

Sonderdruck: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Saarbrücken 1973.

EMERGENZSCHWANKUNGEN – EIN PRODUKTIONS BIOLOGISCHES PROBLEM

– Schlitzer produktionsbiologische Studien Nr. 7 –

J. ILLIES

Abstract

Comparative study of the Plecoptera emerging from Breitenbach (near Schlitz/Hessen) during 5 years revealed significant differences in annual yield without noticeable changes in species composition. In a given year, most species together had high or low abundances, so that percentage-composition was only insignificantly altered. Species of *Protonemura* form an exception to this rule, as they apparently are sensitive to variations in external factors. Some species also show contrary trends (*Amphinemura*, *Nemurella*), possibly because of autecological particularities or because they fly at quite different times of the year than does the rest of the species (*L. digitata* in autumn, *L. prima* in late winter).

There is a correlation to precipitation, low discharge during the quarter of a year subsequent to a species' flight period (while this species will be at the egg stage) will result in lower numbers emerging next year. In fact, abundance of *L. prima* and *L. digitata* depends on precipitation during the first quarter of a year, rather than during the 3rd, as is usually the case, thus providing evidence for the above-mentioned correlation.

Annual production in highland streams appears to be largely dependent on discharge during the preceding late summer-autumn period. If this theory holds true, the amount of insects emerging could be predicted. Future investigations in our test streams will have to check on this.

Emergenzforschung ist eine moderne Methode der quantitativen Ökologie, die sich für vergleichende Analysen der produktionsbiologischen Verhältnisse in Fließgewässern anbietet. Über einem Bachabschnitt wird eine ortsfeste Falle installiert, die es gestattet, die jeweils schlüpfenden Insekten-Imagines quantitativ zu erfassen und der Analyse zuzuführen. Als Emergenz werden die am Untersuchungsort geschlüpferten Insekten bezeichnet; sie stellen eine Fraktion der am Ort produzierten Biomasse dar (s. ILLIES 1971).

Die regelmäßige Fortsetzung der 1969 am Breitenbach bei Schlitz begonnenen Emergenz-Aufsammlungen hat inzwischen zu einem umfangreichen Material geführt, dessen Bearbeitung sich in Vorbereitung befindet. Abgeschlossen ist die Analyse des Materials von 1969 (ILLIES 1971), der Limoniiden 1969–70 (MENDL 1973) sowie der Chironomiden-Emergenz 1970 (RINGE, im Druck) und der übrigen Gruppen für 1970–1971 (SANDROCK, noch ungedruckt). Während die vergleichende Gesamtauswertung über mehrere Jahre wegen des sehr erheblichen Arbeitsaufwandes noch einige Zeit in Anspruch nehmen wird, soll für die Gruppe Plekopteren ein erster Ansatz solcher späterer Gesamtauswertung hier vorgezogen werden.

In der Literatur gibt es einige frühere Angaben über die jährlichen Schwankungen der Benthosbesiedlung einzelner Flüsse, und zwar bei HYNES (1970 p.423) über Aufsammlungen im River Derwent in den Jahren 1955–1963. Doch standen dort Proben zum Vergleich, die an unterschiedlichen Stellen des Flusses und mit der üblichen, ungenauen Methode der Netzaufsammlung am Flussboden gewonnen wurden. Die Tabelle (in der 14 Plekopterenarten enthalten sind) zeigt ausserordentliche Schwankungen in der Individuenzahl der einzelnen Arten, doch "no explanation could be found for this on the basis of discharge or temperature" (HYNES

1970 p.423). Offensichtlich sind die bei der üblichen Aufsammlungsmethode gewonnenen Benthos-Proben aus Fließgewässern grundsätzlich nicht quantitativ für produktionsbiologische Fragestellungen auswertbar; da die Unsicherheitsfaktoren von "random samples" ausserordentlich gross sind, wie ZWICK (1974) nach vergeblichen Bemühungen im Breitenbach-Benthos theoretisch begründet, besteht wenig Hoffnung, durch übliche Feldmethoden beim Aufsammeln von Larvenmaterial überhaupt zu irgendeiner exakten Aussage über die zugrundeliegende Produktionsrate und damit über die Biomasse zu gelangen.

Auch die Arbeit von HARPER & PILON (1970) über die jahreszeitlichen Aspekte der Plecopterenemergenz in Fließgewässern von Quebec (Canada) brachten nur Aussagen über die Länge der Flugzeit. Zwar legen die Autoren Emergenz-Zahlen für mehrere Jahre vor (1964–1966), doch wurden in jedem Jahr neue Standorte für die Fallen gewählt, so dass ein produktionsbiologischer Vergleich, der sich auf eine feste, produzierende Fläche bezieht, nicht möglich ist und auch nicht versucht wird.

Mit dem hier vorgelegten Emergenz-Spektrum der Plecopteren des Breitenbachs über fünf Jahre (Tab. 1) steht zum ersten Mal in der Fließwasserlimnologie ein Material zur Verfügung, das innerhalb einer Biozönose für eine exakt vergleichbare (nämlich räumlich identische) Strecke quantitative Aussagen über den mehrjährigen Aspekt einer Fraktion der örtlichen Produktion ermöglicht. Zwar handelt es sich bei der Emergenz stets nur um den Teil der Produktion der betreffenden Arten, der (als "lost to the terrestrial environment", BISHOP & HYNES 1969) gewissermassen den Überschuss der im limnischen Biotop selbst produzierten Biomasse darstellt, doch ist diese Emergenz, da sie aus den geschlechtsreifen Imagines besteht, zugleich die biologische Voraussetzung für die Präsenz der folgenden Generation im Biotop und daher einer der entscheidenden Faktoren der Produktion.

Die Plecopteren der Breitenbach-Emergenz (d.h. die über einer dort durch ein stationäres Glashaus abgeschirmten Strecke von 12 m Länge in täglichen Einsammlungen erbrachten Imagines) ergaben in den fünf Jahren 1969–1973 ein Material von ca 42000 Individuen in 15 Arten (s. Tab. 1). Die Artenzusammensetzung erwies sich als konstant, lediglich die selteneren und erratischen Arten, die für das Produktionsgeschehen unerheblich sind, fielen in einigen Jahren ganz aus. Die anderen 12 Arten dagegen treten in jedem Jahr in der Emergenz auf – bilden also den konstanten faunistischen Bestand des Untersuchungsortes –, wobei auch ihre relative Häufigkeit zueinander (die Dominanz) meist nur unerheblich schwankt. Die Tabelle gibt also für jedes der untersuchten Jahre exakte Auskunft über die Produktion an Plecopteren-Imagines auf der Untersuchungsstrecke und über die Ausgangssituation für die Produktion der Tochtergeneration, deren Endfraktion (nämlich die nicht im Jahresverlauf in Verlust geratenen Individuen) im Folgejahr auftreten wird.

1. Repräsentanz

Es erhebt sich angesichts der Zahlenwerte der Tab. 1 ein grundsätzliches Bedenken, das hier behandelt werden soll. Muss nicht die Sammelmethode selbst, nämlich die radikale Entnahme aller Imagines (und damit auch der Weibchen vor der Eiablage), einen schweren Eingriff darstellen, der sich für die folgende Generation am Ort negativ auswirkt? Wie schon früher betont (ILLIES 1972), darf dieses Bedenken (das bei einer terrestrischen Biozönose mit vollem Recht bestünde) hier im Fließwasser des Baches offensichtlich fallengelassen werden: während der einjährigen Entwicklungszeit im wasserdurchströmten Milieu ihres Biotops werden die Plecopterenlarven infolge Verdriftung zweifellos eine erhebliche Strecke bachabwärts verfrachtet (s. ELLIOT 1967), so dass in der Gewächshausemergenz grundsätzlich nicht die

direkten Nachkommen der Vorjahrsemernz des gleichen Ortes zu erwarten sind. Sie alle entstammen vielmehr oberhalb gelegenen Bacheilen, während ihre eigenen Nachkommen in unteren Bacheilen schlüpfen. Die Emergenz-Aufsammlung am stets gleichen Ort eintpricht hier im schnellfließenden Bachoberlauf daher der Probeentnahme aus einer Steady-State-Kolonie der Bakteriologen. Im übrigen sind die Zahlen der Tab. 1 selbst der beste Beweis dafür, dass eine Verarmung der Population trotz der radikalen Entnahmen sämtlicher Imagines **nicht** eintritt: von einer regelmässigen Abnahme der Individuenzahlen in den Gewächshausfängen der einzelnen Jahre, also von einer negativen Auswirkung der Methode auf das Resultat, kann keine Rede sein.

Tabelle 1

	1969	1970	1971	1972	1973
<i>Leuctra nigra</i>	2474	3073	2728	2938	7860
<i>Protonemura intricata</i>	1005	2864	1286	53	3839
<i>Siphonoperla torrentium</i>	400	927	708	150	1279
<i>Protonemura auberti</i>	310	270	76	25	426
<i>Leuctra digitata</i>	242	1212	1330	396	777
<i>Nemoura cambrica</i>	238	340	162	271	534
<i>Amphinemura standfussi</i>	114	161	280	274	147
<i>Isoperla goertzi</i>	60	46	30	24	154
<i>Nemurella pictetii</i>	50	49	112	506	366
<i>Protonemura meyeri</i>	18	9	214	32	361
<i>Leuctra prima</i>	13	14	116	123	37
<i>Protonemura nitida</i>	12	71	33	8	107
<i>Nemoura marginata</i>	9	9	13	—	17
<i>Nemoura cinerea</i>	1	—	—	—	—
<i>Perlodes microcephala</i>	1	1	1	—	—
Summe	4947	9046	7089	4800	15904
Trockengewichte in Gramm	3,228	6,201	4,063	2,173	10,434

Es kann also grundsätzlich als erwiesen gelten: Emergenz-Analyse erfasst zwar teilweise die Produktion in dem oberhalb der Entnahmestelle gelegenen Bachabschnitt, diese Unschärfe wird jedoch kompensiert durch die gleichsinnigen Verdriftungsverluste nach bachabwärts. Die Emergenz behält daher ihren Aussagewert auch durch eine längere Abfolge von Jahren und kann direkt bezogen werden auf die gleichbleibende Untersuchungsfläche. Für diese Fläche ist die jeweils gemessene Emergenz repräsentativ, da die betreffenden Individuen den Endabschnitt ihrer Entwicklung hier verbracht haben und die oberhalb des am Orte verbrachte frühere Larvenzeit durch die nach unterhalb des Untersuchungsortes herausgedrifteten Individuen kompensiert wird. (Es wird dabei allerdings vorausgesetzt, dass die Strömungsverhältnisse unmittelbar oberhalb, am Untersuchungsort selbst und unterhalb im Prinzip die gleichen sind). Wir dürfen daher bei unserem methodischen Ansatz bleiben, der den Emergenzuntersuchungen am Breitenbach von Anfang an zugrunde lag: die jährlichen Emergenzwerte am Untersuchungsort können so behandelt werden, "als ob" sie direkt aufeinander folgend an dieser Stelle entstanden wären.

Emergenz am Ort — auch über Jahre hinweg — ist direkter Ausdruck der Produktion am Untersuchungsort!

2. Abundanz

Die in der Tab. 1 deutlich werdende Jahresproduktion an Emergenz zeigt eine erhebliche Schwankungsbreite von Werten um 5000 Individuen (1969 und 1971) bis zum mehr als dreifachen Wert im Jahre 1973. Als Biomasse ausgedrückt (Trockengewicht organischer Substanz) bedeutet diese Individuenmenge eine Schwankung zwischen 0,3 g/qm und ca 1g/qm. Diese Plecopteren-Biomasse entsprach im Jahr 1969 etwa 10% der gesamten Emergenz. Was sich an dieser Beziehung in den folgenden Jahren ändert steht noch nicht exakt fest, obwohl bereits klar erscheint, dass sich auch dieser Quotient nicht konstant verhält. Aus der noch laufenden Bearbeitung des Materials der Jahre 1972 und 1973, sowie aus den bereits vorliegenden Ergebnissen für 1970 (RINGE) bzw. 1970–1971 (SANDROCK) lässt sich allerdings erkennen, dass auch die anderen Insektenordnungen im Prinzip mit der Tendenz der Tab. 1 vergleichbare und parallele Schwankungen der Biomasse in den einzelnen Jahrgängen aufweisen.

Unsere Tabelle dürfte daher exemplarisch sein für die Gesamterträge an Emergenz in den Jahren 1969–1973. Das Jahr 1970 erweist sich (mit 103% als Durchschnitt der Fünfjahres-Mittel) als ein statistisches **Normaljahr**, die Jahreserträge 1969 und 1971 bleiben demgegenüber leicht zurück. Dagegen bringt das Jahr 1972 das Minimum (nur etwa ein Drittel Mittelwert-Durchschnitt) und das Jahr 1973 ein auffallendes Maximum mit fast genau dem Doppelten des Mittels der fünfjährigen Beobachtungszeit.

Werden die Abundanzwerte der einzelnen Arten in der Tab. 1 betrachtet, so zeigt sich deutlich, dass die charakteristische Differenz in der Gesamtsumme der einzelnen Jahrgänge im wesentlichen durch die synchronen Abundanzschwankungen von 9 Arten verursacht wird. Diese bilden sowohl nach der Individuenzahl wie nach der Biomasse mehr als 80% der Gesamt-Plecopterenemergenz. In Tab. 2 sind diese die Gesamttendenz prägenden Arten aufgeführt und zwar, um den Vergleich zu erleichtern, mit den jährlichen prozentualen Präsenzen ihres spezifischen Fünf-Jahres-Mittelwertes.

Alle diese Arten haben ihr Abundanz-Maximum (in der Tabelle fett gedruckt) im Jahre 1973. Dieses Maximum liegt durchschnittlich bei 210% des langjährigen Mittelwerts. Ein weiteres Kennzeichen dieser Gruppe ist, dass bei allen Arten ihr Minimum — zumindest aber eine erhebliche Unterrepräsentation — im unmittelbar vorhergehenden Jahr 1972 liegt. Der Durchschnitt der spezifischen Abundanzwerte für die Gruppe der 9 Arten beträgt hier 31%, verhält sich also zum Folgejahr wie 1:7.

Die Artengruppe lässt trotz ihrer synchronen Abundanzverhältnisse eine detailierte Differenzierung zu. Gleich die beiden ersten Arten zeigen erhebliche Unterschiede in der **Amplitude** der Schwankung. *Leuctra nigra* (die häufigste Art, die allein fast die Hälfte der gesamten Plecopteren-Emergenz an Individuenzahl ausmacht) hat eine mässige Amplitude der Abundanzschwankungen (65–205), während die folgende, ebenfalls sehr individuenreiche Art *Protonemura intricata* zwischen 3–212 schwankt.

Das Verhältnis der Emergenz 1972:1973 stellt sich für *L.nigra* auf ca 1:3, dagegen für *Pr.intricata* auf den abnormen Wert 1:74. Auch die drei anderen *Protonemura*-Arten zeigen extreme Differenzen zwischen den Jahren ihres minimalen und maximalen Auftretens: *Pr.auberti* 1:17, *Pr.meyeri* 1:11 und *Pr.nitida* 1:13.

Tabelle 2

	1969	1970	1971	1972	1973	Mittelwert
<i>Leuctra nigra</i>	65	81	72	77	205	(3814)
<i>Protonemura intricata</i>	56	158	71	3	212	(1809)
<i>Siphonoperla torrentium</i>	58	134	102	22	184	(691)
<i>Protonemura auberti</i>	140	122	34	11	193	(221)
<i>Nemoura cambrica</i>	77	110	52	88	173	(309)
<i>Isoperla goertzi</i>	95	73	48	38	244	(63)
<i>Protonemura meyeri</i>	14	7	169	25	283	(127)
<i>Protonemura nitida</i>	26	154	72	17	230	(46)
<i>Nemoura marginata</i>	90	90	130	—	170	(10)
Durchschnittspräsenz	69	103	83	31	210	

Schwankungen dieses Umfangs sind ungewöhnlich; es muss angenommen werden, dass die Arten der Gattung *Protonemura* extreme Empfindlichkeit gegenüber einem Störfaktor haben, der ihren Entwicklungszyklus offensichtlich wesentlich stärker beeinflusst als den der meisten übrigen Mitglieder der Emergenz. Ausserdem wirft diese extreme Schwankung die Frage auf, wie sich das Maximum im unmittelbar auf das extreme Minimum folgenden Jahr überhaupt produktionsbiologisch erklären lässt. Es erscheint kaum vorstellbar, dass 53 Individuen (also ca 25 Weibchen mit höchstens je etwa 100–200 Eiern) im Folgejahr eine Generation hervorbringen sollen, von der 3828 Individuen zur Imaginalreife gelangen (und eine noch wesentlich grössere Ausgangszahl aus den Eiern geschlüpft sein muss). Wo sonst aber stammen die Larven her, die zur maximalen Emergenz 1973 führten? Man darf hier an das Phänomen der retardierten Schlupfzeit bzw. des ganzjährigen Überliegens der Eier erinnern (s. SCHWARZ 1970 für *Isoperla goertzi*). Diese bei Plecopteren vorhandene Möglichkeit der nachträglichen Mobilisierung von Vorjahres-Reserven könnte zur Folge haben, dass ein erheblicher Anteil der Jahresemergenzen der betreffenden Arten nicht von der Vorjahresgeneration abstammt sondern von weiter zurückliegenden Generationen. Die Probleme, die sich hier auftun, können vorläufig nur als Phänomen konstatiert werden; erst eine experimentelle Spezialanalyse könnte die Klärung bringen.

Gegenüber den in Tab. 2 aufgeführten Arten mit synchroner Tendenz fallen die restlichen vier regelmässig auftretenden Arten durch ein gegenläufiges Emergenzverhalten auf. Bei ihnen ergibt 1973 im Gegensatz zu allen anderen Arten kein Maximum sondern nur sehr geringe Präsenz-Werte.

Die beiden Nemouriden dieser Gruppe zeigen folgende jährliche Verteilung der Präsenzen (bezogen auf ihre 5-Jahres-Mittelwerte):

	1969	1970	1971	1972	1973	Mittelwert
<i>Amphinemura standfussi</i>	57	80	140	137	73	(195)
<i>Nemurella picteti</i>	23	23	52	234	166	(215)

Hier ist die Gegenläufigkeit komplett: das Maximum liegt in 1972, also im Jahr der extremen Minima der Arten der Tab. 2, dagegen ist im Jahr 1973 im Gegensatz zu jenen Arten eine deutliche Abnahme zu verzeichnen. Zur Erklärung dieser gegenläufigen Tendenz könnte die Ökologie der Arten einen Hinweis geben. Sowohl *A. standfussi* wie *N. picteti* besiedeln als Larven nicht so sehr die überspülten Steine, das typische Habitat der Bergbach-Plecopteren, sondern bevorzugen ruhigere Stel-

len mit Schlammablagerung. Sie haben daher im Bergbach bei normaler Wasserführung weniger Chancen der Entwicklung als die "normalen" Arten (Tab. 2), während sie bei geringen Wasserführung und demgemäß langsamer Fliessgeschwindigkeit auf günstige Bedingungen stossen. Hier ergibt sich daher ein erster Hinweis auf die weiter unten zu behandelnden limnologischen Hintergründe der unterschiedlichen Emergenzmengen.

Gänzlich aus dem Rahmen fallen die Emergenzwerte der beiden *Leuctra*-Arten *L. prima* und *L. digitata*. Sie nehmen auch in ihrer Flugzeit eine extreme Sonderstellung ein. Während das Gros der Plecopterenarten im Mai bis Juni/Juli schlüpft, also Frühlings- bis Sommerformen enthält (ein deutscher Name der Ordnung heisst "Frühlingsfliegen") hat *L. prima* eine extrem frühe Flugzeit (Februar bis März/April), *L. digitata* dagegen eine extrem späte (September bis November). Produktionsbiologisch bedeutet das bei *L. digitata*, dass die Larvenentwicklung sich weitgehend in dem Kalenderjahr vollzog, in dem die Emergenz auftritt, während nur das Eistadium und die Zeit der Eilarven zu dem vorangegangenen Jahr der Elterngeneration gehört. Umgekehrt ist der wesentliche Teil der Larvenentwicklung von *L. prima* in dem vorausgegangenen Kalenderjahr "produziert" worden, während die Folgegeneration sich weitgehend im Flugjahr der Eltern entwickelt. Für *L. prima* ist daher eine Korrektur der Tabelle nötig: die Emergenzen sind in Tab. 1 jeweils um eine Reihe nach links zu rücken, denn sie sind repräsentativ für die Produktion des Vorjahres. Nach dieser Korrektur können beide *Leuctra*-Arten gemeinsam als spät fliegende Emergenzfraktion der betreffenden Jahresproduktion betrachtet werden. Es ergibt sich dann, bei der Umrechnung der Werte als jährliche Präsenzen in Prozent der langjährigen Mittelwerte das folgende Bild:

	(1969)	(1970)	(1971)	(1972)	(1973)	Mittelwert
<i>Leuctra prima</i>	19	149	170	52	?	(73)
<i>Leuctra digitata</i>	30	153	168	50	98	(788)

Beide Arten zeigen (nach der Korrektur in Hinblick auf das zuständige Jahr) eine völlig synchron schwankende Emergenz, die im Gegensatz zu allen anderen Arten des Biotops zwei hohe Maxima in den Jahren 1970 und 1971 aufweist, sowie ein Minimum im Jahr 1969 und fast ebenso niedrige Werte in den Jahren 1972 und 1973. Dass beide Arten in ihrer Entwicklung anders im Kalenderjahr plaziert sind als die übrigen, gibt Anlass, den Grund für ihr abweichendes Verhalten in diesem kalendarischen Zusammenhang zu suchen. Ein Störfaktor, der diese beiden Arten im Eistadium oder als Kleinstlarven trafe, müsste beim Gros der anderen Arten auf die bereits halberwachsenen Larven treffen (et vice versa). Diese Erkenntnis wird uns bei der nun folgenden Ursachen-Analyse nützlich werden können.

3. Ursachen der Schwankung

Die vorangegangene Diskussion der fünfjährigen Emergenzwerte der Breitenbach-Plecopteren hat ergeben, dass sich beim Gros der Arten eine klare Tendenz erkennen lässt, von der einige "gegenläufige" Arten infolge ihrer ökologischen Sonderstellung signifikant abweichen. Es bleibt nun zu untersuchen, wo die Ursachen für die auffallend unterschiedlichen Erträge der einzelnen Jahre liegen.

Zunächst muss festgestellt werden, ob sich dieses produktionsbiologische Zu-

standsbild der einzelnen Jahrgänge auf den Breitenbach beschränkt und lediglich die individuelle Charakteristik dieses Gewässers, — oder gar nur des untersuchten Abschnittes —, darstellt, wobei die örtlichen Verhältnisse (Strömungsmuster, Untergrundbeschaffenheit, Störungen durch lokale Ereignisse) allein für die Erklärung ausreichen müssten. Hier erweist es sich als günstig, dass infolge der gleichzeitig laufenden Emergenzuntersuchungen am Rohrwiesenbach ein Vergleichsmaterial vorliegt. Mit seiner Hilfe kann diese Frage entschieden werden, denn im gleichen klimatischen Bereich, doch in unterschiedlicher limnologischer Situation liegt der Rohrwiesenbach ca 15 km Luftlinie vom Breitenbach entfernt und seine Emergenz wird nach der gleichen Methode und auf gleichlanger Bachstrecke eingesammelt. Die Unterschiede in der Artzusammensetzung, Individuenzahl und organischen Produktion der einzelnen Emergenzfraktionen sind zwischen beiden Bächen erheblich. Die Zahl der Plecopterenarten ist im Rohrwiesenbach geringer, auch treten einige im Breitenbach nicht vorhandene Arten auf. Tab. 3 stellt die Plecopterenemergenzen (1970–1973) als Präsenz-Prozente der vierjährigen Mittelwerte dar.

Tabelle 3

	1970	1971	1972	1973	Mittelwert
<i>Protonemura intricata</i>	191	106	61	42	(163)
<i>Nemoura sciurus</i>	143	121	43	94	(984)
<i>Nemoura cambrica</i>	38	10	76	276	(561)
<i>Nemoura marginata</i>	39	66	62	232	(113)
<i>Nemurella pictetii</i>	322	39	4	26	(23)
<i>Leuctra prima</i>	8	135	14	242	(65)
<i>Leuctra nigra</i>	86	106	81	124	(70)
<i>Leuctra digitata</i>	134	125	175	66	(827)
Durchschnittspräsenz	120	89	65	138	

Die Tab. 3 soll hier nicht im Detail erörtert werden, zumal die ausführliche Gesamtdarstellung des Emergenzvergleichs 1970/1971 an beiden Bächen durch SANDROCK abgewartet werden muss. Doch ist es auch bei einem nur groben Überblick über den vierjährigen Beobachtungszeitraum leicht festzustellen, dass die am Breitenbach-Material deutlich gewordene Tendenz sich hier wiederholt. (Sie ist nicht bei allen Arten eindeutig, bei *Protonemura intricata* sogar in Richtung auf eine stetige Abnahme von Jahr zu Jahr umgeschlagen, doch muss auf die geringe Individuenzahl dieser Art im Rohrwiesenbach hingewiesen werden — s. Mittelwert! —, die den Ausgabewert in diesem Biotop wesentlich verringert). Nur die individuenreich auftretenden Arten sind in ihrem Biotop so fest in den Produktionsprozess eingeschlossen, dass ihre Schwankungsbreite uns Rückschlüsse auf die Produktionsverhältnisse gestattet. Arten am Rande ihrer autökologischen Existenzgrenze — also in geringer und untypischer Individuenzahl —, haben dagegen in diesem Zusammenhang nur einen geringen Ausgabewert.

Für die individuenreichen, den wesentlichen Biomasse-Anteil in der Biozönose ausmachenden Plecopterenarten zeigt sich in der Abfolge der Jahreserträge ein im Prinzip paralleler Verlauf zu den Verhältnissen im Breitenbach. Besonders deutlich wird bei den *Nemoura*-Arten, die hier mehr als 50% der Gesamtemergenz darstellen, dass die Präsenzwerte der vierjährigen Mittel die gleiche Tendenz wie am Breitenbach (Tab. 2) aufweisen. Die Jahresdurchschnittspräsenz der Mittelwerte für diese Arten beträgt 71:96:57:189, — es gilt also für den Vergleich der Jahre 1972:1973 das Verhältnis 1:3. Dagegen sind hier wie im Breitenbach die *Leuctra*-Arten *prima* und *digitata* gegenläufig und weisen — nach der Korrektur der *L.prima* Repräsen-

tanz – ein Minimum für 1973 auf. (Dagegen zeigt der 1972er Ertrag hier – anders als im Breitenbach – ein Maximum!). Zweifellos sind die limnologischen Verhältnisse im Rohrwiesenbach unstabil und daher in gewissem Umfang untypisch für einen Mittelgebirgsbach (s. SANDROCK), doch wiegt deshalb das Argument einer im Prinzip gleichartig verlaufenden Jahrgangs-Abundanz um so schwerer: nur **klimatische** Bedingungen, die für beide Vergleichsbäche gemeinsame Faktoren im Jahresverlauf darstellen, können die Ursache der gleichartigen Tendenz sein!

Bei der Suche nach dem verantwortlichen Klima-Faktor fällt der Verdacht zunächst auf die Temperatur. Wie abhängig der Schlüpf-Termin der einzelnen Arten von der Sonneneinstrahlung ist, ergab sich bereits bei der Auswertung des ersten Materials (s. ILLIES 1971). Doch kann sich eine temperaturbedingte Verschiebung des Schlüpftermins auf die Gesamtjahresproduktion an Emergenz nur dann auswirken, wenn sie sich über die Grenze des Kalenderjahres erstrecken würde. Das ist jedoch nur bei *L.prima* theoretisch (im Sinne einer extremen Vorverlegung des Terminus) denkbar, kann aber bei allen anderen Arten ausgeschlossen werden. Selbst vier- bis sechswöchige Verschiebungen des Schlüpftermins würden sich in keiner Weise auf die Jahressummen der Emergenz auswirken, falls man nicht annähme, einzelne Individuen würden infolge ungünstiger Temperaturbedingungen signifikant länger dem Risiko des Larvenlebens ausgesetzt oder gar gänzlich auf das Schlüpfen verzichten. Auffallende Schwankungen in der Abundanz der Emergenz, wie sie sich in den fünf zurückliegenden Jahren am Breitenbach zeigten, sind in ihrem Umfang viel zu gross, als dass sie in direkter Abhängigkeit von den nur wenig unterschiedlichen jährlichen Temperaturbedingungen im (kaltstenothermen) Bachbereich stehen könnten.

Dagegen muss die **Wasserführung** und der von ihr abhängige Wasserstand von einschneidender Bedeutung für die Existenzbedingungen des Benthos, also hier der Insektenlarven, sein. Sinkt der Wasserstand im Bach, so fallen Steinflächen und Bodenareale trocken, in denen sich unbewegliche Entwicklungsstadien (Eier, bei holometabolen Insekten auch Puppen) befinden, so dass sie vernichtet werden. Bewegliche Stadien, also die Larven, verlieren an Lebensraum und werden in den verbleibenden Flächen zusammengedrängt, was sowohl für das Auffinden von ausreichender Nahrung wie für das Risiko durch karnivore Verfolger einschneidende Konsequenzen birgt. Bei extremem Niedrigwasser muss eine erhebliche Vernichtungsrate erwartet werden, Austrocknung des Bachbettes schliesslich ist die ökologische Katastrophe, der sich nur ein geringer Anteil des Benthos (im günstigen Entwicklungsstadium) entziehen kann.

Diese theoretische Vorüberlegung legt es nahe, die Wasserführung im Breitenbach mit den Emergenzwerten zu vergleichen. Als leicht zugänglicher Indikator für diese Wasserführung stehen hier die monatlichen Niederschlagswerte zur Verfügung (Abb. 1). Die durch den Niederschlag regulierte Auffüllung des Grundwasserspiegels wirkt sich über die Quellschüttung direkt proportional auf die Wasserführung aus, wobei ein Verzögerungseffekt von einigen Wochen (Speicherwirkung des Grundwasserreservoirs) zu berücksichtigen ist. In Abb. 1 ist dieser ausgleichende Zeitfaktor in der Form berücksichtigt, dass für jeden Monat der Mittelwert der zurückliegenden drei Niederschlagsmonate (als Sternchen) angegeben wird. Die Wasserführung des Baches ist in ihrem Jahresverlauf durch diese Werte gekennzeichnet.

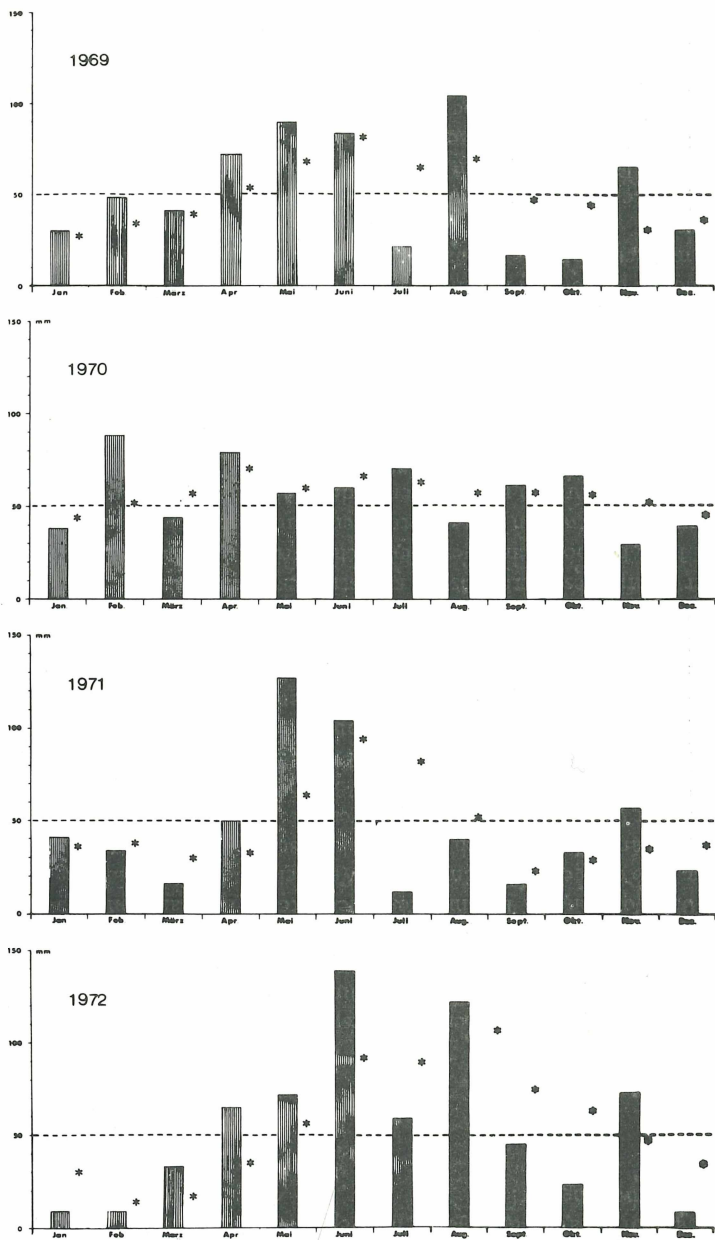


Abb. 1

Die graphische Darstellung der Abb. 1 zeigt deutlich, dass der Jahresverlauf der Niederschläge im Gebiet der Versuchsbäche (Niederschlagsmessstelle Michelsrombach) in den einzelnen Jahren starke Unterschiede aufweist. Offensichtlich sind die

Beim Vergleich der Abflussjahre mit den Emergenzerträgen muss berücksichtigt werden, dass die Entwicklungszeit der Individuen einer Jahresemergenz nicht mit dem Kalenderjahr identisch ist, sondern bei der überwiegenden Mehrzahl der Arten (bei denen der Tab. 2) im III. Quartal eines Kalenderjahres mit dem Eistadium beginnt und im II. Quartal des Folgejahres mit dem Schlüpfen endet. Wir haben daher die Wasserstandsschwankungen unter Berücksichtigung dieser zeitlichen Verschiebung auf die Jahresemergenz zu beziehen, wie es in Abb. 2 geschieht. Vergleichen wir die so dargestellten Niederschlagsverhältnisse mit den Jahreserträgen der Tab. 2, so zeigt sich zunächst, dass die absolute Niederschlagsmenge keinen direkten Einfluss auf die Emergenz ausübt. Nicht das wasserreichste Produktionsjahr (1969/70) erbrachte in der Emergenz 1970 eine hohe Produktion, sondern das sehr wasserarme Produktionsjahr 1972/73, das zur Maximum-Emergenz 1973 führte.

Wir sind also zu der Annahme genötigt, dass es spezifische, niederschlagsbedingte Schädigungen der Fauna in Form von extremen Niedrigwasserständen sein müssen, die für geringe Erträge (bzw. hohe Verluste) in einzelnen Jahren verantwortlich sind. In der extrem reichen Emergenz 1973 muss diese Schädigung gefehlt haben, es kann sich also nicht um das Niedrigwasser des dritten Entwicklungsquartals (I 73) handeln. So bleibt nur der Schluss übrig, dass ein Niedrigwasser im ersten Entwicklungsquartal (entsprechend dem III. Quartal des vorangehenden Kalenderjahres) den gesuchten schädigenden Umweltfaktor darstellt. Für die extrem schwache Emergenz 1972 lag dieses erste Entwicklungsquartal in einer Niedrigwasserperiode, die mit 67,4 mm wenig mehr als ein Drittel des Sollwertes erbrachte, während im Folgejahr (das zur extrem hohen Emergenz 1973 führte) fast das Vierfache dieses Betrages, nämlich 225,9 mm erreicht wurden. Niedriger Wasserstand, so ergibt diese Beobachtung, wirkt sich vor allem auf das Eistadium sehr schädlich aus, was durch die unbewegliche Fixierung dieses Stadiums an den Ankergrund und seine Exposition an das Risiko des Trockenfallens zu erklären ist. Den beweglichen Larvenstadien dagegen schadet ein solches Niedrigwasser offensichtlich wenig, da sie sich durch Ausweichbewegungen der Gefahr des Austrocknens entziehen.

Wenn diese Beziehung zwischen Wasserstand und Verlustrate im Eistadium richtig gesehen werden, müssen sie auch für die beiden Arten gelten, deren Entwicklungszeit in anderer Weise in das Kalenderjahr eingefügt ist. Wie oben (s. S. 136) gezeigt wurde, gilt für *Leuctra prima* und *Leuctra digitata*, — im Gegensatz zu allen anderen Arten — dass die Entwicklungszeit mit dem laufenden (*L. digitata*) oder dem vorhergehenden (*L. prima*) Kalenderjahr zusammenfällt. Für beide Arten ist also zu fordern, dass sie in den Jahren geringe Emergenzen erbringen, in denen im I. Kalender-Quartal Niedrigwasser herrschte. Tatsächlich zeigt sich genau dieser Zusammenhang: Niedrigwasser im Frühjahr (1969, 1972) erbrachte geringe Emergenzen, dagegen sind normale Niederschläge im I. Quartal (1970, 1971) mit hohen Präsenzen dieser Arten korreliert. Zugleich kann für *L. prima* in Anwendung dieser Erkenntnisse vorausgesagt werden, dass die Flugzeit (Jan. — März) des Jahres 1974 eine niedrige Emergenzrate erbringen wird, wie sie sich bei *L. digitata* im Spätherbst 1973 bereits zeigte: denn auch im Jahr 1973 erhielt das I. Quartal nur geringe Niederschläge.

Der ursächliche Zusammenhang zwischen dem Wasserstand zur Zeit unmittelbar nach der Eiablage und der Emergenz im folgenden Flugjahr hat sich damit für die Plekopteren nachweisen lassen. Es bleibt der Auswertung weiterer Fraktionen der Emergenz vorbehalten, eine abschliessende Wertung des Umfangs der Schädwirkung solcher Trockenperioden auf die Produktion im Bach durchzuführen.

LITERATUR

- BISHOP, J.E. & HYNES, H.B.N. (1969): Downstream Drift of Invertebrate Fauna in a Stream Ecosystem. *Arch.Hydrobiol.* 68: 56–90.
- ELLIOTT, J.M. (1967): Invertebrate Drift in a Dartmoor Stream. *Arch.Hydrobiol.* 63: 202–237.
- HARPER, P.P. & PILON, J.-G. (1970): Annual patterns of emergence of some Quebec stoneflies (Insecta: Plecoptera). *Canad.J.Zool.* 48: 681–694.
- HYNES, H.B.N. (1970): The Ecology of Running Waters. Liverpool University Press.
- ILLIES, J. (1971): Emergenz 1969 im Breitenbach. Schlitzer Produktionsbiologische Studien (1). *Arch.Hydrobiol.* 69: 14–59.
- ILLIES, J. (1972): Emergenzmessung als neue Methode zur produktionsbiologischen Untersuchung von Fliessgewässern. Schlitzer produktionsbiologische Studien (2). *Verb.d.Dtsch.Zool.Zool.Ges.* 1971: 65–68.
- MENDL, H. (1973): Limonien aus dem Breitenbach (Diptera, Tipulidae). *Arch.Hydrobiol.* 71: 255–270.
- RINGE, F. (1974): Die Chironomidenemergenz zweier Mittelgebirgsbäche im Jahre 1970. Schlitzer produktionsbiologische Studien (9). (*Arch.Hydrobiol.* – im Druck).
- SCHWARZ, P. (1970): Autökologische Untersuchungen zum Lebenszyklus von Setipalpia-Arten (Plecoptera). *Arch.Hydrobiol.* 67: 103–140.
- ZWICK, P. (1974): Critical notes on a proposed method to estimate annual production. *Freshw.Biol.* (im Druck).

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. JOACHIM ILLIES, Limnologische Flussstation, D 6407 Schlitz, Postfach 102.