

Herrn Univ.-Prof.Dipl.-Ing.Dr. R. LIEPOLT zum 80. Geburtstag gewidmet.

"DRIFTFALLEN" UND HINDERNISSE FÜR DIE AUFWÄRTSWANDERUNG VON WIRBELLOSEN TIEREN IN RHITHRALEN FLIEßGEWÄSSERN

R. PECHLANER

1. Einleitung

Es liegt nahe, im vorliegenden Beitrag zur Festschrift für Univ.-Prof.Dipl.-Ing.Dr. R. LIEPOLT zunächst eine direkte Beziehung zum Lebenswerk des Jubilars herzustellen. Dies fällt nicht schwer, ist doch LIEPOLT in den Jahrzehnten seiner Tätigkeit als Leiter der Bundesanstalt für Wassergüte in Wien-Kaisermühlen sowie des Instituts für Hydrobiologie und Fischereiwirtschaft der Universität für Bodenkultur auf vielen Gebieten der angewandten Limnologie einerseits beharrlich für die Durchführung grundlegender und anwendungsorientierter Forschung und andererseits für die Berücksichtigung ökologischer Fachkenntnisse in der wasserwirtschaftlichen Praxis eingetreten. Das Anliegen, daß bei technischen Eingriffen in Fließgewässer bestmöglich auf die Biotopvielfalt und die sehr komplexen Wechselwirkungen in den betroffenen Ökosystemen Rücksicht genommen wird, liegt den folgenden Ausführungen zugrunde, es wird aber auch z.B. aus den einleitenden Feststellungen des Jubilars in einer Broschüre über den naturnahen Wasserbau in Oberösterreich deutlich (LIEPOLT, 1970) LIEPOLT führt darin aus, daß durch Wasserbauten häufig Veränderungen gesetzt werden, die sich auf die Gewässer als Lebensräume und damit auf die Zusammensetzung und Stoffwechselaktivität ihrer Lebewelt auswirken, daß die diesem

Wirkungsgefüge zugrundeliegenden Gesetzmäßigkeiten beachtet werden müssen, wenn Störungen des ökologischen Gleichgewichtes vermieden werden sollen, und findet, ein Gewässer müsse "als lebendiger, vollkräftiger Organismus gleichsam bei bester Kondition erhalten bleiben", um seinen vielfachen Wert für den Menschen zu erhalten. LIEPOLT setzte sich bei dieser und mancher weiteren Gelegenheit dafür ein, daß vor Eingriffen in Gewässer Limnologen seitens der Techniker schon während der Planung herangezogen werden, um eine der jeweiligen Situation bestmöglich entsprechende Lösung zu erarbeiten. LIEPOLT anerkennt und lobt in der vom Amt der oberösterreichischen Landesregierung zum Naturschutzjahr 1970 veröffentlichten Broschüre das in diesem Bundesland besonders rege Bemühen, biologisch richtige Bauweisen zu finden und zur Diskussion zu stellen.

Deutlich kritischer äußerte sich der Jubilar an anderer Stelle (LIEPOLT, 1976, p.100), wo er seine Enttäuschung darüber zum Ausdruck brachte, daß in der Vergangenheit das biologische Geschehen im Gewässer nicht genügend Berücksichtigung fand, und mit den Worten von Paul CLAUDEL zu einer Wende aufrief: "Bevor man die Welt verändert, wäre es vielleicht doch wichtiger, sie nicht zugrundezurichten"

Bezogen auf Veränderungen, die der Mensch aus welchen Gründen immer an Fließgewässern setzt, erfordert vernünftiges, verantwortungsbewußtes Vorgehen ausreichende Kenntnis der Folgen der geplanten Eingriffe, bzw. nachhaltiges Bemühen, bei solchen Eingriffen vermeidbare Nachteile nicht zuzulassen.

In einer vom Österreichischen Nationalrat 1985 beschlossenen Novelle zum Wasserrechtsgesetz 1959 wurde klar zum Ausdruck

gebracht, daß Einflußnahmen auf Gewässer im öffentlichen Interesse dann als unzulässig angesehen oder nur unter entsprechenden Bedingungen bewilligt werden können, wenn "eine wesentliche Beeinträchtigung der ökologischen Funktionsfähigkeit des Gewässers zu besorgen ist" (WRG § 105m) Wegen der Rückwirkung der ökologischen Funktionsweise von Gewässern auf ihr Selbstreinigungsvermögen, ihren Wert als Trink- und Brauchwasserspender, für die Fischproduktion, als Erholungsraum und für andere Nutzungen sollte die konsequente Prüfung und Berücksichtigung limnologischer Zusammenhänge bei Wasserbaumaßnahmen schon seit jeher einen wesentlichen Teil wasserrechtlicher Verfahren bilden, mit dem ausdrücklichen Hinweis auf das öffentliche Interesse am Schutz der ökologischen Funktionsfähigkeit von Gewässern wurde jedoch die Verantwortlichkeit des Verhandlungsleiters für eine adäquate Erörterung damit zusammenhängender Fragen so deutlich hervorgehoben, daß sich nun vielerorts am Verlauf und dem Ergebnis wasserrechtlicher Verfahren Entscheidendes ändern müßte.

2. Das Problem

Die Überschrift nimmt nicht auf das in der Einleitung angeschnittene Problem Bezug, ob bzw. wie entsprechend fachkundige Limnologen seitens der Wasserrechtsbehörde in wasserrechtliche Bewilligungsverfahren eingebunden werden (sie sollten hiebei mit wasserbautechnischen Sachverständigen, mit Hydrologen, Fischereiwirtschaftlern, Vegetationskundlern und anderen Vertretern wasserwirtschaftlich relevanter Fachgebiete zusammenarbeiten, aber keineswegs von diesen "vertreten" werden!), und auch nicht auf die Frage, ob Limnologen als Berater von Konsenswerbern oder als Sachverständige in behördlichen Verfahren ausreichend gründlich und situations-

spezifisch die Möglichkeiten zur Berücksichtigung ökologischer Erfordernisse prüfen, erkennen und zum Ausdruck bringen. Hier geht es vielmehr um die Darstellung eines bestimmten, durch naturgesetzliche Zusammenhänge vorgegebenen kausalen Zusammenhanges zwischen der Möglichkeit zur Abwärtsverdriftung und Rückwanderung wirbelloser Tiere in Fließgewässern der als "Rhithral" zusammengefaßten Gebirgsbachtypen und der naturgemäßen Funktionsfähigkeit derartiger Ökosysteme.

Das hier im Vordergrund stehende Problem liegt darin, daß die Voraussetzungen für die Abdrift und Aufwärtswanderung wirbelloser Tiere für das Wirkungsgefüge von Gebirgsbächen einerseits wesentlich sind, andererseits in ihrer Bedeutung häufig unterschätzt werden. Mit anderen Worten: Nicht nur für die Fische, auch für einen großen Teil der Bodenfauna in Gebirgsbächen und -flüssen bedeuten Ausbreitungsbehinderungen durch Einbauten und andere Veränderungen an ihren Wohngewässern große Probleme, wir aber haben uns bisher zu wenig darum gekümmert.

Mit der vorliegenden Publikation werden dementsprechend drei Ziele verfolgt:

1. Es sollte bewußt gemacht werden, daß Ortsveränderungen wirbelloser Tiere im Längsverlauf von Fließgewässern eine bedeutsame Komponente der ökologischen Funktionsweise solcher Gewässer darstellen, und daß es dementsprechend eine wichtige Aufgabe darstellt, vermeidbare Unterbrechungen des räumlichen Kontinuums zu verhindern.
2. Es sollte aufgezeigt werden, wie dem ökologischen Erfordernis, Fließstrecken trotz erforderlicher Einbauten "wanderbar" zu erhalten, Rechnung getreten werden kann.

3. Aus dem Überblick über den Kenntnisstand bezüglich der Abdrift sowie der Auf- und Abwärtswanderung wirbelloser Tiere in Fließgewässern ergeben sich Hinweise auf die Notwendigkeit zu weiterführender Grundlagenforschung und zu einschlägigen angewandt-limnologischen Untersuchungen. Zugleich sollte zur Entwicklung und Erprobung verbesserter wasserbaulicher Maßnahmen angeregt werden.

3. Ökologische Vorgegebenheiten

Aus der Tatsache, daß Lebensräume am Land und im Wasser auch dann, wenn sie vom Menschen in sehr einseitiger und unnatürlicher Weise verändert wurden, von einer mehr oder weniger großen Zahl von Pflanzen- und Tierarten besiedelt werden, wird bisweilen der Schluß gezogen, die Natur käme mit jeder Situation zurecht und passe sich den jeweiligen Gegebenheiten an, wenn man ihr hiezu nur genügend Zeit ließe. Diese Vorstellung entspricht jedoch einem falschen Bild von dem zeitlichen Rahmen, in dem sich die Evolution der heute lebenden Arten und die Entwicklung charakteristischer, an die spezifischen Milieusituationen bestimmter Lebensräume angepaßter und zu effizienter Regulation befähigter Lebensgemeinschaften vollzogen hat. Für die im folgenden zur Diskussion stehende Bodenfauna von Fließgewässern ist davon auszugehen, daß sich ihre Arten in einem überaus langfristigen Prozeß, der sich über Millionen von Jahren erstreckte, entwickelt haben, daß sie also in ihrer Morphologie und Physiologie, ihrem Verhalten und ihrem Angepaßtsein an bestimmte Schwankungsbreiten der Milieufaktoren als starr, als in menschlichem Zeitmaß unveränderbar anzusehen sind. In den rund 14.000 Jahren seit der letzten Eiszeit, in denen sich die Fließgewässer Mitteleuropas und

anderer Regionen in einem weitgehend stabilen Zustand befanden, haben sich in den verschiedenen Typen von Fließgewässern jene Lebensgemeinschaften entwickelt, die an die spezifischen Lebensbedingungen bzw. deren Schwankungsbreiten bestmöglich adaptiert sind. Jede anthropogene Veränderung von Faktoren in dem so entstandenen komplexen Wirkungsgefüge muß in dem Maße, als sie Abweichungen von natürlich vorgegebenen Milieukonstellationen bedingt, zu entsprechenden Änderungen in der Struktur und Funktion der betroffenen Ökosysteme führen. Wir sind weit davon entfernt, alle Folgen von Maßnahmen an Fließgewässern erkennen oder gar vorhersehen zu können, wären aber sehr unklug, erkennbare Auswirkungen unseres Tuns (weiterhin) zu ignorieren. Die ökologische Funktionsweise von Fließgewässern ist uns vorgegeben. Wir haben unseren Umgang mit Fließgewässern (und anderen Ökosystemen) darauf auszurichten, daß diese von der Natur eingeregeltete Funktionsweise möglichst wenig gestört wird. Bedenkt man die vielen Vorteile, die ökologisch intakte Fließgewässer dem Menschen bieten können, so liegt eine konsequente Rücksichtnahme auf ökologische Erfordernisse (ökologische Sachzwänge) neben ethischer Motivation im Interesse einer langzeitigen Ökonomie.

Die folgenden Ausführungen über bestimmte ökologisch wichtige Gegebenheiten und Abläufe für die Bodenfauna von Fließgewässern konzentrieren sich auf das Makrozoobenthos im Sinne der Definition bei MARGREITER et al. (1984) Die diesem Größenbereich zuzurechnenden Insektenlarven und anderen wirbellosen Tiere sind in den Bettsedimenten rhithraler Fließgewässer meist in Dutzenden, ja mehr als 100 Arten vertreten, und erreichen Besiedlungsdichten, die je nach Gebirgsbachzone und Jahreszeit von einigen 100 bis etwa 100.000 Gesamtindividuen pro m² reichen. Sie spielen im Stoff- und Energiehaushalt dieser Gebirgsbäche eine überaus wichtige Rolle.

3.1. Fließgewässersysteme als räumliches und zeitliches Kontinuum

Den Ausführungen über das Phänomen der Drift und kompensierender Wanderungen in Fließgewässern sei eine kurze Erläuterung zum Begriff des Fließgewässer-Kontinuums vorangestellt. Mit dem räumlichen Kontinuum von Fließgewässern ist die durchgehende Verbindung des durch die Wasserströmung geprägten Lebensraumes entlang seiner Längserstreckung bzw. innerhalb des Fließgewässernetzes gemeint, wobei sich die einzelnen Komponenten der räumlichen Struktur dieses Lebensraumes und die darin ablaufenden Funktionen teils wiederholen, teils unregelmäßig oder gerichtet verändern (PECHLANER, 1985). Die von VANNOTE et al. (1980), CUSHING et al. (1983), MINSHALL et al. (1983) sowie CUMMINS et al. (1984) zur Diskussion gestellten Modellvorstellungen von der Abfolge verschiedener Lebensformen bzw. Energiehaushaltstypen im Längsverlauf von Fließgewässern, die als "river-continuum-concept" bezeichnet werden, nehmen auf dieses Charakteristikum der meisten Fließgewässer soweit sie eben nicht von Natur aus oder zivilisationsbedingt unterbrochen sind (z.B. durch eingeschaltete Seen oder Biberdämme, durch Stauhaltungen, Trockenlegung u.a. Bezug, der Begriff des Fließgewässerkontinuums sollte jedoch auch außerhalb dieser Schule verwendbar bleiben, wenn auch davon auszugehen ist, daß alle Überlegungen, die sich mit der räumlichen und zeitlichen, der strukturellen und funktionellen Kontinuität von Fließgewässern befassen, dem als "river-continuum-concept" umschriebenen Gedankengebäude zugute kommen werden.

Bei der Behandlung der Abdrift und Aufwärtswanderung stellt sich die Frage nach der Art bzw. Bedeutung des räumlichen Kontinuums (und seiner eventuellen Unterbrechung) in ganz

spezieller Weise, die Gewässer werden aber auch in ihrer zeitlichen Kontinuität zu betrachten sein (Alter des Gewässerlaufes bzw. seines aktuellen Bettes, Veränderungen bzw. Tages- und Jahresrhythmik der Abflusssmengen, der gelösten und partikulären Inhaltsstoffe des Wassers, Populationsdynamik der Lebewelt usw.)

3.2. Die Makrozoobenthos-Drift in Fließgewässern

Wie HYNES (1970) in einem ausführlichen Kapitel über die Phänomene der Drift (p.256 270) aufzeigt, reichen Veröffentlichungen, die sich mit der Drift als Nahrungsquelle (z.B. Ausnützung der Mikrophytendrift durch filtrierende Bodenfauna, Wichtigkeit des abdriftenden Zoobenthos als Fischnahrung) rund 60 Jahre zurück. Die Diskussion über Ausmaß, Ursachen und Auswirkungen der Bodenfaunadrift für die Populationsdynamik der davon betroffenen Arten hingegen ist erst von MÜLLER (1954) in Gang gesetzt worden und heute noch voll im Laufen.

In einführenden limnologischen Lehrbüchern wurde die Drift bisher nur sehr kurz behandelt. BREHM & MEIJERING (1982) erwähnen sie in einem Satz, MAITLAND (1978) widmet ihr einen Absatz, SCHWOERBEL (1984) eine halbe Seite und MOSS (1980) eine ganze Seite.

In Anbetracht des starken Einflusses, den Wasserbaumaßnahmen auf die Drift und die Aufwärtswanderung von Makrozoobenthos haben bzw. haben können, erstaunt die knappe Behandlung dieses Fragenkreises im neuen Buch von LANGE & LECHER (1986) über naturnahen Ausbau von Fließgewässern. Der aufmerksame Leser findet dort aber immerhin den einen inhaltsreichen Satz: "Nur diese" (die typischen Fließwasserorganismen) "besiedeln ein Fließgewässer dauerhaft, ohne ständig

abgedriftet zu werden, und die Beträge einer gelegentlich auftretenden Drift werden durch Stromaufwanderung wieder ausgeglichen." (SCHWOERBEL in LANGE & LECHER (1986) p.30)

Im "Leitfaden für den natur- und landschaftsbezogenen Schutzwasserbau an Fließgewässern" wird im Kapitel über ökologische Grundlagen mehr dazu gebracht (Österreichischer Wasserwirtschaftsverband, 1984).

In der speziellen Fachliteratur wird das Phänomen der Drift sehr breit diskutiert. Mehr oder weniger ausführliche Zusammenfassungen des bis dahin erreichten Kenntnisstandes finden sich bei BOURNAUD & THIBAUT (1973), MÜLLER (1974), STATZNER (1979), STEMBERGER (1976) und WATERS (1972)

WATERS (1965) prägte den Begriff der "behavioral drift", die vor allem des Nachts auftritt und mit gesteigerter Aktivität von Makrozoobenthos an überströmten Bereichen der Bettsedimente zusammenhängt. Dieser Tag-Nacht-Rhythmus und seine Ursachen (negative Phototaxis und Thigmotaxis, Temperatureffekte, Veränderung des täglichen Aktivitätsmusters im Jahresgang) ist in sehr vielen Arbeiten behandelt worden (BISHOP & HYNES, 1969; ELLIOTT, 1969b, 1970b; ELLIOTT & MINSHALL, 1968; LEHMANN, 1972; MEIJERING, 1972a; MÜLLER, 1966,1970,1974;REISEN & PRINS,1972; RUETTIMANN,1980 STATZNER, 1979; TARMANN, 1976; WATERS, 1972 u.a.), wobei unter den Tieren, die eine circadiane Rhythmik zeigen, nachtaktive Formen bei weitem überwiegen, aber mit dem offensichtlichen Fehlen einer tageszeitlichen Bevorzugung bei so großen und artenreichen Tiergruppen wie den Limnephilidae und Chironomidae die "behavioral drift" keineswegs ein eindeutiges Nachtphänomen darstellt. Aus diesem Grund ist die Zweckmäßigkeit der ursprünglichen Definition

der "behavioral drift" durch WATERS (als Ausdruck eines charakteristischen Verhaltens von Tieren, die auf Helligkeitsänderungen reagieren) sowie seiner Definition der "constant drift" (Tiere, die aus verschiedensten Gründen zu verschiedenen Tageszeiten in geringer Zahl abdriften) anzuzweifeln. Und tatsächlich werden diese Termini in der späteren Literatur nur wenig verwendet.

Relativ gut abgrenzbar ist hingegen die "catastrophic drift", unter der WATERS-eine diesbezügliche Bezeichnung bei MINCKLEY (1964) übernehmend jene aperiodische Drift versteht, "that occurs as a result of floods or other physical disturbance" (WATERS, 1965, p. 332) Neben mechanischen und anderen physikalischen Störungen (Baggerarbeiten, Temperaturschocks, Wasserableitung) werden auch chemische Driftauslöser (z.B. starke pH-Schwankungen, Insektizide) unter diesem Begriff zu subsumieren sein, doch wird man auch sehr örtlich begrenzte "Katastrophen", wie das Waten eines Rehs (oder eines Anglers) durch das Flußbett, hier einzubeziehen haben.

Während WATERS (1961) noch der Meinung war, man könne die Drift als relativ leicht gewinnbares Maß für die Benthos-Produktion einsetzen, hat sich mittlerweile gezeigt, daß dies schon wegen der sehr verschiedenen "Abdriftbereitschaft" der einzelnen Tiergruppen und Arten des Makrozoobenthos nicht gelingen kann. Auch wurde nachgewiesen, daß die Größenklassen- bzw. Altersstadienverteilung bestimmter Arten in der Drift keineswegs jener im Benthos entspricht (ELLIOTT & MINSHALL, 1968; HULTIN, 1968; LEHMANN, 1967; OTTO, 1971, 1976; WENINGER, 1968), wobei sich je nach der taxonomischen Zugehörigkeit deutliche Unterschiede zeigen. Hinsichtlich der Konstitution scheint es durchwegs so zu sein, daß

schwächere bzw. geschädigte Tiere stärker abdriften
(MEIJERING, 1972a; RUETTIMANN, 1980)

Für die Interpretation der Drift ist auch wichtig, daß Futtermangel zu erhöhtem Abdriften führt (BOHLE, 1978; HILDEBRAND, 1974; HUGHES, 1970; KELLER, 1975; OTTO, 1976), daß von diesem Zusammenhang her also hohe Driftwerte nicht hohe Produktionsraten im Benthos signalisieren.

Die Frage nach dem Verhältnis zwischen den täglich abdriftenden und den auf oder in den Bettsedimenten verbleibenden Makrobenthostieren beschäftigte eine Reihe von Autoren (z.B. BISHOP & HYNES, 1969; ELLIOTT, 1967, 1971b; HEMSEN, 1956; TOWNSEND & HILDREW, 1976; WATERS, 1965, WEICHSELBAUMER, 1984) Die meisten bisher verfügbaren Zahlen über die Relation der Drift zum "sessilen" Teil des Makrozoobenthos als Ganzes oder einer bestimmten Art sind aber aus methodischen Gründen unsicher und deshalb für einen Vergleich schlecht geeignet. Die methodische Unsicherheit ergibt sich aus den hohen Ansprüchen, die an eine wirklich statistisch abgesicherte Quantifizierung von Drift und Zoobenthos zu stellen sind. Hierbei erfordert die Erfassung der Drift nicht nur im Tagesgang sehr häufige Probenentnahmen (ELLIOTT, 1969b, 1970a), sondern auch die Entnahme einer ausreichenden Zahl von Parallelproben (ALLAN & RUSSEK, 1985), sofern es nicht möglich ist, den gesamten Abfluß eines Baches im Driftnetz aufzufangen (WEICHSELBAUMER, 1984) Noch schwieriger ist aber eine wirkliche Quantifizierung des zur gleichen Zeit pro m² Fließgewässer vorhandenen Zoobenthos, weil es die je nach Beschaffenheit der Bettsedimente in mehr oder weniger Tiefe reichende Substratbesiedlung zu berücksichtigen gilt (BRETSCHKO, 1981, 1984, 1985; COLEMAN & HYNES, 1970; GODBOUT & HYNES, 1982; HYNES, 1974; HYNES et al., 1976; MORRIS & BROOKER, 1979; WEICHSELBAUMER, 1984;

WELTON et al., 1981; WILLIAMS & HYNES; 1974)

Aus den Daten von WEICHSELBAUMER (1984) läßt sich errechnen, daß im Piburger Bach am 29. und 30. August 1981 innerhalb von 24 Stunden ziemlich genau dreimal so viel *Baetis*-Larven (vor allem *Baetis alpinus*) abgedriftet sind, als zur gleichen Zeit in der rund 400 m langen Untersuchungsstrecke dieses Quellbaches pro m² Bachfläche lebten. Im Falle des Piburger Baches bedeutet diese Abdrift tatsächlich einen irreversiblen Export an Baetiden, weil der Bach an der untersuchten Stelle in den Piburger See mündet und dort für die Larven keine Möglichkeit zu einer Rückwanderung, wie sie sonst für die Kompensation der Drift eine große Rolle spielt (s. Abschnitt 3.3), besteht.

Katastrophendrift wird vor allem durch Hochwasser oder sonstige Abflußerhöhung ausgelöst (ANDERSON & LEHMKUL, 1968; BAILEY, 1966; EDWARDS & BROOKER, 1982; ELLIOTT, 1969a; HARKER, 1953; HYNES, 1968; LEHMKUHL & ANDERSON, 1972; MACKAY & KALFF, 1973; PEARSON & KRAMER, 1972; SCHWARZ, 1970; THORUP, 1970), wobei KELLER (1975) für *Ecdyonurus venosus* nachweisen konnte, daß hierbei nicht die Trübung, sondern die Substratbewegung der entscheidende Faktor ist, während CIBOROWSKI et al. (1977) für eine andere Ephemeroptere sehr wohl eine Driftauslösung durch Trübstoffführung fanden.

Aber auch plötzliches Nachlassen der Wasserführung kann die Driftdichte erhöhen (CORKUM et al., 1977; WALTON, 1978; WALTON et al., 1977), wobei die bei langsamerer Strömung verschlechterte Sauerstoffversorgung der Tiere der entscheidende Faktor sein dürfte. Daß Sauerstoffmangel Gammariden in artspezifischer Weise zum Aufsuchen stärkerer Strömung zwingt, wurde u.a. von INSTINSKY (1981) und VOBIS (1973) gezeigt. Belege für Katastrophendrift durch Temperatur-

schocks finden sich z.B. bei FEY (1977) und SHERBERGER et al. (1977)

3.3. Mechanismen der Driftkompensation

MÜLLER (1954) hat als erster den Gewässeraufwärtsflug der geschlechtsreifen Stadien wasserlebender Insekten mit der Drift in Zusammenhang gebracht, wobei er aber in der genannten Arbeit die beobachteten Aufwärtsflüge nicht als Kompensation für die Drift, sondern die Drift als Mittel zur Verteilung der Nachkommenschaft der betreffenden Insektenarten sah. Diese Art der Ausbreitung ("Dispersionsdrift", SCHWOERBEL, 1984; STATZNER, 1979) ist für Fließgewässerökosysteme zweifellos wichtig, bedarf aber, weil sie "beabsichtigt" ist, keiner Kompensation im Sinne einer Zurücknahme eines Gebietsverlustes durch flußaufwärts gerichtete Ortsveränderung. Der Aufwärtsflug von Imagines (oder die kriechende Gewässeraufwärtsbewegung bei flugunfähigen Adulten) ist bei dieser Betrachtungsweise nicht Ausgleich, sondern Ausgangspunkt für die Drift, bleibt aber natürlich ein wichtiges Glied des Besiedlungszyklus.

Kompensation für die Abdrift erfolgt auch durch Einwanderung von Tieren aus tieferen Sedimentschichten (vergl. WILLIAMS & HYNES, 1976 sowie die oben zitierte Literatur über die Vertikalverteilung der Bodenfauna in den Bett-sedimenten) sowie durch Eindrift aus dem Oberlauf bzw. aus seitlichen Zuflüssen. Die hierfür wichtigsten Faktoren wurden bereits im vorangegangenen Abschnitt (3.2.) besprochen. Nähere Angaben zur Bedeutung der Eindrift für die Nachlieferung von Zoobenthos finden sich z.B. bei WILLIAMS & HYNES (1976) sowie McLAY (1970)

Auf die relative Bedeutung von kompensierender Aufwärts-

bewegung außerhalb und innerhalb des Gewässers wird in den folgenden Unterkapiteln eingegangen.

3.3.1. Kompensationsflug

Nimmt man die diesbezüglichen Ergebnisse bei KELLER (1975), MADSEN et al. (1973, 1977), MÜLLER (1982) und STATZNER (1979) als Maß für die Bedeutung von Kompensationsflügen im Spektrum artspezifischer Anpassung an das Leben in Fließgewässern, so ergibt sich, daß die fliegende oder kriechende Aufwärtsbewegung adulter Stadien zwar für bestimmte Arten und Milieukonstellationen einen wichtigen Mechanismus zur Erhaltung der Art bzw. ihres Beitrages zum Produktionsgeschehen im betreffenden Gewässer darstellt, innerhalb der sehr artenreichen Makrozoobenthoszönosen aber eher die Ausnahme als die Regel bildet.

Dazu kommt, daß für Arten, die eine Flußaufwärtsverlagerung nur als Imagines kompensieren können, eine "catastrophic drift" in Zeiten, in denen es keine adulten Stadien gibt

z.B. für typische Frühjahrs- oder Sommerflieger eine Taufut (oder Baggerarbeiten im Gewässerbett) im Winter noch mehr zur Katastrophe wird, als für Arten, die derartigen Gebietsverlust durch Aufwärtswanderung innerhalb des Gewässers ausgleichen können. Dies macht es wahrscheinlich, daß viele Arten des Makrozoobenthos die Aufwärtswanderung innerhalb des Gewässers als Anpassungsstrategie bevorzugen, und wenn dies so ist, dann beschränken Aufwanderungshindernisse die Bewegungsmöglichkeiten des Makrozoobenthos in Fließgewässern natürlich erheblich mehr, als wenn der Kompensationsflug den Normalfall darstellen würde.

3.3.2. Aufwärtswanderung innerhalb des Bachbettes

Es gibt überhaupt keinen Zweifel, daß Aufwärtswanderung innerhalb des Gewässerbettes nicht nur für viele Vertreter der ständig im Wasser lebenden Bodenfauna als Ausgleich für Abdrift und Abwärtswanderung eine Rolle spielt z.B. für Gammariden (MEIJERING, 1972a)-, sondern auch für die im Makrozoobenthos meist stark dominierenden Insekten überaus wichtig ist.

Wenn BALL et al. (1963) den mit *Escherichia coli* einem Fließgewässer zugesetzten radioaktiven Phosphor (^{32}P) bereits nach einer Woche 91 m oberhalb der Einbringungsstelle in *Simulium*, *Isoperla* und *Physa* vorfanden, so spricht bereits dies für eine erhebliche Aufwärtswanderung solcher Tiere.

Direkt nachgewiesen wurden Aufwärtswanderungen für eine Reihe von Makrozoobenthosarten in Freilandstudien durch die Anwendung von Fallen (BISHOP & HYNES, 1969; BOURNAUD & THIBAUT, 1973; ELLIOTT, 1971a; HULTIN, 1968; LEHMANN, 1967; MEIJERING, 1972b; MÜLLER, 1966; OTTO, 1971; WILLIAMS & HYNES, 1976) Entsprechende Beobachtungen finden sich aber darüber hinaus bei ELLIOTT (1971a), HARKER (1953), HULTIN (1971), HULTIN et al. (1969), MACAN (1957), NEAVE (1930), NIELSEN (1950), SCHUHMACHER (1970), SVENSSON (1974) und STEHR & BRANSON (1938)

Für *Ecdyonurus venosus* wurde diese Aufwärtswanderung die sich ganz generell vor allem aus dem rheotaktischen Verhalten der meisten Fließwassertiere ergibt von RUETTIMANN (1980) in sehr gewissenhaft durchgeführten Experimenten untersucht. Hierbei hat sich u.a. gezeigt, daß die Aufwärtswanderung zwar von Temperatur, Entwicklungsstadium und individueller Konstitution der Versuchstiere abhängt, daß

aber der tägliche Gebietsgewinn durch Aufwanderung (15 30 cm pro Larve pro Nacht) in der gleichen Größenordnung liegt wie, der Gebietsverlust durch Drift (37,5 100 cm pro Larve pro Nacht), daß also *E. venosus* die Abdrift durch Aufwanderung kompensieren kann, wie schon KELLER (1975) vermutet hatte.

Aus dem Überblick über vorliegende Freiland- und Laborbefunde muß der Schluß gezogen werden, daß in der normalen Populationsdynamik des Makrozoobenthos die Aufwärtswanderung innerhalb des Fließgewässers bzw. die Kompensation der Drift durch Aufwärtswanderung eine wichtige Rolle spielt.

Es ist sogar nachgewiesen, daß der Besiedlungskreislauf eines Fließgewässers entgegengesetzt zu der von MÜLLER (1954, 1982) herausgestellten Weise ablaufen kann, daß also die Imagines die Stromaufwärtswanderung der Larven durch Abwärtsflug "kompensieren" (HAYDEN & CLIFFORD, 1974)

4. Anthropogene Beeinträchtigung von Drift und Aufwärtswanderung

Im Hinblick auf die Vielfalt und Vielzahl von Beeinträchtigungen des Kontinuums von Fließgewässern, die in der wasserwirtschaftlichen Praxis berücksichtigt und hinsichtlich ihrer Vermeidbarkeit überprüft werden sollten, wäre eine breitere Behandlung des Themas wünschenswert, als sie hier möglich ist. Die folgenden Hinweise sollten aber doch ausreichen, den Umfang und die Wichtigkeit dieses Themenkreises zu verstehen.

4.1. Ursachen der Beeinträchtigungen

Zunächst Beeinträchtigungen der Drift:

Als "Driftfallen" wirken generell stehende oder langsam

fließende Gewässer. DENDY (1944) und STATZNER (1979) beschäftigen sich mit dem Schicksal von Fließgewässer-Makrozoobenthos, das in natürliche Seen eindriftet und dort soweit es nicht zurückwandern kann zugrunde geht. Dieses Zugrundegehen erfolgt vor allem deshalb ziemlich rasch, weil rheophile Organismen nicht nur an die Sauerstoffkonzentration des sie umgebenden Wassers hohe Ansprüche stellen, sondern auch auf ein ständiges Hinwegstreichen solchen Wassers über ihren Körper angewiesen sind.

Alle in Fließgewässer eingeschaltete Stillwasserbezirke wirken ab einer bestimmten Größe als Driftfallen, wobei der Falleneffekt nicht alle eindriftenden Organismen in gleicher Weise betrifft, sondern in Abhängigkeit von den spezifischen Eigenschaften und Ansprüchen der betreffenden Tierarten und Entwicklungsstadien selektiv wirkt.

Driftfalleneffekte sind u.a. zu erwarten bei

Laufstauen sowie im Rückstaubereich von Wehren für Wasserausleitungen

Grundseen in Hochwasserrückhaltebecken und Kiesfallen
Aufstauung von Fließgewässern als Fischteiche, als Bauegewässer oder für andere Zwecke
sowie bei vielen Typen von Sandfängen.

Aufwanderungshindernisse sind einerseits alle jene durch natürliche Gegebenheiten oder örtliche Einbauten gebildeten Barrieren in Gewässern, die von aufwärtsstrebendem Makrozoobenthos nicht überstiegen oder im Sedimentlückensystem durchwandert werden können, andererseits aber auch mehr oder weniger lange Gewässerstrecken, die wegen ihrer physikalischen oder chemischen Beschaffenheit nicht passierbar sind.

Stillwasserbezirke sind zusätzlich zur Abriegelung durch die Querbauten, die den Rückstau erzeugen in dem selben Maß, in dem sie als Driftfallen wirken, auch Aufwanderungshindernisse, die Aufwanderung von Makrozoobenthos wird aber durch zahlreiche weitere Gegebenheiten behindert, wie z.B.

Sohlstufen, die das Wasser als Band abstürzen lassen und nicht einmal im Randbereich Aufwanderungswege bieten, wie dies meistens bei der Sohlsicherung an Wildbächen, bei künstlichen Gefällstufen als Kompensation der Laufverkürzung bei Bach- und Flußregulierungen, aber z.B. auch bei bestimmten Typen von Pegelmeßstellen der Fall ist.

Bachverrohrungen unter Weg- und Straßendämmen, soweit sie nicht mit einem rauhen, lückenreichen Sedimentbett versehen werden.

Glatte, mit verfugten Steinplatten, Beton, Holz oder Blech als "Schußrinne" gestaltete Gewässerstrecken. Fischleitern, denen ein lockerer Untergrund mit ununterbrochenem Lückennetz fehlt.

Streckenweise Trockenlegung von Fließgewässern.

Einschlammung der Bettsedimente durch mineralisches Material (Industrieschlamm (MARGREITER-KOWNACKA & PEHOFFER (1982) Feinmaterial aus Kieswäscherei, aus Stauraum- oder Sandfangspülung)).

Unterbrechung des Fließgewässerkontinuums für Reinwasserformen durch stark belastete Bezirke oder für kaltsteno-therme Tiere durch Wärmebelastung.

4.2. Folgen der Beeinträchtigung, Möglichkeiten ihrer Vermeidung

WARD & STANFORD (1983) haben die Situation großer, durch eine Reihe von Stauhaltungen veränderter Flüsse als "serial discontinuity" bezeichnet und damit einen eigenen Begriff für diese charakteristische Art der Störung eines Fließge-

wässer-Kontinuums geschaffen. SCHUHMACHER (1986) sowie DARSCHNIK & SCHUHMACHER (in Druck) gehen einen Schritt weiter und sprechen von "künstlicher Flußalterung", wenn z.B. Mittelgebirgsbäche durch Zwischenschaltung von Fischteichen Eigenschaften annehmen, die einem reiferen, älteren Stadium der typischen Fließgewässerveränderung im Längsverlauf entsprechen. Die Autoren betonen aber auch auffällige Unterschiede zwischen den anthropogen induzierten und den in einem echten Kontinuum ablaufenden Veränderungen (unterhalb von Fischteichen z.B. Verschwinden gewisser rhithraler Lebensformen, erhöhte Autosaprobität und zunehmendes Auftreten von Filtrierern wie beim Übergang zum Potamal, dabei aber Strömungssituation und Substratbeschaffenheit wie im Rhithral) Es ist fraglich, ob der Begriff der Alterung, der an einen naturgemäßen Prozeß denken läßt, in diesen Zusammenhang paßt. Hier wird ja durch die angesprochenen anthropogenen Veränderungen ein Fließgewässerkontinuum mit seinen unzähligen in der Evolution herausgebildeten Facetten gestört und sicherlich nicht durch etwas Besseres ersetzt.

Auch jede Behinderung der Abdrift und/oder Aufwärtswanderung des Makrozoobenthos wird zwar eine geänderte, aber sicherlich keine günstigere, effizientere, den jeweiligen Milieubedingungen und ihren Schwankungen besser angepaßte Biozönose ergeben. Es liegt auf der Hand, daß solche Störung naturgesetzlicher Zusammenhänge ihre Folgen haben muß für das Selbstreinigungsvermögen, für den Fischertrag oder auch "nur" für die Erhaltung ökologisch voll funktionsfähiger Fließgewässer als Teil unseres naturräumlichen Erbes wenn sich die Folgen auch nur bei genauerem Hinsehen nachweisen lassen (vergl. 4.3.) Es ist eine wichtige Aufgabe, diese Folgen im Detail zu prüfen und sie künftig zu vermei-

den, wo immer dies möglich ist. Gewisse Möglichkeiten, die Unterbrechung des Fließgewässerkontinuums zu vermeiden, sind bereits aus zahlreichen oben gegebenen Hinweisen herauslesbar (vgl. auch PECHLANER, 1984 a,b), doch seien folgende Auswege eigens hervorgehoben:

Fließgewässerabtreppungen soweit nicht durch Verzicht auf Laufverkürzungen entbehrlich nicht durch Sohlstufen, sondern durch Sohlrampen (PECHLANER, 1982);
Auflösung von Rundholzschwellen in zwei oder mehrere gegeneinander versetzte Flügel (JUNGWIRTH, 1986), Bau von "aufgelösten Rampensperren" (THENIUS unveröff.) mit mäandrierendem Durchfluß bei niedriger Wasserführung;
Anlage von Umgehungsgerinnen (mit ausreichend tiefgründigen Bettsedimenten und rauhen Ufern) als Überbrückung von Wehren sowie ihres Rückstaubereiches;
Abgabe von Dotationswasser in Entnahmestrecken in einer Weise, daß die Drift aus Sandfängen heil ins Unterwasser gelangt;
Anlage von Schwallenschutzbecken bei Wasserfassungen an geschiebereichen Gebirgsbächen (PECHLANER, 1985);
Prüfung und Gewährleistung der für die Erhaltung der gewässertypischen Biozöosen erforderlichen Restwassermengen (JÄGER, 1985; JÄGER et al., 1985)

Gegen die negative Beurteilung anthropogener Veränderungen an Gewässern könnte ins Treffen geführt werden, daß die meisten derartigen Störungen des Fließgewässerkontinuums auch von Natur aus vorkommen. Ein ganz wesentlicher Unterschied zwischen natürlich vorgegebenen und künstlich bewirkten Modifikationen des Fließgewässerkontinuums besteht aber in der räumlichen und zeitlichen Häufung solcher Veränderungen durch den Menschen. Vergleicht man z.B. die

Länge der natürlichen Fließstrecken der Traun zwischen dem Grundlsee, Hallstätter See, Traunsee und der Mündung in die Donau mit dem, was die Kontinua dieser Teilstrecken durch Wasserkraftnutzung, flußbauliche Maßnahmen und Abwassereinleitungen an zusätzlicher Zerstückelung erfahren haben, so wird schon von der Dichte der Eingriffe her das besondere Maß anthropogener Veränderungen klar. Und nimmt man dazu, daß sich in der Traun oberhalb und unterhalb des Traunsees von Natur aus der Typus eines durch vorgeschaltete Seen geprägten Gebirgsflusses entwickeln und in Abhängigkeit von der Schwankungsbreite meteorologischer und sonstiger naturräumlicher Gegebenheiten einregeln konnte, so wird auch noch der gravierende Unterschied zur zeitlichen Dimension dessen, was sich durch menschliche Eingriffe ergibt, offenkundig.

Oder: Ein von Natur aus kontinuierlich durchflossenes Fließgewässer kann durch streckenweises Versiegen in einem extrem trockenen Herbst, durch außergewöhnliche Lawinenabgänge oder eine Mure vorübergehend unterbrochen sein, aber das tatsächliche Auftreten solcher Katastrophen im natürlichen Ablauf ist kein Grund, sie durch menschliches Zutun zu vervielfachen und zu verstärken, solange es ökologisch schonendere Alternativen hiezu gibt.

4.3. Forschungs- und Entwicklungserfordernisse

Alle Forschungsarbeiten, die unsere Kenntnis über die Vielfalt, regionale Verbreitung und jahreszeitliche Entwicklung des Makrozoobenthos verbessern sowie einen klareren Einblick in die ökologischen Ansprüche der einzelnen Tierarten und über ihre Rolle im ökosystemaren Wirkungsgefüge vermitteln, werden früher oder später auch für die Lösung angewandt-limnologischer Fragen bedeutsam. Vorrangig soll

hier aber zu Studien angeregt werden, deren Aussagen sich in der wasserwirtschaftlichen Praxis rasch umsetzen lassen.

Zwar mußte oben aufgezeigt werden, daß einer statistisch gesicherten Erfassung der gesamten in einer Fließgewässerstrecke lebenden Bodenfauna fast unlösbare methodische Schwierigkeiten entgegenstehen, aber für Teilbereiche der Gewässerbesiedlung sind die methodischen Voraussetzungen für eine detaillierte und reproduzierbare Untersuchung des Makrozoobenthos durchaus gegeben.

Analog dem Vergleich der fischereilichen Auswirkungen verschiedener Verbauungsmaßnahmen anhand des Fischbestandes einer bestimmten Fließstrecke (JUNGWIRTH, 1981; JUNGWIRTH & WINKLER, 1983) lassen sich aus der qualitativen und quantitativen Zusammensetzung des Makrozoobenthos gezielt ausgewählter Teilbiotope gut fundierte Aussagen über die Effekte anthropogener Veränderungen ableiten. Die Untersuchung des Makrozoobenthos vergleichbarer und relativ gut besammlbarer Substrate hat sich bei der Beurteilung des Saprobitätsgrades von Gebirgsbächen sehr bewährt (MARGREITER et al., 1984) Mit der dort genannten Methodik müßte sich beispielsweise auch die qualitative und quantitative Zusammensetzung des Makrozoobenthos eines durch Sohlstufen abgetreppten Gebirgsbaches mit jener, die sich in einer Fließstrecke mit ungestörtem Ausgleichsgefälle oder im Bereich einer Sohlrampe bestimmter Bauart entwickelt hat, aussagekräftig und mit durchaus vertretbarem Aufwand vergleichen lassen. Das Artenspektrum sowie der Anteil der einzelnen Taxa und Entwicklungsstadien am gesamten Makrozoobenthos ausgewählter Bereiche der Bettsedimente wären gute Parameter für die Summationswirkung des zu testenden Eingriffes, ohne daß hierbei die einzelnen Glieder der zu diesem Ergebnis führenden Kausalketten entschlüsselt werden müßten.

Verbesserungen in der Methodik (z.B. schärfere Abgrenzung des besammelten Substrates und vollständigere Verhinderung der Ein- und Ausdrift von Makrozoobenthos während der Probenentnahme durch Einsatz eines zylindrischen Probenentnahmegerätes (RITTER, 1985; SAXL, 1986) anstelle des "Handnetz nach STARMACH"; Prüfung der Vergleichbarkeit des besammelten Substrates anhand von Korngrößenanalysen an denselben Bettsedimenten, aus denen das Makrozoobenthos quantitativ ausgesondert wurde) und der Einsatz adäquater Fachkenntnis und Zeit für die taxonomische Aufgliederung und statistische Bearbeitung des Materials lassen eine objektive und sehr differenzierende Aussage erwarten, durch die sich Verbesserungsmöglichkeiten in der wasserwirtschaftlichen Praxis gut erkennen und überprüfen ließen.

Die Zahl anthropogener Beeinträchtigungen von Fließgewässern (Abschnitt 4.1.), die mit der oben empfohlenen Methode näher untersucht und hinsichtlich ihrer Auswirkungen bewertet werden könnten, ist sehr groß. Aber auch die Vielzahl bestehender Verbesserungsmöglichkeiten (4.2.) ja vor allem diese, weil sie noch mehr den Weg zu einer limnologisch fundierten Wasserbaupraxis ebnen, als das Spezifizieren der Auswirkungen von Wasserbaumethoden, die ohne Bedachtnahme auf gewässerökologische Erfordernisse angewendet worden waren könnte und sollte anhand der Reaktionsweise des Makrozoobenthos überprüft und entsprechend den erzielten Ergebnissen weiterentwickelt werden.

5. Zusammenfassung

Der aus Insektenlarven und anderen wirbellosen Tieren bestehenden Bodenfauna (Makrozoobenthos) kommt im Ökosystem von Gebirgsbächen und -flüssen eine sehr große Bedeutung zu, die Erhaltung naturgemäßer Entwicklungsvoraussetzungen

für diese Organismengruppe ist daher im Interesse der ökologischen Funktionsfähigkeit solcher Fließgewässer wichtig.

Für die Populationsdynamik vieler Makrozoobenthosarten spielen Abdrift und Rückwanderung innerhalb des Gewässerbettes eine bedeutende Rolle, weshalb die Auswirkungen künstlich entstehender Driftfallen und/oder Aufwanderungshindernisse bei anthropogenen Veränderungen an Fließgewässern mehr als bisher berücksichtigt werden müssen und Wege zur Vermeidung derartiger Beeinträchtigungen gesucht und begangen werden sollten.

Anhand einer relativ reichhaltigen Literatur läßt sich zeigen, daß Drift und Aufwärtswanderung in gesetzmäßiger Weise in den Entwicklungsablauf des Fließgewässer-Makrozoobenthos integriert sind, diesbezügliche Verhaltensmuster und Milieuansprüche daher als "ökologische Sachzwänge" in wasserwirtschaftliche Planungen einzubeziehen sind.

Durch eine keineswegs vollständige Aufzählung diesbezüglicher Gegebenheiten wird aufgezeigt, daß die Vielzahl und Häufigkeit wasserbaulicher Maßnahmen und sonstiger Einflüsse auf Gewässer, die einem normalen Funktionieren von Drift und Aufwärtswanderung entgegenstehen, sehr groß ist, daß aber in den meisten Fällen Zerstückelungen des Fließgewässerkontinuums durch sorgfältigere Planung und Ausführung der erforderlichen Maßnahmen vermeidbar wären.

Das methodische Repertoire zur limnologischen Prüfung und differenzierten Beurteilung der Auswirkungen bestimmter wasserbaulicher Maßnahmen bzw. ihrer Modifikationen ist vorhanden. Es sollte sowohl für die Prüfung der ökologischen Auswirkungen bereits ausgeführter Bautypen als auch zur Entwicklung verbesserter Verfahren in der wasserwirtschaftlichen Praxis konsequent eingesetzt werden.

SUMMARY

Traps for drift and barriers for the upward migration of invertebrates in the rhithral zone of running waters

Insect larvae and other invertebrates (macrozoobenthos) are important components of the ecosystems of gravel streams. Adequate living conditions for this group of organisms are therefore essential for the ecological functioning of running waters in the rhithral zone.

Drift and upward migrations within the stream or river bed play a considerable role for the population dynamics of many species of the bottom fauna. The revision of relevant literature clearly shows the general occurrence of respective adaptations. The properties and environmental requirements of macrozoobenthos species, which have evolved within extremely long periods, have to be considered as ecological pre-conditions, when manipulations of running waters are planned or effected by man.

Examples of anthropogenic interruptions of the continuum of running waters by hydro-engineering and other human impact are given, and possibilities for avoiding such damage are presented. It is shown, that in limnology an adequate methodological repertoire would be available for both the checking of ecological effects of traditional measures and the consequent use of macrozoobenthos studies as a background for developing and testing new measures in hydro-engineering.

Literatur

- ALLAN, J.D., RUSSEK, E. (1985) The quantification of Stream drift.- Can.J.Fish.Aquat.Sci. 42, 210-215.
- ANDERSON, N.H., LEHMKUHL, D.M. (1968) Catastrophic drift of insects in a woodland stream.- Ecol 49, 198-206.
- BAILEY, R.G. (1966) Observations on the nature and importance of organic drift in a Devon river.- Hydrobiol 27, 353-367
- BALL, R.C., WOJTALIK, T.A., HOOPER, F.F (1963) Upstream dispersion of radiophosphorus in a Michigan trout stream.- Papers Mich.Acad.Sci. 48, 57-64.
- BISHOP, J.E., HYNES, H.B.N. (1969) Upstream movements of the benthic invertebrates in the Speed River, Ontario.- J Fish Res Board 26, 279-298.
- BOHLE, H.W. (1978): Beziehungen zwischen dem Nahrungsangebot, der Drift und der räumlichen Verteilung bei Larven von *Baetis rhodani* (PCTET) (Ephemeroptera:Baetidae) Arch Hydrobiol Bd.84, 500-525.
- BOURNAUD, M., THIBAUT, M. (1973): La dérive des organismes dans les eaux courantes.- Ann.Hydrobiol. 4, 11-49.
- BREHM, J., MEIJERING, M.P.D. (1982) Fließgewässerkunde. Einführung in die Limnologie der Quellen, Bäche und Flüsse.- Vlg. Quelle & Meyer, Heidelberg.
- BRETSCHKO, G. (1981): Vertical distribution of zoobenthos in an alpine brook of the Ritrodat-Lunz study area.- Verh.int.Ver.Limnol. 21, 873-876.
- (1984) Die Biozönosen der Bett sedimente von Fließgewässern ein Beitrag der Limnologie zur naturnahen Gewässerregulierung.- Wasserwirtschaft-Wasservorsorge (WWK); Hsg. BMLF, Wien
- (1985) Quantitative sampling of the fauna of gravel streams (Project Ritrodat-Lunz) Verh.int.Ver.Limnol. 22, 2049-2052.
- CIBOROWSKI, J.J.H., POINTING, P.J., CORKUM, L.D. (1977) The effect of current velocity and sediment on the drift of the mayfly *Ephemerella subvaria* McDUNNOUGH.- Freshw.Biol. 7, 567-572.
- COLEMAN, M.J., HYNES, H.B.N. (1970) The vertical distribution of the invertebrate fauna in the bed of a stream.- Limnol Oceanogr 15, 31-40.
- CORKUM, L.D., POINTING, P.J., CIBOROWSKI, J.J.H. (1977) The influence of current velocity and substrate on the distribution and drift of two species of mayflies (Ephemeroptera) Can J Zool 55, 1970-1977

- CUMMINS, K.W., MINSHALL, G.W., SEDELL, J.R. et al. (1984): Stream ecosystem theory Verh.int.Ver.Limnol. 22, 1818-1827
- CUSHING, C.E., McINTIRE, C.D., CUMMINS, K.W., et al. (1983) Relationship among physical and biological indices along river continua based on multivariate analyses.- Arch Hydrobiol Bd.98, 317-326.
- DARSCHNIK, S., SCHUHMACHER, H. (in Druck) Forellenteichanlagen als Ursache für eine künstliche Bachalterung.- Arch Hydrobiol.
- DENDY, J.S. (1944) The fate of animals in stream drift when carried into lakes.- Ecol Monogr 14, 333-357
- EDWARDS, R.W., BROOKER, M.P. (1982) The ecology of the Wye.- Monogr Biol 50, 1-164.
- ELLIOTT, J.M. (1967) Invertebrate drift in a Dartmoor stream.- Arch Hydrobiol Bd.63, 202-237
- (1969a) Life history and biology of *Senicostoma personatum* (SPENCE) (Trichoptera).- Oikos 20, 110-118.
- (1969b) Diel periodicity in invertebrate drift and the effect of different sampling periods.- Oikos 20, 524-528.
- (1970a) Methods of sampling invertebrate drift in running water.- Ann.Limnol. 6, 133-159
- (1970b): The diel activity patterns of caddis larvae.- J Zool Res 160, 279-290.
- (1971a): Upstream movements of benthic invertebrates in a Lake District stream.- J anim Ecol 40, 235-252.
- (1971b): The distance travelled by drifting invertebrates in a Lake District stream.- Oecologia 6, 350-379
- ELLIOTT, J.M., MINSHALL, G.W. (1968): The invertebrate drift of the River Duddon, English Lake District.- Oikos 19, 39-52.
- FEY, J. (1977) Die Aufheizung eines Mittelgebirgsflusses und ihre Auswirkungen auf die Zoozönose - dargestellt an der Lenne (Sauerland) Arch Hydrobiol 53, 307-363.
- GODBOUT, L., HYNES, H.B.N. (1982) The three dimensional distribution of the fauna in a single riffle in a stream in Ontario.- Hydrobiol 97, 87-96.

- HARKER, J.E. (1953) An investigation of the distribution of the mayfly fauna of a Lancashire stream.- J anim Ecol 22, 1-13.
- HAYDEN, W., CLIFFORD, H.F. (1974): Seasonal movement of the mayfly *Leptophlebia cupida* (SAY) in a brown-water stream in Alberta, Canada.- Am Midl Natur 91, 90-102.
- HEMSEN, J. (1956) Die organismische Drift in Fließgewässern.- Österreichs Fischerei 9. Jg. 81-83.
- HILDEBRAND, S.G. (1974) The relation of drift to benthos density and food level in an artificial stream.- Limnol Oceanogr Vol.19, 951-957
- HUGHES, D.A. (1970) Some factors affecting drift and upstream movements of *Gammarus pulex* Ecol 51, 301-305.
- HULTIN, L. (1968) A method of trapping freshwater Amphipoda migration upstream.- Oikos 19, 400-402.
- HULTIN, L. (1971): Stromauf-Wanderung von *Gammarus pulex* in einem südschwedischen Fließgewässer.- Oikos 22, 329-347
- HULTIN, L., SVENSSÖN, B., ULFSTRAND, S. (1969) Upstream movements of insects in a South Swedish small stream.- Oikos 20, 553-557
- HYNES, H.N.B. (1968) Further studies on the invertebrate fauna of a Welsh mountain stream.- Arch Hydrobiol Bd.65, 360-379
- (1970) The ecology of running waters.- Liverpool Univ.Press.
- (1974) Further studies on the distribution of stream animals within the substratum.- Limnol Oceanogr 19, 92-99
- HYNES, H.B.N., WILLIAMS, D.D., WILLIAMS, N.E. (1976) Distribution of the benthos within the substratum of a Welsh mountain stream.- Oikos 27, 307-310.
- INSTINSKY, T. (1981) Zur Bindung von *Gammarus fossarum* KOCH, 1835 (Crustacea, Amphipoda) an den Umweltfaktor Strömung.- Verh.Ges.Ökol. 10, 569-573.
- JÄGER, P. (1985) Erfahrungen bei der Beurteilung der Restwasserführung von Ausleitungsstrecken im Lande Salzburg.- Arch Hydrobiol Suppl. 68, 219-248.
- JÄGER, P., KAWECKA, B., MARGREITER-KOWNACKA, M. (1985) Zur Methodik der Untersuchungen der Auswirkungen des Wasserentzuges in Restwasserstrecken auf die Benthosbiozönosen (Fallbeispiel Radurschlbach) Öst Wasserw 37. Jg., 190-202.

- JUNGWIRTH, M. (1981) Auswirkungen von Fließgewässerregulierungen auf Fischbestände am Beispiel zweier Vor-alpenflüsse und eines Gebirgsbaches.- Wasserwirtschaft-Wasservorsorge (WWK); Hsg. BMLF Wien.
- (1986): Lauf- und Ausleitungskraftwerke aus hydrobiologischer Sicht.- In: Naturnahe Gestaltung von Stauhaltungen (Hsg.: Kemmerling, W.); Landschaftswasserbau Bd.7, 71-96, Schr. d. Institutes für Wassergüte und Landschaftswasserbau d. Techn. Univ. Wien.
- JUNGWIRTH, M., WINKLER, H. (1983): Die Bedeutung der Flußbettstruktur für Fischgemeinschaften.- Öst Wasserw 35. Jg., 229-234.
- KELLER, A. (1975): Die Drift und ihre ökologische Bedeutung. Experimentelle Untersuchung an *Ecdyonurus venosus* (FABR.) in einem Fließwassermodell.- Schweiz Z Hydrol Vol.37, 294-331.
- LANGE, G., LECHER, K. (1986) Gewässerregelung, Gewässerpflege: Naturnaher Ausbau und Unterhaltung von Fließgewässern.- Vlg. P. Parey, Hamburg/Berlin.
- LEHMANN, U. (1967) Drift und Populationsdynamik von *Gammarus pulex fossarum* (KOCH).- ZMOe 60, 227-274.
- (1972): Tagesperiodisches Verhalten und Habitatswechsel der Larven von *Potamophylax luctuosus* (Trichoptera) Oecologia 9, 265-278.
- LEHMKUHL, D.M., ANDERSON, N.H. (1972) Microdistribution and density as factors affecting the downstream drift of mayflies.- Ecol 53, 661-667
- LIEPOLT, R. (1970) Gewässer als lebende Organismen.- In: Naturnaher Wasserbau, 8-9; Hsg. Amt d. Oö LR, Linz.
- (1976) Hydrobiologie und Fischereiwirtschaft im Dienste des Gewässerschutzes.- In: Umweltprobleme aus der Sicht der Bodenkultur (Hsg. Franz, H.), 95-102, Univ. f. Bodenkultur, Wien.
- MACAN, T.T. (1957) The life histories and migrations of the Ephemeroptera in a stony stream.- Trans Soc Brit Ent 12, 129-156.
- MACKAY, R.J., KALFF, J. (1973) Ecology of two related species of caddis fly larvae in the organic substrates of a woodland stream.- Ecol 54, 499-511
- MADSEN, B.L., BENGTON, J., BUTZ, I. (1973) Observations on upstream migration by imagines of some Plecoptera and Ephemeroptera.- Limnol Oceanogr 18, 678-681.
- (1977) Upstream movements by some Ephemeroptera species.- Arch Hydrobiol Bd.81, 119-127

- McLAY, C. (1970) A theory concerning the distance travelled by animals entering the drift of a stream.- J Fish Res Board 27, 359-370.
- MAITLAND, P.S. (1978) Biology of fresh waters.- Blakie, Glasgow/London.
- MARGREITER-KOWNACKA, M., PEHOFER, H.E. (1982) Die Auswirkungen von Nutzwasserentzug auf das Makrozoobenthos dreier Gebirgsbäche in den Zentralalpen Tirols (Österreich) Ber.nat.-med.Ver.Innsbruck 69, 29-51.
- MARGREITER-KOWNACKA, M., PECHLANER, R., RITTER, H. et al. (1984) Die Bodenfauna als Indikator für den Saprobitätsgrad von Fließgewässern in Tirol.- Ber.nat.-med.Ver.Innsbruck 71, 119-135.
- MEIJERING, M.P.D. (1972a) Experimentelle Untersuchungen zur Drift und Aufwanderung von Gammariden in Fließgewässern.- Arch Hydrobiol Bd.70, 133-205.
- (1972b) Zur Methodik der Driftmessung im Rahmen produktionsbiologischer Untersuchungen in Fließgewässern.- Verh Dt Zool Ges 65, 69-73.
- MINCKLEY, W.L. (1964) Upstream movements of *Gammarus* (Amphipoda) in Doe Run, Meade County, Kentucky.- Ecol 45, 195-197
- MINSHALL, G.W., PETERSEN, R.C., CUMMINS, K.W. et al. (1983) Interbiome comparison of stream ecosystem dynamics.- Ecol Monogr 53, 1-25.
- MORRIS, D.L., BROOKER, M.P. (1979): The vertical distribution of macroinvertebrates in the substratum of the upper reaches of the River Wye, Wales.- Freshw. Biol. 9, 573-583.
- MOSS, B. (1980): Ecology of fresh waters.- Blackwell Sci. Publ., Oxford et al.
- MÜLLER, K. (1954): Die Drift in fließenden Gewässern.- Arch Hydrobiol Bd.49, 539-545.
- (1966): Die Tagesperiodik von Fließgewässerorganismen.- ZMOe 56, 93-142.
- (1970) Tages- und Jahresperiodik der Drift in Fließgewässern in verschiedenen geographischen Breiten.- Oikos, Suppl. 13, 21-44.
- (1974) Stream drift as a chronobiological phenomenon in running water ecosystems.- Ann.Rev.Ecol.System. 5, 309-323.

- MÜLLER, K. (1982) The colonization cycle of freshwater insects.- *Oecologia* 52, 202-207
- NEAVE, F. (1930): Migratory habits of the mayfly *Blasturus cupidus* SAY.- *Ecol* 11, 568-576.
- NIELSEN, A. (1950): The torrential invertebrate fauna.- *Oikos* 2, 176-196.
- ÖSTERR. WASSERWIRTSCHAFTSVERBAND (198) Leitfaden für den natur- und landschaftsbezogenen Schutzwasserbau an Fließgewässern.- ÖWWV-Regelblatt 301.
- OTTO, C. (1971) Growth and population movement of *Potamophylax cingulatus* (Trichoptera) larvae in a South Swedish stream.- *Oikos* 22, 292-301.
- (1976) Factors affecting the drift of *Potamophylax cingulatus* (Trichoptera) larvae.- *Oikos* 27, 93-100.
- PEARSON, W. D., KRAMER, R. H. (1972): Drift and production of two aquatic insects in a mountain stream.- *Ecol Monogr* 42, 365-385.
- PECHLANER, R. (1982) Limnologie und naturnaher Schutzwasserbau.- *Vjsch. Naturforsch. Ges. Zürich* 127, 319-336.
- (1984a) Natur- und landschaftsbezogener Gewässerausbau aus der Sicht des Limnologen und der Fischerei.- "Wasser-Gesetze"- *Österr. Ges. Natur- u. Umweltschutz* 17, 61-77
- (1984b) Auswirkungen von Lauf- und Speicherkraftwerken auf die Ökologie und den Fischertrag von Gebirgsgewässern.- "Wasser-Gesetze" *Österr. Ges. Natur- u. Umweltschutz* 17, 191-209.
- (1985) Kriterien für umweltschonende Wasserkraftnutzung aus der Sicht des Gewässerökologen.- Fachtagung "Alpen-Fisch '85" (Kongreßhaus Innsbruck), 77-101.
- REISEN, W. K., PRINS, R. (1972): Some ecological relationships of the invertebrate drift in Praters Creek, Pickens County, South Carolina.- *Ecol* 53, 876-884.
- RITTER, H. (1985) Die Ephemeropteren des Stocktalbaches (Kühtal, Tirol) *Diss. Abt. Limnol. Innsbruck* 20.
- RUETTIMANN, M. (1980) Autökologische Untersuchungen der Eintagsfliegenlarve *Ecdyonurus venosus* (FABR.) (Ephemeroptera) unter besonderer Berücksichtigung der Aufwanderung.- *Diss. ETH Zürich Nr. 6510*.
- SAXL, R. (1986): Die Chironomiden des Stocktalbaches (Kühtal, Tirol) *Diss. Abt. Limnol. Innsbruck* 22.

- SCHUHMACHER, H. (1970): Untersuchungen zur Taxonomie, Biologie und Ökologie einiger Köcherfliegenarten der Gattung *Hydropsyche* PICT. (Insecta, Trichoptera) Int. Rev. ges. Hydrobiol. Vol. 55, 511-557
- SCHUHMACHER, H. (1986) "Künstliche Bachalterung" - eine konzeptuelle Charakterisierung anthropogener Veränderungen von Mittelgebirgsbächen.- Verh Dt Zool Ges (in Druck)
- SCHWARZ, P (1970) Autökologische Untersuchungen zum Lebenszyklus von *Setipalpia*-Arten (Plecoptera) Arch Hydrobiol Bd. 67, 103-172.
- SCHWOERBEL, J. (1984): Einführung in die Limnologie. 5. neu bearb. u. erw. Auflage.- Vlg. G. Fischer, Stuttgart.
- SHERBERGER, F. F., BENFIELD, E. F., DICKSON, K. L., et al. (1977) Effects of thermal shocks on drifting aquatic insects: a laboratory simulation.- J Fish Res Board 34, 529-536.
- STATZNER, B. (1979): Der Obere und Untere Schierenseebach (Schleswig-Holstein) Strukturen und Funktionen in zwei norddeutschen See-Ausfluß-Systemen, unter besonderer Berücksichtigung der Makroinvertebraten.- Diss. Univ. Kiel.
- STEHR, W. C., BRANSON, J. W. (1938) An ecological study of an intermittent stream.- Ecol 19, 294-310.
- STEMBERGER, B. (1976): Der Jahresgang der Organismendrift im Piburger Bach (Ötztal, Tirol) Hausarb. Univ. Innsbruck.
- SVENSSON, B. W. (1974): Population movements of adult Trichoptera at a South Swedish stream.- Oikos 25, 157-175.
- TARMANN, M. (1976): Der Tagesgang der Organismendrift im Piburger Bach (Ötztal, Tirol) Hausarb. Univ. Innsbruck.
- THORUP, J. (1970): The influence of a short-termed flood on a springbrook community Arch Hydrobiol Bd. 66, 447-457
- TOWNSEND, C. R., HILDREW, A. G. (1976): Field experiments on the drifting, colonization and continuous redistribution on stream benthos.- J anim Ecol 45, 759-772.
- VANNOTE, R. L., MINSHALL, G. W., CUMMINS, K. W. et al. (1980) The river continuum concept.- Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37, 130-137

- VOBIS, H. (1973) Rheotaktisches Verhalten einiger *Gammarus*-Arten bei verschiedenem Sauerstoffgehalt des Wassers.- Helv Wiss MU 25, 495-508.
- WALTON, O.E. jr. (1978) Substrate attachment by drifting aquatic insect larvae.- Ecol 59, 1023-1030.
- WALTON, O.E. jr., REICE, S.R., ANDREWS, R.W. (1977) The effects of density, sediment particle size and velocity on drift of *Acroneuria abnormis* (Plecoptera) Oikos 28, 291-298.
- WARD, J.V., STANFORD, J.A. (1983): The serial discontinuity concept of lotic ecosystems.- In: Dynamics of lotic ecosystems (eds. Fontaine, T.D. III & Bartell, S.M.), 29-42 (Ann. Arbor. Sci)
- WATERS, T. F. (1961) Standing crop and drift of stream bottom organisms.- Ecol 42, 532-537
- (1965) Interpretation of invertebrate drift in streams.- Ecol 46, 327-334.
- (1972) The drift of stream insects.- Ann Rev Ent 17, 253-272.
- WEICHELBAUMER, P. (1984): Die Populationsdynamik von *Baetis alpinus* (PCTET) und anderer Baetidae (Ephemeroptera) in einem kleinen Mittelgebirgsbach (Piburger Bach, Tirol) Diss. Abt. Limnol. Innsbruck 19.
- WELTON, J.A., LADLE, M., BASS, J.A.B., et al. (1981): Invertebrate sampling in the substratum of an experimental recirculating stream.- Int. Rev. ges. Hydrobiol. Vol. 66, 407-414.
- WENINGER, G. (1968): Vergleichende Drift-Untersuchungen an niederösterreichischen Fließgewässern (Flysch-, Gneis- und Kalkformation) Schweiz Z Hydrol Vol. 30, 138-185.
- WILLIAMS, D.D., HYNES, H.B.N. (1974) The occurrence of benthos deep in the substratum of a stream.- Freshw. Biol. 4, 233-256.
- (1976) The recolonization mechanisms of stream benthos.- Oikos 27, 265-272.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Wasser und Abwasser](#)

Jahr/Year: 1986

Band/Volume: [1986](#)

Autor(en)/Author(s): Pechlaner Roland

Artikel/Article: ["Driftfallen" und Hindernisse für die Aufwärtswanderung von wirbellosen Tieren in Rhithralen Fließgewässern. 431-463](#)