

Auswirkungen des Extremhochwassers 1999 auf die Flächendynamik und Bestandsstruktur der Uferröhrichte des Bodensees

Effects of the extreme flood in 1999 on the spatial dynamics and stand structure of the reed belts in Lake Constance

Klaus Schmieder^{1,*}, Michael Dienst¹, Wolfgang Ostendorp²

¹ Institut für Landschafts- und Pflanzenökologie (320), Universität Hohenheim, D-70593 Stuttgart, Germany

² Limnologisches Institut, Universität Konstanz, D-78457 Konstanz, Germany

Abstract

In consequence of the extreme flood at Lake Constance in 1999 the reed belts showed a severe loss in vitality so that a permanent damage could be expected. The monitoring project presented here focuses the documentation of the damage following the disturbance event, the identification of co-factors, and is designed to find out significant stressors that may impede the recovery of the reeds. The monitoring is based on CIR aerial photo interpretation, quantitative GIS-analyses and field data. The design of the study implies the definition of five degrees of damage using the interpretation of CIR aerial photo series from July 2000. The aquatic reed beds were digitised and areal sums were calculated. These data were compared with the corresponding data from 1999 and 1993. Stand structural and biomass attributes were investigated in 50 randomly distributed permanent plots covering all site types and damage degrees. The results showed a loss of about 24 hectares of aquatic reeds at Lake Constance Untersee alone. The stands which had survived showed a great patchiness in terms of culm density, shoot population composition, culm architecture, and aboveground biomass production. Severely damaged stands were mainly composed of secondary shoots, whereas primary and insect infested shoots dominated in less damaged stands. One co-factor which explained the patchiness was the vertical position of the stand, i.e. the probability of being severely damaged increased with increasing distance below mean water level. The monitoring programme will be continued till 2003.

Key words: *Phragmites australis* – reed decline – disturbance ecology – flooding sensibility – stand structure – aerial photo interpretation – GIS – Lake Constance

*Corresponding author: Dr. Klaus Schmieder, Institut für Landschafts- und Pflanzenökologie (320), Universität Hohenheim, D-70593 Stuttgart, Germany; e-mail: schmied@uni-hohenheim.de

1. Einleitung

Das Gemeine Schilf *Phragmites australis* (CAV.) TRIN. ex STEUD. ist ein Bestandteil der naturnahen Ufervegetation der meisten mitteleuropäischen Seen. Dort bildet es häufig ausgedehnte Röhrichte, die bis in mehr als 2 m Wassertiefe vordringen können (RODEWALD-RUDESCU 1974: 50, 110). Die Schilfröhrichte nehmen wichtige landschaftsökologische Funktionen wahr: Sie schützen die Ufersedimente vor Erosion und dienen damit dem Uferschutz. Sie sind Nahrungspflanze oder stellen das dominierende Strukturelement für eine Vielzahl spezialisierter Arthropoden- und Vogelarten dar (Artenschutzfunktion), und schließlich dienen sie dem Gewässerschutz, indem sie nährstoff- und pestizidbelastete Sickerwässer von ufernahen landwirtschaftlichen Nutzflächen aufnehmen und filtern (OSTENDORP 1993a, b).

Im Unterschied zu anderen Uferpflanzen wie Rohrkolben (*Typha* spp.) oder Seebinse (*Schoenoplectus lacustris*) weist die Schilfpflanze keine besonderen morphologischen oder anatomischen Anpassungen an das Leben unter Wasser auf. Offenbar reichen Präadaptationen innerhalb der Gräser-Unterfamilie Arundinoideae

zur Besiedlung des amphibischen Lebensraumes aus, beispielsweise der Besitz von unterirdischen Speicherrhizomen und die Ausbildung eines von den Blattscheiden bis in die Adventivwurzeln reichenden Luftleitungsgewebes (Aerenchym) (FIALA 1976; ARMSTRONG et al. 1990; BRÄNDLE 1990; CRAWFORD 1992; GROSSE et al. 1996; CIŽKOVÁ & LUKAVSKÁ 1999). Die Blätter sind normale bifaziale Grasblätter, die sich von ihrem anatomischen Aufbau her nicht für eine submerse Photosynthese eignen (RODEWALD-RUDESCU 1974: 17, 81).

An vielen mitteleuropäischen Seeuferräumen wurde in den letzten Jahrzehnten ein starker Rückgang der Seeuferröhrichte festgestellt (OSTENDORP 1989; VAN DER PUTTEN 1997; BRIX 1999). Die wichtigsten Faktorenkomplexe, die zum „Schilfsterben“ führen, sind danach neben der direkten Zerstörung durch menschliche Ufernutzung die mechanischen Belastungen durch Wellengang und Treibgut, der Fraßdruck von Wasservögeln, Bismartratte und Nutria, sedimentchemische Änderungen, die im Zuge der Seeneutrophierung auftreten können, und schließlich auch Veränderungen im hydrologischen Regime, beispielsweise künstliche Seespiegelmanipulationen oder natürliche Hochwasserereignisse.

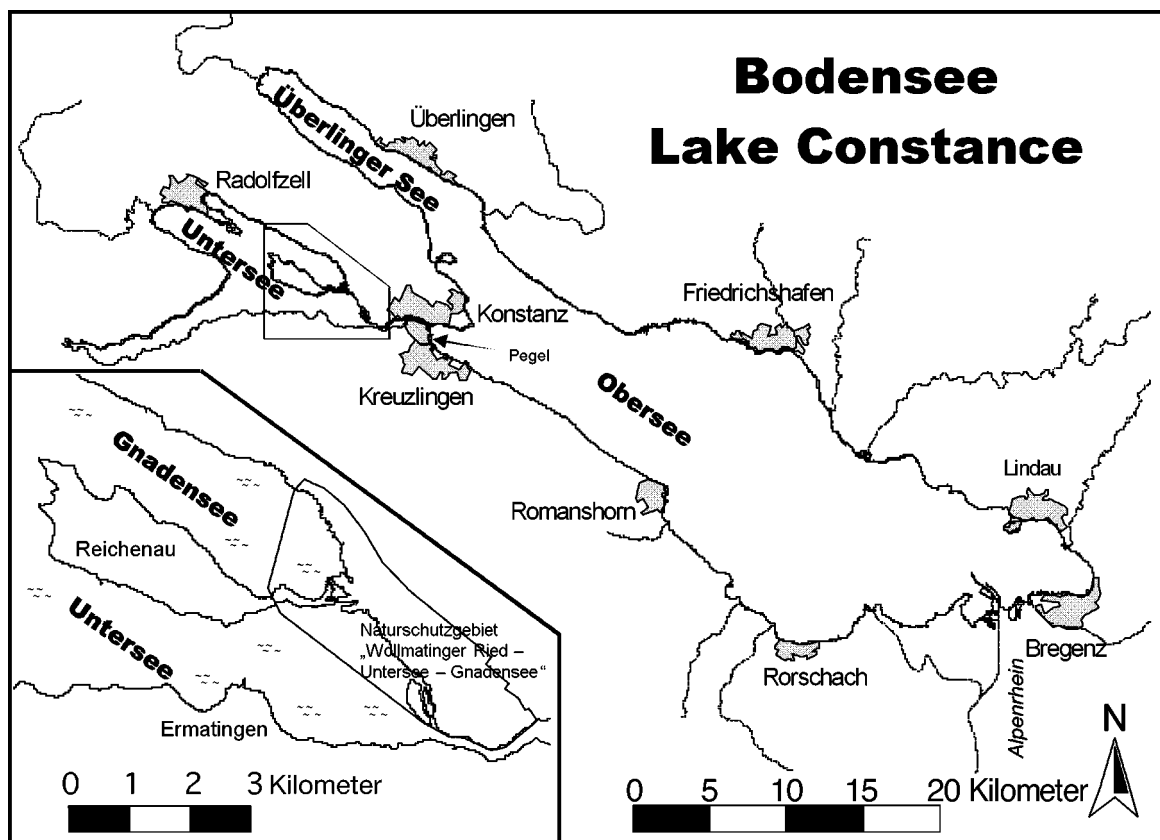


Abb. 1. Lage des Untersuchungsgebietes.

Fig. 1. Investigation area.

Auch der Bodensee war von einem Röhrichtrückgang betroffen: Zwischen etwa 1954 und 1978 starben allein am deutschen Ufer des Bodensee-Untersees rund 85 ha seewärtiger Schilfröhrichte ab (OSTENDORP 1990a). War man zunächst davon ausgegangen, dass die Eutrophierung ursächlich für den Rückgang verantwortlich war (KLÖTZLI & GRÜNIG 1976; SCHRÖDER 1979, 1987), stellte sich später anhand von Luftbild-, Pegel- und Witterungsauswertungen das Extremhochwasser vom Juni 1965 als wesentlicher Faktor heraus (KRUMSCHEID-PLANKERT et al. 1989; OSTENDORP 1990a, b, 1991).

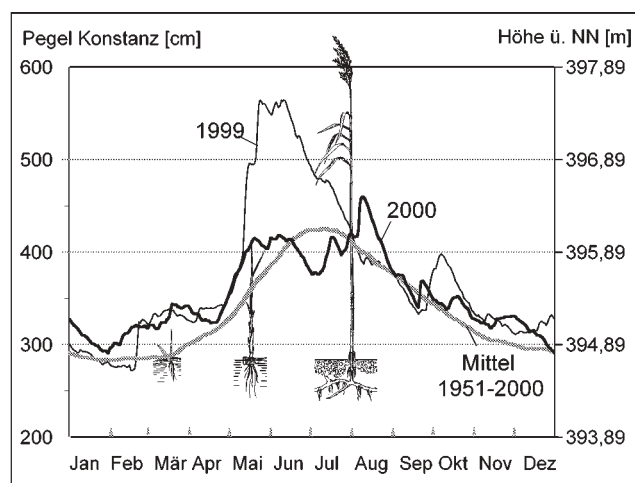


Abb. 2. Mittlere Wasserstandsganglinie 1951–2000 und Wasserstandsganglinien für die Jahre 1999 und 2000 am Pegel Konstanz (Bodensee-Obersee). Die drei Schilfpflanzen sind in Größe und Höhenlage maßstabsgerecht eingezeichnet.

Fig. 2. Annual water level changes in Lake Constance: mean daily water mark records at Constance (Lake Constance-Obersee) (means of 1951 to 2000), daily records from 1999 and 2000; the ground level and the height of the *Phragmites* culms are drawn to the same scale.

Das Jahr 1999 brachte dem Bodensee ein neuerliches Extremhochwasser, das dritthöchste seit Beginn der regelmäßigen Pegelaufzeichnungen im Jahr 1816/17. Es war nicht nur ungewöhnlich hoch, sondern es trat auch ungewöhnlich früh – Mitte Mai – ein, und der hohe Wasserstand dauerte ungewöhnlich lange an – von Mitte Mai bis Anfang Juli. Bereits im Sommer 1999 wurde deutlich, dass das Hochwasser nicht ohne Folgen für die Schilfröhrichte bleiben würde. Im Mai 2000 wurde daher ein Forschungsprojekt gestartet, das die Auswirkungen des Hochwassers dokumentieren und analysieren soll, um daraus Hinweise für eventuelle Röhrichtschutz- bzw. Renaturierungsmaßnahmen abzuleiten. Die zentralen Fragestellungen des Forschungsprojektes sind, welche Auswirkungen das Extremhochwasser auf die Uferschilf-Bestände des Bodensees im Einzelnen gehabt hat, welches die Faktoren sind, die zu dem differenzierten Mosaik unterschiedlicher Schädigungsgrade geführt haben, und wie sich die unterschiedlich geschädigten Schilfflächen in den nächsten Jahren entwickeln werden. Hierzu werden sowohl quantitative Luftbilddauswertungen als auch Geländeuntersuchungen durchgeführt. Das Forschungsprojekt läuft bis zum Mai 2003; der vorliegende Beitrag stellt die Ergebnisse nach einjähriger Monitoringperiode dar.

2. Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet erstreckt sich über das badenwürttembergische Bodenseeufer (Abb. 1). Vor allem am Untersee treten größere zusammenhängende Röhrichtgebiete auf, während am Obersee stärker verbaute Ufer dominieren, die zu einer Fragmentierung des Röhrichtsaums führen.

Der Bodensee ist charakterisiert durch einen im Jahresgang stark wechselnden Wasserstand, da er nicht wie die meisten anderen Voralpenseen staugeregelt ist. Das

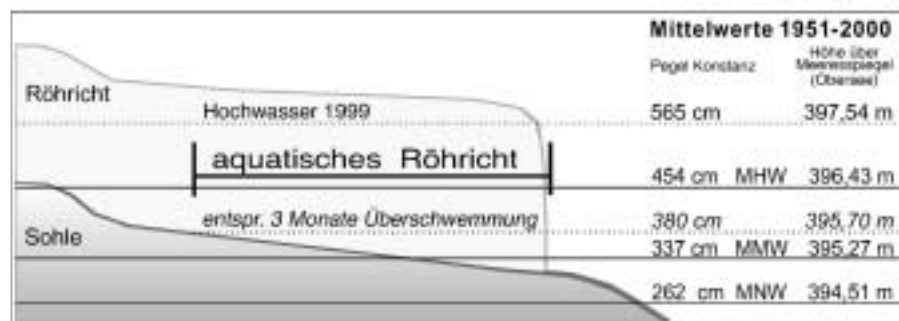


Abb. 3. Schema eines Schilfröhrichts am Bodensee-Obersee mit den Hauptzahlen des Konstanzer Pegels für den Zeitraum 1951 bis 2000. Für den Untersee muss bei den Höhenwerten über Normalnull 0,19 m abgezogen werden.

Fig. 3. Schematic cross-section of an aquatic reed belt at Lake Constance-Obersee, with characteristic water mark figures (means of 1951–2000); the corresponding a.s.l. figures for Lake Constance-Untersee are lower by 0.19 m.

hydrologische Regime ist bestimmt durch eine Niedrigwasserphase im Januar/Februar (durchschnittlich 0,76 m unter dem mittleren Mittelwasser (MMW) [1951 bis 2000]) und eine Hochwasserphase im Juni/Juli (1,16 m über MMW), für die die Schneeschmelze im Alpenrhein-Einzugsgebiet sowie Sommerniederschläge am nördlichen Alpenrand verantwortlich sind. Die Abb. 2 und 3 zeigen charakteristische Pegelkurven und die Hauptzahlen für den Zeitraum der letzten 50 Jahre, der für den heutigen Zustand der Uferzone maßgeblich ist. Als Bezugspegel für den gesamten Bodensee dient der Pegel Konstanz (Abb. 1). Der Wasserspiegel des Untersees liegt im Mittel 19 cm tiefer als der des Obersees (Pegel Konstanz), zeigt im Übrigen aber die gleichen Jahresschwankungen. Der Bodenseespiegel weist offensichtlich einen langfristigen Trend auf; so lag in der ersten Hälfte des letzten Jahrhunderts das mittlere Mittelwasser am Konstanzer Pegel 10 cm höher als in der zweiten Hälfte (LUFT & VIESER 1990; LUFT et al. 1990; DIENST 1994).

3. Methoden

3.1 Luftbildauswertung

Am 22.07.2000 wurden kurz vor dem Austrieb der Schilfrispen photogrammetrisch auswertbare Colorinfrarot

(CIR)-Luftbilder im Maßstab 1:5000 von den Röhrichtgebieten am baden-württembergischen Bodenseeuferrand erstellt. Die Farbreflexion der Vegetation ist besonders im langwelligen Bereich des Infrarotlichtes sehr stark und wird in CIR-Luftbildern sehr kontrastreich als Rosafärbung wiedergegeben. Unterschiedliche Pflanzenarten lassen sich sehr viel besser unterscheiden als in Echtfarben-Luftbildern, und auch die Vitalität einzelner Pflanzenarten lässt sich anhand der Intensität der Rosafärbung klassifizieren. Zusätzlich zu diesen ca. 150 Luftbildern wurden Color-Befliegungen vom 29.06.1993 (vgl. SCHMIEDER 1998) und vom 29.05.1999 (IGKB 1999) als Vergleich zum Zustand vor dem Extremhochwasser herangezogen. Auf der 1999er Luftbildserie waren an den meisten Uferstrecken hauptsächlich die Althalme der Schilfgeneration von 1998 erkennbar, da die Jungsprosse der 1999er Generation überhaupt nicht oder nicht hoch genug herangewachsen waren. Durch diesen Umstand konnte die wasserseitige Röhrichtgrenze aus dem Jahr vor dem Hochwasserereignis rekonstruiert werden.

Anhand der ersten qualitativen Luftbildauswertung der Befliegung vom 22. Juli 2000 und einer Geländeerkundung wurden fünf Schädigungsgrade definiert (vgl. Tab. 1), welche die Grundlage für die weitere Luftbildinterpretation und die Geländeuntersuchungen (vgl. Kap. 3.2) bilden. Mit Hilfe des Flächenanteils der Rosafärbung gegenüber der im CIR-Bild sehr dunkel bzw. schwarz wiedergegebenen Wasserfläche lassen sich in

Tabelle 1. Kartierschlüssel zur Differenzierung der Schädigungsgrade in den Seeufer-Röhrichtern des Bodensees anhand von CIR-Luftbildern.

Table 1. Aerial photo interpretation key for the determination of damage degrees in the aquatic reeds of Lake Constance.

Klasse	Struktur	Seeseitiger Röhrichttrand	Anteil der Rosafärbung
G 1 ungeschädigt	dichte, homogene Bestände	Rand scharf, wenig ausgefranst	> 95%
G 2 schwach geschädigt	weitgehend homogene Bestände mit vereinzelt Aufflichtungen oder Lücken	höchstens geringe Randauflockerung	> 75–95%
G 3 deutlich geschädigt	inhomogene Bestände mit deutlichen Lücken	streckenweise mit deutlich sichtbarer Randauflösung	> 30–75%
G 4 stark geschädigt	Einzelhalmauflösung oder Auflösung in Horste bzw. Halmgruppen; Stoppelanteile dominieren	starke Randauflösung	> 5–30%
G 5 extrem geschädigt	Halmdichte sehr gering; sehr hoher Stoppelanteil	randlich sehr stark aufgelöste Bestände mit nicht mehr klar identifizierbarer Bestandsgrenze	0–5%

den Röhrichten die Flächenanteile von Beständen mit vitalen Halmen gegenüber solchen mit abgestorbenen Halmen abgrenzen und so der Schädigungsgrad eines Röhrichtausschnittes abschätzen.

Die Luftbildauswertung wurde an einem Planicom P33 (ZEISS, Oberkochen) durchgeführt, das neben der stereoskopischen Betrachtung einen Fehlerausgleich innerhalb der Bildmodelle und ihre Georeferenzierung ermöglicht, so dass über die Anbindung an ein CAD-System direkt die Röhrichtgrenzen lagegenau digitalisiert werden konnten.

Die für die Georeferenzierung benötigten Passpunkt-daten konnten für die aktuellen Befliegungen großteils aus der Befliegung von 1993 übernommen werden, mussten aber teilweise durch Einmessen neuer Passpunkte ergänzt werden. Der Lagefehler der produzierten digitalen Geometriedaten betrug bei den Luftbildern mit hohem Landanteil maximal 0,25 m. Bei Bildern mit einem hohen Anteil an See- oder Schilffläche kann der Fehler bis 0,50 m betragen. Die Orientierung der Luftbildmodelle und ihre Georeferenzierung wurde mit der Software PCAP (ZEISS, Oberkochen) durchgeführt. Die Digitalisierung erfolgte mit dem CAD-Programm MicroStation (Bentley Systems, USA), die weitere Auswertung mit der GIS-Software ArcInfo/ArcView (ESRI, Kranzberg).

Die landseitige Grenze des aquatischen Röhrichts wurde mit 395,50 m ü.NN für den Untersee bzw. 395,70 m ü.NN für den Obersee definiert (Abb. 3). Auf diesem Sohlniveau betrug die durchschnittliche Überschwemmungsdauer der letzten 50 Jahre 3 Monate pro Jahr. Die Höhenlinie wurde aus der digitalen Karte der Bodensee-Tiefenvermessung (IGKB 1993; BRAUN & SCHÄRPF 1994) generiert. Da im Luftbild nicht alle Röhrichtbestände in der erforderlichen Qualität erkennbar waren, etwa durch Baumkronen-Überdeckung bzw. deren Schattenwurf, musste bei der Flächenbilanzierung unterschiedlicher Jahre auf eine für alle Luftbildserien gemeinsame Abgrenzung dieser Flächen geachtet werden. Die von Rohrglanzgras (*Phalaris arundinacea*) oder Seggen (*Carex spec.*) dominierten Röhrichtflächen wurden ebenfalls aus der Flächenbilanzierung herausgenommen und für die drei Untersuchungsjahre als konstant betrachtet.

3.2 Bestandsstruktur, Biomasse-Produktion und Nährstoffgehalte

Durch Freilandhebungen und -probenahmen, deren Ergebnisse die CIR-Luftbildauswertungen ergänzten, wurden die mutmaßlich wichtigen Faktoren erfasst, die für den Zustand eines Schilfbestandes und seine zukünftige Entwicklung von Bedeutung sind, v.a. der aktuelle Schädigungsgrad (G) und die Lokalisation (LOC).

Der Schädigungsgrad wurde gleichlautend mit den Klassen des Interpretationsschlüssels der Luftbildauswertung definiert (Tab. 1). Die Lokalisation umfasste zwei Ausprägungen, die 'Außen-' und die 'Innenbestände', d.h. 'stressexponierte' und 'weniger stressexponierte' Bestände. Jede Faktorenkombination wurde durch 5 Testflächen repräsentiert.

Die Reaktion der Schilfbestände auf das Hochwasserereignis wurde durch eine Reihe von Variablen erfasst, u.a.

- Bestandsstruktur: Gesamt-Halmdichte Z_{GPOP} [$H m^{-2}$], prozentuale Anteile der rispentrage Sprosse (PSH) (Z_{PSH}), der rispenlosen Sekundärsprosse (SSH) (Z_{SSH}), der insektengeschädigten Sprosse (ISH, meist mit Sprossspitzengallbildung durch die Gallfliege *Lipara* spp. oder die Milbe *Steneotarsonemus phragmitidis*) (Z_{ISH}), und der Sommersprosse (SUS) (Z_{SUS}), die erst im Juli ausgetrieben und zum Zeitpunkt der Probenahme noch nicht ausgewachsen waren;
- Bestandsbiomasse: Gesamt-Bestandsbiomasse (SCC [g Trockensubstanz m^{-2}]), prozentuale Anteile der Halmklassen an der Gesamt-Bestandsbiomasse (SC_{PSH} , SC_{SSH} , SC_{ISH} , SC_{SUS}) sowie die prozentualen Anteile der Blattbiomasse (SCL) und Blattscheiden-Biomasse (SCT) an der Gesamt-Bestandsbiomasse;
- Nährstoffversorgung: Asche-, N_{gesamt} - und P_{gesamt} -Gehalte der drittobersten Blätter von Primär- bzw. Sekundärsprossen.

Für jede Variable wurden mittels zweifaktorieller Varianzanalyse (ANOVA) der simultane Einfluss des Schädigungsgrades G und der Lokalisation LOC untersucht.

Anhand der mittels Luftbildauswertung und Geländebegehung getroffenen Vorauswahl von ca. 200 innerhalb der Schädigungsgrade gleichmäßig verteilten Außen- und Innenflächen in den seewärtigen Schilfröhrichten am baden-württembergischen Ufer wurden 50 zufallsgemäß ausgewählt und für die Monitoringuntersuchungen fest markiert. Die Messungen wurden von Ende August bis Anfang September 2000 vorgenommen. Dazu wurden innerhalb einer Monitoringfläche zunächst 10 Zählflächen von je 0,36 bis 1 m^2 Größe zufallsgemäß ausgewählt, innerhalb derer die Halmdichte bestimmt wurde, wobei jeder gezählte Halm einer der vier Halmklassen Primärsprosse, Sekundärsprosse, insektengeschädigte Sprosse und Sommersprosse zugeordnet wurde. Unter Bestandsstruktur wird im folgenden die Halmdichte in Verbindung mit den Anteilen dieser Halmklassen verstanden.

Zur Messung der Halmmorphologie und der Halm-biomasse wurden je Monitoringfläche rund 20 Halme an der Sedimentoberfläche abgeschnitten und im Labor aufgearbeitet; davon wurden 2 Primärsprosse, 2 Sekundärsprosse und je ein sonstiger Halm (z.B. insektengeschädigter Halm, Sommerspross) zum Zwecke der Biomasse-Eichung in die Komponenten „Stängelbiomasse“

(Sprossachse ohne Blattscheiden und Rispe), „Blätter“ (grüne + abgestorbene Blattspreiten) und „Blattscheiden“ getrennt, 48 Std. im belüfteten Trockenschrank bei 85 °C getrocknet und ohne Rückbefeuchtung an der Luft ausgewogen. Die Rispe (nur bei Primärsprossen vorhanden) wurde nicht beprobt, aber auf rechnerischem Wege anhand der Eichfunktion (Gl. 7) in die Halmbiomasse einbezogen; die Adventivwurzeln an der Stängelbasis wurden entfernt und ebensowenig wie die abgefallenen Blätter in die Halmbiomasse einbezogen. Die Eichhalme dienten zur Ermittlung einer allometrischen Eichfunktion, anhand derer die Halmbiomasse (CBM) der jeweiligen Halmklasse aus dem Basaldurchmesser (D_B in mm) und der Halmlänge (L_S in m) ermittelt wurde:

$$\lg \text{CBM} = \lg a + b \times \lg D_B + c \times \lg L_S \quad (\text{Gl. 1})$$

Dabei sind a , b , und c empirisch ermittelte Koeffizienten. Die oberirdische Gesamt-Bestandsbiomasse (SCC) wurde berechnet als Summe der Bestandsbiomassen der einzelnen Halmklassen (Gl. 2), wobei sich diese aus dem Produkt der mittleren Halmbiomasse und der zugehörigen Halmdichte ergaben (Gl. 3):

$$\text{SCC} = \text{SC}_{\text{PSH}} + \text{SC}_{\text{SSH}} + \text{SC}_{\text{ISH}} + \text{SC}_{\text{SUS}} \quad (\text{Gl. 2})$$

$$\text{SC}_X = Z_X \times \text{CBM}_X; X = \{ \text{PSH}, \text{SSH}, \text{ISH}, \text{SUS} \} \quad (\text{Gl. 3})$$

Die Stängelbiomasse (SBM, ohne Rispe, Blätter und Blattscheiden) wurde analog zu Gleichung 1 als

$$\lg \text{SBM} = \lg a + b \times \lg D_B + c \times \lg L_S \quad (\text{Gl. 4})$$

geschätzt, die Blattbiomasse (LBM) bzw. Blattscheidenbiomasse (TBM) und Rispenbiomasse (RBM) eines Halms als

$$\text{LBM} = a \times \text{SBM} + b \times \text{SBM}^2 \quad (\text{Gl. 5})$$

$$\text{TBM} = a \times \text{SBM} + b \times \text{SBM}^2 \quad (\text{Gl. 6})$$

$$\lg \text{RBM} = 0,354 + 0,497 \times \lg \text{SBM} + 1,809 \times \lg L_{\text{Rispe}} \quad (\text{Gl. 7})$$

Zur Schätzung von Blattbiomasse und Blattscheidenbiomasse (Gl. 5 u. 6) wurden Modelle ohne Achsenabschnitt verwendet, da diese bei geringer Stängelbiomasse wesentlich besser an den Datensatz angepasst waren also solche mit Achsenabschnitt. Die Koeffizienten der Regressionsfunktionen wurden für jede Halmklasse getrennt berechnet, um die Präzision der Schätzung zu verbessern. Schätzfunktionen dieser Art wurden bereits bei anderen Schilf-Datensätzen erfolgreich angewendet (OSTENDORP et. al. 2001).

Die Blattbiomasse pro Quadratmeter Bestandsfläche (SCL) errechnete sich aus der Summe der mittleren

Blattbiomassen jeder Halmklasse, multipliziert mit der Halmdichte der betreffenden Halmklasse:

$$\text{SCL} = \text{LBM}_{\text{PSH}} \times Z_{\text{PSH}} + \text{LBM}_{\text{SSH}} \times Z_{\text{SSH}} + \text{LBM}_{\text{ISH}} \times Z_{\text{ISH}} + \text{LBM}_{\text{SUS}} \times Z_{\text{SUS}} \quad (\text{Gl. 8})$$

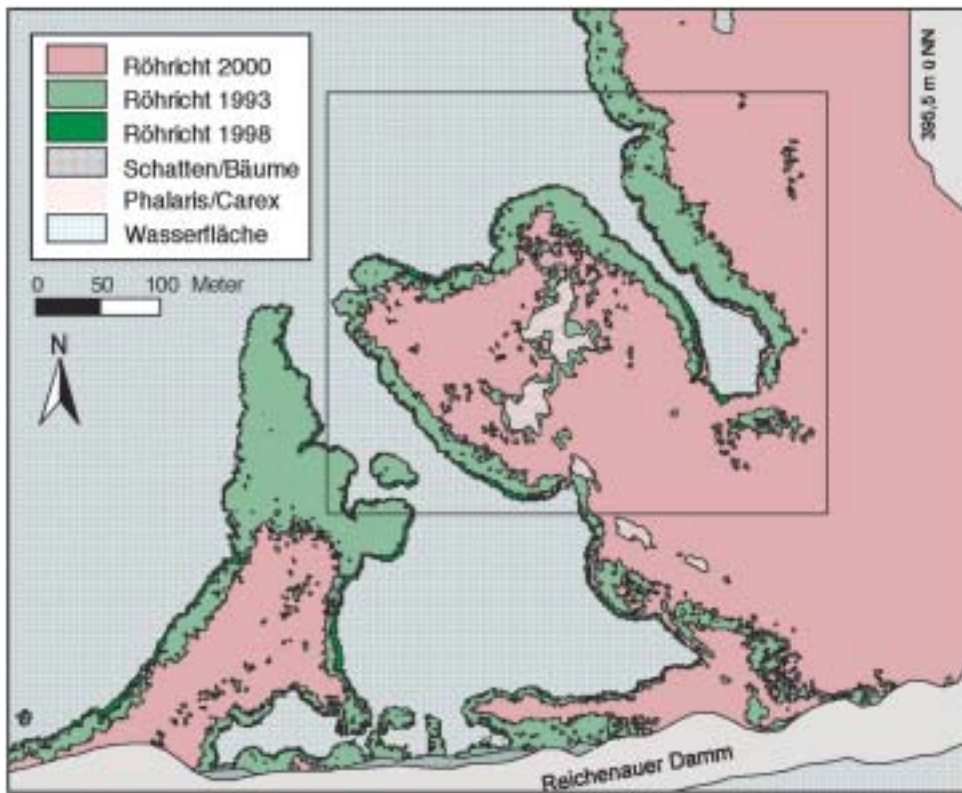
Analog wurde die Blattscheidenbiomasse (SCT) ermittelt.

Den geernteten Primär- und Sekundärsprossen wurde das drittoberste Blatt entnommen; die Blätter wurden differenziert nach Standort und Halmklasse vereinigt, bei 85 °C getrocknet, in einer Zentrifugalmühle staubfein gemahlen und homogenisiert. Der C_{org} - und N_{gesamt} -Gehalt wurde mit einem Element-Analyser, Typ Thermo-Quest NCS2500 bestimmt. Als interner Standard wurden zertifizierte Apfelblätter eingesetzt. Zur P_{gesamt} -Bestimmung wurde das Material nach VALDERRAMA (1981), modifiziert nach GRIES (1995) aufgeschlossen; das reaktive Phosphat wurde als Molybdänblau-Komplex im Technicon-AutoAnalyzer II bestimmt.

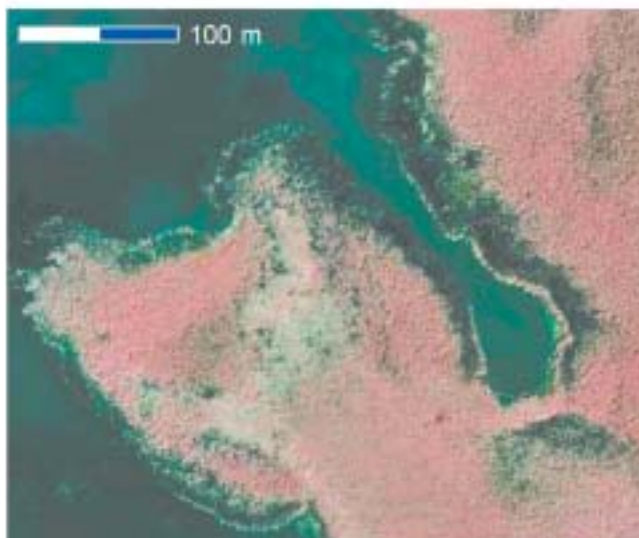
Die Messdaten wurden mit dem SHAPIRO-WILK-Test auf Normalverteilung und mit dem BROWN-FORSYTHE-Test auf Varianzhomogenität geprüft. Bei Abweichungen von der Normalverteilung wurde zunächst versucht, durch geeignete Transformationen Normalverteilung und Varianzhomogenität herzustellen. Verhältnis- bzw. Prozentwerte wurden grundsätzlich $\arcsin \sqrt{x}$ -transformiert ($0 \leq x \leq 1$). Die Halmdichten wurden einer Empfehlung von SACHS (1997) folgend $\sqrt{\left(x + \frac{3}{8}\right)}$ -transformiert.

Die Datenanalysen wurden mittels zweifaktorieller Varianzanalyse (ANOVA Modell I) mit den festen Faktoren „Schädigungsgrad G“ ($j = 5$ Stufen) und „Lokalisation LOC“ ($k = 2$ Stufen) durchgeführt. Ließen sich mit den o.g. Transformationen keine befriedigenden Ergebnisse erzielen, wurden die Messwerte in mittlere (d.h. für die vorkommenden Bindungen korrigierte) Rangzahlen transformiert, und diese in eine ANOVA eingelesen. Für eine einfaktorielle ANOVA stand der KRUSKAL-WALLIS-Test zur Verfügung. Im zweifaktoriellen Fall wurden auf das Verfahren von SCHEIRER et al. (1976) zurückgegriffen, das auf dem KRUSKAL-WALLIS-Test aufbaut.

Bei signifikantem ANOVA-Globaltest wurden multiple Mittelwertvergleiche durchgeführt, deren Einzeltest-Signifikanzniveaus BONFERRONI-adjustiert wurden. Die multiplen Vergleiche wurden mit dem LSD-Test (Teststatistik t) durchgeführt. Multiple (Median-)Vergleiche der rangskalierten Daten wurden in gleicher Weise mit der Teststatistik $\chi^2_{(\text{df}=1)}$ durchgeführt. Grundsätzlich waren 15 *a priori*-Tests vorgesehen.



◀ Fig . 4



◀ Fig. 5

▼ Fig. 6



Abb. 4. Röhrichtbestände der Jahre 1993, 1998 und 2000 im NSG Wollmatinger Ried (Nordteil).

Fig. 4. Reed belt area in the norther part of the nature reserve Wollmatinger Ried (s. Fig. 1) from 1993, 1998 and 2000.

Abb. 5. Ausschnitt aus einem CIR-Luftbild des Wollmatinger Rieds (Nordteil) vom 21.7.2000. Der gezeigte Ausschnitt ist in Abb. 4 markiert. Deutlich erkennbar ist die Lagunenbildung landseitig eines Bandes von z.T. noch intakten Röhrichtbeständen.

Fig. 5. Cutout of a CIR aerial photo from 21.07.2000 of the northern part of the Wollmatinger Ried. The cutout is marked in Fig. 4. Note the formation of 'die-back lagoons' at the landside part of a strip of more or less intact reed beds.

Abb. 6. Blick von der Seeseite auf eine Absterbelagune hinter teilweise intakten Schilfbeständen im Nordteil des Wollmatinger Rieds.

Fig. 6. View from the lakeside into a 'die-back lagoon', situated in the Wollmatinger Ried (northern part) behind a strip of more or less intact reed beds.

4. Ergebnisse

4.1 Auswertung der Luftbildserien von 1993, 1999 und 2000

Aus den vorliegenden Luftbildserien wurde die wasserseitige Abgrenzung der Röhrichtbestände digitalisiert. Abb. 4 zeigt einen Ausschnitt des zentralen Bereiches der ausgedehnten Schilfröhrichte im Nordteil des Naturschutzgebietes „Wollmatinger Ried – Untersee – Gnadensee“ (vgl. auch Abb. 1). Das Luftbild in Abb. 5 stellt den in Abb. 4 markierten Ausschnitt aus dem seewärtigen Röhricht im Sommer 2000 dar. 1993 war der seeseitige Röhrichttrand in der Regel sehr geschlossen mit nur wenig Randauflösungen. Die Schilffront zeigte eine deutliche Ausbreitungstendenz, im stereoskopischen Bild daran erkennbar, dass die seeseitigen Schilfhalme kürzer waren als die weiter landeinwärts. Ein Vergleich der seewärtigen Röhrichtgrenze von 1993 mit der aus den Luftbildern von 1999 entnommenen Röhrichtgrenze von 1998 ergab an den meisten Uferstrecken eine deutliche Ausbreitung der Röhrichte, erkennbar in Abb. 4 an dem schmalen Außensaum. Auch 1998 war der seeseitige Röhrichttrand noch geschlossen. Ganz anders nach dem Extremhochwasser: Ende Juli 2000 waren oft große Ausfallflächen zu verzeichnen oder die Schilffront zeigte zumindest Randauflösungen. Innerhalb der Schilfbestände waren Loch- und Lagunenbildungen erkennbar (Abb. 4 bis 6). Völlig ungeschädigte Randbestände waren die Ausnahme. Die als Ausfallflächen beschriebenen Röhrichtbereiche entsprachen dem Schädigungsgrad 5 (extrem geschädigt, vgl. Tab. 1); darin konnten durchaus auch noch einzelne Schilfhalme stehen.

Beispielhaft werden die Ergebnisse von zwei großen Schilfgebieten am östlichen Untersee vorgestellt, dem Nordteil des Naturschutzgebietes „Wollmatinger Ried – Untersee – Gnadensee“ (Abb. 4 bis 6) und dem Nordufer der Insel Reichenau (Tab. 2). Zwischen den Gebieten Wollmatinger Ried und Reichenau fallen deutliche Unterschiede auf. Im Wollmatinger Ried hatten sich die Röhrichte von 1993 bis 1998 deutlich seewärts ausge-

dehnt, im Mittel um 2 m. Am Reichenauer Ufer gab es sowohl Regressionen als auch Progressionen, im Durchschnitt hielten sich Ausdehnung und Rückzug die Waage. Die Ausfallflächen nach dem Extremhochwasser waren in beiden Gebieten sehr hoch. Im Nordteil des Wollmatinger Rieds gab es die größten Absterbeflächen des ganzen Bodensees: Mit 8,2 ha waren 23% des 1998 noch 36 ha großen aquatischen Röhrichts abgestorben. An der Reichenau betrug die Ausfallflächen sogar über 42%. Rein rechnerisch ergab sich ein durchschnittlicher Rückzug der Schilffront um 17 m im Wollmatinger Ried und vor der Reichenau um 7 m. Insgesamt sind von den aquatischen Röhrichten am baden-württembergischen Ufer des Bodensee-Untersees unmittelbar nach dem Extremhochwasser ca. 24 ha (20% der Fläche von 1998) abgestorben.

Der Schädigungszustand der seewärtigen Schilffrontbereiche wies im Sommer 2000 eine ausgeprägte kleinräumige Differenzierung auf, deren Hintergründe noch nicht hinreichend bekannt sind. Neben augenscheinlich unbeeinträchtigten Beständen mit normaler Halmdichte und Halmlänge standen Bestände mit stark reduzierter Dichte und meist auch deutlich herabgesetzter Halmvitalität. Im einzelnen wurden folgende Tendenzen sichtbar, die in Abb. 7 schematisch zusammengefasst sind:

In der äußersten seewärtigen Zone, auch der ansonsten weniger stark geschädigten Bestände, fanden sich Stoppelflächen ohne jeden Neuwuchs der 2000er Halmgeneration (Zone A). Dieser Stoppelsaum lag im Bereich von etwa -0,5 m unterhalb der MMW-Linie und ließ durch seine lockere Anordnung eine geringe ehemalige Halmdichte erkennen.

Landeinwärts schloss sich ein ca. 3 bis 10 m breiter Saum von verhältnismäßig vitalen *Phragmites*-Beständen an (Zone B).

Weiter landeinwärts haben sich „Absterbelagunen“ gebildet (Zone C), Ausfallzonen, die im Spätsommer 1999 in dieser Form nur teilweise zu erkennen waren. In diesem Bereich hat sich zwischenzeitlich viel Treibgut vor allem aus Schilfhalmen älterer Jahrgänge angesammelt.

Tabelle 2. Flächenbilanzen der Röhrichtgebiete Wollmatinger Ried und Reichenau-Nordufer zwischen den Jahren 1993, 1998 und 2000.

Table 2. Comparison of the reed areas of Wollmatinger Ried and the north shore of the island of Reichenau in 1993, 1998 and 2000.

	Wollmatinger Ried (Nordteil)	Reichenau
Bestandsgröße 1993	34,76 ha	6,41 ha
Bestandsgröße 1998	35,79 ha	6,40 ha
Bestandsgröße 2000	27,56 ha	3,68 ha
Änderung von 1993 bis 1998	+1,03 ha / +3,0%	-0,01 ha/-0,1%
Änderung von 1998 bis 2000	-8,23 ha / -23%	-2,72 ha/-42,6%
Pro-/Regression der Schilffront von 1993 bis 1998	+2,1 m	0 m
Pro-/Regression der Schilffront von 1998 bis 2000	-16,8 m	-7 m

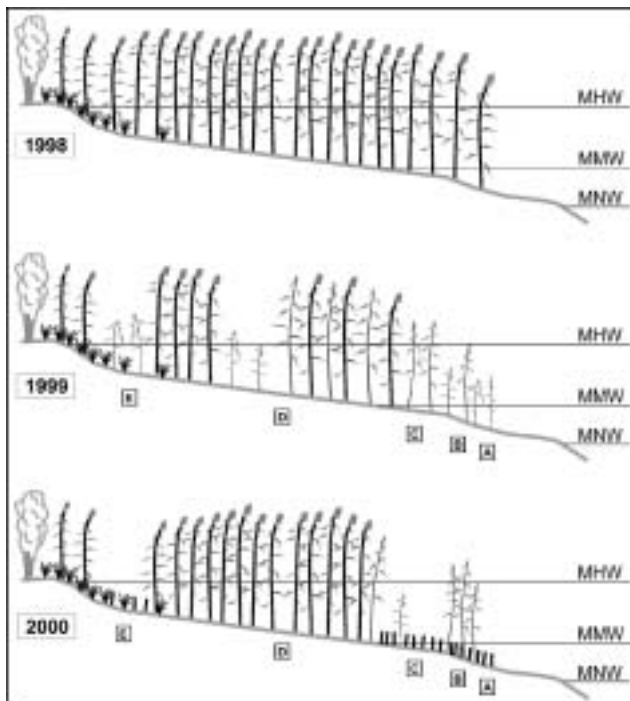


Abb. 7. Entwicklung der Schilfbestände typischer Uferabschnitte in den Jahren 1998 bis 2000 (schematisch), dargestellt sind: Zone A – seewärtige Stoppelzone; Zone B – wenig geschädigte Randzone; Zone C – Absterbe-Lagune; Zone D – landwärtige Ausfallzone (in 2000 regeneriert); Zone E – landwärtige Treibgutzone.

Fig. 7. Zonation and development of a typical aquatic reed belt in Lake Constance in 1998, 1999 (after the extreme flood), and 2000: A – lakeside stubble zone; B – lakeside fringe of moderately damaged reeds; C – die-back lagoon; D – landside die-back zone (restored in 2000); E – landside drifting matter and wash zone (see text for explanations).

In einigen dichten landwärtigen Altschilfbeständen fiel die 1999er Schilfgeneration fast vollständig aus (Zone D), so dass zunächst auch hier ein flächenmäßiges Absterben befürchtet wurde; tatsächlich aber konnten sich diese Bestände im Jahr 2000 gut erholen. Im Bereich der Strandwälle, im Übergangsbereich zur Riedwiesenvegetation, lagerte sich vermutlich beim Sturm vom 2. Juni 1999 Treibgut in dichten Walzen ab (Zone E), was zu weiteren Bestandsausdünnungen führte.

4.2 Bestandsstruktur, Biomasse-Produktion und Nährstoffversorgung unterschiedlich geschädigter Flächen

Die Gesamt-Halmdichte der 50 Dauerflächen setzte sich zusammen aus den Dichten der rispenträgenden Primärsprosse, der rispenlosen Sekundärsprosse, der insektengeschädigten Sprosse und der Sommersprosse. Die Gesamt-Halmdichte schwankte zwischen 1,5 und 64,4 H m⁻²;

der Mittelwert betrug 21,3 H m⁻². Die Halmdichte nahm kontinuierlich von 31 bis 40 H m⁻² in den ungeschädigten Beständen (G1) auf 3 bis 7 H m⁻² in den extrem geschädigten Beständen (G5) ab (Abb. 8). Auch die Lokalisation übte einen Einfluss aus: An den weniger stress-exponierten Binnen-Standorten lag die Halmdichte bei allen Schädigungsgraden außer G1 unter der der stress-exponierten Außen-Bestände.

Das Sohlniveau des jeweiligen Bestandes übte einen signifikanten Einfluss ($P < 0,01$) auf die Wahrscheinlichkeit aus, mit der er eine bestimmte Schädigung G erlitt. Die Abb. 9 zeigt die entsprechenden logistischen Regressionskurvenscharen, denen entnommen werden kann, dass die tiefliegenden Bestände ab etwa $-0,30$ m unterhalb des MMW mit hoher Wahrscheinlichkeit die Schädigungsgrade G4 und G5 aufweisen, während oberhalb des MMW solche Schädigungen unwahrscheinlich sind und die Schädigungsgrade G1 und G2 überwiegen.

Die Struktur von Schilfbeständen kann am besten anhand der Anteile der Halmklassen Primärsprosse, Sekundärsprosse, insektengeschädigte Sprosse und Sommersprosse an der Gesamt-Halmpopulation deutlich gemacht werden (Abb. 10). Die prozentualen Halm-Anteile schwankten innerhalb der 50 untersuchten Bestände sehr stark; durchschnittlich am häufigsten vertreten waren die Sekundärsprosse mit $46 \pm 36\%$ aller Halme, gefolgt von den insektengeschädigten Sprossen mit $25 \pm 29\%$ und den Primärsprossen mit $19 \pm 22\%$. Die Sommersprosse kamen lediglich auf $3 \pm 6\%$ (Mittelwert \pm einfache Standardabweichung, berechnet aus den arcsin \sqrt{x} -transformierten Daten). Der Anteil der Primärsprosse war hochsignifikant vom Schädigungsgrad abhängig ($P < 0,0001$), während die unterschiedliche Stressexposition der Außen- bzw. Binnenbestände (Lokalisation) keinen signifikanten Einfluss ausübte. Auch die Interaktionen zwischen Schädigungsgrad und Lokalisation waren nicht signifikant, d.h. der Anteil der Primärsprosse in Außen- und Binnenbeständen unterschied sich bei gegebenem Schädigungsgrad nicht. Je höher der Grad der Hochwasserschädigung, desto geringer war demnach der Anteil an Primärsprossen (Abb. 10). Der Anteil der Sekundärsprosse an der Gesamt-Halmdichte wies ebenfalls eine hochsignifikante Abhängigkeit vom Schädigungsgrad auf ($P < 0,001$), während Lokalisation und Interaktionen zwischen Schädigungsgrad und Lokalisation keinen signifikanten Einfluss ausübten. Der Sekundärsprossen-Anteil stieg von G1 zu G5 von etwa 25–30% auf über 80% an, wobei zwischen G3 und G4 ein deutlicher Sprung auftrat. Die multiplen Medianvergleiche ergaben bei beiden Halmklassen i.d.R. keine signifikanten Medianunterschiede zwischen aufeinanderfolgenden Schädigungsgraden, wohl aber zu den jeweils übernächsten Gruppen. Der Anteil an insektengeschädigten Halmen war nur noch schwach vom Schädigungsgrad abhängig ($P = 0,02$). Zwar war keiner der ge-

wählten Medianvergleiche signifikant; aber auch hier wurde ein deutlicher Sprung zwischen G3 und G4 sichtbar. Die Anteile der Sommersprosse an der Gesamthalmdichte waren weder vom Schädigungsgrad noch von der Lokalisation abhängig, d.h. es traten keine signifikant verschiedenen Gruppenmediane auf.

Die Halm-Biomassen konnten auf dem in Kap. 3.2, Gl. 1 beschriebenen Weg mit hoher Präzision aus dem Basaldurchmesser und aus der Stängellänge geschätzt

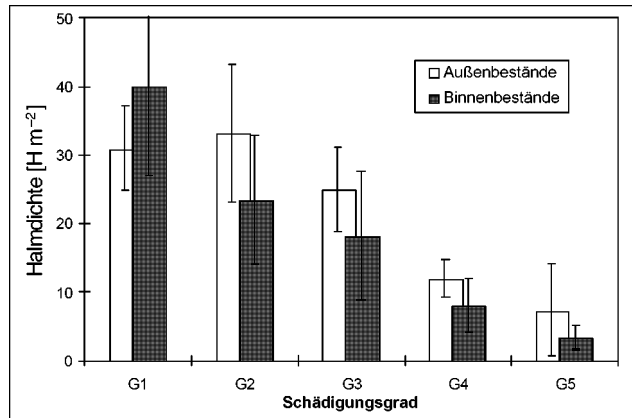


Abb. 8. Mittelwerte (\pm einfache Standardabweichung) der Gesamthalmdichte in den Schädigungsgraden G1 bis G5 der Außen- und Binnen-Bestände ($n = 5$ Bestände in jeder Gruppe).

Fig. 8. Variation of mean shoot density (\pm std.dev.) along gradients of damage degree (G) and location (i.e. front standing and inner reed beds) ($n = 5$ stands in each group).

werden; 83% bis 89% der Gesamtvariabilität konnten durch das Modell erklärt werden. Besonders gut war das Modell an die Daten der Primärsprosse und Sekundärsprosse angepasst, während die Biomasse der insekten-geschädigten Sprosse weit weniger gut beschrieben wurde. Die Koeffizienten des Modells sind in Tab. 3 dargestellt.

Der Mittelwert der Bestandsbiomasse aller 50 Monitoringflächen lag bei 522 g TS m^{-2} (min 5 g , max 1475 g TS m^{-2}). Die Gruppenmittelwerte sind in Abb. 11 wiedergegeben. Die ungeschädigten Bestände (G1) wiesen die höchsten Bestandsbiomassen auf, während die extrem geschädigten Flächen (G5) bestenfalls 4 bis 7% dieses Bestandsbiomasse-Niveaus erreichten. Insgesamt ergab sich ein signifikanter ($P < 0,0001$) kontinuierlicher Bestandsbiomasse-Rückgang von G1 nach G5, der in den Außenbeständen noch gravierender ausfiel als bei den Binnen-Beständen.

Die mittleren Anteile der einzelnen Halmklassen an der gesamten Bestandsbiomasse sind in Abb. 12 dargestellt. Aus dieser Übersicht ist zu entnehmen, dass bei den nicht oder nur gering geschädigten Beständen (G1, G2) die Primärsprosse den bedeutendsten Beitrag zur Bestandsbiomasse leisteten. Bei den deutlich geschädigten (G3) ergaben sich die höchsten Anteile durch insekten-geschädigte Sprosse, während in den stark bis extrem geschädigten Beständen (G4, G5) die Sekundärsprosse den höchsten Anteil zur Bestandsbiomasse beitrugen. Der Bestandsbiomassebeitrag der Sommersprosse war mit Werten um 1% vernachlässigbar. Die Anteile der Primärsprosse und der Sekundärsprosse an der Be-

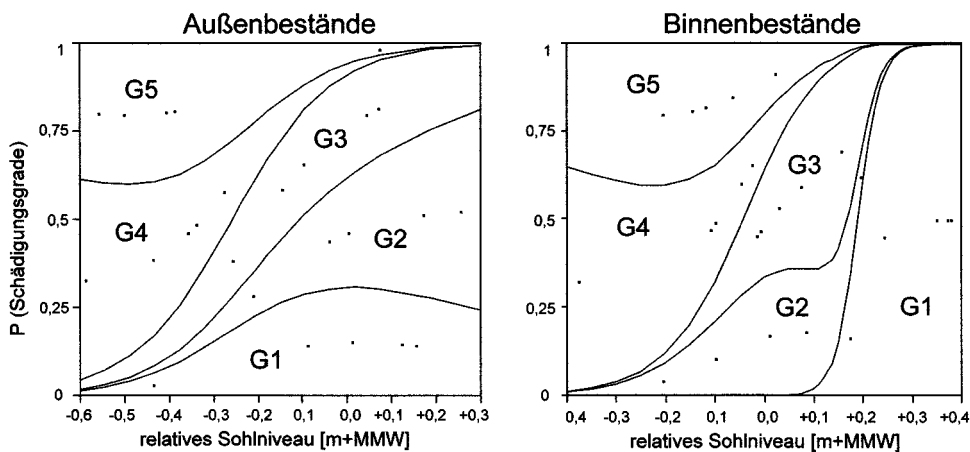


Abb. 9. Wahrscheinlichkeit des Auftretens der Schädigungsgrade G1 bis G5 in Abhängigkeit vom relativen Sohlniveau in den Außen- und Binnenbeständen: Ergebnisse der logistischen Regression von G auf relatives Sohlniveau (d.h. Sohlniveau bezüglich MMW im Bodensee-Obersee bzw. -Untersee) ($P < 0,05$ für Außenbestände, $P < 0,001$ für Binnenbestände, $n = 25$ Bestände in jeder Gruppe).

Fig. 9. Probability plot for each degree of damage (G) against the relative elevation of reed beds at the reed front (left) and in the inner part of the aquatic reed belt (right); the relative elevation is the distance between the mean water level in Lake Constance-Obersee and -Untersee, resp., and the ground level of the reed bed; the graphs are taken from logistic regression plots ($P < 0,05$ for front standing reeds, $P < 0,001$ for inner reed beds, $n = 25$ stands in each group).

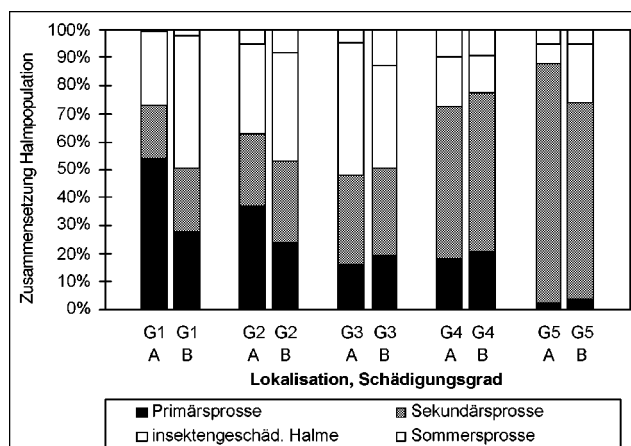


Abb. 10. Mittlere prozentuale Zusammensetzung der Gesamthalmpopulation in den Schädigungsgraden G1 bis G5 der Außen- (A) und Binnen-Bestände (B) (n = 5 Bestände in jeder Gruppe).

Fig. 10. Mean composition of the shoot population (primary shoots, secondary shoots, insect infested shoots, summer shoots) along gradients of damage degree (G) and location (A – front standing, B – inner reed beds) (n = 5 stands in each group).

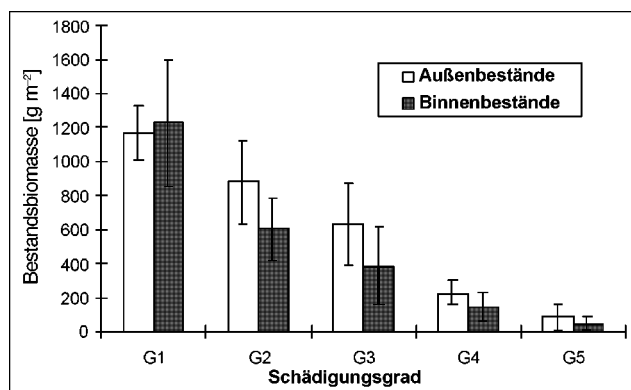


Abb. 11. Mittelwerte (\pm einfache Standardabweichung) der Bestandsbiomasse in den verschiedenen Schädigungsgraden G1 bis G5 der Außen- und Binnen-Bestände (n = 5 Bestände in jeder Gruppe).

Fig. 11. Variation of mean aboveground standing crop (\pm std.dev.) along gradients of damage degree (G) and location (i.e. front standing and inner reed beds) (n = 5 stands in each group).

standsbiomasse hingen hochsignifikant vom Schädigungsgrad ab ($P < 0,001$ bzw. $P < 0,01$), Außen- und Binnenbestände unterschieden sich nicht; auch die Interaktionen zwischen Schädigungsgrad und Lokalisation waren nicht signifikant. Bei den insektengeschädigten Sprossen und den Sommersprossen ließ sich nur ein schwach bzw. nicht signifikanter Zusammenhang mit dem Schädigungsgrad feststellen ($P = 0,044$ bzw. $P = 0,095$). Die multiplen Vergleiche ergaben bei den Primärsprossen und bei den Sekundärsprossen, dass die

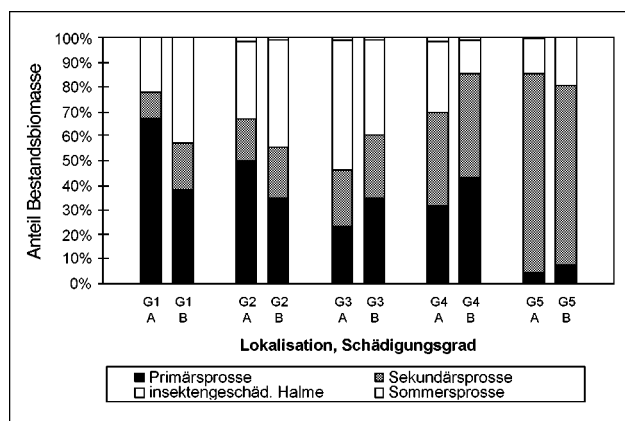


Abb. 12. Mittlere prozentuale Zusammensetzung der Bestandsbiomasse in den Schädigungsgraden G1 bis G5 und der Außen- (A) und Binnen-Bestände (B) (n = 5 Bestände in jeder Gruppe).

Fig. 12. Mean composition of the aboveground standing crop (biomass of the primary shoots, the secondary shoots, the insect infested shoots, and the summer shoots) along gradients of damage degree (G) and location (A – front standing, B – inner reed beds) (n = 5 stands in each group).

Paarungen mit G5 häufig signifikant waren, d.h. die prozentualen Bestandsbiomasse-Anteile der Primärsprosse und Sekundärsprosse in der Schädigungsgruppe G5 unterschieden sich deutlich von denen aller anderen Schädigungsgrade: Hier traten extrem niedrige Primärsprossen- und extrem hohe Sekundärsprossen-Anteile auf (Abb. 12).

Die Gruppenmittelwerte für die Anteile der einzelnen oberirdischen Pflanzenorgane (Stängel, Blätter, Blattscheiden) an der Gesamt-Bestandsbiomasse schwankten nur geringfügig. Die Mittelwerte der Stängelbiomasseanteile lagen ziemlich konstant zwischen 22,2 und 23,9%, wobei nur die G5-Bestände durch etwas höhere Werte auffielen. Der Blattscheidenanteil lag im Bereich von 16,2 bis 17,6% mit einem Maximum im Schädigungsgrad G5. Die ANOVA ergab einen signifikanten Effekt des Schädigungsgrades ($P = 0,01$), während die Lokalisation und Interaktionen nicht signifikant waren. Bei den Blattbiomasseanteilen wurde zwar das gewählte Signifikanzniveau nicht erreicht ($P = 0,08$), aber auch hier war der Einfluss vom Schädigungsgrad größer als der von der Lokalisation.

Die Inhaltsstoffgehalte der drittobersten Blätter hingen hochsignifikant von der Halmklasse ab (t-Test für paarige Messwerte mit n = 23 Beständen). Die Sekundärsprosse wiesen im Mittel um 7 mg g^{-1} höhere C_{org} -Gehalte ($P < 0,001$), um $3,5 \text{ mg g}^{-1}$ höhere N_{gesamt} -Gehalte ($P < 0,001$) und um $0,24 \text{ mg g}^{-1}$ höhere P_{gesamt} -Gehalte ($P < 0,001$) auf als die Primärsprosse (Tab. 4). Die Sekundärsprosse besaßen darüber hinaus signifikant höhere N/C- und P/C-Quotienten ($P < 0,01$ für beide Quotien-

Tabelle 3. Eichkoeffizienten zur Schätzung der Gesamt-Halmbiomasse (g TS) aus den Halmklassen 'Primärsprosse', 'Sekundärsprosse', 'insektengeschädigte Sprosse' und 'Sommersprosse' gemäß des Modells Gl. 1; a, b, c – empirisch ermittelte Koeffizienten, n – Anzahl der Eichhalme; **** – $P < 0,0001$ für die Koeffizienten b und c und für das Bestimmtheitsmaß R^2 des Modells.

Table 3. Calibration coefficients for estimating the total culm biomass (g dry weight) from the shoot classes 'primary shoots', 'secondary shoots', 'insect infested shoots' and 'summer shoots' according to the model in Eq. 1; a, b, c – coefficients (see Eq. 1), n – sample size (culms), **** – $P < 0.0001$ for b, c, and the coefficient of determination R^2 of the model.

	Primärsprosse	Sekundärsprosse	Insektengeschädigte Sprosse	Sommersprosse
lg a	-0,1650	-0,4170	-0,1501	-0,4606
b	1,2534 ****	1,5884 ****	1,3475 ****	1,5571 ****
c	1,3665 ****	1,0611 ****	1,1639 ****	1,0132 ****
R^2	0,889 ****	0,892 ****	0,831 ****	0,868 ****
n	86	109	39	26

Tabelle 4. Inhaltsstoffgehalte der drittobersten Blätter von Primärsprossen (PSH) und Sekundärsprossen (SSH) in Beständen der Schädigungsklassen G1 (ungeschädigt), G3 (deutlich geschädigt) und G5 (extrem geschädigt) an der seewärtigen Schilffront (LOC = A) und im Binnenbereich (LOC = B); angegeben sind Mittelwerte \pm Standardabweichungen für n = 5 Bestände in jeder Gruppe (außer n = 1, n = 2 für PSH in G5A bzw. G5B).

Table 4. Element concentrations in the third topmost leaves of the primary shoots (PSH) and the secondary shoots (SSH) from differently damaged stands (G1 – undamaged, G3 – clearly damaged, G5 – extremely damaged) at the lakeside reed front (LOC = A) and in the inner part of the aquatic reed belt (LOC = B); means \pm std. dev. of n = 5 stands in each group (except n = 1, n = 2 for PSH in G5A, G5B, resp.)

		LOC = A			LOC = B		
		G1	G3	G5	G1	G3	G5
PSH	C_{org}	473 \pm 9	480 \pm 8	473	468 \pm 8	480 \pm 12	483 \pm 6
	N_{ges}	35,0 \pm 2,1	34,6 \pm 4,6	39,4	32,9 \pm 2,1	36,1 \pm 6,5	33,3 \pm 1,7
	P_{ges}	1,54 \pm 0,21	1,64 \pm 0,21	1,71	1,69 \pm 0,28	1,61 \pm 0,23	1,79 \pm 0,17
SSH	C_{org}	481 \pm 7	487 \pm 8	480 \pm 4	480 \pm 11	485 \pm 7	484 \pm 2
	N_{ges}	36,8 \pm 2,6	39,3 \pm 5,7	38,0 \pm 5,1	35,7 \pm 3,8	38,9 \pm 5,9	40,9 \pm 2,3
	P_{ges}	1,63 \pm 0,11	1,93 \pm 0,33	1,68 \pm 0,50	1,83 \pm 0,26	1,91 \pm 0,39	2,04 \pm 0,23

ten) als die Primärsprosse, während sich die P/N-Verhältnisse nicht signifikant unterschieden. Die Tests auf Effekte des Schädigungsgrades und der Lokalisation wurden daher nach Halmklassen getrennt durchgeführt. Hier ergaben sich für beide Halmklassen keinerlei signifikante Effekte oder Interaktionen auf die Gehalte von C_{org} , N_{gesamt} bzw. P_{gesamt} (Tab. 4). Auch die N/C-, P/C- und P/N-Quotienten hingen nicht signifikant von G und LOC ab.

5. Diskussion

Am Rückgang der Uferröhrichte vieler mitteleuropäischer Seen sind menschliche Eingriffe maßgeblich beteiligt (OSTENDORP 1989; VAN DER PUTTEN 1997; BRIX 1999). Weit weniger bekannt ist, inwieweit natürliche Störungen, beispielsweise Extremhochwässer, langandauernde Flächenverluste der seewärtigen Röhrichte

hervorrufen können. Hierfür kann der Bodensee aufgrund seines annähernd natürlichen Jahreswasserstandsgangs als Beispiel dienen. Das hydrologische Regime ist bestimmt durch eine Niedrigwasserphase von Dezember bis März und eine Hochwasserphase von Juni bis August. Dieser „Grundmodulation“ haben sich die naturbelassenen Schilfgürtel des Bodensees hinsichtlich ihrer Bestandsstruktur, ihres Wachstumsrhythmus' und ihrer seewärtigen Tiefengrenze angepasst. In Normaljahren wachsen die Jungsprosse dem Hochwasser voraus, so dass stets mindestens 3 bis 4 Blätter nicht überschwemmt werden. Hingegen stellen die durch episodische Starkniederschläge hervorgerufenen Seespiegelanstiege – besonders in den Frühjahrsmonaten – aus der Sicht des Schilfs unkalkulierbare Risiken dar, an die die Pflanze nur unzureichend angepasst ist.

Tatsächlich führten Extremhochwässer in den vergangenen Jahrzehnten mehrfach zu einem beträchtlichen Röhrichtrückgang. Soweit die historischen Quellen

zurückreichen, brachte erstmalig das Mai/Juni-Hochwasser von 1965, gefolgt von vergleichbar hohen Frühjahrswasserständen in den Jahren 1966, 1967 und 1970 einen Verlust von rd. 37% der seewärtigen Röhrichtfläche mit sich (OSTENDORP 1990a, 1991). Dagegen führten das August-Hochwasser von 1987 und das Juni-Hochwasser von 1995 zu keinen gravierenden Beeinträchtigungen – im Gegenteil: Vermutlich begünstigt durch eine langanhaltende Reihe von Niedrigwasserjahren und durch das Nachlassen der Treibgutanschwemmungen im Zuge der Reoligotrophierung des Freiwassers konnten sich die Röhrichte in Richtung See ausbreiten (PIER et al. 1993; DIENST 1994; OSTENDORP et al. 1996; SCHMIEDER & PIER 2000). Ein erneuter Einbruch ereignete sich erst als Folge des Extremhochwassers von 1999, verbunden mit einem Verlust von ca. 24 ha (entsprechend 20% der Fläche von 1998) aquatischer Röhrichtflächen allein am baden-württembergischen Ufer des Bodensee-Untersees. Zwar ergibt sich generell ein Zusammenhang zwischen dem Sohlniveau der Bestände und dem Schädigungsgrad, jedoch lassen die lokal sehr unterschiedlichen Schadbilder vermuten, dass am Ausmaß der Schädigung weitere Faktoren beteiligt sind, die bereits im Vorfeld des Hochwassers die Konstitution einzelner Röhrichtbestände schwächten oder parallel zu bzw. nach der Hochwassersituation die Stresswirkungen verstärkten. Möglich sind hierbei Treibgutanschwemmungen, Vogelfraß, Parasitenbefall oder sedimentchemische Bedingungen, die bisher noch nicht hinreichend erfasst sind. So sind beispielsweise an vielen Uferabschnitten die relativ tief liegenden Bestände gürtelartig um landwärts liegende „Lagunen“ abgestorbener Schilfbestände erhalten geblieben, wofür bisher keine plausible Erklärung gefunden wurde.

Die primäre physiologische Reaktion von *Phragmites australis* dürfte darin bestehen, dass die Gasventilation von den subaerischen Blattscheiden in die Rhizome zum Stillstand kommt, nachdem die Jungspresse überschwemmt sind. Da nun kein Sauerstoff mehr für einen oxischen Stoffwechsel zur Verfügung steht, kann nur noch eine Glycolyse mit anschließender Lactat-, Malat- oder alkoholischer Gärung ablaufen, die zur raschen Erschöpfung der Kohlehydratreserven in den Rhizomen führt (BRÄNDLE 1983, 1985; STUDER & BRÄNDLE 1984; BRÄNDLE & CRAWFORD 1987). Zwar kann die Schilfpflanze in diesem Zustand noch (dünne und wachstumsschwache) Sekundärsprosse austreiben; wenn diese jedoch nicht alsbald in Kontakt mit der Atmosphäre treten, stirbt der Rhizomkörper vermutlich flächig ab. Wenn die Anoxia-gestressten Rhizome nach längerer Anoxia-Phase wieder mit Luftsauerstoff in Kontakt kommen, drohen sogenannte postanoxische Schäden, die darauf beruhen, dass Wasserstoffperoxid und radikalische Verbindungen entstehen, die zu unkontrollierten Oxidationsreaktionen an den Zellmembranen führen (BRÄND-

LE 1996). Alle diese Mechanismen dürften wesentlich am flächenhaften Röhrichtrückgang von 1999 und 2000 beteiligt gewesen sein.

Die sekundären Reaktionen der *Phragmites*-Bestände bestehen in einer Veränderung der Bestandsstruktur und Bestandsbiomasseproduktion, von der folgende Aspekte betroffen sind:

- Kontinuierliche Abnahme der Halmdichte mit zunehmendem Schädigungsgrad; einschränkend muss jedoch darauf hingewiesen werden, dass bereits die Definition der Schädigungsgrade Informationen über die Halmdichte, wie sie auf den Luftbildern erscheint, voraussetzt.
- Auftreten von „Sommersprossen“, die erst im Juli austreiben und ihr Wachstum bis Ende der Vegetationsperiode nicht beenden können; die größten Anteile werden bei mittleren Schädigungsgraden erreicht. Wahrscheinlich stellt ihr Austrieb eine Art Kompensationsreaktion des Schilfbestandes dar, mit der er versucht, verloren gegangene photosynthetisch aktive Biomasse zu ersetzen, um die Reservestoffzufuhr zu den Rhizomen zu stabilisieren.
- Mit zunehmendem Schädigungsgrad stark verringerte Anteile von Primärsprossen und erhöhte Anteile von Sekundärsprossen. Die Sekundärsprosse werden nach Einwirkung unterschiedlicher Stressoren (Wintermahd, mechanische Belastung, Beweidung durch Wasservögel usw.) als Ersatz für verlorengegangene Primärsprosse ausgebildet; sie sind in allen ihren morphologischen Eigenschaften schwächer ausgebildet als die Primärsprosse.
- Kontinuierlicher Rückgang der Bestandsbiomasseproduktion, bedingt durch die verringerte Halmdichte und die Veränderung der Anteile der einzelnen Halmklassen.
- Rückgang des Anteils der Primärsprosse an der Bestandsbiomasse und Anstieg des Anteils der Sekundärsprosse; die Sommersprosse tragen bestenfalls 1 bis 1,5% zur Bestandsbiomasse bei.

Andere Aspekte werden offensichtlich nicht durch die Hochwasserschädigung beeinflusst, beispielsweise

- der Anteil insektengeschädigter Sprosse, der in gering und mittelstark geschädigten Röhrichten höher ist als bei den stark und extrem geschädigten Beständen,
- die Anteile der Blattbiomasse und der Blattscheidenbiomasse an der Gesamt-Bestandsbiomasse,
- die C_{org} , N_{gesamt} - und P_{gesamt} -Gehalte der drittobersten Blätter der Primär- bzw. Sekundärsprosse, von denen erwartet werden darf, dass sie einen Nährstoffmangel (oder eine Nährstoffübersversorgung) im Rhizomkörper indizieren (TISDALE et al. 1985; CHAPIN 1980; KÜHL & KOHL 1993).

Neben dem Schädigungsgrad (G1 bis G5) wurde der Einfluss der Lokalisation (Außen- und Binnen-Bestän-

de) untersucht, welche die mutmaßlich größeren mechanischen Belastungen der außenliegenden Schilfbestände repräsentiert. In der Vegetationsperiode 2000 war der Lokalisationseinfluss jedoch recht undeutlich ausgeprägt, was an der durchgängig geringen Zahl der signifikanten Lokalisationseffekte sichtbar wird. Eine Ausnahme bildet die Halmdichte; hier weisen die Binnenbestände – bezogen auf einen bestimmten Schädigungsgrad – signifikant geringere Halmdichten auf als die Außenbestände. Es ist nicht auszuschließen, dass dieses Ergebnis durch die visuelle Luftbildinterpretation mitbedingt ist, indem der gleiche Schädigungsgrad weiter landeinwärts anders wahrgenommen wurde als an der seewärtigen Schilfgrenze. Die im Luftbild sichtbare Blattfläche kann je nach Stellung der Blätter und der mehr oder weniger aufrecht stehenden Halme bei konstanter Halmdichte variieren. Hierdurch lassen sich auch die erheblichen Varianzen der Halmdichte innerhalb eines Schädigungsgrades erklären.

Die Schäden und Bestandsausfälle in den seewärtigen Ufer-Röhricht des Bodensees aufgrund des Extremhochwassers von 1999 und seiner Begleiteffekte haben, wie diese Untersuchung zeigt, eine Intensität und einen Umfang erreicht, die nicht ohne Folgen für die Schilfbestände selbst und für das Uferökosystem bleiben können.

Die Änderungen der Halmdichte, der Bestandsbiomasse und der Bestandsstruktur, vor allem die Ersetzung von kräftigen Primärsprossen durch schwache Sekundärsprosse, müssen vor dem Hintergrund der Schädigung des Rhizomkörpers (O_2 -Mangel, Kohlehydratdefizite) gesehen werden. Zu Beginn einer jeden Vegetationsperiode müssen die heranwachsenden *Phragmites*-Halme auf die Rhizomressourcen zurückgreifen können, die in der vorangegangenen Vegetationsperiode akkumuliert wurden (subventioniertes Wachstum, URBANSKA 1992). Ein geschwächter oder gar weitgehend abgestorbener Rhizomkörper dürfte daher in den Folgejahren nur entsprechend schwache Sprosse hervorbringen, die empfindlicher auf natürliche Stressoren wie Wasserspiegelanstieg und Wellen- und Treibgutbelastung reagieren, und somit einer erhöhten Mortalität unterliegen. Die Folge ist u.U. ein weiteres Anwachsen von Reservestoffdefiziten und ein über mehrere Jahre sich hinziehendes Absterben von Schilfbeständen, wie es auch in der Zeit nach dem Extremhochwasser 1965 sichtbar wurde.

In den 80er und 90er Jahren hatten sich die Uferschilfbestände wieder seewärts ausgedehnt, wie detaillierte Schilffront-Kartierungen von PIER et al. (1993) und die vorliegende Auswertung der Röhrichtgrenzen von 1993 und 1998 zeigen. Ursache war in erster Linie eine länger dauernde Serie von Niedrigwasserjahren (OSTENDORP et al. 1996), daneben aber auch das Nachlassen von Treibgutanschwellungen im Zuge der Oligotrophierung beider Seeteile (SCHMIEDER & PIER 2000). Nur kurz unterbrochen wurde diese Röhrichtpro-

gression durch das Hochwasser von 1987 (PIER et al. 1993). Andere Ufergesellschaften des Bodensees haben sich ebenfalls in Richtung See entwickelt, besonders nach den Niedrigwasserjahren 1989–1991, wie PEINTINGER et al. (1997) und DIENST & STRANG (1999) für die Strandrasen belegen.

Die ökosystemaren Konsequenzen des flächenhaften Röhrichtrückgangs sind derzeit noch nicht abzusehen. Zu denken wäre an eine Destabilisierung und Erosion der Sedimentoberflächen aufgrund der nun fehlenden Dissipation der Wellenenergie sowie an eine verstärkte NH_4^+ - und PO_4 -P-Freisetzung aus den organisch belasteten Röhrichtsedimenten. Die Habitataignung für bestimmte Schilfbrutvögel wie Drosselrohrsänger (*Acrocephalus arundinaceus* (L.)) und Teichrohrsänger (*Acrocephalus scirpaceus* (HERM.)) könnte sich verschlechtern, während Schwimmvogelarten, z.B. Blässhuhn (*Fulica atra* L.) und Haubentaucher (*Podiceps cristatus* (L.)) einen leichteren Zugang zu den aufgelichteten Schilfbeständen hätten (vgl. OSTENDORP 1993a, b). Allerdings könnte die spätere Überschwemmung der nun höher liegenden aquatischen Schilfbestände zu einer verkürzten Brutzeit und auch zu einer Verringerung der Bruthabitatflächen für diese Vögel führen. Auch die Jungfische von Schleie (*Tinca tinca* (L.)), Flussbarsch (*Perca fluviatilis* L.) u.a. sowie adulte Hechte (*Esox lucius* L.) und Aale (*Anguilla anguilla* (L.)) könnten von den aufgelockerten Strukturen in Verbindung mit einer besseren Durchströmung und O_2 -Versorgung profitieren (POHLMANN 1995).

Ebenso ungeklärt ist, welche Richtung die zukünftige Entwicklung der Absterbeflächen nehmen wird. Einerseits könnten die Flächen nach einer gewissen Zeit von *P. australis* zurückerobert werden, andererseits ist auch eine vorübergehende oder dauerhafte Ansiedlung von Rohrkolben (*Typha angustifolia* L., *T. latifolia* L.), der Seebins (*Scirpus lacustris* L.) oder anderen Röhrichtpflanzen (*Phalaris arundinacea* L., *Carex acuta* L., *Carex elata* ALL.) denkbar. Seewärtige Flächen bleiben vielleicht vegetationsfrei oder werden von submersen Wasserpflanzen besiedelt.

Episodische Hochwässer sind in Ökosystemen zunächst als natürliche Störungen zu betrachten. Das Konzept der (natürlichen) Störungen ist in den letzten Jahrzehnten zunehmend ins Blickfeld der ökologischen Theorie gerückt (z.B. WHITE & PICKETT 1985; WHITE & JENTSCH 2001), und ihre wichtige Rolle bei der Erhaltung vieler Lebensgemeinschaften spiegelt sich in der aktuellen Naturschutzdiskussion wider (PLACHTER 1996, 1998; JAX 1999). Zu berücksichtigen ist hierbei jedoch, inwieweit es natürliche Störungen sind, die auf natürliche Ökosysteme treffen, bzw. inwieweit anthropogene Einflüsse Störungen sowie Ökosysteme derart modifiziert haben, dass eine über lange Zeiträume erfolgte Anpassung einer Lebensgemeinschaft an ein Störungsregime nicht mehr gegeben ist.

Auch wenn das Hochwasser von 1999 am Bodensee als Folge heftiger Niederschläge auf den ersten Blick natürlichen Ursprungs ist, so ist dessen Verlauf wahrscheinlich beeinflusst durch anthropogene Nutzungen und den Ausbau der Fließgewässer im Einzugsgebiet. Darüber hinaus traf diese Störung auf kein wirklich naturbelassenes Ökosystem – zu eng und zu intensiv ist die räumliche Überschneidung von menschlichen Nutzungsansprüchen und naturnahen, nutzungsfreien Uferabschnitten: Das Bodensee-Ufer ist zu rund 42% verbaut und keiner natürlichen Dynamik mehr zugänglich (MELUF 1981). Insofern gibt es wenig Spielraum für eine folgenlose „natürliche Heilung“ der hochwasserbedingten Schäden an den Röhrichtbiozösen.

Die Vielzahl an offenen Fragen lässt einen beträchtlichen Kenntnismangel zutage treten, was die ökosystemaren Zusammenhänge in der Seeuferzone und die mittelfristige Dynamik einiger ihrer strukturellen Komponenten angeht. Das bis 2003 laufende Monitoringprojekt wird versuchen, einige davon einer Klärung näher zu bringen.

Danksagung

Die Untersuchungen werden durch den Projektträger BW-Plus des Landes Baden-Württemberg beim Forschungszentrum Karlsruhe finanziell gefördert (Förderungskennzeichen BWC 20011). Wir bedanken uns auch bei den Gewässerdirektionen in Rottweil und Ravensburg, beim Institut für Seenforschung in Langenargen und bei der Internationalen Gewässerschutzkommission für den Bodensee für ihre Unterstützung.

Literatur

- ARMSTRONG, W., ARMSTRONG, J., BECKETT, P.M. & JUSTIN, S.H.F.W. (1990): Convective gas-flows in wetland plant aeration. In: M.B. JACKSON, D.D. DAVIES & H. LAMBERS (eds.), *Plant life under oxygen stress*, pp. 283–302, SPB Academic Publ., Den Haag.
- BRÄNDLE, R. (1983): Evolution der Gärungskapazität in den flut- und anoxiatoleranten Rhizomen von *Phalaris arundinacea*, *Phragmites communis*, *Schoenoplectus lacustris* und *Typha latifolia*. *Bot. Helvetica* **93**: 39–45.
- BRÄNDLE, R. (1985): Kohlenhydratgehalt und Vitalität isolierter Rhizome von *Phragmites australis*, *Schoenoplectus lacustris* und *Typha latifolia* nach mehrwöchigem O₂-Mangelstress. *Flora* **177**: 317–321.
- BRÄNDLE, R. (1990): Überlebensstrategien der Rhizome von Sumpf- und Röhrichtpflanzen. In: H. SUKOPP & M. KRAUSS (eds.), *Ökologie, Gefährdung und Schutz von Röhrichtpflanzen*. Landschaftsentwicklung und Umweltforschung **71**: 103–120. Berlin.
- BRÄNDLE, R. (1996): Überflutung und Sauerstoffmangel. In: CH. BRUNOLD, A. RÜESEGGER & R. BRÄNDLE (eds.), *Stress bei Pflanzen*, S. 133–148. UTB, Bern.
- BRÄNDLE, R. & CRAWFORD, R.M.M. (1987): Rhizome anoxia tolerance and habitat specialization in wetland plants. In: R.M.M. CRAWFORD (ed.), *Plant life in aquatic and amphibious habitats*, pp. 397–410. Blackwell.
- BRAUN, E. & SCHÄRPF, K. (1994): Internationale Bodensee-Tiefenvermessung 1990. Landesvermessungsamt Baden-Württemberg, 98 S., Stuttgart.
- BRIX, H. (1999): The European Research Project on Reed Dieback and Progression (EUREED). *Limnologica* **29**: 5–10.
- CHAPIN, F.S. III (1980): The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **11**: 233–260.
- CIŽKOVÁ, H. & LUKAVSKÁ, J. (1999): Rhizome age structure of three populations of *Phragmites australis* (CAV.) TRIN. ex STEUD.: biomass and mineral nutrient concentrations. *Folia Geobotanica* **34**: 209–220.
- CRAWFORD, R.M.M. (1992): Oxygen availability as an ecological limit to plant distribution. *Adv. Ecol. Res.* **23**: 93–185.
- DIENST, M. (1994): Die Wasserstände des Bodensee-Obersees von 1893 bis 1992. *Schr. Ver. Gesch. Bodensee* **112**: 147–162.
- DIENST, M. & STRANG, I. (1999): Zum Zustand des Deschampsietum rhenanae am Bodensee. *Mitt. Bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz N.F.* **17** (2): 389–402.
- FIALA, K. (1976): Underground organs of *Phragmites communis*, their growth, biomass and net production. *Folia Geobot. Phytotax.* **11**: 225–259.
- GRIES, T. (1995): Phosphorhaushalt der oberen 20 m des Überlinger Sees (Bodensee) unter besonderer Berücksichtigung der Sedimentation. *Diss. Univ. Konstanz*, 185 S.
- GROSSE, W., ARMSTRONG, J. & ARMSTRONG, W. (1996): A history of pressurised gas-flow studies in plants. *Aquat. Bot.* **54**: 87–100.
- IGKB (1993): Internationale Bodenseetiefenvermessung. Internationale Gewässerschutzkommission für den Bodensee (IGKB), digitaler Datensatz.
- IGKB (1999): Seeumfassende Luftbildbefliegung anlässlich des Extremhochwassers von 1999. Unveröffentl. Bildmaterial der Internationalen Gewässerschutzkommission für den Bodensee (IGKB).
- JAX, K. (1999): Natürliche Störungen: ein wichtiges Konzept für Ökologie und Naturschutz? *Z. Ökologie u. Naturschutz* **7**: 241–253.
- KLÖTZLI, F. & GRÜNIG, A. (1976): Seeufervegetation als Bioindikator. *Fakten Dokumente Umweltschutz* **19**: 109–131.
- KRUMSCHEID-PLANKERT, P., STARK, H. & PEINTINGER, M. (1989): Decline of reed at Lake Constance (Obersee) since 1968 based on interpretations of aerial photographs. *Aquat. Bot.* **35**: 57–62.
- KÜHL, H. & KOHL, J.G. (1993): Seasonal dynamics in reed beds (*Phragmites australis* (CAV.) TRIN. ex STEUDEL) in relation to productivity. *Hydrobiologia* **251**: 1–12.
- LUFT, G. & VIESER, H. (1990): Veränderungen der Bodensee-Wasserstände von 1887 bis 1987. *Dtsch. Gewässerkdl. Mitt.* **34** (5/6): 146–156.
- LUFT, G., VAN DEN EERTWEGH, G. & VIESER, H. (1990): Veränderungen der Bodensee-Wasserstände von 1887 bis 1987. In: Ministerium für Umwelt und Landesanstalt für Umweltschutz (ed.), *Handbuch Hydrologie Baden-Württemberg* **6.2**, 77 S. Stuttgart und Karlsruhe.

- MELUF, Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft, Umwelt und Forsten Baden-Württemberg (1981): Flachwasserschutz am Bodensee. 29 S. u. Karte, Stuttgart.
- OSTENDORP, W. (1989): „Die-back“ of reeds in Europe – A critical review of literature. *Aquat. Bot.* **35**: 5–26.
- OSTENDORP, W. (1990a): Die Ursachen des Röhrichrückgangs am Bodensee-Untersee. *Carolinaea* **48**: 85–102.
- OSTENDORP, W. (1990b): Ist die Seeneutrophierung am Schilfsterben schuld? In: H. SUKOPP, & M. KRAUSS (eds.), *Ökologie, Gefährdung und Schutz von Röhrichpflanzen. Landschaftsentwicklung u. Umweltforschung* (Berlin) **71**: 121–140.
- OSTENDORP, W. (1991): Zur Geschichte der Uferröhrichte des Bodensee-Untersees. *Schr. Ver. Gesch. Bodensee* **109**: 215–233.
- OSTENDORP, W. (1993a): Schilf als Lebensraum. *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ.* **68**: 173–280.
- OSTENDORP, W. (1993b): Reed bed characteristics and significance of reeds in landscape ecology. *Limnologie aktuell* **5**: 149–161.
- OSTENDORP, W., STARK, H., KRUMSCHEID-PLANKERT, P. & PIER, A. (1996): Dynamics and restoration of lakeside reed belts in a prealpine lake (Lake Constance, Germany). *Proc. Ecohydraulics, Quebec, June 1996*, B753–B765.
- OSTENDORP, W., HILLE, S. & TIEDGE, E. (2001): Effect of eutrophication on culm morphology of lakeside *Phragmites* reeds in Central Europe. *Aquat. Bot.* **69**: 177–193.
- PEINTINGER, M., STRANG, I., DIENST, M. & MEYER, C. (1997): Veränderung der gefährdeten Strandschmielengesellschaft am Bodensee zwischen 1989 und 1994. *Z. Ökologie u. Naturschutz* **6**: 75–81.
- PIER, A., DIENST, M. & STARK, H. (1993): Dynamics of reed belts at Lake Constance (Untersee and Überlinger See) from 1984 to 1992. *Limnologie aktuell* **5**: 141–148.
- PLACHTER, H. (1996): Bedeutung und Schutz ökologischer Prozesse. *Verh. Ges. Ökol.* **26**: 287–303.
- PLACHTER, H. (1998): Die Auen alpiner Wildflüsse als Modelle störungsgeprägter ökologischer Systeme. *Schr.-R. f. Landschaftspfl. u. Natursch.* **56**: 21–66.
- POHLMANN, K. (1995): Artenzusammensetzung und Abundanz von Jungfischen in den submersen Makrophytenbeständen vor dem Wollmatinger Ried (Bodensee-Untersee). *Diplomarb. Limnol. Inst. Univ. Konstanz*, 144 S. + Anh.
- RODEWALD-RUDESCU, L. (1974): Das Schilfrohr *Phragmites communis* TRIN. *Die Binnengewässer* **27**, 302 S., Stuttgart.
- SACHS, L. (1997): *Angewandte Statistik*. 8. Aufl., Springer, Berlin.
- SCHEIRER, C.J., RAY, W.S. & HARE, N. (1976): The analysis of ranked data derived from completely randomized factorial designs. *Biometrics* **32**: 429–434.
- SCHMIEDER, K. (1998): Submerse Makrophyten der Litoralzone des Bodensees 1993 im Vergleich mit 1978 und 1967. *Berichte Int. Gewässerschutzkomm. Bodensee* **46**: 171 S.
- SCHMIEDER, K. & PIER, A. (2000): Lakeside reed border characteristics at Lake Constance (Untersee): A comparison between 1981–1983 and 1994. *Wetlands Ecology and Management* **8**: 435–445.
- SCHRÖDER, R. (1979): The decline of reed swamps in Lake Constance. *Symp. Biol. Hung.* **19**: 43–48.
- SCHRÖDER, R. (1987): Das Schilfsterben am Bodensee-Untersee. *Beobachtungen, Untersuchungen und Gegenmaßnahmen. Arch. Hydrobiol., Suppl.* **76**: 53–99.
- STUDER, C. & BRÄNDLE, R. (1984): Sauerstoffkonsum und -versorgung der Rhizome von *Acorus calamus*, *Glyceria maxima*, *Menyanthes trifoliata*, *Phalaris arundinacea*, *Phragmites communis* und *Typha latifolia*. *Bot. Helvet.* **94**: 23–31.
- TISDALE, S.L., NELSON, W.L. & BEATON, J.D. (1985): *Soil fertility and fertilizers*. 757 S., 4. Aufl., Macmillan Publ. New York.
- URBANSKA, K.M. (1992): *Populationsbiologie der Pflanzen*. 374 S., Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- VALDERRAMA, J.C. (1981): The simultaneous analysis of total nitrogen and total phosphorus in natural waters. *Mar. Chem.* **10**: 109–122.
- VAN DER PUTTEN, W.H. (1997): Die-back of *Phragmites australis* in European wetlands: an overview of the European Research programme on Reed Die-back and progression (1993–1994). *Aquat. Bot.* **59**: 263–275.
- WHITE, P.S. & JENTSCH, A. (2001): The search for generality in studies of disturbance and ecosystems dynamics. *Progress in Botany* **62**: 399–449.
- WHITE, P.S. & PICKETT, S.T.A. (eds.) (1985): *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York.