

PRIVATE LIBRARY
OF WILLIAM L. PETERS

Verh. internat. Ver. Limnol.	XIII	834—844	Stuttgart, Februar 1958
------------------------------	------	---------	-------------------------

Die Barbenregion mitteleuropäischer Fließgewässer

JOACHIM ILLIES (Fuldastation Schlitz, Deutschland)

Mit 2 Abbildungen und 5 Tabellen im Text

Die älteste regionale Gliederung der Fließgewässer beruht auf den für die Einzelabschnitte typischen Fischarten, deren Auftreten im allgemeinen so konstant an definierbare physiographische Merkmale gebunden ist, daß man bis heute mit gutem Recht von der Forellen-, Barben-, Brassens- und Flunderregion spricht. Obwohl diese Einteilungsmöglichkeit sich in Mitteleuropa bewährt, haften ihr doch erhebliche Nachteile an. Die Fische sind der menschlichen Nutzung unterworfen und zum Teil künstlich eingesetzt. Weiterhin sind die einzelnen Arten geographisch ungleich verbreitet, z. B. fehlt die Barbe in ganz Skandinavien, so daß sie zur Charakterisierung des betreffenden Gewässerabschnittes hier ausfällt. Vor allem aber machen die wenigen Fischarten gegenüber der großen Zahl der anderen Flußbesiedler einen so geringen Prozentsatz aus, daß es bedenklich erscheint, ihnen für die regional-limnologische Gliederung alleinige Bedeutung zuzumessen.

Wenn wir berücksichtigen, daß in jedem Gewässer drei ökologische Typen von Besiedlern auftreten (Plankton, Benthos und Nekton), so ist nicht einzusehen, weshalb gerade dem artenarmen Nekton — eben den Fischen — hier das Primat gebühren sollte, zumal es zur Definition des Nektons gehört, daß seine Mitglieder einer aktiven Wanderung auch gegen die Strömungsrichtung fähig sind, sie also die einzigen Flußbewohner sind, die aus ihrem Biotop ohne Schwierigkeit in beiden Richtungen entweichen können.

Die zweite ökologische Organismengruppe, das Plankton, ist für die Charakterisierung der einzelnen Flußabschnitte ebenfalls ungeeignet, da es in quellnahen Bereichen fast ganz fehlt und auch weiter flußabwärts nur als Einschwemmung auftritt. Schließlich aber auch, weil es „Plankton“ ist, d. h. nach seinem erstmaligen Auftreten im Flusse aus dessen Wasser stromabwärts nicht wieder (oder erst nach Absterben in der Brackwasserzone) verschwindet und somit seinen Biotop stets in einer Richtung wieder verläßt.

Es ist daher naheliegend, die artenreichen Organismengruppen des Benthos für eine Charakterisierung der Flußabschnitte heranzuziehen und von der Analyse ihres Bestandes ausgehend die herkömmlichen fischereibiologischen Zonierungen

kritisch zu überprüfen. Möglich ist es durchaus, daß sich dabei eine Übereinstimmung zwischen den ökologischen Verbreitungsgrenzen des Nektons und des Benthos ergibt — selbstverständlich aber ist dies keineswegs.

Eine solche Analyse des benthischen Faunenbestandes ist vom Verfasser (ILLIES 1950 ff.) im Bereich der oberen Fulda durchgeführt worden; und es hatte sich dabei gezeigt (ILLIES 1953, 1955), daß die Benthosorganismen im Bereich der Salmonidenregion in drei deutlich unterscheidbaren Biozönosen auftreten (obere, mittlere und untere Salmonidenregion), welche identisch sind mit den von MÜLLER (1951) ermittelten fischereibiologischen Zonen der oberen und unteren Forellen- sowie der Äschenregion. So konnte für diese Abschnitte die Gültigkeit der herkömmlichen Einteilung bewiesen und durch Anfügung benthischer Besiedlungslisten weitgehend vertieft werden.

Die im Gebiet der Fulda in diesem Zusammenhang seit Jahren betriebene Faunenanalyse ist nunmehr auch auf das stromabwärts sich anschließende Gebiet der „Barbenregion“ ausgedehnt worden, und der vorliegende Bericht soll eine erste Zusammenfassung der Ergebnisse in diesem Flußbereich geben.

Als feste Grenze zwischen unterer Salmonidenregion (uSR) und Barbenregion (BaR) erwies sich die Fulda bei Kohlhaus (Probestelle 10 bei ILLIES 1953). Die untere Grenze der BaR ist erst nach etwa 100 km Flußverlauf zu erwarten und bisher nicht genau festzulegen. Sicher ist jedoch, daß die BaR die vorausgegangene Salmonidenregion an Ausdehnung bei weitem übertrifft, was auch nicht anders zu erwarten ist, seit wir (ECKEL 1953) wissen, daß die Temperaturamplitude — wohl der entscheidendste ökologische Faktor im Fließwasser — proportional dem Logarithmus der Quellentfernung wächst.

Für die einzelnen Bereiche der Salmonidenregion hatten sich unter den Benthosorganismen Differentialarten nachweisen lassen, welche die Zuordnung einer bestimmten Gewässerstrecke zu einer der drei Biozönosen in jedem Falle möglich machen. Dabei handelte es sich zumeist um ökologisch vikariierende Artenpaare (z. B. *Planaria alpina-gonocephala*, *Rhyacophila septentrionis-nubila*). Auch zwischen der Salmonidenregion (zumindest deren unteren Teil, der uSR) und der anschließenden BaR können einige solcher vikariierenden Differentialarten aufgezählt werden. Es sind allerdings nur wenige, was als erster Hinweis darauf gelten mag, daß die biozönotische Verwandtschaft zwischen uSR und BaR nur gering ist:

	(u)SR	BaR
(Ephemeroptera)	<i>Paraleptophlebia submarginata</i> <i>Ecdyonurus</i> div. spec. —	<i>Paraleptophlebia cincta</i> <i>Heptagenia</i> div. spec. <i>Potamanthus luteus</i>
(Plecoptera)	<i>Taeniopteryx schönemundi</i>	<i>Taeniopteryx nebulosa</i>
(Coleoptera)	<i>Gyrinus substriatus</i>	<i>Orectochilus villosus</i>
(Trichoptera)	<i>Oligoplectrum maculatum</i> —	<i>Brachycentrus subnubilus</i> <i>Cyrnus trimaculatus</i>

Hinzuzufügen sind einige vikariierende Formen, welche in einzelnen Exemplaren die Biotopgrenzen regelmäßig überschreiten, jedoch nach der Häufigkeit ihres Auftretens eindeutig nur einer der beiden Biozöosen angehören:

	(u)SR	BaR
(Odonata)	<i>Calopteryx virgo</i>	<i>Calopteryx splendens</i>
(Coleoptera)	<i>Hydraena gracilis</i>	<i>Limnius tuberculatus</i>
(Hirudinea)	<i>Glossiphonia complanata</i>	<i>Glossiphonia heteroclita</i>

So groß der Wert einer solchen Aufzählung vikariierender Arten in manchen Fällen aber sein mag (etwa zur Unterscheidung von oSR und uSR), dem Unterschied zwischen Salmonidenregion und Barbenregion kann sie kaum gerecht werden, da dieser viel größer ist, als es die obige Liste zunächst vermuten läßt.

Die physiographischen Differenzen zwischen den beiden Regionen sind sehr erheblich: in der Salmonidenregion ist der Biotop durch schnelle Wasserströmung und Geröll oder Kies als Untergrund ausgezeichnet, während der Biotop der BaR bei höherer Temperaturamplitude eine stellenweise ausgesprochen langsame Strömung (etwa 10—15 cm/sek) aufweist und demzufolge oft dicke Schlamm-schichten als Bodenbelag. Bei so großen Milieuunterschieden wird man daher weniger vikariierende Arten zu erwarten haben, welche gleiche „Nischen“ in benachbarten Biotopen besetzt halten, als vielmehr die Vikarianz ganzer ökologisch unterschiedlicher Organismengruppen.

In der Tat zeigt bereits der erste Blick auf den Gesamtbestand des Benthos in beiden Biotopen eine deutliche Verschiedenartigkeit der zugehörigen Besiedlergruppen. Dies wird durch die folgende Zusammenstellung erläutert, in welcher für Salmonidenregion (uSR) und BaR die mittlere Abundanz der beteiligten Organismengruppen aus jeweils 50 quantitativen Fängen aufgeführt ist. (Abundanzzahlen nur bei Dominanten mit mehr als 5%).

uSR		BaR	
Ephemeroptera	27%	Ephemeroptera	30%
Coleoptera	21%	Isopoda	20%
Trichoptera	20%	Diptera	10%
Amphipoda	15%	Nematoda	8%
Diptera	8%	Coleoptera	6%
Plecoptera	7%	Amphipoda	6%
Mollusca		Hirudinea	5%
Hirudinea		Odonata	5%
Odonata		Mollusca	
Nematoda		Hemiptera	
		Trichoptera	
		Plecoptera	

Nur die Ephemeropteren und Dipteren nehmen in beiden Biozöosen der Individuenzahl nach etwa den gleichen Rang ein; auch die Coleopteren und Amphipoden sind in beiden Fällen unter den Dominanten. Während aber Trichop-

teren und Plecopteren in der Salmonidenregion etwa ein Viertel der gesamten Individuenmenge ausmachen, sind beide Gruppen in der BaR weitgehend ausgefallen. Demgegenüber treten in der BaR Isopoden, Nematoden, Hirudineen und Odonaten in beträchtlicher Menge auf (zusammen mehr als ein Drittel aller Benthos-Individuen), während sie in der Salmonidenregion praktisch nicht ins Gewicht fallen.

Diese Unterschiede werden noch dadurch vertieft, daß bei den Ordnungen, welche in beiden Biotopen auftreten, zum Teil ganz verschiedene Familien eine dominierende Rolle in den zum Vergleich stehenden Biozönosen spielen. So sind die Ephemeropteren der BaR zum großen Teil Angehörige der Familie Siphonuridae, welche wir in der uSR nicht kennen, bei den Odonaten sind die Agrionidae auf die BaR beschränkt, und von den Käfern sind in der SR praktisch nur Dryopidae anzutreffen, während in der BaR Haliplidae erstmalig auftreten und Dytiscidae erst hier eine gewisse Bedeutung erlangen.

Fast allen erwähnten Organismengruppen, die in der BaR erstmalig im Fluß auftreten, ist gemeinsam, daß ihre größte ökologische Entfaltung in stehenden Gewässern liegt, und fast stets sind es sogar die gleichen Arten hier im Flusse, welche man auch in Seen — zumindest in deren Brandungszone (s. WESENBERG-LUND 1908) — wiederfindet. Die Arten sind also eurytherm und rheotolerant, ihr Auftreten im Fluß bedeutet keine Bevorzugung dieses Bereichs, sondern ist nur ein Ausdruck für die große ökologische Valenz dieser Arten, deren eigentliches ökologisches Optimum in stehenden Gewässern liegt.

Dies gilt jedoch nicht für alle erwähnten Organismen der BaR. Die Siphonuridae und *Haliplus fluviatilis* sowie einige Trichopteren sind vielmehr eurytherm und rheophil — die unteren Flußabschnitte sind das eigentliche Verbreitungsgebiet dieser Arten, und in Seen treten sie nur selten oder gar nicht auf. Sie bilden also eine zweite Gruppe von Besiedlern der BaR, welche endemisch zu diesem Flußabschnitt (und eventuell auch dem darauffolgenden) gehören.

Die dritte Komponente schließlich machen jene Formen aus, welche ihre Hauptverbreitung in schnellströmenden, kühlen Flußabschnitten haben und hier in der BaR die untere Grenze ihrer Verbreitung finden (Dryopidae, Heptageniidae, Ephemerellidae, Psychomyidae, Hydropsychidae usw.).

Zusammenfassend können wir also feststellen, daß wir beim Vergleich der quellabwärts sich ablösenden Biozönosen zunächst in der Salmonidenregion vikariierende Lebensgemeinschaften finden, deren Komponenten fast durchweg rheophil (bzw. rheobiont) sind, also typische Bewohner fließender Gewässer, bei denen hauptsächlich die unterschiedliche Temperaturtoleranz die Möglichkeit zur Unterscheidung einzelner, nahe verwandter Biozönosen (uSR, mSR, oSR) gibt. In der BaR findet dann ein einschneidender Faunenwechsel statt: rheotolerante, nicht auf Fließgewässer beschränkte Arten (Isopoden, Hirudineen, Odonaten usw.) haben ihre Verbreitungsgrenze stromaufwärts bis zum Beginn dieser Region ausgedehnt und machen hier einen erheblichen Prozentsatz der Besiedler aus. Da-

neben existiert eine kleine Gruppe von Arten, die auf die physiographischen Bedingungen der BaR spezialisiert sind, die eigentlichen Flußbewohner, und schließlich finden sich vereinzelt auch Vertreter der ökologischen Gruppe der Bachbewohner (Salmonidenregion), welche ihre Verbreitungsgrenze bis hierher in den eurythermen Bereich ausdehnen konnten.

Wenn wir auf die biozönotischen Verhältnisse der BaR nunmehr im einzelnen eingehen, so ist ein Umstand zu betrachten, der hier von entscheidender Bedeutung ist, nämlich die Wirkung unterschiedlicher Strömungsgeschwindigkeit im Fließgewässer. Im Bereich der Quellregion und Salmonidenregion befindet sich das Wasser nicht in laminarer Strömung sondern in Turbulenz. Große Steine des Bachbodens werfen einen Strömungsschatten hinter sich, Wirbelbildungen und rückläufige Strömungen unterschiedlicher Stärke treten an Felsen und an den Ufern auf und als Folge davon bilden sich lokale Schlammablagerungen neben Stellen mit glattgewaschenem Steinuntergrund. Diese lokalen Unterschiede im Bodenbelag, die dazu noch in kurzer Zeit wechseln können, bilden hier jedoch trotz aller Kontraste ein so feines Raster, daß sie für die Besiedlung des Oberlaufes praktisch ohne Bedeutung bleiben. Spezielle Anpassungen an eines dieser Substrate treten nicht auf, und eine Sammelprobe bringt stets einen im Prinzip einheitlichen Bevölkerungsquerschnitt zur Beobachtung.

Ganz anders in der Barbenregion, in der das Fließgewässer bereits eine beachtliche Breite und Tiefe besitzt! Auch hier wechseln zwar Strecken stärkerer Strömung mit solchen geringerer Wasserbewegung, jedoch sind es nicht einzelne Steine, die diesen Wechsel auf kleinstem Raum bewirken, sondern geographische und geologische Ursachen (weicher Boden mit Möglichkeit zur Mäanderbildung, härtere Steinschichten mit erhöhtem Erosionswiderstand). So wird das vorher feine Strömungsraster hier zum groben Mosaik. Hunderte von Metern zieht der Fluß in ruhiger Strömung im tief eingegrabenen Bett, dichte Schlammassen lagern sich ab, submerse Vegetation tritt auf, und die Zersetzung des Faulschlammes zusammen mit der geringen Durchmischung des Wassers führen zu einem deutlichen Sauerstoffdefizit am Flußboden. Als anderes Extrem finden wir breite, meist den ganzen Fluß durchziehende Stromschnellenbereiche mit grobem Flußschotter und Geröll als Untergrund, über die das Wasser mit geringer Tiefe bei starker Luftdurchmischung in hoher Geschwindigkeit hinwegströmt. Über Jahre — oft (manche „Furte“) Jahrhunderte — hinweg bleibt der Zustand des Gewässers an der jeweiligen Stelle gewahrt, und so ist zu erwarten, daß die Besiedler des Flußgrundes den speziellen Verhältnissen angepaßt nach Maßgabe ihrer ökologischen Valenz in anderer Vergesellschaftung an den unterschiedlichen Substraten auftreten.

Die einzelnen Proben, die auf der weiten Strecke der BaR gesammelt werden können, fallen daher sehr unterschiedlich aus, und oft weisen zwei Aufsammlungen — 100 m voneinander entfernt in der BaR entnommen — nur eine oder zwei gemeinsame Arten auf. Die Substrate (Biotope II. Ordnung), die in der

Forellenregion vernachlässigt werden konnten (s. ILLIES 1952), sind in der BaR von erheblicher Bedeutung geworden. Immerhin zieht sich der Trennungsstrich nicht durch die gesamte Benthosfauna der BaR. Einige Arten treten, wenn auch in unterschiedlicher Abundanz, in beiden Substraten des Bereichs regelmäßig auf und geben uns so das Recht, trotz aller sonstigen Unterschiede im Besiedlungsbild von der BaR als von einer Biozönose zu sprechen. Es sind dies vor allem:

<i>Carinogammarus roeselii</i>	<i>Ephemereilla ignita</i>
<i>Asellus aquaticus</i>	<i>Baetis</i> div. spec.
<i>Erpobdella octoculata</i>	<i>Brachycentrus subnubilus</i>

Wie unterschiedlich aber im übrigen die Benthosfauna in beiden Substraten der BaR ist, soll die folgende Übersicht zeigen. Dabei sind die wichtigsten Besiedlergruppen mit ihren jeweiligen Vertretern und deren durchschnittlicher Abundanz (aus etwa 50 Proben) in beiden Substraten aufgeführt. Es wurden (ILLIES 1950) bereits bei der Untersuchung der Coleopteren dieser Flußstrecke für die Besiedler der beiden Zonen die Ausdrücke „Geröllgesellschaft“ und „Flußkrautgesellschaft“ geprägt. Es erscheint mir heute besser, für die Bezeichnung der Substrate bei „Schlamm“ und „Geröll“ zu bleiben, für die jeweiligen Varianten der Biozönose jedoch die Ausdrücke „Dryopiden-“ bzw. „Halipliden-Dytisciden-Variante“ einzuführen, da die erwähnten Käferfamilien tatsächlich besonders konstant auf jeweils eines der genannten Substrate beschränkt sind.

Geröll (Dryopiden-Variante)	Schlamm (Halipliden-Dytisciden-Variante)
Coleoptera:	
<i>Helmis maugei</i> 28%	<i>Haliplus fluviatilis</i> 50%
<i>Limnius tuberculatus</i> 26%	<i>Laccophilus hyalinus</i> 26%
<i>Lathelmis volkmari</i> 13%	<i>Ilybius fuliginosus</i> 13%
<i>Stenelmis canaliculatus</i> 10%	<i>Hyphydrus ovatus</i> 5%
<i>Orectochilus villosus</i> 8%	<i>Platambus maculatus</i>
<i>Dryops</i> spec. 5%	<i>Brychius elevatus</i>
<i>Macronychus quadrituberculatus</i>	<i>Orectochilus villosus</i>
<i>Brychius elevatus</i>	<i>Limnius tuberculatus</i>
<i>Riolus subviolaceus</i>	
<i>Hydraena gracilis</i>	
Trichoptera:	
<i>Athripsodes</i> spec. spec. 34%	Fehlen fast völlig!
<i>Polycentropus flavomaculatus</i> . . 11%	Nur Einzelfunde von <i>Limnophilus</i> spec.
<i>Anabolia nervosa</i> 11%	In dichtem Krautbewuchs:
<i>Brachycentrus subnubilus</i> 10%	<i>Brachycentrus subnubilus</i> .
<i>Rhyacophila nubila</i> 8%	
<i>Hydropsyche angustipennis</i> 7%	
<i>Cyrmus trimaculatus</i> 6%	
<i>Psychomyia pusilla</i> 6%	
<i>Mystacides azurea</i>	
<i>Stenophylax</i> spec.	

Ephemeroptera:

<i>Baetis</i> div. spec.	42%	<i>Chloeon dipterum</i>	24%
<i>Ephemerella ignita</i>	38%	<i>Siphonurus aestivalis</i>	22%
<i>Heptagenia</i> div. spec.	11%	<i>Leptophlebia vespertina</i>	17%
<i>Potamanthus luteus</i>	6%	<i>Baetis</i> div. spec.	16%
<i>Caenis moesta</i>	5%	<i>Ephemerella ignita</i>	11%
<i>Paraleptophlebia cincta</i>		<i>Siphurella linneana</i>	7%
<i>Ecdyonurus venosus</i>		<i>Ephemera</i> div. spec.	
		<i>Caenis moesta</i>	
		<i>Heptagenia fuscogrisea</i>	

Crustacea:

<i>Asellus aquaticus</i>	68%	<i>Asellus aquaticus</i>	83%
<i>Carinogammarus roeselii</i>	28%	<i>Carinogammarus roeselii</i>	17%
<i>Gammarus pulex pulex</i>	4%		

Hirudinea:

<i>Erpobdella octoculata</i>	86%	<i>Haemopsis sanguisuga</i>	38%
<i>Piscicola geometra</i>	9%	<i>Erpobdella octoculata</i>	35%
<i>Glossiphonia complanata</i>		<i>Piscicola geometra</i>	5%
<i>Glossiphonia heteroclita</i>		<i>Helobdella stagnalis</i>	
		<i>Glossiphonia heteroclita</i>	
		<i>Glossiphonia complanata</i>	

Die Unterschiede zwischen beiden Varianten sind, das zeigt die obige Übersicht deutlich, recht erheblich. Dabei kommen Übergänge zwischen beiden nur recht selten vor, meist ist es eindeutig möglich, eine Probe einer der Varianten zuzuordnen. So fand sich unter den 50 hier berücksichtigten Proben nur eine, bei der unter zahlreichen Dytisciden und Halipliden auch einige Dryopiden (2 Exemplare von *Limnius*) auftraten.

Es fällt bei der Betrachtung der obigen Liste sofort auf, daß die echten Rheophilen, die der Salmonidenregion ihr Gepräge geben, nur in der Dryopiden-Variante auftreten, während die Halipliden-Dytisciden-Variante aus Arten besteht, die entweder selbst oder mit nächsten Verwandten im stehenden Wasser ihr Hauptverbreitungsgebiet haben. Damit erweist sich, daß die BaR diejenige Zone des Flusses ist, in welcher sich ökologisch extrem progressive (d. h. rheotolerante) Stillwasserformen mit eurythermen Rheophilen der schnellfließenden Bachstrecken vermischen. Sie ist das große Zwischengebiet des Flusses, in das Bachfauna sowohl wie Seenfauna ihre Ausläufer entsenden. Betrachten wir diesen Vorgang verbreitungsgeschichtlich, so können wir auch sagen: Es ist die Region, bis zu der die eurytherme (rheophile oder rheotolerante) Interglazialfauna bei ihrem postglazialen Rückmarsch aus den Refugien vorgedrungen ist (z. B. *Barbus barbus* selbst, die der Region den Namen gegeben hat).

In Abb. 1 wird versucht, die wesentlichen biozönotischen und physiographischen Merkmale von Salmoniden- und Barbenregion einander gegenüberzustellen. Diese Schemazeichnung möge als Zusammenfassung der bisher dargelegten Verhältnisse dienen und zugleich auch einige Charakteristika andeuten,

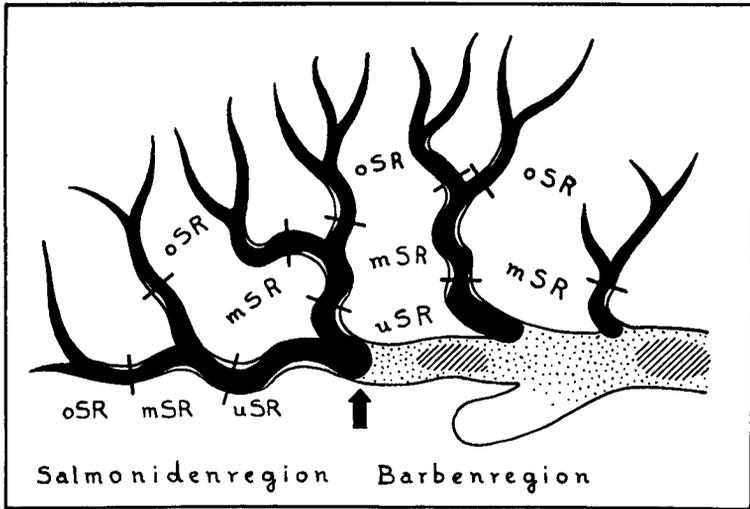


Abb. 1. Schematische Darstellung der physiographischen und biozönotischen Verhältnisse in der Salmoniden- und Barbenregion. (Nähere Erläuterung im Text.)

die an dieser Stelle nicht näher behandelt werden sollen. Es ergeben sich folgende wichtige Wesenszüge der BaR mitteleuropäischer Fließgewässer (s. Abb. 1):

1. In ihr findet ein abrupter Faunenwechsel gegenüber der vorausgehenden Salmonidenregion statt, bei dem sich gleichzeitig die anteilmäßige Bedeutung der einzelnen Organismengruppen erheblich verschiebt.
2. Während die Besiedlung der Salmonidenregion im ganzen lokal recht einheitlich ist, bildet der Biotop der BaR ein grobes Mosaik, in dem längere Strecken mit ruhiger Strömung und Schlammablagerung (Dryopiden-Variante der Biozönose) mit Geröllzonen (Halipliden-Dytisciden-Variante) abwechseln.
3. Die Dryopiden-Variante der BaR-Biozönose (in Abb. 1 *schräg schraffiert*) zeigt Verwandtschaft mit der Besiedlung der Salmonidenregion (*schwarz*), die Halipliden-Dytisciden-Variante (*punktiert*) besteht aus Formen, deren Hauptverbreitung im Stillwasser liegt.
4. In der BaR spielen erstmalig im Fluß auch Stillwasserbereiche (Altwässer) eine größere Rolle (in Abb. 1: *weiß*). In ihnen findet eine Entwicklung von Plankton statt, welches als Ausschwemmung in den Fluß gerät und sich hier zu einem mehr oder weniger konstanten „Potamoplankton“ formiert.
5. Während in der Salmonidenregion meist Wasserläufe gleichartigen limnologischen Charakters ineinander einmünden (nämlich Oberläufe der Salmonidenregion = oSR, Mittelläufe = mSR oder Unterläufe = uSR), sind die in der BaR einmündenden Nebensysteme meist kleiner als der Hauptfluß. Sie hemmen daher das kontinuierliche Anwachsen der Temperaturamplitude, halten diese auf längeren Strecken konstant und bedingen so eine bedeutende Längenausdehnung der BaR.

Alles bisher Dargelegte beschränkte sich auf Angaben, die einer ersten deskriptiven Schilderung der Verhältnisse in der Barbenregion dienen sollten. Die quantitative, produktionsbiologische Analyse dieser Flußstrecke erscheint als ein fernes Ziel, bis zu dem noch ein weiter Weg zurückzulegen ist. Immerhin soll abschließend ein erster Schritt zur quantitativen Erfassung des Fließgewässertyps der BaR getan werden, da er ein Licht auf den funktionalen Zusammenhang zwischen beiden Substraten des Biotops und den Varianten seiner Biozönose wirft.

Vergleicht man die Individuendichte oder Biomasse der benthischen Besiedler beider Substrate, so zeigt sich, daß die Dryopiden-Variante der Geröllzone ein ganz erhebliches Übergewicht gegenüber dem Benthos der Schlammzonen, der Halipliden-Dytisciden-Variante, besitzt. Es werden Werte von mehreren Gramm je Quadratmeter gefunden, was erheblich mehr ist, als an entsprechenden Stellen in der Salmonidenregion zu messen ist. Nur ein Fließwasserbiotop mit ähnlich hoher Benthos-Besiedlung wurde bisher bekannt: die Teichausflüsse, welche von KNÖPF (1952) im deutschen Mittelgebirge studiert wurden. Die Ähnlichkeit zwischen diesen Teichausflüssen und den Stromschnellen (Geröllzonen) der Flüsse sind auffallend groß, worauf zuerst MÜLLER (1955) aufmerksam machte. In beiden Fällen wird das Gros der Benthos-Organismen von solchen Formen gebildet, die zum Ernährungstyp der Filtrierer gehören („passive Ernährer“ nach MÜLLER), wie vor allem die fangnetzbauenden Trichopterenlarven (*Hydropsyche*, *Polycentropus*, *Neureclipsis*), die *Simulium*-Larven und die Schwämme. Alle diese Arten sind in ihrer Nahrungsaufnahme davon abhängig, daß mit der Wasserströmung Nahrungspartikel herbeigeschafft und ihnen zugeführt werden. Wo diese Bedingung erfüllt ist, treten sie in großen Mengen auf und zeigen dann Besiedlungswerte, wie sie von den „aktiven Ernährern“ innerhalb der Biozönose nie erreicht werden. Sie bilden so zwar keine eigene Biozönose, wohl aber eine Variante der vorliegenden Biozönose, in der die Eutrophierung in der Nische der passiven Ernährer zu deren enormem zahlenmäßigem Anwachsen führt (ILLIES 1956).

Beim Teichausfluß ist es das im Stillwasser gebildete Plankton, welches den filtrierenden Benthos-Organismen als Nahrungsgrundlage dient — bei den Geröllzonen des Flusses aber ist es das Plankton, welches in die vorgelagerten Schlammzonen (also Flußabschnitten mit langsamer Strömung) aus Stillwasserzonen hineingelangt und sich zum „Potamoplankton“ (siehe SABANEEFF 1956) formiert. Hinzu tritt im Fluß der Komplex von Formen, der von MÜLLER (1953) als „organische Flußdrift“ bezeichnet wurde: Benthos-Organismen, welche durch die Schwemmkraft der Strömung vom Untergrund losgerissen und mitgeführt werden. In Schweden, wo diese Verhältnisse von MÜLLER (1955) eingehend studiert wurden, sind fast stets ausgedehnte Seen in die größeren Flußläufe eingeschaltet, so daß dort die Zonen starker Planktonproduktion mit solchen hoher benthischer Besiedlungsdichte (bei Vorherrschen der passiven Ernährer) abwechseln, wobei die letzteren in ihrer Ernährung von den ersten abhängen. Aber auch im Unterlauf schwedischer Ströme, wo keine Seen mehr in den Flußlauf eingeschaltet sind, wies

MÜLLER einen ähnlichen funktionalen Zusammenhang auf. Die ruhig strömenden, schlammführenden Zonen (schwedisch: Sel) wechseln mit Stromschnellengebieten (schwedisch: Fors) ab, und an jeder solchen Geröllstrecke findet der Wandel im Faunenbestand statt, den die Abb. 2 schematisch darlegt: Die sonst nur geringe Benthos-Besiedlung steigt plötzlich (auf Grund des Massenvorkommens der passiven Ernährer wie *Simulium*, *Hydropsyche* usw.) zu ganz erheblichen Werten an, welche hinter dieser Strecke wieder auf den für die betreffende Biozönose

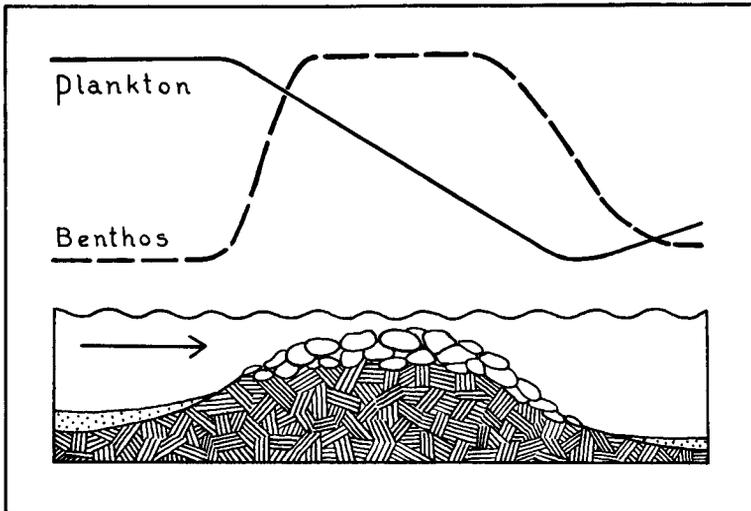


Abb. 2. Schematischer Längsschnitt durch einen Flußabschnitt der Barbenregion mit Schlamm- (links und rechts) und Geröllzone (Mitte). Darüber der Wechsel in der Biomasse von Plankton und Benthos.

normalen Wert absinken. Das Plankton dagegen, welches sich in den vorgelagerten ruhigen Flußabschnitten entwickelte und zusammen mit ihm die sonstigen Komponenten der organischen Drift, sinkt hier rapide ab, da es von den Filterapparaten und Fangvorrichtungen der passiven Ernährer aufgenommen wird. Nur allmählich erholt sich dann der Planktonbestand in der folgenden Flußstrecke durch Vermehrung der Individuen, welche die Geröllzone passiert haben, oder durch neue Einschwemmungen aus Altwässern.

Dieser Vorgang dürfte ein grundsätzlicher Wesenszug der Barbenregion sein. Das oben geschilderte grobe Mosaik von Schlamm- und Geröllstrecken ist als solches in jedem derartigen Gewässer zu erwarten, und stets stehen dabei diese beiden Strecken und ihre Bewohner in dem geschilderten funktionalen Zusammenhang. Damit erweist sich das Gebiet der ruhig fließenden, schlammbedeckten Flußabschnitte als von einer verarmten Benthos-Variante und im freien Wasser von einer Plankton- und Driftgesellschaft besiedelt, die Geröllstrecke der Stromschnellen hingegen von einer übersättigten und extrem allochthonen Benthos-Variante, die zu lokal stark erhöhter Produktion führt.

Literatur

- ECKEL, O. 1953. Zur Thermik der Fließgewässer: Über die Änderung der Wassertemperatur entlang des Flußlaufes. — *Wetter und Leben*, Sonderheft 2. Wien.
- ILLIES, J. 1950. Die Käfergesellschaften der Fulda. — *Ber. Limn. Flußst. Freudenthal* 1, 11—16.
- 1952. Die Mölle. Faunistisch-ökologische Untersuchungen an einem Forellenbach im Lipper Bergland. — *Arch. Hydrobiol.* 46, 424—612.
- 1953. Die Besiedlung der Fulda (insbesondere das Benthos der Salmonidenregion) nach dem jetzigen Stand der Untersuchung. — *Ber. Limn. Flußst. Freudenthal* 5, 1—28.
- 1955. Der biologische Aspekt der limnologischen Fließwassertypisierung. — *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. 22, 337—346.
- 1956. Seeausflußbiozönosen lappländischer Waldbäche. — *Ent. Tidskr.* 77, 138—153.
- KNÖPP, H. 1952. Studien zur Statik und Dynamik der Biozönose eines Teichausflusses. — *Arch. Hydrobiol.* 46, 15—102.
- MÜLLER, K. 1951. Fische und Fischregionen der Fulda. — *Ber. Limn. Flußst. Freudenthal* 2, 18—23.
- 1953. Investigations on the Organic Drift in North Swedish Streams. — *Ann. Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm* 35, 133—148.
- 1955. Produktionsbiologische Untersuchungen in nordschwedischen Fließgewässern. Teil 3: Die Bedeutung der Seen und Stillwasserzonen für die Produktion in Fließgewässern. — *Ann. Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm* 36, 148—162.
- SABANEFF, P. 1956. Über das Zooplankton der Weser. — *Ber. Limn. Flußst. Freudenthal* 7, 28—42.
- WESENBERG-LUND, C. 1908. Die litoralen Tiergesellschaften unserer größeren Seen.
a) Die Tiergesellschaft des Brandungsufers. — *Int. Rev.* 1.