

# BERICHTE

der Limnologischen Flußstation Freudenthal

Außenstelle der Hydrobiologischen Anstalt

der Max-Planck-Gesellschaft

## VI

1954



## Inhaltsverzeichnis

ILLIES, Joachim	Wassermilben ( <i>Hydrachnellae</i> ) aus der oberen Fulda	1
BESCH, Wulf	Ergebnis einer Untersuchung des Benthos in der Fulda oberhalb Hersfeld	14
FITTKAU, Ernst Josef	<i>Trichocladius nivalis</i> Goetgh. Chironomidenstudien III.	17
DEIBEL, Hans	Neues von den Ephemeropteren in Deutschland	28
SCHMITZ, Wolfgang	Grundlagen der Untersuchung der Temperaturverhältnisse in den Fließgewässern	29
MÜLLER, Karl	Die Fischbesiedlung und die regionale Einstufung der Fließgewässer der nordschwedischen Waldregion	51
JANNASCH, Holger W.	Zur Frage der Gewässertypen in ökologisch-bakteriologischer Hinsicht	57
JANNASCH, Holger W.	Kurze Mitteilung zur Anwendung der Fluoreszenzmikroskopie bei bakteriologischen Wasseruntersuchungen	60
MÜLLER, Karl	Untersuchungen über Wachstum und Ernährung der Fische fließender Gewässer. Nr. II. Wachstum und Ernährung des Gründlings ( <i>Gobio fluviatilis</i> Cuv.) in der Fulda	61
SCHEELE, Martin	Kurzer Beitrag zur Diatomeenflora der Quellen und Oberläufe	65

# Grundlagen der Untersuchung der Temperaturverhältnisse in den Fließgewässern

von Wolfgang Schmitz

Bereits in den ersten grundlegenden Publikationen über die hydrobiologischen Verhältnisse der Fließgewässer (STEINMANN 1907, THIENEMANN 1911/12) ist nachdrücklich hervorgehoben worden, daß Strömung und Temperatur die primären Faktoren sind, welche bei der Ausbildung von Fließwasserbiocoenosen wirksam sind. Diese Erkenntnisse sind im weiteren Verlauf der Fließgewässeruntersuchungen durchaus bestätigt worden, und es schien daher gerechtfertigt, besonders die thermischen Verhältnisse der Fließgewässer — wenigstens in ihren quellnahen Bereichen — als Grundlage einer Typeneinteilung heranzuziehen (SCHMITZ 1954).

Wenn man auch mit Sicherheit behaupten darf, daß ein Einfluß der Temperaturverhältnisse im Fließwasser auf dessen Bewohner besteht, so ist es zu allermeist jedoch noch unklar, in welcher Weise sich dieser vollzieht. Dies hat nicht nur seinen Grund darin, daß in vielen Fällen die physiologischen Grundlagen für das Leben von Organismen im Fließwasser noch nicht genügend erforscht sind, sondern auch darin, daß unsere Kenntnisse über die Temperaturverhältnisse der Fließgewässer noch sehr mangelhaft sind. Die bisherigen Meßergebnisse basieren nicht auf planmäßigen physiographischen Untersuchungen, sondern sind das Ergebnis von Messungen, die gelegentlich biologischer oder chemischer Probeentnahmen im Gewässer durchgeführt wurden. Bei der Bedeutung des Temperaturfaktors für eine Abschnittstypisierung der Oberläufe erschien es notwendig, der Untersuchung der Temperaturverhältnisse besondere Aufmerksamkeit zu widmen. Zuvor jedoch gilt es, einige Grundsatzfragen zu klären, bevor man überhaupt daran gehen kann, die Temperaturverhältnisse im Gewässer auf regionaler Basis zu erforschen und biocoenotische Korrelationen herauszuarbeiten.

## I Temperaturgang und Wärmebilanz im Fließgewässer.

Ebenso wie die meisten anderen physiographischen Faktoren im Fließgewässer sind auch die Temperaturwerte ganz erheblichen Schwankungen unterworfen. Die größte Aufmerksamkeit widmete man bei biologischen Untersuchungen bisher den jahreszeitlichen Schwankungen, indem man sich bemühte, die jährliche Temperaturamplitude, Maxima und Minima zu erfassen bzw. Temperaturganglinien aus monatlichen, wöchentlichen oder täglichen Temperaturmessungen aufzustellen.

Räumlich vertikale Unterschiede der Temperatur des Wasserkörpers haben im Fließgewässer nur untergeordnete Bedeutung, allenfalls in sehr langsam fließenden Abschnitten oder Stauen (vgl. K. BERG 1943).

Von entscheidender Wichtigkeit für die Fließgewässerzonierung und -typisierung ist jedoch die Veränderung, welche die Temperatur längs eines Flußlaufes im Wasser von der Quelle zur Mündung erfährt.

Alle diese Verhältnisse sind aber nicht zu klären, wenn man bei den Messungen nicht die täglichen Schwankungen der Wassertemperatur im Fließgewässer berücksichtigt. Gerade im quellnahen Bereich, in welchem der Temperaturfaktor für die biocoenotische Zonierung eine wesentliche Rolle spielt, können die Tagesschwankungen einen erheblichen Betrag ausmachen (Abb. 1).

Alle diese täglichen, interdiurnalen, jahreszeitlichen Schwankungen und die lokalen Temperaturunterschiede in Fließrichtung sind Ausdruck der Tatsache, daß die Temperaturwerte im Fließgewässer sich aus der Wärmebilanz einer Anzahl von Faktoren herleiten, die selber täglich oder jahreszeitlich periodisch oder auch unregelmäßig schwanken können. Maßgebend für die Wärmebilanz sind in erster Linie die Verhältnisse der direkten Sonneneinstrahlung und der diffusen Himmelsstrahlung im Wellenlängenbereich  $0,3-3 \mu$ , der langwelligen Eigenstrahlung der Atmosphäre und der langwelligen Ausstrahlung der Wasseroberfläche im Bereich größer als  $3 \mu$ , der Verdunstung der Wasseroberfläche, des Wärmeaustausches Wasser—Luft sowie des Wärmeaustausches Wasser—Boden. Hinzu kommt noch der Einfluß der Wasserführung und Wassertiefe sowie der Fließgeschwindigkeit.

Obwohl bereits eine Theorie dieser Wärmebilanz durch ECKEL und REUTER (1950) entwickelt worden ist und Berechnungsgrundlagen für den Temperaturgang ausgehend von diesen bei der Bilanz wirksamen Faktoren vorliegen, gibt es kaum eingehende Messungen, durch welche die Wärmebilanz eines Fließgewässers in ihrer Auswirkung auf den Temperaturgang erfaßt würde.

Als Ausgangspunkt für unser Programm der vergleichenden regionalen Temperaturuntersuchungen in Fließgewässern wurde daher eine eingehende Untersuchung des Tagesganges der Temperatur in einem Fließgewässer durchgeführt<sup>1)</sup>. Ausgewählt wurde dazu die Rase, ein Bach, welcher am Westrand des Leinetalgrabens in der Nähe von Göttingen einer Linnokrene von über  $1000 \text{ m}^2$  Fläche und  $4,75 \text{ m}$  maximaler Tiefe mit relativ konstanter Wasserführung und nahezu gleichbleibender Ausgangstemperatur entfließt. Die letzten beiden Umstände waren maßgeblich für die Auswahl dieses Baches als Untersuchungsbeispiel und zudem auch die Tatsache, daß im gesamten Verlauf des Baches bis zur Mündung in die Leine nach  $4,5 \text{ km}$  Lauflänge nur ein einziger noch dazu in der Wasserführung ganz unwesentlicher Zufluß durch einen Nebenbach erfolgt.

---

1) Für die Hilfe bei der Durchführung der Messungen möchte ich Herrn H. OESTERREICH-Rosdorf danken.

In Abb. 2 sind die Ergebnisse von stündlichen Temperaturmessungen an 11 verschiedenen Stationen dieses Baches an einem wolkenlosen Sommertag (Abb. 3) dargestellt. Als wesentliches Ergebnis dieser Meßserie kann folgendes gelten:

1. Die Tagesamplitude des Temperaturganges nimmt mit Entfernung von der Quelle zunächst zu, dann aber wieder ab.
2. Die täglichen Maxima weichen mit zunehmender Entfernung von der Quelle stärker vom Ausgangswert ab als die täglichen Minima.
3. Das Maximum verschiebt sich mit zunehmender Entfernung von der Quelle bis zu einer gewissen Distanz immer mehr in den Nachmittag hinein.

Aus diesem Sachverhalt folgt nun, daß jegliche Einzeltemperaturmessung einen zunächst willkürlich herausgegriffenen Wert aus dem Tagesgang der Temperatur darstellt. Auch Meßwerte, welche zu gleicher Tageszeit ermittelt worden sind, können (wegen der Verschiebung des täglichen Gipfels in Abhängigkeit von der Quellentfernung) nicht unmittelbar miteinander verglichen werden.

Streng genommen ist die Lage des Tagesmaximums eine Funktion der Fließzeit des Wassers von der Quelle zum Meßpunkt. Dies geht aus der Abb. 4 hervor, in welcher die Tagesganglinien der einzelnen Stationen des Rasebaches aufgezeichnet sind, wobei der Anfangspunkt jeder Stationskurve jeweils um die Fließzeit des Wassers von der Quelle zum Meßpunkt vorverlegt wurde. Die Maxima aller derart verschobenen Kurven liegen nunmehr alle annähernd übereinander. Die Fließzeiten wurden in unserem Falle als Spitzengeschwindigkeit des Wasserkörpers mit Fluoresceinanfärbung gemessen.

Die Maximumverschiebung erklärt sich als Summeneffekt der Wärmebilanz. Angenommen ein begrenzter Wasserkörper verläßt die Quelle morgens um 6 Uhr mit einer Ausgangstemperatur von  $9,4^{\circ}$ , so erreicht er bei positiver Wärmebilanz nach 2,5 h den Meßpunkt M mit  $10,6^{\circ}$ . Um 10 Uhr ist der positive Betrag der Wärmebilanz bereits um das 3 fache größer als um 6 Uhr (ECKEL und REUTER 1950). Die Folge davon ist, daß ein Wasserkörper, der um 10 Uhr in der Quelle eine Temperatur von  $9,7^{\circ}$  zeigt, während der ganzen Fließzeit diese stark positive Wärmebilanz zeigt und bei der Meßstelle 2,5 h später bereits die Temperatur von  $12,3^{\circ}$  erreicht. Bis 14 Uhr hält sich die positive Bilanz annähernd auf dieser maximalen Höhe. Das Quellwasser zeigt daher ein Maximum gegen 14 h mit  $10,6^{\circ}$ . Dieses maximal erwärmte Quellwasser erreicht bei immer noch stark positiver Wärmebilanz (positiver Wert der Bilanz gegen 16 Uhr um ca. 25 % geringer als im Maximum) sich noch weiter erwärmend die Meßstelle um 16,30 Uhr mit  $13,0^{\circ}$  (das Maximum liegt hier ein wenig später mit  $13,2^{\circ}$ ).

Startet ein Wasserkörper noch später, so ist der positive Betrag der Wärmebilanz bereits merklich verringert, so daß die summarischen

Effekte in einer nicht mehr so starken Erwärmung des fließenden Wasserkörpers resultieren. Quellwasser von einer Temperatur von  $10,3^{\circ}$  um 16 Uhr gelangt zur Meßstelle daher nach 2,5 h mit einer Temperatur von  $12,9^{\circ}$ . Das Maximum ist bereits wieder unterschritten.

Die Verschiebung des Maximums annähernd um die Fließzeit zwischen Quelle und Meßzeit in den Nachmittag hinein hat jedoch eine zeitliche Grenze. Ein Wasserteilchen, das im quellnahen Bereich der maximal oder stark positiven Wärmebilanz unterliegt, kommt bei seinem Weiterfließen im quellferneren Bereich zu späterer Tageszeit unter ungünstigere Verhältnisse der Wärmebilanz, schließlich wird die Bilanz gegen 20 Uhr (bei  $15^{\circ}$  Wassertemperatur) sogar negativ. Es ist daher durchaus zu erwarten, daß mit zunehmender Entfernung von der Quelle ein Zustand eintritt, wo Wasserteilchen, obwohl sie im quellnäheren Bereich noch nicht optimal vorgewärmt worden sind, im quellferneren Bereich sich unter maximal positiven Wärmebilanzverhältnissen ebenso stark oder stärker aufwärmen als Wasserteilchen, welche sich im quellnahen Bereich zwar bereits optimal aufwärmen, flußabwärts hingegen aber unter ungünstigere Wärmebilanzverhältnisse gelangen. Als Ergebnis dieser Tatsache müßten die Maxima mit zunehmender Entfernung von der Quelle schließlich früher eintreten als es sich aus der Addition der Fließzeit zur Tageszeit des Temperaturmaximums der Quelle ergeben würde. Diese Verhalten zeigen in der Tat die beiden obersten Kurven aus der Kurvenschar der Abb. 4. In der Regel werden die Maxima in diesem Bereich auch weniger ausgeprägt sein und die Kurven einen breiten Gipfel aufweisen, da einerseits der Einstrahlungs-Energiebedarf zur Erhöhung der Wassertemperatur um eine gewisse Temperaturspanne bei höheren Temperaturen größer ist als unter niedrigeren Temperaturen und weil sich zudem flußabwärts stärker diejenigen Abweichungen vom theoretischen Verhalten bemerkbar machen, welche durch die Verzerrung des fließenden Wasserkörpers bedingt sind. In der Rase wird dieser Effekt im Unterlauf des Baches durch Mühlenstauanlagen noch verstärkt.

Wesentlich ist vor allem, daß die Tagesganglinie der Wassertemperatur nicht Anzeiger der Richtung der gerade herrschenden Wärmebilanz ist; d. h. wenn an einem Meßpunkt die Wassertemperatur sinkt, braucht dies nicht zu bedeuten, daß die Wassermasse sich unter negativer Wärmebilanz befindet, sondern dies kann ebenso auf der Differenz von positiven Bilanzwerten beruhen und ist nur im Zusammenhang mit dem Abwärtsfließen der Wassermassen zu verstehen.

Will man daher zu vergleichbaren Temperaturlängsprofilen eines Wasserlaufes gelangen, so müssen diese auf die Abzisseneinheit „Fließzeit“ bezogen werden. Eine Reihe der sich auf diese Weise ergebenden Kurven ist in Abb. 5 dargestellt. Es war hier nun in erster Linie interessant zu prüfen, wieweit diese empirisch gefundenen Kurven

den theoretischen Überlegungen entsprechen, welche ECKEL und REUTER (l. c.) über den Wärmeumsatz in Fließgewässern angestellt haben.

Hiernach besteht zwischen der Fließwassertemperatur und verschiedenen für den Wärmeumsatz maßgeblichen Größen folgende Beziehung.

$$\frac{dT_W}{dt} = \frac{1}{h \cdot \rho \cdot c} (S + D + E + V + Q) = \frac{1}{h \cdot \rho \cdot c} f(T_W, t)$$

Hierbei sind  $h$  = Flußtiefe,  $\rho$  = Dichte des Wassers,  $T_W$  = Wassertemperatur,  $t$  = Zeit,  $c$  = spezifische Wärme des Wassers;

$S + D = S(t) + D(t)$  Sonnen- und Himmelstrahlung in  $\text{cal/cm}^2$ ;

$E = E(T_W, e_L, t)$  effektive Ausstrahlung des Wassers von der Temperatur  $T_W$  gegen die Atmosphäre mit einem Bodendampfdruck  $e_L$  in  $\text{cal/cm}^2$  Oberfläche;

$V = V(T_W, e_L, v, t)$  Wärmemenge in  $\text{cal/cm}^2$  Oberfläche, die zur Verdunstung verbraucht oder durch Kondensation gewonnen wird, abhängig von der Wassertemperatur  $T_W$ , vom Dampfdruck der Luft  $e_L$  über der Wasseroberfläche und von der Windgeschwindigkeit  $v$ ;

$L = L(T_W, T_L, v, t)$  Wärmezufuhr aus der Luft oder Wärmeabgabe an die Luft in  $\text{cal/cm}^2$  Oberfläche, abhängig von der Temperaturdifferenz Wasser—Luft  $T - T$  und von der Windgeschwindigkeit  $v$ ;

$Q = Q_1(T_W - T_B) + Q_2(T_0, t)$  Wärmezufuhr aus dem Flußboden oder Wärmeabgabe an ihn in  $\text{cal/cm}^2$  Berührungsfläche zerlegt in einen von der Tageszeit unabhängigen, jedoch von dem mittleren Temperaturgradienten Wasser—Boden  $T_W - T_B$  abhängigen Anteil  $Q_1$  und einen von der Amplitude der Wassertemperatur  $T_0$  und der Tageszeit abhängigen Anteil  $Q_2$ .

Zur Berechnung wählt man möglichst kleine Zeitabschnitte (2 Stunden), um die Schwierigkeiten der Integration der oberen Differentialgleichung zu vermeiden. Für kleine Zeitabschnitte gilt dann

$$\Delta T_W = \frac{1}{h \rho c} f(T_W, t) \Delta t$$

Bei unseren Messungen konnten nicht alle Werte, welche zur Berechnung von  $f(T_W)$  erforderlich sind, ermittelt werden (insbesondere die Strahlungsbedingungen). Es wurde daher auf die Werte von ECKEL und REUTER (l. c.) zurückgegriffen, welche diese für einen heiteren Sommertag im Juli 1948 an einer Niederösterreichischen Station

in der Nähe des Kamp-Flusses gemessen haben. Es ist hierbei zu berücksichtigen, daß die Messungen in der Rase zwar auch an einem heiteren Sommertag durchgeführt wurden, jedoch zu einem späteren Datum im Jahre (1. 9.) und daß die Einstrahlung demgemäß — und auch wegen des geographischen Breiteneffektes — hinter den ECKEL-REUTERSchen Angaben zurückbleibt. So betrug bei den Messungen in der Rase das Tagesmaximum der Lufttemperatur  $24,8^{\circ}$  gegenüber  $27,7^{\circ}$  bei dem für die Berechnungsgrößen ECKELS und REUTERS zu Grunde gelegten Sommertag in Niederösterreich.

Berechnet man nun auf der Basis der bei ECKEL und REUTER angegebenen Werte den Verlauf der Temperaturkurven für die Rase ausgehend von zu verschiedenen Tageszeiten gegebenen Quelltemperaturen unter Zugrundlegung einer mittleren Tiefe von 60 cm und bezogen auf das System des mitbewegten Wasserkörpers, so ergeben sich Kurven, welche zwar — wie zu erwarten — etwas höhere Temperaturwerte aufweisen als sie in der Rase beobachtet worden sind, die aber in der Form eine so weitgehende Ähnlichkeit mit den empirisch ermittelten Kurven aufweisen, daß somit von einer guten Übereinstimmung der theoretischen Berechnung des sommerlichen Wärmeumsatzes in Flußläufen nach ECKEL und REUTER (l. c.) mit den tatsächlichen Temperaturverhältnissen in der Rase gesprochen werden kann (Abb. 6).

Betrachten wir nun die allgemeinen Folgerungen, die sich aus diesem Wärmebilanz- und Temperaturverhalten eines fließenden Gewässers ergeben.

Einzelmessungen an einer Station sind uncharakteristisch und können nicht ohne weiteres für den Vergleich herangezogen werden. Selbst in der Verbindung mit einer einmaligen oder gelegentlichen Erfassung der Tagesganglinie sind sie dazu nicht benutzbar, da die Analyse des Tagesganges, wie sich gezeigt hat, erhebliche Schwierigkeiten bereiten kann, zumal in den meisten Fällen die Fließgewässer nicht derart günstige Verhältnisse aufweisen wie die Rase, welche aus diesem Grunde gerade als Beispiel ausgewählt wurde. Die Tagesganglinien können je nach den Witterungsbedingungen ganz erheblichen Veränderungen unterworfen werden. Eine ständige Registrierung der Temperatur wird wegen des apparativen Aufwandes immer nur auf wenige Meßstellen beschränkt bleiben müssen.

Es muß daher angestrebt werden, die Temperaturverhältnisse, besonders im Hinblick auf ihre ökologische Wirksamkeit anhand bestimmter ausgezeichnete Temperaturwerte, welche auch meßtechnisch ermittelt werden können, zu erfassen.

Verhältnismäßig einfach ließe sich die Maximum- bzw. Minimumtemperatur ermitteln, und zweifellos haben diese realen Extremwerte an einer Meßstelle auch ökologische Bedeutung. Man weiß aber damit

noch nichts über die tageszeitliche Lage dieser Werte und über das zeitliche Andauern der extremeren Temperaturwerte. Aus den biocoenotischen Untersuchungen der Mittelgebirgsbäche (ILLIES 1952, 1953) hat sich nun ergeben, daß gerade ein sich kontinuierlich verändernder Faktor für die primäre biocoenotische Abschnittsgliederung verantwortlich gemacht werden muß. Ein Berechnungsbeispiel von ECKEL und REUTER, welches noch ergänzt wurde, möge als Muster dafür dienen, welche Werte des Tagesganges im Idealfall eine solche Kontinuität zeigen können. Die Tagesamplitude zeigt mit zunehmender Quellentfernung eine periodische Schwankung, die Maxima und Minima weisen eine im großen ganzen diskontinuierliche Zunahme mit zunehmender Quellentfernung auf, zudem zeigt ihr Eintreten tageszeitliche Schwankungen. Eine kontinuierliche Zunahme weisen einzig die Mitteltemperaturen auf. Diese wird man daher in erster Linie als charakteristische Temperaturwerte im Längsverlauf der Fließgewässer zu ermitteln suchen (Abb. 7).

Es ergibt sich daraus die Aufgabe, geeignete Methoden zur Messung der Mitteltemperatur des Wassers über zeitlich günstig gelegene Beobachtungsintervalle hin ausfindig zu machen. Da Maximum- und Minimumtemperaturen mit Hilfe von Extremthermometern leicht gemessen werden können, war es naheliegend, der Frage nachzugehen, ob aus diesen Werten rechnerisch auf die Mitteltemperatur zurückgeschlossen werden kann. Betrachten wir dazu wieder den Idealfall einer konstanten Quellwassertemperatur von 5°, wobei das der Quelle entfließende Wasser den Wärmebilanzbedingungen eines sommerlichen Schönwettertages unterliegt, wie sie auf Grund der Daten von ECKEL und REUTER (1950) gegeben sind, so zeigt sich, daß die Werte der

$$\frac{T_{\max} + T_{\min}}{2} \text{ Kurve}$$

(Abzisse Fließzeit) mit relativ geringen Abweichungen um die Kurve des  $(\bar{T})$ -Temperaturmittels pendeln. Allerdings sind die Differenzen besonders im quellnahen Bereich doch recht erheblich. Es ergeben sich positive Abweichungen bis zu 2°. Daß diese theoretischen Verhältnisse auch in ähnlicher Form in natürlichen Wasserläufen auftreten, zeigt die Abb. 5 als Ergebnis der Messungen in der Rase (Nachttemperaturen wurden z. T. interpoliert). Hierbei muß berücksichtigt werden, daß neben anderen Abweichungen vom oben dargelegten theoretischen Fall die Ausgangstemperatur in diesem Fall nicht konstant bleibt, sondern etwas schwankt. Immerhin zeigen die Kurven, daß die Mitteltemperaturkurve sowie die Kurve

$$\frac{T_{\max} + T_{\min}}{2}$$

eine sich kontinuierlich verändernde Steigung besitzen. Gleiches gilt hier auch für die Kurve  $T_{\min}$ . Die Kurve  $T_{\max}$  ist unregelmäßiger. Die Werte von

$$\frac{T_{\max} + T_{\min}}{2}$$

liegen durchweg höher als die Werte von  $\bar{T}$ , wie es auch die Theorie erfordert. Der größte Unterschied beträgt dabei 1° positive Abweichung.

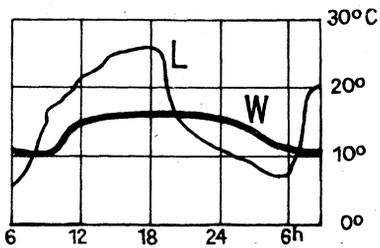
Bedenkt man ferner noch, daß vielfach, z. B. bei sich ändernder Witterung, die Abweichungen von den Verhältnissen des heiteren Sommertages oder anderer definierter Witterungsbedingungen vom theoretischen Fall eine erhebliche Bedeutung gewinnen können, so schließt sich hiermit die Berechnung der  $\bar{T}$  aus Näherungsgleichungen mit  $T_{\max}$  und  $T_{\min}$  aus. Es bleibt bei diesen Verhältnissen nichts anderes übrig, als die Mitteltemperatur des Wassers direkt zu messen.

## II Die Grundlagen der unmittelbaren Messung der Mitteltemperatur des Wassers mit der Zuckerinversions-Methode.

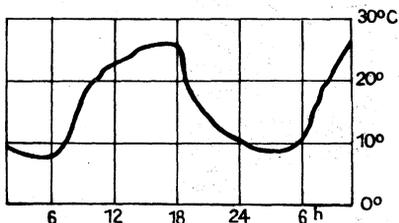
Meßtechnisch ist diese Forderung nicht einfach zu lösen. Ein von TAMM (1936) ausgearbeitetes Verfahren benutzt die Temperaturabhängigkeit von Widerständen zur Messung der Mitteltemperatur. Der Widerstand befindet sich im Stromkreis mit einer konstanten Spannungsquelle (4 V). Der Stromfluß im Stromkreis ist abhängig von der Größe des Widerstandswertes und damit von der Temperatur. Der Stromfluß wird mit einem Voltmeter gemessen. (elektrolytische Gasabscheidung). Die Meßanordnung von TAMM ist für den praktischen Gebrauch, insbesondere die Messung an sehr vielen Stellen noch zu unhandlich.

Eine wesentliche Vereinfachung der Meßanordnung ergab sich bei der Anwendung von Thermistors (NTC-Widerständen) im Stromkreis. (McCRAYDEN 1949). Der Stromfluß wird dabei nicht mit einem gasometrischen sondern mit den Silber-Voltmeter gemessen. Nichtlinearität der Temperaturabhängigkeit der NTC-Widerstände verhindert allerdings eine einwandfreie Bestimmung des arithmetischen Mittels (vgl. unten).

Wesentlich einfacher in der Handhabung ist es, die Temperatur über eine längere Zeitspanne auf dem Umwege ihrer Wirksamkeit auf die chemische Reaktionsgeschwindigkeit zu messen. Eine leichte Handhabung bietet sich dazu in der Messung der Inversionsgeschwindigkeit von Rohrzucker unter Einfluß einer bestimmten H-Ionenkonzentration zu Invertzucker (Traubenzucker + Fruchtzucker) welche sich wegen der unterschiedlichen optischen Drehungsverhältnisse der Zuckerarten



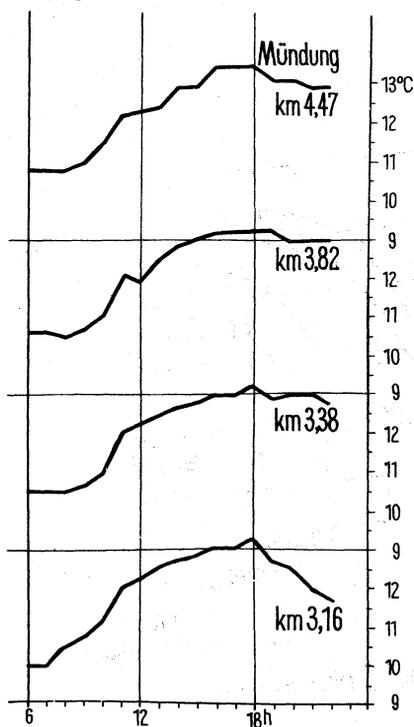
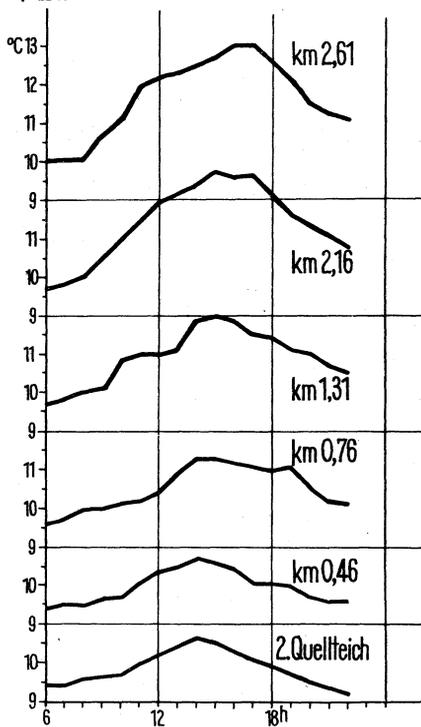
Tagesgang der Luft- u. Wasser-  
temperatur an der Rasemündung  
(9.8.1953)



Tagesgang der Lufttemperatur  
an der Rase (1.9.1953)

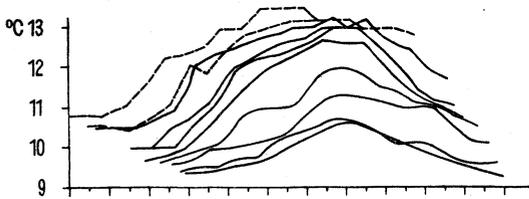
Abb. 1

Abb. 3



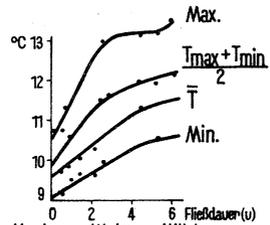
Tagesgang der Wassertemperatur des Rase-Baches an einem  
heiteren Sommertag (1.9.1953) in verschiedener Entfernung von der Quelle

Abb. 2



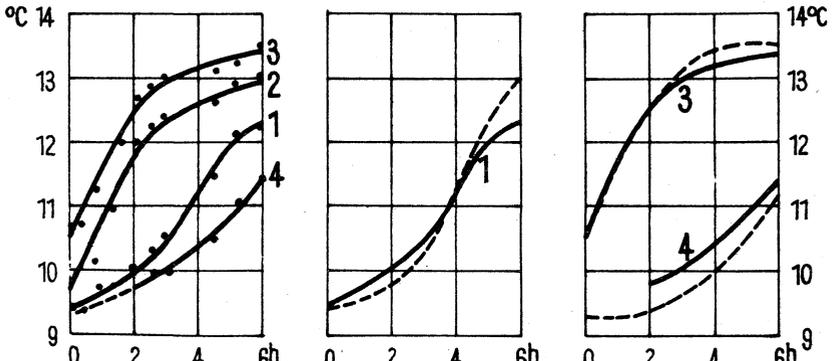
Tagesganglinien der Wassertemperatur des Rase-Baches in verschiedenen Entfernung von der Quelle (vgl. Abb. 2). Der Ausgangspunkt der einzelnen Kurven ist um die Fließzeit von Quelle zum Meßpunkt zurückverlegt.

Abb. 4



Maximum, Minimum, Mittel u.  $T_{max} + T_{min}$  der Wassertemperatur an einem sommerlichen Schönwettertag (1.9.53) im Rase-Bach, bezogen auf mitbewegten Wasserkörper

Abb. 5



Erwärmung des Rase-Baches mit zunehmender Entfernung von der Quelle an einem heiteren Sommertag (1.9.53) bezogen auf mitbewegten Wasserkörper

— Empirische Werte  
 - - - - - Berechnet nach Eckel und Reuter (60cm Tiefe)

Für Ausgangszeiten des Wasserkörpers an der Quelle um 6h (1), um 10h (2), um 14h (3) und um 4h (4).

Abb. 6

in Lösung leicht mit dem Polarimeter ermitteln läßt. Die Methode wurde von PALLMANN, EICHENBERGER und HASLER (1940) zur Anwendung in Geobotanik und Bodenkunde eingehend ausgearbeitet und diskutiert. Abb. 8 zeigt die Rohrzuckerinversion als Funktion von Zeit und Temperatur. Als Ausgangslösung verwenden PALLMANN et al. eine Lösung von 1500 g Sacharose in 1 l Wasser, welche nach Sterilisieren mit einer ebenfalls sterilen HCl-Zitratpufferlösung vermischt wird, so daß sich ein pH 2,9 ergibt. Das Gemisch wird steril in Ampullen abgefüllt, welche nach Zuschmelzen im Gelände ausgelegt werden. Gemessen wird die optische Drehung dieser Lösung vor dem Auslegen bzw. nach dem Wiedereinsammeln der Ampullen. Ferner muß die Enddrehung der vollständig invertierten Lösung gemessen werden.

Die Inversionsgeschwindigkeit bei konstanter Temperatur ist durch die Beziehung

$$\frac{dx}{dt} = K_T H (A - x)$$

gegeben.

(A	=	Rohrzuckerkonzentration zur Zeit t = 0
x	=	Invertzucker zur Zeit t
A - x	=	verbleibender Rohrzucker zur Zeit t
t	=	Zeit
H	=	Wasserstoffionenkonzentration
K <sub>T</sub>	=	Inversionskonstante für die Temperatur T)

Durch Integration ergibt sich die Inversionskonstante zu

$$K_T = \frac{1}{H t} \log \frac{A}{A - x} = \frac{1}{H t} \log \frac{\alpha_0 - \beta_0}{\alpha - \beta_0}$$

Das Anfangs- und Endkonzentrationsverhältnis des Rohrzuckers kann durch das Verhältnis der optischen Drehwinkel ersetzt werden.

$\alpha_0$	=	opt. Drehwinkel des Rohrzuckers zur Zeit t = 0 (positiv)
$\beta_0$	=	opt. Drehwinkel des Invertzuckers zur Zeit t = $\infty$
$\alpha$	=	opt. Drehwinkel der partiell invertierten Zuckerlösung zur Zeit t

Die Temperaturabhängigkeit von K<sub>T</sub> wurde von PALLMANN und Mitarbeitern auf Grund von Thermostatenversuchen ermittelt. Es besteht für die obengenannte Lösung die Beziehung

$$\log K_T = B + m T$$

wobei K<sub>T</sub> den Mittelwert der jeweiligen Inversionskonstanten K<sub>T</sub>, T das Temperaturmittel des Thermostaten, B und m Konstanten darstellen.

Der Wert von B und m beträgt bei pH 2,90 für das Temperaturgebiet von

— 2 bis 28°	B = —1,2200	m = 0,0720
28 bis 40°	B = —0,9064	m = 0,0597

Es entspricht also jeder Thermostaten-Mitteltemperatur eine bestimmte Inversionskonstante, so daß aus den empirisch ermittelten Inversionskonstanten die zugehörigen Mitteltemperaturen ermittelt werden können.

Die praktisch in der Natur zu messenden Mitteltemperaturen sind im Gegensatz zu der Thermostaten-Mitteltemperatur durch momentane Temperaturen sehr variabler Größe zustande gekommen. Infolgedessen entspricht der  $\bar{K}_T$ -Wert nicht dem arithmetischen Mittel der über die Zeitspanne der Exposition des Rohrzuckers herrschenden Temperaturen. Infolge der exponentialgesetzmäßigen Beziehungen zur Temperatur bringt  $\bar{K}_T$  von merklich schwankenden Temperaturen das exponentielle Mittel der wirkenden Temperaturen zum Ausdruck. Die höheren Temperaturen während der Expositionszeit gehen stärker in den numerischen Wert von  $\bar{K}_T$  ein als die tieferen Temperaturen. In diesem Falle ergibt sich aus der Beziehung  $\bar{K}_T = B + mT$ , aus dem empirisch gemessenen  $\bar{K}_T$ -Wert und den Konstanten ein exponentielles Temperaturmittel, das größer ist als die zugehörige arithmetische Mitteltemperatur. Der exponentielle Mittelwert wird von PALLMANN et al. als eT-Zahl bezeichnet. Obwohl also die eT-Zahl mit der arithmetischen Mitteltemperatur nicht übereinstimmt, stellt sie dennoch einen genau definierten und ebenso wie die gewöhnlichen Mitteltemperaturen vergleichbaren Wert dar.

Ein gewisser Nachteil haftet der Verwendung in der Gewässeruntersuchung lediglich an, wenn man auf diese Weise ermittelte Wassertemperatur-eT-Zahlen mit den klimatischen Mitteltemperaturen vergleichen will, die vom Klimadienst ja als arithmetische Mittelwerte angegeben werden und wenn man die  $\bar{T}$ -Werte mit den Wärmebilanzverhältnissen in Beziehung setzen will. Um einen Überblick über die Differenzen zwischen eT und arithmetischem Temperaturmittel im Wasser zu erhalten, wurden beide Werte für die Werra für das Abflußjahr 1951/52 ermittelt, wobei allerdings die Tagesschwankungen nicht berücksichtigt wurden, da sie zu meist nur einige Zehntel Grad betragen.

Die  $K_T$ -Werte wurden dabei aus den täglichen Temperaturmessungen ermittelt, indem für die verschiedenen Tagestemperaturen die zugehörigen Werte  $K_T$ ,  $K_{T'}$ ,  $K_{T''}$ , usw. nach der oben angegebenen Gleichung berechnet

wurden.  $\bar{K}_T$  ergibt sich aus diesen Werten und der Anzahl der Tage  $t'$ ,  $t''$ ,  $t'''$  usw. mit gleichen Temperaturen  $T'$ ,  $T''$ ,  $T'''$  usw. aus der Beziehung

$$\bar{K}_T = \frac{t' K_{T'} + t'' K_{T''} + t''' K_{T'''} + \dots + t_n K_{T_n}}{t' + t'' + t''' + \dots + t_n}$$

Aus  $\bar{K}_T$  ergeben sich dann die eT-Zahlen.

Die Gegenüberstellung von monatlichen eT-Zahlen und den arithmetischen Monatsmitteln der Wassertemperatur ergibt befriedigende Übereinstimmung:

Monat	Monatliche Temperaturmittel der Werra im Abflußjahr 1951/52	
	$\bar{T}$	eT
N	7,1	7,2
D	3,1	3,5
J	2,3	2,4
F	2,2	2,4
M	4,5	4,7
A	11,1	11,3
M	14,2	14,3
J	17,1	17,5
J	19,9	20,2
A	19,4	19,5
S	14,2	14,7
O	8,7	9,0

Die eT-Werte liegen nur um wenige Zehntel Grad höher, im Höchsfalle um  $0,5^\circ$ , im Durchschnitt  $0,25^\circ$ . Diese Abweichungen liegen bereits in der Größenordnung der bei der Bestimmung der Thermostaten-Temperatur aus  $K_T$  auftretenden Fehler. Man kann daher bei der Untersuchung von Gewässertemperaturen die eT-Zahlen mit den arithmetischen Mitteltemperaturen gleichsetzen. Für die Messung von Luft- und Bodentemperaturmitteln unter Verhältnissen stärkerer Temperaturdifferenzen während der Meßzeit stimmen. T- und eT-Werte nicht überein, wie von PALLMANN et al. auch experimentell nachgewiesen wurde. Bei der Anwendung der Methode sind einige grundsätzliche mit den Verfahren verbundenen Gegebenheiten zu beachten.

Zunächst fragt es sich, welche Meßempfindlichkeit das verwendete Polarimeter besitzen muß. Dies richtet sich ganz nach Expositionsdauer und -temperatur. Für den häufig vorkommenden Fall 30-tägiger Exposition ist die Drehwinkelveränderung für einen Anfangsdrehwinkel von  $25,23^\circ$  in Abhängigkeit von der mittleren Expositionstemperatur (in eT<sup>0</sup>) in Abb. 9 aufgezeichnet. Eine Drehwinkelablesegenauig-

keit von  $0,05^\circ$  entspricht z. B. im Temperaturbereich von  $1-5^\circ$  einer Temperaturspanne von etwa  $1^\circ$ , im Temperaturbereich oberhalb  $5^\circ$  einer Temperaturspanne von  $0,05^\circ$  und oberhalb  $10^\circ$  einer Temperaturspanne von  $0,25^\circ$ . Mit einem Polarimeter mit einer Ablesegenauigkeit von  $0,05^\circ$  erzielt man daher bei niedrigen Expositionstemperaturen und einmonatlicher Exposition nur ungenügende Genauigkeit. Wenn möglich sollte daher ein Polarimeter mit einer Ablesegenauigkeit von  $0,01^\circ$  zur Anwedung kommen. Auf jeden Fall sollte nicht versäumt werden, die Meßgenauigkeit durch Mittellung einer Reihe von Einzelablesungen, wie bei allen subjektiven optischen Abgleichverfahren üblich, nicht hinter der Ablesegenauigkeit am Nonius des Instrumentes zurückstehen zu lassen. Steht hingegen nur ein Meßgerät mit einer Ablesegenauigkeit von  $0,05^\circ$  zur Verfügung, so wird man in der kalten Jahreszeit über längere Zeitspannen exponieren müssen, es sei denn, man wendet die Inversionsmethode bei einem niedrigen pH-Bereich an.

Die maximale Expositionszeit richtet sich ebenfalls nach den Temperaturverhältnissen, und zwar ist sie mit dem Zeitpunkt gegeben, in dem die Lösung den Enddrehwinkel von etwa  $-8,95^\circ$  erreicht. Wie die Berechnung zeigt, kann bei der Messung von Wassertemperaturen die monatliche Mitteltemperatur in allen Fällen, bei nicht allzu hohen Temperaturen auch noch das Vierteljahresmittel oder das Halbjahresmittel gemessen werden.

Die Abhängigkeit der eT-Messung vom pH-Wert liegt bei 30-tägiger Exposition in folgender Größenordnung:

Ist nach 30-tägiger Exposition eine Drehwinkeländerung um  $1^\circ$  eingetreten, so entspricht dies bei einem pH von 2,9 einem eT-Wert von  $9,8^\circ$ , bei einem pH von 3,0 der Lösung jedoch einem eT-Wert von  $11,1^\circ$ . Die Abweichung wird bei höheren Temperaturen größer. Bei Drehwinkeländerung von  $5^\circ$  in 30 Tagen ergeben sich Mitteltemperaturen von  $20^\circ$  (bei pH 2,9) und  $21,5^\circ$  (bei pH 3,0), bei Drehwinkeländerung von  $10^\circ$  lauten die entsprechenden Werte  $24,5^\circ$  und  $26^\circ$ , bei Drehwinkeländerung von  $20^\circ$   $30,5$  und  $32,5^\circ$ .

Wie hieraus ersichtlich ist, spielen pH-Schwankungen von  $0,05$  pH der Zuckerpufferlösung bei Temperaturen unter  $20^\circ$  eine nicht allzu beträchtliche Rolle. Immerhin scheint es wichtig, sich durch Kontrollen zu überzeugen, daß der pH der angesetzten Lösung den erwarteten Wert tatsächlich besitzt, bzw. daß sich der pH-Wert während der Exposition nicht wesentlich ändert (z. B. durch Herauslösen von Alkalien aus der Glaswand der Ampullen).

Will man sich die pH-Abhängigkeit der Inversionsreaktion zunutze machen, um während kürzerer Expositionszeit einen stärkeren Drehwinkel-effekt zu erzielen, so läßt sich der pH-Wert z. B. auf 2,5 durch geeigneten Pufferzusatz herabsetzen. Gegenüber einem pH-Wert von

2,9 wird hierdurch eine  $2^{1/2}$ -fache Beschleunigung der Reaktion erzielt, d. h. bei einer Temperatur von  $5^{\circ}$  wird beispielsweise bereits innerhalb eines Monats eine Drehwinkelabweichung von  $1^{\circ}$  des Ausgangswertes erzielt, gegenüber  $2^{1/2}$  Monaten bei pH 2,9. Folgende Zeitdauer wurde benötigt, um bei verschiedenen Temperaturen und pH 2,5 eine Drehwinkeländerung von  $1^{\circ}$  zu erzielen: (Anfangsdrehwinkel  $25,70^{\circ}$ ):

eT : 0	5	10	15	$20^{\circ}\text{C}$
t : 73	29	13	5,5	2,5 Tage

Eine beträchtliche Fehlerquelle kann die Temperaturabhängigkeit der polarimetrischen Messung mit sich bringen. Die Drehwinkelmessung ist stark temperaturabhängig, für Fruktoselösung ruft z. B. eine Temperaturänderung von  $0,01^{\circ}$  bereits eine Meßabweichung von  $0,005^{\circ}$  hervor. Es empfiehlt sich daher, entweder, wie es PALLMANN et al. handhabten, die Ampullen vor dem Öffnen rasch im Temperaturbad auf die Meßraumtemperatur zu bringen und im temperaturkonstanten Raum zu arbeiten oder aber eine Temperaturkorrektur an die gemessenen Werte anzulegen. Zur Ermittlung des Temperaturfaktors kann eine drehende Dauer-Standardlösung benutzt werden.

Eine Fehlerquelle, die PALLMANN et al. bereits erwähnen, besteht in der Drehung, die die Ampullen vor und nach ihrer Exposition auf dem Transport erleiden. Die Fehlergröße hängt dabei von der  $\bar{K}_T$ , welche sich aus der Expositionstemperatur und der Expositionszeit ergibt, ab. Der Abb. 10 ist die Größenordnung dieses Fehlers für Expositionszeit  $t = 30$  Tage zu entnehmen. Der Fehler bleibt bei Versandtemperatur von  $0^{\circ}$  genügend niedrig. Es empfiehlt sich in diesem Fall bei eT-Zahlen unter  $7,5^{\circ}$  bei der Berechnung von  $\bar{K}_T$  für  $t =$  Expositionszeit + Versandzeit einzusetzen, für eT-Zahlen über  $7,5^{\circ}$  hingegen  $t =$  Expositionszeit. Eine noch stärkere Unterkühlung der Ampullen während des Transports verringert den Fehler, so daß dieser schließlich gar keine Rolle mehr spielt. Der Erstarrungspunkt des Zucker-Puffer-Gemischs liegt nach PALLMANN et al. bei  $-4,7^{\circ}$ , ohne daß dabei Zersprengungen der Ampullen eintritt.

Es wurde bereits von PALLMANN und Mitarbeitern angeregt, anstelle von einfachen Ampullen sterile mit der Inversionslösung gefüllte verschlossene Polarimeterröhren (zweckmäßig mit seitlichem Einfüllstutzen) auszulegen, da man auf diese Weise dieselbe Röhre mehrmals exponieren kann, wobei die Zeiträume der Exposition nach den Erfordernissen beliebig gewählt werden können. Solche Dauerampullen können auch ohne weiteres vor dem Exponieren längere Zeit bei kühlen Temperaturen auf Vorrat gehalten werden, da ja nur der Aus-

gangsdrehwinkel vor dem Exponieren ermittelt zu werden braucht; wie weit die Lösung bereits invertiert war, spielt keine Rolle. Bei der Verwendung solcher Dauerröhren wird ein Kompromiß zwischen Röhrenpräzision und Herstellungskosten zu schließen sein. Kleine Längendivergenzen können in Kauf genommen werden, da man ja eine individuelle faktorielle Korrektur für die Drehwinkelmessung mit jeder Röhre anbringen kann. Hingegen ist an die Toleranzen für den Keilwinkel der Glasplatten im Strahlengang eine hohe Anforderung zu stellen. Endgültige Erfahrungen über die Messung in solchen Dauerröhren liegen bislang aber noch nicht vor.

### III Ökologisch physiologische Gesichtspunkte zur Mitteltemperaturmessung im Fließwasser.

Nachdem nunmehr mit dieser Methode neben den Extremtemperaturen auch die mehrwöchigen Mittelwerte der Wassertemperatur der genauen Messung zugänglich gemacht werden können, wäre noch die biologisch-physiologische Frage zu beantworten, wieweit die Mitteltemperaturen von Bedeutung für die Lebensprozesse der Fließwasserorganismen sind.

Es wurde eingangs auf die allgemeine Ansicht hingewiesen, daß Strömung und Temperatur die ausschlaggebenden Faktoren für die Besiedlungsverhältnisse der Fließgewässer darstellen. Freilich dürfte bei aller Wichtigkeit des Strömungsfaktors im allgemeinen seine Bedeutung für die Ausbildung einer biocoenotischen zonalen Gliederung der Fließgewässer vielfach überschätzt worden sein. Hierfür sind in erster Linie vielmehr die Temperaturverhältnisse verantwortlich zu machen.

Bereits für die Bachforelle wies F. SCHIEMENZ (1935) darauf hin, daß nicht die starke Strömung der wesentliche verbreitungsregulierende Faktor ist, sondern die Wassertemperatur, denn die Bachforelle ist nicht nur der Charakterfisch des Bergbaches, sondern auch vieler Bäche der Lüneburger Heide, die typischen Flachlandbachcharakter zeigen, also geringes Gefälle und Strömungsgeschwindigkeiten von ca. 25—30 m/sec. Auffallenderweise findet man die Forelle hier nur in sommerkühlen Bächen, deren Temperaturen durch eine starke Grundwasserspeisung des Wasserlaufes bedingt sind. Sicherlich wird man dasselbe Verhalten auch bei zahlreichen benthischen Organismen verzeichnen können.

Einen weiteren Hinweis dazu gibt uns die Beziehung, die zwischen der Brandungsfauna der Seen als Lebensgemeinschaft eines lotischen Biotops und der Bachfauna besteht. Bereits WESENBERG-LUND (1908) hat auf die Ähnlichkeit der Lebensformen beider Lebensgemeinschaften hingewiesen, und in der Tat findet man eine ganze Reihe beider Lebensstätten gemeinsame Arten. Es sind dies wie THIENEMANN (1925) aber betont hat, „nur eurythermolotische Formen“, die kaltstenother-

molotischen bleiben auf das gleichmäßig temperierte Bachwasser beschränkt; nur im Hochgebirge dringen sie auch ins Seenlitoral ein.

Die oben ausführlich dargelegten Wärmebilanzverhältnisse im Fließgewässer an einem sommerlichen Einstrahlungstag kehren sich nun bekanntlich im Winter derart um, daß eine Temperaturerniedrigung flußabwärts von der Quelle eintritt, während in der Übergangszeit im Frühjahr und Herbst weitgehend eine Temperaturgleiche über nahezu die gesamte Flußstrecke eintritt. Es gilt aber für die winterliche Temperaturabnahme ebenso wie für die sommerliche Temperaturzunahme, daß die jeweiligen Mitteltemperaturen sich weitgehend kontinuierlich flußabwärts verändern. Dieselbe Kontinuität ergibt sich daraus auch für die Jahresschwankung der Tages- bzw. Monatsmittel der Wassertemperatur.

Diese Kontinuität spiegelt sich ganz offen in der Art und Weise des Auftretens einzelner Arten im Fließgewässer wieder und zugleich auch in der verwischten und nur statistisch erfaßbaren Abgrenzung der Biocoenosen (ILLIES 1953).

Es scheint hiermit genügend Grund vorhanden zu sein, eine primäre Abschnittsgliederung der Fließgewässer, jedenfalls bis zum Beginn der Barbenregion auf der Basis der monatlichen Temperaturmittelwerte und ihrer Jahresamplitude durchzuführen (SCHMITZ 1954). Bereits die physiographische Charakterisierung, welche ILLIES (1952) für die biocoenotische Zonierung der Mölle gegeben hat, beruht in erster Linie auf der unterschiedlichen Größe der Amplitude der Jahrestemperatur. Für die Quellregion betrug sie hier weniger als 5°, für die obere Salmonidenregion (oSR) weniger als 10° und für den Mittellauf (mSR) 15° im Maximum. Als Grenze der unteren Salmonidenregion zur Barbenregion wird man eine Jahresamplitude von 20° anzusetzen haben (vgl. dazu SCHMITZ 1954).

Es sei zunächst kurz skizziert, auf welche Weise sich die Beziehungen Temperaturfaktor — Verteilung der Arten im Bach im einzelnen mutmaßlich vollziehen. Wie HARNISCH (1951 p. 112) ausführt, liegen „bislang noch keine ausreichenden Untersuchungen an Wassertieren, die uns eine endgültige Stellungnahme zum Problem der die Verbreitung regelnden Bedeutung der Temperatur erlauben“ vor. Erst in den letzten Jahren ist das Problem der Steno- und Eurythermie von Seiten der Physiologen wiederholt aufgegriffen worden.

Am häufigsten wird die biologische Wirkung des Temperaturfaktors in der Steigerung des Stoffwechsels bzw. verschiedener Lebensfunktionen nach dem Gesetz von VAN T'HOFF gesehen. Für viele Süßwasserorganismen ist die Steigerung des Stoffwechsels durch Temperaturerhöhung nachgewiesen. Natürlich gilt diese Gesetzmäßigkeit nur in gewissen Grenzen und mit zunehmender Temperatur wird entsprechend der eintretenden Hemmung der Lebensfunktion ein Wendepunkt erreicht. Thermodynamisch ergeben sich, wenn man von der

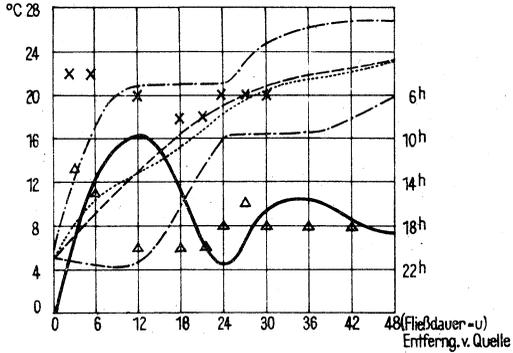
Gültigkeit des Gesetzes nach VAN T'HOFF ausgeht, folgende Gesichtspunkte für die biochemischen Lebensprozesse:

Die Geschwindigkeitskonstante eines chemischen Prozesses zeigt nach ARRHENIUS die allgemeine Temperatur-(T)-Abhängigkeit

$$\log k = H - \frac{a}{T}$$

Wir haben es hier also mit einer Exponentialgesetzmäßigkeit zu tun. H und a sind Konstanten. Der Temperatureffekt nimmt mit steigender Temperatur zu. Eine Erhöhung einer Ausgangstemperatur um einen bestimmten Betrag steigert die Reaktionsgeschwindigkeit um einen wesentlich größeren Betrag als die Verminderung der Ausgangstemperatur um denselben Temperaturbetrag ihn herabsetzt. Wechseln die Temperaturen während des chemischen Reaktionsvorganges, so üben die höheren Temperaturwerte in stärkerem Maße einen Einfluß auf die Temperatur aus als die tieferen. Die durchschnittliche Reaktionsgeschwindigkeit über die Zeitspanne der Reaktion entspricht daher nicht dem Effekt, den die arithmetische Mitteltemperatur ausüben würde, sondern einer exponentiellen Mitteltemperatur. Es kann also z. B. eine kleine Zeitspanne mit extrem hoher Temperatur denselben Effekt ausüben wie eine längere Zeitspanne mit geringeren Temperaturen. Daher erscheint die arithmetische Mitteltemperatur auch für Lebensprozesse, soweit sie dem VAN T'HOFFSchen Gesetz gehorchen, nicht so sehr als charakteristische Temperaturgröße für den Prozeß als eine exponentielle Mitteltemperatur. PALLMANN und Mitarbeiter (1950) haben gerade mit diesen Argumenten die ökologische Bedeutung der eT-Zahlen begründet. Die Temperaturfunktion der chemischen Zuckerinversionsreaktion braucht zwar nicht identisch zu sein mit der Temperaturfunktion der physiologischen Prozesse — soweit diese überhaupt dem ARRHENIUSschen Gesetz oder ähnlichen Gleichungen gehorchen —, jedoch besitzt sie den typischen Exponentialcharakter und ermöglicht so doch den Vergleich.

Es konnte nun für die Temperaturverhältnisse im Fließgewässer oben gezeigt werden, daß auch für die typisch exponentielle Rohrzucker-Inversions-Reaktion selbst die sich ergebenden monatlichen Temperaturmittel noch mit guter Annäherung den arithmetischen Temperaturmitteln gleichzusetzen sind. Man darf daher auch annehmen, daß in ähnlicher Weise exponentialgesetzliche Lebensfunktionen der Wasserorganismen, deren Körpertemperatur ja höchstens geringfügig von der Wassertemperatur abweicht, durch die kurzfristigen Schwankungen der Fließwassertemperatur nur wenig beeinflußt werden. Ökologisch wichtig wird auch hier die arithmetische Mitteltemperatur des Wassers über Zeitspannen, die unter der Grenze liegen, wo jahreszeitliche größere Schwankungen der Temperatur wirksam

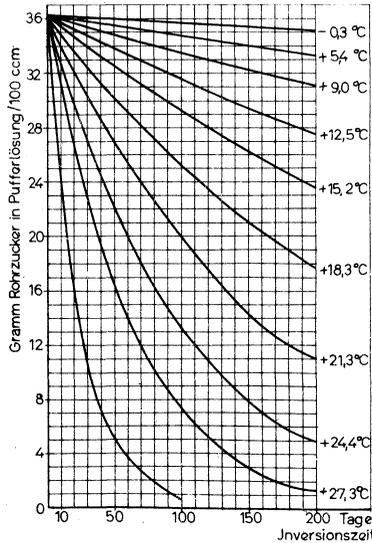


Charakteristische Daten für den Tagesgang der Wassertemperatur in verschiedener Entfernung vom Einrinn (Konstante Einrinn-temperatur 5°C, sommerlicher Schönwettertag, Wasserstand 30 cm)

- Tagesmitteltemperatur  $\bar{T}$
- Tagesmaximum bzw. Tagesminimum ( $T_{max}, T_{min}$ )
- Tagesschwankung ( $T_{max} - T_{min}$ )
- × Eintrittszeit des Minimums
- △ " " Maximums
- .....  $\frac{T_{max} + T_{min}}{2}$

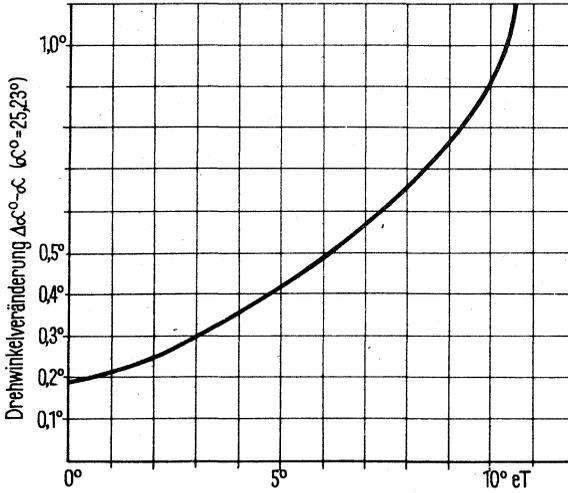
Nach Eckel u. Reuter (1950) ergänzt.

Abb. 7



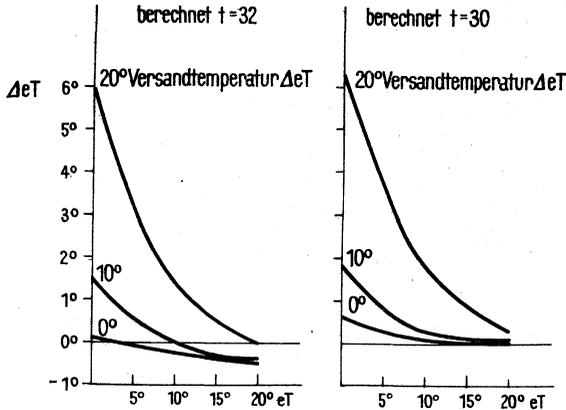
Rohrzuckerinversion als Funktion von Zeit und Temperatur (Zucker-Puffertlösung pH=2,90)

Abb. 8



Drehwinkelveränderung einer invertierenden Rohrzuckerlösung von pH 2,9 (Ausgangsdrehwinkel  $\alpha_C = 25,23^\circ$ ) bei Exposition von 30 Tagen in Abhängigkeit von der Expositionstemperatur (expon. Mittelwert e.T.).

Abb. 9



Fehlergröße  $\Delta eT$  bei der Ermittlung der eT-Zahlen (Expositionszeit 30 Tage, Versandzeit 2 Tage) in Abhängigkeit von verschiedenen Versands-Temperaturbedingungen und den wirklichen Expositions-eT-Zahlen (eT).

Abb. 10

werden, also insbesondere den monatlichen Mittelwerten der Temperatur. Selbst im Hinblick auf exponentialgesetzlich temperaturabhängige Lebensfunktionen der Wasserorganismen ist daher die Messung monatlicher Mitteltemperaturen im Fließwasser wichtig und ergibt charakteristische Meßwerte.

Überdies hinaus darf aber nicht vergessen werden, daß die Anwendung der ARRHENIUSschen Gleichung oder des VAN T'HOFFSchen Gesetzes auf physiologische Prozesse eine grobe Vereinfachung darstellt und man sich z. B. mehrfach bemüht hat, die Temperatur-Stoffwechselbeziehungen in Gleichungen oder Kurven auszudrücken, welche den empirischen Verhältnissen näher kommen (KROGHsche Normalkurve, JANISCHSche Kettenkurve). Es hat sich jedoch gezeigt, daß die Temperaturstoffwechselfunktion durchaus nicht immer exponentialgesetzlich im Sinne dieser Gleichungen ist. Wie LUNDEGARDH (1949) schreibt, „hat man in der Lehre von dem Temperaturfaktor bisher etwas zu einseitig unter dem Bann der R.G.T.-Regel gearbeitet“.

Bei verschiedenen Süßwasserfischen konnte z. B. von SCHEMING-ENGBERDING (1953) gezeigt werden, daß ihr Grundumsatz gerade im Bereich ihrer Vorzugstemperatur mehr oder weniger weit aufwärts eine Konstanz aufweist. Hier werden also kleinere (positive) Temperaturschwankungen gänzlich unwirksam sein. Mit zunehmend eurhythmem Verhalten wird diese Regulationsfähigkeit dabei offenbar über größere Temperaturspannen ermöglicht. Auch SCHLIEPER (1950) konnte zeigen, daß eurhythme Organismen, wie z. B. *Potamobius astacus* ihren Grundumsatz auch bei veränderter Temperatur weitgehend konstant zu halten vermögen.

Aus diesen Beispielen mag die Bedeutung ersichtlich sein, welche die Messung monatlicher Mitteltemperaturen im Fließgewässerbiotop ohne Beachtung der kurzfristigen Schwankungen aus physiologischen Gründen besitzen dürfte.

Kurzfristige Temperaturextreme scheinen hingegen eine weit geringere ökologische Bedeutung zu besitzen. Hierauf deuten jedenfalls z. B. STEINBÖCKS Beobachtungen (1942) über das Auftreten der kaltstenothermen *Planaria alpina* in alpinen Tümpeln bei einer vorübergehenden Tagestemperatur des Wassers von 20° sowie SCHLIEPERS (1952) Untersuchungen über die Stenothermie dieser Art.

Andererseits wurde von BLANK-WEISSBERG (1952) (zit. THIENEMANN 1950 p. 78) ein Fall dargelegt, wo die Extremwerte — in diesem Fall das Temperaturminimum — die wesentlichste Rolle spielt. Unterhalb einer Temperatur von 9° folgte die *Anopheles*-Larvenzahl in den untersuchten Gewässern den Temperaturminima und nicht der Mitteltemperatur. Dennoch dürfte die Messung der Mitteltemperaturen im Fließgewässer stets ökologisch auswertbare Daten liefern. Denn wohl kaum werden sich dabei derartige Divergenzen zwischen Temperaturminimum und Temperaturmittel ergeben wie in den flachen stehenden

Gewässern der Untersuchungen von BLANK-WEISSBERG (im Maximum 11°, wenigstens 7,5° Differenz), und in der Regel wird der Fall wohl kaum auftreten, daß — wie bei BLANK-WEISSBERG — die Kurve der Temperaturminima fällt, während die Kurve der Mitteltemperatur steigt, sondern man wird mit gleichsinnigem Verlauf rechnen können. Überdies ist aber eine ergänzende Messung der Extremtemperaturen mit Maximum-Minimum-Thermometern leicht durchführbar, so daß die physiologische regionale Untersuchung der Temperaturverhältnisse Mitteltemperaturen und Extremtemperaturen zur ökologischen Auswertung zur Verfügung stellen kann.

### Literatur.

- BERG, K. — 1943 — *Physiographical studies on the River Susaa*. Fol. Linn. Scand. 1
- BLANK-WEISSBERG, St. — 1932 — *Bedeutung der Temperaturextreme in der Ökologie und Biogeographie*. Ann. Mus. Zool. Polon. 9, 277-312.
- ECKEL, O., REUTER, H. — 1950 — *Zur Berechnung des sommerlichen Wärmeumsatzes in Flußläufen*. Geografiska Annaler 1950, 188-209.
- HARNISCH, O. — 1951 — *Hydrophysiologie der Tiere*. Binnengewässer Bd. 19.
- ILLIES, J. — 1952 — *Die Mölle*. Faunistisch ökologische Untersuchungen an einem Forellenbach im Lipper Bergland. Arch. Hydrobiol. 46, 424-612.
- DERS. — 1953 — *Die Besiedlung der Fulda (insbesondere das Benthos der Salmonidenregion) nach dem jetzigen Stand der Untersuchung*. Ber. Linn. Flußstation Freudenthal 5, 1-28.
- LUNDEGARDH, H. — 1949 — *Klima und Boden*. 3. Aufl. Jena.
- MCCRAYDEN, A. — 1949 — *Nature* 164, 965-966.
- PALLMANN, H., EICHELBERGER, E., HASLER, A. — 1940 — *Eine neue Methode der Temperaturmessung bei ökologischen und bodenkundlichen Untersuchungen*. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 50, 337-362.
- SCHIEMENZ, F. — 1935 — *Binnenfischerei und natürliche Landschaft in Niedersachsen*. Veröff. Wirtsch. Wiss. Ges. z. Stud. Niedersachsens (Reihe A) H. 25.
- SCHLIEPER, C. — 1950 — *Temperaturbezogene Regulationen des Grundumsatzes bei wechselwarmen Tieren*. Biol. Zbl. 69.
- SCHMEING-ENGBERDING, F. — 1953 — *Die Vorzugstemperaturen einiger Knochenfische und ihre physiologische Bedeutung*. Z. f. Fischerei NF. 2, 125-155.
- SCHMITZ, W. — 1954 — *Physiographische Aspekte der limnologischen Fließgewässertypen*. Arch. Hydrobiol. Suppl. Bd. Schriften der Hydrobiol. Station f. d. Schwarzwald — im Druck.
- STEINBÖCK, O. — 1942 — *Das Verhalten von Planaria alpina Dana in der Natur und im Laboratoriumsversuch*. Mem. Inst. Ital. Idrobiol. Dott. Marco de Marchi 1.
- STEINMANN, P. — 1907 — *Die Tierwelt der Gebirgsbäche*. Ann. Biol. Lac. 2, 30-150.
- TAMM — 1936 — *Vergleichende Temperaturmessungen in der Zone des Pflanzenklimas*. Landwirtsch. Jb. 83, 437-454.
- THIENEMANN, A. — 1911/12 — *Die Tierwelt der Bäche des Sauerlandes*. 40. Jb. d. Westf. Prov. Ver. f. Wiss. u. Kunst 43-83.
- THIENEMANN, A. — 1925 — *Binnengewässer* Bd. 1.
- DERS. — 1950 — *Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas*. Binnengewässer Bd. 18.
- WESENBURG-LUND, C. — 1908 — *Die Littoralen Tiergesellschaften unserer größeren Seen*. Int. Revue Hydrobiol. u. Hydrographie 1, 574-609.