

Biologische Anpassungen an die harschen Lebensbedingungen alpiner Fließgewässer

Andreas FRUTIGER

1. Einleitung

Wenn wir die (darwinistische) Grundthese akzeptieren, dass jeder Organismus sich im Verlaufe seiner Evolution (durch spontane, ungerichtete Mutationen und Selektion) an seine Umgebung, angepasst hat, ergeben sich daraus zwei Konsequenzen:

jeder Organismus spiegelt die selektionierenden Eigenschaften seines Lebensraumes wider. Dieses Prinzip, dass der Lebensraum (Habitat) seine Bewohner wie eine Schablone prägt, wurde von SOUTHWOOD (1977) mit dem "habitat template concept" konzeptualisiert.

daneben spiegelt jeder Organismus aber mehr oder weniger deutlich auch seine Vergangenheit und Entstehungsgeschichte wider, da er ja das Ergebnis einer langen Evolution darstellt.

Wenn man die Erscheinungsform der heute in einem bestimmten Habitat lebenden Organismen verstehen will, muss man daher sowohl die Vorgeschichte der Organismen wie auch die Charakteristika und Vorgeschichte ihres Habitates berücksichtigen. Im vorliegenden Beitrag werden daher zuerst die biologisch besonders bedeutungsvollen Eigenschaften behandelt, welche die alpinen Fließgewässer auszeichnen und sie von denjenigen in tieferen Lagen unterscheiden (Kapitel 2). Es sind dies die häufigen und teilweise kaum vorhersagbaren Störungen durch Austrocknen und Geschiebetrieb, die sehr tiefen Temperaturen und die stellenweise besonders hohen Strömungsgeschwindigkeiten. Anschließend wird darauf eingegangen, wie diese Eigenschaften alpiner Fließgewässer in den Erscheinungsformen und Strategien ihrer Bewohner zum Ausdruck kommen (Kapitel 3).

Die (Fließgewässer)Ökologie ist, wie jede andere wissenschaftliche Disziplin auch, mit vielen anderen wissenschaftlichen Disziplinen vernetzt. Fortschritte werden oft erst durch gewisse technologische Errungenschaften oder Erkenntnisse auf anderen Gebieten ermöglicht. Als Beispiel lassen sich Untersuchungen zur Isoliertheit verschiedener Populationen bzw. den genetischen Austausch zwischen ihnen nennen, welche erst mit Hilfe der neuen molekulargenetischen Techniken möglich wurden. Und Erkenntnisse über die mikrohydraulischen Verhältnisse in der direkten Umgebung von Fließwasserorganismen wurden durch die Entwicklung des LDA (Laser Doppler Anemometer) bzw. ADV (Acoustic Doppler Velocitymeter) signifikant

verbessert. Wissenschaftliche Erkenntnisse sind somit auch immer im wissenschaftlichen Umfeld zu sehen und zu bewerten.

2. Charakterisierung alpiner Fließgewässer

Im angelsächsischen Sprachraum versteht man unter alpinen Fließgewässern solche oberhalb der Baumgrenze. Um Unterschied zu dieser höhen- und vegetationsbezogenen Bezeichnung wird der Begriff im folgenden im geographischen Sinn gebraucht. Mit alpinen Fließgewässern sind hier somit die Fließgewässer der Alpen gemeint. Im folgenden sollen nun diejenigen Eigenschaften dargestellt werden, welche diese Fließgewässer besonders auszeichnen und sie von denjenigen des Flachlandes unterscheiden.

2.1 Heterogene, stellenweise sehr hohe Strömung

Alpine Fließgewässer weisen in der Regel ein großes Gefälle auf, das lokal hohe bis sehr hohe Strömungsgeschwindigkeiten (>2 m/s) ermöglicht. An Stellen, an denen sehr rasch fließendes Wasser auf Felsbrocken prallt, bilden sich *Spritzwasserzonen* (sog. hygropetrische Zonen) aus, die wie die rasch überströmten Bereiche sehr charakteristisch sind für alpine Fließgewässer.

Es ist an dieser Stelle zu erwähnen, dass im Oberlauf eines Baches, entgegen der weitverbreiteten Vorstellung (raschfließender Bergbach) die *durchschnittliche Strömungsgeschwindigkeit niedriger* ist als im Mittel- oder Unterlauf (FÜCHTBAUER & MÜLLER 1970). Dies ist damit zu erklären, dass das Sediment im Oberlauf eines Baches zu einem wesentlichen Anteil aus frisch gebrochenen, grossen und kantigen Steinen und Felsbrocken besteht, die eine sehr heterogene, unebene Flusssohle bilden (wie eine Geröllhalde). Dieses heterogene Substrat, d.h. die darin enthaltenen gröbsten Fraktionen, führen dazu, dass sich neben den raschfließenden Bereichen auch solche praktisch ohne Strömung ausbilden. Etwas vereinfacht ausgedrückt findet man bei alpinen Fließgewässern häufig einen mittleren Streifen mit hoher Strömung ("Talweg") und beidseitig davon einen Gürtel von Hinterwassern, seichten Stellen und Gumpen, in denen das Wasser oft beinahe steht oder langsam rotiert.

2.2 Glazial bis nival geprägtes, dynamisches Abflussregime

Das *Abflussregime* beschreibt die zeitliche Verteilung, mit welcher der im Einzugsgebiet eines Fließgewässers anfallende Niederschlag abfließt. Im *Jahresverlauf* wird es in entscheidendem Maße durch die Meereshöhe des Einzugsgebietes beeinflusst. Mit zunehmender Höhe fällt ein immer größerer Anteil der gesamten Niederschläge in gefrorener Form (Schnee und Eis). Er bleibt während der kalten Jahreszeit in der Schneedecke und, im alpinen Raum, in Gletschern gespeichert, und kommt erst im Sommer, wenn genügend hohe Temperaturen erreicht werden, zum Abfluss. Derartige Abflussverteilungen, die wesentlich durch die Schnee- und Gletscherschmelze geprägt sind, werden als *nivale und glaziale Regimes* bezeichnet (WEINGARTNER & ASCHWANDEN 1985). Sie zeichnen sich durch niedrigen, relativ konstanten (grundwassergespiesenen) Abfluss im Winter und ein Abflussmaximum im Frühling/Frühsummer (nival) bzw. Sommer (glazial) aus (Abb. 1). Fließgewässer in höheren Lagen können sogar ausschließlich durch die Schnee- und Gletscherschmelze gespeist sein und in der übrigen Jahreszeit".

Im Unterschied zum Winterhalbjahr mit meist recht konstantem Abfluss können im Sommer *kurzfristig* ausgeprägte Abflussspitzen auftreten. Das hohe Gefälle und das beschränkte Rückhaltevermögen des Einzugsgebietes haben zur Folge, dass bei intensi-

ven Niederschlagsereignissen (z.B. Gewitter) das Wasser innerhalb kurzer Zeit abfließt (Abb. 2).

Das Abflussregime alpiner Fließgewässer zeichnet sich somit aus durch

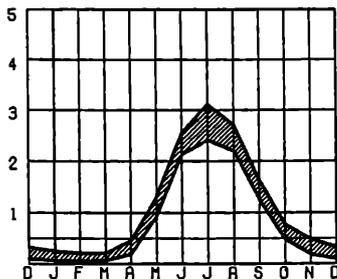
- weitgehend konstanten, niedrigen Abfluss in der kalten Jahreszeit (im Extremfall trocken);
- im Durchschnitt hohen Abfluss mit episodisch auftretenden (d.h. schwer vorhersagbaren), kurzfristigen Hochwasserereignissen in der warmen Jahreszeit.

2.3 Feststofftransport (Trübstoffe und Geschiebetrieb)

Der Transport anorganischer Feststoffe lässt sich bei alpinen Fließgewässern in zwei Kategorien einteilen:

Wasser, das von Gletschern stammt, enthält meist einen recht hohen Anteil an sehr feinen, mineralischen Partikeln (oft 100 g/m^3). Diese bewirken, dass der Bach praktisch während der gesamten warmen Jahreszeit eine starke Trübung aufweist ("Gletschermilch"). Die biologische Wirkung derartiger feiner Trübstoffe ergibt sich aus deren abrasiver Wirkung ("Sandstrahl-Effekt") und deren vollständiger Absorption des Lichtes, die ein Wachstum von autotrophem Aufwuchs (Periphyton) praktisch verhindert. Zudem stellen sie für viele benthische Organismen eine massive Behinderung ihres Ernährungsverhaltens dar.

Glaziales Regime



Nivales Regime

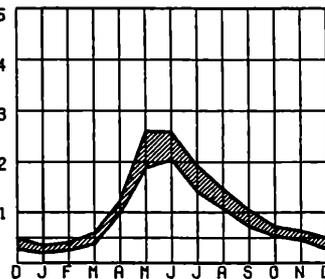


Abbildung 1

Der jahreszeitliche Verlauf des Abflusses alpiner und voralpiner Fließgewässer wird stark durch die Schnee- und Gletscherschmelze im Frühling und Sommer geprägt. Die Darstellung zeigt den Verlauf des mit dem Jahresmittel genormten monatlichen Abflusses (sog. Pardé-Koeffizienten) eines alpinen (glazial geprägten, links) und voralpinen (nival geprägten, rechts) Fließgewässers (aus ASCHWANDEN & WEINGARTNER 1985).

Abfluss der Plessur (Chur) 1988

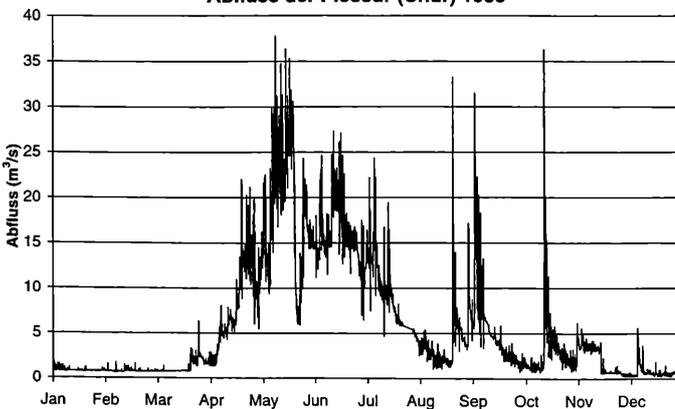


Abbildung 2

Abfluss-Ganglinie 1988 der Plessur bei Chur. Das Abflussregime ist nival geprägt. Der für alpine Fließgewässer typische, konstant niedrige Winterabfluss, die durch die Schneeschmelze verursachte Zunahme des Abflusses im Sommer, sowie die im Sommer und Herbst episodisch auftretenden Hochwasserereignisse, die meist mit kräftigem Geschiebetrieb verbunden sind, sind gut erkennbar (die Daten wurden freundlicherweise von der LHG, Bern, zur Verfügung gestellt).

die episodisch auftretenden Hochwasser führen zu Geschiebetrieb, bei dem die Sohle des Baches umgelagert wird (Abb. 2). Der dabei wirkende "Kugelmühlen-Effekt" stellt für die benthischen Organismen ein äusserst gefährlicher Prozess dar. Die benthische Primärproduktion (d.h. das Algenwachstum) wird durch keine andere Einflussgrösse stärker beeinflusst als durch den Geschiebetrieb (UEHLINGER & NAEGLI 1998).

2.4 Niedrige Wassertemperatur

Die Temperatur stellt eine biologische Schlüsselgrösse dar, da die Geschwindigkeit der meisten biochemischen Prozesse temperaturabhängig ist. Bedingt durch die Schnee- und Gletscherschmelze während des Sommers sind alpine Fließgewässer das ganze Jahr über kalt. In sehr hohen Lagen, z.B. in unmittelbarer Nähe der Gletscher, bleibt die Wassertemperatur immer in der Nähe von 0°C, während das Tagesmittel im Sommer in tieferen Lagen bis gegen 10-12°C steigen kann (Abb. 3).

3. Biologische Anpassungen

3.1 Möglichkeiten und Grenzen der biologischen Anpassungen

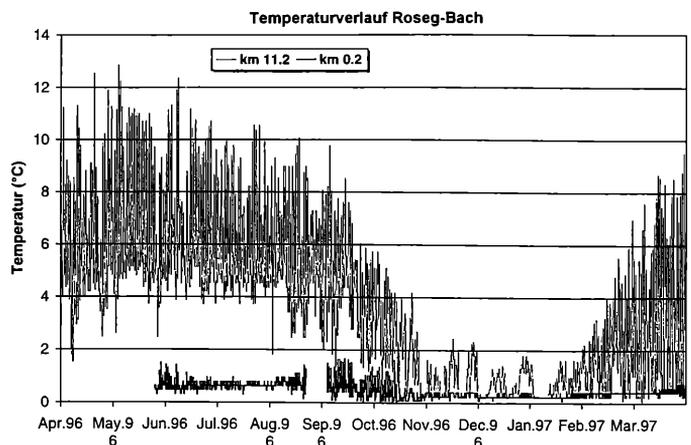
Bevor auf konkrete Anpassungen an die oben beschriebenen, charakteristischen Eigenschaften alpiner Fließgewässer eingegangen wird, scheint es sinnvoll, ein paar grundsätzliche Überlegungen zu den Möglichkeiten und Grenzen biologischer Anpassungen anzustellen.

Anpassungen finden immer auf der Ebene des Individuums statt. Sie führen dazu, daß die ökologische "Fitness" einer Art verbessert wird. Dies geschieht einerseits, indem die negativen Auswirkungen von schädigenden Umwelteinflüssen minimiert werden, und andererseits dadurch, daß die vorhandenen Ressourcen durch die Art besser genutzt werden können als von den Konkurrenten. Anpassungen betreffen die *Morphologie*, die *Physiologie*, das *Verhalten* und die *Entwicklung*¹⁾ der Art. Die morphologi-

1) Anmerkung siehe am Ende des Artikels, S. 52

Abbildung 3

Bedingt durch die Schnee- und Gletscherschmelze während des Sommers sind alpine Fließgewässer das ganze Jahr über kalt. Die Figur zeigt den Jahresgang der Temperatur des Rosegbaches 200 m und 11.2 km unterhalb des Gletschers. Direkt unterhalb des Gletschers ist noch praktisch keine atmosphärische Erwärmung festzustellen. Der Rückgang der Temperatur in den Monaten Juli und August ist auf den zunehmenden Schmelzwasseranteil zurückzuführen (die Daten wurden freundlicherweise von U. Uehlinger, EAWAG, zur Verfügung gestellt).



schon Anpassungen sind die am leichtesten zu erkennenden, weil sie die Strukturen der Art, d.h. ihre Körperform betreffen. Die physiologischen Anpassungen sind weniger offensichtlich, da sie quasi im Verborgenen, auf der Ebene der Enzyme und der Stoffwechselfvorgänge ansetzen. Auch die verhaltensmäßigen Anpassungen sind oft nicht einfach zu erkennen, da sie sich nicht direkt materiell äussern und praktisch nur an lebenden Organismen erfassbar sind. Die Anpassungen der Entwicklung schließlich betreffen den zeitlichen Ablauf der einzelnen Lebensphasen der Art.

Es ist davon auszugehen, dass eine Anpassung stets alle vier obengenannten Bereiche betrifft, da sonst eine Verbesserung der Fitness einer Art kaum vorstellbar ist. So setzt z.B. der erfolgreiche Einsatz verbesserter Mundwerkzeuge ein entsprechend angepasstes Verhalten genauso voraus wie ein daran angepasstes, leistungsfähigeres Verdauungssystem. Obwohl Anpassungen immer auf der Ebene des Individuums ablaufen, ist der Rahmen, in dem sie stattfinden, durch die genetische Situation der gesamten Population vorgegeben. Der Bereich der möglichen (potentiellen) Anpassungen wird durch die evolutive Vergangenheit, und insbesondere den Grad der bereits erreichten Spezialisierung eingeschränkt. Dagegen bedeuten eine hohe genetische Variabilität innerhalb der Population und eine geringfügige Spezialisierung der Arten ein hohes Anpassungspotential.

3.2 Zielsetzungen biologischer Anpassungen in alpinen Fließgewässern

In Kapitel wurden die wichtigsten Eigenschaften alpiner Fließgewässer dargestellt. Daraus lässt sich ableiten, welche biologischen Anpassungen für das Überleben einer benthischen Art nötig oder zumindest von Vorteil sind. Es sind dies:

Die hohe Strömungsgeschwindigkeit an der Oberfläche der Gewässersohle übt eine permanente Kraft auf alle Organismen aus, die sich in diesen Bereichen aufhalten. Durch den sog. "hydraulischen Stress" (STATZNER 1981) sind die Organismen dauernd der Gefahr ausgesetzt

weggespült zu werden. Anpassungen müssen daher entweder dazu dienen, die hydraulische Kraftereinwirkung auf den Organismus möglichst gering zu halten, oder ihm ermöglichen, ihnen zu widerstehen.

Die Saisonalität der alpinen Fließgewässer, die sich im Extremfall darin äußert, dass sie im Winter kein Wasser führen (einfrieren oder trocken fallen), zwingt die Organismen, ihre Entwicklung dieser Jahresrhythmik anzupassen. Die Strategie dabei ist, dass die empfindliche Larvenentwicklung während der günstigen Zeit stattfindet, und die ungünstige Periode in der vergleichsweise robusten Eiphasen überdauert wird. Die wohl größte Gefahr für alle Bewohner alpiner Fließgewässer stellen die kaum vorhersagbaren Hochwasser mit Geschiebetrieb dar. Eine Art kann in derartigen, häufig gestörten Fließgewässern nur dann bestehen, wenn sie Strategien entwickelt, die sicherstellen, dass die Population bei solchen Störungsereignissen nicht gänzlich eliminiert wird.

Da Insekten nur sehr bedingt in der Lage sind, ihre Körpertemperatur zu regulieren, wird die Reaktionsgeschwindigkeiten ihrer biochemischen und enzymatischen Prozesse sehr stark durch die Umgebungstemperatur bestimmt. Unterhalb des Gefrierpunktes besteht sogar die Gefahr des Einfrierens, bei dem die Zellen infolge Eiskristallbildung zerstört werden. Um sich unter derartigen Bedingungen trotzdem entwickeln zu können, mussten speziell kälteunempfindliche Enzymsysteme und Frostschutz-Mechanismen entwickelt werden.

3.3 Anpassung der Biozönose

Die Biozönose einer gewissen Gewässerstelle stellt die Auswahl derjenigen Arten aus dem Pool der für die Besiedlung der Stelle potentiell zur Verfügung stehenden Arten dar, die an die biotischen und abiotischen Einflussgrößen dieses Standortes angepasst sind. Die Anpassung der Biozönose an die Bedingungen einer Gewässerstelle stellt somit einen fundamental anderen Mechanismus dar als derjenige, der auf der Ebene der Art im Verlaufe von evolutiven Zeiträumen zu angepassten Arten führt. Dabei ist zu berücksichtigen, dass die Biozönose stets das Resultat mehrerer selektionierender Faktoren darstellt, und dass die verschiedenen Faktoren in einer hierarchischen Art auf die Biozönose einwirken. Die Artenzusammensetzung wird primär durch den dominierenden Faktor bestimmt, und Anpassungen (der Biozönose) an andere, weniger dominierende Umweltfaktoren sind nur noch im Rahmen des noch verbleibenden Artenspektrums möglich.

Als Beispiel sei der Fluss *Töss* (Schweiz) erwähnt, in welchem es mehrmals jährlich nach regionalen Starkniederschlägen zu geschiebeführendem Abfluss kommt, bei dem die Gewässersohle der Töss über große Abschnitte umgelagert wird. Zudem fallen im Sommer und Herbst gewisse Bereiche im

Ober- und Mittellauf der Töss regelmässig trocken. Dieses Trockenfallen ist weitgehend natürlichen Ursprungs, wurde aber durch anthropogene Aktivitäten (Trinkwasserentnahme, reduzierte Wasserretention des Einzugsgebietes) verstärkt. Der natürlichen Ursprung und die recht hohe zeitliche Vorhersagbarkeit des Trockenfallens würden es aber vermutlich trotzdem erlauben, dass sich Arten in der Töss etablieren können, welche mit ihrem Entwicklungszyklus an diese saisonale Trockenheit angepasst sind (z.B. gewisse *Tinodes*-Arten). Dass keine derartigen Spezialisten gefunden werden, und dass die Töss praktisch nur von r-Strategen (siehe Anmerkung 4 am Ende des Artikels) besiedelt ist, wie sie für ein häufig durch Geschiebeumlagerungen gestörtes voralpines Fließgewässer typische sind (MATTHÄI 1996), zeigt den dominierenden Einfluss des Geschiebetriebes auf die Artenzusammensetzung der Biozönose. Das saisonale Trockenfallen, welches (im Unterschied zu den geschiebeführenden Hochwässern) nur einzelne Abschnitte der Töss betrifft, hat auf die Artenauswahl dagegen nur eine untergeordnete Bedeutung, und ausgeprägte Anpassungen an periodisches Trockenfallen dürften in der Töss entsprechend kaum erwartet werden.

3.4 Anpassungen an besonders hohe Strömungsgeschwindigkeiten

Die höchste Anpassung an extreme Strömungsgeschwindigkeiten in Fließgewässern findet man bei den Netzflügelmücken (Blephariceriden), einer kleinen Familie der Ordnung Zweiflügler (Diptera). Weltweit sind bisher etwa 270 Blephariceriden-Arten beschrieben worden (HOGUE 1987). Es sind diejenigen Fließwassertiere, welche die höchsten noch besiedelten Strömungsbereiche bewohnen.²⁾ Ihr Körperbau ist gegenüber dem Grundplan der Insekten stark abgewandelt. Die Larven sind in 6-7 Segmente gegliedert, von denen die ersten 6 auf der ventralen Seite je einen kräftigen Saugnapf besitzen (Abb. 4). Damit fixieren sich die Larven an der Oberseite von glatten, rasch überströmten Steinen, wo sie sich als Weider von den dort wachsenden Algenbelägen ernähren. Da die von ihnen besiedelten Stellen kaum für andere Tiere erreichbar sind, entgehen sie weitgehend der Gefährdung durch benthische Räuber. Zudem vermeiden sie die Konkurrenz anderer Weider.

Ein Schlüsselement der morphologischen Anpassungen sind die Saugnäpfe, die, soweit bekannt, bei allen Blephariceriden-Arten weltweit sehr ähnlich aufgebaut sind. Jeder Saugnapf besteht im wesentlichen aus einer Haftscheibe und einem zentralen Hohlraum, in dem sich ein vertikal bewegbarer "Kolben" befindet (KOMAREK 1914). Durch Anheben des Kolbens bei gleichzeitigem Anpressen der Haftscheibe an den Untergrund wird ein Vakuum erzeugt, mit dem sich die Larve am Untergrund festsaugt. Nach Messungen von D. Craig (unveröffentlicht) an *Blepharicera appalaciae* beträgt die Kraft, die nötig ist, um eine festgesaugte Larve vom

Untergrund zu lösen, etwa 4.3 g in der vertikalen Richtung (d.h. rechtwinklig zur Körperachse, "nach oben"), und etwa 2.3 g in der horizontalen Richtung (parallel zur Körperachse). Umgerechnet auf die

Fläche der Saugnäpfe entspricht dies einer Kraft von ca. 7000 bzw. 3400 kg/m²! Der Zusammenhang zwischen der hydraulischen Krafteinwirkung (durch das fließende Wasser) und der Größe der Saugnäpfe wird daraus ersichtlich, dass die Saugnäpfe im Verhältnis zur Körperlänge um so größer sind, je höher die Strömungen sind, welche durch die Art bevorzugt werden (Abb. 5).

Tianschanella monstruosa

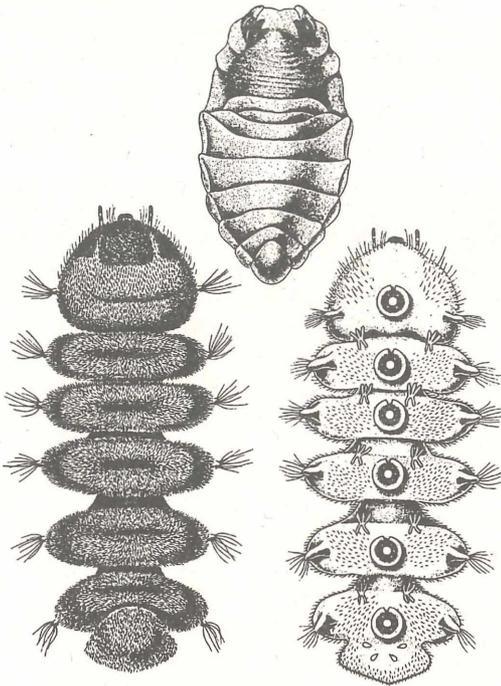


Abbildung 4

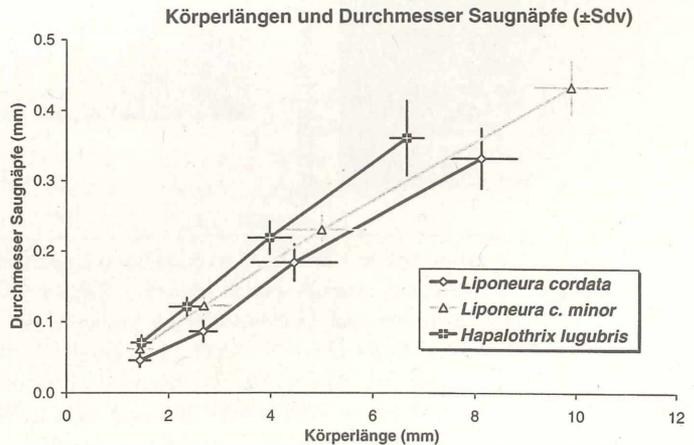
Die Larven der Netzflügelmücken (Blephariceridae, Diptera) sind in 6-7 Segmente gegliedert (unten links). Sie besitzen ventral an jedem der ersten 6 Körpersegmente einen Saugnapf, mit dem sie sich auf der Oberseite von glatten Steinen festsaugen (unten rechts). Damit gelingt es ihnen, Stellen in Fließgewässern mit extrem hoher Strömungsgeschwindigkeit zu besiedeln, die sonst von keinen anderen Tieren mehr erreicht werden können. Die Puppen (oben), welche sich für die Dauer der Metamorphose am Stein festkitten, besitzen am vorderen Ende "ohrenförmige" Fortsätze, die der Atmung dienen. Die Figur zeigt die Art *Tianschanella monstruosa*, welche im Thien Shan Gebirge Mittelasiens vorkommt (aus BRODSKY 1980).

Für das Überleben in der extremen Strömung reicht es nun allerdings nicht aus, wenn sich eine Blephariceridenlarve gut genug fixieren kann, dass sie vom fließenden Wasser nicht weggeschwemmt wird. Als Weider muss sie sich fortbewegen können, um den Standort zu wechseln, wenn dessen Nahrung (Algenbelag) erschöpft, d.h. abgeweidet ist. Das heißt: Die morphologischen Anpassungen (Saugnäpfe) bedeuten für die Art nur in Kombination mit einer entsprechenden verhaltensmäßigen Anpassung einen Vorteil. Es soll daher im folgenden kurz auf das Bewegungsverhalten der Blephariceridenlarve eingegangen werden.

Im Prinzip kann sich eine Blephariceridenlarve fortbewegen, indem sie einen Teil der Saugnäpfe löst und bewegt, während der Rest der Saugnäpfe dazu dient, das Tier gegen die Strömung zu sichern (Abb. 6 und 7). Bewegungen einzelner Saugnäpfe sind möglich, weil sich die Glieder des Larvenkörpers, vergleichbar einer Ziehharmonika, dehnen und gegeneinander bewegen lassen. Die mögliche Geschwindigkeit der Bewegung ist um so höher, je mehr Saugnäpfe gleichzeitig gelöst und bewegt werden. Andererseits ist die Larve um so besser gegen die hydraulische Krafteinwirkung geschützt, je mehr Saugnäpfe gleichzeitig angesaugt sind. Rechnerische Abschätzungen von L. Moosmann (unveröff.) haben ergeben, dass die hydraulische Krafteinwirkung, welche bei 2 m/s Strömung auf eine Blephariceridenlarve wirkt, um etwa eine Größenordnung geringer ist als diejenige Kraft, mit der sich eine Blephariceridenlarve am Untergrund festsaugen kann (gemäß den Experimenten von Craig). Das bedeutet, dass theoretisch ein Saugnapf gut ausreicht, um die Larve gegen das Verdriften zu schützen. Verhaltensstudien haben aber gezeigt,

Abbildung 5

Die relative Größe der Saugnäpfe spiegelt die Strömungspräferenz einer Art wider. Der Durchmesser der Saugnäpfe ist im Verhältnis zur Körperlänge um so größer, je höher die Strömung ist, welche eine Blephariceriden-Art bevorzugt. *H. lugubris* findet sich oft in stärkerer Strömung als *L. cinerascens minor*, und diese wiederum bevorzugt höhere Wassergeschwindigkeiten als *L. cordata*. Die vier durch eine Linie verbundenen Werte stellen den Mittelwert von je 25 Larven bzw. 150 Saugnäpfen der Larvenstadien 1 bis 4 (\pm eine Standardabweichung) dar.



Gerade Vorwärtsbewegung *H. lugubris*

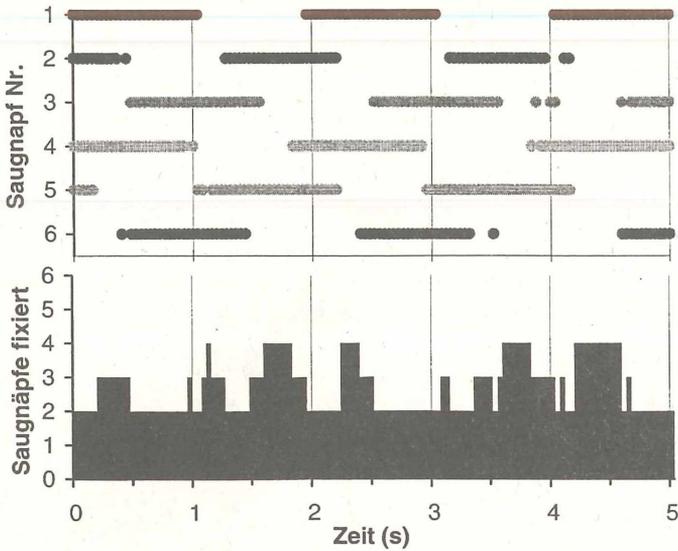


Abbildung 6

Gerade Vorwärtsbewegung einer *Hapalothrix lugubris* Larve im 4. Larvenstadium.

Im oberen Teil der Figur ist mit schwarzen Linien für jeden Saugnapf dargestellt, wann er bewegt wird. Man erkennt, dass der hinterste (6.) und der 3. Saugnapf etwa gleichzeitig gelöst und bewegt werden, gefolgt vom 5. und 2., und dann vom 4. und 1. Saugnapf. Aus der unteren Figur wird ersichtlich, dass die Larve immer mit mindestens 2 Saugnapfen fixiert ist (aus FRUTIGER 1998, verändert.).

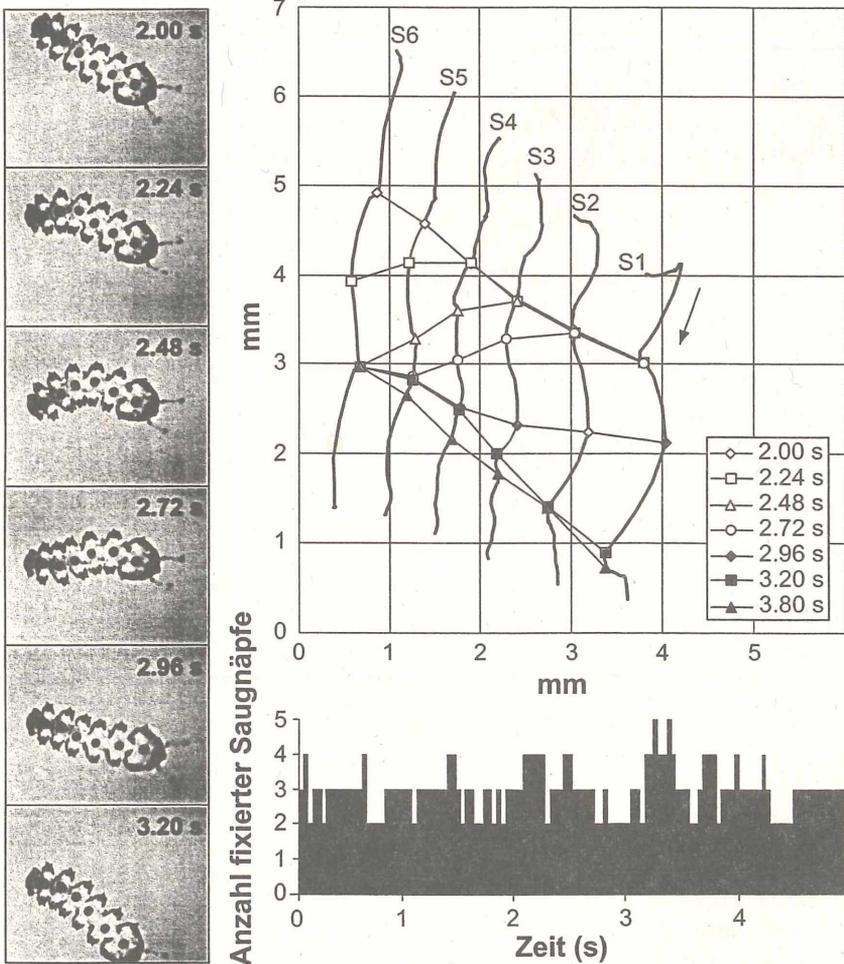


Abbildung 7

Die *Liponeura cinerascens minor* Larve (3. Larvenstadium) erreicht eine rasche Seitwärtsbewegung dadurch, dass sie zuerst den hinteren Teil des Körpers seitlich schwenkt. Sobald der hinterste (6.) Saugnapf am neuen Ort wieder fixiert ist, wird die Körpermitte, und anschliessend der Vorderteil des Körpers seitlich bewegt. Links ist der Bewegungsablauf mit Hilfe einer Sequenz von 6 Videobildern gezeigt. In der Figur oben rechts sind die "Spuren" der 6 Saugnapfe sowie die Körperachse der Larve in regelmäßigen Abständen dargestellt (jede Linie entspricht einem Bild auf der linken Seite). Die Grafik unten rechts zeigt, dass auch diese Larve stets mit mindestens zwei Saugnapfen fixiert bleibt (aus FRUTIGER 1998, verändert.).

dass die Tiere selten mehr als 4 Saugnäpfe gleichzeitig lösen, d.h. fast immer mit mindestens zwei Saugnäpfen angesaugt sind (siehe Abb. 6 und 7, untere Grafiken). Mechanisch gesehen ist das die minimale Anzahl Fixpunkte, mit der eine stabile seitliche Fixierung überhaupt noch möglich ist. Wäre die Larve nämlich nur noch an einem Punkt fixiert, würde der für eine seitliche Stabilisierung nötige Hebel fehlen und das Tier würde vom Wasser in die Richtung der Strömung gedrückt. Es würde zwar nicht weggeschwemmt, könnte aber auch die Richtung seiner Fortbewegung nicht mehr bestimmen. Das Bewegungsverhalten der Blephariceridenlarven scheint somit einen Kompromiss darzustellen zwischen maximaler Beweglichkeit und hinreichender Sicherheit.

3.5 Anpassung an niedere Temperaturen

Die Anpassungen an niedere Temperaturen betreffen in erster Linie die Stoffwechselvorgänge. Es lassen sich zwei verschiedene Anpassungen unterscheiden, zu denen nachfolgend je ein Beispiel präsentiert werden soll:

Arten, die im Verlaufe der Evolution Enzymsysteme entwickelt haben, welche die Stoffwechselvorgänge auch noch nahe am Gefrierpunkt aufrechterhalten können, sind in der Lage, sich selbst bei diesen tiefen Temperaturen noch zu entwickeln.

Eine Art kann aber auch überleben, wenn sie über Enzymsysteme verfügt, denen die niederen Temperaturen nicht wirklich schaden. Derartige Arten können kalte Perioden überdauern, entwickeln sich aber in dieser Zeit nicht weiter. Für ihre Entwicklung sind sie auf wärmere Perioden angewiesen.

3.5.1 Entwicklung bei tiefen Temperaturen

Als Beispiel einer Art, die sich auch noch bei winterlichen Temperaturen entwickeln kann, ist in der Abb. 8 die Entwicklung von *Hapalothrix lugubris* (Blephariceridae) im Mittellauf der Plessur gezeigt. Am 10. November 1997 betrug das durchschnittliche Larvenstadium der Population etwa 3.2, und weniger als der Population hatte bereits das 4. Larvenstadium erreicht. Im Verlaufe des Winters und Frühlings 98 stieg der Anteil der 4. Larvenstadien und die mittlere Entwicklung der Population (graue Linie mit weissen Symbolen) kontinuierlich an. Dies deutet darauf hin, dass die Larven den Winter nicht einfach in einer Art Ruhephase überdauern, sondern dass sie auch während der kältesten Jahreszeit aktiv sind und sich entwickeln.

Besonders bemerkenswert ist der Umstand, dass sich ein Teil der Population "vorzeitig", d.h. in den Monaten Januar und Februar verpuppte und danach emergiert³⁾ (auf die populationsdynamische Bedeutung dieser "vorzeitigen" Emergenz wird im Kapitel eingegangen). Tatsächlich konnten zu dieser Jahreszeit, bei Lufttemperaturen deutlich unter dem Ge-

frierpunkt, fliegende *Hapalothrix*-Imagines beobachtet werden. Dies ist nur möglich dank eines hochspezialisierten Flug- und Partnersuchverhaltens, das *H. lugubris* zusätzlich zum kältetoleranten Stoffwechselsystem entwickelt hat: Die Imagines fliegen nämlich praktisch ausschließlich knapp über der schäumenden Wasseroberfläche hin und her (HETSCHKO 1919). Offensichtlich nutzen sie das Mikroklima aus, das dort herrscht, und vermeiden damit den Kontakt mit der wesentlich kälteren Umwelt.

Dieses Flugverhalten hat für die Dispersionsfähigkeit der Art weitreichende Konsequenzen: Die Imagines sind zwar recht gute Flieger. Da sie aber das Fließgewässer kaum verlassen, tragen sie wenig zur Verbreitung der Art bei. Weil auch die "semi-sessilen" Larven weitgehend standorttreu sind, ist die Dispersionsfähigkeit der Art insgesamt ausgesprochen gering. Als Folge davon findet man auf kleinem Raum Populationen, die sich in ihrer Entwicklung deutlich voneinander unterscheiden, also offensichtlich genetisch voneinander isoliert sind (sog. Metapopulationen).

Als Beispiel seien die *H. lugubris*-Populationen im Oberlauf des Ticino (1330 m ü. M.) und diejenige im Oberlauf des Orino (1002 m ü. M.) aufgeführt. Beide Gewässerstellen befinden sich auf der Südseite des Alpenkammes (d.h. in der gleichen Ökoregion) und liegen lediglich 50 km Luftlinie auseinander. In beiden Gewässern beginnt die Larvenentwicklung im Juni/Juli. Im Ticino entwickeln sich die Larven aber deutlich schneller als im Orino. Sie verpuppen sich bereits im Dez./Januar und emergieren im Januar. Danach findet man im Ticino bis im nächsten Juni/Juli keine *H. lugubris*-Larven mehr. Im Orino dagegen verläuft die Entwicklung bedeutend langsamer. Im November, wenn im Ticino bereits 99% der Population aus Larven im 4. Stadium besteht, sind noch 86% der Larven im 3. Stadium. Erst Ende März haben alle Larven das letzte Stadium erreicht und verpuppen sich. – Es ist z.Z. nicht möglich, eine Erklärung dafür abzugeben, warum sich diese unterschiedlichen Entwicklungen herausgebildet haben.

3.5.2 Resistenz gegen tiefe Temperaturen und opportunistische Temperaturnutzung

Die geographische Verbreitung der Steinfliege *Dinocras cephalotes* (Plecoptera: Perlidae; Abb. 9) reicht von der Sierra Nevada in Südspanien (37°N) bis nach Nordskandinavien (70°N). Dies ist der grösste Verbreitungsraum aller Perliden in Europa. Da die Art aus dem mediterranen Raum stammt und eigentlich warm-stenotherm ist (ZWICK 1996a), stellt sich die Frage, wie ihre Entwicklung unter den kalten Bedingungen möglich ist, die an ihrer nördlichen Verbreitungsgrenze oder bei uns in höheren Lagen vorherrschen. Laborexperimente mit befruchteten Eiern haben gezeigt, dass die Embryogenese weitgehend unempfindlich ist gegen tiefe Tem-

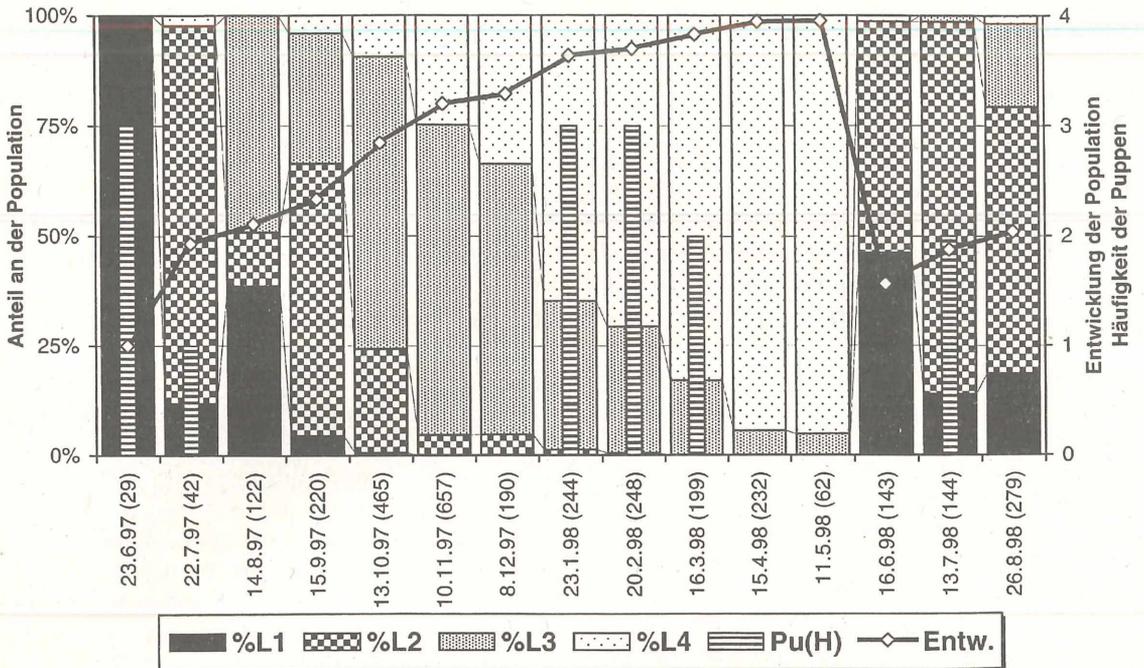
Hapalothrix lugubris, Plessur/Molinis

Abbildung 8

Entwicklung von *Hapalothrix lugubris* (Blephariceridae) im Mittellauf der Plessur (bei Molinis, 1038 m ü. M.). Anhand der breiten Säulen ist erkennbar, welcher Anteil der Population sich zum Datum der Probenahme im ersten, zweiten, dritten oder vierten Larvenstadium befunden hat. Die graue Linie mit den weißen Punkten zeigt den durchschnittlichen Entwicklungsstand der gesamten Population (wenn sich alle Larven im ersten Stadium befinden, ist der durchschnittliche Entwicklungsstand 1.0; wenn sich alle Larven im 4. Stadium befinden, 4.0, etc.). Die schmalen, horizontal schraffierten Säulen stellen die Häufigkeit der Puppen dar (auf einer Skala von 0 - 5 geschätzt: 0 = keine Puppen, 1 = Einzelfunde, 2 = wenige, 3 = recht viele, 4 = sehr viele, 5 = massenweise Puppen). Unter jeder Säule steht das Probenahmedatum und (in Klammern) die Anzahl der insgesamt gesammelten Larven. Aus der Grafik wird ersichtlich, dass die larvale Entwicklung von *H. lugubris* im Juni beginnt und praktisch ein ganzes Jahr dauert. Bemerkenswert ist, dass sich die Larven auch im Winter entwickeln, und dass ein Teil der Population im Januar/Februar, also während der kältesten Jahreszeit emergiert.

peraturen. Unterhalb von 6-12°C entwickeln sich die Eier zwar nicht mehr weiter, die Mortalität der Embryonen wird aber durch diese tiefen Temperaturen praktisch nicht erhöht (ZWICK 1996a). In dem *D. cephalotes* in opportunistischer Weise die warmen Perioden ausnützt (und die kalten überdauert), kann sich diese Art auch in höheren Lagen oder im Norden Europas noch entwickeln. Felddaten (HURU 1987) und Modellrechnungen (FRUTIGER & IMHOF 1997) lassen vermuten, dass der Entwicklungszyklus unter derartigen Temperaturbedingungen auf mindestens 5 Jahre ausgedehnt wird, während er in der Sierra Nevada lediglich 2 Jahre beträgt.

3.6 Anpassung an Störungsereignisse: Resistenz und Resilienz

Die wichtigsten Störungen in alpinen Fließgewässern stellen der Geschiebetrieb (bei Hochwasser) und das Trockenfallen (im Winter) dar. Nicht jedes Entwicklungsstadium benthischer Makroinvertebraten wird von diesen Störungsereignis gleich stark betroffen. Bei den benthischen Insekten, die in

rithralen Fließgewässern meist mehr als des gesamten Zoobenthos ausmachen, sind die Larven und Puppen die empfindlichen Stadien. Dagegen werden die Eier von Störungsereignissen weit weniger betroffen, da sie klein und meist derb sind und sich zudem im hyporheischen Interstitial entwickeln. Dort sind sie gegen die mechanischen Einflüsse des Geschiebetriebes und gegen Austrocknen recht gut geschützt. Auch die Imagines der aquatischen Insekten, die, abgesehen von ganz wenigen Ausnahmen, terrestrisch sind, werden von den Ereignissen im Fließgewässer nicht betroffen.

Grundsätzlich gibt es dabei zwei verschiedene Strategien, mit denen die negativen Effekte von Störungen minimiert werden können: *Resistenz* oder *Resilienz*. Welche dieser zwei Strategien erfolgreich ist, hängt in erster Linie davon ab, ob die Störungsereignisse saisonal, d.h. vorhersagbar auftreten, oder ob ihr zeitliches Auftreten weitgehend "unberechenbar" ist.

Resistenz wird durch Anpassungen erreicht, welche direkt die Wirkungen der Störung minimieren. Sie ermöglichen der Art, das Ereignis unbeschadet zu überstehen. Diese Strategie ist vor allem erfolg-

reich gegen saisonal auftretende, gut vorhersagbare Störungen.

Im Unterschied dazu zeichnet sich **Resilienz** dadurch aus, dass die Wirkungen ("Schäden") der Störung in kurzer Zeit wieder ausgeglichen werden. Resilienz ist besonders erfolgreich bei unberechenbar auftretenden Störungen.

3.6.1 Anpassungen an saisonal auftretende Störereignisse (z.B. winterliches Austrocknen)

Indem der Entwicklungszyklus mit den jahreszeitlichen Ereignissen synchronisiert, d.h. die ungünstige Periode im Ei überdauert wird, gelingt es, die negativen Auswirkungen der Störungen zu minimieren. Als Beispiel lässt sich die Unempfindlichkeit von Plecopteren-Eiern gegen niedere Temperaturen anführen. Viele Arten überdauern sogar ein Einfrieren unbeschadet (ØKLAND 1991). In alpinen Fließgewässern bedeutet dies, dass die larvale Entwicklung im Sommer durchlaufen wird und im Herbst die Eier für die nächste Generation abgelegt werden. Die Eier entwickeln sich während des Winters (ev. enthält die Embryogenese eine Ruhephase), und die Eilarven schlüpfen im Frühling/Frühsummer.

Es sei hier erwähnt, dass dieselbe Strategie (synchronisierte Entwicklung) auch in anderen, regelmäßig austrocknenden Fließgewässern gefunden wird. Wenn dabei das Gerinne z.B. im Sommer austrocknet, verläuft die Entwicklung entsprechend um Jahr verschoben (d.h. Embryogenese im Sommer, larvale Entwicklung über den Winter).

Die Netzflügelmücke *Liponeura cinerascens minor* stellt ein gutes Beispiel einer Anpassung an das spezielle Abflussregime alpiner Fließgewässer dar. In der Abbildung 10 ist ihre Entwicklung im Hinterschächchen gezeigt, dessen Abflussregime eine Übergangsform zwischen nival und glazial darstellt. Man sieht, dass die ersten L1-Larven (erstes Larvenstadium) im frühen Frühling (Januar bis März) auftauchen, und dass bereits im April, d.h. noch vor Beginn der Schneeschmelze, die ersten Puppen gefunden werden. Mit dieser kurzen larvalen Entwicklungszeit ist *L. c. minor* in der Lage, sogar Bäche zu besiedeln, die lediglich während einiger Monate Wasser führen und sonst trocken oder gefroren sind.

3.6.2 Anpassungen an episodisch auftretende Störereignisse (z.B. Hochwasser mit Geschiebetrieb)

Es wurde bereits gesagt, dass episodisch auftretenden Störungen mit Resilienz begegnet werden kann: Dies geschieht, indem die Entwicklung der Population wenig synchronisiert verläuft. Damit wird sichergestellt, dass durch eine Störung kaum je die ganze Population vernichtet wird. Der Effekt eines derartigen "risk spreading" ist, dass auch nach einer Störung stets noch eine gewisse Anzahl Individuen

Dinocras cephalotes

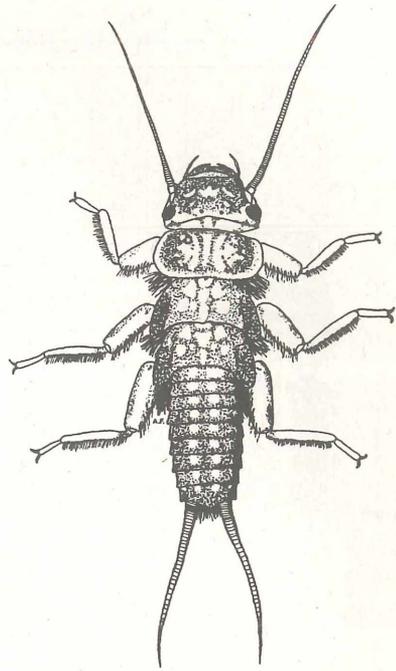


Abbildung 9

Dinocras cephalotes ist eine räuberische Steinfliege (Insecta: Plecoptera). Sie gehört zu den größten Makroinvertebraten unserer Fließgewässer. Dank opportunistischer Temperaturnutzung und Unempfindlichkeit gegen tiefe Temperaturen ist sie in der Lage, auch kalte Gewässer zu besiedeln. Je nach Temperatur dauert ihr Entwicklungszyklus 2 bis 5 Jahre.

der Art im Habitat existieren, die einen Wiederaufbau der Population ermöglichen. Diese "strategische" Reserve der Population, für die sich der Begriff Samenbank ("seed bank") eingebürgert hat, befindet sich in Form von Eiern in den tieferen Schichten des hyporheischen Interstitials.

Je nach Intensität der Störung kann die Wiederbesiedlung aus verschiedenen Ressourcen heraus erfolgen und unterschiedlich lang dauern (Abb. 11). Bei einem Hochwasser mit Geschiebetrieb, der z.B. weitgehend auf das Hauptgerinne eines Fließgewässersystems beschränkt bleibt, ist durch Drift und Aufwanderung eine rasche Wiederbesiedlung aus (wenig geschädigten) Nebengewässern möglich. Bei schwereren Störungen, bei denen praktisch die gesamte larvale Population (d.h. Generation) ausgelöscht wurde, erfolgt ein Wiederaufbau der Population aus der hyporheischen Samenbank (drei Beispiele dafür werden weiter unten aufgeführt). Für diesen Prozess wird meist etwa die Dauer eines Entwicklungszyklus benötigt. Bei besonders schweren Hochwassern, bei denen der Geschiebetrieb sogar die tieferen Schichten des Sedimentes erfasst, kann eine Wiederbesiedlung praktisch nur von anderen Gewässern aus der näheren Umgebung erfolgen. Die Zeit, welche für diesen Vorgang, der praktisch einer Neubesiedlung gleichkommt, benötigt wird, kann sehr unterschiedlich lang sein (wenige

Liponeura cinerascens minor, Hinterschächen

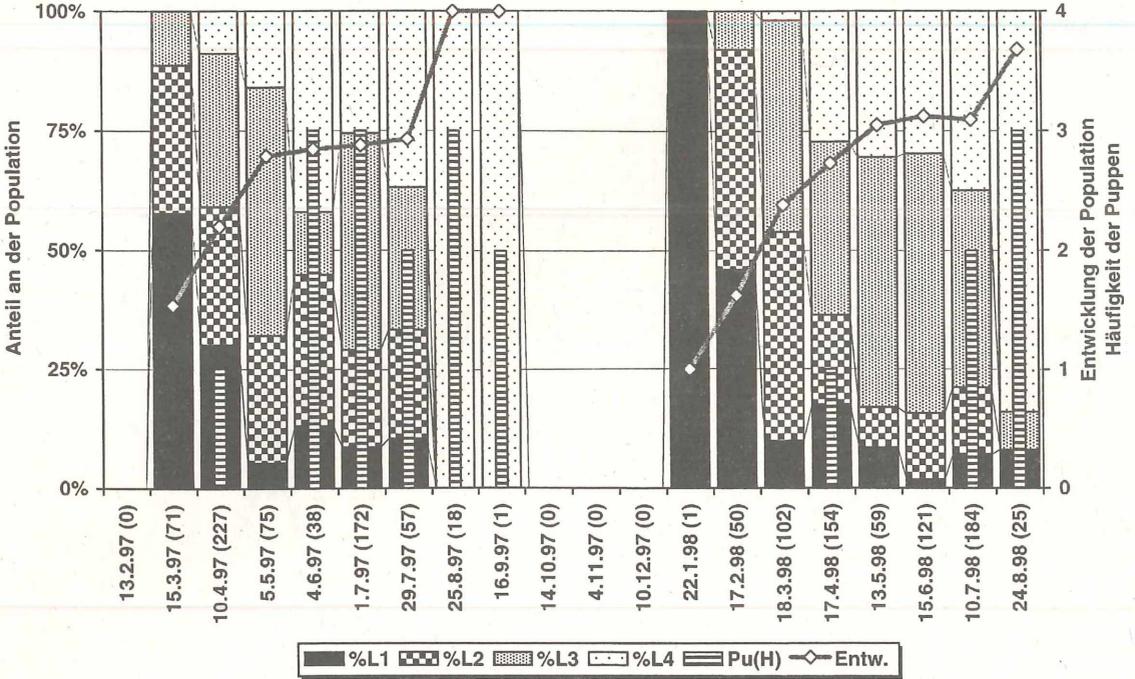


Abbildung 10

Die larvale Entwicklung von *Liponeura cinerascens minor* dauert nur 6-12 Wochen. Damit gelingt es dieser Art, auch Gewässer, die nur für eine kurze Zeit Wasser führen ("Schneeschnmelze-Bäche") zu besiedeln. Eine weitere Eigenheit von *L. c. minor* ist, dass während 5 - 7 Monaten kontinuierlich Eilarven schlüpfen. Mit dieser ausgesprochen schwachen Synchronisierung des Schlüpfens wird das Risiko minimiert, dass durch ein Hochwasserereignis mit Geschiebetrieb die gesamte Population vernichtet wird (sog. "risk spreading"). Für die Bedeutung der Symbole s. Abb. 8.

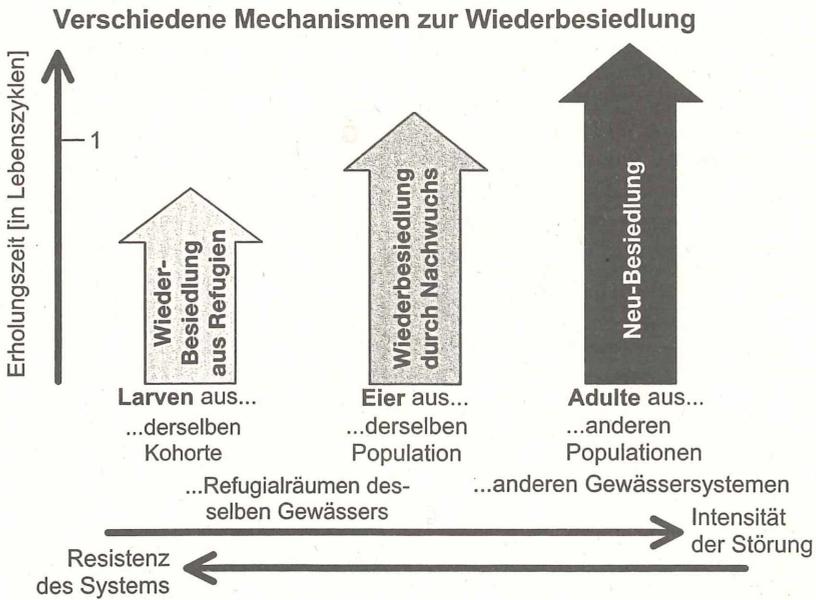


Abbildung 11

Je nach Intensität der Störung erfolgt eine Wiederbesiedlung des betroffenen Gewässers aus verschiedenen Ressourcen heraus und dauert unterschiedlich lang. Die (rasche) Wiederbesiedlung aus Refugialräumen durch Larven derselben Population ist bei kleineren Störungen wichtig. Sie wird durch reich strukturierte und intensiv vernetzte Lebensräume begünstigt. Bei stärkeren Störungen erfolgt der Wiederaufbau der Population durch das Schlüpfen von Junglarven aus Eiern. Der dafür benötigte Zeitraum liegt in der Größenordnung eines Entwicklungszyklus'. Insbesondere ein intaktes hyporheisches Interstitial ist eine Voraussetzung dafür, dass dieser Mechanismus erfolgreich sein kann. Nach sehr starken, seltenen Störereignissen, bei denen auch die "hyporheische Reserve" der Population vernichtet wird, ist praktisch eine Neubesiedlung des Standortes nötig. Sie dauert oft länger als eine Generationsfolge und ist stark von der Dispersionsfähigkeit der Art und von der Vernetzung der Habitats abhängig.

Monate bis viele Jahre). Sie hängt v.a. von der Entfernung der benachbarten Gewässer und von der Dispersionsfähigkeit der betroffenen Arten ab.

Beispiel 1: Bei der Netzflügelmücke *L. c. minor* ist das wenig synchronisierte Schlüpfen der Embryonen daran zu erkennen, dass praktisch während des ganzen Frühlings und Sommers (März bis Juli) Larven des ersten Stadiums gefunden werden können (siehe Abb. 10). Dieses anhaltende Schlüpfen von Junglarven ("recruitment") führt auch dazu, dass die Kurve, welche den durchschnittlichen Entwicklungsstand der Population anzeigt, während etwa 3 Monaten (Mai bis Juli) kaum ansteigt. In dieser Zeit hält sich das Schlüpfen von Eilarven und das Verpuppen von reifen Larven zahlenmäßig etwa die Waage.

Insgesamt findet man bei *L. c. minor* somit beide Strategien der Anpassung an Störungen: Mit der Konzentrierung der Larvenentwicklung auf den Frühling und Frühsommer hat sich die Art an das nivale bis glaziale Abflussregime der alpinen Fließgewässer angepasst. Da innerhalb der Periode, in der die larvale Entwicklung stattfindet, aber stets

Hochwasser mit Geschiebetrieb auftreten können, ist zudem ein kontinuierliches Schlüpfen nötig, um dem Risiko durch diese Störungen entgegenzuwirken.

Beispiel 2: Im Kapitel wurde bereits erwähnt, dass im Mittellauf der Plessur ein Teil der *H. lugubris*-Population in der zweiten Hälfte des Winters emergiert (siehe Abb. 8). Tatsächlich können in der Zeit zwischen Dezember/Januar und März stets recht viele Puppen gefunden werden. Es ist anzunehmen, dass auch diese ausgedehnte Emergenz einem "risk spreading" dient. Wenn sich stets ein paar Imagines außerhalb des Baches befinden, ist sichergestellt, dass die Art das Gewässer auch nach einem Hochwasser mit Geschiebetrieb wieder besiedeln kann.

Beispiel 3: Ein anderes Beispiel für die Strategie des "risk spreading" findet man bei der Steinfliege *Dinocras cephalotes* (Familie Perlidae). Die Perliden gehören zu den größten Insekten unserer Fließgewässer. Ausgewachsene weibliche Larven erreichen über 30 mm Körperlänge (siehe Abb. 9). Ihre Größe, ihre spezialisierte Ernährungsweise (Präda-

Abbildung 12

Das Schlüpfmuster von *Dinocras cephalotes*-Eiern unterschiedlicher Populationen zeigt deutliche Unterschiede. Zudem haben Laborexperimente ergeben, dass das Schlüpfen der Larven stets in mehreren Schüben erfolgt. Mit diesem sog. verzögerten Schlüpfen wird vermieden, dass bei einem Hochwasser mit Geschiebetrieb die gesamte *D. cephalotes*-Population zerstört wird. Die noch nicht geschlüpfen Eier stellen eine "Samenbank" dar, aus welcher nach dem Störereignis die Population wieder aufgebaut werden kann (aus ZWICK 1996b).

Genetische Variabilität bei *Dinocras cephalotes*

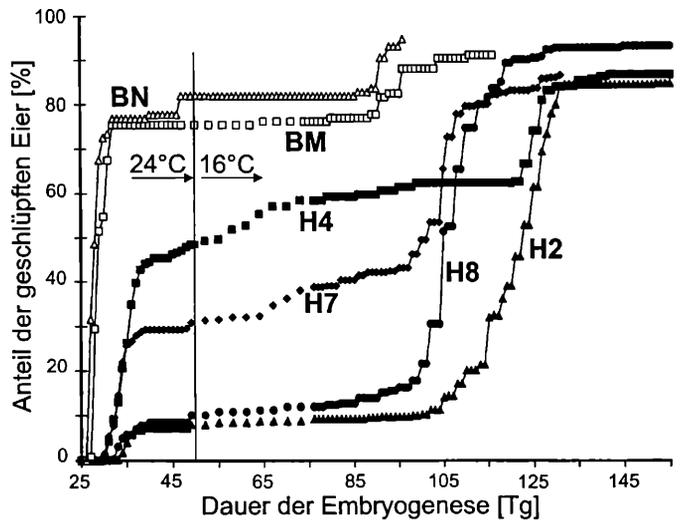
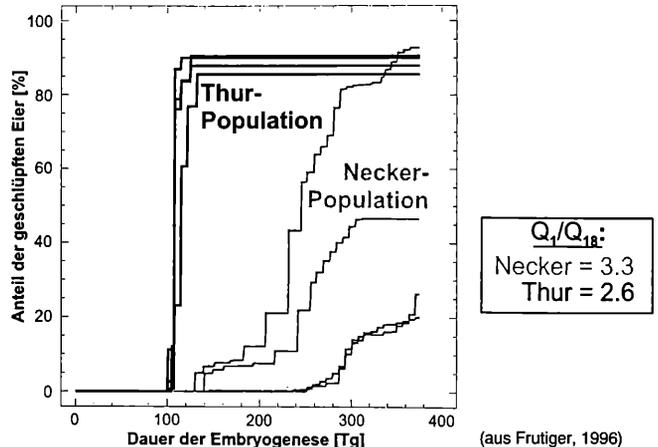


Abbildung 13

Die Gelege von zwei *D. cephalotes*-Populationen aus Fließgewässern mit unterschiedlichen Störregimen zeigten bei Laborexperimenten ein deutlich unterschiedliches Schlüpfverhalten. Im Necker treten Hochwasser mit Geschiebetrieb deutlich häufiger auf als in der Thur. Alle Gelege wurden unter gleichen Bedingungen bei konstanten 10°C inkubiert. Bei den Gelegen aus der Thur schlüpfen alle Embryonen innerhalb etwa eines Monats, während diejenigen aus dem Necker eine große Variabilität zeigten und der Schlüpfvorgang sich über ca. 8 Monate erstreckte (aus FRUTIGER 1996).

Embryogenese von zwei *Dinocras cephalotes*-Populationen (bei 10°C Inkubationstemperatur)



tor), sowie ihre lange Entwicklungsdauer (vgl. Abschnitt 3.5.2) scheinen sie als typische *K-Strategen*⁴⁾ auszuzeichnen. Trotzdem findet man sie recht häufig in alpinen und voralpinen Fließgewässern, die wegen ihres Störregimes eher von *r-Strategen* besiedelt sind (MATTHÄI 1996). Bei genauerem Hinsehen erkennt man allerdings, dass *D. cephalotes* auch Merkmale aufweist, die ihn als *r-Strategen* kennzeichnen: So weist die Art mit bis zu 2000 Eiern pro Weibchen eine für Plecopteren sehr hohe, aber für *r-Strategen* durchaus typische Vermehrungsrate auf. Daneben ermöglicht ihr eine ausgesprochen hohe Variabilität bei der Dauer der Eientwicklung das Überleben selbst in häufig und kaum vorhersehbar gestörten Systemen.

In Laborexperimenten schlüpften *D. cephalotes*-Ei-gelege unterschiedlicher Populationen zu unterschiedlichen Zeiten (ZWICK 1996b). Zudem ergab sich, dass nie das gesamte Ei-gelege in einem Schub schlüpft, sondern dass das Schlüpfen stets in mehreren, meist recht deutlich ausgeprägten Schüben erfolgt (Abb. 12). Am deutlichsten war dies bei einem Gelege aus Hessen (H2) ersichtlich, bei dem der zweite Schub von Eilarven erst etwa 3 Monate nach dem ersten erfolgte. Der (noch) nicht geschlüpfte Anteil der Eier bildet im hyporheischen Interstitial eine Samenbank, welche die Population gegen Hochwasser mit Geschiebetrieb relativ unempfindlich macht.

Inkubationsexperimente mit *D. cephalotes*-Gelegen aus zwei benachbarten Fließgewässern, die ein unterschiedliches Störregime besitzen (Thur und Necker), deuten darauf hin, dass die Breite der genetischen Variabilität innerhalb einer Population (die sich in einer unterschiedlich starken Streuung des Schlüpfens äußert), abhängig ist vom Störregime des Fließgewässers, das sie bewohnt (FRUTIGER 1996). Im Necker treten geschiebeführende Hochwasser häufiger auf als in der Thur, und es kann daher spekuliert werden, dass für die Population, welche den Necker bewohnt, ein asynchrones Schlüpfen wichtiger als für diejenige in der Thur. Die Experimente, bei denen alle Gelege unter identischen Bedingungen bei konstanten 10°C inkubiert wurden, scheinen diese Hypothese zu bestätigen. Während bei den Gelegen aus der Thur alle Embryonen innerhalb etwa eines Monats schlüpften, zeigten diejenigen aus dem Necker eine große Variabilität, und der Schlüpfvorgang erstreckte sich bei dieser Population über 8 Monate (Abb. 13). Möglicherweise haben sich somit in diesen beiden Fließgewässern als Folge des unterschiedlichen Störregimes zwei Populationen mit unterschiedlich stark ausgeprägter genetischer Variabilität (bezüglich der Synchronisierung des Schlüpfens) herausgebildet.

4. Zusammenfassung

Jeder Organismus spiegelt sowohl die selektionierenden Eigenschaften seines Lebensraumes wie auch seine Vergangenheit und Entstehungsge-

schichte wider. Wenn man die Erscheinungsform der heute in einem bestimmten Habitat lebenden Organismen verstehen will, muss man daher sowohl die Vorgeschichte der Organismen wie auch die Charakteristika und Vorgeschichte ihres Habitates berücksichtigen.

Anpassungen finden immer auf der Ebene des Individuums statt. Sie führen dazu, dass die ökologische "Fitness" einer Art verbessert wird. Anpassungen betreffen die *Morphologie*, die *Physiologie*, das *Verhalten* und die *Entwicklung* der Art. Es ist davon auszugehen, dass eine Anpassung stets alle vier obengenannten Bereiche betrifft, da anders eine Verbesserung der Fitness einer Art kaum vorstellbar ist.

Der Bereich möglicher (potentieller) Anpassungen ist durch die genetische Situation der gesamten Population vorgegeben. Er wird durch die bereits erreichte Spezialisierung der Art eingeschränkt. Eine hohe genetische Variabilität innerhalb der Population und eine geringfügige Spezialisierung der Art enthalten dagegen ein hohes Anpassungspotential.

Die Biozönosen alpiner Fließgewässer werden v.a. geprägt durch die stellenweise besonders hohen Strömungsgeschwindigkeiten, durch die tiefen Temperaturen, und durch die häufigen und teilweise kaum vorhersagbaren Störungen durch Austrocknen und Geschiebetrieb.

Vermutlich die höchste Anpassung an hohe Strömungsgeschwindigkeiten weisen die Netzflügelmücken (Blephariceriden) auf. Sie besitzen ventral 6 Saugnäpfe, mit denen sie sich auf der Oberseite von glatten, rasch überströmten Steinen festsaugen können. Da sie sich als Weider vom epilithischen Algenaufwuchs ernähren, müssen sie aber auch mobil sein. Die morphologischen und verhaltensmäßigen Anpassungen der Blephariceriden sind auf maximale Mobilität bei (trotzdem) sicherer Fixierung hin optimiert.

Die Netzflügelmücke *Hapalothrix lugubris* ist nicht nur an besonders hohe Strömungsgeschwindigkeiten, sondern auch an tiefe Temperaturen angepasst. Die Larven entwickelt sich während der kältesten Jahreszeit, und in einigen Gewässern emergiert sogar ein Teil der Population im Januar. Mit einem spezialisierten Flug- und Partnersuchverhalten, bei dem das Mikroklima direkt über dem Fließgewässer ausgenutzt wird, wird dabei erreicht, dass die Imagines trotz der winterlichen Lufttemperaturen nicht erfrieren.

Störungen, die saisonal auftreten (z.B. winterliches Trockenfallen), selektionieren Arten mit einer entsprechend synchronisierten Entwicklung. Die Strategie dieser Arten ist, die kritischen Phasen (z.B. Austrocknen) in robusten Entwicklungsstadien (z.B. Ei) zu überdauern. Sie kann z.B. bei der Netzflügelmücke *Liponeura cinerascens minor* beobachtet werden. Deren saisonal konzentrierte und rasche Larvenentwicklung ermöglicht sogar eine Besiedlung von Bächen, die nur während der Schneeschmelze Wasser führen.

Episodisch auftretende Störungen, die kaum vorhersagbar sind (z.B. Hochwasser mit Geschiebetrieb) führen zu einer wenig synchronisierten Entwicklung innerhalb der Population. Es ist anzunehmen, dass die asynchrone Entwicklung auf einer entsprechend hohen, genetischen Variabilität innerhalb der Population beruht. Damit wird das Risiko vermindert, dass durch ein Störereignis die gesamte Population vernichtet wird ("risk spreading"). Eine derartige Resilienz, bei der nach einem Störereignis die Population aus einer hyporheischen Samenbank ("seed bank") wieder aufgebaut werden kann, findet man bei verschiedenen Blephariceriden, aber auch bei der Steinfliege *Dinocras cephalotes*.

Summary

Each organism reflects its evolutionary history as well as the selecting characteristics of its habitat. Therefore both dimensions (evolutionary background and habitat characteristics) must be considered to understand the dynamics of animals or plants inhabiting a certain environment.

Adaptation, which always takes place at the level of the individual, aims at improving a species' ecological fitness. The potential for adaptation, however, is constrained by the genetic structure of the population. In general, the range of possible adaptations is fostered by high genetic variability but constrained by specialization. Adaptation involves morphological, physiological, behavioral and developmental properties, and it seems likely that in most cases all of these aspects are associated with a species' fitness.

The communities of alpine streams are primarily shaped by high current velocities, low temperatures, and by the intensity and frequency of disturbance due to channel drying, freezing and bed-moving spates.

Probably the most specialized adaptation to fast flowing water is found in the net-winged midges (Diptera: Blephariceridae). They possess six ventral suckers that allow attachment to the surface of smooth stones while still providing mobility for grazing on epilithic algae. The morphological and behavioral extent of this foraging behavior appear to be optimized for maximal mobility with sufficient security.

The larvae of the blepharicerid species *Hapalothrix lugubris* grow during the winter and part of the population emerges in January. Additionally to an enzyme system that allows growth at such low temperatures, a highly specialized flying and mating behavior is needed to avoid death of the adults to freezing.

Seasonal disturbances (e.g., drying or freezing of the stream during winter) select species with synchronized development. This unfavorable period is spent in a robust stage, usually as eggs. Such an adaptation is found in the net-winged midge *Liponeura cinerascens minor*.

Episodic disturbances (e.g. bed-moving floods) result in a low synchrony in population development that is associated with a high genetic variability of the population. Such a strategy of risk-spreading reduces the probability that the entire population is eradicated by a single disturbance. The stonefly *Dinocras cephalotes* (Perlidae) is a good example of this type of adaptation. It has a hyporheic seed bank that allows the population to recover even from severe spates within one to two years.

5. Literatur

- ASCHWANDEN, H. & R. WEINGARTNER (1985): Die Abflussgegimes der Schweiz.- Publikation Gewässerkunde, Geographisches Institut der Universität Bern. Abt. Physikalische Geographie - Gewässerkunde.
- BRODSKY, K. (1980): Mountain torrent of the Tien Shan: A faunistic-ecology essay. Junk Verlag, De Hague, 311 pp.
- BUTLER, M. G. (1984): Life history of aquatic insects. Pages 24 - 55 in: Resh & Rosenberg (Eds.): The ecology of aquatic insects. Praeger, New York, 625 pp.
- FRUTIGER, A. (1996): Embryogenesis of *Dinocras cephalotes*, *Perla grandis* and *P. marginata* (Plecoptera: Perlidae) in different temperature regimes.- Freshwater Biology 36(3), 497-508.
- FRUTIGER, A. & A. IMHOF (1997): Life cycle of *Dinocras cephalotes* and *Perla grandis* (Plecoptera: Perlidae) in different temperature regimes. Pages 34 - 43 in: Landolt & Sartori (Eds.): Ephemeroptera Plecoptera. Biology - Ecology - Systematics. MTL, Fribourg, Switzerland, 569 pp.
- FRUTIGER, A. (1998): Walking on suckers - new insights into the locomotory behavior of larval net-winged midges (Diptera: Blephariceridae).- Journal of the North American Benthological Society, 17(1), 104-120.
- FÜCHTBAUER, H. & G. MÜLLER (1970): Die Bildung von Sedimenten und Sedimentgesteinen. Sediment-Petrologie Teil II, E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- HETSCHKO, A. (1919): Die Larve von *Hapalothrix lugubris* Lw. (Dipt., Blepharoc.).- Wiener Entomologische Zeitung 37, 8-10, 201-207.
- HOGUE, C. L. (1987): Blephariceridae.- In: G.C.D. Griffiths (ed.). Flies of the Nearctic Region. - E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 2(4): 1-172.
- HURU, H. (1987): Occurrence and life cycle of *Dinocras cephalotes* (Curtis, 1827) (Plec. Perlidae) in North Norway.- Fauna Norvegica, Ser. B. 34: 14-18.
- KOMAREK, J. (1914): Die Morphologie und Physiologie der Haftscheiben der Blepharocerenlarven.- Sitzungsberichte der Königlichen

Böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften, II. Classe, 25, 1-28.

MATTHÄI, C. D. (1996):

Disturbance and invertebrate patch dynamics in a prealpine river. Ph.D.-Thesis, ETH, Zürich, 169 pp.

ØKLAND, B. (1991):

Laboratory studies of egg development and diapause in *Isoptera obscura* (Plecoptera) from a mountain stream in Norway.- *Freshwater Biology* 25, 485-495.

OLIVER, D. R. (1979):

Contribution of life history information to taxonomy of aquatic insects.- *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 36, 318-321.

SOUTHWOOD, T. R. E. (1977):

Habitat, the templet for ecological strategies?- *Journal of Animal Ecology*, 46, 337-365.

STATZNER, B. (1981):

The relation between hydraulic stress and microdistribution of benthic macroinvertebrates in a lowland running water system, the Schierenseebrooks (North Germany).- *Archiv für Hydrobiologie* 91, 192-218.

UEHLINGER, U. & M. NAEGELI (1998):

Ecosystem metabolism, disturbance, and stability in a prealpine gravel bed river.- *Journal of the North American Benthological Society*, 17(2), 165-178.

ZWICK, P. (1992):

Family Blephariceridae. 39 - 54 in: Soos, A., Papp, L. & P. Oosterbroek (Eds.) *Catalogue of the Palearctic Diptera*, Vol. 1 (Trichoceridae - Nymphomyiidae). Hungarian Natural Museum, Budapest, 520 pp.

— (1996a):

Capacity of discontinuous egg development and its importance for the geographical distribution of the warm water stenotherm, *Dinocras cephalotes* (Insecta; Plecoptera: Perlidae).- *Annls de Limnologie* 32(3), 147-160.

— (1996b):

Variable egg development of *Dinocras* spp. (Plecoptera, Perlidae) and the stonefly seed bank theory.- *Freshwater Biology* 35, 81-100.

Anmerkungen

1) Es ist zu unterscheiden zwischen dem Entwicklungszyklus und der Entwicklungs-Geschichte einer Art. Der Entwicklungs-Zyklus (Life Cycle) ist "die Abfolge morphologischer und physiologischer Prozesse, welche eine

Generation mit der nächsten verbinden" (BUTLER 1984). Er beschreibt qualitativ die Abfolge der verschiedenen Entwicklungsstadien (Ei, Larvenstadien, Puppe, etc.), welche alle Individuen einer Art in derselben Weise im Verlaufe ihres Lebens durchlaufen. Im Unterschied dazu beschreibt die Entwicklungsgeschichte (Life History) das Schicksal der einzelnen Individuen. Sie umfasst nach OLIVER (1979) "Ereignisse, welche die Reproduktion und das Überleben einer Art oder Population ermöglichen", d.h. den quantitativen Verlauf (z.B. Dauer, Größe, Mortalität) der einzelnen Entwicklungsstadien eines Individuums.

Die hier gemachten Äusserungen über die Anpassung der Entwicklung einer Art beschränken sich ausschließlich auf deren Entwicklungsgeschichte. Somit wird hier der Begriff "Entwicklung" synonym für "Entwicklungsgeschichte" verwendet.

2) Es ist zu erwähnen, dass die Blephariceriden keineswegs eine alpine Tiergruppe darstellen, sondern praktisch überall auf der Erde, und in sehr unterschiedlichen Höhenlagen in raschfließenden Bächen gefunden werden (ZWICK 1992). Zudem sei vermerkt, dass in der Brandungszone von Meeresküsten ähnlich weitgehende Anpassungen an extreme hydraulische Krafteinwirkungen gefunden werden können, wie sie die Blephariceriden entwickelt haben.

3) Es ist zwischen dem Schlüpfen der Embryonen und dem Emergieren der Puppen zu unterscheiden (unglücklicherweise wird letzteres gelegentlich ebenfalls mit "Schlüpfen" bezeichnet).

4) In der klassischen Ökologie wird zwischen K- und r-Strategen unterschieden. K-Strategen sind in hohem Maße spezialisiert und an einen bestimmten Lebensraum angepasst. Dies ermöglicht es ihnen, sich gegen Konkurrenten, die im gleichen Lebensraum dieselben Ressourcen beanspruchen, erfolgreich durchzusetzen. Typische Merkmale sind ein grosser Körperbau und eine niedere Vermehrungs- und Mortalitätsrate. Im Unterschied dazu sind r-Strategen Pionierarten. Sie zeichnen sich aus durch eine hohe Vermehrungs-, Ausbreitungs- und Mortalitätsrate, eine kurze Generationsfolge und einen kleinen Körperbau.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Andreas Frutiger
EAWAG
Abt. Limnologie
CH-8600 Dübendorf

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Laufener Spezialbeiträge und Laufener Seminarbeiträge \(LSB\)](#)

Jahr/Year: 1999

Band/Volume: [4_1999](#)

Autor(en)/Author(s): Frutiger Andreas

Artikel/Article: [Biologische Anpassungen an die harschen Lebensbedingungen alpiner Fließgewässer 39-52](#)