

Lauterbornia H. 17: 39-59, Dinkelscherben, Mai 1994

Zum Verhalten ausgewählter Eintagsfliegen-, Steinfliegen- und Köcherfliegen-Larven bei Sauerstoffmangel

[Behavioral Response of Mayflies, Stoneflies and Caddisflies to low oxygen concentration]

Michael Marten, Werner Hackbarth und Peter Roos

Mit 16 Abbildungen und 1 Tabelle

Schlagwörter: Ephemeroptera, Plecoptera, Aphelocheirus, Heteroptera, Insecta, Sauerstoff, Temperatur, Fließgeschwindigkeit, Verhalten, Drift, Indikator, Saprobie, Ökologie, Experiment

Mit Hilfe von Kurzzeitexperimenten im Labor wird das Verhalten von 21 Wasserinsektenarten unter Sauerstoffdefizitbedingungen beschrieben. Charakteristische Verhaltensänderungen sind: Anhebung der Kiemenschlagfrequenz, Strömungsexposition, Drift, Bewegungsstarre. Alle Arten gingen bei sämtlichen untersuchten Temperaturen (10-30 °C) und Fließgeschwindigkeiten zwischen 7 und 34 cm/s im Mittel erst ab 60% Sauerstoffsättigung bzw. unterhalb 5 mg/l O₂ in die Drift. Mit Hilfe mathematischer Analysen wird eine Reihung der untersuchten Arten nach Sensibilität auf Sauerstoffmangel vorgenommen und mit saprobiologischen, ökologischen und bisherigen sauerstoffindikatorischen Einstufungen verglichen. Die Untersuchungen liefern die Grundlage für die Neubewertung von vier Arten im bestehenden Sauerstoffindikationssystem.

Behavioral response to low oxygen concentration of 21 species of water insects was described in short-time experiments in laboratory. Typical adaptations to decreasing oxygen content were: increase of ventilation movements of gills, exposition to current, drift, lethargy. At temperatures between 10 and 30 °C and current velocity of 8,63; 15,88 and 27,41 cm/s mean drift activity was recorded below 60% or 5 mg/l oxygen. Statistical analyses allowed to arrange species according to their oxygen demand, and to correlate results to saprobic, ecological and former oxygen indication classification with the aim to complete or correct recent classification systems.

1 Einleitung

Der Sauerstoffgehalt wird nach der Fließgeschwindigkeit und der Temperatur als einer der wichtigsten physikalisch-chemischen Faktoren in Fließgewässern angesehen. Zumindest seit der zivilisationsbedingten Nutzung der Gewässer als Abwasseraufnahme-Systeme ist deren Sauerstoffhaushalt infolge des Abbaus organischer Substanz über die Maßen beansprucht. Die Auswirkungen auch der durch den Abbau organischer Abwässer bedingten Sauerstoffdefizite auf die Zusammensetzung der Biozönose ist in vielen Arbeiten beschrieben (TÜMLING 1968, NEHRKORN 1969 u. a.). Sie stellen einen Teil der gedanklichen Grundlage der in der Bundesrepublik Deutschland üblichen Gewässergüte-Beurteilungssysteme auf der Basis des Saprobiensystems nach KOLKWITZ & MARSSON (1909). Im Rahmen des Karlsruher Verfahrens wurde aufgrund von Freilandbefunden eine Indikatorenliste mit letztlich über 100 Taxa zur Ermittlung der Sauerstoffversorgung der Fließgewässer in Baden-Württemberg aufgestellt (SCHMITZ 1969, BESCH 1984, MELUF 1987, LfU

1992). Die hier genannten Werte beschreiben minimale Sauerstoffkonzentrationen, bei denen die Indikatoren gerade noch überleben.

"Über den ökologischen Einfluß eines Faktors kann jedoch fast immer nur das Experiment Auskunft geben. Nur im Experiment ist es möglich die übrigen Einflußgrößen konstant zu halten. Aussagen über die Wirkung einzelner Faktoren durch Freilandbeobachtungen werden immer wieder vorgenommen, sind jedoch nur in Sonderfällen glaubwürdig" (SCHÖNBORN 1992).

Die Ursprünge der Experimente zum Verhalten von Fließgewässer-Makroinvertebraten bei Sauerstoffmangel können in dem von STEINMANN (1919) beschriebenen Versuch mit den auf einen mit frischem Wasser gefüllten Teller gesetzten *Oligoneuriella*- und *Heptagenia*-Larven gesehen werden. Nach weniger als einer Stunde lagen die *Oligoneuriella*-Larven "in den letzten Zügen", die *Heptagenia* überlebten länger als drei Tage. Erst JACOB & WALTHER (1981) sowie JACOB, WALTHER & KLENKE (1984) haben sich wieder der Ermittlung des unteren, von Wasserinsekten gerade noch ertragenen Sauerstoffgehaltes (sogenannten Letalkonzentrationen, LC50) gewidmet. Deren Ergebnisse zeigen große Unterschiede zwischen den untersuchten Taxa: die als kaltstenotherm und rheophil bekannten Organismen wie *Baetis alpinus* und *Epeorus sylvicola* ertragen nur geringe Untersättigung, Ubiquisten wie *Nemoura cinerea* und eher in ruhigen Gewässern und Gewässerabschnitten lebende Arten wie *Siphonurus aestivalis* oder die eher wärmere Gewässer bevorzugenden Libellen ertragen größere Sauerstoffdefizite. Bemerkenswert ist das Verharren der *Ephemera*-Arten bis nahe zu anoxischen Bedingungen. Mit etwas anderer Zielsetzung haben auch VOBIS (1973) und GAMMETER (1990) diese Frage behandelt.

Dagegen existieren eine Reihe von Arbeiten, die den Sauerstoffverbrauch von Fließwasserorganismen beschreiben (AMBÜHL 1959, DAVIS 1975, FELDMEETH 1970, HIESTAND 1931, HILMY 1960, KAMLER 1969, 1971, KAPOOR 1972, KAPOOR & GRIFFITHS 1975, NAGELL & FAGERSTRÖM 1978, NEBEKER 1972, OLSON & RÜGER 1968, RUEGER, OLSON & SCOFIELD 1969). Die erhaltenen Meßwerte waren in der Regel positiv mit der Temperatur und der Strömung korreliert. Aussagen über die für das Überleben erforderlichen Mindestsauerstoffgehalte im Wasser lassen sich daraus aber nur sehr begrenzt ziehen, da die Sauerstoffaufnahme, bedingt durch Art und Größe der für die Respiration zur Verfügung stehenden Oberfläche, von Art zu Art verschieden und von der Größe der Tiere abhängig ist und auch durch Verhaltensanpassungen sehr unterschiedlich gesteuert werden kann.

Ziel der hier vorgestellten Untersuchungen ist, im Labor unter vergleichbaren Bedingungen für eine Reihe von Organismen Hinweise auf die noch zuträglichen Sauerstoffminima zu finden und basierend darauf eine Reihung der Organismen nach Empfindlichkeit für Sauerstoffmangelzustände vorzunehmen. Wegen der Wechselwirkung der Sauerstoffkonzentration im Wasser mit der Temperatur, bzw. der Abhängigkeit der Sauerstoffverfügbarkeit für die Organismen von der Strömung, sollten diese Faktoren in die Untersuchungen mit einbezogen werden.

2 Optimierung der Versuchsanlage

JACOB (1981, 1984) hat seine Versuche in einem Erlmeyerkolben durchgeführt, der mit Schottersteinen ausgelegt, in einem Wasserbad temperiert und mit Sauerstoffelektrode einschließlich Rührer ausgerüstet war. Der Sauerstoffgehalt wurde kontinuierlich durch Einblasen von Stickstoff über einen Zeitraum von 2-5 Stunden abgesenkt. Es wurden die sogenannte Lethalkonzentration (LC50) ermittelt, als Versuchsergebnis wurden der Zeitpunkt festgehalten zu dem die Tiere in Lethargie verfielen und in die Drift gingen, d. h. sich der durch das Einblasen des Stickstoffs erzeugten Strömung nicht mehr widersetzen konnten. Die Wasserbewegung wird vom Autor mit kleiner 10 cm/s angegeben (JACOB mdl.). Diese Ablösung in die Drift wird als ökologischer Tod definiert, da die Tiere unter Freilandbedingungen aus ihrem Lebensraum ausgeschwemmt würden.

In ersten eigenen Experimenten wurde versucht diese Versuchsanordnung von JACOB (l. c.) zu verbessern, insbesondere den Faktor Strömung kalkulierbarer zu machen. Dazu wurde eine Versuchsküvette entworfen, in der durch den eingeblasenen Stickstoff eine gerichtete Strömung (10-15 cm/s) erzeugt wird (Abb. 1). Im mittleren Bereich der Küvette war nur eine diffuse, kaum meßbare Strömung (< 5 cm/s) vorhanden. Die in diesen Vorversuchen vorwiegend verwendeten *Protonemura*-Larven wurden in kleine Gazekäfige eingesetzt und mit diesen in den verschiedenen Strömungsbereichen exponiert. Die Reaktionsfähigkeit der Tiere konnte durch Anstoßen der Hälterungskäfige kontrolliert werden.

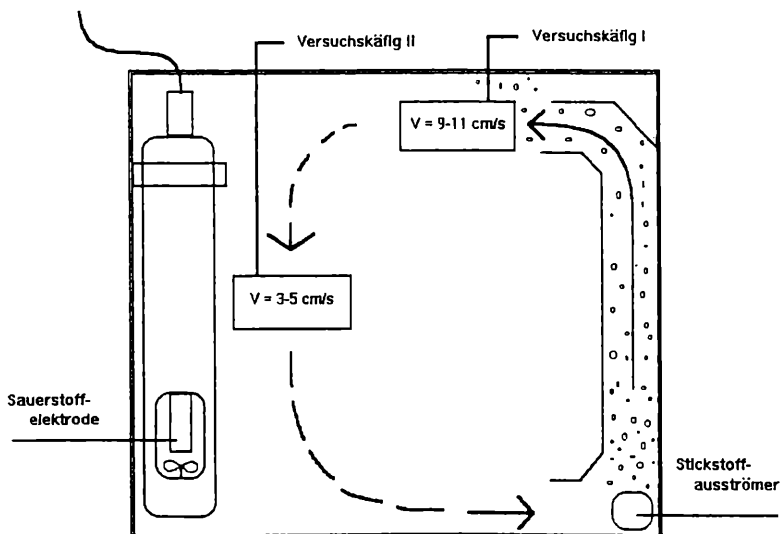


Abb. 1: Versuchsküvette für die Vorversuche mit *Protonemura*-Arten

Der bei diesen Vorversuchen festgestellte erhebliche Einfluß der Fließgeschwindigkeit auf die Lage der für spezifische Reaktionsweisen typischen Sauerstoffgrenzkonzentration führte zur Konstruktion einer gänzlich neuen Versuchsanlage, die es ermöglichte, neben der Hauptaufgabe der Sauerstoffabsenkung, die Temperatur und die Strömung zu variieren (Abb. 2).

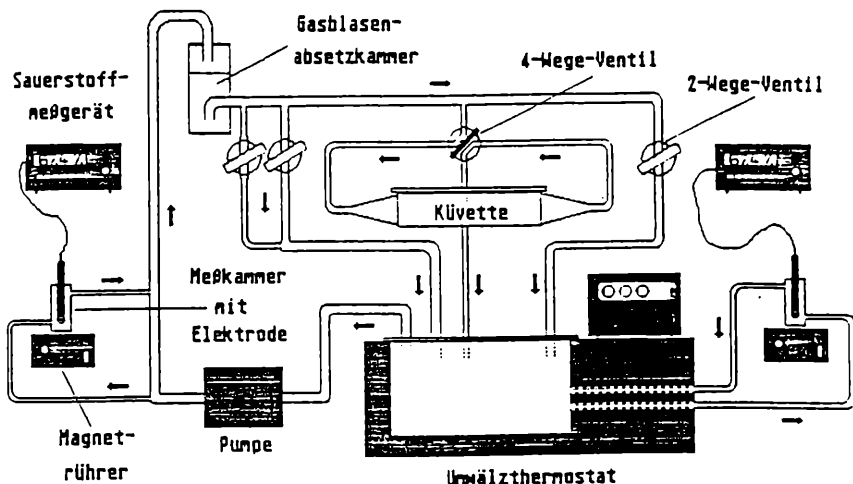


Abb. 2: Versuchsanlage (nach KNEBEL 1991, nähere Erläuterungen siehe Text)

Die Tiere wurden nun in einer Durchfluß-Küvette der Größe 18 x 2,5 x 4 cm (L x B x H des Innenraumes) gehalten. Als Substrat dienten flache Steine von 2-3 cm Durchmesser. Die Küvette ist an ein Umwälzthermostat der Firma HAAKE angeschlossen und werden von der integrierten Förderpumpe mit einem kontinuierlichen Wasserstrom versorgt. Mittels verschieden dimensionierten Schlaucheinsätzen und Bypassregelungen sowie einer Zusatzpumpe der Fa. Eheim (Förderleistung 20 l/s) lassen sich Fließgeschwindigkeiten bis 30 cm/s fest einstellen. Das in der Anlage befindliche Wasser wurde über einen Aktivkohlefilter gereinigt und alle 2-3 Tage ausgetauscht. An das System angeschlossen sind Meßgeräte für Sauerstoff (WTW OXI 2000), Leitfähigkeit und Temperatur (WTW LF 2000). Die gemessenen Parameter können über einen Rechner mitgezeichnet, das Verhalten der Versuchstiere über eine Videoeinrichtung mitgeschnitten werden. Der Sauerstoffgehalt in der Versuchsanlage wurde wie bisher durch Austreiben mit eingeblasenem Stickstoff kontinuierlich abgesenkt. Die Fließgeschwindigkeit wurde mit einem Flügelradanemometer der Fa. Höntsch gemessen. Es wurden Versuche bei mittlerer Fließgeschwindigkeit von 8,63, 15,88 und 27,41 cm/s gefahren (Mittelwerte aus je 120 Einzelwerten, gemessen an vier Stellen der Küvette). Je nach Stellung der eingelegten Steine traten in den drei Bereichen Maximalwerte von 11, 19 und 34 cm/s auf. Je Küvette wurden bis zu 10 Versuchstiere eingesetzt.

3 Vorversuche

Verschiedene Kompensationsstrategien konnten unter den pessimalen Sauerstoffbedingungen beobachtet werden. So reagierten insbesondere Eintagsfliegenlarven mit verstärkter Kiemen- und Lokomotionsaktivität (*Ecdyonurus*). Sie wechselten die Lage von den strömungsberuhigten Steinzwischenräumen zu den strömungsexponierten Steinoberseiten (*Epeorus*, *Rhythrogena*). Auch wurden Pumpbewegungen (*Dinocras cephalotes*) und konsequentes sich Hochstemmen (*Epeorus*) beobachtet (KNEBEL 1991).

Eine deutliche, bei allen untersuchten Arten auftretende Reaktion auf Sauerstoffmangel ist die anschließende Abdrift der Tiere vom Substrat. Die meisten Arten gingen aktiv in die Drift. Die Driftraten sind von Art zu Art und je nach Strömung sehr verschieden. Sie lagen in der Regel im Bereich von 60 bis 100 %. Nur ausnahmsweise wurden deutlich geringere Driftraten bei geringer Strömung und höheren Temperaturen bestimmt (*Hydropsyche angustipennis*, um 30 %).

3.1 Die Phase der Lethargie

Unmittelbar vor (passive Drifter) oder aber kurz nach der Abdrift der Versuchstiere vom Substrat (aktive Drifter) verfallen viele Arten bei weiter absinkendem Sauerstoffgehalt in eine Bewegungsstarre. Aus diesem Zustand der Lethargie lösen sich die Tiere bei Belüftung wieder nach kurzer Zeit und bereits weit vor Erreichen optimaler Bedingungen. In Abb. 3 sind die Medianwerte sowie die Streubreite der Lethargie auslösenden und der die Lethargie aufhebenden Sauerstoffgrenzgehalte für verschiedene Versuchsansätze (Versuchstemperaturen zwischen 6 und 18 °C) mit Larven von *Protonemura meyeri* (Pm) und *P. intricata* (Pi) dargestellt. Die meisten Versuchstiere zeigten bereits bei 30 % Sauerstoffsättigung wieder ihre volle Bewegungsaktivität. Ein Langzeitversuch mit *Protonemura meyeri* erbrachte, daß die Larven selbst nach über 4 Stunden in lethargischer Starre bei 1-2 % Sauerstoffsättigung und 6 °C nach Wiederbelüftung erwachten und sich in mehrträgiger Nachhälterung als normal lebensfähig erwiesen. Ein Versuch mit *Nemurella pictetii* unter diesen Bedingungen erbrachte auch nach 24 Stunden noch einen positiven Ausgang. D. h. Tiere, die nicht in die Drift gehen, bleiben im System und können nach kurzfristiger Besserung der Sauerstoffverhältnisse wieder vollwertiger Bestandteil der Fließwasserbiozönose sein.

Auch der Wiederholungsversuch mit den gleichen Tieren (hier *Protonemura meyeri*) nach wenigen Stunden Erholungsphase bei 100% Sauerstoffsättigung ergibt praktisch den gleichen Grenzwert für den Eintritt in die Lethargie, selbst bei nochmaliger (zweiter) Wiederholung ändert sich die mittlere Empfindlichkeit der Larven praktisch nicht (Abb. 4). Es handelt sich beim Eintritt in die Lethargie offenbar um einen erreichten physiologischen Grenzwert, bei dem die Sauerstoffkonzentration im Wasser nicht mehr ausreicht, um die Sauerstoffbedürfnisse der Versuchstiere zu befriedigen, und nicht etwa um einen aufgrund von Sauerstoffstress eintretenden Schwächezustand der Tiere. Letzterer müßte in hohem Maße von der Vorgeschichte der Tiere abhängen.

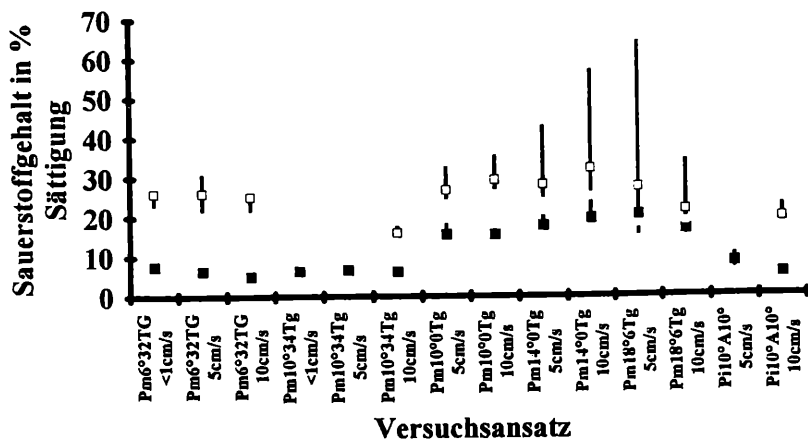


Abb. 3: Lethargie auslösende Sauerstoffminima (C50 und Streubreite, untere Wertereihe) und Wiederaktivierungswerte (C50 und Streubreite, obere Wertereihe) in verschiedenen Versuchsansätzen mit *Protonemura*-Arten

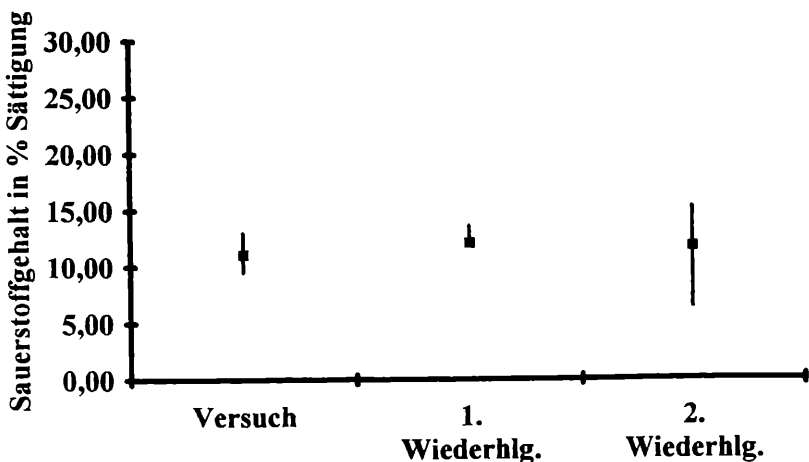


Abb. 4: Medianwerte und Streubreite des Sauerstoffminimums für *Protonemura meyeri*-Larven bei 6 °C; zwei Wiederholungsversuche mit den gleichen Tieren

Da sich der Eintritt in die Bewegungsstarre in der Regel nach Abdrift der Versuchstiere vom Substrat vollzog, wurde die Abdrift der Tiere (im Sinne von JACOB deren ökologischer Tod, da die Tiere aus dem Lebensraum ausgewichen werden) als Maß für deren Empfindlichkeit gegenüber Sauerstoffdepressionen festgelegt. Aus der Summe der Einzelbeobachtungen

(Sauerstoffgehalt bei Abdrift) wurde für jede der untersuchten Fließgeschwindigkeit-/Temperaturstufen der Median als die driftauslösende Grenzkonzentration (DC50) bestimmt.

3.2 Der Einfluß der Versuchsdauer

Zur zeitlichen Optimierung der Versuche wurde der Frage nachgegangen, ob die Geschwindigkeit der Sauerstoffabsenkung, d. h. die Versuchsdauer bis zum Erreichen der nicht mehr ertragenen Grenzkonzentration einen Einfluß auf die Lage der Grenzkonzentration hat. Abb. 5 zeigt die ermittelten Sauerstoff-Grenzgehalte für Larven von *Protoneura meyeri*, *Ephemerella ignita* sowie für *Aphelocheirus aestivalis* bei verschiedenen Absenkgeschwindigkeiten, dargestellt in Abhängigkeit von der resultierenden Versuchsdauer. Ausgehend von einer minimalen Versuchsdauer um 40 Minuten, die gerade noch eine gleichzeitige Beobachtung von 5-10 Versuchstieren erlaubte, scheint sich eine Verdreifachung der Versuchsdauer bei *Ephemerella ignita* und *Aphelocheirus aestivalis* genauso wenig auszuwirken wie eine neunmal so lange und damit erheblich langsamere Absenkung des Sauerstoffgehaltes bei *Protonemura meyeri*. Bei *Ephemerella ignita* zeichnet sich ein leichter Anstieg der Medianwerte ab. Nach dem Kruskal-Wallis-Test (SACHS 1984) sind die Medianwerte jedoch nicht verschieden. Lediglich bei zu rascher Reduktion des O₂-Gehaltes (9 Minuten bis zum Eintreten der Reaktion beim letzten Tier) wird ein deutlich geringerer Grenzwert erzielt. Auf so schnelle Änderungen reagieren die Tiere verzögert, der Sauerstoffvorrat im Körper reicht für wenige Minuten. Die individuelle Reaktion der Versuchstiere läßt sich in so kurzer Zeit nicht mehr erfassen.

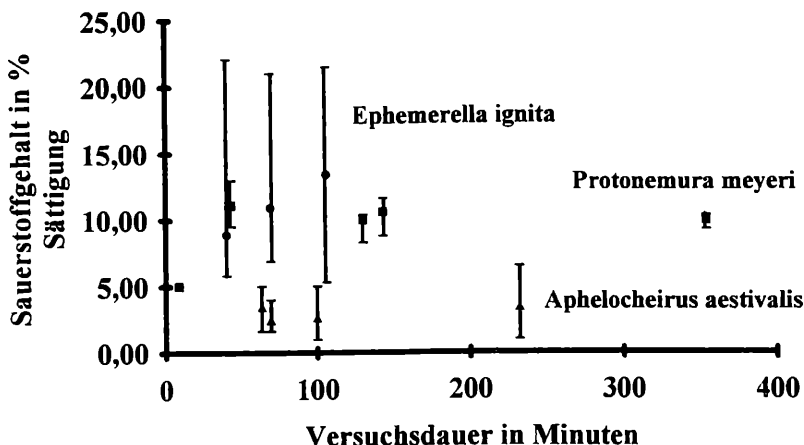


Abb. 5: Medianwerte und Streubreite des Sauerstoffminimums in Abhängigkeit von der Absenkgeschwindigkeit des Sauerstoffgehaltes (Versuchsdauer)

Längere Wirkzeiten reduzierten Sauerstoffgehaltes sind von KNEBEL (1991) bei den fünf Ephemeroptera *Baetis rhodani*, *Epeorus sylvicola*, *Ecdyonurus venosus*, *Rhithrogena cf. iridina* und *Habroleptoides confusa* getestet worden. Er konnte feststellen, daß konstant gehaltene abgesenkte Sauerstoffgehalte, die wenig oberhalb des Drift auslösenden Grenzwertes lagen, über fast zwei Tage problemlos ertragen wurden. Verstärkte Lokomotionsaktivität oder vorzeitige Drift wurden nicht beobachtet. Teilweise reduzierte Nahrungsaufnahme und verminderte Häutungsaktivität wurden registriert, und führen ohne Zweifel bei Anhalten der pessimalen Sauerstoffversorgung zur Schwächung der Tiere und langfristig zu Entwicklungsverzögerungen und evtl. zum vorzeitigen Tod. Entsprechende mehrmonatige Untersuchungen von BECKER (1987) bestätigen dies für die Entwicklung von *Hydropsyche contubernalis* und *H. pellucidula*. Grundvoraussetzung für derartige Langzeitversuche ist die artgemäße Haltung und Ernährung, Größen die nur für wenige Fließwassertiere erprobt sind. Gemäß dem oben gesteckten Ziel, eine Reihe von Organismenarten vergleichend zu untersuchen scheinen Kurzzeitversuche der einzige Weg in absehbarer Zeit zu Ergebnissen zu kommen. Während einer Versuchsdauer von etwa einer Stunde scheinen die Tiere in jedem Falle genügend Zeit zu haben, auf die veränderten Umweltbedingungen zu reagieren; längere Versuchszeiten und damit geringere Absenkraten des Sauerstoffgehaltes sind nach diesen Befunden nicht erforderlich. Die Gefahr, daß sich Nahrungsmangel oder unzureichende Qualität der Nahrung etc. auf das Versuchsergebnis auswirken, würde zunehmen. Im übrigen wurde auch von BECKER (1987) in Anaerobiose-Kurzzeitversuchen die gleiche Empfindlichkeitsabstufung beobachtet, wie in mehrmonatigen Langzeitversuchen.

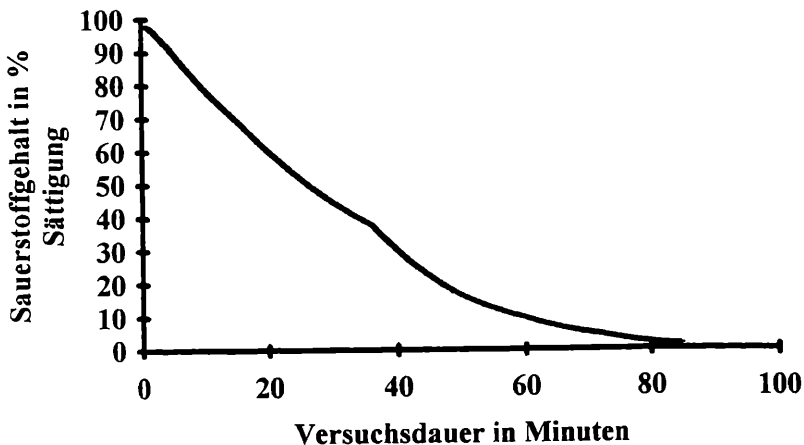


Abb. 6: Die Abnahme des Sauerstoffgehaltes im Versuchsverlauf

Nach den Ergebnissen der Vorversuche wurde die eingeblasene Stickstoffmenge so einreguliert, daß die Absenkdauer von 100% auf 5 % in etwa eine Stunde betrug (falls erforderlich auch tiefer als 5% nach entsprechend längerer Zeit). Der Abfall des Sauerstoffgehaltes verlief gemäß der Kurve in Abb. 6.

3.3 Der Einfluß der Vorhälterung

Im Gegensatz zur Versuchsdauer, scheint die Dauer der Vorhälterung der Versuchstiere bei einigen Arten von Bedeutung zu sein. Für die Vorhälterung wurden in der Regel Vollglasaquarien verwendet, die mit Versuchswasser und Substrat aus dem Herkunftsgewässer ausgestattet waren. Mittels starker Belüftung wurde für bewegtes Wasser gesorgt. Bei *Protonemura auberti*, *P. intricata* und *P. meyeri* war bei allen untersuchten Temperaturen und Fließgeschwindigkeiten eine geringer werdende Empfindlichkeit der Versuchstiere mit zunehmenden Hälterungsalter zu beobachten. Wie im Falle von *P. intricata* gezeigt werden kann, nähert sich der lethargieauslösende Sauerstoffgrenzgehalt dem Wert an, der bei Tieren zu messen war, die von der Eilarve an im Labor aufgezogen wurden (Abb. 7). Eine Adaptation an die im Vergleich zum Freiland sicher schlechteren Laborbedingungen findet vor allem im Laufe des ersten Tages, vielleicht innerhalb weniger Stunden statt. Danach ergaben sich nur noch geringere Unterschiede in der mittleren Empfindlichkeit. Eventuell ist eine gewisse Unruhe der Versuchstiere innerhalb der ersten Stunden nach Entnahme aus ihrem gewohnten Gewässerumfeld schuld (KNEBEL 1991). Dagegen konnte bei *Ephemerella ignita* kein Trend in der Empfindlichkeit bezüglich pessimalen Sauerstoffbedingungen mit zunehmender Vorhälterungsdauer festgestellt werden (Abb. 8). Eine sinnvolle Vorgehensweise scheint daher, die Vorhälterungsdauer auf mindestens einen Tag festzulegen.

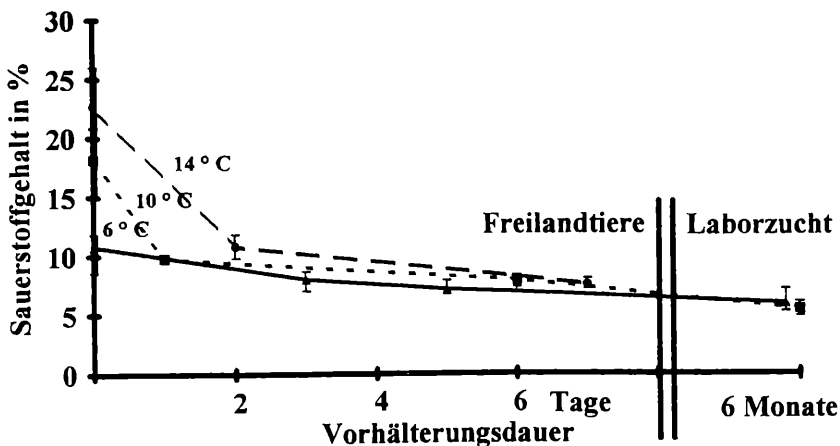


Abb. 7: Medianwerte und Streubreite des Sauerstoffminimums für verschieden lange vorgehälterte Larven von *Protonemura intricata*, bei verschiedenen Versuchstemperaturen

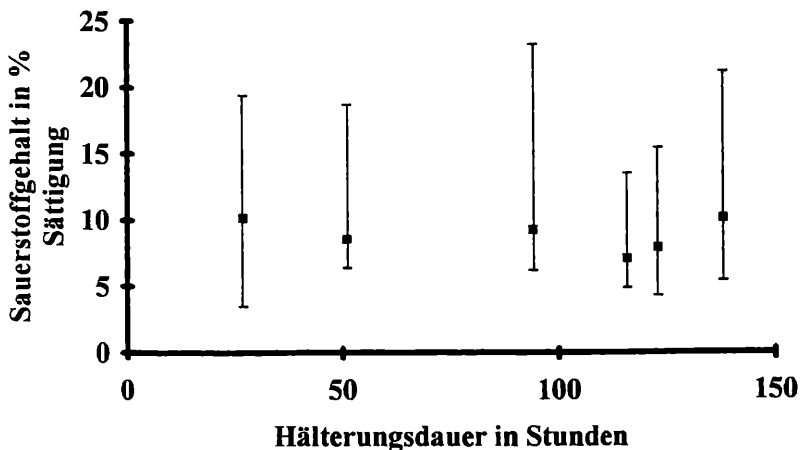


Abb. 8: Medianwerte und Streubreite des Sauerstoffminimums für *Ephemerella ignita* bei 15 °C und verschiedenen Vorhälterungszeiten

4 Ergebnisse

Mit der optimierten Versuchsanlage wurden bisher 21 Wasserinsektenarten bei Temperaturen zwischen 10 und 30 °C sowie Fließgeschwindigkeiten zwischen 8 und 27 cm/s untersucht (ROOS 1993, HACKBARTH 1993).

Abb. 9 zeigt die Ergebnisse (DC50-Werte) für einen Teil der bei einer Fließgeschwindigkeit von 27,4 cm/s untersuchten Arten im Vergleich, aufgetragen über der Temperatur. Die hier dargestellten Werte liegen alle unter 3 mg/l. Nach diesen Ergebnissen scheinen Plecoptera nicht alle so polyoxybiont zu sein wie gemeinhin angenommen. Selbst wenn *Dinocras cephalotes* kein typischer Driftgänger ist, so hält doch im relativen Vergleich deutlich mehr aus als *Perlodes microcephalus*, mehr sogar als die fließwasser-ubiquistische *Ephemerella ignita*, die in den Versuchen letztlich auch nur passiv abgedriftet wurde. Die Kiemen und die aktive Pumbewegung verschaffen *Dinocras* gegenüber *Perlodes* offenbar Vorteile im ertragen dieser pessimalen Bedingungen. Überraschend ist das späte reagieren von *Aphelocheirus aestivalis*, die aufgrund ihrer Plastronatmung bisher immer als relativ anspruchsvoll angesehen wurde. Auf die relative Unempfindlichkeit von sowohl *Ephemera danica* als auch *Ephemera vulgata* hat bereits JACOB (l. c.) hingewiesen.

In Abb. 10 sind die unter verschiedenen Strömungsbedingungen erzielten Ergebnisse für *Epeorus sylvicola* und *Ephemerella ignita* in Abhängigkeit von der Temperatur dargestellt. Während die Fließgeschwindigkeit auf die DC50 bei *Ephemerella ignita* keinen erkennbaren Einfluß hat, steigen die Werte des ohnehin empfindlicheren *Epeorus sylvicola* rapide mit abnehmender Wasserbewegung. Die eingezeichneten Sauerstoff-Isolinien verdeutlichen hier besonders (aber auch in der vorherigen Abbildung) den Einfluß der Temperatur auf die Lage der DC50. Vor allem bei höheren Temperaturen als 15 °C

wirkt sich verstärkt der durch die Zunahme der Lokomotionsaktivität höhere Sauerstoffverbrauch der Tiere aus. Bei den als kaltstenotherm bekannten Arten wie *Epeorus sylvicola* reichen für den Sauerstoffbedarf bei diesen Temperaturen die respirativen Oberflächen offenbar nicht aus.

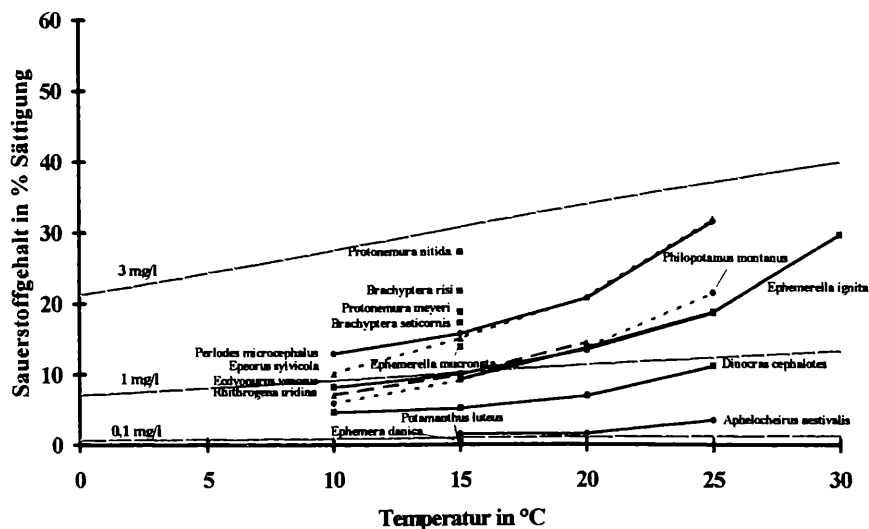


Abb. 9: Die driftauslösenden Sauerstoffgrenzgehalte (DC50) in Abhängigkeit von der Temperatur bei verschiedenen Wasserinsekten, gemessen bei $V = 27,4 \text{ cm/s}$

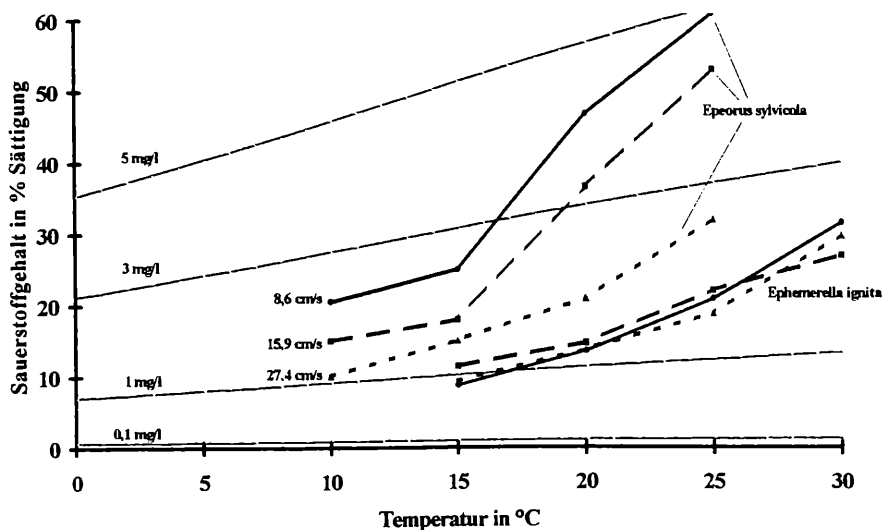


Abb. 10: Die driftauslösenden Sauerstoffgrenzgehalte (DC50) in Abhängigkeit von der Temperatur bei drei verschiedenen Fließgeschwindigkeiten

In nahezu gleichem Umfang wie die verschiedenen Arten der Ephemeroptera und Plecoptera unterscheiden sich die sechs in der Anlage untersuchten *Hydropsyche*-Arten untereinander (Abb. 11). Die Rhithralart *Hydropsyche dinarica* zeigt sich als die empfindlichste Art. *H. angustipennis* und nicht *H. contubernalis*, wie man aus den faunistischen Befunden vom Rhein schließen würde, ist die unempfindlichste. Der Unterschied zwischen beiden Arten ist jedoch gering. BECKER (1987) stellte allerdings fest, das *Hydropsyche contubernalis* in Kurzzeitversuchen die geringfügig unempfindlichere ist.

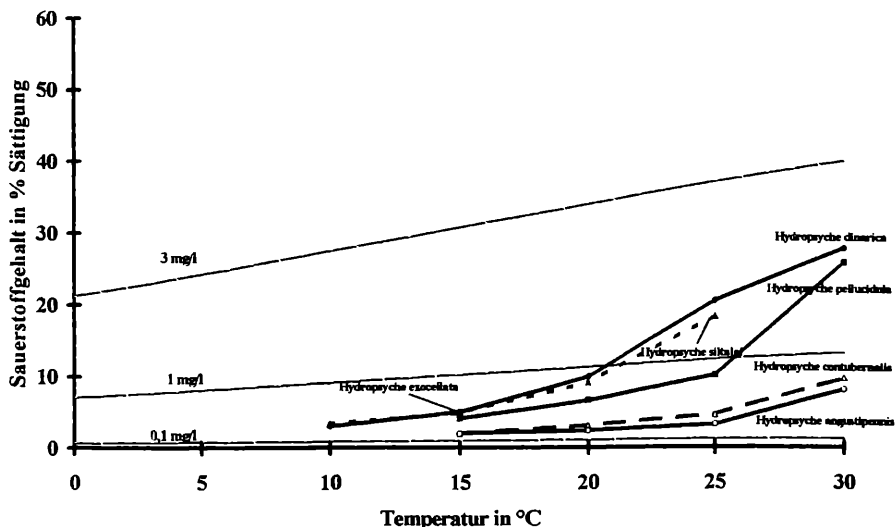


Abb. 11: Die driftauslösenden Sauerstoffgrenzwerte (DC50) bei sechs *Hydropsyche*-Arten in Abhängigkeit von der Temperatur, gemessen bei $V = 27,4 \text{ cm/s}$

Der Einfluß der Fließgeschwindigkeit auf die Toleranz der Sauerstoffmangelzustände ist nicht bei allen *Hydropsyche*-Arten deutlich, er verringert sich mit abnehmender Grundempfindlichkeit (Abb. 12).

Zum Vergleich der bei den verschiedenen Temperaturen und Fließgeschwindigkeiten untersuchten Arten wurden die erzielten Medianwerte (DC50) mit der Versuchstemperatur korreliert und die zugehörigen Regressionen berechnet. Dabei erwies sich die Exponentialfunktion als Funktionstyp mit den besten Anpassungen. In Abb. 13 sind die Ergebnisse dieser Berechnungen für einen Teil der untersuchten Arten dargestellt. Da letztlich die Lage der Kurven im Diagramm die Empfindlichkeit der Arten auf die angebotenen Versuchsbedingungen darstellt, wurde zum Vergleich zahlreicher Kurven die Fläche unter den Kurven im maßgeblichen Temperaturbereich von 1-30 °C berechnet. Die Fläche unter den Kurven bietet bei gleichartigen Kurven ein gutes, integrierendes Maß für die Lage der Kurven (MARTEN 1990a). Die Flächenberechnung erfolgte nach der Formel:

$$F \int_{x_1}^{x_2} a b^x dx = a (b^{x_2}/\ln b - b^{x_1}/\ln b)$$

$$x_1 = 1 \text{ } ^\circ\text{C}, x_2 = 30 \text{ } ^\circ\text{C}$$

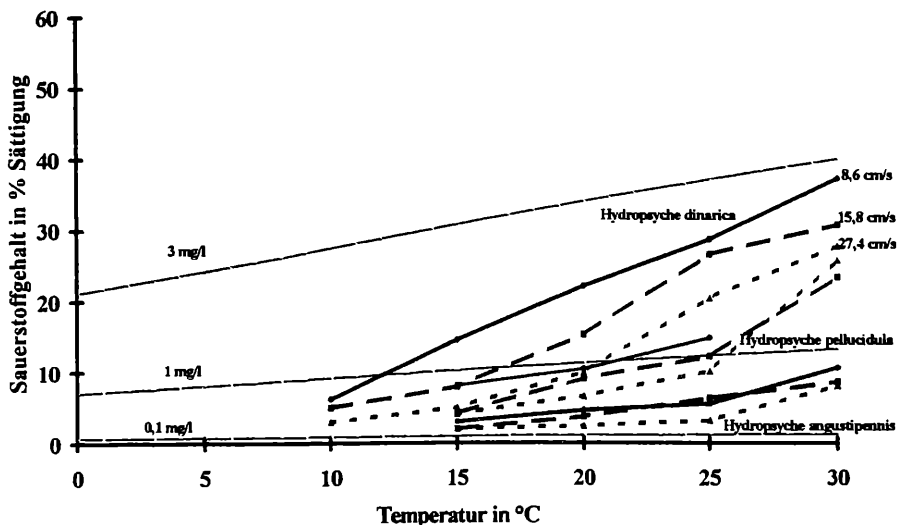


Abb. 12: Die driftauslösenden Sauerstoffgrenzgehalte (DC50) in Abhängigkeit von der Temperatur bei drei verschiedenen Fließgeschwindigkeiten

Sauerstoff in % Sättigung

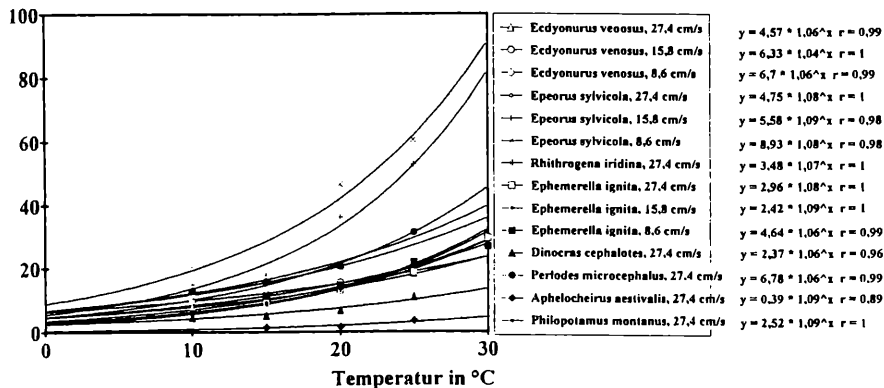


Abb. 13: Die Beziehung zwischen der DC50 und der Temperatur für ausgewählte Arten bei unterschiedlichen Strömungsbedingungen

Die errechneten Flächenwerte sind in Tab. 1 dargestellt. Sie wurden mit der Arbeitsbezeichnung "Integrierter Mindest Sauerstoff Bedarf (IMSB)" belegt. Gleichzeitig sind dort die Anzahl der untersuchten Tiere (n), die Versuchstemperaturen und die betreffende Fließgeschwindigkeit angegeben. Für einige Arten und Strömungsbedingungen liegen bisher nur Untersuchungsergebnisse bei einer Temperatur vor. Um diese Arten dennoch in den Vergleich miteinbeziehen zu können wurden die Flächenwerte konventionell durch Interpolation entsprechend der jeweiligen relativen Lage der DC50-Werte errechnet (Werte in Normaldruck und kursiv).

Die Korrelation der IMSB_{1-30°C}-Werte mit der jeweiligen Fließgeschwindigkeit (Abb. 14) zeigt wieder die bereits anhand der Liniendiagramme aufgezeigte Abnahme der Strömungsabhängigkeit mit abnehmender Grundempfindlichkeit, mit Ausnahme von *Ephemerella ignita* und in geringerem Maße auch *Hydropsyche siltalai*, die sich insgesamt in ihrer Reaktionsweise auf Sauerstoffdefizite im Wasser als relativ strömungsunabhängig erwiesen. Die Errechnung der zugehörigen Regressionen (Exponentialfunktion) und erneute Integration (s. o.) ermöglicht nun die Angabe eines einzigen Kennwertes für die Ausweisung der Sauerstoffdefizitempfindlichkeit der untersuchten Arten im Bereich von $T = 1-30\text{ }^{\circ}\text{C}$ und $V = 1-30\text{ cm/s}$. In Abb. 15 sind die IMSB_{1-30°C, 1-30cm/s}-Werte im Maßstab für alle 21 untersuchten Arten dargestellt. Die kursiven Werte bedürfen noch der weiteren Absicherung (s. o.). Gleichzeitig zeigt diese Abbildung die Reihung aller hier untersuchten Arten entsprechend ihrer Empfindlichkeit auf Sauerstoffmangel. Obgleich in dieser Darstellung erwartungsgemäß die meisten Plekopteren gegenüber den Ephemeroptera und Trichoptera mit dem höheren Sauerstoffbedarf ausgewiesen sind, läßt sich eine gruppenspezifische Zuordnung schon deswegen nicht vor-

IMSB, 1-30 °C

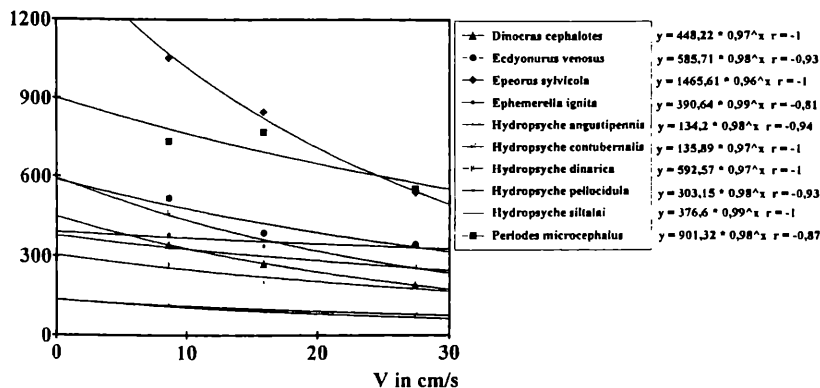


Abb. 14: Die Beziehung zwischen dem IMSB_{1-30°C} und der Fließgeschwindigkeit (nähere Erläuterungen siehe Text)

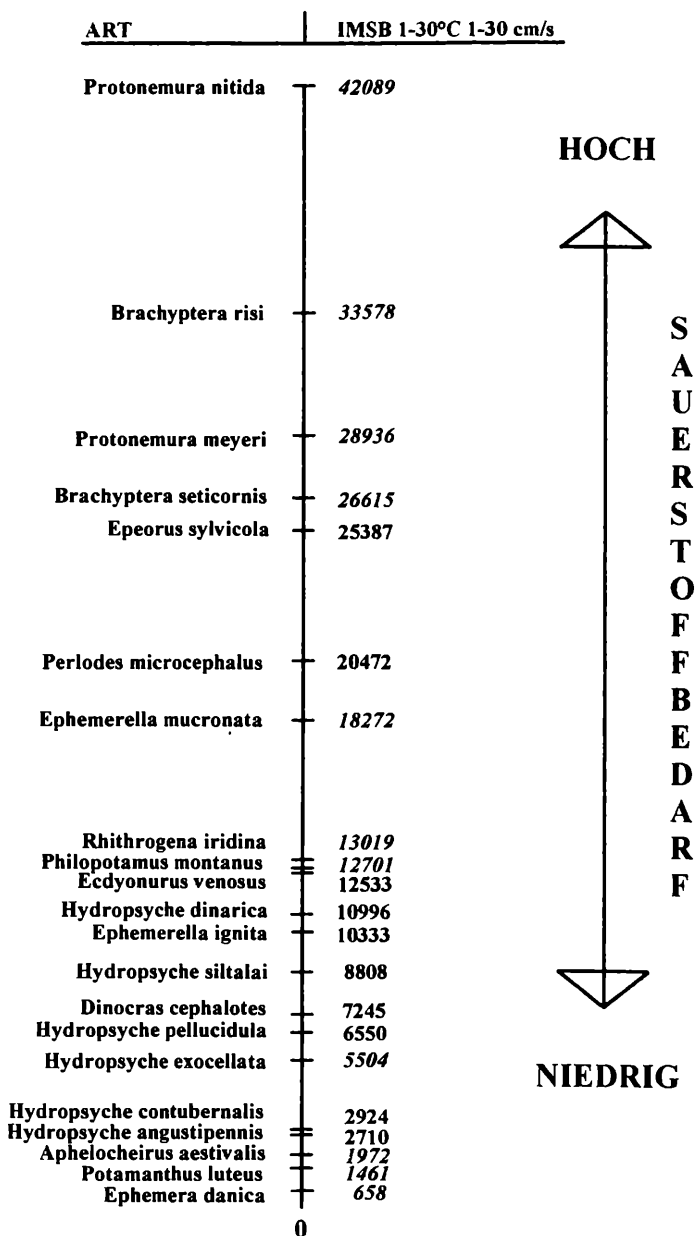


Abb. 15: Der IMSB_{1-30°C, 1-30cm/s} für alle untersuchten Arten als relatives Maß für den Sauerstoffbedarf der Tiere

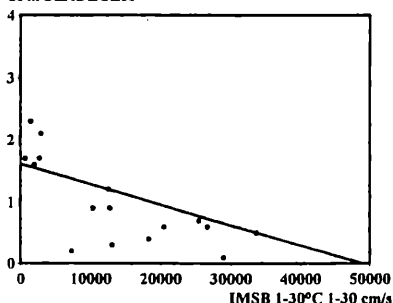
Tab.1: Der Integrierte Mindest-Sauerstoff-Bedarf (IMSB) im Temperaturbereich 1-30 °C für alle untersuchten Arten und Strömungsbedingungen (weitere Erläuterungen siehe Text)

Art	Tiere	T	V	IMSB
	n	°C	cm/s	1-30°C
<i>Protonemura nitida</i>	14	15	27,405	1036,95
<i>Brachyptera risi</i>	24	15	27,405	827,27
<i>Protonemura meyeri</i>	53	15	27,405	712,90
<i>Brachyptera seticornis</i>	47	15	27,405	655,72
<i>Perlodes microcephalus</i>	112	10;15;20;25	27,405	553,17
<i>Epeorus syvicola</i>	182	10;15;20;25	27,405	537,86
<i>Ephemerella mucronata</i>	26	15	27,405	495,39
<i>Rhithrogena iridina</i>	96	10;15;20	27,405	357,36
<i>Philopotamus montanus</i>	159	10;15;20;25	27,405	349,01
<i>Ecdyonurus venosus</i>	162	10;15;20;25	27,405	344,61
<i>Ephemerella ignita</i>	167	15;20;25;30	27,405	337,36
<i>Hydropsyche dinarica</i>	242	10;15;20;25;30	27,405	256,98
<i>Hydropsyche siltalai</i>	141	10;15;20;25	27,405	254,22
<i>Dinocras cephalotes</i>	115	10;15;20;25	27,405	190,35
<i>Hydropsyche pellucidula</i>	282	15;20;25;30	27,405	181,85
<i>Hydropsyche contubernalis</i>	348	15;20;25;30	27,405	81,43
<i>Hydropsyche angustipennis</i>	155	15;20;25;30	27,405	67,55
<i>Aphelocheirus aestivalis</i>	150	15;20;25	27,405	51,44
<i>Potamanthus luteus</i>	13	15	27,405	38,12
<i>Ephemera danica</i>	22	15	27,405	17,16
<i>Epeorus syvicola</i>	167	10;15;20;25	15,875	848,91
<i>Perlodes microcephalus</i>	31	15	15,875	770,09
<i>Ecdyonurus venosus</i>	152	10;15;20;25	15,875	387,84
<i>Hydropsyche dinarica</i>	204	10;15;20;25;30	15,875	350,65
<i>Ephemerella ignita</i>	181	15;20;25;30	15,875	338,56
<i>Hydropsyche siltalai</i>	58	10;15;20;25	15,875	299,93
<i>Dinocras cephalotes</i>	30	15	15,875	272,12
<i>Hydropsyche pellucidula</i>	191	15;20;25;30	15,875	202,59
<i>Hydropsyche exocellata</i>	35	15;20;25	15,875	170,61
<i>Hydropsyche contubernalis</i>	279	15;20;25;30	15,875	91,76
<i>Hydropsyche angustipennis</i>	148	15;20;25;30	15,875	89,66
<i>Epeorus syvicola</i>	158	10;15;20;25	8,63	1054,09
<i>Perlodes microcephalus</i>	28	15	8,63	734,82
<i>Ecdyonurus venosus</i>	103	10;15;20	8,63	517,00
<i>Hydropsyche dinarica</i>	166	10;15;20;25;30	8,63	463,01
<i>Ephemerella ignita</i>	230	15;20;25;30	8,63	381,85
<i>Dinocras cephalotes</i>	18	15	8,63	342,68
<i>Hydropsyche pellucidula</i>	114	15;20;25	8,63	269,45
<i>Hydropsyche contubernalis</i>	10	15	8,63	118,93
<i>Hydropsyche angustipennis</i>	110	15;20;25;30	8,63	109,52

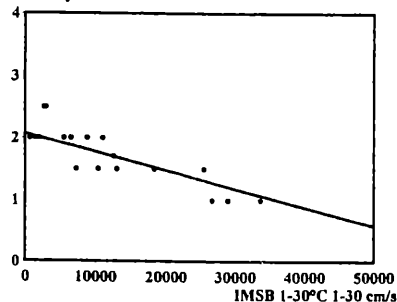
nehmen, da bisher noch zuwenig Lebensformtypen der verschiedenen Gruppen untersucht wurden.

Die Korrelation der IMSB_{1-30°C, 1-30 cm/s}-Werte mit den Saprobienindices nach SLADECEK (1973) und nach der Liste von MAUCH & al. (1990) bestätigt in beiden Fällen den zu erwarteten Trend. Die Arten mit dem geringeren Sauerstoffbedarf sind Anzeiger geringerer Wasserqualität und diejenigen mit dem höheren Sauerstoffbedarf zeigen bessere Güteverhältnisse an (Abb. 16.1 und 16.2). Obgleich die Korrelation mit den Indices nach MAUCH & al. etwas schärfer ist als die mit den Indices nach SLADECEK zeigen beide eine gewisse Streubreite, die dadurch erklärt werden kann, daß der Saprobienindex letztlich einen Faktorenkomplex und nicht ausschließlich den Sauerstoffgehalt im Wasser indiziert.

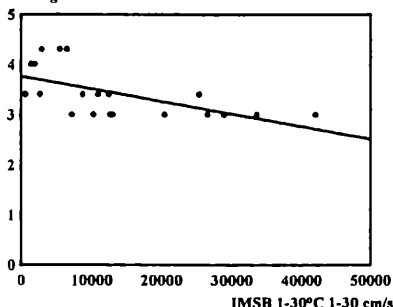
SI n. SLADECEK



SI n. Bayern



Ökologie n. LF



O2-Indikation B.-W.

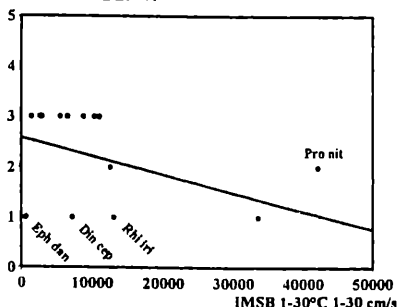


Abb. 16.1-4: Die Korrelation des IMSB_{1-30°C, 1-30 cm/s} mit saprobiologischen (16.1,2), ökologischen (16.3) und bisherigen sauerstoffindikatorischen Einstufungen (16.4).

Abb. 16.3 zeigt die Korrelation der IMSB^{1-30°C, 1-30cm/s}-Werte mit den Einstufungen zur Ökologie, wie sie in der Limnofauna Europaea (ILLIES 1978) vorgenommen wurden (im Falle von *Hydropsyche* spp. ergänzt durch Angaben von PITSCH 1993). Rhithralarten reagieren danach tendenziell empfindlicher auf Sauerstoffdefizite als Potamalarten. Daß auch zwischen dem Saprobienindex der verschiedenen Taxa und deren Longitudinalverbreitung im Fließwasserkontinuum ein Zusammenhang besteht ist bekannt (MARTEN & REUSCH 1992).

Die Korrelation der hier erzielten Ergebnisse mit der bisherigen Einstufung der Arten in das Sauerstoffindikationssystem nach dem Karlsruher Verfahren, offenbart jedoch einige Ausreißer wie *Ephemera danica*, *Dinocras cephalotes*, *Rhithrogena iridina* und *Protonemura nitida*, deren Einstufung zu überprüfen ist, da hier eine Abweichung vom Trend um eine Stufe oder mehr als eine Stufe gegeben ist (Abb. 16.4).

5 Diskussion und Ausblick

Die hier vorgestellten Untersuchungen verdeutlichen die abgestufte Sensibilität von 21 Wasserinsektenarten gegenüber Sauerstoffmangel. Ähnliche Abstufungen konnten JACOB & WALTHER (1981) sowie JACOB, WALTHER & KLENKE (1984) für 22 überwiegend andere Arten nachweisen. Die Ergebnisse von JACOB für *Epeorus sylvicola*, der einzigen Art, für die in beiden Untersuchungen für mehr als eine Versuchstemperatur Werte gemessen wurden, liegen deutlich über den hier festgestellten. Die mit Hilfe der für die Abhängigkeit der DC50-Werte von der Temperatur berechneten Flächenwerte (IMSB^{1-30°C}) zeigen, daß die Ursache hierfür nicht allein in der bei beiden Versuchsreihen unterschiedlichen Fließgeschwindigkeit zu suchen ist: Der für JACOB's *Epeorus sylvicola* berechnete IMSB^{1-30°C} von 2493,82 gliedert sich nicht in die hier festgestellte Strömungsabhängigkeit der IMSB-Werte ein, er liegt noch bei weitem zu hoch, selbst wenn man praktisch stehendes Wasser zugrunde legte. Eine Erklärung könnte darin liegen, daß bei sehr geringer Fließgeschwindigkeit eine nochmals erheblich sensiblere Reaktion der Versuchstiere zu beobachten ist, als bei einer Fließgeschwindigkeit, die eher der des natürlichen Umfeldes entspricht.

Die hier vorgestellte Methode liefert in überschaubaren Zeiträumen vergleichbare Ergebnisse zur Darstellung der Sensibilität von Makroinvertebraten auf Sauerstoffmangel im Kurzzeit-Laborversuch. Die daraus gewonnen Erkenntnisse beziehen sich nicht auf absolute Sauerstoffgrenzgehalte, deren Übertragbarkeit auf die durch eine Vielzahl von Faktoren geprägten Freilandbedingungen im Einzelfall überprüft werden müßte. Vielmehr werden die relativen Sensibilitätsunterschiede im Indikatorartenspektrum beschrieben, Unterschiede, die sich exemplarisch in Langzeitexperimenten bewahrheitet haben (BECKER 1987, KNEBEL 1991). Mit der hier festgestellten Sensibilitätsabstufung ist nach dem bisherigen Erkenntnisstand auch unter Freilandbedingungen zu rechnen. Mit ihr kann das bestehende Sauerstoffindikationssystem (LfU 1992) ergänzt und ggfs. korrigiert werden. Die Schwierig-

keit, anhand von Freilandbefunden nachvollziehbar die Wirkung eines einzelnen Faktors wie dem Sauerstoff darzulegen, unterstreicht die Notwendigkeit weiterer Laboruntersuchungen auf diesem Gebiet. Selbst wenn sich die Sauerstoffsituation in der fließenden Welle großer Gewässer weitgehend gebessert hat, sind die Auswirkungen der autochthonen, allochthonen und anthropogenen organischen Belastung der Gewässer nach wie vor bedeutsam. In vielen kleinen Gewässern kommt es noch immer zu Einleitungen zumindest ungenügend gereinigter häuslicher und industrieller Abwässer (UM 1992, BSLU 1993). Kurzfristige Stoßbelastungen infolge von Regenüberläufen können den Sauerstoffhaushalt stark belasten (FRUTIGER & GAMMETER 1992). Nicht zuletzt führen auch die autochthonen organischen Belastungen im Zuge von Eutrophierungserscheinungen, auch bedingt durch verstärkten diffusen Nährstoffeintrag, zu Sauerstoffeinbußen im hyporheischen Interstitial (MARTEN 1990b).

Darüberhinaus erscheint eine Weiterführung der Versuche auch in Kombination mit anderen abwasserbürtigen Stoffen wie z. B. dem Ammonium sinnvoll, um der Aufklärung des durch das Saprobien-system indizierten Faktorenwirkungsgefüges näher zu kommen.

Literatur

- AMBÜHL, H. (1959): Die Bedeutung der Strömung als ökologischer Faktor. Physikalische, biologische und physiologische Untersuchungen über das Wesen und Wirkung der Strömung im Fließgewässer.- Schweiz. Zeitschrift Hydrol. 21: 133-246, Basel.
- BECKER, G. (1987): Lebenszyklus, Reproduktion und ökophysiologische Anpassungen von *Hydropsyche contubernalis*, einer Köcherfliege mit Massenvorkommen im Rhein.- 108 S., Diss. Univ. Köln.
- BESCH, W., K. (1984): Biologische Klassifizierung von Fließgewässern.- In: BESCH, W., K., A. HAMM, B. LENHART, A. MELZER, B. SCHAF & C. STEINBERG (Hrsg.): Limnologie für die Praxis.- 402 S. (Ecomed) Landsberg/Lech.
- BSLU (Bayerisches Staatsministerium für Landentwicklung und Umweltfragen) (1992): Flüsse und Seen in Bayern, Wasserbeschaffenheit und Gewässergüte.- 23 S., München.
- DAVIS, J. C. (1975): Minimal dissolved oxygen requirements for aquatic life with emphasis on Canadian species: a review.- J. Fish. Res. Board Canada 32: 2295-2332 Ottawa.
- FELDMETH, C. R. (1970): The influence of acclimation to current velocity on the behavior and respiratory physiology of two species of stream Trichoptera larvae.- Physiol. Zool. 43: 185-193, Chicago.
- FRUTIGER, A. & S. GAMMETER (1992): Biologische Aspekte des Gewässerschutzes in urbanisierten Gebieten.- GAIA 1: 214-225, Basel.
- GAMMETER, S. (1988): Kurzzeiteffekte anthropogener Belastungsparameter auf Fließwasser-Makroinvertebraten.- 76 S., Diplomarbeit ETH Zürich.
- HACKBARTH, W. (1993): Zur Sauerstoffindikation der Gattung *Hydropsyche* (Trichoptera: Hydropsychidae).- 87 S., Diplomarbeit Univ. Karlsruhe.
- HIRSTAND, W. A. (1931): The influence of varying tensions of oxygen upon the respiratory metabolism of certain aquatic insects and the crayfish.- Physiol. Zool. 4: 246-270, Chicago.
- HILMY, A. M. (1960): Experimente zur Atmungsphysiologie von Ephemeroptera-Larven.- Proc. Int. Congr. Ent. 11: 254-258, Wien.
- ILLIES, J. (1978): Limnofauna Europaea, 2. Aufl.: XVII + 532 S., (G. Fischer) Stuttgart und New York.
- JACOB, U. & H. WALTHER (1981): Aquatic Insect Larvae as Indicators of Limiting Minimal Contents of Dissolved Oxygen.- Aquatic Insects 3: 219-224, Lisse.

- JACOB, U., H. WALTHER & R. KLENKE (1984): Aquatic Insect Larvae as Indicators of Limiting Minimal Contents of Dissolved Oxygen - Part II.- Aquatic Insects, 6): 185-190, Lisse.
- KAMLER, E. (1969): A comparison of the closed-bottle and flowing water methods for measurement of respiration in aquatic invertebrates.- Pol. Arch. Hydrobiol. 16: 31-49, Warszawa.
- KAMLER, E. (1971): Reactions of two species of aquatic insects to the changes in temperature and oxygen concentration.- Pol. Arch. Hydrobiol. 18: 303-323, Warszawa.
- KAPOOR, N. N. (1972): Oxygen consumption of *Paragnetina media* (WALKER): light - dark effect on respiratory rates.- *Experientia* 28: 1311-1312, Basel.
- KAPOOR, N. N. & W. GRIFFITHS (1975): Oxygen consumption of nymphs of *Phasganophora capitata* (PICKET) with respect to body weight and oxygen concentrations.- Can. J. Zool. 53: 1089-1092, Ottawa.
- KNEBEL, A. (1991): Zum Sauerstoffbedarf einiger makroinvertebrater Fließgewässerorganismen.- S., Diplomarbeit Univ. Marburg.
- KOLKWITZ, R. & M. MARSSON (1909): Ökologie der tierischen Saprobien.- Int. Rev. ges. Hydrobiol. 2: 126-152, Berlin.
- LFU (Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg) (1992): Handbuch Wasser 2 (7), Biologisch-ökologische Gewässeruntersuchung.
- MARTEN, M. (1990a): Interspecific variation in temperature dependence of egg development of five congeneric stonefly species (*Protonemura* Kempny, 1898, *Nemouridae*, Plecoptera).- Hydrobiologia 199: 157-171, Dordrecht.
- MARTEN, M. (1990b): Diffuse Belastungen, Restwasserinhaltsstoffe im ländlichen Areal.- Vortrag auf dem 25. Weiterbildungslehrgang des Umweltministeriums Baden-Württemberg "Gewässerschutz und Abwasserbeseitigung" in Untermarchtal (im Druck).
- MARTEN, M. & H. REUSCH (1992): Anmerkungen zur DIN "Saprobienindex" (38410 Teil 2) und Forderung alternativer Verfahren.- Natur und Landschaft 67: 544-547, Köln.
- MAUCH, E., W. SANZIN & F. KOHMANN (1990): Biologische Gewässeranalyse in Bayern - Taxaliste der Gewässerorganismen.- Informationsber. Bayer. Landesamt Wasserwirtschaft 4/90: 221 S., München.
- MELF (MINISTERIUM für Ernährung, Landwirtschaft, Umwelt und Forsten BADEN-WÜRTTEMBERG (Hrsg.) (1987): Gütezustand der Gewässer in Baden-Württemberg 4: 1-59, Karlsruhe.
- NAGELL, B. & T. FAGERSTRÖM (1978): Adaptations and resistance to anoxia in *Cloeon dipertum* (Ephemeroptera) and *Nemoura cinerea* (Plecoptera).- Oikos 30: 95-99, Copenhagen.
- NEBEKER, A. V. (1972): Effect of low oxygen concentration on survival and emergence of aquatic insects.- Trans. Am. Fisheries Soc. 101: 675-679, Washington.
- NEHRKORN, A. (1969): Ermittlungen über Zusammenhänge zwischen biologischen, chemischen und hydrologischen Faktoren in Fließgewässern Westfalens.- Ges.-Ing. 90: 17-19, München.
- OLSON, T. A. & M. E. RUEGER (1968): Relationship of oxygen requirements to index organism classification of immature aquatic insects.- J. Water Poll. Control Fed. 40: 188-202, Washington.
- PITSCH, T. (1993): Zur Larvaltaxonomie, Faunistik und Ökologie mitteleuropäischer Fließwasser-Köcherfliegen (Insecta: Trichoptera).- Landschaftsentwicklung und Umweltforschung, Sonderheft S8, 316 S., TU Berlin.
- ROOS, P. (1993): Zur Sauerstoffindikation einiger Makroinvertebraten der Fließgewässer.- 85 S., Diplomarbeit Univ. Karlsruhe.
- RUEGER, M. E., T. A. OLSON & J. I. SCOFIELD (1969): Oxygen requirements as determined by manometric and potarographic techniques.- Water Research 3: 99-120, Oxford.
- SACHS, L. (1984): Angewandte Statistik.- 6. Aufl: 522 S. (Springer) Berlin usw.
- SCHMITZ, W. (1969): Biologische und chemische Kriterien zur Beurteilung des Gütezustands von Fließgewässern.- Wasserwirtschaft in Baden-Württemberg 1969: 92-103, Karlsruhe.
- SCHÖNBORN, W. (1992): Fließgewässerbiologie.- 504 S., (G. Fischer) Jena und Stuttgart.
- SLADECEK (1973): System of water quality from the biological point of view.- Arch. Hydrobiol. Beiheft 7: 7-218, Stuttgart.
- STEINMANN, P. (1919): Zur Kenntnis der Eintagsfliege *Oligoneuriella rhenana*.- Mitt. Aargauisch. Naturforsch. Ges. 15: 58-75, Aarau.

- TÜMPLING, W. v. (1968): Probleme der Klassifizierung der Wasserbeschaffenheit aus biologischer Sicht.- Fortschr. Wasserchemie 9: 141-156, Berlin.
- UM (Umweltministerium Baden-Württemberg) (1992): Gütezustand der Gewässer in Baden-Württemberg 7, Zustandsuntersuchungen auf biologisch-ökologischer Grundlage.- Wasserwirtschaftsverwaltung Heft 27, Karlsruhe.
- VOBIS, H. (1973): Rheotaktisches Verhalten von *Gammarus pulex*, *Gammarus roeseli* und *Gammarus fossarum* bei verschiedenem Sauerstoffgehalt des Wassers.- Bericht der Landesstelle für Gewässerkunde und wasserwirtschaftliche Planung Baden-Württemberg, Karlsruhe: 32 S.

Anschriften der Verfasser: Dr. Michael Marten, Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg, Griesbachstr. 1, D-76185 Karlsruhe; Werner Hackbarth, Boeckhstraße 22, D-76137 Karlsruhe; Peter Roos, Uhlandstraße 21, D-76135 Karlsruhe

Manuskripteingang: 10.12.1993

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Lauterbornia](#)

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: [1994_17](#)

Autor(en)/Author(s): Marten Michael, Hackbarth Werner, Roos Peter

Artikel/Article: [Zum Verhalten ausgewählter Eintagsfliegen-, Steinfliegen- und Köcherfliegen-Larven bei Sauerstoffmangel. 39-59](#)