



Thomas Meyer

Ökologie mittel- europäischer Flussauen

EBOOK INSIDE

 Springer Spektrum

Ökologie mitteleuropäischer Flussauen

Thomas Meyer

Ökologie mitteleuropäischer Flussauen

Thomas Meyer
Universität Göttingen
Göttingen
Deutschland

ISBN 978-3-662-55454-8 ISBN 978-3-662-55455-5 (eBook)
<https://doi.org/10.1007/978-3-662-55455-5>

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.d-nb.de> abrufbar.

Springer Spektrum

© Springer-Verlag GmbH Deutschland 2017

Das Werk einschließlich aller seiner Teile ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung, die nicht ausdrücklich vom Urheberrechtsgesetz zugelassen ist, bedarf der vorherigen Zustimmung des Verlags. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Bearbeitungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in diesem Werk berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, dass solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Der Verlag, die Autoren und die Herausgeber gehen davon aus, dass die Angaben und Informationen in diesem Werk zum Zeitpunkt der Veröffentlichung vollständig und korrekt sind. Weder der Verlag, noch die Autoren oder die Herausgeber übernehmen, ausdrücklich oder implizit, Gewähr für den Inhalt des Werkes, etwaige Fehler oder Äußerungen. Der Verlag bleibt im Hinblick auf geografische Zuordnungen und Gebietsbezeichnungen in veröffentlichten Karten und Institutionsadressen neutral.

Planung: Dr. Sarah Koch

Fotos: Alle Farbaufnahmen stammen vom Autor.

Gedruckt auf säurefreiem und chlorfrei gebleichtem Papier

Springer Spektrum ist Teil von Springer Nature
Die eingetragene Gesellschaft ist Springer-Verlag GmbH Deutschland
Die Anschrift der Gesellschaft ist: Heidelberger Platz 3, 14197 Berlin, Germany

Vorwort



Abendstimmung in der von einem Mittelgebirgsfluss durchströmten Auenlandschaft (Eder bei Fritzlar)

Flussbegleitende Auenwälder sind einzigartige und in ihrem Bestand stark gefährdete, natürliche oder naturnahe Lebensräume. In der rezenten mitteleuropäischen Kulturlandschaft existieren nur noch Fragmente von einstmalig ausgedehnten Auenwäldern. Beginnend mit dem Neolithikum und besonders während der mittelalterlichen Rodungsperiode holzte der Mensch viele Auenwälder nahezu flächendeckend ab und nutzte die flussnahen Rodungsflächen aufgrund ihrer hohen Bodenfruchtbarkeit für ackerbauliche und viehzüchterische Zwecke sowie zur Anlage von Siedlungen und Betrieben. Später wurden flussnahe Bereiche wegen der hier herrschenden ständigen Hochwassergefahr oft eingedeicht, während das Gerinne als Wassertransportweg diente und einer Vielzahl von Regulierungsmaßnahmen unterworfen wurde. Zurück blieb eine ausgeräumte und strukturarme Flusslandschaft, die, ihrer natürlichen Hochwasserdynamik weitgehend beraubt, zu einem künstlichen Verkehrsweg degradierte. Zusätzlich wurden seit dem letzten Jahrhundert die Auenwälder noch durch hohe Nährstoffeinträge aus intensiver Landwirtschaft und Industrie belastet, was zu einer starken anthropogenen Eutrophierung der Fließgewässer und ihrer begleitenden Auen führte.

Ökologische Forschungen an intakten oder anthropogen überformten Auen sind gerade deshalb so wichtig, weil es diese vom Fließgewässer bestimmten, natürlichen bzw. naturnahen Waldlandschaften heutzutage kaum noch gibt. Dem Druck von konkurrierenden Nutzungsansprüchen ausgesetzt, haben die Auenwälder immer schon nur wenige Fürsprecher für sich eingenommen und wurden zum bevorzugten Spielplatz und zur Experimentierwiese von konkurrierenden Interessensgruppen. Nur an den wenigen Standorten, dort, wo noch intakte Auenwälder als Relikte überdauert haben, kann man die Vielfalt von Kleinstbiotopen und der sie bewohnenden vielfältigen Lebensgemeinschaften erahnen. So sind mit dem Niedergang der Auenwälder durch die Jahrhunderte währenden Eingriffe des Menschen viele dieser wertvollen Biotope in unserer Landschaft leider großflächig vernichtet worden.

Das vorliegende Fachbuch versteht sich als eine thematische Einführung in die Ökologie der Auenlandschaften und möchte deren außerordentliche biologische Bedeutung hervorheben. Im Mittelpunkt steht die Darstellung

der vielfachen und komplexen Interaktionen zwischen dem Fließgewässer, seinen Nebengewässern und den Überschwemmungsgebieten. Das Buch vermittelt ein interdisziplinäres Grundlagenwissen über die physikalisch-chemischen Faktoren zu den in der Aue stattfindenden Stoffkreisläufen und geht schwerpunktmäßig auf die Entstehungsbedingungen und die Zusammensetzung von rezenten Lebensgemeinschaften in den mitteleuropäischen Auenlandschaften ein. Es möchte einen zusammenhängenden Einstieg und Überblick zu den gewässerökologischen, hydromorphologischen und naturschutzfachlichen Fragen im Zusammenhang mit der Auendynamik geben. In einem abschließenden, speziell für Praktiker und Naturschützer geschriebenen Kapitel werden Bewirtschaftungspläne und gezielte Maßnahmenprogramme für die Auenrenaturierung unter Berücksichtigung der ambitionierten Zielvorgaben der Europäischen Wasserrahmenrichtlinie kurz angesprochen. Selbstverständlich ist damit kein irgendwie gearteter systemischer Ansatz verbunden; dieser würde den Rahmen dieses Buches bei Weitem sprengen.

Das Werk richtet sich vorrangig an Studierende der Biologie, Forstwissenschaft, Hydrologie und Ökologie, will aber auch Wasserbau-Ingenieure, Fachleute aus Nachbargebieten sowie interessierte Praktiker und Naturschützer erreichen, die mehr Informationen und Hintergrundwissen über diese fließwasserbeherrschten und bedrohten Ökosysteme erfahren möchten. Ein ausführliches Stichwortverzeichnis soll dem Leser helfen, Querverweise im Text schneller aufzufinden, und ein aktuelles Literaturverzeichnis am Ende eines jeden Buchkapitels ist als Einladung zum Weiterlesen gedacht. Selbstverständlich sind mögliche Fehler im Text ausschließlich dem Autor anzulasten. Das Buch möchte zur Weiterbeschäftigung mit der Ökologie dieses großartigen Lebensraumes anregen.

Mein besonderer Dank gilt Frau Dr. Sarah Koch, Frau Stella Schmoll und Frau Anne Stroka vom Springer Verlag für die hervorragende Zusammenarbeit bei der Herstellung des Buches.

Göttingen, im November 2017

Inhaltsverzeichnis

1	Grundwasserlebensräume in Auenwäldern	1
2	Quellen in Auenlandschaften	11
3	Geomorphologie von Flussläufen	17
4	Böden in Auenwäldern	23
5	Flussbegleitende Moore und Sümpfe	31
6	Hydromorphologie in Auenbiotopen	37
7	Paläoökologie der Auenbiotope	51
8	Pflanzengesellschaften in Auenbiotopen	61
9	Entomofauna in Auenbiotopen	83
10	Auentypische Mollusken und Krebstiere	101
11	Ichthyofauna der Auengewässer	107
12	Herpetofauna in Auen	113
13	Auentypische Avifauna	119
14	Säugetierfauna in Auenwäldern	131
15	Auenrevitalisierung	137
	Serviceteil	143
	Glossar auenökologischer Fachbegriffe	144
	Stichwortverzeichnis	150

Grundwasserlebensräume in Auenwäldern

Literatur – 10



Wasser in Form von Niederschlag, fließendem oder stehendem Gewässer und als Grundwasser im Boden sowie als Luftfeuchtigkeit bestimmt die Lebensräume in Auenlandschaften

Im humiden Klima Mitteleuropas gehen über das ganze Jahr verteilt häufig Regengüsse nieder, ohne dass dies mit einer ausgeprägt saisonalen Bevorzugung, wie etwa in subtropischen Regionen, verbunden wäre. Abzüglich Verdunstung und Transpiration sucht das Niederschlagswasser über oberflächliche Fließgewässer, wie Rinnsale, Bäche, Flüsse und letztlich Ströme, seinen Weg in Richtung Meer, wo es gespeichert wird und erneut am Wasserhaushalt teilnimmt. Fließgewässer dienen als Transportwege für den oberirdischen Wasserabfluss (*discharge, runoff*) vom Festland zum Meer. Sie nehmen, wie überhaupt Binnengewässer im Allgemeinen, nur einen verschwindend geringen Teil am gesamten, globalen Wasservolumen der Erde ein. Dennoch haben fluviale Prozesse für die Formung der Landschaft einen ganz entscheidenden Einfluss. Die Flüsse sind gewissermaßen die geomorphologischen Leitstrukturen der mitteleuropäischen Landschaft, die im natürlichen oder naturbelassenen Zustand über weite Strecken von einem breiten Band flussbegleitender Auenwälder gesäumt wären. Das gilt besonders für humide Klimate mit Wasserabflussexport in exorheischen Gebieten wie in Mitteleuropa, bei denen in unmittelbarer Flussnähe durch die Vegetationsbeschattung oft hohe relative Luftfeuchtigkeiten herrschen (■ Abb. 1.1). Im Unterschied dazu dominieren in ariden Gebieten mit hohen Verdunstungsraten sogenannte endorheische Flüsse, die keinen Abflussexport aufweisen, sondern stattdessen in Beckenregionen trockenfallen bzw. in einem binnenländischen Endsee münden. Bei extremer

Trockenheit in Wüstengebieten spricht man sogar von arheischen Flächen: In solchen Landschaften, die man allerdings in Mitteleuropa nicht vorfindet, ist die Niederschlagsmenge zu gering, um Oberflächenwasser in Fließgewässern (*flowing waters*) zu sammeln. Erwähnt werden soll hier noch kurz die Entstehung



■ **Abb. 1.1** Aufgrund ihrer Flussnähe, dem hochanstehenden Grundwasserspiegel und der Beschattung durch eine üppige, baumbestandene Vegetation weisen Auenwälder regelhaft eine hohe relative Luftfeuchtigkeit auf (Eder bei Fritzlar, Hessen)

von Binnenentwässerungsgebieten in abflusslosen Becken, wie sie beim Vordringen der weichsel- und würmzeitlichen Eisschilde in der Jungmoränenlandschaft Nordostdeutschlands und des Alpenvorlandes unter periglazialen Bedingungen entstanden sind. Als Folge der durch die Reliefumgestaltung verursachten Laufverlegungen entwässern diese Fließgewässer nicht zum Meer hin, sondern in abflusslosen Senken mit Binnenseen.

Grundsätzlich nimmt die Dichte der wasserführenden Abflussnetze mit steigender Niederschlagsmenge bzw. abnehmender Trockenheit zu. Luftmassen regnen sich an der luvseits gelegenen Anströmrichtung von Mittel- und Hochgebirgen ab; und das sind für Mitteleuropa die Westabdachungen der Gebirge aufgrund der zumeist aus westlichen Richtungen anwehenden, advektiven Luftströmungen. Hier ist folglich die Flussdichte, definiert als Fließstrecke pro Oberfläche (km/km^2), am höchsten. Umgekehrt verringert sich im Regenschatten von Nord-Süd-verlaufenden Gebirgen die Flussdichte, wie dies etwa östlich der Schwarzwald-Abdachung in der Baar oder auf der Leeseite des Harzes ersichtlich ist. Da die mittlere jährliche Niederschlagshöhe in den Teileinzugsgebieten der Elbe bei nur 601 mm/Jahr bzw. der Donau bei 749 mm/Jahr liegt, kommt es in den mitteldeutschen Trockengebieten zu einer flächendeckenden Rarefizierung der Flussnetze (Ahnert 2003).

Die räumliche Ausdehnung und Intensität von Niederschlagsereignissen ist zusammen mit der Bodenbeschaffenheit und der Geologie des jeweiligen Untergrundes verantwortlich für Änderungen im zeitlichen Abflussgeschehen (Höltling und Coldey 2013). Die Verdunstung von oberflächlichem Regenwasser, als Evaporation bezeichnet, und die Abgabe von Wasserdampf durch die Pflanzendecke (Transpiration) verringern den Anteil am Niederschlagswasser, der zeitlich verzögert nach einem Niederschlagsereignis in den Fließgewässern erscheint (Wood et al. 2007). Grundsätzlich kann Niederschlag (*precipitation*) in Form

von Regen, Tau, Hagel oder Schnee entweder oberflächlich abfließen oder aber nach Infiltration des Bodens den Grundwasserspiegel auffüllen. Insbesondere nach lang anhaltenden Niederschlägen oder nach der Schneeschmelze wird eine flächige Neubildung des Grundwasserkörpers beobachtet. Der hangwärts abfließende Oberflächenabfluss (*surface runoff*) und der Zwischenabfluss (*interflow*) in den oberflächennahen Bodenschichten kommen unmittelbar dem Vorfluter (*receiving stream, receiving water course*) zugute, füllen diesen auf und dienen als sogenannter Direktabfluss unmittelbar der Entwässerung (Abb. 1.2).

Das den Boden infiltrierende Sickerwasser, welches dem hydraulischen Gradienten folgend sich im Sickerraum fortbewegt, bewirkt eine Perkolation des Bodensubstrates (Sommer et al. 2000). Das Sickerwasser (*gravitational water, percolating water*) bewegt sich vertikal von der Erdoberfläche in Richtung Grundwasser und durchströmt auf diesem Wege die ungesättigte, vadose Zone (*vadose zone, unsaturated zone*), um das Grundwasser zu speisen. Mit zunehmendem Flurabstand, gemessen als Entfernung von der Geländeoberkante zum Grundwasserspiegel, benötigt das Sickerwasser verständlicherweise mehr Zeit, bis es das Grundwasser erreicht hat. Die Infiltrationskapazität bezeichnet die maximal mögliche Infiltrationsrate bei starken Niederschlägen; sie hängt von der Größe und Durchlässigkeit der Poren im Boden ab. Toniger Lehm etwa versiegelt den Boden und reduziert die Infiltrationskapazität auf 2–5 mm/h (Ahnert 2003). Wenn die Niederschlagsmenge bei Starkregen höher ist als die Infiltrationskapazität, kommt es zum Oberflächenabfluss, der auch als Horton-Abfluss bezeichnet wird. Sind dem Niederschlagsereignis längere Phasen von Starkregen vorausgegangen und ist der Boden bereits wassergesättigt, genügen schon geringere Niederschlagsmengen für den Sättigungsabfluss (Abb. 1.3). Durch die erosive Arbeit des hangabwärts fließenden Oberflächenwassers werden Bodenpartikel in Bewegung gesetzt, und es erfolgt ein Sedimenttransport

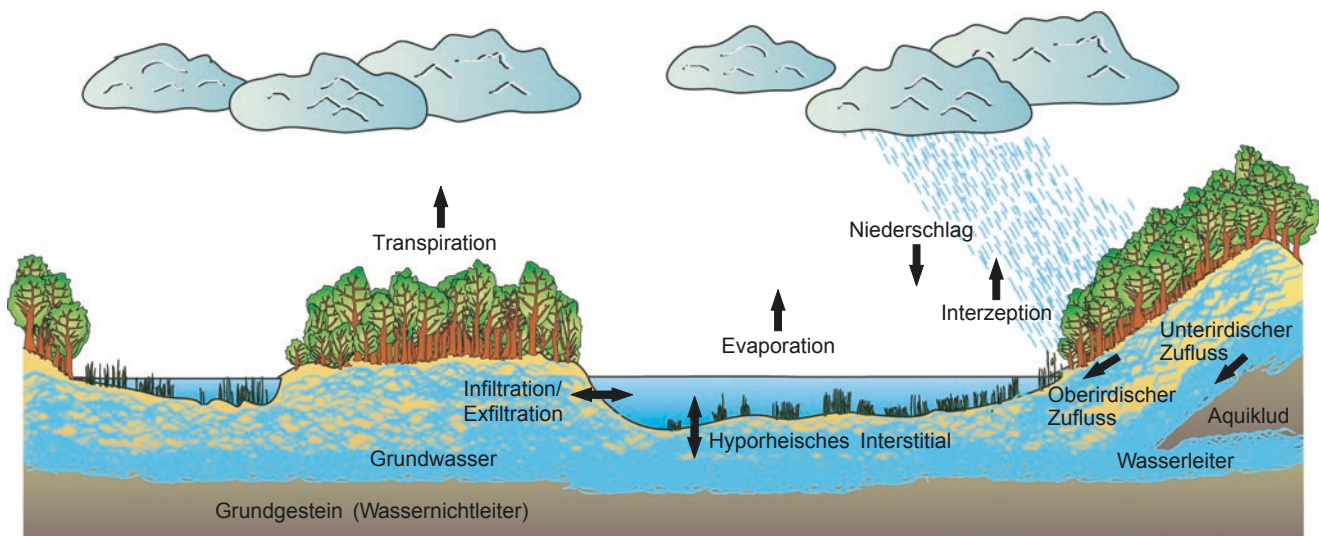


Abb. 1.2 Schema der Grundwasserneubildung in einer Auenlandschaft. Wasser gelangt in Form von Niederschlag sowie als ober- bzw. unterirdischer Zufluss in die Talniederung und füllt als Sickerwasser den Grundwasserspeicher auf. Durch Verdunstung an vegetationslosen Flächen (Evaporation) sowie an der Vegetation (Interzeption) ebenso wie durch Wasseraufnahme über Pflanzenwurzeln und Transport zu den Blättern (Transpiration) vermindert sich die Grundwasserneubildung. Austauschvorgänge zwischen dem Fließgewässer und dem parapotamalen Raum erfolgen im hyporheischen Interstitial und im Uferbereich durch Infiltration bzw. Exfiltration. Das überschüssige Wasser wird als Oberflächen-, Zwischen- und Grundwasserabfluss direkt dem Vorfluter zugeführt



■ **Abb. 1.3** Die Wasserfüllung von Fließgewässern wird vom zeitlichen Ablauf der Niederschlagsereignisse im Einzugsgebiet bestimmt, wobei Gewässer mit höherem Geländegefälle und kleinem Einzugsgebiet nach Starkregen höhere Hochwasserspitzenabflüsse und größere Abflussmengen aufweisen, bezogen auf ihre relative Einzugsgebietsgröße, als Flüsse mit größerem Einzugsgebiet (Urff, Kellerwald, Hessen)

in die tieferliegende Aue, der in seiner Gesamtheit zu einer flächenhaften Abtragung oberflächlichen Regolithmaterials führt. Unter Regolith versteht man dabei die oberflächliche Decke aus Lockergestein, die am Ort der Entstehung durch Verwitterung (*weathering*) liegen geblieben ist, noch bevor das Material durch Oberflächenabfluss infolge von Spüldenudation fortgetragen wird.

Ein beträchtlicher Anteil des Niederschlagswassers verdunstet bereits, bevor es das Grundwasser erreicht hat, entweder auf Pflanzenoberflächen als Interzeptionsverdunstung oder über dem Umweg von Bodeninfiltration, Wasseraufnahme über Pflanzenwurzeln und nachfolgender Transpiration. Unter dem Begriff Evapotranspiration werden beide Verdunstungsformen zusammengefasst; ihre quantitative Erfassung geschieht mittels eines Lysimeters. Unter Baumbestand ist die Evapotranspiration besonders hoch, ebenso nimmt die Verdunstung bei höheren Windgeschwindigkeiten, niedrigerer Luftfeuchtigkeit und höherer Temperatur zu. Im Spätsommer bei selteneren Niederschlagsereignissen kann es im belaubten Auenwald zu einer deutlichen Grundwasserabsenkung kommen, denn das Blattwerk der Bäume schirmt den Auenboden (*alluvial soil*) vor Bodeninfiltration durch die dann saisonal selteneren Niederschlagsereignisse ab. Zudem bewirken die spätsommerlich hohen Temperaturen eine starke Evapotranspiration, während der Wasserstand im Fließgewässer zugleich niedrig ist.

Von dem flächenhaften Abfluss unterschieden werden muss die linienhafte Neubildung des Grundwasserspeichers in Gewässernähe. Neben dem Oberflächenabfluss in Fließgewässern gibt es zusätzlich auch einen gewässerbegleitenden Abfluss unterhalb der Gewässersohle, der im Übergangsbereich zwischen Fluss zu Grundwasser vermittelt und dessen Ausmaß von der Wasserdurchlässigkeit der Gewässersohle abhängt. Der prozentuale Anteil der Uferfiltration (*bank filtration*) an der Grundwasserneubildung variiert regional und ist in den reliefierten Mittelgebirgen mit lockerem Festgestein höher als in den nördlichen Flachlandgebieten mit quartären Sanden bzw. Schottergebieten, in denen die flächenhafte Grundwasserneubildung überwiegt. Bei



■ **Abb. 1.4** Der Übertritt von Überschwemmungs- und Qualmwasser hinterlässt bei winterlichen Überschwemmungen nach der Schneeschmelze hohe Wasserstände in der Weichholzaue (Eder bei Fritzlar)

bordvollem Abfluss steigt die Uferfiltration und drückt das Flusswasser in die benachbarte Aue, auch wenn dieses nicht über die Ufer tritt (■ **Abb. 1.4**).

In Auengebieten (*river floodplain, riparian zone*) liegt die Höhe des Grundwasserspiegels zumeist nahe unter der Geländeoberfläche. Die Infiltration von Oberflächenwasser aus Niederschlägen entlang der Uferlinie (*shore line*) drückt das Uferfiltrat in den benachbarten Wasserkörper mit nur kurzen Verweilzeiten in der ungesättigten Bodenzone. Das Süßwasser (*fresh water*) aus dem oberirdisch verlaufenden Wasserkörper speist das Grundwasser und füllt den Grundwasserspiegel auf. Das pro Zeit- und Flächeneinheit dem Grundwasser zugeführte Wasservolumen wird als Grundwasser-Neubildungsrate bezeichnet: Es ist größer bei höherem Wasserstand im Vorfluter. Sollte der Oberflächenwasserspiegel unter dem Grundwasserspiegel liegen, kommt es dagegen umgekehrt zu einer Exfiltration von Grundwasser in das fließende Oberflächengewässer, was sich als Nettozunahme des Wasserstandes besonders bei niedrigem Wasserstand im Vorfluter bemerkbar macht (Krause et al. 2007). Gerade in Auenwäldern mit einer dynamischen Wasserverteilung kann der Grundwasserspiegel periodisch oberhalb des Fließgewässers liegen und trägt dann zur Entwässerung der Aue bei (■ **Abb. 1.5**). In Quelleneinzugsgebieten bzw. im Quellbereich beobachtet man eine Grundwasserexfiltration in Richtung des Gerinnes, während in flussnahen Auenbereichen durch die Transpiration der Auenvegetation (*floodplain vegetation, alluvial vegetation*) eine Uferfiltration (*bank filtration*) zulasten des Oberflächenwassers stattfindet. Die Dynamik dieser natürlichen Austauschprozesse im Bereich der Uferlinie zielt also auf einen Ausgleich zwischen ober- und unterirdischem Abfluss, verkoppelt die Grundwassersysteme über das Verhältnis von Infiltration und Exfiltration mit dem Oberflächenwasser und stellt insgesamt die hydraulische Konnektivität des Auengrundwasserleiters mit dem Vorfluter her (Amoros und Bornette 1999; Böhnke und Geyer 2000; Grischek et al. 2000; Malard et al. 2002; Kalbus et al. 2009).

In der gesättigten Zone des Grundwassers sind die Hohlräume, Poren und Klüfte im Boden- und Gesteinsbereich vollständig mit



■ **Abb. 1.5** In verzweigten großen Strömen wie dem Rhein fließt das strömende Wasser in mehreren Gerinnen, die unterirdisch über lateralen Wasseraustausch miteinander verbunden sind (Steingruengiesse bei Mackenheim)

Wasser gefüllt; Kapillarwasser steigt aus dem Grundwasserkörper auf und bildet oberhalb den Kapillarsaum. Je nach Beschaffenheit des Untergrundssubstrats kann es sich entweder um eine durchlässige Matrix handeln, dann liegt ein Aquifer vor, oder aber die Matrix ist wenig permeabel bzw. sogar undurchlässig, sodass ein Aquitard oder Aquiklud besteht. Grundwasser-gering- und -nichtleiter können die Strömungsrichtung vorgeben, denn auch wenn die Fließrichtung des Grundwassers grundsätzlich der Erdanziehungskraft folgt, so muss sie sich doch der geologischen Beschaffenheit des Untergrunds anpassen. Wenn der Grundwasserleiter von einer wasserundurchdringlichen Schicht gedeckt ist und unter einem hydrostatischen Druck steht, der höher ist als der Atmosphärendruck, kann es bei einer lokalen Unterbrechung der Deckschicht zu einem Austritt des gespannten Grundwassers kommen: Ein artesischer Brunnen entsteht.

Die Fließgeschwindigkeit in grundwasserführenden Gesteinsschichten hängt von der Korngröße und Verdichtung der Matrix ab. Grobkörnige Schotterkörper in Aquiferen von hoher Porosität oder kluftreiche Hohlräume in Karstsystemen zeichnen sich durch hohe Fließgeschwindigkeiten des Grundwassers aus. Sind dagegen die Interstitialräume klein, fließt das Porengrundwasser mit niedrigeren Geschwindigkeiten in der Größenordnung von wenigen Zentimetern bis Metern pro Tag. Die Bewegung des Grundwassers wird bestimmt durch die hydraulische Leitfähigkeit der durchflossenen Bodenmatrix, erfasst über den Durchlässigkeitsbeiwert, und das Druckgefälle zwischen zwei Querschnitten, die hydraulische Potenzialdifferenz. Die Darcy-Gleichung besagt, dass die in Litern pro Zeiteinheit gemessene Durchflussrate Q dem Produkt aus dem Durchlässigkeitsbeiwert k , dem durchflossenen Querschnitt A als der aufsummierten Querschnittsfläche der durchflossenen Hohlräume und dem hydraulischen Gradienten H/L entspricht, wobei H die Druckdifferenz zwischen zwei Querschnitten im Abstand L darstellt. Der Durchlässigkeitsbeiwert k steigt mit zunehmender Poren- und Hohlraumgröße im Gestein von Ton ($<10^{-7} \text{ m}^* \text{ s}^{-1}$, *clay*) über Schluff (10^{-5} – $10^{-9} \text{ m}^* \text{ s}^{-1}$, *silt*) und Sand (10^{-3} – $10^{-5} \text{ m}^* \text{ s}^{-1}$, *sand*) bis hin zu Kies ($<10^{-1} \text{ m}^* \text{ s}^{-1}$, *gravel*). Trotz eines hohen Porenvolumens (*soil porosity*) ist toniger Untergrund aufgrund seines geringen Porendurchmessers für Grundwasser

nur wenig durchlässig. Die Temperatur des Grundwassers, sofern dieses von der Bodenoberfläche entfernt ansteht, ist über das Jahr konstant und entspricht der mittleren durchschnittlichen Jahreslufttemperatur des entsprechenden Gebietes. Demgegenüber zeigt oberflächennahes Grundwasser und Uferfiltrat aus Fließgewässern größere Schwankungen im jährlichen Temperaturverlauf.

Auf seinem Weg durch den Untergrund ist das Grundwasser vielfältigen chemischen Veränderungen unterworfen. Im Vergleich zum relativ ionenarmen Regenwasser ist im Grundwasser eine Vielzahl von Anionen und Kationen gelöst, die aus den geochemischen Verwitterungsprozessen entstanden sind. Während der Perkolation durch die Bodenhorizonte nimmt das Grundwasser die Produkte der Lösungsverwitterung auf und transportiert diese in gelöster Form weiter. Die Lösungsverwitterung von Mineralsalzen im Wasser wird gefördert durch die Ausbildung von Hydratationshüllen um die gelösten Ionen, die wiederum eine Folge der Dipolstruktur der Wassermoleküle bzw. der hohen Dielektrizitätskonstante von Wasser ist. Chemische Verwitterungsprozesse umfassen nicht nur Hydratation, sondern auch eine unüberblickbare Vielfalt von Hydrolyse- und Redoxreaktionen. Weil das Wasser im Untergrund ständig in Bewegung ist, kann sich allerdings kaum ein chemisches Gleichgewicht zwischen Dissoziation und Ausfällung einstellen.

Unter physikalischer Verwitterung versteht man eine mechanische Zerkleinerung des Gesteins durch Frost-, Hitze- und Salzsprengung, aber erst die chemische Verwitterung verändert das Gestein durch Einwirkung von Säuren oder durch Lösungsvorgänge, sodass etwa Feldspat, Quarz und Glimmer aus Granit freigesetzt wird. Je nach Beschaffenheit setzen Minerale der physikalischen und chemischen Verwitterung unterschiedliche Widerstände entgegen: Olivin beispielsweise ist als Magnesium-Eisen-Silikat am schwächsten widerstandsfähig, während Eisen- oder Aluminiumoxide sowie Tonminerale nur schwer durch Wassereinwirkung in Lösung gehen. Von den Salzgesteinen sind Halit (Steinsalz, NaCl) und Sylvit (Kalisalz, KCl) am besten wasserlöslich. Für die Verwitterung von Kalkstein ist die Anwesenheit von Kohlendioxid in natürlichem Wasser erforderlich. Das durch die Karbonatisierung entstandene Kalziumhydrogencarbonat, $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$, ein Salz der Kohlensäure, ist im Unterschied zum Kalzit, CaCO_3 , leichter wasserlöslich.

Außer Protonen sind Natrium-, Kalium-, Kalzium-, Magnesium- und Aluminium-Ionen die wichtigen austauschbaren Kationen. Als Endprodukte der Silikatverwitterung aus Glimmern wie Biotit und Muskovit bestehen die Tonminerale aus mehreren, parallel verlaufenden Silikat-Molekülschichten und zeichnen sich durch eine hohe Kationenaustauschkapazität aus. Kationenaustausche finden bevorzugt an den Oberflächen kolloidaler Partikel statt, wie sie in Tonmineralen oder Humus vorkommen. In Tonmineralen geschieht der Kationenaustausch durch den Ersatz von metallischen Zentralionen in Silizium-Tetraedern, wobei negative Ladungen in den Schichtpaketen den Einbau von Kationen und damit den Zusammenhalt der kolloidalen Schichten fördern. Dreischicht-Silikate mit Kalium-Ionen in den Zwischenschichtsräumen, wie sie in Glimmern in großer Menge enthalten sind, geben bei ihrer Verwitterung K^+ -Ionen ab, welche gegen Hydronium-Ionen (H_3O^+) bzw. H^+ -Ionen ausgetauscht werden. Dreischicht-Tonminerale bestehen aus einer Al-OH-Oktaederschicht, die von zwei Si-O-Tetraederschichten umrahmt wird. Der Kaliumgehalt

ist in Glimmern mit Korngrößen von $>2\ \mu\text{m}$ höher als in Tonmineralen mit kleineren Korngrößen (ca. 10 %). Beim Illit, einem randlich aufgeweiteten Tonmineral, liegen der Kaliumgehalt bei 4–6 % und die Kationenaustauschkapazität bei $0,2\text{--}0,5\ \text{mval g}^{-1}$. Montmorillonit (Smectit), ein weiteres Tonmineral, hat eine noch höhere Kationenaustauschkapazität ($0,7\text{--}1,3\ \text{mval g}^{-1}$) bei niedrigerem Kaliumgehalt ($<1\ \%$).

Bei ähnlicher Korngröße wie Tonminerale ($<2\ \mu\text{m}$) haben Huminkolloide eine noch höhere Kationenaustauschkapazität. Huminkolloide entstehen als organische Bodensubstanz aus abgestorbenen pflanzlichen und tierischen Bestandteilen durch biologische Umbauprozesse, an denen im Boden lebende Mikroorganismen, Pflanzenwurzeln und Tiere beteiligt sind, die in ihrer Gesamtheit als Edaphon bezeichnet werden. Das Edaphon zerkleinert das Ausgangsmaterial mechanisch und/oder chemisch, wobei Pflanzenbestandteile wie Zellulose, Hemizellulose und Lignin enzymatisch umgebaut werden. Bei der Humifizierung entstehen hochpolymere, zyklische, dunkelbraun bis schwarz gefärbte Verbindungen von kolloidaler Größenordnung, die durch phenolische Hydroxyl- und Carboxylgruppen sauer reagieren. Diese komplexen Mischpolymerisate speichern metallische Kationen und bewirken eine hohe Bodenfruchtbarkeit. Nach dem Polymerisationsgrad und den chemischen Eigenschaften unterscheidet man zwischen Fulvosäuren, Huminsäuren und Huminen.

Durch Bodenwühler wie Ringelwürmer (Annelida), Wühlmäuse oder Maulwürfe werden die mineralischen und organischen Bodenbestandteile aufgelockert. Die Durchmischung des Bodens durch die Grabtätigkeit von unterirdisch lebenden Tieren, als Bioturbation bezeichnet, fördert nicht nur die Bodengüte für das Pflanzenwachstum, sondern beeinflusst auch die chemische Zusammensetzung des in den Boden einsickernden Regenwassers. Bereits beim Durchdringen der Humusschicht erfolgt eine Anreicherung des Sickerwassers mit Mineralien. Bioturbation bewirkt eine gute Durchlüftung des Bodens und schafft optimale Bedingungen für den weiteren Aufschluss organischer Bodensubstanzen durch Zersetzer wie saprotrophe Mikroorganismen und saprophage Tiere.

Da Grundwasser von einer heterotrophen Lebensgemeinschaft besiedelt ist, reichert sich Kohlendioxid aus der Respiration von bodenbewohnenden Organismen darin an, während der Sauerstoffgehalt im Grundwasser mosaikartig abnimmt. In tiefem Grundwasser liegt die Sauerstoffsättigung unter der von Kohlendioxid. Grundwasser ist zudem vergleichsweise eisenhaltig mit Konzentrationen von gelösten Eisen-Ionen im Bereich von $1\text{--}10\ \text{mg l}^{-1}$, dies vorrangig in Form von zweiwertigem Eisen (Fe^{2+}). Bei höheren Sauerstoffpartialdrücken fällt das Eisen als Eisenocker, $\text{Fe}(\text{OH})_3$, in dreiwertiger Form aus. Die Produkte der Eisenverwitterung, wie Ferrihydrit und Goethit $\text{FeO}(\text{OH})$, verfärben den Boden braun bis hellgelb. Das metastabile Ferrihydrit wandelt sich in hydromorphen Böden mit der Zeit in Goethit um (Fittschen und Gröngroft 2000). Bei hohen Konzentrationen von Mangan im Grundwasser (bis zu $10\ \text{mg l}^{-1}$) kann es auch zur Ausfällung von Mangan kommen. Im sauren Milieu erfolgt die Ausfällung von Manganoxihydraten mithilfe von manganoxidierenden Bakterien. Die Produkte der Manganoxidation hinterlassen im Unterschied zur Eisenverwitterung eine Schwarzfärbung des Bodens.

Die Lebensbedingungen in den oberen Bodenschichten und im Grundwasser werden von den Puffereigenschaften der anorganischen und organischen Bodenbestandteile bestimmt, die den pH-Wert trotz der Nachlieferung von Protonen im gemäßigt humiden Klima Mitteleuropas relativ konstant halten. Obwohl basisch wirkende Kationen über den Biomasseentzug der Vegetation und durch perkolierendes Sickerwasser entfernt werden, sorgen mehrere Puffersysteme für eine effektive Pufferung der Böden: Huminstoffe als organische und Tonminerale als anorganische Austauscher werden im sauren Milieu unter Abgabe von Kationen protoniert. In karbonathaltigen Böden reagiert Kalzit mit H^+ -Ionen unter Bildung von HCO_3^- -Ionen. Ökologisch bedeutsam ist die Silikatpufferung durch Protolyse von Schichtsilikaten unter Verlust ihrer Funktion als Kationenaustauscher. Bei niedrigen pH-Werten reagieren zudem Eisen- und Aluminiumhydroxide mit Protonen unter Abspaltung von Wasser.

Zwar unterscheiden sich die speziellen Bodeneigenschaften in der azonalen Vegetation der Auenwälder in den großen Stromtälern und feuchten Niederungen maßgeblich von der höhergelegenen zonalen Vegetation, doch sind die Lebensbedingungen und Anpassungen der phreatikolen Organismen im Grundwasser hier ähnlich. In diesen lichtlosen Lebensräumen findet keine Primärproduktion mehr statt, und gemessen an den oberirdischen Lebensräumen ist das besiedelte Grundwasser außerordentlich nahrungsarm. Besonders in den tieferen Grundwasserschichten, dort, wo nur wenige Pflanzenwurzeln hineinreichen, um bei ihrer Zersetzung organische Substanz freizusetzen, herrschen naturgemäß extreme Lebensbedingungen. So ist der Lebensraum Grundwasser, Stygal genannt, vollständig abhängig von der Zufuhr organischer Substanz aus oberirdischen Bereichen. Sauerstoffarmut, Oligotrophie und das Fehlen jahreszeitlicher Temperaturschwankungen sind die Charakteristika des Stygals. Die dort lebenden Stygobionten haben eine Vielzahl konvergierender Adaptionen entwickelt, um sich den Lebensbedingungen des Grundwassers anzupassen. Mit dem Abstand zur Bodenoberfläche nimmt die Artenzahl im Grundwasser ab; in Karstgebieten reicht die Besiedlung in tiefere Schichten als in Gebieten mit Lockergesteinen. Die Mehrzahl der grundwasserbesiedelnden Invertebraten gehört zu den Copepoden (Ruderfußkrebse), Isopoden (Asseln), Hydracarina (Wassermilben), Gastropoden (Schnecken), Turbellarien (Strudelwürmer) und Amphipoden (Flohkrebse), mit Artenzahlen von jeweils mehr als 50 pro Tiergruppe (Griebler und Mösslacher 2003). Detritusfresser wie Fadenwürmer (Nematoden), Bodenmilben (Acari), Springschwänze (Collembola) und Isopoden finden sich in hydromorphen Auenböden. Grundwasserbewohnende Nematoden und Oligochaeten weisen geringere Artenzahlen auf. Gemeinsam ist allen diesen Invertebraten, dass sie Sauerstoffdefizite (*hypoxia*) und Nährstoffarmut (*nutrient limitation*) vergleichsweise gut tolerieren. Von der Makrofauna sollen Lumbriciden (Regenwürmer) und Gastropoden hervorgehoben werden, da sie feuchte Standorte bevorzugen und in Auenwäldern in hohen Artenzahlen und Individuendichten vorkommen (Römbke et al. 2012).

Hohe Abundanzen (*abundance*) erreichen Protozoen, wie Flagellaten (Geißeltierchen) und Amöben (Wechseltierchen), in der unterirdischen Hydrosphäre. Daneben kommen Ziliaten

(Wimpertierchen) und bedingt durch ihre Gestalt nur wenige Heliozoen (Sonnentierchen) im Grundwasser vor, über deren Lebensweise noch wenig bekannt ist. Die im Grundwasser lebenden Protisten ernähren sich vorwiegend von Bakterien und anderen eukaryontischen Einzellern, die sie in den Biofilmen auf Sediment- und Gesteinsoberflächen abweiden. Anders als die Flagellaten der Oberflächengewässer, unter denen sich auch autotrophe und mixotrophe Formen nachweisen lassen, finden sich im unterirdischen Süßwasser fast ausschließlich heterotroph lebende Arten. Als Anpassung an ungünstige Lebensbedingungen können sie Zysten ausbilden.

Die Ausbreitung von Pilzen ist auf obere Bodenschichten beschränkt und aufgrund ihrer saprophytischen Lebensweise an das Vorhandensein von grob-partikulärem organischem Material gekoppelt, wie zerfallenes Laub oder Wurzeln. Als Kohlenstoffquelle dient hauptsächlich Zellulose, Hemizellulose, Pektin und Lignin, das mithilfe extrazellulärer Enzyme abgebaut und vom Myzel aufgenommen wird. Nachgewiesen wurden Vertreter der Ascomycota (Schlauchpilze), Zygomycota (Jochpilze), Oomycota (Algenpilze, Peronosporomycetes) und Basidiomycota (Ständerpilze). Einige dieser Bodenpilze gehen eine Symbiose mit Pflanzenwurzeln ein, die als Ektomykorrhiza bezeichnet wird (Teder

so et al. 2013). Die Mykorrhizapilze erhalten von der Pflanze Assimilate und liefern dieser umgekehrt Nährsalze und Wasser im Austausch zu den durch Photosynthese erzeugten Kohlenhydraten. Für die in Auen- und Bruchwäldern vorkommende Schwarzlerle sind dies unter anderem der Erlentäubling (*Russula pumila*), der Großsporige und der Olivbraune Erlentäubling (*Lactarius cyathuliformis*, *L. obscuratus*) und der Erlengrübling (*Gyrodon lividus*). Mykorrhizapilze sind auch an Weiden beschrieben worden; sie entstammen den Gattungen *Russula* (Täublinge), *Lactarius* (Milchlinge), *Laccaria* (Lacktrichterlinge) und *Cortinarius* (Schleierlinge) (Hryniewicz et al. 2012). Zu den am Erdboden wachsenden Pilzen, deren Fruchtkörper oberirdisch erscheinen, gehören – um nur einige wenige hier zu nennen – etwa der Orangebecherling (*Aleuria aurantia*) (Abb. 1.6), der Hallimasch (*Armillaria mellea*) (Abb. 1.7), das Stockschwämmchen (*Kuehneromyces mutabilis*) (Abb. 1.8), der Gemeine Glimmertintling (*Coprinus micaceus*) (Abb. 1.9), der Flaschen-Stäubling (*Lycoperdon perlatum*) (Abb. 1.10) und die in die Familie der Schweinsohrverwandten (Gomphaceae) gestellte Gelbliche Koralle (*Ramaria flavescens*) (Abb. 1.11). Andere Pilze hingegen besiedeln ausschließlich Stämme und Zweige der Auenbäume, wie der Echte Zunderschwamm (*Fomes fomentarius*) (Abb. 1.12), der



Abb. 1.6 Orangebecherling (*Aleuria aurantia*)



Abb. 1.8 Stockschwämmchen (*Kuehneromyces mutabilis*)



Abb. 1.7 Hallimasch (*Armillaria mellea*)



Abb. 1.9 Gemeiner Glimmertintling (*Coprinus micaceus*)



▣ Abb. 1.10 Flaschen-Stäubling (*Lycoperdon perlatum*)



▣ Abb. 1.11 Gelbliche Koralle (*Ramaria flavescens*)

Goldfellschüppling (*Pholiota aurivella*) (▣ Abb. 1.13), das Judasohr (*Auricularia auricula-judae*) an Holunderbäumen (▣ Abb. 1.14) und der Birkensaftporling (*Piptoporus betulinus*) (▣ Abb. 1.15).

Obgleich Auenböden, bedingt durch häufige Überschwemmungen, ein reichhaltiges Angebot an pflanzenverfügbaren Nährstoffen aufweisen, sind sie dennoch eher arm an Mykorrhizapilzen, verglichen mit anderen Waldgesellschaften. Die geringe Mykorrhizierung von Auenbewohnern aus der Familie der Salicaceae (Weidengewächse) resultiert wahrscheinlich aus der guten Mobilisierbarkeit von Phosphat sowie weiteren Makro- und Mikronährstoffen aus den Auenböden. Pilzhyphen verleihen mykorrhizierten Pflanzen bekanntlich eine verbesserte Nährstoffaufnahme und Toleranz gegenüber Austrocknung, doch aufgrund des in der Aue gewöhnlich herrschenden Nährstoffreichtums und der wechselnden Feuchtigkeit ist Mykorrhizierung hier weniger erforderlich. Möglicherweise spielt in der Aue der Schutz gegen phytopathogene Pilze durch Ektomykorrhiza eine weniger wichtige Rolle. Die Phytoextraktion von potenziell toxischen Schwermetall-Ionen, die über das Fließgewässer eingetragen werden,



▣ Abb. 1.12 Echter Zunderschwamm (*Fomes fomentarius*)



▣ Abb. 1.13 Goldfellschüppling (*Pholiota aurivella*)

wird reduziert (Hryniewicz und Baum 2013). Bei der Endomykorrhizierung durchdringen Pilzhyphen die Rhizodermis hinter der Wurzelspitze und bilden eine Arbuskelstruktur aus, bei der das Plasmalemma der Pflanzenzellen intakt bleibt. Diese Form der vesikulär-arbuskulären Mykorrhiza ist bei den in Auenwäldern häufig vorkommenden Eschen und den verschiedenen Arten von Weidenbäumen beschrieben worden (Fiedler 2001).



■ Abb. 1.14 Judasohr (*Auricularia auricula-judae*)



■ Abb. 1.15 Birkensaftporling (*Piptoporus betulinus*, syn. *Fomitopsis betulina*)

Die dominierende Lebensform in den unterirdischen, mikrobiellen Gemeinschaften sind zweifelsohne die Bakterien. Die Bakteriendichte liegt im anthropogen unbeeinflussten Grundwasser bei 10^4 – 10^6 ml^{-1} ; im Boden werden Dichten von 10^8 – 10^{10} ml^{-1} erreicht. Die Bakterienmasse im Grundwasser korreliert ab einer gewissen Tiefe negativ mit der Entfernung zur Erdoberfläche, zeigt also einen Trend zur Abnahme mit tieferen Bodenschichten. Die geringere Zahl von Bakterien dürfte frei im Grundwasser suspendiert leben, während die überwiegende Anzahl substratgebunden in Mikrokolonien und in Biofilmen auf der Oberfläche von Sedimentkörnern und organischem Material angeheftet ist. Auffällig ist die genetische und physiologische Diversität der bakteriellen Gemeinschaft. Unter den Prokaryonten im Boden findet sich eine unüberblickbare Fülle sowohl von Vertretern der Bakterien als auch von methanproduzierenden Archaeen.

Von großer ökologischer Bedeutung sind die stickstofffixierenden Bakterien. Bei Anwesenheit von Sauerstoff sind Vertreter der Gattung *Azotobacter* und *Azomonas* zur Stickstoffassimilation befähigt, können also unter oxischen Bedingungen mittels enzymatischer Katalyse molekularen Stickstoff durch Nitrogenase fixieren. Die beiden Gattungen dieser freilebenden gramnegativen, pleomorphen Bakterien unterscheiden sich darin, dass *Azomonas* keine Zysten ausbildet. Auch Clostridien, die als grampositive, sporenbildende und obligat anaerobe Bakterien weitverbreitet

in Auenböden vorkommen, können atmosphärischen Stickstoff als N-Quelle nutzen (Diazotrophie). Aerobe Bodenbakterien aus der Familie der Rhizobiaceae sind zur Fixierung von N_2 befähigt, welchen sie weiter zu pflanzenverfügbarem Ammonium für Leguminosen reduzieren. Die gramnegativen Rhizobien penetrieren die Wurzeln von Fabaceen und induzieren die Bildung von Wurzelknöllchen, in denen sie geschützt und in mutualistischer Symbiose mit den Wirtspflanzen leben. Für Auenwälder ist besonders die Symbiose von Erlen mit dem Aktinomyzeten *Frankia alni* bedeutsam. Dieses stickstofffixierende, filamentöse Bodenbakterium bildet Aktinorrhiza an den Wurzeln von Erlen, die sich morphologisch deutlich von den Wurzelknöllchen der Leguminosen unterscheiden. Nach der Infektion der Wurzel produziert *Frankia alni* das Enzym Nitrogenase und beginnt, der Wirtspflanze Nährstoffe in Form von Stickstoffverbindungen zur Verfügung zu stellen.

Unter den bodenbewohnenden Bakterien befinden sich ferner Nitrifizierer, die den Stickstoff in Ammonium zu Nitrit und Nitrat oxidieren. Nitritbakterien wie *Nitrosomonas* bewältigen den ersten Schritt der Nitrifikation; das entstehende Nitrit wird dann weiter von Nitratbakterien, zum Beispiel *Nitrobacter*, zum besser pflanzenverfügbaren NO_3^- umgesetzt. Umgekehrt reduzieren Denitrifikanten (*nitrate reducers*) unter anoxischen Bedingungen über mehrere Zwischenschritte Nitrat und Nitrit zu elementarem Stickstoff, welches gasförmig dem Auenboden entweicht. Nitrat wird im Grund- und Sickerwasser zügig durch nitratreduzierende Bakterien umgesetzt. Unter anaeroben Bedingungen wird Nitrat zu elementarem Stickstoff, N_2 , reduziert und damit dem Nährstoffkreislauf entzogen.

Denitrifizierende Mikroorganismen und Pflanzen bilden Stickstoffmonoxid, NO , und Lachgas, N_2O , die ebenfalls den Boden in gasförmigem Zustand verlassen (van der Lee et al. 2004; Mulholland et al. 2008; Schulz-Zunkel et al. 2012). Die Denitrifikation ist ein sehr komplexer Prozess; daran beteiligt sind mehrere Enzyme wie die membrangebundene Nitratreduktase (Umwandlung von NO_3^- zu Nitrit, NO_2^-), die ebenfalls membranständige Nitritreduktase, die Stickstoffmonoxid-Reduktase und zuletzt die Distickstoffmonoxid-Reduktase. Denitrifikanten gehören verschiedenen Gattungen chemolithotropher Mikroorganismen an, genannt seien *Pseudomonas*- und *Bacillus*-Arten, *Paracoccus denitrificans* und *Alcaligenes faecalis*. Das gramnegative, schwefeloxidierende Bakterium *Thiobacillus denitrificans* benutzt den Schwefel im schwer löslichen Pyrit, FeS_2 , um Nitrat zu Stickstoff umzusetzen.

Mikrobielle Aktivitäten im oberflächennahen Untergrund schließen sulfid- und schwefeloxidierende Bakterien ein. Das Tiefgrundwasser besiedeln eisen- und manganoxidierende Bakterien als weitere Gruppen von chemolithoautotrophen Mikroorganismen. *Gallionella ferruginea* nutzt die bei der Oxidation von zweiwertigen Eisen-Ionen mit Sauerstoff freigesetzte Energie zur Deckung ihres Stoffwechselbedarfes. *Hyphomicrobium manganoxidans* und einige *Pseudomonas*-Arten oxidieren Mn^{2+} -Ionen (Eleftheriadis 1976; Ehrlich 1980; Ehrlich 2002). In diesem Zusammenhang ist erwähnenswert, dass acetogene und methanogene Mikroorganismen eine von der oberirdischen Photosynthese unabhängige Primärproduktion in unterirdischen, lichtlosen Lebensräumen aufrechterhalten, bei der geogene Gase als

einzigste Energie- und Kohlenstoffquelle genutzt werden. Da aufgrund der Filterwirkung des Untergrunds oberirdisch entstandene Nährstoffeinträge kaum in nennenswerter Konzentration im Tiefengrundwasser nachweisbar sind, sollten die aus der Erdkruste freigesetzten aufsteigenden Gase Wasserstoff, Kohlendioxid und Methan gemäß dieser Hypothese eine vom Sonnenlicht unabhängige bakterielle Gemeinschaft konstituieren.

Literatur

- Ahnert F (2003) Einführung in die Geomorphologie. Dritte Auflage. Eugen Ulmer, Stuttgart
- Amoros C, Bornette G (1999) Antagonist and cumulative effects of connectivity: A predictive model based on aquatic vegetation in riverine wetlands. *Archiv für Hydrobiologie Suppl* 115:311–327
- Böhnke R, Geyer S (2000) Grundwasserdynamik in Auensedimenten der Mittleren Elbe. In: Friese K, Witter B, Miehl G, Rode M (Hrsg.) Stoffhaushalt von Auenökosystemen: Böden und Hydrologie, Schadstoffe, Bewertungen. Springer Verlag, Berlin, S 99–108
- Ehrlich HL (1980) Different forms of microbial manganese oxidation and reduction and their environmental significance. In: Trudinger PA, Walter MR, Ralph BJ Biogeochemistry of ancient and modern environments. Proceedings of the fourth International symposium on Environmental Biogeochemistry (ISEB) and conference on biogeochemistry in relation to the mining industry and environmental pollution (Leaching Conference), held in Canberra, Australia, 26 August – 4 September 1979, Springer Verlag, Berlin
- Ehrlich HL (2002) Geomicrobiology. Vierte Auflage. Marcel Dekker Verlag, New York, Basel
- Eleftheriadis D (1976) Mangan- und Eisenoxidation in Mineral- und Thermalquellen: Mikrobiologie, Chemie und Geochemie. Dissertation, Universität des Saarlandes, Saarbrücken
- Fiedler HJ (2001) Böden und Bodenfunktionen in Ökosystemen, Landschaften und Ballungsgebieten, Forum Eipos Band 7, Expert-Verlag, Renningen-Malmsheim
- Fittschen R, Gröngroft A (2000) Eisen- und Manganverteilung in eingedeichten Auenböden der Mittelelbe. In: Friese K, Witter B, Miehl G, Rode M (Hrsg.), Stoffhaushalt von Auenökosystemen: Böden und Hydrologie, Schadstoffe, Bewertungen. Springer Verlag, Berlin, S 79–88
- Griebler C, Mösslacher F (2003) Grundwasser-Ökologie. Facultas Universitätsverlag, Wien
- Grischek T, Macheleidt W, Nestler W (2000) Hydrochemische Erfassung des Stoffaustausches zwischen Oberflächenwasser und Grundwasser in der Torgauer Elbaue. In: Friese K, Witter B, Miehl G, Rode M (Hrsg.) Stoffhaushalt von Auenökosystemen: Böden und Hydrologie, Schadstoffe, Bewertungen. Springer Verlag, Berlin, S 119–128
- Höfting B, Coldewey WG (2013) Hydrogeologie. Einführung in die Allgemeine und Angewandte Hydrogeologie. Achte Auflage. Springer Spektrum, Berlin
- Hryniewicz K, Baum C (2013) Selection of ectomycorrhizal willow genotype in phytoextraction of heavy metals. *Environ Technol* 34:225–230
- Hryniewicz K, Toljander YK, Baum C, Fransson PM, Taylor AF, Weih M (2012) Correspondence of ectomycorrhizal diversity and colonisation of willows (*Salix* spp.) grown in short rotation coppice on arable sites and adjacent natural stands. *Mycorrhiza* 22:603–613
- Kalbus E, Schmidt C, Molson JW, Reinstorf F, Schirmer M (2009) Influence of aquifer and streambed heterogeneity on the distribution of groundwater discharge. *Hydrol Earth Syst Sci* 13:69–77
- Krause S, Bronstert A, Zehe E (2007) Groundwater-surface water interactions in a North German lowland floodplain. Implications for the river discharge dynamics and riparian water balance. *J Hydrol* 347:404–417
- van der Lee GEM, Venterink HO, Asselman NEM (2004) Nutrient retention in floodplains of the Rhine distributaries in The Netherlands. *River Res Appl* 20:315–325
- Malard F, Tockner K, Dole-Olivier MJ, Ward JV (2002) A landscape perspective of surface-subsurface hydrological exchanges in river corridors. *Freshwater Biol* 47:621–640
- Mulholland PJ, Helton AM, Poole GC, Hall RO, Hamilton SK, Peterson BJ, Tank JL, Ashkenas LR, Cooper LW, Dahm CN, Dodds WK, Findlay SE, Gregory SV, Grimm NB, Johnson SL, McDowell WH, Meyer JL, Valett HM, Webster JR, Arango CP, Beaulieu JJ, Bernot MJ, Burgin AJ, Crenshaw CL, Johnson LT, Niederlehner BR, O'Brien JM, Potter JD, Sheibley RW, Sobota DJ, Thomas SM (2008) Stream denitrification across biomes and its response to anthropogenic nitrate loading. *Nature* 452:202–205
- Römbke J, Blick T, Dorow WHO (2012) Die Regenwürmer (Lumbricidae) des Naturwaldreservats Kinzigau (Hessen). Untersuchungszeitraum 1999–2001. In: Blick T, Dorow WHO, Kopelke JP. Kinzigau. Zoologische Untersuchungen. 1999–2001, Teil 1, Naturwaldreservate in Hessen, Band 12, Hessisches Ministerium für Umwelt, Klimaschutz, Landwirtschaft, und Verbraucherschutz, Landesbetrieb Hessen-Forst, Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt (Hrsg.), Wiesbaden, S 23–52
- Sommer T, Hesse G, Luckner L, Büchel G (2000) Grundwasserströmung und Stoffwandlung in Flußauen am Beispiel der Unstrut. In: Friese K, Witter B, Miehl G, Rode M (Hrsg.), Stoffhaushalt von Auenökosystemen: Böden und Hydrologie, Schadstoffe, Bewertungen. Springer Verlag, Berlin S 139–148
- Schulz-Zunkel C, Scholz M, Kasperidus HD, Krüger F, Natho S, Venohr M (2012) Nährstoffrückhalt. In: Scholz M, Mehl D, Schulz-Zunkel C, Kasperidus HD, Born W, Henle K (Hrsg.) Ökosystemfunktionen von Flussauen. Analyse und Bewertung von Hochwasserretention, Nährstoffrückhalt, Kohlenstoffvorrat, Treibhausgasemissionen und Habitatfunktion. Naturschutz und Biologische Vielfalt, Band 124. Bundesamt für Naturschutz, Bonn Bad Godesberg, S 48–72
- Tedersoo L, Mett M, Ishida TA, Bahram M (2013) Phylogenetic relationships among host plants explain differences in fungal species richness and community composition in ectomycorrhizal symbiosis. *New Phytol* 199:822–831
- Wood PJ, Hannah DM, Sadler JP (Hrsg.) (2007) Hydroecology and ecohydrology: Past, present and future. John Wiley, Chichester