

Einfluss überwinternder Wasservögel auf *Chara- Arten* und *Dreissena polymorpha* am westli- chen Bodensee



IMPRESSUM

Herausgeber	Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg 76157 Karlsruhe · Postfach 21 07 52, http://www.lfu.baden-wuerttemberg.de
ISSN	(Bd., 2004)
Bearbeitung	Stefan Werner, Limnologisches Institut, Universität Konstanz
Projektbearbeitung	Stefan Werner, Hans Günther Bauer, Harald Jacoby, Herbert Stark (Ornithologische Arbeitsgemeinschaft Bodensee), Martin Mörtl (Universität Konstanz), Klaus Schmieder (Universität Hohenheim), Herbert Löffler (Institut für Seenforschung der LfU)
Umschlaglayout	Stephan May · Grafik-Design, 76227 Karlsruhe
Titelbild	Jutta Ruloff · Dipl.-Designerin, 76275 Ettlingen
Umwelthinweis	gedruckt auf Recyclingpapier aus 100 % Altpapier
Bezug über	Verlagsauslieferung der LfU bei JVA Mannheim - Druckerei, Herzogenriedstr. 111, 68169 Mannheim Telefax 0621/398-370

Nachdruck - auch auszugsweise - nur mit Zustimmung des Herausgebers unter Quellenangabe und Überlassung von Belegexemplaren gestattet.

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	4
1 Einleitung	6
2 Material und Methoden	10
2.1 Makrophyten	10
2.1.1 Versuchsdesign und Probennahme	10
2.1.2 Statistische Auswertung	11
2.1.3 Zeitlicher Ablauf	11
2.2 <i>Dreissena polymorpha</i>	12
2.2.1 Versuchsdesign und Probennahme	12
2.2.2 Statistische Auswertung	14
2.2.3 Zeitlicher Ablauf	14
2.2.4 Abschätzung der <i>Dreissena</i> -Abundanz und Biomasse	16
2.3 Ornithologie	17
2.4 Kurze Artbeschreibungen	18
3 Ergebnisse	23
3.1 Makrophyten als Nahrungsressourcen für winterrastende Wasservögel	23
3.1.1 Veränderung der Biomasse während des Untersuchungszeitraumes	23
3.1.2 Vergleich der Biomasseentwicklung innerhalb und außerhalb der Fraßschutzkäfige in den einzelnen Tiefenstufen	26
3.1.3 Unterschiede zwischen den Probennahmestellen Iznang und Gundholzen	27
3.1.4 Anteil an Makroinvertebraten	27
3.2 Dreikantmuscheln und Wasservögel am Bodensee im Winterhalbjahr 2001/02	29
3.2.1 Entwicklung der Wasservogel- und <i>Dreissena</i> -Bestände	29
3.2.2 Stellenvergleich und Zusammenfassung	49
3.2.3 Korrelation der Besiedlungsfläche mit der Abundanz der Dreikantmuschel	54
3.3 Modellierung Konstanzer Trichter	54
4 Diskussion	55
4.1 Wasservögel	55
4.1.1 Phänologie	55
4.1.2 Ernährungsweise der untersuchten Wasservogelarten	55
4.1.3 Aktivität und Habitatwahl	56
4.2 Chara	57
4.3 <i>Dreissena</i>	59
4.3.1 Abundanz und Biomasse	59
4.3.2 Einfluss der Wasservögel	61
4.3.3 Tiefenunterschiede	62
4.3.4 Ursachen der <i>Dreissena</i> -Reduktion im Laufe des Winters	63
4.3.5 Wiederbesiedlung	64
4.4 Modellierung Konstanzer Trichter	64
4.5 Insitu-Dokumentation	65
4.5.1 Dokumentation der Dreikantmuscheln mittels nicht invasiver Methoden	65
4.5.2 Korrelation der Besiedlungsfläche mit der Abundanz der Dreikantmuschel	66
5 Fazit, Ausblick	67
6 Literatur	69

Zusammenfassung

Eine fachübergreifende Zusammenarbeit von Fachleuten aus den Bereichen Makrophyten, Makrozoobenthos und Ornithologie hat am Bodensee zum ersten Mal das Beziehungsgefüge zwischen limnischen Nahrungsressourcen der Flachwasserzone und deren Hauptprädatoren, den Wasservögeln, aufgezeigt und die hohe Dynamik in diesem Ökosystem beleuchtet.

Hierfür wurden bei dieser Untersuchung Stellen am Bodensee ausgewählt, die geeignet waren, um den Einfluss der Wasservögel auf Makrophyten beziehungsweise auf Dreikantmuscheln (*Dreissena polymorpha* PALLAS) zu untersuchen. Wasservögel wurden in halbmonatlichem Abstand zwischen September und März quantifiziert und deren Aktivität abgeschätzt. Diese Erfassung wurde tags und nachts mit einem Infrarotgerät oder einem Restlichtverstärker durchgeführt.

Die Beprobung von Makrophyten erfolgte über das gesamte Winterhalbjahr in 3 Tiefenstufen (-1, -1,5 und -2 m) bezogen auf die Mittelwasserlinie (MW, Pegel Konstanz = 361 cm) und wurde am Bodensee zum ersten Mal durchgeführt. Die *Characeen*-Vegetation im flacheren Litoralbereich des Zeller Sees war bis Dezember schon stark von Wasservögeln genutzt worden, während die tieferen Zonen erst nach der Vereisungsperiode im Februar und März abgeweidet wurden. Ferner zeigte die zum Ende des Winters noch vorhandene Biomasse in Fraßschutzkäfigen, dass der Seneszenzprozess am Biomasseverlust offensichtlich nur einen geringen Anteil hat. Bis in -2 m Wassertiefe wurde die vorhandene *Characeen*-Biomasse von den Wasservögeln fast vollständig als Nahrungsressource genutzt. In Iznang verknappten die Ressourcen in -1 m Tiefe früher als in Gundholzen. Die Vögel wichen aber nicht nach Gundholzen aus, wo noch genügend Nahrung in dieser Tiefenstufe vorhanden war, sondern sie erschlossen zunächst am selben Ort die tieferen Bereiche. Dies belegt eine Bevorzugung bestimmter Nahrungsgründe. Während der Untersuchungen im Dezember 2001 wurden hier 10.000 Kolbenenten festgestellt, die wesentlich zur Reduktion der

dortigen *Chara*-Bestände beitrugen. Aber im Gegensatz zu den Kolbenenten, die im Februar zahlenmäßig gering vertreten waren, schöpften die Blässhühner die aufgrund des gefallenen Wasserstandes leicht erreichbaren *Chara*-Rasen noch weiter ab.

Die limnologischen Untersuchungen der Dreikantmuscheln erfolgten in vier Tiefenstufen (-1, -3, -7 und -11 m) unter dem Mittleren Niedrigwasserstand (MNW, Pegel Konstanz = 264 cm). Die Probenahmen fanden an allen Stellen vor (September), während (Januar) und nach der Prädation (März) durch Wasservögel statt.

Gemittelt über alle Stellen und Tiefen wurden vor der Ankunft der Wasservögel Abundanzen von 9.632 ± 1.653 Muscheln (> 5 mm) und etwa $3,1 \pm 0,6$ kg Frischmasse pro m^2 festgestellt. In allen beprobten -1 und -3 m Tiefen wurden bereits im Januar etwa 90% der Dreikantmuscheln und etwa 95% ihrer Biomasse von den Tauchenten und Blässhühnern dezimiert. Das Bild in -7 m Tiefe ist dagegen weniger einheitlich, während in -11 m Tiefe – mit einer Ausnahme – kein Effekt feststellbar war. Bis März traten keine Änderungen mehr auf. Dieses Versiegen der Nahrungsressourcen steht gut in Beziehung zum Abzug der Wasservögel ab Anfang Februar. Während der Sommermonate findet dann eine vollständige Wiederbesiedlung dieser Zone mit *Dreissena* statt, die in der nachfolgenden Saison wieder die Nahrungsgrundlage für Zehntausende von Wasservögeln bietet.

Die Prädation der Wasservögel hat weitreichende Folgen für die Größen- und Altersstruktur der Muschelpopulation. Vereinfacht sind in der Tiefe abhängig vom Prädationsdruck mehrjährige und größere Individuen vorhanden, während im Flachland Muscheln der Alterklassen 0 und 1 dominieren.

Für den gesamten Flachwasserbereich des KN-Trichters wurde die Gesamtfrischmasse der Muscheln mit Hilfe eines digitalen Wassertiefenprofils unter Berücksichtigung der Substratstruktur abgeschätzt. Diese Gesamtfrischmasse-Abschätzung ergab, dass etwa 4500 nachts

fressende Tauchenten und Blässhühner in 4 Monaten den *Dreissena*-Bestand von 769 ± 159 t um 750 t dezimieren.

In beiden o.g. Fällen nutzten die Wasservögel offenbar zunächst die leicht zugänglichen Nahrungsressourcen in den flacheren Gewässerbereichen, während die Ressourcen in den tieferen Bereichen erst dann genutzt wurden, als die flacheren Bereiche erschöpft waren. Die Nutzung der geschlossenen *Characeen*-Rasen im Zeller See konnte anhand von Exclosure-Versuche eindrücklich belegt werden. Die Bestandszählungen der *Chara*-Konsumenten Blässhuhn und Tafelente im Verlauf des Win-

ters spiegeln diese Phänomene an den entsprechenden Standorten wider. Beide Vogelarten ernährten sich in diesem Bereich überwiegend von *Characeen*, während sie in benachbarten Teilgebieten, wie z.B. dem Konstanzer Trichter und dem Seerhein vorwiegend *Dreissena* konsumierten.

Die Reoligotrophierung des Bodensees könnte langfristig negative Auswirkungen auf die Biomasse der Nahrungsressourcen und somit auf die Wasservogelbestände haben. Aktuell ist z.B. jedoch weder bei der Dreikantmuschel noch bei den Wasservögeln eine Abnahme der Bestände zu verzeichnen.

1 Einleitung

Der Bodensee unterlag in den letzten fünf Jahrzehnten einem ausgeprägten ökologischen Wandel. Verbunden über Stoff- und Energieflüsse mit einer zunehmend eutrophierten Umgebung hat sich der ursprünglich oligotrophe See in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts zunehmend zu einem eutrophen Gewässer gewandelt. Dies hatte eine ganze Reihe von Veränderungen zur Folge, insbesondere die Entstehung großer Algenblüten und starke Sauerstoffzehrung. Ferner änderten sich auch die Artenzusammensetzung und die Häufigkeiten des Phyto- und Zooplanktons sowie der submersen Makrophyten (LANG 1981) grundlegend.

Aus Besorgnis über die festgestellten Veränderungen der Wasserqualität wurde schon 1959 die Internationale Gewässerschutz-Kommission gegründet (IGKB 1999). In den Folgejahren stieg die Konzentration des Orthophosphats, welches im Bodensee als Minimumfaktor der pflanzlichen Produktion für das Algenwachstum entscheidend ist, nochmals dramatisch an (TILZER et al. 1990). Auf dem Höhepunkt der Eutrophierungsphase Ende der 1970er Jahren lag die Phosphatkonzentration im Bodensee bei annähernd $90 \text{ mg/m}^3 \text{ o-PO}_4$.

Ein besonders starker Rückgang entstand bei den Armelechteralgenbeständen (Characeae), der früheren Hauptnahrung von Blässhühnern *Fulica atra* (NOLL 1954) und der Nahrungsbasis für die in den Folgejahren weitgehend ausbleibenden Kolbenenten *Netta rufina* (SCHUSTER et al. 1983). Der Rückgang der Armelechteralgen wurde sehr lange auf eine direkte Schädigung durch erhöhte Phosphatkonzentrationen im Umgebungswasser zurückgeführt (FORSBERG 1964). Nach der Widerlegung dieser These durch BLINDOW (1988) scheinen aber doch indirekte Folgen der Eutrophierung, wie eine sinkende Wassertransparenz, dafür verantwortlich zu sein.

Erstaunlich in diesem Zusammenhang ist aber, dass die Bestandsdynamik der verschiedenen Armelechteralgenarten im Bodensee von bestimmten Schwellenwerten der Phosphatkonzentration oder damit verbundenen Standortfak-

toren abzuhängen scheint. LANG (1973) berichtete, dass die Armelechteralgenbestände im Ermatinger Becken von einem Jahr zum anderen durch Bestände von *Potamogeton pectinatus* und *Zannichellia palustris* ersetzt wurden und ebenso drastisch erfolgte die umgekehrte Entwicklung in den Jahren 1988 und 1989 (IGKB, 1999). Auch die in den 70er und 80er Jahren vollständig verschwundene Rauhe Armelechteralge *Chara aspera* tauchte 1993 sehr plötzlich in großen Beständen wieder auf (SCHMIEDER 1998), nachdem sie bis 1990 nicht gefunden wurde. Dabei spielen die sprichwörtlichen Pioniereigenschaften der Armelechteralgen (r-Strategen) eine große Rolle. Einige Arten produzieren große Mengen an Oogonien, den generativen Überdauerungsorganen. Diese bleiben im Sediment z. T. über Jahrhunderte keimfähig, so dass auch nach langer Unterbrechung günstiger Wuchsbedingungen ein Lebensraum quasi aus dem Stand vollständig wiederbesiedelt werden kann (KRAUSE 1980).

Diese Fähigkeiten waren die Grundlage für die Wiederbesiedlung des Bodensees mit *Characeen*, nachdem einige Arten in der Eutrophierungsphase verschollen waren.

Auch in oligotrophen Seen bilden bestimmte Arten einen beständigen Teil der Unterwasservegetation der Flachwasserzonen. Einige Arten nutzen zur Überwinterung und Verbreitung vor allem vegetative Überdauerungsorgane, stärkegefüllte Knöllchen an den wurzelartigen Organen. Die charakteristische an Suppensternchen erinnernde Form dieser Überdauerungsorgane gab z.B. der Sternarmelechteralge *Nitellopsis obtusa* ihren Namen. Diese Speicherorgane ermöglichen jedoch keine längerfristige Überdauerung, so dass die Bestandsentwicklung dieser Arten nach längerer Zeit ungünstiger Wuchsbedingungen sehr viel langsamer erfolgt, als bei den Arten mit einer generativen Überdauerung. 1993 wurden im Untersee im Vergleich zur häufig auftretenden *Chara aspera* lediglich 4 Exemplare der vor der Eutrophierungsphase häufigen Geweiharmelechteralge *Chara tomentosa* gefunden, obwohl beide Arten

sehr ähnliche Standortsansprüche haben (SCHMIEDER 1998).

Eine weitere drastische Veränderung des limnischen Systems Bodensee bewirkte die Einwanderung der Dreikantmuschel (*Dreissena polymorpha*) aus dem aralo-kaspischen Becken Mitte der 1960er Jahre (SIESSEGER 1969). Obwohl der Rhein bei Basel schon 1858 besiedelt war, erfolgte die Besiedlung der Voralpenseen mit einer Verzögerung. Die Verbreitung über Hindernisse (z.B. Rheinfall) oder lange Strecken erfolgte auf dem Landweg in Verbindung mit verfügbaren Substraten (z.B. Schiffsrümpfe), also hauptsächlich durch direkten oder indirekten Einfluss anthropogener Aktivität. Eine Verbreitung durch Wasservögel ist dagegen nicht erwiesen und unwahrscheinlich, da die Expansion der Muschel nicht mit den Zugrouten der Wasservögel korreliert. Auch hätten dann die Voralpenseen viel früher besiedelt werden müssen (KINZELBACH 1992). Details der Expansionswelle von *D. polymorpha*, die als klassischer Neozoe in den europäischen Süßwassersystemen gilt, gibt THIENEMANN (1950). Im Vergleich zu einheimischen Muschelarten, bei denen die Brutpflege in einer Kiemenhöhlung des Muttertieres verläuft, entwickeln sich die befruchteten Eizellen von *D. polymorpha* im Freiwasser. Die Entwicklung zum Adulttier über freischwimmende Veligerlarven und die Fähigkeit sich mit Hilfe von Byssusfäden an Hartsub-

straten anzuheften, führte zur explosionsartigen Vermehrung im Bodensee. Es wurden zahlreiche Studien am Bodensee über diesen Neozoen durchgeführt (z.B. SIESSEGER 1969, WALZ 1973, 1974, 1975 und 1978, SUTER 1982a, b, c, CLEVEN 1990).

Mit dieser neuen ergiebigen Nahrungsquelle entwickelte sich der Bodensee zu einem der international bedeutendsten Zugrast- und Überwinterungsgebiete für Wasservögel in Mitteleuropa, da sich insbesondere die Zahl der hier überwinternden Tauchenten vervielfachte (SCHUSTER et al. 1983, STARK et al. 1999).

Die langjährigen Wintersummen (Abb. 1) belegen die Bedeutung des Bodensees für Wasservögel von September bis März. Man kann grob 3 Zeitabschnitte unterscheiden:

1. Eine Phase mit Gesamtwintersummen um 300.000 Individuen vor der flächenhaften Besiedlung des Bodensees durch *Dreissena polymorpha* Ende der 1960er Jahre, mit einem Minimum im Winter 1965/66 und anschließender kontinuierlicher Zunahme bis zu einem Maximum im Winter 1970/71.
2. Eine Plateauphase in den 1970er Jahren, mit Gesamtwintersummen zwischen 600.000 und 900.000 Individuen, während derer es zu einem leichten aber stetigen Rückgang kam.

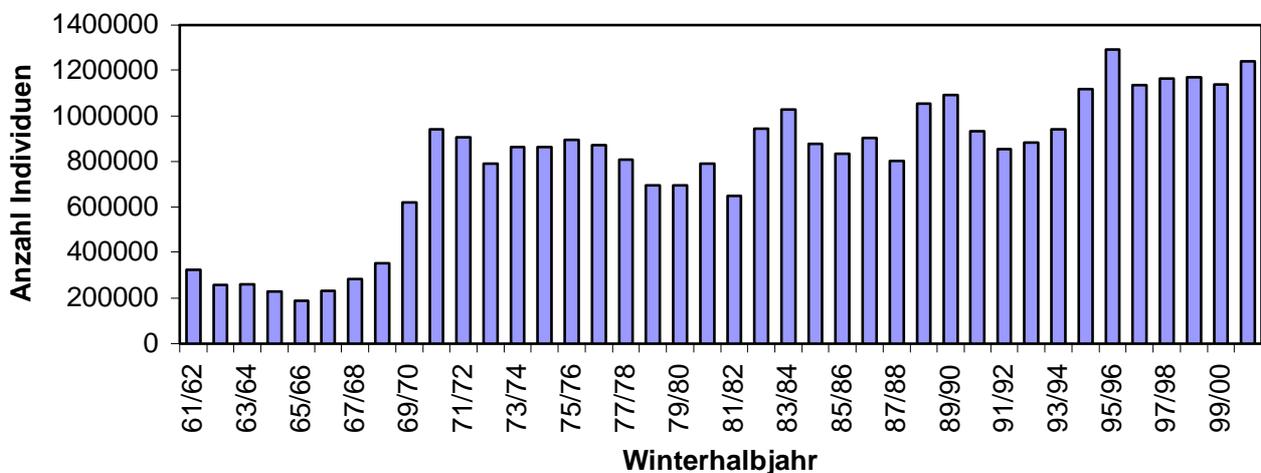


Abb.1: Wintersummen (aus je sieben Zählungen der OAB September – März) des Gesamtbestandes der Wasservögel am Bodensee von 1961/62 bis 2000/01.

3. Eine Phase mit zunehmenden Wintersummen seit Anfang der 1980er Jahre aufgrund stark anwachsender Bestände in den frühen Herbstmonaten. In dieser Phase lagen die Wintersummen nach einem raschen Anstieg zum Winter 1982/83 hin meist im Bereich von 800.000 bis 1.000.000 Individuen. Die Bestandsentwicklung der Wasservögel am Bodensee gipfelte bisher im Winter 1995/96 mit einer Summe von ca. 1,3 Mio. gezählter Vögel.

Über den Gesamtzeitraum von 40 Jahren wuchsen vor allem die Bestände der *Dreissena*-Konsumenten Blässhuhn, Reiherente und Tafelente, die den größten Anteil an dieser Entwicklung hatten. Während der Anteil dieser drei Arten zu Beginn der Zählungen etwa 60% aller Wasservögel ausmachte, wuchs dieser auf über 80% an (STARK et al. 1999). Einerseits hatte die Gewässereutrophierung sowie die Einwanderung der Dreikantmuschel und deren starke Vermehrung am Bodensee zur Folge, dass ein erhöhtes Nahrungsangebot für Tauch- und Gründelenten sowie Fischfresser entstand, deren Bestände beträchtlich zunahm. Andererseits erlitten Nahrungsspezialisten wie die Kolbenente zeitgleich deutliche Bestandseinbußen, da ihre Hauptnahrung, die Armleuchteralgen (*Characeae*), flächenhaft verschwand.

Die zahlreichen Muschelkonsumenten hatten offensichtlich nachhaltige Auswirkungen auf die Muschelvorkommen im See. Gebietsweise wurden über 90% des Muschelbestandes im Laufe eines Winters ausgebeutet (Untersee-Ausfluss: SUTER 1982a, b, c; Seerhein: CLEVEN & FRENZEL 1993). Obwohl sich die Muschelpopulation im darauffolgenden Sommerhalbjahr schnell wieder erholte, wurde schon Mitte der 1970er Jahre ein Rückgang der Muschelbestände postuliert (WALZ 1974, 1975, 1978).

Intensive Maßnahmen zur Verbesserung der Reinigung des in den Bodensee zufließenden Abwassers (insbesondere die Einführung der Phosphatfällung in den Abwasserreinigungsanlagen) bewirkten nach den 1970er Jahren einen erheblichen Rückgang der Phosphatkonzentrationen, seit den 1990er Jahren liegen die Phos-

phatwerte im See wieder unter $20 \text{ mg/m}^3 \text{ o-PO}_4$ (siehe IGKB 1999).

Dadurch konnten einige der oben beschriebenen negativen Entwicklungen im limnischen System umgekehrt oder zumindest eingedämmt werden. Zum einen reduzierte sich die produzierte Algenbiomasse, zum anderen zeigten die Chlorophyllwerte nach dem Klarwasserstadium von Juli bis September (d.h. die Phytoplankton-Biomasse) eine Abnahme (vgl. IGKB 1999 und Abb. 2).

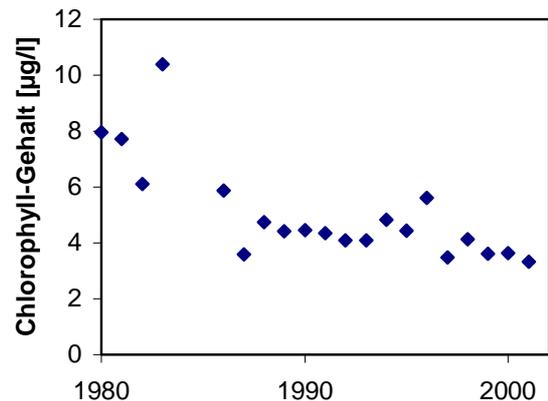


Abb. 2: Aktuelle Entwicklung des Chlorophyll-Gehaltes (1980 bis 2001) als Surrogatparameter für das Phytoplankton-Aufkommen. Dargestellt sind die Durchschnittswerte des Chlorophyll-Gehalts [µg/l] von Juli bis September (nach der Klarwasserphase) von 0 bis 20 m Wassertiefe im Überlinger See. Daten D. STRAILE.

Doch die Abnahme war gegenüber dem Phosphatrückgang zeitlich deutlich verzögert, wie es nach LAMPERT & SOMMER (1999) durchaus zu erwarten ist. Die Population der planktonfiltrierenden Muscheln oder deren Prädatoren könnten demnach entsprechende Lebensraumveränderungen erst viel später widerspiegeln.

Die planktische Primärproduktion am Bodensee hat einerseits oft nur mittelbare Auswirkungen auf den Bestand und den Aufenthalt der Wasservögel (vgl. SCHUSTER 1975, 1976a, b, SCHUSTER et al. 1983, SUTER 1982a, b, c, 1989, STARK et al. 1999, BAUER et al. 2002), z.B. über Artenzusammensetzung und Wachstumsrate der Fische auf die Fischkonsumenten oder über Aufkommen und Häufigkeit von Dreikantmuscheln auf tauchende Konsumenten benthischer Invertebraten. Ein unmittelbarer Einfluss ist andererseits bei den Armleuchteralgenkonsumenten wie der Kolbenente zu erkennen, die erst mit der Reoligotrophierung des

Sees wieder in größerer Zahl auftrat (STARK et al. 1999, BAUER et al. 2002).

Die Dreikantmuschel stellt in jüngster Zeit für etwa 80% der am Bodensee überwinternden Wasservögel, das sind derzeit > 200.000 Ind. pro Wintermonat, die wichtigste Nahrungsquelle dar (STARK et al. 1999, BAUER et al. 2002). In Folge der zunehmenden Reoligotrophierung des Sees ist zu prognostizieren, dass Muschelvorkommen und -abundanz deutliche Einbußen zeigen. Doch anhand der Zahlen der *Dreissena*-Konsumenten gibt es derzeit keine konkreten Anzeichen für eine derartige Entwicklung in den Muschelbeständen. Denn die Bestände der Wasservögel waren jüngst auf sehr hohem Niveau stabil, möglicherweise wachsen sie sogar immer noch an.

In einem interdisziplinären Ansatz wurde versucht, die während der Wintermonate für die Wasservögel verfügbare Biomasse ausgewählter Organismen zu quantifizieren sowie den Einfluss der Wasservögel auf Häufigkeit und zeitliches Vorkommen der entsprechenden limnischen Nahrungsquellen zu untersuchen. Ziel der vorliegenden Arbeit, die im Auftrag des Instituts für Seenforschung in Langenargen durchgeführt wurde, war es zum einen, den Einfluss des Fraßdruckes der großen Wasservogelansammlungen am Bodensee auf Invertebraten am Beispiel der Dreikantmuschel sowie auf die Primärproduktion am Beispiel der Armelechteralgen zu quantifizieren und den zeitlichen Ablauf des Biomasseverlustes zu bestimmen. Zum anderen

wurden Methoden entwickelt und etabliert, die als Grundlage für weiterführende interdisziplinäre Ökosystemforschung dienen können.

Die sich aus der aktuellen Nährstoffentwicklung ergebende Frage ist, ob sich das reduzierte Nahrungsangebot an planktischen Algen schon auf die *Dreissena*-Bestände ausgewirkt hat und ob die gewaltigen Vogelschwärme im Winterhalbjahr am Bodensee bald der Vergangenheit angehören werden. Des Weiteren wurde die gegenwärtige Populationsdichte und Biomasse von *D. polymorpha* an unterschiedlichen Stellen ermittelt und der Einfluss von überwinternden Wasservögeln auf deren Abundanz und Verteilung beschrieben. Hierbei soll der Biomasseverlust der Dreikantmuscheln durch Prädation quantifiziert werden.

Das ornithologische Interesse galt zum einen der Bestandsdynamik einzelner Teilpopulationen der wichtigsten Muschel- und *Chara*-Konsumenten unter den rastenden und überwinternden Wasservögeln (Reiher-, Tafel- und Kolbenente sowie Blässhuhn) sowie deren Nahrungsaufnahmetätigkeit im Verlaufe des Winterhalbjahres. Zum anderen wurden die Veränderungen der Muschel- und Armelechteralgenbestände vom Herbst zum Frühjahr unter dem Einfluss der Vogelprädation untersucht.

An zwei weiteren Stellen („Extensiv-Stellen“) sollte die Populationsdichte der Dreikantmuschel und deren Veränderung während des Winters mit einer nicht invasiven Methode bestimmt werden.

Material und Methoden

1.1 Makrophyten

1.1.1 Versuchsdesign und Probennahme

Um den logistischen Aufwand im Rahmen der zur Verfügung stehenden Mittel zu begrenzen und die Aussagesicherheit für die einzelnen Untersuchungsgebiete möglichst hoch zu halten, wurden zwei Gebiete in unmittelbarer Nachbarschaft gewählt, in denen sich nach Ergebnissen der Wasservogelzählungen große Ansammlungen von Kolbenenten in den letzten Wintern zur Nahrungsaufnahme aufgehalten haben. Die Gebiete liegen ca. 400 m östlich des Strandbades Gundholzen im NSG Hornspitze sowie ca. 400 m östlich des Strandbades Iznang am Südufer des Zellersees (Abb. 3).

Entsprechend der o.g. Faktoren wurde ein Untersuchungsdesign gewählt, das den Einfluss der Nahrungsaufnahme der Wasservögel in 3 Tiefenstufen (-1 m, -1,5 m und -2 m unter MW, Pegel Konstanz = 361 cm) durch monatliche stichprobenhafte Entnahmen der submersen Vegetation dokumentiert. Die Pflanzenproben wurden durch Forschungstaucher mit Hilfe eines 30 cm x 30 cm Stechrahmens aus dem *Characeen*-Rasen ausgestochen, quantitativ in ein Netz überführt und beschriftet. Nach Zentrifugieren wurde im Boot das Frischgewicht der Probe bestimmt. Pro Tiefenstufe wurden in beiden Untersuchungsgebieten je 2 Proben entnommen. Die Entnahmestellen wurden mit GPS eingemessen.

Zur Untersuchung des Seneszenzprozesses wurden Fraßschutzkäfige aus Maschendraht von

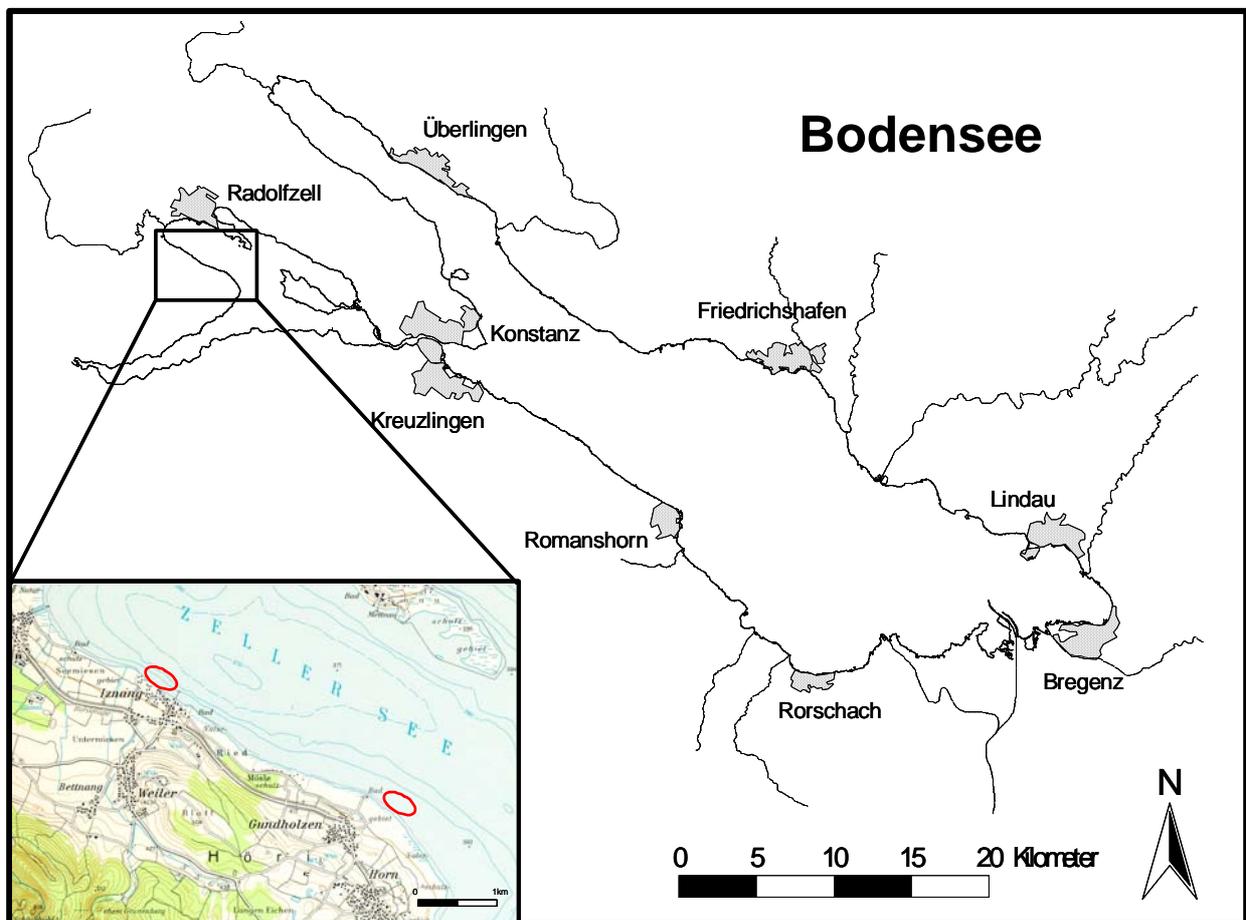


Abb. 3: Lage der Untersuchungsgebiete (Makrophyten).

60 cm Durchmesser und 70 cm Höhe mit der Maschenweite 5 cm (so dass keine Tauchvögel eindringen können, aber auch kein Beschattungseffekt durch Veralgung der Maschen eintritt) ausgebracht. Insgesamt wurden 56 Käfige in den beiden Untersuchungsgebieten jeweils 14 entlang der Tiefenstufen -1,5 m und -2 m im Abstand von 10 m durch Forschungstaucher aufgestellt und im Untergrund befestigt (Abb. 4).



Abb. 4: Fraßschutzkäfig.

An jedem Probennahmetermin wurden pro Tiefenstufe jeweils 2 zufällig ausgewählte Käfige entsprechend der oben beschriebenen Methode beprobt (Abb. 5) und die Käfige nachfolgend entfernt. Weiterhin wurden in den entsprechenden Tiefenstufen jeweils 2 Pflanzenproben außerhalb der Käfige im Abstand von mehreren Metern (mindestens 5 m) zu den Käfigen entnommen. Alle Probennahmestellen wurden mit GPS eingemessen.

Die Proben wurden im Labor im belüfteten Trockenschrank 48 h bei 85°C getrocknet und ohne Rückbefeuchtung an der Luft ausgewogen.

Während der Probennahme am 04.02.02 fiel auf, dass die Wasserpflanzenbestände vor allem innerhalb der Fraßschutzkörbe einen hohen Anteil an Makroinvertebraten und Kleinfischen enthielten. Die Fische wurden jeweils vor der Weiterverarbeitung der Proben bestimmt, notiert und in den See zurückgegeben. Aus einer Probe wurden im Labor die Makroinvertebraten aussortiert, bestimmt und separat gewogen.



Abb. 5: Taucher bei der Probennahme.

1.1.2 Statistische Auswertung

Der Effekt der Fraßaktivität von überwinterten Wasservögel in Form des Biomasseverlustes an *Characeen* in den einzelnen Tiefenstufen über die Zeit wurde statistisch mittels einfaktorieller Varianzanalyse untersucht. Da bei lediglich 4 Parallelproben ein Test auf Normalverteilung kaum möglich ist, wurde auf das nichtparametrische Verfahren des H-Tests (Kruskal-Wallis) zurückgegriffen. Mittels des H-Tests wurde separat für die Daten innerhalb und außerhalb der Fraßschutzkörbe geprüft, ob zwischen den Biomassemittelwerten der einzelnen Probennahmetermine signifikante Unterschiede bestehen.

Mit dem gleichen Verfahren wurde auch auf signifikante Unterschiede zwischen den über den gesamten Untersuchungszeitraum gemittelten Biomassen der einzelnen Tiefenstufen geprüft. Die statistischen Untersuchungen erfolgten mit dem Programm WinSTAT für Excel.

1.1.3 Zeitlicher Ablauf

Die für Anfang September 2001 geplante Ausbringung der Fraßschutzkäfige musste aufgrund der fehlenden wasserrechtlichen Genehmigung um mehrere Wochen verschoben werden. Sie fand am 18.10.01 bei ruhiger Witterung statt. Die Taucharbeiten wurden von der Forschungstauchergruppe der Universität Konstanz durchgeführt.

Die Käfige wurden plangemäß angeordnet und von Tauchern im Untergrund befestigt. Beginn und Ende der Käfigreihen wurden durch Bojen markiert. Weiterhin wurden 12 Pflanzenproben

in den Tiefenstufen -1 m, -1,5 m und -2 m entnommen und wie oben beschrieben weiterverarbeitet.

Die zweite Probennahme erfolgte am 16.11.01 ebenfalls bei ruhiger Witterung. Die Fraßschutzkäfige überstanden die Sturmereignisse vom 8. und 15. November problemlos. Die Probennahmearbeiten am 13.12.01 verliefen ebenfalls plangemäß.

Ende Dezember fror der Untersee zunächst im Bereich der Flachwasserzone, dann im Laufe des Januar über den gesamten Seebereich zu. Eine Nahrungsaufnahme durch Wasservögel im Flachwasserbereich war nicht mehr möglich, die Schwärme von Kolbenenten, Schnatterenten und Blässhühnern zogen ab.

Die im Januar geplante Beprobung konnte erst nach Abschmelzen des Eises am 4.02.02 durchgeführt werden. Aufgrund des niedrigen Wasserstandes während der Vereisung und des Eisganges in Verbindung mit einem Sturm am 27.1.02 wurden mehrere Käfige umgestoßen angetroffen und geborgen. Die Markierungsbojen waren zerstört, so dass die Probennahmestellen nur mit Hilfe der GPS-Positionen angefahren werden konnten. Es waren jedoch noch genügend Käfige intakt, so dass die Probennahme plangemäß durchgeführt werden konnte.

Bei der Probennahme am 15.2.02 rief NO-Wind Wellen hervor, die zu einer Wassereintrübung führten, welche die Probennahme extrem erschwerte. Im Bereich Gundholzen konnten in MW -2 m Wassertiefe trotz GPS-Unterstützung keine Käfige gefunden werden, lediglich die bei dem niedrigen Wasserstand an die Wasseroberfläche reichenden Käfige der Tiefenstufe MW -1,5 m konnten beprobt werden. Im Bereich Iznang war die Situation etwas besser, so dass hier auch Käfige der Tiefenstufe -2 m beprobt werden konnten.

Die letzte Probennahme am 8.3.02 verlief in Bezug auf die Witterungsverhältnisse ohne Probleme. Die am 15.2.02 in Gundholzen nicht gefundenen Körbe der Tiefenstufe 2 m wurden vollständig geborgen. Am 22.5.02 wurde ein abschließender Kontrolltauchgang durchgeführt, um die Frage nach überwinternden *Characeen*-Beständen zu klären. Im Bereich Iznang konnten in 3,5 m realer Wassertiefe (-3,1 m bezogen auf

MW) fleckenhaft vitale Restbestände des Vorjahres gefunden werden. Der Großteil der Litoralfläche war jedoch von Jungwuchs verschiedener Makrophytenarten bestanden.

1.2 *Dreissena polymorpha*

1.2.1 Versuchsdesign und Probennahme

Bei der Planung des Projekts wurden sieben Untersuchungsstellen vereinbart, die einer der folgenden Anforderungen genügen sollten:

- Plätze, von denen bekannt ist, dass Tauchenten sich dort ernähren (Prädationsdruck auf Makrozoobenthos)
- Plätze, die von Tauchenten nicht frequentiert werden (Referenzstellen)

Die Untersuchungsplätze wurden in vier Tiefenstufen beprobt, die sich am Mittleren Niedrigwasserstand (MNW, Pegel Konstanz = 264 cm) orientieren: MNW -1 m, MNW -3 m, MNW -7 m und MNW -11 m. Dadurch sollten die Auswirkungen unterschiedlichen Räuberdrucks auf das Makrozoobenthos erfasst werden.

Es wurden folgende Stellen festgelegt: Im Seerhein, im Konstanzer Trichter, vor Hagnau, am „Litoralgarten“ in Konstanz-Egg und vor der Westspitze der Insel Reichenau (Abb. 8).

An diesen Probennahmestandorten wurden während des Winterhalbjahres 2001/02 „intensiv“, d.h. quantitativ – mit den am Limnologischen Institut verfügbaren Methoden – Beprobungen des Makrozoobenthos durchgeführt. Dabei war es notwendig, bereits im Vorfeld geeignete Untersuchungsstellen auszuwählen. Daher wurden im Frühjahr 2001 die Probennahmestellen erstmals besichtigt. Danach erfolgte:

1. Beprobung ausgewählter Stellen im Herbst 2001 vor dem Eintreffen der Wasservögel
2. Probennahme während der Prädation im Januar 2002
3. abschließende Probennahme im Frühjahr 2002 nach dem Wegzug der Wasservögel

An den beiden verbleibenden Probennahmestellen (Münsterlingen und Meersburg) sollten die Muschelbestände *in situ* mittels Fotografie erfasst werden.

Quantitative Makrozoobenthosproben werden mit einem am Limnologischen Institut entwickelten infralittoral-suction-sampler ISS (Abb. 6) entnommen (MÖRTL et al., eingereicht). Während der Probennahme werden alle festen Substrate (Steine, Muscheln) innerhalb eines Metallrahmens (25 cm x 25 cm) aufgesammelt und in einen Handkescher gegeben. Dabei erzeugt eine am Boot betriebene Saugpumpe über Schlauchleitungen und den regelbaren ISS einen Sog, der mobile Organismen, in einem Fangkorb sammelt.



Abb. 6: Infralittoral-suction-sampler ISS. Innerhalb des Metallrahmens erfolgt die Probennahme. Harte Substrate werden direkt in den Kescher gegeben, während mobile Organismen in den Fangkorb des samplers gesaugt werden.

An strömenden Stellen (Seerhein und Konstanzer Trichter) kann die Wasserströmung ausgenutzt werden, um das Makrozoobenthos quantitativ zu beproben. Es kommt ein Rahmen (25 cm x 25 cm) zum Einsatz, in dessen der Strömung abgewandten Seite ein Handkescher geschoben werden kann (Abb. 7).

Alle Proben wurden in Eimern bis zur weiteren Behandlung kühl (4°C) gelagert. Innerhalb von maximal 3 Tagen wurden die Organismen aus den Proben gewaschen und in Ethanol fixiert. Dreikantmuscheln wurden mit einer Schieblehre vermessen und anschließend gezählt. Für die *in*

situ Dokumentation schien aufgrund eigener Vorarbeiten die Verwendung einer Kleinbild-Spiegelreflexkamera im Unterwassergehäuse als Mittel der Wahl, um ohne den sonst nötigen Probennahmeaufwand Informationen über die Abundanzen der Dreikantmuschel und deren Veränderungen während des Untersuchungszeitraumes zu erlangen. Durch *in situ* Fotografie kann im Jahresverlauf eine Abundanzveränderung der untersuchten Bereiche erfasst werden, in dem anhand der Aufnahmen der Anteil der besiedelten Fläche an der Gesamtfläche und dessen Veränderung ermittelt wird. Eine Aussage über die absoluten Abundanzen oder die Biomassen an den jeweiligen Stellen lässt dies jedoch nicht zu; hier ist eine Eichung erforderlich, wofür Referenzproben entnommen werden müssen.

Anhand von 307 Dreikantmuscheln wurde die Beziehung zwischen Schalenlänge und Frischmasse erstellt. Nachdem die Tiere gereinigt und abgetropft waren, wurde deren Schalenlänge mit einer Schieblehre gemessen. Anschließend wurden diese Muscheln gewogen. Die Messwerte wurden doppelt logarithmisch gegeneinander aufgetragen, um die Regressionsparameter a und b , sowie r^2 zu erhalten. Die erhaltene Formel war Grundlage für die Berechnungen der Frischmasse pro Quadratmeter. Im Rahmen der Diplomarbeit von S. WERNER (2002) wurden noch weitere Längen- Gewichtsbeziehungen berechnet (Trockengewicht, aschefreies Trockengewicht).



Abb. 7: Probennahmegerät für strömende Untersuchungsstellen.

1.2.2 Statistische Auswertung

Nach Hochrechnung auf einen Quadratmeter wurden die Daten der Intensivstellen als abhängige Variable nach Statistica V. 99 exportiert, dort erfolgte eine Varianzanalyse (ANOVA). Um Varianzhomogenität zu erreichen, wurden die Werte logarithmisch transformiert ($\ln(x + 1)$). Die Varianzhomogenität wurde nach HARTLEY, COCHRAN und BARTLETT auf dem Niveau von $p < 0,05$ getestet. Waren die Kriterien nicht erfüllt, wurden die entsprechenden Werte nicht in die Analyse eingeschlossen. Unabhängige Variablen waren Zeit (September, Januar und März), Stelle (Litoralgarten, KN-Trichter, Seerhein, Hagnau und Reichenau) und Wassertiefe (MNW -1 m, -3 m, -7 m und -11 m).

Die mit der Schieblehre erhobenen Originaldaten wurden in Größenklassen zu 1 mm eingeteilt. Diese Berechnung erfolgte für Muscheln über 5 mm. Alle kleineren Exemplare wurden in einer zusätzlichen Klasse (< 5 mm) zusammengefasst. Die Werte geben jeweils alle Individuen an, die kleiner oder gleich der Grenze sind (Bsp: 6 mm bedeutet, dass alle Ind. zwischen 5,01 mm und 6,00 mm in dieser Klasse vertreten sind). Anhand dieser Histogramme lassen sich Rückschlüsse auf die Alterszusammensetzung ziehen.

Zur Bestimmung der durch *D. polymorpha* besiedelten Fläche an den Extensivstellen wurde ein Messrahmen (Frühjahr 2001: 20 cm; 30 cm, ab Herbst 2001: 21 cm; 30 cm) auf das Substrat gelegt und mit Hilfe einer Kleinbild-Spiegelreflexkamera abgelichtet (Nikon F80, Nikkor 28-80 mm/f 3,5-5,6, Hugyfot-Gehäuse, Sea&Sea-TTL-Blitz).

Die Dias wurden digitalisiert und als Bilddatei im bmp-Format in eine Bildverarbeitungssoftware eingelesen. Dort erfolgte das Eichen der Längen- und Flächenparameter über das Vermessen bekannter Bildbestandteile, wie den Seiten des Messrahmens. Nach dieser Eichung konnten die Flächen der besiedelten Bereiche und die relative Besiedlungsfläche [%] berechnet werden. Die Daten wurden als abhängige Variable nach Statistica V. 99 exportiert, wo eine Varianzanalyse (ANOVA) nach Wurzeltransformation ($\sqrt{x+1}$) erfolgte. Unabhängige Variable war die Zeit (für Meersburg 3 Termine). Für

jede Tiefenstufe erfolgte eine getrennte Berechnung.

1.2.3 Zeitlicher Ablauf

Die erste Messkampagne erfolgte am 10., 11. bzw. 13.9.2001. Der Taucheinsatz wurde bei einem Pegelstand von 370 cm (Hafenpegel Konstanz) von Forschungstauchern der Universität Konstanz durchgeführt. Die Probetiefen waren -2 m, -4 m, -8 m und -12 m.

Für die Probennahme im Seerhein (E 9°9'0" N 47°40'4") wurde am linken Ufer unterhalb der Halbinsel geankert, um -11 m Tiefe zu erreichen. Das sandige Substrat war mit feinen Kiesel und Schnegglisanden durchsetzt. Für die Beprobung der anderen Tiefenstufen wurde das Boot an das rechte Ufer versetzt. In -1 m Tiefe befand sich ein dichter Bestand an *Potamogeton perfoliatus*, weshalb hier keine Proben entnommen werden konnten. In -4 m Tiefe waren keine Dreikantmuscheln vorhanden, so dass erst wieder in 7 m eine Beprobung durchgeführt wurde. Eine Schale von *Unio crassus* wurde in -4 m Tiefe gefunden.

Die Probennahmestellen im Konstanzer Trichter (zwischen 9°11'10"/47°40'10" und 9°11'40"/47°39'30") erstreckten sich entlang einer Ufernormalen ca. 600 m östlich der alten Rheinbrücke. Das Boot wurde für jede Tiefenstufe versetzt. In -2 m und -4 m Tiefe war die Strömung ausgeprägt, das Substrat bestand aus Steinen und feinem Kies. In -8 m und -12 m hingegen waren Schlacke oder ähnliche Stoffe reichlich im Sediment vorhanden.

Die Probennahmen vor Hagnau (9°19'40"/47°40'10") und im Litoralgarten (9°12'10"/47°48'30") verliefen plangemäß, lediglich in 4 m Tiefe konnten innerhalb dichter *Chara*-Bestände vor Hagnau keine Proben genommen werden. An beiden Probennahmestellen herrschten sandige Substratverhältnisse. Oftmals dienten besonders in -8 m und -12 m Tiefe Schalen von *Anodonta sp.* als Substrat für *D. polymorpha*.

Vor der Westspitze der Insel Reichenau (zwischen 9°2'28"/47°42'22" und 9°1'48"/47°42'14") geeignete Probennahmestellen zu finden, erwies sich als schwierig. In -12 m Tiefe war das Sediment schluffig. Daher konnte diese Tiefenstufe nicht beprobt werden. In -8 m Tiefe siedelte

Dreissena vornehmlich auf Schalen anderer Großmuscheln. Die -4 m Tiefenstufe wurde nicht beprobt, da an mehreren sondierten Stellen dichte *Chara*-Bestände vorhanden waren. In -2 m Tiefe, nahe dem Ufer der Reichenau, befanden sich Steine, die gutes Substrat für *Dreissena* boten.

Bei der Planung der zweiten Kampagne im Januar 2002, während der Prädation durch Wasservögel, war die Probennahmestelle an der Insel Reichenau vereist, weswegen diese Stelle nicht weiter berücksichtigt werden konnte. Somit fanden nur noch Beprobungen im Seerhein, Konstanzer Trichter, vor Meersburg und bei Hagnau statt. Am Litoralgarten erfolgte im Rahmen der Diplomarbeit von S. WERNER ohnehin eine monatliche Probennahme. Die Ausfahrten fanden am 29. und 31.1.2002 statt. Der Pegel betrug 280 cm, die Tauchtiefen lagen daher bei -1,2 m, -3,2 m, -7,2 m und -11,2 m.

Die Probennahme im Seerhein verlief ohne Komplikationen an exakt den Stellen, die im Herbst 2001 bereits untersucht wurden, während im KN-Trichter statt -11,2 m nur -9,6 m Tiefe erreicht werden konnten. Die Tiefenstufe -2 in Hagnau wurde aufgrund des *Chara*-Vorkommens im Herbst nicht beprobt. In -7 m Tiefe wurden Proben von einer nicht repräsentativen Stelle entnommen. Es handelte sich um eine große steinerne oder hölzerne Schwelle, an deren Ränder sich Detritus, *Chara*-Bruchstücke und Muscheln ansammelten.

Die letzte Kampagne fand vom 18. bis zum 21.3.2002 statt. Aufgrund des schlechten Wetters und des Sturms ab dem 19.3. mussten einige Tauchgänge abgebrochen werden und die für den 20.3. geplanten Probennahmen komplett ausfallen. Am 21.3. wurden die Probennahmen im Seerhein und am Obersee nachgeholt. Der Tauchgang vor der Reichenau wurde am 22.5.2002 nachgeholt. Der Pegel betrug am 18.3. 281 cm und stieg bis zum 21.3. auf 308 cm. Am 22.5. lag er bei 363 cm. Die Tauchtiefen lagen daher zwischen -1,2 und -1,5 m, bzw. -3,2 bis -3,5 m, etc. Vor der Reichenau wurde in -2 und -8 m Tiefe getaucht.

Nach Abflauen des Sturms am 21.3. bereiteten die Tauchgänge im Seerhein keine Schwierig-

keiten. Wie bei den vorhergehenden Kampagnen wurden die ersten beiden Tiefenstufen nicht beprobt.

Bei der Probennahme im KN-Trichter führten die ungünstigen Windverhältnisse dazu, dass die Boote nicht optimal vor Anker lagen. Die Tiefenstufen MNW -7 und MNW -11 m wurden daher nicht exakt an den ursprünglichen Stellen betaucht, zudem lag die Tiefe statt bei MNW -7 m nur bei -6,4 m. Die Probennahme in Hagnau verlief nach Plan. Vor der Nordwestspitze der Reichenau wurde nur in -2 m und -8 m getaucht. Bei der tieferen Stelle traten Probleme mit dem Probennahmegerät auf, so dass die Probennahme nur mit dem Handnetz erfolgte.

Bei Münsterlingen sollten in den gleichen Tiefen, die auch an Intensiv-Stellen untersucht wurden, die Abundanzverhältnisse *in situ* erfasst werden. Die Halde vor der Bucht bei Münsterlingen ist sehr weit vom Ufer entfernt, wodurch ein großer Abstand zwischen der flachen Probennahmestelle und den anderen Tiefenstufen zustande kam. Das Substrat ist sandig. In Höhe des Seezeichens vor Münsterlingen befindet sich ein Kiesrücken, der gutes Substrat für *Dreissena* bietet. Allerdings konnte dieser aus Sicherheitsgründen zweimal nicht betaucht werden. Zudem verhinderte starkes *Characeen*-Wachstum im Herbst 2001 in den Tiefenstufen MNW -1 m und MNW -3 m das Anfertigen von Aufnahmen.

Westlich des Fährhafens Meersburg fällt die Halde gleichmäßig geneigt bis auf Tiefen über 25 m ab. Aufgrund dieser topographischen Verhältnisse bot es sich an, einen tieferen Bereich zu untersuchen. Daher wurde von den sonst in dieser Studie betrachteten Tiefenstufen abgegangen und die Besiedlung in Schrittweiten von 5 m untersucht. Bezogen auf MNW waren das die Tiefenstufe -4 m, -9 m, -14 m, -19 m und -24 m. Mit Ausnahme der Kampagne im Januar 2002, bei der in 24 m Tiefe technische Probleme auftraten, konnten immer Aufnahmen angefertigt werden. Leider war es uns bei diesem Tauchgang nicht möglich, Vergleichsproben zu nehmen. Im März 2002 waren in MNW -4 m Muscheln nur noch zwischen einzelnen größeren Steinen vorhanden, die fotografisch nicht erfasst werden können. Hier erfolgte ebenfalls keine

Bilddokumentation und als Daten für die Berechnung der Fraßverluste wurden Schätzwerte von 20 cm² eingegeben, die einer Flächenbedeckung von 3,2% entsprechen.

1.2.4 Abschätzung der *Dreissena*-Abundanz und Biomasse

An einigen Stellen wurden die fotografierten Dreikantmuscheln entnommen, die sich innerhalb des Messrahmens befanden. Im Labor wurden alle Muscheln mit einer Körperlänge über 5 mm gezählt.

Die anfängliche Annahme, anhand der Aufnahmen direkt die Anzahl der vorhandenen Muscheln zählen zu können, erwies sich schon während der ersten Taucheinsätze als nicht zu verwirklichen. Die Bestände der Dreikantmuscheln waren oft mit einer relativ dicken Sedi-

mentschicht bedeckt, die vor einer Aufnahme auch nicht entfernt werden konnte, da sich dadurch die Sicht extrem verschlechtert hätte. Daher wurde eine Korrelation zwischen den gezählten Individuen einer Probe und des durch sie besiedelten Flächenanteils (anhand der Dias ermittelt) errechnet. Der Stichprobenumfang für diese Analyse betrug nur n = 12. Während des Tauchgangs im Januar 2002 vor Meersburg konnten wegen technischer Probleme keine Proben von den Untersuchungsstellen genommen werden. Um dies auszugleichen, wurden Zählergebnisse der Proben aus dem Seerhein und dem Litoralgarten verwendet, von denen vor der Probennahme Aufnahmen angefertigt werden konnten. Eine Übersicht der vorhandenen Aufnahmen und der parallel dazu entnommenen Vergleichsproben findet sich in Tab. 1.

Bilddokumentation			Nicht angefertigte Aufnahmen		entnommene Referenzprobe
Stelle	Zeit	TS	TS	Bemerkung	
MEE	2	1,2,3,4,5			
	3	1,2,3,4	5	konnte nicht betaucht werden	1 aus TS 2
	4	2,3,4,5	1	kaum <i>Dreissena</i> , Schätzwert 20 cm ²	je 1 aus jeder Tiefenstufe
MÜN	1	2,4	1,3	kaum <i>Dreissena</i>	
	2	2,3,4	1	dichte <i>Chara</i> -Bestände	je 1 aus TS 3 und 4
	4	-	1,2,3,4	kaum <i>Dreissena</i> , keine Aufnahmen möglich	
Weitere Aufnahmen an anderen Stellen					
HAG	1	2,4			2 aus TS 4
SEE	3	4			1
LIT	11. Jan	1			2

Tab.1: Aufstellung der angefertigten Aufnahmen und der entnommenen Referenzproben. Stelle: MEE = Meersburg, MÜN = Münsterlingen, HAG = Hagnau, SEE = Seerhein, LIT = Litoralgarten. Zeit: 1 = 3/2001, 2 = 9/2001, 3 = 1/2002, 4 = 3/2002. Tiefenstufen (TS) für MEE: 1 = MNW -4 m, 2 = MNW -9 m, 3 = MNW -14 m, 4 = MNW -19 m, 5 = MNW -24 m; für die übrigen Stellen: 1 = MNW -1 m, 2 = MNW -3 m, 3 = MNW -7 m, 4 = MNW -11 m.

1.3 Ornithologie

Die Probeflächen wurden in einem ersten Schritt nach Vorgabe der Ergebnisse der Wasservogelzählungen der OAB gewählt. Zum einen wurden Standorte gewählt, bei denen im Winter größere Ansammlungen der o.g. Muschelfresserarten vorhanden waren („Intensiv-Flächen“), zum anderen Standorte mit bekanntermaßen kleinen Wasservogelbeständen, die als („extensive“) Kontrollflächen herangezogen werden sollten. Die festgelegten Flächen sind den nachfolgenden Kartenausschnitten in Abb. 8 unten zu entnehmen:

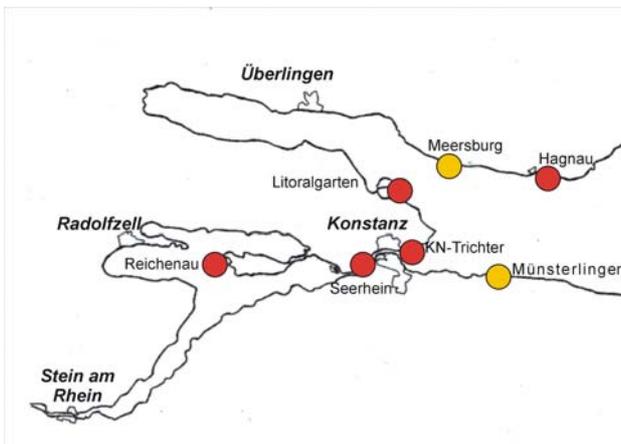


Abb. 8: Probennahmestellen (*Dreissena*).

Untersee-Uferabschnitte:

Seerhein zwischen Konstanz und Gottlieben wobei der „Schwanenhals“ einen Schwerpunkt bildet (intensiv)

Konstanzer Trichter zwischen alter Rheinbrücke, Jakobssteg und Beobachtungsturm in Kreuzlingen (intensiv)

Reichenau-Westspitze

Obersee-Uferabschnitte:

Münsterlingen (extensiv)
Hagnau (intensiv)
Meersburg (extensiv)
Litoralgarten bei KN-Egg (intensiv)

An allen Zählstrecken wurden die Aktivitäten der Wasservogel möglichst vor- und nachmittags halbmonatlich gezählt. Zusätzlich wurden an ausgewählten Tagen die Wasservogel nachts mit Restlichtverstärker (Konstanzer

Trichter, Seerhein) und mit Infrarotgerät (Zeller See, Konstanzer Trichter und Hagnau) erfasst. Beginn der Bestandserhebungen war der 30.09.01 Die Zählungen wurden an den folgenden Sonntagen durchgeführt (fett und kursiv sind die Stichtage der internationalen Wasservogelzählung, deren gebietspezifische Ergebnisse für die vorliegende Untersuchung verwendet werden konnten). Die Bestände im „Litoralgarten“ des Limnologischen Institutes der Universität Konstanz wurden im Gegensatz zu den anderen Probennahmestellen dreimal wöchentlich erfasst. Im Zusammenhang mit dem häufigeren Beprobieren dieser Stelle und einer damit geschlosseneren Zeitreihe sollte so ein besserer Zusammenhang zwischen Wasservogelzahlen und *Dreissena*-Konsumption ermöglicht werden.

Zähltermine:

1. 30.09.01	6. 09.12.01	11. 17.02.02
2. 14.10.01	7. 23.12.01	12. 03.03.02
3. 28.10.01	8. 06.01.02	13. 17.03.02
4. 11.11.01	9. 20.01.02	14. 31.03.02
5. 25.11.01	10. 03.02.02	15. 14.04.02

Die Erfassung der Wasservogel in den Intensiv-Gebieten wurde halbmonatlich zweimal pro Tag durchgeführt. Die Extensivgebiete wurden dagegen nur einmal pro Monat und einmal pro Tag kartiert. Das Nahrungsverhalten der Wasservogelarten wurde anteilmäßig abgeschätzt und als Prozentangabe in ein Protokollblatt eingetragen. Exemplarisch wurden an Einzelindividuen die Tauchdauern und, wenn möglich, die an die Oberfläche mitgebrachte Nahrung bestimmt. Gezählt wurde unter Benutzung von Ferngläsern und Spektiven. Alle Erfassungsdaten wurden in das Protokollblatt eingetragen und umgehend zur Auswertung an den Koordinator weitergeleitet, in einer Datenbank (Access) verwaltet und weiter ausgewertet.

Nächtliche Bestandserfassungen mit Restlichtverstärker und Infrarotgerät wurden auf dem Seerhein, im Konstanzer Trichter und im Zeller See durchgeführt. Das Infrarotgerät wurde von der Schweizerischen Vogelwarte Sempach leihweise zur Verfügung gestellt. Es handelt

sich dabei um ein Long range infra red system der Fa. Inframetrics [Technische Daten: Typ Inframetrics IRTV 445 L Loris; Öffnungswinkel 4-fach: 5,25° vertikal x 7,00° horizontal; 15-fach: 1,4° vertikal x 1,87° horizontal; Elektrooptisches Zoom: 1:1; 2:1; 4:1. Schärfebereich: 200 Fuß bis unendlich. Minimale Temperaturauslösung: 0,06°C . Detektor: HgCdTe; Umgebungstemperatur: -20°C bis +50°C . Betriebstemperatur: -196°C , heliumgekühlt, geschlossener Kreislauf]. Mit diesem Gerät können Wasservögel, die vor der Westspitze der Insel Reichenau liegen, vom Iznanger Steg aus entdeckt werden. Das entspricht etwa einer Distanz von 5-6 km.

Bei Zählungen im Konstanzer Trichter und im Seerhein wurde gleichzeitig ein Restlichtverstärker der Firma ZEISS verwendet (technische Daten siehe CLEVEN & FRENZEL 1993).

Die Haupt-Muschelkonsumenten Blässhuhn, Reiher- und Tafelente wurden so genau wie möglich erfasst, doch wurden auch die Bestandsdaten aller anderen Wasservogelarten in die Datenbank aufgenommen.

1.4 Kurze Artbeschreibungen

Chara contraria

Chara contraria zählte 1993 zu den häufigsten Arten im Bodenseelitoral, wobei die Verbreitung deutlichen Schwerpunkt im Untersee erkennen lässt, wo flächendeckende dichte Rasen gebildet wurden. BAUMANN (1911) beschreibt mehrere Fundorte dieser Art im Untersee (Gnadensee, Insel Langenrain), sie scheint jedoch gegenüber *Chara aspera* weit weniger häufig. 1967 nahm sie bereits ihren Platz als häufigste *Characee* des Untersees ein (LANG 1967, 1973). In den folgenden Jahren war jedoch ein stetiger Rückgang zu verzeichnen, so dass 1978 im Untersee nur in der Hegnebucht und im Obersee nur in der Fussacher Bucht noch grössere Bestände zu finden waren, und LANG (1981) die *Characeen* am Bodensee bereits als floristische Seltenheit einordnete.

1993 hatte *Chara contraria* nicht nur ihre früheren Standorte wieder zurückerobert, auch im

Vergleich zu 1967 war eine starke Ausbreitung festzustellen. Im Zellersee wuchs die Art beispielsweise 1967 nur spärlich, während 1993 bis auf einen kleinen Bereich im direkten Mündungsgebiet der Radolfzeller Aach der ganze Zellersee mit dichten Rasen besiedelt war. Gleiches gilt für die ausgedehnte Flachwasserzone des Ermatinger Beckens.

Chara contraria zählt heute zu den häufigsten und verbreitetsten Arten des Bodensees. Im Vergleich zu 1967 ist vor allem die starke Besiedlung der östlichen Bereiche des Zeller Sees auffallend. Von einer Gefährdung der Art, wie sie LANG (1981) darstellte, kann heute nicht mehr ausgegangen werden.

VAHLE (1990) beschreibt *Chara contraria* als kennzeichnend für klare, kalkreiche, oligo- bis mesotrophe Gewässer. Sie bevorzugt im Gegensatz zur nah verwandten Art *Chara vulgaris* beständige Gewässer, wo sie dauerhafte Siedlungen bildet. Nach KRAUSE (1981) bevorzugt *Chara contraria* sommerwarmes, relativ planktonreiches Wasser, dessen Orthophosphat-Gehalt 7 µg/l P höchstens geringfügig überschreitet. Die Ammonium-Konzentrationen liegen ebenfalls niedrig (3 – 158 µg/l N), während der Nitratgehalt in Ausnahmefällen 12 mg/l N erreichen kann. Im Gnadensee und Zellersee wurden in den 70er bis Mitte der 80er Jahre häufig Ammonium-Konzentrationen über dem von KRAUSE angegebenen Grenzwert gemessen, so dass der Rückgang der Art in den 70er Jahren vor allem auf diese Ursache zurückgeführt werden kann. PIETSCH (1982) gibt ähnliche Toleranzbereiche an wie für *Chara aspera*. Nur hinsichtlich Nitrat besiedelt *Chara contraria* seinen Angaben zufolge einen weit grösseren Konzentrationsbereich. KONOLD (1987) dagegen findet die Art auch noch bei deutlich höheren Phosphor-Konzentrationen, was auch die Erfahrungen am Bodensee bestätigen. Auch MELZER (1976, 1986) ordnet *Chara contraria* aufgrund seiner Erfahrungen zu den Indikatoren mesotropher Verhältnisse. Die Erfahrungen am Bodensee bestätigen ebenfalls die gute Eignung von *Chara contraria* als Indikatorart für mesotrophe Verhältnisse.

Chara fragilis

Chara fragilis wurde in den seeumfassenden Kartierungen von 1967 und 1978 nicht gesondert berücksichtigt. LANG (1967, 1973) gibt als einzigen Fundnachweis den Bereich des Fährnhorns am Südufer der Insel Reichenau an. BAUMANN (1911) beschreibt einige Fundorte für den Untersee.

1993 trat die zerbrechliche Armleuchteralge häufig vor allem im Untersee und meist zusammen mit *Chara contraria* auf. Nur vereinzelt fand sie sich im Obersee.

Chara fragilis wird in der Literatur hinsichtlich ihrer Standortansprüche allgemein als wenig wählerisch charakterisiert (STROEDE 1933, CORILLION 1972, KRAUSE 1981, MELZER 1986, 1988, KONOLD 1987). Auch PIETSCH (1982) gibt weitere Toleranzbereiche als für die meisten übrigen *Chara*-Arten an. Aufgrund der heutigen starken Verbreitung und der weiten Toleranzbereiche der Standortfaktoren ist durchaus anzunehmen, dass *Chara fragilis* 1967 und auch 1978 im Untersee vorhanden war, taxonomisch aber nicht von *Chara contraria* unterschieden wurde. Ihre Verbreitungsentwicklung kann daher aufgrund der vorhandenen Daten für den Untersuchungszeitraum nicht nachvollzogen werden. Von der allgemeinen Abnahme der *Characeen*-Vegetation im Laufe der 70er Jahre dürfte aber auch *Chara fragilis* betroffen gewesen sein, zumal der von PIETSCH (1982) angegebene obere Grenzwert der Phosphor-Konzentrationen (50 µg P/l) in den 70er und 80er Jahren überschritten wurde. Die Art wurde jedoch bereits 1986 wieder häufig zusammen mit *Chara contraria* im Untersee gefunden (SCHMIEDER 1991). Hinsichtlich der Ammonium- und Nitrat-Konzentrationen gibt PIETSCH (1982) weite Toleranzbereiche an, so dass heute keine dieser Nährstoff-Komponenten wachstumshemmend auf *Chara fragilis* einwirken dürfte.

Dreikantmuschel (*Dreissena polymorpha*)

deutsche Synonyme: Wandermuschel, Zebra-muschel



Abb. 9: *Dreissena*-Aggregat. (Foto: MÖRTL)

Merkmale: Bis 40 mm lang, meist unter 30 mm. Sehr charakteristische, sessile Muschel, die sich mit Byssusfäden (erhärtende Sekretfäden aus einer Fußdrüse) an Hartsubstraten anheftet. Durch dreikantige, kahnartige Form gekennzeichnet. Der sehr stark hervortretende Wirbel bildet die vorderste Spitze der Muschel. Die Schale ist festwandig und ungleichmäßig bauchig. Schalenhälfte unten seitlich mit einer vom Wirbel zum Hinterende verlaufenden Kante. Schalen jüngerer Tiere haben eine individuell sehr verschiedene Zeichnung (Zickzackmuster). Daher der englische Name zebra mussel.

Biotop: Bevorzugt große Gewässer wie Flüsse, Kanäle und Seen. Befestigt sich an verschiedenen verfügbaren Hartsubstraten (Steine, Holzstücke, Boote, auch andere Muscheln). Fortpflanzung: Klassischer r-Strategie. Produziert freischwimmende Eier. Die Vermehrung beginnt ab 12°C (Wassertemperatur). Einzige europäische Süßwassermuschel mit freischwimmenden Veligerlarven, die sich im Pelagial entwickeln. Die Larven leben zunächst planktisch und werden später sessil. Innerhalb eines Jahres erreichen sie am Bodensee maximal 20 mm Länge.

Nahrung: Ernährung erfolgt durch Filtration von planktischen Algen und Seston.

Bestand: Aus frühen Untersuchungen sind für den Bodensee Abundanzen von 20.000 Ind./m² (oft Fließstrecken) bekannt. Durchschnittlich waren weniger als 10.000 Ind./m² zu finden. Ab 1974 kam es zu einem Bestandsrückgang (WALZ 1978). Auch LUBINI & VICENTINI (2001) stellten fest, dass die Abundanzen im

Rhein bei Stein gegenüber früher (SUTER 1982a, b, c) abgenommen haben.

Kolbenente (*Netta rufina*)



Abb. 10: Kolbenente. (Foto: MÖRTL)

Merkmale: Länge 53 – 57 cm. Eine große Tauchente mit charakteristischer Kopfform. Männchen im Prachtkleid haben einen leuchtend roten Schnabel sowie einen fuchsroten Kopf. Hals Brust, Bauch und Hinterleib sind schwarz gefärbt und kontrastieren zu den weißen Flanken. Der Rücken ist braun gefärbt. Die hellbraunen Weibchen besitzen eine dunkle Kopfkappe und hellgraue Wangen. Im Flug sehr breiter, rein weißer Flügelstreif.

Brutgebiet: Das Hauptbrutvorkommen mitteleuropäischer Überwinterer liegt in Spanien und Frankreich (GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1969).

Biotop: Bruthabitat sind flache Meeresbuchten, Binnenseen und Lagunen, aber auch Teiche mit reichhaltiger Ufervegetation; überwintert in geschützten Flachwasserbereichen mit ausreichend *Characeen*.

Verhalten: Ausgeprägter tagaktiv als andere Tauchenten; am Bodensee konzentrieren sich große Trupps in den Flachwasserzonen des Untersees und hier vor allem im Gnadensee. Nahrungsaufnahme erfolgt oft gründelnd.

Nahrung: Kolbenenten sind auf Armleuchteralgen (*Characeae*) spezialisiert (bis zu 100%).

Sommerbestand am Bodensee: Zunehmende Bestände mit ungefähr 200 Brutpaaren am gesamten See. Mauserbestand im Juli und August bei etwa 2.000 Individuen in schilffreien Flachwasserzonen ohne Störungen.

Winterbestand: Einzug ins Winterquartier ab Ende September; Wintergast mit Spitzenwerten

um 10.000 Vögeln im Oktober und November. Die Vögel bilden bis zu 80% des Kolbenentenbestandes in Deutschland. Ab Anfang März setzt der Heimzug ein.

Reiherente (*Aythya fuligula*)



Abb. 11: Reiherente- Männchen im Prachtkleid. (Foto: MÖRTL)

Merkmale: Länge 40 – 47 cm. Kleine Tauchente mit bläulichem Schnabel. Männchen im Prachtkleid sind an Kopf, Brust und Oberseite des Rumpfes schwarz. Die Kopfparten mit charakteristischem Nackenschopf besitzen einen purpurvioletten bis grünlichen Metallglanz. Bauch, Rumpfsseiten und Flanken sind weiß. Das Schlichtkleid der Männchen gleicht dem der Weibchen, das dunkelbraun ist und eine kantige Kopfform mit einem angedeuteten Schopf besitzt. Im Flug weißer Flügelstreif.

Brutgebiet: Reiherenten, die in Mitteleuropa überwintern, brüten in Osteuropa (Polen, Baltikum), Finnland, Skandinavien und Westsibirien. Die rezente Expansion westwärts wird teilweise durch die rasche Einstellung auf die Ausbreitung und stellenweise explosionsartige Vermehrung der Wandermuschel in Überwinterungsgebieten erklärt (GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1969).

Biotop: Bruthabitat sind Binnenseen und Teiche mit Randvegetation; überwintert in geschützten Meeresbuchten, Häfen und auf offenen Wasserflächen im Binnenland.

Verhalten: Tag- und nachtaktiv; am Bodensee ruhen tagsüber große Trupps in geschützten Flachwasserzonen, die Nahrungsaufnahme erfolgt nachts – ausschließlich tauchend.

Nahrung: Mollusken bilden den Hauptbestandteil der Nahrung überwinternder Vögel (bis zu

100%). Wichtigste Nahrungsquelle ist seit über 30 Jahren *Dreissena*.

Sommerbestand am Bodensee: Zunehmende Bestände mit ungefähr 150 Brutpaaren am gesamten See. Mauserbestand im Juli und August bei > 5.000 Individuen in schilfreichen Flachwasserzonen ohne Störungen.

Winterbestand: Einzug ins Winterquartier ab Ende Oktober. Häufigster Wintergast mit Spitzenwerten um > 80.000 Individuen im November und Dezember. Ab Anfang März setzt der Heimzug ein.

Tafelente (*Aythya ferina*)



Abb. 12: Tafelente (Foto: WERNER)

Merkmale: Länge: 42 – 49 cm. Das Männchen im Prachtkleid ist durch den rostroten Kopf, rote Iris, schwarze Brust und den grauen, fein gemaserten Rücken- sowie Flankenbereich gekennzeichnet. Das Weibchen ist, wie das schlichte Männchen unauffällig braun und grau gefärbt, aber durch den spitz zulaufenden Kopf und den langgestreckten Schnabel kenntlich. Im Flug am grauen Flügelstreif von anderen Tauchenten zu unterscheiden.

Brutgebiet: Die Herkunftsgebiete liegen in derselben Richtung wie die der Reiherente. Mit den Ostseeländern, Osteuropa und dem westlichsten Russland sowie der Ukraine liegen diese etwas südlicher und weniger weit vom Winterquartier entfernt.

Biotop: Brutet an vegetationsreichen Seen mit größeren freien Wasserflächen. Überwinterungshabitat gleicht dem der Reiherente.

Verhalten: Tag- und nachtaktiv. Nahrungsaufnahme tauchend, selten auch gründelnd. Am Bodensee vorwiegend nachts.

Nahrung: Tierischer Anteil der Nahrung deutlich geringer als bei der Reiherente. Frißt gerne Knospen, Knollen, Triebe und Blätter submerger Makrophyten und auch *Characeen*. Die tierische Nahrung besteht aus kleinen Mollusken, Insekten, deren Larven (Chironomiden), Würmern, Egel sowie Crustaceen. SUTERs (1982a, b, c) Untersuchungen zeigten, dass überwinternde Tafelenten bei Stein am Rhein fast ausschließlich Dreikantmuscheln fressen.

Sommerbestand am Bodensee: Nach der Expansion Richtung Westen am Bodensee etwa 30 Brutpaare, hauptsächlich im Radolfzeller Raum. Im Juli und August liegen vor den Schutzgebieten bis zu 2.000 Mauservögel.

Winterbestand: Der Einzug erfolgt ab Oktober. Nach einem Maximum im November mit rund 50.000 Individuen kommt es zu einer Abnahme der Bestände (ungefähr 25.000 Überwinterer). Bereits Ende Februar ziehen die Vögel wieder in die Brutgebiete.

Blässhuhn (*Fulica atra*)



Abb. 13: Blässhuhn. (Foto: WERNER)

Merkmale: Länge: 36 – 38 cm, Gewicht: Männchen: 650 – 900 g, Weibchen: 575 – 800 g. Das namensgebende weiße Stirnschild (Blesse) über dem Schnabel ist auffälligstes Merkmal des ansonsten rußschwarzen Rallenvogels. Die rundliche Gestalt ist ebenfalls charakteristisch.

Brutgebiet: Die Art ist im eurasischen Raum weitverbreitet. Der Großteil der mitteleuropäischen Wintergäste stammt aus Osteuropa. Im Überwinterungsgebiet vermischen sie sich teilweise mit der lokalen Brutpopulation.

Biotop: Diese anpassungsfähige Ralle ist auf allen Gewässern der Niederungen heimisch, und meidet auch Städte nicht.

Verhalten: Tag- und nachtaktiv. Am Untersee tags und nachts *Characeen* fressend, am Obersee eher nachtaktiv und *Dreissena*-Konsument. Taucht, gründelt und weidet.

Nahrung: Omnivor. Je nach (jahreszeitlichem) Angebot: Mollusken, Wasserinsekten und deren Larven, Algen, Gräser, Samen, Sprosse und Triebe von Makrophyten und *Characeen*. Der Hauptbestandteil der Nahrung besteht nicht aus *Dreissena* oder ähnlichen Mollusken, allerdings passte sich das Blässhuhn schnell an die neue Nahrungsquelle an, die durch die explosionsartige Entwicklung der Dreikantmuschel ab Mitte der 1960er Jahre entstand (SUTTER 1982a).

Sommerbestand am Bodensee: 1.800 Brutpaare am Seeufer und auf Kleingewässern der näheren Umgebung. Ab Juli erfolgt Zuzug aus benachbarten Brutgebieten, um in störungsfreien Flachwasserzonen zu mausern. Der Mauserbestand liegt bei etwa 10.000

Winterbestand: Durchzug und Überwinterung von September bis März mit maximalen Bestandszahlen im November und Dezember mit bis zu 60.000 Exemplaren am gesamten Bodensee.

2 Ergebnisse

2.1 Makrophyten als Nahrungsressourcen für winterrastende Wasservögel

2.1.1 Veränderung der Biomasse während des Untersuchungszeitraumes

Wasservögel

Die hohen Wasservogelzahlen im Dezember 2001, als über 50.000 Individuen gezählt wurden (Abb. 14), gingen bedingt durch den Eisgang im Januar 2002 abrupt zurück. Die ufernahen Zonen des Zeller Sees waren im Januar über eine Breite von ca. 50 – 100 m weitestgehend vereist. Die Wasservogelbestände erholten sich nach dem Abschmelzen des Eises allmählich wieder, so dass im Februar annähernd 20.000 Wasservögel diesen Rast- und Nahrungsraum intensiv nutzten.

Zeller See, Tagbeobachtungen

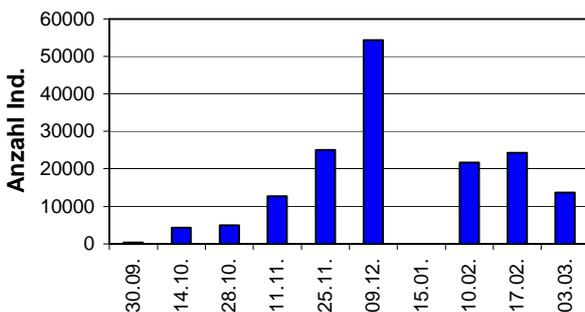


Abb. 14: Bestandsentwicklung der Wasservögel im Zeller See (September 2001 bis April 2002).

Die Kolbenente als ausgesprochener *Chara*-Konsument war in diesem Gebiet vor allem im Dezember mit 10.000 Ind. sehr zahlreich vertreten. Die Kolbenenten hielten sich über den Winter an verschiedenen Stellen des Untersees auf. Der Gnadensee, der zwischen Insel Reichenau und Allensbach ausgedehnte *Characeen*-Rasen aufweist, ist dabei ein bevorzugter Nahrungs-

platz. Die Kolbenente erreichte im Dezember am gesamten Bodensee mit 12.805 Ind. ihren Höchstwert im Untersuchungswinter 2001/02 (Abb. 15), wobei über 95% dieses Bestandes auf dem Untersee konzentriert waren, wie die Wasservogelzählungen der OAB ergaben. Im Januar waren es trotz Eisgang in weiten Teilen des Untersees immerhin 8.317 Ind., das Maximum im Februar 2002 lag bei 10.340 Ind. Die langjährige Bestandsentwicklung der Kolbenente im Zeller See zeigt einen klaren Zunahmetrend in den 1990er Jahren (Abb. 16), der auf das Wiederauftreten ausgedehnter *Characeen*rasen zurückgeführt werden kann (vgl. Diskussion).

Kolbenente 2001/2002

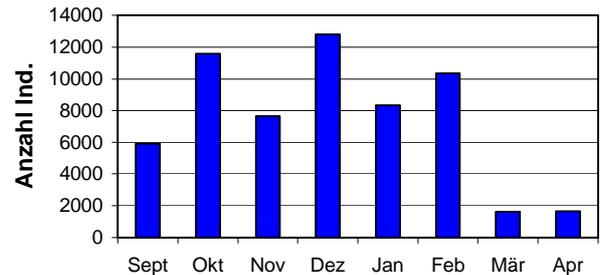


Abb.15: Bestandsentwicklung der am Untersee anwesenden Kolbenenten (September 2001 bis April 2002).

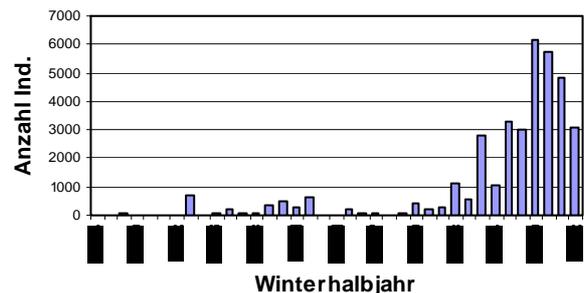


Abb. 16: Langjährige Entwicklung der Kolbenente am Zeller See, dargestellt mit den Wintersummen (September-März) von 1965 bis 2002.

Die Bestände des omnivoren Blässhuhns, das im Zeller See ebenfalls vor allem von den *Chara*-Populationen profitiert, nahmen von Dezember auf Januar stark ab, erholten sich aber wieder und erreichten im Februar 2002 einen

Höchststand von ca. 15.000 Individuen (Abb. 17).

Dies lässt den Schluss zu, dass auch im Februar noch genügend *Chara*-Vegetation vorhanden war, von der sich die Blässhühner ernähren konnten. Allerdings waren die Blässhühner und auch die Tafelenten offensichtlich gezwungen, in größeren Tiefen nach *Chara* zu tauchen, da die flachen Bereiche zu diesem Zeitpunkt bereits vollständig abgefressen waren (Abb. 18). Im Bereich von -2 bis -4 m Wassertiefe vermeldeten die Taucher auch am Ende des Winters noch eine geschlossene Vegetationsdecke, die von Wasservögeln weitgehend ungenutzt dem natürlichen Seneszenzprozess unterlag. Bei der abschließenden Tauchkampagne am 22.5.02 wurden in diesen Tiefen noch fleckenhafte *Chara*-Restbestände des Vorjahres festgestellt, die neue Triebe ausbildeten. Dauerhafte *Characeen*-Bestände bilden aber die Ausnahme. Auch in dieser Tiefenstufe wird der größte Flächenanteil jährlich neubesiedelt.

Die Bestandsentwicklung der Reiher- und Tafelente am Zeller See verlief fast deckungsgleich mit der des Blässhuhns (Abb. 17). Nach einem Anstieg der Populationen bis Dezember 2001 (max. 10.000 Reiher- bzw. 20.000 Tafelenten) erfolgte der durch den Eisgang hervorgerufene Bestandseinbruch. Im Februar erholten sich die Bestände wieder, aber nicht im gleichen Ausmaß wie beim Blässhuhn.

Bei den Nachtbeobachtungen mit dem Infrarotgerät konnten die Vogelbestände wegen der sehr dichten Ansammlungen und des Fehlens erhöhter Beobachtungsstandorte am Ufer nicht vollständig ausgezählt werden. Es kann aber davon ausgegangen werden, dass die tagsüber gezählten Wasservogel-Ansammlungen auch während der Nacht in diesem Raum anwesend waren, wo sie vor allem bei der Nahrungssuche beobachtet wurden. Im Gegensatz zum Konstanzer Trichter treten in diesem Raum während des Winterhalbjahres kaum Störungen (wenige Berufsfischer tagsüber) auf. Die Wasservögel können hier daher auch tagsüber ungestört ihre Nahrung aufnehmen. Somit ergibt sich im Gegensatz zu den meisten anderen Standorten kein deutlicher Unterschied zwischen den Tages- und Nachtbeständen bzw. zwischen Nahrungsaufnahme- und Ruhephasen der Vögel.

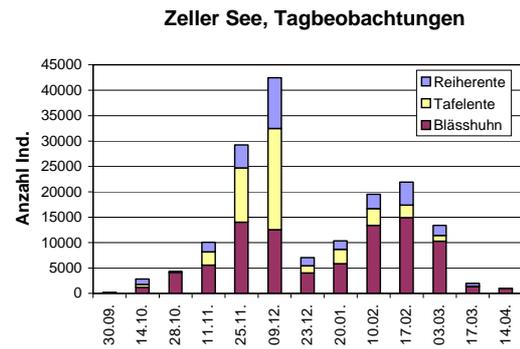


Abb. 17: Bestandsentwicklung tags anwesender Reiherenten, Tafelenten und Blässhühner im Zeller See (September 2001 bis April 2002).

Chara

Der Verlauf der Biomasseentwicklung ist durch eine kontinuierliche Abnahme in der Tiefenstufe MW -1 m von ca. 1.300 g Trockengewicht/m² (TG/m²) am 18. Oktober bis auf 0 g TG/m² am 15. Februar gekennzeichnet (Abb. 18). In den tieferen Stufen findet zunächst eine Zunahme statt, die im Falle der Tiefenstufe MW -1,5 m ab Dezember in den Abnahmetrend übergeht, im Falle der Tiefenstufe MW -2 m wird dieser Trend erst ab 4. Februar sichtbar. Die Biomasseentwicklung verläuft damit gegensätzlich zur Entwicklung der Wasservogelbestände im Untersuchungsgebiet (Abb. 14), die eine kontinuierliche Zunahme bis Dezember zeigt. Dabei treten die sich hauptsächlich von *Characeen* ernährenden Kolbenenten erst im Dezember in größerer Individuenzahl auf, d.h. die Abnahme der *Characeen*-Biomasse in der Tiefenstufe -1 m im Oktober und November geht augenscheinlich auf die Fraßaktivität der omnivoren Blässhühner zurück, deren Individuendichten bereits im November ein Maximum erreichen (Abb. 17). Im Zeitraum Anfang Dezember bis zur Vereisung des Untersuchungsgebietes im Januar werden die Nahrungsgründe bis in Wassertiefen von ca. -2 m zunehmend genutzt, wie die zunehmenden Differenzen der Biomassen innerhalb und außerhalb der Fraßschutzkäfige bis zum Probenahmeterrain am 04.02.02 belegen (Abb. 20 und 21).

Biomasse außerhalb

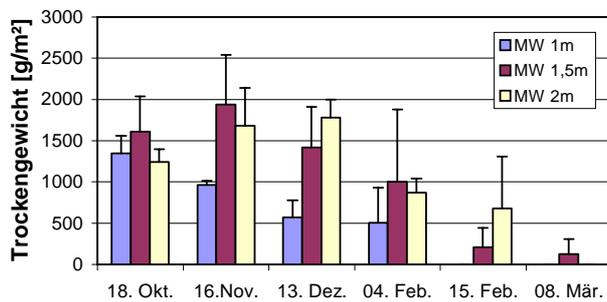


Abb. 18: Biomasseentwicklung [g/m² + SD] außerhalb der Fraßschutzkäfige in den verschiedenen Tiefenstufen während des Untersuchungszeitraumes (beide Untersuchungsgebiete zusammengefasst).

Der statistische Vergleich der Mittelwerte der Biomassen außerhalb der Fraßschutzkäfige (Abb. 18) zwischen den einzelnen Probennahmeterminen (Tab. 2) ergibt bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit $p < 0,05$ signifikante Unterschiede für alle Tiefenstufen, d.h. die Abnahme der Biomasse in den einzelnen Tiefenstufen ist nicht durch zufällige Schwankungen zu erklären bzw. die Varianzen der Biomassen zwischen den einzelnen Probennahmeterminen sind deutlich größer als die der Parallelproben innerhalb der einzelnen Probennahmetermine. Vor allem für die Tiefenstufe MW -1 m ergab der Test hochsignifikante Unterschiede.

H-Test (Kruskal-Wallis)			
Tiefenstufe	H	df	p
-1 m	20,879	5	< 0,0001
-1,5 m	14,936	5	0,0106
-2 m	18,711	5	0,0022

Tab. 2: Vergleich der Biomasse außerhalb der Fraßschutzkäfige gruppiert nach Probennahmeterminen mittels H-Test.

Die Biomasseentwicklung innerhalb der Fraßschutzkäfige (Abb. 19), deren Beprobung erst zum zweiten Probennahmetermin begann, ist in der Tiefenstufe -1,5 m wie auch die Entwicklung außerhalb der Käfige zunächst durch eine Zunahme gekennzeichnet: Innerhalb der Käfige nahm die Biomasse sogar bis zum 4. Februar zu, wobei extreme Standardabweichungen auftraten. Die Biomasse der Tiefenstufe -2 m (Abb.

21) war dagegen relativ konstant, wenn man von den Werten am 15. Februar absieht, die auch in der Tiefenstufe -1,5 m auffallend niedrig ausfielen. Diese kamen unter extremen Arbeitsbedingungen für die Taucher zustande, so dass man eine quantitative Durchführung der Beprobung in Zweifel ziehen muss.

Biomasse innerhalb

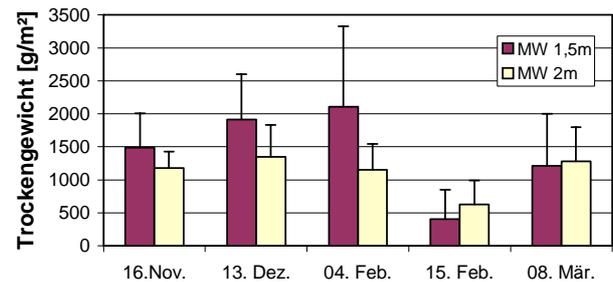


Abb. 19: Biomasseentwicklung [g/m² + SD] innerhalb der Fraßschutzkäfige in den verschiedenen Tiefenstufen während des Untersuchungszeitraumes (beide Untersuchungsgebiete zusammengefasst).

Der statistische Vergleich der Mittelwerte der Biomassen innerhalb der Fraßschutzkäfige zwischen den einzelnen Probennahmeterminen (Tab. 3) ergibt keine signifikanten Unterschiede für die beiden untersuchten Tiefenstufen. Die Werte vom 15. Februar wurden nicht in den Test mit einbezogen, da sie nicht repräsentativ waren. Schwankungen der Biomasse innerhalb der Fraßschutzkäfige in den einzelnen Tiefenstufen zwischen den einzelnen Probennahmeterminen sind also zufällig.

H-Test (Kruskal-Wallis)			
Tiefenstufe	H	df	p
-1,5 m	1,919	3	0,5894
-2 m	1,066	3	0,7853

Tab. 3: Vergleich der Biomasse innerhalb der Fraßschutzkäfige gruppiert nach Probennahmeterminen mittels H-Test.

H-Test (Kruskal-Wallis)			
Tiefenstufe	Biomasse		
	n	Rangmittel	
-1 m	24	26,292	
-1,5 m	24	41,792	
-2 m	24	41,417	
	H	df	p
alle	8,647	2	0,01325

Tab. 4: Vergleich der Mittelwerte der Biomassen aller Probenahmen in den einzelnen Tiefenstufen mittels H-Test.

Der Einfluss der rastenden Wasservögel auf die Biomasse der *Characeen* in den einzelnen Tiefenstufen lässt sich danach statistisch nachweisen. Auch die Unterschiede der Mittelwerte über alle Probenahmetermine der einzelnen Tiefenstufen sind signifikant (Tab. 4). Dies bestätigt die Annahme, dass die Auswirkungen der Fraßtätigkeit der Wasservögel in den einzelnen Tiefenstufen unterschiedlich sind, wobei sich vor allem der Mittelwert der Tiefenstufe MW -1 m von den übrigen Tiefenstufen unterscheidet.

2.1.2 Vergleich der Biomasseentwicklung innerhalb und außerhalb der Fraßschutzkäfige in den einzelnen Tiefenstufen

Der direkte Vergleich der Biomasseentwicklung innerhalb und außerhalb der Käfige in der Tiefenstufe -1,5 m zeigt deutlich die Auswirkungen der Nutzung der *Characeen*-Bestände durch Wasservögel (Abb. 20). Während die Biomassen außerhalb der Käfige am 16. November noch leicht höher waren als die innerhalb der Käfige, war dies mit zunehmendem Unterschied an den folgenden Probenahmen umgekehrt. Auf die Umstände der Probenahme am 15.2.02 wurde bereits hingewiesen.

Der Fraßprozess kam demnach im Dezember mit dem Eintreffen der Kolbenenten in hoher Individuenzahl in Gang und verlief, unterbrochen von der Vereisungsperiode, kontinuierlich bis März, so dass außerhalb der Fraßschutzkäfige die Vegetation praktisch bis zur Tiefenstufe -2 m vollständig als Nahrungsressource genutzt wurde. Die im Laufe des Winters fallenden Wasserstände und der im März noch vorhandene intakte Vegetationsstreifen zwischen 2 m und 4 m

realer Tiefe (-2,8 m bzw. -4,8 m bezogen auf MW) lassen den Schluss zu, dass die Wasservögel die *Characeen* bis zu einer Tauchtiefe von ca. 2 m genutzt haben.

Biomasse in MW -1,5 m Tiefe

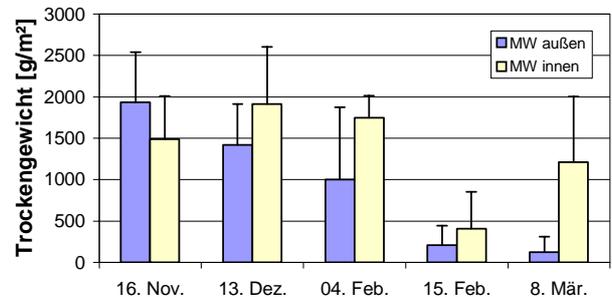


Abb. 20: Vergleich der Biomassenentwicklung [g/m² + SD] innerhalb und außerhalb der Käfige in der Tiefenstufe MW -1,5 m.

Biomasse in MW -2 m Tiefe

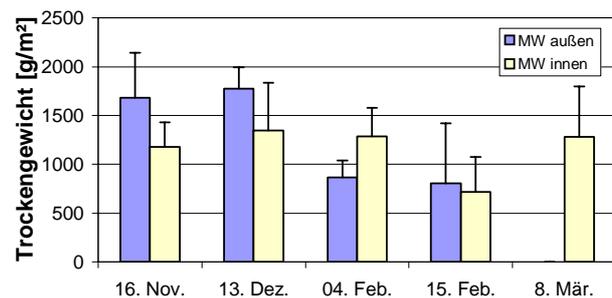


Abb. 21: Vergleich der Biomassenentwicklung innerhalb und außerhalb der Käfige in der Tiefenstufe -2 m.

Im Gegensatz zur Tiefenstufe -1,5 m ist in der Tiefenstufe -2 m ein Rückgang der Biomasse außerhalb der Käfige erst nach dem Eisgang ab dem 4. Februar zu verzeichnen (Abb. 21). Bis zum 8. März sind die *Characeen*-Rasen außerhalb der Käfige dann vollständig abgefressen. Die Biomassen innerhalb der Käfige sind relativ konstant, mit Ausnahme der problematischen Probenahme am 15. Februar. Bei Iznang waren (auch nach den Berichten der Taucher) die Bereiche außerhalb der Käfige vollständig leer gefressen, während bei Gundholzen zu diesem Zeitpunkt keine Unterschiede zwischen innen und außen feststellbar waren (vgl. auch Abb. 23 und 24), wodurch die hohen Standardabweichungen des Mittelwertes außerhalb der Käfige entstehen.

2.1.3 Unterschiede zwischen den Probenahmestellen Iznang und Gundholzen

Die Biomasse der *Characeen*-Bestände in der Tiefenstufe MW -1 m nahm im Laufe des Untersuchungszeitraumes an beiden Probenahmestellen kontinuierlich ab (Abb. 22). Im Vergleich zu Gundholzen wurden in Iznang meist leicht höhere Biomassen gewogen. Hierbei traten bei den Mittelwerten am 13. Dezember und 4. Februar sehr hohe Standardabweichungen auf, die durch fleckenhafte Vegetationsstrukturen zustande kamen. So standen kleinere Flecken mit üppigem Bewuchs in ansonsten fast vegetationsfreien Flächen und verursachten große Unterschiede der Einzelproben.

Biomasse (außerhalb) in MW -1 m

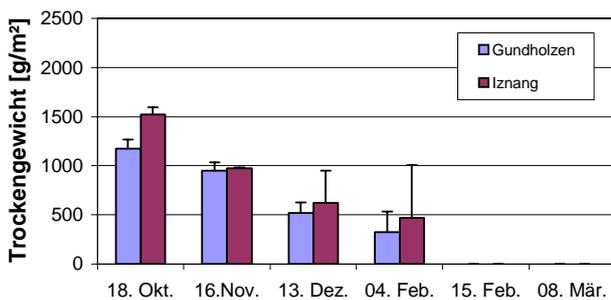


Abb. 22: Vergleich der Biomasseentwicklung [g/m² + SD] in den beiden Untersuchungsgebieten in MW -1 m Wassertiefe außerhalb der Fraßschutzkörbe.

Biomasse (außerhalb) in MW -1,5 m

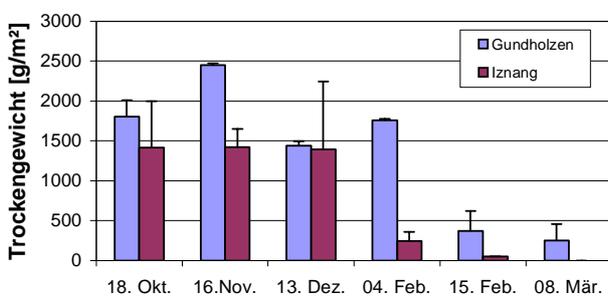


Abb. 23: Vergleich der Biomasseentwicklung [g/m² + SD] in den beiden Untersuchungsgebieten in MW -1,5 m Wassertiefe außerhalb der Fraßschutzkörbe.

Im Gegensatz zur Tiefenstufe MW -1 m nahmen die Biomassen in den tieferen Bereichen nicht von Beginn an kontinuierlich ab, sondern nach anfänglicher Zunahme erst mit einer gewissen Zeitverzögerung (Abb. 23 und 24). Dabei ergaben sich vor allem in der zweiten Hälfte des Untersuchungszeitraumes deutliche Unterschiede zwischen den Beprobungsstellen. Die Biomassen in der Tiefenstufe -1,5 m sind am 4. Februar in Iznang bereits deutlich niedriger als in Gundholzen. Mit zeitlicher Verzögerung gilt dies auch für die Tiefenstufe MW -2 m. Die Nahrungsressourcen im Bereich Iznang scheinen danach knapper als im Bereich Gundholzen, wo die Tiefenstufe -1 m weitaus größere Flächen einnimmt.

Biomasse (außerhalb) in MW -2 m

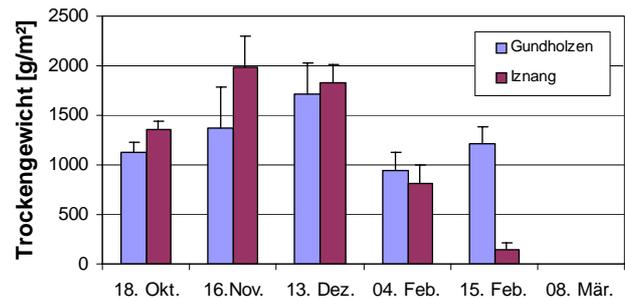


Abb. 24: Vergleich der Biomasseentwicklung [g/m² + SD] in den beiden Untersuchungsgebieten in MW -2 m Wassertiefe außerhalb der Fraßschutzkörbe.

2.1.4 Anteil an Makroinvertebraten

Bei der Beprobung der *Characeen*-Rasen am 04.02.2002 und 15.02.02 fiel eine hohe Abundanz an Makroinvertebraten innerhalb der Proben auf. Aus diesem Grund wurde deren Anteil an der Gesamtbiomasse sowie deren Arten- und Abundanzzusammensetzung in ausgewählten Proben bestimmt. Während der Probennahmen im Jahr 2001 war dies nicht aufgefallen, so dass der Anteil an Makroinvertebraten als vernachlässigbar angenommen werden kann.

Die Lebensgemeinschaft des Makrozoobenthos der untersuchten Proben setzte sich aus 13 Taxa (4.2.2002) bzw. 10 Taxa (15.2.2002) zusammen (Tab. 5).

Ordnung	Taxon	04.02.2002	15.02.2002	Nahrung
Turbellaria	<i>Dugesia polychroa</i>	3		räuberisch
Hirudinea	<i>Helobdella stagnalis</i>	5	33	räuberisch
	<i>Erpobdella octoculata</i>		1	räuberisch
Oligochaeta	<i>Stylodrilus heringianus</i>	5	150	Detritus
Isopoda	<i>Asellus aquaticus</i>	7400	7200	Detritus
Amphipoda	<i>Gammarus pulex</i>	126	18	Pflanzen
Heteroptera	<i>Corixa punctata</i>	1		Detritus
Diptera	Chironomidae	7	3	Detritus
Odonata	<i>Enallagma cyathigerum</i>	76		räuberisch
Trichoptera	<i>Oecetis lacustris</i>	168		Algenaufwuchs, höhere Pflanzen, Detritus
	Leptoceridae	7	8	Algenaufwuchs, höhere Pflanzen, Detritus
Bivalvia	<i>Sphaerium corneum</i>	1	1	Detritus
	<i>Dreissena polymorpha</i>	22	70	Detritus
Gastropoda	<i>Planorbis carinatus</i>	34		Detritus
	<i>Bithynia tentaculata</i>		6	Detritus
Taxa gesamt		13	10	

Tab. 5: Makrozoobenthos der untersuchten Proben vom 04.02.2002 und 15.02.2002.

Die meisten Arten sind Detritusfresser, welche sich von totem organischem Material ernähren. Zu dieser Gruppe zählen die Wasserassel *Asellus aquaticus*, die Wasserwanze *Corixa punctata*, Zuckmückenlarven, Köcherfliegenlarven, Muscheln und Schnecken. *Gammarus pulex* ist ein ein Zerkleinerer pflanzlicher Substanz, der aus den lebenden und absterbenden Wasserpflanzen Nahrung für die Detritusfresser liefert. Der Strudelwurm *Dugesia polychroa*, die Egel

Helobdella stagnalis und *Erpobdella octoculata* sowie die Libellenlarve *Enallagma cyathigerum* ernähren sich räuberisch.

Der Trockengewichtsanteil des Makrozoobenthos lag im Vergleich zur Pflanzenbiomasse in der Probe vom 4.2.02 bei 33% und in der Probe vom 15.2.02 bei 28%.

Auffällig waren ebenfalls die hohen Zahlen an Klein- und Jungfischen (Stichlinge, Schleien), die Abundanzen bis zu 9 Ind./Probe, d.h. 100 Ind./m² in den Proben erreichten.

Im Laufe des Winters wird also die pflanzliche Nahrung der Wasservögel infolge des Seneszenzprozesses in den *Characeen*-Beständen zunehmend durch einen animalischen Anteil ergänzt, was die Attraktivität vor allem für die omnivoren Blässhühner steigert, wie deren maximale Bestandszahlen im Februar belegen. Aber auch die Kolbenenten waren im Februar noch in großer Zahl im Gebiet, so dass auch für sie die veränderte Nahrungsqualität relevant ist.

2.2 Dreikantmuscheln und Wasservögel am Bodensee im Winterhalbjahr 2001/02

2.2.1 Entwicklung der Wasservogel- und *Dreissena*-Bestände

Die Auswahl der Untersuchungsstellen, die aufgrund der Ergebnisse früherer Wasservogelzählungen erfolgte, war aus limnologischer Sicht überraschend. Schon im September 2001 wurden beim Vergleich der *Dreissena*-Abundanzen und Biomassen unterschiedlicher Stellen und Tiefen (Tab. 16 – 18) verschiedene Muster deutlich. Während der Probenauszählung war offensichtlich, dass zwischen den verschiedenen Probennahmestellen erhebliche Abundanzunterschiede vor allem der Muscheln unter 5 mm Schalenlänge auftreten, weswegen 2 Größenklassen (kleiner 5 mm und darüber) betrachtet werden.

Konstanzer Trichter

Wasservögel

Die Wasservogelbestände des KN-Trichters im Untersuchungswinter nahmen nach Mitte Oktober kontinuierlich zu und erreichten Anfang Januar Maximalwerte. Maßgeblich beteiligt waren die drei näher untersuchten Muschelkonsumenten. Tagsüber wurden die Uferbereiche des Konstanzer Trichters von Reiher- und Tafelente und Blässhuhn – vor allem als Ruheraum – genutzt. Ab Februar verließen die Vögel das Gebiet wieder (Abb. 25).

Im Oktober waren Reiherenten eher selten (weniger als 150 Exemplare), ab November lag der Bestand dann recht konstant bei 1.500 Vögeln. Mitte Dezember bis Ende Januar ruhten etwa 4.000 Individuen (max. 4.975 Ind. am 23.12.) nahe der Uferpromenade. Nach der letzten Probennahme (29.1.) nahmen die Bestände wieder auf 500 Individuen ab.

Eine ähnliche Phänologie zeigte die Tafelente. Auch sie war im Oktober schwach vertreten (unter 30 Ind.). Der Zuzug setzte im Vergleich zur Reiherente stärker ein. Der Bestand lag im November um 3.000 Ind. und gipfelte mit max.

3.500 Vögeln am 6.1. Ab Februar waren nur noch etwa 10% der Januarbestände vorhanden. Einen ähnlichen Trend wie die Tauchenten zeigten die Blässhühner. Auch hier wurden die maximalen Truppgrößen im Mittwinter erreicht (max. 5.380 Ind. am 6.1.), allerdings schwankten die Zahlen stärker. So war am 9.12. mit nur 565 Blässhühnern ein Bestandstief zu verzeichnen. Nach der letzten Probennahme Ende Januar haben die Blässhühner den Trichter verlassen, allerdings weniger rasch als die beiden Tauchentenarten.

KN-Trichter, Tagbeobachtungen

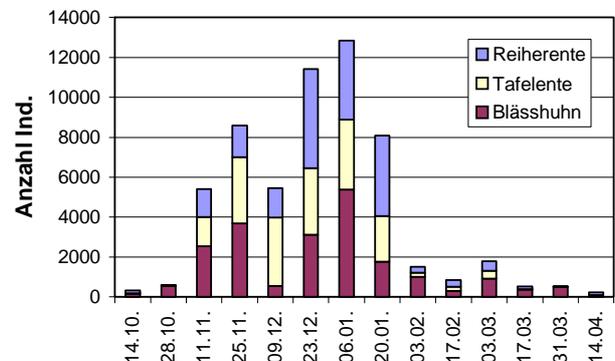


Abb. 25: Bestandsentwicklung der Muschelkonsumenten Reiherente, Tafelente und Blässhuhn (tags) im Konstanzer Trichter (Oktober 2001 bis April 2002).

Die Tauchenten- und Blässhuhntrupps wurden tagsüber meist durch Störungen (v.a. Fischer- und Verwaltungsboote) gezwungen, in Ufernähe zu rasten oder frühmorgens das Gebiet zu verlassen, z.B. Richtung Überlinger See in die Buchten an der Insel Mainau (Obere und Untere Güll). Dadurch haben sie generell nicht die Möglichkeit tags die *Dreissena*-Bestände im Konstanzer Trichter zu nutzen.

Die Infrarot-Beobachtungen belegen eine intensive Nahrungsaufnahme während der Nacht. Im Maximum konnten 8.000 ständig tauchende Individuen ermittelt werden (12.11.) – eine Unterscheidung der Arten war jedoch aus technischen Gründen nicht möglich (Abb. 26). Die Aktivität der Muschelprädatoren wurde zu 100% als nahrungssuchend eingestuft. Alle Individuen tauchten, wie auch im Seerhein, stets gegen die Strömung ab. Auffallend waren auch kurze Flug-

manöver, die die Vögel immer dann ausführten, wenn sie von der Strömung zu weit abgetrieben wurden. Interessant ist die Diskrepanz zwischen den Maximalwerten, die bei Tagzählungen Ende Dezember und Anfang Januar erreicht wurden, bei den Nachtzählungen aber im November nachgewiesen wurden.

Die Tagaktivität (vormittags) der Tafelenten stieg von 0% im November auf etwa 20% ab Januar. Reiherenten suchten morgens im Oktober und November keine Nahrung. Ab Januar steigerten sie ihre Aktivität auf 10%.

KN-Trichter, Nachtbeobachtungen

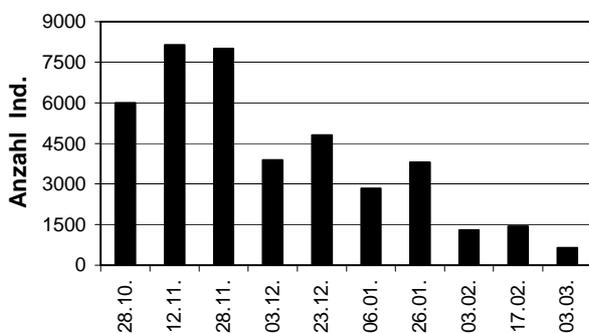


Abb. 26: Bestandsentwicklung der nachts im Konstanzer Trichter anwesenden Wasservögel. Die Beobachtungen wurden mit dem Infrarotgerät durchgeführt, eine Unterscheidung der Arten war nicht möglich (Oktober 2001 bis März 2002).

Dreissena

Vor der Ankunft der überwinternden Wasservögel im Herbst konnten folgende Abundanzen bei den Muscheln festgestellt werden (siehe auch Tab. 7):

In der -1 m Tiefenstufe wurden mit 11.061 ± 554 Muscheln (> 5 mm, Mittelwert \pm SE) pro m^2 die höchsten Abundanzen des Konstanzer Trichters festgestellt. Die nicht weiter differenzierte Größenklasse unter 5 mm erreichte in 2 m realer Wassertiefe sehr hohe Abundanzen von bis zu 300.000 Tieren pro m^2 . Diese massiven Ansammlungen neu angesiedelter Muscheln werden wohl durch die Besonderheiten des Seeausflusses an dieser Stelle hervorgerufen.

In der nächsten Tiefenstufe (-3 m) war *D. polymorpha* über 5 mm gleich häufig wie in MNW -1 m, die Anzahl der Muscheln unter 5 mm war mit 9.760 ± 1.304 Ind./ m^2 geringer ($p < 0,0001$).

Die geringste Individuendichte (> 5 mm) wurde mit 1.365 ± 642 Tieren pro Quadratmeter in 7 m erreicht. Geringe Abundanzen wiesen die juvenilen Dreikantmuscheln mit 155 Ind./ m^2 auf.

In -11 m Tiefe waren 3.995 ± 957 Tiere über 5 mm auf einem Quadratmeter vorhanden, die Postveligerlarven wurden noch seltener als in 7 m Tiefe festgestellt (43 ± 5 Ind./ m^2).

Die Biomasse in -1 m betrug 3.511 ± 706 g/ m^2 FM, die in -11 m Wassertiefe 3.660 ± 1.020 g/ m^2 . In -3 m konnten 2.073 ± 585 g/ m^2 FM ermittelt werden und in -7 m 1.438 ± 400 g/ m^2 .

Eine grobe Abschätzung ergab, dass die sehr hohe Anzahl der Dreikantmuscheln unter 5 mm in -1 m Tiefe (230.832 ± 16.789 Ind./ m^2) etwa einer Frischmasse von 350 g entspricht.

Die Tiefenunterschiede der September-Abundanzen sind für beide Größenklassen hoch signifikant ($p < 0,0001$), wohingegen die Biomasse (nur Muscheln über 5 mm) in allen Tiefen einheitlich war ($p = 0,5483$; Tab. 6).

Bei der folgenden Betrachtung der Altersklassen- und Größenverteilung werden die Gründe hierfür ersichtlich.

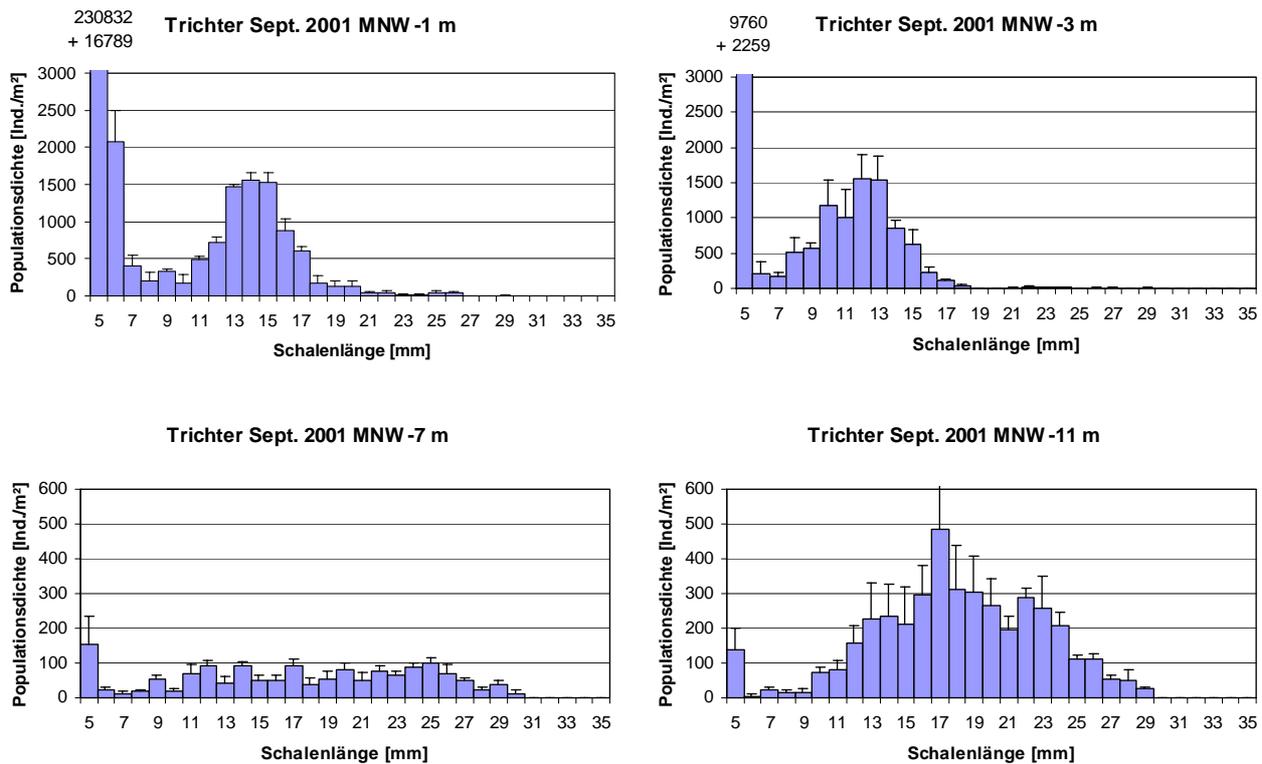


Abb. 27: Populationsdichten [Ind./m² + SE] von *D. polymorpha* nach Größenklassen getrennt für den Konstanzer Trichter, September 2001 in verschiedenen Tiefenstufen, MNW -1 m, -3 m, -7 m, -11 m.

Im Wesentlichen wird die Altersverteilung (für *Dreissena* über 5 mm) der Tiefenstufe MNW -1 m von einjährigen Muscheln geprägt. Der Modalwert dieser Altersklasse (AK 1) liegt bei 14 bis 15 mm (Abb. 27). Das Wachstum in dieser Altersstufe ist individuell verschieden und die Größe variiert zwischen 9 und 20 mm. Die Diesjährigen unter 5 mm (AK 0) bilden zahlenmäßig den Hauptanteil. Die Längen der AK 0 und 1 sind in der MNW -1 m Tiefenstufe weitestgehend getrennt und überschneiden sich minimal im Bereich von 9 mm. Ältere Exemplare (über 20 mm) sind nur sehr vereinzelt zu beobachten. In der MNW -3 m Tiefenstufe ist ein sehr ähnliches Schema vorhanden. Auch hier dominieren die beiden AK 0 und 1. Das Schalenwachstum ist verlangsamt, was aus dem Vergleich der Modalwerte, sowie der Spannweite der Altersklassen und dem Vergleich der Graphen (Abb. 27) ersichtlich wird. Die AK 1 ist zwischen 7 und 18 mm groß und der Modalwert der Verteilung liegt um 12 bis 13 mm. Auch die Trennung der Juvenilen und Einjährigen zwischen 6 bis 7 mm Schalenlänge ist gegenüber 9 mm in der flachs-

ten Tiefenstufe ein Anzeichen für geringeres Schalenwachstum (ca. 2 mm).

In MNW -7 m ergibt sich ein ganz anderes Bild. Eine Zuordnung der verschiedenen Altersklassen ohne Betrachtung conchologischer Merkmale ist nicht möglich. Vielmehr scheinen alle Größenklassen gleichmäßig besetzt zu sein. Auffällig ist ein hoher Anteil an Muscheln der AK 2 und älter (AK 3+). Demgegenüber nehmen die juvenilen Muscheln nur einen geringen Prozentsatz der Gesamtmenge ein.

Auch in -11 m Tiefe ist eine graphische Trennung der einzelnen Jahrgänge nicht möglich. Jedoch sind die jüngsten Tiere kaum vertreten, wohingegen der Anteil der Population der Tiere über 20 mm gegenüber der 7 m Tiefenstufe noch weiter erhöht ist. Die Verteilung der Individuen innerhalb der Größenklassen nähert sich optisch einer abgeflachten Normalverteilungskurve an. Abb. 28 zeigt die Ergebnisse der graphischen Auswertung und conchologischer Altersklassenbestimmungen. Mit der Tiefe steigt der Anteil älterer Muscheln an.

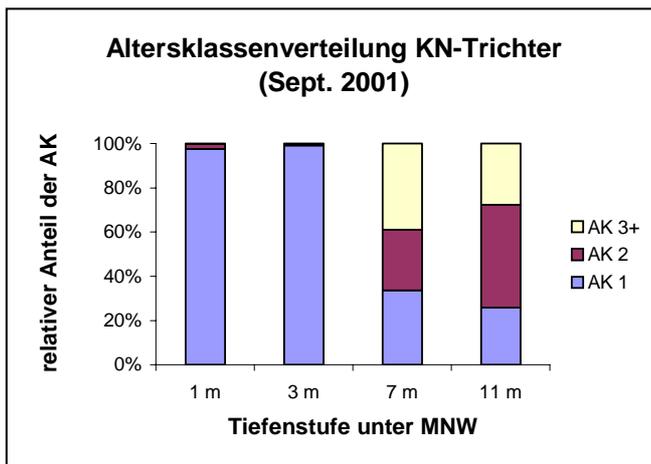


Abb. 28: Verteilung der Altersklassen (AK) für *D. polymorpha* im Konstanzer Trichter (September 2001). Muscheln der AK 0 wurden aufgrund der stark schwankenden Abundanzen nicht berücksichtigt. Der Anteil älterer Muscheln nimmt mit der Tiefe zu.

Bis zur Januar-Beprobung, die noch während der Prädation durch die Wasservögel stattfand, änderte sich die Struktur der *Dreissena*-Population dramatisch (Tab. 6). Die Abundanzen in -1 m Tiefe wurden um über 91% reduziert ($p < 0,0001$). Es verblieben nur 979 ± 119 Muscheln pro Quadratmeter, wobei alle Größenklassen dezimiert worden sind. Restbestände bildeten Muscheln der AK 0, die einjährigen Muscheln waren beinahe komplett abgefressen. Nur im Interstitial zwischen Steinen oder an deren Unterseiten (also an für Enten und Blässhühner unzugänglichen Stellen) waren vereinzelt größere Exemplare zu finden. Die Biomassereduktion war noch stärker, es verblieben nur noch 2,8% ($p < 0,0001$) der im September festgestellten Frischmasse, was verdeutlicht, dass vor allem die größeren Muscheln gefressen wurden. Dies

entspricht einer Abnahme von $3.510 \pm 710 \text{ g/m}^2$ auf $100 \pm 60 \text{ g}$. In der nächsten Tiefe (-3 m) wurden sogar knapp 99% der Individuen über 5 mm ($p < 0,0001$) und über 98% ($p = 0,0003$) der Frischmasse dezimiert. Die Abundanzen juveniler Muscheln im Herbst blieben im Laufe des Winters unverändert ($p = 0,4452$).

Die Beobachtungen der Wasservögel wiesen ihre Maxima vor der Januarbeprobung auf. Nach der Probennahme gingen Anfang Februar die Zahlen der Wasservögel auf etwa 10% der Januarwerte zurück, was aufgrund der bereits fast komplett ausgenutzten Nahrungsressourcen erklärt werden kann. Bis zur Abschlussbeprobung Ende März änderte sich nach Januar in den beiden flachen Tiefenstufen – nach Abzug der Wintergäste – nicht mehr viel (Abb. 29). Im März konnte auf den Steinen bereits eine Wiederbesiedlung durch Muscheln unter 5 mm Schalenlänge festgestellt werden, was sich in höheren Abundanzen gegenüber der Januar-Probennahme äußerte.

Abb. 30 zeigt die gleiche graphische Darstellung für die Frischmasse. Trotz hoher Abundanzen von Muscheln um 6 mm Schalenlänge tragen diese nur einen Bruchteil zur Biomasse bei. Ein Vergleich in -3 m Tiefe zeigt, dass die Frischmasse einer Muschel von 25 mm Schalenlänge etwa die selbe Masse wie 500 Muscheln der Größenklasse bis 6 mm aufweist.

In beiden darunter liegenden Tiefenstufen traten keine signifikanten Veränderungen auf. Weil im Januar nicht die gewünschten Tiefen erreicht wurden, sind die Ergebnisse nicht bei der statistischen Auswertung mitberücksichtigt worden. (siehe Tab. 6)

	Tiefe	Zeit	Effekt	F	df	p	Bonferroni	Tendenz
Dreissena < 5 mm	alle	Sept., März	Tiefe x Zeit	3.722	3	0.0333	*	
	alle	Sept.	Tiefe	51.24	3	< 0.0001	*	
	alle	März	Tiefe	137.18	3	< 0.0002	*	
	1 m	Sept., März	Zeit	190.00	1	0.0002	*	↓
	3 m	Sept., März	Zeit	0.72	1	0.4452		
	7 m	Sept., März	Zeit	2.47	1	0.1914		
	11 m	Sept., März	Zeit	0.74	1	0.437		
Dreissena > 5 mm	alle	alle	Tiefe x Zeit	3.90	6	0.0049	*	
	alle	Sept.	Tiefe	44.75	3	< 0.0001	*	
	alle	Jan.	Tiefe	4.17	3	0.0232	*	
	alle	März	Tiefe	5.77	3	0.0212	*	
	1 m	alle	Zeit	118.49	2	< 0.0001	*	↓
	3 m	alle	Zeit	59.78	2	< 0.0001	*	↓
	7 m	Sept., März ¹	Zeit	3.18	1	0.1492		
	11 m	Sept., März ¹	Zeit	0.19	1	0.6868		
Biomasse	alle	alle	Tiefe x Zeit	10.61	6	< 0.0001	*	
	alle	Sept.	Tiefe	0.77	3	0.5483		
	alle	März	Tiefe	27.21	3	0.0002	*	
	1 m	alle	Zeit	52.79	2	< 0.0001	*	↓
	3 m	alle	Zeit	25.57	2	0.0003	*	↓
	7 m	Sept., März ¹	Zeit	0.45	1	0.5373		
		11 m	Sept., März ¹	Zeit	0.767	1	0.4301	

Tab. 6: ANOVA-Ergebnisse für *D. polymorpha* im Konstanzer Trichter. Getestet wurden Interaktionen zwischen Tiefe x Zeit sowie Tiefen- und Zeiteffekte für Muscheln kleiner und größer 5 mm Schalenlänge und die Biomasse (anhand der Frischmasse-Daten). *: nach sequentieller Bonferroni-Korrektur signifikant; ¹: Jan. nicht berücksichtigt, da nicht die korrekte Stelle beprobt wurde. ↓ : Abnahme im Laufe der Zeit.

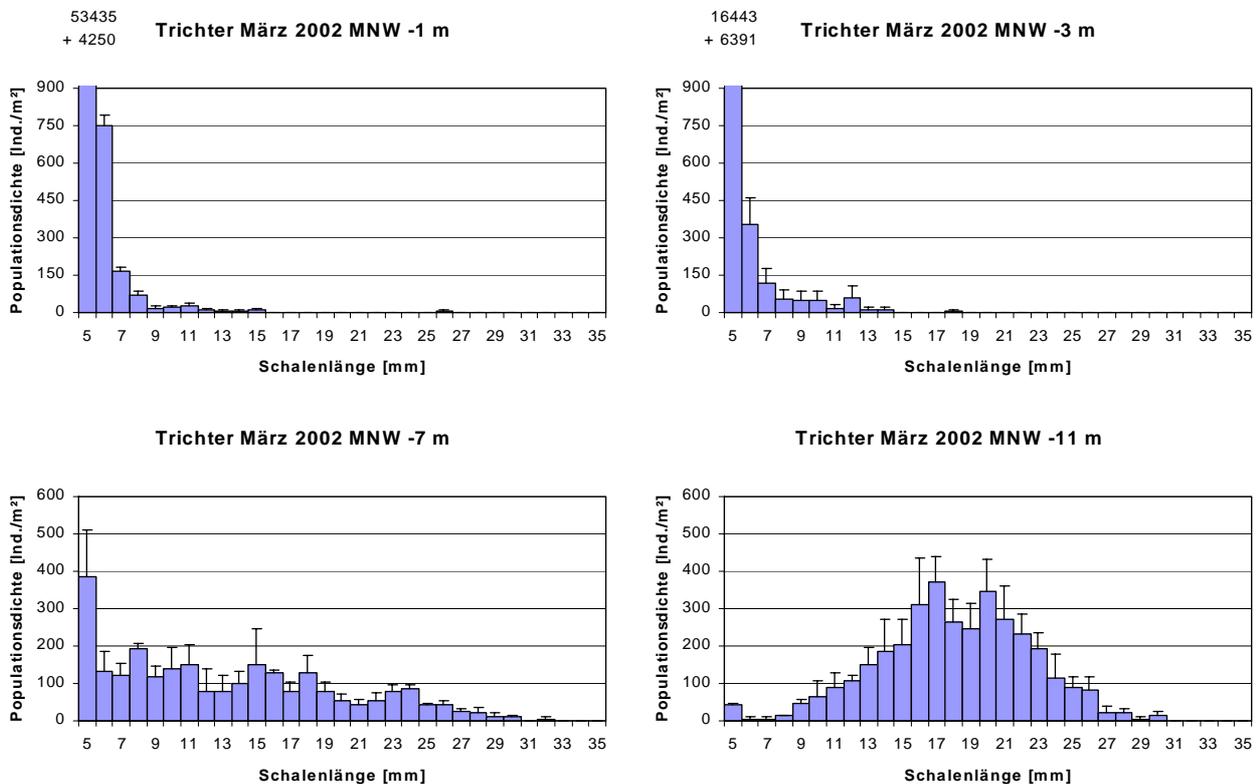


Abb. 29: Populationsdichten [Ind./m² + SE] von *D. polymorpha* nach Größenklassen getrennt für den Konstanzer Trichter, März 2002 in verschiedenen Tiefenstufen, MNW -1 m, -3 m, -7 m, -11 m.

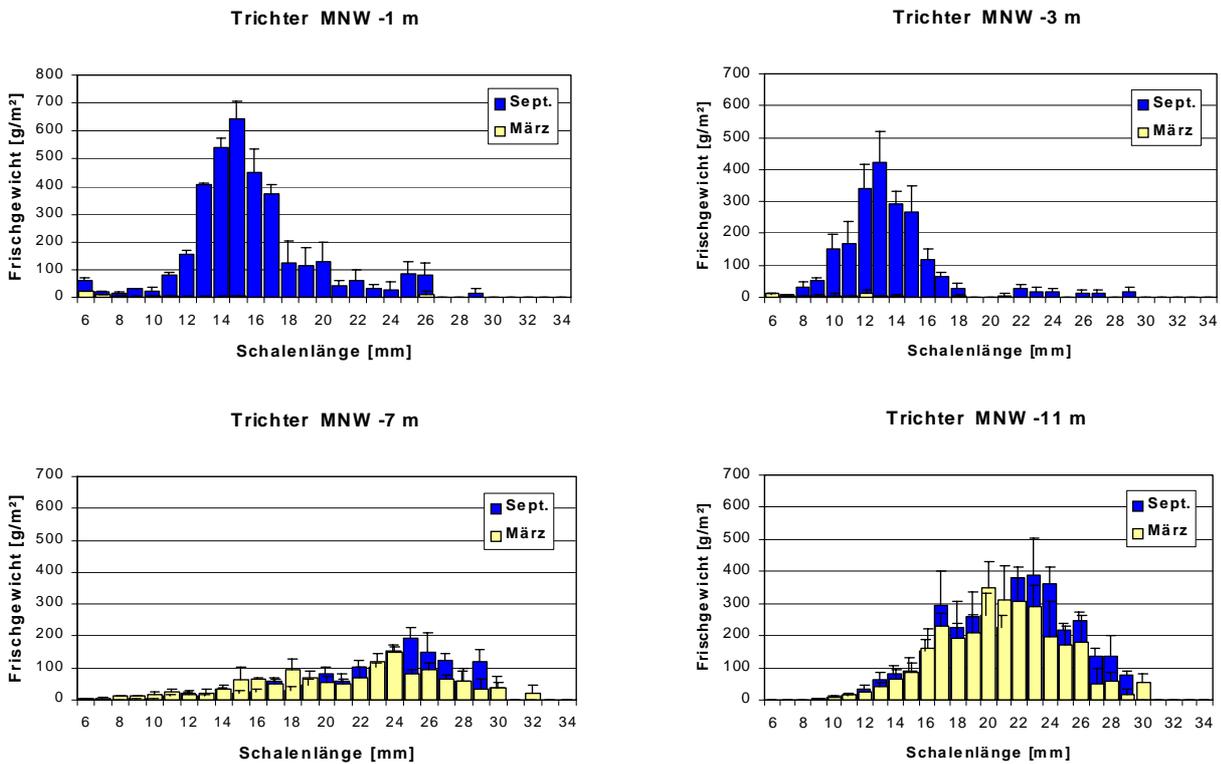


Abb. 30: Frischgewicht [g/m² + SE] von *D. polymorpha* nach Größenklassen getrennt für den Konstanzer Trichter, September 2001 und März 2002 in verschiedenen Tiefenstufen, MNW -1 m, -3 m, -7 m, -11 m.

		-1 m			-3 m			-7 m			-11 m		
		x	SE	%	x	SE	%	x	SE	%	x	SE	%
Abundanz < 5 mm	Sept.	230.832	16.789	100	9.760	1.304	100	155	80	100	139	62	100
	Jan.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	März	53.435	4.250	23	16.443	6.391	168	384	127	248	43	5	31
Abundanz > 5 mm	Sept.	11.061	554	100	8.656	945	100	1.360	642	100	3.995	957	100
	Jan.	979	119	9	115	20	1	(912)	542	(67)	(1059)	286	(27)
	März	1.088	64	10	725	368	8	2.155	516	158	3.456	899	87
FM	Sept.	3.511	706	100	2.073	585	100	1.438	395	100	3.661	1.025	100
	Jan.	97	57	3	39	31	2	1.053	580	73	(1.027)	231	(28)
	März	65	25	2	56	42	3	1.324	443	92	3.018	990	82
TM mit Schale	Sept.	1.473	296	100	870	245	100	603	166	100	1.536	430	100
	Jan.	41	24	3	16	13	2	442	243	73	431	97	28
	März	27	10	2	23	18	3	555	186	92	1.266	415	82
AFTG	Sept.	141	28	100	84	24	100	58	16	100	148	41	100
	Jan.	4	2	3	2	1	2	42	23	73	41	9	28
	März	3	1	2	2	2	3	53	18	92	122	40	82

Tab. 7: Abundanzen [Ind./m²] und Biomassen [g/m²] von *D. polymorpha* für den Konstanzer Trichter. x: Mittelwert, %: Bestandsveränderung [%] bezogen auf den September-Wert. FM: Frischmasse mit Schale, TM: Trockenmasse, AFTG: aschefreies Trockengewicht, (): falsche Probenahmeestelle.

Litoralgarten

Wasservögel

An der Probennahmestelle in KN-Egg wurden tags intensivere Wasservogel-Bestandserfassungen durchgeführt als an den anderen Probestellen. Die Bestände der 3 *Dreissena*-Konsumenten waren jedoch durchgehend sehr gering (Abb. 31). Die Maximalbestände konnten Anfang Januar festgestellt werden. Nach der Monatsmitte gingen vor allem die Reiherentenzahlen (max. 460 am 16.1.) zurück. Die Tafelente spielte eine untergeordnete Rolle, sie trat im Mittwinter nur sporadisch auf.

Beim Blässhuhn lag das Maximum bei 650 Individuen (4.1.), ab Mitte Februar konnte tags nur noch diese Art festgestellt werden.

Die drei im Januar mit dem Infrarot-Gerät durchgeführten Nachtbeobachtungen ergaben einen Durchschnitt von 230 Wasservögeln, die sich in diesem Gebiet aufhielten. Sie waren zu 100% aktiv und tauchten nach Nahrung.

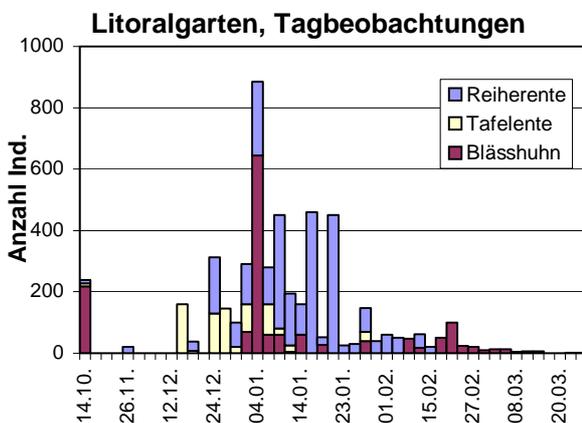


Abb. 31: Bestandsentwicklung der tags anwesenden Reiherenten, Tafelenten und Blässhühner im Litoralgarten bei KN-Egg (Oktober 2001 bis März 2002).

Dreissena

Im Litoralgarten erfolgten im Rahmen einer Routine-Probennahme der Universität Konstanz zusätzliche Probennahmen, so dass hier jeden Monat (mit Ausnahme der Frostperiode Mitte Dezember 2001) Proben entnommen wurden.

In der -1 m Tiefenstufe betrug die September-Abundanz der Muscheln über 5 mm im Mittel 12.608 ± 774 Muscheln pro m^2 , wohingegen nur wenige juvenile Muscheln festgestellt wurden. Diese setzten sich erst nach der ersten Probenahme fest und kamen im November mit über 20.000 Ind./ m^2 vor.

In der nächsten Tiefenstufe (-3 m) war mit nur halb so vielen Dreikantmuscheln (> 5 mm) wie in der vorherigen Tiefenstufe die geringste Individuendichte festzustellen. In -7 und -11 m Tiefe sandige und tonige Böden das Substrat, war dennoch ein extrem hoher Bestand (ohne Juvenile) mit bis zu 30.000 (durchschnittlich etwa 10.000) Individuen pro m^2 in -11 m vorhanden. Jungtierbestände schwankten zwischen den Probennahmezeitpunkten und Tiefen sehr stark (siehe Tab. 9).

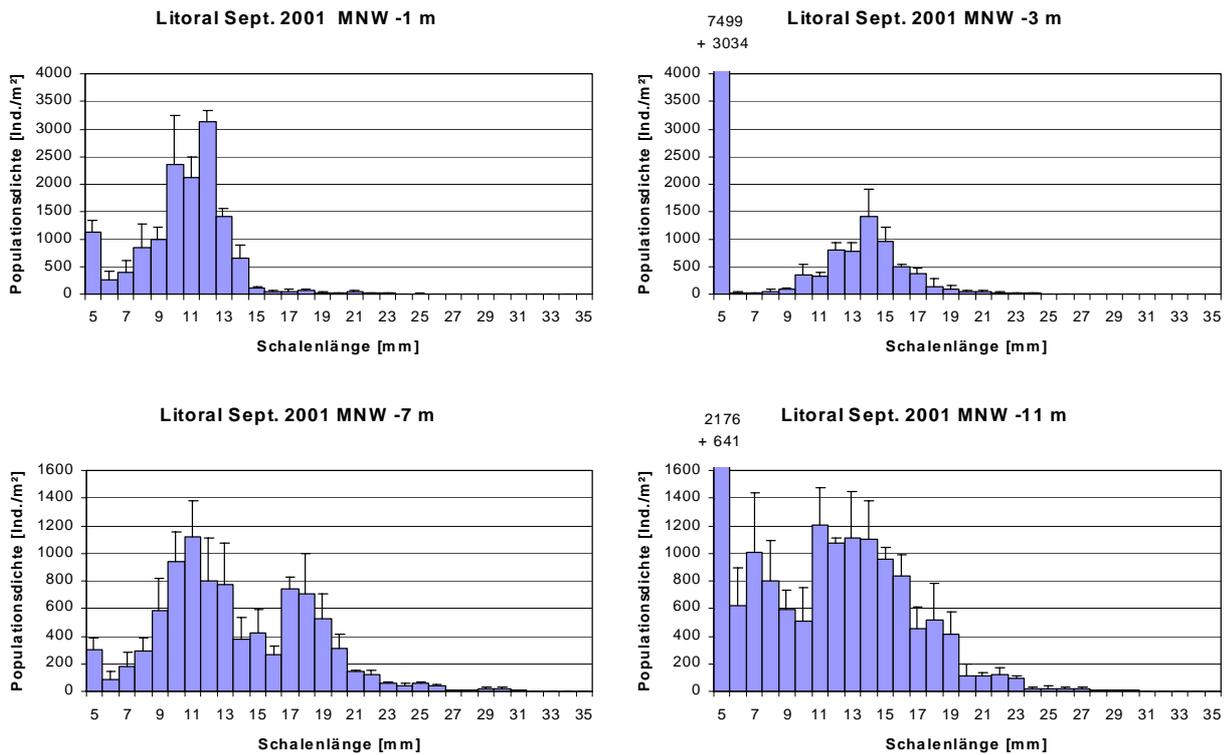


Abb. 32: Populationsdichten [Ind./m² + SE] von *D. polymorpha* nach Größenklassen getrennt für den Litoralgarten bei KN-Egg, September 2001 in verschiedenen Tiefenstufen, MNW -1 m, -3 m, -7 m, -11 m.

Die Biomasse der beiden flachen Tiefen präsentierte sich im September mit etwa 2,4 kg Frischmasse pro m² einheitlich. Die der beiden anderen Tiefenstufen war ebenfalls homogen, mit 3,8 kg Frischmasse erreichten sie aber höhere Gewichte pro Fläche.

Abundanzunterschiede in den unterschiedlichen Tiefen traten im September nur bei den Muscheln unter 5 mm Schalenlänge auf ($p = 0,0013$, Tab. 8).

Vor der Prädation ergibt sich hier in äquivalenten Tiefenstufen ein ähnliches Verteilungsmuster der Wandermuscheln (Abb. 32) wie im Konstanzer Trichter.

Die -1 m Tiefenstufe ist hier allerdings von der AK 1 dominiert, die hier 6 bis maximal 18 mm erreicht. Der Modalwert liegt bei 12 mm. Diese Werte sind niedriger als in der gleichen Tiefenstufe im KN-Trichter und eher mit denen aus 3 m Tiefe des Konstanzer Trichters zu vergleichen.

Dagegen tritt die Dichte der frisch angesiedelten Muscheln (< 5 mm) weit hinter die des Konstanzer Trichters zurück, was die Ausnah-

mestellung des flachen Seeausflussbiotops bestätigt. Die AK 2+ fehlen weitestgehend.

Abgesehen von geringeren Populationsdichten in MNW -3 m, bedingt durch weniger optimale Substratverfügbarkeit, gleicht die Altersverteilung der in den flachsten Litoralbereichen. Die beiden dominanten Altersklassen sind komplett getrennt, der Modalwert im Vergleich mit der -1 m Tiefe allerdings leicht erhöht.

Obwohl in -7 m Tiefe sandiges und toniges Substrat vorherrscht, waren reichlich Dreikantmuscheln anwesend. Hier bilden die Bestände sogenannte Drusen, in denen eine leere Molluskenschale oder ein großes Exemplar der Dreikantmuschel das Zentrum bildet, um das sich die restlichen Individuen gruppieren. Diese Besiedlungsform ist von Steinen oder ähnlichen anorganischen Hartsubstraten unabhängig. Es sind drei bis vier Altersklassen vorhanden und als solche erkennbar (siehe Abb. 33). Dominierend ist die AK 1 mit einem Modalwert von 11 mm. Obwohl der Übergang zur ebenfalls gut vertretenen AK 2 (Modalwert zwischen 17 und 18 mm) fließend ist, kann die Verteilung zugeordnet werden. Längen um 25 mm sind

dreijährigen Muscheln zugehörig. Warum die Altersklassen im Gegensatz zum KN-Trichter hier nicht ineinander verschmelzen ist unklar. Die größte Tiefe lässt eine Unterscheidung der Altersklassen, deren Übergänge fließend sind, nur anhand von Schalenmerkmalen zu. Tiere, die anhand der Jahresringe auf etwa 5 Jahre taxiert wurden, erreichen hier nur Längen um 25 bis 30 mm. Selbst 5 mm-Muscheln waren teilweise einjährig. Die Schalen aller AKs (mit Ausnahme der AK 0) weisen weißliche Stellen auf, an denen sich das Periostrakum von der Schale ablöst. Diese Korrosionsspuren konnten nur im Litoralgarten nachgewiesen werden. Die Muscheln in MNW -11 m sind unabhängig von Hartsubstraten und liegen hier lose auf dem Untergrund, selbst Drusenbildung existiert nicht.

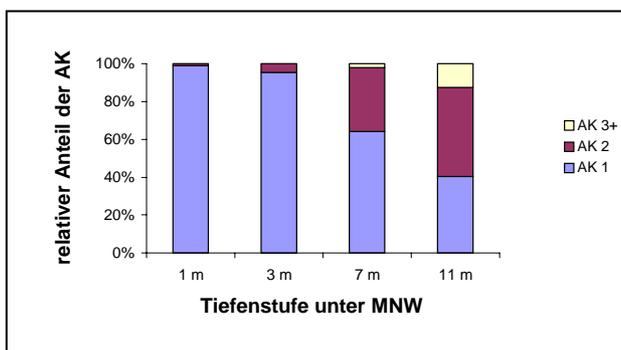


Abb. 33: Verteilung der Altersklassen (AK) für den Litoralgarten bei KN-Egg im September 2001. Die Postveligerlarven (AK 0) wurden nicht mit berücksichtigt. Der Anteil älterer Muscheln nimmt mit der Tiefe zu.

Obwohl an dieser Stelle selten mehr als 300 Vögel (vornehmlich Blässhühner und Reiherenten) auftraten, zeigte die flachste Tiefenstufe im Laufe der Zeit einen sukzessiven Rückgang der *Dreissena*-Bestände. Bereits im Januar waren über 95% der Muscheln gefressen ($p < 0,0001$). Mit zunehmender Verknappung der Ressource in dieser Tiefe wichen die Vögel in die nächste Tiefe (-3 m) aus. Von November bis Januar wurde die Dreikantmuschelpopulation hier signifikant auf 23% dezimiert. Im Februar waren hier fast keine *Dreissena* vorhanden. Bei der März-Probennahme, bei der Komplikationen auftraten, konnten wieder über 20% festgestellt werden. Mit dem Rückgang der Muscheln in -3 m Tiefe wurde auch die -7 m Tiefe genutzt: Noch von der Februar- bis zur März-Probennahme konnte ein Rückgang von *D. polymorpha* dokumentiert werden. Der Bestand > 5 mm wurde von 35% auf 6% (Werte nehmen Bezug auf die September-Abundanzen) vermindert ($p = 0,001$, siehe Tab. 8). Die -11 m Tiefenstufe wurde nicht genutzt ($p = 0,465$).

	Tiefe	Zeit	Effekt	F	df	p	Bonferroni	Tendenz
<i>Dreissena</i> < 5 mm	alle	alle	Tiefe x Zeit	5,71	12	< 0,0001	*	
	alle	Sept.	Tiefe	14,47	3	0,0013	*	
	alle	Nov.	Tiefe	22,58	3	0,0003	*	
	alle	Jan.	Tiefe	2,70	3	0,116		
	alle	Feb.	Tiefe	4,77	3	0,0407	*	
	alle	März	Tiefe	1,54	3	0,2772		
	1 m	alle	Zeit	9,30	4	0,0021	*	↕
	3 m	alle	Zeit	7,57	4	0,0045	*	↓
	7 m	alle	Zeit	7,71	4	0,0040	*	↓
	11 m	alle	Zeit	4,69	4	0,0254		
<i>Dreissena</i> > 5 mm	alle	alle	Tiefe x Zeit	5,92	12	0,0001	*	
	alle	Sept.	Tiefe	3,57	3	0,0664		
	alle	Nov.	Tiefe	8,51	3	0,0072	*	
	alle	Jan.	Tiefe	15,44	3	0,0011	*	
	alle	Feb.	Tiefe	13,46	3	0,0027	*	
	alle	März	Tiefe	17,75	3	0,0007	*	
	1 m	alle	Zeit	62,01	4	< 0,0001	*	↓
	3 m	alle	Zeit	6,74	4	0,0067	*	↓
	7 m	alle	Zeit	11,31	4	0,0010	*	↓
	11 m	alle	Zeit	3,16	4	0,0698		
Biomasse	alle	alle	Tiefe x Zeit	4,99	12	< 0,0001	*	
	alle	Sept.	Tiefe	1,59	3	0,2665		
	alle	Nov.	Tiefe	0,68	3	0,5893		
	alle	Jan.	Tiefe	3,01	3	0,0943		
	alle	Feb.	Tiefe	9,31	3	0,0077	*	
	alle	März	Tiefe	14,12	3	0,0015	*	
	1 m	alle	Zeit	11,65	4	0,0009	*	↓
	3 m	alle	Zeit	9,02	4	0,0024	*	↓
	7 m	alle	Zeit	8,90	4	0,0025	*	↓
	11 m	alle	Zeit	3,40	4	0,0589		

Tab. 8: ANOVA-Ergebnisse für den Litoralgarten bei KN-Egg. Getestet wurden Interaktionen zwischen Tiefe x Zeit sowie Tiefen- und Zeiteffekte für Muscheln kleiner und größer 5 mm Schalenlänge und die Biomasse (anhand der Frischmasse-Daten). *: nach sequentieller Bonferroni-Korrektur signifikant; ↓: Abnahme im Laufe der Zeit. ↕: Zu-, dann Abnahme im Laufe der Zeit.

Die geringen Vogelbestände reichten aus, um die Muschelpopulationen bis in die -7 m Tiefenstufe signifikant zu dezimieren (Tab. 8). Demzufolge kann auch ein kleiner Trupp von überwinternden Wasservögeln sein Nahrungsrevier im Laufe der Zeit bis zum Äußersten nutzen. Der

Litoralgarten war die einzige Stelle, an der eine kontinuierliche (lineare) Abnahme der Muscheln innerhalb einer Tiefe und von einer Tiefe zur nächsten festgestellt werden konnte, was wohl am intensiveren Beprobungsprogramm liegt (Tab. 9).

		-1 m			-3 m			-7 m			-11 m		
		x	SE	%	x	SE	%	x	SE	%	x	SE	%
Abundanz < 5 mm	Sept.	1.131	351	100	7.499	3.034	100	299	145	100	2.176	641	100
	Nov.	20.789	5.579	1.838	1.835	353	24	2.240	559	749	10.064	854	463
	Jan.	7.888	2.911	697	7.755	2.058	103	3.099	908	1.036	10.144	3.189	466
	Feb.	4.261	1.428	377	1.301	605	17	2.709	589	906	16.192	2.480	744
	März	4.240	1.722	375	(1.835	190	24)	2.224	1.214	744	4.139	995	190
Abundanz > 5 mm	Sept.	12.608	744	100	6.123	1.163	100	8.629	1.667	100	11.744	1.964	100
	Nov.	4.453	1.070	35	6.747	989	110	16.608	3.659	192	17.296	3.770	147
	Jan.	7.755	1.573	62	1.403	674	23	4.691	759	54	29.931	6.715	255
	Feb.	309	110	2	315	251	5	3.008	1.205	35	25.931	14.148	221
	März	384	51	3	(1.339	731	22)	1.637	509	19	11.381	2.005	97
FM	Sept.	2.492	615	100	2.333	788	100	3.803	1.165	100	3.963	1.211	100
	Nov.	1.445	566	58	3.481	1.260	149	7.060	1.952	186	4.406	1.470	111
	Jan.	165	101	7	473	295	20	2.876	1.172	76	6.820	1.969	172
	Feb.	86	71	3	88	74	4	1.756	844	46	6.509	2.082	164
	März	70	53	3	(695	496	30)	790	336	21	2.497	721	63
TM mit Schale	Sept.	1.045	258	100	979	330	100	1.595	489	100	1.662	508	100
	Nov.	606	237	58	1.460	529	149	2.962	819	186	1.848	617	111
	Jan.	69	43	7	199	124	20	1.206	492	76	2.861	826	172
	Feb.	36	30	3	37	31	4	737	354	46	2.731	873	164
	März	29	22	3	(291	208	30)	331	141	21	1.047	302	63
AFTG	Sept.	100	25	100	94	32	100	153	47	100	160	49	100
	Nov.	58	23	58	140	51	149	285	79	186	178	59	111
	Jan.	7	4	7	19	12	20	116	47	76	275	79	172
	Feb.	3	3	3	4	3	4	71	34	46	262	84	164
	März	3	2	3	(28	20	30)	32	14	21	101	29	63

Tab. 9: Abundanzen [Ind./m²] und Biomassen [g/m²] von *D. polymorpha* für den Litoralgarten (KN-Egg). x: Mittelwert, %: Bestandsveränderung [%] bezogen auf den September-Wert. Im Rahmen des Routine-Beprobungsprogrammes der Univ. Konstanz fanden zusätzliche Probenahmen statt. (): Probenahme fehlerhaft, FM: Frischmasse, TM: Trockenmasse, AFTG: aschefreies Trockengewicht.

Hagnau

Wasservögel

Die Probenahmestelle Hagnau wurde als Referenzfläche ausgewählt, da sie nach vorheriger Einschätzung wenig von Wasservögeln frequentiert wird. Doch diese Hypothese wurde keinesfalls bestätigt. Maximal konnten vor Hagnau tagsüber 4.368 Vögel gezählt werden (Abb. 34), während der Nacht waren max. 2.000 Vögel (Infrarotmessungen) anwesend. Tafel- und Reiherenten waren im Mittwinter am zahlreichsten. Das Blässhuhn mit einem Maximalbestand von 1.480 Individuen im Dezember 2001 war wohl auch nachts die häufigste Vogelart. Die untersuchten Vogelarten waren im Oktober sehr spärlich vorhanden. Vor dem Maximalbestand (tags

von 4.368 Vögeln am 6.1.2002 waren um die 1.500 Tauchenten und Blässhühner anwesend (Abb. 34). Nachts wurden max. 2.000 Vögel (3 Infrarotmessungen) erfasst, die intensiv Nahrung suchten. Bei einer Nachtzählung im Februar war jedoch kein einziger Vogel anwesend.

Vor November fehlten Reiherenten bei Hagnau, auch am 9.12. waren keine anwesend. Nennenswerte Bestände konnten von Ende Dezember bis Anfang Februar ermittelt werden (max. 2.050 Ind. am 6.1.), danach verließen sie das Gebiet bis März.

Auch die Tafelente erschien im November an der Zählstelle Hagnau. Bis Ende Dezember stieg der Bestand auf etwa 600 Vögel an. Nach einem Maximum am 6.1. mit 2.150 Ind. konnten Ende Januar nochmals 850 Vögel beobachtet werden,

bevor ab Februar max. 30 Exemplare anwesend waren.

Das Blässshuhn zeigt in Hagnau eine andere Phänologie als die Tauchenten. Nach sehr geringen Anzahlen im Oktober stieg der Bestand auf ein erstes Maximum am 25.11. (1.340 Ind.) an. Bis zum 6.1. reduzierte sich die Anzahl der Rallen auf 2 Individuen. Am 20.1. erschienen 1.480 Ind. (Maximum). Danach verschwand dieser Trupp nach und nach wieder.

Hagnau, Tagbeobachtungen

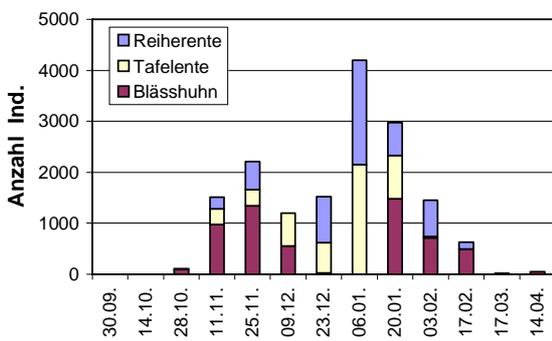


Abb. 34: Bestandsentwicklung tags anwesender Reiherenten, Tafelenten und Blässshühner bei Hagnau (September 2001 bis April 2002).

Dreissena

Weil ein dichter *Characeen*-Rasen die Probenahme in 3 m Tiefe verhinderte, sind im September nur drei Tiefen beprobt worden. Der von Steinen geprägte Flachwasserbereich wies mit nur 3.707 ± 624 Ind./m² (über 5 mm) die geringste Abundanz aller Probennahmestellen der Tiefenstufe MNW -1 m auf. Im Gegensatz dazu stehen mehr als 13.000 Juvenile. Auf sandigem Substrat bildete der Bestand in MNW -7 m einen flächendeckenden Teppich lose aufliegender Muscheln (>5 mm), die sehr hohe Abundanzen erreichten (bis zu 25.000 Ind./m²). Die Dichten der Postveliger sind mit denen des Flachwasserbereichs vergleichbar.

Die Population, die ebenfalls lose auf dem sandig-schluffigen Sediment in MNW -11 m lag, erreichte Dichten um 12.000 Ind./m², wohingegen unter 1.000 Jungtiere auf einem Quadratmeter vorhanden waren (Tab. 11).

Die Biomasse nahm mit der Tiefe stark zu und reichte von 0,7 kg Frischmasse in 1 m Tiefe bis zu 4 kg FM/m² in MNW -11 m.

Tiefenunterschiede existieren für Abundanzen beider Größenklassen und die Biomasse (Tab. 10).

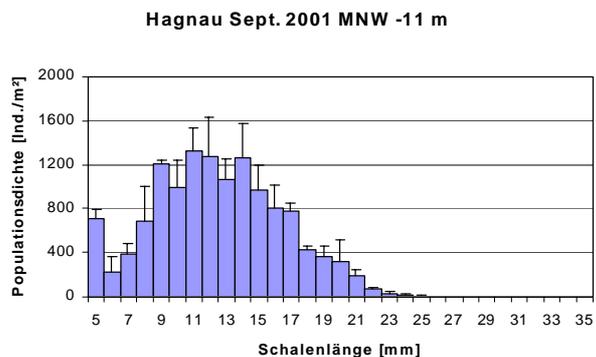
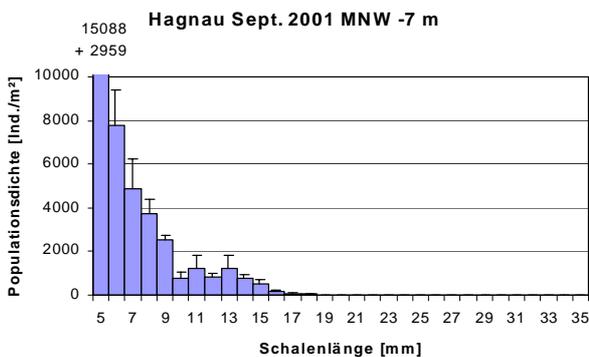
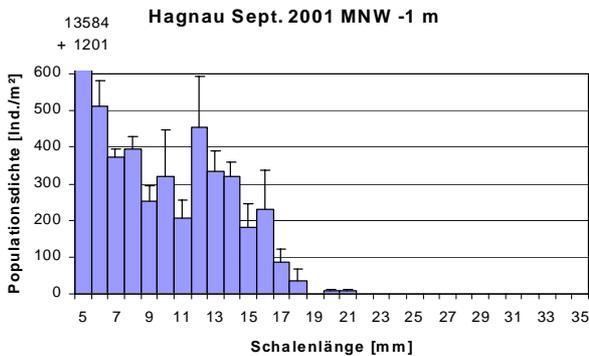


Abb. 35: Populationsdichten von *D. polymorpha* nach Größenklassen getrennt [Ind./m² + SE] für Hagnau, September 2001 in verschiedenen Tiefenstufen, MNW -1 m, -7 m, -11 m.

Die Längen der AK 1 (maximal 18 mm groß) in -1 m Tiefe verschmelzen weitgehend mit denen diesjähriger Muscheln. Ältere Exemplare bilden die absolute Ausnahme.

Ein identisches Bild der Altersverteilung ergibt sich in -7 m Tiefe. Hier fehlen Exemplare, die älter als ein Jahr sind sogar vollständig.

Die Verteilung in -11 m Tiefe ist von der an allen anderen Stellen verschieden, da hier fast ausschließlich Muscheln der AK 0 und 1 vorhanden sind. Nur ein geringer Anteil der Population, die ebenfalls lose auf dem sandig-schluffigen Sediment liegt, ist älter als ein Jahr (Abb. 35).

Die „Referenzstelle mit geringem Prädationsdruck der Wasservögel auf die *Dreissena*-Population“ hielt im Mittwinter eine große Überraschung parat. Außer an einer wenig repräsentativen Probennahmestelle in 7 m Tiefe (eine Schwelle, an deren Ränder sich Detritus, *Characeen*-Fragmente und *Dreissena* ablagerten) konnten in allen Tiefen fast keine Dreikantmuscheln mehr gefunden werden. Überall waren mindestens 92% der Muscheln gefressen wor-

den (Tab. 11). Im März verblieben in -7 m noch etwa 75 Ind./m² (0,3%, $p < 0,0001$).

Wann der Abfraß stattfand und wie viele Wasservögel beteiligt waren, lässt sich mit unseren Daten nicht klären.

Hagnau ist die einzige Stelle, bei der auch in 11 m Tiefe ein signifikanter „top-down-Effekt“ der Tauchenten festgestellt wurde. Tagsüber sind hier allerdings in der Regel nur wenige Enten zu beobachten (Ergebnisse der Internationalen Wasservogelzählung).

Da schon im September festgestellt wurde, dass mehrjährige Muscheln nur ausnahmsweise vorhanden waren, muss diese Stelle mindestens auch im Winter 2000/01 (wahrscheinlich aber jedes Jahr) komplett abgeweidet worden sein. Trotz dieser wohl allwinterlichen „Ausbeutung“ wies *Dreissena* hier mit die höchsten Abundanz auf.

Da schon Ende Januar diese leicht zugänglichen Nahrungsvorräte von den Wintergästen gefressen waren, konnten danach nur noch wenige Wasservögel nachgewiesen werden.

	Tiefe	Zeit	Effekt	F	df	p	Bonferroni	Tendenz
<i>Dreissena</i> < 5 mm	alle	Sept., März	Tiefe x Zeit	33.20	2	0.0001	*	
	alle	Sept.	Tiefe	152.46	2	< 0.0001	*	
	alle	März	Tiefe	27.05	2	0.0010	*	
	1 m	Sept., März	Zeit	66.35	1	0.0012	*	↓
	7 m	Sept., März	Zeit	58.15	1	0.0016	*	↓
	11 m	Sept., März	Zeit	8.00	1	0.0474	*	↓
<i>Dreissena</i> > 5 mm	alle	alle	Tiefe x Zeit	15.52	4	< 0.0001	*	
	alle	Sept.	Tiefe	25.97	2	0.0011	*	
	alle	Jan.	Tiefe	2.63	1	0.01433	*	
	alle	März	Tiefe	5.38	2	0.0459	*	
	1 m	alle	Zeit	48.79	2	< 0.0001	*	↓
	7 m	Sept., März	Zeit	85.30	1	0.0008	*	↓
Biomasse	alle	alle	Tiefe x Zeit	14.47	4	< 0.0001	*	
	alle	Sept.	Tiefe	16.02	2	0.0039	*	
	1: 11	Jan.	Tiefe	12.40	1	0.0078	*	
	alle	März	Tiefe	9.25	2	0.1467		
	1 m	alle	Zeit	27.18	2	0.0003	*	↓
	7 m	Sept., März	Zeit	78.63	1	0.0089	*	↓
	11 m	alle	Zeit	15.00	2	0.0020	*	↓

Tab. 10: ANOVA-Ergebnisse Hagnau. Getestet wurden Interaktionen zwischen Tiefe x Zeit sowie Tiefen- und Zeiteffekte für Muscheln kleiner und größer 5 mm Schalenlänge und die Biomasse (anhand der Frischmasse-Daten). *: nach sequentieller Bonferroni-Korrektur signifikant; ↓: Abnahme im Laufe der Zeit.

		-1 m			-3 m			-7 m			-11 m		
		x	SE	%	x	SE	%	x	SE	%	x	SE	%
Abundanz < 5 mm	Sept.	13.584	1.201	100	-	-	-	15.088	2.959	100	709	86	100
	Jan.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	März	5.184	415	38	-	-	-	139	77	1	347	91	49
Abundanz > 5 mm	Sept.	3.707	624	100	-	-	-	24.746	5.116	100	12.400	1.870	100
	Jan.	324	44	9	-	-	-	(10.064)	1.510	41)	1.082	365	9
	März	229	62	6	-	-	-	75	32	0	1.104	715	9
FM	Sept.	744	233	100	-	-	-	2.461	742	100	4.168	1.040	100
	Jan.	42	19	6	-	-	-	(1.027)	278)	42)	250	115	6
	März	22	14	2	-	-	-	7	4	0	280	186	7
TM mit Schale	Sept.	312	98	100	-	-	-	1.032	311,269	100	1.748	436,28	100
	Jan.	18	8	6	-	-	-	(431	117	42)	105	48	6
	März	9	6	3	-	-	-	3	2	0	117	78	7
AFTG	Sept.	30	9	100	-	-	-	99	30	100	168	42	100
	Jan.	2	1	6	-	-	-	(41	11	42)	10	5	6
	März	1	1	3	-	-	-	0	0	0	11	7	7

Tab. 11: Abundanzen [Ind./m²] und Biomassen [g/m²] von *D. polymorpha* für Hagnau. x: Mittelwert, %: Bestandsveränderung [%] bezogen auf den September-Wert, (): Proben nicht repräsentativ . -: nicht beprobt. FM: Frischmasse, TM: Trockenmasse, AFTG: aschefreie Trockengewicht.

Seerhein

Wasservögel

Die drei Arten Reiher-, Tafelente und Blässhuhn zeigten fast identische Verteilungsmuster im Laufe der Zeit (Abb. 36). Nach anfänglicher kontinuierlicher Zunahme bis Dezember folgte eine deutliche Abnahme der Wasservogelansammlungen auf dem Seerhein und im Abschnitt „Schwanenhals“ ab Anfang Februar.

Im Maximum waren im Dezember und Januar ca. 9.000 Wasservögel auf dieser Strecke anwesend.

Tagsüber hielten sich maximal 4.975 Reiherenten (23.12.), 3.500 Tafelenten (6.1.) und 5.380 Blässhühner (6.1.) auf dem Seerhein auf.

Der Rückgang der Vogelbestände im Laufe des Winters war vor allem beim Blässhuhn sehr ausgeprägt. Ein Bestand von über 4.000 Individuen im Januar 2002 verringerte sich bis Februar auf weniger als 1.000 Vögel. Ähnliche Bestandsveränderungen gelten aber auch für die anderen Muschelfresser, Tafelente und Reiherente (Abb. 36). Sehr auffallend ist bei den 3 Wasservogelarten ein Bestandstief am 3.2.02 und ein danach erfolgender leichter Anstieg der Population.

Eine sehr ähnliche Phänologie ergab sich bei den Nachtzählungen (mit Restlichtverstärker, Abb. 37). Die Maxima lagen bei ca. 2.500 Vögeln im Dezember und Januar. In ufernahen Bereichen überwogen Blässhühner und Tafelenten, während besonders männliche Reiherenten in den tieferen Bereichen tauchten.

Nur bei den Nachtzählungen konnte Nahrungssuche festgestellt werden. Tagsüber anwesende Vögel waren vornehmlich inaktiv und ruhten.

Seerhein, Tagbeobachtungen

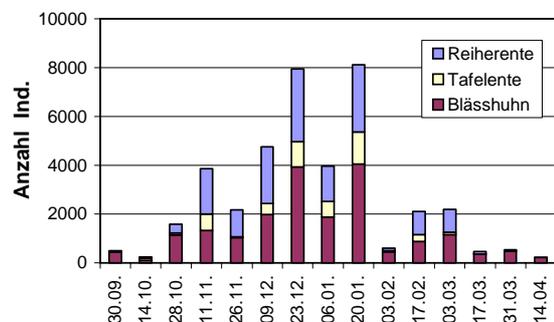


Abb. 36: Bestandentwicklung tags anwesender Reiherenten, Tafelenten und Blässhühner auf dem Seerhein (September 2001 bis April 2002).

Seerhein, Nachtbeobachtungen

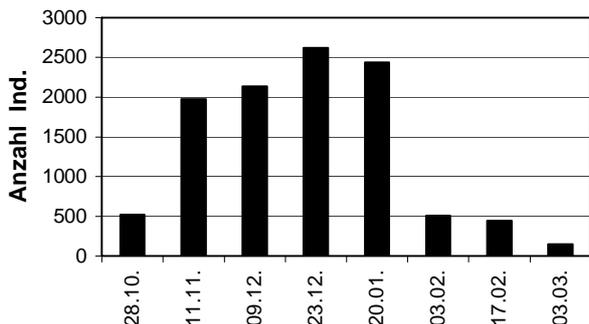


Abb. 37: Bestandsentwicklung nachts anwesender Wasservogel auf dem Seerhein (Oktober 2001 bis März 2002).

Dreissena

Die flachen Tiefenstufen wurden nicht beprobt, da hier keine Dreikantmuscheln aufwuchsen (*Potamogeton perfoliatus* war im September Aspekt bildend). Somit wurden nur die beiden Tiefen -7 m und -11 m untersucht.

Die Abundanz der Postveliger und der älteren Muscheln innerhalb einer Tiefenstufe war ähnlich. Der Besiedlungsunterschied beider zwischen -7 m und -11 m Tiefe (mit etwa 20.000 Ind./m²) ist nach Bonferroni-Korrektur nicht mehr signifikant (für < 5 mm: $p = 0,0725$ und für > 5 mm: $p = 0,0336$).

Die Frischmasse war in -11 m Tiefe etwa zehnfach höher als in 7 m und erreichte im Mittel 10,9 kg/m². Dieser Unterschied ist signifikant ($p = 0,0073$).

Im Vergleich zu anderen Probennahmestellen (mit Ausnahme des Litoralgartens in -7 m Tiefe) war hier eine Trennung der Jahrgangsklassen aufgrund der Histogramme (Abb. 38) in -7 m und sogar in der größten Tiefe möglich. Die Fließ-

wasserstrecke zwischen Ober- und Untersee nimmt eine Sonderstellung ein, wie auch schon CLEVEN & FRENZEL (1993) betonten. Die Individuen wachsen im Seerhein in -7 und -11 m Tiefen ähnlich schnell, wie Tiere in den Flachwasserbereichen (-1 und -3 m) des Konstanzer Trichters, was bei den anderen Probennahmestellen nicht der Fall ist. So werden die einjährigen Muscheln in -11 m Tiefe maximal 18 mm groß.

Im Vergleich zur -7 m Tiefe, in der sandiges Substrat vorherrscht, fällt auf, dass in -11 m Tiefe (Schnegglisande und Steine) mindestens eine weitere AK vorhanden ist.

Während der Prädation im Januar waren in der -7 m Tiefenstufe schon knapp 90% ($p = 0,003$; Tab. 12) der Dreikantmuscheln abgefressen worden. Auch hier änderte sich bis Ende März nur noch wenig (Tab. 13). In -11 m Tiefe konnten zwar nach dem Abzug der nordischen Gäste Fraßspuren – abgerissene Byssusfäden auf den Steinen – entdeckt werden, die Abnahme ist jedoch nicht signifikant ($p = 0,387$).

Da sich die Wasservogelmengen, die hier nachts auftraten, meist oberhalb der gewählten Untersuchungsstelle aufhielten, scheint diese Stelle im Seerhein nicht optimal gewählt. Im beprobten Bereich ist das Substrat von MNW -1 bis -7 m sandig und daher für die Besiedlung von *D. polymorpha* weniger geeignet als die steinigere Bereiche direkt in Höhe des Restaurants Bleiche.

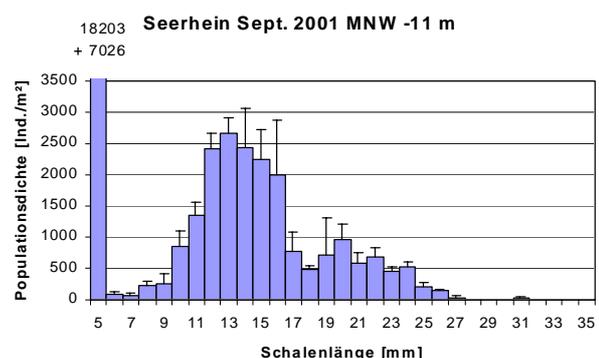
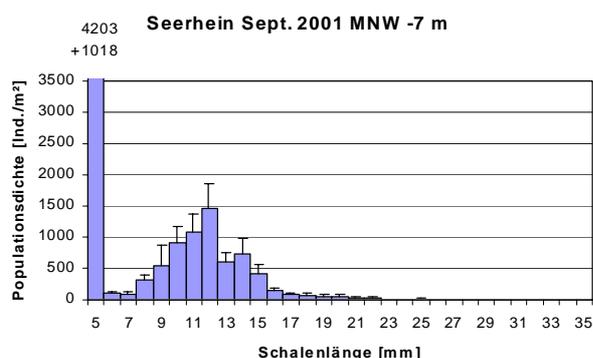


Abb. 38: Populationsdichten [Ind./m² + SE] von *D. polymorpha* nach Größenklassen getrennt für den Seerhein, September 2001 in den Tiefenstufen MNW -7 m und -11 m.

	Tiefe	Zeit	Effekt	F	df	p	Bonferroni	Tendenz
Dreissena < 5 mm	alle	Sept., März	Tiefe x Zeit	3,75	1	0,0888		
	alle	Sept.	Tiefe	5,87	1	0,0725		
	alle	März	Tiefe	36,40	1	0,0038	*	
	7 m	Sept., März	Zeit	11,92	1	0,0260	*	↓
	11 m	Sept., März	Zeit	0,21	1	0,6705		
Dreissena > 5 mm	alle	alle	Tiefe x Zeit	13,14	2	0,0004	*	
	alle	Sept.	Tiefe	10,10	1	0,0336		
	alle	Jan.	Tiefe	128,92	1	< 0,0001	*	
	alle	März	Tiefe	164,91	1	0,0002	*	
	7 m	alle	Zeit	16,44	2	0,0015	*	↓
	11 m	alle	Zeit	3,37	2	0,0898		
Biomasse	alle	alle	Tiefe x Zeit	7,77	2	0,0044	*	
	alle	Sept.	Tiefe	25,40	1	0,0073	*	
	alle	Jan.	Tiefe	84,22	1	< 0,0001	*	
	alle	März	Tiefe	119,62	1	0,0004	*	
	7 m	alle	Zeit	9,41	2	0,0079	*	↓
	11 m	alle	Zeit	1,42	2	0,2972		

Tab. 12: ANOVA-Ergebnisse Seerhein. Getestet wurden Interaktionen zwischen Tiefe x Zeit sowie Tiefen- und Zeiteffekte für Muscheln kleiner und größer 5 mm Schalenlänge und die Biomasse (anhand der Frischmasse-Daten). *: nach sequentieller Bonferroni-Korrektur signifikant; ↓: Abnahme im Laufe der Zeit.

		-1 m			-3 m			-7 m			-11 m		
		x	SE	%	x	SE	%	x	SE	%	x	SE	%
Abundanz < 5 mm	Sept.	-	-	-	-	-	-	4.203	1.018	100	18.203	7.025	100
	Jan.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	März	-	-	-	-	-	-	864	292	21	12.459	2.954	68
Abundanz > 5 mm	Sept.	-	-	-	-	-	-	6.731	1.977	100	20.149	3.246	100
	Jan.	-	-	-	-	-	-	867	245	13	19.424	1.021	96
	März	-	-	-	-	-	-	624	139	9	14.299	1.058	71
FM	Sept.	-	-	-	-	-	-	1.666	585	100	10.867	3.039	100
	Jan.	-	-	-	-	-	-	235	123	14	10.619	2.379	98
	März	-	-	-	-	-	-	115	52	7	8.057	1.957	74
TM mit Schale	Sept.	-	-	-	-	-	-	699	245	100	4559	1275	100
	Jan.	-	-	-	-	-	-	99	52	98	4455	998	98
	März	-	-	-	-	-	-	48	22	74	3380	821	74
AFTG	Sept.	-	-	-	-	-	-	67	24	100	438	122	100
	Jan.	-	-	-	-	-	-	9	5	98	428	96	98
	März	-	-	-	-	-	-	5	2	74	325	79	74

Tab. 13: Abundanzen [Ind./m²] und Biomassen [g/m²] von *D. polymorpha* für den Seerhein. x: Mittelwert, %: Bestandsveränderung [%] bezogen auf den September-Wert, -: nicht beprobt. FM: Frischmasse, TM: Trockenmasse, AFTG: aschefreies Trockengewicht.

Reichenau

Wasservögel

Die Bestandszahlen der Wasservögel vor der Westspitze der Insel Reichenau waren ähnlich gering wie in Konstanz-Egg. Die Reiherente war

tags an keinem der Zähltermine anwesend. Im Maximum wurden hier 31 Tafelenten (9.12.2001) sowie 230 Blässhühner (3.3.2002) gezählt. Nachts fanden keine Vogelzählungen statt. Wie in Konstanz-Egg konnte jedoch auch hier die kleine Population der Tauchenten und Blässhühner die Abundanzen der *Dreissena* von

durchschnittlich 10.240 Ind./m² weitgehend abweiden. Die verspätete *Dreissena*-Probennahme im Mai 2002 ergab eine Reduktion um 70%.

Dreissena

Aufgrund feinen, schlammigen Sediments und daraus resultierender technischer Probleme wurde eine Beprobung in 11 m Tiefe abgebrochen, zusätzlich kamen augenscheinlich kaum Muscheln vor. In 3 m Tiefe waren ähnlich wie in Hagnau dichte *Characeen*-Bestände vorherrschend, so dass hier trotz langer Suche *D. polymorpha* nicht gefunden wurde. Lediglich die AK 0 nutzte die kalkreichen Stengel dieser Makroalge als Substrat.

In direkter Ufernähe (MNW -1 m) konnte steiniges Substrat ausfindig gemacht werden. Mit durchschnittlich 10.240 Ind./m² waren etwa doppelt so viele über 5 mm große Muscheln als Juvenile vorhanden (Tab. 15). Weniger häufig kam *Dreissena* in Form von Drusen oder assoziiert an andere Molluskenarten in MNW -7 m vor. Die Abundanzunterschiede sind signifikant (Tab. 14).

Im Flachwasser waren etwa 2,4 kg/m² Frischmasse vorhanden, die 0,9 kg in 7 m Tiefe gegenüber stehen. Wegen der geringen Stichprobenzahl ist dieser Unterschied nicht signifikant.

In MNW -1 m war nur die AK 0 und 1 (Modalwerte um 12 bis 13 mm, Maximum bei 17 mm) vorhanden. Die Schalenlängen beider Generationen sind vollständig getrennt (Abb. 39). In 7 m Tiefe kamen nur *Dreissena*-Drusen oder an an-

dere Mollusken (*Anodonta cygnea* und *Viviparus ater*) assoziierte Bestände vor. Dem entsprechend ist auch die Größenverteilung abgesehen von den AK 0-Muscheln, eher zufällig.

Da die Westspitze der Reichenau während des Januartauchganges vereist war, wurde die Stelle nicht beprobt.

Wegen einer Schlechtwetterperiode mit Starkwinden konnte bei der Probennahmekampagne Ende März nicht getaucht werden. Erst nach Mitte Mai wurden die Feldarbeiten abgeschlossen. Obwohl die Wiederbesiedlung der ehemaligen AK 0-Tiere (jetzt AK 1) schon eingesetzt hatte („nur“ 70% Reduktion), konnte noch nachgewiesen werden, dass eine signifikante Abnahme im Flachwasser stattfand ($p = 0,027$; Tab. 14). Wäre die Probennahme früher erfolgt, hätte sich vermutlich ebenfalls ein Wert von 90% oder mehr ergeben. Tiere, die älter als ein Jahr waren, konnten nur an den unzugänglichen Rändern und Ecken größerer Steine festgestellt werden. Wie in Konstanz-Egg weidete auch hier eine kleine Population der Tauchenten und Blässhühner die Abundanzen von *Dreissena* (durchschnittlich 10.240 Ind./m²) weitgehend ab. In sieben Meter Tiefe konnten an einer Druse Fraßspuren entdeckt werden, die Bestände erfuhren jedoch keine signifikante Abnahme ($p = 0,208$).

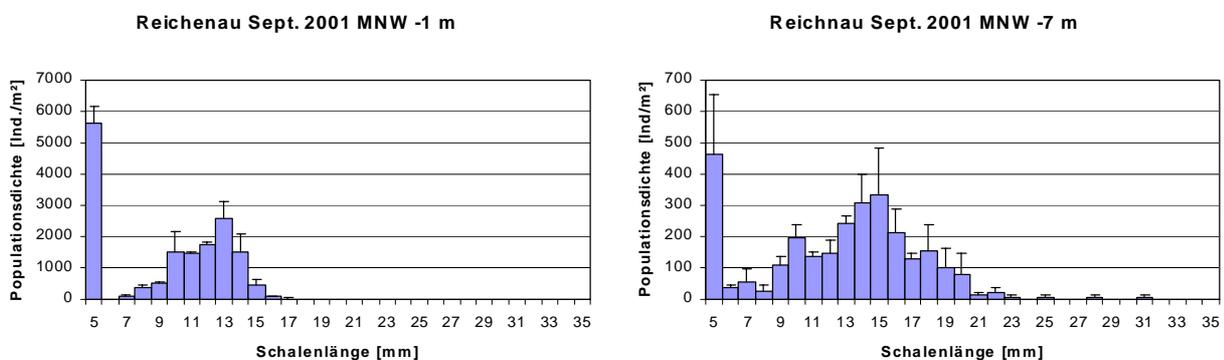


Abb. 39: Populationsdichten von *Dreissena* nach Größenklassen getrennt [Ind./m² + SE] für die Insel Reichenau, September 2001 in den Tiefenstufen MNW -1 m und -7 m.

	Tiefe	Zeit	Effekt	F	df	p	Bonferroni	Tendenz
Dreissena < 5 mm	alle	Sept., Mai	Tiefe x Zeit	3,32	1	0,1059		
	alle	Sept.	Tiefe	45,05	1	0,0026		
	alle	Mai	Tiefe	31,09	1	0,0051	*	
	1 m	Sept., Mai	Zeit	0,93	1	0,3901		
	7 m	Sept., Mai	Zeit	4,26	1	0,1079		
Dreissena > 5 mm	alle	Sept., Mai	Tiefe x Zeit	0,14	1	0,7198		
	alle	Sept.	Tiefe	22,76	1	0,0088	*	
	alle	Mai	Tiefe	2,62	1	0,1811		
	1 m	Sept., Mai	Zeit	17,77	1	0,0135	*	↓
	7 m	Sept., Mai	Zeit	2,03	1	0,2271		
Biomasse	alle	Sept., Mai	Tiefe x Zeit	1,00	1	0,3455		
	alle	Sept.	Tiefe	6,81	1	0,0594		
	alle	Mai	Tiefe	0,06	1	0,8205		
	1 m	Sept., Mai	Zeit	53,38	1	0,0019	*	↓
	7 m	Sept., Mai	Zeit	1,32	1	0,3152		

Tab. 14: ANOVA-Ergebnisse Insel Reichenau. Getestet wurden Interaktionen zwischen Tiefe x Zeit sowie Tiefen- und Zeiteffekte für Muscheln kleiner und größer 5 mm Schalenlänge und die Biomasse (anhand der Frischmasse-Daten). *: nach sequentieller Bonferroni-Korrektur signifikant; 1: Jan. nicht berücksichtigt, da nicht beprobt wurde. ↓: Abnahme im Laufe der Zeit.

		-1 m			-3 m			-7 m			-11 m		
		x	SE	%	x	SE	%	x	SE	%	x	SE	%
Abundanz < 5 mm	Sept.	5.637	339	100	-	-	-	464	192	100	-	-	-
	Mai	4.811	638	85	-	-	-	107	51	23	-	-	-
Abundanz > 5 mm	Sept.	10.240	1.878	100	-	-	-	2.325	662	100	-	-	-
	Mai	2.880	609	28	-	-	-	837	403	36	-	-	-
FM	Sept.	2.369	587	100	-	-	-	970	433	100	-	-	-
	Mai	178	56	8	-	-	-	491	334	51	-	-	-
TM mit Schale	Sept.	994	246	100	-	-	-	407	182	100	-	-	-
	Mai	75	23	8	-	-	-	206	140	51	-	-	-
AFTG	Sept.	95	24	100	-	-	-	39	17	100	-	-	-
	Mai	7	2	8	-	-	-	20	13	51	-	-	-

Tab. 15: Abundanzen [Ind./m²] und Biomassen [g/m²] von *D. polymorpha* für die Westspitze der Insel Reichenau. x: Mittelwert, %: Bestandsveränderung [%] bezogen auf den September-Wert, -: nicht beprobt. FM: Frischmasse, TM: Trockenmasse, AFTG: aschefreies Trockengewicht.

Münsterlingen

Wasservögel

Die Wasservogelzählung ergab eine starke Frequentierung dieser Stelle bis Mitte November; danach sanken die Anzahlen der *Dreissena*-Konsumenten auf geringe Werte ab. Die Probenahmestelle bei Münsterlingen war aufgrund

von sandigem, weichem Untergrund durch sehr lückigen *Dreissena*-Bewuchs gekennzeichnet. Dies ist vielleicht auch der Grund für die raschen Bestandsrückgänge der Wasservögel, da schon Ende Dezember kaum noch Blässhühner, Reiher- und Tafelenten anwesend waren - mit Ausnahme eines kleinen Trupps ruhender Reiherenten im Februar 2002 (Abb. 40).

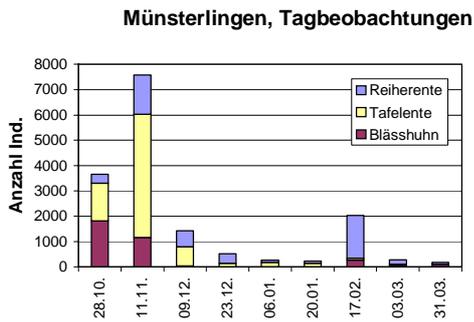


Abb. 40: Bestandsentwicklung tags anwesender Reiherenten, Tafelenten und Blässhühner vor Münsterlingen (Oktober 2001 bis März 2002).

Diese Tiere haben sich eventuell von Muscheln ernährt, die auf steinigem Substrat entlang der Untiefe (Kiesrücken) wuchsen oder sie nutzten die Bucht bei Münsterlingen vorwiegend als Ruheplatz. Die Aktivitätserfassung ergab für die beiden Termine mit hoher Wasservogelabundanz Fraßaktivitäten von 0% für Reiher- und Tafelente sowie 10% (28.10.2001) und 50% (11.11.2001) für das Blässhuhn. Über deren nächtliche Aktivität können aufgrund nicht durchgeführter Zählungen keine Aussagen getroffen werden.

Dreissena

Vor Münsterlingen – einer Stelle mit sehr geringen Abundanzen der Dreikantmuschel – führte die Bilddokumentation mit der angewandten Methode zu wenig repräsentativen Ergebnissen, da die Aufnahme­fläche (21 cm x 30 cm) zu klein ist, um mit einer Replikanzahl von $n = 5$ die Besiedlung verlässlich wiederzugeben. Für Münsterlingen kann daher nicht geklärt werden, ob hier während des Aufenthalts der *Dreissena*-Konsumenten eine Prädation erfolgte. Nach dem optischen Eindruck, der beim Betauchen der Stellen gewonnen wurde, ist allerdings von einem vernachlässigbaren Einfluss überwinternder Wasservögel auf die *Dreissena*-Bestände in Tiefen unter MNW -3 m auszugehen.

Meersburg

Der Datensatz für die Stelle Meersburg hingegen lässt sich gut nutzen, um die Eignung optischer Methoden zur Beschreibung von Abundanzveränderung der Dreikantmuschel zu belegen.

Allerdings konnte das nicht, wie anfangs geplant, direkt über eine Korrelation der *Dreissena*-Abundanzen auf den Bildern mit denen der entnommenen Proben verwirklicht werden. Zu oft bedeckte Sediment die Kolonien. Selbst ein Zählen zumindest der großen und sichtbaren Tiere, z.B. anhand der Siphone war nicht möglich, da bereits geringe Störungen wie das Auflegen des Messrahmens dazu führten, dass die Tiere die Atemöffnungen verschlossen.

Die besiedelte Fläche ließ sich auf den Dias jedoch gut abschätzen. Hier bietet sich eine anschließende Korrelation mit den bestimmten Abundanzen in den Proben an.

An der Probennahmestelle westlich des Fährhafens Meersburg befinden sich auf der steil geneigten Halde mehrere Bereiche, in denen Dreikantmuscheln bis in große Tiefen vorkommen. Es handelt sich dabei meist um ca. 2 – 5 m breite Streifen, die sich in Vertiefungen im Gelände befinden. Zwischen solchen Bereichen liegen oft mehrere Meter, die nicht oder spärlich besiedelt sind. Ein solcher Streifen wurde im September 2001, Januar 2002 und März 2002 betaucht. In 5 Tiefenstufen konnte mit der Auswertung der Fotodokumentation die Veränderung der *Dreissena*-Population beschrieben werden (Abb. 41 und 42). Im Herbst betrug die Flächenbedeckung durch Dreikantmuscheln ca. 50%. Nur in der 9 m waren ca. 20% besiedelt. Eine signifikante Veränderung dieser Werte konnte nur in der 1. Tiefenstufe (MNW -4 m) festgestellt werden (ANOVA, $F = 159$, $df = 1,7$, $p < 0,001$). Im Januar waren hier nur noch 6% der Fläche besiedelt. Im März konnten keine repräsentativen Aufnahmen angefertigt werden. Die Abundanz der Dreikantmuschel hatte aber augenscheinlich weiter abgenommen.

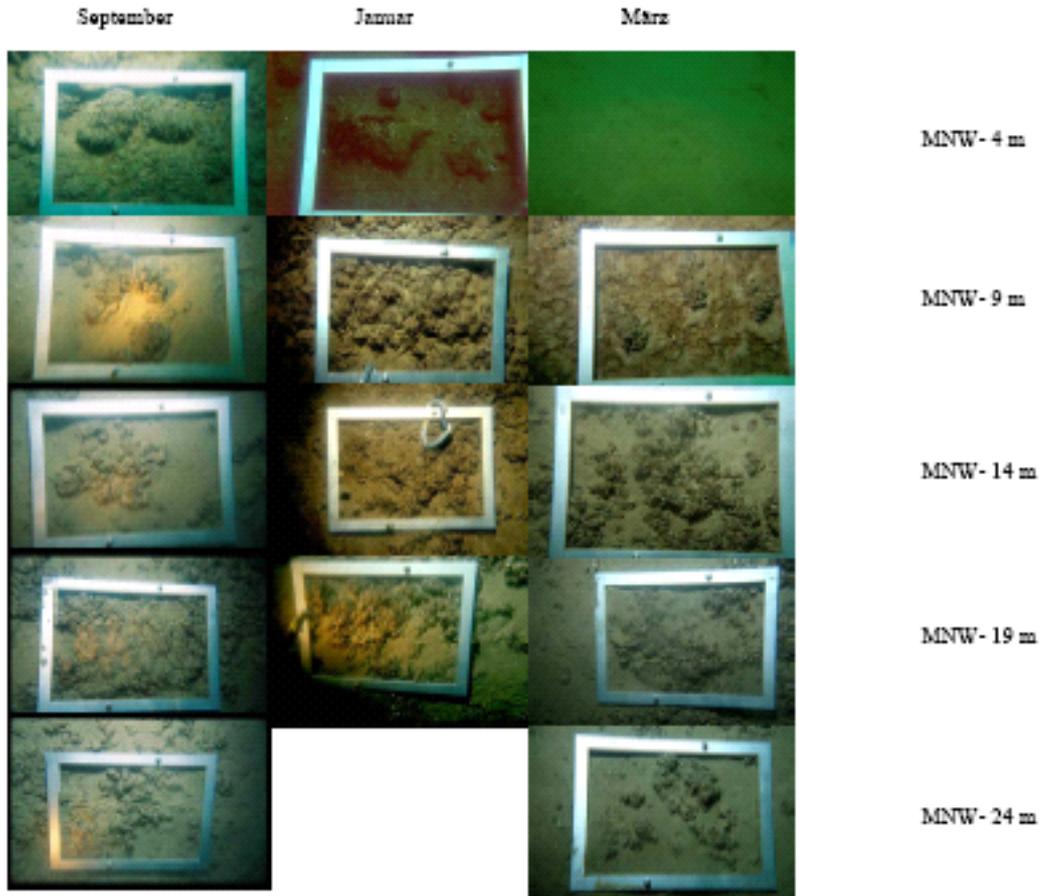


Abb. 41: Fotodokumentation des Verlaufs einer *Dreissena*-Besiedlung

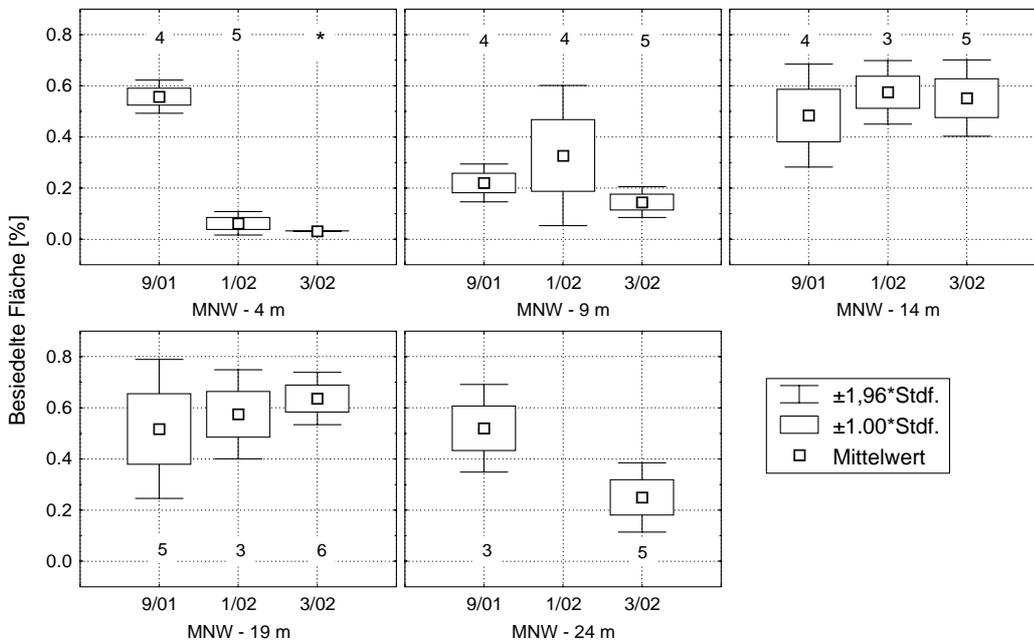


Abb. 42: Verlauf der *Dreissena*-Besiedlung in den untersuchten Tiefen. Eine signifikante Abnahme ergab sich nur in MNW -4 m. Der Stichprobenumfang ist in den Abbildungen angegeben. *: Dieser Wert resultiert aus einer Abschätzung der Restvorkommen zwischen Steinen, die fotografisch nicht erfasst werden konnten.

Bereits in der Tiefenstufe MNW -9 m konnte kein signifikanter Rückgang der besiedelten Fläche verzeichnet werden. Auffällig ist hier die relativ hohe Streuung der Werte vom Januar 2002 verglichen mit denen vom September 2001 und März 2002. Dies deutet auf eine größere Heterogenität in der Besiedlung hin, die durch eventuell ungleichmäßig ausgeprägte Fraßverluste hervorgerufen sein könnte. Allerdings war im Mittel mehr Fläche besiedelt als im September 2001. Im März 2002 war die Flächenbedeckung am geringsten und die Varianz wiederum klein. Es lag also im März eine gleichmäßigere und geringere Besiedlung vor.

In den Tiefenstufen 3 und 4 (MNW -14 und -19 m) ist das gleiche Muster zu erkennen. Im Mittel stieg die Flächenbedeckung leicht an und die Streuung der Werte verringerte sich. Hier blieb die Besiedlung offensichtlich auf gleichem Niveau.

Im tiefsten untersuchten Bereich (Tiefenstufe 5, MNW -24 m) zeigte sich eine Verringerung der besiedelten Fläche, die schwach signifikant war ($p = 0,053$). Da in dieser Tiefe der Einfluss überwinternder Wasservögel ausgeschlossen werden kann, müssen für diesen Effekt andere Ursachen vorliegen.

2.2.2 Stellenvergleich und Zusammenfassung

Die typische Entwicklung der Wasservogelansammlungen für alle 7 Erfassungsgebiete dieser Studie zeigt Abb. 25. Bis zum Dezember entsteht durch Zuzug der Rastvögel und Wintergäste eine kontinuierlicher Zunahme der Bestände bis zu Maximalbeständen im Dezember und/oder Januar. Im Seerhein hält der Bestandspeak z.B. bis in den Januar hinein an, in anderen zum Teil etwas länger. Nachfolgend findet schneller Wegzug aus den einzelnen Gebieten statt und die Bestände sinken ab Anfang Februar deutlich ab.

Muscheln über 5 mm Schalenlänge kamen im September 2001 in -1 m Tiefe mit durchschnittlich 9.404 ± 1.961 Ind./m² vor, die Populationsdichten der Tiefen -3 und -7 m lagen knapp darunter, während in -11 m durchschnittlich sogar 12.072 ± 3.300 Ind./m² beobachtet wurden. In Hagnau und im Seerhein konnten im Mittel über 13.000 Ind./m² (nur beprobte Tiefen wurden berücksichtigt) ermittelt werden, vor der Insel Reichenau und im Konstanzer Trichter kamen etwa halb so viele vor. Der Bestand des Litoralgartens (9.776 ± 1.488 Ind./m², gemittelt über alle Tiefen) ähnelt dem Gesamtmittelwert aller Proben im September (9.632 ± 1.653 Ind./m², Tab. 16).

	Trichter	Litoral	Hagnau	Seerhein	Reichenau	Mittelwert	SE
-1 m	11.061	12.608	3.707	-	10.240	9.404	1.961
-3 m	8.656	6.123	-	-	-	7.390	1.267
-7 m	1.360	8.629	24.746	6.731	2.325	8.758	4.218
-11 m	3.995	11.744	12.400	20.149	-	12.072	3.300
Mittelwert	8.085	7.959	13.618	13.440	6.283	9.632	
SE	1.478	2.628	6.104	6.709	3.958		1.653

Tab. 16: Mittlere Abundanzen für *Dreissena* > 5 mm [Ind./m²] im September 2001. Der Gesamtmittelwert \pm SE wurde aus allen Probenmittelwerten ($n = 15$) berechnet. Nur beprobte Tiefen sind bei der Mittelwertberechnung berücksichtigt.

Neu angesiedelte Muscheln (< 5 mm) wiesen in -1 m (September 2001, über alle Stellen gemittelt) Abundanzen von durchschnittlich 62.796 ± 56.071 Ind./m² auf, was im wesentlichen vom Extremwert des Konstanzer Trichters (über 200.000 juvenile Dreikantmuscheln) beeinflusst wird. Allgemein streuen die Werte der Postveliger stark. Die Populationsdichten in den Tiefen -3 bis -11 m sind viel geringer (4.042 bis 8.630 Ind./m²). Die höchsten der über alle Tiefen ge-

mittelten Dichten werden im Trichter erreicht (im Mittel 60.222 ± 56.915 Ind./m²), der Litoralgarten wies im September noch die geringsten Abundanzen auf. Spätere Probennahmen zeigten, dass sich hier (bis November) noch große Mengen Veligerlarven ansiedelten. Der Gesamtmittelwert für Muscheln unter 5 mm im September beträgt 20.659 ± 15.092 Ind./m² (ohne Konstanzer Trichter 5.646 ± 1.666 , Tab. 17).

	Trichter	Litoral	Hagnau	Seerhein	Reichenau	Mittelwert	SE
-1 m	230.832	1.131	13.584	-	5.637	62.796	56.071
-3 m	9.760	7.499	-	-	-	8.630	1.131
-7 m	155	299	15.088	4.203	464	4.042	2.863
-11 m	139	2.176	709	18.203	-	5.307	4.320
Mittelwert	60.222	2.776	9.794	11.203	3.051	20.659	
SE	56.915	1.620	4.563	7.000	2.587		15.092

Tab. 17: Mittlere Abundanzen für *Dreissena* < 5 mm [Ind./m²] im September 2001. Der Gesamtmittelwert \pm SE wurde aus allen Probenmittelwerten (n = 15) berechnet. Nur beprobte Tiefen sind bei der Mittelwertberechnung berücksichtigt.

Die Frischmasse war im September 2001 in den 3 oberen Tiefen (-1, -3 und -7 m, gemittelt über alle Stellen) mit 2,0 – 2,2 kg/m² recht einheitlich. Die Masse in -11 m lag bei $5.7 \pm 1,7$ kg/m² über doppelt so hoch. Das Maximum wurde in -11 m im Seerhein erreicht (10,9 kg/m²), ansonsten

war die Frischmasse geringer. Im Konstanzer Trichter, im Litoralgarten und vor Hagnau waren es im Mittel zwischen 2,5 bis 3,1 kg. Vor der Insel Reichenau kamen die geringsten Biomassen vor. Der Gesamtmittelwert aller Proben im September liegt bei $3,1 \pm 0,6$ kg/m² (Tab. 18).

	Trichter	Litoral	Hagnau	Seerhein	Reichenau	Mittelwert	SE
1 m	3.511	2.492	744	-	2.369	2.279	572
3 m	2.073	2.333	-	-	-	2.203	130
7 m	1.438	3.803	2.461	1.666	970	2.068	496
11 m	3.661	3.963	4.168	10.867	-	5.665	1.737
Mittelwert	2.671	3.148	2.458	6.267	1.670	3.101	
SE	545	427	988	4.601	700		621

Tab. 18: Mittlere *Dreissena*-Frischmasse [g/m²] im September 2001. Der Gesamtmittelwert \pm SE wurde aus allen Probenmittelwerten (n = 15) berechnet. Nur beprobte Tiefen sind bei der Mittelwertberechnung berücksichtigt.

Die Besiedlung der flachsten Tiefenstufen (MNW -1 m) weist im September für Muscheln über 5 mm signifikante Unterschiede zwischen den verschiedenen Probennahmestellen auf ($p = 0,0005$). In MNW -3 m Tiefe waren die Abundanzen hingegen einheitlich ($p = 0,2005$). Die Populationsdichten variierten in MNW -7 m hoch signifikant ($p < 0,0001$). Auch in -11 m ist die Besiedlung zwischen den Standorten signifikant verschieden ($p = 0,0019$). Die Muschelbesiedlung innerhalb einer Tiefenstufe war an den verschiedenen Probennahmestellen also stark heterogen.

Der Unterschied der Tiefenbesiedlung an den Probennahmestellen Seerhein ($p = 0,0336$) und Litoralgarten ($p = 0,0664$) ist nach der Bonferroni-Korrektur für Muscheln über 5 mm Schalenlänge nicht signifikant. An den übrigen Proben-

nahmestandorten waren die Tiefenstufen verschieden dicht besiedelt. Die statistische Prüfung (ANOVA) belegt dies eindrücklich (Tab. 19).

Im Januar – während der Prädation – waren alle Probennahmestellen innerhalb einer Tiefenstufe signifikant verschieden, die Stellenbesiedlung änderte sich unter dem Einfluss der Wasservögel.

War im September die Tiefenbesiedlung im Litoralgarten und im Seerhein noch einheitlich, so traten im Januar signifikante Unterschiede auf. In Hagnau wurde der gegenläufige Effekt beobachtet (Tab. 19).

Am Ende des Winters war die Stellenbesiedlung nur in -3 m Tiefe – wie schon vor der Prädation – homogen. In Hagnau und vor der Insel Reichenau waren die beprobten Tiefen gleich besiedelt.

	Tiefe	Stelle	Effekt	F	df	p	Bonferroni
Sept.	1 m	alle	Stelle	19.78	3	0.0005	*
	3 m	alle	Stelle	2.34	1	0.2005	
	7 m	alle	Stelle	22.72	4	< 0.0001	*
	11 m	alle	Stelle	13.15	3	0.0019	*
	alle	Trichter	Tiefe	44.75	3	0.0002	*
	alle	Litoral	Tiefe	3.57	3	0.0664	
	alle	Haagnau	Tiefe	25.97	2	0.0011	*
	alle	Seerhein	Tiefe	10.1	1	0.0336	
	alle	Reichenau	Tiefe	22.76	1	0.0088	*
	Jan.	1 m	alle	Stelle	15.83	2	0.0008
3 m		alle	Stelle	8.47	1	0.0270	*
7 m		alle	Stelle	17.54	3	< 0.0001	*
11 m		alle	Stelle	18.19	3	< 0.0001	*
alle		Trichter	Tiefe	4.17	3	0.0232	*
alle		Litoral	Tiefe	15.44	3	0.0011	*
1. 11 m		Haagnau	Tiefe	2.63	1	0.1433	
alle		Seerhein	Tiefe	128.92	1	< 0.0001	*
März	1 m	alle	Stelle	28.18	3	0.0001	*
	3 m	alle	Stelle	0.67	1	0.4588	
	7 m	alle	Stelle	4.79	4	0.0203	*
	11 m	alle	Stelle	13.4	3	0.0017	*
	alle	Trichter	Tiefe	5.77	3	0.0212	*
	alle	Litoral	Tiefe	17.74	3	0.0007	*
	alle	Haagnau	Tiefe	5.38	2	0.459	
	alle	Seerhein	Tiefe	164.91	1	0.0002	*
	alle	Reichenau	Tiefe	2.62	1	0.1810	

Tab. 19: Ergebnisse der ANOVA. Getestet wurde die Abundanz von *D. polymorpha* über 5 mm Schalenlänge auf unterschiedliche Besiedlung der Stellen und Tiefen für alle Zeitpunkte. Signifikanzniveau von $p = 0,05$; *: signifikant nach sequentieller Bonferroni-Korrektur.

Für die Postveligerlarven bis 5 mm Schalenlänge waren die Abundanzen noch heterogener ($p < 0,0001$). Wie auch die Muscheln über 5 mm Schalenlänge zeigten die Postveliger in der MNW -3 m Tiefenstufe eine einheitliche Besiedlung ($p = 0,406$). In den beiden Tiefen MNW -7 (Hagnau mit 15.088 ± 2.959 Ind.) und -11 m (Seerhein mit 18.203 ± 7.025 Ind.) gab es jeweils einen sehr hohen Maximalwert, der zu signifikanten Unterschieden führte, ansonsten waren in den größeren Tiefen nur sehr geringe

Abundanzen von Muscheln unter 5 mm nachweisbar (meist deutlich unter 1.000 Ind./m², Tab. 17).

Im März waren die Stellen sehr heterogen von juvenilen Dreikantmuscheln besiedelt, allerdings konnte festgestellt werden, dass im Litoralgarten alle Tiefen nach der Prädation vergleichbare Dichten von Muscheln < 5 mm aufwiesen, obwohl im September starke Unterschiede auftraten (Tab. 20).

	Tiefe	Stelle	Effekt	F	df	p	Bonferroni
Sept.	1 m	alle	Stelle	394.56	3	< 0.0001	*
	3 m	alle	Stelle	0.86	1	0.406	
	7 m	alle	Stelle	25.87	4	< 0.0001	*
	11 m	alle	Stelle	17.22	3	0.0007	*
	alle	Trichter	Tiefe	51.24	3	< 0.0001	*
	alle	Litoral	Tiefe	14.47	3	0.0013	*
	alle	Hagnau	Tiefe	152.46	2	< 0.0001	*
	alle	Seerhein	Tiefe	5.872	1	0.0725	
	alle	Reichenau	Tiefe	45.046	1	0.0026	*
März	1 m	alle	Stelle	35.65	2	0.0005	*
	3 m	alle	Stelle	22.21	1	0.0092	*
	7 m	alle	Stelle	5.91	4	0.0105	*
	11 m	alle	Stelle	131.72	3	< 0.0001	*
	alle	Trichter	Tiefe	137.18	3	< 0.0001	*
	alle	Litoral	Tiefe	1.54	3	0.2772	
	alle	Hagnau	Tiefe	27.05	2	0.0010	*
	alle	Seerhein	Tiefe	36.4	1	0.0038	*
	alle	Reichenau	Tiefe	31.09	1	0.0051	*

Tab. 20: Ergebnisse der ANOVA. Getestet wurde die Abundanz der Postveliger unter 5 mm Schalenlänge (AK 0) auf unterschiedliche Besiedlung der Stellen und Tiefen im September 2001 und März 2002. Signifikanzniveau von $p = 0,05$; *: signifikant nach sequentieller Bonferroni-Korrektur

Beim Vergleich der Frischmasse (inklusive Schale) zwischen den Probennahmestellen und der Tiefenbesiedlung wird das Besiedlungsbild im September einheitlicher; es liegen weniger signifikante Unterschiede vor (z.B. in -3 und -11 m Tiefe). Die Frischmasse-Tiefenverteilung war mit der Ausnahme Hagnau an allen Stellen homogen, was sich aber im Laufe der Prädation stark änderte. Im Januar sind an allen beprobten Plätzen hoch signifikante Tiefenunterschiede vorhanden. Beim Vergleich der Stellen war Ende Januar in der 1 m Tiefenstufe eine einheitlich geringe Biomasse festzustellen, was auf den Fraß der Muscheln zurückzuführen ist. In den 3 tieferen Bereichen tritt dieser Effekt nicht ein.

Erst im März war auch an den Probennahmestellen in MNW -3 m die Biomasse einheitlich, da im Litoralgarten bis März eine weitere Abnahme der Muschelmasse stattfand. Die beiden darunter liegenden Tiefen zeigten sehr unterschiedliche Biomasseverteilungen zwischen den einzelnen Stellen (Tab. 21). So wurde in Hagnau in beiden Tiefen (-7 und -11 m) die Biomasse um über 90% dezimiert, wohingegen diese Tiefen im Konstanzer Trichter überhaupt nicht genutzt wurden.

Die Tiefenverteilung bleibt an den Stellen signifikant verschieden, vor der Insel Reichenau ist im Mai die vorhandene Biomasse in -1 und -7 m sehr ähnlich ($p = 0,8205$).

Da die im Laufe des Winters auftretende Abnahme bei der Betrachtung der Frischmasse deutlicher ist als die der Individuenzahlen, haben

die Vögel mittlere und große Muscheln (AK 1 und älter) den wenig ertragreichen Jungtieren vorgezogen.

	Tiefe	Stelle	Effekt	F	df	p
Sept.	1 m	alle	Stelle	16.26	3	0.015
	3 m	alle	Stelle	0.13	1	0.738
	7 m	alle	Stelle	4.33	4	0.027
	11 m	alle	Stelle	3.25	3	0.081
	alle	Trichter	Tiefe	2.09	3	0.18
	alle	Litoral	Tiefe	0.77	3	0.548
	alle	Hagnau	Tiefe	16.02	2	0.039
	alle	Seerhein	Tiefe	23.4	1	0.073
Jan.	alle	Reichenau	Tiefe	6.81	1	0.059
	1 m	alle	Stelle	6.95	2	0.1280
	3 m	alle	Stelle	12.77	1	0.0117
	7 m	alle	Stelle	55.52	3	< 0.0001
	11 m	alle	Stelle	11.60	2	0.0043
	alle	Trichter	Tiefe	30.65	3	< 0.0001
	alle	Litoral	Tiefe	21.86	3	0.0003
	1. 11	Hagnau	Tiefe	12.4	1	0.0078
alle	Seerhein	Tiefe	84.22	1	< 0.0001	
März	1 m	alle (ohne Rei.)	Stelle	3.65	2	0.0917
	3 m	alle	Stelle	7.36	1	0.0534
	7 m	alle	Stelle	11.86	4	0.0008
	11 m	alle	Stelle	20.85	3	0.0004
	alle	Trichter	Tiefe	27.21	3	0.0002
	alle	Litoral	Tiefe	14.12	3	0.0015
	alle	Hagnau	Tiefe	9.25	2	0.0147
	alle	Seerhein	Tiefe	119.62	1	0.0004
	alle	Reichenau	Tiefe	0.06	1	0.8205

Tab. 21: Ergebnisse der ANOVA. Getestet wurde das Frischgewicht von *D. polymorpha* über 5 mm auf unterschiedliche Besiedlung der Stellen und Tiefen. Signifikanzniveau von $p = 0,05$. Eine sequentielle Bonferroni-Korrektur war nicht notwendig.

Zusammenfassend erfolgte in allen beprobten MNW -1 m Tiefenstufen ein Abfraß von über 90% der Individuen. Für die -3 m Plätze ist eine Reduktion um ungefähr 85% festgestellt worden. Ein wenig einheitliches Bild ergibt sich für die -7 m Tiefe. Signifikante Abnahmen fanden im Litoralgarten, vor Hagnau und im Seerhein statt. An der Westspitze der Insel Reichenau und im Konstanzer Trichter blieben die Bestände in dieser Tiefe konstant. Mit Ausnahme von Hagnau wurde mit der -11 m Tiefenstufe die Tauchtiefe erreicht, die keinen signifikanten Einfluss der Enten mehr aufweist.

Dies hat einen erheblichen Einfluss auf die Al-

ters- und Größenverteilung der Muschelpopulation in den unterschiedlichen Tiefen. Vereinfacht sind in der Tiefe abhängig vom Prädationsdruck der Wasservögel mehrjährige und somit größere Wandermuscheln vorhanden, wohingegen in den flachen Tiefenstufen die Postveliger (AK 0) und Einjährigen (AK 1) dominieren. Die Frischmasse-Abnahmen von *Dreissena* sind noch deutlicher. Die Vögel scheinen bevorzugt mittlere und große Muscheln (AK 1 und älter) zu fressen und wenig ertragreiche Jungtiere nicht gezielt aufzusuchen.

2.2.3 Korrelation der Besiedlungsfläche mit der Abundanz der Dreikantmuschel

Eine Korrelation der Besiedlungsfläche mit der Abundanz der Dreikantmuschel ergab für den kompletten Datensatz (n = 12) kein zufriedenstellendes Ergebnis (Abb. 42). der Korrelationskoeffizient ist zu gering, die Streuung der Messwerte zu hoch. Werden die Werte mit den höchsten Abundanzen aus dem Datensatz entfernt (MEE, Zeit = 4, Tiefenstufe = 5; 48% Flächenbedeckung, 16.902 Ind./m²; SEE, Zeit = 3; Tiefenstufe = 4, 65% Flächenbedeckung, 17.920 Ind./m²) ergibt sich aber bereits eine akzeptable Korrelation (Abb. 43). Eine SPEARMAN-Rangkorrelation ergab $r_s = 0,77 > R_{s(10/0,05)}$. Damit kann eine abgesicherte Abhängigkeit angenommen werden. Berücksichtigt man bei der Regression einen Nulldurchgang beider Geraden, verringert sich der Korrelationskoeffizient auf $r = 0,753$ für den gesamten Datensatz und auf $r = 0,767$ für den korrigierten Datensatz. Der Zusammenhang bliebe dann zwar weiterhin statistisch abgesichert, dennoch wäre dieser Zusammenhang für ein verlässliches Quantifizieren der *Dreissena*-Bestände wenig brauchbar (siehe Diskussion).

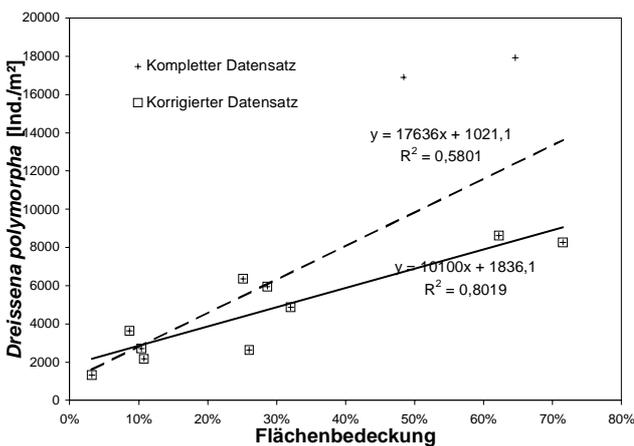


Abb. 43: Korrelation zwischen der Besiedlungsfläche und der Abundanz von *Dreissena polymorpha*. Die eingezeichneten Regressionsgeraden berücksichtigen den kompletten Datensatz bzw. einen um zwei sehr hohe Werte korrigierten Datensatz

2.3 Modellierung Konstanzer Trichter

Das Frischgewicht der *Dreissena*-Bestände im Konstanzer Trichter vor Anwesenheit der *Dreissena*-Konsumenten wurde anhand der Muscheldichte in einzelnen Probeflächen und der Größe der von *Dreissena* besiedelbaren Substratfläche bis in Tiefen von -5 m auf $769 \text{ t} \pm 159 \text{ t}$ berechnet (BAUER et al. 2002, WERNER 2002). Dieser gewaltige Nahrungsvorrat wird während des Herbst- und Winterhalbjahres von Oktober bis März von durchschnittlich 3.643 *Dreissena*-Konsumenten pro Tag genutzt (Abb. 44). Nach DE LEEUW (1999) konsumieren die Muschelfresser im Mittel etwa 1,6 kg Muscheln (Frischgewicht inkl. Schale) pro Tag. Mit diesem Tagesumsatz lässt sich eine Gesamtentnahme an Dreikantmuscheln über das Winterhalbjahr von 874 t errechnen, der im oberen Bereich der oben angegebenen Spanne liegt. Das Frischgewicht an *Dreissena*-Muscheln nahm im Konstanzer Trichter von September 2001 um 754 t auf 15 t im März 2002 ab, was einer Muschel-Entnahme von 98% entspricht.

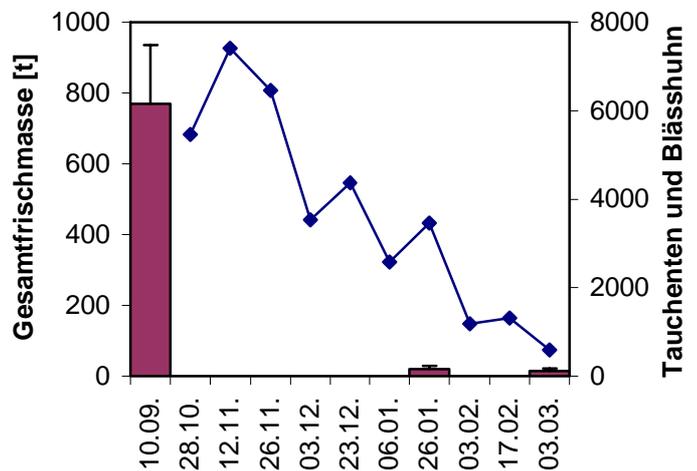


Abb. 44: Nächtliche Bestandsentwicklung von Tauchenten und Blässhuhn (rechte Achse) im Konstanzer Trichter und die Abnahme der Gesamtfrischmasse von *Dreissena* + Standardfehler (linke Achse). September 2001 bis März 2002.

3 Diskussion

3.1 Wasservögel

3.1.1 Phänologie

Gewöhnlich erreichen die untersuchten Wasservogelarten am Bodensee ihre Maximalbestände bereits Mitte November (HEINE et al. 1999). An den südwestlich des Bodensees gelegenen Seen (z.B. Neuenburger- und Genfer See) werden die Maxima bei Tafel- und Reiherente sowie Blässhuhn im Januar festgestellt (SCHMID et al. 2001). Bei dieser Untersuchung wurden tags an allen Probenahmestellen die Maximalbestände der 3 Wasservogelarten erst Ende Dezember / Anfang Januar festgestellt. Möglicherweise ist das beobachtete Auftreten durch die ungewöhnlich strenge Frostperiode Mitte Dezember verursacht, die Wasservögel vom zufrierenden Untersee und anderen Gewässern an die Probenahmestellen verdrängt hat.

Im Konstanzer Trichter lagen die Maxima der nachts anwesenden Vögel bereits im November, was wohl darauf zurückzuführen ist, dass *Aythya*-Arten bei Verknappung des Nahrungsangebotes nicht mehr taktil, sondern optisch auf Nahrungssuche gehen (SUTER 1982c, „Aktivität und Habitatwahl“) und somit tagaktiv werden.

Bei allen Wasservogelarten war am 3.2.02 unmittelbar nach der Vereisungsperiode ein Bestandstief auf dem Seerhein und ein danach erfolgreicher leichter Anstieg der Population festzustellen. Da keine Störungen festgestellt wurden, könnte es sich bereits um Zugbewegungen weiter südlich überwinternder Populationen gehandelt haben. Die tagsüber anwesenden Vögel (2.361 Ind. am 17.2.02) waren vornehmlich inaktiv und ruhten.

3.1.2 Ernährungsweise der untersuchten Wasservogelarten

Das Blässhuhn gilt als omnivor. Am Untersee konzentrieren sich sehr große Blässhuhntrupps (bis zu 15.000 Ind.) an den wichtigsten *Chara*-

ceen-Vorkommen. Beobachtungen zeigen, dass sie sich hier fast ausschließlich dieser Nahrungsquelle widmen. Das Blässhuhnauftreten deckt sich dabei mit dem der Kolbenente (*Netta rufina*), die fast ausschließlich Armelechteralgen (*Chara spec.*) frisst. Im Konstanzer Trichter, Seerhein und bei Stein am Rhein (SUTER 1982a, b, c) kommen kaum *Characeen* vor, daher sind die Rallen hier nach wie vor Muschelkonsumenten.

Nach der Invasion der Dreikantmuschel etwa 1965 in den Bodensee ernährte sich die Tafelente fast ausschließlich von *Dreissena* (CLEVEN & FRENZEL 1993, SUTER 1982a, b, c, HEINE et al. 1999). Inzwischen konzentrieren sich aber große Tafelentetrupps (bis zu 30.000 Ind.) an den Wuchsorten der *Characeen*, die im Zuge der Reoligotrophierung am Untersee wieder auftreten (z.B. Zellersee bei Horn, Markelfinger Winkel). Dies deckt sich mit dem Auftreten der Blässhühner und Kolbenenten weitgehend. Die Verteilung der Tafelentetrupps ist ein starkes Indiz dafür, dass sie neben den Dreikantmuschel- auch die Armelechteralgen-Bestände als Nahrungsquelle nutzen. Im ausgehenden Winter könnte der erhöhte Anteil des Makrozoobenthos in den *Chara*-Beständen die Attraktivität dieser Nahrungsquelle noch erhöhen. Die Tafelenten im Konstanzer Trichter und Seerhein konsumieren allerdings nach wie vor Muscheln.

Blässhühner und Tafelenten können daher nicht mehr pauschal für den gesamten Bodensee als Muschelfresser betrachtet werden, auch wenn dies vereinfachend bis in jüngste Zeit geschah (STARK et al. 1999). Vielmehr sollten die vom Standort abhängigen unterschiedlichen Ernährungsweisen zukünftig berücksichtigt werden. Hierfür sind sicher weitergehende Untersuchungen notwendig.

Beide *Aythya*-Arten (Tafel- und Reiherente) spüren ihre Beute taktil auf, wohingegen das Blässhuhn ein überwiegend optisch orientierter Vogel ist (SUTER 1982c). Eigene Beobachtungen ergaben, dass Blässhühner im März an der Radolfzeller Aachmündung einzelne Muscheln, die noch auf den Steinen verblieben, optisch ent-

deckten und fixierten, bevor sie abtauchten. *Dreissena* wurde gezielt aufgepickt.

3.1.3 Aktivität und Habitatwahl

Der Konstanzer Trichter und der Seerhein sind seit den 1960er Jahren bekannt dafür, dass sich vor allem nachts große Tauchenten-Ansammlungen einfinden, die sich von *Dreissena* ernähren. CLEVEN (1990) beschrieb dieses Phänomen erstmals mithilfe eines Restlichtverstärkers. Die Nachtaktivität der Wasservögel wird mehrmals in der Literatur erwähnt: Auf dem IJssel- und Markermeer in den Niederlanden sind Reiherenten nachtaktiv (DE LEEUW 1999), obwohl sie nach GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER (1969) ausgeprägter tagaktiv als Tafelenten sind. Die Tafelente ist im Winter in erhöhtem Masse dämmerungs- und nachtaktiv. In hellen Nächten wird kaum eine Ruhephase eingelegt. Mit fortgeschrittener Dämmerung werden 60 – 100% der Population aktiv und fressen 6 – 7 h lang, wobei die Hauptaktivität vor Mitternacht liegt (GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1969). Unsere Beobachtungen bestätigen dies. Obwohl das Blässhuhn im Winter als überwiegend tagaktiv gilt, da es optisch orientiert ist (GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1969), war es in seichten Abschnitten des Konstanzer Trichters und im Seerhein nachts auf Nahrungssuche. Dieses Verhalten ist möglicherweise störungsinduziert. Der tags übliche Bootsverkehr scheint die Rallen in diesen Gewässerbereichen zu unüblichen Gewohnheiten zu drängen. SUTER (1982c) stellte bei Stein am Rhein nachts schlafende Blässhühner fest. Nur direkt an der beleuchteten Uferpromenade konnten vereinzelt tauchende Blässhühner von ihm dokumentiert werden.

Vielleicht macht die Beleuchtung des Konstanzer Trichters und des Seerheins einen großen Teil der Attraktivität als Nahrungsgebiet für Blässhühner aus. Es muss jedoch angenommen werden, dass die Nahrungssuche nachts auch taktil erfolgt.

In den 1970er Jahren wurden im Konstanzer Trichter die größten Zahlen an Tauchenten ermittelt. Im November 1972 waren es 22.590 Tafelenten, im Februar 1978 konnten 16.580 Rei-

herenten gezählt werden und im Dezember 1970 waren es 15.720 Blässhühner (Daten der OAB). Im Laufe der Jahre wurde die Bedeutung des Konstanzer Trichters für überwinternde Wasservögel wieder geringer. Tagsüber werden die Tauchententrupps meist durch Störungen (v.a. Fischer- und Verwaltungsboote) gezwungen, in Ufernähe zu rasten oder das Gebiet zu verlassen (BAUER et al. 1992). Mehrmals konnte in dieser Studie beobachtet werden, wie die Enten morgens die Güllbuchten bei der Insel Mainau anfliegen. Dadurch haben sie zumindest tagsüber nicht die Möglichkeit, die *Dreissena*-Bestände des Konstanzer Trichters in gleichem Maße zu nutzen. Somit haben die Enten nachts (ab ca. 18:00 Uhr fahren keine Boote mehr) durchschnittlich etwa 12 h Zeit, um zu fressen und den Tagesbedarf zu decken. Nach DE LEEUW (1999) müssen Reiherenten im Hochwinter mindestens 15 h am Tag Dreikantmuscheln suchen, um ihren Tagesbedarf zu decken, notfalls können sie die Aufnahmeraten aber steigern. Trotz dieser zeitlichen Beschränkung, die an anderen Probennahmestellen nicht auftritt, ist der Konstanzer Trichter und auch der Seerhein sehr attraktiv für Tauchenten und Blässhühner. Weitere Gründe neben den beleuchteten Wasserflächen sind vermutlich die Strömungsverhältnisse und die davon begünstigten, gewaltigen Abundanzen der Beuteorganismen. In Gebieten mit gutem Nahrungsangebot können Reiherenten mehr Beute pro Tauchgang aufnehmen als in Gebieten mit schlechterem (GILES 1990). Möglicherweise ist die nicht zu starke Strömung im Konstanzer Trichter auch ein Grund dafür, dass sich die Tauchenten hier bevorzugt aufhalten. Die gegen die Strömung eintauchenden Enten werden wohl stark unter Wasser gedrückt und haben dadurch einen geringeren Energieverbrauch pro Tauchgang. Des Weiteren ist der Konstanzer Trichter charakterisiert durch eine etwa 1 km² große Flachwasserzone von durchschnittlich weniger als 3 m Wassertiefe. Tauchententrupps halten sich bevorzugt in weiten, seichten Bereichen von Seen auf (DE LEEUW 1997, VAN EERDEN 1997 zit. in DE LEEUW 1999).

Beobachtungen von SUTER (1982c) zeigen, dass gegen Ende des Winters die nächtliche Tauchaktivität stark abnimmt und im März kaum

noch nachtaktive Vögel angetroffen werden. Abb. 26 zeigt für den Konstanzer Trichter, dass die Wasservögel nachts ihr Maximum im November erreichten und danach rückläufig waren, obwohl tags die Maximalbestände im Januar auftraten. Tafel- und Reiherenten steigerten im Laufe des Winters im Konstanzer Trichter ihre Tagaktivität. Dies liegt wohl daran, dass mit geringeren Beutedichten taktiles Aufspüren immer weniger effektiv wird, so dass die Tauchenten sich eher optisch orientieren und deswegen tags auf Nahrungssuche gehen müssen (SUTER 1982c).

Bei Hagnau wurden bei der Januar-Probennahme nur noch minimale Restbestände von *D. polymorpha* ermittelt. Im Februar konnten keine nachtaktiven Vögel beobachtet werden.

Der Seerhein unterhalb der Alten Rheinbrücke wurde wegen der größeren Tauchtiefen und der stärkeren Strömung erst im Spätwinter von Tauchenten und Blässhühnern als Nahrungsplatz aufgesucht. Ein ähnliches Phänomen stellte auch SUTER (1982b) am Untersee-Ende fest. Mit zunehmender Verknappung der Ressourcen wanderten vor allem Tafelenten und Blässhühner weiter stromabwärts in ungünstigere Gebiete, wohingegen Reiherenten wegen ihrer besseren Tauchleistung tiefere Nahrungsgründe im besten Nahrungsgebiet (6 – 10 m Tiefe) nutzten. Er konnte dies eindeutig auf das Nahrungsangebot zurückführen.

Nach Aussagen der Wasservogelzähler dominierten nachts im Seerhein („Bleiche“) ufernah Blässhühner und Tafelenten, wohingegen in den tieferen Bereichen hauptsächlich männliche Reiherenten erfasst wurden. Diese geschlechts- und interspezifische Verteilung kann mit unterschiedlicher Tauchleistung (siehe 4.3 Tiefenunterschiede) erklärt werden.

Denkbare weitere Einflussgrößen bei der beobachteten Habitatwahl könnte das Vorkommen bevorzugter Dreikantmuschelgrößen (AK 1), die Nähe zu Rastplätzen, Tradition, Windexposition, intra- und interspezifische Konkurrenz sein sowie die Wahrscheinlichkeit, Nahrung zu entdecken. Störungen (Wassersport und Fischerboote) führten bei SUTERs Untersuchungen (1982b) dazu, dass die optimalen Nahrungsgründe am Untersee-Ende erst 2 Monate nach dem restlichen Bodensee bezogen wurden.

3.2 Chara

Aus dem zeitlichen Verlauf der Biomasseentwicklung der Algen kann folgendes Bild über das Fraßverhalten der Wasservögel entwickelt werden:

Zunächst werden die leicht zugänglichen Nahrungsressourcen in geringer Wassertiefe genutzt. Im Laufe des Winters bei stetig sinkendem Wasserspiegel werden infolge knapper werdender Nahrungsressourcen nach und nach auch tiefere Stufen erschlossen, wobei Ressourcen in Tiefen unterhalb ca. -2 m nicht genutzt wurden.

Im Bereich Iznang verknappten die Ressourcen schneller, so dass hier früher tiefere Stufen erschlossen wurden, was einem alternativ möglichen Ortswechsel anscheinend vorgezogen wurde. Bis zur Tiefenstufe von -2 m wurde praktisch der gesamte vorhandene Aufwuchs an Armelechteralgen genutzt. Die Fraßschutzkäfige störten das Fressverhalten offensichtlich kaum, da häufig bis unmittelbar daran angrenzend die Armelechteralgen vollständig abgefressen wurden.

Der Einfluss von Herbivoren auf die Abundanz und Artenzusammensetzung von submersen Makrophyten innerhalb limnischer Ökosysteme wurde im Gegensatz zu terrestrischen Ökosystemen lange als vernachlässigbar angesehen (LODGE 1991). Zudem konzentrierten sich viele limnologische Untersuchungen auf den Einfluss von Makroinvertebraten auf Mikroalgen. Über den Einfluss von Fischen, Säugetieren oder Vögeln auf Makrophyten ist dagegen wenig bekannt (LODGE et al. 1998). Dies mag auf die klassische Ausrichtung der limnologischen Disziplinen zurückzuführen sein, die z. B. ornithologische Aspekte nicht umfasst. Andererseits kann angenommen werden, dass durch anthropogene Einflüsse der Lebensraumveränderung und Jagd die Abundanzen vieler Wasservogelarten seit dem 19. Jahrhundert im Vergleich zu Jahrtausenden davor weitaus geringer waren und ihr Einfluss dadurch weniger evident (LODGE et al. 1998).

In den letzten Jahrzehnten stiegen jedoch die Abundanzen vieler auch herbivorer Wasservogelarten in Nord- und Mitteleuropa wieder deutlich an. Während die Abundanzen beim Blässhuhn (*Fulica atra*) relativ konstant blieben, haben Höckerschwäne (*Cygnus olor*) um ca. 15% zugenommen. Die Kolbenentenbestände haben sich vervielfacht (ROSE 1994).

Auch am Bodensee wuchsen die Abundanzen der Kolbenenten in den vergangenen 5 Jahren stark an. In den 1950er Jahren konnten im Ermatinger Becken noch regelmäßig mehrere tausend Individuen gezählt werden (SZIJJ, 1965). Während die Bestände in den 1970er und 80er Jahren fast vollständig verschwunden waren (STARK et al. 1999), hielten sich in den letzten Jahren Ansammlungen bis zu 20.000 Individuen am See auf. Speziell im Untersuchungsgebiet traten in den letzten Jahren Wintersummen von mehreren Tausend Individuen auf (Abb. 16). Vor allem seit Ende der 80er Jahre haben die *Characeen*-Bestände, welche die Nahrungsgrundlage für die winterrastenden Kolbenenten bilden, wieder stark zugenommen (SCHMIEDER 1998). Die Entwicklung der Kolbenentenzahlen steht damit in direktem Zusammenhang.

Dem Einfluss von Wasservögeln auf die submerse Vegetation von Flachseen und Flachwasserzonen von Seen kommt daher zunehmende Bedeutung zu. Neuere Untersuchungen belegen große Biomasseverluste von Makrophyten durch Blässhühner (VAN DONK et al. 1994, SONDERGAARD et al. 1996, VAN DONK 1998).

In der vorliegenden Untersuchung wurde der große Einfluss der herbivoren Wasservögel auf die Biomasse der *Characeen* nachgewiesen. Gerade die großen Individuenansammlungen während des Zuges und in den Überwinterungsgebieten spielen hierbei eine große Rolle, während in der Vegetationsperiode der Einfluss eher gering ist (SONDERGAARD et al. 1996, VAN DONK 1998, MITCHEL et al. 1994).

Die Bestandsentwicklung der *Characeen* in der vorliegenden Untersuchung lässt Rückschlüsse auf eine Tauchtiefe von max. ca. 2 m zu, während SZIJJ (1965) von regelmäßigen Tauchtiefen bis 4 m und darüber ausgeht. Möglicherweise steht das Verhalten in Zusammenhang mit der Verfügbarkeit von leichter erreichbarer Nahrung in anderen Seeteilen. In den 60er Jahren

hingegen waren *Characeen* nur wenig verbreitet, d.h. die vorhandenen Bestände mussten maximal genutzt werden. Aktuell sind praktisch alle Flachwasserbereiche des Untersees bis zu einer Tiefe von 4 – 5 m fast flächendeckend mit *Characeen*-Rasen bedeckt, so dass riesige Nahrungsmengen für Kolbenenten und andere Wasservögel zur Verfügung stehen. Inwieweit diese genutzt werden, kann aus den vorliegenden Daten nicht geschlossen werden.

Im Februar wurden große Anteile an Makroinvertebraten innerhalb der *Characeen*-Proben festgestellt. Der hohe Anteil an Detritusfressern und Zerkleinerern deutet darauf hin, dass massive Zersetzungs Vorgänge, sogenannte Seneszenzprozesse, innerhalb der Pflanzenbestände stattfinden. Die Vitalität der Vegetation ist also trotz z.T. hoher Trockengewichtsanteile deutlich eingeschränkt. Dies tritt massiv erst nach der Jahreswende und somit nach der Eisbedeckung auf, d.h. davor reichten die Lichtbedingungen zumindest für den Erhalt der Biomasse aus. Wenn die Bestände vor Prädation durch Wasservögel geschützt werden, erfolgt sogar ein Biomassezuwachs. Die *Characeen*-Bestände scheinen auch optimale Überwinterungsorte für Klein- und Jungfische des Litorals darzustellen, sie bieten Schutz vor Fraßfeinden und ausreichend Nahrung auf engstem Raum. Ob die im Laufe des Winters infolge des Fraßprozesses geringer werdenden Versteckmöglichkeiten zu einer Konzentration der Makroinvertebraten und der Fische in den verbleibenden *Characeen*-Beständen führen oder ob die langsam absterbenden *Characeen* als optimale Nahrungsressourcen zu ihrer Vermehrung führen, kann aus den Ergebnissen nicht geschlossen werden.

Im Gegensatz zu den Kolbenenten traten bei den Blässhühnern nach dem Eisgang im Januar die höchsten Individuenzahlen auf. Die verbliebenen *Characeen*-Bestände einschließlich ihrer tierischen Komponenten werden also zu dieser Zeit bevorzugt von den omnivoren Blässhühnern genutzt, während die Kolbenenten eine geringere Rolle spielen.

Der große Einfluss der Herbivorie durch Wasservögel auf das Litoralökosystem liegt in der starken Biomasseentnahme. Wie hoch der Stoffrückfluss durch Koteintrag ist, kann derzeit für den Bodensee nicht beurteilt werden (vgl. dazu

BAUER et al. 2002). Es ist jedoch anzunehmen, dass Stoffverlagerungen zwischen Fress- und Ruheplätzen erfolgen. Außerdem ist davon auszugehen, dass der Stoffrückfluss durch den Energieverbrauch der Enten geringer ist als die Entnahme, so dass der Sauerstoffhaushalt des Sees durch den geringeren Abbau organischer Substanz weniger belastet wird.

Gleichzeitig wird aber auch anderen Organismen, welche z.B. als Detritusfresser am Seneszenzprozess der Pflanzen bzw. an den darauf aufbauenden Nahrungsnetzen beteiligt sind, die Nahrungsgrundlage entzogen, so dass ein nachhaltiger Einfluss der Herbivorie auf die Populationen dieser Organismen zu vermuten ist. Auf die Bestandsentwicklung der *Characeen* dürfte der Einfluss jedoch äußerst gering sein, da diese als klassische Pionierpflanzen sich meist aus den unzähligen Oogonien oder vegetativ aus den stärkehaltigen Speichern der wurzelähnlichen Organe neu generieren. Hierin ergeben sich Parallelen zu der in dieser Studie untersuchten *Dreissena polymorpha*, bei der trotz des Biomasseverlustes von über 90% in den flacheren Tiefenstufen durch die Beweidung von Wasservögeln kein Einfluss auf die Bestandsentwicklung im kommenden Jahr festzustellen ist.

Werden submerse Makrophyten (Gefäßpflanzen) jedoch während der Vegetationsperiode dezimiert oder deren Turionen von Wasservögeln gefressen, ist der Einfluss auf die Population der nachfolgenden Generation stark (VAN WIJK 1988, WALSER 1995).

3.3 Dreissena

3.3.1 Abundanz und Biomasse

Die *Dreissena*-Population im Bodensee erreichte wenige Jahre nach dem Beginn der Invasion die höchsten Dichten. 1968 lagen die größten Abundanzen in der Bregenzer Bucht bei etwa 10.000 Ind./m². Im Überlinger See wurden 1971 Maxima von ungefähr 21.000 Ind./m² erreicht. 44.000 frischfestgesetzte Ind./m² auf dort ausgelegten Kunststoffplatten im Oktober 1973 wurden als die bislang größten Dichten im Boden-

see betrachtet (WALZ 1975). Ab Herbst 1972 kam es offenbar zu Bestandsrückgängen. Die mittlere Dichte (Modalwert) von *D. polymorpha* im Bodensee lag nur noch bei 30,5 Ind./m² (WALZ 1978), das Maximum dieser Studie lag bei 1.850 Ind./m². Auch STREIT & SCHRÖDER (1979) stellten je nach Probennahmestelle durchschnittlich nur zwischen 200 und 700 Ind./m² fest.

SUTER (1982a, b) dagegen ermittelte 1977/78 bei Stein am Rhein Maximalabundanzen von 70.000 bis 90.000 Ind./m² (mit etwa 20.000 bis max. 40.000 Ind. über 6 mm), die einer maximalen Frischmasse von 11,8 kg/m² entsprachen. Obwohl dies die höchsten Abundanzen waren, die bis dahin in Mitteleuropa festgestellt wurden, vermutete er, dass vor 1971 sogar noch höhere Werte erreicht wurden. Selbst Durchschnittswerte mit 4.5 kg/m² lagen deutlich über den übrigen Untersuchungen aus Mitteleuropa. So stellte z.B. PEDROLI (1981) im Neuenburger See nur etwa ein Viertel dieser Biomasse fest. Am Zürichsee wurden max. 30.000 Ind./m² ermittelt (BURLA & LUBINI-FERLIN 1976).

CLEVEN & FRENZEL (1993) erfassten im Seerhein durchschnittlich 60.000 Ind./m² (inkl. AK 0) sowie im Mittel 9.9 kg FM/m² bei einem Maximalwert von 21.2 kg FM/m². Sie stellten wie auch SUTER die besonderen Charakteristiken des Biotops „Seeausfluss“ heraus, die solch riesige Muschelmengen erst ermöglichen. LUBINI & VICENTINI (2001) beprobten im Winter 1999/2000 SUTERs Beprobungsstellen noch einmal und stellten einen Bestandsrückgang der Muscheln von 4.5 kg FM (1977 – 80) auf 0,7 kg FM/m² fest.

Bei der aktuellen Untersuchung konnte eine mittlere *Dreissena*-Populationsdichte für Muscheln über 5 mm Schalenlänge von etwa 9.630 Ind./m² im September (alle Tiefen und Standorte) festgestellt werden. Die höchste mittlere Abundanz lag bei 29.931 Ind./m² in 11 m Tiefe (Litoralgarten, Januar). Der von WALZ (1974) festgestellte Bestandsrückgang kann nicht bestätigt werden. Mit allein bis zu 300.000 frisch festgesetzten Jungmuscheln auf einem Quadratmeter (Konstanzer Trichter) werden die maximalen Abundanzen (44.000 frischfestgesetzte Ind./m², WALZ 1975) weit übertroffen.

Die Maximalabundanzen für ältere Muscheln von 21.000 Ind./m² im Überlinger See (WALZ 1973) sind ein Drittel geringer als die durchschnittlichen Maximalabundanzen in -11 m Tiefe im Litoralgarten (Januar: 29.931 Ind./m²). Beim Vergleich der Zahlen ist allerdings zu bedenken, dass nicht die selben Standorte untersucht wurden. Dennoch wird die mittlere Dichte von 30,5 Ind./m² (Modalwert), die 1972 für den gesamten See ermittelt wurde (WALZ 1978), um ein Vielfaches übertroffen.

Interessant ist die Tatsache, dass *D. polymorpha* am Bodensee offensichtlich nicht mehr von Hartsubstraten abhängig ist. Die Muscheln besiedeln tiefere Bereiche ohne Hartsubstrat, indem sie Drusen bilden oder lose auf dem Sediment liegen.

In den USA erreicht *Dreissena* generell höhere Abundanzen als in Europa, vor allem in den Great Lakes. HAMILTON et al. (1994) geben ein Mittel von 10 – 30.000 Ind./m² für den Lake Erie, STEWART & HAYNES (1994) eines von 14.068 Ind./m² für den Lake Ontario und STEWART et al. (1998b) max. 55.000 Ind./m² für Hartsubstrate der Great Lakes an. STOECKMANN & GARTON (1997) konnten auf dem gleichen Substrat durchschnittlich 10 – 50.000 Ind./m² und max. 340.000 Ind./m² feststellen, wohingegen es auf Weichsubstraten im westlichen Eriesee 30.000 Ind./m² waren. All diese Angaben schließen die AK 0 ein, so dass die Abundanzen der vorliegenden Untersuchung etwa in einer ähnlichen Größenordnung liegen.

Die FM betrug über alle Tiefen und Stellen gemittelt im September durchschnittlich 3.1 kg/m². Dieser Wert liegt unter denen von SUTER (1982a) und CLEVEN (1990), aber deutlich über denen aus den weiter oben zitierten Publikationen vom Bodensee (z.B. WALZ 1978 und STREIT & SCHRÖDER 1978). Etwa 7,5 kg FM/m² (3 kg TM mit Schale/m²) in den USA liegen deutlich höher, was vermutlich an der Alterszusammensetzung der Dreikantmuscheln liegt. Da Dreikantmuscheln in den Staaten kaum effektive Prädatoren haben (STEWART et al. 1999, BOLES & LIPCIUS 1997), dürften viele große Exemplare vorkommen, die zur höheren Biomasse führen.

In der vorliegenden Studie wurden Dreikantmuschel-Abundanzen ermittelt, die nach der vor-

handenen Literatur zumindest zu den höchsten publizierten Beständen Mitteleuropas gehören. Von einem „seltenen“ Vorkommen (z.B. Südkurier 28.10.00 und Seespiegel 6/97) kann keine Rede sein. Der Bodensee hat aktuell wohl die höchste *Dreissena*-Besiedlungsdichte seit der Einwanderung dieses Neozoons.

Obwohl im Konstanzer Trichter die bisher höchsten Populationsdichten festgestellt wurden (im Vergleich mit verfügbarer Literatur), kam es im Seerhein zu einem Rückgang der Muscheln. Im Vergleich zu den mittleren Abundanzen (60.000 Ind./m²), die im Winter 1989/90 im Seerhein festgestellt wurden (CLEVEN & FRENZEL 1993), haben sich die aktuellen Abundanzen (13.440 Ind. > 5 mm und 11.203 Ind. < 5 mm/m²) hier halbiert. Dies deckt sich mit Befunden von LUBINI & VICENTINI (2001) die auch am Untersee-Ende einen FM-Rückgang der Herbstbestände um etwa 84% von 4.542 g (1977 – 80) auf 725 g/m² (1999) feststellten. Mit der Fließrichtung nahmen die Muschelbestände ab. WELKER & WALZ (1998) stellten fest, dass Unioniden (Filtrierer) ein erheblicher Mortalitätsfaktor für Phytoplankton in Seeausflüssen sein können. Für den Bodensee (sowohl Ober- als auch Untersee) ist es daher vorstellbar, dass Reduktionen des Nährstoff- und Phytoplankton-Gehaltes diese Gewässer recht früh betreffen, da geringere Phytoplanktondichten (siehe Abb. 2) innerhalb einer kürzeren Fließstrecke konsumiert werden.

Zudem hat *Dreissena* auch Effekte auf das Makrozoobenthos. Ihre Besiedlung bedingt eine Oberflächenvergrößerung der Hartsubstrate und auch eine Vergrößerung des Interstitials zwischen den Schalen. Das Habitat, das von *Dreissena*-Schalen gebildet wird, kann durch seine komplexe und durch Hohlräume geprägte Struktur kleinen Organismen Schutz vor Prädation und Strömungsturbulenz oder Wellenschlag bieten. Zusätzlich akkumulieren in den Interstitialräumen organische Stoffe (wie Detritus), die ihrerseits Nahrung und weitere Versteckmöglichkeiten für Zoobenthos darstellen (KARATAYEV & BURLAKOVA 1995). Die sich filtrierend ernährende *D. polymorpha* verschiebt Nährstoffe und somit Energie durch Ausscheidung von Kot und Pseudofäces vom Pelagial hin

zum benthischen Lebensraum. Dadurch können andere benthische Organismen pelagische Algen nutzen, die mehr oder weniger verdaut von *D. polymorpha* wieder ausgeschieden werden (MACISSAC 1996). Bei den meisten benthischen Invertebraten hat *Dreissena* daher positive Effekte auf deren Biomasse und Dichte (STEWART & HAYNES 1994, MÖRTL & ROTHHAUPT 2003).

3.3.2 Einfluss der Wasservögel

Sollte man im Frühjahr nach *D. polymorpha* suchen, so kann im litoralen Flachwasser tatsächlich der Eindruck entstehen, dass die Dreikantmuschel zur Rarität wurde. Diese Studie weist am Bodensee erstmals nach, dass in allen MNW -1 und -3 m Tiefenstufen, die beprobt wurden, eine Reduktion der *Dreissena*-Biomasse um durchschnittlich 96% stattfand. Dies deckt sich mit Befunden von SUTER (1982a) für die Fließwasserstrecke bei Stein am Rhein, wo er eine Reduktion der Muschelbestände um 95 – 99% fand. LUBINI & VICENTINI (2001) dokumentierten hier im Winter 1999/00 eine Abnahme um 87%. CLEVEN & FRENZEL (1993) stellten für den Seerhein um 97% reduzierte Dreikantmuschelbestände fest. Die Untersuchungen betonten jedoch die für den restlichen Bodensee wenig repräsentative Stellung des Biotops „Seeausfluss“.

Reduktionen des Makrozoobenthos (vor allem *Dreissena*) um über 90% sind selten nachgewiesen worden. Die Mehrzahl der Literatur, die eine hohe Nutzung von Invertebraten feststellten konnte, konzentrierte sich auf dichte Eiderenten-trupps (*Somateria mollissima*), die marine Muscheln dezimieren oder auf hohe Dichten z.B. von Lappentauchern, die spezielle Makroinvertebraten-Taxa erjagen. In Süßwassersystemen scheinen Wasservögel selten so ausgeprägte Effekte auf die Anzahl der Invertebraten zu haben (MARKLUND et al. 2002). Allerdings sind in dieser Literaturübersicht die Arbeiten von CLEVEN & FRENZEL (1993) sowie von SUTER (1982a, b, c) nicht erwähnt.

DE LEEUW (1999) gibt für die niederländischen Seen IJsselmeer und Markermeer eine alljährliche Nutzung von nur 10 – 20% der *Dreissena*-

Population durch Reiher- (*Aythya fuligula*) und Bergenten (*A. marila*) an, wobei lokal aber bis zu 90% dezimiert werden können. Am Neuenburger See, der eine geringere Prädatordichte aufwies, konnte PEDROLI (1981) nur eine Biomasse-Reduktion von *D. polymorpha* um 8 – 11% nachweisen. HAMILTON et al. (1994) stellten in einer „exclosure“-Studie im Eriensee eine Reduktion der *Dreissena*-Biomasse durch Tauchenten in 5 bis 7 m Wassertiefe um 57% fest.

DE LEEUW (1999) ermittelte nach der Prädation in seinen Mesokosmos-Fraßversuchen eine verbleibende FM von 30 – 60 g/m². Bei unserer Untersuchung stimmt die verbleibende FM in -1 und -3 m Tiefe (22 – 88 g/m² – ohne verspätete Mai-Probenahme) sehr gut mit DE LEEUWs Befunden überein. In den darunter liegenden Tiefen (-7 und -11 m), in denen Reduktionen um 90% festgestellt wurden, verblieben zwischen 7 (Hagnau -7 m) und 280 g/m² (Hagnau -11 m). Die Enten nutzen offensichtlich Muscheln, bis es unrentabel wird, diese zu suchen.

Es scheint am Bodensee also keine flachen Stellen zu geben, die im Spätwinter (Ende Januar) noch hohe Muschelzahlen aufweisen und erst genutzt werden, nachdem optimale Stellen leergefressen wurden. Nach Ende Januar gehen die Wasservogelzahlen an allen Stellen stark zurück, was hauptsächlich auf versiegende Nahrungsressourcen (nur noch etwa 5% der *Dreissena*-Bestände im September) zurückgeführt werden kann.

Allerdings war der Februar im Untersuchungs-winter zu warm (4,3°C). Dies könnte Enten und Blässhühner auch frühzeitig zum Heimzug bewegt haben. Nach SCHMID et al. (2001) wird der Abzug der Tafelenten im Frühling stark von den Witterungsverhältnissen beeinflusst und kann ab Februar einsetzen.

Vermutlich werden alle Dreikantmuschel-Bestände des Bodensees bis mindestens 3,5 m Tiefe (MNW -3 m) von Tauchenten effektiv genutzt. Persönliche Beobachtungen zeigten auch am Westende des Überlinger See und am Schweizer Oberseeufer Prädation. Stellenweise sind in MNW -7 (Seerhein, Hagnau und Litoral-garten) noch Biomasse-Reduktion um 80 – 90% nachgewiesen worden, während sich die Muschelbestände anderer Stellen in diesen Tiefen nicht änderten (z.B. Konstanzer Trichter).

In Hagnau wurde ausnahmsweise sogar in -11 m Tiefe ein signifikante Reduktion (über 90%) der Dreikantmuscheln festgestellt. Eine Nutzung von *D. polymorpha*-Beständen durch die untersuchten Wasservogelarten bis in derartige Tiefen ist in der Literatur bisher nicht bekannt.

3.3.3 Tiefenunterschiede

Obwohl eine hohe Beutedichte positiv mit hoher Prädatorendichte korreliert, spielt diese nach SAFRAN et al. (1997) eine wesentlich geringere Rolle als die jeweilige Wassertiefe, die von den Vögeln erreicht werden muss. Die Tauchleistungen der 3 untersuchten *Dreissena*-Konsumenten sind unterschiedlich. Das Blässhuhn gilt als schlechtester Taucher und hält sich bevorzugt in den seichtesten Bereichen auf. Ihm fehlt die sogenannte „bottom-Phase“; es taucht ohne eine Suchstrecke zurückzulegen. In der Regel erreicht es nicht mehr als 2 m Tiefe und benötigt pro Tauchgang durchschnittlich 6,3 s. (SCHIFFERLI 1989 und GLUTZ VON BLOTZHEIM et al. 1973). Tafelenten suchen in 3 bis maximal 5 m Tiefe nach Nahrung und benötigen etwa 20 s pro Tauchgang. Auch sie bevorzugen eher seichte Uferabschnitte. Bei einem Tauchgang in 5 m Tiefe, der 30 s dauert, benötigt die Tafelente die Hälfte der Zeit für das Ab- und Auftauchen. Reiherenten schwimmen unter Wasser schneller und haben daher mehr Zeit am Grund. Sie tauchen in der Regel bis 8 m Tiefe und benötigen etwa 30 s. Tauchtiefen von 10 – 14 m zur Nahrungssuche wurden dokumentiert (SCHIFFERLI 1989 und GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1969). Aufgrund dieser Angaben liegt es nahe, dass die Prädation der Muschelbestände in den Tiefenstufen MNW -7 m und -11 m vor allem auf Reiherenten zurückzuführen ist, während in den flachen Tiefenstufen (-1 und -3 m) alle 3 Arten mögliche Prädatoren sind.

Warum an den Probennahmestellen unterschiedliche Maximaltiefen erreicht werden, soll im Folgenden diskutiert werden.

Der Grund der Nutzung der Muschelressourcen noch in 11,5 m (reale Tiefe) vor Hagnau ist wohl in der Zugänglichkeit der Nahrung zu suchen. Wann allerdings der Abfraß in Hagnau stattfand

und wie viele Wasservögel beteiligt waren, lässt sich mit unseren Nachtbeobachtungen ($n = 3$) nicht klären. Die Vermutung liegt nahe, dass ein Tauchenten-Trupp aus dem nahegelegenen Eriskircher Ried (20.000 Ind.) in einigen Nächten in das Gebiet einfiel, das mit etwa 24.700 Muscheln pro m^2 in -7 m Tiefe sehr hohe Bestände der Hauptnahrung bot. Im März verblieben in dieser Tiefenstufe noch etwa 75 Ind./ m^2 (0,3%). Da schon im September 2001 festgestellt wurde, dass mehrjährige Muscheln nur die Ausnahme waren, muss diese Stelle mindestens auch im Winter 2000/01 (wahrscheinlich aber jedes Jahr) komplett leergefressen worden sein. Trotz dieser wohl allwinterlichen „Ausbeutung“ weist *Dreissena* hier mit die höchsten Abundanzen auf. Die vorkommenden Muscheln lagen lose auf dem Grund und konnten damit ohne großen Energieaufwand von den Tauchenten aufgesammelt werden. Dies könnte die Ursache für die Reduktion des *Dreissena*-Bestandes um 91% sein, da im Konstanzer Trichter und Seerhein – wo sehr hohe Wasservogelmengen Nahrung suchten – die Muscheln in dieser Tiefenstufe fest über Byssusfäden mit dem steinigen oder schlackigen Substrat verwachsen sind. Diese Verbindung ist sehr stabil. Die Muscheln wären also nur mit einem wesentlich höheren Kraft- und Energieaufwand abzureißen (DE LEEUW 1999). Dieser zusätzliche Energieverbrauch im Konstanzer Trichter und Seerhein könnte ausschlaggebend für eine negative Energiebilanz in dieser Tauchtiefe sein.

Möglicherweise bieten die Flachwasserbereiche im Konstanzer Trichter darüber hinaus so viel Nahrung bis zum Abzug der Enten, dass eine Nutzung der schwer zugänglichen Nahrung in -7 und -11 m hier nicht nötig wird. Gerade die verwinkelten, durch Hohlräume geprägten Schlacken, die oftmals das Substrat im KN-Trichter bilden, könnten zudem die Muschelbestände vor Prädatoren schützen. Zusätzlich kann auch die Strömung bei der Nahrungssuche in tieferen Regionen (unterhalb -7 m) eine negative Rolle spielen. Der positive Effekt, dass die Enten beim Abtauchen unter Wasser gedrückt werden, mag in Flachwasserbereichen über die energetischen Kosten überwiegen, die das konstante Anschwimmen gegen die Strömung (oder kurze Flugphasen) verursacht. Mit zunehmender

Tauchtiefe könnte das Verhindern der Drift daher zu Energiedefiziten führen.

Warum wurden dann aber im Litoralgarten, wo ebenfalls sehr hohe Abundanzen von lose auf dem weichen Sediment liegenden Wandermuscheln vorkamen, nicht bis MNW -11 m genutzt? Offenbar handelt es sich hier nur um ein lokal begrenztes *Dreissena*-Vorkommen, das nicht wie in Hagnau flächendeckende Bestände bildet. Für die wenigen Enten und Blässhühner, die hier tags erfasst wurden, reichten die Nahrungsressourcen während des gesamten Winters aus. Da sie noch bis März in -7 m Tiefe Nahrung finden konnten, war es demnach nicht „nötig“, bis in -11 m Tiefe zu tauchen. Die Abnahme in MNW -7 m muss nachts durch Reiherenten stattgefunden haben, da tagsüber diese tieftauchende Art kaum mehr festgestellt wurde (siehe Abb. 31).

Bei Tiefenunterschieden in der Nutzung der Muscheln muss auch eine gebietsspezifische Überwinterungstradition der Tauchenten und Blässhühner in Erwägung gezogen werden. OKA et al. (1999) stellten an überwinternden Reiherenten in Japan fest, dass es an benachbarten Seen zwei verschiedene Populationen gibt, die sich durch unterschiedliche Magengewichte aufgrund verschiedener Muschel-Nahrung unterscheiden. Sie vermuten, dass Enten in traditionelle Überwinterungsgebiete zurückkehren, an die ihr Magen-Darm-Trakt angepasst ist. Diese Rückkehrer können über Erfahrungswerte verfügen, die ihnen sagen, wo Nahrung leicht zugänglich und zahlreich verfügbar ist. Dies könnte bei der unterschiedlichen Tiefennutzung in Hagnau und im Konstanzer Trichter ebenfalls eine Rolle spielen.

Tauchenten und Blässhühner beeinflussen die *Dreissena*-Population im Flachwasser wesentlich. Da die Abundanz und Biomasse der Muscheln um über 90% dezimiert wurde, ist auch deren Altersstruktur hierdurch geprägt. HAMILTON et al. (1994) konnten für den Eriesee nachweisen, dass Tauchenten bevorzugt mittlere und große Größenklassen von *D. polymorpha* fressen, da sich die Anzahl der Muscheln nicht signifikant änderte, wohl aber deren Biomasse. In unserer Untersuchung nahm die Muschelbiomasse durch die Prädation stärker ab (im KN-Trichter beispielsweise um 98%) als die Abundanz (nur 95%). Dies ist ein klarer Hinweis dar-

auf, dass kleine Muscheln, die kaum einen Beitrag zur Biomasse leisten, nicht gezielt aufgenommen oder sogar gemieden werden. Nach SUTER (1982a) haben einzeln aufgepickte Partikel unter 7 mm Länge oder etwa 4 mm Durchmesser für die betreffenden Wasservogelarten keine Bedeutung bei der Nahrungssuche. Er stellte fest, dass der Biomasseanteil der Muscheln < 6 mm am Untersee-Ende bis zum Frühjahr stark zunimmt (von etwa 1% im Herbst auf bis zu 40% im Frühjahr).

So werden fast alle Individuen der AK 1 in der Prädationsphase dezimiert, da Vögel bevorzugt diese AK fressen (DE LEEUW 1999). Weil die Muscheln jedes Jahr selektiert werden, ist die Biomasse im darauffolgenden Jahr wieder von der (nächsten) AK 1 geprägt. So kommt es zu einem Kreislauf, bei dem die Altersverteilung der Muschelvorkommen top-down gesteuert ist und die Wasservogelbestände bottom-up reguliert sind.

3.3.4 Ursachen der *Dreissena*-Reduktion im Laufe des Winters

Dreikantmuscheln über 10 mm Schalenlänge sind kaum mehr in der Lage, aktiv zu wandern (WIKTOR 1963 und OLDHAM 1930 zit. in SUTER 1982a). Einzelne Individuen können ihre Byssusfäden zwar lösen, sind aber bei hohen Abundanzen stets mit anderen Individuen aggregiert, was eine Abwanderung unmöglich macht.

Die Dreikantmuschel-Population wird bezüglich Abundanz, Biomasse und Altersstruktur im Flachwasser (z.T. sogar bis effektive 11,5 m Tiefe) von beiden untersuchten *Aythya*-Arten und Blässhühnern geprägt, da nur diese häufig vorkamen (siehe auch Modellierung).

Sonstige Prädatoren spielen eine unwesentliche Rolle. Vogelarten, die *Dreissena* nur gelegentlich als Ergänzungsnahrung nutzen (siehe JACOB & LEUZINGER 1972), sind zu vernachlässigen. Eider- (*Somateria mollissima*), Samt- (*Melanitta fusca*) und Bergenten (*Aythya marila*) als ausgewiesene *Dreissena*-Fresser kamen nur als Einzelexemplare vor.

Fische wie Aale (*Anguilla anguilla*) und Brachsen (*Abramis brama*) fressen gelegentlich

Dreissena (BIJ DE VAATE 1991). Da im Sommer keine Abnahmen von *D. polymorpha* festgestellt wurden (CLEVEN & FRENZEL 1993), ist der Einfluss von Fischen als gering einzustufen. Für den Amerikanischen Flusskrebs (*Orconectes limosus*) konnte MÖRTL bei enclosure-Versuchen zeigen, dass diese Krebsart im Bodensee keine Effekte auf hohe Bestände (10.000 Ind./m²) der Dreikantmuschel hat (pers. Mitteilung).

3.3.5 Wiederbesiedlung

Nach JANTZ & NEUMANN (1998) wird *D. polymorpha* unabhängig vom Alter ab etwa 8 mm Schalenlänge reproduktionsfähig. Reproduktion findet im Frühjahr ab etwa 12°C Wassertemperatur statt (BORCHERDING 1991).

Exemplare der ehemaligen AK 0 (jetzt AK 1) erreichen bereits im Mai 10 mm Schalenlänge und somit die Geschlechtsreife. Ob im Bodensee Exemplare der AK 0, die schon im Herbst diese Länge erreichen, fortpflanzungsfähig sind, ist unbekannt.

Jungmuscheln über 8 mm Schalenlänge produzieren im Frühjahr die Veligerlarven, die ab Juni im Pelagial auftauchen (EINSLE 1973). Weil ältere Muscheln pro Jahr bis zu 1 Mio. Oozyten hervorbringen (BORCHERDING 1991), könnten auch die 3 – 5% der Muscheln über 5 mm, die die Prädation im Interstitial der Steine überleben, eine wichtige Quelle dieser Veliger und somit der Neubesiedlung sein. Da im Flachwasser die kritischen Temperaturen für Wachstum und Reproduktion sowie Phytoplankton-Wachstum früher erreicht werden, als in tiefen Bereichen (in MNW -15 m erst ab August 14°C, WACKER 2002) reproduzieren sich diese Exemplare eher. Im Bodensee treten nach EINSLE (1973) zwei Wellen von Veligerlarven auf. Die Muscheln in den tiefen Bereichen, die nicht von den Enten genutzt werden, scheinen erst ab August mit der Reproduktion zu beginnen und sind nach WACKER (2002) auch weniger fertil. Somit produzieren die hohen Muschelabundanzen in den Tiefen, in denen die Enten keinen Einfluss mehr haben, nur die Veligerlarven ab August (zweite Ausbreitungswelle).

Die späte Besiedlung des Litoralgartens und der damit verbundene Anstieg der Abundanzen erst nach September könnte auf der Ansiedlung solcher Veligerlarven beruhen.

3.4 Modellierung Konstanzer Trichter

Nach DE LEEUW (1999) konsumieren Enten der Gattung *Aythya* täglich das 2 bis 3-fache ihres Körpergewichts an Dreikantmuscheln. Bei der Reiherente ergibt sich hieraus ein Durchschnittswert von 1,6 kg FM *Dreissena* pro Tag. Mit diesem Tagesumsatz lässt sich eine Gesamtentnahme an Dreikantmuscheln von Oktober bis Ende Januar von 864 t (4.500 *Dreissena*-Konsumenten x 1,6 kg x 120 Tage / 1000) errechnen. Die Modellierung erbrachte von September bis Ende Januar einen Schwund auf dieser Fläche von 750 t Dreikantmuscheln. Obwohl beide Werte als grobe Schätzung einzustufen sind, liegen sie recht nah beieinander.

Die vorhandene Differenz kann mehrere Gründe haben. Die nachts fressenden Wasservogelarten konnten nicht differenziert werden. Aus den Tagbeobachtungen kann geschlossen werden, dass Reiherenten etwa ein Drittel des Bestandes ausmachten und sich der Rest auf Tafelenten und Blässhühner verteilt. Bei der Abschätzung wurde der tägliche Nahrungsbedarf der Reiherente auf die beiden anderen Wasservogelarten übertragen, obwohl das Blässhuhn nicht verwandt ist und sich Tafelente und Blässhuhn auch eher von anderen benthischen Organismen, Makrophyten und *Characeen* ernähren.

Für die Modellierung wurden zwei Mittelwerte (aus je 3 Replikaten) pro Tiefenstufe verwendet, um von 625 cm² unter Berücksichtigung des Hartsubstratanteils auf eine Fläche von 1 km² hochzurechnen. Zusätzlich erfolgte die Berechnung der Frischmasse ohne Juvenile, die in -1 m Tiefe etwa 350 g/m² ausmachten. Angesichts dieser Tatsachen ist die Differenz der beiden Schätzungen aus zwei Berechnungsweisen von etwa 100 t gering, da sich methodische Fehler schnell in diesem Größenbereich bewegen könnten.

Die Dreikantmuschel-Population (Abundanz, Biomasse und AK-Verteilung) wird im Flachwasser im wesentlichen von Tauchenten und Bläss-

hühnern beeinflusst. Die untersuchten Wasservogelarten spielen eine wichtige Rolle und könnten „keystone-Prädatoren“ sein. Laut Definition haben solche Arten relativ zu ihrer Abundanz bzw. ihrer Biomasse einen überproportionalen Effekt auf die Lebensgemeinschaft. HAMILTON (2000) schrieb Eiderenten (*Somateria mollissima*), die Miesmuscheln (*Mytilus edulis*) dezimierten, eine solche Rolle zu. Tauchenten (besonders die molluscivore Reiherente) waren im Bezug auf ihre Biomasse im Konstanzer Trichter mit durchschnittlich 4.500 Ind./km² (gerechnet für 0,8 kg: 3,6 t) nicht die dominierende Art. Die FM von *D. polymorpha* war etwa 200-fach höher (769 ± 159 t). Dennoch wurden von den Tauchenten etwa 750 t Dreikantmuscheln gefressen.

3.5 *In situ*-Dokumentation

3.5.1 Dokumentation der Dreikantmuscheln mit nicht invasiven Methoden

Im Vergleich mit herkömmlichen Methoden der Abundanzbestimmung benthischer Lebewesen, die meist invasiv sind und einen hohen Arbeitsaufwand in der Vorbereitung, der Durchführung der Probennahme und der Probenaufbereitung erfordern, weist die Methode der *in situ* Fotografie einige bedeutende Vorteile auf.

Der materielle Aufwand ist relativ niedrig, sowohl in der Anschaffung als auch im Unterhalt. Für eine Ausrüstung zur Unterwasserfotografie muss ein Betrag von ca. 2000 bis 3000 € veranschlagt werden. Die Kosten für entsprechende Probenahmegeräte (air-lift sampler, freeze-coring oder auch der für diese Studie benutzte infralittoral suction sampler ISS) liegen z. T. in ähnlicher Größenordnung, ziehen aber erhebliche Kosten im Unterhalt nach sich.

Zur Durchführung einer fotografischen Kartierung ist mindestens eine vollständige Forschungstauchergruppe (3 Personen) notwendig. Im Vergleich dazu werden für die Makrozoobenthos-Probennahmen neben den Tauchern noch zwei Helfer für das Bearbeiten der Proben benötigt.

Die Daten, die durch die Fotografie erhoben werden, lassen sich von einer Person leicht in vertretbarer Zeit auswerten, da die Bildauswer-

tung am Computer erfolgt. Das herkömmliche Bearbeiten der Makrozoobenthosproben hingegen bedarf oft mehrerer Stunden.

Auch stellt das Anfertigen der Aufnahmen taucherisch kein großes Problem dar. Die Qualität der Aufnahmen war mit einer Ausnahme ausreichend, um die Flächenbedeckung sicher zu erfassen.

Bereits mehrfach wurden Probleme während der einzelnen Tauchgänge angesprochen, die zu unvollständigen oder nicht repräsentativen Daten führten. Dies lag teilweise an Faktoren, die unbeeinflussbar bleiben (Wetter), aber auch an persönlichen und technischen Problemen. Soweit möglich, wurden diese aber während der Untersuchung behoben.

Bei der Abundanzabschätzung in sehr gering besiedelten Bereichen (z.B. Münsterlingen) führte die relativ kleine Probennahmefläche in Verbindung mit einer geringen Replikanzahl zu nicht repräsentativen Ergebnissen. DOWNING (1984) beschreibt, welche Anforderungen an Probennahmetechnik hinsichtlich einer repräsentativen und präzisen Wiedergabe der tatsächlichen Besiedlungsdichte erfüllt werden sollten. Sehr entscheidende Größen sind dabei die Probennahmefläche und die Anzahl der entnommenen Replikate, aus denen ermittelt werden kann, welche Individuendichte verlässlich wiedergegeben wird. Für die angewandte Kombination (21 cm × 30 cm, n = 5) wären Abundanz von ca. 200 Ind./m² noch repräsentativ zu erfassen. Dies entspricht auch der Einschätzung während des Tauchgangs im März 2002, die uns dazu bewog, vor Münsterlingen die Untersuchung abzubrechen. Einige wenige *Dreissena*-Drusen verteilt auf mehrere Meter betauchter Strecke ließen sich nicht repräsentativ erfassen. Hätte sich in den ausgewählten Flächen jeweils eine Druse befunden, wäre die tatsächlich vorhandene Dichte überschätzt worden.

Hier sollten in Zukunft methodische Veränderungen vorgenommen werden, wie die Verwendung eines größeren Messrahmens (40 cm × 60 cm) und die Erhöhung der Replikanzahl.

In Bereichen mit dichter Besiedlung durch die Dreikantmuschel ließen die Daten eine Bewertung der Prädation überwinternder Wasservögel zu. Hier war die Methode eine erfolgreiche Al-

ternative zur invasiven Makrozoobenthos-Beprobung.

Optische *in situ* Methoden zur Abundanzbeurteilung werden vor allem in marinen Systemen eingesetzt (PIEPENBURG & SCHMID 1997). In dieser Studie konnten z.B. Schlangensterne genau quantifiziert werden. Auch CLEVEN (1990) nutzte bereits UW-Aufnahmen, um Fraßverluste der Dreikantmuschel im Seerhein zu dokumentieren.

Für diese Untersuchung wurden erstmals optische Methoden auch in Bereichen des Bodensees angewandt, an denen keine Strömung vorhanden ist. Ein Entfernen von Sediment, welches die *Dreissena*-Kolonien bedeckt, war hier mangels Strömung nicht möglich.

Eine direkte Beziehung zwischen den Individuenanzahlen nach Auswertung der Aufnahmen und der entnommenen Proben konnte daher nicht erstellt werden. Für die Bestimmung der durch *D. polymorpha* besiedelten Fläche waren die Anforderungen an die optische Qualität der Aufnahmen jedoch nicht so hoch. Auch wenn Sediment teilweise die Muscheln bedeckte, ließ sich die besiedelte Fläche gut bestimmen.

3.5.2 Korrelation der Besiedlungsfläche mit der Abundanz der Dreikantmuschel

Der Aufbau der *Dreissena*-Population unterscheidet sich zwischen den Bereichen, die einer jährlichen Prädation unterliegen und jenen, die sich in größeren Tiefen befinden (diese Studie). Während in den flacheren Bereichen die Substrate (meist Steine) nur einschichtig besiedelt werden, bedecken die Dreikantmuscheln in größerer Tiefe die Substrate in mehreren Schichten

oder als Drusen. Bei der Bilddokumentation wird aber nur die zweidimensionale Ausdehnung ermittelt. Aussagen über die Dicke der Muschelvorkommen sind daher nicht möglich. Auch unterscheidet sich die Altersstruktur in den unterschiedlichen Tiefen: In den jährlich neu besiedelten flachen Zonen dominieren kleine Muscheln, die daher zu höheren Dichten führen als in tieferen Bereichen, in denen der Anteil von großen Alttieren höher ist.

Hinzu kommt die unterschiedliche Substratstruktur. An den windexponierten Stellen des Obersees (Meersburg und Hagnau) ist die mittlere Korngröße der Ufersteine i.d.R. höher als an Stellen, die sich meist im Windschatten befinden (z.B. Litoralgarten). RÖCK (1999) vermaß an unterschiedlichen Stellen bei Meersburg Steine und ermittelte Mediane um 140 mm während am Litoralgarten der Median der untersuchten Steine bei 68 mm lag. Daten für den Konstanzer Trichter liegen nicht vor. Je größer die einzelnen Steine sind, desto mehr Zwischenräume bilden sich, die den Muscheln einen Prädationsschutz bieten. Das Erfassen solcher Restbestände, die sich auf Flächen befinden, die senkrecht zur fotografischen Ebene liegen, ist mit der beschriebenen Methode schwer möglich.

Weitere Untersuchungen waren notwendig, um das Erstellen einer Beziehung zwischen Populationsparametern wie Abundanz oder Biomasse und dem besiedelten Flächenanteil für unterschiedliche Tiefen und Substrate zu ermöglichen. Die Ergebnisse liegen inzwischen vor und können beim Autor angefragt werden.

4 Fazit, Ausblick

Das Ziel der Untersuchung, die Nutzung der Biomasse der Armelechtralgrasrasen und der *Dreissena*-Bestände als Nahrungsressource durch Wasservögel im Verlauf des Winters zu dokumentieren, wurde erreicht. Dies bestätigt die Auswahl der Untersuchungsflächen sowie das Untersuchungskonzept. Bedingt durch die Witterungsverhältnisse konnten wenige Probenahmen (*Chara*) nicht wie vorgesehen durchgeführt werden, so dass die Ergebnisse, insbesondere hinsichtlich der Übertragbarkeit auf die gesamte Litoralfläche einer weiteren Absicherung bedürfen.

Dennoch wurden wertvolle Hinweise über die Nutzung der *Characeen*-Rasen durch Wasservögel gewonnen. So wird im Untersuchungsgebiet im Laufe des Winters bis zu einer Tiefenstufe von ca. -2 m (bezogen auf MW) praktisch der gesamte Aufwuchs von Wasservögeln abgefressen. Die in den Fraßschutzkäfigen zum Ende des Winters noch vorhandene Biomasse zeigt, dass der Seneszenzprozess am Biomasseverlust nur geringen Anteil hat, wobei der hohe Anteil an Zoobenthos in einzelnen Proben aber deutlich auf Seneszenzvorgänge hinweist. Über die Rolle des tierischen Anteils in der Ernährung der Wasservögel kann nur spekuliert werden.

Bezüglich des Fraßverhaltens zeigt sich, dass zunächst die leicht erreichbaren Ressourcen in geringer Wassertiefe genutzt werden, bevor größere Wassertiefen erschlossen werden. Die während des Winters fallenden Wasserstände begünstigen dieses Verhalten. Inwieweit knapper werdende Ressourcen zu einer Ortsverlagerung der Vogelbestände führten lässt sich aufgrund der zeitgleich auftretenden Vereisung des Untersuchungsgebietes nicht feststellen.

Auch bezüglich der Nutzung der *Dreissena*-Bestände durch winterrastende Wasservögel wurden innerhalb des Projektes weitere wertvolle Ergebnisse gewonnen.

Derzeit breiten sich in unserem Raum eine Vielzahl von Neozoenarten aus, über deren Auswirkungen auf „betroffene“ Lebensräume im Vorfeld keine Aussagen möglich sind. So haben sich im Rhein-/Maingebiet in jüngster Zeit zwei nicht-

heimische Arten der Muschelgattung *Corbicula* angesiedelt, deren Effekte auf die jeweiligen Lebensgemeinschaften möglicherweise ähnlich dramatisch sind, wie die der Dreikantmuschel am Bodensee und in anderen Regionen (vgl. WORMINGTON & LEACH 1992, JOHNSON & PADILLA 1996). Dass die Ansiedlung von *Dreissena* im Bodensee nicht nur positive Effekte zeitigte, wie etwa die starke Zunahme der überwinternden Wasservögel, sondern auch negative, zeigt das Beispiel der heimischen Muschelarten. Bei der vorliegenden Untersuchung konnten stark von *Dreissena* besiedelte *Anodontiden* festgestellt werden; eventuell ist das (wahrscheinliche) Erlöschen der Population von *Unio crassus* im Bodensee, deren Leerschalen bei den Probenahmen im Seerhein gefunden wurden, unter anderem durch derartige Überwucherungen oder durch Nahrungskonkurrenz mit der mobileren Dreikantmuschel verursacht worden. Bei künftigen Forschungsprojekten wäre daher generell eine Betrachtung des Einflusses von *Dreissena* auf die übrigen Makro-Invertebraten in Betracht zu ziehen. Hierzu fanden bereits Untersuchungen am Limnologischen Institut statt (WERNER 2002, MÖRTL 2003 et al. eingereicht und MÖRTL & ROTHHAUPT 2003)

Von großer Bedeutung erscheint uns bei künftigen Untersuchungen die Frage individueller, alters- sowie geschlechtsspezifischer Strategien der verschiedenen Wasservogelpopulationen im Verlaufe ihres Zugrast- bzw. Überwinterungsaufenthalts am Bodensee. Eine wichtige Voraussetzung für solche Untersuchungen ist die individuelle Markierung einzelner Individuen oder kleiner Gruppen, um Rastplatztreue, Ortswechsel, Phänologiedaten und Aufenthaltsdauer genau dokumentieren zu können. In diesem Rahmen wären auch Fragen der Veränderungen der Nahrungsstrategien von Blässhuhn und Tafelente (die inzwischen wieder vermehrt auf *Characeen*-Bestände konzentriert sind) und weiterer Arten zu untersuchen. Ob zusätzliche Nahrungsquellen (Invertebraten) einen wesentlichen Anteil an der Diät der Pflanzenfresser haben, erscheint uns gleichermaßen unzureichend un-

tersucht wie die Frage individueller Nahrungspräferenzen oder -spezialisierungen.

Der Winter 2001/02 war durch einige besonders harsche Wintertage mit starkem Eisgang gekennzeichnet, die die Datenaufnahme z.T. negativ beeinflusst haben könnten. In künftigen Studien wäre zu klären, ob das durch Eisgang möglicherweise beeinträchtigte Ergebnis der *Characeen*-Untersuchung dennoch den typischen phänologischen Verlauf widerspiegelt oder ob ein rascheres Abweiden in diesem Raum und dadurch eine andere Verteilung der Wasservögel im Verlauf des Winters bei anderen Witterungsbedingungen entstehen würde. Dabei sollten noch zusätzliche Tiefenstufen in die Betrachtungen mit einfließen, um ein klareres Bild über die energetischen Beschränkungen der phytophagen Wasservögel zu erhalten.

Um den Aufwand der Probennahmen an einer Vielzahl von Standorten auf ein Minimum zu reduzieren und dadurch eine raschere und weniger zeitaufwendige Bearbeitung bei künftigen Projekten zu gewährleisten, wurde die hier eingesetzte *in situ*-Abundanzabschätzung von *Dreissena*-Beständen entwickelt. Die entsprechenden Ergebnisse in der hier vorgelegten Studie waren vielversprechend und eine repräsentative Kalibrierung der Abundanz- und Biomassebestimmung kann inzwischen vorgenommen werden (MÖRTL 2003 et al. eingereicht). In diesem Zusammenhang ist die Erstellung einer Karte mit dem verfügbaren Anteil an Hartsubstraten (Steine etc.) für den Gesamtbereich des Bodensee-Litorals eine Voraussetzung für eine genauere Modellierung der *Dreissena*-Besiedlung im Bodensee. Die hier vorgenommene Hochrechnung der *Dreissena*-Biomasse

im Konstanzer Trichter wäre dadurch auf den gesamten See und auf alle Tiefenstufen ausdehnbar, wodurch ein genaueres Bild über die potenziell bzw. die tatsächlich genutzten Muschelbestände erarbeitet werden könnte. Auch zum Verständnis anderer biologischer Probleme wie der Nutzung bestimmter Uferabschnitte als Fischlaichhabitat oder der möglichen Ausbreitung neu eingewanderter Neozoen wie *Corbicula* oder *Dikerogammarus* ist eine solche Datengrundlage relevant.

Auch die langfristig zu erwartende Reduzierung des Nahrungsangebotes aufgrund der Reoligotrophierung des Bodensees müsste sekundär zu starken Rückgängen bei den planktonfiltrierenden Muschelansammlungen führen. Inwiefern die Wasservögel durch die enorme Biomasse-Entnahme sogar einen Beitrag zur Reoligotrophierung des Bodensees leisten, könnte durch aufwendige Untersuchungen der Energie- und Stoffkreisläufe, vor allem bezüglich der Phosphate, geklärt werden. Aufgrund der verzögerten Effekte reduzierten Nahrungsangebotes in höheren Trophieebenen könnte sich der schon jetzt erwartete Einbruch bei den Muschelbeständen in naher Zukunft dennoch einstellen. Dies hätte entsprechend negative Konsequenzen für die überwinternden Wasservögel, was nur durch ein Langzeit-Monitoring der Bestände zu ermitteln ist. Doch sind auch andere Szenarien denkbar. Ein sicherlich lohnenswertes Unterfangen wäre daher, geeignete Modelle zu entwickeln, um die künftigen Bestandsveränderungen bei Muscheln und deren Konsumenten zu prognostizieren.

5 Literatur

- BAUER, H.-G., STARK, H. & FRENZEL, P. (1992): Der Einfluß von Störungen auf überwinternde Wasservögel am westlichen Bodensee. - Ornithol. Beob. 89, 93-110.
- BAUER, H.-G., STARK, H. & LÖFFLER, H. (2002): Die Bedeutung der Wasservögel für das Ökosystem Bodensee im Winterhalbjahr. - Naturschutz, Landschaftspflege. - Bad.-Württ. 74, 167-258.
- BAUMANN, E. (1911): Die Vegetation des Untersees (Bodensee). - Arch. Hydrobiol./ Suppl. 1, 1-554.
- BIJ DE VAATE, A. (1991): Distribution and aspects of population dynamics of zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas 1771), in the lake IJsselmeer area (the Netherlands). - Oecologia 86, 40-50.
- BLINDOW, I. (1988): Phosphorus toxicity in *Chara*. - Aquat. Bot. 32, 393-395.
- BOLES, L.C. & LIPCIUS, R.N. (1997): Potential for population regulation of the zebra mussel by finfish and the blue crab in North American estuaries. - J. Shellfish Res. 16, 179-186.
- BORCHERDING, J. (1991): The annual reproductive cycle of the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* Pallas in lakes. - Oecologia 87, 208-218.
- BURLA, H. & LUBINI-FERLIN, V. (1976): Bestandesdichte und Verbreitungsmuster von Wandermuscheln im Zürichsee. - Vjschr. Naturf. Ges. Zürich 121, 187-199.
- CLEVEN, E.J. & FRENZEL, P. (1993): Population dynamics and production of *Dreissena polymorpha* PALLAS in River Seerhein the outlet of Lake Constance Obersee. - Arch. Hydrobiol. 127, 395-407.
- CLEVEN, E.J. (1990): Populationsdynamik und Produktionsabschätzung von *Dreissena polymorpha* (Pallas) im Seerhein. - Diplomarbeit, Univ. Konstanz. 147 S.
- CORILLION R. (1972): Les Charophycees de France et d'Europe Occidentale. - 2. Aufl. Otto Koeltz Verlag, Königstein-Taunus.
- DE LEEUW, J. (1997): Demanding divers. Ecological energetics of food exploitation by diving ducks. - Van Zee tot Land 61, Ministerie van Verkeer en Waterstaat Directoraat-General Rijkswaterstaat Directie IJsselmeergebied, Lelystad.
- DE LEEUW, J. (1999): Food intake rates and habitat segregation of tufted duck *Aythya fuligula* and scaup *Aythya marila* exploiting zebra mussels *Dreissena polymorpha*. - Ardea 87, 15-31.
- DE LEEUW, J., M.R. VAN EERDEN & G.H. VISSER (1999): Wintering Tufted ducks *Aythya fuligula* diving for Zebra mussels *Dreissena polymorpha* balance feeding costs within narrow margins of their energy budget. - J. Avian Biol. 30: 182-192.
- DOWNING, J. A. (1984): Sampling the benthos of standing waters. - In: Downing, J. A & F. H Rigler (eds). A manual on methods for assessment of secondary production in fresh waters. - Blackwell scientific publications. Montreal, Quebec, Canada: 87-130.
- EINSLE, U. (1973): Zur Horizontal- und Vertikalverteilung der Larven von *Dreissena polymorpha* im Pelagial des Bodensee-Obersees (1971). - gwf-wasser/abwasser 114, 27-30.
- FORSBERG, C. (1964): Phosphorus, a maximum factor in the growth of Characeae. - Nature 201, 517-518.
- GILES, N. (1990): Effects of increasing larval chironomid densities on the underwater feeding success of downy Tufted Ducklings, *Aythya fuligula*. - Wildfowl 41, 99-106.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N. & BAUER, K.M. (1969): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. - Akad. Verlagsgesellschaft, Frankfurt a. M., Bd. 3, 503 S.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N., BAUER, K.M. & BEZZEL, E. (1973): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. - Akad. Verlagsgesellschaft, Frankfurt a. M., Bd. 5, 697 S.
- HAMILTON, D.J. (2000): Direct and indirect effects of predation by Common Eiders and abiotic disturbance in an intertidal community. - Ecol. Monogr. 70, 21-43.
- HAMILTON, D.J., ANKNEY, C.D. & BAILEY, R.C. (1994): Predation of zebra mussel by diving ducks: an enclosure study. - Ecology 75(2), 521-531.

- HEINE, G., JACOBY, H., LEUZINGER, H. & STARK, H. (1999): Die Vögel des Bodenseegebietes. - Orn. Jh. Bad.-Württ. 14/15, 847 S.
- IGKB (1999): 40 Jahre Internationale Gewässerschutz-Kommission für den Bodensee. Eine Bilanz 1999. - Stuttgart, 15 S.
- JACOBY, H. & LEUZINGER, H. (1972): Die Wandermuschel (*Dreissena polymorpha*) als Nahrung der Wasservögel. - Anz. Orn. Ges. Bayern 11, 26-35.
- JANTZ, B. & NEUMANN, D. (1998): Growth and reproductive cycle of the zebra mussel in the River Rhine as studied in a river bypass. - Oecologia 114, 213-225.
- JOHNSON, L.E. & D.K. PADILLA (1996): Geographic spread of exotic species: ecological lessons and opportunities from the invasion of the Zebra Mussel *Dreissena polymorpha*. - Biol. Conserv. 78: 23-33.
- KARATAYEV, A.Y. & BURLAKOVA, L.E. (1995): The role of *Dreissena* in lake ecosystems. - Russ. J. Ecol. 26, 207-211.
- KINZELBACH, R. (1992): The main features of the phylogeny and dispersal of zebra mussel *Dreissena polymorpha*. - Limnologie aktuell 4, 5-17.
- KONOLD, W. (1987): Oberschwäbische Weiher und Seen. - Teil II Vegetation, Limnologie, Naturschutz.
- KRAUSE, W. (1980): Die Lebensform der *Characeen* unter dem Wasserregime des Oberrheins. - Ber. Int. Ver. Vegetationskunde, 53-62.
- KRAUSE, W. (1981): *Characeen* als Bioindikatoren für den Gewässerzustand. - Limnologica 13(2), 399-418.
- LAMPERT, W. & SOMMER, U. (1999): Limnoökologie. - Thieme Verlag, Stuttgart, 489 S.
- LANG, G. (1967): Die Ufervegetation des westlichen Bodensees. - Arch. Hydrobiol./Suppl. 32(4), 437-574.
- LANG, G. (1973): Die Makrophytenvegetation in der Uferzone des Bodensees. - Ber. Int. Gewässerschutzkomm. Bodensee 12, 67.
- LANG, G. (1981): Die submersen Makrophyten des Bodensees - 1978 im Vergleich mit 1967. - Ber. Int. Gewässerschutzkomm. Bodensee 26, 64.
- LODGE, D. M. (1991): Herbivory on freshwater macrophytes. - Aquat. Bot. 41: 195-224.
- LODGE, D.M., CRONIN, G. VAN DONK, E. & FROELICH, A. J. (1998): Impact of herbivory on plant standing crop: comparison among biomes, between vascular and nonvascular plants, and among freshwater herbivore taxa. - In: JEPPESEN, E. SONDERGAARD, M., SONDERGAARD, M. & CHRISOFFERSEN, K. (eds.): The role of submerged macrophytes in structuring the biological community and biogeochemical dynamics in lakes. - Ecological Studies 131: 149-174, Springer Verlag Berlin Heidelberg.
- LUBINI, V. & VINCENTINI, H. (2001): Benthosuntersuchungen des Rheins zwischen Seeausfluss und Rheinklingen 1999/2000. - Planungs- und Naturschutzamt, Kanton Schaffhausen, 1-8.
- MACISSAC, H.J. (1996): Potential abiotic and biotic impacts of zebra mussels on the inland waters of North America. - Am. Zool. 36, 287-299.
- MARKLUND, O., SANDSTEIN, H., HANSSON, L.-A. & BLINDOW, I. (2002): Effects of waterfowl and fish on submerged vegetation and macroinvertebrates. - Freshwater Biol. 47, 2049-2059.
- MELZER, A. (1976): Makrophytische Wasserpflanzen als Indikatoren des Gewässerzustandes oberbayerischer Seen. - Diss. Bot.
- MELZER, A. (1988): Die Gewässerbeurteilung bayerischer Seen mit Hilfe makrophytischer Wasserpflanzen. - Hohenheimer Arbeiten, 105-116.
- MELZER, A., R. HARLACHER ET AL. (1986): Die Makrophytenvegetation des Chiemsees. - Informationsberichte Bayer. Landesamt für Wasserwirtschaft. München, Bayer. Landesamt für Wasserwirtschaft. (4) 86, 210 S.
- MITCHEL, C.A., THOMAS, W.C. & ZWANK, P.J. (1994): Herbivory on shoalgrass by wintering redheads in Texas. - J. Wildl. Manage. 58: 131-141.

- MÖRTL, M. (2003): Biotic interactions in the infralittoral of Lake Constance. – Dissertation, Universität Konstanz, 1-158.
- MÖRTL, M. & K.-O. ROTHHAUPT (2003): Effects of adult *Dreissena polymorpha* on settling juveniles and associated macroinvertebrates. - Int. Rev. 6, 2003, 561-569.
- MÖRTL, M., A. GRUBER, P. FISCHER & K.-O. ROTHHAUPT (eingereicht): In situ optical assessment of zebra mussel abundance and biomass.
- MÖRTL, M., D. BAUMGÄRTNER & K.-O. ROTHHAUPT (eingereicht): A comparison of new sampling methods for macroinvertebrates in the stony littoral zone of lakes.
- NOLL, H. (1954): Die Vogelwelt des Untersees. - Mitt. Naturf. Ges. Schaffhauen 25, 274-384.
- OKA, N., YAMAMURO, M., HIRATSUKA, J. & SATOH, H. (1999): Habitat selection by wintering tufted ducks with special reference to their digestive organ and to possible segregation between neighboring populations. – Ecol. Res. 14, 303-315.
- OLDHAM, C. (1930): Locomotive habit of *Dreissena polymorpha*. - J. Conch., Lond. 19, 25-26.
- PEDROLI, J.-C. (1981): Les relations entre la moule zébrée *Dreissena polymorpha* (Pallas) et les oiseaux aquatiques. - Thèse, Univ. Neuchâtel.
- PIEPENBURG, D. & M. K. SCHMID (1997): A photographic survey of the epibenthic megafauna of the Arctic Laptev Sea shelf: Distribution, abundance, and estimates of biomass and organic carbon demand. - Marine Ecology-Progress Series. 147: 63-75.
- PIETSCH, W. (1982): Makrophytische Indikatoren für die ökochemische Beschaffenheit der Gewässer.
- RÖCK, S. (1999): Vergleich der Makrozoobenthos-Gemeinschaft zweier Geröllbrandungsufer des Bodensees in bezug auf die Intermediate Disturbance Hypothese. – Dipl. Univ. Konstanz. 118 S.
- ROSE, P.M. (1994): Midwinter waterfowl counts. - In: POSE P.M. (ed.) Western Palearctic and South-West Asia waterfowl census 1994. - Slimbridge, Gloucester, UK: Waterfowl and Wetland Res. Bur. IWRB.
- SAFRAN, R.J., ISOLA, C.R., COLWELL, M.A. & WILLIAMS, O.E. (1997): Benthic invertebrates at foraging locations of nine waterbird species in managed wetlands of the northern San Joaquin Valley. - California Wetlands 17, 407-415.
- SCHIFFERLI, L. (1989): Wasservogel. - Schweizerische Vogelwarte Sempach, 32 S.
- SCHMID, H., BRUN, H. & MATTMAN, M. (2001): Avifauna Report Sempach: Die Entwicklung der Vogelwelt in der Schweiz. - Schweizerische Vogelwarte, CD-Rom.
- SCHMIEDER, K. (1991): Veränderungen der submersen Makrophytenvegetation des Bodensee-Untersees innerhalb der vergangenen 20 Jahre als Spiegelbild der trophischen Entwicklung. - Verh. Ges. Ökologie 20, 537-544
- SCHMIEDER, K. (1998): Submerse Makrophyten der Litoralzone des Bodensees 1993 im Vergleich mit 1978 und 1967. - Ber. Int. Gewässerschutzkomm. Bodensee 46: 171 S.
- SCHUSTER, S, V. BLUM, H. JACOBY, G. KNÖTZSCH, H. LEUZINGER, M. SCHNEIDER, E. SEITZ & SCHUSTER, S. (1975): Die monatlichen Wasservogelzählungen am Bodensee 1961/62 bis 1974/75. 1. Teil: Fischfresser. - Ornithol. Beob. 72: 145-168.
- SCHUSTER, S. (1976a): Die monatlichen Wasservogelzählungen am Bodensee 1961/62 bis 1974/75. 2. Teil: Schwäne und Gründelenten. - Ornithol. Beob. 73: 49-65.
- SCHUSTER, S. (1976b): Die monatlichen Wasservogelzählungen am Bodensee 1961/62 bis 1974/75. 3. Teil: Tauchenten und Bläßhuhn. - Ornithol. Beob. 73: 209-224.
- SIESSEGGER, B. (1969): Vorkommen und Verbreitung von "*Dreissena polymorpha* PALLAS" im Bodensee. - gwf-wasser/abwasser 110, 414-415.
- SONDERGAARD, M., BRUUN, L., LAURIDSEN, T., JEPPESEN, E. & MADSEN, T.V. (1996): The impact of grazing waterfowl on submerged macrophytes: in situ experiments in a shallow eutrophic lake. - Aquat. Bot. 53: 73-84.
- STARK, H., BAUER, H.-G., SUTER, W & JACOBY, H. (1999): Internationale Wasservogelzählung am Bodensee. Ergebnisse aus den Zählperioden 1961/62 bis 1996/97. Dynamik der Zugrast- und Über-

- winterungsbestände und der Einfluß von Umweltbedingungen. - In: HEINE, G., JACOBY, H., LEUZINGER, H. & STARK, H.: Die Vögel des Bodenseegebietes. - Orn. Jh. Bad.-Württ. 14/15, 64-122.
- STEWART, T.W. & HAYNES, J.M. (1994): Benthic macroinvertebrate communities of southwestern Lake Ontario following invasion of *Dreissena*. - J Great Lakes Res. 20, 479-493.
- STEWART, T.W., MINER, J.G. & LOWE, R.L. (1998b): Quantifying mechanisms for zebra mussel effects on benthic macroinvertebrates - organic matter production and shell-generated habitat. - J. N. Am. Benthol. Soc. 17, 81-94.
- STEWART, T.W., MINER, J.G. & LOWE, R.L. (1999): A field experiment to determine *Dreissena* and predator effects on zoobenthos in a nearshore, rocky habitat of western Lake Erie. - J. N. Am. Benthol. Soc. 18, 488-498.
- STOEKMANN, A.M. & GARTON, D.W. (1997): A seasonal energy budget for zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in western Lake Erie. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 54, 2743-2751.
- STREIT, B. & SCHRÖDER, P (1978): Dominierende Benthosinvertebraten in der Geröllbrandungszone des Bodensees: Phänologie, Nahrungsökologie und Biomasse. - Arch. Hydrobiol./Suppl. 55, 211-234.
- STROEDE, W. (1933): Über die Beziehungen der *Characeen* zu den chemischen Faktoren der Wohngewässer und des Schlammes. - Arch. Hydrobiol. 15, 192-229.
- SUTER, W. (1982a): Der Einfluss von Wasservögeln auf Populationen der Wandermuschel (*Dreissena polymorpha* Pall.) am Untersee-Ende/Hochrhein (Bodensee). - Schweiz. Z. Hydrol. 44, 149-161.
- SUTER, W. (1982b): Die Bedeutung vom Untersee-Ende /Hochrhein (Bodensee) als wichtiges Überwinterungsgebiet für Tauchenten (*Aythya*, *Bucephala*) und Bläßhuhn (*Fulica atra*). - Ornithol. Beob. 79, 73-96.
- SUTER, W. (1982c): Vergleichende Nahrungsökologie von überwinternden Tauchenten (*Bucephala*, *Aythya*) und Bläßhuhn (*Fulica atra*) am Untersee-Ende/Hochrhein (Bodensee). - Ornithol. Beob. 79, 225-254.
- SUTER, W. (1989): Bestand und Verbreitung in der Schweiz überwinternder Kormorane *Phalacrocorax carbo*. - Ornithol. Beob. 86: 25-52.
- SZIJJ, J. (1965): Ökologische Untersuchungen an Entenvögeln (Anatidae) des Ermatinger Beckens (Bodensee). - Die Vogelwarte 23/1: 24-70.
- THIENEMANN, A. (1950): Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas: Versuch einer historischen Tiergeographie der europäischen Binnengewässer. - Stuttgart, XVIII, 809ff.
- VAHLE, H.-C. (1990): Grundlagen zum Schutz der Vegetation oligotropher Stillgewässer in Nordwestdeutschland. - Natursch. Landschaftspf. Niedersachs. 22, 1-157.
- VAN DONK, E. (1998): Switches between clear and turbid states in a biomanipulated lake (1986–1996): the role of herbivory on macrophytes. - In: JEPPESEN, E. SONDERGAARD, M., SONDERGAARD, M. & CHRISOFFERSEN, K. (eds.): The role of submerged macrophytes in structuring the biological community and biogeochemical dynamics in lakes. - Ecological Studies 131: 290-297, Springer Verlag Berlin Heidelberg.
- VAN DONK, E., DE DECKERE, E., KLEIN-BRETELER, J.G.P. & MEULEMANN, J.T. (1994): Herbivory by waterfowl and fish on macrophytes in a biomanipulated lake: effects on long-term recovery. - Verh. Int. Ver. Limnol. 25: 2139-2143.
- VAN EERDEN, M.R. (1997): Patchwork, patch use, habitat exploitation and carrying capacity for water birds in Dutch freshwater lands.- Doktorarbeit, Univ. Groningen.
- VAN WIJK, R.J. (1988): Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. I. General characteristics, biomass production and life cycles under field conditions. - Aquat. Bot. 31: 211-258.
- WACKER, A. (2002): Effects of biochemical food quality on the recruitment of *Dreissena polymorpha* in the littoral of Lake Constance: A field study and a laboratory approach. - Diss., Univ. Konstanz. 104 S.
- WALSER, R. (1995): Zur Rolle der Makrophytenbestände im Bereich von Flussmündungen am Bodensee-Obersee. - Diss. Univ. Hohenheim: 202 S.

- WALZ, N. (1973): Untersuchungen zur Biologie von *Dreissena polymorpha* PALLAS im Bodensee. - Arch. Hydrobiol./Suppl. 42, 452-482.
- WALZ, N. (1974): Rückgang der *Dreissena polymorpha*-Population am Bodensee. - gwfwasser/abwasser 115, 20-24.
- WALZ, N. (1975): Die Besiedlung von künstlichen Substraten durch Larven von *Dreissena polymorpha*. - Arch. Hydrobiol. 82, 423-431.
- WALZ, N. (1978): Die Produktion der *Dreissena*-Population und deren Bedeutung im Stoffkreislauf des Bodensees. - Arch. Hydrobiol. 82, 488-499.
- WELKER, M. & WALZ, N. (1998): Can mussels control the plankton in rivers? - A planktological approach applying a Lagrangian sampling strategy. - Limnol. Oceanogr. 43, 753-762.
- WERNER, S. (2002): Der Einfluss überwinternder Wasservögel am Bodensee auf *Dreissena polymorpha* und assoziierte Makroinvertebrate. - Diplomarbeit. Univ. Konstanz, 171 S.
- WIKTOR, J. (1963): Research on the ecology of *Dreissena polymorpha* Pall. - In the Szczecin lagoon (Zalew Szczecinski). - Ekol. Pol. (A) 11, 275-280.
- WILLI, P. (1983): Die Vögel des Bodenseegebietes. Avifauna Bodensee. - Konstanz.
- WORMINGTON, A. & J.H. LEACH (1992): Concentrations of migrant diving ducks at Point Pelee National Park, Ontario, in response to invasion of zebra mussels, *Dreissena polymorpha*. - Can. Field Nat. 106: 376-380.