

Verhandlungen der Ornithologischen Gesellschaft in Bayern

Band 23

Heft 4 (Januar 1981)

Verh. orn. Ges. Bayern 23, 1980: 273–345

Aus der Zoologischen Staatssammlung München und dem Institut für Vogelkunde, Garmisch-Partenkirchen

Wasservögel als Indikatoren für die ökologische Stabilität südbayerischer Stauseen

Von **Hans Utschick***

Inhalt

	Seite
1. Zielsetzung	274
2. Material	277
2.1 Wasservogelarten	277
2.2 Stauseematerialien	277
3. Methodik der Arten und Parameterauswahl	278
3.1 Wasservogelarten	278
3.2 Stauseevariablen und Stabilitätsindices	281
4. Berücksichtigte Stauseevariablen	282
4.1 Wasserführung	282
4.2 Schwebstoffgehalt und Massenbewegung	285
4.3 Wasserqualität	285
4.4 Temperatur	286
4.5 Vereisung	286
4.6 Alter	286
4.7 Oberflächenstruktur	287
4.8 Tiefenzonierung	288
4.9 Störungen durch Freizeit und Erholung	288

5.	Ableitung von Stabilitätsindices aus Wasservogelnden	289
5.1	Theoretische Erwägungen	289
5.2	Invariabilität	289
5.3	Zyklische Stabilität	290
5.4	Resistenz	291
5.5	Elastizität	292
5.6	Sukzessionsstabilität	294
6.	Analyse	295
6.1	Theoretische und statistische Grundlagen	295
6.2	Beziehungen der Stauseevariablen untereinander	295
6.3	Abhängigkeit der Stabilitätsindices von den Stauseeparametern	301
6.3.1	Invariabilitäts-Indices	302
6.3.2	Zyklische Stabilität	303
6.3.3	Resistenz-Indices	305
6.3.4	Elastizitäts-Indices	307
6.4	Abhängigkeit der Stabilitätsindices untereinander	313
7.	Diskussion	315
7.1	Verschiedene Definitionsmöglichkeiten der Stabilität	315
7.2	Auswahl der Stabilitätsarten aufgrund der Wasservogelnden und fehlende Angaben zur Variabilität der Umwelt	318
7.3	Störgrößen für die Beziehung zwischen der Stabilität der Wasservogelgemeinschaften und dem Komplex der Stauseevariablen	319
7.4	Kritische Überprüfung der Komplexitäts-Stabilitäts-Hypothese	320
7.5	Denkbare Strategie von Naturschutzinteressen bezüglich der Komplexitäts-Stabilitäts-Hypothese	322
8.	Zusammenfassung	323
	Summary	324
	Danksagung	324
	Literatur	325
	Anhang 1: Daten der Stauseevariablen und Stabilitätsindices	332
	Anhang 2: Schrittweise multiple Regression zwischen Stauseevariablen	336
	Anhang 3: Schrittweise multiple Regression zwischen abhängigen Stabilitätsindices und unabhängigen Stauseevariablen	339
	Anhang 4: Schlüssel für Abkürzungen	345

1. Zielsetzung

Die an südbayerischen Stauseen auftretenden Wasservögel schwanken im Verlauf eines Jahres in ihren Individuenmengen und Artenhäufigkeiten pro Stausee unterschiedlich, wobei die Schwankungen von Einzelarten nicht voneinander unabhängig zu sein scheinen (WINKLER 1975). Diese zeitliche und räumliche Variabilität von Wasservogelgemeinschaften ist sicher teilweise eine Folge populationsdynamischer Vorgänge oder Zugerscheinungen, deren Ursachen nichts mit den verschiedenen Ausprägungen des Ökosystems Stausee zu tun haben. Bei Beschränkung der Untersuchung nur auf Südbayern dürfte aber wegen der hier einheitlichen Phänologie des Wasservogelzugs durch einen Vergleich der Stauseen erarbeitet werden können, welche stauspezifischen Faktoren die räumliche Differenzierung der zeitlichen Variabilität von Wasservogelgemeinschaften bestimmen.

Das Auftreten von Wasservögeln hängt stark vom lokalen Nahrungsangebot ab (REICHHOLF 1976c), das von verschiedenen ökologischen Faktoren eines Gewässers geregelt wird (SZIJ 1965). In Seen ist z. B. die Wasserqualität von entscheidender Bedeutung (GEROUDET 1978, NILSSON 1978, UTSCHICK 1976). Wasservögel sind also Indikatoren für den Umfang nutzbarer Nahrung in einem Gewässer. Da sie aufgrund ihrer trophischen Schichtung praktisch alle wichtigen Ressourcentypen von den Pflanzen über Benthosorganismen bis zu den Fischen nutzen können, sind sie wohl auch in Stauseen die besten Bioindikatoren für die allgemeine Produktivität dieser Ökosysteme, die sonst nur in umfangreichen zeit- und materialaufwendigen Messungen (z. B. HÖLZINGER 1978) abzuschätzen wäre.

Die ökologische oder biozönotische Stabilität von Stauseen wird infolge der hohen Dynamik dieser Systeme wesentlich von der Stabilität derjenigen Umweltparameter bestimmt, die die Lebensgrundlagen der Biozönose am stärksten beeinflussen. Auch wenn Wasservögel die Ressourcen eines Stausees mit anderen Konsumentengruppen teilen müssen, deutet daher eine hohe Stabilität der Wasservogelgemeinschaft über eine nicht gemessene Produktionsstabilität der Ressourcen darauf hin, daß sich ein Stausee kaum verändert. Außerdem tragen Wasservögel auch aktiv durch das Abweiden der sommerlichen Produktion eines Stausees im Herbst und Winter zu einer Reduktion der Detritusschleife des Energiekreislaufs bei und vermindern dadurch die Verlandungsgeschwindigkeit von Stauseen (REICHHOLF 1973a).

Stärke und Variabilität des Auftretens von Wasservögeln an Stauseen sollte damit ein Maß für die allgemeine ökologische Stabilität dieser Gewässer sein, wobei der Begriff der Stabilität vielfältig definiert werden kann (z. B. LEWONTIN 1969, ORIANS 1975). Ziel dieser Arbeit ist es daher, aus lokalen Wasservogelzählungen erarbeitete „Stabilitätsindices“ auf ihre Beziehungen zu Stauseeparametern wie Wasserführung, Strukturierung etc. zu prüfen und so diejenigen Stauseefaktoren zu identifizieren, die die

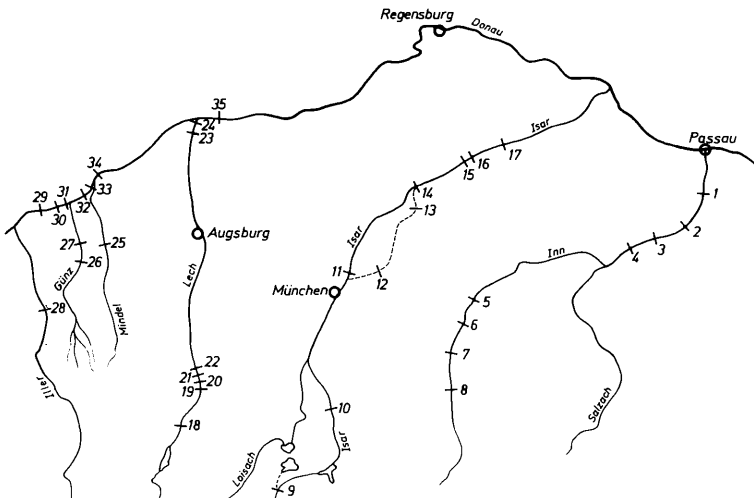


Abb. 1:

Verteilung der untersuchten Stauseen in Südbayern. Die Ziffern entsprechen den Nummern der Stauseen in Tab. 1. – *Positions of the analysed river-reservoirs in Southern Bavaria. For numbers see tab. 1.*

ökologische Stabilität von Stauseen über das Nahrungsangebot für die Biozönose am stärksten bestimmen. Wie diese Stauseefaktoren sich auf die Ressourcenverteilung im Einzelfall auswirken, bleibt dabei ungeklärt. Für einige Größen, vor allem zu Wasserführung und Vereisung, liegen allerdings schon Teiluntersuchungen vor (z. B. RABENI & MIWSHALL 1977, REICHHOLF 1973 c, 1978, 1979 a, 1979 b, REICHHOLF & VIDAL 1979).

Tab. 1: Verbreitung der berücksichtigten südbayerischen Stauseen und Anzahl der Wasservogelzählungen – *Names of the analysed river-reservoirs and number of waterfowl counts.*

Nr.	Stausee	Fluß	Zähl- perioden	Zählungen
01	Schärding	Inn	8	61
02	Egglfing	Inn	8	62
03	Ering	Inn	8	63
04	Salzachmündung	Inn	8	63
05	Teufelsbruck	Inn	5	32
06	Wasserburg	Inn	7	54
07	Feldkirchen	Inn	4	30
08	Rosenheim	Inn	6	40
09	Krün	Isar	8	63
10	Tölz	Isar	8	64
11	Oberföhring	Isar	8	63
12	Ismaning	Isarkanal	8	64
13	Moosburg	Isarkanal	8	64
14	Eching	Isarkanal	8	64
15	Altheim	Isar	8	64
16	Niederaichbach	Isar	8	64
17	Dingolfing	Isar	8	64
18	Lechbruck	Lech	7	56
19	Schongau	Lech	7	56
20	Hohenfurch	Lech	7	52
21	Apfeldorf	Lech	7	55
22	Epfach	Lech	7	52
23	Rain	Lech	6	48
24	Feldheim	Lech	8	64
25	Jettingen	Mindel	7	56
26	Oberegg	Günzkanal	8	63
27	Waldstetten	Günz	7	55
28	Kellmünz	Iller	8	60
29	Oberelchingen	Donau	8	63
30	Leipheim	Donau	8	63
31	Günzburg	Donau	8	60
32	Offingen	Donau	8	61
33	Gundelfingen	Donau	8	61
34	Faimingen	Donau	8	61
35	Bertoldsheim	Donau	8	64

2. Material

2.1 Wasservogeldaten

In Südbayern werden durch Feldornithologen seit Jahren von September bis April jeweils Mitte des Monats an vielen südbayerischen Gewässern Wasservogelbestandsaufnahmen durchgeführt und am Institut für Vogelkunde in Garmisch-Partenkirchen gesammelt. Für die Monate Mai bis August fehlen meist Zählungen, da die Wasservogelzahlen im Sommer, von Mauerplatzansammlungen abgesehen, gegenüber dem übrigen Jahr unbedeutend sind. Dies ist eine Folge der Lebensraumansprüche der Wasservögel. Während im Sommer Strukturvariablen über Nistplatzangebot und Versteckmöglichkeiten limitierend wirken, ist es zumindest im Herbst im wesentlichen das Nahrungsangebot (PATTERSON 1976). Da in dieser Arbeit nur letzteres als Hinweis auf ökologische Stabilität interessiert, kann auf den Sommeraspekt der Strukturierung von Wasservogelgemeinschaften, der auch auf Seen oder in den Tropen stark vom Winterraspekt abweichen kann (REICHHOLF 1975, 1976), verzichtet werden.

Für 35 über ganz Südbayern verstreute Stauseen (Abb. 1, Tab. 1) liegen genügend relativ vollständige Zählserien aus den Jahren 1968/69 bis 1975/76 vor, um sie in die Analyse einbeziehen zu können. Zur Datenstruktur für jeden Stausee siehe Abb. 2.

2.2 Stauseematerialien

Angaben zu Stauseeparametern, die vermutlich die Produktivität von Stauseen am stärksten beeinflussen und von denen daher erwartet werden kann, daß sie das Auftreten von Wasservögeln am besten erklären, wurden aus dem Material gewonnen, das die jeweils für den Stausee zuständigen Kraftwerksgesellschaften und das Landesamt für Wasserwirtschaft zur Verfügung stellten. Abhängig vom Arbeitsschwerpunkt innerhalb dieser Betriebe ergaben sich dabei zwangsläufig Lücken bzw. Meßungenauigkeiten. Die Größenordnung der aus Karten, Luftbildern, Lotungen und Messungen physikalischer und chemischer Parameter ermittelten Werte dürfte jedoch für jeden Stausee abzuschätzen gewesen sein.

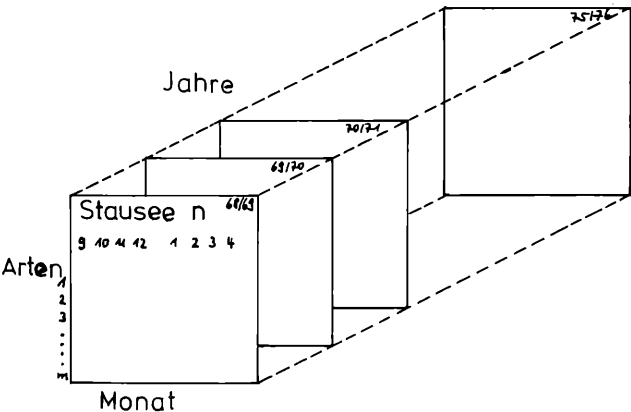


Abb. 2:

Datenstruktur des Materials aus den Wasservogelzählungen eines Stausees. Insgesamt wurden 35 Stauseen bearbeitet. – Structure of waterfowl data for one impoundment. 35 reservoirs were studied.

In Tab. 4 werden diejenigen Stauseevariablen vorgestellt, deren Verwendung sich aus dem vorliegenden Datenmaterial anbot.

3. Methode der Arten- und Parameterauswahl

3.1 Wasservogelraten

Bei den Wasservogel-Zählungen werden nur die in Tab. 2 aufgeführten Wasservogelarten erfaßt. Das Fehlen von Reiher als Konsumenten großer Fische und Limikolen als Schlammfaunafresser ist wegen der relativen Seltenheit dieser Gruppen in Südbayern ohne Bedeutung für die Beziehung Wasservögel – Nahrungsangebot – Stauseevariablen, so daß die Indikatorwirkung der Wasservögel als Gruppe nicht verringert wird.

Tab. 2: Regelmäßig bei Wasservogelzählungen erfaßte Arten und ihre Durchschnittsgewichte nach dem Handbuch der Vögel Mitteleuropas (GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1966–69). – *Species, which were regularly counted, and their average weights.*

Prachtaucher	<i>Gavia arctica</i>	2.0 kg
Sternaucher	<i>Gavia stellata</i>	1.3 kg
Haubentaucher	<i>Podiceps cristata</i>	1.0 kg
Rothalstaucher	<i>Podiceps griseigena</i>	0.6 kg
Ohrentaucher	<i>Podiceps auritus</i>	0.4 kg
Schwarzhalstaucher	<i>Podiceps nigricollis</i>	0.4 kg
Zwergetaucher	<i>Podiceps ruficollis</i>	0.2 kg
Kormoran	<i>Phalacrocorax carbo</i>	2.2 kg
Höckerschwan	<i>Cygnus olor</i>	12.0 kg
Singschwan	<i>Cygnus cygnus</i>	9.0 kg
Brandgans	<i>Tadorna tadorna</i>	1.1 kg
Pfeifente	<i>Anas penelope</i>	0.7 kg
Schnatterente	<i>Anas strepera</i>	0.75 kg
Krickente	<i>Anas crecca</i>	0.3 kg
Stockente	<i>Anas platyrhynchos</i>	1.0 kg
Spießente	<i>Anas acuta</i>	0.85 kg
Knäkenente	<i>Anas querquedula</i>	0.4 kg
Löffelente	<i>Anas clypeata</i>	0.6 kg
Kolbenente	<i>Netta rufina</i>	1.1 kg
Tafelente	<i>Aythya ferina</i>	0.9 kg
Moorente	<i>Aythya nyroca</i>	0.55 kg
Reiherente	<i>Aythya fuligula</i>	0.65 kg
Bergente	<i>Aythya marila</i>	2.0 kg
Eiderente	<i>Somateria mollissima</i>	2.3 kg
Eisente	<i>Clangula hyemalis</i>	0.75 kg
Trauerente	<i>Melanitta nigra</i>	1.1 kg
Samtente	<i>Melanitta fusca</i>	1.6 kg
Schellente	<i>Bucephala clangula</i>	0.9 kg
Zwergsäger	<i>Mergus albellus</i>	0.6 kg
Mittelsäger	<i>Mergus serrator</i>	1.1 kg
Gänsesäger	<i>Mergus merganser</i>	1.6 kg
Teichralle	<i>Gallinula chloropus</i>	0.3 kg
Bleßralle	<i>Fulica atra</i>	1.0 kg

Bis auf die zahlenmäßig kaum ins Gewicht fallende Teichralle gehören alle der in Tab. 2 angeführten Arten nach BREHM & MEIJERING (1979) zu den Wasservögeln, die regelmäßig aus Binnengewässern Nahrung aufnehmen. Viele dieser Arten sind aber auf südbayerischen Stauseen so selten, daß sie wie Reiher und Limikolen kaum Beziehungen zum vorhandenen Nahrungsangebot aufweisen, d. h., Zugverhalten und andere, meist nicht stauseespezifische Faktoren (vgl. Tab. 3) beeinflussen das lokale Auftreten dieser Arten stark. Dies spielt zwar keine Rolle für die indikatorische Aussagekraft von Stabilitätsindices, die aus Dichte und Diversität der ganzen Avizönose gewonnen wurden, wohl aber dann, wenn man die Variabilität der Einzelarten bzw. das Korrelationsverhalten von Artenpaaren zur Bildung von Stabilitätsindices heranzieht. In solchen Fällen wurden Indices jeweils nur aus den Arten ermittelt, die mindestens 10%, 1% oder 0.1% der Wasservögel eines Stausees, bezogen auf den ganzen Untersuchungszeitraum, stellten. Ein Individuenanteil von 0.1% entspricht in etwa einer Dichte von 1 Ex./km². Als aktive Stabilisatoren durch Abweiden der Jahresproduktion sind sicher schon Arten mit einem Individuenanteil von 1% bedeutungslos, doch kann ihr gemeinsames Auftreten, vor allem, wenn sie der gleichen Trophieebene angehören, Veränderungen des Nahrungsangebots anzeigen. So erschienen z. B. auf einem Stausee in einem vermutlich guten Makrophytenjahr vier in Südbayern nicht seltene herbivore Entenarten, die dort im übrigen Untersuchungszeitraum nahezu völlig fehlten. Gleichzeitig nahm die Bleßralle als wichtigster Konsument stark zu.

Tab. 3: Faktoren, die das lokale Auftreten von Wasservögeln an Stauseen während des Winterhalbjahres regeln: – *Factors influencing the local abundance of waterfowl on river impoundments during winter.*

1. Stauseespezifische Faktoren
 - Nahrungsangebot
 - Erreichbarkeit der Nahrung
 - Wechselwirkungen der Wasservogelgemeinschaft untereinander und mit ihrem Lebensraum
 - Witterungsverlauf
 - direkte menschliche Störtätigkeit
2. Intermediäre Faktoren
 - Aufbau von Traditionen, ein Lernprozeß, der nur bei geeigneter Nahrungsgrundlage möglich ist
3. Stauseefremde Faktoren
 - Verhältnisse in den Brut- und Kernüberwinterungsgebieten
 - physiologisch begründete Zwangshandlungen wie Zugbereitschaft, Einhaltung von Zugmustern
 - Zufallseffekte des Zugeschehens wie Verdriftung etc.

Arten aus Tab. 2, die insgesamt in Südbayern selten sind, weil weder ihr Hauptzugweg noch ihre Überwinterungsgebiete in Südbayern liegen, wurden nur an den Stauseen berücksichtigt, an denen sie traditionell relativ häufig sind. Diese Arten werden neben Singschwan und Moorente im wesentlichen von den nordischen Tauchern, Särgern und Enten gestellt, die hauptsächlich an Meeresküsten überwintern.

Ob Wasservogelarten lokal eine Beziehung zum Nahrungsangebot aufweisen oder nicht, läßt sich auch an deren Durchzugsmustern zeigen (Abb. 3). Geht man davon aus,

daß Wasservögel die sommerliche Jahresproduktion im Laufe des Winters abbauen (REICHHOLF 1973 a, 1974), so müssen Arten, die besonders enge Beziehungen zum Nahrungsangebot aufweisen, in ihrem Auftreten dem Typ A in Abb. 3 entsprechen. Dies trifft nach BEZZEL (1972) in Bayern für Bleßralle, Höckerschwan und Stockente zu, drei Arten, die allein schon über 50% der gesamten Wasservogelbiomasse auf Stauseen stellen. Mit Krickente (Typ B) und Schnatterente (Typ C) gehören noch zwei weitere häufige Wasservogelarten in die Kategorie der stark nahrungsabhängigen Arten, wobei hier von B zu C zunehmend die Zugmuster von Überwinterung zum Durchzug hin-

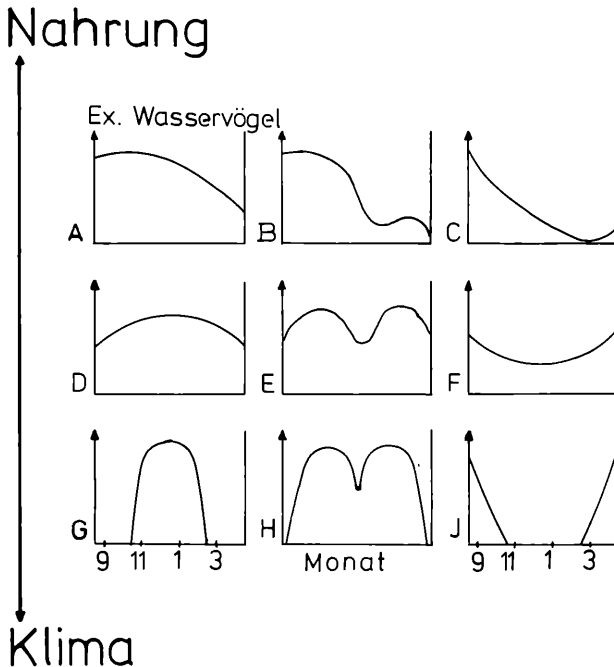


Abb. 3:

Verschiedene Muster des zeitlichen Auftretens von Wasservogelarten auf südbayerischen Stauseen. Die linke Spalte ist typisch für überwinternde, die rechte für durchziehende Arten. Wasservogelarten mit phänologischen Mustern der oberen Reihe werden stark vom Nahrungsangebot beeinflusst, solche mit Mustern aus der unteren Reihe teilweise eher von klimatischen Bedingungen. Die von der Zahl oder Biomasse her häufigsten Arten wie Stockente, Bleßralle, Höckerschwan (Typ A), Krickente (Typ B) und Schnatterente (Typ C) zeigen eine enge Beziehung zum Nahrungsangebot. Pfeifente (Typ D), Reiherente, Spießente (Typ E), Zwergtaucher und Haubentaucher (Typ F) nehmen eine Zwischenstellung ein, während vor allem seltene Arten, wie Gänseäger, Zwergsäger (Typ G), Schwarzhalstaucher, Knäkente, Löffelente, Kolbenente (Typ J), aber auch Schellente (Typ G) und Tafelente (Typ H) vom Nahrungsangebot der Stauseen relativ unabhängig zu sein scheinen. Alle Zuordnungen der Wasservogelarten zu bestimmten Mustern nach BEZZEL (1972). – *Several figures for the seasonal abundance of waterfowl species on river reservoirs in Southern Bavaria. Figures above show species strongly influenced by the abundance of resources. Figures below indicate species, which are likely to be influenced by weather conditions. The most abundant waterfowl species like Mallard, Coot, Mute Swan, Teal or Gadwall follow the upper pictures.*

führen. Die Krickente zieht z. B. bereits im September/Oktobre in Dänemark ab (NILSSON 1976), nutzt in Südbayern auf dem Durchzug im Oktober/November das Nahrungsangebot stark aus (REICHHOLF 1974, 1979b) und überwintert im Rhonedelta mit Maximalzahlen im Januar/Februar (TAMISIER 1974). Im Überwinterungsgebiet limitiert dabei die Nahrung nicht mehr. Offensichtlich können sich Überwinterungstraditionen nur unter solchen Bedingungen ausbilden, so daß Phänologiemuster vom Typ G in Abb. 3 immer auf relativ schwache Indikatorwirkung einer Wasservogelart für Schwankungen des Nahrungsangebots hindeuten. Auf südbayerischen Stauseen gilt dies von den häufigeren Arten vor allem für Schellente, Gänse- und Zwergsäger (Typ G) und Tafelente (Typ H), wobei lokal durchaus andere Zugmuster auftreten können. Reine Durchzügler wie die Krickente in Dänemark sind in Südbayern meist Knäk-, Kolben-, Löffelente und Schwarzhalstaucher (Typ J), während Pfeifente (Typ D), Reiher-, Spießente (Typ E) und Haubentaucher (Typ F) in ihrem Auftreten sowohl vom Nahrungsangebot als auch lokalen oder europäischen Klimabedingungen abhängig zu sein scheinen.

Den Einfluß des Klimas auf die Indikatorwirkung von Wasservogelarten für die Produktivität von Gewässern zeigen auch NILSSON (1976), BEZZEL (1970) und SCHUSTER (1976b). Die in Südbayern dem Typ A zuzurechnenden Vogelarten fallen in Dänemark in die Kategorien B oder E, da sie im Mittwinter wegen der Vereisung von Binnengewässern an die Küste ausweichen müssen. Typ E würde darauf hindeuten, daß im Herbst nicht mehr nutzbare Nahrung verstärkt im Frühjahr verwertet werden kann (Konservierungseffekt!). In Südbayern erfolgt Winterflucht nur bei extremen Temperaturen (z. B. REICHHOLF & VIDAL 1979) von Stauseen zu den immer eisfreien Flüssen, deren Wasservogelmaxima in der Regel im Januar/Februar liegen (BÖCK 1975, ORNITHOLOGISCHE ARBEITSGEMEINSCHAFT OSTBAYERN 1978). BEZZEL (1970) zeigt für die Bleßralle regionale Abweichungen vom Grundmuster des zeitlichen Vorkommens im Winterhalbjahr. Im klimatisch ungünstigen Oberfranken herrscht Typ J vor, an den großen Seen (Überwinterungsgebiete) Typ D und an den buchtenreichen Stauseen Typ A. Die Tafelente, an südbayerischen Stauseen dem Typ H zuzuordnen, fällt am Bodensee in die Kategorie A (SCHUSTER 1976b), während die Reiherente auf Stauseen dem Typ E, am Bodensee Typ B entspricht.

3.2 Auswahl der aussagekräftigsten Umweltparameter und Stabilitätsindices

Von den insgesamt je rund 60 Stauseeparametern und Stabilitätsindices, deren Verwendung sich aus dem vorliegenden Material anbot, mußten, um die Variablenstruktur überschaubar zu halten und um den Informationsgehalt zu konzentrieren, diejenigen entfernt werden, die nur Doppelinformation enthielten. Da in vielen Fällen nichtlineare Beziehungen bei fehlender Normalverteilung zu erwarten waren, mußten alle Variablen, zwischen denen Verdacht auf starke gegenseitige Wechselwirkungen bestand, gegeneinander geplottet werden (GREEN & VASCOTTO 1978). Dazu stand die Prozedur Scattergram des Programmpackets SPSS (NIE et al. 1975: Statistical package for the social sciences) zur Verfügung, die auf der Cyber-175-Anlage des Leibnitz-Rechenzentrums München gerechnet werden konnte. Bei engen Beziehungen zwischen Variablen wurde diejenige für die weitere Analyse gewählt, die am einfachsten zu ermitteln oder deren Rolle im Ökosystem am leichtesten zu interpretieren war. Die

Tab. 4: Verwendete Stauseeparameter – *Variables used to characterize a reservoir.*

MQ	= Abflußmenge	mittlere Abflußmenge im Untersuchungszeitraum; m ³ /sec;
HNQ	= Pegelschwankungen	Differenz der höchsten und niedrigsten Wasserführung pro Monat über den Untersuchungszeitraum gemittelt geteilt durch MQ;
HMB	= Hochwasserwucht	(Mittel der jährlichen Hochwasserspitzen-MQ)/(mittlere Breite x 1/m); Dimension m/sec.;
AR	= Austauschrate	h/km;
SW	= Schwellbetrieb	Höhe der Pegelschwankungen am Wehr bei Schwellbetrieb; m;
MB	= Massenbewegung	Massenbewegung pro Jahr im Durchschnitt; m ³ /km ² ;
SG	= Schwebstoffgehalt	langjährige Mittel; g/m ³ ;
WG	= Wasserqualität	Wassergüteklassen nach LIEBMANN (1969);
LT	= Lufttemperatur	Mittel der Monatsmittel im Untersuchungszeitraum; °C;
WT	= Wassertemperatur	Mittel der Monatsmittel im Untersuchungszeitraum; °C;
PEIS	= Vereisung	Summe der prozentualen Vereisung an den Zähltagen eines Jahres über den Untersuchungszeitraum gemittelt; %/Jahr;
AL	= Alter	Differenz des Jahres der Inbetriebnahme vom Jahr 2000; Jahre;
AOE	= ökologisches Alter	Alter junger Stauseen; maximal 22 Jahre bis zum Abschluß des Alterungsprozesses;
FW	= Wasseroberfläche	ha;
ULH	= Uferlänge	Uferlänge der Inseln und Halbinseln; m;
ULA	= Altwässer	Uferlänge der Altwässer; m;
ULKM	= Uferlängenindex	Uferlänge pro Kilometer Stausee;
TYP	= Stauseetyp	Kategorien 1 bis 3 nach Struktur;
TZK	= Tiefenzonierung	mittlere ökologisch relevante Tiefenkatgorie;
SF	= Störfrequenz	Intensität gewerteter Störungen durch Freizeitaktivitäten des Menschen;

Gesamtzahl der Variablen sank auf diese Weise auf je 20, wobei durch diese Beschränkung natürlich nicht mehr immer die maximal mögliche Beziehung zwischen einzelnen Stabilitätsindices zu Stauseevariablen gefunden werden konnte. Tab. 4 listet die Stauseevariablen, Tab. 5 die Stabilitätsindices auf. Die Einzelwerte dazu sind für jeden Stausee dem Anhang zu entnehmen.

4. Berücksichtigte Stauseevariablen

4.1 Wasserführung (MQ, HNQ, HMB, AR, SW)

Auf die Bedeutung von Abflußmengen und Wasserstandsschwankungen für das Auftreten von Wasservögeln auf Stauseen wurde schon mehrmals hingewiesen (BEZZEL 1975, BÖCK 1975, ORNITHOLOGISCHE ARBEITSGEMEINSCHAFT OSTBAYERN 1978, REICHHOLF 1973 a, 1973 b, 1973 c, 1977, 1978, 1979 a, 1979 b). Wie schwankende Wasserstände auf

Dichte-, Arten- und Größenverteilung von Fischen und damit indirekt auf das Vorkommen von Fischfressern wirken können, zeigt auch KUSHLAN (1976).

Für die vorliegende Analyse wurden aus den Gewässerkundlichen Jahrbüchern für die südbayerischen Flußsysteme, ergänzt durch Daten des Landesamts für Wasserwirtschaft, verschiedene Indices ermittelt, wobei häufig die gleichen Daten für benachbarte Stauseen verwendet werden konnten.

Neben der mittleren Abflußmenge im Untersuchungszeitraum MQ (m^3/sec) wurden die höchsten HQ- bzw. niedrigsten NQ-Werte für jeden Monat ermittelt, also die durchschnittlichen Abflußmengen an den Extremtagen jeden Monats. Diese Daten wurden jeweils gesondert für die Vegetationsperiode (Mai bis August), die Zählperiode (September bis April) und das ganze Kalenderjahr zusammengefaßt. Des weiteren

Tab. 5: Verwendete Stabilitätsindices. – *Parameters of stability.*

KG	= Varianz	Varianz der Biomassedichten der ganzen Wasservogelgemeinschaft über alle Zähltag;
KGL	= Varianz	KG bei logarithmierten Wasservogelraten;
ZGL	= Varianz	Varianz der logarithmierten Durchschnittsjahresdichten der Wasservogelgemeinschaft im Untersuchungszeitraum;
ZS2	= Varianz	mittlere Standardabweichung der logarithmierten Durchschnittsjahresdichten der Einzelarten;
RK1	= Korrelation	mittlere Standardabweichung der Kendall-Korrelationskoeffizienten von Arten, die mind. 10% der Wasservögel im Untersuchungszeitraum stellten;
RK2	= Korrelation	wie RK1, aber bei 1%;
AX	= Artenzahl	mittlere Artenzahl pro Jahr;
A2	= Artenzahl	Zahl der Arten, die im Untersuchungszeitraum mindestens 1% der Wasservogelgemeinschaft stellten;
A3	= Artenzahl	A2 bei 0.1%;
H	= Diversität	Shannon-Wiener-Diversität
E	= Evenness	Gleichverteilungsmaß der Diversität
DO	= Dichte	Individuendichte im Untersuchungszeitraum in mittlere Ex./km ² ;
DZ	= Dichte	DO nur auf Wasserflächen bis zu 2 m Tiefe bezogen;
DO1	= Dichte	Biomassedichte der Pflanzenfresser;
DO2	= Dichte	Biomassedichte der Allesfresser;
DO3	= Dichte	Biomassedichte der Kleintierfresser;
DO4	= Dichte	Biomassedichte der Fischfresser;
DHT.	= Dichte	Biomassedichte der Haubentaucher;
RS	= Korrelation	Summe der signifikanten Korrelationskoeffizienten (Kendall) zwischen den Wasservogelarten ($p \leq 0.05$), die mindestens je 10% der Avizönose stellten;
RSM	= Korrelation	Mittel der Korrelationskoeffizienten von RS;
RP	= Korrelation	Anteil der signifikanten Korrelationskoeffizienten an der Zahl von der Artenzahl her möglichen Korrelationskoeffizienten in RS;

wurden die Hochwasserspitzen jedes Untersuchungsjahres festgehalten und über den Untersuchungszeitraum gemittelt. Bei der Umsetzung von MQ-Werten in Wasserstände ist darauf zu achten, daß die Abflußmengen bei Hochwasser häufig deutlich über MQ, die meiste Zeit des Jahres aber unter MQ liegen. Für die Produktivität eines Gewässers ist es außerdem entscheidend, zu welcher Jahreszeit Hochwässer auftreten. Da aber fast alle südbayerischen Flüsse als Hochgebirgsflüsse ein ähnliches Abflußregime mit Hochwässern im Mai/Juni aufweisen (ELLENBERG 1978), lediglich die Donau hat als Mittelgebirgsfluß ihr Hochwasser im März/April, ergaben sich hohe Korrelationen zwischen den Variablen der verschiedenen Perioden, so daß die Jahresdurchschnittswerte allein weiterverwendet wurden.

Wichtiger als die absolute Höhe der Abflußmenge ist sicher ihre Schwankung, da sie über die Veränderung des Angebots erreichbarer Nahrung starke Auswirkungen auf die Wasservogelbiozönose hat. Diese Schwankungen hängen aber größenordnungsmäßig von MQ ab, obwohl ihre ökologische Wirkung über Pegelschwankungen etc. davon unabhängig ist. Deshalb wurde in den folgenden Stauseevariablen, die die Auswirkung von Wasserstandsschwankungen anzeigen sollen, jeweils MQ berücksichtigt:

- relative Hochwasserstärke (Hochwasserspitzenmittel/MQ)
- Schwankung der Abflußmengen (mittleres (HQ–NQ) für alle Monate des Untersuchungszeitraum/MQ) = HNQ
- Wucht von Hochwässern $([\text{Hochwasserspitzen} - \text{MQ}]/[\text{mittlere Breite des Stausees} \times 1/\text{m}]) = \text{HMB}$.

HMB entspricht dabei der Änderung der Strömungsgeschwindigkeit pro m Tiefe bei Hochwasser als Indikator für die Veränderungen in der kinetischen Energie des Flusses.

Entscheidend für die Produktivität eines Stausees dürfte auch dessen Wasserbewegung sein („eutrophierende Wirkung der Strömung“: RUTTNER 1952, p. 263). Makrophyten- und Fischbiomasse steigen z. B. im Stillwasser (WHITTON 1975). Deshalb wurden die durchschnittlichen Austauschraten jedes Stausees pro km² Wasserfläche mit Normierung auf einen Fluß von 1 km Breite (AR; h/km) als Anhaltspunkt für die Strömungsgeschwindigkeit berechnet. Direkte Geschwindigkeitsmessungen waren nur für den Stromstrich weniger Stauseen zu erhalten. Angaben zur Auswirkung der Strömungsgeschwindigkeit auf Wasservögel und Fische macht z. B. ZIEGLER (1972).

Ökologische Bedeutung kommt auch dem Schwellbetrieb in Stauseeketten zu. In Zeiten geringen Stromverbrauchs wird bei Schwellbetrieb das Wasser in einem großen Kopfspeicher zurückgehalten, in dem der Wasserspiegel dann bis zu 2 m ansteigen kann. Gleichzeitig sinkt der Wasserstand in den flußabwärts liegenden Stauseen, vor allem im Endspeicher, der in Zeiten hohen Stromverbrauchs die zurückgehaltenen Wassermassen wieder aufnehmen muß. Berücksichtigt wurde die Wasserspiegelschwankung bei Schwellbetrieb am Wehr SW (m) und die durch die Schwankung periodisch freifallende Schlammfläche SWT (ha). Nach HÖLZINGER (1978) vernichtet Schwellbetrieb über schlammufwirbelnde Turbulenzen (WHITTON 1975) vor allem die Makrophytenflora, wobei sich die Wasservögel allerdings bei entsprechenden Wasserhältnissen auf Abwasserbakterien und -pilze umstellen können. Von den 15 Stauseevariablen, die sich auf die Wasserführung beziehen, sind viele so eng korreliert, daß eine Beschränkung auf 5 kaum einen Informationsverlust bedeutet. Diese 5 Variablen, mit denen weitergearbeitet wird, sind: MQ, HNQ (jeweils auf den gesamten Untersuchungszeitraum von Mai 1969 bis April 1976 bezogen), HMB, AR und SW.

Der Einfluß von Regenfällen bzw. der Niederschlagsvariabilität auf die Vogelgemeinschaften, der in terrestrischen Systemen über die Wirkung auf die Produktivität der Vegetation beträchtlich sein kann (z. B. WIENS 1974, WOLDA 1978), wird in Gewässern durch die Wasserstände (BRAITHWAITE & STEWART 1975), in Stauseen im wesentlichen durch die Wasserführung integriert. Trotz eines möglichen schwachen Einflusses auf das lokale Zuggeschehen (NIEMEYER 1977) wurde daher der Faktor Niederschlagsmengen nicht berücksichtigt.

4.2 Schwebstoffgehalt und Massenbewegung (SG, MB)

Wie die Abflusssummen wurden auch die Angaben zum Schwebstoffgehalt $\text{SG}(\text{g}/\text{m}^3)$; entspricht der Größe Se_c in DEUTSCHER NORMEN-AUSSCHUSS 1977) den Gewässerkundlichen Jahrbüchern entnommen. Verwendet wurde der Jahressummenmittelwert des Zeitraums 1956/70. Genauere Zahlen waren meist nicht zu erhalten und auch nicht nötig, da der Schwebstoffgehalt stark an den Charakter eines Flusses gebunden ist und sich von Jahr zu Jahr nicht in seiner Größenordnung verändert. Allerdings mußten für Stauseeketten häufig gleiche Messungen verwendet werden, obwohl der Schwebstoffgehalt in diesen Ketten laufend sinkt (WHITTON 1975: Abnahme der Themsetrübung nach einem Stausee).

Strömungsverhältnisse und Schwebstoffgehalt determinieren im wesentlichen die Massenbewegung in Stauseen. Junge Stauseen verlanden zunächst rasch, bei alten hat sich ein Gleichgewicht zwischen Anlandung und Abtrag eingestellt. Wird in Stauseeketten ein neues Glied eingebaut, so führt das infolge der ausbleibenden Schwebstofffracht zum Abtrag im flußabwärts liegenden Stausee (z. B. Feldkirchen-Wasserburg). Die jährliche Massenbewegung ist also ein Maß für das Abweichen des Stausees vom Gleichgewichtszustand, und zwar unabhängig vom Vorzeichen. Da das bewegte Volumen auch von der Größe des Stausees abhängt, wird die ökologische Bedeutung dieser Wertes erhöht, wenn man die Massenbewegung MB pro km^2 Stauseefläche verwendet (m^3/km^2). Zur Reaktion von Wasservögeln auf Verlandungsprozesse siehe u. a. LEBRET (1974).

4.3 Wasserqualität (WG)

Einen Überblick zur Entwicklung eines Bioindikatorensystems zur Beurteilung der Wasserqualität gibt WHITTON (1975). Die entsprechende Verwendung von Wasservögeln wird erstmals von UTSCHICK (1976) vorgeschlagen. Welche entscheidende Rolle die Wassergüte für das Auftreten von Wasservögeln an Gewässern über die Produktivität spielen kann, zeigen auch die Arbeiten von GEROUDET (1978), NILSSON (1978) und SCHUSTER (1975, 1976 a, 1976 b), die sich allerdings auf Seen beschränken. Am Bodensee stiegen z. B. die Fischfresserzahlen als Folge der Eutrophierung, während die Herbivoren zunächst wegen dem Verschwinden der klaren Wasser benötigenden Chara-Wiesen zurückgingen, um mit weiter zunehmender Eutrophierung wieder zu steigen. Auch an Flüssen wie der Donau erreichen Wasservogelgemeinschaften ihre höchsten Biomassedichten an Stellen stärkster organischer Verschmutzung (ORNITHOLOGISCHE ARBEITSGEMEINSCHAFT OSTBAYERN 1978). An Estuaren kommt es häufig zu Wasservogelkonzentrationen an Abwassereinspeisungen (z. B. Schellente: CAMPBELL 1978), während an Meeresküsten mittlerer und höherer Breiten nur geringe Beziehungen zwischen Nahrungsangebot und Wasservogelverteilung zu bestehen scheinen (NILSSON 1972), vermutlich eine Folge des für Überwinterungsgebiete typischen Überangebots an Nah-

rung. Für Stauseen stehen noch Untersuchungen über die Rolle der Wassergüte für das Auftreten von Wasservögeln aus.

Zur Klassifizierung der Wassergüte wird das Schema von LIEBMANN (1969) verwendet, wobei zu beachten ist, daß Seen aufgrund ihrer erheblich geringeren Austauschraten bei gleicher Verunreinigung schlechter zu bewerten sind als Stauseen. Außerdem geht starke Verunreinigung von Fließgewässern meist auf chemische Vergiftungen durch Industrieabwässer zurück, während polytrophe stehende Gewässer meist nur organisch verschmutzt sind.

Grundlagen für die Abschätzung der Wassergüte waren vom Bayerischen Staatsministerium für Landesentwicklung und Umweltfragen herausgegebene Gewässergütekarten mit Stand 1971/72, 1973, 1974/75 und der Wassergüteatlas von LIEBMANN (1969), wobei die Klassen I, I-II, II, II-III, III, III-IV, IV in die Klassen 1-7 umbenannt wurden. Bei Schwankungen der Wassergüte im Untersuchungszeitraum wurde ein Mittelwert über die einzelnen Jahre gebildet, der von den diskreten Wassergüteklassen abweichen kann.

4.4 Temperatur (LT, WT)

Die mittlere Lufttemperatur LT (°C) der jedem Stausee nächstgelegenen Klimastation wurde für den Untersuchungszeitraum den Witterungsberichten für Südbayern des Münchner Wetteramtes entnommen, die Wassertemperaturen hauptsächlich den Gewässerkundlichen Jahrbüchern. Eine Aufschlüsselung in Jahresmittel, Sommermittel und Wintermittel erwies sich als nicht nötig, so daß für die Wassertemperatur mit dem Jahresmittel WT (°C) weitergearbeitet werden kann. Bei den Lufttemperaturen wurde nur über die Monate gemittelt, aus denen Wasservogelzählungen vorlagen. Auf den Einfluß der Lufttemperaturen auf den lokalen Wasservogelzug weisen u. a. BÖCK & SCHERZINGER (1975) hin.

4.5 Vereisung (PEIS)

Zur Vereisung waren nur für wenige Stauseen genaue Eiskarten für den ganzen Untersuchungszeitraum zu erhalten, während bei den einzelnen Wasservogelzählungen fast immer das Ausmaß der Vereisung mit angegeben war. Deshalb wurden die Anzahl der Zähltag mit Eisbildung und die mittlere Vereisung der Stauseen an diesen Zähltagen in Prozent der Stauseefläche (PEIS) berechnet. Für die letzte Größe genügte es, die Eisflächenanteile jedes Stausees für jedes Jahr aufzusummieren und aus diesen Werten den Mittelwert zu bilden. Natürlich verzichtet man bei Eiskartierungen nur einmal pro Monat auf den Einfluß, den vorausgegangene längere Eisperioden auf den Wasservogelbestand am Zähltag hatten. Anfang Januar 1979 vertrieb z. B. starker Frost durch Eisbildung in den großen, wenig durchströmten Innstauseen rund 90% der im Dezember gezählten Wasservogel an die eisfreie Donau (REICHOLF & VIDAL 1979). Dies beruht auf der Tatsache, daß Eisbildung sowohl Nahrung unzugänglich macht als auch die Ausbeutung auf eisfreien Restflächen beschleunigt (NILSSON 1972).

Anzahl der Eistage und prozentuale Vereisung sind hoch miteinander korreliert. Deshalb wird nur PEIS weiter verwendet.

4.6 Alter (AL, AOE)

In Stauseen stabilisiert sich mit zunehmendem Alter die Massenbewegung, wenn auch die Geschwindigkeit der Verlandung unterschiedlich ist. Da die über Verlandungsprozesse gesteuerte Tiefenzonierung von Stauseen wichtigen Einfluß auf die

Produktivität dieser Gewässer hat, könnte das Alter von Stauseen wichtige Hinweise auf deren ökologische Stabilität geben. Für das Alter wurde die Differenz (2000-Baujahr) gewählt, weil alle südbayerischen Stauseen erst im 20. Jahrhundert entstanden.

Nach Erreichen des Gleichgewichtszustands spielt das Alter für die Stabilität keine Rolle mehr. Dies dauerte an neun Stauseen des Unteren Inn durchschnittlich rund 18 Jahre (13–23), wenn man die Verlandung als Kriterium heranzieht. Die Verlandungsgeschwindigkeit anderer Flüsse dürfte aber geringer sein, da der Inn wegen seiner überdurchschnittlich hohen Schwebstofffracht besonders viel Material absetzen kann. Es kann aber angenommen werden, daß alle vor 1950 in Betrieb genommenen Stauseen (Alter bis Mitte des Untersuchungszeitraums 1972 rund 22 Jahre) ihren Gleichgewichtszustand erreicht haben und somit gleiches „ökologisches Alter“ aufweisen. Dies wurde in einer eigenen Variable AOE berücksichtigt.

4.7 Oberflächenstruktur (FW, ULH, ULA, ULKM, TYP)

Die Wasservogelzählungen erfassen häufig nur Teile der Stauseen. Während bei den bisherigen Größen meist auf Werte zurückgegriffen wurde, die auf den ganzen Stausee zutreffen, dürfen bei den folgenden Größen nur die probeflächen-spezifischen Werte berücksichtigt werden. Uferlänge und Fläche der Stauseen sowie von Altwässern und Inseln und Halbinseln wurden aus Flußkarten und Luftbildern planimetriert.

Folgende Werte wurden gemessen:

- Länge
- maximale Breite
- Fläche
- Wasserfläche FW (ha)
- reine Flußfläche
- Inselnflächen
- Halbinselflächen
- Altwasserflächen
- Uferlänge
- Uferlänge der Inseln und Halbinseln ULH (m)
- Uferlänge der Altwässer ULA (m)
- Anzahl der Inseln
- Anzahl der Halbinseln
- Anzahl der Altwässer

Folgende zusätzlichen Werte wurden hieraus gebildet:

- mittlere Breite
- Uferlänge pro km Stauseelänge ULKM (m)
- Stauseetyp TYP (3 Kategorien):
 - 1 = schmaler Laufstausee
 - 2 = intermediärer Stausee
 - 3 = breiter, strukturreicher Stausee

Aus den Unterlagen der Kraftwerksgesellschaften wurde außerdem das Volumen der Stauseen ermittelt.

Diese 19 Variablen lassen sich in 5 Gruppen einteilen, die in sich sehr große Ähnlichkeit aufweisen. Die Leitvariablen dieser Gruppen sind FW, ULH, ULA, ULKM und TYP. Vor allem die vom Wasserstand abhängige Uferlänge pro km scheint auch im Winter eine wichtige Größe für das Auftreten von Wasservögeln zu sein (Böck 1975, Böck & SCHERZINGER 1975, ORNITHOLOGISCHE ARBEITSGEMEINSCHAFT OSTBAYERN 1978).

4.8 Tiefenzonierung (TZK)

WINKLER (1975) zeigt den Zusammenhang zwischen der Nutzungsfrequenz der Nahrung und deren Zugänglichkeit für einzelne Wasservogelarten als Folge der Tiefenstruktur von Stauseen. Er arbeitet dabei in Anlehnung an das Verhalten und die unterschiedlichen anatomischen Fähigkeiten der Arten (Tauchen, Gründeln etc.) mit Tiefenzonen von 1=0–20 cm, 2=20–50 cm, 3=50–100 cm, 4=100–200 cm, 5=200–500 cm, 6=500–1000 cm und 7=über 1000 cm Tiefe.

In der vorliegenden Arbeit wird diese Einteilung übernommen und die Fläche mit 0–1 m Tiefe bzw. 0–2 m Tiefe sowie ihr Flächenanteil an der Gesamtfläche berechnet (4 Variablen). Außerdem wird aus der Verteilung der Tiefenzonen ein Index ermittelt, der der mittleren Tiefe entspricht (TZK). Ein TZK-Wert von 4.5 z. B. bedeutet, daß die mittlere Tiefe des Stausees zwischen der 4. und 5. ökologischen Tiefenzone zu suchen ist, also bei ca. 2 m liegt.

Alle 5 Größen sind hoch korreliert. Deshalb wird nur mit TZK weitergearbeitet.

4.9 Störungen durch Freizeit und Erholung (SF)

Mit zunehmender Freizeit drängen immer mehr Wassersportler, Angler, Jäger, Camper, Reiter und Spaziergänger an und auf Gewässer. Dies kann zu beträchtlichen Störungen der Wasservogelgemeinschaften führen (z. B. BATTEN 1977, NILSSON 1974, TAMISIER 1974). Solche Schwankungen in den Vogelbeständen beruhen aber nicht auf natürlichen Ursachen des Ökosystems Stausee, vermindern also die Indikatorwirkung der Wasservögel für den Zustand dieses Systems.

Andererseits tragen Wasservögel aktiv durch Abweiden der Jahresproduktion an organischer Substanz zur Stabilität eines Gewässers bei. Sind sie infolge von Störungen mangels Masse dazu nicht in der Lage, so entsteht unter geeigneten Bedingungen Faulschlamm (REICHHOLF 1973b, 1979c), da an starken Beweidungsdruck gewöhnte Pflanzen dies durch hohe Produktionsraten ausgleichen (Wasserpflanzen z. B. über rasche Reminialisierung des Phosphors; vgl. KISTRIZ 1978), was bei Ausfall der Herbivoren zu Massenproduktion führt (McNAUGHTON 1979). Der Stausee verändert dann seinen Zustand.

Vor allem intensive Bejagung kann im Herbst auf Flüssen und Stauseen starke Vertreibungseffekte erzielen (GEROUDET 1978, REICHHOLF 1973a).

Quantifiziert wurde die Störfrequenz SF durch Wertung einzelner Störtätigkeiten und deren Aufsummierung. Die Wertung erfolgte aufgrund langjähriger Erfahrungen durch Beobachtungen am Unteren Inn, die quantitative Erfassung durch Befragung der Zähler. Aufgrund der Subjektivität dieser Werte sind hier natürlich größere Fehler möglich.

Zur Berechnung der Störintensität durch einzelne Störgruppen wurde jeweils die Maximalzahl der im Untersuchungszeitraum festgestellten Störeinheiten mit folgenden Faktoren multipliziert:

Boote:	Anzahl ×	1
Camper, Angler, Jäger:	Anzahl ×	0.5
Radfahrer, Spaziergänger:	Anzahl ×	0.1
Futterstellen:	Anzahl ×	−0.5

Je nachdem, ob diese Störungen regelmäßig oder selten auftraten, wurden die so multiplizierten Maximalzahlen noch verdoppelt oder nicht. Von der Summe über alle Störgruppen wurde dann noch abgezogen:

% selten begangene Ufer:	Anzahl ×	−0.1
Naturschutzgebiet:		− 50

5. Ableitung von Stabilitätsindices aus Wasservogel­daten

5.1 Theoretische Erwägungen

Die Stabilität eines Systems wird angegeben, indem man zwei der drei Größen Zeit ΔT , Störung ΔS und Systemschwankungen ΔN definiert und die dritte mißt. Dies ist auf 15 verschiedenen Wegen möglich (Tab. 9), von denen jeder zu einer anderen Variante der Stabilität führt. Außerdem können einzelne dieser Varianten wie Elastizität, Viskosität und Resistenz in einem Stabilitätstern zusammengefaßt werden (z. B. O'NEILL 1976), wodurch allerdings die ökologische Aussagekraft sinkt.

In der vorliegenden Arbeit wurden die Veränderungen der Wasservogel­biozö­nosen (ΔN) innerhalb des 8jährigen Untersuchungszeitraums (ΔT) gemessen und daraus auf die Variabilität der für die Nahrungsversorgung der Wasservögel entscheidenden Stauseevariablen (ΔS) geschlossen. Die Definition von ΔN ist bei Einzelpopulationen relativ problemlos. In Mehrartensystemen muß jedoch erst aus den Meßwerten der Einzelarten eine Aggregationsvorschrift entwickelt werden, die das Verhalten der gesamten Biozönose als Einheit charakterisiert. Gängig sind Stabilitätsbetrachtungen anhand von Artenzahl (SIMBERLOFF & WILSON 1969), Ähnlichkeit von Artenspektren (z. B. PETERSON 1975), α -Diversität (MACARTHUR 1955), β -Diversität (z. B. PIELOU 1975) oder Systemen populationsspezifischer Gleichungen (MAY 1973). Außerdem muß definiert werden, ob man Individuen- oder Biomassehäufigkeiten verwendet.

Die vorliegenden Wasservogel­daten eigneten sich nur für die Festlegung von 4 der in Tab. 9 aufgeführten Stabilitätsarten, nämlich Invariabilität, Resistenz und zyklischer Stabilität (jeweils als Folge geringer Umweltvariabilität) und Elastizität.

Bei Zählserien über Jahrzehnte hinweg wäre evtl. auch ein Wert für die Sukzessionsstabilität erarbeitbar.

5.2 Invariabilität (KG, KGL)

Die Varianz von Bestandsgrößen beschreibt gut die Variabilität von Populationen. Dies wurde u. a. von COLWELL (1974), JÄRVINEN (1979), PETERSON (1975), WILLIAMSON (1972) zu Stabilitätsaussagen benutzt.

Die Varianz (1000 KG) der Individuendichte einer Wasservogel­gemein­schaft (64 Zählungen in 8 Jahren, Ex./km²) ist allerdings nicht unabhängig von der Höhe der Individuendichte. Deshalb entsteht zwangsläufig der Eindruck, daß Wasservogel­biozö-

nosen mit hoher Flächendichte variabler sind als solche auf individuenarmen Stauseen, wenn dies auch den ökologischen Erwartungen entgegenkäme.

Um den Einfluß unterschiedlicher Flächendichten auf diese Rechengröße der Stabilität auszuschalten, gibt es zwei Möglichkeiten:

– Bildung von Variationskoeffizienten.

Dies empfiehlt sich aber nur bei normalverteilten Daten. Wasservogelzählungen sind nur selten normalverteilt (NIEMEYER 1975). Die Varianz allein ist jedoch auch bei fehlender Normalverteilung aufgrund ihrer Robustheit eine relativ charakteristische Verteilungsgröße.

– Logarithmierung der Bestandswerte.

Die Varianz (1000 KGL) wird dann aus den transformierten Werten berechnet.

5.3 Zyklische Stabilität (ZGL, ZS2, RK1, RK2)

Zyklische Stabilität unterscheidet sich von der Invariabilität nur dadurch, daß ein Beobachtungszeitraum ΔT in Intervalle ΔT_i unterteilt und in jedem Intervall der Mittelwert N_i gemessen bzw. die Variabilität von N_i in ΔT ermittelt wird. Wegen der ausgeprägten Jahresperiodik in den gemäßigten Breiten, die sich auch über den Vogelzug auf die Wasservogelzahlen an Stauseen auswirkt, bietet sich für N_i der Wasservogelgemeinschaften die mittlere Wasservogeldichte pro Zählperiode von September bis April an. Die Varianz der N_i -Werte im Untersuchungszeitraum ist dann ein Maß für die zyklische Instabilität von Wasservogelbiozöten und damit vermutlich der allgemeinen Produktivität von Stauseen. Folgende Stabilitätsindices wurden errechnet: ZG: Varianz der Wasservogeldurchschnittsdichten pro Zählperiode

ZGL: wie ZG, nur mit logarithmierten Daten

ZS 1–3: mittlere Standardabweichung über die logarithmierten Durchschnittsdichten jeder Zählperiode für alle Arten, die mindestens 10%, 1% oder 0.1% der Avizönose stellen.

ZGL und ZS 1 bzw. ZS 2 und ZS 3 sind eng korreliert, dgl. ZG und KG (siehe 5.2). Deshalb wird nur mit ZGL und ZS 2 weitergearbeitet.

Ein noch besseres Maß für die zyklische Stabilität sollte die Konstanz von Artenverteilungskurven in aufeinanderfolgenden Jahren sein. Hier wird nicht nur die Veränderung in der Biomassedichte der Avizönose berücksichtigt, sondern auch die Dynamik der Beziehungen zwischen den zugrundeliegenden Wasservogelarten. Wenn der Zustand eines Stausees langfristig gleich ist, so sollte auch die Artenverteilung in verschiedenen Jahren identisch sein (synchrone Schwankungen der Individuenzahlen pro Art). Leichte Veränderungen wären in diesem Fall nur durch populationsdynamische Vorgänge bei den einzelnen Arten zu erwarten (Störung der Indikatorwirkung für die Stabilität).

Quantitativ läßt sich die Variabilität von Artenverteilungsmustern über Ähnlichkeitsindices (PETERSON 1975) oder durch die Variabilität von Korrelationen fassen. Im vorliegenden Fall wurde mit der Standardabweichung der Koeffizienten nichtparametrischer Kendall-Rangkorrelationen gearbeitet. Für eine Biozönose muß dabei die Standardabweichung über alle Artenpaare gemittelt werden. Dieser Mittelwert ist allerdings wieder von der Abundanz der Einzelarten abhängig. Er steigt mit der Einbeziehung ökologisch irrelevanter seltener Arten infolge der vielen dann auftretenden – gleichrangigen – Nullwerte in den Zählserien leicht an (Abb. 4). Errechnet wurden die

mittleren Standardabweichungen über alle Artenpaare eines Stausees für Arten, die mindestens 10% (= RK 1), 1% (= RK 2) und 0,1% (= RK 3) der Individuen der Wasservogelgemeinschaft stellen. RK 2 und RK 3 waren aber hoch korreliert, so daß nur mit RK 1 und RK 2 weitergearbeitet wird.

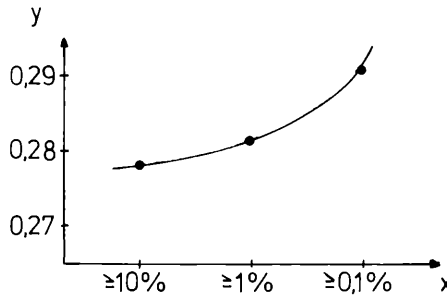


Abb. 4:

Durchschnittliche Standardabweichung der Kendall-Korrelationskoeffizienten von Artenpaaren in 8 aufeinanderfolgenden Zählperioden in Abhängigkeit von der Artenabundanz. y = Standardabweichung; x = relative Häufigkeit. ... zu der Wasservogelarten berücksichtigt wurden. Die Standardabweichung steigt bei Einbeziehung seltener Arten. – *Average standard deviation of Kendall correlation-coefficients of pairs of species within 8 successive years compared to the abundance of the species. x = frequency limit for species to be considered. The standard deviation increases, when rare species are included.*

5.4 Resistenz (AX, A2, A3, H, E)

MACARTHUR (1955) geht davon aus, daß komplexe Nahrungsnetze aufgrund der Vielzahl möglicher negativer Rückkopplungen einen stabileren Energiefluß aufweisen als artenarme Systeme. Diese Annahme ist inzwischen in ihrer allgemeinen Form nicht mehr haltbar (siehe Diskussion). Komplexe Systeme sind aber nach wie vor ein wertvoller Hinweis auf ein mildes Störregime, d. h., die beteiligten Populationen werden von ihrer Umwelt weniger zu Schwankungen gezwungen als die Populationen artenarmer Systeme. Hohe Artenzahlen und Diversitäten beschreiben also eher Umweltstabilität anstelle von Stabilität infolge systeminterner Regelkapazität.

Bei Wasservögeln handelt es sich nur um einen Ausschnitt aus der Lebensgemeinschaft Stausee. Regulative Wechselwirkungen mit anderen Konsumentengruppen oder auch innerhalb der Wasservogelbiozönose (REICHHOLF 1973c, 1976a) werden sicher größtenteils von der hohen Ressourcendynamik „weggeschwemmt“. Komplexität von Wasservogelgemeinschaften auf Stauseen ist daher höchstens ein Maß für die Stabilität derjenigen Stauseevariablen, die das Nahrungsangebot beeinflussen.

Folgende Komplexitätsparameter wurden getestet:

- AX = mittlere Artenzahl pro Zähltag
- AZ = Artenzahl im Untersuchungszeitraum
- A1–3 = Zahl aller Arten, die im Untersuchungszeitraum mindestens 10%, 1% oder 0,1% der Wasservogelgesellschaft ausmachten
- A4 = Artenzahl für alle Arten, deren Dichte im Durchschnitt mindestens 1 Ex. pro km² beträgt
- H = Mittel der Artendiversität nach Shannon-Wiener
- E = Mittel der jährlichen Evenness (Gleichverteilungsmaß der Arten)

Bei Diversität und Evenness wurden nur die Werte für jede 8-monatige Zählperiode, nicht für die Einzelzählungen ermittelt, um den Einfluß unterschiedlicher Stichprobenqualitäten zu mildern (PEET 1975). Dann sollte die Diversität ein relativ robustes Maß der zugrundeliegenden Verteilung relativer Häufigkeiten sein (MAY 1976). Außerdem sind aufeinanderfolgende Einzelzählungen oft nicht unabhängig, da sie sich teilweise auf gleiche Individuen beziehen können.

Durch die gemeinsame Behandlung aller Zählungen einer Periode wird die Diversität leicht erhöht, die Evenness erniedrigt. Dies ist eine Folge des steigenden Anteils seltener Arten bei der Zusammenfassung von Zählserien.

Von den 8 aufgeführten Indices sind AX, AZ und A4 hoch korreliert. A1 unterscheidet sich auf allen 35 Stauseen kaum, da es in Südbayern nur wenig wirklich individuenreiche Wasservogelarten gibt. Diese Größe ist also zur Unterscheidung von Stauseen ungeeignet. Die weitere Analyse erfolgt daher mit AX, A2, A3, H und E.

5.5 Elastizität (DO, DZ, DO1–DO4, RS, RSM, RP)

Die Elastizität eines Systems entspricht der Geschwindigkeit, mit der das System nach Störungen das alte Gleichgewicht wieder anstrebt (ORIANI 1975). Diese Geschwindigkeit kann schwer quantifiziert werden, da weder der Zeitpunkt der stärksten Abweichung vom Gleichgewicht noch der bei asymptotischem Wiedererreichen des Gleichgewichts fixiert werden kann.

Hoch korreliert mit dieser Geschwindigkeit dürfte aber die Energie sein, mit der die Auswirkungen einer Störung beseitigt werden. Störungen in Stauseen wirken sich meist in Veränderungen des Ressourcenangebots aus, d. h., es kommt entweder zu unnormal starker Anhäufung von organischem Material oder zum teilweisen Ausfall von Ressourcen. Bei zu hoher Produktivität stabilisieren Wasservögel durch Abweiden der Produktion das System, indem sie die Faulschlammabauung aus abgestorbenen organischen Resten und damit verstärkte Verlandung verzögern (REICHHOLF 1973a, 1976a). Die Energie, die gegen die Auswirkungen der Störung eingesetzt wird, ist dabei proportional der Wasservogeldichte, die damit in Beziehung steht zur Regenerationsgeschwindigkeit des Stausees. Der Nutzungsgrad der Ressourcen kann allerdings stark unterschiedlich sein. Zwar können z. B. am Unteren Inn Höckerschwan und Bleßralle bzw. Krickente und andere Schlammfaunafresser bis zu 90% der stehenden Ernte pro Jahr abweiden (REICHHOLF 1977, 1979b), in anderen Jahren aber nur 15% (REICHHOLF 1979a). In anderen Gebieten werden Nutzungsquoten für Herbivoren von 4% bis 45% der maximalen stehenden Ernte erreicht (ANDERSON & LOW 1976, CORNELIUS 1977), wobei bei nur 4% Nutzung die Wasservögel für 20% des Rückgangs der Wasserpflanzen verantwortlich gemacht werden konnten. Herbivoren wirken durch Abweiden von Fortpflanzungs- oder Vegetationsorganen eben häufig als Verstärker in Energiekreisläufen (REMMERT 1978). Selbst wenn infolge von Vertreibungseffekten oder mangels Masse Wasservögel nicht die gesamte Produktion eines Gewässers beseitigen können, kommt es doch wenigstens lokal zu deutlich stabilisierendem Einfluß auf Ressourcen.

Ob Wasservögel auch auf negative Störungen des Ressourcenangebots mit überproportional geringen Nutzungsraten reagieren, ist unklar. Die soziale Attraktivität großer Wasservogeltrupps könnte darauf hindeuten. Ein Beispiel, wie Tiere auch aktiv durch Nährstoffabgaben Ressourcenknappheit lindern können, gibt FITTKAU (1970).

Die Wasservogeldichte wurde in Ex./km² oder kg/km² gemessen. Folgende Indices wurden getestet:

DO	durchschnittliche Individuendichte pro Zählung
BO	durchschnittliche Biomassedichte pro Zählung
DZ	durchschnittliche Individuendichte pro Zählung, wobei nur die Stauseefläche bis zu 2 m Tiefe zugrunde gelegt wurde. Dies entspricht in etwa der Fläche, die den meisten Arten zur Nahrungssuche zur Verfügung steht (WINKLER 1975)
DO1	durchschnittliche Biomassedichte der Pflanzenfresser
DO2	durchschnittliche Biomassedichte der Allesfresser
DO3	durchschnittliche Biomassedichte der Kleintierfresser
DO4	durchschnittliche Biomassedichte der Fischfresser
DHT	durchschnittliche Biomassedichte der Haubentaucher

DO und BO sind so eng korreliert, daß nur mit DO weitergerechnet wird.

Wenn in Zählserien von Wasservögeln viele Nullwerte und einige besonders hohe Werte auftauchen, sind Median oder geometrisches Mittel nach NIEMEYER (1975) dem arithmetischen Mittel vorzuziehen. Im vorliegenden Fall wurde trotzdem der arithmetische Mittelwert verwendet, da sich die Biomassedichten aus meist 64 Zählungen ergaben, wobei praktisch kaum Nullwerte auftraten.

Alle Wasservogelarten, auch wenn sie der gleichen trophischen Ebene angehören und sich zur Nahrungssuche oft an den gleichen Stellen aufhalten, haben Bereiche, in denen sie ihren Konkurrenten überlegen sind.

REICHHOLF (1977) hat dies z. B. am System Höckerschwan – Bleßralle aufgezeigt, zwei Vogelarten, die zusammen rund 90 % der pflanzenfressenden Vögeln auf Stauseen stellen. Deshalb sollte die Elastizität eines Stausees besonders hoch sein, wenn sich viele Vogelarten bei der Beseitigung eines Ressourcenüberangebots ergänzen bzw. sich bei Nahrungsknappheit möglichst aus dem Weg gehen, damit sich die Ressourcen als Folge der ineffektiven Nutzung wieder regenerieren können. Dies gilt grundsätzlich für Weidegängerbiozöosen, wie z. B. ein Vergleich der Nutzungskapazitäten afrikanischer Savannen durch Wildtiere bzw. Haustiergemeinschaften zeigt (SIMMONS 1974). Im Prinzip gelten solche Überlegungen nur für Arten einer Gilde, also mit ähnlichen Ressourcenansprüchen. Da aber Wasservögel nur mit Abstrichen in Gilden einzuordnen sind, weil sie leicht bei Nahrungsknappheit die Domäne von trophisch nahestehenden Arten mitnutzen können (Extremfall: Allesfresser), können die Beziehungen zwischen allen ökologisch relevanten Arten eines Stausees berücksichtigt werden.

Diese Beziehungen lassen sich quantifizieren durch die parameterfreien Kendall-Korrelationskoeffizienten. Allerdings muß gemeinsames Auftreten aller Arten potentiell gegeben sein, um die Effekte unterschiedlich großer Probeflächengrößen auszuschalten. So können bei zu kleinen Probeflächen, z. B. einzelnen Buchten von Stauseen, geringere Korrelationen zwischen Vogelarten auftreten, verglichen mit dem Wasservogelmateriale ganz Stauseen (WINKLER 1975). Dies beruht auf der heterogenen Ressourcenverteilung in den Stauseen. Trotz allgemein hoher Korrelation kann dann asynchrone Abundanzentwicklung von Arten unterschiedlicher Gilden vorgetäuscht werden. Bei zu großen Probeflächen könnten dagegen geographisch getrennte Arten mit gleichen Nutzungsansprüchen untereinander verglichen werden, obwohl deren Korrelationskoeffizienten völlig bedeutungslos sind für das betrachtete System. So ändern sich die Artenspektren terrestrischer Passeriformes bei der Durchquerung tropischer Zonen sehr viel rascher als in gemäßigten Breiten (REICHHOLF, 1980). Dies muß zur Wahl kleiner Probeflächen in den Tropen führen.

Können Vogelarten dagegen von ihrer Verbreitung her gemeinsam auftreten, so werden sie sich aufgrund ihrer hohen Mobilität bei entsprechendem Ressourcenangebot auch einstellen. Vor allem bei hohem, schlagartig anfallendem Nahrungsangebot kann es zu hohen positiven Korrelationen kommen. Bei Nahrungsverknappung dagegen dürfte die zunehmende Konkurrenz zwischen vor allem trophisch nahestehenden Arten zu negativen Korrelationen führen. Umgekehrt ist es nicht wahrscheinlich, daß die Wasservögel in Perioden mit Ressourcenüberangebot mit der Abwanderung einzelner Arten und bei Nahrungsknappheit mit deren Konzentration reagieren. Somit dürfte neben der Wasservogeldichte eines Stausees auch die Höhe der Korrelationen in positiver und negativer Ausprägung ein Maß für dessen Elastizität sein.

Statistische Schwierigkeiten ergeben sich bei der Auswahl der Arten und der Wahl der Signifikanzgrenze für die zu berücksichtigenden Korrelationskoeffizienten. Da nur relativ häufige Arten eine energetisch relevante Rolle im Ökosystem spielen können, wurden nur die Korrelationen zwischen Arten berechnet, die mindestens 10 % bzw. 1 % der Avizönose stellten. Ermittelt wurden jeweils die Korrelationen pro Artenpaar im gesamten Untersuchungszeitraum (meist 64 Zählungen) bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 0,05 und 0,001 %. Ähnlich wie bei den RK-Werten (Abb. 4) steigen dabei die Mittelwerte über alle Artenpaare mit zunehmendem Anteil seltener Arten und natürlich bei zunehmender Signifikanz an. Eine hohe Korrelation bei seltenen Arten dürfte auf die vielen gleichrangigen Nullwerte in den Zählerreihen zurückzuführen sein und auf die Tatsache, daß diese Arten stark vom Zuggeschehen beeinflusst werden, ihr Auftreten oft auf ganz bestimmte Monate beschränkt ist.

Aus diesen Korrelationskoeffizienten wurden folgende Indices herausgearbeitet:

- RS Summe der signifikanten Absolutwerte über alle Artenpaare
- RSM: Mittel der signifikanten Absolutwerte über alle Artenpaare
- RP prozentualer Anteil der signifikanten Koeffizienten an der von der Artenzahl her maximal möglichen.

Alle RS-Werte bei verschiedenen Stichprobengrößen und Signifikanzgrenzen waren hoch korreliert. Deshalb wird nur noch mit dem RS-Wert bei $p \leq 0.05$ und den mindestens 10 % der Avizönose stellenden Arten weitergearbeitet, die ja auch die energetisch entscheidende Gruppe ist. Gleiches gilt für RSM und in abgeschwächter Form auch für RP.

5.6 Sukzessionsstabilität

Die Sukzessions-Stabilität nach der Definition von ORIAN (1975) dürfte anhand der nur 8 Jahre bei den 35 Stauseen, die vom Charakter her zum Teil sehr unterschiedlich sind, nicht überprüfbar sein. Der Zustand der Sukzession ist zu Beginn und am Ende des Untersuchungszeitraums nicht klar zu definieren.

Trotzdem scheinen sich junge und reife Stauseen, wenn sie dem gleichen Typ angehören, in Wasservogeldichten, Artenkorrelationen und Schwankungsbreiten der Vogeldichten zu unterscheiden.

6. Analyse

6.1 Theoretische und statistische Grundlagen

Mit den verbliebenen 20 Stauseevariablen und 21 Stabilitätsindices werden gegenseitige Abhängigkeiten und, wenn möglich, funktionale Wechselwirkungen untersucht. Geeignetes Mittel, um den gemeinsamen Einfluß eines Variablensatzes auf eine Größe abzuschätzen, ist die schrittweise multiple Regression. Das Quadrat des multiplen Korrelationskoeffizienten gibt dabei den Anteil der Varianz einer Größe an, der durch den Variablensatz erklärt werden kann.

Diese Methode darf strenggenommen nur auf Linearkombinationen parametrischer Verteilungen angewandt werden. Dies trifft für viele der gegebenen Beziehungen nicht zu. Deshalb wurde zunächst versucht, durch Transformation der Daten nichtlineare Beziehungen in ein lineares System überzuführen. Meist gelang dies bereits durch Logarithmierung der Daten (Exponentialfunktion!); in wenigen Fällen mußten auch Ausgleichsparablen errechnet werden.

(Vgl. hierzu Tab. 5, Seite 283).

Die so ermittelten Pearson-Korrelationskoeffizienten r_p werden den entsprechenden parameterfreien Spearman-Rangkorrelationen r_s gegenübergestellt, die unter parametrischen Verhältnissen lineare Zusammenhänge mit einer der Pearson-Methode vergleichbaren Schärfe wiedergeben ($r_p = 2 \sin [30 r_s]$; LIENERT 1973). Unter parametrischen, nichtlinearen Verhältnissen sollte es durch geeignete Transformation der Daten gelingen, die Pearson-Koeffizienten den schärferen Spearman-Koeffizienten anzugleichen, soweit der Merkmalszusammenhang monoton ist. Dann kann mit r_p eine relativ genaue multiple Regressionsanalyse gerechnet werden (NIEMEYER 1977). Faktoren oder Diskriminanzanalysen lassen sich nicht durchführen, weil dazu Daten von mindestens 60–80 Stauseen nötig wären (nach WEBER 1974, p. 15). Obwohl in Südbayern rund 90 Stauseen vorhanden sind, konnte diese Zahl nicht erreicht werden, da geeignete Wasservogelzähler fehlten. Außerdem wäre eine Faktorenanalyse nur bei linearen Beziehungen sinnvoll (PIELOU 1979).

6.2 Beziehungen der Stauseeparameter untereinander

Die Tab. 6 und 7 und Abb. 5 geben Aufschluß über die Beziehungen der Stauseeparameter untereinander. Neben relativ unabhängigen Variablen treten Variablengruppen auf, die in sich hohe Wechselbeziehungen zeigen. Dies sind vor allem die Gruppen SF, SG, -WT, -SW und TYP, ULKM, ULH, FW, -AR, MQ, -HNQ mit ULA als Bindeglied.

Die Untergruppe ULKM, ULH, TYP, FW zeigt dabei deutliche Bindungen an LT, eine Größe, die wesentlich von der Flußregion beeinflusst wird. Stauseen am Unterlauf südbayerischer Flüsse haben höhere Lufttemperaturen als Gebirgsstauseen und sind gleichzeitig deutlich größer (FW) und strukturierter (ULKM, ULH, TYP). Solche Stauseen haben auch eine höhere Wasserführung und benötigen meist weniger Zeit, um ihren Wasserkörper auszutauschen (niedrige AR). Gleichzeitig erstrecken sich Hochwässer über größere Flächen, was zu niedrigeren Pegelschwankungen (HNQ) führt als z. B. in engen Bergtälern, in denen der Wasserstand innerhalb Stunden stark ansteigen kann.

Tab. 6: Spearman-Korrelationen zwischen den verschiedenen Stabilitätsindices bzw. zwischen Stauseeparametern bei einer Signifikanz von $p \leq 0.05$. Abkürzungen siehe Schlüssel. – *Spearman correlations between different stability-parameters (upper matrix) and between different reservoir-variables (lower matrix) with $p \leq 0.05$.*

	ZGL	ZS2	DO2	DO3	DZ	KG	DO	DO1	DO4	DHT	AX	A3	A2	H	E	RS	RP	RSM	RK2	RK1	
	.55	.69	–	–	–	–	–	–	–	–	–.38	–	–	–.30	–	–	–	.32	–	–	KGL
		.53	–	–	–	–	–	–	–.39	–	–	–	–	–	–		.36	–	–	–	ZGL
AL	.34		–.47	–			–.31	–	–		–.44	–	–	–.35		–		–	.34		ZS2
AOE	.42	.95		.43	–	.53	.62	–	–			–	–			.43	–			–	DO2
TZK	–.34	–.54	–.53		.64	.77	.81	.31		–	–	–.34			–.31	–.31	–	–	–		DO3
LT	–	–				.70	.59	.34		–	–	–.42	–.48	–.55	–.44	–.29	–	–			DZ
ULKM	.42	–		–.37			.91	.51	.48	–	–	–.36	–.44	–.44	–.47	–	–			–	KG
ULH					.29	.74		.60	.44	–	–	–.31	–.43	–.34	–.48	–	–			–	DO
TYP		–		–.40	.44	.72	.72		.38	–	–	–.29	–.40	–.39	–	–.37		–	–		DO1
FW	–	–	–	–	.52	.43	.66	.66		.48	–.42		–.41	–		–.32	–	–		–	DO4
AR		–	–	–	.51	–	–.47		–.66		.49	.43	–	–	–.40	–	–	–	–		DHT
MQ	–.37	–.36	–.34	.43		–	.45	–	.60	–.76		.73	.42	.46	–.37	.34	–	–		–	AX
HNQ		–	–		.36	–	–.43	–.38	–.57	.59	–.57		.56	.51	–	.39	–	–			A3
WG	–	–	–	–	–.30	–	.37	.45	.38	–.34		–.59		.47		.72	–	–			A2
ULA	–	–	–			.39	.58	.55	.56	–.54	.58	–.35	.44		.61	.38	–	–	–		H
WT	–	–		–	.33	–	–		–	–			–	–.51			–	–	–		E
SW		–	–	–	–	–	–		–	–		.34	–.39	–.54	.64		.57	.52		–	RS
SG		–			–	–	.33	–		–	.39	–.30		.49	–.54	–.64			–	–	RP
SF			–.32			–	–	–			.29	–	–	.38	–.61	–.29	.52		–.35	–	RSM
MB	–	–	–			–	.36	.29	–				–	.37	–.43		.52	.48		.52	RK2
HMB	–.31	–	–	–	–	–.41		–.40	–	–	.31		–		–.42	–.34		.29	–	–	
	PEIS	AL	AOE	TZK	LT	ULKM	ULH	TYP	FW	AR	MQ	HNQ	WG	ULA	WT	SW	SG	SF	MB		

Tab. 7: Multiple Regressionsanalysen mit den Stauseeparametern der Tab. 4. Zu jeder abhängigen Variable y wird der beim verwendeten Variablenset x_1-x_n maximal erreichbare multiple Korrelationskoeffizient r_m angegeben. Die wichtigsten unabhängigen Variablen jeder Analyse sind in der Reihenfolge ihrer Bedeutung für die unabhängige Variable (schrittweise Regression!) samt etwaiger Transformationsvorschrift und Vorzeichen der Beziehung aufgeführt. Einzelergebnisse siehe Anhang. – *Stepwise multiple regression analysis with the reservoir-variables in tab. 5. For each dependent variable y the maximal multiple correlation-coefficient r_m and the independent variables x_1-x_n are shown. Further results see appendix.*

y		x_1-x_n
HNQ	0.67	-In (MQ), -FW, SW, -ULA
HMB	0.78	-WT, -PEIS, TYP, MQ
AR	0.89	-In (MQ)
SW	0.72	-SG, -HMB, -SF, WT, -In (ULA), HNQ, -WG
SG	0.80	FW, -SW, WG
MB	0.75	-AOE, In (WG), SG, TYP
WG	0.88	-HNQ, -WT, In (ULA), MQ, -SW, In (AR)
WT	0.65	In (SW), -SF, -WG
PEIS	0.61	-TZK, SG, -HMB, AR
AL	0.54	-TZK, In (MQ)
AOE	0.67	-TZK, -MB, PEIS, -SF, ULKM
ULH	0.77	MQ, TYP
ULKM	0.84	ULH, -HMB, -TZK
ULA	0.78	MQ, TYP, -SF, WG
TZK	0.77	In (MQ), TYP, AL
SF	0.70	MQ, -AOE, SG

Schwieriger zu interpretieren ist der Zusammenhang der Variablen in der Gruppe -SW, -WT, SG, SF. Lange Stauseeketten werden meist durch Schwellbetrieb besonders wirtschaftlich genutzt. Durch die Ketten kommt es dabei zu einem zeitweilig gebremsten Abfluß, der vor allem bei Grundablaß, in Verbindung mit der vergrößerten Wasseroberfläche zu einer verstärkten Erwärmung des Wassers (WT) führt (HERRMANN 1977). Gleichzeitig geht durch Sedimentation ein Teil der Schwebstofffracht verloren (niedrige SG-Werte). Durch einen zwischengeschalteten Stausee ging z. B. die Trübung des Themsewassers um $10/11$ zurück (WHITTON 1975), obwohl schwebstoffbedingte Trübung in Stauseen teilweise durch Planktontrübung ersetzt wird (UHLMANN 1975). Stauseeketten enthalten meist schmale strukturarme Laufstauseen, die auf die erholungssuchende Bevölkerung sicher weniger Reiz ausüben als insel- und buchtenreiche, große Stauseen. Außerdem verteilen sich die Freizeitaktivitäten auf Stauseeketten bei gleichem Einzugsbereich sicher stärker als an einem isolierten Stausee. Deshalb dürfte SF an Stauseeketten recht niedrig sein.

Um einen besseren Überblick über die Zusammenhänge zwischen den Stauseevariablen als Grundlage für die Interpretation des Einflusses dieser Variablen auf die Wasservogelgemeinschaft zu erhalten, wurde für jede der Stauseevariablen eine schrittweise multiple Regression mit allen Variablen gerechnet, die gegeneinander geplottet auf einen Zusammenhang hinweisen (siehe Anhang 2). Damit konnte außerdem die statistische Unbedenklichkeit dieser Methode durch Vergleich mit bekannten Beziehungen zwischen Stauseeparametern geprüft werden.

Einige Beispiele (siehe Anhang 2):

Die Pegelschwankungen (HNQ) sind um so größer, je kleiner die Abflußmenge MQ und je kleiner (FW) und strukturierter (TYP, ULA, ULH) ein Stausee ist. Das bedeutet, daß zumindest kurzzeitige starke Hochwässer vor allem in kleinen, kanalisiert Stauseen am Oberlauf der Flüsse auftreten. Die Residuen der Regressionsgleichung deuten an, daß große, vorgeschaltete Talsperren wie z. B. der Sylvensteinspeicher zu geringeren Pegelschwankungen führen.

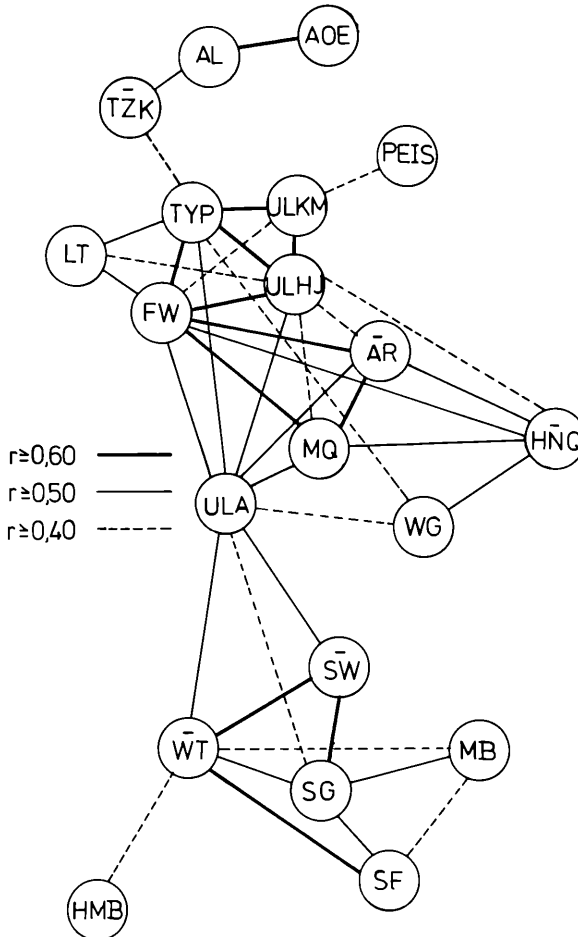


Abb. 5:

Beziehungen zwischen den Stauseevariablen, dargestellt anhand der Höhe von Spearman-Korrelationskoeffizienten (s. Tab. 6). Zwei Gruppen sind erkennbar, von denen die größere deutliche Bindungen an die Flußregion, die kleinere an die Länge von Stauseeketten zeigt. Alle dargestellten Beziehungen sind gesichert ($p \leq 0.05$). – *Spearman correlation between reservoir-variables (see tab. 6). Two groups are to be seen. The upper group correlates obviously with the region of the river, the lower group with the lengths of impoundmentchains. All correlations shown are significant ($p \leq 0.05$).*

Die Strömungsgeschwindigkeit ($\approx 1/AR$) ist überraschend umso größer, je größer die Abflußmenge MQ, d. h. im steileren Oberlauf fließt das Wasser langsamer ab als im flachen Unterlauf. Dies ist eine Folge des laufenden Rückgangs starker Turbulenzen, während in Gebirgsbächen häufig Strudel und Kehrströmungen Wasserenergie vernichten (BLOOM 1976, p. 76).

Häufigkeit und Höhe von Schwellbetrieb (SW) sind abhängig von der Länge der Stauseeketten. Diese Länge erklärt auch die meisten Beziehungen zu den überprüften Stauseevariablen. So sinkt in Stauseeketten bei steigenden Wassertemperaturen (WT) der Schwebstoffgehalt (SG), läßt die Störungsintensität durch Freizeit und Erholung nach (SF), nimmt die Wucht von Hochwassern ab (HMB), weil die Wasserstände relativ gut reguliert werden können (Pegelschwankungen HNQ) und schließlich steigt die Wasserqualität infolge der geförderten Selbstreinigung in den verglichen mit dem Flußlauf größeren Ruhigwasserzonen nach Einwirbelung von Sauerstoff durch die Wehre (UHLMANN 1975, p. 84). Zusätzlich beschleunigt die höhere Wassertemperatur in Stauseeketten den bakteriellen Abbau (UHLMANN 1975, p. 94), der schon in Fließstrecken beträchtliches Niveau erreicht (z. B. TRZILOVA & MIKLOSOVICOVA 1977).

Beim Schwebstoffgehalt sind die Differenzen zwischen Spearman- und Pearson-Korrelationskoeffizienten besonders hoch (siehe Anhang 2). Dadurch werden in der multiplen Regression SW und MB unter-, FW, ULH, ULA und HNQ überschätzt, was ohne Kenntnis der Beziehungen von SG zu anderen Stauseeparametern (z. B. Zunahme der Schwebstofffracht bei steigendem MQ am Unterlauf; UHLMANN 1975, p. 65) zu falschen Schlüssen hätte führen können. Außerdem mußte für ganze Stauseeketten mangels ausreichender Messungen der gleiche SG-Wert verwendet werden, was die fortschreitende Sedimentation in Stauseeketten unberücksichtigt läßt. Dies zeigt sich auch in den Residuen der Regressionsgleichung. Dazu kommt noch, daß SG in Flüssen stark mit der Wasserführung schwanken kann (WHITTON 1975, p. 37).

Der Schwebstoffgehalt ist daher in der statistischen Analyse nur unter Vorbehalt zu verwenden.

Die Massenbewegung (MB), meist in einer Auflandung resultierend, ist umso größer, je jünger ein Stausee und je schwebstoffhaltiger das Wasser (SG, WG) ist. Auch Größe und hohe Strukturierung (FW, TYP, ULH) fördern wie erwartet die Massenablagerung.

In der multiplen Regression mit der Wassergüte (WG) als unabhängiger Variablen werden FW und SG über-, SW dagegen stark unterbewertet (siehe Anhang 2).

Die Wassergüte eines Stausees ist umso besser, je größer die Pegelschwankungen bei schwacher Wasserführung (HNQ, MQ), je geringer die Strömung (große AR), je kleiner und strukturärmer ein Stausee (FW, TYP, ULA) und je länger die Stauseeketten (SW, WT).

Stauseen am Oberlauf sind meist klein und schmal und haben große Pegelschwankungen bei kleinem MQ. Gleichzeitig sind sie aufgrund ihres meist relativ dünn besiedelten Wassereinzugsgebiets häufig noch oligotroph.

In ihrem Unterlauf sind die südbayerischen Flüsse dagegen meist schon so abwasserbelastet, daß die höhere Verdünnung durch die stärkere Wasserführung nicht mehr ins Gewicht fällt. Hier muß die biologische Selbstreinigung des Flusses die Wasserqualität verbessern helfen. Diese Abbauprozesse laufen am besten in Stauketten (SW, WT!) mit Stillwasserzonen ab und werden durch höhere Wassertemperaturen nach

Sauerstoffanreicherung beschleunigt. Rascher Austausch des Wasserkörpers durch hohe Strömungsgeschwindigkeiten dürfte dagegen eher eutrophierend wirken.

Ein Vergleich der Residuen der WG-Regression (Abb. 1) zeigt deutlich sowohl die Selbstreinigung der Stauseen in Stauketten als auch die Verschmutzung durch meist industrielle Abwässer (Zellstoffindustrie) von Oberliegern.

Die Angaben zur Verschmutzung sind der Broschüre „Gewässerschutz in Bayern“ des Bayerischen Landesamtes für Wasserversorgung und Gewässerschutz vom Juni 1972 entnommen.

Unter Berücksichtigung dieser Faktoren könnte die multiple Regression also noch verbessert werden.

In Seen ist die Wassergüte eng mit der Produktivität des Gewässers korreliert (UTSCHICK 1976). Inwieweit dies auch bei Stauseen zutrifft, deren Wassergüte nicht nur von eutrophierenden Substanzen, sondern vielfach von industriellen Giften bestimmt wird, ist nicht klar. Eventuell liefern hier andere Möglichkeiten der Wassergütebeurteilung (z. B. SCHRÖDER 1978) besser verwertbare Ergebnisse. Auf alle Fälle aber ist die Wassergüte in Stauseen weniger gut als Ersatz für komplizierte Produktivitätsmessungen geeignet. Starke Hochwässer z. B. können die gesamte Produktion einer Vegetationsperiode vernichten, ohne daß sich die Wasserqualität ändert (z. B. REICHHOLZ 1978).

Die Wassertemperatur (WT) wird im wesentlichen durch die Länge von Stauseeketten bestimmt, die durch SW indirekt angezeigt wird.

Die für Wasservögel ökologisch relevante Tiefenstruktur (TZK) ist im wesentlichen nur von der Wasserführung (MQ), TYP und Alter (AL) eines Stausees abhängig, wobei der Einfluß der Wasserführung über-, der des Stauseetyps unterschätzt wird.

Stauseen sind um so tiefer, je größer die Wasserführung ist, je mehr sie Laufstauseen ähneln und je jünger sie sind. Dies erklärt sich damit, daß Stauseen am Unterlauf (hohes MQ) meist auch recht tief sind, vor allem bei Kanalisierung. Auf die rasche Verlandung junger Stauseen wurde bereits hingewiesen. Wenn sie später ausgebaggt werden, um das Stauvolumen wieder zu erhöhen, so sind sie tiefer als von der Regression her zu erwarten (Krün). Auch wenn ein Stausee wie z. B. Oberegg neben dem eigentlichen Fluß angelegt wird, und über einen Kanal mit Wasser versorgt wird, kommt es zu Fehleinschätzungen.

In der multiplen Regression mit der Störfrequenz durch Freizeitaktivitäten (SF) als abhängiger Variablen wird die Bedeutung der Wasserführung (MQ) und der Strukturierung (ULA, ULH) über-, die der Wassertemperatur als Indikator für Stauseeketten unterschätzt. Deshalb dürften die Stauseevariablen eher in der Reihenfolge WT, AOE, MQ, ULA, HMB, SG, ULH zunehmend an Bedeutung für SF verlieren bzw. in den vorhergehenden Variablen berücksichtigt sein.

Die Störungen sind um so schwächer, je mehr die Stauseen als strukturarme Laufstauseen zu Ketten verbunden und je jünger sie sind. Dies erklärt sich dadurch, daß einzeln liegende Stauseen nicht selten die Erholungssuchenden aus einem weiten Umland konzentrieren, vor allem, wenn es sich um reizvoll strukturierte, insel- und buchtenreiche Gewässer handelt. Kanalförmige Laufstauseen sind dagegen höchstens für Angler und Jäger interessant.

Die multiple Korrelation könnte noch verbessert werden, wenn stauseefremde Variablen wie die Nähe von Touristenzentren, Besiedlungsdichte im Umland und Angebot an Wasserflächen insgesamt berücksichtigt würden.

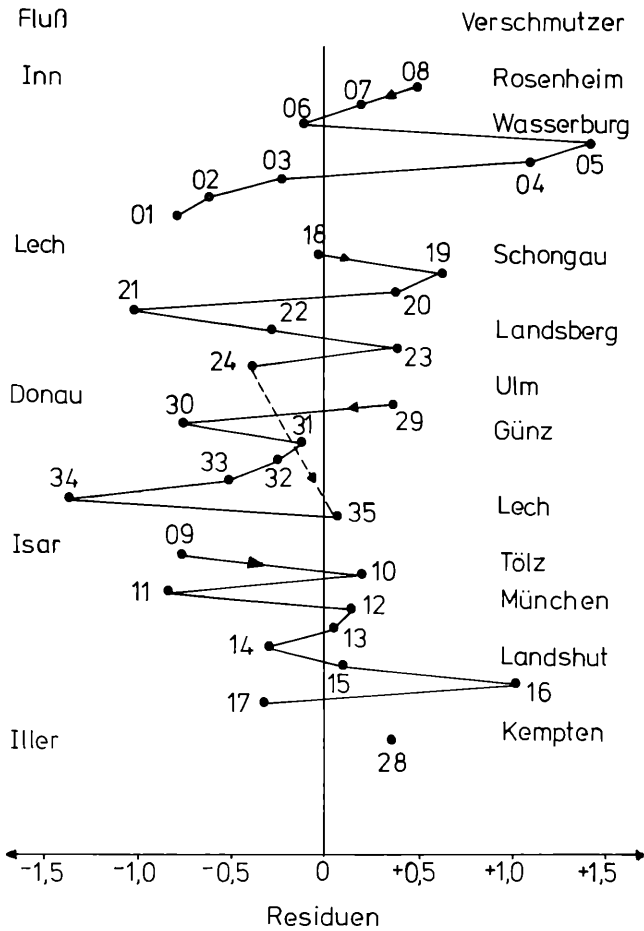


Abb. 6

Residuen der Regressionsgleichung für die Wassergüte. Besonders am Inn wird der Wechsel zwischen Abwassereinleitungen und Selbstreinigungstrecken deutlich. Der Verschmutzer bei Rosenheim ist wie bei Schongau, Landsberg-Augsburg, Ulm und Tölz im wesentlichen die Zellstoffindustrie. Hoher Abwasseranfall ohne zentrale Abwasserreinigung oder mit höchstens mechanischer Klärung ist typisch für die Verschmutzer bei Wasserburg, Ulm, die Günzmündung, Landshut oder Kempten-Memmingen. In beiden Fällen verbessert sich aber die Wasserqualität flußabwärts infolge der Selbstreinigungskraft des Flusses besonders in großen Stauseen. Die Ziffern in der Abb. beziehen sich auf die Nummern der Stauseen in Tab. 1. – *Residuals for the multiple regression with water quality as dependent variable. The change between pollution and selfpurification can clearly be observed especially by the river Inn. Numbers see tab. 1.*

6.3 Abhängigkeit der Stabilitätsindices von Stauseeparametern

Auf Seen sind Wasservögel über das Ressourcenangebot dieser Gewässer Indikatoren für deren Produktivität. Die gleichen Prinzipien dürften auch für Stauseen gelten, da es sich um die gleichen Wasservogelarten handelt. Deshalb sollten die Vögel in ihrem Auftreten Beziehungen zu denjenigen Stauseeparametern aufweisen, die die Nahrungsgrundlagen der Vögel am stärksten beeinflussen.

Wie deutlich diese Beziehungen in der schrittweisen multiplen Regression werden, hängt neben der Auswahl geeigneter Stauseevariablen auch von der ökologischen Relevanz der Indices ab, die aus den Wasservogeldaten im Hinblick auf die Stabilitätskriterien abgeleitet wurden. Je höher der Korrelationskoeffizient der multiplen Regression, umso stärker sind die Beziehungen, umso besser ist der Index als Größe zur Beurteilung der Stauseestabilität geeignet. Kommt es dagegen nur zu niedrigen Korrelationskoeffizienten, so bedeutet dies nicht automatisch, daß die Stabilitätskriterien abzulehnen sind. Es kann auch der Stabilitätsindex unglücklich, d. h., ohne ausreichende ökologische Bedeutung, gewählt sein.

Die für jeden Stabilitätsindex wichtigsten Stauseevariablen stellt Tab. 8 zusammen.

6.3.1 Invariabilität

Als Maß für die Variabilität einer Wasservogelbiozönose werden die Varianz der Individuendichte pro Zählung (KG) bzw. die der logarithmierten Individuendichte pro Zählung (KGL) verwendet. Wie aus Anhang 3 zu ersehen, ist KG fast nur von der Fläche der Stauseen abhängig. Auf großen Stauseen schwanken die Wasservogeldichten weniger stark als auf kleinen. Dies würde ökologisch durchaus den Erwartungen entsprechen, da auf großen Stauseen das Ressourcenangebot im ganzen gesehen differenzierter und somit stabiler sein sollte als auf kleinen (vgl. Diskussion: Stabilitäts-Komplexitäts-Theorie).

Allerdings sind die Wasservogeldichten auf kleinen Stauseen häufig bedeutend höher als auf großen. Dies ist wenigstens teilweise darauf zurückzuführen, daß bei großen Stauseen aufgrund der meist größeren Tiefe Teilflächen nur als Rastbiotop genutzt werden können, während kleine Stauseen häufig auf ganzer Fläche zur Nahrungssuche zur Verfügung stehen und sich rastende Vogelscharen zusätzlich in den störungsarmen Zonen der Flußmitte sammelndrängen. Hier ist vor allem die Breite von Stauseen entscheidend, eine eng mit der Fläche korrelierte Größe. Dazu kommt noch, daß auf großen Stauseen die Vögel häufig nur in windgeschützten Buchten rasten, das Gros der Wasserfläche aber wegen Wind und Wellenschlag weitgehend selbst als Rastplatz ausfällt.

Da die Höhe der Varianz der Dichte der Wasservögel annähernd proportional ist, kann die nachträglich nicht mehr durchführbare Trennung in Nahrungs- und Rastfläche die Indikatorwirkung der Wasservögel für die Stabilität von Stauseen stark verwischen (siehe auch DO). Der geringe multiple Korrelationskoeffizient von 0.52 (27% der Varianz erklärbar) unterstreicht diese Vermutung.

Bei Logarithmierung der Daten ist die multiple Korrelation nicht viel besser als bei KG (siehe Anhang 3). Bei einem multiplen r von 0.60 sind 36% der Varianz von KGL durch die Stauseevariablen TYP, TZK, SW, HMB und in (ULH) erklärbar. Die Varianzen sind dabei umso größer, je kleiner, schmaler, tiefer und strukturärmer ein Stausee ist. Dies ist der typische Laufstausee, der vor allem in Stauseeketten (SW) realisiert ist. SW und TZK sind in der Regression noch unterbewertet.

Wegen der fehlenden Berücksichtigung des Rastplatzeffektes dürften weder KG noch KGL besonders geeignete Stabilitätsindices sein.

Tab. 8: Multiple Regressionsanalysen mit den Stabilitätsindices y als abhängigen und den Stauseeparametern (x₁–x_n) als unabhängigen Variablen. Aufgeführt sind jeweils der maximal erreichbare multiple Korrelationskoeffizient r_m und die wichtigsten Stauseevariablen pro Analyse in der Reihenfolge ihrer Bedeutung für den jeweiligen Stabilitätsindex (schrittweise Regression!). Ebenfalls angegeben sind etwaige Transformationsvorschriften und die Vorzeichen jeder Beziehung. Einzelergebnisse siehe Anhang. – *Stepwise multiple regression analysis with the stability-parameters (y) as dependent variables and the reservoir-variables as independent variables (x₁–x_n). r_m shows the maximum multiple correlation coefficient. Further results see appendix.*

y	r _m	x ₁ –x _n
KG	0.52	-In (FW), AR
KGL	0.60*	-TYP, TZK, SW, HMB, -In (ULH)
AX	0.94**	In (FW), LT, ULA, TYP
A2	0.62*	-HNQ, ULH
A3	0.82**	ULKM, LT, ULH
H	0.88**	TYP, WT, ULH, ULKM, -AR, MQ, (HNQ)
E	0.33	AL
DO	0.60*	-In (MQ), AP ₁ (PEIS), -In (FW), -TZK
DZ	0.64*	TZK, -In (FW), -ULH
DO1	0.70*	-In (MQ), In (FW), -ULH
DO2	0.55*	-TZK
DO3	0.39	-AOE, -PEIS, -ULKM
DO4	0.82**	AR, -PEIS, WG, AR ₂ (AL), -In (ULA)
DHT	0.74**	-SG, LT, WT
RS	0.60*	FW, AP ₃ (LT)
RSM	0.41	WG, SG
RP	0.56*	HNQ, SF, -TZK
ZGL	0.74**	SW, SF, TZK, PEIS, HNQ
ZS2	0.76**	TZK, -TYP, HMB, -ULKM, -WG
RK1	0.42	AOE
RK2	0.32	AOE

** signifikant mit p≤0.001
signifikant mit p≤0.05

$$AP_1 \text{ (PEIS)} = 1338 - 7.61 \text{ (PEIS-42.657)} + 0.405 \text{ (PEIS-42.657)}^2$$
$$AP_2 \text{ (AL)} = 14.89 - 0.389 \text{ (AL-51.1)} + 0.0451 \text{ (AL-51.1)}^2$$
$$AP_3 \text{ (LT)} = 364 + 1.02 \text{ (100 LT-380)} + 0.011 \text{ (100 LT-380)}^2$$

6.3.2 Zyklische Stabilität

6.3.2.1 Varianz der pro Jahr durchschnittlich ermittelten, logarithmierten Individuendichten (ZGL)

Zyklische Stabilität bedeutet Konstanz der Durchzugs- und Überwinterungsmuster der Wasservögel in verschiedenen Jahren. Wie aus Anhang 3 zu ersehen, ist entsprechend KGL die Varianz umso kleiner, je flacher der Stausee (TZK) und je weniger Schwellbetrieb (Laufstauseeketten, SW). Dazu kommt, wie zu erwarten war, der Ein-

fluß der jährlich oft sehr unterschiedlichen Vereisung (PEIS) bzw. Hochwässer (HNQ), was deutlich darauf hinzuweisen scheint, daß ZGL wirklich eine ziemlich gute Größe zur Beurteilung der zyklischen Stabilität darstellt. Der Rastplatzeffekt scheint hier kaum zum Tragen zu kommen.

Interessant ist auch, daß Instabilität (hohes ZGL) sowohl mit hoher Störfrequenz als auch mit intensivem Schwellbetrieb gekoppelt ist, obwohl die Störfrequenz bei zunehmendem Schwellbetrieb abnehmen sollte. Dies weist auf die eigenständige Bedeutung der Störungen als destabilisierenden Faktor hin. Eventuell erlebten Stauseen mit im ganzen Untersuchungszeitraum gesehen hoher Störfrequenz in den letzten Jahren eine besonders stürmische Entwicklung der Freizeitaktivitäten, so daß die Wasservogelzahlen von Jahr zu Jahr weniger wurden. Dies würde zu einer hohen Varianz der Jahresmittel führen.

Die zyklische Stabilität eines Stausees ist umso besser und die logarithmierte Varianz der Wasservogelzahlen umso kleiner, je weniger der Stausee vereist und je geringer seine Pegelschwankungen bei Hochwasser. Durch Hochwässer und ausgedehnte Eisflächen wird den Wasservögeln die Nahrung durch Ausschwemmung oder Abschirmung unzugänglich gemacht.

Flache Stauseen scheinen stabiler zu sein als tiefe, d. h., sie scheinen nach Katastrophenjahren rascher zu regenerieren. Dies könnte eine Folge des meist größeren und differenzierteren potentiellen Nahrungsangebots für die Wasservögel sein, wodurch sich deren Versorgungslage in aufeinanderfolgenden Jahren weniger drastisch ändern kann.

Die Varianz der Einzelzählungen (KGL) ist bedeutend höher als die der Jahressummen (ZGL). Dies war auch zu erwarten, da in gemäßigten Breiten wegen der Jahresrhythmik der Produktivität Invariabilität der Ressourcen von Monat zu Monat auch nicht annähernd gegeben ist. Betrachtet man aber das ganze Jahr als Grundeinheit, so ist mit relativ geringen Varianzen zu rechnen.

6.3.2.2 Mittlere Standardabweichung der logarithmierten Durchschnittsdichten je der Zählperiode für alle Arten mit einer Abundanz von mindestens 1% der Wasservogelgemeinschaft (ZS2)

Wie bei ZGL spielt auch bei ZS2 die Wassertiefe der Stauseen eine Hauptrolle (Anhang 3). Die Größe SW für Laufstauseeketten wird durch TYP und ULKM teilweise ersetzt, HNQ durch HMB. Die Standardabweichung ist also ebenfalls umso niedriger, je flacher, schmaler und weniger strukturiert ein Stausee und je größer die Wucht von Hochwässern. Dazu kommt dann noch der größtenteils in den übrigen Variablen schon berücksichtigte Faktor Wassergüte. Stauseen scheinen zyklisch umso stabiler zu sein, je eutropher sie sind.

Der multiple r-Wert von ZGL (0.74) und ZS2 (0.76) ist nahezu identisch, da aber ZS2 viel umständlicher zu ermitteln ist, dürfte ZGL der geeignetere Stabilitätsindex für zyklische Stabilität sein.

6.3.2.3 Mittlere Standardabweichung der Korrelationskoeffizienten von Arten, die über 10% (RK1) bzw. 1% (RK2) der Wasservogelgesellschaft eines Stausees stellen

Im Gegensatz zu ZGL und ZS2 scheinen RK1 und RK2 nur vom ökologischen Alter eines Stausees abhängig zu sein (siehe Anhang 3). Die Korrelation zwischen den Wasser-

vogelarten sind umso stabiler, je jünger ein Stausee ist. Außerdem besteht bei den häufigeren Arten noch eine Beziehung zur Tiefe, die aber umgekehrt verläuft wie bei ZGL und ZS2. Beide RK-Größen erreichen in der multiplen Regression nur r -Werte von maximal 0.42 und liegen somit in der Größenordnung der Evenness E , die ebenfalls mit dem Alter korreliert ist. Während aber die Evenness bei steigendem Alter durch verringerte Artenspektren und Angleichung der häufigen Arten in ihren Individuenstärken zunimmt, zeigen die RK-Variablen überdies, daß bei steigendem Alter auch die Einzelarten stärker asynchron schwanken. Veränderungen des Stausees in verschiedenen Jahren beeinflussen einzelne Arten stärker als in jungen Stauseen, die eventuell auch weniger individuelle Züge aufweisen.

6.3.3 Resistenz-Indices

Der Bezug der überprüfbaren Indices wie Artenzahl und Verteilung der Arten zur Stabilität der Wasservogelbiozönose und damit des Ressourcenangebots eines Stausees ist nicht so eindeutig wie z. B. bei Varianzen der Wasservogeldichten. Wenn Stabilitätsindices wie Artenzahl oder Diversität größtenteils durch Stauseeparameter zu erklären sind, so bedeutet dies eher, daß die Wasservögel als Indikatoren für Strukturierung ihres Lebensraumes dessen Pufferkapazität anzeigen, als daß sie selbst im Sinne MACARTHUR's abpuffernd wirken, obwohl sie natürlich als Glieder des Nahrungsnetzes durch Abweiden der Jahresproduktion stabilisieren.

6.3.3.1 Artenzahlen

Drei Indices für die Artenzahl wurden getestet (siehe Anhang 3): durchschnittliche Artenzahl pro Zählperiode (AX), Zahl der Arten, die mindestens 0,1% der Wasservogelbiozönose im Untersuchungszeitraum stellten (A3) und Zahl der Arten mit mindestens 1% (A2).

Der multiple r -Wert steigt von A2 ($r = 0.62$) über A3 ($r = 0.82$) zu AX ($r = 0.94$). Das heißt, die Varianz dieser Variablen kann zu 38%, 67% und 88% aus dem Zusammenwirken der verschiedenen Stauseeparameter erklärt werden. Bei AX sind nur noch für 12% der Varianz unbekannte, eventuell stauseefremde Parameter verantwortlich. Die vorgefundenen Artenzahlen weichen von den durch die Regressionsgleichung für AX berechneten durchschnittlich nur um 1.3, maximal um 4 Arten ab (mittlere Artenzahl AX: 15.8).

Die durchschnittliche Artenzahl AX eines Stausees ist umso höher, je größer und strukturierter (FW, TYP, ULA) er ist, was vor allem für Stauseen am Unterlauf (LT) zutrifft. Auch NILSSON (1978) findet eine enge Korrelation zwischen der Artenzahl des Wasservogelbrutbestandes schwedischer Seen mit der Größe bzw. Uferlänge dieser Gewässer ($r = 0.67$ bzw. $r = 0.77$). SILLEN & SOLBRECK (1977) erklären 55% der Varianz dieser Artenzahl mit der Größe dieser Seen.

Bei A3 werden FW und TYP durch die rechnerische Überbewertung von ULKM und ULH in der multiplen Regression durch diese Variablen ersetzt, ohne daß sich die Zusammenhänge ändern. Auch bei A2 wird ULH über-, FW unterbewerteten, was sich auf die Reihenfolge der Variablen in der schrittweisen Regression auswirkt. Des weiteren scheinen aber bei dem Auftreten häufigerer Arten (A2) Pegelschwankungen (HNQ) eine wichtige Rolle zu spielen. Dies unterstreicht der Rückgang von vor allem Tauchenten und Allesfressern nach Hochwässern am Unteren Inn (REICHHOLF 1978, 1979).

6.3.3.2 Mittlere Artendiversität pro Zählperiode

Auch die Artendiversität (H) der Wasservögel eines Stausees, die sowohl Artenzahl als auch Verteilung der Arten (Evenness) berücksichtigt, hat einen hohen multiplen r -Wert mit verschiedenen Stauseeparametern (siehe Anhang 3.). Bei $r = 0.88$ sind 77% der Varianz der Diversität durch die Stauseevariablen erklärbar. Die mittlere Abweichung vom Mittelwert (1.50) durch die Rechenwerte der Regressionsgleichung liegt bei 0.11.

Die Interpretation der multiplen Regression ist nicht mehr so einfach wie bei der Artenzahl, da Spearman- und Pearsonkoeffizienten z. T. beträchtlich differieren. Vor allem der Einfluß der Flußregion (LT) und der Pegelschwankungen (HNQ) sowie der Strömungsgeschwindigkeit (AR) werden unterbewertet, während die Wassertemperatur (WT) und die Wasserführung (MQ) überbewertet werden (vgl. Anhang 3).

Wenn es gelänge, durch Datentransformation die r_s - und r_p -Werte besser anzugleichen, würden die Variablen vermutlich in folgender Reihenfolge in die schrittweise Regression eingehen: TYP, HNQ, LT, ULH, AR, ULKM, ULA, FW, WT, TZK, MQ.

Die Diversität der Avizönose eines Stausees ist umso größer, je breiter und strukturreicher er ist, je kleiner Austauschrate und Pegelschwankungen sind und je weiter er am Unterlauf liegt. Zu ganz ähnlichen Ergebnissen kamen BEZZEL & REICHHOLF (1974). Es gelten also die gleichen Prinzipien wie bei der mittleren Artenzahl AX, nur daß die Pegelschwankungen als für häufige und mittelhäufige Arten (A2) besonders wichtig stärker zur Wirkung kommen. In terrestrischen Systemen scheint die Diversität von Vogelgesellschaften nach ROTENBERRY (1978) entlang von Klimagradienten (stabile → instabile Witterungsverhältnisse) bei gleichbleibenden Artenzahlen durch sinkende Gleichverteilung zu fallen, wobei MACARTHUR (1975) zumindest für steigende Temperaturschwankungen auf fallende Artenzahlen hinweist.

Bei Wasservogelbiözenosen findet man die niedrigsten Diversitätswerte ebenfalls auf verglichen mit Stauseen zumindest in der Wasserführung stärker schwankenden Flußabschnitten (BEZZEL & REICHHOLF 1974), nur daß hier viele der selteneren Arten fehlen, wodurch die Evennesswerte der übrigen steigen.

6.3.3.3 Mittel der jährlichen Evenness

Die Evenness (E) der Wasservogelgemeinschaft eines Stausees ist nur mit dem Alter des Staus signifikant korreliert ($r_s = 0.30$, $p = 0.042$, $r_p = 0.33$, $p = 0.050$). Die Regressionsgleichung lautet:

$E = 0.00162 \text{ AL} + 0.471$. Trotz der sehr niedrigen Korrelation zeigen die Evennesswerte für 23 in 8 Jahren regelmäßig kontrollierte Stauseen eine deutlich ansteigende Tendenz von 1968/69 bis 1975/76 (Abb. 7), und dies, obwohl 8 dieser Stauseen bereits ihr „ökologisches Gleichgewicht“ erreicht haben sollten. Diese 8 Stauseen zeigen sogar einen besonders deutlichen Trend zur Evenness-Steigerung. Evtl. ist die Evenness von Wasservogelgemeinschaften von Stauseen daher ein Maß für den Skuzessionszustand des Stausees, der sich im Laufe der Zeit durch Verlandung wieder dem vor der großen Flußregulierung entsprechenden Zustand nähert. Auf diesen wildflußähnlichen Stauseen finden vor allem die selteneren Wasservogelarten kaum noch geeignete Lebensräume vor, so daß die Artenzahl zwar fällt, die Evenness aber ansteigt.

6.34 Elastizitäts-Indices

Die Energie, die Wasservögel der Jahresproduktion an Wasserpflanzen, Schlammorganismen, Insekten und Fischen durch Beweiden entgegengesetzt, ist von der Biomassedichte der Wasservogelgemeinschaft abhängig. Deshalb werden verschiedene Dichteparameter auf ihre Beziehungen zu Stauseevariablen untersucht. Für alle Dichteparameter gilt, daß sie infolge der fehlenden Trennung von Nahrungssuche und Rastplatznutzung nur teilweise als Stabilitätskriterien anzusehen sind.

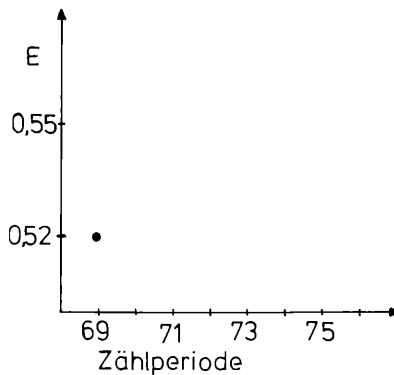


Abb. 7

Die Gleichverteilung oder Evenness E von Wasservogelarten auf 23 regelmäßig kontrollierten südbayerischen Stauseen nimmt im Verlauf des Untersuchungszeitraums zu. Dies dürfte darauf zurückzuführen sein, daß mit zunehmendem ökologischen Alter ein Stausee infolge Verlandung flußähnlichen Charakter erhält. Auf solchen Stauseen fehlen seltenere Wasservogelarten nahezu völlig. – *Within 8 years evenness of waterfowl communities increased with 23 regularly counted river-reservoirs. This may be due to processes like sedimentation, which cause a newly made reservoir to adopt riverlike character. In such reservoirs rare species are scarcely to be found.*

6.3.4.1 Wasservogeldichte pro km^2 (DO, DZ)

Anhang 3 zeigt die Beziehungen der Wasservogeldichte pro km^2 (DO) bzw. pro km^2 Wasserfläche mit maximal 2 m Tiefe (DZ). DO ist umso größer, je kleiner und flacher ein Stausee ist (FW, MQ, TZK) und je stärker der Vereisungsgrad (Summe der mittleren prozentualen Vereisung über alle 8 Monate der Zählperiode = PEIS) von 53% abweicht (Ausgleichsparabel APPEIS). Die Beziehungen zu ULA, HNQ und AR sind in FW bzw. MQ berücksichtigt. Der multiple r -Wert liegt allerdings nur bei 0.60, d. h., nur 36% der Varianz von DO sind durch die berücksichtigten Stauseevariablen zu erklären.

Diese schlechte multiple Korrelation erklärt sich vermutlich größtenteils aus dem in 6.3.1 besprochenen Rastplatzeffekt. Außerdem wird die Dichte vor allem bei den Stauseen Krün, Oberföhring bzw. Eggfing und Faimingen (DO viel höher als mit der Regressionsgleichung zu errechnen) verfälscht. Entweder werden dort die Wasservogelbestände durch Winterfütterung übernatürlich hoch gehalten, oder die Masse der Wasservögel besteht aus Stockenten, die ihre Nahrung auch außerhalb der Stauseen beziehen können und nur zum Rasten ans Wasser kommen.

Die gleichen Prinzipien gelten auch für DZ, nur daß die Wassertiefe (TZK) noch stärker ins Gewicht fällt. Die Dichte steigt dabei im Gegensatz zu DO mit zunehmender

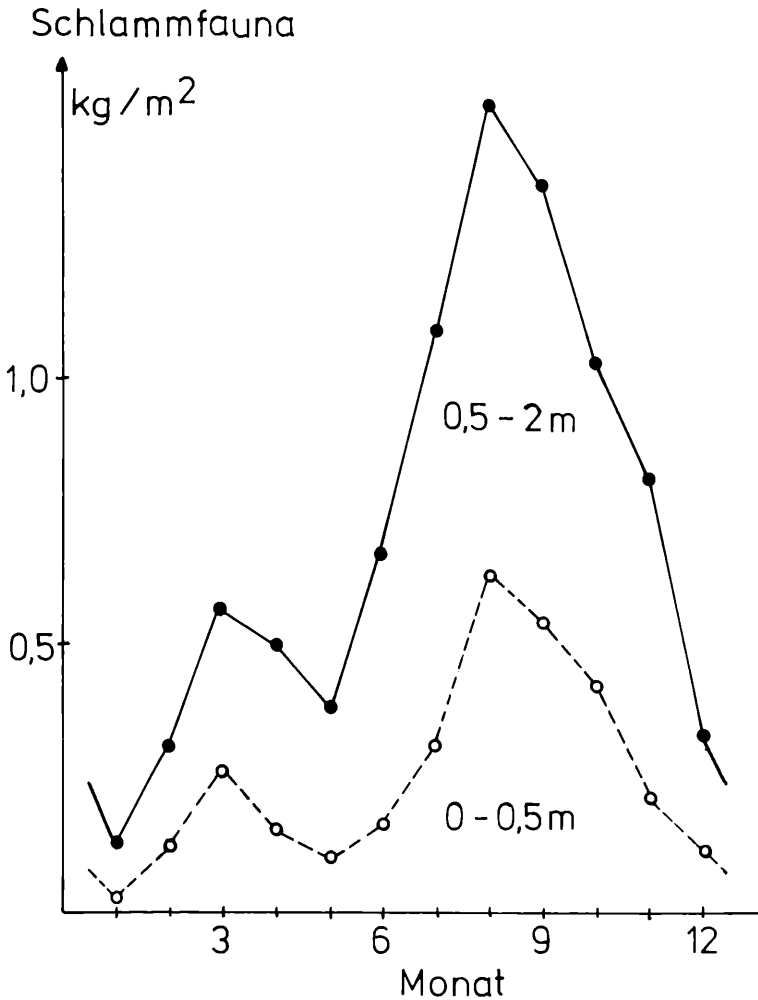


Abb. 8

Jahresgang der Schlammfaunabiomasse nach REICHHOLF (1974) am Egglfinger Stausee (Unterer Inn) in 2 verschiedenen Tiefenzonen. Von September bis Januar dezimieren Wasservögel die Schlammorganismen beträchtlich durch Beweiden. Im Mai/Juni fallen die Schlammfaunabestände infolge der Hochwässer. – *Development of the benthos-biomass in a river reservoir in two different depth-zones. From September to January waterfowl causes a considerable decline by feeding. In May/June the benthos-biomass declines due to floods.*

der Tiefe, was den Rastplatzeffekt noch stärker herausstreicht. Bei DZ werden die Vögel des gesamten Stausees auf die begrenzten Flachwasserzonen projiziert, die umso kleiner sind, je tiefer der Stausee. Umso mehr nur rastende Vögel werden dadurch einbezogen. DZ ist also sicher die weniger gut geeignete Größe für die ökologisch relevante Wasservogeldichte, obwohl der multiple r -Wert ($r = 0.64$) etwas höher ist.

6.3.4.2 Biomassedichten pro km² für Pflanzen-, Alles- und Kleintierfresser (DO1, DO2, DO3)

Die Beziehungen der Wasservogeldichte einzelner Gilden zu den Stauseeparametern gehen aus Anhang 3 hervor. Der multiple r-Wert ist bei Herbivoren am größten ($r = 0.70$), bei den Kleintierfressern nicht mehr signifikant ($r = 0.39$) und bei den Allesfressern dazwischen liegend ($r = 0.55$). Für Stauseen mit Winterfütterung können die Herbivorendichten (hauptsächlich durch Bleßrallen und Höckerschwäne) doppelt so hoch sein wie aufgrund der Regressionsgleichung zu erwarten.

Die Dichte der Pflanzenfresser ist um so größer, je kleiner und strukturärmer ein Stausee ist (MQ, FW, ULH, TYP). Alle anderen Stauseevariablen sind in diesen Größen mehr oder weniger berücksichtigt, vor allem Strömungsgeschwindigkeiten (über AR) und Tiefe (über TZK), die sich negativ auf die Makrophytendichte auswirken (WHITTON 1975, p. 113). Der mit solchen Stauseen häufig verbundene Schwellbetrieb scheint sich trotz der Vernichtung vieler Makrophyten wegen der Umstellung der Wasservögel auf Abwasserbakterien und -pilze kaum auf die Wasservogeldichten auszuwirken (HÖLZINGER 1978), entsprechende Wasserqualitäten vorausgesetzt.

Allesfresser scheinen umso häufiger zu sein, je flacher ein Stausee ist und je weiter er am Unterlauf liegt. Schlammfauna-, Insekten- und Molluskenfresser, hauptsächlich Tauchenten, treten noch am ehesten an jungen, kaum vereisenden, strukturarmen Stauseen auf, aber andere Faktoren scheinen in Südbayern zu dominieren. Evtl. ist hier die Nahrungsbasis verglichen mit dem Ressourcenangebot in West- und Südeuropa unbedeutend und Südbayern nur Mauserstation, obwohl die Schlammfauna unter dem Druck der Wasservögel nach einem Maximum im August beträchtlich abnimmt (Abb. 8 nach REICHOLF 1974). In den Tiefenzonen, die die Stockente nutzen kann, wird die Schlammfauna teilweise fast restlos abgeweidet (WINKLER 1975).

6.3.4.3 Biomassedichten pro km² für Fischfresser insgesamt und für den Haubentaucher (DO4, DHT)

Trotz ihrer geringen Biomassedichten ergeben Fischfresser und hiervon wieder der Haubentaucher die höchsten r-Werte in der multiplen Korrelation mit Stauseeparametern (Anhang 3). Während die Varianz der Fischfresserbiomasse zu 67% aus den berücksichtigten Parametern erklärt werden kann ($r = 0.82$), sind es beim Haubentaucher noch 55% ($r = 0.74$).

Die Dichte der Fischfresser insgesamt – meist Haubentaucher, Zwergtaucher, Kormorane und Gänsesäger – ist um so höher, je niedriger die Strömungsgeschwindigkeit (hohe AR), je geringer die Vereisung, je oligotropher das Wasser (aber vgl. Abb. 9) und je kleiner ein Stausee. Außerdem zeigen um 1944 gebaute Stauseen (Ausgleichsparabel APAL) die geringsten Fischfresserdichten. Die Gründe hierfür sind unbekannt.

Im Vergleich mit allen anderen Konsumentenklassen ist für die Fischfresserdichte die Größe eines Stausees relativ unbedeutend, da für Fischfresser Rast- und Nahrungsbiotop weitgehen zusammenfallen (vgl. Rastplatzeffekt in 6.3.1). Vereisung und hohe Strömungsgeschwindigkeit dagegen sind wichtige Faktoren, auf die die Fischfresser mit Winterflucht oder Ausweichbewegungen auf fischreiche, buchtenreiche, flache Stauseen oder Stauseeteile mit wenigstens teilweise gebremster Strömung reagieren.

Die Abnahme der Fischfresser mit zunehmender Wasserverschmutzung scheint auf den ersten Blick den Ergebnissen von UTSCHICK (1976) zu widersprechen. Dort nehmen die Haubentaucher mit steigender Eutrophierung mittelgroßer Seen stark zu, eine Folge der Förderung kleiner Cyriniden (NÜMANN 1961). Die Abb. 9 und 10 bestätigen jedoch die in der gleichen Arbeit vorgebrachte Hypothese, daß die Biomassedichten von Wasservögeln mit steigender Wasserverunreinigung nach Erreichen eines Optimums wieder fallen. Während aber in Seen dieses Optimum in der sehr weit gefaßten Wassergütekategorie IV liegt, wird es in Stauseen bereits in der Gütekategorie II für Fischfresser wie Kormorane und Gänsesäger erreicht (vgl. Gänsesägerverteilung an der Donau ober- und unterhalb von Wien; BÖCK 1975), und für den Haubentaucher in Klasse III.

Die Güteklassen in Seen und Stauseen sind dabei ökologisch unterschiedlich zu bewerten. Die Klasse III von Stauseen entspricht mindestens der hoch eutrophen Klasse IV von Seen, da stehende Gewässer bei gleicher Verschmutzung wegen ihrer geringen Selbstreinigungskapazität viel stärker belastet erscheinen. Außerdem ist die Verschmutzung von Seen zumindest in Südbayern meist auf organische Abwässer zurückzuführen, während bei Stauseen Güteklassen ab III meist als Folge giftiger, unproduktiver Industrieabwässer auftreten, die organisches Wachstum hemmen (ODUM 1971, POUNDER 1976). Solche Abwässer würden Seen zum „Kippen“ bringen, die dann nur noch Rastplatzfunktion besäßen.

Wie erwartet, ist die Beziehung zwischen Wassergüte und Fischfressern bzw. Haubentauchern nicht so deutlich wie bei Seen, da in dem viel komplexeren System Stausee zunehmend andere Faktoren Bedeutung erlangen und diese Beziehung stören. Eine bestimmte Wasserqualität läßt zwar eine bestimmte Wasservogeldichte zu, ihre Realisation kann aber durch Vereisung, Strömungsgeschwindigkeit etc. verhindert werden. Leider fehlen auch Stauseen mit Wasserqualität I und IV, die sicher das Bild abgerundet hätten. Auf alle Fälle wird klar, daß nur mittlere Wassergüteklassen hohe Fischfresserdichten oder Haubentaucherdichten zulassen. Die Dichte der Haubentaucher ist umso größer, je geringer der Schwebstoffgehalt ist, je weiter der Stausee am Unterlauf liegt (LT), je ausgeprägter der Kettencharakter von Stauseen (SW, WT) und je jünger und eisfreier ein Stausee ist. Auch hier setzt die Wassergüte nach dem Prinzip des limitierenden Faktors (ODUM 1971) nur dort Grenzen, wo nicht andere Faktoren wie Wassertrübung oder Vereisung für geringe Dichten sorgen. Besonders gern scheinen sich Haubentaucher in Stauseeketten aufzuhalten. Eventuell ist hier der Fischfang durch schwankende Wasserstände infolge Schwellbetrieb oder Betäubung der Fische durch Schleusen erleichtert.

Daß der Haubentaucher noch schlechtere Wasserqualität nutzen kann als z. B. Kormoran und Gänsesäger, läßt die Verschiebung der Optima von II zu II–III beim Haubentaucher vermuten (Abb. 9 und 10). Ein nur teilweise stauseespezifischer Faktor ist die traditionelle Bindung von vor allem Kormoranen, Gänsesägern und Zwergtauchern an bestimmte Flußsysteme oder -abschnitte. Obwohl sich Traditionen nur ausbilden können, wenn die erforderlichen Lebensgrundlagen vorhanden sind, wird dadurch die Erklärbarkeit der Fischfresserdichte aus der Beschaffenheit von Stauseen verringert.

Noch stärker dürften sich solche Traditionen an Fischgewässern auswirken, die von koloniebrütenden Fischfressern zur Brutzeit genutzt werden, wie z. B. der Lake Nakuru in Kenya (VARESCHI 1979). Wegen des fehlenden hohen Migrationspotentials ge-

mäßiger Breiten dürften hier auch die Reaktionen der Fischfresser auf sich verändernde Fischdichten mit großen Totzeiten erfolgen. Dafür sprechen zumindest die hohen Populationsschwankungen des Pelikans (zw. 2500 und 35 000 Ex.) als Hauptkonsumenten.

6.3.4.4 Korrelationskoeffizienten zwischen Wasservogelarten

Wie in 5.5 dargestellt, sollten die aus Korrelationskoeffizienten zwischen den Wasservogelarten ermittelten Indices RS (Summe der r-Werte), RSM (mittlerer r-Wert) und RP (prozentualer Anteil der signifikanten r-Werte) ebenfalls die Fähigkeit einer Wasservogelgesellschaft anzeigen, Ressourcen zu stabilisieren. Es wird in der multiplen Regression jedoch maximal ein r-Wert von 0.60 erreicht (RS, Anhang 3). Für RP liegt r nur bei 0.56, obwohl WINKLER (1975) vermutet, daß sich höhere Strukturdiversi-

Fischfresser

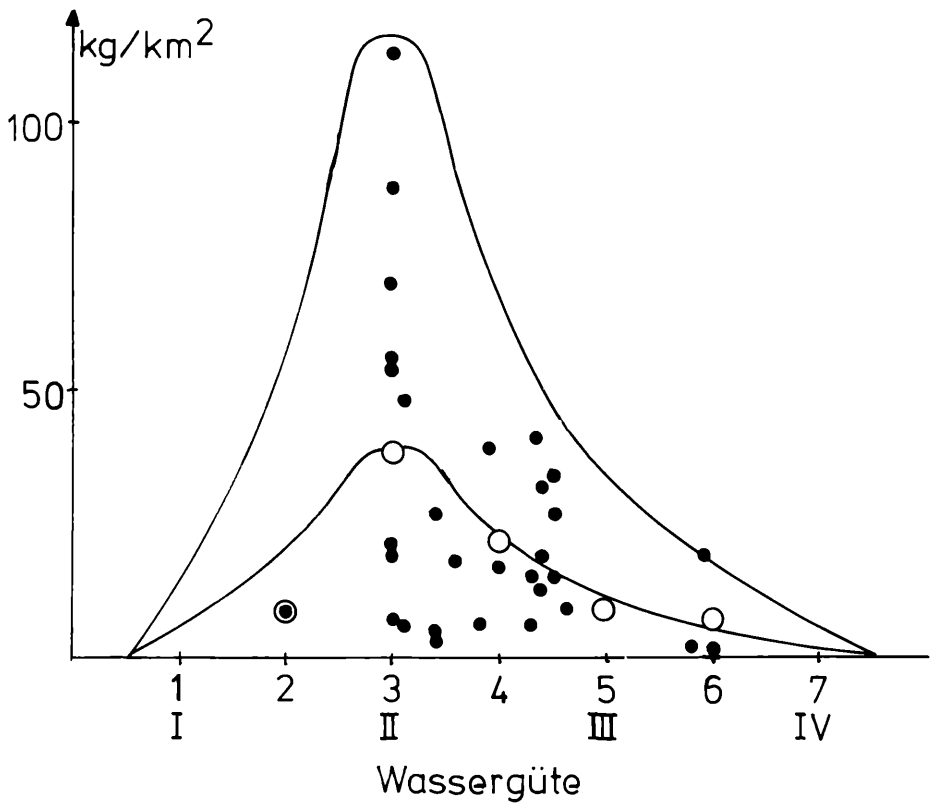


Abb. 9

Abhängigkeit der Fischfresserdichte von der Wasserqualität. Die Beziehung ist nicht mehr so deutlich wie auf Seen (vgl. UTSCHICK 1976), da im viel komplexeren System Stausee die Wassergüte nur einen Rahmen für das Auftreten von Wasservögeln setzen kann, jedoch nur in Spezialfällen den die Produktivität von Stauseen limitierenden Faktor darstellt. – *Dependence of the density of piscivores on water quality. Other than in lakes, eutrophication here only establishes a frame for density and does not – with exception of special cases – set generally limitations.*

tät in einer vermehrten Zahl signifikanter, interspezifischer Korrelationen niederschlagen sollte, für RSM bei 0.41. Beide r -Werte sind noch zu hoch, da die Pearson-Koeffizienten, die die multiple Regression bestimmen, deutlich höher sind als die exakteren Spearman-Koeffizienten. Somit sind die aus Korrelationskoeffizienten erstellten Indices nicht besser als die leichter zu ermittelnden Dichten DO, DO1 oder DO4.

Haubentaucher

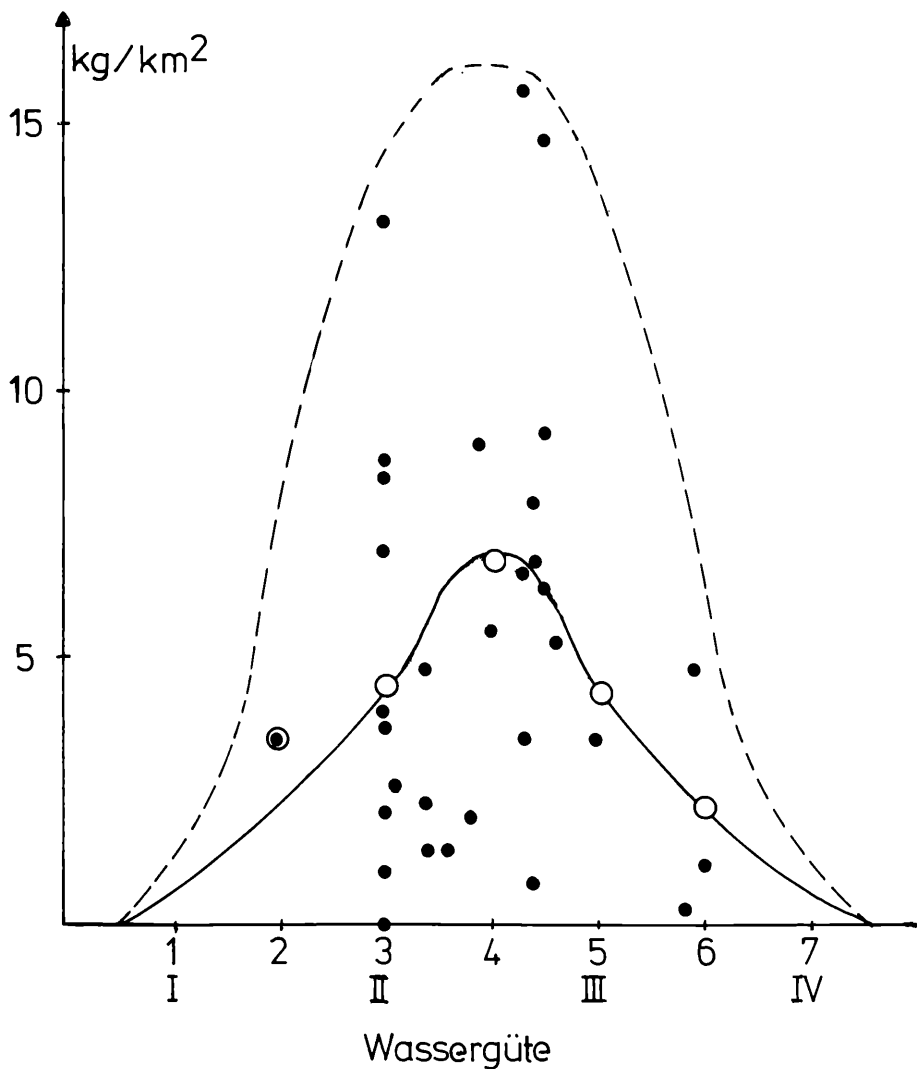


Abb. 10

Abhängigkeit der Haubentaucherdichte von der Wasserqualität. Verglichen mit den übrigen Fischfressern bevorzugt der Haubentaucher stärker durch organische Verunreinigungen gekennzeichnete Wassergüteklassen (Optimum in Klasse 4). Erst bei toxischen Verschmutzungen, wie sie für die Klassen 6 und 7 typisch sind, fällt er weitgehend aus. – *Dependence of the density of Great Crested Grebe on water quality. Compared with the other piscivores, the Great Crested Grebe prefers heavily polluted reservoirs as long as wastes are not toxic.*

6.4 Abhängigkeit der Stabilitätsindices untereinander

Die Höhe der Spearman-Korrelationen (Abb. 11, Tab. 6) zwischen verschiedenen Stabilitätsindices gibt den Verwandtschaftsgrad der Stabilitätstypen an, wenn die Indices entsprechend günstig gewählt wurden. Andererseits läßt sich die Ähnlichkeit von Stabilitätsarten auch theoretisch folgern (z. B. ORIANS 1975). So beruhen z. B. Invarabilität und zyklische Stabilität auf dem gleichen Prinzip. Lediglich das Zeitintervall, in der das Stabilitätskriterium gemessen wird, differiert. Selbstverständlich sind nach ähnlicher Rechenvorschrift gewonnene Stabilitätsindices enger korreliert als auf verschiedene Weise berechnete. Dies erklärt die „Gruppenbildung“ von Dichte-, Varianz-, Artenzahl- und Korrelationskoeffizientenindices in Abb. 11. Interessant ist aber die Lage der Gruppen zueinander. So werden z. B. unlogarithmierte Varianzen der Wasservogeldichte von der quantitativen Größenordnung

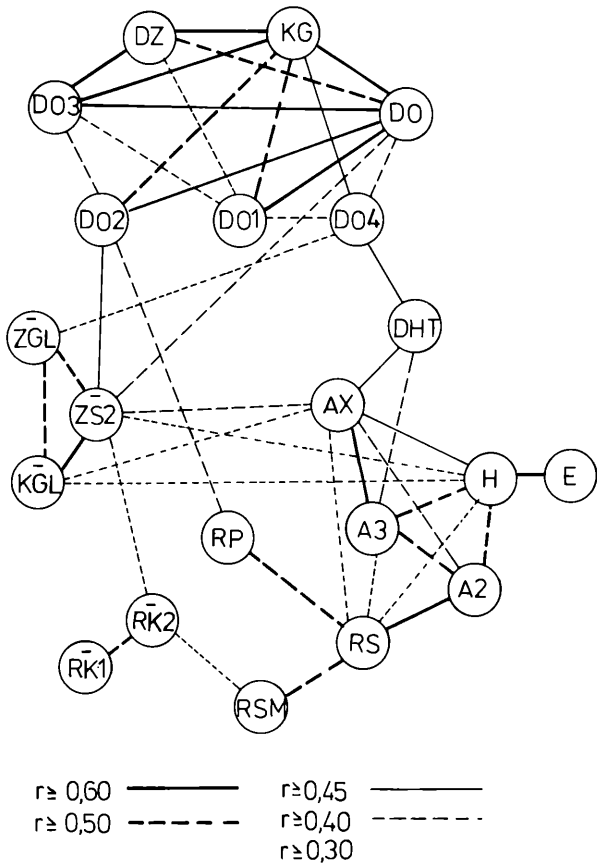


Abb. 11

Beziehungen der ausgewählten Stabilitätsindices untereinander, dargestellt mittels der Spearman-Korrelationskoeffizienten (s. Tab. 6). Je nach Berechnungsvorschrift bilden sich die Gruppen Dichte-, Varianz-, Artenzahl- und Koeffizientenindices (Bezeichnungen siehe Tab. 5). Alle dargestellten Beziehungen sind gesichert ($p \leq 0.05$). – *Spearman correlation between the various stability-parameters (see tab. 6). Parameters for density, variance, species number or correlation-coefficients form separate groups. All correlations shown are significant ($p \leq 0.05$).*

der Biözenose bestimmt (KG), während logarithmierte Varianzen relativ unabhängig davon sind (KGL, ZGL, ZS2) und eher negativ mit den Wasservogeldichten korrelieren, d. h., bei hohen Dichten ist vor allem die zyklische Stabilität besonders hoch. Hohe Dichten werden aber meist an flußähnlichen kleinen Laufstauseen (Rastplatzeffekt!) erreicht, die häufig artenarme Wasservogelbiözenosen aufweisen. Zyklische Stabilität ist hier also vermutlich nur die Folge der regelmäßig innerhalb jeder Periode instabilen Umweltverhältnisse (hauptsächlich durch MQ-Schwankungen), die das Auftreten seltenerer Arten verhindern, häufigere Arten aber langfristig kaum beeinflussen.

Andererseits kommt es zu relativ kleinen Schwankungen der Wasservogeldichten pro Zähltag (KGL) bzw. mittleren Jahresdichte pro Art (ZS2), wenn Artenreichtum und Diversität der Wasservogelbiozönose hoch sind, also an den großen, strukturierten Stauseen des Unterlaufs. Dies könnte eine Folge der in der zur Komplexitäts-Stabilitäts-Hypothese vorgestellten Behauptung sein, daß aus Wahrscheinlichkeitsgründen eine Umweltveränderung in komplexen Systemen zwar eher als Störung erkannt wird, dann aber nur einzelne Systemteile beeinflusst, während in einfachen Systemen weniger Angriffspunkte für Störungen vorliegen, einmal auftretende Störungen sich aber meist auf das ganze System auswirken (vgl. Diskussion).

Tab. 9: Arten der Stabilität mit Definition der abhängigen und unabhängigen Variablen; T=Zeit, S=Störung, N=Systemreaktion; T_S=Zeitintervall aktiver Störung; T_R=Regenerationszeit nach Aussetzen der Störung; i=Laufvariable; N_N=Dichteparameter; N_A=Artenzahl, Artenspektrum; N_G=Gildenorganisation; N_E=Energieflußorganisation; N_i=mittlerer Parameter im Zeitintervall T_i. – *Variants of stability with the definition of the dependent and independent dimensions of stability; T=time, S=disturbance regime, N=reaction of the system to disturbances; T_S=period of active disturbance; T_R=period of regeneration N_N=density; N_A=species number, species distribution; N_G=organization of guilds; N_E=organization of energy flow; N_i=average in a time interval T_i. Description of stability terms see text.*

Stabilitätsart	unabhängige Variablen		abhängige Variablen
Umweltstabilität		Δ T	Δ S
Biozönotische Stabilität	Δ T,	Δ S	Δ N(S,T)
Nummerische Stabilität	Δ T,	Δ S	Δ N _N
Taxonomische Stabilität	Δ T,	Δ S	Δ N _A
Trophische Stabilität	Δ T,	Δ S	Δ N _G
Energetisch-thermodynamische Stabilität	Δ T,	Δ S	Δ N _E
Persistenz	Δ N,	Δ S	Δ T
Immigrationswiderstand	Δ T,	Δ S	Δ N _A
Invariabilität	Δ T,	Δ S	Δ N
Resistenz	Δ T,	Δ S	Δ S / Δ N
Viskosität	Δ T,	Δ S	Δ T _S / Δ N
Elastizität	Δ T,	Δ S	Δ N / Δ T _R
Zyklische Stabilität	Δ T,	Δ T _i , Δ S	N _i , Δ N _i
Robustheit	Δ T,	S	Δ N max, Δ S max
Sukzessionsstabilität	Δ T,	S _i	Δ N max, Δ S _i max

Geringe Variabilität von Wasservogeldichten ist somit durch zwei entgegengesetzt gerichtete Phänomene erklärbar, eventuell auch ein Grund dafür, daß keine deutlicheren Beziehungen zwischen Stauseevariablen und Varianzparametern der Wasservögel zustande kommen.

Die Haubentaucherdichte (DHT) ist schwach mit der Dichte der übrigen Wasservögel, aber auch mit der Artenzahl der Avizönose korreliert (AX). Sie steht somit zwischen Stabilität im Sinne von Elastizität und Resistenz.

Die Diversität weist definitionsgemäß hohe Korrelationen mit Artenzahl und Evenness auf. Bezeichnenderweise wird sie am stärksten von den Artenzahlen häufiger und mittelhäufiger Arten beeinflusst (A2, A3), während die in AX mit berücksichtigten, sehr seltenen Arten unbedeutend sind.

Von den Korrelationskoeffizienten-Indices wird RS (Summe der signifikanten r -Werte erwartungsgemäß von der Artenzahl beeinflusst. Die mittlere Höhe der r -Werte (RSM) ist schwach mit der Varianz der r -Werte der Artenpaare aufeinanderfolgender Jahre korreliert, sicher teilweise eine statistische Folgeerscheinung. Eine Beziehung zur Gruppe der Dichteindices, die ebenfalls als Stabilitätswerte im Sinn von Elastizität gewählt wurden, stellt lediglich RP (Anteil der signifikanten r -Werte) her.

Im Ganzen gesehen scheinen jedoch RS, RSM und RP eher mit der Artenzahl als mit der Wasservogeldichte zu korrelieren, so daß ihre Rolle als Elastizitätsindices evtl. falsch beurteilt wurde und sie eher Stabilität im Sinne von Resistenz anzeigen. Möglicherweise sind die ihnen zugrunde liegenden Daten auch zu diffus, um die Bedeutung dieser Indices angemessen überprüfen zu können.

7. Diskussion

7.1 Verschiedene Definitionsmöglichkeiten der Stabilität

Wie jede Meßgröße bietet die Stabilität nur dann eine Grundlage für wissenschaftliches Arbeiten, wenn man ihre Dimensionen kennt. Diese sind im wesentlichen Zeit (außer im toten, rein physikalischen System), Art von Störgrößen, Intensität der Störungen, Art der Systemreaktion und Stärke dieser Reaktion. Um in einer Dimension Stabilität messen zu können (abhängige Variable), muß man die Bedingungen für die übrigen Dimensionen (unabhängige Variablen) definieren.

Solche Bedingungen können sein:

- a) Lage der Zeitpunkte T_i in der Zeit T , an denen Messungen vorgenommen werden;
- b) Größe des Zeitintervalls ΔT , für das die Systemstabilität ermittelt werden soll;
- c) Art der Störung S ;
- d) Stärke der Störung ΔS ; Abweichen eines Systemparameters vom Normalzustand;
- e) Art des betrachteten Systemteils N_i z. B. bestimmte Population;
- f) Stärke der Reaktion dieses Systemteils ΔN_i z. B. Abweichung der Populationsdichte vom Durchschnitt.

Die bisherige Konfusion in der Literatur zur Stabilität ökologischer Systeme kam im wesentlichen wegen fehlender Definition dieser Bedingungen zustande (zur mathematischen Definition der Stabilität physikalischer Systeme siehe WILLEMS 1970). In all-

gemeiner Form berücksichtigt erst HARRISON (1979) alle drei Dimensionen T, S und N in mathematischen Gleichungen. Auf die allgemeine Bedeutung von Art und Intensität von Störungen für die Systemstabilität weisen allerdings eine ganze Reihe von Autoren hin, z. B. MAY (1975).

Je nach Definition kann Stabilität aus verschiedenen Blickwinkeln gesehen werden. Eine Zusammenstellung der bisher verwendeten Stabilitätsarten mit den entsprechenden Definitionen bringt Tab. 9.

Instabilität der Umwelt ist die Hauptursache für die zeitliche und räumliche Variabilität von Biozönosen (ELTON 1958). Bei einem milden Störregime der Umweltbedingungen wie im tropischen Regenwald schwanken Biozönosen weniger stark als bei starken Veränderungen von Umweltparametern in lebensfeindlichen Gebieten (WHITTAKER 1975).

Definiert man als biozönotische Stabilität nur die Fähigkeit zur internen, kybernetischen Selbstregelung eines Systems, so sind diejenigen Systeme am stabilsten, die wegen hoher Anpassungsfähigkeit an die jeweils vorhandene Umweltkapazität am besten Umweltschwankungen mitmachen. Übersteigt dabei die Umweltvariabilität die Grenzen des Toleranzbereichs eines Systems, kommt es zu dessen Extinktion (LUCKINBILL & FENTON 1978). Ökologisch relevanter ist die Einbeziehung der Umweltvariabilität als Störgröße in die biozönotische Stabilität (z. B. MAY 1973, PIELOU 1975). Nur muß dabei beachtet werden, daß der Einfluß von Umweltfaktoren auf die Systemstabilität meist nicht dem linearen Modell gehorcht (WHITTAKER & GOODMAN 1979).

Die Begriffe der numerischen und taxonomischen Stabilität verwendete z. B. SMITH (1974). Trophische Stabilität prüften SIMBERLOFF & WILSON (1969) anhand von Defaunation und Wiederbesiedlung kleiner Inseln. Auch hier muß aber Art und Intensität der Störung klar definiert sein. Eine Inputveränderung kann z. B. eine Trophieebene des gleichen Systems stabilisieren und die nächste destabilisieren (HURD et al. 1971). Die energetisch-thermodynamische Stabilität von Nahrungsnetzen wurde von MACARTHUR (1955) als von der Komplexität des Energieflusses abhängige Größe postuliert.

Unter Persistenz (ORIAN 1975 u. a.: persistence) versteht man die Lebensdauer eines Systems. Diese Art der Stabilität ist in künstlichen, artenarmen Systemen wegen deren Kurzlebigkeit ein recht gutes Stabilitätskriterium, auf natürliche Systeme aber wegen Schwierigkeiten bei der Definition von Systemgrenzen (z. B. Klimaxtheorie) nur im Ausnahmefall oder in geologischen Zeiträumen anwendbar. MARGALEF (1969) schlägt als Persistenzmaß die Zeit vor, in der die Biomasse um 50% reduziert werden kann.

Immigrationswiderstand (ROBINSON et al. 1979: „invadability“) ist eine Folge der Koevolution in Biozönosen. Bei hoher ökologischer Artendichte werden Einwanderungsversuche von Neuartens zunehmend erfolgloser.

Unter Invariabilität oder fehlender Konstanz („stability“ von HOLLING 1973 und „constancy“ von ORIAN 1975) versteht man das Festhalten eines Systems an einem lokalen Gleichgewicht (MAY 1973). Diese Art der Stabilität wird auch als „local neighborhood stability“ bezeichnet (z. B. PIELOU 1979) und mathematisch häufig als die asymptotische Stabilität von populationspezifischen Lyapunovfunktionen verwendet.

Die Resistenz eines Systems (WEBSTER et al. 1975: resistance) bezeichnet die Fähigkeit, Störungen abzufedern. ORIAN (1975) verwendet dafür den Begriff „inertia“, GOH (1976) und ROBINSON et al. (1979) „invulnerability“. HARRISON (1979) konkretisiert diese Größe, von HOLLING (1973) noch als „resilience“ bezeichnet, mathematisch durch Ein-

fügung einer Störfunktion. Eng mit der Resistenz gekoppelt ist der Begriff der Viskosität („viscosity“ von WEBSTER et al. 1975, CROWLEY 1978). Diese Größe entspricht dem Auslenkwiderstand oder „tenacity“ (YODZIS 1978) eines Systems, der umgekehrt proportional ist der Geschwindigkeit, mit der sich ein System bei Störungen vom Gleichgewicht entfernt. Da diese Geschwindigkeit schwer zu messen ist, schlägt YODZIS als Dimension die Zeitspanne vor, in der das System den Einzugsbereich seines lokalen Gleichgewichts (nur dort Regeneration möglich!) verläßt, was nur in mathematischen Modellen ohne Systemzerstörung meßbar ist. Bei linearem donorgesteuertem Energiefluß durch Nahrungsnetze bremst akumulierte Biomasse in verschiedenen Systemteilen (z. B. als Detritus: CHRISTIAN et al. 1978) die Geschwindigkeit, mit der einzelne Energiequanten durch das Nahrungsnetz geschleust werden. Verringerung der Dispersionsgeschwindigkeit von Organismen infolge stark strukturierter, heterogener Habitate dämpft die Wechselbeziehungen innerhalb eines Systems (CROWLEY 1978) und auch die Turnover-Raten (JACOBS 1975). Daher ist die Viskosität eine Ursache von Pufferkapazität, während die Resistenz nur die Pufferkapazität anhand der Systemschwankungen beschreibt.

Das Gegenstück zur Viskosität ist die Elastizität oder Regenerationsgeschwindigkeit („elasticity“ von ORIANS 1975, mathematische Fassung unter dem Begriff „resilience“ durch HARRISON 1979), die das Verhalten des Systems nach Erreichen der größten Ablenkung vom Gleichgewicht bestimmt. Die Regenerationsgeschwindigkeit wird häufig durch die leichter meßbare Regenerationszeit ΔTR ersetzt (BEDDINGTON et al. 1976, HARWELL 1977). Dadurch wird auch berücksichtigt, daß sich die Regenerationsgeschwindigkeit häufig im Laufe der Regeneration ändert.

Obwohl HARWELL (1977) nur eine geringe Korrelation zwischen Elastizität und Resistenz feststellt, verwendet O'NEILL (1976) das Integral der Systemablenkung vom Gleichgewicht nach Störungen bis zum Zeitpunkt der Regeneration als Stabilitätsmaß. Sein Ergebnis, daß limmische Systeme bei Kombination von Pufferkapazität und Regenerationsgeschwindigkeit stabiler sind als terrestrische, läßt daher offen, welche der beiden Komponenten dafür hauptsächlich verantwortlich ist. HARRISON (1979) zeigt, daß es im wesentlichen von Stärke und Dauer einer Störung abhängt, ob höhere Pufferfähigkeit oder höhere Regenerationsgeschwindigkeit Vorteile bringt. Für limmische Systeme deuten allerdings die vor allem bei Fließgewässern hohen Assimilationsraten (SCHWERDTFEGER 1978) darauf hin, daß bei negativen Störungen die Elastizität entscheidend ist.

Für die potentielle Verzahnung von Elastizität und Resistenz spricht allerdings die gemeinsame Abhängigkeit von der Wachstumsrate r . Bei negativen Störungen sind hohe r -Werte von Vorteil (hohe Geburtsrate b fördert Regeneration, niedrige Mortalitätsrate d verhindert starke Reaktion), bei positiven Störungen niedrige r -Werte (niedrige b -Rate verhindert Reaktion, hohe d -Rate fördert Regeneration). Allerdings entwickeln sich vermutlich je nach dem lokalen Störregime b - und d -Raten getrennt.

Invariabilität wird bei intervallartiger Organisation der Meßdaten zur zyklischen Stabilität (ORIANS 1975, „cyclic stability“) oder „contingency“ (COLWELL 1974). BOTKIN et al. (1975) bezeichnen diese Größe, die die Regelmäßigkeit von Schwankungen mißt, als „recurrence“. COLWELL zieht Invariabilität und zyklische Stabilität in einem Term „predictability“ zusammen.

Die Robustheit oder „global stability“ von Systemen (LEWONTIN 1969, MAY 1975) bezeichnet den Bereich, innerhalb dem sich ein System nach Störungen bei gleichem lo-

kalem Gleichgewicht wieder erholt, und entspricht dem von ORIANS (1975) vorgeschlagenen Begriff „amplitude“. Fragile Systeme mit geringem Regenerationsbereich sind nur bei stabiler Umwelt möglich. Die Zeitabhängigkeit der Robustheit versucht SHIAO-YEN-WU (1977) über Grenzfunktionen mathematisch zu beschreiben.

Ist der Sukzessionsverlauf eines Systems durch Störungen schwer zu beeinflussen, spricht man von Sukzessionsstabilität oder „trajectory stability“ (ORIANS 1975). Diese Größe wird charakterisiert durch den Ausschnitt eines Faktorenhyperraums, innerhalb dem Sukzessionen zum gleichen Klimax ablaufen, und ist somit eine Erweiterung des Begriffes Robustheit.

7.2 Auswahl der Stabilitätsarten aufgrund des Wasservogelmaterials und fehlende Angaben zur Variabilität der Umwelt

Von den in Tab. 9 aufgeführten Dimensionen war es nur für ΔT (= 8 Jahre), ΔT_i (= 1 Jahr), N_N (= Wasservogeldichte), ΔN_N (= Schwankungen der Wasservogeldichte), N_A (= Artenzahl) und N_G (= Organisation der Arten in Gilden) möglich, mit Hilfe der Wasservogelraten sinnvolle Definitionen vorzunehmen. Dabei konnten Invariabilität und zyklische Stabilität der Avizönosen direkt festgelegt werden, während bei der Elastizität angenommen werden mußte, daß $\Delta N / \Delta T_R$ (Tab. 9) der Biomassedichte N_G bzw. N_N proportional ist. Bei der Resistenz wurde vom Postulat der Stabilitäts-Komplexitäts-Hypothese ausgegangen, daß hohe Artenzahl oder Diversität ein Indikator für geringe Umweltvariabilität ist (z. B. PIELOU 1975, aber vgl. CONNELL 1978). Es wird also nur N_A statt ΔN gemessen, ohne ΔS zu kennen.

In dieser Arbeit wurde davon ausgegangen, daß verschiedene Stauseevariablen S für eine unterschiedlich stabile Nahrungsversorgung der Wasservögel N sorgen, was von den Vögeln als Konsumenten angezeigt wird. Dann läßt sich durch Wasservogelzählungen die Reaktion ΔN der Wasservögel auf Umweltschwankungen innerhalb eines bestimmten Zeitintervalls ΔT oder ΔT_i messen. Diese Reaktion ist bei einem „natürlichen“, nicht experimentell veränderten Störregime der Stauseen verwirklicht, das durch bestimmte Stauseeparameter S_i mit einer Variabilität ΔS_i geprägt wird. Anhand der Variabilität der Wasservögel kann also das Störregime der Stauseen aufgedeckt werden.

Das Ziel der Arbeit war es daher, anhand der zeitlichen und örtlichen Wasservogelvariabilität Stabilitätsaussagen für Stauseen zu treffen und die dafür verantwortlichen Stauseeparameter herauszuarbeiten.

Leider war es nur im Fall der Wasserführung möglich, neben dem Mittelwert der Abflußmenge pro Stausee ($S = MQ$) auch die ökologisch relevante Schwankung dieser Stauseevariablen ($\Delta S = HNQ$) zu ermitteln. Für alle anderen Stauseeparameter waren die Daten hierfür nicht genau oder differenziert genug, da häufig lediglich die Größenordnung der S_i -Werte abgeschätzt werden konnte.

Fehlende Berücksichtigung von ΔS könnte dazu führen, daß auf zwei Stauseen mit gleicher Ausprägung einer Variablen S wegen unterschiedlichem ΔS unterschiedliche Wasservogelvariabilität auftritt, was die Korrelation zwischen Stabilitätsindex und Stauseevariablen und damit die Indikatorwirkung der Wasservögel vermindern würde. Zumindest bei der Wasserführung hat sich aber gezeigt, daß Mittelwert und Schwankungsbereich relativ eng negativ korreliert sind (siehe Anhang 2), so daß hier ΔS teilweise durch S ersetzt werden konnte. Selbst wenn ΔS für alle Stauseevaria-

blen meßbar gewesen wäre, hätte dies keine wesentlichen Verbesserungen gebracht, da ΔS allein noch nichts über die ökologische Wirksamkeit einer Störung aussagt (vgl. WHITTAKER & GOODMAN 1979). Numerische gleichstarke Störungen ΔS können bei unterschiedlichem Mittelwert S verschieden große Veränderungen ΔN des Systems bewirken. So dürften z. B. Hochwässer bei hoher Wasserführung am Unterlauf trotz verglichen mit dem Oberlauf geringeren Pegelschwankungen wegen der am Unterlauf großflächigeren Überschwemmungen dort die Wasservogelgemeinschaften stärker beeinflussen.

Außerdem verschleiern Parameterschwankungen den Zusammenhang zwischen ΔN und S stärker als Parametermittelwerte, wenn es bei der kausalen Wirkung von S auf N zu Zeitverzögerungen kommt (z. B. WIENS 1974) oder wenn die limitierenden Faktoren wechseln. So limitieren z. B. niedrige Wasserstände die Krickente in der Camargue im Herbst, niedrige Temperaturen im Frühjahr (TAMISIER 1974).

7.3 Störgrößen für die Beziehung zwischen der Stabilität der Wasservogelgemeinschaften und dem Komplex der Stauseevariablen

Die teilweise recht hohe Restvarianz der multiplen Regression der Stauseevariablen auf verschiedene Stabilitätsindices kann neben den in 7.2 dargelegten Schwierigkeiten auch auf weitere Ursachen zurückzuführen sein.

– Zählfehler

Ungenauigkeiten bei der Wasservogelzählung, die auf Seen meist um die 20% betragen, sind sicher am wenigsten für fehlende Korrelation verantwortlich zu machen, da der Zählfehler auf Stauseen in der Regel deutlich geringer ist und auf wenig strukturierten Laufstauseen besonders bei Freiwasserarten wie dem Haubentaucher oder bei großen Wasservögeln (z. B. Höckerschwäne) meist unter 5% liegt (SCHUSTER 1975).

– Phänologie

Die Durchzugsmuster von Wasservögeln an südbayerischen Stauseen sind ziemlich ähnlich, so daß die Phänologie beim Vergleich der Wasservogelvariabilität zwischen Stauseen kaum störend wirkt. Der Einfluß der Witterung auf den Vogelzug scheint zwar in nördlichen Bereichen beträchtlich zu sein (z. B. BEASON 1978, BERGMANN 1978), ist aber in gemäßigten Breiten außer in Extremfällen verglichen mit der Attraktivität der einzelnen Gewässer vernachlässigbar, wie Korrelationsanalysen zeigen (BEASON 1978, NIEMEYER 1977). Vor allem im eigentlichen Winter sind mit Ausnahme von lokalen Frosteinbrüchen kaum Witterungseffekte auf das Zuggeschehen erkennbar, zumindest nicht auf den Voralpenstauseen, die als Folge des Zugstaus durch die Alpen bei günstigen Überwinterungsbedingungen einen hohen Arten- und Individuenreichtum an Wasservögeln aufweisen (NIEMEYER 1977).

– Traditionen, Populationsdynamik

Bei einem Überangebot an Nahrung können sich Überwinterungstraditionen ausbilden, wie z. B. in der Camargue für die Krickente (TAMISIER 1974) oder in Spanien für die Kolbenente (SZLJ 1975). Auch der Zug kann durch Tradition auf bestimmte Zwischenstationen, bei der Kolbenente z. B. auf den Bodensee, kanalisiert sein.

Wenn sich solche Traditionen verlagern, wirkt sich dies wie allgemeine Populationsveränderungen auf die gewählten Stabilitätsindices aus. Während aber Populationsveränderungen meist auf stauseefremde Ursachen (Verhältnisse in den nord- und osteuropäischen Brutgebieten) zurückzuführen sind und so bei fehlender Ausschöpf-

fung der Nahrungskapazität von Stauseen die Beziehung Wasservögel-Stauseevariablen verschleiern können (Messung der Stauseeattraktivität anstelle der Ressourcenverteilung), dürften für den Ab- oder Aufbau von Traditionen stauseespezifische Faktoren entscheidend sein, im wesentlichen Erreichbarkeit ausreichender Nahrung sowie Schutz gegen Feinde (Jagd etc.) und Witterung (HILDEN 1965).

– Rastplatzeffekt, Sozialverhalten

Wie schon erwähnt, verschleiert die fehlende Trennung von rastenden und nahrungssuchenden Wasservogeltrupps die Indikatorwirkung der Vögel für die Stabilität von Stauseen. Dies spielt zwar kaum eine Rolle auf Seen oder an der Küste (z. B. ZWARTS 1976), wohl aber auf Stauseen, wenn Arten wie z. B. Stockente oder Bleßralle die Gewässer hauptsächlich als Rastplatz nutzen und ihre Nahrung größtenteils aus dem terrestrischen Bereich beziehen. Dieser Effekt wird noch verstärkt durch die soziale Attraktivität großer Ententrupps (WHITE & JAMES 1978), vor allem bei großer Wassertiefe.

– Nahrungsangebot und Erreichbarkeit der Nahrung

Die Variabilität von Wasservogelgemeinschaften ist eine Folge der Schwankungen der erreichbaren Nahrungsangebots, nicht des Nahrungsangebots selbst. Stauseevariablen, die nur die Erreichbarkeit beeinflussen, entkoppeln daher die Beziehung Wasservögel – Ressourcenangebot und entschärfen die Indikatorwirkung der Vögel für die Stabilität von Stauseen im Sinne von Invariabilität und zyklischer Stabilität bei den vorgeschlagenen Indices, nicht aber von Elastizität und Resistenz. Einen Fall, in dem Nahrungsangebot und Erreichbarkeit entkoppelt sind, beschreiben z. B. AUBRECHT & STEINER (1979). Wegen der begrenzten Tauchtiefen von Wasservögeln (z. B. WILLI 1970) können Herbivoren in klaren Bergseen die Makrophyten in größeren Tiefen nicht mehr nutzen. Pflanzenwachstum in diesen Tiefen ist aber nur wegen der infolge der Wasserqualität günstigeren Lichtverhältnisse möglich und für Stauseen nicht zutreffend, zumindest nicht langfristig.

7.4 Kritische Überprüfung der Komplexitäts-Stabilitäts-Hypothese

Zur Hypothese, daß hohe Komplexität von biologischen Systemen über negative Feedbackmechanismen oder Viskositätsphänomene (CROWLEY 1978) zur Stabilität von Systemen beiträgt (z. B. MACARTHUR 1955, AUSTIN & COOK 1974, SMITH 1975, LEE & INMAN 1975), erschienen schon bald nach ihrem ersten Auftreten viele Arbeiten, die beweisen, daß die Stabilität von Lebensgemeinschaften keine „mathematische Konsequenz“ (PIELOU 1979) der Komplexität ist. Eher das Gegenteil ist der Fall (WATT 1964, GARDNER & ASBY 1970, MAY 1972, 1973, GOODMAN 1975, McQUEEN 1975 u. a.). Diese Gegenbeweise wurden allerdings häufig mittels mathematischer Modelle durchgeführt, wozu PIELOU (1979) meint: „Theoretical models are a part of theoretical ecology. The danger is, that they will be transferred uncritically to applied ecology.“ Zumindest im angewandten Naturschutz ist dies allerdings mit der Komplexitäts-Stabilitäts-Hypothese geschehen. Bei der weiteren Überprüfung der Hypothese wurde zunehmend berücksichtigt, daß natürliche Ökosysteme keine kybernetischen Systeme sind (ENGELBERG & BOJARSKY 1979), Koevolution in Anpassung an vorherrschende oder einmalige Umweltverhältnisse erfolgt (SUTHERLAND 1974, CASE & CASTEN 1979) und stochastische Phänomene in natürlichen Systemen eine relativ geringe Rolle spielen (TAYLOR et al. 1978). Außerdem wurde klargestellt, daß bei Stabilitätsbetrachtungen zwischen verschiedenen Arten der Stabilität unterschieden werden muß (z. B. McNAUGHTON 1977) und es auf das Ver-

hältnis der experimentellen oder unvorhersehbaren Störung zum vorherrschenden Störregime ankommt (MAY 1973, CROWLEY 1978, PIELOU 1979, ROBINSON & VALENTINE 1979, VINCENT & ANDERSON 1979). Auch in Konkurrenz-, Räuber-Beute- oder Wirt-Parasiten-Modellen (z. B. MURDOCH & OATEN 1975, TANNER 1975, USHER & WILLIAMSON 1974), die oft unter artenarmen und künstlichen Bedingungen getestet werden durch Veränderung von populationsspezifischen Wachstumsraten, Grenzkapazitäten und Reaktionszeiten, wurden zunehmend funktionelle Anpassung oder Coevolution berücksichtigt (z. B. BEDDINGTON & HAMMOND 1977, PIMENTEL et al. 1978, SIH 1979). Inzwischen deuten verschiedene Untersuchungen an, daß die Stabilität natürlicher Ökosysteme zunächst mit steigender Komplexität zunimmt, nach Erreichen eines Optimums aber stark fällt, wobei Häufigkeit und Stärke der Störungen und die Stärke der Wechselwirkungen innerhalb des Systems zu berücksichtigen sind (DE ANGELIS 1975, HUSTON 1978, HASTINGS 1978, CONNELL 1978).

Sowohl in mathematischen Modellen als auch natürlichen Systemen wurde klargestellt, daß intraspezifische Regelung in artenreichen Systemen positive, interspezifische Regelung dagegen negative Auswirkungen auf die Stabilität hat (z. B. GOH 1977, VINCENT & ANDERSON 1979, POST & TRAVIS 1979, HARRISON 1979, LAWLOR 1978), wobei es auch auf die Art der Wechselbeziehungen ankommt (z. B. LUBCHENCO 1978: Räuber kann konkurrenzstarke oder -schwache Beute bevorzugen). So verringern z. B. negative Rückkopplungen bei definiertem Nahrungsangebot die biotische Kapazität eines Systems für Populationen, d. h., die Extinktionsgefahr steigt, wenn das Störregime nicht zu geringeren Umweltschwankungen nachevoluiert. Deshalb zerfallen artenreiche, komplex wirkende Systeme in einzelne kleine, nur locker untereinander verbundene Gilden und Subsysteme (FENCHEL & CHRISTIANSON 1968, McNAUGHTON 1978, REJMAEK & STARY 1979).

Schon JACOBS (1975) weist darauf hin, daß die Wechselwirkung zwischen Subsystemen jeden stabilisierenden Effekt innerhalb der Systeme wegschwemmen kann, allerdings bei entsprechender Steuerung durch den Menschen auch stabilisierend wirkt.

Die Biomasse zumindest der untersten trophischen Ebene der Autotrophen scheint allerdings mit zunehmender Komplexität stabiler zu werden (McNAUGHTON 1977). Dies dürfte aber nicht die Folge stabilisierender Wechselwirkungen zwischen den Pflanzen sein, sondern auf die höhere Wahrscheinlichkeit zurückgehen, daß sich bei größerer Komplexität eines Systems Umweltveränderungen meist sowohl positiv als auch negativ auswirken. Von der gleichen Störung werden einige Arten oder Stadien gefördert, andere gehemmt, so daß Biomasse und Struktur des ganzen Systems weniger stark schwanken als in artenarmen Systemen.

Je stärker die Wechselwirkungen innerhalb eines Systems sind, umso leichter wirken sich große Störungen destabilisierend aus. Aufgrund der starken Konkurrenz von Mensch, Raubfischen und Seevögeln um den Fischreichtum im Umkreis von Seevogelkolonien würde sich z. B. eine Erhöhung der Fangquoten durch den Menschen sofort in einem Rückgang der Seevögel niederschlagen (FURNESS 1978), unabhängig von der Komplexität der Seevogelgemeinschaft.

Berücksichtigt man außerdem, daß man bei Nichtbeachtung des für die Komplexität eines Systems verantwortlichen milden Störregimes in Zufallsmodellen schon wegen der höheren Angriffsmöglichkeiten einer Störung in hochdiversen Systemen leichter destabilisierende Störarten findet, so erklärt sich auch die Tatsache, warum der Widerspruch gegen die Hypothese, Komplexität wirke stabilisierend, vor allem aus den

Reihen der Modellbauer kam. Die Stabilität komplexer Systeme ist zum großen Teil eine Scheinstabilität, die durch die gemeinsame Betrachtung der Auswirkung einer Störung auf viele, nahezu voneinander unabhängiger Systeme zustandekommt. Würde man die Reaktion eines komplexen und eines einfachen Systems auf einen definierten Satz verschiedener Störarten vergleichen, so würden beim einfachen System wenige Störarten zu großen Veränderungen, beim komplexen viele Störarten zu großen Veränderungen in Teilsystemen und geringen Veränderungen im Gesamtsystem führen.

Wenn komplexe Systeme trotzdem stabiler zu sein scheinen als einfache, dann nur, weil eventuell Zahl und Stärke der interspezifischen Wechselwirkungen überproportional mit zunehmender Systemkomplexität zurückgehen. Durch Coevolution entstehen so vermutlich diejenigen Subsystemgrößen, bei denen unter den von der Umwelt vorgegebenen Bedingungen die optimale Komplexität (vgl. DE ANGELIS 1975, HUSTON 1978) erreicht wird.

Die lockere Verbindung zwischen den Subsystemen hat allerdings zur Folge, daß die gleiche Störung in verschiedenen Subsystemen ganz unterschiedliche Schwankungen des gesamten Systems auslöst (HARWELL 1977).

Klar differenziert werden muß auch zwischen trophischen und räumlichen Subsystemen. Die hohe Komplexität einiger Systeme wie tropischer Regenwälder oder Korallenriffe ist im wesentlichen eine Folge lokaler Instabilität bei großflächig betrachtet hoher Umweltstabilität (CANTLON 1969, TALBOT & RUSSELL 1978, CONNELL 1978). Umweltstabilität als Voraussetzung für die Stabilität von Lebensgemeinschaften, die dann über evolutive Nischenverengung der Einzelarten zu erhöhter Komplexität führt (SLOBODKIN & SANDERS 1969, MACARTHUR 1975, PIELOU 1975), kann also auch auftreten, wenn es lokal zu stark schwankenden Umwelteinflüssen kommt. Solche Systeme zeichnen sich dann allerdings durch einen starken lokalen Artenturnover infolge des potentiellen Artenreichtums bei hohen Immigrationsraten aus.

Auf südbayerischen Stauseen kommt es kaum zum Auswechseln von Arten, so daß eine hohe Komplexität der Wasservogelgemeinschaft eher auf Strukturdiversität infolge auch lokal stabilerer Umweltbedingungen hinweist als auf lokal besonders instabile Verhältnisse. Unter sehr harten Umweltbedingungen verringert lokale Instabilität wegen der geringen Immigrationsraten auch bei großflächig stabiler Umwelt die Komplexität durch lokale Extinktion (JÄRVINEN 1979).

7.5 Denkbare Strategie von Naturschutzinteressen bezüglich der Komplexitäts-Stabilitäts-Hypothese

Im angewandten Naturschutz wird häufig postuliert, daß Stabilität ökologisch wertvoll sei. Diese Hypothese, die dem menschlichen Bestreben entgegenkommt, unvorhersagbare Ereignisse aus Zukunftsangst, Bequemlichkeit oder technisch-bürokratischer Unbeweglichkeit zu verhindern, gilt nicht universal. Denn die höchste ökologische Stabilität hat thermodynamisch ein totes System (ULANOWICZ 1979), und die sich nach Rodung des Regenwaldes im zentralen Amazonasbecken einstellenden Steppen sind ganz offensichtlich stabiler als der Regenwald selbst, weil sie sich nur schwer in Regenwald zurückverwandeln lassen.

Weiterhin muß klargestellt werden, bei welchem Ökosystem welche Art der Stabilität als wertvoll angesehen wird, da die Mechanismen zur Erhaltung der Stabilität bei verschiedenen Stabilitätsarten gegenläufig sein können. Außerdem darf Systemstabi-

lität nicht losgelöst vom Prozeß evolutiver Anpassung an die vorhandene Umweltvariabilität gesehen werden.

Selbst wenn die Komplexitäts-Stabilitäts-Theorie in ihrer absoluten Form richtig wäre, würde dies nicht automatisch den ökologischen Wert komplexer Systeme begründen. Es besteht sogar die Gefahr, daß Wirtschaftsinteressen dazu führen könnten, Systeme, die infolge hoher Umweltstabilität zu großer Komplexität evoluiert und daher gegen unnatürliche Störungen sehr empfindlich sind, stark zu belasten, mit der Begründung, diese Systeme seien wegen ihrer Komplexität sehr stabil (BOESCH 1974).

Eine Begründung für die Notwendigkeit, vor allem komplexe ökologische Systeme zu sichern, gibt REMMERT (1978). Jede Tier- oder Pflanzenart stellt bestimmte Ansprüche an ihre Umwelt, ist also ein Indikator für eine bestimmte Umweltqualität. Wenn Arten durch Aussterben verlorengehen, so kommt dies einem Qualitätsverlust an Umwelt gleich. Die Umweltqualität der von seltenen Arten bewohnten Habitate ist besonders groß, da deren Verschwinden einen nicht korrigierbaren Umweltverlust bedeuten würde, während der lokale Verlust von häufigen Umweltqualitäten zumindest theoretisch wieder ausgleichbar ist. Erfahrungsgemäß zeichnen sich aber komplexe, artenreiche Systeme durch eine hohe Zahl seltener Arten, Kleinstrukturen, Biotope etc. aus, so daß mit dem Schutz solcher Systeme die effektivste Sicherung von Umweltqualität möglich ist.

Wenn komplexe Systeme im Sinne von Pufferung oder Viskosität stabiler sein können als einfache, dann nicht wegen zahlreicher negativer Rückkoppelungsmechanismen, sondern wegen deren Abbau. Solche Systeme entwickeln sich jedoch meist nur bei relativ konstanter Energiezufuhr unter wenig variablen Umweltbedingungen (ODUM 1975). Der Schutz solcher Systeme als Selbstzweck ist daher sinnlos, wenn man nicht gleichzeitig dafür sorgt, daß sich weder Umweltbedingungen noch Energiezufuhr ändern können (Problem der Unterschutzstellung kleinerer Flächen mit Wechselwirkungen zum ungeschützten Umland).

Neben der viel zu wenig betonten ethischen Verpflichtung, auch nicht direkt ökonomischen Interessen des Menschen entgegenkommende Biotope, Tier- und Pflanzenarten zu bewahren, stellen daher die Kriterien Seltenheit und Artenvielfalt auch ohne Koppelung mit der Stabilität wertvolle Instrumente der ökologischen Wertanalyse.

8. Zusammenfassung

Veränderungen in den Wasservogelgemeinschaften von 35 südbayerischen Stauseen in einem 8-Jahreszeitraum als Reaktion auf unbekannte Schwankungen ihrer Nahrungsgrundlagen wurden mit dem Zustand derjenigen Stauseevariablen wie Wasserführung, Strukturierung, Vereisung etc. verglichen, die diese Ressourcenschwankungen auslösen. Die Wasservögel wurden dabei sowohl als Indikatoren verwendet, um diejenigen Stauseevariablen zu erarbeiten, die die ökologische Stabilität von Stauseen bestimmen, als auch über den Beweidungsdruck als aktive Stabilisatoren.

Aus dem Wasservogelmaterial wurden nach verschiedenen Stabilitätskriterien (siehe 5.) 20 verschiedene Indices abgeleitet, die durch schrittweise multiple Regression auf ihre Beziehungen zu 20 verschiedenen Stauseevariablen (Auswahlkriterien siehe 4.) geprüft wurden.

Hohe multiple Korrelationskoeffizienten zwischen Stabilitätsindices und verschiedenen Gruppierungen von Stauseevariablen wurden nur für Artenzahl, Diversität, Biomassedichte der

Reihen der Modellbauer kam. Die Stabilität komplexer Systeme ist zum großen Teil eine Scheinstabilität, die durch die gemeinsame Betrachtung der Auswirkung einer Störung auf viele, nahezu voneinander unabhängiger Systeme zustandekommt. Würde man die Reaktion eines komplexen und eines einfachen Systems auf einen definierten Satz verschiedener Störarten vergleichen, so würden beim einfachen System wenige Störarten zu großen Veränderungen, beim komplexen viele Störarten zu großen Veränderungen in Teilsystemen und geringen Veränderungen im Gesamtsystem führen.

Wenn komplexe Systeme trotzdem stabiler zu sein scheinen als einfache, dann nur, weil eventuell Zahl und Stärke der interspezifischen Wechselwirkungen überproportional mit zunehmender Systemkomplexität zurückgehen. Durch Coevolution entstehen so vermutlich diejenigen Subsystemgrößen, bei denen unter den von der Umwelt vorgegebenen Bedingungen die optimale Komplexität (vgl. DE ANGELIS 1975, HUSTON 1978) erreicht wird.

Die lockere Verbindung zwischen den Subsystemen hat allerdings zur Folge, daß die gleiche Störung in verschiedenen Subsystemen ganz unterschiedliche Schwankungen des gesamten Systems auslöst (HARWELL 1977).

Klar differenziert werden muß auch zwischen trophischen und räumlichen Subsystemen. Die hohe Komplexität einiger Systeme wie tropischer Regenwälder oder Korallenriffe ist im wesentlichen eine Folge lokaler Instabilität bei großflächig betrachtet hoher Umweltstabilität (CANTLON 1969, TALBOT & RUSSELL 1978, CONNELL 1978). Umweltstabilität als Voraussetzung für die Stabilität von Lebensgemeinschaften, die dann über evolutive Nischenverengung der Einzelarten zu erhöhter Komplexität führt (SLOBODKIN & SANDERS 1969, MACARTHUR 1975, PIELOU 1975), kann also auch auftreten, wenn es lokal zu stark schwankenden Umwelteinflüssen kommt. Solche Systeme zeichnen sich dann allerdings durch einen starken lokalen Artenturnover infolge des potentiellen Artenreichtums bei hohen Immigrationsraten aus.

Auf südbayerischen Stauseen kommt es kaum zum Auswechseln von Arten, so daß eine hohe Komplexität der Wasservogelgemeinschaft eher auf Strukturdiversität infolge auch lokal stabilerer Umweltbedingungen hinweist als auf lokal besonders instabile Verhältnisse. Unter sehr harten Umweltbedingungen verringert lokale Instabilität wegen der geringen Immigrationsraten auch bei großflächig stabiler Umwelt die Komplexität durch lokale Extinktion (JÄRVINEN 1979).

7.5 Denkbare Strategie von Naturschutzinteressen bezüglich der Komplexitäts-Stabilitäts-Hypothese

Im angewandten Naturschutz wird häufig postuliert, daß Stabilität ökologisch wertvoll sei. Diese Hypothese, die dem menschlichen Bestreben entgegenkommt, unvorhersagbare Ereignisse aus Zukunftsangst, Bequemlichkeit oder technisch-bürokratischer Unbeweglichkeit zu verhindern, gilt nicht universal. Denn die höchste ökologische Stabilität hat thermodynamisch ein totes System (ULANOWICZ 1979), und die sich nach Rodung des Regenwaldes im zentralen Amazonasbecken einstellenden Steppen sind ganz offensichtlich stabiler als der Regenwald selbst, weil sie sich nur schwer in Regenwald zurückverwandeln lassen.

Weiterhin muß klargestellt werden, bei welchem Ökosystem welche Art der Stabilität als wertvoll angesehen wird, da die Mechanismen zur Erhaltung der Stabilität bei verschiedenen Stabilitätsarten gegenläufig sein können. Außerdem darf Systemstabi-

lität nicht losgelöst vom Prozeß evolutiver Anpassung an die vorhandene Umweltvariabilität gesehen werden.

Selbst wenn die Komplexitäts-Stabilitäts-Theorie in ihrer absoluten Form richtig wäre, würde dies nicht automatisch den ökologischen Wert komplexer Systeme begründen. Es besteht sogar die Gefahr, daß Wirtschaftsinteressen dazu führen könnten, Systeme, die infolge hoher Umweltstabilität zu großer Komplexität evoluiert und daher gegen unnatürliche Störungen sehr empfindlich sind, stark zu belasten, mit der Begründung, diese Systeme seien wegen ihrer Komplexität sehr stabil (BOESCH 1974).

Eine Begründung für die Notwendigkeit, vor allem komplexe ökologische Systeme zu sichern, gibt REMMERT (1978). Jede Tier- oder Pflanzenart stellt bestimmte Ansprüche an ihre Umwelt, ist also ein Indikator für eine bestimmte Umweltqualität. Wenn Arten durch Aussterben verlorengehen, so kommt dies einem Qualitätsverlust an Umwelt gleich. Die Umweltqualität der von seltenen Arten bewohnten Habitate ist besonders groß, da deren Verschwinden einen nicht korrigierbaren Umweltverlust bedeuten würde, während der lokale Verlust von häufigen Umweltqualitäten zumindest theoretisch wieder ausgleichbar ist. Erfahrungsgemäß zeichnen sich aber komplexe, artenreiche Systeme durch eine hohe Zahl seltener Arten, Kleinstrukturen, Biotope etc. aus, so daß mit dem Schutz solcher Systeme die effektivste Sicherung von Umweltqualität möglich ist.

Wenn komplexe Systeme im Sinne von Pufferung oder Viskosität stabiler sein können als einfache, dann nicht wegen zahlreicher negativer Rückkoppelungsmechanismen, sondern wegen deren Abbau. Solche Systeme entwickeln sich jedoch meist nur bei relativ konstanter Energiezufuhr unter wenig variablen Umweltbedingungen (ODUM 1975). Der Schutz solcher Systeme als Selbstzweck ist daher sinnlos, wenn man nicht gleichzeitig dafür sorgt, daß sich weder Umweltbedingungen noch Energiezufuhr ändern können (Problem der Unterschutzstellung kleinerer Flächen mit Wechselwirkungen zum ungeschützten Umland).

Neben der viel zu wenig betonten ethischen Verpflichtung, auch nicht direkt ökonomischen Interessen des Menschen entgegenkommende Biotope, Tier- und Pflanzenarten zu bewahren, stellen daher die Kriterien Seltenheit und Artenvielfalt auch ohne Koppelung mit der Stabilität wertvolle Instrumente der ökologischen Wertanalyse.

8. Zusammenfassung

Veränderungen in den Wasservogelgemeinschaften von 35 südbayerischen Stauseen in einem 8-Jahreszeitraum als Reaktion auf unbekannte Schwankungen ihrer Nahrungsgrundlagen wurden mit dem Zustand derjenigen Stauseevariablen wie Wasserführung, Strukturierung, Vereisung etc. verglichen, die diese Ressourcenschwankungen auslösen. Die Wasservögel wurden dabei sowohl als Indikatoren verwendet, um diejenigen Stauseevariablen zu erarbeiten, die die ökologische Stabilität von Stauseen bestimmen, als auch über den Beweidungsdruck als aktive Stabilisatoren.

Aus dem Wasservogelmaterial wurden nach verschiedenen Stabilitätskriterien (siehe 5.) 20 verschiedene Indices abgeleitet, die durch schrittweise multiple Regression auf ihre Beziehungen zu 20 verschiedenen Stauseevariablen (Auswahlkriterien siehe 4.) geprüft wurden.

Hohe multiple Korrelationskoeffizienten zwischen Stabilitätsindices und verschiedenen Gruppierungen von Stauseevariablen wurden nur für Artenzahl, Diversität, Biomassedichte der

Herbivoren, Fischfresser, Haubentaucher und für die Varianz der mittleren Gesamtdichte pro Jahr erzielt (Tab. 8).

Nicht erklärbare Restvarianzen der multiplen Regression dürften auf folgenden Mängeln beruhen: fehlende Aussagen zur ökologischen Auswirkung der Variabilität verschiedener Stauseeparameter, Populationschwankungen der Wasservögel durch unterschiedlichen Bruterfolg in Nord- und Osteuropa, fehlende Trennung zwischen vorwiegend zur Nahrungssuche bzw. zur Rast genutzter Flächen und fehlende Ausschöpfung der Stauseekapazitäten durch die Wasservögel mangels Masse, vor allem in traditionellen Überwinterungsgebieten.

Die mögliche Definition von 15 verschiedenen Varianten der Stabilität, ihre Bedeutung für die Komplexitäts-Stabilitäts-Hypothese und die mögliche Anwendung dieser Hypothese in praktischen Naturschutzfragen werden diskutiert.

Summary

Waterfowl as Indicators for the Ecological Stability of River Reservoirs in Southern Bavaria.

Temporal changes in the waterfowl-community of 35 river reservoirs in Southern Bavaria caused by unknown alterations of their resources were studied for 8 years and compared with some reservoir-variables such as water discharge, structure of the impoundment, iceing etc., influencing the availability of resources to the birds. Waterfowl may act as an indicator for those variables determining the ecological stability of river reservoirs, and may have an active stabilizing effect by grazing down the annual surplus production of the impoundments.

In order to characterize ecological stability in different ways, 20 parameters were established from the waterfowl counts. These parameters were tested for correlations to 20 different reservoir-variables by stepwise multiple regression analysis.

Within 8 years, high multiple correlation-coefficients between stability-parameters and groups of reservoir-variables were found only for the number of species, the species-diversity, the density of herbivores, piscivores and Great Crested Grebes and the variance of the average waterfowl-density during the periods from September to April (tab. 8).

Residual variances of waterfowl data in multiple regression were supposed to be due to failing knowledge of the ecological effects of changing reservoir-variables, to population dynamics of the waterfowl-species following alterations in weather conditions in the northern and eastern breeding grounds, to difficulties in distinguishing between feeding and roosting grounds and to the fact, that there is sometimes a considerable lack of waterfowl populations in order to make full use of the existing resource capacities.

A possible definition of 15 different variants of stability, their importance for the complexity-stability-hypothesis and the possible role of this hypothesis in practical conservation management is discussed.

Danksagung

Die vorliegende Dissertation wurde im Fach Zoologie an der Ludwig-Maximilians-Universität München angefertigt. Ich danke Herrn Professor Dr. W. ENGELHARDT, Generaldirektor der Staatlichen Naturwissenschaftlichen Sammlungen Bayerns und Herrn Priv. Doz. Dr. habil E. J. FITTKAU, Direktor der Zoologischen Staatssammlung München, für die Themenstellung, Förderung und Prüfung der Arbeit. Herrn Professor Dr. J. JACOBS danke ich für seine Unterstützung und das Mitvertreten der Arbeit vor der Fakultät als Gutachter.

Herrn Dr. J. REICHHOLF, Zoologische Staatssammlung München, bin ich für die engere Betreuung der Arbeit und viele wertvolle Anregungen und Hinweise zu Dank verpflichtet.

Dem INSTITUT FÜR VOGELKUNDE der Bayerischen Landesanstalt für Bodenkultur und Pflanzenbau danke ich für die Überlassung umfangreichen Materials an Wasservogelzählungen. Daten zu den verschiedenen Stauhaltungen wurden mit großzügigerweise vom BAYERISCHEN LANDESAMT FÜR WASSERWIRTSCHAFT, von der BAYERISCHEN WASSERWERKE AG, der BAYERNWERK AG, der ENERGIEVERSORGUNG SCHWABEN AG, der INNWERKE AG, der LECH-ELEKTRIZITÄTSWERKE AG, der OBERSTEN BAUBEHÖRDE, der ÖSTERREICHISCH-BAYERISCHEN KRAFTWERKSGESELLSCHAFT, der RHEIN-MAIN-DONAU AG, den STADTWERKEN MÜNCHEN und den WASSERWIRTSCHAFTSÄMTERN KRUMBACH und WEILHEIM überlassen. Allen diesen Behörden und Unternehmen sei dafür herzlich gedankt.

Dem LEIBNITZ-RECHENZENTRUM in München danke ich für die Erlaubnis, ihre Rechenanlagen benutzen zu dürfen

Für Beratungen und Auskünfte bedanke ich mich bei den Herren K. ALTRICHTER, Dr. E. BEZZEL, K. H. COMANNS, G. ERLINGER, F. HEISER, Dr. J. HÖLZINGER, G. HOHLT, F. LECHNER, E. v. KROSIGK, H. SCHWABL, K. STIEL, K. TRELLINGER, Dr. M. WISEMAN, Dr. J. ZANDER und H. ZINTL. Herrn F. LECHNER danke ich außerdem für das Anfertigen einiger Abbildungen.

Literatur

- ANDERSON, M. G. & J. B. LOW (1976): Use of Sago pondweed by waterfowl on the delta marsh, Manitoba. *J. Wildl. Mgmt.* 40: 233–242
- AUBRECHT, G. & G. M. STEINER (1979): Wasservögel und Makrophyten am Attersee. *Jhrber. 1978 Lab. Weyregg* 3: 253–261
- AUSTIN, M. P. & B. G. COOK (1974): Ecosystem stability: a result from an abstract simulation. *J. Theor. Biol.* 45: 435–458
- BATTEN, L. A. (1977): Sailing on reservoirs and its effects on water birds. *Biol. Conserv.* 11: 49–58
- BEASON, R. C. (1978): The influences of weather and topography on water bird migration in the southwestern United States. *Oecologia* 32: 153–169
- BEDDINGTON, J. R. & P. S. HAMMOND (1977): On the dynamics of host-parasite-hyperparasite interactions. *J. Anim. Ecol.* 46: 811–821
- BEDDINGTON, J. R., C. A. FREE & J. H. LAWTON (1976): Concepts of stability and resilience in predator-prey models. *J. Anim. Ecol.* 45: 791–816
- BERGMANN, G. (1978): Effects of wind conditions on the autumn migration of waterfowl between the White Sea area and the Baltic region. *Oikos* 30: 393–397
- BEZZEL, E. (1970): Durchzug und Überwinterung des Bleßhuhns in Bayern. *Anz. orn. Ges. Bayern* 9: 202–207
- — (1972): Ergebnisse der Schwimmvogelzählungen in Bayern von 1966/67 bis 1971/72. *Anz. orn. Ges. Bayern* 11: 221–247
- — (1975): Wasservogelzählungen als Möglichkeit zur Ermittlung von Besiedlungstempo, Grenzkapazität und Belastbarkeit von Binnengewässern. *Vogelwelt* 96: 81–101
- — & J. REICHHOLF (1974): Die Diversität als Kriterium zur Bewertung der Reichhaltigkeit von Wasservogel-Lebensräumen. *Journ. Orn.* 115: 50–61
- BLOOM, A. L. (1976): Die Oberfläche der Erde. Enke, Stuttgart
- BÖCK, F. (1975): Die Bedeutung der Donau als Rastplatz überwinternder Entenvögel (Anatidae). *Verh. Ges. Ökol., Wien*
- BÖCK, F. & W. SCHERZINGER (1975): Ergebnisse der Wasservogelzählungen in Niederösterreich und Wien aus den Jahren 1964/65 bis 1971/72. *Egretta* 18: 34–53
- BOESCH, D. F. (1974): Diversity, stability and response to human disturbance in estuarine ecosystems. *Proc. 1. Int. Congr. of Ecology*, The Hague. W. H. van Dobben & R. M. Lowe-Connell ed. Junk, The Hague.
- BOTKIN, D. B. & M. J. SOBEL (1975): Stability in time-varying ecosystems. *Am. Nat.* 109: 625–646

- BRAITHWAITE, L. W. & D. A. STEWART (1975): Dynamics of water bird populations on the Alice Springs Sewage Farm, N. T. Austr. Wildl. Res. 2: 85–90
- BREHM, J. & M. P. D. MEJERING (1979): Wasservögel als Glieder limnischer Ökosysteme. Arch. Hydrobiol. 85: 426–436
- CAMPBELL, L. H. (1978): Pattern of distribution and behaviour or flocks of seaducks wintering at Leith and Musselburgh, Scotland. Biol. Conserv. 14: 111–124
- CANTLON, J. E. (1969): The stability of natural populations and their sensitivity to technology. In G. M. Woodwell & H. H. Smith (ed.): Diversity and stability in ecological systems. Brookhaven Symp. 22, NTIS, US Dept. Commerce.
- CASE, T. J. & G. CASTEN (1979): Global stability and multiple domains of attraction in ecological systems. Am. Nat. 113: 705–714
- CASWELL, H. (1978): Predator-mediated coexistence: a nonequilibrium model. Am. Nat. 112: 127–154
- CHRISTIAN, R. R., K. BANCROFT & W. J. WIEBE (1978): Resistance of the microbial community within salt marsh soils to selected perturbations. Ecology 59: 1200–1210
- COLWELL, R. K. (1974): Predictability, constancy, and contingency of periodic phenomena. Ecology 55: 1148–1153
- CONNELL, J. H. (1978): Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science 199: 1302–1310
- CORNELIUS, S. E. (1977): Food and resource utilisation by wintering redheads on Lower Laguna Madre. J. Wildl. Mgmt. 41: 374–385
- CROWLEY, P. H. (1978): Effective size and the persistence of ecosystems. Oecologia 35: 185–195
- DE ANGELIS, D. L. (1975): Stability and connectance in food web models. Ecology 56: 238–243
- DEUTSCHER NORMENAUSSCHUSS: DIN 4049 Teil 22: Hydrologie. Entwurf März 1977. Beuth-Verlag, Berlin
- ELLENBERG, H. (1978): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 2. Auflage. Ulmer, Stuttgart
- ELTON, C. S. (1958): The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, London
- ENGELBERT, J. & L. L. BOYARSKY (1979): The noncybernetic nature of ecosystems. Am. Nat. 114: 317–324
- FENCHEL, T. & F. B. CHRISTIANSON (1976): Theories of biological communities. Springer, New York
- FITTKAU, E. J. (1970): Role of caimans in the nutrient regime of monthlakes of Amazon effluents (An hypothesis). Biotropica 2: 138–142
- FURNESS, R. W. (1978): Energy requirements of seabird communities: a bioenergetics model. J. Anim. Ecol. 47: 39–53
- GARDNER, M. R. & R. ASBY (1970): Connectance of large dynamical (cybernetic) systems: critical values of stability. Nature 228: 784
- GEROUDET, P. (1978): L'évolution du peuplement hivernal des oiseaux d'eau dans le canton de Genève (Leman et Rhone) de 1951 à 1977. Nos Oiseaux 34: 207–221
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. & K. BAUER (1966–69): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 1–3. Akademie-Verlag, Frankfurt
- GOH, B. S. (1976): Nonvulnerability of ecosystems in unpredictable environments. Theor. Pop. Biol. 10: 83–95
- — (1977): Global stability in many ecosystems. Am. Nat. 111: 135–143
- GOODMAN, D. (1975): The theory of diversity-stability relationships in ecology. Quart. Rev. Biol. 50: 237–266
- GREEN, R. H. & G. L. VASCOTTO (1978): A method for the analysis of environmental factors controlling pattern of species composition in aquatic communities. Water Research 12: 583–590
- HARRISON, G. W. (1979): Stability under environmental stress: resistance, resilience, persistence and variability. Am. Nat. 113: 659–670
- HARWELL, M. A., W. P. CROPPER & H. L. RAGSDALE (1977): Nutrient recycling and stability: A reevaluation. Ecology 58: 660–666

- HASTINGS, A. (1978): Spatial heterogeneity and the stability of predator-prey systems: Predator-mediated coexistence. *Theor. Pop. Biol.* 14: 380–395
- HASTINGS, A. (1978): Global stability of two-species systems. *J. Math. Biol.* 5: 399–403
- HERRMANN, R. (1977): Einführung in die Hydrobiologie. Teubner, Stuttgart
- HILDEN, O. (1965): Habitat selection in birds – a review. *Ann. Zool. Fenn.* 2: 53–75
- HÖLZINGER, J. (1978): Die Auswirkungen von Sulfidstoff-Abwässern auf den Chemismus der Donau zwischen Ehingen und Ulm und die Massenentwicklung von *Leptomitris lacteus* und *Sphaerotilus natans*. *Arch. Hydrobiol./Suppl.* 52: 241–311
- HOLLING, C. S. (1973): Resilience and stability of ecological systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 1–23
- HURD, L. E., M. V. MELLINGER, L. L. WOLF ? S. J. McNAUGHTON (1971): Stability and diversity of three trophic levels in terrestrial successional ecosystems. *Science* 173: 1134–1136
- HUSTON, M. (1979): A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.* 81–101
- JACOBS, J. (1975): Diversity, stability and maturity in ecosystems influenced by human activities. In: W. H. van Dobben & R. M. Lowe-Connell (ed.): *Unifying concepts in ecology*. Junk, The Hague.
- JÄRVINEN, O. (1979): Geographical gradients of stability in European land bird communities. *Oecologia* 38: 51–70
- KARR, J. R. (1976): Seasonality, resource availability, and community diversity in tropical bird communities. *Am. Nat.* 110: 973–994
- KISTRIZ, R. U. (1978): Recycling of nutrients in an enclosed aquatic community of decomposing macrophytes (*Myriophyllum spicatum*). *Oikos* 30: 561–569
- KUSHLAN, J. A. (1976): Environmental stability and fish community diversity. *Ecology* 57: 821–825
- LAWLOR, L. R. (1978): A comment on randomly constructed model ecosystems. *Am. Nat.* 112: 445–447
- LEBRET, T. (1974): Milieu-Dynamik als factor van het biotop van een aantal vogelsoorten. *Limosa* 47: 100–120
- LEE, J. J. & D. L. INMAN (1975): The ecological role of consumers – An aggregated systems view. *Ecology* 56: 1455–1458
- LEWONTIN, R. C. (1969): The meaning of stability. In Gm M. Woodwell & H. H. Smith (ed.): *Diversity and stability in ecological systems*. Brookhaven Symp. 22, NTIS, US Dept. Commerce.
- LIEBMANN, H. (1969): Der Wassergüteatlas. Methodik und Anwendung. Oldenburg, München.
- LIENERT, G. A. (1973): Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik, Bd. 1. A. Hain, Meisenheim.
- LUBCHENCO, J. (1978): Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *Am. Nat.* 112: 23–39
- LUCKINBILL, L. S. & M. M. FENTON (1978): Regulation and environmental variability in experimental populations of protozoa. *Ecology* 59: 1271–1276
- MACARTHUR, J. W. (1975): Environmental fluctuations and species diversity. In M. L. Cody & J. M. Diamond (ed.): *Ecology and evolution of communities*. Harvard Univ. Press, Cambridge
- MACARTHUR, R. H. (1955): Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability. *Ecology* 36: 533–536
- MARGALEF, R. (1969): Diversity and stability: A practical proposal and a model of interdependence. In G. M. Woodwell & H. H. Smith (ed.): *Diversity and stability in ecological systems*. Brookhaven Symp. 22, NTIS, US Dept. Commerce.
- MAY, R. H. (1972): What is the chance that a large complex system will be stable? *Nature* 237: 413–414
- — (1973): *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton Univ. Press, Princeton
- — (1975): *Stability in ecosystems: some comments*. In W. H. van Dobben & R. M. Lowe-Connell (ed.): *Unifying concepts in ecology*. Junk, The Hague
- — (1976): *Theoretical ecology*. Saunders, Philadelphia

- McNAUGHTON, S. J. (1977): Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology. *Am. Nat.* 111: 515–525
- — S. J. (1978): Stability and diversity of ecological Communities. *Nature* 274: 251–253
- — S. J. (1979): Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *Am. Nat.* 113: 691–703
- McQUEEN, D. J. (1975): Multiple stability and maximum stability in a model population. *Can. J. Zool.* 53: 1844–1854
- MURDOCH, W. W. & A. OATEN (1975): Predation and population stability. *Adv. Ecol. Res.* 9: 1–132
- NIE, N. H., C. H. HULL, J. G. JENKINS, K. STEINBRENNER & D. H. BRENT (1975): SPSS. Statistical package for the social sciences. 2. ed. McGraw-Hill, New York
- NIEMEYER, H. (1975): Parameter zur Kennzeichnung von Wasservogelbeständen im Winterhalbjahr, dargestellt am Beispiel der Internationalen Entenvogelzählung von 1951–1961. *J. Orn.* 116: 154–167
- — (1977): Methodische und ökologische Ergebnisse der Internationalen Entenvogelzählung 1951–1961 in BRD und DDR. *Inst. f. Wildbiol. u. Jagdskde., Univ. Göttingen* (ed.), Göttingen
- NILSSON, L. (1972): Habitat selection, food choice, and feeding habits of diving ducks in coastal waters of South Sweden during the non-breeding season. *Orn. Scand.* 3: 55–78
- — (1974): Rastande och övervintrande sjöfågel: Ringsjön 1968–1974. *Anser* 13: 201–210
- — (1976): Seasonal fluctuations of *Antidae* in southern Sweden during the nonbreeding season. *Vår Fågelvärld* 35: 8–20
- — (1978): Breeding waterfowl in eutrophicated lakes in South Sweden. *Wildfowl* 29: 101–110
- NILSSON, S. G. & J. N. (1978): Breeding bird community densities and species richness in lakes. *Oikos* 31: 214–221
- NUMANN, W. (1961): Gewässerzustand und Bodenseefischerei. *Österr. Wasserwirtschaft* 13: 230–231
- ODUM, E. P. (1971): Fundamentals of ecology. 3. ed. Saunders, London
- — (1975): Diversity as a function of energy flow. In W. H. van Dobben & R. M. Lowe-Connell (ed.): *Unifying concepts in ecology*. Junk, The Hague
- O'NEILL, R. V. (1976): Ecosystem persistence and heterotrophic regulation. *Ecology* 57: 1244–1253
- ORIAN, G. H. (1975): Diversity, stability, and maturity in natural ecosystems. In W. H. van Dobben & R. M. Lowe-Connell (ed.): *Unifying concepts in ecology*. Junk, The Hague
- ORNITHOLOGISCHE ARBEITSGEMEINSCHAFT OSTBAYERN (1978): Lebensraum Donautal. Ergebnisse einer ornithologischen Untersuchung zwischen Straubing und Vilshofen. Oldenburg, München.
- PATTERSON, J. H. (1976): The role of environmental heterogeneity in the regulation of duck populations. *J. Wildl. Mgmt.* 40: 22–32
- PEET, R. K. (1975): Relative diversity indices. *Ecology* 56: 496–498
- PETERSON, C. H. (1975): Stability of species and of community for the benthos of two lagoons. *Ecology* 56: 958–965
- PIELOU, E. C. (1975): Ecological diversity. Wiley, New York
- — (1979): Mathematical ecology. Wiley, New York
- PIMENTEL, D., S. A. LEVIN & D. OLSON (1978): Coevolution and the stability of exploiter-victim systems. *Am. Nat.* 112: 119–125
- POST, W. M. & C. C. TRAVIS (1979): Quantitative stability in models of ecological communities. *J. Theor. Biol.* 79: 547–553
- POUNDER, B. (1976): Waterfowl at effluent discharges in scottish coastal waters. *Scot. Birds* 9: 5–36
- RABENI, C. F. & G. W. MINSHALL (1977): Factors affecting microdistribution of stream benthic insects. *Oikos* 29: 33–43

- REICHHOLF, J. (1973 a): Begründung einer ökologischen Strategie der Jagd auf Enten. Anz. orn. Ges. Bayern 12: 237–247
- — (1973 b): Wasservogelschutz auf ökologischer Grundlage. Nat. u. Landsch. 48: 274–279
- — (1973 c): Die Bestandsentwicklung des Höckerschwans und seine Einordnung in das Ökosystem der Innstauseen. Anz. orn. Ges. Bayern 12: 15–46
- — (1974): Der Einfluß des Nahrungsangebots auf das Zugmuster der Krickente. Egretta 17: 4–14
- — (1975): Biogeographie und Ökologie der Wasservögel im subtropisch-tropischen Südamerika. Anz. orn. Ges. Bayern 14: 1–69
- — (1976 a): Daten zur Nahrungskonkurrenz zwischen Höckerschwan *Cygnus olor* und Bläuhuhn *Fulica atra* außerhalb der Brutzeit. Anz. orn. Ges. Bayern 15: 93–94
- — (1976 b): Die trophische Struktur der Wasservogelgemeinschaft des Skutari-Sees und ihre jahreszeitliche Dynamik. Verh. orn. Ges. Bayern 22: 450–460
- — (1976 c): Die quantitative Bedeutung der Wasservögel für das Ökosystem eines Innstausees. Verh. Ges. Ökologie, Wien 1975: 247–254
- — (1978): Die Auswirkungen des Hochwassers 1977 auf den Herbstzug der Wasservögel am Egglfinger Innstausee. Mitt. Zool. Ges. Braunau 3: 69–79
- — (1979 a): Die Schellente *Bucephala clangula* als Wintergast in Südbayern, speziell am unteren Inn. Anz. orn. Ges. Bayern 18: 37–48
- — (1979 b): Zur Häufigkeit der Bernsteinschnecke *Succinea elegans* an den Stauseen am unteren Inn. Mitt. Zool. Ges. Braunau 3: 227–232
- — & A. VIDAL (1979): Rekordergebnis der Schwimmvogelzählung vom Januar 1979 auf der ostbayerischen Donau und Winterflucht der Wasservögel am unteren Inn. Anz. orn. Ges. Bayern 18: 177–179
- — (1980): Komponenten des Artenreichtums der ostafrikanischen Avifauna. Verh. orn. Ges. Bayern 23: x – x
- REJMAEK, M. & P. STARY (1979): Connectance in real biotic communities and critical values for stability of model ecosystems. Nature 280: 311–312
- REMMERT, H. (1978): Ökologie. Springer, Berlin
- ROBINSON, J. V. & W. B. VALENTINE (1979): The concepts of elasticity, invulnerability and invadability. J. Theor. Biol. 81: 91–104
- ROTENBERRY, J. T. (1978): Components of avian diversity along a multifactorial climatic gradient. Ecology 59: 693–699
- RUTTNER, F. (1952): Grundriß der Limnologie. Verlag W. de Gruyter, Berlin
- SAEIJNS, H. L. F. & J. M. BAPTIST (1977): Waterfowl in the changing delta of the south-west Netherlands. Limosa 50: 98–113
- SCHRÖDER, R. & H. (1978): Ein Versuch zur Quantifizierung des Trophiegrades von Seen. Arch. f. Hydrobiol. 82: 240–262
- SCHUSTER, S. (1975 a): Fehlerquellen bei Wasservogelzählungen am Beispiel baden-württembergischer Gewässer. Anz. orn. Ges. Bayern 14: 79–86
- — (1975 b): Die monatlichen Wasservogelzählungen am Bodensee 1961/62 bis 1974/75. 1. Teil: Fischfresser. Orn. Beob. 72: 145–168
- — (1976 a): Die monatlichen Wasservogelzählungen am Bodensee 1961/62 bis 1974/75. 2. Teil: Schwäne und Gründelenten. Orn. Beob. 73: 49–65
- — (1976 b): Die monatlichen Wasservogelzählungen am Bodensee 1961/62 bis 1974/75. 3. Teil: Tauchenten und Bläuhuhn. Orn. Beob. 73: 209–224
- SCHWERTFEGGER, F. (1978): Lehrbuch der Tierökologie. Parey, Hamburg
- SHIAO-YEN WU, L. (1977): The stability of ecosystems – A finite-time approach. J. Theor. Biol. 66: 345–359
- SIH, A. (1979): Stability and prey behavioural responses to predator density. Journ. Anim. Ecology 48: 79–89

- SILLEN, B. & C. SOLBRECK (1977): Effects of area and habitat diversity on bird species richness in lakes. *Orn. Scand.* 8: 185–192
- SIMBERLOFF, D. S. & E. O. WILSON (1969): Experimental zoogeography of island: the colonisation of empty islands. *Ecology* 50: 278–295
- SIMMONS, J. G. (1974): The ecology of natural resources. E. Arnold, London
- SLOBODKIN, L. B. & H. L. SANDERS (1969): On the contribution of environmental predictability to species diversity. In G. M. Woodwell & H. H. Smith (ed.): Diversity and stability in ecological systems: Brookhaven Symp. 22, NTIS, US Dept. Commerce.
- SMITH, J. M. (1974): Models in ecology. Cambr. Univ. Press. Cambridge
- SMITH, D. F. (1975): Quantitative analysis of the functional relationships existing between ecosystem components. III. Analysis of ecosystem stability. *Oecologia* 21: 17–30
- SUTHERLAND, J. P. (1974): Multiple stable points in natural communities. *Am. Nat.* 108: 859–872
- SZILJ, J. (1965): Ökologische Untersuchungen an Entenvögeln des Ermatinger Beckens (Bodensee). *Vogelwarte* 23: 24–71
- — (1975): Probleme des Anatidenzuges, dargestellt an den Verlagerungen des europäischen Kolbenentenbestandes. *Ardeola* 21: 133–171
- TALBOT, F. H. & B. C. RUSSELL (1978): Coral reef fish communities: unstable, high-diversity systems? *Ecol. Monographs* 48: 425–440
- TAMISIER, A. (1974): Etho-ecological studies of Teal wintering in the Camargue (Rhône Delta, France). *Wildfowl* 25: 123–133
- TANNER, J. T. (1975): The stability and the intrinsic growth rates of prey and predator populations. *Ecology* 56: 885–867
- TAYLOR, L. R., J. P. WOIWOD & J. N. PERRY (1978): The density-dependence of spatial behaviour and the rarity of randomness. *J. Anim. Ecol.* 47: 383–406
- TRZILOVA, B. & L. MIKLOSOVICOVA (1977): Die Verunreinigung und Selbstreinigung des Donauwassers im tschechoslowakischen Abschnitt vom mikrobiologischen Standpunkt. *Arch. f. Hydrobiol./Suppl.* 52: 106–115
- UHLMANN, D. (1975): Hydrobiologie. Fischer, Stuttgart
- ULANOWICZ, R. E. (1979): Complexity, stability and selforganization in natural communities. *Oecologia* 43: 295–298
- USHER, M. B. & M. H. WILLIAMSON (1974): Ecological stability. Chapman and Hall, London
- UTSCHICK, H. (1976): Die Wasservögel als Indikatoren für den ökologischen Zustand von Seen. *Verh. orn. Ges. Bayern* 22: 395–438
- VARESCI, E. (1979): The ecology of Lake Nakuru (Kenya). II. Biomass and spatial distribution of fish. *Oecologia* 37: 321–335
- VINCENT, T. L. & L. A. ANDERSON (1979): Return time and vulnerability for a food chain model. *Theor. Pop. Biol.* 15: 217–231
- WATT, K. E. F. (1964): Comments on fluctuations of animal populations and measures of community stability. *Can. Entomol.* 96: 1434–1442
- WEBER, E. (1974): Einführung in die Faktorenanalyse. Fischer, Stuttgart
- WEBSTER, J. R., J. B. WAIDE & B. C. PATTEN (1975): Nutrient recycling and the stability of ecosystems. In F. G. Howell, H. B. Gentry & M. H. Smith (ed.): Mineral cycling in southeastern ecosystems. ERDA Conf. 740513, Natl. Tech. Inf. Serv., US Dept. Commerce, Springfield, Virginia
- WHITE, D. M. & D. JAMES (1978): Differential use of fresh water environments by wintering waterfowl of coastal Texas. *Wilson Bull.* 90: 99–111
- WHITTAKER, R. H. (1975): The design and stability of some plant communities. In W. H. van Dobben & R. M. Lowe-Connell (ed.): Unifying concepts in ecology. Junk, The Hague
- — & D. GOOMAN (1979): Classifying species according to their demographic strategy. I. Population fluctuations and environmental heterogeneity. *Am. Nat.* 113: 185–200
- WHITTON, B. A. (1975): River ecology. Blackwell, Oxford.

- WIENS, J. A. (1974): Climatic instability and the ecological saturation of bird communities in north american grasslands. *Condor* 76: 385–400
- WILLEMS, J. L. (1970): *Stability theory of dynamical systems*. Wiley, New York
- WILLI, P. (1970): Zugverhalten, Aktivität, Nahrung und Nahrungserwerb auf dem Klingnauer Stausee häufig auftretender Anatiden, insbesondere von Krickente, Tafelente und Reiherente. *Orn. Beob.* 67: 141–217
- WILLIAMSON, M. (1972): *The analysis of biological populations*. Arnold, London
- WINKLER, M. (1975): Untersuchungen zur Statistik und Dynamik von Ökosystemen. *Mitt. Zool. Ges. Braunau* 2: 51–150
- WOLDA, H. (1978): Seasonal fluctuations in rainfall, food, and abundance of tropical insects. *J. Anim. Ecol.* 47: 369–381
- YODZIS, P. (1978): Environmental randomness and the tenacity of equilibria. *J. Theor. Biol.* 72: 185–189
- ZIEGLER, G. (1972): Das Auftreten von Tauchenten und Sägern an der Staustufe Schlüsselburg in Abhängigkeit von der Durchflußgeschwindigkeit der Weser. *Abh. Landesmus. Natkde. Münster* 34: 71–78
- ZWARTS, L. (1976): Density-related processes in feeding dispersion and feeding activity of Teal. *Ardea* 64: 192–209

Anhang 1a: Daten der 20 in Tab. 4 aufgelisteten Stauseevariablen für die 35 untersuchten Stauseen (Tab. 1)

Stausee- Nr.	MQ m ³ /sec	HNQ –	HMB m/sec	AR h/km	SW m	SG g/m ³	MB 1000m ³ / km ²	WG Klasse	LT °C	WT °C
01	679	79	6.02	1.24	0	254	124	3.0	4.28	8.4
02	640	84	2.45	0.50	0	254	15	3.4	4.33	8.4
03	640	84	2.35	0.59	0	254	28	4.4	4.14	8.4
04	657	79	3.58	1.08	0	254	42	5.0	4.14	8.4
05	333	88	4.84	2.26	0	225	34	5.8	2.42	7.7
06	327	84	1.85	0.72	0	225	–64	5.9	3.97	7.7
07	304	81	2.90	1.65	0	225	705	6.0	3.85	7.7
08	286	75	3.47	1.66	0	225	21	6.0	3.93	7.7
09	12	92	0.23	34.70	0	290	120	4.4	3.28	7.1
10	27	241	1.09	20.82	0	32	20	4.6	3.93	7.1
11	87	113	3.72	3.80	0	75	35	3.1	3.90	8.8
12	46	39	0.01	10.12	0	300	170	6.0	3.95	10.1
13	119	71	–	9.72	0.1	75	13	4.4	3.98	8.8
14	119	71	–	5.00	0.1	75	10	4.5	3.98	8.8
15	160	77	0.62	4.14	1.0	45	26	4.5	3.98	9.9
16	160	77	0.71	3.30	0.5	45	10	4.5	3.98	9.9
17	160	77	0.81	2.83	2.0	45	19	3.9	3.98	9.9
18	69	217	0.89	5.17	0.5	65	–11	1.9	3.14	9.4
19	69	217	1.50	4.08	0.7	65	– 3	4.3	3.14	9.4
20	84	118	1.32	5.94	0.5	65	17	3.6	3.07	9.4
21	84	118	1.13	1.90	1.8	65	0	3.4	3.10	9.4
22	84	118	1.53	3.31	0.1	65	– 1	3.1	2.64	9.4
23	107	132	4.65	8.18	0.1	46	37	4.3	4.35	8.5
24	112	126	2.77	6.74	1.3	46	68	4.3	4.51	8.5
25	9	133	4.69	51.44	0	–	0	3.0	3.90	–
26	9	211	2.08	30.87	1.0	–	29	3.0	4.06	–
27	9	211	2.64	32.47	1.2	–	21	3.0	3.90	–
28	60	218	1.04	10.14	2.2	73	25	3.8	3.96	8.5
29	117	147	3.70	13.81	1.0	78	48	4.0	3.85	8.5
30	117	147	3.47	9.29	0.1	78	22	3.4	3.85	8.5
31	117	147	3.76	15.85	0.1	78	21	3.0	3.83	8.5
32	127	150	3.27	10.00	0.1	78	25	3.0	3.73	8.5
33	157	122	3.40	10.46	0.1	78	13	3.0	3.81	8.5
34	157	122	1.37	6.52	1.0	78	38	3.0	3.64	8.5
35	307	116	2.54	4.13	1.5	74	29	3.0	4.51	9.5

Anhang 1a: Fortsetzung

Stausee Nr.	PEIS %	AL a	AOE a	FW ha	ULH m	ULA m	ULKM m	TYP Klasse	TZK Zone	SF Pte
01	44	39	39	403	5 900	4 500	2339	2	5.39	189
02	39	56	50	431	6 600	150	3022	3	4.22	7
03	68	58	50	610	41 500	900	6115	3	3.79	83
04	58	47	47	379	25 900	5 300	3728	3	4.35	60
05	0	62	50	44	0	0	2058	1	4.76	32
06	65	62	50	178	29 100	4 350	4790	3	4.48	42
07	30	30	30	176	8 300	3000	2285	3	4.73	61
08	43	40	40	59	1 400	500	2191	1	4.57	61
09	113	76	50	20	2 100	0	4077	2	4.41	70
10	43	43	43	51	1 650	400	3260	3	3.53	17
11	0	76	50	10	0	0	2031	1	3.91	29
12	40	76	50	900	5 700	17 200	5234	3	3.20	0
13	94	70	50	140	0	0	2425	2	4.08	13
14	33	48	48	72	13 000	0	5850	3	3.90	18
15	3	49	49	164	1 700	900	3006	3	4.34	10
16	1	49	49	112	600	0	2392	2	4.89	6
17	1	43	43	111	750	0	2161	2	4.42	4
18	81	36	36	113	150	0	2426	1	5.04	63
19	44	50	50	65	50	0	2096	1	4.29	1
20	50	55	50	18	60	0	2257	1	5.20	1
21	80	58	50	77	400	0	3500	2	3.83	1
22	69	58	50	58	500	0	2807	2	4.31	5
23	8	45	45	61	0	0	2344	1	4.68	7
24	34	40	40	82	1 200	0	2779	3	3.96	9
25	27	96	50	9	0	0	2086	1	3.03	22
26	102	50	50	30	0	0	2433	2	2.32	34
27	104	61	50	19	1 550	0	3608	1	3.25	51
28	84	73	50	65	0	0	2100	2	4.07	23
29	19	40	40	37	0	0	2067	1	5.06	27
30	19	38	38	56	0	3 800	3567	2	4.86	24
31	21	38	38	26	0	0	2095	1	4.91	16
32	23	37	37	42	2 300	0	2900	1	4.47	26
33	26	36	36	22	0	0	2187	1	4.48	13
34	18	35	35	109	110	0	2310	2	4.55	86
35	9	33	33	127	0	0	2857	2	4.34	55

Anhang 1b: Daten der 20 in Tab. 5 aufgelisteten Stabilitätsindices für die 35 untersuchten Stauseen (Tab. 1)

Stausee- Nr.	KG $\sim/1000$	KGL $\sim \times 1000$	ZGL $\times 1000$	ZS2 $\sqrt{\sim} \times 100$	AX Arten	A2 Arten	A3 Arten	H	E
01	513	1307	347	84	18	7	12	1.61	0.56
02	953	353	35	49	23	7	10	1.63	0.52
03	228	418	211	52	22	8	16	1.69	0.54
04	69	341	20	47	19	8	13	1.87	0.64
05	177	1365	125	95	9	8	8	1.35	0.63
06	34	890	123	62	17	11	16	1.91	0.67
07	702	285	132	42	19	6	11	1.56	0.53
08	424	1313	210	65	11	6	8	1.49	0.62
09	7836	564	35	36	12	6	9	1.10	0.44
10	852	308	56	22	13	5	10	1.51	0.60
11	7967	294	44	58	11	6	8	1.41	0.59
12	307	185	23	33	23	9	15	1.80	0.57
13	306	342	42	48	20	7	14	1.45	0.49
14	491	700	32	42	20	8	13	1.40	0.47
15	311	608	63	48	19	10	11	1.71	0.58
16	967	475	33	45	17	6	11	1.58	0.56
17	633	470	85	42	20	7	12	1.76	0.58
18	562	850	321	59	13	6	11	1.38	0.53
19	344	300	61	31	15	6	10	1.57	0.58
20	1750	1028	310	90	11	7	11	1.46	0.61
21	449	802	258	56	14	7	10	1.52	0.58
22	399	542	116	76	12	7	11	1.49	0.61
23	999	388	90	68	16	8	12	1.15	0.41
24	3780	518	119	45	21	6	14	1.48	0.49
25	2868	313	13	38	11	7	9	1.74	0.73
26	4998	615	111	43	17	6	11	1.46	0.52
27	730	1560	164	63	13	7	12	1.74	0.67
28	1285	728	402	73	15	5	9	1.42	0.53
29	8358	2646	349	98	14	7	10	1.19	0.45
30	3655	967	21	61	15	5	10	1.08	0.40
31	805	1004	74	105	9	6	8	1.25	0.56
32	709	392	51	78	12	6	10	1.24	0.51
33	148	927	61	81	11	6	10	1.44	0.61
34	4526	734	53	50	19	7	10	1.35	0.46
35	1176	592	100	70	23	9	13	1.78	0.57

Anhang 1b: Fortsetzung

Stau- see Nr.	DO Ex./ km²	DZ Ex./ km²	DO1 kg/ km²	DO2 kg/ km²	DO3 kg/ km²	DO4 kg/ km²	DHT kg/ km²	RS	RSM × 10000	RP %	RK1 × 10000	RK2 × 10000
01	673	7824	127	332	286	7	2.1	5.71	2855	71	2287	2888
02	1805	4317	216	774	574	3	1.4	3.51	3188	52	4077	3325
03	695	1154	609	175	65	13	6.9	7.41	2963	69	3094	3100
04	507	990	292	76	177	9	3.5	2.67	2665	36	2930	3089
05	544	2508	243	249	147	2	0.3	8.34	4170	71	2455	2892
06	303	953	129	109	58	19	4.8	9.53	3177	55	3244	2798
07	1580	4671	676	214	840	6	2.4	1.86	2654	47	2579	2731
08	799	4949	167	267	300	1	1.1	3.39	3763	60	1860	2529
09	4925	11581	3404	658	633	32	0.8	2.00	2857	47	2768	2802
10	2053	3626	2489	567	372	9	5.3	2.76	3943	70	2458	2256
11	5617	4758	2929	1374	1034	48	4.4	2.55	2316	73	3313	3112
12	1306	1633	414	371	378	6	2.2	10.30	3961	72	2791	2292
13	976	1301	291	557	64	19	7.9	2.16	2397	43	2467	2826
14	964	1483	150	606	134	34	6.3	4.41	3393	46	3282	2649
15	813	1718	367	193	285	15	9.2	6.80	2720	53	2352	2710
16	1849	6072	416	639	482	27	14.7	2.94	3269	60	2470	2385
17	1534	3134	410	492	424	39	9.0	3.27	2515	62	2341	2356
18	796	3033	575	77	164	9	3.5	3.58	2985	80	1934	2436
19	1209	2703	432	182	474	6	3.5	1.34	2688	33	2976	3148
20	1376	11825	1013	117	386	18	1.4	2.87	2609	52	2778	3226
21	1288	2104	1002	204	261	5	2.3	2.70	2700	48	2958	3031
22	873	1825	590	77	287	6	2.6	2.71	2464	52	2780	3180
23	1850	9084	1749	110	269	15	6.6	3.86	2969	46	3490	2699
24	3869	6969	682	664	2037	41	15.6	2.15	2148	67	2673	2793
25	2973	3034	1202	944	687	113	0	2.75	2495	52	2722	2670
26	4101	4101	1750	2268	420	21	8.7	4.17	3207	87	3008	3056
27	1072	1247	1489	422	134	20	1.0	3.96	3302	70	2877	2863
28	1827	3547	191	950	388	6	2.0	2.17	3104	70	3068	3050
29	2674	9006	872	324	1645	17	5.5	3.37	3064	52	2964	3163
30	2433	6973	782	77	1471	27	4.8	1.17	3900	30	2324	2519
31	1169	4475	1025	14	313	56	3.7	2.30	2556	60	2651	2746
32	1531	3510	1555	30	224	70	7.0	1.71	2443	47	3109	3199
33	544	4833	435	16	192	20	4.0	1.75	2850	46	3022	2659
34	3190	6978	442	1743	702	54	8.4	6.24	2971	75	2685	2872
35	1757	3498	374	210	730	88	13.2	7.71	3086	69	2492	2416

Anhang 2: Schrittweise multiple Regressionsanalysen zwischen Stauseevariablen;
r_s = Spearman-, r_p = Pearson-, r_m = multipler Korrelationskoeffizient; p = Irrtumswahrscheinlichkeit.
In jedem Fall ist die multiple Regressionsgleichung angegeben.

Abhängige Variable: HNQ

Unabhängige Variablen	p		p		p	
In (MQ)	−0.76	0.001	−0.56	—	0.56	0.001
FW	−0.57	0.001	−0.48	—	0.63	0.001
SW	0.34	0.024	0.32	—	0.65	0.002
ULA	−0.35	0.023	−0.29	—	0.67	0.004
TYP	−0.38	0.013	−0.26	—	0.67	0.010
ULH	−0.43	0.005	−0.34	—	0.67	0.020
AR	0.59	0.001	0.45	—	0.67	0.039

$$\text{HNQ} = -20.6 \text{ In (MQ)} - 0.0765 \text{ FW} + 16.8 \text{ SW} + 0.00651 \text{ ULA} - 5.18 \text{ TYP} + 225$$

Unabhängige Variable: AR

Abhängige Variablen	p		p		p	
In (MQ)	−0.76	0.001	−0.85	—	0.85	0.000
ULA	−0.54	0.001	−0.28	—	0.86	0.000
In (FW)	−0.66	0.001	−0.59	—	0.87	0.000
ULH	−0.47	0.003	−0.28	—	0.88	0.000
TZK	−0.23	—	−0.55	—	0.88	0.000
WG	−0.34	0.023	−0.27	—	0.88	0.000
HNQ	0.59	0.001	0.45	—	0.89	0.000

$$\text{AR} = -833 \text{ In (MQ)} + 4869$$

Abhängige Variable: SW

Unabhängige Variablen	p		p		p	
SG	−0.67	0.001	−0.49	—	0.49	0.007
HMB	−0.34	0.024	−0.38	—	0.58	0.004
SF	−0.29	0.046	−0.18	—	0.60	0.007
WT	0.64	0.001	0.44	—	0.63	0.010
In (ULA)	−0.54	0.001	−0.40	—	0.65	0.014
HNQ	0.34	0.024	0.32	—	0.67	0.021
WG	−0.39	0.011	−0.27	—	0.72	0.014

$$\text{SW} = -0.00105 \text{ SG} - 0.000825 \text{ HMB} + 0.00679 \text{ SF} + 0.494 \text{ WT} - 0.0687 \text{ In (ULA)} + 0.00635 \text{ HNQ} + 0.280 \text{ WG} - 5.41$$

Abhängige Variable: SG

Unabhängige Variablen		p		p	r _m	p
FW	0.23	—	0.65	—	0.65	0.000
SW	−0.67	0.001	−0.49	—	0.73	0.000
WG	0.16	—	0.51	—	0.77	0.000
MB	0.52	0.002	0.39	—	0.78	0.000
ULH	0.33	0.035	0.52	—	0.79	0.000
HNQ	−0.30	0.049	−0.53	—	0.80	0.000
ULA	0.45	0.006	0.54	—	0.80	0.001
In (MQ)	0.39	0.015	0.36	—	0.80	0.002

$SG = 0.233 \text{ FW} - 40.8 \text{ SW} + 22.2 \text{ WG} + 21.9$

Abhängige Variable: MB

Unabhängige Variablen		p		p	r _m	p
AOE	−0.22	—	−0.39	—	0.39	0.034
In (WG)	0.27	—	0.37	—	0.62	0.002
SG	0.52	0.002	0.39	—	0.67	0.001
TYP	0.29	0.046	0.31	—	0.69	0.002
In (ULH)	0.36	0.017	0.24	—	0.70	0.004
FW	0.24	—	0.21	—	0.71	0.008
WT	−0.43	0.007	−0.26	—	0.75	0.006
ULA	0.37	0.016	0.38	—	0.75	0.013
SF	0.48	0.002	0.25	—	0.75	0.025

$MB = -12.7 \text{ AOE} + 147 \text{ In (WG)} + 1025 \text{ SG} + 73.1 \text{ TYP} - 8.94 \text{ In (ULH)} - 0.323 \text{ FW} + 58.2 \text{ WT} - 595$

Abhängige Variable: WG

Unabhängige Variablen		p		p	r _m	p
HNQ	−0.59	0.001	−0.53	—	0.53	0.002
WT	−0.27	—	−0.30	0.050	0.68	0.000
In (ULA)	0.44	0.005	0.52	—	0.72	0.000
MQ	0.27	—	0.21	—	0.79	0.000
SW	−0.39	0.011	−0.27	—	0.83	0.000
In (AR)	−0.34	0.023	−0.33	—	0.85	0.000
FW	0.38	0.012	0.33	—	0.86	0.000
SG	0.16	—	0.51	—	0.88	0.000
TYP	0.45	0.005	0.42	0.004	0.88	0.000
In (MB)	0.27	—	0.36	—	0.88	0.000
ULH	0.37	—	0.37	—	0.88	0.001

$WG = -0.0172 \text{ HNQ} - 1.29 \text{ WT} + 0.0931 \text{ In (ULA)} - 0.00485 \text{ MQ} + 0.465 \text{ SW} - 0.395$
 $\text{In (AR)} + 0.00281 \text{ FW} - 0.00397 \text{ SG} + 20.2$

Abhängige Variable: WT

Unabhängige Variablen		p		p	r _m	p
In (SW)	0.64	0.001	0.50	—	0.50	0.005
SF	-0.61	0.001	-0.36	0.050	0.58	0.004
WG	-0.27	—	-0.30	0.050	0.62	0.006
HMB	-0.42	0.011	-0.38	0.050	0.63	0.010
ULA	-0.51	0.002	-0.28	—	0.65	0.017
SG	-0.54	0.001	-0.40	—	0.65	0.033
MB	-0.43	0.007	-0.26	—	0.65	0.061

$$WT = 0.220 \text{ In (SW)} - 0.00803 \text{ SF} - 0.242 \text{ WG} - 0.001 \text{ HMB} - 0.000106 \text{ ULA} + 9.88$$

Abhängige Variable: TZK

Unabhängige Variablen		p		p	r _m	p
In (MQ)	0.43	0.006	0.59	—	0.59	0.001
TYP	-0.40	0.009	-0.30	—	0.74	0.000
AL	-0.50	0.001	-0.50	0.005	0.77	0.000
AR	-0.23	—	-0.55	—	0.77	0.000
ULKM	-0.37	0.015	-0.31	—	0.77	0.000
PEIS	-0.34	0.010	-0.37	0.005	0.77	0.001

$$TZK = 0.324 \text{ In (MQ)} - 0.347 \text{ TYP} - 0.0101 \text{ AL} + 3.95$$

Abhängige Variable: SF

Unabhängige Variablen		p		p	r _m	p
MQ	0.29	0.049	0.55	—	0.55	0.002
AOE	-0.32	0.030	-0.34	—	0.62	0.002
SG	0.52	0.002	0.49	—	0.68	0.001
ULA	0.38	0.015	0.52	—	0.69	0.002
HMB	0.29	0.049	0.37	0.050	0.70	0.004
WT	-0.61	0.001	-0.36	0.050	0.70	0.010
ULH	0.17	—	0.30	—	0.70	0.021

$$SF = 0.0318 \text{ MQ} - 1.85 \text{ AOE} + 0.138 \text{ SG} + 0.00387 \text{ ULA} + 0.0302 \text{ HMB} + 831$$

Anhang 3: Schrittweise multiple Regression der Stauseevariablen auf verschiedene Stabilitätsindices;

r_s = Spearman-, r_p = Pearson-, r_m = multipler Korrelationskoeffizient.

In jedem Fall ist die günstigste multiple Regressionsgleichung angegeben.

Abhängige Variable: KG

Unabhängige Variablen		p		p	r_m	p
In (FW)	-0.47	0.003	-0.47	—	0.47	0.009
AR	0.48	0.002	0.39	—	0.49	0.025
In (ULH)	-0.38	0.014	-0.35	—	0.50	0.058
HNQ	0.49	0.002	0.19	—	0.50	0.107
WG	-0.39	0.011	-0.22	—	0.51	0.176
In (ULA)	-0.37	0.015	-0.29	—	0.51	0.269
In (MQ)	-0.43	0.005	-0.38	—	0.52	0.372
ULKM	-0.30	0.039	-0.18	—	0.52	0.495

$$KG = -995 \text{ In (FW)} + 6018$$

Abhängige Variable: KGL

Unabhängige Variablen		p		p	r_m	p
TYP	-0.37	0.015	-0.39	0.010	0.39	0.034
TZK	0.50	0.002	0.37	0.014	0.47	0.033
SW	0.29	0.048	0.16	—	0.52	0.043
HMB	0.21	—	0.32	0.035	0.58	0.032
In (ULH)	-0.34	0.025	-0.32	—	0.60	0.046

$$KGL = -15.5 \text{ TYP} + 2.69 \text{ TZK} + 22.3 \text{ SW} + 0.964 \text{ HMB} - 29.8 \text{ In (ULH)} - 579$$

Abhängige Variable: ZGL

Unabhängige Variablen		p		p	r_m	p
SW	0.32	0.030	0.39	—	0.39	0.036
SF	0.22	—	0.34	0.022	0.57	0.005
TZK	0.28	0.055	0.31	0.036	0.63	0.004
PEIS	0.26	—	0.29	0.044	0.71	0.001
HNQ	0.25	—	0.31	—	0.74	0.001

$$ZGL = 67.6 \text{ SW} + 0.745 \text{ SF} + 79.3 \text{ TZK} + 1.09 \text{ PEIS} + 0.467 \text{ HNQ} - 377$$

Abhängige Variable: ZS2

Unabhängige Variablen		p		p		p
TZK	0.55	0.001	0.55	0.001	0.55	0.002
TYP	-0.49	0.002	-0.54	0.001	0.68	0.000
HMB	0.49	0.002	0.50	0.001	0.73	0.000
ULKM	-0.30	0.040	-0.32	—	0.74	0.000
WG	-0.38	0.013	-0.26	0.070	0.76	0.001

$ZS2 = 13.7 \text{ TZK} - 9.13 \text{ TYP} + 0.0438 \text{ HMB} + 0.00376 \text{ ULKM} - 2.93 \text{ WG} + 7.74$

Abhängige Variable: RK1

Unabhängige Variablen		p		p	r _m	p
AOE	0.46	0.003	0.41	—	0.41	0.026
TZK	-0.35	0.020	-0.26	—	0.42	0.078

$RK1 = 28 \text{ AOE} + 1528$

Abhängige Variable: RK2

Unabhängige Variablen		p		p	r _m	p
AOE	0.38	0.014	0.32	—	0.32	0.081

$RK2 = 15 \text{ AOE} + 1241$

Abhängige Variable: AX

Unabhängige Variablen		p		p		p
In (FW)	0.81	0.001	0.79	—	0.79	0.000
LT	0.71	0.001	0.60	—	0.87	0.000
ULA	0.31	0.040	0.25	—	0.90	0.000
TYP	0.74	0.001	0.74	0.001	0.93	0.000
HNQ	-0.45	0.004	-0.41	—	0.93	0.000
MQ	0.37	0.015	0.43	—	0.93	0.000
ULKM	0.49	0.002	0.43	—	0.93	0.000
In (ULH)	0.60	0.001	0.54	—	0.94	0.000
AR	-0.35	0.021	-0.35	—	0.94	0.000
HMB	-0.32	0.037	-0.25	—	0.94	0.000

$AX = 2.39 \text{ In (FW)} + 3.07 \text{ LT} - 0.000825 \text{ ULA} + 1.60 \text{ TYP} - 8.67$

Abhängige Variable: A3

Unabhängige Variablen		p		p		p	
ULKM	0.59	0.001	0.68	—	0.68	0.000	
LT	0.57	0.001	0.41	—	0.75	0.000	
ULH	0.60	0.001	0.67	—	0.77	0.000	
FW	0.62	0.001	0.58	—	0.78	0.000	
MQ	0.24	—	0.30	—	0.80	0.000	
TYP	0.60	0.001	0.64	0.001	0.81	0.000	
HNQ	−0.37	0.015	−0.32	—	0.82	0.000	
ULA	0.24	—	0.37	—	0.82	0.000	

A3 = 0.000136 ULKM + 0.914 LT + 0.000125 ULH + 0.00304 FW − 0.00375 MQ + 0.485 TYP + 5.97

Abhängige Variable: A2

Unabhängige Variablen		p		p		p	
HNQ	−0.51	0.001	−0.52	—	0.52	0.004	
ULH	0.36	0.017	0.46	—	0.60	0.003	
MQ	0.39	0.011	0.32	—	0.61	0.007	
FW	0.46	0.003	0.42	—	0.61	0.016	
In (AR)	−0.36	0.017	−0.38	—	0.62	0.033	
ULKM	0.28	0.005	0.38	—	0.62	0.065	
TYP	0.60	0.001	0.32	0.030	0.62	0.113	
WG	0.20	0.044	0.35	0.020	0.62	0.179	

A2 = 0.0112 HNQ + 0.0000465 ULH + 8.06

Abhängige Variable: H

Unabhängige Variablen		p		p		p	
TYP	0.52	0.001	0.50	0.001	0.50	0.005	
WT	0.19	—	0.32	0.050	0.61	0.002	
ULH	0.49	0.002	0.47	—	0.69	0.001	
ULKM	0.31	0.035	0.29	—	0.74	0.000	
AR	−0.42	0.007	−0.13	—	0.82	0.000	
MQ	0.26	—	0.39	—	0.85	0.000	
LT	0.42	0.006	0.28	—	0.86	0.000	
ULA	0.41	0.009	0.36	—	0.87	0.000	
FW	0.51	0.001	0.49	—	0.87	0.000	
TZK	−0.38	0.013	−0.33	0.005	0.88	0.000	
HNQ	−0.43	0.006	−0.30	—	0.88	0.001	

H = 0.136 TYP + 0.210 WT + 0.0000156 ULH − 0.000107 ULKM + 0.000115 AR + 0.000411 MQ − 0.529

Abhängige Variable: DO

Unabhängige Variablen	p		p		r _m	p
In (MQ)	-0.49	0.002	-0.48	—	0.48	0.007
AP (PEIS)	0.39	0.011	0.44	—	0.56	0.006
In (FW)	-0.38	0.012	-0.46	—	0.58	0.012
TZK	-0.20	—	-0.30	0.050	0.60	0.022
ULA	-0.37	0.015	-0.30	—	0.60	0.046
HNQ	0.37	0.014	0.22	—	0.60	0.086
AR	0.48	0.002	0.44	—	0.60	0.150

Ausgleichsparabel AP (PEIS):

$$AP (PEIS) = 1338 - 7.61 (PEIS - 42.657) + 0.405 (PEIS - 42.657)^2$$

$$DO = 111 \text{ In (MQ)} + 0.855 \text{ AP (PEIS)} - 318 \text{ In (FW)} - 355 \text{ TZK} + 3667$$

Abhängige Variable: DZ

Unabhängige Variablen	p		p		r _m	p
TZK	0.52	0.001	0.46	0.003	0.46	0.010
In (FW)	-0.37	0.015	-0.33	—	0.60	0.002
ULH	-0.28	—	-0.36	—	0.62	0.006
TYP	-0.39	0.010	-0.35	0.004	0.63	0.011
PEIS	-0.29	0.046	-0.13	—	0.63	0.023
ULKM	-0.43	0.005	-0.35	—	0.64	0.046
AL	-0.37	0.015	-0.19	—	0.64	0.075

$$DZ = 2260 \text{ TZK} - 1007 \text{ In (FW)} - 979$$

Abhängige Variable: DO1

Unabhängige Variablen	p		p		r _m	p
In (MQ)	-0.61	0.001	-0.61	—	0.61	0.000
In (FW)	-0.59	0.001	-0.59	—	0.67	0.000
ULH	-0.23	—	-0.22	—	0.69	0.001
TYP	-0.29	0.048	-0.20	—	0.70	0.002
TZK	-0.18	—	-0.28	0.050	0.70	0.004
AR	0.58	0.001	0.56	—	0.70	0.010
WG	-0.33	0.027	-0.21	—	0.70	0.020
ULA	-0.35	0.020	-0.27	—	0.70	0.040
HNQ	0.61	0.001	0.39	—	0.70	0.055

$$DO1 = -279 \text{ In(MQ)} - 239 \text{ In(FW)} + 3187$$

Abhängige Variable: DO2

Unabhängige Variablen	p		p		r _m	p
TSZK	-0.45	0.004	-0.54	0.001	0.54	0.002
LT	0.29	0.049	0.19	—	0.55	0.008
AL	0.37	0.014	0.27	—	0.55	0.025

DO2 = -419 TSZK + 2249

Abhängige Variable: DO3

Unabhängige Variablen	p		r _p	p	r _m	p
AOE	-0.38	0.012	-0.32	—	0.32	0.087
PEIS	-0.35	0.020	-0.30	0.040	0.37	0.133
ULKM	-0.37	0.015	-0.25	—	0.39	0.221

Kein signifikanter multipler Korrelationskoeffizient!

Abhängige Variable: DO4

Unabhängige Variablen	p		p		r _m	p
AR	0.46	0.003	0.46	—	0.46	0.011
PEIS	-0.29	0.047	-0.29	0.045	0.64	0.001
WG	-0.44	0.004	-0.41	0.007	0.71	0.000
AP (AL)	0.44	0.005	0.69	—	0.79	0.000
In (ULA)	-0.39	0.012	-0.38	—	0.81	0.000
In (FW)	-0.35	0.020	-0.39	—	0.82	0.000

AP (AL) = 14.89 - 0.389 (AL - 51.1) + 0.0451 (AL - 51.1)²

DO4 = 0.00539 AR - 0.234 PEIS - 0.458 WG + 0.952 APAL - 2.10 In (ULA) + 3.74 In (FW) + 13.1

Abhängige Variable: DHT

Unabhängige Variablen	p		p		p	
SG	-0.50	0.002	-0.50	—	0.50	0.005
LT	0.46	0.003	0.48	—	0.71	0.000
WT	0.37	0.019	0.35	0.025	0.73	0.000
PEIS	-0.38	0.012	-0.35	0.025	0.73	0.000
AOE	-0.38	0.012	-0.24	—	0.74	0.001
SW	0.43	0.006	0.35	—	0.74	0.003

DHT = -0.181 SG + 38.9 LT + 9.68 WT - 0.0935 PEIS - 0.456 AOE - 135

Abhängige Variable: RS

Unabhängige Variablen	p		p		p	
FW	0.43	0.006	0.57	—	0.57	0.001
AP (LT)	0.45	0.005	0.32	—	0.60	0.002
HNQ	0.29	0.045	0.34	—	0.60	0.007

Ausgleichsparabel AP (LT):

$$AP\ (LT) = 364 + 1.02(100LT - 380) + 0.011(100LT - 380)^2$$
$$RS = 0.00657\ FW + 0.0116\ AP\ (LT) - 1.55$$

Abhängige Variable: RSM

Unabhängige Variablen		p	r _p	p	r _m	p
WG	0.28	0.050	0.39	0.005	0.39	0.034
SG	0.23	—	0.31	—	0.41	0.085

$$RSM = 0.00185\ WG + 0.2246$$

Abhängige Variable: RP

Unabhängige Variablen	p		p		p	
HNQ	0.17	—	0.34	—	0.34	0.069
SF	0.31	0.037	0.31	—	0.47	0.034
TZK	−0.13	—	−0.29	—	0.56	0.018

$$RP = 0.0786\ HNQ + 0.152\ SF - 6.82\ TZK + 72.5$$

Anhang 4:

Schlüssel für Abkürzungen:

a) Stauseeparameter

AL	Alter des Stausees	SF	Störfrequenz
AOE	ökologisches Alter	SG	Schwebstoffgehalt
AR	Austauschrate	SW	Schwellbetriebshöhe
FW	Wasserfläche	TYP	Stauseetyp
HMB	Hochwasserwucht	TZK	Tiefenzonierung
HNQ	Pegelschwankungen	ULA	Uferlänge der Altwässer
LT	Lufttemperatur	ULH	Uferlänge der Inseln
MB	Massenbewegung	ULKM	Uferlänge pro km
MQ	Abflußmenge	WG	Wasserqualität
PEIS	Vereisungsgrad	WT	Wassertemperatur

b) Stabilitätsindices

AX	durchschnittliche Artenzahl, Jahr
A2	Zahl der Arten im Untersuchungszeitraum, die mindestens 1% der Wasservogelbiozönose stellen
A3	wie A2 mit 0,1%
DO	durchschnittliche Individuendichte im Untersuchungszeitraum
DZ	wie DO, aber nur auf Wasserflächen bis zu 2 m Tiefe bezogen
DO1	durchschnittliche Biomassedichte der Pflanzenfresser
DO2	durchschnittliche Biomassedichte der Allesfresser
DO3	durchschnittliche Biomassedichte der Kleintierfresser
DO4	durchschnittliche Biomassedichte der Fischfresser
DHT	durchschnittliche Biomassedichte der Haubentaucher
E	Evenness (Arten-Gleichverteilung)
H	Diversität (Shannon-Wiener-Artendiversität)
KG	Varianz der monatlichen Biomassedichten
KGL	Varianz der logarithmierten monatlichen Biomassedichten
RK1	mittlere Standardabweichung der Korrelationskoeffizienten von Arten, die mindestens 10% der Wasservogelbiozönose ausmachen
RK2	wie RK1 mit 1%
RS	Summe der Korrelationskoeffizienten zwischen Wasservogelarten
RSM	durchschnittlicher Korrelationskoeffizient von RS
RP	%-Anteil signifikanter Korrelationskoeffizienten innerhalb einer Wasservogelbiozönose
ZGL	Varianz der logarithmierten, jährlichen Biomassedichten
ZS2	mittlere Standardabweichung der logarithmierten, jährlichen Individuendichten der Einzelarten

Anschrift des Verfassers:

Hans Utschick
 Lehrstuhl für Landschaftstechnik der LM-Universität München,
 Winzererstr. 45, 8000 München 40