

Lokal kann der Mensch durch künstliche Maßnahmen als Auslesefaktor wirken und die Arten je nach Flügelausbildung unterschiedlich beeinflussen: z. B. Förderung kurzflügeliger Arten in mehrjährigen Kulturen, von langflügeligen in einjährigen.

Literatur

- JACKSON, D. J. (1951): The inheritance of long and short wings in the weevil, *Sitona hispidula*, with a discussion of wing reduction among beetles. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, **55**, 665–735.
- LINDROTH, C. H. (1949): Die fennoskandischen Carabidae. III. Göteborgs kgl. Vet. Vit. Samh. Handl. Ser B 4, 1–911.
- STEIN, W. (1968): Der Einfluß des Flügeldimorphismus auf die Ausbreitung von Curculioniden-Arten. Z. angew. Entom. **61**, 442–445.
- (1970): Über die Ausbildung der Hinterflügel bei Curculioniden. Z. angew. Entomol. **66**, 372–380.
- (1971): Das Ausbreitungs- und Wanderverhalten von Curculioniden und seine Bedeutung für die Besiedlung neuer Lebensräume. In: Dispersal and dispersal power of carabid beetles. (Symp. Biol. Stat., Wijster, 1969). Misc. Papers Landb. hogesch. Wageningen **8**, 111–118.
- (1973): Zur Vererbung des Flügeldimorphismus bei *Apion virens* Herbst (Col., Curculionidae). Z. angew. Entomol. **74**, 62–63.
- (1977): Die Beziehungen zwischen Biotop-Alter und Auftreten der Kurzflügeligkeit bei Populationen dimorpher Rüsselkäfer-Arten (Col., Curculionidae). Z. angew. Entomol. **83**, 37–39.
- STEIN W., GERNETH, H. und OROUMTSCHI, S. (1976): Die Entwicklung von Gonaden und Flugmuskulatur bei Rüsselkäfern (Col., Curculionidae) mit unterschiedlichem Ausbreitungs- und Wanderverhalten. Z. angew. Entomol. **81**, 258–266.

Die Lebensbedingungen und Lebensgemeinschaften von Gletscherbächen im Vergleich mit denen anderer Fließgewässer*

August Wilhelm STEFFAN, Wuppertal

Ein Fließgewässer stellt keinen einheitlichen Lebensort dar. Vielmehr ändern sich auf seinem Wege von der Quelle bis zur Mündung in das Meer kontinuierlich oder stufenweise die physiographischen Verhältnisse und damit die Lebensbedingungen (Abb. 1). Dementsprechend unterscheiden sich die fließgewässer-abwärts aufeinanderfolgenden Zonen auch hinsichtlich ihrer pflanzlichen und tierischen Besiedlung (3, 11). Natürlich ähneln sich hierbei die einander nächstgelegenen Abschnitte; die durch Zwischenzonen weiter voneinander getrennten dagegen weisen in abiotischer und biotischer Hinsicht nur wenige Gemeinsamkeiten auf. Während die unteren weiträumigeren und vielfältigeren Abschnitte eines Fließgewässers manche Übereinstimmungen mit stehenden Gewässern zeigen, stellen die oberen kleinräumigeren Bereiche mit ihren extremeren Faktorengefügen einmalige Lebensorte mit ganz charakteristischen Lebensgemeinschaften dar. Zu diesen zählen vor

* Kurzfassung eines Vortrages, der auf der 6. Tagung der Rheinischen Coleopterologen am 13./14. 11. 1976 im FUHL-ROTT-Museum gehalten wurde.


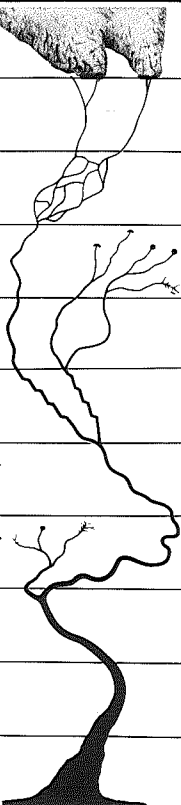
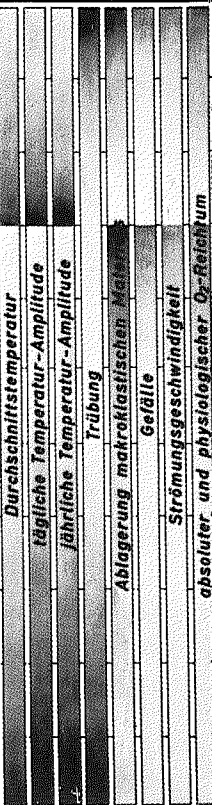





















allem auch die Gletscherbäche, mit deren Besiedlern und ihren ökologischen Beziehungen sich dieser Bericht befassen soll.

Die bisher an Fließgewässern ausgeführten ökologischen Untersuchungen beziehen sich überwiegend auf Bereiche der Mittelgebirge und des Tieflandes (2, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 10, 11, 17, 18, 19, 20). Die wenigen älteren (13, 14, 16) und jüngeren Arbeiten (1, 7, 12), die den Gletscherbächen gewidmet wurden, behandeln lediglich deren Physiographie und Bioökologie. Produktionsbiologische Aspekte bleiben weitgehend unberücksichtigt. Eigene Studien an skandinavischen (1960, 1969) und nordamerikanischen Gletscher- und Firnfeldabflüssen, über die hier einige Ergebnisse vorgelegt werden können, sollen zum Schließen dieser Lücke beitragen.

Fast alle früheren Autoren versuchten die tierischen Bewohner der Gletscherbäche entweder den Quell- (Krenon) oder den Bergbach-Biozönosen (Rhithron) zuzuordnen. Aufgrund der in den Gletscherbächen vorkommenden geringen Artenzahl sprachen sie hier von Ausdünnungszonen. Nur Steinböck (13, 14, 15) und Steffan (12) weisen darauf hin, daß es sich hier um selbständige Biotoptypen (Mesokryal, Metakryal) mit eigenen Biozönosetypen (Mesokryon, Metakryon) handelt. Wie aus der schematischen Darstellung der physiographischen Verhältnisse von Fließgewässern (Abb. 1) hervorgeht, gibt es zwar zwischen den aus Quellen und den aus Gletschern entspringenden Bächen eine Reihe von Übereinstimmungen. Betrachtet man aber einmal die Herkunft dieser Gewässer, so ergibt sich bereits hierin ein grundlegender und lebensbedingender Unterschied: Das Quellwasser entspringt nach seinem unterirdischen Lauf dem Erdboden und entstammt im typischen Falle dem Grundwasser. Das Gletscherwasser dagegen tritt in größerer Menge aus einem Gletschertor hervor und besteht im typischen Falle ausschließlich oder doch weitaus überwiegend aus Schmelzwasser des Gletschereises oder Firnschnees und stellt damit Oberflächenwasser dar. Dieser verschiedenartigen Herkunft entsprechend unterscheiden sich die Wasser von Quellbach und Gletscherabfluß grundsätzlich in ihrem Chemismus: Das Quellwasser nimmt beim Durchfließen des Erdbodens Stoffe aus diesem auf und trägt sie in Lösung mit sich. Hierzu gehören nicht nur entsprechend dem Mineralaufbau und Schichtcharakter der durchflossenen Quellhorizonte anorganische Bestandteile, sondern auch organische, besonders Huminsäuren. Ganz anders gestaltet sich der Chemismus des reinen Gletscherwassers. Es ist sehr elektrolytarm, besitzt also nur einen ganz geringen Gehalt an gelösten Mineralstoffen. Außerdem dürften sich darin kaum gelöste organische Bestandteile, vor allem keine Humusstoffe, befinden. Weiterhin unterscheidet sich das echte Gletscherwasser gegenüber dem Quellwasser in seiner reichen Schwebstoff-Führung, durch die es eine Trübung erfährt. Auch der Transport makroklastischen Materials und damit die Instabilität des Bachgrundes ist beim Gletscherabfluß sehr viel größer. Die Wasserführung eines Quellbaches ist – soweit er nicht temporär zusätzlich mit Oberflächenwasser gespeist wird – weitgehend konstant. Die Wasserführung des Gletscherbaches dagegen unterliegt starken tages- und jahreszeitlichen Wechseln: Sie ist weitgehend von der Insolation und dem damit verbundenen stärkeren oder langsameren Abschmelzen des Gletschereises abhängig. Während die Temperatur des Quellwassers den örtlichen Lufttemperatur-Jahresdurchschnittswerten entsprechend etwa zwischen 3° und 8° C liegt, erreicht das Gletscherwasser am Gletschertor höchstens 1° C. Die Temperatur-Amplitude des Quellwassers erstreckt sich über bis zu einem, die des Gletscherwassers jedoch höchstens über ein halbes Zelsiusgrad.

Diesen physiographischen Faktoren entsprechend ist auch die Besiedlung eines Gletscherbaches verschieden von der eines Quellbaches. Schon seit langem ist die Gletscherbach-Zuckmücke, *Diamesa steinboeckii*, als Charakterart und einziger Besiedler der oberen Gletscherbachbereiche der Alpen bekannt. In Südsandinavien treten an ihre Stelle andere Arten dieser Gattung, so z. B. *Diamesa davisii* und vor allem *Diamesa valkanovi* (7).

BIOTOPE UND BIOZÖNOSEN DER FLIESSGWÄSSER

BIOTOP-TYP Vulgärbez.	GEWÄSSER	PHYSIOGRAPHISCHE FAKTOREN	BIOZÖNOSE-TYP Gliederung in Mitteleuropa	TYP. VERTRETER IN MITTELEUROPA	VIKARIANZ D. TURBELLARIA	
 EUKRYAL Gletscher			EUKRYON	 <i>Isotoma saltans</i>		
 METAKRYAL Gletscherausfluß			METAKRYON	 <i>Diamesa steinboeckii</i>		
 HYPOKRYAL Gletscherbach			HYPOKRYON	 <i>Prosimulium div. spec.</i>		
 EUKRENAL Quelle			EUKRENON Montio-Cardaminetalia	 <i>Niphargus aquilex</i>	<i>Dendrocoelum bohemicum</i>	
 HYPOKRENAL Quellrinnsal			HYPOKRENON Montio-Cardaminetalia	 <i>Bythinella dunkeri</i>	<i>Crenobia alpina</i>	
 EPIRHITHRAL Sturzbach			EPIRHITHRON Brachythecietalia <i>Salmonetum truttae sup.</i>	aplanktisch	 <i>Salmo trutta</i>	<i>Polycelis felina</i>
 METARHITHRAL Bergbach			METARHITHRON Brachythec., Fontinaletalia <i>Salmonetum truttae inf.</i>		 <i>Salmo trutta</i>	<i>Dugesia gonocephala</i>
 HYPORHITHRAL Tiefenlandbach			HYPORHITHRON Fontinaletalia <i>Thymalletum thymalli</i>	tychopl.	 <i>Thymallus thymallus</i>	<i>Planaria lugubris</i>
 EPIPOTAMAL Fluß			EPIPOTAMON Potametalia <i>Barbetum fluviatilis</i>	euplanktisch	 <i>Barbus fluviatilis</i>	<i>Dendrocoelum lacteum</i>
 METAPOTAMAL Strom			METAPOTAMON Phragmitetalia <i>Abrametum bramae</i>		 <i>Abramis brama</i>	
 HYPOPOTAMAL Mündungsbereich	HYPOPOTAMON Phragmitetalia <i>Pleuonectetum flesi</i>	 <i>Pleuonectes flesus</i>				

In Nordskandinavien finden sich außer *Diamesa davis* noch *D. lindrothi* und eine andere anscheinend noch unbeschriebene Art dieser Gattung (12, 16). In Übereinstimmung mit diesen Verhältnissen konnten auch in Alaska und in den Rocky Mountains ausschließlich Angehörige der Zuckmücken-Tribus Diamesini als Gletscherbach-Besiedler festgestellt werden. In den jeweils nächstgelegenen Quellbächen aller Untersuchungsgebiete wurde dagegen eine sehr viel reichhaltigere tierische Besiedlung nachgewiesen. In diesen Biotopen treten nicht nur Angehörige der Diptera-Familiae Chironomidae und Simuliidae auf, sondern auch die Larven anderer Wasserinsekten-Gruppen, so vor allem der Trichoptera, Ephemeroptera und Plecoptera. Hinzu kommen noch der Bergbach-Strudelwurm *Crenobia alpina*, verschiedene Oligochaeta, Mollusca und Hydracarina.

Gletscherbäche, die ausschließlich Schmelzwasser führen, und die in ihrem Verlauf keine Quellbäche aufnehmen, behalten bis zur Einmündung ins Meer weitgehend ihr ursprüngliches Faktorengefüge bei. Vor allem ändert sich die Durchschnittstemperatur und die Temperatur-Amplitude nur geringfügig. Häufig aber bildet der Gletscherbach – wenn seine Wasserführung nicht allzu stark ist – in seinem Mittellauf kein tiefes Bachbett aus. Sein Wasser fließt dann in dünner Schicht über breite Felsplatten oder weite Geröllfelder. Hierbei vermag es sich im Sommer tagsüber stark aufzuwärmen und erreicht Mittagstemperaturen von bis zu 16° C. Die tägliche Temperatur-Amplitude erstreckt sich dann in den Hochsommermonaten über bis zu zehn Zelsiusgrade. Nicht selten sind auch Gletscherbäche anzutreffen, bei denen bereits am Gletschermund eine höhere Durchschnittstemperatur und eine breitere Temperatur-Amplitude vorliegt. Diese nimmt dann bachabwärts entweder nur noch wenig zu, oder sie erhöht sich mit dem Durchfließen von Geröllfeldern noch mehr. Bei den Gletscherbächen des 3. und 4. Typs handelt es sich um solche, die nicht ausschließlich reines Gletscher-Schmelzwasser führen. Sie werden vielmehr durch sog. Hangwässer gespeist, die aus höhergelegenen Quellhorizonten stammen und unter dem Gletscher oder im Verlauf der Gletscherzunge durch inverse Gletschertore in diese eintreten und sich mit dem Schmelzwasser mischen. Je nach dem Mischungsverhältnis liegt dann eine andere Durchschnittstemperatur und eine andere Temperatur-Amplitude am Gletscherausfluß vor. Aus dem hierdurch gegebenen andersartigen Faktorengefüge resultiert auch eine andere Besiedlung: In Gletscherabflüssen, die nicht aus reinem Schmelzwasser bestehen, dringen neben den in verminderter Siedlungsdichte auftretenden *Diamesa*-Angehörigen auch Vertreter der Kriebelmücken-Gattung *Prosimullum* bis zum Gletschertor vor. Darüber hinaus siedeln sich nicht selten auch Mitglieder anderer Insekten-Ordnungen, so die Larven der Köcherfliegen (Trichoptera) und der Eintagsfliegen (Ephemeroptera) an. Hierin ist eine Annäherung der Besiedlungsverhältnisse an diejenige nächstgelegener Quellbäche zu erkennen.

Die geschilderten physiographischen Faktorenkomplexe bilden die Grundlage sowohl für die qualitative als auch für die quantitative Besiedlung der Gletscherbäche und ihrer einzelnen Abschnitte. Sie sind verantwortlich für die Unterschiede gegenüber den benachbarten Biozönosen der Quellen und Bergbäche. Naheliegend wäre die Annahme, daß die Temperatur oder Temperatur-Amplitude des Wassers den wichtigsten limitierenden Faktor darstellt. Bei Untersuchungen im McKinley-Nationalpark in Alaska konnte dies jedoch nicht bestätigt werden: In einem großen Gletscherbach, dessen Temperatur an warmen Augusttagen etwa 5 km vom Gletschertor entfernt zwischen 1,5° und 3,5° C schwankte, siedelten ausschließlich Larven einer *Diamesa*-Species. Die Wassertemperatur einer in nächster Nähe der Probestelle aus dem Dauerfrostboden entspringenden Quelle betrug dagegen konstant etwa 0,8–1,4° C. Auch in dieser Quelle mit niedrigerer Wassertemperatur siedelten die für die Quellbiozönose üblichen Insekten, Würmer, Schnecken und vor allem der typische Bergbach-Strudelwurm. Hieraus kann geschlossen werden, daß bei der qualitativen Biozönose-Begrenzung im Gletscherbach weniger physikalische als vielmehr chemische Eigenheiten des Gletscherwassers limitierend wirken.

Außer den bioökologischen Erhebungen wurden sowohl an lappländischen als auch an nordamerikanischen Gletscherbächen quantitative Besiedlungsanalysen angestrebt. Dies erfolgte einerseits durch möglichst restloses Absammeln eines bestimmten Areals und Feststellung des Naßgewichtes der in Alkohol konservierten Tiere. Weiterhin wurden an Gletscherbächen und Quellbächen in verschiedenen Abständen vom Ursprungsort Driftnetzfänge durchgeführt. Auch diese Ausbeuten wurden ausgezählt und gewogen. Hierbei ergab sich, daß die tierische Produktion im echten Gletscherbach nahe dem Gletschertor sehr gering ist. Sie beträgt näherungsweise zwischen 0,1 und 0,8 g pro Quadratmeter. Im Metakryal, dem Bereich mit großer Temperatur-Amplitude, beträgt sie bereits zwischen 0,7 und 1,5 g/m². In den mit diesen Gletscherbächen im gleichen Gebiet nächstgelegenen und zu vergleichenden Quellbächen erhöht sich dagegen die Besiedlung bereits auf 2,0 bis 3,5 g/m² Bachboden. Da ein genaues Absammeln im Gletscherbach sehr schwierig ist, können die angegebenen Werte nur annähernd die relativen Unterschiede andeuten. Entsprechende Relativzahlen ergeben sich auch beim Vergleich der Driftnetzproben: Sie verhalten sich im Mesokryal : Metakryal : Hypokrenal = 1 : 2/3 : 4/5.

Die unterschiedliche organische Produktivität zwischen Gletscherbach und Quellbach ist auf deren bereits anfangs erwähnte verschiedenen Gehalte an gelöster organischer und anorganischer Substanz zurückzuführen. Photoautotrophe Produktion existiert im Bereich des Kryals im geringen Umfang nur im Eukryal und im Metakryal: Im Eukryal können sich im mit Detritus angereicherten Schmelzwasser der Gletscheroberfläche verschiedene einzellige Algenarten entwickeln, vor allem das Rote Schneekügelchen, *Chlamydomonas nivalis*. Von diesen Algen und von Detritus ernähren sich die hier lebenden winzigen Gliedertiere wie Bärtierchen (Tardigrada: *Macrobotus* sp.) und Gletscherfloh (Collembola: *Isotoma saltans*). Im Mesokryal dagegen, dem Gletscherausfluß, gibt es überhaupt kein Algenwachstum. Dies mag auf folgende Gründe zurückzuführen sein: 1. Das Gletscher-Schmelzwasser enthält nur ganz geringfügig gelöste anorganische und organische Stoffe (zumindest keine Huminsäuren); es ist also äußerst nährstoffarm. 2. Die Wassertemperatur liegt zwischen 0,1 und etwa 3,0° C, was einem intensiven Pflanzenwachstum von vornherein nicht förderlich ist. 3. Der Gletscherbach-Grund ist völlig instabil und stellt einen extremen Dauer-Rohboden dar (11), der ständig einer Neubesiedlung bedürfte. 4. Die für die Photosynthese notwendige Lichtenergie wird durch die starke Trübstoffführung des Gletscherwassers erheblich herabgesetzt. Bildet sich im Gletscherbach mit dem dünn-schichtigen Überströmen glatter Felsen und weiter Schotterfelder ein Metakryal aus, dann ist in dieser Zone langsamerer Strömung, stabileren Untergrundes, größerer Lichtdurchlässigkeit und höherer Wassertemperatur mit stärkerem Algenwachstum zu rechnen. Nur hier gibt es im Gletscherbach eine photoautotrophe Primärproduktion größeren Ausmaßes. Aufgrund des Fehlens einer Algenflora im Mesokryal sind die hier lebenden Primärkonsumenten auf allochthone Nahrungsquellen angewiesen. Wie Detritus-Proben, Driftfänge und Magenuntersuchungen bei den dieser Biozönose angehörenden *Diamesa*-Larven ergaben, setzt sich deren Nahrung aus folgenden Herkünften zusammen: 1. zu einem geringen Teil aus pflanzlichem und tierischem Aeroplankton, das anemochor aus der terrestrischen Umgebung direkt in den Bergbach gelangt sowie Hydroplankton, das hydrochor von der schmelzenden Gletscheroberfläche eingeschwemmt wird; 2. zu einem weit größeren Anteil aus Detritus, Pflanzen- und Tierresten der terrestrischen Umgebung. Diese gelangen zum Teil ebenfalls anemochor direkt von ihrem Entstehungsort her in den Gletscherbach; in weit größerem Ausmaß aber werden sie anscheinend von ihrem sekundären jahrzehnte- oder jahrhundertelangen Lagerungsort her, dem Gletschereis, mit dessen Abschmelzen dem Gletscherbach zugeführt.

Allochthone Nahrung in Form von organismischem Detritus stellt nach diesen Befunden die wichtigste Energiequelle der dem Mesokryon angehörenden Primärkonsumenten dar. Diese sind die einzigen Akteure bei der Mineralisation der eingewehten und einge-

schwemmten Organismenreste. Etwa abgestorbene oder durch die Turbulenz des Gletscherwassers vernichtete Mückenlarven werden, so lange sie nicht in kleinste Partikel aufgelöst sind, im Mesokryal nicht verzehrt: Es gibt hier keine Aasfresser. Ebenso fehlen jegliche Räuber und (zumindest metazoische) Parasiten. Die Lebensgemeinschaft der oberen Gletscherbachbereiche, das Mesokryon, entbehrt also sowohl der Primärproduzenten als auch der Sekundärkonsumenten. Im Metakryal sind die Produktionsverhältnisse geringfügig anders: Auch hier existieren keine Sekundärkonsumenten. Aufgrund der vorhandenen photoautotrophen Primärproduktion können hier aber neben den von allochthoner Nahrung lebenden *Diamesa*-Larven auch andere Mückenlarven gedeihen, die sich von autochthonen Organismen ernähren.

Zusammenfassend ist folgendes festzustellen: Der Trophiegrad des Gletscher-Schmelzwassers ist weitaus geringer als derjenige des Wassers der meisten Quelltypen. Die extreme Oligotrophie der Gletscherbäche beruht auf dem Mangel an gelösten anorganischen Stoffen und bedingt das Fehlen einer photoautotrophen Primärproduktion. Die regelmäßige allochthone Nahrungszufuhr in Form von anemochorem und hydrochorem Detritus ermöglicht die dauernde Existenz der im Gletscherbach lebenden Primärkonsumenten (Detritus-Konsumenten). Im Gegensatz zur anorganogenen Allotrophie des Quellbaches handelt es sich im Gletscherbach um eine organogene. Es existieren hier keine Sekundärkonsumenten. Innerhalb der Biozöosen Mesokryon und Metakryon gibt es folglich keine ökologischen Konnexe, auch nicht zwischen den dort lebenden Primärkonsumenten. Diese verfügen dementsprechend nicht über Anpassungsmechanismen an biotische, sondern nur über solche an abiotische Faktorengefüge. Die geringe Artenzahl der im Gletscherbach lebenden Organismen ist wahrscheinlich in zweifacher Hinsicht vom niedrigen Elektrolytgehalt des Gletscher-Schmelzwassers abhängig: Indirekt über die dadurch ausgeschlossene autotrophe Primärproduktion und das damit fehlende Nahrungsangebot für Primärkonsumenten, und direkt als physiologischer Faktor, der nur die Existenz besonders angepaßter Arten zuläßt.

Mit diesen qualitativen und quantitativen Eigenheiten und deutlichen Unterschieden gegenüber anderen Fließgewässerzonen stellt der Gletscherbach in biozöologischer und produktionsökologischer Hinsicht einen eigenen Holocoen-Typ dar, dessen Isobiotope und Isobiozöosen in Hochgebirgen und subpolaren Zonen weit verbreitet sind. Mit dem Vorliegen ganz weniger ausschlaggebender, lebens-auslesender Faktoren, mit der Existenz nur ganz weniger an diese Verhältnisse angepaßter Organismen-Arten und der damit verbundenen relativen Einfachheit der innerbiozöotischen Beziehungen stellt der Gletscherbach ein Extrem-Ökosystem völlig eigenständiger Prägung dar (13, 14, 15).

Literatur

- 1 BRETSCHKO, G. (1969): Zur Hydrobiologie zentralalpiner Gletscherabflüsse. Verh. Dt. Zool. Ges. Innsbruck 1968, 741–750.
- 2 CUMMINS, K. W., COFFMAN, W. P. u. ROFF, P. A. (1966): Trophic relationships in a small woodland stream. Verh. int. Ver. Limnol. **16**, 627–638.
- 3 ILLIES, J. u. BOTOSANEANU, L. (1963): Problemes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique. Int. Ver. Limnol. Mittell. **12**, 1–57.
- 4 KING, D. L. u. BALL, R. C. (1967): Comparative energetics of a polluted stream. Limnol. Oceanogr. **12**, 27–33.
- 5 ODUM, H. T. (1957): Trophic structure and productivity of Silver Springs. Fla.-Ecol. Monogr. **27**, 55–112.
- 6 PENNAK, R. W. u. GERPEN, E. D. (1947): Bottom fauna production and physical nature of the substrate in a Northern Colorado trout stream. Ecology **28**, 42–48.

- 7 SAETHER, O. A. (1968): Chironomids of the Finse Area, Norway, with special reference to their distribution in a glacier brook. *Arch. Hydrobiol.* **64**, (4): 426–483.
- 8 SCHMITZ, W. (1955): Physiographische Aspekte der limnologischen Fließgewässertypen. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* **22**, 510–523.
- 9 – (1957): Die Bergbach-Zoozönosen und ihre Abgrenzung, dargestellt am Beispiel der oberen Fulda. *Arch. Hydrobiol.* **53**, (4), 465–498.
- 10 SCHWOERBEL, J. (1969): Ökologie der Süßwassertiere. Fließgewässer. *Fortschr. Zool.* **20**, 45–78.
- 11 STEFFAN, A. W. (1965): Zur Statik und Dynamik im Ökosystem der Fließgewässer und zu den Möglichkeiten ihrer Klassifizierung. In: R. Tüxen (Ed.) *Biosozologie*: 65–110. Verlag Junk, Den Haag.
- 12 – (1971): Chironomid (Diptera) Biocoenoses in Scandinavian glacier brooks. *Canad. Ent.* **103** (3), 477–486.
- 13 – (1972): Zur Produktionsökologie von Gletscherbächen in Alaska und Lappland. *Verhdl. Dtsch. Zool. Ges. Helgoland 1971*, **65**, 73–78.
- 14 – (1974): Qualitative Unterschiede in Energiefluß, Nahrungskreislauf und Produktivität von Fließgewässer-Ökosystemen. *Verhdl. Ges. Ökol. Saarbrücken 1973*: 181–191.
- 15 – (1974): Die Lebensgemeinschaft der Gletscherbach-Zuckmücken (Diptera: Chironomidae) – eine Extrembiozönose. *Entomologiske Tidskrift* **95** (Suppl.): 225–232.
- 16 STEINBÖCK, O. (1934): Die Tierwelt der Gletschergewässer. *Ztschr. Dt. Österr. Alpenver.* **65**, 263–275.
- 17 – (1938): Arbeiten über die Limnologie der Hochgebirgsgewässer. *Ber. Int. Rev. Hydrobiol. Hydrogr.* **37**, 467–509.
- 18 – (1958): Grundsätzliches zum „kryoeutrophen“ See. *Verh. Int. Ver. Limnol.* **13**, 181–190.
- 19 THIENEMANN, A. F. (1941): Lappländische Chironomiden und ihre Wohngewässer. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* **17**, 253–264.
- 20 TILLY, L. J. (1968): The structure and dynamics of Cone Spring. *Ecol. Monogr.* **38**, 169–197.
- 21 WATERS, T. F. (1961): Standing crop and drift of stream bottom organisms. *Ecology* **42**, 532–537.
- 22 – (1966): Production rate, population density, and drift of a stream invertebrate. *Ecology* **47**, 595–604.
- 23 – (1969): The turnover ratio in production ecology of freshwater invertebrates. *Am. Nat.* **103** (930), 173–185.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal](#)

Jahr/Year: 1978

Band/Volume: [31](#)

Autor(en)/Author(s): Steffan August Wilhelm

Artikel/Article: [Die Lebensbedingungen und Lebensgemeinschaften von Gletscherbächen im Vergleich mit denen anderer Fließgewässer 150-156](#)