Darüber hinaus wird die Höhe der Drift verschiedener Tierarten durch Außenfaktoren mitbestimmt: Temperaturanstieg bedingt Erhöhung der *Gammarus*-Drift, Temperaturabfall eine Erhöhung der *Polycelis*-Drift. Das Licht scheint einen Einfluß auf die Drifthöhe der Baetidenlarven zu haben.

4. Die unterschiedliche Driftaktivität der einzelnen Tierarten innerhalb einer 24-Stundenperiode war Ausgangspunkt zur Untersuchung der Tagesperiodik der Organismen.

5. Die Tierarten konnten den nachtaktiven bzw. tagaktiven Organismen zugeordnet werden.

6. Für *Gammarus pulex* und *Baetis vernus* und *B. rhodani* wurden die Grundmuster des Aktivitätswechsels und ihre jahreszeitlichen Änderungen bestimmt. *Gammarus pulex* folgt dem Grundmuster des Bigeminus für nachtaktive Tiere mit dem Hauptmaximum in der ersten

Nachthälfte — meist eng gebunden an den Sonnenuntergang — und einem Nebenmaximum in der 2. Nachthälfte. Je nach Länge der Nacht kann das Nebenmaximum verlorengehen (sommerlich kurze Nacht) oder verdoppelt werden (winterlich lange Nacht). Die Larven von *Baetis vernus* und *B. rhodani* zeigen in ihren Aktivitätskurven das Bild des Alternans für nachtaktive Tiere, mit dem Hauptmaximum in der zweiten Nachthälfte und einem vorangehenden Nebenmaximum. In gleicher Weise wie bei *Gammarus* geht in den Sommermonaten mit kurzen Nächten das Nebenmaximum verloren, während es im Winter verdoppelt wird. Sinkt die mittlere Temperatur in den Wintermonaten in die Nähe des Gefrierpunktes, so erfolgt bei den Baetidenlarven zahlenmäßig eine Umkehrung von Nacht- zu Tagaktivität.

7. Für *Eusimulium costatum*, *Polycelis cornuta* und *Niphargus aquilex* wurden erste Ansätze zur Analyse der Grundmustervariationen im Jahresverlauf gewonnen. Auch diese Tierarten sind nachtaktiv, *Niphargus* folgt dem Grundmuster des Bigeminus, *Eusimulium* und *Polycelis* dem des Alternans. *Niphargus* hat bisher keine Variationen vom typischen Bigeminus-Grundmuster während des Jahresverlaufes gezeigt.

8. Synchrone Driftuntersuchungen in verschiedenen geographischen Breiten haben ergeben, daß der Aktivitätswechsel bei Insektenlarven (z. B. *Baetis vernus*) im Polarsommer verloren geht, daß es aber nur einer kurzen Nacht zur Ausbildung des typischen Aktivitätsmusters bedarf.

9. Verdunkelung einer Bachstrecke bewirkte erhöhte Driftaktivität bei *Baetis vernus* und *B. rhodani*. *Eusimulium costatum* beantwortet die Verdunkelung des Baches mit Reduktion der Driftaktivität und Ausbildung mehrerer Maxima. Aufhebung der Verdunkelung bewirkt Rückkehr zum eingipfeligen Verlauf.

Summary

1. The downstream movement of running-freshwater organisms — organic drift — was continuously measured over a period of $1\frac{1}{2}$ years.

2. It was found that the peaks of drift were dependent on certain stages of development of the organisms and did not correspond to population densities of the species concerned. In the course of the year the highest drift value for *Gammarus pulex* was recorded in June, for the Baetids immediately before emergence and for Simuliids shortly before pupation. The highest drift activity of *Polycelis cornuta* was noted during the winter months.

3. The following environmental factors were also found to influence drift activity: a rise in temperature caused an increase of *Gammarus* drift, a fall in temperature a rise in *Polycelis cornuta* drift. Light intensity appeared to affect drift-activity of Baetids.

4. The different drift-activity of different organisms over 24 hr. period was taken as the basis for investigations of diurnal periodicity.

5. The species could be classified as day- and night-active organisms.

6. The basic pattern of diurnal activity and of seasonal change has been established for *Gammarus pulex*, *Baetis vernus* and *B. rhodani*.

Gammarus pulex follows the basic pattern of the Bigeminus-type for night-active organisms with a primary peak in the first hours of darkness in connection with sunset and a second peak in the second half of the night. In the short summer nights, the second peak disappears and in the long winter nights it is double. *Baetis* larvae (*B. vernus* and *B. rhodani*) show an activity pattern of the Alternans-type for night-active organisms with a primary peak in the second half of the night which is preceded by a secondary evening peak. Similarly, as in *Gammarus pulex* the secondary peak disappears in summer nights and is double during the winter. It was found that if the water temperature drops to around freezing point Baetid larvae become day-active instead of night-active.

7. Preliminary analysis was made of the seasonal variations of the basic pattern of activity of *Eusimulium costatum*, *Polycelis cornuta* and *Niphargus aquilex*. They are all night-active, *Niphargus* showing the basic Bigeminus pattern, *Eusimulium* and *Polycelis* the Alternans type. No seasonal variation from the basic Bigeminus pattern has been seen in *Niphargus aquilex*.

8. Simultaneous drift investigations in different geographical regions have shown that in the polar summer no diurnal rhythm is to be seen but that only a very short period of darkness is necessary for the rhythm to become established.

9. By an artificial black-out arrangement of a part of a stream, the drift activity of *Baetis vernus* and *B. rhodani* was greatly increased. *Eusimulium costatum* reacted with a reduction of drift, and many small maxima were formed. On removal of the artificial darkness the natural rhythm was immediately restored.

Literatur

- ASCHOFF, J.: Zeitgeber der tierischen Tagesperiodik. *Naturwissenschaften* **41**, 49—56 (1954).
— Aktivitätsmuster der Tagesperiodik. *Naturwissenschaften* **44**, 361—367 (1957).
— Components in circadian rhythms. *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.* **25**, 11—26 (1960).
— Spontane lokomotorische Aktivität. In: *Handbuch der Zoologie*, Bd. 8, S. 1—74. Berlin: W. de Gruyter 1962.
BEHNING, A.: *Das Leben der Wolga*. Binnengewässer, V. Stuttgart: E. Schweizerbart 1928.

- BERNSTEIN, H.: Untersuchungen zum Besiedlungskreislauf in einem Mittelgebirgsbach. Examensarbeit an der Pädagogischen Hochschule Weilburg 1963, Manuskript S. 1—35.
- BOHLE, H. W.: Mündliche Mitteilung an Verfasser 1963.
- BORGH, T.: Sitzungsprotokoll des Zoologischen Seminars der Universität Uppsala vom 22. 12. 1927.
- BÜNNING, E.: Die physiologische Uhr, 2. Aufl. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1963.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L.: Rhythmik activity in animal physiology and behaviour. New York and London: Academic Press 1961.
- CUVIER, G. D. DE: Le règne animal. Paris: Déterville 1817.
- DENDY, J.: The fate of animals in stream drift when carried into lakes. Ecol. Monographs 14, 333—357 (1944).
- EKMÁN, S.: Systematische und tiergeographische Bemerkungen über einige glaziale Relikte des Kaspischen Meeres. Zool. Anz. 47, 258—269 (1916).
- HUËT, M.: La pêche et l'aquiculture d'eau douce. Trav. de la Stat. de Recherches de Groenendael, Ser. D, 1, 1—21 (1941).
- LEHMANN, U.: Mündliche Mitteilung an Verfasser 1963.
- MOON, H. P.: An investigation of the movements of freshwater invertebrate faunas. J. Animal Ecol. 9, 76—83 (1940).
- MÜLLER, K.: Der Einfluß der Flößereiregulierungen auf den qualitativen und quantitativen Bestand der Bodenfauna. Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm 34, 90—121 (1953).
- Investigations on the organic drift in North-Swedish streams. Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm 35, 133—149 (1954).
- Die Bedeutung der Seen und Stillwasserzonen für die Produktion in Fließgewässern. Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm 36, 148—162 (1955).
- Das produktionsbiologische Zusammenspiel zwischen See und Fluß. Ber. Linnol. Flußstation Freudenthal 7, 1—8 (1956).
- Linnologisch-Fischereibiologische Untersuchungen in regulierten Gewässern Schwedisch-Lapplands. Oikos 13, 125—154 (1962).
- Tag-Nachtrhythmus von Baetidenlarven in der „Organischen Drift“. Naturwissenschaften 50, 161 (1963).
- Diurnal rhythm in "Organic drift" of *Gammarus pulex*. Nature (Lond.) 198, 806—807 (1963).
- Temperatur und Tagesperiodik der „Organischen Drift“ von *Gammarus pulex*. Naturwissenschaften 50, 410—411 (1963).
- A. KURECK, u. A. MÜLLER-HAECKEL: Zur Tagesperiodik von *Niphargus aquilex schellenbergi* KARAMAN (Gammaridae, Amphipoda). Naturwissenschaften 50, 579—580 (1963).
- PEIPONEN, V. A.: Zur Aktivität der Graurötelmaus, *Clethrionomys rufocanus* (SUND), im Dauerlicht des arktischen Sommers. Arch. Soc. Vanamo 17, 171—178 (1962).
- ROOS, T.: Studies on upstream migration in adult stream-dwelling insects. Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm 38, 167—193 (1957).
- RUDDER, B. DE: Über sogenannte „Kosmische“ Rhythmen beim Menschen, 4. Aufl. Stuttgart: Thieme 1948.
- RYLOW, V. M.: Contribution à la question des reliques glaciaux de la faune des eaux sources. Bull. de L'Inst. Hydrol. de Russie 1—3, 97—111 (1921).
- SÄTTLER, W.: Mündliche Mitteilung an Verfasser 1963.

- TANAKA, H.: On the daily change of the drifting of benthic animals in stream, especially on the types of daily change observed in taxonomic groups of insects. Bull. Freshwater Fisheries Res. Laboratory Tokyo **9**, 13- 26 (1960).
- VOIGT, W.: Karten über die Verbreitung von *Planaria alpina* und *P. gonocephala* im Siebengebirge und am Feldberg und Alt König. Sitzg Ver. niederrhein. Ges. Naturwiss. u. Heilk. 1892.
- Über die Wanderungen der Strudelwürmer in unseren Gebirgsbächen. Verh. Naturhist. Ver. d. preuss. Rheinld u. Westf. **61**, 103- 178 (1903).
- WATERS, TH.: Standing crop and drift of stream bottom organisms. Ecology **42**, 532-537 (1961).
- Diurnal periodicity in the drift of stream invertebrates. Ecology **43**, 316-320 (1962).
- WOLFF, PH.: Lax och Laxöring i Kävlingeån. Skr. från Svenska Lax- och Laxöringsföreningen **1**, 79-84 (1947).

Priv.-Doz. Dr. KARL MÜLLER
Messaure/Norrbotten (Schweden)