Limnologica **29** (1999) 449–464
http://www.urbanfischer.de/journals/limno

LIMNOLOGICA
© by Urban & Fischer Verlag

Fachbereich Biologie (Zoologie) der Philipps-Universität Marburg, Deutschland

Der Einfluß des Bibers (*Castor fiber albicus*) auf die Fauna (Odonata, Mollusca, Trichoptera, Ephemeroptera, Diptera) von Mittelgebirgsbächen in Hessen (Deutschland)

The Influence of the European Beaver (*Castor fiber albicus*) on the Biodiversity (Odonata, Mollusca, Trichoptera, Ephemeroptera, Diptera) of Brooks in Hesse (Germany)

MARK HARTHUN

Mit 6 Abbildungen und 6 Tabellen

Key words: Beaver, *Castor fiber*, invertebrates, Odonata, Mollusca, Trichoptera, Ephemeroptera, Chironomidae, effects on fishes

Abstract

Due to the return of the beaver an increasing number of brooks become restored to a natural condition. It is characterized by an alternation of flowing and standing sectors. In the summer of 1995, different groups of organisms (Odonata, Mollusca, Trichoptera, Ephemeroptera, Diptera) of two brooks in the Spessart mountains (Hesse, Germany) were studied to compare the composition of invertebrates in beaver homeranges and in the non-influenced sectors above. The new living conditions resulted in the disappearance of some species (*Drusus anulatus*, Trich., *Sericostoma personatum*, Trich., *Radix peregra*, Gastr.). Nevertheless the beaver homeranges accommodate a significant higher number of species of dragon flies and damsel flies, molluscs and caddis flies than the brooks above the homeranges. The heterogeneity of natural river systems make a coexistence of running water and silent water organisms possible. The examinations result in a significant higher group dominance of ephemeras (i.p. *Cloeon dipterum*) in a beaver pond than in lenitic sectors conditioned by the gradient without beaver influence. Here the dominance of chironomids was much higher. High current sectors with their characteristic organisms are also present in the beaver homeranges. The higher number of insects is the basis of nourishment for predatory insects and fishes. The potential effects of beaver ponds on fishes are discussed.

1. Einleitung

Über die vom Biber verursachten Veränderungen von Landschaften und Lebensgemeinschaften der Fließgewässer in Europa gibt es nur sehr wenige Arbeiten. Die Ursache liegt in der weitgehenden Ausrottung des Bibers bis vor wenigen Jahren. Die Reliktvorkommen beschränkten sich auf die Auen der großen Ströme, wie z.B. Rhone und Elbe. Dort haben die Biber aufgrund der guten Habitatbedingungen allerdings nur wenige Dämme errichtet. Große Biber-Stauseen waren daher in Europa lange unbekannt. In Finnland simulierte NUMMI (1989) die Entwicklung von Biberstauungen durch künstliche Dämme und beobachtete die Zunahme von Zuckmücken. Die Bedeutung von Biberlebensräumen für Lurche und Kriechtiere beschreiben NITSCHE (1988) und SCHULTE & SCHNEIDER (1989).

In Nordamerika sind wissenschaftliche Arbeiten zu diesem Themenbereich meist am Nutzen für den Menschen orientiert und beschränken sich weitgehend auf jagdbares Wild, Wasservögel und Fische. SPRULES (1941) untersuchte anhand abiotischer Faktoren den Einfluß von Bibern auf die Gruppen der Köcherfliegen, Eintagsfliegen und Steinfliegen in Nordamerika. Im Gegensatz zu ihm weisen CLIFFORD et al. (1993) nach, daß die Evertebratendichte in einem Bibersee zunimmt. Nach HODKINSON (1975) sind nicht die Zuckmücken (Chironomiden) die dominierende Gruppe im Bibersee, sondern die Tipuliden. MC DOWELL & NAIMAN (1986) differenzieren zwischen den einzelnen Ernährungstypen. Danach gewinnen in Biberseen Sammler und Räuber an Bedeutung, die Zahl der Zerkleinerer und Weidegänger nimmt ab. Über Libellen in Biberrevieren gibt es bisher keine umfassenden Untersuchungen. Einige Angaben stammen von MC DOWELL & NAIMAN (1986) bzw. RASMUSSEN (1940). NAIMAN et al. (1986) verglichen den jährlichen Kohlenstoff-Verlust von lotischen Bereichen und Biberstau-

ungen durch Emergenzfänge. In der ehemaligen Sowjetunion untersuchte BARABASH-NIKIFOROV (1959) „symbiotische" Beziehungen des Bibers mit Wirbeltieren und Wirbellosen innerhalb der Biberburgen.

Mittlerweile kommen Biber wieder zunehmend in für sie suboptimalen Gebieten vor. Mit den Wiedereinbürgerungsprojekten in der Eifel von 1981-1989 (SCHULTE 1995) und im Spessart 1987/88 (LANGER 1995) gibt es heute auch im deutschen Mittelgebirge wieder Biber. Die Tiere können diesen meist suboptimalen Lebensraum nur besiedeln, wenn sie ihn entsprechend ihren Ansprüchen an Wassertiefe und Strömungsgeschwindigkeit durch den Bau von Dämmen gestalten. Durch ihre Bauaktivität verwandeln sie kleine Bäche in Ketten von „Biberkolken" (Stauabschnitte, die nicht über die Uferdämme treten; HARTHUN 1997), Stauseen und nicht überformten gefällebedingten Kaskaden und lenitischen Abschnitten. Damit ist die Landschaftsgestaltung in Auenbereichen der kollinen und submontanen Höhenstufe häufig umfangreicher als in Optimalhabitaten. Der Einfluß dieser Bauaktivität auf die Biozönose der Mittelgebirgsbäche ist daher Gegenstand dieser Untersuchung. Besondere Beachtung sollen dabei die während der Biberbesiedlung noch vorhandenen lotischen Bereiche im Bach finden, die neu geschaffenen „Sekundärbäche" (Seeabläufe) sowie der Vergleich von auch ohne Biber vorhandenen gefällebedingt lenitischen Bereichen mit einem Bibersee (siehe auch Abb. 6). Ob eine Temperaturerhöhung des Bachwassers im Spessart kritisch für den Fischbestand sein kann, wird ebenfalls diskutiert. Der Einfluß der Biber auf die Gehölzvegetation im gleichen Gebiet wurde bereits von M. HEURICH untersucht (HARTHUN & HEIDECKE 1998). Eine zusammenfassende Darstellung der Einflüsse der Stauaktivität des Bibers auf physikalische und chemische Parameter findet sich in HARTHUN (2000).

2. Untersuchungsgebiet

Für die Untersuchungen wurde das Zentrum des heutigen Verbreitungsgebietes der Spessartpopulation des Bibers ausgewählt (Abb. 1). Im nördlichen Sandsteinspessart (Hessen)

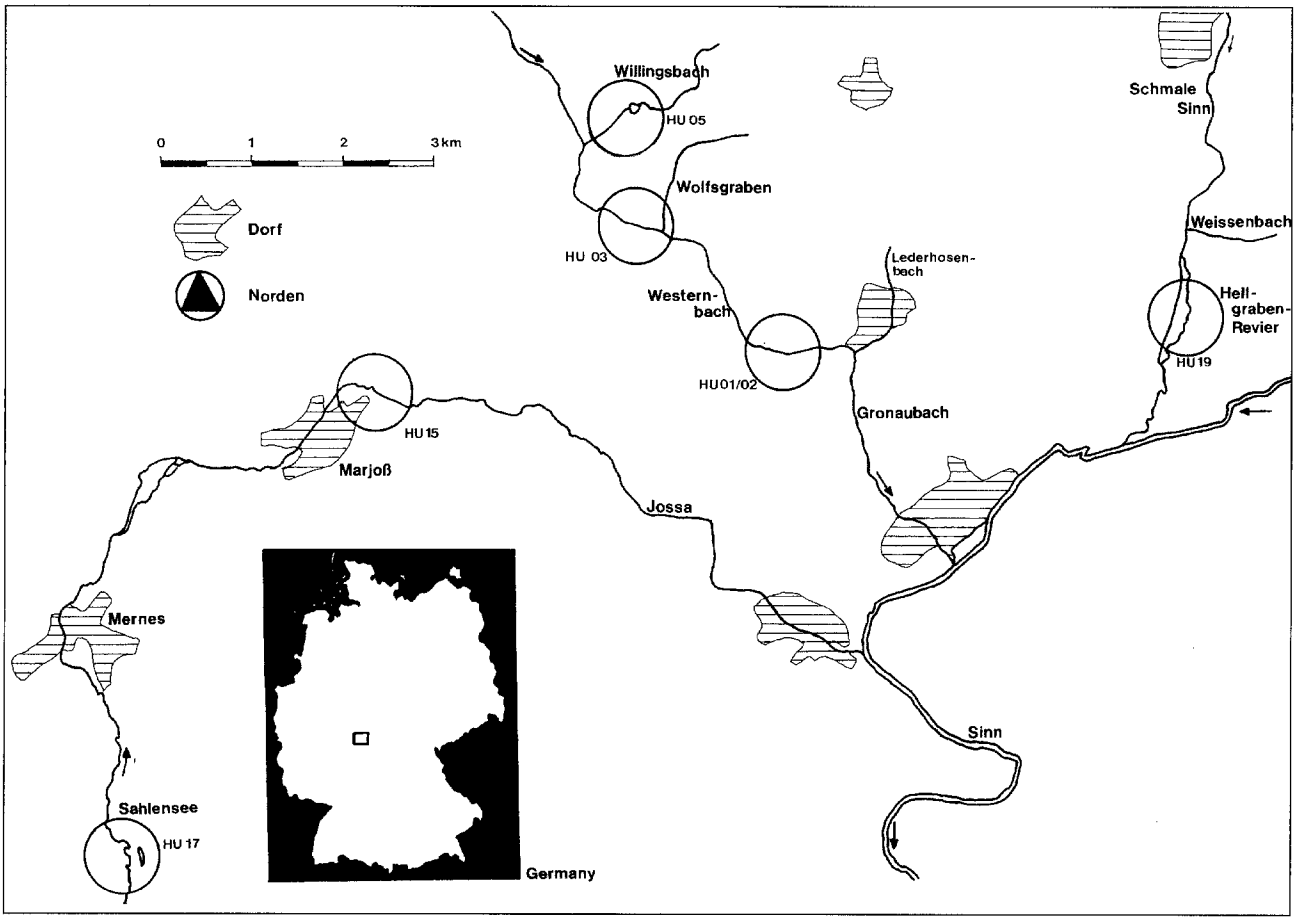


Abb. 1. Lage der untersuchten Biberreviere im Gewässernetz von Jossa und Sinn. Die Abkürzungen (z.B. HU 03) sind Revierbezeichnungen, die von den Biberbetreuern vor Ort verwendet werden.

Fig. 1. Investigation area in the river system of Jossa and Sinn (Spessart, Hesse, Germany). The abbreviations (for instance HU 03) signify the beaver homeranges and are used in the local beaver management.

wurden hier in den Jahren 1987 und 1988 am Westernbach, am Willingsbach und an der Jossa (Zuflüsse der Sinn) 18 Tiere von der Elbe wieder angesiedelt (LANGER 1995). Die Population ist heute auf über 120 Tiere angewachsen. Die Untersuchungen wurden 1995 am Willingbach und an einem Zufluß der Schmalen Sinn durchgeführt.

- **Willingsbach**

Der Willingsbach (Abb. 1) ist ein Carbonatbach (OTTO 1991), der beim Einlauf in das Biberrevier eine Breite von 30 cm und eine Tiefe von nur 2 cm hat. Er ist mit einer Kunststoff-Sohlenverkleidung ausgelegt. Das Gefälle beträgt 2,6%. Innerhalb des Reviers münden mehrere Rinnsale ein, so daß am Revierende eine Gewässerbreite von 1,20 m erreicht wird. Am 11. Oktober 1988 wurden in diesem suboptimalen Lebensraum (vgl. HEIDECKE 1992; Habitat-Index I_H = 28,6%) an einem anthropogen aufgestauten Teich (Willingsgrundweiher, 370 m ü. NN) vier Tiere ausgesetzt. Im Frühjahr 1995 fanden sich oberhalb des Teichs 14 Dämme, die aber größtenteils nicht unterhalten wurden. Es gab 3 Biber-Stauseen, wobei der erste 1 Jahr, der zweite 5 Jahre und der dritte 1 Jahr alt war. Unterhalb des Reviers mündet der Willingsbach in den Westernbach.

- **Zufluß der Schmalen Sinn**

Parallel zur Schmalen Sinn durchzieht ein etwa 1 m breiter, mäandrierender namenloser Nebenarm etwa 2 km lang die Mähwiesen der 200–300 m breiten Aue. Alte Reste von Sandsteinwehren zeugen von seiner früheren Bedeutung für die Bewässerung der Wiesen. Heute sammelt er das Wasser der verschiedenen Entwässerungsgräben und Drainagen der umliegenden landwirtschaftlichen Nutzflächen und führt es der Schmalen Sinn zu, kurz bevor diese in die Sinn mündet. Das Gefälle ist gering (0,11%). Das nach ALTSTÄDT (1989) gut geeignete Revier (I_H = 43,6) wurde 1993 von wandernden Bibern besiedelt und ist ca. 1300 m lang. Im gleichen Jahr begannen die Biber mit dem Bau eines etwa 30 cm hohen Damms in die umliegenden Wiesen hinein. Der so entstandene See hatte zwei Jahre später eine Fläche von etwa 4000 m², gebildet durch einen 140 m langen Damm.

3. Methoden

- **Odonata**

In den Revieren von Hellgraben und Willingsgrund wurde das Artenspektrum von Libellen anhand von Imagines, Exuvien und Larven erfaßt (BELLMANN 1993; FRANKE 1979; HEIDEMANN & SEIDENBUSCH 1993; JÖDICKE 1993). Als Nachweis für die Bodenständigkeit einer Art müssen in den jungen Gewässern regelmäßige Paarungen und Eiablagen ebenfalls herangezogen werden, weil sich bei manchen Arten in der kurzen Zeit noch keine Larven entwickeln konnten. Angaben zum Rote-Liste-Status (RL) beziehen sich nur auf Westdeutschland (CLAUSNITZER et al. 1984). Die Zuordnung zu einem bestimmten Habitatanspruch (rheophil, Ubiquist oder Stillgewässerart) erfolgte nach HEIDEMANN & SEIDENBUSCH (1993).

- **Trichopteren und Mollusken**

Die Larven der Köcherfliegen und die Mollusken wurden Ende Mai und Ende Juli 15 min lang in allen vorhandenen Substrattypen wie Fallaub, Wurzeln, Pflanzen, Totholz, Steinen, Sand und Lehm bis mehrere Zentimeter tief in die Gewässersohle abgesammelt. Darüber hinaus erfolgte eine gezielte Suche in besonders schnell fließenden Bachabschnitten im Biberrevier. Die Bestimmung der Mollusken erfolgte nach BOGON (1990), BROHMER et al. (1937), GEYER (1927), GLÖER & MEIER-BROOK (1994), GLÖER et al. (1992), KERNEY et al. (1983), STRESEMANN (1992) und ZEISSLER (1971), die der Trichopteren nach PITSCH (1993) und WALLACE et al. (1990). Im Ergebnis- und Diskussionsteil wird die Anzahl der so gesammelten Tiere als Maß für die Dichte genommen und auch so bezeichnet, obwohl sich diese Zahl auf die Zeit (30 min) und nicht auf eine Fläche bezieht. Die Angaben zum Rote-Liste-Status der Mollusken beziehen sich auf ANT & JUNGBLUTH (1984, in GLÖER et al. 1992), die der Trichopteren auf KLIMA et al. (1994) und WIDDIG (in press).

- **Diptera, Ephemeroptera, Emergenzfänge**

Für einen Vergleich, inwieweit sich die gefällebedingt im Fließgewässer auftretenden lenitischen Bereiche von einem Bibersee unterscheiden, wurden vom 24. Mai bis 10. September 1995 Emergenzfänge auf dem Hellgraben-Stausee (Abb. 1) und auf zwei unterhalb liegenden, lenitischen Bereichen durchgeführt. Die pyramidenförmigen Fallen mit einer Grundfläche von 0,8 m² wurden an allen Stellen so aufgestellt, daß vergleichbare Wassertiefen (15 cm), Strömungs- und Substratverhältnisse vorlagen. Der Untergrund bestand aus Feinsedimenten. An der Pyramidenspitze befand sich eine Eklektor-Kopfdose, die mit einem Alkohol-Essigsäure-Glycerin-Wasser-Gemisch im Verhältnis 60:5:20:15 gefüllt wurde. Sie wurde einmal pro Woche geleert; die noch lebenden Tiere wurden mit einem Exhauster von der Innenseite der Gaze abgesammelt.

Die erfaßten Trichopteren-Imagines wurden nach MALICKY (1983), MACAN (1973) und TOBIAS & TOBIAS (1981) bestimmt. Bei den Dipteren wurde zwischen Chironomiden und Culiciden differenziert. Andere Familien, wie z.B. die Chaoboriden, Dixiden oder Empididen, kamen nur in geringen Individuenzahlen vor und waren quantitativ zu vernachlässigen. Die Bestimmung der Ephemeropteren-Imagines erfolgte nach STUDEMANN et al. (1992). Die Zuordnung der Ernährungstypen erfolgte nach dem BLF (1995). In den Tabellen wird jeweils nur die Haupt-Ernährungsstrategie genannt.

Für die Ernährungsstrategien werden in der Arbeit folgende Abkürzungen verwendet: WEI = Weidegänger; ZKL = Zerkleinerer; DET = Detritusfresser; AFIL = Aktiver Filtrierer; PFIL = Passiver Filtrierer; RÄU = Räuber; SON = nicht in dieses Schema einstufbar.

4. Ergebnisse

4.1 Einfluß des Bibers auf die Libellen (Odonata)

Die vom Biber geschaffenen Stillgewässer hatten in beiden Revieren eine deutliche Zunahme von Libellenarten zur Folge (Abb. 2). Im Hellgraben-Stausee gab es keine Libellenart, die oberhalb des Biberreviers vorkam, aber im Biberrevier fehlte.

Oberhalb des Reviers kommen an den beiden kleinen Zuflüssen lediglich drei Arten vor: die Blaugrüne Mosaikjung-

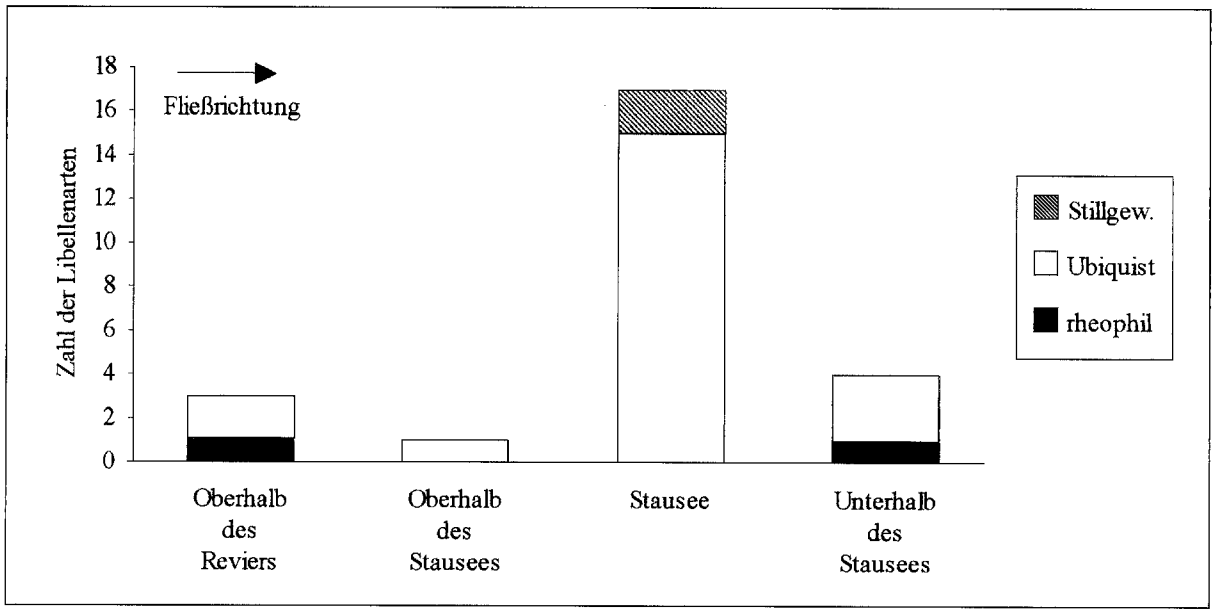


Abb. 2. Änderung der Artenzahl von Libellen im Hellgraben-Revier im Sommer 1995. Dargestellt ist der Anteil anspruchsloser Arten (Ubiquisten), strömungsliebender (rheophiler) Arten und von Stillgewässerarten.

Fig. 2. Number of species of dragon flies and damsel flies in the homerange „Hellgraben" in summer 1995. Shown is the proportion of ubiquitous species and species of running or silent waters.

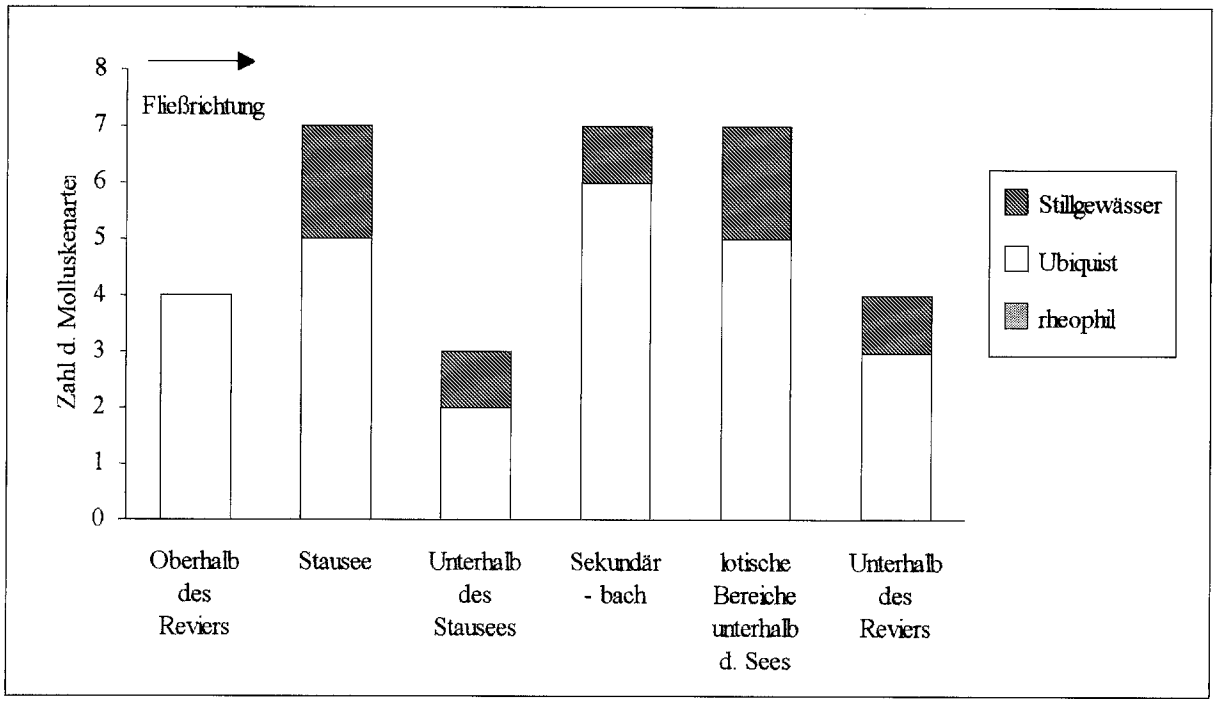


Abb. 3. Änderung der Artenzahl von Mollusken im Hellgraben-Revier im Sommer 1995. Dargestellt ist der Anteil rheophiler Arten, von Ubiquisten und typischen Stillgewässerarten.

Fig. 3. The change of the number of molluscs in the homerange Hellgraben in summer 1995. Shown is the proportion of ubiquitous species and species of running or silent waters.

fer (*Aeshna cyanea*), die Zweigestreifte Quelljungfer (*Cordulegaster boltoni*) und die Frühe Adonislibelle (*Pyrrhosoma nymphula*). Im Hellgraben-Stausee verschwindet die anspruchsvollste dieser drei Arten (*C. boltoni*). Dennoch führt der Anstieg von drei auf 17 (eventuell 21) Arten zur Erhöhung der Artendiversität des Lebensraumes. Der Hellgraben-Bibersee bietet Lebensraum für klassische Pionierarten wie *Libellula depressa* und *Libellula quadrimaculata* sowie für die gefährdete Art (RL 3) *Ischnura pumilio* (Abb. 2; Tab. 1).

Am Willingsbach lebten oberhalb des Reviers keine Libellen. Im Stausee konnten dagegen 10 Arten als bodenständig nachgewiesen werden, vier weitere als Imagines.

4.2 Einfluß des Bibers auf die Schnecken und Muscheln (Gastropoda und Bivalvia)

Die Artenzahl der Mollusken nahm innerhalb der Biberreviere Hellgraben und Willingsgrund deutlich zu (Abb. 3).

Im Hellgraben-Revier leben oberhalb des Reviers nur *Hippeutis complanatus*, *Radix ovata*, *Radix peregra* sowie Pisidien. In beiden Revieren verschwindet im Bibersee *Radix peregra*, die anderswo sowohl in langsam fließenden als auch in stehenden Gewässern vorkommt (GLÖER & MEIER-BROOK 1994), während die anderen Arten weiterhin vorkommen. Häufigste Art im See ist *Gyraulus parvus*, die oberhalb beider Reviere gar nicht vorkommt. Sie ist eine aus

Tabelle 1. Vergleich der Libellenarten in den Biberrevieren Willingsgrund und Hellgraben mit dem Artenspektrum der unbeeinflußten Bachabschnitte oberhalb der Reviere.
Erläuterung: 1 und 4 = Oberhalb des Reviers; 2 und 6 = Bibersee; 3 = Revierende; 5 = oberhalb des Stausees; 7 = unterhalb des Stausees (im Revier); pa = Paarung, ei = Eiablage; lv = Larve; ex = Exuvie; ad = adult; ? = unsichere Bestimmung.

Table 1. Comparison of the Odonata species of the homeranges „Willingsgrund" and „Hellgraben" with the diversity of the non-influenced parts of the brooks above the homeranges.
Explanations: 1 and 4 = Above the homerange; 2 and 6 = beaver pond; 3 = below the homerange; 5 = above the pond; 7 = below the pond (inside of the homerange).

Libellen	**Willingsgrund**			**Hellgraben**			
	1	2	3	4	5	6	7
Aeshna cyanea		pa, ei, lv		lv		ad, lv	ad, lv
Aeshna mixta						pa	
Anax imperator		ei				ei	
Calopteryx splendens		ad					
Calopteryx virgo					ad	ad	ad
Coenagrion puella		ad, lv			ei	ad, lv, ex	ad
Cordulegaster bidentatus			lv				
Cordulegaster boltoni				lv	ad		ei
Cordulia aenea						ex	
Enallagma cyathigerum		ad				ad	
Gomphus pulchellus						ad	
Ischnura elegans		ad, lv				pa	
Ischnura pumilio						ad, lv (?), ex (?)	
Lestes sponsa						ex	
Lestes viridis		lv, ex				ad, lv, ex	ad, lv
Libellula depressa		lv, ex, ei				ad, lv, ex	
Libellula quadrimaculata		lv				ad, lv, ex	
Orthetrum cancellatum		lv					
Platycnemis pennipes		ei, lv				lv	
Pyrrosoma nymphula		ei		lv, pa	ad	ei	ad, lv
Somatochlora metallica		ad (?)			ad		
Sympetrum danae						ad, ex	
Sympetrum sanguineum		ad				pa, ex	
Sympetrum striolatum						ad, ex	
Sympetrum vulgatum						ad, ex	
Summe bodenst. Arten	**0**	**10**	**1**		**3**	**1**	**17 4**
Ohne Nachweis der Bodenständigkeit	**0**	**4**	**0**		**0**	**3**	**4 2**

Tabelle 2. Vergleich der Molluskenarten in den Biberrevieren Willingsgrund und Hellgraben mit dem Artenspektrum der unbeeinflußten Bachabschnitte oberhalb der Reviere.
Erläuterung: 1 und 4 = Oberhalb des Reviers; 2 und 5 = Stausee; 3 und 7 = unterhalb des Sees; 6 = Sekundärbach; 8 = Kaskade unterhalb des Sees; 9 = unterhalb der Staubereiche (Revierende); Ernährungstypen nach BLF (1995). Angegeben ist die Zahl der Tiere, die bei zwei Untersuchungen à 15 min gesammelt wurden.

Table 2. Comparison of the molluscs species in the homeranges "Willingsgrund" and "Hellgraben" with the composition of species in the non-influenced parts of the brooks above the homeranges.
Explanations: 1 and 4 = Above the homerange; 2 and 5 = beaver pond; 3 and 7 = below the pond; 6 = secondary brook; 8 = riffle below the pond; 9 = below all damming ups (end of homerange); feeding types according to BLF (1995). Shown is the number of indiviuals, which were collected during two surveys of 15 minutes.

Mollusken		**Willingsgrund**			**Hellgraben**					
Arten	Ernährungstyp	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Acroloxus lacustris	WEI					2				
Ancylus fluviatilis	WEI			1						
Anisus spirorbis c. f.	WEI								1	
Galba truncatula	WEI/ZKL					3	4		2	
Gyraulus albus	WEI		41			23	17		1	5
Gyraulus parvus	WEI		23			259	52	9	7	5
Hippeutis complanatus	WEI		2		19	1	1		5	
Lymnaea stagnalis	WEI/ZKL		2							
Musculium lacustre	AFIL		136	35			1			
Pisidium sp.	AFIL	11	18	9	357	187	13	51	3	119
Radix auricularia	WEI/ZKL		17							
Radix ovata	WEI		8	1	1	8	49	4	1	2
Radix peregra	WEI/ZKL	3		2	4					
Gesamtartenzahl		**2**	**8**	**5**	**4**	**7**	**7**	**3**	**7**	**4**

Tabelle 3. Vergleich der Trichopterenarten des Biberreviers Willingsgrund mit dem Artenspektrum des oberhalb gelegenen Bachabschnittes.
Erläuterung: 1 = Oberhalb des Reviers; 2 = unterhalb des ersten Stausees; 3 = zweiter Stausee; 4 = dritter Stausee; 5 = unterhalb der Staubereiche (Revierende); Ernährungstyp nach BLF (1995). Die Zahlenangaben kennzeichnen die Anzahl der in zwei 15minütigen Benthosproben aufgenommenen Larven (lv).

Table 3. Comparison of the species of caddis flies in the homerange "Willingsgrund" with the composition of species in the non-influenced part of the brook above the homerange.
Explanation: 1 = Above the homerange; 2 = below the first pond; 3 = second pond; 4 = third pond; 5 = below all damming ups (end of homerange); feeding type according to BLF (1995). Shown ist the number of larvae (lv), which was collected during two surveys of 15 minutes.

Trichopteren		**Willingsgrund-Revier**				
Arten	Ernährungstyp	1	2	3	4	5
Anabolia nervosa	ZKL				1 lv	
Chaetopteryx cf. *villosa*	ZKL	11 lv	10 lv			10 lv
Drusus annulatus	WEI		1 lv			
Holocentropus sp.	RÄU		1 lv			
Hydropsyche angustipennis	PFIL					33 lv
Hydropsyche pellucidula	PFIL					16 lv
Hydropsyche saxonica	PFIL					16 lv
Lype reducta	WEI					1 lv
Plectrocnemia conspersa	RÄU		9 lv			1 lv
Rhyacophila fasciata	RÄU		2 lv			1 lv
Sericostoma personatum	ZKL	6 lv	2 lv			
Anzahl bodenständiger Arten		**2**	**6**	**0**	**1**	**7**

Nordamerika neu eingebürgerte Art (Erstfund bei Speyer 1973; GLÖER & MEIER-BROOK 1994), und findet sich im Biberrevier u.a. am Totholz. Insgesamt leben im Hellgraben-Bibersee fast doppelt so viele Arten wie oberhalb des Reviers, im Willingsgrund-Bibersee viermal so viele (Tab. 2).

4.3 Einfluß des Bibers auf Köcherfliegen (Trichoptera)

Oberhalb des Willingsgrund-Reviers fanden sich nur zwei Köcherfliegenarten (*Sericostoma personatum* und *Chaetopteryx* cf. *villosa*). Im größten und ältesten Bibersee des Reviers konnten keine Trichopteren gefunden werden. Im dritten, einjährigen Stausee gab es einen Einzelfund von *Anabolia nervosa*. Die meisten Arten traten in den lotischen Bereichen am Revierende auf (Tab. 3).

Im Hellgraben-Revier war die Situation anders. Während oberhalb des Reviers fünf Köcherfliegenarten als bodenständig nachgewiesen werden konnten, kamen im Bibersee bis auf eine nicht näher bestimmbare *Limnephilus*-Art alle Arten nicht mehr vor. Dafür konnten hier sechs neue Arten nachgewiesen werden. Das Totholz an Fraßplätzen und im See war von *Lasiocephala basalis* besiedelt.

Da auch im Biberrevier noch zahlreiche lotische Bereiche existieren, kommen auch rheophile Arten vor. Im Willingsgrund-Revier kommen unterhalb des ersten, kleinen Stau-

Tabelle 4. Vergleich der Trichopteren-Arten im Hellgraben-Revier mit dem Artenspektrum des oberhalb gelegenen, unbeeinflußten Bachabschnitts.
Erläuterung: 1 = Oberhalb des Reviers; 2 = Stausee; 3 = unterhalb des Dammes; 4 = lotischer Bereich unterhalb des Dammes; 5 = Sekundärbach; 6 = unterhalb der Staubereiche (Revierende); RLH = Rote Liste Hessen (WIDDIG, in press); Ernährungstyp nach BLF (1995); lv = Larve; ad = Imago; k = leerer Köcher. Die Zahlen kennzeichnen die in zwei 15minütigen Benthosproben aufgenommenen Larven, bzw. die Anzahl der mit Emergenzfallen erfaßten Imagines.

Table 4. Comparison of the species of caddis flies in the homerange "Hellgraben" with the composition of species in the non-influenced part of the brook above the homerange.
Explanation: 1 = Above the homerange; 2 = beaver pond; 3 = below the main dam; 4 = riffle below the main dam; 5 = secondary brook; 6 = below all damming ups (end of homerange); RLH = Red book for Hesse (WIDDIG, in press); feeding type according to BLF (1995); lv = larva; ad = adult; k = empty quiver. Shown is the number of larvae, which was collected during two surveys of 15 minutes, respectivily the number of adults catched by emergence traps.

Trichopteren			**Hellgraben-Revier**					
Arten	RLH	Ernährungstyp	1	2	3	4	5	6
Agraylea sexmaculata	3	SON		38 ad				
Anabolia nervosa		ZKL						18 lv
Beraeodes minutus	3	WEI	3 lv					4 lv
Chaetopteryx c f. villosa		ZKL	16 lv		7 lv			30 lv
Cyrnus trimaculatus		RÄU			3 ad			
Drusus annulatus		WEI	1 lv					
Hydropsyche instabilis		PFIL			1 ad			
Hydropsyche pellucidula		PFIL		1 ad				
Hydropsyche pellucidula - Gr.		PFIL			1 ad			
Hydropsyche siltalai		PFIL				1 lv		
Lasiocephala basalis		WEI		2 k				1 k
Limnephilus lunatus		ZKL		2 ad				7 ad
Limnephilus rhombicus		ZKL						1 ad
Limnephilus sp.		ZKL	3 lv	5 lv	7 lv	6 lv	33 lv	20 lv
Lype phaeopa	V	WEI						1 ad
Lype reducta		WEI						1 ad
Mystacides nigra		DET				2 lv		
Phryganea bipunctata	3	RÄU		2 ad				
Plectrocnemia conspersa		RÄU						3 ad
Polycentropus flavomaculatus		RÄU						3 ad, lv
Polycentropus irroratus	V	RÄU			2 ad			10 ad
Psychomyia pusilla		WEI		2 ad				1 ad
Rhyacophila nubila		RÄU		8 ad				
Sericostoma personatum		ZKL	10 lv					
Anzahl bodenständiger Arten			5	7	6	3	1	12

sees vier Arten hinzu (*Drusus annulatus, Plectrocnemia conspersa, Holocentropus* sp. und *Rhyacophila fasciata*). In den lotischen Bereichen unterhalb des dritten Stausees finden sich *Hydropsyche angustipennis, H. pellucidula* und *H. saxonica* in großer Zahl, sowie *Lype reducta*. So ergibt sich bei einem Vergleich der gesamten Trichopterenzönose oberhalb des Reviers mit der im Biberrevier eine Zunahme von zwei auf 11 Arten. Am Willingsbach gibt es keine Köcherfliegenart, die innerhalb des Biberreviers verschwindet.

Im Hellgraben-Revier sind unterhalb des Dammes *Chaetopteryx* cf. *villosa* und *Limnephilus* sp. wieder vorhanden, neben *Cyrnus trimaculatus, Hydropsyche instabilis, H. siltalai, Mystacides nigra* und *Polycentropus irroratus*, die neu im Untersuchungsgebiet auftreten. Im Bach des Hellgraben-Reviers kommt es so zu einer Zunahme von fünf auf 22 Köcherfliegenarten. Zwei Arten, die oberhalb des Hellgraben-Reviers noch vorhanden sind, kommen im Biberrevier nicht mehr vor. Dabei handelt es sich um die nicht gefährdeten Arten *Drusus annulatus* und *Sericostoma personatum*. Am Revierende fanden sich 12 Arten. Neu waren darunter *Anabolia nervosa, Limnephilus rhombicus, Plectrocemia conspersa, Polycentropus flavomaculatus, Lype phaeopa* und *Lype reducta* (Tab. 4).

Der Anteil der Köcherfliegen (Gruppendominanz) an der Gesamt-Emergenz betrug im Bibersee 2,3% der Gesamtzahl ausgeflogener Insekten. Dies war mehr als in den gefällebedingt lenitischen Bereichen des Baches im weiteren Revierverlauf (0,2% und 1,5%).

4.4 Einfluß des Bibers auf Eintagsfliegen (Ephemeroptera) und Zweiflügler (Diptera)

Bei der quantitativen Erfassung der Emergenz von lenitischen Bereichen im Hellgraben-Revier konnten nur 3 Eintagsfliegen-Arten nachgewiesen werden. Dabei kam es im Biber-Stausee zur Massenentwicklung von *Cloeon dipterum* mit einem Maximum in der 9. Fangwoche. In einem gefällebedingt lenitischen Bereich direkt unterhalb des Dammes traten noch wenige Exemplare auf, am Revierende nur ein Tier (Abb. 4).

Habrophlebia lauta schlüpfte vor allem aus den langsam fließenden Bereichen am Revierende, jedoch nur in geringer Zahl (max. 7 Ind. pro Woche). Im Bibersee und unterhalb des Sees gab es nur je einen Einzelfund. Am Revierende gab es einen Einzelfund von *Ephemera danica*. Der Anteil der Eintagsfliegen an der Gruppendominanz war im Bibersee mit 31,3% wesentlich höher als an allen anderen Probestellen (1,2–1,5%).

Der Anteil der Stechmücken an der Emergenz des Bibersees war mit 4,6% gering. Die größte Zahl von Zuckmücken fand sich an der Probestelle unterhalb des Hellgraben-Staudammes (98,3%, n = 2887), gefolgt von der Probestelle am Revierende (97%, n = 2111). Die geringste Gruppendominanz von Zuckmücken gab es im Bibersee (61,8%, n = 2229) (Abb. 5).

Bei Benthosproben fanden sich in allen Biberseen die räuberischen Larven der Schlammfliege (*Sialis lutaria*), die vor allem im Hellgraben-Stausee sehr hohe Dichten erreichten.

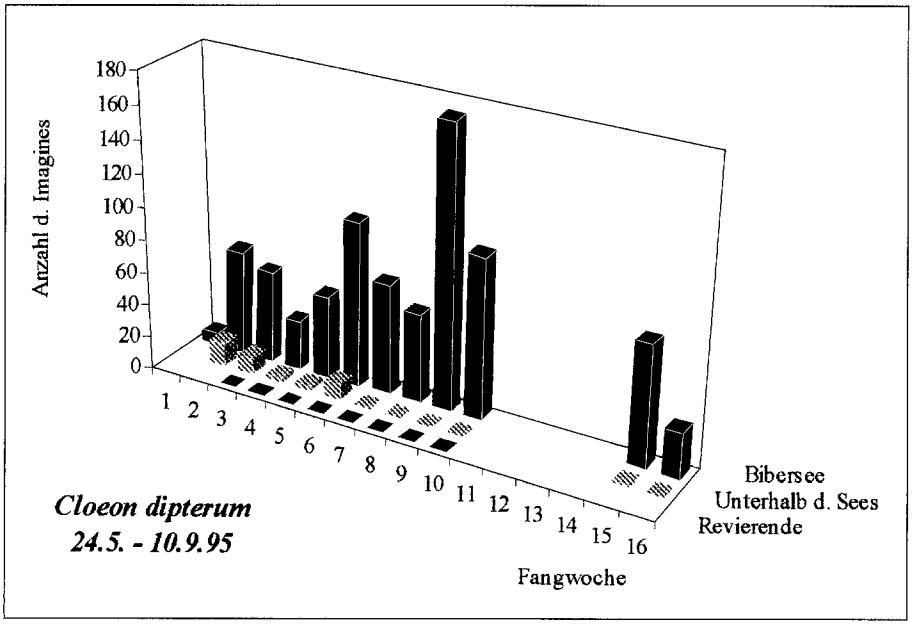
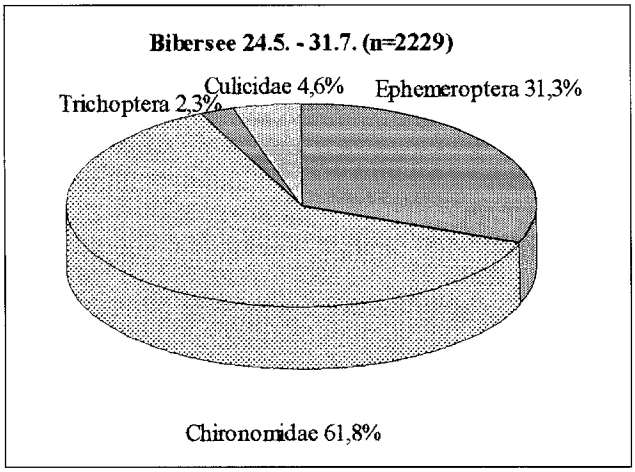


Abb. 4. Anzahl geschlüpfter Imagines von *Cloeon dipterum* (Ephemeroptera) in der Zeit vom 24.5. bis 10.9.1995 auf einer Fläche von 0,8 m². Zwei Fallen befanden sich über gefällebedingt lenitischen Bereichen und eine über der Flachwasserzone des Bibersees. Die Falle am Revierende wurde nach einer Zerstörung am 31. Juli nicht mehr neu aufgebaut. Zwischen der 11. und 14. Woche konnten keine Auszählungen vorgenommen werden.

Fig. 4. Number of adults of *Cloeon dipterum* (Ephemeroptera) in the time from 24.5 to 10.9.1995 on a water surface of 0.8 m². Two traps were positioned on pools caused by the gradient, without beaver influence; one trap was positioned on the shallow zone of the beaver pond. The trap at the end of the homerange was not reconstructed after its destruction on July, 31th. Between the 11th and the 14th week, it was not possible to take samples.



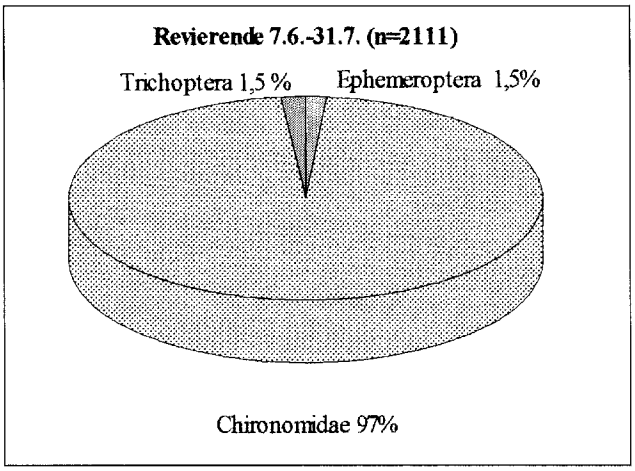


Abb. 5. Gruppendominanz der Emergenzfänge in einem Bibersee (oben) und einem gefällebedingt lenitischem Bereich (unten) am Revierende. Die Fangperiode am zweiten Standort setzte wegen zweimaliger Zerstörung der Fallen zwei Wochen später ein.

Fig. 5. Group dominance of the emergence in a beaverpond (above) and in a pool caused by the gradient without beaver influence at the end of the homerange (below). The trapping period at the second location began with a retardation of two weeks because of vandalism.

Tabelle 5. Zusammenfassung der Artenzahlen von Libellen, Mollusken und Köcherfliegen innerhalb der Biberreviere und der oberhalb gelegenen Bachabschnitte.

Table 5. Summary of the number of species of Odonata, Mollusca and Trichoptera in the beaver homeranges and in the non influenced parts of the brooks above the homeranges.

	Odonata	Mollusca	Trichoptera
Hellgraben-Revier			
Bach oberhalb des Reviers	3	4	5
Biberrevier	18	9	22
Willingsgrund-Revier			
Bach oberhalb des Reviers	0	2	2
Biberrevier	11	10	11

In Tab. 5 werden die Artenzahlen der Odonaten, Mollusken und Trichopteren oberhalb und innerhalb der beiden Biberreviere zur besseren Übersicht einander gegenübergestellt.

4.5 Spezielle Betrachtung lotischer Bereiche innerhalb des Biberreviers

Es gibt auch in Biberrevieren noch verschiedene Formen von lotischen Bereichen: die errichteten Dämme, die Sekundärbäche und die nicht überstauten gefällebedingten Kaskaden, die sich meist nur über wenige Meter unterhalb der Dämme erstrecken, bis sie in die Stauwurzel des nächsten Biberkolks einmünden (siehe Abb. 6). Solche lotischen Bereiche bieten auch innerhalb von Biberrevieren geeignete Habitate für Fließwasserarten. So konnten hier von den bearbeiteten Tiergruppen die in Tab. 6 aufgeführten Arten gefunden werden.

Besonders auffällig waren in den Sekundärbächen die großen Individuenzahlen der Limnephiliden, Gammariden

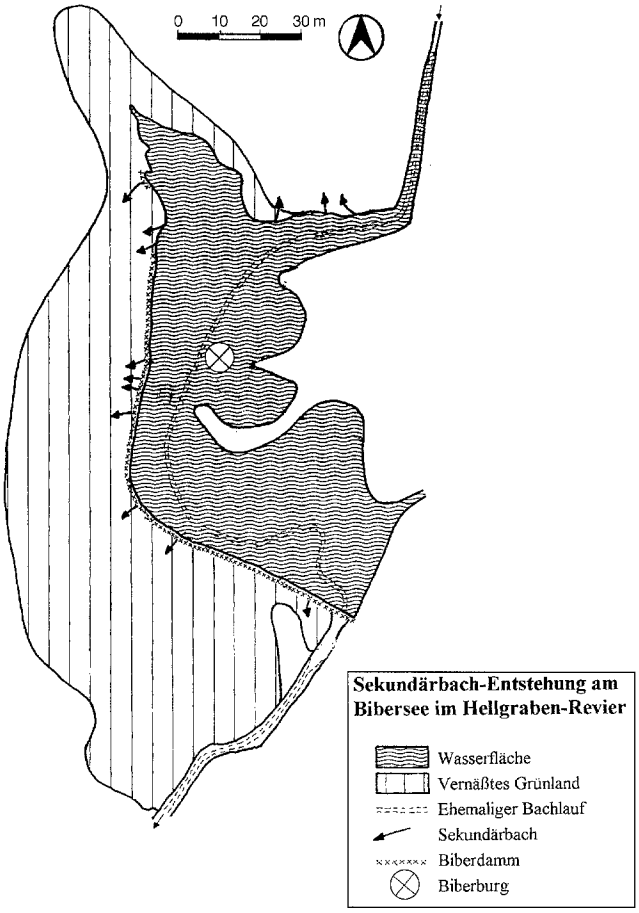


Abb. 6. Entstehung von 13 Sekundärbachen am Bibersee im Hellgraben-Revier (Spessart).

Fig. 6. Origin of 13 secondary brooks (streamlets) at the beaver pond in the homerange Hellgraben (Spessart. Hesse, Germany).

Tabelle 6. Lotische Bereiche in Biberrevieren: Organismen der verbliebenen gefällebedingten Kaskaden in den Biberrevieren Hellgraben und Willingsgrund und der Sekundärbäche im Revier Hellgraben (Abkürzungen siehe Tab. 4).

Table 6. High current sectors in beaver homeranges: Organisms in the remaining riffles in the beaver homeranges „Hellgraben" and „Willingsgrund" and in the secondary brooks in the homerange „Hellgraben" (for abbreviations see Table 4).

Gefällebedingte Kaskaden	Sekundärbäche im Hellgraben-Revier
Ephemeroptera	**Ephemeroptera**
Ephemerella notata (lv)	*Cloeon dipterum* (lv)
	Siphlonurus lacustris (lv)
Mollusca	**Mollusca**
Anisus cf. *spirorbis*	*Galba truncatula*
Galba truncatula	*Gyraulus albus*
Gyraulus albus	*Gyraulus parvus*
Gyraulus parvus	*Hippeutis complanatus*
Hippeutis complanatus	*Musculium lacustre*
Pisidium sp.	*Pisidium* sp.
Radix ovata	*Radix ovata*
Odonata	**Odonata**
Lestes viridis (lv)	*Coenagrion puella* (lv)
	Ischnura cf. *pumilio* (lv)
	Libellula depressa (lv)
	Platycnemis pennipes (lv)
Plecoptera	
Isoperla oxylepis (lv)	
Trichoptera	**Trichoptera**
Anabolia nervosa (lv)	*Limnephilus* sp. (lv)
Beraeodes minutus (lv)	
Chaetopteryx cf. *villosa* (lv)	
Drusus annulatus (lv)	
Hydropsyche siltalai (lv)	
H. angustipennis (lv)	
H. pellucidula (lv)	
H. saxonica (lv)	**Sonstige**
Holocentropus sp. (lv)	*Asellus aquaticus* (Isopoda)
Limnephilus lunatus (lv)	*Eristalomyia* sp. (lv) (Diptera)
L. rhombicus (lv)	*Gammarus pulex* (Amphipoda)
Lype phaeopa (lv)	*Notonecta glauca* (Heterioptera)
L. reducta (lv)	*Sialis lutaria* (Megaloptera)
Mystacides nigra (lv)	Culicidae (lv)
Plectrocnemia conspersa (lv)	Simuliidae (lv)
Polycentropus flavomaculatus (lv)	Tabanidae (lv)
P. irroratus (lv)	Coleoptera (lv, ad.)
Psychomyia pusilla (lv)	Heteroptera (ad)
Rhyacophila nubila (lv)	Hirundinea
Sericostoma personatum (lv)	Oligochaeta

und Oligochaeten, während Asseln, Egel und Eintagsfliegen nur selten vorkamen.

5. Diskussion

5.1 Libellen (Odonata)

Das völlige Fehlen von Libellen oberhalb des Biberreviers am Willingsbach ist vermutlich auf eine dicke Plastik-Sohlenauskleidung zurückzuführen, die hier im Zuge wasserbaulicher Maßnahmen verlegt wurde. Den Larven fehlt Substrat als Schutz und Besiedlungsraum für Beuteorganismen. Leider ist die Verbauung selbst kleinster Oberläufe keine Seltenheit. Für eine Abschätzung des Arteninventars vor und nach der Biberbesiedlung läßt sich also nur ein Vergleich mit den potentiell vorkommenden Arten anstellen. Schnell fließende Mittelgebirgsbäche mit kiesigem bis sandigem Substrat können Lebensraum für wenige aber anspruchsvolle und relativ seltene Libellenarten bieten. Im nordwestlichen Spessart kommen nach MALKMUS (1993) die Blauflügelige Prachtlibelle (*Calopteryx virgo*, RL 3) und die Zweigestreifte Quelljungfer (*Cordulegaster boltoni*, RL 3) in Frage. Für kleine Quellrinnsale ist weiterhin *Cordulegaster bidentatus* (Gestreifte Quelljungfer, RL 2) typisch (BELLMANN 1993). Nach HEIDEMANN & SEIDENBUSCH (1993) benötigt *Calopteryx virgo* Bäche mit einer freien Wasserfläche von mindestens 30 cm Breite. Da dies im Willingsbach beim Reviereinlauf nicht gegeben ist, dürfte die Art hier auch potentiell nicht vorkommen. Eine Bachbreite von mindestens 50 cm benötigt die Gebänderte Prachtlibelle (*Calopteryx splendens*, RL 3). Sandigeres Substrat bevorzugen Gomphiden wie die Kleine Zangenlibelle (*Onychogomphus forcipatus*, RL 2) und die Gemeine Keiljungfer (*Gomphus vulgatissimus*, RL 1), die nach MALKMUS (1993) lokal im Maintal vorkommen können. Damit wäre nur mit den beiden Cordulegastriden zu rechnen. *Cordulegaster bidentatus* konnte im Revier unterhalb von zwei Stauseen nachgewiesen werden. Ein negativer Einfluß durch Temperaturerhöhung oder Veränderung der Wasserchemie auf diese Art durch zwischengeschaltete Staubereiche erscheint daher unwahrscheinlich. Möglicherweise ist die große Wasseroberfläche verantwortlich dafür, daß am Willingsbach-Bibersee auch *Calopteryx splendens* (als Imago) auftritt, am Bach ober- und unterhalb des Sees jedoch nicht. Die mit 10 (eventuell 14) Arten wesentlich reichere Libellenzönose im Willingsgrund-Bibersee stellt damit eine Bereicherung der Bachaue dar, auch wenn es sich überwiegend um nicht bedrohte Arten handelt.

Ob Biber im Gegensatz zur Förderung der Libellenarten in Stillgewässern einen negativen Einfluß auf Arten in Fließgewässern haben können, läßt sich auf Grund des geringeren anthropogenen Einflusses am besten am Hellgraben-Revier beurteilen. Neben der durch die Flachwasserbereiche erhöhten Wassertemperatur kommt den Stillgewässerarten die hohe Biomasse-Produktion der Biberseen sowohl in der Lar-

valphase als auch in der Imaginalphase zugute. Nachteilig wirken sich Stauungen auf rheophile Libellenarten aus, die in beiden untersuchten Biberseen fehlen. Unterhalb des Stausees sind aber alle drei Arten, die oberhalb des Reviers vorkommen, wieder vorhanden. Ober- und unterhalb des Stausees treten im Hellgraben-Revier Imagines von *Calopteryx virgo* als neue Art am Bach auf. Daß von ihr kein Larvalnachweis erbracht werden konnte, liegt vermutlich am relativ synchron erfolgten Schlüpfen innerhalb von zwei Wochen im Mai (HEIDEMANN & SEIDENBUSCH 1993), vor Beginn der Untersuchung. Ihr Vorkommen ist bemerkenswert, denn sie verlangt kühle, sauerstoffreiche Bäche mit sommerlichen Wassertemperaturen von 13–18 °C. Sie ist sehr empfindlich gegen Verschmutzung und lebt niemals in völlig stehenden Gewässern. Dagegen wird von *Calopteryx splendens* nach HEIDEMANN & SEIDENBUSCH (1993) eine Gewässerverschmutzung weitgehend ertragen. Die für die Larven optimale Wassertemperatur im Sommer liegt zwischen 18 und 24 °C, und die Entwicklung kann auch in stehenden Gewässern erfolgen. Für diese Art ist eine Beeinträchtigung durch die Stauaktivität der Biber unwahrscheinlich.

Auch wenn es durch die Biber zu keinem Artenverlust kommt, wäre dennoch ein Rückgang in der Abundanz durch den Verlust von frei fließenden Abschnitten denkbar. Es konnte jedoch beobachtet werden, daß *Cordulegaster boltoni* regelmäßig unmittelbar vor dem Damm in Biberkolken Eier ablegte und nicht etwa den schnell strömenden Bereich unterhalb des Dammes bevorzugte. Eine Abundanz-Abnahme dieser Fließgewässerart ist daher unwahrscheinlich. *Calopteryx virgo* lebt in Territorien, und da die Männchen von *Cordulegaster boltoni* ebenfalls ihr Territorium gegenüber anderen Männchen verteidigen (ASKEW 1988), ist die Individuendichte dieser beiden Arten ohnehin begrenzt.

Bei der Betrachtung des gesamten Baches kommt es also durch die Veränderungen in der Libellenzönose, die durch durch den Wechsel fließender und stehender Abschnitte hervorgerufen werden, zu einer Erhöhung des Artenreichtums. Durch die höhere Biomasse an Insekten [2–5fach; nach MC DOWELL & NAIMAN (1986)], die aus dem Bibersee ausfliegen, wird das Nahrungsangebot vergrößert, was letztlich auch den rheophilen Arten zugute kommt (HILFIKER 1991).

5.2 Schnecken und Muscheln (Gastropoda und Bivalvia)

Die Schnecken sind Weidegänger und finden innerhalb des Biberreviers vor allem in der Ansammlung von Totholz eine gute Nahrungsgrundlage. Im Stausee weiden sie das Periphyton dort wachsender Seggen und anderer Wasserpflanzen ab. *Acroloxus lacustris* tritt nur im Hellgraben-Stausee auf, obwohl sie auch in langsam fließenden Gewässern vorkommen kann. Sie sitzt Wasserpflanzen auf. Da diese im Bachlauf ober- und unterhalb des Sees weitestgehend verschwunden sind (FUß, persönl. Mitt.), ist die Art hier möglicherweise infolge der Biber zurückgegangen. *Radix ovata* gilt als die anpassungsfähigste heimische Süßwasserschnecke (GLÖER et al. 1992). *Hippeutis complanatus* kommt in Stillgewässern und in langsam fließenden Gewässern vor.

Muscheln ernähren sich als Filtrierer ausschließlich von Schwebstoffen, die im eutrophen, fast stehenden Wasser zu Boden sinken. Daher werden sie durch die verringerte Strömungsgeschwindigkeit gefördert. Bei der halbquantitativen Auswertung zeigt sich, daß die Dichte der Pisidien im Hellgraben-Stausee nur unbedeutend höher ist als in den strömenden Bereichen oberhalb des Reviers. Auch im Willingsgrund-Stausee ist die Pisidien-Dichte gering. Hier treten die meisten Muscheln (*Musculium*) im einjährigen Bibersee unterhalb des künstlichen Weihers auf. Es ist also denkbar, daß mit zunehmendem Alter des Sees die Zahl der Süßwassermuscheln abnimmt. Auch GARD (1961) nennt Pisidien als dominierende Organismen im Bibersee, neben *Sialis*-Larven, Zuckmücken-Larven und Oligochaeten. So kam es in seinen Untersuchungen nach der Stauung zu einer deutlichen Abundanz-Zunahme von Pisidien. In der Bibersee-Simulation von NUMMI (1989) kam es bereits im ersten Jahr nach der Stauung zur starken Zunahme von Pisidien.

Unterhalb des Hellgraben-Stausees geht die Artenzahl der Mollusken wieder auf drei zurück, was den Unterschied zwischen dem flachen, warmen Bibersee und den zwar stehenden, aber tiefen Biberkolken zeigt. Bemerkenswert sind die Untersuchungen von lotischen Bereichen im Hellgraben-Revier, die zeigen, daß in den verbliebenen Kaskaden sieben verschiedene Molluskenarten vorkamen, jedoch alle in sehr geringen Individuenzahlen. Diese geringen Individuenzahlen weisen darauf hin, daß hier keine günstigen Lebensbedingungen herrschen. In den Sekundärbächen im angrenzenden Grünland lebten ebenfalls sieben Arten, wobei das massenhafte Vorkommen von *Radix ovata* auffallend ist. Für die Verbreitung von Gastropoden sind nach GLÖER et al. (1992) Enten verantwortlich.

5.3 Köcherfliegen (Trichoptera)

Mit der Überstauung etablierte sich eine andere Trichopteren-Zönose als im unbeeinflußten Bach. Sowohl im Willingsgrund-Revier als auch im Hellgraben-Revier kam keine der oberhalb der Reviere gefundenen Arten auch im Bibersee vor. Bei den fehlenden Arten handelt es sich um strömungsliebende Rhithralbewohner (*Sericostoma personatum, Drusus annulatus, Chaetopteryx* cf. *villosa)* sowie um *Beraeodes minutus* [Rote Liste Hessen (= RLH) 3], die typisch für kleine Wiesengräben mit reichem Pflanzenbestand ist (TOBIAS & TOBIAS 1981).

Die beiden untersuchten Stauseen zeigen ein sehr unterschiedliches Bild. Trotz des höheren Alters gibt es im Willingsgrund-Stausee gar keine Trichopteren, was vielleicht mit anaeroben Verhältnissen im Sediment zusammenhängt oder auch mit einer hohen Fischdichte. Im erst zwei Jahre alten Hellgraben-Stausee konnten dagegen sechs Arten gefunden werden, die alle typisch für langsam fließende oder

stehende Gewässer sind, darunter zwei Rote-Liste-Arten. *Hydropsyche pellucidula* besiedelt kleine und große Flüsse (PITSCH 1993), *Limnephilus lunatus* sowohl Bäche mit ruhiger Strömung als auch Tümpel oder Seen, *Phryganea bipunctata* (RLH 3) vor allem stehende Gewässer mit reichem Pflanzenbestand und Detritus und *Psychomyia pusilla* Fließgewässer und Seen. Letztere bevorzugt allerdings festen Grund, wie z.B. sandige Litoralbereiche (TOBIAS & TOBIAS 1981). Möglicherweise wird sie bei zunehmender Sedimentation verschwinden. Auffällig ist im Hellgraben-Stausee die hohe Zahl der ausfliegenden *Agraylea sexmaculata* (Hydroptilidae, RLH 3). Es handelt sich um eine Art, die in Staubereichen kleinerer Flüsse und in Seen leben kann. Sie benötigt detritusreiche Zonen (TOBIAS & TOBIAS 1981). Auch GARD (1961) fand eine starke Zunahme von Hydroptiliden im Bibersee. Die im Hellgraben-Stausee nachgewiesene *Rhyacophila nubila* ist eine Art, die auch im Potamal leben kann (PITSCH 1993). Die Larven sind von *R. dorsalis* nicht zu unterscheiden, die hier jedoch aufgrund ihres Verbreitungsgebietes wohl ausgeschlossen werden kann (WIDDIG, persönl. Mitt.).

Beim Vergleich des Arteninventars innerhalb des Reviers mit dem der oberhalb gelegenen Bachabschnitte muß berücksichtigt werden, daß beide Untersuchungsgewässer oberhalb des Reviers in einem naturfernen Zustand waren. Das Artenspektrum dieser Bachabschnitte ohne Bibereinfluß ist also nicht typisch für einen natürlichen Mittelgebirgsbach, wohl aber typisch für den Zustand der meist verbauten Bäche unserer Kulturlandschaft.

5.4 Eintagsfliegen (Ephemeroptera) und Zweiflügler (Diptera)

Der Vergleich der Emergenz des Hellgraben-Bibersees mit der von gefällebedingt lenitischen Bereichen ergab deutliche Unterschiede. Der Gruppendominanz-Anteil der Ephemeropteren ist im Bibersee wesentlich größer. Dies ist auf verschiedene Faktoren zurückzuführen: Aus dem kleineren Volumen der gefällebedingt lenitischen Bereiche resultiert ein schnellerer Wasseraustausch und damit eine wesentlich geringere Erwärmung des Wassers und andere Nährstoffverhältnisse. Die Sedimentationsverhältnisse sind ähnlich, wobei die Ansammlungen von Feindetritus im Bach regelmäßig bei starkem Wasserabfluß weggeschwemmt werden, während sie sich im Bibersee über Jahre summieren. Darüber hinaus herrschen in älteren Biberseen durch einen größeren Fischbestand andere Prädationsverhältnisse. Während im Bibersee alle Uferbäume abgestorben sind und der See besonnt ist, waren die Fallen unterhalb des Stausees beschattet. *Cloeon dipterum,* eine Art mit deutlicher Präferenz für den Hellgraben-Bibersee, ist eine häufig vorkommende Eintagsfliegenart, die stehende Gewässer besiedelt. In Fließgewässern kann sie jedoch auch in Buchten im Rhithral vorkommen. Auch NAIMAN et al. (1984) berichten von höheren Individuenzahlen und höherer Biomasse bei Ephemeropteren und Dipteren in Biberstaubereichen, während ein direkter Einfluß auf Plecopteren und Trichopteren nicht nachzuweisen war.

Zuckmücken (Chironomiden) sind als typische r-Strategen gut an die Erstbesiedlung von neu überfluteten Flächen angepaßt. Die große Zahl unterhalb des Dammes ist vielleicht dadurch erklärbar, daß durch die hier sehr geringe Schüttung und die Filterwirkung des Dammes gegenüber gröberen Korngrößen dicke Lagen von Feinsedimenten akkumuliert werden. Offensichtlich ist dieses Substrat vorteilhaft für diese Artengruppe. Es kann auch damit zusammenhängen, daß hier das den Damm unterströmende Wasser aufwärts strebt, austritt und mitgetragene partikuläre und gelöste Substanzen aus dem Interstitial mitbringt (WHITE 1990).

Die relativ geringe Zahl der Zuckmücken im Bibersee selbst hängt möglicherweise mit der hohen Zahl der räuberischen Larven von Schlammfliegen (*Sialis lutaria*) und von Libellen zusammen, die bei den Benthos-Untersuchungen gefunden werden konnten. Nach PRITCHARD & LEISCHNER (1973) gehören Chironomiden in den Rocky Mountains zum Hauptbeutespektrum von *Sialis cornuta*-Larven. Auch HODKINSON (1975) berichtet von einem nur geringen Chironomidenanteil im Bibersee, leider gibt er kein Alter des Sees an. Es scheint auch von Bedeutung zu sein, in welchem Umfang die Vegetation überstaut wird, die für Detritusfresser die Nahrung darstellt (BAXTER 1977). Im Hellgraben-Stausee ist lediglich eine Mähwiese überstaut. Da der Biber die Grasnarbe ausgegraben und für den Dammbau verwendet hat, dürfte das Nahrungsangebot zunächst gering gewesen sein. Erst mit zunehmender Akkumulation von Schwebstoffen und organischem Material verbesserte sich dann die Nahrungsgrundlage für Detritusfresser. Solch eine Entwicklung könnte auch die von SPRULES (1941) beschriebene kontinuierliche Zunahme der Chironomidendichte ausgehend von einem relativ geringen Ausgangsniveau erklären.

Das geringe Vorkommen von Stechmücken im Hellgraben-Stausee ist vermutlich auf einen hohen Prädationsdruck zurückzuführen. Im Willingsgrundweiher konnte eine hohe Dichte von Jungfischen beobachtet werden. Ob auch der Hellgraben-Stausee hohe Fischdichten hat, ist zu untersuchen.

5.5 Ernährungsstrategien

In Biberrevieren kommt es nach MC DOWELL & NAIMAN (1986) zur Zunahme von Sammlern und Räubern, während die Bedeutung der Zerkleinerer abnimmt und Weidegänger gar nicht mehr vorkommen. Dies entspricht der Verschiebung der Ernährungsstrategien im Längsverlauf eines Gewässers nach dem River-Continuum-Konzept (VANNOTE et al. 1980), jedoch tritt sie unter dem Einfluß des Bibers bereits in den Oberläufen der Bäche auf. Die Strukturvielfalt von Biberrevieren führt zu einer Diskontinuität, sowohl der chemischen und physikalischen Bedingungen, als auch der Ernährungstypen der Bachfauna im Gewässerverlauf. Damit wird das River-Continuum-Konzept (VANNOTE et al. 1980) für natürli-

che Bäche in Frage gestellt. NAIMAN et al. (1986) schlagen eine Erweiterung der Charakterisierung von Bächen 1. bis 3. Ordnung vor. So gehören in das Bild natürlicher Bäche zum Beispiel auch offene Uferzonen, umfangreiche Feindetritus-Akkumulationen und größere Feuchtwiesen. Die Veränderung der Strömungs- und Sedimentationsverhältnisse durch die Stauaktivität der Biber bewirkt beim Makrozoobenthos eine Verschiebung der Ernährungsstrategien in den vom Biber besiedelten Bachabschnitten. Die eigenen Untersuchungen ergaben eine häufiges Auftreten von Räubern in den Biberseen (alle Odonata, *Erpobdella octoculata, Haemopis sanguisuga, Helobdella stagnalis, Phryganea bipunctata, Rhyacophila nubila, Sialis lutaria).* Auffallend ist außerdem die große Individuenzahl der Detritusfresser (*Cloeon dipterum*). Unter den Trichopteren waren sowohl im Bibersee als auch in gefällebedingt lenitischen Bereichen die Zerkleinerer am häufigsten. Dies bestätigt die höhere Akkumulation von organischem Material im Biberrevier. Dennoch gab es einige Weidegänger auch im Bibersee, sowohl unter den Trichopteren (z.B. *Lasiocephala basalis, Psychomyia pusilla*), als auch unter den Mollusken und in den gefällebedingt lenitischen Bereichen (z.B. *Beraeodes minutus, Lasiocephala basalis, Lype phaeopa, L. reducta, Psychomyia pusilla*), die hier von dem vorhandenen Totholz profitieren.

Im Biberrevier kommt es vor allem an den verschiedenen Fraßplätzen, in der Burg und im Damm zur Anreicherung von Totholz. Große Äste erzeugen Turbulenzen, die den Bach mit Sauerstoff anreichern. Im Umfeld dieser Äste herrschen auch andere Sedimentationsbedingungen, so daß sich für Benthosorganismen ein anderes Besiedlungssubstrat ansammelt. Auch das Holz selbst bietet Schutz und Nahrung für verschiedene Organismen. Eine Zusammenstellung der durch Totholz verursachten Mikrohabitate und der davon profitierenden Organismen geben HERING & REICH (1997). CLIFFORD et al. (1993) beschrieben die Bedeutung der Biberdämme als Habitat für Wirbellose, die sonst in lotischen Bereichen zu finden sind. Durch den Bau von Dämmen kann der Biber in Tälern mit geringem Gefälle Choriotope mit lotischem Charakter schaffen, wo sonst überwiegend lenitische Bedingungen herrschen würden. Im Hellgraben-Stausee kamen am Totholz zwei interessante Arten vor: *Lasiocephala basalis* (Trichoptera) ist in Mitteldeutschland gefährdet (KLIMA et al. 1994; RL 3), und *Gyraulus parvus* (Mollusca) ist eine neu eingewanderte Art.

5.6 Lotische Bereiche

In den verbliebenen lotischen Bereichen der Biberreviere fanden sich zahlreiche Arten, die für die Bach-Oberläufe typisch sind. Im Willingsgrund-Revier war dies zum Beispiel *Drusus annulatus* (Trichoptera), eine Krenal-Rhithralart und als rheophiler Weidegänger ein Besiedler lotischer Choriotope. *Plectrocnemia conspersa* (Trichoptera) ist nach CASPERS et al. (1977) ebenfalls eine Krenal-Rhithralart, benötigt aber als Driftnetzfänger relativ niedrige Strömungsgeschwindigkeiten (BOHLE, persönl. Mitt.). Selbst *Isoperla oxylepis,* eine räuberische Plecopterenart der schnellströmenden Abschnitte des Epi- und Metarhithrals, fand hier geeignete Lebensbedingungen.

Dagegen lebten in den Sekundärbächen als einzige Vertreter der Trichopteren nur Larven der Gattung *Limnephilus*. Sie traten sehr häufig auf. Für die Köcherfliegen stellen diese Sekundärbäche also keinen Ersatzlebensraum für verlorene fließende Bachabschnitte dar. Dies kann am jungen Alter der Sekundärbäche liegen, an der geringen Wasserführung oder an der damit zusammenhängenden zeitweisen Austrocknung.

Das Artenspektrum der Mollusken in den Sekundärbächen entsprach dem des Baches. Hohe Individuenzahlen gab es auch bei Wasserasseln, Egeln, Oligochaeten und Bachflohkrebsen. Sowohl *Asellus aquaticus* (DET) als auch *Gammarus pulex* (ZKL), *Limnephilus* sp. (ZKL), *Siphlonurus lacustris* (DET), Oligochaeten, Zuckmücken (überwiegend WEI/DET), Culiciden (AFIL) und Simuliiden (PFIL) profitieren von dem ständigen Eintrag organischen Materials aus dem Bibersee und von der abgestorbenen Wiesenvegetation.

Bei allen untersuchten Tiergruppen muß das junge Alter der Biberreviere beachtet werden. Die langfristige Existenz der hier (noch?) nachgewiesenen Arten kann nicht vorausgesetzt werden. Gleichzeitig ist mit einer weiteren Besiedelung der Reviere durch Stillgewässerarten zu rechnen.

5.7 Mögliche Auswirkungen von Biberstauungen auf Fische

Nach JOHNSON (1927, in DJOSHKIN & SAFONOW 1972) wirkt sich die Aktivität des Bibers in Bergbächen durch Wassererwärmung und Verschlammung des Bachbettes negativ auf Forellen aus. Obwohl die Wassererwärmung durch Biberstauungen in drei Untersuchungsjahren nur 0,6–2,5 °C betrug, empfiehlt AVERY (1991) in einer amerikanischen Studie die Entfernung der Dämme, da das Gewässer oft Temperaturen von etwa 20 °C erreichte, was er als kritische Temperatur für Forellen ansieht. Nach ELLIOTT (1979) geht die Aktivität der Bachforelle (*Salmo trutta*) als Folge sinkender Energieverfügbarkeit aus der Nahrung ab einer Wassertemperatur von 17,8 °C zurück und erreicht bei 19,5 °C fast Null. Bei GARD (1961) lag dagegen die höchste gemessene Wassertemperatur in Biberrevieren noch innerhalb des Toleranzbereiches von Forellenarten (hier *Salmo gairdnerii, Salmo trutta* und der Bachsaibling, *Salvelinus fontinalis*). GARD sieht eher ein Problem in den fehlenden Kiesabschnitten für die Eiablage, wohingegen nach RASMUSSEN (1940) selbst bei maximaler Biberdichte noch genügend Kiesbereiche vorhanden sind.

Andere Autoren sehen in den vom Biber geschaffenen Strukturen eine Bereicherung des Baches für Fische (JOHNSON 1984; LIZZARALDE 1993). Kanäle und Dämme bieten in Nordamerika Winterhabitate für manche Salmoniden (z.B. *Oncorhynchus kisutch*; vgl. LEIDHOLT-BRUNER et al. 1992). Sie berichten von einer 40-fach höheren Dichte dieser Art in Biberseen als in lotischen Bereichen und einer dreifach

höheren Dichte als in gefällebedingt lenitischen Bachabschnitten. Auch für den Bachsaibling stellen die Biberseen geeignete Winterhabitate dar (NOVAK 1987). Nach NEFF (1957) gibt es außerordentlich hohe Dichten von Bachsaibling und *Salmo clarki* in Biberseen, während die Arten in vom Biber aufgegebenen Revieren praktisch nicht mehr vorkommen. SAVELJEV (1997) berichtet von optimalen Bedingungen für Neunaugen (*Lampetra reissneri*) in russischen Biberseen, die sich mit eigenen Beobachtungen des Autors im Elsaß decken. Er nennt darüber hinaus *Phoxinus lagowskii* und *Brachymystax lenok* als Bewohner von Biberseen.

Im Spessart betrug die höchste gemessene Temperatur im Hellgraben-Stausee 23,6 °C und im Willingsgrund-Stausee 30,8 °C (HARTHUN 2000). Es muß aber berücksichtigt werden, daß die genannten Maximaltemperaturen kein dauerhafter Zustand waren, sondern nur kurzfristige Spitzenwerte darstellen. Beide Angaben beziehen sich auf die Flachwasserzonen. Entscheidender ist die Höchsttemperatur im kältesten (Rückzugs-)Bereich des Bibersees, der Tiefzone. Hier lagen die maximalen Temperaturen bei 15,1 °C bzw. 12,2 °C, also in einem für Forellen unkritischen Temperaturbereich. Die höchsten gemessenen Temperaturen unterhalb des Dammes (10 cm unter der Oberfläche) lagen im Hellgraben-Revier bei 18,1 °C und im Willingsgrund-Revier bei 19,8 °C.

Die Biberkolke sind im Spessart wesentlich länger (im Mittel 51 m, n = 10), als gefällebedingt lenitische Bereiche (im Mittel 14,2 m, n = 27). Neben einem größeren Lebensraum mit entsprechenden Fluchtmöglichkeiten (BEIER & BARRET 1987) bieten Biberkolke damit bessere Deckung, geringere Strömung, stabilere Temperaturen und ein höheres Nahrungsangebot. Im Winter gibt es weniger Probleme mit dem Durchfrieren der tiefen Biberkolke oder wie im bewegten Wasser mit der Unterschreitung des Gefrierpunkts. Kleine Bäche mit hohem Gefälle werden erst durch die größere Wassertiefe durch Biberkolke für Forellen besiedelbar (APPLE et al. 1985; MC DOWELL 1975 in OLSON & HUBERT 1994). GARD (1961) berichtet von größeren Körperlängen bei Forellen, wenngleich die Zahl der Tiere unverändert bleibt. HUEY & WOLFRUM (1956) führen die ebenfalls nachgewiesenen größeren Körperlängen auf die längere Wachstumsperiode durch erhöhte Wassertemperaturen und das hohe Nahrungsangebot zurück. Dieses ist wiederum auf die größere Zahl an Benthosorganismen zurückzuführen, die in dem durch die Überstauung vergrößerten Benthalbereich einen Lebensraum finden. SCHLOSSER (1995) kam in einer zehnjährigen Studie in Minnesota zu dem Ergebnis, daß Biberseen als reproduktive „Quellen" für Fisch dienen, während angrenzende Bachabschnitte potentielle reproduktive „Senken" sind. Nach NIKOLSKI (1963, in DJOSCHKIN & SAFONOW 1972) können sich in Biberseen Fischarten ansiedeln, die höhere Wassertemperaturen vertragen, wie z.B. Schleie, Karausche und das Neunauge. Im Willingsgrund-Stausee gab es 1996 große Schwärme von Jungfischen, die nicht näher bestimmt wurden. Auch in den mittlerweile isolierten Altwässern, die bei der Bachlauf-Verlagerung des Willingsbaches entstanden, lebten noch Fische. Das entscheidende Kriterium für die Artzusammensetzung der Biberlebensräume der Mittelgebirgsbäche ist die kurze Lebensdauer der Seen (5–10 Jahre), weil nur wenig Zeit für die Besiedlung bleibt.

Bezüglich der Dämme als Migrationshindernis stellten LEIDHOLT-BRUNER et al. (1992) in Oregon fest, daß die Biberdämme in Bächen mit 3–4% Gefälle größtenteils ephemer sind. Im Winter brechen sie, um im Sommer neu errichtet zu werden. Nach BAILEY (1927) gibt es hunderte von Beispielen dafür, daß Forellen Biberdämme überwinden können. Wenn der Damm bei Hochwässern überströmt wird, ist ein Passieren in beide Richtungen möglich. Lediglich im Winter existiert eine Barriere. Nach GARD (1961) kommt es im Sommer nur sehr selten zu einem Fischaustausch zwischen Bibersee und Bach, wohl aber im Frühjahr. Bei Markierungsversuchen (n = 443) überquerten in drei Jahren mehr als 8% der markierten Fische mindestens einen Damm. Viermal soviele Tiere wanderten bachaufwärts wie abwärts. Im Herbst konnte eine partielle Barrierewirkung nachgewiesen werden, weil unterhalb von großen Dämmen höhere Dichten von Forellen auftraten. Dies muß aber kein Nachweis für eine Barrierewirkung sein, sondern ist vielleicht nur eine Folge der lotischen Verhältnisse und der Futterausschwemmung aus dem See und dem Interstitial unterhalb des Dammes.

Auch im Spessart werden die zahlreichen kleinen Dämme, die Biberkolke bilden, nach Regenfällen völlig überströmt und teilweise zerstört. Im Gegensatz zu technischen Staudämmen bestehen sie also nicht kontinuierlich, sondern immer nur zeitweise. Die meisten Dämme waren nicht höher als 30-40 cm, so daß sie von Forellen auch übersprungen werden können. Biberkanäle und die beschriebenen Sekundärbäche können Fischen zudem das Umschwimmen der Dämme ermöglichen. GARD (1961) beschreibt sogar das Durchdringen von Dämmen, wobei sich Forellen, kleinsten Rinnsalen folgend, in windenden Bewegungen durch einen Damm aus Gras-Soden und verwobenen Ästen zwängen.

Es ist auch nicht so wesentlich, ob die Migration beeinträchtigt wird, sondern entscheidender, ob es zu einer Verminderung der Forellenpopulation oder gar zu einem lokalen Aussterben kommt. Dies erscheint jedoch sehr unwahrscheinlich, denn für den Bestand der Population ist nicht die Anzahl der abgelegten Eier entscheidend, sondern die Rate der überlebenden Eier. Für einen genetischen Austausch genügen möglicherweise die wenigen Tiere, die den Damm überwinden. Selbst wenn stellenweise die Dämme unüberwindbar sein sollten, läßt die Kurzlebigkeit der Stauseen im Mittelgebirge keine Inzucht-Effekte erwarten. Für evolutive Prozesse sind 5-10 Jahre Isolation von geringer Bedeutung.

Bei der oft falsch dargestellten natürlichen Durchgängigkeit von Bächen darf nicht aus dem Blick verloren werden, daß der Biber seit Jahrtausenden ein natürlicher Bewohner unserer Bäche war, und dies auch noch vor wenigen hundert Jahren. Die heute durchgängig fließenden Bäche sind nur eine Folge seiner fast vollständigen Ausrottung, also ein Phänomen unserer Kulturlandschaft. Spannend ist vor allem die

Frage, in welcher Größenordnung die Oberläufe (mit zum Teil seltenen, rheophilen Wasserinsekten) wieder vom Biber besiedelt wurden bzw. in Zukunft wieder werden. Nach Erfahrungen aus den USA leben die Biber (*Castor canadensis*) bis in Höhen von 3500 m ü. NN (RETZER et al. 1956), in den französischen Alpen bis in Höhen über 600 m (*Castor fiber*; nach CHOISY, persönl. Mitt.). Fundorte früherer Vorkommen reichen in den Alpen am Lech bis in 796 m Höhe (bei Füssen) bzw. bis in 828 m Höhe (bei Vils in Tirol) (HINZE 1950).

Zusammenfassung

Mit der Rückkehr des Bibers werden immer mehr Bäche wieder in einen naturnahen Zustand zurückversetzt, der sich durch den Wechsel von stehenden und fließenden Abschnitten auszeichnet. Im Sommer 1995 wurde im Spessart (Hessen, Deutschland) anhand von verschiedenen Indikatorgruppen der Mittelgebirgsbäche (Odonata, Mollusca, Trichoptera, Ephemeroptera, Diptera) die Artenzusammensetzung von zwei Biberrevieren mit der Artenzusammensetzung der oberhalb gelegenen unbeeinflußten Bachabschnitte verglichen. Die veränderten Lebensbedingungen führten zum Verschwinden einiger Arten (*Drusus anulatus, Sericostoma personatum, Radix peregra*). Dennoch beherbergten die Biberreviere eine deutlich höhere Artenzahl von Libellen (18:3 und 11:0), Mollusken (9:4 und 10:2) und Köcherfliegen (22:5 und 11:2), als die Bäche oberhalb der Reviere. Die Heterogenität der naturnahen Auen ermöglicht ein Nebeneinander von Still- und Fließgewässerarten. Die Untersuchungen zeigten eine wesentlich höhere Gruppendominanz von Ephemeropteren (31,3%, vor allem *Cloeon dipterum*) in einem Stausee im Vergleich zu gefällebedingt lenitischen Bereichen (1,5%). Dort war dagegen der Anteil der Chironomiden höher (>97% gegenüber 61,8%). Lotische Abschnitte mit ihren charakteristischen Organismen fanden sich auch in den Biberrevieren. Die in Masse und Artenzahl größeren Insektenvorkommen sind die Nahrungsgrundlage für räuberische Insekten und Fische. Die möglichen Auswirkungen von Biberstauungen auf Fische werden auf der Basis internationaler Veröffentlichungen und eigener abiotischer Messungen diskutiert.

Danksagung: Besonderer Dank gilt Herrn H. LANGER, denn ohne seine sehr herzliche Betreuung wäre diese Untersuchung nicht durchführbar gewesen. Prof. Dr. H. W. BOHLE (Philipps-Universität Marburg) danke ich für die fachliche Betreuung in allen limnologischen Fragen, Dr. D. HEIDECKE (Martin-Luther-Universität Halle) für die Beratung hinsichtlich der Lebensweise der Biber und T. WIDDIG für die Nachbestimmung einiger Trichopteren. Daten über die Bauaktivität vor 1995 stammen von den zahlreichen ehrenamtlichen Biberbetreuern in der Region. Finanziell wurde die Untersuchung von der Licher-Privatbrauerei und der Hessischen Gesellschaft für Ornithologie und Naturschutz e.V. (HGON) im Rahmen eines Licher-Stipendiums gefördert.

Literatur

ALTSTÄDT, N. (1989): Lebensraumgutachten für den Biber im Hessischen Spessart. Werkvertrag im Auftrag des Hess. Minist. f. Landwirtschaft, Forsten und Naturschutz (unpubl.).

APPLE, L. L., SMITH, B. H., DUNDER, J. D. & BAKER, B. W. (1985): The use of beavers in riparian/aquatic habitat restoration of cold desert, gully-cut stream systems in southwestern Wyoming. Proc. Ann. Meeting Colorado, T. Am. Fish. Soc. **18**: 29–35.

ASKEW, R. R. (1988): The Dragonflies of Europe. Colchester.

AVERY, L. (1991): Impact of beaver dam removal on summer water temperatures in a northeastern Wisconsin trout stream. Research Management Findings **30** (6): 1–4.

BAILEY, V. (1927): Beaver habits and experiments in beaver culture. Technical Bulletin **21**, United States Department of Agriculture. Washington, D.C.

BARABASH-NIKIFOROV, I. I. (1959): Symbiotic relationships in beaver burrows. Zool. Zhurn. Moskau **38** (5): 767–771.

BAXTER, R. M. (1977): Environmental effects of dams and impoundments. Ann. Rev. Ecol. Syst. **8**: 255–283.

BEIER, P. & BARRETT, R.H. (1987): Beaver habitat use and impact in Truckee River basin, California. J. Wildl. Manage. **51** (4): 794–799.

BELLMANN, H. (1993): Libellen – beobachten, bestimmen. Augsburg.

BLF (1995): Fauna Aquatica Austriaca. In: Katalog zur autökologischen Einstufung aquatischer Organismen Österreichs, Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft. Wien.

BOGON, K. (1990): Landschnecken – Biologie, Ökologie, Biotopschutz. Augsburg.

BROHMER, P., EHRMANN, P. & ULMER, G. (ed.) (1937): Die Tierwelt Mitteleuropas – Ein Handbuch zu ihrer Bestimmung als Grundlage für faunistisch-zoogeographische Arbeiten. II: Mollusca, Crustacea, Isopoda, Myriapoda. Leipzig.

CASPERS, N., MÜLLER-LIEBENAU, I. & WICHARD, W. (1977): Köcherfliegen (Trichoptera) der Fließgewässer der Eifel, 62/63: 111–120.

CLAUSNITZER, H.-J., PRETSCHER, P. & SCHMIDT, E. (1984): Rote Liste der Libellen (Odonata). In: BLAB et al., Rote Liste der gefährdeten Tiere und Pflanzen in der BRD, 4. Aufl., pp. 116–118.

CLIFFORD, H. F., WILEY, G. M. & CASEY, R. J. (1993): Macroinvertebrates of a beaver-altered boreal stream of Alberta, Canada, with special reference to the fauna on the dams. Can. J. Zool. **71** (7): 1439–1447.

DJOSHKIN, W. W. & SAFONOW, W. G. (1972): Biber der Alten und Neuen Welt. Die Neue Brehm-Bücherei 437. Wittenberg Lutherstadt.

ELLIOTT, J. M. (1979): Ernährung, Stoffwechsel und Wachstum der Bachforelle (*Salmo trutta* L.). Österr. Fisch. Ztg. **32** (4): 61–68.

FRANKE, U. (1979): Bildbestimmungsschlüssel mitteleuropäischer Libellen-Larven (Insecta: Odonata). Stuttgarter Beitr. Naturkd., Ser. A, 333. Stuttgart.

GARD, R. (1961): Effects of beaver on trout in Sagehen creek, California. J. Wildl. Managem. **25** (3): 221–242.

GEYER, D. (1927): Unsere Land- und Süsswasser-Mollusken. Stuttgart.

GLÖER, P. & MEIER-BROOK, C. (1994): Süßwassermollusken. Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung, Hamburg.

– & OSTERMANN, O. (1992): Süßwassermollusken. Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung, Hamburg.

HARTHUN, M. (1997): Strukturveränderungen von Mittelgebirgs-Bächen durch Biber-Aktivität im hessischen Spessart. Jahrb. Naturschutz Hessen **2**: 99–106.

– (2000): Einflüsse der Stauaktivität des Bibers (*Castor fiber albicus*) auf physikalische und chemische Parameter von Mittelgebirgsbächen. Limnologica **30** (im Druck).

– & HEIDECKE, D. (1998): Der Biber und sein Lebensraum Aue – Forschungs- und Erkenntnisprojekte der Wissenschaft. In: 10 Jahre Biber im hessischen Spessart, Ergebnis- und Forschungsbericht 23. Hess. Landesanst. Forsteinr., Waldforschung, Waldökologie, pp. 131–150. Gießen.

HEIDECKE, D. (1992): Wissenschaftliche Betreuung des Projektes zur Wiedereinbürgerung des Bibers im Gewässerbereich der Sinn und Jossa (Main-Kinzig-Kreis). Bericht zum Werkvertrag 77/1992 i. A. RP Darmstadt (unveröffentl.).

HEIDEMANN, H. & SEIDENBUSCH, R. (1993): Die Libellenlarven Deutschlands und Frankreichs. Keltern.

HERING, D. & REICH, M. (1997): Bedeutung von Totholz für Morphologie, Besiedlung und Renaturierung mitteleuropäischer Fließgewässer. Natur und Landschaft **72** (9): 383–389.

HILFIKER, E. L. (1991): Beavers – water, wildlife and history. Interlaken, New York.

HINZE, G. (1950): Der Biber – Körperbau und Lebensweise, Verbreitung und Geschichte, Berlin.

HODKINSON, I. D. (1975): A community analysis of the benthic insect fauna of an abandoned beaver pond. J. Anim. Ecol. **44** (2): 533–552.

HUEY, W. S. & WOLFRUM, W. H. (1956): Beaver – trout relations in New Mexiko. Prog. Fish-Culturist **18** (4): 70–74.

JÖDICKE, R. (1993): Bestimmung von *Sympetrum*-Exuvien. Opusc. Zool. Flumin. **115**: 1–8.

JOHNSON, P. (1984): The dam builder is at it again! National Wildlife **6/7**: 9–15.

KERNEY, M. P., CAMERON, R. A. D. & JUNGBLUTH, J. H. (1983): Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. Hamburg, Berlin.

KLIMA, F., BELLSTEDT, R., BOHLE, H. W. et al. (1994): Die aktuelle Gefährdungssituation der Köcherfliegen Deutschlands (Insecta, Trichoptera). NL **69** (11): 511–518.

LANGER, H. (1995): Erfahrungen aus der Wiederansiedlung des Bibers im hessischen Spessart. Sonderdruck Säugetierkd. Mitt. **36**: 28–32.

LEIDHOLT-BRUNER, K., HIBBS, D. E. & MCCOMB, W. C. (1992): Beaver dam locations and their effects on distribution an abundance of Coho Salmon Fry in two coastal Oregon streams. Northwest Science **66** (4): 218–223.

LIZARRALDE M. S. (1993): Current status of the introduced beaver (*Castor canadensis*) population in Tierra del Fuego, Argentina. Ambio **22** (6): 351– 358.

MACAN, T. T. (1973): A key to the adults of the British Trichoptera. Scient. Publ. Freshw. Biol. Assoc. 28. Ambleside.

MALICKY, H. (1983): Atlas of European Trichoptera. Junk Publishers, Series Entomologica, 24. The Hague, Boston, London.

MALKMUS, R. (1993): Die Libellen im Landkreis Aschaffenburg. Schriftenreihe zur Fauna und Flora im LK Aschaffenburg 4 (LK Aschaffenburg, ed.). Aschaffenburg.

MC DOWELL, D. M. & NAIMAN, R. J. (1986): Structure and funcion of a benthic invertebrate stream community as influenced by beaver *(Castor canadensis)*. Oecologia (Berlin) **68**: 481–489.

NAIMAN, R.J., MC DOWELL, D.M. & FARR, B.S. (1984): The influence of beaver (*Castor canadensis*) on the production dynamics of aquatic insects. Verh. Internat. Verein. Limnol. **22**: 1801–1810.

– MELILLO, J.M. & HOBBIE, J.E. (1986): Ecosystem alteration of boreal forest streams by beaver (*Castor canadensis*). Ecology **67** (5): 1254–1269.

NEFF, D. J. (1957): Ecological effects of beaver habitat abandonment in the Colorado rockies. J. Wildl. Managem. **21**: 80–84.

NITSCHE, K.-A. (1988): Biberlebensräume als Habitate für Lurche und Kriechtiere. Feldherpetologie (Erfurt), S. 22–24.

NOVAK, M., BAKER, J. A., OBBARD, M. E. & MALLOCH, B. (1987): Beaver. Wild furbearer management and conservation in North America. Ministry of Natural Resources. Ontario.

NUMMI, P. (1989): Simulated effects of the beaver on vegetation, invertebrates and ducks. Ann. Zool. Fennici **26**: 43–52.

OLSON, R. & HUBERT, W. A. (1994): Beaver: Water resources and riparian habitat manager. University of Wyoming. Laramie.

OTTO, A. (1991): Grundlagen einer morphologischen Typologie der Bäche. Mitt. Institut f. Wasserbau und Kulturtechnik **180**: 1–94.

PITSCH, T. (1993): Zur Larvaltaxonomie, Faunistik und Ökologie mitteleuropäischer Fließwasser-Köcherfliegen (Insecta: Trichoptera). Sonderheft der Schriftenreihe des Fachbereiches Landschaftsentwicklung der TU Berlin, S. 8.

PRITCHARD, G. & LEISCHNER T. G. (1973): The life history and feeding habitats of *Sialis cornuta* ROSS in a series of abandoned beaver ponds (Insecta; Megaloptera). Can. J. Zool. **51** (2): 121–131.

RASMUSSEN, D. I. (1940): Beaver – trout relationship. Trans. North Am. Wildl. Conf. **5**: 256–263.

RETZER, I. L., SWOPE, H. M., REMINGTON, J. D. & RUTHERFORD, W. H. (1956): Suitability of physical factors for beaver management in the Rocky Mountains of Colorado/Federal AID Project W-83-R. Dept. of Game and Fish, Technical Bulletin 2.

SAVELJEV, A. P. (1997): Ecological effects of introduced beavers on Anamniota on the Amur tributaries, Khabarovsk Territory. Abstract des 1. Europ. Biber-Symposiums in Bratislava, S. 21.

SCHLOSSER, I. J. (1995): Dispersal, boundary processes, and trophic-level interactions in streams adjacent to beaver ponds. Ecology **76** (3): 908–925.

SCHULTE, R. (1995): Die Verbreitung des Bibers *(Castor fiber* L.*)* in Deutschland und angrenzenden Gebieten. Gegenwärtige Situation, Ausbreitungstendenzen und Perspektiven des Biberschutzes. Sonderdruck Säugetierkd. Mitt. **36**: 13–27.

– & SCHNEIDER, E. (1989): Beeinflussung von Waldlebensgemeinschaften durch den Biber. UB 146, **13** (7): 62–65.

SPRULES, W. M. (1941): The effect of a beaver dam on the insect fauna of a trout stream. Trans. Am. Fish. Soc. **70**: 236–248.

STRESEMANN, E. (1992): Wirbellose. Bd. 1 (H.-J. HANNEMANN, B. KLAUSNITZER & K. SENGLAUB, eds.). Berlin.

STUDEMANN, D., LANDOLT, P., SARTORI, M., HEFTI, D. & TOMKA, I. (1992): Ephemeroptera. Insecta Helvetica Fauna **9** (Schweizerische Entomologische Gesellschaft). Fribourg.

TOBIAS, W. & TOBIAS, D. (1981): Trichoptera Germanica. Bestimmungstafeln für die deutschen Köcherfliegen. Teil 1: Imagines. Cour. Forsch. Inst. Senckenberg 49, Frankfurt.

VANNOTE, R. L., MINSHALL G. W., CUMMINS K. W., SEDELL, J. R. & CUSHING, C. E. (1980): The River Continuum Concept. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **37**: 130-137.

WALLACE, I. D., WALLACE, B. & PHILIPSON, G. B. (1990): A key to the case bearing caddis larva of Britain and Ireland. Freshw. Biol. Assoc., Sci. Publ. **51**. Ambleside.

WHITE, D. S. (1990): Biological relationships to convective flow patterns within stream beds. Hydrobiologia **196**: 149–158.

WIDDIG, T. (in press): Rote Liste der Köcherfliegen (Trichoptera) Hessens. Hessisches Ministerium des Innern und für Landwirtschaft, Forsten und Naturschutz. Wiesbaden.

ZEISSLER, H. (1971): Die Muschel *Pisidium* – Bestimmungstabelle für die mitteleuropäischen Sphaeriaceae. Limnologica (Berlin) **8** (2): 453–503.

Eingegangen: 8. September 1998

Anschrift des Verfassers: Dipl.-Biol. MARK HARTHUN, Naturschutzbund Deutschland (NABU), Landesverband Hessen e.V., Postfach 2104, D-35531 Wetzlar, Germany.
Fax: ++ 06441/ 43957.