

BERICHTE

der Limnologischen Flußstation Freudenthal

Außenstelle der Hydrobiologischen Anstalt

der Max-Planck-Gesellschaft

VII

1956

Inhaltsverzeichnis

MÜLLER, Karl	Das produktionsbiologische Zusammenspiel zwischen See und Fluß	1
FITTKAU, Ernst Josef	Heterotanytarsus brundini n. spec. Chironomidenstudien V	9
STAVE, Ursula	Wuchszonen auf wasserumströmtem Gestein	19
JANNASCH, Holger W.	Vergleichende bakteriologische Untersuchung der Adsorptionswirkung des Nil-Treibschlammes	21
SABANEFF, Peter	Über das Zooplankton der Weser	28
SCHMITZ, Wolfgang	Der Mineralgehalt der Oberflächengewässer des Fulda-Eder-Flußgebietes (Erste regionale Übersicht)	43

Das produktionsbiologische Zusammenspiel zwischen See und Fluß

von Karl Müller, z. Z. Kalludden, Schweden

In der Literatur der Limnologie fließender Gewässer wurde die Frage der Wechselbeziehungen zwischen See und Fluß bisher nur wenig behandelt. WOLTERECK (1908) deutet erstmalig das Problem an, daß aus einem Seeausfluß Plankton in den Fluß abgetrieben wird. In seinen Untersuchungen an den Lunzer Seen kam er aber zu von unseren Ergebnissen abweichenden Resultaten wenn er feststellt: „Es sind eigentlich nur pflanzliche Organismen, welche auf diese Weise regelmäßig dem See entführt werden, während fast das ganze Zooplankton im See zurückbleibt.“ KNÖPPS (1952) grundlegende Arbeit über einen Teich und dessen Ausflußzone kann als Ausgangspunkt weiterer Untersuchungen angesehen werden. Unabhängig hiervon hatten T. BORGH (1927) und PH. WOLFF (1948) auf dieses Problem hingewiesen. Erstmals machte GEISLER (1953) den Versuch, das aus einem See austretende Plankton quantitativ zu ermitteln. Er konnte dabei an Hand einer Serie von Seeausflüssen ostholsteinischer Seen nachweisen, daß recht beträchtliche Mengen Zooplanktons in unterhalb der Seen liegende Bach- und Flußabschnitte eingeschwemmt werden. Die vorliegende Untersuchung hat sich darüberhinaus zur Aufgabe gesetzt, die Besiedlungsverhältnisse unterhalb eines Sees zu untersuchen, sie mit den Zuflüssen zu vergleichen und zu untersuchen, welche Mengen organischen Materials durch den See in die unterhalb desselben liegenden Stromschnellen getragen wird.

Das hier behandelte Beispiel ist der Teil einer umfassenden Untersuchung in verschiedenen schwedischen Flußsystemen. Wenn hierbei auch nur das Spektrum eines Tages mitgeteilt wird (21. 9. 1955), so ist es meiner Ansicht nach doch möglich, das Grundsätzliche eines Prozesses zu zeigen, der produktionsbiologisch für die skandinavischen Fließgewässer oft von entscheidender Bedeutung ist. Er hat darüberhinaus sicherlich für parallel liegende Bedingungen (z. B. Alpenvorlandsseen) eine gleichermaßen wesentliche Bedeutung.

Ein Blick auf die Karte der skandinavischen Halbinsel zeigt, daß dem Urgebirge vorgelagert eine Serie von Seen liegt, die von den Hauptströmen (Älvas) durchflossen werden. Auch das vorgelagerte durch quartäre Sedimente gebildete ausgedehnte Waldgebiet, weist eine Vielzahl von meist humosen Seen auf, die Ursprungsseen von Nebenflüssen sind oder die von Flüssen oder Bächen durchflossen werden. In weit höheren Maße als in Mitteleuropa

spielt also hier der Einfluß der Seen auf die Stromschnellen eine Rolle. Dies geht deutlich aus einer Zusammenstellung der Seeflächen innerhalb einiger Hauptströme Nordschwedens hervor:

Lule Älv	1599,1 km ²
Ume Älv	1713,8 km ²
Ångerman Älv	2346,8 km ²
Indals Älv	2271,4 km ²

Das Untersuchungsgebiet.

Es soll im nachfolgenden am Beispiel des Sees Änn das typische des Wechselspieles See — Fluß dargestellt werden. Der See hat eine Fläche von 59,1 km², er liegt in 525,3 m über NN im Flußgebiet des oberen Indal Älv, in der schwedischen Provinz Jämtland. Seine Hauptzuflüsse sind die Flüsse Handölån, Enaälven, Rekån, Järpån und der westl. und östliche Bunnrån. (Siehe Abb.: 1)

Die beiden Hauptzuflüsse, in deren Umlauf wir unsere Untersuchungspunkte 1 und 2 legten, entbehren größerer Seen in ihrem Oberlauf. Der Handölån ist ein typischer Gebirgsfluß mit langausgedehnten Stromschnellen und einem reinen *Salmo trutta*-Bestand. Den gleichen Typus weist der Enaälven auf, nur in seinem unteren Abschnitt durchläuft er ein ausgedehntes Sumpfgebiet, was für diesen Bereich und die Mündungszone ein mehr humoses Wasser bedingt.

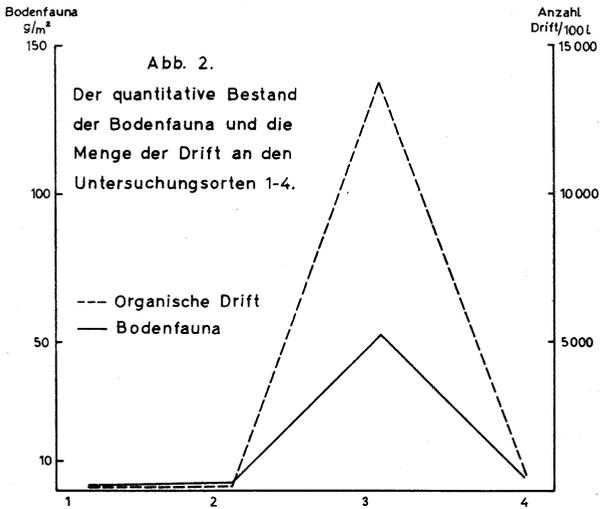
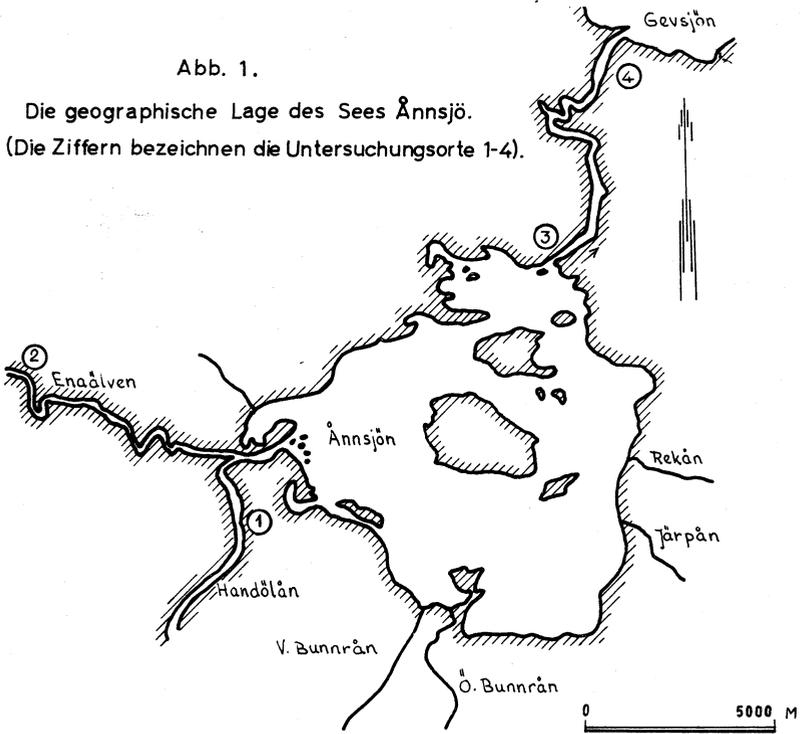
Im Punkte 3 fließt der hier als Äre — Älv bezeichnete Fluß aus dem See, durchfließt einen 7-8 km langen Stromschnellenbereich, um dann unterhalb des Untersuchungsortes 4 in den Gevsjö einzumünden.

Methodik.

An allen 4 Punkten wurde die Bodenfauna quantitativ, nach Zahl und Naßgewicht bestimmt (Vergl. MÜLLER 1953 p.95). An den Orten der Entnahme der Bodenproben wurde gleichzeitig quantitativ die im Fluß treibende organische Drift ermittelt. Hierzu benutzten wir eine besondere Fangkonstruktion, die in ihren technischen Einzelheiten näher bei MÜLLER (1956) beschrieben ist. Kurz zusammengefaßt dargestellt, funktioniert dies Gerät wie folgt: Im Eingang eines 2,5 m langen Planktonnetzes ist ein Propeller eingebaut, der seinerseits mit einem mechanischen Rechenwerk gekoppelt ist. Die das Netz passierende Wassermenge, wird so mit der Anzahl der Propellerumdrehungen registriert. Die in der Meßzeit gesammelte im Wasser treibende Substanz sammelt sich in einem Leichtmetalltopf am Ende des Netzes. Unsere hier mitgeteilten Resultate beziehen sich also auf die im Netz angegriffene organische Substanz, bezogen auf die Ablesung am Rechenwerk. Um vergleichbare Werte zu haben, wurden alle Resultate auf Drift per 100 l berechnet.

Abb. 1.

Die geographische Lage des Sees Ännsjö.
 (Die Ziffern bezeichnen die Untersuchungsorte 1-4).



Der qualitative und quantitative Bestand der Bodenfauna in den Zu- und Abflüssen des Sees Änn.

Ort	Ephemeroptera	Plecoptera	Gewicht g/m ²			Mollusca	Oligochaeta
			Trichoptera	Chironom.			
1	0,99	0,44	0,22	0,11	—	0,11	
2	0,72	0,06	1,43	0,26	0,20	—	
3	0,72	1,40	49,00	0,60	0,80	,—	
4	1,32	0,12	2,40	0,30	—	—	

Hieraus ergeben sich folgende Gesamtbesiedlungsdichten:

	Ort	Gewicht der Bodenfauna g/m ²
	Handölån (1)	1,76
	Enaälv (2)	2,67
	Åre Älv (3)	52,50
	Åre Älv (4)	4,14

Der Vergleich der einzelnen Untersuchungsorte zeigt als markantesten Unterschied die außerordentlich hohe Besiedlungsdichte unterhalb des Ausflusses aus dem See Änn. Die Masse der hier angetroffenen Besiedler sind Trichopterenlarven der Gattung *Hydropsyche*. Diese Larven wurden mit Ausnahme des Punktes 1 an allen Orten angetroffen. Im Handölån waren die Trichopteren durch die räuberische Form *Rhyacophila* vertreten.

Die außerordentlich starke Differenz in den Besiedlungsdichten, die sich besonders bei den Trichopterenlarven zeigt und die auch bei anderen Tiergruppen, so den Plecopteren, Chironomiden und Mollusken zu Ausdruck kommt, muß ihre Ursache darin haben, daß die Lebensbedingungen für diese Arten an den verschiedenen Beobachtungspunkten verschieden sind. Verfolgen wir den markantesten Unterschied bei den Trichopterenlarven, so zeigt das völlige Fehlen der *Hydropsyche* im Handölån, daß hier die ökologische Nische des Tieres fehlt; sie findet sich aber in den Punkten 2 und 4 und ist in 3 gleichsam „überkompensiert“. Bekanntlich ist *Hydropsyche* eine Larvenform, die Fangnetze in die Strömung baut und so das vorbeiströmende Wasser filtriert. Untersuchungen des Mageninhaltes dieser Larve zeigen weiter (MÜLLER 1956), daß die Larve fast ausschließlich von Phyto- und Zooplakton reinen Seencharakters lebt. Es muß also ein Zusammenhang zwischen Besiedlungsdichte und Nahrungszufuhr bestehen, der den hohen Tierbestand in 3 bedingt. Einen Hinweis hierzu geben uns die quantitativen Untersuchungen über die organische Drift an den einzelnen Punkten.

Untersuchungen über den qualitativen und quantitativen Umfang der Drift an den einzelnen Beobachtungspunkten.

	1	2	3	4
Organische Drift	Anzahl Organismen in 100 l Wasser			
Cladoceren	40,0	35,0	2920,0	180,0
Copepoden	32,5	35,0	4795,0	135,0
Nauplii	17,5	—	6155,0	247,5
Chironomiden L.	95,0	155,0	95,0	—
Ephemeropteren L.	20,0	15,0	—	—
Plecopteren L.	20,0	10,0	—	—
Trichopteren L.	—	5,0	—	—
Atherix L.	2,5	—	—	—
Summe:	227,5	255,0	13965,0	562,5

Zahlenmäßig nicht erfaßt wurden Algen und Rotatorien. Diatomeen waren bei 3 massenhaft, desgleichen Rotatorien der Gattungen *Notholca* und *Keratella*. Sie waren in 4 noch zahlreich anzutreffen, fehlten ganz oder waren selten in 1 und 2.

Der Vergleich der Besiedlungsdichten und der Bodenfauna an den verschiedenen Untersuchungspunkten mit der an diesen Orten am Untersuchungstage (21. 9. 1955) angetroffenen Drift (ABB. : 2) spiegelt deutlich den Einfluß des aus dem See in den Fluß einströmenden organischen Materials und zeigt andererseits in den niedrigen Besiedlungszahlen der Flüsse Handölån und Enaälv, daß mit dem Fehlen der organischen Drift auch die Besiedlungszahlen im Benthos deutlich vermindert sind und daß Tiergruppen wie die netzbauenden Trichopteren ganz ausgeschaltet werden können. Dies obwohl z. B. im Handölån *Hydropsyche* zweifellos die physiographischen Voraussetzungen zur Kolonisation hat. Anders ausgedrückt: Qualität und Quantität der organischen Drift erweitern Umfang und Anzahl ökologischer Nischen eines Fließgewässers.

Die Tabelle der Werte der organischen Drift zeigt weiterhin deutliche Unterschiede in der qualitativen Zusammensetzung. Die Drift in den Zuflüssen wird in ihrer Masse bestimmt durch Insektenlarven. Cladoceren und Copepoden finden sich in geringerer Anzahl, sie kommen aus kleineren Seen des Einzugsgebietes oder aus lenitischen Bereichen des Flusses. Hier zeigt sich in dem Überwiegen von Insektenlarven eine Drift des Besiedlungskreislaufes (MÜLLER 1954), es handelt sich also um reine Fließwasserformen, die hier Wanderungen mit der Strömung des Gewässers ausführen. Diese Komponente fehlt unterhalb des Ånnsjö, hier bestimmen reine Seenformen das Bild wovon die Nische der passiven Ernährer (*Hydropsyche*) im Fluß entscheidend beeinflußt wird.

Interessant wird der Vergleich, wenn wir die Besiedlungsdichten nur der Tiergruppen an den einzelnen Beobachtungsorten addieren, die nicht von der organischen Drift abhängig sind.

Dabei ergibt sich für die einzelnen Beobachtungspunkte:

Handölan (1)	1,76 g/m ²
Enaälv (2)	1,24 g/m ²
Äre Älv (3)	3,20 g/m ²
Äre Älv (4)	1,74 g/m ²

Berücksichtigen wir, daß nicht nur für die ausschließlich „passiven Ernährer“ die Lebensbedingungen unterhalb des Ännsjö stimuliert sind, so für die algenfressenden Plecopterenlarven, die hier deutlich höhere Besiedlungswerte aufweisen als an den Vergleichspunkten, so differieren die Besiedlungsdichten nur geringfügig. D. h. die an den einzelnen Beobachtungspunkten gegebene autarke Produktion in den verschiedenen Fließgewässern, die geographisch sehr eng beieinander liegen, schwankt zwischen 1,24 g/m² und ca. 2 g/m² für die Bodenfauna. Sie wird im Mittel bei 1,5 — 1,7 g/m² für den hier behandelten Bereich liegen. Diese Beobachtungen zeigen zweierlei:

1. Die Zuführung nicht im Fluß gebildeter organischer Substanz (allochthoner Substanz) ist entscheidend für die Menge an einem Orte gebildeter Bodenfauna.
2. Es ist ein klarer Zusammenhang zwischen der Menge zugeführter organischer Nahrungsstoffe und der qualitativen und quantitativen Zusammensetzung der Bodenfauna zu erkennen.

Diese Zusammenhänge mathematisch zu erfassen, ist bei unserem bisherigen Wissen noch nicht möglich. Wie unsere vergleichenden Untersuchungen in verschiedenen Stromsystemen Nordschwedens zeigen (MÜLLER 1956), variieren die Werte der Besiedlungsdichten unterhalb von Seen sehr stark, liegen aber immer für den einzelnen Fluß gesehen unterhalb eines Sees am höchsten.

Mit dem wachsenden Abstand von dem See nimmt die Besiedlungsdichte naturgemäß ab, da der Nahrungsstrom der organischen Drift durch die Filtration allmählich vermindert wird. Unser Beispiel zeigt, daß wir in 4 zwar noch einen Bodenfauna-Bestand haben, der über dem von 1 und 2 liegt, der aber gegenüber 3 merkbar verringert ist. Dies ist verständlich, wenn wir die am Seeausfluß bei 3 angetroffenen filtrierenden Organismen auf die Fläche eines Hektars berechnen. An filtrierenden Organismen fanden wir hier bei unserer Untersuchung am 21. 9. 1955 auf einer Fläche von 1000 cm²:

524	Larven von <i>Hydropsyche spec.</i>
6	<i>Pisidium spec.</i>

Dies entspricht berechnet auf einen ha:

52,4 Millionen	<i>Hydropsyche</i> -Larven
600 000	<i>Pisidium spec.</i>

Verschiedene Messungen der Eingangsöffnungen einer *Hydropsyche*-Fangapparatur ergaben ein Mittel von ca. 0,5 cm². Dies bedeutet, daß wir bei dem angetroffenen Wert von 52,4 Mill. Organismen pro Hektar allein 2620 m² filtrierender Fläche haben. Das hierbei ein starker Verbrauch der Drift erfolgen muß, ist selbstverständlich. Daß dennoch beträchtliche Mengen über lange Strecken transportiert werden, zeigen die Befunde von 4, wo wir in vermin-

dertem Umfang ja eine fast gleiche Zusammensetzung der Drift konstatieren konnten wie in 3.

Wenn hier im wesentlichen nur der Einfluß der Drift auf die Zusammensetzung der Bodenfauna behandelt wurde und so ihre sekundäre Wirkung für die Fischproduktion angezeigt wurde, so dient sie doch auch direkt den Fischen als Nahrung. Vom Verfasser (MÜLLER 1955) konnte dies für *Salmo trutta* in dem in Schwedisch-Lappland gelegenen Lule Älv unterhalb des Sees Vaikijaure nachgewiesen werden (l. c. p. 156-157). NILSON (1956) konnte das gleiche in Stromschnellen unterhalb des Sees Rensjön feststellen.

Ich vertrete die Ansicht, daß die zu aktiver Ernährung übergehenden Fischlarven gerade auf diese kleinen Nahrungspartikel in einem Fluß angewiesen sind und der Drift somit eine Schlüsselstellung für die Entwicklung der Salmoniden zukommt.

Unbeantwortet muß hier die Frage bleiben, mit welcher Schnelligkeit die am Ausfluß des Ännsjöes festgestellte dichte Benthosbesiedlung abnimmt. Im Punkte 4 ist zwar die gleiche Biozönose gegeben wie in 3, der Einfluß des Sees ist aber stark abgeschwächt (die Besiedlungsdichte entspricht nur $\frac{1}{12}$ der der unmittelbaren Ausflußzone, die Drift nur $\frac{1}{24}$ der am Untersuchungstage Ännsjöauslauf festgestellten). Verschiedene andere Untersuchungen bestärken mich in der Ansicht, daß die ausströmende Wassermenge und die Größe und Produktivität des vorgeschalteten Sees entscheidend für die Menge und Flächenwirkung der Drift im Fluß sind. So konnten wir im Lilla Lule Älv bei einer mittleren Sommerwasserführung von ca. $200 \text{ m}^3/\text{sec}$. noch nach 30 km deutliche Wirkungen der Seendrift erkennen. In einem kleinen Bache des nordschwedischen Waldgebietes unterhalb des Sees Norvijaure konnte ILLIES (1956) feststellen, daß nach ca. 200 m der Einfluß des Sees bereits unbedeutend war. Hier bestand eine mittlere Wasserführung von nur $0,4 - 0,8 \text{ m}^3/\text{sec}$. Die Aufklärung funktionaler Zusammenhänge von Seegröße, — Produktivität und ausströmender Wassermenge ist das Ziel kommender Untersuchungen.

Meine bisherigen Untersuchungen über die in einem Fließgewässer treibende organische Substanz fordern eine Klarstellung und Differenzierung der Terminologie. Die vorliegende limnologische Literatur gibt hierzu keinen Anhalt. RUTTNER (1952) erwähnt in seinem „Grundriß der Limnologie“ (l. c. p. 195), daß in einem Fließgewässer „Plankton“ festgestellt werden kann, er stellt dabei aber die Frage ob es sich hierbei um im Fluß gebildetes Plankton handelt („Potamoplankton“) oder ob es aus Seen eingeschwemmt wurde, im Flusse keine Entwicklungsmöglichkeit findet und so „dem Untergang geweihtes Tychoplankton ist“. Ich habe in Anlehnung an WOLFF (1947) den Begriff der „organischen Drift“ gewählt (WOLFF bezeichnete in seiner in schwedischer Sprache erschienenen Publikation die im Wasser treibende organische Substanz als „levande Drift“ = lebende Drift).

Die bisherigen Untersuchungen zeigen nun, daß sich diese organische Drift aus zwei grundsätzlich verschiedenen Komponenten zusammensetzt. Meine Untersuchungen des Jahres 1953 zeigten, daß die Drift zusammengesetzt aus

Organismen der Fließwasserfauna eine Begleiterscheinung des Besiedlungskreislaufes ist. (MÜLLER 1954 p. 142 ff). Die vorliegende Untersuchung bestätigt für die Flüsse Handölan und Eneälven das Vorliegen dieses vom Besiedlungskreislauf („Colonization Cycle“) bedingten Drift (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Chironomidae etc.). In beiden Flüssen ist außerdem in geringem Umfange auch ein Zustrom von in Seen oder Stillwasserzonen gebildetem Plankton festzustellen. Dies überwiegt dann in 3 und 4 eindeutig. Handelt es sich bei der Drift, die ursächlich an den Besiedlungskreislauf gekoppelt ist, um organische Substanz, die im Fließgewässer autochthon gebildet wurde, so überwiegt unterhalb von Seen der Zustrom von organischen Elementen des Sees. Bei diesen handelt es sich für den Fluß und seinen Produktionskreislauf also um allochthone Substanzen.

Bezeichnen wir so zusammenfassend, die gesamte in einem Fließgewässer treibende organische Substanz als „organische Drift“, so ergibt sich aus unseren bisherigen Untersuchungen folgende Differenzierung:

ORGANISCHE DRIFT

ORGANISCHE FLUSSDRIFT

(Im Besiedlungskreislauf bedingte, flußabwärts gerichtete Wanderung aquatischer Insektenlarven)

ORGANISCHE SEEDRIFT

(Aus Seen und Stillwasserzonen eingeschwemmte organische Substanz)

Literatur.

- BORGH T. 1927 Sitzungsprotokoll des Zoologiska Seminariet“ der Universität Uppsala vom 22. 12. 1927.
- GEISLER, R. Eine selbständige Brützfütterungsanlage auch in Schleswig-Holstein? — Der Fischwirt 3: 372-376.
- ILLIES, J. 1956 Seeausflußbiocönosen lappländischer Waldbäche. — Sv. Entom. Tidskrift. Im Druck.
- KNÖPP, H. 1952 Studien zur Statik und zur Dynamik der Biocönose eines Teichausflusses. — Arch. f. Hydrob. 46, 15-102.
- MÜLLER, K. 1953 Produktionsbiologische Untersuchungen in nordschwedischen Fließgewässern. Teil 1: Der Einfluß der Flößereiregulierungen auf den quantitativen und qualitativen Bestand der Bodenfauna. — Rept. Inst. of Freshwater Res. Drottningholm 34, 90-121.
- 1954 Investigations on the Organic Drift in North Swedish Streams. — Rept. Inst. of Freshwater Res. Drottningholm 35: 133-148.
- 1955 Produktionsbiologische Untersuchungen in nordschwedischen Fließgewässern. Teil 3. Die Bedeutung der Seen und Stillwasserzonen für die Produktion in Fließgewässern. — Rept. Inst. of Freshwater Res. Drottningholm 36: 148-162.
- 1956 Die Organische Drift. Im Manuskript.
- NILSON, N. A. 1956 On the feeding habits of trout in a North-Swedish stream. Im Manuskript.
- RUTTNER, F. 1952 Grundriß der Limnologie, De Gruyter, Berlin 1952.
- WOLFF, Ph. Lax och Laxöring i Kävlingeån. Skrifter från Svenska Lax och Laxöringföreningen, Nr. 1: 79-84.
- WOLTERECK, R. 1908 Plankton und Seeausfluß. — Int. Rev. Hydrobiol. 1.