

Rheotaktisches Verhalten einiger *Gammarus*-Arten bei verschiedenem Sauerstoffgehalt des Wassers

H. VOBIS

Landesstelle für Gewässerkunde und wasserwirtschaftliche Planung,
Baden-Württemberg;
Karlsruhe, Bundesrepublik Deutschland

ABSTRACT: Rheotactic behaviour of some *Gammarus* species in different oxygen concentrations of the water. An experimental vessel has been developed which makes it possible to observe the behaviour of gammarids and other aquatic invertebrates in various water current speeds and oxygen concentrations. Studies have been conducted with the following limnic and brackish-water amphipods: *Gammarus pulex* (L.), *G. roeseli* GERVAIS, *G. fossarum* KOCH, *G. tigrinus* SEXTON and *G. salinus* SPOONER. In adequate oxygen concentrations, the gammarids tested show a moderate positive rheotaxis. Lethal and sublethal oxygen concentrations, however, lead to negative rheotaxis. The maximum degree of upstream movement is attained in the region of the critical oxygen concentration. Under the experimental conditions (15° C, water current 5 cm/sec), these maxima vary according to species. The maximum occurred at 2.7 mg O₂/l for *G. pulex*, 3.1 mg O₂/l for *G. roeseli*, 3.5 mg O₂/l for *G. tigrinus*, and 5.3 mg O₂/l for *G. fossarum*. No such maximum was found for *G. salinus*. Oxygen deficit causes *G. salinus* to move downstream at 2.5 mg O₂/l.

EINLEITUNG

Gammariden können neben anderen aquatischen Organismen als Indikatoren für den Zustand eines Gewässers dienen (LIEBMANN 1962). Ihre Verbreitung in den Fließgewässern eines Gebietes spiegelt annähernd deren Belastungszustand wider. BESCH (1968a, b) und SCHMITZ (1969) betrachten die häufigsten Süßwasserarten nicht als unspezifische Qualitätsindikatoren; sie werten vielmehr ihre Präsenz u. a. als Indikation eines gewissen Mindestsauerstoffgehaltes und sehen das Auftreten der drei häufigsten limnischen Arten *Gammarus pulex* (L.), *G. roeseli* GERVAIS und *G. fossarum* KOCH pauschal als Garantie eines Mindestsauerstoffgehaltes von 4 mg/l. Ziel der vorliegenden Arbeit war es, die O₂-Mindestanforderungen dieser drei Süßwasserarten zu ermitteln, um so das Instrumentarium einer Gewässergütekontrolle zu verfeinern (vgl. Gütezustand der Gewässer in Baden-Württemberg, Landesstelle für Gewässerkunde Karlsruhe, 1969).

Wegen ihrer weiten Verbreitung im Litoral des Brackwassers und im marinen Milieu bieten sich Gammariden auch hier als biologische Indikatoren des Sauerstoff-

gehalten im Wasser an, besonders im Hinblick auf eine starke Belastung der Ästuarien mit fäulnisfähigen, sauerstoffzehrenden organischen Substanzen. Von den beiden hier untersuchten euryhalinen Arten *G. salinus* SPOONER und *G. tigrinus* SEXTON ist der im meso- bis euhalinen Bereich verbreitete *G. salinus* von Interesse, da er in bezug auf den Sauerstoffbedarf unter den an den deutschen Küsten anzutreffenden Gammariden eine mittlere Stellung zwischen dem sehr sauerstoffbedürftigen *G. locusta* und dem sehr resistenten *G. duebeni* einnimmt (BULNHEIM 1972).

Gammarus tigrinus ist weit verbreitet in den Flußmündungen des östlichen Nordamerika. Diese Art tritt in den Niederlanden in den Poldern und Flußmündungen um die Zuider-See auf (PINKSTER & STOCK 1967) und hat in unserem Gebiet Bedeutung erlangt, nachdem *G. tigrinus* durch SCHMITZ (1960) in die Werra eingeführt wurde, die durch Abwässer der Kaliindustrie der DDR belastet wird. Bei einer mittleren Salinität von rund 7 ‰ hat *G. tigrinus* hier offenbar günstige Lebensbedingungen vorgefunden, zu denen sicher die Abwesenheit von *G. pulex* gehört, der für diesen zum ernsthaften Konkurrenten werden kann.

MATERIAL UND METHODE

Die Süßwasserarten wurden aus Bächen und Flüssen Nordbadens beschafft; *Gammarus pulex* aus der Heglach (Rheintal, nördlich Karlsruhe), dem Saalbach in Bruchsal und der Alb oberhalb Ettlingen; *G. fossarum* aus dem Walpertsbach oberhalb Waldprechtsweier, aus dem Grünsbach (Taubergebiet) und einem Zufluß des Malscher Landgrabens; *G. roeseli* aus dem Pfinzkanal bei Philippsburg, dem Wittigbach (Tauberzufluß) und der Heglach.

Gammarus tigrinus entstammte der Werra oberhalb Eschwege (Hessen) und *G. salinus* dem Litoral des Elbe-Ästuars bei Cuxhaven (für dessen Beschaffung ich Herrn Dr. BULNHEIM, Hamburg, danke). Zur Bestimmung dienten die Angaben von SCHELLENBERG (1942), ROUX (1970) und PINKSTER (1972). Zu den Versuchen wurden nur Tiere über 5 mm Länge herangezogen. Die Brackwasserformen wurden in zuvor gut belüfteten und mit käuflichem Meersalz (10 ‰ für *G. salinus* und 7 ‰ für *G. tigrinus*) versetztem Karlsruher Leitungswasser gehalten, das auch zu den entsprechenden Versuchen verwandt wurde. Die Süßwasserformen zeigten im Karlsruher Leitungswasser erhöhte Mortalität; deshalb wurde für sie Wasser eines Zuflusses des Malscher Landgrabens verwandt, das sich durch eine höhere Leitfähigkeit und einen höheren Ca- und Na-Gehalt als das Karlsruher Leitungswasser auszeichnete.

Wie MÜLLER (1966), HUGHES (1970) und MEIJERING (1971) zeigten, können sich Gammariden, die einer Strömung ausgesetzt sind, nur dann in ihrem Biotop halten, wenn eine positive rheotaktische Reaktion der Tiere gewährleistet ist. Der bloße Geburtenüberschuß einer Population reicht nicht aus, um den ständigen Verlust durch Abdrift wettzumachen. Die Rheotaxis bot sich also als ein ökologisch sinnvolles Kriterium an, um für diese Arten die Grenzwerte des Sauerstoffbedürfnisses zu ermitteln. Es zeigte sich in Vorversuchen, daß Vertreter aller Arten wenigstens 12 Stunden lang auf eine gerichtete Strömung, deren Richtung alle 30 Minuten um 180° umgekehrt wurde, unvermindert rheotaktisch reagierten. Die Grundlage der Resultate dieser Versuche ist

die Quantifizierung der rheotaktischen Reaktion, die auf den derart gestalteten Strömungsreiz erfolgte.

Die Testkammer für jeweils 25 Tiere befand sich in einem Testaquarium aus Plexiglas (Abb. 1 und 2) und hatte eine Abmessung von $5 \times 5 \times 15$ cm. Sie war am Boden

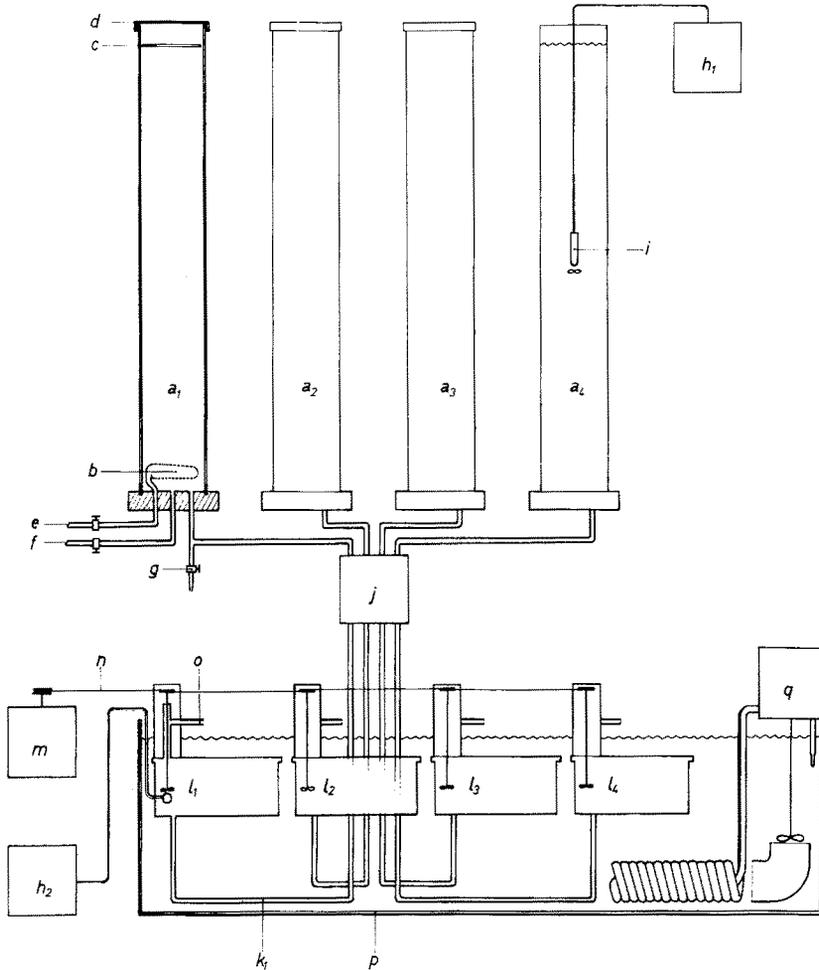


Abb. 1: Schema der Testapparatur zur Untersuchung des rheotaktischen Verhaltens kleinerer aquatischer Tiere. a_1 - a_4 = Plexiglaszylinder (1 m Höhe, 15 l), b = Glasfritte (7 cm Länge), c = Schwimmdeckel (Verminderung des Gasaustausches), d = Staubschutzdeckel, e = Einlaßventil für Gas, f = Einlaßventil für Versuchswasser, g = Ventil zur Wasserentnahme für die WINKLER-Probe, h_1 = Sauerstoffmeßgerät zur Vorbereitung des Versuchswassers (Delta-Scientific Corporation Series 2010, USA), i = Sauerstoffelektrode mit Rührgerät, h_2 = Sauerstoffmeßgerät zur Überwachung des O_2 -Gehaltes im Versuchsaquarium l_1 (Meßtronik, E. Mez, Düsseldorf), j = Dosierpumpe, k_1 = Kühlschlange (Glasrohr, Länge 120 cm, Wanddicke 1,5 mm, Innendurchmesser 7 mm), l_1 - l_4 = Umlaufversuchsaquarium, m = Antriebsmotor (0,4 PS-Asynchronmotor, regulierbar), n = Treibriemen (Gummiband), o = Überlauf (auch Wasserentnahme für die WINKLER-Probe), p = Temperierbecken (300 l), q = Thermostat mit Rührgerät und Kühlvorrichtung

und an den beiden zum Ringkanal offenen Seiten mit Nylonnetz (Maschenweite 0,5 mm) begrenzt. Das Testaquarium hatte ein Volumen von 1,21 l; die Oberseite mit der Wellenaufhängung war mit sechs Schrauben am unteren Teil dicht befestigt und konnte zum Einfüllen der Tiere und zur Reinigung entfernt werden. Die Strömung wurde stufenlos von 0–25 cm/sec über einen Propeller hergestellt, dessen kugelgelagerte

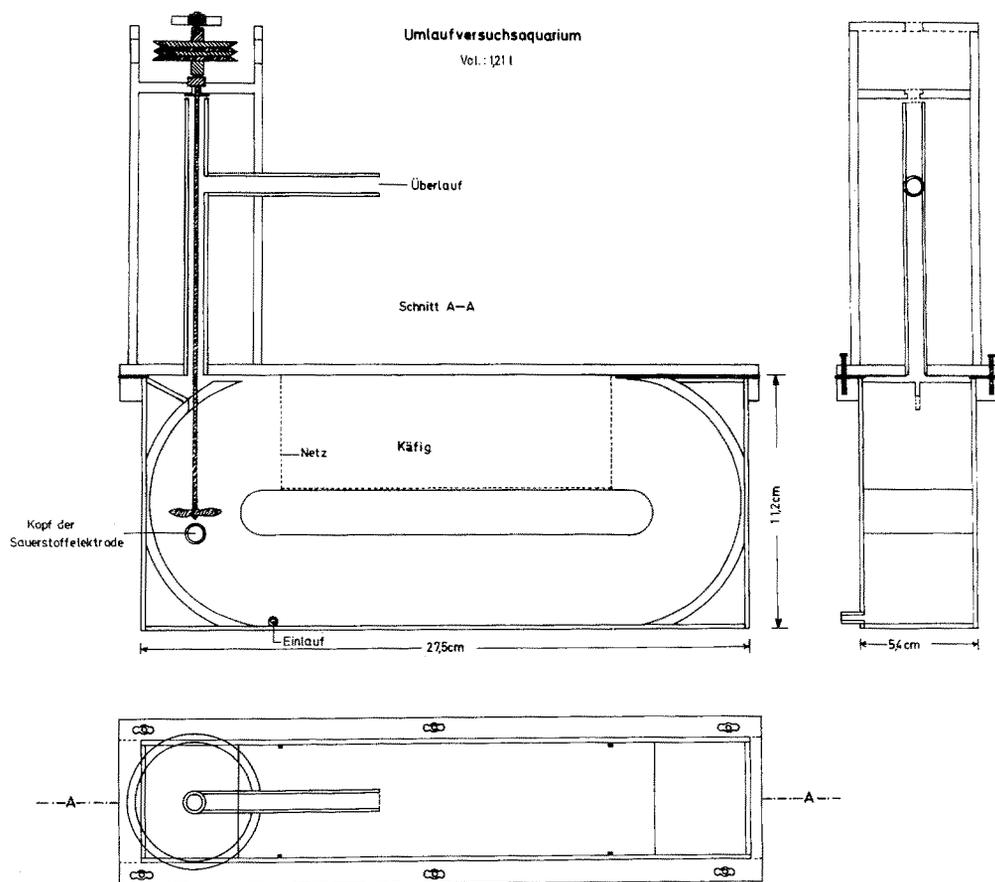


Abb. 2: Detaildarstellung eines Umlaufversuchsaquariums (I₁–I₄ in Abb. 1)

Welle erschütterungsfrei durch eine Gummischnur angetrieben wurde. Die Eichung der Geschwindigkeit geschah dem Beispiel AMBÜHLS (1959) folgend photographisch mit einer Suspension von Acetylzellulose. Das Bewegungsbild zeigte eine turbulenzfreie und gerichtete Strömung. Der Wasseraustausch des Testaquariums geschah über einen Einlauf am Boden des Ringkanals und durch eine Überlauföffnung im Deckelaufbau. Das Steigrohr des Überlaufes führte auch zugleich die Welle des Propellers, wobei durch das ausströmende Wasser das Eindringen von Gas in das Testaquarium verhindert wurde. Das Versuchswasser wurde in einem Vorratszylinder (Abb. 2) zunächst

auf den gewünschten Sauerstoffgehalt gebracht, was durch wahlweises Einblasen von Stickstoff oder Luft über eine Glasfritte geschah. Anschließend wurde es über eine Dosierschlauchpumpe und durch eine im Temperierbad befindliche Glasschlange in das Testaquarium gepumpt. Es wurden vier solcher Einheiten gleichzeitig eingesetzt.

Nach den Angaben von ROUX & ROUX (1967) muß man bei 15° C für 25 adulte Individuen von *Gammarus fossarum* und *G. pulex* mit einem ungefähren Verbrauch von etwa 0,4 mg O₂/l rechnen. Aus WATERMANN (1961) und SUOMALAINEN (1958) ist andererseits zu ersehen, daß die Respirationsrate besonders im Bereich niederer Konzentrationen direkt vom angebotenen O₂-Gehalt des umgebenden Wassers abhängig ist. Bei dieser Dosierung von 0,7 l Wasser pro Stunde (Frischwasseraustausch von etwa 30 %/Std.) wird daher das Respirationsdefizit der Versuchstiere im Bereich zwischen Sättigung und 0,4 mg O₂/l ausgeglichen und eine toxische Belastung durch Exkretstoffe vermieden (nach mündlicher Mitteilung von Dr. ZAHNER genügt hierfür sogar ein Wasseraustausch von nur 10 %/Std.).

Es wurde eine Strömungsgeschwindigkeit von 5 cm/sec gewählt, bei der die Gammariden ohne Schwierigkeiten schwimmend oder auch kriechend die Testkammer gegen die Strömung durcheilen konnten; auch war in diesem Bereich die lokomotorische Aktivität größer als bei geringerer oder höherer Geschwindigkeit.

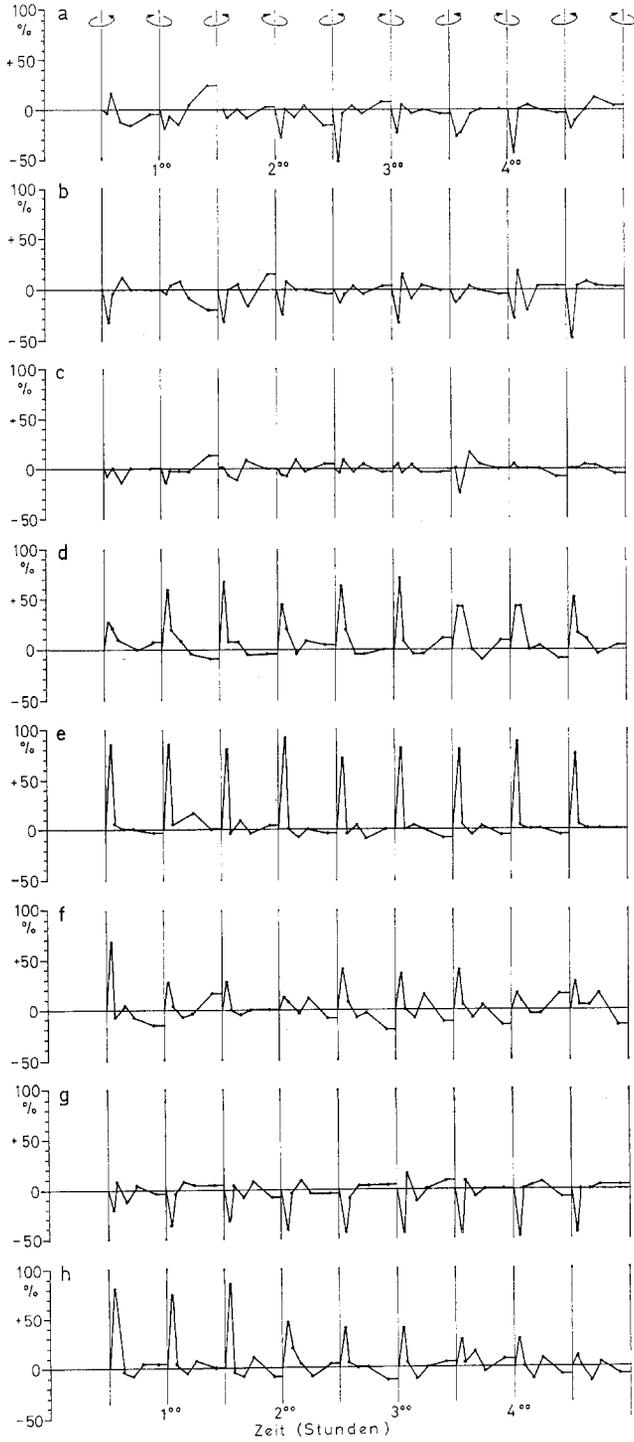
Eine Überprüfung des Sauerstoffgehaltes erfolgte: (a) vor Beginn des Versuches im Vorratszylinder durch eine mit Rührer versehene Sauerstoffelektrode (KALMANN 1969); (b) während des Versuches durch Probeentnahme aus den Zylindern und deren Analyse nach WINKLER (vgl. Deutsche Einheitsverfahren zur Wasser-, Abwasser- und Schlammuntersuchung 1960); (c) durch eine unter dem Propeller eingeführte Sauerstoffelektrode innerhalb eines Testaquariums mit dem jeweils geringsten Sauerstoffgehalt; (d) nach Versuchsende durch Probeentnahme aus den Testaquarien und deren WINKLER-Analyse.

Die Versuche wurden unter folgenden konstant bleibenden Faktoren durchgeführt: (a) Umkehrung der Strömungsrichtung um 180° nach jeweils 30 min; (b) Strömungsgeschwindigkeit: 5 cm/sec \pm 0,3; (c) Wasseraustausch: 30 %/Std.; (d) Temperatur: 15 \pm 0,1° C; (e) Dauerlicht.

Die Versuche begannen gegen 9.00 Uhr vormittags und liefen 8 bis 12 Stunden. Protokolliert wurde der Aufenthalt der Tiere, ausgehend vom Zeitpunkt der Strömungsrichtungsänderung nach jeweils 3, 5, 10, 15 und 25 Minuten, auf der strömungszugewandten und der strömungsabgewandten Seite der Testkammer. Ein Tier, dessen Pleopodenschlag länger als eine Minute aussetzte, galt als tot (KLÖVEKORN 1935, SCHWARTZKOPF 1955).

RESULTATE

Bei Sauerstoffkonzentrationen nahe der Sättigung reagierten alle Arten auf eine Änderung der Strömungsrichtung um 180°, indem sie in ihrer Testkammer stromaufschwammen oder krochen. Nach etwa 5 Minuten befanden sich die meisten Tiere auf der senkrechten strömungszugewandten Netzwand. Es zeigte sich, daß bei dieser Kombination von geringer Fließgeschwindigkeit und kurzer Teststrecke keine Größenklasse



und kein Geschlecht im Aufwanderungsvermögen benachteiligt war. Nach einigen Minuten wanderte ein Teil wieder in Stromrichtung ab. Bis zum erneuten Umdrehen der Fließrichtung blieben die Tiere durch Auf- und Abwandern aktiv. Die Aufwanderungsbilanz nach 5 Minuten entsprach jedoch bereits annähernd der nach 30 Minuten.

Bei Konzentrationen unter 2 mg O₂/l trat eine Umkehrung dieses Verhaltens ein. Die Gammariden beantworteten den Strömungsreiz durch aktives Abwandern, Aufwanderungen blieben Ausnahmen. Die letalen Konzentrationen (Abb. 5) bewirkten eine rasche Abnahme der lokomotorischen Aktivität und eine später einsetzende Verlangsamung des Pleopodenschlages bis zum Stillstand. Die dazwischenliegenden Konzentrationen ergaben zum Teil auch artverschiedene Abweichungen von diesem Verhalten.

Die Beobachtungsprotokolle sind graphisch in Form von Streckenzügen wiedergegeben (vgl. Abb. 3); auf der Abszisse ist die Versuchszeit aufgetragen und der Zeitpunkt der Strömungsänderung (Reiz) nach jeweils 30 Minuten durch eine Senkrechte markiert. Die Ordinate gibt den Anteil der seit der letzten Beobachtung Auf- (+) bzw. Abgewanderten (—) in Prozent wieder. Dabei gilt als Ausgangspunkt und Nullwert der Auf- bzw. Abwanderungsrate die Position der Tiere im Augenblick des Umkehrens der Strömung. Es werden die typischen Verhaltensmuster der Arten bei verschiedenen O₂-Konzentrationen auszugsweise gezeigt.

Durch Addition der aufgewanderten bzw. Subtraktion der abgewanderten Tiere innerhalb eines 30-Minuten-Intervalles erhält man die Endbilanz der rheotaktischen Aktivität. Durch statistische Behandlung (MITTENECKER 1963) dieser Werte über die Versuchsdauer wurde die mittlere Auf- bzw. Abwanderungsrate in Prozent ermittelt und graphisch mit der Standardabweichung in Abhängigkeit vom O₂-Gehalt des Wassers aufgetragen (Abb. 4). Die Werte der ersten Stunde der Versuchszeit wurden als „Adaptionszeit“ nicht berücksichtigt.

Gammarus pulex

Die Aufwanderungsrate im Bereich von 3,5 bis 9 mg O₂/l liegt bei *Gammarus pulex* in einer Schwankungsbreite von + 15 % bis + 40 % (Abb. 3 und 4). Die Standardabweichung im Bereich von 50 % Sättigung aufwärts ist etwas größer und wird zum Teil durch extreme Endbilanzwerte von + 80 % bis — 20 % bewirkt. Von 3,5 mg O₂/l an abwärts erfolgt ein steiler Anstieg der Aufwanderungsrate mit einem signifikanten Maximum bei 2,7 mg von 76 % mit einer deutlich geringeren Streuung von ± 16 %. Mit weiter abnehmendem Sauerstoffgehalt nimmt auch die Aufwanderung

Abb. 3: Protokollkurven der Aufwanderungsaktivitäten bei verschiedenen O₂-Konzentrationen. Abszisse: Zeit vor Beginn der Versuche in Stunden. Ordinate: Anteil in % der seit der letzten Strömungsumkehr Aufgewanderten. Die Parallelen zur Ordinate kennzeichnen die Strömungsumkehrungen (alle 30 min). (a) *Gammarus pulex* bei 0,2 mg O₂/l, (b) *G. tigrinus* bei 0,5 mg O₂/l, (c) *G. salinus* bei 0,9 mg O₂/l, (d) *G. pulex* bei 2,7 mg O₂/l, (e) *G. tigrinus* bei 3,5 mg O₂/l, (f) *G. salinus* bei 5,2 mg O₂/l, (g) *G. tigrinus* bei 4,3 mg O₂/l, (h) *G. pulex* bei 8,8 mg O₂/l

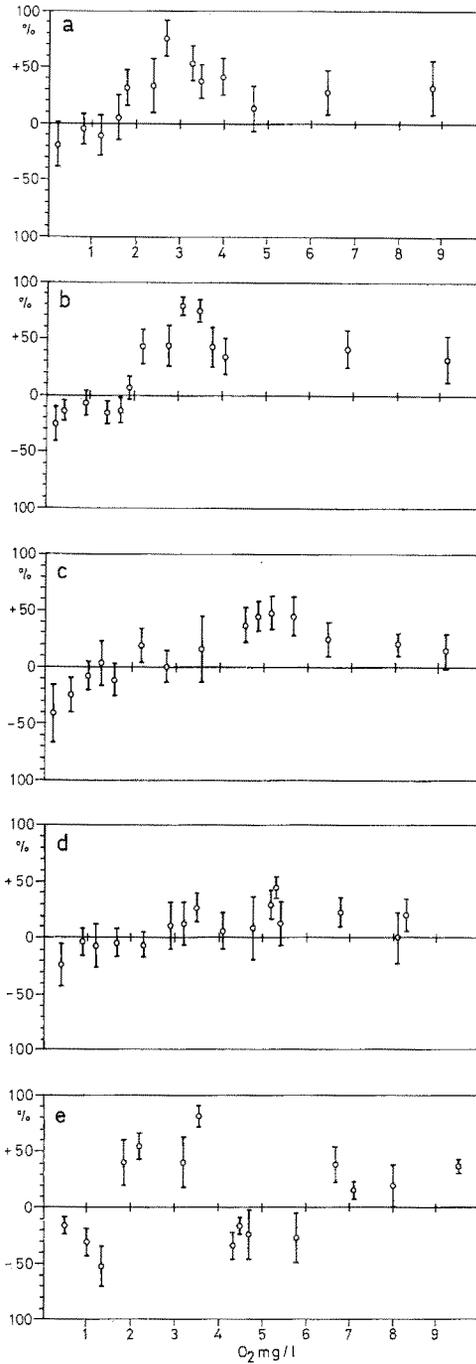


Abb. 4: Mittlere Aufwanderung in % in Abhängigkeit vom O_2 -Gehalt des Wassers bei $15^\circ C$.
 (a) *Gammarus pulex*, (b) *roeseli*, (c) *G. fossarum*, (d) *G. salinus*, (e) *G. tigrinus*

rasch ab und weicht bei etwa 1,5 mg O₂/l einer Abwanderung. Diese Abwanderungstendenz wird besonders gut aus der Protokollgraphik für 0,2 mg O₂/l ersichtlich.

Gammarus roeseli

Das Bild der rheotaktischen Aktivität von *Gammarus roeseli* entspricht im wesentlichen der oben beschriebenen Art (Abb. 3 und 4). Die prozentuale Aufwanderung ist im Bereich von 50 % Sättigung aufwärts etwas höher in einer Schwankungsbreite von + 15 % bis + 55 %. Das Aufwanderungsmaximum in gleicher Höhe liegt zwischen 3,1 und 3,4 mg O₂/l. Die Resistenz gegenüber letalen O₂-Konzentrationen ist bei dieser Art – abgesehen von *G. tigrinus* – geringer als bei allen anderen getesteten Arten (Abb. 5).

Gammarus fossarum

Die Protokollgraphik zeigt, daß diese Art weit weniger rheotaktische Aktivität zeigt als die beiden vorhergehenden, auch Ortsveränderungen finden weniger häufig statt (Abb. 3 und 4). Lediglich im Sauerstoffbereich unter 1 mg/l ist eine deutlichere Sofortbeantwortung des Strömungsreizes in negativer Richtung zu verzeichnen. Im Bereich von 6,5 bis 9 mg O₂/l liegt die Schwankungsbreite der Aufwanderung bei + 40 % bis 0 %. Das Aufwanderungsmaximum von nur + 45 % ± 15 % ist im Vergleich zu den anderen Arten in den höheren Sättigungsbereich von 4,5 bis 6,0 mg O₂/l verschoben und nicht signifikant. Die Resistenz gegen letalen Sauerstoffdefizit ist jedoch nur geringfügig niedriger als von *G. pulex* (Abb. 5).

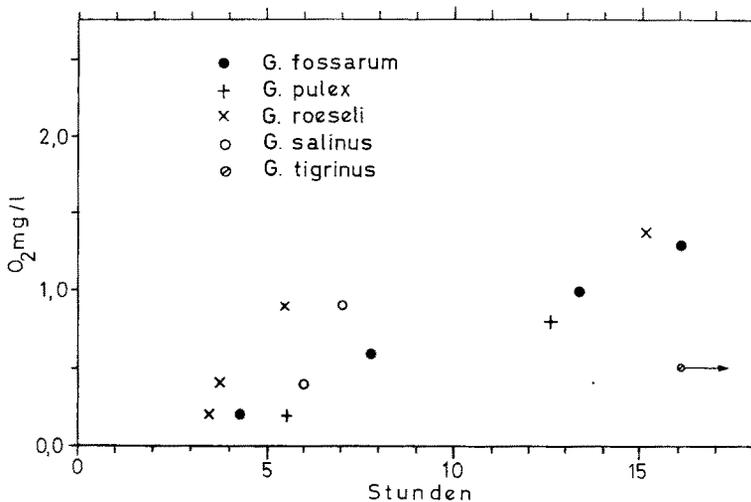


Abb. 5: Mortalität von 50 % der Versuchstiere bei akut toxischem O₂-Mangel (15° C). Überlebenszeiten (Stunden) in Abhängigkeit von der O₂-Konzentration

Gammarus salinus

Diese Brackwasserform reagierte noch weniger aktiv auf einen Strömungsreiz als *Gammarus fossarum*, meist erfolgten die ersten Reaktionen mit einer Verzögerung von 2–3 Minuten. Im Bereich von 3,0 mg O₂/l bis zur Sättigung ist die Aufwanderungsrate stark gestreut in einem Bereich von + 40 % bis – 20 % (Abb. 3 und 4). Es konnte nur einmal eine etwas höhere mittlere Aufwanderung von + 45 % gemessen werden. Ab 2,5 mg O₂/l an abwärts ist die Rheotaxis negativ, und nur in diesem Bereich entstand für den Beobachter manchmal der Eindruck, daß die Tiere nicht aktiv abwandern, sondern abgetrieben werden.

Gammarus tigrinus

Diese Art ähnelt dem Verhalten von *Gammarus pulex* und *G. roeseli* darin, daß der Strömungsreiz sofort und mit hohen Aufwanderungsraten beantwortet wird (Abb. 3 und 4). Jedoch, im Unterschied zu den geprüften Arten, gibt es hier vier Abschnitte, in denen abwechselnd einmal Aufwanderung und ein andermal Abwanderung vorherrschen. Im Bereich von 6 mg O₂/l bis Sättigung liegt eine Aufwanderung vor mit einer Streuung von + 50 % bis 0 %. Besonders auffällig ist der sich anschließende Sauerstoffbereich bis 4,0 mg mit einer mittleren Abwanderung von – 30 %. Ein Maximum der Aufwanderung ist im Bereich 4,0 bis 1,5 mg O₂/l mit + 80 %. Von 1,5 mg O₂/l an abwärts liegt eine abnehmende Abwanderung vor, bedingt durch abnehmende Lokomotion. Jedoch trat auch bei den niedrigsten O₂-Konzentrationen während des 8-Stundentestes im Unterschied zu den anderen Arten keine Sterblichkeit auf.

DISKUSSION

In Vorversuchen wurde festgestellt, daß Gammariden bei geringer Strömungsgeschwindigkeit von etwa 5 cm/sec die größte Aktivität und Lokomotion zeigten. Dies wird durch die Labor- und Freilandbefunde von ELLIOTT (1967) und HUGHES (1970) für *Gammarus pulex* und *G. fossarum* bestätigt. (Nach einer persönlichen Mitteilung von MEIJERING ergab eine Aufsammlung in dem Bach, aus dem HUGHES sein Material bezog, daß es sich um letztere Art handelte.) Die Versuche von HUBER (1957) mit *G. roeseli* verweisen jedoch auf einen Präferenzbereich von 10 bis 20 cm/sec, geben aber keine Auskunft über die Aktivität und die bevorzugte Bewegungsrichtung in der Strömung. Ich ging von der Annahme aus, daß widrige Umweltverhältnisse – im vorliegenden Fall Sauerstoffmangel – sich am frühesten auswirken, wenn sich die Testorganismen im Zustand möglichst großer Aktivität befinden. Diese Prämisse wird allgemein bei toxikologischen Untersuchungen gemacht (WUHRMANN & WOKER 1948, ZAHNER 1962).

Die tagesperiodischen Aktivitätsschwankungen, wie sie u. a. von MÜLLER (1966) und WILDISH (1970) beschrieben wurden, hatten keinen Einfluß, was auch in den mehr als 14stündigen Tests nicht zum Vorschein kam. Wenn dem Licht, wie MÜLLER (1966)

es betont und was von MEIJERING (1972) durch Laboruntersuchungen bestätigt wurde, die Rolle des Auslösers für die lokomotorische Rhythmik zukommt, dann dürfte diese durch das während der Versuchszeit eingestellte Dauerlicht verhindert bzw. abgeschwächt worden sein. Darüber hinaus waren die Tiere bereits während ihrer Vorhälterung im Labor nicht mehr dem natürlichen Lichtintensitätsrhythmus ausgesetzt.

Auffallend ist die je nach Art mehr oder weniger große Zunahme der Aktivität und der damit verbundenen rheotaktischen Reaktion mit abnehmendem Sauerstoffgehalt. Bei allem Vorbehalt solcher Interpretation, könnte man dies als einen Versuch bezeichnen, durch vermehrte Aufwanderung ungünstigen Umweltbedingungen zu entgehen. Andererseits wäre die negative Rheotaxis bei extrem geringem Sauerstoff als letzte Fluchtmöglichkeit zu deuten, um dem drohenden Erstickten zu entgehen. Diese Deutung läßt sich am Beispiel von *G. pulex* stützen. Für diese Art sind die Auswirkungen von verschiedenen O_2 -Konzentrationen auf den Pleopodenschlag (WALSHE-MAETZ 1956) und die Respirationsleistung (WAUTIER & TROIANI 1960) bekannt. Die Schlagfrequenz der Pleopoden nimmt demnach mit abnehmendem O_2 -Gehalt – parallel zu der hier untersuchten positiven Rheotaxis – zu und erreicht auch bei etwa 2,7 mg O_2/l ein Frequenzmaximum. Dank der Schlagfrequenzerhöhung kann *G. pulex* also bis zu diesem O_2 -Defizit die Sauerstoffaufnahme regulieren und darüber hinaus eine erhöhte Aufwanderungsleistung erbringen. Noch geringere O_2 -Konzentrationen können dann nicht mehr reguliert werden, und die Energie zum Stromaufschwimmen nimmt ab.

Unter der Annahme, daß diese Zusammenhänge auch für die übrigen hier getesteten Gammariden gültig sind, lassen sich die verschiedenen O_2 -Empfindlichkeiten der Arten wie folgt anzeigen. Von den limnischen Formen ist *G. fossarum* der erste, der auf abnehmenden Sauerstoff reagiert. Das Aufwanderungsmaximum bei etwa 5 mg O_2/l gibt auch die untere Grenze des Sauerstoffbedarfes für diese Art an; das heißt, der Sauerstoffgehalt des betreffenden Gewässers darf nicht für längere Zeit unter diesen Wert fallen. Deutlich anspruchsloser sind *G. roeseli* und *G. pulex*, deren Aufwanderungsmaximum bei 3,1 bzw. 2,7 mg O_2/l liegen. Sie sind auch im Freiland stets als erste wiederbesiedelnde Gammariden unterhalb stark O_2 -zehrenden Abwassereinleitungen anzutreffen. Von BESCH (1968a) wurde *G. pulex* und von MEIJERING (1971) *G. roeseli* als die erstbesiedelnden Formen beschrieben. Läßt man die Frage nach einer unterschiedlichen Resistenz gegenüber toxischen Einflüssen außer acht, dann müßte *G. pulex* in bezug auf O_2 -Mangel die resistenterere Flohkrebsart sein. Eine endgültige Beurteilung der Rolle des O_2 -Defizits auf das Vorkommen der hier untersuchten Arten im Freiland ist jedoch erst möglich, wenn das artunterschiedliche Temperaturoptimum und die Substratpräferenz mit berücksichtigt werden. *G. fossarum* ist ein typischer Bewohner des Rhitron und *G. roeseli* des Potamon (ILLIES 1953). Das Temperaturoptimum von *G. fossarum* liegt unter 15° C (ROUX & ROUX 1967), das von *G. pulex* bei 20° C (SUOMALAINEN 1958, ROUX & ROUX 1967). Schon jetzt aber kann festgestellt werden, daß die limnischen Fließwasserformen ein ausgeprägteres Strömungsverhalten zeigen als Brackwasser- und marine Arten. Von den beiden Brackwasserformen zeigt *G. salinus* nur sehr wenig Rheotaxis; auch war die Neigung, während der Tests in der freien Strömung zu schwimmen, wesentlich geringer als bei den anderen Formen. Hierfür mag sein Vorkommen innerhalb des Litorals, wo dieser

Amphipode wohl kaum eine Chance hätte, sich frei in der Strömung zu halten, eine Erklärung sein. Auch fehlt das typische Aufwanderungsmaximum; es läßt sich nur eindeutig eine negative Rheotaxis feststellen, und zwar in einem Bereich, der sich bereits schädigend auf die Tiere auswirkt. *G. tigrinus* erwies sich als der resistanteste der getesteten Arten gegenüber O₂-Mangel. Kein Versuch führte zu einer Sterblichkeit der getesteten Tiere; der oben definierte Mindestsauerstoffgehalt liegt hier bei etwa 3,5 mg/l. Allerdings gibt es für die Abwanderung im Bereich von 4,0 bis 6,0 mg O₂/l keine brauchbare physiologische oder ökologische Deutung. Es besteht die Möglichkeit, daß die in O₂-gesättigtem Wasser vorgehälterten Tiere zunächst auf ein geringes Sauerstoffdefizit, das sie sehr wohl wahrzunehmen in der Lage sind (COSTA 1966), in dieser Weise reagieren. Andererseits mag diese Abwanderung aber eine Erklärung dafür geben, daß die Werra so rasch stromabwärts von der Einsatzstelle von dieser Art besiedelt wurde (SCHMITZ 1960 und mündliche Mitteilung) und im geprüften Zeitraum nur 400 m aufwärts kommen konnte.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Zur Untersuchung kleinerer Wassertiere wurde eine Durchflußapparatur entwickelt, die eine stufenlose Regelung einer gerichteten Strömung sowie die Einstellung einer konstanten Gaskonzentration erlaubt.
2. Das rheotaktische Verhalten von *Gammarus pulex*, *G. roeseli*, *G. fossarum*, *G. tigrinus* und *G. salinus* wurde bei einer Temperatur von 15° C unter verschiedenen Sauerstoffkonzentrationen getestet.
3. Die höchste rheotaktische Aktivität der untersuchten Amphipoden wurde bei geringen Strömungsgeschwindigkeiten (5 cm/sec) konstatiert.
4. Diese Aktivität erfuhr mit abnehmendem O₂-Gehalt eine Steigerung bis zu einem Aufwanderungsmaximum, das bei einer kritischen O₂-Konzentration lag. Noch geringerer Sauerstoffgehalt bewirkte Abwanderung in Strömungsrichtung, rasche Aktivitätsabnahme und führte meist zum Tod der Versuchstiere.
5. Die so definierte kritische O₂-Konzentration lag für *Gammarus pulex* bei 2,7 mg O₂/l für *G. roeseli* bei 3,1 mg O₂/l, für *G. fossarum* bei 5,3 mg O₂/l und für die Brackwasserform *G. tigrinus* bei 3,5 mg O₂/l. Die euryhaline Art *G. salinus* hatte keine ausgeprägte Rheotaxis; lediglich die Grenze vom Auf- zum Abwandern konnte definiert werden (2,5 mg O₂/l).

ZITIERTE LITERATUR

- AMBÜHL, H., 1959. Die Bedeutung der Strömung als ökologischer Faktor. Physikalische, biologische und physiologische Untersuchungen über Wesen und Wirkung der Strömung im Fließgewässer. Schweiz. Z. Hydrol. **21**, 133–264.
- BESCH, W., 1968 a. Zur Verbreitung des Genus *Rivulugammarus* in Fließgewässern Nordbadens und Südwürttembergs. Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl. **27**, 27–33.
- 1968 b. Biologischer Zustand und Abwasserbelastung der Fließgewässer Südwürttembergs. Veröff. Landesstelle Naturschutz Landschaftspflege Baden-Württ. **35**, 111–128.

- BULNHEIM, H.-P., 1972. Vergleichende Untersuchungen zur Atmungsphysiologie euryhaliner Gammariden unter besonderer Berücksichtigung der Salzgehaltsanpassung. Helgoländer wiss. Meeresunters. **23**, 485–534.
- COSTA, H. H., 1966. Responses of *Gammarus pulex* (L.) to modified environment. III. Reactions to low oxygen tensions. Crustaceana **13**, 175–189.
- DEUTSCHE EINHEITSVERFAHREN ZUR WASSER-, ABWASSER- UND SCHLAMMUNTERSUCHUNG, 1960. Hrsg. von der Fachgruppe Wasserchemie in der Gesellschaft Deutscher Chemiker. Verl. Chemie, Weinheim.
- ELLIOTT, J. M., 1971. Upstream movements of benthic invertebrates in a lake district stream. J. Anim. Ecol. **40**, 235–252.
- GÜTEZUSTAND der Gewässer in Baden-Württemberg, 1969. Hrsg. vom Innenminist. Baden-Württ.
- HUBER, L., 1957. Der jahreszeitliche Wechsel der Lebensgemeinschaften in verschmutzten Gewässern mit speziellen Untersuchungen über das Strömungsverhalten und den Sauerstoffbedarf einiger Süßwassercrustaceen. Diss., Univ. München, 94 pp.
- HUGHES, D. A., 1970. Some factors affecting drift and upstream movements of *Gammarus pulex*. Ecology **51**, 301–305.
- ILLIES, J., 1953. Die Besiedlung der Fulda (insbes. das Benthos der Salmonidenregion) nach dem jetzigen Stand der Untersuchung. Ber. limnol. Flußstn. Freudenthal **5**, 1–28.
- KALMANN, L., 1969. Die elektrische Messung des Sauerstoffgehaltes von Wasser, Abwasser und Schlamm. Schweiz. Z. Hydrol. **31**, 141–149.
- KLÖVEKORN, J., 1935. Das Organsystem der Blutbewegung bei *Gammarus pulex* L. Z. wiss. Zool. **146**, 150–191.
- LIEBMANN, H., 1962. Handbuch der Frischwasser- und Abwasserbiologie. Oldenbourg, München. 1499 pp.
- MEIJERING, M. P. D., 1971. Die *Gammarus*-Fauna der Schlitzerländer Fließgewässer. Arch. Hydrobiol. **68**, 575–608.
- 1972. Experimentelle Untersuchungen zur Drift und Aufwanderung von Gammariden in Fließgewässern. Arch. Hydrobiol. **70**, 133–205.
- MITTENECKER, E., 1963. Planung und statistische Auswertung von Experimenten. Deuticke, Wien, 206 pp.
- MÜLLER, K., 1966. Die Tagesperiodik von Fließwasserorganismen. Z. Morph. Tiere **56**, 93–142.
- PINKSTER, S., 1972. On members of the *Gammarus pulex*-group (Crustacea-Amphipoda) from Western Europe. Bijdr. Dierk. **42**, 164–191.
- & STOCK, J. H., 1967. Range extension in 1966 of the alien amphipod, *Gammarus tigrinus* SEXTON, 1939, in the Netherlands. Beaufortia **14**, 81–86.
- ROUX, A. L., 1970. Les Gammares du groupe *pulex*. Essai de systématiques biologiques. Etude morphologique et morphométrique. Archs. Zool. exp. gén. **111**, 313–356.
- ROUX, C. & ROUX, A. L., 1967. Température et métabolisme respiratoire d'espèces systématiques de Gammares du groupe *pulex*. Anns Limnol. **3**, 3–16.
- RUEGER, M. E., OLSON, T. A. & SCOFIELD, J. J., 1969. Oxygen requirements of benthic insects as determined by manometric and polarographic techniques. Wat. Res. **3**, 99–120.
- SHELLENBERG, A., 1942. Flohkrebse oder Amphipoda. Tierwelt Dtl. **40** (4), 1–252.
- SCHMITZ, W., 1960. Biologische und chemische Kriterien zur Beurteilung des Gütezustandes von Fließgewässern. WassWirt. Baden-Württ. **1969**, 92–103.
- SCHWARTZKOPFF, J., 1955. Vergleichende Untersuchungen der Herzfrequenz bei Krebsen. Biol. Zbl. **74**, 480–497.
- SUOMALAINEN, P., 1958. Der Sauerstoffverbrauch einiger finnischer *Gammarus*-Arten. Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol. **13**, 873–878.
- WALSHE-MAETZ, B. M., 1956. Contrôle respiratoire et métabolisme chez les Crustacés. Vie Milieu **7**, 523–543.
- WATERMANN, T. H., 1961. The physiology of Crustacea. Acad. Pr., New York, **2**, 1–681.
- WAUTIER, J. & TROIANI, Z., 1960. Contribution à l'étude du métabolisme respiratoire de quelques Gammaridae. Anns Stn cent. Hydrobiol. appl. **8**, 9–49.

- WILDISH, B. J., 1970. Locomotory activity rhythmus in some littoral *Orchestria* (Crustacea: Amphipoda). J. mar. biol. Ass. U. K. **50**, 241-252.
- WUHRMANN, K. & WOKER, H., 1948. Experimentelle Untersuchungen über Ammoniak und Blausäureverbindungen. Vjschr. naturf. Ges. Zürich **93**, 210-244.
- ZAHNER, R., 1962. Über die Wirkung von Treibstoffen und Ölen auf Regenbogenforellen. Vom Wasser **29**, 142-177.

Anschrift des Autors: Dipl.-Biol. H. VOBIS
Landesstelle für Gewässerkunde
und Wasserwirtschaftliche Planung
Baden-Württemberg
75 Karlsruhe
Hebelstr. 2