PRIVATE LIBRARY OF WILLIAM L. PETERS

Ökologie der Süßwassertiere

Fließgewässer

Von J. Schwoerbel (Falkau)

Inhalt

Einleitung	172
I. Die biologische Bedeutung der Wasserbewegung	172
 Strömungsverteilung im Gewässer Strömungspräferenzen und Mosaikverteilung der Fließwassertiere Beziehungen zum Substrat Organismische Drift Respiration der Fließwassertiere (Faktorenkomplex Sauerstoff, Wasserbewegung und Temperatur) 	174 176 177
II. Trophische Beziehungen im Fließgewässer 1. Das Nährstoffangebot für die Primärkonsumenten 2. Primärkonsumation der Fließwassertiere 3. Sekundärkonsumation 4. Energiebilanz und Energiefluß in Fließwasser-Ökosystemen	186 187
III. Entwicklung und Jahresperiodik der Fließwassertiere (Populationsdynamik)	193
IV. Biologische Beziehungen zwischen Fließgewässer und hyporheischem Interstitial	197
V. Biotische Beziehungen bei Fließwassertieren	200
Schriftenverzeichnis	

Einleitung

Über die zoologische Fließwasserforschung ist zuletzt in Band 12 dieser Schriftenreihe berichtet worden (Löffler 1960). Seit dieser Zeit sind grundlegend wichtige Einblicke in die Struktur von Fließwasser-Ökosystemen und die biologische Bedeutung der Wasserbewegung gewonnen worden. Dagegen liegen über die Ökophysiologie einzelner Fließwassertiere nur wenige Untersuchungen vor.

Der lange Zeitraum, über den hier berichtet werden soll, erfordert wegen der großen Zahl von Einzelarbeiten eine strenge Auswahl, der allein die Notwendigkeit zugrunde liegt, nur die Ergebnisse zu referieren, die für das Fachgebiet der Zoologie allgemein interessant sind. Es sind daher nur Arbeiten berücksichtigt worden, die über den lokalen Raum hinausgehende größere Zusammenhänge behandeln sowie wichtige Untersuchungen an einzelnen Tiergruppen und -arten soweit sie – der Aufgabe der Ökologie entsprechend – einen Zusammenhang zwischen Vorkommen, Lebensweise und spezifischer Umwelt aufzeigen. Rein

faunistische und biogeographische Arbeiten blieben unberücksichtigt, doch muß hier ausdrücklich auf die «Limnofauna europaea» (ILLIES 1967) hingewiesen werden, die über die ökologische und geographische Verbreitung auch aller europäischer Fließwassertiere Auskunft gibt.

Bei der Behandlung des trophischen Aspekts mußte auch die pflanzliche Primärproduktion berücksichtigt werden, soweit davon das Ausmaß der tierischen Konsumption beeinflußt wird, sowie die wichtige Frage nach der Bedeutung allochthoner Nährstoffzufuhr in Fließgewässern. In diesem Zusammenhang werden auch die zoologisch interessanten Aspekte organisch verunreinigter Fließgewässer behandelt.

Die Ästuare wurden in früheren Berichten über stehende Gewässer (F. d. Z. 17 und 19) im Zusammenhang mit Fragen der Osmo- und Ionenregulation sowie der Salztoleranz der Süßwassertiere behandelt. Die neuen Arbeiten aus der Schule von Caspers über das Elbeästuar bleiben in diesem Bericht daher bewußt unberücksichtigt.

Größere zusammenfassende Darstellungen der Fließwasserbiologie oder größerer Teilgebiete geben Illies (1961), Hynes (1963), Illies u. Botosaneanu (1965), Steffan (1965), Cummins (1966), Shadin (1967), Macan (1961) sowie Mauch (1963) und mehr von botanischer Seite Margaleff (1960) und Schmitz (1961). Monographische Bearbeitungen von einzelnen Tiergruppen aus Fließgewässern: Trichopteren (Botosaneanu 1959, Decamps 1967); Plecopteren und Coleopteren (Berthelemy 1966); Oligochaeten (Korn 1963; Wachs 1967); Rotatorien (Donner 1964); Hydrachnellae (Schwoerbel 1959). Als wichtige Monographie über ein gesamtes Fließgewässer ist die «Limnologie der Donau» (Liepolt 1967) zu nennen.

Die Methoden der zoologischen Fließwasserforschung haben Albrecht (1959), Breitig (1961), Cummins (1962), Lauf u. Cummins (1964), Scherer (1965) und Schwoerbel (1966) zusammengestellt.

I. Die biologische Bedeutung der Wasserbewegung

1. Strömungsverteilung im Gewässer

Für Fließwassertiere, die ja mit Ausnahme der Fische auf ein stabiles Substrat angewiesen sind, ist der Strömungsverlauf unmittelbar über der Substratoberfläche von größter Bedeutung. Ambühl (1959) hat sich ausführlich damit beschäftigt und die Strömungsverteilung unter Beachtung der biologischen Probleme an Modellen untersucht, wobei der Strömungsverlauf mit Azetylenzellulose-Pulver sichtbar gemacht bzw. in photographischen Momentaufnahmen fixiert wurde. Die Prandtische Grenzschicht, also die quasi strömungsfreie Kontaktschicht zwischen Wasser und einem überströmten oder umströmten festen Körper ist von der Höhe der Wasserschicht und ihrer Fließgeschwindigkeit abhängig und ist unter natürlichen Bedingungen im Fließgewässer wenige Millimeter dick. Da die Schulterhöhe von Fließwassertieren gering ist (bis 4 mm), sind die meisten nicht der vollen Strömung ausgesetzt. Die von Steinmann (1907) geäußerte Schubtheorie, wonach die Wasserströmung auf festsitzende Tiere einen mechanischen Schub ausübt, der um so geringer ist, je weniger sich das Tier über die Anheftungsfläche erhebt, kann daher zumindest für die kleinen Fließwassertiere nicht die

Bedeutung haben, die Steinmann ihr zugemessen hat. Wie Ambühl besonders klar gezeigt hat, können sich Ephemeriden-Larven ganz in die Grenzschicht zurückziehen und bei wechselnden Strömungsgeschwindigkeiten in ihrer Körperhaltung den geänderten Grenzschichtverhältnissen anpassen (Abb. 1).

Die Grenzschicht ist nur über mehr oder weniger glatten festen Flächen bei gerichteter Wasserbewegung ausgebildet. Zwischen den Bodengeröllen bestehen andere Verhältnisse, da hier keine gerichtete Strömung, sondern eine überwiegend

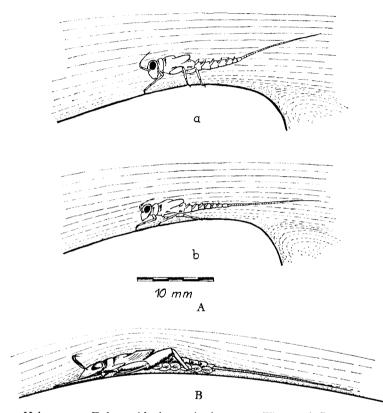


Abb. 1: Haltung von Ephemeridenlarven im bewegten Wasser. A *Baetis* spec. oben bei schwacher, unten bei starker Strömung. B *Ecdyonurus venosus*, eine stark abgeplattete Larve bei starker Strömung. (Aus Ambühl 1959)

turbulente ungerichtete Wasserbewegung herrscht; die Bezeichnung «Totwasser» für diesen Bereich ist daher im Hinblick auf die Wasserbewegung schlecht gewählt. Ambühl (1959) hat anhand von Strömungsmodellen festgestellt, daß das Totwasser – wegen der fehlenden gerichteten Wasserbewegung – nicht mehr zum frei strömenden Wasser gerechnet werden darf und ein Strömungsrefugium für die Organismen darstellt (wie die Grenzschicht im strömenden Bereich auch). Wegen des intensiven vertikalen Wasseraustausches in der Kontaktzone zwischen frei fließendem Wasser und Totwasser kommen auch den Organismen im Totwasserbereich die physiologischen Vorteile des strömenden Wassers (Wassererneuerung;

O₂-Reichtum, Nährstoffzufuhr) voll zugute. ZIMMERMANN (1961) hat anhand von Untersuchungen in künstlichen Gerinnen festgestellt, daß ein direkter Zusammenhang zwischen der mittleren Strömungsgeschwindigkeit eines Gewässers und den physiographischen Eigenschaften seines Totwasserbereichs besteht.

Aus den Arbeiten von Ambühl und von Zimmermann u. a. geht hervor, daß Fließgewässer bezüglich der Strömungsverteilung vertikal stark gegliedert sind: die oberste Schicht ist die (am wenigsten besiedelte) der frei fließenden Welle, dann folgt die Schicht des über feste Flächen in einer Richtung strömenden Wassers, darunter das turbulente Totwasser und noch tiefer, in den Interstitialräumen der fluviatilen Sedimente, eine ganz langsame, gerichtete Wasserbewegung (vgl. dazu Kapitel IV, S. 198).

2. Strömungspräferenzen und Mosaikverteilung der Fließwassertiere

Die direkte Beziehung zur Strömung ist an der Position zu erkennen, die Fließwassertiere gegenüber der Wasserbewegung einnehmen. So wird von den netzbauenden Larven der Trichopteren Hydropsyche angustipennis und H. pellucidula ein Fangnetz nur in fließendem Wasser angelegt und so orientiert, daß es quer zur Richtung des Wasserstromes steht. Die Strömungsorientierung geschieht dabei mit Hilfe von 3 Gruppen modifizierter Sinnesborsten, die dem Tier die Perzeption von Strömungsrichtung und Strömungsstärke ermöglichen, wobei gleichartige Sinnesborsten jeweils nur eine dieser Informationen vermitteln (Kaiser 1965). Da diese Larven auch über ausgeprägte Strömungspräferenzen verfügen, bestimmt die Fließgeschwindigkeit des Wassers ihre örtliche Verteilung im Gewässer. Die Larve von Hydropsyche instabilis baut im Gewässer ein Netz nur bei Fließgeschwindigkeiten von 15-100 cm/sec.; im Experiment legten bei 10 cm/sec. 20%, bei 15 cm 48% und bei 20 cm 73% aller geprüften Tiere ein Netz an. Die ebenfalls gespinstbauende Larve von Plectrocnemia conspersa dagegen bevorzugt eine geringe Wasserbewegung und legt im Gewässer Gespinste bei o-20 cm/sec. an; im Experiment tun dies bei 10 cm 72 %, 15 cm 50 % und bei 20 cm/sec. nur 4 % der geprüften Larven. Eine Arealkonkurrenz im Gewässer ist bei diesen Arten somit ausgeschlossen (Edington 1968) (über die Ernährung netzbauender Trichopterenlarven vgl. S. 187ff.). Auch für die räumliche Verteilung von Agapetus gr. fuscipes Curt. und Silo gr. nigricornis Pict. in Quellbächen ist die Wasserbewegung die direkte Ursache (Moretti u. Gianotti 1962). Die Ephemeridenlarven Heptagenia sulphurea und H. fuscogrisea haben unterschiedliche Strömungspräferenzen: H. sulphurea lebt in starker Strömung auf Steinen und ist stärker abgeflacht als H. fuscogrisea, die vorwiegend an Pflanzen (Ranunculus) in schwacher Strömung lebt (MADSEN 1968). Simuliidae-Larven halten sich im Gewässer bevorzugt im vorderen Teil der Oberseite überströmter Steine auf, die Puppen dagegen an der Lee-Seite, da, wo die laminare Strömung abreißt und turbulent wird, also an der Grenze zum Totwasser, wobei die Puppen mit der Öffnung des Gehäuse stromaborientiert sind (Maitland u. Penny 1967). Sicher hängt der Aufenthalt der Larven mit ihrer Filterernährung zusammen, die in laminarer Wasserbewegung wohl am effektivsten ist. Ambühl (1959) hat für eine Anzahl weiterer Fließwassertiere ihre Häufigkeit bei verschiedenen Strömungsgeschwindigkeiten im Gewässer untersucht und daraus indirekt die Strömungspräferenzen erschlossen (Abb. 2). In hydraulisch genau eeichten gläsernen Strömungsrinnen wurden die entsprechenden Arten auf ihr Verhalten gegenüber der Strömung experimentell geprüft, wobei sich mit den Freilandwerten etwa übereinstimmende Präferenzen ergaben. Gammarus pulex (Subspecies?), Nemoura spec., Ephemerella ignita, Habroleptoides spec. und Chironomidenlarven sind Bewohner des Totwassers, die starke Wasserbewegung meiden, Hydropsyche angustipennis, Baetis vernus und Simuliiden bevorzugen starke Strömung. Die auf fließende Gewässer mit höherem Wasserpflanzenbewuchs (Verhalten der Imagines) angewiesenen Larven der Libellen Calopteryx virgo und C. splendens können Gewässer mit einer Wasserbewegung von 60 bis 80 cm/sec. noch besiedeln, rascher fließende jedoch nicht. Mit zunehmender Fließgeschwindigkeit orientieren sich die Larven mit dem Kopf gegen die Strömung und ziehen sich schließlich in den Strömungsschatten zurück, wie Zahner (1959)

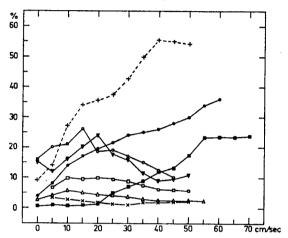


Abb. 2: Prozentuale Verteilung von Fließwassertieren bei verschiedener Strömungsgeschwindigkeit. (Aus Ambühl 1959, umgez. u. kombiniert)

Es bedeuten ▼ Chironomidenlarven, ■ Simulium spec., ○ Gammarus pulex, ● Hydropsyche angustipennis und H. spec., × Nemoura spec., + Baetis vernus und B. spec., □ Ephemerella, △ Habroleptoides

experimentell festgestellt hat. Die ermittelte obere Toleranzgrenze von 60 bis 80 cm/sec. Fließgeschwindigkeit ist etwa auch die obere Grenze für höhere wurzelnde Wasserpflanzen, da bei noch stärkerer Wasserbewegung die Bodenerosion durch Sedimenttransport zu stark wird.

In allen genannten Fällen ist das unmittelbare Verhalten der Tiere in der Strömung untersucht worden, wobei Substratbeziehungen ausgeschlossen waren.

3. Beziehungen zum Substrat

Die Wasserbewegung wirkt auf Fließwasserorganismen nicht nur als mechanische Kraft und als Richtungsvektor, sondern indirekt auch über die Gestaltung des Untergrundes ein. Jedes Fließwassertier muß sich zum Schutz vor der Strömung entweder festhalten oder im Substrat verkriechen; immer ist es aber auf einen Untergrund angewiesen. Die Qualitäten des Untergrundes sind auch für den Erwerb der Nahrung (vgl. S. 189) und die Sauerstoffversorgung bei grabenden

Arten (vgl. S. 185) und wahrscheinlich auch bei der Fortpflanzung (von Fischen längst bekannt) wichtig, doch ist darüber bei Wirbellosen nichts Genaues bekannt.

WACHS (1968) hat die wichtigsten Substrattypen der Fließgewässer und deren Lebensgemeinschaften zusammengestellt:

Lebensbezirk (Choriotop)		Lebensgemeinschaft (Choriocönose)*	
Pflanzenbestand:	Phytal	Phytorheochoriozönose	

Felsen, Steine, Schotter Lithal Lithorheochoriozönose
Kies Akal Akorheochoriozönose
Sand Psammal Psammopelorheochoriozönose
Sand-Schlamm Psammopelal Psammopelorheochoriozönose

Schlamm Pelal Pelorheochoriozönose

womit eine Klassifizierung der mosaikartig verteilten Substrate erreicht ist, keine ökologische Zonierung im Längsverlauf des Gewässers, da alle aufgeführten Choriotope in allen Abschnitten eines Fließgewässers auftreten können. Diejenigen Organismengruppen, die überwiegend differenzierte Substratspezialisten enthalten, müssen eine entsprechend geartete Mosaikverteilung im Gewässer zeigen. Dafür hat Wachs (1967) ein eindrucksvolles Beispiel an Hand der Verteilung der Oligochaeten in der Fulda gefunden. Diese Mosaikverteilung der Oligochaeten ist durchaus etwas anderes als die Längszonierung in Zönosen, wie sie in den letzten Jahren für viele wirbellose Tiergruppen bekannt geworden ist. Mit Mosaikkomplexen im Bereich des Fließwasser-Benthos hat sich besonders Ant (1967) beschäftigt.

In einem allgemeinen Zonierungsschema der Fließgewässer muß neben der Struktur des Substrates und der Wasserbewegung die jährliche Temperaturamplitude mit berücksichtigt werden. Illies (1961) hat daraus die notwendige Konsequenz gezogen und an die Stelle der alten, auf mitteleuropäische Verhältnisse bezogenen fischereilichen Einteilung der Fließgewässer in Forellenregion, Äschenregion, Barbenregion und Kaulbarsch-Flunder-Region eine für alle geographischen Regionen gültige Einteilung des Flußlaufes (ohne Quelle) in Rhithron und Potamon durchgeführt und jede Zone in einen Epi-, Meta- und Hypobereich untergliedert, so daß sich folgende Zuordnung ergibt:

Allgemeine Zonierung	In Mitteleuropa
Epirhithron	Oberlauf der Salmonidenregion, obere Forellenregion
Metarhithron	Mittellauf der Salmonidenregion, untere Forellenregion
Hyporhithron	Unterlauf der Salmonidenregion, Äschenregion
Epipotamon	Oberlauf der Cyprinidenregion, Barbenregion
Metapotamon	Unterlauf der Cyprinidenregion, Bleiregion
Hypopotamon	Kaulbarsch-Flunder-Region

Das Rhithron ist durch mehr oder weniger kaltstenotherme, physiologisch und morphologisch torrentikole, das Potamon durch eurytherme, morphologisch (aber physiologisch?) nicht torrentikole Tierarten gekennzeichnet. In der großräumigen geographischen Betrachtung ergeben sich von Skandinavien bis zu den

^{*} WACHS nennt die Lebensgemeinschaften Biozönosen, doch sollte es richtiger hier Choriocönosen heißen.

Alpen bezüglich der Jahresamplituden der Temperatur charakteristische Verschiebungen in der Ausdehnung von Rhithron und Potamon (SCHMITZ u. VOLKER 1959) (Abb. 3), die auch tiergeographisch von größtem Interesse sind. Ein noch weiter ausgedehnter Vergleich der Faunen von den Polen bis zu den Tropen zeigt, daß nach Süden zu das Rhithron immer mehr in das Hochgebirge verlagert ist (ILLIES 1961) (Abb. 4). Bei diesem Vergleich wird die Bedeutung des Temperaturklimas besonders augenfällig: stehende Gewässer im arktischen und antarktischen sowie im alpinen Klima enthalten eine kaltstenotherme Fauna, die

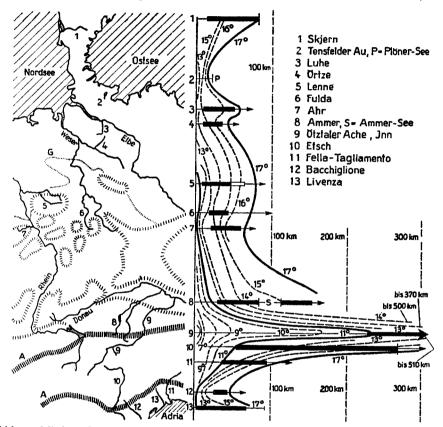


Abb. 3: Mittlere Sommertemperatur mitteleuropäischer Flüsse und Vorkommen der Äsche als Indikator für das Rhithron. Zahlen in der geographischen Skizze = Flüsse, rechts daneben Isothermendiagramm für die einzelnen Flüsse. Dicke Querstriche Vorkommen der Äsche, schwarz jetzt, weiß früher. In den Zentralalpen ist die Ausdehnung des Rhithrons (Salmonidenregion) am größten. (Aus Schmitz u. Volker 1959)

viele Beziehungen zur Rhithron-Fauna hat. Im Einzelnen ergab der Vergleich adäquater Fließgewässerabschnitte eine systematisch teilweise verschiedene, aber nach Lebensform und Lebensweise verblüffend konvergente Besiedlung (ILLIES 1961a; 1964); es handelt sich also im Sinne von BALOGH um Isozönosen. Die Bedeutung der von ILLIES durchgeführten Neugliederung der Fließgewässer liegt

darin, daß es jetzt möglich ist, gut abgrenzbare und wegen des im Vergleich zur Fischfauna viel größeren Artenspektrums sehr differenzierte Isozönosen zu vergleichen und so zu einem vertieften Verständnis für die evolutionsökologische Bedeutung der Fließgewässer zu gelangen.

Die Bedeutung der Temperatur für die Zonierung von Arten oder Artengruppen im Längsverlauf der Gewässer tritt besonders dort hervor, wo starke Temperaturgradienten oder sprunghafte Änderungen auftreten. In der Schwechat (Österreich, Nähe Wien) erweist sich der unvermittelte Temperaturanstieg durch die Einleitung von Thermalwasser der Stadt Baden als Verbreitungsgrenze für Plecopteren sowie für die Schnecke Ancylus fluviatilis flußabwärts; dagegen werden an

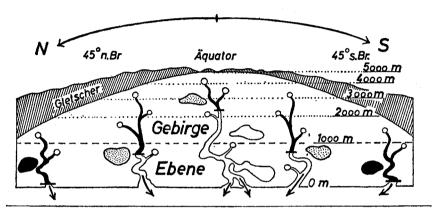


Abb. 4: Ausdehnung von Rhithron und Potamon im geographischen Vergleich und in Abhängigkeit von der Höhenlage. Alle Fließgewässer entspringen in einem hypothetischen, meridional verlaufenden Gebirge. (Aus Illies 1961)

dieser Grenze Lymnaea peregra und Physa acuta zu dominierenden Bewohnern des Gewässers. Das gleiche gilt für den Helgá auf Nord-Island, wo Lymnaea peregra ganz konstant vorkommt, wenn sich der Geysirabfluß auf 30–25 °C abgekühlt hat. Plecopteren treten hier erst im Bereich der Mündung eines Kaltwasserbaches auf (Starmühlner 1961). In einem organisch verunreinigten Fluß in Polen, dessen Wasser durch Kühlwassereinleitung auf 30° aufgeheizt wurde, verschwanden mit Ausnahme einiger Algen alle Organismen (Stangenberg u. Pawlaczyk 1961). Im Delaware River, ebenfalls künstlich aufgeheizt, verschwanden bei 26 °C mit Ausnahme der besonders temperaturresistenten Arten, die 33–35 °C gerade noch ertragen konnten, alle Fließwassertiere (Coutant 1962).

Das einzelne Gewässer ist in seinem Verlauf nicht nur nach der Fischbesiedlung, sondern – wie die klassischen Untersuchungen von Vogt schon an Bachplanarien gezeigt haben – auch nach anderen Tiergruppen in aufeinanderfolgende, gut abgegrenzte (SCHMITZ 1957) Besiedlungsgemeinschaften gegliedert (ILLIES 1960, 1961a).

Da nach Moebius die Biogönose charakteristisch für das gesamte Ökosystem ist, die Fließwasser-Zonen aber sicher nicht eigene Ökosysteme darstellen (was sie schon wegen des «offenen Systems» der Fließgewässer nicht sein können), sind die Lebensgemeinschaften der auf S. 178 angeführten Fließwasser-Zonen Zonations-Biozönosen; die auf

S. 178 genannten Gemeinschaften sollten als *Choriozönosen* bezeichnet und in *Stratozönosen* weiter untergliedert werden, worauf Steffan (1965) bereits hingewiesen hat.

Die Zonierung der Fließwasserturbellarien ist von Flössner (1962) für Gewässer im Erzgebirge und von an der Lan (1962) für die obere Donau herausgearbeitet worden. Eingehende Untersuchungen über die Zonierung der Wassermilben (Hydrachnellae) liegen von Viets (1966) und Schwoerbel (1959, 1961, 1964) vor, der feststellte, daß die jeweils charakteristischen Artengemeinschaften auch spezifische zeitliche Entwicklungsrhythmen haben: Milbengemeinschaften des Rhithrons haben im Winter, die des Potamons im Sommer des Dichtemaximum. Für die mitteleuropäischen Arten der Elminthidae (Coleoptera: Dryopoidea) hat Steffan (1963) die Biotopbindung und Verteilung in Fließgewässern sehr genau studiert, wobei sich die Jahresamplituden der Temperatur als sehr bedeutsam erwiesen. Kaltstenotherme Arten haben gegenüber eurythermen des gleichen Verwandtschaftskreises größere Körperproportionen und jeweils die größte Art eines Verwandtschaftskreises besiedelt den Gewässerabschnitt mit der geringsten jährlichen Temperaturamplitude und umgekehrt. Über die genauen Verwandtschaftsbeziehungen der mitteleuropäischen Dryopoidea siehe Steffan 1961.

Den gesamten Problemkreis der Klassifizierung und ökologischen Zonierung der Fließgewässer haben Illies u. Botosaneanu (1963) referiert; es wird hier auch vorgeschlagen, die Bezeichnungen Krenobiologie, Rhithrobiologie und Potamobiologie zu verwenden, wenn Quellen, kleine (montane) Fließgewässer oder größere Flüsse und Ströme Gegenstand der Untersuchung sind.

4. Organismische Drift

Fließwassertiere werden mit der Strömung mehr oder weniger häufig passiv verfrachtet (Tanaka 1960), sofern sie nicht über Retentionsmechanismen verfügen, die unbedingt sicher sind (Blepharoceridenlarven, Ancylus), ausgesprochen thigmotaktisch sind, wie die Perlide Dinocras cephalotes (Scherer 1962), oder durch schwere Gehäuse geschützt sind, wie viele Trichopterenlarven, die nur wenig verdriftet werden (Elliot 1968).

Die Höhe der Drift (Anzahl Tiere/m³ oder bezogen auf die Besiedlung: pro m² Bodenfläche) ist von mehreren Umweltfaktoren beeinflußt: Lichtperiodik, Populationsdichte, Temperatur, Fließgeschwindigkeit und Wasserstand (Pearson u. Franklin 1968). Das Ausmaß der Verdriftung hängt für das einzelne Tier davon ab, wie es in der Strömung exponiert und wie aktiv es ist; über diese beiden Größen wirken alle oben genannten Faktoren, besonders aber das Licht.

Die meisten Fließwasserinsekten haben einen lichtabhängigen diurnalen Aktivitätsrhythmus und halten sich tagsüber an beschatteten Stellen unter Steinen und zwischen dem Bodengeröll auf, also im Totwasserbereich, wo sie Schutz vor der Strömung haben; nachts finden sie sich auf den Steinen. Bei Larven von Baetis ist negativ phototaktisches Verhalten experimentell festgestellt (Scherer 1962) und zur Erklärung der im Tagesgang wechselnden Drifthöhe herangezogen worden (Müller 1963, 1966). Elliott (1968a) hat experimentell eine Beziehung zwischen der Wasserbewegung und dem Verhalten von Ephemeridenlarven gefunden: Baetis rhodani, Ephemerella ignita, Ecdyonurus venosus und Rhithrogena semicolorata (nicht dagegen Heptagenia lateralis) sind nur in strömendem Wasser negativ phototaktisch und positiv thigmotaktisch, nicht dagegen in stehendem

Wasser. Das bestätigt auch die Angaben von Ambühl (1959) (vgl. Abb. 1, S. 175). In diesem Verhalten zeigt sich eine hohe adaptive Bindung an den Lebensraum des fließenden Wassers.

Allgemein ist die Drift nachtaktiver Fließwassertiere tagsüber minimal, nachts aber sehr hoch. Für *Gammarus pulex* (Lehmann 1967), *Baetis rhodani* und *B. vernus* ist die Nachtaktivität direkt nachgewiesen worden (Müller 1966), für viele andere konnte sie aus Driftmessungen geschlossen werden.

Das Dunkelmaximum der Drift gilt für die meisten Fließwassertiere. Ausnahmen machen die tagaktiven Larven der Trichopteren Brachycentrus americanus (Anderson 1967) und Oligophlebodes sigma (WATERS 1968), sowie die Wassermilbe Lebertia salebrosa (SCHMIDT u. MÜLLER 1967) und andere Hydrachnellae (MÜLLER 1966, BESCH 1967).

Diese Nachtdrift kann durch künstliche Beleuchtung verringert oder ganz unterbrochen werden (Schwarz 1967 für Isoperla goertzi). Für Baetis vagans und Gammarus pseudolimnaeus liegt die kritische Lichtintensität bei 1 lx, größere Helligkeit verringert die Drift auf Tageswerte. Eine eindeutige Korrelation von Drifthöhe und Licht ließ sich sogar im 15-Minuten-Rhythmus erreichen; die Organismen reagieren auf Dunkelheit somit unmittelbar durch eine Steigerung der Aktivität (Holt u. Waters 1967). Anderson (1966) hat festgestellt, daß auch helles Mondlicht die Nachtdrift verringert und durch künstliche Verdunkelung am Tage konnte die Driftrate gesteigert werden (Müller 1966, Holt u. Waters 1967).

Ein interessantes Verhalten zeigt Niphargus aquilex schellenbergi Kar., der tagesperiodisch aus Quellen auswandert. Nachts erscheint er im abfließenden Quellbach, nimmt – wie mit angefärbtem Detritus nachgewiesen wurde – hier Nahrung auf und wandert am Morgen in die Quelle und das Grundwasser zurück; das Verhalten wird vom LD-Wechsel gesteuert (Kurek 1967), doch scheint es sich nachts weniger um eine Drift, sondern um ein aktives Auswandern zu handeln.

Es ergibt sich die Frage, ob endogene Aktivität bei dem Tag-Nacht-Driftwechsel eine Rolle spielt. Die Experimente mit geänderter Lichtintensität deuten darauf hin, daß das nicht der Fall ist. Aber die genauen Messungen von Chaston (1968) an Simulium, Isoperla und Ephemerella (jeweils Larven) im Dauerdunkel zeigen doch bemerkenswerte zeitliche Unterschiede in der Aktivität, die sich in der Nachtdrift widerspiegeln, ohne aber den Unterschied in der Tag- und Nachtdrift zu verwischen. Weiterhin hat Elliott (1968b) bei mehreren Ephemeridenlarven festgestellt, daß bei Dauerlicht und Dauerdunkel das Aktivitätsmuster, welches diese Larven unter natürlichen Lichtbedingungen zeigen, erhalten bleibt und also endogen ist.

Die Wasserbewegung beeinflußt direkt die Höhe der Drift. Bei starken Hochwässern ist die Driftrate gesteigert (Anderson u. Lehmkuhl 1968, Weninger 1968). Überraschenderweise ist aber bei einer künstlichen Verringerung der Fließgeschwindigkeit die Driftrate für fast alle Tiere ebenfalls erhöht (Minshall u. Winger 1968), offenbar, weil die Tiere dann eine strömungsexponiertere Haltung auf dem Substrat einnehmen; Daten dazu hat Ambühl (1959, vgl. S. 175 u. Abb. 1) geliefert. Die Wasserbewegung hat also einen wichtigen substratfixierenden Effekt für die Fließwassertiere, was auch aus den experimentellen Untersuchungen von Elliott (1968 b) hervorgeht (vgl. S. 181).

Eine direkte Beziehung zwischen Drifthöhe und Temperatur hat MÜLLER (1963) bei Gammarus pulex festgestellt; entsprechend der Erhöhung der Aktivität bei zunehmender Temperatur nimmt auch die Drift zu. Auch bei hoher Besiedlungs-

dichte ist die Drift erhöht (WATERS 1961, 1966; DIMOND 1967); ob dies Ausdruck einer aktiven Abwanderung oder einer pro Fläche höheren passiven Verdriftung ist, ist noch ungeklärt.

Ob die Drift eine biologische Bedeutung hat, ist fraglich, da sie ja weitgehend für das Tier einen «Unglücksfall» darstellt. Es ist aber festgestellt worden, daß ausgetrocknete Flußabschnitte sich durch verdriftete Tiere sehr rasch wieder besiedeln (WATERS 1964) und sicher ist die Drift für die Ausbreitung von Organismen im Fließgewässer von Bedeutung. Es ist wiederholt darauf hingewiesen worden, daß die Imagines typischer Fließwasserinsekten stromaufwärts fliegen und weiter oberhalb die Eier ablegen. Dieser «Kompensationsflug» soll den Gebietsverlust durch Drift ausgleichen und wird als Teil eines Besiedlungskreislaufes angesehen, zu dem auch die Drift als aktiver Verteilungsmechanismus für die Insektenlarven flußabwärts gehört (Abb. 5) (Müller 1966). Ein Stromaufflug

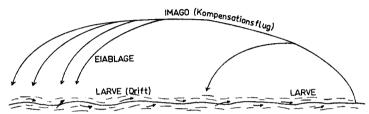


Abb. 5: Schematische Darstellung des «Besiedlungskreislaufs» der Insekten in Fließgewässern. (Aus Müller 1966, etwas verändert)

ist von Roos (1957) an Trichopteren und Isoperla grammatica und von Russev (1959) an Palingenia longicaudata nachgewiesen worden. Palingenia schlüpft in der unteren Donau (Bulgarien) kurz vor Sonnenuntergang und fliegt sofort in dichtem Schwarm stromauf, auch da, wo der Strom von Norden nach Süden fließt (bei Vidin, Bulgarien) und der Stromaufflug nicht der Sonne entgegen gerichtet ist. Die Orientierung der Imagines, besonders die Unterscheidung von stromauf und stromab, ist noch völlig unklar, vielleicht handelt es sich um Perzeption von Luftbewegungen über dem fließenden Wasser, was experimentell und durch Freilandmessungen relativ leicht zu untersuchen wäre. Flugunfähige Fließwasserinsekten können eine «Kompensationswanderung» durchführen, wie Tomas (1966) an Capnia atra in schwedischen Fließgewässern festgestellt hat, die hier in einiger Entfernung vom Gewässer parallel zum Flußufer stromauf wandern. Ein zusammenhängender Besiedlungskreislauf ist bisher in keinem Falle nachgewiesen worden; Drift und Kompensationsflug haben wahrscheinlich nichts miteinander zu tun. Sowohl WATERS (1965) wie Elliott (1967) betonen, daß eine ernsthafte Dezimierung der Population durch Drift gar nicht erfolgt und ein Kompensationsflug für die Populationsdynamik der Fließwasserinsekten unwesentlich ist. Trotzdem existiert das Phänomen des Stromauffluges, für das bis heute noch keine befriedigende kausale Erklärung gefunden wurde.

Respiration der Fließwassertiere (Faktorenkomplex Sauerstoff, Wasserbewegung und Temperatur)

Die physiologische Verfügbarkeit des Sauerstoffs ist im Fließgewässer unmittelbar von der Wassertemperatur und der Wasserbewegung abhängig. Dieser

Faktorenkomplex ist immer noch nicht mit der wünschenswerten Genauigkeit analysiert worden, doch hat Ambühl (1959) sehr eingehende Untersuchungen über den Einfluß der Wasserbewegung auf den Sauerstoffkonsum von Fließwasserinsektenlarven durchgeführt. Es werden hier nur die grundsätzlichen Zusammenhänge referiert. Für die Larven von 4 Ephemeriden- und 3 Trichopterenarten konnte nachgewiesen werden, daß der O₂-Konsum umso stärker von der Wasserbewegung beeinflußt wird, je mehr das Tier an strömendes Wasser gebunden ist. Bei Rhithrogena semicolorata ist die Abhängigkeit am stärksten, sehr deutlich auch bei Baetis vernus und Rhyacophila nubila, dagegen schwach bei der im Totwasser lebenden Ephemerella ignita und der Stillwasser-Trichoptere Anabolia nervosa. Bei den strömungsabhängigen Arten nimmt der O₂-Konsum mit sinkender Wasserbewegung rasch ab, für die anderen bleibt er auf einem konstanten Niveau (Abb. 6).

Eine wichtige Beziehung besteht auch zwischen der Wasserbewegung und der kritischen unteren O₂-Spannung, die von den Fließwassertieren gerade noch

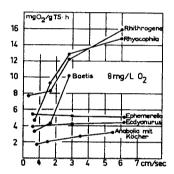


Abb. 6: Beziehungen zwischen dem O₂-Konsum und der Wasserbewegung bei Fließwassertieren. (Aus Амвüнг, umgezeichnet und verändert)

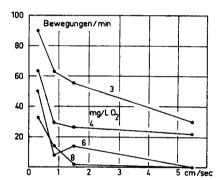


Abb. 7: Beziehungen zwischen der Frequenz der Ventilationsbewegungen und dem O₂-Angebot bei Fließwassertieren.
(Aus Ambühl 1959, umgezeichnet)

ertragen wird. Diese kritische Grenze wird mit zunehmender Geschwindigkeit der Wasserbewegung herabgesetzt (Амвёнь 1959). Organische Verunreinigungen wirken sich daher um so weniger auf die Fließwasserfauna aus, je stärker die Strömung ist, wie ZIMMERMANN (1961) experimentell in künstlichen Rinnen festgestellt hat. Von der Fließgeschwindigkeit und der O2-Spannung wird auch die Frequenz der Ventilationsbewegungen beeinflußt, die die Insektenlarven mit den Kiemen (Ephemeriden) oder mit dem ganzen Körper ausführen (Plecopteren) und die der Erzeugung einer Wasserbewegung dienen. Je höher die Fließgeschwindigkeit und der O2-Gehalt sind, je höher also das physiologische Sauerstoffangebot ist, um so niedriger ist die Frequenz der Ventilationsbewegungen (Abb. 7). Wird der O2-Gehalt verringert, so nimmt bei gleicher Fließgeschwindigkeit (wie bei Stillwasserarten) die Frequenz der Ventilationsbewegungen zu (Ambühl 1959). Bei den Larven von Ephemera simulans nimmt die Ventilationsfrequenz der Kiemen nach einer enormen Steigerung zwischen 3-1,5 cm³ O₂/l < 1,5 cm³ wieder ab (Eriksen 1963), offenbar, weil infolge der mangelhaften O2-Versorgung die Energie für den Ventilationsmotor nicht mehr zur Verfügung steht. Auch an der Larve von Acroneuria pacifica (Plecopt.) ist dieser Effekt nachgewiesen worden (Knight u. Gauffin 1963). Durch die anfängliche Steigerung der Kiemenbewegung nimmt bei Ephemera simulans die Wassermenge, die an den Kiemen in stehendem Wasser vorbeiströmt, auf das 7–8fache zu (von 0,5 auf etwa 4,0 cm³/min). Ähnliche Ergebnisse wurden auch bei Hexagenia limbata gefunden. Durch Amputation der Kiemen und Vergleich mit intakten narkotisierten Larven (Urethan) konnte nachgewiesen werden, daß durch den Körper etwa 55%, durch die Kiemen 45% des benötigten Sauerstoffs aufgenommen werden (Eriksen 1963).

Entscheidend sind für die Beziehungen zwischen O2-Konsum und Wasserbewegung die O2-Verhältnisse in der Wassergrenzschicht um das Tier. Sie werden beeinflußt durch die O2-Zehrung der Larve (Atmung), den pO2 des umgebenden Wassers sowie die Dicke und die Erneuerung der Grenzschicht, die von der Wasserbewegung und den Eigenbewegungen (Ventilationsbewegungen) des Tieres abhängen (Ambühl 1959). Die Temperatur greift in der Weise in den Komplex ein, daß von ihr, wie bei Stillwasserarten, 1. der O2-Gehalt des Wassers und 2. der O2-Bedarf des Tieres abhängt; aber im Fließgewässer kann eine Temperaturerhöhung durch das Überangebot an Sauerstoff gedeckt oder durch höhere Fließgeschwindigkeiten kompensiert werden. Tatsächlich verlassen Fließwasserinsekten bei starker Tageserwärmung des Wassers ihre strömungsgeschützten Totwasserräume und suchen die strömungsexponierten Oberseiten der Steine auf; daraus ergeben sich Beziehungen zwischen Drift und Temperatur (Schwoerbel, unveröff.). Die Sauerstoffversorgung in verschiedenen Substraten eines kleinen Fließgewässers hat MADSEN (1968a) durch Bestimmung der Sauerstoffdiffusionsrate gemessen. Danach ist die Sauerstoffversorgung auf der Oberfläche größerer Steine am besten, in Fallaubansammlungen etwas schlechter und zwischen dem Geröll sowie im Sand und unter Steinen am geringsten. Strömungsgeschützte Bezirke im Fließgewässer können somit nur von wenig O2-bedürftigen Tieren dauernd besiedelt werden. Die ungleiche Sauerstoffversorgung im Bach erwies sich als eine der Ursachen für die unterschiedliche Verteilung der Larven von Brachyptera risi und Nemoura flexuosa (Plecopteren) im Gewässer.

ISTENIC (1963) hat an Larven von Perla marginata Respirationsmessungen durchgeführt und festgestellt, daß die einzelnen Larvenstadien in verschiedenen Jahreszeiten unterschiedlich temperaturempfindlich sind und sich offenbar an die aktuellen Temperaturverhältnisse akklimatisieren. Die Substratwahl grabender Ephemeridenlarven ist in erster Linie eine Frage der Sauerstoffversorgung: Ephemera simulans benötigt mindestens 1,20 cm3 O2/1 im Interstitialwasser und kommt nur in Gewässern mit hoher Fließgeschwindigkeit vor, die wenig Feinsand ablagern. Der Sauerstoffgehalt des Interstitialwassers ist von dem Anteil an Feinsand direkt abhängig und nimmt bei mehr als 10% Feinsand im Sediment rapide ab, da dann der Wasseraustausch stark gehemmt ist (Eriksen 1966, 1968) (vgl. auch S. 198). Der O2-Konsum der an strömendes Wasser gebundenen Calopteryx-Larven (vgl. S. 177) ist von der Wasserbewegung abhängig: in stehendem Wasser sinkt die Respirationsgröße auf 50-60 % des Wertes in bewegtem Wasser ab, d. h., die physiologische Verfügbarkeit des Sauerstoffs ist in stehendem Wasser nur halb so groß wie in fließendem. Amputation der Schwanzblätter verringert die Aufnahmefähigkeit des Sauerstoffs noch einmal um 50%. In stehendem Wasser benötigen intakte Larven einen O2-Gehalt von 16-20 mg O2/l. Da diese Sauerstoffspannungen aus physikalischen Gründen nicht möglich sind, sind die Larven an strömendes Wasser gebunden (ZAHNER 1959).

II. Trophische Beziehungen im Fließwasser

Im Fließwasser-Ökosystem verzahnen sich die trophischen Beziehungen noch vielfältiger als im See. Zunächst fehlt die auf das Licht bezogene vertikale Gliederung, die im See wenigstens grob die Unterscheidung von trophogener und tropholytischer Zone (besser autotrophischer und heterotrophischer Zone) rechtfertigt. Im Fließgewässer ist überall photoautotrophe Produktion möglich - von extrem tiefen Flußabschnitten und starker Trübung abgesehen, z. B. den Strömen des Amazonasgebietes (Sioli 1968), und infolge der turbulenten Strömung besteht ein vertikaler Austausch aller Nährstoffe. Und schließlich ist das Fließwasser-Ökosystem offen, es unterliegt einem ständigen stromabwärts gerichteten Transport von Nährstoffen, hat also einen hohen Abfluß an ungenutzter Energie. Das Fließgewässer darf daher nicht, wie der See, als dynamisches, aber stationäres Kreissystem, sondern muß als dynamisches Fließsystem betrachtet werden, was bisher nur im Hinblick auf den Wärmehaushalt und den chemischen Abfluß möglich ist (SCHMITZ 1961a), nicht dagegen für die organische Produktion und Konsumtion (biochemischer Energiefluß durch die Biozönose). Die folgende Betrachtung kann daher nicht auf diese Basis Bezug nehmen.

1. Das Nährstoffangebot für die Primärkonsumenten

Als Nährstoffquellen für die Primärkonsumenten kommen in der Hauptsache der photoautrophe Aufwuchs, die in der fließenden Welle mitgeführten lebenden und toten organischen Partikel (Phytoplankton, Detritus) sowie am Grund abgelagerte autochthone oder allochthone Pflanzenreste aus der terrestrischen Umgebung (Fallaub) in Frage. MINSHALL (1967) hat in einem kleinen Fließgewässer gemessen, daß den Primärkonsumenten hier ständig 0,04–0,38 g/m³ Schwebstoffe, 1,78–4,0 g/m² an festsitzenden Pflanzen und abgelagertem Detritus sowie 0,12–5,6 g/m² an allochthoner Substanz, fast ausschließlich Blätter, zur Verfügung stehen. Im Middle Oconee River (Ga., USA) sind 8–47 g/m³ Schwebstoffe und 2–34 g/m² Fallaub als ständige Nährstoffquelle ermittelt worden (Nelson u. Scott 1962).

Im einzelnen ist die Produktion an Aufwuchsalgen abhängig vom Angebot an mineralischen Nährstoffen, von der Lichtintensität (McIntire u. Phinney 1965, Tominaga u. Ichimura 1966), der Fließgeschwindigkeit (McIntire 1966) und der Temperatur des Wassers (Tominaga u. Ichimura 1966). Mittelbar über die Algenproduktion wirkt sich das Licht auch auf die Verteilung der Primärkonsumenten im Gewässer aus (Kownacka u. Kownacki 1968, Albrecht 1968). Das Ausmaß der organischen Schwebstoffführung wird in erster Linie von den stehenden Gewässern bestimmt, die mit dem Fließgewässer in Verbindung stehen (z. B. Seeausflüsse) und von der Zuleitung organischer Abwässer.

Wie Magenuntersuchungen an Fließwassertieren gezeigt haben, ist das allochthone Fallaub die wichtigste Energiequelle für die Primärkonsumenten und indirekt für alle Folgekonsumenten, da die Verzehrer von abgestorbenem Pflanzenmaterial in unbeeinflußten Fließgewässern weitaus in der Überzahl sind (MINSHALL 1967). Auch HYNES (1963a) und KAUSHIK u. HEYNES (1968) weisen auf die große Bedeutung des allochthonen Materials in Fließgewässern hin.

2. Primärkonsumation der Fließwassertiere

Je nach der vorwiegenden Aufnahme der drei oben genannten Nährstoffquellen, die jeweils auch eine besondere Technik des Nahrungserwerbs erfordert, kann man unter den Primärproduzenten drei Gruppen im Fließgewässer unterscheiden: Filtrierer, Weidegänger und Sedimentfresser. Zu jeder Gruppe sind einige wichtige neue Untersuchungen durchgeführt worden.

Filtrierer. Filtrierende Fließwassertiere sitzen fest und verwerten die in der fließenden Welle mitgeführten organischen Partikel, wobei es keine Rolle spielt, ob diese tot oder lebend sind. Die wichtigsten Filtrierer sind Dipterenlarven der Familie Simuliidae und netzbauende Trichopterenlarven. Entsprechend der Verteilung der Schwebstoffe im Fluß ergibt sich eine Anhäufung von Filtrierern unterhalb von Seeausflüssen und Zuleitungen von organischen Abwässern (PENAZ 1966, CUSHING 1963), was schon früher von verschiedenen Autoren festgestellt worden war. MACIOLEK u. TUNZI (1968) konnten in einem Seeausfluß der Sierra Nevada bei einem Gehalt von 3 g/m³ Schwebstoffe (Trockengewicht; hauptsächlich Phytoplankton) eine sehr dichte Besiedlung von Simuliidenlarven feststellen. Die Filtrationsleistung dieser Tiere war so effektiv, daß innerhalb einer Fließstrecke von 400 m 60% des Phytoplanktons abfiltriert wurde und im Magen der Tiere nachgewiesen werden konnte. Da die Tiere durch Abgabe von Fäkalien die Schwebstoffmenge nicht wesentlich herabsetzen (nur ihren Energiegehalt), ist die mit Simulien dicht besiedelte Strecke viel länger und die unterhalb sitzenden Tiere ernähren sich von den Fäkalien der oberhalb lebenden, wie aus Magenuntersuchungen von Tieren aufeinanderfolgender Populationen zu erkennen ist. Die Simuliidenlarven sind also wichtige Akteure bei der Mineralisation organischer Feststoffe in der fließenden Welle.

Die filtrierenden Simuliidenlarven kommen im Gewässer nur bei hohen Strömungsgeschwindigkeiten vor. Harrod (1965) hat experimentell gezeigt, daß die Tiere bei einer Wasserbewegung unter 10 cm/sec ihren Fangapparat nicht lange geöffnet halten können und daß ihnen dies erst bei höheren Fließgeschwindigkeiten möglich ist. Die Bedeutung der Strömung liegt hier offenbar darin, daß sie durch Wasserdruck den Filterapparat geöffnet hält, während bei zu geringer Wasserbewegung diese Leistung vom Tier erbracht werden muß. Hier ist also die Bindung an hohe Fließgeschwindigkeiten keine respirationsphysiologische Frage, sondern eine ernährungstechnische, letztlich eine energetische. – Simuliidenlarven können auch Bakterien aufnehmen und verwerten, wie Freden (1964) in Laborkulturen und im Freiland nachweisen konnte.

Nachdem Sattler (1958) die grundlegenden Fragen der Ernährung netzbauender Hydropsyche-Larven geklärt hat, konnte Kaiser (1965) nachweisen, daß die Maschenweite der Netze mit dem Alter der Larven zunimmt, da sie von den Abmessungen der Mundgliedmaßen bestimmt wird. Die Maschen in den Netzen erwachsener Larven sind etwa 340×170 µm groß und nicht mehr für den Fang von pflanzlichen Schwebstoffen geeignet; die Larven gehen mit zunehmendem Alter zu karnivorer Lebensweise über und nur die jüngeren sind herbivore Filtrierer. Außerdem besteht bei Hydropsyche eine Beziehung zwischen Maschenweite und Strömungsgeschwindigkeit: in rasch fließenden Gewässern werden grobmaschige, in langsamer fließenden feinmaschige Netze angelegt (Kaiser 1965). Über die Perzeption der Wasserbewegung bei Hydropsyche vgl. S. 176. Ein

interessantes Netzbauverhalten, das ebenfalls im Dienste der Filtrationsernährung steht, hat Sattler bei einer südamerikanischen Hydropsychide der Gattung Macronema studiert. Die Tiere leben in Urwaldbächen des Amazonasgebietes, wo

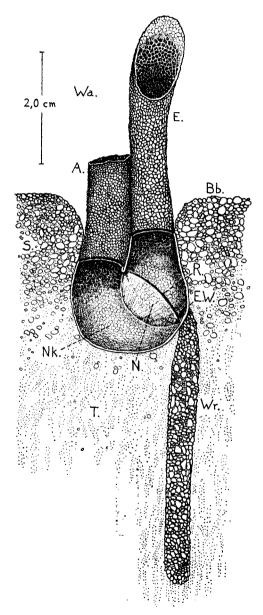


Abb. 8: Röhrenbau der *Macronema*-Larve, teilweise angeschnitten. E Einfuhrkamin, A Ausfuhrkamin, NK Netzkammer, N Netz, R Netzrahmen, W Wohnröhre, EW Eingang dazu, Wa Wasser, Bb Bachboden, S Sand und T Ton. (Aus Sattler 1963)

sie im Sediment einen U-förmigen Gang so anlegen, daß darin eine kräftige Wasserbewegung durch die Druckdifferenz von Gesamtdruck und statischem Druck des fließenden Wassers zustande kommt (Sattler u. Kracht 1963). Vom tiefsten Teil des Ganges geht die eigentliche Wohnröhre der Larve schräg nach unten ab; hier sitzt das Tier und spinnt ein Netz quer durch das U-Rohr, so daß die Partikel aus dem Wasser abgefangen werden können (Abb. 8). Das Netz ist außerordentlich regelmäßig und die Maschen von 2–4 × 14–32 µm sehr eng. Es werden damit die feinsten Partikel der Mikrodrift abgefangen, die gerade für tropische Urwaldflüsse besonders kennzeichnend ist (Sattler 1963). Der Detritus wird mit den stark behaarten Vorderbeinen und dem Labium vom Netz abgebürstet (Sattler 1968).

Die grabenden Ephemeridenlarven der Familie Polymitarcidae sind anscheinend sämtlich Filtrierer, was für Tortopus von Scott, Berner u. Hirsch (1959) auf Grund des Haarbesatzes am Kopf und den Beinen nachgewiesen wurde. Auch die holzbohrende Larve von Povilla adusta hat eine charakteristische Behaarung an den Vorderbeinen und Mandibeln, die gemeinsam den ganzen Querschnitt der Wohnröhre ausfüllen und eine wirksame Filtrationseinrichtung darstellen. Durch bestimmte Bewegungen der Palpen werden die Nahrungsteilchen von dem Filter abgesammelt und zum Mund geführt (HARTLAND-ROWE 1958). Die Larve von Asthenopus filtriert ebenfalls: der dichte Haarbesatz an Kopf und Vorderbeinen (Abb. 9) verschließt die Wohnröhre und dient als Filtrierapparat. Der Wasserstrom wird durch die Bewegungen der Kiemen erzeugt. Da die Haare zusätzlich bewimpert sind, entsteht ein Filter mit einer Maschenweite von 3-4 µm, was der Maschenweite des Macronema-Netzes entspricht, mit der die Asthenopus-Larve vergesellschaftet ist (SATTLER 1967). Wir haben es in Macronema und Asthenopus sicher mit an den Fang von Mikrodrift angepaßten Filtrierern tropischer Urwaldbäche zu tun.

Weidegänger. Genauere Untersuchungen liegen von der Schnecke Theodoxus fluviatilis und der Trichopterenlarve Brachycentrus americanus vor. Bei Theodoxus fluviatilis, die in Fließgewässern und der Brandungszone von Seen, also stets in bewegtem Wasser auf Steinen lebt, hat NEUMANN (1961) nachgewiesen, daß sie sich von Aufwuchsalgen, hauptsächlich Diatomeen sowie chlorococcalen und konjugaten Grünalgen, ernährt. Dabei haben die sehr unterschiedlichen Zähne in einer Radula-Querreihe verschiedene Funktionen: der Mittelzahn und die seitlich anschließenden Zwischenzähne 1-3 haben keine Funktion; der 4. Zwischenzahn ist besonders groß, er schabt die Algen von der Unterlage ab und die seitlichen Randzähne fegen das gelockerte Algenmaterial zusammen. Theodoxus fluviatilis kann Diatomeen aber nur verwerten, wenn sie auf rauhem Untergrund abgeschabt werden und dabei zerbrechen. Auf glatter Unterlage (Glasplatte) aufgenommene Diatomeen bleiben unverletzt und können nicht assimiliert werden. Aufgrund dieser Ernährungsweise ergeben sich für Theodoxus 3 Forderungen an die Minimalumwelt i. S. von Strenzke: 1. Diatomeenbewuchs auf 2. fester und rauher Unterlage, die 3. durch Wasserbewegung immer frei von Sedimentablagerungen gehalten werden muß (Licht, Greifbarkeit der Algen). Diese Minimalforderungen sind nur in bewegtem Wasser, hier sowohl in der Brandungszone von Seen wie in Fließgewässern realisiert. Die Befunde an Theodoxus sind deshalb für die Fließwasserlimnologie besonders wichtig weil sie zeigen, wie die Bindung an bewegtes Wasser durch die spezifische Ernährungsweise bedingt sein kann und keineswegs immer eine Frage der Sauerstoffversorgung ist. Ein weiteres Beispiel dafür sind die filtrierenden Simuliidenlarven (vgl. S. 187). Es ist sicher, daß für viele torrentikole Weidegänger die Bindung an fließendes Wasser auf dieser Basis verstanden werden kann; hier sind aber weitere eingehende Untersuchungen dringend erforderlich.

Die ausgewachsenen Larven von Brachycentrus americanus sitzen mit dem Vorderende des Gehäuses fest auf dem Stein und bleiben so auch in der stärksten Strömung fixiert. Sie weiden hauptsächlich Diatomeen, besonders Navicula, intensiv

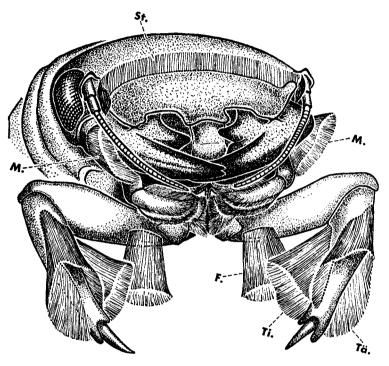


Abb. 9: Vorderansicht der Asthenopus-Larve, nur die für die Filtrationsernährung wichtige Behaarung zeigend: St Stirnbürste, M Mandibelbürste, F Femurbürste, Tä äußere und Ti innere Tibiabürste. (Aus Sattler 1967)

auf dem Areal unmittelbar vor dem Gehäuse ab und ändern ihre Position nur, wenn die vom Gehäuse aus erreichbare Fläche leergefressen ist. Die Filtration von Partikeln aus der fließenden Welle ist unbedeutend (Месом u. Симміль 1964).

Sedimentfresser. Genauere Untersuchungen liegen nur über Oligochaeten vor. Experimentell hat Wachs (1967) nachgewiesen, daß die Stoffwechselintensität von Tubifex tubifex (ausgedrückt in abgegebene Menge Faeces pro Tag) stark temperaturabhängig ist und mit steigender Temperatur innerhalb eines Bereichs von 3–25 °C zunimmt; bei 3 °C geben 100 Würmer etwa 0,4, bei 25 °C 7,3 cm³ Faeces pro Tag ab. Da von Wachs in der Fulda gelegentlich mehr als 27000 alte Tubificiden/m² gefunden wurden, werden dort bei 18 °C (Mai-Temperaturen) mindestens

1,4 l Sediment/m² täglich transportiert. Bei der Passage des Schlamms durch den Darm nutzt Tubifex tubifex im Mittel 21% des organischen Kohlenstoffs und 34% des Gesamtstickstoffs aus. Zur vollständigen Auswertung des organischen Materials könnte die gleiche Schlammportion hinsichtlich des N (durchschnittlich 0,3% N im Flußschlamm) 5 mal, hinsichtlich des C (2% C im Flußschlamm) sogar bis 15 mal den Darm von Tubifex tubifex passieren (WACHS 1967). Das geschieht im Gewässer natürlich nicht, da das auf die Oberfläche transportierte Sediment teils mit dem Wasser abtransportiert, teils unmittelbar von anderen Detritusfressern aufgenommen wird. Bei der Nahrungsaufnahme und dem Vorkommen von Tubifex tubifex spielt der differenzierte Anspruch an die Körnung des Sediments eine große Rolle (vgl. S. 178) (WACHS 1967, KORN 1963).

3. Sekundärkonsumtion

Typische Sekundärkonsumenten in Fließgewässern sind Planarien, setipalpe Plecopterenlarven, campodeide Trichopterenlarven (Rhyacophilidae u. a.), Sialis-Larven und natürlich die Fische. Neue Untersuchungen über die Ernährung dieser räuberischen Formen liegen nicht vor. Die erwachsenen Larven der Steinfliege Alloperla sammeln sich im interstitiellen Lückensystem in der Nähe von Salmonideneiern an, fressen aber nur die abgestorbenen Embryonen, da sie das Chorion der intakten Eier nicht durchbeißen können. Die Salmonideneier haben wegen der erschwerten Sauerstoffversorgung im Interstitial eine hohe Sterblichkeitsrate, das Verhalten der Alloperla-Nymphen ist für die Fische daher nützlich: sie beseitigen mit den abgestorbenen Eiern sauerstoffzehrende organische Substanz und gefährliche Infektionsherde (NICOLA 1968).

An Fischen aus Fließgewässern sind zahlreiche Ernährungsstudien durchgeführt worden, die mehr das Nahrungsangebot betreffen und daher von mehr lokaler Bedeutung sind (MAITLAND 1965, ELLIOTT 1967a, THOMAS 1962, HUNT 1965, HORTON 1961). Für den in Wasserfällen lebenden Frosch Amolops larutensis aus Indien spielen neben terrestrischen Beutetieren besonders die Nymphen von Ephemeriden, ferner Trichopteren-, Dipteren- und Blepharoceridenlarven als Nahrungstiere eine wichtige Rolle (Berry 1966).

4. Energiebilanz und Energiefluß in Fließwasser-Ökosystemen

Der Energiefluß, also die in einer trophischen Ebene inkarnierte und an die nächsthöhere Stufe weitergegebene Energie ist für ein Fließwasser-Ökosystem noch nicht hinreichend überschaubar, weil in der Messung der Einzelposten noch zu viele Lücken bestehen. Zudem ist in Fließgewässern die Situation besonders unübersichtlich wegen der hohen allochthonen Nährstoffzufuhr, die den Konsumenten als geformte Substanz direkt, als mineralische Pflanzennährstoffe indirekt über die Primärproduktion zukommt. Wir kennen auch die Stellung der «Omnivoren» im trophischen System zu wenig und beziehen alle energetischen Betrachtungen auf die Trophiekette, wie sie besonders LINDEMAN (1942) herausgearbeitet hat. Und schließlich fehlen Kenntnisse über die Rolle der Bakterien in nicht verunreinigten Fließgewässern fast ganz (Wuhrmann 1964). Der erstmals von Odum (1957) durchgeführte Versuch, für ein Fließgewässer (Silver springs,

Florida) ein Schema des Energieflusses auszuarbeiten, hat zu einem Modell geführt, das aber noch zu grob und sicher für Fließgewässer nicht allgemein gültig ist. Tilly (1968) hat auf der gleichen Basis ein etwas differenzierteres Schema erarbeitet. Da es sich um einen Quellsumpf handelt, sind die Phanerogamen Impatiens capensis, Bacophila rotundifolia und Lemna minor die wichtigsten Primärproduzenten (λ_1). Sie werden jedoch nur als abgestorbene Pflanzenreste in Form von Detritus konsumiert, nicht als lebende Pflanzensubstanz. Über 90% des Energieflusses durch Konsumation (λ_{2-n}) geht durch die Arten Gammarus pseudolimneus, Frenesia missa, Physa integra, Cardiocladius spec., Pentaneura spec. und Phagocata valvata, wobei die 3 zuletzt genannten die wichtigsten Sekundärkonsumenten sind. Von der Gesamtenergie, die durch Einstrahlung dem Ökosystem zugeführt wird, wurde 56% in Wärme umgewandelt und 73% mit dem Quell-

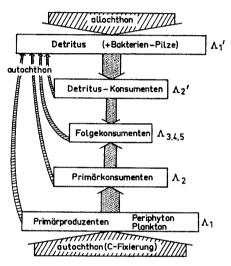


Abb. 10: Trophieebenen (1) und Energiefluß (Pfeile) in einem Fließwasserökosystem, schematisch. Die Energie wird allochthon oder autochthon durch C-Fixierung geliefert. (Aus Cummins et al. 1966, umgez.)

absula abgeleitet. 60% der durch die Primärproduzenten biochemisch fixierten Energie wird von den Primärkonsumenten und nur 17% von den Folgekonsumenten ausgewertet. Im Middle Oconee River werden von den pro cm² eingestrahlten 157000 cal von den Primärproduzenten (λ_1) 343 cal (0,24%), von den Primärkonsumenten (λ_2) 27,8 cal (6,4% von λ_1) und von den Folgekonsumenten (λ_{3-n}) 3,66 cal (0,8% von λ_1) verwertet, wobei die Biozönose fast ausschließlich von Podostemon caryophyllum (λ_1) lebt (Nelson u. Scott 1962). Für ein kleines typisches Fließgewässer haben Cummins, Coffman u. Roff (1966) die Nahrungsbeziehungen untersucht. Hier stehen den Konsumenten 1245 \pm 311 kcal/m² an Aufwuchsalgen und 26,5 \pm 6,6 kcal/m² an Detritus zur Verfügung. Die Tabelle 1 zeigt die Biomasse und den Energiegehalt der Konsumentengruppen bezogen auf einheitliche Areale des Gewässers. Das in Abb. 10 wiedergegebene Schema veranschaulicht sehr gut die tatsächlichen Verhältnisse in Fließgewässern. King u. Ball (1967) haben die sehr interessante Energiebilanz eines stark mit organischen

Abwässern belasteten Fließgewässers untersucht und hier einen besonders großen Anteil an heterotrophem Aufwuchs festgestellt, der die Energiebilanz des Gewässers stark belastet. Die durch den autotrophen Aufwuchs und die Makrophyten fixierte Strahlungsenergie beträgt 980 + 127 = 1107 cal/m²·d; der Energiebedarf aller Insekten beträgt nur 139 cal, aller Tubificiden 50 cal/m²·d, dagegen der des heterotrophen Aufwuchses 2956 cal/m²·d. Es müssen somit 65% der erforderlichen Energie allochthon bezogen werden (Abwasser). Aus dieser Bilanz geht klar hervor,daß von einer Verminderung der Abwasserzufuhr in erster Linie der heterotrophe Aufwuchs betroffen wird.

Tabelle 1: Biomasse und Energiegehalt der Primärproduzenten und der Konsumenten in der Herbstbesiedlung des Linesville Creek (aus Cummins, Coffman u. Roff 1966)

Trophische Ebene	Anzahl/m²	Biomasse Trockengewicht gm/m ²	kcal/m²
Primärproduzenten, nur Periphyton λ_1	4,6 ± 1,2×10 ¹⁰		1245 ± 311
Detritus λ ₁ Primäre Makrokonsumenten λ ₂	981,5	$6,63 \pm 1,66$	$26,5 \pm 6,6$ $6,395$
Detritus Makrokonsumenten λ_2 Sekundäre Makrokonsumenten λ_{s-n}	4187,0 9,0	1,228 1,593	7,255 9,439

III. Entwicklung und Jahresperiodik der Fließwassertiere (Populationsdynamik)

Die Populationsdynamik fließwasserbewohnender Ephemeriden und Plecopteren ist stark von einem verzögerten Schlüpfen der Larven aus den Eiern beeinflußt. Synchron abgelegte Eier eines Geleges schlüpfen nicht annähernd zur gleichen Zeit, sondern bei Baetis spec. innerhalb von 200 Tagen. Mit dieser Feststellung hat Illies (1959) erstmals die Hypothese von Macan (1957), der mit diesem retardierten Schlüpfen die Alters- und Größenheterogenität von Larvenpopulationen univoltiner Fließwasserinsekten hypothetisch erklärt hat, experimentell bewiesen. Bei Baetis bringen die zuerst geschlüpften Larven 2 Generationen/Jahr, die später geschlüpften nur 1 Generation hervor (Plescot 1961). Auch PLESCOT (1961a) und MINSHALL (1967a an Epeorus pleuralis) haben bei Ephemeriden retardiertes Schlüpfen festgestellt. Für Plecopteren hat Hynes (1961) dasselbe Verhalten nachgewiesen und Elliott (1967b) konnte aus der Verteilung der Eilarven an den Ephemeriden Ephemerella ignita, Ecdyonurus venosus, Baetis niger, B. rhodani und B. scambus, sowie den Plecopteren Protonemura meyeri, Amphinemura sulcicollis, Leuctra inermis, L. hippopus, Perlodes microcephala, Isoperla grammatica und Chloroperla torrentium nachweisen, daß es sich wohl um ein allgemeines Verhalten der Fließwasserplecopteren und -ephemeriden handelt. Die kausale Interpretation des retardierten Schlüpfens, das von der Temperatur nicht wesentlich beeinflußt wird, begegnet großen theoretischen Schwierigkeiten, da ein

noch nicht geschlüpftes Ei irgendwie Informationen über die aktuelle Situation im Gelege erhalten muß. Dieses (entwicklungsphysiologische?) Problem wäre durch Isolierung einzelner Eier aus dem Gelege zu lösen. Die Bedeutung des verzögerten Schlüpfens könnte darin liegen, daß die noch nicht geschlüpften Eier eine Reserve darstellen, aus der der Driftverlust der Population (vgl. S. 181) ausgeglichen werden kann. In dieser Hinsicht ist jedes kleinere Fließgewässer im Gebirge ja ein instabiler Biotop.

Weiterhin ist die Populationsdynamik der Fließwasserinsekten von der Bereitschaft der Larvenstadien zur Diapause abhängig. Das Licht spielt insofern eine Rolle, als es indirekt über die Produktion von Aufwuchsalgen das Wachstum der Larven beeinflußt (Albrecht 1968). Daß das Licht auch – über die annuelle Periodik – die Diapause auslöst, wie es für Stillwassertiere bekannt ist (Copepoden, Chironomiden, Aeschna-Larve), ist von Plescot (1961a) vermutet worden, muß aber noch experimentell bewiesen werden. Gerade bei Ephemeriden aus Fließgewässern ist von Plescot das Auftreten von Diapausen in verschiedenen Larvenstadien nachgewiesen worden. Unter den univoltinen Ephemeriden haben Ephemera, Torleya und Habroleptoides als ältere Larven eine Entwicklungspause (Plescot 1959, 1961), für deren Beginn die Temperatur nicht ausschlaggebend ist. Auch die winterliche Entwicklungspause der fast schlüpfreifen Larven, die bei manchen Arten im September beginnt, ist wahrscheinlich lichtabhängig. Sie wird im Frühjahr bei Temperaturen beendet, die für die kurzlebigen Imagines optimal sind (Plescot 1961).

Die Wassertemperatur hat für die Dauer des Generationszyklus wegen der häufigen Diapausen nur eine geringe Bedeutung, wie an mehreren Arten von MACAN (1960 an Rhithrogena semicolorata), LARSEN (1968), ULFSTRAND (1968, 1968a) und Thorup (1963) nachgewiesen wurde. Im einzelnen können sich aber nahe verwandte Arten in ihrer Larvalentwicklung ganz verschieden verhalten (PLESCOT 1961). So haben in schottischen Fließgewässern nur die Larven von Baetis niger und B. rhodani eine lange Winterruhe, die von Baetis scambus dagegen nicht (Elliott 1967). Für 13 Steinfliegenarten aus nordschwedischen Fließgewässern hat Svensson (1966) eine Winterruhe festgestellt; der Wiederbeginn des Larvenwachstums setze bei einigen Arten noch unter dem Eis ein. Auch das spricht gegen eine Temperaturabhängigkeit und für den Einfluß der Lichtperiodik.

Für Trichopterenlarven liegen erst wenige genaue Untersuchungen über den Generationszyklus vor. Hydropsyche instabilis ist in schottischen Fließgewässern stets univoltin; dagegen haben die Arten Rhyacophila dorsalis, Rh. munda und Polycentropus flavomaculatus entweder 1 Generation/Jahr (univoltin) oder sie brauchen länger zur Entwicklung und überwintern ein 2. Mal entweder im Puppenstadium (Rhyacophila dorsalis, P. flavomaculatus) oder im letzten Larvenstadium, das sich dann im zeitigen Frühjahr verpuppt und schlüpft (Rh. munda; ELLIOTT 1968). Diese Untersuchungen sind hier angeführt worden, weil sie über den lokalen Rahmen hinaus zeigen, daß die Entwicklungszyklen auch gleicher Arten im gleichen Fließgewässer keineswegs synchronisiert sind und im Gegenteil eine Tendenz zur Verwischung jeder Synchronisierung zu beobachten ist, die besonders bei den kurzlebigen Ephemeriden und die dadurch bedingte gleichzeitige Eiablage zunächst vorhanden ist. Bei bleibender Synchronisierung der Entwicklung wäre der Driftverlust viel höher. Interessanterweise wird durch die Diapause der schlüpfreifen Larvenstadien das Schlüpfen der Imagines wieder synchronisiert (vgl. S. 195), wodurch eine hohe Paarungsrate erzielt wird.

Die hier referierten Untersuchungen geben gewissermaßen statistische Mittelwerte für die Entwicklung von Populationen. Wovon das Schicksal und Entwicklungstempo des Einzeltieres abhängt, ist eine wichtige Frage, die experimentell geklärt werden sollte. Für die Trichoptere Plectrocnemia conspersa konnten hohe Temperaturen in Kombination mit reichlicher Futtergabe die Entwicklung bedeutend abkürzen (Tachet 1967). Thorup (1963) weist im Zusammenhang mit der Bedeutung des Nährstoffangebotes darauf hin, daß Arten, deren Larven auf Steinen leben, kürzere Entwicklungszeiten haben als solche, deren Larven auf anderen Substraten leben. Hynes (1961) hat nach gründlichen Untersuchungen vieler Arten das in Abb. 11 vereinfacht wiedergegebene Schema über die verschiedenen Entwicklungstypen entworfen, das wahrscheinlich für Gebirgsbäche

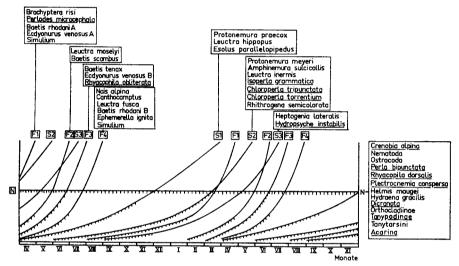


Abb. 11: Schematische Darstellung der Entwicklungszyklen für die Gruppen F, S und N der Fließwassertiere; vgl. dazu Text. Unterstrichene Arten Sekundärkonsumenten. Durch Strichelung markierte Linienzüge bezeichnen die Dauer des retardierten Eischlüpfens. (Aus Hynes 1961, etwas verändert)

allgemeine Gültigkeit hat. Er unterscheidet 1. Arten mit rasch aufeinanderfolgenden, sich daher überdeckenden Zyklen, die keinen Entwicklungsschwerpunkt erkennen lassen (horizontale Linie bei N) und 2. Arten mit deutlich getrennten Entwicklungszyklen und a) langsamer Entwicklung, Puppen und Imagines im frühen Frühling (S_1) , späten Frühling (S_2) oder Sommer (S_3) und b) rascher Entwicklung, Puppen oder Imagines wie in a) (F_1, F_2, F_3) . Die zugehörigen Arten sind in Abb. 11 eingetragen.

Das Schlüpfen der Imagines erfolgt auch bei Fließwasserinsekten meist synchron und während der Schlüpfperiode zu bestimmten Tageszeiten. So schlüpft die Ephemeride Hexagenia bilineata im oberen Mississippi von Mitte Juni bis Mitte August in Intervallen von 5-11 Tagen und überwiegend nachts (Fremling 1964). Bei diesen «Schlüpfwellen» handelt es sich, wie im Labor festgestellt wurde, nur um eine Schlüpfsynchronisation, keine Entwicklungssynchronisation (wegen retardiertem Schlüpfen) und die jeweils schlüpfenden und sich paarenden Imagines

haben ganz unterschiedliches genetisches Material, so daß sich aus dieser zeitlichen Isolierung von Paarungsgemeinschaften keine evolutionsbiologischen Konsequenzen ergeben (Thomforde u. Fremling 1968); vielleicht liegt auch darin gerade für die Ephemeriden eine wichtige Bedeutung des retardierten Schlüpfens.

Viele Trichopteren schlüpfen nachts zwischen Sonnenuntergang und Mitternacht (CORBET 1966), doch verhalten sich keineswegs alle Arten in dieser Hinsicht gleich. Potamophylax luctuosus schlüpft mit einem Maximum 4 Stunden nach Sonnenuntergang. Im Dauerlicht und Dauerdunkel haben die Tiere einen circadianen Rhythmus. Anabolia nervosa schlüpft ebenfalls im Dunkeln, hat aber 2 Maxima. Während bei diesen beiden Arten die Temperatur keinen Einfluß auf die Schlüpfrhythmik hat, ist sie bei Agapetus fuscus von größter Bedeutung: das Schlüpfmaximum folgt 4 Stunden nach dem täglichen Temperaturanstieg, im Freiland also am späten Vormittag. Im Labor konnte durch eine konstante Temperatur das Schlüpfen unterdrückt, durch einen Temperaturanstieg von nur 0,8 °C aber jederzeit ausgelöst werden. Besonders interessant ist es, daß die nah verwandte Art Agapetus tomotus im gleichen Biotop dagegen nur nachts schlüpft; durch diese zeitliche Isolation der artverschiedenen Fortpflanzungsgemeinschaften können die Arten sympatrisch koexistieren (Tobias 1967). Die Imagines der streng an Fließgewässer gebundenen Chironomide Diamesa arctica schlüpfen auf Spitzbergen am Nachmittag; die Maxima liegen kurz nach den Maxima von Helligkeit und Temperatur (Kurek 1966). Auf die Schlüpfrhythmen arktischer Chironomiden hatte früher REMMERT (1965) aufmerksam gemacht.

Bei Süßwassermilben (Hydrachnellae) konnte Schwoerbel (1959, 1964) unterschiedliche Entwicklungsmaxima für die Gesellschaften aufeinanderfolgender Bachabschnitte feststellen: die Maxima des Erscheinens der Adulten verschieben

Bachabschnitte feststellen; die Maxima des Erscheinens der Adulten verschieben sich bachabwärts in den Sommer hinein. Arten mit Wintermaximum werden als kaltstenotherm angesehen, solche mit Sommermaximum als eurytherm; perennierende Arten der mittleren Salmonidenregion (Metarhithron nach Illies) sind hemistenotherm. Experimentelle Untersuchungen an 4 Arten zeigten, daß sich der physiologisch gerade nicht mehr tolerierte (reversible Wärmestarre) Temperaturbereich gleichsinnig mit der (engeren) ökologischen Temperaturpräferenz verschiebt (Schwoerbel 1959). Den Lebenszyklus der Bachmilbe Feltria romini hat Efford (1965) untersucht. Die Eier werden im Mai gelegt, im Juni erscheinen die Larven, die an Imagines der Chironomide Tanytarsus flavidulus für etwa 1 Monat parasitieren. Die Nymphen entwickeln sich von Juli bis Oktober, im November sind alle Tiere adult, überwintern bis Mai des nächsten Jahres, legen Eier und sterben anschließend bald; im August sind keine Adulten der alten Generation mehr vorhanden. Die Verlustkurve der Population zeigt, daß aus 90% der Eier Larven schlüpfen, daß aber die sehr kritische parasitische Phase (Wirtsfindung, Anheftung an Imagines, Rückkehr ins Gewässer) die Population auf 46% dezimiert. Das anschließende Teleiochrysalis-Stadium ist wieder kritisch und nur 20% aller Tiere werden adult und legen Eier. Trotz dieser Verluste sind die Besiedlungsmaxima in den untersuchten Gewässern sehr hoch. BADER (1963) hat für die Milbe Sperchon glandulosus in einem Fließgewässer in 1000 m Meereshöhe und 6-8 °C Jahrestemperatur 2 Generationen nebeneinander festgestellt. Die Lebensdauer der Tiere und die Anzahl gleichzeitig lebender Generationen nimmt mit abnehmender Meereshöhe ab (BADER 1965, 1968). Bei Wassermilben spielt somit die Temperatur eine wichtige Rolle im Lebensablauf; Diapausen kommen hier nicht vor (wohl aber zweimalige Puppenruhe).

Ancylus fluviatilis lebt gewöhnlich I Jahr; die aktuelle Temperatur bestimmt bei ausreichender Nahrung das Wachstum der Tiere; im Sommer wachsen sie rasch, im Winter fast nicht. Nach der Eiablage im Juni/Juli sterben die meisten (Lambert 1966). In dänischen Quellgewässern fand Thorup (1963), daß die Tiere 2mal überwintern und sich erst im übernächsten Jahr fortpflanzen. Ein allgemein gültiges Entwicklungsschema kann also auch für Ancylus nicht gegeben werden.

Spezielle Arbeiten über das Fortpflanzungs- und Paarungsverhalten von Fließwassertieren können hier nicht besprochen werden (Übersicht für Wassermilben bei Schwoerbel 1962a). Es sei aber darauf hingewiesen, daß für das Paarungsverhalten der Plecopteren Trommelsignale mit artspezifischem Informationsinhalt eine besondere Rolle spielen (Rupprecht 1968).

IV. Biologische Beziehungen zwischen Fließgewässer und hyporheischem Interstitial

Orghidan (1955, 1959) hatte auf Grund eigener und älterer Untersuchungen von Chappuis (1944) darauf hingewiesen, daß die kiesig-sandigen Ablagerungen unter der Stromsohle und in unmittelbarer Umgebung eines Fließgewässers einen Lebensraum eigener Prägung darstellen, der in erster Linie von dem benachbarten Fließgewässer, aber auch von dem angrenzenden Grundwasser des Flußtales her besiedelt wird. Dieser «hyporheische Biotop» (Orghidan 1959; hyporheisches Interstitial Schwoerbel 1967) ist somit ein biologischer Grenzlebensraum zwischen oberirdischem Fließwasser und subterranem Grundwasser (Abb. 12), und entsprechend hat die hyporheische Fauna einen Mischcharakter, wie Orghidan betont. Mestrov (1960) hat diese «psammolitorale» Fauna mit der Grund-

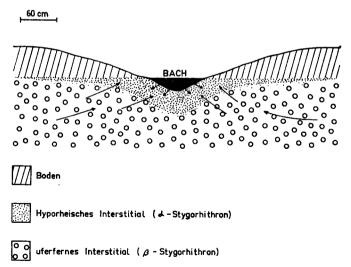


Abb. 12: Schematischer Querschnitt durch einen Bach. Fein punktiert Ausdehnung des hyporheischen Interstitials (= α-Stygorhithron von Husmann), Kreise uferferneres Interstitial (β-Stygorhithron von Husmann). (Aus Schwoerbel 1961b, verändert)

wasserfauna des Savetales verglichen und gezeigt, daß zahlreiche echt subterrane Grundwasserarten bis in den hyporheischen Grenzbiotop vorstoßen. Sowohl die Artengruppen Bathynella (Husmann 1964) und Chappuisius (Husmann 1964a) wie der Archiannelide Troglochaetus beranecki (Husmann 1962) besiedeln das hyporheische Interstitial und sind wegen ihrer Präferenz für sandig-kiesige Flußablagerungen in ihrer postglacialen Ausbreitung durch die Flußentwicklung Mitteleuropas stark gefördert worden.

Von der anderen Richtung, vom Fließgewässer her, haben unabhängig voneinander Ruffo (1961) und Schwoerbel (1961a), und zuletzt Tilzer (1968) die Milieubedingungen und die Besiedlung des hyporheischen Interstitials studiert. Ruttner-Kolisko (1961) hat bei ihren Untersuchungen der obersten Sandschichten in der Ybbs festgestellt, daß für die Ausbildung einer individuenreichen Fauna von Rotatorien, Oligochaeten, Harpacticiden, Ciliaten und Turbellarien die Kornzusammensetzung allein wichtig ist, nicht der Chemismus des Wassers und die Mineralzusammensetzung der Sedimente. Bei hohen Anteilen von Feinsanden treten anaerobe Verhältnisse im Sediment auf (vgl. dazu Eriksen 1968; S. 185). Bei Belastung mit organischen Abwässern treten auch in grobkörnigen, hyporheischen Sedimenten quasi anaerobe Bedingungen auf, denen nur Nematoden und Tubificiden zu widerstehen vermögen (Schwoerbel 1961a).

Eine besondere Bedeutung für die Abgrenzung des hyporheischen Interstitials gegenüber dem oberirdischen Gewässer kommt dem Licht und der Wasserbewegung zu. Schwoerbel (1964a) konnte experimentell zeigen, daß das Licht von einer Sedimentschicht absorbiert wird, deren Dicke etwa dem 4–5 fachen Korndurchmesser entspricht und Tilzer (1968) hat noch geringere Werte für alpine Sedimente gefunden. Diese Angaben sind insofern wichtig, weil sie zeigen, daß im hyporheischen Sediment schon in wenigen Millimetern Tiefe charakteristische subterrane Dunkelräume ausgebildet sind. Die Wasserbewegung ist – abhängig von der Gangweite des Lückensystems, im hyporheischen Interstitial auf etwa 1/100–1/50 der Oberflächenwerte reduziert (Schwoerbel 1967, Tilzer 1968). Für sehr feine Sande unter 0,2 mm Korndurchmesser spielen kapillare Wasserbewegungen eine wichtige Rolle (Ruttner-Kolisko 1962).

Infolge dieser verringerten Wasserbewegung hat das hyporheische Interstitial für alle Fließwassertiere, die nicht in irgendeiner Weise an starke Strömung angepaßt sind, die Bedeutung eines Refugiums. Besonders die Eilarven vieler Ephemeriden und Plecopteren nutzen diesen Strömungsschutz aus und wandern nach dem Schlüpfen aus dem Ei in die interstitiellen Porenräume (Schwoerbell 1961b), wo sie thigmotaktisch in das passende Lückengefüge geführt werden. Besiedlungsexperimente in situ mit künstlich exponierten Sedimenten einheitlicher Korngrößen zeigten, daß die Organismen im Durchschnitt in diejenigen Lückenräume einwandern, deren Gangweite ihrem Körperquerschnitt entspricht (Schwoerbel 1967). Roth u. Geiger (1963) haben experimentell nachgewiesen, daß auch die eben geschlüpften Bachforellen in das hyporheische Interstitial einwandern und hier bleiben, bis die Dottersackperiode beendet ist. Diese Ab- und Aufwanderungen werden geotaktisch gerichtet. In alpinen Fließgewässern mit häufigen katastrophalen Hochwässern ist das hyporheische Interstitial wegen seiner Stabilität der wichtigste Refugialbiotop für alle wirbellosen Fließwassertiere (SCHWOERBEL 1962). Aus diesem interstitiellen «pool» können auch kurzfristig ausgeschwemmte Fließgewässer sehr rasch wiederbesiedelt werden (Hynes 1968).

Entsprechend der weitgehenden Abgeschlossenheit des hyporheischen Interstitials gegenüber dem frei fließenden Gewässer sind sowohl die Tages- wie die Jahresschwankungen der Temperatur ausgeglichener als im Fließgewässer; dementsprechend hat das hyporheische Interstitial eine wichtige Bedeutung auch als Temperaturrefugium für die Fließwasserfauna (Schwoerbell 1967, Tilzer 1968).

Da die Porenräume des hyporheischen Interstitials eine sehr geringe Gangweite haben und in geringer Tiefe bereits Dunkelräume sind, hat Schwoerbel (1967) die mögliche Bedeutung dieses Grenzbiotops für die Evolution subterran lebender Kleinsthöhlenbewohner (sensu Remane 1952) an hand der besonders artenreichen und gut bekannten (Schwoerbel 1961b) Wassermilbenfauna untersucht. Innerhalb gleicher Artengruppen (Atractides; Ljania) sind hyporheobionte Arten kleiner und langgestreckter als oberirdische und außerdem sind ihre Linsenaugen

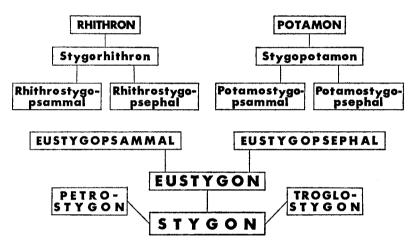


Abb. 13: Gliederung von Stygorhithron und Stygopotamon und deren Beziehung zum oberirdischen Gewässer und zum «Stygon». (Aus HUSMANN 1966)

degeneriert, wobei die Linse verkleinert, deformiert und die Retina zurückgebildet ist. Es konnten damit eindeutige Evolutionsschritte zu typischen Kleinsthöhlenbewohnern schon im hyporheischen Interstitial nachgewiesen werden. Adaptive Eigenschaften der Fließwassermilben mit präadaptiver Bedeutung für die Besiedlung des hyporheischen Interstitials sind ihre geringe Körpergröße, ihre kriechende, halbkavernikole Lebensweise im Totwasser zwischen den Geröllen sowie die strömungsabhängige Thigmotaxis. – Auch für Turbellarien des hyporheischen Interstitials ließ sich eine Korrelation zwischen der Gangweite des Lückensystems und ihrer Körpergröße nachweisen (AN DER LAN 1967).

Der Abgrenzung und ökologischen Gliederung von Lebensbereichen des interstitiellen Grundwassers hat sich besonders Husmann gewidmet. Da das hyporheische Interstitial ein Grenzbiotop des Fließgewässers ist und diesem parallel verläuft, wendet Husmann (1966) konsequent die Gliederung von Illies (1961) auf das hyporheische Interstitial an und unterscheidet ein oberes Stygorbithron, den «wasserführenden Lückensystembiotop in Gebirgsbach-Schotterbetten» und ein unteres Stygopotamon, den «wasserführenden Lückensystembiotop des Öko-

systems Potamon»*. Je nachdem, ob der Sandanteil oder der Kiesanteil in den Sedimenten überwiegt, unterscheidet er Rhithrostygopsammal und Rhithrostygosephal sowie Potamostygopsammal und Potamostygopsephal (Abb. 13). Für das Stygorhithron ließ sich aufgrund der Verteilung der Wassermilben eine fließwassernahe Hydrachnellenzone mit charakteristischen Süßwassermilben (α-Stygorhithron nach Husmann) und eine fließwasserfenere Limnohalacaridenzone ohne Süßwassermilben (β-Stygorhithron nach Husmann) unterscheiden (vgl. Abb. 12) (Schwoerbel 1961b, Husmann 1966). Husmann hat seine Gliederung der Subterranbiotope auch auf Höhlen ausgedehnt (Husmann 1967) und zuletzt eine Klassifikation limnischer, brackiger und mariner Grundwasserbiotope ausgearbeitet (Husmann 1967a).

V. Biotische Beziehungen bei Fließwassertieren

STEFFAN (1965 a) hat ein interessantes Phoresieverhalten bei der Chironomide Plecopteracoluthus downesii gefunden. Die Larven und Puppen leben in Gallerthüllen, die auf den Larven der setipalpen Plecoptere Acroneuria abnormis (Perlidae) seltener auf anderen Plecopterenlarven in steinigen Fließgewässern in Ouebec befestigt sind. Gewöhnlich reifen wenigstens 3 Chironomidengenerationen pro Jahr heran; häuten sich die Wirtslarven, so steigen die Chironomiden um. Die Chironomiden gewinnen aus dem phoretischen Verhalten 4 Vorteile: 1. sie sind unter normalen Besiedlungsbedingungen vor Feinden sicher, da die räuberischen Wirtslarven ein ausgeprägtes Territorialverhalten haben und den Stein verteidigen, auf dem sie leben; 2. in der dichten Behaarung des Wirtes, besonders der Beine, bleibt der Detritus hängen, den die Chironomiden für ihre Ernährung brauchen (die Wirte filtrieren ihnen also die Nahrung); 3. sind sie auf den großen und sehr beweglichen Wirtslarven dagegen geschützt, bei Hochwasser zwischen den Bachgeröllen zerrieben zu werden, was 4. besonders im Winter aktuell ist, wenn die Chironomiden in Kältestarre verfallen, die Wirte aber noch voll aktiv sind. Alle angeführten Vorteile förderten die Evolution dieser phoretischen Beziehung (STEFFAN 1967, 1968). Auch bei der Evolution der ganz ähnlichen Beziehungen zwischen Simuliumlarven und Odonaten- sowie Ephemeridenlarven als Wirte ist die Inanspruchnahme eines vor mechanischer Zerstörung weitgehend gesicherten Verpuppungsortes der wichtigste Vorteil gewesen (Corbet 1961). Allerdings ist dazu zu sagen, daß die Mehrzahl der Simuliidae unter gleichen Bedingungen ein solches Verhalten nicht entwickelt hat und sich an Steinen und Pflanzen im Gewässer verpuppt. Steffan (1967a) hat die phoretischen und parasitischen Beziehungen zwischen aquatischen Insekten übersichtlich dargestellt,

Schriftenverzeichnis

Albrecht, M.-L. (1959) Die quantitative Untersuchung der Bodenfauna fließender Gewässer. Z. Fischerei N.F. 8, 481-550. – Die Wirkung des Lichtes auf die quantitative Verteilung der Fauna im Fließgewässer. Limnologica 6, 71-82. – Ambühl, H. (1959) Die Bedeutung der Strömung als ökologischer Faktor. Schweiz. Z. Hydrol. 21, 133-264. An der Lan, H. (1962) Zur Turbellarien-Fauna der Donau. Arch. Hydrobiol. Suppl. 27,

^{*} Der Referent (SCHWOERBEL) möchte die Bezeichnung Ökosystem nur auf das gesamte Fließgewässer anwenden, nicht auf seine einzelnen Abschnitte; vgl. S. 180.

3-27. – (1967) Zur Turbellarien-Fauna des hyporheischen Interstitials. Arch. Hydrobiol. Suppl. 33, 63-72. Anderson, N. H. (1966) Depressant effect of moonlight on activity of aquatic insects. Nature (London) 209, 319-320. – (1967) Biology and downstream drift of some Oregon Trichoptera. Canad. Ent. 99, 507-521. – and Lehmkuhl, D. M. (1968) Catastrophic drift of insects in a woodland stream. Ecology 49, 198-206. Ant, H. (1967) Korrelierte Artengruppen und Mosaikkomplexe im Bereich des Fließwasser-Benthos. Schriftenreihe f. Vegetationskde 2, 193-204.

Bader, C. (1963) Jahreszeitliche Untersuchungen an Bachhydracarinen. Schweiz. Z. Hydrol. 25, 166–201. – (1965) Das jahreszeitliche Auftreten der Männchen von Sperchon denticulatus (Hydrachnellae). Acarologia 4, 695–703. – (1968) Vorläufige Resultate einer neuen jahreszeitlichen Untersuchung an Bachhydracarinen (Acari-Trombidiformes). Rev. suisse zool. 75, 498–505. Berry, P. Y. (1966) The food and feeding habits of the Torrent frog, Amolops larutensis. J. Zool., Lond. 149, 204–214. Berthelemy, C. (1967) Recherches écologiques et biogéographiques sur les Plécoptères et Coléoptères d'eau courante (Hydraena et Elminthidae) des Pyrénées. Annal. Limnol. 2, 227–458. Besch, W. (1967) Driftnetzmethode und biologische Fließwasseruntersuchung. Verh. int. Ver. Limnol. 16, 669–678. Botosaneanu, L. (1959) Recherches sur les Trichoptères du massif de Retezat et des Monts du Banat. Bibl. Biol. Animala (Bucarest) 1, 1–165. Breitig, G. (1961) Vorschlag zu einer Einheitsmethodik zur biologischen Untersuchung von Fließgewässern. Mitt. Inst. Wasserwirtsch. Berlin 12, 99–118.

Chappuis, P. A. (1944) Die Grundwasserfauna der Körös und des Szamos. Matem. Termes. Közl., Budapest, 40, 5-42. Chaston, J. (1968) Endogenous activity as a factor in invertebrate drift. Arch. Hydrobiol. 64, 324-334. Corbet, P. S. (1961) The biological significance of the attachment of immature stages of Simulium to mayflies and crabs. Bull. Entomol. Res. 52, 695-699. — (1966) Diel periodicities of emergence and oviposition in riverrine Trichoptera. Canad. Entomol. 98, 1025-1034. Coutant, C. C. (1962) The effect of a heated effluent upon the macroinvertebrae riffle fauna of the Delaware River. Proc. Pa. Acad. Sci. 36, 58-71. Cummins, K. W. (1962) An evaluation of some techniques for the collection and analysis of benthic samples with special emphysis on lotic waters. Midl. Natural. 67, 477-504. — (1966) A review of stream ecology with special emphasis on organism-substrate relationships. Pym. Lab. Ecol. Spec. Publ. 4, 2-51. —, Coffman, W. P. and Roff, P. A. (1966) Trophic relationships in a small woodland stream. Verh. int. Ver. Limnol. 16, 627-638. Cushing, C. E. (1963) Filter feeding insect distribution and planktonic food in the Montreal River. Trans. Amer. Fish. Soc. 92, 216-219.

Decamps, H. (1967) Ecologie des Trichoptères de la valeé d'Aure (Hautes-Pyrènes). Annal. Limnol. 3, 399-577. Dimond, J. B. (1967) Evidence that drift of stream benthos is density related. Ecology 48, 855-857. Donner, J. (1964) Die Rotatorien-Synusien submerser Macrophyten in der Donau bei Wien und mehrerer Alpenbäche. Arch. Hydrobiol. Suppl. 27, 227-324.

Edington, J. M. (1968) Habitat preferences in net-spinning caddis larvae with special reference to the influence of water velocity. J. anim. ecology 37, 675-692. Efford, I. E. (1965) Ecology of the watermite Feltria romijni Besseling. J. anim. ecol. 34, 233-251. Elliott, J. M. (1967) Invertebrate drift in a Dartmoor stream. Arch. Hydrobiol. 63, 202-237. – (1967a) The food of trout in a Dartmoor stream. J. appl. ecol. 4, 59-71. – (1967b) The life histories and drifting of the Plecoptera and Ephemeroptera in a Dartmoor stream. J. anim. ecol. 36, 343-362. – (1968) The life histories and drifting of Trichoptera in a Dartmoor stream. J. anim. ecol. 37, 615-625. – (1968a) The daily activity patterns of mayfly nymphs (Ephemeroptera). J. zool. Lond. 155, 201-221. Eriksen, C. H. (1963) Respiratory regulation in Ephemera simulans Walker and Hexagenia limbata (Serville) (Ephemeroptera). J. exp. Biol. 40, 455-467. – (1966) Benthic invertebrates and some substrate – current – oxygen relationships. Pym. Lab. Ecol. Spec. Publ. 4, 98-115. – (1968) Ecological significance of respiration and substrate for burrowing Ephemeroptera. Canad. J. Zool. 46, 93-103.

Flössner, D. (1962) Zur Ökologie der Bergbachtrikladen im Erzgebirge. Limnologica 1, 35-44. Freeden, F. J. H. (1964) Bacteria as food for blackfly larvae (Diptera: Simuliidae) in laboratory cultures and in natural streams. Canad. J. Zool. 42, 527-548.

Fremling, C. R. (1964) Rhythmic Hexagenia mayfly emergences and the environmental factors which influence them. Verh. int. Ver. Limnol. 15, 912-916.

Harrod, J. J. (1965) Effect of current speed on the cephalic fans of the larvae of Simulium ornatum var. nitidiftons Edwards (Diptera, Simuliidae). Hydrobiologia 26, 8–12. Hartland-Rowe, T. (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, 18,–202. Holt, C. S. and Waters, T. F. (1967) Effect of light intensity on the drift of stream invertebrates. Ecology 48, 225–234. Horton, P. A. (1961) The bionomics of brown trout in a Dartmoor stream. J. anim. ecol. 30, 311–338. Hunt, R. L. (1965) Surface drift insects as trout food in the Brule River. Trans. Wisc. Acad. Sci. 54, 51–61. Husmann, S. (1962) Ökologische und verbreitungsgeschichtliche Studien über den Archianneliden Troglochaetus beranecki Delachaux. Zool. Anz. 168, 312–327. – (1964) Morphologische, ökologische und verbreitungsgeschichtliche Studien über die Bathynelliden (Crustacea, Syncarida) des Niederrhein-Grundwasserstromes bei Krefeld. Gew. u. Abw. 37/38, 46–76 (publ. 1965). – (1964a) Studien zur Ökologie und Verbreitung der Gattung Chappuisius Kiefer, 1938 (Copepoda, Harpacticoida); Mitteilung über Neufunde aus den Grundwasserströmen von Lahn, Niederrhein, Ruhr, Leine und Unterweser. Crustaceana 6, 179–194. – (1966) Versuch einer ökologischen Gliederung des interstitiellen Grundwassers in Lebensbereiche eigener Prägung. Arch. Hydrobiol. 62, 231–268. – (1967) Die ökologische Stellung der Höhlen- und Spaltengewässer innerhalb der subterranaquatilen Lebensbereiche. Speleology 2, 409–436. – (1967a) Klassifizierung mariner, brackiger und limnischer Grundwasserbiotope. Helg. wiss. Meeresunt. 16, 271–278. Hynes, H. B. N. (1961) The invertebrate fauna of a Welsh mountain stream. Arch. Hydrobiol. 57, 344–388. – (1963) The biology of polluted waters. Liverpool Univ. Press, 202 Seiten. – (1963a) Imported organic matter and secondary productivity in streams. Proc. XVI. Int. Cong. Zool. Washington (1960) 4, 324–329. – (1968) Further studies on

Illies, J. (1959) Retardierte Schlupfzeit von Baetis-Gelegen (Ins., Ephem.). Naturwiss. 46, 110–120. – (1960) Zur Frage der Realität des Biozönosebegriffs. Ber. ges. angew. Ent. 47, 95–101. – (1961) Die Lebensgemeinschaft des Bergbaches. Brehm Bücherei 289, 106 S. – (1961a) Versuch einer allgemeinen biozönotischen Gliederung der Fließgewässer. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 46, 205–213. – (1961b) Gebirgsbäche in Europa und Südamerika – ein limnologischer Vergleich. Verh. int. Ver. Limnol. 14, 517–523. – (1964) The invertebrate fauna of the Huallaga, a Peruvian tributary of the Amazon River, from the sources down to Tingo Maria. Verh. int. Ver. Limnol. 15, 1077–1083. – (1967) Limnofauna europaea. Fischer, Stuttgart. – et Botosaneanu, L. (1963) Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considerés surtout du point de vue faunistique. Mitt. int. Ver. Limnol. 12, 1–57. Istenic, L. (1963) Rate of oxygen consumption of larvae Perla marginata Pz. in relation to body size and temperature. Acad. Sci. art. slov., Cl. IV: Hist. nat. med. Dissertat. 7, 201–236.

Kaiser, P. (1965) Über Netzbau und Strömungssinn bei den Larven der Gattung Hydropsyche Pict. (Ins., Trichoptera). Int. Rev. ges. Hydrobiol. 50, 169–224. Kaushik, N. K. and Hynes, H. B. N. (1968) Experimental study on the role of autumnshed leaves in aquatic environments. J. ecol. 56, 229–243. King, D. L. and Ball, R. C. (1967) Comparative energetics of a polluted stream. Limnol. Oceanogr. 12, 27–33. Knight, A. W. et Gauffin, A. R. (1963) The effect of water flow, temperature and oxygen concentration on the Plecoptera nymph, Acroneuria pacifica Banks. Utah Acad. Sci., Arts, Lett., Proc. 40, 175–184. Korn, H. (1963) Studien zur Ökologie der Oligochaeten in der oberen Donau unter Berücksichtigung der Abwassereinwirkungen. Arch. Hydrobiol. Suppl. 27, 131–182. Kownacka, M. u. Kownacki, A. (1968) The influence of ice cover on bottom fauna in the tatra streams. Acta Hydrobiol. 10, 95–102. Kurek, A. (1966) Schlüpfrhythmus von Diamesa arctica (Diptera Chironomidae) auf Spitzbergen. Oikos 17, 276–277. — (1967) Über die Tagesperiodische Ausdrift von Niphargus aquilex schellenbergi Karaman aus Quellen. Z. Morph. Ökol. Tiere 58, 247–262.

Lamberet, E. (1966) Données biologiques sur un gastéropode pulmoné, Ancylus fluviatilis Müller de deux cours d'eau de la Dombes Méridionale. Bull. Soc. Zool.

France 91, 753-772. Larsen, R. (1968) The life cycle of Ephemeroptera in the lower part of Aurland River in Sogn and Fjordane, Western Norway. Norsk ent. Tidsskr. 15, 49-59. Lauff, G. H. and Cummins, K. W. (1964) A model stream for studies in lotic ecology. Ecology 45, 188-190. Lehmann, U. (1967) Drift und Populationsdynamik von Gammarus pulex fossarum Koch. Z. Morph. Okol. Tiere 60, 227-274. Liepolt, R., Hg. (1967) Limnologie der Donau. Schweizerbart, Stuttgart. Lindeman, R. L. (1942) The trophic dynamic aspect of ecology. Ecology 23, 399-418. Löffler, H. (1960) Limnologie. Fortschr. d. Zool. 12, 379-432.

Macan, T. T. (1957) The life-histories and migrations of the Ephemeroptera of a stony stream. Trans. Soc. Brit. Ent. 10, 143-166. — (1960) The effect of temperature of Rhithrogena semicolorata (Ephem.). Int. Rev. ges. Hydrobiol. 45, 197-201. — (1961) A review of running water studies. Verh. int. Ver. Limnol. 14, 587-602. Maciolek, J. A. and Tunzi, M. G. (1967) Microseston dynamics in a simple Sierra Nevada lake-stream system. Ecology 49, 60-75. Madsen, B. L. (1968) A comparative ecological investigation of two related mayfly nymphs. Hydrobiologia 31, 337-349. — (1968a) The distribution of nymphs of Brachyptera risi Mort. and Nemoura flexuosa Aub. (Plecoptera) in relation to oxygen. Oikos 19, 304-310. Maitland, P. S. (1965) The feeding relationships of salmon, trouts, minnows, stone loach and three-spined sticklebacks in the River Endrick, Scotland. J. anim. ecol. 34, 109-133. — and Penney, M. M. (1967) The ecology of the Simuliidae in a scottish river. J. anim. ecol. 36, 179-206. Margaleff, R. (1960) Ideas for a synthetic approach to the ecology of running waters. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 45, 133-153. Mauch, E. (1963) Untersuchungen über das Benthos der deutschen Mosel unter besonderer Berücksichtigung der Wassergüte. Mitt. 200l. Mus. Berlin 39, 1-172. McIntyre, C. D. (1966) Some factors affecting respiration of periphyton communities in lotic environments. Ecology 47, 918-930. — (1966a) Some effects of current velocity on periphyton communities in laboratory streams. Hydrobiologia 27, 599-750. — and Phinney, H. K. (1965) Laboratory studies of periphyton production and community metabolism in lotic environments. Ecol. Monogr. 35, 237-258. Mecom, J. O. and Cummins, K. W. (1964) A preliminary study of the trophic relationships of the larvae of Brachycentrus americanus (Banks) (Trichoptera: Brachycentridae). Trans. Amer. Micr. Soc. 83, 233-243. Mestrov, M. (1960) Faunistisch-ökologische und biozönologische Untersuchungen unterirdischer Gewässer des Savetales. Biol. Glasnik 13, 73-109. Minshall, G. W. (1967) Role

Nelson, D. J. and Scott, D. C. (1962) Role of detritus in the productivity of a rock-outcrop community in a piedmont stream. Limnol. Oceanogr. 7, 396–413. Neumann, D. (1961) Die Ernährungsbiologie einer rhipidoglossen Kiemenschnecke. Hydrobiologia 17, 133–150. Nicola, S. J. (1968) Scavening by Alloperla (Plecoptera: Chloroperlidae) nymphs on dead pink (Oncorhynchus gorbuscha) and chum (O.keta) salmon embryos. Canad. j. Zool. 46, 787–796.

Odum, H. T. (1957) Trophic structure and productivity of Silver Springs. Fla, Ecol. Monogr. 27, 55-112. Orghidan, Tr. (1955) Un nou domeniu de viata acvatica subterrana: «Biotopul Hiporeic». Bul. stiint. sect. biol. agr., geol. geogr., 7, 657-676. – (1959) Ein neuer Lebensraum des unterirdischen Wassers: Der hyporheische Biotop. Arch. Hydrobiol. 55, 392-414.

Peňáz, M. (1966) Contribution towards the knowledge of the biomass of zoobenthos in the Svratka River above and below the Vír River dam basin. Zool. Listy 15, 363-372. Plescot, G. (1959) Die Periodizität einiger Ephemeropteren in der Schwechat. Wasser u. Abwasser 1958, 1-32. – (1961) Die Periodizität der Ephemeropteren-Fauna einiger

österreichischer Fließgewässer. Verh. int. Ver. Limnol. 14, 410-416. - (1961a) Beobachtungen über Diapausen in der Entwicklung der Ephemeropteren. XI. Int. Kongr. Entomol. Wien I, 363-366.

Remane, A. (1952) Die Besiedlung des Sandbodens im Meere und die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie. Zool. Anz. Suppl. 16, 327–359. Remmert, H. (1965) Über den Tagesrhythmus arktischer Tiere. Z. Morph. Ökol. Tiere 55, 142–160. Roos, T. (1957) Studies on upstream migration in adult stream-dwelling insects. 1. Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 38, 167–193. Roth, H. u. Geiger, W. (1963) Experimentelle Untersuchungen über das Verhalten der Forellenbrut in der Laichgrube. Schweiz. Z. Hydrol. 25, 202–218. Ruffo, S. (1961) Problemi relativi allo studio della fauna interstiziale iporreica. Boll. Zool. 28, 273–319. Rupprecht, R. (1968) Das Trommeln der Plecopteren. Z. vgl. Physiol. 59, 38–71. Russev, B. (1959) Vol de compensation pour la ponte de Palingenia longicauda Oliv. (Ephem.) contre le courant du danube. C. R. Acad. Bulg. Sci. 12, 165–168. Ruttner-Kolisko, A. (1961) Biotop und Biozönose des Sandufers einiger österreichischer Flüsse. Verh. int. Ver. Limnol. 14, 362–368. — (1962) Porenraum und kapillare Wasserströmung im Limnopsammal, ein Beispiel für die Bedeutung verlangsamter Strömung. Schweiz. Z. Hydrol. 24, 444–458.

Sattler, W. (1958) Beiträge zur Kenntnis von Lebensweise und Körperbau der Larve und Puppe von Hydropsyche Pict. (Trichoptera) mit besonderer Berücksichtigung des Netzbaues. Z. Morph. Okol. Tiere 47, 115-192. – (1963) Über den Körperbau, die Okologie und Ethologie der Larve und Puppe von Macronema Pict. (Hydropsychidae). Arch. Hydrobiol. 59, 26-60. – (1967) Über die Lebensweise, insbesondere das Bauverhalten neotropischer Eintagsfliegen-Larven (Ephemeroptera, Polymitarcidae). Beitr. neotrop. Fauna V, 89–110. – (1968) Weitere Mitteilungen über die Ökethologie einer neotropischen Macronema-Larve (Hydropsychidae, Trichoptera). Amazoniana I, 211-229. - u. Kracht, A. (1968) Drift-Fang einer Trichopterenlarve unter Ausnutzung der Differenz von Gesamtdruck und statistischen Druck des fließenden Wassers. Naturwiss. 50, 362. Scherer, E. (1962) Phototaktisches Verhalten von Fließwasser-Insektenwiss. 50, 302. Scheret, E. (1902) Phototaktisches Verhalten von Flieliwasser-Insekten-larven. Naturwiss. 49, 477-478. – (1965) Zur Methodik experimenteller Fließwasser-Ökologie. Arch. Hydrobiol. 61, 242-248. Schmidt, H. u. Müller, K. (1967) Zur Tages-und Jahresperiodik der Gattung Lebertia (Hydrachnellae, Acari). Oikos 18, 357-359. Schmitz, W. (1957) Die Bergbach-Zoozönosen und ihre Abgrenzung, dargestellt am Beispiel der oberen Fulda. Arch. Hydrobiol. 53, 465-498. – (1961) Fließgewässerforschung – Hydrographie und Botanik. Verh. int. Ver. Limnol. 14, 541-586. – (1961a) Die fließende Welle – eine Betrachtung über die Dynamik des Energie- und Stoffbaushaltes der Flüsse. Vom Wasser 28, 11-22. – u. Volkert. E. (1960) Die Messung von haushaltes der Flüsse. Vom Wasser 28, 11-32. - u. Volkert, E. (1959) Die Messung von Mitteltemperaturen auf reaktionskinetischer Grundlage mit dem Kreispolarimeter und ihre Anwendung in Klimatologie und Bioökologie, speziell in Forst- und Gewässer-kunde. Zeiss-Mitt. 1, 300-337. Schwarz, P. (1967) Untersuchungen zum Besiedlungs-kreislauf von Isoperla goertzi (Insecta Plecoptera). Arch. Hydrobiol. 64, 75-87. Schwoerbel, J. (1959) Okologische und tiergeographische Untersuchungen über die Milben (Acari, Hydrachnellae) der Quellen und Bäche des südlichen Schwarzwaldes und seiner Randgebiete. Arch. Hydrobiol. Suppl. 24, 385-546. – (1961) Die Bedeutung der Wassermilben für die biozönotische Gliederung. Verh. int. Ver. Limnol. 14, 355-361. – (1961a) Über die Lebensbedingungen und die Besiedlung des hyporheischen Lebensraumes. Arch. Hydrobiol. Suppl. 25, 182–214. – (1961b) Subterrane Wassermilben (Acari: Hydrachnellae, Porohalacaridae und Stygotrombiidae), ihre Ökologie und Bedeutung für die Abgrenzung eines aquatischen Lebensraumes zwischen Oberfläche und Grundwasser. Arch. Hydrobiol. Suppl. 25, 242-306. – (1962) Hyporheische Besiedlung geröllführender Hochgebirgsbäche mit bewegter Stromsohle. Naturwiss. 49, 67. – (1962a) Paarungsverhalten bei Wassermilben. Die Natur 70, 218-223. – (1964) Die Wassermilben (Hydrachnellae und Limnohalacaridae) als Indikatoren einer biozönotischen Gliederung von Breg und Brigach sowie der obersten Donau. Arch. Hydrobiol. Suppl. 27, 386-417. - (1964a) Die Bedeutung des Hyporheals für die benthische Lebensgemeinschaft der Fließgewässer. Verh. int. Ver. Limnol. 15, 215-226. - (1966) Methoden der Hydrobiologie. Franckh-Verlag, Stuttgart, 207 S. - (1967) Das hyporheische Interstitial als Grenzbiotop zwischen oberirdischem und subterranem Okosystem und seine Bedeutung für die Primär-Evolution von Kleinsthöhlenbewohnern. Arch. Hydrobiol. Suppl. 33, 1-62. Scott, D. C., Berner, L. and Hirsch, A. (1959) The nymph of the mayfly genus Tortopus (Ephemeroptera: Polymitarcidae.) Ann. Ent. Soc. Amer. 52, 205-213.

Shadin, W. I. (1967) Bipootamology and its formation in the USSR. Zool. Ž. 46, 1487–1498 (russisch). Sioli, H. (1968) Zur Ökologie des Amazonas-Gebietes. In: Biogeography and ecology in South America 1, 137–170. Svensson, P.-O. (1966) Growth of nymphs of stream living stoneflies (Plecoptera) in northern Sweden. Oikos 17, 197–206. Stangenberg, M. and Pawlaczyk, M. (1961) The influence of warm-water influx from a power station upon the formation of biocenotic communities in a river. Z. Nauk Pol. Wr. Wroclaw 40, Inzyn. sanit. 1, 67–106 (polnisch). Starmühlner, F. (1961) Biologische Untersuchungen in isländischen, mitteleuropäischen und madagassischen Warmbächen. Verh. int. Ver. Limnol. 14, 404–409. Steffan, A. W. (1961) Vergleichend-mikromorphologische Genitaluntersuchungen zur Klärung der phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse der mitteleuropäischen Dryopoidea (Coleoptera). Zool. Jb. Syst. Ökol. Geogr. 88, 255–354. – (1963) Beziehungen zwischen Lebensraum und Körpergröße bei mitteleuropäischen Elminthidae (Coleoptera: Dryopoidea). Z. Morph. Ökol. Tiere 53, 1–21. – (1965) Zur Statik und Dynamik im Ökosystem der Fließgewässer und zu den Möglichkeiten ihrer Klassifizierung. Biosoziologie, Int. Symp. Stolzenau 1960, 65–110. – (1965a) Plecopteracoluthus downesi gen. et spec. nov. (Diptera: Chironomidae) a species whose larvae live phoretically on larvae of Plecoptera. Canad. Entomol. 97, 1323–1344. – (1967) Zur Evolution der phoretischen Lebensweise von Plecopteracoluthus downesi (Diptera: Chironomidae). Z. Morph. Ökol. Tiere 60, 115–123. – (1967a) Ectosymbiosis in aquatic insects. In: Henry, M. S. (ed.), Symbiosis. Its physical and biochemical significance 2, 813–867. – (1968) Zur Evolution und Bedeutung epizoischer Lebensweise bei Chironomiden-Larven (Diptera). Ann. Zool. Fenn. 5, 144–150. Steinmann, P. (1907) Die Tierwelt der Gebirgsbäche. Ann. biol. lacustre II, 30–150.

Tachet, H. (1967) Quelques aspects du cycle biologique de Plectrocnemia conspersa (Curtis, 1834) (Trichoptera, Polycentropidae). Annal. Limnol. 3, 177–184. Tanaka, H. (1960) On the daily change of drifting of benthic animals in stream, especially on the types of daily change observed in taxonomic groups of insects. Tokyo Bull. Freshwat. Fish. Res. Lab. 9, 13–24. Thomas, E. (1966) Orientierung der Imagines von Capnia atra Morton (Plecoptera). Oikos 17, 278–280. Thomas, J. D. (1962) The food and growth of brown trout (Salmo trutta L.) and its feeding relationships with the salmon parr (Salmo salar) and the eel (Anguilla anguilla L.) in the River Teifi, West Wales. J. anim. ecol. 31, 175–205. Thomforde, L. L. and Fremling, C. S. (1968) Synchronous emergence of Hexagenia bilineata mayflies in the Laboratory. Ann. Ent. Soc. Amer. 61, 235–239. Thorup, J. (1963) Growth and life-cycle of invertebrates from Danish springs. Hydrobiologia 22, 55–84. Tilly, L. J. (1968) The structure and dynamics of Cone Spring. Ecol. Monogr. 38, 169–197. Tilzer, M. (1968) Zur Ökologie und Besiedlung des hochalpinen hyporheischen Interstitials im Arlberggebiet (Österreich). Arch. Hydrobiol. 65, 255–308. Tobias, W. (1867) Zur Schlüpfrhythmik von Köcherfliegen (Trichoptera). Oikos 18, 55–75. Tominaga, H. and Ichimura, S. (1966) Ecological studies on the organic matter production in a mountain river ecosystem. Bot. Mag., Tokyo 79, 815–829.

Ulfstrand, S. (1968) Life cycles of benthic insects in Lapland streams (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera Simuliidae). Oikos 19, 167–190. – (1968a) Benthic animal communities in Lapland streams. Oikos suppl. 10, 1–120.

Viets, K. O. (1966) Zur Analyse der Wassermilben-Fauna eines Harz-Baches. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 51, 451-460.

Wachs, B. (1967) Die Oligochaeten-Fauna der Fließgewässer unter besonderer Berücksichtigung der Beziehungen zwischen der Tubificiden-Besiedlung und dem Substrat. Arch. Hydrobiol. 63, 310–386. – (1968) Die Bodenfauna der Fließgewässer in Beziehung zu den bedeutendsten Substrattypen. Wasser- u. Abwasser-Forsch. 1968, 124–134. Waters, T. F. (1961) Standing crop and drift of stream bottom organisms. Ecology 42, 532–537. – (1964) Recolonization of denuded stream bottom areas by drift. Trans. Amer. Fish. Soc. 93, 311–315. – (1965) Interpretation of invertebrate drift in streams. Ecology 46, 327–334. – (1966) Production rate, population density, and drift of a stream invertebrate. Ecology 47, 595–604. – (1968) Diurnal periodicity in the drift of a day-active stream invertebrate. Ecology 49, 152–153. Weninger, G. (1968) Vergleichende Drift-Untersuchungen an niederösterreichischen Fließgewässern (Flysch-, Gneis-, Kalkformation). Schweiz. Z. Hydrol. 30, 138–185. Wuhrmann, K. (1964) River bacteriology

and the role of bacteria in self-purification of rivers. In: Heukelekian and Dondero (ed.), Principles and Applications in aquatic Microbiology, 167–188.

Zahner, R. (1959) Über die Bindung der mitteleuropäischen Calopteryx-Arten (Odonata, Zygoptera) an den Lebensraum des strömenden Wassers. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 44, 51–130. Zimmermann, P. (1961) Experimentelle Untersuchungen über die ökologische Wirkung der Strömungsgeschwindigkeit auf die Lebensgemeinschaften des fließenden Wassers. Schweiz. Z. Hydrol. 23, 1–81.

Anschrift des Verfassers: Univ.-Doz. Dr. J. Schwoerbel, Limnologisches Institut der Univ. Freiburg i. Br., 7821 Falkau