

Gewidmet den unermüdlichen Wasservogelzählern Alfred Zuberbühler und Fritz Horner

Die Entwicklung von Wandermuschel- und Wasservogelbeständen am Walensee 1967 bis 2003

Jakob Marti, Sonja Gammeter und Luc Schifferli

Effects of the colonization by *Dreissena polymorpha* on wintering waterbirds in a lake on the northern edge of the Swiss alps, 1967 to 2003. – The Walensee is a medium-sized (24 km²), oligotrophic lake (10 mg PO₄-P/m³) with steep banks (3.7 % shallow water <10 m) on the northern edge of the Swiss alps (419 m a.s.l.). It was invaded by the Zebra Mussel *Dreissena polymorpha* in 1982. Larval abundance has been quantified as an indicator of the adult mussels present the previous winter. Changes in the phytoplankton and the PO₄-P concentration, have also been recorded since 1972. These three variables are compared with population fluctuations in the Tufted Duck *Aythya fuligula* (255, mean mid-January waterbird counts, 1967–2003, Tab. 1), the Common Pochard *A. ferina* (150), the Common Goldeneye *Bucephala clangula* (50) and the Common Coot *Fulica atra* (919). Phytoplankton and phosphate concentration both declined in parallel (Fig. 2) and were therefore correlated (Fig. 3). A 10-fold decline in phosphates, from the maximum of 27 mg PO₄-P/m³ to a mean of 2 mg in the 1990s led to a decline by half in the phytoplankton. However, there were no correlations of these two variables with the larval numbers of the Zebra Mussel nor the four waterbird species. Winter populations of the Tufted Duck, the Common Goldeneye and the Common Coot (Fig. 5, 6, 7), but not the Common Pochard, were related to the number of *Dreissena* larvae. A 9-fold increase in larval numbers, from 1800/m² in the first three years following colonization in 1982 to a maximum of 15 700 in 1990, was followed by a doubling in Common Goldeneye and a 3-fold increase in Common Coot and Tufted Duck. After the peak, larvae numbers fluctuated widely at a lower level (Fig. 3). Tufted Ducks declined during this period to almost pre-*Dreissena* levels (Tab. 1). Common Goldeneye and Common Coot maintained higher winter populations than before the arrival of the mussel. Nevertheless, the new food resource had much less spectacular effects on the waterbird populations than on other Swiss lakes with a 5- to 10-fold increase. This might be due to the structure of the Walensee (only a small area of this deep lake is accessible to diving waterbirds) and perhaps a relatively low density of *Dreissena* in the nutrient-poor water.

Key words: *Dreissena polymorpha*, *Aythya fuligula*, *Aythya ferina*, *Aythya marila*, *Bucephala clangula*.

Dr. Jakob Marti, Addacker, CH–8772 Nidfurn; Sonja Gammeter, Wasserversorgung Zürich, Hardhof 9, CH–8023 Zürich (aktuelle Adresse: PO Box 1306, Margaret River WA 6285, Australia); Dr. Luc Schifferli, Schweizerische Vogelwarte, CH–6204 Sempach, e-mail luc.schifferli@vogelwarte.ch

Die Wandermuschel *Dreissena polymorpha* stammt ursprünglich aus dem Einzugsgebiet der Flüsse des Schwarzen und des Kaspischen Meeres. Sie hat in den letzten 200 Jahren in verschiedenen Wellen die Gewässer von Ost- und Mitteleuropa und ab 1985 diejenigen von Nordamerika besiedelt. In den mitteleuropäischen Alpenrandseen trat die Wandermuschel erst relativ spät auf. Sie besiedelte den Genfersee um 1962 und den Bodensee sowie den Zürichsee um 1964. Am Walensee, Brienersee und Thunersee konnte sie erst nach 1981 Fuss fassen (Suter 1994), am Sempachersee sogar erst ums Jahr 2000 (J. Hofer mdl.).

Die Wandermuschel kann sich nur fortpflanzen, wenn die Wassertemperatur über 12 °C liegt. Während der Fortpflanzungsperiode werden pro ♀ etwa 1 Mio. Eier ins Wasser abgegeben (Borcherding & De Ruyter van Steveninck 1992). Die Zahl der Larven im Sommerhalbjahr wird wesentlich von der Zahl der Muscheln im vorhergehenden Winter bestimmt. Die Larven verbreiten sich in grösseren Seen über weite Distanzen (Burla & Ribí 1998). Sie leben etwa 3–5 Wochen planktisch und ernähren sich in dieser Zeit von kleinen Algen (Neumann & Jenner 1992). Anschliessend setzen sie sich auf eine feste Oberfläche und

wachsen, solange die Wassertemperatur über 10 °C liegt (Sprung 1993). Dies ist in den Alpenrandseen bis in eine Tiefe von 15–20 m möglich. Die Schalenlänge am Ende des Sommerhalbjahres ist abhängig vom Zeitpunkt des Festsetzens der jungen Muscheln und der Wassertemperatur während ihrer Entwicklung. Der Eutrophiegrad scheint dagegen beim Wachstum keine grosse Rolle zu spielen (Sprung 1993). Im Juli sesshaft gewordene junge Muscheln dürften im Herbst etwa 8 mm, solche vom August lediglich 1,5 mm lang sein. Wandermuscheln sind fortpflanzungsfähig, sobald sie etwa 8 mm lang sind (Sprung 1993). In neu besiedelten Seen vermehrt sich die Wandermuschel anfänglich sehr stark und schnell, wenn ihr die äusseren Bedingungen wie Seegrundstruktur und Wasserqualität zusagen.

Die Einwanderung von *Dreissena* hatte auf allen Gewässern, auch in den oligotrophen Alpenrandseen, grosse Auswirkungen auf die Bestände von Tauchenten und Blässhuhn *Fulica atra* (Suter 1994, Suter & Schifferli 1988). Wandermuscheln sind nämlich eine wichtige Nahrungsquelle für diese Wintergäste (Walz 1992). In den Flachwasserzonen werden die Vorwinterbestände von *Dreissena* mehr oder weniger stark dezimiert (Neuenburgersee 15–25 %, Pedroli 1981a; Untersee/Hochrhein im Mittel 96 %, stellenweise bis 99,9 %, Suter 1982a–c). Nahrungsökologische Untersuchungen am Neuenburgersee (Pedroli 1981b), am Untersee-Ende und am Hochrhein mit äusserst reichen Vorkommen an Wandermuscheln (Suter 1982a–c) führten zum Schluss, dass sich Reiherenten *Aythya fuligula* im Winter fast ausschliesslich von ihnen ernähren, ebenso Blässhühner (mit pflanzlicher Zusatznahrung). Tafelenten *Aythya ferina* leben vorwiegend vegetarisch, können aber ebenfalls ganz auf Muschelernahrung umstellen. Schellenten *Bucephala clangula* ernähren sich von Insektenlarven und kleinen Mollusken. Die grösseren Wandermuscheln spielen bei ihr eine geringere Rolle als bei anderen Tauchenten (Pedroli 1981b, Leuzinger 1972, Suter 1982b). In Nordamerika werden diese Muscheln von den nahen Verwandten unserer Tauchenten gefressen (Kleine Bergente *Aythya affinis*, Bergente *A. marila*, Schellente; Wormington & Leach 1992).

Im Unterschied zu anderen Gewässern wurden am Walensee nicht nur die überwinternden Wasservogel, sondern auch die Entwicklungen von Wasserqualität, Phytoplankton und *Dreissena* seit 1972 alljährlich dokumentiert. Diese quantitativen Daten erlauben einen direkten Vergleich der jährlichen Schwankungen von Wasservogelbeständen und Nahrungsangebot.

1. Untersuchungsgebiet, Material und Methoden

1.1. Der Walensee

Der Walensee ist ein in Ost–West-Richtung langgestreckter Alpenrandsee in der Nordostschweiz mit einer Wasserfläche von 24,1 km². Der Seespiegel liegt auf 419 m ü.M., die grösste Seetiefe beträgt 150 m. Die Ufer mit einer Länge von 34,5 km sind fast überall sehr steil, die Flachwasserzonen mit einer Tiefe bis 10 m umfassen lediglich 3,7 % der Seefläche. Dies ist der kleinste Wert der 20 grössten Seen in der Schweiz (Suter 1991). Die Temperaturen im Walensee sind vor allem im Sommerhalbjahr relativ tief. Die maximale Temperatur an der Oberfläche schwankte im Sommer seit 1982 zwischen 18 und 23 °C. Die für die Entwicklung von *Dreissena* wichtigen Temperaturen über 12 °C treten während etwa fünf Monaten und bis in eine Tiefe von 10–12 m auf (Gammeter et al. 1996). Wie die seit 1972 monatlich durchgeführten Untersuchungen der Wasserversorgung Zürich zeigen, ist die Wasserqualität sehr gut (Gammeter et al. 1996). Die geringe Phosphatkonzentration beschränkt die Biomasse-Produktion der mikroskopischen Planktonalgen und damit auch die Vermehrung des Zooplanktons, was wiederum einen geringen Bestand an Fischen zur Folge hat. Wegen der steilen Ufer sind nur an wenigen Stellen für Vögel nutzbare Makrophyten vorhanden. Darum sind die meisten Wasservogelbestände am Walensee geringer als an ähnlich grossen Seen der Schweiz (Suter 1991, 1994).

1.2. Die winterlichen Wasservogelzählungen

Im Winter 1951/52 führten Mitglieder des Glarner Vogelschutzvereins am Walensee erst-



Abb. 1. Probenahme auf dem Walensee in der Mitte des Sees vor Murg. Aufnahme Wasserversorgung Zürich. – *Sampling in the Walensee.*

mals eine Wasservogelzählung durch. Seit 1967 erfolgen diese Zählungen in Zusammenarbeit mit der Schweizerischen Vogelwarte Sempach jedes Jahr Mitte Januar. Von 1976 bis 1991 wurde auch Mitte März und von 1967 bis 1974 bzw. ab 1991 auch Mitte November gezählt. Dabei werden die Vögel am vorgegebenen Stichtag vom Ufer aus von Freiwilligen auf der Route zwischen dem Flybach (Weesen) und dem Hafen von Walenstadt erfasst. Da erst seit 1972 Angaben zur Phosphatkonzentration und über das Phytoplankton vorhanden sind, werden in dieser Arbeit die Januarzahlen der Wasservögel von 1972 bis 2003 ausgewertet, für die Vergleiche mit dem Muschelvorkommen ab 1967. Die statistischen Auswertungen erfolgten mit den Programmen Statistica, Version 6.0, und SPSS, Version II.

1.3. Probenahme der Wandermuschellarven

Alle Proben stammen von der Seemitte auf der Höhe von Murg. Wenn die Larven hier angelangt sind, sind sie etwa eine Woche alt und grösser als 0,1 mm. Ob die Messung in der Mitte ein guter Massstab für die Larvenzahl im ganzen See ist, kann nicht beurteilt werden. Es ist aber bekannt, dass die Larven über weite Strecken gleichmässig verteilt vorkommen (Burla & Ribí 1998).

Die Probenahme erfolgt mit Hilfe eines trichterförmigen Planktonnetzes mit einer Öff-

nung von 12 cm Durchmesser. Die Netzmaschenweite beträgt 0,045 mm. Dieses Netz ist an der Aufhängevorrichtung eines Krans befestigt und wird aus einer Tiefe von 30 m vertikal hochgezogen (Abb. 1). Das filtrierte Wasservolumen beträgt jeweils 0,33 m³. Die Proben wurden ab 1982 monatlich, ab 1986 in den Sommermonaten Juni, Juli, August und September wöchentlich durch A. Giger, Quinten, entnommen.

Das im Planktonnetz gefangene Material wurde mit Formalin fixiert. Im Labor wurden die Proben sedimentiert und im Umkehrmikroskop bei 50-facher Vergrösserung unter doppelt polarisiertem Licht ausgezählt. Dabei erscheinen die Wandermuschellarven als dunkle muschelförmige Objekte mit einem weissen Kreuz in der Mitte. Sie wurden ausgezählt. Das Jahresmittel wurde aus zwölf Monatsmittelwerten berechnet und in Anzahl pro m² Wassersäule ausgedrückt.

1.4. Phosphat-Konzentration und Phytoplankton

Die Phosphatkonzentration in der Seemitte bei Murg wurde am Ende der winterlichen Seezirkulation im Februar oder März bestimmt. Die Phytoplankton-Biomasse (Jahresmittel) aus zwölfmonatlichen Probenahmen in der Wassersäule von 0 bis 20 m wurde nach der Auszählung im Lichtmikroskop aufgrund von Mittelwerten der einzelnen Arten berechnet. Die

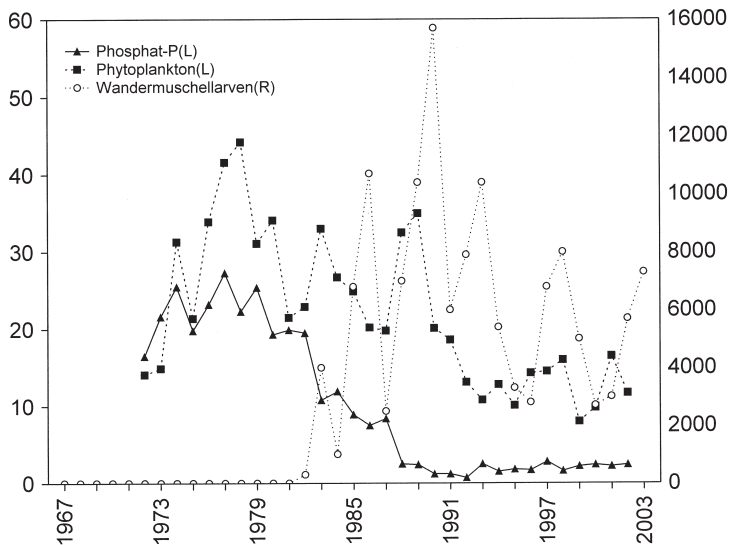


Abb. 2. Phosphatkonzentration am Ende der Zirkulation im Februar/März (Skala links, $\text{PO}_4\text{-P}$, mg/m^3), Biomasse von Phytoplankton (Skala links, Jahresmittelwert, mg/m^2) und Wandermuschellarven (Skala rechts, Jahresmittelwert) im Walensee. – Phosphate concentration in February/March (mg/m^3 , left hand scale), phytoplankton mass (mg/m^2 , left hand scale) and numbers of *Dreissena polymorpha* larvae (right hand scale, annual mean), Walensee.

Methoden für die Bestimmung der chemischen und biologischen Parameter werden in Gammer et al. (1996) ausführlich beschrieben.

2. Ergebnisse

2.1. Wandermuscheln

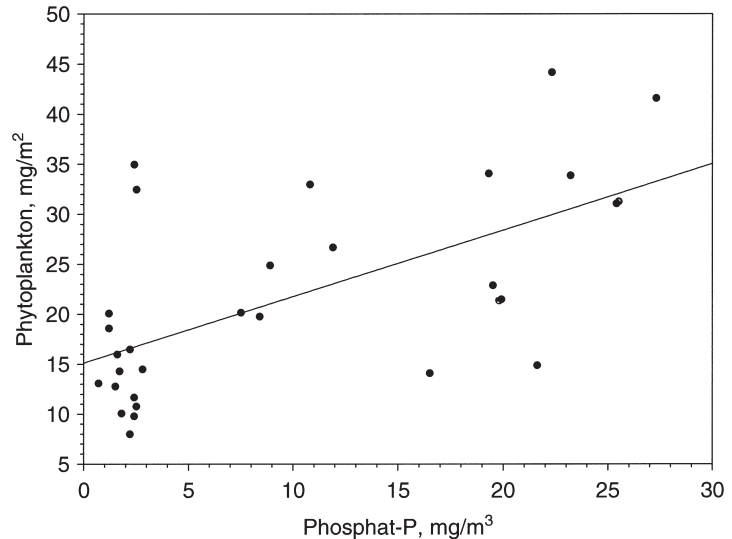
Im Juli 1982 wurden anlässlich der regelmäßigen Seeuntersuchungen der Wasserversorgung Zürich erstmals Wandermuschellarven in kleiner Zahl nachgewiesen. Die Besiedlung des Walensees dürfte deshalb 1981 oder eventuell 1980 stattgefunden haben. Die Zahl der Larven stieg mit Unterbrechungen auf ein Maximum von 15 700/m² im Jahresmittel von 1990. Nach dem Spitzenjahr nahmen sie, trotz mehrerer Ausschläge nach oben, wieder ab (Abb. 2). Die grossen Schwankungen von Jahr zu Jahr dürften verschiedene Ursachen haben, wie die Zahl der adulten Tiere im vorhergehenden Winter, das Nahrungsangebot, die Wassertemperatur und damit verbunden die Dauer der Fortpflanzungsperiode sowie die Prädation beispielsweise durch Wasservögel. Langfristig von grösster Bedeutung dürfte das Angebot an Phytoplankton als Nahrung der Muschellarven sein (Burla & Ribi 1998). Im Walensee sind die beiden Variablen jedoch nicht korreliert. Das Phytoplankton erreichte 1978 den Höhe-

punkt von 44,2 mg/m^2 , also vier Jahre bevor die ersten Wandermuschellarven festgestellt wurden (Abb. 2). Seither nahm die pflanzliche Planktonmasse bei starken Schwankungen ab und stabilisierte sich im letzten Jahrzehnt auf tieferem Niveau.

Die Entwicklung der Biomasse des Phytoplanktons verläuft sehr ähnlich wie die Phosphat-Phosphor-Konzentration (Abb. 2). Diese beiden Variablen sind denn auch sehr gut korreliert. Aus der Regressionsgeraden in Abb. 3 wird ersichtlich, dass ein Rückgang des Phosphat-Gehalts von beispielsweise 27 mg/m^3 (1977, Maximum) auf durchschnittlich 2 mg in den 1990er-Jahren zu einer Halbierung des Phytoplanktons führte. Die Zahlen der Muschellarven und des Phytoplanktons sind dagegen nicht korreliert.

Im Jahresverlauf nahmen die *Dreissena*-Larven stark zu, sobald die Wassertemperatur über 12–13 °C anstieg. Solche Temperaturen wurden in der obersten Wasserschicht bis 1 m Tiefe zwischen dem 15. Mai und dem 1. Juli erreicht. Das Maximum an Larven wurde im Mittel in den ersten 10 Juli-Tagen ausgezählt. Die letzten wurden, solange die Temperaturen noch über 12–13 °C betrugten, normalerweise Ende September, manchmal sogar noch Ende November festgestellt. In durchschnittlichen Jahren dürften folglich die meisten Larven im

Abb. 3. Phytoplankton Biomasse (Jahresmittelwert, mg/m²) in Abhängigkeit der Phosphatkonzentration (PO₄-P, mg/m³) im Walensee, 1972–2002. Gleichung der Regressionsgeraden: Phytoplankton = 0,66 * Phosphatkonzentration + 15,12; r = 0,63, p < 0,001, n = 31 Jahre). – *Phytoplankton mass (annual mean, mg/m²) and Phosphate concentration in February/March (mg/m³), Walensee, 1972–2002.*



Juli und August sesshaft geworden sein, so dass sie bis zum Winter einige Millimeter lang und im Folgejahr geschlechtsreif gewesen sein dürften. Sie standen also bereits in ihrem ersten Lebenswinter den Wasservögeln als geeignete Nahrung zur Verfügung.

2.2. Wasservogelbestände

Bei den ersten Wasservogelzählungen von 1951/52 und 1952/53, drei Jahrzehnte bevor die Wandermuscheln den Walensee besiedelten, wurden 596 bzw. 380 Blässhühner festge-

Tab. 1. Mittelwerte von Phosphat-Konzentration (1972–2002), Zahl von Wandermuschellarven (1972–2003) und Phytoplankton (1972–2002) im Walensee und Januarbestand von Reiherente, Blässhuhn, Schellente, Tafelente und der Summe dieser vier Arten 1967–2003 in drei Phasen der Einwanderung von *Dreissena polymorpha*. – *Means of phosphate concentration in February/March (1972–2002), number of Dreissena polymorpha larvae (1972–2003), phytoplankton mass (1972–2002), and numbers of Aythya fuligula, Fulica atra, Bucephala clangula, Aythya ferina and total of these 4 species, at different stages of Dreissena colonisation: absence till 1981; population growth to maximum in 1990; decline/fluctuations following the maximum, 1991–2002/03, Walensee.*

Periode		Wander- muschel Anz./m ²	Phos- phat mg/m ³	Phyto- plankton mg/m ²	Reiher- ente Anzahl	Bläss- huhn Anzahl	Schell- ente Anzahl	Tafel- ente Anzahl	Summe Wasser- vögel
ohne	1967(72)–81	0	22,1	28,8	179	485	39	122	825
Wander- muschel	s.d.	0	3,3	10,5	109	251	14	62	330
	n Jahre	10	10	10	15	15	15	15	15
Einwande- rung bis	1982–1990	6489	8,1	26,1	400	1056	55	185	1696
Maximum	s.d.	5108	5,7	6,0	255	543	30	119	820
	n Jahre	9	9	9	9	9	9	9	9
Rückgang, Stabili- sierung	1991–2002(03)	5715	1,9	13,0	244	1324	59	159	1786
	s.d.	2365	0,6	3,1	109	332	20	58	449
	n Jahre	13	12	12	13	13	13	13	13
Ganze Periode	Mittelwert	4147	10,2	21,9	255	919	50	150	1374
	s.d.	4132	9,4	9,9	175	519	22	80	687
	n Jahre	32	31	31	37	37	37	37	37

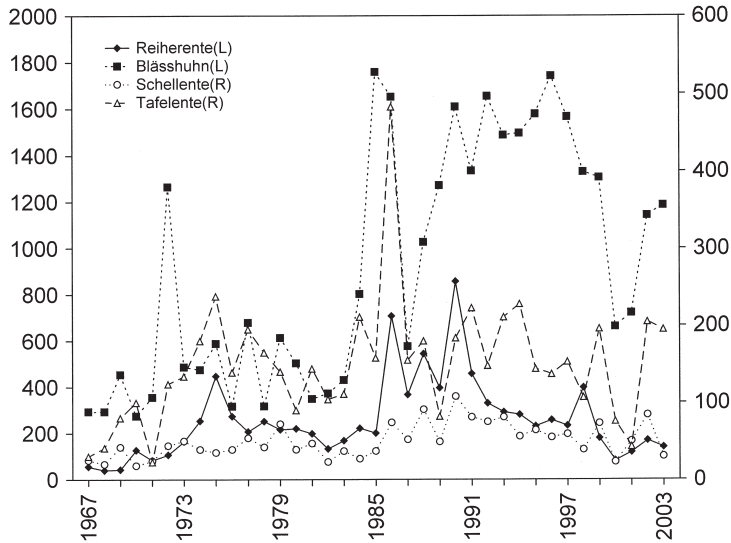


Abb. 4. Januarbestand von Reiherente *Aythya fuligula* (linke Skala), Blässhuhn *Fulica atra* (linke Skala), Schellente *Bucephala clangula* (rechte Skala) und Tafelente *Aythya ferina* (rechte Skala) am Walensee, 1967–2003. – Numbers in mid-January, 1967–2003, of *Aythya fuligula*, *Fulica atra* (left hand scale), *Bucephala clangula*, *Aythya ferina* (right hand scale), Walensee.

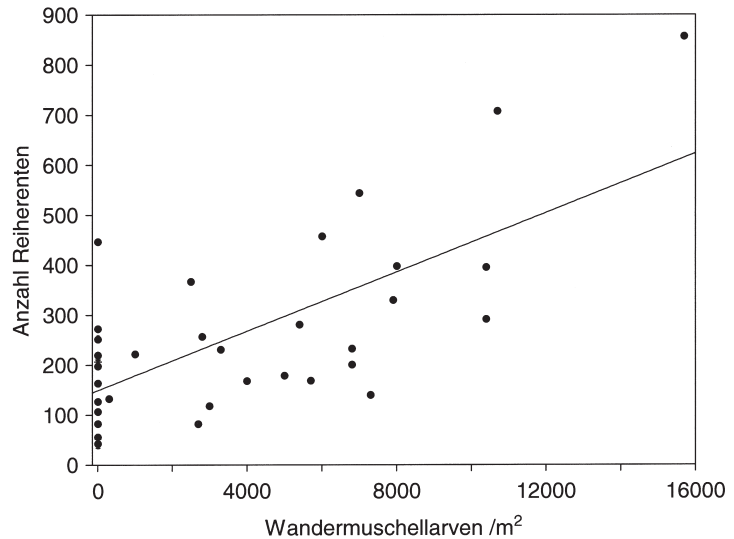
stellt, fast gleich viele wie in den Siebzigerjahren (Tab. 1). Reiherenten (je 18 in diesen beiden Wintern), Tafelenten (31 bzw. keine) und Schellenten (in den 1950er-Jahren 0–3) waren dagegen selten (Glärner Vogelschutzverein, Jahresbericht 1953). Die vier Arten wurden in den Siebzigerjahren tendenziell etwas häufiger, doch waren die Bestandsschwankungen beträchtlich (Abb. 4).

Das kräftige Wachstum der Wandermuschel-population nach der Ankunft 1982 löste wie schon auf anderen Seen einen mehr oder weniger starken Anstieg der Winterpopulationen von Reiherente, Schellente und Blässhuhn aus. Der Blässhuhnbestand stieg bis 1985 zum Maximum von 1759 auf das 3,6-fache des Mittelwerts von vor 1982 (Abb. 4, Tab. 1). Abgesehen von einigen Schwankungen blieb die Zahl von 1985 bis 1996 auf einem hohen Niveau und sank danach wieder ab, ganz ähnlich wie jene der Wandermuschellarven (Abb. 2). Die Zahl der Reiherenten verdoppelte sich nach der Einwanderung von *Dreissena* (Abb. 4, Tab. 1). Nach 1998 glich sich der Bestand jedoch den Verhältnissen von vor dem Auftreten der Wandermuscheln an. Die Zahl der Schellenten schwankte mehr oder weniger parallel zur Zahl der Wandermuschellarven (Abb. 4). Die Schellente blieb die seltenste der vier Wasservogelarten, war aber etwas zahlreicher als vor

dem Muschelaufkommen. Der Tafelentenbestand war lediglich im Januar 1986 ausnehmend hoch (Maximum 483) und sank in den letzten Wintern wieder auf den Wert der 1970er-Jahre (Abb. 4, Tab. 1).

Wasservogel ernähren sich zwar nicht von den winzigen *Dreissena*-Larven, sondern von den festsitzenden Muscheln mit einer Länge von 9–17 mm (Pedroli 1981a, b), deren Häufigkeit nicht bestimmt wurde. Die durch Proben im Sommerhalbjahr erfassten Larven sind jedoch ein guter Indikator für die Populationsgrösse der Adulten im vorangehenden Winter (Burla & Ribí 1998). Wir vergleichen deshalb die Januar-Bestände der Wasservogel mit der Larvenzahl des folgenden Sommers. Mit Ausnahme der Tafelente sind die Wasservogelarten um so häufiger, je mehr Wandermuscheln verfügbar sind. Bevor 1982 die ersten Larven gefunden wurden, waren es 179 Reiherenten und 39 Schellenten (Mittelwert 1967/1981, Tab. 1). Wenn wir annehmen, dass die Larvenzahl im Sommer diejenige der festsitzenden Muscheln im vorherigen Winter widerspiegelt, kann der Einfluss der wachsenden Wandermuschelpopulation seit 1982 anhand der Regressionsgeraden in Abb. 5 (Reiherente) und Abb. 6 (Schellente) quantifiziert werden. Eine Steigerung der Larvenzahl um einen Faktor 9, von anfänglich 1800/m² auf 15700/m² im Spitzen-

Abb. 5. Januarbestand der Reiherente am Walensee, in Abhängigkeit von der Wandermuschellarvenzah (Jahresmittelwert), 1967–2003. Gleichung der Regressionsgeraden: $\text{Reiherente} = 0,03 * \text{Larvenzahl} + 150$; $r = 0,69$, $p < 0,001$, $n = 37$ Jahre. – *Numbers of Aythya fuligula in mid-January, and numbers of Dreissena polymorpha larvae/m² (annual mean), 1967–2003.*



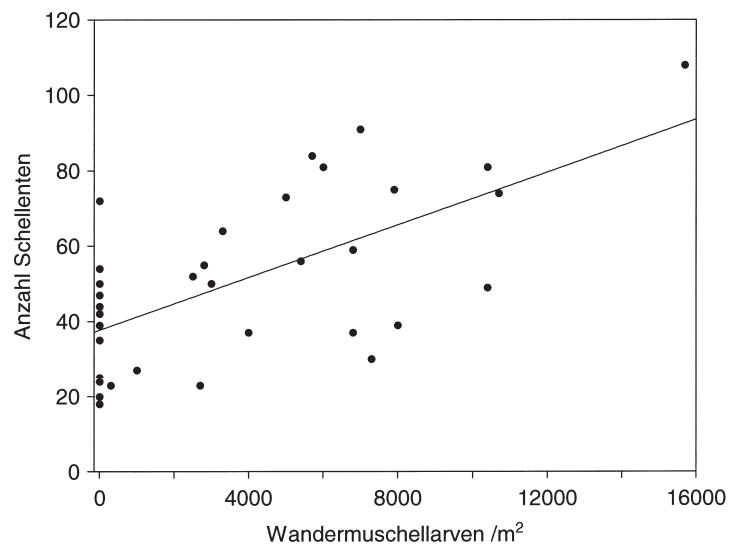
jahr 1990, bewirkte eine Bestandszunahme um einen Faktor 3 bei der Reiherente und von 2,1 bei der Schellente. Bei der Tafelente besteht dagegen kein signifikanter Zusammenhang zwischen Larvenzahl und Winterbestand.

Beim Blässhuhn sind die Winterzahlen ebenfalls gut mit der Larvenbiomasse korreliert (Abb. 7). Ohne Wandermuscheln waren es auf dem Walensee 1967 bis 1981 im Mittel 485 Blässhühner (Tab. 1). Anhand der Regres-

sionsgeraden in Abb. 7 sind bei einer Larvenzahl von 1800/m² im Jahresmittel 747 Blässhühner zu erwarten, beim Maximum von 15700 Larven/m² sind es 2137 Blässhühner. Eine Zunahme der Larvenzahl um einen Faktor 9 bewirkt also eine Verdreifachung der Blässhühner.

Tab. 1 zeigt die durchschnittlichen Winterbestände der vier Wasservogelarten vor dem Auftreten der Wandermuschel (1967–1981),

Abb. 6. Januarbestand der Schellente am Walensee, in Abhängigkeit der Wandermuschellarvenzah (Jahresmittelwert), 1982–2003. Gleichung der Regressionsgeraden: $\text{Schellente} = 0,0035 * \text{Larvenzahl} + 38$; $r = 0,65$, $p < 0,001$, $n = 37$ Jahre. – *Numbers of Bucephala clangula in mid-January, and numbers of Dreissena polymorpha larvae/m² (annual mean), 1967–2003.*



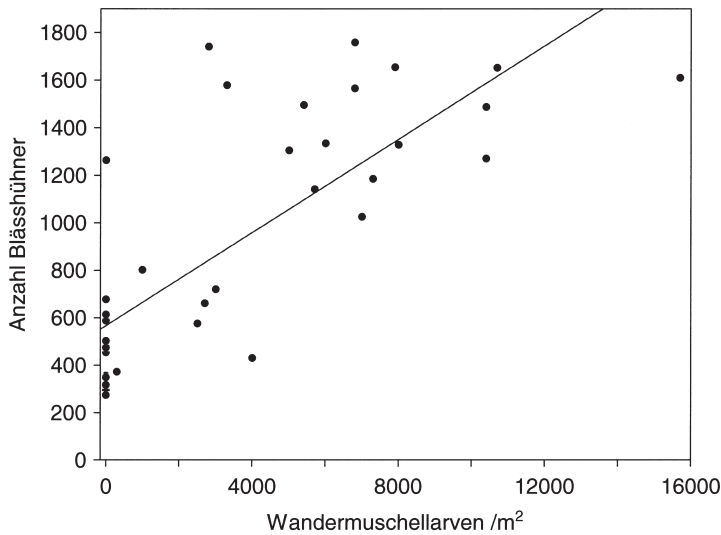


Abb. 7. Januarbestand des Blässhühners am Walensee, in Abhängigkeit der Wandermuschellarvenzahl (Jahresmittelwert), 1982–2003. Gleichung der Regressionsgeraden: Blässhuhn = $0,10 \cdot$ Larvenzahl + 567; $r = 0,77$, $p < 0,001$, $n = 37$ Jahre. – Numbers of *Fulica atra* in mid-January, and numbers of *Dreissena polymorpha* larvae/m² (annual mean), 1967–2003.

während der Besiedlungs- und Wachstumsphase der Muschelpopulation bis zum Maximum (1982–1990) und während der Stabilisierungsphase (1991–2003). Die Bestandsmittelwerte der Wasservögel der drei Phasen der Einwanderung von *Dreissena* wurde statistisch auf Unterschiede geprüft (Variationsanalyse ANOVA: Reiherente: $F_{2;34} = 5,6$, $p = 0,008$; Schellente: $F_{2;34} = 3,6$, $p = 0,04$; Blässhuhn: $F_{2;34} = 19,1$, $p < 0,001$; Tafelente: $F_{2;34} = 2,0$, n.s.), ebenso die Unterschiede zwischen den drei Mittelwerten (Post-Hoc-Vergleiche mit Bonferroni-Test, Tab. 1). Blässhuhn und Schellente waren vor dem Auftreten der Wandermuschel signifikant weniger zahlreich als nach 1990. Die Reiherente war nur während der Einwanderungsphase von *Dreissena* signifikant häufiger als vor dem ersten Vorkommen. Ihr durchschnittlicher Bestand ging jedoch in der Stabilisierungsphase der neuen Nahrungsquelle tendenziell zurück. Im letzten Jahrzehnt war ihr Winterbestand deshalb nicht mehr signifikant höher als in den *Dreissena*-freien Wintern. Bei der Tafelente ist im Unterschied zu den anderen drei Arten nicht einmal ein kurzfristiger Einfluss nachweisbar. Es zeigt sich kein statistisch gesicherter Trend über die drei Entwicklungsphasen, und auch die Mittelwerte unterscheiden sich nicht (Tab. 1).

Das in den Wasserproben ermittelte Phytoplankton besteht vorwiegend aus Kiesel- und Goldalgen. Es bildet sich in Abhängigkeit von Nährstoffgehalt, Temperatur- und Lichtverhältnissen im Frühling und vor allem im Sommer; im Herbst sinkt die Biomasse und erreicht das Minimum im Winter. Im Unterschied zu den Wandermuschellarven ist das im Sommer verfügbare Phytoplankton wohl kein verlässlicher Indikator für das pflanzliche Nahrungsangebot für überwinternde Wasservögel. Dies erklärt wohl, warum wir selbst bei den Pflanzen fressenden Blässhühnern und Tafelenten keine Korrelationen zwischen Phytoplankton und Winterbestand nachweisen konnten.

3. Diskussion

In einer gesamtschweizerischen Auswertung verglich Suter (1994) den Wasservogelbestand der 20 wichtigsten Seen in den Jahren 1976 bis 1987 mit den Eigenschaften dieser Gewässer. Mit Ausnahme von Haubentaucher und Gänssäger überwinterten auf dem 1982 von Wandermuscheln besiedelten Walensee bedeutend weniger Wasservögel als auf Grund von Wasserfläche, Uferlänge und Flachwasseranteil zu erwarten war. Bei der Reiherente erreichte der

Winterbestand des Walensees vor 1982 nur gerade 15 % des erwarteten Bestands. Bei der Schellente waren es 23, beim Blässhuhn 32 und bei der Tafelente 40 %.

Haben sich diese Bestandsdefizite in den 20 Jahren seit der Einwanderung von *Dreissena* verringert? Wie auf anderen Gewässern der Schweiz (Suter & Schifferli 1988, Suter 1991) beeinflusste die Neubesiedlung des oligotrophen und eher nahrungsarmen Walensees durch die Wandermuschel die Bestandsentwicklung von Reiherente, Blässhuhn und Schellente. Die Zahl der Wintergäste zeigte einen direkten Zusammenhang mit der Zahl der Wandermuschellarven im darauf folgenden Sommer, welche als Indikator für die den Wasservögeln zur Verfügung stehenden Muscheln verwendet wurde. Während des markanten Wachstums vergrösserte sich die Zahl der Larven bis zum Maximum acht Jahre nach der Einwanderung um einen Faktor 9 (Abb. 2). Bei der Reiherente bewirkte dies eine Verdreifachung des Bestands, beim Blässhuhn und bei der Schellente einen Anstieg um einen Faktor 2,9 bzw. 2,1 (Abb. 5, 6, 7). Nach dem Maximum von 1990 ging die Muschelpopulation zurück und schwankte auf einem tieferen Niveau (Tab. 1). In dieser Stabilisierungsphase waren Blässhühner und Schellenten im Mittel signifikant häufiger als vor der Ankunft der Wandermuschel. Bei der Reiherente war das Bestandshoch dagegen nur von kurzer Dauer. In den letzten Wintern war sie trotz der nach wie vor hohen Muschellarvenzahl nicht signifikant zahlreicher als vorher. Die Tafelente wurde als einzige der vier Arten von der Muschelentwicklung nicht nachweislich beeinflusst.

Die Unterschiede zwischen den Arten lassen sich teilweise durch deren Nahrungsgewohnheiten erklären. Die Reiherente, deren Bestand am deutlichsten mit demjenigen der Larvenzahl korreliert war, lebt beim Vorkommen von Wandermuscheln im Winter fast ausschliesslich davon (Suter 1982a–c). Die Schellente, die am Walensee zwar relativ deutlich, zahlenmässig aber nur geringfügig zulegte, stellte sich am Untersee und Hochrhein mit dem Erscheinen von *Dreissena* sofort auf diese neue Nahrung um und nahm sehr stark zu (Leuzinger 1972). Wasserlebende Insektenlarven, vor

allem *Hydropsyche*, gewannen aber ihre ursprüngliche Bedeutung als Hauptnahrung der Schellente schon bald zurück, trotz des immensen Angebots an Wandermuscheln (Suter 1982a–c). Das Blässhuhn, dessen Bestand fast gleich stark wie jener der Reiherente mit der Zahl der Muschellarven korrelierte, frisst neben *Dreissena* gerne Pflanzen (Pedroli 1981a, b, Suter 1982a–c). Die am Walensee als Einzige von *Dreissena* nicht beeinflusste Tafelente frisst oft Samen, Sprossenteile und Algen, stellte sich aber auf anderen *Dreissena*-Gewässern ganz auf Muschelnahrung um (Pedroli 1981a, b, Suter 1982b).

Auf den andern Seen der Schweiz stiegen die Winterpopulationen der Wasservogel jeweils 3–7 Jahre nach der Besiedlung durch die Wandermuschel um einen Faktor 10–30. Anschliessend stabilisierten sie sich auf rund der Hälfte des Maximalbestands (Suter & Schifferli 1988). Am Walensee erfolgte die Zunahme zwar schon nach wenigen Jahren (Abb. 4), war aber bedeutend bescheidener als anderswo. Am ebenfalls oligotrophen und über weite Strecken steilufrigen Vierwaldstättersee ging der Bestand von Reiherente, Tafelente und Blässhuhn nach Erreichen eines Maximums auf durchschnittlich etwa 40 % des Höchstbestands zurück (Suter & Schifferli 1988). In den folgenden Jahren waren es aber fast 10–15-mal mehr Wintergäste als zur *Dreissena*-freien Zeit (Walensee 1,3–2,7-mal mehr).

Eine Gesamtbilanz 20 Jahre nach der Einwanderung von *Dreissena* zeigt also, dass sich die neue Nahrungsquelle am Walensee bei der Tafelente kaum und bei Reiherente, Schellente und Blässhuhn viel weniger stark auf die Bestände auswirkte als auf anderen Gewässern der Schweiz. Dies dürfte auf die am Walensee flächenmässig kleinen Flachwasserzonen und die vergleichsweise eher geringe Dichte an Wandermuscheln zurückzuführen sein.

Dank. Unser Dank gilt den zahlreichen Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern, welche im Laufe der Jahrzehnte auch bei Kälte, Wind und Regen auf und um den Walensee Proben entnommen und Vögel gezählt haben. Dr. Reto Spaar, Schweizersische Vogelwarte Sempach, danken wir für die statistischen Auswertungen.

Zusammenfassung

Am Walensee wurden die überwinternden Wasservögel seit den 1950er-Jahren gezählt. Seit 1972 wurde auch die Phosphatkonzentration gemessen, die Larven von *Dreissena polymorpha*, die 1982 erstmals festgestellt wurden, gezählt und das Phytoplankton erhoben.

Die Zahl der Larven im Jahresmittel diente als Indikator für die festsitzenden Wandermuscheln, die eine wichtige Nahrungsquelle der überwinternden Tauchenten und Blässhühner sind. Die Januarbestände von Reiherenten, Schellenten, Tafelenten und Blässhühnern wurden deshalb mit der Zahl der Wandermuschellarven verglichen.

Die Phosphatkonzentration im Oberflächenwasser verringerte sich von 22,1 mg PO₄-P/m³ (1972–1981) auf 1,9 mg (1991–2002). Parallel dazu ging auch die Biomasse des Phytoplanktons von 28,8 mg/m² auf 13 mg zurück (Tab. 1, Abb. 2).

Die Bestände von Reiherente, Schellente und Blässhuhn waren mit der Larvenzahl korreliert (Abb. 5, 6, 7). Während der Besiedlungsphase und des Anstiegs zum Maximum im Jahre 1990 führte eine Zunahme der Muschellarven um einen Faktor 9 zu einer mittleren Bestandszunahme, beim Blässhuhn um einen Faktor 2,9, bei der Schellente um 2,1 und bei der Reiherente um 3. Ohne *Dreissena* überwinternten 1967–1981 auf dem Walensee durchschnittlich 485 Blässhühner, 179 Reiherenten und 39 Schellenten. In der Wachstumsphase der Wandermuschelpopulation (1982–1990) waren es mehr Wintergäste als vorher, nämlich 1056 Blässhühner, 400 Reiherenten und 55 Schellenten. In der anschliessenden Stabilisierungsphase von 1991 bis 2003 blieben die Winterpopulationen hoch, mit Ausnahme der Reiherente, welche nur tendenziell zahlreicher war als vor den ersten Muschelvorkommen. Im Vergleich zu anderen Gewässern der Schweiz wirkte sich also die Wandermuschel am Walensee viel weniger spektakulär auf die überwinternden Wasservogelpopulationen aus.

Literatur

- BORCHERDING, J. & E. D. DE RUYTER VAN STEVENINCK (1992): Abundance and growth of *Dreissena polymorpha* larvae in the water column of the river Rhine during downstream transportation. S. 29–44 in D. NEUMANN & H. A. JENNER (eds): The Zebra Mussel *Dreissena polymorpha*. Limnologie aktuell Bd. 4. Fischer, Stuttgart.
- BURLA, H. & G. RIBI (1998): Density variation of the Zebra Mussel in Lake Zurich from 1976 to 1988. Aquat. Sci. 60: 145–156.
- GAMMETER, S., R. FORSTER & U. ZIMMERMANN (1996): Limnologische Untersuchung des Walensees 1972 bis 1995. Zürich.
- LEUZINGER, H. (1972): Zur Ökologie der Schellente *Bucephala clangula* am wichtigsten Überwinterungsplatz des nördlichen Alpenvorlandes. Ornithol. Beob. 69: 207–235.
- NEUMANN, D. & H. A. JENNER (1992): Studies on the ecology and ecotoxicology of the Zebra Mussel *Dreissena polymorpha*. S. 1–4 in D. NEUMANN & H. A. JENNER (eds): The Zebra Mussel *Dreissena polymorpha*. Limnologie aktuell Bd. 4. Fischer, Stuttgart.
- PEDROLI, J.-C. (1981a): Les relations entre la moule zébrée *Dreissena polymorpha* (Pallas) et les oiseaux aquatiques. Diss. Univ. Neuchâtel. – (1981b): Le régime alimentaire des oiseaux aquatiques hivernants se nourrissant de Moules zébrées. Nos Oiseaux 36: 143–150.
- SPRUNG, M. (1993): The other life: an account of present knowledge of the larval phase of *Dreissena polymorpha*. S. 39–53 in T. F. NALEPA & D. W. SCHLOSSER (eds): Zebra Mussels: biology, impacts, and control. Lewis Publishers, Boca Raton.
- SUTER, W. (1982a): Vergleichende Nahrungsökologie von überwinternden Tauchenten (*Aythya/Bucephala*) und Blässhuhn (*Fulica atra*) am Untersee-Ende/Hochrhein (Bodensee). Ornithol. Beob. 79: 225–254. – (1982b): Die Bedeutung von Untersee-Ende/Hochrhein (Bodensee) als wichtiges Überwinterungsgewässer für Tauchenten (*Aythya, Bucephala*) und Blässhuhn (*Fulica atra*). Ornithol. Beob. 79: 73–96. – (1982c): Der Einfluss von Wasservögeln auf Populationen der Wandermuschel am Untersee/Hochrhein (Bodensee). Schweiz. Z. Hydrol. 44: 149–161. – (1991): Überwinternde Wasservögel auf Schweizer Seen: Welche Gewässereigenschaften bestimmen Arten- und Individuenzahl? Ornithol. Beob. 88: 111–140. – (1994): Overwintering waterfowl on Swiss lakes. How are abundance and species richness influenced by trophic status and lake morphology? Hydrobiologia 279/280: 1–14.
- SUTER, W. & L. SCHIFFERLI (1988): Überwinternde Wasservögel in der Schweiz und ihren Grenzgebieten: Bestandsentwicklungen 1967–1981 im internationalen Vergleich. Ornithol. Beob. 85: 261–298.
- WALZ, N. (1992): New invasions, increase and ecological equilibrium of *Dreissena polymorpha* populations in Central European lakes. J. Shellfish Res. 11: 241–243.
- WORMINGTON, A. & J. H. LEECH (1992): Concentrations of migrating diving ducks at Point Pelee National Park, Ontario, in response to invasion of Zebra Mussels, *Dreissena polymorpha*. Can. Field Naturalist 106: 376–380.

Manuskript eingegangen 25. Februar 2002

Bereinigter Fassung angenommen 20. Februar 2004