

Ökosystemforschung an einem Mittelgebirgsbach (Emergenzanalyse)*

Joachim Illies †

A long-term series of nine, resp. twelve years of emergence-records from Breitenbach in Hesse (1969-1980) is presented (tab. 1). The dates are final and include additions to former published values (ILLIES 1971; WAGNER 1980). Three orders of insects (i.e., *Ephemeroptera*, *Plecoptera* and *Trichoptera* = EPT) are equivalent to the fourth order (i.e. *Diptera*) with ca 20 g mean dry weight (per annum, per area of ca 10 m²). The remaining orders of *Coleoptera*, *Planipennia* and *Megaloptera* are without numerical importance (see fig. 1).

There is no evidence whatever of a regular trend in the series, neither a constant decrease nor a permanent increase of the subsequent yearly weights. The pattern of emergence, consequently, is not affected by the method of removing the adult specimens in one year from the place, where the numbers of the following generation will be recorded in the following year. This supports the concept of "colonisation-cycle" (MÜLLER 1954) - downstream drift of larvae is compensated by upstream flight of adults. These movements obviously stabilize the situation in loco and allow an "as-if"-concept of steady local presence through the years in spite of the annual loss by collecting in the trap. Long-term series of emergence-records from the same place (a fixed green-house over a river) are possible, therefore. (Rule of Constancy).

A closer view of the dominant 12 species in the EPT-emergence (tab. 2) gives more evidence of the rule of constancy and reveals a second peculiarity of emergence-recording from running waters. The wide amplitude of yearly abundances of the different species (up to 150%) depends on the local conditions of the substratum in the upstream-area, where the respective specimens develop. The conditions are fluctuating and support alternately specific habitats (niches) within the area. The specific abundances, therefore, will be of complementary high or low range and thus a harmonic effect of compensation takes place. The total weight of emergence from one place differs only on a small scale (about 50% of the long-term mean). (Rule of Harmony).

The two dominant species from Breitenbach, i.e. *Baetis vernus* and *Chaetopteryx villosa*, demonstrate a regular pattern of permanent fluctuation and harmonic compensation in a 12-years' series (fig. 2). The two rules of constancy and harmony formulated above are well illustrated in this pattern. Total harvest of emergence from one year is representative for the production of adults in the respective river in spite of the local effects of substratum on individual species. This makes the method of measuring emergence a valuable step towards a better understanding of the whole ecosystem of river.

Breitenbach, constancy, fluctuations, emergence, insects, river, rule of constancy, rule of harmony.

1. Einführung

Über die quantitative Ökosystem-Analyse mittels Emergenzmessung an einem Mittelgebirgsbach (Breitenbach in Hessen) ist bereits mehrfach berichtet worden (ILLIES 1971, 1974, 1978). Zwar stellt die Emergenz (die Menge der am Meßort geschlüpften Wasserinsekten) nur eine Fraktion der Gesamtproduktion dar, doch darf sie als repräsentativ für den energetischen Umsatz im Ökosystem sowie für die Struktur und Dynamik der dabei tätigen Insektenpopulation betrachtet werden. Sie erweist sich daher immer deutlicher als eine wichtige Meßgröße der quantitativen Ökosystem-Analyse im Fließgewässer. Die Beziehung des dabei erkannten jährlichen Massenwechsels zu den Faktoren Temperatur, Wasserstand, Predation und Substratum war bereits Gegenstand eingehender Betrachtungen, doch hat sich bisher kein befriedigend eindeutiger Kausalzusammenhang dieser Größe zu den jeweils gemessenen Mengen an Insekten-Imagines ergeben. Offensichtlich ist die Variabilität der einzelnen Arten in der Emergenz so erheblich und zugleich so wenig korreliert, daß nur langfristige Meßreihen zu gesicherter Aussage führen.

*) Schlitzer Produktionsbiologische Studien Nr. 49.

Inzwischen liegt für den Breitenbach eine zwölfjährige Meßreihe (1969-1980) für die Gesamtemergenz vor, so daß eine Zusammenstellung der Ergebnisse geboten erscheint. Dabei können im Gegensatz zu früheren Veröffentlichungen erstmals auch die Dipteren berücksichtigt werden, deren taxonomische Bearbeitung (360 Arten nach WAGNER 1980) erhebliche Schwierigkeiten bietet, wobei sie an fixiertem Material erfolgt, das erst anschließend zur Trocknung und Verwiegung zur Verfügung steht. Die unumgängliche Notwendigkeit, für die Ermittlung der jährlichen Gesamtgewichte sämtliche Individuen zu verwiegen (ILLIES 1979), verursachte daher eine Verzögerung in der Auswertung. Für die Jahre 1969-1977 ist nun jedoch die gesamte Auswertung erfolgt, so daß für neun Jahrgänge die durch sämtliche Nachträge ergänzten endgültigen Werte vorgelegt werden können, für die EPT-Ergergenz (Ephemeropteren, Plecopteren, Trichopteren) dagegen die Meßwerte einer zwölfjährigen Meßreihe (1969-1980). Damit ergibt sich die Möglichkeit einer allgemeinen Übersicht und einer ersten Wertung der durch Emergenzmessung zu gewinnenden Einblicke in Struktur und Dynamik des Ökosystems.

2. Gesamtemergenz (1969-1977)

Tab. 1 zeigt die jährliche Biomasse der Emergenzfalle II (etwa 10 m² fließende Bachoberfläche) in Trockengewicht (g), verteilt auf die sieben im Breitenbach vertretenen Insektenordnungen. Differenzen zu früher veröffentlichten Werten (ILLIES 1971; WAGNER 1980) erklären sich aus den Nachträgen und Korrekturen, die sich im Laufe der Bearbeitung ergaben. (Der Korrekturfaktor für Fettlöslichkeit bleibt unberücksichtigt, da sein bisher benutzter Wert als problematisch erscheint).

Tab. 1: Gesamtemergenz in Emergenzfalle II (Breitenbach)
(g/area; area ≈ 10 m²)

	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	Ø
1. <i>Ephemeroptera</i>	4.487	2.963	5.695	9.192	3.352	8.352	5.853	2.854	7.724	5.608
2. <i>Plecoptera</i>	2.707	4.918	3.705	1.978	8.541	2.500	4.873	5.140	4.405	4.307
3. <i>Trichoptera</i>	17.322	21.402	10.763	2.193	11.435	6.383	5.033	7.142	7.281	9.884
1 - 3 (EPT)	24.516	29.283	20.163	13.363	23.328	17.235	15.759	15.136	19.410	19.799
4. <i>Diptera</i>										
<i>Simuliidae</i>	0.375	1.368	4.016	9.766	0.455	3.642	1.254	2.169	9.879	3.658
<i>Tipulidae</i>	2.583	2.513	1.780	0.748	0.765	2.199	4.978	1.645	4.223	2.382
<i>Chironomidae</i>	3.804	24.316	10.373	21.758	4.407	3.497	7.263	17.562	12.480	14.150
sonst. Familien	3.510	5.254	2.467	2.326	4.516				3.821	
<i>Diptera total</i>	10.272	33.451	18.636	34.598	10.143	9.338	13.495	21.376	30.403	20.190
5. <i>Coleoptera</i>	0.121	0.386	0.316	0.569	0.554	0.655	0.848	0.469	0.535	0.495
6. <i>Planipennia</i>	0.423	0.590	0.163	0.363	0.138	0.027	0.123	0.059	0.121	0.223
7. <i>Megaloptera</i>	0.050	0.333	0.279	0.026	0.068	0.247	0.019	0.099	0.154	0.142
1 - 7	35.382	64.043	39.557	48.919	34.231	27.502	30.244	37.139	50.623	40.849

Neben den Ephemeropteren, Plecopteren und Trichopteren (EPT-Gruppen) erweisen sich die Dipteren - hier besonders die Chironomiden - als wichtige Fraktion. Diese Ordnungen zusammen stellen die 'Großen Vier' unter den Bachinsekten-Ordnungen dar, und zwar nicht nur im Breitenbach, sondern auch in anderen Mittelgebirgsbächen, wie ein Vergleich auf überregionaler Basis ergab (ILLIES 1980). Das neunjährige Mittel zeigt bei einer durchschnittlichen Jahres-Biomasse der Emergenz von 40.79 g (pro 10 m²) eine fast genau hälftige Zusammensetzung aus 19.74 g EPT-Ergergenz und 20.19 g Dipteren. Nur ganz geringfügig ist demgegenüber die Beteiligung der drei übrigen Ordnungen (*Coleoptera*, *Planipennia* und *Megaloptera*) an der gesamten Biomasse.

Die Schwankungen in der Repräsentanz der einzelnen Fraktionen ist von Jahr zu Jahr erheblich. Abb. 1 zeigt dies graphisch für das Verhältnis von EPT- zu Dipteren-Ergergenz. Ein zunächst zu vermutender Zusammenhang dieser 'Gesamt-Ernte' mit der Jahrestemperatur läßt sich nicht aufweisen: In Abb. 1 ist die Höhe der jeweiligen Jahrestemperatur (ermittelt als Summe der täglichen Durchschnittswassertemperaturen, also als Jahressumme der 'day-degrees') angedeutet. Weder eine positive noch eine negative Korrelation dieser Werte mit der Gesamtemergenz (oder mit einer ihrer beiden Haupt-Fraktionen) ist erkennbar. Es bleibt also bei

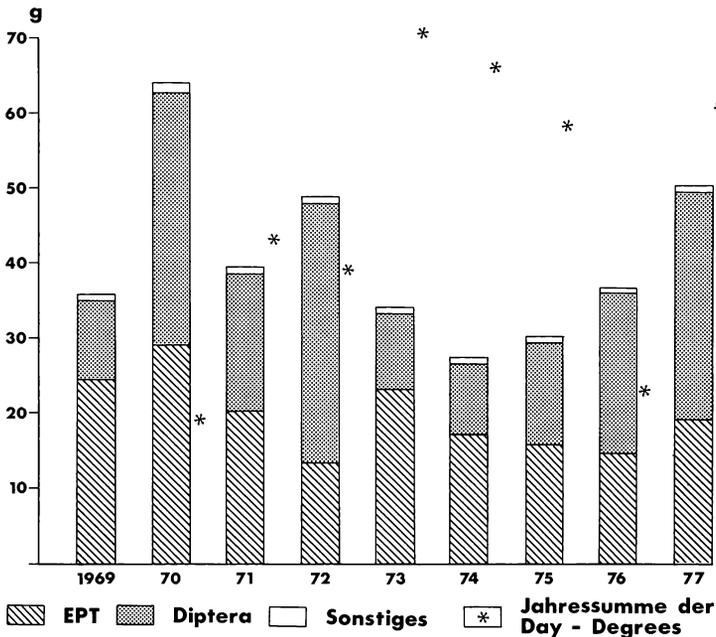


Abb. 1: Gesamtemergenz Breitenbach 1969-1977 (in g/area und Jahr): Verteilung auf die Fraktionen EPT (= Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera), Diptera und Sonstiges.

Der Relativwert der jeweiligen Jahressumme der täglichen Durchschnittstemperaturen (day-degrees) ist jeweils rechts neben der Kolumne angedeutet.

der bereits mehrfach gemachten Beobachtung, daß die physiographischen Faktoren Temperatur und Wasserstand keine deutliche Auswirkung auf die Gesamtproduktion haben, obwohl sie zweifellos die Entwicklungszyklen der einzelnen Arten und ihr jeweiliges Risiko während dieser Zeit beeinflussen. Die später noch zu diskutierende fehlende Gleichsinnigkeit bei den Schwankungen der einzelnen Jahresabundanz weist ebenfalls in diese Richtung: Würde die Temperatur einen eindeutigen Einfluß auf die Jahresmenge der Insektenproduktion ausüben, so müßten deren Schwankungen parallel verlaufen. Davon aber ist in Abb. 1 nichts zu bemerken.

Die jährlichen Abundanzschwankungen der in Tab. 1 dargestellten Gruppen weisen keine Parallelität auf, sind jedoch bei jeder einzelnen Gruppe erheblich. Sowohl ein Ansteigen auf mehr als 200% der Durchschnittspräsenz wie ein Abfallen auf weniger als 50% sind bei allen Einzelgruppen zu beobachten, vereinzelt aber noch wesentlich höhere Schwankungen. Bemerkenswert ist, daß diese Schwankungen sich in einem erheblichen Umfang gegenseitig aufheben, so daß die Gesamt-Emergenz (unterste Zeile der Tab. 1) nur mit einer Amplitude von etwa 50% um den langjährigen Mittelwert schwankt, der bei 40.85 g liegt. Dieser harmonisierende Effekt der gegenläufigen Schwankungen wird weiter unten (s. Kap. 3) noch ausführlich behandelt werden, doch sei schon hier darauf hingewiesen, daß die dort formulierte 'Harmonie-Regel' sich auch bei der Betrachtung der Gesamt-Emergenz bemerkbar macht.

Die nunmehr vorliegende langjährige Serie der Gesamt-Emergenz erlaubt noch eine weitere für die Methodik wichtige Aussage: Es zeigt sich im Verlauf der Jahre kein linearer Abfall der Werte bei den einzelnen Fraktionen, wie er zu erwarten wäre, wenn die Entnahme der Emergenz am Meßort sich auf die Präsenz der folgenden Generation und damit auf die Werte des folgenden Jahres auswirken würde. Weder die Gesamtmenge noch die Teilmengen folgen in der langjährigen Serie einem erkennbaren Gesetz der Abnahme oder Zunahme, vielmehr sind alle denkbaren Kombinationen feststellbar: allmählicher Anstieg über mehrere Jahre (z.B. *Simuliidae* von 1969-1972), allmählicher Abfall (z.B. *Tipulidae* von 1969-1972), abrupter Anstieg nach mehrjähriger Konstanz (z.B. Plecopteren 1969-1973), heftige Einbrüche (z.B. Trichopteren 1972), heftige Anstiege (z.B. Chironomiden 1970). Es kann also weder einen Leerfangeffekt bei langjähriger Messung, noch eine Akkumulation im Verlauf

der Serie festgestellt werden. Vielmehr präsentiert sich in der weitgehenden Gegenläufigkeit (z.B. bei Ephemeropteren und Plecopteren-Jahrgängen) eine Eigenschwingung, die offensichtlich unabhängig ist von der Länge der Serie. Die quantitative Entnahme der Emergenz am Meßort (und die damit verbundene Verhinderung der Eiablage) hat also keinen Einfluß auf die Emergenzwerte der folgenden Jahre.

Damit darf als erwiesen gelten, was bisher nur zu erhoffen war: Die Emergenzmethode ist im Ökosystem Fließgewässer (zumindest bei einem Typ von der Größe des Breitenbaches) sinnvoll auch über mehrere Jahre auszudehnen. Sie kann daher zur Ermittlung langjähriger Meßreihen verwendet werden, ohne daß man den Standort wechseln müßte. Der Eingriff der Emergenzmessung verändert die Situation am Meßort nicht.

Mit dieser Feststellung darf auch die dafür notwendige Voraussetzung als bestätigt gelten, nämlich der von MÜLLER (1954) erstmals beschriebene "Kolonisationszyklus" einer abwärts gerichteten Drift und des kompensatorischen Aufwärtsfluges der Imagines (s. ENGBLOM, LINGDELL, MENDEL, MÜLLER 1981). Die Bevölkerung des Baches befindet sich in ständiger Verdriftung, was für jedes Individuum im Verlauf der Larvalentwicklung einen abwärts gerichteten Geländeverlust von mindestens ca. 30-50 m bedeutet (ELLIOTT 1967). Die Verdünnung des Bestandes, die mit der Emergenzmessung am Ort verbunden ist, wirkt sich daher erst unterhalb der Meßstelle aus. Die im Gewächshaus selbst gefangenen Tiere dagegen stammen aus einer einjährigen (oder längeren) Larvenexistenz oberhalb und allenfalls aus einer Verpuppung direkt an der Meßstelle. Ähnlich wie bei einer Steady-State-Kolonie von Bakterien kann also eine ständige Entnahme der Imagines am Meßort erfolgen, ohne daß die zu messende Population dadurch gestört würde: Die in der Emergenz-Messung ermittelten Werte dürfen als gültig für die entsprechende Meßstrecke gelten, und die Analyse der Werte kann dabei von einer 'Als-Ob'-Situation ausgehen, nämlich von der Unterstellung, die gefangenen Imagines seien für die Meßstrecke so repräsentativ, als ob sie sich dort entwickelt hätten.

Es kann daher nun aus dem ermittelten Befund endgültig die für die Anwendung der Emergenzmessung entscheidende Grundregel formuliert werden:

Emergenzregel I (Konstanzregel)

Die in einer Emergenzfall über einem schnellfließenden Gewässer gemessene Menge von Insekten-Imagines und ihre Zusammensetzung nach Arten repräsentiert eine Fraktion der örtlichen Biomasse-Produktion und der örtlichen Biozönose, die sich zwar nicht an der Meßstelle selbst entwickelt hat, jedoch so betrachtet werden kann, als ob sie hier entstanden wäre. Die mit der Aufsammlung verbundene Entnahme aus dem Ökosystem wirkt sich nicht als Leerfangeffekt aus, da die Verluste in der nächsten Generation sich erst weiter unterhalb einstellen. Die Emergenzmessung kann daher am gleichen Ort über lange Zeiträume fortgesetzt und zur Gewinnung langjähriger Serien verwendet werden.

3. EPT-Emergenz (1969-1980)

Die bei der Gesamtemergenzen erkennbar gewordenen Zusammenhänge treten noch deutlicher zu Tage, wenn die langjährigen Abundanzwerte einzelner Arten betrachtet werden. Diese Analyse soll daher an den zwölf häufigsten Arten der Ephemeropteren-, Plecopteren- und Trichopteren-Emergenz (EPT-Emergenz) durchgeführt werden, für die inzwischen eine zwölfjährige Serie (1969-1980) vorliegt. Diese 12 EPT-Dominanten machen im langjährigen Mittel 78-90% der EPT-Gesamtemergenzen aus, wie früher bereits konstatiert wurde (ILLIES 1978). Ihre jährliche Gesamtmenge spiegelt sich daher weitgehend in den jeweiligen EPT-Gesamtwerten von Tab. 1 und Abb. 1 wider.

In Tab. 2 sind die jährlichen Biomasse-Werte der zwölf EPT-Dominanten daher der besseren Übersicht halber in Abundanz-Prozenten angegeben, die jeweils auf die zwölfjährige Durchschnitts-Abundanz (in g/area) bezogen sind. Es zeigt sich dabei eine recht erhebliche, langjährige Schwankungsbreite, wie sie bei der Betrachtung einzelner Arten in der Emergenzmessung bereits früher als kennzeichnendes Merkmal der Abundanz auffiel (ILLIES 1974). Diese Schwankungen erreichen eine Amplitude von ca. 250%, und zwar bei fast allen Arten.

Eine derartige Schwankungsbreite der jährlichen Abundanz ist erstaunlich. Sie kann sich aus den Generationsverhältnissen nicht ableiten, sondern scheint einen Zusammenhang mit der direkt vorhergehenden Generation eher auszuschließen. Denn wieso könnte sonst auf minimale Abundanz (z.B. bei *Protonemura intricata* 4% im Jahr 1972) eine maximale Abundanz von 164% im unmittelbar anschließenden Jahr 1973 folgen? Und umgekehrt: Wieso nimmt die Menge nach einem solchen Maximum nicht allmählich ab, sondern sinkt (z.B. bei *Protonemura intricata* im Jahr 1974) sprunghaft wieder unter den Mittelwert?

Tab. 2: Emergenz der zwölf dominanten Arten (EPT) in Emergenzfalle II (Breitenbach) (% der jeweiligen Durchschnittsabundanz)

	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	Ø g/area
1. <i>Baetis vernus</i>	33	48	91	<u>182</u>	<u>19</u>	142	109	25	150	114	125	84	4.54
2. <i>Chaetopteryx villosa</i>	<u>256</u>	131	45	2	139	32	42	136	74	83	113	118	3.34
3. <i>Agapetus fuscipes</i>	128	<u>435</u>	208	13	55	51	7	8	29	32	119	140	2.70
4. <i>Tinodes rostocki</i>	227	<u>301</u>	242	46	79	68	88	69	12	17	16	35	1.15
5. <i>Baetis rhodani</i>	192	50	79	44	96	102	28	70	14	23	96	<u>383</u>	1.36
6. <i>Protonemura intricata</i>	69	197	88	4	<u>264</u>	74	153	133	15	19	83	106	0.94
7. <i>Leuctra nigra</i>	86	107	95	102	<u>274</u>	35	71	98	196	29	38	63	0.79
8. <i>Sericostoma flavicoerne</i>	108	48	28	<u>40</u>	95	170	98	98	<u>223</u>	74	159	63	0.90
9. <i>Isoperla goertzi</i>	59	45	29	23	150	91	214	113	126	69	51	<u>229</u>	0.65
10. <i>Leuctra digitata</i>	<u>29</u>	146	160	48	94	86	77	<u>250</u>	166	39	57	74	0.44
11. <i>Potamophylax luctuosus</i>	160	138	<u>15</u>	184	275	<u>290</u>	77	25	50	63	52	-	0.22
12. <i>Rhyacophila fasciata</i>	124	80	65	51	95	45	83	33	77	89	122	<u>344</u>	0.43
													17.46
Durchschnittliche Jahresabundanz:	123	144	95	62	136	99	87	88	94	54	86	137	

Die jeweiligen Maxima sind unterstrichen, die Minima kursiv gedruckt.

Als Erklärung für diese auffällige Anomalie bietet sich die folgende Erwägung an: Die Emergenzmessung stellt gegenüber einer idealen Messung in einer Steady-State-Kolonie die Besonderheit dar, die wir oben als Konstanzregel beschrieben haben. Sie erfaßt also nicht die Insektenproduktion eines ganzen Baches, sondern die eines lokalen Abschnittes, nämlich des Einzugsgebietes der durch Drift in den Meßort eingebrachten Besiedler, also eine mindestens 30-50 Meter lange Bachstrecke oberhalb der Emergenzfalle. Die jeweiligen örtlichen Besonderheiten dieser Strecke (des Emergenz-Einzugsgebietes) gehen daher in die gemessenen Emergenzwerte ein. Solche Besonderheiten werden vor allem in den Substratverhältnissen vorliegen; diese aber bilden ein ständig sich wandelndes Mosaik von unterschiedlichen Klein-Habitaten wie Steine, Sand, Pflanzen, Schlamm etc. Daraus folgt, daß hohe Meßwerte der Emergenz einer Art in einem Jahr keineswegs für den gesamten Bach und damit für das gesamte Ökosystem gültig sein müssen, sondern nur die jeweilige 'Als-Ob'-Situation am Meßort wiedergeben. Daher kann auch unmittelbar auf ein Minimum am Meßort im folgenden Jahr ein Maximum folgen, ohne daß hier produktionsbiologische Anomalien vorliegen: Es hätte sich in einem solchen Fall nur die Substrat-Situation im Einzugsgebiet radikal verändert, ohne daß im Gesamtbestand der Art im Ökosystem eine Änderung eingetreten zu sein braucht.

Die Substratverteilung (das Fliesengefüge der Mikro-Habitats) ist aber nicht nur jährlichem Wandel unterworfen, sondern in ihrer jeweiligen Ausprägung zufällig, nämlich keinem erkennbaren Prozeß (z.B. Verlandung, Versandung, Erosion) unterworfen, wie wir bereits aus der Abwesenheit jeglicher Tendenz in der langjährigen Serie der Abundanz folgerten. Weiterhin dürfen wir davon ausgehen, daß bei den einzelnen Arten im Ökosystem durchaus unterschiedliche Substrat-Präferenzen bestehen. Dies gilt auch für die hier zu betrachtenden zwölf dominanten Arten. Daraus aber ergibt sich, daß jedes beliebige Substratmuster (und damit jeder Emergenz-Jahrgang im gleichen Einzugsgebiet) einzelne Arten bevorzugt und andere benachteiligt, und zwar - bei strenger Substratbindung - die eine stets in dem Maße bevorzugt wie sie die andere benachteiligt. Maxima und Minima der einzelnen Arten werden sich also in einem gewissen Umfang gegenseitig aufheben und zu einer harmonischen Kurve der Gesamtmergenz führen.

Diese Tatsache der Harmonisierung ist in der Tat auffällig in Tab. 2 sichtbar: Fast kein Jahrgang, in dem nicht eine oder zwei der 12 Dominanten ihr Maximum (oder ein ungewöhnlich hohes Neben-Maximum), gleichzeitig aber eine oder zwei Arten ihr Minimum aufwiesen. Diese Gegenläufigkeit der jeweiligen jährlichen Emergenz-Mengen ist so zuverlässig wirksam, daß sich in der Summierung der Jahres-Gewichte der 12 Arten der Tab. 2 ein klarer Harmonisierungseffekt bemerkbar macht. Die Schwankungen der durchschnittlichen Jahres-Abundanzen (s. letzte Zeile der Tab. 2) verlaufen zwischen 54-144%, also wiederum (in guter Angleichung an die entsprechenden Werte der Tab. 1) mit einer Amplitude von nur etwa 50%. Das 'biozönotische Gleichgewicht' wird damit als Ausgleich gegenläufiger Tendenzen und sich gegenseitig ausschließender ökologischer Nischen quantitativ faßbar. Diese Erkenntnis läßt sich zu einer weiteren Grundregel zusammenfassen:

Emergenzregel II (Harmonieregel)

Die in der Emergenzfalle meßbaren Abundanzen einzelner Arten (ihre Dichte am Meßort) sind in mehrjährigen Serien mehr oder weniger gegenläufig, so daß sich die spezifischen Maxima und Minima gegenseitig harmonisieren. Die jeweils ermittelten Jahres-Gewichte der Gesamt-Emergenz (die Gesamt-Ernten) ähneln sich daher in ihrem Wert, d.h. sie schwanken nur mit einer Amplitude von ca. 50% um den langjährigen Mittelwert. Eine einmalige (also einjährige) Emergenzmessung vermittelt daher zwar kein genaues Bild der relativen Abundanzen einzelner Arten im Ökosystem, wohl aber eine befriedigende Annäherung an die alljährliche Gesamtproduktion der Emergenz am Meßort.

4. Einzelanalyse

Für die beiden biomassemäßig bedeutendsten Arten in der Breitenbach-Emergenz (*Baetis vernus* und *Chaetopteryx villosa*, s. Nr. 1 und 2 in Tab. 2) ist die auffallende Gegenläufigkeit in der jährlichen Abundanz für die Jahre 1969-1976 bereits in einer früheren Veröffentlichung festgestellt worden (ILLIES 1978). Inzwischen liegen vier weitere Jahrgänge vor, so daß nunmehr für die beiden wichtigsten Insektenarten des Breitenbaches eine zwölfjährige Serie von Messungen zur Verfügung steht (s. Abb. 2). Es zeigt sich eine Fortsetzung der deutlichen Reziprozität, wobei daran erinnert werden muß, daß eine direkte Beeinflussung beider Arten durch Predation oder Konkurrenz nicht gegeben ist. *Chaetopteryx villosa*, eine Trichoptere der Familie *Limnophilidae* mit herbstlicher Flugzeit, ist als Larve ein Shredder, nährt sich also vornehmlich von Fallaub, wie es sich in langsam fließenden Bachabschnitten findet. *Baetis vernus*-Larven dagegen fressen Detritus und Algenbelag an Steinen und halten sich daher in stärker durchströmten Räumen und im Strömungsschatten von Steinen auf. Die Habitate beider Arten sind somit gegensätzlich, woraus sich das alternierende Vorkommen der beiden Arten ergibt. Diese Alternanz wurde für beide Arten in gleicher Weise kürzlich auch für Flachland-Bäche in Holland bestätigt (TOLKAMP 1980).

Die beiden oben formulierten Emergenz-Regeln lassen sich an der langjährigen Serie der beiden dominanten Arten mithin nochmals demonstrieren und bestätigen:

Beide Arten sind regelmäßig präsent, wobei keine eine eindeutige Tendenz der Abnahme (oder der Zunahme) am Meßort zeigt (Konstanzregel). Beide Arten treten in der jeweiligen jährlichen Emergenz mengenmäßig gegenläufig auf, wobei jede einzelne zwar erhebliche Schwankungen der Abundanz zeigt, beide zusammen aber sich zu einem jeweiligen Emergenz-Gewicht summieren, das alljährlich nur geringfügig (weniger als 50%) um den langjährigen Mittelwert schwankt (Harmonieregel).

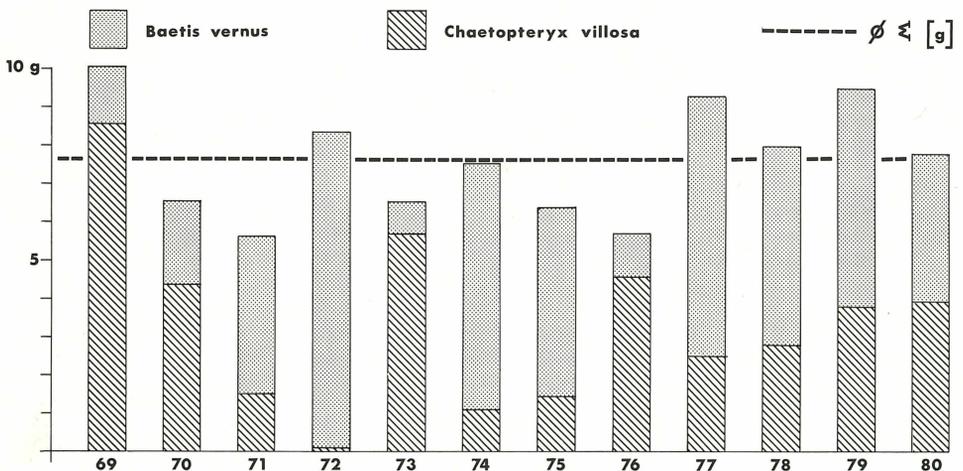


Abb. 2: Zwölfjährige Serie der Emergenzwerte für die beiden dominanten EPT-Arten (in g/area und Jahr) sowie Höhe des zwölfjährigen Mittelwertes.

5. Zusammenfassung

Die Analyse einer zwölfjährigen Emergenzserie am Breitenbach läßt eine Beurteilung der Bedeutung dieser Methode für die Ökosystemforschung an Fließgewässern zu. Zwei empirisch ermittelte Regeln werden hier erstmals formuliert und dürfen als erster Schritt zu einem Einblick in die Dynamik des Ökosystems von der Seite der Insektenproduktion betrachtet werden.

Die *Konstanzregel* bestätigt die Zuverlässigkeit der Methode für die Ermittlung der Artenzahl aquatischer Insekten am Meßort und für die Gewinnung langjähriger Serien. Der Kolonisationszyklus (Drift und kompensatorischer Aufwärtsflug) garantiert in ausreichendem Maße die Als-Ob-Situation einer Steady-State-Kolonie, wobei die dem oberhalb gelegenen Einzugsgebiet entstammenden Individuen der gemessenen Emergenz für das Meß-Areal repräsentativ sind.

Die *Harmonieregel* behandelt die erheblichen Schwankungen in der jährlichen Abundanz der einzelnen Arten und Gruppen, wie sie durch die Substratbedingungen im Einzugsgebiet bedingt sind. Die Regel besagt, daß diese Schwankungen sich infolge unterschiedlicher Substratbedingungen (Nischen) der einzelnen Arten gegenseitig in erheblichem Umfang kompensieren, so daß die Gesamtemergenz nur in geringem Maß (ca. 50%) um ihr langjähriges Mittel schwankt, während die Schwankungen der einzelnen Arten und Gruppen erheblich höher (ca. bei 250%) liegen können. Für die energetisch wichtige Ermittlung der Gesamtproduktion des Ökosystems liefert die Emergenzmessung also einen Wert, der wesentlich zuverlässiger ist als die Aussage über die Abundanz einzelner Arten.

Damit macht die Emergenzmessung eine gewichtige Fraktion der Gesamtproduktion (den Anteil an limnischen Insekten, die sich bis zur Imago entwickelten) meßbar und liefert zugleich einen verbindlichen Minimalwert der Gesamtproduktion an Insekten. Außerdem sind die Emergenz-Werte zum regionalen Vergleich des Artenspektrums und der Gesamtproduktion verschiedener Bäche geeignet und eröffnen damit einen Zugang zum Verständnis des biozönotischen und energetischen Geschehens im Ökosystem.

Literatur

- ELLIOTT J.M., 1967: Invertebrate drift in a Dartmoor stream. Arch. Hydrobiol. 63: 202-237.
- ENGBLOM E., LINGDELL P.E., MENDEL H., MÜLLER K., 1981: Flying behaviour of some mayflies (Ephemeroptera) and stoneflies (Plecoptera) in two rapids of the river Dal-Älven. Fauna Norrl. 7: 1-10.
- ILLIES J., 1971: Emergenz 1969 im Breitenbach. Arch. Hydrobiol. 69: 14-59.
- ILLIES J., 1974: Emergenzschwankungen - ein produktionsbiologisches Problem. Verh. Ges. Ökologie (Saarbrücken 1973): 131-140.
- ILLIES J., 1978: Vergleichende Emergenzmessung im Breitenbach 1969-1976. Arch. Hydrobiol. 82: 432-448.
- ILLIES J., 1979: Annual and seasonal variation of individual weights of adult water insects. Aquatic Insects 1: 153-163.
- ILLIES J., 1980: Ephemeropteren-Emergenz in zwei Lunzer Bächen (1972-1977). Arch. Hydrobiol. 90: 217-229.
- MÜLLER K., 1954: Investigations on the organic drift in North Swedish streams. Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm 34: 133-148.
- TOLKAMP H.H., 1980: Organism-substrate relationships in lowland streams. Comm. Nature Cons. Dep. Wageningen 211.
- WAGNER R., 1980: Die Dipterenemergenz am Breitenbach (1969-1973). Spixiana 3: 167-177.

Adresse

Prof. Dr. J. Illies †
Limnologische Flußstation des
Max-Planck-Instituts für Limnologie
Postfach 260
D-6407 Schlitz

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: [10_1983](#)

Autor(en)/Author(s): Illies Joachim

Artikel/Article: [Ökosystemforschung an einem Mittelgebirgsbach \(Emergenzanalyse\) 247-253](#)