

# Verletzlichkeit von Eintagsfliegen, Steinfliegen und Köcherfliegen alpiner Quellen gegenüber Klimaveränderungen

von Daniel Küry, Verena Lubini, Pascal Stucki

**Keywords:** Krenal (Quellregion), Krenobionte (quellbewohnende) Arten, Temperatur, Klimaerwärmung, Empfindlichkeit

Alpine Quellen sind Grenzlebensräume zwischen Grundwasser und Oberflächengewässern, die von zahlreichen endemischen und bedrohten Tierarten besiedelt werden. Neben der Intensivierung der Landnutzung oder der Ausdehnung der Siedlungen gilt auch der Klimawandel als Beeinträchtigung der Quell-Lebensräume und ihrer Lebensgemeinschaft. In einer Feldstudie in Quell-Lebensräumen der Schweizer Zentralalpen wurde untersucht, welche Arten der EPT (Ephemeroptera (Eintagsfliegen), Plecoptera (Steinfliegen) und Trichoptera (Köcherfliegen)) ein tiefes Temperaturoptimum besitzen und wie gross die Verletzlichkeit der Arten aufgrund des Klimawandels ist. Temperatur, Struktur und Makrozoobenthos (Kleintiere der Gewässersohle) in 61 Quellen zwischen 1720 und 2515 m ü. NN wurden von 2014 bis 2015 nach einem standardisierten Verfahren erfasst. Die 99 nachgewiesenen Arten verteilten sich wie folgt: 11 Ephemeroptera, 40 Plecoptera, 48 Trichoptera. Unter den Trichoptera waren viele Arten mit einer starken ökologischen Bindung an Quell-Lebensräume. Die Anzahl der EPT- und die Trichoptera-Arten waren statistisch signifikant korreliert mit der Meereshöhe (negativ), der Distanz zum Permafrost (positiv) und mit der Jahresmitteltemperatur (positiv). In südexponierten Quellen lebten signifikant mehr Trichoptera-Arten als in Quellen in Nordexposition und in Westexposition. In einer kanonischen Korrespondenzanalyse (CCA) ergab sich eine Gruppe von 27 Plecoptera- und Trichoptera-Arten, deren Larven bevorzugt Quellen in grosser Höhe und mit besonders kaltem Wasser besiedeln. In der vorliegenden Felduntersuchung der Quell-Lebensräume erwiesen sich weitgehend die gleichen Arten als kälteangepasst, welche in anderen Studien auf der Basis der ökologischen Eigenschaften (ecological traits) des Makrozoobenthos als verletzlich gegenüber dem Klimawandel eingestuft wurden. Aufgrund der abnehmenden Häufigkeit von Quell-Lebensräumen in grossen Höhenlagen wird erwartet, dass die verletzlichen EPT-Arten keine oder nur eingeschränkte Möglichkeiten haben, geeignete Lebensräume in grösseren Höhen zu besiedeln und deshalb in besonders hohem Ausmass vom Aussterben bedroht sind. Die Lebensgemeinschaften der subalpinen und alpinen Quellen benötigen deshalb einen effizienten Schutz.

## Einleitung

Quellen gehören zu den am stärksten gefährdeten aquatischen Lebensräumen (CANTONATI et al. 2006, ZOLLHÖFER 1997). In den Alpen sind zwar noch relativ viele natürliche Quellen vorhanden, doch werden diese zunehmend bedroht durch Wasserfassungen für Trinkwassernutzung und Beschneigungsanlagen, Energiegewinnung, Erschliessungen für Tourismusprojekte und die Intensivierung der Landwirtschaft (BROWN et al. 2009, SCARSBROOK et al. 2007). Im Zusammenhang mit der Erarbeitung der Roten Listen haben Untersuchungen gezeigt, dass Quellen Lebensräume für seltene und stark bedrohte Steinfliegen- und Köcherfliegenarten sind (LUBINI et al. 2012). Viele dieser Arten sind endemisch, weshalb die Schweiz eine besondere Verantwortung für deren Schutz und Förderung trägt. Aufgrund der Kleinflächigkeit und der kaum vorhandenen Wiederherstellungs- und Revitalisierungsmöglichkeiten der Quell-Lebensräume sind auch die Lebensgemeinschaften der Quellen sehr verletzlich.

Die Temperatur in Quellen ist relativ stabil und wird bestimmt durch die unterirdischen thermischen Prozesse zwischen der Versickerung des Niederschlags und dem Austritt des Quellwassers (KÜRY et al. 2017). Als Folge des Klimawandels wird erwartet, dass die Temperatur sowohl im Grundwasser als auch in den Oberflächengewässern ansteigt und Gletscher sowie Permafrost kontinuierlich schmelzen werden (CH-2014-IMPACTS 2014, EEA 2012, BENISTON 2006). Im Grundwasser wurden seit 1980 bereits Temperaturerhöhungen zwischen 0,5 und 0,7 °C pro Dekade gemessen (FIGURA et al. 2013). Es gibt wenige Arbeiten, in denen die Temperatur in Quellen untersucht wurde (WIGGER et al. 2015, CANTONATI et al. 2006; CANTONATI et al. 2007). Im Untergrund kann eine Erwärmung durch Wärmeleitung oder Konvektion erfolgen (LUHMANN et al. 2011, MANGA & KIRCHNER 2004). Ein rascher Transport von Wasser in Karstgebieten führt zu kurzfristigen, relativ starken Temperaturschwankungen, während in Kluftgrundwasserleitern nur geringe saisonale Schwankungen auftreten (KÜRY et al. 2017, LUHMANN et al. 2011, BENDERITTER et al. 1993, PRIER 1985). Wasser, das aus Schneefeldern, Gletschern, Permafrostgebieten oder aus Grundwasser stammt, ist durch unterschiedliche Temperaturmuster charakterisiert (KÜRY et al. 2017, NICKUS et al. 2015, GEIGER et al. 2014, BURGHERR et al. 2002).

Die Wassertemperatur steuert und kontrolliert bei den aquatischen Insekten nicht nur die Verbreitung, sondern greift in fast alle Lebensbereiche, angefangen bei der Entwicklung bis zum Verhalten (DALLAS & ROSS-GILLESPIE 2015, VANNOTE & SWEENEY 1980, WARD & STANFORD 1982, ZWICK & ZWICK 2010).

Jede Art hat ein durch die Evolution optimiertes Temperaturfenster, das die Körpergrösse der Adulten, die Fekundität und die Abundanz maximiert (DALLAS & ROSS-GILLESPIE 2015). Die Dauer der Larvenentwicklung wird durch eine artspezifische Temperatursumme (degree days) bestimmt (BRITTAIN 2008, ELLIOTT 1987, FRUTIGER & IMHOF 1997, LILLEHAMMER et al. 1989, MARKARIAN, 1980, OKLAND 1991, WARD & STANFORD 1982). Höhere Temperaturen beschleunigen in der Regel das Wachstum und ermöglichen so eine frühere Emergenz (Schlüpfen der Adulttiere) im Jahr (HARPER & PECHARSKY 2006, WAGNER 1986). Damit ergeben sich Verschiebungen in der Phänologie und im Extremfall auch die Ausbildung mehrerer Generationen pro Jahr (EVERALL et al. 2015; LILLEHAMMER 1985).

In vielen Fällen sind die typischen Quellarten kaltstenotherm, d.h. sie besitzen optimale Lebens- und Entwicklungsbedingungen bei tiefen Temperaturen. Wärmere Temperaturen als Folge des Klimawandels führen zu einer höheren Mortalität von aquatischen Stadien kaltstenothermer Arten. In Karstquellen wurde gezeigt, dass die Temperatur den grösseren Einfluss auf die Tiergemeinschaft haben kann als die Strukturen (SMITH et al. 2003).

Auf klimatisch bedingte Temperaturveränderungen reagieren die Arten mit Anpassung, Ab- resp. Zuwanderung, Arealveränderung (MUHFELD et al. 2011; GIERSCHE et al., 2014) oder mit Aussterben (TIERNO DE FIGUEROA et al. 2010), wobei das Risiko auszusterben für kaltstenotherme, seltene Arten besonders hoch ist (HERING et al., 2009; RIVERS-MOORE et al. 2013; URBAN 2015). Als verletzlich gelten stenotherme Arten mit kurzer, synchroner Entwicklungszeit von Ei und Larve, und einem einjährigen Entwicklungszyklus (BRITTAIN & SALTVEIT 1989). Umgekehrt sind eurytherme Arten mit lang dauernder Ei- und Larvenentwicklung sowie mehreren Generationen im Jahr im Vorteil (BRITTAIN 1991).

Auf die aktuell stattfindende Erwärmung können kälteliebende Quellbewohner auf verschiedene Weise reagieren: (1) Sie können sich an die neuen Bedingungen anpassen und weiterhin im gleichen Lebensraum leben. (2) Sie können lokal aussterben, weil eine Anpassung nicht möglich ist und andere Arten können ihren Platz in der Lebensgemeinschaft einnehmen. (3) Sie können in vergleichbare Lebensräume in grösserer Höhe ausweichen und dort bei günstigen Bedingungen weiterexistieren.

Diese Wanderung in höher gelegene Quellen birgt aber einige Probleme. So nimmt die Zahl der Quellen mit zunehmender Höhe ab, weil die Einzugsgebiete gegen die Gipfelnähe hin kleiner werden. Zudem nimmt mit einem kleiner werdenden Einzugsgebiet auch die Wasserführung ab. Quellen hoher Lagen drohen periodisch auszutrocknen, was viele nicht angepasste Arten vor Probleme stellt.

Zu dieser Problematik der Temperaturveränderung und -anpassung wurde die Frage der Verletzlichkeit der Arten auf der Basis der ökologischen Eigenschaften (ecological traits) der europäischen Wasserschwebfliegen aller Höhenstufen untersucht und eine Liste von Arten vorgestellt, die vom Klimawandel besonders bedroht sind (HERSHKOVITZ et al. 2015, CONTI et al. 2014). Um diese Ergebnisse im Feld zu überprüfen, wurden in der vorliegenden Studie die Eintagsfliegen, Steinfliegen und Köcherfliegen (EPT) in Quellen der oberen subalpinen und alpinen Stufe und ihre Beziehung zur Temperatur untersucht.

Ziele des Projekts waren (1) die Aufzeichnung der Temperaturverhältnisse in den Quellen, (2) die Untersuchung der Zusammensetzung der EPT-Fauna in möglichst unbeeinflussten Quell-Lebensräumen der Schweizer Alpen, das Ermitteln der Arten, welche (3) ein tiefes Temperaturoptimum besitzen und (4) verletzlich sind gegenüber den Klimaveränderungen.

## Untersuchungsgebiet

Aus einer während einer Vorevaluation erstellten Liste mit über 300 Objekten wurden 61 Fliessquellen (Rheokrenen) ausgewählt (Abb. 1). Sie waren über den gesamten Schweizer Alpenraum zwischen Grosse Sankt Bernhard und dem Unterengadin verteilt und befanden sich mehrheitlich in unbewaldeten Gebieten in verschiedener Exposition in Höhen zwischen 1720 und 2515 m ü. NN. Die 61 untersuchten Objekte lagen in den Kantonen Bern (n=14), Uri (n=18), Graubünden (n=16), Wallis (n=11) und Tessin (n=2).

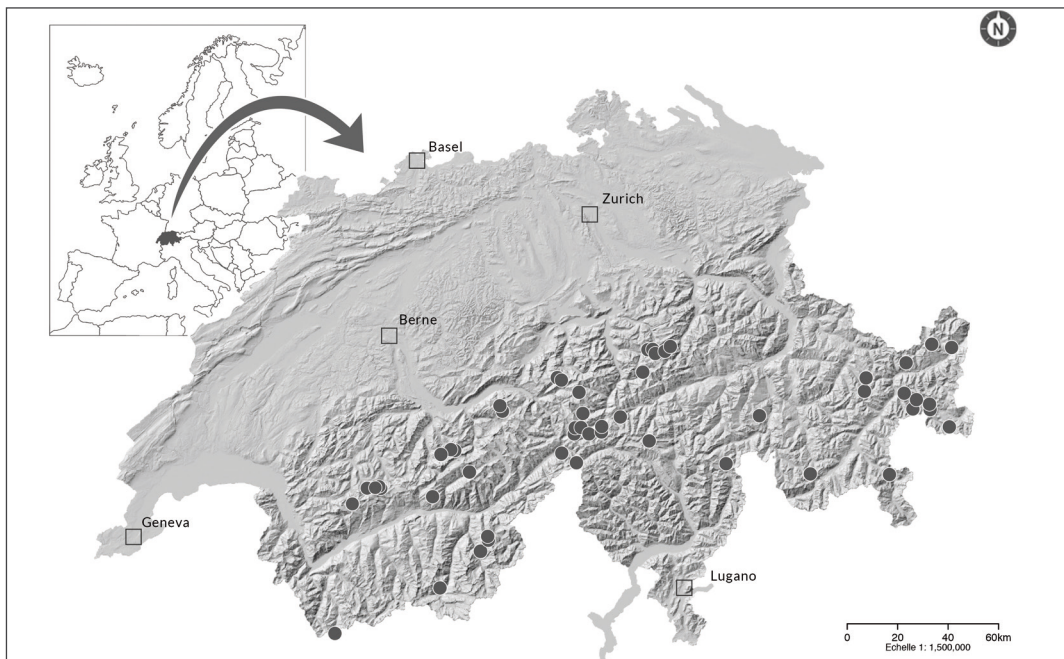


Abb. 1: Lage der 61 Quell-Lebensräume, die in den Jahren 2014 und 2015 untersucht worden sind.

Die grösstenteils ganzjährig schüttenden Quellen befanden sich in zwei Typen von Grundwasserleitern: Karstaquifere, die hauptsächlich aus Kalksteinen und Mergelschiefern entspringen, sowie Kluftaquifere, die in verschiedensten anderen Gesteinsformationen entspringen wie kristalline oder Sedimentgesteine (u.a. Silte, Gerölle, Glimmerschiefer, Gneisse, Granite, Dolomite, Konglomerate) und so die Vielfalt der Geologie der Alpen widerspiegeln. Quellen aus Porengrundwasserleiter, solche die im Sommer austrocknen sowie Sicker- und Sumpfquellen wurden nicht berücksichtigt. Bezüglich ihrer Ausrichtung handelte es sich um 26 resp. 33% nord- und südexponierte sowie 21 resp. 20% ost- und westexponierte Quell-Lebensräume.

Abb. 2 (nächste Seiten): Beispiele untersuchter Quellen in den Kantonen Bern (BE), Graubünden (GR) und Uri (UR). (a) Q-KL\_02\_BE, Quelle Engtlensee 2, (b) Q-KL\_03\_BE, Quelle Cholischwand, (c) Q-KL\_26\_GR, Quelle Alp Clastra, (d) Q-KL\_27\_UR, Quelle Spiessenälpetli. Fotos: Pascal Stucki (a) und (b), Verena Lubini (c), Daniel Kürty (d).











# Material und Methoden

In den 61 Quellen wurde die Temperatur mit Hilfe von Datenloggern zwischen Juni 2014 und Oktober 2015 aufgezeichnet. Die Details zu den Methoden der Temperaturmessungen sind bei KÜRY et al. (2017) beschrieben.

Zur Erhebung des Makrozoobenthos wurde gemäss der Methode von LUBINI et al. (2014) vorgegangen. Die Makrozoobenthosproben wurden direkt nach der Entnahme in 80% Ethanol konserviert und zur weiteren Untersuchung ins Labor verbracht, wo die quantitativen Proben mit Hilfe einer Stereolupe aussortiert und bestimmt wurden. Für die Auswertung wurden nur die Ephemeroptera, Plecoptera und Trichoptera (EPT) berücksichtigt.

Zur Auswertung der Temperaturdaten wurde folgende Software verwendet: StatPlusPro:Mac (AnalystSoft Inc. ©, lineare Regression), PSPP (GNU software Free Software Foundation, Mann-Whitney-Test), R (GNU software Free Software Foundation, multivariate Statistik).

Zur Beurteilung der Verletzlichkeit der Arten gegenüber dem Klimawandel wurden die klimarelevanten ökologischen Eigenschaften (ecological traits) der Arten aus der vorliegenden Felduntersuchung mit denjenigen der in der Schweiz vorkommenden Arten in den Referenzstudien (CONTI et al. 2014, HERSHKOVITZ et al. 2015) verglichen.

# Resultate

## Zusammensetzung der Fauna und Abhängigkeit von thermischen Parametern

Bei den im Fokus stehenden Ephemeroptera (Eintagsfliegen), Plecoptera (Steinfliegen) und Trichoptera (Köcherfliegen) (EPT) sind 99 Arten als Larven und/oder Imagines nachgewiesen worden (Tab. 1).

Tab. 1: Übersicht der Zusammensetzung der Fauna der Ephemeroptera, Plecoptera und Trichoptera. Die Einstufung der Arten erfolgte anhand der europäischen Datenbank [www.freshwaterecology.info](http://www.freshwaterecology.info) sowie eigener auf die schweizerischen Verhältnisse angepassten Einstufungen.

| Taxon         | Anzahl Arten | kaltstenotherme Arten | krenobionte Arten | krenophile Arten | Endemische Arten |
|---------------|--------------|-----------------------|-------------------|------------------|------------------|
| Ephemeroptera | 11           | 4                     | 0                 | 0                | 2                |
| Plecoptera    | 40           | 33                    | 7                 | 4                | 6                |
| Trichoptera   | 48           | 31                    | 17                | 9                | 9                |

Die Anzahl aller EPT- sowie der Trichoptera-Arten nahm mit zunehmender Höhe der Quellen signifikant ab. Mit steigender Jahresmitteltemperatur (Abb. 3) sowie wachsender Distanz zu vermuteten Permafrostvorkommen nahm die Artenzahl signifikant zu. Die Anzahl der Plecoptera-Arten zeigte jeweils einen vergleichbaren Trend, doch war die Beziehung statistisch nicht signifikant (Tab. 2).

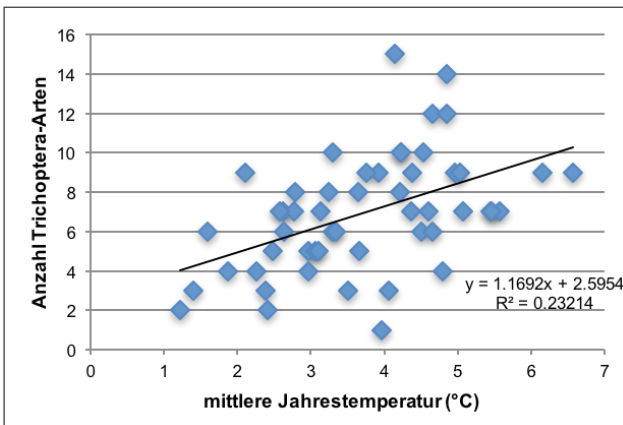
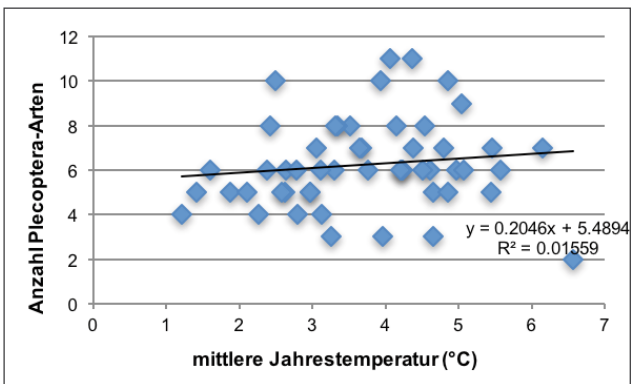
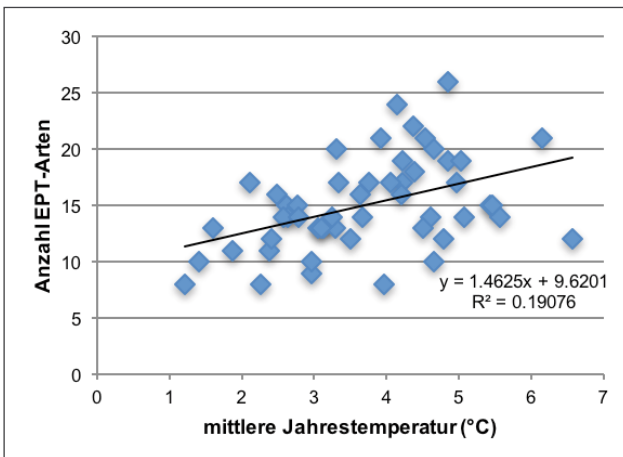


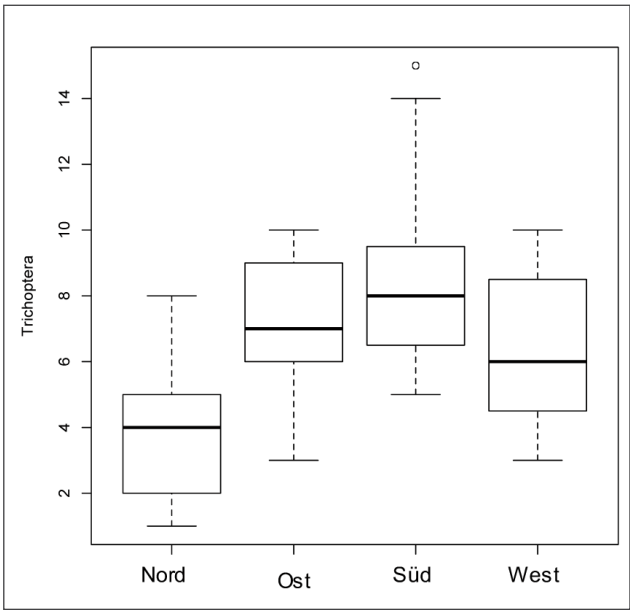
Abb. 3: Beziehung zwischen der Anzahl EPT-, Plecoptera- und Trichoptera-Arten und der mittleren Jahrestemperatur (n=51).

**Tab. 2:** Tabelle der p-Werte aus der Regressionsanalyse der Beziehungen zwischen verschiedenen thermisch wichtigen Parameter und der Anzahl EPT-Taxa. EPT: Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera. Signifikanzniveau: \*\*:  $p < 0.01$ , \*:  $p < 0.05$ .

|               | Meereshöhe | Jahresmittel<br>temperatur | Distanz zu Permafrost |
|---------------|------------|----------------------------|-----------------------|
| EPT           | 0.00919**  | 0.00121**                  | 0.00673**             |
| Ephemeroptera | 0.74173    | 0.50357                    | 0.4963                |
| Plecoptera    | 0.09077    | 0.37787                    | 0.22167               |
| Trichoptera   | 0.01263*   | 0.0003**                   | 0.00758**             |

Im Gegensatz zur Anzahl Taxa war die Beziehung zwischen der Dichte der Ephemeroptera, Plecoptera und Trichoptera sowie den thermisch wichtigen Parametern in keinem Fall signifikant.

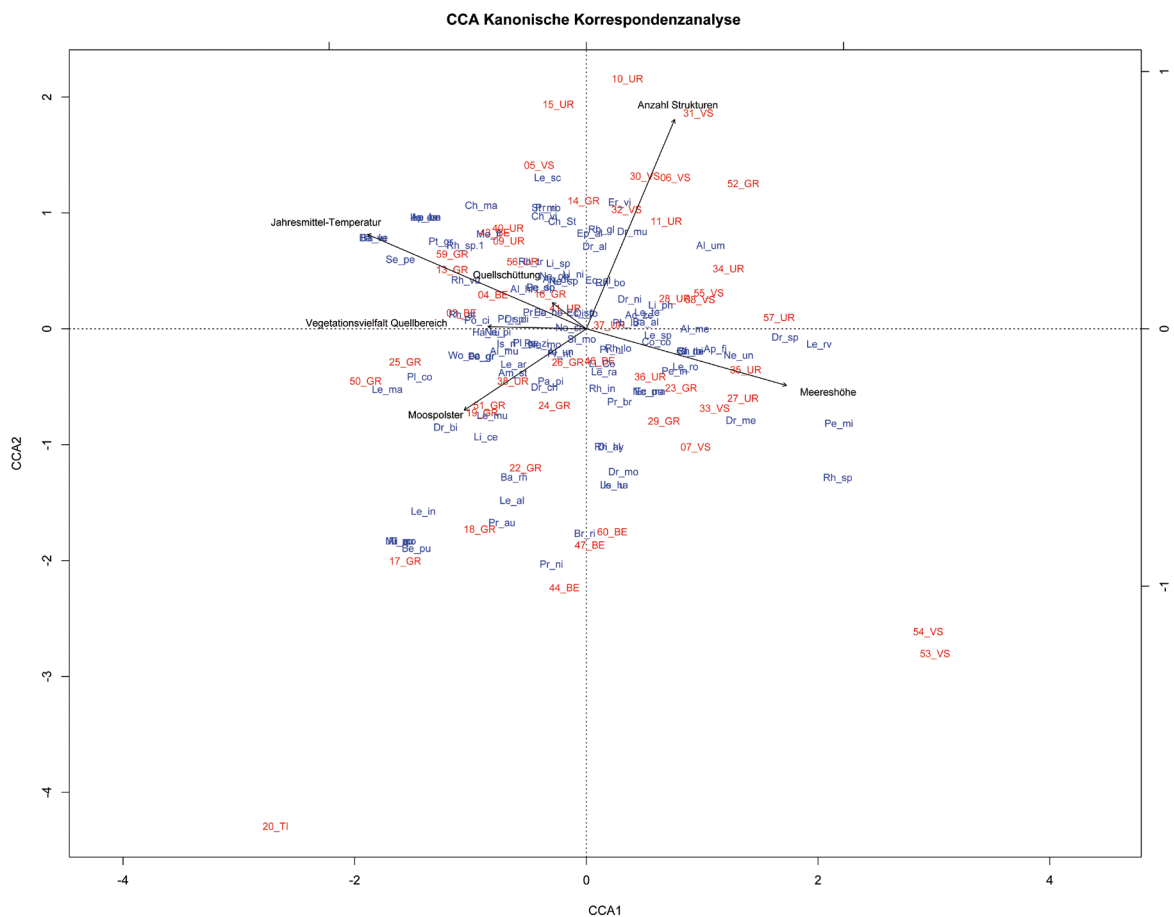
Bei der Anzahl der Taxa der Trichoptera zeigten sich signifikante Unterschiede zwischen Quellen folgender Exposition (Abb. 4): N – S ( $p < 0,01$ ) sowie N – E, N – W und S – W ( $p < 0,05$ ). Für andere Parameter waren die Unterschiede zwischen Quellen verschiedener Exposition nicht signifikant.



**Abb. 4:** Boxplots der Anzahl Trichoptera-Arten in Quellen unterschiedlicher Gelände-Exposition.

### Arten mit besonderer Bindung an kalte Gewässer

Im Triplot der Kanonischen Korrespondenzanalyse (CCA) erwiesen sich die mittlere Jahrestemperatur des Wassers und die Meereshöhe als wichtigste Faktoren. Während die Vektoren dieser beiden Faktoren entgegengerichtet sind, trennt die Anzahl der vorhandenen Strukturen die Quellstandorte und die Arten auf einer von den beiden ersten Faktoren unabhängigen Achse (Abb. 5). Die Quellschüttung und die Vegetationsvielfalt im Quellbereich zeigten eine geringere Bedeutung bei der Auftrennung der Quellstandorte und der Arten.



**Abb. 5:** Kanonische Korrespondenzanalyse (CCA): Triplot der Anzahl EPT-Taxa, der Quellen sowie der Parameter Jahresmittel der Wassertemperatur, Meereshöhe, Quellschüttung, Vegetationsvielfalt, Anzahl Strukturen und Deckung der Moospolster (n=49).

Die Kanonische Korrespondenzanalyse ergab für 27 Arten – 13 Plecoptera- und 14 Trichoptera-Arten – eine Bevorzugung kalter Gewässer und grosser Höhen. Mit 15 Arten (55,6%) gehört mehr als die Hälfte zu den Quellspezialisten: 44,4% Krenobionte (Quellbewohner) und 11,1% Krenophile (quellliebende Arten) (Tab. 3).

Tab. 3 (Seite 209 oben): Plecoptera- und Trichoptera-Arten, die aufgrund der Kanonische Korrespondenzanalyse (CCA) eine starke Bindung an kalte Gewässer zeigen. \*: krenophile Art, \*\*: krenobionte Art. Graue Schrift: Arten mit < 3 Nachweisen. RL-CH: Kategorie Rote Liste der Schweiz; CR: vom Aussterben bedroht, EN: stark gefährdet, VU: gefährdet, NT: potenziell gefährdet, LC: nicht gefährdet (LUBINI et al. 2012).



| Plecoptera (Steinfliegen)     | RL-CH | Trichoptera (Köcherfliegen)      | RL-CH |
|-------------------------------|-------|----------------------------------|-------|
| <i>Dictyogenus fontium</i> ** | NT    | <i>Acrophylax zerberus</i>       | VU    |
| <i>Isoperla lugens</i> **     | CR    | <i>Allogamus mendax/uncatus</i>  | NT/LC |
| <i>Leuctra ameliae</i> **     | EN    | <i>Apatania fimbriata</i> **     | EN    |
| <i>Leuctra dolasilla</i>      | VU    | <i>Conisorophylax consors</i> ** | NT    |
| <i>Leuctra ravizzai</i>       | CR    | <i>Cryptothrix nebulicola</i> *  | NT    |
| <i>Leuctra rosinae</i>        | LC    | <i>Drusus alpinus</i> **         | EN    |
| <i>Leuctra rauscheri</i> *    | NT    | <i>Drusus melanchaetes</i> **    | VU    |
| <i>Leuctra schmidi</i>        | EN    | <i>Drusus monticola</i> *        | NT    |
| <i>Leuctra teriolensis</i>    | LC    | <i>Drusus muelleri</i> **        | VU    |
| <i>Nemoura undulata</i>       | CR    | <i>Drusus nigrescens</i> **      | VU    |
| <i>Nemoura sinuata</i> **     | NT    | <i>Ernodes vicinus</i> **        | NT    |
| <i>Protonemura brevistyla</i> | LC    | <i>Rhyacophila bonaparti</i> **  | VU    |
| <i>Protonemura nimborella</i> | VU    | <i>Rhyacophila glareosa</i>      | NT    |
|                               |       | <i>Rhyacophila intermedia</i>    | LC    |

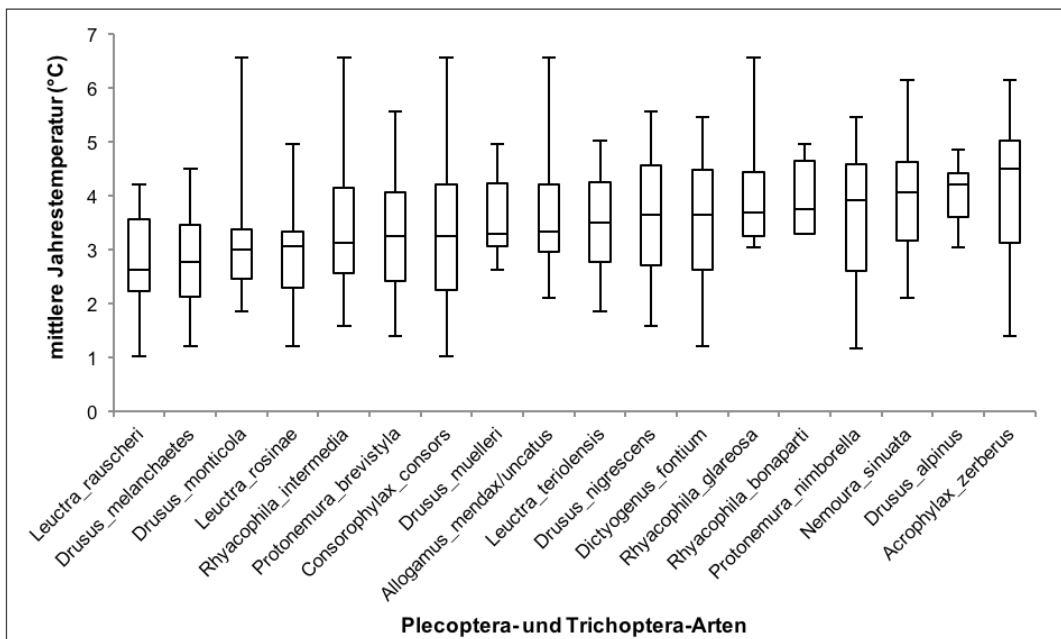


Abb. 6: Boxplots der mittleren Jahrestemperatur in den Quellen mit Vorkommen der an kalte Gewässer angepassten Plecoptera- und Trichoptera-Arten.

Für die 18 Arten mit mindestens 3 Nachweisen wurde die mittlere Jahrestemperatur aller Quell-Lebensräume mit Vorkommen ermittelt. *Leuctra rauscheri*, *Drusus melanchaetes*, *Drusus monticola* und *Leuctra rosinae* besiedelten die kältesten Quellen (< 3.1°C) und bei insgesamt 14 Arten lag der Median der Jahresmitteltemperaturen unter 4°C (Abb. 6).

## Diskussion

Die Trichoptera (Köcherfliegen) mit 48 Arten und die Plecoptera (Steinfliegen) mit 40 Arten besaßen wie erwartet einen deutlich höheren Artenreichtum als die Ephemeroptera ( Eintagsfliegen) (11 Arten). Unter den Letzteren existieren in den Alpen keine typischen Quellbewohner (ERMANN 2002, LUBINI et al. 2012, MAIOLINI et al. 2011) und die Vorkommen der meisten Arten konzentrieren sich in der Schweiz auf tiefere Lagen (SARTORI & LANDOLT 1999). Der Anteil der krenobionten und krenophilen Arten in dieser Untersuchung beträgt 47% der in der Schweiz nachgewiesenen 79 EPT-Arten mit Quellbindung (KÜRY 2015). In der Regel wurden die Lebensgemeinschaften von kaltstenothermen, resp. krenobionten und krenophilen Arten dominiert, wobei deren Anteil bei den Köcherfliegen am grössten war (STAUDACHER & FÜREDER 2006, REISS & CHIFFLARD 2015). Unter den Arten mit starker Quellbindung befanden sich überproportional viele gefährdete und national prioritäre Arten sowie Alpenendemiten, besonders in Quellen mit einer Höhe über 2000 m ü. NN.

## Thermisch wichtige Umweltparameter

Die gegensätzlichen signifikanten Korrelationen zwischen Höhe, Temperatur und Distanz zum Permafrost sowie dem Artenreichtum der Trichoptera und der EPT bestätigen die Bedeutung der Temperatur als Schlüsselfaktor für die Diversität und Zusammensetzung der Lebensgemeinschaften in Quellen (MYERS & RESH 2002, BARQUIN & DEATH 2011, STAUDACHER & FÜREDER 2007, WARD & STANDFORD 1982, WIGGER et al. 2015). Dass die signifikanten Beziehungen auch für die Mitteltemperatur der beiden Halbjahre nachgewiesen wurden, zeigt, dass es keine jahreszeitlichen Effekte gibt. Im Gegensatz zur Temperatur schien das Strukturangebot nur eine untergeordnete Bedeutung für den Artenreichtum der EPT zu haben. Es kann aber entscheidend sein für die Zusammensetzung der Artengemeinschaft (ERMAN 2002).

Die über die gesamte Temperaturspanne einheitlichere Artenzahl bei den Plecoptera zeigt, dass diese Insektenordnung im Unterschied zu den Trichoptera mehr Arten umfasst, die an sehr tiefe Temperaturen angepasst sind, und bestätigt ihre Bevorzugung niedriger ausgeglichener Temperatur (LUBINI et al. 2012, ROBINSON et al. 2010). Im Gegensatz dazu sind bei den Trichoptera stark kälteangepasste Arten wie *Drusus melanchaelis* bekannt, die typische Bewohner hoch gelegener, kalter, Quellen sind (Füeder et al. 2001, Füeder et al. 2005, Graf et al. 2005). Offen bleibt dabei die Frage, ob die kälteangepassten Arten höhere Temperaturen aus physiologischen Gründen nicht ertragen oder ob die Änderung der Zusammensetzung der Gemeinschaft sowie weitere Umweltfaktoren für das Fehlen in wärmeren Gewässerbereichen verantwortlich sind.

Aufgrund der fehlenden statistischen Beziehungen mit der Temperatur dürften die Abundanz und die Dichte der EPT im Gegensatz zum Artenreichtum nicht von der Temperatur, sondern in erster Linie von Parametern wie den geologischen Verhältnissen, dem kleinräumigen Strukturangebot, dem Nahrungsangebot oder den Fliessverhältnissen beeinflusst sein.

Das Fehlen eines signifikanten Zusammenhangs zwischen dem Reichtum krenophiler und krenobionter Arten sowie der Temperatur bestätigt, dass für die Habitatspräferenzen der Quellbewohner auch andere Faktoren wie zum Beispiel Konkurrenz mit anderen Arten entscheidend sind (CANTONATI

et al. 2006, FISCHER 1996). Zudem wird dies durch das Vorkommen typischer kälteangepasster Arten mit Habitatschwerpunkt in Bachoberläufen gestützt (CANTONATI et al. 2006, DALLAS & ROSS-GILLESPIE 2015). Für die Unterschiede der Anzahl Trichoptera in Quellen verschiedener Exposition dürfte ebenfalls die Temperatur verantwortlich sein, denn die Jahresmitteltemperaturen zeigten ein ähnliches, vermutlich auf Einstrahlung und Dauer der Schneebedeckung zurückzuführendes Muster (KÜRY et al. 2017).

Die aus der CCA resultierenden Arten hoch gelegener und kalter Quellen dieser Feldstudie stimmen mit den auf der Basis der ökologischen Eigenschaften (traits) ermittelten klimaverletzlichen Arten bei CONTI et al. (2014) und HERSHKOVITZ et al. (2015) überein. Unter den am stärksten kälteangepassten Arten befinden sich mit *Leuctra rosinae*, *L. rauscheri*, *L. teriolensis* und *Protonemura brevistyla* vier Plecoptera- sowie mit *Allogamus mendax/uncatus*, *Consororophlyax consors*, *Drusus melanchaetes*, *D. monticolus*, *D. muelleri*, *D. nigrescens*, und *Rhyacophila intermedia* sieben Trichoptera-Arten.

## Auswirkungen des Klimawandels auf die EPT

Als Folge des Klimawandels werden in alpinen Quellen Arealverschiebungen durch die Einwanderung wärmetoleranter und durch die Abwanderung oder das Aussterben kaltstenothermer Arten erwartet. Diese verändern die Zusammensetzung der ursprünglichen Lebensgemeinschaft markant (DALLAS & ROSS-GILLESPIE 2015, TIerno DE FIGUEROA et al. 2010). Es kommt zur Veränderung der Artenvielfalt mit beispielsweise einer Zunahme von Generalisten und einem Rückgang kälteadaptierter Arten (BROWN et al. 2007, KHAMIS et al. 2014). Zu erwarten sind auch Verluste der genetischen Vielfalt (BALINT et al. 2011).

Die neue Zusammensetzung der Lebensgemeinschaften bringt neue Konkurrenzverhältnisse hervor, welche die Fitness der ansässigen Arten reduzieren können (ALEXANDER et al. 2015). Durch neu zugewanderte Arten kann beispielsweise ein zunehmender Räuberdruck zum Aussterben von Arten führen (KHAMIS et al. 2014). In der Summe wirkt sich der Klimawandel nicht nur auf die trophischen Verhältnisse aus, sondern auf die übrigen biologischen Interaktionen im aquatischen Ökosystem (YANG & RUDOLF 2010). So kann der Wegfall von Synchronizität der Abläufe im ökologischen Netzwerk Probleme bereiten (WALTHER 2010). Zusätzliche Stressoren wie Landnutzung können die Klimaerwärmung verschärfen (PIGGOT et al. 2015), sind aber noch wenig erforscht (WOODWARD et al. 2010). Zu berücksichtigen sind auch Auswirkungen auf angrenzende terrestrische Lebensgemeinschaften, die sich von aquatischen Insekten ernähren (JONSSON et al. 2015).

Kleinräumig können Abwanderungen in höhere Lagen oder stärker beschattete Gewässer auftreten (DOHET et al. 2015). Dazu gehört auch die Verkleinerung von Verbreitungsarealen (BHOWMIK & SCHÄFER 2016, GIERSCH et al. 2014). In den Alpen wird bei den kaltstenothermen Arten eine Verschiebung nach Norden und Osten prognostiziert (DOMISCH et al. 2013). Besonders verletzlich sind Arten an der Grenze ihres Verbreitungsareals, die unter suboptimalen Bedingungen leben, sowie seltene Arten und Endemiten (HERING et al. 2009; HERSHKOVITZ et al. 2015, CONTI et al. 2014). Zu diesen gehören Plecoptera (Steinfliegen), deren Hauptverbreitung in den Alpen oder im Jura liegt. In der Schweiz sind dies *Leuctra sesvenna*, *Leuctra ameliae*, *Nemoura sinuata*, *Perlodes jurassicus* (TIerno DE FIGUEROA et al. 2010). Erste Beobachtungen zur Verschiebung von Plecoptera-Arten



in höhere Lagen wurden in Fließgewässern des Schweizer Nationalparks dokumentiert (KNISPEN & LUBINI 2015). Bei den Trichoptera (Köcherfliegen) gehört eine Gruppe besonders verletzlichster Arten zur Gattung *Drusus* mit ebenfalls einem hohen Anteil an Endemiten (WARINGER et al. 2010). Weitere Auswirkungen des Klimawandels sind Veränderungen der Niederschläge (BENISTON 2005, BROWN et al. 2007) und betreffen deren Intensität, Frequenz, jahreszeitliche Verteilung sowie die Dauer und das Ausmass der Schneebedeckung. In Quellen wird aufgrund der in CH2014-IMPACTS (2014) erwarteten kleineren Schneedecke und vermehrter Regenereignisse in den Wintermonaten mit höheren Temperaturen in den Quellen gerechnet. Eine weitere mögliche Folge ist aufgrund für die Schweiz erarbeiteter Szenarien das Trockenfallen von Quellen im Spätsommer, was in der Regel zu einer Reduktion des Artenreichtums im Vergleich mit permanent schüttenden Quellen führt (ERMAN & ERMAN 1995).

Die Prognosen für andere Gebiete der Alpen gehen von vergleichbaren Änderungen von Temperatur und jährlicher Niederschlagsverteilung wie in den Schweizer Alpen aus (BAYERISCHES STAATSMINISTERIUM FÜR UMWELT UND VERBRAUCHERSCHUTZ 2017). Da den möglichen Beeinträchtigungen der EPT in erster Linie Einschätzungen aufgrund der ökologischen Eigenschaften (ecological traits) der Arten zugrunde liegen, dürften die Resultate dieser Studie auch auf vergleichbare Quell-Lebensräume anderer Gebiete übertragbar sein.

## **Schlussfolgerungen, Ausblick**

Im Zusammenhang mit den Klimaveränderungen ist es aus der Sicht des Naturschutzes wichtig, nicht nur das Ausmass der Prozesse selbst einzuschätzen, sondern auch das Ausmass ihrer Auswirkungen auf die Arten und Lebensgemeinschaften. Da es sich mehrheitlich um Arten der Roten Liste und um National Prioritäre Arten handelt, sind aufgrund des Natur- und Heimatschutzgesetzgebung Massnahmen gefordert.

Obwohl noch zahlreich vorhanden, müssen die Quell-Lebensräume der subalpinen und alpinen Stufen einem besonders strengen Schutz unterstellt werden. Auf eine Fassung weiterer Quellen ist möglichst vollständig zu verzichten, auf Alpweiden sind Quell-Lebensräume während der Bestossung auszuzäunen und Quellwasser ist von einer Verwendung zur Beschneidung von Wintersportpisten auszuschliessen. Zur Umsetzung dieser Massnahmen wird empfohlen, Naturschutzzonen in grösseren Quellgebieten einzurichten und eine Alplanung zu fördern, in deren Rahmen empfindliche Flächen von einer Bestossung ausgenommen werden.

## **Dank**

Das Projekt wurde im Rahmen des Pilotprogrammes zur Anpassung an den Klimawandel durchgeführt und durch das Bundesamt für Umwelt BAFU gefördert. Es wurde zudem finanziell unterstützt vom Gewässer- und Bodenschutzlabor, Kantons Bern, vom Amt für Natur und Umwelt, Kanton Graubünden und vom Amt für Umwelt, Kanton Uri. Wir danken den Projektbegleitern Thomas Probst, Stephan Lussi, Vinzenz Maurer, Josef Hartmann, Simone Jakob, Alexander Imhof, Jacqueline von Arx.

Bei den Feldarbeiten und bei den Auswertungen der Daten haben uns unterstützt: Amélie Ritschl, Kathrin Baumann, Lucas Blattner, Susanne Felder, Manuel Freiburghaus, Christian Imesch, Benjamin Misteli, Michèle Plag, Inès Röthele, Helen Rutishauser, Elmar Scheiwiller, Remo Wüthrich.

## Literatur

- ALEXANDER, J.M., J.M. DIES & J.M. LEVINE (2015): Novel competitors shape species' responses to climate change. *Nature*, 525: 515–518.
- BALINT, M., S. DOMISCH, C.H.M. ENGELHARDT, P. HAASE, S. LEHRIAN, J. SAUER, K. THEISSINGER, S.U., PAULS & C. NOWAK (2011): Cryptic biodiversity loss linked to global climate change. *Nature climate change* 1: 313–318.
- BARQUIN, J. & R. G. DEATH (2011): Downstream changes in spring-fed stream invertebrate communities: the effect of increased temperature range? *Journal of Limnology* 70 (Suppl 1): 134–146.
- BAYERISCHES STAATSMINISTERIUM FÜR UMWELT UND VERBRAUCHERSCHUTZ (HRSG.) (2017): Bayerische Klima-Anpassungsstrategie 2016. Downlad verfügbar: <http://www.stmuv.bayern.de/themen/klimaschutz/index.htm>.
- BENDERITTER, Y., B. ROY & A. TABBAGH (1993): Flow characterization through heat transfer evidence in a carbonate fractured medium: First approach. *Water resources research* 29 (11): 3741–3947.
- BENISTON, M. (2005): Mountain Climates and Climatic Change: an Overview of Processes Focusing on the European Alps. *Pure and Applied Geophysics* 162 (8-9): 1587–1606.
- BENISTON, M. 2006: Mountain weather and climate: A general overview and a focus on climatic change in the Alps. *Hydrobiologia* 562: 3–16.
- BHOWMIK, A.K. & R.B. SCHÄFER (2016): Large Scale Relationship between Aquatic Insect Traits and Climate. *PLOs one* 10 (6): e0130025.
- BRITTAİN, J. E. (1991): Life history characteristics as a determinant of the response of mayflies and stoneflies to man-made environmental disturbance (Ephemeroptera, and Plecoptera). In: Alba\_Tercodor J. & Sanchez-Ortega A. 1991. Overview and strategies of Ephemeroptera and Plecoptera. S. 539–546. Sandhill Crane Press Gainesville, Florida U.S.A.
- BRITTAİN, J.E. (2008): Mayflies, Biodiversity and Climate Change. In: Hauer F.R., J.A, Stanford & R.L. Newell (eds.) *International Advances in the Ecology, Zoogeography, and Systematics of Mayflies and Stoneflies*. S. 1- 14. University of California Press Berkeley, Los Angeles, London.
- BRITTAİN, J.E. & S.J. SALTVEIT (1989): A Review of the effect of river regulation on mayflies (Ephemeroptera). *Regulated Rivers: Research & Management*, Vol. 3: 191–204.
- BROWN, L.E., D.M. HANNAH & A.M. MILNER (2007): Vulnerability of alpine stream biodiversity to shrinking glaciers and snowpaks. *Global Change Biology*. 13: 958–966.
- BROWN, L.E., R. CÉRÉGHINO & A. COMPIN (2009): Endemic freshwater invertebrates from southern France: Diversity, distribution and conservation implications. *Biological Conservation* 142:2613–2619.
- BURGHERR, P., J. V. WARD & C. T. ROBINSON (2002): Seasonal variation in zoobenthos across habitat gradients in an alpine glacial floodplain (Val Roseg, Swiss Alps). *Journal of the North American Benthological Society* 21: 561–575.
- CANTONATI, M., R. GERECKE & E. BERTUZZI (2006): Springs of the Alps - sensitive ecosystems to environmental change: from biodiversity assessments to long-term studies. *Hydrobiologia* 562: 59–96.
- CANTONATI, M., E. BERTUZZI & D. SPITALE (2007): The spring habitat: biota and sampling methods.

- Monografie del Museo Tridentino di Scienze Naturali, Vol. 4. Trento.
- CH2014-IMPACTS (2014): Toward Quantitative Scenarios of Climate Change Impacts in Switzerland, published by OCCR, FOEN, MeteoSwiss, C2SM, Agroscope, and ProClim, Bern.
- CONTI, L., A. SCHMIDT-KLOIBER, G. GRENOUILLET & W. GRAF (2014): A trait-based approach to assess the vulnerability of European aquatic insects to climate change. *Hydrobiologia* 721: 297-315.
- DALLAS, H.F. & V. ROSS-GILLESPIE (2015): Sublethal effects of temperature on freshwater organisms, with special reference to aquatic insects. *Water SA* 41 (5): 712-726.
- DOHET, A., D. HLUBIKOVA, C.E. WETZEL, L. L'HOSTE, J.F. IFFLY, L. HOFMANN & L. ECTOR (2015): Influence of thermal regime and land use on benthic invertebrate communities inhabiting head-water streams exposed to contrasted shading. *Science of the Total Environment* 505: 1112-1126.
- DOMISCH, S., M.B. ARAUJO, N. BONADA, S.U. PAULS, S.C., JÄHNIG & P. HAASE (2013): Modelling distribution in European stream macroinvertebrates under future climates. *Global Change Biology* 19: 752-762.
- EEA EUROPEAN ENVIRONMENT AGENCY (2012): Climate change, impacts and vulnerability in Europe 2012. An indicator based report. EEA, Copenhagen.
- ELLIOTT, J.M. (1987): Life cycle and growth of *Leuctra geniculata* (Stephens) (Plecoptera: Leuctridae) in the river Leven. *Entomol. Gazette* 38: 129-136.
- ERMAN, N.A. (2002): Lessons from a Long-term Study of Springs and Spring Invertebrates (Sierra Nevada, California, U.S.A.) and Implications for Conservation and Management. Conference proceedings. Spring-fed Wetlands: Important Scientific and cultural Resources of the Intermountain Region.
- ERMAN, N.A. & D.C. ERMAN 1995: Spring Permanence, Trichoptera Species Richness, and the Role of Drought. *Journal of the Kansas entomological Society* 68 (2) suppl. 50-64.
- EVERALL, N. C., M. F. JOHNSON, R. L. WILBY & C. J. BENNETT (2015): Detecting phenology change in the mayfly *Ephemera danica*: Responses to spatial and temporal water temperature variations. *Ecological Entomology* 40: 95-105.
- FIGURA, S., D.M. LIVINGSTONE, E. HOEHN & R. KIPFER (2013): Klima und Wasser – Rückblicke und Vorhersagen von Temperatur und Sauerstoff mittels historischer Aufzeichnungen. *Aqua & Gas* 7/8: 28-33.
- FISCHER, J. (1996): Bewertungsverfahren zur Quellfauna. *Crunoecia* 5: 227-240.
- FRUTIGER, A. & A. IMHOF (1997): Life cycle of *Dinocras cephalotes* and *Perla grandis* (Plecoptera: Perlidae) in different temperature regimes. In: Landolt, P. & M. Sartori (eds.) *Ephemeroptera & Plecoptera. Biology- Ecology-Systematics*: 34-43. Mauron+Tinguely & Lachat SA, Fribourg.
- FÜREDER L., C. SCHÜTZ, M. WALLINGER & R. BURGER (2001): Physico-chemistry and aquatic insects of a glacier-fed and a spring-fed alpine stream. *Freshwater Biology* 46: 1673-1690.
- FÜREDER L., M. WALLINGER & R. BURGER (2005): Longitudinal and seasonal pattern of insect emergence in alpine streams *Aquatic Ecology* 39: 67-78.
- GEIGER, S. T., J. M. DANIELS, S. N. MILLER & J. W. NICHOLAS (2014): Influence of rock glaciers on stream hydrology in the La Sal Mountains, Utah. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 46: 645-658.
- GIERSCH, J.J., S. JORDAN, G. LUIKART, L.A., JONES, F.R., HAUER & C.C. MUHFELD (2014): Climate-induced range contraction of a rare alpine aquatic invertebrate. *Freshwater Science*: 34(1): 53-65.
- GRAF, W., V. LUBINI & U.S. PAULS (2005): Larval description of *Drusus muelleri* McLachlan, 1868 (Trichoptera: Limnephilidae) with some notes on its ecology and systematic position within the genus *Drusus*. *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology* 41 (2): 93-98.
- HARPER, M.P. & B.L. PECHARSKY (2006): Emergence cues of a mayfly in a high-altitude stream ecosystem.

- tem: potential response to climate change. *Ecological Applications* 16 (2): 612-621.
- HERING, D., A. SCHMIDT-KLOIBER, J. MURPHY, S. LÜCKE, C. ZAMORA-MUNOZ, M.J. LOPEZ-RODRIGUEZ, T. HUBER & W. GRAF (2009): Potential impact of climate change on aquatic insects: A sensitivity analysis for European caddisflies (Trichoptera) based on distribution patterns and ecological preferences. *Aquatic Sciences* 71: 3-14.
- HERSHKOVITZ, Y., V. DAHM, A. W. LORENZ & D. HERING (2015): A multi-trait approach for the identification and protection of European freshwater species that are potentially vulnerable to the impacts of climate change. *Ecological Indicators* 50: 150-160.
- JONSSON, M., R. HEDSTRÖM, K. STENROTH, E. R. HOTCHKISS, F.R. VASCONCELOS, J. KARLSSON & P. BYSTRÖM (2015): Climate change modifies the size structure of assemblages of emerging aquatic insects. *Freshwater Biology* 60: 78-88.
- KHAMIS, K., D. M. HANNAH, L.E. BROWN, R. TIBERTI & A. M. MILNER (2014): The use of invertebrates as indicators of environmental change in alpine rivers and lakes. *Science of the Total Environment* 493: 1242-1254.
- KNISPEN, S. & V. LUBINI (2015): Assessing the stability of stonefly (Plecoptera) biodiversity in the Swiss National Park. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 88: 257-271.
- KÜRY, D. (2015): Quell-Lebensräume – unbekannt und bedroht. *Aqua Viva* 57(3):17-21.
- KÜRY, D., V. LUBINI, & P. STUCKI (2017): Temperature patterns and factors governing thermal response in high elevation springs of the Swiss Central Alps. *Hydrobiologia* 793:185–197.
- LILLEHAMMER, A. (1985): Temperature influence on egg incubation period and nymphal growth of the stoneflies *Leuctra digitata* and *L. fusca* (Plecoptera: Leuctridae). *Entomologia Generalis* 11: 059-067.
- LILLEHAMMER, A., J.E. BRITAIN, S.J. SALTVEIT, P.S. NIELSEN (1989): Egg development, nymphal growth and life cycle strategies in Plecoptera. *Holarctic Ecology* 12: 173-186.
- LUBINI, V., S. KNISPEN, M. SARTORI, H. VICENTINI & A. WAGNER (2012): Rote Listen Eintagsfliegen, Steinfliegen, Köcherfliegen. Gefährdete Arten der Schweiz, Stand 2010. Bundesamt für Umwelt, Bern, und Schweizer Zentrum für die Kartographie der Fauna, Neuenburg. Umwelt-Vollzug Nr. 1212: 111 S.
- LUBINI, V., P. STUCKI, H. VICENTINI & D. KÜRY (2014): Bewertung von Quell-Lebensräumen in der Schweiz. Entwurf für ein strukturelles und faunistisches Verfahren. Report for Federal Office for Environment FOE, Berne.
- LUHMANN, A. J., M. D. COVINGTON, A. J. PETERS, S. C. ALEXANDER, C. T. ANGER, J. A. GREEN, A. C. RUNKEL & E. C. ALEXANDER JR. (2011): Classification of thermal patterns at karst springs and cave streams. *Groundwater* 49: 324–335.
- MAIOLINI, B., M. CAROLLI, & L. SILVERI (2011): Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera in springs in trentino (south-eastern alps). *J. Limnol.* 70 (Suppl 1): 122-133.
- MANGA, M. & J. W. KIRCHNER (2004): Interpreting the temperature of water at cold springs and the importance of gravitational potential energy. *Water resources research* 40, W05110, doi:10.1029/2003WR002905.
- MARKARIAN, R.K. (1980): A study of the relationship between aquatic insect growth and water temperature in a small stream. *Hydrobiologia* 75: 91-95.
- MUHFELD, C.C., J.J. GIERSCHE, R.R. HAUSER, G. T. PEDERSON, G. LUIKART, D.P. PETERSON, C.C. DOWNS & D.B. FAGRE (2011): Climate change links fate of glaciers and an endemic alpine invertebrate. *Climate Change* 106: 337-345.
- MYERS, M. & V.H. RESH (2002): Trichoptera and other macroinvertebrates in springs of the Great Basin: species composition, richness, and distribution. *Western North American Naturalist* 62 (1): 1-13.



- NICKUS, U., K. KRAINER, H. THIES & M. TOLOTTI (2015): Blockgletscherabflüsse im Äußeren Hochebenkar – Hydrologie, Wasserchemie und Kieselalgen. In Schallhart, N. & B. Erschbamer (eds), Forschung am Blockgletscher: Methoden und Ergebnisse. Innsbruck Univ. Press, Innsbruck Alpine Forschungsstelle (Obergurgl): Series 4: 117–134.
- OKLAND, B. (1991): Laboratory studies of egg development and diapause in *Isoperla obscura* (Plecoptera) from a mountain stream in Norway. *Freshwater Biology* 25 (3): 485–496.
- PIGGOTT, J.J., C.R. TOWNSEND & C.D. MATTHAEI (2015): Climate warming and agricultural stressors interact to determine stream macroinvertebrate community dynamics *Global Change Biology* 21: 1887–1906.
- PRIER, H. (1985): Untersuchungen über das Temperaturverhalten von Quellen im Grundgebirge des südlichen Schwarzwaldes. *Abhandlungen des geologischen Landesamts Baden-Württemberg* 11: 77–92.
- REISS, M. & P. CHIFFLARD (2015): Hydromorphology and Biodiversity in Headwaters - An Eco-Faunistic Substrate Preference Assessment in Forest Springs of the German subdued Mountains. *INTECH*: 223–258.
- RIVERS-MOORE, N.A., H.F. DALLAS & V. ROSS-GILLESPIE (2012): Life History does matter in assessing potential ecological impacts of thermal changes on aquatic macroinvertebrates. *River Research and Applications* 29: 1100–1109.
- ROBINSON, C.T., B. KAWECKA, L. FÜREDER & A. PETER (2010): Biodiversity of Flora and Fauna in Alpine Waters. Bundi U. (ed) *Alpine Waters* 6: 193–223.
- SARTORI, M. & P. LANDOLT (1999): Atlas de distribution des éphémères de Suisse (Insecta, Ephemeroptera). *Fauna Helvetica* 3. 214 p.
- SCARSBROOK, M., J. BARQUIN & D. GRAY (2007): New Zealand coldwater springs and their biodiversity. *Science for Conservation* 278. Science and Technical Publishing: Wellington; 1–72.
- SMITH, H., P. J. WOOD & J. GUNN (2003): The influence of habitat structure and flow permanence on invertebrate communities in karst spring systems. *Hydrobiologia* 510: 53–66.
- STAUDACHER, K. & L. FÜREDER (2006): Die Entomofauna ausgewählter Quellen der Schütt (Kärnten). *Entomologica Austriaca* 13: 47–56.
- STAUDACHER, K. & L. FÜREDER (2007): Habitat Complexity and Invertebrates in Selected Alpine Springs (Schütt, Carinthia, Austria). *International Review of Hydrobiology* 92 (4–5): 465–479.
- TIERNO DE FIGUEROA, T.J.M., M.J. LOPEZ-RODRIGUEZ, A. LORENZ, W. GRAF, A. SCHMIDT-KLOIBER & D. HERING (2010): Vulnerable taxa of European Plecoptera (Insecta) in the context of climate change. *Biodiversity Conservation* 19: 1269–1277.
- URBAN, M.C. (2015): Accelerating extinction risk from climate change. *Science* 348: 571–573.
- VANNOTE, R.L. & B.W. SWEENEY (1980): Geographic analysis of thermal equilibria: conceptual model for evaluating the effect of natural and modified thermal regimes on aquatic insect communities. *The American Naturalist* 115 (5): 667–695.
- WAGNER, R. (1986): Egg development and life cycle of *Chaetopteryx villosa* (Trichoptera). *Holarctic Ecology* 9: 294–300.
- WALTHER, G.-R. (2010): Community and ecosystem responses to recent climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 2019–2024.
- WARD, J. V. & J. STANDFORD (1982): Thermal responses in the evolutionary ecology of aquatic insects. *Annual Review of Entomology* 27: 97–117.
- WARINGER, J., GRAF W., PAULS S.U., PREVISIC A. & M. KUCINIC (2010): A larval key to the Drusinae species (Trichoptera: Limnephilidae) of Austria, Germany, Switzerland and the dinaric western Balkan. *Denisia* 29: 383–406.

- WIGGER, F. W., L. SCHMIDLIN, P. NAGEL & S. VON FUMETTI (2015): Macroinvertebrate assemblages of natural springs along an altitudinal gradient in the Bernese Alps, Switzerland. *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology* 51: 237–247.
- WOODWARD, G., D. M. PERKINS & L.E. BROWN (2010): Climate Change and freshwater ecosystem impacts across multiple levels of organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365:2093–2106.
- YANG, L.H. & V.H.W. RUDOLF (2010): Phenology, ontogeny and the effects of climate change on the timing of species interactions. *Ecology Letters* 13: 1-10.
- ZOLLHÖFER, J. (1997): Quellen – die unbekannten Biotope: erfassen, bewerten, schützen. Bristol Schriftenreihe Band 6, Krypto, Teufen.
- ZWICK, P. & H. ZWICK (2010): Life history and development of *Dictyogenus fontium* (Plecoptera: Perlodidae) in two thermally contrasting streams at Lunz am See, Lower Austria. *Denisia* 29: 459-475.

## **Anschrift der Verfasser**

Dr. Daniel Küry  
Life Science AG  
Greifengasse 7  
4058 Basel  
Schweiz  
daniel.kuery@lifescience.ch

Dr. Verena Lubini  
Eichhalde 14  
8053 Zürich  
Schweiz  
lubini@sunrise.ch

Lic. phil. Pascal Stucki  
Aquabug, C.P. 1643  
2001 Neuchâtel  
Schweiz  
contact@aquabug.ch