

Schilf als Lebensraum

Von
WOLFGANG OSTENDORP

Inhalt

1. Einleitung	174
2. Schilf und andere Röhrichtpflanzen: Morphologie, Ökologie	175
3. Bedeutung der Röhrichte	181
4. Schilf als Strukturelement und die Anpassungen der Röhrichtbewohner	183
4.1 Strukturelle Eigenschaften der Schilfröhrichte	183
4.2 Anpassungen der Vögel an das Leben im Schilf	183
4.3 Vertikale und horizontale Gradienten im Seeuferröhricht	185
4.4 Der Basaldurchmesser als zentraler Strukturparameter	188
4.5 Die Bedeutung anderer Struktureigenschaften	192
4.5.1 Wandstärke 192. – 4.5.2 Halmdichte 192. – 4.5.3 Knickschilf- und Streuschicht 193. – 4.5.4 Größe und standörtliche Diversifizierung des Röhrichts 193.	
4.6 Halme und Stoppeln als Überwinterungsplätze	194
4.7 Schilfhalm als Transport- und Verbreitungsmedium	195
4.8 Schilfröhricht als Rastplatz	195
5. Primärproduktion im Röhricht	195
5.1 Biomasse (»standing crop«)	196
5.2 Produktion und produktionsbegrenzende Faktoren	198
5.2.1 Helophyten 198. – 5.2.2 Submerse Makrophyten 198. – 5.2.3 Plankton 199. – 5.2.4 Epiphyton 199.	
5.3 Lichtklima und Energienutzung	201
5.4 Der Beitrag der Röhrichte zur Primärproduktion der Seen	204
6. Schilf als Nahrungspflanze	204
6.1 Epiphyton-Weidegänger	205
6.2 Herbivore Vögel	206
6.2.1 Graugans (<i>Anser anser</i>) 206. – 6.2.2 Bläbhuhn (<i>Fulica atra</i>) 206. – 6.2.3 Bartmeise (<i>Panurus biarmicus</i>) 207.	
6.3 Herbivore Säugetiere	207
6.3.1 Bisam (<i>Ondatra zibethicus</i>) 207. – 6.3.2 Nutria (<i>Myocastor coypus</i>) 210. – 6.3.3 Schermaus (<i>Arvicola terrestris</i>) 211.	
6.4 Blattsaftsauger	211
6.4.1 Mehligke Pflaumenblattlaus (<i>Hyalopterus pruni</i>) 211. – 6.4.2 Andere Blattsaftsauger 211.	
6.5 Phytophage Gallbildner	212
6.5.1 Gallbildung als hochspezialisierte Form der Phytophagie 212. – 6.5.2 Sproßspitzengallen 213. – 6.5.3 Halmgallen 215.	
6.6 Halbbohrer	216
6.7 Ektoparasiten	217
6.8 Parasitische Pilze	219
6.9 Herbivorie und endophage Phytophagie: Tier/Pflanze-Wechselwirkungen	219
6.9.1 Abwehrmechanismen bei <i>Phragmites australis</i> 219. – 6.9.2 Reaktion des Schilf- bestandes 220.	
6.10 Produktionsbiologische Aspekte	225
7. Destruenten und Streuabbau im Röhricht	225
7.1 Abbau der epiphytischen Biomasse	226
7.2 Abbau der Schilfstreu	226

7.3	Die Rolle der Detrivoren beim Abbau der Schilfstreu	228
7.4	Abbauraten und produktionsbiologische Aspekte	229
8.	Folgekonsumenten im Röhricht	229
8.1	Parasitoider der schilfphytophagen Insekten	230
8.2	Emers lebende räuberische Arthropoden	231
	8.2.1 Spinnen 231. – 8.2.2 Käfer 232. – 8.2.3 Räuber-Beute-Beziehungen 232. – Produktionsbiologische Angaben 233.	
8.3	Submers lebende räuberische Invertebraten	233
8.4	Insektivore Vögel und Säuger	235
	8.4.1 Wintergäste und Zugvögel 235. – 8.4.2 Brutvögel 235. – 8.4.3 Säugetiere 238. – 8.4.4 Produktionsbiologische Aspekte 238.	
8.5	Carnivore Vögel und Säuger	238
8.6	Brutverluste und Mortalität	239
9.	Strukturbeziehungen zwischen Röhrichtbewohnern	240
9.1	Begünstigung fremder Arten durch Schwächung der Pflanzenabwehr	240
9.2	Öffnung des Halms und Besiedlung durch Überwinterer und Inquilinen	240
9.3	Besiedlung von Bisamburgen und -wohnplätzen	241
10.	Produktion, Energiefluß und Nahrungsnetz im Röhricht	241
10.1	Produktion	242
10.2	Energieflüsse	242
10.3	Nahrungsnetz	243
10.4	Nährstoff- und Kohlenstoff-Kreislauf	246
11.	Dynamik von Röhrichtgesellschaften	247
12.	Gefährdung und Schutz der Seeuferrohrichte	249
12.1	Schilfrückgang in Europa: Auswirkungen auf Tiere	249
12.2	Schilfschutz und Uferrenaturierung	253
	12.2.1 Schilfschutz- und Schilfpflegemaßnahmen 254. – 12.2.2 Kombinierte Schilfschutz- und Uferschutzmaßnahmen 258. – 12.2.3 Röhrichtpflanzungen 258.	
13.	Management von Schilfröhrichten	259
13.1	Managementziele	259
13.2	Auswirkungen von Schnitt und Brand auf die Schilfbiozönose	261
14.	Ausblick	264
	Danksagungen	266
	Literatur	267

1. Einleitung

Röhrichte bilden in vielen Teilen Europas einen landschaftsprägenden Teil der Vegetationsdecke. Sie besiedeln die Ufer der Seen und Flüsse, sind aber auch in vernähten Senken, im Gezeitenbereich der Meeresküsten und Marschen, ja selbst auf Schutthalden und in Klärteichen anzutreffen.

Röhrichte gehören gleichzeitig zu den artenärmsten wie zu den produktivsten Pflanzengesellschaften; oft bestehen sie aus reinen Beständen des Schilfs (*Phragmites australis*), des Rohrkolbens (*Typha angustifolia*, *T. latifolia*) bzw. der Seebinse (*Schoenoplectus lacustris*) oder der Salz- bzw. Meer-Binse (*Sch. tabernaemontani* bzw. *Scirpus maritimus*). Im Gegensatz zu den Gras-Monokulturen, die wir aus der Landwirtschaft kennen, handelt es sich bei den Röhrichten um langlebige, stabile Gesellschaften aus gut an ihren jeweiligen Standort angepaßten Arten.

Besonders die Schilfröhrichte, von denen hier hauptsächlich die Rede sein soll, sind von besonderer Bedeutung als Rohstoffquelle, bei der Ufersicherung und im ingenieurbioologischen Wasserbau (vgl. Kap. 3). Zu wenig Beachtung hat hingegen die Tatsache gefunden, daß die Röhrichte einen nicht zu ersetzenden Nahrungs- und Lebensraum für zahlreiche Tiere darstellen. Zu den Spezialisten, die auf diesen Lebensraum angewiesen sind, ge-

hören schwerpunktmäßig parasitische Insektenarten, aber auch Säugetiere und Vögel. Etwa 20 Brutvogelarten Mitteleuropas sind auf dichte, wasserseitige Röhrichte angewiesen; die meisten von ihnen stehen als stark gefährdete oder vom Aussterben bedrohte Arten auf der »Roten Liste« (BLAB 1984). Eine von ihnen ist der Teichrohrsänger (*Acrocephalus scirpaceus*), der »Vogel des Jahres 1989«.

Dies war schließlich der Anlaß, die weit verstreute Literatur über die Biomasseproduktion im Schilf, über die Anpassungen seiner Bewohner, die Nahrungsketten und die landschaftsökologische Bedeutung zusammenzustellen. Nicht vergessen werden soll die Frage nach der Dynamik der Röhrichtgesellschaften, welche Pflegemaßnahmen angezeigt sind, und wie diese auf die Schilfbiozönose wirken können. Besonders hinzuweisen ist auf ein Problem, mit dem sich Naturschutzverbände und Behörden seit geraumer Zeit – meist erfolglos – herumschlagen: das sog. »Schilfsterben«. Es liegt auf der Hand, daß der Schwund der von Röhricht bedeckten Uferflächen Auswirkungen auf die gesamte Biozönose haben muß.

Dabei nehmen wir die Perspektive der Ökosystemforschung ein, die sich um eine möglichst vollständige Beschreibung des Wirkungsgefüges im jeweiligen Ökosystem bemüht (ELLENBERG 1973, ELLENBERG et al. 1986). Ihr geht es um die Erfassung der Stoff- und Energieflüsse, um die Aufklärung der gegenseitigen Abhängigkeit von Pflanzen, Tieren und Mikroorganismen und um die Entwirrung des Nahrungsnetzes, von dem letztlich auch der Teichrohrsänger ein Teil ist.

Kein Ökosystem hat eine scharfe Begrenzung, am allerwenigsten das Röhricht, das in einem fließenden Übergang zwischen Wasser und Land vermittelt. Ziehen wir also eine Grenze, die zwar willkürlich ist, aber doch dabei hilft, das charakteristische Beziehungsgefüge zwischen Röhricht und Röhrichtbewohnern und ihrer abiotischen Umwelt herauszufiltern: Unser »Standardröhricht« soll ein dichter, geschlossener *Phragmites*-Bestand von mehreren Hektar Größe sein, der sich als Gürtel von mindestens 20 m Breite am Ufer eines Stillgewässers entlangzieht; die meiste Zeit des Jahres hindurch ist der Schilfgürtel 0,1 bis 1 m hoch überschwemmt.

Sofern sich die Forschungsergebnisse auf Röhrichtbestände anderer Struktur, etwa Mischbestände oder Reinbestände mit Rohrkolben, Wasserschwaden u.a., oder aber auf »Landschilf« in feuchten Senken beziehen, ist dies im Text gesondert vermerkt.

2. Schilf und andere Röhrichtpflanzen: Morphologie und Ökologie

Das Gemeine Schilf oder Schilfrohr (*Phragmites australis*) besitzt die typische Morphologie eines ausdauernden Grases, gegliedert in Halm, Blattscheiden, Blattspreiten und Rispe sowie in einen unterirdischen Wurzelstock (Rhizomkörper, Polykorm) (Abb. 1a). Die Halme werden je nach standörtlichen Bedingungen bis zu 5 m hoch, die Rhizome reichen etwa 1 m tief in den Untergrund. Die Nährstoffversorgung erfolgt überwiegend durch sog. Adventivwurzeln, die an den Knoten sowohl der unterirdischen als auch der oberirdischen, überschwemmten Halmteile entspringen.

Im Frühjahr treiben aus dem obersten Rhizomstockwerk (»Vertikalrhizom«, vgl. Abb. 1b) ca. 20–60 Knospen pro Quadratmeter aus, die innerhalb von drei Monaten zu etwa 3 bis 4 m langen Halmen auswachsen. Die Blütezeit fällt in unseren Breiten in die ersten August-Wochen, und bereits Mitte Oktober werden bei den ersten Nachtfrösten die Blätter abgeworfen und der oberirdische Teil der Pflanze geht zugrunde. Schilf vermehrt sich fast ausschließlich durch Rhizomsprosse; eine spontane Vermehrung durch Samen hat nur

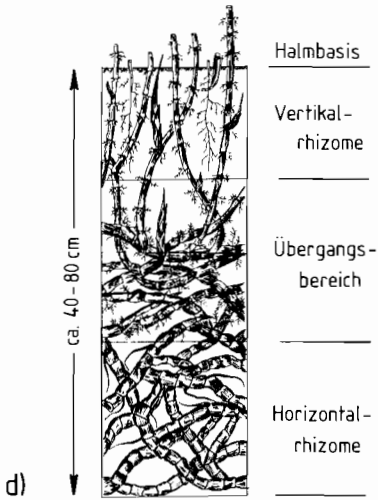
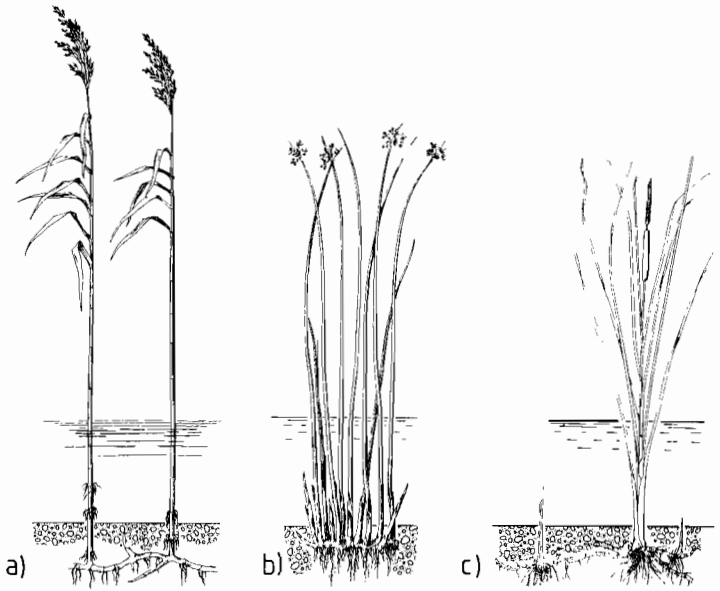


Abb. 1. Röhrichtpflanzen:
 (a) Gemeines Schilf, *Phragmites australis* (verändert n. BURSCHLE 1980).
 (b) Seebinse, *Schoenoplectus lacustris* (verändert n. BURSCHLE 1980).
 (c) Schmalblättriger Rohrkolben, *Typha angustifolia*
 (d) Aufbau des Rhizomkörpers von *Phragmites australis* (aus RODEWALD-RUDESCU 1974, verändert).

unter sehr günstigen Bedingungen Erfolg. Die enorme Wachstumsleistung von etwa 4,5 cm/Tag Längenzuwachs und rd. 25 g TS¹⁾ Biomassenzuwachs pro Quadratmeter und Tag vermag die Schilfpflanze nur mit Hilfe ihrer tief liegenden Speicherrhizome («Horizontalrhizome») zu bewerkstelligen: Im Spätsommer und Herbst wird ein Teil der Photosyntheseprodukte und der in der oberirdischen Biomasse enthaltenen Nährstoffe in das Speicherrhizom geführt, so daß sie im Frühjahr den Jungsprossen für ein rasches Wachstum zur Verfügung stehen.

¹⁾TS = Trockensubstanz; FS = Frischsubstanz

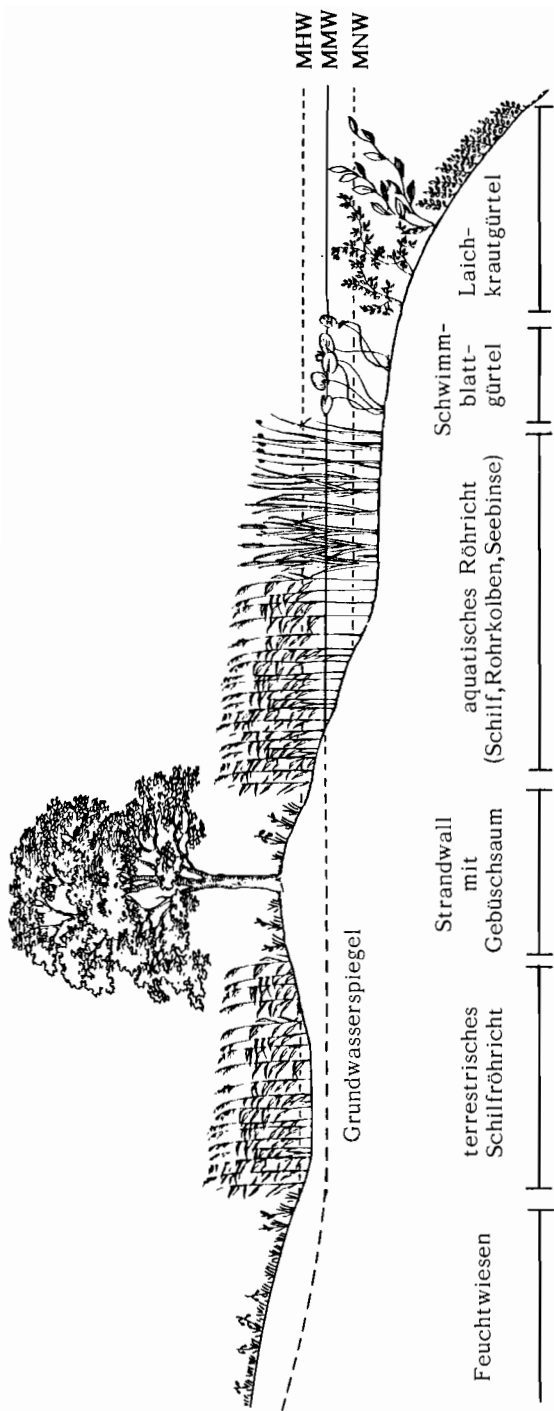


Abb. 2. Vegetationsgürtel der Uferzone eines eutrophen Sees (schematisch); MMW, MNW – mittleres Mittel-, Niedrig- bzw. Hochwasser.

Phragmites australis besiedelt sehr unterschiedliche Standorte; die Spanne der standörtlichen Bedingungen reicht von nährstoffarmen Seeufern bis zu Brackwasserbereichen der Meeresküsten und Salzlacken des Binnenlandes, von Bahndämmen und Schutthalden mit tief liegendem Grundwasserspiegel bis zu einer Überstauungshöhe von 1,5 bis 2 m. Optimale Wuchsbedingungen, unter denen die Schilfpflanze bestandsbildend wird und Konkurrenzpflanzen vollständig unterdrückt, sind gekennzeichnet durch eine gute bis sehr gute Nährstoffversorgung, durch eine andauernde Überstauung und durch vollen Lichtgenuß. Der »typische« Schilfstandort ist also das naturnahe Flachufer eutropher Seen, wo es im Wechsel mit anderen Pflanzen einen Röhrichtgürtel bildet (Abb. 2). Aber auch an diesen Optimalstandorten herrschen raue Bedingungen für eine Landpflanze wie das Schilfrohr vor. Sie sind gekennzeichnet durch Wellengang und Treibgutbelastung, starke Wasserspiegelschwankungen, durch ein sauerstoffreiches Wurzelmilieu, durch Lichtkonkurrenz wuchskräftiger Gehölze. Die Schilfpflanze besitzt eine Reihe von Anpassungen, die es ihr erlauben, die Pufferzone zwischen Land und Wasser erfolgreich zu besiedeln und gegenüber Konkurrenten zu behaupten (Tab. 1).

Tabelle 1. Anpassungen der Schilfpflanze *Phragmites australis* an ihren Lebensraum

Anpassungen der Schilfpflanze an ihren Lebensraum
<ul style="list-style-type: none"> • elastische Halme (Widerstand gegen mechanische Belastung) • tiefliegende Rhizome und Adventivwurzeln (Schutz gegen Wasserstandsschwankungen bzw. Austrocknung) • hohe Halmlängenwachstumsrate (Schutz vor Überschwemmung) • vegetative Vermehrung (Rhizomstücke, Stengelstücke) überwiegt generative Vermehrung (Vermeidung des kritischen Keimlingsstadiums bei schwankenden Wasserstandsverhältnissen) • ausgedehntes Aerenchym vom Halm bis in die Adventivwurzeln (Sauerstoffversorgung im anoxischen Substrat) • O₂-Ausscheidungen in die Rhizosphäre (Schutz vor phytotoxischen Substanzen wie H₂S-S, Fe²⁺ u.a.) • Ionenaufnahme sowohl aus dem Sediment-Porenwasser als auch aus dem überstehenden Wasser • Sekundär sproßbildung (Kompensation bei mechanischer Schädigung, bei Fraß und Schädigung durch Parasiten) • dichtes Blätterdach (ca. 4 - 7 m² Blattfläche pro m² Bestandsgrundfläche) (Beschattung und Unterdrückung von Konkurrenzpflanzen)

Eine besondere Eigenart nicht nur des Schilfs, sondern auch anderer Sumpfpflanzen ist die Fähigkeit, die tiefreichenden Rhizome über ein ausgedehntes System von röhrenförmigen Hohlräumen (Aerenchym), das von der Halmspitze bis in die Wurzeläste reicht, mit Sauerstoff zu versorgen. Die O₂-Transportkapazität ist so groß, daß gewisse Mengen in das Außenmedium (Rhizosphäre) austreten (ARMSTRONG 1964, 1971, DUNBABIN et al. 1988), und dort eine erhöhte mikrobielle Aktivität ermöglichen (»Rhizosphärenereffekt«) (Abb. 3). Insgesamt kommt es durch den Bewuchs mit Sumpfpflanzen zu einer nachhaltigen Veränderung der mikrobiellen Umsetzungen und der in ihrem Gefolge auftretenden Boden-

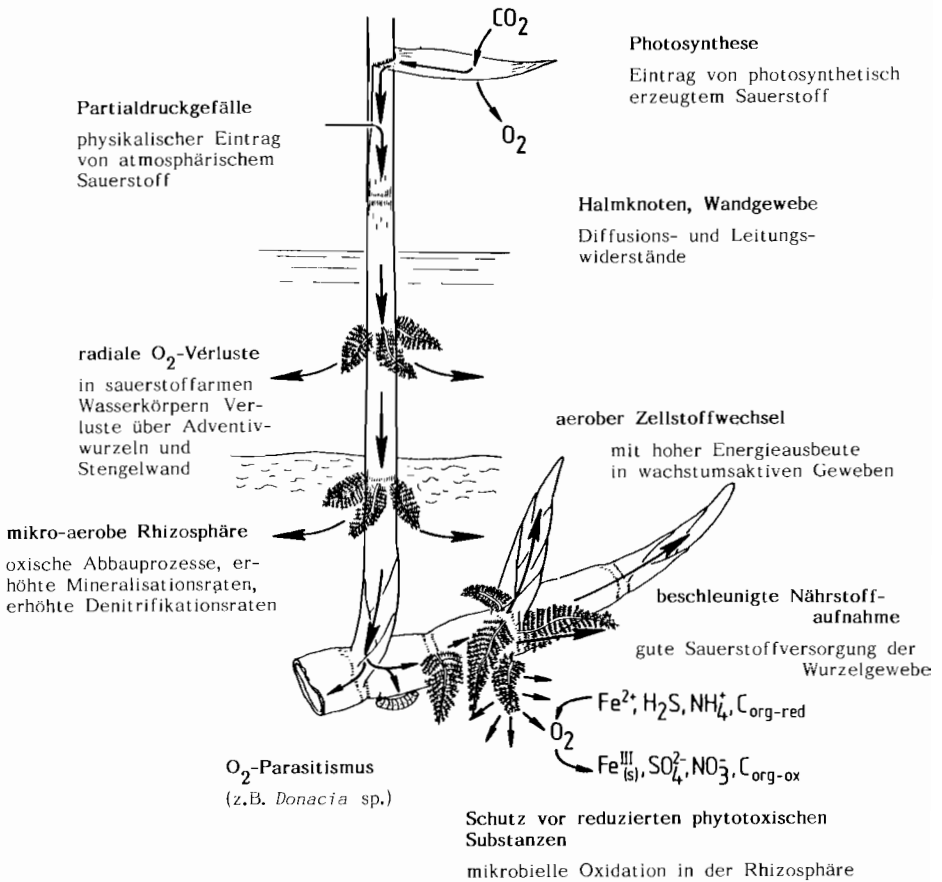


Abb. 3. Aspekte des Sauerstofftransportes in der Schilfpflanze (schem.).

bildungsprozesse, ein Umstand, den man sich bei der Abwasser- und Klärschlammbehandlung zunutze macht (HOFMANN 1986, MÖNNINGHOFF 1987, ANONYMUS 1987).

Während geschlossene Schilfröhrichte meist arm an Unterwuchs sind, kommen an den seewärtigen und landwärtigen Bestandsrändern Begleiter vor, die ihrerseits reine Bestände bilden können. Seewärts konkurrieren der Schmalblättrige Rohrkolben (*Typha angustifolia*) und die Seebirse (*Schoenoplectus lacustris*) mit dem Schilf, im landwärtigen Randbereich mit nur geringer oder fehlender Wasserüberstauung dringen die Steife Segge (*Carex elata*), das Rohrglanzgras (*Phalaris arundinacea*), der Bittersüße Nachtschatten (*Solanum dulcamara*) und andere nässertragende Stauden sowie Gehölzarten der Weidenbruch-Gesellschaften ein. Die pflanzensoziologische Ausprägung und das Arteninventar des landwärtigen Schilfröhricht-Randbereichs ist regional verschieden und hängt u.a. vom Salzgehalt, von der Nährstoffversorgung und von der Art und Intensität der (landwirtschaftlichen) Nutzung ab.

Stark verschlammte Ufer werden vom Breitblättrigen Rohrkolben (*Typha latifolia*) und vom Kalmus (*Acorus calamus*) besiedelt, und an Wasserläufen mit merklicher Strömung tritt der Wasserschwaden (*Glyceria maxima*) an ihre Stelle. Besonders die Rohrkolben-

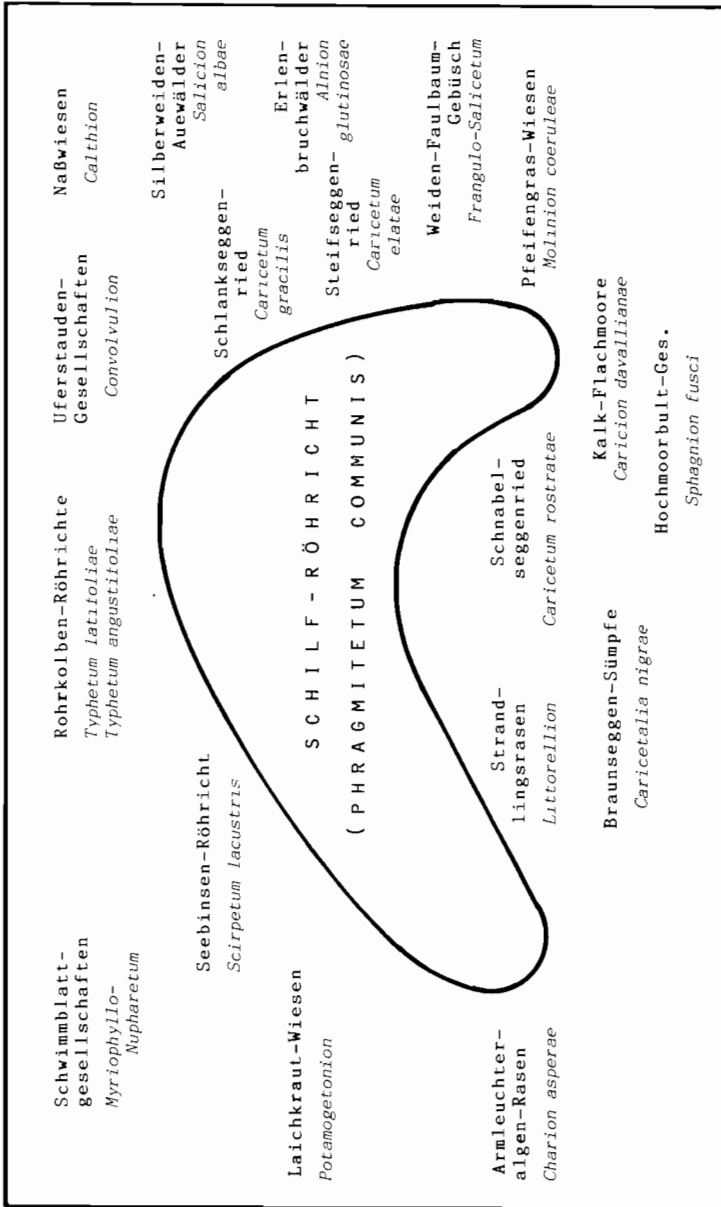


Abb. 4. Stellung der *Phragmites-Röhrichte* innerhalb der Süßwasser-Feuchtwegvegetation. Die Stellung des Phragmites-Röhrichtes in Abhängigkeit von der Wassertiefe bzw. Grundwasserstand und der Nährstoffversorgung: Die Schilfröhrichte nehmen den Mittelbereich ein.

Arten werden durch ihre schwimmfähigen Fruchtstände und Samen leicht verbreitet und können sich an gestörten Stellen im geschlossenen Schilfgürtel ansiedeln. Meist kann jedoch *Phragmites* die Eindringlinge durch Beschattung zurückdrängen.

Bei der Dynamik der Grenzen von aneinandergrenzenden Beständen von *Phragmites*, *Typha* und *Glyceria* spielen möglicherweise allelopathisch wirksame Substanzen eine Rolle, die aus den Blättern, den Wurzeln oder der Streu der einen Pflanze freigesetzt werden und die Entwicklung der anderen Art hemmen (MCNAUGHTON 1968, SZCZEPANSKA 1977, 1987, SZCZEPANSKA & SZCZEPANSKI 1982).

3. Bedeutung der Schilfröhrichte

Schilfröhrichte nehmen einen breiten Raum dessen ein, was man unscharf und widersprüchlich unter Feuchtgebieten (»wetlands«, SZCZEPANSKI 1978) versteht (Abb. 4). Ihr Vorkommen wird begrenzt durch zu geringe Nährstoffversorgung (Hoch- und Übergangsmoore, oligotrophe Seen), permanent hohe Salzgehalte (Salzwatt-Standorte mit einer Salinität von mehr als 16‰), zu hohe Wassertiefe (Schwimmblatt-Gürtel eutropher Seen), durch Beschattung (Bruch- und Auenwälder) und schließlich auch durch landwirtschaftliche Nutzung (Pfeifengraswiesen, Hochstaudenfluren). Es ist anzunehmen, daß die Ausbreitung der Schilfröhrichte durch die weitgehende Entwaldung der Secuferzonen, durch Urbarmachung der Niederungen und Flußtäler, durch die zunehmend geringer werdende Streunutzung der Feuchtgebiete sowie durch die Eutrophierung der Landschaft gefördert worden ist (vgl. Kap. 11). Insofern ist *Phragmites australis* ein »Kulturfolger« (Apophyt).

Auch die Verwendung des Schilfs im ingenieurb biologischen Wasserbau (BITTMANN 1953, LINKE & MEISSNER 1970, SCHLÜTER 1971) hat zur Ausbreitung beigetragen. Weite Uferstrecken der Bundeswasserstraßen und kleinerer Flüsse sowie die Ufer von Baggerseen und Rückhaltebecken wurden mit künstlichen Schilfpflanzungen versehen. Von allen Röhrichtpflanzen ist das Schilf diejenige, die das Substrat am besten festigt und dank seiner dauerhaften Halme auch außerhalb der Vegetationsperiode wesentlich zur Wellenberuhigung beiträgt (BONHAM 1983).

Eine weitere Nutzenwendung, die in den kommenden Jahren an Bedeutung gewinnen wird, ist der Einsatz bei der Klärschlammbehandlung (BITTMANN & SEIDEL 1967, HOFMANN 1986), bei der Renaturierung von Poldern und Spülflächen (BAKKER & BIEWINGA 1957) und bei der Abwasserreinigung (TOURBIER & PIERSON 1976, DINGES 1982, MÖNINGHOFF 1987) (Abb. 5). Diese neu geschaffenen Röhrichtflächen stellen eine ökologische Bereicherung der Landschaft dar: Sie ersetzen oftmals technische, material- und energieverbrauchende Bauwerke, sie tragen zur optischen Gliederung eintöniger Landschaftsteile bei, und sie bilden potentielle Nahrungs-, Brut- und Lebensräume für eine Reihe von Tiergruppen; damit fördern sie die Artenvielfalt und Vernetzung der Nahrungsketten in einer ausgeräumten Kulturlandschaft. Untersuchungen zur Besiedlung künstlich geschaffener Röhrichtflächen liegen freilich noch nicht vor.

Die ingenieurb biologische Nutzbarmachung ist nur der technisch machbare Ausdruck dessen, was die Röhrichte an natürlichen Standorten zu leisten vermögen (Abb. 5): Sie tragen zur Stabilisierung erosionsgefährdeter Ufer bei, sie dienen als Puffer zwischen den intensiv genutzten Uferzonen und dem freien Wasser, und schließlich bilden sie den strukturellen und ernährungsbiologischen Rahmen für eine Reihe von Tier- und Pflanzenarten.

Nur wenige Wirbeltiere können die gewaltige Biomasseproduktion ausgedehnter Röhrichte nutzen, während die Artenzahl phytophager Insektenlarven bedeutend größer ist. Die Röhrichtstreu wird von einer leistungsfähigen Gemeinschaft aus Pilzen und Bakterien zersetzt; von ihnen ernähren sich wirbellose Weidegänger und Detritusfresser, die ihrerseits räuberischen Insekten(larven) und Wasserwanzen oder omnivoren Wasservögeln

zum Opfer fallen. Auf den abgestorbenen Halmen setzen sich zahlreiche Aufwuchsorganismen (Periphyton) fest, von denen sich Schnecken und Kleinkrebse ernähren. Mehr als 20 Brutvogelarten nutzen das Schilf als Neststandort; viele von ihnen suchen ihre Nahrung außerhalb des Schilfgürtels (»Biomasse-Importeure«), andere wiederum nutzen das Nahrungsreservoir des Schilfs, ziehen jedoch andere Neststandorte vor (»Biomasse-Exporteure«). Fische, Reptilien und die meisten Lurche meiden dichte, geschlossene Röhrichte, sind aber an gestörten, mit schütterer Vegetation bestandenen Stellen anzutreffen.

Die Ökologie der Schilfbewohner ist unterschiedlich gut untersucht; während über Schilfvögel und endophage Schilfparasiten eine Reihe detaillierter Untersuchungen existieren, ist über ökologische Ansprüche, Populationsdynamik und Produktion der wirbellosen Bodentiere wenig bekannt.

4. Schilf als Strukturelement und die Anpassungen der Röhricht-Bewohner

4.1 Strukturelle Eigenschaften der Schilfröhrichte

Die Ufer mancher Flachseen sind über Quadratkilometer hinweg von Reinbeständen des Gemeinen Schilfrohrs bedeckt. Habituell bieten sie ein ausgesprochen einförmiges Bild, vergleicht man sie beispielsweise mit Wiesengesellschaften, die oftmals mehrere Dutzend Arten enthalten. Die Artenarmut ist gleichzeitig ein wesentlicher Grund für die strukturelle Monotonie der Schilfröhrichte. Darüber hinaus sorgt die strenge Phänologie, d.h. der gesetzmäßige Ablauf der Schilfentwicklung im Jahresgang, für einen überaus einheitlichen Altersaufbau der Halmpopulation. Ein dritter Faktor ist die hohe Stabilität der Bestände, die Jahr für Jahr zu einer im wesentlichen konstanten Bestandsstruktur führt. Die entscheidenden Strukturmerkmale eines typischen Uferrohrichts sind gekennzeichnet durch

- die Dominanz eines bestimmten Gestalttyps (Gramineen-Halm), verbunden mit einem Ein-Schicht-Aufbau der Vegetation,
- die Dominanz vertikaler gegenüber horizontalen Strukturen,
- stark ausgebildete vertikale und geringe laterale Strukturgradienten.

Viele Tiere ernähren sich nicht nur vom Schilf, ihnen dient der Schilfhalm bzw. der Schilfbestand auch als (zeitweiliger) Lebensraum. Seine besondere strukturelle Qualität stellt hohe Anforderungen an die Anpassungen der Tiere, die im folgenden besprochen werden sollen. Am besten bekannt sind sie bei den Vögeln, die deswegen im Vordergrund stehen.

4.2 Anpassungen der Vögel an das Leben im Schilf

Viele Vögel nutzen das Röhricht, sei es als Neststandort, Nahrungsraum, Singwarte, Schlaf- oder Mauserplatz, als Fluchtversteck oder als Rastplatz (BUSSMANN 1979b, FRÖMEL & HÖLZINGER 1987: 467). Einige von ihnen besitzen anatomische, morphologische und Verhaltensmerkmale, die ihnen beim (Über-)Leben im Schilfröhricht entgegenkommen, und die deswegen als Anpassungen an diesen Lebensraum gelten können. Beim Teichrohrsänger konnte nachgewiesen werden, daß die Bevorzugung vertikaler gegenüber horizontalen Strukturen genetisch fixiert ist (LEY 1988). Das Federkleid ist oft einfarbig oder – was mit einem höheren Grad an Anpassung verbunden ist – bräunlich gestrichelt oder gestreift. Besonders effizient wird diese Tarnfärbung, wenn sie mit einem ent-

sprechenden Feindverhalten gekoppelt ist, z.B. mit der »Pfahlstellung« (Purpurreiher, Rohrdommel, Zwergdommel; BAUER & GLUTZ VON BLOTZHEIM 1966).

Hinsichtlich der Fortbewegung lassen sich vier Gruppen unterscheiden:

- a) »Schwimmer«, die das geschlossene Röhricht lediglich als Nestunterstand nutzen, die Nahrung aber überwiegend im schilffreien Litoral suchen; sie sind darauf angewiesen, ihr Gelege schwimmend zu erreichen (Haubentaucher, Zwergtaucher).
- b) »Schreiter«, die sich in der oft undurchdringlichen Streuschicht fortbewegen müssen und dieses Problem mit Hilfe langer Beine lösen (Purpurreiher).
- c) »Dickichtkletterer«, die mit kurzen Beinen und oft vergleichsweise langen Zehen behende durch das Rohrdickicht steigen (Kleines Sumpfhuhn, Rohrdommel, Zwergdommel).
- d) »Vertikalkletterer«, deren Fußanatomie und Fortbewegungsverhalten stark an vertikale Strukturen angepaßt ist (Drosselrohrsänger, Teichrohrsänger).

Besonders augenfällig wird der Zusammenhang von Fuß- und Beckenanatomie, Fortbewegungsweise und Habitat beim Vergleich nahe verwandter Sippen, z.B. der Rohrsänger-Arten *Acrocephalus arundinaceus*, *A. scirpaceus* und *A. palustris* (lange Beine, Klammerfüße, hüpfend-kletternde Bewegung, Bewohner der oberen Schilfschicht) und der *Locustella*-Arten (kurze Beine, laufend-schleichende Bewegung, Boden- und Streuschichtbewohner); Mariskensänger, Schilfrohrsänger und Seggenrohrsänger nehmen eine Mittelstellung ein (LEISLER 1975, 1977a, 1977b, LEISLER et al. 1989).

Die Brut im überschwemmten Röhricht kann als Schutz vor Freißfeinden interpretiert werden: Der Rohrwald gewährt Deckung, das Wasser erschwert den Räubern den Zutritt zum Nest. Beispielsweise brütet die Graugans in feindarmen Räumen auch an offenen, deckungsarmen Orten (sandige Meeresküsten, Felsen); sobald mit Gelegeräubern zu rechnen ist, bevorzugt sie jedoch die deckungsreichen Röhrichte (HUDEC 1971).

Auch in der Nestbauweise selbst kann man Anpassungen an die besonderen Bedingungen im Röhricht erkennen. Die Dominanz vertikaler Strukturen nutzend, werden die Nester in mittlerer Höhe an Schilfhalmern aufgehängt (Drosselrohrsänger, Teichrohrsänger, Beutelmeise).

Eine interessante Parallelentwicklung finden wir übrigens bei der Zwergmaus (*Micromys minutus*): Auch sie vermag sehr gut an senkrecht stehenden Schilfhalmern emporzuklettern, um dort mit Hilfe von zerschlitzten Schilfblättern kugelförmige Nester von etwa 10 cm Durchmesser zu bauen (PIECHOCKI 1958).

Diese Art des Nestbaues ist jedoch nicht ohne Risiken: Oftmals sind die Nester unzureichend befestigt und rutschen ab, oder die Schilfhalmern werden durch Sturm, Wellenschlag oder Treibgut niedergebogen; beide Fälle können zu beträchtlichen Brutverlusten innerhalb einer Population führen (ÖLSCHLEGEL 1981). Die Nester des Drosselrohrsängers, der von den Rohrsänger-Arten am weitesten in die seewärtigen, von Wind und Wellengang bewegten Röhrichte eindringt, sind bedeutend tiefmüldiger gebaut als die des landeinwärts brütenden Teichrohrsängers. Offenbar ist dieses Baumerkmal als Anpassung gegen Ei- und Brutverluste durch Herausfallen anzusehen (KOENIG 1952).

CATCHPOLE (1974) fand bei einer röhrichtlebenden Population des Teichrohrsängers einen höheren Prozentsatz geplünderter Nester als bei im Gebüsch und in Hochstauden lebenden Brutpaaren. Für eine nicht überspezialisierte Art wie den Teichrohrsänger (CATCHPOLE 1974) scheint sich das Röhricht zwar optimal zur Anlage von Nestern zu eignen, aber nur unzureichenden Schutz vor Bruträubern zu bieten (vgl. auch HAVLIN 1971).

Uferröhrichte siedeln oft an Gewässern, die gerade zur Brutzeit beträchtlichen Wasserstandsschwankungen ausgesetzt sind. Daher haben diejenigen Schilfvögel einen brutökologischen Vorteil, die Schwimmnester bauen und somit Gelege und Brut vor Überschwemmung schützen (Schwarzhalstaucher, Haubentaucher, Bläßhuhn).

Der dichte Rohrwald bietet einen hervorragenden Sichtschutz aus horizontalem Blickwinkel: von oben – aus der Perspektive etwa der Rohrweihe – ist er jedoch weit besser einzusehen als beispielsweise ein Gebüschsaum. Daher sind einige Schilfvögel bestrebt, ihr Nest von oben zu tarnen, indem sie die umstehenden Schilfhälme wie ein Haube über dem Nest zusammenziehen (Kleines Sumpfhuhn, Wasserralle, Bläßhuhn, Bartmeise; BAUER & GLUTZ VON BLOTZHEIM 1966, GLUTZ VON BLOTZHEIM et al., 5, 1973, WAWRZCZYNAK & SOHNS 1986). Aus dem gleichen Grund werden bei Brutpausen die Gelege mit Pflanzenteilen abgedeckt (Enten, Taucher; JACOBY, mdl. Mitt.).

Die Bindung der Schilfvögel an ihren Lebensraum ist während der Brutperiode meist recht eng und nimmt zum Spätsommer und Herbst hin ab; im Winter halten sich oft andere Arten im Röhricht auf (vgl. Kap. 8.4.1).

4.3 Vertikale und horizontale Gradienten im Seeuferrohricht

In horizontaler Richtung sind die Röhrichtgürtel flachschariger Seen nur undeutlich gegliedert; als differenzierender Faktor tritt vor allem der Wasserstand in Erscheinung, von dem insbesondere die Bestandsstruktur der Röhrichte abhängt (Abb. 6). Man kann die ständig überschwemmte Zone (A), die Zone im Wasserwechselbereich (B) und die Zone der terrestrischen Schilf-Mischbestände unterscheiden.

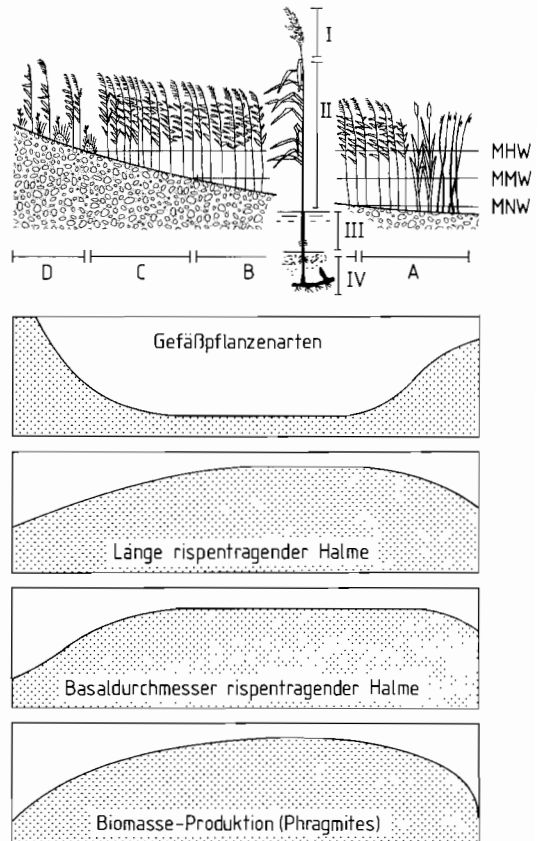
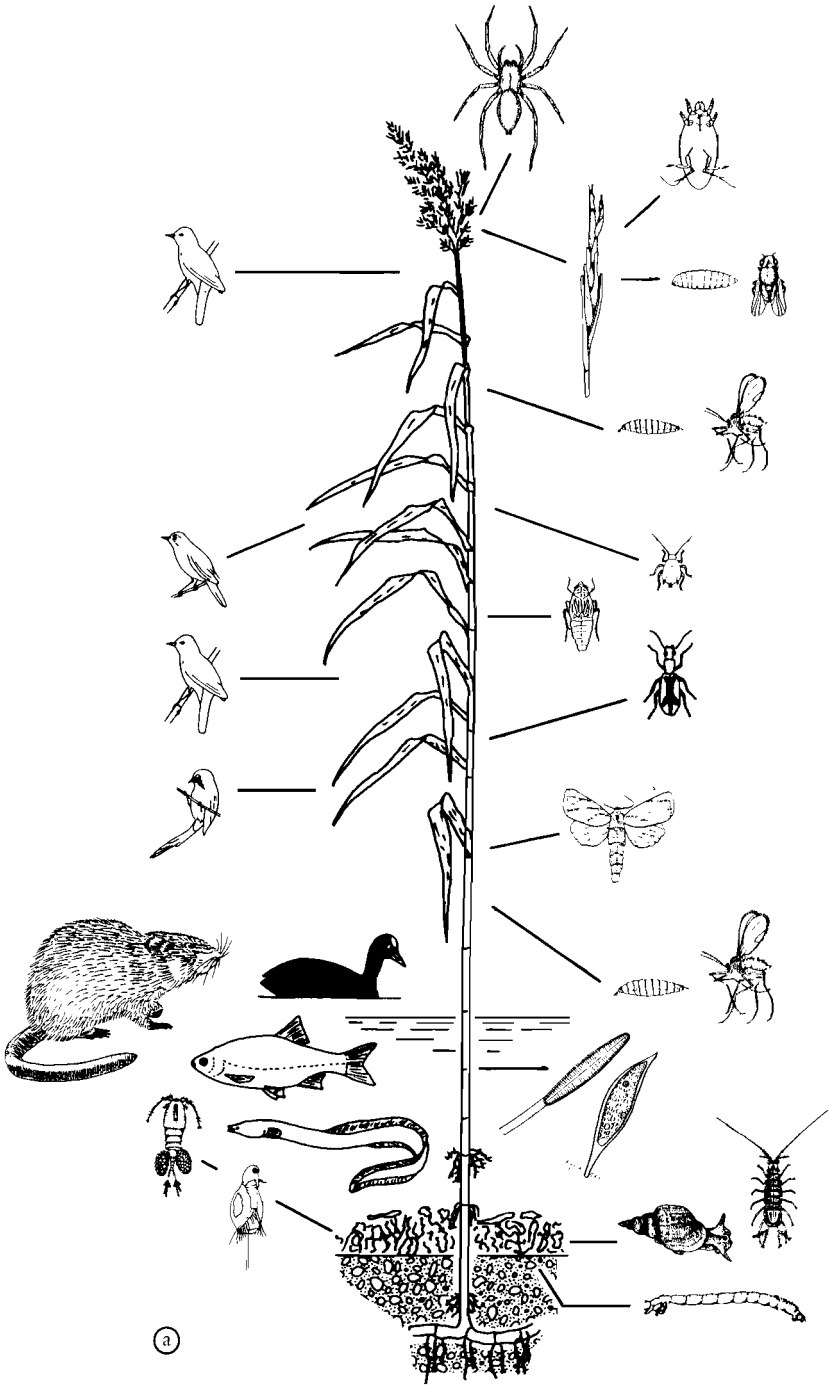


Abb. 6. Vertikale und horizontale Gliederung der Schilfröhrichte und die Abhängigkeit einiger Bestandsstrukturmerkmale vom Wasserstand; I – Halmspitzen- und Rispenbereich, II – emerser Halm und Blätter, III – submerser Halm und Schilfstreu, IV – Sediment- und Rhizombereich; A – Sublitoral, B, C, – Eulitoral zwischen mittl. Niedrigwasser- und mittl. Hochwasserstand, D – terrestrischer Bereich.



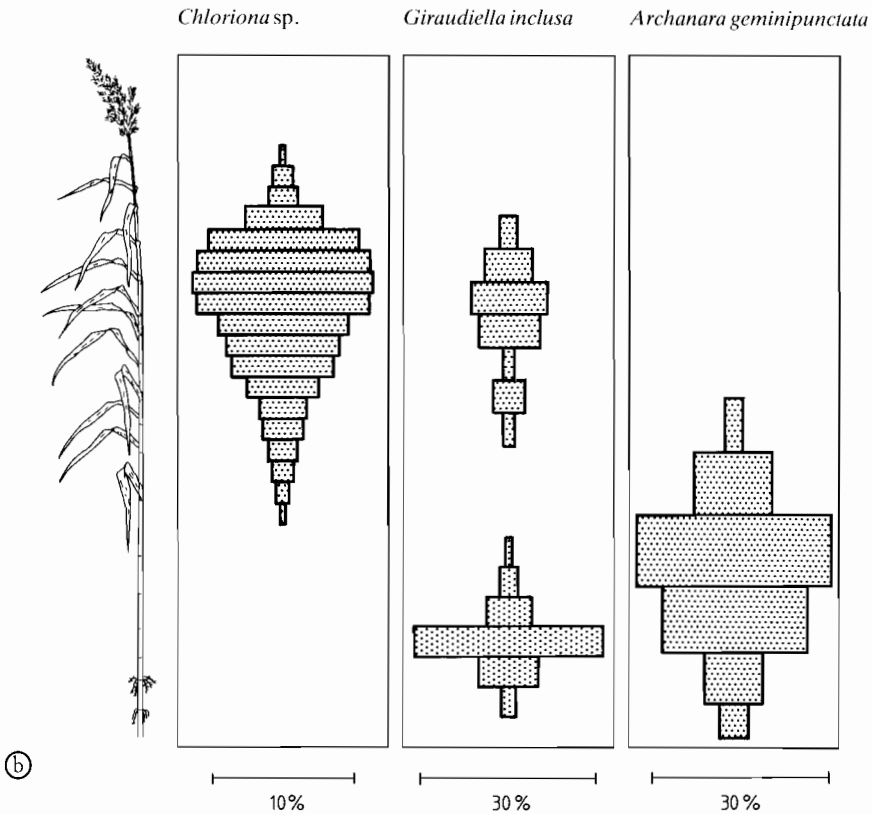


Abb. 7. Vertikale Verteilung der Röhrichtbewohner (n. LÖFFLER 1974, VOGEL 1984, TSCHARNTKE 1986, u. a.).

(a) linke Hälfte (v. oben): Drosselrohrsänger (Singwarte), Teichrohrsänger, Drosselrohrsänger (Nestposition), Bartmeise, Bisam, Bläbuhn, Rotfeder, Aal, Hüpfertlinge, Blattfußkrebse; rechte Hälfte (v. oben): Schilf-Sackspinne *Clubiona*, Schilf-Gallfliege *Lipara*, Schilf-Gallmücke *Giraudiella* (2. u. folgende Generationen), Mehlig Pflaumenblattlaus *Hyalopterus*, Zikaden, Laufkäfer *Demetrius*, Zweipunktschilfweule *Archanara* (Raupe), Schilf-Gallmücke *Giraudiella* (1. Generation), sessile Kieselalgen und Grünalgen, Wasserschnecken, Wasserassel *Asellus aquaticus*, Zuckmücken-Larven

(b) Quantitative Verteilung der Zikade *Chloriona*, der Gallmücke *Giraudiella* (1. u. folgende Generationen) und der Zweipunktschilfweule *Archanara* am Schilfhalm (n. VOGEL 1984 u. TSCHARNTKE 1986)

Die vertikalen Gradienten im Schilfröhricht sind wesentlich schärfer ausgeprägt (Abb. 6); im einzelnen lassen sich folgende Schichten unterscheiden:

1. der Bereich der Halmspitzen und Rispen,
2. die Zone des Blätterdaches und der emersen Halmteile,
3. die Zone der überschwemmten Halmteile,
4. die Streuzone und der Sediment- und Rhizombereich.

Jede dieser Zonen besitzt ihre eigene Fauna, die an die dort herrschenden strukturellen Bedingungen und an das Nahrungsangebot angepaßt ist (Abb. 7).

- Die Schilfstreu und die Sedimentoberschicht sind die Zonen des heterotrophen Ab- und Umbaus der gelösten und partikulären organischen Substanzen, die überwiegend von den Röhrichtpflanzen eingebracht werden; Pilze und Bakterien schließen die Streu auf und machen sie für die große Zahl der tierischen Detritusfresser (Schnecken, Wasserassel, Flohkrebs, Fliegenlarven, Mückenlarven usw.) nutzbar (Kap. 7.2).
- Die überfluteten Halme werden von festsitzenden Algen besiedelt, die auch bei geringen Lichtstärken erfolgreich ihr Leben fristen können (Kap. 5.2.4); die Rasen werden von kletternden, mehr oder weniger ortstreuen Wimpertierchen, Rädertierchen, Fadenwürmern, Kleinkrebsen usw. bewohnt, denen als Nahrungsquelle einerseits die Primärproduktion der Aufwuchsalgen, andererseits der Feindetritus-Eintrag aus dem See dient (Kap. 8.3).
- Das Blätterdach mit den emersen Stengelpartien ist die wichtigste Primärproduktionszone des Röhrichts; von dem hohen pflanzlichen Nahrungsangebot machen zahlreiche endophage Gallmücken-, Gallfliegen- und Schmetterlingslarven Gebrauch, Zikaden und die Mehligke Pflaumenblattlaus saugen an Blättern und Blattscheiden, Bläbühner und Graugänse rupfen die Blätter ab, Bisame und Sumpfbiber legen die Halme um (Kap. 6).
- Die Wipfelregion des Schilfs wird von einigen Spezialisten bewohnt, beispielsweise der Halmfliege *Lipara* spp., der Gallmilbe *Steneotarsonemus phragmitidis* sowie einigen Spinnenarten.

Für die Präferenz bestimmter Sektoren des Röhrichtgürtels ist in vielen Fällen das Verhältnis zwischen den biologischen Ansprüchen der Arten und der Höhe der Wasserbedeckung von ausschlaggebender Bedeutung. Arten, die sich ausschließlich oder überwiegend schwimmend fortbewegen, werden sich naturgemäß in den seewärtigen Bereichen aufhalten (Aal, Haubentaucher, Bisam u.a.). Andere Arten können zwar schwimmen, tun dies aber nur ungern (Zwergmaus), oder sind als Bodenbrüter auf ein überschwemmungsfreies Substrat angewiesen (Rohrhammer), kommen also nur im terrestrischen Schilf-(misch)bestand vor (Abb. 8). Da auch die Schilfpflanze selbst auf den Wasserstand reagiert, verlaufen einige wichtige bestandsstrukturelle Eigenschaften (Halmlänge, Halmdurchmesser, Halmdichte) parallel (Abb. 6). Andere Tiere reagieren weniger auf den Wasserstand selbst, als vielmehr auf diese Struktureigenschaften. Das in diesem Zusammenhang wichtigste Strukturmerkmal ist der Halmdurchmesser.

4.4 Der Basaldurchmesser als zentraler Strukturparameter

Der Durchmesser einer jungen Schilfknospe bestimmt im Verlaufe ihres Heranwachsendens zum Halm dessen morphologische und anatomische Eigenschaften (HASLAM 1969), sofern nicht schädigende Einflüsse (Parasiten, mechanische Schädigung, Fraß) zu einem vorzeitigen Wachstumsstopp führen (Tab. 2). Hintergrund dieser bemerkenswerten Erscheinung ist vermutlich die gegenseitige Konkurrenz der jungen Halme um die im Rhizom gespeicherten Nähr- und Reservestoffe (HASLAM 1970). Aus diesem Grunde darf man annehmen, daß auch die Inhaltsstoffe und die Photosyntheseleistung der Einzelpflanzen von ihrem Basaldurchmesser D_b (als Maß für den ehemaligen Knospendurchmesser) abhängt. Da der Schilfbestand auf vielerlei Umweltfaktoren (Salzgehalt, Schnitt, Brand, Wassermangel, mechanische Beschädigung, Beweidung, Spätfröste usw.) mit einer Verminderung des Knospendurchmessers antwortet, kann der Basaldurchmesser als zentraler Parameter zur Beschreibung eines Schilfbestandes herangezogen werden (OSTENDORP & MÖLLER 1990). In ähnlicher Weise kann die strukturelle Bindung vieler Tierarten an bestimmte Ausformungen des Schilfbestandes als Abhängigkeit vom Basaldurchmesser beschrieben werden (Tab. 3).

Die Bevorzugung einer Halmdicke von etwa 6,5 bis 7,5 mm durch die Raupen der Schilfzule *Archanara geminipunctata* hat mit dem Raumbedarf der recht großen Tiere (Länge der verpuppungsreifen Raupen ca. 3 – 4 cm) zu tun. So steigt die Größe der Tiere linear mit dem Durchmesser der Halminternodien an, in denen sie gefunden wurden (VOGEL

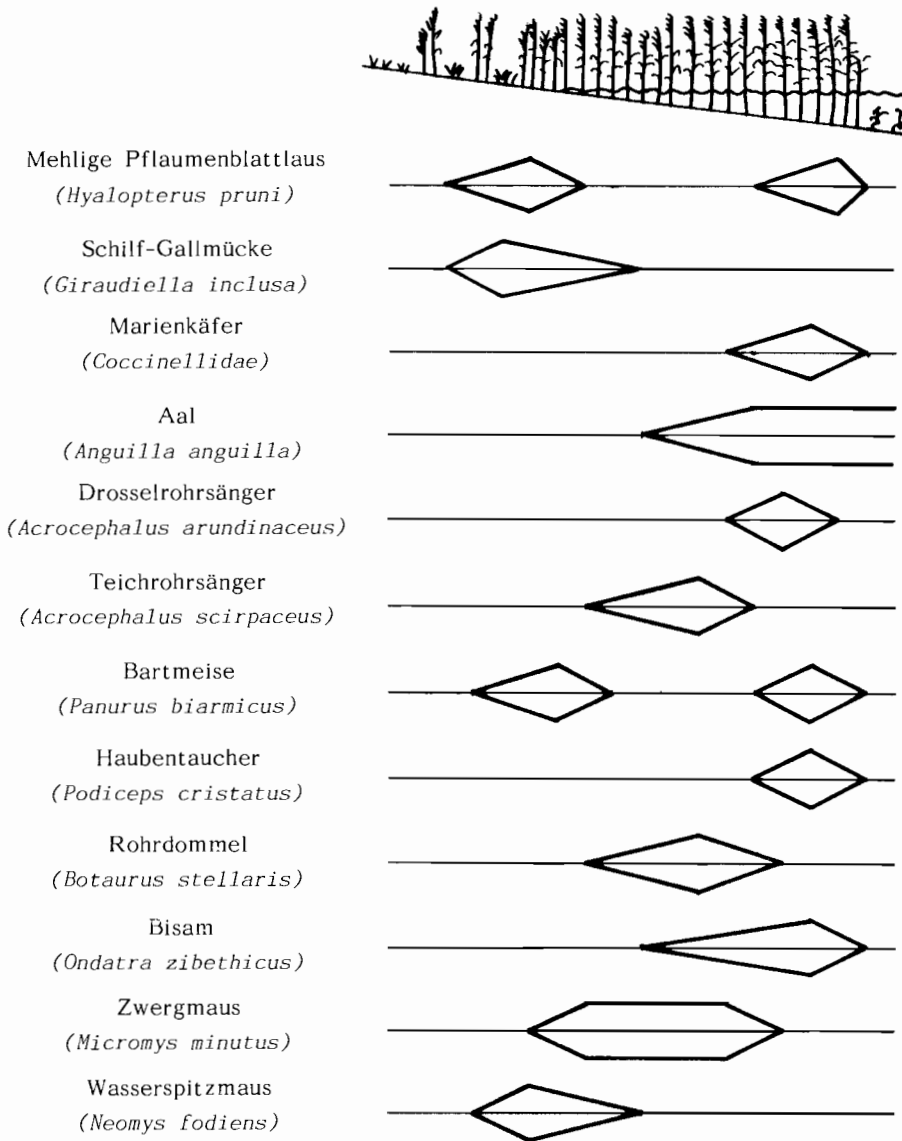


Abb. 8. Horizontale Verteilung einiger ausgewählter Röhrriichtbewohner (n. Angaben von BAUER 1960, LÖFFLER 1974, PELIKAN, HUDEC & STASTNY 1978, FRÖMEL 1980, HÖLZINGFR 1987, u.a. Das zweiteilige Verbreitungsgebiet von *Hyalopterus* wird durch den »Randeffekt« erklärlich (vgl. Kap. 4.5.4); bei der Bartmeise sind landwärtiges Brutrevier und seewärtiges Nahrungsrevier angegeben.

1984: 140, TSCHARNTKE 1990b). Die Raupen »messen« vermutlich den richtigen Durchmesser, indem sie mit dem Vorderkörper pendelnde Bewegungen ausführen; stimmen Tiermaß und Halmmaß überein, fressen sie sich in den Halm ein (VOGEL 1984).

Tabelle 2. Abhängigkeit einiger halmmorphologischer und Wachstumsparameter vom Basaldurchmesser D_b des Schilfhalmes. – Dargestellt sind die Regressionsgleichungen (n – Stichprobenumfang, r – Korrelationskoeffizient mit Signifikantsymbol, *** – $\alpha < 0,001$). Dimensionen: D_b in mm, L_s in m, m_t in g Trockensubstanz, L in cm d^{-1} , Δt in d, t_0 und t_{max} in d von Jahresbeginn an zählend.

Stengellänge	$L_s = 1,15 + 0,27 D_b$	$n = 29$	$r = 0,904$	***				
Blattzahl	$n_b = 10,5 + 1,17 D_b$	$n = 29$	$r = 0,909$	***				
Ges.-Biomasse	$m_t = 0,465 D_b^{2,20}$	$n = 29$	$r = 0,904$	***				
Emergenzzeitpunkt	$t_0 = 144,5 - 1,63 D_b$	$n = 47$	$r = -0,540$	***				
Wachstumsendpunkt	$t_{\text{max}} = 192,5 + 0,45 D_b$	$n = 29$	$r = 0,167$	-				
Wachstumsdauer	$\Delta t = 46,0 + 2,21 D_b$	$n = 29$	$r = 0,525$	***				
max. Längenwachstumsrate	$\dot{L} = 3,26 + 0,23 D_b$	$n = 47$	$r = 0,570$	***				
Blühhäufigkeit								
D_b -Klasse	4 - 5	5 - 6	6 - 7	7 - 8	8 - 9	9 - 10	10 - 11	{ mm }
% HmR	0	23	13	100	100	100	100	

Der Schlupferfolg der Gallfliege *Lipara lucens* ist ebenfalls eng mit dem (Basal-)Durchmesser der Halme korreliert, jedoch sind die Verhältnisse etwas verwickelter (MOOK 1967, 1971): Die Wahrscheinlichkeit, daß ein *Lipara*-Weibchen einen Halm zur Eiablage aufsucht, ist vom Basaldurchmesser unabhängig, allerdings halten sie sich bei Halmen mit 2,5 – 3 mm Durchmesser im Halmspitzenbereich (entspr. einem Basaldurchmesser von 4 – 5 mm) länger auf als auf solchen mit anderen Durchmessern; in dieser Halmgruppe ist auch die Zahl der abgelegten Eier maximal. Auf den dünnen Halmen ($D_b = 2 - 3$ mm) haben die Eilarven die besten Chancen, sich in den Halm einzubohren und bis zum Vegetationspunkt vorzudringen. Bei Kombination der beiden Präferenzkurven ergibt sich ein Optimalbereich der Gallbildung von etwa 3 – 4 mm. Sind die Larven jedoch einmal am Vegetationspunkt angekommen, steigt ihre Überlebenschancen mit wachsendem Basaldurchmesser an. Zwei Momente dürften dabei eine Rolle spielen:

- die bessere Ernährung (beispielsweise nimmt das mittlere Gewicht der weiblichen Raupen mit wachsendem Basaldurchmesser zu, MOOK 1967: 542),
- die Mortalität der erwachsenen Larven durch den Parasitoiden *Stenomalina liparae* und durch die Blaumeise ist gerade bei niedrigen Basaldurchmessern besonders groß (MOOK 1967: 531, 535).

Auf diese Weise ist der Schlupferfolg in suboptimal wachsenden Schilfbeständen mit einem Basaldurchmesser von 3 – 4 mm am größten.

TSCHARNITKE (1986, 1988) fand bei der Gallmücke *Giraudiella inclusa* eine mit zunehmendem Basaldurchmesser abnehmende Galldichte, die auf eine selektive Mortalität der Eilarven an dicken Halmen zurückgeführt wird. Zunächst einmal nimmt die Größe der Eigelege mit wachsendem Basaldurchmesser zu. Jedoch sorgt die Vitalität der Halme mit größerem Basaldurchmesser (gr. als 5,5 mm), und hier vor allem wohl ihr höherer Silikat-Gehalt, dafür, daß rd. 92 % der schlüpfenden Larven keine Galle induzieren können und zugrunde gehen müssen. Die Larven im Inneren dünner, durch Wassermangel und Konkurrenz anderer Arten gestreßter Pflanzen haben bessere Entwick-

Tabelle 3. Bevorzugung bestimmter Halmdurchmesser von *Phragmites australis* durch verschiedener Tierarten

Art	Nutzung der Schilfpflanze	bevorzugter Halmdurchmesser	Quelle
Zweipunkt-Schilfleule (<i>Archanara geminipunctata</i>)	endophag, nicht gallbildend	<ul style="list-style-type: none"> • mind. 5 - 6 mm • 6,5 - 7,4 mm • mind. 6,8 mm (Verpuppungsinternodium) 	TSCHARNTKE (1990b) MOOK (1971) VOGEL (1984)
Schilf-Gallfliege (<i>Lipara lucens</i>)	endophager Gallbildner in der Halmspitze	Basaldurchmesser: <ul style="list-style-type: none"> • 3,2 - 4,5 mm • 4 mm • 4 - 6 mm • 4,6 ± 0,9 mm 	WAITZBAUER (1970) MOOK (1967) CHVALA et al. (1974) VOGEL (1984)
Schilf-Gallmücke (<i>Giraudiella inclusa</i>)	endophager Gallbildner in Internodien	<ul style="list-style-type: none"> • Durchmesser der befallenen Internodien: 6,1 ± 1,2 mm • Basaldurchmesser: 5,0 ± 0,6 mm 	VOGEL (1984) TSCHARNTKE (1986)
Drosselrohrsänger (<i>Acrocephalus arundinaceus</i>)	Verankerung des Nestes	Durchmesser in Halmmitte: 6,6 mm	LEISLER (pers. Mitt.)
Teichrohrsänger (<i>Acrocephalus scirpaceus</i>)	Verankerung des Nestes	Durchmesser in Halmmitte: 5,2 mm	LEISLER (pers. Mitt.)
Zwergmaus (<i>Micromys minutus</i>)	klettert auf den Halmen	max. 7 mm	PIECHOCKI (1958)

lungschancen, so daß die Verteilung der Galldichte über den Halmdurchmesser ein Optimum bei etwa $D_b = 5,5$ mm zeigt. Wie bei *Lipara lucens* sind die überwinterten Larven in dünnen Halmen einem verstärkten Fraßdruck durch die Blaumeise ausgesetzt; im Falle von *Giraudiella* vermag der selektive Fraß den Verteilungsschwerpunkt der Larven auf dünnere Halme aber nicht zu modifizieren (TSCHARNTKE 1986).

Ganz allgemein ist die Konzentration der Halmparasiten auf Schilfbestände mit dünnen Halmen (= gestreßte, suboptimal wachsende Bestände) weit verbreitet; so fand FRÖMEL (1980) eine signifikant negative Korrelation zwischen Befallswahrscheinlichkeit eines Halms und seinem Basaldurchmesser. Hingegen steigt die Belegung der Schilfstoppeln mit Halmüberwinterern (vgl. Kap. 4.6) mit wachsendem Stoppeldurchmesser an. Im ersten Fall spielen wahrscheinlich Resistenzfaktoren der Schilfpflanze eine Rolle, für die der Basaldurchmesser ein Indikator sein könnte, im zweiten Fall dürfte das Raumangebot die Belegungsdichte steuern.

Die Rohrsänger-Arten befestigen ihre Nester an aufrecht stehenden Schilfhalmern. Sie sind daher in besonderem Maß an die mechanische Stabilität ihrer Nestverankerung gebunden. Anderenfalls drohen Brutverluste durch Umknicken der tragenden Halme oder durch Verrutschen der Nester (HAVLIN 1971, WESTPHAL 1980, ÖLSCHLEGEL 1981). Der

Halmdurchmesser kann als Maß der Stabilität dienen, da beispielsweise die Bruchfestigkeit mit der 3. Potenz des Halmdurchmessers zunimmt (BINZ-REIST 1989). Der Drosselrohrsänger ist unter den Rohrsängern der schwerste Vogel, der auch gleichzeitig die größten Nester baut (KOZENA-TOUSKOVA 1973). Damit wird verständlich, daß er im Unterschied zum leichteren Teichrohrsänger ausschließlich die stabilen *Phragmites*-Halme als Traghalme heranzieht, dabei sein Nest im Mittel an 4,6 Stengeln befestigt (Teichrohrsänger: 3,0 Stengel) (ÖLSCHLEGEL 1971, 1981, WESTPHAL 1980), die überdies durchschnittlich einen höheren Durchmesser aufweisen (vgl. LEISLER 1989). Darüber hinaus benötigt der Drosselrohrsänger hohe Schilfhalme als Singwarte; auch diese Halme dürfen eine bestimmte Dicke nicht unterschreiten, um den Vogel tragen zu können.

Die kletterfreudigen Zwergmäuse können nur Halme bis zu 7 mm Durchmesser bewältigen; dickere Halme werden von den Innenzehen nicht mehr umschlossen (PIECHOCKI 1958).

Wie bereits angesprochen, ist auch der Fraßdruck durch die Blaumeise vom Basaldurchmesser indirekt abhängig, indem die Vögel dem Verbreitungsschwerpunkt ihrer Nahrung, den Schilf-Parasiten, folgen (positiv dichteabhängige Fraßrate). FRÖMEL (1980) konnte eine signifikant negative Korrelation zwischen durchschnittlichem Basaldurchmesser und Hackstellendichte an einem Standort zeigen: In Beständen mit 4 – 6 mm dicken Halmen wies etwa jeder fünfte Halm eine Hackstelle auf, bei solchen mit 8 – 10 mm starken Halmen war es nur jeder zwanzigste Halm. Die Fangeffektivität (prozentualer Anteil erfolgreich aufgehackter Halme bezogen auf die Anzahl befallener Halme eines Bestandes) war ebenfalls signifikant negativ mit dem mittleren Basaldurchmesser korreliert: In dünnhalmmigen Beständen war die »Trefferquote« höher.

4.5 Die Bedeutung anderer Struktureigenschaften

Neben dem Basaldurchmesser spielen noch einige andere Struktureigenschaften eine Rolle, die im folgenden kurz angesprochen werden sollen.

4.5.1 Wandstärke

Endophage Insektenlarven verpuppen sich i.d.R. innerhalb des Schilfhalms; erst die Imagines, indem sie aus den Puppen schlüpfen, durchbrechen die Halmwand und gelangen ins Freie. Verständlicherweise bildet die dicke und feste Stengelwand von *Phragmites* ein wirksames mechanisches Hindernis, das z.B. mit Hilfe spitzer Chitin-Hörner (»Bohrhörnchen«) im Stirnbereich der Puppen überwunden wird.

In Anlehnung an WAITZBAUFR et al. (1973) kann man zwei Typen unterscheiden:

- a) den echten Bohrhörnchen-Typ, dem Puppen mit kräftigen Hörnern angehören (z.B. *Giraudiella inclusa*, *Thrypticus* ssp.); sie leben im unteren Halmbereich, der durch eine sehr dicke Stengelwand gekennzeichnet ist. Die Halmepidermis wird während des Schlüpfaktes mit den Bohrhörnchen durchstoßen.
- b) den bohrhörnchenlosen Typ; hierzu gehören Halmspitzenbewohner, deren Imagines durch den Fraßgang der Larve ins Freie gelangen (z.B. *Lipara lucens*).

Auch die Puppen einiger endophager Schmetterlingsarten (z.B. *Phragmataecia castanea*, PRUSCHA 1972) sind mit Chitin-Dornen und Höckern ausgestattet.

4.5.2 Halmdichte

Das Vorkommen einiger schilfphytophager Insektenlarven ist auf Bestände mit bestimmten Halmdichten konzentriert (VOGEL 1984). Da aber die Halmdichte hochsigni-

fikant negativ mit dem mittleren Basaldurchmesser korreliert ist, bedarf es einer partiellen Korrelationsrechnung, um den Beitrag des Durchmessers zu eliminieren. Entsprechende Ergebnisse wurden bislang von keinem Autor vorgelegt, so daß offen bleiben muß, inwieweit die Halmdichte selbst von Bedeutung ist.

Allin bei *Archanaera geminipunctata* könnte, wie VOGEL (1984) vermutet, eine hohe Halmdichte einen günstigen Einfluß haben, da die Larven mehrfach den Futterhalm wechseln müssen und dabei über die Blätter von einem Halm zum anderen wandern. Stehen die Halme mit ihrem Blattwerk dicht nebeneinander, so ist die Wahrscheinlichkeit einer erfolgreichen Wanderung höher: Ein Absturz der Larven ins Wasser würde ihren Tod bedeuten.

HUDEEC (1975a) beobachtete in lockeren *Phragmites*- und *Typha*-Röhrrichten mehr als dreimal soviel Gelege röhrichtbrütender Vogelarten wie in dichten Beständen. Hier kommt möglicherweise eine standörtliche Diversifizierung zum Ausdruck, die zu einer stärkeren Nischenbesetzung führt. Die Vogelarten, die in lichten Röhrrichten brüten, sind oftmals solche, die ihr Gelege aggressiv verteidigen (z.B. Graugans), während weniger verteidigungsfreudige Arten eher den Schutz dichter Bestände bevorzugen.

4.5.3 Knickschilf- und Streuschicht

Für einige Vogelarten ist das Vorhandensein einer ausgeprägten Knick- und Streuschicht im Röhricht ein wesentliches Strukturmerkmal.

Der Rohrschwirl ist in seiner Fortbewegungsweise (Kriechen, Klettern mit hohem Anteil an Hüpfbewegungen, LEISLER 1975, 1977b) an das Vorhandensein horizontaler Strukturen angepaßt und bevorzugt daher dichte, verfilzte Schilfbestände (ZWICKER & GRÜLL 1985). Unter den Rohrsängern ist es der Mariskensänger, der sein Nest nicht wie Drossel- und Teichrohrsänger an Schilfhalm hängt, sondern in die dichte Knickschicht von *Typha angustifolia*-Bestände einbaut (ZWICKER & GRÜLL 1985).

Zu den typischen Knickschicht-Bewohnern gehören auch Wasserralle und Kleines Sumpfhuhn. Beide Arten schwimmen und klettern, wie es die Geländebeziehungen gerade erfordern; niedergebrochenes Schilf nehmen sie gern als Steig- und Kletterhilfe an (DVORAK 1985). Zum Nestbau benötigen sie eine stabile Unterlage aus Schilfstreu. Das Sumpfhuhn brütet im überschwemmten Schilfgürtel, die Wasserralle eher an trockenfallenden Stellen (GLUTZ VON BLOTZHEIM et al., 5, 1973).

4.5.4 Größe und standörtliche Diversifizierung des Röhrichts

Selbstverständlich spielt auch das Verhältnis von Größe des (nutzbaren) Röhrichtbestandes zu Brutreviergröße einer Vogelart eine bedeutende Rolle bei der Ausnutzung der Röhrichtstruktur. So fand SCHIESS (1990) am Zürichsee eine signifikant positive Korrelation zwischen Artenzahl und Fläche der Einzelbestände. Schmale Schilfgürtel weisen allgemein eine geringere Artenzahl auf als breite Bestände. Im Hinblick auf einzelne Arten (z.B. Bläßhuhn, Haubentaucher, Drosselrohrsänger) ist die Brutpaardichte, d. h. die Anzahl der Brutpaare pro Flächeneinheit, höher (HUDEEC 1975a); die genannten Arten nutzen das Schilf eher als Deckung und weniger als Nahrungsbiotop, so daß mit schwindender Reviergröße der einzelnen Paare nicht notwendigerweise die Konkurrenz zunimmt.

Von Bedeutung ist weiterhin die standörtliche Diversifizierung der in horizontaler Erstreckung üblicherweise eintönigen Röhrichte. Generell kann man davon ausgehen, daß ein aufgelockerter Schilfbestand mehr ökologische Nischen bietet, die von einer größeren Zahl von Arten genutzt werden können als in einem dichten, geschlossenen Bestand. Beispielsweise zeigen Schilfbestände ohne benachbarte Wasserflächen bedeutend niedrigere Brutpaardichten als solche mit Wasserflächen (HUDEEC 1975a); betroffen sind u. a. Hauben-

taucher und Schwarzhalstaucher. Ebenso erhöht eine Verlängerung der Wasser-Schilf-Grenzlinie durch Buchten, Schneisen, Schilfinseln usw. die Populationsdichten von Purpurreiher, Zwergdommel, Rohrweihe, Rohrschwirl, Teichrohrsänger und Drosselrohrsänger um das Doppelte bis Vierfache (»Randeffekt«) (MAHLER 1979, ÖLSCHLEGEL 1981: 360-361, LEISLER 1989). Insbesondere Zwergdommel und Purpurreiher sind bei der Nahrungssuche auf die Grenzlinie Schilf/Wasser angewiesen (BAUER & GLUTZ VON BLOTZHEIM, 1, 1966).

Ähnlich positiv reagieren Fisch- und Amphibienpopulationen auf Schneisen und Löcher (»Blänken«) im Röhricht, die teilweise gerade zu diesem Zweck in das Schilf hineingeschnitten werden (vgl. Kap. 13.1).

Auch im Falle des Blattlausbefalls sind die Ränder der Schilfgebiete wesentlich stärker betroffen als ihre mittleren Teile (TSCHARNTKE 1989c): Die Tiere werden weitgehend passiv durch den Wind herangetragen und von den randständigen Schilfhalmen gewissermaßen »herausgefiltert«.

Viele Schilfvögel und Enten, die sich zur Nahrungssuche im Litoral aufhalten, bevorzugen die Deckung einer reich gegliederten Röhrichtfront. Sie gewährt ihnen beispielsweise Sichtschutz vor störendem Erholungs- und Sportfischereibetrieb (REICHHOLF 1970, 1975, COOKE 1976).

Die Strukturmerkmale des Röhrichtgürtels bzw. der Röhricht-Wasser-Grenzlinie sind nicht zu jeder Jahreszeit von gleicher Bedeutung. Die größte Attraktivität besitzen die Röhrichte zweifellos während der Brutzeit. In der Nachbrutzeit und im Herbst verlassen viele Arten den Schilfgürtel und halten sich im Sublitoral oder im angrenzenden terrestrischen Bereich auf (DOBROWOLSKI 1969, ZWICKER & GRÜLL 1985: 441). An ihrer Stelle wandern nun Blaumeisen, Rotkehlchen, Zaunkönige u.a. ein und nutzen das Röhricht als Nahrungsraum.

Auf die Veränderung von Strukturmerkmalen infolge Management-Maßnahmen, und die damit einhergehenden Populationsveränderungen wird in Kap. 13.2 zurückgekommen.

4.6 Halme und Stoppeln als Überwinterungsplätze

Aquatische Schilfröhrichte bieten überwinternden Insekten und Spinnen nur eine begrenzte Vielfalt an geeigneten Verstecken an. Eine ungeschützte Überwinterung im Wasser oder im Eis kommt, wie PALMÉN (1948) herausfand, nicht in Frage: Die Mortalität der meisten Arten liegen unter diesen Bedingungen nahe 100%. Gelingt es den Tieren aber vorher, in ein mit Luft gefülltes Halmstück zu kriechen, sinkt die Sterblichkeit auf etwa 50%. Noch geringer sind die Verluste bei Überwinterung in emersen Halmstücken. Eine mikroklimatische Begünstigung liegt freilich nicht vor, d.h. die Tiere in ihren Verstecken sind ähnlichen Temperaturminima ausgesetzt, wie sie außerhalb vorkommen (KRÜGER 1976). Blattscheiden, Schilfstoppeln, abgebrochene Internodienstücke und unversehrte Halme stellen den größten Teil an Überwinterungsplätzen. In nicht überschwemmten Röhrichten kommt noch die Schilfstreu-Schicht hinzu.

Zwei ökologische Überwinterer-Gruppen können unterschieden werden:

- a) die endophagen Schilf-Insekten (Gallfliegen-, Gallmücken- und Schmetterlingsarten, vgl. Kap. 6.5 u. 6.6), deren Larven bereits im Sommer im Inneren der Halme leben und dort als solche oder als Puppe überwintern.
- b) die Wintergäste, die erst im Herbst oder im Verlauf des Winters in die Schilfstoppeln bzw. in die umgeknickten Halme einwandern; hierzu gehören vor allem Spinnen und Käfer.

Ein Teil von ihnen zählt zu den Dauerbewohnern des Schilfgürtels, z.B. die Schilfspinne *Clubiona phragmitis*, der Laufkäfer *Demetrias imperialis*, der Schimmelkäfer (Cryptophagidae) *Atomaria* sp. oder Sumpfkäfer (Helodidae) der Gattung *Cyphon*. Für andere Arten stellt das Schilf nur einen Überwinterungsplatz unter vielen möglichen dar (KRÜGER 1976).

Die mittleren Besatzdichten liegen bei etwa 0,3 bis 2 Tieren pro Halm (HILDEGARD GESSNER 1950, TISCHLER 1973, FRÖMEL 1980), sie sind damit rd. 10 – 20mal so hoch wie die von Getreidestoppeln (TISCHLER 1968). Die Biomassen-Dichte erreicht etwa 400 mg FS/m² (FRÖMEL 1980). Liegende Halme sind schwächer besetzt als aufrecht stehende. Die Besatzdichte hängt wesentlich von der Zahl an geöffneten Halmstücken ab, die – wenn auch unbeabsichtigt – durch Schnitt, Fraß, Treibgut oder Windbruch erhöht werden kann (vgl. FRÖMEL 1980).

Im Halmversteck herrscht »Burgfriede«: Räuberische Arten kommen in engem Körperkontakt mit ihren Beutetieren vor; Hinweise darauf, daß diese am Ende der Überwinterungsperiode getötet und gefressen würden, liegen aber nicht vor. Innerhalb einer Art ist die Verträglichkeit sehr unterschiedlich: Spinnen meiden den Kontakt mit Artgenossen, während einige nicht räuberische Käferarten oft zu mehreren gefunden werden (KRÜGER 1976).

Über die Verlustursachen während der Überwinterung ist wenig bekannt; die größte Bedeutung dürfte wohl dem Fraßdruck der Singvögel zuzubilligen sein, während witterungsbedingte Verluste zurücktreten (TISCHLER 1973, FRÖMEL 1980).

4.7 Schilfhalm als Transport- und Verbreitungsmedium

An größeren Seen und Flüssen werden während des Winters die Schilfhalme durch Eisgang und Frühjahrsstürme abgeknickt, fortgeschwemmt und an anderer Stelle in Form von Spülsäumen wieder angelandet. Ein Teil dieser Halmstücke war vordem sicherlich mit endophagen Insekten oder mit Halmüberwinterern besiedelt, denen das Bruchschilf nun als Ferntransportmedium dient (vgl. KIRCHNER 1965). Darüber hinaus wandern Litoraltiere (z.B. Zuckmückenlarven, Schnecken, Würmer, Egel u.a.) ein (HELMUTH GESSNER 1950).

4.8 Schilfröhricht als Rastplatz

Vor allem Stare, aber auch Rauchschwalben, Uferschwalben, Bachstelzen, Schafstelzen u.a. nutzen das Schilf im Frühjahr und Spätsommer als Rast- und Schlafplatz. Im Delta des Alpenrheins wurden Schlafgesellschaften in der Größenordnung von 500000 Vögeln gezählt (JACOBY et al. 1970), im Federsee-Röhricht waren es im Mittel der Jahre 1976 bis 1981 bis zu 40000 Vögel pro Tag mit Häufungsschwerpunkten in den Monaten Februar bis April und Oktober bis November (EINSTEIN in FRÖMEL & HÖLZINGER 1987: 467).

Vielfach werden immer die gleichen Stellen im Röhricht aufgesucht. Die Vögel profitieren offenbar von den besonderen mikroklimatischen Bedingungen im Inneren der Röhrichte (geringere Windgeschwindigkeit, geringere Ausstrahlungsverluste und damit höhere Lufttemperaturen während der Nachtstunden; BUSSMANN 1979b, GEIGER 1961).

5. Primärproduktion im Röhricht

Die Primärproduzenten, die mit Hilfe des Sonnenlichtes anorganischen Kohlenstoff in zelluläre organische Substanz umwandeln, werden fast ausschließlich durch grüne Pflanzen gestellt (Abb. 9). Es sind

- a) die Helophyten, die ihre Blätter über die Wasseroberfläche erheben können,
- b) die untergetauchten Makrophyten, die nur submers assimilieren können,
- c) die Aufwuchsalgen auf den Stengeln von Helophyten und submersen Makrophyten,
- d) die Plankton-Algen, die aus der Freiwasserzone stammen, bei bestimmten Windlagen aber ins Röhricht verdriftet werden und dort eine Zeitlang überleben können.

5.1 Biomasse (»standing crop«)

Die zur Zeit der maximalen Vegetationsentfaltung (Helophyten und submersen Makrophyten: Hochsommer, Epiphyton: Frühsommer oder Spätsommer) gemessene Biomasse ist ein vergleichsweise einfach zu gewinnender Produktionsparameter. Nach Abb. 9 wird die gesamte oberirdische Biomasse weitgehend vom Anteil der Helophyten-Sprosse bestimmt, der in geschlossenen Röhrichten etwa 95 – 100% ausmacht. Hinzu kommt die unterirdische Biomasse der Rhizome und Wurzeln, die ihrerseits die oberirdische Biomasse um das Doppelte übertreffen kann (ONDOK & KVET 1978, KVET & HUSAK 1978). In der Tabelle 4 sind die Biomasse-Daten einiger Pflanzenformationen zusammengetragen; demnach verhalten sich Röhrichtbestände wie typische Grasfluren mit mäßig hoher Biomasse und sehr geringen R/S-Quotienten.

Tabelle 4. Netto-Primärproduktion von Pflanzenbeständen der gemäßigten Breiten (n. WHITTAKER & LIKENS 1975).

	Mittelwert [kg Biomasse-TS m ⁻² a ⁻¹]	Spannweite [kg Biomasse-TS m ⁻² a ⁻¹]
Binnengewässer (Phytoplankton)	0,4	0,1 - 1,5
Wiesen, Steppen	0,6	0,2 - 1,5
sommergrüne Wälder	1,2	0,6 - 2,5
Sümpfe, Marschen, Röhrichte	3,0	0,8 - 6,0

Freilich können Jahresmaximum der Biomasse und Jahres-Nettoproduktion erheblich auseinanderklaffen (Tab. 4). Der Grund liegt darin, daß Plankton- und Aufwuchsalgen ihre Biomasse im Jahreslauf andauernd erneuern und dadurch ihre permanenten Biomasse-Verluste ausgleichen (Biomasse-turnover), Helophyten jedoch nicht. Was liegt diesem unterschiedlichen Wachstumsrhythmus zugrunde?

1. Die Plankton- und Aufwuchsalgen haben hohe Verluste durch die Ausscheidung gelöster organischer Substanzen (etwa 1 – 10% des Photosyntheseprodukts; WETZEL 1983: 534), bei den Helophyten halten sich vergleichbare Verluste (Wurzel-Exsudate, Substanzverluste durch Abstoßen der Wurzelhaube usw.) in engen Grenzen.
2. Phytoplankton und Epiphyton sind einem erheblichen Fraßdruck ausgesetzt, während das Nahrungsreservoir der Helophyten, wie wir in Kap. 6 sehen werden, nur von wenigen Spezialisten genutzt wird.

Um die Energienutzung und den Beitrag der einzelnen Primärproduzenten für die Nahrungskette richtig einzuschätzen, ist es also notwendig, neben ihrer Biomasse (»standing crop«) die (Biomasse-)Produktion zu betrachten.

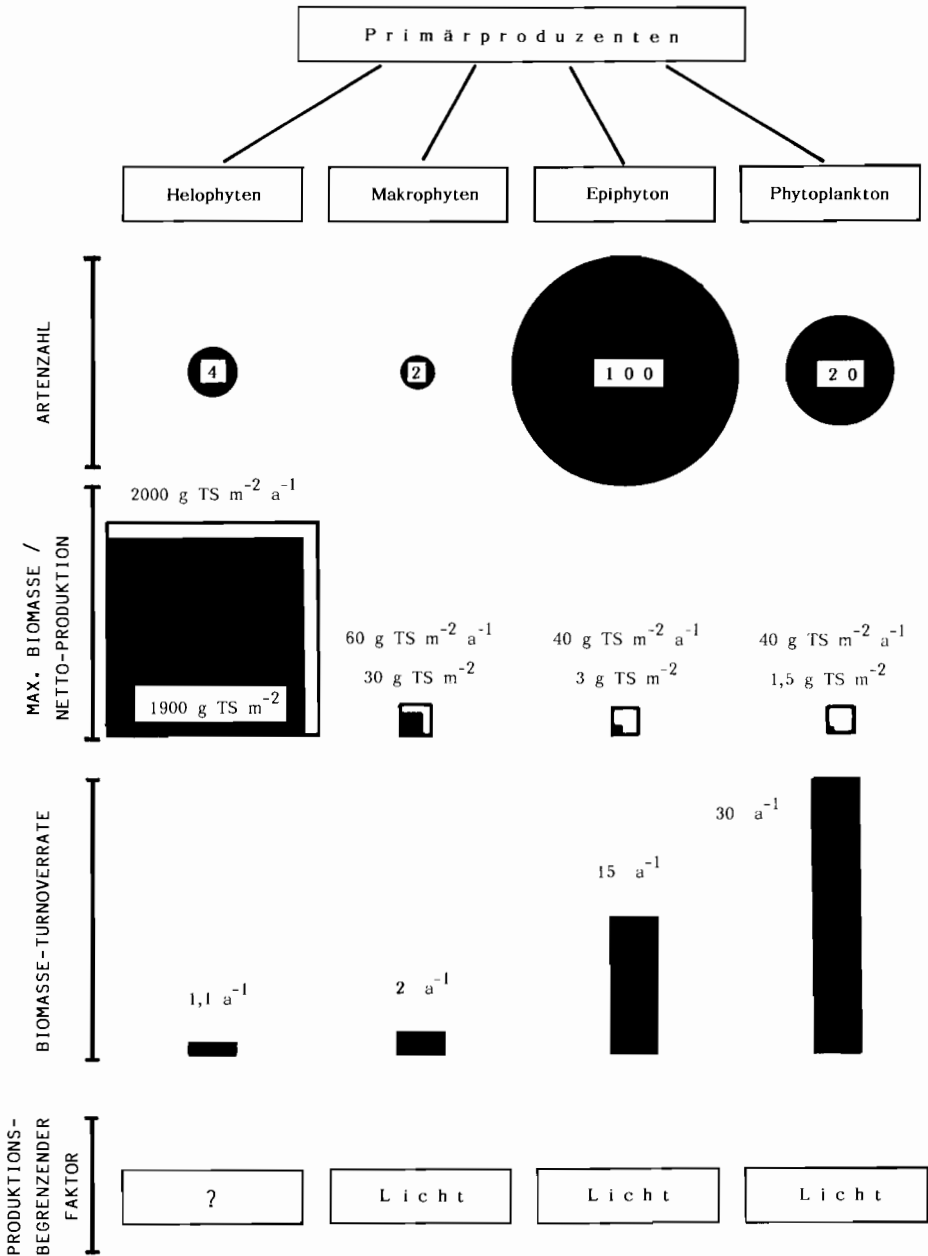


Abb. 9. Primärproduzenten des Röhrichtgürtels: Artenzahl, Biomasse, Primärproduktion, Biomasse-Turnoverrate und produktionslimitierender Faktor der Helophyten, submersen Makrophyten sowie des Epiphytons und des Phytoplanktons; die angegebenen Zahlen stellen Anhaltswerte für die Verhältnisse im ganzjährig überschwemmten Uferröhricht eines eutrophen Sees dar.

5.2 Produktion und produktionsbegrenzende Faktoren

Röhrichte gehören zu den produktivsten Pflanzenformationen der gemäßigten Breiten (Tab. 4); sie übertreffen die heimischen Laubwälder und erreichen fast die Werte der tropischen Regenwälder und landwirtschaftlicher Intensivkulturen (LARCHER 1984: Tab. 20).

5.2.1 Helophyten

Die Helophyten haben mit rd. 90% den höchsten Anteil an der Gesamtproduktion (Abb. 9); ihre Produktionsbedingungen befinden sich offensichtlich im Optimum. Folgende Umstände ermöglichen den Röhrichtpflanzen (z.B. *Phragmites australis*) eine derart hohe Produktion:

1. Die Schilfpflanze hat an den meisten Standorten keine Probleme mit der Wasserversorgung; daher ist sie nicht wie Pflanzen trockener Standorte zum Schließen der Spaltöffnungen während der Mittagszeit gezwungen, um einem Hydraturverlust des Blattgewebes vorzubeugen. Sie kann also die hohe Einstrahlung während der Mittagszeit bei geöffneten Stomata zur Photosynthese bzw. zur CO₂-Assimilation nutzen (RYCHNOVSKA 1978).
2. Die Schilfpflanze paßt die Lichtsättigung der Photosyntheserate den durchschnittlichen Tagestemperaturen an: Im Frühling, bei geringen Temperaturen und gleichzeitig geringer (Global-)Strahlung ist das Maximum der photosynthetischen CO₂-Fixierung bereits bei 10–15 °C erreicht, im Hochsommer (hohe Tagesmitteltemperaturen, hohe Einstrahlungen) erst bei 25–30 °C. Diese Anpassung gewährleistet, daß sich die photosynthetische Energieumwandlung zu jeder Jahreszeit im Maximalbereich befindet (BURIAN & SIEGHARDT 1979).
3. Die Schilfpflanze besitzt ausgedehnte Speicherrhizome, die es ihr ermöglichen, im Frühjahr rasch Halme auszutreiben und eine große Blattfläche zu entfalten.
4. Die Röhrichtstandorte weisen i.a. eine gute Nährstoffversorgung auf, da a) im sauerstoffreichen Sedimentporenwasser bestimmte Ionen wie z.B. Phosphat in höherer Konzentration gelöst sind als in durchlüfteten Böden, und b) der anorganische Stickstoff überwiegend als Ammonium vorliegt. Tonminerale sorbieren Ammonium (wie auch Phosphat), nicht aber Nitrat, und verhindern eine allzu leichte Ausschwemmung des NH₄-N; sie dienen gewissermaßen als »Nährstoffpuffer«.
5. Die Röhrichtpflanzen vermögen die Sonnenenergie mit einem recht hohen Wirkungsgrad in chemische Energie (organische Zellsubstanz) umzuwandeln (vgl. Kap. 5.3). Die maximalen CO₂-Aufnahmeraten liegen mit 25–30 mg CO₂/g Blatt-TS/h (BURIAN & SIEGHARDT 1979) deutlich höher als bei vielen submersen Blütenpflanzen, Waldbäumen und Kräutern, aber niedriger als bei landwirtschaftlichen Nutzpflanzen und bei Planktonalgen (vgl. Tab. 5).

5.2.2 Submerse Makrophyten

Die Produktion der Submersen und der Schwimmblattpflanzen ist im Inneren der Röhrichtvegetation bedeutend geringer als in den Schwimmblattgesellschaften, Laichkraut- und Armlauchalgenwiesen, die dem Röhrichtgürtel vorgelagert sind (Tab. 4). Ihre Produktionsbedingungen sind im Röhrichtinneren suboptimal.

Tabelle 5. Netto-CO₂-Aufnahme durch die Blätter verschiedener Pflanzen unter natürlichen Bedingungen (Lichtblätter, einfache Blattfläche, 0,03 Vol.-% CO₂, Strahlungsintensität ca. 10 – 30 cal m⁻² h⁻¹)

	bezogen auf Blattfläche [mg CO ₂ dm ⁻² h ⁻¹]	bezogen auf Blattbiomasse [mg CO ₂ g ⁻¹ TS h ⁻¹]	Quelle
submerse Wasserpflanzen	2 - 6	5 - 25	4
Wildgräser	8 - 20	7 - 60	2, 4, 5
Kulturgräser	-	25 - 50	3, 4
Schilf (<i>Phragmites australis</i>)	-	25 - 30	1
immergrüne Nadelbäume	5 - 18	2,5 - 18	2, 4
saisongrüne Laubbäume	5 - 25	12 - 14	2, 4, 6

Daten aus 1 – BURIAN & SIEGHARDT (1979); 2 – ELLENBERG et al. (1986: 141, 144); 3 – HESKETH & BAKER (1967); 4 – LARCHER (1984: Abb. 65, Tab. 131); 5 – RUETZ (1973); 6 – SCHULZE (1970).

5.2.3 Plankton

Planktische Algen werden aus dem Freiwasser ins Röhricht transportiert. Ein eigenständiges »Röhrichtplankton« gibt es offenbar nicht (KOMARKOVA & KOMAREK 1975, MARVAN et al. 1978a). Die Lebens- und Produktionsbedingungen des Phytoplanktons im Röhricht sind gekennzeichnet durch

- geringe Lichteinstrahlungen infolge Beschattung durch die Helophyten besonders während des Sommers (vgl. Kap. 5.3),
- geringe Wasserbewegungen im Inneren der Röhrichte (SCHRÖDER 1973, MEISSNER & OSTENDORP 1988), so daß wahrscheinlich ein großer Teil der weniger schwebefähigen Formen (z.B. Kieselalgen) zu Boden sinkt; genaue Untersuchungen liegen allerdings noch nicht vor.

Verglichen mit dem Freiwasser sind die Produktionsbedingungen im Röhricht suboptimal: Die mittlere Algenbiomasse ist zwar etwa so hoch wie im Pelagial, die Jahresnettoproduktion beträgt aber nur etwa 1/20 (KOMARKOVA & MARVAN 1978: 330; vgl. Kap. 5.4).

5.2.4 Epiphyton

Das Epiphyton bildet einen festen Bestandteil der Röhrichtbiozönose; Algen als einzige Primärproduzenten nehmen den größten Teil der Biomasse ein (Abb. 10). Die wichtigsten Gruppen sind Kieselalgen, einzellige und fädige Grünalgen und fädige Blaualgen (SOMMER 1977, MARVAN & KOMAREK 1978). Einige, aber bei weitem nicht alle Kieselalgen-Arten besitzen Haftorgane (Klebstielchen, Gallertpolster), mit deren Hilfe sie auf der Schilf-Epidermis verankert sind (CHOLNOKY 1927). Ähnlich wie im (Pelagial-)Plankton wurde eine regelmäßige Jahreszeitenabfolge (Sukzession) beobachtet: Im Winter und Frühjahr herrschen Kieselalgen vor, die im Sommer von Grünalgen und im Herbst von Blaualgen abgelöst werden; oft wird im Spätherbst noch ein schwaches Maximum der Kieselalgenentwicklung sichtbar, bevor auch diese Population zusammenbricht und langsam zum Winteraspekt mit geringem Anteil an lebender Biomasse und hohem Anteil an Detritus überleitet (SOMMER 1977, MARVAN et al. 1978b).

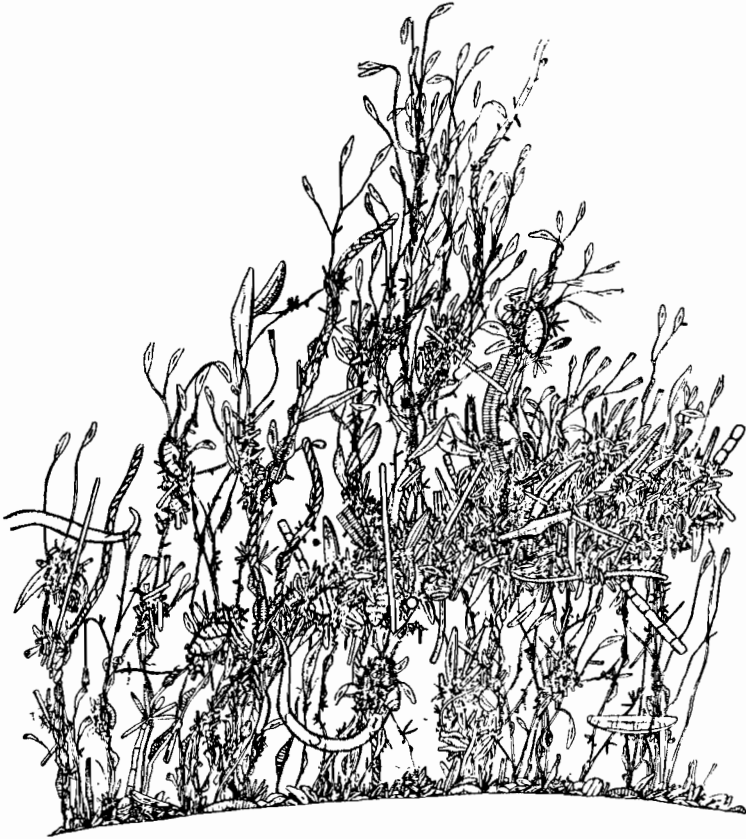


Abb. 10. Ausschnitt aus einem Periphyton-Rasen auf *Phragmites australis* (n. MESCHKAT 1934).

Zwischen epiphytischer und planktischer Lebensweise bestehen fließende Übergänge, indem viele Arten in bestimmten Stadien ihrer Entwicklung freilebend sind (z.B. Jugendstadien von *Tribonema*) oder sich nach üppigem Wachstum in kleinen Flocken ablösen und ins Freiwasser verdriftet werden (*Oedogonium*, *Cladophora*) (MARVAN et al. 1978b). Gleichwohl darf das Vorherrschen sessiler, fädig-mehrzelliger Formen sowie einzelliger Formen mit Gallertstielchen als Anpassung an die epiphytische Lebensweise gewertet werden (MARVAN et al. 1978a).

Die Artenzusammensetzung des Epiphytons auf submersen Wasserpflanzen unterscheidet sich von dem der Helophyten-Halme beträchtlich, während beispielsweise die Besiedlung von *Typha*- und *Phragmites*-Stengeln und anderen Festsubstraten kaum Unterschiede aufweist (PIECZYNSKA & SPODNIOWSKA 1963, KOMARKOVA & KOMAREK 1975, MARVAN et al. 1978a). Demnach spielen die Schilfhälme lediglich eine passive Rolle als Haftuntergrund.

Andere Untersuchungen deuten auf die Möglichkeit hin, daß die Substratpflanzen organische und anorganische Stoffe abgeben, die das Wachstum der Epiphyten beeinflussen (WETZEL 1983: 571); beispielsweise könnten während der Hauptwachstumsperiode Kieselalgen auf das Silikat der *Phragmites*-Halme zurückgreifen und sich dadurch einen Produktivitätsvorteil gegenüber planktischen Arten mit ungünstigerer Silikat-Versorgung sichern (JØRGENSEN 1957).

Die Produktionsbedingungen des Epiphytons werden entscheidend durch die Eigenschaften ihrer Substratpflanzen beeinflusst:

1. Substratqualität: Vorjährige Schilfhalmteile weisen oft eine höhere Biomasse und eine höhere Produktion pro Substratflächeneinheit auf als diesjährige Halme (SZCZEPANSKA 1970, SOMMER 1977: 226, MARVAN et al. 1978a). Bei noch älteren Halmen kann die tierische Besiedlung überwiegen, so daß die Primärproduktion unter derjenigen junger Halmteile liegt (PIECZYNSKA 1970, STRASKRABA & PIECZYNSKA 1970: 21). Die wichtigste Ursache dürfte die Besiedlungsgeschwindigkeit des Substrats sein (s.u.); inwieweit die Sukzession durch die Verwitterung des Schilfhalmes oder durch Invertebraten-Beweidung (MESCHKAT 1934) vorangetrieben wird, ist derzeit nicht bekannt.

2. Wachstumsrhythmus der Helophyten: Alljährlich während des Frühjahrs treiben neue Halme und Blätter aus, wodurch sich die besiedelbare Substratoberfläche täglich vermehrt. Zu den Erstbesiedlern zählen die Kieselalgen (MARVAN et al. 1978a). Der Wachstumsrhythmus der Schilfpflanzen führt ab Mitte Juni zu einer starken Entwicklung des Blätterdachs und damit zu einer Beschattung der Aufwuchsalgen, während der Blattfall ab Ende September den umgekehrten Effekt zur Folge hat (s.u.). Entsprechend finden wir auch auf vorjährigen Halmen im Frühsommer und im Herbst die stärkste Algenbesiedlung (SZCZEPANSKA 1970).

3. Lichtklima: Infolge der Beschattung durch die Helophyten ist die Assimilationsleistung der epiphytischen Algen normalerweise lichtlimitiert (vgl. Kap. 5.3). Aus diesem Grunde ist die Produktivität des Helophyten-Epiphytons pro Substratfläche um den Faktor 10 bis 100 geringer als die des Submersen-Epiphytons (HICKMAN 1971, SOMMER 1977; vgl. Tab. 4).

5.3 Lichtklima und Energienutzung

Die vorangegangene Diskussion hat gezeigt, in welchem starkem Maße die Primärproduktion in den einzelnen Kompartimenten des Röhricht-Ökosystems von der eindringenden Strahlung abhängt, so daß dieser Faktor hier etwas näher untersucht werden soll.

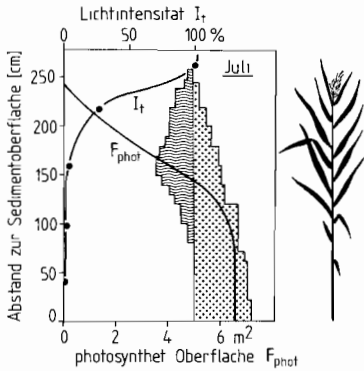
Die auf einen Schilfbestand auftretende direkte Sonnenstrahlung und diffuse Himmelsstrahlung kann nur im Wellenlängenbereich 380 – 720 nm photosynthetisch genutzt werden (PhAR – photosynthetic active radiation). Die Strahlungsenergie im PhAR-Bereich macht etwa 45% der Gesamtstrahlungsenergie aus.

In mittleren Breiten treffen in der Vegetationsperiode (April – Oktober) etwa 1 200 000 – 1 600 000 kJ PhAR/m² auf die Erdoberfläche (Neusiedler See: 1 490 000 kJ/m², BURIAN & SIEGHARDT 1979; Solting: 1 201 000 kJ/m², ELLENBERG et al. 1986: 325).

Der größte Teil der Strahlungsenergie wird durch die Blattoberflächen der Röhrichtpflanzen reflektiert bzw. in den Weltraum zurückgestrahlt (Albedo) (GEIGER 1961), nur ein geringer Teil vermag in die unteren Schichten des Röhrichtbestandes vorzudringen, und ein noch geringerer Teil wird von den Blättern photosynthetisch verwertet und in chemisch gebundener Energie gespeichert. Der Anteil der auf die Wasseroberfläche treffenden PhAR-Strahlungsenergie hängt von der Helophyten-Spezies (Abb. 11a, b) und von der Bestandsstruktur ab. *Phragmites australis* und *Schoenoplectus lacustris* stellen gewissermaßen die Extreme der Strahlungsprofil-Typen dar.

In *Phragmites*-Beständen mittlerer Halmdichte treffen nur etwa 1 – 10% der Strahlungsenergie auf die Wasseroberfläche (STRASKRABA & PIECZYNSKA 1970, KOMARKOVA & MAVRAN 1978: 326, RIBER et al. 1984). Davon werden an der Wasseroberfläche etwa 10 – 20% reflektiert (WETZEL 1983: Abb. 5.5). In der Wassersäule nimmt durch Streuung und Absorption die Strahlungsenergie auf etwa 40 – 60% des

Phragmites australis :



Schoenoplectus lacustris :

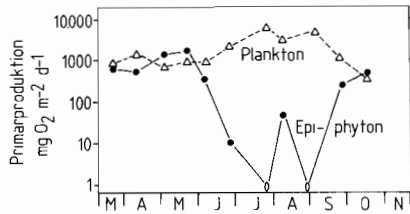
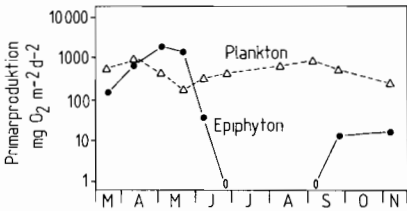
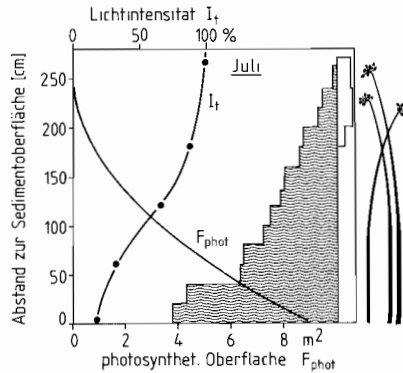


Abb. 11. Strahlungsprofil, Biomasseverteilung und Plankton- und Epiphyton-Produktion in einem Schilf-Bestand (links) und in einem Seebinsen-Bestand (rechts). – Verändert n. ДУКЮЮВА (1971b) und KOMARKOVA & KOMAREK (1975).

Dargestellt sind: (a) in der oberen Hälfte: Wuchsform (*Schoenoplectus*: ausgesprochene Vertikalstruktur, *Phragmites*: gemischte Vertikal-/Horizontalstruktur), Verteilung der Biomasse der photosynthetisch aktiven Organe (gestreift *Phragmites*: Blätter, *Schoenoplectus*: Stengel), der Halme (nur *Phragmites*, punktiert) und der Blütenstände (nur *Schoenoplectus*, weiß) im Juli, Verteilung der Lichtintensität I_t in Prozent des vollen Tageslichts an einem wolkenfreien Juli-Tag, sowie Verteilung der Flächensummen der photosynthetisch aktiven Organe F_{phot} in m^2 pro Quadratmeter Bestandsgrundfläche; (b) in der unteren Hälfte: Jahresgang der Netto-Primärproduktion des Planktons und des Epiphytons in den jeweiligen Helophyten-Beständen, ausgedrückt in $mg\ O_2\ m^{-2}\ d^{-1}$ (Hell-Dunkel-Flaschen-Methode), Ordinate logarithmisch gestaucht; 0 – keine Netto-Primärproduktion nachweisbar.

Man beachte den kräftigen Strahlungsintensitätsabfall bereits in den oberen Schichten des *Phragmites*-Bestandes, so daß die Lichtintensität am Grunde des Bestandes auf etwa 1% absinkt; demgegenüber erreichen noch 18% der Strahlung den Boden des *Schoenoplectus*-Bestandes. Dem entspricht eine starke Lichtlimitierung des Epiphytons im *Phragmites*-Bestand während der Sommermonate Juni bis September, während diese Phase im besser durchlichteten *Schoenoplectus*-Bestand deutlich kürzer ausfällt; auch die Phytoplankton-Produktion ist um etwa das Fünffache höher als im *Phragmites*-Bestand.

Oberflächenwertes ab (STRASKRABA & PIECZYNSKA 1970, RIBER et al. 1984). Insgesamt liegt also der Lichtgenuß epiphytischer Algen geschlossener Röhrichte im Hochsommer bei etwa 0.5 – 5% der PhAR-Strahlungsmenge an der Oberkante des Röhrichtbestandes.

Der Lichtgenuß planktischer Algen des Freiwassers liegt mit rd. 50 – 70% so hoch, daß die Photosyntheserate herabgesetzt ist (»Lichthemmung«). Beim Schilf-Epiphyton dagegen wurde keine Lichthemmung beobachtet (STRASKRABA & PIECZYNSKA (1970: 16). Viel-

mehr fällt das Strahlungsangebot in den Bereich der sog. Kompensationslichtstärke, unterhalb derer kein Biomassezugewinn mehr möglich ist, da die Atmungsverluste höher sind als die photosynthetische CO₂-Aufnahme. So ist es verständlich, daß während des Sommers in dichten Röhrichtbeständen keine oder nur eine minimale Epiphyton- bzw. Planktonproduktion gemessen wird (Abb. 11; vgl. STRASKRABA & PIECZYNSKA 1970: Abb. 7, SOMMER 1977, RIBER et al. 1984). Die zeitliche Ausdehnung dieses »Produktionslochs« hängt sichtlich von der Wuchsform der Röhrichtvegetation ab: Unter Schilf mit seinem stark abschattenden Blätterdach ist sie größer als unter den senkrechten Halmen der Seebirse (Abb. 11). Ob hinsichtlich der Artenzusammensetzung oder der Physiologie der Al-

Tabelle 6. Energienutzung durch einige Pflanzengemeinschaften im Freiland und in Kulturversuchen: Die Röhrichtvegetation liegt eher am oberen Ende der Skala, bedenkt man, daß in der angegebenen Literatur der in die Rhizome transportierte Anteil der Netto-Primärproduktion nicht berücksichtigt wurde.

Pflanzenbestand		Ausbeute	Quelle	Anm.
Algen (<i>Scenedesmus</i> sp., <i>Thalassiosira</i> sp.)	Laborkulturen, Freilandkulturen	3,0 - 9,5 %	3, 8	a
Phytoplankton	Freiland (Bodensee)	2,3 - 9,0 %	7	a
Reis (<i>Oryza sativa</i>)	Freilandkulturen	2,8 - 3,5 %	6	a
Schilf (<i>Phragmites australis</i>)	Freilandkultur	2,9 - 6,9 %	3	b
Schilf (<i>Phragmites australis</i>)	natürl. Bestand	3,0 - 6,5 %	2, 4	b
Rohrkolben (<i>Typha angustifolia</i> + <i>T.</i> sp.)	Freilandkulturen	3,2 - 5,9 %	3	b
Rohrkolben (<i>Typha angustifolia</i> + <i>T.</i> sp.)	natürl. Bestand	2,2 - 5,9 %	1, 4	b
Seebirse (<i>Schoenoplectus lacustris</i>)	Freilandkultur	2,0 - 3,4 %	3	b
Seebirse (<i>Schoenoplectus lacustris</i>)	natürl. Bestand	4,2 - 4,8 %	4	b
Goldhafer-Wiese (<i>Trisetum flavescens</i>)	natürl. Bestand	1,9 - 2,3 %	5	c
Buchenwald (<i>Fagus silvatica</i>)	natürl. Bestand	2,2 - 2,7 %	5	c
Fichtenwald (<i>Picea abies</i>)	natürl. Bestand	2,2 - 2,8 %	5	c

a - Quantausbeute unter Berücksichtigung der Lichtabsorption durch den Bestand

b - Energieausbeute in Prozent der PhAR (Photosynthetic Active Radiation)-Energie

($E_{PhAR} = 0,45 \cdot E_{Globalstrahlung}$) in der Vegetationsperiode April bis

Oktober, ohne Berücksichtigung der unterirdischen Produktion

c - dto., jedoch incl. der unterirdischen Produktion

Daten aus: 1 - BRAY (1962); 2 - BURIAN & SIEGHARDT (1979); 3 - DYKYJOVA (1971a); 4 - DYKYJOVA & PRIBIL (1975); 5 - ELLENBERG et al. (1986: Tab. 96 u. Abb. 200); 6 - HAYASHI (1969); 7 - TILZER (1984); 8 - WELSCHEMEYER & LORENZEN (1981).

genarten Anpassungen an diese lang dauernden Schwachlichtbedingungen auftreten, ist derzeit unbekannt.

Zur Quantifizierung des Energieflusses im Röhricht-Ökosystem ist es notwendig, den Energie-Nutzungsgrad der Primärproduzenten zu kennen. Der Nutzungsgrad drückt das Verhältnis von in Biomasse festgelegter Energie und gesamter PhAR-Strahlungsenergie aus. Für Helophyten berechnet er sich einfach als

$$\text{Nutzungsgrad} = \frac{\text{max. Biomasse (Gramm)} \times \text{Energiegehalt pro Gramm}}{\text{PhAR-Strahlungsenergie (Vegetationsperiode)}}$$

Bezogen auf die oberirdische Produktion werden Nutzungsgrade zwischen 2% und 5 bis 7% angegeben (Tab. 6). Unter Berücksichtigung, daß ein Teil der Assimilate zum Aufbau der unterirdischen Biomasse dient, also nicht in der oberirdischen Biomasse erscheint, dürften sich diese Werte um etwa 1/3 erhöhen. Der Energie-Nutzungsgrad der Röhrichte ist, verglichen mit natürlichen terrestrischen Ökosystemen der gemäßigten Breiten, recht hoch. liegt aber unter dem Niveau, das von Kulturpflanzen erreicht wird (Tab. 6). Die Gründe für die hohe Produktion und Energienutzung wurden bereits angesprochen (Kap. 5.2).

Über die Nutzungsraten des Phytoplanktons und des Epiphytons im Röhricht ist nichts bekannt; sie dürften jedoch – bezogen auf die Strahlungsverhältnisse am Ort der Photosynthese – recht hoch sein, da i.a. die Energienutzung mit sinkender Lichtintensität zunimmt (vgl. TILZER 1984; Tab. 6).

5.4 Der Beitrag der Röhrichte zur Primärproduktion der Seen

Der Beitrag des Röhrichtgürtels zur gesamten Biomasseproduktion eines Gewässers hängt vor allem von der Ufermorphologie ab, also vom Flächenanteil des durch Röhrichte potentiell besiedelten Uferstreifens. Ein weiterer wichtiger Faktor ist der Nährstoffgehalt des Wassers bzw. der Sedimente. Dementsprechend ist der Röhrichtanteil an der Gesamtproduktion bei eutrophen Flachseen oder Fischteichen sehr hoch, während er in oligotrophen Seen mit steilen Ufern gegen Null geht. Bezogen auf den Quadratmeter Seefläche liegt die Netto-Primärproduktion der Röhrichtbiozönose (incl. Phytoplankton und Epiphyton) höher als die des Phytoplanktons in der Freiwasserzone.

KOMARKOVA & MARVAN (1978) geben für einen hocheutrophen tschechischen Fischteich eine Jahresenergieproduktion von 18 200 bzw. 15 100 kJ/m² an, wobei die helophytische Produktion mit rd. 870 g/TS/m² weit unter dem für mitteleuropäische Flachgewässer geltenden Mittelwertbereich von etwa 1000 – 2000 g TS/m² liegt. Im mesotrophen Schöhsee (Schleswig-Holstein) lag die flächenbezogene Jahresproduktion der Helophyten bei 260% der pelagischen Phytoplanktonproduktion (ESTEVES 1979).

6. Schilf als Nahrungspflanze

Nach ihrer Stellung im Nahrungsnetz können wir innerhalb der Sekundärproduzenten, also derjenigen Organismen, die direkt oder indirekt von der Biomasse der grünen Pflanzen leben, folgende Gruppen unterscheiden:

1. Primärkonsumenten
2. Sekundärkonsumenten
3. Destruenten.

Die Primärkonsumenten, von denen in diesem Kapitel die Rede ist, nutzen die Pflanzmasse direkt; zu ihnen gehören die Weidegänger, die den Algenaufwuchs auf Schilfstengeln und submersen Makrophyten abweiden, herbivore Fische, Vögel und Säuger,

die die oberirdischen und unterirdischen Teile von Röhrichtpflanzen fressen, schließlich eine Reihe von phytophagen Insekten (Larven), die manchmal außen, meist aber im Inneren der Blätter, Halme oder Rhizome leben und fressen (Endophage). Einige von ihnen erzeugen auffällige Gallbildungen, die sie als Nährgewebe benutzen. Hinzu kommen noch parasitische Pilze und einige wenige Fälle von Sauerstoffparasitismus. Aus jeder dieser Gruppen werden einige typische Vertreter vorgestellt.

Unter den Fischen ist der eingeführte »Graskarpfen« *Ctenopharyngodon idellus* die einzige Art, die die vergleichsweise kräftigen jungen Schilfsprosse bewältigen kann. Da der Fisch nicht zur einheimischen Fauna gehört, soll nicht weiter auf ihn eingegangen werden.

6.1 Epiphyton-Weidegänger

Zu den Weidegängern zählen eine Reihe verschiedener Organismengruppen, von den Wimpertierchen über Kleinkrebse bis hin zu Schnecken und Insektenlarven (IMHOF 1979b). Die Tiere sind meist Allesfresser (Omnivore) und ernähren sich wahllos auch von tierischen oder detritischen Bestandteilen des Aufwuchsrasens. Es überwiegen kriechende, schlängelnde, kletternde Formen, aber auch freischwimmende Arten treten auf. Insofern besteht ein fließender Übergang zwischen reinen Weidegängern und reinen Phytoplanktonfressern, die hier nicht näher behandelt werden.

Eine wichtige Rolle spielen Fadenwürmer (Nematodes), deren Ökologie durch die Arbeiten von MESCHKAT (1934) und PIECZYNSKA & SPODNIIEWSKA (1963) gut bekannt ist. Die Tiere besiedeln eine Reihe verschiedener toter und lebender Substrate, ohne daß Unterschiede in der faunistischen Zusammensetzung erkennbar wären. Die maximalen Individuendichten werden mit 1,5 bis 20 Tieren pro cm^2 Substrat erreicht. Weiterhin treten Borstenwürmer (Oligochaeta) mit einer Dichte von 0,1 bis 1 Ind./ cm^2 und Zuckmückenlarven mit 0,2 bis 1 Ind./ cm^2 auf. Unter den stärker mobilen Formen verdienen der Wasserfloh *Alona* und die Ruderfußkrebse *Canthocamptus* und *Nitocra* Erwähnung; Vertreter dieser und anderer Gattungen bilden ein eigenständiges Röhricht-Zooplankton, das sich von der Zooplankton-Biozönose des Freiwassers unterscheidet (MESCHKAT 1934, PONYI 1962, LÖFFLER 1979).

Ebenso wie im Falle der epiphytischen Algen spielt der Schilfhalm nur die passive Rolle einer mechanischen Unterlage, denn faunistische Unterschiede in der Besiedlung verschiedener Substrate wurden nicht gefunden (PIECZYNSKA & SPODNIIEWSKA 1963). Unterschiede werden erst dann sichtbar, wenn die Qualität des Algenaufwuchses wechselt: Auf einem dünnen, sich noch entwickelnden Algenteppich leben andere Arten als auf einem bereits stark verfilzten Algenteppich (PIECZYNSKA 1961). Die wichtigsten Faktoren, die zu einer differenzierten Ausbildung der Aufwuchszoozönosen des Röhrichts führen, sind Licht (via Algenproduktion) und Wasserbewegung bzw. Detritusgehalt des Wasserstroms. Sind autochthone Detritusproduktion der epiphytischen Algen oder Partikeleinstrom hoch, bildet sich eine charakteristische Lebensgemeinschaft aus, der auch eine Reihe wenig mobiler oder sessiler Tiere (z.B. das Moostierchen *Fredericella* und der Süßwasserschwamm *Spongilla*) angehören, die auf den Zustrom von partikulärem organischen Material angewiesen sind. Ansonsten fehlen sessile Formen, und die Gruppe der beweglichen Organismen zeigt eine nur noch geringe Bindung an den Schilfhalm als Substrat (MESCHKAT 1934).

Die wesentliche Bedeutung der Weidegänger besteht darin, daß sie die Primärproduktion der epiphytischen Algen abschöpfen und im Nahrungsnetz an räuberische Insektenlarven, Raubwanzen usw. weitergeben.

6.2 Herbivore Vögel

6.2.1 Graugans (*Anser anser*)

Die Graugans ernährt sich fast ausschließlich von Land- und Wasserpflanzen. In der Morgendämmerung fallen die Trupps auf Wiesen und Äckern ein, um dort zu äsen. Zu bestimmten Jahreszeiten stellen aber Sumpfpflanzen die Hauptnahrung dar, nämlich einmal im Frühling, bevor die Jungvögel flügge sind, und im Herbst während der Mauser (HUDEC & ROTH 1970). In beiden Fällen sind die Tiere flugunfähig und halten sich gern im schützenden Uferbereich auf. Infolgedessen sind sie auf Röhrichtpflanzen als Nahrung angewiesen. Besonders gern werden Rohrglanzgras (*Phalaris arundinacea*), Wasserschwaden (*Glyceria maxima*), Schilf und verschiedene Seggenarten gefressen, während die Rohrkolben-Arten *Typha angustifolia* und *T. latifolia* weniger stark angenommen werden (FIALA & KVET 1971, SCHRÖDER 1971). Im übrigen paßt sich die Graugans dem jeweiligen Nahrungsangebot an (LEISLER 1969). Der tägliche Nahrungsbedarf eines etwa 3 kg schweren Tieres liegt bei etwa 1 kg FS (DOBROWOLSKI 1973).

Graugänse können als gesellige Tiere, die in größeren Trupps die Brut- oder Mauserplätze aufsuchen, lokal der Ufervegetation bedeutenden Schaden zufügen (LEISLER 1969, FIALA & KVET 1971, HUDEC & STASTNY 1978): Sie schädigen die jungen Sprosse mechanisch, indem sie in die Röhrichte eindringen; sie entnehmen dort ihr Nistmaterial und fressen die jungen Halme rings um den Neststandort ab. Die Schilfbestände werden aufgelichtet, so daß in den folgenden Jahren den Vögeln der Zutritt erleichtert wird und sich der Beweidungsdruck erhöhen kann. Durch die Bevorzugung von Schilf gegenüber Rohrkolben als Nahrungspflanze wird der Rohrkolben gefördert, d.h., ehemals reine Schilfgebiete wandeln sich in *Typha*-dominierte Röhrichte um. Bei zu starker Beweidung verschwinden auch diese, und es bleiben Ersatzgesellschaften aus Schwimmblattpflanzen und Submersen (FIALA & KVET 1971) übrig. KOENIG (1952) spricht sogar von der »landschaftsbildenden Bedeutung« der Graugans am Neusiedler See. An verschiedenen mitteleuropäischen Seen wird die Graugans für das »Schilfsterben« (mit)verantwortlich gemacht (Kap. 12); denn oftmals wird im Umkreis von 10 m um das Nest herum die Vegetation völlig verbissen. Dadurch, daß viele Graugans-Populationen hinsichtlich ihrer Brutplätze ortstreu sind, können sich die Vegetationsschäden über Jahre hinweg anhäufen (LEISLER 1969).

Bislang existieren nur wenige produktionsbiologische Angaben; in tschechoslowakischen Fischteichen schätzen HUDEC & STASTNY 1978 die Populationsdichte auf 1 Brutpaar pro Hektar Schilf; verbrauchte Nahrungsmenge und Vermehrungsrate sind nicht bekannt.

6.2.2 Bläbhuhn (*Fulica atra*)

Das Bläbhuhn ist eigentlich ein Allesfresser, der es versteht, sich einem unterschiedlichen Nahrungsspektrum anzupassen (GLUTZ VON BLOTZHEIM et al. 5, 1973). Allerdings überwiegt pflanzliche Nahrung bei weitem, und hier wiederum Jungspresse (März – Juni) und Blätter (Juli – August) von *Phragmites australis* (COLLINGE 1936, HURTER 1972, KRAUSS 1979). Im Sommer und Herbst, wenn die Schilfnahrung zellulosereicher wird, werden größere Mengen an Sand (Mahlsteinchen) in die Muskelmägen eingelagert (GLUTZ VON BLOTZHEIM et al., 5, 1973). Tierische Nahrung (kleine Mollusken, Wasserkäfer und -wanzen, Insektenlarven) nimmt besonders im Spätsommer einen größeren Anteil ein.

Der tägliche Nahrungsbedarf wird von DOBROWOLSKI (1973) auf ca. 100 g FS geschätzt; nach HURTER (1972) frißt ein Brutpaar pro Tag bedeutend mehr, nämlich 1400 g FS Schilftriebe oder 1100 g FS Schilfblätter. Weitergehende produktionsbiologische Daten sind nicht bekannt.

Bläbhühner können lokal beträchtlich zur Schädigung des Schilfgürtels beitragen: KRAUSS (1979) schätzt die Jungsproßverluste (April – Juni) seiner Versuchsflächen an der Berliner Havel, hervorgerufen durch Bläbhuhn-Fraß, auf rd. 6,4 % der Halmzahl; die Populationsdichte betrug etwa 12 Brutpaare pro schilfbestandenem Uferkilometer. Am Thuner See (NSG Gwattlischenmoos) lag die Brutpaardichte nur wenig höher; auch hier wurden fühlbare Halmverluste registriert, da die Bläbhühner vor allem die randwärts stehenden Sprosse einer sich schon im Auflösungsprozeß befindlichen Schilffront abraßen (STÜSSI 1978). Auch der Nistplatz wurde ringsum von Jungsprossen befreit. Durch Einzäunung besonders stark belasteter Röhrichtstrecken konnte der Rückgang aufgehalten und ein Bestandszuwachs erzielt werden (INGOLD et al. 1985). Allerdings dürfte nur bei bereits in Auflösung begriffenen Beständen der Beweidungsdruck der Bläbhühner ein Faktor beim Schilfrückgang darstellen (vgl. Kap. 12.1).

6.2.3 Bartmeise (*Panurus biarmicus*)

Eine besondere Anpassung an das Nahrungsangebot im Röhricht zeigt die Bartmeise. Während der Brutzeit sucht sie im Dickicht der seewärtigen Röhrichte nach Spinnen und Insekten, im Winter durchstreifen kleine Trupps die Rispenregionen der Schilf- und Rohrkolbenbestände und picken die Fruchtstände aus (WAWRZYŃIAK & SOHNS 1986). Im Sommer macht die tierische Nahrung etwa 79% aus, während der Anteil an Samen von November bis Januar zwischen 68 und 78% liegt (SPITZER 1972, BIBBY 1981).

Mit dem Wechsel von leicht verdaulicher tierischer zu schwer aufschließbarer pflanzlicher Nahrung ist eine Gewichtszunahme des Muskelmagens von 0,5–0,8 auf 0,9–1,2 g verbunden (SPITZER 1972).

6.3 Herbivore Säugetiere

6.3.1 Bisam (*Ondatra zibethicus*)

Der Bisam (Bisamratte) wurde 1905 aus Nordamerika eingeführt und in Böhmen eingebürgert; bereits wenige Jahrzehnte später hatte er sich über Mittel- und Westeuropa ausgebreitet (HOFFMANN 1958). Er besiedelt heute die Ufer vieler Flachseen und Feuchtgebiete. Im Sommer gräbt er röhrenförmige Baue in Dämme und Uferböschungen, im Winter baut er »Kegelburgen« aus aufgeschichtetem Pflanzenmaterial. In ausgedehnten Verlandungsgebieten entfällt die Möglichkeit unterirdischer Baue, so daß die Tiere ganzjährig auf Kegelburgen angewiesen sind (AKKERMANN 1975a). Die Populationsdichte der Flachsee-Populationen liegt zwischen 0,5 und 9 Wohnbaue/ha (LÖFFLER 1974: 138, PELIKAN 1978, AKKERMANN 1975a). In jedem Bau leben, je nach Alter der Burg, durchschnittlich 3,5 bis 12 Tiere (AKKERMANN 1975a, PELIKAN 1978). Die Kegelburgen (Abb. 12) liegen in den ganzjährig von Wasser bedeckten Röhrichten. Besonders bevorzugt wird die Grenzlinie zwischen *Typha*- und *Phragmites*-Beständen (PELIKAN et al. 1970): Möglicherweise werden die Schilfbestände als Deckung bevorzugt, die Rohrkolbenbestände als Nahrungsgrundlage.

Die Tiere fressen im ersten Siedlungsjahr den Wohnplatz in einem Radius von etwa 15 m um den Bau frei; in den folgenden Jahren werden sog. »Pässe« angelegt, also Hauptverbindungswege, die vom Bau bzw. vom Wohnplatz zu den Weidegründen führen. Die Pässe werden ständig freigebissen, die Länge des Verbindungssystems wird je nach Nahrungsbedarf erweitert. Der Bisam deckt seinen Nahrungsbedarf also vornehmlich durch Anlegen neuer Pässe sowie durch Erweiterung seines Wohnbereichs; abseits davon werden keine Schilfbestände flächig freigebissen (AKKERMANN 1975b). Die Wohnfläche um eine ältere Kegelburg kann über 600 m² betragen, hinzu kommt ein über 300 m langes Paßsystem.

Der Bisam ist fast ausschließlich herbivor; verschiedene Sumpfpflanzen, unter ihnen vor allem *Typha* und *Phragmites* sind seine Hauptnahrung. Am liebsten werden die ganz jungen Sproßspitzen sowie die stärkereichen Rhizome gefressen, mit weitem Abstand gefolgt von grünen Halmen und Blättern (SUKOPP & KUNICK 1969, HOLISOVA 1975, AKKERMANN 1975b, KRAUSS 1990). Die charakteristischen Fraßbilder sind bei KRAUSS (1990) dargestellt.

Der Nahrungsbedarf des Bisams ist enorm: Pro Tag werden von einem 1 kg schweren Tier zwischen 2,77 kg (*Phragmites*) und 9,8 kg Frischsubstanz (*Glyceria maxima*) abgeerntet (AKKERMANN 1975b); im Sommer werden zu etwa $\frac{1}{3}$ Rhizome und zu $\frac{2}{3}$ oberirdische Pflanzenteile gefressen, im Winterhalbjahr überwiegen naturgemäß Rhizome (PELIKAN 1978, AKKERMANN 1975b, KRAUSS 1990). Dabei werden nur 0,9 bis 1,8 kg FS gefressen, der Rest ist Abfall, den die Tiere zu ihren Kegelburgen schleppen oder an Ort und Stelle verrotten lassen.

Der Bisamfraß fügt der Röhrichtvegetation schweren Schaden zu; im Vordergrund steht dabei die Vernichtung der Vegetation durch Biomasse-Entnahme (Abb. 13). Nach Untersuchungen von AKKERMANN (1975a, b) ließ sich am Dümmer der Schaden wie folgt beziffern: Die rd. 2300 Bisame vernichteten auf einer Fläche von 103 ha eine Pflanzenmenge von 3070 t FS pro Jahr; dies entspricht einer kahlgefressenen Röhrichtfläche von etwa 12,9 – 14,6 ha. An tschechoslowakischen Fischteichen wurden pro Jahr durchschnittlich 5 – 10% der Jahres-Nettoproduktion der *Typha*-Bestände vernichtet (PELIKAN et al. 1970), an den Havelufern Berlins schätzt KRAUSS (1990) die Verluste auf 20 – 30% der *Phragmites*-Halmzahl, am Neusiedler See entspricht die von einer Bisam-Familie gefressene Schilfmenge der Jahresproduktion von 30 m² (LÖFFLER 1974).

Die durch den Bisam hervorgerufenen Veränderungen sind so vielfältig und schwerwiegend, daß zu Recht von einer landschaftsverändernden Wirkung gesprochen werden kann:

1) Dort, wo die Röhrichte nicht auf Mineralboden, sondern nach Art eines Schwimmrasens auf sehr wasserhaltigem Schlamm wachsen, wird durch die Pässe die Schwingrasendecke aufgeschnitten. Am Dümmer entstehen so Inseln von wenigen Quadratmetern bis 1500 m² Fläche, die bei Sturm und Hochwasser in den See hinaustreiben und im tieferen Wasser versinken. Am Ufer kommt es dadurch zu einem Rückschreiten der Uferlinie. AKKERMANN (1975b) schätzt die Verluste, die 5 Bisam-Generationen (1964–1974) der Verlandungszone des Dümmer zugefügt haben, auf insgesamt 48 ha (= 22%). Auch in der ehemaligen Sowjetunion wurden riesige Schilf-, Rohrkolben- und Simsenbestände vernichtet (NASIMOVICH 1966).

2) Bei extensiver Beweidung kann es infolge der Auswahl der Futterpflanzen zur Verdrängung einzelner Röhrichtarten kommen. In den meisten Fällen dürfte *Phragmites* am stärksten betroffen sein, obwohl es den Angaben vieler Autoren zufolge nach dem Rohrkolben erst an zweiter Stelle des Speisezettels steht. Im Gegensatz zum Schilf kann sich der Rohrkolben durch schwimmfähige Samen ausbreiten und somit verlorengegangenes Areal schneller wiederbesiedeln. AKKERMANN (1975b) beobachtete in *Typha*-Röhrichtern bereits nach wenigen Jahren eine gewisse Erholung, während er in *Phragmites*-Beständen keine Regeneration feststellen konnte. Am Dümmer mied der Bisam den Wasserschwaden (*Glyceria maxima*), der sich infolgedessen stark ausbreiten konnte. An den Feldberger Seen (Mecklenburg) war besonders der Strauß-Gilbweiderich (*Lysimachia thyrsiflora*) vom Rückgang betroffen (BARBY 1967). Aufgegebene Bisam-Wohnplätze in skandinavischen Seen werden rasch durch submerse Makrophyten besiedelt, während die Rückeroberung durch Sumpfpflanzen (hier: Teich-Schachtelhalm, *Equisetum fluviatile*) erheblich längere Zeit in Anspruch nimmt (DANNELL 1977, TOIVONEN & MERILÄINEN 1980).

3) Durch die starke Umgestaltung der Pflanzendecke erleidet die röhrichtbegleitende Fauna erhebliche Einbußen. Am Dümmer sind einige Uferstrecken so stark verändert,



Abb. 12. Kegelburg des Bisam im Großen Heiligen Meer bei Hopsten (Nordrhein-Westfalen). – Foto W. OSTENDORP.



Abb. 13. Schilfschädigung durch Bisam: ausgefressener Schilfhorst an der Havel (Berlin). – Foto M. KRAUSS.

daß Entenvögel und Seeschwalben nicht mehr brüten können (AKKERMANN 1975b). An einem See bei Moskau verschwand ein Großteil der Benthosfauna (SKOPTSOV 1967). Andere Tiere hingegen profitieren von der Existenz der Wohnbaue (vgl. Kap. 9).

Produktionsbiologische Daten wurden an tschechoslowakischen Fischteichen erarbeitet (PELIKAN 1975, 1978, PELIKAN et al. 1971); die mittlere Individuendichte wurde auf 18,4 Ind./ha geschätzt, entsprechend einer mittleren Biomasse von 2,97 kg TS/ha bei einer Jahresproduktion von 7,02 kg TS/ha. Die jährlich verzehrte pflanzliche Biomasse betrug 434 kg TS/ha entsprechend etwa $7,64 \cdot 10^6$ kJ/ha.

6.3.2 Nutria (*Myocastor coypus*)

Ähnlich wie der Bisam ernährt sich die Nutria überwiegend von den ober- und unterirdischen Teilen von Sumpfpflanzen (ELLIS 1963); stärker als der Bisam neigen die Tiere dazu, die Rhizome anzugraben und zu fressen (GOSLING 1974). Dabei sind Nahrungsnutzung und Nahrungsspektrum stark von der Jahreszeit abhängig (Abb. 14a). Die erwachsenen Tiere werden bedeutend größer (im Mittel 2,5 kg FS) und verzehren entsprechend mehr Pflanzensubstanz (ca. 27 kg TS/Tier/Jahr) als der Bisam (BOORMAN & FULLER 1981).

In den Norfolk Broads, einem Niederungsgebiet in Ost-England wurde ihre Populationsdichte zu Anfang der 60er Jahre auf 70000 Exemplare geschätzt; sie richteten seinerzeit erhebliche Schäden an der Röhrichtvegetation an (BOORMAN & FULLER 1981). – Dabei ist zu bemerken, daß die Nutria

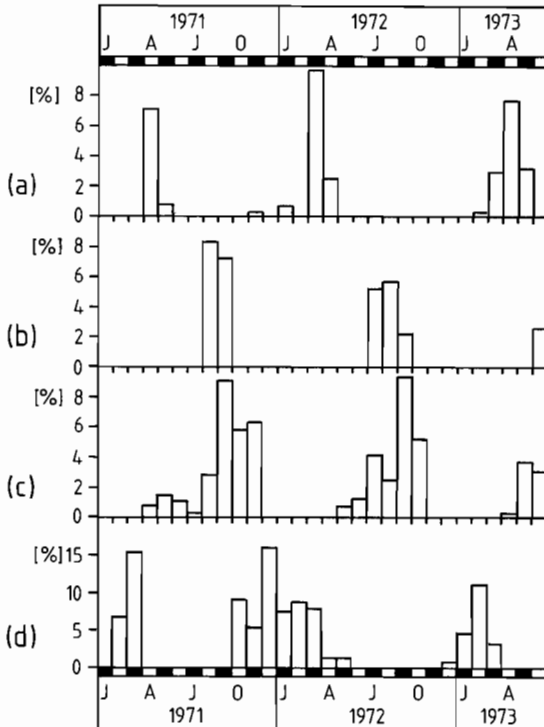


Abb. 14. Jahreszeitliche Abhängigkeit der Nahrungsnutzung durch den Nutria (*Myocastor coypus*) in East Anglia, England: Ordinate (a) – (d): Fraßschäden in % der insgesamt überprüften Testquadrate; (a) – Blattbasen der Steifsegge (*Carex elata*), (b) – Früchte der Gelben Teichrose (*Nuphar lutea*), (c) – Blätter des Schilfs (*Phragmites australis*), (d) – Wurzeln und Rhizome verschiedener Pflanzen. – Verändert n. GOSLING (1974).

ebenso wie der Bisam nicht zur ursprünglich europäischen Fauna gehört, sondern Ende der 30er Jahre dieses Jahrhunderts aus Pelztierfarmen entkommen konnte (GOSLING 1974).

6.3.3 Schermaus (*Arvicola terrestris*)

Als weiterer Primärkonsument tritt die durchschnittlich etwa 100 g schwere Schermaus in Erscheinung, die sich außer von Schilf und Rohrkolben auch von vegetativen Teilen und Wurzeln anderer Sumpfpflanzen ernährt (HOLISOVA 1970, 1975). Die geschätzte tägliche Nahrungsaufnahme liegt bei 80 g FS je Individuum. Schermäuse bevorzugen als Lebensraum jedoch weniger die ausgedehnten Röhrichte, in denen sie höchstens in geringen Populationsdichten vorkommen, sondern Gräben, Dämme und Uferabbrüche, an denen sie unterirdische Baue graben können (PELIKAN 1974).

6.4 Blattsauger

6.4.1 Mehliges Pflaumenblattlaus (*Hyalopterus pruni*)

Der bei weitem häufigste Blattsauger ist die Mehliges Pflaumenblattlaus. Ihre Hauptwirtspflanzen sind *Prunus*-Arten; im Sommer wechseln die Tiere jedoch auf *Phragmites* als (einzigen) Zwischenwirt über. Dabei werden die flugträgen Tiere passiv durch den Wind verbreitet.

Von grünlich-gelblichen ungesättigten Farbtönen werden sie angelockt und versuchen zu landen (MOERICKE 1969); durch dieses wirtspflanzenspezifische Verhalten werden Irrlandungen auf Nicht-Wirtspflanzen, besonders solchen mit tiefgrünen Blättern, vermieden. RAGHI-ATRI (1976a) ist der Meinung, eutrophe Schilfbestände seien wegen der graugrünen Farbe ihrer Blätter einem besonders hohen Befallsdruck ausgesetzt, mußte den Beweis dafür aber schuldig bleiben. TSCHARNYKE (1989c) hingegen fand keine Zusammenhänge zwischen Befallsdichte und Ernährungszustand der Halme.

Die Tiere leben etwa 60–70 Tage lang auf der Schilfpflanze und bringen während dieser Zeit bis zu 6 parthenogenetische, ungeflügelte Generationen hervor (SKUHRAVY 1978), bevor geflügelte ♀ und ♂ zum Hauptwirt zurückkehren. Die Befallsdichte kann im Hochsommer mehrere zehntausend Tiere pro Halm betragen (VOGEL 1984).

Die Verteilung der Tiere auf der Schilfpflanze hängt wahrscheinlich von der Photosyntheseleistung der einzelnen Blätter ab; so findet man sie vor allem auf den oberen und mittleren Blättern, die einem hohen Lichtgenuß ausgesetzt sind (HILDEGARD GESSNER 1950, REJMANKOVA 1973, SZCZEPANSKI 1973), und hier vor allem auf dem zentralen Teil der Blattspreite (SKUHRAVY 1978, VOGEL 1984). Einzelheiten sind jedoch nicht bekannt.

Der Einfluß eines dichten *Hyalopterus*-Befalls auf die Schilfpflanze ist ungeklärt. SKUHRAVY (1978) fand ebenso wie PINTERA (1971) keine negativen Wirkungen, lediglich die Blühhäufigkeit war herabgesetzt. Hingegen beobachtete VOGEL (1984) bei Blattlausbefall eine um 34% herabgesetzte Biomasse pro Halm, eine um 13% reduzierte Halmlänge und eine um 10% verminderte Blattzahl; die befallenen Blätter zeigten ein geringeres Blattspreitenwachstum und ein früheres Vergilben. Nach SZCZEPANSKA & SZCZEPANSKI (1973) erleiden sie bedeutend höhere Verluste von Kalium, Ammonium und Phosphat durch Regenauswaschung als unbeeinflusste Blätter. Über andauernde Schäden infolge nachhaltigen Blattlausbefalls oder gar über Bestandsverluste ist bislang nichts bekannt geworden.

6.4.2 Andere Blattsauger

Neben der Pflaumenblattlaus treten einige andere Pflanzensauger auf. Es handelt sich um Zikaden der Familie Delphacidae, um die Schildlaus *Chaetococcus phragmitidis* sowie

um die Milbe *Siteroptes gramineum* (Acari, Pycnotidae) (ERDÖS 1957, LÖFFLER 1974: 79, VOGEL 1984: 149). Über ihren Einfluß auf die Schilfpflanze ist wenig bekannt.

6.5 Phytophage Gallbildner

6.5.1 Gallbildung als hochspezialisierte Form der Phytophagie

Die Gallbildung gilt als hochspezialisierte Form der Phytophagie. Sie kommt bei einer Reihe von unterschiedlichen Tiergruppen vor (MANI 1964); im folgenden soll hauptsächlich von Gallmücken und -fliegen (Diptera: Cecidomyiidae, Chloropidae) die Rede sein. Stammesgeschichtlich gesehen macht diese Ernährungsstrategie den Übergang von einer mobilen zur stationären Lebensweise notwendig, die wiederum eine Reihe von Problemen (und Problemlösungsstrategien auf Seiten des Gallbildners) mit sich bringt:

1. Viele Gallbildner sind rein monophag, also nur auf eine Pflanzenart spezialisiert; in einem bestimmten Stadium der Wirtspflanzenentwicklung müssen sie ein bestimmtes Gewebe erreichen, das sie zur Gallbildung anregen können. Dies erfordert vom eilegenden Weibchen und von der oft noch mobilen Eilarve eine räumlich wie zeitlich exakte Habitatwahl.

2. Die Eilarven müssen in die Pflanze eindringen und dabei die Abwehrmechanismen der Pflanze (chemische Abwehr durch toxische Pflanzeninhaltsstoffe vor allem bei zweikeimblättrigen Pflanzen, physikalische Abwehr durch Silikat-Inkrustationen besonders bei Gräsern) überwinden (DJAMIN & PATHAK 1967, MOORE 1984, TSCHARNTKE 1988). Ein großer Teil der Gesamtmortalität eines Larvenlebens fällt in diese Phase (MOOK 1967, TSCHARNTKE 1988).

3. Die ortsgebundene Lebensweise ist nur möglich, wenn die Wirtspflanze dazu gebracht werden kann, am Befallsort eine hohe Biomasse (Gewebewucherungen) und hohe Nährstoffkonzentrationen (vor allem stickstoffhaltige Verbindungen) bereitzustellen (SKUHRAVY et al. 1980, TSCHARNTKE 1989b). Dies kann – muß aber nicht – in Form einer morphologisch feststellbaren Gallbildung geschehen. Die Umsteuerung der noch teilungsaktiven Gewebe wird durch Speicheldrüsensekrete der Larven verursacht, die neben Phytohormonen (z.B. Analoge der Indolyllessigsäure) auch ein kompliziertes Gemisch an Aminosäuren und Enzymen enthalten (ANDERS 1958, MILES & LLOYD 1967, MILES 1968). Mißlingt diese gezielte Umsteuerung, d.h., zeigt sich das pflanzliche Gewebe indifferent gegenüber den ausgeschiedenen Substanzen, so muß die Larve absterben. Entgegen der weit verbreiteten Meinung ist die Galle also **kein** Abwehrprodukt der Pflanze gegenüber dem Gallinsekt.

4. Die Immobilität der Larven, die auffallenden Gallbildungen und die Vorhersagbarkeit ihres Vorkommens bringen eine hohe Gefährdung durch parasitierende Insekten (Parasitoide) mit sich (TSCHARNTKE 1986). Im Zuge der Co-Evolution von Gallinsekt und Parasitoiden haben sich auf seiten des Gallinsektes Schutz Einrichtungen entwickelt, – die Form der Galle und ihre Wandstärke wird als solche gewertet –, auf seiten der Parasitoide aber in gleichem Maße entsprechende Überwindungsmechanismen. So werden wir nicht nur mit Gallbildnern konfrontiert, die auf eine Pflanzenart spezialisiert sind, sondern auch mit Parasitoid-Gesellschaften mit starker Wirtsbindung.

Der evolutionäre Vorteil der gallbildenden Insekten ist, daß unter stabilen ökologischen Bedingungen das Larvenstadium der Insekten als »Freßstadium« optimiert werden kann (TSCHARNTKE 1986):

(1) Durch die Immobilität der Larve werden Sinnes- und Fortbewegungsorgane entbehrlich, die Respirationsverluste werden geringer, die Ausnutzungsrate der Nahrung steigt also an.

(2) Infolge der gleichbleibenden Milieubedingungen im Inneren der Galle (z.B. stets hohe Luftfeuchtigkeit, Ausgleich der Temperaturextrema) wird eine dicke, schützende Kutikula überflüssig; entsprechend sind Biomasse-Verluste, etwa durch die bei den Häutungen abgeworfenen Larvenhüllen, geringer als bei freilebenden Arten.

(3) Die Induktion von Gewebeveränderungen und die Manipulation des Nährstoffstroms in der Pflanze vermindert die intraspezifische Konkurrenz um die Nahrung, so daß die Larven zahlreicher Arten gehäuft auftreten können. Den oft nur kurzlebigen und zur Nahrungsaufnahme unfähigen Imagines kommt damit nur die Funktion der Gemischung und der Ausbreitung zu.

Auch die Röhrchpflanzen werden von einer Reihe spezialisierter Gallbildner befallen. Auf *Phragmites australis* parasitieren 8 Dipteren-Arten, eine Hymenopteren-Art (deren Imagines allerdings noch nicht gefunden wurden) und eine Milbenart; ähnlich viele Parasiten werden auf dem Rohrglanzgras (*Phalaris arundinacea*) gefunden (BUHR 1965). Bemerkenswerterweise fehlen Gallbildungen auf dem Rohrkolben (*Typha angustifolia*, *T. latifolia*) und der Seebirse (*Schoenoplectus lacustris*).

6.5.2 Halmspitzengallen: Schilf-Halmfliege (*Lipara lucens*) und Schilf-Laufmilbe (*Steneotarsonemus phragmitidis*)

Die Halmfliegen-Gattung *Lipara* ist auf *Phragmites* mit 4 Arten vertreten, die allesamt Sproßspitzengallen erzeugen. Die kräftigste Galle (»Schilfzigarre«) bilden die Larven von *L. lucens* aus, gefolgt von *L. rufitarsis* und *L. pullitarsis*, während die von *L. similis* äußerlich kaum wahrzunehmen ist. Alle *Lipara*-Arten sind monophag, d.h. *Phragmites* ist einzige Wirtspflanze.

Lebensweise und ökologische Ansprüche sind am besten bei *L. lucens* geklärt, so daß diese Art hier kurz besprochen werden soll (MOOK 1967, WAITZBAUER 1970, CHIVALA et al. 1974):

Die Paarung der Imagines findet auf dem Schilfhalm statt, indem die ♂ akustische Signale aussenden, die von den auf dem gleichen Schilfhalm sitzenden unbefruchteten ♀ als Vibrationen des Substrats wahrgenommen und beantwortet werden; bei den ♂ wird dadurch ein Suchverhalten ausgelöst (MOOK & BRUGGEMANN 1968). Der ökologische Vorteil liegt in der Verkürzung der Partnersuche dieser recht flugträgen Fliegen. Ende Mai bis Anfang Juni legen die ♀ 1–2 Eier nahe der Sproßspitze an Stengeln und Blättern ab. Die jungen Eilarven wandern zunächst bis zur Sproßspitze und dann zwischen den noch zusammengerollten Blättern stengelabwärts (1. Larvenstadium). Zunächst werden die jungen Blätter oberhalb des Vegetationskegels gefressen, schließlich der Vegetationskegel selbst (2. Larvenstadium). Etwa 6 Wochen nach Erreichen des Vegetationskegels ist das Wachstum der (äußerlich sichtbaren) Galle abgeschlossen. Das 3. Larvenstadium legt einen ca. 3,5–4 cm langen Fraßgang an, der vom Vegetationskegel abwärts bis zum letzten noch normal ausgebildeten Internodium reicht. Bis zum Sommer des ersten Jahres erreicht die Galle ihre endgültige Größe; sie wird bis zu 15 cm lang und 2,5–3,5 g TS schwer. Die Gallengröße nimmt mit steigender Halmlänge zu (WAITZBAUER 1970). Die Freßphase der Larven dauert bis zum September, die Tiere treten dann bis Ende Februar in eine Diapause ein, gefolgt von der Puppenruhe bis Ende Mai. Mitte Mai bis Anfang Juni schlüpfen die Imagines, indem die Fliegen durch den Fraßgang ins Freie klettern.

Die Befallsdichte aller *Lipara*-Arten zusammen kann etwa 10–20% aller Halme erreichen (MOOK 1967, SKUHRAVY et al. 1975, ABRAHAM & CARSTENSEN 1982). Für den betroffenen Schilfhalm hat der *Lipara*-Befall entscheidende Konsequenzen, wobei man zwei Effekte unterscheiden kann:

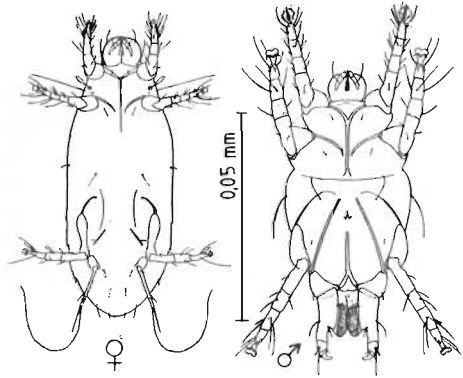


Abb. 15. Schilf-Lautmilbe *Steneotarsonemus phragmitidis*: (a) Halmschädigung (*Phragmites australis*; verhinderte Rispenbildung, aus der Halmachse gedrehter und verformter Blattschopf; Foto CHR. FUCHS). – (b) Erwachsenes weibliches und männliches Tier (n. STAMMER 1959).

1. Die Gallbildung, also die durch Ausscheidungen des Parasiten kontrollierte Morphogenese von Teilen des Wirtsgewebes (s.o.) (RIJNVAAN & DOCTERS VAN LEEUWEN 1906, WAGNER 1907).

2. Die Zerstörung des Vegetationskegels (nur bei *L. lucens* und *L. rufitarsis*): Durch die Zerstörung des Vegetationspunktes wird das morphogenetische Steuerungszentrum der Pflanze beseitigt, das normalerweise für eine ordnungsgemäße Gewebebildung und den Rispenaustrieb sorgt. Neue Internodien werden nun nicht mehr ausgebildet, so daß das Längenwachstum der Halme zum Stillstand kommt und etwa 10 Blätter weniger ausgebildet werden als beim gesunden Halm (POKORNY 1971). Entsprechend reduziert sind Halmhöhe und Halmmasse (DURSKA 1970, WAITZBAUER 1970, SKUHRAVY 1978, ABRAHAM & CARSTENSEN 1982). Eine Rispe kann mangels Vegetationskegel nicht mehr ausgebildet werden. Die Biegesteifigkeit und Bruchfestigkeit der halmabwärtigen Internodien ist herabgesetzt (OSTENDORP unpubl.). Im Gegensatz zu anderem Parasitenbefall (s.u.) kommt es meist nicht zu einer Ausbildung von Seitensprossen.

Die Schilf-Laufmilbe (Abb. 15) befällt die Halmspitze des Schilfs ab etwa Ende Juni. Die eigentümlich verformten Gallen sind etwa 0,5 bis 3 cm dick und 5 – 15 cm lang. Bei einem frühen Befall unterbleibt die Rispenbildung; tritt der Befall erst Ende Juli ein, wird eine verkrüppelte Rispe ausgetrieben (SKUHRAVY et al. 1975, VOGEL 1984). Meist werden einige Seitentriebe ausgebildet (Abb. 15). Durch den Befall werden die basalen Internodien-Gewebe beeinflusst: Sie sind kürzer, und ihre Bruchfestigkeit nimmt um etwa 20 – 30% ab (DURSKA 1970). Eine dauerhafte Schädigung des Schilfbestandes ist nicht bekannt geworden.

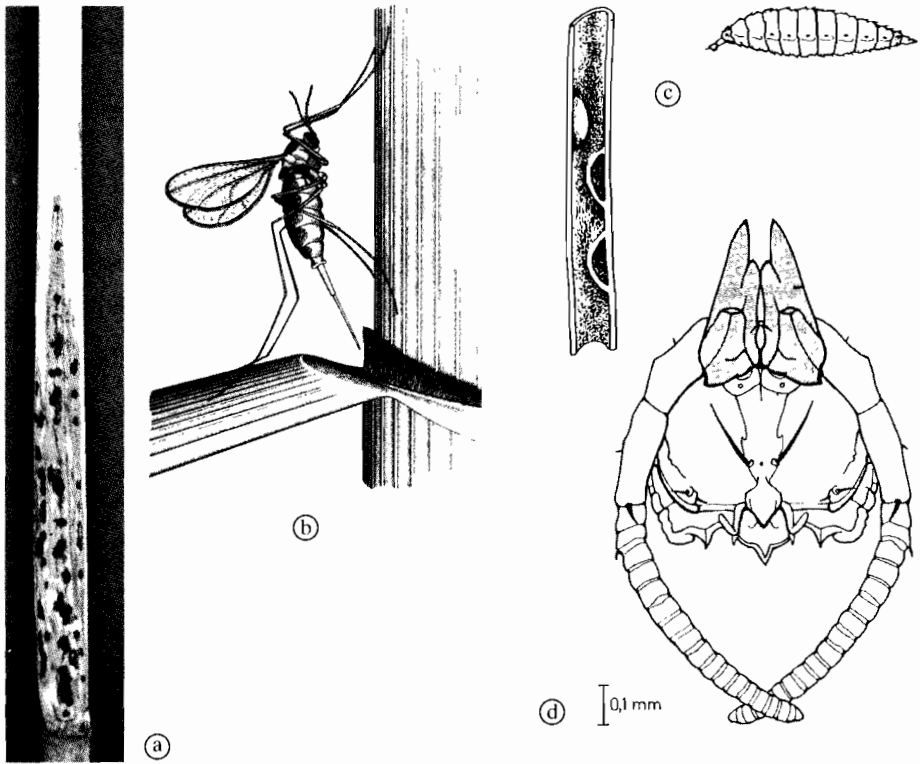


Abb. 16. Schilf-Gallmücke *Giraudiella inclusa*: (a) stark befallenes Schilf-Internodienstück; zu sehen sind die Schlupflöcher der Imagines sowie die deutliche Verdickung der befallenen Internodienhälfte (1989, Bodensee-Untersee). – (b) ♀ mit ausgestreckter Legeröhre kurz vor der Eiablage an der Ligula (Übergang von Blattspreite zu Blattscheide) eines Schilfhalms (aus TSCHARNTKE 1986); – (c) »Reiskorn«-Gallen an der Innenseite eines Schilf-Internodiums, Larve (verändert n. LÖFFLER 1974); – (d) Kopf einer *Giraudiella*-Puppe, von vorn; punktiert die »Bohrhörchen« (aus WAITZBAUER et al. 1973).

6.5.3 Halmgallen: Schilf-Gallmücke (*Giraudiella inclusa*)

Die Larven der Schilf-Gallmücke rufen die sog. »Reiskorngallen« hervor, die sich – von außen fast unsichtbar – an der Innenseite der Stengelwand entwickeln (ROHFRIE 1975).

Die Mücke bildet pro Jahr bis zu vier Generationen aus; die Larven der ersten leben in den unteren Internodien, die der 2. – 4. Generation in den Internodien 10 bis 23 (TSCHARNTKE 1986). Die ♀ legen Ende Mai die Eier der 1. Generation in die Nähe der Ligula am Übergang zwischen Blattspreite und Blattscheide ab (Abb. 16). Nach etwa 5 Tagen schlüpfen die Eilarven. Sie wandern zwischen Blattscheide und Stengelwand in den basalen Teil des Internodiums und nisten sich dort einzeln oder zu mehreren ein. Die Speicheldrüsensekrete bewirken eine Auflösung des Stengelwandgewebes; die Larven sinken in die gebildete Furche ein, bis sie auf der Innenseite angekommen sind und dort ein Nährgewebe (Reiskorngalle) entwickeln. Das Wandgewebe schließt sich hinter den Larven wieder. Die Larvalentwicklung der 1. Generation dauert nach ROMAN (1971) etwa 30 – 36 Tage. Die Puppen nagen mit Hilfe ihrer sklerotisierten Bohrhörchen (Abb. 16) rechteckige Löcher in die Stengelwand, so daß die Imagines ungehindert ins Freie dringen können.

Die Tiere leben nur wenige Tage und nehmen keine Nahrung auf. Wegen der kurzen Lebensdauer der Imagines als Fortpflanzungs- und Verbreitungsstadium wäre eine strenge Synchronisierung der Larvalentwicklung bzw. des Schlüpfens zu erwarten, die eine hohe Wahrscheinlichkeit der Partnerfindung und des Reproduktionserfolges sichert. Tatsächlich aber ist nur der Frühjahrschlupf, dessen Imagines die Grundlage der 1. Generation bilden, gut synchronisiert. Von diesem Zeitpunkt an entwickeln sich die Larven unterschiedlich schnell (TSCHARNTKE 1986). Die »Schnellentwickler« schlüpfen bereits nach etwa 36 Tagen; ihre Imagines legen die Eier der 2. Generation, aus denen sich dann die 3. und 4. Generation entwickeln kann. Die »Langsamentwickler«, die jeweils den größten Teil jeder Generation ausmachen, verharren im 3. Larvenstadium und überwintern, um im Frühjahr eine synchrone Eiablage an den jungen Schilfsprossen zu ermöglichen.

Dieser – vermutlich genetisch fixierte saisonale Polymorphismus – bringt einige ökologische Vorteile mit sich: Durch die Erzeugung mehrerer Generationen können die bis Ende Juli ständig nachwachsenden Schilfinternodien als Nahrungsraum optimal genutzt werden. Ferner sind die Larven der in den oberen Halmteilen siedelnden 2. – 4. Generation bis zu einem Drittel weniger von Parasitoiden befallen; ihre Larven sind besser ernährt, so daß auch die Fruchtbarkeit (Eikapazität) der ♂ größer ist (TSCHARNTKE 1986).

Die Folgen des *Giraudiella*-Befalls für den Schilfbestand werden nicht ganz einhellig beurteilt: ROMAN (1971) fand eine bis zu 30% reduzierte Halmlänge und eine bis 50% verringerte Halmmasse, während TSCHARNTKE (1989b) eine Verlängerung der betroffenen Halme feststellte. Gelegentlich werden Seitentriebe ausgebildet. Am Plattensee soll der *Giraudiella*-Befall beträchtliche Schäden an den Röhrichtbeständen hervorrufen (ERDÖS 1957).

6.6 Halbbohrer

Zweipunkt-Schilfeule (*Archana geminipunctata*)

Die halmbohrenden Larven der Halbbohrer fressen die jungen Schilfhalme von innen her aus; dabei gehen oft auch die besonders nahrhaften Sproßspitzen verloren. In dieser Gruppe sind vor allem die Raupen der Schmetterlingsfamilien Noctuidae (Eulen), Cossidae (Holzbohrer) und Pyralidae (Zünsler) vertreten.

Die Biologie der Zweipunkt-Schilfeule ist am besten bekannt, so daß sie stellvertretend für die anderen Arten hier besprochen wird:

Die Falter von *Archana geminipunctata* schlüpfen etwa Anfang August und legen bald nach der Kopula ihre Eier zwischen Blattscheide und Stengel der erwachsenen Schilfhalme ab. Die Eier überwintern (VOGEL 1984, MOOK & VAN DER TOORN 1985), und die jungen Raupen dringen Ende April bis Anfang Mai in die ersten Schilf-Jungspresse ein, die sie von innen her ausfressen; die befallenen Halme werden alsbald gelb und verdorren. Nach etwa 14 Tagen wechseln die Raupen auf den zweiten Futterhalm über, den sie ebenfalls zerstören, indem sie den Vegetationskegel an der Spitze angreifen. Auf diese Weise werden etwa 3 (bis 7) Halme befallen (VOGEL 1984, SKUHRAVY 1976, 1978, TSCHARNTKE 1990b). Der erste Futterpflanzenwechsel erfolgt nach VOGEL über den Boden; er kann nur erfolgreich sein, wenn der Standort nicht überschwemmt ist. Die folgenden Wechsel auf neue Futterpflanzen werden meist mit Hilfe des nun schon üppig entwickelten Blattwerks durchgeführt. Die Verpuppung der erwachsenen Larven, die etwa 3 – 4 cm lang werden können (SKUHRAVY 1976, VOGEL 1984), erfolgt in den basalen Internodien des Schilfhalms. Aufgrund ihrer beachtlichen Größe darf das Internodium einen bestimmten minimalen Durchmesser nicht unterschreiten (vgl. Kap. 4.4).

Die Schäden am Schilfbestand sind beträchtlich: Der erste oder die beiden ersten Futterhalme sterben ab; die nachfolgend befallenen Halme stellen ihr Wachstum ein, und das oberste Halmdrittel vertrocknet. An den mittleren Internodien treiben 1 bis 4 Seitensprosse aus. Verglichen mit gesunden Halmen ist die Länge der zuletzt befallenen Halme um 34 – 51% herabgesetzt, ihre Biomasse liegt bei nur noch 40 – 55% (DURSKA 1970, SKUHRAVY 1976, VOGEL 1984, OSTENDORP unpubl.). Bei langjährigem Befall können sich bestandsstrukturelle Veränderungen ergeben, indem verstärkt dünnere Halme (»Sekun-

därsprosse«) ausgetrieben werden, d.h., der mittlere Basaldurchmesser der Halme sinkt, während die Halmhöhe ansteigt (MOOK & VAN DER TOORN 1985). Darüber hinaus wird die mechanische Belastbarkeit der verbleibenden Internodien stark herabgesetzt (DURSKA 1970).

Andere Schmetterlingsraupen, wie z.B. *Chilo phragmitellus*, *Schoenobius gigantellus* (Pyralidae) und *Phragmataecia castaneae* (Cossidae) machen eine zweijährige Larvalentwicklung durch; auch sie wechseln mehrfach den Futterhalm, von denen zumindest einige zerstört werden. Im Unterschied zu *Archanara geminipunctata* bleiben die Vegetationskegel verschont, da die Tiere das Wandparenchym im unteren Teil des Stengels bzw. im oberen Teil des Rhizoms fressen (PRUSCHA 1972). Die Raupe von *Senta maritima* (Noctuidae) ernährt sich im Sommer phytophag, im Winter dagegen frißt sie die Halmüberwinterer, z.B. *Lipara lucens*-Larven (WAITZBAUER 1970). *Cosmotriche potatoria* (Lasiocampidae) gehört zu den wenigen Arten, deren Raupen außen auf den Schilfblättern fressen.

Über die Mortalität endophager Schmetterlingsraupen ist wenig bekannt. PRUSCHA (1972) zeigte, daß zumindest bei *Phragmataecia* der parasitäre Befall von ausschlaggebender Bedeutung ist; bei *Archanara* fand VOGEL (1984) eine Gesamtparasitierungsrate von 24%. Demgegenüber haben die Untersuchungen von TSCHARNTKE (1990) ergeben, daß die zyklischen Massenschwankungen der *Archanara*-Population weder durch Parasitoide noch durch Freßfeinde, sondern durch Nahrungsmangel kontrolliert werden: In landwärtigen Schilfröhrichtchen finden die jungen Raupen nicht genügend dicke *Phragmites*-Halme, in denen sie auch später noch ausreichend Platz finden.

6.7 Ektoparasiten

Schilfkäfer (*Donacia* sp.)

Bei den Larven des Schilfkäfers *Donacia* liegt ein besonders interessanter Parasitismus vor: der Sauerstoffparasitismus. Wie schon oben diskutiert, transportieren Helophyten mit Hilfe ihres weitreichenden Aerenchymgewebes Sauerstoff in die Rhizome und Wurzeln. Von diesem Sauerstoff profitieren die Larven, indem sie die Gewebe anbohren (Abb. 17).

Die mehrjährigen Larven sind monophag (SCHERER 1978) und ernähren sich von dem peripheren Rhizom- und Wurzelgewebe; sie pressen das erste Brustsegment gegen die Wandung und schließen damit die Fraßstelle gegen eindringendes Wasser ab. Wie unter einer Taucherglocke fressen sie ein rundes Loch in das Gewebe. Den Sauerstoff entnehmen sie getrennt mit Hilfe paarig angeordneter Spiraculæ, die in das Gewebe eingebohrt werden (WESENBERG-LUND 1943, HOULIHAN 1969). Zwar können die Larven auch eine Zeitlang im belüfteten Wasser überleben, die Hautatmung reicht zur Deckung des Sauerstoffbedarfs jedoch nicht aus, so daß die Tiere letztendlich auf die Sauerstoffversorgung durch die Röhrichtpflanze angewiesen sind.

Eine Reihe von Anpassungen sichern der Larve das Überleben (HOULIHAN 1969):

1. Die Larven leben mehr oder weniger stationär; infolge der fehlenden Bewegung können sie den Sauerstoff- und Energieverbrauch drosseln.
2. Der O₂-Verbrauch ist im Winter bei 5 °C nur halb so hoch wie im Sommer bei 14 °C; damit passen sich die Tiere den geringeren O₂-Gehalten des Wirtsgewebes außerhalb der Vegetationsperiode an.
3. Die Larven können (wie die anderer Wasserinsekten auch) sehr hohe CO₂-Konzentrationen ertragen; dadurch wird es ihnen möglich, das durch die eigene Atmung erzeugte CO₂ bei hohem Partialdruck ins Außenmedium abzuscheiden.

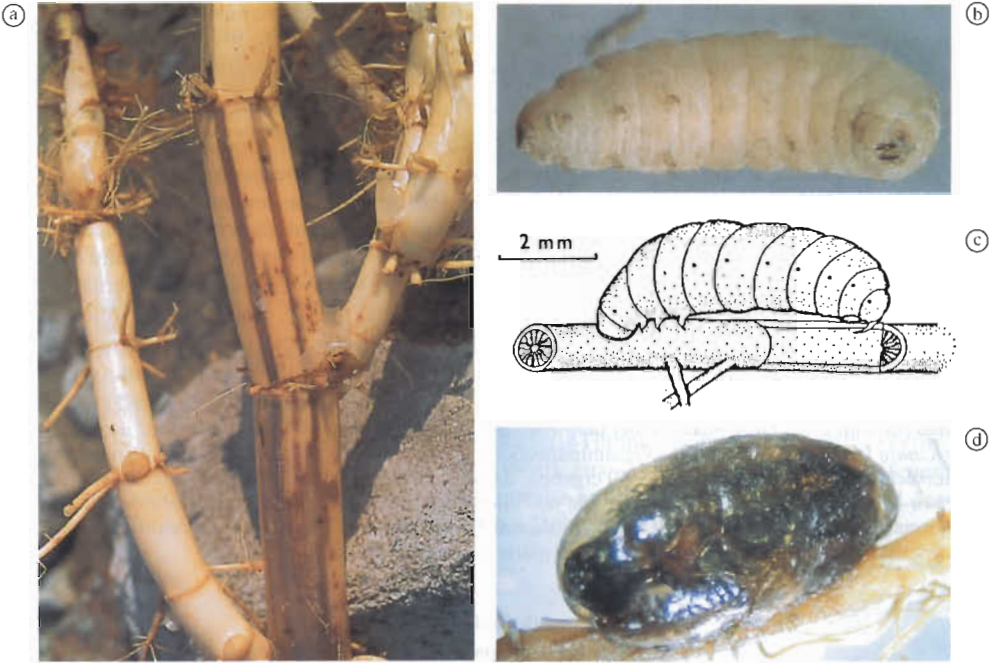


Abb. 17. Schilfkäfer *Donacia clavipes*: (a) befallenes Rhizom mit Bohrlöchern und den als dunkle Streifen sichtbaren Gewebeschädigungen, – (b) erwachsene Larve, – (c) Larve an einer Schilfwurzel, rechts das Abdominalende mit den Spiraculæ (n. HOULIHAN 1969), – (d) schlupfreifer Käfer im Puppenkokon am Schilfrhizom. – Fotos CHR. FUCHS.

4. Unter anaeroben Bedingungen fallen die Larven in einen Starrezustand, der den Energieverbrauch nochmals drastisch senkt. Den verbleibenden Energiebedarf können die Tiere durch Milchsäuregärung decken.

Während der Vegetationsperiode reicht der O_2 -Transport durch das Wirtspflanzengewebe bei weitem aus, im Winter kann es jedoch zu Engpässen kommen, d.h., der O_2 -Bedarf der Larven und des Wurzelgewebes, an dem sie festsitzen, liegt im Bereich der physikalisch maximal möglichen Nachlieferungsrate (HOULIHAN 1969).

Ob es unter solchen Bedingungen zu einer erhöhten Larvenmortalität kommt, oder ob die pflanzlichen Wirtsgewebe unter O_2 -Streß geraten, ist ungeklärt. FUCHS (1991) wies eine schwere Schädigung des befallenen *Phragmites*-Rhizomgewebes nach, sobald sich nach Abwandern der Larven oder nach dem Schlupf der Imagines die Fraßlöcher öffnen und Wasser in die Rhizome eindringen kann.

Offenbar sind die Auswirkungen des *Donacia*-Befalls auf die Vitalität der Röhrichte unterschätzt worden: Am Bodensee-Untersee konnte ein signifikanter Zusammenhang zwischen Befallsdichte und einer bestimmten Erscheinungsform des Schilfrückgangs (»Einzelhalmauflösung«) festgestellt werden (FUCHS 1991).

6.8 Parasitische Pilze

Insgesamt sind knapp 100 parasitische Pilzarten auf *Phragmites australis* beschrieben (RODEWALD-RUDESCU 1974), von denen allerdings nur wenige häufig sind und die Schilfpflanzen nennenswert beeinflussen. *Claviceps microcephala* befällt die noch unreifen Samen (HÜRLIMANN 1951, BJÖRK 1967); das Mycel des Brandpilzes *Ustilago grandis* entwickelt sich im Stengelgewebe, das daraufhin anschwillt und im Herbst platzt, so daß die Sporen ins Freie gelangen (RAGHI-ATRI 1979). In Polen gehört *Deighтониella arundinacea* zu den häufigsten Arten auf Schilf. Die von einer der beiden letztgenannten Arten befallenen Halme sind kürzer als gesunde Halme; ihr Wandgewebe wird geschwächt, so daß die Bruchfestigkeit der Sprosse herabgesetzt wird (DURSKA 1970).

6.9 Herbivorie und endophage Phytophagie: Tier/Pflanze-Wechselwirkungen

Die Beziehungen zwischen einer Pflanze und ihren Freßfeinden sind weitaus komplizierter als man auf den ersten Blick vermuten könnte. Auf seiten der Pflanze haben sich im Verlauf der Evolution verschiedene Abwehrstrategien und Anpassungsmechanismen entwickelt, denen seitens der Herbivoren entsprechende Möglichkeiten zur Überwindung der Pflanzenabwehr gegenüberstehen. Oftmals wird davon ausgegangen, daß der Fraß die Pflanze proportional zur entnommenen Biomasse schädigt. Das muß freilich nicht so sein, gibt es doch eine Reihe von Beispielen, die zeigen, daß die »Fitness« einer Pflanzenart gegenüber Konkurrenten durch Fraß und Beweidung gesteigert werden kann.

6.9.1 Abwehrmechanismen bei *Phragmites australis*

Im Zuge der Co-Evolution von Phytophagen bzw. Herbivoren und Pflanzen bildeten sich zwei Wege der Pflanzenabwehr heraus (MCNOUGHTON 1983a, b): Während viele zweikeimblättrige Pflanzen ihre Freßfeinde durch Pflanzeninhaltsstoffe fernzuhalten suchen, unternehmen bei Süßgräsern und Sauergräsern Silikat-Inkrustationen der Epidermis diese Rolle (METCALFE 1960, ESAU 1977, HERRERA 1985; Abb. 18). Sie führen zu einer raschen Abnutzung des Zahnschmelzes der herbivoren Säuger bzw. der chitinierten Mandibeln der Insektenlarven (DJAMIN & PATHAK 1967). Verglichen mit Kulturpflanzen und anderen Sumpfpflanzen enthält *Phragmites australis* viel Silikat (Tab. 7), so daß diese Art der Abwehr beim Schilf gut entwickelt ist.

Tatsächlich sind weltweit nur 2 herbivore Säuger bekannt, die sich in starkem Maße von der Schilfpflanze ernähren: der Bisam und die Nutria, beide ursprünglich im nördlichen

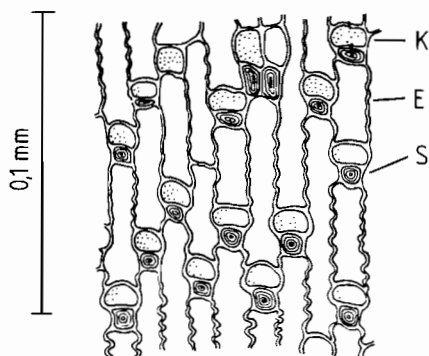


Abb. 18. Epidermis eines Grases (Aufsicht, schem.). E - Epidermiszellen, K - Korkzellen, S - Silikatzellen mit Silikatkörnern im Inneren. - Verändert n. ESAU (1977).

Tabelle 7. Silikat-Gehalte verschiedener Kultur- und Röhrriichtpflanzen im Vergleich (% d. TS)

Rotklee	0,03–0,23	(3)	(1)	TOTH & SZABO (1958 in: RODEWALD- RUDESCU 1974)
Schmalbl. Rohrkolben	0,37	(2)		
Kartoffel (Kraut)	0,55	(3)	(2)	SEIDEL (1966, 1969 in: RODEWALD- RUDESCU 1974: Tab. 63)
Flechtbinse	1,26	(2)		
Italienisches Raygras (Halm)	1,16–1,35	(4)	(3)	SCHILLING (1982: Tab. 2.3)
Wasserschwaden	1,48	(2)	(4)	MOORF (1984)
Steife Segge	1,76	(2)	(5)	DJAMIN & PATHIAK (1967)
Gemeines Schilf (ges. Pflanze)	1,90–3,80	(1)		
Gem. Schilf (Halm)	0,70–1,80	(1)		
Reis (Halm)	4,50–6,50	(5)		

bzw. südlichen Amerika heimisch. Aber auch in diesen Fällen werden Rhizome und Jungspresse lieber gefressen als die silikathaltigen Halme. Einige Vögel wie Bläbhuhn und Graugans umgehen das Problem, indem sie die Pflanzenteile mit ihrem scharfkantigen Schnabel abreißen und mit Hilfe der Steine ihres Muskelmagens zerkleinern. Bei ausreichender Nahrungsvielfalt werden jedoch andere Pflanzen bevorzugt. Kleinere Arten wie Bartmeise und Zwergmaus, denen im Röhrriicht im Vergleich zur eigenen Biomasse ein nahezu unbegrenztes Nahrungsreservoir gegenübersteht, können es sich leisten, allein die Samen der Schilfpflanze zu nutzen: sie sind ebenfalls nicht mit dem Problem der mechanischen Pflanzenabwehr konfrontiert.

Für phytophage Insektenlarven spielt der Silikat-Gehalt ebenfalls eine wichtige Rolle: So fand TSCHARNTKE (1988, 1989a) eine signifikant negative Beziehung zwischen der *Giraudiella inclusa*-Galdichte pro Quadratmeter und dem durchschnittlichen Silikatgehalt der *Phragmites*-Halme verschiedener Standorte. Auch die hohe Mortalität der *G. inclusa*-Larven in kräftigen, wasserseitigen Schilfbeständen wird auf dessen höheren Silikatgehalt zurückgeführt. Somit können die Larven die besonders stickstoffhaltigen Schilfpflanzen gerade dieser Standorte nicht optimal als Nahrungsquelle nutzen.

In diesem Sinne mag man auch die Tatsache deuten, daß nur wenige Insektenlarven (z.B. nur 5 von 20 Schilfgewebe fressende Eulen-Raupen, BERGMANN 1954) außen auf den Blättern von *Phragmites* leben, während die Zahl der endophagen Halmböhrer, der Blattminierer, die die silikathaltige Epidermis unverletzt lassen und nur das Mesophyll ausfressen, und die Zahl der Blattsauger deutlich größer ist.

6.9.2 Reaktion des Schilfbestandes

Die Fraßtätigkeit von herbivoren Säugern und Vögeln bzw. phytophagen Insekten kann unterschiedliche Auswirkungen auf die Schilfpflanze haben, die nicht in jedem Falle negativ sein müssen. Nach ihrem Schweregrad können folgende Fälle unterschieden werden (Abb. 19):

1. Fraß am Rhizomkörper:

Durch Öffnung des Aerenchyms der miteinander kommunizierenden Rhizome wird die Sauerstoffversorgung unterbrochen, Wasser und Fäulniskeime dringen ein, so daß – außer den angefressenen Teilen – benachbart liegende Rhizomteile zugrunde gehen können und mit ihnen natürlich die oberirdischen Teile. Ein kompensatorisches Wachstum ist nun

nicht mehr möglich. Das Rhizomwachstum weniger schwer geschädigter Bereiche ist herabgesetzt, da die verringerte Zahl oberirdischer Halme nicht genügend Assimilate nach unten schicken (vgl. GIROUX & BEDARD 1987). Der betroffene Schilfbestand ist für Jahrzehnte in Mitleidenschaft gezogen. Nutria und Bisam sind dafür bekannt, daß sie besonders im Winter die nahrhaften Rhizome bevorzugen; in einigen Fällen sind sie der Auslöser des »Schilfsterbens« (vgl. OSTENDORP 1989). Die Bohrtätigkeit der Schilfkäfer-Larven kann zumindest einzelne Rhizomteile und Halme zum Absterben bringen; größerflächige Ausfälle sind bisher nur vom Bodensee bekannt geworden (FUCHS 1991).

2. Zerstörung der Halmbasis:

Durch die Zerstörung der Halmbasis wird wie im obigen Fall das Rhizom von der Sauerstoffversorgung abgeschnitten und geht zugrunde. Die Sproßachsen können an den Knoten zwar noch bewurzelte Seitentriebe ausbilden, was jedoch nur in seltenen Fällen zu einer Neuansiedlung einer Schilfpflanze führt. Charakteristisch für diesen Schädigungstyp ist der Bisam, der die Schilfhalmes erst »umlegen« muß, um an die nahrhaften jungen Blätter oder Triebspitzen heranzukommen. Auch endophage Schmetterlingsraupen wie *Chilo phragmitellus* bringen junge Schilfhalmes zum Absterben, da sie die Nodien zwischen den oberen Rhizomteilen und dem unteren Halmdrittel zerstören (RAEBEL 1925, PRUSCHA 1972). Anders als beim Bisam sind großflächige Bestandsausfälle nicht bekannt geworden.

3. Zerstörung des Vegetationspunktes:

Als Folge der Zerstörung des Vegetationskegels, sei es durch mechanische Einflüsse, durch Frost oder durch Fraß, reagiert die junge Schilfpflanze oft mit einem Austrieb lateraler Knospen, deren Anlagen (Meristeme) sich jeweils einzeln an den Knoten befinden.

Die Aktivierung der Meristeme wird vermutlich wie bei anderen Gräsern auch durch das Phytohormon 3-Indolyllessigsäure (IES) gesteuert (vgl. DÖRFELING 1982): Durch die Vernichtung des Vegetationskegels fällt der Hauptlieferant von IES aus, der bisher die »apikale Dominanz« des Haupttriebes aufrecht erhielt, wobei der Austrieb subapikaler Knospen unterdrückt wurde. Diejenigen Arthropoden, die den Vegetationskegel angreifen, ohne den Halm ganz zu zerstören, rufen daher oft Seitentriebbildungen hervor. Bemerkenswerterweise ist der Anteil von Seitentriebbildungen beim *Lipara lucens*-Befall gering; vermutlich wird die apikale Dominanz durch die Gallbildung so lange aufrecht erhalten, bis der Halm erwachsen ist.

Der Austrieb von Seitensprossen kann als Form des »kompensatorischen Wachstums« angesehen werden (s.u.). Graugänse, Schwäne und Bläbühner rupfen und reißen die schmackhaften Halmspitzen der Schilfpflanze ab und zerstören damit ebenfalls den Vegetationskegel. Oftmals kommt es jedoch nicht zu einer Seitensproßbildung, da die Primärhalme unter Wasser verletzt werden und absterben.

4. Entnahme von Biomasse und Reservestoffen:

Um das eigene Wachstum zu garantieren, müssen die Herbivoren und phytophagen Arthropoden der Schilfpflanze Biomasse entziehen, die diese normalerweise für den Halm-aufbau oder für die Bildung des Reservestoffspeichers nutzen würde. Dies kann

- a) durch Beweidung pflanzentypischer Organe geschehen, die dann in entsprechendem Umfang vernichtet werden (Nutria, Bisam, *Cosmotriche*), oder
- b) durch die Induktion eines Nährgewebes (Galle), das die Pflanze normalerweise nicht ausbilden würde (*Giraudiella*, *Lipara*), oder
- c) durch Entzug von Reservestoffen aus dem Leitungsgewebe (Phloemsauger: Zikaden, *Hyalopterus pruni*).

Der Biomasse-Entzug ist, wenn man von herbivoren Säugern absieht, verhältnismäßig gering. Er allein kann also nicht für die Degradation der betroffenen Bestände verantwort-

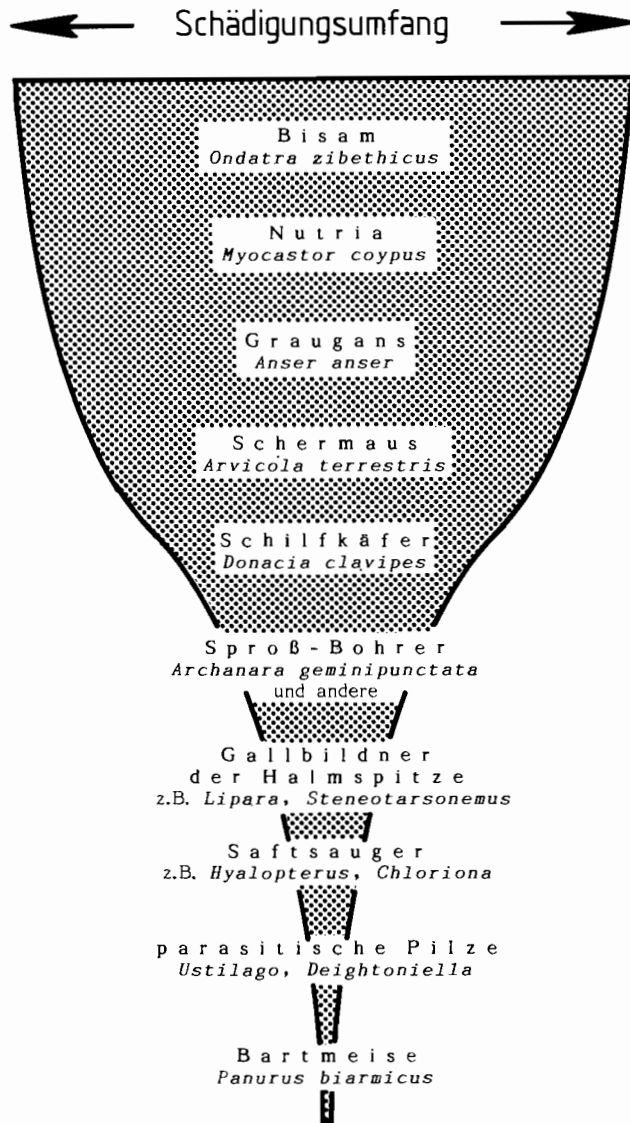


Abb. 19. Schilfschädigung durch Herbivore (Übersicht): Es wird deutlich, daß die schwersten Schädigungen durch den Fraß unterirdischer Teile und durch Öffnung des Lakunarsystems hervorgerufen werden; in den meisten Fällen ist ein kompensatorisches Wachstum (z. B. Seitensproßbildung) nicht

lich gemacht werden. Vielmehr dürfte den Folgewirkungen – Sauerstoffmangel: Absterben der Halmbasen und Rhizome (s.o.), veränderte Halmmorphologie und Bestandsstruktur, verringerte mechanische Belastbarkeit, verändertes Verhältnis Blattmasse zu Halmmasse (s.u.) – die entscheidende Bedeutung zukommen. Meist sind diese Effekte für

mechanische Schäden am Rhizom	mechanische Schäden am Sproß	Öffnung des Lakunarsystems	Zerstörung des Vegetationskegels	Biomasse-Entnahme	kompensator. Wachstum möglich ?
○	○	○	○	○	nein
○	○	○	○	○	nein
	○	○	○	○	nein
	○	○	○	○	nein
		○		○	nein
			○	○	ja
			○	○	nicht bekannt
				○	nicht bekannt
				○	nicht bekannt
				(○)	nein

möglich oder zumindest nicht bekannt geworden. Die bloße Biomasse-Entnahme trägt nur wenig zur Schadenssumme bei.

den Schädling, der sie hervorruft, ohne ersichtlichen Vorteil, für den Schilfbestand aber von beträchtlichem Nachteil.

Der Fraß durch herbivore Vögel und Säuger sowie der Befall durch phytophage Arthropoden führt – wenn man vom Absterben der ganzen Polykorme absieht – zu einschneiden-

den Veränderungen in der Morphologie und der Anatomie der Schilfhalmes, die ihrerseits wiederum den Lichtgenuß der Pflanzen und ihre ökologische Belastbarkeit durch abiotische Faktoren beeinflussen. Einige Beispiele sollen das verdeutlichen:

1. Als Folge der Bildung von Sproßspitzengallen durch *Lipara*-Arten und *Steneotarsonemus* unterbleibt die Rispenbildung; da sich die Schilfpflanze ohnehin kaum durch Samen vermehrt, ist dies ohne weitergehende ökologische Bedeutung.

2. Die (teilweise) Zerstörung des Vegetationskegels durch *Archanara*, *Lipara* u.a. führt zu einer vorzeitigen Beendigung des Längenwachstums und des Blattschubs; die Halme bleiben kleiner und weisen eine verringerte Blattfläche auf. Da in der mittleren und unteren Schicht des Blätterdaches eines Schilfbestandes die Photosyntheseleistung durch die Menge des eindringenden Lichts begrenzt ist, sind kleine Halme also deutlich benachteiligt. Aus diesem Grunde ist zu erwarten, daß der Beitrag der geschädigten Halme zur spätsommerlichen Reservestoffrückführung des Gesamtbestandes unterproportional gering ist. Genaue Messungen liegen freilich nicht vor.

3. Die physiologische Beeinflussung des Gewebewachstums durch Gallbildner wie z.B. *Lipara* führt zu einer Schwächung der Festigungsgewebebildung, d.h., die betroffenen Halme weisen auch weit außerhalb des durch Gallbildung veränderten Bereiches eine Verringerung der Biegesteifigkeit bzw. der Biegebruchfestigkeit auf (DURSKA 1970, OSTENDORP, unpubl.). Ähnliches gilt in den Fällen, in denen die Halmwand durch Schlupflöcher perforiert wird (z.B. *Giraudiella inclusa*, TSCHARNTKE 1986) oder wo das Wandparenchym selbst gefressen wird (z.B. *Chilo phragmitellus*, PRUSCHA 1972).

Mit den Silikat-Zellen besitzt die Schilfpflanze ein Mittel, sich als Nahrungspflanze unattraktiv zu machen. Ist aber dennoch ein gravierender Befall etwa durch phytophage Arthropoden eingetreten, so kann sie durch sog. »kompensatorisches Wachstum« (McNAUGHTON 1983a) den Schaden gering halten:

1. Durch die Ausbildung von Seitentrieben versucht die Schilfpflanze, die Blattfläche und damit ihre Assimilationsleistung zu erhöhen, um ein drohendes Defizit bei der Reservestoff-Rückführung in die Rhizome auszugleichen. Messungen, die die Bedeutung der Seitensproßbildung quantitativ untermauern, stehen freilich noch aus.

2. Ähnlich könnte die Erhöhung der Halmlänge wirken, die TSCHARNTKE (1986, 1989b) bei mittelstarkem *Giraudiella inclusa*-Befall feststellte: Die betroffenen Halme haben Vorteile bei der bestandsinternen Konkurrenz ums Licht, und sie können besser als nicht befallene Halme konkurrierende Arten durch Beschattung unterdrücken. Aber auch den dicht gedrängt sitzenden *Giraudiella*-Larven kann das erhöhte Längenwachstum der vergallten Internodien Vorteile bringen, indem die Raumkonkurrenz und die Konkurrenz um Nahrungsressourcen verringert wird. Auch diese Hypothesen müssen noch durch Messungen erhärtet werden.

3. Möglicherweise kann Schilf bei bereits erfolgtem Befall mit einer Erhöhung des Silikat-Gehaltes reagieren, um die Aktivität der Larven einzudämmen. So erhöhte sich der Si-Gehalt in von *Giraudiella inclusa* befallenen Internodien von 2,9 auf 3,2% (TSCHARNTKE 1989b: Tab. 2). Adaptive Si-Gehaltserhöhungen bei Gräsern wurden schon von McNAUGHTON & TARRANTS 1983 beschrieben.

Infolge des Insektenbefalls treten bestandsstrukturelle Änderungen auf, mit deren Hilfe *Phragmites* die Befallsdichte in der folgenden Vegetationsperiode herabsetzen kann: MOOK & VAN DER TOORN (1985) fanden nach Jahren einer hohen Befallsdichte durch die Zweipunkt-Schilfleule (*Archanara geminipunctata*) einen Zusammenbruch der Parasitenpopulation, den sie folgendermaßen erklären: Durch die massive Bestandsschädigung werden in der nachfolgenden Vegetationsperiode vermehrt dünne Halme (»Sekundärtriebe«) ausgebildet. Damit sinkt der Basaldurchmesser unter jenes Maß, das für die gesamte Entwicklungsdauer der Larven notwendig ist (vgl. Kap. 4.4); d.h., die jungen Larven finden zwar noch ideale Freßhalme vor, für die erwachsenen Raupen sind sie aber zu dünn, so daß sie nicht eindringen können und verhungern müssen: Die Population bricht

zusammen. Der Schilfbestand erholt sich allmählich, der mittlere Basaldurchmesser steigt in gleichem Maße an, wie sich die Halmdichte verringert. Daraufhin kann er wieder erfolgreich durch alle Larvenstadien von *A. geminipunctata* besiedelt werden. TSCHARNTKE (1990b) nimmt an, daß vor allem in suboptimal wachsenden Beständen, deren mittlerer Basaldurchmesser im Bereich des »kritischen« Durchmesser von etwa 5–6 mm liegt, die Schilf-Reaktion zu einem schnellen Populationszusammenbruch des Parasiten führen kann, während in Beständen mit einem hohen Prozentsatz an dicken Halmen ausgeprochene *Archanara*-Massenvermehrungen die Voraussetzung für eine Nahrungsübernutzung sind.

6.10 Produktionsbiologische Aspekte

Die Produktionsbiologie der schilf-herbivoren Säuger wurde von PELIKAN (1974, 1978) sowie von AKKERMANN (1975b) untersucht. Über die Produktionsbiologie herbivorer Vögel liegen keine Angaben vor. An einem tschechoslowakischen Fischteich betrug die mittlere Biomasse der wichtigsten Herbivoren (Bisam, Schermaus, Zwergmaus) 3,22 kg TS/ha, die jährliche Biomasseproduktion lag bei mehr als dem Doppelten. Von den 36 Tieren pro ha wurden jährlich 468 kg Phytomasse (TS) gefressen; dies entspricht etwa 2,5% der jährlichen Phytomasse-Produktion.

Hinzu kommt freilich noch der Bedarf an Nestbaumaterial und der »Abfall« an zerstörter, aber nicht gefressener Biomasse. HUDEC & STASTNY 1978 beziffern die Entnahme von grünem Pflanzenmaterial zum Bau von Graugans-, Bläßhuhn- und Drosselrohrsänger-Nestern auf 0,914 kg TS/ha. Dagegen ist der Bedarf an Baumaterial beim Bisam mit rd. 690–800 kg TS/ha bedeutend höher (PELIKAN et al. 1971, AKKERMANN 1975b); den gesamten jährlichen Materialbedarf schätzt AKKERMANN (1975b) auf etwa 1,3 t FS (entsprechend etwa 0,6 t TS) pro Tier. Auch die Schermaus vernichtet etwa 2–3mal soviel Phytomasse wie sie als Nahrung aufnimmt, zusammen also etwa 75 kg TS/ha (PELIKAN 1974).

Nur von wenigen phytophagen Insekten(larven) sind produktionsbiologische Angaben vorhanden; die meisten Daten wurden im Schilfgürtel des Neusiedler Sees erarbeitet. Bedenkt man, daß *Phragmataecia* mit 41–86% aller befallenen Halme die häufigste endophage Schmetterlingsraupe ist, so dürfte die jährliche Phytomasse-Entnahme durch alle endophagen Raupen kaum mehr als 80 kJ/m²/a betragen. Eine ähnliche Hochrechnung für alle endophagen Dipterenlarven kommt auf etwa 10,5 kJ/m²/a, so daß die Nahrungskonsumtion durch endophage Insektenlarven im Bereich von 80–100 kJ/m²/a liegt. Die Produktionsangaben beziehen sich auf landwärtige Röhrlichtgürtel mit einer oberirdischen Produktion von etwa 0,5–1,0 kg TS/m²/a (entspr. 9200–18400 kJ/m²/a). Die endophagen Insekten nutzen also nur rd. 0,5–1% der helophytischen Primärproduktion. Die Sekundärproduktion der Endophagen liegt in der Größenordnung von 16 kJ/m²/a. In seewärtigen Schilfröhrlichtern, die in wesentlich geringerem Maße von Phytophagen befallen sind, dürften die genannten Energietransfer-Werte um einen Faktor 3–10 niedriger liegen (vgl. z.B. WAITZBAUER et al. 1973: Tab. 3). Vergleicht man diese Daten mit entsprechenden Werten anderer Ökosysteme, so wird deutlich, in welchem geringem Maße die vom Röhrlicht produzierte Phytomasse von der zweiten trophischen Ebene, den Primärkonsumenten, genutzt wird.

7. Destruenten und Streuabbau im Röhrlicht

Nur ein sehr geringer Teil der im Schilfröhrlicht produzierten Phytomasse wird von herbivoren Weidegängern oder phytophagen Arthropoden gefressen, der größte Teil stirbt ab

und wird von einer reich gegliederten Destruentengemeinschaft abgebaut. Vom reibungslosen Ablauf der Abbauvorgänge hängt es ab, welcher Anteil an Nährstoffen freigesetzt und mit welcher Geschwindigkeit die Mineralisation der organischen Substanz abläuft. Die Destruentenbiozönose regelt also an entscheidender Stelle die Verfügbarkeit der Nährstoffe für die Helophyten sowie die Streu-Akkumulationsrate und damit die Verlandungs- bzw. Sukzessionsgeschwindigkeit der Röhrichtbiozönose (vgl. Kap. 11).

7.1 Abbau der epiphytischen Biomasse

Die epiphytischen Destruentengemeinschaften sind bislang nur wenig untersucht. Vermutlich verläuft der bakterielle Abbau absterbender Algenzellen ähnlich wie im Plankton: Erster Schritt ist die Autolyse, die im Moment des Zelltods einsetzt; sie führt zu einem Verlust der regulierenden Funktion der Zellmembranen, zu einem gegenseitigen Abbau der Eiweißverbindungen und zu einem unkontrollierten Verlust an Ionen und löslichen organischen Verbindungen. Wenig später treten die Bakterien in Aktion, die sich oft schon vorher auf der lebenden Zelle angesiedelt haben; sie nutzen zunächst die gelösten organischen Substanzen, können vielfach aber auch hydrolytische Exo-Enzyme ausscheiden, die außerhalb der Bakterienzelle in der Lage sind, die Makromoleküle der abgestorbenen Algenzelle (z.B. Strukturproteine, Zellulose, Stärke u.a.) in lösliche Moleküleinheiten zu spalten. Die löslichen organischen Moleküle von meist geringem Molekulargewicht werden von Mikroorganismen aufgenommen und teils in zelleigene Substanz umgewandelt, teils zu CO₂ abgebaut. Etwa 20–25% der abgestorbenen Phytomasse werden zum Wachstum der Bakterien-Biomasse herangezogen, der Rest wird veratmet. Von den Resten der Algenzelle samt den aufsitzenden Bakterien ernähren sich eine Reihe von tierischen Detritusfressern. Offenbar sind nur wenige Arten spezialisierte Herbivoren oder Detritoren; i.d.R. überwiegt eine omnivore Ernährungsweise (MESCIKAT 1934, CUMMINS 1973).

7.2 Abbau der Schilfstreu

Mechanismen und Geschwindigkeit des Schilfstreu-Abbaus sind etwas besser bekannt, so daß hierauf näher eingegangen werden soll. Folgende Phasen des Abbaus eines Schilfhalmes lassen sich unterscheiden:

Phase 1: Absterben der oberirdischen Halm-Biomasse:

Die Alterungsphase der *Phragmites*-Halme ab Ende September ist gekennzeichnet durch das Fehlen einer positiven Netto-Photosynthese (d.h. Atmung größer als Assimilation, BURIAN 1969) sowie durch die Rückführung von Nährstoffen und organischen Substanzen in die Speicherrhizome (VAN DER LINDEN 1980, 1986, CHAPIN 1980: 248–250). Im Halm bleiben die Makromoleküle zurück, die die Struktur der Zellwand und Zellmembran bilden und die nicht von der Pflanze in die Transportform umgewandelt werden können (Tab. 8); zu gut $\frac{2}{3}$ handelt es sich um schwer abbaubares Lignin und Zellulose.

Asche	%	3,0	-	11,8
Zellulose	%	34,4	-	45,0
Lignin	%	22,1	-	25,9
Rohprotein	%	1,2	-	1,7
Rohfett	%	1,7	-	2,0

Tabelle 8. Inhaltsstoffgehalte abgestorbener Halme von *Phragmites australis*. – Nach Angaben von RODEWALD-RUDESCU (1974: Tab. 52, 53, 54, 58, 69, 61).

Phase 2: Abbau der aufrechtstehenden Halme:

Nur kurz nach dem Absterben der Halme beginnt die Auswaschung von organischen Substanzen und anorganischen Ionen durch Niederschlagswasser. Gleichzeitig besiedeln saprophytische Pilze das Gewebe; ihre Hyphen dringen in die Hohlräume und Zellwände ein und sorgen für eine allmähliche Auflösung des Gewebeverbandes (BOSMAN 1985). Noch im Winter fallen die Blätter ab, die etwa 25% der gesamten oberirdischen Biomasse ausmachen. Unterhalb der Wasserlinie werden die Stengelwände durch bohrende Köcherfliegen- und Zuckmückenlarven zerstört, so daß die Halme niederbrechen (MESCHKAT 1934: 473) und die Schilfstreuschicht bilden. Aufgrund der günstigeren Feuchtigkeits- und Nährstoffbedingungen geht der weitere Abbau im Wasser schneller vor sich als die Zersetzung an der Luft.

Phase 3: Mikrobielle Besiedlung der Substratoberflächen:

Unter Wasser kommt es rasch zu einer Intensivierung des mikrobiellen Abbaus durch Pilze und Bakterien, kenntlich durch eine markante Erhöhung des Proteingehaltes der Streupartikel (BÄRLOCHER et al. 1978, POLUNIN 1982); ihre wichtigste Aufgabe ist die Spaltung strukturbildender Makromoleküle mittels Exoenzymen (MASON 1976, BURNS 1983). Die gelösten organischen Moleküle werden auch von solchen Mikroorganismen aufgenommen, die nicht in einem direkten Zusammenhang mit dem Streuabbau stehen.

Phase 4: Mechanische Zerkleinerung durch Detrivore:

Die mit Bakterien und Pilzen dicht besiedelten Blatt- und Stengelstücke werden von einer artenreichen Gruppe von Detritusfressern abgeweidet oder gefressen; durch die Wirkung der Mundwerkzeuge werden die Stücke stark zerkleinert. Meist wird mehr Detritus- bzw. Biomasse zerstört und zerkleinert als inkorporiert wird. Die ausgeschiedenen Kotballen können erneut mikrobiell besiedelt und durch andere Detrivore weiter zerkleinert werden (vgl. Kap. 7.3).

Bei der Verwertung von Feindetritus sind die Übergänge zwischen echten Benthosorganismen und frei schwimmenden Formen fließend: Zuletzt sind die Detrituspartikel so klein, daß sie auch durch geringe Wellenbewegungen suspendiert und von Filtrierern aufgenommen werden können. Die Hauptmasse frei beweglicher Detrivoren bilden Wasserflöhe, Ruderfußkrebse und Rädertierchen (PONYI 1962, POPESCU-MARINESCU & ZINEVICI 1967, LÖFFLER 1979).

Schließlich ist der größte Teil der Streu strukturell zerstört; ihre organischen Verbindungen sind zu CO₂ abgebaut, in biologisch verwertbare Substanzen oder Biomasse überführt, oder aber in abbauresistente Huminstoffe umgewandelt.

Phase 5: Bildung von Dauersediment:

Unter ungünstigen Bedingungen (hohe Helophyten-Produktion, O₂-Armut in der Streuschicht, Nährstoffarmut, pH-Werte weit unter 7) ist die Abbaurate durch Mikroorganismen und Detrivore kleiner als die Streu-Nachlieferungsrate durch die Sumpfpflanzen. Folglich kommt es zu einer Ablagerung von mehr oder weniger stark abgebautem Detritus, also zur Bildung von Schilftorf (OSTENDORP 1988). Viele Substanzen, die ein aromatisches Kohlenstoffgerüst enthalten, werden nicht zu CO₂ abgebaut, sondern in veränderter Form als Huminstoffe ins Dauersediment eingelagert.

Ihrer Herkunft nach können die aromatischen Kerne der Humine aus der Schilfstreu selbst stammen (vor allem Lignin-Bestandteile) oder aber als Farbstoffe aus Pilzzellen bzw. als monomere Moleküle aus dem bakteriellen Stoffwechsel. Die hochpolymere, dreidimensional vernetzte Struktur der Humine und ihre Neigung zur Komplexbildung mit Eisen-Ionen, Phosphat-Ionen, Proteinen und Tonmineralen machen sie gegenüber einem weiteren mikrobiellen Abbau nahezu unangreifbar.

Die eingehende Diskussion der hier nur sehr schematisch gestreiften Abbauvorgänge würde den Rahmen dieser Arbeit sprengen (vgl. OSTENDORP 1988). Stattdessen wird hier näher auf das enge Zusammenspiel zwischen Mikroflora und Detritusfressern eingegangen.

7.3 Die Rolle der Detrivoren beim Abbau der Schilfstreu

Die Detritusfresser bilden eine heterogene Gruppe sehr unterschiedlicher Organismen; die meisten sind wenig spezialisiert und werden daher besser als »Allesfresser« angesprochen. Am Abbau der Schilfstreu sind vor allem die Wasserassel (*Asellus aquaticus*), der Flohkrebs *Gammarus pulex*, Schnecken und die Larven einiger Zuckmücken- und Köcherfliegen-Arten beteiligt. Der Feindetritus und der Kot dieser Tiere wird von Fadenwürmern, Kleinkrebsen und Muschelkrebsen und bestimmten Zuckmückenlarven weiterverarbeitet (DÖLLING 1962, LÖFFLER 1979). Die Fraßtätigkeit der Tiere beschleunigt i. d. R. den Abbau der Streu und des Feindetritus (WEBSTER & BENFIELD 1986: 573). Hierbei kommen wahrscheinlich folgende Effekte zum Tragen:

a) durch die wühlende Tätigkeit wird in dicht gepackten Streuschichten der Sauerstofftransport erhöht (vgl. HYLLEBERG & HENRIKSEN 1980), was wiederum dem aeroben Abbau zugute kommt;

b) die Beweidung durch Schnecken führt zu einer Aufräumung des Substrates und damit zu einer dichteren Besiedlung durch Pilze und Bakterien (MASON & BRYANT 1975),

c) die Streu wird zerkleinert und zu 70 – 90% als Faeces wieder ausgeschieden. Die mit abnehmender Partikelgröße zunehmende Oberfläche pro Gewichtseinheit wird durch entsprechend mehr Mikroorganismen besiedelt, so daß sich die Abbaugeschwindigkeit erhöht (HAGRAVE 1972). So beträgt die mittlere Zersetzungszeit (Halbwertszeit) der Kotballen der Schlamm Schnecke *Lymnaea stagnalis* rd. 2 Tage, die der Nahrung (unzersetzte Pflanzenteile) aber 7 – 14 Tage (KOŁODZIEJCZYK & MARTYNUSKA 1980).

Auf der anderen Seite ist die Nutzbarkeit der Streu für tierische Konsumenten abhängig von der Art und dem Umfang der mikrobiellen Besiedlung (WEBSTER & BENFIELD 1986: 569). Dem liegen vermutlich zwei Ursachen zugrunde:

a) Die Tiere verdauen offenbar eher die Pilz- und Bakterienzellen als das tote pflanzliche Substrat selbst (BÄRLOCHER & KENDRICK 1973, CALOW 1974, BÄRLOCHER et al. 1978; darauf weist auch die allgemein sehr geringe Assimilationseffizienz hin (s.u.).

b) Darüber hinaus wird pflanzliche Streu, die durch hydrolytische Exoenzyme angegriffen wurde, stärker gefressen als naturbelassenes Material. Im Darmtrakt der Detritusfresser fehlen Enzyme, die hochpolymere Zellulose abbauen können; hingegen wurden Enzyme gefunden, die Cellobiose, ein dimeres Abbauprodukt der Zellulose, angreifen (BJARNOV 1972). Die Spaltung von Zellulose in Cellobiose-Einheiten wird beispielsweise von zellolytischen Pilzen durchgeführt, so daß die Zellulose-Verwertbarkeit durch Detrivore von der »Vorarbeit« der Pilze abhängig ist.

So besteht zwischen Mikroflora und Detrivoren eine innige Wechselbeziehung, bei der die Mikroorganismen von der mechanischen Arbeit der Tiere profitieren, und diese wiederum die mikrobielle Biomasse und ihre biochemischen Leistungen nutzen.

Zum Zoobenthos des Schilfröhrichts gehört eine Reihe weiterer Arten, über deren Ernährungsweise wenig bekannt ist. In den meisten Fällen dürfte es sich um wenig spezialisierte Detrivore oder um Omnivore handeln (vgl. CUMMINS 1973). Es handelt sich vorwiegend um Schnecken, Borstenwürmer und Insektenlarven.

Einen guten Überblick über die im Röhrichtsediment, auf der Streu oder auf den Pflanzen selbst lebenden Insektenlarven erhält man mit Hilfe von Flugfallen, die eine bestimmte Grundfläche abdecken, so daß keine Tiere entweichen können. Derartige Fangversuche wurden am Neusiedler See und in Röhrichtstandorten der Oberrhein-Aue durchgeführt (FRITZ 1978, HEIMER 1979). Pro Quadratmeter eines überschwemmten Schilfbestandes wurden in der Vegetationsperiode etwa 16000 Individuen gefangen. Den größten Anteil nahmen Dipteren ein und unter ihnen wiederum die Mücken (Nematocera) mit den Zuckmücken (Chironomidae) als bei weitem wichtigste Gruppe. – Die Insektenemergenz des überschwemmten Auen-Schilfröhrichts ist deutlich höher als die anderer Auenstandorte, der von Mittelgebirgsbächen (4680 Ind./m², ILLIES 1971) und der eines Buchenwaldes (3000 – 5000 Ind./m², FUNKE 1971). Über die Ernährungsbiologie der einzelnen Gruppen ist wenig bekannt; die meisten Arten dürften jedoch detritophag sein.

7.4 Abbauraten und produktionsbiologische Aspekte

Im Gegensatz zu Planktonalgen (SAUNDERS 1976) und tierischen Leichen (LE CREN & MCCONNELL 1980), die pro Tag einen Gewichtsverlust von mehr als 10% der Ausgangsmasse erleiden, wird tote Pflanzenstreu um den Faktor 10 bis 100 langsamer abgebaut (WEBSTER & BENFIELD 1986). *Phragmites*-Blätter verlieren im 60tägigen Abbauersuch im Mittel 0,4%/Tag, die Stengel nur etwa 0,1%/Tag (POLUNIN 1982). So liegen selbst nach mehrjährigem Abbau noch beträchtliche Teile der Streu in Form kleiner Detrituspartikel oder als Huminsäuren vor (vgl. OADES & LADD 1977: 145). Am Bodensee-Untersee wird der Anteil der Schilfstreu, der jährlich, unvollständig abgebaut, ins Dauersediment gelangt, auf etwa 4% geschätzt (OSTENDORP 1988).

Der größte Anteil der Abbauleistung ruht auf der mikrobiellen Biozönose. Die Biomasse der Bakterien auf abgestorbenen, aufrechten Schilfhalmern liegt nach Messungen von ULEHLOVA 1978 zwischen 0,001 – 0,033 g FS/m² Bestandsfläche; in der submers abgelagerten, bereits stark abgebauten Streu erreichen die Biomassen Werte zwischen 0,8 und 60 g FS/m².

Die Assimilationseffizienz der Bakterien liegt in der Größenordnung von 20%, d.h., um 1 g Kohlenstoff in körpereigene Substanz einzubauen, werden 5 g organischer Kohlenstoff verarbeitet, von denen dann 4 g als CO₂ abgegeben werden. Über die bakterielle Produktion in Röhrichten ist nichts bekannt geworden (vgl. aber HAINES et al. 1987).

Die Energieflüsse durch die Detrivoren-Nahrungskette sind kaum untersucht.

Im Neusiedler See-Röhricht werden von den Schneckenarten *Lymnaea stagnalis* (1 – 5 Ind./m²) und *Planorbis planorbis* (20 – 100 Ind./m²), die dort die wichtigsten Grobdetritusfresser darstellen, jährlich etwa 3700 kJ/m² aufgenommen, wovon nur 125 kJ/m² zum Aufbau eigener Biomasse dienen. *Asellus aquaticus* ist im Winter, also zur Zeit der Streuproduktion des Schilfs, mit 200 – 800 Ind./m² und im Sommer mit 50 – 300 Ind./m² vertreten (LÖFFLER 1974, 1979). Die Assimilationseffizienz ist sehr gering, sie liegt meist bei etwa 10 – 20% (BERRIE 1976, POLUNIN 1982).

Der Beitrag der Detrivoren zum gesamten Abbau der Schilfstreu liegt, experimentell ermittelt, zwischen 8 und 25% (PRUS 1981, POLUNIN 1982). Da die Freßrate der Tiere unterhalb etwa 15 °C stark absinkt, repräsentieren diese Zahlen eher den Beitrag im Sommer als einen Jahresdurchschnitt (vgl. POLUNIN 1982).

8. Folgekonsumenten im Röhricht

Die Folgekonsumenten (Sekundärkonsumenten erster und höherer Ordnung) können in folgende ökologischen Gruppen eingeteilt werden:

1. Parasitoide (auf Schilf-Phytophagen oder räuberisch lebenden Insektenlarven) und Hyper-Parasitoide (auf Parasitoiden-Larven),

2. räuberische Arthropoden, die sich überwiegend von den schilfphytophagen Arthropoden ernähren,
3. räuberische Wirbellose, die sich von Detritivoren oder submers lebenden Omnivoren ernähren,
4. insektivore Vögel und Säuger,
5. carnivore Vögel und Säuger.

8.1 Parasitoide der schilfphytophagen Arthropoden

Die meisten endophag lebenden Insektenlarven sind in hohem Maße von parasitär lebenden Wespen-Larven befallen. Die Parasitoide leben entweder einzeln (solitär) oder zu mehreren (gregär) im Inneren des Wirtstieres oder ektoparasitisch. In jedem Falle rufen sie den frühzeitigen Tod des Wirts noch im Larven- oder im Puppenstadium hervor. Die Parasitierungsrate ist meist recht hoch, so daß die Parasitoide einen bedeutenden Mortalitätsfaktor darstellen.

Das Artenspektrum ist vielfältig; vertreten sind vor allem Arten aus den Familien Ichneumonidae (Schlupfwespen), Braconidae (Brackwespen) und Eulophidae (Erzwespen pp.) – alle: Hymenoptera – sowie aus den Tachinidae (Schmarotzerfliegen, Diptera).

Die Biologie der Parasitoide, ihre wechselseitigen Beziehungen zur Wirtslarve und ihre gegenseitigen Konkurrenzbeziehungen sind nur in wenigen Fällen gut untersucht.

TSCHARNTKE (1986) konnte an Larven der Gallmücke *Giraudiella inclusa* 14 verschiedene Hymenoptera-Arten feststellen, davon 8 gregäre Endoparasitoide und 5 solitäre Ektoparasitoide. Bei 13 Arten handelte es sich um streng monophage Parasitoide; offenbar können sich weniger spezialisierte



- tote *Giraudiella*-L₁
- tote *Giraudiella*-L₂
- lebende *Giraudiella*-L₂
- Bereiche intensiver *Torymus*-Kratzspuren

Abb. 20. *Torymus arundinis* (Ektoparasitoid an der Gallmücke *Giraudiella inclusa*).

(a) ♀ von *T. arundinis* bei der Eiablage; das obere Tier versucht gerade, mit dem Ovipositor in das Schilfgewebe einzudringen, das untere ♀ hat den Einstich geschafft, die Stachelscheide ist nach hinten weggeklappt (aus TSCHARNTKE 1986),

(b) Lokalisierungsversuche (Kratzspuren) und Eiablageversuche (getötete *G. inclusa*-Larven): Dargestellt ist die zweidimensionale »aufgerollte« Wand eines *Phragmites*-Internodiums; trotz intensiver Wirtssuche konnte keine Galle erfolgreich parasitiert werden (aus TSCHARNTKE 1986).

Arten mit einem breiten Wirtslarvenspektrum unter den besonderen Bedingungen des Röhrichts nicht durchsetzen. Die Unterschiede im Verhalten der solitären Ektoparasitoiden, deren Imagines ein oder wenige Eier in eine Galle legen, und den gregären Endoparasitoiden, die meist zu mehreren (bis 30 Tiere) im Inneren einer Wirtslarve heranwachsen, können als unterschiedliche Wettbewerbsstrategien zur Nutzung der Nahrungsressourcen interpretiert werden (TSCHARNTKE 1986): Die Endoparasitoiden sind im Larvalstadium den Ektoparasitoiden unterlegen, da sie, ohne sich wehren zu können, zusammen mit den Wirtslarven gefressen werden, sobald ektoparasitische Larven hinzutreten. Zudem verhalten sich einige Ektoparasitoiden-Larven sofort nach dem Eischlupf sehr aggressiv gegenüber anderen Larven in der gleichen Galle. Als Imagines hingegen erweisen sich die endoparasitischen Arten überlegen: Ihre Fähigkeit, die im Halm verborgen lebenden Larven von *Giraudiella* zu lokalisieren, ist besser entwickelt; sie können auch die vergleichsweise häufiger auftretenden niedrigen Galdichten pro Schilfinternodium erfolgreich nutzen, während die Ektoparasitoiden zur Eiablage auf Internodien mit hoher Gallendichte angewiesen sind, die zudem nur schlecht genutzt wird.

Besonders augenfällig wird die Ineffizienz der Nahrungsnutzung bei *Torymus arundinis* (Abb. 20). Die ♀ haben erhebliche Schwierigkeiten bei der Lokalisierung der *Giraudiella*-Gallen; ihre Einstichversuche sind oftmals erfolglos, oder aber es werden durch wiederholtes Anstechen der *Giraudiella*-Larven viele (potentielle) Wirte getötet, noch bevor sie den *Torymus*-Larven als Nahrung dienen konnten. Außerdem werden in mehr als 2/3 aller Fälle die Wirtslarven mit mehreren Eiern belegt, wobei sich letztendlich nur eine Parasitoiden-Larve erfolgreich entwickeln kann.

Bei Endoparasitoiden, die sich ja oft zu mehreren eine Wirtslarve teilen müssen, kann es zu Ausbeutungskonkurrenz kommen; d.h. bei zu hoher Befallsdichte reichen die Nahrungsressourcen nicht für die optimale Entwicklung der Parasitoidenlarven aus; die Tiere bleiben gewichtsmäßig zurück, die adulten ♀ sind kleiner und tragen eine geringere Eizahl in sich.

Platygaster szelenyii verringert den Konkurrenzdruck, indem seine Larven die Wirtslarven, vermutlich auf dem Wege physiologischer Steuerung, dazu bringen, mehr zu fressen, so daß das Gewicht befallener *Giraudiella*-Larven etwa doppelt so hoch liegt wie das der nicht infizierten Tiere (TSCHARNTKE 1986). – Die Parallele zur physiologischen Wirtspflanzensteuerung durch Gallbildner drängt sich auf: So kann, wie in Kap. 6.5.1 diskutiert, der Befall des Schilfs durch *Giraudiella* zu einer Gewichtszunahme und zu einer Nährstoffanreicherung im betroffenen Internodium führen, so daß *Giraudiella* ähnlich wie *Platygaster* die Ausbeutungskonkurrenz zu vermeiden versteht.

Für zwei Arten, *Erytoma crassinervis* und *Eudecatoma stagnalis* scheint die *Giraudiella*-Larve als Nahrungsangebot nicht auszureichen: Sie sind fakultativ phytophag, d.h., sie fressen je nach Umständen nicht nur die Larve, sondern auch das von ihr induzierten Gallgewebe auf (TSCHARNTKE 1986).

Die Verteilung der Parasitoiden entlang des Halms folgt im wesentlichen dem Lebenszyklus von *Giraudiella*. Eine direkte Abhängigkeit von Eigenschaften der Schilfhalm (z.B. Halmfestigkeit, Inhaltsstoffe, Wandstärke etc.) konnte noch nicht sicher nachgewiesen werden.

Parasitismus findet auf allen Ebenen des Nahrungsnetzes statt; auch die Parasitoiden selbst können ebenso wie räuberische Arthropoden von parasitischen Hymenopteren befallen werden.

Produktionsbiologische Angaben liegen bislang nicht vor.

8.2 Emers lebende räuberische Arthropoden

Die am nicht überschwemmten Schilfhalm oder in der feuchten Streuzone lebenden Räuber stammen aus ganz verschiedenen taxonomischen Gruppen. Der zahlenmäßig größte Anteil entfällt auf die Spinnen und bestimmte Käfer-Familien (Carabidae, Staphylinidae, Coccinellidae, Hydrophilidae u.a., vgl. OBRTTEL 1978).

8.2.1 Spinnen

Alle Schilf-Spinnen leben räuberisch; sie erjagen ihre Beute oder fangen sie mit Netzen. Blattläuse und kleine Fluginsekten, die aus dem Wasser aufsteigen, bilden die wichtigste

Nahrungsgrundlage (IMHOF 1979a). MILLER & OBRTTEL 1975 fanden im terrestrischen Röhrichtgürtel eines südböhmischen Fischteichs 38 Arten, im Schilfgürtel des Neusiedler Sees kommen etwa 50 Arten vor (IMHOF 1979a, PÜHRINGER 1976). Charakteristisch ist der geringe Anteil netzbauender Arten, während jagende Arten überwiegen. So machen am Nesyt-Fischteich (Südböhmen) Wolfspinnen (Lycosidae) im Jahresmittel 67% aller gefangenen Individuen aus (MILLER & OBRTTEL 1975).

Der Schwerpunkt der Spinnenpopulation liegt in den terrestrischen Schilfröhrichten, die ganzjährig nicht überschwemmt werden. Nur wenige Arten scheinen stärker an überschwemmte Schilfstandorte gebunden zu sein, beispielsweise *Singa phragmiteti* (bisher nur Neusiedler See), *Clubiona phragmitis* (PÜHRINGER 1976, NEMENZ & PÜHRINGER 1972, NENTWIG 1982) und *Eugnatha striata* (GESSNER 1950). Die genannten Arten leben in der oberen und mittleren Halmzone; gegen Ende der Vegetationsperiode verlassen sie den Halm und überwintern vermutlich in Schilfstoppeln. Häufig anzutreffen ist auch die Wolfspinne *Pirata* spp., die gern auf der Wasseroberfläche jagt und somit ebenfalls überflutete Standorte bevorzugt (PÜHRINGER 1976, MILLER & OBRTTEL 1975).

Die Ansprüche der Schilf-Spinnen an die Bestandsstruktur ihres Lebensraumes sind vermutlich sehr unterschiedlich und im einzelnen nicht bekannt. Viele Arten leben in den vorjährigen Rispen und sind damit auf stabile, mechanisch ungeschädigte Altschilfbestände angewiesen. Schilfschnitt kann, da er die vorjährigen Überstände vernichtet, zu einem teilweisen Zusammenbruch der Population führen (PÜHRINGER 1976). Nur wenige Arten scheinen dichte, geschlossene Röhrichte zu bevorzugen, die meisten leben in lichten, strukturreichen Übergangszonen zu Riedgesellschaften.

8.2.2 Käfer

Zahlreiche Käferarten des Röhrichts leben räuberisch. Von den 116 Arten, die OBRTTEL (1972) im Landschilf-Bereich des Nesyt-Fischteichs in Südböhmen fand, waren 53% (das entspricht 43% aller Individuen) carnivore Räuber, vor allem aus den Familien Carabidae, Staphylinidae und Coccinellidae.

Über die Ökologie der Arten, ihre Bindung an den Lebensraum und ihre Stellung im Nahrungsnetz ist wenig bekannt (vgl. HILDEGARD GESSNER 1950). Auch produktionsbiologische Daten fehlen bislang.

8.2.3 Räuber-Beute-Beziehungen

Räuberisch lebende Käfer und Spinnen sind i. a. wenig beutespezifisch, so daß nur wenige charakteristische Nahrungsbeziehungen bekannt geworden sind. Lediglich über die Räuber-Beute-Beziehungen, die von der Mehligen Pflaumenblattlaus (*Hyalopterus pruni*) ausgehen, liegen eingehendere Angaben vor.

Die Blattläuse erreichen im Sommer Populationsdichten von mehreren 10000 Tieren pro Halm und machen dabei bis zu 99,5% aller halmbewohnenden Arthropoden aus (HILDEGARD GESSNER 1950, VOGEL 1984). Aufgrund ihrer Ortstreue und ihrer hohen Vermehrungsrate stellen sie für viele Räuber eine sichere und leicht verfügbare Nahrungsquelle dar. Die Blattlaus-Kolonien werden vor allem durch Schwebfliegenlarven (Diptera, Syrphidae) dezimiert; die Larven sind blind und ertasten ihre Beute, die daraufhin mit dem Mundhaken ergriffen und ausgesaugt wird (IMHOF 1979a, VOGEL 1984, TSCHARNTKE 1989c). Von großer Bedeutung dürfte auch die Schilf-Sackspinne (*Clubiona phragmitis*) sein, denn während der Sommermonate machen Pflaumenblattläuse rd. 94% der potentiellen Beutetiere aus (NENTWIG 1982). Darüber hinaus werden die dichten Blattlaus-Konzentrationen von Larven und Imagines verschiedener Käferarten (z. B. Marien-, Weich-

Laufkäfer) abgeweidet (VOGEL 1984, TSCHARNTKE 1989c). Auch der Schilfrohrsänger nutzt während der Zugzeit diese energiereiche Nahrungsquelle (BIBBY et al. 1976).

8.2.4 Produktionsbiologische Angaben

Nur wenige Arbeiten befassen sich mit produktionsbiologischen Aspekten der emers lebenden Räuber; hierbei wurden nur Spinnen berücksichtigt.

Die Populationsdichte der rispenbewohnenden Arten im Neusiedler See-Röhricht wird mit etwa 2–3 Tieren/m² (entspr. etwa 0,4–0,5 Tiere/Rispe) angegeben (PÜHRINGER 1976); hinzu kommen die überwiegend bodenlebenden Tiere. MILLER & OBRTTEL (1975) schätzen ihre mittlere Dichte auf etwa 35 Tiere/m² (landwärtiges Röhricht, Nesyt-Fischteich). Die jährliche mittlere Biomasse beträgt etwa 1,7 kg TS/ha (im Jahresmaximum 6,35 kg TS/ha), entsprechend einem Energiegehalt von 40600 bzw. 154000 kJ/ha (OBRTTEL 1978, Zahlen korrigiert). IMHOF (1979a) gibt für die Landschilfbestände des Neusiedler Sees einen mittleren Energiegehalt der halbbewohnenden Spinnenpopulationen von rd. 4200 kJ/ha an; die Jahresnettoproduktion liegt bei 18900 kJ/ha, der Energiegehalt der erbeuteten Insekten bei 37700 kJ/ha.

Die Individuendichte im Schilfröhricht liegt damit weit unterhalb der für mitteleuropäische Waldgesellschaften bzw. für Wirtschaftswiesen angegebenen Werte (166–462 Ind./m² bzw. 197–716 Ind./m²; ELLENBERG et al. 1986). Da im Röhricht jedoch große, jagende Formen überwiegen, erreichen die Jahresmittel der Biomasse ähnliche Größenordnungen (Waldgesellschaften: 0,06–0,17 g TS/m², Wirtschaftswiesen: 0,04–0,38 g TS/m²; HEYDEMANN 1961, ELLENBERG et al. 1986).

8.3 Submers lebende räuberische Invertebraten

Die Artenvielfalt der unter Wasser lebenden Räuber ist bedeutend größer als die der am nicht überschwemmten Schilfhalm jagenden Tiere. Die Spannweite reicht von einzelligen Wimpertierchen über Fadenwürmer, Borstenwürmer, Egel, Kleinkrebse, Mückenlarven, Wassermilben u.a. bis hin zu Raubwanzen und den Larven und Imagines der Schwimmkäfer (MESCHKAT 1934, DVORAK 1970b). Dadurch wird ein Beutespektrum von 0,1 bis knapp 100 mm Größe ausgenutzt. Freilich sind die Übergänge zwischen räuberischer und omnivorer Ernährungsweise fließend, und bislang ist in keinem Fall die Ernährungsweise röhrichttypischer Räuber eingehender untersucht worden.

Wassermilben (Hydracarina) werden recht häufig in der Umgebung der *Phragmites*-Stengel angetroffen; sie ernähren sich vor allem von Kleinkrebsen (Muschelkrebse, Wasserflöhe, Hüpferlinge) und Insektenlarven und -eiern, die sie anstechen und aussaugen. PONYI (1965) stellte im Röhrichtgürtel des Plattensees (Ungarn) Populationsdichten zwischen 2 und 12 Tieren pro dm² Stengeloberfläche fest. Die verschiedenen, durch pflanzensoziologische Zusammensetzung und Wassertiefe gekennzeichneten Abschnitte des Schilfgürtels waren durch jeweils unterschiedliche Artenspektren charakterisiert.

WAITZBAUER (1976a) untersuchte die Produktionsbiologie dreier Raubwanzen-Arten des Neusiedler See-Röhrichts. Die Schwimmwanze *Ilyocoris* (= *Naucoris*) *cimicoides* erbeutet oft Wasserasseln, die gut halb so groß sind wie sie selbst; sie werden mit den dolchartigen Vorderbeinen ergriffen und ausgesaugt. Die Stabwanze *Ranatra linearis*, obschon viel größer, ernährt sich nur von kleinen Wassertieren, z.B. Wasserflöhen oder Zuckmückenlarven. Bei der Ernährung des Rückenschwimmers *Notonecta glauca* spielen verunglückte terrestrische Tiere auf der Wasseroberfläche eine große Rolle (SCHWOERBEL, mdl. Mitt.). Alle drei Arten sind zweijährig und überwintern als Imagines; sie bevorzugen die

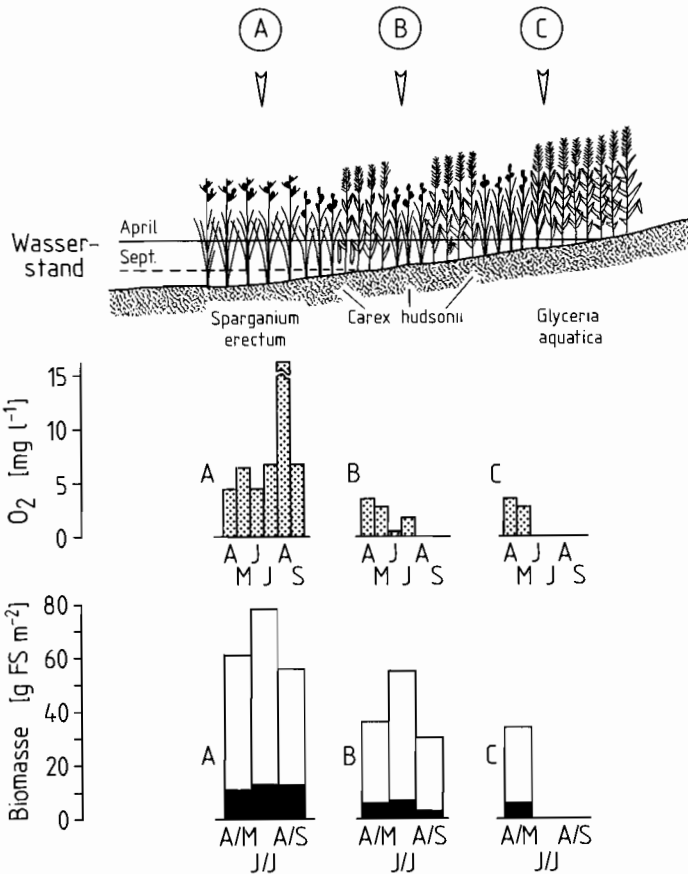


Abb. 21. Biomasse des Zoobenthos im Uferröhricht eines böhmischen Fischteichs in Abhängigkeit von Wasserstand und Sauerstoffgehalt (Monate: April bis September, Biomasse: schwarz – Räuber, weiß – sonstige, jeweils Formol-Frischgewicht). – Verändert n. DVORAK (1970b).

etwas aufgelockerten Röhrichtbestände mit Unterwuchs aus Rohrkolben und submersen Wasserpflanzen, sind also streng genommen keine charakteristischen Bewohner des geschlossenen Schilfgürtels.

Die Populationsdichten der erwachsenen Tiere liegen bei 7,1 – 8,6 Tieren/m² für *Ilyocoris*, 1,7 – 2,3/m² für *Notonecta* und 0,3 – 0,5/m² für *Ranatra*. Für alle Entwicklungsstadien der drei Arten wurde ein Energiegehalt von 5 kJ/m² ermittelt; die kumulative Produktion beträgt insgesamt 7,25 kJ/m²/Jahr (WAITZBAUER 1976a).

Über die Abhängigkeit des Vorkommens bestimmter räuberischer Arten von Strukturmerkmalen und besonderen ökologischen Bedingungen des Röhrichts ist wenig bekannt; vermutlich besitzen die meisten Arten nur eine geringe Bindung an diesen Lebensraum. Die Substratqualität dürfte jedoch von gewisser Bedeutung sein, da, wie SCHWENG (1937) herausfand, sandiges Sediment durch andere Zoobenthos-Arten besiedelt wird als Schlammsubstrat. Die meist bewegungsfreudigen Räuber benötigen eine gute Sauerstoffversorgung, so daß der Biomasseanteil räuberischer Formen an der Gesamtbiomasse des

Zoobenthos in den stärker durchströmten seewärtigen Röhrrichten besonders hoch ist (DVORAK 1970a) (Abb.21).

8.4 Insektivore Vögel und Säuger

8.4.1 Wintergäste und Zugvögel

Im Herbst und während des Winters sind zahlreiche Kleinvögel auf die im Schilf überwinterten Arthropoden als Nahrungsgrundlage angewiesen (vgl. Kap. 6). Denn gerade während der Zugzeit geht die Bildung von Depotfett wesentlich auf die Aufnahme tierischer Nahrung zurück. Der minimale tägliche Nahrungsbedarf beispielsweise von Rotkehlchen und Grasmücken liegt bei etwa 3 g FS Arthropoden-Biomasse (BERTHOLD 1976). Damit besitzen die Schilfröhrichte eine erhebliche Bedeutung als Nahrungsreservoir für Durchzügler und überwinterte Arten: FRÖMEL (1980) schätzt die Biomasse der überwinterten Halmparasiten auf 0,7 bis 2,8 kg FS/ha und die der Stoppelüberwinterer auf 0,01 – 1,4 kg FS/ha (jeweils Minimum- und Maximum-Schätzwert, Mettnau, Bodensee-Untersee). Die etwa 20000 Kleinvögel, die beim Herbst- und Frühjahrszug auf der Halbinsel Mettnau mit ihren 50 ha großen Schilfgebieten rasten, haben einen Nahrungsbedarf von rd. 100 kg FS (entspr. 2 kg/ha). Das bedeutet, daß größenordnungsmäßig die Hälfte oder mehr dieses Nahrungsreservoirs genutzt wird.

Während des Winters gehört der Zaunkönig zu den häufigsten Vögeln im Röhricht; er sucht in den Blattscheiden und Stoppeln nach Insekten. Hinzu gesellen sich Kohlmeise, Rotkehlchen, Heckenbraunelle, Rohrammer und Amsel (FRÖMEL 1980).

Von allen Wintergästen ist die Blaumeise am besten an den Nahrungserwerb im Schilf angepaßt (RICHARD 1920, TISCHLER 1943). Sie erbeutet nicht nur Stoppelüberwinterer, sondern auch die im Halm verborgenen Larven und Puppen schilfphytophager Insekten, indem sie die Stengelwand mit dem Schnabel gezielt aufhämert und die Larven herauspickt. Die Trefferquote ist sehr hoch: FRÖMEL (1980) fand, daß alle (!) aufgehackten Stengelabschnitte mit Insekten besetzt gewesen waren. Die Blaumeisen orientieren sich wahrscheinlich zunächst optisch, indem sie auffällige Veränderungen am Halm ausfindig machen. Fehlen solche Marken, kann das Tier durch »Resonanzklopfen« mit dem Schnabel feststellen, ob der an sich hohle Halm mit einer Larve »gefüllt« ist (HEISER 1975).

Der Blaumeisen-Fraß besitzt eine beträchtliche Bedeutung für die Mortalitätsrate der schilfphytophagen Insektenlarven. Bei *Giraudiella inclusa* werden zwischen 6 und 85% der Gallen aufgepickt (WAITZBAUER et al. 1973, SKUHRAVA & SKURHAVY 1981, TSCHARNTKE 1986), bei *Lasioperta arundinis* sind es 60% (SKUHRAVA & SKURHAVY 1981), bei *Thomasiella flexuosa* und *Th. massa* bis zu 70% (WAITZBAUER et al. 1973, FRÖMEL 1980), und bei *Lipara lucens* betragen die Winterabgänge 1 bis 28% (MOOK 1967, WAITZBAUER 1970, vgl. auch ABRAHAM & CARSTENSEN 1982).

Bezogen auf das gesamte Halmparasiten-Spektrum ist die Fangeffektivität der Blaumeise recht hoch: Im Mittel werden 20% der von Parasiten besetzten Halme erfolgreich aufgepickt (FRÖMEL 1980, FRÖMEL & HÖLZINGER 1987).

8.4.2 Brutvögel

Rohrsänger und Schwirle gehören zu den zahlenmäßig häufigsten Brutvögeln im Verdlandungsgürtel der Seen. Im seeseitigen, überschwemmten Röhricht sind hauptsächlich der Drosselrohrsänger und der Teichrohrsänger vertreten, während die anderen *Acrocephalus*- und die *Locustella*-Arten sowie die Bartmeise entweder mehr in den landwärtigen, knickschicht- und strukturreichen Röhrrichten zu finden sind oder aber eine gemischte Feuchtwiesen- und Buschvegetation bevorzugen. Bemerkenswerterweise fal-

len Nahrungsbiotop und Brutbiotop nicht zusammen: Der Drosselrohrsänger verbringt einen großen Teil seiner Jagdzeit außerhalb des Reviers (»Biomasse-Importeur«; BUSSMANN 1979a), und auch der Teichrohrsänger findet einen Teil seiner Beute außerhalb des Schilfs (CATCHPOLE 1972). Die Bartmeise sucht ihre Nahrung, überwiegend Imagines wasserlebender Insektenlarven, einige hundert Meter vom Nest entfernt in überschwemmten *Phragmites*-, *Typha*- oder *Carex*-Beständen (BIBBY 1981, WAWRZYŃIAK & SOHNS 1986).

Der Drosselrohrsänger ernährt sich stärker als der Teichrohrsänger von größeren Wassertieren. Innerhalb der Beutetiergruppe der Arthropoden verhalten sich beide Arten opportunistisch: Stehen Wassertiere nur in geringem Umfang zur Verfügung, wie am Bieler und am Neuenburger See (Schweiz), wird das Schwergewicht auf landlebende Kerbtiere verlagert. Beim Teichrohrsänger wird eine gewisse Abhängigkeit von Mücken und Fliegen (Diptera) sichtbar, die zwischen 22 und 71% der aufgenommenen Biomasse ausmachen können. Ein Teil dieser Nahrungstiere dürfte aus den Insektenemergenzen des Röhrichtgürtels stammen (Abb. 22). Ansonsten überwiegt der Anteil der nicht im eigentlichen Schilfgürtel vorkommenden Insekten.

Insgesamt darf angenommen werden, daß die im Röhricht selbst produzierte Nahrungsmenge dem Bedarf der Brutpopulationen beider Arten nicht gerecht wird.

Hinzu kommt eine Reihe weiterer Vogelarten, die aber weit weniger an das Schilf als Lebens- und Nahrungsraum gebunden sind: Rauchschnalbe, Mehlschnalbe, Uferschnalbe und Mauersegler jagen über dem Schilf nach Insekten (LÖFFLER 1974, HUDEC & STASTNY 1978); sie nutzen dabei die beträchtlichen Fliegen- und Mückenemergenzen der Röhrichte (FRITZ 1978, HEIMER 1979; Abb. 22).

Die Nahrung der polyphagen Vögel setzt sich zu großen Teilen aus Insekten(larven) und Kleinkrebsen zusammen; im Unterschied zu den o.g. Arten leben in diesem Fall die Nahrungstiere jedoch submers oder an der Wasseroberfläche. Zu dieser Gruppe gehören der Zwergtaucher, das Kleine Sumpfhuhn, die Wasserralle und – mit Einschränkungen – auch das Bläßhuhn.

Der Zwergtaucher frißt nur im Winter kleine Fische, während der Brutzeit ernährt er sich von Insektenlarven (BANDORF 1970). In den Mägen des Kleinen Sumpfhuhns wurden neben einem beachtlichen Anteil von Samen und Algen Reste von Mückenlarven und Käfer-Imagines (Hydrophilidae, Carabidae) gefunden (GLUTZ VON BLOTZHEIM et al., 5, 1973). Die Wasserralle erbeutet neben kleinen Fischen, Fröschen und Schnecken und Kleinkrebsen vor allem Wasserwanzen-Imagines und Larven von Libellen, Käfern und Köcherfliegen (GLUTZ VON BLOTZHEIM et al., 5, 1973). Das Bläßhuhn ernährt sich überwiegend vegetarisch, so daß der tierische Anteil nur im Sommer von Bedeutung ist (Ausnahme: Seen mit Massenvorkommen der Dreikantmuschel); dann werden kleine Fische, große Wasserkäfer-Imagines und Wasserwanzen sowie Insektenlarven und Mollusken gefressen (COLLINGE 1936, HURTER 1972).

Wie bei vielen Rohrsängern ist der Brutraum nicht identisch mit dem Nahrungsbiotop: Der Zwergtaucher erbeutet seine Nahrung tauchend im Sublitoral; auch das Bläßhuhn ist ein guter Taucher, vermag sich aber auch in aufgelockerten Röhrichten zu bewegen. Die Wasserralle und das Kleine Sumpfhuhn sind weitaus kletterfreudiger und daher der Situation im Röhricht besser angepaßt. Die Nahrungstiere werden von fester Unterlage aus aufgepickt; bevorzugte Nahrungsräume sind freiliegende Schlickflächen, Spülsäume und schwimmende Treibgutdecken am Rande oder im Inneren aufgelichteter Röhrichte. Die Nahrungsverfügbarkeit scheint in der strukturreichen Übergangszone Röhricht/Sublitoral besser zu sein als in geschlossenen Schilfbeständen. Alle diese Arten stellen »Biomasseimporteure« dar, die tierisches Material von außerhalb in das Ökosystem Röhricht tragen.

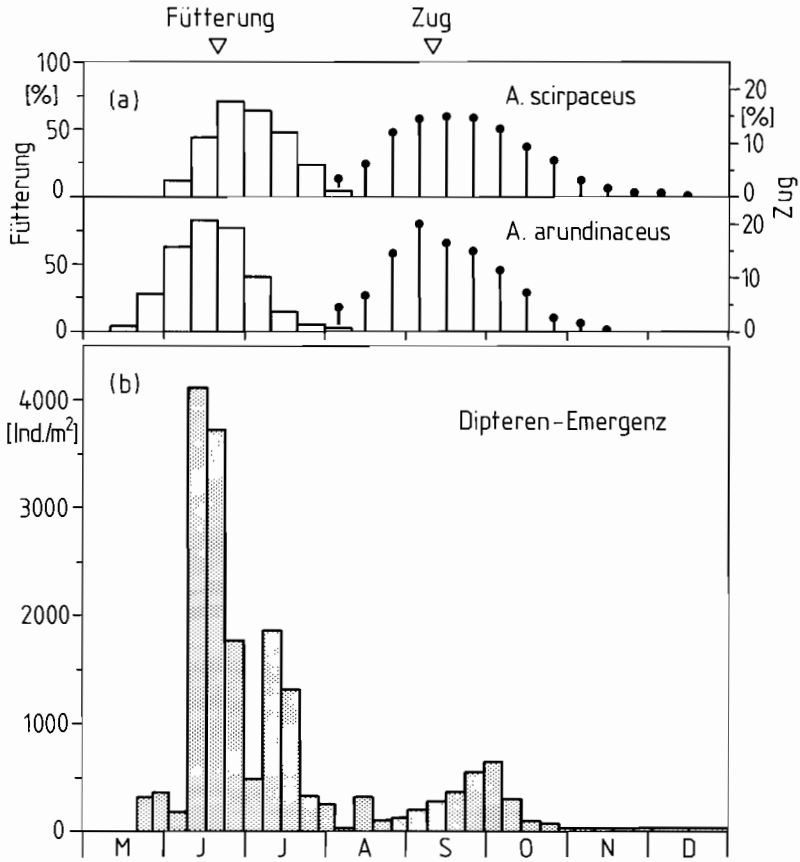


Abb. 22. Bedeutung der Insekten-Emergenz der Röhrichte für die Ernährung der Singvögel während der Brutzeit und des Herbstzuges.

(a) Histogramm: Nestlingsfütterung des Teich- und des Drosselrohrsängers in einem tschechoslowakischen Teichgebiet; angegeben ist für monatliche Dekaden der Prozentsatz an Nestern mit geschlüpften und gefütterten Jungen (100% = alle Nester mit Gelegen oder Jungen einschl. Zweitbruten und Verlusten; *A. arundinaceus*: n = 165, *A. scirpaceus*: n = 48, Summe der Jahrgänge 1960–1969); umgerechnet n. HAVLIN (1971).

Punkt Balken: Zugfrequenz des Teich- und des Drosselrohrsängers am Bodensee-Untersee; angegeben ist die prozentuale Häufigkeitsverteilung der Dekadensummen der Erstfänge auf der in einem ausgedehnten Schilfgebiet liegenden Fangstation Mettnau (100% = Summe aller Erstfänge der Jahre 1972–1980), *A. arundinaceus*: n = 203, *A. scirpaceus*: n = 17 167); umgerechnet n. Ornithologische Arbeitsgemeinschaft Bodensee (1983).

(b) Dipteren-Emergenz (Fliegen, Mücken) in einem überschwemmten Schilfbestand eines Altrheinarms bei Lampertsheim; angegeben sind die geschlüpften Individuen pro m² und Fangperiode (umgezeichnet n. FRITZ 1978).

Man beachte die gute zeitliche Übereinstimmung zwischen Fütterungsperiode und Frühsommergipfel der Dipteren-Emergenz; dagegen liegt das Maximum der Zugfrequenz deutlich früher als das Maximum der Herbstemergen.

8.4.3 Säugetiere

Ausschließlich insektenfressende Säugetiere fehlen dem Seeufer-Schilfgürtel weitgehend. Lediglich in den nicht oder nur geringfügig überschwemmten Teilen trifft man auf die Wasserspitzmaus (*Neomys fodiens*) (BAUER 1960, PELIKAN 1975), die sich von Insekten(larven), Würmern, Schnecken, jungen Fischen und Fröschen ernährt (GÖRNER & HACKETHAL 1988).

Auch die Zwergmaus deckt einen erheblichen Teil ihres Nahrungsbedarfes durch Insekten(larven) (OBRTEL 1975): Bei Magenuntersuchungen wurden in 68% der Fälle tierische Reste gefunden.

An erster Stelle der Beutetiere stehen Gallmücken-Larven (Dipt., Cecidomyiidae), gefolgt von Stelmücken-Larven (Dipt., Limoniidae), Eulen-Raupen (Lepid., Noctuidae) und Schwimmkäfer-Larven (Col., Dytiscidae). Dabei versteht es die Zwergmaus, die Schilfhalme seitlich aufzunagen, um an die endophag lebenden Raupen und Gallmücken-Larven zu gelangen (PIECHOCKI 1958: 22); wie die Tiere ihre Beute lokalisieren, ist nicht bekannt.

8.4.4 Produktionsbiologische Aspekte

Eingehende produktionsbiologische Untersuchungen wurden bislang nur an einem südböhmischen Fischteich durchgeführt (PELIKAN 1975, 1978):

Die Populationsdichte der Zwergmaus liegt bei 10 Ind./ha (entspr. 22 g TS/ha); die jährliche Nahrungsaufnahme liegt bei 6990 g TS/ha (entspr. 150000 kJ/ha), wovon rd. 27% auf tierische Nahrung entfallen. Jährlich werden von der Population 72 g TS/ha an Biomasse produziert. Die Wasserspitzmaus mit einer Populationsdichte von 8 Ind./ha (entspr. 18 g TS/ha) verspeist jährlich 5430 g TS/ha an Insekten und anderen Invertebraten (entspr. 117000 kJ/ha); damit wird jährlich eine Biomasse von 80 g TS/ha produziert. Insgesamt liegt der Nahrungsbedarf beider Arten bei rd. 3400 g TS/ha an Insekten und 1900 g TS/ha an anderen Invertebraten. Der Energiekonversionsfaktor beträgt etwa 0,015, d.h., nur 1,5% der konsumierten Energie werden in Biomassezuwachs umgesetzt.

Zur Produktionsbiologie insectivorer Schilfvögel konnten keine Angaben gefunden werden.

8.5 Carnivore Vögel und Säuger

Zu den wichtigsten carnivoren Brutvögeln des überschwemmten Röhrichts gehören Haubentaucher, Purpurreiher, Zwergdommel und Rohrdommel sowie schließlich die Rohrweihe.

Der Haubentaucher benötigt zur Brut nur einen schmalen, Deckung bietenden Röhrichtgürtel; Struktur und Breite des Vegetationssaums sind zweitrangig, mithin auch das in ihm steckende Nahrungspotential (MELDE 1973): Die Nahrung beschafft sich der Haubentaucher nämlich im ca. 2 – 5 m tiefen Sublitoral außerhalb des Röhrichts. Sie besteht zum überwiegenden Teil aus Fischen (Flußbarsche, Weißfische), während Kleinkrebse, Schnecken und Insektenlarven nur einen geringen Anteil einnehmen (GEIGER 1957, MELDE 1973).

Die Rohrweihe brütet in dichten, ausgedehnten Schilfröhrichten. Die Jagdreviere erreichen eine Größe von 500 ha und mehr (GLUTZ VON BLOTZHEIM et al., 4, 1971) und überdecken die landwärtig angrenzende Kulturlandschaft. Das Nahrungsspektrum ist recht breit, es dominieren jedoch terrestrische Beutetiere (Kleinnager, Kleinvögel, Vögel bis Rebhuhngröße), während (semi-)aquatisch lebende Formen wie Schermäuse, Limikolen, Bläbhühner, Frösche usw. zahlenmäßig zurücktreten (GLUTZ VON BLOTZHEIM et al., 4, 1971, BOCK 1978). Allerdings neigen Rohrweihen stark zu individueller Nahrungsspezialisierung.

Purpurreiher, Zwergdommel und Rohrdommel brüten ebenfalls in ausgedehnten Rohrdickichten. Alle drei Arten sind an die Jagd im dichten Schilfgestrüpp angepaßt (vgl. Kap. 4.2). Brutbiotop und Nahrungsbiotop fallen weitgehend zusammen, aber auch in diesen Fällen werden kleine Wasserlöcher und Gräben dem geschlossenen Röhricht vorgezogen (BAUER & GLUTZ VON BLOTZHEIM et al., 1, 1966). Die Nahrung des Purpurreihers besteht hauptsächlich aus Weißfischen und Barschen, Fröschen und Schermäusen; daneben erbeutet er auch Insektenlarven (VASVARI 1931, OWEN & PHILIPPS 1956, WILLIAMS 1959). Die Zwergdommel erbeutet teils recht große Fische, aber auch Wasserinsekten und ihre Larven werden nicht verschmäht (VASVARI 1929). Die Nahrung der Rohrdommel besteht aus Fischen und Fröschen, zu einem geringen Anteil auch aus Kleinsäugetern (z.B. Schermaus), Wasserkäfern und Wasserwanzen (VASVARI 1929). Am Neusiedler See haben sich die Rohrdommeln auf den Froschfang spezialisiert (KOENIG 1952: 276).

Von den genannten Carnivoren schöpfen streng genommen nur Purpurreiher, Zwergdommel und Rohrdommel das Nahrungsangebot des Schilfröhrichts aus. Die anderen, weniger spezialisierten Arten müssen auf andere Nahrungsangebote ausweichen. Wie schon bei den insectivoren und omnivoren Schilfvögeln mag man daraus den Schluß ziehen, daß das Nahrungsangebot bzw. die Beuteverfügbarkeit nicht zum Aufbau der jeweiligen Brutpopulationen ausreicht.

Unter den carnivoren Säugetieren fehlen Arten, die auf das Leben im überschwemmten Schilf spezialisiert sind. Nur gelegentlich dringen von der Landseite her Mauswiesel (*Mustela nivalis*) und Hermelin (*Mustela erminea*) ein (PELIKAN 1975, 1978). Im Neusiedler See-Schilf ist die eher omnivore Wanderratte (*Rattus norvegicus*) anzutreffen. Auch sie besitzt keine Anpassungen an das Wasserleben und muß im Winter, wenn die Nahrungsquellen versiegen, das Röhricht verlassen (BAUER 1960).

Hinsichtlich der carnivoren Vögel fehlen produktionsbiologische Angaben; für die Säugetiere ermittelte PELIKAN (1978) entsprechende Daten aus den landwärtigen Bereichen eines südböhmischen Fischteich-Röhrichts.

8.6 Brutverluste und Mortalität

Ausmaß und Art der Ei- und Brutverluste und der Mortalität vor Erreichen des Fortpflanzungsalters vermögen mitunter ein klares Licht auf die Bedeutung bestimmter Nahrungsbeziehungen zu werfen. Freilich existieren nur für wenige Arten quantitative Angaben; am besten untersucht sind einige phytophage Insekten(larven) sowie Vögel und Säuger.

Im typischen Fall ist die Mortalität der endophagen Insektenlarven durch abiotische Umweltfaktoren verschwindend gering; die meisten Verluste treten durch Parasitoidbefall auf, gefolgt durch den Fraßdruck derjenigen Vogelarten, die die Halme aufpicken können (z.B. Blaumeise).

Etwas anders sieht die Mortalität bei den Brutvögeln des Röhrichts aus: Hier fallen viele Eier bzw. Gelege und Jungvögel abiotischen Umweltfaktoren zum Opfer (ungünstige Nestbefestigung, Überschwemmung, Witterung usw.), während Räuber und Gelegeplünderer offenbar nur mäßigen Schaden anrichten (Bläßhuhn: ALLEY & BOYD 1947, LELEK 1958, SAGE 1969). Eine genaue Einschätzung wird allerdings dadurch erschwert, daß die Ursache etlicher Abgänge nicht festzustellen ist, und daß die Identität des Räubers oft fraglich bleibt.

Beispielsweise wird die Schermaus (*Arvicola terrestris*) sehr häufig als Gelegeplünderer genannt; andererseits konnte HOLISOVA (1970) – gleichlautend mit anderen Autoren – in 169 Mägen von *A. ter-*

restris keinerlei tierische Reste, Eierschalen oder Federn nachweisen. Dagegen zählen Krähen nachgewiesenermaßen zu den wichtigsten Eiräubern.

Die Mortalität der erwachsenen Vögel und Säugetiere ist während der Vegetationsperiode nur gering. Strenge Winter und – für die Schwimmvögel – die Vereisung der Gewässer führen zu Ernährungsengpässen und damit zu einer starken Dezimierung der Bestände durch Verhungern und weniger durch Jagddruck der Greifvögel und räuberischer Säugetiere.

9. Strukturbeziehungen zwischen Röhrichtbewohnern

Konkurrenz, Symbiose, Parasitismus und Räuber-Beute-Beziehung sind die wichtigsten Beziehungen zwischen Tieren in einem Lebensraum. Einige Aspekte sind bereits in den vorangegangenen Kapiteln zur Sprache gekommen. Darüber hinaus wurden im Röhricht einige interessante Fälle festgestellt, in denen das Vorkommen einer Art die Ansiedlung oder Überlebenschancen anderer Arten – jenseits der o.g. Faktoren – wesentlich beeinflusst (Förderung, »facilitation«). Die Beziehungen sind indirekter Art, da sie oft erst durch Veränderung der Schilfpflanze bzw. der Schilf-Bestandsstruktur möglich werden. In der Regel sind sie für den verursachenden Organismus weder von Nutzen noch von Nachteil. Drei charakteristische Strukturbeziehungen sollen hier besprochen werden.

9.1 Begünstigung fremder Arten durch Schwächung der Pflanzenabwehr

Der Befall landwärtiger Schilfbestände durch die Zweipunkt-Schilfeule (*Archanara geminipunctata*) führt zu bestandsstrukturellen Veränderungen, etwa zum Austrieb von kleinen Seitensprossen am verbleibenden Halmstück, zu einer Verminderung der Bruchfestigkeit des befallenen Halmes sowie zu einem verstärkten Austrieb dünner (geschwächter) Halme in der nachfolgenden Vegetationsperiode. Die Seitenäste sind oft die einzigen Stengelstücke, die von der zweiten (und den folgenden) Generation(en) der Schilfgallmücke *Giraudiella inclusa* belegt werden können (TSCHARNTKE 1989a). Die Vermehrungsrate und damit der »Erfolg« von *Giraudiella* wird also positiv durch den vorausgegangenen *Archanara*-Befall beeinflusst; durch die Zerstörung des Vegetationskegels vermindert *Archanara* die Widerstandskraft von *Phragmites*. Die Gallmücke *Lasioperta arundinis* ist gänzlich auf Seitensprosse des Schilfs angewiesen; häufigster Seitensproß-Verursacher ist neben der Milbe *Steneotarsonemus* die Schilfeule (SKUHRAVA & SKUHRAVY 1981).

Die Verminderung des mittleren Halmdurchmessers in der nachfolgenden Schilfgeneration dürfte ebenso die Abundanz von *Giraudiella* erhöhen, vermindert aber – wie in Kap. 6.9 gezeigt – den weiteren *Archanara*-Befall.

9.2 Öffnung des Halms und Besiedlung durch Überwinterer und Inquilinen

Die mechanische Schwächung des Halms durch gallbildende und freilebend-endophage Insektenlarven führt zum häufigeren Halmbruch, bei dem die Internodien geöffnet und überwinternden Arthropoden zugänglich gemacht werden (VOGEL 1984: 142). Im NSG Schweinsberger Moor (Hessen) werden die Überwinterungsmöglichkeiten der Schilfsackspinne (*Clubiona phragmitis*) entscheidend durch vorausgegangenen *Archanara*-Befall beeinflusst (NENTWIG 1982).

Ganz ähnlich beobachtete TISCHLER (1973), daß Hirsche im Herbst an den verholzten Stengel von Doldenblütlern knabbern, dabei die Stengel abbrechen und eine verstärkte Besiedlung mit überwinternden Arthropoden ermöglichen.

Nach dem Schlupf von endophagen Insekten(larven) bleibt häufig das Schlupffenster bzw. der Schlupfgang offen, so daß andere Arthropoden eindringen können. Besonders die verlassenen Gallen der Fliege *Lipara lucens* werden gern von Inquilinen angenommen und bilden für einige Arten charakteristische Lebensräume. Insgesamt wurden mehr als 30 Arten gefunden (ERDÖS 1957, WAITZBAUER 1970, ABRAHAM & CARSTENSEN 1982, VOGEL 1984).

Nach WAITZBAUER (1970) kann man zwei ökologische Gruppen unterscheiden: die Bewohner der einjährigen (noch mit *Lipara*-Larven besetzten) Galle und die der zweijährigen Galle.

In der einjährigen Galle dominieren Larven der Gallmücken (Cecidomyiidae), der Dungfliegen (Scatophagidae), der Fliegenfamilie Anthomyiidae und der Halmfliegen (Chloropidae) sowie Jungtiere der Springschrecken-Gattung *Conocephalus* (Saltatoria, Conocephalidae). Sie ernähren sich wahrscheinlich alle rein detritophag, d.h. von abgestorbenem pflanzlichem Gewebe; in einigen Fällen ist die Ernährungsweise jedoch nicht geklärt, z.B. bei Milben-Arten, die eher an lebendem *Phragmites*-Gewebe saugen (z.B. *Sideroptes*, vgl. VOGEL 1984).

Die »Nachmieter«-Population der Galle im zweiten Jahr wird vor allem durch solitär lebende Kleinbienen (z.B. *Prosopis*, *Osmia*, Apidae, Hym.) und Grabwespen der Gattungen *Trypoxylon*, *Cenomus* u.a. (Sphcicidae, Hym.) geprägt. Es handelt sich ausschließlich um Formen, die in ihrer Ernährung nicht mehr auf pflanzliches Gewebe angewiesen sind, da die Stengel längst vertrocknet sind; die *Cenomus*-Larven beispielsweise werden von ihren Eltern mit gelähmten Blattläusen gefüttert, die in die Gallenkammer eingetragen werden (MÜLLER 1911).

In ähnlicher Weise erschließt *Archanara* durch die Öffnung des Halms einen neuen Lebensraum für eine Reihe von Mücken, Käfern, Fransenflüglern und Spinnen (NENTWIG 1982, VOGEL 1984).

Wie groß die Habitatreue der Inquilinen- bzw. »Nachmieter«-Arten ist, und ob gewisse Beziehungen zwischen ihnen und dem Phytophagen-Parasitoid-Komplex bestehen, muß beim derzeitigen Forschungsstand offen bleiben.

9.3 Besiedlung von Bisamburgen und -wohnplätzen

Ungeachtet der insgesamt negativen Auswirkungen des Bisamfraßes für die Schilfbiozönose stellen ihre Burgen für einige Arten eine ökologische Bereicherung dar. Durch die Öffnung großer, oftmals monotoner Verlandungsgesellschaften wird die Artendiversität erhöht, indem sich – wenn auch nur vorübergehend – subdominante Pflanzen ausbreiten können (DANELL 1977). Vielfach üben die ausgefressenen Flächen eine besondere Anziehungskraft auf Wasservögel aus. Am Rush Lake (USA) werden sowohl unbewohnte als auch bewohnte Bisamburgen von der Sumpfschwalbe (*Sterna forsteri*) und der Trauerschwalbe (*Chlidonias niger*) als Brutplatz genutzt; auf Bisamburgen ist der Bruterfolg deutlich höher als auf anderen Substraten (BERGMAN et al. 1970).

In ähnlicher Weise dienen verlassene Rohrweihen-Horste Wasserrallen und anderen Wasservögeln als Nestunterlage (GLUTZ VON BLOTZHEIM et al., 5, 1973). Die Wasserspitzmäuse des überschwemmten Schilfgürtels im Neusiedler See sind gänzlich auf Vogelnester angewiesen; bevorzugt werden die tiefstehenden Nester von Bartmeise und Kleinem Sumpfhuhn (BAUER 1960).

10. Produktion, Energiefluß und Nahrungsnetz im Röhricht

Coenologische Struktur, Nischenbesetzung, Nahrungsnetz sowie Produktion und Energieflüsse sind die wichtigsten Stationen der Beschreibung eines Ökosystems (vgl. ELLENBERG 1973). In den vorangegangenen Kapiteln wurden die wichtigsten der am Aufbau des

Ökosystems »Schilfröhricht« beteiligten Organismen(gruppen) behandelt; ihre Lebens- und Ernährungsweise wurde, soweit das im Rahmen dieser Übersicht möglich war, kurz angerissen. Auch auf produktionsbiologische Aspekte, Struktur- und Konkurrenzbeziehungen zwischen einzelnen Mitgliedern der Biozönose wurde eingegangen. In diesem Kapitel sollen nun diese Einzelfakten zusammengefaßt werden, um grundsätzliche Aspekte des Stoffwechsels der Gesamt-Biozönose herauszuarbeiten.

Von einigen wichtigen Ökosystemen der Erde liegen geschlossene Bearbeitungen vor, bei denen versucht wurde, auf einer begrenzten Fläche die wichtigsten Stoff- und Energieflüsse nachzuzeichnen (Korallenriff, Zypressensumpf, Salzmarsch, Süßwassersee, Buchenwald). Für das Ökosystem »Schilfröhricht« ist das bisher noch nicht gelungen. So muß im folgenden auf unzusammenhängende Datensätze zurückgegriffen werden, die an unterschiedlich strukturierten Röhrichten in unterschiedlichen Regionen Europas gewonnen wurden. Verständlicherweise haben die Bearbeiter(innen) gerade diejenigen Standorte ausgewählt, die für ihre Fragestellung besonders ergiebig erschienen.

Die nachstehend zusammengestellten Produktions-, Energiefluß- und Nahrungskettendaten wurden so ausgesucht, daß sie den Verhältnissen eines dauerhaft überschwemnten, naturnahen Schilfröhricht-Standortes an dem flachscharigen Ufer eines eutrophen mittlereuropäischen Sees möglichst weit entgegenkommen.

10.1 Produktion

Angaben über die pflanzliche und tierische Produktion im Schilfröhricht stammen vom Neusiedler See, von südböhmischen Fischteichen und einigen Seen der masurischen Seenlandschaft. Keine Angaben sind derzeit über die mikrobielle Produktion im Zuge des Schilfstreu-Abbaus möglich. Die meisten Arbeiten stammen aus den 60er und 70er Jahren; dabei werden große Forschungslücken, besonders die Sekundärproduzenten betreffend, sichtbar. Dennoch lassen sich einige bemerkenswerte Eigenschaften herausfiltern:

Die hohe Primärproduktion des Röhrichtgürtels wurde bereits angesprochen; sie liegt im Bereich von 2000 g TS m^{-2} und stützt sich zu rd. 95% auf die Helophyten, im besonderen auf die Schilfpflanze. Die Produktion der tierischen Primärkonsumenten ist damit verglichen sehr gering; sie dürfte kaum $3 - 5 \text{ g TS m}^{-2}$ übersteigen, entsprechend 0,2% der Primärproduktion. Höhere Werte ergeben sich nur bei intensivem Befall durch Schädlinge. Die Gegenüberstellung dieser beiden Produktionszahlen macht deutlich, in welchem geringem Maße die Phytomasse des Röhrichts zur tierischen Ernährung herangezogen wird. Die Produktion emers oder terrestrisch lebender Sekundärkonsumenten läßt sich wegen fehlenden Datenmaterials kaum überblicken, liegt aber sicherlich unter $0,1 \text{ g TS m}^{-2}$.

Der weitaus größte Anteil der Primärproduktion wird als Röhrichtstreu von der Mikroflora und von Detritusfressern aufgenommen und weiterverarbeitet. Entsprechend ist deren Biomasse mit etwa $1 - 10 \text{ g TS m}^{-2}$ um ein Mehrfaches höher als die aller anderen Sekundärkonsumenten zusammen. Aber gerade über diese, für die Stabilität des Ökosystems »Röhricht« so wichtige Gruppe, fehlen Produktionsdaten.

10.2 Energieflüsse

Die Energieflüsse in einem Ökosystem werden oft in der Form eines Röhrensystems dargestellt, in das die Strahlungsenergie der Sonne eingeleitet wird: Durch Öffnungen unterschiedlicher Dicke, die die Menge der transportierten Energie repräsentieren, wird die Strahlungsenergie zunächst zum Aufbau von Biomasse und zum Unterhalt des Stoffwech-

sels, dann aber auch zur Remineralisation der im Organismus gebundenen Kohlenstoff- und Nährstoffmengen genutzt.

Ebenso wie die Produktionsdaten sind die Energieflüsse zwischen den einzelnen trophischen Ebenen nur fragmentarisch bekannt. Folgende Zahlen verdienen aber festgehalten zu werden: Die Energienutzung der Primärproduzenten ist mit knapp 3% recht hoch. Der Nutzungsgrad der Phytomasse der Helophyten durch Primärkonsumenten ist kaum höher: Von den 37000 kJ/m² in der Phytomasse fixierten Energie werden nur knapp 1000 kJ (= 2,5%) von herbivoren Säugern und Vögeln und phytophagen Arthropoden aufgenommen; hierin ist die durch Verbiß und Nestbau zerstörte Phytomasse nicht enthalten. Der Energietransfer von der Primärkonsumenten- zur Sekundärkonsumenten-Ebene läßt sich derzeit nicht quantifizieren; er dürfte ebenfalls bei wenigen Prozenten liegen. Der größte Teil der photosynthetisch gebundenen Energie wird via Schilfstreu in die Detrivoren-Nahrungskette eingeschleust. Die großen Wissenslücken, gerade was das Schilf-Zoobenthos angeht, lassen keine weitere Beurteilung des Energietransportes durch diese Nahrungskette zu.

Letztendlich geht die Strahlungsenergie als Wärmebewegung der Moleküle verloren, ohne daß sie von Pflanze oder Tier »eingefangen« und erneut genutzt werden könnte. Gleichwohl ist die Netto-Stoff- und Energiebilanz eines Ökosystems nicht notwendigerweise gleich Null, da

1. tote organische Substanz im System angehäuft werden kann; in den seewärtigen Schilfröhrichten des Bodensee-Untersees gelangen pro Jahr etwa 4% der organischen Produktion ins Dauersediment und tragen dadurch zur Schilftorfbildung bei (OSTENDORP 1988);
2. das Ökosystem eine Sukzession zu einem anderen System mit höherer Biomasse und möglicherweise höherer Produktion durchmachen kann (hier: Verlandung, vgl. Kap. 11);
3. Biomasseflüsse (und damit Energieflüsse) über die Systemgrenzen hinweg stattfinden können (s.u.).

Die wichtigsten Biomasse-Importeure sind die Brutvögel des Schilfgürtels, die einen Großteil ihrer Nahrung außerhalb der geschlossenen Röhrichte suchen, während Faeces, Eireste und tote Jungvögel im Schilf verbleiben. Einige systemfremde Brutvögel bilden die Biomasse-Exporteure, indem sie die Insektenemergenzen des Schilfs abfangen, und so verhindern, daß die Biomasse der Insekten-Imagines – tot oder lebendig – den Nahrungsketten innerhalb des Systems zugeführt werden. Das gleiche gilt für typische Eiräuber, z.B. Krähen. Gleichzeitig exportieren die Schilfbrutvögel Biomasse dadurch, daß sie und ihre Jungen nach der Brutzeit den Röhrichtgürtel wieder verlassen, um im Sublitoral nach Nahrung zu suchen (DOBROWOLSKI 1969). Da die erwachsenen Vögel vorwiegend während der Überwinterung oder beim Zug sterben, sich also dabei nicht im Röhrichtgürtel aufhalten, werden ihre Kadaver den Nahrungsketten des Systems entzogen. Ähnliches gilt auch für die herbivoren Brutvögel.

10.3 Nahrungsnetz

Die trophischen Beziehungen zwischen den Mitgliedern einer Biozönose werden oft in Form eines Nahrungsnetzes dargestellt, aus dem hervorgeht, welcher Organismus welchen anderen zur Erzeugung eigener Biomasse nutzt (Abb. 23). Seinen Ausgangspunkt nimmt das Nahrungsnetz bei den Primärproduzenten und beim Eintrag von allochthonem Detritus. Die Endkonsumenten stellen das Ende des Nahrungsnetzes dar. Die Biomasse

aller Organismen eines Nahrungsgefüges dient nach ihrem Tod einer Vielzahl von Destruenten (z.B. Aasfressern, Bakterien) als Nahrung.

Die Abb. 23 läßt einige charakteristische Eigenschaften des Röhricht-Nahrungsnetzes erkennen:

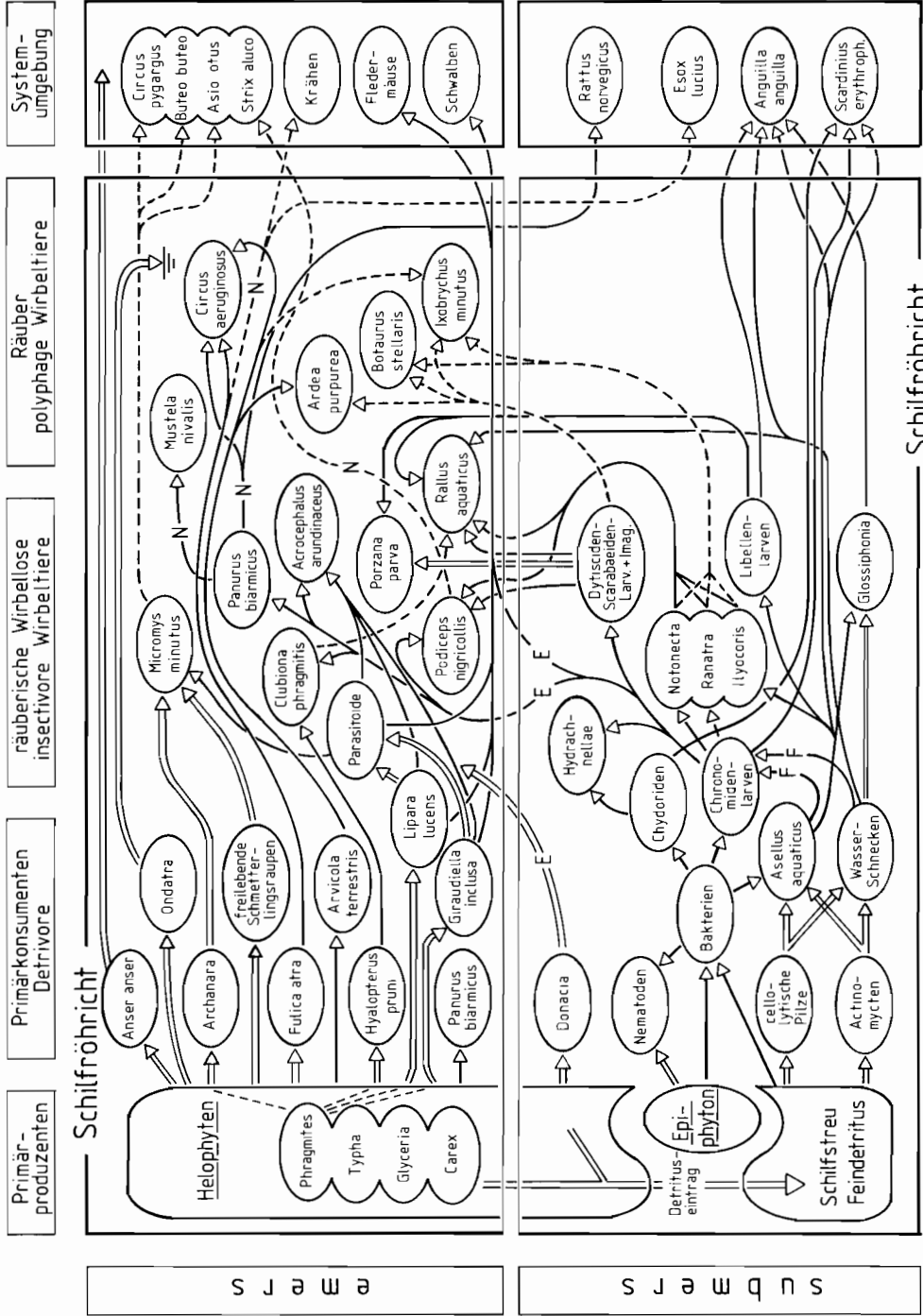
a) Das Ökosystem Schilfröhricht zerfällt hinsichtlich der Nahrungsbeziehungen in ein emerses und ein submerses Teilsystem; beide Nahrungsnetze sind in hohem Grade voneinander unabhängig. Das emerse Nahrungsnetz wird durch die Primärproduktion der Sumpfpflanzen, das submerse durch den Streueintrag und durch die epiphytische Primärproduktion gespeist. Dem entspricht auch eine zeitliche Verschiebung der Entfaltung von Biomasse und Verknüpfungsgrad der Nahrungsbeziehungen: Die emerse Phytomasse erreicht ihr Maximum erst im Hochsommer und mit ihr auch die Biomasse und Fortpflanzungs- bzw. Ausbreitungsaktivität der von ihr abhängigen Konsumenten (z.B. Pflaumenblattlaus). Die Schilfstreu hingegen wird im Spätherbst und Winter angeliefert, so daß Aktivität der Primär- und Sekundärdestruenten im Winter und Frühling maximal ist. Mit einer gewissen zeitlichen Verschiebung gegen den Sommer hin folgen die von ihnen abhängigen räuberischen Arthropoden (z.B. Käfer und Raubwanzen). Der Biomasseaustausch zwischen beiden Kompartimenten ist im wesentlichen auf Streuzufuhr und den Faeces-Eintrag (z.B. durch Brutvögel) in das submerse Teilsystem sowie auf Insekten-Emergenzen (vor allem Zuckmückenlarven) in das emerse Teilsystem beschränkt; hinzu kommt die Ausbeutung des Vorkommens an größeren Insekten(larven) durch omnivore Schwimmvögel (Kleines Sumpfhuhn, Wasserralle, Zwergtaucher u.a.).

b) Die höheren Glieder der Nahrungskette und vor allem die Endkonsumenten treten häufig erst in der systemfremden Umgebung, also außerhalb des Schilfgürtels auf. Hierzu zählen Greifvögel, Gelegeplünderer, litoralbewohnende Fische und insectivore Vögel und Fledermäuse, die die Insekten-Emergenzen des Röhrichtgürtels abschöpfen. Auch die alters- oder witterungsbedingten Abgänge vor allem der Brutvögel erfolgen außerhalb des Röhrichtgürtels. Andererseits wird die terrestrische und litorale Umgebung von vielen Brutvögeln (z.B. Rohrweihe, Rohrsänger, Bläßhuhn) als Nahrungsquelle herangezogen. In diesen drei Bereichen findet also ein Nahrungsaustausch mit der systemfremden Umgebung statt.

c) Nahrungsspezialisten sind im Ökosystem »Schilfröhricht« sehr ungleichmäßig verteilt: Im strengen Sinne kommen sie vor allem auf der Ebene der emersen Primärkonsumenten vor, etwa bei den monophagen Insekten(larven) oder den herbivoren Säugetieren, die aber bereits Übergänge zu polyphager (Graugans, Bisam, Schermaus) oder omnivorer (Bläßhuhn, Bartmeise) Lebensweise erkennen lassen. Bemerkenswerterweise gibt es fast keine submers lebenden Schilf-Phytophagen (nur *Donacia*-Larven). Unter den emersen Sekundärkonsumenten zeigen nur die parasitischen Schlupfwespenlarven einen spezialisierten Nahrungserwerb.

Der Grad an Nahrungsspezialisierung im submersen Teilsystem ist ungleich geringer: Die meisten der hier lebenden Arten werden auch in andersgearteten Biotopen (z.B. in Unterwasserpflanzengürtel oder in Spülsäumen, Bächen usw.) angetroffen, und sie sind keineswegs auf Schilfstreu oder Schilfepiphyton als Nahrungsquelle angewiesen.

Abb. 23. Nahrungsnetz im Ökosystem »Schilfröhricht« (schem.). – Dargestellt sind die wichtigsten Nahrungsbeziehungen zwischen repräsentativen Mitgliedern der Röhrichtbiozönose soweit sie in der Literatur beschrieben sind (\implies – quantitativ besonders bedeutende Nahrung, $-\text{--}\rightarrow$ – Nahrungsbeziehung von geringerer Bedeutung; E – Insektenemergenz, F – Faeces, N – Nestlinge, Gelege); Erklärungen s. Text.



Schilfröhricht

emers

submers

Dem liegen folgende Umstände zugrunde:

1) Eine hohe Nahrungsspezialisation gilt in einer sich rasch verändernden Umwelt als evolutionärer Nachteil; dort aber, wo über große Zeiträume hinweg die gleiche Nahrungsgrundlage in großer Menge angeboten wird, kann eine enge Nischenbesetzung Fortpflanzungserfolg und Arterhaltung fördern. Genau dies trifft beim Schilfröhricht zu.

2) Bei den emersen Nahrungsspezialisten ist die Ernährungsweise oft mit einem Verhaltensreperitoir gekoppelt, das die strukturellen Eigenschaften des Schilf(gürtel)s in starkem Maße einbezieht: Der Bisam baut Burgen aus Schilfmaterial. Halmfliegen- und Galmücken-Larven dringen in die Halme ein und induzieren Gallen, Schmetterlingsraupen und Schilfkäfer-Larven dringen in die basalen Halmteile und Rhizome vor, und können dadurch Freßfeinden und Parasitoiden ausweichen.

3) Lebendes Schilfmaterial (hoher Silikat-Gehalt!) erfordert offenbar ein höheres Maß an Spezialisierungen des Kau- bzw. Verdauungsapparates als tote Schilfstreu (hoher Zellulose- und Ligningehalt!): Im ersten Fall müssen die tierischen Konsumenten die Nahrung allein aufschließen, im letzteren machen sie sich die Zersetzungstätigkeit einer Vielzahl von Pilzen und Bakterien mit einem breiten Spektrum an (Exo-)Enzymen zunutze. Im emersen Teilsystem beruht die Spezialisierung also auf besonderer ernährungsbiologischer Anpassung (z.B. Gallinduktion: Galmücken), des Kauapparates (Gebiß: Bisam) oder der mechanischen Leistungen des Verdauungsapparates (Muskelmagen: Bartmeise), im submersen Teil dagegen auf der spezifischen Enzym-Ausstattung cellolytischer und ligninzeretzender Mikroorganismen.

d) Das emerse Nahrungsnetz weist keine eindeutigen Schwerpunkte auf, während im submersen Teilsystem die Gruppe »Wasserassel-Wasserschnecken-Zuckmückenlarven« einen Knotenpunkt darstellen, zu dem der Detritus fließt und an dem viele Nahrungsketten ihren Ausgang nehmen. Sowohl hinsichtlich der Individuendichte als auch der Biomasse nimmt diese Gruppe eine zentrale Stellung ein.

Werden die einzelnen Organismen zu Einheiten gleicher Stellung im Nahrungsnetz zusammengefaßt, ergibt sich eine »Nahrungspyramide«; die Basis bilden die Primärproduzenten, gefolgt von den Primärkonsumenten (einschließlich der Detritivoren) und den Sekundärkonsumenten.

Grundsätzlich muß jedoch darauf hingewiesen werden, daß die meisten der hier zusammengefaßten Nahrungsbeziehungen nur einen Ausschnitt der tatsächlich möglichen darstellen, so daß über ihre quantitative Bedeutung keine Aussagen gemacht werden können. Eine gewisse Ausnahme stellen schilf-phytophage Insekten und herbivore Säuger sowie einzelne Brutvogelarten dar. Das Nahrungsnetz des submersen Teilsystems hingegen ist völlig unzureichend untersucht.

10.4 Nährstoff- und Kohlenstoff-Kreisläufe

Anders als die Energie, die entlang einer »Einbahnstraße« durch das System fließt, bewegen sich die Nährstoffe und der Kohlenstoff in lokalen, kurzfristigen oder in globalen, mittelfristigen Kreisläufen. Sie sind gekennzeichnet durch einen Wechsel zwischen organischen und anorganischen Bindungsformen. Der Kohlenstoff und in geringerem Maße auch der Stickstoff unterliegen globalen Zyklen, wobei die Atmosphäre ein gewaltiges Reservoir darstellt. Organisch gebundene Phosphor- und Stickstoff-Verbindungen werden am Standort mineralisiert und stehen der Röhrichtvegetation unmittelbar danach wieder als Nährstoffe zur Verfügung.

Selbstverständlich sind die stofflichen Umsetzungen wesentlich komplizierter und die Zahl der Kreisläufe größer. Sie sind, was das Röhricht betrifft, nur lückenhaft bekannt; nur in wenigen Fällen wurden quantitative Fluß- bzw. Umsetzungsdaten erarbeitet (vgl. OSTENDORP 1988). Oft muß auf Untersuchungen beispielsweise an Reis-Feldern (*Oryza sativa*) zurückgegriffen werden, wo die Verhältnisse wegen ihrer wirtschaftlichen Bedeutung wesentlich besser bekannt sind.

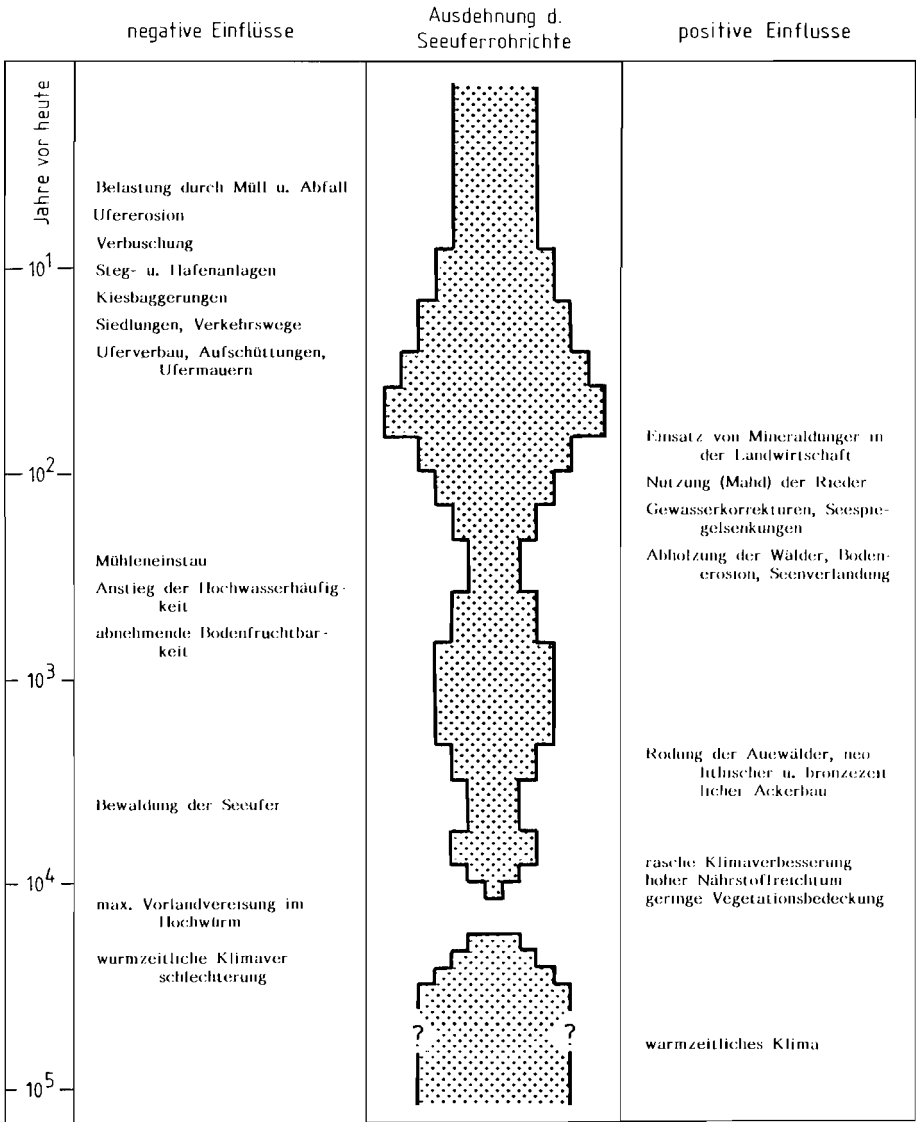


Abb. 24. Modell der Entwicklung der Seeufer-Schilfbestände im Spät- und Postglazial und ihre Beeinflussung durch anthropogene Faktoren.

11. Dynamik von Röhrichtgesellschaften

Standörtlich optimale Schilfröhrichte bilden erstaunlich stabile Gesellschaften, die – in menschlichen Zeitdimensionen gemessen – kaum einer Sukzession unterliegen. Auf die Mechanismen, mit deren Hilfe *Phragmites australis* Konkurrenten ausschalten kann, wurde in Kap. 2 eingegangen. Dennoch kommt es über Jahrhunderte und Jahrtausende

hinweg zu einer Veränderung der Struktur von Röhrichten bis hin zu ihrer Ablösung durch andere Gesellschaften, ein Vorgang, der etwas pauschal als »Verlandung« bezeichnet wird. In den Torfstratigraphien vieler Verlandungsmoore wurde die Abfolge »Seeablagerungen-Schilftorf-Seggentorf-Übergangsmoortorf-Hochmoortorf« gefunden. Sie legt den Schluß nahe, daß die abgelagerten Schilfstreumengen nach und nach das Niveau der Vegetationsdecke erhöht haben, so daß sich auch weniger überschwemmungstolerante Arten, etwa Seggen oder Gehölze, ansiedeln konnten. Ehrlicherweise muß man jedoch offenlassen, ob diese Sukzession, dem o.g. Modell folgend, spontan voranschreiten konnte, oder ob nicht erst tiefgreifende landschaftsökologische Veränderungen die Grundlage für eine Ablösung der Schilfröhrichte gebildet haben.

Hierbei dürften bis in die jüngere Vergangenheit hinein folgende Faktorenkomplexe eine wichtige Rolle gespielt haben (vgl. Abb. 24):

1. Beschattungskonkurrenz durch Uferwaldgesellschaften: In der frühen Nacheiszeit wanderten die Baumarten mit einer gewissen Verzögerung in die ehemaligen Vereisungsgebiete ein, so daß große Besiedlungsflächen zunächst allein den Röhrichtarten vorbehalten blieben. Nach und nach drangen Weiden, Eschen und Erlen u.a. an die Seeufer vor und verdrängten etwaig vorhandene Röhrichte.
2. Hydrologische Änderungen: Seespiegelanhebungen können zu einer Verschilfung der weiter landeinwärtigen Vegetation führen, Seespiegelsenkungen verlagern die Zonierung in Richtung Seemitte. Für einen bestimmten Geländepunkt bedeutet dies eine phytocoenologische Sukzession, für das Gewässer insgesamt eine vielleicht nur unbedeutende Verschiebung der Ufervegetationssgürtel. Nacheiszeitliche Seespiegeländerungen sind vielerorts nachgewiesen (GAILLARD 1985); die Ursachen liegen oft im dunkeln. In vorgeschichtlicher Zeit waren klimatische und geologische Faktoren ausschlaggebend, spätestens seit dem Mittelalter hat der Mensch zunehmend in den Gewässerhaushalt eingegriffen. Damit ist ein Gutteil der Sukzessionen anthropogen (mit-)bedingt.

Das beste Beispiel sind die beiden Jura-Gewässerkorrekturen, die die Tieferlegung der Spiegel mehrerer schweizerischer Jura-Seen zum Ziel hatten (LÜDI 1935, MÜLLER 1973). Am Neuenburger See wurden die freiliegenden Strände rasch durch Röhrichte besiedelt, die jedoch an dieser Stelle keine Schlußgesellschaften darstellten und einige Jahrzehnte später durch Buschgesellschaften bzw. Bruchwälder verdrängt wurden. Heute kann der Charakter der Uferrohrichte und *Phragmites*-dominierten Riedflächen nur durch kontinuierliche Pflegeeingriffe aufrechterhalten werden (ROULIER & MORET 1986).

3. Bewirtschaftung der Ufervegetation: Ebenso wie die Rodung der Uferwälder greifen Mahd und Beweidung in die Konkurrenzbeziehungen zwischen Pflanzen ein und vermögen so eine Sukzession zu erzeugen. *Phragmites australis* ist sehr schnitt- und trittempfindlich und macht unter solchen Bedingungen bald robusteren Süß- und Sauergräsern Platz. In den letzten Jahrzehnten allerdings sind Rieder und Röhrichte landwirtschaftlich uninteressant geworden, so daß sie langsam wieder verbuschen.
4. Veränderung des Nährstoffhaushalts: Röhrichtpflanzen sind mäßig eutrophant, d.h., geschlossene Bestände entstehen erst bei guter Nährstoffversorgung. Der Einsatz von Mineräldünger in der Landwirtschaft seit Beginn des Jahrhunderts und die Verwendung von Waschmittelphosphaten seit dem letzten Weltkrieg haben an einigen Gewässern zu einer seewärtigen Ausdehnung der Röhrichte geführt.

Seit einigen Jahrzehnten sind die Seeufer einem erheblichen Nutzungsdruck ausgesetzt; Uferbereiche werden aufgeschüttet und mit Mauern und Wellenbrechern versehen, mit Straßen, Häusern und Hafenanlagen überbaut, einplaniert, um Strandbäder anzulegen, usw. All diese Nutzungen führen zu einer Schädigung des Röhrichtgürtels, wenn nicht

zu seinem völligen Verschwinden. In der Regel ist keine andere Pflanzengesellschaft in der Lage, die ökologische Funktion der vernichteten Röhrichte zu übernehmen. Mit Einzelheiten des »Schilfrückgangs« befaßt sich das nächste Kapitel.

12. Gefährdung und Schutz der Seeufer-Röhrichte

12.1 Schilfrückgang in Europa: Auswirkungen auf Tiere

Vor rund vierzig Jahren beschrieb HÜRLIMANN (1951) einen recht verbreiteten Rückzug der Uferrohrichte an vielen schweizerischen Seen. In den 70er Jahren wurden die Veränderungen der emersen wie der submersen Vegetation besonders auffällig. Seither wurden in zahlreichen Veröffentlichungen Erscheinungsbild, Ursachen und Folgen des »Schilfsterbens« beschrieben (OSTENDORP 1989). Die Ursachen können vielfältiger Natur sein (Tab. 9), obschon sich im weiteren Fortgang der Forschungen einige Faktoren (z.B. Seen-Eutrophierung) als nebensächlich herausstellen dürften (OSTENDORP 1990a).

Die Folgen des Röhrichtrückgangs sind vielschichtig, und in den meisten Fällen sind die Zusammenhänge nur ungenügend erforscht:

1. Fehlender Uferschutz:

Infolge der fehlenden Vegetationsbedeckung sind die Ufersedimente erhöhten Wellenenergien ausgesetzt, die zu einer uferparallelen oder seewärtigen Verdriftung des Feinmaterials führen. Diese Mechanismen werden auch ohne zusätzliche Veränderungen des Wellenklimas durch Uferbau oder Schiffsverkehr wirksam. An der Havel (Berlin) wurden nach dem Verschwinden des Röhrichts Ufergehölze unterspült und entwurzelt, gefolgt von einem flächenhaften Abtrag der Sandufer (HILLER 1978: 224 – 225). Am Bodensee-Obersee bietet sich ein ähnliches Bild (SIESSEGGGER 1985). Ufererosion im allgemeinen und Röhrichtrückgang im besonderen sind verantwortlich für die Aufdeckung und Zerstörung stein- und bronzezeitlicher Siedlungsschichten (SCHLICHTERLE & BÜRGI 1986), die bis dahin jahrtausendlang unter einer schützenden Vegetationsdecke verborgen geblieben waren.

Allerdings dürfte in vielen Fällen der Uferabtrag nicht allein auf die Zerstörung der Ufervegetation zurückgehen (z.B. Neuenburger See/CH: ROULIER 1980, Bodensee-Obersee: DITTRICH & WESTRICH 1988). Die entscheidenden Faktoren und Mechanismen liegen jedoch weitgehend im dunkeln.

2. Rückgang fischereiwirtschaftlich wichtiger Speisefische:

An der vom Röhrichtrückgang besonders stark betroffenen Havel zeigten sich signifikante Änderungen der Fischfauna, die teilweise auf den Rückgang der Röhrichte selbst, teilweise aber auch auf das Verschwinden der Schwimmblatt- und Submersen-Gürtel zurückgeführt werden. Eine Reihe von krautliebenden Arten wie Hecht, Schleie, Karpfen, Rotfeder u.a. gingen bis auf 3% des gesamten Fischbestandes zurück und machten einer artenärmeren Fauna aus Hartsubstratlaichern und euryöken Arten Platz (GROSCH 1978, 1980). Im Bodensee brach die Hecht-Population kurz nach 1965, dem Jahr des stärksten Schilfrückgangs, zusammen (DEUFEL 1985); weitere nachteilige Veränderungen werden erwartet, sind jedoch noch nicht nachgewiesen worden (DEUFEL 1978).

3. Verluste an Amphibien:

WENDLAND (1968) und BEGEMANN et al. (1982) berichten von einem drastischen Rückgang der in den Uferrohrichten der Havel lebenden und laichenden See- und Teichfrösche (*Rana ridibunda*, *R. esculenta*).

Tabelle 9. Ursachenkomplexe des Röhrichtrückgangs an mitteleuropäischen Seen (Literatursauswertung, vgl. OSTENDORP 1989)

	verursachender Faktor	Lokalität
direkte Zerstörung	Landgewinnung	21
	Erholungsverkehr	2, 4, 9, 10, 18, 19, 22, 26, 28, 31, 35
	Sommermahd des Schilfs	3, 4
	Elektrofischerei	12
	Munitionsbergung	13
mechanische Schädigungen	Wellengang (Wind, Frachtschiffe)	13, 27
	Kulturmüll	13, 31
	Treibholz	20, 25, 26, 31
	Anschwemmungen von Fadenalgenwatten	3, 4, 9, 10, 13, 16, 21, 33
	Treibeis	3, 11
	unterseeische Kiesbaggergruben	25, 31
Fraßschädigungen	Graugänse, Schwäne, Bläßhühner, Bisamratte, Nutria, Graskarpfen	2, 5, 6, 7, 9, 13, 29, 30, 32, 4, 35
	Pferde, Vieh	9
Wasser- und Sedimentqualität	Seeneutrophierung (allg.)	1, 2, 4, 9, 10, 13, 14, 16, 17, 21, 22, 23, 27, 31, 33, 35
	Abwassereinleitung	4, 33
	Entenmast, Fischfarming	4
	Verschlammung, Faulschlamm- bildung, Nährstoff-Überfrachtung d. Sediments	14, 16
	Selbstvergiftung des Schilfs, Rhizomfäule	16, 17
	toxische Wirkungen v. Algenwatten	16
Seenregulierung und Folgewirkungen	Seenregulierung (allg.)	20
	Verringerung der jährlichen Wasser- spiegelschwankungen	5, 14
	künstl. Hebung des Wasserspiegels	4, 8
	künstl. Senkung des Wasserspiegels	13, 22, 23, 27
	Ufererosion	13, 16, 22, 25, 26, 31
	Überschwemmungskatastrophen	16, 23
sonstige	Beschattung durch Büsche u. Bäume	21
	Verdrängung durch Rohrkolben und/ oder Wasserschwaden	4, 14
	Versalzung	15, 34

zu Tab. 9:

1	Bastrup Sø (DK)	18	Ammersee (D)
2	Norfolk Broads (GB)	19	Starnberger See (D)
3	Großer Plöner See (D)	20	Chiemsee (D)
4	Neustrelitzer und Templiner Seen, ca. 42 Seen (D*)	21	Zürichsee (CH)
5	Gothensee (D*)	22	Greifensee (CH)
6	Dambecker Seen (D*)	23	Pfäffiker See (CH)
7	Greifswalder Bodden (D*)	24	Hallwiler See (CH)
8	Schweingartensee (D*)	25	Vierwaldstätter See (CH), Urner See, Alpnacher See, Kùßnacher Bucht
9	Feldberger Seen (D*)	26	Bieler See (CH)
10	Parsteiner Seen (D*)	27	Neuenburger See (CH)
11	Müggelsee (D*)	28	Murtensee (CH)
12	Lieps (D*)	29	Elfenau (Bern) (CH)
13	Havel (D, Berlin)	30	Thuner See (CH)
14	Dümmcr (D)	31	Genfer See (CH)
15	Werra (D)	32	Nesyt Fischteichgebiet (ČSFR)
16	Bodensee-Untersee (D, CH)	33	Plattensee (H)
17	Bodensee-Obersee (D, CH)	34	Gippsland Lakes (AUS)

AUS	Australien	D	BR Deutschland	GB	Großbritannien
CH	Schweiz	D*	chem. DDR	H	Ungarn
ČSFR	Tschechoslowakei	DK	Dänemark		

4. Veränderungen der Avifauna:

Mit dem Verlust an Röhrichtflächen ist ein Verlust an Brut- und Lebensbiotopen heimischer Vogelarten verbunden. Betroffen sind beispielsweise Rohrdommel, Zwergdommel, Purpurreiher, Drosselrohrsänger und Rohrweihe (BAUER & THIELCKE 1982). Ausgangspunkt ist meist die zielgerichtete Zerstörung oder Umwandlung von Röhrichten durch Trockenlegung, Meliorierung, Übersättigung und Bebauung.

Der seawärtige Röhrichtrückgang, von dem hier im wesentlichen die Rede ist, betrifft in erster Linie den Drosselrohrsänger als obligaten Bewohner dickhalmiger Schilfbestände (BAUER & THIELCKE 1982: 242, HÖLZINGER 1987: Abb. 410, 411) (Tab. 10). In den meisten Fällen geht der Bestandsrückgang mit einem Brutbiotopverlust einher, so daß die Bearbeiter einen kausalen Zusammenhang unterstellen. Andere Autoren hingegen weisen auf Faktoren hin, die beim Zug oder in den Winterquartieren der Vögel wirksam werden (BERTHOLD 1972, BERNDT & FRANTZEN 1974, ROST 1982). Ebenso scheinen sich ungünstige Witterungsbedingungen während der Brutzeit bestandsvermindernd auszuwirken (LEISLER 1989). – Der Teichrohrsänger ist weniger stark betroffen (Tab. 10), da er auch in andere Brutbiotope ausweichen kann.

Im Rückgang begriffen sind lokal auch die Brutbestände der Graugans an der Lieps/Uckermark (RUTHENBERG 1977), der Zwergdommel und des Haubentauchers an der Havel (SUKOPP & KUNICK 1969, BEGEMANN et al. 1982), am Bodensee (Orn. Arbeitsgem. Bodensee 1983), in der Schweiz (SCHIESS 1978: 22, SCHIFFERLI et al. 1980, BIBER 1984) und am Ottenheimer Baggersee (RADEMACHER 1988); am Berliner Havelufer werden die Schwimmnester des Haubentauchers durch Wellenschlag zerstört (KRAUSS, mdl. Mitt.). Allerdings sind diese Arten bei der Bruthabitatwahl flexibel genug, daß der Schilfrückgang nicht als alleinige Ursache festgemacht werden kann. Ebenso müssen wohl für den Rückgang einiger Rallenarten eher überregionale Faktoren verantwortlich gemacht werden (REICHHOLF 1982, HÖLZINGER 1987). Für das Verschwinden des Zwergtauchers und des Purpurreihers am Heidenweg im Bieler See (Schweiz) macht BOSSERT (1988) neben anderen Faktoren den Schilfrückgang verantwortlich.

Tabelle 10. Röhrichtrückgang und Bestandsrückgang des Drosselrohrsängers (*Acrocephalus arundinaceus*) und des Teichrohrsängers (*Acrocephalus scirpaceus*) – (Literaturauswertung)

Drosselrohrsänger			
Lokalität	Bestandsveränderung	Habitatveränderung	Quelle
Havel (Berlin)	1972: 9-10 Rev./Ufer-Kilometer 1979: 0,7 Rev./Ufer-Kilometer	<u>Röhrichtrückgang:</u> röhrichtgesäumte Ufer-Kilometer: 1962: 37,5 km 1972: 22,0 km 1982: 13 km	WESTPHAL (1980) ⁽¹⁾ , SUKOPP & MARKSTEIN (1989)
Lieps (Neubrandenburg)	vor 1973 überall häufig, seit 1975 kein Brutnachweis	<u>Röhrichtrückgang:</u> vollständiges Verschwinden der Uferschilfbestände zwischen 1973 und 1975	RUTHENBERG (1977) ⁽¹⁾
Bruchsee (Uckermark)	Revierdichte pro 3 ha Röhricht: 1973 - 1978: 4 - 7 1982: kein Brutnachweis	<u>Röhrichtrückgang:</u> vor 1977: Deckungsgrad 100 % nach 1977: Deckungsgrad 40 % (Auflichtung)	PRIES (1984) ⁽¹⁾
Riddagshäuser Teiche (Niedersachsen)	1966: 12 Brutpaare 1973: kein Brutnachweis	<u>kein</u> Röhrichtrückgang, keine Habitatveränderungen	BERNDT & FRANTZEN (1974) ⁽²⁾
Dümmer (Niedersachsen)	um 1950: 12 - 18 Reviere 1974: kein Brutnachweis 1980: kein Brutnachweis	<u>Röhrichtrückgang:</u> 1964 - 1974 Verlust von 22 % (= 48 ha) der Verlandungsvegetation	BERNDT & FRANTZEN (1974), AKKERMANN (1975 b) AUGST (1983) ⁽¹⁾
Bodensee-Unterse (Baden-Württemberg)	Brutgebiet Wollmatinger Ried: 1968: 97 Reviere 1977: 32 Reviere 1984: 11 Reviere 1988: 41 Reviere	<u>Röhrichtrückgang:</u> Flächengröße secwärtiger Bestände: 1954: 114 ha 1967: 81 ha 1978: 72 ha seit ca. 1983 wieder zunehmend	BERTHOLD (1972), DBV (1989: 18), OSTENDORP (1990b), PIER et al. (1990), JACOBY (pers. Mitt.)
Bieler See-Heidenweg (Schweiz)	1976 - 1977 : 15 - 18 Brutpaare 1980 - 1984 : 6 - 11 Brutpaare 1985 - 1986 : 4 - 5 Brutpaare	<u>Röhrichtrückgang:</u> 1951 - 1968: Rückgang von 40,8 auf 33,3 ha 1968 - 1981: weitere Rückgänge	AMANN-MOSER (1975), ISELI & IMHOF (1987), BOSSERT (1988) ⁽¹⁾

Die »Verinselung« der ehemals geschlossenen Schilfsäume wirkt sich offenbar nicht immer nachteilig aus: Isolierte Röhrichtflecken werden von vielen Brutvögeln in etwa gleichem Maße angenommen wie zusammenhängende Bestände gleicher Größe (SCHIESS 1990).

Eine abschließende Beurteilung der Auswirkungen des Schilfrückgangs auf die Brutvogelbestände kann derzeit nicht vorgenommen werden: Obschon die Gleichzeitigkeit beider Vorgänge und die enge Bindung einiger Arten an den Lebensraum eine Kausalität nahelegt, ist ein plausibler Beweis noch nicht erbracht.

Tabelle 10. Fortsetzung

Teichrohrsänger			
Lokalität	Bestandsveränderung	Habitatveränderung	Quelle
Havel (Berlin)	1972 - 1979: keine signifikante Bestandsveränderung	<u>Röhrichtrückgang</u> : (s.o.)	WESTPHAL (1980)
Bruchsee (Uckermark)	Fangzahlen pro 10 Netzfangtage: 1971 - 1975 : 2,7 - 4,0 1976 - 1980 : 2,4 - 3,4 1981 - 1982 : 2,0 - 2,6	<u>Röhrichtrückgang</u> : (s.o. : Verdrängung des Schilf durch Rohrkolben)	PRIES (1980) (1)
Plothener Teiche (Thüringen)	Gesamtzahl Erstgelege pro Jahr: 1973: 141 1976: 165	<u>kein</u> Röhrichtrückgang : Gesamtfläche des Schilfbestandes konstant oder leicht zunehmend	ÖLSCHLEGEL (1981)
Riddagshäuser Teiche (Niedersachsen)	1963: 150 Paare 1974: 42 singende Männchen	<u>kein</u> Röhrichtrückgang	BERNDT & FRANTZEN (1974)(2)
Ottenheimer Baggersee (Baden-Württemberg)	1975: 83 Brutreviere 1981: 18 Brutreviere 1986: <20 Brutreviere	<u>Röhrichtrückgang</u> ab ca. 1975	RADEMACHER (1988)(1)
Inn-Staustufe Eggfling (Bayern)	Anzahl singende Männchen pro 10 ha: 1963: 52 1973: 31	<u>kein</u> Röhrichtrückgang, aber Versandung der Schilfgebiete	REICHHOLF (1973)

Anm. 1: Röhrichtrückgang wird als Ursache genannt

Anm. 2: andere Faktoren werden als Ursache genannt

Andere nachteilige Folgen des Röhrichtrückgangs wie Beeinträchtigung der »Selbstreinigungskraft« der Flachwasserzone, Verringerung der Sekundärproduktion von Fischnährtieren und schilfphytophagen Insekten als Nahrungsquelle für Vögel oder Verlust an Erholungswert für den Menschen und Beeinträchtigung des Landschaftsbildes sind nicht so leicht quantifizierbar. Dennoch wird man davon ausgehen müssen, daß der Schilfrückgang teils für sich, teils zusammen mit anderen Uferveränderungen (Absterben der Submersengürtel: DÜMMER, DAHMS 1974; Absterben der Auenwälder: HAVEL, MARKSTEIN 1981) zu erheblichen Problemen führt, die – wenn überhaupt – nur durch kostspielige Eingriffe aufgefangen werden können.

12.2 Schilfschutz und Uferrenaturierung

Angesichts der oftmals beträchtlichen Röhrichtverluste und unter dem Druck einer gegenüber Umweltproblemen sensibler gewordenen Öffentlichkeit haben sich die Behörden vielerorts zu Gegenmaßnahmen entschlossen, nachdem sich eine bloße Unterschutzstel-



Abb. 25. Schilfschnitt am Bodensee-Untersee: Mähraupe mit Container beim Entleeren des Mähgutes; rechts daneben kleine Mähraupe, beides Geräte der Fa. Mulag. – Foto W. OSTENDORF.

lung als unwirksam erwies. Art und Durchführung der Maßnahmen richtete sich nach den vermuteten Ursachen, die freilich in vielen Fällen nicht abschließend untersucht worden waren.

Die Maßnahmen lassen sich einteilen in

1. Schilfschutz- und Schilfpflegemaßnahmen (z.B. Brand, Winterschnitt, Einzäunungen, Betretungs- und Befahrungsverbote usw.),
2. kombinierte Schilfschutz- und Uferschutzmaßnahmen (Erosionsschutz der Ufer, Wellenschutz, Treibgutschutz) und
3. Neupflanzung von Schilf, Rohrkolben oder Seebirse.

12.2.1 Schilfschutz- und Schilfpflegemaßnahmen

An vielen Seen sind die Röhrichte landwärts wie seeseits einer erheblichen Belastung durch Badebetrieb und Bootsverkehr ausgesetzt. Daher schien ein Betretungsverbot und eine Einfriedung (Zäune, Handläufe, Schwimmbalken) der Bestände angezeigt (Havel, Bodensee-Untersee). Es mag sein, daß die Zäune und Handläufe lokal zum Erhalt des Röhrichts beigetragen haben, an der grundlegenden Situation haben sie jedoch nichts geändert.

Im Gwattlischenmoos (Thuner See, Schweiz) waren die Fraßschäden durch Bläßhühner zeitweise so groß, daß die seewärtigen Bestände eingezäunt wurden (STUSSI 1978). Kontrolluntersuchungen ergaben eine Erholung der eingezäunten Parzellen (INGOLD et al. 1985). – Die wenigen verbliebenen

Abb. 26. Auswirkungen des Schilfschnitts am Bodensee-Untersee.

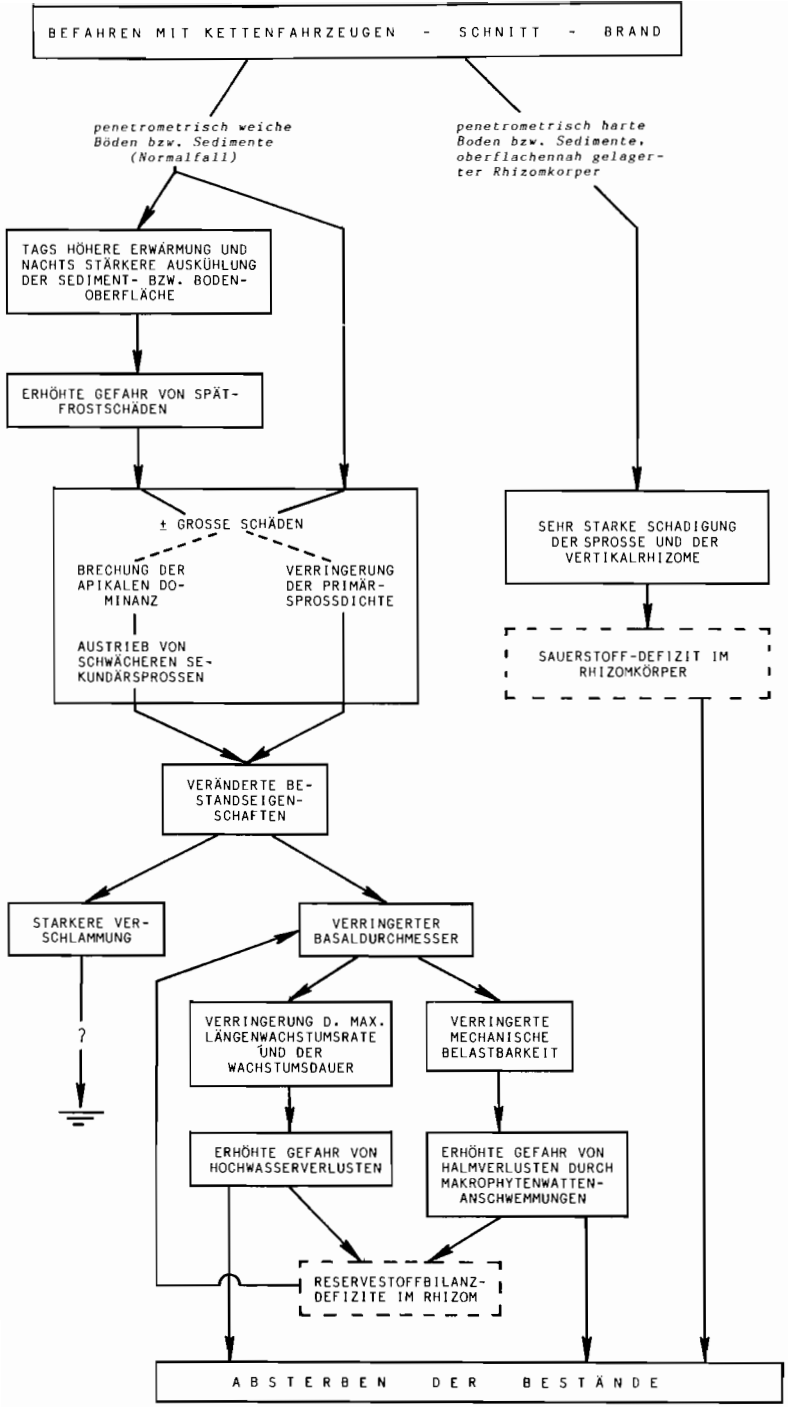




Abb. 27. Uferschutzmaßnahmen an der Havel (Berlin): links sichelförmige Reihen von Lahnungen (Doppelpfahlreihen mit gestopftem Totastholz) zur Wellendämpfung, im Vordergrund Schilf- und Rohrkolbenpflanzungen. – Foto W. OSTENDORP.

Schilfröhrichte am Zürichsee wurden streckenweise eingezäunt, um die mechanische Belastung durch Treibgut, vor allem Fadenalgenwatten, herabzusetzen; im Schutz der Zäune konnten sich einige Bestände stabilisieren und seewärts vordringen (SCHANZ 1980).

Ausgangspunkt der Schilfpflegemaßnahmen am Bodensee-Untersee in den Jahren 1978 bis 1984 war die Vermutung, daß das dortige »Schilfsterben« durch die Eutrophierung verursacht wird (SCHRÖDER 1979, 1987). Um hier Abhilfe zu schaffen, sah das Schilfpflegekonzept vor, den stetigen Zustrom von Nährstoffen in die Schilfgebiete zu unterbrechen. Ein geeignetes Mittel schien der Winterschnitt des Schilfs bei gleichzeitiger Entfernung des Mähgutes zu sein (Abb. 25). Von 1979 bis 1983 wurde in einem Untersuchungsprogramm parallel zu den Pflegemaßnahmen deren Auswirkungen auf die Schilfbestände untersucht (OSTENDORP 1987).

Die Erwartungen erfüllten sich jedoch nicht: Winterschnitt (und Brand) stellen am Untersee keinen Beitrag zur Erhaltung und Pflege der Schilfröhrichte dar (Abb. 26). Die mechanische Belastbarkeit der Bestände wurde nicht wie erhofft erhöht, sondern verringert. Die Ursachen lagen sowohl in einer Schwächung des Stengelwandgewebes als auch in der veränderten Bestandsstruktur. Der Gehalt der Sedimentoberschichten an organischer Substanz sowie an Phosphor und Stickstoff nahm nicht ab, sondern eher zu, indem Kalkschlamm-Material aus dem Sublitoral in die Bestände hineingespült wurde. Die Bestandsfläche geschnittener Schilfröhrichte nahm nicht zu, sondern verringerte sich um insgesamt 2,9 ha allein aufgrund von Schnitt- und Brandmaßnahmen.

Insgesamt bedeuten Schnitt und Brand der seewärtigen Bestände eine Verringerung der Belastbarkeit des Schilfs gegenüber natürlichen Stressoren wie Nachtfroste, Frühsommerhochwässer, Stürme und Treibgutanschwemmungen. Über die Auswirkungen von Schnitt und Brand auf die Schilf-Biozönose wird in Kap. 13 zu reden sein.

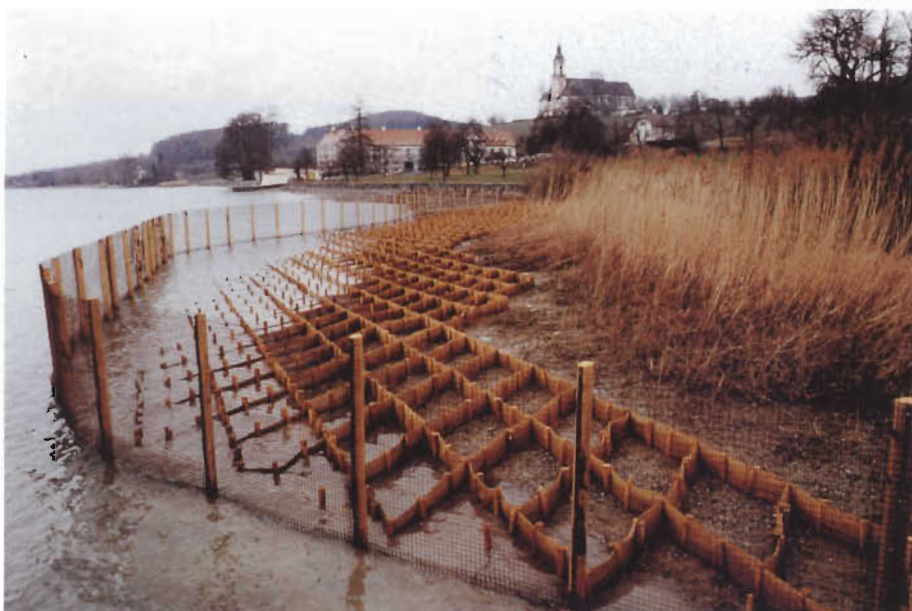


Abb. 28 und 29. Sedimentfangkassetten der Renaturierungsfläche Obermaurach (Bodensee-Obersee, Bodenseekreis) mit Treibgut-Schutzzaun; im Hintergrund rechts natürlicher Schilf-Restbestand. Oben: nach Fertigstellung der Kassetten [April 1988]; unten: zu Beginn der sommerlichen Überschwemmungsperiode [Juni 1991]. – Fotos W. OSTENDORP.





Abb. 30. Wellenbrecherwall mit Palisadenreihe am Rohrspitz (Bodensee-Obersee, Vorarlberg), im Vordergrund Faulschlamm-Anschwemmungen im Strömungsschatten der Wellenbrecheranlage. – Foto W. OSTENDORF.

12.2.2 Kombinierte Schilfschutz- und Uferschutzmaßnahmen

In vielen Fällen stehen Röhrichrückgang und Ufererosion in einem direkten Zusammenhang miteinander. Bis vor etwa 15 Jahren wurde den Uferschäden mit sog. »hartem Wasserbau« begegnet, also mit dem Bau von Ufermauern, Palisaden, Steinschüttungen und Wellenbrechern. Der Verbau konnte zwar an Ort und Stelle die Abschwemmungen verringern, jedoch war oft eine stärkere Belastung der ungeschützten Uferstreifen in der Umgebung der Bauwerke festzustellen. Offenbar wurde die Wellenenergie lediglich reflektiert und parallel zum Ufer in die unbefestigten Bereiche geleitet, wo sie sich auswirken konnten (SIESSEGER 1985).

In der Folgezeit wurde mit naturnaher Bautechnik versucht, die Wellenenergie zu streuen, die Ufererosion aufzuhalten und die Röhrichte wieder zur seewärtigen Ausbreitung zu veranlassen. Die Abbildungen 27 – 30 zeigen einige Beispiele. Entscheidend ist, daß sich die Röhrichte schnell genug ausdehnen und von sich aus das Sediment festigen, so daß eine ständige Ausbesserung und Erneuerung der Bauwerke entfällt. Der Erfolg wird sich erst in einigen Jahren zeigen (für den Bodensee vgl. KRUMSCHEID- PLANKERT 1992), so daß an dieser Stelle auf eine Besprechung verzichtet wird.

12.2.3 Röhrichtpflanzungen

Die Neuanpflanzung von Schilf und anderen Helophyten ist nur dann erfolgversprechend, wenn vorher die Ursachen des Rückgangs beseitigt werden. Beispielsweise wurde am Bodensee-Obersee erst dann gepflanzt, als durch Wellenbrecher und Aufspülung von



Abb. 31. Sand-Aufspülungsfläche der Renaturierungsfläche Lipbach-Mündung-West (Bodensee-Obersee, Bodenseekreis); im Vordergrund Spontanvegetation aus Binsen- und Ehrenpreis-Arten, im Hintergrund natürliche Restschilfbestände, rechts Treibgut-Schutzzaun. – Foto W. OSTENDORF.

Feinmaterial die Wellenwirkungen, und durch stabile Maschendrahtzäune die Treibgutwirkungen herabgesetzt waren (Abb. 31; KRUMSCHEID-PLANKERT 1990). Aber auch dann ist die Schilfpflanzung an großen Seen mit erheblichen Erfolgsrisiken behaftet, so daß die Erhaltung von Restbeständen der Neuanpflanzung unbedingt vorzuziehen ist.

13. Management von Schilfröhrichten

13.1 Managementziele

Schilfröhrichte werden mit unterschiedlichen Zielsetzungen genutzt und bewirtschaftet. In früheren Jahren stand die Rohrernte im Vordergrund (BJÖRK & GRANÉLI 1978, LÖFFLER 1974: 73ff., RODEWALD-RUDESCU 1974). Sie wurde im Winter mit speziellen Erntemaschinen durchgeführt, das Rohr diente als Rohstoffmaterial zur Herstellung von Rohrmatten (Reetdächer, Schilf-Gipsmatten, Frühbeetabdeckungen, Spanische Wände usw.), für die Zellulose-Industrie oder als Ersatz für fossile Energieträger. Für die Wirtschaftlichkeit waren nicht nur die materialtechnischen Eigenschaften des Schilfs bestimmend, sondern vor allem die Tatsache, daß *Phragmites* in jedem Jahr von neuem nachwuchs – ohne irgendeinen Pflege- und Unterhaltungsaufwand: Schilf war in geradezu idealem Maße eine regenerative Rohstoff- und Energiequelle.

Ebenso wird seit langem der Schnitt zur Vernichtung von Röhricht eingesetzt: Fischer und Bauern beseitigten *Phragmites* durch Unterwasser-Grünschnitt, um der Verschilfung der Streuwiesen vorzubeugen, Reusenstellplätze freizuhalten oder um auf diese Weise die

Wasserfläche ihrer Seen und Teiche zu vergrößern (ÖLSCHLEGEL 1981, PRIES 1984) bzw. um die Verkräutung von Fließgewässern einzudämmen (JORGA & WEISE 1981: 40).

Im Zuge der zunehmenden Nährstoffbelastung der Oberflächengewässer wurde in den 60er und 70er Jahren die besondere Bedeutung der Röhrichtgesellschaften als Stickstoff- und Phosphorfallen erkannt (SEIDEL 1966, KICKUTH 1969, TOURBIER & PIERSON 1976, NIEMANN & WEGENER 1976, GOOD et al. 1978, DINGES 1982, SEKULOV & WILDERER 1982, NICHOLS 1983, u.a.). Aufgrund ihrer hohen (oberirdischen) Produktion waren die Röhrichte in der Lage, große Mengen von N und P zu speichern. Der Gedanke lag nahe, während der Wachstumsperiode (»Grünschnitt«) oder im Winter (»Winterschnitt«) die oberirdische Biomasse samt den in ihr enthaltenen Nährstoffen abzuernsten und so die eutrophierten Oberflächengewässer von einem Teil ihrer Nährstofflast zu befreien.

Eine Schätzung der durch Winterschnitt abschöpfbaren Nährstoffmengen am Bodensee-Untersee hat jedoch gezeigt, daß jährlich nur etwa 1–2% der N- bzw. P-Menge erfaßt werden können (OSTENDORP 1987). Um mittelfristig überhaupt nennenswerte Nährstoffmengen austragen zu können, müssen – falls überhaupt vorhanden – sehr große Schilfbestände jährlich wiederkehrend gemäht werden. Schilfbestandsausfälle (s. Kap. 12.2) dürften kaum zu vermeiden sein. Auch muß die Frage beantwortet werden, ob der Aufwand ökonomisch sinnvoll ist, d.h., ob Konstruktions-, Bau- und Betriebskosten eines spezialisierten Maschinenparks sowie Deponiekosten für das anfallende Schnittgut nicht höher zu Buche schlagen als die Ausrüstung der Kläranlagen mit einer Phosphatfällung, der Bau von Ufersammlern, Einrichtung von Windschutzstreifen und Pufferzonen (KAULE 1976, NIEMANN & WEGENER 1976, EGLOFF 1984: 21) sowie Beschränkungen des Umfangs und der Art und Weise der landwirtschaftlichen Düngung (EGLOFF 1984: 143ff., 1986: 147).

Ein weiteres Pflegeziel liegt in der Aspekterhaltung von Niedermoorgesellschaften, deren Erscheinungsbild durch das Eindringen von *Phragmites australis* stark beeinträchtigt werden kann, sobald die bisherige extensive landwirtschaftliche Nutzung eingestellt wird (MORET & ROULIER 1987). Um dem zu begegnen, werden im Wollmatinger Ried (Bodensee-Untersee) ca. 110–130 ha Riedland jährlich gemäht. Die Aspekterhaltung durch Schnitt beruht auf der Zurückdrängung oder Vernichtung von *Phragmites*, die in dem eingangs genannten Pflegeziel ihre Berechtigung erfährt.

Ob andererseits der Schnitt das Schilfröhricht selbst gegen das Eindringen von Konkurrenten, etwa Arten der Wasserschwaden- und Schierlingsgesellschaften, schützt (JESCHKE 1976), muß bezweifelt werden, denn dessen Konkurrenzkraft (z.B. Beschattungswirkung) wird eher geschwächt.

Großflächige Schilfröhrichte sind lateral so wenig gegliedert, daß auf seiten des Artenschutzes der Wunsch besteht, die Einförmigkeit durch Schnitt oder Brand aufzulockern (BLAB 1986: 83). Dadurch können Brutmöglichkeiten für bedrohte Vogelarten geschaffen werden. So werden im Wollmatinger Ried Großseggenrieder und Schilfröhrichte gemäht, um Brutplätze für Bekassine und Flußseeschwalben sowie von Lachmöven zu erhalten, in deren Kolonien oft Schwarzhalstaucher und Kolbenenten nisten.

Andere Bestandsauflockerungen bestehen in der Schaffung freier Wasserflächen im Schilfgürtel, was als Voraussetzung die vorherige Vernichtung des Schilfs beinhaltet (THIELCKE 1975). Am Neusiedler See stellten GRILLITSCH & GRILLITSCH (1985) und HAKKER & WAIDBACHER (1985) eine positive Wirkung der meist schnittbedingten »Blänken« auf Artenzahl und Individuendichte der Fisch- und Amphibienfauna fest.

Im allgemeinen sind derartige Eingriffe räumlich eng begrenzt, so daß dem Schilfgürtel insgesamt keine Gefahr droht. Dennoch sei kritisch angemerkt, daß die Versuche zur künstlichen Biotop-Diversifizierung den Röhrichtgürtel zugunsten einer bestimmten Tiergruppe funktionalisieren und ihm ein Gepräge geben, das ihm von Natur aus gar nicht zu-

kommt: Typisches Seeuferschilf ist nun einmal **arm** an Arten und strukturgebenden Elementen!

Auch im Hinblick auf das »Schilfsterben« wurden große Erwartungen in den (Winter-)Schnitt als Therapiemöglichkeit gesetzt (vgl. Kap. 12). Mitunter entstand der Eindruck, als seien eutrophe Schilfbestände generell nicht in der Lage, ohne Pflegeeingriffe weiterexistieren zu können. Überlegungen, daß der Winterschnitt einen bedeutenden Eingriff in die Gesamtbiozönose darstellt, daß er möglicherweise unerwünschte Effekte hervorrufen könnte, spielten bislang kaum eine Rolle.

13.2 Auswirkungen von Schnitt und Brand auf die Schilfbiozönose

Es ist anzunehmen, daß schnitt- und brandbedingte bestandsstrukturelle und sedimentchemische Unterschiede auch andere Bereiche der Röhrichtbiozönose beeinflussen.

Schilfschnitt und -brand führen zunächst zu einer Auflockerung der strukturellen Gleichförmigkeit des Schilfgürtels (vgl. Kap. 4). Durch den Austrieb von schwächeren Sekundärhalmen und durch die größere Variationsbreite der Halmlänge wird das Blätterdach gelichtet und das Strahlungsklima im Bestandsinneren verändert; durch punktuelle Totalausfälle wird ein Mosaik von geschlossenen, dichten Röhrichten und Blänken geschaffen. Damit tragen die Eingriffe zu einer standörtlichen Diversifizierung bei, die aus der Sicht des Artenschutzes positiv zu bewerten ist, da sie zu einer Verbreiterung des Artenspektrums und zu einem höheren Vernetzungsgrad der Nahrungsketten führen kann. Andererseits beseitigen Schnitt und Brand einige Strukturelemente, beispielsweise die toten Überständler, die sich normalerweise mehrere Jahre lang aufrecht halten können, sowie die Knick- und Streuschicht.

13.2.1 Epiphyton

Infolge der günstigeren Lichtverhältnisse im unteren Stengelbereich eines geschnittenen bzw. gebrannten Bestandes kann mit einer Erhöhung der Biomasse und der Produktion des Epiphytons gerechnet werden (STRASKRABA & PIECZYNSKA 1970: 20–23, HANSSON & GRANELI 1984). Andererseits fehlen nach dem Eingriff die abgestorbenen Überständler, die bevorzugt vom Epiphyton besiedelt werden, so daß einstweilen offen bleiben muß, ob Biomasse und Produktion, bezogen auf den Quadratmeter Röhrichtfläche, wesentlich einflußt werden.

13.2.2 Weidegänger

Schnitt und Brand rufen vielfach eine randliche Auflockerung der Röhrichtbestände hervor und verbessern damit die Zugänglichkeit für Bläbhühner (STÜSSI 1978) und Graugänse (FIALA & KVET 1971: 258). Insbesondere die gerade auf behandelten Flächen oft niederliegenden Halme werden stark von Bläbhühnern beweidet. Insofern sind auf geschnittenen bzw. gebrannten Beständen höhere Beweidungsschäden zu erwarten. Genaue Untersuchungen liegen jedoch nicht vor.

13.2.3 Schilfphytophage Insekten(larven)

Viele schilfphytophage Insekten überwintern als Larve oder als Puppe in toten Überständlern (vgl. Kap. 4.6). Durch Schnitt und Brand wird die Population vernichtet, so daß der nachfolgende Generationszyklus nur durch Zuwanderung von außen aufrecht erhal-

ten werden kann. So fanden VAN DER TOORN & MOOK (1982) auf gebrannten Flächen eine geringere Befallsdichte von *Archanara geminipunctata*. Auch RODEWALD-RUDESCU (1974: 167, 170) empfiehlt Schnitt und Brand als Methode zur Eindämmung des Schädlingsbefalls.

13.2.4 Zoobenthos, Schilf-Arthropoden

Obschon die Fauna der Streuschicht und der Bodenoberschicht in Röhrichten recht gut untersucht ist, (Kap. 7 und 8), gibt es nur wenige Angaben über die Auswirkungen von Schnitt und Brand. OST (1979) untersuchte die am Boden lebenden Invertebraten in gemähten und unbehandelten Seggenriedern des Feedersees; er kam zu dem Ergebnis, daß die Mahd für die Populationsdichte und für die Artendiversität der meisten Tiergruppen von Nachteil ist. PÜHRINGER (1976) fand auf gemähten Flächen des Neusiedler Sees eine geringere Besiedlung durch Spinnen. Nach FRÖMEL (1980) ist die Biomassedichte überwinternder Insekten(larven) auf geschnittenen Flächen am Bodensee-Untersee dreimal höher als auf unbehandelten Vergleichsflächen; nach Brandmaßnahmen sank der Wert allerdings deutlich unter den Vergleichswert. MULHAUSER (1988) fand auf geschnittenen Flächen am Neuenburger See eine leicht verringerte Individuendichte; die Schilfstreuemenge war geringer, so daß die Abundanz von Springschwänzen, Spinnen, Käfern und Asseln deutlich unter den Vergleichswert unbehandelter Röhrichte fiel. Von einer weitgehenden Vernichtung der Schneckenpopulation durch Brand in landwärtigen Röhrichten und Riedern berichten MEYER et al. (1982).

Über die Auswirkungen auf den Energiefluß liegen bislang keine Untersuchungen vor. Es ist zu vermuten, daß denjenigen Organismen, die die mikrobiellen Destruenten (Pilz- und Bakterienrasen, Protozoen usw.) abweiden, teilweise die Nahrungsgrundlage entzogen wird, da durch Schnitt und Brand die Nachlieferung von abbaubarer Schilfstreu unterbunden wird.

13.2.5 Fische

Systematische Untersuchungen über die Auswirkungen von Schnitt und Brand auf Fische und Fischertrag fehlen. Ob sich die Nahrungsreserven (Zoobenthos, s.o.) oder die Laichbedingungen (infolge oftmals höherer Sauerstoffgehalte im Sedimentkontaktwasser) verändern, läßt sich kaum abschätzen. Gleichwohl befürworten HACKER & WAIDBACHER (1985) den (Grün-)Schnitt am Neusiedler See, da durch die zu erwartenden schnittbedingten Ausfallflächen die Artenvielfalt gefördert werden könne.

13.2.6 Amphibien

Amphibien werden, da sie vielfach nicht in den Schilfgebieten überwintern, nicht direkt von Schnitt und Brand betroffen. So konnten MEYER et al. (1982) nach einem Flächenbrand, der insgesamt 56 ha Röhricht- und Riedvegetation überzog, kein einziges verbranntes Tier finden. Da besonders Froschlurche zur Laichzeit sehr wanderungsaktiv sind, gelingt es ihnen offenbar ohne weiteres, geschnittene oder gebrannte Bestände zu besiedeln.

Nach GRILLITSCH & GRILLITSCH (1985) werden die geschlossenen Schilfgebiete des Neusiedler Sees kaum von Amphibien besiedelt; dagegen ist die Besiedlungsdichte am Rande freier Wasserflächen mit reichlich submerser Makrophytenvegetation sehr hoch. Die Erhöhung der mosaikartigen Standortdiversität durch (Grün-)Schnitt wirkt sich günstig auf die Artenvielfalt, Populationsdichte und Laichablage der Amphibien aus. Allerdings muß auch hier betont werden, daß die »freien Wasserflächen« vielfach erst als Totalausfälle im Zuge der Schnittmaßnahmen entstanden sind.

13.2.7 Avifauna

Von allen Organismengruppen sind die Vögel am besten untersucht (Tab. 11). Die Struktureigenschaften der Röhrichte spielen eine entscheidende Rolle bei ihrer Eignung

Tabelle 11. Auswirkungen von Schnitt und Brand auf die Brutvögel des Schilfröhrichts – (Literaturauswertung)

Art	Biotopansprüche	Reaktion	Quelle
Rohrweihe	Brutbiotop: hohe, dichte Schilfbestände; Rastplatz	keine Brut auf Grün- oder Winterschnittflächen	SEZEMSKY & RIPPEN (1985)
Wasserralle	Brutbiotop: bevorzugt 3 - 6-jähr. Altschilfbestände; Mauserplatz, Rastplatz für Durchzügler	Winterschnitt- und Brandflächen werden nicht angenommen	MEYER et al. (1982), DVORAK (1985), DBV (1985), ANTONIAZZA (1988)
Kleines Sumpfhuhn	Brutbiotop: bevorzugt 10-jähr. Altschilfbestände mit mächtiger Knickschicht	keine Brut auf Schnittflächen	DVORAK (1985)
Stockente	Brutbiotop	meidet Brandflächen	MEYER et al. (1982)
Zwergtaucher	Brutbiotop	keine Brut auf Brandflächen	MEYER et al. (1982)
Rohrschwirl	Brutbiotop: bevorzugt 5 - 10-jähr. Altschilfbestände mit mächtiger Knickschicht; Nahrungsbiotop	keine Brut auf Schnitt- oder Brandflächen	MEYER et al. (1982), GRÜLL (1983), ZWICKER & GRÜLL (1985), DBV (1985)
Feldschwirl	Brutbiotop	keine Brut auf Brandflächen	MEYER et al. (1982), DBV (1985)
Drosselrohrsänger	Brutbiotop; Rastplatz für Durchzügler	keine Brut auf Brand- oder Schnittflächen	MEYER et al. (1982), GRÜLL (1983), ZWICKER & GRÜLL (1985), FRÖMEL & HÖLZINGER (1987)
Teichrohrsänger	Brutbiotop: bevorzugt dichte Altschilfbestände	meidet Brandflächen; auf Schnittflächen nur Nachbruten	GRÜLL (1983), ZWICKER & GRÜLL (1985), DBV (1985), FRÖMEL & HÖLZINGER (1987)
Schilfrohrsänger	Brutbiotop	auf Schnittflächen nur Nachbruten	GRÜLL (1983), ZWICKER & GRÜLL (1985)
Bartmeise	Brutbiotop; Jahreslebensraum	keine Brut auf Brandflächen	MEYER et al. (1982)
Rohrammer	Brutbiotop	keine Brut auf Brandflächen; meidet Schnittflächen	DBV (1985), FRÖMEL & HÖLZINGER (1987), ANTONIAZZA (1988)
Schafstelze	Bodenbrüter	Brut nur auf Brandflächen; keine Brut im dichten Altschilf-Bestand	DBV (1985)
Kiebitz	Bodenbrüter	Brut nur auf Brand- oder Schnittflächen; keine Brut im dichten Altschilf-Bestand	MEYER et al. (1988), ANTONIAZZA (1988)

als Bruthabitat (vgl. Kap. 4); HUDEC (1975a) fand in Altschilfgebieten etwa 60% mehr Nester als in geschnittenen Beständen gleicher Größe. Die Rohrsänger beispielsweise befestigen ihre Nester an Schilfhalmen; die Brutzeit fällt in die Aufwuchsphase des Schilfs, so daß nur vorjährige, abgestorbene Überstände zur Verankerung in Frage kommen. In Ausnahmefällen werden auch *Typha*-Überstände angenommen (HAVLIN 1971: 65): Andere Arten wie Wasserralle, Kleines Sumpfhuhn und Rohrschwirl sind auf eine ausgeprägte Knickschicht angewiesen. Auch Rohrweihen nisten nur in dichten, »verfilzten« Schilfgebieten. Überstände und Schilfstreu fehlen aber nach Schnitt und Brand, so daß entsprechend behandelte Flächen gemieden werden. Günstige Auswirkungen ergeben sich hingegen für Bodenbrüter offener Wiesenstandorte wie Schafstelze und Kiebitz.

Nach Beendigung der Pflegeeingriffe entwickelt sich die Bestandsstruktur der Schilfröhrichte nur langsam in Richtung unbehandelter Flächen (OSTENDORP, unpubl.); auch der Knickschilfhorizont ist zunächst nur dürrtig ausgebildet. Daher kann nicht erwartet werden, daß beispielsweise das Kleine Sumpfhuhn oder der Drosselrohrsänger in solche Bestände zurückkehren. Nach Untersuchungen von ANTONIAZZA (1988) kehren in der ersten Vegetationsperiode nach dem Schnitt nur Kiebitz, Bläßhuhn und Zwergtaucher in die Bestände zurück. Noch im dritten Jahr nach dem Schnitt wird die Brutpaardichte ungeschnittener Bestände nicht erreicht (Rohrhammer 65%, Wasserralle 43% des zu erwartenden Werts). Auch ZWICKER & GRÜLL (1985) beobachteten in ehemals geschnittenen Röhrichten des Neusiedler Sees umso höhere Brutpaardichten des Teichrohrsängers, je länger der Schnitt zurücklag.

Insgesamt stellen Schnitt und Brand eine Beeinträchtigung der Brutmöglichkeiten zahlreicher spezialisierter Vogelarten dar. Da sie vielfach nicht in andere Biotope ausweichen können, Brutversuche und erfolgreiche Jungenaufzucht mithin ausbleiben, kann ein großflächiger Schilfschnitt oder -brand eine beträchtliche Reduzierung ihrer Populationsgröße mit sich bringen.

13.2.8 Fazit

Mag es auch einige positive Aspekte des Schnitts von Seeuferschilf geben (Fische, Amphibien), so dürften doch negative Folgewirkungen überwiegen (Vögel, Arthropoden). In den meisten Fällen (mikrobieller Streuabbau, Stoffkreisläufe, Zoobenthos, Nahrungsnetz) lassen sich jedoch die Auswirkungen nicht einmal grob abschätzen. Hingegen sind die Folgen für *Phragmites australis* recht gut bekannt: Auch unter Einhaltung bestimmter Vorsichtsmaßnahmen bringt der Schnitt eine tendenzielle Gefährdung und ein schwer kalkulierbares Risiko mit sich, das einzugehen nur lohnt, wenn der ökologische Nutzen eindeutig nachgewiesen ist. Einen Beitrag gegen das »Schilfsterben« und für den Erhalt gefährdeter Seeufferröhrichte leisten Winterschnitt und -brand jedenfalls nicht.

14. Ausblick

Uferschilfröhrichte bilden charakteristische, unverzichtbare Bestandteile unserer Seeuferlandschaft. In der Grenzzone zwischen Land und Wasser gelegen, kann man sie mit Fug und Recht als eigenständige Ökosysteme bezeichnen: Sie sind gegen das Freiwasser und meist auch gegen die Großseggenrieder gut abgegrenzt, viele Nahrungsketten beginnen und enden innerhalb des Systems. Kohlenstoffzufuhr (photosynthetische Assimilation) und Kohlenstoffmineralisation befinden sich im Gleichgewicht, so daß es weder zu einer Veränderung der Primärproduktion noch zu einer bedeutenden Akkumulation nicht

abbaubarer organischer Substanzen kommt. Das Ökosystem »Schilfröhricht«, obwohl durch den Menschen in seiner Ausdehnung gefördert, ist auch ohne sein Zutun über Jahrzehnte (oder Jahrhunderte?) hinweg stabil, also ohne pflanzensoziologisch erkennbare Sukzession und ohne Änderungen in der Produktivität.

Gewöhnlich wird eine hohe Artendiversität als Stabilitätsmerkmal angeführt, wobei eine Art die Funktion einer anderen bei deren Ausfall (teilweise) übernehmen kann; im Falle des Schilfröhrichts tritt uns eine zwar artenarme, aber dennoch stabile Phytocoenose gegenüber.

Die Schilfpflanze besitzt eine Reihe von Eigenschaften, die es ihr erlauben, ihren Standort gegenüber Konkurrenzpflanzen zu verteidigen (Kap. 2). Ebenfalls von großer Bedeutung ist ihre Fähigkeit, den Abbau der organischen Substanz und die Remineralisation der Nährstoffe aktiv zu beeinflussen (Kap. 3). Anders als die Monokulturen, die wir aus der Land- und Forstwirtschaft kennen, können sich die Schilfröhrichte aus eigener Kraft erfolgreich gegen Freßfeinde zur Wehr setzen (Kap. 6.9.1): Aus der mitteleuropäischen Fauna sind keine Arten bekannt, die einen Schilfbestand in die Knie zwingen können (Bisam und Nutria sind aus Amerika importierte Neubürger!). Die Schäden durch Graugänse sind vor dem Hintergrund zu sehen, daß die Lebensmöglichkeiten dieser Tiere durch Gewässernutzungen, Meliorierungen und Intensiv-Landwirtschaft immer weiter eingeengt werden, wobei dann infolge hoher Populationsdichten an den verbliebenen Nist- und Mauserplätzen Vegetationsschädigungen nicht ausbleiben.

Mit der geringen Artendiversität der Röhrichte geht eine bemerkenswerte Strukturarmut einher; die lateralen Gradienten sind dabei noch schwächer ausgeprägt als die vertikalen (Kap. 4.1). Infolgedessen weisen die meisten emersen Schilfbewohner besondere Anpassungen an diesen Lebensraum auf. Treffende Beispiele sind unter den schilfphytophagen Insektenlarven und unter den Schilf-Brutvögeln zu finden (Kap. 4.2 und 6.5).

Das Ökosystem »Schilfröhricht« läßt sich in zwei Teilsysteme gliedern, mit je eigenen Energiequellen, Arteninventaren und Nahrungsnetzen: das emerse und das submerse Teilsystem (Kap. 10). Zwischen beiden Teilsystemen findet nur ein begrenzter Nahrungs- bzw. Biomasse-Austausch statt. Energetische Grundlage des emersen Stoffwechsels ist die Primärproduktion der Röhrichtpflanzen, während sich das submerse Teilsystem wesentlich auf den Streueintrag stützt. Produktion und Abbau finden also in zwei deutlich unterschiedenen Kompartimenten statt, die allerdings räumlich und funktionell eng miteinander verbunden sind.

Die enge Verflochtenheit der Teilsysteme und die gegenseitige Abhängigkeit der sie bewohnenden Organismen, die Stabilität eines Ökosystems und das Gleichgewicht zwischen Biomasseproduktion und Biomasseabbau zu verstehen und zu beschreiben, ist ein Ziel der Ökosystemforschung. Und in dieser funktionellen Vielfalt stellen die Röhrichte einen erhaltenswerten Bestandteil der naturnahen Kulturlandschaft dar. Insofern ist Versuchen eine Absage zu erteilen, Röhrichte durch gezieltes Management zugunsten einer bestimmten Tiergruppe, etwa der Schilfbrutvögel, zu funktionalisieren (z.B. SZIJJ & HUDEC 1967: 64ff., JOREK 1975: 45): Im Zentrum der Argumentation stehen einzelne Arten, die dem betreffenden Autor am Herzen liegen, und für die ein Maximum an Individuendichte und Bruterfolg herausgeholt werden soll. Die Funktionstüchtigkeit des gesamten Ökosystems bleibt dabei unberücksichtigt.

Ungeachtet ihrer Stabilität sind die Uferrohrichte vieler europäischer Seen gefährdet (Kap. 12). Eine Reihe von Faktorenkomplexen scheinen zum »Schilfsterben« beizutragen, ohne daß in jedem Einzelfall die tatsächlichen ausschlaggebenden Faktoren dingfest zu machen gewesen wären. Nach dem bisherigen Kenntnisstand kommt jedoch künst-

lichen Wasserspiegelsenkungen, Treibgutbelastung und Ufererosion eine zentrale Bedeutung zu.

Mit dem Schwund der Uferferröhrichbestände geraten auch diejenigen landschaftsökologischen Funktionen in Gefahr, die untrennbar mit ihrer Existenz verbunden sind, beispielsweise mechanischer Uferschutz, Nährstoff-Falle für Sickerwasser und struktureller Rahmen für eine artenreiche, speziell an diesen Lebensraum angepaßte Röhrichtbiozönose (Kap. 12.1). Von daher sind sowohl Wasserwirtschaft als auch Naturschutz an der dauerhaften Sicherung der Röhrichte interessiert.

An verschiedenen Seen Englands, Deutschlands und der Schweiz sind Schilfpflege- und Uferschutzprogramme erprobt worden, die freilich nur zum geringen Teil den gewünschten Erfolg zeitigen (Kap. 12.2); so stellt beispielsweise der Winterschnitt der Seeuferröhrichte kein geeignetes Mittel dar, um den Rückgang zu bremsen und die Bestände zu sichern. Auch den kombinierten Schilfschutz- und Uferschutzmaßnahmen sind vielleicht nur »kosmetische« Erfolge von begrenzter Dauer beschieden, hinter denen die tatsächlichen landschaftsgeschichtlichen Veränderungen verborgen bleiben.

Wie auch immer – Eingriffe zum Schutz der Ufervegetation sind vielerorts unumgänglich geworden. Allerdings sollten die bisherigen Ansätze nach dem »Versuch-und-Irrtum«-Prinzip möglichst rasch der Vergangenheit angehören: Grundlagenforschung muß die Ursachen und Begleitumstände der Uferveränderungen herausfinden, sie in einen umfassenderen landschaftsgeschichtlichen Rahmen stellen und Optionen für korrigierende Eingriffe liefern. Wissenschaftliche Begleituntersuchungen müssen den Ausgangszustand dokumentieren und den Erfolg/Mißerfolg einer Maßnahme zeigen. Insgesamt erfordert die Projektierung naturnaher, landschaftsangepaßter Schilfschutz- und Uferrenaturierungs-Maßnahmen die enge Zusammenarbeit von Limnologen, Wasserbau-Ingenieuren und Paläoökologen, von Behörden, Naturschutzverbänden und universitären Forschungsinstitutionen.

So werden sich die Forschungsanstrengungen des nächsten Jahrzehnts – diese Prognose sei abschließend gewagt – auf zwei Bereiche erstrecken: erstens die ökophysiologischen Leistungen der Schilfpflanzen beim Abbau der organischen Substanz und bei der Elimination von Schmutzstoffen (Sauerstofftransport, Rhizom-Rhizosphäre-Wechselwirkungen, mikrobieller Umsatz in der Rhizosphäre) und zweitens die Existenzbedingungen der Seeuferröhrichte (Belastbarkeit durch Eutrophierung und mechanische Faktoren, Ursachen des Röhrichtrückgangs) und ihre Rolle bei der Uferstabilisierung (Wellenverhalten und Feststofftransport im schilffreien bzw. schilfbewachsenen Litoral).

Danksagungen

Mein besonderer Dank gilt den Herren H. JACOBY, M. KRAUSS, B. LEISLER, J. SCHWOERBEL und T. TSCHARNTKE für die kritische Durchsicht des Manuskripts sowie für zahlreiche wertvolle Hinweise.

Literatur

Mit * sind einige weitere wichtige Arbeiten gekennzeichnet, auf die im Text nicht gesondert hingewiesen wurde.

ABRAHAM, R. & B. CARSTENSEN (1982): Die Schilfgallen von *Lipara*-Arten (Diptera: Chloropidae) und ihre Bewohner im Schilf der Haseldorfer Marsch bei Hamburg. – Entomol. Mitt. zool. Mus. Hamburg, 7: 269–277.

- AKKERMANN, R. (1975a): Untersuchungen zur Ökologie und Populationsdynamik des Bisams (*Ondatra zibethicus* L.) an einem nordwestdeutschen Verlandungssee. I. Bauten. – Z. angew. Zool., **62**: 39–81.
- (1975b): Untersuchungen zur Ökologie und Populationsdynamik des Bisams (*Ondatra zibethicus* L.) an einem nordwestdeutschen Verlandungssee. II. Nahrung und Nahrungsaufnahme. – Z. angew. Zool., **62**: 173–218.
- ALLEY, R. & H. BOYD (1947): The hatching and fledging success of some coot. – Brit. Birds, **40**: 199–203.
- AMANN-MOSER, B. (1975): Vegetationskundliche und pollenanalytische Untersuchungen auf dem Heidenweg im Bieler See. – Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz, **56**, 76 S.
- ANDERS, F. (1958): Aminosäuren als gallenerregende Stoffe der Reblaus (*Viteus [Phylloxera] vitifolii* SHIMER). – Experimentia, **14**: 62–63.
- ANONYMUS (1987): Pflanzenkläranlagen – Bau und Betrieb von Anlagen zur Wasser- und Abwasser-Reinigung mit Hilfe von Wasserpflanzen. – 147 S.; Wiesbaden (Pfriemer).
- ANTONIAZZA, M. (1988): Effets de l'entretien sur l'avifaune nicheuse des marais. 1er rapport. – [Bericht d. »Groupe d'étude et de gestion Champ-Pittet«], 132 S.; CH-1400 Cheseaux-Noréaz.
- ARMSTRONG, W. (1964): Oxygen diffusion from the roots of some British bog plants. – Nature, **204**: 801–802.
- (1971): Radial oxygen losses from intact rice roots as affected by distance from the apex, respiration and waterlogging. – Physiol. Plant., **25**: 192–197.
- AUGST, H. (1983): Die Bedeutung und Entwicklung des Dümmers als Lebensraum für Brut- und Gastvögel. – Naturschutz u. Landschaftspflege Niedersachs., Beih. **7**, 91 S.; Hannover.
- BÄRLOCHER, F. & B. KENDRICK (1973): Fungi in the diet of *Gammarus pseudolimnaeus* (Amphipoda). – Oikos, **24**: 295–300.
- *– & – (1975): Leaf-conditioning by microorganisms. – Oecologia, **20**: 359–362; Berlin.
- BÄRLOCHER, F., R. J. MACKEY & G. B. WIGGINS (1978): Detritus processing in a temporary vernal pool in southern Ontario. – Arch. Hydrobiol., **81**: 269–295.
- BAKKER, D. & D. T. BIEWINGA (1957): Het riet in de Noordoostpolders. – Van zee tot land, **21**: 3–55.
- BANDORE, H. (1970): Der Zwergtaucher (*Tachybaptus ruficollis*). – Neue Brehm-Bücherei, **430**, 204 S.; Wittenberg.
- BARBY, R. (1967): Der Bisam (*Ondatra zibethicus*), ein Schädling im Feldberger Landschaftsschutzgebiet. – Naturschutzarb. Mecklenburg, **10**: 45–46.
- BAUER, K. (1960): Die Säugetiere des Neusiedlersee-Gebietes (Österreich). – Bonner zool. Beitr., **11**: 141–344.
- BAUER, K. M. & U. N. GLUTZ VON BLOTZHEIM (1966–1968): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. – Bd. **1** (1966): Gaviiformes, Phoenicopteriformes, 482 S.; Bd. **2** (1968): Anseriformes (1. Teil), 535 S.; Frankfurt am Main.
- BAUER, S. & G. THIELCKE (1982): Gefährdete Brutvogelarten in der Bundesrepublik Deutschland und im Land Berlin: Bestandsentwicklung, Gefährdungsursachen und Schutzmaßnahmen. – Vogelwarte, **31**: 183–391.
- *BECKER, K. (1967): Populationsstudien an Bisamratten (*Ondatra zibethicus* L.). I. Altersaufbau von Populationen der Bisamratte. – Zool. Beitr., N.F., **13**: 369–396.
- BEGEMANN, W., M. KRAUSS & R. RITTERBUSCH (1982): Zweiter Zwischenbericht der Beratergruppe Projekt »Havelufersanierung«. – Hrsg. vom Senator für Stadtentwicklung und Umwelt, Berlin (West), 115 S. + Anh.
- BERGMAN, R. D., P. SWAIN & M. W. WELLER (1970): A comparative study of nesting Forster's and Black Terns. – Wilson Bull., **82**: 435–444.
- BERGMANN, A. (1954): Die Großschmetterlinge Mitteldeutschlands. – Bd. **4**, 1059 S.; Jena (Urania).
- *BERNDT, R. K. (1974): Zum Brutvorkommen des Drosselrohrsängers, *Acrocephalus arundinaceus*, in Schleswig-Holstein. – Corax, **5**: 2–8.
- BERNDT, R. & M. FRANTZEN (1974): Katastrophaler Rückgang der Rohrsänger bei Braunschweig. – Ber. dt. Sekt. internat. Rat Vogelschutz, **14**: 48–54.
- BERRIE, A. D. (1976): Detritus, microorganisms and animals in fresh water. In: ANDERSEN, J. M. & A. MACFAYDEN (eds.): The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes. – S. 323–338; Oxford (Blackwell Scientific Publ.).
- BERTHOLD, P. (1972): Über Rückgangerscheinungen und deren mögliche Ursachen bei Singvögeln. – Vogelwelt, **93**: 216–226.

- BERTHOLD, P. (1976): Animalische und vegetabilische Ernährung omnivorer Singvogelarten: Nahrungsbevorzugung, Jahresperiodik der Nahrungswahl, physiologische und ökologische Bedeutung. – J. Orn., **117**: 145–209.
- *BEZZEL, E. (1985): Kompendium der Vögel Mitteleuropas (Nonpasseriformes – Nichtsingvögel). – 792 S.; Wiesbaden.
- BIBBY, C.J. (1981): Food supply and diet of the Bearded Tit. – Bird Study, **28**: 201–210.
- BIBBY, C.J., R.E. GREEN, G.R.M. PEPLER & P.A. PEPLER (1976): Sedge Warbler migration and reed aphids. – Brit. Birds, **69**: 384–399.
- BIBER, O. (1984): Bestandesaufnahmen von elf gefährdeten Vogelarten in der Schweiz. – Orn. Beob., **81**: 1–28.
- BINZ-REIST, H.R. (1989): Mechanische Belastbarkeit natürlicher Schilfbestände durch Wellen, Wind und Treibgut. – Veröff. geobot. Inst. ETH Zürich, **101**, 536 S.
- BITTMANN, E. (1953): Das Schilf (*Phragmites communis* TRIN.) und seine Verwendung im Wasserbau. – Angew. Pflanzensoziol., **7**, 41 S.; Stolzenau.
- BITTMANN, E. & K. SEIDEL (1967): Entwässerung und Aufbereitung von Chemieschlamm mit Hilfe von Pflanzen. – gwfl/Wasser, Abwasser, **108**: 488–491.
- BJARNOV, N. (1972): Carbohydrases in *Chironomus*, *Gammarus* and some Trichoptera larvae. – Oikos, **23**: 261–263.
- BJÖRK, S. (1967): Ecologic investigations of *Phragmites communis*. – Folia limnol. scand., **14**, 248 S.
- BJÖRK, S. & W. GRANÉLI (1978): Energy reeds and the environment. – Ambio, **7**: 150–156.
- BLAB, J. (1986): Grundlagen des Biotopschutzes für Tiere. – Schr.-R. Landschaftspflege Naturschutz, **24**, 257 S., 2. Aufl.; Bonn-Bad Godesberg.
- BLAB, J. (Hrsg.; 1984): Liste der gefährdeten Tiere und Pflanzen in der Bundesrepublik Deutschland. – 4. Aufl., 270 S.; Greven.
- BOCK, W.F. (1978): Jagdgebiet und Ernährung der Rohrweihe (*Circus aeruginosus*) in Schleswig-Holstein. – J. Orn., **119**: 298–307.
- BONIAM, A.J. (1983): The management of wave-suspending vegetation as bank protection against boat wash. – Landscape planning, **10**: 15–30.
- BOORMAN, L.A. & R.M. FULLER (1981): The changing status of reedswamp in the Norfolk Broads. – J. appl. Ecol., **18**: 241–269.
- *BOPP, P. (1959): Das Blesshuhn (*Fulica atra*). – Neue Bruch-Bücherei, **238**, 63 S.; Wittenberg.
- BOSMAN, M.T.M. (1985): Some effects of decay and weathering on the anatomical structure of the stem of *Phragmites australis* TRIN. ex STEUD. – IAWA Bull., n.s., **6**: 165–170.
- BOSSERT, A. (1988): Die Reservate der Ala. – Orn. Beob., Beih. **7**, 106 S.
- BRAY, J. R. (1962): Estimates of energy budgets for a *Typha* (cattail) marsh. – Science, **136**: 1119–11120.
- BUHR, H. (1965): Bestimmungstabellen der Gallen (Zoo- und Phytocecidien) an Pflanzen Mittel- und Nordeuropas. – 1572 S., 25 Tab. i. Anh.; Jena.
- BURIAN, K. (1969): Die photosynthetische Aktivität eines *Phragmites communis*-Bestandes am Neusiedler See. – Sber. österr. Akad. Wiss. (math.-nat. Kl.), Abt. I, **178**: 43–62.
- BURIAN, K. & H. SIEGHARDT (1979): The primary producers of the *Phragmites* belt, their energy utilization and water balance. In: H. LÖFFLER (ed.): Neusiedler See: The limnology of a shallow lake in Central Europe. – Monogr. biol., **37**: 251–272; Den Haag.
- BURNS, R.G. (1983): Extracellular enzyme-substrate interactions in soil. In: SLATER, J.H., R. WITTENBURY & J.W.T. WIMPENNY (eds.): Microbes in their natural environments. – Proc. 34th Symp. Soc. Gen. Microbiol. [Univ. Warwick April 1983]: 249–298; Cambridge.
- BURSCHE, E. M. (1980): Wasserpflanzen. – 148 S.; Leipzig, Radebeul (Neumann).
- BUSSMANN, CHR. (1979a): Ökologische Sonderung der Rohrsänger Südfrankreichs aufgrund von Nahrungsstudien. – Vogelwarte, **30**: 84–101.
- (1979b): VII. Vögel. In: Der Zürichsee und seine Nachbarseen. – S. 155–176; Zürich.
- CALOW, P. (1974): Evidence for bacterial feeding in *Planorbis contortus* LINN. (Gastropoda, Pulmonata). – Proc. malac. Soc. London, **41**: 145–156.
- *CASPER, H. (1949): Die tierische Lebensgemeinschaft in einem Röhrriech der Unterelbe. – Verh. Ver. naturwiss. Heimatforsch. Hamburg, **30**: 41–49.
- CATCHPOLE, C.K. (1972): A comparative study of territory in the Reed warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) and the Sedge warbler (*A. schoenobaenus*). – J. Zool., **166**: 213–231; London.
- (1973): Conditions of co-existence in sympatric breeding populations of *Acrocephalus* warblers. – J. anim. Ecol., **42**: 623–635.

- (1974): Habitat selection and breeding success in Reed warbler (*Acrocephalus scirpaceus*). – J. anim. Ecol., **43**: 363–380.
- *CHAMBERS, M.R. (1971): The dominance, production and utilization of *Gammarus tigrinus* (SEXTON) in the exposed *Phragmites* reed beds of the Tjeukemecr (Holland). – Hydrobiologia, **12**: 297–303.
- CHAPIN, F.S. (1980): The mineral nutrition of wild plants. – Ann. Rev. Ecol. Syst., **11**: 233–260.
- CHOLNOKY, B. v. (1927): Untersuchungen über die Ökologie der Epiphyten. – Arch. Hydrobiol., **18**: 661–704.
- *– (1929): Epiphyten-Untersuchungen im Balaton-See. – Int. Rev. ges. Hydrobiol., **22**: 313–345.
- CHVALA, M., J. DOSKOCIL, J.H. MOOK & V. POKORNY (1974): The genus *Lipara* MEIGEN (Diptera, Chloropidae), systematics, morphology, behaviour, and ecology. – T. Entomol., **117**: 1–25.
- COLLINGE, W.E. (1936): The food and feeding-habitats of the Coot (*Fulica atra* LINN.). – Ibis, **13**: 35–39.
- COOKE, A.S. (1976): The effects of fishing on waterfowl at Grafham water. – Rcp. Cambridge Bird Club, **48**: 40–46.
- CUMMINS, K. W. (1973): Trophic relations of aquatic insects. – Ann. Rev. Ent., **18**: 183–206.
- DAHMS, E. (1974): Ergebnisse geologischer und limnologischer Untersuchungen am Dümmer und ihre Auswertung für die Umweltplanung. – Ber. naturhist. Ges. Hannover, **118**: 213–240.
- DANNELL, K. (1977): Short-term plant successions following the colonization of a northern swedish lake by the muskrat, *Ondatra zibethica*. – J. appl. Ecol., **14**: 933–947.
- *DAVIES, N.B. & R.E. GREEN (1976): The development and ecological significance of feeding techniques in the Reed Warbler (*Acrocephalus scirpaceus*). – Anim. Behav., **24**: 213–229.
- DBV (Deutscher Bund für Vogelschutz) (1985): Naturschutzgebiet Wollmatinger Ried – Untersee/Gnadensee. – Jahresbericht 1984, 45 S.; Konstanz.
- (1989) Naturschutzgebiet Wollmatinger Ried – Untersee/Gnadensee. – Jahresbericht 1988, 44 S.; Konstanz.
- DEUFEL, J. (1978): Veränderungen der Schilf- und Wasserpflanzenbestände im Bodensee während der Eutrophierung und ihre Auswirkungen auf die Fische. – Arb. dt. Fischerei-Verb., **25**: 30–34.
- (1985): Entwicklung des Fischbestandes und der Fischerei im Bodensee. In: Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg (Hrsg.): 10 Jahre LFU. – S. 136–142; Karlsruhe.
- *DILL, W. (1937): Der Entwicklungsgang der Mehligigen Pflaumenblattlaus *Hyalopterus arundinis* FABR. im Schweizerischen Mittelland. – Mitt. aargauische naturforsch. Ges., **20**, 89 S.
- DINGES, R. (1982): Natural systems for water pollution control. – 250 S.; New York.
- DITTRICH, A. & B. WESTRICH (1988): Bodenseeufererosion: Bestandsaufnahme und Bewertung. – Mitt. Inst. Wasserbau Univ. Stuttgart, **68**, 167 S. + Anh.; Stuttgart.
- DIJAMIN, A. & M.D. PATHAK (1967): Role of silica in resistance to Asiatic Rice Borer, *Chilo suppressalis* (WALKER), in Rice varieties. – J. econ. Entomol., **60**: 347–351.
- DOBROWOLSKI, K.A. (1969): Structure of the occurrence of waterfowl types and morpho-ecological forms. – Ekol. Pol. (A) **17**: 29–72.
- (1973): Role of birds in Polish wetland ecosystems. – Pol. Arch. Hydrobiol., **20**: 217–221.
- DÖLLING, L. (1962): Der Anteil der Tierwelt an der Bildung von Unterwasserböden. – Verh. zool.-bot. Ges. Wien, **102**: 50–85.
- DÖRFFLING, K. (1982): Das Hormonsystem der Pflanzen. – VIII+236 S.; Stuttgart (Thieme).
- *DROSTE, M., W. NENTWIG & M. VOGEL (1980): Faunistisch-ökologische Untersuchungen in einem Niederungsmoor (Schweinsberger Moor). – Marburger entomol. Publ., **1**: 1–57.
- DUNBABIN, J.S., J. POKORNY & K.H. BOWMER (1988): Rhizosphere oxygenation by *Typha domingensis* PERS. in miniature artificial wetland filters used for metal removal from wastewaters. – Aquatic Bot., **29**: 303–317.
- DURSKA, B. (1970): Changes in the reed (*Phragmites communis* TRIN.) condition caused by diseases of fungal and animal origin. – Pol. Arch. Hydrobiol., **17**: 373–396.
- DVORAK, J. (1970a): Horizontal zonation of macrovegetation, water properties and macrofauna in a littoral stand of *Glyceria aquatica* (L.) WAHLB. in a pond in South Bohemia. – Hydrobiologia, **35**: 17–30.
- (1970b): A quantitative study on the macrofauna of stands of emergent vegetation in a carp pond of South-West Bohemia. – Rozpr. Cesk. Akad. Ved., Rada Mat. Prir. Ved., **80**: 63–105.
- (1971): The zonation of environmental factors and the macrofauna of littoral emergent vegetation in ponds in South Bohemia. – Hydrobiologia, **12**: 325–329.

- DVORAK, J. (1978): Macrofauna of invertebrates in helophyte communities. In: D. DYKYJOVA & J. KVET (eds.): Pond littoral ecosystems. – Ecol. Stud., **28**: 389–392; Berlin.
- DVORAK, M. (1985): Zu den räumlich-zeitlichen Beziehungen zwischen Schilfvögeln am Neusiedler See. – Wiss. Arb. Burgenland, **72**: 446–454.
- *DYKYJOVA, D. (1971a): Productivity and solar energy conversion in reedswamp stands in comparison with outdoor mass cultures of algae in the temperate climate of central Europe. – Photosynthetica, **5**: 329–340.
- (1971b): Production, vertical structure and light profiles in littoral stands of reed-bed species. – Hydrobiologia, **12**: 361–376.
- DYKYJOVA, D. & S. PRIBIL (1975): Energy content in the biomass of emergent macrophytes and their ecological efficiency. – Arch. Hydrobiol., **75**: 90–108.
- *DYRCZ, A. (1979): Die Nestlingsnahrung bei Drosselrohrsänger *Acrocephalus arundinaceus* und Teichrohrsänger *Acrocephalus scirpaceus* an den Teichen bei Milicz in Polen und zwei Seen der Westschweiz. – Orn. Beob., **76**: 305–316.
- EGLOFF, T. (1984): Richtlinien zur Bewirtschaftung und Pflege von Riedern und Mooren im Sinne des Naturschutzes. – [Polykopie], 55 S.; Basel (Schweiz. Bund Naturschutz)
- (1986): Auswirkungen und Beseitigung von Düngungseinflüssen auf Streuwiesen. – Veröff. geobot. Inst. ETH Zürich, **89**, 183 S.
- ELLENBERG, H. (1973): Ziel und Stand der Ökosystemforschung. In: ELLENBERG, H. (Hrsg.): Ökosystemforschung. – S. 1–31; Berlin.
- ELLENBERG, H., R. MAYER & J. SCHAUERMANN (1986): Ökosystemforschung – Ergebnisse des Solling-Projektes 1966–1986. – 507 S.; Stuttgart (E. Ulmer).
- ELLIS, E. A. (1963): Some effects of selective feeding by the Coypu (*Myocastor coypus*) on the vegetation of Broadland. – Trans. Norfolk Norwich Natur. Soc., **20**: 32–35.
- ERDOS, J. (1957): Beobachtungen über die Insektencönose des Schilfs. – 8. Wandervers. dt. Entomol., **31**: 171–177; [Hrsg. Dt. Akad. Landwirtschaftswiss.].
- ESAU, K. (1977): Anatomy of seed plants. – New York, Santa Barbara.
- ESTEVEZ, F. (1979): Die Bedeutung der aquatischen Makrophyten für den Stoffhaushalt des Schönses. I. Die Produktion an Biomasse. – Arch. Hydrobiol., Suppl., **57**: 117–143.
- FIALA, K. & J. KVET (1971): Dynamic balance between plant species in South Moravian reedswamps. In: E. DUFFEY & A. S. WATT (eds.): The scientific management of animal and plant communities for conservation. – S. 241–269; Oxford.
- *FRANZISKET, L. (1955): Quantitative Untersuchungen zur Brut des Teichrohrsängers (*Acrocephalus scirpaceus* HERMANN). – J. Orn., **96**: 378–381.
- FRITZ, H.-G. (1978): Abundanzmessungen an Insektenpopulationen der hessischen Rheinauen mittels flächenbezogener Eklektoren – unter besonderer Berücksichtigung der Diptera-Nematocera. – Dipl.-Arb. TH Darmstadt (FB Biol.), 95 S. + Anh.
- FRÖMEL, R. (1980): Die Verbreitung im Schilf überwinternder Arthropoden im westlichen Bodenseegebiet und ihre Bedeutung für Vögel. – Vogelwarte, **30**: 218–254.
- FRÖMEL, R. & J. HÖLZINGER (1987): Schilfröhrichte. In: J. HÖLZINGER: Die Vögel Baden-Württembergs. – Avifauna Bad.-Württ., **1**: 459–476; Karlsruhe.
- FUCHS, CHR. (1991): Phytophage Arthropoden im Röhrichtgürtel des Bodensee-Untersees und ihr Einfluß auf die Vitalität des Schilfs. – Dipl.-Arb. Univ. Konstanz (Limnol. Inst.), 82 S.
- FUNKE, W. (1971): Food and energy turnover of leaf-eating insects and their influence on primary production. In: H. ELLENBERG (Hrsg.): Integrated experimental ecology. – S. 81–93; Berlin.
- GAILLARD, M.-J. (1985): Postglacial palaeoclimatic changes in Scandinavia and Central Europe. A tentative correlation based on studies of lake level fluctuations. – Ecol. Medit., **11**: 159–175.
- GEIGER, R. (1961): Das Klima der bodennahen Luftschicht. – 4. Aufl., 646 S.; Braunschweig.
- GEIGER, W. (1957): Die Nahrung der Haubentaucher (*Podiceps cristatus*) des Bielersees. – Orn. Beob., **54**: 97–133.
- GESSNER, HELMUTH (1950): Die tierische Besiedlung von Dreiffmassen bei der Frühjahrsüberschwemmung von Seen im Oberspreengebiet. – Abh. Fischerei u. Hilfswiss., 1949/51: 397–406.
- GESSNER, HILDEGARD (1950): Zur Ökologie des *Phragmites*-Geleges. – Abh. Fischerei u. Hilfswiss., 1949/51: 525–604.
- GIROUX, J.-F. & J. BÉDARD (1987): Effects of simulated feeding by snow geese on *Scirpus americanus* rhizomes. – Oecologia, **74**: 137–143; Berlin.

- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N., K.M. BAUER & E. BEZZEL (1971–1973): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. – Bd. 4 (1971): Falconiformes, 943 S.; Bd. 5 (1973): Galliformes und Gruiformes, 700 S.; Frankfurt am Main.
- GÖRNER, M. & H. HACKETHAL (1988): Säugetiere Europas. – 371 S.; Stuttgart.
- GOOD, R.E., D.F. WHIGHAM, R.L. SIMPSON & C.G. JACKSON (1978): Freshwater wetlands. Ecological processes and management potential. – New York.
- GOSLING, L.M. (1974): The Coypu in East Anglia. – Trans. Norfolk Norwich Natur. Soc., **23**: 49–59.
- GRILLITSCH, B. & H. GRILLITSCH (1985): Zur Verbreitung der Amphibien im westlichen Schilfgürtel des Neusiedler Sees. – Wiss. Arb. Burgenland, **72**: 537–550.
- GROSCHE, U.A. (1978): Die Bedeutung der Ufervegetation für Fisch und Fischerei, dargestellt am Beispiel Berlins. – Arb. dt. Fischerei-Verb., **25**: 1–15.
- (1980): Die Bedeutung der Ufervegetation für Fisch und Fischerei: Dargestellt am Beispiel von Havel und Sprée im Raum Berlin (West). – Garten + Landschaft, 1980 (1): 20–23.
- GRULL, A. (1983): Schilfbestandsstrukturen und Verteilung von Singvögeln zur Brutzeit in überfluteten Röhrichtes des Neusiedler Sees. – BFB-Ber. (Biol. Stat. Neusiedlersee), **47**: 157–181; Eisenstadt, Österreich.
- HACKER, R. & H. WAIDBACHER (1985): Fischereibiologische Untersuchungen am Neusiedler See unter besonderer Berücksichtigung des Aals. – Wiss. Arb. Burgenland, **72**: 467–525.
- HAINES, D.W., K.H. ROGERS & P.E.J. ROGERS (1987): Loose and firmly attached epiphyton: their relative contributions to algal and bacterial carbon productivity in a *Phragmites* marsh. – Aquatic Bot., **29**: 169–176.
- HANSSON, L.-A. & W. GRANÉLI (1984): Effects of winter harvest on water and sediment chemistry in a stand of reed (*Phragmites australis*). – Hydrobiologia, **112**: 131–136.
- HARGRAVE, B.T. (1972): The effect of a deposit-feeding amphipod on the metabolism of benthic microflora. – Limnol. Oceanogr., **15**: 21–30.
- HASLAM, S.M. (1969): Stem types of *Phragmites communis*. – Ann. Bot., **33**: 127–131.
- (1970): The development of the annual population in *Phragmites communis*. – Ann. Bot., **34**: 571–591.
- *HAVLIN, J. (1970): Natural productivity of wildfowl on the Namestské rybníky ponds (Czechoslovakia). – Zool. Listy, **19**: 343–364.
- (1971): Nesting biology of the great reed warbler and reed warbler on the Namestské rybníky ponds (Czechoslovakia). – Zool. Listy, **20**: 51–68.
- HAYASHI, K. (1969): Efficiencies of solar energy conversion and relating characteristics in rice varieties. – Proc. Crop. Sci. Soc. Japan, **38**: 495–500.
- HEIMER, W. (1979): Abundanzmessungen an Diptera-Brachycera in Naturschutzgebieten der hessischen Rheinaue. – Dipl.-Arb. TU Darmstadt, (FB Biol.), 86 S.
- HEISER, F. (1975): Zur akustischen Orientierung nahrungssuchender Blaumeisen (*Parus caeruleus*). – Vogelwelt, **96**: 184–185.
- *HENRY, C. (1979): Le concept de niche écologique illustré par le cas de populations congénériques sympatriques du genre *Acrocephalus*. – Terre et Vie, Rev. d'éc., **33**: 457–492.
- HERRERA, C.M. (1985): Grass-grazer radiation: an interpretation of silica-body diversity. – Oikos, **45**: 446–447.
- HESKET, J. & D. BAKER (1967): Light and carbon assimilation by plant communities. – Crop Sci., **7**: 285–293.
- HEYDEMANN, B. (1961): Untersuchungen über die Aktivitäts- und Besiedlungsdichte bei epigäischen Spinnen. – Verh. dt. zool. Ges. [Saarbrücken], 1961: 538–556.
- HICKMAN, M. (1971): The standing crop and primary productivity of the epiphyton attached to *Equisetum fluviatile* L. in Priddy Pool, North Somerset. – Brit. Phycol. J., **6**: 51–59.
- HILLER, H. (1978): Probleme der Ufersicherung in der Röhrichtzone durch ingenieurbiologische Bauweisen – dargestellt am Beispiel der Havel in Berlin (West). – Natur u. Landschaft, **53**: 224–227.
- HÖLZINGER, J. (1987): Die Vögel Baden-Württembergs. Bd. 1: Gefährdung und Schutz. (1): Artenschutzprogramm Baden-Württemberg, Grundlagen, Biotopschutz. – Avifauna Bad.-Württ., **11**, 724 S., Karlsruhe.
- HOFFMANN, M. (1958): Die Bisamratte. – 267 S., – Leipzig.
- HOFFMANN, K.-F. (1986): Wachstumsverhalten von Schilf (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) in klärschlammgeschickten Filterbeeten. – Arch. Hydrobiol., **107**: 385–409.

- HOLISOVA, V. (1970): Trophic requirements of the Water Vole, *Arvicola terrestris* LINN., on the edge of stagnant waters. – Zool. Listy, **19**: 221–233.
- (1975): The foods eaten by rodents in reed swamps of Nesyt fishpond. – Zool. Listy, **24**: 223–237.
- HOULIHAN, D.F. (1969): Respiratory physiology of the larvae of *Donacia simplex*, a root-piercing beetle. – J. Insect Physiol., **15**: 1517–1536.
- HUDEC, K. (1971): The breeding environment of the Greylag Goose (*Anser anser*) in Czechoslovakia. – Zool. Listy, **20**: 177–194.
- *– (1972): Die Nahrung der Graugans, *Anser anser*, in Südmähren. – Zool. Listy, **22**: 41–58.
- (1975a): Density and breeding of birds in the reed swamps of southern moravian ponds. – Acta Sci. Nat. Brno, **9**: 1–40.
- *– (1975b): The bird synusia of the »Kobylské jezero« reed swamp (southern Moravia) during the breeding season. – Zool. Listy, **24**: 65–80.
- HUDEC, K. & J. ROTH (1970): Die Graugans (*Anser anser* L.). – Neue Brchm-Bücherei, **429**, 148 S.: Wittenberg.
- HUDEC, K. & K. STASTNY (1978): Birds in the reed ecosystem. In: D. DYKJOVA & J. KVET (eds.): Pond littoral ecosystems. – Ecol. Stud., **28**: 366–372.
- HURLIMANN, H. (1951): Zur Lebensgeschichte des Schilfs an den Ufern der Schweizer Seen. – Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz, **30**, 232 S.; Bern.
- HURTER, H.-U. (1972): Nahrung und Ernährungsweise des Bläßhuhns *Fulica atra* am Sempachersee. – Orn. Beob., **69**: 125–149.
- HYLLEBERG, J. & K. HENRIKSEN (1980): The central role of bioturbation in sediment mineralization and element recycling. – Ophelia, Suppl., **1**: 1–16.
- ILLIES, J. (1971): Emergenz 1969 im Breitenbach. – Schlitzer produktionsbiologische Studien (1). – Arch. Hydrobiol., **69**: 14–59.
- *IMHOF, G. (1966): Ökologische Gliederung des Schilfgürtels am Neusiedler See und Übersicht über die Bodenfauna unter produktionsbiologischem Aspekt. – Sber. österr. Akad. Wiss. (math.-nat. Kl.). Abt. I, **175**: 219–235.
- (1979a): Arthropod communities connected with *Phragmites*. In: H. LÖFFLER (ed.): Neusiedler See. The limnology of a shallow lake in Central Europe. – Monogr. biol., **37**: 389–397; Den Haag.
- (1979b): Synopsis of planktonic and epiphytic microfauna in wetlands. In: H. LÖFFLER (ed.): Neusiedler See. The limnology of a shallow lake in Central Europe. – Monogr. biol., **37**: 406–410; Den Haag.
- INGOLD, P., S. HOFER & R. WIESER (1985): Zur Erfolgskontrolle naturschützerischer Maßnahmen am Beispiel der Schilfentwicklung im Naturschutzgebiet Gwattlischenmoos nach dem Aufstellen von Zäunen – eine Zwischenbilanz. – Mitt. naturforsch. Ges. Bern, N.F., **42**: 37–44.
- ISELI, CHR. & TH. IMHOF (1987): Bieler See 1987: Schilfschutz, Erhaltung und Förderung der Naturufer. – Schr.-R. Ver. Bielersee-Schutz, **2**, 151 S.
- JACOBY, H., G. KNOTZSCH & S. SCHUSTER (1970): Die Vögel des Bodensegebietes. – Orn. Beob., **67** (Sonderh.).
- JESCHKE, L. (1976): Veränderungen des Röhrlichtgürtels der Seen in unseren Naturschutzgebieten. – Naturschutzarb. Mecklenburg, **19**: 49–52.
- JOREK, N. (1975): Auswahl und Optimierung von Wasservogelschutzgebieten. In: K. HAARMANN (Hrsg.): Schutz und Gestaltung von Feuchtgebieten. – Schr.-R. Landschaftspflege u. Naturschutz, **12**: 41–48.
- JORGA, W. & G. WEISE (1981): Wasserpflanzen in ihrer Bedeutung für die Uferstabilisierung und für die Verbesserung der Wasserqualität. – Acta hydrochim. hydrobiol., **9**: 37–56.
- JØRGENSEN, E.G. (1957): Diatom periodicity and silicon assimilation. – Dansk. Bot. Ark., **18**, 54 S.
- KAULE, G. (1976): Spezielle Probleme des Moorschutzes. – Natur u. Landschaft, **51**: 117.
- KICKUTH, R. 1969: Höhere Wasserpflanzen und Gewässerreinigung. – Schr.-R. Verein. dt. Gewässerschutz, (19), 14 S.; Bad Godesberg.
- KIRCHNER, W. (1965): Wie überwintert die Schilfradspinne *Araneus cornutus*? – Natur u. Mus., **95**: 163–170.
- KOENIG, O. (1952): Ökologie und Verhalten der Vögel des Neusiedler See-Schilfgürtels. – J. Orn., **93**: 207–289.
- KOLODZIEJCZYK, A. & A. MARTYNUŠKA (1980): *Lymnaea stagnalis* (L.), feeding habits and production of faeces. – Ekol. Pol., **28**: 201–217.

- KOMARKOVA, J. & J. KOMAREK (1975): Comparison of pelagial and littoral primary production in a South Bohemian Fishpond (Czechoslovakia). – Symp. Biol. Hung., **15**: 77–95.
- KOMARKOVA, J. & P. MARVAN (1978): Primary production and functioning of algae in the fishpond littoral. In: D. DYKYJOVA & J. KVET (eds.): Pond littoral ecosystems. – Ecol. Stud., **28**: 321–324.
- KOZENA-TOUSKOVA, I. (1973): Composition of nests of birds breeding in the Phragmiton plant community. – Acta Sci. Nat. Brno, **7**: 1–36.
- KRAUSS, M. (1979): Zur Nahrungsökologie des Bläßhuhns *Fulica atra* auf den Berliner Havelseen und der Einfluß von Bläßhuhn und Bisamratte *Ondatra zibethicus* auf das Schilf *Phragmites communis*. – Anz. orn. Ges. Bayern, **18**: 105–144.
- (1990): Die Nahrung des Bisams (*Ondatra zibethicus*) auf der Havel in Berlin-West unter besonderer Berücksichtigung seines Einflusses auf das Schilf (*Phragmites australis*). – Landschaftsentwickl. Umweltforsch., **71**: 141–181; Berlin.
- KRÜGER, M. (1976): Schilfhalm als Winterlager für Arthropoden. – Dipl.-Arb. Univ. Köln. (Math.-naturwiss. Fak.), 75 S. + Anh.
- KRUMSCHEID-PLANKERT, P. (1990): Röhrriechtschutzmaßnahmen am Bodensee-Obersee. – Landschaftsentwickl. Umweltforsch., **71**: 229–232; Berlin.
- (1992): Ufersanierung und Röhrriechtschutz. Abschlußbericht zum Erprobungs- und Entwicklungsvorhaben »Wiederansiedlung von Schilfbeständen am Bodensee«. – Ber. Limnol. Inst. Univ. Konstanz, 117 S. + Ktn. u. Abb. i. Anh.
- KVET, J. & S. HUSAK (1978): Primary data on biomass and production estimates in typical stands of fishpond littoral plant communities. In: D. DYKYJOVA & J. KVET (eds.), Pond littoral ecosystems. – Ecol. Stud., **28**: 211–216.
- LARCHER, W. (1984): Ökologie der Pflanzen auf physiologischer Grundlage. – 4. Aufl., 403 S.; Stuttgart.
- LECREN, E.D. & R.H. McCONNEL (eds.; 1980): The functioning of freshwater ecosystems. – 588 S.; Cambridge.
- LEISLER, B. (1969): Beiträge zur Kenntnis der Ökologie der Anatiden des Seewinkels (Burgenland). Teil I: Gänse. – Egretta, **12**: 1–52.
- (1975): Die Bedeutung der Fußmorphologie für die ökologische Sonderung mitteleuropäischer Rohrsänger (*Acrocephalus*) und Schwirle (*Locustella*). – J. Orn., **116**: 117–153.
- (1977a): Ökomorphologische Aspekte von Speziation und adaptiver Radiation bei Vögeln. – Vogelwarte, **29** (Sonderh.): 136–153.
- (1977b): Die ökologische Bedeutung der Lokomotion mitteleuropäischer Schwirle (*Locustella*). – Egretta, **20**: 1–25.
- (1989): Grundlagen für den Artenschutz des Drosselrohrsängers (*Acrocephalus arundinaceus*): Lebensraumsprüche und mögliche Gefährdungsursachen. – Schr.-R. bayer. Landesamt Umweltschutz, **92**: 29–36.
- LEISLER, B., H.-W. LEY & H. WINKLER (1989): Habitat, behaviour and morphology of *Acrocephalus* Warblers: an integrated analysis. – Ornis scand., **20**: 181–186.
- LELEK, A. (1958): [Contribution to the bionomy of the Coot (*Fulica atra*)]. – Zool. Listy, **2**: 143–168 [tschech., m. engl. Zusammenfass.].
- LEY, H.-W. (1988): Verhaltensontogenese der Habitatwahl beim Teichrohrsänger (*Acrocephalus scirpaceus*). – J. Orn., **129**: 287–297.
- LINDEN, M.J.H.A. VAN DER (1980): Nitrogen economy of reed vegetation in the Zuidelijk Flevoland polder. I. Distribution of nitrogen among shoots and rhizomes during the growing season and loss of nitrogen due to fire management. – Acta Occol., **1**: 219–230.
- (1986): Phosphorus economy of reed vegetation in the Zuidelijk Flevoland polder (The Netherlands): Seasonal distribution of phosphorus among shoots and availability of soil phosphorus. – Acta Occol. (Occol. Plant.), **7**: 397–405.
- LINKE, H. & W. MEISSNER (1970): Ingenieurbiologische Bauweisen und Landschaftsgestaltung. – 353 S.; Berlin (Ost).
- LÖFFLER, H. (1974): Der Neusiedlersee. – 175 S.; Wien (Molden).
- (1979): The crustacean fauna of the *Phragmites* belt (Neusiedler See). In: H. LÖFFLER (ed.): Neusiedler See: The limnology of a shallow lake in Central Europa. – Monogr. biol., **37**: 399–410; Den Haag.
- LUDI, W. (1935): Das Große Moos im westschweizerischen Seelande und die Geschichte seiner Entstehung. – Veröff. geobot. Inst. ETH Zürich, **11**; Bern.

- MAHLER, U. (1979): Zur Ökologie der Vögel im geplanten Naturschutzgebiet »Wagbachniederung«.
– Dipl.-Arb., Univ. Heidelberg (Biol.), 334 S.
- MANI, M.S. (1964): Ecology of plant galls. – Monogr. biol., **12**, 434 S.; Den Haag.
- MARKSTEIN, B. (1981): Nutzungsgeschichte und Vegetationsbestand des Berliner Havelgebietes. –
Landschaftsentwickl. Umweltforsch. **6**, 205 S.; Berlin.
- MARVAN, P. & J. KOMAREK (1978): Algal populations related to different macrophyte communities.
In: D. DYKJOVA & J. KVET (eds.): Pond littoral ecosystems. – Ecol. Stud., **28**: 65–70; Berlin.
- MARVAN, P., J. KOMAREK, H. Ettl & J. KOMARKOVA (1978a): Structural elements. Principal popula-
tions of algae. Spatial distribution. In: D. DYKJOVA & J. KVET (eds.): Pond littoral ecosystems. –
Ecol. Stud., **28**: 295–313.
- , – & – (1978b): Dynamics of algal communities. In: D. DYKJOVA & J. KVET (eds.): Pond littoral
ecosystems. – Ecol. Stud., **28**: 314–320.
- MASON, C.F. (1976): Relative importance of fungi and bacteria in the decomposition of *Phragmites*
leaves. – Hydrobiologia, **51**: 65–69.
- MASON, C.F. & R.J. BRYANT (1980): Production, nutrient content and decomposition of *Phragmites*
communis and *Typha angustifolia*. – J. Ecol., **63**: 71–95.
- MCAUGHTON, S.J. (1968): Autotoxic feedback in the regulation of *Typha* populations. – Ecology, **49**:
367–369.
- (1983a): Physiological and ecological implications of herbivory. In: O.L. LANGE et al. (eds.): Ency-
clopedia of plant physiology (new series). – **15**: 657–677.
- (1983b): Compensatory plant growth as a response to herbivory. – Oikos, **40**: 329–336.
- MCAUGHTON, S.J. & J.L. TARRANTS (1983): Grass leaf silification: natural selection for an inducible
defense against herbivores. – Proc. Nat. Acad. Sci. USA, **80**: 790–791.
- MELDE, M. (1973): Der Haubentaucher (*Podiceps cristatus*). – Neue Brehm-Bücherei, **461**, 126 S.;
Wittenberg.
- MEISSNER, P. & W. OSTENDORF (1988): Ein Strömungsmodell der temperaturinduzierten Dichteströ-
mung in geschlossenen Uferöhrichen des Bodensee-Untersees. – Arch. Hydrobiol., **112**: 433–
448.
- MESCHKAT, A. (1934): Der Bewuchs in den Röhrichten des Plattensees. – Arch. Hydrobiol., **27**: 436–
513.
- METCALFE, C.R. (1960): Anatomy of the monocotyledons. I. Gramineae. – 731 S.; Oxford.
- MEYER, D., V. ANTONIAZZA, J.-C. BOURDIER & C. ROULIER (1982): Les incendies dans la Grande
Cariçac 1982 – Etude d'impact sur la flore et la faune. – [Bericht d. Inst. de Zoologie, Univ. Fri-
bourg/CH], 30 S. + Anh.
- MILLER, F. & R. ORTEL (1975): Soil surface spiders (Araneidae) in a terrestrial reed swamp in
southern Moravia (Czechoslovakia). – Acta ent. bohemoslov., **72**: 272–285.
- MILES, P.W. (1968): Studies on the salivary physiology of plant bugs: experimental induction of galls.
– J. Insect Physiol., **14**: 97–106.
- MILES, P.W. & J. LLOYD (1967): Synthesis of a plant hormone by the salivary apparatus of plant-
sucking hemiptera. – Nature, **213**: 801–802.
- MÖNNINGHOFF, H. (1987): Naturnahe Abwasserreinigung. – 91 S.; Freiburg (Ökobuch).
- MOERICKE, V. (1969): Hostplant specific colour behaviour by *Hyalopterus pruni* (Aphididae). – Ent.
exp. & appl., **12**: 524–534.
- MOOK, J.H. (1967): Habitat selection by *Lipara lucens* Mg. (Diptera, Chloropidae) and its survival
value. – Arch. néerl. Zool., **17**: 469–549.
- (1971): Influence of environment on some insects attacking common reed (*Phragmites communis*
TRIN.). – Hydrobiologia, **12**: 305–312.
- MOOK, J.H. & C.G. BRUGGEMANN (1968): Acoustical communication by *Lipara lucens* (Diptera,
Chloropidae). – Ent. exp. & appl., **11**: 397–402.
- MOOK, J.H. & J. VAN DER TOORN (1985): Delayed response of common reed *Phragmites australis* to
herbivory as a cause of cyclic fluctuations in the density of the moth *Archanara geminipunctata*. –
Oikos, **44**: 141–148.
- MOORE, D. (1984): The role of silica in protecting Italian rye grass (*Lolium multiflorum*) from attack
by dipterous stem boring larvae (*Oscinella frit* and other related species). – Ann. appl. Biol., **104**:
161–166.
- MORET, J.-L. & C. ROULIER (1987): Effets de l'entretien sur la végétation – résultats de 1986. – [Ber-
d. Groupe d'étude et de gestion, Grande Cariçac, Cheseaux-Noréaz (CH)], 77 S.

- MÜLLER, M. (1911): Hymenopteren in *Lipara*-Gallen, mit besonderer Berücksichtigung der Raubwespe *Cenomus*. – Ent. Rdsch., **28**: 105–107, 113–114.
- MÜLLER, R. (1973): Über die Wasserstände der Juraseen. – Freiburg (CH).
- MULHAUSER, B. (1988): Peuplements d'invertébrés hivernants dans roselière et sa litière. – [Bericht d. Groupe d'étude et de gestion, Grande Caricæ, Cheseaux-Noréaz (CH)], 20 S.
- NASIMOVICH, A.A. (1966): [Ecological sequences of introduction of a new species into land biocoenoses (*Ondatra* in Eurasia)]. – Zool. Zhurnal, **45**: 1593–1599; [russ., engl. Zusammenfass.].
- NEMENZ, H. & G. PÜHRINGER (1972): Zur Taxonomie und Ökologie von *Singa phragmiteti* NEMENZ 1956. – Sber. österr. Akad. Wiss. (math.-nat. Kl.), Abt. I, : **181**: 101–109.
- NENTWIG, W. (1982): Zur Biologie der Schilfsackspinne *Clubiona phragmitis* (Arachnida, Araneae, Clubionidae). – Entomol. Abh. staatl. Mus. Tierkde. Dresden, **48**: 183–193.
- NICHOLS, D.S. (1983): Capacity of natural wetlands to remove nutrients from wastewater. – J. Water Poll. Control Fed., **55**: 495–505.
- NIEMANN, E. & U. WEGNER (1976): Verminderung des Stickstoff- und Phosphoreintrags in wasserwirtschaftliche Speicher mit Hilfe nitrophiler Uferstauden und Verlandungsvegetation (»Nitrophyten-Methode«). – Acta hydrochim. hydrobiol., **4**: 269–275.
- OADS, J.M. & J.N. LADD (1977): Biochemical properties: Carbon and nitrogen metabolism. In: J.S. RUSSEL & E.L. GREACEN (eds.): Soil factors in crop production in a semi-arid environment. – S. 127–160; Univ. of Queensland Press.
- OBRIEL, R. (1972): Soil surface coleoptera in a reed swamp. – Acta Sci. Nat. Brno. **6**: 1–35.
- (1975): Animal food eaten by rodents in the reed swamps of Nesyty pond. – Zool. Listy, **24**: 325–334.
- (1978): Soil surface arthropods. In: D. DYKYOVA & J. KVET (eds.): Pond littoral ecosystems. – Ecol. Stud., **28**: 373–375; Berlin.
- ÖLSCHLEGEL, H. (1971): Zum Vorkommen und zur Brutbiologie des Teichrohrsängers, *Acrocephalus scirpaceus* (HERMANN), im Plothener Teichgebiet. – Thüringer orn. Rundbrief, **17/18**: 9–15.
- (1981): Ergebnisse zehnjähriger Beobachtungen an einer Population des Teichrohrsängers, *Acrocephalus scirpaceus*, während der Brutzeit. – Beitr. Vogelkde., **27**: 329–362; Jena.
- ONDOK, J.P. & J. KVET (1978): Selection of sampling areas in assessment of production. In: D. DYKYOVA & J. KVET (eds.): Pond littoral ecosystems. – Ecol. Stud., **28**: 163–174; Berlin.
- Ornithologische Arbeitsgemeinschaft Bodensee (1983): Die Vögel des Bodenseegebietes. – 379 S.; Konstanz
- OST, G. (1979): Auswirkungen von Mahd auf die Artenmannigfaltigkeit (Diversität) eines Seggenriedes am Federsee. – Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ., **49/50**: 407–439.
- OSTENDORP, W. (1987): Die Auswirkungen von Mahd und Brand auf die Ufer-Schilfbestände des Bodensee-Untersees. – Natur u. Landschaft, **62**: 99–102.
- (1988): Nährstoffkreisläufe und Nährstoffakkumulation in Seeufer-Röhrichten – Am Beispiel des Bodensee-Untersees. – Telma, **18**: 351–372.
- (1989): »Die-back« of reeds in Europe – a critical review of literature. – Aquatic Bot., **35**: 5–26.
- (1990a): Ist die Seeneutrophierung am Schilfsterben schuld? – Landschaftsentwickl. Umweltforsch., **71**: 121–140; Berlin.
- (1990b): Die Ursachen des Röhrichtrückgangs am Bodensee-Untersee. – Carolinca, **48**: 85–102.
- OSTENDORP, W. & J. MÖLLER (1991): The EM-Algorithm as a tool for structure analysis of stands of the common reed (*Phragmites australis* (CAV.) TRIN. ex STEUD.). – Ecol. Modelling, **53**: 27–38.
- OWEN, D.P. & G.C. PHILIPPS (1956): The food of nesting Purple Heron in Holland. – Brit. Birds, **49**: 494–499.
- PALMÉN, E. (1948): Felduntersuchungen und Experimente zur Kenntnis der Überwinterung einiger Uferarthropoden. – Ann. Ent. fenn., **14** (Suppl.): 169–178.
- *PARRY, D.W. & F. SMITHSON (1964): Types of opaline silica depositions in the leaves of British grasses. – Ann. Bot., **28**: 169–185.
- PELIKAN, J. (1974): Dynamics and energetics of a reed swamp population of *Arvicola terrestris* (LINN.). – Zool. Listy, **23**: 321–334.
- (1975): Mammals of Nesyty fishpond, their ecology and production. – Acta Sci. Nat. Brno, **9**: 1–45.
- (1978): Mammals in the reedswamp ecosystem. In: D. DYKYOVA & J. KVET (eds.): Pond littoral ecosystems. – Ecol. Stud., **28**: 357–365; Berlin.
- PELIKAN, J., K. HUDEC & K. STASTNY (1978): Animal populations in fishpond littorals. In: D. DYKYOVA & J. KVET (eds.): Pond littoral ecosystems. – Ecol. Stud., **28**: 74–79; Berlin.

- PELIKAN, J., J. SVOBODA & J. KVET (1970): On some relations between the production of *Typha latifolia* and a muskrat population. – Zool. Listy, **19**: 303–320.
- , – & – (1971): Relationship between the population of muskrats (*Ondatra zibethica*) and the primary production of cattail (*Typha latifolia*). – Hydrobiologia, **12**: 177–180.
- PIECHOCKI, R. (1958): Die Zwergmaus (*Micromys minutus* [PALLAS]). – Neue Brehm-Bücherei, **222**. 56 S.; Wittenberg.
- PIECZYŃSKA, E. (1961): [Investigations of the scope of groupings of periphyton Nematoda and the factors regulating their occurrence.] – Ekol. Pol., (A) **9**: 299–316; [pol., engl. Zusammenfass.].
- *– (1965): Variations in the primary production of plankton and periphyton in the littoral zone of lakes. – Bull. Acad. Polon. Sci., Cl. II (Ser. sci. biol.), **13**: 219–225.
- *– (1968): Dependence of the primary production of periphyton upon the substrate area suitable for colonization. – Bull. Acad. Pol. Sci., Cl. II, **16**: 165–169.
- *– (1970): Periphyton in the trophic structure of freshwater ecosystems. – Pol. Arch. Hydrobiol., **17**: 141–147.
- PIECZYŃSKA, E. & I. SPODNIĘWSKA (1963): Occurrence and colonization of periphyton organisms in accordance with the type of substrate. – Ekol. Pol., (A) **11**: 533–545.
- *PIECZYŃSKA, E. & W. SZCZEPANSKA (1966): Primary production in the littoral of several Masurian lakes. – Verh. internat. Verein. Limnol., **16**: 372–379.
- PIER, A., M. DIENST & H. STARK (1990): Die Dynamik der Schilffront am Bodensee-Unterse von 1984 bis 1988. In: H. SUKOPP & M. KRAUSS (Hrsg.): Ökologie, Gefährdung und Schutz von Röhrichtpflanzen. – Landschaftsentwickl. Umweltforsch., **71**: 78–85; Berlin.
- PINTEA, A. (1971): Some observations on Mealy Plum Aphid, *Hyalopterus pruni* GEOFFR., occurring on reeds. – Hydrobiologia, **12**: 293–295.
- POKORNY, V. (1971): Flies of the genus *Lipara* MEIGEN on the Common Reed. – Hydrobiologia, **12**: 287–292.
- POLUNIN, N. V. (1982): Processes contributing to the decay of reed (*Phragmites australis*) litter in fresh water. – Arch. Hydrobiol., **94**: 182–209.
- PONYI, J. E. (1962): Zoologische Untersuchung der Röhrichte des Balaton. I. Krebse (Crustacea). – Ann. Biol. Tihany, **29**: 129–163.
- PONYI, L. (1965): Zoologische Untersuchung der Röhrichte des Balaton. II. Wassermilben (Hydracarina). – Ann. Biol. Tihany, **32**: 175–186.
- POPESCU-MARINESCU, V. & V. ZINEVICI (1967): Cercetari privitoare la biocenozele planctonice din stufarii cu apa permanenta (delta Dunarii). – Hydrobiologia, **8**: 65–79.
- *– & – (1968): Date calitative si cantitative asupra faunei litofile de pe vegetatia acvatica dura din delta Dunarii. – Hydrobiologia, **9**: 129–143.
- *PRAT, H. (1931): L'épiderme des graminées – étude anatomique et systématique. – Ann. Sci. nat. (10ième sér.: Bot.), **13**: 118–325, Taf. XVII–XX i. Anh.; Paris.
- PRIES, E. (1984): Verlauf, Umfang und Ursachen des Röhrichtrückganges an uckermärkischen Seen und seine Auswirkungen auf Rohrsängerbestände. – Naturschutzarb. Mecklenburg, **27**: 3–19, 72–82.
- PRUS, T. (1981): Decomposition of leaf litter by *Asellus aquaticus* L. (Isopoda, Crustacea). – Verh. internat. Verein. Limnol., **21**: 1584–1588.
- PRUSCHA, H. (1972): Biologie und Produktionsbiologie des Rohrbohrers *Phragmataecia castaneae* Hb. (Lepidoptera, Cossidae). – Sber. österr. Akad. Wiss. (math.-nat. Kl.), Abt. I, **181**: 1–49.
- PÜHRINGER, G. (1976): Zur Faunistik und Populationsdynamik der Schilfspinnen des Neusiedler Sees. – Sber. österr. Akad. Wiss. (math.-nat. Kl.), Abt. I, **184**: 379–419.
- RADEMACHER, M. (1988): Rückgang von Schilfbeständen am Oberrhein. – Junge Wissenschaft, **9**: 39–43.
- RAEBEL, H. (1925): Beitrag zur Biologie von *Chilo phragmitellus* Hb. – Internat. entomol. Z., **19**: 97–100.
- RAGHI-ATRI, F. (1976a): Einfluß der Eutrophierung auf den Befall von *Phragmites communis* TRIN. durch die Mehligle Pflaumenblattlaus (*Hyalopterus pruni* GEOFFR.) in Berlin. – Z. angew. Zool., **63**: 365–374.
- *– (1976b): Ökologische Beobachtungen an der Zweipunkt-Schilfleule (*Archanara (Nonagria) geminipunctata* HAW.) in Berliner Schilfbeständen (*Phragmites communis* TRIN.) Teil 1: Beobachtungsflächen und Befall. – Sber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, N.F., **16**: 145–150.

- *– (1977): Ökologische Beobachtungen an der Zweipunkt-Schilfweule (*Archana (Nonagria) geminipunctata* HAW.) in Berliner Schilfbeständen (*Phragmites communis* TRIN.). Teil 2: Befall, Standortfaktoren und Eisbildung. – Sber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, N.F., **17**: 49–58.
- *– (1978): Vorkommen der Gattung *Lipara* MEIGEN (Diptera, Chloropidae) an Schilf (*Phragmites australis* (CAV.) TRIN. ex STEUD.) im Berliner Raum. – Z. angew. Zool., **65**: 347–355.
- (1979): Zur Verbreitung des Brandpilzes *Ustilago grandis* FRIES in Berliner Schilfbeständen (*Phragmites communis* TRIN.). – Nova Hedwigia, **31**: 357–368.
- REICHHOLF, J. (1970): Der Einfluß von Störungen durch Angler auf den Entenbrutbestand auf den Altwässern am Unteren Inn. – Vogelwelt, **91**: 68–72.
- (1973): Die Bestandsentwicklung bei Drossel- (*Acrocephalus arundinaceus*) und Teichrohrsänger (*Acrocephalus scirpaceus*) in einem Kontrollgebiet am Unteren Inn. – Anz. orn. Ges. Bayern, **12**: 210–213.
- (1975): Der Einfluß von Erholungsbetrieb, Angelsport und Jagd auf das Wasservogel-Schutzgebiet am unteren Inn und die Möglichkeiten und Chancen zur Steuerung der Entwicklung. In: K. HAARMANN: Schutz und Gestaltung von Feuchtgebieten. – Schr.-R. Landschaftspflege u. Naturschutz, **12**: 117–120.
- (1982): Der Niedergang der kleinen Rallen (*Rallus* und *Porzana*). – Anz. orn. Ges. Bayern, **21**: 165–174.
- REIJNVAAN, J. & W. DOCTERS VAN LEEUWEN (1906): Die Entwicklung der Galle von *Lipara lucens*. – Recl. trav. Bot. Néerl., **12**: 235–261.
- REJMANKOVA, E. (1973): Chlorophyll content in leaves of *Phragmites communis* TRIN. – Czechosl. IBP/PT-PP Rep., (3): 143–145; Trebon.
- RIBER, H.H., J.P. SØRENSEN & H.-H. SCHIERUP (1984): Primary production and biomass of epiphytes on *Phragmites australis* in a eutrophic Danish lake. – Holarctic Ecol., **7**: 202–210.
- RICHARD, A. (1920): Les roseaux, garde-manger de la mésange bleue en hiver. – Nos Oiseaux, **36**: 247–252, **37/38**: 263–270.
- RODEWALD-RUDESCU, L. (1974): Das Schilfrohr. – Binnengewässer, **27**, VI + 302 S.; Stuttgart.
- ROHFRIETSCH, O. (1975): Etude du developpement de la galle de *Giraudiella inclusa* FR. sur *Phragmites communis* TRIN. – Marcellia, **38**: 251–270.
- ROMAN, T. (1971): *Giraudiella inclusa* (FRAUENFELD): Biology, ecology, geographical distribution, intensity and frequency of the attack in the reed plots of the Danube delta. – Trav. Mus. Hist. Nat. Grigore Antipa, **11**: 323–334.
- ROST, F. (1982): Der Brutbestand 1980 und die Brutbestandsentwicklung des Drosselrohrsängers, *Acrocephalus arundinaceus* (L.), im Bezirk Leipzig. – Abh. Ber. naturhist. Mus. Mauritianum Altenburg, **11**: 49–52.
- ROULIER, CHR. (1980): Etude préliminaire de l'érosion de la rive sud du lac de Neuchâtel. – [Bericht im Auftrag der Ligue suisse pour la protection de la nature], 22 S. + Ktn. i. Anh.; Yverdon.
- ROULIER, CHR. & J.-L. MORET (1986): Surveillance scientifique: Effets de l'entretien sur la végétation – Résultats de 1984 + 1985. – [Bericht für die Pro Natura Helvetica (Hrsg.)], 76 S.; Cheseaux-Noréaz.
- RUETZ, W.F. (1973): The seasonal pattern of CO₂-exchange of *Festuca rubra* L. in a montane meadow community in northern Germany. – Oecologia, **13**: 247–269; Berlin.
- *RUNGE, M. (1973): Energieumsätze in den Biozönosen terrestrischer Ökosysteme. – Scripta geobot., **4**: 1–77; Göttingen.
- *RUPPOLL, W. (1957): Zur Biologie der cecidogenen Diptere *Lipara lucens* MEIGEN (Chloropidae). – Wiss. Z. Univ. Greifswald, **6**: 279–292.
- RÜTHENBERG, H. (1977): Zu Veränderungen in der Vogelwelt des Naturschutzgebietes Nonnenhof. – Falke, **24**: 16–22.
- RYNCHOVSKA, M. (1978): Water relations, water balance, transpiration and water turnover in selected reedswamp communities. In: D. DYKYOVA & J. KVET (eds.): Pond littoral ecosystems. – Ecol. Stud., **28**: 246–256; Berlin.
- SAGE, B.L. (1969): Breeding biology of the coot. – Brit. Birds, **62**: 134–143.
- SAUNDERS, G.W. (1976): Decomposition in freshwater. In: J.M. ANDERSEN & A. MACFADYEN (eds.): The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes. – S. 341–373; Oxford.
- SCHANZ, F. (1980): Die Entwicklung von Schilfbeständen am unteren Zürichsee 1979/80 an Beispielen. – Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich, **125**: 393–406.
- SCHERER, G. (1978): Chrysomelidae – Donaciinae. In: J. ILLIES (Hrsg.): Limnofauna Europaea. – 2. Aufl., 532 S.; Stuttgart.

- SCHIESS, H. (1978): Gedanken zum Naturschutz an Zürich- und Obersee. – Jber. Verb. Schutz Landschaftsbild Zürichsee, 1978: 11–37.
- (1990): Schilfbestände als Habitatsinseln von Vögeln. – Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich, **135**: 259–265.
- SCHIEFFRLI, A., P. GEROUDET & R. WINKLER (1980): Verbreitungsatlas der Brutvögel der Schweiz. – 462 S.; Sempach.
- SCHILLING, G. (Hrsg.; 1982): Pflanzenernährung und Düngung. Teil I: Pflanzenernährung. – 240 S.; Berlin.
- SCHLICHTERLE, H. & J. BÜRGI (1986): Gefährdete Ufersiedlungen am Bodensee. – Archäol. Schweiz, 1986 (9): 34–41.
- SCHLÜTER, U. (1971): Lebendbau – Ingenieurbiologische Bauweisen und Baustoffe. – 98 S.; München.
- SCHRÖDER, H. (1971): Beobachtungen an einem Brut- und Mausecplatz der Graugans (*Anser anser*) im Naturschutzgebiet »Ostuf der Müritz«. – Beitr. Vogelkde., **17**: 349–359; Leipzig.
- SCHRODER, R. (1973): Die Freisetzung von Pflanzennährstoffen im Schilfgebiet und ihr Transport in das Freiwasser am Beispiel des Bodensee-Untersees. – Arch. Hydrobiol., **71**: 145–158.
- (1979): The decline of reed swamps in Lake Constance. – Symp. Biol. Hung., **19**: 43–48.
- (1987): Das Schilfsterben am Bodensee-Untersee. Beobachtungen, Untersuchungen und Gegenmaßnahmen. – Arch. Hydrobiol., Suppl., **76**: 53–99.
- SCHWENG, E. (1937): Beiträge zur Fischereibiologie märkischer Seen. – Z. Fisch., **35**: 1–147.
- *SCHUBERT, P. (1962): Beiträge zur Kenntnis der Arthropodenfauna des Schilfgürtels am Neusiedler See. – Wiss. Arb. Burgenland, **29**: 68–76.
- SCHULZE, E. D. (1970): Der CO₂-Gaswechsel der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Abhängigkeit von Klimafaktoren im Freiland. – Flora, **159**: 177–232.
- SEIDEL, K. (1966): Reinigung von Gewässern durch höhere Pflanzen. – Naturwiss., **53**: 289–297.
- SEKULOV, L. & P. WILDERER (Hrsg.; 1981): Abwasserreinigung mit Hilfe von Wasserpflanzen. – I. Siedlungswasserwirtsch. Koll. [Ratzeburg 1982], TU Hamburg-Harburg; Hamburg.
- SEZEMSKY, R. & J. RIPPEN (1985): Zu den räumlich-zeitlichen Beziehungen zwischen Schilfvögeln und ihrem Lebensraum. II. Zur Siedlungsdichte der Rohrweihe im Schilfgürtel des Neusiedler Sees. – Wiss. Arb. Burgenland, **72**: 455–466.
- SIESSEGGGER, B. (1985): Flachwasserzonen des Bodensees. In: Landesanstalt für Umweltschutz (Hrsg.): 10 Jahre LfU. – S. 129–135; Karlsruhe.
- SKOPTSOV, V.G. (1967): The desman and the musk-rat. – Oryx, **9**: 54–56.
- SKUHRAVA, M. & V. SKUHRAVY (1981): Die Gallmücken (Cecidomyiidae, Diptera) des Schilfes (*Phragmites communis* TRIN.). – Stud. CSAV, **3**, 150 S.
- SKUHRAVY, V. (1976): Bionomie und Schädlichkeit der Eule *Archanara geminipunctata* (Lepidoptera, Noctuidae) an Schilf *Phragmites communis*. – Acta ent. bohemoslov., **73**: 209–215.
- (1978): Invertebrates: destroyers of Common Reed. In: D. DYKYOVA & J. KVET (eds.): Pond littoral ecosystems. – Ecol. Stud., **28**: 376–388.
- SKUHRAVY, V., V. POKORNY & M. SKUHRAVA (1975): Die Gliederfüßler (*Lipara* spp., *Steneotarsonemus* sp. und Lepidoptera-Larven) als Ursache der Nichtbildung des Blütenstandes von Schilf (*Phragmites communis*). – Acta ent. bohemoslov., **72**: 87–91.
- SKUHRAVY, V., M. SKUHRAVA & J.W. BREWER (1980): Evaluation of plant damage caused by three species of gall midges (Diptera, Cecidomyiidae). – Z. angew. Ent., **90**: 184–190.
- *SOMMER, U. (1976): Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Periphyton-Produktion und Schilfdichte. – Sber. österr. Akad. Wiss. (math.-nat. Kl.), Abt. I, **185**: 249–258.
- (1977): Produktionsanalysen am Periphyton im Schilfgürtel des Neusiedler Sees. – Sber. österr. Akad. Wiss. (math.-nat. Kl.), Abt. I, **186**: 219–246.
- SPITZER, G. (1972): Jahreszeitliche Aspekte der Biologie der Bartmeise (*Panurus biarmicus*). – J. Orn., **113**: 241–275.
- STAMMER, H. J. (1959): Beiträge zur Systematik und Ökologie mitteleuropäischer Acarina. – Bd. I, 839 S.; Leipzig.
- STRASKRABA, M. & E. PIECZYNSKA (1970): Field experiments on shading effect by emergents on littoral phytoplankton and periphyton production. – Rozpr. Cesk. Akad. Ved., Rada mat. prir., **80**: 7–32.
- STÜSSI, B. (1978): Einfluß des Bläbuhns (*Fulica atra*) auf die Entwicklung des Schilfbestandes im Naturschutzgebiet Gwattlischenmoos. – Lizenziats-Arb. Univ. Bern (Ethol. Station), 48 S.

- SUKOPP, H. & W. KUNICK (1969): Veränderungen des Röhrichbestandes der Berliner Havel 1962–1967. – Berliner Naturschutzbl., **13**: 303–313, 332–344.
- SUKOPP, H. & B. MARKSTEIN (1989): Die Vegetation der Berliner Havel – Bestandsveränderungen 1962–1987. – Landschaftsentwickl. Umweltforsch., **64**, 128 S. + Ktn. i. Anh.; Berlin.
- SZCZEPANSKA, W. (1970): Periphyton of several lakes of the Mazurian lakeland. – Pol. Arch. Hydrobiol., **17**: 397–418.
- (1977): Interactions of *Phragmites communis* TRIN. and *Carex hudsonii* BENNET. – Ekol. Polska, **25**: 431–436.
- (1987): Allelopathy in helophytes. – Arch. Hydrobiol., Beih. **27**: 175–179.
- SZCZEPANSKA, W. & A. SZCZEPANSKI (1973): Emergent macrophytes and their role in wetland ecosystems. – Pol. Arch. Hydrobiol., **20**: 41–50.
- & – (1982): Interactions between *Phragmites australis* (CAV.) TRIN. ex STEUD. and *Typha latifolia* L. – Ekol. Polska, **30**: 165–186.
- SZCZEPANSKI, A. (1973): Chlorophyll in the assimilation parts of helophytes. – Pol. Arch. Hydrobiol., **20**: 67–71.
- (1978): Ecology of macrophytes in wetlands. – Pol. Ecol. Stud., **4**: 45–94.
- SZUJ, J. & K. HUDEC (1967): Programm zur Erforschung und Gestaltung der paläarktischen Wasserpflanzenbiotope. – Finn. Game Res., **30**: 59–67.
- THIELCKE, G. (1975): Management für bedrohte Vogelarten. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ., **7**: 121–132.
- TILZER, M. (1984): The quantum yield as a fundamental parameter controlling vertical photosynthetic profiles in Lake Constance. – Arch. Hydrobiol., Suppl. **69**: 169–198.
- TISCHLER, F. (1943): Schilfrohr als Nahrungsquelle für insektenfressende Vögel im Winter. – Vogelzug, **14**: 69–71.
- TISCHLER, W. (1968): Getreidestoppeln als Winterlager für Kleintiere. – Zool. Jb. (Syst.), **95**: 523–541.
- (1973): Über Strukturelemente im Ökosystem, am Beispiel von Strukturteilen der Umbellifere *Angelica sylvestris* L. – Biol. Zbl., **92**: 337–355.
- TOIVONEN, H. & J. MERILÄINEN (1980): Impact of the muskrat (*Ondatra zibethica* L.) on aquatic vegetation in small finnish lakes. – Dev. Hydrobiol., **3**: 131–138.
- TOORN, J. VAN DER & J.H. MOOK (1982): The influence of environmental factors and management on stands of *Phragmites australis*. II. Effects of burning, frost and insect damage on shoot density and shoot size. – J. appl. Ecol., **19**: 477–499.
- TOURBIER, J. & R.W. PILERSON (1976): Biological control of water pollution. – 340 S.; Univ. of Pennsylvania Press.
- *TSCHARNTKE, T. (1985): Pflanzenresistenz und Feinddruck als Mortalitätsfaktoren für die an Schilf (*Phragmites australis*) lebende Gallmücke *Giraudiella inclusa* (Dipt., Cec.). – Verh. dt. Zool. Ges., **78**: 195.
- (1986): Die Gallmücke *Giraudiella inclusa* (Diptera, Cecidomyiidae) im Nahrungsnetz des Ökosystems Schilf (*Phragmites australis*): Wechselwirkungen zwischen den Populationen von vier trophischen Ebenen. – Diss. Univ. Hamburg (FB Biologie), 135 S.
- *– (1987): Surplus killing by *Torymus arundinis* (Hym., Torymidae). In: Parasitoid insects. – Les Colloques de l'INRA, **48**: 163–164; Lyon.
- *– (1987): Growth regulation of *Phragmites australis* by the gallmidge *Giraudiella inclusa*. In: LABEYRIE, V., G. FABRES & D. LACCHAISE (eds.): Insect – Plants. – S. 201–205; Dordrecht (Junk Publ.).
- (1988): Variability of the grass *Phragmites australis* in relation to the behaviour and mortality of the gall-inducing midge *Giraudiella inclusa* (Diptera, Cecidomyiidae). – Oecologia, **76**: 504–512.
- (1989a): Attack by a stem-boring moth increases susceptibility of *Phragmites australis* to gall-making gallmidge: mechanisms and effects on midge population dynamics. – Oikos, **54**: 370–377.
- (1989b): Changes in shoot growth of *Phragmites australis* caused by the gall maker *Giraudiella inclusa* (Diptera: Cecidomyiidae). – Oikos, **55**: 93–100.
- (1989c): Massenvermehrungen von *Hyalopterus pruni* (Homoptera, Aphididae) im Ökosystem Schilf: Zur Bedeutung von Habitatgröße, Randbefall und Parasitierung. – Zool. Jb. (Syst.), **116**: 329–334.
- *– (1990a): Reaktionen des Schilfs (*Phragmites australis*) auf Insektenfraß. – Landschaftsentwickl. Umweltforsch., **71**: 182–190; Berlin.
- (1990b): Fluctuations in abundance of a stem-boring moth damaging shoots of *Phragmites australis*: causes and effects of overexploitation of food in a late-successional grass monoculture. – J. appl. Ecol., **27**: 679–692.

- *TSCHARNTKE, T. (1990c): Die Auswirkungen der Herbivorie auf Wachstum und Konkurrenzfähigkeit von Pflanzen. In: B. SCHMID & J. STÖCKLIN: Populationsbiologie der Pflanzen. – S. 254–280; Basel.
- ULEILOVA, B. (1978): Decomposition processes in the fishpond littoral. In: D. DYKJOVA & J. KVET (eds.): Pond littoral ecosystems. – Ecol. Stud., **28**: 341–353.
- VASVARI, N. (1929): Beiträge zur Ernährungsökologie von *Botaurus stellaris* L. und *Ardetta minuta* L. – Aquila, **34/35**: 361–374.
- (1931): Studien über die Ernährung des Purpurreiher. – Aquila, **36/37**: 231–293.
- VOGEL, M. (1984): Ökologische Untersuchungen in einem *Phragmites*-Bestand. – Ber. ANL, **8**: 130–166; Laufen/Salzach.
- WAGNER, W. (1907): Über die Gallen der *Lipara lucens* MEG. – Verh. Ver. naturwiss. Unterh. Hamburg, **13**: 120–135.
- WAITZBAUER, W. (1970): Lebensweise und Produktionsbiologie der Schilfgallenfliege *Lipara lucens* MG. (Diptera, Chloropidae). – Sber. österr. Akad. Wiss. (math.-nat. Kl.), Abt. I, **178**: 175–242.
- *– (1972): Produktionsbiologische Aspekte schilffressender Insekten. – Verh. dt. zool. Ges., **365**: 116–119.
- *– (1973): Die Larvalentwicklung einiger aquatischer Wanzenarten (Insecta, Heteroptera, Hemiptera). – Sber. österr. Akad. Wiss. (math.-nat. Kl.), Abt. I, **182**: 77–102.
- (1976a): Energiesatz aquatischer Hemipteren. – Oecologia, **22**: 179–209; Berlin.
- *– (1976b): Die Insektenfauna männlicher Blütenstände von *Typha angustifolia*. – Zool. Anz., **196**: 9–15; Jena.
- WAITZBAUER, W., H. PRUSCHA & O. PICHER (1973): Faunistisch-ökologische Untersuchungen an schilfbewohnenden Dipteren im Schilfgürtel des Neusiedler Sees. – Sber. österr. Akad. Wiss. (math.-nat. Kl.), Abt. I, **181**: 111–136.
- WAWRZYNIAK, H. & G. SOHNS (1986): Die Bartmeise *Panurus biarmicus*. – Neue Brehm-Bücherei, **553**, 168 S.; Wittenberg.
- WEBSTER, J.R. & E.F. BENFIELD (1986): Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. – Ann. Rev. Ecol. Syst., **17**: 567–594.
- WELSCHEMEYER, N. A. & C. J. LORENZEN (1981): Chlorophyll-specific photosynthesis and quantum efficiency at subsaturating light intensities. – J. Phycol., **17**: 282–293.
- WFNDLAND, V. (1969): Zum Schutze der Frösche und Kröten! – Berliner Naturschutzbl., **11** (33): 241–245.
- *WENDT, H. (1968): Faunistisch-ökologische Untersuchungen an Halmfliegen der Berliner Umgebung. – Dt. ent. Z., N.F., **15**: 49–105.
- WESENBERG-LUND, C. (1943): Biologie der Süßwasserinsekten. – 682 S.; Berlin.
- WESTPHAL, D. (1980): Bestandsentwicklung und Brutbiologie des Teich- und Drosselrohrsängers (*Aerocephalus scirpaceus* und *arundinaceus*) an der Berliner Havel. – Orn. Ber. Berlin (West), **5**: 3–36.
- WEIZEL, R. G. (1983): Limnology. – 2. Aufl., 767 S. + References + Index; Philadelphia (USA).
- WHITTAKER, H & G. E. LIKENS (1975): The biosphere and man. In: R. LIETH & H. WHITTAKER (eds.): Primary production of the biosphere. – Ecol. Stud., **14**: 305–328.
- WILLIAMS, G. (1959): Some ecological observations on the Purple Heron in the Camargue. – Terre et Vie, **106**: 104–120.
- ZWICKER, E & A. GRULL (1985): Zu den räumlich-zeitlichen Beziehungen zwischen Schilfvögeln und ihrem Lebensraum. Teil I: Über die jahreszeitliche Verteilung, Brutphänologie und nachbrutzeitlichen Wanderungen bei Schilfsingvögeln am Neusiedler See. – Wiss. Arb. Burgenland, **72**: 410–445.

Anschrift des Verfassers:

DR. WOLFGANG OSTENDORF, Limnologisches Institut der Universität Konstanz, Postfach 5560, D-78434 Konstanz