

## **Leben in Isolation – fischökologische Anpassungen an das Leben in Auengewässern<sup>\*)</sup>**

### **Erschienen in:**

Nationalpark-Jahrbuch Unteres Odertal (11), 42-50

<sup>\*)</sup> Vortrag, gehalten auf der Tagung »Lebensraum Flussaue – Leben unterhalb der Oberfläche« vom 06. Mai 2014 in der Brandenburgischen Akademie »Schloss Criewen«

### **1. Einleitung**

Die Vielfalt der Lebensraumtypen von Flussauen, der Grad ihrer lateralen und temporären Vernetzung, die Koexistenz verschiedener Sukzessionsstadien, ihre räumliche und zeitliche Heterogenität sowie die daraus resultierende charakteristische, sehr hohe Artenvielfalt wurden bereits vielfach beschrieben (z. B. SCHIEMER et al. 1995; LAKE 2000; STRAYER & FINDLAY 2010). Flussauen werden gewöhnlich als Übergangszonen zwischen aquatischen und terrestrischen Lebensräumen definiert und reichen von der Niedrigwasserlinie bis zur höchsten Hochwassermarke einschließlich der durch erhöhte Grundwasserspiegel beeinflussten terrestrischen Vegetation (STRAYER & FINDLAY 2010). Diese Überschwemmungsflächen sind wesentliche Bestandteile natürlicher Fließgewässer und eine wichtige Voraussetzung für die Existenz artenreicher Fischgemeinschaften (z. B. BALON 1963; WELCOMME 1979; COPP 1989; VAN DEN BRINK et al. 1996; WOLTER et al. 1999; GÓRSKI et al. 2013; 2014). Sie bieten Fischen nicht nur Schutz vor dem Verdriften bei Hochwasser (PEARSONS et al. 1992; BISCHOFF & WOLTER 2001), sondern auch Laichgebiete (COPP 1989; GRIFT 2001; BISCHOFF 2002), Brutaufwuchsareale (COPP et al. 1994; BISCHOFF 2002; GRIFT et al. 2003; SINDILARIU et al. 2006) und Nahrungsrefugien (WELCOMME 1979; JUNK et al. 1989; VAN DEN BRINK et al. 1996; GÓRSKI et al. 2013).

Obwohl zahlreiche Studien gerade die Bandbreite, Vielzahl und Vielfalt der vorhandenen Sukzessionsstadien in Flussauen betonen (z. B. BAYLEY 1995; GURNELL & PETTS 2002; RICHARDS et al. 2002), untersuchten nur sehr wenige deren ökologische Bedeutung (SCHOMAKER & WOLTER 2011; GÓRSKI et al. 2013). Gerade die älteren Sukzessionsstadien und weniger häufig überfluteten Areale bilden einen Großteil der natürlichen Flussauen. So ermittelten GEERLING et al. (2006) am französischen Allier, dass nur etwa 50% der Aueflächen innerhalb der letzten 14 Jahre wenigstens einmal überflutet und durch ein Hochwasser umgeformt, d.h. verjüngt wurden. Etwa 12% der Aueflächen wurden vor 15–21 Jahren das letzte Mal umgestaltet, 10 % vor 22–32 Jahren und mehr als 24 % der Allier-Flussaue waren seit über 46 Jahren unverändert (GEERLING et al. 2006). Die häufig im Fokus stehenden alljährlich überfluteten Flächen sind ein wichtiger, aber nicht der Hauptanteil natürlicher Flussauen. Rund die Hälfte der Flächen wird weitaus seltener, höchstens einmal in 15 Jahren überflutet (GEERLING et al. 2006). Demzufolge stehen auch die permanenten Gewässer in diesen Bereichen seltener mit dem Hauptstrom in Verbindung und entwickeln sich vergleichsweise lange isoliert. Folglich könnten sich hier auch spezielle Anpassungen an das Leben in selten überfluteten und angeschlossenen Auegewässern entwickelt haben.

Im Nationalpark Unteres Odertal bot sich die beinahe einzigartige Gelegenheit, lange isolierte und häufig überflutete Auegewässer sowie den Hauptstrom vergleichend zu untersuchen und die jeweiligen Besonderheiten herauszuarbeiten. Nicht das im unteren Odertal die Aue in den Überflutungsgrenzen eines 100jährigen Hochwassers noch funktional intakt wäre, aber die Gewässer im Trockenpolder entsprechen diesem natürlichen Typus der nur bei besonders hohen Fluten mit 50–100jährigem Wiederholungsintervall mit dem Hauptgewässer in Verbindung stehenden bzw. hydrodynamisch überformten Auegewässer. Sie standen letztmalig während der großen Oderflut 1947 mit dem Hauptstrom in Verbindung. Ihre Fischgemeinschaft unterliegt damit bereits einer rund 60 Jahre währenden Sukzession. Dagegen werden die Gewässer im Nasspolder in der Regel jedes Jahr zwischen November und April überflutet und mit dem Hauptstrom vernetzt, je nach Wasserführung der Oder.

## **2. Datenerhebung**

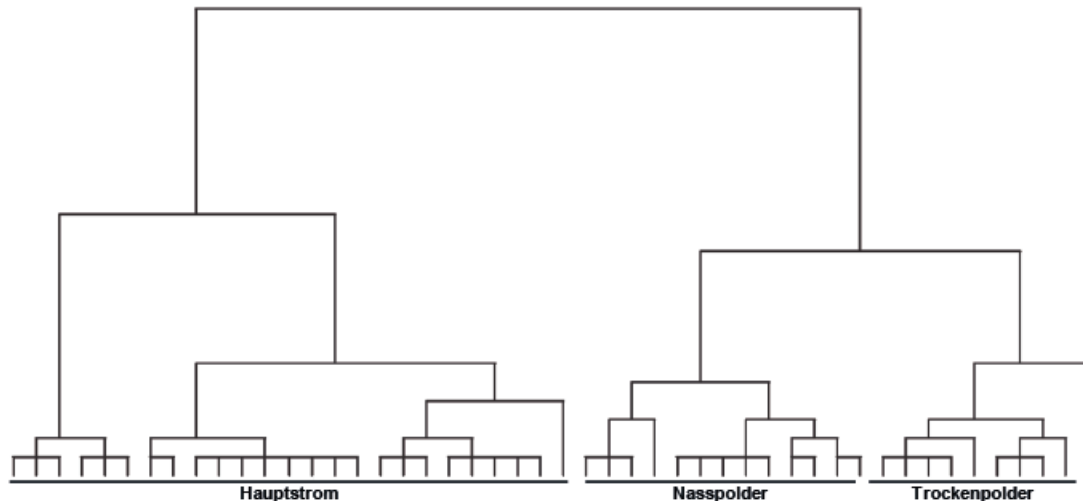
Die hier ausgewerteten Befischungen der Gewässer im Nationalpark Unteres Odertal erfolgten zwischen Mai und November 2002 (SCHOMAKER 2006). Ausgewählte Strecken im Hauptstrom wurden jeweils im Mai, Juli und November befischt, um auch die Saisonalität der Fischartenzusammensetzung im Uferbereich zu berücksichtigen, die Poldergewässer im September und Oktober. Die Oder wurde an verschiedenen Strecken zwischen Stromkilometer 684 und der Schwedter Querfahrt befischt, im Trocken- und Nasspolder jeweils 12 Gewässer (Trockenpolder: Karrenzopf, Fernitz Ferch, Ziemkes Loch, Pumpwerk, Galling, Stolper Strom, Gruschengraben, Hechtzug, Stolper Loch, Wetzdorfer Kuhle 1, Krienke, Wetzdorfer Kuhle 2; Nasspolder: Großer See, Gansnitz, Enkelsee, Crieort, Alte Oder Schwedt, Heuzug, Alte Oder Criewen, Roter Kolk, Kleiner Eichsee, Saatener Wehr, Spechtsee, Rathsee).

Alle Befischungen erfolgten vom Boot entlang der Uferlinie mit einem Gleichstrom-Elektrofischfangaggregat vom Typ FEG 7000 (7 kW, EFKO Fischfanggeräte, Leutkirch). Die befischte Länge variierte zwischen 100 m und 690 m, je nach Gewässergröße, Habitatstruktur und Gesamtfang. Im Durchschnitt (Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung) waren die Probestrecken im Hauptstrom  $367 \pm 137$  m lang, im Trockenpolder  $200 \pm 108$  m und im Nasspolder  $175 \pm 53$  m. Sämtliche gefangenen Fische wurden bestimmt, gezählt, ihre Gesamtlänge vermessen und die Tiere anschließend in das Gewässer zurückgesetzt. Für die spätere Auswertung wurden die Fänge zuerst standardisiert (gefangene Fische pro 100 m Uferlinie) und anschließend relative Artanteile und die verschiedensten Bestandsparameter errechnet. Für weitere Details dieser standardisierten Datenerfassung und Auswertung wird auf WOLTER & SCHOMAKER (2009) verwiesen.

## **3. Ergebnisse**

Bei der vergleichenden Befischung der drei Gewässertypen wurden insgesamt 22.102 Fische gefangen, die 31 Arten repräsentierten. Eine Einzelaufstellung der Fänge je Gewässer und Probestrecke gibt SCHOMAKER (2006). Der Gesamtfang wurde von Plötze (34 % aller Fische) und Barsch (17 %) dominiert. Im Hauptstrom und in den Gewässern im Nasspolder wurden jeweils 26 Fischarten nachgewiesen, im Trockenpolder 20. Die Artenzahlen unterschieden Hauptstrom Nasspolder Trockenpolder sich nicht statistisch signifikant zwischen den drei Gewässertypen, da viele Arten sowohl im Hauptstrom, als auch im Nass- (22) bzw. Trockenpolder (16)

nachgewiesen wurden. Ungeachtet dessen unterschieden sich die Fischgemeinschaften der Oder und der Poldergewässer sehr deutlich voneinander. Eine hierarchische Gruppierung der befischten Gewässer und Probestrecken nach Ähnlichkeiten ihrer Artenzusammensetzung und relativen Häufigkeiten der Arten, ergab eine deutliche Trennung in Hauptstrom und Auegewässer sowie innerhalb der letzteren eine klare Separierung zwischen den Gewässern im Nass- und im Trockenpolder (Abb. 1).



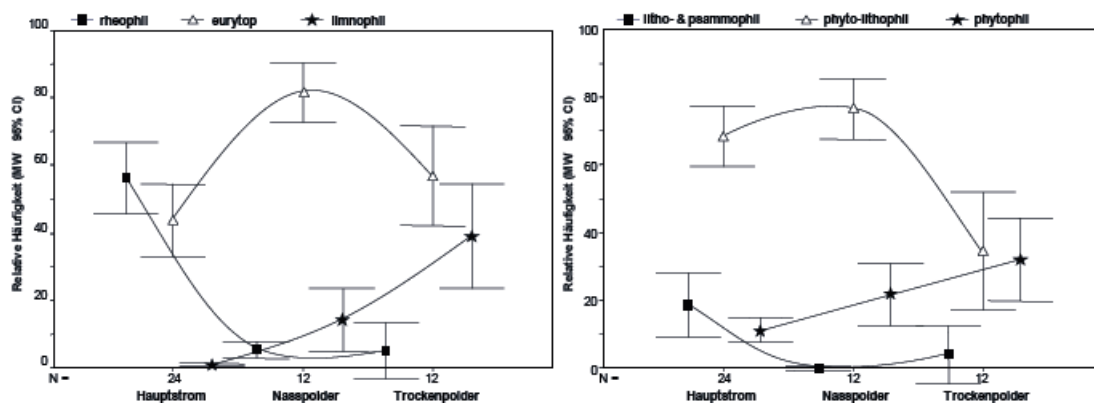
**Abb. 1:** Gruppierung der Probestrecken und Gewässer nach ihrer fischfaunistischen Ähnlichkeit mittels hierarchischer Clusteranalyse (Ward Methode, Euklidische Distanzen).

Die Probestrecken im Hauptstrom wiesen erwartungsgemäß höhere Zahlen und Anteile flusstypischer, Strömung bevorzugender (rheophiler) Fischarten auf, die Gewässer im Trockenpolder höhere Zahlen und Anteile Stillwasser bevorzugender (limnophiler) Fischarten. Die häufig überfluteten Gewässer im Nasspolder wiesen jeweils intermediäre Anteile rheophiler und limnophiler Fische auf. Hier dominierten eurytope Fischarten, d.h. Arten ohne Strömungspräferenz, die fließende und Standgewässer gleichermaßen erfolgreich besiedeln (Abb. 2).

Auf Kies und Sand laichende (litho- und psammophile) Fischarten hatten ebenfalls im Hauptstrom der Oder ihre größte Verbreitung, obligat auf Pflanzen laichende (phytophile) Fische dagegen in den Gewässern im Trockenpolder. Die Eier an Pflanzenteile zu heften, ist eine typische Anpassung an Standgewässer, deren Sohle in der Regel mit feinem, anoxischen Schlamm bedeckt ist, in dem die Eier absterben würden. Auch hier wiesen die häufig überfluteten Gewässer im Nasspolder jeweils intermediäre Anteile litho-, psammo- und phytophiler Fische auf. Es dominierten phytolithophile Arten, d.h. Arten die auf Pflanzen aber auch auf allen anderen festen Substraten erfolgreich ablaichen (Abb. 2).

Bezüglich der Strömungsverhältnisse sind eurytope Fische die Generalisten, die nahezu jeden Lebensraum besiedeln können, bezüglich des Laichsubstrats phytolithophile. Damit wird sehr deutlich, dass die häufig überfluteten, d.h. auch häufig gestörten Bereiche der Flussauen (hier durch die Gewässer im Nasspolder

repräsentiert) insbesondere durch sehr anpassungsfähige, umwelttolerante Fischarten besiedelt werden (Abb. 2).



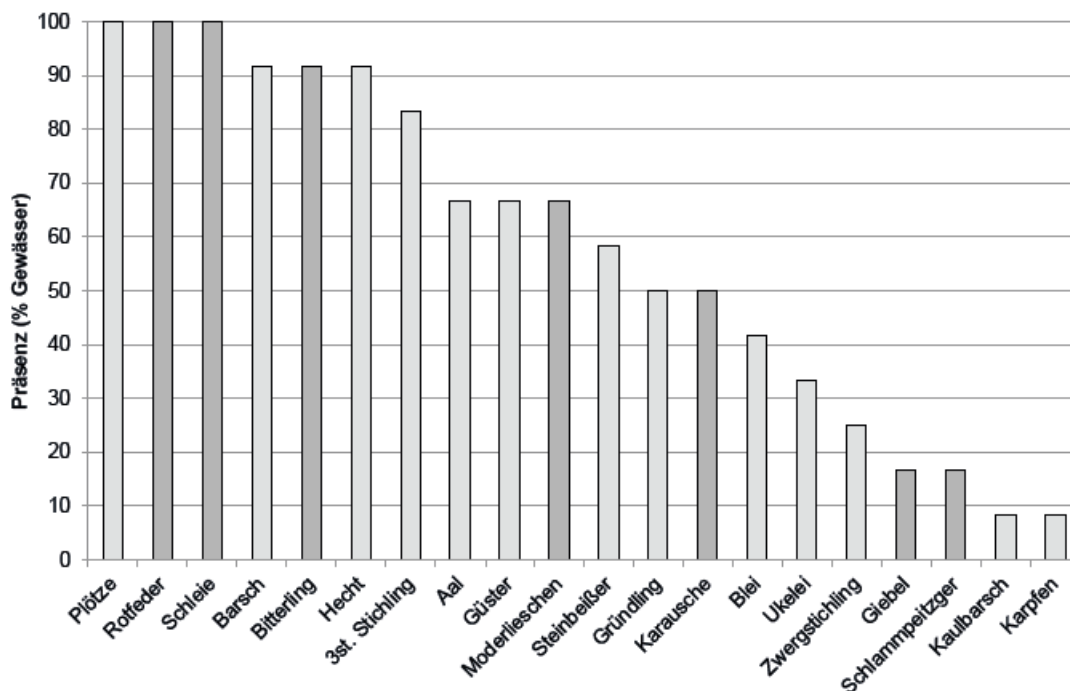
**Abb. 2:** Relative Häufigkeit (Mittelwert MW  $\pm$  95% Konfidenzintervall CI) ausgewählter ökologischer Gilden in den Gewässern der drei untersuchten Lebensraumtypen (N= Anzahl der Gewässer / Probestrecken).

In den Nasspolder-Gewässern waren nicht nur die Anteile der umwelttoleranten Fischarten am höchsten, sondern auch die absoluten Fischdichten. Mit  $305,9 \pm 221,4$  Fischen pro 100 m befischter Länge wurden hier signifikant mehr Fische gefangen, als im Trockenpolder ( $275,9 \pm 213,4$  pro 100 m) oder in der Oder ( $151,9 \pm 117,3$ ) selbst. Im Gegensatz dazu waren die Artendiversität, hier berechnet als Shannon-Index und die Stetigkeit der Arten (Evenness) in den Nasspolder-Gewässern am geringsten. Shannon-Index ( $1,39 \pm 0,21$ ) und Evenness ( $0,57 \pm 0,08$ ) waren hier signifikant geringer, als in den Trockenpolder-Gewässern ( $1,58 \pm 0,22$  bzw.  $0,65 \pm 0,10$ ) und in der Oder ( $1,70 \pm 0,16$  bzw.  $0,68 \pm 0,07$ ).

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass die häufig überfluteten Bereiche der Flussaue eine hohe Fischanzahl und fischereiliche Produktivität kennzeichnen, sie aber gerade nicht zur viel zitierten Fischartendiversität von Auen beitragen. Im Gegenteil, die häufig überfluteten Abschnitte waren durch die signifikant geringste Artendiversität und die höchsten Anteile anpassungsfähiger, umwelttoleranter Fische gekennzeichnet, was sie als stark störungs-dominierte Gewässer ausweist.

Der eigentliche Zugewinn an Fischarten und Artendiversität erfolgt in den länger isolierten Wasserkörpern (hier durch die Gewässer im Trockenpolder repräsentiert), wo in der intakten Flussaue Standgewässer bevorzugende Fischarten mit typischen Flussfischarten koexistieren und nur durch seltene Hochwasserereignisse einen gelegentlichen Austausch, bzw. Anschluss an den Hauptstrom erfahren.

In den im Trockenpolder befischten Gewässern dominierten insbesondere die limnophilen, d. h. Standgewässer bevorzugenden Fischarten, von denen einige hier flächendeckend verbreitet waren, wie Rottfeder, Schleie und Bitterling (Abb. 3). Insbesondere Bitterlinge waren sehr häufig und bildeten im Mittel 19,2 % des Fischbestandes der Trockenpolder-Gewässer, in einem sogar 53 %. Zum Vergleich, in den Nasspolder-Gewässern lag die mittlere relative Häufigkeit des Bitterlings bei 0,23 %, in der Oder bei 0 %. Hervorzuheben ist auch die Verbreitung der Karausche, auch wenn sie in den einzelnen Gewässern selten mehr als 2 % des Bestandes bildete.



**Abb. 3:** Präsenz (Anteil der 12 untersuchten Gewässer, in denen die Art nachgewiesen wurde) der Fischarten in den Gewässern im Trockenpolder. Dunkle Säulen kennzeichnen die Stillwasser bevorzugenden limnophilen Arten.

Während Rotfedern und Schleien auch in sehr vielen Seen außerhalb von Flussauen vorkommen, haben Arten wie Karausche, Giebel, Moderlieschen, aber auch Schlammpeitzger und Bitterling hier ihr Hauptverbreitungsgebiet. Sie sind auf intakte Flussauen mit seltener überfluteten Gewässern angewiesen. Stellt sich die Frage, was diese Arten besonders kennzeichnet.

#### 4. Anpassungen an das Leben in isolierten Auegewässern

Im Vergleich zu anderen natürlichen Seen sind die Gewässer in Flussauen überwiegend klein und flach. Demzufolge erwärmen sie sich im Sommer sehr schnell und stark. Mit den hohen Temperaturen verringert sich auch das Sauerstoffbindevermögen des Wassers, d.h. der absolute Sauerstoffgehalt sinkt. Darüber hinaus sind die Gewässer oft wenig beschattet und stark mit Unterwasser- und Röhrichtpflanzen bewachsen. Mit fortschreitender Sukzession erreichen die Pflanzen oft sehr hohe Deckungsgrade und Beschatten ihrerseits die darunter liegende Wassersäule. Infolge dessen kommt es hier zu Sauerstoffzehrungsprozessen, die durch die oft mächtigen Faulschlammschichten am Gewässergrund noch verstärkt werden (z. B. KILLGORE & HOOVER 2001). Wenn im Winter dann auch noch Eisbedeckung und Schnee den Gasaustausch mit der Atmosphäre verhindern, überwiegen die Zehrungsprozesse und der Sauerstoffgehalt geht gegen Null, d. h. das Gewässer sticht aus. Je kleiner ein Auegewässer ist, desto höher ist die Wahrscheinlichkeit, dass es im Laufe der Jahre aussticht.

Fische die diesen Lebensraum dauerhaft besiedeln, müssen nicht nur Stillwasser bevorzugen und obligat an Pflanzen laichen, um sich erfolgreich zu reproduzieren, sie müssen darüber hinaus hohe Temperaturen und geringe Sauerstoffgehalte tole-

rieren. Eine Reihe einheimischer Fischarten ist dazu in der Lage und erträgt Wassertemperaturen weit über 30° C, wie z. B. Stichling, Giebel, Karpfen oder Wels und Sauerstoffgehalte unter 1 mg/l, wie z. B. Aal, Moderlieschen, Schleie oder Rotfeder. Eine vollständige Zusammenstellung der ökologischen Anforderungen und Toleranzen aller in Brandenburger Gewässern vorkommenden Neunaugen und Fischarten gibt SCHARF et al. (2011).

Einige Arten haben darüber hinaus gehende Anpassungen an das Leben in isolierten, ausstickungsgefährdeten Kleingewässern entwickelt. Sie überstehen auch anoxische Verhältnisse über gewisse Zeiträume und sind damit unter den Fischen konkurrenzlose Besiedler dieses Gewässertyps. Von allen Fischen müssen sie als die eigentlichen Auespezialisten bzw. Auearten betrachtet werden.

Zu diesen Arten zählt der Schlammpeitzger, der Luft schlucken, über den Darm Luftsauerstoff aufnehmen und so über Tage und Wochen minimale Sauerstoffgehalte überleben kann (McMAHON & BURGGREN 1987; NELSON & DEHN 2011). Im feuchten Schlamm eingegraben können Schlammpeitzger kurzzeitig sogar das Austrocknen des Gewässers überleben (IP et al. 2004). Allerdings setzt die Darmatmung einen Zugang zur Wasser- bzw. Schlammoberfläche voraus, weshalb sie bei Eisbedeckung wirkungslos ist. Interessanterweise beschränkt sich die Darmatmung beim Schlammpeitzger nicht nur auf Zeiten kritischer Sauerstoffminima. Sie wurde auch unter Sauerstoff-gesättigten Bedingungen im Aquarium beobachtet (McMAHON & BURGGREN 1987).

Giebel, Goldfisch, Karausche und Bitterling können anoxische Bedingungen sogar unter Eis, ohne Zugang zu Luftsauerstoff überleben. Sie nutzen dafür einen alternativen Stoffwechselweg (JOHNSTON & BERNARD 1983; HOLOPAINEN et al. 1986; WISSING & ZEBE 1988; NILSSON & RENSHAW 2004; VORNANEN et al. 2009). Zur Aufrechterhaltung sämtlicher Hirn- und Zellfunktionen benötigt der Körper Energie, die gewöhnlich in Form von ATP (Adenosin-Triphosphat) durch die Glykolyse gewonnen wird. Bei dieser sog. Zuckerspaltung wird Glukose in Pyruvat aufgespalten und die freigesetzte Energie zur Bildung des energiereichen ATP genutzt. Unter anaeroben Bedingungen erbringt die Glykolyse nur etwa 10 % des ATP-Ertrags, wie unter aeroben Bedingungen (NILSSON & ÖSTLUND-NILSSON 2008), was dazu führt, dass die körpereigenen Energiespeicher (Glykogenreserven) viel schneller aufgebraucht werden. Zudem führen die dabei entstehenden Stoffwechselendprodukte, Laktat und Wasserstoffionen, zu einer Selbstvergiftung des Organismus. Die genannten vier Arten vermeiden diese Selbstvergiftung, indem sie alternativ Ethanol als Stoffwechselendprodukt bilden, dass sie auch unter anaeroben Bedingungen an das umgebende Wasser abgeben können (NILSSON & ÖSTLUND-NILSSON 2008).

Für Einzelheiten dieses hier extrem verkürzt dargestellten Stoffwechselweges wird auf WISSING & ZEBE (1988) sowie NILSSON & ÖSTLUND-NILSSON (2008) verwiesen. Durch diesen anaeroben Ethanol-Stoffwechsel können Bitterlinge, Giebel, Goldfische und Karauschen anoxische Bedingungen über Tage und Wochen, sogar bis zu mehreren Monaten überleben (JOHNSTON & BERNARD 1983; HOLOPAINEN et al. 1986; WISSING & ZEBE 1988; NILSSON & RENSHAW 2004; VORNANEN et al. 2009). Im Experiment überlebten Karauschen bei 5°C bis zu 140 Tage unter anoxischen Bedingungen (HOLOPAINEN et al. 1986). Dabei schieden sie bis zu 25 mg Ethanol je Gramm Körpermasse aus (HOLOPAINEN et al. 1986).

Die Fähigkeit, anoxische Verhältnisse zu überleben, macht Schlammpeitzger, Bitterling, Giebel und Karausche zu konkurrenzlosen Besiedlern periodisch austrocknender Gewässer, wie sie die typischen isolierten Kleingewässer natürlicher Flussaue darstellen. Diese Eigenschaft ist als spezifische Anpassung an den Lebensraum Flussaue zu betrachten und die genannten Fischarten deshalb auch als spezialisierte Arten der Flussaue. Diese Betrachtung wird durch analoge Beobachtungen aus tropischen Gewässern gestützt, wo Auen und Feuchtgebiete ebenfalls insbesondere von Fischarten besiedelt werden, die auch Sauerstoffmangel und anoxische Bedingungen tolerieren (CHAPMAN et al. 2002; REID et al. 2013).

Wenn die eigentlichen Spezialisten der Flussaue sich vor allem durch Anpassungen an lange isolierte Kleingewässer mit periodischen Sauerstoffdefiziten und hohen Temperaturen auszeichnen und hier auch ihre spezifischen Konkurrenzvorteile gegenüber anderen Fischarten haben, so sollte dies auch bei der Wiederherstellung und dem Schutz von Flussaue und ihrer Artendiversität berücksichtigt werden. Für Fische bedeutet dies, den Fokus nicht ausschließlich auf häufig, möglichst alljährlich überflutete Flächen zu richten, sondern auch auentypische, seltener überflutete Bereiche einzubeziehen und den Auenschutz wenigstens auf die Bereiche eines Hochwassers mit 20–50jährigem theoretischen Wiederkehrintervalls auszudehnen.

## 5. Literatur

- Balon, E. K. (1963):** Einige Fragen über das Vorkommen und Biomasse der Fische in Inundationsseen und im Hauptstrom der Donau in der Zeit des niedrigen Wasserstandes. *Zoologischer Anzeiger*, 171: 415 – 423.
- Bayley, P. B. (1995):** Understanding large river-floodplain ecosystems. *BioScience*, 45: 153 – 158. Bischoff, A. (2002): Juvenile fish recruitment in the large lowland river Oder: assessing the role of physical factors and habitat availability. Shaker Verlag, Aachen.
- Bischoff, A. & Wolter, C. (2001):** The flood of the century on the River Oder: effects on the 0+ fish community and implications for flood plain restoration. *Regulated Rivers: Research & Management*, 17: 171 – 190.
- Chapman, L. J., Chapman, C. A., Nordlie, F. G. & Rosenberger, A. E. (2002):** Physiological refugia: swamps, hypoxia tolerance and maintenance of fish diversity in the Lake Victoria region. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, 133: 421 – 437.
- Copp, G. H. (1989):** The habitat diversity and fish reproductive function of floodplain ecosystems. *Environmental Biology of Fishes*, 26: 1 – 27.
- Copp, G. H., Guti, G., Rovny, B. & Cerny, J. (1994):** Hierarchical analysis of habitat use by 0+ juvenile fish in Hungarian/Slovak flood plain of the Danube River. *Environmental Biology of Fishes*, 40: 329 – 348.
- Geerling, G. W., Ragas, A. M. J., Leuven, R. S.E. W., Van den Berg, J. H., Breedveld, M., Liefhebber, D. & Smits, A. J. M. (2006):** Succession and rejuvenation in floodplains along the river Allier (France). *Hydrobiologia*, 565: 71 – 86.
- Górski, K., Buijse, A. D., Winter, H. V., De Leeuw, J. J., Compton, T. J., Vekhov, D. A., Zolotarev, D. V., Verreth, J. A. J. & Nagelkerke, L. A. J. (2013):** Geomorphology and flooding shape fish distribution in a large-scale temperate floodplain. *River Research and Applications*, 29: 1226 – 1236.
- Górski, K., Collier, K. J., Hamilton, D. P. & Hicks, B. J. (2014):** Effects of flow on lateral interactions of fish and shrimps with off-channel habitats in a large river-floodplain system. *Hydrobiologia*, 729: 161 – 174.

- Grift, R. (2001):** How fish benefit from floodplain restoration along the lower River Rhine. PhD Thesis, Wageningen University, Netherlands.
- Grift, R. E., Buijse, A. D., van Densen, W. L. T., Machiels, M. A. M., Kranenborg, J., Klein Breteler, J. G. P. & Backx, J. J. G. M. (2003):** Suitable habitats for 0-group fish in rehabilitated floodplains along the lower River Rhine. *River Research and Applications*, 19: 353 – 374.
- Gurnell, A. M. & Petts, G. E. (2002):** Island-dominated landscapes of large floodplain rivers, a European perspective. *Freshwater Biology*, 47: 581 – 600.
- Holopainen, I. J., Tonn, W. M. & Paszkowski, C. A. (1997):** Tales of two fish: the dichotomous biology of crucian carp (*Carassius carassius* (L.)) in northern Europe. *Annales Zoologici Fennici*, 34: 1 – 22.
- Ip, Y. K., Chew, S. F. & Randall, D. J. (2004):** Five tropical air breathing fishes, six different strategies to defend against ammonia toxicity on land. *Physiological and Biochemical Zoology*, 77: 768 – 782.
- Johnston, I. A. & Bernard, L. M. (1983):** Utilization of the ethanol pathway in carp following exposure to anoxia. *Journal of Experimental Biology*, 104: 73 – 78.
- Junk, W. J., Bayley, P. B. & Sparks, R. E. (1989):** The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 106: 110 – 127.
- Killgore, K. J. & Hoover, J. J. (2001):** Effects of hypoxia on fish assemblages in a vegetated waterbody. *Journal of Aquatic Plant Management*, 39: 40 – 44.
- Lake, P. S. (2000):** Disturbance, patchiness, and diversity in streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 19: 573 – 592.
- McMahon, B. R. & Burggren, W. W. (1987):** Respiratory physiology of intestinal air breathing in the teleost fish *Misgurnus anguillicaudatus*. *Journal of Experimental Biology*, 133: 371 – 393.
- Nelson, J. A. & Dehn, A. M. (2011):** The GI tract in air breathing. In: Grosell, M., Farrell, A. P. & Brauner, C. J. (Hrsg.): *The Multifunctional Gut of Fish*, 395 – 433, Academic Press, Amsterdam.
- Nilsson, G. E. & Östlund-Nilsson, S. (2008):** Does size matter for hypoxia tolerance in fish? *Biological Reviews*, 83: 173 – 198.
- Nilsson, G. E. & Renshaw, G. M. C. (2004):** Hypoxic survival strategies in two fishes: extreme anoxia tolerance in the North European crucian carp and natural hypoxic preconditioning in a coral-reef shark. *Journal of Experimental Biology*, 207: 3131 – 3139.
- Pearsons, T. N., Li, H. W. & Lamberti, G. A. (1992):** Influence of habitat complexity on resistance to flooding and resilience of stream fish assemblages. *Transactions of the American Fisheries Society*, 121: 427 – 436.
- Reid, A. J., Farrell, M. J., Luke, M. N. & Chapman, L. J. (2013):** Implications of hypoxia tolerance for wetland refugia use in Lake Nabugabo, Uganda. *Ecology of Freshwater Fish*, 22: 421 – 429.
- Richards, K., Brasington, J. & Hughes, F. (2002):** Geomorphic dynamics of floodplains: ecological implications and a potential modelling strategy. *Freshwater Biology*, 47: 559 – 579.
- Scharf, J., Brämick, U., Fredrich, F., Rothe, U., Schuhr, H., Tautenhahn, M., Wolter, C. & Zahn, S. (2011):** Fische in Brandenburg – Aktuelle Kartierung und Beschreibung der märkischen Fischfauna. Institut für Binnenfischerei e.V. Potsdam-Sacrow.
- Schiemer, F., Zalewski, M. & Thorpe, J. E. (1995):** Land/Inland water ecotones: intermediate habitats critical for conservation and management. *Hydrobiologia*, 303: 295 – 364.



- Schomaker, C. (2006):** Vergleichende Erfassung und Bewertung der Fischgemeinschaftsstruktur in abgetrennten und temporär angeschlossenen Auegewässern des Nationalparks »Unteres Odertal«. Diplomarbeit, Humboldt-Universität, Berlin.
- Schomaker, C. & Wolter, C. (2011):** The contribution of long-term isolated water bodies to floodplain fish diversity. *Freshwater Biology*, 56: 1469 – 1480.
- Sindilariu, P.-D., Freyhof, J. & Wolter, C. (2006):** Habitat use of juvenile fish in the lower Danube and the Danube Delta: implications for ecotone connectivity. *Hydrobiologia*, 571: 51 – 61.
- Strayer, D. & Findlay, S. G. (2010):** Ecology of freshwater shore zones. *Aquatic Sciences*, 72: 127 – 163.
- van den Brink, F. W. B., van der Velde, G., Buijse, A. D. & Klink, A. G. (1996):** Biodiversity in the lower Rhine and Meuse river-floodplains: Its significance for ecological river management. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*, 30: 129 – 149.
- Vornanen, M., Stecyk, J. A. W. & Nilsson, G. E. (2009):** The anoxia-tolerant crucian carp (*Carassius carassius L.*). *Fish Physiology*, 27: 397 – 441.
- Welcomme, R. L. (1979):** Fisheries ecology of floodplain rivers. Longman Press, London.
- Wissing, J. & Zebe, E. (1988):** The anaerobic metabolism of the bitterling *Rhodeus amarus* (Cyprinidae, Teleostei). *Comparative Biochemistry and Physiology B*, 89: 299 – 303.
- Wolter, C. & Schomaker, C. (2009):** Erste Ergebnisse fischökologischer Untersuchungen der Oder bei Reitwein. *Nationalpark-Jahrbuch Unteres Odertal 2009*: 47 – 56.
- Wolter, C., Bischoff, A., Tautenhahn M. & Vilcinskis A. (1999):** Die Fischfauna des Unteren Odertales: Arteninventar, Abundanzen, Bestandsentwicklung und fischökologische Bedeutung der Polderflächen. In: Dohle, W., Bornkamm R. & Weigmann G. (Hrsg.): *Das Untere Odertal – Auswirkungen der periodischen Überschwemmungen auf Biozönosen und Arten*, *Limnologie aktuell*, Band 9, 369 – 386, E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.

Anschrift der Verfasser:

DR. CHRISTIAN WOLTER

Leibniz-Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei

Müggelseedamm 310

12587 Berlin

wolter@igb-berlin.de

CHRISTIAN SCHOMAKER

Leibniz-Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei

Müggelseedamm 310

12587 Berlin

schomaker@igb-berlin.de