©Amt der Niederösterreichischen Landesregierung,, download unter www.biologiezentrum.at

Wiss. Mitt. Niederösterr. Landesmuseum	8	91 – 109	Wien 1994

Lebensraum Phytal – Zur Ökologie der Biozönose submerser Makrophytenbestände in einem Donaustauraum (Altenwörth, Österreich)

ERICH WEIGAND

Zusammenfassung

Die Makro- und Meiofauna der submersen Makrophytenbestände eines Stauraumes der Donau wurden in den Vegetationsperioden 1987 und 1988 untersucht.

Die Verteilungsmuster der meisten epiphytisch lebenden Organismen können mit Quantität und Qualität des epiphytischen Sediments und des Periphytons erklärt werden.

Die Chironomiden stellen die wichtigste epiphytische Tiergruppe, wobei 85% zur Unterfamilie der Orthocladiinen gehören. Innerhalb der bisher 42 nachgewiesenen Chironomidenarten dominiert die euryöke Art *Cricotopus bicinctus* (Meigen) mit einem relativen Anteil von 45%.

Die faunistische Besiedlung des rund 5 Monate im Jahr vorherrrschenden litoralen Makrophytengürtels erfolgt vorwiegend vom Uferblockwurf her, daher findet man auch eine weitgehende Übereinstimmung der Faunenzusammensetzung dieser beiden Biotope. Das Phytal des Stauraumes unterscheidet sich hinsichtlich der Artenzusammensetzung und Individuendichte, der epiphytischen Belagsstruktur und Materialbestandteile deutlich von vergleichbaren Biotopen in Seen.

Abstract

Macro- and meiofauna of submersed macrophytes from an impounded area of the River Danube was studied between 1987 and 1988.

The spatio-temporal patterns of many epiphytic organisms are significantly related to the quantity and quality of epiphytic material and periphyton.

The chironomids are the most important group with the subfamily Orthocladiinae comprising 85% of the number of individuals. A total of 42 species of chironomids were identified. The eurytopic Chricotopus bicinctus (Meigen) is dominant with 45 % of the total chironomid number.

The faunistic colonization of the littoral macrophyte belt, which dominates during the 5-month warm period, takes place predeminantly from the

©Amt der Niederösterreichischen Landesregierung,, download unter www.biologiezentrum.at

"riprap-zone"; therefore, the species composition of both habitats is similar. The phytal of the impounded area differs significantly from comparable habitats in lake ecosystems with regard to species composition and density as well as the epiphytic material composition and structure.

Keywords: Epiphytic community, epiphytic material, *Potamogeton pectinatus*, backwater area, impounded area

1. Einleitung

Ökologische Untersuchungen der Biozönosen submerser Makrophytenbestände sind außerordentlich selten und fehlen in Fließgewässern und Stauräumen beinahe vollständig. Wesentliche Gründe dafür liegen in der schwierigen quantitativen Erfassung der epiphytischen Fauna (DOWNING & CYR 1985) und in der Problematik, geeignete Bezugsgrößen für die Fauna zu erarbeiten.

Die meisten heute vorliegenden Arbeiten verwenden die Biomasse oder die Oberfläche der Pflanzen als Bezugsgröße für die Fauna. Doch viele Autoren betonen die essentielle Bedeutung des epiphytisch anliegenden Materials als Wohn- und Nahrungsgrundlage für den überwiegenden Teil der Fauna (MEUCHE 1939; MÜLLER-LIEBENAU 1956; SCHIEMER 1967) und detailliertere Untersuchungen der Beziehung zwischen der Fauna und des epiphytischen Materials bestätigen diese Tatsache (DRAKE 1982; KAIRESALO 1984; DOWNING 1986).

In der vorliegenden Arbeit werden mit der Menge, dem Volumen und dem organischen Gehalt drei Bezugsgrößen des epiphytischen Materials für die Fauna quantitativ herausgearbeitet und mit der Makrophytenoberfläche verglichen.

Die Arbeit wurde in Rahmen des österreichischen MaB-Projektes 5/9 „Ökosystemstudie Donaustauraum Altenwörth" durchgeführt. In dieser interdisziplinären Studie wurden die Veränderungen im Rhithralbereich eines großen Flusses dokumentiert, die durch den Aufstau und dadurch bedingte Unterbindung des Kontaktes zum Hinterland (Augebiet) entstehen (HERZIG 1984; GROSINA 1985; HARY & NACHTNEBEL 1989; HERZIG, WEIGAND & ZOUFAL 1989; WAIDBACHER 1989; PARZ-GOLLNER 1989).

2. Untersuchungsgebiet, Material und Methoden

Die Wehranlage des Kraftwerkes Altenwörth liegt bei Strom-km 1980,83 im Rhithralabschnitt der Donau. Der Rückstauraum (Strom-km 1980 bis 2007) weist eine einheitliche Ausgestaltung der Querprofile aus. Die entlang der alten Uferlinie verlaufenden Rückstaudämme sind wasserseitig 1 : 2 geböscht und mit einem grobkörnigen Blockwurf befestigt. Nur auf den Bermen, die in 1 bis 1,5 m Tiefe liegen und zumeist eine Breite von 2 bis 5 m aufweisen, können sich in strömungsgeschützten Bereichen Makrophytenbestände entwickeln (Abb.1). Deshalb kommen nur ca. 0,1% der Stauraumfläche als Makrophytenstandorte in Frage. Der rund 150 m lange linksufrige Makro-

©Amt der Niederösterreichischen Landesregierung,, download unter www.biologiezentrum.at

phytenbestand mit der submersen Pflanzenart *Potamogeton pectinatus* bei Strom-km 1989,25 wurde näher untersucht.

In den Vegetationsperioden 1987 und 1988 wurde die epiphytische Fauna auf den Makrophytenbeständen von *Potamogeton pectinatus* qualitativ und quantitativ erfaßt.

Für die Ermittlung der Makrophytenbiomasse wurde die Erntemethode nach DOWNING & ANDERSON (1985) verwendet. Weiters standen die detaillierten Biomassen- und Oberflächendaten von *P.pectinatus* für den gesamten Stauraum Altenwörth von WYCHERA (1989) zur Verfügung.

Die Entnahme der quantitativen Proben erfolgte mit dem Sammelgerät nach DOWNING & PETERS (1980), welches für die Ansprüche im Stauraum modifiziert wurde (HUMPESCH & ELLIOTT 1990). Mit diesem Gerät konnte auch das direkt die Makrophyten umgebende Wasser mitbesammelt und somit auch die innerhalb des Pflanzenbestandes schwimmende Fauna und die Summe der epiphytischen Materialbestandteile erfaßt werden. Die Aussortierung der Fauna (>100 µm) erfolgte mit Hilfe des Stereomikroskops bei 25-facher Vergrößerung. Die Makrophyten selbst wurden sorgfältig abgewaschen und die epiphytische Materialmenge durch Filtrierung (Whatman GF/C-Glasfaserfilter) erfaßt und anschließend das Trockengewicht (60°C) bestimmt, das Volumen wurde mit Hilfe eines Meßzylinders (48 Stunden Absetzdauer) ermittelt. Der organische Gehalt des epiphytischen Materials wurde durch Messung des Glühverlustes (500°C, 5 Stunden) (SOUTHWOOD 1987) und durch eine chemische Analyse des organischen Kohlenstoffs (TOC), Stickstoffs (TON) und Phosphors (TOP) bestimmt; die Futterqualität wurde aus dem C/N-Verhältnis errechnet (HYNES & KAUSHIK 1969; BRETSCHKO & LEICHTFRIED 1987).

Die Wasserströmung in den Makrophytenbeständen wurde mittels eines hydrometrischen Meßflügels (Ott-Flügel), Floureszenzfarbstoff (Uranin) und durch den Gewichtsverlust von standardisierten Salztabletten (BRETSCHKO 1981) gemessen. Die Messung der Sedimentationsmenge erfolgte mittels einer Sedimentationsfalle, durch vertikal exponierte Plexiglasrohre, die im ufernahen und stromzugewandten Makrophytenbestandsrand 50 cm unter der Wasseroberfläche ausgesetzt wurden (WEIGAND 1989).

Die Daten für die Erstellung der linearen Regressionen wurden zuvor einer log x - Transformation unterworfen.

3. Ergebnisse

Strömungsgeschwindigkeit, Wellenwirkung, Temperatur, Sedimentation und Korngrößenverteilung

Im linksufrigen Makrophytenbestand bei Strom-km 1989,25 herrschen generell geringe Srömungsgeschwindigkeiten vor, die aufgrund von Wind und Wellenschlageinwirkung oftmalig ihre Richtung ändern. Wie aus Abbildung 2 hervorgeht, nimmt die Strömung am stromzugewandten Bestandsrand (entspricht dem Bermenabbruch) rasch ab. Bei einer erhöhten Wasserführung (> 4000 $m^3 \cdot s^{-1}$) wird die Strömungsgeschwindigkeit in einem gut entwickelten

©Amt der Niederösterreichischen Landesregierung,, download unter www.biologiezentrum.at

Makrophytenbestand auf etwa ein Drittel der im ufernahen Freiwasser gemessenen Werte reduziert, hingegen ist sie bei geringer Makrophytendichte im Bestand deutlich höher.

Wind und Schiffe erzeugen regelmäßig einen Wellenschlag, wodurch die Wellenschlagseinwirkung als ein biotopspezifischer Faktor definiert werden muß. Die mechanischen Auswirkungen des Wellenschlages auf die epiphytischen Lebensgemeinschaften (z. B.: Ausspülen des epiphytischen Sediments; Ausschwemmen von Organismen) ist gering, da die Welle am Uferblockwurf bricht.

Eine wesentliche Temperaturerhöhung, pH- und Sauerstoffänderungen im Makrophytenbestand sind im Vergleich zum Freiwasser nicht nachzuweisen, da Wellenschlag und Wasserströmung rasch zu einer guten Durchmischung des Wassers innerhalb des Bestandes beitragen (WYCHERA 1989; WEIGAND 1989).

Die Sedimentation und der Schwebstofftransport im Litoral ist von der Wasserführung und vom Wellenschlag abhängig. Bei einer niederen Wasserführung der Donau ist die Sedimentation in Ufernähe größer als im uferfernen Makrophytenbestandsrand, was auf die Schwebstoffauswaschung durch die brechende Welle am Blockwurf zurückzuführen ist (HERZIG, WEIGAND & ZOUFAL 1989).

Vor allem für den Korngrößenanteil < 63 µm stellt sich ein von der Strömungsgeschwindigkeit des Wassers abhängiges Fließgleichgewicht zwischen Erosion von Bodensediment und epiphytischem Material und Sedimentation von Schwebstoffen ein (Abb.3).

Die submersen Makrophyten

Im Donaustauraum Altenwörth sind die Makrophytenbestände nur im Zeitraum von Ende Mai bis September/Oktober vorhanden (CENKER & JANAUER 1987; WYCHERA 1989). Die einzige in großer Menge vorkommende submerse Makrophytenart, *Potamogeton pectinatus* L., ist erst bei einer Temperatur von größer 12 Grad Celsius lebensfähig (SPENCER 1986).

Mit zunehmendem Alter wird die Oberfläche der Makrophyten rasch von einem dichten Überzug aus Algen, Detritus und anorganischem Material belegt. Für die Pflanzen bedeutet dies eine Beschattung, wodurch ihr Wachstum gehemmt wird (WETZEL 1975). Bei einer sehr starken Ausbildung des epiphytischen Materials können die Makrophyten bereits vorzeitig zu Boden gedrückt werden; dies trat im Donaustauraum Altenwörth an beiden Untersuchungssaisonen ein (Ende September 1987 und Anfang September 1988, Abb.4). Die epiphytischen Lebensgemeinschaften sind somit nach einer längeren und stetigen Zunahme ihres Lebensraumes mit einem plötzlichen vollkommenen Verlust des Lebensraumes konfrontiert (Abb.5).

Das epiphytische Material

Das „epiphytisches Material" wurde definiert als die Summe aller an der Makrophytenoberfläche anhaftenden Materialbestandteile (Periphyton,

©Amt der Niederösterreichischen Landesregierung,, download unter www.biologiezentrum.at

Detritus und anorganische Sedimente), exklusiv der epiphytischen Fauna.

Auf *Potamogeton pectinatus* wachsen zahlreiche epiphytische Algen, wovon die Diatomeen mit mehr als 95 % den Hauptanteil stellen (dominant sind *Melosira varians* und *Cocconeis placentula*). Nur einmal im Jahr wurde jeweils kurzzeitig ein Massenaufkommen von langfädigen Grünalgen der Gattung *Oedogonium* beobachtet (Mitte August 1987 und Anfang September 1988). Die an der Makrophytenoberfläche wachsenden Algen wirken auf das angedriftete anorganische und organische Material als Sedimentfalle, wodurch der Belag rasch an Mächtigkeit zunimmt.

Die epiphytische Materialmenge und dessen organischer Gehalt ist in der Wachstumsphase der Makrophyten, aufgrund der sehr unterschiedlichen Expositionszeiten für die Entwicklung des epiphytischen Materials, sehr heterogen auf der Pflanzenoberfläche verteilt. Auch die saisonale Zusammensetzung des epiphytischen Materials ist qualitativ und quantitativ sehr unterschiedlich (WEIGAND, in Vorb.).

Die Futterqualität des epiphytischen Materials ist mit einem C/N-Verhältnis von 2,5 bis 3,5 sehr hoch und damit rund zehnmal höher als die der Makrophyten selbst. Der Anteil des organischen Gehalts liegt zu Beginn der Besiedlung durchschnittlich bei 15% und sinkt im Laufe der Vegetationsperiode bis zu 7% ab. Für die epiphytische Fauna sind diese Nahrungsressourcen ausreichend (WEIGAND,in Vorb.).

Eine sehr starke Reduktion der epiphytischen Materialmenge tritt durch die Laichaktivität pflanzenlaichender Fische und durch eine plötzlich erhöhte mehrtägige Wasserströmung im Bestand ein. So läßt die Vegetationperiode 1988 durch die gravierende Einwirkung der Fische zwei deutlich ausgeprägte Besiedlungsperioden erkennen (Abb. 4 und 9): Die Periode der Anfangsbesiedlung (von Ende Mai bis Anfang Juli) ist gegenüber der Zweitbesiedlung (Anfang Juli bis Mitte September) durch eine wesentlich geringere epiphytische Materialmenge, einem höheren organischen Gehalt und einem sehr starken Zuwachs der Makrophytenbiomasse gekennzeichnet (Abb. 4 und 5).

Die Fauna der submersen Makrophytenbestände

Die Phytalfauna des Stauraumes läßt sich in drei deutlich zu unterscheidende Lebensformtypen gliedern:

1.) Lebewesen, die aktiv in den Pflanzenbeständen schwimmen;
2a.) epiphytische Lebewesen, die das epiphytische Material nicht benötigen;
2b.) epiphytische Lebewesen, die essentiell an das epiphytische Material gebunden sind.

ad 1.) Der relative Anteil der Evertebraten, die aktiv in den Makrophytenbeständen schwimmen, beträgt während des ganzen Untersuchungszeitraumes nie mehr als 1% der Gesamtindividuendichte. In geringer Anzahl befindet sich die einzige heimische Garnele (*Limnomysis benedeni*) in den Beständen. Zahlreich findet man die Jungfische in den litoralen Makrophytenbeständen, sie finden hier einen geschützten Einstand und ein reich-

©Amt der Niederösterreichischen Landesregierung,, download unter www.biologiezentrum.at

haltiges Nahrungsangebot vor. Pflanzenlaichende Fischarten nutzen die Makrophyten intensiv als Laichsubstrat, so ist die Makrophytenoberfläche von Mitte Juni bis Anfang Juli zeitweise dicht mit Fischeier belegt (rund 10000 Fischeier pro m² Bodenfläche am 1. Juli 1988) (HERZIG, WEIGAND & ZOUFAL 1989).

ad 2a.) Zur Gruppe der Lebewesen, die das epiphytische Material nicht benötigen, gehören zum Ernährungstyp der Filtrier (Trichopteren, Simuliiden und Hydrozoen). Sie besiedeln aggregiert die strömungsexponierten Bereiche der Makrophytenbestände. Ein epiphytischer Belag beeinträchtigt die Filtrierer in ihrer Effizienz des Nahrungserwerbes und verringert deren Anheftungsmöglichkeit, daher geht die Individuendichte bei Erhöhung der Materialmenge stark zurück. Im strömungsexponierten linksufrigen Makrophytenbestand bei Strom-km 1994,1 sind die Filtrierer sehr zahlreich und ihr abundantester Vertreter *Brachycentrus subnubilus* (einzige epiphytische Trichopterenart im Stauraum) ist mit einer durchschnittlichen Dichte von 76 (max. 150) Individuen pro 100 cm² Makrophytenoberfläche vertreten (Abb.6).

ad 2b.) Den weitaus häufigsten Lebensformtyp des Phytals im Stauraum stellen jene Lebewesen, für die das epiphytische Material als Wohn- und Nahrungsgrundlage essentiell ist. Der relative Anteil an der Biozönose liegt meist deutlich über 90%. Die Makrophyten stellen das notwendige Oberflächensubstrat (Primärsubstrat) auf dem sich das epiphytischen Material (Sekundärsubstrat) entwickeln kann. Wachstum bzw. Rückgang der Makrophytenoberfläche und des epiphytischen Materials sind somit gleichzusetzen mit Lebensraumzunahme bzw. -abnahme (Abb.5). Aus Abbildung 8 ist ersichtlich, daß alle abundant vorkommenden Tiergruppen (Abb.7) eng an das epiphytische Material gebunden sind; eine hohe epiphytische Materialmenge, die weitgehend fest an der Makrophytenoberfläche gebunden ist, bietet für der Fauna einen besseren Halt gegenüber einer Abdriftung.

Deutlich lassen sich Tiergruppen differenzieren, die nur bei einer sehr mächtigen epiphytischen Materialauflage das Phytal besiedeln (Zweitbesiedlung; Abb.9). Im Besonderen sind dies die beiden Amphipodenarten, *Dikerogammarus haemobaphes* und *Corophium curvispinum*, letzterer ist wesentlich seltener anzutreffen, und die kosmopolitsche harpacticoide Copepodenart, *Canthocamptus staphylinus*, die zahlreich epiphytisch auftritt.

Zu den wenigen charakteristischen Phytalarten, die im Stauraum regelmäßig auftreten gehören: die zwei zeitweise sehr abundanten Rotatorienarten, *Euchlanis diletata* und *E.deflexa* (MÜLLER-LIEBENAU 1956; SCHIEMER 1967; KOSTE 1978); der in geringer Anzahl auftretende Fischegel, *Piscicola geometra*; die Oligochaeten sind fast ausschließlich mit der Familie der Naididen vertreten, hier gelten *Stylaria lacustris* und *Nais pseudobtusa* phytophil, viele andere epiphytisch vorkommende Arten (häufig sind *Nais bretscheri, N.elinguis, Chaetogaster sp.*) sind typische Bewohner der Flachwasserbereiche (KORN 1963); die zahlreich im epiphytischen Lückenraum lebenden Nematoden wurden nicht näher determiniert.

Die epiphytischen Chironomiden (Zuckmücken)

Die Chironomiden stellen die wichtigste epiphytische Tiergruppe; sie sind

©Amt der Niederösterreichischen Landesregierung,, download unter www.biologiezentrum.at

während der ganzen Vegetationsperiode mit einer hohen Individuendichte (Abb.9) und Artenanzahl vertreten und aufgrund ihres hohen Körpergewichtes stellen sie den größten Anteil der epiphytischen tierischen Biomasse (SCHIEMER 1967).

Unter den bisher 42 nachgewiesenen Chironomidentaxa befindet sich nur mit *Cricotopus cf. sylvestris* ein typischer Phytalvertreter (THIENEMANN 1951; HIRVENOJA 1973; TOKESHI 1986). Rund 85% der Chironomiden gehören zur Unterfamilie der Orthocladiinen, die abundant mit der Gattung *Cricotopus* vertreten sind. Die kosmopolitische und euryöke Art *Cricotopus bicinctus* dominiert mit einem relativen Anteil von 45% die Taxozönose.

Die höchste vorgefundene Individuendichte der Chironomiden (Larven und Puppen) lag bei rund 180 Individuen pro 100 cm² Makrophytenoberfläche, bzw. 120 000 Individuen pro m² Bodenfläche im Makrophytenbestand (Abb. 4 und 9).

Arten und Taxa der häufigeren Chironomiden

Unterfamilie: Orthocladiinae	Unterfamilie: Chironminae Tribus: Chironominii
Cricotopus bicinctus (Meigen)	
Cricotopus curtus sp. n. Hirvenoja	*Dicrotendipes nervosus* (Staeger)
Cricotopus festivellus gr. (Kieffer)	*Polypedilum breviantennatum* (Tschernowsky)
Cricotopus (Isocladius) intersectus (Staeger)	*Polypedilum convictum* (Wakler)
Cricotopus (Isocladius) laricomalis (Edwards)	*Polypedilum nubeculosum gr.*
Cricotopus (Isocladius) reversus sp. n. Hirvenoja	
Cricotopus tremulus (Linnaeus)	
Cricotopus cf. sylvestris	
Nanocladius rectinervis (Kieffer)	Tribus: Tanytarsini
Nanocladius bicolor (Zetterstedt)	
Orthocladius s. str. sp. A Schmid	*Micropsecta s. str.* sp. 1
Orthocladius s. str. sp. B Schmid	*Neozavrelia luteola*
Orthocladius s. str. sp. C Schmid	*Paratanytarsus* sp. 1
Orthocladius sp. cf. excavatus (Brundin)	*Paratanytarsus* sp. 2
Orthocladius sp. cf. saxicola	
Orthocladius (Orthocladius) wetterensis (Brundin)	
Paratrichocladius rufiventris (Meigen)	
Synorthocladius semivirens (Kieffer)	

Die saisonale Entwicklung der essentiell an das epiphytische Material gebundenen Fauna

Die Besiedlung des epiphytischen Materials durch Eevertebraten erfolgt so rasch, daß signifikant unterschiedliche Verteilungsmuster nicht auftreten (Abb.10a).

Im saisonalen Verlauf der Besiedlung sind mechanisch einwirkende Störungen im Makrophytenbestand (erhöhte Wasserströmung; Ablaichen der Fische) von hoher Bedeutung. So kommt es durch die Laichaktivität der

©Amt der Niederösterreichischen Landesregierung,, download unter www.biologiezentrum.at

Fische (Mitte Juni und besonders Anfang Juli) zu einer fast vollständigen Abdriftung der epiphytischen Materialauflage und der Organismen (Abb.4, 5 und 9). Die darauf folgende Wiederbesiedlung des Materials und der Evertebraten erfolgt sehr rasch und zeigt nach 2 Wochen (Anfang Juli bis Mitte Juli 1988), bezogen auf die Makrophytenoberfläche, folgende Verteilung: Die epiphytische Materialmenge hat eine 5-fache Zunahme; die Anzahl der Individuen erhöht sich bei den Nematoden um mehr als das 7-fache, bei den Chironomiden um fast das 5-fache und bei den Oligochaeten um knapp das 2-fache. Hier muß man mitberücksichtigen, daß durch die plötzlich besseren Lichtverhältnisse auch die Biomasse der Makrophyten um mehr als 30% zunimmt, dementsprechend erhöht sich auch noch die Individuendichte der Fauna pro m^2 Bodenfläche im Makrophytenbestand.

Quantitative Verteilung der Phytalfauna

Um die Beziehung zwischen dem epiphytischen Material und der Abundanz der Fauna zu erklären werden drei Bezugsgrößen verwendet. Als Maße für den „Wohnraum" der Fauna dienen die Menge und das Volumen des epiphytischen Materials und als ein Maß für das „Nahrungsangebot" wird der organische Gehalt des epiphytischen Materials verwendet.

Die essentielle Bedeutung des epiphytischen Materials für die Fauna ist aus Abb.9 bereits deutlich erkennbar, indem die Gesamtindividuendichte bezogen auf die Makrophytenoberfläche im saisonalen Verlauf deutlich ansteigt, hingegen bleibt die Gesamtindividuendichte bezogen auf die epiphytische Materialmenge und deren organischen Gehalt weitgehend gleich. Aus Abbildung 10a ist ersichtlich, daß fast alle Taxa mit dem epiphytischen Material gut und mit der Makrophytenoberfläche schlecht korrelieren. Zum Unterschied von der Erstbesiedlung ist in der zweiten Vegetationsperiode das epiphytische Material auf der Pflanzenoberfläche weitgehend homogen verteilt, wodurch die im Vergleich zur Erstbesiedlung deutlich höheren Regressionskoeffizienten der Fauna mit der Makrophytenoberfläche erklärbar sind (Abb.10). Wie erwartet findet man für die nicht essentiell an das epiphytische Material gebundene Fauna keine derartige Korrelationsverteilung (z.B. Hydrozoa; Abb.10a). Die besten Korrelationen der abundanten Taxa mit dem epiphytischen Material stehen im Zusammenhang mit einer Verknappung der essentiellen epiphytischen Materialbestandteilen (WEIGAND, in Vorb.). Ein signifikanter Unterschied der Faunenverteilung zwischen der epiphytischen Materialmenge und dem organischen Gehalt des Materials konnte nicht festgestellt werden.

4. Diskussion

Die wichtigsten limitierenden Faktoren der epiphytischen Fauna

Den weitaus größten Anteil an der Phytalfauna haben die an das epiphytische Material gebundenen Organismen und die bedeutendsten Ernährungstypen sind die Sediment- und Aufwuchsfresser. Durch die enge Beziehung der Fauna zum epiphytischen Sediment und Aufwuchs wird bei einer starken Ausbildung dessen die Entwicklung der Fauna direkt begünstigt (WIESER

©Amt der Niederösterreichischen Landesregierung,, download unter www.biologiezentrum.at

1959; DOWNING 1986). So ist auch die Individuendichte der Fauna mit dem epiphytischen Material hoch korreliert, hingegen erweist sich die Biomasse oder die Oberfläche der Makrophyten als ökologische Bezugsgröße für die Fauna als ungeeignet. Eine Verknappung des epiphytischen Materials veranlaßt die Fauna das zur Verfügung stehende Material effizienter zu nutzen, wodurch die überdurchschnittlich hohen Korrelationen erklärbar sind (WEIGAND, in Vorb.).

Wenn das epiphytische Material auch den eigentlichen Lebensraum der substratgebundenen Fauna darstellt, so wirken die Makrophyten selbst, als lebendes Primärsubstrat, auch in mehrfacher Hinsicht auf die epiphytische Fauna ein. So in Form von einer saisonal sehr unterschiedlichen Makrophytenbiomasse, weiters kommt es durch die Photosynthese der Pflanzen zu starken täglichen Schwankungen von pH-Wert, Kohlendioxid- und Sauerstoffgehalt unmittelbar an der Makrophytenoberfläche mit denen die Fauna konfrontiert wird (SCHIEMER 1967; WYCHERA 1989). Auch die Größe der Pflanzenteile wirkt selektiv (MÜLLER-LIEBENAU 1956; SCHIEMER 1967), so sind zum Beispiel aufgrund der zu geringen Blattbreite von *Potamogeton pectinatus* im Stauraum nur juvenile, also kleine, Mollusken der Arten *Bithynia tentaculata* und *Radix (Lymnea) peregra* epiphytisch lebend. Hingegen treten adulte Individuen im epilithischen Material des Blockworfs häufig auf.

Die Bedingungen im Stauraum

Die sehr monotone Gestaltung des Stauraumes Altenwörth hat einerseits zur Folge, daß hydrologische Faktoren wie Strömung, Schwebstoffgehalt oder Sichttiefe des Wasseres im Vergleich zu nicht verbauten Flußabschnitten in der meisten Zeit nur eine geringe Dynamik aufweisen. Weiters bedingt die einheitliche Verblockung der begradigten Uferlinie das völlige Fehlen von Pufferzonen, sodaß bereits bei einem etwas erhöhten Strömungsereignis im Litoral stets der gesamte Makrophytenbestand massiv betroffen ist und das epiphytische Material und die Evertebraten einer starken Abdriftung ausgesetzt sind. So ermöglicht der Stauraum zwar die Ausbildung dieser Art von Phytal, setzt aber auch enge Grenzen für dessen Entwicklung.

Die Biozönose in den Makrophytenbständen des Stauraumes Altenwörth weist im Vergleich zu den entsprechenden Lebensgemeinschaften von Seen einige sehr wesentliche Unterschiede auf:

- Im Stauraum-Phytal fehlen die aktiv im Pflanzenbestand schwimmenden Evertebraten beinahe vollständig. So haben die Rotatorien, Cladoceren und Copepoden im Freiwasser zwischen den Makrophyten die annähernd gleich geringe Individuendichte wie im angrenzenden Pelagial (ZOUFAL 1990).
- Die Filtrierer finden im Stauraum aufgrund der vorhandenen Strömung wesentlich bessere Lebensbedingungen vor als in den Seen (Simuliiden und besonders Trichopteren). Zahlreich besiedeln die hemisessilen Larven von *Brachycentrus subnubilus* die strömungsexponierten Bereiche der Makrophytenbestände. Interessant ist, daß die Flugphase von *B.subnubilus* sich genau mit der Zeit der Vegetationsperiode der Makrophyten deckt (WARINGER 1989).
- Sehr auffallend ist die im Vergleich zu Seen geringe Diversität (nach

©Amt der Niederösterreichischen Landesregierung,, download unter www.biologiezentrum.at

SHANNON & WEAVER 1963) der epiphytischen Tiergruppen im Stauraum, da 2 bis maximal 4 Taxa beinahe die gesamte Individuendichte bilden.

Herkunftsort der Fauna und Besiedlung des Phytals

Wohl aufgrund der Tatsache, daß es in der Zeit von Oktober bis Mitte Mai im Stauraum keine submersen Makrophytenbestände gibt, ist die Artenzusammensetzung im Vergleich zu den Seen vollkommen unterschiedlich und eine typische Phytalbiozönose fehlt. Es handelt sich durchwegs nur um Arten, die die plötzlich vorhandene Pflanzenstruktur von den angrenzenden Biotopen her besiedeln. Diese Tatsache läßt sich am besten an der wichtigsten epiphytischen Tiergruppe, den Chironomiden, demonstrieren:

In Seen sind die Subfamilien Orthocladiinen und Chironomini annähernd gleich zahlreich vertreten (MÜLLER-LIEBENAU 1956; SCHIEMER 1967), hingegen sind im Stauraum und im Fluß (JANKOVIC 1973; DRAKE 1983) nur die Orthocladiinen abundant. Auch ist die im Stauraum so dominate Art *Cricotopus bicinctus* in Seen jeweils nur mit einer geringen Individuendichte vertreten. *C.bicintus* gilt als eine ausgesprochen euryöke und kosmopolitische Art, sie ist keine phytophile aber eine regelmäßig im Phytal vorkommende Art (THIENEMANN 1951; LESAGE & HARRISON 1980; DRAKE 1983; TOKESHI 1986). Die Vorherrschaft dieser Art im Stauraum geht wahrscheinlich auf das Fehlen von konkurrenzstarken epiphytischen Arten zurück; weiters vermag sie vermutlich durch ihre ausgeprägten euryöken Eigenschaften mit den Bedingungen im Stauraum-Phytal am besten zurecht zu kommen. Die qualitative und quantitative Verteilung der Arten ist im Blockwurf wesentlich ähnlicher als im Benthal. So dominieren im Blockwurf ähnlich wie im Phytal die Orthocladinen (TOCKNER, in Vorb.), im feinkörnigen Benthal sind es die Chironomini (SCHMID 1992). Der Anteil von *C. bicinctus* an der Summe der Chironomidenlarven liegt im Blockwurf durchschnittlich bei 9,6% und im Benthal bei 1,4%.

Die beobachtete starke und rasche Zunahme der Individuendichte der Chironomiden, die lange Generationsdauer (*C. bicinctus* mit 2 bis 3 Generationen pro Jahr; ROSENBERG, WIENS & SAETHER 1976; LESAGE & HARRISON 1980) und die nur einmal im Phytal beobachtete hohe Ablaichaktivität der Chironomiden weist darauf hin, daß der Anteil der ins Phytal aktiv eingewanderten und angedrifteten Chironomiden stark überwiegt. Auch kann durch die sehr ähnliche qualitative und quantitative Artenzusammensetzung von Phytal und Blockwurf angenommen werden, daß als Einwanderungsort dem Uferblockwurf eine wesentlich höhere Bedeutung zukommt als dem Benthal oder dem Pelagial. Auch wird die Besiedlung des Phytals durch die Faunenverdriftung aus dem Uferblockwurf, die durch die Einwirkung des Wellenschlages entsteht, begünstigt. Dafür spricht auch, daß die Artenzusammensetzung der epiphytischen Chironomiden im Stauraum Altenwörth im Vergleich zu einem jugoslawischen Donauabschnitt sehr unterschiedlich ist (JANKOVIC 1973).

Die Diversität der Chironomiden im Phytal ist gegenüber jener im Blockwurf und im Benthal deutlich niedriger und im Vergleich zum Phytal der Seen annähernd gleich (MÜLLER-LIEBENAU 1956; SCHIEMER 1967).

©Amt der Niederösterreichischen Landesregierung,, download unter www.biologiezentrum.at

Das Phytal des Stauraumes Altenwörth ist kein in sich weitgehend abgegrenzter Biotop und beherbergt auch keine eigenständige Biozönose. Vielmehr erscheint das Phytal für die benachbarten Biozönosen, besonders jener des Blockwurfs, eine Erweiterung ihres Lebensraumes zu sein, wo bestimmte Arten die Vorteile des temporären pflanzlichen Lebensraumes gut für sich zu nutzen vermögen.

Danksagung

Diese Studie wurde unterstützt vom österreichischen Man and Biosphere-Komitee und vom österreichischen Nationalkomitee der internationalen Arbeitsgemeinschaft Donauforschung (ÖN-IAD). Für die wissenschaftliche Betreuung danke ich Doz. Dr. Alois HERZIG; für die Benutzung der apperativen Einrichtungen an der Biologischen Station Lunz am See danke ich Prof. Dr. Gernot BRETSCHKO und seinen Mitarbeitern; zuletzt danke ich vielen meiner Kollegen für ihre konstruktive Kritik zum Gelingen dieses Manuskriptes.

5. Literatur

BRETSCHKO, G. (1981): Austauschprozesse zwischen Oberflächenwasser und Bettsedimentwasser / Interchange processes of surface and sediment water. Jber. Biol. Stn. Lunz 4: 35-80.

BRETSCHKO, G. & LEICHTFRIED, M. (1987): The determination of organic matter in river sediments. Arch.Hydrobiol.Supp.68, 3/4: 403-417.

CENKER, U. & JANAUER, G. A. (1987): Biomasse von *Potamogeton pectinatus* im Stauraum Altenwörth. In: Berichte der 26.Tagung der IAD in Passau: 115-120.

DOWNING, J.A. (1986): A regression technique for the estimation of epiphytic invertebrate populations. Freshwater Biology 16: 161-173.

DOWNING, J.A. & ANDERSON M.R. (1985): Estimating the Standing Biomass of Aquatic Macrophytes. Can.J.Fish.Aquat.Sci.42: 1860-1869.

DOWNING, J.A. CYR, H. (1985): The quantitative estimation of epiphytic invertebrate populations. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 42: 1568-1578.

DOWNING, J.A. PETERS, P.H. (1980): The effect of body size and food concentration on the situ filering rate of *Sida crystallina*. - Limnol. Oceanogr. 25 (5): 883-895.

DRAKE, C.M. (1982): Seasonal dynamics of Chironomidae (Diptera) on the Bulrush *Schoenoplectus lacustris* in a chalk stream. Freshwater Biology, 12: 225-240.

DRAKE, C.M. (1983): Spatial distribution of Chironomid larvae (Diptera) on leaves of the Bulrush in a chalk stream. Journal of Animal Ecology, 52: 421-437.

GROSINA, H. (1985): Vorstudie für das Forschungsprojekt „Ökosystemstudie Donaustau". Österr. Akad. d. Wiss. - Innsbruck: Universitätsverlag Wagner.

HARY, N. & NACHTNEBEL H.P. (1989): Ökosystemstudie Donaustau Altenwörth - Veränderungen durch das Donaukraftwerk Altenwörth. -Veröffentlichungen des österreichischen MaB-Programms, 14: 1-445. Universitätsverlag Wagner, Innsbruck.

HERZIG, A. (1984): Zur Limnologie von Laufstauen alpiner Flüsse - Die Donau in Österreich. Österr.Wasserwirtschaft Jg.36, 5/6.

HERZIG, A., WEIGAND, E. & ZOUFAL, W. (1989): Stauräume: Strukturvielfalt kontra Monotonie (Beispiel Altenwörth). Österreichische Wasserwirtschaft Jg.41 H.5/6: 158-166.

HIRVENOJA, M. (1973): Revision der Gattung *Cricotopus* van der Wulp und ihrer Verwandten (Diptera, Chironomidae). Ann.Zool.Fennici 10: 1-363.

HUMPESCH, U.H. & ELLIOTT, J.M. (1990): Methods of Biological Sampling in a Large Deep River - the Danube in Austria. Wasser und Abwasser Supplementband 2.

©Amt der Niederösterreichischen Landesregierung,, download unter www.biologiezentrum.at

HYNES, H.B.N. & KAUSHIK, N.K. (1969): The relation between dissolved nutrient salts and protein production in submerged autumnal leaves. Verh. Internat.Verein. Limnol.17: 95-103.

JANKOVIC, A. (1973): Die Chironomidenfauna aus dem Periphyton in der jugoslawischen Donaustrecke. Arch.Hydrobiol.Suppl.44, 2: 249-257.

KAIRESALO, T. (1984): The Seasonal Succession of Epiphytic Communities within an *Equisetum fluviatile* L. Stand in Lake Pääjärvi, Southern Finland. Int. Revue ges. Hydrobiol. 69, 4: 475-505.

KORN (1963): Studien zur Ökologie der Oligochaeten in der oberen Donau unter besonderer Berücksichtigung der Abwasserentwicklung. Arch.Hydrobiol. Suppl. Donauforschung, 27/1: 131-182.

KOSTE, W. (1978): Die Rädertiere Mitteleuropas. Gebr. Bornträger, Berlin, Stuttgart: 673 S.

LESAGE, L. & HARRISON, A.D. (1980): The biology of *Cricotopus* (Chironomidae: Orthocladinae) in an algal-enriched stream: Part I - Normal biology. Arch. Hydrobiol. Suppl.57, 4: 375-418.

MEUCHE, A. (1939): Die Fauna im Algenbewuchs. Nach Untersuchungen im Litoral ostholsteinischer Seen. Arch.Hydrobiol.34: 349-520.

MÜLLER-LIEBENAU, I. (1956): Die Besiedlung der Potamogeton-Zone ostholsteinischer Seen. Arch.f.Hydrobiol.52, 4: 470-606.

PARZ-GOLLNER, R. (1989): Auswirkungen von wasserbautechnischen Maßnahmen im Stauraum Altenwörth auf Vorkommen und Verteilung von Wasservögeln. Österr.Wasserwirtschaft, Jg.41, 7/8: 178-186.

ROSENBERG, D.M. WIENS, A.P. & SAETHER, O.A. (1976): Life histories of *Cricotopus (Cricotopus) bicinctus* and *C. (C.) mackenziensis* (Diptera: Chironoomidae) in the Fort Simpson Bea, Northwest Territories. J. Fish. Res. Board Can.34: 247-253.

SCHIEMER, F. (1967): Ein Beitrag zur Ökologie des submersen Phytals eines oligotrophen Sees unter besonderer Berücksichtigung der Nematoden und Chironomiden. Diss. Univ. Wien.

SCHMID, P.E. (1992): Community structure of larval Chironomidae (Diptera) in a backwater area of the River Danube. Freshwater Biology 27: 151-167.

SHANNON, C.E. & WEAVER, W. (1963): The mathematical theory of communication. Univ.Ill.Press.

SOUTHWOOD, T.R.E. (1987): Ecological methods. - Chapmann and Hall, London, New York: 1-524.

SPENCER, D.F. (1986): Early growth of *Potamogeton pectinatus* L. in response to temperature and irradiance: Morphology and pigment composition. Aquatic Botany, 26, 1-8.

THIENEMANN, A. (1951): Lunzer Chironomiden. Arch.Hydrobiol. Suppl. Bd.18, 1-202.

TOCKNER, K. (in Vorb.): Zur Ökologie von Uferstrukturen der Donau, am Beispiel der makrozoobenthischen Besiedlungsstruktur. Diss. Univ. Wien.

TOKESHI, M. (1986): Population dynamics, life histories and species richness in an epiphytic chironomid community. Freshwater Biology 16: 431-441.

WAIDBACHER, H. (1989): Zum Einfluß der Uferstruktur auf Fischbestände - Stauraumgestaltung Altenwörth. Österr.Wasserwirtschaft 41, 7/8: 172-178.

WARINGER, J.A. (1989): The abundance and temporal distribution of caddisflies (Insecta: Trichoptera) caught by ligth traps on the Austrian Danube from 1986 to 1987. Freshwater Biology, 21: 387-399.

WEIGAND, E. (1989): Die Entwicklung der litoralen epiphytischen Fauna auf *Potamogeton pectinatus* L. im Stauraum Altenwörth. Endbericht d.österr.MaB-Programms 5/9 der „Ökosystemstudie Donaustau Altenwörth".

WEIGAND, E. (in Vorb.): Lebensraum Phytal - Zur Ökologie der Biozönose der submersen Makrophytenbestände in einem Donaustauraum (Altenwörth, Österreich). Diss.Univ.Wien.

WETZEL, R.G. (1975): Limnology. W.B.Sounders Company. Philadelphia-London-Toronto: 355-418.

WIESER, W. (1959): Zur Ökologie der Fauna mariner Algen mit besonderer Berücksichtigung des Mittelmeeres. Intern.Rev.ges. Hydrobiol.44: 137-180.

WYCHERA, U. (1989): Biomasse, Licht und Struktur der Makrophytenbestände im Stauraum Altenwörth. Diss. Univ. Wien.

©Amt der Niederösterreichischen Landesregierung,, download unter www.biologiezentrum.at

ZOUFAL, W. (1990): Taxonomische und ökologische Aspekte des Zooplanktons im Donaustauraum Altenwörth. Diss. Univ. Wien.

Name und Anschrift des Verfassers:

ERICH WEIGAND

Institut für Zoologie
Althanstraße 14
A-1090 Wien

©Amt der Niederösterreichischen Landesregierung,, download unter www.biologiezentrum.at

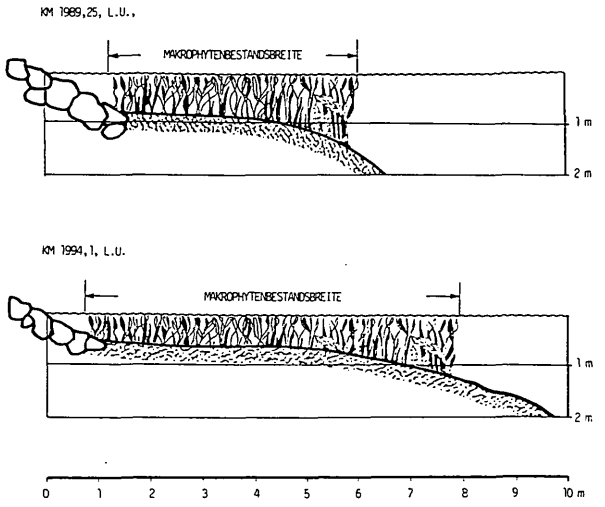

Abb. 1: Querschnitt durch zwei linksufrige Makrophytenbestände; der Bestand bei Strom-km 1989,25 wurde genauer untersucht.

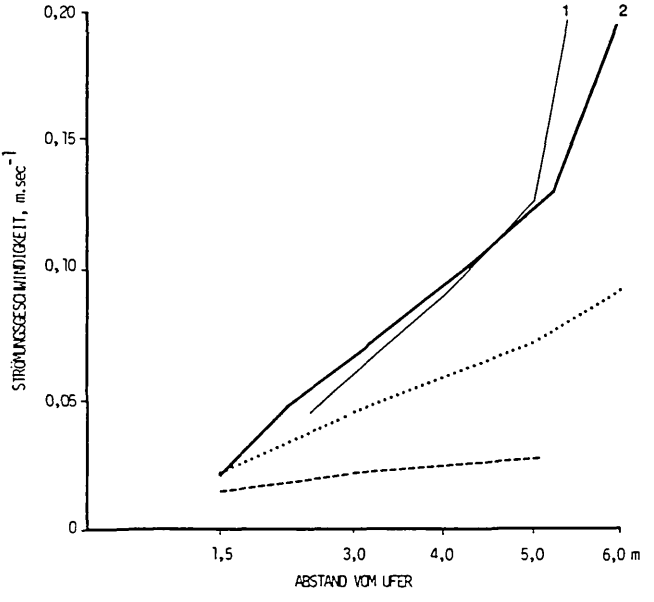

Abb. 2: Strömungsgeschwindigkeiten im linksufrigen Pflanzenbestand bei Strom-km 1989,25 in Zusammenhang mit der Wasserführung und Makrophytenbestandsdichte.
1 - Hohe Makrophytendichte, Q = 4078 $m^3 \cdot s^{-1}$;
2 - Mittlere Makrophytendichte, Q = 2257 $m^3 \cdot s^{-1}$;
..... Keine Makrophyten, Q = 1939 $m^3 \cdot s^{-1}$;
—— Keine Makrophyten, Q = 1125 $m^3 \cdot s^{-1}$ (Q-Pegel Kienstock).

©Amt der Niederösterreichischen Landesregierung,, download unter www.biologiezentrum.at

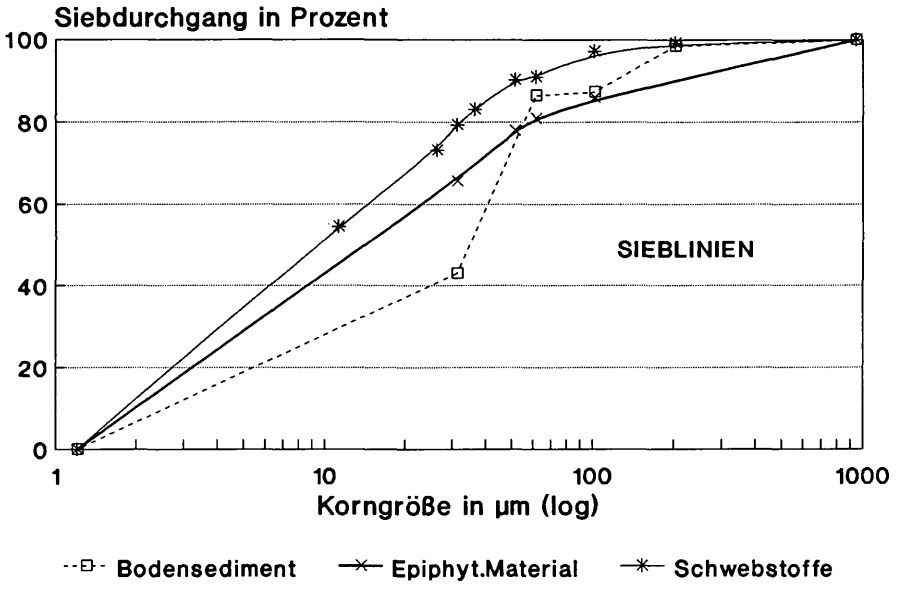

Abb. 3: Die Korngrößenverteilung des epiphytischen Materials, der sedimentierten Schwebstoffe und der Bodensedimente im linksufrigen Makrophytenbestand bei Strom-km 1989,25.

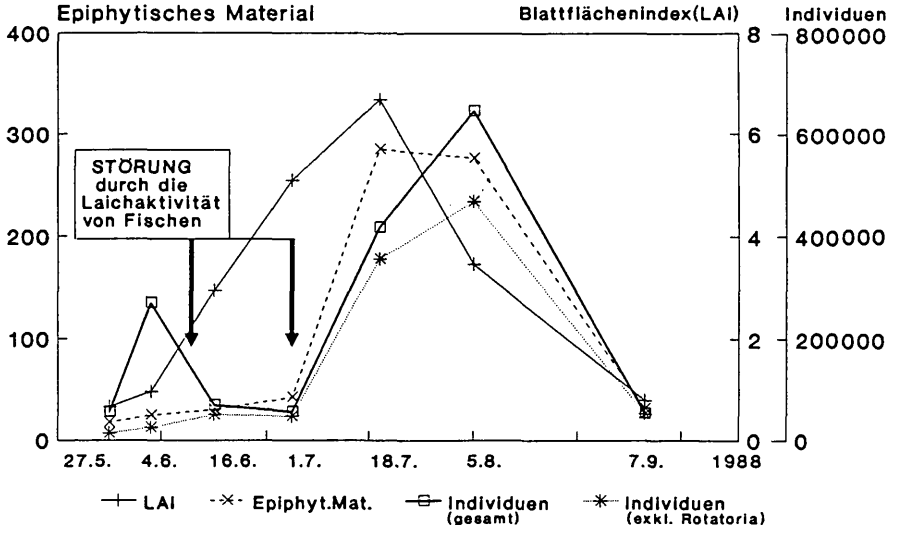

Abb. 4: Saisonale Verteilung von Blattflächenindex/LAI (Makrophytenoberfläche in m^2), epiphytischer Materialmenge (gTG) und Gesamtindividuendichte der Phytalfauna (mit und ohne Rotatorien) pro m^2 Bodenfläche im linksufriger Makrophytenbestand bei Strom-km 1989,25 – Vegetationsperiode 1988.

©Amt der Niederösterreichischen Landesregierung,, download unter www.biologiezentrum.at

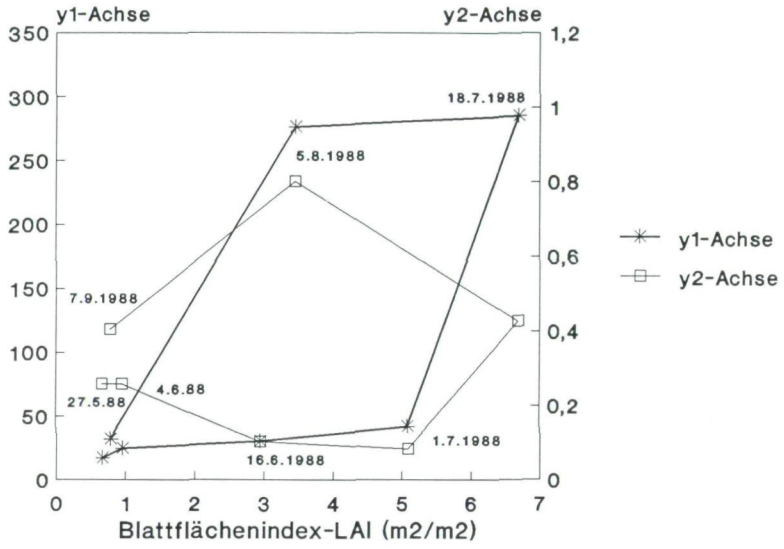

Abb. 5: Saisonale Verteilung der epiphytischen Materialmenge in Zusammenhang mit dem Blattflächenindex/LAI (Pflanzenoberfläche pro Bodenfläche). Saison 1988 – linksufriger Makrophyten-bestand bei Strom-km 1989,25. Epiphytische Materialmenge bezogen auf die Bodenfläche (y1-Achse in gTG·m^{-2}) und auf die Makrophytenoberfläche (y2-Achse in gTG·100cm^{-2}).

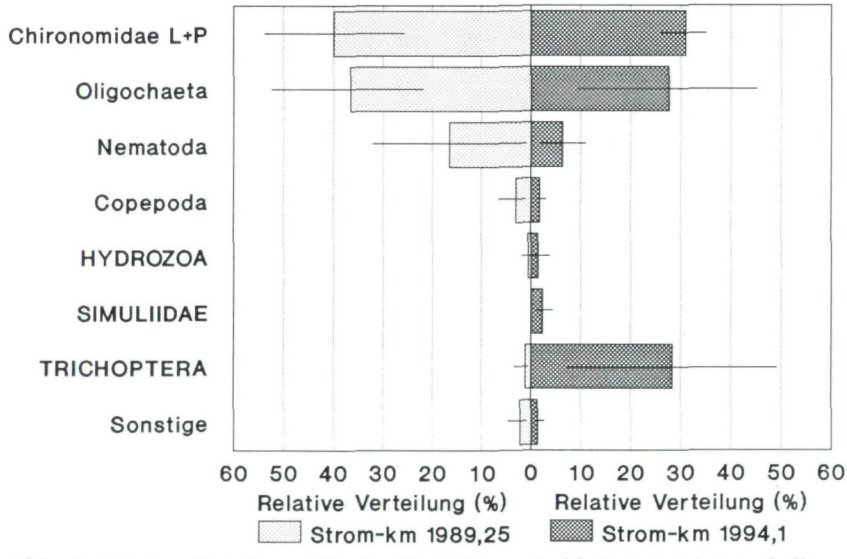

Abb. 6: Relative Verteilung (%) der Phytalfauna (exkl. Rotatoria) innerhalb zweier Makrophytenbestände mit unterschiedlichen Strömungsbedingungen am 7. 7. 1987. – Linksufrige Makrophytenbestände bei Strom-km 1989,25 (Strömunggeschwindigkeit von v = < 10 cm·sec^{-1}; n = 14) und bei Strom-km 1994,1 (v = > 20 cm·sec^{-1}; n = 6).

©Amt der Niederösterreichischen Landesregierung,, download unter www.biologiezentrum.at

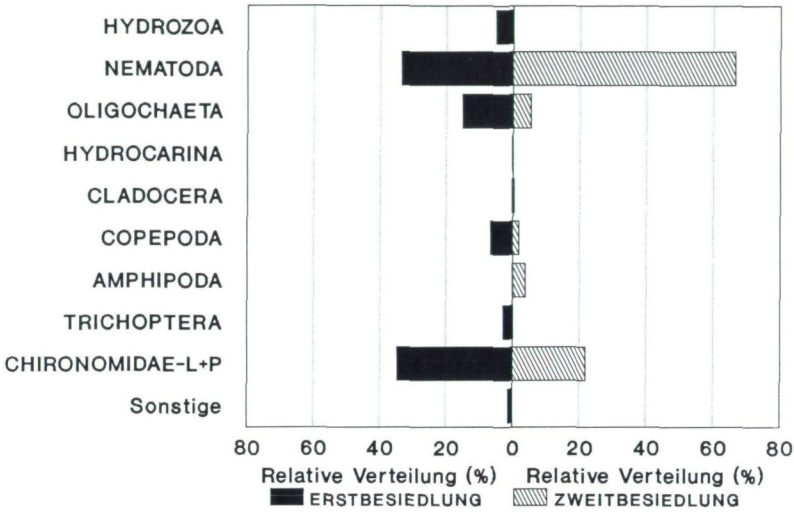

Abb. 7: Relative Verteilung (%) der Taxa (exkl. Rotatoria) im linksufrigen Makrophytenbestand bei Strom-km 1989,25. Erstbesiedlung (Mitte Mai bis 16. 6. 1988); Zweitbesiedlung (Anfang Juli bis 7. 9. 1988).

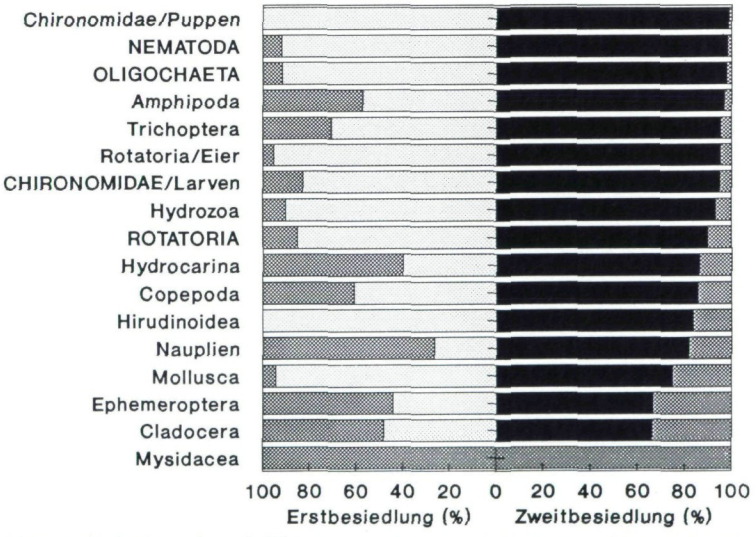

Abb. 8: Relativer Anteil (%) der stark am epiphytischen Material anhaftenden und abgedrifteten, und innerhalb des Makrophytenbestandes schwimmenden Fauna nach langsamen Entfernen des dem epiphytischen Komplex umgebenden Wassers. Linksufriger Makrophytenbestand bei Strom-km 1989,25 – Erstbesiedlung (Ende Mai bis 7. 7. 1987; n = 25) mit geringer und Zweitbesiedlung (Mitte Juli bis 24. 9. 1987; n = 26) mit hoher epiphytischer Materialmenge. Voll und punktiert dargestellt ist die epiphytisch anhaftende Fauna; gerastert dargestellt ist die abgedriftete und die aktiv innerhalb der Makrophyten schwimmende Fauna.

©Amt der Niederösterreichischen Landesregierung,, download unter www.biologiezentrum.at

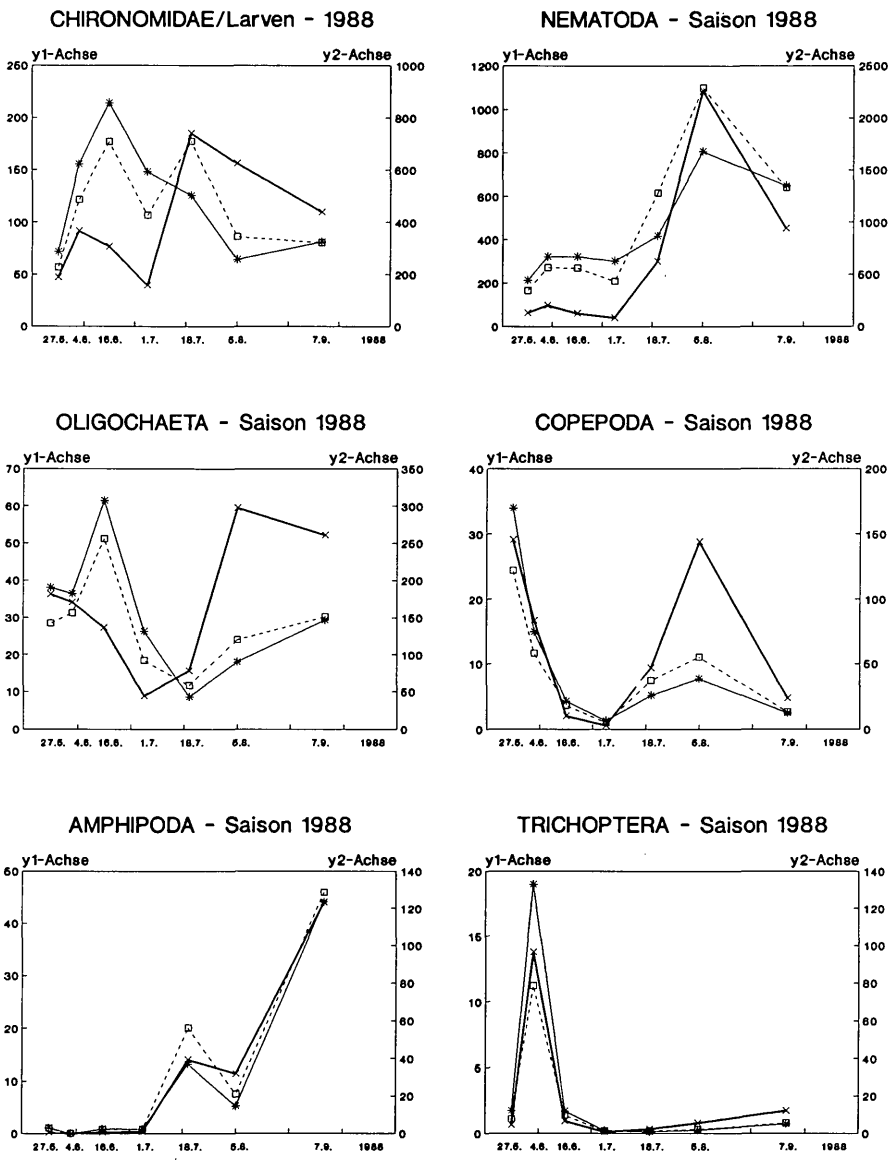

Abb. 9: Saisonaler Vergleich der häufigsten epiphytischen Taxa mit drei ausgewählten Parametern. Saison 1988 – linksufriger Makrophytenbestand bei Strom-km 1989,25.
——×—— Individuen · 100cm^{-2} Makrophytenoberfläche (y1-Achse)
——✳—— Individuen · 1000mgTG^{-1} epiphytische Materialmenge (y2-Achse)
----⊡---- Individuen · 100mgTG^{-1} organ. Gehalt des epiphyt. Materials (y2-Achse)

©Amt der Niederösterreichischen Landesregierung,, download unter www.biologiezentrum.at

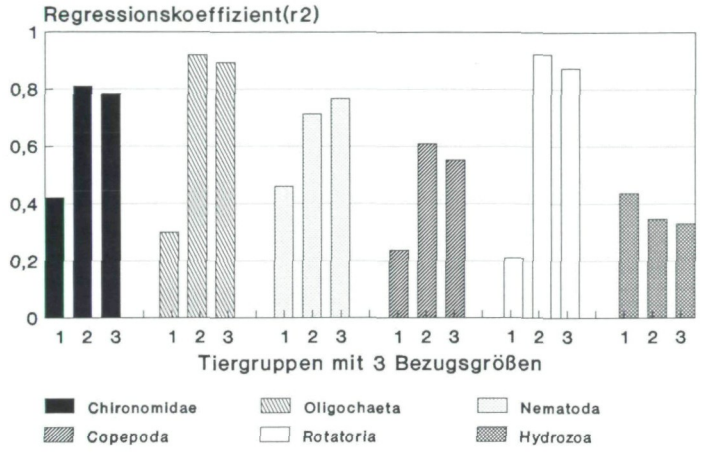

Abb.10a: Erstbesiedlung

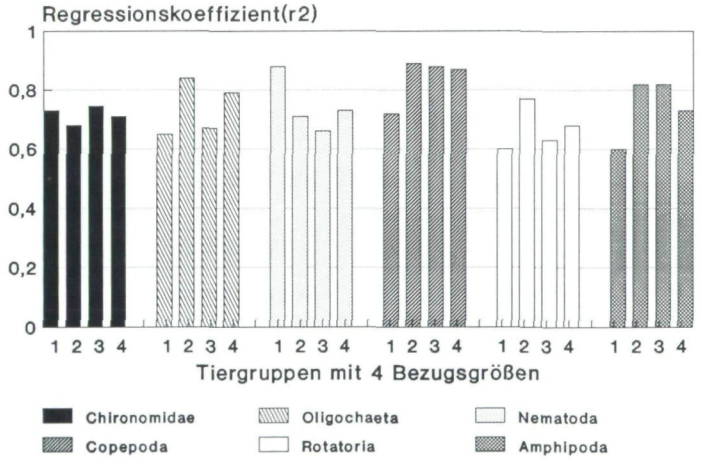

Abb.10b: Zweitbesiedlung

Abb. 10: Die Regressionskoeffizienten (r^2, lineare Regression) der häufigsten epiphytischen Taxa mit vier ausgewählten Parametern im linksufrigen Makrophytenbestand bei Strom-km 1989,25.
1 - Makrophytenoberfläche
2 - epiphytische Materialmenge
3 - organischer Gehalt und
4 - Volumen des epiphytischen Materials.

Abb. 10a: Erstbesiedlung (Ende Mai bis 16. 6. 1988; n = 27);
Abb. 10b: Zweitbesiedlung (Anfang Juli bis 7. 9. 1988; n = 24).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Wissenschaftliche Mitteilungen Niederösterreichisches Landesmuseum

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: 8

Autor(en)/Author(s): Weigand Erich

Artikel/Article: Lebensraum Phytal - Zur Ökologie der Biozönose submerser Makrophytenbestände in einem Donaustauraum (Altenwörth, Österreich). (N.F. 335) 91-109