Zeitschrift: Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society

Herausgeber: Schweizerische Entomologische Gesellschaft

Band: 67 (1994)

Heft: 1-2

Artikel: Die Fliessgewässerfauna im System der Saane (Berner Oberland, Schweizer Nordalpen) als Grundlage der Nahrungsökologie der Wasseramsel (Cinclus cinclus)

Autor: Breitenmoser-Würsten, Christine

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-402547

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 27.11.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

MITTEILUNGEN DER SCHWEIZERISCHEN ENTOMOLOGISCHEN GESELLSCHAFT
BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ ENTOMOLOGIQUE SUISSE
67, 77 – 135, 1994

Die Fliessgewässerfauna im System der Saane (Berner Oberland, Schweizer Nordalpen) als Grundlage der Nahrungsökologie der Wasseramsel *(Cinclus cinclus)*

CHRISTINE BREITENMOSER-WÜRSTEN[1]

Zoologisches Institut der Universität Bern, Baltzerstr. 3, CH - 3012 Bern

The benthic fauna of the Saane river system (Swiss North Alps) as a basis for the nutrition ecology of the dipper (Cinclus cinclus). – Within the framework of a study on the feeding ecology of Dippers in a pre-alpine stream system, the benthic communities were also investigated. Two rivers (Saane and Turbach) were sampled quantitatively during 16 months (April 1983 - July 1984) and eight additional stations during the breeding season of Dippers in 1984, 1986 and 1988, respectively. Highest values for density (8,419 and 14,896 I/m^2) and biomass (6,1 and 7,2 g dry weight/m^2) were found in July and August. Spates in September 1983 had a heavy impact on the benthic community of the heavily regulated Saane river. The density dropped to 10% of the value of the month before. The average length of macroinvertebrates showed a clear seasonal pattern with peak values in spring/early summer and low values in fall/early winter. River sections that were occupied by Dippers had higher values for density, body size, biomass and taxa diversity for the macroinvertebrates than sections that were not occupied. Dippers face optimal feeding condition during the breeding season: high values for diversity, body size and biomass of their prey. The secondary production of the investigated rivers is slightly lower than what was found in rivers at lower altitude, but values for density, biomass and diversity match well with results from secondary mountain chains.

Keywords: macroinvertebrates, density, body size, biomass, seasonal variation, production

EINLEITUNG

Im Unterschied zu den zahlreichen Veröffentlichungen über die Fauna der Bäche und Flüsse der europäischen Mittelgebirge (u.a. HYNES, 1961; ALF, 1984; JOOST *et al.,* 1985; ORMEROD, 1988; WEATHERLEY *et al.,* 1989) sind Arbeiten zur Benthosfauna aus dem Alpenraum und Höhenlagen über 1000 m ü.M. spärlich. Von BRAUKMANN (1987) liegen Beschreibungen der Karbonat-Gebirgsbäche aus dem Mannfallgebirge (Bayerische Alpen) und von Silikat-Gebirgsbächen aus dem Hochschwarzwald vor. Im Rahmen ökologischer Untersuchungen der beiden stark an Fliessgewässer gebundenen Singvogelarten Wasseramsel *Cinclus cinclus* und Bergstelze *Motacilla cinerea* (BREITENMOSER-WÜRSTEN & MARTI, 1987; BREITENMOSER-WÜRSTEN, 1988; MARTI & BREITENMOSER-WÜRSTEN, 1990) im Saanenland drängte sich daher die Erfassung des Nahrungsangebots der beiden Arten auf.

Die Wasseramsel ernährt sich vor allem von im Wasser lebenden Insektenlarven (u.a. JOST, 1975; GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER, 1985; ORMEROD & TYLER, 1985; SPITZNAGEL, 1985). Die Bergstelze sucht ihre Nahrung im Uferbereich, auf Wiesen und entlang von Wegrändern in Bachnähe. Sie erbeutet dabei auch Imagines von Trichoptera, Ephemeroptera und Plecoptera (u.a. SCHIFFERLI, 1972; GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER, 1985; BURES & KRAL, 1987; MARTI & BREITENMOSER-WÜRSTEN, 1991; ORMEROD & TYLER, 1991).

[1] Arbeitsgruppe Ornitho-Ökologie (Leitung Prof. U. Glutz von Blotzheim).

Im Vordergrund meiner Untersuchung stand (1) die Zusammensetzung und Abundanz der Benthosfauna von Saane (Hauptbach) und Turbach (Nebenbach) im Jahresverlauf, (2) die Grösse der Benthostiere und davon abhängig das Angebot an Biomasse, (3) der Unterschied zwischen den von der Wasseramsel besiedelten und nicht besiedelten Gewässerabschnitten, sowie (4) der Unterschied zwischen der Benthosfauna während der Brutzeit der Wasseramsel (April - August, BREITENMOSER-WÜRSTEN, 1988) und der Herbst- und Wintermonate.

UNTERSUCHUNGSGEBIET

Lage, Geologie

Das Untersuchungsgebiet liegt im westlichen Berner Oberland und umfasst das Einzugsgebiet der Saane im Kanton Bern (Abb. 1). Die untersuchte Fläche misst etwa 250 km^2 und enthält um die 120 km Bachläufe. Höchster Punkt ist das Wildhorn mit 3248 m ü.M., tiefster die Mündung des Grischbachs in die Saane (982 m ü.M).

Den geologischen Untergrund prägen kalkhaltige Sedimente. Im Süden bilden die Kalk- und Dolomitgesteine der helvetischen und ultrahelvetischen Decken markante Bergformen aus (Kalkalpen). Im nördlichen Teil des Gebiets dominieren die sandigen Schiefer der Flyschzone. Das Relief ist im feinen, brüchigen Material sehr weich (BADOUX & LOMBARD, 1962). Die Wasserundurchlässigkeit des Gesteins führt zu ausgeprägter Hangerosion.

Das Talsystem des Saanenlandes besteht aus den langgestreckten und flachen Haupttälern der Saane und des Louibachs (Abb. 1, Abb. 2) und den steileren Nebentälern. Die Bäche der westlichen Seitentäler der Saane (Tschärzis, Meielsgrund und Chalberhöni) fliessen im oberen Teil durch einen breiten Taltrog und fallen durch steile Schluchten im Flysch zum tiefer gelegenen Haupttal ab (Abb. 2). Der prägende Vegetationstyp ist entsprechend der Höhenlage in den Nordalpen der subalpine Fichtenwald. Die natürliche Waldgrenze liegt auf 1800 m ü.M. Entlang der untersuchten Gewässer ist sie aber z.T. bis auf 1220 m ü.M. gesenkt worden, meist zur Gewinnung von Alpweiden. Die Talsohlen der Saane und des Louibachs gehören zur Montanstufe. Die bachbegleitende Klimaxgesellschaft ist dort der Buchen-Tannenwald.

Die meisten Bäche sind mehr oder weniger stark verbaut. Turbach und Turnelsbach weisen eine hohe Schwellendichte auf (6,83 Schwellen pro Kilometer Bachlauf). Mit Betonsperren wurde hier versucht, die regelmässig nach starken Niederschlägen auftretenden Verwüstungen zu verhindern. Aus den oberen, entwaldeten Talbereichen führen die Bäche bei Unwetter grosse Geschiebemassen mit sich. Der Chalberhönibach ist mit Rauhbaumsperren und Betonsperren mit Natursteinverkleidung verbaut. Das Ausmass der Überschwemmungen war aber stets geringer, da das Tal stärker bewaldet ist und die Wassergewalt vielerorts durch natürliche Stufen gebrochen wird. Die Ufer der Saane, des Louibachs und des Turbachs sind über weite Strecken künstlich befestigt. Dies führt zu einer konstanten, relativ geringen Bachbreite und streckenweise zu einem kanalartigen Bachlauf.

Seit 1983 ist in Saanen eine Abwasserreinigungsanlage in Betrieb. Im Untersuchungsgebiet ist keine Industrie vorhanden, aber aus der Landwirtschaft werden den Bächen organische Stoffe zugeführt. Die Gewässerbelastung ist gering (PERRET, 1977; LANG *et al.*, 1989).

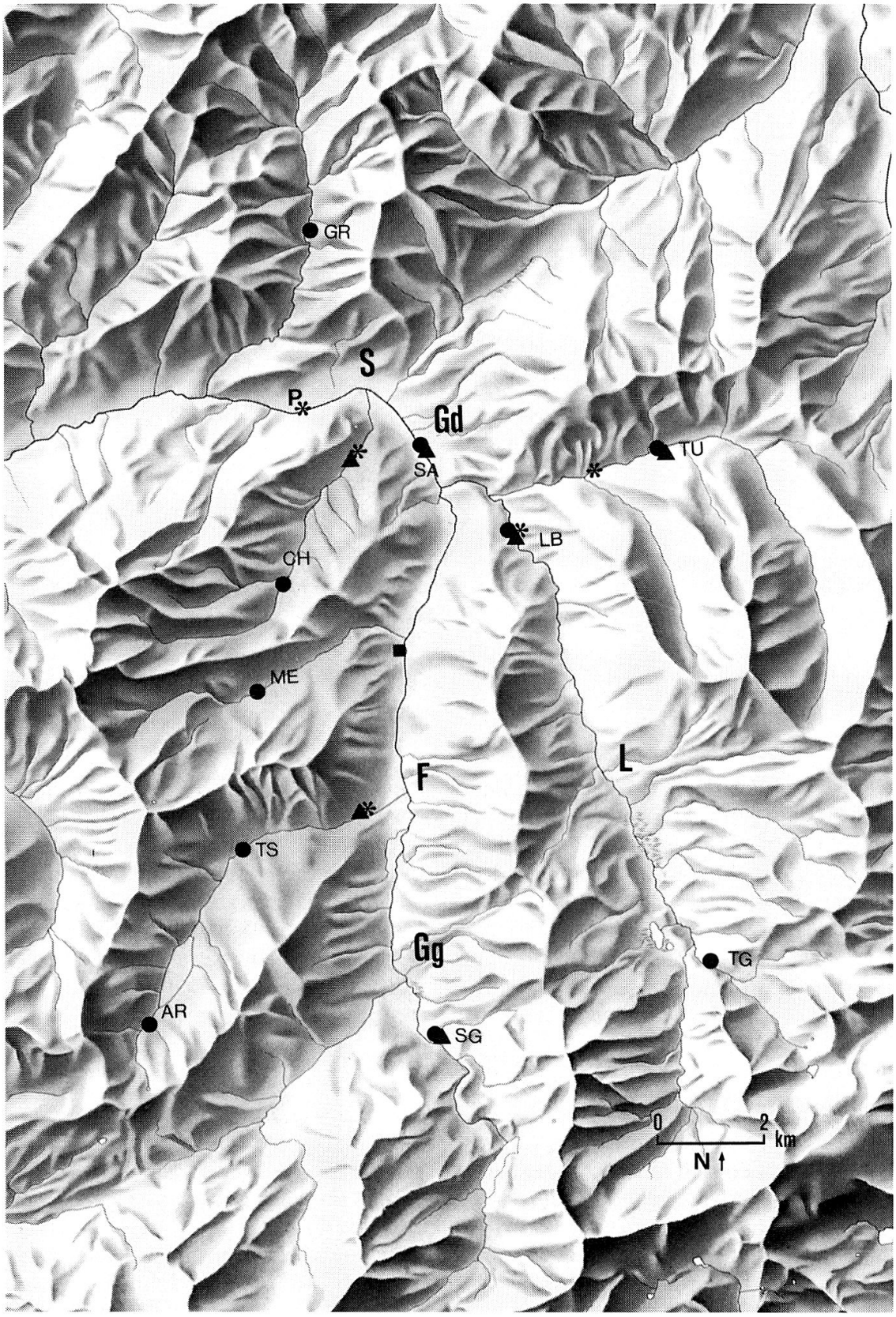


Abb. 1 - Lage der Untersuchungsstellen im Saanenland. ■ = Klima, P = Pegel, ✻ = Temperatur, ▲ = Chemische Wasseranalyse, ● = Benthosfauna. Abkürzung der Probestellen wie in Tab. 2. Ortschaften: Gg = Gsteig, F = Feutersoey, Gd = Gstaad, S = Saanen, L = Lauenen.

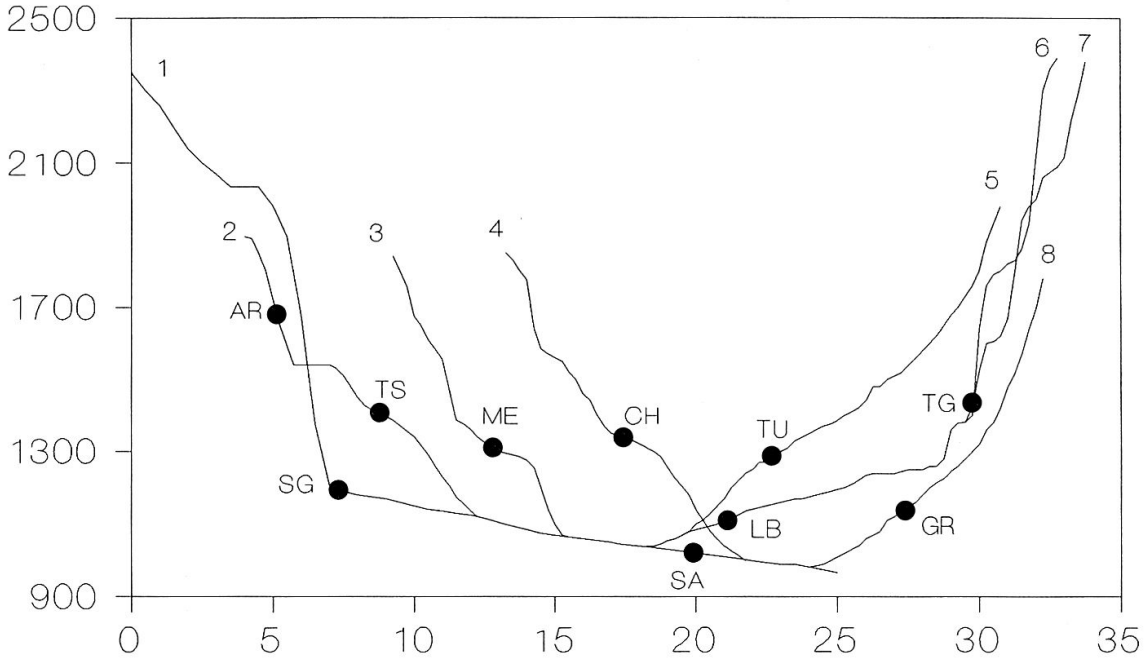


Abb. 2 - Profile der untersuchten Fliessgewässer von der Quelle bis zur Mündung in den nächstgrösseren Bach und Lage der Benthosprobestellen. Linksseitige Zuflüsse der Saane verlaufen von oben links nach unten rechts, rechtsseitige von oben rechts nach unten links (vgl. Abb. 1). Ordinate = Meereshöhe (m ü.M.), Abszisse = Distanz in km. Abkürzung der Probestellen wie in Tab. 2. Fliessgewässer: 1 Saane, 2 Tschärzisbach, 3 Meielsgrundbach, 4 Chalberhönibach, 5 Turbach, 6 Tungelbach, 7 Louibach, 8 Grischbach.

Zwei Stauseen am Ursprung der Saane (Sanetschstausee oder Lac de Sénin auf 2034 m ü.M., 2,7 Mio. m^3 Stauinhalt) und im Tschärzistal (Arnensee auf 1542 m ü.M., 10,3 Mio. m^3 Stauinhalt) dienen der Energiegewinnung. Aus dem Arnensee wird das Wasser durch einen unterirdischen Stollen nach Les Diablerets abgeleitet, also dem System der Saane entzogen. Im ganzen Untersuchungsgebiet sind 3,9 km^2 vergletschert. Die bedeutendsten Eisflächen befinden sich im Einzugsgebiet des Louibachs (Gelten- und Tungelgletscher). Der Louibach führt bis in den September Schmelzwasser (Mauerhofer, 1980). Die kleinen Eisflächen im Einzugsgebiet der Saane haben wenig Einfluss auf das Abflussgeschehen.

Klima

Das Klima im Saanenland hat atlantischen Charakter und ist gekennzeichnet von grossen Schwankungen von Jahr zu Jahr. Klimabeschreibungen für die Periode 1983-88 finden sich in Breitenmoser-Würsten (1988) und Marti & Breitenmoser-Würsten (1990). Die Niederschlagsjahressummen für diesen Zeitraum lagen 1-25% über dem langjährigen Mittel von 1249 mm (1901-1960; Tab. 1). Beginn, Dauer und Ende der geschlossenen Schneedecke, Höhe der Schneedecke und letzte Schneefälle variierten von Jahr zu Jahr beträchtlich (Tab. 1). Der Jahresmittelwert der Lufttemperatur schwankte zwischen 4,4°C (1985) und 5,7°C (1988). Ausserordentlich tiefe (bis -29,2°C) Temperaturen wurden im Januar 1985 gemessen (Monatsmittelwert -8,8°C). Die Bäche waren über weite Strecken gefroren. Andererseits war der Januar 1988 überdurchschnittlich warm (Tab. 1).

Tab. 1 - Klimadaten der Station Grund/Gstaad (1085 m ü.M.) für die Jahre 1983-88. - [a] 3.1.-12.1., minimale Temperatur -29,5°C; [b] 29.5.-10.6., minimale Temperatur -2,6°C; [c] mittlere Januar Temperatur, an 20 Tagen war die Temperatur > 0°C.

	1983	1984	1985	1986	1987	1988
Temperatur (°C)						
Jahresmittel	5,6	5,5	4,4	5,1	4,9	5,7
Extremwerte			-24,3[a]	1,6[b]		0,0[c]
Niederschlag (mm)						
Jahressumme	1391	1259	1323	1563	1291	1494
max. Monatssumme (Monat)	201 (5)	263 (9)	270 (6)	266 (1)	202 (6)	256 (3)
Schnee						
max. Schneehöhe (cm)	77	111	95	102	110	110
mittlere Schneehöhe (cm)	25,4	54,8	32,3	51,0	64,6	34,8
geschlossene Schneedecke						
Dauer (Tage)	144	147	119	159	148	117
Ende	7.4.	22.4.	16.4.	20.4.	19.4.	13.4.
letzter Schneefall	25.5.	3.6.	8.5.	4.6.	22.5.	1.4.

MATERIAL UND METHODEN

Die Datenerhebung erfolgte zwischen 1983 und 1988 an 10 Probestellen entlang von 8 Fliessgewässern (Tab. 2, Abb. 1).

Tab. 2 - Probestellen und Datenerhebung im System der Saane. Wt = Wassertemperatur, Wc = Chemische Wasseranalyse. - [a] Gefälle der Saane auf der Strecke Gsteig-Kantonsgrenze, [b] Gefälle der Saane auf der Strecke Stausee-Gsteig, [c] Wasseramselrevier 1988 ohne Bruterfolg, [d] 1983-88 nie von der Wasseramsel besiedelt und [e] in früheren Jahren besiedelt, 1988 nicht.

Bach und PROBESTELLE		Höhe m ü.M.	Gefälle %	Distanz zur Quelle (km)	Wt	Wc	Untersuchungen Benthosfauna 83/84	84	86	88
Saane b. Gstaad	SA	1030	1,3[a]	19,3		+	+		+	+
		1005			+					
Louibach	LB	1090	2,2	13,8	+	+				+[d]
Grischbach	GR	1160	9,6	4,8						+[c]
Saane b. Gsteig	SG	1210	16,3[b]	7,0		+				+[c]
Turbach	TU	1290	8,1	8,0			+			+
		1215			+	+				
Meielsgrund	ME	1320	12,4	3,3					+	+
Chalberhöni	CH	1340	10,0	3,6				+		+
		1090			+	+				
Tschärzis 1	TS	1405	7,7	4,8				+		+[e]
		1150			+	+				
Tungelbach	TG	1440	31,1	2,7						+
Tschärzis 2	AR	1670	20,3	1,3						+

Abiotische Faktoren

Wassertemperatur - Von April 1983 bis Juni 1985 mass ich jeden Monat die Wassertemperatur mit einem Digitalthermometer (Jumotherm TDAW-30, 1/10°C genau). Die Messungen erfolgten stets zur gleichen Tageszeit (1200-1400). Von Dezember 1984 bis Dezember 1985 konnten zusätzlich 5 Thermographen (YSI Model 54, Oxygen Meter mit Schreiber Minigor der Firma Görz) eingesetzt werden. Aus den täglichen Minimal- und Maximalwerten wurde ein Mittelwert für das Monatsminimum und -maximum berechnet.

Chemische Wasseranalyse - Zur geochemischen Charakterisierung der untersuchten Gewässer dienten die elektrische Leitfähigkeit. Die Messung erfolgte elektrometrisch mit einem tragbaren Gerät Typ LF 56. Die Messwerte wurden auf 20°C geeicht.

Pegel - Das Energie- und Wasserwirtschaftsamt des Kantons Bern misst die Wasserführung der Saane. Die Messstation in Saanen ist mit einem OH R 16 Limnigraphen ausgerüstet. Wie bei der Wassertemperatur berechnete ich die Monatsmittelwerte aus den täglichen Minimal- und Maximalwerten.

Benthosfauna

Zur Erfassung der benthischen Makroinvertebraten kam die Methode des Squarefoot-bottomsamplers nach SURBER (1936) zur Anwendung. Der surber sampler war wie folgt modifiziert:

- Maschenweite des Netzes 250 µm,
- Höhe des senkrechten Rahmens 40 cm,
- Netzfläche 1,35 m^2 (ungefähr zehnfache Einströmöffnung).

Diese Modifikationen erlaubten auch das Fangen von kleineren Tieren und verhinderten bei hoher Fliessgeschwindigkeit des Wassers einen Rückstau.

Die Methode, die Anzahl benötigter Stichproben und die Probleme, die sich aus der räumlichen und zeitlichen Inhomogenität der Besiedlungsdichte ergeben, sind vielfach diskutiert worden (u.a. RESH, 1979; BLOESCH, 1980; RIEDERER, 1981; GÜTTINGER, 1982; BRAUKMANN 1987). Zur Erfassung der häufigsten Benthostiere sind nur wenige Proben nötig. 3 Surber-Proben ergeben bereits ein repräsentatives Bild (CHUTTER & NOBLE, 1966). GAUFIN *et al.* (1956) fanden, dass nach 3 Proben 70% und nach 6 Proben 85-88% aller in 10 Proben vorhanden Arten erfasst wurden. Bei FROST *et al.* (1971) enthielten die beiden ersten von 10 Proben bereits 86% der Arten. Der Entscheid für eine bestimmte Anzahl Stichproben muss aufgrund der erforderlichen Genauigkeit erfolgen. Nach ELLIOTT (1977) kann als Mass für die Genauigkeit das Verhältnis von Varianz zu arithmetischem Mittel verwendet werden. Sie berechnet sich als

$$G = 1/x \cdot \sqrt{s^2/n}$$

wobei G Genauigkeit, x arithmetisches Mittel der Anzahl Individuen pro Probe, s^2 Varianz und n Anzahl Proben bedeutet. Eine Genauigkeit von 10-40% gilt für Benthospopulationen aufgrund ihrer grossen zeitlichen und räumlichen Dynamik als vernünftig (CUMMINS, 1975). In der Saane schwankte G bei 6 Proben zwischen 6 und 32% (im Mittel 15%, n = 16), im Turbach zwischen 8 und 23% (im Mittel 15%, n = 15). Die später aus zeitlichen Gründen erfolgte Senkung der Probenzahl auf 4 hatte keine Verminderung der Genauigkeit zur Folge (3-30%; im Mittel 16%, n = 21).

Die Zeitpunkte der Probenahmen wurde aus der Sicht der nahrungsökologischen Arbeit an der Wasseramsel wie folgt festgelegt (Abkürzung der Probestellen wie in Tab. 2):

- Vergleich Hauptbach - Nebenbach: je 6 Einzelproben monatlich bei den Probestellen SA und TU von April 1983 bis Juli 1984 und je 4 Einzelproben monatlich bei LB von April bis September 1983.
- Nahrungsangebot in einzelnen Wasseramselrevieren: je 4 Einzelproben bei CH Mai 1984, TS Juni und Juli 1984, SA und ME Juni 1986, SA April 1988 und CH Mai 1988.
- Vergleich zwischen von der Wasseramsel besiedelten und nicht oder ohne Bruterfolg besiedelten Gewässerabschnitten: je 4 Einzelproben an 10 Probestellen im Sommer (Juni/Juli) 1988.

Insgesamt habe ich an den 10 Probestellen in 8 Bächen 278 Benthosproben entnommen. Im Februar 1984 konnten bei TU keine Tiere gesammelt werden, weil der Bach zugefroren war. Bei SA und TU wurde bei jeder Einzelprobe die Tiefe und die Fliessgeschwindigkeit (Flügelmessgerät mini-water, Firma Schildknecht) gemessen.

Die gesammelten Proben befreite ich von Grobmaterial und konservierte sie in 70% Alkohol. Die Bestimmung der Tiere erfolgte in der systematischen Hierarchie so exakt wie möglich, meistens bis zur Gattung. Dabei verwendete ich folgende Bestimmungsliteratur: AUBERT (1959), JOHANNSEN (1977), BUHOLZER (1978), MACAN (1979) und TACHET *et al.* (1980). Die Angaben zur Phänologie (Larvulae, Larven, Nymphen, Subimago oder Puppen) sind nur summarisch (SA und TU zusammengefasst), da der monatliche Sammelrhythmus und fehlende Emergenzuntersuchungen keine detailliertere Darstellung erlauben.

Individuenabundanz - Für die Berechnung der Individuenabundanz (Individuendichte der Taxa pro m^2) wurden Einzelfunde (ein Taxon kommt nur in einer Einzelprobe mit einem Vertreter vor) nicht hochgerechnet. Der Vergleich von arithmetischem und geometrischem Mittel nach logarithmischer Transformation in einer Vorauswertung ergab für 10 ausgewertete Probeserien lediglich einen Unterschied von 3,7% (0,5 - 8,9) in der Gesamtabundanz. Ich verzichtete daher darauf, die Daten zu transformieren, und die Auswertungen beruhen auf dem arithmetischen Mittel. Nach Berechnungen von ULFSTRAND (1968) und FRUTIGER (1983) hat sich die benthische Besiedlung zwischen zwei Probenahmen signifikant verändert ($P \leq 0{,}05$), wenn sich deren Mittelwerte um den Faktor 2 oder mehr unterscheiden. Kleinere Unterschiede lassen nicht gesichert auf eine Änderung der Besiedlungsdichte schliessen. Dies ist u.a. der Fall bei einer Änderungstendenz über mehrere Probenahmen, wenn sich direkt aufeinanderfolgende Proben nicht signifikant trennen lassen.

Diversität und Ähnlichkeit - Die Berechnung der Taxadiversität H' ist eine Möglichkeit zur Strukturanalyse einer benthischen Gemeinschaft. Sie ist ein Mass für die Verteilung der Individuen auf die vorkommenden taxonomischen Einheiten. Die Berechnung der Diversität erfolgte mit der Shannon-Wiener Funktion, die sich nach PIELOU (1975) wie folgt berechnet:

$$H' = -\sum_{i=1}^{t} pi \cdot lb\, p_i$$

wobei t = Anzahl Taxa, p_i = Anteil der Probe, die zum i.Taxon gehört, und lb = Logarithmus zur Basis 2 bedeuten.

Der Ausbildungsgrad der Diversität (englisch Evenness) vergleicht die beobachtete Diversität H'_{beob} mit dem maximal möglichen Wert H'_{max}, der dann erreicht ist, wenn alle Taxa gleich häufig sind.

$$E = H'_{beob} / H'_{max} = H'_{beob} / lb\ t$$

Das numerische Klassifikationsverfahren der Clusteranalyse ermöglicht die Entdeckung von homogenen Untermengen, sogenannten Clustern. In einem ersten Schritt wurde die Ähnlichkeit sämtlicher Probestellen paarweise verglichen (Index von Horn R_0; KREBS, 1989). Im zweiten Schritt erfolgte die Verknüpfung der ähnlichen Proben mit der hierarchischen complete linkage-Clustermethode. Dabei bestimmte das Probenpaar, das am weitesten voneinander entfernt ist, die Distanz zwischen den Clustern.

Körpergrösse - Die Körperlänge (Kopf-Abdomen, ohne Cerci) der Tiere aus den Sommerproben (April-September 1983, April-Juli 1984, Juni 1986, Juni-Juli 1988) wurde auf 0,5 mm genau gemessen und die mittlere Körpergrösse der Population berechnet. Die Tiere der Winterproben ordnete ich 5 mm breiten Grössenklassen zu. Dies erlaubte eine Schätzung der durchschnittlichen Körpergrösse in den Wintermonaten mittels der aus den Sommerproben berechneten Klassenmittelwerte (Appendix I).

Biomasse und Produktion - Ein Teil der Proben wurde bei 105°C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und die verschiedenen Taxa (Individuen) einzeln mit einer Mettler-Präzisionswaage auf 0,1 mg genau gewogen. Die aus Körperlänge und Gewicht berechneten Kurven dienten als Grundlage für die Biomassenberechnungen (Trockengewicht). Waren nicht genügend Individuen einer Bestimmungseinheit zur Berechnung einer Längen-Gewichts-Kurve vorhanden, erfolgte die Bestimmung der Biomasse mittels der entsprechenden Parameter aus der Arbeit von MEYER (1989). Für die Winterproben berechnete ich Gewichtsmittelwerte für die betreffenden Grössenklassen.

Die Berechnung der benthischen Jahresproduktion setzt detaillierte Kenntnisse der Grössenverteilung der Fauna im Jahresverlauf voraus. Zudem müssen einzelne Generationen oder Kohorten sicher identifizierbar sein. Da beide Kriterien nicht erfüllt waren, griff ich zur Schätzung der Jahresproduktion auf die Methode von FRUTIGER (1983) zurück:

$$JP = Eg \cdot TR$$

wobei $TR = 4{,}6/E$

JP bedeutet Jahresproduktion, Eg mittlerer Energiegehalt der systematischen Einheit, TR Jahres-Turnover-Rate und E larvale Entwicklungszeit einer Generation. Diese Methode beruht auf den theoretischen Arbeiten von WATERS (1969) und BENKE (1984). Die kalorischen Werte stammen aus den Arbeiten von CUMMINS & WUYCHECK (1971), CASPERS (1975) und FRUTIGER (1983).

Datenanalyse - Je nach der Verteilung der Daten kamen folgende Tests zur Anwendung: für den Vergleich nicht normalverteilter Werte der Mann-Whitney U-Test und die Kurskal-Wallis (H-Test) Varianzanalyse, für den Vergleich der Populationsmittelwerte der Körpergrösse der Student-t-Test und für den Vergleich des relativen Anteils einer taxonomischen Einheit an der Gesamtbiomasse mit dem Anteil an der Abundanz der Wilcoxon-Rangsummen-Test. Für die Analyse von Kontingenztafeln und die Untersuchung auf Unabhängigkeit und Heterogenität zweier Stichproben wurde der G-Test verwendet (log-likelihood ratio; ZAR, 1984; SOKAL & ROHLF, 1981). Die Berechnungen der Taxadiversität, der Evenness und des Ähnlichkeitsindex nach Horn erfolgten mit den Programmen zu KREBS (1989), alle anderen Analysen mit dem Programm SYSTAT (WILKINSON, 1990).

RESULTATE

Abiotische Faktoren

Wassertemperatur - Das Temperaturmuster war für alle untersuchten Gewässer sehr ähnlich (Abb. 3): Höchstwerte in den Monaten Juli und August (1984 bereits im Juni; >8°C) und Tiefstwerte in den Monaten Dezember bis März (<2,0°C). Die Extremwerte und die Jahresamplitude waren hingegen unterschiedlich. SA und TS - Probestellen unterhalb von Stauseen - wiesen die höchsten Wintertemperaturen

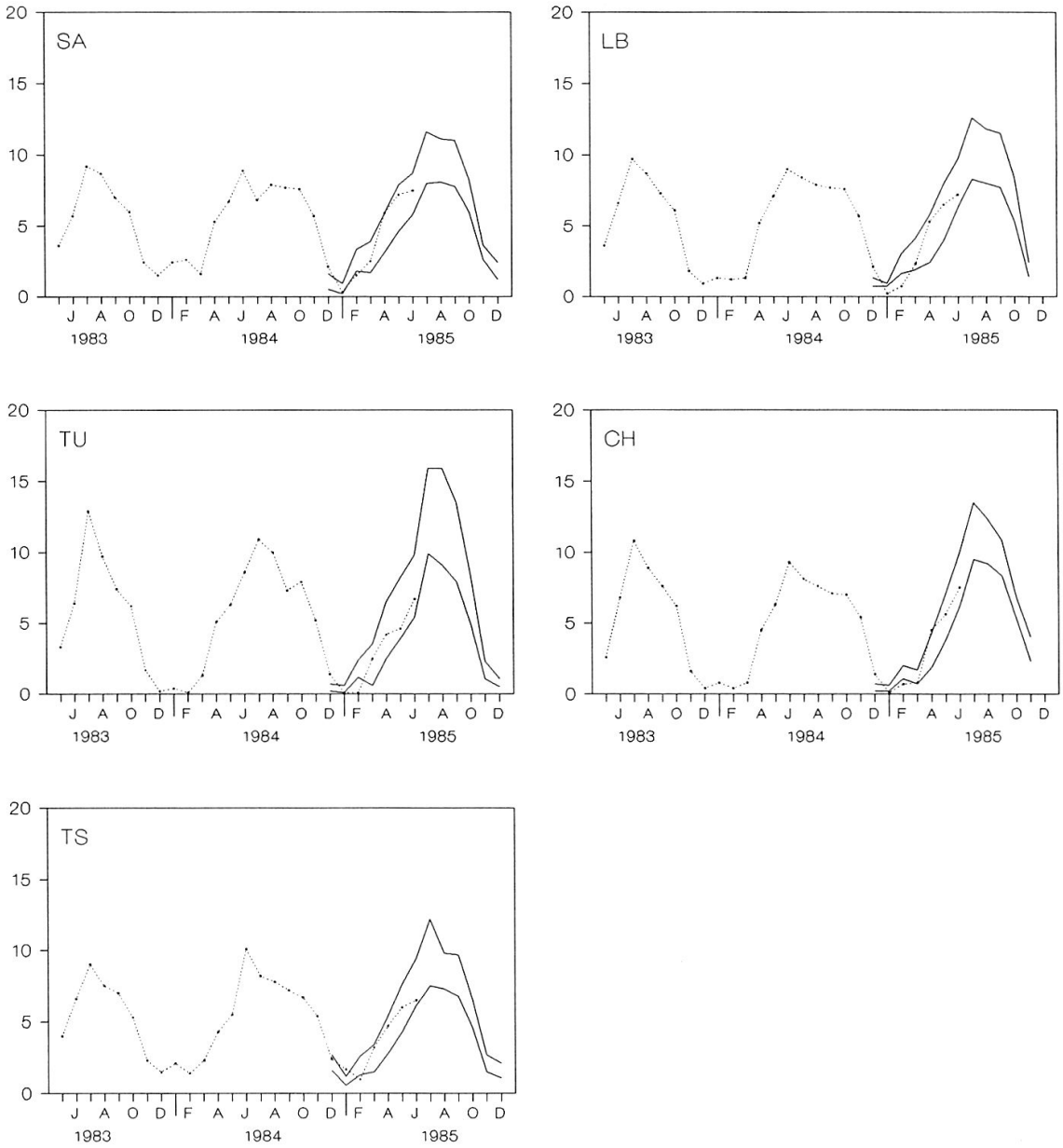


Abb. 3 - Jahresverlauf der Wassertemperatur an 5 Probestellen im Saanenland 1983 - 1985. Die gepunktete Linie stellt die Handmessungen dar, die ausgezogenen Linien die mit den Thermographen ermittelten Werte (Monatsmittel für Tagesminimum und -maximum in °C). Abkürzung der Probestellen wie Tab. 2.

auf (>1,5°C). Das Kraftwerk Sanetsch ist in der Regel 5 Tage pro Woche in Betrieb, d.h. der SA wird regelmässig wärmeres Wasser zugeführt. Die höchsten Sommertemperaturen wurden bei TU gemessen. Die Ufer des Turbachs sind kaum bewaldet, das Wasser erwärmt sich im Sommer sehr rasch. Im Winter ist dieser Bach häufig über weite Strecken gefroren. Er hat folglich die höchsten Jahresamplituden (10,9 - 15,4°C). Bei TS und CH wies die Wassertemperatur geringere Schwankungen auf. Die beiden Bäche sind auf ihrer ganzen Länge stark beschattet, was eine Pufferung des Temperaturregimes zur Folge hat (TS 7,6 - 10,0°C; CH 9,3 - 12,8°C). SA und LB zeigten geringe Jahresamplituden, obwohl die Saane und der Louibach über weite Strecken sehr offen sind (SA 7,7 - 10,2; LB 8,8 - 11,3°C). Schuld sind die tiefen Sommermaxima. In beiden Gewässern ist der Schmelzwassereinfluss bis in den September hinein bedeutend. Die Messstelle SA befindet sich unterhalb der Louibach-Mündung (Abb. 1).

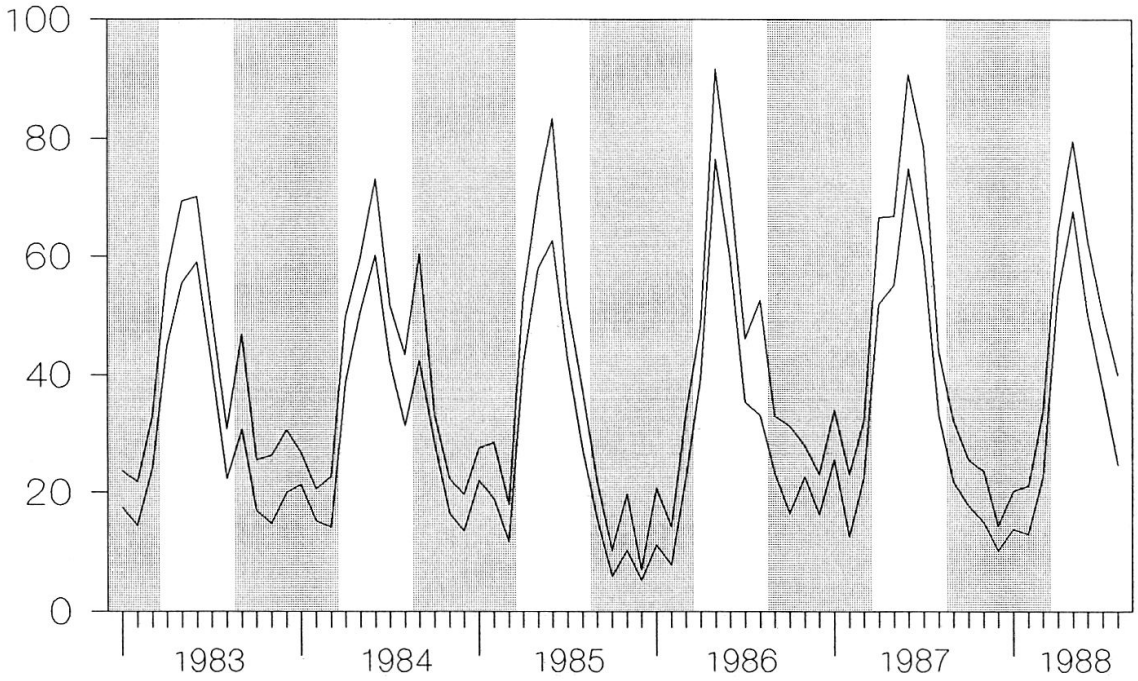


Abb. 4 - Pegel (in cm) der Saane bei Saanen (1005 m ü.M.). Dargestellt sind die Monatsmittel der Tagesminima und -maxima. Vom Punktraster ausgelassen ist die Brutzeit der Wasseramsel.

Pegel - Die Saane besitzt ein von Höhenlage und Klimatyp geprägtes pluvionivales Abflussregime. Die Tiefstwerte liegen in den Wintermonaten Dezember bis Februar (Abb. 4), da der Niederschlag im Winter als Schnee liegen bleibt. Das Maximum fällt - durch die späte Schneeschmelze bedingt - in die Monate Mai und Juni. In der gleichen Zeit fallen oft auch die meisten Niederschläge (Tab. 1), was zu einem weiteren Ansteigen der Gewässer führt. Die Saane hat eine für Gebirgsbäche typisch hohe Schwankungsdynamik: Episodisch auftretende ergiebige Niederschläge lassen den Bach in kürzester Zeit stark ansteigen. Während der Schneeschmelze treten beachtliche tägliche Schwankungen auf. Zusätzlich führt der Kraftwerksbetrieb (14,65 km oberhalb des Limnigraphen) zu einem periodischen Ansteigen des Pegels.

Chemische Wasseranalyse - Die elektrische Leitfähigkeit ist ein Mass für die Gesamtheit der im Wasser gelösten Ionen und damit für die Nährstoffe, die den im Wasser lebenden Organismen zur Verfügung stehen. Sie gilt auch als Summenparameter für die von der Geologie abhängigen Ca^{2+}- und Mg^{2+}-Ionen.

Die sechs untersuchten Probestellen lassen sich nach abnehmenden Leitfähigkeitswerten in 3 Gruppen einteilen: SA und LB (Abb.5a), TU und CH (Abb. 5b), sowie TS und SG (Abb. 5c). Saane und Louibach entspringen direkt in den Kalkalpen. Die beiden Probestellen SA und LB weisen daher die höchsten Leitfähigkeitswerte auf (Mittelwert ± Standardabweichung für SA 398 ± 134 µS/cm und LB 398 ± 136 µS/cm, beide n = 26). Die Höchstwerte wurden im Winter gemessen, die Tiefstwerte im Sommer. Die Konzentration der freien Ionen nimmt mit dem Ansteigen der Bäche als Folge der Schneeschmelze im Frühjahr rasch ab, weil ein Verdünnungseffekt eintritt. Turbach und Chalberhönibach sind zwei Seitenbäche aus der Flyschzone und somit weniger kalkreich. Die Leitfähigkeit ist geringer (CH 317 ± 68 µS/cm, TU 312 ± 79 µS/cm, beide n = 26). Die jahreszeitlichen Schwankungen an TU und CH verlaufen aber gleich wie bei SA und LB. Auffällig anders sind die Werte für TS und SG. Die Amplitude ist an beiden Probestellen wesentlich kleiner, da die Abflusshöhe bei TS und SG als Folge der beiden Stauseen nur geringfügig schwankt. Die mittlere Leitfähigkeit erreicht bei TS nur 260 ± 49 µS/cm (n = 26) und bei SG 199 ± 36 µS/cm (n = 22).

Fliessgeschwindigkeit und Tiefe der Benthosprobestellen - Die Fliessgeschwindigkeit (v) ist an den beiden Probestellen SA und TU von der Tiefe (t) der Messstellen abhängig (SA: $v = 0{,}225 + 0{,}017 \cdot t$; $r = 0{,}393$, $n = 88$, $P < 0{,}001$; TU: $v = 0{,}372 + 0{,}013 \cdot t$, $r = 0{,}254$, $n = 87$, $P = 0{,}018$). Trotz des grösseren Gefälles im Turbach floss das Wasser an den Probestellen in beiden Bächen gleich schnell (SA $\bar{x} = 0{,}60$ m/s, $s = 0{,}30$ m/s, $n = 88$, TU $\bar{x} = 0{,}58$ m/s, $s = 0{,}21$ m/s, $n = 87$; Mann-Whitney $U = 4041$, $P = 0{,}52$), weil diese in der Saane tiefer waren als jene im Turbach (SA $\bar{x} = 21{,}6$ cm, $s = 6{,}7$ cm, $n = 88$; TU $\bar{x} = 16{,}0$ cm, $s = 4{,}3$ cm, $n = 87$; Mann-Whitney $U = 5721{,}5$, $P < 0{,}001$). Zudem befand sich die Probestelle im Turbach zwischen zwei Schwellenverbauungen. Wegen der grossen Geröllverschiebungen bei stärkeren Regenfällen wies das Bachbett viele kleine Schnellen auf, wo trotz geringer Tiefe das Wasser rasch floss.

Die Benthosfauna

Taxonomische Zusammensetzung und Abundanz - Während der Untersuchungsjahre 1983/84, 1986 und 1988 wurden insgesamt 123'463 Tiere gefangen. Die bearbeitete Bachfläche betrug 25,8 m^2 (278 Einzelproben zu je 0,093 m^2). Die Analyse der Benthosfauna ergab 78 taxonomische Einheiten, wovon 36 bis zur Art, 27 bis zur Gattung, 14 bis zur Familie und 1 bis zur Ordnung bestimmt wurden (Tab. 3). Das Spektrum der Taxa wird durch die Klasse Insecta dominiert, die mit 30 Familien vertreten ist. Davon gehören 3 zur Ordnung Ephemeroptera (≥15 Arten), 7 zu den Plecoptera (≥17 Arten), 12 zu den Diptera (≥18 Arten) und 6 zu den Trichoptera (≥16 Arten). Diese 4 Ordnungen machten das ganze Jahr mehr als 90% der Individuenzahlen aus (Abb. 6, Tab. 4, Appendix II).

Die Ephemeroptera erreichten ihre grösste Wichtigkeit im Sommerhalbjahr (Abb. 6, Tab. 4, Appendix II). Bei SA machten sie in den Monaten Mai und Juni 1983/84 49,8 - 62,5% ($\bar{x} = 56{,}5\%$) der Gesamtindividuenzahl aus, bei LB von Mai bis Juli 1983 46,9 - 68,8% ($\bar{x} = 54{,}4\%$) und bei TU im Juli und August 1983/84 61,8 - 69,7% ($\bar{x} = 65{,}0\%$). Die Plecoptera fanden sich am häufigsten in den Proben

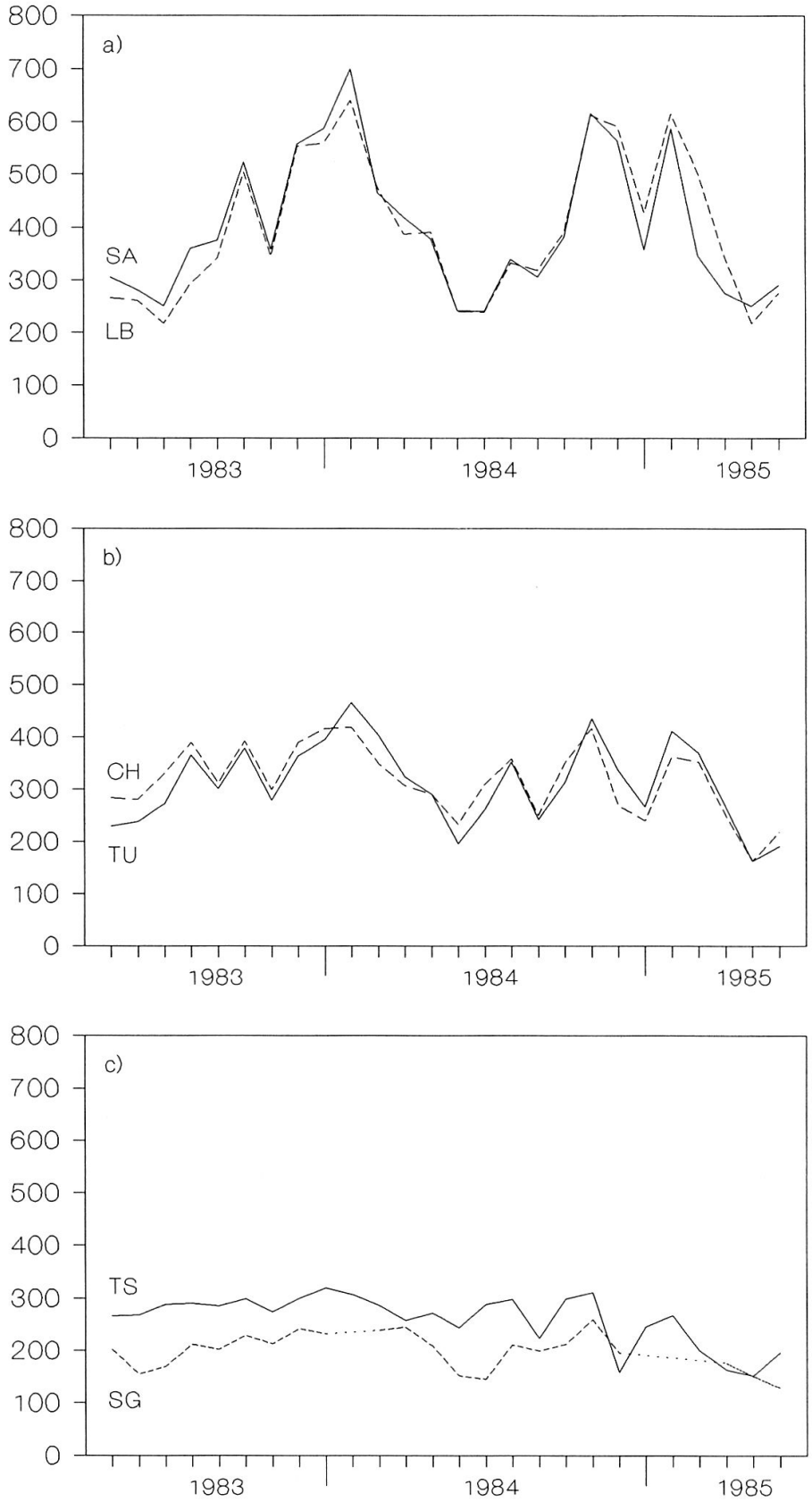


Abb. 5 - Elektrische Leitfähigkeit (µS/cm) an 6 verschiedenen Probestellen 1983 - 1985. a) SA und LB; b) CH und TU; c) SG und TS. Abkürzung der Probestellen wie in Tab. 2.

Tab. 3 - Systematische Übersicht über die in den untersuchten Gewässern gefundenen Benthostiere.

Stamm	KLASSE	**Ordnung**	Familie	Gattung Art
Nemathelminthes	NEMATODA	**Dorylainoidea**		
Plathelminthes	TURBELLARIA	**Tricladida**		Crenobia alpina
Annelida	CLITELLATA	**Oligochaeta**	Lumbriculidae	
			Haplotaxidae	
			Enchytraeidae	
Arthropoda	CRUSTACEA	**Amphipoda**	Gammaridae	Gammarus sp.
	ARACHNIDA	**Acarina**		Hydrachnella sp.
	INSECTA	**Collembola**	Poduridae	Podura aquatica
		Ephemeroptera	Baetidae	Baetis alpinus
				melanonyx
				rhodani
				muticus
			Heptageniidae	Rhithrogena alpestris
				hybrida
				degrangei
				iridina
				dorieri
				savoiensis
				semicolorata
				Ecdyonurus helveticus
				parahelveticus
				Epeorus alpicola
			Leptophlebiidae	Habroleptoides auberti
		Plecoptera	Taeniopterygidae	Rhabdiopteryx alpina
				Taeniopteryx hubaulti
			Nemouridae	Amphinemura sp.
				Nemoura spp.
				Protonemura spp.
			Leuctridae	Leuctra spp.
			Capniidae	Capnia nigra
			Perlodidae	Isoperla rivulorum
				Perlodes microcephala
				Dictyogenus alpinus
			Perlidae	Perla grandis
				marginata
				Dinocras cephalotes
			Chloroperlidae	Chloroperla tripunctata
		Diptera	Blepharoceridae	Liponeura sp.
			Tipulidae	Tipula maxima
				spp.
			Limoniidae	Pedicia sp.
				Dicranota sp.
				Eriocera sp.
				Antocha sp.
			Psychodidae	Pericoma sp.
			Dixidae	Dixa sp.
			Simuliidae	
			Chironomidae	
			Ceratopogonidae	Bezzia sp.
			Stratiomyidae	
			Empididae	
			Dolichopodidae	
			Athericidae	Atherix sp.
		Trichoptera	Rhyacophilidae	Rhyacophila torrentium
				vulgaris/dorsalis/sim
				tristis/aq
				praemosa
				pubescens
				fasciata
			Brachycentridae	Micrasema sp.
			Hydropsychidae	Hydropsyche sp.
			Limnephilidae	Allogamus auricollis
				Drusus trifidus
				discolor
				Potamophylax sp.
			Sericostomatidae	Seristocoma sp.
			Philopotamidae	Philopotamus sp.
		Coleoptera	Elmidae	Elmis sp.
Mollusca	GASTROPODA		Hydrobiidae	

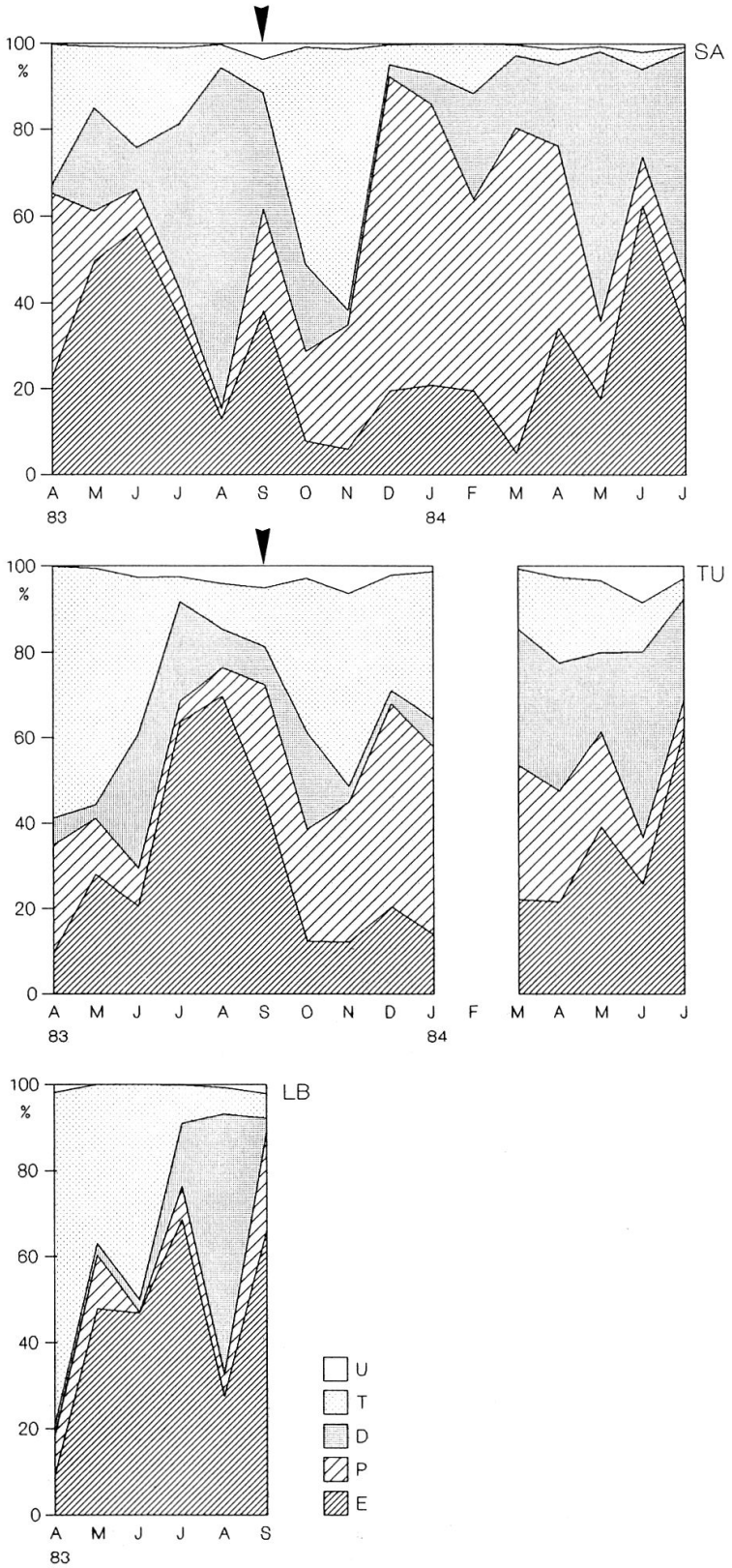


Abb. 6 - Taxonomische Zusammensetzung (Individuen-Anteil) der Benthosfauna im Jahresverlauf von April 1983 bis Juli 1984 an den beiden Probestellen SA und TU, sowie von April bis September 1983 an LB. Für TU fehlen die Daten vom Februar 1984, da der Bach vollständig zugefroren war. E = Ephemeroptera, P = Plecoptera, D = Diptera, T = Trichoptera, Ü = Übrige. Die Pfeile markieren das Hochwasser im September 1983.

Tab. 4 - Benthische Besiedlungsdichte nach taxonomischen Gruppen: T = Trichoptera, E = Ephemeroptera, P = Plecoptera, D = Diptera, Ü = Übrige (alle Angaben in Individuen/m^2). Abkürzungen der Probestellen wie in Tab. 2.

			T	E	P	D	Ü	Total
SA	1983	APR	652	451	848	36	5	1992
		MAI	349	1213	279	580	18	2439
		JUN	302	734	115	124	10	1285
		JUL	596	1229	227	1265	34	3351
		AUG	809	1922	364	11762	39	14896
		SEP	117	576	353	405	56	1507
		OKT	6032	919	2521	2429	98	11999
		NOV	4514	436	2174	254	98	7476
		DEZ	168	688	2556	98	7	3517
	1984	JAN	212	635	1982	211	5	3045
		FEB	296	505	1145	633	1	2580
		MAR	21	41	621	139	2	824
		APR	85	813	1000	448	31	2377
		MAI	42	616	625	2164	22	3469
		JUN	135	2101	377	684	65	3362
		JUL	25	857	266	1371	18	2537
TU	1983	APR	897	148	384	96	1	1526
		MAI	1116	566	264	63	11	2020
		JUN	831	466	201	707	60	2265
		JUL	437	4971	374	1835	196	7814
		AUG	885	5869	570	755	340	8419
		SEP	448	1475	905	290	163	3281
		OKT	2471	851	1791	1561	195	6869
		NOV	3009	813	2168	249	423	6663
		DEZ	1722	1315	3040	211	132	6420
	1984	JAN	2149	872	2745	402	81	6249
		FEB	–	–	–	–	–	–
		MAR	723	1148	1631	1657	33	5193
		APR	961	1084	1256	1462	123	4886
		MAI	548	1289	729	618	108	3292
		JUN	478	1069	453	1813	351	4164
		JUL	347	4497	507	1717	205	7273
LB	1983	APR	1025	121	122	31	25	1324
		MAI	425	551	143	33		1152
		JUN	310	290	1	18		619
		JUL	200	1555	174	333	4	2266
		AUG	529	2334	441	5140	58	8502
		SEP	355	4096	1411	192	134	6188
CH	1984	MAI	229	151	393	178	16	967
TS		JUN	29	923	706	236	1	1895
		JUL	32	823	778	168		1801
SA	1986	JUN	527	1040	133	1928	53	3681
ME		JUN	324	639	345	5536	174	7018
SA	1988	APR	35	573	2282	250	46	3186
CH		MAI	508	934	302	683	264	2691
TU		JUN	49	5202	317	692	34	6294
LB		JUN	2	650	61	79	1	793
SG		JUN	15	353	349	646	9	1372
SA		JUN	311	981	279	296	33	1900
ME		JUN	462	3489	213	2280	102	6546
CH		JUN	529	4098	373	4217	287	9504
TS		JUL	9	1703	648	273	104	2737
GR		JUL	29	804	271	1626	2	2732
TG		JUL	237	1914	913	1646	421	5131
AS		JUL	485	1667	387	2378	12	4929

der Wintermonate. Bei SA war ihr Anteil an der Benthosfauna in den Monaten Dezember bis April 1983/84 42,1 - 75,4% ($\bar{x}$ = 57,1%) und bei TU von Oktober bis April 1983/84 25,7 - 47,4% ($\bar{x}$ = 34,5%). Der Anteil der Diptera war in den von relativ hohen Wassertemperaturen (Abb. 3) und/oder tiefem Wasserstand (Abb. 4) gekennzeichneten Monaten am höchsten. Die starke Zunahme der Diptera im August 1983 bei SA (79,0%) und LB (60,5%) war durch ein Massenauftreten der Chironomidae bedingt. Das gleiche gilt für den Juli 1984 bei SA (54,0%) und TU (43,5%). Alle übrigen Diptera erreichten nie diese Häufigkeit.

Die Trichoptera waren in den drei Bächen während der ersten 4 Untersuchungsmonate (April - Juli 1983) häufig. Bei SA betrug der Anteil 14,3 - 32,7% ($\bar{x}$ = 22,1%), bei TU 5,6 - 58,7% ($\bar{x}$ = 39,0%) und bei LB 8,8 - 47,4% ($\bar{x}$ = 43,3%). Das Hochwasser im September 1983 (Abb. 4) veränderte die Probestellen durch Gesteinsverschiebungen morphologisch stark. Davon waren v.a. die Limnephilidae betroffen, da die von ihnen bevorzugten, sandigen Becken mit langsamer fliessendem Wasser fast vollständig fehlten. Deshalb waren 1984 die Trichoptera in der entsprechenden Jahreszeit seltener als im Vorjahr (SA: $\bar{x}$ = 2,3%, G = 17,9, P < 0,001, TU: $\bar{x}$ = 13,6%, G = 12,9, P < 0,001; Tab. 4, Appendix II). Einen hohen Anteil an der Gesamtindividuenzahl erreichten die Trichoptera in den Monaten Oktober und November (SA 50,3 - 60,4%, TU 36,0 - 45,2%) mit dem Erscheinen der neuen Generationen der Limnephilidae. Die unter Übrige zusammengefassten Benthostiere machten das ganze Jahr nie einen bedeutenden Anteil an der Gesamtfauna aus. Nur wenige kamen überhaupt regelmässig vor (Appendix IIa,b).

Die Benthosfauna von SA und TU zeichnete sich während der Brutzeit der Wasseramsel im Vergleich zu den Herbst- und Wintermonaten durch einen höheren Anteil an Ephemeroptera und einen geringeren Anteil an Plecoptera und Trichoptera aus (Tab. 5). Bei SA kam während der Brutzeit zusätzlich ein höherer Anteil an Diptera hinzu. Die Zusammensetzung der Benthosfauna unterschied sich zwischen den beiden untersuchten Gewässern in den Herbst- und Wintermonaten nicht, wohl aber im Frühjahr und Sommer: 1983 war bei TU der Anteil der Ephemeroptera grösser (G = 12,974, P < 0,001) und jener der Diptera kleiner (G = 25,373, P < 0,001) als bei SA. 1984 wies TU prozentual mehr Trichoptera auf (G = 6,884, P < 0,01). Die Probestelle war im Turbach nach dem Hochwasser im September 1983

Tab. 5 - Durchschnittliche prozentuale Zusammensetzung der Benthosfauna für die Probestellen SA und TU während der Brutzeit der Wasseramsel (Zeitabschnitte 1 und 3) und der Herbst- und Wintermonate (2). Da für TU im Februar 1984 keine Daten vorliegen, wurde dieser Monat bei den Berechnungen für SA weggelassen. T = Trichoptera, E = Ephemeroptera, P = Plecoptera, D = Diptera, Ü = Übrige. Die fett gedruckten Zahlen bedeuten, dass ein gesicherter Unterschied zwischen Brutzeit und Herbst- und Wintermonaten besteht (G-Test, alle P < 0,05).

Probestelle	Zeitabschnitt	T	E	P	D	Ü
SA	(1) April-August 83	11,3	**23,2**	7,6	**57,5**	0,4
	(2) September 83-März 84	**36,7**	12,3	**36,7**	13,5	0,9
	(3) April-Juli 84	2,4	**37,4**	19,3	**39,7**	1,2
TU	(1) April-August 83	18,9	**54,5**	8,1	15,7	2,8
	(2) September 83-März 84	**30,3**	18,7	**35,4**	12,6	3,0
	(3) April-Juli 84	11.9	**40,5**	15,0	28,6	4,0

wieder durch Limnephilidae besiedelt, während in der Saane erst wenige Individuen dieser Famile vorhanden waren.

Die Besiedlungsdichte war im Sommer (August) am höchsten (Abb. 7). Bei SA erreichte sie maximale Werte von 14'896 Individuen/m^2, bei LB 8'496 I/m^2 und bei TU 8'419 I/m^2. Im Gegensatz zu SA und LB wurden bei TU Spitzenwerte bereits im Juli erreicht. Die Dichte war in diesem Monat mehr als doppelt so hoch als in den beiden grösseren Gewässern. Die mittlere Siedlungsdichte für die 15monatige (ohne Februar 1984) Untersuchungsperiode war bei SA und TU nicht verschieden (SA 4'272 I/m^2; TU 5'188 I/m^2; Mann-Whitney U = 76, P = 0,13). Betrachten wir jedoch die Verteilung über die 15 Monate, so unterscheiden sich die beiden Probestellen deutlich (G = 13'978, FG = 14, P < 0,001). Die Siedlungsdichte war an SA grösseren Schwankungen unterworfen als bei TU. Die höchste Dichte im August 1983 war 18mal grösser als die kleinste Dichte im März 1984. Bei TU betrug dieser Faktor nur 5,5. Der hochwasserbedingte Einbruch in der Benthospopulation im September 1983 war bei SA am dramatischsten. Die Dichte nahm auf 10,1% des Augustwertes ab. Im Turbach lag die Probestelle zwischen 2 Schwellenverbauungen, welche die Wasserkraft mindestens teilweise zu brechen vermögen. Die Dichte fiel nur auf 39,0% des Vormonats ab. Bereits im Oktober hatte sich die Benthosfauna in beiden Bächen wieder erholt. Das Wiederhochschnellen der Dichte war vor allem auf das massenhafte Auftreten von Larven neuer Generationen der Limnephilidae und verschiedener Plecoptera zurückzuführen (Appendix IIa,b). Bei SA nahm die Siedlungsdichte anschliessend rasch ab bis zum Tiefstwert im März. Schon im Dezember war die Dichte mehr als 2mal kleiner als im November. Bei TU blieb die Dichte länger auf einem höheren Niveau. Erst im Mai war die Siedlungsdichte weniger als halb so hoch wie im Oktober. Der geringe Wert im März 1984 bei SA ist auf den tiefen Wasserstand zurückzuführen. Ein Teil der Probestelle war trockengefallen. Die an rasch fliessendes Wasser gebundenen Arten (v.a. Ephemeroptera) fehlten im Bereich der Probestelle. Sie waren aber im April wieder vorhanden (Tab. 4, Appendix IIa). Bei LB hatte das Hochwasser im September 1983 lokal den geringsten Einfluss. Die Probestelle befand sich auf der Innenseite einer Kurve und war daher von den Geschiebemassen weniger stark betroffen. Die Gesamtindividuenzahl verringerte sich auf 72,8% des Augustwertes.

Der TU wies mit 26,9 ± 3,6 (n = 15, Bereich R = 21-34) eine höhere mittlere Taxadichte auf als die SA mit 21,9 ± 4,3 (n = 16, R = 16-32; Mann-Whitney U = 41, P = 0,002). In der SA gab es im November eine durch das Auftreten neuer Generationen bedingte Spitze (Abb. 7). Im April 1984 schwemmte das erste Schmelzwasser wieder neue Taxa an die vorher fast ausgetrocknete Probestelle. Im Juni und Juli fand wieder eine Abnahme statt. Auch 1988 war die Taxadichte im April mit 30 deutlich höher als im Juni (22). Im TU fehlte die Herbstspitze. In den Wintermonaten blieben die Werte konstant. Die höchste Taxazahl fand ich im Mai und Juni 1984. Im Jahr vorher war die Spitze im August. Bei LB konnte in der kurzen Untersuchungszeit ebenfalls die grösste Vielfalt im August festgestellt werden.

Die Ephemeroptera erreichten bei SA die höchste Dichte in den Monaten Juni bis Ausgust (Tab. 4). Es entstand keine ausgeprägte Spitze, da sich die verschiedenen Arten zeitlich ablösten. Die *Rhithrogena*-Arten hatten ihre Maxima im Mai/Juni, die Baetidae im Juli/August (Appendix IIa). Bei TU war die Ephemeroptera-Spitze im August mit 5'869 I/m^2 2,8mal so hoch wie bei SA. Die Maxima der beiden wichtigsten Gattungen *Rhithrogena* und *Baetis* fielen praktisch zusammen (Appendix IIb). Bei LB nahm die Zahl der Ephemeroptera von August bis Sep-

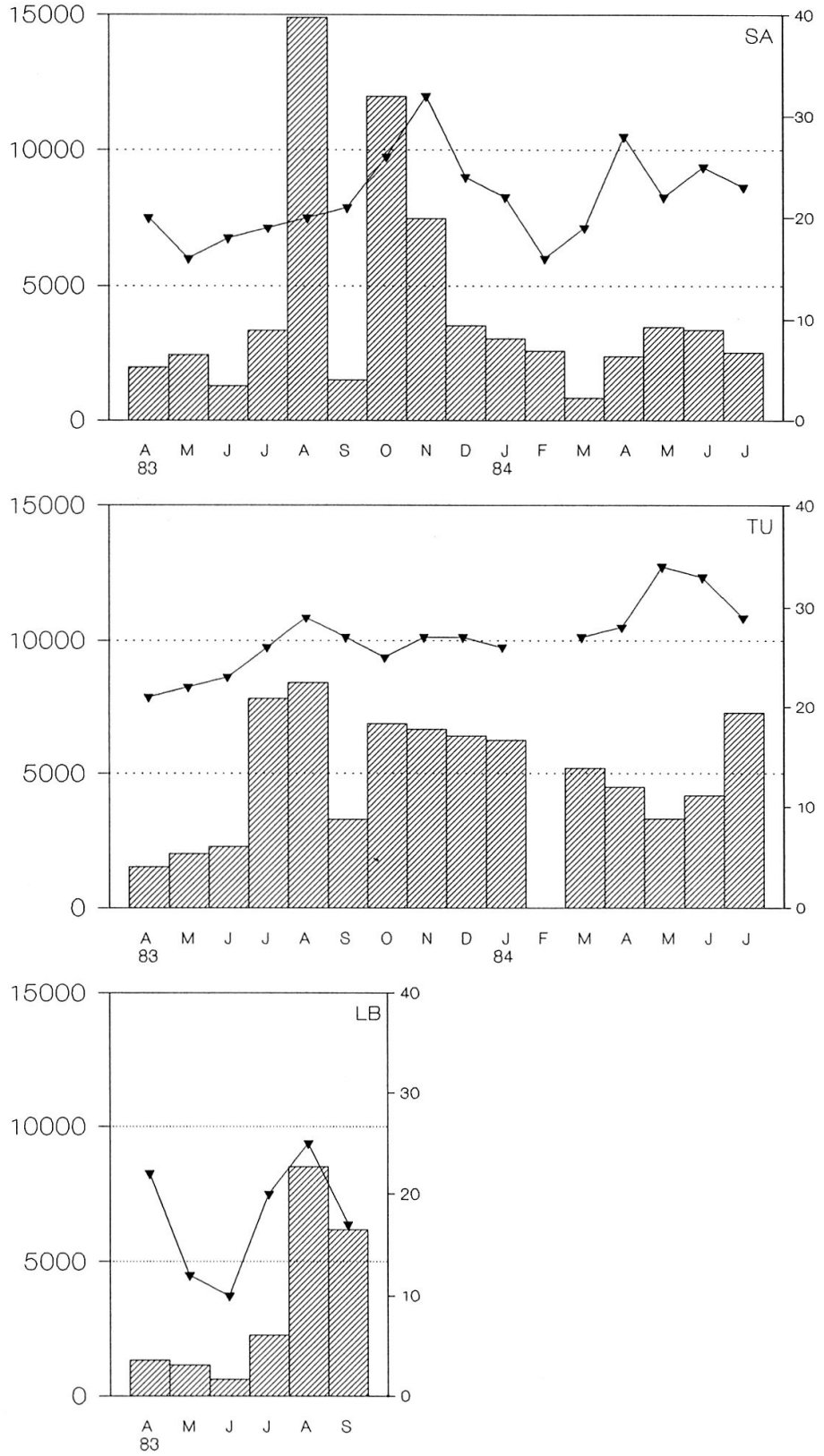


Abb. 7 - Abundanz der Benthosfauna (Säulen; Individuen/m²) und Anzahl Taxa (Kurve, rechte Ordinate) im Jahresverlauf von April 1983 bis Juli 1984 an den beiden Probestellen SA und TU, sowie von April bis September 1983 bei LB. Für TU fehlen die Daten vom Februar 1984, da der Bach vollständig zugefroren war.

tember noch zu (Maximum 4'096 I/m^2). Die Plecoptera erreichten bei SA und TU die höchsten Dichten in den Monaten Oktober bis Januar (Maximum in der SA 2'556 I/m^2, im TU 3'040 I/m^2). Die Diptera zeigten kein deutliches jahreszeitliches Muster. Die Massenvermehrung der Chironomidae (mehrere Arten mit z.T. mehreren Generationen pro Jahr) hing von lokalen Umweltbedingungen ab (Übersicht in BRAUKMANN, 1987). Bei SA traten Spitzen in den Monaten August, Oktober und Mai auf, bei TU im Juli, Oktober und März und bei LB im August. Bei den Trichoptera erschienen Larvulae der Limnephilidae im Oktober und November in hoher Zahl. Bei SA hatten sich die Ansammlungen im Dezember aufgelöst, bei TU waren solche auch noch im Januar vorhanden (Appendix IIa,b).

Von 6 Probestellen liegen Daten aus dem gleichen Monat in verschiedenen Jahren vor (Abb. 8). Sowohl die Zusammensetzung der Benthosfauna als auch die Gesamtindividuenzahl variierten beträchtlich (Tab. 4, Appendix II). Bei SA war die Zusammensetzung im Juni in den Jahren 1983, 1884 und 1988 sehr ähnlich bis (1983 und 1988) nicht unterscheidbar ($G = 4{,}762$, $FG = 4$, $P > 0{,}05$), 1983 und 1984 unterschieden sich im Anteil von Trichoptera und Diptera ($G = 45{,}880$, $FG = 1$, $P < 0{,}001$; bzw. $G = 3{,}918$, $FG = 1$, $P < 0{,}05$) und 1984 und 1988 nur bezüglich der Trichoptera ($G = 8{,}088$, $FG = 1$, $P < 0{,}005$). 1984 erreichte aber die Gesamtabundanz 2,6 mal so hohe Werte wie 1983 und 1,8 mal wie 1988 (Tab. 4, Appendix IIa). Alle anderen Vergleiche ergaben signifikante Unterschiede in der Zusammensetzung (alle $G > 9{,}488$, $FG = 4$, alle $P > 0{,}05$). Die Betrachtung der abiotischen Faktoren zeigte, dass die Variation von Jahr zu Jahr gross war. Da Abundanz und Entwicklungsgeschwindigkeit der Larven von den Umweltbedingungen abhängig sind, überraschen diese Unterschiede nicht.

Die Dichte der Benthostiere in den Wasseramselrevieren war höher als in nicht besetzten Bachstrecken (5'717 I/m^2 gegenüber 1'909 I/m^2; Mann-Whitney $U = 22$, $P = 0{,}033$). Die Gegenüberstellung von Anzahl Individuen/Einzelprobe und Anzahl gefundener taxonomischer Einheiten lässt die beiden Gruppen von Gewässerabschnitten noch deutlicher erkennen (Abb. 9). Von Wasseramseln besetzte Bachstrecken zeichneten sich nicht nur durch eine höhere Siedlungsdichte (560,2 I/Quadratfuss gegenüber 179,4 I/f^2, Mann-Whitney $U = 256{,}5$, $P < 0{,}001$) sondern auch durch eine grössere Artenvielfalt aus (20,8 taxonomische Einheiten/Einzelprobe gegenüber 13,2; Mann-Whitney $U = 261{,}5$, $P < 0{,}001$).

Diversität und Ähnlichkeit - Der Diversitätsindex nach Shannon-Wiener schwankte bei SA im Lauf des Jahres erheblich (Abb. 10). Das Hochwasser im September 1983 verwischte das jahreszeitliche Muster der Diversität: tiefe Werte von August bis November, hohe Werte von Dezember bis Juni. Der Index erreichte maximale Werte im Dezember und Januar (2,95 und 3,20) und minimale Werte im August und November (1,36 und 2,03). Die Werte sind kleiner als bei einer Bestimmung aller Organismen bis zur Art. Im August war das Massenauftreten der Chironomidae und *Baetis*-Larven für den tiefen Wert verantwortlich. Das Hochwasser im September schwemmte viele Tiere weg und löste die Konzentrationen auf. Die Individuen verteilten sich gleichmässiger auf die vorhanden Taxa, was den Index erhöhte. Im Oktober und November führte das gehäufte Auftreten von Limnephilidae-Larvulae erneut zum Sinken des Index, obwohl in diesen Monaten eine grosse Anzahl Taxa vorkam. Im Winter (Dezember bis Februar) waren die Tiere besser verteilt, was sich in einem hohen Index widerspiegelt. Vom Frühjahr zum Sommer hin nahm die Diversität ab. Viele Arten flogen in dieser Zeit aus, und andere traten gehäuft auf. Im TU waren die Schwankungen geringer: Der minimale Wert im Juli 1983 betrug 2,20, der maximale Wert im Mai 1984 3,27. Die Diversität war 1983/84

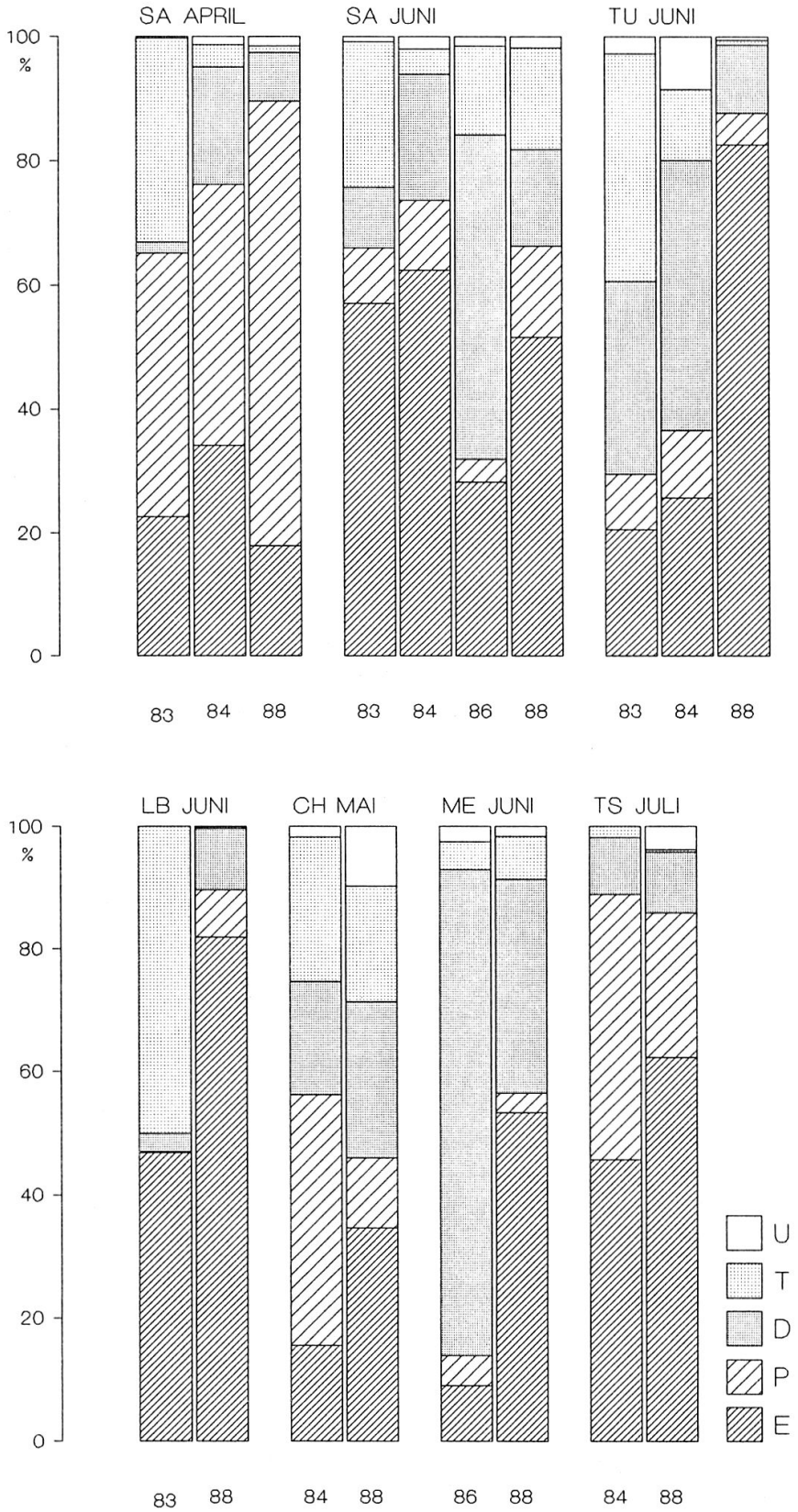


Abb. 8 - Jährliche Variation in der taxonomischen Zusammensetzung der Benthosfauna an verschiedenen Probestellen, von welchen Daten aus mehreren Jahren vom gleichen Monat vorlagen. Abkürzung der Probestellen wie in Tab. 2. Unter den Säulen steht das Untersuchungsjahr. E = Ephemeroptera, P = Plecoptera, D = Diptera, T = Trichoptera, Ü = Übrige.

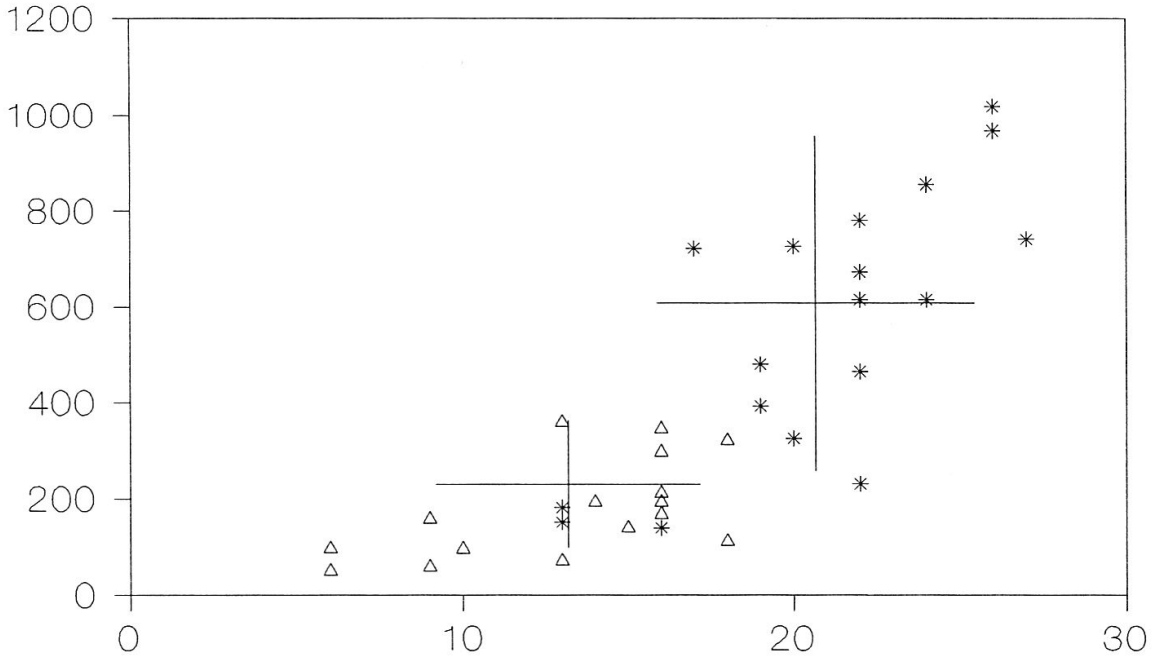


Abb. 9 - Abundanz (Individuen pro Quadratfuss; Ordinate) und Taxadichte (Abszisse) der Einzelproben in von der Wasseramsel besiedelten (Sterne) und in von ihr nicht besetzten Fliessgewässerabschnitten (Dreiecke).

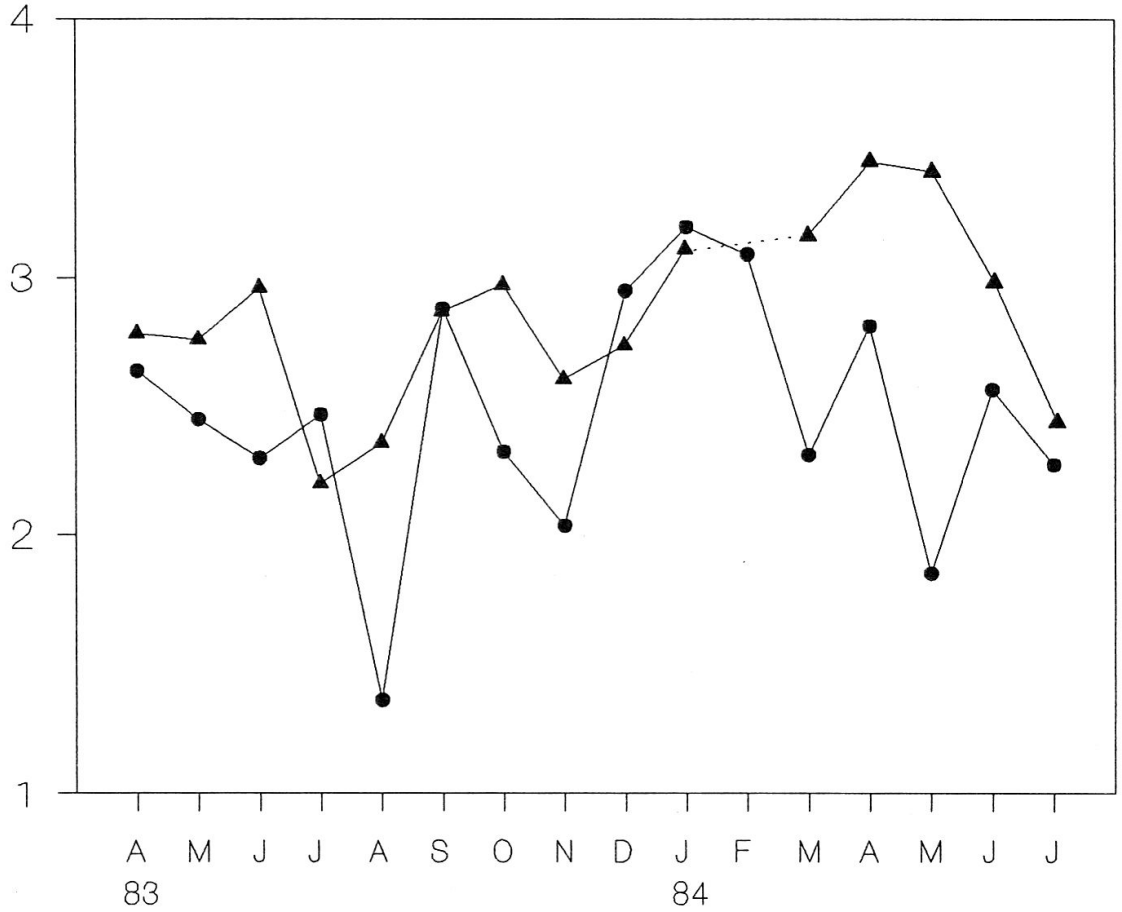


Abb. 10 - Taxadiversität H' (Shannon-Wiener-Index) im Jahresverlauf der beiden Probestellen SA (Punkte) und TU (Dreiecke) von April 1983 bis Juli 1984.

im TU grösser als in der SA (TU $\bar{x}$ = 2,853 ± 0,360, n = 15; SA $\bar{x}$ = 2,468 ± 0,475, n = 16; Mann-Whitney U = 64, P = 0,027).

Im Sommer 1988 variierte der Index an den 10 Probestellen zwischen 1,60 und 3,11 (Tab. 6). Auffällig ist der trotz einer grossen taxonomischen Vielfalt tiefe Wert bei TU. *Baetis*-Larven dominierten mit 75,5% der Individuen die Benthosfauna (Appendix IId). Die Probenahme fand zu einer Jahreszeit statt, die durch eine grosse Dynamik und sehr unterschiedlichen Bedingungen an den Probestellen gekennzeichnet ist: Ausfliegen vieler Arten, Massenauftreten einiger Gattungen und Auftreten von neuen Generationen, die am Anfang häufig geklumpt vorkommen.

Tab. 6 - Diversitätsindex H' nach Shannon-Wiener, Anzahl Taxa und Ausbildungsgrad der Diversität (Evenness) der Sommerproben 1988 an 10 verschiedenen Probestellen. Abkürzung der Probestellen wie in Tab. 2.

Probestelle	Shannon-Wiener H'	Taxa T	Eveness E
TU	1,60	28	0,33
LB	1,99	16	0,50
GR	2,14	24	0,47
ME	2,20	26	0,47
CH	2,26	29	0,47
TG	2,60	18	0,62
AR	2,63	19	0,62
TS	2,63	22	0,59
SA	2,83	22	0,64
SG	3,11	21	0,71

Zwischen Eveness E und Diversität H' besteht erwartungsgemäss eine enge positive Beziehung ($E = 0{,}074 + 0{,}194 \cdot H'$, r = 0,908, n = 54, P < 0,001), ebenso zwischen Diveristät H' und Anzahl Taxa T ($H' = 1{,}92 + 0{,}028 \cdot T$, r = 0,287, n = 54, P = 0,035).

Die quantitative Clusteranalyse lässt die 10 Probestellen von 1988 in 3 Cluster zerfallen (Abb. 11): die 3 grössten Bäche SA, LB und TU bilden mit TS eine Gruppe, die Seitenbäche CH, ME, TG und AR die zweite, und SG und GR das dritte Cluster. Auffällig ist die isolierte Stellung von TS gegenüber den beiden anderen linksufrigen Seitenbächen der Saane, ME und CH. Ursache dürfte der Stausee sein. Die wegen des Quellwasserentzugs unterschiedlichen physikalischen Parameter (Abb. 3, Abb. 5) führen zu einer anders zusammengesetzten Benthosfauna. AR, das im gleichen Einzugsgebiet liegt wie TS (Abb. 1), ist den benachbarten Seitenbächen ähnlicher (Tab. 7). Der Einfluss des Kraftwerks scheint sich auch in der Probestelle SG zu manifestieren, die wenig Ähnlichkeit mit der am gleichen Bach liegenden Stelle SA aufweist.

Grösse - Im TU waren mit Ausnahme des Juni 1983 (89,5%) stets mehr als 90% der Tiere ≤10mm (Abb. 12). In der SA traf dies in 11 von 16 Monaten zu. Hier nahm der Anteil der ≤5 mm langen Tiere von April bis November 1983 stetig zu und fiel dann rasch wieder ab. Die steile Abnahme des Anteils in K1 lässt ein rascheres Wachstum der Benthosfauna in der SA während der Wintermonate als im TU vermuten. Im LB verläuft die Zunahme der ≤5mm langen Tiere parallel zur SA (Abb. 12).

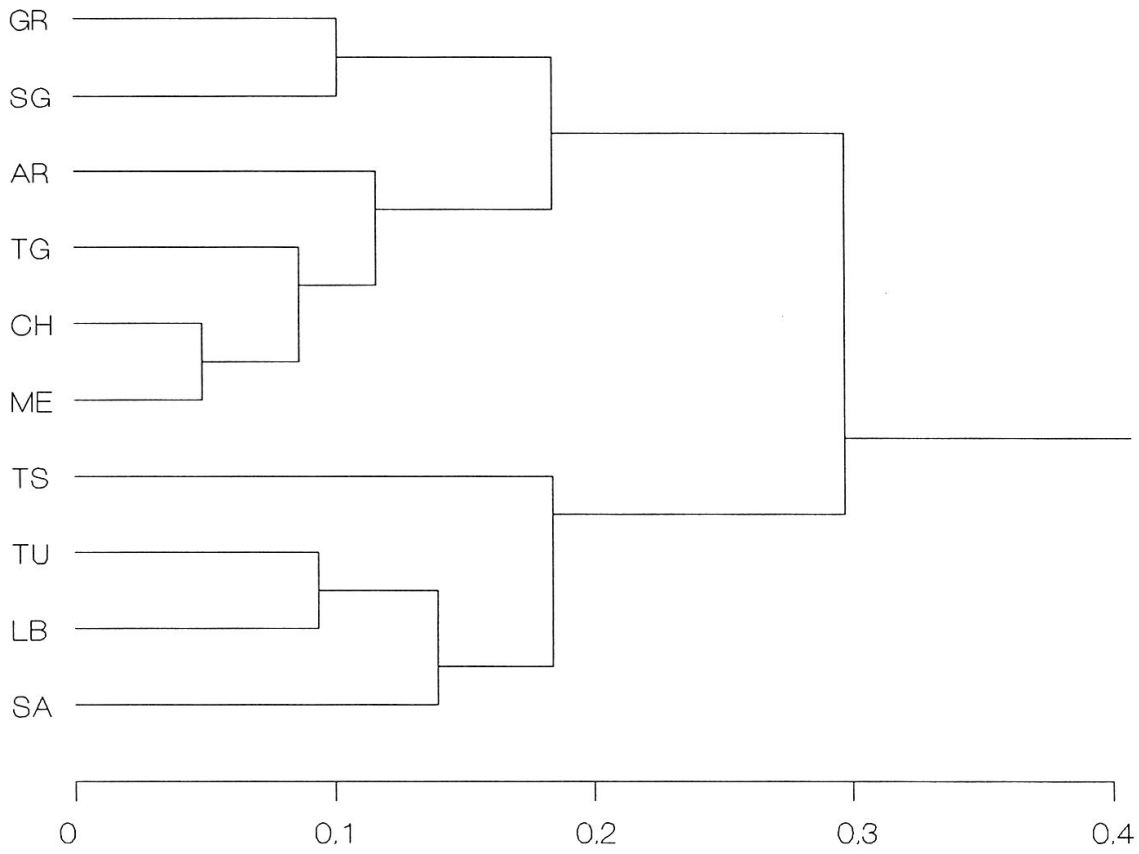


Abb. 11 - Clusterdendrogramm für die 10 Probestellen im Sommer 1988. Abkürzung der Probestellen wie in Tab. 2. Der Darstellung liegt der Ähnlichkeitsindex von Horn und die complete linkage Cluster Methode zugrunde. Auf der x-Achse ist die quadrierte euklid'sche Distanz aufgetragen.

Tab. 7 - Horns Ähnlichkeitsindex R_0 für die Benthosfauna an den 10 untersuchten Probestellen im Sommer 1988. R_0 kann Werte von 0 (keine Ähnlichkeit) bis 1 (identische Proben) annehmen. Abkürzung der Probestellen wie in Tab. 2.

	SA	LB	GR	SG	TU	ME	CH	TS	TG	AR
SA	1,00	0,81	0,51	0,61	0,81	0,61	0,62	0,66	0,57	0,50
LB		1,00	0,67	0,70	0,88	0,68	0,66	0,73	0,66	0,55
GR			1,00	0,81	0,55	0,69	0,81	0,62	0,79	0,73
SG				1,00	0,64	0,76	0,80	0,66	0,79	0,77
TU					1,00	0,82	0,77	0,81	0,69	0,60
ME						1,00	0,95	0,76	0,85	0,87
CH							1,00	0,74	0,88	0,85
TS								1,00	0,75	0,65
TG									1,00	0,85
AR										1,00

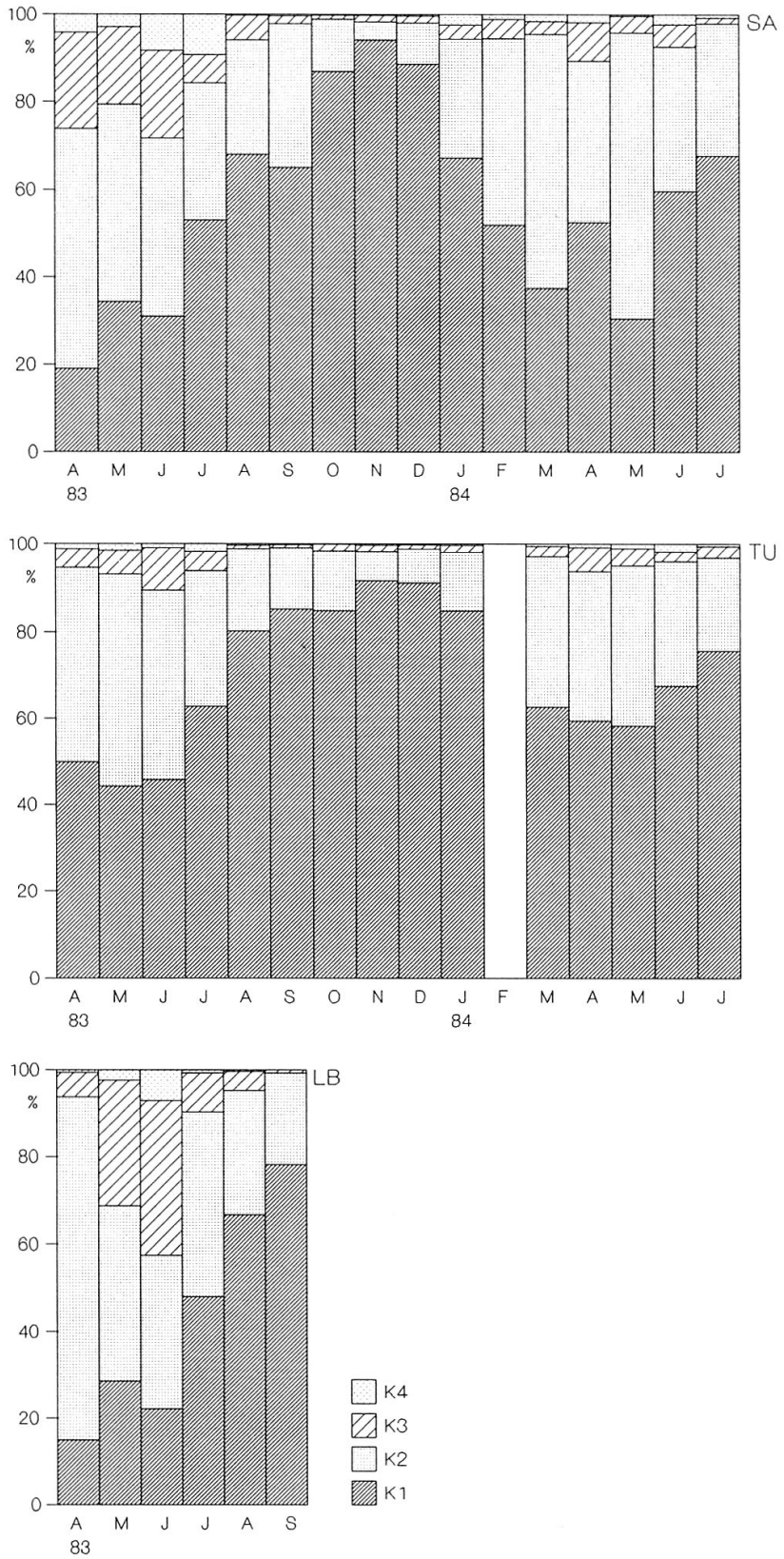


Abb. 12: Grössenzusammensetzung der Benthosfauna im Jahresverlauf von April 1983 bis Juli 1984 an den beiden Probestellen SA und TU, sowie von April bis September 1983 von LB. Für TU fehlen die Daten vom Februar 1984, da der Bach vollständig gefroren war. K1: ≤ 5 mm; K2: 5,5 - 10 mm; K3: 10,5 - 15 mm; K4: > 15 mm.

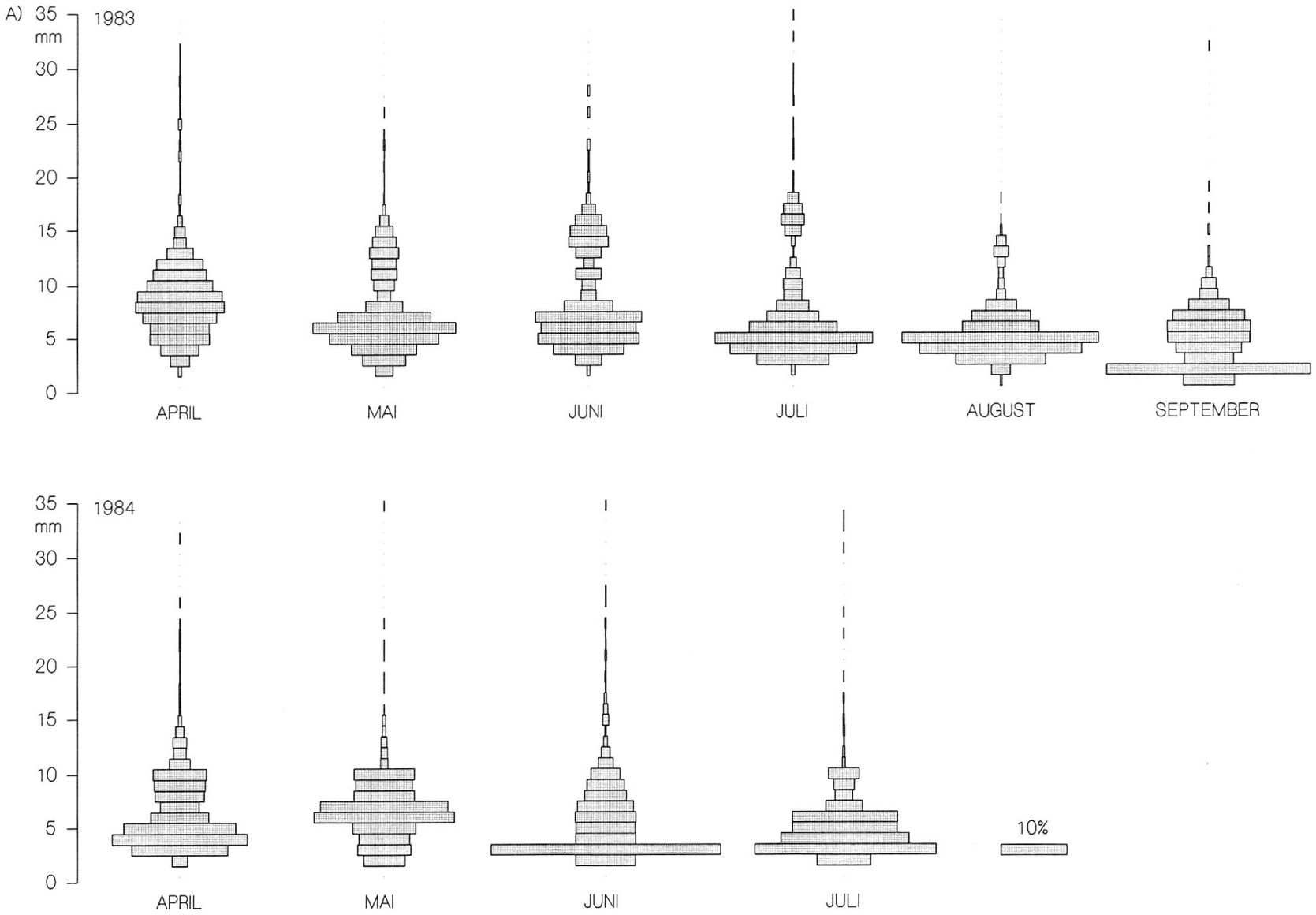
Der Anteil der über 5 mm langen Tiere (K2-K4) war bei SA und TU während der Brutzeit (Zeitabschnitte 1 und 3, Tab. 8) höher als während der Herbst- und Wintermonate (Zeitabschnitt 2; SA: G = 12,480, P < 0,001, bzw. G = 5,860, P < 0,025; TU: G = 12,404, P < 0,001, bzw. G = 6.586, P < 0,025). Andererseits war der Anteil an Tieren der Grössenklasse K1 im Herbst/Winter grösser als während der Brutzeit 1983 (SA: G = 9,253, P < 0,01; TU: G = 5,162, P < 0,025). Die bereits erwähnte Veränderung der Probestellen durch das Hochwasser im September 1983

Tab. 8 - Durchschnittliche prozentuale Grössenzusammensetzung der Benthosfauna während der Brutzeit der Wasseramsel (Zeitabschnitte 1 und 3) und der Herbst- und Wintermonate (2) an den Probestellen SA, TU und LB. Da für TU für den Februar keine Daten vorliegen, wurde dieser Monat bei den Berechnungen für SA weggelassen. K1 = ≤ 5 mm, K2 = 5,5-10 mm, K3 = 10,5-15 mm, K4 = >15 mm. Die letzte Kolonne (K2-K4) fasst den Anteil der Benthostiere zusammen, die grösser sind als 5 mm. Die fett gedruckten Zahlen bedeuten einen signifikanten Unterschied zwischen Brutzeit und Herbst- und Wintermonaten (G-Test, alle P < 0,05).

Probestelle	Zeitabschnitt	Grösseklassen				
		K1	K2	K3	K4	K2-K4
SA	(1) April-August 83	41,0	39,6	**14,4**	5,0	**59,0**
	(2) September 83-März 84	**73,3**	23,8	2,0	0,9	26,7
	(3) April-Juli 84	52,6	41,3	4,8	1,3	**47,4**
TU	(1) April-August 83	56,6	37,4	4,9	1,1	**43,4**
	(2) September 83-März 84	**83,4**	14,9	1,4	0,3	16,6
	(3) April-Juli 84	65,2	30,2	3,5	1,1	**34,8**
LB	(1) April-August 83	36,1	45,0	16,7	2,2	63,9
	September 83	**78,1**	21,2	0,6	0,1	21,9

Tab. 9 - Die durchschnittliche Grösse (in mm) der Benthostiere an den Probestellen SA und TU 1983 und 1984. $\bar{x}$ = Populationsmittelwert, s = Standardabweichung, n = Anzahl gemessener Tiere. Die durchschnittliche Körperlänge war in der SA stets grösser als im TU (Student t-Test, alle P ≤ 0,001). Alle Monatsmittelwerte unterscheiden sich mit Ausnahme der mit dem gleichen Buchstaben gekennzeichneten Werte. A: t = 0,107, P = 0,915; B: t = 0,615, P = 0,538.

	SA			TU		
	$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	n
April 1983	8,90	4,04	1072	6,11	2,84	779
Mai	7,35	3,73	1292	6,61A	3,01	1042
Juni	8,46	4,51	671	6,62A	3,06	1213
Juli	6,94	4,35	2320	5,66	2,92	2655
August	5,40	2,48	8220	4,43	1,84	4660
September	4,49	2,87	757	3,78	2,04	1308
April 1984	6,49B	3,52	1298	5,67	2,88	2275
Mai	6,56B	2,68	1876	4,68	3,03	1893
Juni	5,57	3,69	1711	5,22	3,16	2284
Juli	4,90	2,44	1441	4,35	2,90	3931


A)
1983
35
mm
30
25
20
15
10
5
0
APRIL
MAI
JUNI
JULI
AUGUST
SEPTEMBER
1984
35
mm
30
25
20
15
10
5
0
APRIL
MAI
JUNI
JULI
10%

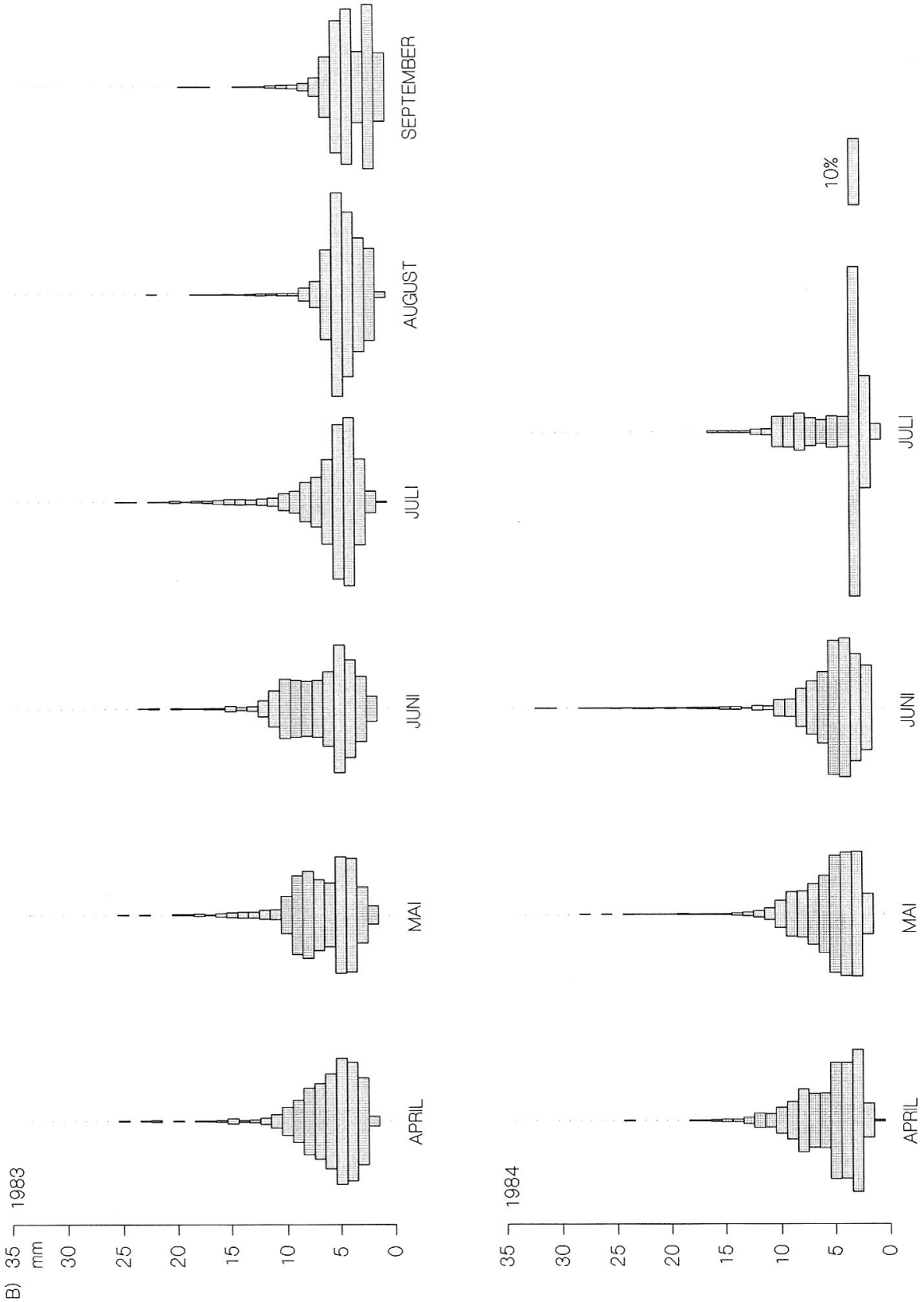


Abb. 13 - Grössenzusammensetzung der Benthosfauna in den Frühjahrs- und Sommermonaten 1983 und 1984. Die Populationsmittelwerte für die entsprechenden Monate stehen in Tab.9 und sind in Abb. 14 dargestellt. A) SA; B) TU.

hatte auch einen Einfluss auf die Grössenzusammensetzung. 1984 waren bei SA während der Brutzeit weniger in K3 gehörende Tiere vorhanden als im Vorjahr (G = 5,023, P = 0,025), bei TU hingegen war dieser Unterschied unbedeutend. Der geringere Anteil der Limnephilidae-Larven (v.a. *Allogamus auricollis*) im Sommer 1984 hatte auch zur Folge, dass in beiden Bächen der Populationsmittelwert 1984 für die Monate April bis Juli kleiner war als 1983 (Tab. 9). Neben der Seltenheit der Limnephilidae fallen noch andere Unterschiede ins Gewicht: Während 1983 Larvulae erst im September einen grossen Anteil ausmachten, traten 1984 im TU bereits im Juni und in der SA im Juli viele kleine Larven auf (Abb. 13). In beiden Bächen waren es v.a. Baetidae und Chironomidae (Appendix IIa,b).

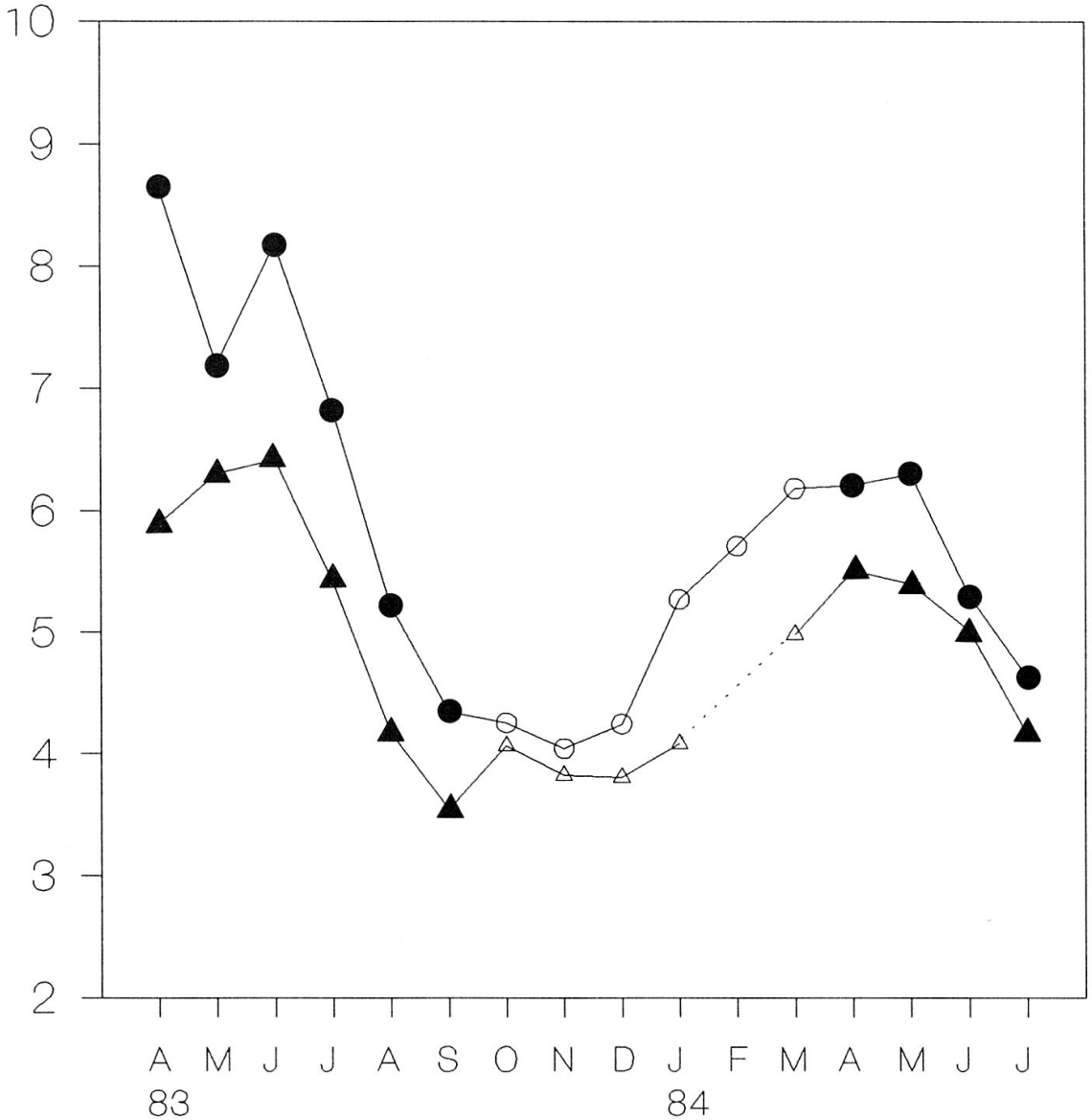


Abb. 14 - Mittlere Körpergrösse (mm) der Benthosfauna im Jahresverlauf von April 1983 bis Juli 1984 an den beiden Probestellen SA (Punkt) und TU (Dreieck). Offene Symbole bedeuten geschätzte Werte (Appendix I). Die Anzahl gemessener Tiere und die Standardabweichung stehen in Tab. 9.

Die mittlere Grösse der Benthostiere erreichte an den 3 Probestellen SA, TU und LB 1983 Maxima in den Monaten April bis Juni, 1984 bei SA und TU deutlich kleinere Höchstwerte von März bis Mai (Abb. 14). 1983 sank die durchschnittliche Körperlänge ab Juni, 1984 bereits ab Mai. Für die Wintermonate sind die Werte geschätzt (Appendix I). In beiden Bächen war die mittlere Körpergrösse der Benthosfauna während der Monate September bis Dezember am kleinsten. Das Wachstum war in dieser Zeit unbedeutend. Anschliessend stieg der Wert für SA rasch an, das Wachstum bei TU schien deutlich langsamer. Die Vermutung, die bereits aus Abb. 12 gezogen wurde, scheint sich hier zu bestätigen. Da viele Tiere nicht bis auf die Art bestimmt werden konnten und in der Gesamtpopulation verschiedene Arten und Generationen nicht voneinander trennbar sind, liess sich die Hypothese, dass die Benthosfauna in der SA und vermutlich auch im LB bessere Entwicklungsbedingungen hatte, einzig anhand von *Allogamus auricollis*-Larven, die ab einer bestimmten Grösse eindeutig identifizierbar und in ausreichender Dichte vorhanden waren, überprüfen. Zwei Faktoren sind für die Entwicklung von aquatischen Larven von grosser Bedeutung: die Wassertemperatur und die verfügbaren Nährstoffe (SWEENEY, 1984). Bei SA und LB standen den Larven im Winter mehr Nährstoffe zur Verfügung als bei TU (Abb. 5a,b). Im Frühjahr und Frühsommer wurden in den beiden grösseren Bächen die Nährstoffe durch Schmelzwasser stärker verdünnt, so dass sich die 3 Bäche in dieser Zeit nicht mehr unterschieden. 1983 konnte ich in den 3 Fliessgewässern von April bis Juli ausreichend Larven sammeln und sie vermessen. Bei SA und im TU erschienen die Larvulae im Oktober (Appendix IIa,b). Im Frühjahr 1983 bestand bereits ein beträchtlicher Grössenunterschied in den 3 Bächen (Abb. 15), der nur durch ein verschieden rasches Wachstum während der Wintermonate entstehen konnte. Von April bis Juli zeigten die 3 Populationen unterschiedliche Wachstumskurven (Abb. 16a). Während bei SA und im LB die Kurve abflachte, stieg sie für TU exponentiell an. Bis im Juli hatte die mittlere Körpergrösse der *Allogamus*-Population bei TU jene von SA und LB ein- bzw. überholt. Im August waren bei TU bereits keine Larven oder Puppen mehr vorhanden (Appendix IIb). Im Turbach nimmt die Wassertemperatur im Sommer sehr rasch zu und erreicht höhere Werte als in der Saane oder im Louibach (Abb. 3), was offensichtlich das Wachstum der *Allogamus*-Larven beschleunigt. Die Entwicklung der Larven in Abhängigkeit von der Wassertemperatur bestätigt dies (Abb. 16b): Der Zusammenhang ist für TU exponentiell, während bei SA und LB die Kurve durch 1/x gebremst wird. Dies gilt auch für die Gesamtpopulation. Während sich bei SA 1984 die mittlere Körperlänge von März bis Mai nicht mehr änderte (Tab. 9), stieg sie bei TU von 5,0 mm auf 5,5 mm (Abb. 14). Die durchschnittliche Körperlänge der Benthostiere war jedoch in den Frühjahrs- und Sommermonaten bei SA stets grösser als bei TU (Student t-Test, alle $P \leq 0{,}001$; Tab. 9).

Nicht nur die taxonomische Zusammensetzung und die Individuenabundanz variierten von Jahr zu Jahr, sondern auch die Grösse der Larven. In den meisten Bächen waren die Werte für 1988 kleiner als in den früheren Jahre, mit Ausnahme von CH im Mai 1984 und 1988 ($t = -0{,}625$, $P = 0{,}532$) und SA im April 1984 und 1988 ($t = 0{,}113$, $P = 0{,}910$). Ebenfalls nicht verschieden waren die Werte im Juni bei SA 1984 und 1986 ($t = 1{,}246$, $P = 0{,}213$). In beiden Jahren waren die Larven kleiner als 1988.

In den 1988 untersuchten Bächen waren die Benthostiere in den von der Wasseramsel besiedelten Gewässerstrecken grösser ($\bar{x} = 5{,}19$ mm, $n = 9'951$) als jene in den von ihr nicht besiedelten Abschnitten ($\bar{x} = 4{,}04$ mm, $n = 2'869$; $t = -23{,}819$, $P < 0{,}001$). Mit Ausnahme von CH und SG ($t = 0{,}130$, $P = 0{,}897$) waren die Popu-

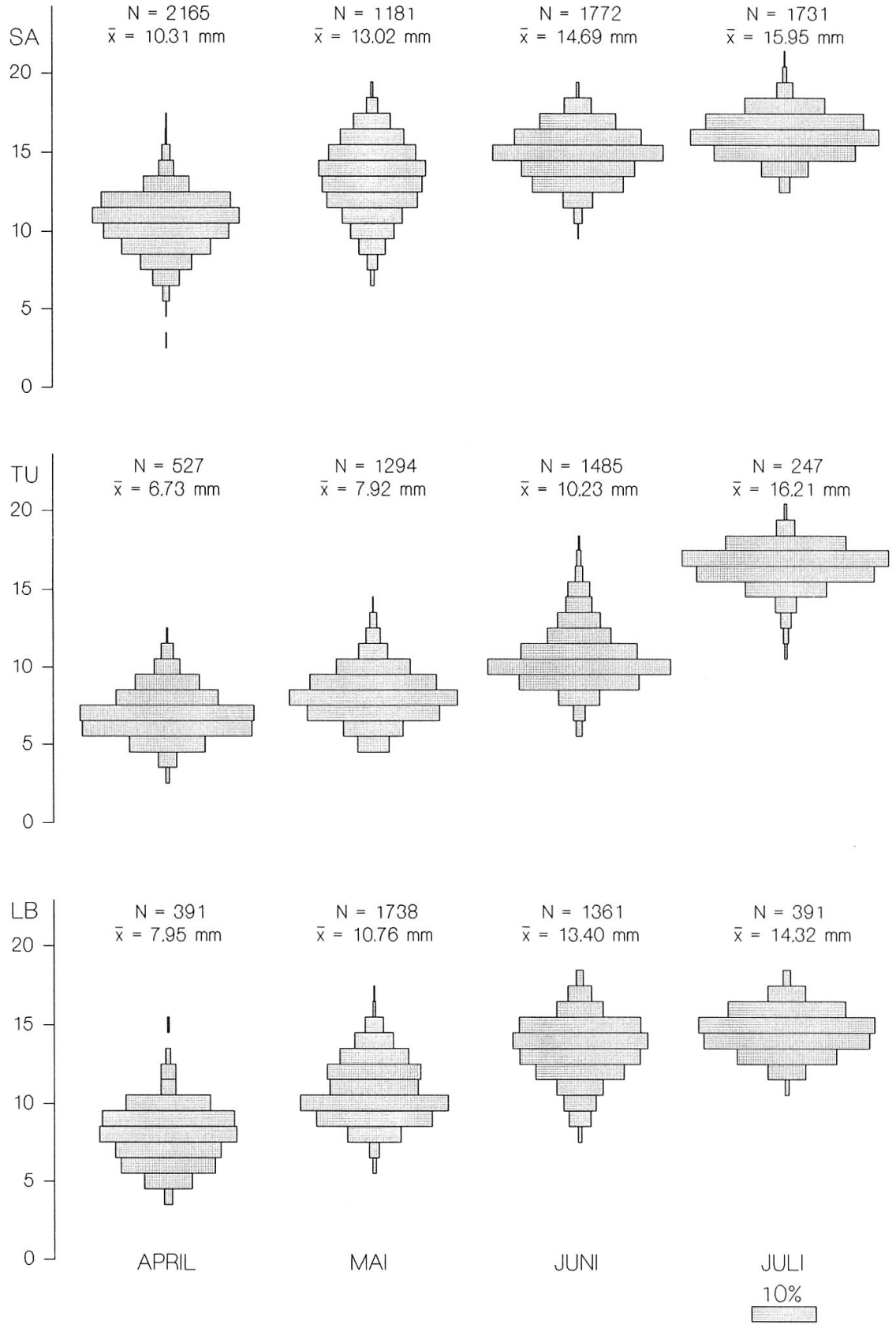


Abb. 15 - Grösse (mm) der *Allogamus auricollis*-Larven bei den Probestellen SA, TU und LB 1983. N = Anzahl gemessener Tiere, x̄ = Populationsmittelwert.

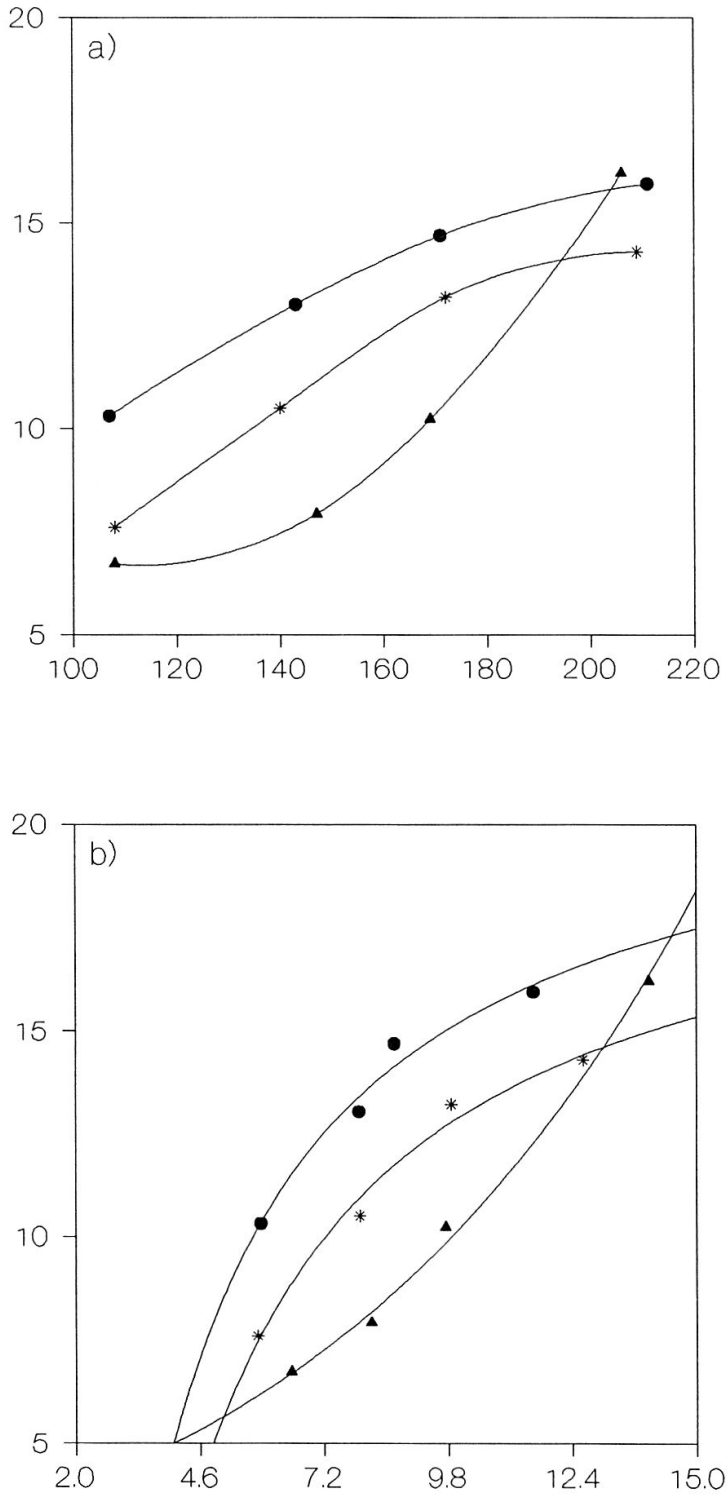


Abb. 16: a) Die Entwicklung der *Allogamus auricollis*-Larven (Körperlänge in mm) in Abhängigkeit von der Zeit (Tage) von April bis Juli 1983. Tag 1 = 1.Januar. Die Symbole stehen für die 3 Probestellen SA (●), TU (▲) und LB (✻). Die Punkte wurden durch eine geglättete, kubische Kurve von der Form $y = a + bx + cx^2 + dx^3$ miteinander verbunden.
b) Körperlänge (mm) der *Allogamus auricollis*-Larven in Abhängigkeit von der Wassertemperatur (°C) bei Probenahmen von April bis Juli 1983. Symbole wie in a). Für SA und LB ist die Abhängigkeit von der Form $y = a + b/x$ (SA: a = 22,075, b = -68,928, r = 0,986, P = 0,014; LB: a = 20,318, b = -74,564, R = 0,992, P = 0,008) und für TU $y = a \cdot e^{bx}$ (a = 3,0848, b = 0,1191, r = 0,9971, P = 0,003).

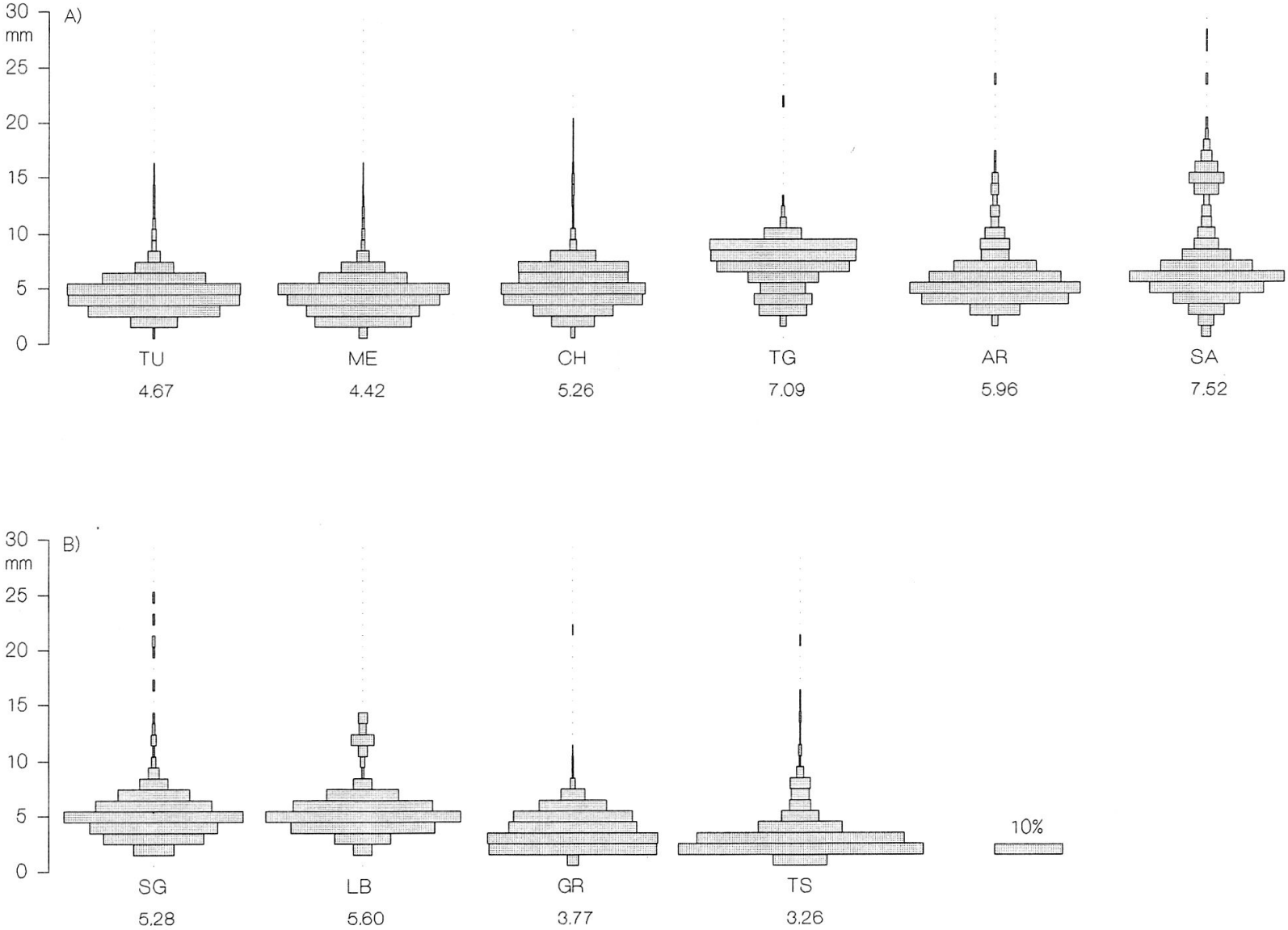


Abb. 17 - Grössenzusammensetzung der Benthospopulationen an den 10 im Sommer 1988 untersuchten Probestellen. A) von der Wasseramsel besiedelte Gewässerabschnitte, B) von ihr nicht besetzte Bachstrecken. Abkürzung der Probestellen wie in Tab. 2. Unter der Probestelle steht die mittlere Körperlänge der Benthostiere im betreffenden Monat (mm).

lationen der einzelnen Probestellen alle voneinander verschieden (Abb. 17). In den Wasseramselrevieren war der Anteil an >5 mm langen Tieren grösser als in den unbesiedelten Gebieten (39,1% gegenüber 20,4%, G = 5,978, FG = 1, P < 0,025). Bei den unbesiedelten Bachstrecken fallen besonders GR und TS auf, wo 85,5% bzw. 89,2% der Tiere ≤5 mm waren.

Biomasse - Zur Berechnung der Biomasse wurden Längen-Gewichtskurven erstellt. Die so ermittelten Parameter für den Zusammenhang zwischen Körpergrösse und Trockengewicht (TG) sind in Tab. 10 zusammengefasst.

Die höchsten Biomassenwerte wurden in den 3 Bächen in den Monaten Juli und August gemessen (Tab. 11) mit Maxima von 7,2 g TG/m^2 bei SA (August 1983), 6,1 g bei TU (Juli 1983) und 4,6 g bei LB (August 1983). Die mittlere Biomasse für die ganze Untersuchungsperiode von SA (3,0 g TG/m^2) und TU (2,9 g) unterscheidet sich nicht (Mann-Whitney U = 109, P = 0,885). Hingegen waren auch hier wie schon bei der Besiedlungsdichte die Werte in der SA grösseren Schwankungen unterworfen (G = 7'697, P < 0,001).

Tab. 10 - Parameter der Regressionsgleichung $y = a \cdot x^b$ für den Zusammenhang zwischen Körperlänge x und Trockengewicht y. n = Stichprobengrösse, r = Korrelationskoeffizient, P = Signifikanzniveau, SA = Saane, TU = Turbach.

Taxon	n	a	b	r	P
Tricladida					
Planaria alpina	5	0,0062	2,8702	0,9344	<0,001
Ephemeroptera					
Baetis spp. TU	8	0,0142	2,3306	0,9632	<0,001
Baetis spp. SA	16	0,0074	2,7366	0,9721	<0,001
Baetis spp. Total	24	0,0100	2,5504	0,9681	<0,001
Rhithrogena spp. TU	18	0,0143	2,5443	0,9871	<0,001
Rhithrogena spp. SA	21	0,0082	2,8065	0,9748	<0,001
Rhithrogena spp. Total	39	0,0138	2,5603	0,9755	<0,001
Ecdyonurus sp.	13	0,0243	2,4357	0,9845	<0,001
Plecoptera					
Rhabdiobderyx spp.	9	0,0088	2,5116	0,9695	<0,001
Nemoura spp.	6	0,0069	2,9379	0,9353	<0,010
Protonemura spp.	13	0,0092	2,4033	0,9401	<0,001
Leuctra spp.	6	0,0124	1,8189	0,9486	<0,010
Isoperla rivulorum	9	0,0506	1,8941	0,8479	<0,010
Perlodes microcephala	10	0,0131	2,7163	0,9831	<0,001
Dictyogenus alpinus	5	0,0048	2,9584	0,9963	<0,001
Perla spp.	25	0,0234	2,5273	0,9552	<0,001
Dinocras cephalotes	4	0,0044	3,0211	0,9700	<0,050
Chloroperla tripunctata	9	0,0186	1,8401	0,8381	<0,010
Diptera					
Blecpharoceridae	5	0,0337	2,0283	0,8379	<0,050
Tipulidae	6	0,0157	2,3502	0,9048	<0,010
Dicranota	19	0,0056	2,2257	0,9021	<0,001
Antocha	4	0,0798	1,2043	0,9810	<0,010
Simuliidae	8	0,0066	2,4612	0,9893	<0,001
Empididae	4	0,0049	2,8809	0,9179	<0,050
Athericidae	12	0,6553	1,0260	0,7149	<0,010
Trichoptera					
Rhyacophila spp.	55	0,0052	2,5817	0,9940	<0,001
Allogamus auricollis	28	0,0044	2,6765	0,9742	<0,001
Drusus spp.	21	0,0075	2,8592	0,9878	<0,001

Tab. 11 - Biomasse nach taxonomischen Gruppen: T = Trichoptera, E = Ephemeroptera, P = Plecoptera, D = Diptera, Ü = Übrige (alle Angaben in mg Trockengewicht/m^2). Abkürzungen der Probestellen wie in Tab. 2.

			T	E	P	D	Ü	Total
SA	1983	APR	2408,7	1147,0	1073,3	52,2	1,4	4682,6
		MAI	1592,4	1896,7	81,4	243,2	3,1	3816,8
		JUN	1840,6	1123,9	127,7	40,4	7,3	3139,9
		JUL	4655,9	2116,1	79,8	386,1	11,8	7249,7
		AUG	3763,3	1284,7	174,4	2093,4	29,4	7345,2
		SEP	108,6	589,3	33,1	71,8	20,0	822,8
		OKT	860,3	620,1	448,6	792,0	45,3	2766,3
		NOV	505,8	1003,8	390,1	211,7	35,0	2146,4
		DEZ	163,3	436,5	785,9	123,5	6,1	1515,3
	1984	JAN	373,4	710,6	1007,3	255,0	8,0	2354,3
		FEB	267,1	892,8	607,5	236,9	0,2	2004,5
		MAR	23,8	88,5	237,4	92,6	2,5	444,8
		APR	392,1	1480,2	995,1	277,2	17,3	3161,9
		MAI	218,0	1236,8	241,0	836,0	10,5	2542,3
		JUN	721,1	2215,3	67,7	125,8	25,6	3155,5
		JUL	103,4	518,1	135,3	403,8	25,4	1186,0
TU	1983	APR	1262,0	115,2	129,2	94,9	0,1	1604,1
		MAI	1635,0	489,7	125,2	30,0	3,6	2283,5
		JUN	1654,3	436,7	114,6	186,0	16,6	2408,2
		JUL	1580,6	3521,1	404,2	531,9	46,5	6084,3
		AUG	716,6	2146,6	306,2	146,0	189,0	3504,4
		SEP	211,6	811,2	142,1	57,7	53,3	1275,9
		OKT	636,0	613,1	160,8	395,8	75,8	1881,5
		NOV	455,9	706,5	471,5	111,3	222,8	1968,0
		DEZ	449,4	672,6	557,8	77,0	56,4	1813,2
	1984	JAN	1023,2	700,1	591,4	164,9	16,0	2495,6
		FEB	–	–	–	–	–	–
		MAR	672,3	1305,3	1202,1	239,3	18,6	3437,6
		APR	1688,8	780,4	607,8	364,5	97,9	3539,4
		MAI	791,3	1245,6	794,3	388,6	83,4	3303,2
		JUN	772,0	968,6	1363,1	377,8	339,2	3820,7
		JUL	891,1	1366,5	686,3	350,0	172,6	3466,5
LB	1983	APR	1034,1	222,3	210,6	32,9	14,0	1513,9
		MAI	1045,0	787,9	60,7	10,4		1904,0
		JUN	1371,7	360,8	79,8	4,0		1816,3
		JUL	1111,6	1317,7	67,7	76,6	4,2	2577,8
		AUG	1845,5	1544,9	294,1	904,4	23,2	4612,1
		SEP	141,1	683,4	302,6	53,3	53,0	1233,4
CH	1984	MAI	553,7	158,0	274,4	69,0	34,3	1089,4
TS		JUN	111,0	287,6	383,6	155,1	0,3	937,6
TS		JUL	113,0	215,2	536,5	154,1		1018,8
SA	1986	JUN	1958,2	595,9	106,3	541,3	23,3	3225,0
ME		JUN	365,7	157,8	128,1	2841,5	63,1	3556,2
SA	1988	APR	276,0	813,5	1777,0	167,8	19,4	3053,7
CH		MAI	1492,1	719,8	850,1	889,1	673,0	4624,1
TU		JUN	138,3	2832,2	337,0	421,9	192,8	3922,2
LB		JUN	4,0	655,9	24,3	35,2	13,7	733,1
SG		JUN	13,0	148,3	336,4	583,6	5,7	1087,0
SA		JUN	2253,4	1316,3	276,3	129,5	15,6	3991,0
ME		JUN	253,4	1083,7	117,0	1790,5	63,3	3307,9
CH		JUL	633,9	1680,0	177,2	3917,2	486,9	6895,2
TS		JUL	63,4	360,5	284,6	356,7	0,4	1065,6
GR		JUL	11,2	106,1	158,0	453,6	0,4	729,3
TG		JUL	844,5	2605,9	788,1	1811,6	324,7	6374,8
AR		JUL	1096,2	2851,8	419,3	1508,0	7,1	5882,4

Die Ephemeroptera erreichten ihre grösste Biomasse bei SA im Frühjahr und Frühsommer mit 1,1 - 2,2 g TG/m^2, bei TU im Juli und August mit 1,4 - 3,5 g/m^2, und bei LB war der maximale Wert im August 1,5 g/m^2 (Tab. 11, Appendix III). Für die Plecoptera lagen die höchsten Werte bei SA im April und Januar bei 1,0 g/m^2. Bei TU war eine zusätzliche Spitze im Juni 1984 mit 1,4 g/m^2. Die Probestelle im Turbach war insgesamt reicher an grossen Larven der Familien Perlodidae und Perlidae (Appendix II), so dass in 9 von 15 Monaten die Biomasse der Plecoptera bei TU grösser war als bei SA. Die Diptera brachten nur bei SA im August 1983 mit 2,0 g/m^2 eine mit den anderen Insektenordnungen vergleichbare Biomasse. Im Frühjahr und Sommer 1983 machten die Trichoptera in den 3 Bächen den überragenden Anteil an der Biomasse aus (Abb. 18) mit einem maximalen Wert von 4,7 g/m^2 im Juli 1983 bei SA. Wegen der bereits erwähnten morphologischen Veränderung der Probestellen durch ein Hochwasser waren 1984 weniger Tiere vorhanden. Der grösste Biomassenwert betrug nur noch 1,7 g/m^2 (TU April 1984). Die unter Übrige zusammengefassten Benthostiere erreichten maximal 0,3 g/m^2 (TU Juni 1984).

Der relative Anteil der Trichoptera an der Gesamtbiomasse war grösser als vom zahlenmässigen Anteil her zu erwarten gewesen wäre (Abb. 19; Wilcoxon Rangsummen Test, $R = 107$, $n = 37$, $P < 0{,}001$), d.h. es waren vor allem grössere Larven vorhanden. Bei den Ephemeroptera unterschieden sich die Anteile an Biomasse und Anzahl nicht ($R = 230$, $n = 37$, $P > 0{,}05$). Plecoptera und Diptera hatten beide einen grösseren Anteil an der Abundanz als an der Biomasse (Plecoptera: $R = 118$, $n = 37$, $P < 0{,}001$; Diptera: $R = 104$, $n = 37$, $P < 0{,}001$). Beide Ordnungen waren durch Familien mit vor allem kleinen Larven vertreten, die in grosser Dichte vorkamen (Appendix II). Bei SA wichen alle Ordnungen von der Winkelhalbierenden ab: Für Trichoptera und Ephemeroptera war der Biomassenanteil grösser ($R = 25$, $n = 16$, $P < 0{,}05$, bzw. $R = 17$, $n = 16$, $P < 0{,}01$), für Plecoptera und Diptera der Individuenanteil ($R = 1$, $n = 16$, $P < 0{,}001$, bzw. $R = 21$, $n = 16$, $P < 0{,}05$). TU unterschied sich von SA nur bezüglich Ephemeroptera und Plecoptera, wo die Anteile von Biomasse und Individuen nicht verschieden waren. Während der Brutzeit der Wasseramsel (April bis August) hatten die Trichoptera einen höheren ($R = 6$, $n = 23$, $P < 0{,}001$) und die Diptera einen geringeren Biomassenanteil als erwartet ($R = 0$, $n = 23$, $P < 0{,}001$). Ephemeroptera und Plecoptera wichen nicht von der Winkelhalbierenden ab. Während der Herbst- und Wintermonate war es gerade umgekehrt: Ephemeroptera hatten einen höheren ($R = 3$, $n = 14$, $P < 0{,}001$) und Plecoptera einen geringeren Biomassenanteil ($R = 3$, $n = 14$, $P < 0{,}001$) als der Individuenanteil, und bei den beiden anderen Ordnungen waren die Anteile gleich.

Das durchschnittliche individuelle Trockengewicht in der Benthospopulation erreichte maximale Werte im Sommer (1,1 - 2,9 g TG/m^2 1983, 1,0 - 1,3 g 1984) und minimale Werte im Winter (0,2 - 0,3 g; Abb. 20). Am deutlichsten ist das saisonale Muster bei den Trichoptera zu erkennen, etwas weniger klar auch bei Ephemeroptera, Plecoptera und Diptera. Das nur befristete Auftreten von grösseren Arten (*Ecdyonurus helveticus, Perla grandis,* Limoniidae) kann das jahreszeitliche Muster verwischen. Die Trichoptera waren im Mittel am schwersten, gefolgt von Ephemeroptera und Plecoptera. Die höchsten Individualgewichte erreichten die Tiere der Gattungen *Perla* (135 mg) und *Tipula* (78 mg). Die schwersten Ephemeroptera wogen 32 mg *(Ecdyonurus helveticus)* bzw. 11 mg (*Rhithrogena* sp.), und bei den Trichoptera erreichten *Rhyacophila*-Larven 35 mg, solche von *Allogamus auricollis* 14 mg. Trotz dieser beachtlichen Maximalwerte blieben die Monatsmittelwerte unter 3 mg (Total, Abb. 20).

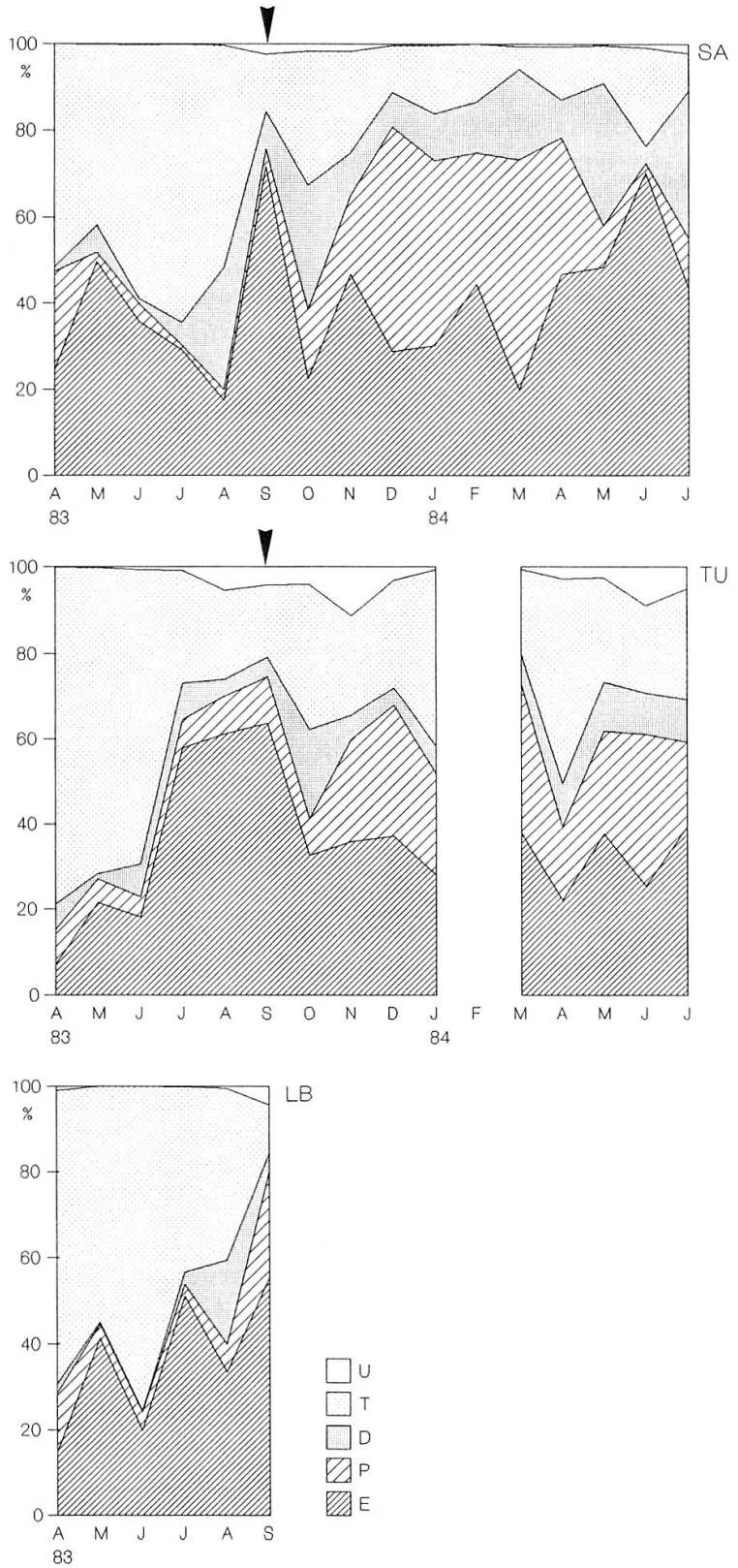


Abb. 18 - Anteile der taxonomischen Einheiten an der Biomasse der Benthospopulation im Jahresverlauf von April 1983 bis Juli 1984 an den beiden Probestellen SA und TU, sowie von April bis September 1983 bei LB. Für TU fehlen die Daten vom Februar 1984, da der Bach vollständig gefroren war. E = Ephemeroptera, P = Plecoptera, D = Diptera, T = Trichoptera, Ü = Übrige. Die Pfeile markieren das Hochwasser im September 1983.

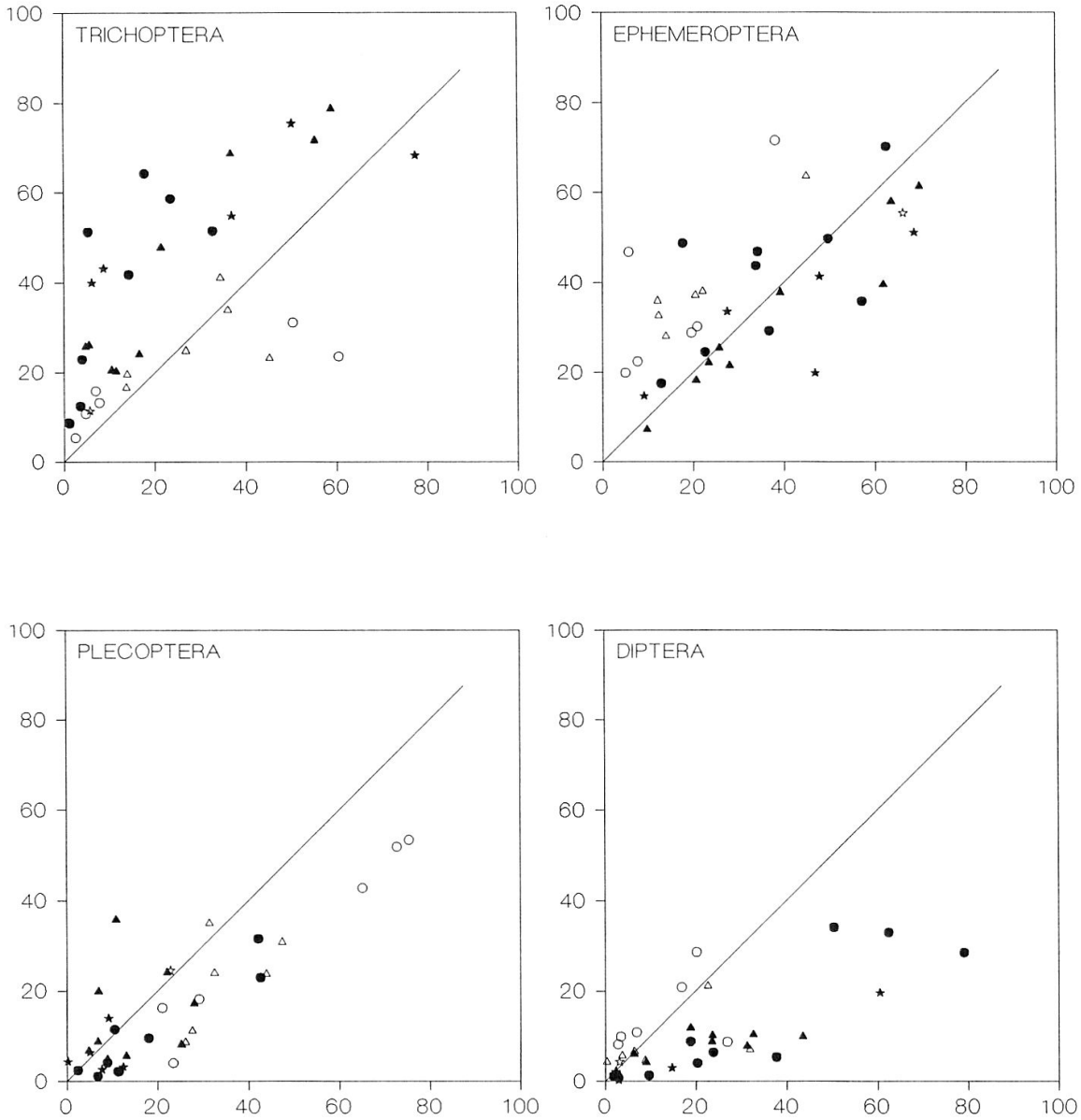


Abb. 19 - Relativer Anteil der Vertreter der vier wichtigsten Insektenordnungen an Gesamtbiomasse (Ordinate) und Abundanz (Abszisse). Probestellen: ● = SA, ▲ = TU, ★ = LB. Geschlossene Symbole stehen für die Brutzeitmonate der Wasseramsel (April-August) und offene Symbole für die Herbst- und Wintermonate. Jedes Symbol steht für eine taxonomische Einheit (Familie, Gattung, Art) der betreffenden Insektenordnung. Stehen Symbole oberhalb der Winkelhalbierenden (identische Anteile an Biomasse und Abundanz), so ist der Biomassenanteil grösser als von der Abundanz her zu erwarten wäre, d.h. es handelt sich um grosse Larven.

Die schon bei taxonomischer Zusammensetzung, Abundanz und Grösse angestellten Vergleiche der jährlichen Variation zeigten für die Gesamtbiomasse z.T. erstaunlich ähnliche Werte (Tab. 11). So war sie z.B. bei SA im Juni in 3 von 4 Jahren gleich, obwohl der Anteil der taxonomischen Gruppen sehr unterschiedlich war. Auf der anderen Seite konnte die Biomasse um einen Faktor 2 bis 4 variieren (CH Mai und LB Juni). 1984 wurde im Chalberhöni oberhalb der Probestelle während

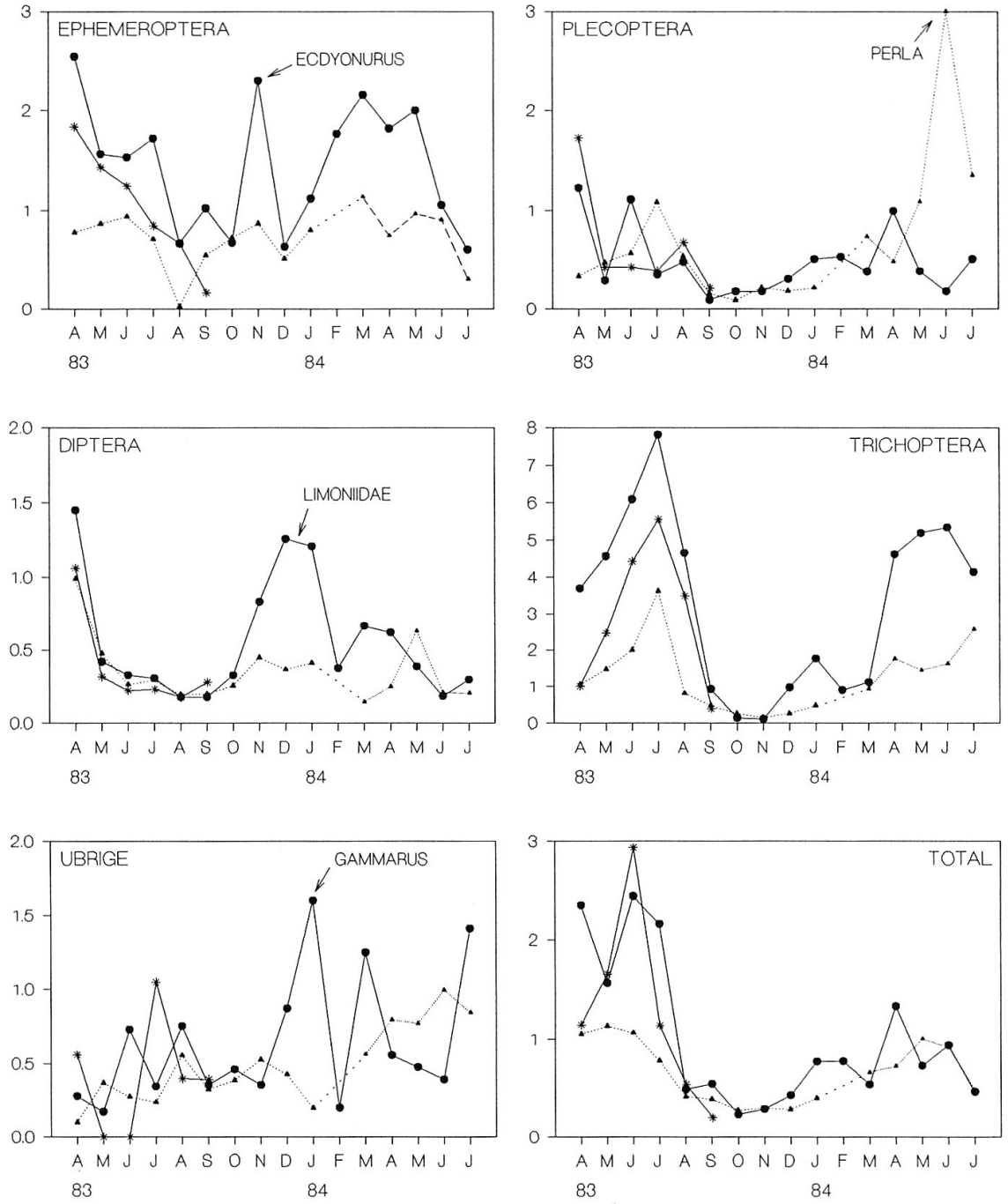


Abb. 20 - Durchschnittliches Individualgewicht (mg/Individuum) der Benthostiere im Jahresverlauf. ● = Probestelle SA, ▲ = TU und ✻ = LB. Beachte die unterschiedlichen Skalen.

mehrerer Wochen Holz durch den Bach hindurch transportiert. Diese Störung dürfte für die geringe Biomasse verantwortlich gewesen sein. Nicht nur der Mai-Wert von 1988 war wesentlich höher, sondern auch der Juli-Wert (6,8 g); somit kann die Situation von 1988 als normal gelten. Im LB dürfte ebenfalls eine Störung für den tiefen Wert von 1988 die Ursache sein. Die Verbauungsarbeiten im Zufluss "Schwarzbächli" (Schiefer) oberhalb Lauenen hatten erhöhtes Geschiebe und starke Trübung

zur Folge. Seinem Namen gerecht werdend, verfärbte das weggeschwemmte Material aus dem Nebenbach den LB während Wochen schwarz.

Die 1988 von der Wasseramsel besiedelten Bachstrecken zeichnen sich gegenüber den unbesiedelten Gewässerabschnitten durch eine grössere Biomasse aus (5,1 g TG/m^2 gegenüber 0,9 g; Mann-Whitney U = 24, P = 0,011; Abb. 21). Für die bewohnten Strecken liegt der tiefste Wert bei 3,1 g TG/m^2 (SA April 1988). An den drei höchstgelegenen Probestellen (1340-1670 m ü.M., Tab. 2) war Ende Juni mehr Biomasse vorhanden (6,3 g TG/m^2) als weiter unten (3,7 g, Mann-Whitney U = 0, P = 0,05; Tab. 11).

Biomasse und Besiedlungsdichte von Benthostieren sind sowohl zur Brutzeit der Wasseramsel als auch in den Herbst- und Wintermonaten positiv korreliert (Abb. 22). Während die Biomasse in der Brutzeit grösser ist als ausserhalb (3,5 g TG/m^2 gegenüber 1,9 g; Mann-Whitney U = 404, P = 0,001), ist die Abundanz im Winter nur unbedeutend grösser (5'129 I gegenüber 4'077 I/m^2; U = 192, P = 0,195). Das mittlere Individualgewicht ist in der Brutzeit 2,6mal höher (1,1 mg/Individuum gegenüber 0,43 mg; Mann-Whitney U = 452, P < 0,001) als während der Herbst- und Wintermonate.

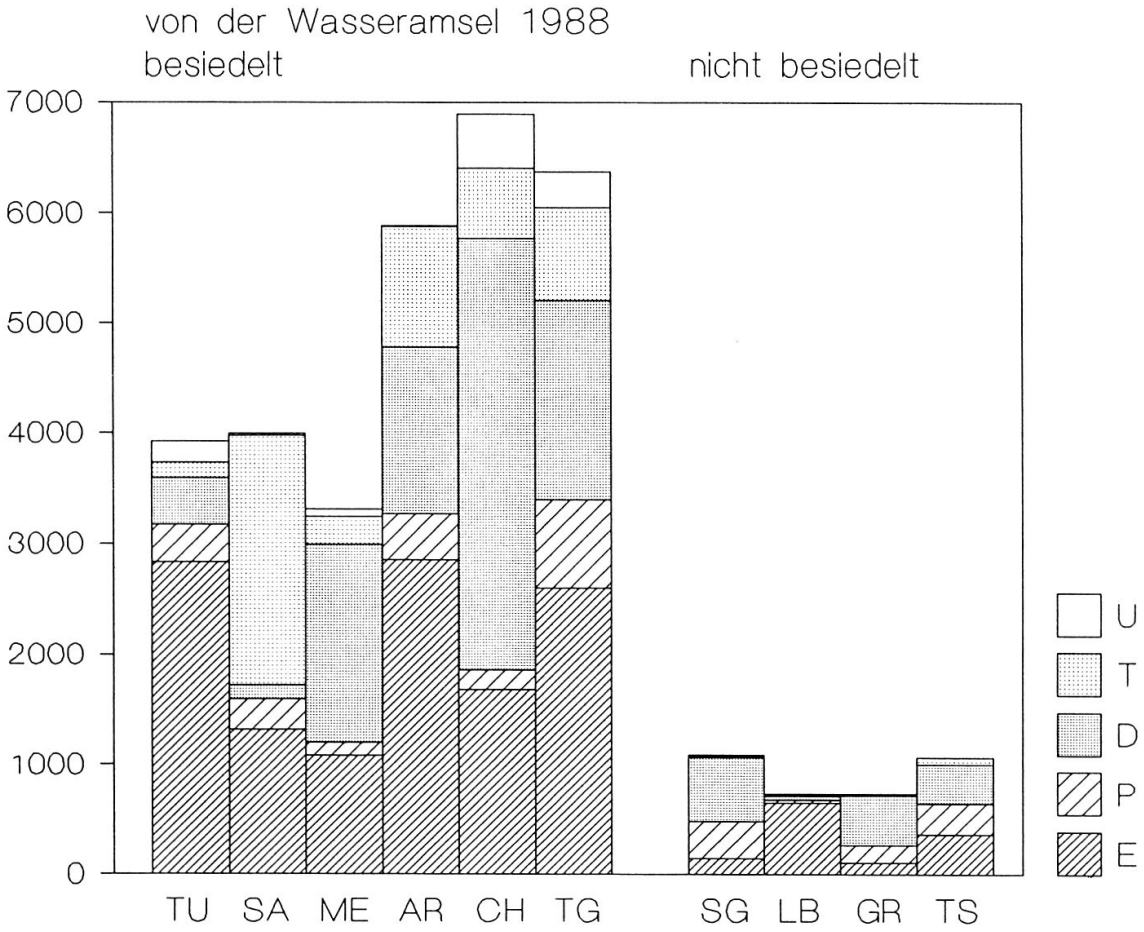


Abb. 21 - Biomasse (mg TG/m^2) an den 10 Untersuchungsorten im Sommer 1988. Abkürzung der Probestellen wie in Tab. 2. SG und GR waren während der Untersuchungsperiode 1983-88 nie besiedelt, TS unregelmässig (1988 nicht) und LB 1988 nicht erfolgreich (Breitenmoser-Würsten, 1994). E = Ephemeroptera, P = Plecoptera, D = Diptera, T = Trichoptera, Ü = Übrige.

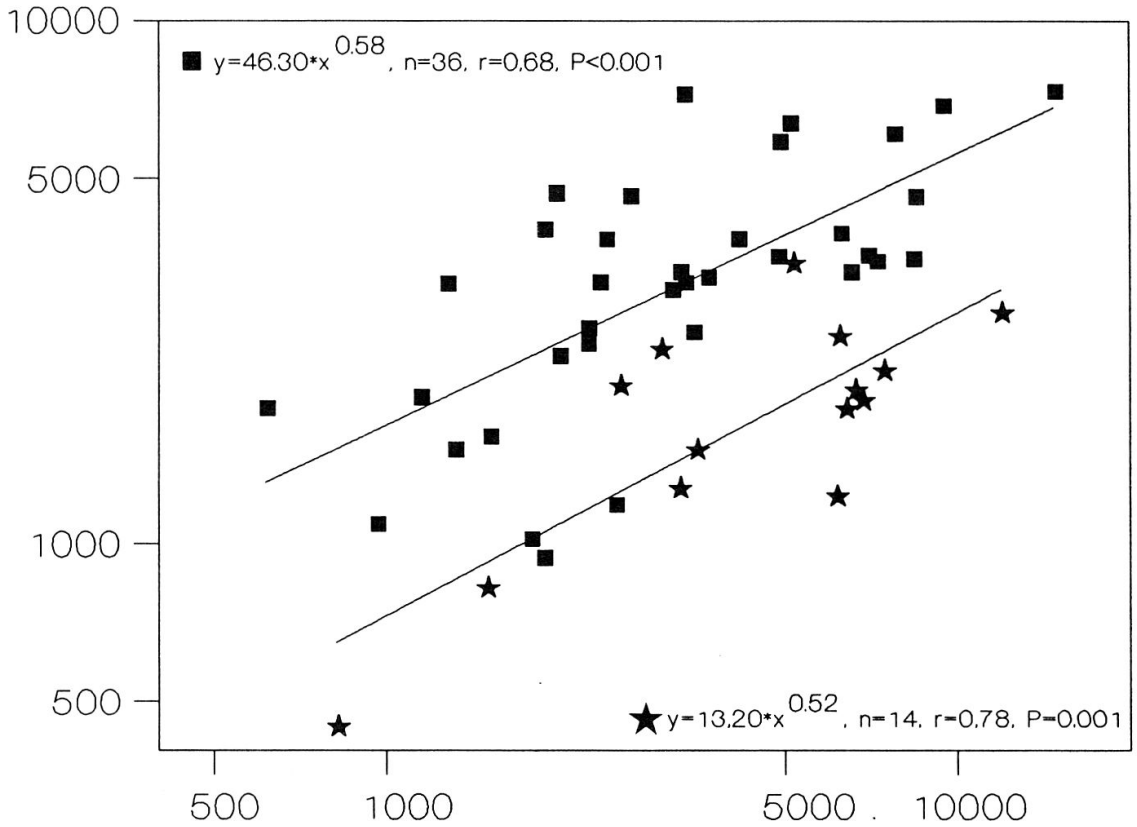


Abb. 22 - Biomasse (mg Trockengewicht/m^2, Ordinate) in Abhängigkeit von der Abundanz (Individuen/m^2, Abszisse). ■ = Brutzeit der Wasseramsel (April-August), ★ = Herbst- und Wintermonate.

Produktion - Die benthische Jahresproduktion betrug 1983/84 in der SA 100 kcal/m^2 und Jahr (418 kJ/m^2 und Jahr), was etwa 21 g TG/m^2 und Jahr entspricht (Tab. 12). Die Werte für den TU waren mit 87 kcal (363 kJ) und 18 g etwas geringer (Tab. 13). Der Anteil der taxonomischen Ordnungen an der Jahresproduktion unterscheidet sich in den beiden Bächen nicht ($G = 7{,}295$, $P > 0{,}05$). Etwa 75% entfielen auf Trichoptera und Ephemeroptera, der Rest auf Plecoptera und Diptera. Der Beitrag der unter «Übrige» zusammengefassten Fauna ist auch hier unbedeutend.

DISKUSSION

Die von Insektenlarven dominierte Benthosfauna im Saanenland scheint für Karbonatgebirgsbäche in den Alpen typisch zu sein. BRAUKMANN (1987) stellte für das Mannfallgebirge ebenfalls über 90% Insektenlarven in seinen Proben fest. Der Anteil der 4 häufigsten Insektenordnungen ist in den beiden Untersuchungsgebieten sehr ähnlich. Im Frühjahr gab es zwischen der SA und dem Mannfallgebirge keinen Unterschied ($G = 6{,}365$, $P > 0{,}05$), im TU hatte es jedoch mehr Trichoptera und weniger Ephemeroptera als in den Bayerischen Alpen ($G = 10{,}783$, $P < 0{,}05$; Tab. 14). Die Probestelle im TU liegt 260-490 m höher als das Untersuchungsgebiet südlich des Tegernsees. Im Herbst hatte es dort weniger Trichoptera als in der SA und mehr Ephemeroptera als in SA und TU. Der Anteil der anderen Ordnungen unterschied sich nicht. Die Diptera waren ebenfalls weniger häufig als in den anderen von BRAUKMANN (1987) untersuchten Bachtypen, wo sie die Hauptkomponente

Tab. 12 - Benthische Jahresproduktion an der Probestelle SA (April 1983 - März 1984). TG = Trokkengewicht; K = Kalorische Werte; Quellen für die kalorischen Werte: 1 = CASPERS (1975), 2 = CUMMINS & WUYCHECK (1971), 3 = FRUTIGER (1983); E = Larvale Entwicklungszeit (Jahr pro Generation), TR = Turnover-Rate; B = Besiedlung.

	K (cal/g TG)	Quelle	E (Jahr/G)	TR = 4,6/E	B (cal/m²)	Produktion (cal/m² & Jahr)
Trichoptera	4999	2	1	4,6	1	5
Rhyacophila	5869	1	1	4,6	2046	9412
Allogamus	5273	1	1	4,6	5325	24495
Drusus	5273	1	1	4,6	47	216
Limnephilidae	5273	1	1	4,6	218	1003
Hydropsychidae	5348	1	1	4,6		
Ephemeroptera	5469	2	1	4,6	1	5
Rhithrogena	5586	2	1	4,6	3302	15189
Ecdyonurus	5586	2	0,5	9,2	1162	10690
Baetis	6044	1	0,5	9,2	1167	10736
Epeorus	5586	2	2	2,6	1	3
Plecoptera	5300	2	1	4,6	169	777
Rhabdiopteryx	5300	2	1	4,6	1003	4614
Taeniopteryx	5300	2	1	4,6	4	18
Amphinemura	5300	2	1	4,6	1	5
Nemoura	5488	1	1	4,6	50	230
Protonemura	5300	2	0,5	9,2	95	874
Leuctra	5300	2	0,5	9,2	219	2015
Capnia	5300	2	1	4,6	205	943
Isoperla	5038	1	1	4,6	198	911
Perlodes	5580	2	1	4,6	116	534
Dictyogenus	5580	2	1	4,6	15	69
Dinocras	5580	3	2	2,6		
Perla	5580	2	2	2,6	67	174
Chloroperla	5580	2	1	4,6	1	5
Perlodidae	5580	2	1			
Diptera	4276	2				
Limoniidae	4276	2	1	4,6	243	1118
Tipulidae	4276	2	1	4,6	82	377
Blepharoceridae	4276	2	1	4,6	8	37
Psychodidae	4276	2	1	4,6	5	23
Simuliidae	4510	1	1	4,6	34	156
Chironomidae	5424	2	0,5	9,2	1608	14794
Ceratopogonidae	4276	2	1	4,6		
Stratiomyidae	2869	2	1	4,6	1	5
Empididae	4276	2	1	4,6	2	9
Dolichopodidae	4276	2	1	4,6		
Athericidae	4276	2	1	4,6		
Dixidae	4276	2	1	4,6	1	5
Übrige						
Coleoptera	5371	2	1	4,6	1	5
Oligochaeta	4823	2	1	4,6	45	207
Nematoda	4823	2	1	4,6	1	5
Hydrachnellae	4823	2	1	4,6	12	55
Gammaridae	4050	2	1	4,6	7	32
Poduridae	4823	2	1	4,6	1	5
Tricladida	6055	1	1	4,6	1	5
Andere	4823	2	1	4,6	2	9
Total					17467	99770

Tab. 13 - Benthische Jahresproduktion an der Probestelle TU (April 1983 - März 1984). TG = Trokkengewicht; K = Kalorische Werte; Quellen für die kalorischen Werte: 1 = CASPERS (1975), 2 = CUMMINS & WUYCHECK (1971), 3 = FRUTIGER (1983); E = Larvale Entwicklungszeit (Jahr pro Generation), TR = Turnover-Rate; B = Besiedlung.

	K (cal/g TG)	Quelle	E (Jahr/G)	TR = 4,6/E	B (cal/m²)	Produktion (cal/m² & Jahr)
Trichoptera	4999	2	1	4,6	1	5
Rhyacophila	5869	1	1	4,6	1761	8101
Allogamus	5273	1	1	4,6	1529	7033
Drusus	5273	1	1	4,6	1666	7664
Limnephilidae	5273	1	1	4,6	155	713
Hydropsychidae	5348	1	1	4,6	1	5
Ephemeroptera	5469	2	1	4,6	23	106
Rhithrogena	5586	2	1	4,6	2386	10976
Ecdyonurus	5586	2	0,5	9,2	939	8639
Baetis	6044	1	0,5	9,2	2693	24776
Epeorus	5586	2	2	2,6	12	31
Plecoptera	5300	2	1	4,6	366	1684
Rhabdiopteryx	5300	2	1	4,6	374	1720
Taeniopteryx	5300	2	1	4,6	8	37
Amphinemura	5300	2	1	4,6	5	23
Nemoura	5488	1	1	4,6	84	386
Protonemura	5300	2	0,5	9,2	185	1702
Leuctra	5300	2	0,5	9,2	127	1168
Capnia	5300	2	1	4,6	32	147
Isoperla	5038	1	1	4,6	98	451
Perlodes	5580	2	1	4,6	249	1145
Dictyogenus	5580	2	1	4,6	29	133
Dinocras	5580	3	2	2,6	34	88
Perla	5580	2	2	2,6	465	1209
Chloroperla	5580	2	1	4,6	15	69
Perlodidae	5580	2	1	4,6		
Diptera	4276	2	1	4,6	3	14
Limoniidae	4276	2	1	4,6	192	883
Tipulidae	4276	2	1	4,6	9	41
Blepharoceridae	4276	2	1	4,6	4	18
Psychodidae	4276	2	1	4,6	21	97
Simuliidae	4510	1	1	4,6	21	97
Chironomidae	5424	2	0,5	9,2	629	5787
Ceratopogonidae	4276	2	1	4,6	1	5
Stratiomyidae	2869	2	1	4,6	1	5
Empididae	4276	2	1	4,6	12	55
Dolichopodidae	4276	2	1	4,6	1	5
Athericidae	4276	2	1	4,6	35	161
Dixidae	4276	2	1	4,6	1	5
Übrige						
Coleoptera	5371	2	1	4,6	1	5
Oligochaeta	4823	2	1	4,6	238	1095
Nematoda	4823	2	1	4,6	1	5
Hydrachnellae	4823	2	1	4,6	66	304
Gammaridae	4050	2	1	4,6		
Poduridae	4823	2	1	4,6	1	5
Tricladida	6055	1	1	4,6	1	5
Andere	4823	2	1	4,6	1	5
Total					14476	86608

der Benthosfauna darstellen. Während in den Bayerischen Alpen *Gammarus* fehlte, waren die Bachflohkrebse im Saanenland nur in der SA und im LB mit wenigen Individuen vertreten (Appendix II). BRAUKMANN (1987) fand für das Fehlen keine Erklärung, zumal in den von ihm untersuchten Gewässern ein Ca:Mg-Verhältnis von 4:1 bis 5:1 die notwendige Voraussetzung für das Vorkommen geboten hätte (DITTMAR, 1953). Dieses Verhältnis dürfte auch im Berner Oberland nicht kleiner als 2:1 sein. Es müssen andere, von der Meereshöhe abhängige Faktoren verantwortlich sein. Der Stamm der Mollusca war in der vorliegenden Untersuchung nur mit einigen Schnecken vertreten. Im Mannfallgebirge fehlten diese vollständig. Die morphologischen Eigenschaften, die turbulente Strömung, das Substrat und die Wassertemperatur bieten den Mollusken in Gebirgsbächen keine geeigneten Lebensbedingungen.

Tab. 14 - Vergleich der prozentualen Zusammensetzung der Benthosfauna von zwei Probestellen im Saanenland im Herbst 1983 und Frühjahr 1984 (SA und TU) mit den Fliessgewässern im Mannfallgebirge (Bayerische Alpen) im Frühjahr und Herbst 1980-82 (MF; BRAUKMANN, 1987). Die mit dem gleichen Buchstaben gekennzeichneten Werte unterscheiden sich signifikant (G-Test, $P \leq 0{,}05$).

	Frühjahr			Herbst		
	SA	TU	MF	SA	TU	MF
Trichoptera	3,6	19,7A	8,3A	50,3C	36,0	23,8C
Ephemeroptera	34,2	22,2B	39,2B	7,7D	12,4E	38,9DE
Plecoptera	42,1	25,7	26,4	21,0	26,1	21,7
Diptera	18,8	29,9	22,0	20,2	22,7	12,0
Übrige	1,3	2,5	2,2	1,0	2,8	1,9

Die im Saanenland ermittelte taxonomische Zusammensetzung der Benthosfauna entspricht weitgehend der von BRAUKMANN (1987) beschriebenen *Baetis alpinus-Rhithrogena hybrida*-Gemeinschaft der Karbonatgebirgsbäche im Mannfallgebirge. Die beiden namengebenden Arten waren an den tiefer gelegenen Probestellen mit grosser Häufigkeit vorhanden (BREITENMOSER-WÜRSTEN & SARTORI, in press). Während *Baetis alpinus* auch an den höher gelegenen Fliessgewässerabschnitten in grosser Zahl auftrat, wurde *Rhithrogena hybrida* nach oben seltener. Die assoziierten Leitformen *Chloroperla tripunctata* und *Baetis rhodani* fehlten an den höchstgelegenen Probestellen TG und AR, letztere sogar auch bei ME und CH. Ein Teil der zu den regelmässig anzutreffenden Charakterformen zählenden taxonomischen Einheiten (*Rhyacophila* spp., *Drusus* spp., *Epeorus alpicola*, *Perla* spp. und *Dictyogenus alpinus*) traten im ganzen Saanenland auf, während andere bis zu oder ab einer bestimmten Höhe vorkamen (*Ecdyonurus helveticus* bzw. *E. parahelveticus*). Nach oben häufiger wurde *Crenobia alpina*. Da die untersuchten Fliessgewässer geschiebereich sind und eine sehr instabile Sohlenstruktur aufweisen, sind die häufigsten Arten der Steinfauna zuzurechnen (BRAUKMANN, 1987). Es gibt nur wenige Stellen, wo Sand- und Feinkiesablagerungen anzutreffen sind. Die lenitische Gemeinschaft ist daher wenig ausgeprägt. Am häufigsten waren dort Limnephilidae-Larven zu finden.

Die im Saanenland ermittelte Taxadiversität ist trotz des relativ groben Bestimmungsniveaus den von BRAUKMANN (1987) berechneten Werten ähnlich. Im Mannfallgebirge schwankte der Shannon-Wiener-Index zwischen 0,93 und 4,21, die Evenness zwischen 0,40 und 0,92. In der vorliegenden Untersuchung wurden beide Extremwerte nicht erreicht. Nach dem Zusammenhang zwischen Belastungszustand eines Fliessgewässers und der Taxa-Diversität nach WILHM & DORRIS (1968) und BLOESCH (1980) werden die untersuchten Bäche im Saanenland als schwach (2<H'<3) bis sehr geringfügig verunreinigt (H'>3) beurteilt. Nur 7 Probeserien wichen davon ab: August 1983 und Mai 1984 bei SA (Abb. 10), April, Juni und September 1983 bei LB und die Sommerproben 1988 von TU und LB (Tab. 6). In diesen Fällen war H'<2, was nach der erwähnten Einteilung auf mässige Verschmutzung schliessen lässt. Bei SA deutete das Massenauftreten von Chironomidae-Larven auf veränderte Bedingungen hin. Bei TU und LB waren 1988 die häufigsten Larven Ephemeroptera, bei LB traten in den erwähnten Monaten 1983 Trichoptera, Ephemeroptera und Plecoptera massenhaft auf. Die meisten Vertreter dieser 3 Ordnungen sind auf sauberes Wasser angewiesen. Aufgrund von Momentaufnahmen kann die Diversität nicht zur Beurteilung der Wassergüte herangezogen werden. Wenn man jedoch die jahreszeitlichen Schwankungen des Index kennt, ist eine Wertung möglich. Anhand des Diversitätsindex von 47 der 54 Probeserien werden die Fliessgewässer des Saanenlands als schwach bis sehr geringfügig verunreinigt beurteilt, was mit den Untersuchungen von PERRET (1977) und LANG *et al.* (1989) übereinstimmt.

Das Spektrum der im Saanenland gefundenen Abundanzen (619 - 14896 I/m^2) deckt sich mit den Werten aus der Literatur für tiefere Lagen (Tab. 15). Eine der wenigen Angaben aus dem Alpenraum stammt von BRAUKMANN (1987) aus dem Mannfallgebirge. Die Dichte scheint dort geringer zu sein als im Saanenland. Die beiden Gebiete unterscheiden sich bezüglich der chemischen Parameter. Die mittleren Werte für die elektrische Leitfähigkeit und Gesamthärte sind z.B. an der Probestelle SA höher (398,4µS/cm und 29,5 gegenüber 243,4µS/cm und 10,9 im Mannfallgebirge) und dadurch das Nährstoffangebot für die Benthosfauna grösser, was den Unterschied in der Dichte erklären könnte. Die Dichten an den Probestellen mit tieferen elektrischen Leitfähigkeitswerten (TS und SG) liegen im Bereich der Zahlen von BRAUKMANN (1987).

Tab. 15 - Gesamtabundanz der Benthosfauna in ausgewählten Untersuchungsgebieten in Europa.

Quelle	Gebiet	Fliessgewässer	Höhe m ü.M.	Dichte I/m^2
ALBRECHT (1959)	diverse			650-13000
DUPASQUIER & CANTONI (1992)	Schweiz	La Morges	525	2279- 9042
FRUTIGER (1983)	Schweiz	Necker	607	4260-38320
BRAUKMANN (1987)	Bayern, BRD	Weissach, Rottach	500-1500	44- 3140
vorliegende Arbeit	Schweiz	System der Saane	1030-1670	619-14896
HILDREW *et al.* (1984)	S-England	Einzugsgebiet Medway	- 200	1349- 5870
WEATHERLY *et al.* (1989)	Wales	Upper Tywi	300- 450	68- 3090
BROOKER & MORRIS (1980a)	Wales, GB	Ystwyth, Rheidol	- 650	435- 9105
BROOKER & MORRIS (1980b)	Wales, GB	Wye	- 677	520-22020

Viele Angaben zu jahreszeitlichen Schwankungen der Dichte beruhen auf 3 bis 4 Probeserien pro Jahr. FRUTIGER (1983) stellte im Necker maximale Werte im Juni und minimale Werte im Oktober fest, HILDREW *et al.* (1984) in Wales ein Minimum im Februar und ein Maximum im Juni. DUPASQUIER & CANTONI (1992) zählten in der Morges im August am meisten und im April am wenigsten Tiere und von KÄNEL (1984) in der Suze (Jura, Schweiz) im Spätsommer-Herbst am meisten und im Spätwinter-Frühjahr am wenigsten. Dies entpricht den Befunden der vorliegenden Untersuchung: Höchstwerte im Sommer bis Herbst und Tiefstwerte im Frühjahr. Für das jahreszeitliche Muster ist u.a. die Höhenlage des Untersuchungsgebiets ausschlaggebend. Arten, die im Saanenland mit nur einer Generation vertreten sind, haben weiter unten 2 oder 3 Generationen. Die Emergenz findet zu unterschiedlichen Zeiten statt. Angaben zu den saisonalen Eigenheiten sind aufgrund von punktuellen Probeserien kaum zu machen, da die Information des Populationstrends fehlt.

Die mittlere Biomasse in SA und TU (3,0 und 2,9 g TG/m^2) ist vergleichbar mit Werten aus anderen Untersuchungen. DUPASQUIER & CANTONI (1992) fanden in der Morges 2,3-3,5 g TG/m^2, MILLER (1985) in einem Gewässersystem in den Appalachen (USA) 1,2-3,8 g TG/m^2. JOST (1975) bestimmte im Einzugsgebiet der Fulda (Hessen) in Mittelgebirgslage eine Biomasse von 3-10 g Frischgewicht/m^2, was nach WATERS (1977) etwa 0,5-2,0 g TG/m^2 entspricht. Nach ILLIES (1961) beträgt die Biomasse in deutschen Mittelgebirgsbächen 5-15 g Frischgewicht/m^2 (0,8-3,0 g TG/m^2). Die Angaben von FRUTIGER (1983) für den Necker liegen mit 8,3 g TG/m^2 deutlich über all diesen Werten. Leider fehlen vergleichbare Zahlen aus dem Alpenraum. Für die Produktion gilt ähnliches. Die Werte von SA und TU (418 und 363 kJ/m^2 und Jahr) liegen im Bereich der Daten aus der Literatur für tiefere Lagen. MANN (1980) gibt für Fliessgewässer eine Variationsbreite der Produktion von 293-2567 kJ/m^2 und Jahr an. BENKE (1993) fand in 159 Publikationen Werte von 90-12340 kJ/m^2 und Jahr mit einem Schwergewicht (70% der Werte) unter 604 kJ/m^2 und Jahr. In diese Grössenordnung passen auch die Angaben von DUPASQUIER & CANTONI (1992), die für die Morges 300-700 kJ/m^2 und Jahr berechnet haben. Nach FRUTIGER (1983) beträgt die benthische Produktion im Necker 1287 kJ/m^2 und Jahr. In diesem Bach weist die Benthosfauna im Mittel 1,7 Generationen pro Jahr auf, bei SA sind es bei optimistischer Schätzung 1,1. Die Turnover-Rate/Jahr ist dementsprechend unterschiedlich: 7,67 im Necker und 4,96 für SA. Fliessgewässer in höheren Lagen in den Alpen dürften wohl allgemein aufgrund des Temperaturregimes und der langsameren Entwicklung der Benthosfauna eine geringere Produktion aufweisen.

Die Wahl der Stichprobengrösse bei Untersuchungen zur Benthosfauna hat viele Generationen von Limnologen beschäftigt (vgl. Kapitel Material und Methoden). Das Dilemma zwischen statistischen Anforderungen und zeitlich bewältigbarem Aufwand ist geblieben. Der pragmatisch getroffene Entscheid für die Anzahl Einzelproben pro Probeserie hat sich im Nachhinein als richtig erwiesen. RESH & MCELRAVY (1993) haben 90 Studien über Makroinvertebraten im Zusammenhang mit Biomonitoring auf Probenahme- und Datenauswertungsmethoden hin untersucht. Am häufigsten wurden 3-5 Einzelproben genommen. In einer Simulation variierten sie die Anzahl Einzelproben zwischen 3 und 10. Für keines der 4 untersuchten Masse (Anzahl Taxa, Dichte, Simpsons Diversitäts-Index und Dichte einer numerisch dominanten Art) wurde durch eine Erhöhung der Einzelproben auf mehr als 5 der erkennbare Unterschied im Mittelwert reduziert. In allen Fällen fand aber eine drastische Reduktion der minimal erkennbaren Differenz bei einer Steigerung

von 2 auf 3 Einzelproben statt. CANTON & CHADWICK (1988) haben 2 Langzeitstudien aus Colorado (USA) auch auf dieses Problem hin untersucht. Sie kamen zum Schluss, dass 3 Proben genügen, um eine verlässliche Schätzung der Dichte mit einem vernünftigen Variationskoeffizienten (hier als Mass für die Präzision verwendet) vornehmen zu können, und dass weiter in 13 der von ihnen zusätzlich untersuchten 16 Studien 6 Proben für eine Dichteschätzung mit einer Präzision von ±40% ausreichend waren. Bei einer grösseren Anzahl Proben steigt die Wahrscheinlichkeit, dass man in einem anderen Mikrohabitat Tiere sammelt, womit die Variabilität zunimmt. Die Dichte hat sich bei mehr Aufwand nicht signifikant verändert. 3 Proben gaben eine ebenso gute Schätzung wie 20 oder mehr. Die Anzahl festgestellter taxonomischer Einheiten war bei mehr Proben hingegen grösser. Einer Zunahme der Taxa von 10-26% stand allerdings eine Vergrösserung des Arbeitsaufwandes von 100-300% gegenüber. Die beiden Autoren schliessen aus ihrer Untersuchung, dass nicht die Befriedigung der statistischen Bedürfnisse primäres Ziel einer ökologischen Untersuchung sein darf. Vielmehr sollte man sich darauf konzentrieren, die Dynamik der Benthospopulationen und die Interaktionen mit ihrer Umgebung verstehen zu lernen. Sie empfehlen, häufiger und an mehreren Orten Probeserien durchzuführen, anstatt mehr Einzelproben an einem Ort zu sammeln.

In Anbetracht ihrer Wichtigkeit würde man annehmen, dass Fliessgewässer gut bekannte Ökosysteme sind, was leider nicht zutrifft. Die Daten aus dem Alpenraum sind besonders spärlich. Überschwemmungen der letzten Jahre haben die Bautätigkeit in den Gebirgsbächen stark ansteigen lassen. Der menschliche Einfluss auf die Fliessgewässer führt zu einer rasch fortschreitenden Habitatfragmentation (ZWICK, 1992). Die Biodiversität des Rhithrals wird durch menschlichen Einfluss mehr gefährdet als bisher angenommen. Die Erforschung des naturnahen Zustandes alpiner Fliessgewässer zwecks Abschätzung des Einflusses menschlicher Eingriffe wird zum Wettlauf mit der Zeit. Es bleibt zu hoffen, dass die rapid assessment approaches (RESH & JACKSON, 1993) auch bei uns vermehrt Anwendung finden werden. Dieser Ansatz hat zwei Hauptziele: (1) Reduktion des Aufwandes zur Erfassung des Zustandes eines Fliessgewässers im Vergleich zu den bisher sehr aufwendigen quantitativen Methoden und (2) die Zusammenfassung der Resultate in einer für Nichtspezialisten (Manager, Ingenieure, Entscheidungsinstanzen, betroffene Bevölkerung) verständlichen Form.

ZUSAMMENFASSUNG

Im Rahmen nahrungsökologischer Arbeiten über Wasseramsel *Cinclus cinclus* und Bergstelze *Motacilla cinerea* wurde die Benthosfauna im System der Saane im Saanenland (Berner Oberland) zwischen 1030 und 1670 m ü.M. untersucht. Die Datenerhebung zur Ermittlung der taxonomischen Zusammensetzung, von Abundanz, Grösse und Biomasse im Jahresverlauf, sowie der Jahresproduktion des Hauptbachs (Saane SA) und eines Nebenbachs (Turbach TU) erfolgte von April 1983 bis Juli 1984. Zusätzlich wurde von April bis September 1983 im grössten Zufluss der Saane (Louibach LB), 1984 und 1986 in einzelnen Wasseramselrevieren und im Sommer 1988 an weiteren ausgewählten Probestellen die Benthosfauna untersucht. Die so erhobenen Daten erlaubten einen Vergleich (1) von Haupt- und Nebenbach, (2) der Brutzeit der Wasseramsel (April-August) mit den Herbst- und Wintermonaten, sowie (3) der von den Wasseramseln besiedelten mit den von ihr nicht besetzten Gewässerabschnitten.

Taxonomische Zusammensetzung der Benthosfauna in der Saane und im Turbach im Jahreslauf - 3 der 4 häufigsten Insektenordnungen zeigten ein jahreszeitliches Muster bezüglich ihres Anteils an der Gesamtfauna der untersuchten Gewässer: Die Ephemeroptera erreichten ihre grösste Wichtigkeit im Sommerhalbjahr mit einem Anteil von bis zu 70%. Die Plecoptera dominierten mit Höchstwerten von 75% die Wintermonate. Die Trichoptera (v.a. Rhyacophilidae und Limnephilidae) erreichten den

höchsten Anteil an der Gesamtindividuenzahl im Oktober/November mit dem Auftreten der neuen Generationen. Bei den Diptera waren einzig die Chironomidae häufig, deren Massenvermehrungen nicht saisonal gebunden waren. Das jahreszeitliche Muster des Diversitätsindex nach Shannon-Wiener zeigte tiefe Werte von August bis November (Minimum 1,36) und hohe Werte von Dezember bis Juni (Maximum 3,27). Ein Hochwasser im September 1983 liess den Index wegen Auflösung von Konzentrationen vorübergehend ansteigen. Die grösste Anzahl Taxa konnte in der SA im November 1983 (32 Einheiten) und im TU im Mai 1984 (34 Einheiten) gefunden werden. Eine auf dem Ähnlichkeitsindex von Horn basierende Clusteranalyse lässt die 10 Probestellen von 1988 in 3 Gruppen zerfallen.

Dichte - Die benthische Besiedlungsdichte war im Sommer am höchsten. Der maximale Wert betrug im August 1983 in der SA 14'896 und im TU im Juli 8'419 Individuen/m^2. Das Hochwasser im September 1983 hatte einen starken Einbruch zur Folge: In der SA nahm die Dichte im Oktober auf 10,1% und im TU auf 39,0% des Vormonats ab. Die Benthosfauna hatte sich bereits im November zahlenmässig wieder erholt. Dies war v.a. auf das massenhafte Auftreten von Limnephilidae- und Plecoptera-Larven (neue Generationen) zurückzuführen. Die Ephemeroptera erreichten die grösste Dichte von Mai bis August (maximaler Wert: TU 5'869 I/m^2), die Plecoptera von Oktober bis Januar (TU 3'040 I/m^2), die Trichoptera im Oktober/November (SA 6'032 I/m^2) und die Diptera zu unterschiedlichen Jahreszeiten (SA im August 1983 11'762 I/m^2).

Grösse - Die mittlere Körperlänge der Benthostiere war in SA und TU in den Frühjahrs- und Frühsommermonaten am grössten und von September bis Dezember am kleinsten. Im TU waren während 14 von 15 Monaten 90% der Tiere ≤10 mm, in der SA traf dies in 11 von 16 Monaten zu. 1984 erreichte der Populationsmittelwert von April bis Juli nicht so hohe Werte wie im Vorjahr. Larvulae traten früher auf als 1983, und zudem war der Anteil der zu dieser Jahreszeit 5-20 mm langen Limnephilidae geringer.

Biomasse - Die höchsten Biomassenwerte wurden in den Monaten Juli und August gemessen. An der Probestelle SA betrug das Maximum 7,2 g Trockengewicht/m^2 und bei TU 6,1 g/m^2. Die Biomasse der Ephemeroptera erreichte Werte von bis zu 3,5 g/m^2. Von April bis Juli 1983 machten die Trichoptera den überragenden Anteil der Biomasse aus mit einem Maximum bei SA von 4,7 g TG/m^2. 1984 war der vergleichbare Wert nur noch 1,7 g/m^2. Die Plecoptera erreichten mit 1,0 - 1,2 g/m^2 entsprechend ihrem gehäuften Vorkommen in der kalten Jahreszeit die höchsten Biomassenwerte in den Wintermonaten. Die durchschnittliche Biomasse eines Benthostieres war im Sommer am grössten (1983: 1,1 - 2,9 mg/m^2; 1984: 1,0 - 1,3 mg/m^2) und im Winter am kleinsten (0,2 - 0,3 mg/m^2).

Jährliche Variation - Von 6 Probestellen lagen Daten aus dem gleichen Monat in verschiedenen Jahren vor. Taxonomische Zusammensetzung, Dichte, Grösse und Biomasse schwankten z.T. beachtlich. Die Dichte unterschied sich bis zu einem Faktor von 2,8, die Biomasse sogar bis 4,2. Die abiotischen Faktoren variierten stark von Jahr zu Jahr, so dass Unterschiede in der Benthosfauna zu erwarten sind.

Vergleich Hauptbach (SA) - Nebenbach (TU) - Die Zusammensetzung der Faunen beider Bäche war im Winter gleich, im Sommer dagegen unterschiedlich: Bei SA gab es mehr Diptera, bei TU 1983 mehr Ephemeroptera und 1984 mehr Trichoptera. TU hatte eine höhere mittlere Taxadichte als SA (27 bzw. 22) und auch eine höhere mittlere Diversität (2,853 bzw. 2,468). Die mittlere Besiedlungsdichte während der 16monatigen Untersuchungsperiode war bei TU nur unwesentlich höher als bei SA (5'188 bzw. 4'272 I/m^2). Sie war aber bei SA wesentlich grösseren Schwankungen unterworfen als bei TU. Die Ufer der Saane sind über weite Strecken kanalartig begradigt. Die Wasserkraft wird im Turbach durch viele Betonschwellen gebrochen. Hochwasser haben hier einen geringeren Einfluss. Die Benthostiere waren bei SA grösser als bei TU. Sie fanden im Hauptbach offenbar bessere Wachstumsbedingungen: Das Wasser war im Winter wegen des Betriebs eines Kraftwerks wärmer, und die SA wies zudem höhere Leitfähigkeitswerte auf. Dies hatte ein rascheres Wachstum der Larven während der Wintermonate zur Folge. Für die mittlere Biomasse konnte zwischen den beiden Bächen kein Unterschied festgestellt werden (SA 3,0 g/m^2, TU 2,9 g/m^2). Wie die Abundanz war aber auch die Biomasse bei SA grösseren Schwankungen unterworfen. Die benthische Jahresproduktion betrug für SA 418 und für TU 363 kJ/m^2 und Jahr, was 21 und 18 g TG/m^2 und Jahr entspricht.

Unterschied Brutzeit-Nichtbrutzeit - Die Benthosfauna hatte während der Brutzeit der Wasseramsel (April-August) einen höheren Anteil Ephemeroptera und einen geringeren Anteil Plecoptera und Trichoptera als während der Herbst- und Wintermonate. Während die Biomasse von April bis August grösser war als im Herbst und Winter (3,5 bzw. 1,9 g TG/m^2), war die Abundanz während der kalten Jahreszeit nur unwesentlich grösser (5'129 gegenüber 4'077 I/m^2). Der Anteil der >5 mm langen Larven war während der Brutzeit grösser als im Winter. Entprechend fielen die mittleren Individualgewichte aus (1,1 mg TG gegenüber 0,43 mg). Während der Brutzeit der Wasseramsel herrschen optimale Nahrungsbedingungen (Beutegrösse, Biomasse, Diversität).

Besiedelte-Nichtbesiedelte Strecken - Die im Sommer 1988 an 10 Probestellen simultan erhobenen Daten erlaubten einen Vergleich von mit Wasseramseln besiedelten Bachstrecken mit von ihr nicht besetzten Gewässerabschnitten. Erstere zeichneten sich gegenüber letzteren durch höhere benthische

Besiedlungsdichte (5'717 gegenüber 1'909), grössere Artenvielfalt (21 Taxa gegenüber 13), grössere Tiere (durchschnittliche Länge: 5,19 mm gegenüber 4,04 mm) und grössere Biomasse (5,1 g gegenüber 0,9 g/m^2) aus.

Diskussion - Die taxonomische Zusammensetzung der Benthosfauna im System der Saane scheint typisch zu sein für Karbonatgebirgsbäche. Sie entspricht weitgehend der *Baetis alpinus-Rhithrogena hybrida*-Gemeinschaft, die BRAUKMANN (1987) für das Mannfallgebirge (Bayerische Alpen) beschrieben hat. Taxadiversität, Dichte und Biomasse entsprechen Werten aus Mittelgebirgslagen. Die benthische Jahresproduktion ist aufgrund des Temperaturregimes und der langsameren Entwicklung der Larven und daraus resultiernd einer kleineren Turnover-Rate geringer. Der Belastungszustand der untersuchten Gewässer wird aufgrund der Taxa-Diversität als schwach bis sehr geringfügig verunreinigt beurteilt. Die Biodiversität des Rhithrals wird durch menschlichen Einfluss mehr gefährdet als bisher angenommen. 3-5 Einzelproben können zuverlässig über die Benthosfauna von Fliessgewässern informieren. Bisherige Erfahrungen über den Einfluss von Verbauungen verdienen vor der Realisierung solcher Projekte stärker berücksichtigt zu werden.

DANK

Mein herzlicher Dank geht an alle, die durch ihre Hilfe und Unterstützung die vorliegende Arbeit möglich gemacht haben: Prof. U. N. GLUTZ VON BLOTZHEIM hat es gewagt, mich auf diesen Exkurs in die Fliessgewässerökologie zu schicken und ist mir stets mit wertvollem Rat zur Seite gestanden. Dr. J. BLOESCH, Dr. A. FRUTIGER und F. STOESSEL von der EAWAG, Dübendorf, haben mir den Einstieg in die Limnologie, die Methodik der Benthosprobenahme und das Bestimmen der Makroinvertebraten erleichtert und haben mir freundlicherweise die notwendigen Gerätschaften zur Verfügung gestellt. Ohne diese Starthilfe wäre die Arbeit nicht möglich gewesen. Dr. W. TOBIAS, Frankfurt, hat die häufigsten Limnephilidae (Trichoptera) und Dr. M. SARTORI, Lausanne, die Ephemeroptera bestimmt. A. ROLLI von der Direktion für Verkehr, Energie- und Wasserwirtschaft des Kantons Bern hat mir Einblick in die Daten der Pegelmessstation Saanen gewährt. Meine Eltern haben während der ganzen Arbeit mit ihrem Verständnis und ihrer Unterstützung viel zum Gelingen der Arbeit beigetragen. Urs hat mir in jeder Phase der Arbeit mit viel Rat und Tat geholfen und dafür gesorgt, dass die Motivation nie verloren ging.

LITERATUR

ALBRECHT, M.L. 1959. Die quantitative Untersuchung der Bodenfauna fliessender Gewässer. *Zeitschrift für Fischerei 8:* 481-550.

ALF, A. 1984. Vergleichende ökologische Langzeituntersuchungen an drei naturbelassenen Mittelgebirgsbächen des Nordschwarzwaldes. *Veröff. Naturschutz Landschatspflege, Bad.-Württ. 57/58:* 483-515.

AUBERT, J. 1959. *Plecoptera.* Insecta Helvetica. Imprimerie la Concorde, Lausanne, 139 pp.

BADOUX, H. & LOMBARD, A. 1962. *Geologischer Atlas der Schweiz. Notice explicative, Feuille Lenk.* Bern.

BENKE, A.C. 1984. Secondary production of aquatic insects. *In:* RESH, V. & ROSENBERG, D. (eds), *The Ecology of Aquatic Insects,* pp. 289-322. Praeger Publishers, New York.

BENKE, A.C. 1993. Concepts and patterns of invertebrate production in running waters. *Verh. Internat. Verein. Limnol. 25:* 15-38.

BLOESCH, J. 1980. Bodenfaunistische Untersuchungen in Aare und Rhein. *Schweiz. Z. Hydrol. 42:* 285-308.

BRAUKMANN, U. 1987. Zoozönologische und saprobielle Beiträge zu einer allgemeinen regionalen Bachtypologie. *Arch. Hydrobiol. Beiheft 26:* 1-355.

BREITENMOSER-WÜRSTEN, Ch. 1988. Zur Brutbiologie der Wasseramsel *(Cinclus cinclus)* im Saanenland (Berner Oberland, Schweizer Nordalpen). *Ökol. Vögel 10:* 119-150.

BREITENMOSER-WÜRSTEN, Ch. 1994. Nestlingsnahrung und Jungenentwicklung der Wasseramsel *(Cinclus cinclus)* in Abhängigkeit vom Nahrungsangebot (Saanenland, Schweizer Nordalpen). In Vorb.

BREITENMOSER-WÜRSTEN, CH. & MARTI, C. 1987. Verbreitung und Siedlungsdichte von Wasseramsel *Cinclus cinclus* und Bergstelze *Motacilla cinerea* im Saanenland (Berner Oberland). *Orn. Beob. 84:* 151-172.

BREITENMOSER-WÜRSTEN, CH. & SARTORI, M. in press. Distribution, diversity, life cycle and growth of a mayfly community in a prealpine stream system (Insecta; Ephemeroptera). Submitted to *Hydrobiologia.*

BROOKER, M.P. & MORRIS D.L. 1980a. A survey of the macro-invertebrate riffle fauna of the rivers Ystwyth and Rheidol, Wales. *Freshwater Biology 10:* 459-474.

BROOKER, M.P. & MORRIS D.L. 1980b. A survey of the macro-invertebrate riffle fauna of the River Wye. *Freshwater Biology 10:* 437-458.

BUHOLZER, H. 1978. *Larvenmorphologie und Verbreitung der Schweizerischen Rhyacophila-Arten (Trichoptera, Rhyacophilidae).* Diss. ETH Nr. 6177, 151 pp.

BURES, S. & KRAL, M. 1987. Diet analysis and trophical ecology of the Grey Wagtail *(Motacilla cinerea* TUNST.) in Nizky Jesenik. *Folia Zool. 36:* 257-264.

CANTON, S.P. & CHADWICK, J.W. 1988. Variability in benthic invertebrate density estimates from stream samples. *J. Freshwater Ecol. 4:* 291-298.

CASPERS, N. 1975. Kalorische Werte der dominierenden Invertebraten zweier Waldbäche des Naturparkes Kottenforst-Ville. *Arch. Hydrobiol. 75:* 484-489.

CHUTTER, F.M. & NOBLE, R.G. 1966. The reliability of a method of sampling stream invertebrates. *Arch. Hydrobiol. 62:* 95-103.

CUMMINS, K.W. 1975. Macroinvertebrates. *In:* WHITTON, B.A. (ed.), *River Ecology*, pp. 1790-98. University of California Press, Berkeley, CA.

CUMMINS, K.W. & WUYCHECK, J.C. 1971. Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. *Mitt. Int. Ver. Limnol. 18:* 1-158.

DITTMAR, H. 1953. Hat das Verhältnis von Kalzium zu Magnesium einen Einfluss auf die Besiedlung der Forellengewässer mit dem Bachflohkrebs *Gammarus pulex fossarum* KOCH? *Natur und Heimat 13.*

DUPASQUIER, A. & CANTONI, D. 1992. Shifts in benthic macroinvertebrate community and food habits of the water shrew, *Neomys fodiens* (Soricidae, Insectivora). *Acta Œcologica 13:* 81-99.

ELLIOTT, J.M. 1977. *Statistical analysis of samples of benthic invertebrates.* Freshwater Biol. Ass. Sci. Publ. No.25, 160 pp.

FROST, S., HUNI, A. & KERSHAW, W.E. 1971. Evaluation of a kicking technique for sampling stream bottom fauna. *Can. J. Zool. 49:* 167-173.

FRUTIGER, A. 1983. *Untersuchungen zur Ökologie der räuberischen Steinfliege Dinocras cephalotes CURT. (Plecoptera: Perlidae) in einem Fliessgewässer der Schweizerischen Voralpen.* Diss. ETH Nr. 7400. 92 pp.

GAUFIN, A.R., HARRIS, E.K. & WALTER, H.J. 1956. A statistical evaluation of stream bottom sampling data obtained from three standard samplers. *Ecology 37:* 643-648.

GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N. & BAUER, K. 1985. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 10: Passeriformes (1.Teil), Motacillidae-Prunellidae.* Aula Verlag, Wiesbaden. (*Motacilla cinerea* S. 836-872, *Cinclus cinclus* S. 957-1020).

GÜTTINGER, H. 1982. *Zusammenhänge zwischen physikalischen und chemischen Faktoren und Makroinvertebraten in Fliessgewässern.* Diss. ETH Nr. 6952, 123pp.

HILDREW, A.G., TOWNSEND, C.R. & FRANCIS, J. 1984. Community structure in some English streams: the influence of species interactions. *Freshwater Biology 14:* 297-310.

HYNES, H.B. 1961. The invertebrate fauna of a Welsh mountain stream. *Arch. Hydrobiol. 57:* 344-388.

ILLIES, J. 1961. *Die Lebensgemeinschaft des Bergbaches.* Die neue Brehm-Bücherei, Nr. 289. A. Zimsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt, 106 pp.

JOHANNSEN, O.A. 1977. *Aquatic Diptera.* Entomological Reprint Specialists, Los Angeles.

JOOST, W., KLAUSNITZER, B. & ZIMMERMANN, W. 1985. Die merolimnische Insektenfauna eines Thüringer-Wald-Baches im Ergebnis dreijähriger Emergenzuntersuchungen. Teil I: Ephemeroptera, Plecoptera, Megaloptera, Coleoptera, Trichoptera. *Faun. Abh. Mus. Tierk. Dresden 13:* 1-39.

JOST, O. 1975. Zur Ökologie der Wasseramsel *(Cinclus cinclus)* mit besonderer Berücksichtigung ihrer Ernährung. *Bonner Zoologische Monographien 6:* 1-183.

KÄNEL VON, A. 1984. *Untersuchung zur Oekologie der Suze.* Zoologisches Institut der Universität Bern und Kantonales Gewässerschutzlabor, Bern, 145 pp.

KREBS, C.J. 1989. *Ecological Methodology.* Harper & Row, New York, 654 pp.

LANG, C., L'EPLATTENIER, G. & REYMOND, O. 1989. Water quality in rivers of western Switzerland: Application of an adaptable index based on benthic invertebrates. *Aquatic Sciences 51:* 224-234.

MACAN, T. 1979. *A key to the nymphs of British Ephemeroptera.* Freshwater Biol. Assoc. Scient. Publ. No. 20.

MANN, K.H. 1980. Benthic secondary production. *In:* BARNES, R.S.K. & MANN, K.H. (eds), *Fundamentals of Aquatic Ecosystems.* Blackwell Scientific Publications, Oxford.

MARTI, C. & BREITENMOSER-WÜRSTEN, CH. 1990. Brutbiologie der Bergstelze *Motacilla cinerea* im Saanenland im Vergleich zu jener der Wasseramsel *Cinclus cinclus. Orn. Beob. 87:* 13-29.

MARTI, C. & BREITENMOSER-WÜRSTEN, CH. 1991. Nestlingsnahrung und Fütterungsfrequenz der Bergstelze *Motacilla cinerea* im Saanenland. *Orn. Beob. 88:* 265-285.

MAUERHOFER, D. 1980. *Hydrologische Untersuchungen im Saanenland (vom Ursprung der Saane bis zum Dorf Saanen).* Diss., Universität Bern.180 pp.

MEYER, E. 1989. The relationship between body length parameters and dry mass in running water invertebrates. *Arch. Hydrobiol. 117:* 191-203.
MILLER, C. 1985. Correlates of habitat favourability for benthic macroinvertebrates at five stream sites in an Appalachian Mountain drainage basin, U.S.A. *Freshwater Biology 15:* 709-733.
ORMEROD, S.J. 1988. The micro- and macro-distribution of macroinvertebrates in the catchman of the River Wye: the result of biotic of abiotic factors? *Freshwater Biology 20:* 241-247.
ORMEROD, S.J. & TYLER, S.J. 1985. The diet of breeding Dippers *Cinclus cinclus* and their nestlings in the catchment of the river Wye, mid Wales: A preliminary study by faecal analysis. *Ibis 127:* 316-331.
ORMEROD, S.J. & TYLER, S.J. 1987. The influence of stream acidification and riparian land use on the feeding ecology of Grey Wagtails *Motacilla cinerea* in Wales. *Ibis 133:* 53-61.
PERRET, P. 1977. *MAPOS - Zustand der schweizerischen Fliessgewässer in den Jahren 1974/75.* Eidg. Amt für Umweltschutz, Bern.
PIELOU, E.C. 1975. *Ecological diversity.* Wiley Publ., New York, 165 pp.
RESH, V.H. 1979. Sampling variability and life history features: basic considerations in the design of aquatic insect studies. *J. Fish. Res. Board Can. 36:* 290-311.
RESH, V.H. & MCELRAVY, E.P. 1993. Contemporary quantitative approaches to biomonitoring using benthic macroinvertebrates. *In:* ROSENBERG, D.M. & RESH, V.H. (eds), *Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates,* pp. 159-194. Chapman & Hall, New York.
RESH, V.H. & JACKSON, J.K. 1993. Rapid assessment approaches to biomonitoring using benthic macroinvertebrates. *In:* ROSENBERG, D.M. & RESH, V.H. (eds), *Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates*, pp. 195-233. Chapman & Hall, New York.
RIEDERER, R.A.A. 1981. *Die Eintags- und Steinfliegenfauna (Ephemeroptera und Plecoptera) im Mittellauf der Töss.* Diss. ETH Nr. 6935, 174 pp.
SCHIFFERLI, L. 1972. Fütterungsfrequenz am Nest der Bergstelze *Motacilla cinerea* in verschiedenen Biotopen und Brutmonaten. *Orn. Beob. 69:* 257-274.
SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. 1981. *Biometry.* Freeman and Company, New York, 859 pp.
SPITZNAGEL, A. 1985. Jahreszeitliche Veränderungen im Nahrungsangebot und in der Nahrungswahl der Wasseramsel *(Cinclus c. aquaticus). Ökol. Vögel 7:* 239-325.
SURBER, E.E. 1936. Rainbow trout and bottom fauna production in one mile of stream. *Trans. Amer. Fish. Soc. 66:* 193-202.
SWEENEY, B.W. 1984. Factors influencing life-history patterns of aquatic insects. *In:* RESH, V. & ROSENBERG, D. (eds), *The Ecology of Aquatic Insects*, pp. 56-100. Praeger Publishers, New York.
TACHET, H., BOURNAUD, M. & RICHOUX, P. 1980. *Introduction à l'étude des macroinvertébrés des eaux douces.* Imprimerie C.R.D.P., Lyon, 156 pp.
ULFSTRAND, S. 1968. Benthic animal communities in Lapland streams. *Oikos Suppl. 10*: 1-117
WATERS, T.F. 1969. The turnover ratio in production ecology of freshwater invertebrates. *Am. Nat. 103:* 173-185.
WATERS, T.F. 1977. Secondary production in inland waters. *Adv. Ecol. Res. 10:* 91-164.
WEATHERLEY, N.S., RUTT, G.P. & ORMEROD, S.J. 1989. Densities of benthic macroinvertebrates in upland Welsh streams of different acidity and land use. *Arch. Hydrobiol. 115*: 417-431.
WILHM, J.L. & DORRIS, T.C. 1968. Biological parameters of water quality. *Bioscience 18:* 477-481.
WILKINSON, L. 1990. *SYSTAT - the system for statistics.* Systat Inc., Evanston IL.
ZAR, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis.* Simon & Schuster, Englewood Cliffs, 718 pp.
ZWICK, P. 1992. Stream fragmentation - a threat to biodiversity. *Biodiversity and Conservation 1:* 80-97.

(erhalten am 2. Februar 1994; angenommen am 10. März 1994)

Appendix I: Grundlagen zur Schätzung der mittleren Körpergrösse der Benthostiere an den beiden Probestellen SA und TU im Winter. $\bar{x}$ = mittlere Körpergrösse in der betreffenden Grösseklasse; n = Anzahl vermessener Tiere.

	≤5 mm		5-10 mm		10-15 mm		15-20 mm		20-25 mm	
	$\bar{x}$	n	$\bar{x}$	n	$\bar{x}$	n	$\bar{x}$	n	$\bar{x}$	n
SA										
April 1983	4,10	206	7,88	593	12,00	239	17,24	19	23,17	15
Mai	3,97	445	6,76	581	12,69	230	17,16	28	22,56	8
Juni	4,15	209	6,80	275	13,24	135	16,56	47	22,30	5
Juli	4,03	1238	7,09	729	12,77	148	16,63	194	22,82	11
August	3,96	5580	6,77	2160	12,63	463	17,38	12	22,60	5
September	2,67	493	7,04	249	11,88	13	17,75	2		
April 1984	3,67	683	7,75	479	12,10	114	17,29	12	22,45	10
Mai	3,37	573	7,22	1224	12,32	73	17,50	3	22,30	3
Juni	3,03	1025	7,36	566	11,98	87	16,93	23	22,50	10
Juli	3,24	977	6,92	437	12,32	20	16,80	5	24,00	2
Mittelwert	3,74	11429	7,10	7293	12,51	1522	16,78	345	22,72	69
TU										
April 1983	3,84	388	7,22	349	12,12	33	17,40	5	23,00	4
Mai	3,85	461	7,47	510	12,48	55	17,54	14	23,75	2
Juni	3,86	555	7,67	530	11,58	117	17,75	8	22,33	3
Juli	3,80	1667	6,97	825	12,55	118	17,34	39	22,75	6
August	3,55	3738	6,28	868	12,19	42	17,56	9	21,67	3
September	2,98	1114	6,37	182	11,39	9	17,67	3		
April 1984	3,65	1355	7,41	779	11,90	124	18,04	13	23,25	4
Mai	3,52	1106	7,29	696	11,69	73	17,87	12	23,00	6
Juni	3,49	1545	7,04	655	12,65	49	17,72	23	23,21	12
Juli	2,71	2960	7,94	849	11,35	101	16,43	14	23,43	7
Mittelwert	3,40	14889	7,20	6243	11,97	721	17,53	140	23,01	47

Appendix IIa: Benthische Besiedlungsdichte an der Probestelle SA April 1983 - Juli 1984 (alle Angaben in Individuen/m^2).

	1983									1984						
	APR	MAI	JUN	JUL	AUG	SEP	OKT	NOV	DEZ	JAN	FEB	MRZ	APR	MAI	JUN	JUL
Trichoptera								11							1	1
Rhyacophila	90	49	51	66	40	99	306	60	77	110	61	1	53	37	93	13
Allogamus	562	298	251	529	769				82	94	235	18	16	1	37	11
Drusus		1		1		18	5	29	9	8		1	16	4	4	
Limnephilidae		1					5721	4414				1				
Ephemeroptera	1															
Rhithrogena	289	840	483	339	152	287	317	90	415	393	374	18	536	483	1036	145
Ecdyonurus	26			1	42	77	37	256	11	59	56	7	46	9	15	4
Baetis	135	373	251	889	1728	212	565	90	262	182	75	16	231	123	1050	708
Epeorus										1				1		
Plecoptera	7				91	331	2072	1786	732	502	176	1	26	1	26	5
Rhabdiopteryx	192						234	68	965	678	288	24	91	1		
Taeniopteryx						1	18	1	4		1					
Amphinemura										5			7	1		
Nemoura	4	5	5	9	37	7	40	68	16	1		7	5	9	15	9
Protonemura		4	29	141	190	7	7	7	1	1	1			38	214	157
Leuctra	611	269	75	75	35		110	124	340	416	400	234	832	566	114	71
Capnia	4						11	68	470	365	278	355	15			
Isoperla	29	1	4	1	9	5	24	49	24	13	1		15	9		1
Perlodes	1				1	1	4	1	4	1			5			
Dictyogenus					1			1					4			
Dinocras															1	
Perla			1			1	1	1								1
Chloroperla			1	1											7	22
Diptera																
Limoniidae	9	12	11	24	58	28	54	88	59	76	24	27	18	13	26	20
Tipulidae	1	11					1	4	1	5		1	4			1
Blepharoceridae		1	4	22	9									11	9	4
Psychodidae	5		1		1	4	7	22	4	11		1	1			
Simuliidae				14	348	1	60	4	4	1	8		33	37	18	176
Chironomidae	20	556	104	1204	11346	372	2302	130	29	118	601	109	383	2103	629	1170
Ceratopogonidae															1	
Stratiomyidae			4	1												
Empididae	1						5	5	1			1	5		1	
Athericidae													4			
Dixidae								1								
Übrige																
Coleoptera						1		1						1	1	4
Oligochaeta	1		4	4	26	27	57	16	5			1	20	7	20	7
Nematoda		5	1	1	4	1							4		13	1
Hydrachnellae	4	13	5	29	9	9	16	68			1	1	4	13	29	5
Gammaridae							1	7	1	5			1			1
Poduridae								1					1		1	
Tricladida								1						1		
Andere						18	24	4	1				1		1	
Total	1992	2439	1285	3351	14896	1507	11999	7476	3517	3045	2580	824	2377	3469	3362	2537

Appendix IIb: Benthische Besiedlungsdichte an der Probestelle TU April 1983 - Juli 1984 (alle Angaben in Individuen/m^2).

	1983									1984						
	APR	MAI	JUN	JUL	AUG	SEP	OKT	NOV	DEZ	JAN	FEB	MRZ	APR	MAI	JUN	JUL
Trichoptera								5								
Rhyacophila	57	134	57	234	422	271	353	122	129	106		90	111	57	215	208
Allogamus	326	688	604	41						20		493	228	141	27	49
Drusus	514	292	170	149	427	165	412	156	192	575		140	613	349	231	86
Limnephilidae		1		13	36	11	1706	2726	1401	1448			9	1	5	4
Hydropsychidae		1				1										
Ephemeroptera			4				185	185	380	122		113	56	5		
Rhithrogena	111	428	247	333	830	1149	462	265	502	534		735	554	772	599	498
Ecdyonurus	14	11	30	39	13	52	80	220	108	60		86	92	135	31	67
Baetis	23	127	185	4599	5022	274	124	143	321	156		210	382	376	439	3931
Epeorus					4				4			4		1		1
Plecoptera	20	4	9	5	133	824	1703	2013	2812	1982		921	582	192	47	43
Rhabdiopteryx	9								13	331		331	73	4		
Taeniopteryx					32	9	13	5	20	1						1
Amphinemura													11	15	4	1
Nemoura	13	11	14	20	25	1	27	63	47	37		18	47	9	26	27
Protonemura	9	4	29	240	262	9	19	32	55	38		38	1	1	101	269
Leuctra	315	208	109	32	14	13		5	42	229		289	524	452	201	82
Capnia								11	8	95		22		1		
Isoperla	11		5	20	29	11	13	16	26	17		7	13	15		11
Perlodes					11	14	1	9	11			5	5	4	1	
Dictyogenus					4	4	1			1				5		
Dinocras			4				14	9	5	13					4	
Perla		14	11	43	59	20		5	1	1				5	41	27
Chloroperla	7	23	20	14	1									26	27	46
Perlodidae															1	
Diptera			13	181	36	33						1			1	13
Limoniidae	38	35	22	34	97	31	102	58	50	46		28	104	48	45	33
Tipulidae	1												1	5		
Blepharoceridae				4	1							4		5	1	7
Psychodidae	9			2	20	11	41	23	38	43		29	77	35	1	
Simuliidae		1	1	167	9	7	13	7	23	5		11	13	7	29	445
Chironomidae	32	18	670	1424	587	207	1382	151	91	300		1562	1210	496	1717	1202
Ceratopogonidae			1											4		
Stratiomyidae															1	1
Empididae	11	7		22	4		22	9	9	7		18	48	13	14	15
Dolichopodidae		1														
Athericidae	4	1		1		1	1	1		1		4	9	5	4	1
Dixidae	1				1											
Übrige																
Coleoptera					5	1	1						1	5	1	
Oligochaeta		4	4	11	271	51	57	384	59			9	79	77	268	104
Nematoda					1	1						1	1		1	
Hydrachnellae		7	52	183	63	109	136	38	72	81		23	41	25	75	99
Poduridae			4	1											1	1
Tricladida						1	1	1	1				1		4	
Andere	1			1										1	1	1
Total	1526	2020	2265	7814	8419	3281	6869	6663	6420	6249		5193	4886	3292	4164	7273

Appendix IIc: Benthische Besiedlungsdichte an den Probestellen LB April - September 1983, TS Juni und Juli 1984, CH Mai 1984, SA und ME Juni 1986 (alle Angaben in Individuen/m^2). Abkürzung der Probestellen wie in Tab. 2.

	LB 4/83	LB 5/83	LB 6/83	LB 7/83	LB 8/83	LB 9/83	TS 6/84	TS 7/84	CH 5/84	SA 6/86	ME 6/86
Trichoptera									8		
Rhyacophila	7	19	11	16	150	354	29	32	11	53	21
Allogamus	1010	382	280	183	354	1			161	473	43
Drusus	7	11	1		7				48	1	260
Limnephilidae	1	13	18	1	18				1		
Ephemeroptera	7										
Rhithrogena	79	398	247	172	179	405	46	29	88	350	11
Ecdyonurus	14				7		105	80	16	4	78
Baetis	21	153	43	1383	2148	3691	764	713	47	686	539
Epeorus							8	1			11
Plecoptera	1			1	82	1389	1	1		11	53
Rhabdiopteryx	43	1									
Taeniopteryx											
Amphinemura									1		
Nemoura	14			1	7	7	70	150	64	9	182
Protonemura	1			129	351	14	351	343	16	42	20
Leuctra	47	137		27			105	24	268	54	25
Capnia											
Isoperla	14	5				1			13	1	20
Perlodes	1										
Dictyogenus							80	182	29		11
Dinocras											
Perla	1		1		1				1	1	
Chloroperla				16			99	78		15	34
Perlodidae									1		
Diptera	1	8	1	27	54	1					
Limoniidae	10			14	243	75	11	11	11	34	39
Tipulidae	1				1						
Blepharoceridae			1	16	29		5		10	4	173
Psychodidae					1				1		11
Simuliidae				22	372	1	21	24	8	107	4840
Chironomidae	18	24	16	253	4439	115	169	105	134	1782	361
Ceratopogonidae											
Stratiomyidae		1					1		1		
Empididae	1			1	1			1	5	1	11
Dolichopodidae											
Athericidae							29	27	8		101
Übrige											
Coleoptera				1							
Oligochaeta	25				36	82			16	6	13
Nematoda					1					4	
Hydrachnellae				1	1	18	1			43	84
Gammaridae				1	1	1					
Poduridae					1	1					
Tricladida											77
Andere				1	18	32					
Total	1324	1152	619	2266	8502	6188	1895	1801	967	3681	7018

Appendix IId: Benthische Besiedlungsdichte an 10 Probestellen im Juni/Juli 1988 (alle Angaben in Individuen/m^2). Abkürzung der Probestellen wie in Tab. 2.

1988	SA 15.4.	CH 17.5.	TU 22.6.	SG 24.6.	LB 26.6.	SA 29.6.	ME 2.7.	AR 4.7.	CH 5.7.	GR 7.7.	TS 8.7.	TG 9.7.
Trichoptera		118	1		1		1	22	1			
Rhyacophila	10	48	48		1	48	24	54	113	27	8	22
Allogamus	8			1		263		22				
Drusus	8	332		13			437	312	415	1		215
Limnephilidae	8	10		1				75			1	
Hydropsychidae	1									1		
Ephemeroptera												
Rhithrogena	150	35	418	107	279	241	19		29	366	134	108
Ecdyonurus	5	1	24	29		5	32	312	8		99	75
Baetis	413	898	4752	217	370	734	3438	1333	4050	417	1436	1731
Epeorus	5		8		1	1		22	11	21	34	
Plecoptera			5	8		1	5	11	24	110	56	12
Rhabdiopteryx	469	5										
Taeniopteryx										1		
Amphinemura	21	48	1									
Nemoura	5	5	64	19	1	21	99		38	8	247	54
Protonemura	62	8	55	99	8	24	35	333	139	139	217	839
Leuctra	1696	121	163	142	27	222	21		75	5	8	
Isoperla	21	102	1	1	1	5	11	43	5			
Perlodes	1	5		24							1	8
Dictyogenus	5	8	1	10			21		38		32	
Dinocras	1									1		
Perla			16			5			1	1		
Chloroperla			11	46	24	1	21		43	5	1	
Perlodidae	1								10	1	86	
Diptera			1				8		13	5		
Limoniidae	27	67	43	8	1	29	5		32	5	11	32
Tipulidae	1	16										22
Blepharoceridae	35		180	115	35	70	568	731	204	5	13	97
Psychodidae	5	466	1				19		5			
Simuliidae	29	38	177	472	32	16	1514	1623	3556	1517	153	1419
Chironomidae	139	59	268	16	10	172	72	11	239	72	5	65
Ceratopogonidae			5			1				1		
Stratiomyidae		5	5				1	1	1			
Empididae	13		1			8	13		1			
Athericidae	1	32	11	35	1		80	11	166	21	91	11
Dixidae								1				
Übrige												
Coleoptera						1	1	1	1	1	1	
Oligochaeta	5	94	32	8	1		21		67			11
Nematoda												1
Hydrachnellae	40	8				24	16		56		102	
Gammaridae	1					8						
Poduridae										1	1	
Tricladida		161	1				64	11	163			409
Andere		1	1	1								
Total	3186	2691	6294	1372	793	1900	6546	4929	9504	2732	2737	5131

Appendix IIIa: Biomasse an der Probestelle SA April 1983 - Juli 1984 (alle Angaben in mg Trockengewicht/m^2).

	1983									1984						
	APR	MAI	JUN	JUL	AUG	SEP	OKT	NOV	DEZ	JAN	FEB	MRZ	APR	MAI	JUN	JUL
Trichoptera								15,6							0,8	8,0
Rhyacophila	1122,6	317,8	372,8	797,4	116,5	95,8	692,2	113,6	145,8	346,6	187,7	5,7	347,1	197,5	474,9	25,3
Allogamus	1286,1	1261,6	1467,8	3855,6	3646,8				9,6	15,9	79,4	9,6	18,4	0,3	240,4	70,1
Drusus		10,3		2,9		12,8	19,4	32,3	7,9	10,9		8,0	26,6	20,2	5,0	
Limnephilidae		2,7					148,7	344,3				0,5				
Ephemeroptera	1,5															
Rhithrogena	769,4	1754,7	827,9	1505,5	276,1	311,2	323,8	64,9	331,2	415,7	488,3	23,6	914,9	1106,2	1851,0	228,3
Ecdyonurus	326,4			1,9	145,9	233,1	157,1	916,0	45,1	238,2	378,1	54,5	415,3	41,3	53,4	62,8
Baetis	49,7	142,0	296,0	608,7	862,7	45,0	139,2	22,9	60,2	53,9	26,4	10,4	150,0	82,9	310,9	227,0
Epeorus										2,8				6,4		
Plecoptera	1,4				2,2	7,9	121,0	104,3	54,9	54,7	35,9	0,2	5,2	0,2	5,3	1,0
Rhabdiopteryx	641,3						98,5	28,6	446,2	630,3	384,6	40,9	223,3	2,9		
Taeniopteryx						0,2	4,5	0,1	3,2		1,0					
Amphinemura										1,1			1,0	0,5		
Nemoura	0,9	0,3	1,1	1,7	8,1	1,4	33,1	45,2	9,1	1,5		7,9	9,8	1,0	2,3	0,7
Protonemura		0,4	5,4	55,4	139,2	6,3	1,3	2,9	1,0	1,0	1,0			2,4	17,8	45,2
Leuctra	232,6	75,1	13,6	20,9	9,8		21,4	22,9	62,6	98,0	85,4	51,9	241,1	201,0	38,2	14,1
Capnia	2,2						4,4	17,1	97,4	111,2	97,2	136,5	5,6			
Isoperla	189,8	5,6	19,0	1,1	6,8	5,7	50,3	101,4	58,7	31,8	2,4		74,3	33,0		0,5
Perlodes	5,1				0,8	3,7	84,0	24,4	52,8	77,7			266,8			
Dictyogenus					7,5			24,8					168,0			
Dinocras															0,6	
Perla			88,2			7,9	30,1	18,4								52,4
Chloroperla			0,4	0,7											3,5	21,4
Diptera																
Limoniidae	18,2	8,3	13,4	19,8	54,6	15,2	40,4	123,4	93,4	172,9	59,1	61,9	17,2	18,6	27,1	17,0
Tipulidae	30,3	19,7					41,4	57,0	24,9	56,2		0,6	159,3			15,9
Blepharoceridae		0,2	3,5	13,4	4,6									8,4	3,2	0,5
Psychodidae	1,3		0,3		0,3	1,0	1,8	5,7	1,0	2,9		0,3	0,3			
Simuliidae				2,5	81,3	0,4	4,1	0,3	0,3	0,1	0,6		3,4	4,1	5,9	15,7
Chironomidae	2,2	215,0	22,7	350,1	1952,6	55,2	702,8	23,7	3,6	22,9	177,2	29,5	68,6	804,9	89,2	354,7
Ceratopogonidae															0,2	
Stratiomyidae			0,5	0,3												
Empididae	0,2						1,5	1,5	0,3			0,3	1,3		0,2	
Athericidae													27,1			
Dixidae								0,1								
Übrige																
Coleoptera						0,2		0,2						0,2	0,2	0,9
Oligochaeta	0,6		6,2	5,7	27,2	16,1	38,9	12,1	3,8			2,3	15,1	7,4	18,2	12,6
Nematoda		0,5	0,1	0,4	0,4	0,1							0,4		1,3	0,1
Hydrachnellae	0,8	2,6	1,0	5,7	1,8	1,8	3,2	13,4			0,2	0,2	0,8	2,6	5,7	1,0
Gammaridae							0,8	8,3	2,2	8,0			0,8			10,8
Poduridae								0,1					0,1		0,1	
Tricladida								0,5						0,3		
Andere						1,8	2,4	0,4	0,1				0,1		0,1	
Total	4682,6	3816,8	3139,9	7249,7	7345,2	822,8	2766,3	2146,4	1515,3	2354,3	2004,5	444,8	3161,9	2542,3	3155,5	1186,0

Appendix IIIb: Biomasse an der Probestelle TU 1983 - Juli 1984 (alle Angaben in mg Trockengewicht/m^2).

	1983									1984						
	APR	MAI	JUN	JUL	AUG	SEP	OKT	NOV	DEZ	JAN	FEB	MRZ	APR	MAI	JUN	JUL
Trichoptera								5,5								
Rhyacophila	200,0	439,7	164,1	783,3	636,5	116,0	298,9	170,1	158,8	159,8		172,2	240,2	125,2	490,0	397,0
Allogamus	237,0	770,0	1341,0	312,0						10,6		202,1	147,3	134,0	107,4	275,8
Drusus	825,0	422,6	149,2	405,9	79,9	95,4	300,9	125,5	163,2	609,5		298,0	1248,6	521,3	138,6	198,7
Limnephilidae		1,6		79,4	0,2	0,1	36,2	154,8	127,4	243,3			52,7	10,8	36,0	19,6
Hydropsychidae		1,1				0,1										
Ephemeroptera			0,6				7,4	5,6	11,6	10,6		9,8	2,2	0,2		
Rhithrogena	68,0	414,0	274,0	777,8	241,9	545,0	367,0	203,9	411,5	502,4		892,5	485,3	798,5	727,3	763,5
Ecdyonurus	37,3	20,3	90,6	270,7	27,9	92,6	205,7	460,7	166,1	148,5		329,6	159,1	306,4	68,8	462,6
Baetis	9,9	55,4	71,5	2472,6	1874,9	173,6	33,0	36,3	74,5	38,6		62,0	133,8	131,7	172,5	140,0
Epeorus					1,9				8,9			11,4		8,8		0,4
Plecoptera	4,1	0,8	1,8	1,0	3,2	19,7	99,4	117,5	164,2	215,1		133,1	118,8	39,2	9,6	8,8
Rhabdiopteryx	14,8								5,5	153,2		602,0	134,5	19,8		
Taeniopteryx					1,6	1,1	1,6	0,6	9,3	1,5						0,1
Amphinemura													2,6	5,0	3,2	0,2
Nemoura	6,1	2,9	1,2	5,7	10,1	0,4	10,9	25,5	46,4	35,4		24,5	36,2	0,9	6,7	6,8
Protonemura	4,8	2,3	3,0	72,1	121,3	4,2	5,3	9,3	36,8	27,0		97,1	1,2	1,4	8,3	72,4
Leuctra	69,3	38,5	5,4	8,9	1,8	1,7		3,1	12,7	47,1		76,2	154,1	138,7	65,4	23,1
Capnia								13,7	2,3	34,7		14,7		0,4		
Isoperla	28,6		19,2	14,0	24,5	9,3	23,7	29,1	37,1	15,0		13,0	33,8	65,2		3,3
Perlodes					9,0	39,0	2,9	41,9	155,1			241,5	126,6	4,7	4,4	
Dictyogenus					11,8	9,9	10,3			23,9				193,1		
Dinocras			21,5				6,7	8,6	4,4	24,7				7,0		
Perla		73,2	54,6	290,6	122,5	56,8		222,2	84,0	13,8				308,4	1250,8	537,6
Chloroperla	1,5	7,5	7,9	11,9	0,4									10,5	14,3	34,0
Perlodidae															0,4	
Diptera				4,5	0,9	0,8						0,2				
Limoniidae	64,0	16,3	9,0	44,0	49,7	9,7	70,8	62,3	50,0	88,5		31,5	57,8	46,8	24,3	34,7
Tipulidae	22,5												1,8	166,4		
Blepharoceridae				3,9	0,9							3,3		2,8	0,1	2,2
Psychodidae	2,3			0,5	5,2	2,9	9,9	7,0	9,2	10,4		6,5	16,0	11,3	0,2	
Simuliidae		0,3	0,3	41,7	1,0	0,7	0,9	0,5	2,3	0,7		2,2	4,8	0,8	5,4	37,7
Chironomidae	1,8	6,5	176,6	419,2	87,7	30,2	292,0	29,0	12,8	58,0		161,7	193,1	117,9	299,6	258,0
Ceratopogonidae			0,1											0,4		
Stratiomyidae															0,1	0,3
Empididae	2,3	0,9		8,3	0,5		6,6	2,7	2,7	2,1		5,4	18,7	2,0	3,0	
Dolichopodidae		1,2														
Athericidae	1,9	4,8		9,8		13,4	15,6	9,8		5,2		28,5	72,3	40,2	45,1	17,1
Dixidae	0,1				0,1											
Übrige																
Coleoptera					1,2	0,2	0,2						0,2	1,0	0,2	
Oligochaeta		2,2	6,2	10,1	175,3	30,7	48,6	215,0	41,9			13,9	89,3	77,4	322,6	152,5
Nematoda					0,1	0,1						0,2	0,2		0,1	
Hydrachnellae		1,4	10,2	36,1	12,4	21,5	26,8	7,5	14,2	16,0		4,5	8,1	4,9	14,8	19,5
Poduridae			0,2	0,1											0,1	0,1
Tricladida						0,8	0,2	0,3	0,3				0,1		1,3	
Andere	0,1			0,2										0,1	0,1	0,5
Total	1601,4	2283,5	2408,2	6084,3	3504,4	1275,9	1881,5	1968,0	1813,2	2495,6		3437,6	3539,4	3303,2	3820,7	3466,5

Appendix IIIc: Biomasse an den Probestellen LB April - September 1983, TS Juni und Juli 1984, CH Mai 1984, sowie SA und ME Juni 1986 (alle Angaben in mg Trockengewicht/m^2). Abkürzung der Probestellen wie in Tab. 2.

	LB 4/83	LB 5/83	LB 6/83	LB 7/83	LB 8/83	LB 9/83	TS 6/84	TS 7/84	CH 5/84	SA 6/86	ME 6/86
Trichoptera									3,0		
Rhyacophila	12,2	46,0	57,0	115,7	90,3	136,4	111,0	113,0	5,9	284,8	22,2
Allogamus	1012,2	909,3	1229,8	995,8	1686,1	4,6			377,7	1672,6	71,9
Drusus	1,9	41,4	1,0		68,6				159,0	0,8	271,6
Limnephilidae	7,8	48,3	84,0	0,1	0,5				8,2		
Ephemeroptera	9,2										
Rhithrogena	103,6	679,3	339,1	433,8	292,9	226,2	39,0	19,9	63,7	518,7	3,8
Ecdyonurus	102,1				21,6		116,5	33,0	38,6	14,8	36,0
Baetis	7,4	108,6	21,7	883,9	1230,4	457,2	105,7	161,9	55,6	62,4	114,3
Epeorus							26,4	0,4			3,8
Plecoptera	0,1			0,2	2,0	283,5	0,7	0,3		2,3	11,1
Rhabdiopteryx	135,6	2,5									
Amphinemura									0,4		
Nemoura	1,4			0,2	0,9	4,8	9,0	28,7	3,4	0,9	23,5
Protonemura	0,1			51,5	290,2	12,0	101,9	151,5	3,3	2,7	4,0
Leuctra	10,1	36,5		6,0			19,2	4,4	61,9	10,5	2,1
Capnia											
Isoperla	50,4	21,7				2,3			44,9	9,5	33,3
Perlodes	5,1										
Dictyogenus							201,5	301,0	95,9		41,0
Dinocras											
Perla	7,9		79,8		1,0				64,4	69,6	
Chloroperla				9,8			51,4	50,7		10,8	13,1
Perlodidae									0,1		
Diptera	1,8	1,8	0,2	6,2							
Limoniidae	18,4			15,3	127,9	41,8	4,4	5,6	13,8	35,9	16,6
Tipulidae	9,1				0,6						
Blepharoceridae			0,7	6,8	40,9		0,9		14,0	0,5	165,0
Psychodidae					0,2				0,3		2,9
Simuliidae				3,6	57,6	0,5	12,0	5,1	1,6	4,2	1701,8
Chironomidae	3,5	4,6	3,1	44,4	677,1	11,0	26,3	12,7	25,9	500,5	53,0
Stratiomyidae		4,0					2,6		2,9		
Empididae	0,1			0,3	0,1			0,3	0,9	0,3	1,3
Dolichopodidae											
Athericidae							108,9	130,4	9,8		900,9
Übrige											
Coleoptera				0,2							
Oligochaeta	14,0				20,2	45,9	0,3		34,3	9,2	17,0
Nematoda					0,1					3,4	
Hydrachnellae				0,2	0,2	3,5				10,7	20,9
Gammaridae				3,7	0,8	0,3					
Poduridae					0,1	0,1					
Tricladida											25,1
Andere				0,1	1,8	3,2					
Total	1514,0	1904,0	1816,4	2577,8	4612,1	1233,3	937,7	1018,9	1089,7	3225,1	3556,2

Appendix IIId: Biomasse an 10 Probestellen im Juni/Juli 1988 (alle Angaben in mg Trockengewicht/m^2). Abkürzung der Probestellen wie in Tab. 2.

1988	SA 15.4.	CH 17.5.	TU 22.6.	SG 24.6.	LB 26.6.	SA 29.6.	ME 2.7.	AR 4.7.	CH 5.7.	GR 7.7.	TS 8.7.	TG 9.7.
Trichoptera		128,2	1,7		0,9		1,7	58,8	0,5			
Rhyacophila	34,6	110,8	136,6		3,1	459,8	38,4	56,4	82,8	10,4	62,5	179,8
Allogamus	62,8			9,8		1793,6		78,5				
Drusus	50,2	1176,1		1,7			213,3	324,1	550,6	0,4		664,7
Limnephilidae	123,2	77,1		1,6				578,4			0,9	
Hydropsychidae	5,2									0,4		
Ephemeroptera												
Rhithrogena	377,8	41,6	595,1	65,5	410,8	502,8	52,0		93,0	70,5	102,4	74,1
Ecdyonurus	3,1	15,1	9,9	12,9		33,2	63,7	1779,1	7,5		70,5	143,3
Baetis	393,8	663,1	2127,6	69,9	236,2	766,7	968,0	938,6	1575,5	31,2	181,1	2388,5
Epeorus	38,9		99,6		8,8	13,5		134,2	4,0	4,4	6,5	
Plecoptera			1,0	0,7		0,3	1,0	0,3	4,7	71,4	10,9	2,6
Rhabdiopteryx	1215,4	12,6										
Taeniopteryx										0,1		
Amphinemura	7,3	22,4	0,3									
Nemoura	0,3	0,1	13,9	1,3	0,1	1,7	10,0		7,3	0,8	28,2	16,0
Protonemura	17,0	8,7	7,7	35,8	1,0	4,2	10,8	96,7	33,8	22,6	28,1	748,7
Leuctra	420,2	40,0	22,1	28,2	5,7	58,9	2,3		13,1	0,9	2,6	
Isoperla	65,3	271,2	7,5	3,3	6,5	23,8	55,0	322,3	12,4			
Perlodes	39,0	189,8		112,3							11,2	20,8
Dictyogenus	10,5	305,2	0,9	133,9			23,4		65,5		190,5	
Dinocras	2,0									0,4		
Perla			279,4			186,6			7,9	57,9		
Chloroperla			4,2	21,1	10,9	0,9	14,4		30,9	3,8	0,9	
Perlodidae	0,1								1,6	0,1	12,2	
Diptera			0,7				1,4		8,1	1,3		
Limoniidae	28,1	62,4	76,4	5,2	2,1	17,6	3,5		9,1	0,9	3,3	26,7
Tipulidae	36,4	458,6										103,4
Blepharoceridae	14,0		146,0	109,7	15,9	39,3	629,7	724,8	241,9	3,5	9,6	111,4
Psychodidae	1,3	121,4	0,3				4,9		1,3			
Simuliidae	15,2	25,2	58,6	207,7	11,2	3,6	553,5	683,0	2019,9	364,4	94,1	1476,2
Chironomidae	47,7	9,9	51,9	5,2	2,9	67,1	11,2	0,8	34,2	13,9	2,0	15,3
Ceratopogonidae			1,0			0,4						
Stratiomyidae		11,4	10,0				0,3	2,6	1,3			
Empididae	3,6		0,1			1,6	1,3		0,1			
Athericidae	21,5	200,1	76,8	255,7	3,3		584,6	96,7	1600,3	69,6	247,8	78,7
Dixidae								0,1				
Übrige												
Coleoptera						0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	
Oligochaeta	1,6	580,7	190,3	4,4	13,7		32,2		391,7			6,2
Nematoda												0,1
Hydrachnellae	10,0	2,6				6,0	4,0		13,9			
Gammaridae	7,8					9,4						
Poduridae										0,1	0,1	
Tricladida		89,1	1,2				26,8	7,4	81,0			318,4
Andere		1,3	1,3	1,3								
Total	3053,9	4624,7	3922,1	1087,2	733,1	3991,3	3307,7	5883,1	6894,2	729,3	1065,7	6374,9