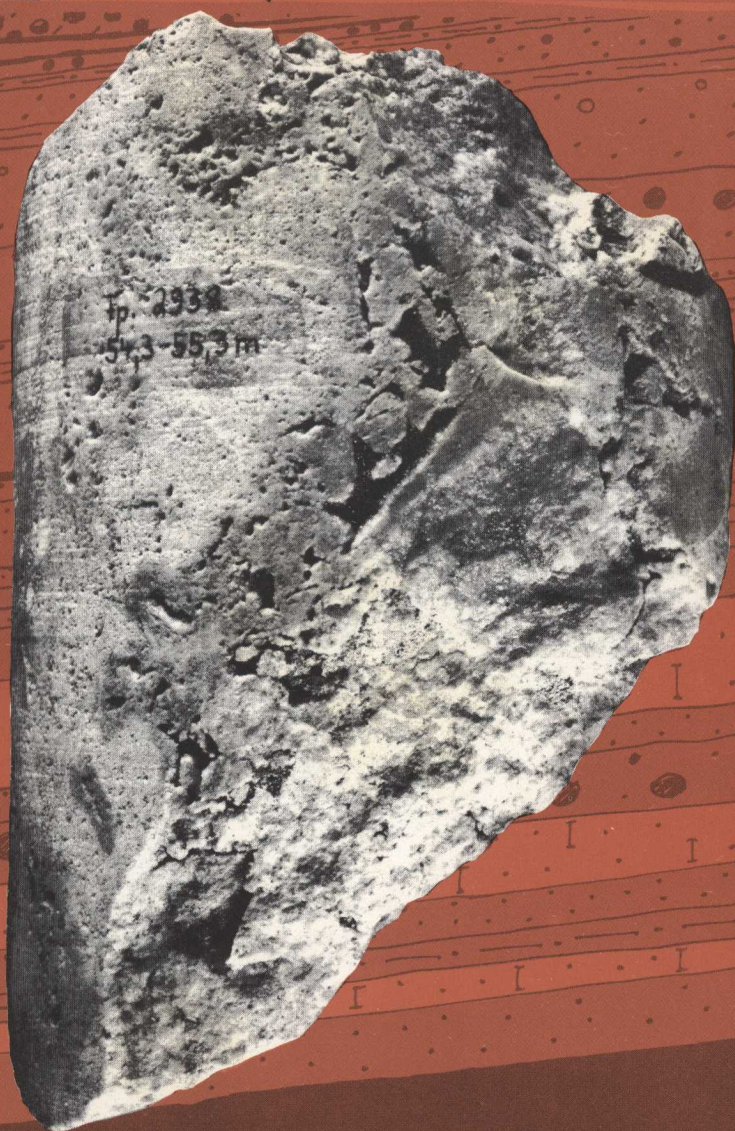
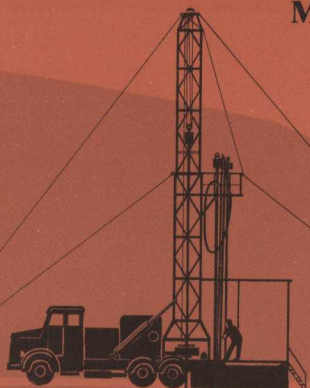


Natur und Museum

Mai 1982 · Band 112 · Heft 5 · D 5107 E



Sp. 2932
54,3-55,3 m

Die Problematik der Analyse von Populationsschwankungen am Beispiel eines tropischen Fließwasser-Ökosystems

Einleitung

Bei vielen Fragestellungen wird heute versucht, Phänomene nicht nur durch Erforschung einzelner, immer kleinerer Teilbereiche zu verstehen, sondern Probleme umfassender zu behandeln und damit große Komponenten als funktionelle Einheiten zu begreifen. Dieses trifft in der Ökologie insbesondere für das Studium von Ökosystemen zu, die im allgemeinen als Beziehungsgefüge von Organismen untereinander und mit ihrer Umwelt zu verstehen sind, sich jedoch hinsichtlich ihrer Struktur und Funktion gegen die Umgebung nur schwer abgrenzen lassen. Die Struktur eines Ökosystems ist bedingt durch physikalische (Gliederung des Raumes, Klima etc.), chemische (Menge und Verteilung anorganischer und organischer Stoffe) und biologische Eigenschaften (Ernährungsstufen, Spektrum der Lebensformen, Mannigfaltigkeitsindex der Arten). Die Funktion liegt vor allem im Kreislauf der Stoffe und dem damit verbundenen Energiefluß sowie in den Beziehungen zwischen Aktion (Wirkung der Umweltfaktoren auf Organismen), Reaktion (Wirkung der Organismen auf die Umgebung) und Interaktion (Wechselwirkung zwischen Organismen) (TISCHLER 1975). Da Ökosysteme

prinzipiell offene Systeme sind, die auf vielfältige Weise zu einem übergeordneten System (Makro- bzw. Mega-Ökosystem, ELLENBERG 1973) in Beziehung stehen, sind alle Einteilungsprinzipien bis zu einem gewissen Grade willkürlich.

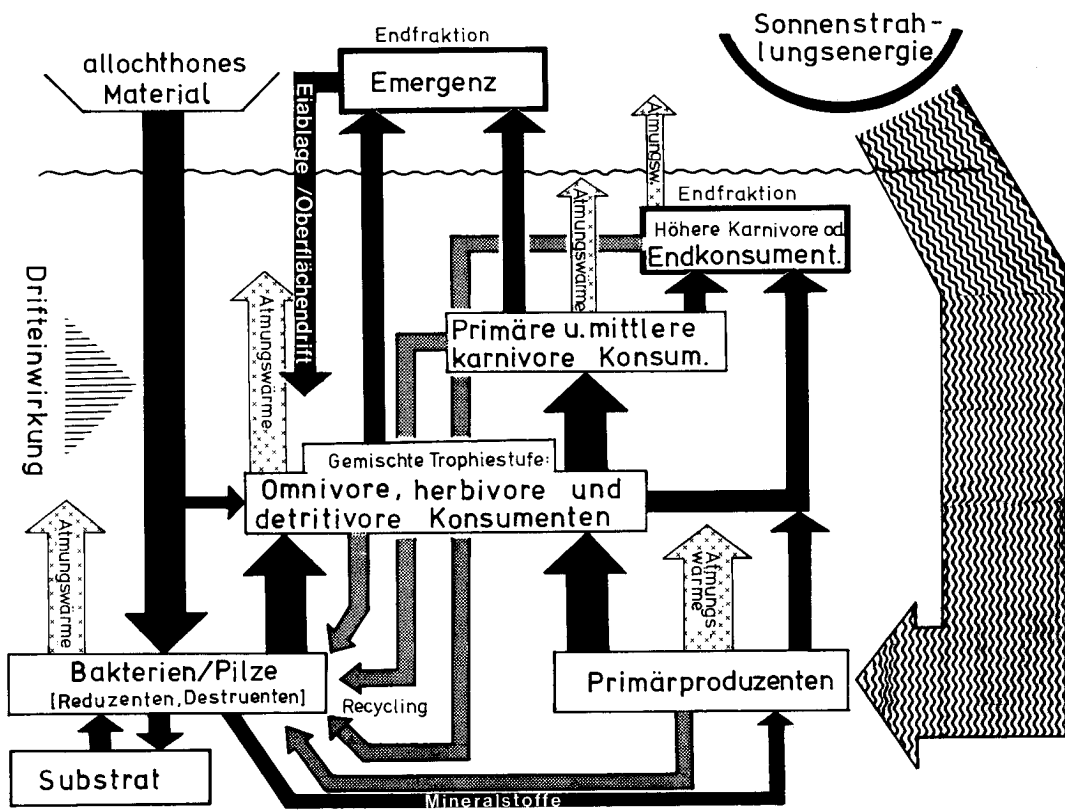
Eine besondere Problematik in der Ökosystemforschung liegt einerseits in der Erfassung und Beurteilung energetischer Vorgänge und andererseits in der Analyse von vorhandenen Populationsschwankungen, wie es hier am Beispiel langfristiger Untersuchungen an einem zentralafrikanischen Bergbach gezeigt werden soll.

Als Ökosystem des aquatischen Bereiches können wir mit den fließenden und stehenden Gewässern zwei grundsätzlich verschiedene Typen nennen, die sich jedoch durch enge Gemeinsamkeiten in ihren generellen Problemstellungen und Methoden auszeichnen. Als Voraussetzung für ein detailliertes Studium dieser Lebensräume gilt unter anderem die Anwendung wirkungsvoller Sammelmethoden, von denen z. B. die Erfassung der Emergenz eine besondere Bedeutung besitzt. Unter Emergenz versteht man die Gesamtmenge adulter Insekten, die während eines bestimmten Zeitraumes aus einem Gewässerabschnitt bekannter Größe schlüpft (ILLIES 1971). Als eine der Endfraktionen (Abb. 1) der Gesamtproduktion (Gesamtmenge des gebundenen organischen Stoffes) liefert die Emergenz hochgradig relevante Daten für den jeweiligen Untersuchungszeitraum und erfüllt damit auch die Voraussetzung für das Studium der produktionsbiologischen Zusammenhänge (Beziehungen zwischen Stoff- und Energieumsatz) eines Ökosystems. Diese Methode ermöglicht neben einer quantitativen Auswertung außerdem noch Angaben über Zusammensetzung, Geschlechtsverhältnis und Phänologie (Erscheinungsmuster) der vorhandenen Arten.

Für die gemäßigten Breiten existieren bereits einige umfassende Darstellungen der Phänologie aquatischer Insekten. Eine genauere Kenntnis des Erscheinungsmusters tropischer Wasserinsekten war vor allem durch die vorliegenden umfangreichen Emergenzuntersuchungen an dem zentralafrikanischen Bergbach Kalengo zu erwarten.

Untersuchungsgebiet

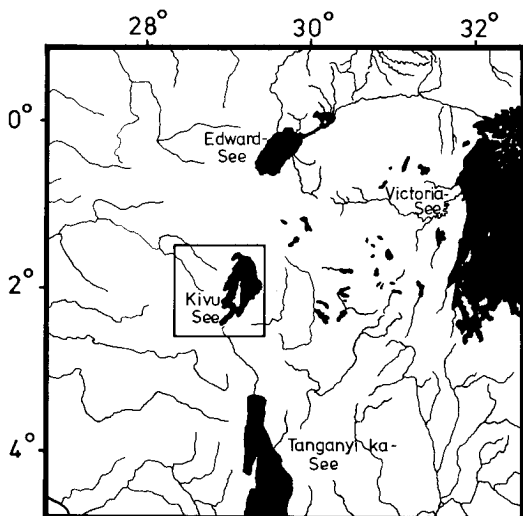
Als Untersuchungsobjekt der vorliegenden Studie wurde der Bergbach Kalengo gewählt (vgl. BÖTTGER 1975), der sich im zentralafrikanischen Graben in der Nähe des Kivu-Sees (Rep. Zaire) befindet (Abb. 2). Am Standort weist der Bach



1. Darstellung des Nährstoffkreislaufes (und des damit verbundenen Energieflusses) in einem Fließgewässer. Die Nährstoffe sind immer nur auf Zeit gebunden und fließen in irgendeiner Form wieder in den Kreislauf zurück (im Gegensatz zu dem Energiefluß, der nur in einer Richtung verläuft und bei den Umsetzungen als Respirationswärme verlorengeht). Die Trophie-(Ernährungs-)Stufen der Produzenten und Konsumenten sind hier linear angeordnet und bilden so eine Nahrungskette. Zu einer derartigen Nahrungsbeziehung kommt es allerdings nur dann, wenn alle Teilnehmer monophag (= Nahrungsspezialist) sind. Da die meisten Tiere jedoch eine größere Nahrungsbreite besitzen, entsteht durch die Verbindung von Nahrungsketten in einer Lebensgemeinschaft ein Nahrungsnetz. Die Anzahl solcher Verknüpfungen zwischen Organismen verschiedener trophischer Stufen und auch zwischen Nahrungsketten ist von großer Bedeutung für das Funktionieren eines Ökosystems. Denn je besser die Vernetzung ist, desto dauerhafter und unempfindlicher ist ein Ökosystem gegen störende Eingriffe. Für die Destruenten und Reduzenten (= mineralisierende Organismen) fällt auf jeder trophischen Ebene Material ab (z. B. durch Exkretion), das nach Einwirkung durch diese Organismen den Primärproduzenten (Pflanzen) in Form von Mineralstoffen wieder zugeführt werden kann (Recycling). Am Ende der Nahrungskette steht als Endkonsument in Gewässerökosystemen meist der Fisch, der damit eine der Endfraktionen der Gesamtproduktion bildet. Eine andere ebenfalls leicht erfaßbare Endfraktion stellt die Emergenz dar. Sie geht dem Gewässer-Ökosystem weitgehend verloren, denn nur ein Teil kehrt zur Eiablage bzw. als Oberflächendrifting in den Produktionskreislauf zurück.

nur eine Tiefe von ca. 10 cm und eine Breite von etwa 3 m auf und besitzt ein von Lavagestein gebildetes Bachbett. Durch den Einfluß des Südostpassats kommt es in dieser Region zur Ausbildung hygrischer Jahreszeiten (Regenzeit: Okto-

ber–April, Trockenzeit: Juni–August, Übergangsmonate: Mai und September), die sich allerdings kaum auf die Wasserführung auswirken, denn die jahreszeitlichen Schwankungen des Wasserstandes betragen nicht mehr als 2 cm. Die im



1 : 5000000

2. Lage des Untersuchungsgebietes im zentralafrikanischen Graben in der Nähe des Kivu-Sees.

Jahresverlauf gemessene Temperatur des Wassers zeigt mit 17°–18°C ebenfalls nur sehr geringe Schwankungen.

Methode

Zur Erfassung der Emergenz können unterschiedliche Methoden herangezogen werden (IDE 1940; SPRULES 1947; MACAN 1964; MUNDIE & MORGAN 1971; McCAULEY 1976). Am Kalengo wurde von BÖTTGER über einem beschatteten Bachabschnitt ein Emergenzhaus mit einer Grundfläche von ca. 9 m² errichtet (Abb. 3–4; vgl. BÖTTGER 1975). Das Dach und die Seitenpartien bekamen eine Abdichtung aus durchsichtiger Kunststoffolie bzw. fester Müllergaze. Die Uferbereiche innerhalb des Hauses erhielten Holzabdeckungen und Laufstege. Der Bacheintritt und -austritt war durch herabhängende Folie abgedichtet, um ein Eindringen terrestrischer Faunenelemente bzw. Entweichen der im Emergenzhaus geschlüpften Insekten zu vermeiden. Das Absammeln erfolgte täglich, das Material wurde in 75%igem Alkohol aufbewahrt. Der Untersuchungszeitraum erstreckte sich von April 1972 bis Juli 1973. Die

Auswertung der einzelnen Insektengruppen wurde von Spezialisten durchgeführt.

Insekten-Zusammensetzung der Emergenz

1. Individuenzahlen

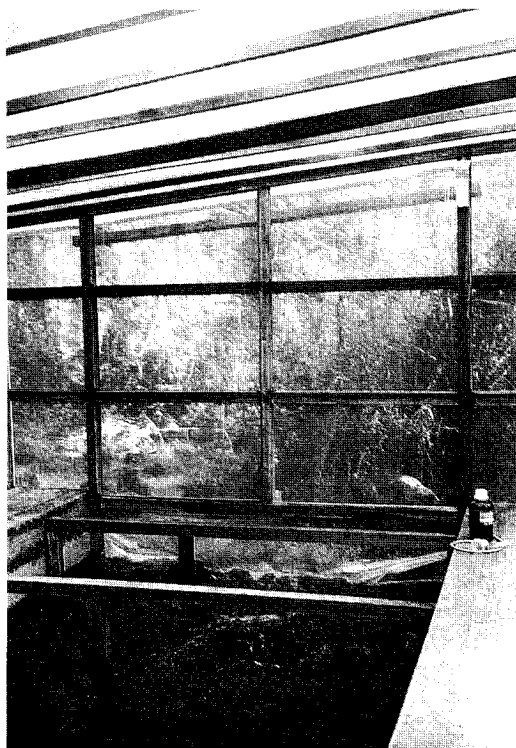
Die Kalengo-Insekten verteilen sich in sehr unterschiedlichen Individuenzahlen auf 6 Ordnungen, wobei die Diptera (Zweiflügler) mit der dominierenden Familie der Chironomidae (Zuckmücken) den weitaus größten Anteil stellen (Abb. 5). Die Ephemeroptera (Eintagsfliegen) befinden sich hinsichtlich der Individuenzahlen an 2. Stelle, bilden aber wegen ihrer sehr hohen Biomasse (s. u.) die wichtigste produktionsbiologische Fraktion in diesem Bach und werden hier eingehender behandelt. Sie sind in der Emergenz mit ca. 36 500 Individuen vertreten, die sich auf 21 Arten aus 10 Gattungen und 5 Familien verteilen (KOPELKE 1981). Der Anteil der einzelnen Familien bzw. der einzelnen Arten ist sehr unterschiedlich (Abb. 6). Allein die Familie der Baetidae stellt ca. 73% der Gesamtindividuenzahl der Ephemeroptera. Die beiden dominierenden Arten dieser Familie, *Baetis permultus* KOPELKE und *B. kalengoensis* KOPELKE, bringen es bereits auf etwa 54% der gesamten pro Jahr schlüpfenden Eintagsfliegen. Hohe Individuenzahlen zeigen noch *Centropilum boettgeri* KOPELKE (ca. 16%), eine weitere Baetide, und *Caenomedea magnipilosa* KOPELKE (ca. 12%), ein Vertreter der Caenidae. Dagegen sind 13 Arten mit weniger als 1% an der Gesamtindividuenzahl der Ephemeroptera beteiligt. Damit gewährleisteten nur wenige Arten der Eintagsfliegen, die in diesem Ökosystem eine bedeutende trophische (trophe = Nahrung) Komponente darstellen, den hauptsächlichen Teil des Energieflusses (= die mit dem Stoffkreislauf verbundene Energieaufnahme und -weitergabe über die Nahrungskette der Konsumenten), während die größere Zahl der selteneren Arten insbesondere die Artenvielfalt (Artendiversität) dieser Gemeinschaft bestimmt.

Im allgemeinen treten bei variablen Umweltbedingungen, wie sie in ungestörten und reichstrukturierten Ökosystemen oftmals vorliegen, hohe Artenzahlen und geringe Individuenzahlen (= hohe Diversität) auf. Derartigen Ökosystemen wird gewöhnlich Langzeitkonstanz und Stabilität zugeordnet. Danach müßte die Artenzusammensetzung der Ephemeroptera im vorliegenden Untersuchungsgebiet Stabilität ausdrücken. Doch eine Korrelation von Diversität mit Stabilität scheint nicht gesichert zu sein, denn aus der Lite-

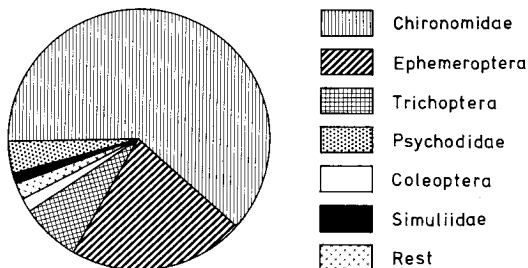


3. Emergenzhaus am Kalengo, Außenansicht. – Aufn.: K. BÖTTGER.

4. Emergenzhaus am Kalengo, Innenansicht. – Aufn.: K. BÖTTGER.



ratur sind zahlreiche Beispiele bekannt, wo einzelne, in ein artenreiches Ökosystem einwandernde oder eingeführte und aus irgendeinem Grund plötzlich zahlenmäßig besonders zunehmende Arten wesentliche Aspekte des Ökosystems verändern können (STREIT 1980). Das System ist damit gegenüber einer derartigen biologischen Störung, die in erwähnten Fällen durch sog. Schlüsselarten verursacht wurden, nicht stabil. Die Existenz solcher Schlüsselarten ist möglicherweise nicht selten, aber wahrscheinlich latent und unauffällig. Erst durch eine plötzliche Änderung von Umweltfaktoren (z. B. durch Einwirkung des Menschen) können sie zahlenmäßig stark zunehmen und damit einen erheblichen Einfluß auf das Ökosystem gewinnen.



5. Anteil der vorkommenden Insektengruppen an der Gesamtindividuenzahl der Kalengo-Emergenz, nach BÖTTGER (1975).

6. Anteil der Familien bzw. dominierenden Arten an der Gesamtindividuenzahl der Ephemeroptera aus der Kalengo-Emergenz.

2. Biomasse

Ein Ökosystem besitzt gewöhnlich eine charakteristische Trophiestruktur, die z. B. als Biomasse (Trockengewicht der zu einem Zeitpunkt auftretenden Organismen) pro Flächeneinheit oder auch als fixierte Energie pro Flächen- und Zeiteinheit in den aufeinanderfolgenden Trophiestufen gemessen werden kann. Im allgemeinen ergeben derartige Messungen ein annähernd richtiges Bild von den Beziehungen in der Nahrungskette zur Gesamtheit der ökologischen Faktoren.

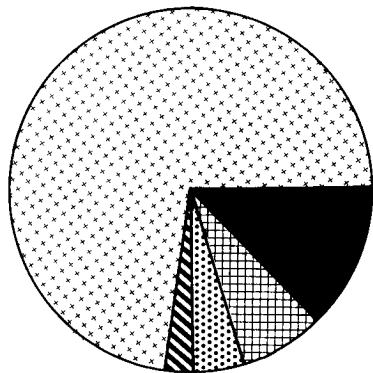
In der Kalengo-Emergenz stellen allein die Ephemeroptera etwa 45 % der Insekten-Gesamtbiomasse und bilden damit die weitaus wichtigste produktionsbiologische Fraktion. Den Hauptanteil bringen wiederum die Baetidae. Die Einzelwerte der Biomasse verteilen sich auf die Untersuchungsmonate sehr ungleichmäßig. Sie zeigen deshalb deutliche Fluktuationen, die auf ein besonderes Schlupf-Aktivitätsmuster zurückzuführen sind (s. u.) und zudem eine auffällige Parallelität zu den Schwankungen der Gesamtbiomasse der Insekten aufweisen (Abb. 7). So ergab auch eine statistische Überprüfung (Berechnung von Korrelationskoeffizienten, vgl. KOPELKE 1981) eine hohe Signifikanz hinsichtlich des Zusammenhanges der Fluktuationen von Insekten-Gesamtbiomasse und Ephemeropteren-Biomasse. Die Schwankungen letzterer werden insbesondere von den Vertretern der Baetidae gesteuert, wobei der Art *Baetis kalengoensis* wohl die bedeutendste Rolle zukommt.

Der Zusammenhang der Schwankungen von Gesamtbiomasse und Biomasse von zwei weiteren Insektenordnungen (Trichoptera, Plecoptera) wurde ebenfalls statistisch überprüft. Der gemeinsame Anteil dieser beiden Insektengruppen beträgt ca. 24 % der Gesamtbiomasse. Sowohl für die Trichoptera (Köcherfliegen) als auch die Plecoptera (Steinfliegen) ergab sich jedoch kein si-

gnifikanter Einfluß auf die Fluktuationen der Insekten-Gesamtbiomasse. Letzteres ist somit allein bei den Ephemeroptera gegeben.

3. Schlupfaktivität

Der Einfluß einer Population auf die Gemeinschaft und das Ökosystem hängt in großem Maße von ihrer Dichte (= Individuendichte einer Art in einem Lebensraumabschnitt) ab. Diese zeichnet sich jedoch durch ständige Veränderungen aus, mit denen eine Reihe wichtiger Eigenschaften der Population verknüpft sind. Einen wesentlichen Einfluß auf das Anwachsen von Populationen besitzt die Bevölkerungsstruktur. Diese wird bestimmt durch den Altersaufbau und das Geschlechtsverhältnis. Der Altersaufbau einer Population ist abhängig von der Natalität (Zahl der neu erzeugten Individuen) und Mortalität (Zahl der innerhalb einer bestimmten Periode absterbenden Individuen einer Ausgangspopulation bestimmter Größe), das Geschlechtsverhältnis ist maßgeblich für das Vermehrungspotential. Außerdem zeigt eine Population gewöhnlich niemals ein unbeschränktes, sondern immer ein durch besondere Regulationsmechanismen begrenztes Wachstum. Eine besondere Bedeutung besitzt dabei die Umweltkapazität oder das ökologische Fassungsvermögen (carrying capacity) eines bestimmten Lebensraumes. Dieses gibt die optimal tragbare Individuenzahl einer Population an, die durch das jeweilige Gesamtangebot an Lebenserfordernissen und durch die Fähigkeit der Organismen bestimmt wird, diese auszunutzen (TISCHLER 1975). Nach Erreichen des in dieser Weise vorgegebenen ökologischen Fassungsvermögens schwankt die Populationsdichte um die Kapazitätsgrenze. Derartige Schwankungen können z. B. durch Adaptationen während der Entwicklung, gekoppelt mit jahreszeitlichen Veränderungen der Umweltfaktoren, bewirkt werden, oder sie sind Ergebnis



Baetidae



Caenidae



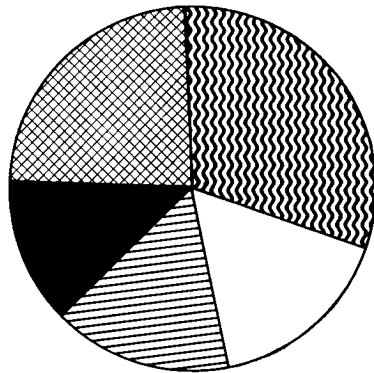
Tricorythidae



Leptophlebiidae



Heptageniidae



Baetis permultus



Baetis kalengoensis



Centroptilum boettgeri



Caenomedea magnipilosa



Rest [17 Arten]

jährlicher Unterschiede der physikalischen Faktoren, äußerer Faktoren (d. h. außerhalb des Bereiches der Populationswechselwirkungen) und innerer Faktoren (d. h. Faktoren innerhalb der Populationswechselwirkungen) (ODUM 1980).

Die Schlupfaktivität der Eintagsfliegen aus der Kalengo-Emergenz zeigt ein charakteristisches Muster (Abb. 8), das zwei grundsätzliche Ergebnisse erkennen läßt (vgl. KOPELKE 1981):

1. Die meisten Arten schlüpfen während des ganzen Jahres bei gewöhnlich ausgeglichenem Geschlechtsverhältnis. Folglich treten in diesem Bach das ganze Jahr über Larven unterschiedlicher Entwicklungsstadien auf.

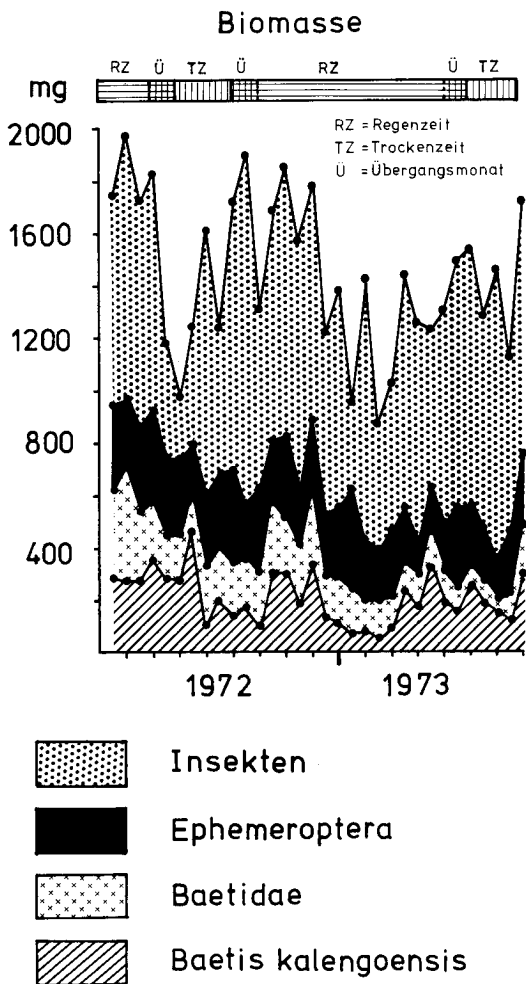
2. Die Schlupfaktivität ist während des Untersuchungszeitraumes sehr unterschiedlich. Es treten starke Schwankungen der Individuenzahlen (bzw. Biomasse) auf.

Die Populationsdichte der Ephemeroptera zeigt somit in diesem Ökosystem ständige Veränderungen, für die sicherlich verschiedene Faktoren verantwortlich gemacht werden können. Dabei sind zwei grundsätzliche Möglichkeiten zu nennen: Ein Synchronisationseffekt durch rhyth-

mische Vorgänge (biologische Rhythmik aufgrund geophysikalischer Zyklen) (vgl. S. 143) sowie bestimmte dichteabhängige bzw. -unabhängige Regulationsmechanismen als Populationskontrolle (vgl. S. 145).

Biologische Rhythmik

Die geophysikalischen Zyklen sind für die Organismen von großer Bedeutung, da sie tiefgreifende periodische Veränderungen verursachen, auf die viele biologische Prozesse reagieren (RENSING 1968; BECK 1980). Außenzyklen, wie z. B. die circadiane (Wechsel von Tag und Nacht), circunuale (Wechsel der Jahreszeiten) und lunare (Mondphasen) Rhythmik, bewirken in vielen Fällen eine biologische Periodik, die jedoch nicht einfach dadurch entsteht, daß die Organismen mit ihren verschiedenen Funktionen den zyklischen Veränderungen der Außenbedingungen passiv folgen. Heute ist bekannt, daß viele Arten »den geophysikalischen Zyklen entsprechende innere Rhythmen entwickelt haben. Diese werden durch die äußeren Zyklen nur synchronisiert nicht aber verursacht. . . . Außenzyklen, die eine endogene



7. Darstellung der Biomasse-Schwankungen während des Untersuchungszeitraumes (April 1972–Juli 1973). Angegeben werden Halbmonatswerte im Wechsel von Regen-, Übergangs- und Trockenzeit.

Periodik synchronisieren, nicht aber die Ursache dieser Periodik sind, werden als Zeitgeber bezeichnet (ASCHOFF 1954, 1958)« (cit. ex KLOFT 1978: 53).

Eindeutige Abhängigkeiten von geophysikalischen Zyklen sind auch bei Ephemeropteren nachgewiesen worden, wie folgende Beispiele zeigen:

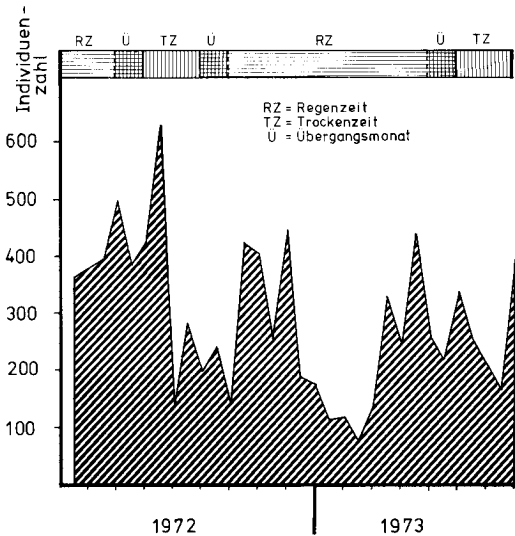
Quantitative Untersuchungen der organischen Drift in Fließgewässern der gemäßigten Regionen

lassen einen ausgeprägten circadianen Rhythmus der dort vorkommenden Eintagsfliegenlarven erkennen (MÜLLER 1963, 1966, 1973). Die Drift verläuft während der Dunkelheit in Maximumkurven, wobei vor allem der Wechsel von Licht und Dunkelheit als Zeitgeber wirkt (Abb. 9). Dieses deutet auf eine überwiegend nächtliche Aktivität der Ephemeropterenlarven hin.

Monatliche Rhythmen, die mit dem Mondumlauf synchronisiert sind (lunare Rhythmen), sind z. B. an tropischen Ephemeropteren beobachtet worden (HARTLAND-ROWE 1958; TJØNNELAND 1960; CORBET 1964; PETR 1970; CORBET et al. 1974). Jeweils zur Vollmondzeit ist bei einer Art der Polymitarcidae (*Povilla adusta* NAVAS) ein plötzlicher Anstieg und danach wieder ein steiles Absinken der Schlupfraten festzustellen (Abb. 10).

Jahresperiodisch bedingte Veränderungen (circannuale Rhythmen) beeinflussen Organismen insbesondere in den gemäßigten Zonen. Hier treten z. B. Fluktuationen der Insekten-Schlupfraten regelmäßig auf. Sie sind durch den Wechsel von Sommer und Winter sowie eine darauf beruhende strenge Generationsfolge leicht erklärbar. Für die tropischen Regionen entfällt eine Synchronisation aufgrund eines derartigen, mit großen Temperaturunterschieden verbundenen Wechsels der Jahreszeiten. Hier können gewöhnlich ausgeprägte Regen- und Trockenzeiten unterschieden werden, in denen andere, die biologischen Prozesse beeinflussende Faktoren zur Wirkung kommen.

In dem Untersuchungsgebiet des Kalengo sind ebenfalls hygrische Jahreszeiten deutlich ausgebildet. Ein synchronisierender Effekt durch stärkere Temperaturunterschiede scheidet hier jedoch aus, da sowohl die Wasser- als auch Lufttemperatur über das ganze Jahr nahezu konstant sind. Der Wasserstand des Kalengo erreicht ebenfalls, trotz des Einflusses von Regen- und Trockenzeit, fast immer gleiche Werte. Somit entfällt auch eine mögliche, von deutlichen und langfristigen Wasserstandsschwankungen ausgehende steuernde Wirkung auf die biologischen Abläufe in diesem Bach. Eine allgemeine Abhängigkeit der Ephemeropteren-Schlupfraten von anderen, mit dem Wechsel von Regen- und Trockenzeit im Zusammenhang stehenden Faktoren (z. B. Änderung der Sonneneinstrahlung, vgl. STATZNER 1976) läßt sich ebenfalls nicht feststellen. Denn mehrere Arten zeigen während der gleichen Jahreszeiten sowohl niedrige als auch hohe Individuenzahlen. Lediglich terrestrische Tiere, wie z. B.



8. Schlupfaktivitätsmuster der im Kalengo dominierenden Eintagsfliegenart *Baetis kalengoensis*. Angegeben werden halbmonatliche Emergenzraten im Wechsel der hygrischen Jahreszeiten.

die Muriden (Echte Mäuse, DIETERLEN 1967), weisen in dieser Region eine eindeutige Abhängigkeit des Entwicklungsgeschehens von den hygrischen Jahreszeiten auf.

Eine mögliche Abhängigkeit des Schlupfsvorganges von Lunarperioden ist bei mehreren Arten der Kalengo-Ephemeropteren ebenfalls überprüft worden. Diese zeigen jedoch zu verschiedenen Vollmondphasen teils hohe, teils niedrige Schlupfraten, also keine klar synchronisierte Schlupfaktivität während einer Mondphase wie bei *Povilla adusta* (HARTLAND-ROWE 1955, vgl. Abb. 10), so daß für die Fluktuationen der Emergenzraten andere Faktoren verantwortlich gemacht werden müssen.

Regulationsmechanismen

In Ökosystemen treten populationsregulierende Mechanismen auf, die sich in 2 Gruppen unterteilen lassen (Abb. 11): dichteabhängige und dichteunabhängige Faktoren.

Zu den dichteunabhängigen Faktoren gehören vor allem klimatische Bedingungen, anthropogener Einfluß, Änderung der Nahrungsqualität und Zusammensetzung des Substrates. Ein bekanntes Beispiel für katastrophenartige Fluktuationen aufgrund dichteunabhängiger Faktoren bieten

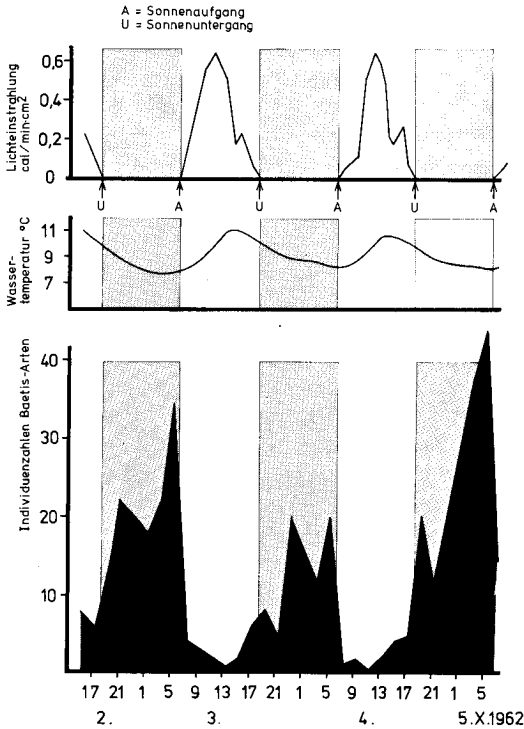
Wasserblüten von stark eutrophierten Gewässern, die eine Substratveränderung bewirken, deren Folgen eine sich dem Zusammenbruch der Algenpopulation anschließende Sauerstoffarmut und ein dadurch bedingtes Fischsterben sind.

Eine Kontrollfunktion von Populationsgrößen besitzen vor allem dichteabhängige Faktoren. Hier kommen Mechanismen einer Selbstbegrenzung der Populationsstärke zur Wirkung, und zwar mit ansteigendem Einfluß bei größer werdender Dichte und mit abschwächendem oder völlig reduziertem Einfluß bei abnehmender Bevölkerungszahl.

Allgemein gilt, daß dichteunabhängige Auswirkungen der Umwelt zur Auslösung manchmal drastischer Veränderungen der Populationsdichte und zu einer Verschiebung der oberen Asymptoten oder der Kapazitätsgrenze führen, »während die dichteabhängige Geburten- oder Sterberate eine Population in einem »steady state« halten oder rasch zu einem solchen zurückführen will. Ersteres spielt eine größere Rolle bei der Regulierung physikalisch belasteter Ökosysteme, letzteres bei geringer Belastung von außen« (cit. ex ODUM 1980: 314).

Für die Ephemeroptera der Kalengo-Emergenz konnte eine synchronisierende Wirkung der geophysikalischen Zyklen nicht festgestellt werden. Die geringen Schlupfraten zu bestimmten Zeiten sind deshalb auf andere Ursachen wie z. B. auf Verluste der Population aufgrund bestimmter dichteabhängiger und -unabhängiger Faktoren zurückzuführen. So erleiden die Ephemeroptera des Kalengo möglicherweise Einbußen durch starke Gewitterregen, die in kurzen, meist täglichen Abständen während der Regenzeit und in längeren Abständen in der Trockenzeit auftreten. Diese heftigen Niederschläge bewirken einen kurzfristigen Anstieg von Wasserstand und Strömung. Auf derartige natürliche Katastrophen wurde bereits mehrmals in der Literatur eingegangen, jedoch mit unterschiedlicher Bewertung (THORUP 1970; PETR 1970; LEHMKUHL & ANDERSON 1972; HYNES 1975). Ein dezimierender Einfluß dieser dichteunabhängigen Faktoren auf die Bachfauna ist ohne weiteres vorstellbar, doch liegen vom Kalengo noch keine Beobachtungen über eine entsprechende Wirkung vor.

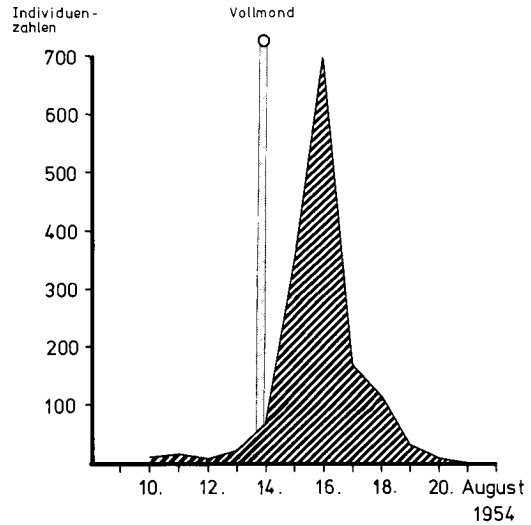
Innerhalb der Wechselbeziehungen zwischen Arten eines Ökosystems kommt es zur Konkurrenz um verschiedene Ansprüche, insbesondere um Nahrung und Wohnraum. Innerartliche (intraspezifische) Konkurrenz ist im allgemeinen schär-



9. Tag-Nacht-Rhythmus der Larven von *Baetis*-Arten in der organischen Drift. Dargestellt werden Driftraten in 2-Stunden-Intervallen bei Angabe der Temperatur-Schwankungen und Veränderungen der Lichteinstrahlung. Nach MÜLLER (1963).

fer als Konkurrenz zwischen Angehörigen verschiedener Arten (interspezifisch), denn die Ansprüche der Konkurrenten derselben Art sind nahezu identisch, die Möglichkeiten zum Ausweichen jedoch gering. So kommt es bei der Auseinandersetzung um die im Ökosystem wirkenden Faktoren (Nahrung, Standort, abiotische und alle anderen ökologischen Faktoren, vgl. Abb. 11) zum Ausschluß von Individuen, sobald die für die Population vorgegebene Kapazitätsgrenze erreicht bzw. überschritten wird. Diese Regulationswirkung der intraspezifischen Konkurrenz tritt vor allem in Populationen mit übernormaler Dichte auf und nimmt bei Anwachsen der Population aufgrund des damit verbundenen, ansteigenden Ausmaßes von Begleiterscheinungen (Nahrungsverknappung, Kollisionseffekt-Zunahme, Streßfaktoren etc.) gleichermaßen zu (Abb. 11).

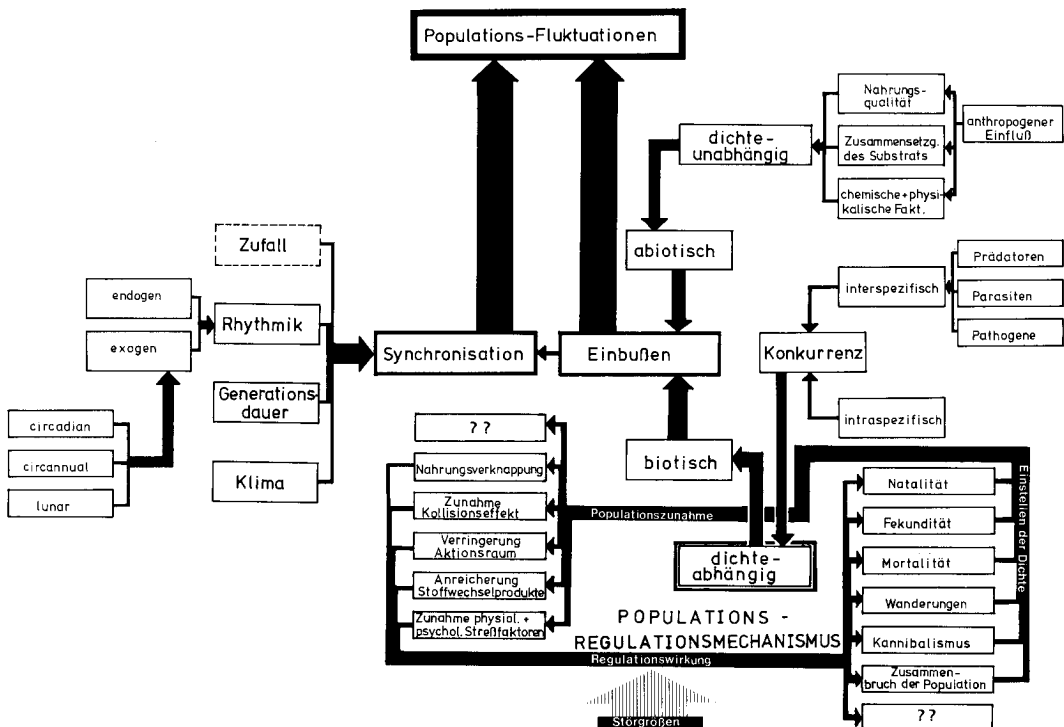
Innerhalb der biotischen Faktoren kommt dem



10. Tägliche Schlupfraten der tropischen Eintagsfliege *Povilla adusta* in Abhängigkeit von der Vollmondphase. Nach HARTLAND-ROWE (1955).

Nahrungsangebot sicherlich eine große Bedeutung zu. So weist z. B. der Kalengo am Untersuchungsort aufgrund der starken Beschattung nur sehr geringe Vegetation auf (VIETS & BÖTTGER 1974; BÖTTGER 1975). Die Ephemeroptera, die außer von Diatomeen (Kieselalgen) vornehmlich von Detritus (pflanzliche und tierische Zerfallsprodukte) leben, sind folglich auf die Zufuhr allochthonen (biotopfremden) Materials angewiesen und damit abhängig von den unterschiedlichen Zeiten des Laubfalles der verschiedenen Uferpflanzen. Das im allgemeinen zusätzlich auftretende Falllaubangebot stellt einen dominierenden Nahrungsfaktor für die Makrobenthos-Organismen dar, im Kalengo womöglich den wichtigsten limitierenden Faktor der Populationsgröße der Ephemeroptera.

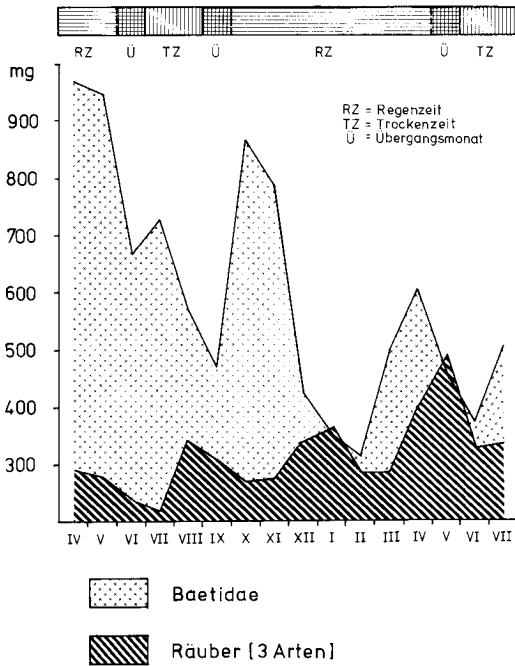
In jedem Ökosystem treten zahlreiche Arten nebeneinander auf und stehen teilweise in einer unmittelbaren Nahrungsbeziehung gegenüber. Unter den direkten Feinden (Opponenten) einer Art lassen sich 3 Typen unterscheiden: räuberische Feinde (Prädatoren), Schmarotzer (Parasiten) und Krankheitserreger (Pathogene). Die Wirkung von Parasiten auf die Kalengo-Ephemeropteren spielt eine untergeordnete bzw. gar keine Rolle als Regulationsmechanismus der Populationsgröße, die der Pathogene ist nur schwer abschätzbar. Die Beeinflussung der Ephemeropt-



11. Darstellung der für Populations-Schwankungen verantwortlichen Mechanismen. Als Möglichkeiten können genannt werden: a) Ein Synchronisationseffekt z. B. aufgrund einer biologischen Rhythmik, die durch geophysikalische Zyklen hervorgerufen wird. b) Populationsdichte-Veränderungen, die möglicherweise auf Einbußen zurückzuführen sind, für die dichteabhängige oder (und) -unabhängige Faktoren verantwortlich gemacht werden müssen. Innerhalb der dichteunabhängigen Faktoren kommt dem anthropogenen Einfluß eine nicht unerhebliche Bedeutung zu, denn dadurch können wichtige Eigenschaften eines Ökosystems verändert werden, und zwar mit einer einschneidenden Konsequenz für die Faunenzusammensetzung. Aufgrund der in einer Gemeinschaft bestehenden, recht verwickelten Ernährungsbeziehungen wirken sich die Folgen eines derart belasteten Ökosystems nicht nur auf einzelne Arten, sondern auf die Gesamtf fauna aus. Bei den dichteabhängigen Faktoren kommen Mechanismen einer Selbstbegrenzung der Populationsgröße zur Auswirkung. Diese beruhen auf der gegenseitigen Konkurrenz um verschiedene Ansprüche. Eine Populationszunahme bis zur vorgegebenen Kapazitätsgrenze des Ökosystems oder darüber hinaus bewirkt eine allgemeine Verschlechterung der Lebensbedingungen (linker Teil des unten im Bild dargestellten Modells einer Populationsregulation). Regulationsvorgänge, meist noch durch Zufallseinflüsse (Störgrößen wie z. B. dichteunabhängige Faktoren) überlagert, sind erforderlich, wirken unter anderem auf die Eigenschaften der Arten (rechter Teil des Modells) und stellen schließlich die Populationsdichte auf ein Niveau unterhalb der Kapazitätsgrenze neu ein.

teren-Population durch Räuber ist womöglich von größerer Bedeutung. Makro-Räuber wie z. B. Fische und Süßwasserkrebbe sind im Kalengo kaum vorhanden und üben deshalb sicherlich keinen wesentlichen dezimierenden Einfluß auf die Ephemeropteren aus. Als potentielle Räuber aufgrund einer omnivoren (allesfressenden) Lebensweise (wie aus der Literatur bekannt ist mit Be-

vorzugung der Eintagsfliegen) treten hier Köcherfliegen (Trichoptera) und Steinfliegen (Plecoptera) in größeren Individuenzahlen auf. Beide zeigen ebenfalls starke Fluktuationen der Emergenzraten (STATZNER 1976; ZWICK 1976). Möglicherweise stehen diese Schwankungen mit denen der Eintagsfliegen bzw. der Baetidae als wichtigste Beutetiere in direkter Beziehung. Denn die Ge-



12. Monatliche Biomassewerte der 3 dominierenden Räuber (2 Plecopteren-Arten, 1 Trichopteren-Art) und ihrer möglicherweise wichtigsten Beutetiere, den dominierenden Baetiden-Arten der Kalengo-Emergenz.

genüberstellung der entsprechenden Biomassewerte ergab, daß die Räuberpopulation wiederholt hohe Werte nach Zeiten entsprechender Maxima der Beutepopulationen erreichen bzw. die Biomassewerte der Beutetiere absinken, wenn die der Räuber ansteigen (Abb. 12). Damit zeigen die Dichteschwankungen zwischen den im Kalengo auftretenden Räubern und ihrer möglichen Beute ein charakteristisches Muster, wie es bereits von anderen Beispielen aus der Literatur bekannt ist (MAC ARTHUR & CONNELL 1970; WILSON & BOSERT 1973; KREBS 1978 etc.). Doch muß nochmals betont werden, daß die Räuber-Beute-Beziehung in einem Ökosystem nur einer von mehreren Faktoren ist, die Populationsfluktuationen hervorrufen können. Diese Tatsache erschwert die Bewertung der im Kalengo möglicherweise auftretenden direkten Wechsel-Beziehungen zwischen den Eintagsfliegen-Arten einerseits und den Köcherfliegen- und Steinfliegen-Arten andererseits.

Schlußbetrachtung

In einem Ökosystem herrschen unterschiedliche Einflüsse, die auf das Wachstum von Populationen eine regulierende Wirkung ausüben. Dichteunabhängige Außenfaktoren, wie z. B. klimatische Bedingungen oder Änderung der Nahrungsqualität bzw. der Substratzusammensetzung, können eine Population ebenso beeinflussen wie dichteabhängige innere Faktoren, bei denen Mechanismen einer Selbstbegrenzung der Populationsgröße zur Auswirkung kommen. Diese Mechanismen beruhen auf dem Wettbewerb zwischen den vorkommenden Arten um Raum, Nahrung oder andere ökologische Erfordernisse. Aufgrund der vorgegebenen Umweltkapazität kann eine Überpopulation z. B. Nahrungsverknappung, Zunahme des Kollisionseffektes (Störung durch häufige Zusammenstöße der Tiere), Verringerung des Aktionsraumes, Anreicherung von schädlichen Stoffwechselprodukten, Zunahme der physiologischen und psychologischen Streßfaktoren sowie der Krankheiten zur Folge haben. Als weitere Konsequenz und eigentlicher Regulationsmechanismus nach Wirkung derartiger Faktoren können z. B. Kannibalismus, Emigration bzw. Zusammenbruch der Population folgen, um in einen Gleichgewichtszustand zurückzukehren.

Unter natürlichen Bedingungen wirkt ein Faktor niemals isoliert für sich allein, sondern stets in Verbindung und im Wechselspiel mit anderen Faktoren. Zudem können Faktorenkomplexe auf bestimmte Gruppen (wie z. B. verschiedene Entwicklungsstadien) auch unterschiedlich wirken. Aus diesem Grund ist es besonders schwierig, die Einflüsse von Einzelfaktoren zu analysieren. Auch bei der Kalengo-Emergenz lassen sich nicht diejenigen Ursachen klar herausstellen, die für die starken Fluktuationen der Ephemeropteren-Populationsdichte verantwortlich gemacht werden können. Inwieweit dichteabhängige Faktoren wirksam werden, kann nur abgeschätzt werden. So ist z. B. aufgrund der Emergenzmuster ein gewisser Räuber-Einfluß auf die Ephemeropteren- bzw. Baetiden-Population zu vermuten. Daneben könnten Effekte dichteabhängiger Erscheinungen durch dichteunabhängige Faktoren synchronisiert werden. Die hygrischen Jahreszeiten bzw. Mondphasen zeigen keine offensichtliche Auswirkung. Möglicherweise besitzen die regelmäßig fallenden Gewitterregen bzw. ein unterschiedliches Nahrungsangebot einen synchronisierenden Einfluß auf die Eintagsfliegen. Welcher dieser Faktoren wirksam ist und in welchem Maße ist jedoch noch

völlig unbekannt. Denn sicherlich liegt auch in diesem Ökosystem des tropischen Bergbaches eine komplizierte Verknüpfung von Einzelfaktoren vor, doch es ist hier wie auch in anderen Ökosystemen sehr schwierig, Populationsfluktuationen und deren Regulationsmechanismen kausal zu analysieren.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. K. BÖTTGER (Kiel) danke ich für die Überlassung der beiden Fotos (Abb. 3 und 4).

Verfasser

Dr. J.-P. KOPELKE, Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, Senckenberganlage 25, D-6000 Frankfurt a. M. 1.

Schriften: ASCHOFF, J. (1954): Zeitgeber der tierischen Tagesperiodik. – *Naturwiss.*, **41**: 49–56. * ASCHOFF, J. (1958): Tierische Periodik unter dem Einfluß von Zeitgebern. – *Z. Tierphysiol.*, **15**: 1–30. * BECK, S. D. (1980): *Insect photoperiodism*. – 392 S.; (Academic Press) New York – San Francisco – London. * BÖTTGER, K. (1975): Produktionsbiologische Studien an dem zentralafrikanischen Bergbach Kalengo. – *Arch. Hydrobiol.*, **75**: 1–31. * CORBET, P. S. (1964): Temporal patterns of emergence in aquatic insects. – *Can. Ent.*, **96**: 264–279. * CORBET, S. A., SELICK, R. D. & WILLOUGHBY, N. G. (1974): Notes on the biology of the mayfly *Povilla adusta* in West Africa. – *J. Zool. Lond.*, **172**: 491–502. * DIETERLEN, F. (1967): Jahreszeiten und Fortpflanzungsperioden bei den Muriden des Kivusee-Gebietes (Congo). – *Z. Säugetierkde.*, **32**: 1–44. * ELLENBERG, H. (1973): Ökosystemforschung. – 280 S.; (Springer) Berlin, Heidelberg, New York. * HARTLAND-ROWE, R. (1955): Lunar rhythm in the emergence of an Ephemeropteran. – *Nature*, **176**: 657. * HARTLAND-ROWE, R. (1958): The biology of a tropical mayfly *Povilla adusta* NAVAS (Ephemeroptera, Polymitarcidae) with special reference to the lunar rhythm of emergence. – *Rev. Zool. Bot. Afr.*, **58**: 185–202. * HYNES, J. D. (1975): Downstream drift of invertebrates in a river in Southern Ghana. – *Freshwat. Biol.*, **5**: 515–532. * IDE, F. P. (1940): Quantitative determination of the insect fauna of rapid water. – *Univ. Toronto Stud. biol. Ser.*, **47**: 1–20. * ILLIES, J. (1971): Emergenz 1969 im Breitenbach. Schlitzter produktionsbiologische Studien (1). – *Arch. Hydro-*

biol., **69**: 14–59. * KLOFT, W. J. (1978): Ökologie der Tiere. – 304 S.; (Ulmer) Stuttgart. * KOPELKE, J.-P. (1981): Ökologische Studien an Eintagsfliegen am Beispiel der Emergenz des zentralafrikanischen Bergbaches Kalengo (Zaire). – *Ent. Abh. Mus. Tierk. Dresden*, **44** (1980): 9–43. * KREBS, C. J. (1978): *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance*. – 678 S.; (Harper & Row Publ.) New York, Hagerstown, San Francisco, London. * LEHMKUHL, D. M. & ANDERSON, N. H. (1972): Microdistribution and density as factors affecting the downstream drift of mayflies. – *Ecology*, **53**: 661–667. * MACAN, T. T. (1964): Emergence traps and the investigation of stream faunas. – *Rivista Idrobiol.*, **3**: 75–92. * MAC ARTHUR, R. H. & CONNELL, J. H. (1970): *Biologie der Populationen*. – 200 S.; (BLV Verlagsges.) München, Basel, Wien. * MCCAULEY, V. J. E. (1976): Efficiency of a trap for catching and retaining insects emerging from standing water. – *Oikos*, **27**: 339–345. * MÜLLER, K. (1963): Tag-Nachtrhythmus von Baetidenlarven in der »organischen Drift«. – *Naturwiss.*, **50**: 161. * MÜLLER, K. (1966): Die Tagesperiodik von Fließwasserorganismen. – *Z. Morph. Ökol. Tiere* **56**: 93–142. MÜLLER, K. (1973): Circadian rhythms of locomotor activity in aquatic organisms in the subarctic summer. – *Aquilo Ser. Zool.*, **14**: 1–18. * MUNDIE, J. E. & MORGAN, N. C. (1971): Insect emergence traps. – Secondary productivity in fresh waters (Edmondson & Winberg, Hrsg.), IBP Handbook, **17**: 80–108. * ODUM, E. P. (1980): *Grundlagen der Ökologie*. Bd. 1: Grundlagen, Bd. 2: Standorte und Anwendung. – 836 S.; (Georg Thieme) Stuttgart, New York. * PETR, T. (1970): The bottom fauna of the rapids of the Black Volta River in Ghana. – *Hydrobiol.* **36**: 399–401. * RENSING, L. (1968): Über Rhythmen in Biologie und Regeltechnik. – *Naturwiss. Medizin*, **5**: 37–43. * SPRULES, W. M. (1947): An ecological investigation of stream insects in Algonquin Park, Ontario. – *Univ. Toronto Studies, Biol. Ser.*, **56**: 1–81. * STATZNER, B. (1976): Die Köcherfliegen-Emergenz (Trichoptera, Insecta) aus dem zentralafrikanischen Bergbach Kalengo. – *Arch. Hydrobiol.*, **78**: 102–137. * STREIT, B. (1980): Ökologie. Ein Kurzlehrbuch. – 235 S.; (Georg Thieme) Stuttgart, New York. * THORUP, J. (1970): The influence of a short-termed flood on a springbrook community. – *Arch. Hydrobiol.*, **66**: 447–457. * TISCHLER, W. (1975): Ökologie, mit besonderer Berücksichtigung der Parasitologie. – In: *Wörterbücher der Biologie*. – 125 S.; (G. Fischer) Stuttgart. * TJØNNELAND, A. (1960): The flight activity of mayflies as expressed in some East African species. – *Årbok Univ. Bergen, Mat. Nat. Ser.*, 1960: 3–88. * VIETS, K. O. & BÖTTGER, K. (1974): Zur Systematik und Ökologie rheophiler Hydrachnellae (Acari) Zentralafrikas I. – *Acarologia*, **16**: 106–159. * WILSON, E. O. & BOSSERT, W. H. (1973): Einführung in die Populationsbiologie. – 168 S.; (Springer) Berlin, Heidelberg, New York. * ZWICK, P. (1976): *Neoperla* (Plecoptera, Perlidae) emerging from a mountain stream in Central Africa. – *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, **61**: 683–697.