

Tages- und Jahresperiodik der Drift in Fließgewässern in verschiedenen geographischen Breiten

KARL MÜLLER

Ökologische Station Messaure

Müller, K. 1970. Tages- und Jahresperiodik der Drift in Fließgewässern in verschiedenen geographischen Breiten. – Oikos Suppl. 13: 21-44. Copenhagen.

The bigeminus and alternans activity patterns occur in both day and night active animals at different latitudes. The time cue invariably is the light-dark change. The reaction of invertebrates on the long photoperiods of high latitudes is very different: certain Ephemeroptera are desynchronized for a short period or only partially. Plecoptera for over one month, and larvae of Simuliidae for half a year. The seasonal differences in drifting quantities are correlated with life history phenomena, and the significance of drift should be analysed on this background.

Dr. Karl Müller, Box 99, S-960 36 Messaure, Schweden.

Бигеминальный и чередующийся ритмы активности зарегистрированы и у ночных и у дневных животных на разных широтах. Сигнальным фактором во всех случаях является смена дня и ночи. Реакции беспозвоночных на длинный световой день в высоких широтах очень различны: некоторые *Ephemeroptera* десинхронизируются на короткий период, *Plecoptera* – более чем на месяц, а личинки *Simuliidae* – на полгода. Сезонные различия в количестве дрефта коррелируют с особенностями жизненного цикла, беспозвоночных, и значение дрефта следовало бы анализировать на этой основе.

Manuskript im März 1970 eingegangen.

1. Vorwort

Untersuchungen und Analyse tagesperiodischer Phänomene in fließenden Gewässern haben in den vergangenen Jahren einen immer breiteren Raum gefunden. Diese Erweiterung der Aufgaben für den Gewässerökologen war und ist eine notwendige Ergänzung zu den nur die räumliche Verteilung von Flora und Fauna berücksichtigenden, konventionellen Arbeitsgebieten. Gerade das System des sich täglich ändernden Sonnenaufgangs übt nicht nur einen tiefgreifenden Einfluss auf nahezu alle Körperfunktionen eines Organismus aus, sondern wirkt auch entscheidend auf die Lokomotorik und damit auf die räumliche Verteilung der Organismen in einem Lebensraum ein. Neben der räumlichen Einpassung des Organismus in seinen Biotop steht gleichrangig die Frage nach der Einordnung von Pflanze und Tier in die natürlichen Zeitordnungssysteme.

Wie vielfältig und in welchem Umfang tagesperiodische Prozesse auf Fließgewässer einwirken können, wies Müller-Haeckel (1965, 1966) in mitteleuropäischen Bächen nach. In Abb. 1 ist der tagesperiodische Gang von Licht, Temperatur, Sauerstoff, Kohlendioxid, pH-Wert und Siliziumdioxid dargestellt. Darunter ist der tagesperiodische Verlauf der Drift von zwei als Massenformen auftretenden Algen (*Thalassiosira fluviatilis* Hust., *Synedra affinis* Kütz.) gezeichnet. Die aufgeführten physikalischen und chemischen Faktoren stehen als Ursache oder Wirkung in Beziehung zu den stoffwechselphysiologischen Prozessen der Algen (Photosynthese, Aufbau der Kieselalgenschalen). Die Faktoren zeigen je nach ihrer Funktion in der Photosynthese Parallelität oder Gegenläufigkeit. Silizium als Baustein der Diatomeenschalen unterliegt entsprechend der Teilung der Algen und des damit gekoppelten Neuaufbaus von Schalenhälften tagesperiodischen Schwankungen im Wasser, d.h. die tägliche Abnahme des Siliziumdioxids in einem Gewässer ist ein Mass für die Teilungsaktivität der Diatomeen.

Beziehungen zwischen räumlicher Verteilung von Wasserinsekten und Tageszeit bzw. Sonnengang hat Scherer (1965) an einem Beispiel überzeugend nachgewiesen. Die Anzahl der Larven von Eintagsfliegen (*Baetis rhodani* Pict.) auf einem in der Strömung des Baches exponierten Stein variiert innerhalb der Tagesperiode derart, dass höchster Sonnenstand mit geringster Abundanz der Larven auf der Steinoberseite gekoppelt ist; die höchsten Besiedlungswerte liegen um Mitternacht.

In allen limnischen Lebensräumen, Seen, Flüssen, Bächen bis zu kleinen isolierten Tümpeln (rockpools) auf Schären (Ganning 1966, Ganning und Wulff 1969), lassen sich tagesperiodische, d.h. durch den Licht-Dunkelwechsel gesteuerte Wanderungen und Bewegungen pflanzlicher und tierischer Organismen und tagesperiodisch ablaufende physikalisch-chemische Prozesse nachweisen.

Selbst aus Quellen wandern bei Einbruch der Dunkel-

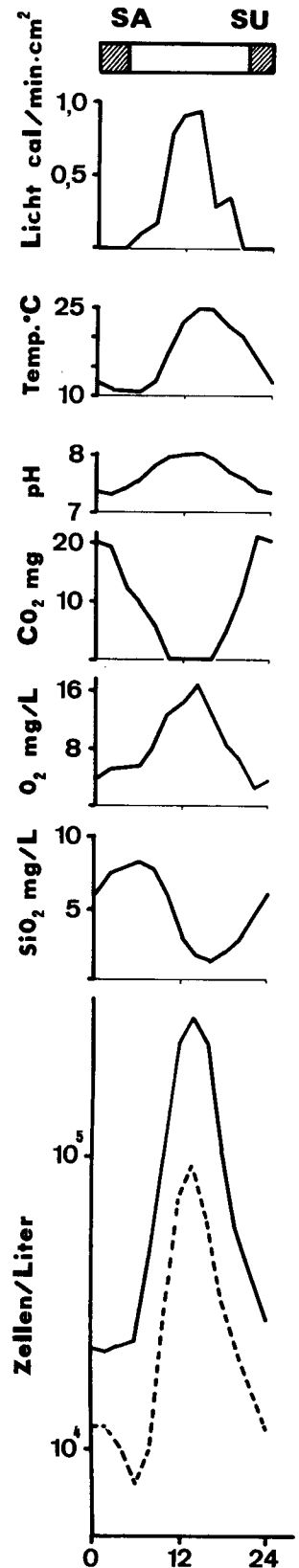


Abb. 1. Der tagesperiodische Gang von Licht, Temperatur, pH-Wert, Kohlensäure, Sauerstoff, Siliziumdioxid und der Algendrift im Wasser des Salzaches (Flusssystem: Fulda-Weser) am 10.-11.6. 1964.

heit die dort lebenden Grundwasserkrebse (*Niphargus aquilex schellenbergi* Kar.) in den oberirdischen Quellbereich des Baches, mit der Strömung als Drift, um dort Nahrung aufzunehmen (Müller, Kureck und Müller-Haeckel 1963, Kureck 1967). Bei Erreichen einer bestimmten Lichtintensität wandern die Krebse gegen die Strömung wieder in ihre unterirdischen Lebensräume zurück.

Beobachtungen des Phänomens »Drift« an verschiedenen Organismen eines Fließgewässers lassen erkennen, dass die als Drift gemessene Aktivität nicht immer die gleiche Funktion im Lebenszyklus eines Tieres oder einer Pflanze erfüllt. So wissen wir heute, dass die Drift von *Gammarus pulex* L. (Müller 1966, Lehmann 1967) und *Asellus coxalis* Herbst (Thomas 1969) eine andere Funktion hat als z.B. die Drift der Wassermilbe *Atractides nodipalpis* (Schmidt 1969).

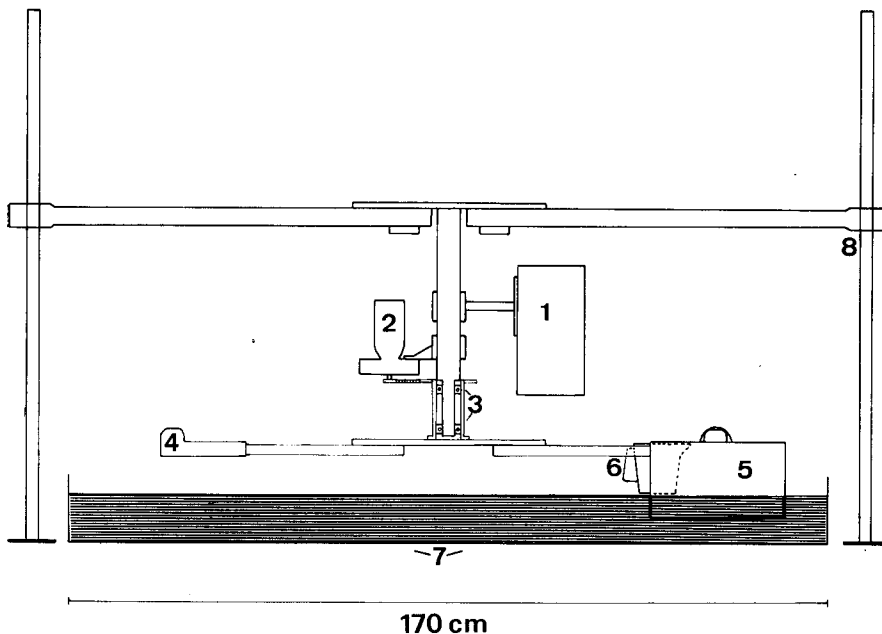
Waters (1965, 1969) hat den Versuch einer Klassifizierung der Drift unternommen: er unterscheidet zwischen »behavioural«, »constant« und »catastrophic drift«. Die folgenden Ausführungen haben das Ziel, auf der Basis langjähriger Untersuchungen der Drift in mittel- und nordeuropäischen Fließgewässern einen weiteren Baustein zur Aufklärung des Phänomens und der Funktion der Drift in einem Fließgewässer zu liefern.

2. Methoden und Untersuchungsgebiet

Die zur Messung der Drift angewandte Methode ist bei Müller (1965, 1966) beschrieben worden.

In der Abb. 2 und 3 sind Seitenansicht und Aufsicht der Driftfang-Apparatur gezeigt. Die Abb. 2 veranschaulicht, wie die Apparatur an einem Stativ (8) aufgehängt ist. Die Siebe (5) sind in doppelarmigen Halterungen (4) eingehängt und etwa zu einem Drittel in die mit Wasser gefüllte Plastikwanne (7) eingetaucht. Insgesamt bietet der Apparat Raum für zwölf Siebe. Zum Antrieb dient ein 12 V Akkumulator (135 Amp/h); der Antrieb erfolgt über einen Gleichstrommotor (2) und ein darunter gelagertes Kettentriebwerk. Die zwischen 120, 60 und 30 Minuten variable Schaltung erfolgt über eine Schaltanlage (1). Die Aufsicht (Abb. 3) zeigt das dreiarmlige Stativ (8), den Wassereinlauf (2) und den Wasserauslauf (3). Die Siebhalterung (4) mit den Sieben (5) dreht sich entsprechend dem eingestellten Zeitintervall unter dem Wassereinlauf jeweils um 30° weiter. Während der Schaltbewegung selbst ergibt sich die Möglichkeit, einen im Innenraum zwischen den Sieben gehaltenen Plastikbehälter (500 cm³ Inhalt) mit Bachwasser zu füllen. Mittels dieser Methode konnten für die Algenbeobachtungen und bestimmte chemische Untersuchungen gleichzeitig, tagesperiodisch Proben als Momentaufnahmen in Zeitintervallen entnommen werden (Technische Ausführung der Anlage: Elektromaschinenbau Fulda, West-Germany).

Diese Art der Erfassung der Drift hat gegenüber den von Cushing (1964), Waters (1961) und Elliott (1967 a) mitgeteilten Methoden mehrere Vorteile: Die Automatik erlaubt uns kontinuierliche und langfristige Untersuchungen, was für die Analyse tages- und jahresperiodischer Phänomene unumgänglich notwendig ist. Die beschriebene Methode schaltet jegliche Rückstauwirkung aus, die bei den Netzfängen der oben genannten Autoren nicht zu vermeiden ist und Ungenauigkeiten in der quantitativen Erfassung impliziert. Kubicek (1966) hat mit seiner Methode des gebogenen Driftrohres die letztgenannte Fehlerquelle vermieden.



- | | | | |
|---|--------------------|---|----------------------|
| 1 | SCHALTWERK | 5 | SIEB |
| 2 | MOTOR MIT GETRIEBE | 6 | TOPF FÜR WASSERPROBE |
| 3 | KUGELLAGER | 7 | WANNE |
| 4 | SIEBHALTERUNG | 8 | STATIV |

Abb. 2. Seitenansicht des Driftfang-Apparates.

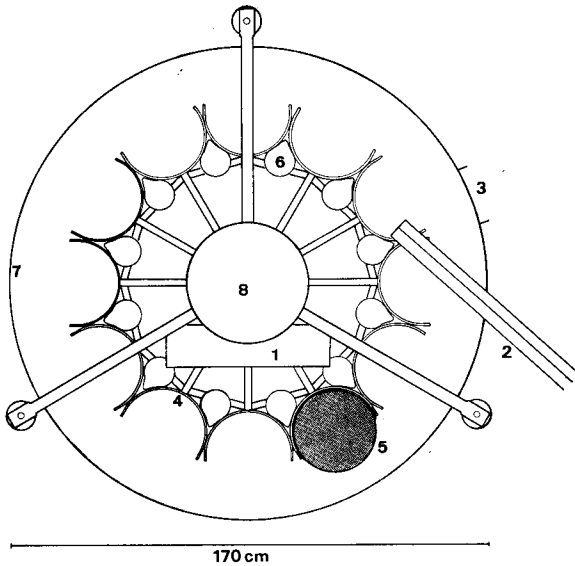


Abb. 3. Aufsicht auf den Driftfang-Apparat.

Bei Untersuchungen der Drift in Schwedisch-Lappland mussten besondere Vorkehrungen getroffen werden, um auch unter den extremen Winterbedingungen die Wasserzuführung zur automatischen Fanganlage sicherzustellen. Vor der Eislegung wurden die Zuflussrohre in ca. 0,30 m Wassertiefe in den Beginn einer Stromschnelle verlegt. Die Rohre waren mit Wärmekabel umwickelt und nach aussen durch Glasswolle und Plastikplanen isoliert. Die elektrisch aufgewärmte Wasserzufuhr wurde in ein heizbares Holzhaus geleitet. Auch die Ableitung des filtrierten Wassers wurde elektrisch beheizt. Auf diese Anlage legte sich Mitte Oktober 1965 eine 0,40–0,60 m dicke Eisschicht, im November eine ca. 0,60–0,80 m dicke Schneeschicht, die bis Mitte Mai 1966 erhalten blieben. Die Beobachtungen konnten störungsfrei über das ganze Winterhalbjahr erfolgen.

Das Untersuchungsgebiet ist eingehend bei Müller (1970 b) beschrieben worden. Die Versuchsanlage lag

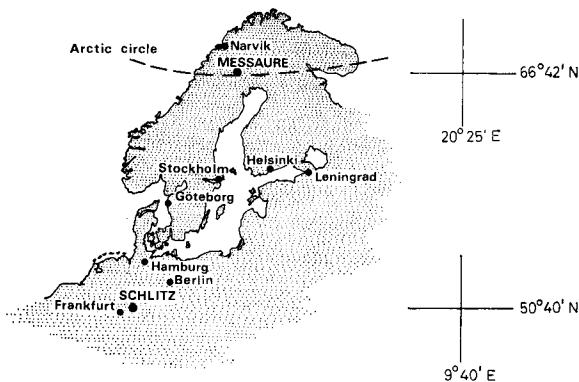


Abb. 4. Die geographische Lage der Untersuchungsorte. Messaure: 66°42'N, 20°25'E. Schlitz: 50°40'N, 9°40'E.

im Unterlauf des Kaltisjokk, ca. einen Kilometer oberhalb der Mündung des Baches in den Stora Lule Älv (66°42'N, 20°25'E). Etwa 500 m unterhalb dieser Versuchsanlage mündet der »Kaltbach« in den Kaltisjokk, in dem kurzfristige Driftuntersuchungen im Sommer 1967 erfolgten.

Die in Mitteleuropa durchgeführten Untersuchungen konzentrierten sich auf den bei Müller (1966 a) beschriebenen Breitenbach, und den von Thomas (1969) beschriebenen Salzbach, beides Zuflüsse zur Fulda (50°40'N, 9°40'E). Die Abb. 4 zeigt die geographische Lage beider Versuchsgebiete.

Der Beobachtungsort im Unterlauf des Kaltisjokk liegt ca. 20 km nördlich des Polarkreises. Im Vergleich zu dem mitteleuropäischen Untersuchungsort muss hervorgehoben werden, dass das Gewässer während ca. acht Monaten von einer geschlossenen Eis- und Schneedecke bedeckt ist. Etwa sechs Monate hält sich die Wassertemperatur unter dem Eis konstant bei 0,3°C; es gibt in dieser Zeit keine tagesperiodischen Temperatur-Schwankungen. Dieser Tatsache kommt für die Beurteilung der Resultate eine besondere Bedeutung zu, weil dadurch der in seiner Wirkung auf den Organismus nächst dem Licht wesentlichste abiotische Faktor, die Wassertemperatur, von Natur aus konstant gehalten ist. Dadurch wird für das Winterhalbjahr eine klare Trennung von Licht- und Temperaturwirkung ermöglicht. Ausserdem sind alle Organismen den extremen Lichtbedingungen der Mittsommer- und Mittwinterzeit der hohen geographischen Breite ausgesetzt, was bedeutet, dass die Tiere zeitweilig unter Dauerlicht resp. Dauerdunkel leben müssen. Schliesslich sollen die extrem langen Dämmerungszeiten in dieser geographischen Breite hervorgehoben werden, die nach Wever (1962, 1965) eine Schwächung der Synchronisation eines Organismus bedingen können.

3. Resultate

3.1. Quantitative Darstellung der Driftfänge der verschiedenen Tiergruppen

3.1.1. Kaltisjokk

Die über ein Jahr an 338 Untersuchungstagen von Juli 1965 bis Juni 1966 eingebrachten Driftfänge sind in Tab. 1 dargestellt.

Tab. 1. Die Driftfänge im Kaltisjokk vom 7.7.1965–30.6.1966.

	Anzahl	%-Anteil	Drift/24h (Jahresmittel)
Ephemeroptera..	33.170	53,2	98,7
Plecoptera	10.529	16,9	31,3
Trichoptera	1.464	2,3	4,4
Simuloidea	16.010	25,7	47,6
Coleoptera	407	0,7	1,2
Hydrachnellae ..	384	0,6	1,1
Div. Spezies	346	0,6	1,0
	62.310	100 %	185,3

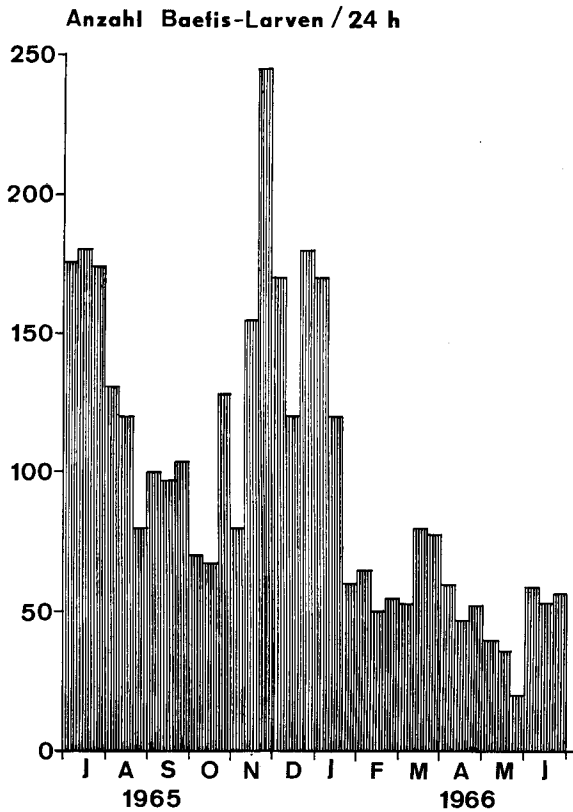


Abb. 5. Das jahresperiodische Auftreten der Baetidenlarven in der Drift des Kaltisjokk.

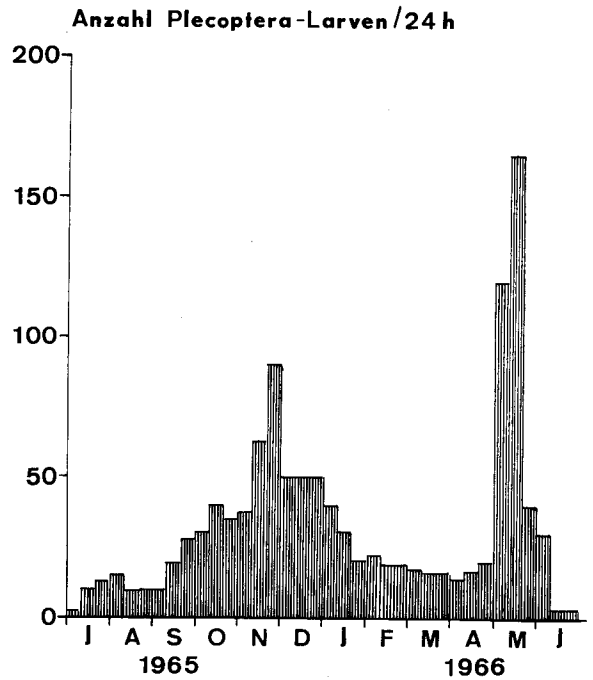


Abb. 6. Das jahresperiodische Auftreten der Plecopterenlarven in der Drift des Kaltisjokk.

In den Abb. 5, 6 und 7 ist quantitativ das jahresperiodische Auftreten der dominierenden Gruppen von Wasserinsekten in der Drift des Kaltisjokk aufgezeichnet. Ephemeropteren- und Plecopterenlarven zeigen gleichlaufend sehr hohe Driftraten in den Monaten Oktober–Dezember 1965. Dieses Phänomen der hohen Driftraten, besonders im Monat November, wurde 1966 nachgeprüft. In beiden Tiergruppen wurden zu dieser Zeit, übereinstimmend in beiden Jahren, zahlreiche Larvalhäutungen bis in die zweite Dezemberhälfte hinein beobachtet. Diese erfolgen zu einer Zeit, in der die Wassertemperatur konstant nahe Null und das Gewässer eis- und schneebedeckt ist. Für einen grossen Teil der Eintags- und Steinfliegenarten des Kaltisjokk gilt, dass sie zu den von Brinck (1949) als »hiemal growth type« bezeichneten Wasserinsekten gehören, Tieren also, die als Larven gerade im Winter ein starkes Längenwachstum aufweisen. Dies schnelle Wachstum mit mehreren Häutungen ist offenbar mit gesteigerter Drift korreliert, wie Thomas (1970 a) für *Leuctra fusca* L. beschrieben hat. Müller-Haeckel (1967) konnte nachweisen, dass auch die dominierenden Diatomeenarten des Kaltisjokk während der Monate Oktober/November ein Maximum in der Drift zeigen. Trotz extremer Winterbedingungen (Licht, Temperatur) ist offenbar für algenfressende Insektenlarven ein aus-

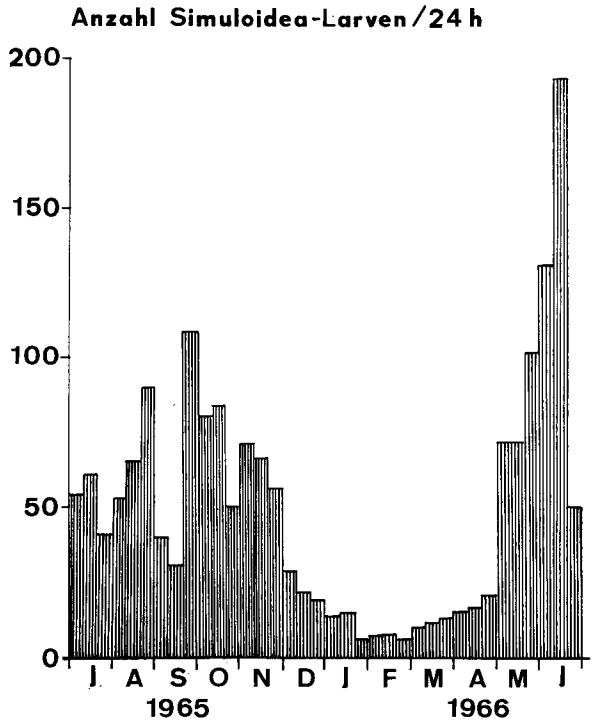


Abb. 7. Das jahresperiodische Auftreten der Simuliidenlarven in der Drift des Kaltisjokk.

reichendes Nahrungsangebot vorhanden. Das zweite im Jahreslauf auftretende Maximum haben die Ephemeropteren Anfang bis Ende Juli, die Plecopteren im Mai. Diese Maxima liegen kurz vor der Flugzeit der Massenformen (*Baetis rhodani* Pict., *B. pumilis* Burm., *Leuctra hippopus* Kemp., *Capnia atra* Mort.) (Thomas 1970 a). Im Kaltbach, einem kleinen, sommerkalten Zufluss zum Kaltsjokk, ist die Frühjahrsentwicklung stark verzögert. Die *Baetis*-drift steigt zunächst sehr langsam und erst Mitte Juli rasch zum Maximum an. Die Temperaturentwicklung dieses Baches wirkt sich möglicherweise auf die Jahreskurve der Baetidendrift aus (Abb. 8).

Die Simulioida haben in den Monaten Mai und Juni ihr absolutes Drift-Maximum; es fällt mit einem starken Auftreten junger Kriebelmückenlarven in gesamten Gewässersystem des Kaltsjokk zusammen. Das Herbstmaximum (August-November) ist weniger ausgeprägt als bei anderen Insektengruppen, deckt sich aber noch besser mit dem Herbstmaximum der Diatomeendrift.

3.1.2. Breitenbach

Als Vergleich zu den Untersuchungen im Kaltsjokk (Tab. 1) wurden in Tab. 2 die Driftmengen der verschiedenen Tiergruppen summiert über einen Jahreszyklus von dem mitteleuropäischen Breitenbach dargestellt.

Tab. 2. Driffänge im Breitenbach vom 1.7.1963–30.6.1964.

	Anzahl	%-Anteil	Drift/24h (Jahresmittel)
Amphipoda.....	231.320	65,2	904
Ephemeroptera..	74.608	21,0	291
Plecoptera.....	5.068	1,4	20
Trichoptera.....	17.610	5,0	69
Simuloidea.....	11.411	3,2	45
Coleoptera.....	1.266	0,4	5
Hydrachnellae..	6.431	1,8	25
Turbellaria.....	6.292	1,8	25
Div. Spezies....	532	0,2	2
	354.538	100%	1386

Die Menge der Drifttiere im Breitenbach übersteigt die des Kaltsjokk nahezu um das sechsfache. 65% der Breitenbach-Drift entfallen auf die in den nordeuropäischen Gewässern fehlenden Amphipoden (*Gammarus pulex* L.).

Betrachten wir die jahresperiodische Mengenverteilung der Drift einiger Tiergruppen im Breitenbach, so zeigen sich hier entscheidende Unterschiede zum Bach in der subpolaren Region: Abb. 9, 10 und 11. Baetiden und Plecopteren besitzen in der Breitenbachdrift nur ein Jahresmaximum, das der Baetiden (*Baetis rhodani*, *B. vernus* Curt.) liegt im Juni und Juli, offenbar korreliert mit der Flugzeit, das der Plecopteren erstreckt sich

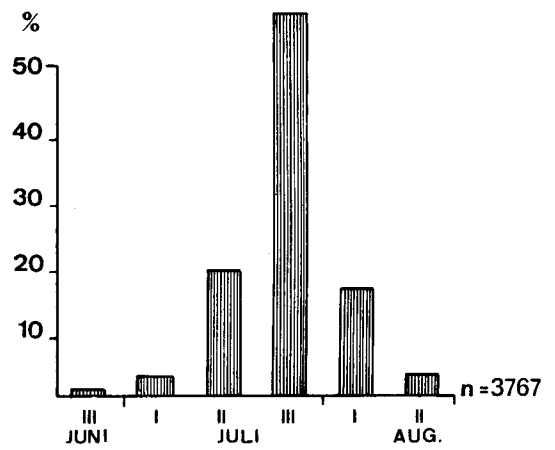


Abb. 8. Das jahresperiodische Auftreten der Baetiden in der Drift des Kaltbaches (1967).

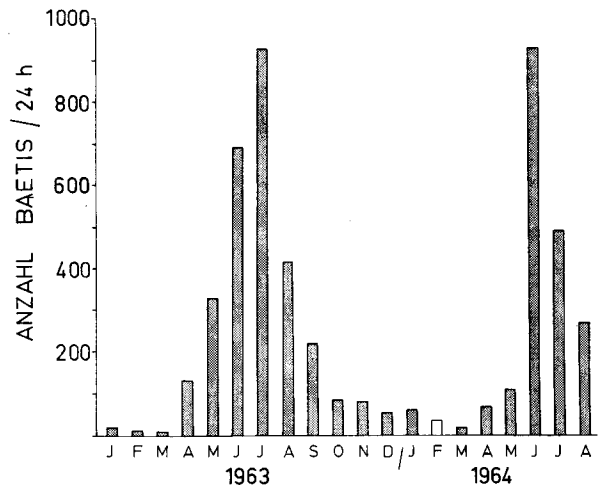


Abb. 9. Das jahresperiodische Auftreten von *Baetis rhodani* und *B. vernus* in der Drift des Breitenbaches.

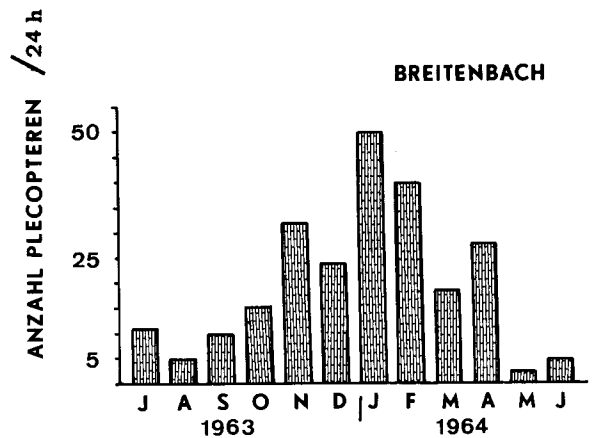


Abb. 10. Das jahresperiodische Auftreten der Plecopterenlarven in der Drift des Breitenbaches.

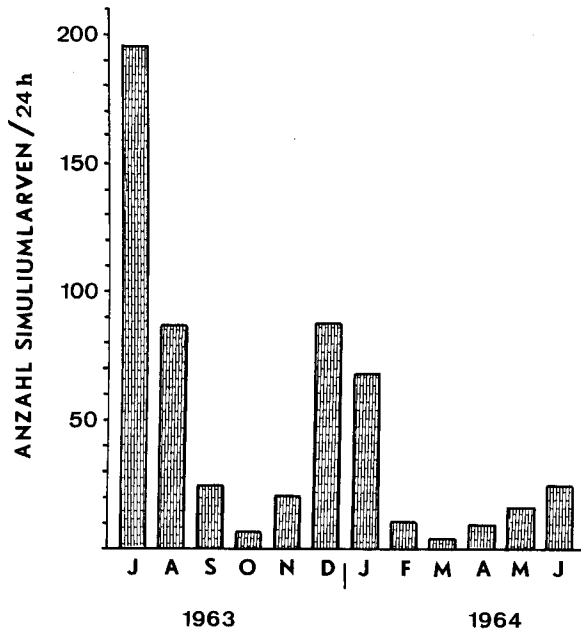


Abb. 11. Das jahresperiodische Auftreten der Simuliidenlarven in der Drift des Breitenbaches.

über die Wintermonate, möglicherweise auch hier im Zusammenhang mit der Hauptwachstumsperiode der Plecopterenlarven. Die Abb. 12 zeigt die Jahreskurve der Plecoptere *Isoperla goertzi* Ill., als der am stärksten in der Drift vertretenen Steinfliegenlarve des Breitenbaches. Das Wintermaximum liegt in den Monaten Januar und Februar.

Die Simuliidendrift weist auch im Breitenbach zwei

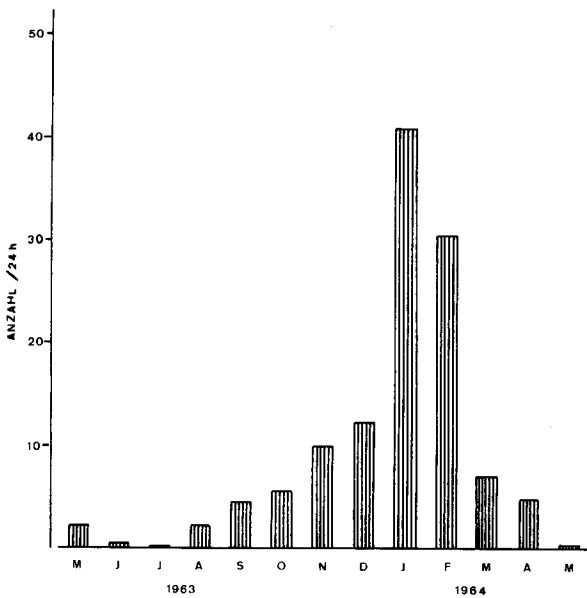


Abb. 12. Das jahresperiodische Auftreten der Steinfliegenlarve *Isoperla goertzi* im Breitenbach (nach Schwarz 1967, veränderte Darstellung).

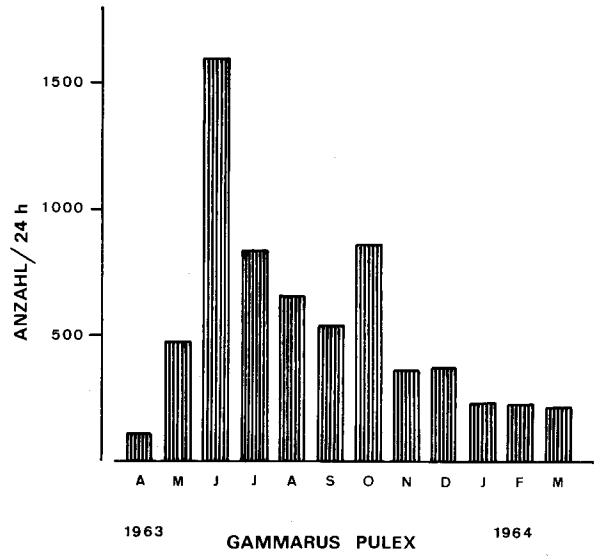


Abb. 13. Das jahresperiodische Auftreten des Amphipoden *Gammarus pulex* in der Drift des Breitenbaches.

Maxima auf, sie liegen gegenüber dem Kaltisjock zeitlich verschoben im Winter und im Hochsommer.

Die in Nordeuropa nicht vorkommenden Gammariden zeigen im Breitenbach eine ausgeprägte Jahresperiodik mit einem Maximum von Mai bis Juli (Abb. 13). Die Temperaturentwicklung des Baches spielt offenbar eine Rolle für die Driftmenge der Gammariden (Müller 1963 c).

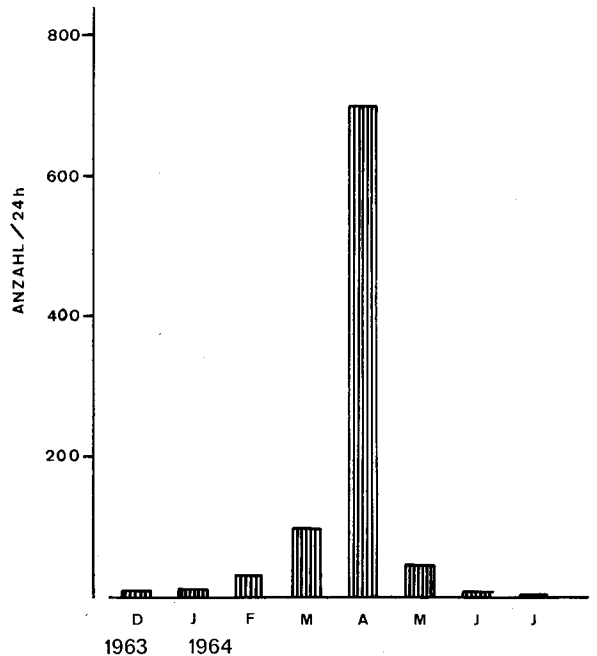


Abb. 14. Das jahresperiodische Auftreten der Trichopterenlarve *Agapetus fuscipes* in der Drift des Breitenbaches.

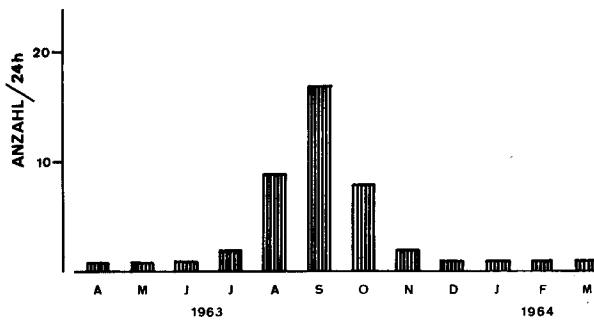


Abb. 15. Das jahresperiodische Auftreten der Wassermilbe *Atractides nodipalpis* in der Drift des Breitenbaches (nach Schmidt 1966, veränderte Darstellung).

Auffällig bei den Driftuntersuchungen sowohl des Kaltisjokk als auch des Breitenbaches ist, dass die in hoher Abundanz vorkommenden Trichopteren-Arten nur in geringem Mass in der Drift erscheinen. Von den 32 Trichopteren-Arten des Breitenbaches tritt nur eine Art mit hohen Zahlen in der Drift auf: *Agapetus fuscipes* Curt. Von Dezember bis März ist die Larve in hoher Besiedlungsdichte im Quellbereich vertreten (bis ca. 100 m unterhalb der Quelle). Von März an lässt sich deutlich eine bachabwärts gerichtete Versetzung der ganzen Population verfolgen. Der Durchzug der *Agapetus*-Drift wurde 600 m unterhalb der Quelle gemessen, das Resultat ist in Abb. 14 dargestellt.

Eine ausgeprägte Jahresperiodik zeigt auch die Drift einiger Wassermilben, als Beispiel ist in Abb. 15 die Drift von *Atractides nodipalpis* Thor. ausgewählt.

Schliesslich zeigen die Abb. 16 und 17 die jahreszeitliche Driftverteilung zweier Wasserkäferarten: *Elmis maugetii* Latr. und *Oulimnius tuberculatus* P. Müll.

3.2. Die Tagesperiodik der Drift im Jahresverlauf

3.2.1. Kaltisjokk

Ephemeroptera

Unter den in der Drift gefangenen Ephemeropteren-

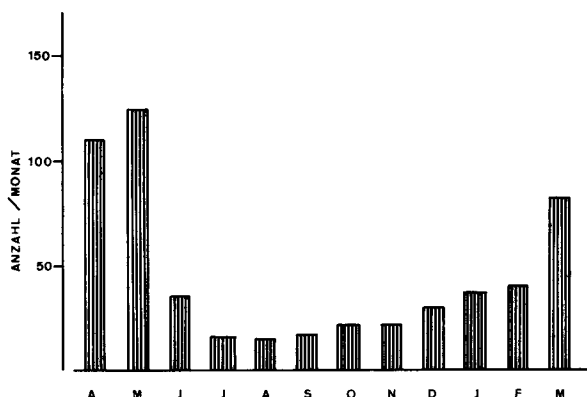


Abb. 16. Das jahresperiodische Auftreten des Wasserkäfers *Elmis maugetii* in der Drift des Breitenbaches (nach Hermann 1966).

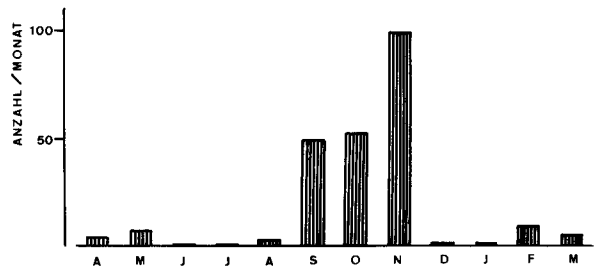


Abb. 17. Das jahresperiodische Auftreten des Wasserkäfers *Oulimnius tuberculatus* in der Drift des Breitenbaches.

larven dominieren die der Gattung *Baetis* (*Baetis rhodani*, *B. pumilis*, *B. niger* L., *B. macani* Kimm., *B. lapponicus* Bgtn. und *B. subalpinus* Bgtn.). Die folgenden Ausführungen befassen sich nur mit den Baetiden, weil das Vorkommen anderer Ephemeropteren-Arten in der Drift zu gering ist, als dass über ihre Tages- und Jahresperiodik eine Aussage getroffen werden könnte. Die Fangergebnisse sprechen dafür, dass alle Baetiden in ihrer Drift nachtaktiv sind. Es erschien deshalb verantwortbar, die nur schwer identifizierbaren Baetidenlarven in ihrem Driftverhalten zusammengefasst zu untersuchen.

In den Abb. 18–23 ist, über Dekaden gemittelt, der Jahreszyklus (Juli 1965–Juni 1966) der Tagesperiodik der Baetidendrift in Absolutwerten dargestellt. Natürliche Hellzeit und Dunkelzeit sind durch die 5-Lux Grenzwerte voneinander geschieden, was bei dem flachen Sonnenstande der subpolaren Region und den dadurch bedingten langen Dämmerungszeiten eine klarere Abgrenzung von Tag und Nacht ergibt. Im Juli und August erschienen die Baetiden am stärksten synchronisiert, die tägliche Aktivität ist von der zweiten Julidekade an klar auf die Nachtzeit konzentriert. Mit

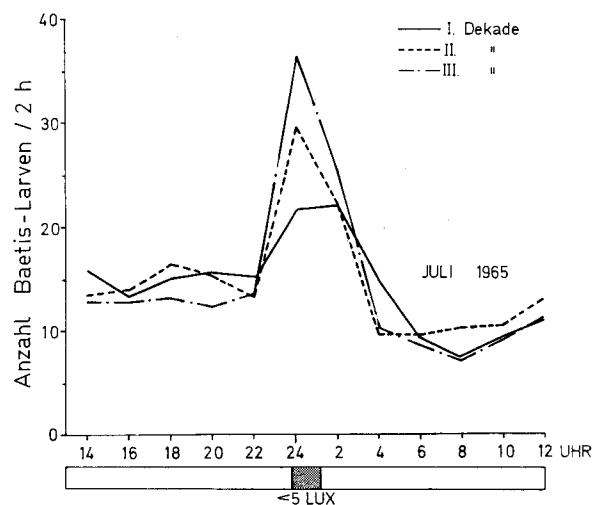


Abb. 18. Dekadenmittel der Baetidendrift im Kaltisjokk Juli 1965.

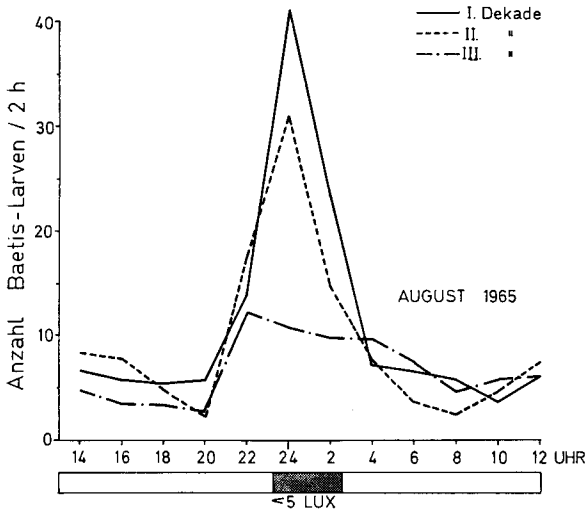


Abb. 19. Dekadenmittel der Baetidendrift im Kaltsjokk August 1965.

zunehmender Länge der Nachtzeit verlängert sich auch die Aktivitätszeit, sie spaltet in mehrere Maxima auf. Diese Erscheinung wird mit der Verkürzung der Nachtzeit rückläufig. Auch Mitte Juni, wenn die Sonne nicht mehr unter den Horizont sinkt, scheint noch eine Synchronisation auf die 24h-Periode vorhanden zu sein. Betrachten wir aber die Aktivitätsverteilung in einer Tagesfolge aus der Mittsommerzeit des Jahres 1969 mit langfristigem, konstantem Hochdruckwetter (Abb. 24), so sehen wir, wie ein Aktivitätsmaximum sich täglich von links nach rechts verlagert, während ein nächtliches Maximum ständig bestehen bleibt. Abb. 25 zeigt

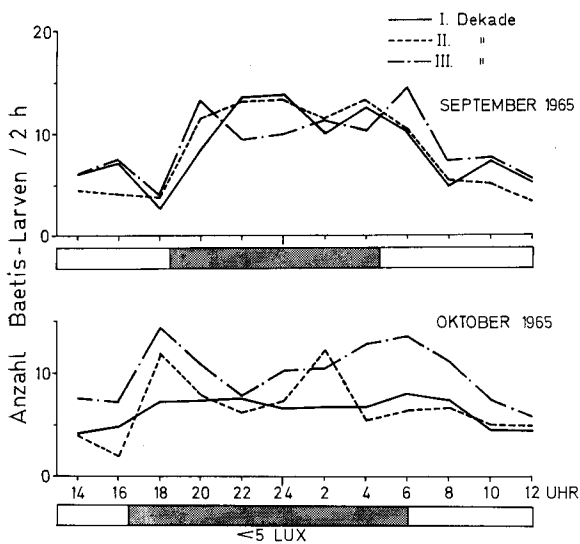


Abb. 20. Dekadenmittel der Baetidendrift im Kaltsjokk September und Oktober 1965.

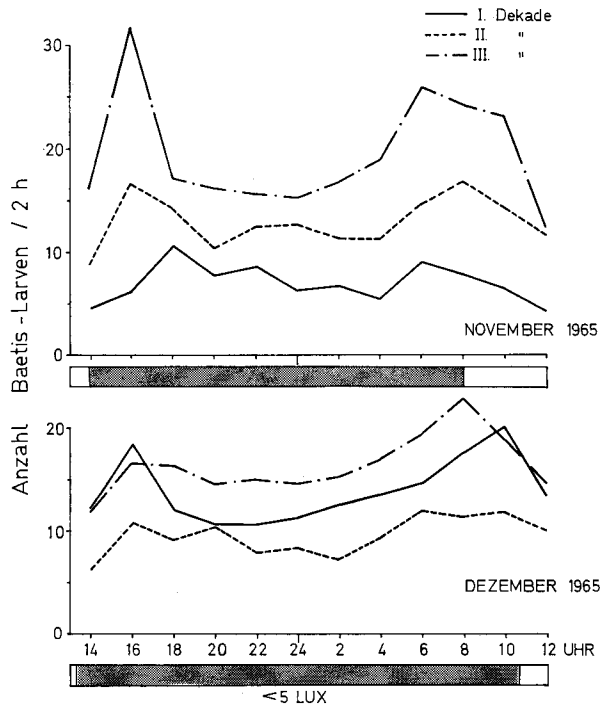


Abb. 21. Dekadenmittel der Baetidendrift im Kaltsjokk November und Dezember 1965.

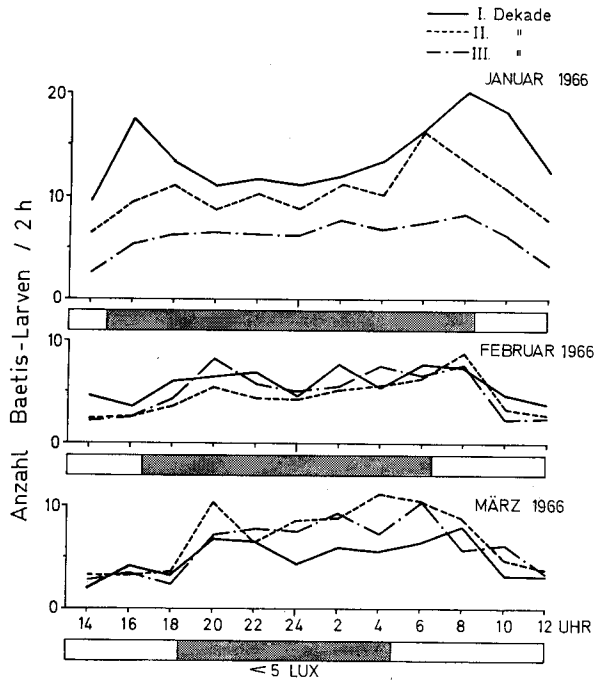


Abb. 22. Dekadenmittel der Baetidendrift im Kaltsjokk Januar, Februar und März 1966.

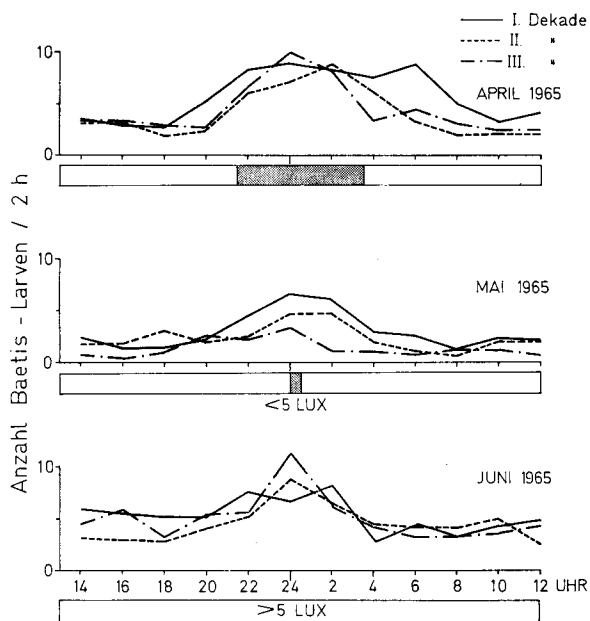


Abb. 23. Dekadenmittel der Baetidendrift im Kaltsjokk April, Mai und Juni 1966.

dieselbe Aktivitätsverteilung für die Baetiden des Kaltbaches. Die Synchronisation der Baetidenlarven auf die 24h-Periode ist im Juni nördlich des Polarkreises nicht vollständig (Müller 1966 a). Tendenzen zur Desynchronisation und auch zur freilaufenden, endogenen Periodik sind zu erkennen.

Anders liegen die Verhältnisse zur Mittwinterzeit, wenn die maximalen, mittäglichen Lichtintensitäten nach unseren Messungen in Messaure zwischen 100 und 300 Lux liegen. Um zu kontrollieren, wieviel dieser Lichtintensität zu den unter einer Eis- und Schneedecke lebenden Organismen gelangt, haben wir den folgenden Versuch durchgeführt: Ein Eisblock von 0,40 m Dicke wurde gefroren, darauf fiel eine 0,30 m dicke Pulverschneedecke. Unter dieser Anordnung wurden um Mittwinter zur Mittagszeit bei klarem Wetter 0,2–0,5 Lux gemessen. Die Baetidendrift ist, wie das besonders deutlich die Abb. 26 zeigt, um die Mittwinterzeit deutlich auf die 24h-Periode synchronisiert. Das bedeutet, dass bereits ein täglicher Licht-Dunkelwechsel von 0,2–0,5 Lux zur natürlichen Dunkelheit synchronisierend auf die Baetiden wirkt. Andere Zeitgeber können kaum infrage kommen, weil die Wassertemperatur konstant bei 0,3°C liegt und auch die chemischen Faktoren des Gewässers in dieser Jahreszeit keine tagesperiodischen Schwankungen zeigen.

Plecoptera

Auch die Larven der Plecopteren haben sich in allen Untersuchungen nachaktiv gezeigt. Durch Untersuchungen von Thomas (1970 a), Müller (1970 a), Mendl

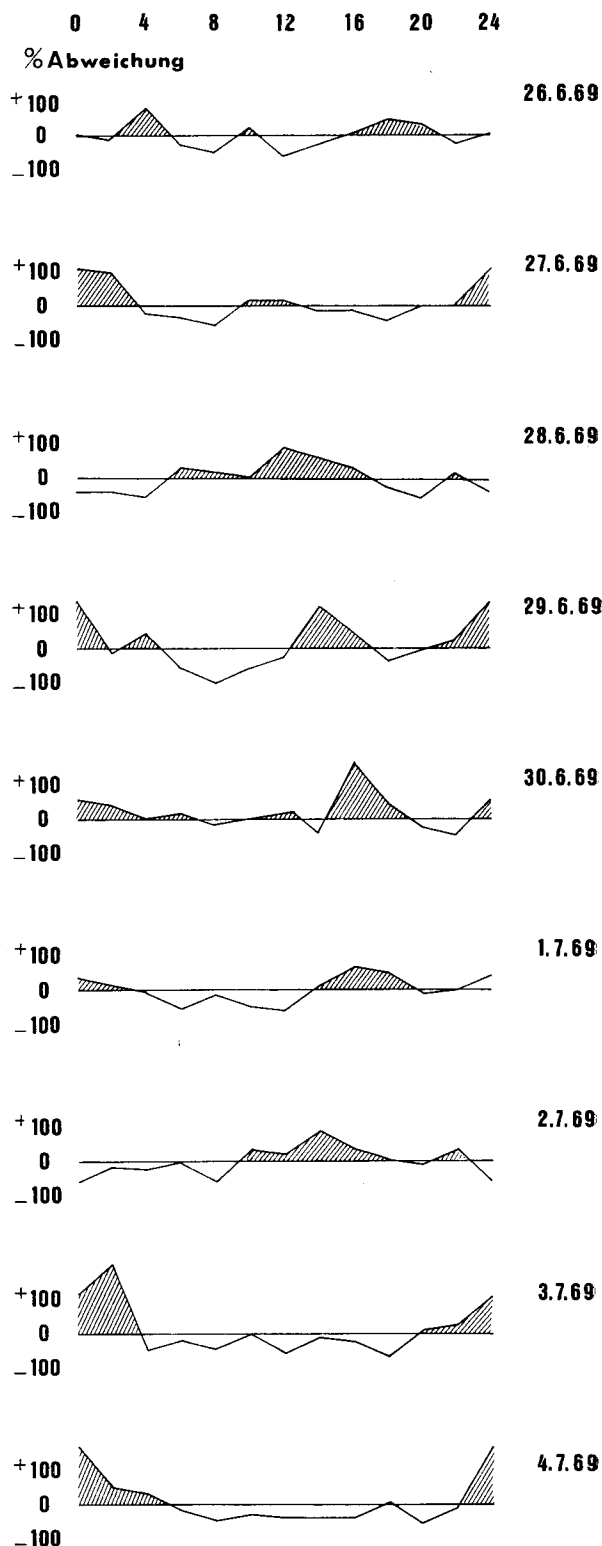


Abb. 24. Die Aktivitätsperiodik einer Baetidenpopulation in der Drift des Kaltsjokk zur Mittsommerzeit 1969. Ordinate: Prozentuale Abweichung der 2h-Werte der Drift vom 24h-Mittel. Abszisse: Tageszeit in Stunden.

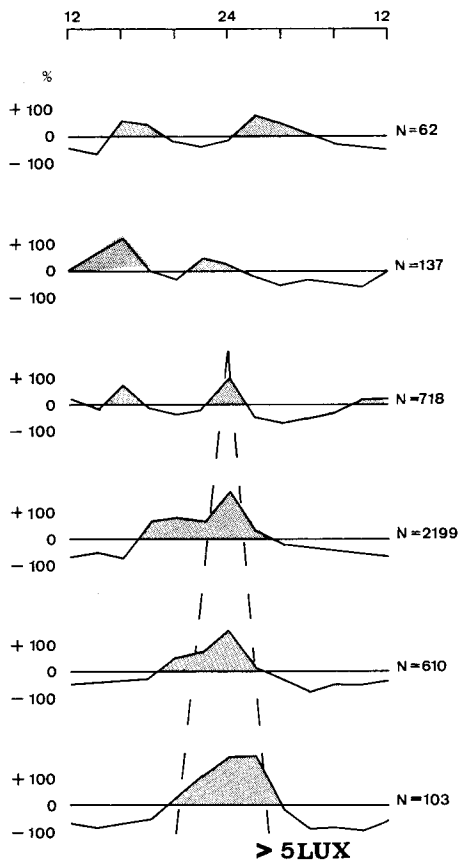


Abb. 25. Aktivitätsperiodik der Drift von *Baetis*-Larven im Kaltbach – Juni–August 1967. Ordinate: Prozentuale Abweichung der 2h-Werte der Drift vom 24h-Mittel der Dekade. Abszisse: Tageszeit in Stunden.

und Müller (1970) und Benedetto und Müller (1970) ist dies für den Kaltisjokk belegt. Die Tagesperiodik der Plecopterendrift ist für alle im Kaltisjokk vorkommenden Arten zusammengefasst dargestellt. Abb. 27 gibt einen Jahreszyklus der Tagesperiodik der Plecopterendrift wieder. Das nach gleichartiger Berechnung wie für die Baetiden (Abb. 26) dargestellte Bild weist verwandte Züge auf: Ausgeprägte Synchronisation der Plecopteren-Driftaktivität findet sich wie bei den Baetiden in der zweiten und dritten Julidekade und im August, dagegen sind die Plecopterenlarven im Juni desynchronisiert. Die Aktivitätsverteilung um die Mittsommerzeit ist für die Larven von *Diura nanseni* Kemp. vom Kaltisjokk gesondert dargestellt (Müller 1970 a). Solange die mitternächtliche, minimale Lichtintensität zwischen 500 und 150 Lux liegt, ist die Aktivität dieser Larven regellos über die 24h-Periode verteilt. Sinkt die mitternächtliche Lichtintensität unter 150 Lux, was in Messaure um den 10. Juli eintritt, so ist die *Diura*-Larve schlagartig wieder auf die 24h-Periode synchronisiert. Das gilt offenbar ähnlich auch für die anderen im Kaltisjokk vorkommenden Plecopterenlarven, denn aus

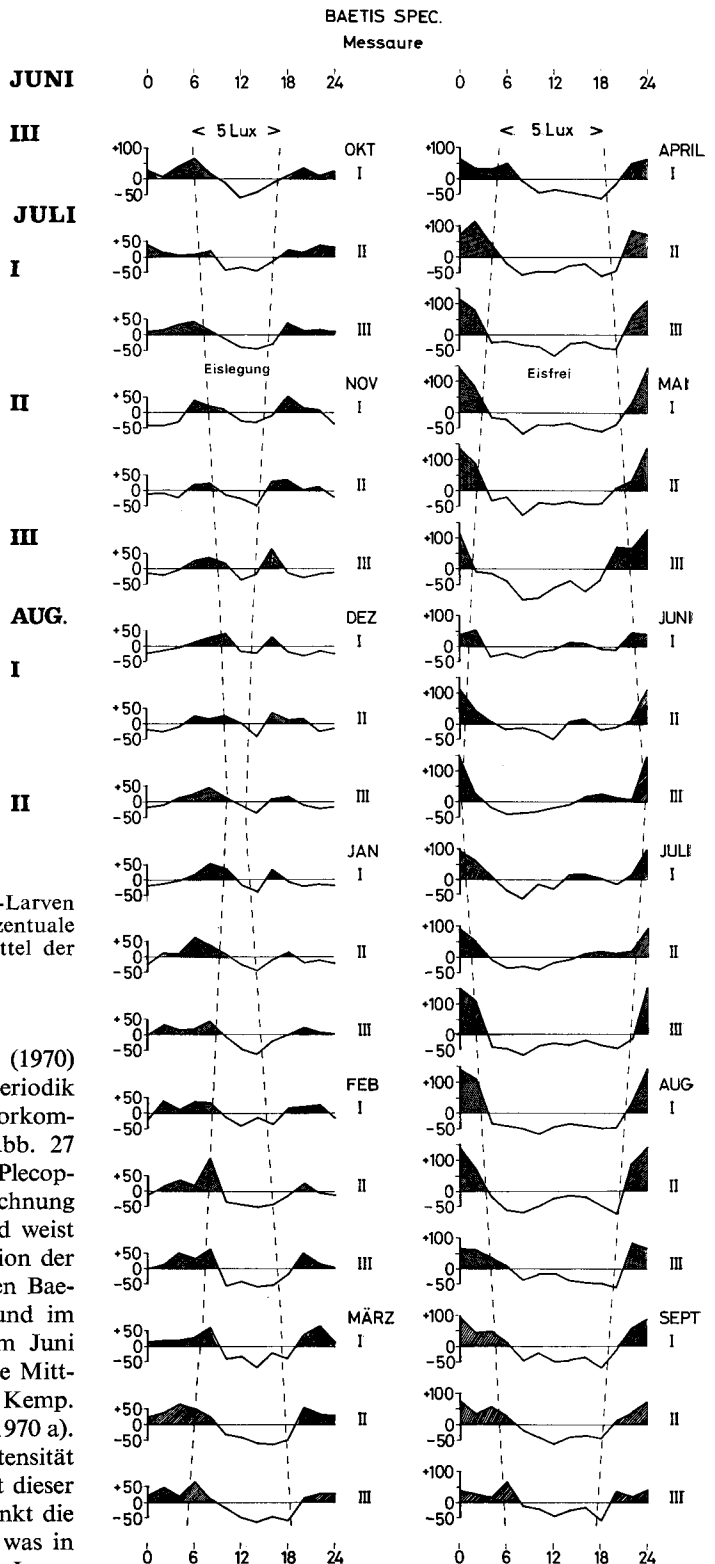


Abb. 26. Die Tagesperiodik der Drift im Jahreslauf einer Baetidenpopulation im Kaltisjokk – Juli 1965–Juni 1966. Linker Bildteil: Oktober–März, Rechter Bildteil: April–September. Ordinate und Abszisse wie in Abb. 25.

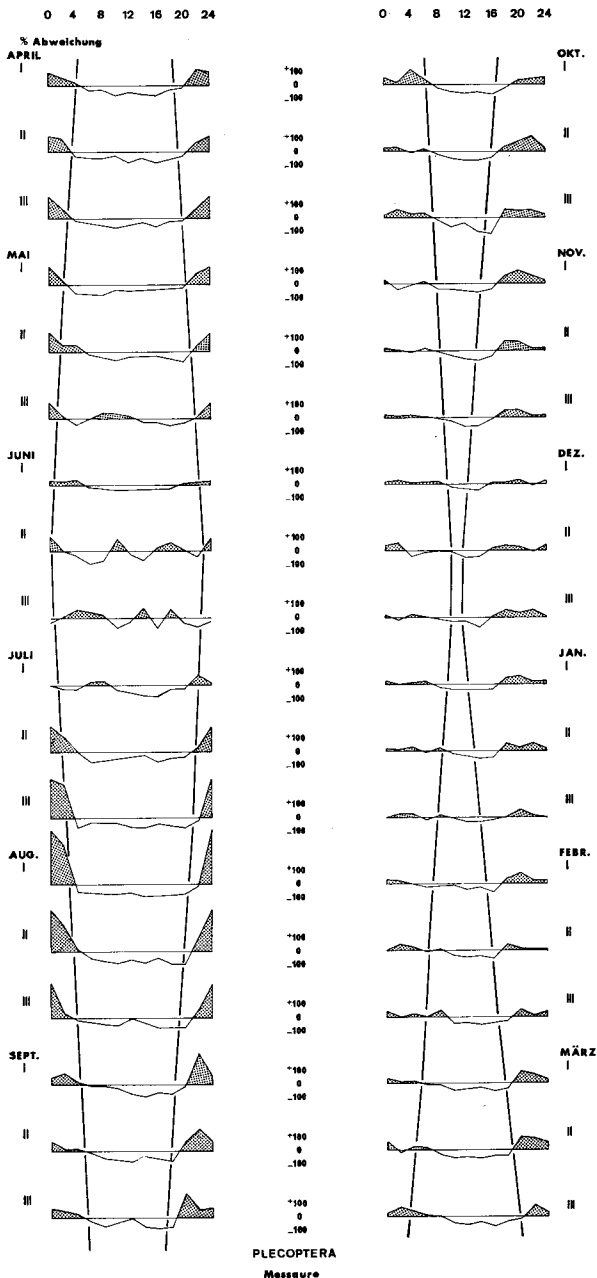


Abb. 27. Die Tagesperiodik der Drift der Plecopterenlarven im Kaltisjokk - Juli 1965-Juni 1966. Ordinate und Abszisse wie in Abb. 25.

Abb. 27 geht hervor, dass die Synchronisation erst in der zweiten Julidekade voll erreicht ist.

Simuloidea

Kureck (1969) verneint eine Tagesperiodik der Simuliumdrift und beruft sich u.a. auf eine Untersuchung des Autors vom Mittsommer 1963 (Müller 1966 a) in

Schwedisch-Lappland. Seinen eigenen Driftuntersuchungen, von denen die mit dem grössten Material eine Tagesperiodik aufweist, misst Kureck (op. cit.) deshalb keine Bedeutung zu, weil Beobachtungen von Friedrichs (1919) und Podzuhn (1968) die Möglichkeit einschliessen, dass die Driftperiodik der Simuliidenlarven den Aktivitätsrhythmus der Feinde der Simuliiden widerspiegeln. Kureck (op. cit.) vertritt die Ansicht, dass die Simuliumlarven nur dann ihren Standort verlassen, wenn sich ihre Lebensbedingungen verschlechtern oder wenn sie gestört werden. Gegen spontane lokomotorische Aktivität als Ursache der Drift bei Simuliidenlarven spreche auch die geringe Driftrate.

Um die Grössenordnung der Drift von Simuliiden zu charakterisieren, möchte ich einen Feldversuch schildern: Im Jahre 1952 wurde die Wirkung von Bachregulierungen auf die Bodenfauna im Skravelbäcken, einem unweit Harads liegenden, zum Flussystem des Lule Älv gehörenden Baches untersucht. (Das Gewässer liegt ca. 80 km südöstlich von Messaure.) Auf 300 m wurde ein neues Bachbett geschaffen. Die Simuliumbesiedlung dieser Bachstrecke auf gleich grossen Steinen, in Bereichen gleicher Strömungsgeschwindigkeit, Wassertiefe und Beleuchtung ausgelegt, zeigt Abb. 28. Am dritten Tage wurden 104 Simuliidenlarven pro 1000 cm² ausgezählt, am 22. Tage nach der Exposition waren es 2416 Larven/1000 cm². Diese Larven können kaum bachaufwärts wandernd auf die Steine gelangt sein, sie müssen als Drift die Steine besiedelt haben.

Kureck (op. cit.) spricht den Junglarven der Simu-

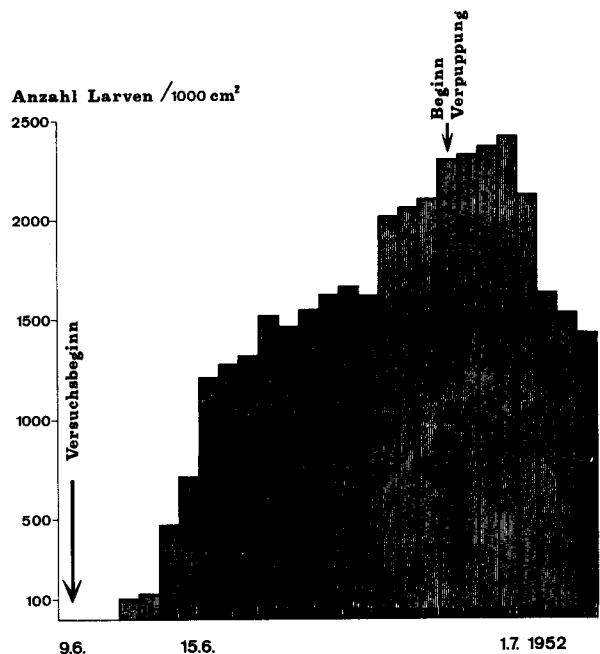


Abb. 28. Die Neubesiedlung eines künstlich geschaffenen, neuen Bachabschnittes mit Simuliumlarven im Skravelbäcken (Lule Älv-System).

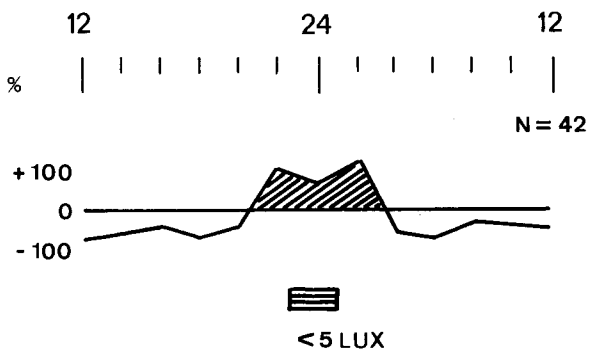


Abb. 29. Die tagesperiodische Neukolonisation von Simuliidenlarven im Kaltisjock (21.–22.7.1968).

liiden hohe Driftraten zu; durch sie hat er seine Schlüpf-rinnen besiedeln lassen, in einem Falle mit 5100 Larven. Indem er dies tut, nimmt er offenbar für diese nicht oder nicht allein deren Feinde als Driftursache an.

Zur Demonstration der Tagesperiodik der Simuliumdrift sei ein Versuch wiedergegeben, der in der von Kureck (op. cit.) beschriebenen Kaltisrinne gemacht wurde. Die Besiedlung flottierender Plastikstreifen gleicher Grösse mit Simuliumlarven im Zweistunden-Intervall wurde untersucht, d.h. es wurde der Drift-Endpunkt der Simuliidenlarven untersucht. Abb. 29 zeigt das Ergebnis für eine 24h-Periode. Die aus der Drift ausscheidenden Tiere setzen sich – aktiv – nur während der Nacht auf dem künstlichen Substrat fest.

In der Abb. 30 ist ein Jahreszyklus der Simuliumdrift im Kaltisjock dargestellt. Auch bei den Larven der Kriebelmücken wurden die im Kaltisjock vorkommenden Arten zusammengefasst untersucht. Das Winterhalbjahr vermittelt einen gänzlich anderen Eindruck als das Sommerhalbjahr: Von Oktober bis März sind die Larven in ihrer Driftaktivität offenbar auf die 24h-Periode synchronisiert, die tägliche Aktivität liegt überwiegend in der ersten Nachthälfte. Im Sommerhalbjahr dagegen erscheint die Driftaktivität der Simuliumlarven weitgehend desynchronisiert, d.h. die Aktivität ist wechselnd über die 24h-Periode verteilt. Daraus versteht sich sowohl, dass Kureck (op. cit.) teilweise keine Tagesperiodik der Simuliumdrift fand: Seine Beispiele stammen aus der III. Julidekade und der I. Septemberdekade, als auch die Möglichkeit seiner Berufung auf den Autor bezüglich dessen Mittsommeruntersuchungen. Schlagender aber als die gebrachten Beispiele und Bilder beweisen Versuche mit künstlichen Licht-Dunkelwechseln im Feld, dass die Simuliumlarven eine tagesperiodische Driftaktivität besitzen, dass es zur Synchronisation auf die 24h-Periode nur des wirksamen Zeitgebers bedarf (Siehe Abschnitt 3).

3.2.2. Breitenbach

Ephemeroptera

Im Breitenbach treten nur zwei Ephemeropteren-Arten als Massenformen auf: *Baetis rhodani* und *B. vernus*;

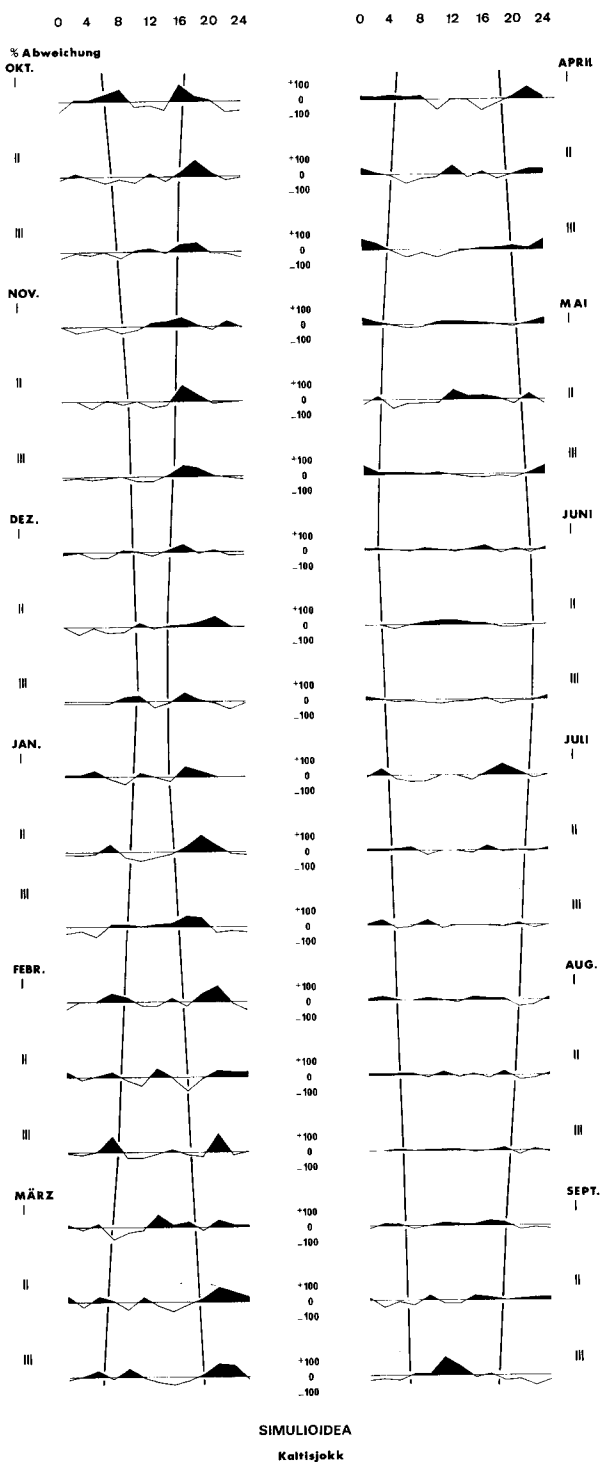


Abb. 30. Die Tagesperiodik der Drift der Simuliidenpopulationen im Kaltisjock. Bezeichnungen wie Abb. 25.

die erstgenannte Art findet sich auch im Kaltisjock. Wir haben beide Arten, die gleiches, tagesperiodisches Verhalten aufweisen (Müller 1966 a), zusammengefasst

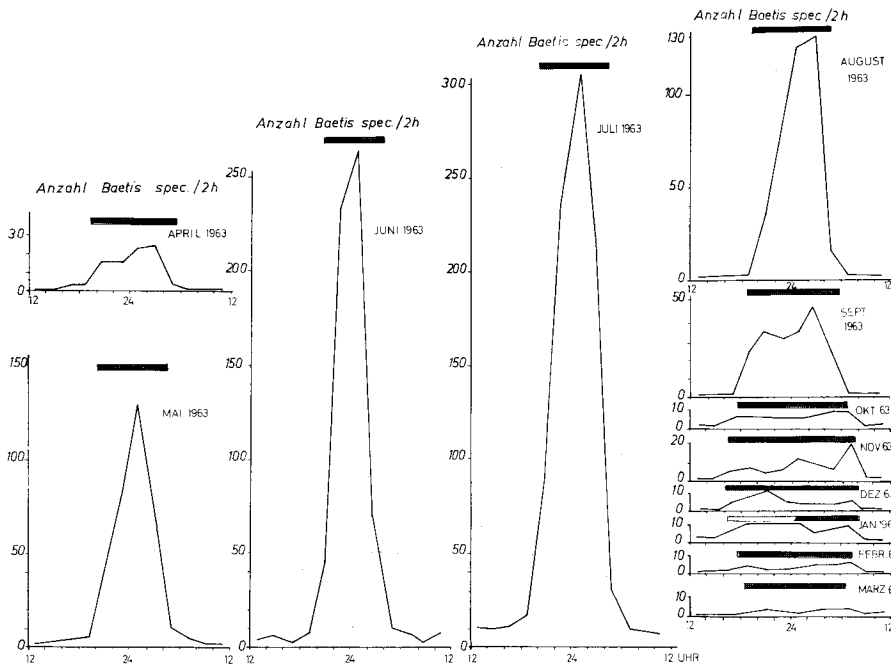


Abb. 31. Die Aktivitätsperiodik der Eintagsfliegenlarven *Baetis rhodani* und *B. vernus* im Breitenbach 1.4.1963–31.3.1964. Dunkle Balken = Mittlere Nachtzeit des betreffenden Monats. Ordinate: Anzahl Larven/2h-Monatsmittel.

dargestellt. In Abb. 31 ist ein Jahreszyklus ihrer tagesperiodischen Drift in absoluten Werten, jeweils über einen Monat gemittelt, aufgeführt. Die zwölf Kurven zeigen sowohl die Mengenverteilung der Drift im Jahreslauf, nämlich den starken Anstieg der Baetiden-drift vom April bis zum Einsetzen der Flugzeit im Juli, als auch die jahreszeitlichen Variationen in der Tagesmuster-Konfiguration (Aschoff 1954) entsprechend der Länge der Nacht. Zum Vergleich der Baetidendrift im Jahreslauf vom Kaltsjokk (Abb. 25) gibt die Abb. 32 die Jahresperiodik dieser Larven vom Breitenbach wieder. Bis auf den Monat Juni sind die Kurven im Breitenbach denen des Kaltsjokk ähnlich: Grösste Konzentration der Aktivität in der zweiten Nachthälfte erscheint besonders ausgeprägt im Sommerhalbjahr.

Plecoptera

Nach Schwarz (1967) setzt sich die Plecopterenfauna des Breitenbaches aus zwölf Arten zusammen. *Isoperla goertzi*, *Protonemura auberti* Ill. und verschiedene Leuctriden haben den grössten Anteil daran. Abb. 33 gibt ein Bild der Tagesperiodik im Jahresablauf der monatsweise zusammengefassten Plecopteren-drift wieder. Wie die Baetiden sind auch die Plecopteren in ihrer Driftaktivität das ganze Jahr hindurch in Mitteleuropa synchronisiert.

Simuloidea

Im Breitenbach treten nach den Bestimmungen von Carlsson (1964) unter den Simuliiden des Winterhalbjahres die Larven von *Odagmia ornata* Mg. hervor; im

Sommerhalbjahr dominieren die Larven von *Eusimulium costatum* Friedr. Dementsprechend bieten die Abb. 34 und 35 einen Winter- resp. Sommeraspekt der Tagesperiodik der Simuliidendrift. Auch für diese Tiergruppe zeichnet sich ab, dass sie in Mitteleuropa während des ganzen Jahres synchronisiert ist. Im Hinblick auf die eindeutigen Kurven und das dahinter stehende umfangreiche Material kann wohl die Frage nach dem Vorhandensein einer Tagesperiodik der Drift von Simuliumlarven in Mitteleuropa kaum aufkommen.

Hydrachnellae

Aus den Untersuchungen der Wassermilbendrift (Schmidt 1966, 1969) soll als Beispiel die Tagesperiodik von *Atractides nodipalpis* dargestellt werden. Die Art ist während des Tages aktiv. Abb. 36 zeigt die Variationen des Tagesmusters der *Atractides*-Drift von Juli bis November mit Übergang von mehrgipfeligen zu eingipfeligen Kurven entsprechend der Tageszeit-Verkürzung. Aus den zu den Kurven angegebenen Fangzahlen geht hervor, dass die Drift von Juli an steigt, im September ihr Maximum erreicht und zum November hin abfällt (vergl. Abb. 15).

Coleoptera

Die Wasserkäfer erwiesen sich in ihrer Driftaktivität nachtaktiv. Dies zeigt Abb. 37 am Beispiel von *Elmis maugetii*. Auch bei diesen Tieren lässt sich die Variation des Tages-Grundmusters (Bigeminus) erkennen: Die zwei Aktivitätsmaxima im Januar verschmelzen mit kürzer werdender Nacht im Mai zu einem Maximum.

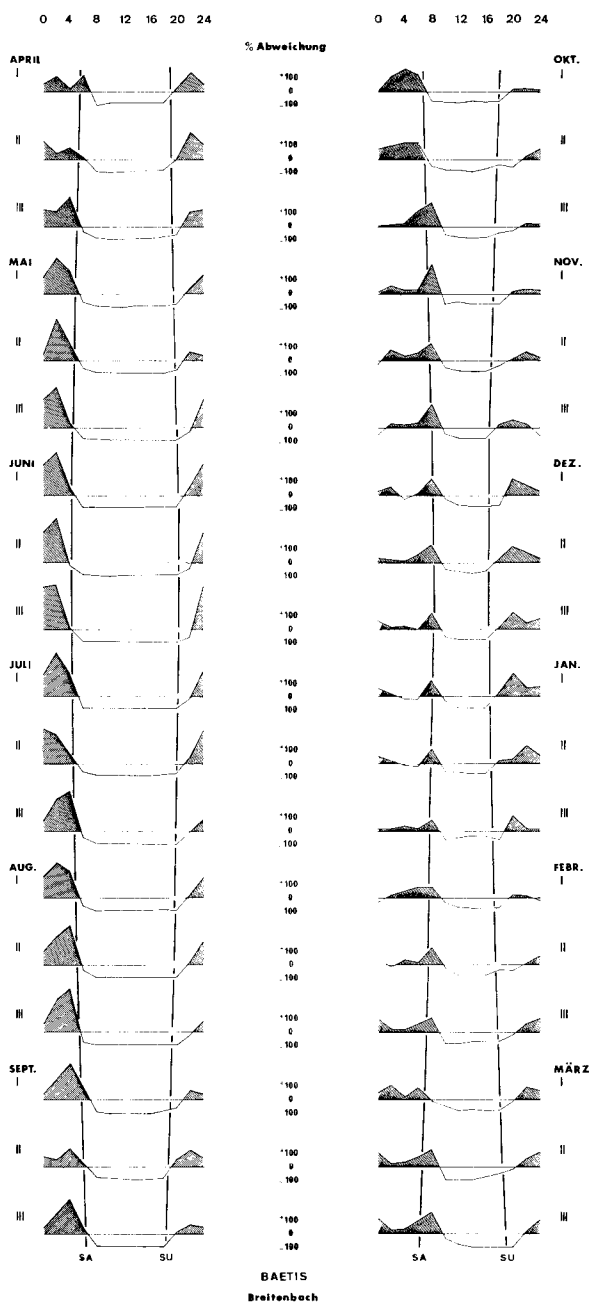


Abb. 32. Die Tagesperiodik der Drift von *Baetis rhodani* und *B. vernus* im Jahresverlauf im Breitenbach. SA = Sonnenaufgang, SU = Sonnenuntergang. Alle Bezeichnungen wie in Abb. 25.

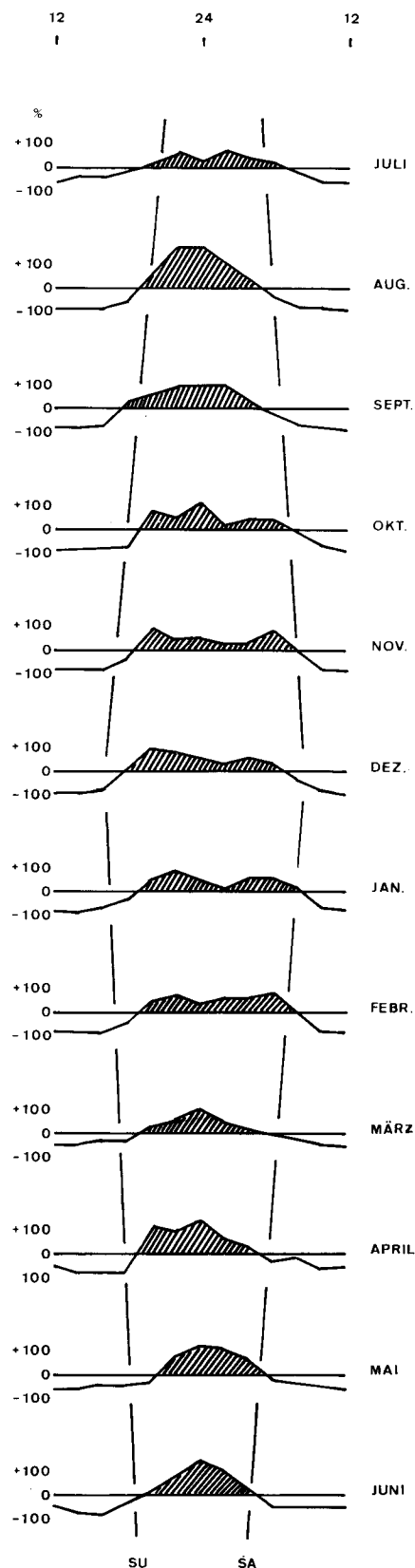


Abb. 33. Die Tagesperiodik der Drift der Plecopterenlarven im Breitenbach im Jahresverlauf, Juli 1963–Juni 1964. Ordinate: Prozentuale Abweichung der 2h-Werte der Drift vom 24h-Mittel des Monats. Abszisse: Tageszeit in Stunden.

Pisces

Die Teleostei sind im Breitenbach allein durch die Bachforelle (*Salmo trutta* L.) vertreten. Das Laichen der Forellen erfolgt Ende November/Anfang Dezember. Vereinzelt, meist tote oder unbefruchtete Eier wurden zu dieser Zeit in den Driftsieben beobachtet. Am 28.2. 1964 traten die ersten geschlüpften Fischlarven in der

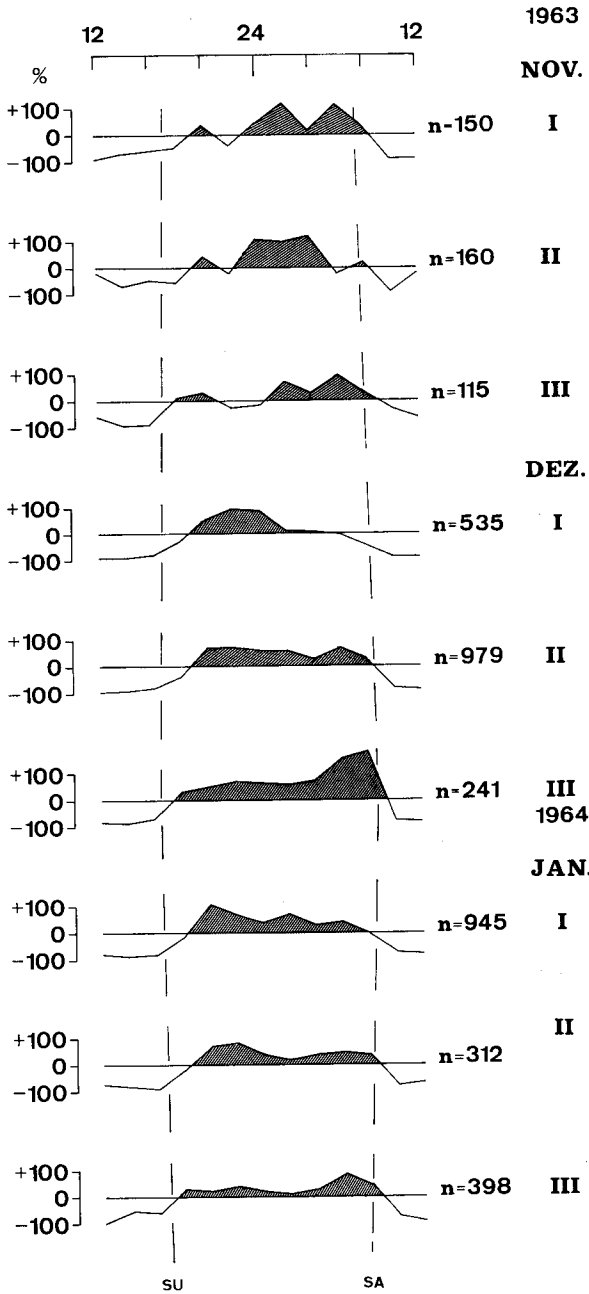


Abb. 34. Die Tagesperiodik einer Simulium-Population im Breitenbach in den Monaten November 1963-Januar 1964. n = Anzahl Simuliidenlarven in der Dekade. Ordinate und Abszisse wie in Abb. 25.

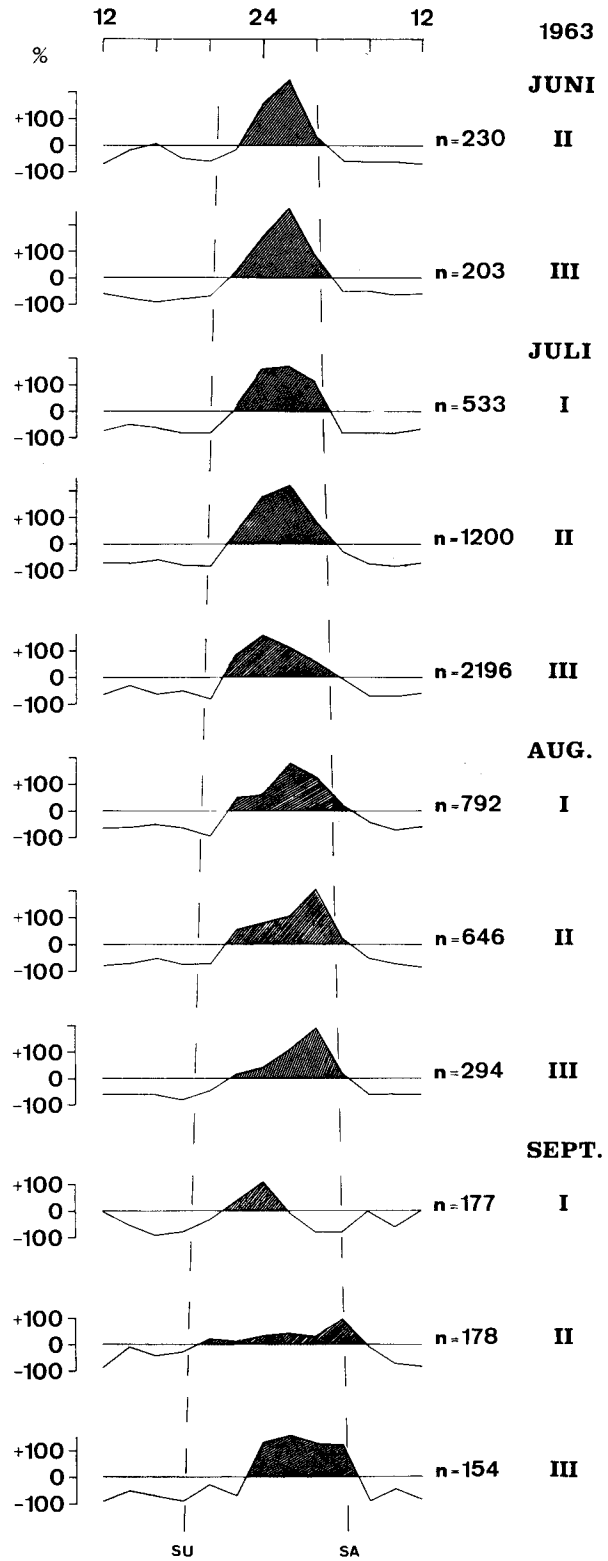


Abb. 35. Die Tagesperiodik einer Simuliidenpopulation im Breitenbach in den Monaten Juni-September 1963. n = Anzahl Larven in der Dekade. Ordinate und Abszisse wie in App. 25.

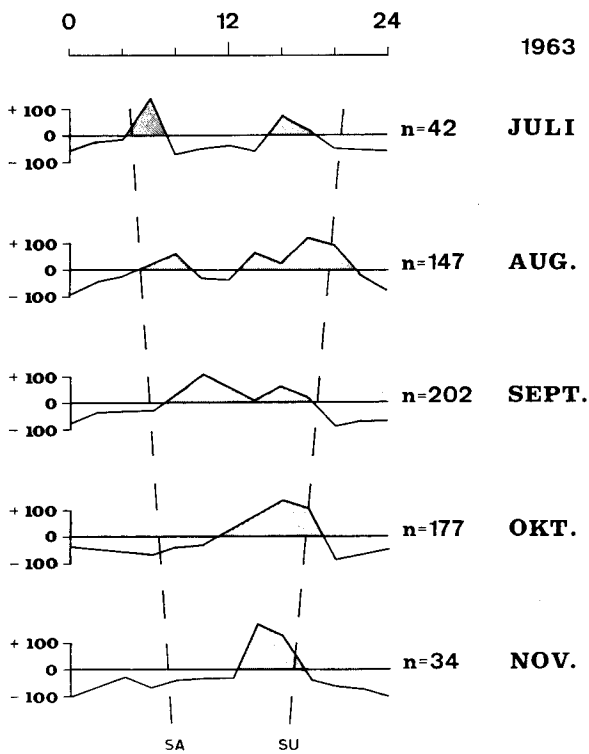


Abb. 36. Die Tagesperiodik der Drift der Wasserbilbe *Atractides nodipalpis* im Breitenbach, Juli–November 1963 (Nach Schmidt 1966, veränderte Darstellung). SA = Sonnenaufgang, SU = Sonnenuntergang. Ordinate und Abszisse wie in Abb. 25.

Fanganlage auf. Vom 28.2.–13.3.1964 wurden 55 Jungfellen in den Driftsieben gefangen, deren tagesperiodisches Auftreten aus der Abb. 38 zu ersehen ist.

3.3. Die Tagesperiodik der Drift unter künstlichem Licht-Dunkelwechsel

Im Breitenbach wurden Feldversuche mit künstlichem Licht-Dunkelwechsel zur Beeinflussung der tagesperiodischen Drift durchgeführt (Müller 1965 a, 1966 b). Für entsprechende Versuche in Nordschweden benutzten wir eine parallel zum Kaltisjokk verlaufende Holzrinne (115 m lang, 0,73 m breit, 0,60 m hoch). Der Boden der Rinne war mit Steinmaterial verschiedener Größe ausgelegt, sodass ein dem natürlichen Bach nahe kommendes Milieu geschaffen war. Die Strömungsgeschwindigkeiten variierten zwischen 0,10 und 1,00 m/sec. Über eine Strecke von 58 m wurde die Rinne mit doppelter schwarzer Plastikplane abgedeckt. Darunter waren zuvor in 0,50 m Abstand über die Rinnenmitte Lampen (Philips, Superlux 60 W) montiert worden. Wir erzielten mit diesen Lampen eine mittlere Lichtintensität von 1000 Lux an der Wasseroberfläche unter der Plastikabdeckung. Wegen der hohen Wasserführung konnte am Anfang der abgedeckten Versuchsstrecke keine Abfangvorrichtung für die von oben hereinkommenden

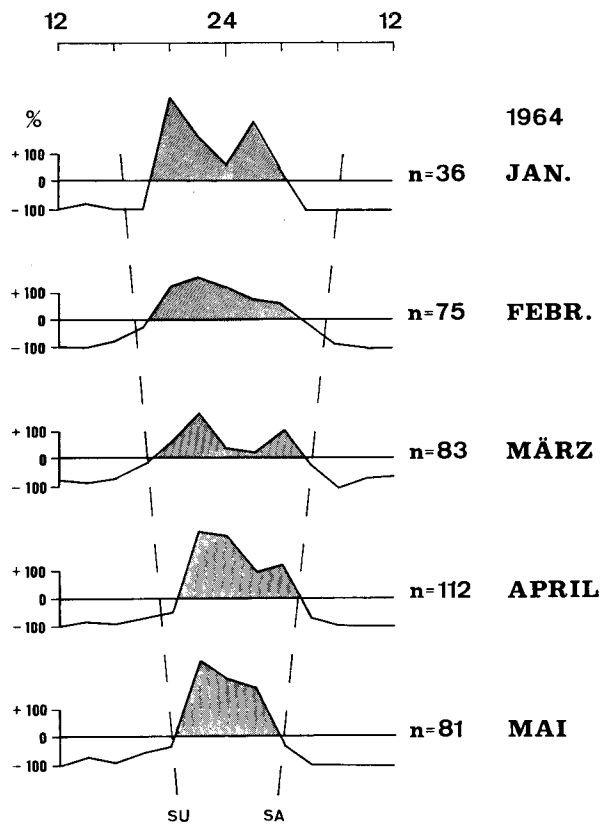


Abb. 37. Die Tagesperiodik der Drift des Wasserkäfers *Elmis maugetii* im Breitenbach (nach Hemann 1966, veränderte Darstellung). SA = Sonnenaufgang, SU = Sonnenuntergang. Ordinate und Abszisse wie in Abb. 25.

Driftorganismen eingebaut werden, wie wir sie in den Breitenbachversuchen benutzt hatten.

Die Versuche wurden bei einem natürlichen Licht-Dunkelwechsel von (20:4) Ende Juli und Anfang August durchgeführt. Im ersten Versuch wurde ein LD (14:10) geboten, im zweiten Versuche LD (10:10). Das bedeutet, dass wir den Tieren im ersten Versuch einen in der 24h-Periode liegenden, veränderten Licht-Dunkelwechsel gaben, im zweiten Versuch die Periodenlänge verkürzten. Abb. 39 und 40 zeigen die Driftabläufe von Ephe-

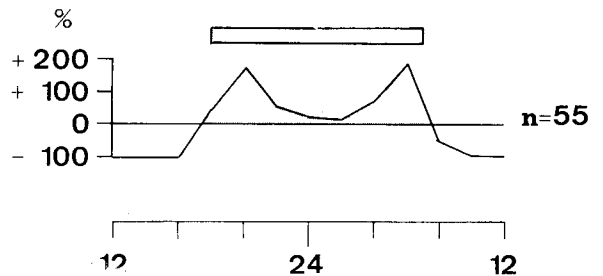


Abb. 38. Das tagesperiodische Auftreten von Fischlarven (*Salmo trutta*) in der Drift des Breitenbaches (28.2.–13.3. 1964).

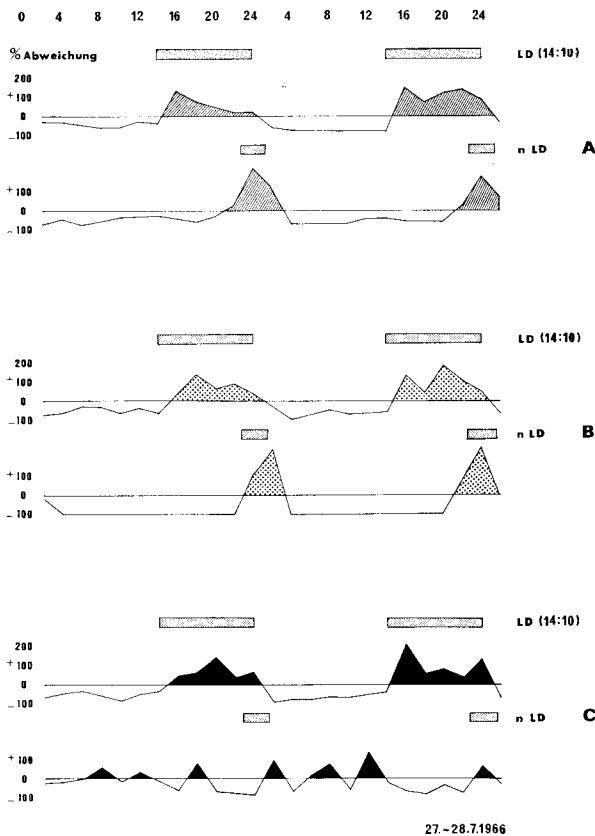


Abb. 39. Die Aktivitätsperiodik in der Drift parallel untersuchter Populationen von Ephemeroptera (A), Plecoptera (B) und Simuloidea (C) im LD (14:10) und nLD (20:4). Balken über den Darstellungen = Dunkel- (Nacht-) Zeit. Ordinate: Prozentuale Abweichung der 2h-Werte der Drift vom 24h-Mittel. Abszisse: Tageszeit in Stunden.

meropteren (A), Plecopteren (B) und Simuliiden (C) unter dem künstlichen Licht-Dunkelwechsel und parallel dazu unter natürlichem Licht-Dunkelwechsel im Kaltisjokk. Ephemeropteren und Plecopteren folgen dem künstlichen Licht-Dunkelwechsel ebenso wie dem natürlichen, allerdings mit den zu erwartenden Variationen des Bigeminus-Grundmusters entsprechend der verlängerten Dunkel-Zeit. Die Simuliiden, die im natürlichen Licht keine Tagesperiodik zeigen und desynchronisiert sind, lassen sich durch den künstlichen, dämmerungslosen LD-Wechsel sowohl auf die 24h-Periode als auch auf die 20h-Periode synchronisieren.

3.4. Quantitative Probleme der Drift

Man hat versucht, die Driftquantitäten in Beziehung zur Populationsgröße zu setzen (Elliott 1965 b, Dimond 1967, Waters 1961, 1962 b, 1965, 1966). Es gibt regelhafte Beziehungen zwischen den beiden Größen Drift und Population zu bestimmten Jahreszeiten bei den verschiedenen Tierarten eines Fließgewässers. Es gehört

aber eine genaue Kenntnis der Jahresperiodik der Drift der verschiedenen Tierarten dazu, um von der Drift Rückschlüsse auf die Größe der Population ziehen zu können. Über die Jahresdriftmengen in Gewässern, die eine Integration der mit dem Lebenszyklus und der Funktion der Drift der Tierarten variierenden Drift darstellen, könnten Vergleiche der Produktivität zwischen verschiedenen Fließgewässern angestellt werden.

Wir haben die Driftmenge, die an einem Punkt den Kaltisjokk im Laufe eines Jahres passiert, ermittelt: Die durch die Driftsiebe filtrierte, ablaufende Wassermenge wurde mittels eines graphischen Wassermengennessers (Abb. 41) in m^3 /Zeiteinheit gemessen. An Hand der gemessenen Wassermenge in der Zeiteinheit wurde die Drift pro Kubikmeter Bachwasser bestimmt.

Tab. 3. Die Driftmenge pro Volumeneinheit im Kaltisjokk im Jahreszyklus. (Nach Messungen 1965–1967).

Monat	Anzahl Organismen pro m^3		
	Minimum	Maximum	Mittel
Juli	1,2	2,1	1,6
August	0,9	1,9	1,3
September	0,7	1,9	1,2
Oktober	1,7	3,3	2,3
November	1,6	5,1	3,0
Dezember	1,1	3,5	2,2
Januar	0,9	2,9	1,7
Februar	0,9	1,5	1,2
März	0,6	1,9	1,3
April	0,7	1,8	1,2
Mai	0,4	5,6	1,7
Juni	0,8	2,9	1,4

Die in Tab. 3 dargestellten Befunde basieren auf einem Material von 85.400 Tieren, die in den Jahren 1965–1967 im Kaltisjokk gefangen wurden. Diese Driftfänge haben wir in Beziehung zu der variierenden Gesamtwasserführung des Kaltisjokk im Jahreslauf gesetzt (Ablaufkurven des Kaltisjokk wurden uns freundlicherweise von der Schwed. Wasserbauverwaltung zur Verfügung gestellt).

Tab. 4. Die errechnete Gesamtdrift im Unterlauf des Kaltisjokk nach Untersuchungen 1965–1967.

Monat	Driftmittel m^3	Bezugswert Wasserführung m^3/sec	Totaldrift	
			24h	Monat
Januar	1,7	0,2	29.400	$9,1 \cdot 10^5$
Februar	1,2	0,08	8.300	$2,3 \cdot 10^5$
März	1,3	0,08	9.000	$2,8 \cdot 10^5$
April	1,2	0,5	51.800	$1,5 \cdot 10^6$
Mai	1,7	5,0	884.000	$2,7 \cdot 10^7$
Juni	1,4	3,0	364.000	$1,1 \cdot 10^7$
Juli	1,6	1,1	152.000	$4,7 \cdot 10^6$
August	1,3	1,1	123.000	$3,8 \cdot 10^6$
September	1,2	1,1	114.000	$3,4 \cdot 10^6$
Oktober	2,3	1,1	218.000	$6,6 \cdot 10^6$
November	3,0	0,5	432.000	$1,3 \cdot 10^7$
Dezember	2,2	0,2	38.000	$1,2 \cdot 10^6$

Als Näherungswert kommt man damit auf ca. 74 Millionen Drifttiere über einen Kaltsjokk-Querschnitt im Unterlauf des Baches über ein Jahr. Was ein solcher, über ein Jahr integrierter Driftwert für die Produktion eines Gewässers aussagt, wäre wert untersucht und mit ebenso ermittelten Werten anderer Wasserläufe verglichen zu werden. Also auch bei der Betrachtung der quantitativen Seite der Drift kommt man nur dann weiter, wenn man über die Driftverteilung der Tierarten über volle Jahreszyklen verfügen kann. Die vergleichende Darstellung (Kap. III, 1 a und b) über die Mengenverteilung der Drift über volle Jahreszyklen macht dies plausibel.

4. Diskussion

Ein breites Material von Driftuntersuchungen über lange Zeitspannen, oft über mehrere Jahreszyklen und über verschiedene geographische Breiten erlaubt erst Aussagen über Gesetzmässigkeiten der Phasenlage, der Synchronisation, der jahresperiodischen Tagesmustervariationen und der Funktion der Drift.

Die naheliegende Vermutung, dass der tagesperiodisch ablaufenden Drift eine Aktivität zugrunde liegt, wurde bei Plecopterenlarven experimentell bestätigt: Die Phasenlage und die jahreszeitlichen Tagesmustervariationen der lokomotorischen Aktivität von *Dinocras cephalotes* Curt. und *Capnia atra* decken sich vollständig mit denen in der Drift (Benedetto und Müller 1970).

Auch für Amphipoden, *Gammarus pulex* und *Asellus coxalis* Herbst (Lehmann 1967, Thomas 1969) konnte der Nachweis erbracht werden, dass deren Drift mit lokomotorischer Aktivität einhergeht. Die gemessene tagesperiodische Drift und die Aufwärtswanderung decken sich. Für *Asellus coxalis* konnte darüber hinaus bewiesen werden, dass die »Drift« eine Abwärtswanderung, also eine echte Aktivität sein muss, weil der Bach eine so minimale Strömungsgeschwindigkeit hatte, dass ein passives Mitgerissenwerden unmöglich war.

In Unkenntnis der Tagesperiodik und der Funktionen der »Drift« haben Wolff und der Autor die Begriffe »levande drift« (Wolff 1947) und »organic drift« (Müller 1954) geprägt. Der Ausdruck Drift impliziert Passivität, die wie wir heute wissen, durchaus nicht in der bachabwärts gerichteten Fortbewegung enthalten sein muss oder aber neben aktiver Bewegung enthalten sein kann (vgl. Ulfstrand 1968: 107–109).

Auch wenn übereinstimmend bei allen Drifttieren die lokomotorische Aktivität mit der Drift korreliert sein sollte, so ist doch sicher die Funktion, welche die Drift im Lebenszyklus einer Art erfüllt, sehr unterschiedlich.

Waters (1965) stellt drei Drifttypen auf:

1. Behavioural drift,
2. Constant drift,
3. Catastrophic drift.

Abgesehen davon, dass die »catastrophic drift« etwas Unbiologisches, Unregelmässiges oder gar Einmaliges ist, möchte ich zeigen, über wie kurze Strecken in einem Fliessgewässer zumindest mechanische »Katastrophen« wirken.

In dem ca. 20 m breiten Bodträskån (Nebenfluss des Lule Älv) schob ein Bandtraktor das Bodenmaterial auf die Stränder durch Hin- und Herfahren quer zur Strömungsrichtung. Wir spannten unterhalb über den Flussquerschnitt fünf Netze in gleichmässigen Abständen aus, die jeweils 5 Minuten exponiert wurden. Tab. 5 zeigt die Fangresultate in 5, 25, 50, 100 und 250 m Entfernung vom arbeitenden Bandtraktor:

Tab. 5. Die Drift unterhalb eines arbeitenden Bandtraktors.

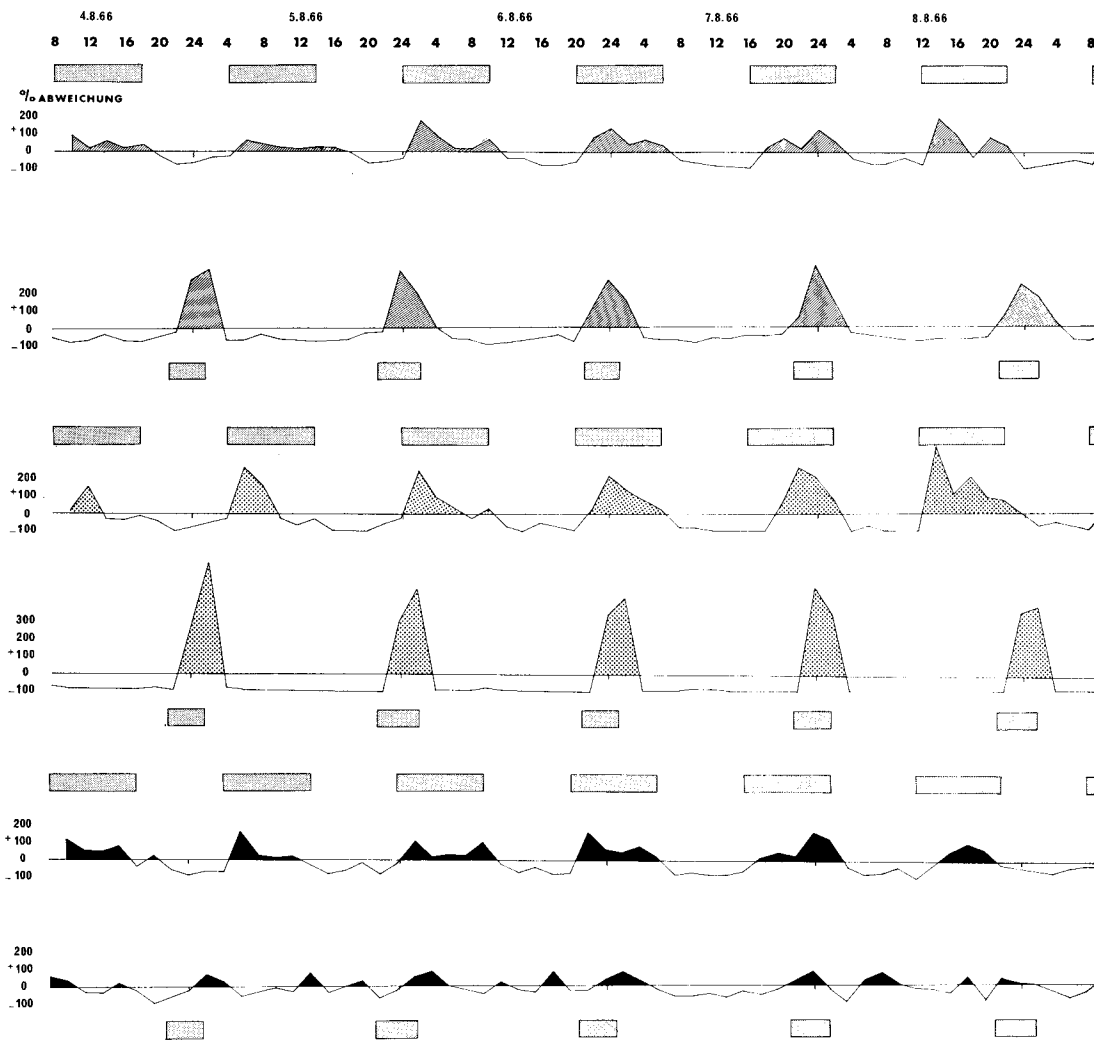
Abstand vom arbeitenden Bandtraktor (m)	Versuchsserien, jeweils 5 Minuten Exposition lebender Wasserinsektenlarven				
	I	II	III	IV	V
5	12	21	28	32	29
25	39	14	15	13	12
50	10	10	9	8	0
100	7	5	5	4	0
250	3	1	2	1	0

Die Driftfänge zeigen, dass bereits nach 50 m eine Driftminderung festzustellen ist und dass 250 m unterhalb die Driftraten in der Grössenordnung der natürlichen, in der Jahreszeit zu erwartenden liegen.

Die von Waters (op. cit.) mit »constant drift« bezeichneten, zufällig in die Strömung geratenen Tiere der Bodenfauna, können nach meiner Auffassung nur entweder zur »catastrophic drift« oder zur »behavioural drift« gerechnet werden.

Die »behavioural drift« stellt die Art der Drift dar, die tagesperiodisch verläuft und eine Funktion im Lebenszyklus einer Tierart erfüllt. Für viele Bachorganismen stellt sie die bachabwärts gerichtete Phase des »Colonization cycle« (Müller 1954) dar. Das gilt für zahlreiche Insektenlarven, Wassermilben und Fische. Diese bachabwärts gerichtete Bewegung bietet einer Tierart die Möglichkeit, von allen ihr zuträglichen Bereichen eines Fliessgewässers Besitz zu ergreifen. Alle Insektenlarven, die durch die konzentriert an bestimmten Plätzen in einem Bach abgelegten Eipakete zunächst auf engem Raum leben, müssen, allein um ihre Ernährung zu sichern, sich über ein grösseres Bachareal ausbreiten. Diese Ausbreitung einer Art über grössere Teile eines Baches kann in bestimmten, eng begrenzten Zeiten im Lebenszyklus vorsichgehen oder sich langsam, kontinuierlich vollziehen. Hierzu einige Beispiele: Die jungen Forellen, die im oberen Bachdrittel des Breitenbaches geschlüpft waren, passieren innerhalb von 14 Tagen die Fanganlage. Die Jungfische verbreiten sich in bestimmten Altersstadien über den Bach, um Bereiche ausreichender Nahrung aufzusuchen.

Die auf Steinen siedelnde Trichoptere *Agapetus fusc-*



pes, von der Wesenberg-Lund (1915) meinte, dass »geringe Eigenbewegung« ein Charakteristikum ihrer Larven sei, wandert in einem bestimmten Stadium bachabwärts und verbreitet sich dabei über den ganzen Bach. Diese durchziehende Drift vollzieht sich ungefähr innerhalb eines Monats (Vergl. Abb. 14).

Die Wassermilbe *Atractides nodipalpis* weist einen besonderen Typ der Verbreitung auf: Die eiertragenden Weibchen driften hauptsächlich innerhalb von zwei bis drei Monaten bachabwärts und verbreiten auf diese Weise die folgende Generation.

Viele Ephemeropteren, Plecopteren und Simuliiden zeigen eine erhöhte Drift in der Hauptwachstumsperiode in den Wintermonaten (Brinck 1949, Thomas 1970 b). Erhöhte Drift wurde auch bei Ephemeropteren und Simuliiden in Mitteleuropa und bei verschiedenen Plecopteren in Nordeuropa vor der Flugzeit gefunden (Müller 1966, Ulfstrand 1968, Thomas 1970 a).

Ganz allgemein zeichnen sich diese drei grossen Insektengruppen dadurch aus, dass sie zu bestimmten

Zeiten in ihrem Lebenszyklus bevorzugt bachabwärts wandern und auf diese Weise von den ihnen zuträglichen Biotopen Besitz ergreifen (Müller 1954, Müller 1966, Kureck 1969, Thomas 1970 a).

Eine ganz andere Rolle spielt die Drift für die Krebstiere. Für *Gammarus pulex* und *Asellus coxalis*, sowie für den Grundwasserkrebs *Niphargus aquilex schellenbergi* (Lehmann 1967, Thomas 1969, Kureck 1967) konnte nachgewiesen werden, dass sie sich täglich bachaufwärts und bachabwärts bewegen, wobei ihre Appetenz verschiedenartig sein kann: Partnersuche, Nahrungserwerb und Bewegung an sich mögen die Antriebskräfte sein. Lehmann (op. cit.), Thomas (op. cit.) und Kureck (op. cit.) haben im Einzelnen analysiert, welche Rolle die Drift im Lebenszyklus der Amphipoden und Isopoden spielt und welche besonderen Funktionen sie zu verschiedenen Zeiten für die Männchen und Weibchen einer Art haben.

Die Frage nach der Quantität der Drift ist in Beziehung zur Grösse der Population einer Tierart gesetzt

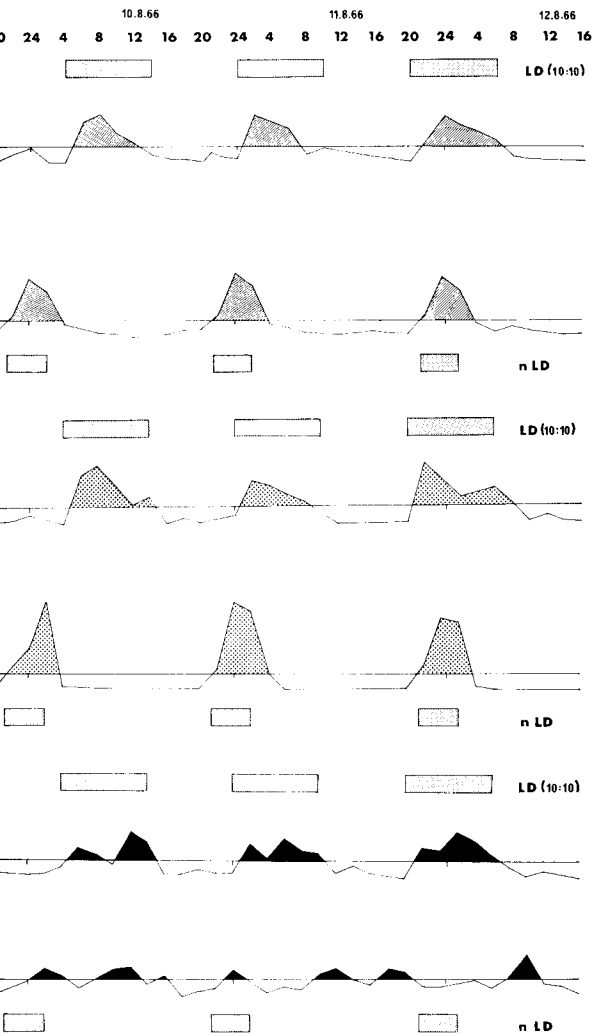


Abb. 40. Die Aktivitätsperiodik der Drift parallel untersuchter Populationen von Ephemeroptera (A), Plecoptera (B) und Simuloidea (C) im LD (10:10) und nLd (20:4). Zeichenerklärungen wie in Abb. 39.

worden (Waters 1961, 1962 b, 1965, 1966, Elliott 1965 b, Ulfstrand 1968), oft weil man glaubte, in der Drift einen Indikator für die Produktivität eines Fließgewässers zu besitzen. Die Unterschiede in den jahreszeitlichen Driftmengen von Kaltsjokk und Kaltbach in Nordeuropa und vom Breitenbach in Mitteleuropa z.B. bei den in allen drei Gewässern vorkommenden Baetidenlarven machen schon klar, dass es eine feste Beziehung zwischen Drift und Population über das ganze Jahr nicht geben kann. Auch muss man sich fragen, auf welche Population man sich beziehen soll? Waters (1966) hat herausgestellt, dass die Drift an einem Punkt eines Gewässers nur in Beziehung zu einer oberhalb davon lebenden Population gesetzt werden kann. Solange aber unbekannt ist, wie oft und wie weit ein Einzeltier driftet, kann keine regelhafte Beziehung zwischen Drift und Population gefunden werden. Auch ist im Hinblick auf die verschiedenartigen Funktionen der Drift für die verschiedenen Tierarten kaum eine generelle Regel einer solchen Beziehung für alle Drifttiere zu erwarten. Bei

dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse ist es jedenfalls verfrüht, eine solche Beziehung in eine mathematische Formel zu fassen (Elliott 1965 b).

Will man über das bloße Konstatieren der Tagesperiodik der Drift hinauskommen, so bedarf es langfristiger, kontinuierlicher Untersuchungen. An Hand der uns jetzt aus Mittel- und Nordeuropa vorliegenden Untersuchungsbefunde können wir die Gesetzmässigkeiten der Grundmustervariationen (Aschoff 1957) entsprechend der Tageslänge herausstellen. Sie gilt für tagaktive wie nachtaktive Tiere, für Mittel- und Nordeuropa in gleicher Weise. Mit kürzer werdender Nacht- oder Tagzeit wird die tägliche Aktivitätszeit verkürzt und von drei auf zwei oder nur ein Maximum beschränkt. Bei umgekehrten Verhältnissen, also wachsenden Tages- resp. Nachtlängen kehrt sich auch das Aktivitätsmuster um, d.h. die Zahl der Maxima wird von einem auf zwei oder drei vermehrt, entsprechend der verlängerten Aktivitätszeit resp. der länger werdenden Tage oder Nächte.

Auf die extremen Tageslängen und die damit gekop-

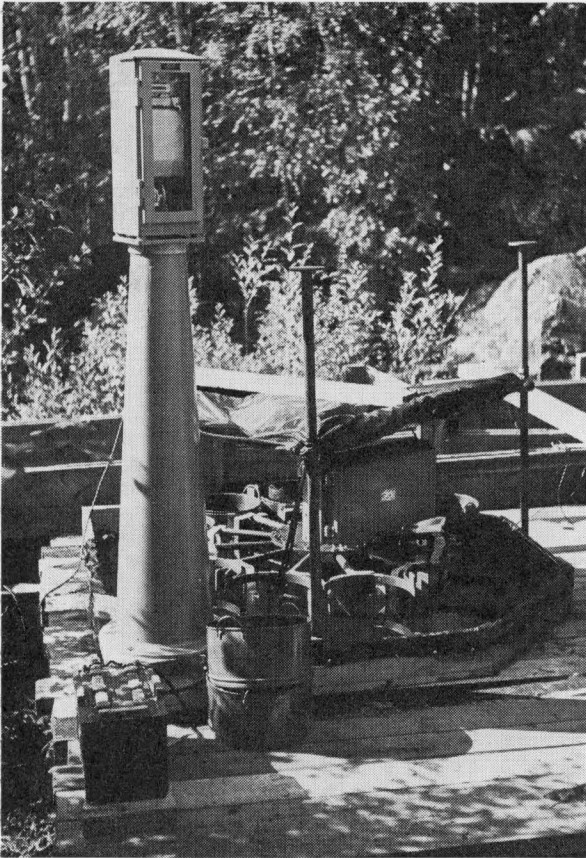


Abb. 41. Aufbau des graphischen Wassermengenmessers neben der Driftapparatur (Kaltisjokk 1966).

pelten extrem langen Dämmerungszeiten in den hohen nordischen Breiten reagieren die Insektenlarven verschiedenartig. Während die Baetidenlarven nur eine teilweise oder kurzfristige Desynchronisation zeigen, sind die Plecopterenlarven für eine bestimmte Zeitdauer um Mittsommer deutlich desynchronisiert. Offenbar ist die Desynchronisation an eine minimale Lichtintensität um Mitternacht gebunden (Müller 1970 a).

Die Simuliidenlarven setzen diese Reihe der zunehmenden Empfindlichkeit gegenüber schwächer werdendem Zeitgeber fort: sie sind in Messaure über fast ein halbes Jahr desynchronisiert. Dass sie während des Sommerhalbjahres eine Tagesperiodik besitzen und dass sie auch in dieser Zeit einen Zeitgeber perzipieren können, beweisen die Versuche mit künstlichem Licht-Dunkelwechsel. Inwieweit die Zeitgeberwirkung in der Natur durch die Länge der Dämmerungen geschwächt wird, lässt sich noch nicht entscheiden. Dass aber die Simuliidenlarven in Mitteleuropa voll synchronisiert sind nLD (16:8), während sie in Nordeuropa bereits bei nLD (12:12) desynchronisiert erscheinen, lässt auf einen erheblichen Anteil der langen Dämmerungszeiten schließen.

Waters' (1969) Ansicht, dass für nachtaktive Drift-

tiere der Licht-Dunkelwechsel, für tagaktive Arten dagegen die Temperatur Zeitgeber sei, lässt sich durch ein Experiment leicht widerlegen. Abb. 42 zeigt, dass die Larven der Trichoptere *Agapetus fuscipes* dem künstlichen Licht-Dunkelwechsel mühelos auch gegen den natürlichen, beibehaltenen Temperaturverlauf folgen. Auch bei den tagaktiven Tierarten der Drift ist also der Hell-Dunkelwechsel der Zeitgeber. Dafür spricht auch die Tagesperiodik der Drifttiere im Winter-

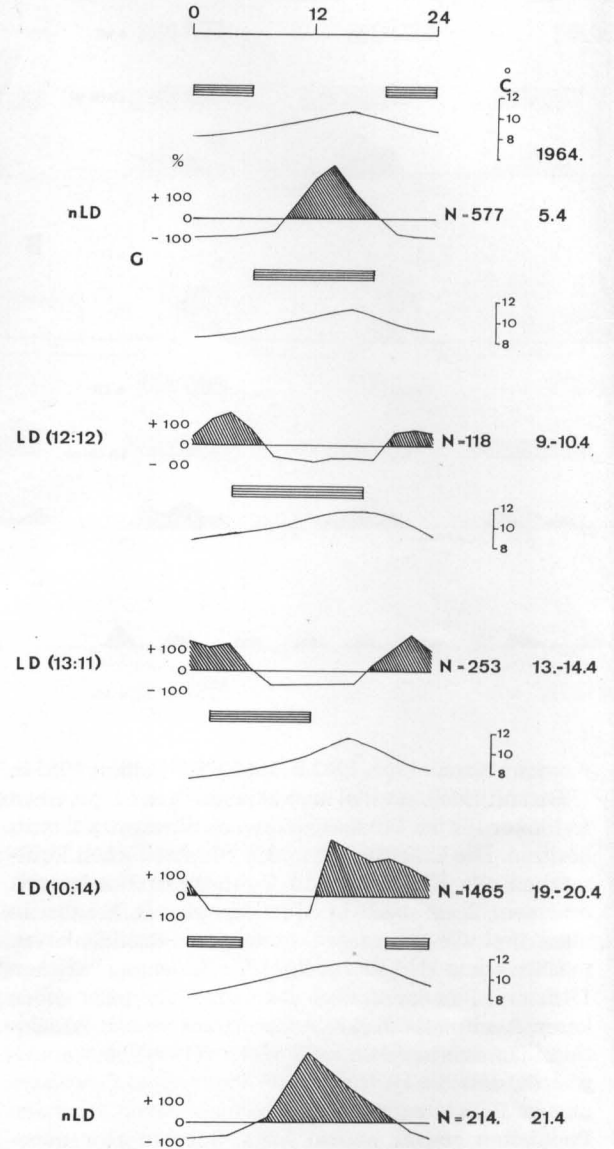


Abb. 42. Die Aktivitätsperiodik der Larven der Trichoptere *Agapetus fuscipes* im natürlichen und künstlichen Licht-Dunkelwechsel. Nach Versuchen im Breitenbach 1964. Schwarze Balken über den Darstellungen = Dunkel-(Nacht-) Zeit. Ordinate: Prozentuale Abweichung der 2h-Werte der Drift vom 24h-Mittel. Abszisse: Tageszeit in Stunden.

halbjahr am Polarkreis, wenn die Wassertemperatur über sechs Monate konstant bei 0,4°C liegt.

5. Zusammenfassung

Mit der Untersuchung ganzer Jahreszyklen der Drift auch in verschiedenen geographischen Breiten war es möglich, in Hinsicht auf die Tagesperiodik und die Funktion der Drift Regeln abzuleiten.

1. Die Grundmustervariationen im Jahr (Bigeminus, Alternans) treten sowohl bei tag- wie bei nachtaktiven Tieren und in verschiedenen geographischen Breiten in gleicher Weise auf.
2. Als Zeitgeber wurde durchgehend der Licht-Dunkelwechsel gefunden.
3. Die nachtaktiven Larven von Ephemeropteren, Plecopteren und Simuliiden reagieren mit unterschiedlicher Empfindlichkeit auf die langen Photoperioden in hohen geographischen Breiten: Sie zeigen am Polarkreis alle Desynchronisation zur Mittsommerzeit, die Baetiden nur kurzfristig oder teilweise, die Plecopteren über ca. 40 Tage, die Simuliiden über ein halbes Jahr.
4. Die Verteilung der Driftquantitäten der einzelnen Tierarten über das Jahr erlauben im Zusammenhang mit dem Lebenszyklus der Tiere, die Funktionen der Drift zu deuten.

6. Dank

Die Untersuchungen erfolgten mit Unterstützung der Max-Planck-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften, dem Staatlichen Naturwissenschaftlichen Schwedischen Forschungsrat und der Deutschen Forschungsgemeinschaft. Allen Organisationen gebührt mein Dank. Für die vielseitige technische Hilfe danke ich meinen langjährigen Mitarbeitern Karl Schreiber und Horst Glaser.

Literatur

- ASCHOFF, J. 1954. Zeitgeber tierischer Jahresperiodik. – Naturw. 41: 49–56.
– 1957. Aktivitätsmuster der Tagesperiodik. – Naturw. 44: 361–367.
- BENEDETTO, L. und MÜLLER, K. 1970. Die lokomotorische Aktivität der Larven von *Dinocras cephalotes* (Curtis) (Insecta, Plecoptera) am Polarkreis. – Oikos Suppl. 13: 69–74.
- BRINCK, P. 1949. Studies on Swedish Stoneflies (Plecoptera). – Opusc. Ent. Suppl. 11: 1–250.
- CARLSSON, G. 1964. Briefliche Mitteilung.
- CUSHING, C. E. 1964. An apparatus for sampling drifting organisms in streams. – J. Wildlife Mgt. 28: 592–594.
- DIMOND, J. B. 1967. Evidence that drift of stream benthos is density related. – Ecology 48: 855–857.
- ELLIOTT, J. M. 1965 a. Daily fluctuations of drift invertebrates in a Dartmoor stream. – Nature 205: 1127–1129.
– 1965 b. Invertebrate drift in a mountain stream in Norway. – Norsk Entomolog. Tidsskr. 13: 97–99.
– 1967 a. Invertebrate drift in a Dartmoor stream. – Arch. Hydrobiol. 63: 202–237.
– 1967 b. The life histories and drifting of Plecoptera and Ephemeroptera in a Dartmoor stream. – J. Anim. Ecol. 36: 343–362.
- FRIEDRICH, K. 1919. Untersuchungen über Simuliiden. – Z. angew. Ent. 6: 61–83.
- GANNING, B. 1966. Short time fluctuations of the microfauna in a rockpool in the Northern Baltic. – Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. Sonderbd. 2: 149–154.

- und WULFF, F. 1969. The effects of bird droppings on chemical and biological dynamics in brackish water rockpools. – Oikos 20: 274–286.
- HEMANN, G. 1966. Untersuchungen zur Tagesperiodik einiger Fließwassercoleopteren, insbesondere von *Elmis maugetii*. – Prüfungsarbeit für das Lehramt an höheren Schulen, Math.-Naturw. Fakultät Universität Giessen (1966): 1–68.
- KUBICEK, F. 1966. Eine neue Methode der quantitativen Entnahme der Organischen Drift. – Zoologické Listy 15: 284–285.
- KURECK, A. 1967. Über die tagesperiodische Ausdrift von *Niphargus aquilex schellenbergi* Karaman aus Quellen. – Z. Morph. Ökol. Tiere 58: 247–262.
– 1969. Tagesrhythmen lappländischer Simuliiden. – Oecologia 2: 385–410.
- LEHMANN, U. 1967. Drift und Populationsdynamik von *Gammarus pulex fossarum* Koch. – Z. Morph. Ökol. Tiere 60: 227–274.
- MADSEN, B. L. 1966. Om rytmisk aktivitet hos døgnfluenymfer. – Flora og Fauna 72: 148–154.
- MÜLLER, K. 1954. Investigations on the organic drift in North Swedish streams. – Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm 35: 133–148.
– 1963 a. Tag-Nachtrhythmus von Baetidenlarven in der »Organischen Drift«. – Naturw. 50: 161.
– 1963 b. Diurnal rhythm in »organic drift« of *Gammarus pulex*. – Nature 198: 806–807.
– 1963 c. Temperatur und Tagesperiodik der »Organischen Drift« von *Gammarus pulex*. – Naturw. 50: 410–411.
– 1965 a. Field experiments on periodicity of freshwater invertebrates. – In: Circadian Clocks, ed. J. Aschoff, North-Holland Publ. Comp. Amsterdam, pp. 314–317.
– 1965 b. An automatic stream drift sampler. – Limnol. Oceanogr. 10: 483–485.
– 1966 a. Die Tagesperiodik von Fließwasserorganismen. – Z. Morph. Ökol. Tiere 56: 93–142.
– 1966 b. Zur Periodik von *Gammarus pulex*. – Oikos 17: 207–211.
– 1970 a. Die Tagesperiodik der Driftaktivität von Plecopterenlarven am Polarkreis. – Ent. scand. 1: 55–62.
– 1970 b. Das Untersuchungsgebiet der Ökologischen Station Messaure. – Oikos Suppl. 13: 9–13.
- MÜLLER-HAECKEL, A. 1966. Diatomeendrift in Fließgewässern. – Hydrobiol. 28: 73–87.
– 1967. Tages- und Jahresperiodizität von *Ceratoneis arcus* Kütz. (Diatomeae). – Oikos 18: 351–356.
- MÜLLER, K., KURECK, A. und MÜLLER-HAECKEL, A. 1963. Zur Tagesperiodik von *Niphargus aquilex schellenbergi* Karaman (Amphipoda, Gammaridae). – Naturw. 50: 579–580.
- SCHERER, E. 1965. Zur Methodik experimenteller Fließwasser-Ökologie. – Arch. Hydrobiol. 61: 242–248.
- SCHMIDT, H. W. 1966. Beobachtungen zur Tages- und Jahresperiodik an torrenticolen Wassermilben (Hydrachnellae, Acari). – Prüfungsarbeit für das Lehramt an höheren Schulen. Math.-Naturw. Fakultät Universität Giessen (1966): 1–94.
– 1969. Tages- und jahresperiodische Driftaktivität der Wassermilben (Hydrachnellae, Acari). – Oecologia 3: 240–248.
- SCHWARZ, P. 1967. Untersuchungen zum Besiedlungskreislauf von *Isoperla goertzi* (Insecta, Plecoptera). – Arch. Hydrobiol. 64: 75–87.
- THOMAS, E. 1969. Die Drift von *Asellus coxalis septentrionalis* Herbst (Isopoda). – Oikos 20: 231–247.
– 1970 a. Die Drift von Plecopterenlarven in Beziehung zum larvalen Wachstum und zur Schlüpfzeit. – Oikos Suppl. 13: 65–68.
– 1970 b. Die Oberflächendrift eines lappländischen Fließgewässers. – Oikos Suppl. 13: 45–64.

- ULFSTRAND, S. 1968. Benthic animal communities in Lapland streams. – *Oikos Suppl.* 10: 1–120.
- WATERS, T. F. 1961. Standing crop and drift of stream invertebrates. – *Ecology* 42: 532–537.
- 1962 a. Diurnal periodicity in the drift of stream invertebrates. – *Ecology* 43: 316–320.
- 1962 b. A method to estimate the production rate of a stream bottom invertebrate. – *Trans. Am. Fisheries Soc.* 91: 243–250.
- 1964. Recolonization of denuded stream bottom areas. – *Trans. Am. Fisheries Soc.* 93: 311–315.
- 1965. Interpretation of invertebrate drift in streams. – *Ecology* 327–334.
- 1966. Production rate, population density, and drift of a stream invertebrate. – *Ecology* 47: 595–604.
- 1968. Diurnal activity of a day-active invertebrate. – *Ecology* 49: 152–153.
- 1969. Invertebrate drift-ecology of significance to stream fishes. – In: *Salmon and Trout in Streams*, ed. T. G. Northcote. H. R. MacMillan, Lectures in Fisheries, Vancouver, pp. 121–134.
- WEVER, R. 1962. Zum Mechanismus der biologischen 24-Stunden-Periodik. – *Kybernetik* 1: 139–154.
- 1965. A mathematical model for circadian rhythms. – In: *Circadian Clocks*, ed. J. Aschoff, North-Holland Publ. Comp. Amsterdam, pp. 47–63.
- WOLFF, P. 1947. Lax och laxöring i Kävlingeån. – *Skrifter från Svenska Lax och Laxöringsföreningen* 1: 79–84.