

Verh. Internat. Verein. Limnol.	XIV	517—523	Stuttgart, Juli 1961
---------------------------------	-----	---------	----------------------

*Herrn Professor Dr. Fr. Lenz
zum 70. Geburtstag gewidmet*

Gebirgsbäche in Europa und in Südamerika - ein limnologischer Vergleich

JOACHIM ILLIES (Plön, Deutschland)

Mit 2 Abbildungen und 1 Tabelle im Text

Nach Rückkehr von einem einjährigen Aufenthalt in Südamerika, besonders in den Andengebieten Chiles, Argentiniens und Perús, liegt eine umfangreiche limnologische Sammelausbeute von Fließgewässern, speziell Gebirgsbächen, vor, deren detaillierte Bearbeitung noch längere Zeit dauern wird. Es soll daher hier nur eine kursorische Betrachtung über den vorläufigen Gesamteindruck gegeben werden.

Ein europäischer, also nordhemisphärischer, Gebirgsbach und ein solcher der Südhemisphäre, also etwa ein Andenbach in Chile, haben zueinander extreme geographische Lage und demzufolge eine antipodische Faunenausstattung. Es ist daher von höchstem Interesse, festzustellen, welche Biozönosen sich bei solch verschiedenem zoologischem Ausgangsmaterial in ihnen einstellen und wie weit sich dabei die in Europa erkannten Gesetzmäßigkeiten als von universeller Gültigkeit erweisen. Ein solcher Vergleich ist um so naheliegender, als sowohl in tropischen wie in gemäßigten südlichen Breiten und selbst im subantarktischen Klimabereich Feuerlands Hochgebirgsquellen auftreten, deren Abflüsse zumindest in ihrem Oberlauf echte, kaltstenotheime Gebirgsbäche bilden. Hoher Sauerstoffgehalt, hohe Strömungsgeschwindigkeit, geringe Temperaturamplitude, normale chemische Bedingungen und normale Geröllführung charakterisieren diesen Bachbereich in gleicher Weise dort wie in Europa, so daß wir im Gebirgsbach beider Kontinente (und auf der übrigen Erde) *physiographisch identische Biotope* vor uns haben.

Inmitten der fremdartigen südamerikanischen Landschaft und ihrer von der europäischen so sehr verschiedenen Flora und Fauna mutet daher ein solcher Gebirgsbach geradezu „heimatlich“ an. Dieser Eindruck steigert sich, wenn man die Organismenwelt betrachtet, die in ihm lebt. Man glaubt sich dann zunächst nach Europa zurückversetzt, denn man erblickt lauter vertraute Typen der Benthosorganismen, die uns unter Gattungsnamen wie *Planaria*, *Baetis*, *Rhyacophila*, *Hydropsyche*, *Gammarus* feste Begriffe sind.

Wir haben es also im Gebirgsbach mit einer Isozönose (BALOGH) zu tun, das heißt mit einer unter klimatisch ähnlichen Verhältnissen mit den gleichen Lebensformtypen (REMANE) ausgestatteten Biozönose. Sind diese Lebensformtypen nun systematisch identisch bzw. nahe verwandt oder liegt eine auffallende Konvergenz vor?

Die systematische Prüfung zeigt, daß von den eben erwähnten Typen *Planaria* und *Baetis* tatsächlich als Gattungen vorliegen, „*Hydropsyche*“ zur nahe verwandten, südhemisphärischen Gattung *Rhyacophylax* gehört, „*Rhyacophila*“ als *Neochorema* zu einer anderen Unterfamilie und „*Gammarus*“ (richtig: *Hyaella*) sogar zu einer anderen Familie. Es sind also zum Teil sehr nahe, teilweise aber auch recht entfernte Verwandte, die hier als gleiche Lebensformtypen (in der gleichen Nische) auftreten. Dies soll eine nähere Übersicht verdeutlichen.

Als zur gleichen Art gehörig (die dann also bipolar disjunkt oder kosmopolitisch verbreitet wäre) sind in der älteren Literatur eine ganze Reihe von Fließwasserformen Europas und Südamerikas genannt worden. Sie haben fast alle einer systematischen Prüfung nicht standgehalten. Auch bei den letzten (z. B. der Chironomide *Podonomus kiefferi* und der Hydrachnelle *Hydrodroma descipiens*) werden sich nach meiner Überzeugung ebenfalls noch Artunterschiede finden lassen, so daß es unter den makroskopischen Benthosorganismen offensichtlich eine echte nord-süd-hemisphärische Artidentität nicht gibt.

In Europa und Südamerika gemeinsam vorkommende Gattungen im Biotop des Gebirgsbaches sind: *Planaria* (Turbellaria) — *Caenis*, *Baetis*, *Chloeon* (Ephemeroptera) — *Helicopsyche* (Trichoptera) — *Orthocladus*, *Podonomus*, *Heptagya* und andere Chironomiden und *Simulium* (Diptera) — *Gyrinus* (Coleoptera) — *Physa*, *Limnaea*, *Planorbis* (Gastropoda) — *Torrenticola*, *Sperchonopsis*, *Hygrobatas*, *Atractides* u. a. (Hydrachnella). Hieran schließt sich eine große Zahl nahe verwandter, aber systematisch eindeutig unterschiedener Gattungen, von denen nur einige besonders charakteristische Lebensformtypen genannt sein sollen: *Ancylus* (Brasilien: *Protancylus*), *Hydropsyche* (Chile: *Rhyacophylax*), *Philopotamus* (Chile: *Dolophilodes*), *Agrion* (Südamerika: *Antiagrion*), *Liponeura* (Chile: *Edwardsina*), *Sialis* (Südamerika: *Protosialis*), *Protzia* (Südamerika: *Neocalonyx*), *Helmis* (*Macrelmis*) und viele andere.

Schließlich finden wir in den verglichenen Biotopen Lebensformtypen, die systematisch ohne engere Verwandtschaft sind, verschiedenen Unterfamilien oder sogar Familien angehören. So sind die Flußkrebse in Europa durch die Astacidae vertreten, in den südamerikanischen Anden (wie in Australien) durch die Parastacidae. Für unsere Flußmuscheln aus der Familie Unionidae stehen dort die Mutelidae, unsere Plecopteren-Unterfamilie Capniinae wird durch die Notonemourinae ersetzt, die Trichopteren-Unterfamilie der Rhyacophilinae durch die Hydrobiosinae. Statt der altweltlichen Gammariden finden wir in ganz Süd- (und Nord-) Amerika die Hyaellidae, und die Süßwasserschnecken der Familie Limnaeidae werden im Andengebiet durch die Chiliniidae ersetzt.

Tiergeographisch haben wir es mit vikariierenden Verwandtschaftsgruppen höherer systematischer Kategorie zu tun, ökologisch und anatomisch mit Konvergenzerscheinungen, die auf ein hohes Alter des ganzen Biotops und seiner Nischen hinweisen.

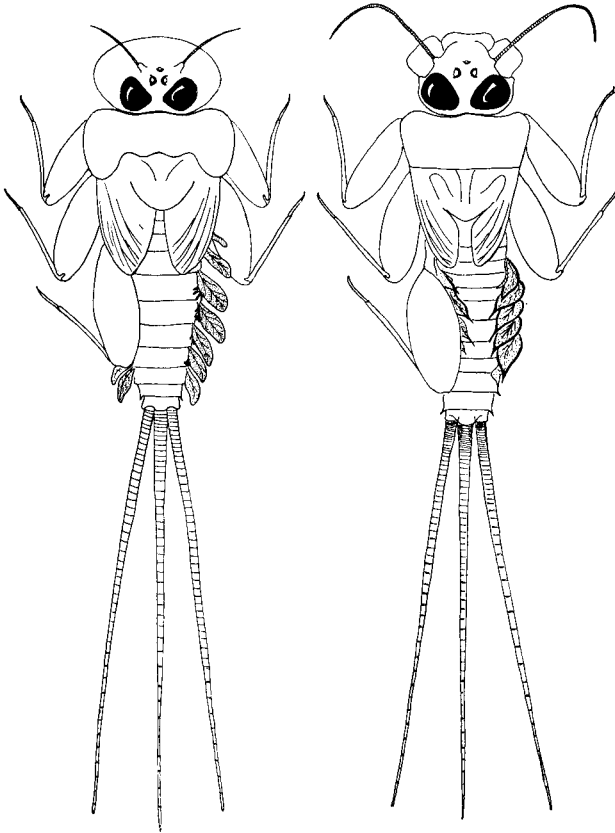


Abb. 1. Konvergente, abgeplattete Körperform bei rheobionten Ephemeropterenlarven. Links: *Ecdyonurus forcipula* (Europa); rechts: unbekanntes Genus der Leptophlebiidae (Chile). Das rechte Hinterbein ist bei beiden Larven weggelassen, um die Kiemenblättchen zu zeigen.

In einigen Fällen führen diese Konvergenzen zu verblüffend ähnlichem Körperbau bei Arten ohne nähere Verwandtschaft. Dies gilt z. B. für die beiden auffälligsten Ephemeropterenlarven chilenischer Gebirgsbäche: *Murphyella needhami* (Fam. Isonychiidae) vertritt hier den Lebensformtyp der hochgewölbte-stromlinienförmigen, rheobionten Steinbewohner mit Detritusbesen aus Mundteilen und Vorderbeinen, bewohnt also die Nische, in der in Europa *Oligoneuriella rhenana* (Fam. Oligoneuriellidae) sitzt. Dagegen ist *Metamonius eatoni* (Fam. Leptophlebiidae) als stark abgeplatteter, großer, mit unbeweglichen Kiemenplättchen versehener Bewohner starker Strömung von großer Ähnlichkeit mit

unserem *Epeorus assimilis* (Fam. Ecdyonuridae). Auch für den Typ der abgeplatteten, deutlich rheobionten Larven der Gattung *Ecdyonurus* und *Heptagenia* (Fam. Ecdyonuridae), die für Fließgewässer der Holarktis so charakteristisch sind, finden sich in andinen Gebirgsbächen die konvergent geformten Larven einer noch unbekanntem Gattung der Leptophlebiidae (siehe Abb. 1). Bei den Plecopteren kommt es zu weiteren Konvergenzen; so treten in der Nische der großen, mehrjährigen, räuberischen Larven, die in Europa durch Perlidae und in der übrigen Holarktis auch durch Pteronarcidae ausgefüllt ist, an deren Stelle in

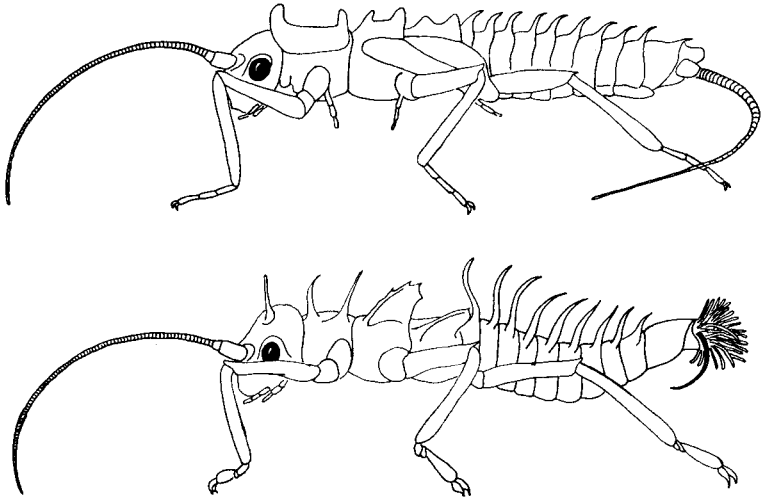


Abb. 2. Konvergente Dornbildung an der Rückenseite von Plecopterenlarven (Moosbewohner). Oben: *Taeniopteryx hubaulti* (Europa); unten: unbekanntes Genus der Gripopterygidae (Chile).

Andenbächen die Eustheniidae auf. Und ein besonders krasser Fall: An die Stelle der europäischen Taeniopterygidae vom Typ der *Taeniopteryx hubaulti*, die durch starke Dornbildung auf dem Rücken eine besondere Verankerungsmöglichkeit für ihr Habitat, die flutenden Moosbüschel (*Fontinalis*) der Bäche, mit sich bringt, tritt in Chile im gleichen Habitat eine noch unbekannte Art und Gattung der Gripopterygidae (Abb. 2).

Die eben erwähnte, rein südhemisphärische Plecopterenfamilie ist in Hinblick auf Konvergenzen besonders interessant. Sie besetzt mit unterschiedlichen Gattungen eine ganze Anzahl recht verschiedenartiger Nischen, die sonst sozusagen frei wären, da die Familien der Taeniopterygidae, Leuctridae, Capnidae, Chloroperlidae und Perlodidae, welche auf der Nordhemisphäre bestimmte Lebensformtypen stellen, hier in Südamerika fehlen. (Zu vergleichen sind die Gripopterygidae darin mit den Marsupiala Australiens, welche dort bekanntlich verschiedenartigste Lebensformtypen entwickelt haben, die starke ökologische Ähnlichkeit mit den entsprechenden Säugerordnungen der Alten Welt haben.)

Vollständig wird das Bild der Biozönose des südamerikanischen Gebirgsbaches erst, wenn noch eine letzte Gruppe von Organismen erwähnt wird. Es sind solche, die als endemisch südhemisphärisch keine ökologisch oder systematisch nahe verwandten Vertreter auf der Nordhemisphäre haben. Es sind meist archaische Reliktgruppen von hohem tiergeographischem Interesse; oft treten sie außer in Chile noch in Australien und Neuseeland auf und bilden so ein wichtiges Argument für die Theorie einer früheren Landverbindung zwischen beiden Kontinenten. Hierher gehört die an Parastaciden parasitierende primitive Trematodengruppe der Temnocephala, bei den Plecopteren zwei neuentdeckte, urtümliche Familien, die Penturoperlidae und Abranchioperlidae. Ephemeropteren, Trichopteren, im Wasser lebende Dipteren, Neuropteren und Coleopteren stellen keine solche rein südhemisphärischen Familien, wohl aber die Odonaten mit den Pentalidae. Die Fische schließlich werden in chilenischen (und australischen) Gebirgsbächen fast ausschließlich durch die alte Familie der Galaxidae repräsentiert.

Mit den vorangegangenen Bemerkungen wurde versucht, ein erstes grobes Bild der Gesamtbesiedlung eines südamerikanischen Bergbaches zu skizzieren. Die Beschreibung der Feinstruktur der dortigen Biotope und Biozönosen wird erst möglich sein, wenn das Material systematisch ausreichend analysiert ist. Immerhin soll ein erster Ansatz in dieser Richtung zum Abschluß vorgelegt werden.

Tabelle 1 a.

Rio Chillón (Perú)

Station	I	II	III	IV	V
Flußkilometer	1	10	30	60	100
Meereshöhe	3200	2500	1900	1100	500
<i>Macrelmis</i> spec. a	+				
spec. b		+			
spec. c		+			
Genus B spec. a		+			
<i>Neohelms</i> spec. a		+	+		
spec. b				+	
Genus E spec. a			+	+	+
spec. b			+	+	+
spec. c			+	+	+

Tab. 1a zeigt für fünf Stationen entlang eines peruanischen Gebirgsflusses die artenmäßige Präsenz der Coleopterenfamilie Elmidae. Der Chillón, der nördlich Lima (13° südlicher Breite) in etwa 3000 m am westlichen Andenhang entspringt, mündet nach einem Lauf von etwa 120 km in den Pazifik. In seiner Elmiden-Besiedlung zeigt sich eine deutliche Vikarianz nicht nur zwischen gattungsgleichen Arten, sondern sogar zwischen den Gattungen als ganzen. Zum Vergleich mit europäischen Verhältnissen zeigt Tab. 1b die Elmiden-Besiedlung des Mittelgebirgsflusses Fulda. Wir sehen, daß die Vikarianz — also das ökologische Grund-

phänomen, das in letzter Konsequenz zu den verschiedenen Biozönosen entlang eines Fließgewässers führt — im Chillón sogar größer ist als in der Fulda. Es ist dabei zu berücksichtigen, daß der peruanische Andenfluß ein besonderes Extrem bildet, weil die enorme Höhenlage der Quelle einerseits, das tropische Wüstenklima der Niederungen mit dem starken Wasserverlust andererseits die ökologische Gesamtamplitude der entscheidenden Faktoren (Temperatur und Strömungsgeschwindigkeit) viel größer werden lassen als in der Fulda. Wenn solche extremen Verhältnisse in den südlichen gemäßigten Breiten auch nicht zu erwarten sind (etwa im südlichen Chile), so zeigt das Beispiel des Chillón doch allgemeingültig, daß auch südamerikanische Fließgewässer in ihrem Verlauf vikariierende Arten beherbergen. So wird man dort wie hier ganze vikariierende Biozönosen zu unterscheiden haben, deren genaue Definition freilich erst möglich wird, wenn die systematische Durcharbeitung abgeschlossen ist.

Tabelle 1 b.

Fulda (Deutschland)

Station	I	II	III	IV	V
Flußkilometer	1	10	30	60	100
Meereshöhe	900	700	400	200	150
<i>Helmis latreilli</i>	+				
<i>maugeti</i>		+	+	+	+
<i>Lathelmis perrisi</i>	+	+	+		
<i>volkmari</i>			+	+	+
<i>Esolus angustatus</i>	+	+			
<i>parallelep.</i>			+	+	
<i>pygmäus</i>					+

Fassen wir die Ergebnisse dieses kurzen limnologischen Vergleiches zwischen europäischen und südamerikanischen Gebirgsbächen zusammen, so zeigt sich:

1. Der kaltstenotherme Gebirgsbach ist ein in den verschiedenen Erdteilen nahezu identischer Biotop. Er beherbergt daher eine Isozönose (BALOGH), d. h., in gleichen Nischen finden sich gleiche Lebensformtypen (REMANE).

2. Diese gleichen Lebensformtypen sind größtenteils systematisch nahe verwandt, gehören manchmal zu gleichen Gattungen, öfter zu geographisch vikariierenden Gattungen gleicher Tribus.

3. In manchen Fällen werden die gleichen Lebensformtypen von Vikarianzpartnern gestellt, die geringe systematische Verwandtschaft besitzen, z. B. verschiedenen Familien angehören. Es kommt dann zu auffallenden Konvergenzen (Abb. 1 und 2).

4. Vereinzelt treten in Südamerika endemische Gruppen auf (meist alte Relikte), die dem dortigen Gebirgsbach sein Sondergepräge verleihen.

5. Im Längsverlauf der Fließgewässer kommt es zu ähnlichen ökologischen Vikarianzerscheinungen wie in europäischen Flüssen. Damit ist die Voraussetzung erfüllt, um auch entlang südamerikanischer Fließgewässer verschiedene Biozö-nosen zu unterscheiden. Ihre Beschreibung ist das Werk der Zukunft.

D i s k u s s i o n

LÖFFLER: Andine Bäche scheinen vor allem auch durch gegenüber europäischen Gebirgsbächen reichere Harpacticidenfauna ausgezeichnet zu sein.