

DIE VELIGER-LARVEN VON *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS) IM PLANKTON DES MONDSEES

ARNOLD NAUWERCK

Scharfling 8, A-5310 Mondsee

1 Einleitung

Die Dreicks- oder Wandermuschel *Dreissena polymorpha* ist aus ihrem Heimatgebiet in den Zuflüssen des Schwarzen und des Kaspischen Meeres im ersten Viertel des 19. Jahrhunderts über den Schiffsverkehr in nordeuropäische Flußsysteme verschleppt worden und hat in der Folge auch viele Binnenseen erreicht. Karten über den Verlauf ihrer Expansion in Europa geben MERCIER (1982) und KINZELBACH (1992). Angaben zu ihrer Verbreitung in Seen des Salzkammergutes und seines Vorlandes machen HADL et al. (1978) und PATZNER et al. (1992). Im Mondsee ist *Dreissena* nach HADL et al. (1978) zum ersten Mal 1972 nachgewiesen worden. In den letzten 10-20 Jahren hat sie sich hier stark vermehrt und ist nicht nur für die Fischerei und für den Badebetrieb zu einem Problem geworden, sondern hat auch die Biologie des Sees nachhaltig verändert.

Genauere Untersuchungen von *Dreissena* sind im Mondsee bisher nicht unternommen worden, jedoch liegen mündliche Mitteilungen von Fischern, Tauchern und anderen Beobachtern vor, die drastische Veränderungen belegen. So sind inzwischen große Bodenbereiche von den Muscheln besetzt und sind Vorkommen bis in mindestens 30 m Tiefe gemeldet worden. Der Pflanzengürtel des Sees ist beeinträchtigt durch anheftende Muscheln, welche die Schwimmblattpflanzen zu Boden ziehen und sie überwachsen. Wasservögel, besonders Reiherente (*Aythya fuligula*) und Bläßhuhn (*Fulica atra*), welche die Muscheln fressen können, haben beträchtlich zugenommen (KNOFLACHER & MÜLLER 1984), wie dies auch von anderen Seen beschrieben wurde (WRUSS 1976,

CLEVEN & FRENZEL 1992). Die Zunahme des Perlfischs (*Rutilus frisii meidingeri*), einer der wenigen Fische im See, der auch große *Dreissena*-Individuen frißt, ist ebenfalls mit der Zunahme der Muschel in Zusammenhang gebracht worden.

Der folgende Beitrag soll die quantitative Bedeutung der Veliger-Larven im Plankton des Sees und ihre Rolle im Nahrungsgewebe des Pelagials beleuchten.

Von 1988 bis 1996 wurden im Mondsee mit 14-tägigen Intervallen in 15 Tiefenstufen á 3 Meter mit einem 10-Liter Schindler-Schöpfer quantitative Zooplanktonproben entnommen, durch 100 µm Filter filtriert, mit Lugols Lösung fixiert und mit Hilfe eines Umgekehrten Mikroskopes ausgezählt. Dabei wurden, mit Ausnahme der Jahre 1992 und 1993, auch die Veliger-Larven von *Dreissena* berücksichtigt. Parallel dazu wurden Temperaturmessungen vorgenommen und nach Standardmethoden (ÖNorm) durch das Limnologische Institut der Österreichischen Akademie der Wissenschaften Chlorophyllgehalte analysiert. Letztere können mit gewissen Vorbehalten als Indikatoren für das Nahrungsangebot des Zooplanktons dienen. In den Jahren 1988 und 1989 wurden Probenserien nicht nur mitten am Tag, sondern auch um Mitternacht genommen, um die täglichen Wanderungen des Zooplanktons zu ermitteln. Die Größe der Veliger-Larven variiert von 90 µm bis etwas über 200 µm. Systematische Messungen wurden am aktuellen Material nicht durchgeführt. Die unter Verwendung eines 100 µm Filters gewonnen Zahlen dürften dadurch etwas zu niedrig sein. Bei Verwendung eines 200 µm Filters wurden überhaupt keine Larven erbeutet. Individuen größer als 200 µm waren demnach im Mondsee eher selten..

3 Resultate

3.1 Die Temperaturentwicklung

Gewöhnlich, sofern sich nicht eine Eisdecke bildet, ist die Wassermasse des Mondsees von Dezember bis April in Volizirkulation. Bei entsprechenden Windverhältnissen kann die Temperatur dabei unter 4°C sinken. Ab Mai erwärmt sich das Wasser von der Oberfläche her. In etwa 10-12 m Tiefe entsteht eine stabile Sprungschicht, die im Laufe des Sommers bis auf etwa 15 m Tiefe nach unten gedrückt wird und sich im November wieder auflöst. Während des Sommer kann die Temperatur in den obersten Wasserschichten während einiger Wochen 20°C übersteigen. Die Temperatur des Hypolimnions bleibt während der Sommerschichtung je nach Stärke und Dauer der Frühjahrszirkulation zwischen etwa 4,7°C und 5,5°C.

Aus Abb. 1 geht der Verlauf der 10°-Isotherme und der 20°-Isotherme für die Monate Mai bis Oktober in den sieben Untersuchungsjahren hervor. Die erstere gibt annähernd den Verlauf der Sprungschicht wieder, die letztere verdeutlicht die sommerliche Erwärmung des Oberflächenwassers. Teilweise eisbedeckt war der See in den Wintern 1988, 1991 und 1996. Während die Temperaturen 1988 im Frühjahr rasch wieder anstiegen, war der See im Mai 1991 und 1996 kälter als sonst. Im Jahr 1996 blieb der See auch über den Sommer kühl. Anhaltend hohe Sommertemperaturen waren 1991 und besonders 1994 zu verzeichnen (bis über 24°C). Das Ende der Sommerschichtung fällt ziemlich regelmäßig auf Ende Oktober.

Deutlich früher als gewöhnlich begann die Herbstzirkulation 1990 und deutlich später 1989.

Temperatur und Chlorophyll: Mai-Oktober 1988-1991 und 1994-1996

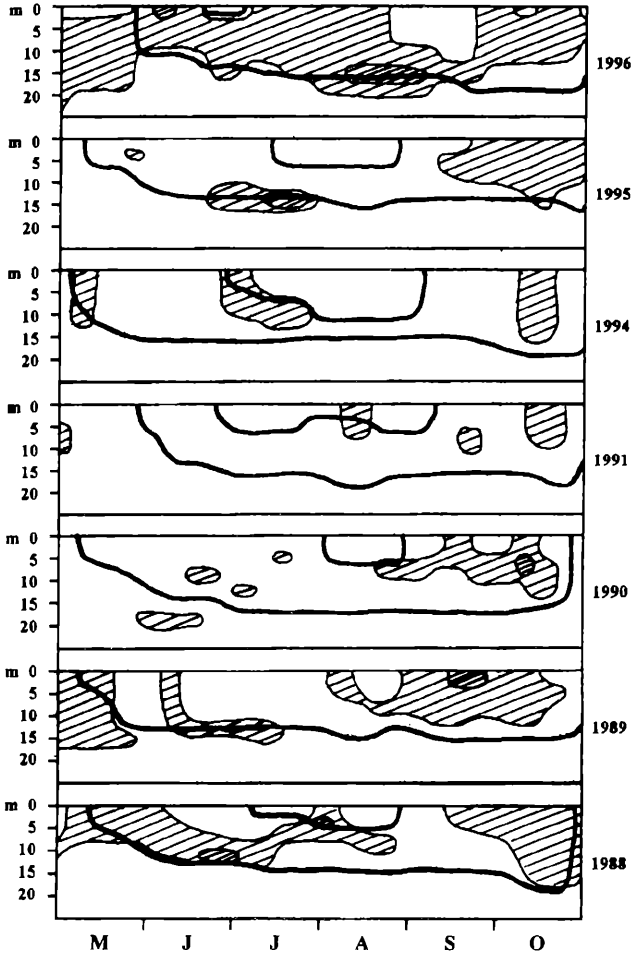


Abb.1 Mondsee, Mai-Oktober 1988-1991 und 1994-1996, 0 m - 20 m, Temperatur und Chlorophyll: dicke Kurven Isothermen, obere 20°C, untere 10°C; schwach schattierte Flächen Chlorophyll a >5 µg/l, stark schattierte Flächen Chlorophyll a >10 µg/l.

Mondsee, May-October 1988-1991 and 1994-1996, 0 m - 20 m, temperature and chlorophyll: thick curves isothermes, upper 20°C, lower 10°C, thinly stippled areas chlorophyll a >5 µg/l, densely stippled areas > 10 µg/l.

3.2 Die Chlorophyllentwicklung

Auch die Chlorophyllentwicklung im See (Abb. 1) zeigt einen charakteristischen, mehr oder weniger in gleicher Weise jährlich wiederkehrenden Verlauf. Im Winter liegen die Konzentrationen in der ganzen Wassersäule meistens zwischen 1 und 2 $\mu\text{g/l}$. Bereits ab März nehmen sie zu und erreichen gegen Ende der Frühjahrszirkulation ein Maximum. Gewöhnlich findet man gegen Ende März-Anfang April in der ganzen Wassersäule Konzentrationen in der Größenordnung um 5 $\mu\text{g/l}$.

Mit beginnender Erwärmung und Ausbildung der sommerlichen Temperaturschichtung findet man die höchsten Chlorophyllkonzentrationen zunächst in den oberen, später in mittleren oder tieferen Bereichen des Epilimnions, während die obersten Wasserschichten und das Hypolimnion zunehmend verarmen. Maximale Werte über 10 $\mu\text{g/l}$, treten oft im Bereich der Sprungschicht auf. Sie gehen auf die dort in großer Menge sich entwickelnde *Oscillatoria rubescens* zurück. Pro Oberfläche berechnet, bleiben die Chlorophyllwerte jedoch im Sommer niedriger als zur Zeit der Frühjahrszirkulation und auch der Herbstzirkulation, zu deren Beginn ein zweites Maximum folgt.

Ein deutlicher, negativer Zusammenhang besteht zwischen Temperatur und Chlorophyllentwicklung: Bei spätem Schichtungsbeginn erstreckt sich das Frühjahrsmaximum des Chlorophylls bis weit in den Mai (vgl. 1989 und 1996), während auf warme Sommer schwachen Herbstmaxima des Chlorophylls folgen (vgl. 1991 und 1994). Auch meidet das Phytoplankton deutlich die wärmsten Bereiche des Epilimnions (vgl. 1989, 1994, 1996). Ganz auffällig ist, daß im kühlen Jahr 1996 auch den Sommer über im Epilimnion relativ hohe Chlorophyllkonzentrationen bestehen bleiben und von allen Jahren die insgesamt höchsten Chlorophyllwerte festzustellen sind.

Ohne auf Details einzugehen, seien hier einige wichtige Planktonalgen genannt, die hauptsächlich für das gemessene Chlorophyll stehen. Im Winter und Frühjahr sind es kleine Diatomeen, wie *Cyclotella*, später auch größere, wie *Synedra acus angustissima*, *Fragilaria crotonensis*, *Asterionella formosa* und *Melosira islandica*. v. *helvetica*. Diese Diatomeen bilden auch den Hauptteil der herbstlichen Algenmasse. Wichtig sind weiter *Dinobryon*-Arten, vor allem *D. divergens*, *D. bavaricum* und *D. cylindricum*. *Ceratium hirundinella* und *Peridinium cinctum* sind relativ zahlreich im Vorsommer und auch noch im Herbst. Kleine Chrysomonaden wie *Chrysochromulina*, und kleine Cryptomonaden wie *Rhodomonas* sind meistens zahlreich. Ihre zarte Struktur und ihre Kleinheit macht sie zu wichtigen Futterorganismen für alle Filtrierer kleiner Partikel. Bei der Erfassung der phytoplanktischen Biomasse mit summarischen Chlorophyllmessungen sind diese mehr oder weniger heterotrophen Arten allerdings gegenüber den chlorophyllreicheren, autotrophen Arten unterrepräsentiert.

3.3 Die räumlich-zeitliche Entwicklung der *Dreissena*-Larven www.seezentrum.at

Die *Dreissena*-Larven erscheinen frühestens Ende Mai und sind vereinzelt bis in den Spätherbst zu finden. Die größten Dichten erreichen sie zwischen Juni und August. Ihre Hauptmenge findet sich stets im oberen Epilimnion. Tagsüber befinden sich, im Mittelwert der 7 Untersuchungsjahre, etwa 3% (1-4%) an der Oberfläche, 61% (43-75%) in 3 m Tiefe, 21% (14-33%) in 6 m Tiefe und 4% (1-7%) in 9 m Tiefe (Abb. 2A). Das Dichtemaximum liegt gewöhnlich bei 3 m Tiefe. Der siebenjährige Mittelwert der Maxima liegt bei 180 Ind./l (größtes Maximum 1991: 425 Ind./l, kleinstes Maximum 1996: 63 Ind./l, siehe Tab. 1). Unterhalb 9 m und bis in die größten Tiefen des Sees befinden sich nur noch stark ausgedünnte Bestände, zusammen etwa 5-15% der Population. Ihre Verteilung ist sehr gleichmäßig. Auffällige Saisonvariationen fehlen, und absinkende Kohorten im Anschluß an epilimnische Maxima sind kaum erkennbar. Tägliche Vertikalwanderungen mit einer Amplitude von etwa 3 m sind im epilimnischen Teil der Population zu beobachten. Dabei gelangt ein beträchtlicher Teil der Population nachts auch in die obersten Wasserschichten (Abb. 2B).

Mondsee: *Dreissena* Vertikalverteilung 1988-1996

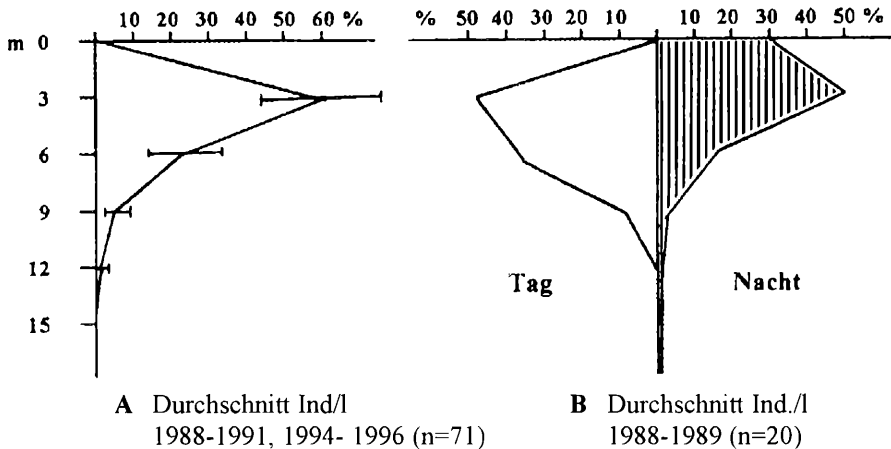


Abb. 2: Mondsee, 1988-1991 und 1994-1996, *Dreissena*-Larven, mittlere prozentuale Vertikalverteilung.
A. Durchschnitt alle Jahre (71 Profile), dünne Horizontallinien Variation Minimum-Maximum.
B. Verteilung um Mittag und um Mitternacht 1988 und 1989 jeweils 20 Profile).

Mondsee, 1988-1991 und 1994-1996, *Dreissena* larvae, average relative vertical distribution.
A. All years (71 profiles).
B. Midday and midnight distribution 1988 and 1989 (20 profiles each).

3.4 Die Beziehung der Larven-Entwicklung zu Temperatur und Phytoplankton

Abb. 3 zeigt, daß der wesentliche Lebensraum der *Dreissena*-Larven auf Temperaturbereiche oberhalb 15°C beschränkt ist. Eine obere Temperaturgrenze besteht im Mondsee offenbar nicht. Der Eindruck, daß Temperaturen über 22-23°C gemieden würden, wird vom nächtlichen Aufsteigen der Larven in die wärmsten Wasserschichten widerlegt. Auffällig ist, daß der Populationszuwachs der Larven mit dem Fortschreiten der 150-Isotherme in die Tiefe einhergeht. Offensichtlich werden zunehmend neue Bestände von festsitzenden, erwachsenen Muscheln von Temperaturen erfaßt, die das Abblächen in Gang setzen.

Tab. 1 zeigt die mittleren Temperaturen und die mittleren Chlorophyllmengen in der Zuwachszone der *Dreissena*-Larven (0 m - 6m) während der Vegetationsperiode Anfang Juni bis Ende September (ca. 120 Tage).

Ein direkter Zusammenhang zwischen Phytoplanktonkonzentration (=Chlorophyllmenge) und *Dreissena*-Konzentration ist á priori nicht zu erwarten. Dennoch ist zu beobachten, daß höhere Chlorophyllkonzentrationen mit hohen *Dreissena*-Konzentrationen nicht zusammenfallen. Die größten Dichten der Larven sind meistens bei Chlorophyllkonzentrationen zwischen 2 µg/l und 4 µg/l anzutreffen, während Konzentrationen über 5 µg/l eher gemieden werden. Es ist auch auffällig, daß das Jahr 1996 mit den höchsten Chlorophyllkonzentrationen die niedrigsten *Dreissena*- Bestände aufweist. Falls es sich wirklich um ein aktives Vermeiden handeln sollte und nicht um Koinzidenzen, so ist die Erklärung wohl eher in der Qualität des Planktons bzw. in seiner Umgebung zu suchen, als in der Konzentration als solcher.

Tab. 1

Mondsee, Juni-September 1988-1991 und 1994-1996, Epilimnion 0 m - 6 m:

Mittelwerte Temperatur °C, Chlorophyll a µg/l, *Dreissena* Ind./l, *Dreissena* Max. Ind./l

Mondsee, June-September 1988-1991 and 1994-1996, Epilimnion 0 m - 6 m:

Mean values temperature °C, chlorophyll a µg/l, *Dreissena* ind./l, *Dreissena* max.ind./l

	1988	1989	1990	1991	1994	1995	1996
Temperatur °C	18,1	17,5	17,5	18,2	19,3	18,2	17,1
Chlorophyll a µg/l	5,2	5,8	4,8	3,3	3,0	3,1	5,5
<i>Dreissena</i> Max. Ind./l	115	258	212	424	102	100	63
<i>Dreissena</i> Ø Ind./l	12,8	23,8	24,7	30,3	17,6	19,0	8,5

3.5 Zwischenjährliche Variationen

Aus Abb. 3 geht hervor, daß *Dreissena* in den einzelnen Jahren zwei oder drei Maxima entwickelt, von denen das größte meistens Anfang bis Mitte Juli eintrifft und das .zweitgrößte Mitte bis Ende August. Vor, zwischen, oder nach diesen Hauptmaxima können aber noch kleinere Maxima auftreten. Die Maxima können

Mondsee: Dreissena und 15°-Isoplethe: Mai-Oktober 1988-1991 und 1994-1996

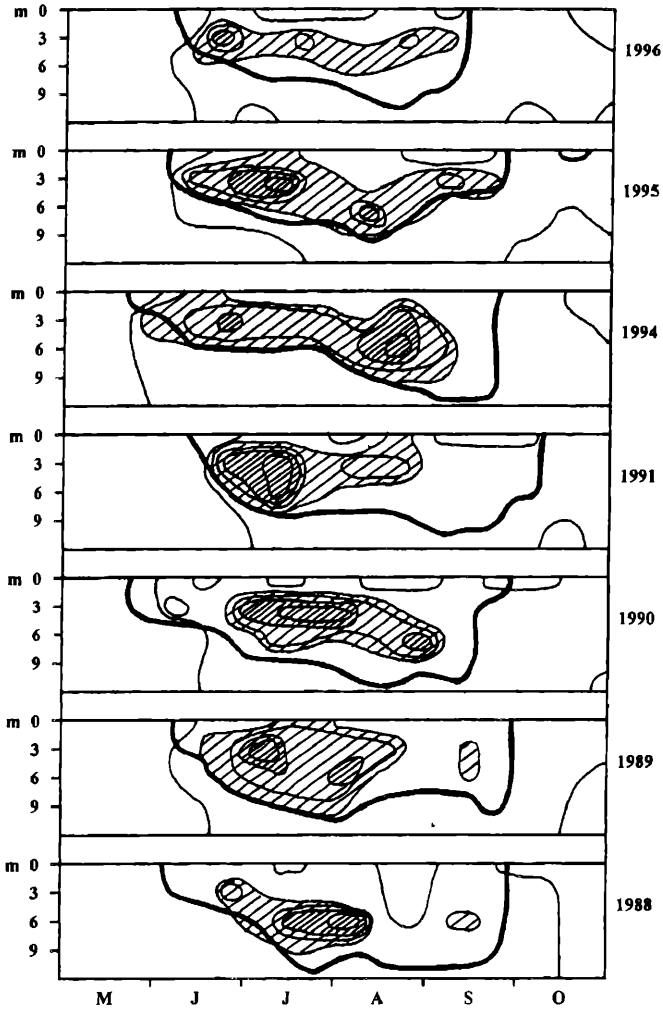


Abb. 3: Mondsee, Mai-Oktober 1988-1991 und 1994-1996. *Dreissena*-Larven, temporale und vertikale Verteilung. Stark schattierte Fläche mit Isoplethen >100 Ind./l und >50 Ind./l, schwach schattierte Fläche mit Isoplethen >25 Ind./l und >10 Ind./l, dünne Isoplethe >0 Ind./l. Dicke Kurve 15°C-Isoplethe.

Mondsee, May-October 1988-1991 and 1994-1996 *Dreissena* larvae, temporal and vertical distribution. Densely stippled areas with isoplethes > 100 ind./l and >50 ind./l, thinly stippled areas with isoplethes > 25 ind./l and > 10 ind./l, thin isoplethe >0 ind./l. Fat curve 15°C isoplethe.

als Geburtenschübe betrachtet werden. Da sie meistens sehr kurzfristig sind, und sich in der Folge nicht als absinkende Kohorten zu erkennen geben, könnte man daraus den Schlußsatz ziehen, daß die Aufenthaltszeit eines Geburtenschubes im See vielleicht nur 14 Tage und auf jeden Fall weniger als einen Monat dauert. Während der etwa 12-wöchigen Saison wären somit 5-8 Generationen möglich, ein paar Nachzügler nicht gerechnet.

Abb. 3 zeigt auch in verschiedenen Jahren unterschiedlich lange Vegetationszeiten der *Dreissena*-Larven, zeitliche Verschiebungen der Hauptmaxima gegeneinander, sowie unterschiedlich starke Populations-entwicklungen. Deutlich haben die Jahre 1989-1991 kürzere Vegetationsperioden als die übrigen Jahre und deutlich sind in den genannten drei Jahren die Maxima größer als in den anderen. Man hat den Eindruck, daß sich die Schlüpfperioden der Larven bei spätem Saisonbeginn zusammendrängen, aber insgesamt nicht weniger Larven schlüpfen als sonst. Wichtiger für den Schlüpferfolg erscheint jedenfalls die Ausbreitung der 15°-Temperatur in die Tiefe.

Ohne Zweifel ist die Temperatur der wichtigste Steuerfaktor für Schlüpferzeitpunkt und Schlüpfermenge der Larven. Nichts desto weniger kann die vergleichsweise geringe Produktion von 1996 (vgl. Tab. 2) auch auf ungünstige Ernährungsverhältnisse hindeuten, die allerdings nicht bei den Larven sondern bei den laichenden Muscheln zu suchen wären. Näher liegt die Möglichkeit, daß die Eisbedeckung der Uferzone und ungewöhnlich niedere Wassertemperaturen während des Winters den adulten Muscheln zugesetzt haben, besonders in den flacheren Seengebieten.

3.6 Bestand und Produktion

Die mittleren Bestände der *Dreissena*-Larven pro m² Seefläche während der Vegetationsperiode von Anfang Juni bis Ende September (120 Tage) ergeben sich aus den mittleren Beständen pro m³ multipliziert mit der mittleren Seetiefe (36 m). Sie variieren während der Untersuchungsjahre zwischen weniger als 100x10³ und mehr als 200x10³ Individuen pro m² (Tab. 2). Dies sind Größenordnungen, wie sie auch andere Autoren gefunden haben (EINSLE 1973, DALL & HAMBURGER 1996).

Die Produktion der *Dreissena*-Larven läßt sich auf zwei Wegen abschätzen. Einmal aus der Erneuerungsgeschwindigkeit des Bestandes in der Zuwachszone (0 m - 6 m), zum andern aus den Verlusten von Larven aus dem Hypolimnion (6 m -36 m) auf den Seeboden. Für ersteres benötigt man die Verweildauer der Larven im Plankton, für letzteres die Sinkgeschwindigkeit. Die Angaben über die Verweildauer (Umsatzzeit) der Veliger-Larven im Plankton gehen weit auseinander (KORSCHTEL (1891): 8 Tage, HILLBRICHT -ILKOWSKA & STANCZYKOWSKA (1969): 10-12 Tage, SPRUNG (1989): 18-33 Tage, WALZ (1975): 5 Wochen). Modifizierend wirkt die Wassertemperatur und wahrscheinlich auch das Futterangebot (SPRUNG 1989). Beides kann jedoch für eine grobe Berechnung beiseite gelassen werden. Der mittlere Bestand (A) in der Zuwachszone multipliziert mit der Anzahl der möglichen Generationen während der Saison (120 Tage dividiert durch die Verweildauer V)

ergibt eine Mindest-Nettoproduktion. Da in Tiefen unterhalb der 15°C-Isotherme praktisch keine Populationsvermehrung mehr stattfindet (denn neu geschlüpfte Larven suchen höhere Temperaturen auf), kann der Bestand in diesen Tiefen bei der Berechnung des Zuwachses vernachlässigt werden.

Die Sinkgeschwindigkeit der Larven ist nicht bekannt und kann nur angenommen werden. Für Planktonalgen gibt MARGALEF (1983) Sinkgeschwindigkeiten von weniger als 1 cm - 200 cm pro Stunde (ca. 0,24 m - 48 m pro Tag). Für Kieselalgen, die wegen ihrer schweren Schalen für einen Vergleich mit *Dreissena* am ehesten geeignet sind, gibt er 10 - 40 cm pro Stunde (2,4-10 m pro Tag). Für totes Crustaceenplankton wurden Mindestgeschwindigkeiten von 360 cm pro Stunde (86 m pro Tag) gefunden (NAUWERCK 1963). Aus diesen Grenzwerten kann man ableiten, daß die *Dreissena*-Larven das Hypolimnion des Mondsees in sehr kurzer Zeit durchsinken können, vielleicht sogar in weniger als einem Tag. Aktive Schwimmbewegungen der Larven können die Sinkgeschwindigkeit (S) natürlich modifizieren. Davon ausgehend, daß nur sedimentationsreife Larven aus der Zuwachszone nach unten abgehen, können die Verluste an den Seeboden aus dem mittleren Bestand (B) im Hypolimnion multipliziert mit der sich aus der Sinkgeschwindigkeit ergebenden Anzahl möglicher Passagen durch das Hypolimnion (30 m) während der Saison (120 Tage) in ähnlicher Weise berechnet werden, wie der Zuwachs im Epilimnion.

Mit verschiedenen gedachten Verweildauern und mit verschiedenen gedachten Sinkgeschwindigkeiten errechnete Produktions- bzw. Verlustraten können dann verglichen werden und plausible Werte für beide approximiert werden. Tab. 2 zeigt die mögliche Produktion bei wöchentlichen, zweiwöchentlichen und vierwöchentlichen Erneuerungsraten und die möglichen Verlustraten bei Sinkgeschwindigkeiten von 1 m - 60 m pro Tag (4 cm - 240 cm pro Stunde).

Wenn sich Produktion und Verluste balanzieren sollen gilt: je längere Verweildauern, der aktiven Larven im Epilimnion, desto langsames Absinken der sedimentierenden Larven im Hypolimnion und umgekehrt. Da mit mehr oder weniger großen Verlusten durch Predatoren zu rechnen ist, sollten die am Boden anlangenden Mengen kleiner sein als der epilimnische Zuwachs.

In Tab. 2 sind die berechneten Produktionsraten bei einer Verweildauer von 15 Tagen und die ihnen am ehesten entsprechenden Verlustraten hervorgehoben. Angenommen, der größte Teil des Zuwachses im Epilimnion gelänge in der Folgezeit auf den Seeboden, so würde eine Sinkgeschwindigkeit von 7,5 m pro Tag (0,3 m pro Stunde) dieser Annahme am ehesten entsprechen. Diese Sinkgeschwindigkeit paßt auch gut in den Bereich der von MARGALEF (1983) für Kieselalgen angegebenen.

Höhere Sinkgeschwindigkeiten, d.h. größere Verlustraten, würden eine entsprechend höhere Erneuerungsgeschwindigkeit der Larven im Epilimnion erfordern. Da schon eine Verweildauer von nur einer Woche eher unwahrscheinlich erscheint und noch kürzere Verweildauern sicher ausgeschlossen werden können, so käme, falls die Verlustraten wirklich höher als die Produktionsraten sein sollten, nur

ein „unsichtbarer“ Zuschuß von frisch geschlüpften Larven infrage, die das Epilimnion gar nicht erst erreichen, sondern gleich ins Hypolimnion absinken.

Tab. 2

Mondsee, Juni-September 1988-1991 und 1994-1996 *Dreissena*-Larven, mittlerer Bestand/m_l mittlere Seetiefe 36m, 0-6m-Schicht (A) und 6-36m-Schicht (B); Produktion/m_l in 0-6m-Schicht und Verluste/m_l aus 6-36m-Schicht bei verschiedenen angenommenen Verweildauern (V) und Sedimentations-geschwindigkeiten (S). Alle Angaben in Tausend. Wahrscheinlichste Werte fett gedruckt.

Mondsee, Juni-September 1988-1991 und 1994-1996, *Dreissena* larvae, average standing stock/m² average lake depth 36m, 0-6m layer (A), and 6-36m layer (B); production/m² in 0-6m layer, and losses/m² from 6-36m layer, at different assumed residence times (V) and sinking velocities (S). All figures in thousands. Most probable values bold.

<i>Dreissena</i> x 10 ³	<u>1988</u>	<u>1989</u>	<u>1990</u>	<u>1991</u>	<u>1994</u>	<u>1995</u>	<u>1996</u>
Ind./m ² , 0-36m	107	164	157	230	118	126	54
A Ind./m ² , 0-6m	76,8	142,8	148,2	181,8	105,6	114,0	51,0
B Ind./m ² , 6-36m	30	21	9	39	24	24	15
Ax 4 (V=30 Tage)	307	571	593	727	422	456	204
Ax 8 (V=15 Tage)	614	1142	1186	1454	844	912	408
Ax 16 (V=7,5 Tage)	1228	2284	2372	2908	1688	1824	816
Bx 4 (S=1,0m/Tag)	120	84	36	156	96	96	60
Bx 8 (S=2,0m/Tag)	240	168	72	312	192	192	120
Bx 12 (S=3,0m/Tag)	360	252	108	468	288	288	180
Bx 15 (S=3,75m/Tag)	450	315	135	585	360	360	225
Bx 30 (S=7,5m/Tag)	900	630	270	1170	720	720	450
Bx 60 (S=15m/Tag)	1800	1260	540	2340	1440	1440	900
Bx120 (S=30m/Tag)	3600	2520	1080	4680	2880	2880	1800
Bx240 (S=60m/Tag)	7200	5040	2160	9360	5760	5700	3600

Realistisch erscheint somit eine 2-3 wöchige Verweildauer der Larven im Epilimnion und eine „Produktion“ von ca. 500×10^3 - 1000×10^3 Larven pro m² und Saison. Bei einer Sinkgeschwindigkeit von 5-10 m pro Tag gelangen etwa 50% bis 80% davon an den Seeboden. Für den ganzen See (Fläche 17,4 km²) wären das größenordnungsmäßig 10^{12} - 10^{13} Individuen. Diese Zahlen sind sehr ähnlich den von DALL & HAMBURGER (1996) für den Esrom-See in Dänemark berechneten. Die tatsächliche Eiproduktion der Muscheln (deren Anzahl im See allerdings nicht bekannt ist) dürfte um ein Vielfaches höher sein. Reproduktionsraten von 10^5 - 10^6 Eiern pro Weibchen werden angegeben (WALZ 1978, BORCHERDING, 1992). Gäbe es keine Verluste so würde eine einzige große Muschel pro m_l Mondsee-Boden genügen um die darauf herabzählende Menge an Larven aufzubringen.

Maximaldichten und Verteilungsmuster der *Dreissena*-Larven im Mondsee stimmen weitgehend mit anderwärtig gefundenen Verhältnissen überein (HILLBRICHT-ILKOWSKA & STANCZYKOWSKA 1969, EINSLE 1973, STANCZYKOWSKA 1977, LEWANDOWSKI 1982, BORCHERDING 1991, DALL & HAMBURGER 1996 u.a.). Betreffend den Zeitpunkt des ersten Auftretens der Larven im Plankton werden untere Temperaturgrenzen von 10°-12° bis zu 21°C angegeben (verschiedene Autoren nach SPRUNG 1989), die meisten Angaben liegen jedoch um die für den Mondsee festgestellten Temperaturen von 15°C. Da eine gewisse „Vorlaufzeit“ vom Schlüpfen der Larven bis zu ihrem Erscheinen im offenen Wasser zugegeben werden kann, wären etwas niedrigere Schlüpftemperaturen auch hier denkbar. Indessen wird im Oberflächenwasser des Mondsees gelegentlich die Temperaturgrenze von 15° erreicht, bevor die ersten Larven nachzuweisen sind, aber nicht in einem einzigen Fall erschienen diese bevor die obersten Wasserschichten 15°C erreicht hatten.

Was die Vertikalverteilung der Larven betrifft, scheint eine Abhängigkeit von der Tiefe bzw. dem Trophiegrad des Sees zu bestehen. Maximale Dichten in ca. 3m Tiefe wie im Mondsee melden DALL & HAMBURGER (1996) aus dem Esrom-See, während die größten Dichten im Bodensee nach EINSLE & WALZ (1972) in ca. 5 m Tiefe angetroffen wurden. Die dort beobachteten Vertikalwanderungen führen die Larven, ebenso wie im Mondsee, bis in die obersten Wasserschichten; die mittlere Wander-Amplitude ist im Bodensee mit 4 m deutlich größer als hier.

Abgesehen von dem bemerkenswerten Umstand, daß diese „blinden“ Organismen anscheinend lichtabhängige Wanderungen ausführen (es sei hier angedeutet, daß auch chemische Reize die Wanderungen steuern könnten), stellt sich die Frage nach dem möglichen Nutzen. Gewöhnlich werden für die täglichen Vertikalwanderungen von Planktontieren Nahrungserwerb und „Predator avoidance“ als wichtigste Erklärungen angeführt. Es stellen sich also weiter die Fragen, was frißt die *Dreissena*-Larve und wer frißt die *Dreissena*-Larve?

Nach SPRUNG (1989) sind die Larven auf ein enges Größenspektrum von Partikeln zwischen 1 µm und 4 µm angewiesen. Bei seinen Fütterungsversuchen wurden Blaualgen und Grünalgen dieser Größenordnung zwar aufgenommen, erwiesen sich aber als qualitativ wenig geeignete Nahrung. Hingegen bestand ein Zusammenhang zwischen der Dichte natürlicher Partikel dieser Größe im See und dem Schalenzuwachs der Larven. Solche Partikel setzen sich im Mondsee großteils aus Bakterien zusammen, aber auch kleine Chryomonaden und farblose Flagellaten gehören dazu. Wie SOMMARUGA (1988) gezeigt hat, besteht im Mondsee im Sommer ein positiver quantitativer Zusammenhang zwischen Chlorophyllgehalt (Phytoplankton) und Bakterien (also je mehr Algen desto mehr Bakterien), aber auch ein negativer qualitativer Zusammenhang (also je weniger Chlorophyll, desto mehr Bakterien pro Chlorophyllmenge). Letzteres macht sich besonders mit zunehmender Tiefe bemerkbar, wo der Abbau organischer Substanz zunimmt. Diese Tiefen sind

jedoch kälter als 15°C und werden von den aktiven *Dreissena*-Larven nicht bewohnt.

Normalerweise sind die Bakterienmengen also dort am größten, wo am meisten Phytoplankton vorhanden ist. Die mittleren Chlorophyllmengen innerhalb des 15°C-Bereiches liegen bei 3 m und 6 m Tiefe im Durchschnitt bei 5 µg/l, in 0 m und 9 m Tiefe bei 3-4 µg/l. Höhere Werte fallen zeitlich in der Regel außerhalb oder räumlich unterhalb dieses Bereichs. Offenbar bietet die Kombination von Temperatur, Partikeldichte und Partikelqualität in 3 m - 6 m Tiefe optimale Lebensbedingungen für die *Dreissena*- Larven.

Das spurlose Verschwinden der großen *Dreissena*-Maxima spricht für Verluste durch Predatoren. Welche Predatoren können die Larven bedrohen? Für Filtrierer sind sie zu groß. In Frage kommen größere Greifer. Direkte Beobachtungen belegen, daß *Bythotrephes longimanus* die Larven frißt (WEINZETTL & NAUWERCK unpubl.). Andere größere Räuber im Plankton des Sees sind *Leptodora kindti* und Adulte von *Cyclops abyssorum praealpinus*. Das zeitliche Auftreten der genannten drei Arten deckt sich mit demjenigen der *Dreissena*-Larven. Alle drei Arten steigen nachts aus mehr oder weniger großer Tiefe in das Epilimnion auf. Der Großteil der Populationen von *Bythotrephes* und von *Cyclops* bleibt dabei unterhalb 6 m Tiefe, aber ein Teil davon gelangt auch höher. Zwischen 6 m und 3 m Tiefe aber bewegt sich das Gros von *Leptodora* (PLANKENSTEINER 1992, NAUWERCK 1993). Wenn auch quantitative Belege fehlen, so ist doch wahrscheinlich, daß die drei Arten die wichtigsten Predatoren der Larven ausmachen. Die obersten Wasserschichten, in die *Dreissena* nachts ausweicht, können also ein Refugium darstellen, wo sie den nachts aufsteigenden Räubern entgeht.

Ein bedenkenswertes Phänomen, im Hinblick auf die eher litorale Verbreitung der erwachsenen Muscheln, ist die Ausbreitung der Larven über den ganzen See hinweg. Wie EINSLE (1973) gezeigt hat, gilt dies selbst für einen so großen See, wie den Bodensee, wo zwar auch großräumig Dichteunterschiede vorkommen, aber die größten Dichten keineswegs auf ufernahe Gebiete beschränkt sind, sondern im Gegenteil hauptsächlich über den größten Tiefen des Sees auftreten. Man fragt sich, ob die horizontale Durchmischung des Epilimnions als Erklärung für die rasche Verbreitung der Larven im ganzen See genügt, oder ob noch andere Mechanismen dabei beteiligt sind.

Ebenso gut, wie die Tiere sich aktiv schwimmend in einer bestimmten Tiefe halten können, müßten sie sich auch horizontal bewegen können. Fischlarven und Jungfische gehören sicher auch zu ihren Freßfeinden. Sie kommen ganz besonders in Ufernähe vor und in Gebieten, wo die erwachsenen Muscheln hauptsächlich siedeln. Könnte nicht auch eine Uferflucht der Larven angenommen werden, die die Verbreitung in das sicherere Freiwasser beschleunigt?

Umgekehrt sind die sedimentierenden Larven für ein erfolgreiches Überleben darauf angewiesen, in nicht zu tiefe Zonen zu geraten, wo niedrigere Temperaturen, geringes Futterangebot und möglicherweise Sauerstoffmangel ihr Fortkommen verhindern. Sind die Verluste der in ungeeignete Siedlungsräume hinabregnenden

Larven belanglos im Vergleich zur erfolgreichen Festsetzung in geeigneten Siedlungsräumen? Oder können die Larven die zu besiedelnden Gebiete, zwar sicher nicht nur, aber doch auch aktiv aufsuchen?

Da *Dreissena* zahlreiche praktische Probleme bereitet, ist ihrer Bekämpfung viel Aufmerksamkeit gewidmet worden. Bisher sind keine Wege gefunden worden, ihr Vordringen und ihre Verbreitung in neue Gewässer zu verhindern. Erfolgreicher lassen sich Versuche an, sie in verschiedener Weise nützlich zu machen (Biomonitoring, Biomanipulation, Bioindikation). Wie mit anderen Neozoen zuvor wird man sich mit ihnen arrangieren müssen. Die mehrjährigen Untersuchungen im Mondsee zeigen zwar Variationen, die auf Faktoren schließen lassen, welche diese Variationen steuern. Indessen spricht nichts für langfristige Trends in der einen oder der anderen Richtung, sondern es scheint, daß die Muschel inzwischen in eine Bilanz mit dem Ökosystem des Sees gelangt ist, und daß sie, wenn nicht unvorherzusehende Ereignisse wie etwa Seuchen eintreffen sollten, auch in Zukunft ihren gegenwärtigen Platz im Ökosystem behalten wird.

7 Zusammenfassung

Im Zusammenhang mit quantitativen Zooplanktonerhebungen wurde die räumliche und zeitliche Verteilung der Veliger-Larven von *Dreissena polymorpha* im Mondsee 1988-1991 und 1994-1996 untersucht. Parallel dazu wurden Temperaturmessungen und Chlorophyllanalysen durchgeführt.

Das erste Auftreten der Larven und die Tiefenverteilung ihrer Hauptmasse ist strikt an die 15°C-Grenze gebunden. Die Vegetationsperiode der Larven dauert gewöhnlich etwa 4 Monate, von Anfang Juni bis Ende September. Zwischen 85% und 95% der Population befinden sich oberhalb 9 m Tiefe. Das Maximum liegt immer in 3 m Tiefe. Diurnale Vertikalwanderungen haben eine Amplitude von etwa 3 m und bringen einen erheblichen Teil der Population in die tagsüber weitgehend unbesiedelten, obersten Wasserschichten. Die größten Populations-Dichten sind gewöhnlich Anfang Juli anzutreffen. Sie können bis über 400 Ind./l betragen.

Die Temperatur erscheint als wichtigster Steuerfaktor für die Populationsentwicklung der Larven. Späte Wassererwärmung, früher Herbsteinbruch und die Lage der Temperatursprungschicht begrenzen ihren Lebensraum. Bereiche mit Chlorophyllkonzentrationen $>5\mu\text{g/l}$ werden deutlich gemieden. Als Predatoren für die *Dreissena*-Larven kommen *Bythotrephes longimanus*, *Leptodora kindti* und adulte *Cyclops abyssorum praealpinus* in Frage. Das nächtliche Aufsteigen der Larven an die Oberfläche kann als Ausweichen vor den gleichfalls nach oben wandernden Predatoren verstanden werden.

Ein Vergleich der bei verschiedenen möglichen Verweildauern der Larven im Plankton berechneten Produktion mit den Verlusten, die sich bei verschiedenen angenommenen Sedimentationszeiten ergeben, macht Verweildauern von 2-3 Wochen im Epilimnion und Sinkgeschwindigkeiten von 5-10 m pro Tag im Hypolimnion am wahrscheinlichsten. Die aus den Verweildauern zu berechnende

Produktion beträgt $500-1000 \times 10^3$ Individuen pro m^2 Seefläche. Etwa 20% - 50% davon gehen verloren, wahrscheinlich durch Predatoren, 50% - 80% gelangen an den Seeboden.

Zwischenjährliche Variationen der Populationsentwicklung der *Dreissena*-Larven geben Hinweise auf Steuerfaktoren, aber es gibt keine Belege für Trends in der einen oder der anderen Richtung. Es wird postuliert, daß die gegenwärtige *Dreissena*-Population im Mondsee ein Stadium der Bilanz im Ökosystem erreicht hat, das sich in absehbarer Zukunft nicht mehr wesentlich ändern wird.

8 Summary

Temporal and spatial distribution of the Veliger larvae of *Dreissena polymorpha* was studied in Lake Mondsee (Upper Austria), along with the monitoring of other zooplankton, during the years 1988-1991, and 1994-1996. Temperature and chlorophyll content were also examined.

The earliest annual appearance of the larvae, and the depth distribution of its main stock is strictly bound to the 15°C limit. The vegetation period of the larvae usually lasts about four months, from the beginning of June until the end of September. Between 85% and 95% of the population live above 9m depth. Maximum abundance is always found around 3m depth. Diurnal vertical migrations of an amplitude of about 3 m brings a considerable portion of the population up to the otherwise scarcely populated surface waters. The highest population densities appear usually in early July. They may well exceed 400 ind./l.

Temperature appears to be the primary population development steering factor. Late spring water heating, early autumn cooling, and thermocline level determine its limits. Spaces with chlorophyll densities $>5 \mu\text{g/l}$ are obviously avoided. Possible predators of *Dreissena* larvae are *Bythotrephes longimanus*, *Leptodora hyalina*, and adult *Cyclops abyssorum praealpinus*. Nocturnal upwards migration of the larvae may be understood as avoidance of the likewise upwards migrating predators.

A comparison of production, calculated from different residence times of the larvae in the epilimnion, and losses, calculated from different settling times through the hypolimnion, indicates residence times of 2 - 3 weeks and sinking velocities of 5 m - 10 m per day as most probable figures. Thus, production can be estimated as $500-1000 \times 10^3$ ind./ m^2 lake surface. About 20% - 50% thereof are lost, likely to the predators. Remaining 50%-80% percent go to the lake bottom.

Long term fluctuations reveal factors that may rule *Dreissena* development, but there are no indications of trends in one or the other direction. It is suggested that actual *Dreissena* populations in lake Mondsee have reached a state of balance in the ecosystem, where they will remain for a reasonable future.

- BORCHERDING, J. (1991): The annual reproductive cycle of the fresh water mussel *Dreissena polymorpha* Pallas in Lakes. - *Oecologia* 87: 208-218.
- BORCHERDING, J. (1992): Morphometric changes in relation to the annual reproductive cycle in *Dreissena polymorpha* - a prerequisite for biomonitoring studies with zebra mussels. - *Limnologie aktuell* 44: 87-99.
- CLEVEN, E.-J. & P. FRENZEL (1992): Population dynamics and production of *Dreissena polymorpha* in the river Seerhein, the outlet of Lake Constance. *Limnologie aktuell* 4: 45-47
- DALL, P.C.D. & KIRSTEN HAMBURGER (1996): Recruitment and growth of *Dreissena polymorpha* in Lake Esrom, Denmark. - *Limnologica* 26: 27-37
- EINSLE, U. (1973): Zur Horizontal- und Vertikalverteilung der Larven von *Dreissena polymorpha* im Pelagial des Bodensee-Obersees (1971). *GWF-Wasser/Abwasser* 114: 27-30.
- EINSLE, U. & N. WALZ (1972): Die täglichen Vertikalwanderungen der Larven von *Dreissena polymorpha* Pallas im Bodensee-Obersee. - *GWF-Wasser/Abwasser* 113: 428-430.
- HILLBRICHT-ILKOWSKA, A. & A. STANCZYKOWSKA (1969): The production and standing crop of planktonic larvae of *Dreissena polymorpha* Pall. in two Mazurian lakes. - *Pol. Arch. Hydrobiol.* 16: 193-203.
- HADL, G., O. MOOG, G. MÜLLER UND A. MÜLLER-JANTSCH (1978): Zum Auftreten der Wandermuschel *Dreissena polymorpha* Pallas im Salzburger und Oberösterreichischen Salzkammergut. - *Österr. Fischerei* 31. 163-165.
- KINZELBACH, R. (1992): The main features of the phylogeny and dispersal of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. - *Limnologie aktuell* 4: 5-17
- KNOFLACHER, H.M. & G. MÜLLER (1984): Beiträge zur Ökologie der überwinternden Wasservögel am Mondsee. Teil II. - *Jb.Oö. Mus.-Ver.* 129: 287-316.
- KORSCHULT, E. (1891): Über die Entwicklung von *Dreissena polymorpha* Pallas. *Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde, Berlin*, 7: 131-146.
- LEWANDOWSKI, K. (1982): The role of early development stages in the dynamics of *Dreissena polymorpha* (Pall.) populations in lakes. 1. Occurrence of larvae in the plankton. - *Ekol. Pol.* 30: 81-109.
- MARGALEF, R. (1983). *Limnologia*. - Ed. Omega, S.A. Barcelona.
- MERCIER, B. (1982): Biometrie de *Dreissena polymorpha*. - *Travaux de la Station d'Hydrobiologie Lacustre de l'I.N.R.A, Thonon, Rapport nr. 201, 15 pp.*
- NAUWERCK, A. (1963): Die Beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken. - *Symb. Bot. Upsal.* 17: 1-163.
- NAUWERCK, A. (1993): Migration strategies of crustacean zooplankton in Lake Mondsee. - *Arch. Hydrobiol. Beih.* 39: 109-122.

- PATZNER, R.A., R. HOFRICHTER, R. GLECHNER UND B. LOIDL (1992): Das Vorkommen der Wandermuschel *Dreissena polymorpha* in den Salzburger Alpenvorlandseen. - Österreichs Fischerei 45: 158-163.
- PLANKENSTEINER, CH. (1992): Produktionsbiologie und Bionomie von *Bythotrephes longimanus* (Leydig). - Dipl. Arbeit Univ. Salzburg, 67 pp.
- SOMMARUGA, R. (1988): Diurnal variation and vertical distribution of heterotrophic bacteria of Lake Mondsee. - Wiss. Report, Limnol. Inst. Österr. Akad. d. Wiss. Mondsee, 21 pp.
- SPRUNG, M. (1989): Field and laboratory observations of *Dreissena polymorpha* larvae: abundance, growth, mortality and food demands. - Arch. Hydrobiol. 115: 537-561.
- STANCZYNKOWSKA, A. (1977): Ecology of *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia) in lakes - Pol. Arch. Hydrobiol. 24: 461-530.
- WALZ, N. (1978): The energy balance of the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* Pallas in laboratory experiments and in Lake Constance. Arch. Hydrobiol., Suppl 55: 106-119.
- WRUSS, W. (1976): Vogelkundliche Beobachtungen aus Kärnten 1975. - Carinthia 11, 166/86: 453-650

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereinigung in Salzburg](#)

Jahr/Year: 1998

Band/Volume: [12](#)

Autor(en)/Author(s): Nauwerck Arnold

Artikel/Article: [DIE VELIGER-LARVEN VON DREISSENA POYMORPHA \(PALLAS\) IM PLANKTON DES MONDSEES. 91-106](#)