

QUANTITATIVE CHARAKTERISIERUNG DER LEBENSGEMEINSCHAFT IN FLIESSGEWÄSSERN UND IHRE ABHÄNGIGKEIT VON UMWELTVARIABLEN

Humpesch U. H.

Abstract

Anhand der Beziehung zwischen der Struktur des Lebensraumes und der Besiedlungsstruktur der Massenformen der Tiergemeinschaft bei Stromkilometer 2005 der Donau, des Schlüpfens aus dem Ei von zehn Steinfliegenarten und des Lebenszyklus einer Köcherfliegenart wird gezeigt welche Voraussetzungen erfüllt werden müssen, um das wissenschaftliche Management für Fließgewässer weiterentwickeln zu können.

1. Einleitung

Die Zielsetzungen der quantitative (Fließgewässer-) Ökologie sind:

- die Entwicklung und Prüfung ökologischer Theorien, wie z. B. die Regulation von Populationen;
- die Beschreibung von Beziehungen mittels mathematischer Modelle, deren Parameter möglichst eine Relevanz zur Ökologie des/r Organismus/en hat;
- die quantitative Erfassung der natürlichen zeitlichen und räumlichen Schwankungsbreite der ökologischen Abläufe und deren Prognose für zukünftige Entwicklungen.

Daraus soll schließlich das Verstehen über das ökologische System bzw. seiner Kompartimente abgeleitet werden, das Maßnahmen für den Erhalt und das Management des entsprechenden Systems erlaubt.

Ein Bestandteil der Lebensgemeinschaft in Fließgewässern sind die bodenbewohnenden wirbellosen Tiere einer Größe von $>0.6\text{mm}$, das sogenannte Makrozoobenthos. Ihre Aufgabe im System kann folgendermaßen charakterisiert werden:

- sie bereiten das ins System gelangende organische Material auf und sind demnach Bioakkumulatoren;

- sie sind Glieder der Nahrungskette, z.B. für Fische und, sofern sie flugfähige Stadien haben, auch für terrestrische und aquatische wirbellose - und Wirbeltiere;
 - sie indizieren die Güte eines Fließgewässers.
- Diese Aufgaben rechtfertigen die wissenschaftliche Beschäftigung mit dieser Tiergruppe im Sinn der quantitativen Ökologie.

2. Beziehung zwischen der Struktur des Lebensraumes und der Besiedlungsstruktur der Massenformen: am Beispiel der Tiergemeinschaft der Donau bei Stromkilometer 2005

2.1 Beziehung zwischen Arten- und Individuenzahl

Die Erarbeitung der Beziehung einer Tiergemeinschaft zu ihrem Lebensraum setzt voraus, daß es sich bei der Tiergemeinschaft um eine solche handelt, deren Artenzahl sich, bezogen auf die Individuenzahl, im Sättigungsbereich befindet. Das ist, wie aus der Abbildung 1 zu ersehen ist, für die Tiergemeinschaft bei Stromkilometer 2005 der Fall.

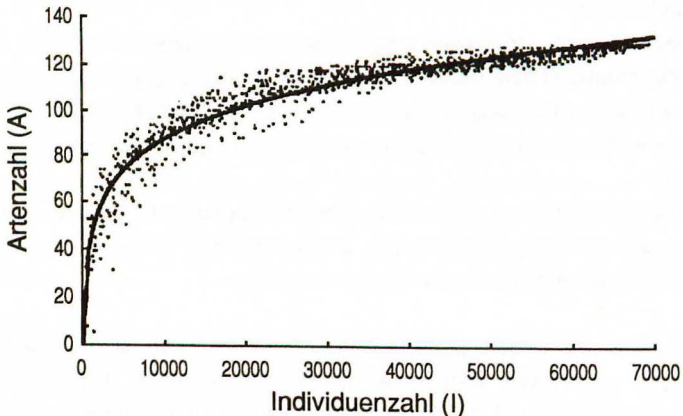


Abb. 1 Beziehung zwischen Arten- und Individuenzahl bei Stromkilometer 2005, beschrieben durch die transzendente Funktion $A = 1,13654 - 1,17669 \cdot \ln(I^2) + 1,21826 \cdot (\ln I)^2$ (PETTO, HUMPESECH & ANDERWALD, 1991).

2.2 Ähnlichkeit der Strukturvariablen des Lebensraumes

Mittels Faktorenanalyse lassen sich über die Ähnlichkeit von 15 Strukturvariablen vier unterschiedliche Gruppen bilden (Tab. 1). Durch dieses Vierfaktorenmodell der Faktorenanalyse kann 75% der Variabilität der 15 Strukturvariablen erklärt werden.

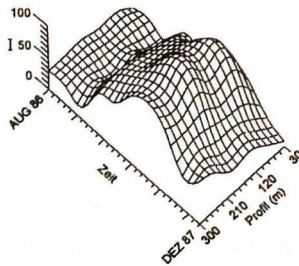
Tabelle 1. Anordnung der Strukturvariablen des Lebensraumes nach ihrer Ähnlichkeit. Angegeben ist die Faktorenladung als Zusammenhangsmaß mit den extrahierten Grundtypen von Variablen (Faktoren P1=hydrologische Variable, P2=flußmorphologische Variable, P3=entwicklungsbedingende Variable, P4=Wassertemperatur), wobei der jeweils größte Zusammenhang durch Unterstreichen hervorgehoben und die sich daraus ergebende Gruppe durch einen Absatz gekennzeichnet wurden. v1=Strömungsgeschwindigkeit am Tag der Aufsammlung (max=Maximum unter der Wasseroberfläche, Am=arithmetisches Mittel im Tiefenprofil, 20cm=20cm über Grund), v2=mittlere Strömungsgeschwindigkeit zwischen den Aufsammlungsterminen, Q=Durchfluß bei Pegel Kienstock in m³, U=Umlagerungsindex, z=Wassertiefe am Tag der Aufsammlung in m, Q₃=75% Quantile, Md=Median, D=mittlerer Korndurchmesser, Q₁=25%Quantil, O=Geschiebeoberfläche, t=Zeit über den Untersuchungszeitraum, L=Lückenraumvolumen, T=Wassertemperatur (PETTO, 1991).

| Variable | P1 | P2 | P3 | P4 |
|----------------|------------|------------|------|------|
| v1(Am) | <u>,96</u> | -,02 | ,15 | -,08 |
| v2 | <u>,95</u> | -,07 | ,11 | -,14 |
| v1(max) | <u>,95</u> | ,08 | -,01 | -,06 |
| Q | <u>,88</u> | ,26 | ,04 | -,09 |
| U | <u>,82</u> | -,37 | ,04 | -,25 |
| z | <u>,74</u> | ,29 | -,19 | ,22 |
| v1(20cm) | <u>,69</u> | -,20 | ,09 | ,30 |
| Q ₃ | -,11 | <u>,95</u> | -,08 | ,00 |
| Md | -,10 | <u>,92</u> | -,10 | -,05 |
| D | -,06 | <u>,88</u> | -,04 | -,02 |

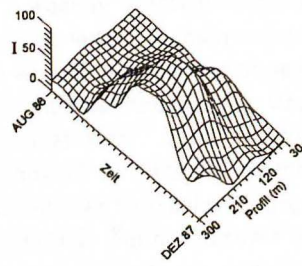
(Fortsetzung der Tabelle 1)

| | | | | |
|----------------|------|-------------|------------|------------|
| Q ₁ | ,08 | <u>,87</u> | -,07 | ,02 |
| O | -,01 | <u>-,73</u> | -,13 | ,22 |
| t | -,11 | -,07 | <u>,83</u> | ,06 |
| L | ,02 | ,14 | <u>,53</u> | -,04 |
| T | -,06 | -,06 | -,01 | <u>,93</u> |

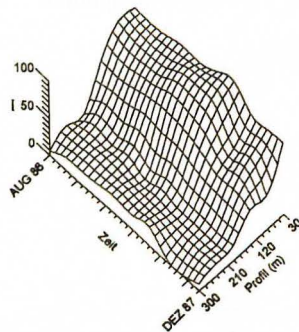
(a) Strömungsgeschwindigkeit



(c) Umlagerung



(b) Korngröße



(d) Wassertemperatur

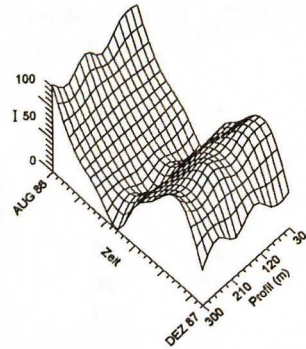


Abb. 2. Trenddarstellung der Strukturvariablen (P1 bis P4). Zeit=Untersuchungszeitraum mit den Aufsammlungsterminen August 1986 bis Dezember 1987, Profil=Entnahmestellen 30m, 90m, 200m und 300m vom rechten Ufer über das Profil, Y-Achse ist standardisiert (PETTO, 1991).

Aus jeder der Faktorengruppe kann stellvertretend eine Strukturvariable ausgewählt werden, so daß sich mit insgesamt nur vier Variablen die Struktur des Lebensraumes übersichtsartig, ohne großen Informationsverlust, charakterisieren läßt (Abb. 2).

2.3 Ähnlichkeit der Besiedlungstypen

Die in Tabelle 2 aufgelisteten Taxa lassen sich mittels Faktorenanalyse in sechs möglichst unterschiedliche Gruppen unterteilen. Die Ordnung dieser sechs Besiedlungstypen erfolgt nach der Verteilung ihrer Individuendichten über den Untersuchungszeitraum und im Gewässerprofil. Durch dieses Sechsfaktorenmodell der Faktorenanalyse können 78% der auf zeitliche und

Tabelle 2. Übersicht über die Ähnlichkeit von ausgewählten Taxa auf unterschiedlichem Niveau und ihre Zuordnung zu Besiedlungstypen die sich aus der ähnlichen Verteilung der Individuendichten über die Aufsammlungstermine und die Entnahmestellen ergeben. Angegeben ist die Faktorenladung als Zusammenhangsmaß mit den aus jeder Gruppe extrahierten Besiedlungstypen (Faktoren F1 bis F6), wobei die 10 bedeutendsten Taxa auf höherem Niveau und der jeweils größte Zusammenhang unterstrichen hervorgehoben und die sich daraus ergebende Gruppe durch einen Absatz gekennzeichnet wurden; Ges. Ind.=Gesamtindividuenzahl (PETTO, 1991).

| Taxa | F1 | F2 | F3 | F4 | F5 | F6 |
|----------------------|------------|------------|------|------|------|------|
| <i>Hydropsyche</i> | <u>,94</u> | ,13 | ,14 | -,01 | ,11 | -,04 |
| <u>Trichoptera</u> | <u>,93</u> | ,28 | ,06 | ,03 | ,04 | ,03 |
| <u>Mollusca</u> | <u>,88</u> | -,10 | ,09 | -,11 | ,03 | ,01 |
| <u>Isopoda</u> | <u>,84</u> | ,02 | ,33 | -,07 | ,16 | -,10 |
| RestTrichoptera | <u>,82</u> | ,00 | ,24 | ,17 | ,23 | -,10 |
| <i>Brachycentrus</i> | <u>,60</u> | ,46 | -,11 | ,07 | -,10 | ,16 |
| | | | | | | |
| <u>Oligochaeta</u> | ,03 | <u>,95</u> | ,04 | ,16 | ,03 | -,00 |
| <i>Chaetogaster</i> | ,04 | <u>,94</u> | ,02 | -,07 | ,05 | ,01 |
| <u>Ges. Ind.</u> | ,27 | <u>,92</u> | ,11 | ,16 | ,09 | ,00 |
| Restliche Arten | ,04 | <u>,76</u> | ,14 | ,00 | ,00 | -,05 |
| Chironomidae | ,17 | <u>,73</u> | ,15 | ,20 | ,25 | -,00 |

(Fortsetzung der Tabelle 2)

| | | | | | | |
|----------------------|------|------|------|------|------|------|
| <u>Amphipoda</u> | ,23 | ,28 | ,92 | -,03 | ,01 | ,00 |
| RestAmphipoda | ,34 | -,10 | ,75 | -,03 | -,06 | ,06 |
| <i>Corophium</i> | ,03 | ,50 | ,66 | -,02 | -,03 | -,05 |
| <u>Simuliidae</u> | -,15 | -,06 | ,03 | ,80 | ,08 | ,24 |
| <i>Propappus</i> | -,02 | ,38 | ,08 | ,75 | -,05 | -,04 |
| Chironomidae-Puppen | ,13 | ,06 | -,13 | ,65 | -,09 | -,09 |
| <u>Ephemeroptera</u> | ,16 | ,06 | -,00 | -,03 | ,83 | -,04 |
| <u>Limoniidae</u> | ,10 | ,13 | ,04 | -,03 | ,80 | ,05 |
| <u>Hirudinea</u> | ,00 | -,02 | ,02 | ,05 | ,01 | ,96 |

räumliche Schwankungen der Besiedlungsdichten zurückgehende Variabilität der Tiergemeinschaft erklärt werden. Für jede dieser sechs Besiedlungstypen wurde über die Faktorenwerte der theoretische räumliche und zeitliche Trend ihrer Individuendichten rekonstruiert (Abb. 3).

2.4 Modell der getrennten Wirkung

Das Modell der getrennten Wirkung der vier Strukturvariablen des Lebensraumes untersucht den Einfluß dieser Variablen auf die Individuendichte der sechs Besiedlungstypen. Die unabhängige Wirkung der vier Strukturvariablen läßt sich aus Tabelle 3(a) und Abbildung 4 folgendermaßen ablesen.

Die wichtigsten Variablen für den ersten Besiedlungstyp waren der mittlere Korndurchmesser und die mittlere Strömungsgeschwindigkeit, die größten Individuendichten lagen bei ersterem bei $\varnothing 50\text{mm}$ und bei $v=0,6\text{m sec}^{-1}$ bei letzterem. Die Variablen Zeit und die Wassertemperatur spielten für die Entwicklung der Individuendichten eine untergeordnete Rolle.

Die wichtigsten Variablen für den dritten Besiedlungstyp waren die mittlere Wassertemperatur und die Zeit. Für die übrigen Variablen konnte kein gesicherter Zusammenhang analysiert werden.

Die wichtigste Variable für den sechsten Besiedlungstyp war die mittlere Strömungsgeschwindigkeit, die größten Individuendichten lagen bei $v>1,6\text{m sec}^{-1}$.

Für die übrigen Variablen konnte kein gesicherter Zusammenhang analysiert werden.

Für die Besiedlungstypen zwei, vier und fünf konnten keine gesicherten Zusammenhänge erfaßt werden.

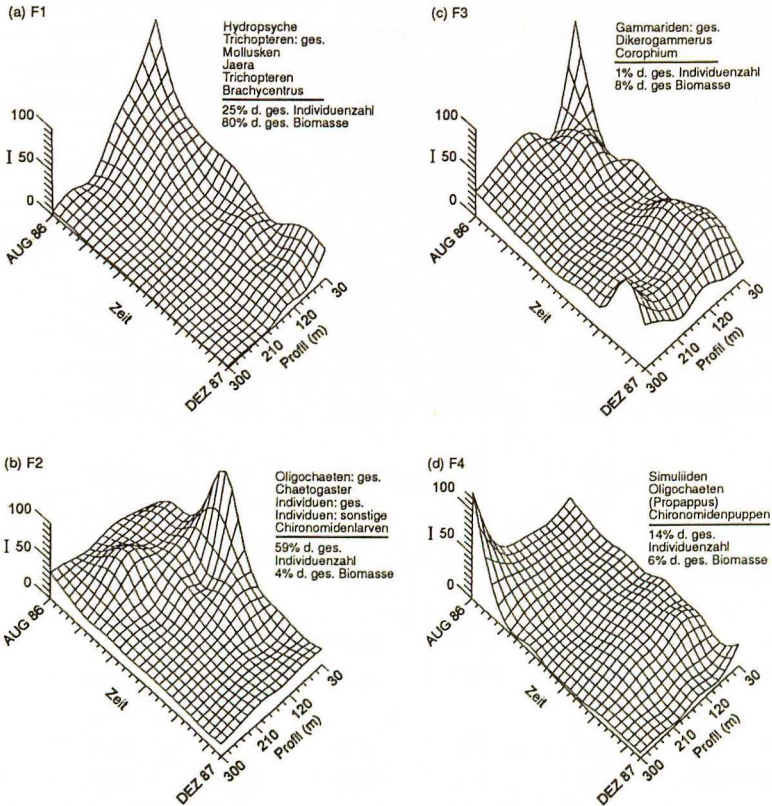


Abb. 3. Trenddarstellung für die Besiedlungstypen (F1 bis F6) und für zuordenbare Taxa auf höherem Niveau. Zeit=Untersuchungszeitraum mit den Aufsammlungsterminen August 1986 bis Dezember 1987, Profil=Entnahmestellen 30m, 90m, 200m und 300m vom rechten Ufer über das Profil, I=Individuendichte zwischen 0 und 100 standardisiert (PETTO, 1991).

Tabelle 3. Beziehung zwischen den vier Strukturvariablen des Lebensraumes und den sechs Besiedlungstypen (F1 bis F6) und deren zuordenbare Taxa auf höherem Niveau. Angegeben ist das Bestimmtheitsmaß (R^2) für das Modell (a) der getrennten und (b) der gemeinsamen Wirkung der Strukturvariable. ***= $\alpha < 0.001$ hochsignifikant, **= $\alpha < 0.01$ signifikant, *= $\alpha < 0.05$ schwach signifikant und = $\alpha > 0.05$ nicht signifikant; v=mittlere Strömungsgeschwindigkeit zwischen den Aufsammlungsterminen, D=mittlerer Korngrößendurchmesser, T=Wassertemperatur, t=Zeit über den Untersuchungszeitraum; Ges. Ind.=Gesamtindividuenzahl (PETTO,1991).

| Wirkung Variable | (a) getrennte | | | | (b) gemeinsame |
|---------------------|------------------|---------|--------|-------|-------------------|
| | v | D | T | t | |
| F1 | 33,0** | 50,3*** | 10,2- | 26,1* | 79,3*** |
| Trichoptera | 30,2* | 56,7*** | 5,5- | 17,7- | 79,4*** |
| Mollusca | 40,7** | 51,5*** | 11,4- | 28,3* | 79,0*** |
| Isopoda | 22,2- | 41,9** | 14,5- | 25,3* | 71,6** |
| F2 | 6,0- | 7,2- | 19,8- | 18,1- | 49,8- |
| Oligochaeta | 7,0- | 8,3- | 12,9- | 10,9- | 46,0- |
| Ges. Ind. | 1,6- | 17,7- | 9,1- | 11,4- | 51,5- |
| Chironom. | 21,1- | 4,7- | 5,6- | 15,4- | 37,3- |
| F3 | 4,7- | 11,7- | 33,7** | 28,2* | 40,4- |
| Amphipoda | 16,1- | 37,2** | 8,4- | 7,5- | 48,9- |
| F4 | 2,3- | 7,2- | 12,6- | 22,0- | 30,8- |
| Simuliidae | 8,1- | 3,2- | 18,6- | 25,9* | 36,0- |
| F5 | 1,1- | 10,3- | 9,4- | 5,0- | 43,8- |
| Ephem. | 17,7- | 21,3- | 3,3- | 1,9- | 40,7- |
| Limoniidae | 1,4- | 28,1* | 4,5- | 9,7- | 62,1* |
| F6 | 34,8** | 10,4- | 18,0- | 19,2- | 60,6* |
| Hirudinea | 37,5** | 10,4- | 19,7- | 16,3- | 58,9- |

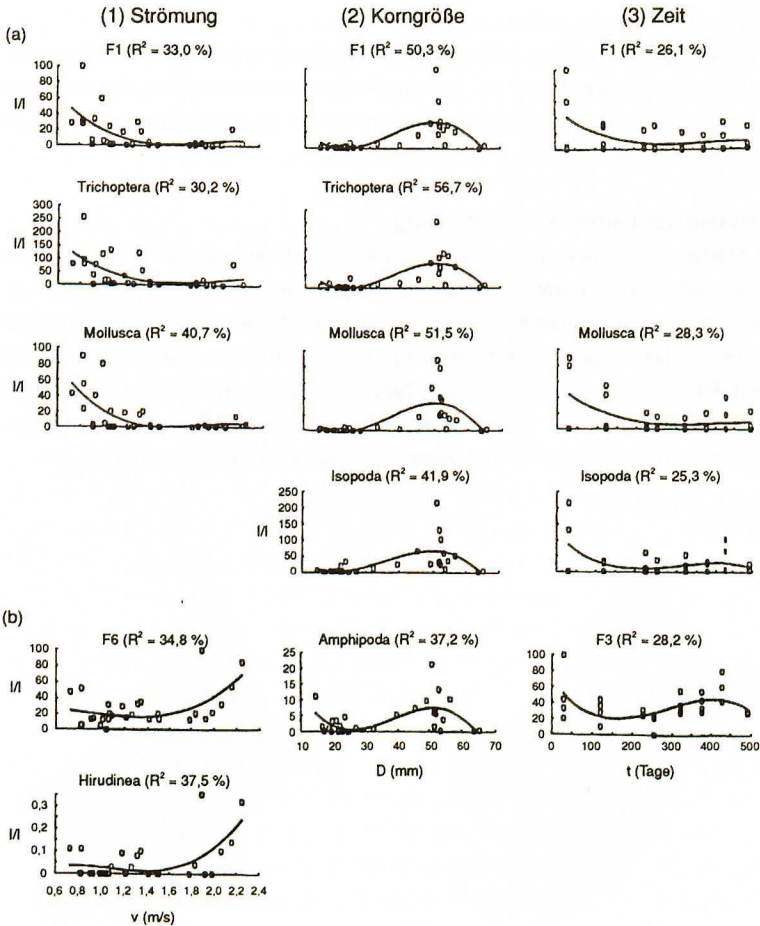


Abb. 4. Beziehung zwischen drei ausgewählten Strukturvariablen des Lebensraumes, 1. Strömung, 2. Korngröße, 3. Zeit über den Untersuchungszeitraum, und der Individuendichte pro Liter Sediment (I/l). (a) für den ersten Besiedlungstyp mit den zuordenbaren Taxa auf höherem Niveau, Trichoptera, Mollusca und Isopoda; (b) für den dritten Besiedlungstyp mit dem zuordenbaren Taxon auf höherem Niveau, Amphipoda; (c) für den sechsten Besiedlungstyp mit dem zuordenbaren Taxon auf höherem Niveau, Hirudinea. v = mittlere Strömung-

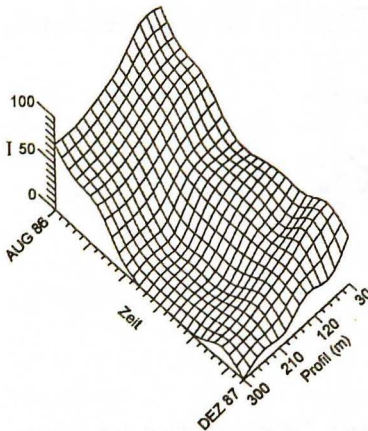
(Fortsetzung der Legende zur Abbildung 4)

sgeschwindigkeit in m sec^{-1} , D =mittlerer Korndurchmesser in mm, t =Zeit über den Untersuchungszeitraum in Tagen. R^2 =Bestimmtheitsmaß in Prozent. Die Werte für die Besiedlungstypen sind zwischen 0 und 100 standardisiert dargestellt (PETTO, 1991).

2.5 Modell der gemeinsamen Wirkung

Das Modell der gemeinsamen Wirkung der vier Strukturvariablen des Lebensraumes untersucht, welchen Einfluß die angeführten vier Strukturvariable den Lebensraumes gemeinsam auf die Individuendichte der sechs Besiedlungstypen haben. Diese gemeinsame Wirkung der vier Strukturvariable ist in Tabelle 3 und Abbildung 5 wiedergegeben. Darüber hinaus können über die Modellwerte die theoretischen Individuendichten im Gewässerprofil und in der Zeit berechnet werden, die nur durch diese vier Strukturvariablen bedingt sind.

(a) Modell: $R^2 = 79,3$



(b) Daten

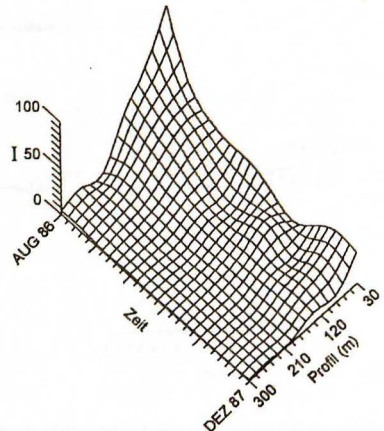


Abb. 5. Vergleich des Trends der (a) Modellwert und (b) Ausgangsdaten für den ersten Besiedlungstyp mit den zuordenbaren Taxa auf höherem Niveau, Trichoptera, Mollusca und Isopoda. Profil=Profil mit den Entnahmestellen 30m, 90m, 200m und 300m, Zeit=Untersuchungszeitraum zwischen August 1986 und Dezember 1987, I =Individuendichten zwischen 0 und 100 standardisiert; R^2 =Bestimmtheitsmaß in Prozent (PETTO, 1991).

Der räumliche und zeitliche Verlauf der Individuendichten des ersten Besiedlungstyps kann zum überwiegenden Teil durch den Verlauf der Strukturvariablen des Lebensraumes erklärt werden (Tab. 3(b); Abb. 5). Für die übrigen Besiedlungstypen war der erklärbare Anteil der Variabilität der Individuendichte in Raum und Zeit durch die Strukturvariablen des Lebensraumes gering.

2.6 Zusammenfassung

1. Für quantitative Vergleiche von Tiergemeinschaften, sind die Ergebnisse aus den Einzeluntersuchungen nur dann vergleichbar, wenn sich die Artenzahl bezogen auf die Individuenzahl der zu vergleichenden Tiergemeinschaften auf demselben Niveau befinden. Andernfalls werden sonst Unterschiede interpretiert, die eigentlich nur auf die unzulängliche Sammelstrategie zurückzuführen sind.

2. Für die Analyse der Beziehung zwischen der Struktur des Lebensraumes und der Besiedlung der Tiergemeinschaft können für den Lebensraum und seine zeitliche Instabilität aus 15 Strukturvariablen die relativ unabhängigen Variablen Strömungsgeschwindigkeit, Bodenstruktur und Wassertemperatur ausgewählt werden, ohne daß dadurch größerer Informationsverlust entstanden wäre. Ergänzt wurden diese drei Variablen um die Variable Sedimentumlagerung, die sowohl eine Abhängigkeit von der Strömung als auch von der Korngröße zeigt. Die gesamte Tiergemeinschaft kann auf Grund ihres zeitlichen und räumlichen Auftretens sechs Teilgemeinschaften zugeordnet werden.

3. Aus der Beziehungen zwischen den vier Variablen des Lebensraumes und den sechs Teilgemeinschaften lassen sich sowohl die Wirkung jeder einzelnen Variablen des Lebensraumes als auch die ihrer Gesamtheit auf die sechs Teilgemeinschaften analysieren. Über das Modell der gemeinsamen Wirkung können zwischen 72% und 79% der Variabilität in Zeit und Raum der ersten Teilgemeinschaft, das sind Trichoptera, Mollusca und Isopoda, über die vier Strukturvariablen erklärt werden. D.h., daß über die Modellwerte der theoretische Entwicklungsverlauf für diese Teilgemeinschaft prognostiziert werden kann, somit ist es auch möglich Änderungen im Entwicklungsverlauf als Folge geänderter Größen der Strukturvariablen zu prognostizieren. Für die übrigen Teilgemeinschaften brachten die Analysen nicht diese Abhängigkeiten. Da aber die erste Teilgemeinschaft 25% der gesamten Individuenzahlen und 80% des

gesamten Biomasse beinhaltet, läßt sich doch für einen hohen Prozentsatz der gesamten Tiergemeinschaft eine Aussage machen.

4. Für das wissenschaftliche Management ergibt sich, daß aus der quantitativen Erfassung der natürlichen zeitlichen und räumlichen Variabilität des Systems Aussagen über signifikante Abweichungen bei den Massenformen möglich sind. Weiters, daß über die Modellbildung, hier die quantitative Erfassung der Beziehung zwischen der Struktur des Lebensraumes und der Struktur der Besiedlung, Prognosen über die Funktionsfähigkeit des Systems möglich sind.

5. Für den methodologischen Ansatz ergibt sich, daß die über die Faktorenanalyse erreichte Reduktion der Variablen einerseits eine Minimierung der Kosten, andererseits eine Optimierung des Probenprogrammes ohne Informationsverlust ermöglicht.

3. Biodiversität

Wird die Biodiversität in einem Habitat angesprochen, so hat die Bearbeitung auf dem Artniveau stattzufinden.

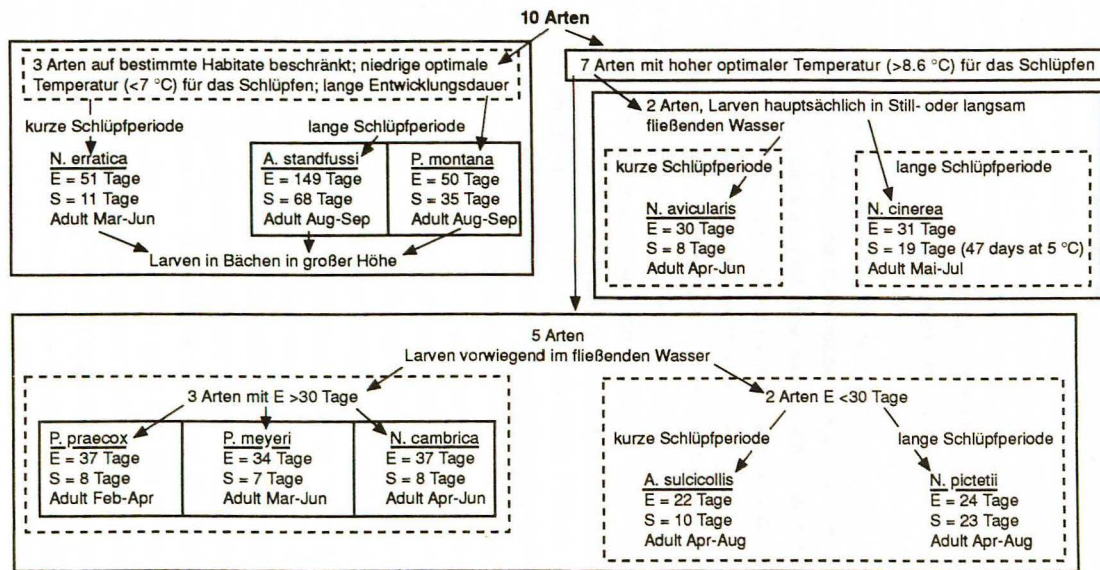
Das Fehlen von Arten in bestimmten Habitaten kann oft natürliche Ursachen haben, die zu klären sind, bevor andere mögliche Gründe in die Diskussion gebracht werden können.

Am Beispiel der Dauer der Embryonalentwicklung, des Schlüpf Erfolges und der Länge der Schlüpfperiode bei 10 Arten der Familie der Steinfliegen "Nemouridae" soll dieser Zusammenhang, das ist das räumliche und zeitliche Auftreten, dargestellt werden (Tab. 4).

Wesentlich ist, daß die interspezifischen Unterschiede in der Embryonalentwicklung eine Beziehung zum Habitat der Larve und zur Flugzeit der adulten Tiere zeigen und durch das unterschiedliche Auftreten eine Verminderung des möglichen Wettbewerbes zwischen nahe verwandten Arten bedingen.

Die erste Gruppe bestehend aus *Nemoura erratica*, *Amphinemura standfussi* und *Protonemura montana*, unterscheidet sich von den übrigen Arten durch ein geringes Temperaturoptimum ($<7^{\circ}$) für den Schlüpf Erfolg. Die Larven aller drei Arten werden in Bächen großer Höhen gefunden. Alle drei Arten haben eine lange Embryonalentwicklungsdauer im optimalen Temperaturbereich, aber sie unterscheiden sich in der Dauer der Schlüpfzeit und in ihrer Flugzeit. Während die Adulten von *N. erratica* früh im Jahr fliegen und ihre Schlüpfdauer kurz ist, sind die Adulten von *A. standfussi* und *P. montana* spät im Jahr präsent und

Tabelle 4. Interspezifische Unterschiede der Embryonalentwicklungsdauer im optimalen Temperaturbereich, in Beziehung zu Habitat und Flugzeit von 10 Arten der Familie Nemouridae. E=Dauer der Embryonalentwicklung; S=Zeitraum in dem 10% bis 90% der Eier eines Geleges schlüpfen; Adult=Flugzeit (ELLIOTT, 1988).



ihre Schlüpfdauer dauert sehr lange. Beides, die lange Entwicklungsdauer und die lange Schlüpfdauer bedingen, daß diese beiden Arten erst lange nach der Flugzeit schlüpfen. D.h. auch, daß dort wo sie mit naheverwandte Arten, z. B. mit *P. praecox*, *P. meyeri*, *A. sulcicollis*, vorkommen, es zu keinem Wettbewerb um Raum und Nahrung kommt. Die Abhängigkeiten der drei Arten von niedrigen optimalen Temperaturbereichen kennzeichnen sie als kalt-stenotherme Tiere.

Die restlichen sieben Arten, die ähnliche Optimaltemperaturen für den Schlüpf Erfolg (8,7 - 9,5°C) haben, lassen sich entsprechend ihrer Habitate in zwei Gruppen auftrennen: die Larven von *Nemoura avicularis* und *N. cinerea* bewohnen Still- oder langsam fließende Gewässer, die restlichen fünf Arten reine Fließgewässer. Die Dauer der Embryonalentwicklung von ersteren ist ähnlich, die Schlüpfperiode unterschiedlich. Während die früh im Jahr fliegende Art, *N. avicularis*, eine kurze Schlüpfperiode hat, hat die etwas später im Jahr fliegende Art eine lange Schlüpfperiode, besonders bei tiefen Wassertemperaturen. Diese Unterschiede bedingen, daß die Larven von *N. avicularis* hauptsächlich im Herbst, während die von *N. cinerea* hauptsächlich im Frühjahr wachsen. Durch diese Unterschiede in der Embryonalentwicklung wird ebenfalls wieder der Wettbewerb zwischen nahe verwandten Arten, die in demselben Habitat vorkommen, verringert.

Die restlichen fünf Arten lassen sich auf Grund der Dauer ihrer Embryonalentwicklung in zwei Gruppen unterteilen: die Gruppe mit einer langen Entwicklungsdauer (>30 Tage), *Protonemura praecox*, *P. meyeri*, *Nemoura cambrica*, und die mit einer kurzen Entwicklungsdauer (<30 Tage), *Amphinemura sulcicollis*, *Nemurella pictetii*. Obwohl bei ersterer Gruppe sowohl die Entwicklungsdauer als auch die Schlüpfdauer ähnlich sind, wird durch die leicht unterschiedliche Flugzeit eine totale Überlappung des Vorkommens der Larven gleichen Stadiums und damit der Wettbewerb um Raum und Nahrung eingeschränkt. Dort, wo alle drei Arten in demselben Habitat vorkommen, dominiert meistens *P. meyeri*. Dort, wo *P. praecox* und *P. meyeri* zusammen mit *P. montana* vorkommen verhindert die lange Entwicklungsdauer und die lange Schlüpfperiode von *P. montana* einen Wettbewerb zwischen diesen drei Arten. Dasselbe dürfte auch für *N. erratica* und *N. cambrica* gelten, allerdings werden diese beide Arten selten in demselben Gewässer gefunden.

Für die letzte Gruppe, bestehend aus *A. sulcicollis* und *N. pictetii*, gilt, daß der Unterschied in der Dauer der Schlupfzeit nicht ausreichen dürfte, um einen interspezifischen Wettbewerb um Raum und Nahrung von Larven gleicher Größe zu verhindern. Wenn beide Arten in demselben Habitat vorkommen, ist *A. sulcicollis* immer dominant. Überdies benötigt *A. sulcicollis* immer ein Jahr, um die Entwicklung abzuschließen, *N. pictetii* hingegen ein bis zwei Jahre. Diese Unterschiede sind möglicherweise auf den bereits erwähnten interspezifischen Wettbewerb zurückzuführen.

Dort wo *A. sulcicollis* und *A. standfussi* in demselben Habitat vorkommen verhindert die lange Entwicklungsdauer und Schlupfzeit letzterer einen Wettbewerb zwischen den beiden Arten.

Dieser hier dargestellte Vergleich zeigt, daß sich aus der Ökologie der einzelnen Arten ihr Vorkommen und Fehlen, also die Diversität dieser ganzen Tiergruppe in bestimmten Habitaten erklären läßt.

Alle drei Variable, Dauer der Embryonalentwicklung, des Schlüpferfolges und der Länge der Schlupfperiode, sind quantitativ erfaßt und über mathematische Funktionen beschrieben (ELLIOTT, 1989). Letztere ermöglichen eine Voraussage der Änderungen der Entwicklung dieser Tiere und ihrer Diversität bei geänderten Eingangsgrößen, hier z.B. der Wassertemperatur.

4. Lebensstafel

Ziel der ökologischen Bearbeitung der einzelnen Arten ist die Erstellung von Lebensstafeln, aus der die für die Arten kritischen Lebensstadien ersichtlich werden und aus der sich die Populationgröße ersehen läßt, die eine gewisse Stabilität der Population bedingt.

Als Variable sind zu berücksichtigen: die Zahl der eiablegenden Weibchen und ihre Fekundität, die Anzahl Tiere, die aus den abgelegten Eiern unter verschiedenen Bedingungen schlüpfen und die Eliminationsraten der verschiedenen Entwicklungsstadien.

Das Beispiel der Köcherfliege *Philopotamus montanus* für die Jahresklassen 1966 und 1967 zeigt, daß bis zum Stadium der eiablegenden Weibchen ungefähr 99% der ursprünglichen Population im Eistadium eliminiert werden (Tab. 5). D.h., daß 14 eiablegende Weibchen, als Produkt von ca. 6000 Eiern, genügen, um die Populationdichte der nächsten Generation auf demselben Niveau zu halten.

Tabelle 5. Lebensstapel für *Philopotamus montanus*: Jahresklassen 1966-1967 mit der durchschnittlichen Anzahl der Tiere pro 2,4m² und 95%igem Vertrauensintervall, Anzahl No. elem. bzw. Prozente % elem. der eliminierten Tiere für jedes Stadium und aufsummierte Prozente % elem. aufsum. ausgehend von der ursprünglichen Anzahl abgelegter Eier (ELLIOTT, 1981).

| | 1966 | | | | 1967 | | | |
|------------------------|--------------------------------------|--------------|-----------|---------------------|--------------------------------------|--------------|-----------|---------------------|
| | Gesamtzahl, die das Stadium beginnen | No. elem. | % elem. | % elem. aufsummiert | Gesamtzahl, die das Stadium beginnen | No. elem. | % elem. | % elem. aufsummiert |
| Eiabliegende Weibchen | 19 | | | | 14 | | | |
| Eizahl pro Weibchen | 316 ± 24 | | | | 316 ± 24 | | | |
| Abgelegte Eier | 6004 ± 456 | [3843 ± 292] | [64] | [64.0] | 4424 ± 336 | [2831 ± 215] | [64] | [64.0] |
| Davon nicht geschlüpft | | | | | | | | |
| Stadium I, II | [2161 ± 164] | 406 | 19 | | [1593 ± 121] | 296 | 19 | |
| Driftverluste (I, II) | | [1145] | [53] | | | [861] | [54] | |
| Totalverluste | | 1551 | 72 | 89.8 | | 1157 | 73 | 90.1 |
| Sommerpopulation | 610 ± 146 | 241 | 40 | | 436 ± 87 | 134 | 31 | |
| Driftverluste (IV, V) | | [77] | [13] | | | [70] | [16] | |
| Herbstmortalität | | | | | | | | |
| Totalverluste | | 318 | 53 | 95.1 | | 204 | 47 | 94.8 |
| Winterpopulation | 292 ± 67 | 66 | 23 | | 232 ± 101 | 57 | 25 | |
| Driftverluste (V) | | 48 (6-173) | 16 | | | 24 (1-134) | 10 | |
| Tote Praepupen | | 72 (15-210) | 25 | | | 72 (15-210) | 31 | |
| Tote Puppen | | [16] | [5] | | | [7] | [3] | |
| Anderer Verluste | | | | | | | | |
| Totalverluste | | 202 | 69 | 98.5 | | 160 | 69 | 98.4 |
| Schlüpfende Adulte | 90 | | | | 72 | | | |
| Errunkene Adulte | | 11 | 12 | 98.7 | | 7 | 10 | 98.5 |
| Adulte (% Weibchen) | 79 (35%) | | | | 65 (37%) | | | |
| Weibchen | 28 | | | | 24 | | | |
| Weibchenmortalität | | [14] | [50] | 98.9 | | [9] | [38] | 98.7 |
| Eiabliegende Weibchen | 14 | | | | 15 | | | |

Die Eliminationsraten der einzelnen Stadien sind zum Teil sehr unterschiedlich, ungefähr 90% der Anfangspopulation im Eistadium überlebten das Eistadium, das erste und zweite Larvenstadium nicht, ungefähr 50% der Sommerpopulation erreichten nicht die Stadien der Winterpopulation und von letztere kamen ungefähr 30% nicht zur Verpuppung. Schließlich starben von der Puppenpopulation dann noch ungefähr 25%. Die Gründe für die Sterblichkeit der einzelnen Stadien sind nicht bekannt, auffallend ist, daß sie in den aufeinanderfolgenden Generationen der Jahresklassen 1966 und 1967 das gleiche Muster zeigte.

Aus der Lebensstafel ist jedenfalls zu ersehen, daß die ersten Lebensstadien, die empfindlichen Stadien sind und somit der zahlenmäßigen Aufbau der Population im wesentlichen von den Vorgängen in diesem Stadium abhängt.

5. Zusammenfassung

An drei Beispielen wurde gezeigt, daß entsprechend der Fragestellung, das Vorkommen von Massenformen, aber auch von seltenen Arten quantitativ definiert werden kann. Die ökologischen Beziehungen und Abhängigkeiten können mathematisch beschrieben werden, über die Konstanten der Beschreibung können bei entsprechend geänderten Eingangsvariablen Veränderungen prognostiziert werden. Beides, das Erfassen der Beziehungen und die Möglichkeit der Abschätzung von Veränderungen sind Voraussetzung für das wissenschaftliche Management in Fließgewässer.

6. Literaturverzeichnis

Elliott, J. M.: A quantitative study of the life cycle of the net-spinning caddis *Philopotamus montanus* (Trichoptera: Philopotamidae) in a Lake District stream. *Journal of Animal Ecology*, 50, 867-883 (1981).

Elliott, J. M.: Egg hatching and resource partitioning in stoneflies (Plecoptera): ten British species in the family Nemouridae. *Journal of Animal Ecology*, 57, 201-215 (1988).

Petto, H.: Quantitative Charakterisierung des Makrozoobenthos der Donau und seine Abhängigkeit von Umweltvariablen (mit besonderer Berücksichtigung der Oligochaeta). Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades an der Formal- und Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Wien (1991).

Petto, H., Humpesch, U. H. & Anderwald, P.: Güte des Wassers der Donau im Bereich der Staustufe Altenwörth (Stromkilometer 1980-2007). 1. Teil: Ist-Zu-

stand im Stauwurzelbereich in den Jahren 1986 und 1987. Österreichische Wasserwirtschaft, 43, 17-23 (1991).

Univ.Doz. Mag. Dr. Uwe H. Humpesch
Institut für Limnologie der Österreichischen Akademie der Wissenschaften
Abteilung Mondsee
Gaisberg 116
5310 Mondsee