

NIEDERSCHLAGSEREIGNISSE, HOCHWÄSSER UND FLIESSGEWÄSSERÖKOLOGIE

Bretschko, G.

Abstract:

Die historische Entwicklung der Fließgewässerforschung wird kurz geschildert. An Hand des "River Continuum Concept" und seiner Kritik werden die wesentlichsten ökologischen Funktionsabläufe und ihre Beeinflussung durch Niederschlagsereignisse und Hochwässer beschrieben. Selbst große Hochwässer haben keine katastrophalen Auswirkungen auf die Flußgewässerökologie. Sie sind vielmehr Voraussetzung für die Aufrechterhaltung des Charakters und der Funktionsfähigkeit des Ökosystems "Fließgewässer".

1. EINLEITUNG:

Die Fließgewässerforschung wurde in den 70er Jahren erstmals ein wichtiges Anliegen der limnologischen Forschung. Bis dahin fristete die Fließgewässerlimnologie ein eher bescheidenes Dasein. Es wurden zwar zahlreiche Fließgewässeruntersuchungen durchgeführt, größtenteils war die Motivation dieser Arbeiten jedoch nicht ökologische, sondern angewandte Probleme wie Wasserverschmutzung (z.B. KOLKWITZ & MARSSON, 1908), Ausleitungen und Verbauungen oder zoologisch/botanische Fragen. Die weltweite Intensivierung der fließwasserökologischen Grundlagenforschung in den 70er Jahren unseres Jahrhunderts erbrachte sehr rasch neue Einsichten, die erstmals zu einer zusammenfassenden Theorie der Fließgewässerökologie führte, das sogenannte "River Continuum Concept" (RCC; VANNOTE et al, 1980). Während bisher das Einzugsgebiet hauptsächlich mit Hydrologie, Wasserchemie und Flußbettmorphometrie in Zusammenhang gebracht wurde, zeigt das RCC die engen und das ökologische Geschehen bestimmenden Beziehungen zwischen Fluß und Umland auf. Die große analytische Bedeutung der Wechselwirkungen zwischen benachbarten Ökosystemen wurde in den letzten Jahren erkannt und findet ihren Niederschlag in einer forcierten "Ökoton" Forschung. Der Name stammt von CLEMENTS (1905), der auch der erste war, der die

Besonderheiten der Bereiche zwischen zwei großen und unterschiedlichen Ökosystemen beschrieb. Die gegenwärtigen Ökotonarbeiten, die sich ganz besonders mit Fließgewässersystemen beschäftigen, basieren im Wesentlichen auf die von HOLLAND, 1988, gegebenen Definition:

"An ecotone is a zone of transition between adjacent ecological systems, having a set of characteristics uniquely defined in space and time scales by the strength of interactions between adjacent ecological systems."

In derselben Zeitperiode kam es auch zu einer räumlichen Ausweitung des Systems "Fließgewässer". KÜHTREIBER (1934) vermutete bereits, daß ein Bach oder Fluß nicht nur aus dem oberflächlich fließendem Wasser und der obersten, belichteten Sedimentlage besteht, sondern auch aus den darunterliegenden Sedimentschichten, in die die Fließgewässerbiozönose eindringt. CHAPPUIS (1942) und ganz besonders SCHWOEBBEL (1961, 1964) bestätigten die Vermutung KÜHTREIBERS. Zahlreiche, in unterschiedlichen Fließgewässern und mit verbesserten Methoden durchgeführte Untersuchungen zeigten in der Folge, daß die von der Bachbiozönose dominierten Sedimentschichten integrale Bestandteile des Fließgewässerökosystems sind (z.B. BRETSCHKO & KLEMENS, 1986; HYNES, 1974; HYNES et al., 1974). Diese Bereiche werden als Bettsedimente bezeichnet und bilden die oberste Schichte des sogenannten "Hyporheals" (BRETSCHKO, 1992). Die vertikale und horizontale Ausdehnung der Bettsedimente wird vom Durchströmungsmuster bestimmt, das wiederum besonders von der Sedimentzusammensetzung beeinflusst wird.

Vor dem Hintergrund dieser Erkenntnisse gewinnen sowohl Niederschlags- als auch Hochwasserereignisse eine ökologische Bedeutung, die weit über rein hydrologische Beziehungen hinausgeht.

2. FLIESSGEWÄSSERÖKOLOGIE:

Fließgewässer treten uns in einer ungeheuren Formenfülle entgegen, vom kleinen Quellbach bis zum Amazonas, vom steil talwärts schießenden Gletscherbach des Hochgebirges bis zum mäandrierenden Wiesenbach der Niederung. Das einzig, vordergründig gemeinsame ist die Wasserströmung, die ständig in einer Richtung verläuft. Dies ist auch das Unterscheidungskriterium gegenüber den sogenannten "stehenden Gewässern", in denen sich die Strömungsrichtung periodisch umkehrt. Auf der Basis unterschiedlichster Charakteristika wurden und werden Fließgewässertypen geschaffen um die Formenvielfalt zu dezimieren und so überschaubar zu machen (für eine Übersicht siehe MOOG & WIMMER, 1990). Die Reduktion auf einige wenige, dem ökologischen Geschehen zugrunde liegenden Parametern, führte schließlich zur Formulierung des River Continuum Concept's (VANNOTE et al, 1980).

2.1. Das River Continuum Concept (RCC):

Lange Zeit versuchte man Fließgewässer beschreibend zu typisieren und den Längsverlauf eines Flusses in Zonen einzuteilen. Die Beschreibungskriterien sind einerseits abiotische Parameter wie Morphometrie, Hydrologie, Chemie oder Temperatur. Biotische Faktoren, wie das Vorkommen bestimmter Arten und Biozönosen, werden andererseits als Symptome bestimmter ökologischer Zusammenhänge gewertet. Eine viel genutzte, übergeordnete Fließgewässerzonierung ist z.B. die Dreiteilung - KRENON (Quellregion) - RITHRON (Bachregion) - POTAMON (Fluß/Stromregion) - nach ILLIES & BOTOSANEANU (1963). Für viele Fragestellungen sind und werden Gewässertypen und Fließgewässerzonierungen nach wie vor von grundlegender Bedeutung sein und bleiben (MOOG & WIMMER 1990). Für andere Fragestellungen erweist sich der nur indirekte Zugang zu ökologischen Funktionsabläufen als nachteilig.

Wie ILLIES & BOTOSANEANU (1963) unterscheiden auch VANNOTE et al (1980) im Längsverlauf eines Fließgewässers drei Funktionseinheiten (Abb.2.1.-1). Dank der Beschreibung mittels ökologischer Funktionsabläufe

In den Quellregionen und in den Oberläufen sind die Fließgewässer schmal, sodaß die Kronen des ufernahen Baumbestandes das Bachbett völlig oder zumindest weitgehend beschatten. Der Lichtmangel und die Substratruhe schränkt die autochthone pflanzliche Produktion im Bach stark ein, sodaß der überwiegende Teil der biologisch genutzten Energie in Form von gelöster und vor allem partikulärer organischer Substanz importiert werden muß. Quelle der organischen Substanz ist die ufernahe, terrestrische Vegetation. Da diese im Verhältnis zum Bach sehr groß ist, herrscht hier ein Überfluß an organischer Substanz und damit an potentiell biologisch nutzbarer Energie. Ein beträchtlicher Teil der allochthonen organischen Substanz wird in Form von CPOM (Coarse particulate organic matter; > 1 mm) importiert, z.B. Blätter, Nadeln oder Früchte. Die Zerkleinerung erfolgt teils mechanisch, zum großen Teil aber wird das CPOM von Tieren, deren Mundwerkzeuge und Verhalten dafür geeignet sind, verarbeitet. Es sind dies u. a. verschiedene Arten von Köcher- und Steinfliegenlarven und große Mückenlarven. Diese funktionelle Tiergruppe wird "Schredder" genannt (Abb. 2.1.-1). Das dabei entstehende FPOM (Fine particulate organic matter; < 1 mm) dient der funktionellen Tiergruppe der Sammler und Filtrierer als Nahrungsbasis (verschiedene Arten von Köcher-, Stein-, Eintags- und Mückenlarven). Wegen der geringen systemimmanenten Sauerstoffproduktion und wegen des hohen Sauerstoffverbrauches der Nutzer der importierten organischen Substanz ist das Verhältnis von autochtoner pflanzlicher Produktion als O₂- Lieferant und Respiration kleiner als eins ($P/R = < 1$). Die hohen Importe organischer Substanz führen dazu, daß dieser Bereich sowohl DOM (Dissolved organic matter) als auch POM (Particulate organic matter) stromab exportiert.

An dieser Stelle muß kurz auf den Energiefluß durch ein Ökosystem eingegangen werden. Das quantitativ dominierende Ergebnis der pflanzlichen Urproduktion sind langkettige, organische Moleküle wie Zellulosen. Nutritivere Moleküle wie Zucker, Fette oder Eiweiße stehen in weit geringerem Maße zur Verfügung und sind auch mit Ausnahme der Fette wasserlöslich. Die im Zellulosemolekülen enthaltene Energie kann nur mit Hilfe von Zellulasen biologisch genutzt werden. Über ausreichende Mengen an Zellulasen verfügen niedere Pilze und Bakterien (Mikrobiozönose) nicht aber Tiere! Ein frisch in den Bach gefallenes Blatt

wird von Schredder für die mikrobielle Besiedelung durch das Fressen mechanisch aufbereitet, verdaut und energetisch genützt werden aber nur die Körper der Bakterien und Pilze und deren polymere Ausscheidungsprodukte. Ganz generell kann die Mikrobiözönose als zentrale Drehscheibe des ökologischen Energieflusses betrachtet werden (Abb.2.1.-2)

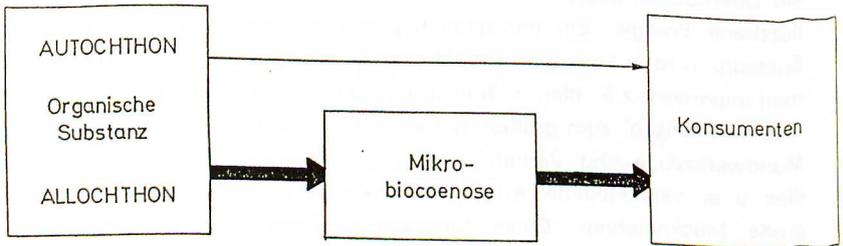


Abb. 2.1-2: Energieflußschema eines Ökosystems.

Die oben kurz beschriebenen Prozesse sind zeitaufwendig. Die Menge der verwerteten, d.h. veratmeten organischen Substanz in einem bestimmten Gewässerabschnitt hängt deshalb weitgehend von dessen Retentionseigenschaften ab. Besonders effektive Retentionsmechanismen sind Uferstrukturen und ganz besonders sogenannte "Debris dams". (BILBY, 1981; WINKLER, 1991). Letztere bestehen aus großen Strömungshindernissen (Baumstämme, Wurzelstöcke usw.) an denen sich organisches Material für längere Zeit anlagern kann. Gleichzeitig wird das kleinräumige Strömungsmuster verändert, wodurch es einerseits zu ökologisch bedeutenden Strukturreubildungen kommt und andererseits die Verzweigungsbereitschaft des Bachbettes selbst erhöht wird. Neben diesen Retentionsstrukturen erhöhen auch die nur periodisch überströmten Bachbereiche die Rückhaltekraft (BRETSCHKO, 1990). Bei der üblichen Begrenzung des Bachbettes mit der sogenannten "banfull line" (LEOPOLD et al, 1964), können diese Flächen in einem unverbauten Bach relativ groß werden.

In Fließgewässern, in denen Bettsedimente (Bettbildende Sedimente deren Fauna von epigäischen Arten dominiert wird) ausgebildet sind, stellen auch diese wirkungsvolle Retentionsbereiche für organische Substanz dar. Die Sedimentkornoberflächen, die entsprechend der Korngrößenverteilung in Summe viele Quadratmeter pro Quadratmeter Bachfläche stellen, sind vom sogenannten Biofilm überzogen. Der Biofilm besteht aus den Körpern von Bakterien und niederen Pilzen und deren polymeren Ausscheidungsprodukten (MARSHALL, 1984). Die Biofilme sind nicht nur Orte intensiver Stoffwechselfvorgänge, sie binden auch große Mengen organischer Moleküle:

- in den Bettsedimenten verhält sich der in der Makrofauna gebundene Kohlenstoff zum organisch gebundenen Gesamtkohlenstoff (Biofilm, Meiofauna und organische Partikel) in der Größenordnung von $1:10^5$ (LEICHTFRIED, 1989; 1991).
- ein m^3 Bettsediment des Oberen Seebaches in Lunz enthält im Jahresmittel 3 bis 5 kg organisch gebundenen Kohlenstoff (LEICHTFRIED, 1988).
- 90% und mehr der Bakterienbiomasse eines Abschnittes des Oberen Seebachs (Lunz) befinden sich in den Biofilmen der Bettsedimente (Abb. 2.1.-3; KASIMIR, 1991).

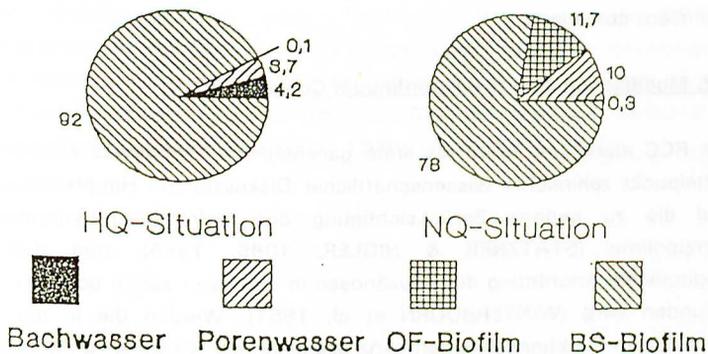


Abb. 2.1.-3: Relative Verteilung der Bakterienbiomasse. OF, BS: Sedimentoberfläche und Bettsedimente. Nach KASIMIR, 1991.

Zurückkehrend zum RCC ist die zweite Funktionseinheit, die der Mittelläufe, zu beschreiben (Abb.2.1.-1). Die Gerinnbreite ist bereits so groß, daß es zu keinem Kronenschluß mehr kommt. Das dadurch verbesserte Lichtklima, das bereits besser stabilisierte Substrat, die hohe Transparenz des Wassers und die relativ geringen Wassertiefen fördern die autochthone pflanzliche Produktion: dichte Makrophytenbestände sowie epiphytische und epilithische Algenzönosen sind die Folge. Das Produktions/Respirationsverhältnis wird größer als eins und die Fauna ist von Sammlern und Weidegänger dominiert. Die Bedeutung des importierten organischen Materials tritt zurück, die Energiebasis ist die autochthone pflanzliche Produktion und die aus dem Oberlauf eindriftende organische Substanz.

Die großen Unterläufe der Fließgewässer sind mit der dritten Funktionseinheit des RCC beschrieben (Abb.2.1.-1). Hier kann sich bereits das "Potamoplankton" entwickeln, dessen Algen zur autochthonen Primärproduktion beitragen. Die hohe Trübstoffbelastung des Wassers dieser Flußabschnitte beschränkt jedoch die pflanzliche Produktion auf die obersten Wasserschichten und auf die flachen Uferbereiche. Der organische Eintrag ist nur mehr für die unmittelbaren Uferzonen von Bedeutung, während die Energiebasis vorwiegend aus dem aus den Oberläufen eindriftenden FPOM besteht. Das Produktions/Respirationsverhältnis ist wieder kleiner als eins und die Fauna ist von Filterern und Sammlern dominiert.

2.2. Modifikation zum River Continuum Concept (RCC):

Das RCC stand und steht als erste ganzheitliche Fließgewässertheorie im Mittelpunkt zahlreicher wissenschaftlicher Diskussionen. Hauptkritikpunkte sind die zu geringe Berücksichtigung der hydrologisch/hydraulischen Komponente (STATZNER & HIGLER, 1985, 1986), und daß die longitudinale Anordnung der Zoozönosen in der Natur selten oder gar nicht gefunden wird (WINTERBOURN et al, 1981). Werden die in der RCC formulierten Funktionseinheiten ganz allgemein als "patches" aufgefaßt, ist eine longitudinale Anordnung nicht mehr notwendig (TOWNSEND, 1989). Wie in der Natur zu beobachten, existieren die verschiedenen "patches" in ein und demselben Flußabschnitt nebeneinander. Der Charakter eines

bestimmten Abschnittes wird von der quantitativen Dominanz einer der drei Funktionseinheiten geprägt (Abb. 2.2. -1; BRETSCSKO in press). Diese, den natürlichen Gegebenheiten besser entsprechende Anordnung erlaubt auch die Berücksichtigung der hydrologisch/hydraulischen Komponente. Die Gesamtheit der auf die benthische Biozönose einwirkenden Kräfte wird zusammenfassend als "hydraulischer Streß" bezeichnet (STATZNER & HIGLER, 1985). Dieser, und besonders seine zeitliche Dynamik nehmen mit steigender Flußordnung ab. Gleichzeitig nimmt die mittlere Größe von Patches mit vergleichbaren hydraulischem Streß mit der Flußordnung zu: in den Oberläufen sind die Patches absolut und relativ klein und mosaikartig angeordnet, während in den Unterläufen immer größere und gleichförmig strukturierte Flächen auftreten. Diese großen Flächen können nur von größeren und daher selteneren Hochwässern zerstört werden, weshalb die Lebenserwartung einer bestimmten "Patch"-Art mit der Flußordnung wächst. Die kleinräumigen "patches" der Oberläufe können zwar bereits von kleinen Hochwässern zerstört werden, ihre mosaikartige Verteilung und die ungleichmäßige Verteilung der Schleppkräfte führt in der Regel dazu, daß nur ein Teil der vielen, gleichartigen "patches" zerstört werden. Damit steigt die Altersdiversität gleichartiger "patches" mit steigender Flußordnung.

Die ständige Zerstörung bestehender und die gleichzeitige Entstehung neuer Kleinlebensräume oder "patches" ist ein grundsätzliches Charakteristikum des Ökosystems "Fließgewässer". Es ist die Grundlage für die Koexistenz vieler, ökologisch sehr ähnlicher Arten auf relativ engem Raum und in weiterer Folge für die große Resistenz und/oder Resilienz von Fließgewässersystemen (CASWELL, 1978; TOWNSEND, 1989).

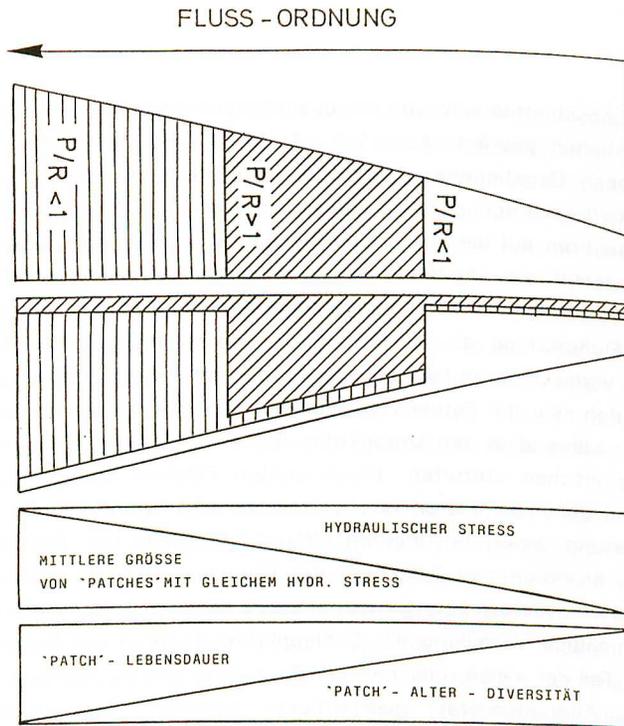


Abb. 2.2.-1: Links: Schema des ursprünglichen (longitudinale Anordnung der Funktionseinheiten) und des modifizierten RCC (Funktionseinheiten haben "patchy" Verteilung). Rechts: Hydrologisch/hydraulische Auswirkungen auf "Patch"-Größe und Alter.

3. Niederschlagsereignisse und Hochwässer:

Niederschläge in Verbindung mit der Abflußcharakteristik des Einzugsgebietes bestimmen das hydrologische Regime des Gewässers und in weiterer Folge die mit dem Abflußregime verbundenen geomorphologischen Prozesse. Im Lichte der oben kurz geschilderten ökologischen Wechselwirkungen gehen aber die Beziehungen zwischen Niederschlagsereignissen und Fließgewässern weit über rein hydrologische Phänomene hinaus.

3.1. Niederschlagsereignisse, die nicht zu Hochwässern führen:

Übersteigt das Wasserangebot des Einzugsgebietes die Abflußkapazität des Flußbettes nicht, so kommt es zu Spiegellagenänderungen unterhalb der "bankfull"-Marke (LEOPOLD et al., 1964). Diese wenig dramatischen Ereignisse haben aber vielfältige Auswirkungen, die weit über hydrologische Effekte hinausreichen:

- Das in Ufernähe abgelagerte und weitgehend mikrobiell prozessierte organische Material wird zumindest teilweise in das Flußbett eingeschwemmt. Die Menge des eingeschwemmten Materials hängt von der ufernahen Vegetation und der Uferbankneigung ab, nicht aber von der Abflußcharakteristik der Uferböschung und der Art des Niederschlagsereignisses (BRETSCHKO & MOSER, in press; MOSER, 1991).
- Spiegellagenänderungen beeinflussen die Durchströmung der Bettsedimente sowohl in Richtung als auch in Intensitätsverteilung (LETTL, 1990; PANEK, 1991) und bestimmen damit weitgehend den ökologischen Zustand des Lebensraumes.
- Verläuft das Bachbett in der Nähe eines Hangfußes kommt es bei Schüttungsanstiegen mit den direkt in die Bettsedimente eindringenden Hangwässern zu verstärkten Importen organischer Substanz (Abb. 3.1.-1).
- Auf nur periodisch überfluteten Flußbettbereichen abgelagertes und dort zumindest teilweise mikrobiell prozessiertes, organisches Material wird bei ansteigendem Pegel über das gesamte Flußbett verteilt. Bei sinkendem Pegel wird das driftende organische Material auf den trockenfallenden Bereichen bevorzugt abgelagert und dort bis zur nächsten Überflutung retendiert.
- Auch bei geringen Schüttungsänderungen kommt es zu kleinräumigen Sedimentumlagerungen, wie die Periode 1985-08-14 bis 1986-08-12 zeigt, in der es keine Überschreitung der "bankfull" Marke gab (Abb. 3.1-2). Diese kleinräumigen Veränderungen haben große

ökologische Bedeutung: einerseits haben sie Einfluß auf das Durchströmungsmuster der Bettsedimente, andererseits ermöglichen sie durch die Zerstörung bestehender und durch das Auftreten neuer Kleinlebensräume die Koexistenz vieler, ökologisch ähnlicher Arten.

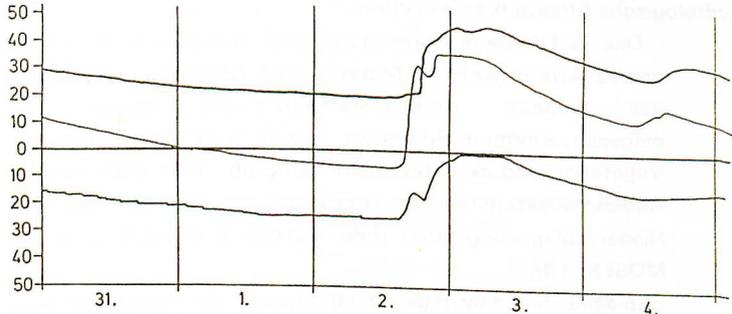


Abb. 3.1.-1: Oberer Seebach, Lunz, RITRODAT-Areal, 1988-08-31 / 09-04 Spiegellagen des Bachwassers (oberste, dicke Kurve), des hangseitigen Grundwassers (mittlere, dünne Kurve) und des talseitigen Grundwassers (unterste Kurve). \varnothing : Niveau der Bachbettoberfläche.

3.2. Hochwässer:

Hochwasserereignisse haben dieselben ökologischen Auswirkungen wie im Kapitel 3.1. aufgezeigt, jedoch mit wesentlich höherer Intensität. Von besonderer Bedeutung sind die großräumigen Umlagerungen: das Hochwasser von Ende Juli/Anfang August 1991 veränderte die Topographie des RITRODAT-Areals im Oberen Seebach (Lunz) grundlegend (Abb. 3.1.-2). Wäre das rechte Ufer in diesem Bereich nicht durch Schotter und Steinkastendämme verstärkt gewesen, hätte dieses Hochwasser das Bachbett nach rechts verlagert. Das Bachbett hätte sich auch verzweigt und damit den für diesen Bereich des Baches natürlichen Zustand angenommen. Wie sehr sich das Bett trotz der Eindämmung veränderte, zeigen die unterschiedlichen mittleren Profilniveaus vor und nach dem Hochwasserereignis (Abb. 3.2.-1).

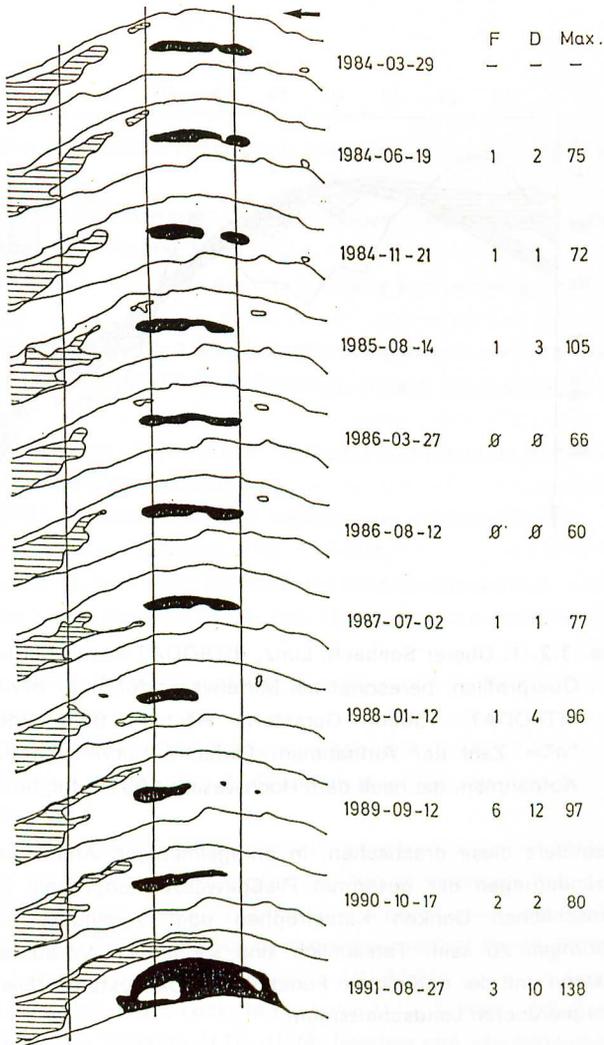


Abb. 3.1.-2: Oberer Seebach, Lunz, RITRODAT-Areal. Uferlinie entspricht der "bankfull"-Schüttung. Gerasterte Flächen: Bereiche tiefer als -20cm. Schwarze Flächen: Bereiche höher als 25cm. Bezugspunkt: Ritrodatpegel, "bankfull" bei 70cm. "F" = Frequent und "D" = Dauer in Tagen von Hochwässern. "MAX" = höchster, während der Beobachtungsperiode aufgetretener Pegelstand.

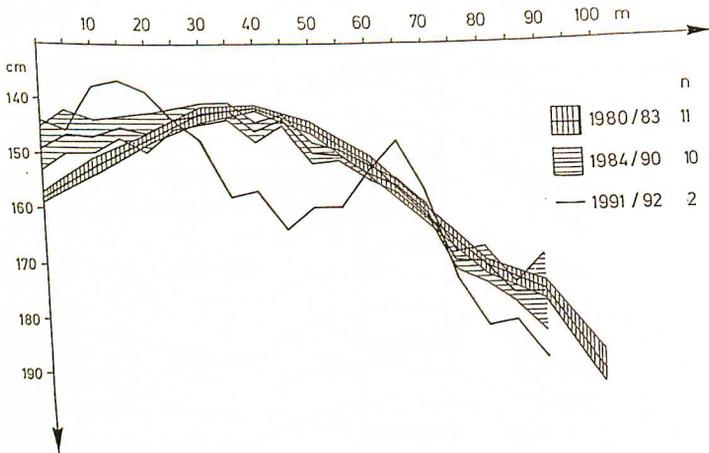


Abb. 3.2.-1: Oberer Seebach, Lunz, RITRODAT-Areal. Mittleres Niveau von Querprofilen, berechnet bei Mittelwasserführung. Bezugspunkt: Pegel RITRODAT, 150cm. Gerasterte Flächen: 95% Vertrauensbereich. "n" = Zahl der Aufnahmen. Einfache Kurve: Mittelwert von zwei Aufnahmen, die nach dem Hochwasser 1991 erfolgten.

Besonders diese drastischen, in unregelmäßigen Abständen auftretenden Veränderungen der gesamten Fließgewässertopographie erscheinen dem menschlichen Denken Katastrophen oder zumindest schwerwiegende Störungen zu sein. Tatsächlich sind sie jedoch Voraussetzung für den Zustand und der natürlichen Funktion des Ökosystems "Fließgewässer" im übergeordneten Landschaftsraum.

4. Literatur:

Bibly, R.E., 1981: Role of organic debris dams in regulating the export of dissolved and particulate organic matter from a forested watershed. *Ecology*, 62, 1234-1243.

Bretschko, G., 1990: The dynamic aspect of coarse particulate organic matter (CPOM) on the sediment surface of a second order stream free

- of debris dams (RITRODAT-LUNZ study area). *Hydrobiologia*, 203, 15-28.
- Bretschko, G., 1992: Differentiation between epigeic and hypogeic fauna in gravel streams. *Reg. Rivers*, 17, 17-22.
- Bretschko, G., in press: River/land ecotones: scales and patterns. *Hydrobiologia*.
- Bretschko, G., Klemens, W.E., 1986: Quantitative methods and aspects in the study of the interstitial fauna of running waters. *Stygologia*, 2, 279-316.
- Bretschko, G., and Moser, H., in press: Transport and retention of matter in riparian ecotones. *Hydrobiologia*.
- Cashwell, H., 1978: Predator-mediated coexistence: a nonequilibrium model. *The American Naturalist*, 112, 127-154.
- Chappuis, P.A., 1942: Eine neue Methode zur Untersuchung der Grundwasserfauna. *Acta Sc. Math. Nat. Univ. Franzisco-Josephina*, 6, 1-7.
- Clements, F.E., 1905: *Research methods in ecology*. Univ. Publ. Comp., Lincoln, Nebraska.
- Cummins, K.W., 1978: The natural stream ecosystem. 7-24, in: Ward, J.V., and Stanford, J.A., (Ed's): *The ecology of regulated streams*. Plenum Press, 398.
- Holland, M.M., 1988: SCOPE/MAB technical consultations on landscape boundaries: report of a SCOPE/MAB workshop on ecotones, 5-7 January 1987, France, *Biology International, Special Issue*, 17, 47-106.
- Hynes, H.B.N., 1974: Further studies on the distribution of stream animals within the substratum. *Limnol.Oceanogr.*, 19, 92-99.
- Hynes, H.B.N., Kaushik, N.K., Lock, M.A., Lush, D.L., Stocker, Z.S.J., Wallace, R.R., and Williams, D.D., 1974: Benthos and allochthonous organic matter in streams. *J.Fish.Res.Board Canada*, 31, 545-553.
- Illies, J., und Botosaneanu, L., 1963: Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation ecologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique. *Internat.Verh.Limnologie*, 12, 1-57.
- Kasimir, G.D., 1991: Die mikrobielle Biozönose eines alpinen Baches: Kompartimentierung, Biomassen und Aktivität. - Bericht über die Ergebnisse des FFWF-Projektes P-6995-Bio (Wien).

- Kolkwitz, R., und Marsson, M., 1908: Ökologie der pflanzlichen Saprobien. Ber.dtsch.bot.Ges., 26, 505-519.
- Kühtreiber, J., 1934: Die Plecopterenfauna Nordtirols. Ber.naturwiss.-med.Verein, Innsbruck,43/44, 219.
- Leichtfried, M., 1988: Bacterial substrates in gravel beds of a second order alpine stream (Project Ritrodal-Lunz, Austria). Verh.Internat.Verein.Limnol., 23, 1325-1332.
- Leichtfried, M., 1989: Terrestric/aquatic ecotone river and its internal patches. Deutsche Gesellschaft für Limnologie, Mitteilungen 1/89, (Jahrestagung 1988, Goslar), 83-90.
- Leichtfried, M., 1990: Verteilung und Futterqualität organischer Substanz (POM) in den Riff- und Mangrovesedimenten. Jber.Biol.Stn Lunz, 12, 177-192.
- Leichtfried, M., 1991: POM in bedsediments of a gravel stream (RITRODAT-Lunz study area, Austria). Verh.Internat.Verein.Limnol. 24, 1921-1925.
- Leopold, L.B., Wolman, M.G., Miller, J.P., 1964: Fluvial processes in geomorphology.- W.H.Freeman & Comp., San Francisco, 522.
- Lettl, W., 1990: Zusammenhang zwischen Niederschlag, Abfluß und Grundwasser im Bereich des Ritrodal. Diplomarbeit, Univ. Bodenkultur, Wien, 52.
- Marshall, K.E., (Edt.), 1984: Microbial adhesion and aggregation.- Life Sciences Research Report 31, Springer Verlag.
- Moog, O., und Wimmer, R., 1990: Grundlagen zur typologischen Charakteristik österreichischer Fließgewässer. Wasser u. Abwasser, 34, 55-211.
- Moser, H., 1991: Input of organic matter (OM) in a low order stream (Ritrodal-Lunz study area, Austria). Verh.Internat.Verein.Limnol., 24, 1913-1916.
- Panek K.L.J., 1991: Dispersionsdynamik des Zoobenthos in den Bettsedimenten eines Gebirgsbaches. Diss.Univ.Wien, 190.
- Schwoerbel, J., 1961: Über die Lebensbedingungen und die Besiedlung des hyporheischen Lebensraumes. Arch. Hydrobiol.Suppl., 25, 182-214.
- Schwoerbel, J., 1964: Die Bedeutung des Hyporheals für die benthische Lebensgemeinschaft der Fließgewässer. Verh.Internat.Verein.Limnol., 15, 215-226.

- Statzner, B., und Higler, B., 1985: Questions and comments on the river continuum concept. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.*, 42, 1038-1044.
- Statzner, B., und Higler, B., 1986: Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns. *Freshwater Biology*, 16, 127-139.
- Townsend, C.R., 1989: The patch dynamics concept of stream community ecology. *J.N.Am.Benthol.Soc.*, 8, 36-50.
- Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R., Cushing, C.E., 1980: The River Continuum Concept. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.*, 37, 130-137.
- Winkler, G., 1991: Debris dams and retention in low order streams (Project Ritrodat-Lunz). *Verh.Internat.Verein.Limnol.*, 24, 1917-1920.
- Winterbourn, M.J., Rounick, J.S., and Cowie, B., 1981: Are New Zealand stream ecosystems really different? *N.Z.J.Mar.Freshwater Res.*, 15, 321-328.

Univ. Prof. Dr. Gernot Bretschko
Institut für Limnologie
der Österreichischen Akademie der Wissenschaften
Abteilung Lunz
Seehof 4
A-3293 Lunz am See