

Sonderdruck: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Saarbrücken 1973.

QUALITATIVE UNTERSCHIEDE IN ENERGIEFLUSS, NAHRUNGSKREISLAUF UND PRODUKTIVITÄT VON FLIESSGEWÄSSER-ÖKOSYSTEMEN

A. W. STEFFAN

Abstract

Several aspects of productivity and food chain peculiarities in various running water ecosystems are pointed out and compared one with the other. It can be shown that the distinct zones of brooks, rivers and streams do not only differ by physiographical and biosociological features. There are also differences in the production ecology of the various ecosystems. These manifest themselves in different velocities of the energy flow, in quantitative and qualitative differences of availability and supply of food, and in the rate and swiftness of transport of food particles as well. One main effect of these ecological peculiarities is the formation of simple food chains, consisting of a few members only and running parallel with and independently one from the other in fast-flowing glacier brooks and to some extent in high mountain brooks also, and of complex food networks, the members of which can be linked together in various manners and directions, in slow-flowing rivers and streams.

Ein Fließgewässer in seinem Laufe vom Ursprungsort, einem Gletscher oder einer Quelle, bis zur Einmündung in das Meer stellt keine einheitliche Lebensstätte, keinen allseitig abgeschlossenen und in sich homogenen Biotop dar. Vielmehr ändert sich in Fließrichtung das gesamte lebensbedingende Faktorengefüge. Teilweise und über weite Strecken hin erfolgt dies allmählich und kaum merkbar, andernorts aber auch in auffälligen Sprüngen. Diesem Wechsel der physiographischen Struktur entsprechend ist die Besiedlung eines Fließgewässers ebenfalls uneinheitlich. In einem Gletscherabfluss oder in einer Quelle treten andere Pflanzen- und Tierarten auf als in einem Bergbach, und jener wiederum unterscheidet sich in seiner Artenzusammensetzung von einem Fluss oder Strom des Flachlandes.

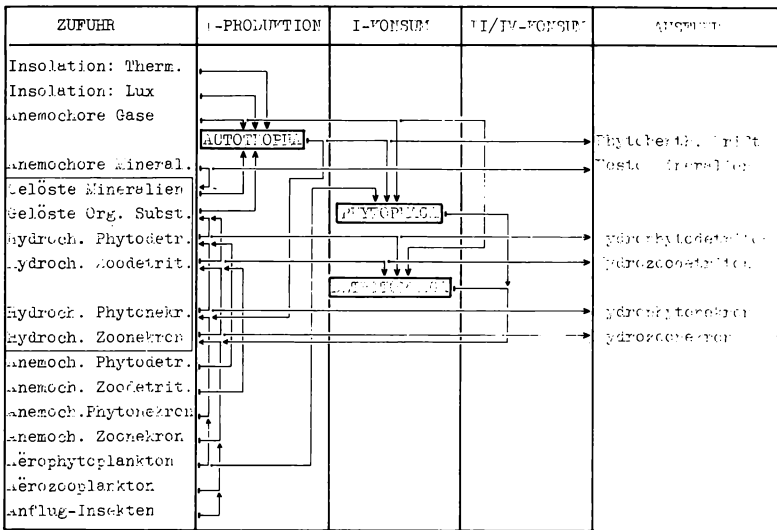
Der Nachweis dieser in Fließrichtung regelhaft verlaufenden Änderungen und Varietäten im abiotischen und biotischen Gefüge der Fließgewässer führte zur Aufstellung eines typologisch-biozönotischen Gliederungssystems (ILLIES 1961; ILLIES & BOTOSANEANU 1963; STEFFAN 1965, 1971, 1972, 1974). Die physiographischen (SCHMITZ 1955, 1957) und biosoziologischen (STEFFAN 1965, 1974; KOWNACKA & KOWNACKI 1972) Begründungen für dasselbe wurden bereits eingehend behandelt und zusammengefasst (SCHWOERBEL 1969). Eine weitergehende Frage lautet nun: Gibt es neben den physiographischen und biosoziologischen auch produktionsökologische Unterschiede zwischen den einzelnen Abschnitten eines Fließgewässers? Oder aber stimmen trotz ihrer nachgewiesenen abiotischen und biotischen Verschiedenheit die im Fließgewässerlauf aneinandergereihten Holozöne hinsichtlich Energiefluss und Nahrungsangebot sowie wechselseitiger Verknüpfung der Nahrungsglieder generell überein?

Zur Behandlung dieses Problemkreises habe ich in Tab. 1 zusammengestellt, welche Energie- und welche Nahrungsqualitäten theoretisch einer Fließgewässer-Biozönose zugeführt, und welche wieder aus ihr herausgetragen werden. Hierbei ist jeweils zwischen hydrischem und aerischem Transport zu unterscheiden. Für die Beurteilung der Ernährungsmöglichkeiten ist weiterhin wichtig zu wissen, ob es sich

Energie- und Nährstoff-Fracht in Fließgewässer-Ökosystemen	
ZUFUHR - INPUT	AUSFUHR - OUTPUT
I. ENERGIE	
<u>1. hydrische Zufuhr</u> a) bereits gespeicherte Wärme <u>2. aërische Zufuhr</u> a) Wärme b) Licht durch Insolation	<u>1. hydrische Ausfuhr</u> a) gespeicherte Wärme <u>2. aërische Ausfuhr</u> a) gespeicherte Wärme
II. ANORGANISCHE SUBSTANZEN	
<u>1. hydrische Zufuhr</u> a) gelöste Gase (O_2 , CO_2) b) gelöste Mineralien (Ca^{++} , Mg^{++} etc.) c) feste Mineralien (Gletscherschluff, Ton, Sand etc.) <u>2. aërische Zufuhr</u> a) Gase (O_2) b) eingewehte Mineralien (Staub) <u>3. terrestrische Zufuhr</u> a) aus dem Untergrund gelöste Mineralien	<u>1. hydrische Ausfuhr</u> a) gelöste Gase (O_2 , CO_2) b) gelöste Mineralien (Ca^{++} , Mg^{++} etc.) c) feste Mineralien (Ton, Sand etc.) <u>2. aërische Ausfuhr</u> a) gelöste Gase <u>3. terrestrische Ausfuhr</u> a) ausgefällte Mineralien ("Alkuff" etc.)
III. ORGANISCHE SUBSTANZEN	
<u>1. hydrische Zufuhr</u> a) gelöste organische Stoffe (Huminsäuren, Aminosäuren)	<u>1. hydrische Ausfuhr</u> a) gelöste organische Stoffe (Huminsäuren, Aminosäuren)
IV. ORGANISCHEN-TEILE	
<u>1. hydrische Zufuhr</u> a) Phyto detritus } hydrodetritus b) Zoo detritus } c) eingeschw. Pflanzenteile } Hydro- d) eingeschw. Tierleichen } nekron <u>2. aërische Zufuhr</u> a) Phyto detritus } anemodetritus b) Zoo detritus } c) eingewehte Pflanzenteile } anemo- (Blätter etc) } nekron d) eingewehte Tierleichen }	<u>1. hydrische Ausfuhr</u> a) Phyto detritus } Hydro- und b) Zoo detritus } anemodetritus c) eingeschwemmte und eingewehte Pflanzenteile d) eingeschwemmte und eingewehte Tierleichen <u>2. terrestrische Ausfuhr</u> a) Detritus-Ablagerung b) Faulschlamm-Ablagerung c) Ablagerung als Ufergerüst
V. LEBENDE ORGANISMEN	
<u>1. hydrische Zufuhr</u> a) Bakterien b) Phytoplankton c) Zooplankton d) Drift benthischer Algen e) Drift benthischer Tiere (Insektenlarven etc.) <u>2. aërische Zufuhr</u> a) Phytoplankton } Aëroplankton b) Zooplankton } c) Anflug, bei Eisablage oder durch Wind zur Wasserung gezwungene Insekten	<u>1. hydrische Ausfuhr</u> a) Bakterien b) Phytoplankton c) Zooplankton d) Drift benth. Algen → Tycho- e) Drift benth. Tiere plankton <u>2. aërische Ausfuhr</u> a) Emergenz b) Beute terrestr. Prädatoren

Tab. 1: Zusammenstellung der einem Fließgewässer-Ökosystem anemochor und hydrochor zugeführten und wieder aus ihm weggeführten Energie-Sorten und lebensbestimmenden anorganischen und organischen Substanzen, Organismen-Teile und Organismen.

bei den zugeführten Substanzen um gelöste oder feste anorganische oder organische Stoffe handelt, um Organismen-Teile verschiedener Gestalt, Zusammensetzung oder Ausmasse, oder um vollständige tote oder lebende Organismen. Da die eingewehten und angeschwemmten Organismen-Reste je nach Konsumenten-Gruppe nur in bestimmter Grössenordnung als Nahrung verfügbar sind, werden die fein zerriebenen und die gröberen Partikel als Detritus und Nekron unterschieden. Die gleiche Differenzierung ist zur Ermittlung der Produktionsqualität eines Fliessgewässer-Abschnittes auch für die Ausfuhr notwendig. Diese erfolgt einerseits durch das fließende Wasser, das die an einer Stelle produzierten Organismen lebend, tot, in gröbere oder feinere Teile zerlegt oder in Lösung gegangen wegtransportiert, damit der unmittelbaren Lebensgemeinschaft entzieht und einer anderen weiter bach- oder flussabwärts auftretenden wieder zur Verfügung stellt. Andererseits aber können die abgestorbenen Organismen vollständig, in mehr oder weniger grosse Partikel zerfallen oder völlig mineralisiert auch als Ufergenist, Faulschlamm oder Detritus in Buchten und am Gewässerboden von ruhigerfließenden Bereichen abgelagert werden. Daneben verlässt eine beträchtliche Anzahl der im Fliessgewässer produzierten Organismen aktiv oder passiv das Wasser. Hierzu rechnen die unzähligen Arten geflügelter Wasserinsekten, die als Imagines zum Luftleben übergehen, und jene Pflanzen und Tiere, welche den land- bzw. luftbewohnenden Pflanzenfressern und Räubern als Nahrung zur Verfügung stehen. Fast unbekannt ist für den Fliessgewässerbereich noch die Rolle der tote Organismen abbauenden Bakterien und Pilze, und zwar nicht nur in quantitativer, sondern auch in qualitativer Hinsicht. Diese Stufe der Destruenden im Nahrungskreislauf wird daher bei den nachfolgenden Erörterungen weitgehend unberücksichtigt gelassen.

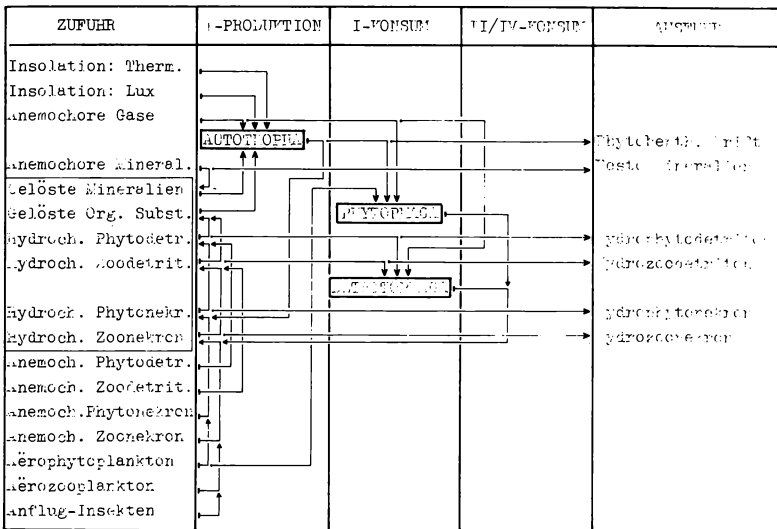


Tab. 2: Schematische Darstellung des auf der Gletscheroberfläche (*Eukryocoen*) herrschenden Energie- und Nährstoff-Flusses sowie der daraus resultierenden Produktionsverhältnisse und Nahrungsketten.

Energie- und Nährstoff-Fracht in Fließgewässer-Ökosystemen	
ZUFUHR - INPUT	AUSFUHR - OUTPUT
I. ENERGIE	
<u>1. hydrische Zufuhr</u> a) bereits gespeicherte Wärme	<u>1. hydrische Ausfuhr</u> a) gespeicherte Wärme
<u>2. aërische Zufuhr</u> a) Wärme durch Insolation b) Licht	<u>2. aërische Ausfuhr</u> a) gespeicherte Wärme
II. ANORGANISCHE SUBSTANZEN	
<u>1. hydrische Zufuhr</u> a) gelöste Gase (O_2 , CO_2) b) gelöste Mineralien (Ca^{++} , Mg^{++} etc.) c) feste Mineralien (Gletscherschluff, Ton, Sand etc.)	<u>1. hydrische Ausfuhr</u> a) gelöste Gase (O_2 , CO_2) b) gelöste Mineralien (Ca^{++} , Mg^{++} etc.) c) feste Mineralien (Ton, Sand etc.)
<u>2. aërische Zufuhr</u> a) Gase (O_2) b) eingewehte Mineralien (Staub)	<u>2. aërische Ausfuhr</u> a) gelöste Gase
<u>3. terrestrische Zufuhr</u> a) aus dem Untergrund gelöste Mineralien	<u>3. terrestrische Ausfuhr</u> a) ausgefällte Mineralien (Valktuff etc.)
III. ORGANISCHE SUBSTANZEN	
<u>1. hydrische Zufuhr</u> a) gelöste organische Stoffe (Huminsäuren, Aminosäuren)	<u>1. hydrische Ausfuhr</u> a) gelöste organische Stoffe (Huminsäuren, Aminosäuren)
IV. ORGANISCHEN-TEILE	
<u>1. hydrische Zufuhr</u> a) Phytodetritus } hydrodetritus b) Zoocetritus } c) eingeschw. Pflanzenteile } Hydro- d) eingeschw. Tierleichen } nekron	<u>1. hydrische Ausfuhr</u> a) Phytodetritus } Hydro- und b) Zoocetritus } Anemodetritus c) eingeschwemmte und eingewehte Pflanzenteile d) eingeschwemmte und eingewehte Tierleichen
<u>2. aërische Zufuhr</u> a) Phytodetritus } Anemodetritus b) Zoocetritus } c) eingewehte Pflanzenteile (Blätter etc.) } Anemo- d) eingewehte Tierleichen } nekron	<u>2. terrestrische Ausfuhr</u> a) Detritus-Ablagerung b) Faulschlamm-Ablagerung c) Ablagerung als Ufergenist
V. LEBENDE ORGANISMEN	
<u>1. hydrische Zufuhr</u> a) Bakterien b) Phytoplankton c) Zooplankton d) Drift benthischer Algen e) Drift benthischer Tiere (Insektenlarven etc.)	<u>1. hydrische Ausfuhr</u> a) Bakterien b) Phytoplankton c) Zooplankton d) Drift benth. Algen → Tycho- e) Drift benth. Tiere plankton
<u>2. aërische Zufuhr</u> a) Phytoplankton } Aëroplankton b) Zooplankton } c) Anflug, bei Eiablage oder durch Wind zur Wasserung gezwungene Insekten	<u>2. aërische Ausfuhr</u> a) Emergenz b) Beute terrestr. Prädatoren

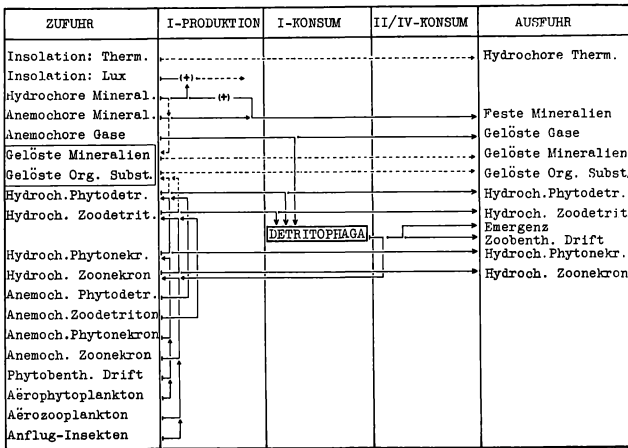
Tab. 1: Zusammenstellung der einem Fließgewässer-Ökosystem anemochor und hydrochor zugeführten und wieder aus ihm weggeführten Energie-Sorten und lebensbestimmenden anorganischen und organischen Substanzen, Organismen-Teile und Organismen.

bei den zugeführten Substanzen um gelöste oder feste anorganische oder organische Stoffe handelt, um Organismen-Teile verschiedener Gestalt, Zusammensetzung oder Ausmasse, oder um vollständige tote oder lebende Organismen. Da die eingewehten und angeschwemmten Organismen-Reste je nach Konsumenten-Gruppe nur in bestimmter Grössenordnung als Nahrung verfügbar sind, werden die fein zerriebenen und die gröberen Partikel als Detritus und Nekron unterschieden. Die gleiche Differenzierung ist zur Ermittlung der Produktionsqualität eines Fließgewässer-Abschnittes auch für die Ausfuhr notwendig. Diese erfolgt einerseits durch das fließende Wasser, das die an einer Stelle produzierten Organismen lebend, tot, in gröbere oder feinere Teile zerlegt oder in Lösung gegangen wegtransportiert, damit der unmittelbaren Lebensgemeinschaft entzogen und einer anderen weiter bach- oder flussabwärts auftretenden wieder zur Verfügung stellt. Andererseits aber können die abgestorbenen Organismen vollständig, in mehr oder weniger grosse Partikel zerfallen oder völlig mineralisiert auch als Ufergenist, Faulschlamm oder Detritus in Buchten und am Gewässerboden von ruhigerfließenden Bereichen abgelagert werden. Daneben verlässt eine beträchtliche Anzahl der im Fließgewässer produzierten Organismen aktiv oder passiv das Wasser. Hierzu rechnen die unzähligen Arten geflügelter Wasserinsekten, die als Imagines zum Luftleben übergehen, und jene Pflanzen und Tiere, welche den land- bzw. luftbewohnenden Pflanzenfressern und Räubern als Nahrung zur Verfügung stehen. Fast unbekannt ist für den Fließgewässerbereich noch die Rolle der tote Organismen abbauenden Bakterien und Pilze, und zwar nicht nur in quantitativer, sondern auch in qualitativer Hinsicht. Diese Stufe der Destruenden im Nahrungskreislauf wird daher bei den nachfolgenden Erörterungen weitgehend unberücksichtigt gelassen.



Tab. 2: Schematische Darstellung des auf der Gletscheroberfläche (*Eukryocoen*) herrschenden Energie- und Nährstoff-Flusses sowie der daraus resultierenden Produktionsverhältnisse und Nahrungsketten.

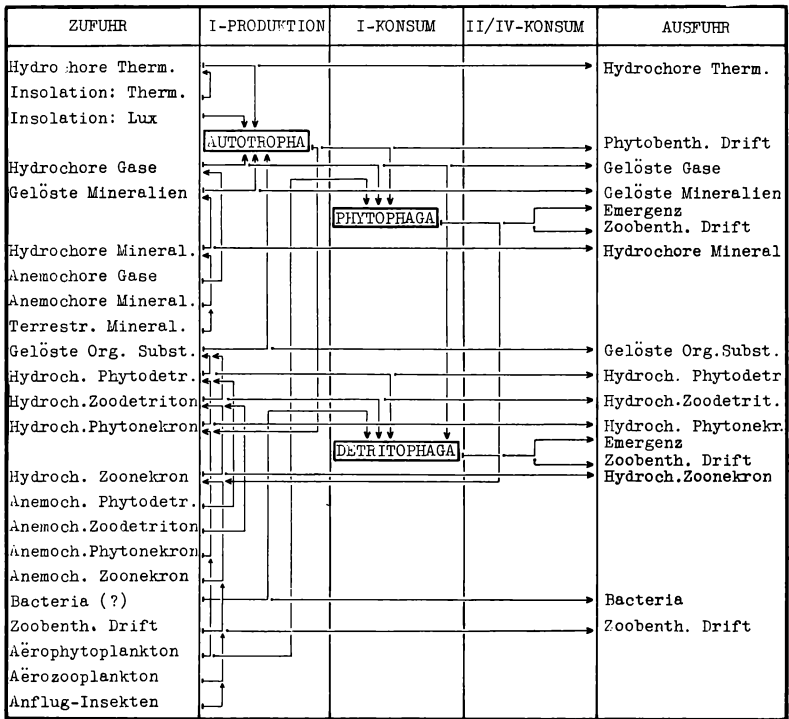
Eukryocoen: Tab. 2 zeigt die biozönotischen Beziehungen zwischen den bisher im hydrischen Bereich von Gletscheroberflächen nachgewiesenen abiotischen und biotischen Faktoren. Mit dem Vorhandensein der aus der terrestrischen Umgebung durch den Wind angewehten Mineralstoffe und Pflanzen- und Tierreste sowie der Licht und Wärme spendenden Sonneneinstrahlung wird in Kryokonitlöchern und -mulden das Gedeihen photoautotropher Algen ermöglicht. Von diesen Primärproduzenten ernähren sich mehrere Arten phytophager Tiere. Daneben können die feinen angewehten Staubteilchen pflanzlicher und tierischer Herkunft (oder die sie zersetzenden Bakterien?) auch direkt von detritophagen Tieren verwertet werden. Primär handelt es sich hier um zwei weniggliedrige und voneinander unabhängige Nahrungsketten. Die eine derselben existiert auf autochthoner, die andere auf allochthoner Nahrungsgrundlage. Erst sekundär können beide Ketten miteinander verbunden sein, indem die detritophagen Tiere auch die toten Überreste der in demselben Biotop produzierten übrigen Pflanzen und Tiere verwerten. Dadurch mag bis zu einem gewissen Grade ein geschlossener Nahrungskreislauf gewährleistet sein, wie er für stehende Gewässer typisch ist. Zum Teil jedoch wird die produzierte organische Substanz im lebenden oder toten Zustand durch Wind und Schmelzwasser abtransportiert und steht somit auch den im Gletscherabfluss lebenden Tieren zur Verfügung. Ein weiterer Anteil mag im Gletschereis oder Firnschnee konserviert werden und geht erst mit dem Abschmelzen desselben in eine andere Nahrungskette über.



Tab. 3: Schematische Darstellung des im obersten Gletscherbach-Bereich (*Metakryocoen*) herrschenden Energie- und Nährstoff-Flusses sowie der daraus resultierenden Produktionsverhältnisse.

Metakryocoen: Tab. 3 gibt an, welche produktionsökologischen Verhältnisse im Bereich des Gletscherabflusses und obersten Gletscherbachbereiches vorliegen. Aufgrund des sehr geringen Gehaltes an gelösten anorganischen und organischen Stoffen im Gletscherschmelzwasser, der äusserst niedrigen Wassertemperatur, des extrem instabilen Bachgrundes (Dauerrohböden) und der häufig durch starke Gletscherschluff-Führung erheblich herabgesetzten Lichteinstrahlung wird eine autochthone

autophototrophe Primärproduktion weitestgehend ausgeschlossen. Die tierischen Besiedler dieses extremen Biotops, die Larven einiger wenigen Zuckmückenarten (Diptera: Chironomidae), besitzen dementsprechend eine rein detritophage Ernährungsweise (STEFFAN 1971, 1972, 1974). Sie sind auf das Angebot allochthon durch Wasserströmung und Wind zugeführter Nahrungspartikel angewiesen. Neben ihnen existieren keine anderen Organismen, die mit ihnen in Nahrungskonkurrenz zu treten vermöchten, oder denen sie als Nahrung dienen könnten. Zum Teil werden sie als Larven in lebendem oder totem Zustand verdriftet, gehen der Gletscherbach-Extrembiozönose verloren und stehen weiter bachabwärts dortigen Lebensgemeinschaften angehörenden zoophagen Tieren als Nahrung zur Verfügung. Soweit sie sich aber über die wasserlebenden Jugendstadien hinaus zur luftlebenden Phase der Imago zu entwickeln vermögen, stellen sie praktisch das Endglied dieser einfachen Nahrungskette dar. Die von ihren Weibchen an Steine des Gletscherbaches abgelegten Eier sind der einzige organische Bestandteil dieser Extrembiozönose, der ihr qualitativ und quantitativ erhalten bleibt. Sämtliche übrigen allochthon in sie eingebrachten Energie- und Stoffqualitäten werden von der Wasserströmung wieder aus ihr herausgeführt. Sie befinden sich in ständigem Fluss; ein Kreislauf existiert nicht.

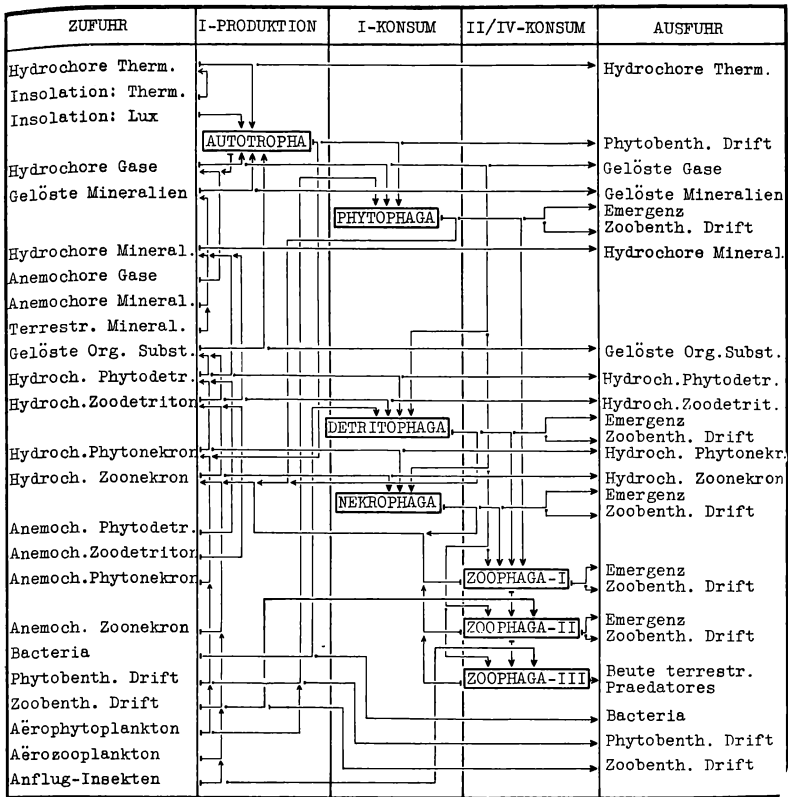


Tab. 4: Schematische Darstellung des im unteren Gletscherbach-Bereich (*Hypokryocoen*) herrschenden Energie- und Nährstoff-Flusses sowie der daraus resultierenden Produktionsverhältnisse und Nahrungsketten.

Hypokryocoen: Tab. 4 spiegelt die zwischen oberem und unterem Gletscherbachbereich herrschenden biozönotischen Gemeinsamkeiten und Unterschiede wieder. Auch hier leben die bereits im oberen Abschnitt auftretenden detritophagen Zuckmückenlarven. Hinzu kommen die ebenfalls detritophag sich ernährenden Larven der Kriebelmücken (Diptera: Simuliidae). Da sie Nahrungspartikel mithilfe ihrer reusenartigen Fangarme direkt aus der Wasserströmung zu entnehmen vermögen, die Zuckmückenlarven aber auf die in Steinritzen und anderen Totwasserbereichen angetriebenen Detritusteilchen angewiesen sind, dürften beide zumindest hinsichtlich des Nahrungserwerbs nicht miteinander konkurrieren. Infolge der in diesem Bereich vorliegenden weniger extremen Bedingungen ist hier bereits Algenwachstum möglich. Von diesen Primärproduzenten ernähren sich die Larven anderer Zuckmückenarten. Eine direkte Beziehung zu den detritophagen Primärkonsumenten besteht nicht. Folglich liegen hier zwei voneinander unabhängige kurze Nahrungsketten vor, von denen die erste sich aufzweigt. Im übrigen herrschen die gleichen biozönotischen Verhältnisse wie im oberen Gletscherbachbereich: Die von den Mücken-Weibchen am Ort ihrer eigenen Entstehung abgelegten Eier stellen den einzigen bleibenden Bestandteil der Biozönose dar. Alle übrigen alloch- und autochthone Energie- und anorganischen oder organischen Stoffqualitäten befinden sich in ständigem Fluss.

Krenocoen: Energiefluss und Nahrungsbeziehungen sind im Quellbereich eines Fließgewässers vom jeweils vorliegenden Quelltyp abhängig, wodurch sehr unterschiedliche Verhältnisse zustandekommen können. Bei einer typischen Rheokrene existiert ein auf allochthone Nahrungszufuhr basierendes Durchflüss-System, wie es auch für den Gletscherbachbereich beschrieben wurde. Bei einer Helokrene überwiegt dagegen die autochthone Primärproduktion. Bei einer Limnokrene schliesslich ähneln die Bedingungen denen eines stehenden Gewässers, bzw. sie stellen einen Durchflusssee im kleinen dar. Sumpfqellen wurden hinsichtlich ihrer Trophiestruktur und Produktivität bereits näher untersucht (ODUM 1957; TILLY 1968; THORUP 1963, 1970).

Rhithrocoen: Tab. 5 zeigt, dass im Bergbachbereich zum Teil ähnliche Verhältnisse vorliegen wie im unteren Gletscherbachabschnitt. Die autochthone Primärproduktion ist allerdings nicht auf Algen beschränkt, bachabwärts kommen in zunehmendem Masse auch Moose und flutende Blütenpflanzen hinzu. Als lebende Pflanzen werden jedoch in erster Linie die Algen in die Trophieketten aufgenommen: Festsitzende werden von benthischen Phytophagen abgeweidet, von der Strömung losgerissene und verdriftete werden als Tychoplankton von sessilen und vagilen Filterern erfasst und verzehrt. Die Makrophyten des Bergbaches werden weitaus überwiegend erst im abgestorbenen Zustand und zwar als grössere Teile durch Nekrophage und als winzige Partikel durch Detritophage verwertet. Phyto-, detrito- und nekrophage Tiere, die als Primärkonsumenten zusammenzufassen sind, stellen ihrerseits die Nahrung für zoophage Sekundärkonsumenten dar. Der Vielseitigkeit der Räuber-Beute-Verhältnisse entsprechend kann man Zoophagen verschiedener Stufen und damit Tertiär- und Quartärkonsumenten unterscheiden. Diese wiederum können die Beute terrestrischer Prädatoren werden: Eisvogel, Bär oder Mensch z.B. vermögen sich Vertretern der letzten Konsumentenstufe im Fließgewässer, nämlich der räuberischen Fische, zu bemächtigen. Sie stellen damit das letzte Glied in dieser Nahrungskette

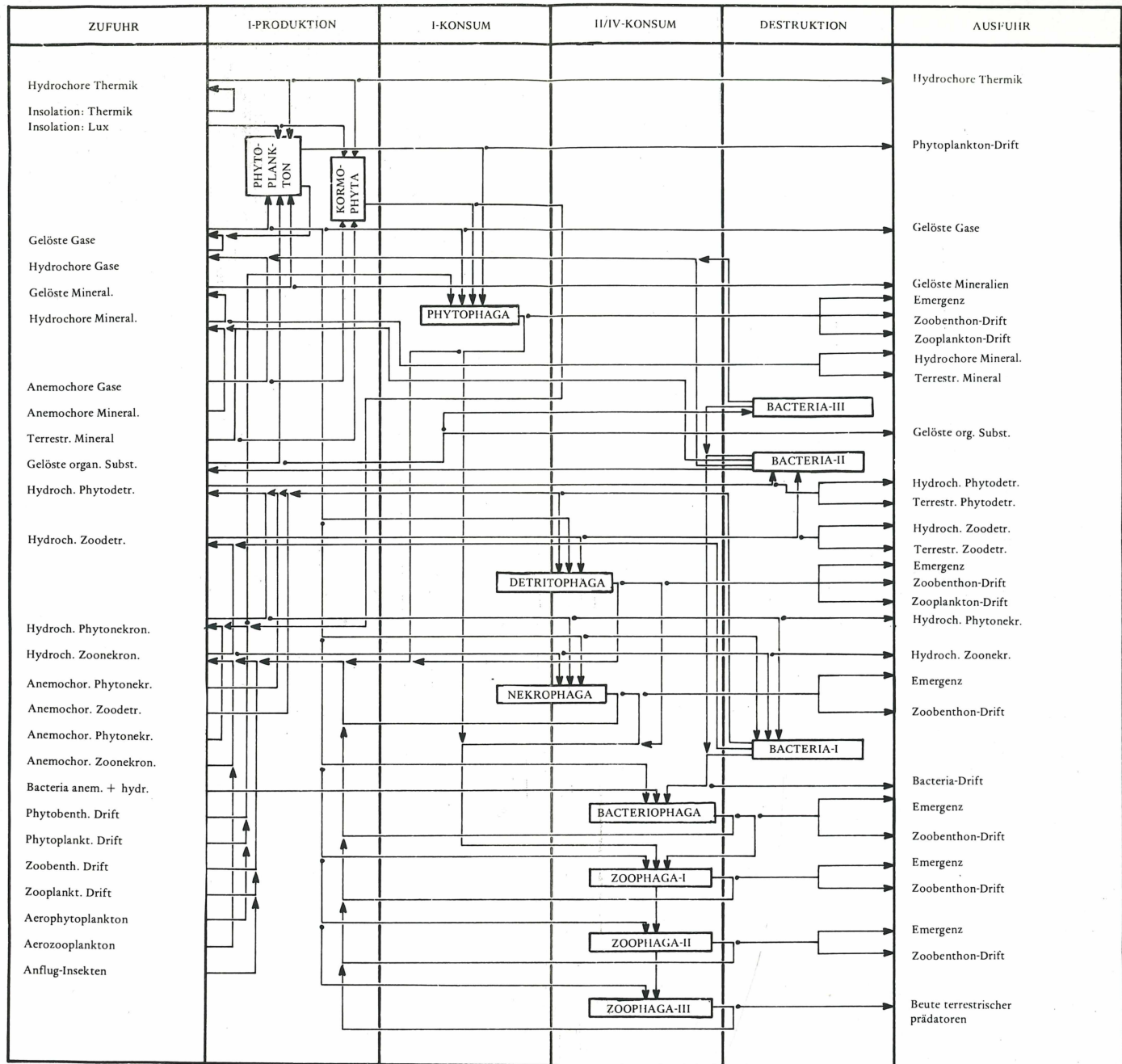


Tab. 5: Schematische Darstellung des im Bergbach-Bereich (*Rbitbrocoen*) herrschenden Energie- und Nährstoff-Flusses sowie der daraus resultierenden Produktionsverhältnisse und Nahrungsketten.

dar. Allerdings können auch bereits Konsumenten niederer Stufe zur Beute terrestrischer Prädatoren werden: Die Imagines detrito-, nekro-, phyto- und zoophager Wasserinsekten gehen ja ebenfalls zum Luftleben über. Als sog. Emergenz stellen sie einen Teil der im Fließgewässer produzierten organischen Substanz dar, welche damit diesem trophischen System entzogen wird. Ein anderer Teil geht ihm mit der Wasserströmung durch Verdriftung lebender oder toter phyto- und zoobenthischer Organismen oder ihrer abgebauten Reste verloren. Wie weit in einem natürlichen Bergbach bei dieser Zerkleinerung und Auflösung auch Destruenden mitwirken, wurde noch nicht hinreichend geklärt. Zu einem erheblichen Teil zumindest erfolgt dieser Abbau mechanisch durch die Einwirkung der Kraft des fließenden Wassers und der mitbewegten mikro- und makroklastischen Elemente des Bachbodens. In den einzelnen Teilbereichen des Bergbaches, dem Epi-, dem Meta- und dem Hyporhithron sind die Trophiesysteme zwar quantitativ, aber nur geringfügig qualitativ verschieden voneinander. Die einzelnen Produzenten- und Konsumenten-Stufen treten in allen Abschnitten auf; ihre Repräsentanten können verschiedene sein. Überall aber liegen keine einfachen Nahrungsketten unterschiedlicher Gliederzahl

vor, sondern es gibt mannigfache Verknüpfungen und Querverbindungen zwischen den einzelnen Organismen-Gruppen. Die vielfältigen Produzenten- und Konsumenten-Typen stellen gleichsam die Elemente einer komplexen Nahrungsvernetzung dar. Ein Kreislauf, der an einen bestimmten Lebensort oder doch zumindest eine begrenzte Strecke des Fliessgewässerlaufes gebunden wäre, wird lediglich durch die gegen die Wasserströmung gerichtete aktive Aufwärtswanderung einer Reihe von Rhithrobionten gewährleistet. Bei den im Erwachsenenstadium zum Luftleben übergehenden Wasserinsekten geschieht dies im Rahmen eines Besiedlungskreislaufes (MÜLLER 1954; ROOS 1957) nur zu bestimmten Zeitpunkten im Entwicklungsablauf. Bei ständig wasserlebenden Tieren, wie den Bachflohkrebsen und Strudelwürmern, dagegen zeitlebens und zumindest in gewissem Grade als Kompensierung der Bachabwärtsverdriftung.

Potamocoen: Tab. 6 bringt die Beziehungen zwischen den in grösseren und langsamer strömenden Fliessgewässern herrschenden abiotischen und biotischen Faktoren. Im Unterschied zum Rhithrocoen existieren hier keine benthisch lebenden photoautotrophen Primärproduzenten. Der autochthone Pflanzenwuchs ist vielmehr auf die Uferbereiche beschränkt. Nur an den Oberflächen hier gedeihender sub- und emerser Blütenpflanzen siedeln als Epiphyten auch festsitzende Algen. Hinzu kommen noch planktische Algengesellschaften allochthoner Herkunft, die sich aufgrund ihres langen Aufenthaltes im langsamströmenden Fluss vermehren können und damit ebenfalls eine autochthone photoautotrophe Produktion vollziehen. Sie bilden die Nahrungsgrundlage der Zooplanktonten, die aufgrund dieser Bedingungen ebenfalls hier zu existieren und sich fortzupflanzen vermögen. Damit erfolgt der überwiegende Anteil auch der Sekundärproduktion nicht wie im Rhithrocoen im Benthal sondern im Pelagial. Im lichtlosen Benthal des Potamal dagegen gedeihen in erster Linie detritophage und bakteriophage Tiere, welche die hier abgelagerten und sich zersetzenden Überreste vor allem der Pelagion-Angehörigen verwerten. Die Destruenden sind hier feste und wichtige Glieder des gesamten Trophiesystems. Ebenso wie im stehenden Gewässer schliessen sie auch hier die abgestorbenen Organismen auf und machen sie als Nekron, Detritus oder in Mineralform wieder für andere nutzbar. Die im Potamocoen auftretenden detritophagen und nekrophagen Tiere können, wenn sie solche autochthonen Organismen-Reste verwerten, im Rahmen ihres Ökosystems als Folgekonsumenten aufgefasst werden, wenn sie jedoch allochthone verzehren, als Primärkonsumenten. Eine für die Biozönose typische Folgekonsumenten-Gruppe stellen auch die Bakteriophagen dar. Die übrigen Folgekonsumenten leben räuberisch-zoophag und nehmen damit prinzipiell ähnliche Positionen in den Nahrungsketten ein wie die vergleichbaren des Rhithrocoen. Nur scheinen die trophischen Beziehungen hier noch weitaus vielfältiger zu sein und ein komplizierteres System zu bedingen. In gewisser Weise stimmen sie mit dem Kreislauf der Nahrung im stehenden Gewässer überein. Hier wie dort existieren keine parallelverlaufenden und voneinander isolierten Nahrungsketten. Vielmehr liegt ein inniges Geflecht verschiedenstufiger und verschiedenwertiger Nahrungsglieder vor. Bei Wegfallen einer Organismenart und dem Hinzutreten anderer kommt es daher nicht zum Zusammenbruch in der Konsumationsfolge. Stattdessen kann jederzeit ein Austausch und eine gegenseitige Stellvertretung der Einzelglieder eines vielseitig vernetzten Nahrungssystems anlaufen. Der Energie- und Stofftransport erfolgt zwar ständig fliessgewässerabwärts. Die der Biozönose verlorengelende Kraft und Sub-



Tab. 6: Schematische Darstellung des im Flachlandstrom-Bereich (*Potamocoen*) herrschenden Energie- und Nährstoff-Flusses sowie der daraus resultierenden Produktionsverhältnisse und Nahrungsverflechtungen.

stanz muss also fortlaufend ersetzt werden. Infolge der innigen Verflechtung der dieser Biozönose angehörenden Pflanzen- und Tierarten entsteht jedoch ein über längere Zeit an einen begrenzten Ort gebundener Nahrungskreislauf. Die biozönologischen Unterschiede zwischen den einzelnen Abschnitten des Potamocoen, dem Epi-, Meta- und Hypopotamocoen sind quantitativer Art. Qualitative Abweichungen hinsichtlich der oben besprochenen Eigenheiten liegen nicht vor.

Vergleicht man die für die einzelnen Holozöne eines Fliessgewässers oder seine Untergliederungen besprochenen biozönologischen Strukturen miteinander, so ist festzustellen, dass sich dieselben in vielen Eigenheiten voneinander unterscheiden: Im oberen Gletscherbachbereich, dem Metakryocoen, beruht die Existenz der gesamten Biozönose auf allochthoner Nahrungsgrundlage: Nur detritophage Primärkonsumenten finden hier eine Lebensmöglichkeit. In allen anderen Bereichen tritt neben die allochthone Nahrungszufuhr auch eine autochthone autophototrophe Primärproduktion. Während im Eukryocoen, im Hypokryocoen, in manchen Krenocoen-Typen und im Epi- sowie oft auch im Metarhithrocoen die allochthone Nahrungsgrundlage gegenüber der autochthonen Primärproduktion überwiegt, scheinen die Verhältnisse im Hyporhithrocoen, in manchen Krenocoen-Typen (Helokrenocoen, Limnokrenocoen) und vor allem im gesamten Potamocoen weitgehend ausgeglichen zu sein. Dem unterschiedlichen Nahrungsangebot entsprechend treten vor allem im Rhithrocoen und Potamocoen sowie in manchen Krenocoen-Typen neben die detritophagen noch phytophage Primärkonsumenten. Darüber hinaus kommen vom Krenocoen und Rhithrocoen an auch zoophage Sekundärkonsumenten vor. Fliessgewässerabwärts schliessen sich an diese dann immer weitere Folgekonsumenten-Stufen an. Ausserdem zeichnet sich das Potamocoen durch die Existenz und vielfältige biozönologische Mitwirkung von Destruenden aus.

In den oberen Fliessgewässer-Bereichen, besonders im Kryocoen, existieren fast ausschliesslich geradlinig von einer Inkarnationsstufe zur anderen fortschreitende Nahrungsketten. Sie laufen parallel nebeneinanderher; zwischen den Gliedern verschiedener Ketten bestehen keine Wechselbeziehungen. Fliessgewässerabwärts jedoch, im Rhithrocoen und mehr noch im Potamocoen, gibt es in der Regel keine geradlinigen Nahrungsketten. Vielmehr finden sich hier vielfältige Verknüpfungen und Verflechtungen der einzelnen Inkarnationsfolgen. Es erscheint deshalb angebracht, hier nicht mehr von Nahrungsketten zu sprechen, sondern von einem Nahrungsnetz oder Nahrungsgeflecht. Der Ausfall eines Gliedes einer Nahrungskette kann die Vernichtung der gesamten Inkarnationsfolge bedingen. Bei den vielfältigen netzartigen Verflechtungen der Biozönose-Angehörigen in den unteren Fliessgewässer-Bereichen hat dagegen der Ausfall eines Einzelgliedes eine weniger grosse Wirkung auf die biozönologische Gesamtstruktur. In der Regel kann in einem derart komplexen System ein ausgefallenes Glied leicht durch ein anderes ersetzt werden, das ähnliche Umweltansprüche zeigt. Ausnahmen treten nur dann auf, wenn es sich um eine dominante Art handelt, von der eine grössere Anzahl rezedenter Formen unmittelbar abhängig sind. Hierbei ist zu berücksichtigen, dass die Dominanten gegenüber den zahlenmässig immer überwiegenden Rezedenten fliessgewässerabwärts merklich zunehmen.

Betrachtet man in den physiographisch und biosoziologisch unterschiedenen Fliessgewässerabschnitten nicht von vornherein die produktionsökologische Struktur, sondern geht von der jeweiligen Autökologie der zugehörenden Arten aus, dann ergeben sich noch andere Gesichtspunkte: Die unter den extremen Umweltbedin-

gungen eines Gletscherbach-Bereiches lebenden Arten besitzen in der Regel keine oder nur ganz geringe Affinität zueinander. Sie existieren nebeneinander in ein und demselben Lebensraum ohne aufeinander angewiesen bzw. durch Nahrungs- oder andere Wirkketten miteinander verbunden zu sein. Hierdurch kennzeichnen sie ihren Lebensraum als Extrembiotop (STEFFAN 1974). Im Bergbachbereich ist die biozönotisch-ökologische Situation schon weitgehend ausgeglichen. Allerdings sind auch hier die Beziehungen der Arten zueinander noch immer geringer als in den physiographisch und biosozioologisch vielfältigeren Bereichen des Potamocoen. Dort greifen die Lebensprozesse der Einzelglieder inniger ineinander: Jede Art ist passiv von vielen anderen desselben Lebensraumes abhängig oder wirkt aktiv auf diese ein.

Das geringere oder stärkere Ineinandergreifen der Lebensprozesse der Einzelglieder einer Biozönose steht in engem Zusammenhang mit den am Lebensort herrschenden abiotischen Bedingungen. Im Extrembereich eines Fließgewässers, dem Gletscherbachabschnitt, wäre ein gegenseitiges Aufeinanderangewiesensein der verschiedenen Komponenten überhaupt nicht möglich. Jede Art ist dermassen stark von den gegebenen physiographischen Extremfaktoren abhängig, dass sie mit deren geringster Änderung sofort vernichtet würde. Alle direkt von ihrer Anwesenheit profitierenden Biozönosemitglieder würde sie dabei mit ins Verderben reissen. Alleiniges Angewiesensein auf die zusagenden abiotischen Verhältnisse und weitestgehende Unabhängigkeit von biotischen Bedingungen erhöht daher in Extremsituationen die Überlebenschance. In den physiographisch ausgeglichenen und von einem komplexen Faktorengefüge bestimmten Normalbiozönosen der unteren Fließgewässerabschnitte spielen dagegen biozönotisch-produktionsökologische Verknüpfungen keine derart existenzbedingende Rolle. Sie führen nicht gleichzeitig zu Abhängigkeiten, da sie jederzeit durch andere ersetzt werden können. Weitere biozönotisch-produktionsökologische Eigenheiten, in denen sich vor allem die oberen schnellfließenden von den unteren langsamströmenden Bereichen unterscheiden, sind Durchgang bzw. Verweildauer von Energie und Nahrung in den Ökosystemen. Im Gletscherbach befinden sich sowohl Energie als auch Nahrung in ständigem Fluss; sie werden von der Wasserströmung oder durch die Luft zu- und mit der Strömung sofort wieder abgeführt. Nur die in den der Biozönose angehörenden Organismen gebundene Energie und organische Substanz verharret für deren Lebenszeit am Ort. Mit ihrem Absterben jedoch werden auch sie weitertransportiert oder gehen dem Holozön durch Überwechseln der betreffenden Arten zum Luftleben (Emergenz) verloren. Im Bergbachbereich liegt ebenfalls ein steter Energiezu- und -abfluss vor. Die als Nährstoff verwertbare anorganische oder organische Substanz dagegen wird in Nahrungsketten weitergegeben und verbleibt auf diese Weise über eine mehr oder weniger lange Zeit hin am Lebensort. Sie ist damit überwiegend Teil eines Nahrungskreislaufes. Dieser verschiebt sich allerdings kontinuierlich oder schrittweise fließgewässerabwärts. Oder anders ausgedrückt: Die Nährstoffe gehen von einem durch physiographische Bedingungen an einen bestimmten Abschnitt gebundenen Kreislauf allmählich in einen anderen über und von diesem wiederum in einen nächstfolgenden. Fließgewässerabwärts verlangsamt sich dieser Nahrungsfluss immer mehr bis es annähernd zu Verhältnissen kommt, die denen eines stehenden Gewässers entsprechen. Dann liegt ein geschlossener Nahrungskreislauf vor, der weitgehend ortsgebunden ist: Die Produktivität der oberen Fließgewässerabschnitte beruht also ausschliesslich oder überwiegend auf allochthoner Nahrungszufuhr, die der unteren aber weitgehend auf autochthoner photoautotropher Primärproduktion. Darüberhinaus werden in den

unteren Abschnitten die abgestorbenen Organismen durch Destruenten im eigenen Biozönose-Bereich abgebaut und als Nekron, Detriton oder mineralisierte Substanz immer wieder demselben Kreislauf zur Verfügung gestellt.

Die eingangs erörterten Fragen lassen sich schliesslich folgenderweise beantworten: Die einzelnen in physiographischer und biosoziologischer oder biozöologischer Hinsicht gegeneinander abzugrenzenden Abschnitte eines Fliessgewässers unterscheiden sich nicht nur durch diese Eigenheiten. Sie zeigen vielmehr auch produktionsökologische Differenzen. Diese äussern sich im unterschiedlich schnellen Energiefluss, im quantitativ und qualitativ verschiedenartigen Nahrungsangebot, im verschieden grossen und schnellen Nährstofftransport sowie in der mehr oder weniger engen Verknüpfung der Biozönosemitglieder zu einfachen, parallel und unabhängig voneinander verlaufenden Nahrungsketten oder zu komplizierteren Nahrungsgeflechten.

LITERATUR

- ILLIES, J. (1961): Versuch einer allgemeinen biozönotischen Gliederung der Fliessgewässer. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 46: 205–213.
- ILLIES, J. & L. BOTOSANEANU (1963): Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considéré surtout du point de vue faunistique. *Mitt. int. Ver. Limnol.* 12: 1–57.
- KOWNACKA, M. & A. KOWNACKI (1972): Vertical distribution of zoocoenoses in the streams of the Tatra, Caucasus and Balkans Mts. *Verh. int. Ver. Limnol.* 18: 742–750.
- MÜLLER, K. (1954): Die Drift in fliessenden Gewässern. *Arch. Hydrobiol.* 49.
- ODUM, H.T. (1957): Trophic structure and productivity of Silver Springs. *Fla. Ecol. Monogr.* 27: 55–112.
- ROOS, T. (1957): Studies on upstream migration in adult stream-dwelling insects. *I. Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm* 38: 167–193.
- SCHMITZ, W. (1955): Physiographische Aspekte der limnologischen Fliessgewässertypen. *Arch. Hydrobiol.* 22 (3/4): 510–523.
- SCHMITZ, W. (1957): Die Bergbach-Zoozönosen und ihre Abgrenzung, dargestellt am Beispiel der oberen Fulda. *Arch. Hydrobiol.* 53: 465–498.
- SCHWOERBEL, J. (1969): Ökologie der Süsswassertiere. Fliessgewässer. *Fortschr. Zool.* 20: 45–78.
- STEFFAN, A.W. (1965): Zur Statik und Dynamik im Ökosystem der Fliessgewässer und zu den Möglichkeiten ihrer Klassifizierung. In R. TÜXEN (Hrsgb.): Biosoziologie. Bericht über das Internationale Symposium in Stolzenau/Weser 1960. Junk, Den Haag 1965: 65–110.
- STEFFAN, A.W. (1971): Chironomid (Diptera) biocoenoses in Scandinavian glacier brooks. *Can. Ent.* 103: 477–486.
- STEFFAN, A.W. (1972): Zur Produktionsökologie von Gletscherbächen in Alaska und Lappland. *Verh. Dt. Zool. Ges.*, 65. Jahresvers.: 73–78.
- STEFFAN, A.W. (1974): Die Lebensgemeinschaft der Gletscherbach-Zuckmücken (Diptera: Chironomidae). — Eine Extrembiozönose. *Entomologisk Tidskrift* (im Druck).
- THORUP, J. (1963): Growth and life-cycles of invertebrates from Danish springs. *Hydrobiol.* 22 (1/2): 55–84.
- THORUP, J. (1970): The influence of a short-termed flood on a springbrook community. *Arch. Hydrobiol.* 66 (4): 447–457.
- TILLY, L.J. (1968): The structure and dynamics of Cone Spring. *Ecol. Monogr.* 38: 169–197.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. A.W. STEFFAN, Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Institut für Zoologie, Berlin-Dahlem.