

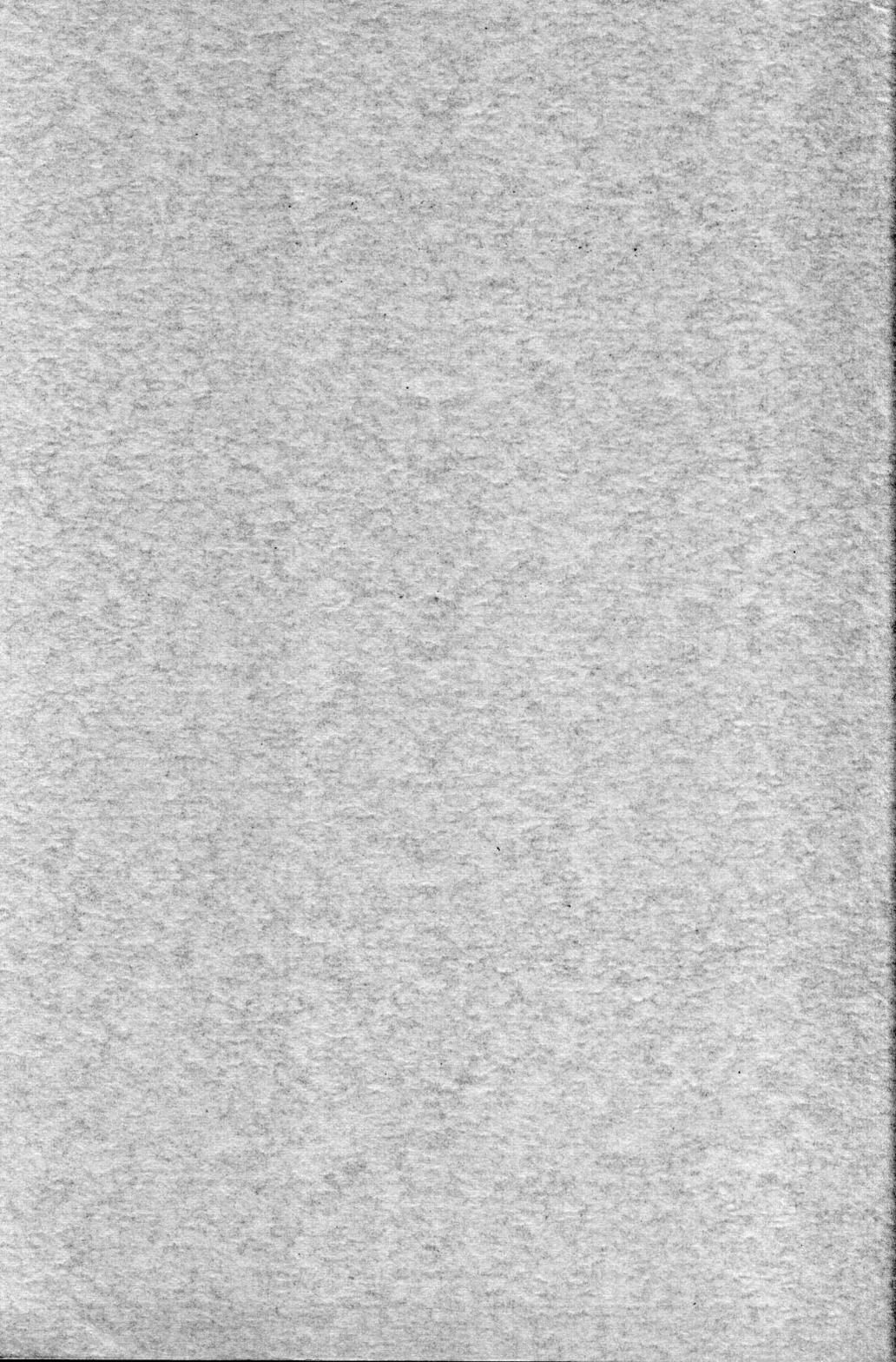
PRIVATE LIBRARY
OF WILLIAM L. PETERS

**Analytisch - ökologische Untersuchungen zur
Verteilung tierischer Bachbesiedler**

von

Eberhard Scherer

Dissertation
Giessen 1965



**Analytisch - ökologische Untersuchungen zur
Verteilung tierischer Bachbesiedler**

von
Eberhard Scherer

Dissertation
Giessen 1965

D 26

Dekan: Prof. Dr. Eugen Saur

1. Berichterstatter: Prof. Dr. Wulf Emmo Ankel
2. Berichterstatter: Priv.-Doz. Dr. Karl Müller

Tag der mündlichen Prüfung: 16. 12. 1965

Analytisch-ökologische Untersuchungen
=====
zur Verteilung tierischer Bachbesiedler
=====

von E. SCHERER

Inhaltsverzeichnis

	Seite
1 Einleitung	2
2 Problemstellung	2
3 Methoden	5
3.1 Felduntersuchungen	5
3.2 Labor- und Feldexperimente	6
4 Ergebnisse	7
4.1 Felduntersuchungen und -beobachtungen ..	7
4.11 Lauter, abiotische Faktoren	7
4.12 Lauter, Benthos	13
4.13 Lauter, Fische	20
4.14 Anmerkungen und Folgerungen	24
4.2 Labor- und Feldexperimente	29
4.21 Gammarus pulex (L.)	29
4.22 Epeorus assimilis ETN.	35
4.23 Baetis rhodani (PICT.)	39
5 Diskussion	48
6 Zusammenfassung	56
7 Literatur	59

1 Einleitung

Seit etwa 60 Jahren werden Bäche und Flüsse ökologisch bearbeitet (STEINMANN 1907). Eine Fülle von Artenlisten und Angaben zur Verbreitung der Arten liegt vor. Der Anteil analytischer Untersuchungen, in denen Faktorenwirkungen experimentell geprüft werden, ist sehr gering (s.Kap.2).

In jüngerer Zeit wurde die Klassifizierung und Zonierung der Fließgewässer weit vorangetrieben (HUET 1949, ILLIES 1961 a, ILLIES & BOTOSANEANU 1963). Die verschiedenen Faunenbilder im Längsverlauf eines Flusses werden zu sogenannten "General-faktoren" (Entfernung von der Quelle, Gefälle, jährliche Temperaturamplitude) in Beziehung gesetzt, die "über sehr viele Einzelfaktoren in nützlicher und für uns angenehmer Weise" (ILLIES 1961 b, p.607) integrieren.

Außerdem wird postuliert: "Wir werden uns also der t i e - r i s c h e n B e s i e d l e r als Indikatoren bedienen müssen, weil sie durch ihre Existenz in einem bestimmten Bach, an einer bestimmten Stelle, sozusagen über alle diese Faktoren integrieren (eben durch ihre Gegenwart) und uns so das mühselige und zum Teil sogar technisch unmögliche Geschäft der genauen Messung der Einzelfaktoren am Standort ersparen" (ILLIES l.c., p.606).

Dabei wird nicht gefragt, was und wie die verschiedenen Arten tatsächlich "integrieren"; Koinzidenzerscheinungen werden nicht von Kausalzusammenhängen getrennt. Die genannten "General-faktoren" sind deshalb vielleicht richtiger als 'Hilfsmittel zur Klassifizierung' zu bezeichnen. Ihre Anwendung führte, mit den Worten MAX HARTMANN'S (1956, p.30), "nur zu einer mehr oder minder äußerlichen Gliederung, einer Art Katalogisierung zur bequemen Übersicht".

2 Problemstellung

Kein Bachlauf bietet in Abschnitten von einigen Kilometern (d.h. in der Größenordnung zonaler Ökosysteme) oder auch nur wenigen Metern hinsichtlich seiner abiotischen Faktoren ein

homogenes Bild: Stromschnellen wechseln mit lenitischen Bereichen, in Kurven bilden sich Prall- und Gleithänge aus.

Beschränken wir uns auf die Betrachtung eines einzelnen Querprofils, in dem die Ausbildung von chemischen und Temperatur-Gradienten durch die turbulente Durchmischung des Wasserkörpers verhindert wird, so liefert hier das Zusammenspiel der Faktoren *S t r ö m u n g* und *S u b s t r a t* bereits ein Mosaik sehr unterschiedlicher Milieubedingungen. Und schon ein einzelner Stein der Bachsohle kann über Luv und Lee, Ober- und Unterseite eine Streuung der Strömungswerte von Null bis über das Maximum der durchschnittlichen Strömungsgeschwindigkeit des Bachabschnittes aufweisen.

Substratzwischenräume und -unterseiten sind außerdem durch verminderte *L i c h t*-Werte gekennzeichnet (Abb. 1).

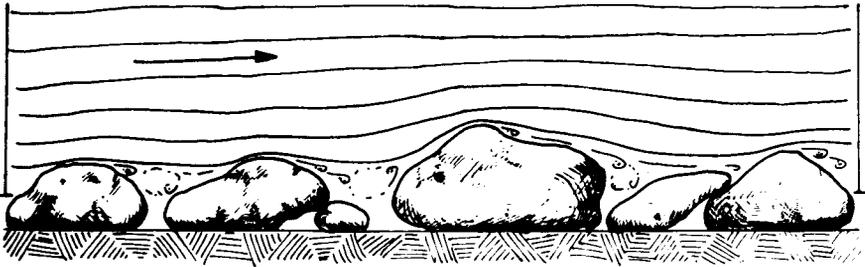


Abb. 1 Schematische Darstellung einer steinigen Bachsohle
(in Anlehnung an AMBÜHL 1959).

Von der Inhomogenität des Bach-Benthals ausgehend, ist nicht die Verbreitung ("distribution") der Arten Gegenstand der vorliegenden Untersuchungen, sondern die *V e r t e i l u n g* ("dispersion"⁺, "microdistribution") der *V e r t r e t e r* eines gegebenen Artenspektrums innerhalb eines gegebenen Bachabschnittes.

⁺ ANDREWARTHA & BIRCH (1954, p.86): "The animals are usually distributed unevenly, and this pattern of distribution (as distinct from the whole area that is occupied in a general way) is sometimes referred to as the 'dispersion' of the species."

In der ersten eingehenden Studie über die ökologischen Wirkungen der *S t r ö m u n g* (AMBÜHL 1959) wurde u.a. auch der Einfluß dieses Faktors auf die Verteilung betont. Die bald darauf erscheinende erste Untersuchung, deren Thema die Verteilung im oben umrissenen Sinne ist, beschränkt sich auf Freilandaufnahmen von Strömungswirkungen ohne Anwendung von standardisiertem Substrat (MORETTI & GIANOTTI 1962). 1963 folgert BOURNAUD aus Laborversuchen, die sich ebenfalls auf die Prüfung dieses Faktors beschränkten: "Les animaux se répartissent donc sur le fond suivant leurs possibilités par rapport au courant" (l.c., p.159).

Hingegen findet ZAHNER (1959) für Calopteryx virgo und Calopteryx splendens innerhalb der untersuchten Strömungsbereiche von 2 bis 70 cm/s keine signifikante Strömungsabhängigkeit der Verteilung. Die Larven sind aber "auf Substrat angewiesen, das ein gutes Anklammern in der Strömung gestattet" (l.c., p.127). 1964 erschienen zwei Untersuchungen von LAUFF & CUMMINS und CUMMINS, in denen *S u b s t r a t*-Wirkungen nachgewiesen werden, während Strömungsversuche an zwei Trichopterenarten "failed to show any general current preference" (CUMMINS 1964, p.287). - Die beiden letztgenannten Autoren verwenden (m.W. erstmals in der englischsprachigen Fließwasserliteratur) den Begriff "microdistribution" in klarer Abgrenzung von "distribution".

Weitere Arbeiten, die Beiträge zu dem Einfluß von Strömung und/oder Substrat lieferten (z.B. PERCIVAL & WHITEHEAD 1930, GEIJSKES 1935, LINDUSKA 1942, SCOTT 1958) werden von den oben genannten Autoren und in Kap.5 diskutiert.

Über die Wirkung des *L i c h t e s* auf die Verteilung tierischer Fließwasserbesiedler waren bisher nur verstreut einzelne Beobachtungen und Vermutungen mitgeteilt worden (WILLER 1919, KNÖPP 1952, ZAHNER 1959, AMBÜHL 1959, CARLSSON 1962, s.Kap. 5). Experimentelle Untersuchungen fehlten. Eigene Beobachtungen führten zu Experimenten, die für Vertreter verschiedener Ordnungen ausgeprägt phototaktische Reaktionen nachwiesen (SCHERER 1962, 1965). 1963 erwähnten, von einer ganz anderen Fragestellung ausgehend, CHAPMAN & DEMORY die Lichtabhängigkeit der

Verteilung einer amerikanischen Ephemeroptere (Paralepto-phlebia spec.). Die Autoren wurden auf diese Zusammenhänge dadurch aufmerksam, daß die untersuchte Art nur nachts die auf Steinoberseiten vorkommenden Algen in ihrem Darm enthielt, tagsüber aber Detritus von Steinunterseiten. -

Die obenstehenden Ausführungen verdeutlichen:

Die Frage nach der Kausalität von Verteilungsphänomenen erfordert die Analyse der Wirkung von Strömung, Substrat und Licht auf die Organismen. Es handelt sich hierbei also um Beziehungen zwischen tatsächlich wirksamen "Einzel"-Faktoren (vgl. Kap. 1 und Kap. 5) und den tierischen Besiedlern. Kausalbeziehungen dieser Art sind bisher wenig untersucht worden.

3 Methoden

Strömungsmessungen wurden ausgeführt mit einem OTT-Flügel "Minor", Lichtmessungen mit einem Standard-Beleuchtungsmesser II der Fa. LANGE, einem Aktinographen nach ROBITZSCH-FUESS und einem Sonnenscheinschreiber nach CABBELL-STOKES. Sauerstoffbestimmungen nach WINKLER-OHLE (1953), freie Kohlensäure nach DIN 8105; pH und Leitfähigkeit mit direkt anzeigenden Geräten der Firmen KUNTZE und PUSL. Elektroabfischungen mit einem 0,6 kW-Gerät (ELEKTROMASCHINENBAU FULDA).

3.1 Felduntersuchungen

In Kap. 4.1 sind Untersuchungen und Beobachtungen an einem teilweise regulierten Bach dargestellt: dem Oberlauf der Lauter (Vogelsberg) zwischen den Ortschaften Engelrod (523 m ü.N.N.) und Hörigenau (482 m ü.N.N.). Im regulierten Abschnitt (Reg) ist die mittlere Strömungsgeschwindigkeit erhöht, Strömungs- und Substratverhältnisse sind - im Vergleich zu dem angrenzenden natürlichen Teil (Nat) - weitgehend homogenisiert. Die vollständige Beseitigung des Uferbewuchses im Rahmen der Regulierungsmaßnahmen führt ferner dazu, daß der Reg-Teil vollständig der Insolation ausgesetzt ist.

Vielleicht ist der Hinweis nicht überflüssig, daß es - vom

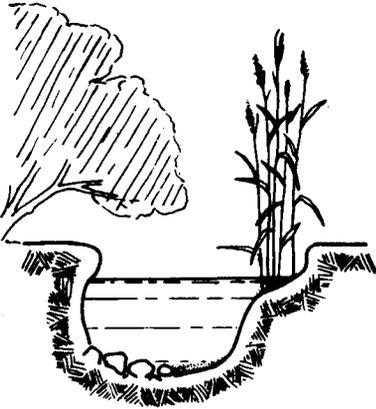


Abb. 2

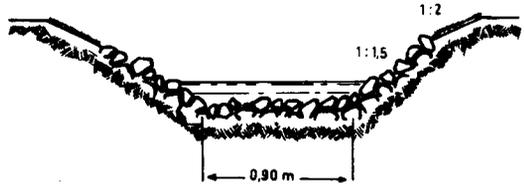


Abb. 3

Lauter-Bach, schematische Querprofile Nat (Abb. 2) und Reg (Abb. 3)

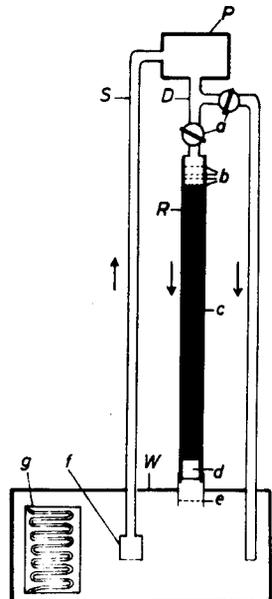
ökologischen Standpunkte gesehen - keinen Sinn ergäbe, die vom Menschen geschaffenen Verhältnisse als 'unnatürlich' oder 'gestört' aufzufassen. Für die tierischen Besiedler ist allein die **V e r ä n d e r u n g** der Faktoren von Bedeutung. Damit gewinnen solche zivilisatorischen Maßnahmen näherungsweise den Erkenntniswert von Freilandexperimenten - mit der Einschränkung, daß Wasserbau nicht auf Ökologisches z i e l t .

3.2 Labor- und Feldexperimente

Es wurden Labor-Versuchsanlagen entwickelt, die eine Isolierung und verschiedene Kombinationen der Faktoren gestatten.

Abb. 4 Versuchsrinnen-Schema
(aus SCHERER 1965)

- R = Versuchsrinne
- W = Wasserbehälter
- P = Pumpe
- S = Saugleitung
- D = Druckleitung
- a = Absperrschieber
- b = Beruhigungsgitter
- c = Versuchsraum
- d = Auslaufschieber
- f = Ansaugventil
- g = Thermostat



Eine ausführliche Darstellung dieser Einrichtungen erfolgte gesondert (SCHERER 1965). Grundsätzlich handelt es sich um künstliche verglaste Gerinne mit stufenlos einstellbarer Strömungsgeschwindigkeit, auswechselbaren Substrateinsätzen und verschiedenen Beleuchtungsmöglichkeiten bei kontrollierbarem Wasserkörper, der in einem Kreislaufsystem angeschlossen ist (Abb. 4). Für Detailbeobachtungen benutzte ich eine Miniatur-Plexiglasrinne, mit Binokular ausgerüstet.

Für Feldexperimente (Abschn. 4.23) wurde ein in der Nähe der Flußstation Schlitz gelegenes Gewässer gewählt, der Breitenbach (Fuldazufluß). Strömungs- und Lichteinflüsse wurden bei einheitlichem Substrat geprüft; ich verwendete hydrodynamisch günstig geformte Zementsteine gleicher Größe (Oberseite: 225 cm²) und Qualität, hergestellt nach einem Muster, das mir Herr Dr. AMBÜHL (Zürich) freundlicherweise zur Verfügung stellte. Als Strömungsgeschwindigkeit über der Oberfläche wird das arithmetische Mittel der gemessenen Geschwindigkeitswerte an Luv- und Leeseite verwendet.

4.1 Felduntersuchungen und -beobachtungen

Die im Freiland auftretenden mannigfaltigen Kombinationsmöglichkeiten der abiotischen Faktoren (vgl. 4.14) in ihrer räumlichen und zeitlichen Variabilität entziehen sich schlechthin einer vollständigen Erfassung. Weder diese, noch eine komplette Artenliste im Sinne einer Bachmonographie war das Ziel der Untersuchungen. Vielmehr wurde versucht, einen Schnitt durch das Gefüge ökologischer Verzahnungen zu legen, der in der Problemstellung anvisierte Zusammenhänge zutage treten läßt.

4.11 Lauter, abiotische Faktoren

Das Lauter-Wasser ist weich bis sehr weich (Basalt-Einzugsgebiet), die Belastung durch Haushaltsabwässer der Gemeinde Engelrod gering (s. Tab. 1, vgl. HÖLL 1958).

Tab. 1 Lauter, chemische Werte. Variationsbreiten von 16 Stichproben, 1961 bis 1963. Org.S. = KMnO_4 - Verbrauch in mg/l organischer Substanz.

Härte	2,1 - 3,1 dH°	NO_3	1,0 - 12,4 mg/l
Ca	6,1 - 11,0 mg/l	SO_4	5,1 - 19,2 mg/l
Mg	4,5 - 6,9 mg/l	PO_4	0,1 - 1,8 mg/l
Leitf.	81 - 160 μS	Fe	0,1 - 1,4 mg/l
org.S.	13,4 - 41,5 mg/l	Na	3,2 - 6,8 mg/l
Cl	7,0 - 15,0 mg/l	K	2,8 - 7,8 mg/l

Eine unter 3.1 erwähnte Tatsache, nämlich das Fehlen beschattenden Uferbewuchses im Reg, lenkte unser Augenmerk auf l i c h t b e d i n g t auftretende Verschiebungen einiger chemischer Komponenten. Während der Monate Juni bis September war, beschränkt auf den regulierten Teil, eine Algenmassenentwicklung zu beobachten. Vertreter der Gattungen Cladophora, Oedogonium und Vaucheria bedeckten hier ca. 50 - 70 % (im Nat weniger als 5 %) der Bachsohlenfläche (Tab. 2). Die i n d i r e k t e Wirkung des Faktors Licht auf den Chemismus über die Assimilationstätigkeit der Algen (vgl. GESSNER 1937, 1955) geht auch aus einem Tag/Nacht-Vergleich (Tab. 3) hervor.

Daß die abfallende Tendenz der Leitwerte von I bis IV ein direkter Ausdruck der bei der Assimilation erfolgten Ionenaufnahme ist, kann vermutet, hier aber nicht bewiesen werden.

Für die beträchtliche Erwärmung im Reg ist außer dem Fehlen beschattenden Uferbewuchses die geringe Wassertiefe (Profilverbreiterung) verantwortlich zu machen. Die in Abb. 5 wiedergegebenen Maximalwerte (bei mittlerem Wasserstand MW) bedeuten, daß ein erheblicher Teil des Wasserkörpers als dünner Film bis zu wenigen Millimetern Schicht-

Tab.2

Lauter, 1962. I = Anfang Nat, II = Ende Nat,
 III = Mitte Reg, IV = Ende Reg.

Meterangaben: Entfernungen zwischen Untersuchungs-
 stellen

3 Tage mit Bewölkungsgraden (BG) 0 bis 1;
 jeweils 14.00 Uhr.

1 = 30.7., 2 = 15.8., 3 = 10.9.

		I 1550 m	II 570 m	III 570 m	IV 570 m
W-Temp. °C	1	16,2	16,5	17,5	20,0
	2	19,1	19,4	21,9	23,7
	3	14,8	14,8	16,3	19,3
O ₂ mg/l	1	3,81	7,29	8,47	9,10
	2	5,83	7,56	10,40	9,03
	3	5,73	5,11	8,99	9,88
O ₂ % Sättig.	1	42,2	80,6	98,7	<u>111,7</u>
	2	62,3	81,3	<u>117,3</u>	<u>105,4</u>
	3	56,1	50,0	90,5	<u>106,0</u>
pH	1	7,5	7,6	8,1	8,3
	2	7,4	7,4	8,8	9,0
	3	7,1	7,1	7,6	7,9
µS 18°C	1	108	108	105	105
	2	130	130	125	115
	3	140	140	140	135

Tab.3 Lauter, 1963. I bis IV wie in Tab. 2

1 = 23.7., 14.00, BG⁺ 0 bis 2; 2 = 24.7., 2.00

3 = 24.7., 14.00, BG 1 bis 4.

		I 1550 m	II 570 m	III 570 m	IV
W-Temp.	1	20,8	21,0	25,3	27,9
°C	2	17,0	17,7	17,7	17,6
	3	20,7	20,7	23,8	24,9
	<hr/>				
O ₂ mg/l	1	3,62	7,10	8,83	8,66
	2	3,37	5,84	7,34	8,60
	3	3,81	7,30	9,35	8,91
<hr/>					
O ₂ % Sättig.	1	40,0	78,7	<u>106,1</u>	<u>108,9</u>
	2	34,5	60,7	76,3	89,2
	3	42,0	80,5	<u>109,4</u>	<u>106,3</u>
<hr/>					
pH	1	7,3	7,4	8,0	8,3
	2	7,3	7,4	7,6	7,6
	3	7,4	7,3	8,2	8,5
<hr/>					
µS 18° C	1	160	150	132	130
	2	148	150	150	155
	3	160	152	145	140

⁺ Es wird (hier wie in Tab. 2) die übliche 10teilige Skala der Bewölkungsgrade verwendet:

0 = wolkenlos; 1 = Spuren von Bewölkung, <1/10;
 2 = 1/10 des Himmels bedeckt; 3 = 2/10 bis 3/10 des Himmels bedeckt; 4 = 4/10 bis 6/10 des Himmels bedeckt;
 5 = 7/10 bis 8/10 des Himmels bedeckt; 6 = 9/10 des Himmels bedeckt, einzelne Wolkenlücken; 7 = 9/10 des Himmels bedeckt, einzelne Wolkenlücken; 8 = ganz bedeckt;
 9 = wegen Nebels, Staubsturms o.ä. nicht angebbar.

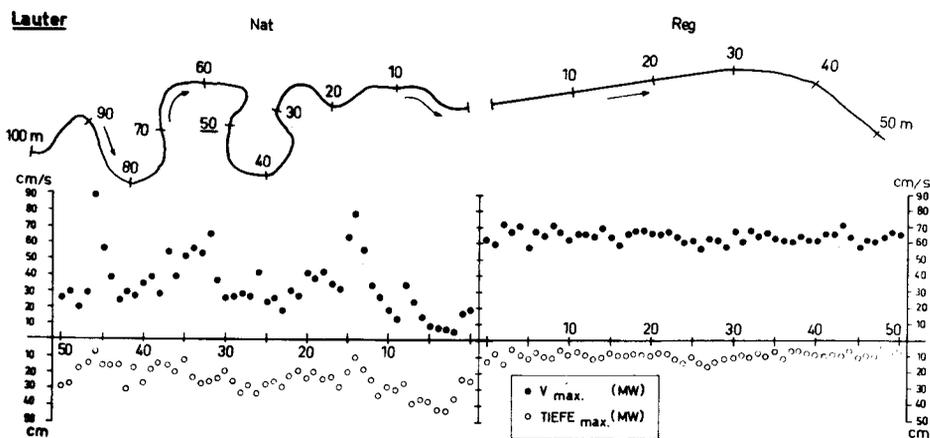


Abb. 5 Lauter, maximale Strömungsgeschwindigkeiten und maximale Wassertiefen in Nat und Reg bei MW; Messungen in 1 m - Abständen der letzten 50 m des Nat und der angrenzenden 50 m des Reg.

dicke über die Steine rinnt (insbesondere bei sommerlichem NW). Das führt aus physikalischen Gründen zu einer erhöhten Wirksamkeit der langwelligen Strahlung.

Der Temperatur wird eine verbreitungsregulierende Wirkung zuerkannt (z.B. IDE 1935, PLESKOT 1951, ILLIES & BOTOSANEANU 1963). ECKEL & REUTER (1950) führten eingehende Berechnungen über den Temperaturhaushalt von Fließgewässern durch. Es ist bisher nicht experimentell geprüft worden, inwieweit sich die Begriffe eury- oder stenotherm gegenüber solchen Tagesschwankungen in flachen, besonnten Bachabschnitten bewähren. Unter den abiotischen Bachfaktoren zeigt primär das Licht die stärkste Variabilität in der Zeitdimension, wobei die Jahres- und Tagesrhythmik einen festgelegten Rahmen abgibt (s. Abschn. 4.23 und Kap. 5).

Mit auf Zehntelgrad geeichten Thermometern waren keine Temperaturunterschiede in Querprofilen festzustellen. Ebenso wa-

ren hier bei Anwendung der üblichen Methoden (s.Kap. 3) keine chemischen Gradienten festzustellen - eine Folge der strömungsbedingten Durchmischung des Wasserkörpers. (Wie gering ein nur diffusionsbedingter Temperatúrausgleich in einem stagnierenden Wasserkörper ist, zeigten die Berechnungen von SCHMIDT 1915.)

Das grobe Steinsubstrat des Reg-Benthals (s.Abb. 6) bewirkt, daß sich auch hier in jedem Kleinareal die volle Variationsbreite der Strömungswerte bis zum jeweiligen Maximum ausbildet (vgl. Abb. 1, S.3). So ist also nur ein pauschaler Vergleich der Strömungsverhältnisse von Nat und Reg möglich. Abb. 5 (S. 11) zeigt die jeweiligen Maximalwerte in Querprofilen (1 m - Abstände) bei mittlerer Wasserführung (MW), gemessen über den Substratoberflächen (Flügeldurchmesser 3 cm). Gleichzeitig wurden die maximalen Wassertiefen (s.o.) erfaßt.

Wie schon erwähnt, war der regulierte Teil vollständig mit Basaltsteinen ausgelegt (Abb. 6), auf denen sich in den Litoralsäumen mit Strömungswerten unter ca. 12 cm/s ein lockeres Sediment des Typs S₂ (s.S. 13, Tab. 4) ablagerte.



Abb. 6 Lauter, Steinschüttung des Reg (vor Bespannung).

Dagegen war nur ca. 10 % der Gesamtbodenfläche des Nat mit Gestein bedeckt. Der natürliche Bachgrund bestand aus einem schweren Lehm zäher Konsistenz S_1 , der auch in lotischen Bereichen, gemessen bis 1,30 m/s, auftrat. Die beiden Substrattypen S_1 und S_2 waren schon optisch deutlich unterscheidbar: in Stillwasserbereichen des Nat war das dunklere lockere S_2 dem Grundsubstrat S_1 aufgelagert. Vier Stichproben ergaben folgenden Vergleich:

Tab. 4 Lauter, Substrattypen S_1 und S_2 .
Juni 1963. Erläuterungen s.Text.

in 100 g trockenem	S_1	S_2
mg P_2O_5	1,4 - 1,8	6,3 - 9,5
mg K_2O	24,5 - 27,3	36,3 - 42,4
mg C	1,3 - 1,5	2,8 - 4,7

4.12 Lauter, Benthos

Alle im folgenden aufgeführten Arten fand ich sowohl im Nat wie im Reg. Der regulierte Teil war im Juli 1961 bespannt (unter Wasser gesetzt) worden. Die hier mitgeteilten Beobachtungen beziehen sich auf den Zeitraum vom Frühjahr 1962 bis Sommer 1963. Wie schnell eine Wiederbesiedlung durch "organische Drift" erfolgt, haben die Untersuchungen von MÜLLER (1953, 1962, s. Kap. 5) gezeigt.

Alle Angaben zu den Ordnungen Odonata, Ephemeroptera, Trichoptera und Megaloptera gelten für augenscheinlich mittlere bis ältere Larvenstadien (grundsätzlich lassen sich die gefundenen Exemplare nicht bestimmten Entwicklungsstadien zuordnen, deren Zahl in vielen Fällen unbekannt ist). Die Ordnung Plecoptera war in Nat und Reg nur durch Larven der Gattung Nemoura repräsentiert. Diese sind nicht determinierbar, weshalb hier auf weitere Angaben verzichtet wird.

Pflanzliche Besiedler sind hier insoweit zu erwähnen, als sie Substrat-Funktion für tierische Organismen haben. Im Nat dichte Säume bildend, treten ab 1962 auch im Reg wieder vereinzelt Bestände von Phalaris arundinacea L. auf. Weitere Arten wie z.B. Sparganium ramosum HUDS., Callitriche spec. und Fontinalis antipyretica L. waren in Nat und Reg der Lauter sehr selten. Im Algenbewuchs der Steine (s.S. 8) fanden sich Protozoen (Ciliaten) in großer Zahl, von den unten behandelten Tiergruppen vorwiegend die relativ kleinen Orthocladinen, an flottierenden Büscheln auch Simuliiden. Hinsichtlich einzelner Funde von Vertretern anderer Gruppen können wir nicht entscheiden, ob diese mehr oder minder dicht verfilzten Algen eine echte Substrat- oder Habitat-Bedeutung haben. Die Vermutung liegt nahe, daß sich driftende Tiere darin verfangen. Wir berücksichtigen deshalb nur Steine ohne Chlorophyceen-Aufwuchs. Strömungsangaben zu den unregelmäßig geformten Steinen kennzeichnen jeweils die Größenordnung der mittleren Umströmung an Ober- und Seitenflächen.

Odonata

Als einziger Vertreter dieser Ordnung war in der Lauter Calopteryx (Agrion) virgo L. vorhanden. Ich beobachtete die Larven ausschließlich an Phalaris-Halmen. In mäandernden Bereichen des Nat war das Glanzgras auf die Gleithänge beschränkt. Hieraus ergibt sich eine indirekte Strömungsabhängigkeit der Larvenverteilung (s. Abschn. 4.14).

Ephemeroptera

Die grabenden Larven von Ephemera danica MÜLL. waren regelmäßig im Schlamm des Reg (bei Schichtdicken von mindestens 2 cm) und Nat anzutreffen. In lockeren Sedimenten des Typs S₂ wurden Besiedlungsdichten bis ca. 30 Ind./m² festgestellt, in S₁ jedoch höchstens 5 Ind./m². Ob hierfür allein die zähere Konsistenz dieses Substrats oder z.B. auch dessen chemische Komponenten (vgl. Tab. 4, S. 13) entscheidend sind, kann nur experimentell geklärt werden.- Paraleptophlebia submarginata (STEPH.) und Habrophlebia fusca (CURT.) waren, ohne auffällige Präferenzen, auf jedem Substrat zu finden, fehlten jedoch auf

Flächen mit Strömungsgeschwindigkeiten über 30 cm/s.- Die Baetiden mit den Arten Baetis rhodani (PICT.), Baetis vernus (CURT.) und Baetis bioculatus (L.) stellten immer die bei weitem häufigsten Vertreter dieser Ordnung an strömungsexponierten Steinen (an deren Ober-, Seiten- und Unterflächen vorkommend); der Anteil der übrigen Arten blieb hier stets unter 20 %. Steinoberflächen, die während der Mittagszeit voll der Insolation ausgesetzt waren, wiesen sichtlich geringere Individuendichten auf als beschattete oder in den Dämmerungsstunden kontrollierte. Diese Beobachtung, die bereits in Voruntersuchungen an anderen Bächen gemacht werden konnte, führte dazu, die direkte Einwirkung des Lichtes auf die Verteilung der Larven experimentell zu prüfen (s. Abschn. 4.23 und Kap. 5, SCHERER 1962, 1965). Exemplare mit weit ausgebildeten Flügelanlagen (Nymphen?) waren häufig auch in Phalaris-Beständen zu finden, innerhalb deren die Strömung auf Werte unter 10 cm/s gebremst war.- Die mit zwei Arten vertretenen Ecdyonuriden kamen stets nur an Steinen vor. Während Ecdyonurus venosus (FABR.) keine auffallende Bindung an hohe oder niedrige Strömungswerte erkennen ließ, wurde die morphologisch ganz ähnliche Art Epeorus assimilis ETN. (s. Abschn. 4.22) nie an Steinen unter 20 cm/s angetroffen.

Trichoptera

An Steinen mit mehr als 40 bis 50 cm/s war diese Ordnung



Abb. 7 a

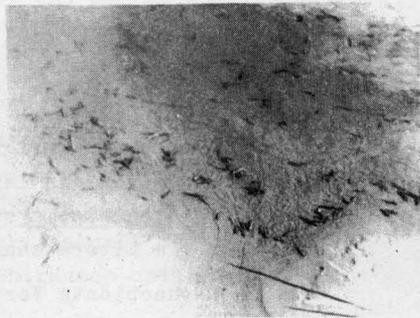


Abb. 7 b

Stillwasser der Lauter (Nat), Massenvorkommen von A. nervosa.

ausschließlich durch Rhyacophila nubila ZETT. und die Gattung Hydropsyche mit den Arten H. angustipennis CURT., H. pellucida CURT. und H. siltalai DÖHL. vertreten. Anabolia nervosa CURT. war die dominierende Trichoptere der Stillwasserbereiche (bis ca. 8 cm/s), mit Individuendichten bis ca. 100 Ind./m². Im Reg fand sich A. nervosa im Bereich der Ufersäume, zusammen mit Sericostoma pedemontanum CURT., Limnephilus rhombicus L., Limnephilus extricatus McLACHL., Halesus digitatus SCHRK. und Halesus tessellatus RAMB. H. digitatus wurde regelmäßig auch an Phalaris-Halmen und Steinen bis ca 30 cm/s angetroffen, an Steinen bis ca. 20 cm/s Plectrocnemia conspersa CURT. und Polycentropus flavomaculatus PICT.

Coleoptera

Die Larven sind zumeist nicht determinierbar, die folgenden Angaben beziehen sich auf Imagines.- Der Nat-Bereich in Abb. 7a war von dem lockeren Sediment des Typs S₂ (vgl. S.13) mit einer Schichtdicke von wenigen Millimetern bis maximal ca. 1 cm bedeckt. In diesem Substrat wurden die Hydrophiliden Laccobius alutaceus THMS. und Helophorus spec. angetroffen, ebenso im Litoralschlamm des Reg. Ebenfalls in lenitischen Arealen, zwischen Pflanzen und auf Schlamm, fand ich Halipplus lineatocollis MARSH., Anacaena limbata FABR. und Platambus maculatus L. An Steinen bis ca. 15 cm/s kam Hydraena gracilis GERM. vor. Bei stärkerer Strömung war die Ordnung nur durch Elmis maugetii BED. vertreten.

Diptera

Taxonomische Schwierigkeiten begrenzen die Möglichkeit ökologischer Aussagen. In lenitischen Bereichen bis ca. 15 cm/s waren Larven von Tipula spec. und Dicranota spec. zu finden, im Reg auf die Litoralsäume beschränkt.

Obligat-rheobionte Vertreter dieser Ordnung sind die Simuliiden (Nahrungsfiltrierer). In lotischen Arealen des Nat und Reg bei Strömungswerten von 20 cm/s bis zu gemessenen Höchstwerten von 120 cm/s vorkommend, waren auf eng umgrenzten Be-

reichen (Stirnflächen von Steinen, in der Strömung flottierende Phalaris-Blätter) Individuendichten bis 15 Ind./cm² zu beobachten. Mit gleicher Dichte wurden Plexiglasplättchen besetzt, die in Strömungen von 60 bis 80 cm/s gehängt worden waren. Auffälligerweise war jedoch das Substrat S₁ von Simulien nicht besiedelt. Hierfür scheint mir die Art der Anheftung am Substrat verantwortlich zu sein: die Körperachse steht senkrecht oder in stumpfen Winkeln zur Strömungsrichtung; die Retention wird durch einen abdominalen Haftapparat (s. WESENBERG-LUND 1943) ermöglicht, der allerdings nur auf Substrat mit 'reißfester' Oberfläche in Funktion treten kann, da sonst das Tier samt Haftgrund weggerissen wird. -

Auch die sehr artenreiche, in den Larvenstadien zumeist nicht determinierbare Gruppe der Chironomiden konnte nur summarisch erfaßt werden: in Tab. 7 handelt es sich vorwiegend um Orthoclaadiinae.

Megaloptera

Im Litoralschlamm des Reg und entsprechenden Arealen des Nat war Sialis fuliginosa PICT. in Abundanz bis 20 Ind./m² anzutreffen.

Heteroptera

In flachen Uferbereichen des Reg und Nat trat vereinzelt Nepa rubra L. (= cinerea auct.) auf. (Als Vertreter des Epi-neuston wurden hier auch Velia spec. und Gerris spec. beobachtet.)

Dekapoda

Astacus astacus (L.) wurde bei den Regulierungsarbeiten in großer Zahl erbeutet. Die Lehmufer des Nat wiesen charakteristische Aushöhlungen von 3 bis 5 cm Eingangsdurchmesser auf. Bei Reparaturarbeiten im Reg waren (nach Auskunft der ausführenden Firma) einzelne Exemplare in Hohlräumen unter der Stein-schüttung zu finden.

Amphipoda

Neben den Baetiden (Ephemeropt.) ist Gammarus pulex (L.), vorliegend in der Unterart G. p. subsp. fossarum KOCH, hinsichtlich Frequenz und Abundanz die dominierende Art der Lauter, in lenitischen wie lotischen Arealen stets anzutreffen, fehlend nur auf dem freien S_1 -Bachboden des Nat bei Geschwindigkeiten über 15 cm/s. Im Reg-Litoral ist er häufig (oft einige Millimeter tief im lockeren S_2 eingegraben), er findet sich aber auch an Lee- und Unterseiten der Steine der Bachmitte. Hebt man einen solchen Stein an, so kann man beobachten, wie die Tiere zunächst einige Zentimeter bis Dezimeter abgetrieben werden. Dabei führen sie aber, sehr schnell reagierend, Schwimmbewegungen gegen die Strömungsrichtung aus, die sich bei Strömungsgeschwindigkeiten unter ca. 30 cm/s sichtbar auswirken. Die Geschwindigkeit des Abtreibens ist dann gegenüber der Strömungsgeschwindigkeit deutlich verlangsamt - so, als hingen die Tiere gleichsam an einem Gummifaden, der sich langsam dehnt. Außerdem ist die Schwimmbewegung nach unten, zur Bachsohle hin, gerichtet. Sobald hier wieder Substratberührung und/oder Strömungsschatten erreicht ist, führt augenscheinlich 'der Weg des geringsten (hydraulischen) Widerstandes' (s. Abschn. 4.21 und Kap. 5) zu einem strömungsmäßig günstigen oder tolerierbaren Standort.

Kommt G. pulex bei seiner Tendenz zur Aufwärtswanderung (s. Kap. 5) an schwer überwindbare Stellen, sind starke Erhöhungen der Individuendichten zu beobachten. Ein Beispiel aus dem Nat: bei 46 m (s. S. 11, Abb. 5) war der Bachlauf durch eine mit Rohrglanzgras bewachsene Insel gegabelt; in den so entstandenen Seitenarmen erreichte die Strömung Werte um 90 cm/s (bei geringer Wassertiefe von maximal 8 cm bei MW). Das Grundsubstrat war hier S_1 , dem abgeknickte Phalaris-Halme und -Blätter auflagen. An diesem Engpaß waren stets sehr hohe Individuendichten festzustellen, entsprechend mehreren Tausend Ind./m². Die Tiere nutzten das System kleinster Strömungsschatten in dem Pflanzenmaterial und Rückströmungen an der seitlichen Begrenzung durch die Insel. Sie wanderten hier auch über gerade noch wasserbenetzte Pflanzenteile, d.h. mit dem Körper das Oberflächenhäutchen bereits durchstoßend.

Bivalvia

Im S₂ des Nat und Reg war Pisidium spec. häufig, mit Abundanzen bis 980 Ind./m² erfaßt.

Gastropoda

Ancylus fluviatilis (MÜLL.) war stets nur an Steinen anzutreffen, und zwar bei Strömungsgeschwindigkeiten ab 10 cm/s. Eine obere Grenze der Strömungstoleranz war nicht zu erkennen.

- . -

Eine quantitativ annähernd genaue Gegenüberstellung der Nat/Reg-Besiedler wie in Abschn. 4.13, die Relationen zwischen der unterschiedlichen Ausbildung des Benthals und der Häufigkeit der tierischen Benthosorganismen nachweisen könnte, war technisch nicht durchführbar. Wir können einen durch unsere Beobachtungen gesicherten groben Vergleich anstellen, indem wir solche Arten gegenüberstellen, die im Reg in mindestens dreifacher Gesamtabundanz gegenüber dem Nat auftreten und umgekehrt. Dann ergibt sich:

Reg

Ecdyonurus venosus (FABR.)
Epeorus assimilis ETN.
Rhyacophila nubila ZETT.
Hydropsyche angustipennis CURT.
Elmis maugetii BED.
Ancylus fluviatilis (MÜLL.)

Nat

Calopteryx virgo (L.)
Ephemera danica MÜLL.
Sialis fuliginosa PICT.
Anabolia nervosa CURT.
Halesus tessellatus RAMB.
Haliphus lineatocollis MARSH.

Diese Unterschiede ergeben sich aus den unterschiedlichen Anteilen lotischer und lenitischer bzw. steiniger und schlammiger oder Phalaris-bewachsener Kleinareale innerhalb der beiden Bachabschnitte (vgl. Abschn. 4.13).

Es lassen sich jedoch keineswegs "Charakterarten" oder "Zönobionten" (vgl. TISCHLER 1949) für Reg oder Nat festlegen.

Das im Reg räumlich stark komprimierte Spektrum der Faktorenkombinationen erweist sich als ökologisch relevant: in Distanzen von wenigen Zentimetern bis Dezimetern innerhalb einzelner Querprofile finden wir nebeneinander so verschiedene Vertreter der Arten-Palette wie z.B. Epeorus assimilis ETN. und Nepa rubra L., jeweils an den günstigen oder tolerierbaren Punkten des Faktorenmosaiks, das somit eine Vielzahl ökologischer Nischen aufweist (s. Kap. 5).

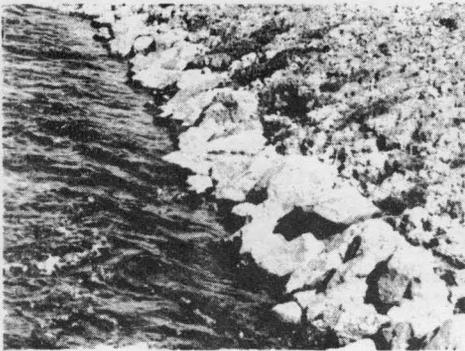


Abb. 8 a
Reg-Litoral der Lauter

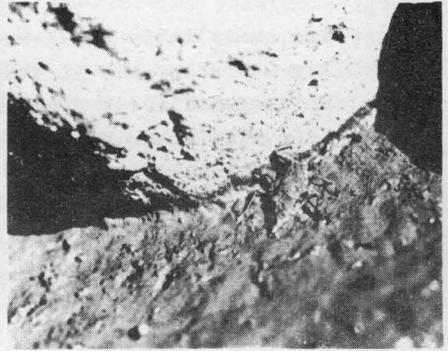


Abb. 8 b
mit Nepa rubra L.

4.13 Lauter, Fische

Die Lauter weist 3 Arten auf: die Bachforelle Salmo trutta forma fario (L.), die Schmerle Nemachilus barbatulus (L.) und die Elritze Phoxinus phoxinus (L.).

Mit Elektroabfischungen sind recht genaue quantitative Erfassungen möglich (s. DENZER 1956, ALBRECHT & TESCH 1958). Tab. 5 enthält die Ergebnisse von 3 Abfischungen des gesamten Bachabschnittes, mit den absoluten und prozentualen Anteilen der Fische von Nat und Reg.

Tab. 5

Lauter, El.-Abfischungen

Fangergebnisse		<u>Nat</u>	<u>Reg</u>
		abs./%	abs./%
<u>Salmo trutta</u>	1	248 / 76,8	55 / 23,2
<u>f.fario</u> (L.)	2	259 / 77,3	56 / 22,7
	3	242 / 78,8	48 / 21,2
<u>Nemachilus</u>	1	- / 0,0	105 / 100,0
<u>barbatulus</u> (L.)	2	18 / 7,5	165 / 92,5
	3	14 / 2,4	411 / 97,6
<u>Phoxinus</u>	1	25 / 13,5	117 / 86,5
<u>phoxinus</u> (L.)	2	375 / 74,8	93 / 25,2
	3	143 / 29,4	253 / 70,6

1 = 13./14.12. 1962, 2 = 10./11.4. 1963, 3 = 9./10.7. 1963.
 Prozentwerte auf gleichlange Bachstrecken umgerechnet.

Die Schmerle ist nach BAUCH (1953, p.123) - eingehende Untersuchungen fehlen - ein "Grundfisch strömender klarer Gewässer mit steinigem Grund". Von der Bachforelle ist bekannt, daß sie "Unterstände" benötigt (s.Kap. 5).

Das Überwiegen der Schmerle im Reg steht im Einklang mit der BAUCHschen Angabe. Daß hierbei das Substrat, nicht die höhere Strömungsgeschwindigkeit im Reg entscheidend ist, zeigte eine Laborbeobachtung: Ein Gerinne wurde mit Typsteinen ausgelegt, die mit verschiedenen Geschwindigkeiten von 5 bis 50 cm/s überströmt wurden. Schon bei 20 cm/s hielten sich stets 90 - 95 %, ab 30 cm/s alle 160 Versuchstiere zwischen und unter den Steinen auf, wobei sich die Schmerlen in Spalten und Zwischenräume geradezu 'hineinzwängten' (s. Abb. 9).

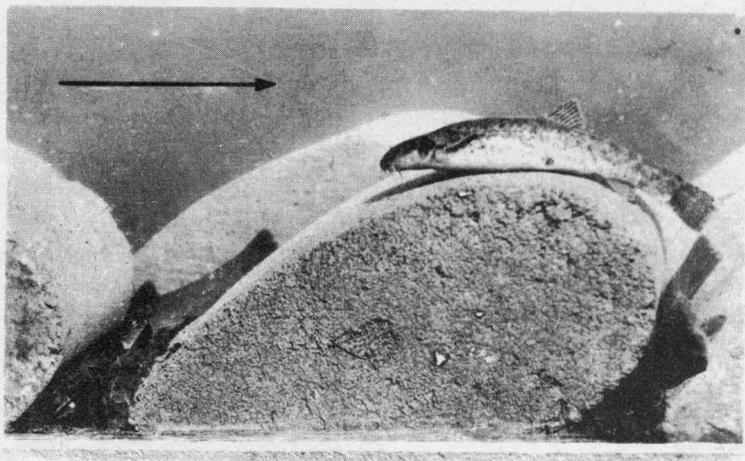


Abb. 9 Nemachilus barbatulus (L.), Verteilung in einem mit Typsteinen ausgelegten Gerinne.

Die geringere Bestandsdichte der Forelle im Reg (eine weitere Abfischung am 30.10.1962 erbrachte hier wiederum 55 Exemplare) kann auf den Mangel an Unterständen (Kolke, überhängende Uferpartien mit Wurzelwerk u.ä.) zurückgeführt werden. Sehr ausgeprägt trat dies zutage im Wanne-Bach (Rhön), dessen Steinschüttung im Reg in ihrer technischen Ausführung mit relativ wenigen und kleinen Zwischenräumen einer Pflasterung ähnelt (Abb. 10). Die nur 3 im Wanne-Reg gefangenen größeren Individuen über 20 cm Longitudo totalis (Lt = 21, 23 und 35 cm) fanden sich in Auskolkungen unterhalb dort eingebauter Sohl-schwellen und an einer Stelle, wo durch Erosionsschaden ein 'Unterstand' entstanden war (Tab. 6). In der Lauter waren nur geringe Größenunterschiede festzustellen: die Differenzen der Lt - Mittelwerte Nat/Reg betragen 0,4 bis 1,2 cm.

Bei der Elritze blieben Beziehungen zur Beschaffenheit des Benthals unklar. Nach STEINMANN (1936, zit.n.TACK, 1940) ist sie "... kein ausgesprochenes Oberflächentier, aber auch kein Grundfisch". Ältere Angaben (z.B. GROTE, VOGT & HOFER 1909), wonach dieser Fisch während der Laichzeit (Mai, Juni) flußaufwärts gerichtete Wanderungen ausführt, werden von TACK (1940)



Abb. 10 Reg des Wanne-Bachs
(vgl. Abb. 6, S. 12)

Tab. 6 Vergleichswerte Wanne-Bach (Rhön).
Nat und Reg je 350 m; 28./29.11.1961

	<u>Nat</u> abs./ %	<u>Reg</u> abs./ %
<u>S.trutta f.fario</u>		
Gesamt (Lt 8 bis 35 cm)	381 / 67,8	181 / 32,2

Lt bis 20 cm (\bar{x} = 11)	339 / 65,6	178 / 34,4
Lt über 20 cm (\bar{x} = 25)	42 / 93,3	3 / 6,7

durch den Hinweis ergänzt, daß solche Wanderbewegungen auch außerhalb der Laichzeit auftreten. Möglicherweise kommt dies in den Zahlen vom 10./11.4.1963 zum Ausdruck. -

Die Abfischungsergebnisse belegen in quantitativer Form für die Arten Salmo trutta und Nemachi-

lus barbatulus (obwohl nicht dem "Benthos" zuzurechnen) starke Abhängigkeiten von der Feinstruktur des Benthals.

4.14 Anmerkungen und Folgerungen

Abschn. 4.12 enthält vorwiegend qualitative Angaben. Für unsere Fragestellung versagen die heute üblichen und möglichen quantitativen Methoden, die von MACAN (1958) und ALBRECHT (1959) zusammengestellt wurden.

Die jüngste mir bekannte Bachmonographie (HYNES 1961) enthält folgende Feststellung: "Unfortunately, as we have seen, none of the sampling methods gives a true indication for the faunal composition ..." (l.c., p. 373).

Alle diese Methoden zielen ja darauf, Frequenz und Abundanz der Arten in einem definierten Biotop (s. Kap. 5) festzulegen.

MACAN (1958) weist auf die Inhomogenität des Bachbenthals und die daraus resultierende Begrenzung der Anwendbarkeit quantitativer Methoden hin.

Tab. 7 zeigt die Ergebnisse von 15 Proben, Methode SCHRÄDER (1932) aus einem Kleinareal des Reg. Das Beispiel bestätigt, daß wir mit dieser wie mit ähnlichen Methoden durchaus Größenordnungen der Gesamt- "Biomasse" ("standing crop") erkennen können. Bei Anwendung gleicher Methoden in verschiedenen Bächen und Bachbereichen sind produktionsbiologische Vergleiche möglich. Schon bei einer Aufgliederung in grobe taxonomische Gruppen ergeben sich jedoch Streuungen, für die nicht a priori vorwiegend Zufallsfehler verantwortlich zu machen sind. Wir beobachteten z.B. auf angeströmten Luvseiten eine Konzentrierung von Simulienlarven, oft in Form dichtbesetzter schmaler Säume. In Zentimeter-Distanzen vorliegende Strömungs-, Licht- und Substrat-Unterschiede sind im Freiland meßtechnisch nicht erfaß-

Tab.7 Lauter, Reg, Apr. 62. Quantitative Proben nach SCHRÄDER (1932), entnommen aus einem lotischen Areal von 2,1 m². Substrat: Basaltsteine. Strömung 3 cm über Substrat: 0,50 - 0,70 m/s.

Probe Nr.	Größte Projektion (cm)	Fläche (cm ²)	Ind.-Zahl berechn. abs. auf 1 m ²	Prozentuale Anteile								
				Chiron.	Simul.	Eph. Trich. Plecop. Col. Amph.						
1	14,5	12,0	174,0	63	3621	77,8	6,3	14,3	1,6	0,0	0,0	0,0
2	11,0	10,5	115,5	45	3896	42,2	55,6	2,2	0,0	0,0	0,0	0,0
3	13,5	13,0	175,5	37	2108	70,3	0,0	21,6	8,1	0,0	0,0	0,0
4	18,0	15,0	270,0	63	2333	50,8	12,7	25,4	6,3	0,0	1,6	3,2
5	30,0	19,0	570,0	327	5736	20,5	73,7	5,5	0,3	0,0	0,0	0,0
6	22,5	15,0	337,5	80	2370	17,5	15,0	65,0	1,3	0,0	0,0	1,3
7	19,0	14,0	266,0	69	2594	60,9	23,2	5,8	4,3	1,4	0,0	4,3
8	18,0	14,0	252,0	100	3968	73,0	16,0	10,0	1,0	0,0	0,0	0,0
9	14,0	12,0	168,0	50	2976	66,0	0,0	28,0	4,0	0,0	0,0	2,0
10	18,0	15,0	270,0	66	2445	80,3	4,5	6,1	4,5	0,0	0,0	4,5
11	14,5	13,5	195,8	47	2437	40,3	29,8	23,4	0,0	2,1	0,0	0,0
12	26,0	23,0	598,0	152	2541	50,6	38,1	9,2	0,7	0,0	0,7	0,7
13	15,0	12,0	180,0	45	2502	91,1	4,4	4,4	0,0	0,0	0,0	0,0
14	10,0	8,0	80,0	29	3625	62,1	17,2	10,3	0,0	3,4	3,4	3,4
15	13,0	13,5	243,0	42	1720	66,7	9,5	7,1	9,5	2,4	0,0	4,8

Summe der erfaßten Projektionsflächen: 3895 cm². - Summe der erfaßten Individuen: 1215;
 berechnet auf 1 m²: 3119. - Arithmetisches Mittel der auf 1 m² berechneten Individuen-
 zahlen: 2992.

bar. Eine Mittlung der Steinbesiedlungs-Werte oder Umrechnung auf willkürlich gewählte Flächeneinheiten verdeckt die tatsächliche Raumverteilung.-

Die Zahl verschiedener Variationsformen der Standortbedingungen innerhalb des Bachbenthals wird erhöht durch wechselseitige Kausalverknüpfungen der Faktoren. In Abb. 11 wird versucht, die Struktur der Beziehungen von Licht, Strömung und Substrat untereinander und zu weiteren Faktoren darzustellen.

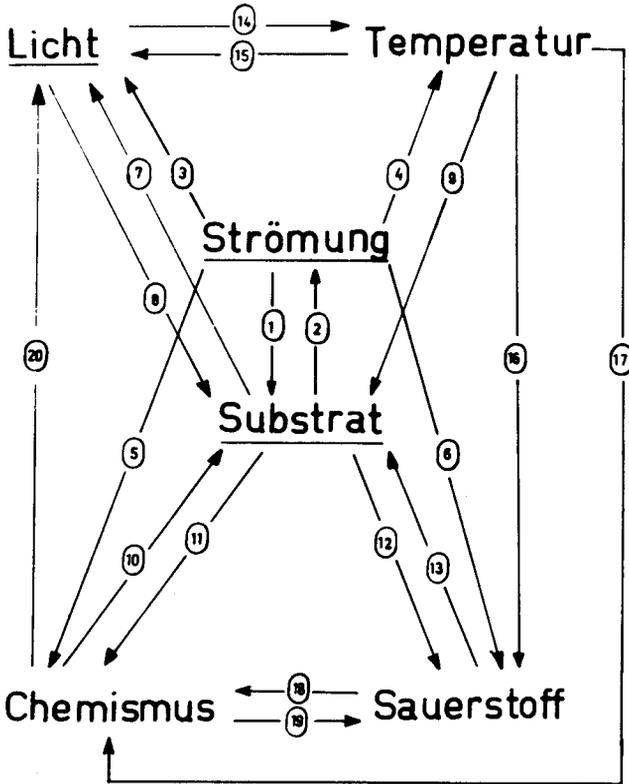


Abb. 11 Korrelative Beziehungen abiotischer Faktoren des Bachbenthals. Erläuterungen s.S. 27.

'Chemismus' (des Wassers) könnte noch weiter differenziert werden; hier ist nur der Sauerstoff unter Berücksichtigung seiner besonderen Bedeutung für die Bachtiere (vgl. Kap 5) hervorgehoben. Unter 'Substrat' werden alle Ausbildungen der Bachsohle verstanden, an denen tierische Besiedler zu finden sind, also auch Pflanzen (Phalaris, Fontinalis, Grünalgen usw.).

Die Strömung beeinflusst (1)⁺ das Substrat: Transportwirkung, Abschleifen (Glättung) von Oberflächenrauigkeiten, Sedimentationen; auch pflanzliches Substrat ist strömungsbhängig (vgl. GESSNER 1955). Das Substrat bestimmt aber auch seinerseits die Strömungsverteilung (2): Ausbildung von Strömungsschatten an Lee- und Unterseiten von Steinen (vgl. Abb. 1, S. 3) oder im Innern z.B. eines Fontinalis-Büschels. - Die im Freiland praktisch immer turbulente Strömung bewirkt eine ständige Durchmischung des Wasserkörpers und damit die Unterdrückung der Ausbildung von vertikalen oder horizontalen Temperaturgradienten in Kleinarealen: (4), (5) und (6), außerdem auch die Lösung von Stoffen (5) und die Anreicherung mit Luft-sauerstoff (6). Der Chemismus ist substratabhängig (11), im besonderen auch der Sauerstoff steht in Wechselbeziehung zum Substrat (12), (13): Faulschlamm, Sauerstoffzehrung, Oxydations- und Reduktionsprozesse (18), (19), die wiederum temperaturabhängig verlaufen (16), (17): Sättigungswert, Reaktionsgeschwindigkeit. Auch das Auftreten von pflanzlichem Substrat ist von Temperatur (9) und Chemismus (10) abhängig; es beeinflusst seinerseits (Atmung, Assimilation) den Chemismus (pH, Leitwert) und den Sauerstoffgehalt (11), (12), vgl. Tab. 2 und Tab. 3.

Einige Beziehungen des Lichtes in diesem Faktorenkomplex sind evident: zu (7) vgl. Abb. 1, zu (8) und (14) vgl. Tab. 2 und Tab. 3. Ferner wird die Lichtintensität an einem gegebenen Punkt der Bachsohle durch die Strömung beeinflusst (3):

⁺ Die in Klammern gesetzten Zahlen entsprechen den Nummern der Pfeile in Abb. 11.

eine bewegte Wasserfläche (Kräuselung, Wellen- und Gischtbildung) weist höhere Reflexionswerte auf als eine glatte (ÄNGSTRÖM 1925, DIRMHIRN 1953, GRIESSEIER 1952, 1953). Die Extinktion wird (15) von der Wassertemperatur beeinflusst (vgl. LAUSCHER 1955); außerdem wirkt der Chemismus (20) auf Intensität und Spektralzusammensetzung des Lichtes (vgl. LAUSCHER, l.c., SAUBERER & RUTTNER 1943).-

- . -

So geben die vorstehenden Abschnitte des Kap. 4.1 Einblicke in das Gefüge der Kausalbeziehungen und belegen damit die Relevanz der in Kap. 1 und Kap. 2 dargelegten Problemstellung. Zugleich werden auch die Grenzen sichtbar, die der Analysierbarkeit von Verteilungsphänomenen gesetzt sind, sofern sich die Untersuchung auf vorgegebene Sachverhalte im Freiland beschränkt. - Es ist ferner die Möglichkeit einer Beeinflussung des Freilandbildes der Besiedler-Verteilung durch biotische Beziehungen (inter- und intraspezifische Relationen, Raumkonkurrenz, trophische Abhängigkeit) nicht auszuschließen (vgl. Kap. 5).

Es ergibt sich also als Notwendigkeit für weitergehende Analysen:

- 1.) experimentelle Bedingungen zu schaffen, unter denen der Faktorenkomplex in einzelne meß- und reproduzierbare Bestandteile zerlegt wird;
- 2.) das Verhalten einzelner Arten gegenüber Einzelfaktoren zu prüfen.

4.2 Labor- und Feldexperimente

Die bisher entwickelten Methoden reichen keineswegs aus, eine einzelne Spezies auf jeden Faktor oder einen einzelnen Faktor auf jede Spezies vollkommen durchzuprüfen. Für analysierbare Detailprobleme wählte ich deshalb im Rahmen der vorliegenden Arbeit drei Arten aus, die ebenso kommun wie morphologisch und in ihrer "ökologischen Konstitution" markant verschieden sind. Dabei ließ ich mich leiten von deren Beziehung zu dem auffälligsten Faktor des Fließwassers, der Strömung.

Die übliche Terminologie (vgl. NAUMANN 1931, AMBÜHL 1959) unterscheidet in Bezug auf diesen Faktor drei Anpassungsstufen: 1) "rheophil", 2) "rheobiont", 3) "rheosten". Aus dem Artenspektrum der Lauter wäre unter 1) Gammarus pulex (L.) einzuordnen, unter 2) Baetis rhodani (PICT.) und unter 3) Epeorus assimilis ETN.

Diese Etikettierung der Arten unter Berücksichtigung eines Faktors ist freilich wiederum nur als 'Klassifizierungs-Hilfsmittel' zu verstehen und erlaubt nicht, die Stellung dieser Formen in "einer Art 'natürlichem System' ökologischer Beziehungen" (HARTMANN 1956, p. 30) hinreichend zu kennzeichnen.

Alle drei Arten erwiesen sich unter 'ökologischen Bedingungen' (vgl. SCHERER 1965) als lichtscheu.

In zwei Fällen (G. pulex und E. assimilis) werden Substratabhängigkeiten demonstriert; Experimente an B. rhodani geben Aufschlüsse über die ökologische Relevanz des photonegativen Verhaltens.

4.21 Gammarus pulex (L.)

Dieser in europäischen Bächen so gewöhnliche Amphipode ist in seiner Verbreitung keineswegs auf Fließgewässer beschränkt.

Er "findet sich in allen möglichen Gewässern, im Fluß, Bach, Teich, am Seeufer usw., zeigt indessen doch eine Vorliebe für mäßig fließendes Wasser. Die Gründe dafür sind unklar. Eine physiologische Notwendigkeit, sich strömendem Wasser auszusetzen, besteht jedenfalls nicht" (AMBÜHL 1959, p.179).

In Aquarien mit stehendem Wasser, ohne Wassererneuerung und ohne Sauerstoffzufuhr, haben wir G. pulex über mehrere Monate gehältert, wobei auch Fortpflanzung zu beobachten war. Bei gerichteter Wasserbewegung stellt er sich positiv rheotaktisch ein. Er schwimmt und kriecht gegen die Strömung, scheint jedoch schon bei niedrigen Geschwindigkeiten um 10 cm/s nach einigen Minuten zu 'ermüden' (s. Kap. 5) und wird an die Auslaufgitter der Rinnen getrieben. Bei gerichteter Strömung von nur 5 bis 10 cm/s war G. pulex (wenn keine Möglichkeit gegeben war, strömungsgeschützte Stellen aufzusuchen) nicht länger als 2 bis 3 Tage am Leben zu halten.

Hinsichtlich der verteilungsbestimmenden Faktoren liegen einige sehr knappe Angaben von DORIER & VAILLANT (1953/54) vor. Die Autoren teilen folgende Werte mit:

1. "Vitesse minimum du courant supporté"	10 cm/s
2. "Vitesse maximum du courant supporté"	40 cm/s
3. "Vitesse maximum du courant qui peut être remonté"	44 cm/s
4. "Vitesse du courant auquel les sujets résistent au moins pendant une minute avant être entraînés"	99 cm/s

Die beiden ersten Werte wurden aus Freilandbeobachtungen abgeleitet, die beiden letzten experimentell in einem "chenal en ciment" ermittelt. Weitere Angaben fehlen.

Ausgehend von unseren Freilandbeobachtungen (s. Abschn. 4.12) führten wir Versuche durch, die Aufschlüsse über die Resistenz von G. pulex (subsp. fossarum) gegenüber mittleren Durchflußgeschwindigkeiten in Abhängigkeit von typisiertem Bo-

densubstrat geben. In Vorversuchen hatte sich gezeigt, daß G. pulex auch gegen Strömungsgeschwindigkeiten von 40 cm/s noch anschwimmen kann: dies jedoch nur für einige Sekunden, dann treibt er ab. Erhält er Substratberührung, legt er sich bei Geschwindigkeiten über ca. 15 cm/s auf die Seite und vermag sich dann in engem Kontakt mit dem Substrat bei Retentionsmöglichkeiten (rauer Untergrund) vorwärts zu schieben.

Abb. 13 zeigt die Ergebnisse einer Serie von 9 Einzelversuchen, die folgendermaßen aufgebaut waren: In der 6-m-Versuchsrinne (s. SCHERER 1965) wurden 3 Durchflußgeschwindigkeiten mit 3 verschiedenen Ausgestaltungen des Gerinne-Bodens kombiniert: 1. Glas, 2. Bodenplatten mit aufgeklebtem Sand (0,5 mm Ø Korngröße), 3. Bodenplatten mit aufgeklebtem Sand und Kies (Abb. 12). Nach jeweils 30 Minuten wurden die an das Rinnenende (Distanz 5 m) abgetriebenen Versuchstiere gezählt. Die Beleuchtung war in allen Fällen gleich (ca. 14000 Lux über der Bodenfläche, OSRAM-Konzentrallampen). Die im Versuchsraum verbliebene Zahl von Tieren benutzte ich als Maß der Strömungsresistenz (Ordinate in Abb. 13).

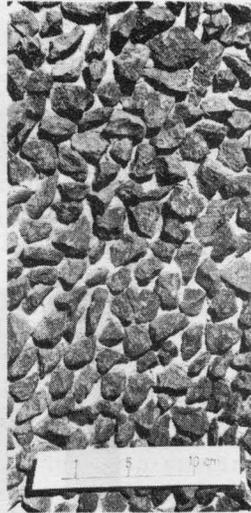


Abb. 12
Kies-Substrat

Die Ergebnisse zeigen: Die Erhöhung der Durchflußgeschwindigkeiten ergab nur bei glattem (Glas-) Bodensubstrat eine deutliche Relation zur Anzahl abgetriebener Tiere. Bei 'Sand'- und 'Kies'-Boden beantworten die Versuchstiere die Erhöhung der mittleren Strömungsgeschwindigkeit durch engeren Kontakt mit dem Substrat (Seitenlage, Kriech- statt Schwimmbewegung) bzw. durch zusätzliche Nutzung der geringvolumigen Strömungsschatten im Falle 'Kies'.

G. pulex

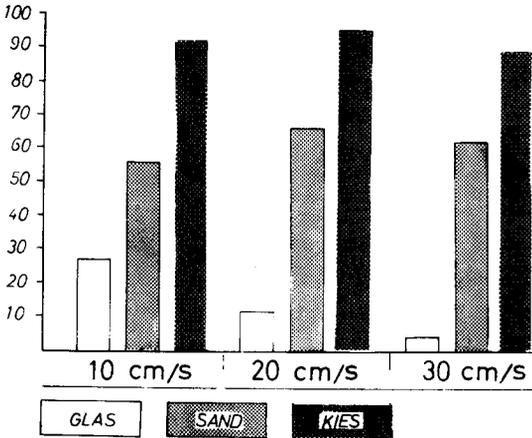


Abb. 13 Einfluß verschiedener Bodensubstrate auf die Resistenz gegenüber verschiedenen mittleren Strömungsgeschwindigkeiten.

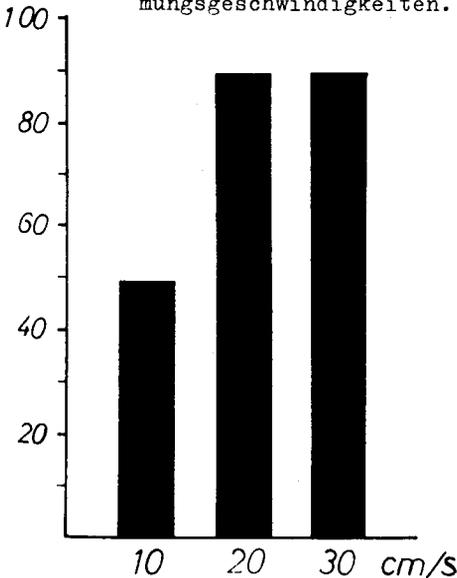
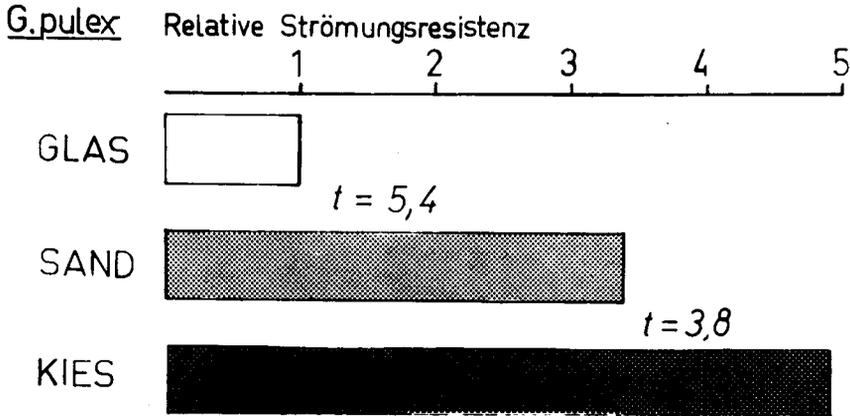


Abb. 14 Einfluß von Typsteinen (26 % der Glasbodenfläche bedeckend) auf die Strömungsresistenz.

Dasselbe Verhalten war zu beobachten, wenn der Gerinneboden mit Typsteinen ausgelegt wurde: bei Erhöhung auf 20 und 30 cm/s verblieb ein größerer Teil der Tiere im Strömungsschatten der Steine (Abb. 14; vgl. Abb. 17). Versuche mit 40 cm/s oder höheren Werten waren in unserer Versuchsanordnung nicht möglich: ein Teil der Tiere wurde dann vom Startort am oberen Teil der 5-m-Strecke direkt bis zum Rinnenende abgetrieben, ohne daß Substratberührung stattfand. In Abb. 15 fassen wir die Ergebnisse von 15 Einzelversuchen (10 bis 30 cm/s) an 1750 Ver-

suchstieren zusammen, wobei die bei Glas gefundene Strömungsresistenz gleich 1 gesetzt ist[†].



15 Einzelversuche
1750 Versuchstiere

Abb. 15 Relative Strömungsresistenz von G. pulex.

Es ist bis heute nichts über Strömungsrezeptoren bei Fließwasser-Invertebraten bekannt. Daß G. pulex über ein empfindliches Strömungssensorium verfügt, wird durch Beobachtungen des Verhaltens nahegelegt. Abb. 16 und Abb. 17 illustrieren zwei typische Verhaltensweisen.

Abb. 16 zeigt die Strömungsverteilung in einem offenen Rechteck-Gerinne. In dem von den unteren Seitenkanten gebildeten Winkel überschneiden sich die in Wandnähe (vgl. Abb. 19) verminderten Strömungswerte von Boden und Seitenflächen.

[†]Die statistische Prüfung der gefundenen Unterschiede erfolgte (hier wie in Abb. 23) nach $t = \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}{\sqrt{\sigma_{\bar{x}_1}^2 + \sigma_{\bar{x}_2}^2}}$ mit dem Sicherheitskriterium $t \geq 3$.

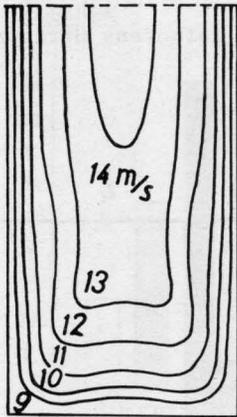


Abb. 16 Isotachen im
Rechteck-Gerinne
(aus PRANDTL 1960)

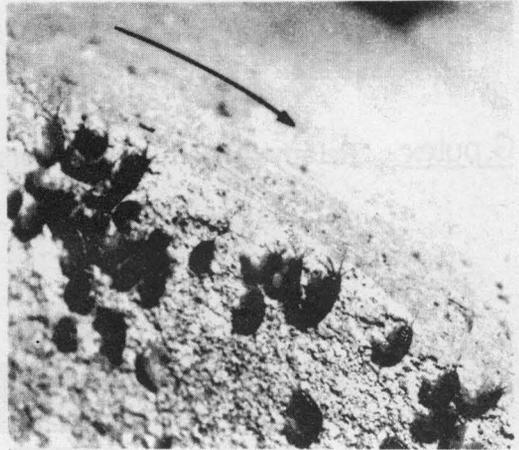


Abb. 17 G. pulex, Verteilung
an einem Typstein, s.
Text. Pfeil = Strömungsrichtung

In diesem strömungsmäßig günstigen Bereich ist oft eine starke Konzentrierung aufwärtswandernder G. pulex zu beobachten. Die Verteilung in Abb. 17 entstand folgendermaßen: ein Typstein wurde mit einer Seitenfläche eng an die Gerinnewandung angelegt, die Strömung zwischen der Gerinnewand und Steinseitenfläche durch Abdichtung auf Werte unter 10 cm/s vermindert. Bei 25 cm/s über der Steinoberfläche (der Pfeil kennzeichnet die Strömungsrichtung) drangen die Tiere genau bis zur Kante Seitenfläche/Oberfläche vor, nur der Kopfteil mit Antennen ragte in die stärkere Strömung. -

Sehen wir bisher auch keine morphologische Anpassung an die Strömung und keine "physiologische Notwendigkeit, sich strömendem Wasser auszusetzen" (AMBÜHL, l.c.), so doch die Fähigkeit, im Fließwasser zu existieren, gewährleistet durch substratbedingte Inhomogenitäten des Bachbenthals und ethologische Merkmale, die diese Gegebenheiten zu nutzen erlauben.

4.22 Epeorus assimilis ETN.

"Der ganze Körper und die Beine sind stark abgeplattet.



Abb. 18 Epeorus assimilis (links) und Baetis rhodani

Die eiförmigen Kiemenblätter liegen an der Unterseite des Abdomens wie Dachziegel übereinander und schmiegen sich ganz der Unterlage an. Infolge dieser sekundären Funktion, zugleich als Anheftungsorgane zu wirken, werden diese Kiemen auch niemals wie bei den nahe verwandten Ecdyonurus- und Heptagenia-Larven lebhaft hin- und hergeschlagen "(SCHOENEMUND 1930, p.77). Das Fehlen von Ventilationsbewegungen der Kiemen macht E. assimilis zu einem rheostenen, nämlich atmungsphysiologisch auf Strömung (Gasaustausch) angewiesenen Organismus im Sinne von AMBÜHL (1959).

Seit STEINMANN (1907) wird dorsoventrale Abflachung als Merkmal einer Anpassung an das Leben in der Strömung angesehen. PRANDTL hatte 1904 das Phänomen der Grenzschichtbildung entdeckt: die Tatsache, daß an der Oberfläche eines angeströmten Körpers die Strömung durch Reibungskräfte abgebremst wird (Abb. 19). Erstaunlicherweise blieb dieser Gesichtspunkt bis AMBÜHL (1959) von limnologischer Seite unbeachtet. Bis heute sind die in der Grenzschicht vorliegenden physikalischen Gegebenheiten nicht als völlig geklärt zu betrachten (vgl. SCHLICHTING 1958). Aber es kann nicht bestritten werden, daß der Anpassungswert dorsoventraler Abflachung nur unter Berücksichtigung der Grenzschicht diskutiert werden kann (s. Kap. 5).

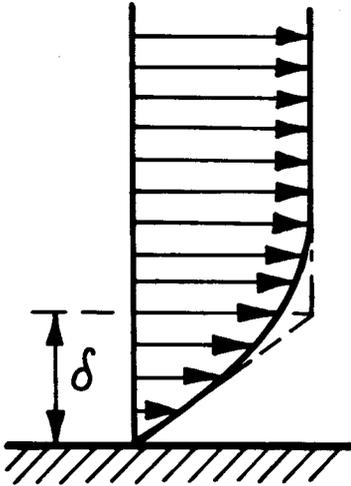


Abb. 19 Grenzschicht-Ausbildung längs einer angedrängten Platte (aus PRANDTL, 1960).

AMBÜHL (l.c., p.159) bemerkt zu Epeorus sp. (?): "Im Fließwasseraquarium vermag diese Larve mühelos an den glatten Glaswänden umherzulaufen. Ähnlich wie Rhithrogena kann sie sich dabei mit Hilfe ihrer gesamten Körperunterseite, wozu auch die Kiemen zu rechnen sind, ansaugen. Gerade so wichtig wie die eigentliche Saugwirkung erscheint uns indessen die Möglichkeit, sich derart dicht an die Unterlage anzuschließen, daß jegliche Strömung unter der Körperunterseite hindurch unterbleibt. Auf diese Weise kann das Tier nicht

angehoben werden; es lebt gewissermaßen u n t e r (nicht nur i n) der Grenzschicht. Das wird auch mit ein Grund sein, weshalb sich diese verhältnismäßig großen, freilich auch sehr flachen Larven sogar im reißenden Bergbach inmitten schießender Strömung halten können."

In unseren Freilandbeobachtungen war die Konzentrierung der Larven auf Stellen stärkerer Strömung augenfällig. Bei Beobachtungen an E. assimilis in der Miniatur-Plexiglasrinne (s. SCHERER 1965) schien sich zunächst auch zu bestätigen, daß diese Art imstande ist, sich an der glatten Plexiglaswand zu halten. Die Beobachtung unter dem Binokular ergab aber folgendes. In der Rinne waren zuvor Larven von Brachycentrus spec. (Trichopt.) gehältert worden. Diese hatten feine (mit unbewaffnetem Auge schwer erkennbare) Gespinnstfäden an die Rinnenwand geheftet. I n d i e s e F ä d e n, die sich durch hohe Reißfestigkeit aufzeichneten, h ä n g t e n s i c h d i e Epeorus - L a r v e n m i t i h r e n P r a e t a r s a l - Z ä h n c h e n e i n. Soweit mir bekannt ist, wurde der auf-

fällige Kamm feiner Zähnchen (an den Praetarsen von Vorder-, Mittel- und Hinterbeinen vorhanden) in seiner Funktion als Retentionsorgan bisher übersehen.

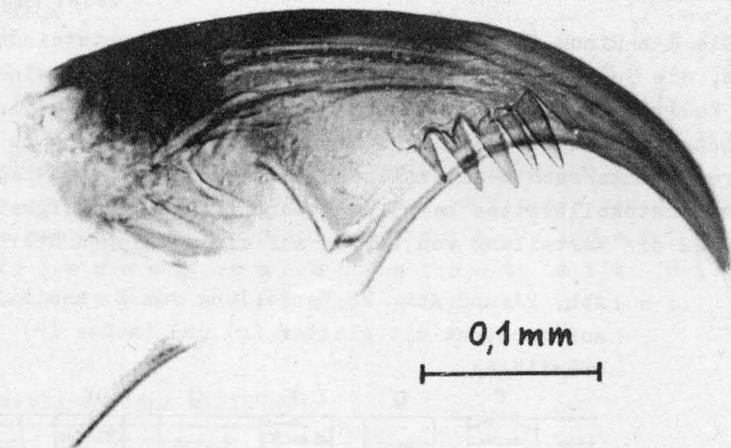


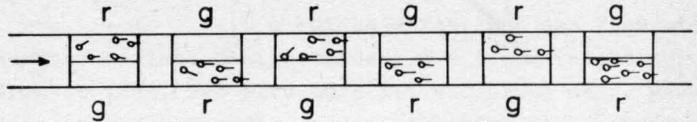
Abb. 20 Epeorus assimilis, Praetarsus

Bei Lokomotion 'hangelten' sich die Larven von Faden zu Faden. Gelang eine solche Verankerung der Tarsen nicht, wurden die Tiere auch bei sehr niedrigen Strömungsgeschwindigkeiten von 1 bis 2 cm/s fortgespült. Das Abtreiben erfolgt gewöhnlich in einer merkwürdig starren, dorsalwärts leicht durchgekrümmten Körperhaltung mit abgespreizten Beinen. Die Larven geraten dabei in 'looping'-ähnliche Bewegungsfolgen, nur selten unterbrochen von Schwimmbewegungen mit Hilfe synchroner Kontraktionen der Extremitäten, wodurch eine Verfrachtung jedoch nicht verhindert wird. Die 'looping'-Bewegungsform erscheint mir insofern 'sinnreich', als sich hierdurch die Chance für eine erneute Anheftung während des Transportes gegenüber einem geradlinigen Abtreiben erhöht. Jede greifbare Möglichkeit für eine Verankerung wird sofort genutzt. - Es ist ferner zu beob-

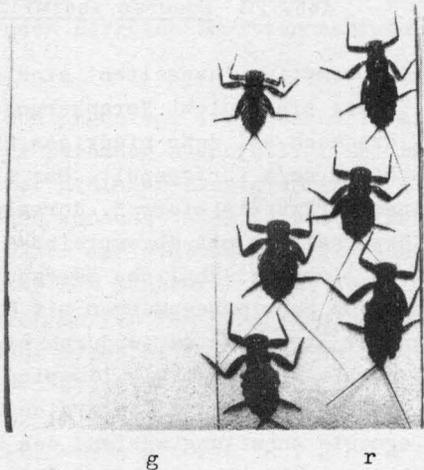
achten, daß sich die Tiere umso dichter an das Substrat drücken, je höher die Strömungsgeschwindigkeit ist - ein Verhaltensmerkmal, das sich bei vielen Fließwasserarten (so in ganz ähnlicher Form auch bei G. pulex und B. rhodani) findet und dessen Wert für die Nutzung der Grenzschicht bei der stark abgeflachten E. assimilis besonders augenfällig wird.

Die 1-m-Rinne (s. SCHERER 1965) wurde mit Zementsteinen ausgelegt, die jeweils über die Hälfte der Oberfläche mit einer glatten Zellophanfolie beklebt waren, und zwar (um eventuelle asymmetrische Strömungsverteilungen im Querprofil der Rinne zu kompensieren) links/rechts-alternierend. Abb. 21 zeigt die Wiedergabe eines Protokollblattes bei 5 cm/s Durchflußgeschwindigkeit, Abb. 22 die Verteilung von Larven auf einem solchen Stein.

Abb. 21 und Abb. 22 Verteilung von E. assimilis auf Substrat mit glatter (g) und rauher (r) Oberfläche



Gelangen die Larven an die Grenze rauh/glatt, führen sie 'haltsuchend' rudernde Bewegungen mit den der glatten Seite zugewandten Extremitäten aus, sofern sie sich mit den übrigen Tarsen an der Zementoberfläche festhaken können. In diesem Fall, bei körniger Substratoberfläche, treten nur die Klauenspitzen in Funktion.



Eine Saugwirkung von Körperunterseite und Kiemenapparat konnte ich bei E. assimilis nicht feststellen. Wahrscheinlich beziehen sich die AMBÜHL'schen Beobachtungen auf E. alpicola (ETN.), deren erstes Kiemenpaar, morphologisch ähnlich wie bei Rhithrogena semicolorata CURT. ausgebildet, an einen Saugapparat denken läßt.

Nach unseren Befunden kann die Körperplattung von E. assimilis im Hinblick auf Strömungsschutz (Grenzschicht, Vergrößerung der Adhäsionsfläche) erst dann wirksam werden, wenn als *conditio sine qua non* die Möglichkeit einer Verankerung am Substrat mit Hilfe der Praetarsen gegeben ist.

4.23 Baetis rhodani (PICTET)

Die Larven der Gattung Baetis mit stromlinienförmigem, geringen hydraulischen Widerstand bietendem Körperbau (vgl. Abb. 18, S. 35) stellen die Dominanten der Ephemeropteren-Fauna steiniger Fließgewässer. In Mitteleuropa ist B. rhodani (PICT.) als häufigste Art dieser Gattung anzusehen (ULMER 1929).

Der Bestimmungsschlüssel von MACAN (1961) macht B. rhodani von der zweiten Baetis-Art des Breitenbachs (s.S. 7), B. vernus, eindeutig unterscheidbar. In Übereinstimmung mit den Untersuchungsergebnissen von THORUP (1963) und BOHLE (1962, mündliche Mitteilung) fanden wir ab Mitte August nur rhodani-Larven. (Nach noch unveröffentlichten Untersuchungen von BOHLE verläuft die Embryonalentwicklung von B. vernus mit einer Diapause).

Die strömungsbedingte Verteilung im Bach wurde folgendermaßen erfaßt: 35 Typsteine, auf 5 Strömungsklassen verteilt, wurden in einem Abschnitt von ca. 40 m Länge des Breitenbachs

deponiert. Es wurde darauf geachtet, daß alle Steine bei jeder Durchzählung gleichen Lichtbedingungen (unbeschattet) ausgesetzt waren. Vom Ufer aus (Bachbreite ca. 40 bis 80 cm) wurden die Larven ohne Steinentnahme mit Hilfe eines Handzählwerks ausgezählt. Abb. 23 zeigt die Ergebnisse von 30 Zählungen vom 17.8. bis 10.9.1963, bei denen 9673 Individuen erfaßt wurden. Die Steine wirkten nahezu 'selektiv', d.h. es waren darauf sehr selten vereinzelte Exemplare anderer Arten der Breitenbachfauna (vgl. MÜLLER, im Druck) festzustellen.

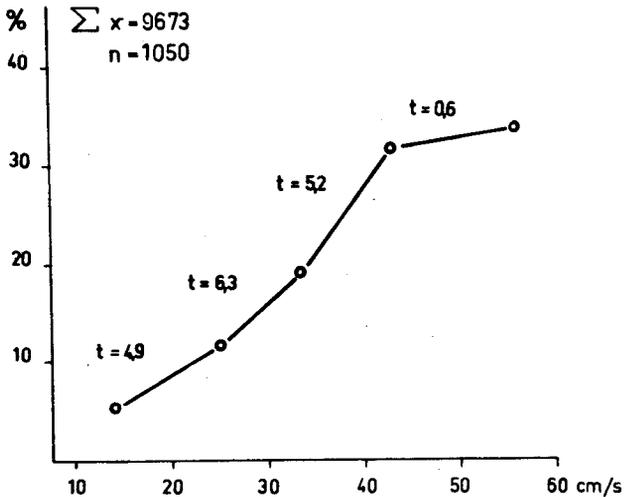


Abb. 23 Strömungsbedingte Verteilung von B. rhodani, in Prozentanteilen von 9673 Individuen. t-Werte siehe S. 33 .

Es ist eine direkte Abhängigkeit der Individuendichten von der Strömung zu erkennen. Der schwache Anstieg bei Werten über 50 cm/s ist statistisch nicht mehr gesichert (s.S. 33). Interessanterweise lagen im Breitenbach, der sich während der Untersuchungszeit durch eine sehr gleichmäßige Wasserführung auszeichnete, die höchsten Punktmeßwerte an der Bachsohle bei 70 bis 80 cm/s. Man gewinnt den Eindruck, daß die Larven mit ihren Strömungsansprüchen offenbar sehr gut in das gegebene Strömungsspektrum des Baches 'eingepaßt' sind. -

Über das photophobische Verhalten von B. rhodani wurde bereits einiges mitgeteilt (SCHERER 1962, 1965). In Laborversuchen konnten wir feststellen, daß durch Erhöhung des CO₂-Gehaltes auf Werte, die über die in der Natur anzutreffenden wesentlich hinaus gehen, eine Aufhebung der Photophobie erfolgt (SCHERER 1965). Abb. 24 und Abb. 25 zeigen Verteilungsbilder aus fortlaufenden Versuchsreihen. Mit sinkendem CO₂-Gehalt steigt der Anteil der Tiere auf beschatteten Flächen (und umgekehrt, vgl. SCHERER 1965).

In Abb. 25 wurde ein Umschlagpunkt bei ca. 25 mg/l erfaßt; als Höchstwert in Oberflächengewässern ist nach HÖLL (1958) 15 mg CO₂/l anzusehen. Durch Einleiten von reinem Sauerstoff konnte der O₂-Sättigungswert um das Dreifache überschritten werden (Abb. 24). Dabei scheint das Verhalten der Larven nicht von der Relation O₂ / CO₂, sondern allein vom CO₂-Gehalt gesteuert zu werden.

Durch Freilandversuche in mehrfach abgewandelter Form konnten weitere Aufschlüsse über die ökologische Relevanz des Verhaltens zum Licht erhalten werden.

So wurden z.B. Eternit-Rinnen in den Bach eingebaut, in die Typsteine so eingepaßt waren, daß quer über deren Oberfläche

Abb. 24 und 25 B. rhodani, Einfluß von CO₂ auf die Hell/Dunkel-Verteilung, Protokoll-wiedergaben. O₂ gemessen nach WINKLER-OHLE, CO₂ nach DIN 8705. Gepuffert mit Na₂CO₃. Beschattete Versuchsfelder (schraffiert) ca. 10 Lux, beleuchtete Felder ca. 800 Lux (OSRAM HMT 200). Kreisdarstellungen: prozentuale Anteile hell/dunkel-verteilter Versuchstiere.

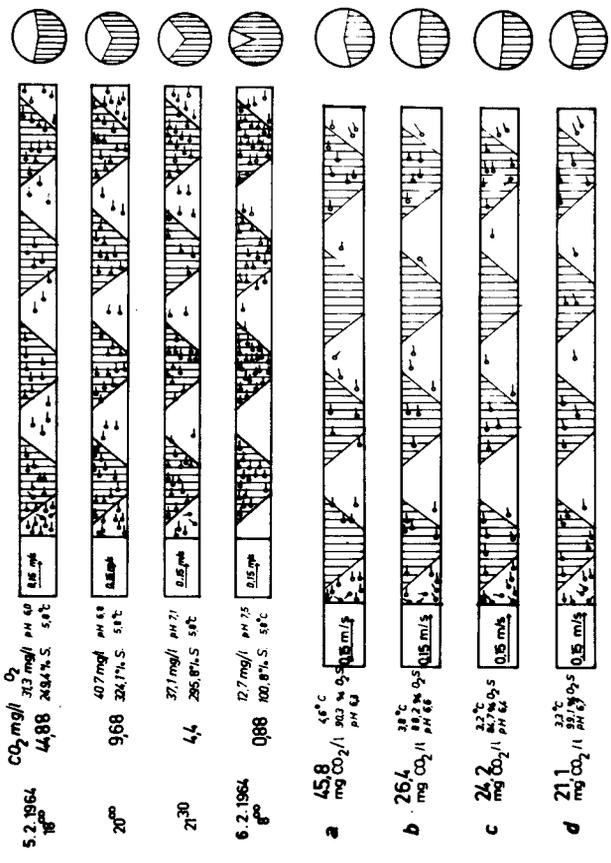


Abb. 24
Versuch vom 5.2.
bis 6.2.1964

Abb. 25
Versuch vom 14.2.1964
a = 16.00, b = 16.30,
c = 16.45, d = 17.15 Uhr.

In beiden Versuchen gleiches und homogenes Bodensubstrat: aufgeklebter Sand, Korngröße 0,5 mm Ø.

gleiche Strömungsbedingungen vorlagen. Zwischen Rinnenwand und Steinseitenfläche verblieb auf beiden Seiten ein beschatteter Zwischenraum von ca. 3 mm. In der Mittagssonne warf die südliche Rinnenwand einen scharf umgrenzten Schlagschatten auf die Steinoberflächen. Tab. 8 enthält Auszählungen von rhodani-Larven, jeweils 14.00 Uhr; d = beschatteter, h = besonnener Teil der Steinoberflächen.

Tab. 8

B. rhodani, Breitenbach, Sept. 1962

Lichtbedingte Verteilungen auf partiell beschatteten Typsteinen (20 - 30 cm/s). RF = auf die Flächenrelation berechnete Werte.

abs.		RF		abs.		RF	
d	h	d	h	d	h	d	h
59	: 6	23	: 1	11	: 1	25	: 1
78	: 14	13	: 1	30	: 7	10	: 1
29	: 1	67	: 1	138	: 40	8	: 1
14	: 3	11	: 1	35	: 7	12	: 1
61	: 3	47	: 1	80	: 16	12	: 1

Hieraus sind zwar einige Größenordnungen von lichtbedingten Verteilungen abzulesen. Die so ermittelten quantitativen Relationen sind jedoch 1.) rechnerisch abhängig von der Gesamtindividuenzahl pro Stein, 2.) ist diese - außer von der Strömung - von dem Lichtverlauf bis zum Auszählungszeitpunkt abhängig (vgl. Abb. 26).

Beispiele für unterschiedliche Individuendichten auf besonnenen und beschatteten Typsteinen gleicher Strömung wurden bereits an anderer Stelle gegeben (SCHERER 1965).

Davon ausgehend, daß die Lichtbedingungen im Rahmen des Tag/Nacht-Wechsels festgelegten Änderungen unterliegen, führ-

te ich 1962 und 1963 Kontrollen der Individuenzahlen auf Steinoberseiten zu verschiedenen Tageszeiten durch.

Tab. 9 Anzahl B. rhodani auf Steinoberseiten (V = 30 - 35 cm/s) Breitenbach, Sept. 1962. SA, SU: Sonnenauf-, Sonnenuntergang, BG: s. S. 10.

		Stein Nr.					Summe 1 bis 5
		1	2	3	4	5	
14.9.62							
BG 1	14.00	4	3	4	6	9	26
	19.45	78	59	42	83	53	315
	24.00	115	64	72	142	73	466
<hr/>							
15.9.62							
BG 4	10.30	6	1	11	2	14	34
	12.30	5	4	10	9	12	40
SU -	18.45	11	17	49	53	37	167
	19.45	82	59	66	107	51	365
	24.00	91	62	71	113	50	387
<hr/>							
16.9.62							
SA -	6.00	50	45	64	73	50	282
BG 8	14.00	45	60	25	70	48	248
<hr/>							
17.9.62							
BG 4	14.00	3	3	19	4	22	51
	22.00	41	22	74	79	41	257
<hr/>							
18.9.62							
BG 8	14.00	20	19	64	77	59	239
<hr/>							

Die Nachtzählungen führte ich bei Taschenlampenlicht mit Rotfilter aus. Die Auszählung eines einzelnen Steines beanspruchte jeweils nur bis zu einigen Minuten. Es liegen keine Anzeichen dafür vor, daß Auszählungszeit und Reaktionszeit der Tiere in einem solchen Verhältnis stehen, daß hierdurch erhebliche Verfälschungen der Ergebnisse zu erwarten wären.

Die Bewölkungsgrade (BG, s. S. 10) kennzeichnen die mittlere Bewölkung während der Untersuchungszeit. Die 14.00 - Zählung bei dem geringsten Bewölkungsgrad am 14.9. (Tageslichtsumme $275,05 \text{ cal/cm}^2$) erbrachte die niedrigsten Baetis-Zahlen; am 16.9. (TLS $118,58 \text{ cal/cm}^2$) und 18.9. (TLS $137,80 \text{ cal/cm}^2$) war totale Bewölkung (BG 8) gegeben.

Im Jahre 1963 wurden diese Untersuchungen fortgeführt (Tab. 10).

Die Untersuchungstage der Tab. 10 sind nach den registrierten TLS-Werten geordnet. Der Aktinograph stand in 4 km Luftlinienentfernung, am Untersuchungsort befand sich ein Sonnenscheinschreiber nach CABBELL-STOKES. Es ist zu ersehen, daß sich die so registrierten Lichtbedingungen mit bemerkenswerter Genauigkeit in den Baetis - Zahlen widerspiegeln. In diesen Ergebnissen finden wir außerdem, sowohl bei einem Vergleich der 14.00 - Werte wie in der Relation 14.00 : 22.00, den relativ geringsten Lichteinfluß im Bereich 30 - 45 cm/s, der (vgl. Abb. 23) als Strömungsoptimum angesehen werden kann. -

Als sehr geeignet für Freilandkontrollen können aufeinanderfolgende wolkenlose Tage mit ähnlichem, kontinuierlichen Lichtverlauf gelten. Die Möglichkeit hierfür ergab sich in der Zeit vom 13. bis 16.9.1963 (vgl. auch SCHERER 1965). Es wurden fortlaufende stündliche Zählungen von SA bis SU durchgeführt. Bei diesen Zählungen in kurzen Intervallen war es technisch nicht möglich, Strömungskontrollmessungen durchzuführen, ohne die

Tab. 10 B. rhodani, Individuenzahlen auf je 10 Steinoberseiten in 3 Strömungs-
bereichen (360 Einzelzählungen) - Breitenbach 1963.

I = 15 - 30 cm/s, II = 30 - 45 cm/s, III = 45 - 80 cm/s

A, a = 14.00 B, b = 22.00

TLS = Tageslichtsumme, So = Sonnenscheindauer SA bis 14.00 in min.

Dat.	TLS	So		I + II + III		I		II		III		IIa + IIIa	
		A	B	A+B	a	b	a	b	a	b	a	b	
20.8.	116,9	309	441	750	73	152	153	180	83	109			226
23.8.	122,4	242	484	726	69	154	82	153	91	177			173
19.8.	122,4	237	458	695	62	183	101	153	74	122			175
22.8.	166,9	179	500	679	37	178	60	153	82	169			142
21.8.	262,4	151	398	549	27	150	73	130	51	118			124
24.8.	336,0	67	457	524	20	142	20	134	27	181			47
Individuen-Summen		1185	2738	3923	288	959	489	903	408	876			887
Relationen		1 : 2,31			1 : 3,33		1 : 1,85		1 : 2,15				

Baetis-Werte durch Störung der Tiere zu beeinflussen. Die zur Auszählung benutzten 30 Steine waren aber annähernd gleichmäßig wie in Tab. 10 über das Strömungsspektrum von 15 bis 80 cm/s verteilt.

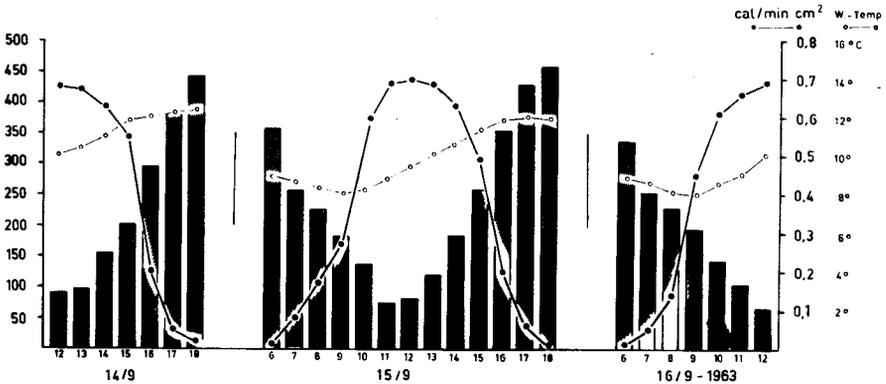


Abb. 26 B. rhodani, Abhängigkeit der Individuenzahlen auf Steinoberseiten vom Lichtverlauf, stündliche Zählungen an wolkenlosen Tagen.

Vergleichen wir zusammenfassend die in Abb. 23 dargestellte Wirkung des Faktors Strömung auf die Verteilung mit dem Einfluß des Faktors Licht, so ergibt sich:

Auf gleichen Substratflächen erfolgt eine Erhöhung der B. rhodani-Individuenzahlen durch steigende Strömungsgeschwindigkeit und durch fallende Lichtintensität, eine Verminderung durch fallende Strömungsgeschwindigkeit und durch steigende Lichtintensität.

5 Diskussion

Ein erster Schritt kausalanalytischer Ökologie ist darin zu sehen, aus der Vielzahl der Außenwelt-Gegebenheiten jene zu isolieren, die für den Organismus wahrnehmbar und relevant sind und erst dadurch zu Faktoren seiner Umwelt werden (vgl. PEUS 1954).

Nicht das Gefälle eines Bachabschnittes wird von seinen Besiedlern perzipiert, beantwortet oder beansprucht, sondern die Strömungsgeschwindigkeit, die ihrerseits außerdem von der Wasserführung und, am jeweiligen Aufenthaltsort der Tiere, von der Ausgestaltung des Bachprofils und der Beschaffenheit der Bachsohle abhängig ist. Im gleichen Sinne ist die Quellentfernung kein ökologischer Faktor, sondern eine physiographische Gegebenheit, die sozusagen einen Rahmen abgibt für die tatsächlich wirksamen Faktoren (s.w.u.).

Wie wir sehen konnten (Kap. 4.1), sind diese Faktoren innerhalb eines gegebenen Bachabschnittes - im gleichen physiographischen Rahmen - sehr variabel. Diese Inhomogenität des "Biotops" manifestiert sich in der komplexen qualitativen Zusammensetzung der Fauna und inhomogenen Verteilung einzelner Arten.

Die Tatsache, daß selbst in einem regulierten Bachabschnitt, der unseren Augen als einheitliche, definierbare "Lebensstätte" erscheinen mag, ein weites Spektrum von Arten verschiedener Umweltansprüche vertreten ist, unterstreicht die Berechtigung der PEUSschen Kritik an der üblichen Verwendung der korrelativen Begriffe "Biotop" und "Biozönose", sofern damit ökologische Kausalbeziehungen gekennzeichnet werden sollen. Diesem Dilemma entgeht man nicht bei dem Versuch, aus diesen Begriffskategorien weitere Termini abzuleiten, wie z.B. "Mikrobiotop", "Mikrobiozönose", "Biotope 1., 2. und 3. Ordnung" (z.B. WILLER 1924, DITTMAR 1955, ALBRECHT 1959) u.ä. In einer ökologischen Analyse kommt es darauf an, die tatsächlichen Umweltansprüche der Arten (gemäß ihrer spezifischen physiologischen, ethologischen und morphologischen Konstitution) zu klären. Diese Ge-

sichtspunkte werden am ehesten mit dem Begriff der "ökologischen Nische" - stets bezogen auf eine einzelne Art - erfaßt (vgl. STRENZKE 1964).

Jeder einzelne Stein lotischer Bereiche bietet hinsichtlich Strömung und Feinstruktur der Oberfläche eine erhebliche Variationsbreite. Wenn man daran geht (GEIJSKES 1935, SCOTT 1958), Besiedler der Ober-, Unter-, Seiten-, Luv- und Leeflächen von Steinen zu unterscheiden - wobei den betreffenden Arten 'Stand'-Orte (Habitats⁺) von wenigen Quadratzentimetern zugeteilt werden, s.w.u. - so nähert man sich hiermit wohl der eigentlichen Problematik, im gleichen Maße wird aber der Begriff "Biotop" an die Grenze seines Aussagewertes geführt.

Einen Wert haben die mit diesen Begriffen erfaßbaren deskriptiven Aussagen insofern, als sie Hinweise sowohl für das Auffinden von Arten wie für kausalanalytische Fragestellungen geben:

Wenn z.B. eine faunistische Bestandsaufnahme ergibt, daß eine Art in den quellnahen Oberläufen von Bächen signifikant häufiger auftritt als in deren Unterläufen, so kann geprüft werden, ob beispielsweise der flächenmäßig höhere Anteil lotischer Bereiche in diesen Abschnitten dafür verantwortlich ist. Ebenso kann diese Verbreitung (tiergeographischer Gesichtspunkt: Gletscherrandart) für Kaltstenothermie sprechen. Wenn man die Temperatur berücksichtigt, ist aber ebenso (s. Abb. 11, S. 26) an erhöhten Sauerstoffbedarf zu denken - dies in Verbindung mit dem Aufenthalt an Punkten höherer Strömungsgeschwindigkeit. Die bisher vorliegenden Untersuchungen lassen eine deutliche Zunahme des Sauerstoffverbrauchs mit steigenden Strömungswerten erkennen, sowohl für die einzelnen Arten wie beim Vergleich verschiedener Arten aus ver-

⁺ Definition des Begriffes "Habitat" (nach TISCHLER 1949, p.3.): "Habitat = Standort innerhalb eines Biotops, an dem eine Tierart regelmäßig anzutreffen ist, weil dort die für sie günstigsten Lebensbedingungen herrschen."

schieden schnell durchströmten Bereichen (FOX & SIMMONDS 1933, FOX, SIMMONDS & WASHBOURN 1935, FOX, WINGFIELD & SIMMONDS 1937, ZAHNER 1959, AMBÜHL 1959).

So bestehen also zweifellos Beziehungen zwischen der Verbreitung und der Verteilung der Besiedler. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit sehen wir ein Beispiel dafür in dem Strömungsverhalten von G. pulex und seiner Verbreitung in fließenden u n d stehenden Gewässern.

Wir stellten den Problemkreis "Verteilung" von vornherein unter den Aspekt: Wirkung a b i o t i s c h e r Faktoren. Ist dies zulässig, oder ist es geboten, den Einfluß biotischer Faktoren (Konkurrenten, Feinde, Nahrung) zu berücksichtigen? Wäre es z.B. so, daß im Breitenbach (Abschn 4.23) irgendeine zweite "lithorheobionte" Spezies die Typsteine besetzte, deren Strömungspräferenzbereich bei 40 bis 50 cm/s beginnt, so könnten wir damit rechnen, daß das Abknicken der B. rhodani-Kurve in diesem Bereich z.B. eine Folge von Raumkonkurrenz ist. Im Grunde ist aber auch in einem solchen denkbaren Falle die Potenz der verschiedenen Arten gegenüber den abiotischen Faktoren entscheidend, da erst bei einer Überlappung eine solche Beeinflussung stattfinden kann. Das gleiche gilt für den Faktor "Nahrung". Da die Organismen nicht 'wissen' können, wo ihre Nahrung zu finden ist, müssen wir voraussetzen, daß die von der Umwelt gegebenen Signale in Form abiotischer "directive factors" (FRY 1947) auf der einen und die entsprechenden morphologisch, physiologisch und ethologisch [±] festgelegten Antworten der Spezies auf der anderen Seite räumlich dahin führen, wo die erforderlichen Nahrungsbedingungen zu finden sind (Pflanzen oder Tiere). Da diese ihrerseits wiederum von abiotischen Faktoren abhängig sind, nähern wir uns dann einem reellen, nicht nur fiktiven (vgl. PEUS 1954) Bild der Biozönose, wenn wir sozusagen deren abiotische Basis (d.h. die Beziehungen aller einzelnen Arten zu den abiotischen Faktoren) kennen.

In diesem Zusammenhang wollen wir auch nicht außer acht lassen, daß tierischen Besiedlern generell kein 'Stand'-Ort

im strengen Sinne zuzusprechen ist. Die Wirkung interspezifischer Raumkonkurrenz wird deshalb - außer von dem Grad an Übereinstimmung der ökologischen Potenzen - auch davon abhängen, ob zumindest einer der Beteiligten ein hinreichendes Maß an 'sturer Sessilität' besitzt. -

Kehren wir nach diesen Ausführungen, die die Stellung des Phänomens und Problemkreises "Verteilung" im Rahmen der ökologischen Gesamtproblematik beleuchten, zur Wirkungsweise der Faktoren Strömung, Substrat und Licht zurück.

AMBÜHL (1959) legte den Schwerpunkt seiner Untersuchungen auf die atemungsphysiologischen Auswirkungen der Strömung. Entscheidend für diese Fragestellung ist es, die genauen Strömungswerte in der unmittelbaren Umgebung der Respirationsorgane, d.h. die Grenzschicht (s. Abb. 19) zu berücksichtigen. AMBÜHL ermittelte diese Werte photographisch mit Hilfe von Tracerpartikeln und gibt folgende Werte für die Verhältnisse auf Modellsteinen:

Mittlere Geschwindigkeit des freien Wassers	6,5	11	21	cm/s
Grenzschichtdicke	2,1	1,8	1,4	mm
Maximale Geschwindigkeit im Abstand von 1 mm über den Steinen	~5	~9	~18	cm/s

Die Grenzschichtdicken können also Werte von einigen Millimetern erreichen und damit, entsprechend der "Schulterhöhe" vieler Bachbesiedler, durchaus ökologisch wirksam werden. Allerdings ist nicht genau abzuschätzen, inwieweit diese physikalischen Gegebenheiten auf natürlichem Substrat zur Ausbildung kommen, da jede kleine Unebenheit und Erhebung auf der angeströmten Fläche die Grenzschicht stören kann, worauf AMBÜHL selbst ausdrücklich hinweist (l.c., p.148). Eine quantitativ genaue Analyse des Interferierens dieses Faktors mit anderen, wie es in der Natur im ökologischen Effekt der Verteilung zum Ausdruck kommt, erfordert noch weitere Entwick-

lungsarbeit mit dem Ziel besserer Einstellbarkeit und Meßbarkeit der Faktoren.

Möglich und notwendig ist es zunächst, zu prüfen, ob ein solches Interferieren vorliegt und welche Faktoren hieran beteiligt sind.

Wir haben zwei markante Fälle ausgewählt, um Substratwirkungen zu demonstrieren. Ähnliche Abhängigkeiten wie bei Epeorus assimilis liegen nach eigenen Vorversuchen bei allen Arten vor, die keine Kleb- oder Saug Einrichtungen besitzen. AMBÜHL (l.c., p.217) stellt fest, daß Rhyacophila nubila "durch starke, mit Haken bewehrte Beine und Nachschieber vor dem Zugriff der Strömung weitgehend geschützt ist", wobei es sich von selbst versteht, daß diese Einrichtungen nur auf einer entsprechend strukturierten Substratfläche wirksam werden können.

Es liegen erste Untersuchungen vor, die erkennen lassen, daß auch der Aufenthalt auf oder in verschiedenem Substrat zu unterschiedlichem O₂-Konsum führt (WAUTIER & PATTE 1955, ERIKSEN 1963). -

Wie schon in Kap. 2 vermerkt, wurde die direkte Wirkung des **L i c h t e s** auf die tierischen Besiedler bisher stark vernachlässigt.

Offenkundig ist die indirekte Wirkung über die pflanzliche Primärproduktion auf die quantitative Ausbildung des "standing crop". Bachabschnitte, die ständiger Beschattung z.B. durch Uferbewuchs oder Horizontabschirmung ausgesetzt sind, weisen gewöhnlich deutlich niedrigere Werte an tierischer Biomasse auf als besonnte (Beispiele hierfür angegeben bei ALBRECHT 1959).

Über direkte Auswirkungen des Lichts auf die Verteilung tierischer Bachorganismen lagen bisher einige Andeutungen und Beobachtungen vor. So findet WILLER (1919) bei Auszählungen

von Vorticelliden auf Blattober- und -unterseiten von Elodea ein Überwiegen auf den besonnten Oberseiten. KNÖPP (1952, p.55) teilt folgende Beobachtungen mit: "Die Simuliiden bevorzugen offenbar Habitats, die gerade während der Mittagszeit beschattet werden." ZAHNER (1959, p.81) vermerkt, ohne hierauf weiter einzugehen, für Calopteryx virgo und C. splendens: "An hellen Standorten wird die Schattenseite des Substrats bevorzugt." AMBÜHL (1959, p.206) findet bei seinen Strömungsversuchen an der Eintagsfliege Ephemerella ignita PODA: "E. ignita scheint nun nicht nur auf Strömungsreise zu reagieren, sondern auch auf Hell-Dunkel-Unterschiede. Es liegen sichere Anzeichen dafür vor, wonach sich die Larven während der Tageshelle an dunkle Stellen, in der Rinne beispielsweise unter die überhängenden Steine verziehen."

Da wir hinsichtlich der Erfassung und Analyse dieser Verhaltensweisen noch am Anfang stehen, erscheint eine Aussage über deren Bedeutung für die Organismen noch verfrüht. Einen wichtigen Gesichtspunkt liefern m.E. die Untersuchungen von MERKER (1941): er konstatierte für G. pulex und (nicht determinierte) Eintagsfliegenlarven Letalwirkungen UV-haltigen Lichtes.

Das Licht zeigt bei einem Vergleich der drei behandelten Faktoren die stärkste Variabilität in der Zeit-Dimension. Strömungs- und Substratbedingungen können an einzelnen Punkten der Bachsohle über mehrere Tage hinaus [†] konstant bleiben. So ist es das Licht, das eine Dynamik in das Zusammenspiel der Faktoren (vgl. Abb. 11, S. 26) und der Reaktionen lichtempfindlicher Organismen bringt. Daß sich der tagesperiodische Wechsel des Lichtverlaufs auf die Verteilung einer lichtempfindlichen Art auswirkt, zeigt Abschn. 4.23.

Mit dem Tag/Nachtwechsel korrelierte lokomotorische Erscheinungen wurden von MOON (1940) in Bezug auf die Wiederbesiedlung organismenfreier Areale und von TANAKA (1960), WATERS (1962) und MÜLLER (1963 a,b,c, 1965, in litt.) bezüglich des Driftverlaufs tierischer Bachbesiedler festgestellt. Nach den umfang-

reichen Untersuchungen MÜLLERS gehören G. pulex, E. assimilis und B. rhodani zu jenen Arten, deren Driftmaxima eindeutig und stark ausgeprägt in der Nachtphase liegen.

Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß eine Abhängigkeit besteht zwischen der unterschiedlichen Verteilung lichtscheuer Benthosarten im Tag/Nacht-Wechsel und unterschiedlichen Tag/Nacht-Driftwerten. Vergewärtigen wir uns (s. Abb. 1, S.3), daß die Steinunterseiten und das Innere von Pflanzenbüscheln (wo vorhanden, bevorzugter Habitat von G. pulex) zugleich durch - im Durchschnitt gesehen - verminderte Strömung wie verminderte Lichtintensität während des Tages gekennzeichnet sind. Zweifellos ist der Strömung eine Transportwirkung zuzuschreiben. Aber nicht die Strömung ändert sich im Tag/Nacht-Rhythmus, sondern die Strömungsexposition eines photonegativen Tieres wie B. rhodani, das während des Tages die zugleich strömungs- und lichtexponierten Substratoberflächen meidet, nach Wegfall der Lichtbarrieren während der Nacht aber in erhöhtem Maße der Transportwirkung der Strömung ausgesetzt ist. Daß sich im nächtlichen Driftverlauf typische Aktivitätsmuster (vgl. ASCHOFF 1957) abzeichnen, steht m.E. in keinem Widerspruch zu diesem Gesichtspunkt, sondern legt die Vermutung nahe, daß sich die nicht lichtbegrenzte oder -gebremste nächtliche lokomotorische Aktivität in der Drift widerspiegelt.

In sinnesphysiologischer und ethologischer Hinsicht ergeben sich weitere bislang ungeprüfte Gesichtspunkte für mögliche Interferenzen zwischen licht- und strömungsbedingten Reaktionen. Wie schon erwähnt, ist bisher nichts über Strömungsrezeptoren bei Fließwasserarthropoden bekannt (vgl. Befunde an terrestrischen Arten von WEIS-FOGH 1948, BURKHARDT & SCHNEIDER 1957, HERAN 1957, 1959).

Die den von uns untersuchten drei Arten wie den meisten Wassertieren eigene positive Rheotaxis wird gewöhnlich als ein Korrektiv gegen die "Verschwemmung der Tiere des fließenden Wassers" (HERTER 1950, p.71) angesehen.

Wie diese rheotaktische Reaktion zustande kommt, ist bisher erst in wenigen Fällen untersucht worden, und zwar an einigen Fischarten und m.W. erst an einem einzigen Invertebraten, nämlich Notonecta glauca (MALEK 1930, SCHULZ 1931). Ganz ähnlich den Befunden an Elritzen (DIJKGRAAF 1933) zeigt Notonecta eine Orientierung an optisch perzipierbaren Marken der Umwelt. MALEK (1930) konstatierte das Bestreben, Bilder der Umgebung auf der gleichen Augenstelle festzuhalten. In Laborexperimenten von SCHULZ (1931) konnte dies bestätigt werden: beim Fehlen optischer Marken, bei schwacher Beleuchtung (keine genauen Angaben) und nach Blendung der Tiere stellte SCHULZ eine "passive Abtrift" fest. In diesem Fall ist die Rheotaxis rein photomenotaktisch bedingt, während DIJKGRAAF (l.c.) für Elritzen zusätzlich die Wirkung taktiler Reize bei Substratberührung nachwies.

Die positiv rheotaktische Lokomotion gegen die Strömung wirft Fragen nach dem Energiehaushalt der Fließwassertiere auf. Hierüber ist noch wenig bekannt. Die Erhöhung des O_2 -Verbrauchs bei steigender Strömung und theoretische Berechnungen von NACHTIGALL (1960, 1964) weisen darauf hin, daß der Faktor Strömung stark auf die Energiebilanz einwirkt. Untersuchungen an Fischen ergaben eine schnelle Ermüdbarkeit beim Schwimmen gegen die Strömung durch Erhöhung des Milchsäurepegels (JOHNSON & EDWARDS 1937, SECONDAT & DIAZ 1942, BLACK 1955, VIBERT 1962), woraus sich die Notwendigkeit eines Wechsels von Aktivitäts- mit Ruhephasen bzw. des Vorhandenseins von strömungsgeschützten Ruheplätzen im Bach ergibt (vgl. Abschn. 4.13 und 4.21).

- . -

Der gegenwärtige Entwicklungsstand der Fließwasserökologie kann als Übergang von der deskriptiven Phase zu einer analytisch-experimentellen gekennzeichnet werden. Es ist offensichtlich, daß die Analyse der ökologischen Gegebenheiten eines Lebensraumes zu autökologischen und letztlich physiologischen Fragestellungen führt, wodurch sich die Grenzen zwischen Ökologie und Physiologie verwischen. Die besondere Aufgabe einer

"physiologischen Ökologie" (vgl. KINNE 1957) wäre die Berücksichtigung der Umweltfaktoren in ihrer natürlichen qualitativen und quantitativen Ausbildung und der vielschichtigen und mannigfaltigen Wechselbeziehungen, die das Milieu und die Reaktionen der Organismen bestimmen. Zu dieser Entwicklung einige Wege aufzuzeigen und Bausteine zu liefern, war das Ziel der vorliegenden Arbeit.

6 Zusammenfassung

1.) Die vorliegende Arbeit ist ein Beitrag zur Kausalanalyse der Verteilung (microdistribution, dispersion) tierischer Fließwasserbesiedler innerhalb der Areale ihrer Verbreitung (distribution). Unter den abiotischen Faktoren des Bachbenthals weisen Strömung, Substrat und Licht erhebliche Unterschiede auf engstem Raum auf; die Einwirkung dieser Faktoren auf die Verteilung von Fließwassertieren wird untersucht.

2.) An einem teilweise regulierten Mittelgebirgsbach, der Lauter (Vogelsberg), werden Felduntersuchungen durchgeführt. Gegenüber dem natürlichen zeichnet sich der regulierte (begradigte) Teil durch insgesamt erhöhte und gleichmäßigere Durchflußgeschwindigkeit, vereinheitlichtes (Stein-) Substrat und erhöhte Insolation aus. Beispiele für dadurch bedingte Verschiebungen im Gesamtgefüge der Faktoren werden gegeben. Innerhalb einzelner Querprofile liegen Unterschiede der drei Faktoren in räumlicher Feinstruktur vor (Ober-, Seiten- und Unterflächen von Steinen, kleinvolumige Schlammimente usw.).

3.) Diese Feinstruktur erweist sich als ökologisch relevant: in räumlich eng umgrenzten ökologischen Nischen finden sich nebeneinander ökologisch sehr unterschiedliche Vertreter der Artenpalette von Benthosorganismen. Dies wird an 34 Arten aus verschiedenen Ordnungen der Insecta, Crustacea und Mollusca demonstriert.

4.) Auch zwei Vertreter des Nektons, Salmo trutta forma fario (L.) und Nemachilus barbatulus (L.) zeigen eine ausgeprägte Abhängigkeit von der Strukturierung des Benthals: Der flächenmäßig weitaus höhere Anteil von Steinen an der Bodenfläche im regulierten Teil führt dort zu einem Überwiegen der Schmerle; das Fehlen von Unterständen reduziert den Forellenbestand auf ca. ein Viertel bis ein Fünftel, verglichen mit dem natürlichen Teil.

5.) Die Freilanduntersuchungen erlauben Einblicke sowohl in das Gefüge der Faktoren untereinander wie auch in die Kausalbeziehungen zwischen Faktoren und Besiedlern. Die Verknüpfung der Faktoren untereinander wird in einem Schema verdeutlicht, das 20 Querverbindungen zwischen Strömung, Substrat, Licht, Temperatur, Sauerstoffgehalt und weiteren Komponenten des Chemismus aufweist.

An drei unter Berücksichtigung verschiedener Grade von Strömungsanpassung ausgewählten Arten werden Detailfragen experimentell behandelt:

6.) Versuche an Gammarus pulex L. (Crustac., Amphip.) demonstrieren eine Abhängigkeit vom Substrat a) indirekter, b) direkter Art: a) Das Zusammenspiel von Strömung und Substrat bewirkt die Ausbildung hydraulischer Inhomogenitäten der Bachschle. G. pulex ist ethologisch darauf eingerichtet, sich in Substratzwischenräumen dem Zugriff der Strömung weitgehend zu entziehen. b) An Stellen des Bachbettes, die keine Strömungsschatten, Rückströmungs- und Stillwasserbereiche bieten, bewegt sich G. pulex in Seitenlage eng an die Substratfläche gedrückt, wobei Rauigkeit des Bodensubstrats (im Versuch: aufgeklebter Sand von 0,5 mm Ø Korngröße) die Strömungsresistenz um das Drei- bis Vierfache gegenüber glatter Substratoberfläche (im Versuch: Glas) erhöht.

7.) Epeorus assimilis ETN. (Ins., Ephemeropt.) ist eine rheostene Art mit ausgeprägter dorsoventaler Abplattung. Die

Vorteile dieser Körperform für den Aufenthalt an strömungsexponierten Stellen (Adhäsion, Grenzschicht) können erst dann wirksam werden, wenn eine Verankerung am Substrat mit Hilfe der Praetarsen möglich ist. Diese sind mit einem Kamm feiner Zähnen und einer starken Endklaue ausgestattet. Damit ist E. assimilis von der Oberflächenstruktur des Substrats abhängig.

8.) Unter konstanten und homogenen Substratbedingungen wird der Einfluß von Licht und Strömung auf die Verteilung von Baetis rhodani PICT. (Ins., Ephemeropt.) untersucht. Eine durch überhöhten CO₂-Gehalt erzielte Aufhebung der Photophobie ist reversibel: mit sinkenden (den in natura gegebenen Bedingungen sich nähernden) CO₂-Werten steigt wieder der Anteil photonegativ verteilter Versuchstiere. - Die Lichtabhängigkeit der Verteilung im natürlichen Lebensraum wird unter folgenden Versuchsanordnungen geprüft und nachgewiesen: Vergleich der Abundanzzahlen a) auf besonnten und beschatteten Substratflächen, b) auf Steinoberseiten an Tagen verschiedener Strahlungsverhältnisse (Bewölkungsgrade), c) auf Steinoberseiten zu verschiedenen Tageszeiten. - Die Prüfung der Strömungswirkung ergibt eine direkte (bis in den Bereich um 50 cm/s annähernd lineare) Proportionalität zwischen Strömungsgeschwindigkeit und Abundanz.

Mein aufrichtiger Dank gilt allen, die diese Arbeit förderten und unterstützten: meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. W.E. A n k e l, der die vorliegenden Untersuchungen betreute und richtungweisende Anregungen gab sowie Herrn Priv.-Doz. Dr. K. M ü l l e r für die Überlassung von Arbeitsplatz und Geräten an der Limnologischen Flußstation Schlitz und für viele wertvolle Hinweise; Frau Dr. Agnes M ü l l e r - H a e c k e l für ihre Aufgeschlossenheit in allen Fragen und Hilfe bei chemischen Analysen. Für taxonomische Bestimmungen danke ich Frl. Dr. Ingrid M ü l l e r - L i e b e n a u, Frl. Gudrun H e m m a n n und Herrn W. T o b i a s; Herrn Dr. P. W e i n b e r g e r für die Ausführung von Schlamm-Analysen. Von großem Wert waren mir ferner Gespräche oder briefliche Erörterungen verschiedener Detailfragen mit den Herren Dr. H. A m b ü h l (Zürich), Prof. Dr. H. A u t r u m (München), W. B o h l e (Marburg) und Prof. Dr. O. K i r s c h m e r (Darmstadt).

7 Literatur

- ALBRECHT, Marie-Luise & TESCH, F.W. (1958): Elektrofangeffekt in der Forellen-Äschen-Region. - Dtsch.Fischerei-Ztg. 5, 176-178.
- ALBRECHT, Marie-Luise (1959): Die quantitative Untersuchung der Bodenfauna fließender Gewässer (Untersuchungsmethoden und Arbeitsergebnisse). - Ztschr.f.Fischerei 8 N.F., 482-550.
- AMBÜHL, H. (1959): Die Bedeutung der Strömung als ökologischer Faktor. - Schweiz.Z.Hydrol. 21, 133-270.
- ANDREWARTHA, H.G. & BIRCH, L.C. (1954): The Distribution and Abundance of Animals. - Chicago, London/Toronto; 782 S.
- ÅNGSTRÖM, A. (1925): The Albedo of various Surfaces of Ground. - Geogr.Annaler 7, 321-342.
- ASCHOFF, J. (1957): Aktivitätsmuster der Tagesperiodik. - Naturwiss. 44, 361-367.
- BAUCH, G. (1953): Die einheimischen Süßwasserfische. - Radebeul/Berlin; 187 S.
- BLACK, E. C. (1955): Blood levels of hemoglobin and lactic acid in some freshwater fishes following exercise. - J.Fish.Res.Bd.Canada 12, 917-929.
- BOURNAUD, M. (1963): Le courant, facteur écologique et éthologique de la vie aquatique. - Hydrobiologia 21, 125-165.
- BURKHARDT, D. & SCHNEIDER, G. (1957): Die Antennen von Calliphora als Anzeiger der Fluggeschwindigkeit. - Z.Naturforsch. 12, 139.
- CARLSSON, G. (1962): Studies on Scandinavian Black Flies (Fam.Simuliidae LATR.). - Opusc.entom., Suppl. 21, 280 S.
- CHAPMAN, D.W. & DEMORY, R. (1963): Seasonal changes in the food ingested by aquatic insect larvae and nymphs in two Oregon streams. - Ecology 44, 140-146.

- CUMMINS, K.W. (1964): Factors Limiting the Microdistribution of Larvae of the Caddisflies *Pycnopsyche lepida* (HAGEN) and *Pycnopsyche gutifera* (WALKER) in a Michigan Stream.- *Ecolog.Monogr.* 34, 271-295.
- DENZER, H.W. (1956): Die Elektrofischerei. - *Handb.d.Binnenfischerei Mitteleuropas Suppl.* 5, 141-233.
- DIJKGRAAF, S. (1933): Untersuchungen über die Funktion der Seitenorgane an Fischen. - *Z.vgl.Physiol.* 20, 162-244.
- DIRMHORN, Inge (1953): Einiges über die Reflexion der Sonnen- und Himmelsstrahlung an verschiedenen Oberflächen (Albedo). - *Wetter u. Leben* 5, 86-94.
- DITTMAR, H. (1955): Ein Sauerlandbach. - *Arch.f.Hydrobiol.* 50, 305-552.
- DORIER, A. & VAILLANT, F. (1954): Observations et expériences relatives à la résistance au courant de divers Invertébrés aquatiques. - *Trav.Lab.Hydrob.Pisc. Grenoble, année 1953-54*, 45/46, 9-31.
- ECKEL, O. & REUTER, H. (1950): Zur Berechnung des sommerlichen Wärmeumsatzes in Flußläufen. - *Geogr.Ann.* 32, 188-209.
- ERIKSEN, C.H. (1963): The relation of oxygen consumption to substrate particle size in two burrowing mayflies. - *J.Exp.Biol.* 40, 447-453.
- FOX, H.M. & SIMMONDS, B.G. (1933): Metabolic Rates of Aquatic Arthropods from Different Habitats. - *J.Exp.Biol.* 10, 67-74.
- FOX, H.M., SIMMONDS, B.G. & WASHBOURN, R. (1935): Metabolic rates of Ephemeropterid nymphs from swiftly flowing and from still waters. - *J.Exp.Biol.* 12, 179-184.
- FOX, H.M., WINGFIELD & SIMMONDS, B.G. (1937): The oxygen consumption of ephemeropterid nymphs from flowing and from still waters in relation to the concentration of oxygen in the water. - *J.Exp.Biol.* 14, 210-218.
- FRY, F.E.I. (1947): Effects of the environment on animal activity. - *Univ.Toronto Studies Biol.* 55, 1-62.

- GEIJSKES, D. C. (1935): Faunistisch-ökologische Untersuchungen am Röserebach bei Liestal im Basler Tafeljura. - Tijdschr. Entomol. 28, 249-382.
- GESSNER, F. (1937): Untersuchungen über Assimilation und Atmung submerser Wasserpflanzen. - Jb.wiss.Bot. 85, 267-328.
- GESSNER, F. (1955): Hydrobotanik. - Bd. 1, 517 S. Berlin.
- GRIESSEIER, H. (1952): Zur Reflexion der Strahlung an einer unbewegten Wasseroberfläche. - Ztschr.f.Meteorol. 6, 53-57.
- GRIESSEIER, H. (1953): Zur Reflexion der direkten Sonnenstrahlung an einer bewegten Wasseroberfläche. - Acta Hydrophys., 1, 107-133.
- GROTE, W., VOGT, C. & HOFER, B. (1909): Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. - Frankfurt (Main)/Leipzig, 558 S.
- HARTMANN, M. (1956): Einführung in die allgemeine Biologie und ihre philosophischen Grund- und Grenzfragen. - Sammlg.Göschen Bd. 96, 132 S., Berlin.
- HERAN, H. (1957): Die Bienenantenne als Meßorgan der Flugeigengeschwindigkeit. - Naturwiss. 44, 475.
- HERAN, H. (1959): Wahrnehmung und Regelung der Flugeigengeschwindigkeit bei *Apis mellifica* L. - Z.vergl. Physiol., 42, 103-163.
- HERTER, K. (1950): Vergleichende Physiologie der Tiere. II. Bewegung und Reizerscheinungen. - Sammlg. Göschen Bd. 973, 148 S., 3. Auflage, Berlin.
- HUET, M. (1949): Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. - Schweiz. Z.Hydrol. 11, 332-351.
- HYNES, H.B.N. (1961): The invertebrate fauna of a Welsh mountain stream. - Arch.Hydrobiol. 57, 344-388.

- IDE, F.P. (1935): The effect of temperature on the distribution of the mayfly fauna of a stream. - Univ.Toronto Studies Biol. 50, 9-76.
- ILLIES, J. (1961 a): Versuch einer allgemeinen biozönotischen Gliederung der Fließgewässer. - Internat.Rev. ges. Hydrobiol. 46, 205-213.
- ILLIES, J. (1961 b) in: Verh.Intern.Verein.Limnol. 14, Sektion II (Fließwasserforschung), 351-612.
- ILLIES, J. & BOTOSANEANU, L. (1963): Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique. - Mitt.internat.Limnol. 12, 1-57.
- JOHNSON, R.E. & EDWARDS, H.T. (1937): Lactate and pyruvate in blood and urine after exercise. - J.Biol.Chem. 118, 427-432.
- KINNE, O. (1957): Physiologische Ökologie- Gedanken zur Problematik und Methodik der Ökologie. - Biol.Zbl. 76, 475-485.
- KNÖPP, H. (1952): Studien zur Statik und Dynamik der Seeausflußbiozönos. - Arch.f.Hydrobiol. 46, 15-103.
- LAUFF, G. & CUMMINS, K.W. (1964): A model stream for studies in lotic ecology. - Ecology 45, 188-191.
- LAUSCHER, F. (1955): Sonnen- und Himmelsstrahlung im Meer und in Gewässern. - Handb.Geophysik, Bd.8, 723-786.
- LINDUSKA, J.P. (1942): Bottom type as a factor influencing the local distribution of mayfly nymphs. - Canad.Entom. 74, 26-30.
- MACAN, T.T. (1958): Methods of sampling the bottom fauna in stony streams. - Mitt.intern.Verein.Limnol. 8, 1-21.
- MACAN, T.T. (1961): A Key to the Nymphs of the British species of Ephemeroptera. - Sc.Publ.Freshw.Biol.Assoc. No. 20, 64 S.

- MALEK, R. (1930): Rheotaktische Reaktionen bei *Notonecta glauca*. - Biol.Zbl. 50, 182-189.
- MERKER, E. (1941): Die Wirkung des Lichtes auf die Tierwelt. - Biol.Gener. 15, 405-455.
- MOON, H.P. (1940): An investigation of the movements of freshwater invertebrate faunas.- J.Anim.Ecol. 9, 76-83.
- MORETTI, G. & GIANOTTI, F.S. (1962): Der Einfluß der Strömung auf die Verteilung der Trichopteren *Agapetus gr. fuscipes* CURT. und *Silo gr. nigricornis* PICT. - Schweiz.Z.Hydrol. 24, 467-484.
- MÜLLER, K. (1954): Investigations on the organic drift in North-Swedish streams. - Inst.Freshw.Res.Drottningholm, Rep. 35, 133-148.
- MÜLLER, K. (1962): Flottningsens inverkan på fisket. - 88 S., Schlitz/Stockholm.
- MÜLLER, K. (1963 a): Tag-Nachtrhythmus von Baetidenlarven in der "Organischen Drift". - Naturwiss. 50, 161.
- MÜLLER, K. (1963 b): Diurnal Rhythm in "Organic Drift" of *Gammarus pulex*. - Nature 198, 806-807.
- MÜLLER, K. (1963 c): Temperatur und Tagesperiodik der "Organischen Drift" von *Gammarus pulex*. - Naturw. 50, 410-411.
- MÜLLER, K. (1965): Field Experiments on Periodicity of Freshwater Invertebrates. - Circadian Clocks, Proc.Feldafing Summer School, 314-317.
- MÜLLER, K. (im Druck): Die Tagesperiodik von Fließwasserorganismen. - Habilitationsschrift, Giessen.
- NACHTIGALL, W. (1960): Über Kinematik, Dynamik und Energetik des Schwimmens einheimischer Dytisciden. - Z.vergl.Physiol. 43, 48-118.
- NACHTIGALL, W. (1964): Die Schwimmmechanik der Wasserinsekten. - Ergebn.d.Biol. 27, 39-78.

- NAUMANN, E. (1931): Limnologische Terminologie. - Berlin/Wien, 1-776.
- OHLE, W. (1953): Die chemische und die elektrochemische Bestimmung des molekular gelösten Sauerstoffes der Binnengewässer. - Mitt.internat.Verein.Limnol. 3, 1-44.
- PERCIVAL, E. & WHITEHEAD, A. (1930): Biological Survey of the River Wharfe. II. Report on the Invertebrate Fauna. - J.Ecol. 18, 286-302.
- PEUS, F. (1954): Auflösung der Begriffe "Biotop" und "Biozönose". - Dtsche Ent.Z. N.F. 1, 271-308.
- PLESKOT, Gertrud (1951): Wassertemperatur und Leben im Bach. - Wetter u. Leben 3, 129-143.
- PRANDTL, L. (1960): Strömungslehre. - 5.Aufl., 407 S., Braunschweig.
- SAUBERER, F. & RUTTNER, F. (1941): Die Strahlungsverhältnisse der Binnengewässer. - 240 S., Leipzig.
- SCHERER, E. (1962): Phototaktisches Verhalten von Fließwasser-Insektenlarven. - Naturwiss. 49, 477-478.
- SCHERER, E. (1965): Zur Methodik experimenteller Fließwasser-Ökologie. - Arch.Hydrobiol. 61, 242,248.
- SCHLICHTING, H. (1958): Grenzschicht-Theorie. - 3.Aufl., 603 S., Karlsruhe.
- SCHMIDT, W. (1915): Über den Energiegehalt der Seen.- Int.Rev.ges.Hydrobiol., Suppl. zu Bd. 6, 1
- SCHOENEMUND, E. (1930): Eintagsfliegen oder Ephemeroptera (in: Die Tierwelt Deutschlands, 19. Teil). - 106 S., Jena.
- SCHRÄDER, T. (1932): Über die Möglichkeit einer quantitativen Untersuchung der Ufer- und Bodentierwelt fließender Gewässer. - Ztschr.Fischerei 30, 105-127.

- SCHULZ, W. (1931): Die Orientierung des Rückenschwimmers zum Licht und zur Strömung. - Z.vergl.Physiol. 14, 392-404.
- SCOTT, D. (1958): Ecological studies on the Trichoptera of the River Dean, Cheshire. - Arch.Hydrobiol. 54, 340-392.
- SECONDAT, M. & DIAZ, D. (1942): Recherches sur la lactacidémie chez le poisson d'eau douce. - C.R. Acad.Sci. Paris 230, 1787-1788.
- STEINMANN, P. (1907): Die Tierwelt der Gebirgsbäche, eine faunistisch-biologische Studie. - Ann.Biol.Lacustre 2, 30-164.
- STRENZKE, K. (1964): Die ökologische Umwelt. - Ergebn.d. Biol. 27, 79-97.
- TACK, E. (1940): Die Elritze (*Phoxinus laevis* AG.), eine monographische Bearbeitung. - Arch.Hydrobiol. 37, 321-425.
- TANAKA, H. (1960): On the daily change of the drifting of benthic animals in stream, especially on the types of daily change observed in taxonomic groups of insects. - Bull.Freshw.Fish.Res.Lab.Tokyo 9, 13-26.
- THORUP, J. (1963): Growth and Life-cycle of Invertebrates from Danish Springs. - Hydrobiologia, 22, 55-91.
- TISCHLER, W. (1949): Grundzüge der terrestrischen Tierökologie. - 220 S., Braunschweig.
- ULMER, G. (1929): Eintagsfliegen, Ephemeroptera. - Die Tierwelt Mitteleuropas, Bd. 4, 43 S., Leipzig.
- VIBERT, R. (1962): Quelques conséquences du courant d'eau et des champs électriques sur le comportement des poissons. - Schweiz.Z.Hydrol. 24, 436-442.
- WATERS, Th. (1962): Diurnal periodicity in the drift of stream invertebrates. - Ecology 43, 316-320.

- WAUTIER, J. & PATTEE, E. (1955): Experience physiologique et experience écologique. L'influence du substrat sur la consommation d'oxygène chez les larves d'Ephéméroptères. - Bull.Soc.Linn.Lyon 24, 178-183.
- WEIS-FOGH, T. (1948): An aerodynamic sense-organ in Locusts. - Int. Comp.Ent.Stockh.Proc. 8, 584-588.
- WESENBERG-LUND, C. (1943): Biologie der Süßwasserinsekten. - 682 S., Kopenhagen und Berlin/Wien.
- WILLER, A. (1919): Über den Einfluß der Belichtung auf die Organismenwelt der Gewässer. - Fischerei-Ztg. 22, 457-461.
- WILLER, A. (1924): Die Nahrungstiere der Fische. - Handb.d. Binnenfischerei Mitteleuropas 1, 145-228.
- ZAHNER, R. (1959): Über die Bindung der mitteleuropäischen Calopteryx-Arten (Odonata, Zygoptera) an den Lebensraum des fließenden Wassers. I. Anteil der Larven an der Biotopbindung. - Int.Rev.ges.Hydrobiol. 44, 52-130.

