

(Hydraulischen) Stress abbauen und sich treiben lassen – Gernot BRETSCHKOS Impulse für die Driftforschung

Johann WARINGER

Die organismische Drift ist ein inhärentes Phänomen in Fließgewässern. Wir verstehen darunter den (in der Regel unbeabsichtigten) Eintritt von Benthosorganismen in die fließende Welle und die Verfrachtung bachabwärts. Das fließende Wasser übt auf Benthosorganismen viskose Zugkräfte, turbulente Druckkräfte und hydrodynamische Auftriebskräfte aus, denen durch das Unterwassergewicht (= Gewicht minus hydrostatischer Auftrieb) entgegengewirkt wird. Überwiegen die erosiven Kräfte, kommt es zum Driteintritt. Die organismische Drift zeigt deutliche diurnale Rhythmen: ob Tages- oder Nachdriftspitzen vorliegen, hängt vom Vorhandensein natürlicher Prädatoren, von den Ernährungsmodi und von der Vagilität der Benthosorganismen ab.

WARINGER J., 2008: (Hydraulic) stress reduction and drift entry: Gernot BRETSCHKO's impulses for drift research.

The drift of benthic organisms is an inherent phenomenon in all types of running waters. Drift is defined as the entry of macrozoobenthic taxa into the water column and their subsequent transport downstreams. The hydraulic stress experienced by benthic organisms is a combination of viscous drag, turbulent pressure and hydrodynamic lift forces that counteract the submerged weight of the organism. An excess of erosive forces results in drift entry, which is thought to be mainly passive. The drifting of organisms shows a distinct diurnal pattern that depends on the absence or presence of predators ("precontact response"), direct activities of potential predators ("postcontact response") and the feeding habits and vagility of benthic organisms.

Keywords: Gernot BRETSCHKO, Lunzer Seebach, drift research, drift densities, drift resistance, diurnal rhythmicity, hydraulic stress.

Einleitung

Sämtliche Fließwasser-Benthosorganismen haben sich an der Sedimentoberfläche einem klassischen ökologischen trade-off zu stellen: Einerseits ist es energetisch teuer, sich dem hydraulischen Stress der Strömung auszusetzen. Aus diesem Grund spielen temporär aufgesuchte Refugialräume wie z. B. der Strömungsschatten hinter Steinen oder die hyporheische Zone eine große Rolle. Andererseits müssen sich dieselben Organismen, meist aus Gründen der Nahrungsaufnahme oder der Respirophysiologie, diesem hydraulischen Stress stellen, wodurch wiederum die Wahrscheinlichkeit des ungewollten Abdriftens steil ansteigt. Der Begriff „Drift“ bezeichnet in diesem Zusammenhang den meist unfreiwilligen Transport von Benthosorganismen durch die fließende Welle.

Für diese ungemein reizvolle Fragestellung der Fließwasserökologie hat sich auch Gernot BRETSCHKO immer wieder begeistert, und Driftuntersuchungen bildeten einen integralen Bestandteil seines Lebenswerks, des Langzeitforschungsprojekts Ritrodat an der Biologischen Station Lunz. Im folgenden sollen einige Aspekte dieser Driftstudien angeschnitten werden.

Das Driftmodell von STATZNER et al. (1984) beschreibt die Abdriftwahrscheinlichkeit eines Organismus als Kombination von Expositions- und Erosionswahrscheinlichkeit (Abb. 1). Dabei ist die Expositions Wahrscheinlichkeit bei geringer Strömung zunächst vagilitätsbedingt hoch und sinkt bei zunehmender Strömung durch das Aufsuchen von Refugialräumen auf; sie steigt erst wieder, wenn die Sedimentdeckschicht bei hoher Strömung in Bewegung gerät. Die Erosionswahrscheinlichkeit ist bei Nullströmung 0, steigt

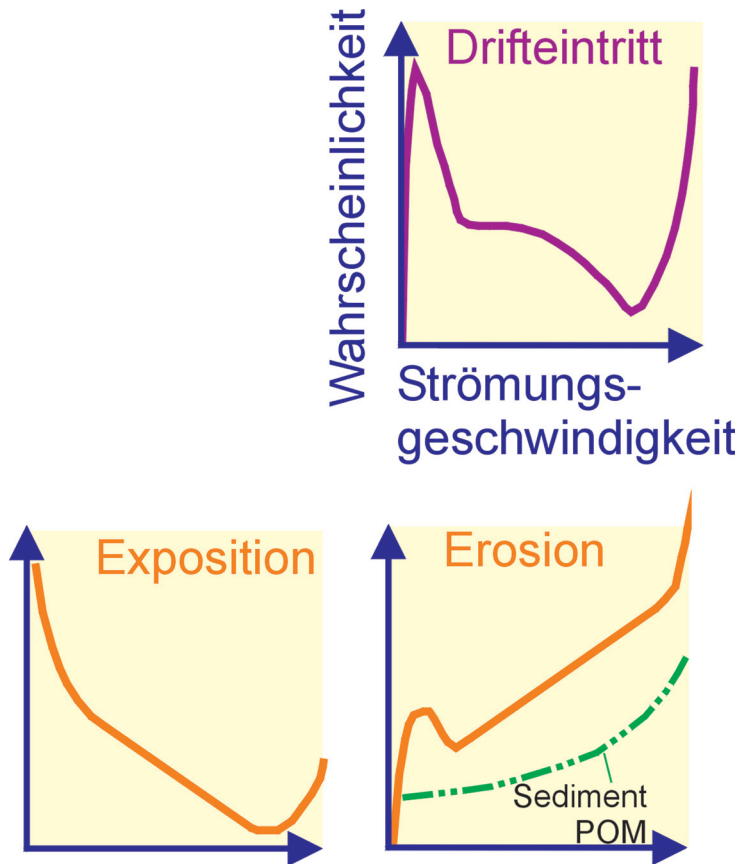


Abb. 1: Wahrscheinlichkeiten P der Exposition, Erosion und des Drifteintritts von Benthosorganismen in einem Strömungsgeschwindigkeitsgradienten. Zusätzlich ist zum Vergleich die Erosionswahrscheinlichkeit von Sedimentpartikeln bzw. partikulärer organischer Substanz eingetragen (umgezeichnet nach STATZNER et al. 1984). – Fig. 1: Probabilities P of exposition, erosion and drift entry of benthic organisms in a velocity gradient. In addition, the erosion probability of sediment particles and of particulate organic matter is shown (redrawn after STATZNER et al. 1984).

bei erhöhter Aktivität und erhöhter Strömung an und erreicht schließlich bei eintretender Sohlerosion einen Höhepunkt. Die Linie ist dabei in etwa parallel zu anorganischer Partikelerosion, bei der jedoch das aktivitätsbedingte sekundäre Maximum bei geringer Strömung fehlt. Die Drifteintrittswahrscheinlichkeit ist eine Kombination aus den vorigen beiden Faktoren, wobei sich ein aktivitätsbedingtes Driftmaximum, eine abnehmende Tendenz durch Aufsuchen von Refugialräumen und ein abermaliges Ansteigen bei einsetzender Sedimentbewegung ablösen.

Zur Überprüfung dieses Modells und zur Erhebung quantitativer Basisparameter wie z. B. Driftdichten und Driftraten wurden im Ritrodat-Areal zylindrische Driftfallen mit Maschenweiten von 200 μm eingesetzt. Diese Fallen wurden in fünf Dreiergruppen über den Fließquerschnitt verteilt und über jeweils 24 Stunden bei dreistündigen Entnahmeintervallen exponiert (Abb. 2). Betrachtet man die Gesamtdrift, so ergaben sich über

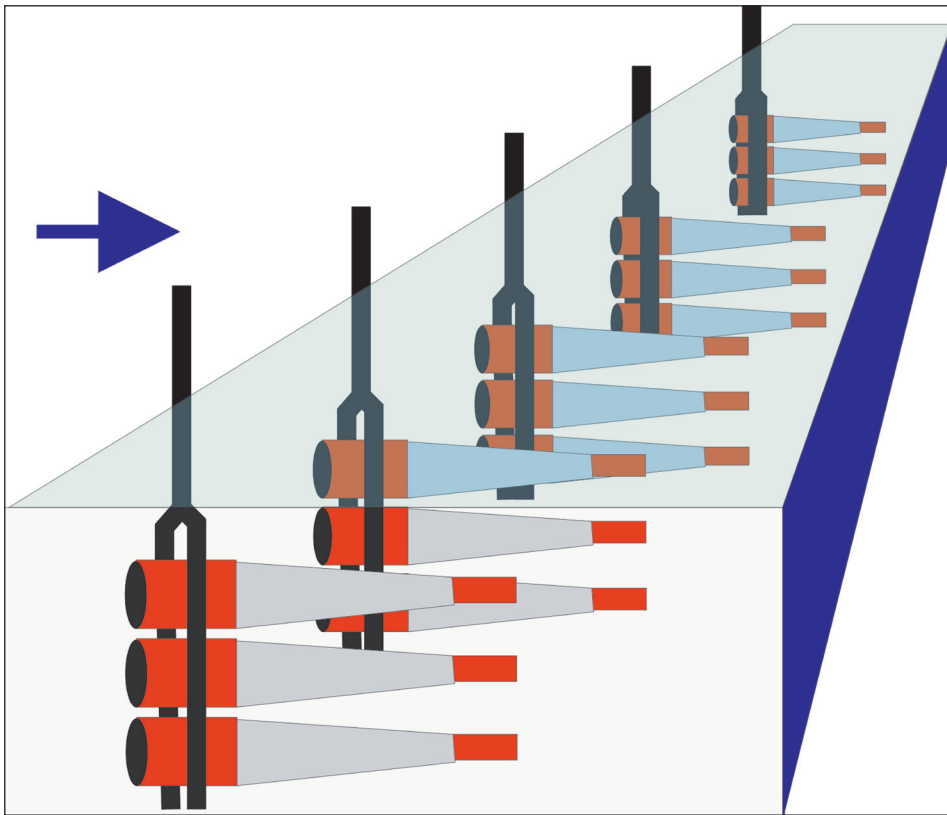


Abb. 2: Anordnung der 15 zylindrischen Driftfallen in fünf vertikalen Dreiergruppen. Die Halterungen sind an der Messbrücke des Ritrodat-Untersuchungsareals befestigt. – Fig. 2: Arrangement of 15 drift nets over a cross section of the Lunzer Seebach, using the instrument bridge of the Ritrodat research area as a support structure.

den Querschnitt verteilt keine signifikanten Unterschiede ($P > 0,05$) in der Driftdichte (= driftende Individuen pro Kubikmeter Wasser; Tabelle 1); diese liegen im Tagesmittel bei 2–3 Individuen pro m^3 . Auch der Effekt unterschiedlicher Wasserstände unterhalb der Hochwassermarke des Lunzer Seebaches (bankfull-Linie) war statistisch nicht signifikant. Schwach signifikant erhöhte Driftdichten ($P < 0,05$) ergaben sich hingegen im Sommer- beim Vergleich mit dem Winterhalbjahr (WÄRINGER 1992). Betrachtet man Einzelarten oder einzelne Larvalstadien, können sich hierbei aber durchaus signifikante Unterschiede in der Driftverteilung ergeben, wie für die Gattung *Baetis* im Ritrodat-Areal nachgewiesen werden konnte (WÄGNER 1996, 2000). Die Driftdichten waren bei diesen Eintagsfliegenlarven unmittelbar nach der Neuüberströmung von Bachabschnitten niedrig und können bei sinkendem Pegelstand in Ufernähe als Folge von Fluchtbewegungen aus den austrocknenden Bereichen ansteigen. Weiters beeinflussen ältere Larvenstadien bei niedriger Wasserführung durch ihre Schwimmfähigkeit die horizontale Driftverteilung (WÄGNER 1996, 2000). Ganz anders liegen die Verhältnisse bei Wasserständen über der bankfull-Linie. Hier gelang es, die Netze tagsüber trotz des enormen Wasserdrucks und trotz verbogener Stahlhalterungen für jeweils 5–30 Minuten zu exponieren. Die Driftdichten waren im Vergleich zu den Untersuchungen bei Wasserständen unter der bank-

Tab. 1: Tagesmittel der Driftdichten (n/m^3) der Fallen-Dreiergruppen 1-5 im Ritrodat-Areal von Februar 1989 bis März 1990. Bei fehlenden Daten waren die entsprechenden Fallen nicht überströmt (aus WARINGER 1992). – Tab. 1: Daily means of drift densities (n/m^3 ; pooled data of 15 drift nets) in the Ritrodat research area from February 1989 to March 1990. Missing data indicate dry nets at low water level (from WARINGER 1992).

Sammeldatum	Pegel (cm)	1	2	3	4	5
14. 2. 1989	15,8	0,90	1,66	1,69		
16. 2.	15,0	0,87	1,96	2,43		
23. 2.	30,5	1,54 – 2,30	1,15 – 1,37	0,93 – 1,75	1,98	1,42
27. 2.	24,0	3,02	2,35 – 2,90	1,59 – 2,16	3,27	1,49
2. 3.	19,5		1,61 – 2,28	1,30 – 1,82	2,65	
8. 3.	21,5	1,27	1,04 – 1,96	1,75	1,29	1,22
15. 3.	27,0	2,09	2,03 – 2,13	1,82 – 1,92	2,72	1,88
22. 3.	28,0	2,17	1,30 – 1,83	1,29 – 2,05	2,27	1,30
20. 4.	30,0	2,74 – 3,37	2,49 – 3,33	1,99 – 2,50	4,01	2,99
11. 5.	48,9	2,41 – 2,98	1,80 – 2,31	1,94 – 2,34	2,51 – 3,02	1,87 – 2,37
30. 6.	22,4	4,53	4,63 – 5,53	5,44 – 5,65		
1. 8.	45,0	1,47 – 1,63	1,35 – 1,51	1,21 – 1,39	1,67	1,16
1. 9.	31,5	2,92	2,02 – 2,81	2,73	2,85	2,97
6. 10.	22,0		1,78 – 1,90	1,94 – 1,98		
27. 10.	14,0		4,31	4,10		
4. 12.	10,0		1,71	1,78		
16. 12.	29,5	0,96 – 1,39	1,37 – 1,58	0,95 – 1,33	1,66	1,89
1. 2. 1990	12,0		3,32	4,91		
21. 2.	30,3	4,16	2,11 – 4,21	3,26 – 5,05		3,40
12. 3.	43,5	1,38 – 1,47	1,15 – 1,60	1,23 – 1,55	1,69	1,40

full-Linie signifikant erhöht und ergaben bis zu 45 driftende Organismen pro Kubikmeter. Ebenso stark erhöht war die Drift partikulären organischen Materials (Abb. 3). Diese rasanten Anstiege in der Driftdichte kommen dadurch zustande, dass bei Erreichen der Hochwassermarken die Kiesdeckschicht des Seebaches in Bewegung gerät und dadurch die Tiere aus den Refugialräumen des Sedimentkörpers ausgespült werden.

Die Driftraten, d. h. die Gesamtzahl der driftenden Organismen über den Fließquerschnitt pro Tag, können in Summe beträchtliche Werte erreichen und betragen bei Niederwasserführung (Pegel = 10 cm) im Seebach 17366 + 1901 Individuen pro Tag, was einer mittleren Biomasse von 8,99 g Frischgewicht pro Tag entspricht. Bei Hochwasser (Pegel = 94 cm) steigen diese Werte auf 76,82 Millionen Individuen pro Tag an, was einem Frischgewicht von 58,4 kg driftender Biomasse entspricht.

Ein weiteres faszinierendes Driftphänomen stellt die diurnale Driftrhythmik, d. h. die tageszeitabhängige Periodizität der Drift dar. Neue Untersuchungen belegen, dass diese tagesperiodischen Driftfluktuationen in erster Linie vom Fischbestand des jeweiligen Bachabschnittes gesteuert wird (Abb. 4). In fischfreien Fließgewässerabschnitten sind die Unterschiede zwischen Tages- und Nachtdrift nicht signifikant verschieden; sind jedoch Salmoniden als potentielle Driftfresser vorhanden, zeigen sich signifikante Verschiebungen der Drift in die Nachtstunden (Abb. 4). Diese Befunde legen nahe, dass die Aktivitätsmuster vieler Makrozoobenthosorganismen zur Vermeidung von Fischen als Freßfeinde in die Abend- und Nachtstunden verlegt werden („pre-contact response“).

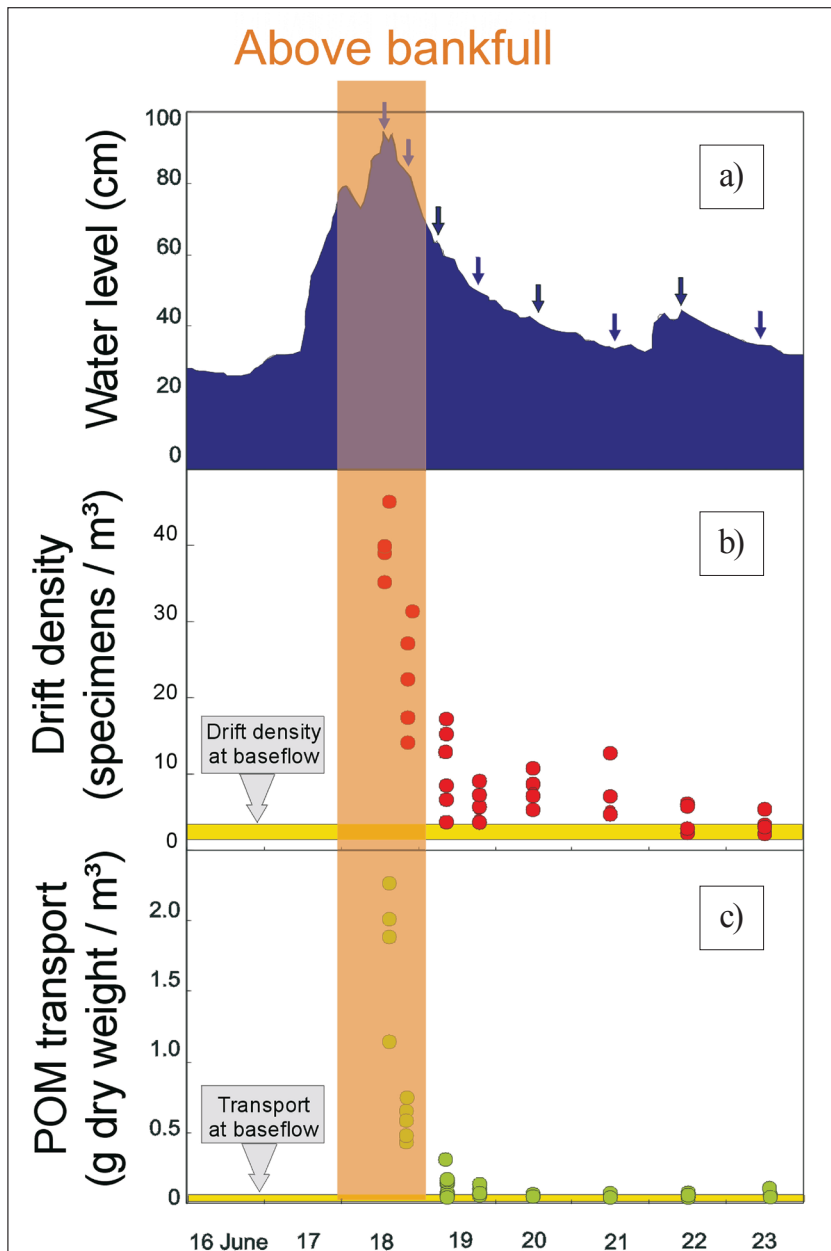


Abb. 3: a: Pegelkurve des besammelten Hochwasserereignisses. Die Pfeile markieren die Sammeltermine. b: Dichten der Gesamtdrift (Individuen/m³). c: LPOM-Frachten (partikuläre organische Substanz > 200 µm) in Gramm Trockengewicht/m³ Wasser. Zum Vergleich sind die Driftdichten bei Wasserständen unterhalb der Hochwassermarke durch Balken dargestellt (aus TOCKNER & WARINGER 1997). – Fig. 3: a: Water levels and sampling dates in the Lunzer Seebach. b: Total drift densities (specimens/m³). c: LPOM densities (particulate organic matter > 200 µm; g dry weight/m³). Drift densities at baseflow are shown by bars (adapted from TOCKNER & WARINGER 1997).

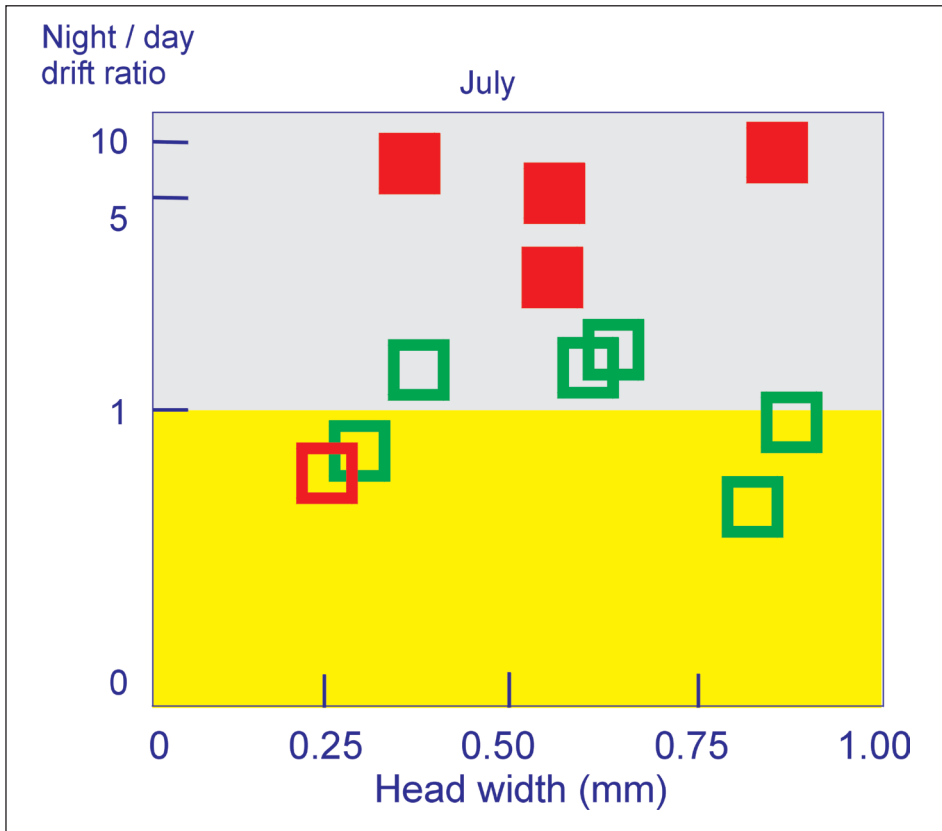


Abb. 4: Einfluss von Salmoniden auf die diurnale Driftrhythmik von Eintagsfliegenlarven (*Baetis* sp.; Juliaspekt). Offene Quadrate: Tag- und Nachtdriftintensität gleich; gefüllte Quadrate: nächtliche Driftintensität statistisch signifikant erhöht. Rot: Salmoniden vorhanden; grün: Bachabschnitt ohne Salmoniden (verändert nach HUHTA et al. 2000). – Fig. 4: Effect of salmonid predation on diurnal drift periodicity of Ephemeroptera larvae in July (*Baetis* sp.). Open squares: day and night drift not significantly different; full squares: nightly drift intensity significantly higher than day drift. Red: salmonids present; green: salmonids absent (after HUHTA et al. 2000).

Dies deckt sich mit der Beobachtung, dass Insektenlarven tagsüber vielfach an den Steinunterseiten sitzen, also negativ phototaktisch sind. Mit Infrarotfilmen konnte gezeigt werden, dass z. B. die Larven von Eintagsfliegen erst nach Einbruch der Dämmerung die Steine hochklettern und von den Oberseiten epilithische Algen abweiden. Bei dieser Weidetätigkeit steigt naturgemäß die Abdriftwahrscheinlichkeit steil an. Dazu kommt noch die Auslösung künstlicher Driftwolken durch nachtaktive benthivore Fische („post-contact response“). Ein schönes Beispiel hierfür sind die Mühlkopen (*Cottus gobio*), eine im Ritrodat-Areal häufige Art, die durch ihre nächtliche Wühltätigkeit ebenfalls die diurnalen Driftmuster beeinflusst. Der Obere Lunzer Seebach als typischer Forellenbach zeigt eine geradezu mustergültige diurnale Driftrhythmik. Dabei konnten wir beobachten, dass diese Rhythmik in Zeiten um das Sommersolstitium bei den dann vorherrschenden kurzen Nächten besonders ausgeprägt ist; wie Abb. 5a zeigt, ist hierbei ein scharfes Driftmaximum von 21 Uhr bis 3 Uhr früh deutlich ausgebildet. Im Winter mit seinen langen

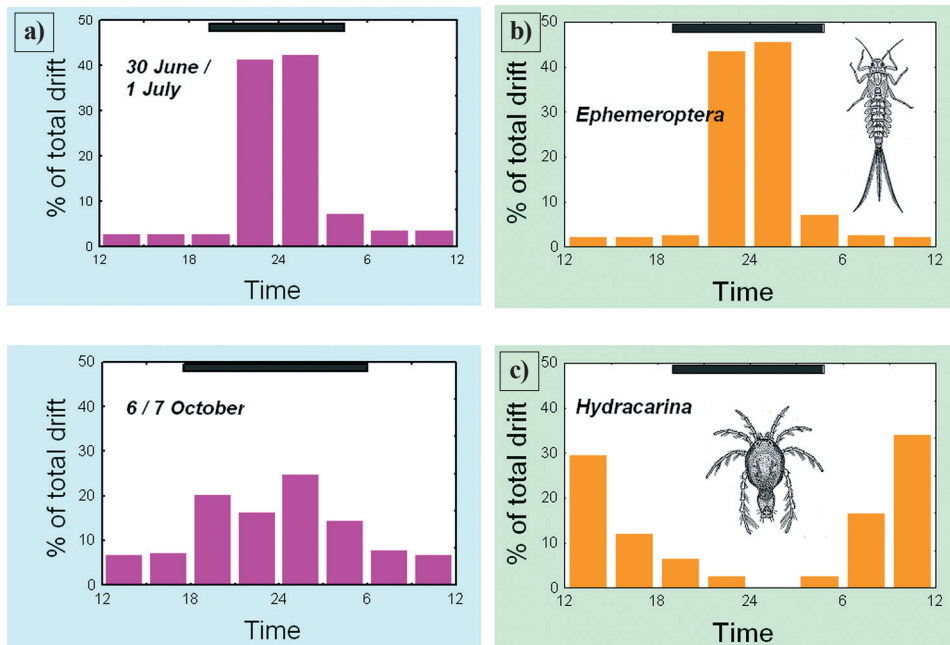


Abb. 5: a: Diurnale Rhythmik der Gesamtdrift (Biomassen) an einem Tag im Sommer- (oben) und Winterhalbjahr (unten) im Ritrodar-Areal (Fänge aller 15 Fallen zusammengefasst); b, c: Diurnale Driftrhythmik (Biomassen) der Larven der Ephemeroptera (b) und Hydracarina (c) an einem Sommertag (aus WARINGER 1992). – Fig. 5: a: Diurnal drift periodicity (in terms of biomass) on a day in summer (above) and in winter (below) in the Ritrodar research area of the Lunzer Seebach (pooled data of 15 drift nets); b, c: diurnal drift periodicity of Ephemeroptera larvae (b) and water mites (c) on a summer day (adapted from WARINGER 1992).

Nächten verteilt sich das Driftmaximum über einen längeren Zeitraum, ist jedoch ebenfalls deutlich von den Tagdriftminima abgesetzt. In den Zeiten um das Frühjahrs- und Herbstäquinoktium verlaufen die Driftmaxima intermediär (Abb. 5a). Auch die Mondphasen wirken sich modifizierend aus. Auf feinerem taxonomischen Niveau lassen sich weitere hochinteressante Details herausarbeiten. So zeigt etwa die Eintagsfliegendrift des Seebaches, die vor allem von *Baetis alpinus* und *Baetis rhodani* dominiert wird, die bereits erwähnten, scharf definierten nächtlichen Driftmaxima (Abb. 5b), während z. B. die im Seebach ebenfalls zahlreich driftenden Wassermilben ein völlig konträres diurnales Driftmuster mit nächtlichen Driftminima und Tagdriftmaxima zeigen (Abb. 5c). Diese optisch orientierten Räuber sind tagsüber vagiler als in der Nacht, was wiederum ihr nächtliches Abdriftisiko minimiert. Diese zwei grundlegenden diurnalen Muster sind derart manifest, dass sie auch durch die sehr seltenen natürlichen Dunkelperioden während totaler Sonnenfinsternisse ausgelöst werden. Gernot BRETSCHKO hat die letzte bei uns aufgetretene totale Sonnenfinsternis am 11. August 1999 noch genutzt, um mit Studenten des UNESCO-Kurses die Drift zu besammeln und diesen Effekt zu studieren. Abbildung 6 aus einer ähnlichen Untersuchung aus Australien zeigt dieses Phänomen deutlich: die vorwiegend nachts driftenden Larven der Köcherfliegenfamilie Leptoceridae zeigen während der Totalitätsphase ein sekundäres Driftmaximum, die tagdriftenden Chironomidenlarven hingegen ein Driftminimum. In England haben Versuche an Bä-

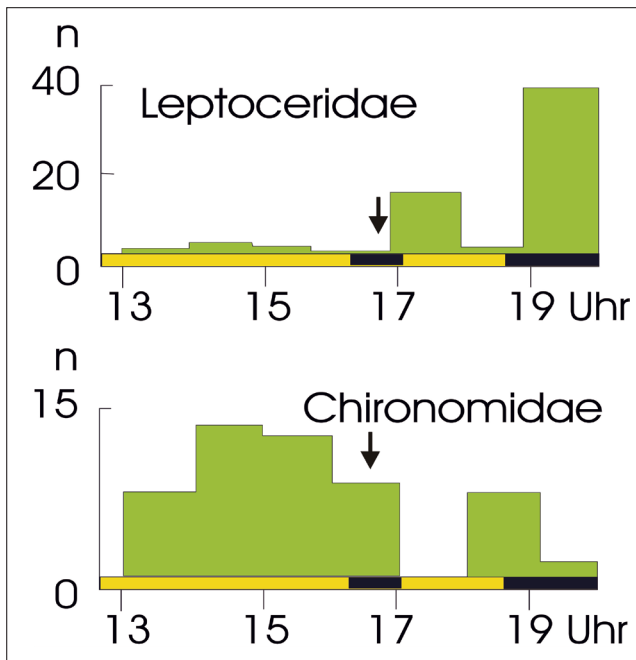


Abb. 6: Auslösung sekundärer Driftmaxima bzw. -minima (Pfeile) während einer totalen Sonnenfinsternis von 33 Minuten Dauer (umgezeichnet aus CADWALLADER & EDEN 1977). – Fig. 6: Triggering of secondary drift maxima or minima (arrows) during a total eclipse of the sun lasting 33 minutes (adapted from CADWALLADER & EDEN 1977).

chen mit Laborüberbauten gezeigt, dass künstliche Driftmaxima und -minima quasi mit dem Lichtschalter aus- und eingeschaltet werden können (HOLT & WATERS 1967).

Die Freilandbefunde aus dem Ritrodat-Areal regten uns in der Folge dazu an, die genauen hydraulischen Rahmenbedingungen für einen Drifteintritt zu quantifizieren. Dazu wurden an einer Reihe von aquatischen Insektenlarven in kleinen Laborfließgerinnen Experimente zur Driftresistenz durchgeführt. Einige dieser Ergebnisse sollen nachstehend am Beispiel der im Ritrodat-Areal sehr häufigen Köcherfliegenart *Allogamus auricollis* näher erläutert werden. Unter totaler Driftresistenz verstehen wir hier die organismischen Reaktionen auf die beiden Hauptmanifestationen des hydraulischen Stress. Dies sind einerseits die turbulenten Druck- und viskosen Zugkräfte, deren Proportionen stark von der organismischen Reynoldszahl abhängen. Diese dimensionslose Zahl verrechnet die Körpergröße (l), die Strömungsgeschwindigkeit im Kopfbereich (v) und die kinematische Viskosität des Wassers (ν), einen temperaturabhängigen Zähigkeitsparameter (Abb. 7). Dabei wirken sich bei niederen Reynoldszahlen die viskosen Reibungskräfte als Zugkräfte auf die gesamte Körperoberfläche noch sehr stark aus, während sich bei höheren Reynoldszahlen (d. h. bei höheren Strömungsgeschwindigkeiten und/oder bei größeren Tieren) die Tendenz immer mehr zu den turbulenten Anströmdrücken hin verschiebt (Tab. 2). Wir erfahren in unseren menschlichen Dimensionen die Strömung ausschließlich als Anströmdrucke; die Perception der Strömung als viskose Zugkräfte bleibt unserem Erfahrungshorizont verschlossen.

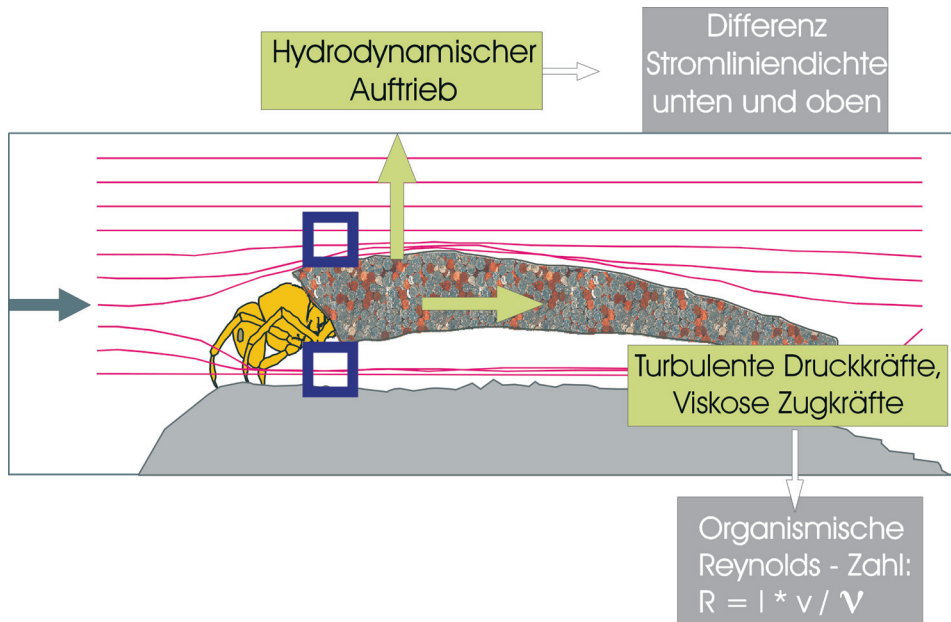


Abb. 7: Formen des hydraulischen Stress, denen eine Köcherfliegenlarve in der Strömung ausgesetzt ist. Vektoriell in Strömungsrichtung wirken die turbulenten Anströmdrucke bzw. die viskosen Zugkräfte, vektoriell von der Sedimentoberfläche wegweisend wirkt der körperformabhängige hydrodynamische Auftrieb. – Fig. 7: Components of hydraulic stress acting at a caddisfly larva in the current: turbulent pressure and viscous drag forces act in the direction of flow, hydrodynamic lift forces act at a right angle to flow.

Die zweite Hauptmanifestation des hydraulischen Stress sind die hydrodynamischen Auftriebskräfte, die vektoriell weg von der Sedimentoberfläche gerichtet sind und stark von der Körperform der Organismen beeinflusst werden. Bei zylindrischen Körperformen wie z. B. der in Abb. 7 gezeigten Köcherfliegenlarve werden die Stromlinien im Kopfbereich sehr gleichmäßig geteilt; das führt zu vergleichbaren Stromliniendichten, damit zu sehr ausgeglichenen Druckverhältnissen auf der Dorsal- und Ventralseite der Tiere und in Folge zu vernachlässigbar kleinen Auftriebswerten. Ganz anders liegt die Si-

Tab. 2: Anteile der viskosen Zugkräfte und der turbulenten Anströmdrucke bei verschiedenen organismischen Reynoldszahlen. – Tab. 2: Proportion of viscous drag and turbulent pressure forces over a range of organismic Reynolds numbers.

Reynolds-Zahl	Anteil an	
	Viskoser Reibung (Zug)	Turbulentem Anströmdruck
10	43%	57%
100	29%	71%
1000	13%	87%
10000	3%	97%

tuation bei stark abgeplatteten Körperformen, die auf Anströmdruckminimierung konstruiert sind, wie z. B. den Larven der Heptageniidae unter den Eintagsfliegen (Abb. 8). Bei diesen Formen werden die Stromlinien im Kopfbereich sehr ungleichmäßig geteilt. Dadurch werden im Ventralbereich durch die geringe Stromliniendichte und Strömung enorme Überdrucke aufgebaut. Bei solchen Körperformen ist der hydrodynamische Auftrieb daher besonders hoch und beträgt z. B. bei *Epeorus* das Doppelte der Anströmdrucke (WEISSENBERGER et.al. 1991). Interessanterweise können manche Heptageniidae, z. B. die Gattung *Ecdyonurus*, durch spezielle Kopfmuskeln das Strömungsmuster derart steuern, dass daraus ein stabilisierender negativer Auftrieb resultiert (WEISSENBERGER et.al. 1991). Die Reaktion der Organismen auf diese beiden Hauptmanifestationen des hydraulischen Stress werden unter dem Begriff der totalen Driftresistenz zusammengefasst, die vektoriell zum Erdmittelpunkt gerichtet ist und die stabilisierende Komponente in diesem Kräftespiel darstellt. Unsere Ergebnisse haben gezeigt, dass die Totale Driftresistenz in eine passive und aktive Komponente zerlegt werden kann (Abb. 9). Die aktive Komponente umfasst dabei alle aktiven Festhalteleistungen des Tieres wie z. B. die reine Muskelkraft, die Effektivität des Kralleneinsatzes, den Einsatz eventuell vorhandener Saugnäpfe oder ähnlicher Strukturen und auch verhaltensgesteuerte Determinanten, während die passive Driftresistenz durch das Unterwassergewicht (= Frischgewicht minus hydrostatischer Auftrieb) und die Oberflächenrauigkeit bestimmt wird; letztere verrechnet die Materialeigenschaften des Integuments bzw. der Wandung von Schutzbauten (z. B. Trichopterenköcher) und der Substratoberfläche.

Um die Größenordnungen von aktiver, passiver und totaler Driftresistenz zu veranschaulichen, zeigt Abbildung 10 die entsprechenden Ergebnisse für erste bis fünfte Larvalstadien der Köcherfliegenart *Allogamus auricollis*. Sämtliche Resistenzen nehmen im Zuge der Ontogenese exponentiell zu. So können z. B. letzte Stadien bei frontaler Ausrichtung des Tieres zur Strömung einen hydraulischen Stress von annähernd 600×10^{-6} Newton kompensieren. Diese erstaunlich hohe Driftresistenz entspricht, auf menschliche Maß-

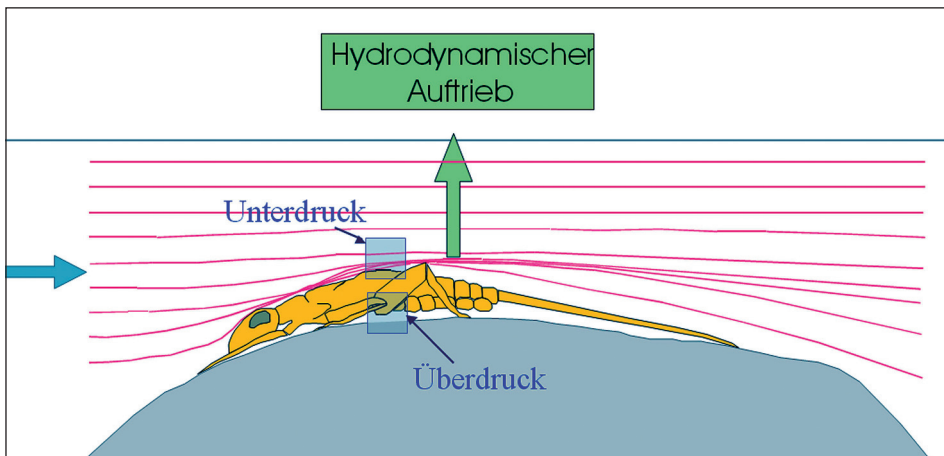
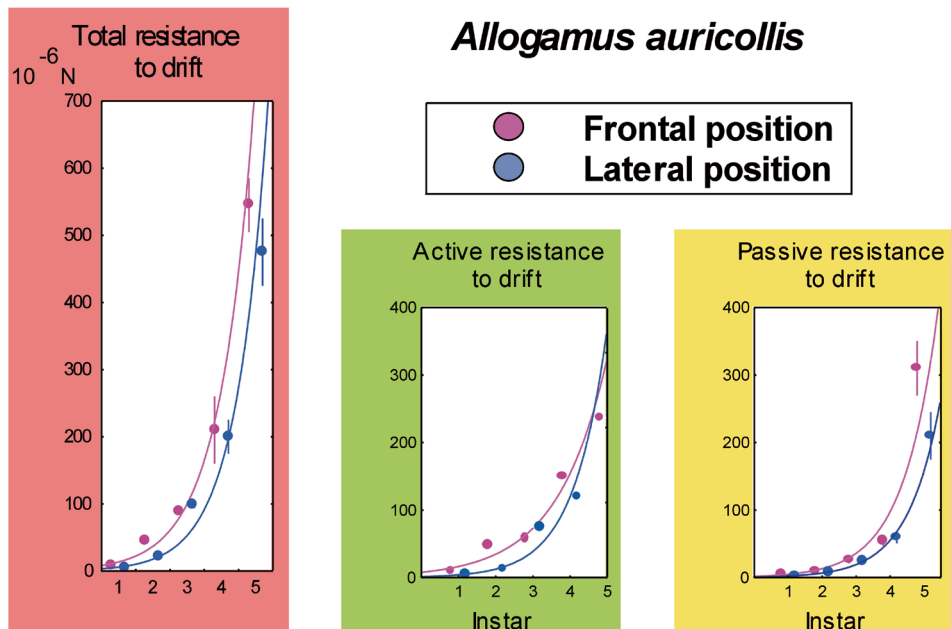


Abb. 8: Bei stark abgeplatteten Körperformen werden die Stromlinien im Kopfbereich sehr ungleichmäßig geteilt; im Ventralbereich herrscht dabei sehr geringe Stromliniendichte vor, was zu enormen Überdrucke führt und die Tiere destabilisiert. Bei solchen Körperformen ist der hydrodynamische Auftrieb daher besonders hoch. – Fig. 8: In flattened benthic organisms, stream lines are distributed very unevenly, resulting in low velocity, but high pressure ventrally, and high velocity, but low pressure dorsally. In such cases hydrodynamic lift forces are especially high.



Abb. 9: Das Konzept der Driftresistenz (WARINGER 1989a, b, 1993). Erläuterungen im Text. – Fig. 9: The concept of drift resistance (WARINGER 1989a, b, 1993). Details are given in the text.



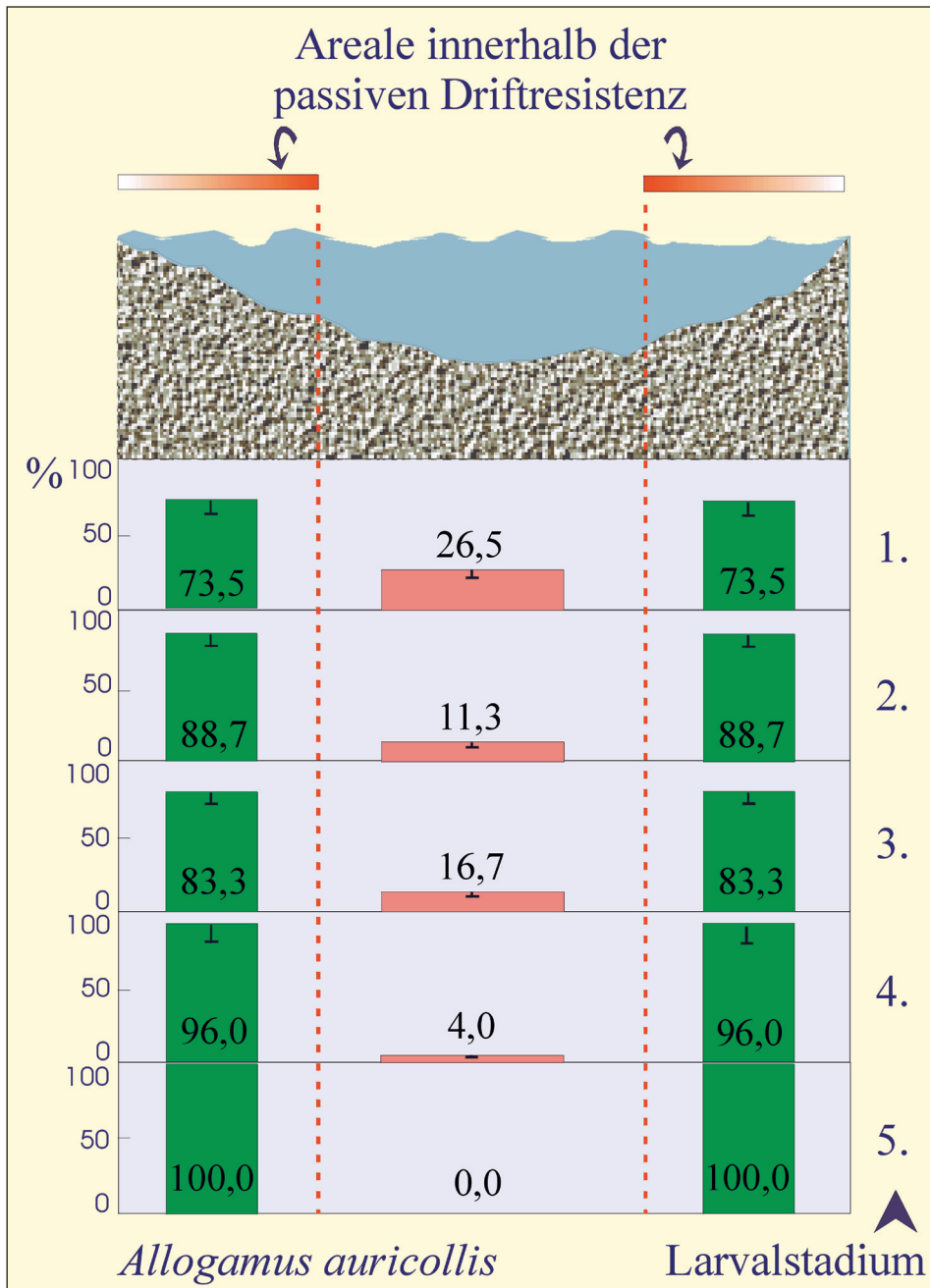


Abb. 11: Prozentanteile erster bis fünfter Larvalstadien von *Allogamus auricollis* außerhalb der Bereiche ihrer passiven Driftresistenz bei Mittelwasserführung im Oberen Lunzer Seebach (nach BACHER & WARINGER 1996). – Fig. 11: Percentage of first to fifth larval instars of the caddisfly *Allogamus auricollis* outside of their areas of passive drift resistance during baseflow of the Lunzer Seebach (after BACHER & WARINGER 1996).

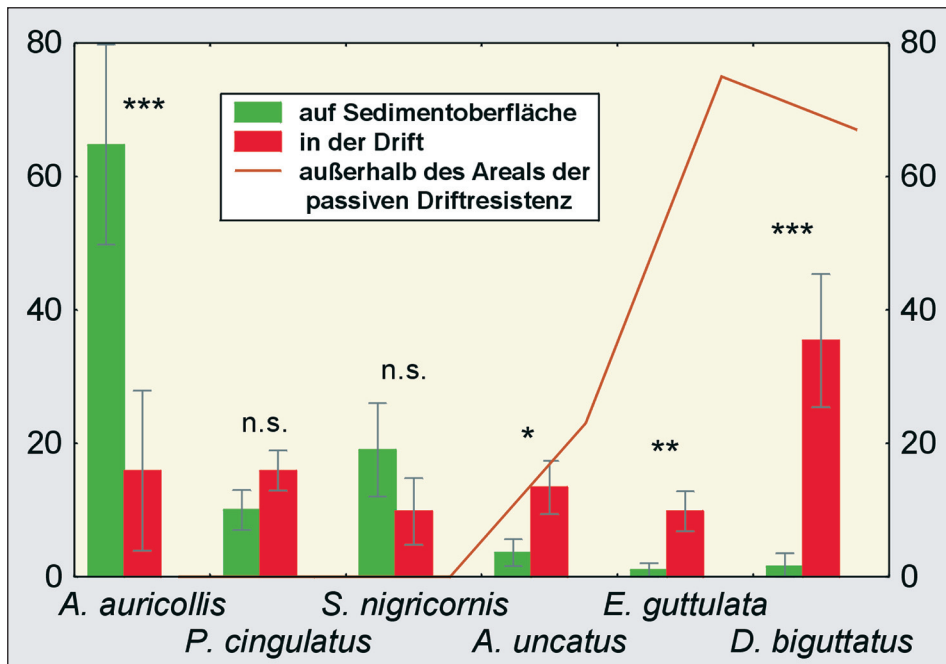


Abb. 12: Prozentanteile von sechs häufigen Trichopterenarten im Oberen Lunzer Seebach außerhalb der Areale ihrer passiven Driftresistenz und Vergleich zwischen Abundanz am Sediment und in der Drift. Die drei rechts dargestellten Arten waren dem hydraulischen Stress am meisten ausgesetzt und daher in den Driftfängen signifikant überrepräsentiert (nach BACHER & WARINGER 1996 und KÖNIG & WARINGER 2008). – Fig. 12: Percentage of six abundant caddisfly species in the Lunzer Seebach outside of their areas of passive drift resistance and relationship between their abundance at the stream bottom and their abundance in the drift. The three rightmost species were heavily exposed to hydraulic stress and are thus overrepresented in the drift (after BACHER & WARINGER 1996 and KÖNIG & WARINGER 2008).

stäbe übertragen, einem Reckturner, der eine Dauerzugsbelastung von 96 kg aushalten kann. Allerdings nutzen die meisten Benthosorganismen diese enormen Driftresistenzen nicht immer aus und verlassen sich bei Mittelwasserführung vielfach auf ihr Unterwassergewicht und ihre passive Driftresistenz, wie Abbildung 11 zeigt. Während immerhin noch 27% der ersten Larvenstadien von *Allogamus auricollis* außerhalb ihrer passiven Driftresistenz anzutreffen sind, sinkt dieser Prozentsatz bei letzten Stadien auf 0%. Das bedeutet, dass sich reife Larven sogar vollständig in ihren Köcher zurückziehen können und trotzdem nur ein minimales Abdriftisiko eingehen, andererseits aber keinerlei Energie in Festhalteleistungen investieren müssen. Eine solche Strategie des „hydraulischen Stressabbaues“ können sich allerdings nicht alle Arten leisten. Besonders polyoxybionte Formen wie die Köcherfliegen-Unterfamilie der Drusinae benötigen eine bestimmte Minimalströmung für die passive Ventilation ihrer Kiemen und müssen sich weit stärker der Strömung exponieren als z. B. die weniger sauerstoffbedürftigen Gattungen *Allogamus*, *Potamophylax* oder *Silo*. So wurden z. B. bei *Ecclisopteryx guttulata* fast 80% der Gesamtpopulation außerhalb der passiven Driftresistenzgrenzen angetroffen; als Folge ist diese Art auch hoch signifikant in der Drift überrepräsentiert (Abb. 12). Diese Befunde illustrieren nochmals den eingangs erwähnten ökologischen trade-off zwischen dem

energiesparenden Aufsuchen strömungsgeschützter Refugialräume (z. B. Areale innerhalb der passiven Driftresistenz) und dem Zwang vieler Arten, sich aus Gründen der Nahrungsaufnahme oder der Respirationsphysiologie eben diesem hydraulischen Stress zu stellen, wodurch wiederum die Wahrscheinlichkeit eines Drifteintritts steil ansteigt.

Literatur

- BACHER I. & WARINGER J., 1996: Hydraulic microdistribution of cased caddis larvae in an Austrian mountain brook. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 81, 541–554.
- CADWALLADER P. L. & EDEN A.K., 1977: Effect of a total solar eclipse on invertebrate drift in Snobs Creek, Victoria. *Aust. J. mar. Freshwat. Res.* 28, 799–806.
- HOLT C. S. & WATERS T. F., 1967: Effect of light intensity on the drift of stream invertebrates. *Ecology* 48, 225–234.
- HUHTA A., MUOTKA T. & TIKKANEN P., 2000: Nocturnal drift of mayfly nuymphs as a post-contact antipredator mechanism. *Freshwater Biology* 45, 33–42.
- KÖNIG E. & WARINGER J., 2008: The ballast stones in *Silo nigricornis* cases (Insecta: Trichoptera): drift resistance and ecological benefits, investigated by acoustic Doppler velocimetry. *Fundam. Appl. Limnol., Suppl. Large Rivers* 18, 311–328.
- STATZNER B., DEJOUX C. & ELOUARD J.-M., 1984: Field experiments on the relationship between drift and benthic densities of aquatic insects in tropical streams (Ivory Coast). *Rev. Hydrobiol. trop.* 17, 319–334.
- TOCKNER K. & WARINGER J., 1997: Measuring drift during a receding flood: results from an Austrian mountain brook (Ritrodat-Lunz). *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 82, 1–13.
- WAGNER F. H., 1996: Horizontale Verteilung der Drift von *Baetis* spp. (Baetidae, Ephemeroptera) und partikulärem organischen Material. 120pp, Diplomarbeit Univ. Wien.
- WAGNER F. H., 2000: Spatial drift distributions and their ecological importance. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 27, 1631–1634.
- WARINGER J., 1989a: Resistance of a cased caddis larva to accidental entry into the drift: the contribution of active and passive elements. *Freshwater Biology* 21, 411–420.
- WARINGER J., 1989b: Life cycle, horizontal microdistribution and current resistance of *Allogamus auricollis* (Trichoptera: Limnephilidae) in an Austrian mountain brook. *Freshwater Biology* 22, 177–188.
- WARINGER J., 1992: The drifting of invertebrates and particulate organic matter in an Austrian mountain brook. *Freshwater Biology* 27, 367–378.
- WARINGER J., 1993: The drag coefficient of cased caddis larvae from running waters: experimental determination and ecological applications. *Freshwater Biology* 29, 419–427.
- WEISSENBERGER J., SPATZ H.-CH., EMANNS A. & SCHWOERBEL J., 1991: Measurement of lift and drag forces in the mN range experienced by benthic arthropods at flow velocities below 1.2 ms⁻¹. *Freshwater Biology* 25, 21–31.

Anschrift:

Univ.-Prof. Dr. Johann WARINGER, Department für Limnologie und Hydrobotanik, Universität Wien, Althanstraße 14, A-1090 Wien. E-Mail: johann.waringer@univie.ac.at.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien](#)

Jahr/Year: 2008

Band/Volume: [142_146](#)

Autor(en)/Author(s): Waringer Johann

Artikel/Article: [\(Hydraulisches\) Stress abbauen und sich treiben lassen- Gernot Bretschkos Impulse für die Driftforschung. \(In memoriam Univ.-Prof.Dr. Gernot Bretschko Symposium, 22.1.2003\) 163-176](#)