

# Unbeabsichtigte und gezielte Eingriffe in aquatische Lebensgemeinschaften

3. Franz-Ruttner-Symposium

---

Laufener Seminarbeiträge 3/97



Limnologische Forschungsstation Seon

**ANL** Bayerische Akademie  
für Naturschutz und  
Landschaftspflege



# **Unbeabsichtigte und gezielte Eingriffe in aquatische Lebensgemeinschaften**

## **3. Franz-Ruttner-Symposion**

13.-15. Oktober 1995  
im Kloster Seeon (Oberbayern)

Veranstalter:

Gesellschaft der  
Freunde und Förderer der  
Limnologischen Forschungsstation Seeon  
der Ludwig-Maximilians-Universität  
München e.V. (GFL)

Tagungsleitung:

Prof. Dr. Otto Siebeck  
Limnologische Forschungsstation Seeon  
des Zoologischen Instituts  
der Universität München

---

Herausgeber:

Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)  
D - 83406 Laufen/Salzach, Postfach 1261  
Telefon (08682) 8963-0, Telefax (08682) 8963-17 (Verwaltung) und 1560 (Fachbereiche)  
E-Mail: Naturschutzakademie@t-online.de  
Internet: <http://www.anl.de>

1997

Zum Titelbild:

Das im Jahre 994 vom Pfalzgrafen Aribo gegründete Kloster Seeon war bis zur Säkularisation im Jahre 1803 eine Heimstätte des Benediktinerordens. Nach der folgenden sehr wechselreichen Geschichte, in deren Verlauf das Kloster viele Jahre zum Besitz von Herzog Nikolaj Maximilianowitsch Leuchtenberg, einem Enkel des Zaren Nikolaus I., gehörte, ist es heute *Kultur- und Bildungszentrum des Bezirks Oberbayern*. Diese Institution ist auch der Eigentümer des Klostersees, der, in unmittelbarer Nähe der Limnologischen Forschungsstation Seeon des Zoologischen Instituts der Ludwig-Maximilians-Universität München gelegen, zugleich auch der "Haussee" dieser wissenschaftlichen Einrichtung ist.

Der Klostersee gehört zum *Naturschutzgebiet Seeoner Seen* und ist damit Teil der Eiszerfallslandschaft, die sich von Rimsting am Chiemsee bis nördöstlich des Ortes Seeon erstreckt und auch das seit 1939 bestehende *Naturschutzgebiet Eggstätt-Hemhofer-Seenplatte* einschließt. Zur Zeit wird ein spezielles Biotopverbundkonzept umgesetzt, durch welches die beiden Naturschutzgebiete über zahlreiche Feuchtbiootope, kleine Stand- und Fließgewässer miteinander verknüpft werden sollen. Die Luftaufnahme zeigt das *Kultur- und Bildungszentrum Kloster Seeon* auf einer Halbinsel, durch welche man einen großen Teil des Sees - den Weitsee - von einem kleinen Teil - dem eigentlichen Klostersee - unterscheiden kann. Die in vielen Büchern und Zeitschriften vielgepriesene Natur- und Kulturlandschaft im Umfeld von Seeon und der imposante Klosterbau mit der Klosterkirche symbolisieren aber auch die enge Verbindung von Natur und Kultur in diesem ländlichen Raum.

Mit der schematischen Darstellung des Einflusses von planktonfressenden Fischen auf einen Teil der aquatischen Mikroorganismen (aus dem Beitrag von H. Arndt, S. 77-88, Abb. 8) wird die zentrale Themenstellung des vorliegenden 3. Franz-Ruttner-Symposiums angedeutet: Wechselwirkungen in Lebensgemeinschaften, die durch gezielte Eingriffe (hier: Regulation planktonfressender Fische) innerhalb gewisser Grenzen manipulierbar sind. ( O. Siebeck)

(Foto: Luftbildverlag GmbH Hans Bertram, 85540 Haar)

### **Laufener Seminarbeiträge 3/97**

Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

ISSN 0175 - 0852

ISBN 3-931175-34-0

---

Die Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege ist eine dem Geschäftsbereich des Bayerischen Staatsministeriums für Landesentwicklung und Umweltfragen angehörende Einrichtung.

---

Schriftleitung: Prof. Dr. Otto Siebeck

Redaktion: Dr. Notker Mallach (ANL)

Für die Einzelbeiträge zeichnen die jeweiligen Referenten verantwortlich.

Die Herstellung von Vervielfältigungen -auch auszugsweise- aus den Veröffentlichungen der Bayerischen Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege sowie deren Benutzung zur Herstellung anderer Veröffentlichungen bedürfen der schriftlichen Genehmigung.

Satz: Christina Brüderl (ANL)

Druck und Bindung: ANL; Druck-Deckel: Fa. Grauer, 83410 Laufen; Druck auf Recyclingpapier (100% Altpapier)

## Vorwort

Mit dem hier vorliegenden "Laufener Seminarbeitr." stellt die Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege nunmehr bereits zum dritten Mal Fachvorträge vor, die anlässlich des Franz-Ruttner-Symposium gehalten wurden. Das Symposium fand im Kloster Seeon unter Leitung von Prof. Dr. Otto Siebeck in Kooperation mit der ANL statt. Manch Leser - es sei denn, er ist Limnologe - wird sich fragen: Wer war denn eigentlich Franz-Ruttner?

Näheres über den Namensträger dieser so interessanten Seminare und den Wissenschaftszweig Limnologie im Rahmen der Ökologie und im Bezug zum Naturschutz finden Sie in den beiden Laufener Seminarbeiträgen Nr. 2/86 und 3/88. Darin enthalten sind u.a. ein Festvortrag von Prof. Dr. Hans-Joachim Elster vom Limnologischen Institut der Universität Konstanz und das Begrüßungsreferat von Prof. Dr. Otto Siebeck. In beiden Vorträgen ist alles über die Forscherpersönlichkeit und den verehrungswürdigen Menschen Franz Ruttner zu finden.

Mit der Limnologischen Forschungsstation Seeon unter Leitung von Prof. Dr. Otto Siebeck und den von ihm geführten Symposien wird im Geiste des bedeutenden Limnologen Franz Ruttner (1882-1961), der über 30 Jahre die in der ganzen wissenschaftlichen Welt bekannte Biologische Station in Lunz (Niederösterreich) geleitet hat, die Tradition dieser Forschungsrichtung erfolgreich weitergeführt. Limnologie wird dabei gesehen und betrieben als umfassende Ökologiewissenschaft, die die Zusammenarbeit und Synthese sucht zu anderen Disziplinen und die auch den Menschen in seiner Existenz miteinbezieht. Seit Jahren gelingt es Prof. Dr. Otto Siebeck mit viel Geschick, verschiedene Spezialisten zum Erfahrungsaustausch und zur engen Zusammenarbeit zusammen zu bringen.

Wie sein Lehrer Franz Ruttner in Lunz ist auch Prof. Siebeck mit Erfolg darauf bedacht, die seit 1972 bestehende Limnologische Forschungsstation in Seeon, die dem Zoologischen Institut der Universität München angeschlossen ist, nicht nur zu einer Stätte der ökologisch-limnologischen Forschung, sondern auch zu einem Zentrum der Begegnung zu machen.

Die Kontakte zur ANL sind dabei von Anfang an erfreulich eng. Sie fanden eigentlich bereits statt noch bevor die ANL 1976 gegründet wurde, als es noch um die Bestimmung des Ortes der zu errichtenden ANL ging. So gehörte Prof. Dr. Otto Siebeck von Anfang an auch dem Kuratorium der ANL an, das zusammen mit dem Präsidium der ANL vorsteht.

Und wir, die ANL, freuen uns, daß wir in enger Zusammenarbeit mit Prof. Dr. Otto Siebeck die Tagungsberichte zu den Franz-Ruttner-Symposien herausgeben dürfen, wodurch unser gemeinsames Anliegen, lebensfreundliche Nutzungskonzepte für Gewässer und Seen zu entwickeln und das Gewässerleben zu bewahren, mehr als deutlich gemacht werden kann.

Wie bereits die Titel der vorigen Tagungsberichte Nr. 2/86 "Elemente der Steuerung und der Regulation in der Pelagialbiozönose" und Nr. 3/88 "Wirkungen von UV-B - Strahlung auf Pflanzen und Tiere" erkennen lassen, ist darin viel Interessantes und auch nach ca. 10 Jahren immer noch Aktuelles zu erfahren. Angesichts der anhaltenden Ozonloch-Diskussion also wahrlich keine Eintagsfliegen. Und das trifft mit Sicherheit auch auf den vorliegenden Band zu, der den Titel "Unbeabsichtigte und gezielte Eingriffe in aquatische Lebensgemeinschaften" trägt.

So möchte ich Herrn Prof. Dr. Otto Siebeck herzlich danken für dieses gelungene Symposium und die Übernahme der Schriftleitung der vorliegenden Broschüre. Die weitere Arbeit bei der Herausgabe haben wir im eigenen und unser aller Interesse gern geleistet.

Viel Gewinn beim Lesen wünscht Ihnen  
Ihr



Dr. Christoph Goppel  
Direktor der Bayerischen Akademie  
für Naturschutz und Landschaftspflege

---

Vorwort		3
Programm des Symposions		5-6
Zusammenfassung des Symposions	Otto SIEBECK	7-10
Eröffnungsrede	Thomas GOPPEL	11-15
Grußwort	Hubert NEUBERGER	16
Unbeabsichtigte und gezielte Eingriffe in aquatische Lebensgemeinschaften - Begrüßung und Einleitung in das Thema des Symposions	Otto SIEBECK	17-26
Reaktionen eines Seeökosystems auf kontinuierliche Zu- und Abnahme von Phosphatimporten - dargestellt am Beispiel des Bodensees	Meinhard SIMON	27-37
Nahrungskettenmanipulation: Die Rolle von Kompensationsmechanismen für Top-down-Prozesse	Winfried LAMPERT	39-46
Randbedingungen für eine wirksame Biomanipulation: Die Rolle der Phosphatbelastung	Jürgen BENNDORF	47-60
Kalzitfällung und Nahrungskettenmanipulation	Rainer KOSCHEL, Peter KASPRZAK & Alf SCHREIBER	61-76
Spielen Protozoen bei der Manipulation pelagischer Nahrungsnetze eine Rolle?	Hartmut ARNDT	77-88
Biomanipulation und das mikrobielle Nahrungsnetz	Hans GÜDE	89-97
Einfluß periodischer Veränderungen von Milieubedingungen auf mikrobielle Lebensgemeinschaften	Peter A. WILDERER	99-106

---

## Programm des Symposions

---

### Freitag, 13. Oktober 1995

Am Abend Anreise der Referenten und gemeinsames Abendessen im Landgasthof Scheitzenberg, Seon

### Samstag, 14. Oktober 1995

Wissenschaftliche Veranstaltung im Benediktussaal des Kultur- und Bildungszentrums des Bezirks Oberbayern im Kloster Seon

Dr. Christoph Goppel  
Direktor der Bayerischen Akademie für  
Naturschutz und Landschaftspflege

Grußwort

Ministerialdirigent Dr. Dieter Engelhardt  
in Vertretung des  
Schirmherrn des 3. Franz-Ruttner-Symposions  
Dr. Thomas Goppel,  
Byerischer Staatsminister für  
Landesentwicklung und Umweltfragen

Eröffnungsrede

Stellvertretender Landrat des Landkreises Traunstein  
RA Hubert Neuberger

Grußwort

Prof. Dr. Otto Siebeck  
Limnologische Forschungsstation Seon  
des Zoologischen Instituts der Universität München  
83370 Seon

Begrüßung und  
Einleitung in das Thema

Privatdozent Dr. M. Simon  
Kommissarischer Leiter des  
Limnologischen Instituts der  
Universität P.O. Box 5560 X 913  
78434 Konstanz

Reaktionen eines Seeökosystems auf  
kontinuierliche Zu- und Abnahme von  
Phosphatimporten  
- dargestellt am Beispiel des Bodensees

Prof. Dr. J. Benndorf  
Institut für Hydrobiologie der  
Technischen Universität  
01062 Dresden

Randbedingungen für eine wirksame  
Biotopmanipulation: die Rolle der  
Phosphatbelastung

Prof. Dr. W. Lampert  
Geschäftsführender Direktor am  
Max-Planck-Institut für Limnologie  
24306 Plön/Holstein

Nahrungskettenmanipulation:  
Die Rolle von  
Kompensationsmechanismen für  
Top-down-Prozesse

Prof. Dr. R. Koschel  
Institut für Gewässerökologie  
16775 Neuglobsow

Kalzitfällung und  
Nahrungskettenmanipulation

Privatdozent Dr. H. Arndt  
Institut für Ökologie der  
Ernst-Moritz-Arndt Universität  
18565 Kloster Hiddensee

Spielen Protisten bei der Manipulation  
pelagischer Nahrungsnetze eine Rolle?

## Programm des Symposions

---

Dr. H. Güde  
Landesanstalt für Umweltschutz  
Baden-Württemberg  
Institut für Seenforschung  
88085 Langenargen/Bodensee

Biomaniplulation und das  
mikrobielle Nahrungsnetz

Prof. Dr. P. A. Wilderer \*)  
Lehrstuhl und Prüfamnt für  
Wassergüte und Abfallwirtschaft  
TU München  
85748 Garching

Einfluß periodischer Veränderungen  
von Milieubedingungen auf mikrobielle  
Lebensgemeinschaften

Dipl. Biol. A. Sell \*\*)

Aspekte der indirekten Förderung  
von Chaoborus

### **Sonntag, 15. Oktober 1995**

Besichtigung der Limnologischen Forschungsstation Seeon und der Posterausstellung über die bisherigen Ergebnisse der Untersuchungen zum Thema "UV-B-Wirkungen auf pelagische Crustaceen", die im Rahmen des Bayerischen Klimaforschungsprogrammes (BayFORKLIM) durchgeführt worden sind.

---

\*) Herr Prof. Dr. Wilderer war leider verhindert am Symposion teilzunehmen,  
stellte aber dankenswerter Weise sein Vortragsmanuskript zur Verfügung.

\*\*) Frau Dipl. Biol. Sell hat ihr Vortragsmanuskript bedauerlicherweise nicht abgeliefert.

# Unbeabsichtigte und gezielte Eingriffe in aquatische Lebensgemeinschaften

## Zusammenfassung des Symposions

Otto SIEBECK

### Reaktionen eines Seeökosystems auf kontinuierliche Zu- und Abnahme von Phosphatimporten - dargestellt am Beispiel des Bodensees (SIMON)

1. Die Phosphorimporte in den Bodensee stiegen insbesondere unter dem Einfluß der landwirtschaftlichen Entwicklung ab Beginn der 50er Jahre besonders schnell an (rasante Eutrophierung). Die während der Frühjahrsvollzirkulation gemessenen **Gesamtphosphorkonzentrationen** erreichten 1979/80 mit ca. 90 mg/m<sup>3</sup> ihr Maximum.

2. Im Zuge vielfältiger Sanierungsmaßnahmen (Bau von Kläranlagen, Reduzierung phosphathaltiger Waschmittel etc.) im Einzugsgebiet des Bodensees ist es gelungen, die rasante Eutrophierung nicht nur zu stoppen, sondern erheblich zurückzufahren: Die während der Frühjahrsvollzirkulation gemessenen **Gesamtphosphorkonzentrationen** lagen im Jahre 1995 nur noch bei 20 mg/m<sup>3</sup>. Die Verminderung der Gesamtphosphorkonzentration wurde ab 1980 nachgewiesen. Sie hält auch Mitte der 90er Jahre noch nahezu uneingeschränkt an.

3. Die biologischen Reaktionen des Bodensees folgten dieser Entwicklung unterschiedlich zeitverzögert und jeweils in Schüben. Zwischen 1961/62 bis 1967 verdoppelte sich das **Phytoplanktonfrischgewicht** (Jahresmittelwerte) von 8 auf 16 g/m<sup>2</sup>, blieb bis 1975 im wesentlichen gleich, erhöhte sich aber schon im folgenden Jahr - vor allem durch sommerliche Vegetationsblüten - auf 25 g/m<sup>2</sup>. Während der Vegetationsblüte wurden 1979-1981 sogar Werte von über 100 g/m<sup>2</sup> überschritten. Eine Reduktion des mittleren jährlichen Phytoplanktonfrischgewichts wurde ab 1982 nachgewiesen, doch ohne eindeutigen Trend zu fortlaufend niedrigeren Werten. In zeitlich begrenzten Entwicklungsphasen, wie z.B. während der Vegetationsblüte im Frühjahr, während des Klarwasserstadiums oder im Herbst wurden keine wesentlich veränderten Werte gefunden. Der Rückgang der Jahresmittelwerte beruht vor allem auf den niedrigeren Werten während der Phase der allgemeinen Nährstofflimitierung im Epilimnion der sommerlichen Schichtung.

4. Im Gegensatz zu deutlich nachweisbaren Veränderungen in der Phytoplankton-Artenzusammensetzung war zwischen 1980 bis 1991 mit Werten

zwischen 250-330 g C/m<sup>3</sup> x Jahr kein wesentlicher Unterschied in der Jahressumme der phytoplanktischen **Primärproduktion** nachweisbar. Seit 1992 liegen die Werte um 230-250 g C/m<sup>3</sup> x Jahr. Während die mittlere jährliche Phytoplanktonbiomasse zwischen 1979 bis 1993 um 50 % abgenommen hat, hat sich die phytoplanktische Primärproduktion nur um ca. 25 % vermindert. Man führt diesen Unterschied darauf zurück, daß sich die Biomasse des Nanophytoplanktons erheblich weniger stark verringert hat als die des Micro- und Netzplanktons.

5. Die **Zooplanktondichten** und die **Fischerträge** haben sich (nach Angaben aus der älteren Literatur: Nüman, Kiefer, Elster !) im Bodensee schon seit den 20er Jahren im Sinne einer auffälligen Zunahme verändert (beim Zooplankton zwischen 1920-1959 im Mittel um den Faktor 10), hinsichtlich der mittleren Jahresfänge der Blaufelchen (*Coregonus lavaretus*) von 120 t zwischen 1910-1915 auf 640 t zwischen 1957-1960. In den entsprechenden Zeitabschnitten ergab sich für die Weißfische (Cypriniden) ein Zuwachs von 30 t auf 115 t. Trotz der weiterhin anhaltenden Zunahme der P-Importe bis 1980 gingen die Fangerträge der Blaufelchen ab Anfang der 60 er Jahre wieder dramatisch zurück (statt der erwähnten 640 t nur noch 220 t zwischen 1961-1964). Nach SIMON hielt die Dichtezunahme der wichtigsten herbivoren Crustaceen bis etwa zur Mitte der 70 er Jahre an, um von dann ab ebenfalls schon wieder zurückzugehen, obgleich die Eutrophierung noch anstieg. Daraus folgt, daß es keinen einfachen Zusammenhang zwischen dem zunehmenden Nährstoffangebot und der Reaktion der Glieder des pelagischen Nahrungsnetzes gibt (vgl. BENNDORF, ARNDT, GÜDE, KOSCHEL).

**Allgemeine Schlußfolgerung:** Die Beziehungen zwischen Nährstoffangebot und den diversen Gliedern des pelagischen Nahrungsnetzes sind wesentlich komplexer als früher auf der Basis der einfachen Nahrungskette und ohne Berücksichtigung der Protisten und Bakterien angenommen. Aus diesem Grunde spielt die Analyse der Interaktionen im gesamten pelagischen Nahrungsgewebe eine zunehmend wichtigere Rolle in der limnologischen Forschung. Das zeigen die folgenden Referate anhand verschiedener Forschungsansätze, bei welchen sich die Nahrungskettenmanipulation als wichtiges Werkzeug dieser Analysen erweist.

## **Nahrungskettenmanipulation: Die Rolle von Kompensationsmechanismen für Top-down-Prozesse**

(LAMPERT)

1. **Nahrungsnetze** beschreiben die funktionelle Organisation von Lebensgemeinschaften, deren Mitglieder nicht etwa an konstante, sondern an variable Umweltbedingungen angepaßt sind, die für die betreffenden Lebensräume typisch sind (vgl. BENNDORF, GÜDE, ARNDT).

2. Jede Nahrungskettenmanipulation bedeutet eine gewisse Störung in der funktionellen Organisation des Nahrungsnetzes. Solange diese Störungen nicht größer sind als die gewöhnlicherweise vorkommenden Veränderungen, können die betroffenen Arten durch Anpassungen darauf reagieren. Dabei kommen unterschiedliche Mechanismen zum Tragen, je nachdem, ob es sich um **vorhersagbare** z.B. periodische oder **nicht-vorhersagbare Störungen** handelt. In ersterem Falle werden die störanfälligen Arten oder Klone eliminiert und durch resistente ersetzt. Im zweiten Fall bleiben diejenigen Arten bzw. Klone erhalten, deren Individuen in Anpassung an die Art der Störung mit einer Veränderung ihrer Gestalt, ihres Lebenszyklus oder ihres Verhaltens reagieren. Reaktionen der Organismengesellschaft auf Nahrungskettenmanipulation (= unvorhersagbare Störung) sind somit durch vorübergehende phänotypische Veränderungen gekennzeichnet. Auf vorhersehbare Störungen antworten die Arten vermutlich mit der Evolution permanenter Verteidigungsmechanismen (vgl. WILDERER)

3. In ihrer Gesamtheit wirken die verschiedenartigen Reaktionen der Organismen eines Nahrungsnetzes auf eine Nahrungskettenmanipulation der damit provozierten Störung entgegen: Effekte, die an der Spitze des Nahrungsnetzes zum Tragen kommen, werden daher auf den verschiedenen Trophieebenen in Richtung der Basis des Nahrungsnetzes durch **Kompensationsvorgänge** zunehmend gedämpft. Integrale Eigenschaften des Systems, wie z.B. die gesamte Algenbiomasse, bleiben im Grenzfall unverändert erhalten (Abpufferung der Störeffekte). Das praktische Ziel der Nahrungskettenmanipulation kann aus diesem Grunde - vor allem in tiefen Seen häufig nicht erreicht werden (vgl. BENNDORF, GÜDE, ARNDT)

4. Die Glieder des Nahrungsnetzes müssen sich auf jeder Trophiestufe mit **Bottom-up** und **Top-down-Prozessen** auseinandersetzen, um Lösungen zur Sicherung ihrer Existenz zu finden. Bottom-up - Prozesse erfordern Lösungen zur Sicherung einer Ernährung, welche die Mortalität durch Top-down - Prozesse (Fraßdruck durch Räuber) mittels Produktion einer hinreichenden Nachkommenschaft ausgleicht. Darüber hinaus können Mechanismen entwickelt werden, welche die Mortalität vermindern, indem sie dem Fraßdruck durch Verwirklichung verschiedener Verteidigungsstrategien (Er schwerung des Gefressenwerdens) entgegengesteu-

ern, z.B. Bildung hoher Rücken bei Karauschen unter dem chemischen Einfluß des Hechtes, Bildung von Dornen bei Rädertieren, vertikale Ausweichwanderungen des Zooplanktons unter dem chemischen Einfluß von Fischen. Der chemische Einfluß entsteht somit durch räuberbürtige Substanzen (=Kairomone), die bei der Beute Abwehrreaktionen auslösen.

## **Randbedingungen für eine wirksame Biomani-pulation: Die Rolle der Phosphatbelastung (BENNDORF)**

1. In der Diskussion der Folgen von Nahrungskettenmanipulationen spielen zwei Theorien eine besondere Rolle: 1. die "**Kaskadentheorie**", nach welcher sich die Folgen der an der Spitze des Nahrungsnetzes provozierten Änderungen ohne wesentliche Hemmnisse nach der Basis ausbreiten (z.B. Förderung der Raubfische - weniger zooplanktonfressende Fische - mehr Zooplankton - weniger Algen) und 2. die "**Top-down / bottom up - Theorie**", nach welcher die entsprechenden Folgen von Änderungen an der Spitze des Nahrungsnetzes in Richtung Basis zunehmend gedämpft werden. Im Grenzfall würde die Entwicklung der phytoplanktischen Biomasse auch nach der Nahrungskettenmanipulation nur vom Angebot an Nährstoffen und Strahlungsenergie abhängig sein. Der in der Praxis der Seenrestaurierung erwünschte Effekt einer starken Reduktion der phytoplanktischen Biomasse würde einen Prozeß voraussetzen, welcher der Kaskadentheorie entspricht (vgl. LAMPERT, GÜDE).

2. Aus der **kritischen Überprüfung von Ergebnissen der Nahrungskettenmanipulation**, die an ganzen Seen durchgeführt worden sind, folgt, daß sie nicht eindeutig nur nach einer der beiden unter 1 genannten Theorien interpretierbar sind. Es hat aber den Anschein, als ob die Ergebnisse der Nahrungskettenmanipulation in kleinen Seen mit geringer Tiefe (5m) eher der Kaskadentheorie entsprechen, in großen tiefen Seen eher der Top-down / bottom up Theorie (vgl. LAMPERT).

3. Es wird die von BENNDORF entwickelte Hypothese von der **Biomani-pulations-Effektivitäts-Schwelle der Phosphatbelastung (BESP)** vorgestellt, welche die "Top-down / bottom up - Theorie" erweitert. Nach dieser Hypothese setzt der Erfolg einer Nahrungskettenmanipulation in großen Seen voraus, daß die Durchflußrate (= Wassererneuerungsrate) niedrig ist und eine kritische Schwelle des Phosphatangebots unterschritten wird. Es ist denkbar, daß dieser Vorgang durch Förderung des herbivoren Zooplanktons im Zuge einer Nahrungskettenmanipulation durch Erhöhung der Sedimentationsrate phosphathaltiger Partikel (Zooplanktonfaeces, abgestorbene Zooplankter, Kalzit-Aggregate) verstärkt wird. Die Reduzierung der Phytoplanktonbiomasse erfolgt demnach nicht nur auf direktem Wege durch Fraß, sondern auch indirekt durch eine interne Reduktion des Phosphatangebots.

4. Es werden Methoden und Ergebnisse von experimentellen **Langzeituntersuchungen** vorgestellt, welche bei Einstellung unterschiedlicher Randbedingungen der Phosphatbelastung eine Prüfung der BESP-Hypothese zum Ziele haben. Darüber hinaus wird das mathematische Model SALMO (Simulation by an Analytical Lake Model) vorgestellt, welches zur weiteren Analyse der Freilandbefunde eingesetzt wird.

5. Bezüglich der **Praxis der Seenreinhaltung** wird herausgestellt, daß Nahrungskettenmanipulation und Reduzierung der Phosphatbelastung durch Sanierungsmaßnahmen keine Alternativen sind, sondern eher kombiniert werden müssen, um die erwünschten Wirkungen zu erreichen. Nahrungskettenmanipulation allein führt jedenfalls höchstens zu kurzzeitig anhaltenden Wirkungen, wenn sie nicht mit einer hinreichenden Reduktion der Nährstoffbelastung verbunden sind.

### **Kalzitfällung und Nahrungskettenmanipulation (KOSCHEL)**

1. Die bei übersättigten Lösungen von  $\text{CaCO}_3$  unter den Bedingungen der biogenen Entkalkung zustandekommende Kalzitfällung steht in enger Beziehung zum Phosphatangebot und zur Photosyntheserate. Da die Photosyntheserate unter anderem von der phytoplanktischen Biomasse und diese von der Grazingrate des herbivoren Zooplanktons abhängig ist, sind bei einer **Nahrungskettenmanipulation** auch Wirkungen auf die Kalzitfällung und damit auch auf das pflanzenverfügbare Phosphatangebot zu erwarten: Da eine Abnahme der Grazingrate eine Zunahme der phytoplanktischen Biomasse bewirkt und nun größere Photosyntheseraten möglich sind, steigt der Bedarf an Phosphat, durch dessen Verminderung die Kalzitfällung gefördert wird.

2. Kalzitkristalle werden vom filtrierenden Zooplankton auch direkt aufgenommen. Es gibt daher Fälle, in welchen eine durch Kalzitkristalle in Seen hervorgerufene mineralische Trübung durch das Grazing filtrierender Planktoncrustaceen verschwunden sind. Da die Kalzitkristalle zusammen mit den nährstoffhaltigen Fäkalpellets ausgeschieden werden und deren Sedimentation beschleunigen, kommt es unter diesen Bedingungen zu einer rascheren **Nährstoffverarmung** in den oberen Wasserschichten.

### **Spielen Protozoen bei der Manipulation pelagischer Nahrungsnetze eine Rolle? (ARNDT)**

1. Es wird herausgestellt, daß die **Rolle der Protisten** im Zusammenhang mit der Nahrungskettenmanipulation bisher kaum berücksichtigt worden sind, weil sich allein schon aus dem Kenntnisstand zur klassischen Nahrungskette erfolversprechende Eingriffe in das pelagische Nahrungsnetz ableiten ließen. Der Biomasseanteil der Hauptvertreter des

Protozooplanktons bestehend aus Ciliaten, heterotrophen Nano- und Mikroflagellaten - am gesamten Zooplankton liegt im Mittel aber immerhin zwischen 15 - 50 %. Unter besonderen Bedingungen ist ein Anteil von bis zu 90 % nicht ausgeschlossen. Bedenkt man die gegenüber den Metazoen vielfach höhere Stoffwechselrate, so wird deutlich, daß die Gruppe der Protisten nicht ohne weiteres vernachlässigbar ist. Das bestätigen quantitative Untersuchungen, nach welchen der Kohlenstofffluß über das mikrobielle Nahrungsnetz einen wesentlichen Teil der bei der Primär- und Mikrobensekundärproduktion gebundenen Energie an höhere trophische Niveaus überträgt.

2. Bei hinreichend hohen Dichten des **herbivoren Crustaceenplanktons** - vor allem der Daphnien - ist der Fraßdruck auf das gesamte Mikroplankton so hoch, daß die Vertreter des mikrobiellen Nahrungsnetzes unterdrückt werden. Diese Bedingungen sind in Seen aber nur phasenweise verwirklicht (vgl. GÜDE)

3. Das **Nahrungsspektrum der Protisten** reicht von gelöster organischer Substanz, Detrituspartikeln und Viren bis zu großen Protisten und kleinen Metazoen. Von kleineren Amöben ist bekannt, daß sie in kurzer Zeit Massenentwicklungen von Cyanobacteriaceen vernichten konnten. Ob die Freßaktivität bei hinreichender Dichte jemals ausreicht, um in Seen durch Phytoplanktonfraß auch Klarwasserstadien herbeizuführen, erscheint, von Einzelhinweisen abgesehen, sehr fraglich. Zur Erklärung nimmt man an, daß bei den Protisten gegenüber den Daphnien selektives Fressen stärker ausgeprägt ist. Das bedeutet, daß nur ein Teil des Phytoplanktons als Nahrung akzeptiert wird und daß infolge des rascheren Stoffumsatzes ein erheblicher Anteil der Nährstoffe relativ rasch wieder zur Ausscheidung gelangt. Diese Nährstoffe stehen der Regeneration der Algen zur Verfügung.

4. Infolge ihrer Heterogenität hinsichtlich ihrer Ernährungsweise und damit auch hinsichtlich ihrer Funktion in einem Nahrungsweben, aber auch wegen der vergleichsweise kurzen Populationszyklen lassen sich die Protisten keineswegs als funktionell einheitliche Gruppe in das **Konzept der trophischen Kaskade** einordnen, die ja auch eine gewisse Beständigkeit hinsichtlich der Abundanz ihrer Glieder voraussetzt. Diese Unterschiede gegenüber dem Crustaceenplankton bieten den Protisten aber die Möglichkeit einer kurzfristigen Einstellung auf Veränderungen in der Abundanz und Zusammensetzung z.B. des herbivoren Crustaceenplanktons und des Phytoplanktons. Auf diese Weise könnte durch die Übernahme von Leistungen, die zuvor von Vertretern des Crustaceenplanktons erfüllt worden sind, eine gewisse Pufferung zustandekommen: Eine solche wäre denkbar, wenn nach einem Zusammenbruch der Daphnienpopulation der zuvor von dieser Gruppe geleistete Stofffluß in einem

hinreichenden Anteil von den Protisten übernommen werden würde.

## **Bio-manipulation und das mikrobielle Nahrungsnetz** (GÜDE)

1. Daphnia Arten beeinflussen durch Fraß und durch Nahrungskonkurrenz die **Zusammensetzung der Mikrobengesellschaft** und damit auch deren Funktion im Nahrungsgewebe. Ohne Fraßdruck auf Protozoen ändert sich die Struktur der bakteriellen Lebensgemeinschaft in Richtung zu komplexeren Wuchsformen (z.B. Filamente, Zellaggregate), um dem unter diesen Bedingungen starken Fraßdruck durch die Protozoen entgegenzuwirken. Werden die Protozoen bei hinreichend hohen Daphniaabundanz zurückgedrängt, dominieren in den Bakterienpopulationen frei suspendierte Einzelzellen.

2. Die **Vernachlässigung des Studiums der Interaktionen** zwischen den Vertretern der klassischen Nahrungskette einerseits und den Protisten und Bakterien andererseits wird in jüngerer Zeit zunehmend als Mangel empfunden, weil die Interpretation der Ergebnisse der Nahrungskettenmanipulation auf der Grundlage der "klassischen" Nahrungskette (z.B. Phytoplankton herbivores Zooplankton planktivore Fische - Raubfische) und der Kaskaden - bzw. Top-down / Bottom up -Theorie in der Regel viele Fragen offen läßt (vgl. GÜDE, LAMPERT, BENNDORF, ARNDT ).

3. Mit wachsender Abundanz der Daphnien erhöht sich der Fraßdruck nicht nur auf das Phytoplankton, sondern auch auf das Mikrozooplankton, wodurch sich dessen Fraßdruck auf das **Bakterienplankton** verringert. Eine wichtige Funktion des Bakterienplanktons besteht darin, daß es den durch die Freßtätigkeit des Zooplanktons entstehenden phytoplanktischen Abfall (z.B. ausgelaufene Zellbestandteile durch die mechanische Zerstörung der Zellen, und Ausscheidung von Faeces) in bakterielle Biomasse umsetzt, die über die Zwischenstation Protozoen oder - ohne diese Zwischenstation - direkt vom Crustaceenplankton genutzt werden kann. Das Nahrungsangebot für die Bakterien und damit auch deren Produktion wachsen mit der Daphnienabundanz. Der Abnahme der Bakterienbiomasse durch verstärkten Fraßdruck der Daphnien kann auf diese Weise wirksam entgegengesteuert werden.

4. Die vorrangige Bedeutung des mikrobiellen Nahrungsnetzes besteht nicht in der Bereitstellung eines zusätzlichen Nahrungsangebots für das filtrierende Crustaceenplankton, sondern in der Sicherung einer

hohen Primärproduktion durch die **Freisetzung von Nährstoffen**. Bakterien können jedoch als Nährstoff-Falle wirken und somit die Primärproduktion von unten nach oben (bottom-up) steuern.

5. **Nahrungskettenmanipulation** mit dem Ziel der Förderung des algenfressenden Zooplanktons führt zu einfacher strukturierten mikrobiellen Lebensgemeinschaften mit erhöhten Auf- und Abbauraten.

## **Einfluß periodischer Veränderungen von Milieubedingungen auf mikrobielle Lebensgemeinschaften** (WILDERER)

1. Die **Manipulation mikrobieller Lebensgemeinschaften** durch Änderung der Milieubedingungen ist wegen der raschen Reaktion der Mikroorganismengesellschaft ein hervorragendes Instrument zur Analyse ihrer Anpassung (" Climax-Lage " = stationärer Zustand ) und deren funktionelle Konsequenzen. Sie beschleunigt den Erkenntnisfortschritt in der ökologischen und biochemischen Grundlagenforschung, deren Ergebnisse für die Technik der modernen Abwasserreinigung unentbehrlich sind.

2. Zusammensetzung und Leistung einer mikrobiellen Lebensgemeinschaft werden durch viele Milieufaktoren bestimmt. Unter diesen spielt der **periodische (= vorhersagbare) Wechsel (= Störung, Streß)** eine bedeutende Rolle. Er kann daher zur Kontrolle von Funktion und Konformität mikrobieller Lebensgemeinschaften eingesetzt werden. So zwingt beispielsweise periodischer Wechsel zwischen ausreichender Versorgung mit Sauerstoff und Mangel an Sauerstoff aerobe und anaerobe Mikroorganismen (z.B. Nitrifikanten und Denitrifikanten) in eine Biozönose. Ihre Diversität nimmt zu und infolgedessen auch ihre Anpassungsfähigkeit. In modernen Anlagen der biologischen Abwasserreinigung, in welchen der Kreislauf von Belebtschlamm in einer Kaskade erfolgt, könnte die besondere Wirkung des periodischen Wechsels bestimmter Milieubedingungen zur Optimierung der erwünschten Leistungen ausgenutzt werden.

3. Periodische Wechsel werden durch die Größen **Frequenz** (Häufigkeit, mit der die Mikroorganismen bestimmten Milieubedingungen - z.B. reichliches und mangelhaftes Angebot an Sauerstoff, hohe und niedrige Nährstoffkonzentration ausgesetzt werden) und **Amplitude** (z.B. Konzentrationsunterschiede) beschrieben. Infolge witterungsabhängiger unperiodischer Wechsel im Zulaufvolumen des Abwassers sind die Möglichkeiten, Frequenz und Amplitude wichtiger Umweltfaktoren zu kontrollieren, jedoch begrenzt.

## *Rede*

von

*Staatsminister Dr. Thomas Goppel,\**

*Bayer. Staatsministerium für Landesentwicklung und Umweltfragen,  
als Schirmherr des 3. Franz-Ruttner-Symposiums*

Sehr geehrter Herr Professor Siebeck, liebe Ehrengäste, verehrte Teilnehmer dieses Symposiums!

Herzlich willkommen hier im Kloster Seeon!

Im Namen und in Vertretung des heute leider verhinderten Tagungs-Schirmherrn Umweltminister Dr. Goppel begrüße ich Sie alle zu dieser ebenso wichtigen wie vielversprechenden Veranstaltung.

**"Eingriffe in aquatische Lebensgemeinschaften"** - das ist, mit Respekt, ein Riesenthema. Und wenn man unter unbeabsichtigtem und gezieltem Eingreifen das Einwirken des Menschen in die Natur versteht, so darf man in der **Geschichte** getrost weit zurückgehen.

Gleich die frühesten Anfänge der Zivilisation, ob im Zweistromland, im Indusgebiet oder in Ägypten, waren eng verknüpft mit Nutzung und Bändigung von Wasser. Das vorrangige Ziel dabei war die Feld-Bewässerung mit ausgeklügelten Kanal- und Damm-Systemen. Ja selbst Flüsse wurden schon umgeleitet und Seen trockengelegt.

Für die Lebensgemeinschaften dieser Gewässer blieb dies alles nicht ohne Folgen. Barrieren in den Flüssen hatten Auswirkungen auf wandernde Fischarten. Abwässer und Abfälle großer Metropolen wie Babylon oder Rom beeinflussten die Wasserqualität und den Sauerstoffhaushalt der Flüsse kaum anders als heute - und letztlich damit auch ihre Lebenswelt.

All diese gezielten und ungezielten Eingriffe blieben jedoch über den längsten Zeitraum der Menschheitsgeschichte stets lokal eng begrenzt. Erst die Entstehung Hunderter großer Städte, die flächendeckende Entwicklung von Technik, der Fortschritt der Wasserkraftnutzung von der einfachen Mühle bis hin zur modernen Stromgewinnung, der Einsatz der Wasserbautechnik von der Sicherung der Floßfahrt und Holzwirtschaft bis hin zur heutigen Perfektion, und last not least die scheinbare Notwendigkeit, auch der letzten Auenlandschaft noch Land abzugewinnen und gleichzeitig die dort entstehenden Siedlungen vor Hochwasser zu schützen - alles

das erst führte und führt in Summe zu wirklich tiefgreifenden Veränderungen auch der Lebensgemeinschaften, um die es hier geht.

Ein besonders **krasses Beispiel aus der Gegenwart** zeigt uns, daß das technisch Machbare nicht immer auch etwas Sinnvolles ist. Die UNO spricht von der "größten menschengemachten Katastrophe dieses Jahrhunderts" - sie meint die **langsame Austrocknung des Aral-Sees**. In Kasachstan und Usbekistan sind inzwischen direkt und indirekt 30 Millionen Menschen davon betroffen. Ursache ist die vollständige Nutzung der Seezuflüsse zur landwirtschaftlichen Bewässerung. Dadurch ist bereits jetzt der Umfang des einst viertgrößten Binnensees der Welt um die Hälfte geschrumpft. Der Salzgehalt des Sees hat sich vervierfacht. Die Folge ist die völlige Vernichtung seiner früheren Lebensgemeinschaften.

Nur langsam setzt bei den Verantwortlichen ein Umdenken ein: Und so wird, unterstützt übrigens von der Konrad-Adenauer-Stiftung, z.B. die Umstellung der Bewässerungstechnik in der Landwirtschaft geplant. Wenigstens ist zu hoffen, daß dieses Negativbeispiel andere davon abhält, ähnliche Fehler zu begehen.

Nicht immer freilich sind und waren Eingriffe durch den Menschen gleich auf den ersten Blick von Nachteil. So beschreibt ein **Baurat Haubenschmied** in einem Vortrag "Über die Verunreinigung der Isar durch die Münchner Kanalwässer", daß die Äsche bei Freising einen ausgezeichneten Ernährungszustand aufweise. Er bedauert freilich im gleichen Vortrag auch, daß unterhalb Münchens die Koppe ausgestorben sowie die Fischart Rutte nicht weit davon entfernt sei.

Interessant ist, daß dies einem Vortrag aus dem Jahre 1902 zu entnehmen ist - gehalten übrigens im Beisein von Seiner königlichen Hoheit in München. Uns mag diese kleine Geschichte außerdem als Beispiel dafür dienen, wie früh in Bayern erkannt wurde, daß das aquatische Leben auf menschliche Eingriffe mit Veränderungen reagiert.

---

\* In Vertretung vorgetragen von Ministerialdirigent Dr. Dieter Engelhardt

Bereits zwei Jahre vor diesem Vortrag war die "**Königliche bayerische Versuchsstation für Fischerei**" gegründet worden. Zu ihren Leistungen gehört eine Vielzahl von europaweit wegweisenden Arbeiten auf dem Gebiet der Fischerei sowie zur Erhaltung der Lebensgemeinschaften des Wassers. Nach wie vor steht sie heute an der Front der Ökosystemforschung. - Sie alle kennen sie als **Versuchsanlage Wielenbach des Landesamtes für Wasserwirtschaft** im Geschäftsbereich des Bayerischen Umweltministeriums.

Es hat seit ihrer Gründung freilich einige Jahrzehnte gedauert, bis die Wirkung menschlicher Eingriffe in aquatische Ökosysteme in ihrer vollen Tragweite sichtbar wurde. Besonders deutlich gezeigt haben sich solche **Auswirkungen an unseren bayerischen Seen**.

Diese haben sich in den 50er und 60er Jahren zum Teil in jämmerlichem Zustand befunden. Phosphor- und Stickstoffeinträge aus Siedlungs-Abwässern und Landwirtschaft haben in vielen dieser Gewässer im Frühjahr und Sommer die Algen wachsen lassen, mit der Folge, daß das gesamte jeweilige Ökosystem empfindlich gestört wurde: Zahlreiche Fischarten verschwanden. Die einst allorten vorzufindenden Krebse gingen im Bestand zurück. Innerhalb weniger Jahrzehnte gerieten die Seen mit ihrem geringen Wasseraustausch von einem ursprünglich oligotrophen bis mesotrophen Zustand in die Eutrophierung.

Spätestens in dieser Zeit erkannte die bayerische Wasserwirtschaft aber auch die Zusammenhänge zwischen den Nährstoffeinträgen und ihren Folgen. **Ende der 50er Jahre** haben wir weltweit erstmalig am **Tegernsee** begonnen, das Abwasser mit Hilfe einer **Ringkanalisation** vom See fernzuhalten. Nicht lange danach folgte der Schliersee. Mit anderen Worten: Seit nunmehr mindestens 35 Jahren werden von der bayerischen Wasserwirtschaftsverwaltung Maßnahmen zur **Reinhaltung der Seen** entwickelt, gefördert und umgesetzt.

Bayern verfolgt mit diesen Maßnahmen vorrangig zwei Ziele:

Das erste Ziel ist eine bakteriologisch einwandfreie Wasserqualität, um die uneingeschränkte Erholungsnutzung an den Seen sicherzustellen, insbesondere das Baden.

Das zweite Ziel ist die Entlastung der Seen von Nährstoffen, hauptsächlich von Phosphorzuführen. So wird die Bioproduktion gedrosselt, bis sich die trophischen Verhältnisse wieder dem ursprünglichen Zustand annähern.

Heute sind

an mehr als 20 Seen  
für insgesamt 250 km<sup>2</sup> Wasserfläche  
über 300 km Ring- und Abfangkanäle in Betrieb:

Sie führen das Abwasser von rd. 400.000 Einwohnern hochmodernen Kläranlagen im Hinterland zu, wo es häufig sogar schon mit Hilfe der 3. Reinigungsstufe oder mit Flockungsfiltration gereinigt wird.

Dieses Vorgehen war beispielhaft und durchweg von Erfolg gekrönt: Alle Seen, die derzeit über eine Ringkanalisation verfügen, haben eine Rückentwicklung vom nährstoffreichen Zustand hin zum mesotrophen und gelegentlich bereits zum oligotrophen Zustand durchgemacht. Tegernsee und Starnberger See z.B. haben heute schon fast Trinkwasserqualität erreicht.

Wir schützen aber bei uns in Bayern nicht nur unsere schönen Seen. Auch der Schutz aller anderen aquatischen Lebensräume hat bei uns Tradition: der **Schutz unserer Bäche und Flüsse** also, die das ökologische Rückgrat unserer Kulturlandschaft bilden.

Hinzu kommt die oft vergessene Fernwirkung. Denn schließlich belasten hohe Nährstoffgehalte nicht nur unsere Seen und langsam fließenden Gewässer, sondern auch die küstennahen Meeresbereiche, in die letztlich alle Nährstoffe aus unseren Flüssen gelangen.

Nach wie vor liegt darum der finanzielle Schwerpunkt unserer Wasserwirtschaft mit einem jährlichen Investitionsvolumen von derzeit rd. 2,5 Mrd. DM im Bereich der kommunalen Abwasseranlagen. Die für Abwasseranlagen in Bayern seit 1950 aufgewendeten Investitionen belaufen sich auf rd. 24,5 Mrd. DM.

Aus zwei Dutzend einfachen **Kläranlagen** der 50er Jahre sind allerdings mittlerweile rd. 3.000 hervorragende Reinigungsanlagen geworden - mit Klärtechnik der zweiten und zum Teil der dritten Generation. Der Anschlußgrad von 87 % der bayerischen Bevölkerung an Kläranlagen kann sich weiß Gott sehen lassen.

Die Ergebnisse der landsweiten Anstrengungen, die Gewässer von biologisch abbaubaren Stoffen zu entlasten, schreiben wir alle drei Jahre fort und dokumentieren sie in der **Gewässergütekarte Bayerns**.

Die zum Stand Ende 1995 beabsichtigte Neuauflage wird auf den ersten Blick kaum noch spektakuläre Verbesserungen gegenüber 1992 ausweisen - schon weil bereits jetzt bei den Fließgewässern die dunkelgrüne Farbe vorherrscht: Symbol für ein mäßig belastetes biologisches Zustandsbild. Analog können wir unsere Seen zum Zeichen einer geringen Nährstoffbelastung wieder überwiegend in blauer Farbe kartieren.

Meine Damen und Herren, Spitzenleistung von heute ist die Routine von morgen. Trotz unserer Errungenschaften beim Gewässerschutz lehnen wir uns deshalb nicht etwa selbstzufrieden zurück. Denn mit zunehmendem Abbau der organischen Schmutzfrachten treten immer deutlicher **andersartige Probleme** hervor.

Sorgen bereitet uns noch immer die Gruppe der Pflanzennährstoffe: **Phosphor und Stickstoff**. Wo sie im Übermaß vorhanden ist, wird nach wie vor im Gewässer zuviel Biomasse produziert - der Sauerstoffhaushalt gerät durcheinander und als Folge davon das gesamte biologische Gleichgewicht.

Ein erster wichtiger Schritt, diese Stoffe zu verringern, war die Phosphat-Höchstmengen-Verordnung für Waschmittel. Sie war eigentlich Anstoß zur Entwicklung phosphatfreier Waschmittel, die dann zu einer deutlichen Entlastung der Gewässer geführt haben.

Wir sind durchaus ein wenig stolz darauf, daß wir in Bayern unter großen Anstrengungen unserer Kommunen vor allem bezüglich des Phosphors viel erreicht haben.

Was den Stickstoff angeht, so sind die Einträge beim Abwasser von Industrie und Gemeinden zwar deutlich zurückgegangen, aber es bleiben noch Hausaufgaben zu machen: Unsere Probleme liegen jetzt bei den Einträgen aus der Fläche. Entsprechend bemüht sind wir, in **Zusammenarbeit mit der Landwirtschaft** Verbesserungen zu erzielen.

Dabei kommen uns die Bewirtschaftungsvereinbarungen unseres Vertragsnaturschutzprogramms zur Hilfe. In seinem Rahmen besteht die Möglichkeit, gegen Entgelt Uferschutzstreifen aus der Bewirtschaftung zu nehmen oder auf Dünger und Pflanzenschutzmittel zu verzichten. So entlastet der **Vertragsnaturschutz** unsere Gewässer und sichert gleichzeitig der Landwirtschaft die notwendigen Einkommen - Hand in Hand ein guter Kompromiß! Ähnliche Wege beschreitet die Wasserwirtschaft seit vielen Jahren an den Fließgewässern. Wo immer möglich, erwirbt und gestaltet sie an den Gewässern erster und zweiter Ordnung **Uferschutzstreifen**. Diese dienen nicht nur der Abpufferung von Nähr- und Schadstoffeinträgen, d.h. der Stabilisierung des Gewässernetzes. In unseren zum Teil durchaus verarmten Agrar-, Siedlungs- und Industrieregionen stellen Flüsse und Bäche mit naturnah bewachsenen Gewässerrändern darüber hinaus ein unersetzliches Netz von Rückzugsräumen für bedrohte Tier- und Pflanzenarten dar.

Wir betreiben in Bayern seit über 20 Jahren solche **ökologisch orientierte Gewässerpflege** und gestalten Gewässer wieder naturnah um. Mit rund 500 **Rückbauvorhaben** an kleinen und großen Gewässern, sowohl innerhalb von Siedlungsbereichen als auch draußen in der freien Landschaft, haben wir unsere ökologischen Zielsetzungen bereits erfolgreich umgesetzt. Der Kostenaufwand für diese Maßnahmen einschließlich des erforderlichen Grunderwerbs beläuft sich bisher auf über 1 Mrd. DM.

Trotz langjähriger Bemühungen sind natürliche Flüsse und Bäche in vielen Naturräumen Bayerns bereits Raritäten. In manchen Einzugsgebieten beträgt ihr Anteil schon weniger als 10 % des Gewässernetzes. Ein vorrangiges Ziel von Naturschutz und Wasserwirtschaft ist es deshalb, durch konsequente Umsetzung der Vorgaben des Landesentwicklungsprogrammes Bayern sowie der Regional- und Bauleitplanung noch naturnahe Gewässerabschnitte zu erhalten und technisch geprägte Flußläufe zu renaturieren.

In diesen Tagen ist ein Faltblatt von uns mit dem Titel "**Gewässerpflege - Neue Wege**" erschienen.

Darin haben wir das Leitbild "**Naturnahe Gewässer**" zur Maxime erhoben.

Danach ist folgendes zu gewährleisten:

- die Durchgängigkeit für im Wasser lebende Organismen;
- die Vielfalt an gewässertypischen Lebensräumen;
- sowie eine Individualität, die durch das Einzugsgebiet bestimmt wird.

Eingriffe in aquatische Lebensräume müssen heute vorrangig auch dem Zweck dienen, ursprüngliche aquatische Lebensgemeinschaften wieder entstehen zu lassen, die Wanderung von Fischen zu ermöglichen, Laichplätze zurückgewinnen und so Schritt für Schritt zurückzukommen zur verlorenen Vielfalt unserer Gewässerstrukturen.

Die in den vergangenen Jahrzehnten begonnene Arbeit trägt Früchte. So hat die von Landwirtschaftsminister Bocklet kürzlich vorgestellte **Fischarten-Kartierung Bayerns** ergeben, daß sich zahlreiche vom Aussterben bedrohte Arten der "Roten Liste" in vielen Gewässerabschnitten wieder einstellen - so z.B. das Bachneunauge. Nicht weniger beeindruckend sind die Verbesserungen bei der Kategorie "stark gefährdete Arten". So sind z.B. die vorhin erwähnten Rutten (die der Baurat Haubenschmied schon 1902 für nahezu ausgestorben hielt), heute wieder in 127 bayerischen Gewässerabschnitten zu Hause.

Ein anderes Beispiel für die erfolgreiche Wiedergewinnung aquatischer Lebensgemeinschaften betrifft **unsere heimischen Krebsarten**, die vor allem seit den 50er Jahren und früher in unseren Gewässern zum Teil dramatisch weniger wurden. Gleichzeitig zeigt sich hier besonders gut, welche langen Atem Umweltschutzmaßnahmen oft benötigen.

Unsere Krebsbestände in Bächen, Flüssen und Seen waren ursprünglich sehr reich. Abwässer, technischer Gewässerverbau, besonders aber die schon um die Jahrhundertwende aus Amerika eingeschleppte "Krebspest" haben sie bis auf wenige Restvorkommen dezimiert.

Wie anderswo waren z.B. auch am Schliersee die Tage der Fische und Krebse gezählt.

Nun aber wurde der **Schliersee** als einer der ersten Seen Bayerns mit einer Ringkanalisation ausgestattet; 1963 war sie fertig. Schon in den folgenden Jahren stellte sich eine langsame Verbesserung der Gewässergüte ein, wobei allerdings zeitweise erst eine Belüftung und Umwälzung der Tiefenschichten des Sees als begleitende Maßnahme notwendig war. Inzwischen ist eine deutliche Verbesserung des Sauerstoffgehaltes auch im Tiefenwasser und eine stetige Abnahme des Phosphorgehaltes erreicht.

Seit den 60er Jahren gab es im Schliersee praktisch keine Bestände an Seesaiblingen, Seeforellen, Edelkrebsen oder Mühlkopfen mehr. Infolge der verbesserten Wasserqualität aber konnten wir im Jahr 1984 zunächst mit dem Wiederbesatz mit Seeforellen beginnen. Als Erfolg haben wir heute dort eine sich selbst erhaltende Seeforellenpopulation.

Diese Besatzmaßnahmen wurden bis 1987 von der ehemaligen Landesanstalt für Wasserforschung durchgeführt in guter Zusammenarbeit mit den ansässigen **Fischereivereinen** und der **Fischereifachberatung** des Bezirks Oberbayern. Die Fischereivereine haben die Arbeiten mit flankierenden Maßnahmen begleitet - z.B. mit dem Verzicht auf Hechtbesatz.

Jetzt sind wir soweit, auch die Edelkrebse im Schliersee wieder heimisch zu machen unsere Gesundheitspolizei im Gewässer, die u.a. das abgestorbene organische Material vertilgt.

Endgültig beschlossen wurde das Projekt erst vor zwei Jahren. Der Besatz mit einigen Tausend Edelkrebsen aus der Versuchsanlage Wielenbach, die dort sonst für Wiedereinbürgerungsmaßnahmen in Teichen herangezogen werden, hat bereits stattgefunden.

Jetzt bedarf es zum Erfolg der Maßnahme der vollständigen Schonung der Krebse in den nächsten Jahren sowie einer sachgerechten und behutsamen fischereilichen Bewirtschaftung des Sees. Deutlich wird dadurch nicht zuletzt die wichtige Rolle der Fischer als Umweltschützer an vorderster Front.

Selbstverständlich begleitet das Institut für Wasserforschung den Verlauf des Besatzversuches auch weiterhin. Seine Kontrolluntersuchungen der Jahre 1994 und 1995 lassen hoffen, daß uns der Edelkrebs bald wieder allgemein vertraut sein wird: am Schliersee - und künftig auch in anderen Gewässern Bayerns.

Meine Damen und Herren, das alles sind nur Facetten einer viel umfangreicheren Arbeit. Diese wirkt darauf hin, durch gezielte Maßnahmen frühere (beabsichtigte wie unbeabsichtigte) Eingriffe in die Aquasphäre rückgängig zu machen bzw. ursprüngliche Lebensbereiche für aquatische Organismen zu erhalten und wiederzugewinnen.

Ein hoher Anspruch! - Und mancher wird sich dabei zu Recht fragen, ob solche einzelnen Maßnahmen nicht solange weitgehend ins Leere gehen müssen, bis wenigstens die Hauptzusammenhänge eines Ökosystems exakt bekannt sind. - Genau diesen Weg, eine **ökosystemare Gesamtschau** zu erstellen, sind wir schon früh gegangen!

Viele werden sich erinnern: Mitte der 70er Jahre gab es in Deutschland nur noch einen einzigen See, der dank einer nahezu unberührten Umgebung hinreichend konstante Eigenschaften besaß und so nahezu ideal war für eine Ökosystem-Analyse: der Königssee. Um ihn zu erhalten, hat Bayern 1978 die Verordnung über den Alpen- und Nationalpark Berchtesgaden in Kraft gesetzt.

Kurz zuvor hat Prof. Siebeck, der gerade ein besonderes Jubiläum feiern konnte und einer der Mitveranstalter dieses Symposiums ist, vom Bayerischen Staatsministerium für Landesentwicklung und Umweltfragen den Auftrag zur "**Limnologischen Erforschung des Königssees**" erhalten. Er ist uns seither aufgrund von zahlreichen Arbeiten ein ver-

trauter Begleiter auf dem Weg zum tieferen Verständnis der Zusammenhänge zwischen Chemismus und Nährstoffen, aquatischen Lebensgemeinschaften und Nahrungsketten, physikalischen und morphologischen Parametern. Durch ihn wurden u.a. erstmals auch Phytoplankton-Biomasse bzw. Primärproduktion in Beziehung gesetzt zu Nährstoffeinträgen und Nährstoffausträgen.

Die Arbeiten am Königssee wurden so zur Grundlage für eine limnologische Bestandsaufnahme auf breiter Basis.

Sie waren auch Ausgangspunkt für das nächste Projekt, den Vergleich einiger kleiner Seen mit unterschiedlichen trophischen Zuständen in den Naturschutzgebieten Seener Seen und Eggstätt-Hemhofer-Seenplatte. Das Ziel war hier, ein Frühwarnsystem für Veränderungen bzw. ein wirksames Instrument für den Schutz und die Kontrolle von Seeökosystemen anhand funktioneller Kriterien zu entwickeln.

Es folgte dann in den vergangenen Jahren in Zusammenarbeit mit der Bayerischen Landesanstalt für Wasserforschung und mit dem WWA Traunstein das **Chiemsee-Projekt** mit dem Ziel, den trophischen Zustand dieses Sees und die biologischen Folgen 5 Jahre nach Inbetriebnahme der Ringkanalisation und der zentralen Kläranlage zu analysieren.

Eine Beobachtung der letzten Zeit ist nun, daß der Fang-Ertrag unserer Fischer zurückgeht, obwohl - besser: weil unsere Seen immer sauberer werden. Gerade die Untersuchungen am Chiemsee haben nun eindrucksvoll belegt, daß tatsächlich Verschiebungen in Art, Menge und zeitlichem Auftreten der Fischnährtiere erfolgt sind. Nachdem die Lebensgemeinschaften eines Sees ein empfindliches Geflecht darstellen, wäre es auch verwunderlich, wenn sie auf die deutliche Verringerung der Nährstoffimporte nicht reagieren würden.

Aber nicht nur diese Frage nach der **Auswirkung der Re-Oligotrophierung unserer Seen auf Fischbestand und Fischertrag** ist heute hochaktuell. Neben der Fischerei finden an unseren Gewässern ja noch zahlreiche andere Nutzungen statt, die zum Teil miteinander konkurrieren. - Vielleicht das beste Beispiel ist hier die Erholungs- und Freizeitnutzung, der unsere rd. 200 bayerischen Seen im besonderen Maße dienen. In ähnlichem Zusammenhang sind die Wasserkraftnutzungen sowie der Einfluß der Landwirtschaft auf unsere Gewässer zu sehen.

Unter der Prämisse, eine hohe Qualität des Wassers zu erhalten, müssen wir diese Nutzungen aufeinander abstimmen.

Wir haben hierzu u.a. vor einigen Jahren in Bayern das Instrument der **Seenkonferenzen** geschaffen, in dem sich Anlieger und Kommunen, Interessenverbände und Behörden miteinander an einen Tisch setzen, um ihre Probleme zu diskutieren. Wir haben außerdem die Erfahrung gemacht, daß dies ein hervorragendes Instrument ist, um "Teamgeist" zu

wecken und allen Beteiligten folgendes klarzumachen:

Wir sitzen alle im selben Boot.

Unsere Umwelt ist unsere Lebens- und Wirtschaftsgrundlage.

Und nur gemeinsam werden wir es schaffen, diese natürliche Umgebung zu erhalten und wiederzugewinnen.

Meine Damen und Herren,  
lassen Sie mich schließen mit einem Kernsatz aus der jüngsten **Regierungserklärung des Bayeri-**

**schon Ministerpräsidenten** zur Umweltpolitik in Bayern:

"Vorsorgendes Denken hat in der Wasserpolitik des Freistaats höchste Priorität: Früher ging es um den Schutz der Menschen vor dem Wasser; heute ist der Hauptaufgabenbereich der Schutz des Wassers für und vor dem Menschen."

Ich darf dem heute nur hinzufügen: dies gilt nicht weniger auch für die aquatischen Lebensgemeinschaften.

Meine Damen und Herren, in diesem Sinne wünsche ich Ihrem Symposium nun einen guten Anfang und einen erfolgreichen Verlauf.

**Grußwort**  
**des**  
**Herrn stellvertretenden Landrats Hubert Neuberger**  
**zum 3. Franz-Ruttner-Symposion**

Sehr geehrter Herr Professor Siebeck,  
sehr geehrter Herr Akademiedirektor Dr. Goppel,  
meine sehr geehrten Damen und Herren,

ich möchte Sie alle herzlich zum 3. Franz-Ruttner-Symposion in unserem Landkreis begrüßen!

Mittlerweile ist dies ja schon die dritte Veranstaltung dieser Art, nachdem in den vorausgegangenen Symposien 1986 und 1988 die Themen "Elemente der Steuerung und der Regulation in der Pelagial-biozönose" und "Wirkungen der UV-B-Strahlung auf Pflanzen und Tiere" abgehandelt worden waren.

Ich freue mich, daß sich im Landkreis Traunstein auch heute wieder fachkompetente Wissenschaftler versammeln, um Probleme zu behandeln, die letztlich auch für den Schutz unserer Gewässer und seiner Lebensgemeinschaften von erheblicher Bedeutung sind.

Mit seiner großen Zahl an Seen, Flüssen und Bächen ist unser Landkreis für eine Veranstaltung dieser Art geradezu prädestiniert. Hinzu kommt, daß wir mit dem Kloster Seeon seit einigen Jahren nun auch eine hervorragende Tagungsstätte zur Verfügung haben und das ist besonders hervorzuheben daß in Seeon schon seit 25 Jahren ein Zentrum der Gewässerforschung besteht: die Limnologische Forschungsstation Seeon des Zoologischen Instituts der Ludwig-Maximilians-Universität München.

In dieser Forschungsstation wurde viel erreicht. Ihr Ruf geht weit über die Grenzen Bayerns hinaus. Mehrere Forschungsaufträge wurden in den letzten Jahren erfolgreich durchgeführt. Ich stelle hier insbesondere das "Königseeprojekt" heraus, in welchem an diesem einzigartigen See inmitten des Nationalparks Berchtesgaden die limnologischen Grundlagen für eine Ökosystemanalyse erarbeitet worden sind. Im vergangenen Jahr wurde das "Chiemseeprojekt" beendet. In diesem konzentrierten sich die Untersuchungen auf die biologischen Folgen der Reduzierung der Nährstoffimporte, die einerseits durch die Ringkanalisation und andererseits durch die mindestens ebenso wichtigen Sanierungsmaßnahmen im österreichischen Teil des Chiemsee-Einzugsgebiets zustande gekommen sind.

Limnologische Grundlagenforschungen fanden aber auch im Zusammenhang mit dem Bau des

Main-Donaukanals im Raum der Öberauer Schleife, des Sulz- und Ottmaringer Tals sowie zwischen Wörth und Oberau an verschiedenen Fließgewässern statt.

Gegenwärtig laufen Untersuchungen im Rahmen des Bayerischen Klimaforschungsprogrammes (BayFORKLIM) über die Wirkungen der UV-B-Strahlung auf "kleine Wassertiere", insbesondere unter dem Aspekt einer durch die Reduzierung der stratosphärischen Ozonkonzentration zu erwartenden Zunahme dieser Strahlung.

Der Landkreis Traunstein hat die Entwicklung der Seeoner Einrichtung von einer limnologischen Feldstation zu einer limnologischen Forschungsstation, in welcher neben der Grundlagenforschung auch praxisorientierte Forschungsarbeit im Bereich des Gewässerschutzes geleistet worden ist, stets mit großem Interesse verfolgt.

Durch die Mitwirkung bei Schutzgebietsausweisungen - ich nenne hier das Beispiel des 1995 geschaffenen "Naturschutzgebiet Seeoner Seen" - und die gegenwärtigen Aktivitäten zur Schaffung eines Biotopverbundes zwischen den Naturschutzgebieten Seeoner Seen und Eggstätt-Hemhofer-Seenplatte, durch Beratung, Vorträge, Exkursionen, darunter auch die Unterstützung von Schulen im Rahmen von Leistungskursen und Facharbeiten einzelner Schülerinnen und Schüler hat sich die Limnologische Forschungsstation Seeon auch über die Fachwelt hinaus in der Bevölkerung des Landkreis Traunstein einen Namen gemacht. Der Landkreis Traunstein schätzt diese Aktivitäten, die er daher bei mehreren Gelegenheiten auch finanziell unterstützt hat.

Ich nehme die Gelegenheit des 3. Franz-Ruttner-Symposions gerne wahr, dem Leiter der Limnologischen Forschungsstation Seeon, Herrn Prof. Siebeck und seinen Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern der vergangenen 25 Jahre für ihren Einsatz zum Schutz unserer Gewässer herzlich zu danken.

Ich würde mir wünschen, daß es den Limnologen bei ihren Forschungen auch weiterhin nicht an den notwendigen Mitteln fehlt. Möge ihre Arbeit im Interesse unserer Natur und der nachfolgenden Generationen auch in Zukunft erfolgreich sein. In diesem Sinne wünsche ich dem 3. Franz-Ruttner-Symposion einen guten Verlauf.

# Unbeabsichtigte und gezielte Eingriffe in aquatische Lebensgemeinschaften

## Begrüßung und Einleitung in das Thema

Otto SIEBECK

Sehr geehrter Herr Ministerialdirigent Dr. Engelhardt,  
sehr geehrter Herr stellvertretender Landrat Neuberger,  
sehr geehrter Herr Präsident Dr. Hamm,  
sehr geehrte Gäste,  
liebe Kolleginnen und Kollegen,

ich heiße Sie zur Teilnahme am 3. Franz-Ruttner-Symposium alle sehr herzlich willkommen ! Es freut mich sehr, daß dieser über hundertzwanzig Teilnehmer fassende Benediktussaal im Bildungszentrum des ehemaligen Klosters Seeon fast bis auf den letzten Platz gefüllt ist.

Mit den Franz-Ruttner-Symposien erinnern wir an den international herausragenden österreichischen Limnologen aus der Zeit vor dem 2. Weltkrieg, der über mehrere Jahrzehnte die Biologische Station Lunz der Österreichischen Akademie der Wissenschaften geleitet hatte und zu jenen Ökologen zählte, deren Forschungsstrategie immer darauf ausgerichtet war, Freilanduntersuchungen mit Experimenten zu verbinden. Er hat damit eine Strategie verfolgt, die für den Erkenntnisfortschritt der Ökologie unverzichtbar ist. Die heutigen Vorträge werden diese Tatsache erneut eindrucksvoll belegen.

Die Ausrichtung der Franz-Ruttner-Symposien ist eine besondere Aufgabe, die sich unsere im Jahre 1983 gegründete "Gesellschaft der Freunde und Förderer der Limnologischen Forschungsstation Seeon der Ludwig-Maximilians-Universität München" e.V. (GFL) im Rahmen der in ihrer Satzung festgelegten Verpflichtungen gestellt hat. Diese im Hinblick auf die jeweilige Finanzierung recht kühne Absicht konnte jedoch erst dann zu einem festen Entschluß werden, nachdem die Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL) ihren Beistand für die Durchführung des Symposiums und die Publikation der Vorträge zugesichert hatte. Dafür gebührt der ANL unser herzlichster Dank, den ich hier in meiner Eigenschaft als 1. Vorstand der GFL zum Ausdruck bringen darf.

Erfreulicherweise ist es bei allen bisherigen Franz-Ruttner-Symposien immer gelungen, einen Schirmherrn zu finden. Das erste Symposium (Thema: Elemente der Steuerung und der Regulation in der Pelagialbiozönose) stand unter der Schirmherr-

schaft des damaligen Vorsitzenden des Ausschusses für Umweltfragen und Landesentwicklung, Herrn A. Glück, das zweite Symposium (Thema: Wirkungen von UV-B-Strahlung auf Pflanzen und Tiere) stand unter der Schirmherrschaft des damaligen Bürgermeisters von Seeon-Seebruck, Herrn Werner Thusbaß.

Unser heutiges 3. Franz-Ruttner-Symposium steht unter der Schirmherrschaft des Bayerischen Staatsministers für Landesentwicklung und Umweltfragen, Herrn Dr. Thomas Goppel. Ich danke ihm auch von dieser Stelle aus sehr herzlich für seine Bereitschaft, diese Funktion zu übernehmen und damit sein Interesse an den heute zu behandelnden Themen zu bekunden.

Meine Damen und Herren, mit den Ruttner-Symposien verfolgt unsere Gesellschaft den Zweck, aktuelle Themen aus der Forschung, deren Bedeutung für die Praxis des Umweltschutzes bereits erwiesen oder in absehbarer Zeit zu erwarten ist, zu bündeln, einem interessierten Publikum vorzutragen und zu diskutieren. Begreiflicherweise dauert es immer eine erhebliche Zeit, bis aktuelle Themen der Forschung, die in verschiedenen Fachzeitschriften publiziert worden sind, in einer einzigen Publikation zusammengestellt erscheinen. Wir wirken diesem Nachteil entgegen, indem wir die Gelegenheit des Zusammentreffens der Experten zu einem Symposium nutzen und die Ergebnisse durch Publikation einem erweiterten Interessentenkreis zur Verfügung stellen.

Mit diesem Anliegen haben wir uns in das Aufgabenfeld der Bayerischen Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege begeben, die alle darin vertretenen Themenbereiche in herausragender Weise behandelt und für ihre Verbreitung sorgt. Dort fühlen auch wir uns gut versorgt, und wir sind dankbar, daß wir mit dem Franz-Ruttner-Symposium, welches in einer eigenen Reihe der ANL-Publikationen im Rahmen der Laufener Seminarbeiträge erscheint, eine kleine Nische im Aufgabenbereich der ANL besetzen durften und - wie wir hoffen - auch weiterhin halten dürfen.

Ich möchte mich nun dem Thema unseres Symposiums zuwenden und versuchen, Sie durch die folgenden Ausführungen auf die Grundlagen, Ergeb-

nisse und Thesen einzustimmen, die uns von den heutigen Referenten dann in konzentrierter Form geboten werden.

Das Thema lautet "**Unbeabsichtigte und gezielte Eingriffe in aquatische Lebensgemeinschaften**". Der Ausdruck "Eingriff" umfaßt alle denkbaren mechanischen, chemischen und biologischen Maßnahmen. Von "gezielten Eingriffen" ist die Rede, wenn, beispielsweise in der wasserwirtschaftlichen Praxis, aufgrund hinreichender Erfahrungen und Kenntnisse uneingeschränkt sicher ist, daß diese zu ganz bestimmten Ergebnissen führen. Es gibt sie im Prinzip seit Menschengedenken. Mit dem technischen und wissenschaftlichen Fortschritt eröffneten sich aber immer neue Möglichkeiten und mit der wachsenden Bevölkerungsdichte nahmen sie an Zahl und Umfang fortlaufend zu. In der Forschung sind "gezielte Eingriffe" wesentlicher Bestandteil von Untersuchungsmethoden, die man zur Analyse unbekannter Zusammenhänge anwendet.

In der wasserwirtschaftlichen Praxis handelte es sich bisher jedoch kaum um "gezielte Eingriffe in aquatische Lebensgemeinschaften", sondern fast immer um "gezielte Eingriffe" in die gegebenen strömungsphysikalischen Eigenschaften der Gewässer.

Was die hierzu erforderlichen Kenntnisse betrifft, so liegen sie bezüglich **mechanischer Maßnahmen** auf dem Gebiet der Hydrographie, der Hydraulik, der Hydrodynamik und der Hydrologie. Diese Kenntnisse werden genutzt, um beispielsweise Fließgewässer durch geeignete Maßnahmen zu stauen, in Kanälen mit Schleusen zu leiten usw. Auch die Ziele sind sehr verschieden. Es geht beispielsweise darum, elektrischen Strom zu gewinnen, günstige Voraussetzungen für die Berieselung von Ländereien bzw. für die Schifffahrt zu schaffen, für einen hinreichenden Hochwasserschutz zu sorgen und vieles anderes.

Durch solche gezielten, in der Regel aber massiven Eingriffe in die Gewässer werden die betroffenen aquatischen Lebensgemeinschaften meist erheblich geschädigt. Oft gehen sie sogar zugrunde. In diesen Fällen werden sie durch andere Lebensgemeinschaften "ersetzt". In Bezug auf das mit dem Eingriff in das Gewässer erreichte Ziel wurden alle diese Folgen über viele Jahrzehnte hinweg grundsätzlich als vernachlässigbare Nebenwirkungen gewertet, sofern sie überhaupt zur Kenntnis genommen wurden. Auf keinen Fall waren sie das Ziel des Eingriffs und insofern hinsichtlich der aquatischen Lebensgemeinschaft ein "unbeabsichtigter Eingriff".

Bei den **chemischen Eingriffen** ist es nicht anders gewesen. Einer der wichtigsten "gezielten Eingriffe" bestand darin, die Seen über viele Jahrzehnte hinweg als Aufnahmebecken und die Fließgewässer als Transportmittel, z.B. für alle Arten von flüssigem Müll, zu nutzen. Veränderungen in den betroffenen Lebensgemeinschaften bis zur Vernichtung der ursprünglichen Lebensgemeinschaften waren

unausweichlich, aber natürlich nicht das angestrebte Ziel und insofern ebenfalls ein "unbeabsichtigter Eingriff" in die Lebensgemeinschaft.

Auch die Praxis der **biologischen Eingriffe** vermittelt über viele Jahre hinweg kein anderes Bild. Gezielte Eingriffe beschränkten sich im wesentlichen auf den Fischbestand. Ihr Ziel ist die Steigerung oder die Sicherung des bisher erreichten Fischertrags durch Besatzmaßnahmen. Eine Analyse der Folgen für die vorhandene aquatische Lebensgemeinschaft wurde kaum in Betracht gezogen, obgleich sie aufgrund bestehender Nahrungsbeziehungen nahe liegt. Solange aber das angestrebte Ziel erreicht wurde, bestand aus der Sicht der Fischerei zu entsprechenden Untersuchungen kein unmittelbarer Anlaß. Man ging davon aus, daß keine wesentlichen Änderungen entstanden waren. Wurden sie dennoch nachgewiesen, so waren sie jedenfalls nicht beabsichtigt und insofern nicht das Ergebnis des "gezielten Eingriffs" in das Gewässer, sondern Folge eines mit dem gezielten Eingriff verbundenen "unbeabsichtigten Eingriffs" in die Lebensgemeinschaft.

**Fassen wir zusammen:** Ausgangspunkt dieser in die Thematik einführenden Bemerkungen ist die Tatsache, daß man von "gezielten Eingriffen" spricht, wenn aufgrund hinreichender Kenntnisse die Sicherheit besteht, daß die erwarteten Folgen eintreten. "Gezielte Eingriffe" in komplexe Systeme - das gilt für terrestrische Ökosysteme ebenso wie für aquatische - haben neben diesen Folgen, die man bereits kennt und daher im Bedarfsfall verwirklichen kann, jedoch unzählige weitere Folgen, die man als Ergebnis "unbeabsichtigter Eingriffe" bezeichnen kann. Sie sind mit dem "gezielten Eingriff" aber untrennbar verbunden: Der "gezielte Eingriff", ein Fließgewässer in einen Stausee zu verwandeln, indem eine Staumauer gebaut wird, läßt sich von dem damit verbundenen Eingriff in die Lebensgemeinschaft des Gewässerbodens nicht trennen. Der "gezielte Eingriff", Abwässer in einen Bach einzuleiten, ist nicht zu trennen von dem "unbeabsichtigten Eingriff" in dessen Sauerstoffhaushalt. Der "gezielte Eingriff", die Makrophyten aus einem Weiher zu entfernen, ist nicht zu trennen von dem "unbeabsichtigten Eingriff" in die Pelagialbiozönose, in welcher es u.a. zu einer massiven Entwicklung des Phytoplanktons kommt.

Daraus folgt, daß die in der Umgangssprache übliche Unterscheidung zwischen gezielten und unbeabsichtigten Eingriffen aus ökologischer Sicht überflüssig ist: Ob es um "gezielte" oder um "unbeabsichtigte Eingriffe" geht, spielt keine Rolle. Jeder Eingriff in eine Landschaft oder in ein Gewässer ist auch ein Eingriff in die betroffene Lebensgemeinschaft, d.h. in ein vernetztes System, und zwar grundsätzlich im Sinne einer **Störung**. Den Ökologen interessiert die Art der Störung, ihr Ausmaß und die Reaktion der Lebensgemeinschaft.

Mit der Präferenz für die in der Umgangssprache üblichen Bezeichnungen "gezielte" bzw. "unbeab-

sichtige Eingriffe" anstelle des Wortes "Störung" im Thema unseres Symposiums wird hier und heute ein besonderer Zweck verfolgt: Es soll zunächst an die Fülle vermeidbarer und unvermeidbarer, in jedem Falle aber unbeabsichtigter Eingriffe in die aquatischen Lebensgemeinschaften erinnert werden. Dasselbe gilt ja auch an Land und betrifft hier selbstverständlich alle terrestrischen Lebensgemeinschaften. Darüber hinaus soll deutlich werden, daß es neben den "unbeabsichtigten Eingriffen" in aquatische Lebensgemeinschaften, die unvermeidbar mit den "gezielten Eingriffen" zusammenhängen, zahllose "unbeabsichtigte Eingriffe" in aquatische Lebensgemeinschaften gibt, die durch die unterschiedlichsten Aktivitäten (Konsumverhalten, landwirtschaftliche und industrielle Produktion u.a.) der Bevölkerung in den Einzugsgebieten der jeweils zugehörigen Gewässer zustandekommen.

Betrachtet man das enge **Gewässernetz** in den exorheischen Regionen der Erde - ein Ausschnitt aus dem südlichen Teil Deutschlands möge dies dokumentieren ( Abb.1 ) -, so muß man sich nur noch die Bevölkerungsdichte, die landwirtschaftlich genutzten Flächen, die Großstädte und die zahlreichen kleineren Städte und Dörfer, die Industrien und die Verkehrswege vor Augen halten, um das Ausmaß und die Fülle von Einflüssen zu ermessen, die an Land in den verschiedenen Einzugsgebieten zustandekommen und unbeabsichtigt aber auch unvermeidbar die zugehörigen Gewässer beeinflussen.

Es ist keineswegs übertrieben, wenn man sagt, daß es in den dichtbesiedelten Ländern mit hochentwickelter Industrie und/oder Landwirtschaft keine Landschaften und infolgedessen auch keine Gewässer mehr gibt, die nicht permanent unzähligen unbeabsichtigten Eingriffen des Menschen ausgesetzt sind. Zwar gibt es Naturschutzgebiete und Nationalparke, die eine gewisse Restnatur mit relativ geringen anthropogenen Einflüssen einschließen, uneinflusst sind sie aber bekanntlich keinesfalls. Das liegt nicht nur daran, daß alle diese Gebiete im Verhältnis zu den dichtbesiedelten Landschaften klein sind, daß sie oft von Gewässern durchflossen werden, deren Oberlauf intensiv genutzte Einzugsgebiete durchquert und daß ihnen schließlich auch viele Substanzen durch Wind und Niederschläge zugeführt werden. Es liegt aber auch daran, daß der Mensch schon seit geraumer Zeit vom unbedeutenden Konsumenten zum **globalen Manipulator** avanciert ist und damit die Folgen seines Tuns weit über den Ort seiner Aktivitäten hinausreichen.

Nach dem zweiten Weltkrieg erreichte die Verschmutzung von **Fließgewässern** durch häusliche Abwässer in Deutschland so hohe Werte, daß der Gehalt an organischen Substanzen als alleinige Ursache für das Fehlen der zuvor vorhandenen typischen Lebensgemeinschaften und für die Verteilung und Abundanz gewisser noch vorhandener Indikatororganismen betrachtet werden konnte. In dieser extremen Situation war es daher möglich, diesem Problem gezielt entgegenzuwirken, d.h. durch den Bau von Kläranlagen mit biologischer Reinigungs-

stufe vor allem auf die Reduzierung organischer Substanzen hinzuarbeiten.

Aus der Gewässergütekarte Bayerns, die Ende der 50er Jahre noch viele Gewässer enthielt, die in roter Farbe (= Güteklasse IV: übermäßig verschmutzt), in oranger Farbe (= Güteklasse III-IV: sehr stark verschmutzt) und in gelber Farbe (= Güteklasse III) gekennzeichnet waren, ist heute eine Karte entstanden, in welcher Grün vorherrscht. Diese Farbe enthält die höchst erfreuliche Information, daß die betreffenden Fließgewässer der Güteklasse II (= mäßig belastet) zuzuordnen sind. Nun ist es allerdings nicht mehr möglich, viele der noch bestehenden Unterschiede in der Besiedelung innerhalb von Fließgewässern mit der Güteklasse II bzw. II bis III ausschließlich auf Unterschiede in der Belastung durch organische Substanzen zurückzuführen.

Die Erklärung ist einfach: Nach dem Wegfall der Folgen des hohen Gehalts an organischen Substanzen schlagen die vielen anderen Faktoren wieder durch, die zuvor getrost übersehen werden konnten, weil sie in Bezug auf den Faktor Sauerstoffzehrung von untergeordneter Bedeutung waren. Nun ist es für die Wissenschaft erheblich schwieriger geworden, Unterschiede in der Artenzusammensetzung und ihre jeweiligen Abundanzen zu erklären. Neben den **ökophysiologischen** Faktoren, die unter extremer Belastung sehr stark in den Vordergrund getreten sind, gewinnen nun auch wieder **populationsökologische** und **synökologische** Fakten an Bedeutung, wobei unter letzteren die Nahrungsbeziehungen eine besondere Rolle spielen.

In den **Binnenseen** gab es eine ähnliche Entwicklung. In der Zeit nach dem zweiten Weltkrieg nahmen die Nährstoffimporte durch die intensivierten anthropogenen Aktivitäten in den jeweiligen Einzugsgebieten rapide zu, darunter auch die Importe des in der Regel das Pflanzenwachstum limitierenden Phosphats. Besonders in den Anfangsjahren dieser Entwicklung reagierte das Pflanzenwachstum - im Pelagial das Phytoplankton - prompt auf diese Entwicklung und wieder schien es, als könne man die gesamte Entwicklung der Pelagialbiozönose allein auf den Phosphatanstieg zurückführen.

Diese Einschätzung erlaubte immerhin eine gezielte Gegenaktion: die Herabsetzung der Phosphatimporte, vor allem durch Phosphatelimination in den Kläranlagen und durch die Reduzierung des Phosphatanteils in Waschmitteln. Die Anstrengungen, die im Zuge der Seensanierung in Bayern unternommen worden sind, wurden bereits im Grußwort des Bayerischen Staatsministers für Landesentwicklung und Umweltfragen, Herrn Dr. Thomas Goppel, durch Herrn Ltd. Ministerialdirigent Dr. Engelhardt angedeutet. Der Erfolg ist beachtlich: In fast allen Seen, die sich mehr oder minder im Stadium der rasanten Eutrophierung befanden und zum Teil bereits als hocheutroph zu bezeichnen waren, wurde die weitere Eutrophierung rasch gestoppt. Darüber hinaus wurde eine rasche Abnahme der Phosphatimporte beobachtet und nicht wenige der unmittelbaren Folgen der Eutrophierung sind nun deutlich



Abbildung 1

rückgängig, wie z.B. die jährliche Biomassebildung durch das Phytoplankton. Heute sind fast alle seinerzeit gefährdeten Seen in einem Zustand, der im großen und ganzen als mesotroph bezeichnet werden kann. Ähnlich wie im Falle der Fließgewässer treten die unmittelbaren Folgen der Überdüngung nun wieder in den Hintergrund, während andere Faktoren an Bedeutung gewinnen.

Was ist den beiden Entwicklungen in den Fließgewässern und in den Seen gemeinsam? Es ist die aufkommende dominierende Wirkung eines einzigen Faktors: In Fließgewässern war es die Konzentration an organischer, leicht abbaubarer Substanz, die massiv in den Sauerstoffhaushalt eingriff. Und in den Seen war es die Konzentration des pflanzenverfügbaren Phosphats, der massiv in die Ernährungsbedingungen des Phytoplanktons eingriff. Eine gewisse zeitlang konnte man fast schon den Eindruck gewinnen, daß zwischen der Konzentration organischer Substanz im Fließgewässer bzw. zwischen der Konzentration des pflanzenverfügbaren Phosphats im See und den jeweiligen Wirkungen eine monokausale Beziehung bestand.

So unerwünscht diese Entwicklung vor allem in ihrer maximalen Ausprägung für die Allgemeinheit war, sie bot immerhin die Möglichkeit, diesen beiden Faktoren gezielt und mit bester Aussicht auf Erfolg entgegenzuwirken. Für die Limnologen war diese Entwicklung -das trifft allerdings nur für die Seen zu - sogar ein Glücksfall, fast vergleichbar mit einem Experiment, in welchem ein einziger Faktor variiert wird. Kein Wunder, daß in dieser Zeit ein enormer Erkenntnisgewinn zu verzeichnen war. Erstmals wagte man, **Modelle für das gesamte Seeökosystem** zu entwickeln, die beispielsweise die Beziehung zwischen dem jährlichen Phosphatimport und der Phosphatkonzentration im Seewasser unter dem Einfluß morphometrischer und hydrografischer Eigenschaften zu beschreiben versuchten.

Alles in allem: Die genannten massiven und defizienten Eingriffe haben innerhalb weniger Jahre zu derart gravierenden Störungen in den betroffenen Lebensgemeinschaften geführt, daß es möglich war, wichtige funktionelle Zusammenhänge in den aquatischen Lebensgemeinschaften zu erkennen und unser Wissen über den Stoffhaushalt von Seen wesentlich zu erweitern.

Es wurde bereits angedeutet, daß im Verlauf der zunehmenden Importe von organischen, leichtabbaubaren Substanzen in Fließgewässer und der zunehmenden Importe von pflanzenverfügbarem Phosphat in die Seen Phasen erkennbar waren, innerhalb welcher besonders enge Beziehungen zwischen diesen Störgrößen und ihren Folgen bestanden und daher viele neue Einsichten in kausale Zusammenhänge erarbeitet werden konnten. Nicht weniger interessant waren und sind auch heute noch diejenigen Phasen, innerhalb welcher diese Beziehungen anscheinend lockerer werden oder überhaupt nicht erkennbar sind. Eigentlich sind es gerade diese Fälle, welche die Grundlage für neue Fra-

gestellungen liefern und - wenn sie sich beantworten lassen - zu unerwartet neuen Einsichten führen und nicht etwa solche Fälle, die mit Hilfe überzeugender Plausibilitätskriterien bereits frühzeitig Erklärungen zulassen und damit u.U. weitere Fragestellungen ausschließen. Es muß nicht immer sein, daß die bis dahin entwickelten Vorstellungen durch spätere Untersuchungen widerlegt werden. Es bewahrheitet sich jedoch oft das, was KONRAD LORENZ sinngemäß in einer Vorlesung, der ich als Student beiwohnte, etwa so formuliert hat: *Die Verallgemeinerung von heute ist der Spezialfall von morgen.*

Ich möchte diese Bemerkungen anhand der klassischen Nahrungskette und der Bottom-up-Theorie kurz konkretisieren: Es erschien von Anfang an plausibel, daß die phytoplanktische Biomasse mit der Importzunahme an pflanzenverfügbarem Phosphat wächst. Mit der Zunahme der phytoplanktische Biomasse erhöht sich das Nahrungsangebot für die Phytoplankton fressenden Zooplankter, deren Reproduktion gefördert wird. Davon profitieren räuberische Zooplankter und planktivore Fische. Vom wachsenden Phosphatimport profitiert somit ganz zuletzt auch der Topcarnivor in einem See, z.B. der Hecht (oder wie man's nimmt: der Mensch). Ohne weitere Kenntnisse über die Struktur pelagischer Lebensgemeinschaften und ihre Nahrungsbeziehungen ist diese Entwicklung durchaus plausibel.

Neue Fragestellungen ergeben sich erst, wenn beispielsweise beobachtet wird, daß trotz einer Phosphatimportzu- oder - abnahme keine weitere Steigerung bzw. Verminderung der phytoplanktischen Biomasse erfolgt oder daß der Ertrag an planktivoren Fischen trotz zunehmenden Nahrungsangebots abnimmt. Solche Fälle und viele andere sind bekannt. Sie sind es, die neue Fragen aufwerfen und die Chance zu neuen Einsichten bieten.

Wie kann man derartige Fragen bearbeiten, wo doch von vornherein klar ist, daß sie nur experimentell lösbar sind und in dem komplexen Ökosystem See einen ähnlich massiven Eingriff voraussetzen wie er durch die rasante Erhöhung der Phosphatimporte zustande gekommen war? Am ehesten bietet sich die Ausschaltung einer wichtigen Organismengruppe an, die innerhalb des Nahrungsnetzes dieselbe funktionelle Position einnimmt, wie z.B. der gesamte planktivore Fischbestand. Letzteres wurde praktiziert, wobei allerdings auch alle die Fische mitbetroffen waren, die nicht zur Gruppe der Planktivoren gehörten. Es waren STENSON et al. (Literaturangabe s. Referat Benndorf), die diese Radikalmethode mit Hilfe des Fischgiftes Rotenon in den USA durchgeführt haben.

Aus diesen und anderen **See-Experimenten** ergab sich zunächst ein erwartetes Resultat: Mit der Entfernung der planktivoren Fische stieg die Dichte des herbivoren Zooplanktons. Die Folge war, daß die Biomasse des Phytoplanktons reduziert wurde und damit weitere unerwünschte Folgen der Seeneutrophierung. Aus naheliegenden Gründen ist ein genereller Einsatz dieser Radikalmethode aber nicht zu

verantworten. Erfreulicherweise boten sich auch andere Methoden an, z.B. die Erhöhung des Raubfischbestandes zur Reduktion der planktivoren Fische bei gleichzeitiger Intensivierung des Fanges dieser Konsumentengruppe (Literatur s. Referat Benndorf) und der Einsatz von sogenannten enclosures (= im See an Bojen hängende und mit Seewasser gefüllte Plastiksäcke), die sich nahezu nach Belieben mit Planktonorganismen in unterschiedlicher Komposition besetzen lassen und damit die Möglichkeit bieten, die komplexen Zusammenhänge mit sanfteren Methoden unter Ausnutzung zahlreicher möglicher "gezielter Eingriffe" zu analysieren.

Die Untersuchungen mit Hilfe von "Ganzsee-Experimenten" und enclosures führten in der Grundlagenforschung zu einem enormen Erkenntnisgewinn, der sich u.a. auch in der Theorienbildung (Kaskadentheorie und Top-down/ bottom up Theorie) niederschlug. Es gab Ergebnisse, die zwanglos aus der einfachen (= linearen) Nahrungskette abgeleitet werden konnten und daher den Erwartungen entsprachen. Die Zahl der Ergebnisse, die damit nicht in Einklang zu bringen waren, stieg aber mit der Zahl und Dauer solcher Untersuchungen rasch an. Sie führten u.a. dazu, sich mit einem bis dahin vernachlässigten Aufgabengebiet zu befassen: der Analyse von Struktur und Funktion der Protozoen- und Bakteriengesellschaften im Nahrungsnetz.

Da wir im Verlaufe des Symposiums darüber noch detailliert informiert werden, möchte ich mich hier auf einige Bemerkungen zu den Methoden beschränken. Im Prinzip handelt es sich immer um einen "gezielten Eingriff" in eine aquatische Lebensgemeinschaft, und zwar um eine Störung der gegebenen Nahrungsbeziehungen zum Zweck ihrer

Analyse. In der Praxis erfolgte der "gezielte Eingriff" speziell zur Reduzierung der Phytoplanktonbiomasse. Es wird somit eine Steuerung der Phytoplanktonbiomasse angestrebt. Ein derartiger Eingriff kann als **Manipulation** bezeichnet werden, genauer: als **Bio-manipulation**, weil der Eingriff nicht über eine Veränderung bestimmter physikalischer und/oder chemischer Außenbedingungen erfolgt, sondern direkt an einer bestimmten Organismengruppe. Bedenkt man schließlich, daß diese Bio-manipulation in die Nahrungsbeziehungen eingreift und diese in erheblichem Umfang ändert, so liegt streng genommen eine **Nahrungskettenmanipulation** vor.

Es ist nicht verwunderlich, daß die Nahrungskettenmanipulation nicht nur für die Grundlagenforschung, sondern auch für die Praxis der Seenrestaurierung von Anfang an von ganz besonderem Interesse war, bot sich doch prinzipiell die Möglichkeit, die unerwünschte Primärfolge der Seeneutrophierung, die starke Biomassebildung des Phytoplanktons, zu stoppen, zu reduzieren und eventuell sogar auf einem niedrigen Niveau zu halten. Diese Aussicht erschien vielversprechend, weil eine Phosphatreduktion, die zu dem gleichen Ergebnis führen könnte, nicht immer erreichbar ist. In diesen Fällen bietet sich die Nahrungskettenmanipulation als flankierende Maßnahme an.

Mißerfolge gibt es jedoch auch. In der Grundlagenforschung bedeutet Mißerfolg im Sinne einer nicht zustande gekommenen Übereinstimmung zwischen dem theoretisch zu erwartenden und dem erarbeiteten Ergebnis letztlich aber nur Ansporn zu weiteren Arbeiten.

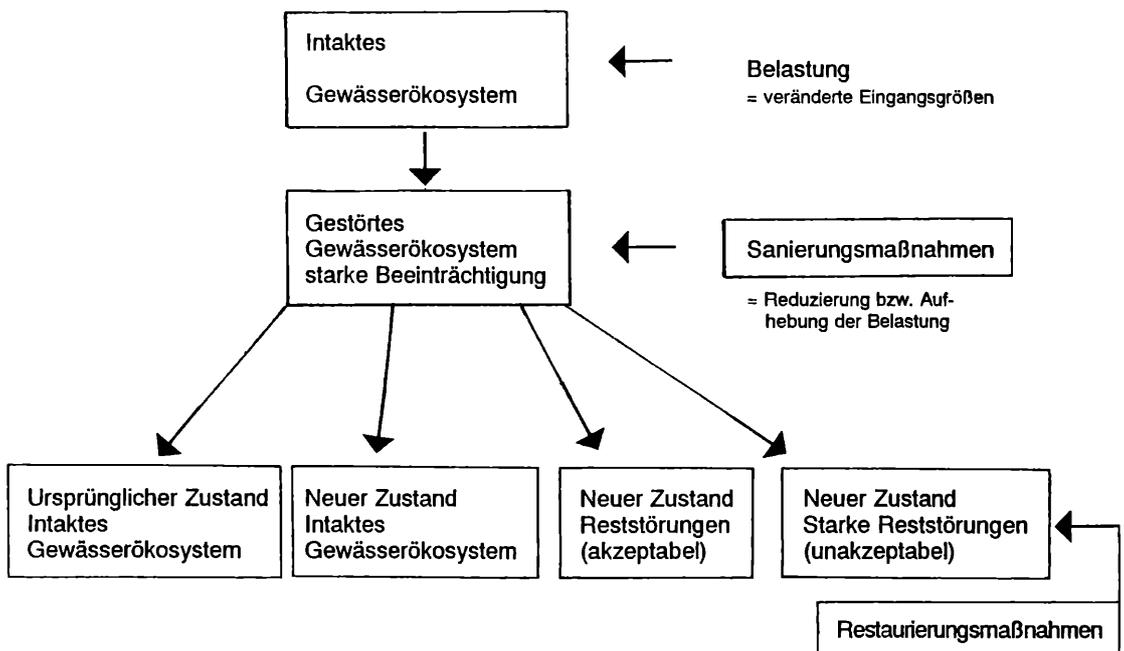


Abbildung 2

Aufgrund der vielversprechenden Chancen, die sich aus der Ergänzung der herkömmlichen Methoden der Seensanierung durch Biomanipulation bzw. Nahrungskettenmanipulation ergeben, sei anhand der Abbildungen 2 und 3 eine Übersicht gegeben. Abbildung 2 deutet die Entwicklung vom intakten zum gestörten Seeökosystem unter dem Einfluß veränderter Eingangsgrößen an und darüber hinaus die durch Sanierungsmaßnahmen im Prinzip erreichbaren Resultate, welche im Falle eines unbefriedigenden Ergebnisses durch Restaurierungsmaßnahmen verbessert werden können.

In unseren Breitengraden ist ein intaktes Seeökosystem hinreichend großer Ausdehnung und Tiefe dadurch gekennzeichnet, daß die Zusammensetzung seiner Lebensgemeinschaften zumindest über Jahrzehnte hinweg zu jeweils gleichen Jahreszeiten keine gravierenden Unterschiede aufweist. Infolge der allmählichen **Verlandung** (die sich innerhalb einer Menschengeneration kaum merklich vollzieht) verändern sich auch die Lebensbedingungen entsprechend langsam. Die Lebensgemeinschaften folgen diesen Veränderungen, indem sie sich anpassen. Anpassungen schließen aber auch Änderungen in ihrer Zusammensetzung ein. Die Aufeinanderfolge derartiger Veränderungen wird als **Sukzession** bezeichnet.

**Saisonale Unterschiede** in der Zusammensetzung der Lebensgemeinschaften sind die Folge jahreszeitlich bedingter Klimaunterschiede, die sich auf Strahlungshaushalt, Wärmehaushalt, Temperaturverteilung, vertikalen Wasseraustausch u.a. Faktoren auswirken. Als rhythmische Veränderungen sind sie **vorhersagbare Störungen**, sodaß sich die Mitglieder der Lebensgemeinschaften im Verlauf

der Evolution unter Ausnutzung verschiedenster Strategien anpassen konnten.

Eine weitere Eigenschaft des intakten Seeökosystems ist seine **"Elastizität"**. Darunter versteht man die Fähigkeit einer Lebensgemeinschaft, in den normalen Zustand, d.h. in eine für die Jahreszeit typische Zusammensetzung zurückzufinden, nachdem durch eine hinreichend kurz befristete massive, unvorhersagbare Störung (dramatischer Witterungseinbruch, Hochwasser, Einleitung abbaubarer Xenobiotika, z.B. Rotenon u.a.) wesentliche Veränderungen in der Lebensgemeinschaft (z.B. übermäßig starke Reduktion der Abundanz bis zur Elimination einer oder einiger Arten) entstanden waren.

Die vom Menschen verursachten **Störungen** sind, naturgeschichtlich betrachtet, sehr jung. Sie zählen daher zu den neuartigen, d.h. **unvorhersagbaren Störungen**. Die in fast allen großen Seen beobachtete anthropogene Nährstoffzunahme durch wachsende Nährstoffimporte war sogar eine besonders massive Störung: Durch die permanente Zunahme der Nährstoffkonzentration und ihre vielfältigen Folgen, änderten sich fortlaufend auch die Lebensbedingungen für viele Seebewohner, auf welche sie nicht eingestellt waren und sich infolge der verhältnismäßig raschen und unvorhersagbaren Veränderungen darauf auch nicht einstellen können.

In der wasserwirtschaftlichen Praxis werden die über die Norm hinausgehenden Veränderungen der Eingangsgrößen meist als "Belastungen" bezeichnet. Im Falle der Nährstoffbelastungen, die vor den Sanierungsmaßnahmen meist durch eine permanente (oft sogar annähernd exponentielle) Zunahme der Konzentrationen gekennzeichnet sind, kommt in den betroffenen Seen eine anhaltende Störung ("ge-

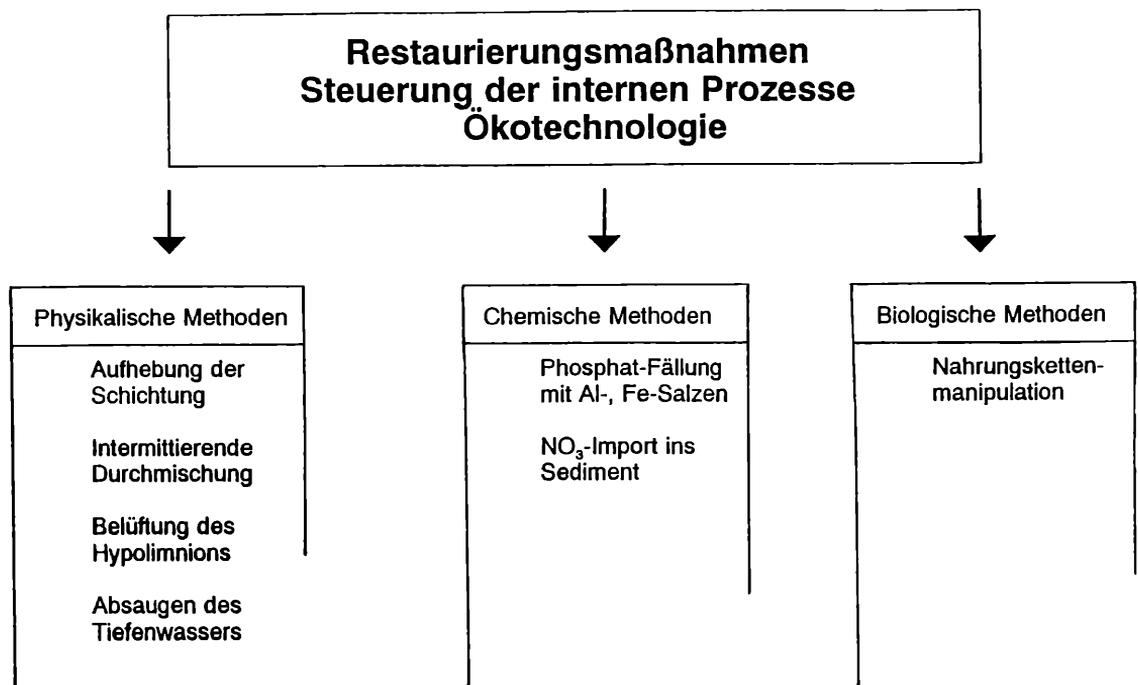


Abbildung 3

störtes Gewässerökosystem", vgl. Abb. 2) zustande, indem viele der bis dahin typischen See-Eigenschaften in erheblichem Maße verändert werden. Als konkretes Beispiel sei hier herausgestellt, daß im Zuge dieser Entwicklung der vom herbivoren Zooplankton durch Fraß aufgenommene Anteil der phytoplanktischen Biomasse immer kleiner und infolgedessen der sedimentierende Anteil immer größer wird. Die Entwicklung anoxischer Bedingungen wird daher gefördert, womit sich die Lebensbedingungen mehr oder weniger rasch für alle Organismen verschlechtern, ausgenommen für anaerobe heterotrophe Bakterien. Aus der "Sicht" der Organismen wächst zugleich die Unvorhersagbarkeit der sich ändernden Umweltbedingungen. Für verhältnismäßig lange lebende Organismen ist der daraus entstehende Nachteil besonders groß. Von ihnen wird gefordert, alle diese neuen aufeinanderfolgenden Zustände bzw. ihren unvorhersagbaren Wechsel zu tolerieren. Kleine kurzlebige Organismen können in ihrer Eigenschaft als r-Strategen auf nicht tolerierbare Zustände bis auf einzelne Individuen oder Dauerstadien verschwinden, um bei günstigerer Gelegenheit wieder "aufzutauchen". Diese Entwicklung und ihre Folgen schränken auch die vom Menschen an Seen gestellten Ansprüche im Hinblick auf Trinkwasserentnahme, Fischerei, Freizeitverhalten u.a. unter Umständen so stark ein, daß erhebliche wirtschaftliche Einbußen entstehen können. Diese drohende Aussicht eröffnet den Weg für massive Gegenmaßnahmen. Ihr Ziel ist nicht nur die Verhinderung einer weiteren Zunahme der Eutrophierung und ihrer Folgen, sondern eine wesentliche Reduzierung der Nährstoffimporte, womit eine sogenannte **Re-Oligotrophierung** angestrebt wird. Alle Maßnahmen, die in diesem Sinne außerhalb der Seen, aber im zugehörigen Einzugsgebiet stattfinden, fallen unter den Begriff "**Seensanierung**".

Im Prinzip sollte es möglich sein, das gestörte See-ökosystem wieder in den Zustand des intakten überzuführen. Die Rückführung hypertropher oder eutropher Seen in einen oligotrophen Zustand, sofern ein solcher vor ca. 50 Jahren und darüber hinaus existierte, ist im Prinzip denkbar, de facto aus verschiedenen Gründen jedoch ausgeschlossen. Wahrscheinlicher ist, daß im Zuge der Seensanierung gegenüber der Ausgangslage (d.h. vor Beginn der anthropogenen Belastung) ein neuer Zustand erreicht wird, wobei es bisher im großen und ganzen gelungen ist, die erwünschten Nutzungen ausnahmslos zu sichern bzw. wieder zu ermöglichen. Das trifft jedenfalls auch für alle großen bayerischen Seen zu.

In vielen kleineren Seen mit wirtschaftlich geringerer Bedeutung ist es in der Regel unmöglich, entsprechend kostenaufwendige Sanierungsmaßnahmen durchzuführen. Kleinere Sanierungsmaßnahmen führen aber häufig nicht ganz zu dem erwünschten Erfolg, sodaß **Reststörungen**, z.B. durch permanente, wenn auch etwas reduzierte Nährstoffimporte in Kauf genommen werden müssen. Diese Reststörungen bewirken Beeinträchti-

gungen, die im Hinblick auf die Nutzungsansprüche entweder noch akzeptierbar sind oder zu so starken Einschränkungen zwingen, daß sie nicht hingenommen werden können. In allen diesen Fällen bieten sich neben den Sanierungsmaßnahmen zusätzlich **Restaurierungsmaßnahmen an** (Abb.3). Unter Letzteren versteht man Maßnahmen mit dem Ziel, interne Prozesse so zu steuern, daß sie die Folgen der Eutrophierung mindern.

Die Seenrestaurierung schließt physikalische, chemische und biologische Methoden ein. **Physikalische Methoden** werden angewandt, wenn die Versorgung des Sees mit Sauerstoff in der Tiefe ungenügend ist. Durch **chemische Methoden** soll die Pflanzenverfügbarkeit der wichtigsten Nährstoffe - Phosphat und Nitrat - mittels einer nachhaltigen chemischen Bindung eingeschränkt werden.

Bei den physikalischen und chemischen Methoden der Seenrestaurierung handelt es sich um "gezielte Eingriffe" in die abiotische Umwelt mit unterschiedlichen Folgen für die Lebensgemeinschaften. Bei den biologischen Methoden erfolgt der "gezielte Eingriff" im Falle der Nahrungskettenmanipulation unmittelbar auf die Lebensgemeinschaft. Dabei wird bisher ausschließlich auf eine Top-down-Steuerung gesetzt: Reduzierung des planktivoren Fischbestandes durch Erhöhung der Raubfischdichte oder durch verstärkten Fang der planktivoren Fische zur Förderung des herbivoren Zooplanktonbestandes mit dem Ziel, die phytoplanktische Biomasse hinreichend stark zu reduzieren.

Die physikalischen und chemischen Methoden der Seenrestaurierung spielen aber auch bei den Sanierungsmaßnahmen durch moderne **Kläranlagen** eine sehr wichtige Rolle. Im Prinzip verfolgt man in diesen das Ziel, die Abwässer so zu behandeln, daß sie im Idealfall nach Verlassen des Nachklärbeckens einer Wasserqualität entsprechen, die jener entspricht, die in gut durchlüfteten Fließgewässern oder Seen mit mäßiger Trophielage angetroffen wird. In diesem Fall würde die Abwasserzuleitung keine Belastung mehr bedeuten. Vorrangig ist der Abbau organischer Substanzen und die Elimination von Nährstoffen, wenn man von Spezialbehandlungen, z.B. Abscheidungen von Schwermetallen durch Fällungsreaktionen, absieht, die uns an dieser Stelle jedoch nicht interessieren müssen.

Da Gärungsprozesse aus begrifflichen Gründen unerwünscht sind, muß auch in den Kläranlagen für eine hinreichende Durchlüftung gesorgt werden. In Anbetracht der in Kläranlagen unvergleichlich höheren Konzentration an organischen Substanzen, genügt es jedoch nicht, die Abbaubedingungen nachzuahmen, wie sie z.B. in Fließgewässern oder in Seen angetroffen oder im Verlaufe von Restaurierungsmaßnahmen erreicht werden. Stattdessen muß durch geeignete Bedingungen gewährleistet sein, daß eine wesentlich höhere Abbaurate organischer Substanzen zustande kommt. Das bedeutet: Optimierung der Lebensbedingungen für die am aeroben Abbau organischer Substanz beteiligten Bakterien. Sie erfordert eine ganze Kette gezielter

Eingriffe, darunter auch solcher, die der **Biomani-  
pulation** zuzuordnen sind.

Dasselbe gilt hinsichtlich der Nährstoffelimination, z.B. der Stickstoffverbindungen, unter welchen die Denitrifikation eine herausragende Rolle spielt, weil sie unter geeigneten Reduktionsbedingungen bis zum molekularen Stickstoff läuft. Das ist von Vorteil, weil dieser Stickstoff in die Atmosphäre abgegeben werden kann und somit keine weiteren Maßnahmen erforderlich macht, wie sie nach Ab-scheidungsprozessen, z.B. zur Elimination des Phosphats oder von Schwermetallen, erforderlich sind. Da der Stickstoff im Abwasser aber in Form von Eiweiß, Ammoniak und Harnstoff vorliegt und die denitrifizierenden Bakterien Nitrat bzw. Nitrit benötigen, muß zunächst die Bildung von Ammoniak bzw. Ammonium gefördert werden, dann die Nitrifikation zur Bildung von Nitrat und anschließend die Denitrifikation.

In Seen versucht man durch Restaurierungsmaß-nahmen gewisse Beeinträchtigungen der Lebensbe-dingungen infolge anthropogener Belastungen zu mindern bzw. die durch Sanierungsmaßnahmen er-reichten Fortschritte noch zu verstärken. In moder-nen Kläranlagen versucht man, bestimmte in natür-lichen Gewässern vorhandene Prozesse zu optimie-ren, d.h. auf ein Leistungsniveau zu heben, welches im Bereich der in Seen und Fließgewässern herr-schenden Bedingungen niemals erreicht werden kann. Gemeinsam ist beiden Maßnahmen, daß das jeweilige Ziel durch eine Steuerung der internen Prozesse angestrebt wird und insofern lassen sich Restaurierungsmaßnahmen und Optimierungs-maßnahmen unter den Überbegriff der **Ökotechno-logie** (Abb.3) stellen. Das trifft selbstverständlich auch für die chemischen Verfahren zu, z.B. für die chemische Phosphatelimination, die sowohl im Zuge der Seenrestaurierung eingesetzt werden kann, als auch bei der Abwasserbehandlung. In ersterem Fall jedoch mit erheblichen Vorbehalten.

Unter den "gezielten Eingriffen" zur Optimierung der mikrobiellen Leistungen in Kläranlagen sind Biomani-pulationen in zunehmendem Maße betei-ligt. Die Verwirklichung geeigneter Außenbedin-gungen zur Schaffung optimaler Lebensbedingun-gen wird durch die Steuerung physikalischer und chemischer Eigenschaften mittels technischer Ein-richtungen erreicht. Das betrifft z.B. auch die För-derung der Entwicklung eines Biofilms, in welchem unter geeigneten Bedingungen eine mikrobielle Le-bensgemeinschaft entstehen kann. In Gegenwart von Protozoen und Nematoden werden Nahrungs-beziehungen auf engstem Raum ausgebildet.

Von besonderer Bedeutung ist die Aufgabe, be-stimmte mikrobielle Leistungsträger am rechten Ort und zur rechten Zeit zu fördern, um durch deren Stoffwechselendprodukte die Voraussetzungen für die Existenz anderer mikrobieller Leistungsträger zu schaffen, die das erwünschte Endprodukt herstel-len. Wenn aus dem Nachklärbecken einer Kläranal-ge über einen Schlammrücklauf Bakterien in das Belebungsbecken zurückgeführt werden, die an die

Aufgaben im Belebungsbecken bereits angepaßt sind, so ist das als "gezielter Eingriff" in die Bakte-riengesellschaft eine Biomani-pulation. Durch sie wird erreicht, daß eine hinreichende Menge ange-paßter Bakterien von Anfang an in das Geschehen eingreifen kann und sich dort rasch vermehrt. Eine entsprechende Entwicklung würde ohne diese "Impfung" wesentlich länger dauern. Ihren Höhe-punkt wird die Biomani-pulation erreichen, wenn gentechnologisch veränderte Bakterien zur Opti-mierung erwünschter Leistungen herangezogen werden können.

Allen diesen Verfahren zur Seensanierung und Se-enrestaurierung, bei welchen natürliche Vorgänge gefördert und in Kläranlagen sogar optimiert wer-den, ist eines gemeinsam: Es sind Leistungen zur Vermeidung von Schäden, die gewissermaßen als Nebenprodukt des menschlichen Konsumverhal-ten, sowie der landwirtschaftlichen und der indu-striellen Produktion in den Gewässern entstehen könnten. Die Ursachen dieser möglichen Schäden werden nicht am Entstehungsort beseitigt, sondern an besonderen Orten, den Kläranlagen, konzen-triert, um erst hier weitgehend unschädlich gemacht zu werden. Dieses Verfahren hat sich bewährt, ob-gleich man nicht übersehen kann, daß unzählige Substanzen (Schwermetalle, Xenobiotica), die für die verschiedensten Zwecke eingesetzt werden, für aquatische und terrestrische Lebensgemeinschaften aber schädlich werden können, nicht immer auf ähnliche Weise zur Elimination an einem Ort kon-zentriert werden können.

Obleich in der Industrie gewaltige Anstrengungen, z.B. zur Förderung des Recyclings am Entstehungs-ort, unternommen werden, ist die Verbreitung vieler dieser Substanzen, die oft erst nach Anreicherung Schäden verursachen, kaum ganz zu vermeiden. Die zunehmende Kenntnis von Langzeitwirkungen ha-ben der Forderung, mit allen Mitteln eine nachhal-tige Sicherung der Lebensbedingungen in unserer gesamten Umwelt anzustreben, in den letzten Jah-ren einen besonderen Nachdruck verliehen.

Wissenschaftlicher Fortschritt, technische Neue-rungen und die Anwendung der Ergebnisse der **Gentechnologie** werden unsere Umwelt in Zukunft noch schneller ändern als je zuvor. Die Folgen die-ser Veränderungen bedeuten immer auch eine be-sondere **Herausforderung für die Ökologie**, einer Wissenschaft, die unter anderem den Stellenwert vieler einzelner Vorgänge in ihrer Gesamtwirkung analysieren und bewerten muß.

Die Arbeiten zur Analyse der Nahrungsbeziehun-gen in der pelagischen Lebensgemeinschaft reichen in ihrer Bedeutung weit über diesen Forschungsge-genstand hinaus, denn es besteht kein Zweifel, daß grundlegene Erkenntnisse auch für andere Lebens-gemeinschaften gültig sind. Bedenkt man, daß prak-tisch alle Lebensgemeinschaften heute schon in ir-gendeiner Weise vom Menschen im Sinne einer Beeinträchtigung (sie erklärt das Artensterben!) be-einflußt werden und daß sich dieser Einfluß in Zu-kunft immer mehr verstärken wird, so kann man

leicht einsehen, daß nur dann erfolgreiche Strategien im Sinne eines Entgegenwirkens erarbeitet werden können, wenn die funktionellen Beziehungen in den betreffenden Lebensgemeinschaften hinreichend bekannt sind. Dieses Ziel liegt noch in weiter Ferne, und es führt kein Weg daran vorbei, sich mit präzisen Fragestellungen einer großen Zahl von Teilfragen zu widmen.

Damit kommen wir zu den einzelnen Referaten: Im ersten Vortrag: "**Reaktionen eines Seeökosystems auf kontinuierliche Zu- und Abnahme von Phosphatimporten - dargestellt am Beispiel des Bodensees**" wird Herr Kollege SIMON zahlreiche Befunde präsentieren, aus welchen sich die strukturelle und funktionelle Komplexität der pelagischen Lebensgemeinschaft ergibt. Mehrere überraschende Befunde zeigen, daß die Vorstellung der linearen Nahrungskette mit den zu erwartenden kaskadenartigen Wirkungen der Nährstoffzu- und der Nährstoffabnahme nur eingeschränkt zutrifft und somit als Grundlage für das Verständnis der Reaktionen eines Seeökosystems nicht ausreicht.

Angesichts der Vielfalt von Reaktionen an deren Analyse kaum ein Weg vorbeiführt, um das gesamte System auch nur annähernd zu verstehen, ist es zweckmäßig, sich eine Übersicht über jene Erkenntnisse und Vorstellungen zu verschaffen, die sich aus experimentellen Untersuchungen zur Frage von Steuerungsmechanismen und Regulationsvorgängen ergeben haben. Diese Aufgabe hat Herr Kollege LAMPERT mit seinem Referat "**Nahrungskettenmanipulation: Die Rolle von Kompensationsmechanismen für Top-down-Prozesse**" übernommen. Neben zahlreichen Beispielen zum Thema Verteidigungsstrategien, die sehr eindrucksvoll die Vielfalt der Möglichkeiten zeigen, werden Überlegungen vorgestellt, die für die Theorienbildung von Bedeutung sind.

Herr Kollege BENNDORF setzt sich in seinem Referat "**Randbedingungen für eine wirksame Biomanipulation: Die Rolle der Phosphatbelastung**" mit der Kaskaden- und der Top down / bottom up - Theorie auseinander. Er hinterfragt die Gründe, die bei der Nahrungskettenmanipulation häufig zur Diskrepanz zwischen den aufgrund der Theorie zu erwartenden und den erarbeiteten Ergebnissen geführt haben. In diesem Zusammenhang werden auch die Wirkungen der Nahrungskettenmanipulation in Abhängigkeit von der Phosphatkonzentration des Seewassers aufgezeigt. Sein Beitrag schlägt die Brücke zwischen den Ergebnissen der Grundlagen - und der angewandten Forschung.

Im Referat "**Kalzitfällung und Nahrungskettenmanipulation**" von Herrn Kollegen KOSCHEL wird gezeigt, wie sich die Folgen der Nahrungsket-

tenmanipulation, sofern sie auf einer Zu- bzw. Abnahme der phytoplanktischen Biomasse bzw. der von ihr abhängigen Photosyntheserate beruhen, auf das Kalk-Kohlensäure-System auswirken und damit zugleich auf elementare Vorgänge des Stoffhaushaltes.

Mit der in der bisherigen Forschung vernachlässigten Rolle der Protozoen im pelagischen Nahrungsnetz befaßt sich Herr Kollege ARNDT in seinem Referat zum Thema "**Spielen Protozoen bei der Manipulation pelagischer Nahrungsnetze eine Rolle?**" Seine Ausführungen enthalten zahlreiche Informationen zur Artenzusammensetzung dieser hinsichtlich ihrer Funktion uneinheitlichen Gruppe und zu deren Abundanz, die gerade auch im Vergleich zur Abundanz des Crustaceenplanktons zumindest zeitweise überraschend hoch sein kann. Darüber hinaus ergeben sich durch auffällige Unterschiede in der Protozoenabundanz in Abhängigkeit von der Crustaceenabundanz deutliche Hinweise auf gewichtige Interaktionen.

Herr Kollege GÜDE setzt sich in seinem Referat "**Biomanipulation und das mikrobielle Nahrungsnetz**" mit grundsätzlichen Problemen auseinander, die sich durch die bisherige Vernachlässigung von Protozoen, vor allem aber auch von Bakterien bei der Analyse der Nahrungsbeziehungen im pelagischen Nahrungsnetz ergeben haben. Er legt dar, weshalb dieser Mangel als ein wesentlicher Grund für die Diskrepanz zwischen den theoretisch zu erwartenden und den erarbeiteten Ergebnissen anzusehen ist. Bemerkenswerte Unterschiede in der Bakterienabundanz im Wechselspiel mit Phytoplanktondichte, Protozoen- und Crustaceenabundanz liefern gewichtige Argumente für die Bedeutung des mikrobiellen Nahrungsnetzes als funktionelles Glied im gesamten pelagischen Nahrungsnetz.

Der Wechsel von den bisherigen Themen, die ausschließlich das pelagische Nahrungsnetz zum Gegenstand haben, zu den Prozessen, die in der biologischen Abwasserreinigung stattfinden, stellt keinen Bruch dar. Der Inhalt des von Herrn Kollegen WILDERER vorgelegten Beitrags "**Einfluß periodischer Veränderungen von Milieubedingungen auf mikrobielle Lebensgemeinschaften**" enthält Elemente, welche sich direkt an die Grundsatzbetrachtungen im Referat von Herrn Kollegen Lampert anschließen lassen. Das gilt zumindest für die Bedeutung "periodischer Veränderungen", die ja als "vorhersagbare Änderungen" günstige Voraussetzungen für Anpassungsprozesse liefern. Darüber hinaus wird gezeigt, daß auch auf dem Arbeitsgebiet der Optimierung von Stoffwechselleistungen der Biomanipulation eine besondere Bedeutung zukommt.

# Reaktionen eines Seeökosystems auf kontinuierliche Zu- und Abnahme von Phosphatimporten - dargestellt am Beispiel des Bodensees

Meinhard SIMON

## 1. Einleitung

Phosphor (P) ist dasjenige chemische Element, dem in der Limnologie die meiste Aufmerksamkeit entgegengebracht wird, denn das Maß der P-Versorgung eines Gewässers bestimmt in ganz entscheidender Weise dessen trophischen Zustand. Der P-Bedarf in Form von ortho-Phosphat für das Wachstum von Phytoplankton oder Makrophyten ist in Gewässern in der Regel wesentlich größer als dessen Verfügbarkeit und relativ zu Stickstoff (Nitrat), dem anderen Makronährstoff, oder auch zu Silikat, wenn es sich um Diatomeen handelt, d.h. P ist wachstumslimitierend. Bereits recht früh wurde von EINSELE (1941) durch gezielte Einträge von P in den oberschwäbischen Schleinsee der experimentelle Beweis für dessen Wachstumslimitierung bzw. dessen eutrophierende Wirkung erbracht. Allerdings hat sich diese Wirkung in Gewässern insgesamt erst in den Jahren nach 1950, vor allem zwischen 1960 und 1980, gezeigt, als durch zunehmende P-Belastung durch zunächst noch gar nicht bzw. unzureichend geklärte kommunale Abwässer, phosphathaltige Waschmittel und durch landwirtschaftliche Düngung die P-Konzentrationen in vielen Gewässern z.T. dramatisch anstiegen. Während dieser Zeit wurde die P-Problematik in bezug auf Prognosen der Belastbarkeit und Trophie von Gewässern und der Wirkung und Wirkungsweise von Gegenmaßnahmen Gegenstand intensiver limnologischer Forschung (VOLLENWEIDER 1968 und 1982).

Auch im Bodensee zeigte sich die eutrophierende Wirkung des steigenden P-Eintrages. Seit den 50er Jahren wurde eine zunächst geringe, ab den 60er Jahren dann eine immer stärkere Zunahme der P-Konzentration festgestellt, gemessen als Gesamtphosphor ( $P_{\text{tot}}$ ) bei der winterlichen Vollzirkulation (Abb. 1). Erste auffallende Veränderungen im Phytoplankton, die auf eine gewisse Eutrophierung hindeuteten, wurden jedoch bereits in den 30er Jahren beobachtet (GRIM 1955). Die Ursache der P-Zunahme lag an der kontinuierlich zunehmenden Belastung durch die steigende Bevölkerungsdichte im Einzugsgebiet des Bodensees und der kaum vorhandenen Reinigung der kommunalen Abwässer, die dann zunächst auch nicht in gleicher Weise ausgebaut wurde. 1972 waren erst 21% der Abwässer von 2,34 Mio Einwohnergleichwerten (EGW) im Einzugsgebiet des Bodensee-Obersees an Sam-

melkläranlagen mit biologischer Reinigungsstufe angeschlossen (IGKB 1985). Alarmiert durch diese Entwicklung wurde durch Empfehlung der Internationalen Gewässerschutzkommission Bodensee (IGKB) ein immenses Investitionsprogramm lanciert (IGKB 1973), durch welches bis 1985 bereits 89% der Abwässer von 2,84 Mio EGW aus dem Einzugsgebiet des Obersees an kommunale Kläranlagen angeschlossen wurden, von denen auch 87% mit einer P-Fällung ausgestattet waren (IGKB 1985). Allein bis zu diesem Zeitpunkt waren insgesamt 3,47 Mrd SFr in Reinhaltungsmaßnahmen investiert. Diese Summe stieg bis 1995 auf etwa 4,8 Mrd SFr an. In den Jahren von 1985 bis 1995 wurden immer höhere Anteile der Kläranlagen mit einer P-Eliminierung versehen, so daß 1995 98% aller Abwässer im Einzugsgebiet des Bodensees an Sammelkläranlagen angeschlossen sind und in 96,5% dieser Abwässer eine P-Fällung durchgeführt wird. Ein Nachholbedarf besteht nach wie vor in der Einführung der Flockungsfiltration, denn bis 1995 waren erst etwa zwei Drittel aller Kläranlagen damit ausgestattet.

Als Folge dieser Maßnahmen verlangsamte sich die P-Zunahme im Bodensee in der zweiten Hälfte der 70er Jahre und kam 1979/80 zu einem Stillstand bei ca.  $90 \text{ mg } P_{\text{tot}}/\text{m}^3$  (Abb. 1). In dieser Zeit war der Bodensee als eutrophes Gewässer einzustufen. Während der 80er Jahre kam es dann zu einer kontinuierlichen Abnahme, die sich auch während der 90er Jahre bis heute, allerdings verlangsamt, fortgesetzt hat. Bezogen auf die P-Belastung sind damit im Bodensee mit ca.  $20 \text{ mg } P_{\text{tot}}/\text{m}^3$  wieder mesotrophe Verhältnisse wie in den frühen 60er Jahren erreicht.

Im folgenden soll nun dargestellt werden, wie sich die Eutrophierung und anschließende Oligotrophierung im Planktongeschehen des 254 m tiefen Bodensee-Obersees und Überlinger Sees (147 m tief) widergespiegelt hat. Der Untersee wird nicht in die Betrachtung einbezogen, da er ein viel flacherer (max. 46 m tief) und natürlicherweise viel eutropherer See ist, dessen Planktonentwicklung sich wesentlich von den anderen Seeteilen unterscheidet. Der Schwerpunkt wird auf die Zusammensetzung und Biomasse des Phytoplanktons gelegt, weil sich darin die Reaktionen, vor allem bei der Re-Oligotrophierung, bisher am deutlichsten gezeigt haben

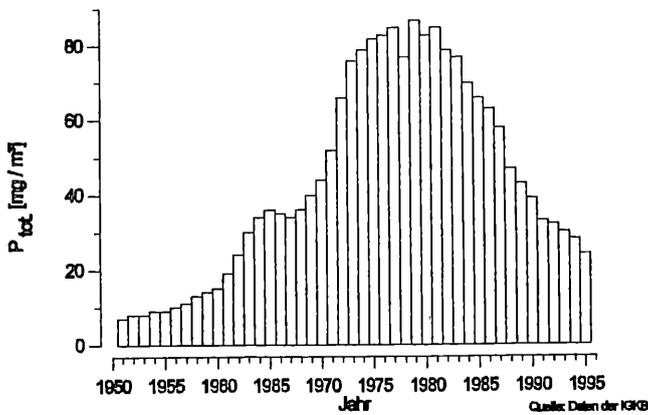


Abbildung 1

Gesamt-Phosphor-Konzentration ( $P_{\text{tot}}$ ) im Bodensee-Obersee während der winterlichen Vollzirkulation

(IGKB 1989, GAEDKE & SCHWEIZER 1993, SOMMER et al. 1993), viel deutlicher als bei der Primärproduktion und dem Zooplankton (TILZER et al. 1991, IGKB 1987).

Zum besseren Verständnis der Langzeitentwicklung soll jedoch kurz die jahreszeitliche Planktonentwicklung im Bodensee dargestellt werden, die an anderer Stelle ausführlich behandelt wird (SOMMER et al. 1986, IGKB 1989). Der Bodensee zeichnet sich als warm-monomiktischer See durch eine ausgeprägte Phytoplankton-Frühjahrsblüte, ein anschließendes Klarwasserstadium, dem jährlichen Maximum der Zooplanktonentwicklung, und durch eine Phytoplankton-Sommerblüte aus. Die Frühjahrsblüte entwickelt sich, gesteuert vor allem durch physikalische Faktoren wie thermische Stabilität, Licht- und Nährstoffangebot, zwischen März und Mai und wird durch rasch wachsende Diatomeen und Cryptomonaden (*Cryptomonas*, *Rhodomonas*), r-Strategen (SOMMER 1981), geprägt (Abb. 2). Im Klarwasserstadium, welches im Juni auf die Frühjahrsblüte folgt und mehrere Wochen andauert, erreichen *Daphnia galeata* und *Daphnia hyalina* ihr saisonales Entwicklungsmaximum. Sie reduzieren die Phytoplanktonbiomasse während dieser Zeit auf unter 10% der Maximalwerte der Frühjahrsblüte, so daß wieder Sichttiefen von über 10 m erreicht werden. In der anschließenden Sommerblüte dominieren zunächst im Juli langsam wachsende Diatomeen, K-Strategen (SOMMER 1981, Abb. 2), die dann von verschiedenen anderen Phytoplanktern abgelöst werden. Steuernde Faktoren der Phytoplanktonentwicklung im Sommer sind vor allem Konkurrenz um limitierende Nährstoffe.

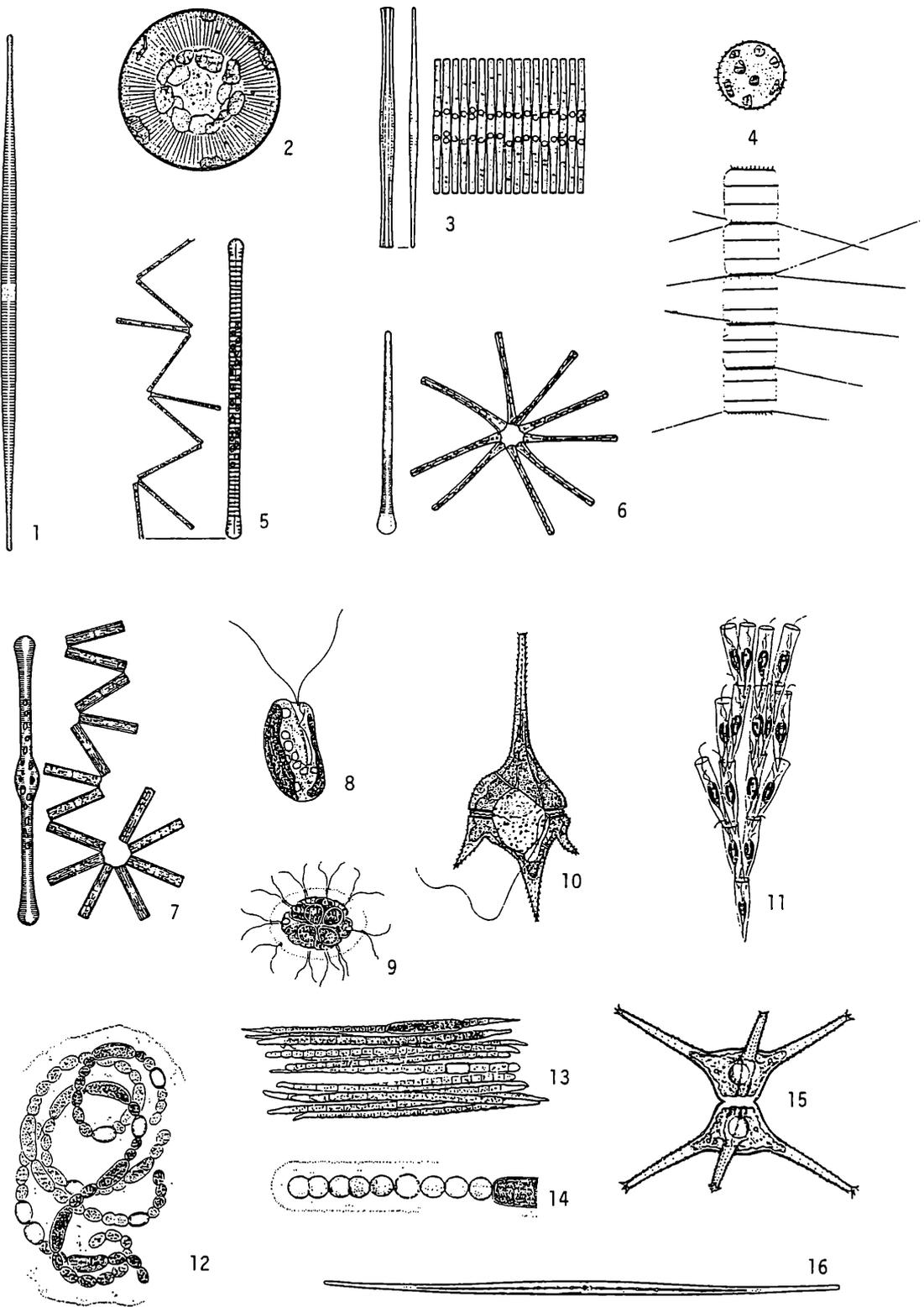
Die im folgenden dargestellte Phytoplanktonentwicklung basiert für die Zeit bis 1979/80 auf Daten von der IGKB, die in zweiwöchentlichen Abständen im Obersee in der Nähe des tiefsten Punktes erhoben worden sind (IGKB 1989). Ab 1979 wurden vom Limnologischen Institut der Universität Konstanz an der tiefsten Stelle des Überlinger Sees intensive planktologische Untersuchungen mit wöchentlichen Probenahmen während der Vegetationsperiode durchgeführt, auf deren Ergebnisse sich die Aussagen ab dieser Zeit ganz wesentlich stützen

(GAEDKE & SCHWEIZER 1993, SOMMER et al. 1993, MELANESI 1995). Vergleiche von simultan erhobenen Daten im Überlinger See und Obersee zeigen keine systematischen Unterschiede im Planktongeschehen dieser beiden Seeteile. Daher sind die Aussagen stets auf beide Seeteile übertragbar. Mögliche Unterschiede ergeben sich viel eher durch die unterschiedlichen Probenahmeraster, da bei einer zweiwöchigen bzw. z.T. nur monatlichen Beprobung bestimmte wichtige Ereignisse verpaßt werden können.

## 2. Reaktion des Phytoplanktons auf die Eutrophierung

Betrachtet man zunächst die Jahresmittelwerte der Phytoplanktonbiomasse, so zeigt sich von 1961/62 bis 1967 eine Verdopplung von 8 auf 16 g Frischgewicht (FG)/m<sup>2</sup> (Abb. 3). Dieser Wert blieb bis 1975 stabil, stieg jedoch im folgenden Jahr sprunghaft auf 25 g FG/m<sup>2</sup> an und verweilte auf diesem hohen Niveau bis 1981, bevor er wieder anfang abzunehmen. Der starke Anstieg der Biomasse ab 1976 ist vor allem durch die sich seit diesem Zeitpunkt sehr prägnant ausbildende Sommerblüte bedingt, deren Biomasse von 1975 bis 1978 etwa gleich hoch wie die der Frühjahrsblüte war und von 1979 bis 1981 sogar höher mit Maxima von mehr als 100 g FG/m<sup>2</sup> (IGKB 1989). Zusätzlich zu der steigenden P-Konzentration als steuernder Faktor der Langzeitentwicklung des Phytoplanktons haben jedoch auch wetterbedingte Einflüsse zu den erheblichen interannuellen Fluktuationen bei der saisonalen Entwicklung beitragen.

Auf dem Familienniveau der Phytoplanktonartengemeinschaft zeigten sich während der Eutrophierungsphase insgesamt nur wenig Verschiebungen (Abb. 3), allerdings gab es einige wesentliche Artverschiebungen und Änderungen im saisonalen Auftreten einzelner Arten. Diatomeen und Cryptophyceen (*Cryptomonas* spp., *Rhodomonas* spp.) waren stets und sind auch heute noch die dominierenden Familien. Fädige Cyanobakterien traten in merkbaren Mengen erst Ende der 60er Jahre bei mehr als 40 mg P<sub>tot</sub>/m<sup>3</sup> auf (*Anabaena planktonica*, *Anabaena flos-aquae*). Ihr Vorkommen blieb im



**Abbildung 2**

**Phytoplanktonalgen aus dem Bodensee.** 1: *Synedra acus* (100-300 m); 2: *Cyclotella bodanica* (15-30 m); 3: *Fragilaria crotonensis*, Einzelzelle (40-130 m) und Kolonie; 4: *Stephanodiscus hantzschii* Einzelzelle (8-20 m) und Kolonie; 5: *Diatoma elongatum*, Einzelzelle (40-120 m) und Kolonie; 6: *Asterionella formosa*, Einzelzelle (40-150 m) und Kolonie; 7: *Tabellaria fenestrata*, Einzelzelle (30-140 m) und Kolonie; 8: *Cryptomonas ovata* (10-20 m); 9: *Pandorina morum* (Zelle 8-17 m); 10: *Ceratium hirundinella* (200-300 m); 11: *Dinobryon sociale* (Gehäuselänge 30-70 m); 12: *Anabaena flos-aquae* (6-8 m); 13: *Aphanizomenon flos-aquae* (5-15 m); 14: *Anabaena planktonica* (8 m); 15: *Staurastrum cingulum* (Einzelzelle 20-36 m); 16: *Closterium aciculare* (390-800 m).

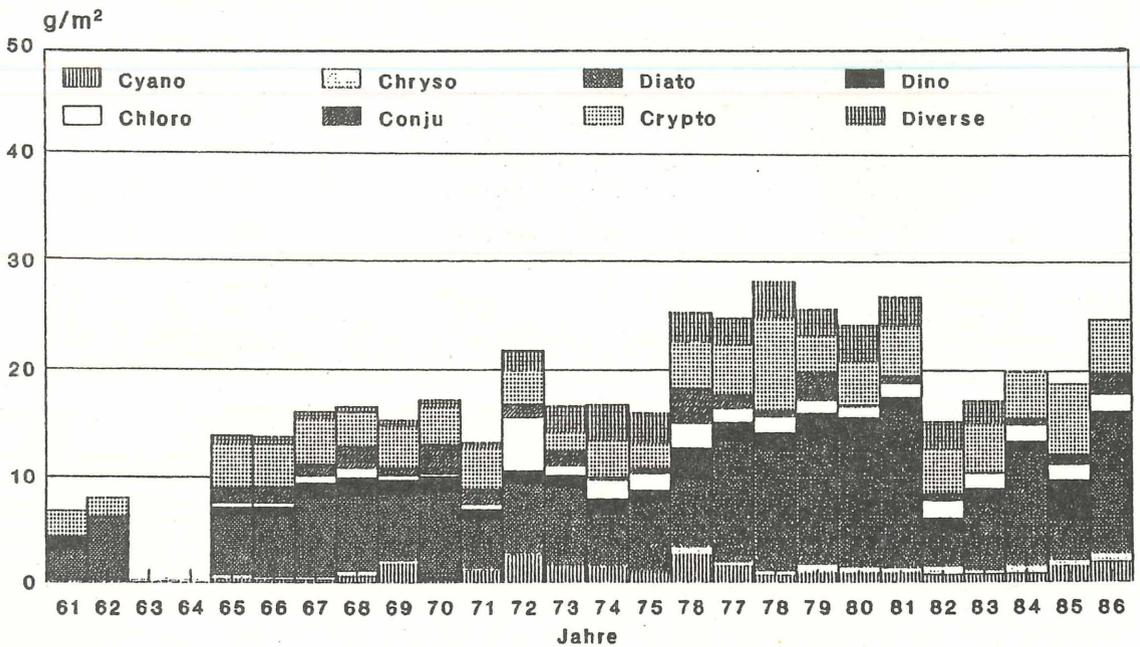


Abbildung 3

Jahresmittelwerte der Gesamtbiomasse und der wichtigsten Familien des Phytoplanktons (g Frischgewicht/m<sup>2</sup>) an der tiefsten Stelle des Bodensee-Obersees (254 m). Cyano: Cyanobakterien; Chryso: Chrysophyceen; Diato: Diatomeen; Dino: Dinophyceen; Chloro: Chlorophyceen; Conju: Conjugatophyceen; Crypto: Cryptophyceen. (modifiziert nach IGKB 1989).

wesentlichen auf die Monate August und September beschränkt, sie konnten dann jedoch bis zu 50% der Phytoplanktonbiomasse umfassen. *Aphanizomenon flos-aquae* als Eutrophierungsanzeiger trat erstmals 1973 deutlich in Erscheinung, *Microcystis aeruginosa* war nur in den Jahren von 1977 bis 1985 nachzuweisen. Bei den Diatomeen wurde mit zunehmender Eutrophierung während der Frühjahrsblüte *Stephanodiscus hantzschii* immer dominanter, insbesondere ab 1976. *Asterionella formosa* verlagerte sein Hauptauftreten ab 1974 vom Frühjahr in den Sommer. Von 1977 bis Mitte der 80er Jahre trat im Sommer *Stephanodiscus binderanus* auf und war eine wichtige bestandsbildende Art. Bei den Chlorophyceen trat ab 1976 im Juni und Juli *Pandorina morum* stärker in Erscheinung und umfaßte dann am Ende des Klarwasserstadiums bis zu 50% der Phytoplanktonbiomasse.

Vergleicht man die Entwicklung des Phosphorgehaltes von 1961 bis 1980 mit der der Phytoplanktonbiomasse als Jahresmittelwerte (Abb. 1 und 3) so zeigt sich eine deutliche Parallelität mit einem hohen Anstieg Anfang der 60er Jahre und dem hohen Niveau der P-Belastung und der Phytoplanktonbiomasse von 1975 bis 1980. Die starke P-Zunahme in der ersten Hälfte der 70er Jahre zeigt sich allerdings nicht in einem parallelen Anstieg der Phytoplanktonbiomasse, der erst 1976 auftritt, dann allerdings sprunghaft. Wie beschrieben, traten zu dieser Zeit jedoch bereits Verschiebungen in der Artenzusammensetzung auf, die sich allerdings nicht in einer erhöhten Gesamtbiomasse widerspiegeln.

Leider existieren für die Phase der Eutrophierung keine Primärproduktionsdaten des Phytoplanktons, so daß nicht festgestellt werden kann, in welcher Weise die Produktivität auf die zunehmende P-Belastung reagiert hat.

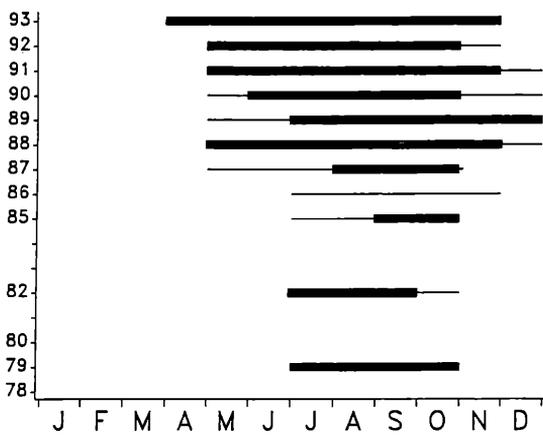
### 3. Reaktion des Phytoplanktons auf die Re-Oligotrophierung

Ab 1982 hat im Zuge der Reduktion des P-Eintrages in den See die Verfügbarkeit von P für das Wachstum des Phytoplanktons wieder abgenommen. Zur genauen Analyse des Zusammenhanges zwischen P-Versorgung und -limitierung und der Phytoplanktonentwicklung in dieser Phase stehen sehr detaillierte Daten aus dem Überlinger See zur Verfügung (s. oben). Da die Phosphatkonzentration auch Mitte der 90er Jahre noch weiterhin abnimmt und es nach wie vor Änderungen in der Biomasse und Zusammensetzung der Phytoplanktonartengemeinschaften gibt, kann die Reaktion des Phytoplanktons auf die Re-Oligotrophierung noch nicht abschließend analysiert, verstanden und beurteilt werden. Entsprechende Studien sind weiterhin in Bearbeitung.

Ganz entscheidend für die Wachstumslimitierung des Phytoplanktons ist die Konzentration des ortho-Phosphats, gemessen als gelöstes reaktives Phosphat (SRP), im Epilimnion bzw. der euphotischen Zone. Unterhalb einer Konzentration von 10 µg SRP/l kann man bei den meisten Phytoplanktonalgen von einer Limitierung ausgehen und von einer sehr starken Limitierung unterhalb von 3 µg SRP/l

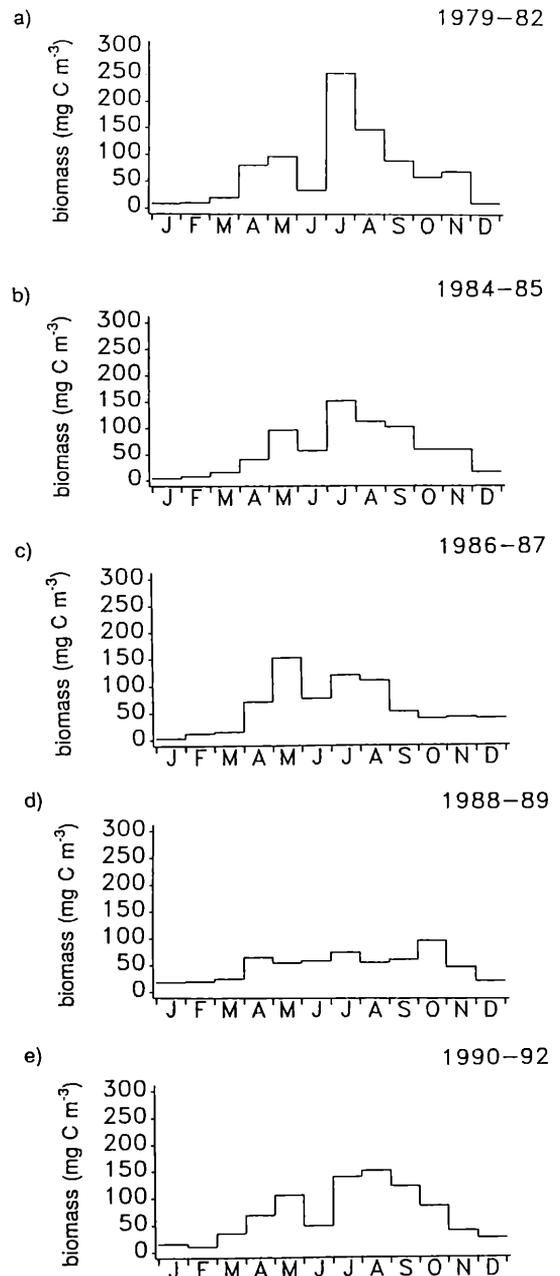
(SAS 1989, GAEDKE & SCHWEIZER 1993). Von 1980 bis 1985 traten solche Phasen, in denen die genannten SRP-Konzentrationen in den obersten 8m nicht überschritten wurden, nur von Juli bis Oktober auf (Abb. 4). 1980 wurden sogar das ganze Jahr über Konzentrationen von mindestens 10 mg SRP/l gemessen. Ab 1986 erstreckte sich diese limitierende Phase über einen zunehmenden Teil der Vegetationszeit und erreichte 1993 fast ihren gesamten Zeitraum von Anfang April bis Ende November, bis auf den Beginn der Frühjahrsblüte.

Aufgrund dieser zunehmenden P-Limitierung nahm zunächst das Biomassemaximum der Phytoplanktonsommerblüte deutlich ab. 1979-82 wurden noch etwa 250 mg C/m<sup>3</sup> verzeichnet, 1986/87 dagegen nur noch etwa 150 mg C/m<sup>3</sup> (Abb. 5). Von diesem Zeitpunkt an bis 1989 trat das jährliche Biomassemaximum auch wieder während der Frühjahrsblüte auf, so wie 1978 und davor. Von 1981 bis 1989 hatte die Biomasse der Sommerblüte insgesamt auf 30% des Ausgangswertes abgenommen. Zwischen 1989 bis 1993 wurden jedoch überraschenderweise wieder leicht zunehmende Biomassen verzeichnet, die sogar wieder zu einer im Sommer höheren Biomasse als im Frühjahr führten (Abb. 5, MILANESI 1995). Ein Grund liegt in der geänderten Artenzusammensetzung des sommerlichen Phytoplanktons mit sehr viel höheren Anteilen von *Dinobryon* spp. (vgl. weiter unten). Die grundsätzlichen Ursachen hierfür sind bisher noch nicht identifiziert und momentan Gegenstand weiterer Analysen. Bezeichnenderweise nahm die Phytoplanktonbiomasse in anderen jahreszeitlichen Entwicklungsphasen wie der Frühjahrsblüte, dem Klarwasserstadium oder dem Herbst nicht systematisch ab, sondern zeigte nur Fluktuationen, die nicht durch die Re-Oligotro-



**Abbildung 4**  
**Saisonale Phasen der P-Limitierung in den obersten 8 m im Bodensee-Überlinger See von 1979 bis 1993.** Dargestellt sind die Konzentrationen des gelösten ortho-Phosphats (SRP) bei moderater P-Limitierung (mg P/m<sup>3</sup>, dünner Balken) und bei strenger P-Limitierung (mg P/m<sup>3</sup>, dicker Balken). 1980 betrug die SRP-Konzentration das ganze Jahr über mehr als 10 mg P/m<sup>3</sup>. In den Jahren 1981, 1983 und 1984 lagen nicht genügend Daten für die Bestimmung der Limitierungsphasen vor.

phierung bedingt gewesen sein konnten. Hieran wird deutlich, daß sich die Reduktion des P-Gehalts nur in der Phase auswirkte, in der P primär das Wachstum begrenzte, nicht aber in anderen Phasen, in denen andere Faktoren (Licht, Temperatur, Fraßdruck des Zooplanktons) das Phytoplanktonwachstum steuern. Allerdings nahm die Länge des Klarwasserstadiums von 3-5 Wochen 1979-82 auf weniger als 3 Wochen in der anschließenden Zeit ab. Auch nahm der Quotient von höchster und niedrigster Phytoplanktonbiomasse in der Frühjahrsblüte und während des Klarwasserstadiums von 12-66 in den frühen 80er Jahren auf 7-18 zwischen 1984-



**Abbildung 5**  
**Monatsmittelwerte der Phytoplanktonbiomasse (0-20 m) für die Jahre 1979/82, 1984/85, 1986/87, 1988/89 und 1990/92**

89 ab, d.h. daß die Fluktuationen der Biomassen in einzelnen Entwicklungsphasen geringer wurden.

Betrachtet man die Veränderungen des Phytoplanktonartenspektrums auf die abnehmende P-Belastung, so zeigte sich zunächst das Wiederauftreten von seltenen Arten, die im Zuge der Eutrophierung verschwunden waren (IGKB 1989). Seit 1984 treten *Cyclotella* spp. mit steigenden Individuenzahlen wieder auf und seit 1986 *Tabellaria fenestrata* und *Diatoma elongatum*. Diese Arten waren seit den 60er Jahren aus dem See verschwunden oder wurden nur sporadisch gefunden. Der Trend des gehäuft Auftretens von oligotrophenten Arten, die allerdings keinen signifikanten Beitrag zur gesamten Phytoplanktonbiomasse leisten, setzte sich auch in den folgenden Jahren fort (KÜMMERLIN unpubl.). Betrachtet man die dominierenden Familien, so zeigt sich, daß bei den Cryptophyceen und Diatomeen, die zusammen 75% der Phytoplanktonbiomasse der Frühjahrsblüte umfassen, auch während dieser Phase qualitative Änderungen auftraten, sowohl bei der Frühjahrsblüte als auch im Sommer.

Von 1980 bis 1988 nahmen während der Frühjahrsblüte die relativen Anteile der Cryptophyceen ab und die der Diatomeen zu (Abb. 6). Dieser Trend setzte sich jedoch nach 1988 nicht systematisch fort (MILANESI 1995), so daß die Reaktionen dieser Familien auf die Re-Oligotrophierung insgesamt

nicht eindeutig sind. Einzelne wichtige Arten zeigten jedoch einheitlich systematische Trends. So nahmen die Anteile von *Rhodomonas* spp. von etwa 50% 1979 bis 1987 kontinuierlich auf unter 20% des Gesamtbiovolumens ab und stabilisierten sich danach auf niedrigem Niveau. *Asterionella formosa* erhöhte ihre Anteile bis Mitte der 80er Jahre zunächst auf über 20%, nahm jedoch danach auf unter 10% ab. *Fragilaria crotonensis* und *Synedra acus* mit insgesamt geringeren Biomasseanteilen (unter 15%) erhöhten ihre Anteile bei mittleren P-Konzentration Mitte der 80er Jahre, bevor sie danach wieder etwas abnahmen. *Stephanodiscus* spp. und *Cryptomonas* spp. reagierten nicht auf die abnehmende P-Konzentration und umfassen mit 15-30% nach wie vor einen bedeutenden Anteil an der Frühjahrsblüte.

Gegenläufig zur Frühjahrsblüte nahm bei der Sommerblüte der relative Anteil der Cryptophyceen von 1979 bis 1991 zu, vor allem durch höhere Anteile von *Cryptomonas* spp. (Abb. 7), 1992 und 1993 allerdings wieder ab (MILANESI 1995). Wie sich dieser Trend danach weiter fortgesetzt hat, ist aufgrund der noch fehlenden Detailanalysen bisher nicht eindeutig festzustellen. Gegenläufig zu den Cryptophyceen nahm der relative Anteil der Diatomeen von 1979 bis 1993 im Sommer kontinuierlich ab, denn invers zur Eutrophierungsphase verschoben die großen und kolonieförmigen Diatomeen,

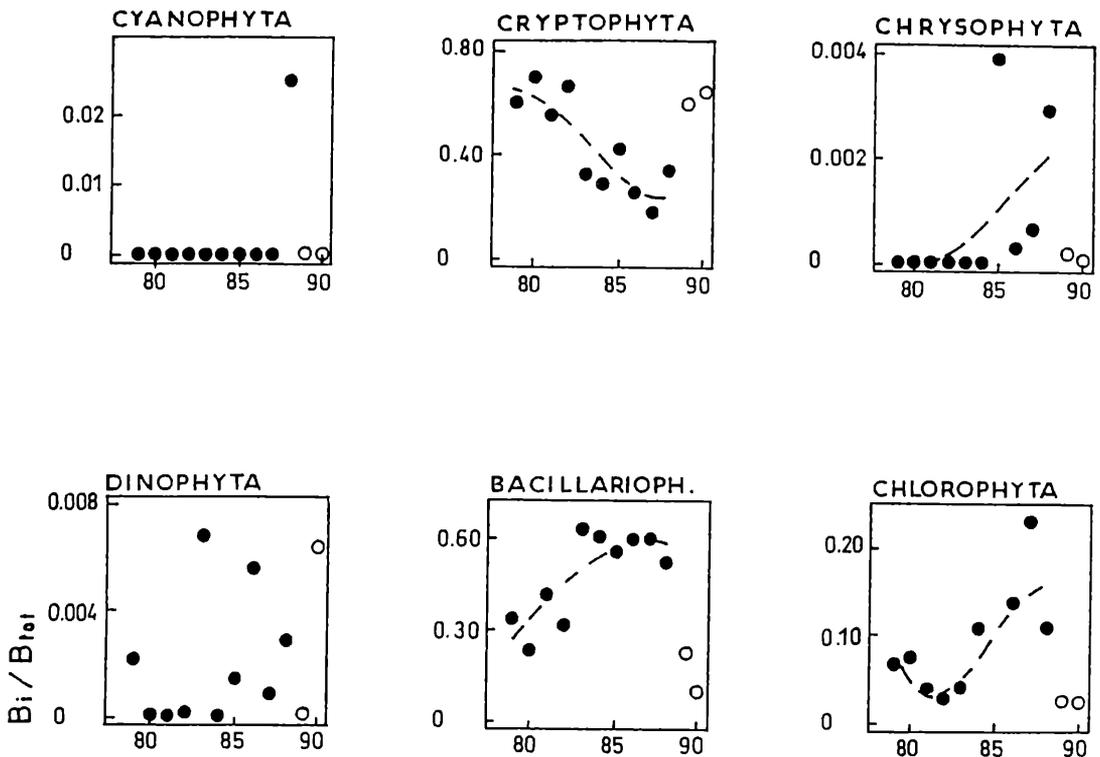


Abbildung 6

Relative Anteile von Phytoplanktonfamilien an der mittleren Biomasse während der Phytoplanktonfrühjahrsblüte im Bodensee-Überlinger See (0-20 m). Schwarze Kreise: Daten 1979-88; offene Kreise: Daten 1989/90. Linie: mit 3. Potenz angepaßte Trendlinie der Daten 1979-88 (nach SOMMER et al. 1993)

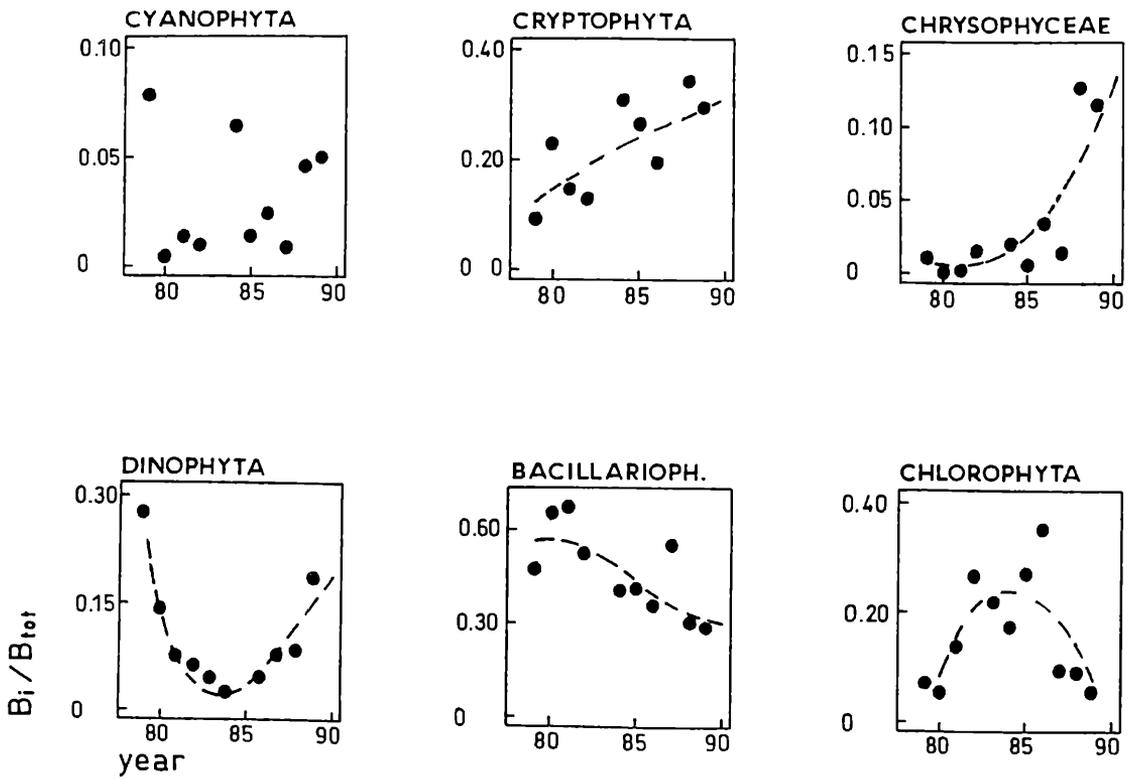


Abbildung 7

Relative Anteile von Phytoplanktonfamilien an der mittleren Biomasse während der Phytoplanktonsommerblüte im Bodensee-Überlinger See (0-20 m). Schwarze Kreise: Daten 1979-88; offene Kreise: Daten 1989/90. Linie: mit 3. Potenz angepaßte Trendlinie der Daten 1979-88 (nach SOMMER et al. 1993)

vor allem *Asterionella formosa* und *Fragilaria crotonensis*, ihren Entwicklungsschwerpunkt vom Sommer wieder zurück in die Frühjahrsblüte.

*Stephanodiscus* spp. verschwand bis zu Beginn der 90er Jahre fast vollständig aus der Sommerblüte, ganz im Gegensatz zu seiner nach wie vor wichtigen Bedeutung im Frühjahr. *Pandorina morum* trat ab 1988 am Ende des Klarwasserstadiums Ende Juni/Anfang Juli als bestandsbildende Art sehr zurück, ebenso wie *Mougeotia thylespora* im August und September. Interessanterweise reagierten die Cyanobakterien, repräsentiert vor allem durch *Anabaena* spp., im Sommer nicht auf die abnehmende P-Belastung, ganz im Gegensatz zur Eutrophierungsphase.

Dinobryon spp. als einzige wichtige Gattung der Chrysophyceen erhöhte ihre Biomasse gegen Ende der 80er und Anfang der 90er Jahre vor allem im August erheblich und erreichte Anteile von 15-20% an der Gesamtbiomasse (MILANESI 1995). Dies dürfte an der mixotrophen Lebensweise und der Tatsache liegen, daß *Dinobryon* Bakterien ingestieren und somit eine für autotrophe Algen nicht verfügbare P-Quelle erschließen kann (Bird und Kalff 1987). *Ceratium hirundinella* als wichtigster Vertreter der Dinophyceen bildete Anfang und Ende der 80er Jahre Ende Juli/Anfang August ausgeprägte Massenentwicklungen. Diese zeigten jedoch keinen Zusammenhang mit der abnehmenden P-Belastung.

Obwohl sich in der Artenzusammensetzung und auch der mittleren jährlichen Biomasse des Phytoplanktons bereits schon zu Beginn, aber vor allem in der zweiten Hälfte der 80er Jahre eindeutige Reaktionen auf die abnehmende P-Verfügbarkeit feststellen ließen, spiegelte sich dieser Trend in der Primärproduktion bis 1990 noch nicht. Von 1980 bis 1991 blieb die Jahressumme der Primärproduktion auf einheitlich hohem Niveau zwischen 250 und 330  $g C m^{-2} a^{-1}$  (TILZER et al. 1991 u. unpubl.). Erst ab 1992 nahm sie ab auf 230  $g C m^{-2} a^{-1}$  und variiert seither zwischen 230 und 250  $g C m^{-2} a^{-1}$  (TILZER, HAESE & HARTIG unpubl.). Es ist bemerkenswert, daß die mittlere jährliche Phytoplanktonbiomasse von 1979 bis 1993 um über 50% abgenommen hat, die Jahresprimärproduktion dagegen nur um etwa 25%. Das liegt daran, daß sich die Biomasse des Nanophytoplanktons, Cryptophyceen und kleine Diatomeen, und folglich dessen Primärproduktion in viel geringerem Maße reduziert hat als die des Micro- und Netzphytoplankton.

#### 4. Reaktionen der höheren trophischen Glieder auf die Eu- und Re-Oligotrophierung

Im Zooplankton zeigte sich, im Gegensatz zum Phytoplankton, keine so eindeutige Reaktion auf die Eu- und Re-Oligotrophierung. Vom Beginn der 60er Jahre bis Mitte der 70er Jahre nahmen zwar die

Bestände der wichtigsten herbivoren Crustaceen, *Daphnia* spp. und *Eudiaptomus gracilis*, trotz erheblicher interannueller Fluktuationen, kontinuierlich zu (IGKB 1987). Allerdings nahmen die Bestände bereits seit diesem Zeitpunkt, und nicht erst nach dem Höhepunkt der Eutrophierung, wieder ab bis in die 80er Jahre und zeigten danach weiterhin lediglich interannuelle Fluktuationen, die jedoch nicht direkt mit der Re-Oligotrophierung in Beziehung gebracht werden können. Auch bei den cyclopoiden Copepoden läßt sich bei der Langzeitentwicklung keine Beziehung zur trophischen Entwicklung feststellen (IGKB 1987). Ein möglicher Grund dafür liegt darin, daß die Primärproduktion des Phytoplanktons während der Re-Oligotrophierung nur relativ wenig abgenommen hat, und noch weniger der Anteil des Nanophytoplanktons und der insgesamt für die herbivoren Crustaceen gut freißbare Anteil (>50 µm). Vermutlich hat die Primärproduktion im Zuge der Eutrophierung auch nicht im selben Maße zugenommen wie die Biomasse des Phytoplanktons. Daher hat sich das Nahrungsangebot der herbivoren Crustaceen in den letzten 30 Jahren sicherlich viel weniger verändert als die Veränderungen in der Phytoplanktonbiomasse zunächst erwarten lassen. Berücksichtigt man zudem, daß die Populationsstärken der Crustaceen nicht nur vom Nahrungsangebot, sondern auch von der Temperatur und Mortalität durch Räuber reguliert werden, so erscheint es nur zu verständlich, daß sich zwischen der Langzeitentwicklung des Zooplanktons und der trophischen Entwicklung keine eindeutige Beziehung ergibt.

Auch für die Bestände der dominierenden planktivoren Fische, Felchen, *Coregonus lavaretus* ssp., und Barsche, *Perca fluviatilis*, die sich nur aus den Fangernägeln der Berufsfischer ableiten lassen, ließen sich zwischen 1970 und den 90er Jahren keine Beziehungen zum trophischen Zustand des Sees feststellen.

##### **5. Abschließende Betrachtung der Veränderungen des Planktons während der Re-Oligotrophierung und allgemeine Schlußfolgerungen**

Wie dargelegt, gab es vor allem in der Biomasse und saisonalen Artenzusammensetzung des Phytoplanktons, insbesondere während des Sommers, massive Änderungen, die als Anpassungen an die abnehmende P-Belastung während der vergangenen 13-15 Jahre interpretiert werden können. Allerdings ist es bisher kaum möglich, diese Veränderungen mit einheitlichen kausalmechanistischen Prinzipien über die Nährstoffverfügbarkeit (SRP und Silikat) und -ansprüche der einzelnen Phytoplanktonarten zu erklären. Das liegt zum einen an den äußerst komplexen Zusammenhängen und der bisher erst unvollständig verstandenen interspezifischen Nährstoffkonkurrenz der Algen. Zum anderen zeigte sich, daß die Trends, die von 1979 bis zum Ende der

80er Jahre beobachtet wurden und insgesamt durch sich änderndes Nährstoffangebot und -bedarf (vor allem die SRP-Konzentration und der Silikat:P Quotient) erklären ließen (vgl. SOMMER et al. 1993, GAEDKE & SCHWEIZER 1993), im weiteren Verlauf sich nicht fortsetzten (MILANESI 1995). Diese Trends änderten sich so, daß sie möglichen Erklärungen für die erste Phase bis Ende der 80er Jahre größtenteils widersprachen. Ob hier möglicherweise andere, nicht mit der Re-Oligotrophierung zusammenhängende Veränderungen auch eine Rolle gespielt haben, ist bisher nicht zu entscheiden.

Einige Grundprinzipien der Anpassungen des Phytoplanktons an die abnehmende P-Verfügbarkeit lassen sich jedoch aus den beobachteten Veränderungen ableiten. Während der Frühjahrsblüte kam es im wesentlichen nur zu einer Artenverschiebung zwischen Cryptophyceen und Diatomeen und innerhalb der letzteren Familie, ohne eine deutliche Abnahme der Gesamtbiomasse. Ressourcenlimitierung spielt zu Beginn der Frühjahrsblüte noch keine Rolle, sondern lediglich die relativen Nährstoffansprüche der einzelnen Algenarten. In ihrem Verlauf setzt jedoch eine Limitierung ein, die zu Beginn der 80er Jahre durch den Fraßdruck der Daphnien etwa Mitte Mai zu ihrem Zusammenbruch geführt hat (top-down Effekt), ohne daß P limitierend geworden war. Die Re-Oligotrophierung führte jedoch zu einer stärkeren P-Limitierung, die saisonal immer früher einsetzte, so daß das Ende der Frühjahrsblüte heute durch Nährstofferschöpfung bedingt ist (bottom-up Effekt). Dadurch ist ihr Zusammenbruch nach dem Maximum nicht mehr so abrupt wie zu Beginn der 80er Jahre, sondern das Maximum tritt seit Beginn der 90er Jahre vielfach bereits in der zweiten Aprilhälfte ein, und der Übergang ins Klarwasserstadium bis etwa Mitte Mai nimmt eine längere Phase ein.

Im Sommer dagegen erfolgte nicht nur eine Artenverschiebung hin zu einem relativ höheren Anteil von Cryptophyceen und einem geringeren Anteil von Diatomeen, sondern die Gesamtbiomasse nahm deutlich ab, allerdings setzte sich der Trend der 80er Jahre nach 1990 nicht mehr fort (vgl. oben). Die sich insbesondere im Sommer sehr verstärkte P-Limitierung bedingte also eine Abnahme vor allem der großen Diatomeen, die eigentlich an geringere SRP Konzentrationen als Cryptophyceen angepaßt sind, allerdings P speichern können. Cryptophyceen können durch ihre höheren Wachstumsraten (r-Strategen) wesentlich rascher auf Nährstoffpulse reagieren, die im Sommer im Epilimnion immer stärker über die P-Regeneration durch Exkretion und "sloppy feeding" des Zooplanktons (ROTHHAUPT & GÜDE 1992) und durch den mikrobiellen Abbau von Lake Snow Aggregaten erfolgt (GROSSART & SIMON 1993). Zur verstärkten Konkurrenz um P im Sommer trägt auch dazu bei, daß bei den seit Ende der 80er Jahre stets an der Nachweisgrenze liegenden SRP Konzentrationen (<3 µg P/l) etwa

50% des verfügbaren P von heterotrophen planktischen Bakterien aufgenommen und gespeichert sind (JÜRGENS & GÜDE 1990). Daher ist der steigende Biomasseanteil von mixotrophen und potentiell bakterivoren *Dinobryon* spp. sehr verständlich. Allerdings ist der hohe Anteil von *Dinobryon* an der Gesamtbiomasse doch überraschend.

Diese geschilderten Reaktionen des Phytoplanktons auf die Re-Oligotrophierung lassen sich insgesamt mit dem Le Chatelier Prinzip erklären (GAEDKE & SCHWEIZER 1993). Dieses Prinzip besagt, daß ein Ökosystem auf Umweltveränderungen, wie etwa in Form von Ressourcenverfügbarkeit, durch interne Umstrukturierung z.B. der Artenzusammensetzung, reagiert. So wird der äußere Druck auf das System zunächst minimiert, ohne daß globale Systemgrößen wie die Gesamtbiomasse auf die Veränderungen reagieren müssen. Erst, wenn diese interne Reaktion nicht mehr ausreicht, um die Umweltveränderungen abzuf puffern, reagiert das System als Ganzes mit einer Abnahme der Gesamtbiomasse. Bezogen auf die Situation des Phytoplanktons im Bodensee heißt das, daß während der Frühjahrsblüte, bei nur moderater Änderung der Ressourcenlimitierung, eine interne Umstrukturierung der Artenzusammensetzung offensichtlich ausreichte, um die Wirkung der leicht zunehmenden P-Limitierung aufzufangen. Im Sommer dagegen reichte diese Umstrukturierung offensichtlich nicht mehr aus, um die massiv zunehmende P-Limitierung abzuf puffern, so daß das Phytoplankton als Ganzes mit einer Abnahme der Gesamtbiomasse reagieren mußte.

Ein Vergleich mit den z.T. spiegelbildlich ablaufenden Veränderungen im Phytoplankton bei der Eutrophierung läßt erwarten, daß diese auf ganz ähnliche Prinzipien zurückzuführen waren wie bei der Re-Oligotrophierung. Allerdings ist es aufgrund des fehlenden zeitlich hochauflösenden Datenmaterials kaum möglich, eine ähnlich detaillierte Analyse wie bei der Re-Oligotrophierung durchzuführen.

Abschließend soll noch auf einen Punkt hingewiesen werden, der die Versorgung des Pelagials mit P insgesamt betrifft. In der ersten Hälfte der 80er Jahre wurde im Verlaufe des Sommers durch interne Wellen immer wieder nährstoffreiches Tiefenwasser aus dem nicht erschöpften Hypolimnion ins Epilimnion eingemischt und führte zu Wachstumsschüben des Phytoplanktons. Der gleiche Vorgang führt seit Beginn der 90er Jahre nicht mehr dazu, denn die insgesamt reduzierten P-Konzentrationen führen zu keinem nennenswerten P-Eintrag ins Epilimnion mehr, weder durch turbulente Diffusion noch durch massive Auftriebsereignisse. Heute ist offensichtlich das Litoral als P-Quelle gerade im Sommer viel wichtiger geworden (GRIES 1995). Dem muß bei weiteren Maßnahmen und Untersuchungen im Zusammenhang mit der Re-Oligotrophierung verstärkt Aufmerksamkeit geschenkt werden.

Der Autor dankt Ursula Gaedke, Peter Hartig, Rainer Kümmerlin und Max M. Tilzer für die Einsicht in unpublizierte Daten. Diese Arbeit wurde inner-

halb des von der Deutschen Forschungsgemeinschaft geförderten Sonderforschungsbereichs "Stoffhaushalt des Bodensee" (SFB 248) durchgeführt.

## 6. Zusammenfassung

Der Bodensee durchlief von den fünfziger Jahren bis 1979/80 eine Phase starker Eutrophierung durch massiv erhöhte Phosphor- (P) Einträge. Durch Ausbau und Erweiterung der Abwasserklärung incl. P-Fällung konnte die Eutrophierung gestoppt werden, so daß die maximalen Konzentrationen von ca. 90 mg Gesamt-P/m<sup>3</sup> bei der Vollzirkulation 1979/80 auf etwa 20 mg P/m<sup>3</sup> 1995 zurückgegangen sind. Die massiven Änderungen des trophischen Zustandes machten sich insbesondere in einer Erhöhung und anschließenden Reduktion der Phytoplanktonbiomasse bemerkbar, die insbesondere die Sommerphase betraf, die Zeit der stärksten P-Limitierung. Im Frühjahr zeigte sich dagegen keine Abnahme der Biomasse, sondern im wesentlichen lediglich eine Verschiebung in der Zusammensetzung der Phytoplanktongemeinschaft zwischen Cryptophyceen und Diatomeen, die allerdings auch invers im Sommer zu beobachten war. Von 1980 bis 1989 folgte der Trend den Erwartungen bei der Re-Oligotrophierung und entsprach dem Le Chatelier Prinzip. Er setzte sich jedoch in den neunziger Jahren aus bisher unverstandenen Gründen nicht fort. Die jährliche Primärproduktion blieb bis zu Beginn der neunziger Jahre unverändert und reduzierte sich bis 1993 auf etwa 75% der Höchstwerte, während die entsprechende Abnahme der mittleren jährlichen Phytoplanktonbiomasse 50% betrug. Die höheren Glieder des Nahrungsnetzes, das Zooplankton und die planktivoren Fische, zeigten bisher noch keine Reaktion auf die abnehmende P-Belastung.

## Summary

Lake Constance (Bodensee) has undergone eutrophication due to increased phosphorus (P) loading from the early 50s until 1979/80. During this time total P, measured as the mean for the water column during the overturn in late winter, has increased from below 10 mg P/m<sup>3</sup> to ca. 90 mg P/m<sup>3</sup>. Already in the early 70s large programs have been launched to improve and modernize the sewage treatment systems and until 1995 a total of 4.8 Billion SFr has been spend in Germany, Austria and Switzerland together. The program resulted in a connection of 89% of the waste water to sewage treatment plants in 1985 and of 98% in 1995. Today P is eliminated from 96,5% of the waste water. Due to these means the P-load in Lake Constance has decreased to ca 20 mg P/m<sup>3</sup> in 1995 such that the lake became mesotrophic again like in the early 60s. The phase of eutrophication was reflected in a change in the phytoplankton community such that filamentous cyanobacteria (*Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*) became more abundant and that large

diatoms (*Asterionella formosa*, *Stephanodiscus binderanus*) shifted their annual maximum from the spring to the phytoplankton summer bloom. Yet, cryptophytes and diatoms still accounted for 75% of the phytoplankton biomass in spring and summer during the phase of eutrophication. Total phytoplankton biomass did not increase steadily but in strong steps between 1961 and 1967 and from 1975 to 1976. The zooplankton did not react at all to the increased P load. For the phase of re-oligotrophication detailed studies of the response of the phytoplankton community to the decreasing P load are available. Phytoplankton biomass in summer decreased continuously until 1989 to 30% of the maximum in the early 80s due to the increased P-limitation, but not thereafter for unknown reasons. In the late 80s the period of P-limitation extended from the summer to the phytoplankton spring bloom but did not lead to a reduced phytoplankton biomass in spring because this bloom is controlled mainly by physical factors and grazing. However, the termination of this bloom shifted from grazing by daphnids (top down) to P-limitation (bottom up). Abundances of cryptophytes relatively decreased during the spring bloom and that of diatoms increased. The opposite trend occurred during the summer bloom. Interestingly, during the 90s *Dinobryon* spp. a mixotrophic algae, increased its biomass to 25% of the total in August. Phytoplankton primary production did not respond to the reduced P load until the early 90s when it dropped from 250-330 g C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> to 230 g C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>. The higher trophic levels such as zooplankton and fish did not respond so far to the decreased P-load. The response of the phytoplankton community in general followed the principle of Le Chatelier even though it was very complex and varied during the various phases of the growing season and between the early and most recent phases of re-oligotrophication.

## 7. Literatur

- BIRD, D.F. & J. KALFF (1987):  
Algal phagotrophy: Regulating factors and importance relative to photosynthesis in *Dinobryon* (Chrysophyceae). *Limnol. Oceanogr.* 32: 277-284.
- EINSELE, W. (1941):  
Die Umsetzungen von zugeführtem anorganischem Phosphat im eutrophen See und ihre Rückführung auf seinen Gesamthaushalt. *Z. Fisch.* 39: 407-488.
- GAEDKE, U. & A. SCHWEIZER (1993):  
The first decade of oligotrophication in Lake Constance. I. The response of phytoplankton biomass and cell size. *Oecologia* 93: 268-275.
- GRIES, T. (1995):  
Phosphorhaushalt der oberen 20 m des Überlinger Sees (Bodensee) unter besonderer Berücksichtigung der Sedimentation. Dissertation Universität Konstanz.
- GRIM, I. (1955):  
Die chemischen und planktologischen Veränderungen des Bodensee-Obersees in den letzten 30 Jahren. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 22: 310-322.
- GROSSART, H.P. & M. SIMON (1993):  
Limnetic macroscopic organic aggregates (lake snow): occurrence, characteristics, and microbial dynamics in Lake Constance. *Limnol. Oceanogr.* 38: 532-546.
- IGKB (INTERNATIONALE GEWÄSSERSCHUTZ-KOMMISSION FÜR DEN BODENSEE) (1973):  
Bau- und Investitionsprogramm - Stand der Abwasserbeseitigung, Bericht Nr. 13.
- (1985):  
Bau- und Investitionsprogramm - Stand der Abwasserbeseitigung im Einzugsgebiet des Bodensee-Obersees und des Untersees, Bericht Nr. 33.
- (1987):  
Die Entwicklung des Crustaceen-Planktons im Bodensee-Obersee (1972-1985) und Untersee - Gnadensee und Rheinsee - (1974-1985), Bericht Nr. 37.
- (1989):  
Die langjährige Entwicklung des Phytoplanktons im Bodensee (1961-1986), Bericht Nr. 39.
- JÜRGENS, K. & H. GÜDE (1990):  
Incorporation and release of phosphorus by planktonic bacteria and phagotrophic flagellates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 59: 271-284.
- MILANESI, C. (1995):  
Veränderungen der taxonomischen Zusammensetzung und der Relevanz funktioneller Gruppen des Phytoplanktons im Bodensee (Überlinger See) während der Reoligotrophierung 1979-1993. Staatsexamensarbeit Universität Oldenburg.
- ROTHHAUPT, K.O. & H. GÜDE (1992):  
The influence of spatial and temporal concentration gradients on phosphate partitioning between different size fractions of plankton: further evidence and possible causes. *Limnol. Oceanogr.* 37: 739-749.
- SAS, H. (1989):  
Lake restoration by reduction of nutrient loading. *Academia Verlag* Richarz, St. Augustin, Deutschland.
- SOMMER, U. (1981):  
The role of r- and K-Selection in the succession of phytoplankton in Lake Constance. *Acta Oecologica* 2: 327-342.
- SOMMER, U.; M. GLIWICZ, W. LAMPERT, & A. DUNCAN (1986):  
The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Arch. Hydrobiol.* 106: 433-471.
- SOMMER, U.; U. GAEDKE & A. SCHWEIZER (1993):  
The first decade of oligotrophication in Lake Constance. II. The response of phytoplankton taxonomic composition. *Oecologia* 93: 276-284.
- TILZER, M.M.; U. GAEDKE, A. SCHWEIZER, B. BEESE & T. WIESER (1991):  
Interannual variability of phytoplankton productivity and related parameters in Lake Constance: no response to

decreased phosphorus loading? J. Plankton Res. 13: 755-777.

VOLLENWEIDER, R.A. (1968):

Die wissenschaftlichen Grundlagen der Seen- und Fließgewässereutrophierung unter besonderer Berücksichtigung des Phosphors und des Stickstoffs als Eutrophierungsfaktoren. OECD Report DAS/CSI 68: 27-41.

—— (1982):

Eutrophication of waters, monitoring, assessment and control. OECD, Paris, 1-154.

**Anschrift des Verfassers:**

Privatdozent  
Dr. Meinhard Simon  
Limnologisches Institut der  
Universität Konstanz  
D-78434 Konstanz



# Nahrungskettenmanipulation: Die Rolle von Kompensationsmechanismen für Top-down-Prozesse

Winfried LAMPERT

## 1. Einleitung:

### Nahrungskettenmanipulation als Störung

Nach einer Phase, in der die Biomanipulation (Nahrungskettenmanipulation) rein empirisch zur Seenrestaurierung eingesetzt wurde, versucht man jetzt, die Mechanismen zu verstehen, die Erfolg oder Mißerfolg einer Manipulation bestimmen (BENN-DORF 1990). Biomanipulation ist eine Störung der biotischen Struktur des Ökosystems See. Ob sie erfolgreich ist, und wie lange der Effekt anhält, ist deshalb eine Frage der Pufferung oder Elastizität des Systems.

Die Reaktion eines Ökosystems auf eine Störung wird oft durch eine Kugel symbolisiert, die sich in einer Landschaft aus Höhen und Senken bewegt (Abb. 1). Die Kugel wird in einem Tal liegen bleiben und dieses ohne äußeren Einfluß nicht mehr verlassen. Dann befindet sich das System in einem stabilen Zustand. Eine Störung bedeutet, daß die Kugel angestoßen wird. Wenn die Störung stark genug ist, daß sich die Kugel überhaupt bewegt, gibt es zwei Möglichkeiten:

Die Kugel kann in ein anderes Tal laufen und dort liegen bleiben (A). Sie wird nur nach einer erneuten Störung in den Ausgangszustand zurückkehren. Das bedeutet, daß das System in einen alternativen stabilen Zustand übergeht. Dieser Fall ist tatsächlich bekannt. Sehr flache, nährstoffreiche Seen können zwei alternative Zustände annehmen. Sie sind entweder trüb, weil sie eine hohe Konzentration an Plankton-Algen haben, oder sie haben klares Wasser und eine große Biomasse an untergetauchten Wasserpflanzen (Makrophyten). Es gibt Berichte aus Dänemark und den Niederlanden, in denen eine Biomanipulation von einem trübem Phytoplanktonsee zu einem klaren Makrophytensee geführt hat (SCHEFFER et al. 1993).

Die zweite Möglichkeit besteht darin, daß die Kugel zwar ausgelenkt wird, aber nach einiger Zeit wieder in den Ursprungszustand zurückkehrt (B). Ein solches System ist elastisch. Die meisten Seesysteme verhalten sich so; der Effekt einer einmaligen Störung verschwindet nach einiger Zeit wieder. Eine Biomanipulation kann deshalb nur Erfolg haben, wenn sie über längere Zeit durchgeführt wird. Die Kugel muß durch ständigen Druck ausgelenkt bleiben (C). Dabei besteht die Hoffnung, daß die abiotischen Bedingungen im Laufe der Zeit so verändert werden, daß ein neuer Gleichgewichtszustand ent-

steht, d.h. die Kugel erzeugt schließlich eine neue Auflage (D). Das könnte, zum Beispiel, in der Praxis bedeuten, daß als Folge der Biomanipulation der Phosphorgehalt des Wassers abnimmt (HENRIKSON et al. 1980). Der Erfolg der Biomanipula-

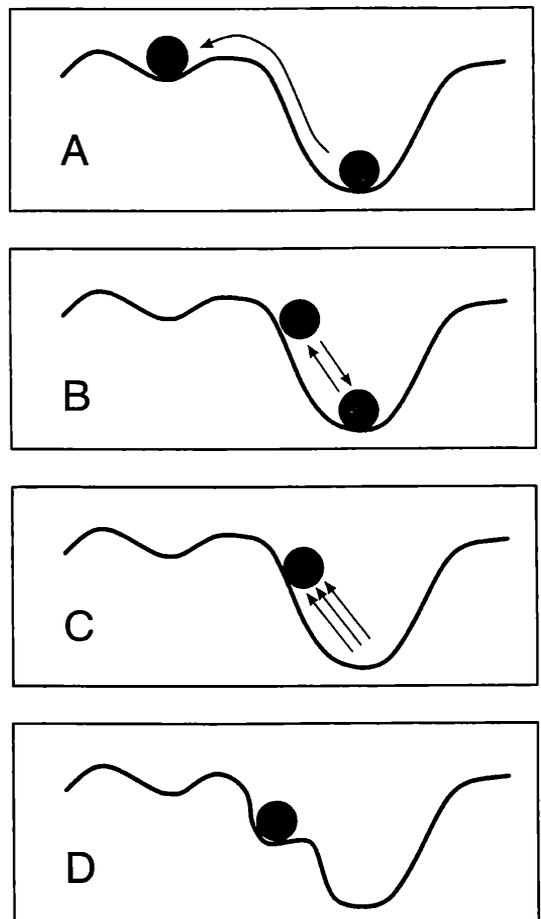


Abbildung 1

### Symbolische Darstellung der Stabilität eines See-Ökosystems durch eine Kugel.

- A) Bei einer Störung geht das System in einen alternativen stabilen Zustand über.
- B) Das System ist elastisch. Es kehrt nach einer Störung in den Ausgangszustand zurück.
- C) Bei der Biomanipulation wird das System durch andauernde Störung im Ungleichgewicht gehalten.
- D) Angestrebter Zustand nach langfristiger Biomanipulation. Durch die Rückwirkung der veränderten biotischen Verhältnisse haben sich auch die abiotischen Bedingungen verändert.

tion hängt also von der Elastizität des Systems ab, und es ergibt sich die Frage, warum Seesysteme mehr oder weniger elastisch sind.

Obwohl, verglichen mit terrestrischen Systemen, die Bedingungen in einem See relativ gut voraus-sagbar sind (LAMPERT 1987), gibt es doch, vor allem bei den biotischen Faktoren, erhebliche Schwankungen. Da sich ihre Umwelt schnell ändern kann, müssen die Organismen in einem See an Störungen angepaßt sein. Sie haben im Laufe der Evolution Fähigkeiten erworben, auf Störungen zu reagieren oder ihnen auszuweichen. Von jeder Art sind diejenigen Genotypen ausgelesen worden, die trotz Störungen die höchste Fitneß aufwiesen. Natürliche Auslese wirkt auf Phänotypen, die von den zugehörigen Genotypen gesteuert werden. Daraus folgt, daß unter "Elastizität" eines Systems nicht eine Systemeigenschaft zu verstehen ist, sondern eine Folge der Anpassungen vieler Individuen an eine variable Umwelt.

## 2. Steuerung einer Lebensgemeinschaft

Die Zusammensetzung einer Lebensgemeinschaft wird von Prozessen gesteuert, die von der Basis der Nahrungsnetze (bottom-up) oder der Spitze (top-down) wirken (Abb. 2). Die traditionelle Auffassung von der Entstehung von Lebensgemeinschaften ging von einer reinen Bottom-up-Steuerung aus. Basierend auf LINDEMANs (1942) Trophisch-Dynamischem Konzept war die Argumentation etwa "viel Beute kann viele Räuber ernähren". Die Entwicklung des Schlußsteinkonzepts (PAINE 1969) und der Size-Efficiency-Hypothese (BROOKS and DODSON 1965) führten jedoch zu einer anderen Sichtweise, die argumentiert: "wo viele Räuber sind, bleibt wenig Beute übrig". Diese Top-down-Steuerung der Struktur von Lebensgemeinschaften beruht im Grunde auf Überlegungen zur Auswirkung von Störungen in den höchsten trophischen Ebenen (Fische) und ist damit die theoretische Grundlage der Biomanipulation. Es wird angenommen, daß solche Störungen sich kaskadenartig auf die unteren trophischen Ebenen fortsetzen (CARPENTER et al. 1985).

Abbildung 2 macht einen prinzipiellen Unterschied zwischen den beiden Arten der Steuerung deutlich. Die Bottom-up-Hypothese setzt voraus, daß alle trophischen Ebenen untereinander positiv korreliert sind: viele Nährstoffe - viele Algen - viele Zooplankter u.s.w.. Bei der Top-down-Hypothese aber, alternieren die Vorzeichen auf jeder Ebene: mehr Raubfische - weniger planktivore Fische - mehr Zooplankton u.s.w.. Eine größere Zahl von Experimenten hat inzwischen gezeigt, daß die trophische Kaskade nur dann voll abläuft, wenn die Störung sehr stark war (z.B. eine völlige Entfernung der planktivoren Fische). Normalerweise werden die Effekte auf den einzelnen trophischen Ebenen zunehmend gedämpft (McQUEEN et al. 1989). Häufig sieht man einen starken Effekt der Raubfische

## Top-down

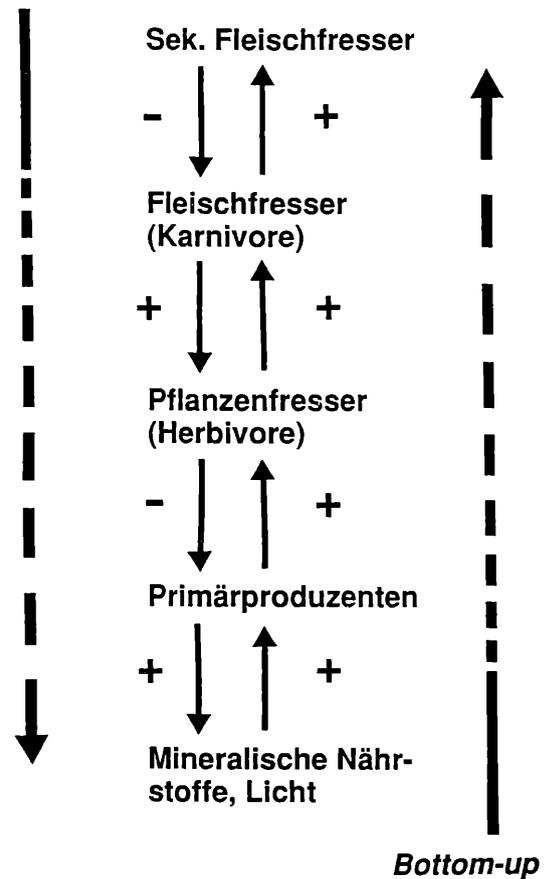


Abbildung 2

**Möglichkeiten der Steuerung von Nahrungsketten in einem See.** Die Vorzeichen geben die Auswirkung auf die einzelnen trophischen Ebenen an, wenn entweder die Nährstoffbasis (bottom-up) oder die Abundanz der Top-Karnivoren (top-down) durch eine Störung erhöht wird.

auf die planktivoren Fische, einen mäßigen auf das Zooplankton und keinen Effekt mehr auf die Phytoplanktonbiomasse, deren Entfernung eigentlich das Ziel der Biomanipulation ist.

Das Schema in Abb. 2 kann die Dämpfung der Effekte nicht erklären, da es nur Biomassen, aber keine Prozesse berücksichtigt. Die Biomasse auf jeder Ebene ist aber das Resultat aus Wachstumsrate und Mortalitätsrate. Die Wachstumsrate wird von der darunterliegenden, die Mortalitätsrate von der darüberliegenden Ebene gesteuert. So ist, z.B., die Populationswachstumsrate (und damit die erreichte Biomasse) des Zooplanktons abhängig von der verfügbaren Algenbiomasse und der Mortalität durch planktivore Fische. Auf jeder Stufe wirken deshalb sowohl Bottom-up- als auch Top-down-Prozesse, und die Organismen, die unter diesen Bedingungen existieren, werden diejenigen sein, die die maximale Fitneß im Kompromiß zwischen beiden Faktoren erreichen. Abbildung 3 macht deutlich, wie das erreicht werden kann. Im Zentrum steht die Euler-Lotka-Formel mit der die Populationswachstumsra-

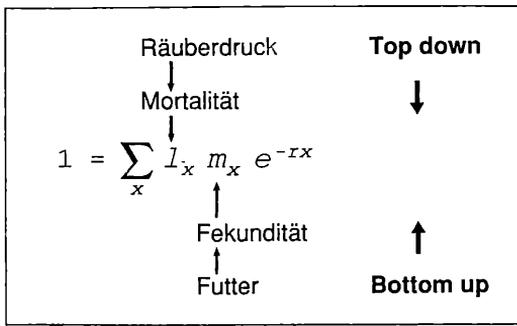


Abbildung 3

### Wirkung von Bottom-up- und Top-down-Mechanismen auf die relative Fitneß von Organismen.

Die Euler-Lotka-Formel dient zur Berechnung der Populationswachstumsrate ( $r$ ), die als Fitneßparameter benutzt werden kann. Die Fitneß wird bestimmt durch die Überlebenswahrscheinlichkeit zum Alter  $x$  ( $l_x$ ) und die alterspezifische Fekundität ( $m_x$ )

die ( $r$ ) geschätzt wird, die ein gutes Maß für Fitneß ist. Bottom-up-Prozesse steuern die alterspezifische Fekundität ( $m_x$ ). Eine Erhöhung der Fitneß wäre möglich durch eine bessere Ausnutzung der vorhandenen Nahrung. Top-down-Prozesse beeinflussen die Überlebenswahrscheinlichkeit ( $l_x$ ). Hier wird eine Erhöhung der Fitneß durch Reduktion der Mortalität, d.h. Verteidigungsmechanismen, erreicht. Die Nahrungsausnutzung stößt bald an thermodynamische Grenzen, an denen eine weitere Verbesserung nicht möglich ist. Es kann keine Effizienz der Nahrungsausnutzung von 100% geben. Die Verteidigung allerdings kann bis zu einem vollständigen Schutz gehen, wo die Beute immun gegen den Räuber wird. Deshalb ist es möglicherweise profitabler, in die Reduktion der Mortalität zu investieren als in die Erhöhung der Fekundität. Verschiedene Organismen mögen unterschiedliche Lösungen für das Problem gefunden haben, da sie aber alle Verteidigungsmechanismen gegen den gleichen Faktor (Mortalität, die von der höheren trophischen Ebene verursacht wird) haben, läßt sich unter einem evolutionsbiologischen Gesichtspunkt voraussagen, daß es eine Dämpfung der Top-down-Effekte geben muß. Abbildung 3 deutet noch eine andere Möglichkeit an. Auch Bottom-up-Prozesse können zur Mortalität führen, wenn bei einem plötzlichen Zusammenbruch der Ressourcen eine Population verhungert. Auch an solche Störungen muß es Anpassungen geben (z.B. Dauerstadien). Sie tragen zur Elastizität des Systems bei, stehen aber nicht in direktem Zusammenhang mit der trophischen Kaskade.

### 3. Voraussagbarkeit von Störungen

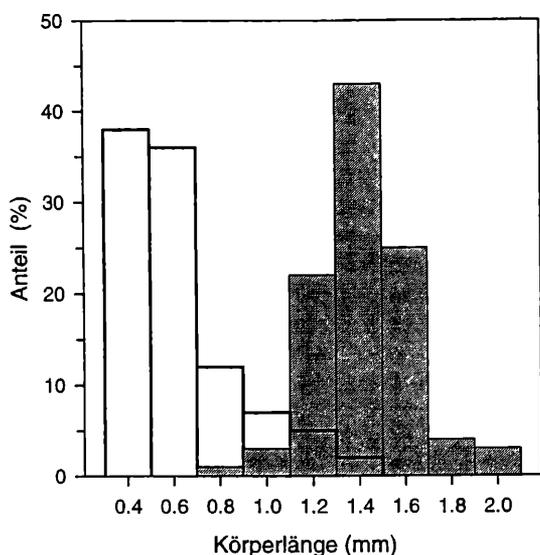
Der Grad der Voraussagbarkeit von Störungen ist ein wichtiger Faktor, der die Anpassungsmöglichkeiten der Organismen bestimmt. Auf längeren Zeitskalen sind voraussagbare Störungen keine

mehr, sondern werden Teil des Systems. Dann brauchen die Organismen darauf nicht mehr zu reagieren, sondern können festgelegte Verteidigungsstrukturen oder Lebenszyklen haben. Biomanipulation ist aber eine nicht-voraussagbare Störung. Solche Störungen treten auch ohne anthropogenen Einfluß häufig in Gewässern auf. Zum Beispiel, kann der Reproduktionserfolg planktivorer Fische von Jahr zu Jahr sehr unterschiedlich sein, und das bedeutet erhebliche Unterschiede im Räuberdruck für das Zooplankton. Es gibt zwei Möglichkeiten, wie Organismen auf unvorhersagbare Störungen reagieren können. (1) Wenn sie keine besonderen Verteidigungsmechanismen haben, müssen sie auf schnelle Kolonisierung und große Wachstumsraten setzen. Sie werden dann bei einer Störung, die ihre Toleranzgrenze überschreitet, aus dem System verschwinden und werden verteidigten Arten das Feld überlassen. Nach dem Ende der Störung werden sie aber schnell zurückkehren und aufgrund ihrer besseren Konkurrenzfähigkeit wieder dominant werden. (2) Sie können Verteidigungsmechanismen haben, die sie unempfindlich gegen die Störung machen. Da solche Verteidigungsmechanismen normalerweise Kosten verursachen, werden geschützte Arten den ungeschützten unterlegen sein, solange keine Störung auftritt. In einer Umwelt, in der nicht-voraussagbare Störungen auftreten, wird es deshalb von Vorteil sein, Verteidigungsmechanismen nur dann auszubilden, wenn sie wirklich gebraucht werden.

Beide Möglichkeiten der Verteidigung sind in Seen realisiert. Ihnen liegen unterschiedliche Mechanismen zugrunde. Im ersten Fall werden empfindliche Arten oder Genotypen aus der Lebensgemeinschaft ausgelesen und durch resistente ersetzt. Im zweiten Fall bleiben diejenigen Arten erhalten, deren Individuen phänotypisch mit einer Veränderung in Gestalt, Lebenszyklus oder Verhalten reagieren.

### 4. Anreicherung fraßresistenter Formen

Auf allen trophischen Ebenen führt starker Top-down-Einfluß zur Anreicherung resistenter Formen. Das Zooplankton steht unter dem Einfluß von zwei Typen von Räufern; Fischen, die sich optisch orientieren und deshalb selektiv die auffälligste Beute fressen und Invertebraten, die kleine Beute bevorzugen, die sie überwältigen können. Seit den prägenden Arbeiten von HRBÁCEK (1962) und BROOKS and DODSON (1965) ist der Einfluß der Fische auf die Größenstruktur des Zooplanktons häufig dokumentiert worden. Starker Prädationsdruck durch Fische führt zu kleinem Zooplankton, da planktivore Fische sehr effektiv die größten Plankter und vor allem die Daphnien wegfressen (Abb. 4). Arten, die gegen Fischfraß resistent sind, sind unauffällig, klein, durchsichtig oder sie haben ein Verhalten, das sie schlecht sichtbar macht. Nur wenige Arten verteidigen sich durch Flucht. Weil die Fische so viel größer sind als die Zooplankter, helfen morphologische Verteidigungsstrukturen nur



**Abbildung 4**

**Vergleich der Größenverteilungen von Zooplanktern (*Daphnia*) im Plußsee in einem Netzfang (weiß) und im Magen junger Barsche (schattiert), die am gleichen Tage im Pelagial gefangen wurden (nach KREMSER 1996)**

gegen Fischlarven und kleine Jungfische. Andere Mechanismen sind zur Verteidigung gegen invertebrate Räuber (z.B. *Chaoborus*-Larven) notwendig. Gegen diese helfen morphologische Strukturen (großer Körper, Dornen und Fortsätze).

Fische sind so effektiv, daß eine Störung im Bestand der Planktivoren sich immer auf der Ebene des Zooplanktons auswirkt. Da die kleinen Zooplankter nicht die Filtrierleistung der großen Daphnien erreichen, führt eine Reduktion der planktivoren Fische (Biomaniplation) über größere Filtrierer zu stärkerem Grazing. Da durch die Biomaniplation gerade die nicht verteidigten (großen) Formen gefördert werden, ist eine Dämpfung des Top-down-Effekts auf dieser Stufe nicht zu erwarten.

Anders ist das auf der nächstniedrigeren trophischen Ebene bei der Interaktion zwischen herbivorem Zooplankton (Grazing) und Planktonalgen. Die Biomaniplation führt hier zu einer Erhöhung der Algenmortalität durch Grazing, so daß Verteidigungsmechanismen effektiv sein können. Außerdem kommen starke Unterschiede im Grazingdruck auch relativ voraussagbar während der jahreszeitlichen Sukzession vor (SOMMER et al. 1986), so daß verteidigte Formen in jedem Jahr ihre Chance haben, d.h., bereits vorhanden sind und leicht angereichert werden können. Eine große Zahl von Eigenschaften von Planktonalgen werden als Schutz gegen Grazing gedeutet. Besonders Größe und eine bizarre Form machen Algen für Zooplankter ungreifbar (GLIWICZ & SIEDLAR 1980); filamentöse Formen stören den Filtrationsprozeß (HAWKINS & LAMPERT 1989). Durch die Bildung von großen Kolonien werden die Algenzellen unan-

greifbar. Manche Algen (z.B. Grünalgen mit einer Gelatinehülle) werden zwar gefressen, aber nicht verdaut. Sie nehmen bei der Dampassage sogar noch Nährstoffe auf (PORTER 1977). Eine Reihe von blaugrünen Algen (Cyanobakterien) bilden Toxine, deren Rolle als Verteidigungsmechanismen aber noch nicht endgültig geklärt ist.

Die Verteidigung der Algen ist wirksam. Hier ist nicht nur die Beute geschützt, sondern es gibt auch eine Rückwirkung auf die Grazer. Geschützte Algen stören den Filtrationsprozeß der Zooplankter und bewirken so, daß die Zooplankter futterlimitiert sind, obwohl die Algenbiomasse sehr hoch ist. So kommt es auf dieser Stufe zu einer starken Dämpfung der Top-down-Effekte. Häufig wird durch starkes Grazing zwar die Artenzusammensetzung der Algen verändert, die Biomasse aber bleibt gleich (MCQUEEN et al. 1989, BENNDORF, dieses Heft).

## 5. Induzierbare Verteidigungsmechanismen

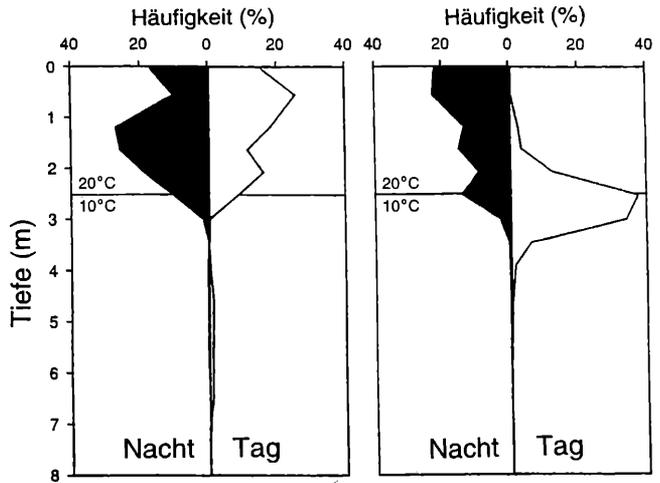
Verteidigungsmechanismen haben Kosten. Große, fraßresistente Algen sinken, zum Beispiel, schneller als kleine, freßbare, und in einer Kolonie ist die Nährstoffversorgung der inneren Zellen schlechter. Gegenwärtig werden immer mehr induzierbare Verteidigungsmechanismen entdeckt, die nur ausgebildet werden, wenn der Mortalitätsfaktor (Räuber) wesentlich ist. Damit werden die Kosten minimiert. In der größten Zahl der Fälle erkennt die Beute an einem chemischen Signal, das vom Räuber ausgeht (Kairomon), dessen Anwesenheit und reagiert entsprechend.

Beispiele gibt es inzwischen auf allen trophischen Ebenen. Planktivore Fische reagieren auf Raubfische mit Änderungen der Habitatwahl. Sie verstecken sich mehr, halten sich tagsüber im Litoral auf und wandern erst abends ins Pelagial ein, um zu fressen (BOHL 1980). Karauschen werden als Antwort auf einen chemischen Faktor, der vom Hecht ausgeht, hochrückig und damit für diesen schwerer zu fressen (BRÖNMARK & MINER 1992).

Besonders viele Beispiele sind bei Zooplanktern beschrieben (LAMPERT et al. 1994), wo Verhalten, Morphologie und Lebenszyklus betroffen sind. Die Evidenz für die chemische Auslösung der tagesperiodischen Vertikalwanderung des Zooplanktons, die schon länger als Verteidigung gegen Fischfraß gedeutet wird (LAMPERT 1993), durch ein Fischkairomon ist überwältigend (Abb. 5). In Anwesenheit von invertebraten Räufern bekommen Rotatorien Dornen, Protozoen werden breit und Daphnien bilden Helme und lange Schwanzstachel. Besonders gut untersucht ist die Interaktion zwischen *Chaoborus*-Larven und Daphnien, die als Verteidigung "Nackenzähne" bilden (TOLLRIAN 1995). *Chaoborus* bevorzugt Daphnien des zweiten Häutungsstadiums. Diese sind also besonders gefährdet. Abbildung 6 zeigt, daß das zweite Häutungsstadium als Antwort auf ein *Chaoborus*-Kairomon auch die

**Abbildung 5**

**Beweis für die chemische Stimulation von Zooplanktern zur tagesperiodischen Vertikalwanderung.** Tiefenverteilung von *Daphnia hyalina* in den Plöner "Planktontürmen" bei Tag (weiße Fläche) und Nacht (schattierte Fläche). Links: Kontrolle. Rechts: Bei Anwesenheit eines chemischen Faktors, der von Moderlieschen ausgeschieden wurde (nicht der Fische selbst). Die horizontale Linie markiert die Temperatur-Sprungschicht (aus LAMPERT & LOOSE 1992)



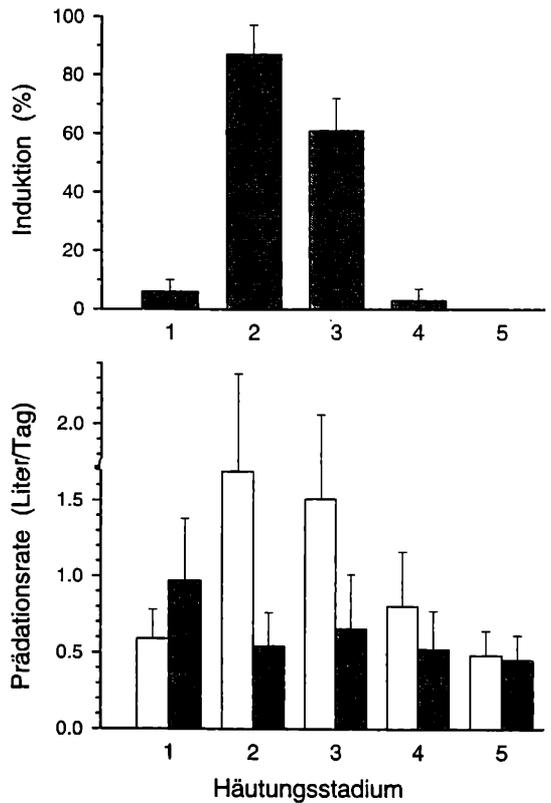
stärksten Nackenzähne ausbildet. Deshalb sind Daphnien dieser Größe, nachdem die Nackenzähne induziert sind, nicht stärker gefährdet als größere ungeschützte.

Daphnien reagieren auf unterschiedliche Räuber spezifisch mit der "richtigen" Reaktion. Sie ändern, zum Beispiel, ihren Lebenszyklus (STIBOR & LÜNING 1994). In Anwesenheit eines Fisch-Kairomons werden sie bei geringerer Körpergröße geschlechtsreif und reproduzieren, bevor sie von den Fischen gefressen werden würden. Bei einem Invertebraten-Kairomon investieren sie die verfügbare Energie zunächst ins Wachstum, wachsen zu einer Größe, wo sie nicht mehr gefährdet sind und reproduzieren erst dann (Abb. 7). Diese rein phänotypische Reaktion (sie funktioniert in einem Klon) entspricht genau den theoretischen Modellen, die für die Evolution von Lebenszyklus-Strategien entwickelt wurden (TAYLOR & GABRIEL 1992). Auf der Ebene der Algen gibt es bisher erst ein Beispiel für induzierte Verteidigung. Ein chemischer Faktor von Daphnien löst bei der Grünalge *Scenedesmus* die Bildung von Kolonien aus (LAMPERT et al. 1994) (Abb. 8), die für kleine Zooplankter schlechter fressbar sind als Einzelzellen. Möglicherweise warten aber auch da noch Überraschungen.

Induzierbare Verteidigungsmechanismen sind noch nicht ausreichend analysiert, um quantitative Aussagen über ihren Beitrag zur Elastizität des Ökosystems See zu machen. Sie wirken aber in die richtige Richtung und machen sehr deutlich, daß die Elastizität eine Folge der Fitnessoptimierung einzelner Genotypen in der Evolution ist und keine Eigenschaft des Systems.

## 6. Wiederherstellung des Ausgangszustandes

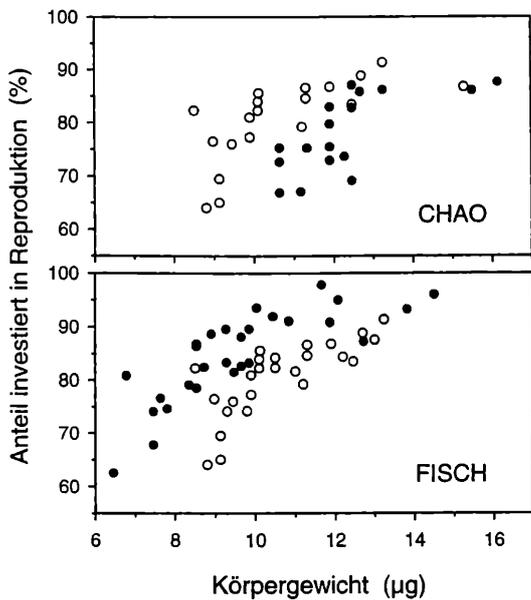
Verteidigungsmechanismen dämpfen die Top-down-Effekte. Wenn die Störung aber stark genug ist, kommt es doch zu einer deutlichen Veränderung des Systems, zum Verschwinden von Arten und



**Abbildung 6**

### Größenabhängige Induktion und Nutzen der Nackenzähne bei *Daphnia pulex*.

Auf einen chemischen Faktor (Kairomon), der von Larven der Büschelmücke *Chaoborus crystallinus* ins Wasser abgegeben wird, reagieren juvenile Daphnien mit der Ausbildung von "Nackenzähnen". Die stärkste Induktion tritt bei Daphnien des zweiten Häutungsstadiums auf (oben). Im Auswahlexperiment (unten) sind Daphnien des zweiten Häutungsstadiums ohne Nackenzähne (weiße Balken) auch am stärksten durch *Chaoborus* gefährdet. Die besondere Gefährdung durch den Räuber verschwindet, wenn Nackenzähne vorhanden sind (schattierte Balken) (nach TOLLRIAN 1995)



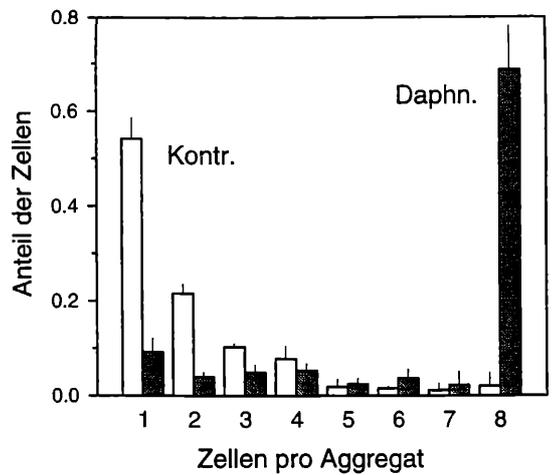
**Abbildung 7**

**Phänotypische Änderung der Lebenszyklus-Parameter von *Daphnia hyalina* als Reaktion auf spezifische Räuber-Kairomone.** Anteil der gesamten Produktion, der in die Reproduktion investiert wird und deshalb nicht mehr für das somatische Wachstum zur Verfügung steht, in Abwesenheit des chemischen Räuber-Signals (Kontrolle, offene Kreise) und unter dem Einfluß des Kairomons (geschlossene Kreise). Alle Individuen gehören zum gleichen Klon. Oben: ein Kairomon von *Chaoborus*-Larven bewirkt, daß die Tiere später als die Kontrollen mit der Reproduktion beginnen, d.h. zunächst größer werden. Unten: unter dem Einfluß eines Fisch-Kairomons beginnen sie früher zu reproduzieren und bleiben kleiner. (nach STIBOR & LÜNING 1994)

zum Auftauchen anderer. Dennoch kehrt das System nach dem Ende einer Top-down-Störung meistens schnell in seinen ursprünglichen Zustand zurück. Bei den ersten Biomanipulationen benutzte man das Fischgift Rotenon, um die planktivoren Fische zu eliminieren. Die völlige Ausrottung der Fische war eine sehr starke Störung mit dramatischen Effekten auf die anderen Glieder der Lebensgemeinschaften. Aber selbst nach einer so starken Störung brauchte ein See nur ein bis zwei Jahre, um nahezu in den alten Zustand zurückzukehren, nachdem wieder Fische eingesetzt worden waren (ANDERSON 1970). Offensichtlich sind Seen sehr elastisch. Woher kommen die Organismen, die schon verschwunden waren, so schnell?

Die Regeneration erfolgt viel zu schnell, als daß eine Kolonisation von anderen ungestörten Systemen her eine befriedigende Erklärung bieten würde. Viele Arten sind aber offenbar auch an gelegentliche Katastrophen angepaßt. Zunächst hat nicht jede Störung so starke Konsequenzen wie es scheint.

Manche Arten bleiben im System, wenn auch in so geringer Dichte, daß wir sie für verschwunden halten. Abbildung 4 liefert auch dafür den Beweis.



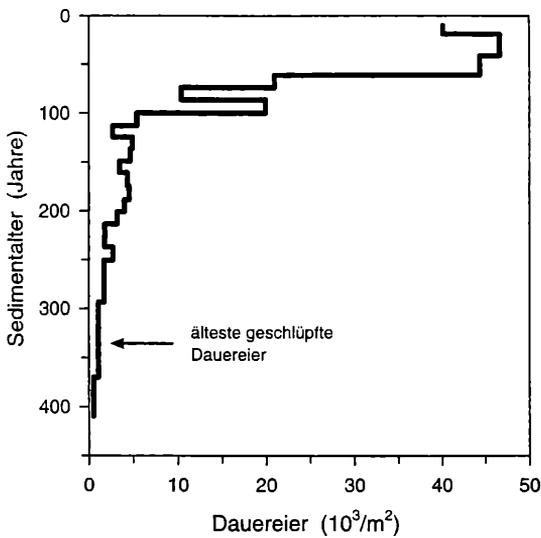
**Abbildung 8**

**Induktion von Zellaggregaten (Coenobien) bei der Grünalge *Scenedesmus acutus* als Reaktion auf einen chemischen Faktor, der von *Daphnia* ins Wasser abgegeben wird.** Anteil der Zellen, die in einer Kultur nach zweitägigem Wachstum in Aggregaten vorliegen. Weiße Balken: Kontrollen. Schattierte Balken: mit Daphnienfaktor. Während in den Kontrollen die Hauptmenge der Zellen einzeln vorliegt, bilden sich unter dem Einfluß des Daphnienfaktors überwiegend Coenobien aus acht Zellen (nach LAMPERT et al. 1994)

Während die größten Daphnien im Netzfang ca. 1,5 mm groß sind, haben die Barsche solche von 2 mm Größe gefressen, die es im See scheinbar gar nicht mehr gibt. Die Barsche sind offensichtlich wesentlich effektiver im Aufspüren großer Daphnien als das unselektiv fangende Planktonnetz. Es gibt noch große Daphnien, auch wenn wir sie nicht finden, weil sie so selten sind.

Räumliche und zeitliche Refugien können das Überleben bei kurzfristigen Störungen ermöglichen, z.B. wenn Insekten einen Teil ihres Lebenszyklus außerhalb des Wassers verbringen. Manche Organismen betreiben "Streuung des Risikos", indem Teile der Population unterschiedliche Strategien verfolgen. So geht bei cyclopoiden Copepoden häufig ein Teil der Population in Diapause, während der andere Teil versucht, den Lebenszyklus direkt zu beenden (NILSSEN 1980). Diapause- und Dauerstadien sind bei Planktonorganismen weit verbreitet. Sie können dafür sorgen, daß sich ein See selbst nach einer langfristigen Störung schnell wieder bevölkert.

Ähnlich wie die Samenbank an Land, existiert im Sediment von Seen eine Dauereibank, aus der ständig Nachwuchs geliefert wird, der den See sofort wieder kolonisieren kann. Die Dauerstadien im Sediment sind viele Jahre überlebensfähig, so daß selbst mehrjährige Lücken überbrückt werden können. Das Thema ist kürzlich wieder sehr aktuell geworden, als HAIRSTON et al. (1995) entdeckten, daß Dauereier von Copepoden, die 330 Jahre alt waren, noch schlüpfen konnten (Abb. 9).



**Abbildung 9**

### Das Phänomen der "Dauerei-Bank".

Tiefenverteilung der Dauereier von *Diaptomus sanguineus* im Sediment eines Sees in Rhode Island. Die ältesten Dauereier, die noch zum Schlüpfen gebracht werden konnten, waren 330 Jahre alt (nach HAIRSTON et al. 1995)

## 7. Schlußfolgerung

Bio-manipulation ist zwar ein anthropogener Eingriff, wirkt aber wie eine Störung, die auch unter natürlichen Bedingungen gelegentlich auftritt. Die Organismen in einem See müssen an nicht-voraussagbare Störungen angepaßt sein. Unter dem Gesichtspunkt von Kosten und Nutzen solcher Adaptation lassen sich mechanistische Erklärungen für die Elastizität von Seeökosystemen geben. Das unterstützt den empirischen Befund, daß, mit Ausnahme von eutrophen Flachseen, Bio-manipulation nur dann einen dauernden Effekt hat, wenn sie kontinuierlich betrieben wird (vgl. BENNDORF, dieses Heft). Nur wenn es gelingt, auch die Bottom-up-Prozesse zu verändern, d.h., der Kugel eine neue Auflage zu schaffen (Abb. 1), wird der See einen neuen stabilen Zustand erreichen.

## 8. Zusammenfassung

Nahrungskettenmanipulation kann als eine nicht-voraussagbare Störung der biotischen Struktur eines Ökosystems aufgefaßt werden. In Seen der gemäßigten Breiten müssen die Organismen an nicht-voraussagbare Störungen angepaßt sein, um nicht eliminiert zu werden. Daraus ergibt sich eine gewisse Elastizität des Systems, das dahin tendiert, nach dem Ende der Störung in den Ausgangszustand zurückzukehren. Für die Bio-manipulation ist deshalb eine fortdauernde Störung notwendig.

Der Widerstand, den das System einer Störung entgegensetzt, ist das Resultat der Fitneß-Optimierung der Individuen. Zur Erhöhung der Fitneß können die

Reproduktionsrate erhöht oder die Mortalitätsrate gesenkt werden. Da Bio-manipulation die Top-down-Prozesse verändert, sind besonders die Verteidigungsmechanismen zur Reduktion der Mortalität wichtig.

Wenn in einer Lebensgemeinschaft verteidigte Organismen auftauchen, kann das entweder dadurch geschehen, daß resistente Formen aus einer Population ausgelesen werden oder daß die Individuen phänotypische Veränderungen durchmachen. Auf voraussagbare Störungen sollten Arten mit der Evolution permanenter Verteidigungsmechanismen in Morphologie, Lebenszyklus und Verhalten antworten. Die jahreszeitliche Sukzession des Planktons bietet viele Beispiele dafür. Eine nicht-voraussagbare Umwelt sollte hingegen die Evolution induzierbarer phänotypischer Veränderungen fördern, die nur ausgebildet werden, wenn sie gebraucht werden. Besonders viele Beispiele chemisch induzierbarer Verteidigungsmechanismen sind kürzlich entdeckt worden. Sowohl die Auslese fraßresistenter Genotypen als auch die phänotypische Induktion führen zu einer Dämpfung der Fortpflanzung von Top-down-Effekten in der Nahrungskette. Darüberhinaus gibt es zahlreiche Mechanismen (z.B. Dauerstadien-Banken im Sediment), die die Wiederherstellung des Ausgangszustands nach dem Ende der Störung beschleunigen.

## Summary

Food-chain manipulation can be understood as a non-predictable perturbation of the biotic structure of an ecosystem. Organisms in lakes of temperate zones must be adapted to non-predictable disturbances. This results in a certain degree of elasticity of the system that tends to return to the initial state after the disturbance ends. Hence bio-manipulation requires continuing disturbances.

The resistance of a system to a disturbance results from the optimization of the fitness of individuals. Fitness can be improved either by increasing the reproductive output or by lowering the mortality rate. As bio-manipulation changes the top-down forces, defenses reducing the mortality risk are particularly effective.

The occurrence of defended organisms in a community can either be caused by selection of resistant forms in a population or by phenotypic change of individuals. To predictable disturbances (e.g. seasons), species should respond with the evolution of constitutive defenses in morphology, life history or behavior. Numerous examples of seasonal succession in the plankton illustrate this phenomenon. A non predictable environment, however, should favour the evolution of inducible phenotypic responses. Many cases of chemically inducible defense mechanisms have been discovered recently. Both the selection of grazing or predation resistant genotypes and phenotypical induction result in dampening of the perpetuation of top-down manipulation effects in food chains.

The recovering of the system after the termination of a biomanipulation is promoted by mechanisms that allow organisms to survive periods of unfavorable conditions, for example diapause. The recolonization from long-lived sediment egg banks seems to be an important process.

## 9. Literatur

ANDERSON, R.S. (1970):  
Effects of rotenone on zooplankton communities and a study of their recovery patterns in two mountain lakes in Alberta. - J. Fish. Res. Board Canada 27: 1335-1356.

BENNDORF, J. (1990):  
Conditions for effective biomanipulation: conclusions derived from wholelake experiments in Europe. - Hydrobiologia 200/201: 187-203.

— (1997):  
Randbedingungen für eine wirksame Biomanipulation: die Rolle der Phosphatbelastung. Laufener Seminarbeitr. 3/97

BOHL, E. (1980):  
Diel pattern of pelagic distribution and feeding in planktivorous fish. - Oecologia 44: 368-375.

BRÖNMARK, C. & J.G. MINER (1992):  
Predatorinduced phenotypical change in body morphology in crucian carp. - Science 258: 1348-1350.

CARPENTER, S.R.; J.F. KITCHELL & J.R. HODGSON (1985):  
Cascading trophic interactions and lake productivity. - BioScience 35: 634-639.

GLIWICZ, Z.M. & E. SIEDLAR (1980):  
Food size limitation and algae interfering with food collection in *Daphnia*. - Arch. Hydrobiol. 88: 155-177.

HAIRSTON, H.G.jr.; R.A. VAN BRUNT, C.M. KEARNS & D. ENGSTROM (1995):  
Age and survivorship of diapausing eggs in a sediment bank. - Ecology 76: 1706-1711.

HAWKINS, P. & W. LAMPERT (1989):  
The effect of *Daphnia* body size on filtering rate inhibition in the presence of a filamentous cyanobacterium. - Limnol. Oceanogr. 34: 1084-1088.

HENRIKSON, L.; H.G. NYMAN, H.G. OSCARSON & J.A.E. STENSON (1980):  
Trophic changes without changes in the external nutrient loading. - Hydrobiologia 68: 257-263.

HRBÁČEK, J. (1962):  
Species composition and the amount of the zooplankton in relation to the fish stock. - Rozpr. CSAV, rada matem. a přír. ved. 72: 1-116.

KREMSER, A. (1996):  
Biomanipulation im Plußsee: Die Regulation der planktivoren Fische durch Futterlimitation und Räuber-Beute-Beziehungen. - Dissertation, Universität Kiel.

LAMPERT, W. (1987):  
Predictability in lake ecosystems; In: Potentials and limitations of ecosystem analysis; Schulze, E.D. & H. Zwölfer

(Eds.); Ecological Studies 61, Springer Verlag, Heidelberg, 333-346.

— (1993):  
Ultimate causes of diel vertical migration of zooplankton: New evidence for the predatoravoidance hypothesis. Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 39: 79-88.

LAMPERT, W. & C.J. LOOSE (1992):  
Plankton Towers: Bridging the gap between laboratory and field experiments. - Arch. Hydrobiol. 126: 53-66.

LAMPERT, W.; K.O. ROTHHAUPT & E. VON ELERT (1994):  
Chemical induction of colony formation in a green alga (*Scenedesmus acutus*) by grazers (*Daphnia*). - Limnol. Oceanogr. 39: 1543-1550.

LAMPERT, W.; R. TOLLRIAN & H. STIBOR (1994):  
Chemische Induktion von Verteidigungsmechanismen bei Süßwassertieren. - Naturw. 81: 375-382.

LINDEMAN, R.L. (1942):  
The trophicdynamic aspect of ecology. Ecology 23:399418.

McQUEEN, D.J.; T.J. STEWART, M.R.S. JOHANNES, J.R. POST & D.R.S. LEAN (1989):  
Bottomup and topdown impacts on freshwater pelagic community structure. - Ecol. Monogr. 59: 289-309.

NILSSEN, J.P. (1980):  
When and how to reproduce: A dilemma for limnetic cyclopoid copepods; In: Evolution and ecology of zooplankton communities; Kerfoot, W.C. (Ed.); University Press of New England, Hanover, N.H., 418-426.

PAINE, R. (1969):  
A note on trophic complexity and community stability. - Am. Nat. 103: 91-93.

PORTER, K.G. (1977):  
The plantanimal interface in freshwater ecosystems. Am. Sci. 65: 159-170.

SCHEFFER, M.; S.H. HOSPER, M.-L. MEIJER, B. MOSS & E. JEPPESEN (1993):  
Alternative equilibria in shallow lakes. - TREE 8: 275279.

SOMMER, U.; Z.M. GLIWICZ, W. LAMPERT & A. DUNCAN (1986):  
The PEGmodel of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. - Arch. Hydrobiol. 106: 433-471.

STIBOR, H. & J. LÜNING (1994):  
Predatorinduced phenotypic variation in the pattern of growth and reproduction in *Daphnia hyalina* (Crustacea; Cladocera). Functional Ecol. 8: 97-101.

TOLLRIAN, R. (1995):  
*Chaoborus crystallinus* predation on *Daphnia pulex*: can induced morphological changes balance effects of body size on vulnerability. - Oecologia 101: 151-155.

### Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Winfried Lampert  
Direktor am Max-Planck-Institut für Limnologie  
Postfach 165  
D-24306 Plön

# Randbedingungen für eine wirksame Biomanipulation: Die Rolle der Phosphatbelastung

Jürgen BENNDORF

## 1. Einleitung

Bei einem hohen Prozentsatz der stehenden Gewässer (Seen, Tagebaurestgewässer, Talsperren) führen Eutrophierungsfolgen zu einer Verletzung der Qualitätsziele und zu erheblichen Nutzungseinschränkungen bzw. zu hohen Mehraufwendungen bei der Gewässernutzung. Für die Überwindung dieses nicht tolerierbaren Zustandes sollte ein moderner, integrierter Gewässerschutz neben den klassischen Verfahren (Kläranlagenbau, Ringkanalisation, Reduzierung diffuser Stoffeinträge) auch ökotechnologische Verfahren in den Gewässern selbst einsetzen. Zur Realisierung dieser generellen Zielstellung wird international mit hoher Intensität an einem ökotechnologischen Verfahren gearbeitet, bei dem durch "Optimierung" der Zusammensetzung und Höhe der Fischbestände die planktische Biofiltration durch große Zooplankter (vor allem der Gattung *Daphnia*) maximiert und die Wassergüte hierdurch wesentlich verbessert werden soll (Biomanipulation). Eine informative Übersicht über den Anwendungsstand gibt GULATI (1995).

Seit der Publikation der ersten wissenschaftlichen Ansätze zur Biomanipulation (HRBACEK et al. 1961, SHAPIRO et al. 1975) ist auf Teilgebieten ein enormer Erkenntniszuwachs erzielt worden. Einerseits erfolgte eine weitgehende Aufklärung der Mechanismen und der Bedeutung der planktischen Biofiltration (z.B. LAMPERT 1988, LAMPERT et al. 1986, DeMOTT 1989, GLIWICZ 1990) sowie solcher Strukturbildungsprozesse im Zooplankton, die auf direktem Wege weder von den Fischen noch von der Nahrungsgrundlage beeinflusst werden (z.B. GLIWICZ & LAMPERT 1994). Andererseits resultierten wichtige Erkenntnisse zum Einfluß der Fische auf das Zooplankton aus Ganz-Seen-Experimenten, bei denen entweder mit dem Fischgift Rotenon die Versuchsgewässer radikal fischfrei gemacht wurden (z.B. STENSON et al. 1978, SANNI & WAERVAGEN 1990) oder die wesentlich umweltverträglichere Methode der Förderung der Raubfische Anwendung fand (BENNDORF et al. 1984). Auch die intensive Abfischung der unerwünschten Fischarten bei gleichzeitiger Förderung der Raubfische wurde praktiziert (ANDERSSON et al. 1978, Van DONK et al. 1990, KOSCHEL et al. 1992, KASPRZAK et al. 1993). Aus solchen Ganz-Seen-Experimenten und einer Vielzahl weiterer Untersuchungen zum Einfluß der Fische in großen

Plastiksäcken (Enclosures, Exclosures) (z.B. ANDERSSON et al. 1978, VANNI & FINDLAY 1990) wurden zwei tragende Theorien zur Biomanipulation abgeleitet:

- (1) Die "**Kaskadentheorie**" (CARPENTER et al. 1985) besagt, daß sich Änderungen an der Spitze des Nahrungsnetzes kaskadenartig (also ungebremst) nach der Basis fortpflanzen (viele Raubfische - wenig Friedfische - viel Zooplankton - wenig Phytoplankton).
- (2) Die "**top-down/bottom-up Theorie**" (McQUEEN et al. 1986, 1989) postuliert, daß Änderungen an der Spitze des Nahrungsnetzes von Stufe zu Stufe um so stärker gedämpft werden, je weiter sich die Effekte der Basis nähern, so daß an der Basis nur noch die Ressourcen die Biomasse der Primärproduzenten bestimmen.

Es ist ganz offensichtlich, daß Biomanipulation eine sehr sichere Steuerung der Eutrophierung erwarten läßt, wenn Theorie (1) uneingeschränkt gelten würde, und daß sie andererseits ein nahezu aussichtsloses Unterfangen sein müßte, würde Theorie (2) in vollem Umfang gültig sein. Die neueste verfügbare Sichtung und Wertung aller bekannt gewordenen Ganz-Seen-Experimente zur Biomanipulation (REYNOLDS 1994) zeigt indessen, daß die Ergebnisse weder Theorie (1) noch Theorie (2) in vollem Umfang unterstützen bzw. daß beide Theorien von jeweils mehreren Experimenten falsifiziert werden. Im einzelnen ergab sich folgendes Bild (in Prozent aller Experimenten innerhalb der jeweiligen Trophieklasse):

	Übereinstimmung mit Theorie	
	(1)	(2)
Hypertrophe Gewässer (n = 11)	45%	36%
Eutrophe Gewässer (n = 17)	24%	59%
Mesotrophe Gewässer (n = 2)	50%	50%
Oligotrophe Gewässer (n = 3)	33%	33%

Eine Bewertung der Befunde ist bei den oligotrophen und mesotrophen Gewässern nicht möglich, weil bei der geringen Zahl der Experimente schon ein einzelner "Ausreißer" (z.B. nicht nachprüfbarer Fehler bei der Fischbestandssteuerung) zu 50% bzw. 33% Nichtbestätigung der jeweiligen Theorie führt. Bei den Experimenten unter eutrophen und hypertrophen Bedingungen ist die Aussage aber

recht eindeutig: Die Kaskadentheorie (1) wird überwiegend bestätigt durch Experimente in kleinen Gewässern, in denen die planktische Primärproduktion zusätzlich zum Fraßdruck des Zooplanktons auch durch andere Effekte kontrolliert wird (z.B. Makrophyten, Import organischer Substanz, Verweilzeit des Wassers). Deshalb kommt REYNOLDS (1994) auch zu dem Schluß, daß Biomani- pulation in erster Linie wohl in kleineren und vor allem flachen Gewässern erfolgversprechend sein sollte.

In größeren, tieferen Gewässern scheint die "top-down/bottom-up Theorie" (2) anwendbar zu sein. Allerdings berücksichtigt diese Theorie nicht, daß bei Unterschreitung einer vermuteten Biomani- pulations-Effektivitäts-Schwelle der Phosphatbelastung (BESP) (BENNDORF 1987, JEPPESEN et al. 1990, BENNDORF & MIERSCH 1991) ein zusätzlicher Effekt der Biomani- pulation erwartet werden könnte: der Rückgang der Phosphatkonzentration durch verstärkte Sedimentation von phosphathaltigen Partikeln (z.B. große Algen, Zooplankton- Fäces, abgestorbene Zooplankter, Kalzit-Aggregate) (UEHLINGER & BLOESCH 1987, MAZUM- DER et al. 1989, 1992, KOSCHEL et al. 1992), der letztlich auch zu einer Abnahme der Phytoplankton- biomasse führen müßte (STENSON 1988). Bei Überschreitung der BESP sollten die genannten Eli- minationsmechanismen zwar auch ablaufen, sie werden aber durch den zu hohen Phosphat-Nach- schub mindestens kompensiert, so daß keine Ab- nahme der Phosphatkonzentration und demzufolge auch keine Reduzierung der Algenbiomasse eintreten kann. Abb. 1 zeigt ein vereinfachtes Schema der

Kopplungen, die für die BESP-Hypothese entschei- dend sind.

Die aufgeführten Befunde legen es nahe, die für größere und tiefere Gewässer zweifellos gültige "top-down/bottom up Theorie" um die Hypothese von der Existenz einer BESP zu erweitern (BENNDORF 1987). Mit dieser Erweiterung sagt die Theorie dann voraus, daß Biomani- pulation in größeren, tieferen Gewässern nicht zu den gewünschten Ef- fekten bezüglich einer Abnahme der Phytoplank- tonbiomasse führt, wenn die BESP überschritten wird (hypertrophe und manche eutrophe Gewässer). Die erweiterte Theorie prognostiziert aber für den gleichen Gewässertyp eine erfolgreiche Bioma- nipulation bis hin zur Reduzierung des Phytoplank- tons, wenn die BESP unterschritten wird (schwach eutrophe, mesotrophe, oligotrophe Gewässer). Erste experimentelle Befunde unterstützen die erwei- terte Theorie (STENSON 1988, MAZUMDER et al. 1992). Nach den vorliegenden, noch unsicheren Erkenntnissen könnte die BESP im Bereich von 0,6 bis 2,0 g Gesamt-P  $m^{-2} a^{-1}$  liegen (BENNDORF 1987, JEPPESEN et al. 1990, BENNDORF & MIERSCH 1991). Sie ist sicher keine konstante Größe, sondern eher gewässerspezifisch von eini- gen Faktoren abhängig (z.B. von der Gewässermor- phologie, dem Grundchemismus des Wassers, d.h. Hart-, Weichwasser und von der Windexposition).

## 2. Zielstellung und Lösungsweg

Zukünftig soll in einem bereits annähernd 20 Jahre laufenden Freilandexperiment in der Talsperre Bautzen der Nachweis geführt werden, daß die Bioma- nipulation bei Unterschreitung der Biomani- pulations-Effektivitäts-Schwelle der Phosphatbelastung (BESP) durch positive Rückkopplung zur Abnahme der mittleren Phytoplankton-Biomasse und zu einer sichtbaren Verbesserung der Wassergüte führt. Aus dem bisherigen Verlauf des Experiments ist die Antwort des Gewässers auf die folgenden Konstel- lationen bekannt:

- P-Belastung sehr hoch:  $7...20 \text{ gP } m^{-2} a^{-1}$  ( $>$ BESP); ohne Biomani- pulation (1977-1980),
- P-Belastung sehr hoch:  $7...20 \text{ gP } m^{-2} a^{-1}$  ( $>$ BESP); mit Biomani- pulation (1981-1990),
- P-Belastung hoch:  $3...4 \text{ gP } m^{-2} a^{-1}$  (BESP); mit Biomani- pulation (1991-1995).

Die Reduzierung der P-Belastung ab 1991 resultiert aus den gesunkenen Phosphateinträgen aus dem Einzugsgebiet als Folge der veränderten wirtschaftlichen Rahmenbedingungen. Infolge der zu erwar- tenden weiteren Senkung der Phosphateinträge, vor allem aber durch eine zusätzliche experimentelle Steuerung zur Blaualgenbekämpfung (Kombinati- on von Phosphat-Fällung im Gewässer mit sauren Eisensalzen, pH-Wert-Erniedrigung durch  $CO_2$ - Eintrag aus dem Tiefenwasser und Erhöhung der vertikalen Durchmischung) wird ab 1996 die Phos- phat-Belastung des Gewässers weiter sinken. Da-

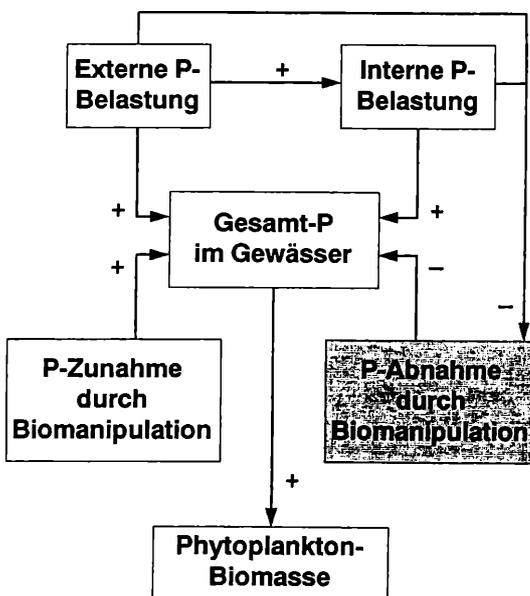


Abbildung 1

Schematische Darstellung der Größen, Prozesse und Kopplungen, die der Hypothese der Biomani- pulations-Effektivitäts-Schwelle der Phosphat (P)-Belastung (BESP) zugrunde liegen

durch besteht die Chance, daß ab 1996 die Kombination "P-Belastung mäßig:  $<1 \text{ gP m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  (=  $<\text{BESP}$ ); mit Biomanipulation" eintritt und bezüglich der Effekte auf die Struktur und Funktion des Ökosystems untersucht werden kann. Daraus ergibt sich die Möglichkeit, durch Vergleich der Befunde, die bis 1995 erhoben wurden, mit denen, die ab 1996 erwartet werden, einen experimentellen Test der um die BESP-Hypothese erweiterten "top-down/bottom-up Theorie" im "großtechnischen" Maßstab durchzuführen.

Dieser Test ist allerdings ohne eine Erweiterung des Lösungsweges nicht vollständig. Selbst bei Eintreten der erwarteten Effekte (Senkung der Phosphat-Konzentration und der Phytoplankton-Biomasse, Vergrößerung der Klarheit des Wassers) wäre keine kausale Zuordnung zu den auslösenden Mechanismen, d.h. entweder zur direkten Phosphat-Last-Reduzierung oder zur biomanipulationsinduzierten Senkung der Phosphat-Konzentration möglich. Hierfür fehlt die experimentelle Konstellation "P-Belastung mäßig ( $=<\text{BESP}$ ); ohne Biomanipulation" Obwohl es prinzipiell später möglich wäre, diese Konstellation einzustellen, kann das nicht im öffentlichen Interesse liegen, da die Talsperre parallel zu den hier dargestellten Forschungsarbeiten vor allem auch einer sehr intensiven Erholungsnutzung unterliegt. Eine bewußt experimentell ausgelöste Verschlechterung der Wassergüte kann deshalb in den Lösungsweg kaum einbezogen werden. Der demzufolge in der Talsperre Bautzen nicht mögliche Vergleich zwischen biomanipuliertem und nichtbiomanipuliertem Zustand bei jeweils geringer Phosphat-Belastung ( $=<\text{BESP}$ ) soll einerseits in zwei kleinen, sehr ähnlichen Experimentalgewässern in Gräfenhain vorgenommen werden. Hierüber wird an anderer Stelle berichtet (KOOP in prep.). Andererseits kann ein solcher Vergleich auch mit Hilfe von Modellsimulationen angestellt werden. Die vorliegende Arbeit verfolgt das Ziel, neben der Darstellung ausgewählter Ergebnisse aus dem Freilandexperiment in der Talsperre Bautzen unter der Randbedingung hoher P-Belastung auch Simulationsergebnisse zu vergleichen, die den Einfluß der Biomanipulation in Abhängigkeit von sehr verschiedenen P-Belastungen zeigen.

### 3. Methoden

#### 3.1 Freilandexperiment

Die Maßnahmen zur experimentellen Steuerung der Talsperre Bautzen sowie die einzelnen Methoden zur Erfassung der Systemantwort wurden bereits mehrfach publiziert (z.B. BENNDORF et al. 1984, 1988, BENNDORF 1995, SCHULTZ et al. 1992, KÖTHE & BENNDORF 1994, MEHNER et al. 1995), sodaß hier nur eine kurze Übersicht gegeben werden soll.

Die Einstellung der experimentellen Bedingungen konzentrierte sich bis 1995 auf den Aufbau und die Aufrechterhaltung eines hohen Raubfischanteils

von 40 bis 50% an der gesamten Fischbiomasse sowie auf die Gewährleistung einer möglichst großen Artenvielfalt der Raubfische und einer breiten Altersverteilung innerhalb jeder Population. Hierzu erfolgte Besatz mit Sätzealen, ein- oder zweisömmrigen Zandern, Hechten und Welsen. Diese Arten repräsentieren das ursprüngliche, natürliche Arteninventar im Einzugsgebiet. Es wurden außerdem Einschränkungen für den Raubfischfang erlassen.

Zur Erfassung der Antwort des Systems auf die eingestellten experimentellen Bedingungen wurden in 14-tägigem Abstand folgende Kriterien erfaßt:

Physikalische und chemische Kriterien:

Sichttiefe, Tiefenprofile von Temperatur, Licht, Sauerstoff, pH-Wert, Phosphat, Stickstoff, Silikat, freies  $\text{CO}_2$ , Alkalinität, gelöster organischer und anorganischer Kohlenstoff.

Biologische Komponenten:

Sestontrockenmasse, Artenzusammensetzung und Biomasse des Phytoplanktons (Zählung), Zellzahl und Biomasse der Bakterien und des autotrophen Picoplanktons (Zählung mittels Epifluoreszenz), Makrozoobenthon (Artenzusammensetzung und Biomasse), Mesozooplankton (Artenzusammensetzung, Größenverteilung, Eizahl, Biomasse), Mikrozooplankton: Protozoen, Rotatorien (Artenzusammensetzung, Biomasse), Umsatzgrößen (Primärproduktion, bakterielle Produktion, Filtrieraten).

Die Schätzung der Bestandsgrößen aller wichtigen Fischarten erfolgte durch eine Kombination von wiederholten Netzfängen und hydroakustischen Aufzeichnungen. Diese Schätzung erfaßt allerdings nicht die Jungfische (Altersklasse O+). Wegen der zentralen Stellung der O+ Fische im Nahrungsnetz und der daraus resultierenden Schlüsselstellung für eine stabil funktionierende Biomanipulation wurde seit 1994 jeweils während des Erscheinens der Larven bis zur weitgehenden Dezimierung der Jungfische ein Intensiv-Programm zum Fang der O+ Fische durchgeführt.

#### 3.2 Experiment mit einem mathematischen Modell

Die zweite methodische Säule der vorliegenden Arbeit stellt das dynamische ökologische Modell SALMO dar, mit dem die Auswirkungen der unterschiedlichen Randbedingungen simuliert werden. SALMO (Simulation by an Analytical Lake Model) wurde zwischen 1975 und 1990 am Institut für Hydrobiologie der TU Dresden entwickelt (BENNDORF 1979, 1988, RECKNAGEL 1980, PETZOLDT & RECKNAGEL 1991).

Das Modell SALMO beschreibt Talsperren und Seen als Zweischicht-Systeme. Sowohl das Epilimnion als auch das Hypolimnion werden als homogen durchmischt angenommen. Dabei ist die Grenze zwischen den beiden Schichten (Durchmischungstiefe) zeitvariabel. Die folgenden Zustandsva-

riablen werden vom Modell berechnet: gelöstes Orthophosphat, anorganische Stickstoffverbindungen, Phytoplankton (zwei funktionelle Gruppen), Zooplankton, allochthoner Detritus und Sauerstoff. Fische und räuberisch lebendes Zooplankton finden nicht als Zustandsvariable Berücksichtigung, aber ihr Einfluß auf das Zooplankton geht über die Modellierung der Mortalitätsrate des Zooplanktons in die Berechnung ein. Demzufolge können beliebige Intensitäten einer Biomanipulation leicht simuliert werden. Die Wechselwirkungen zwischen Sediment und Freiwasser werden über empirische Gleichungen für die Nährstofffreisetzung und die Sediment-Sauerstoffzehrung berücksichtigt.

Zur Wahrung der Übersichtlichkeit und Handhabbarkeit wurden im Modell einige Vereinfachungen vorgenommen. Eine wesentliche Vereinfachung besteht z.B. darin, daß nur zwei funktionelle Gruppen des Phytoplanktons berücksichtigt werden, und daß weder die verschiedenen Gruppen des Zooplanktons noch die einzelnen Altersstadien innerhalb einer Zooplanktongruppe unterschieden werden. Die durch die temperaturabhängige Eientwicklungszeit der Zooplankter bedingte Zeitverzögerung der Zooplanktonreproduktion wird allerdings in die Berechnungen einbezogen. Die beiden Phytoplanktongruppen repräsentieren einerseits relativ langsamwüchsige, nährstoffliebende Arten, die aber vom Zooplankton schlecht gefressen werden können und eine niedrige Sedimentationsgeschwindigkeit aufweisen (Typ: fädige Cyanobakterien), und andererseits raschwüchsige, nährstoffliebende Formen, die gut freßbar sind und mittlere Sedimentationsgeschwindigkeiten haben (Typ: *Cyclotella*, *Scenedesmus*). Wahlweise kann vom Modellanwender vor Beginn der Simulation eine dieser beiden Phytoplanktongruppen gegen eine dritte funktionelle Gruppe ausgetauscht werden, die mäßig raschwüchsige Arten umfaßt, die aber auch noch bei sehr niedrigen Nährstoffgehalten relativ hohe Wachstumsraten erreichen können. Diese Gruppe ist außerdem durch schlechte Verwertbarkeit durch das Zooplankton und hohe Sedimentationsgeschwindigkeiten charakterisiert (Typ: *Asterionella*). Die Koexistenz der beiden gewählten Gruppen bzw. die Dominanz einer der beiden Gruppen wird vom Modell automatisch berechnet. Das Zooplankton besteht im Modell aus der Gruppe der herbivoren und omnivoren Crustaceen (Typ: *Daphnia*).

Für die Testung der BESP-Hypothese mit SALMO müssen die wichtigsten Schlüsselprozesse, über die das Zooplankton auf die Phosphat-Sedimentation einwirken kann, im Modell enthalten sein. Auch in dieser Hinsicht konnte auf Vereinfachungen nicht verzichtet werden. Zumindest zwei Schlüsselprozesse sind aber gut berücksichtigt: (1) der Grazing-Einfluß auf die Phytoplankton-Struktur und die damit zusammenhängende Sedimentationsrate des phytoplanktongebundenen Phosphats und (2) der vom Zooplankton direkt abhängige Umsatz des Phosphats: Assimilation, Remineralisation und Sedimentation der abgegebenen P-haltigen Partikel.

Dabei wurde ein Verhältnis von remineralisiertem zu insgesamt ausgeschiedenem Phosphat von 0,7 zu Grunde gelegt und angenommen, daß der partikuläre Anteil aus dem Epilimnion aussinkt.

Trotz der relativ geringen Zahl von Zustandsvariablen enthält SALMO 117 Parameter. Das ist die unvermeidbare Konsequenz der Berücksichtigung zahlreicher ökologischer Steuermechanismen, ohne die wiederum keine hinreichende Allgemeingültigkeit und Prognosefähigkeit des Modells erreichbar wäre. Mit Ausnahme weniger gewässerspezifischer Parameter wurden alle Parameterwerte auf der Basis von eigenen oder publizierten Experimenten möglichst allgemeingültig bestimmt, sodaß sie für alle Simulationen zur Verfügung stehen. Eine aufwendige (und für 117 Parameter auch nahezu unmögliche) Parameteranpassung ist demzufolge nicht erforderlich. Die Inputvariablen (z.B. Füllstände, Durchmischungstiefe, Zu- und Abflüsse, Strahlung, Wassertemperatur, Konzentrationen von Nährstoffen und organischer Substanz in den Zuflüssen) werden dem Modell als diskrete Werte übergeben. In der Regel wird mit 10-Tages-Mittelwerten bzw. Dekadenanfangswerten gearbeitet.

Die prinzipielle Gültigkeit von SALMO für Gewässer eines sehr breiten Trophiespektrums wurde an zahlreichen Fallbeispielen getestet (z.B. BENNDORF & RECKNAGEL 1982, RECKNAGEL & BENNDORF 1982, RECKNAGEL 1984, BENNDORF et al. 1985). Im Ergebnis dieser umfassenden Validation kann festgestellt werden, daß SALMO mit Ausnahme sehr flacher Gewässer (mittlere Tiefe ca. 5 m) Jahresgänge der Zustandsvariablen simulieren kann, die bezüglich der Höhe der Maxima und Minima sowie deren Zeitmuster hinreichende Übereinstimmung mit gemessenen Zeitverläufen zeigen. Damit sind die Voraussetzungen erfüllt, um mit dem Modell die Auswirkungen unbekannter Zustände auf die Wassergüte zu untersuchen.

Da wegen der enormen Komplexität der realen Ökosysteme einerseits und der unerläßlichen Vereinfachungen im Modell andererseits Ungenauigkeiten der Simulationsergebnisse im Detail nicht vermeidbar sind, muß für die Anwendung des Modells eine adäquate Methode gewählt werden. Eine solche Methode stellt die **Scenario-Analyse** dar. Dabei werden die Simulationsergebnisse weniger bezüglich ihrer absoluten Werte als vielmehr im Hinblick auf die relativen Unterschiede zwischen den einzelnen untersuchten Fällen (Scenarios) beurteilt. Dadurch werden die Auswirkungen unvermeidbarer Modellfehler auf die Bewertung der Simulationsergebnisse minimiert.

## 4. Ergebnisse und Diskussion

### 4.1 Biomanipulationseffekte bei hoher Phosphatbelastung im Freilandexperiment

Im hypertrophen Experimentalgewässer Bautzen sollte geprüft werden, wie die Biomanipulation bei

sehr deutlicher Überschreitung der BEBP auf die Ökosystemstruktur und die Wassergüte wirkt. Die bisherigen Untersuchungen konnten zahlreiche Beiträge zum Verständnis der Biomanipulation unter dieser Randbedingung erbringen. Einige charakteristische Effekte werden nachfolgend beschrieben.

(1) Die Methode des regelmäßigen Raubfischbesatzes bei gleichzeitig wirkenden Fangrestriktionen führte zu stabilen Raubfischbeständen auf hohem Niveau (Abb. 2). Eine wichtige Voraussetzung hierfür ist allerdings, daß eine Mehrartengemeinschaft mit breiter Altersverteilung innerhalb aller Raubfischarten eingestellt wird (BENNDORF et al. 1991, SCHULTZ et al. 1992). Diese Zielsetzung schließt vor allem auch den Verzicht auf sehr starken Besatz mit nur einer Raubfischart über kurze Zeit (ein oder zwei Jahre) ein. Diese in der binnenschereilichen Praxis leider oft geübte Verfahrensweise führt zwangsläufig entweder zu ineffektiven oder zu instabilen Raubfischbeständen (z.B. "Zanderermüdigkeit" der Seen nach BARTHELMES 1988).

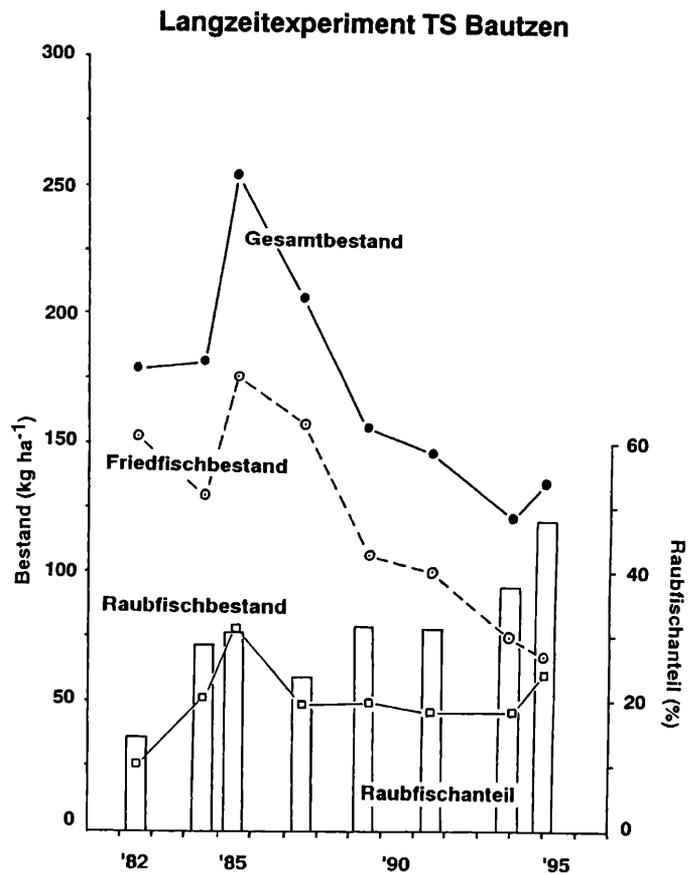
(2) Bei den Friedfischen führte der starke Fraßdruck der Raubfische zu einer Bestandsabnahme (Abb. 2). Dabei ist bemerkenswert, daß trotz des Nährstoffreichtums des Gewässers keine absolute Dominanz der Cypriniden auftrat. Der Blei (*Abramis brama*) ist nur in geringer Abundanz vertreten, und einzelne starke Jahrgänge der Plötze (*Rutilus rutilus*) werden

durch den starken Fraßdruck der Raubfische rasch dezimiert (SCHULTZ et al. 1992). Außerdem wurde in den Plötzen-Populationen eine extreme Disproportion im Geschlechterverhältnis beobachtet (Männchenanteil weit unter 10%), die bei weiterer Fortsetzung dieses Trends zur Kontrolle der Planktivoren beitragen könnte (SCHULTZ 1996).

(3) Die Jungfische der geförderten Raubfischarten (vor allem der Perciden) wirken durch ihren Zooplanktonfraß den Zielen der Biomanipulation entgegen. Sie können bei dem hohen Raubfischbestand in der Größenordnung von 50% zur wichtigsten Planktivoren-Gruppe überhaupt werden. Die relative Bedeutung dieses Mechanismus für die Mortalität der Daphnien unterliegt allerdings starken saisonalen Schwankungen (MEHNER & SCHULTZ 1994). Die für das Funktionieren der Biomanipulation unerlässliche, rasche Dezimierung der 0+ Fische ist offensichtlich ein Schlüsselmechanismus. Er kann in erster Linie durch die gegenseitige Prädation (einschließlich Kannibalismus) innerhalb der Jungfischbestände selbst (Altersgruppen 0+ und 1+) realisiert werden (MEHNER et al. 1995). Ein Beispiel für die starke Dezimierung der 0+ Fische nach Abschluß der Laichzeit zeigt Abb. 3.

(4) Die absolute Dominanz der Daphnien ist auch bei hoher Nährstoffbelastung erreichbar (BENNDORF et al. 1988, BENNDORF 1995). Abb. 4 belegt das für die Sommermittelwerte. Eine Aus-

**Abbildung 2**  
 Entwicklung des Fischbestandes und des Raubfischanteils im Ergebnis der experimentellen Steuerung während der Biomanipulation in der Talsperre Bautzen (nach SCHULTZ, pers. Mitt.)



nahme bildet die Sommerdepression der Daphnien vor allem in solchen Jahren, die durch besonders starke Jungfischauftreten gekennzeichnet sind. Dabei existieren Hinweise darauf, daß die Sommerdepression durch den Fraßdruck invertebrater Räuber stark verlängert werden kann, wenn bei hoher

Nährstoffbelastung und daraus resultierender starker Primärproduktion (hoher pH-Wert im oberflächennahen Wasser) eine räumliche Separierung von Fischen und invertebraten Räubern eintritt (KÖTHER 1993). Ein besonders überraschendes Resultat der Biomanipulation sind die hohen Daphnien-Biomassen im Winter (Abb. 5), die eine wesentliche Bedeutung für das rasche Wirksamwerden der Biofiltration im zeitigen Frühjahr haben (BENNDORF & FALTIN 1994). Allerdings zeigen die vom Trend abweichenden Werte der Jahre 1983 und 1994 in Abb. 5, daß die Wintermittelwerte der Daphnien-Abundanz nicht allein vom Raubfischanteil abhängen.

(5) Wie in fischfreien Enclosures im Experiment Bautzen nachgewiesen wurde, führt fehlender Fischfraßdruck nicht zwangsläufig zur Dominanz sehr großer Daphnien-Arten. Die nicht besonders große *Daphnia galeata* erweist sich unter den hypertrophen Bedingungen in der Talsperre Bautzen als die Art mit der größten Fitneß (RITTER & KÖTHER 1993).

(6) Bei hoher Phosphatbelastung im Experimentalgewässer tritt keine Verringerung der mittleren Phytoplankton-Biomasse ein (BENNDORF et al. 1991, BENNDORF 1995). Allerdings verschiebt sich das Artenspektrum im Phytoplankton sehr deutlich von kleinen, freßbaren Formen zu großen,

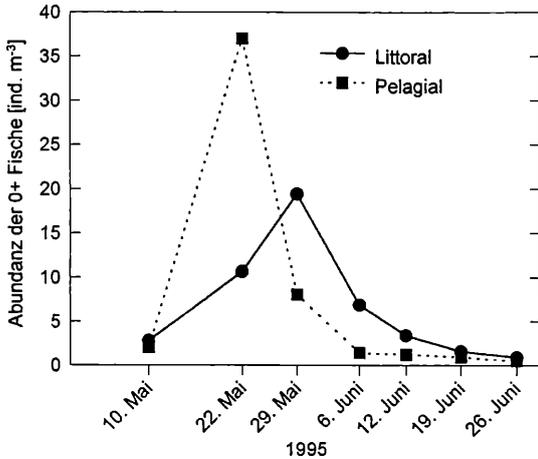


Abbildung 3

Beispiel für die starke Reduzierung der 0+ Fische im Frühsommer unter Biomanipulationsbedingungen in der Talsperre Bautzen (Bongonetz-Nachtfänge; aus MEHNER et al. 1996)

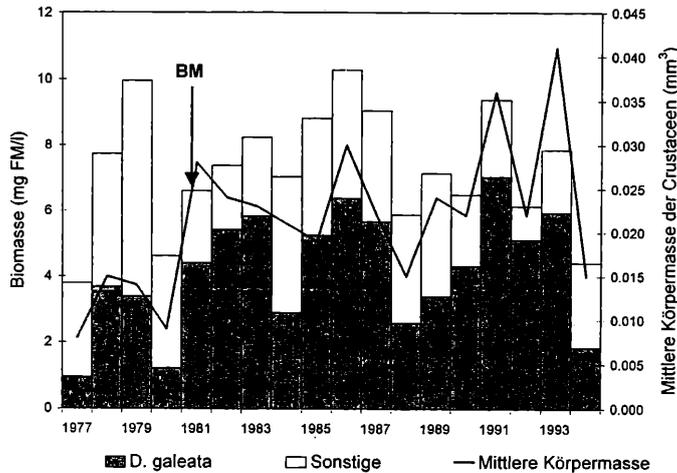


Abbildung 4

Sommer-Mittelwerte (Mai-Oktober) der Biomasse des gesamten Zooplanktons und von *Daphnia galeata* sowie die mittlere Körpermasse aller Crustaceen (einschließlich aller Juvenilstadien) vor und während der Biomanipulation (BM) im Freilandexperiment in der Talsperre Bautzen

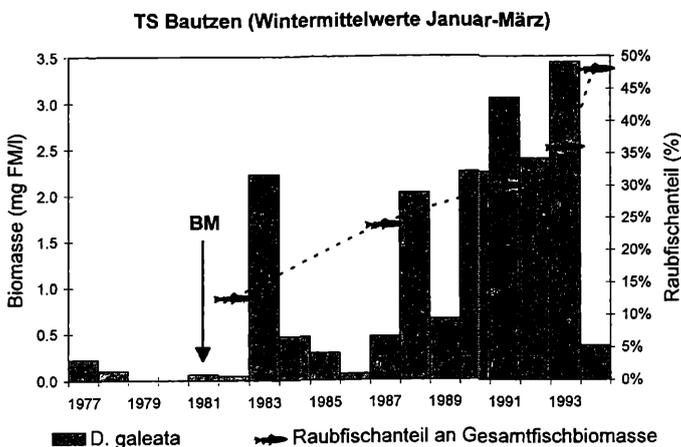


Abbildung 5

Winter-Mittelwerte (Januar-März) der Biomasse von *Daphnia galeata* im Vergleich mit dem Anstieg des Anteils der Raubfische an der gesamten Fischbiomasse vor und während der Biomanipulation (BM) im Freilandexperiment in der Talsperre Bautzen

nicht freißbaren Arten (BENNDORF & FALTIN 1994). Abb. 6 dokumentiert diese Verschiebung für die Sommer-Mittelwerte der Phytoplankton-Biomasse.

Bei Überschreitung eines primärproduktionsabhängigen Grenzwertes der Intensität der Biofiltration wird auch eine extreme Unterdrückung der Primärproduktion in den kleinen Größenfraktionen unter 30 µm (bei sehr hoher Primärproduktion in den Größenklassen über 30µm) beobachtet (KAMJUNKE et al., im Druck).

(7) Eine wesentliche Stabilisierung der Daphnien-Population durch das heterotrophe mikrobielle Nahrungsnetz erfolgt in den Phasen, in denen infolge des starken Fraßdrucks der Daphnien nur extrem wenig freißbares Phytoplankton vorhanden ist. Da in diesen Phasen auch die Protozoen als potentielle Bakterienfresser stark unterdrückt sind (KÖTHE & BENNDORF 1994), kann die hohe bakterielle Produktion überwiegend direkt von den Daphnien genutzt werden. Abb. 7 zeigt ein Beispiel dafür, daß die gesamte bakterielle Produktion allein durch die Daphnien verwertet wird, obwohl die Protozoen dazu genauso oder noch effektiver in der Lage wären. Der in Abb. 7 (Mitte) bei experimentellem Ausschluß der Daphnien gezeigte Prozess ist aber unter Biomanipulations-Bedingungen nahezu ohne Bedeutung. Demzufolge trägt die enge Verkopplung des "klassischen" metazoischen Nahrungsnet-

zes mit dem mikrobiellen Nahrungsnetz in diesen Phasen zu hohen Daphniendichten bei.

(8) Einer besonders effektiven top-down Steuerung unterliegt das autotrophe Picoplankton (APP). Nur in seltenen und sehr kurzen Übergangssituationen (z. B. beim Zusammenbruch der *D. galeata*-Population zu Beginn einer Sommerdepression) vermögen picoplanktische Cyanobakterien oder Grünalgen nennenswerte Abundanzen zu entwickeln (Abb. 8). Außerhalb dieser Übergangssituationen liegen die Abundanzen offensichtlich deshalb um mehrere Zehnerpotenzen unter den Werten in nicht-biomanipulierten Gewässern (z.B. WEISSE & KENTER 1991, MALINSKY-RUSHANSKY & BERMAN 1991), weil Daphnien-Biomassen über ca. 3 mg FM/l hohe Verlustraten für das APP bedingen (Abb. 8). Die außerhalb von Übergangssituationen oft auch bei Daphnien-Biomassen unter 3 mg FM/l sehr geringen APP-Abundanzen in Abb. 8 erklären sich aus dem Befund, daß bei diesen relativ geringen Daphnien-Biomassen hohe Abundanzen heterotropher Flagellaten möglich sind (KÖTHE & BENNDORF 1994).

(9) Wie Vergleiche von Perioden mit starker bzw schwacher Intensität der Biofiltration unter ansonsten ähnlichen Randbedingungen ergaben, kann der Fraßdruck der Daphnien nicht als Auslöser einer in vielen Jahren beobachteten Dominanz von Blaual-

Abbildung 6

Sommer-Mittelwerte (Mai-Oktober) der Biomasse des Phytoplanktons vor und während der Biomanipulation (BM) im Freilandexperiment in der Talsperre Bautzen (nichtfreißbare Algen: 30 µm; freißbare Algen: 30 µm)

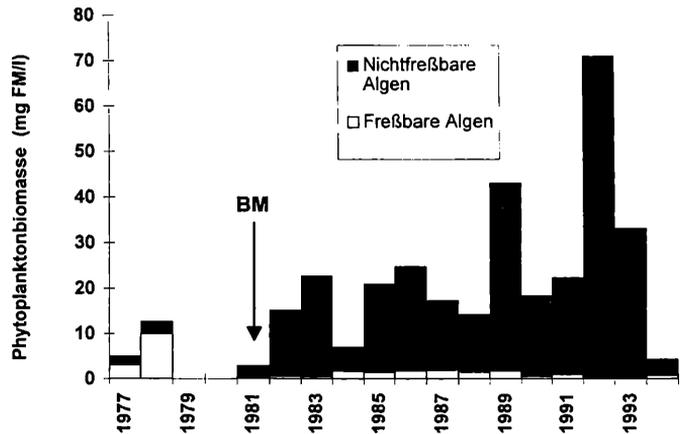
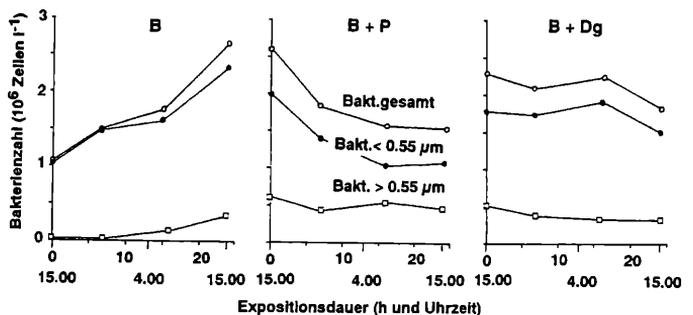


Abbildung 7

Bakterielles Wachstum in Grazer-freien Ansätzen (B) sowie Wachstum minus Grazing-Verluste in Anwesenheit von Protozoen (B+P: 3,39 · 10<sup>6</sup> HNF/l) bzw. *Daphnia galeata* (B+Dg: 100 Tiere/l) während einer Phase mit hoher Daphnien-Abundanz und hoher Biomasse nicht-freißbarer Phytoplankter während der Biomanipulation im Freilandexperiment in der Talsperre Bautzen (Ansätze in Mikroenclosures nach fraktionierter Filtration, nach A. BENNDORF, pers. Mitt.)



gen (*Microcystis* spp.) betrachtet werden. Starker Fraßdruck von *D. galeata* führte im Gegenteil sogar zu einer Verringerung der Biomasse von *Microcystis* spp. (BENNDORF & FALTIN 1994). Nachdem erste Ergebnisse auch eine ursächliche Beteiligung der Daphnien an der Förderung solcher Blaualgen vermuten ließen, die erhebliche Mengen des Lebertoxins Microcystin enthalten (Benndorf & Henning 1989), konnte inzwischen wahrscheinlich gemacht werden, daß weder ein direkter noch ein indirekter Zusammenhang zwischen der Filtrieraktivität der Daphnien und dem Auftreten microcystinhaltiger Cyanobakterien besteht (JUNGMANN & BENNDORF 1994).

(10) Ausgedehnte Klarwasserstadien im Frühjahr und im Herbst sowie die Verschiebung der Dominanzverhältnisse im Phytoplankton führen dazu, daß bei knapp 20% aller Probenahmen zum Teil erheblich größere Sichttiefen unter Biomanipulationsbedingungen zu beobachten waren. Während mehr als 80% aller Untersuchungstermine unterschieden sich die Sichttiefen allerdings nicht deutlich, wenn die Perioden vor Beginn und während der Biomanipulation verglichen werden (Abb. 9). Diese Befunde bezüglich der Sichttiefe müssen offensichtlich vor allem deshalb als ein sehr beachtlicher Erfolg der Biomanipulation gewertet werden, weil wegen der stetigen Verstärkung der externen Phos-

phatbelastung bis 1990 die Gesamtposphat-Konzentration in der Talsperre Bautzen während der Biomanipulation viel höher war als vorher (Abb. 10).

#### 4.2 Simulation von Biomanipulationseffekten bei sehr unterschiedlicher Phosphatbelastung

Zur Beantwortung der vorliegenden Fragestellung (vgl. Kap. 2) sollen mit Hilfe einer Szenario-Analyse mit SALMO die Auswirkungen hoher Daphnienbiomassen (Biomanipulation) auf die Langfristentwicklung (10 Jahre) des Gesamtposphats und der Primärproduktion unter verschiedenen Phosphatbelastungen getestet werden. Hierfür werden die folgenden drei Szenarios definiert und jeweils für hohe und niedrige Zooplankton-Mortalität (d.h. ohne bzw. mit Biomanipulation) simuliert:

Scenario 1:

Hohe externe und hohe interne Phosphatbelastung (Inputvariable entsprechen der realen Situation der Talsperre Bautzen im Jahr 1978, die externe Gesamt-P-Belastung beträgt  $10,84 \text{ g P/m}^2 \text{ a}$ ).

Scenario 2:

Wie Scenario 1, aber um 95 % verringerte externe Phosphatbelastung.

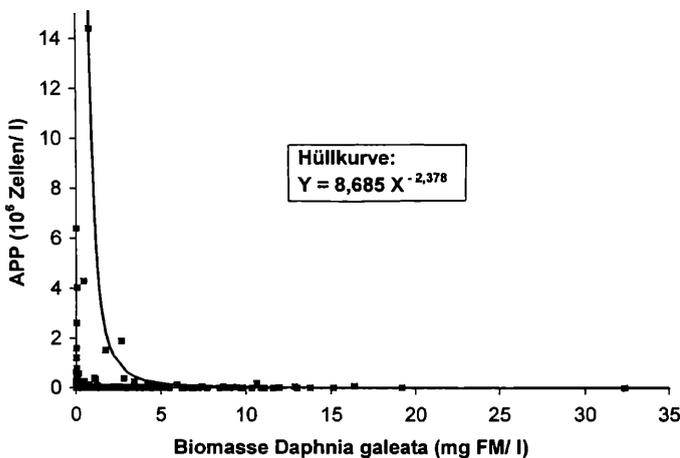


Abbildung 8

Autotrophes Picoplankton (APP) bei verschiedenen Daphnienbiomassen während der Biomanipulation im Freilandexperiment in der Talsperre Bautzen. Die "Hüllkurve" zeigt an, daß höhere APP-Abundanzen nur bei niedrigen Daphnien-Biomassen gefunden wurden

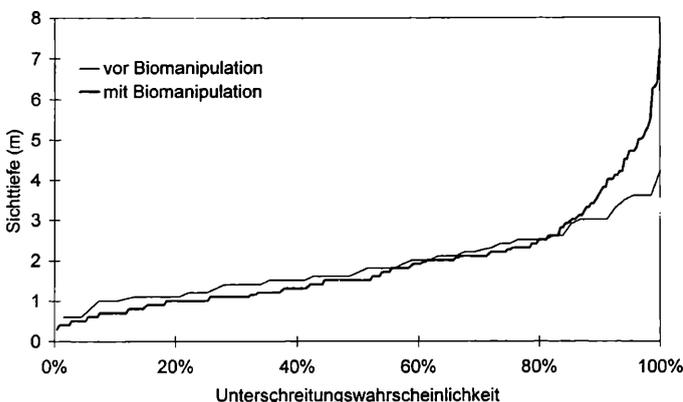
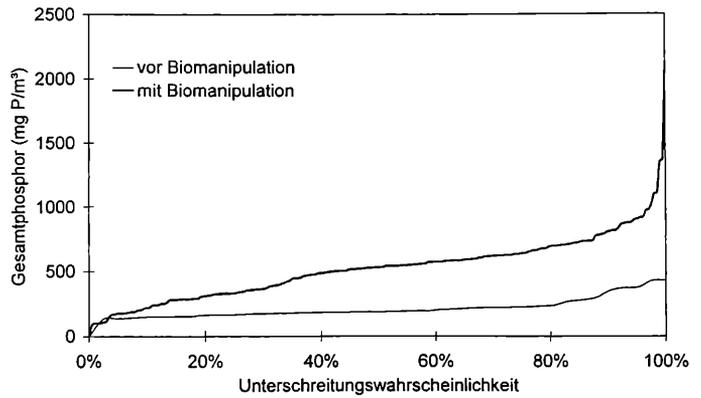


Abbildung 9

Dauerlinie (Häufigkeitsverteilung) aller gemessenen Sichttiefen vor und während der Biomanipulation im Freilandexperiment in der Talsperre Bautzen

**Abbildung 10**

**Dauerlinie (Häufigkeitsverteilung) aller gemessenen Gesamtphosphat-Konzentrationen vor und während der Biomani- pulation im Freilandexperiment in der Talsperre Bautzen**



Scenario 3:

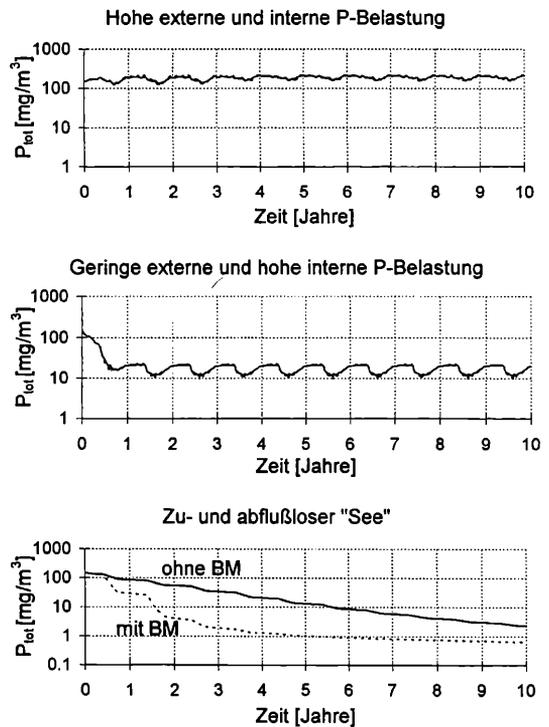
Simulation der Talsperre Bautzen als zu- und ab- flußloser "See" ohne jegliche externe und interne Phosphatbelastung, starke Verringerung der Sink- geschwindigkeiten beider Phytoplanktongruppen.

Die Ergebnisse der Simulation aller drei Szenarios sind in Abb. 11 (Gesamtphosphat) und Abb. 12 (Netto-Primärproduktion) dargestellt. In weitestge- hender Übereinstimmung mit den realen Beobach- tungen in der Talsperre Bautzen (im Jahr 1978, für das die Eingangsdaten gelten) liegen die Gesamt-P- Werte im Scenario 1 (Abb. 11, oben) zwischen etwa 100 und 300 mg P/m<sup>3</sup>. Es werden keine nennens- werten Unterschiede zwischen den Zuständen mit Biomani- pulation (mit BM) und ohne Biomani- pulation (ohne BM) simuliert, und es existiert auch kein langfristiger Trend. Entsprechend verhält sich auch die Netto-Primärproduktion (NPP), obwohl hier er- wartungsgemäß der direkte Fraßdruck des Zoo- planktons im Fall "mit BM" zu etwas niedrigeren Werten während der Vegetationsperiode führt. Ent- scheidend für die Beantwortung der Fragestellung ist aber, daß diese Reduzierung der NPP nicht mit einer Abnahme des Gesamt-P verbunden ist. Inso- fern unterstützt die Simulation von Scenario 1 die BESP-Hypothese.

Die starke Verringerung der externen P-Belastung bedingt im Scenario 2 einen drastischen Rückgang der Gesamt-P-Konzentration während der ersten beiden Simulationsjahre (Abb. 11, Mitte). Im wei- teren Simulationsverlauf tritt - abgesehen von der regelmäßigen saisonalen Dynamik - keine Verringe- rung der Gesamt-P-Konzentration auf. Die Unter- schiede zwischen den Fällen "mit BM" und "ohne BM" sind kaum wahrnehmbar (Abb. 11, Mitte). Dem starken Rückgang des Gesamt-P entspricht auch die stark verringerte NPP.

Sowohl bezüglich der geringen absoluten Höhe als auch hinsichtlich des zeitlichen Verhaltens existie- ren keine Unterschiede zwischen den beiden Fällen "mit BM" und "ohne BM" (Abb. 12, Mitte). Es findet also offensichtlich auch bei einer Absenkung der externen P-Belastung in den Bereich von 0,5 g P/m<sup>2</sup> a noch keine erkennbare Verstärkung der Ge- samt-P-Abnahme durch Biomani- pulation statt.

## SALMO-Simulation Talsperre Bautzen



**Abbildung 11**

**Ergebnisse der Simulation der Gesamtphosphat-Kon- zentrationen (P<sub>tot</sub>) mit dem Modell SALMO nach Scenario 1 (oben), 2 (Mitte) und 3 (unten) (Erklärung siehe Text). In jedem Scenario erfolgte die Simulation für den Zustand "mit Biomani- pulation" (mit BM) und "ohne Biomani- pulation" (ohne BM). Sofern nur eine Kurve erkennbar ist, liegen die Unterschiede unterhalb des Auf- lösungsvermögens des gewählten Abbildungsmaßstabes**

Dieses Simulationsergebnis bedeutet allerdings noch keine Falsifizierung der BESP-Hypothese, weil sowohl die interne Phosphat-Belastung als auch die hohe Wassererneuerungsrate in der Tal- sperre die Biomani- pulationseffekte bezüglich der

Gesamt-P-Abnahme überdecken könnten. Um auch diese mögliche "Maskierung" zu beseitigen, wurde als Extremfall Scenario 3 simuliert.

Unter Ausschaltung aller P-Belastungen und des Wasserdurchsatzes zeigt Scenario 3 sowohl "mit BM" als auch "ohne BM" einen deutlich fallenden Trend der Gesamt-P-Konzentration. Dieser Trend wird aber sehr deutlich durch Biomanipulation verstärkt. Im Fall "mit BM" erreicht der Gesamt-P bereits nach den ersten drei Jahren extrem niedrige Werte, die im Fall "ohne BM" erst nach etwa 10 Jahren eintreten (Abb. 11, unten). Wie nach den Simulationsergebnissen der Gesamt-P-Konzentration zu erwarten ist, tritt auch bezüglich der NPP eine deutliche Beschleunigung des Rückganges im Fall "mit BM" ein (Abb. 12, unten): bereits im zweiten Simulationsjahr ist die NPP im Fall "mit BM" bei dem in Abb. 12 gewählten Maßstab praktisch nicht mehr von der Abszisse unterscheidbar.

Da in Scenario 3 die Sedimentationsgeschwindigkeiten des Phytoplanktons bewußt annähernd Null gesetzt wurden, kann mit Sicherheit davon ausgegangen werden, daß die simulierten Unterschiede auf die unterschiedlichen Zooplanktonbiomassen als Folge der Biomanipulation zurückzuführen sind. Wie die Simulationsergebnisse zeigen, tritt eine biomanipulationsbedingte Gesamt-P-Reduzierung und Oligotrophierung nur bei weitgehender Abgeschlossenheit des Systems sowohl bezüglich P-Belastung als auch Wasserdurchfluß auf. Dieses Ergebnis unterstützt prinzipiell die BESP-Hypothese. Wegen der starken Vereinfachungen im Modell SALMO und der daraus resultierenden Modellfehler können allerdings keine Aussagen bezüglich der absoluten Höhe der BESP abgeleitet werden. Die aus der Scenario-Analyse erhaltenen Hinweise lassen aber die weitere Testung der BESP-Hypothese in Freilandexperimenten sinnvoll erscheinen.

## SALMO-Simulation Talsperre Bautzen

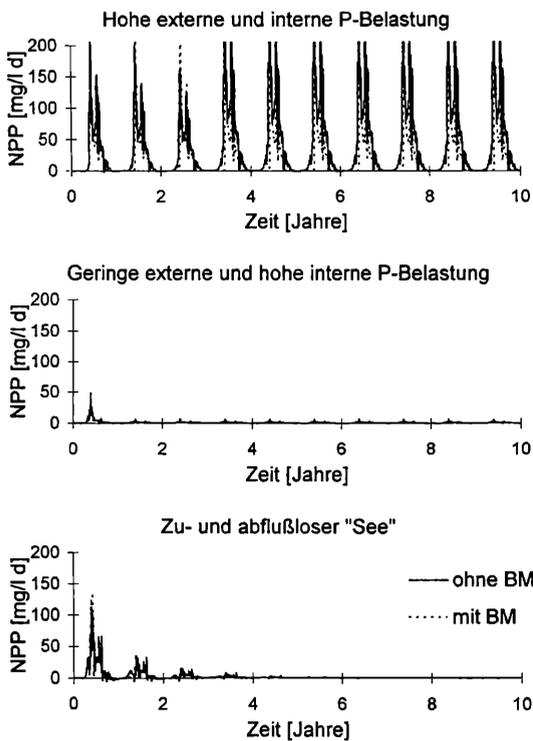


Abbildung 12

**Ergebnisse der Simulation der Netto-Primärproduktion (NPP) mit dem Modell SALMO nach Scenario 1 (oben), 2 (Mitte) und 3 (unten) (Erklärung siehe Text).** In jedem Scenario erfolgte die Simulation für den Zustand "mit Biomanipulation" (mit BM) und "ohne Biomanipulation" (ohne BM). Sofern nur eine Kurve erkennbar ist, liegen die Unterschiede unterhalb des Auflösungsvermögens des gewählten Abbildungsmaßstabes (Scenario 2 sowie Scenario 3 im ersten Simulationsjahr) bzw. verläuft die Kurve "mit BM" auf der Zeitachse (Scenario 3 vom zweiten bis zehnten Simulationsjahr)

## 5. Schlußfolgerungen

Aus der hier vorgestellten Kombination eines Ganz-Seen-Experiments (Talsperre Bautzen) mit einer Scenario-Analyse unter Verwendung eines mathematischen Modells (SALMO) kann gefolgert werden, daß die Hypothese von der Existenz einer "Biomanipulations-Effektivitäts-Schwelle der Phosphorbelastung" (BESP) nicht falsifiziert werden konnte. Falls die BESP-Hypothese auch durch weitere Tests im Freiland nicht falsifizierbar sein sollte, müssen für die Anwendung der Biomanipulation in Standgewässern die folgenden Schlußfolgerungen gezogen werden:

- Biomanipulation kann bei erfolgreicher Steuerung an der Spitze des Nahrungsnetzes (Fische, Zooplankton) nur dann eine nachhaltige, über zeitlich begrenzte Klarwasserstadien hinausgehende Reduzierung der Phytoplankton-Biomasse erzielen, wenn die Summe der externen und internen P-Belastung unterhalb der BESP liegt und die Durchflußrate im Gewässer sehr gering ist.

In stark belasteten und/oder durchflossenen Gewässern sind nachhaltige top-down Effekte an der Basis des pelagischen Nahrungsnetzes auf die Dominanzstruktur des Phytoplanktons beschränkt. Eine Ausnahme hiervon bilden sehr flache Gewässer, in denen Makrophyten zur Dominanz gelangen können.

Biomanipulation und "klassische" Reduzierung der Phosphatbelastung stellen demnach keine Alternativen dar. Die höchste Effektivität von Gewässerschutz-Maßnahmen wird durch eine Kombination beider Strategien erreichbar sein.

## 6. Danksagung

Den folgenden Diplomanden, Doktoranden und Mitarbeitern bin ich für die Überlassung bisher nicht publizierter Ergebnisse dankbar: Rainer Un-

ger, Eckhard Penz, Helmut Kneschke, Katrin Kosatz, Uwe Hornig, Roger Dumke, Rainer Kruspe, Susanne Reichel, Antje Köhler, Uwe Miersch, Bernd Meltzer, Andreas Herschel, Pia Ritter, Annekatrin Köthe, Reglindis Herbst, Hanno Voigt, Wiebke Böing, Heinz Schultz, Thomas Mehner, Angela Benndorf und Veronika Faltin. Ein besonderer Dank gebührt auch Thomas Petzoldt für die Zusammenarbeit bei der Szenario-Analyse.

Das diesem Beitrag zugrundeliegende Forschungsvorhaben wurde mit Mitteln des Bundesministeriums für Bildung, Wissenschaft, Forschung und Technologie unter den Förderkennzeichen 0339423A sowie 0339549 gefördert. Die Verantwortung für den Inhalt dieser Veröffentlichung liegt beim Autor.

## 7. Zusammenfassung

Bei einem hohen Prozentsatz der stehenden Gewässer (Seen, Tagebaurestgewässer, Talsperren) führen Eutrophierungsfolgen zu einer Verletzung der Qualitätsziele und zu erheblichen Nutzungseinschränkungen bzw. zu hohen Mehraufwendungen bei der Gewässernutzung. Für die Überwindung dieses nicht tolerierbaren Zustandes sollte ein moderner, integrierter Gewässerschutz neben den klassischen Verfahren (Kläranlagenbau, Ringkanalisation, Reduzierung diffuser Stoffeinträge) auch ökotechnologische Verfahren in den Gewässern selbst einsetzen.

Zur Realisierung dieser generellen Zielstellung wird international mit hoher Intensität an einem ökotechnologischen Verfahren gearbeitet, bei dem durch "Optimierung" der Zusammensetzung und Höhe der Fischbestände die planktische Biofiltration durch große Zooplankter (vor allem der Gattung *Daphnia*) maximiert und die Wassergüte hierdurch wesentlich verbessert werden soll (Biomaniplulation). Der internationale Trend geht dahin, für größere und tiefere Gewässer die praktische Anwendbarkeit der Biomaniplulation in Zweifel zu ziehen. Der Grund hierfür besteht vor allem darin, daß in Gewässern dieses Typs auch bei erfolgreicher Manipulation der oberen trophischen Ebenen (Fische, Zooplankton) meist keine nachhaltige Reduzierung der Phytoplanktonbiomasse festgestellt wurde. Hier setzt die vorliegende Arbeit an, indem sie eine bisher vernachlässigte Betrachtungsweise in den Mittelpunkt stellt: Es wird postuliert, daß die Nachhaltigkeit der erstrebten Biomaniplulationseffekte nicht allein durch die direkten Folgen der Biofiltration zustande kommt. Vielmehr könnte die Verringerung der Phytoplanktonbiomasse vor allem auch durch die Verstärkung der Phosphatverluste aus der Produktionszone der Gewässer in das Tiefenwasser und das Sediment und demzufolge eher indirekt durch Nährstoffverknappung erreicht werden. Es wird die Hypothese aufgestellt, daß dieser indirekte Effekt der Nährstoffverknappung erst bei Unterschreitung eines bestimmten Schwel-

lenwertes der Phosphatbelastung sichtbar und damit nutzbar wird.

In einem Freilandexperiment (Talsperre Bautzen, Sachsen) wurden die Effekte eines experimentell stark erhöhten Raubfischbestandes auf alle Ebenen des Nahrungsnetzes bei drastischer Überschreitung der postulierten Biomaniplulations-Effektivitätsschwelle der Phosphatbelastung (BESP) seit 1981 analysiert. Die experimentellen Ergebnisse unterstützen die Hypothese: trotz erfolgreicher Manipulation der Fischbestände und Förderung des großen Zooplanktons beschränken sich die Effekte bezüglich des Phytoplanktons auf zeitlich begrenzte Klarwasserstadien sowie auf eine Verschiebung der Phytoplanktonstruktur zu solchen Formen, die von den dominierenden Zooplanktern nicht gefressen werden können. Die Prüfung der Hypothese für den Fall der Unterschreitung der BESP wird im Freiland gegenwärtig vorbereitet. Experimentelle Ergebnisse liegen hierzu noch nicht vor. Allerdings weisen Simulationsergebnisse mit dem Modell SALMO darauf hin, daß neben der Phosphatbelastung auch die Verweilzeit des Wassers eine entscheidende Rolle spielen könnte. Diese Simulationen zeigen nur bei sehr niedriger interner und externer Phosphatbelastung sowie bei fehlendem Wasserdurchfluß (sehr langer Verweilzeit) den postulierten indirekten Effekt der langfristigen Nährstoffverknappung und Reduzierung der Primärproduktion als Folge der Biomaniplulation.

## Summary

Eutrophication control should be achieved by a strategy which combines "classical" methods (advanced waste water treatment, waste water diversion, reduction of diffuse nutrient sources) with in-lake measures (ecotechnology). Biomaniplulation represents an ecotechnological method which aims at the maximization of the biofiltration capacity of the large zooplankters (mainly of the genus *Daphnia*) by optimizing the composition of the fish community. There is an international trend to assume that biomaniplulation in lakes and reservoirs deeper than approximately 5 m cannot be applied successfully. The main reason for this assumption is that in many cases no sustained reduction of the phytoplankton biomass was observed in these lakes, even if successful manipulations of the higher trophic levels (fish, zooplankton) were achieved. This paper is a contribution to overcome this problem by focussing on an aspect which was rather neglected up to now. It is assumed that efficiency and sustainability of biomaniplulation effects regarding the reduction of phytoplankton biomass could be achieved mainly by a biomaniplulation-induced enhancement of the phosphate losses from the epilimnion to the hypolimnion and sediment. In this case sustained phytoplankton reduction would be caused by an indirect effect of nutrient limitation rather than by direct phytoplankton losses due to grazing. A hypothesis has been developed that this indirect

biomanipulation effect becomes visible only below a certain threshold of the phosphorus loading.

To test this hypothesis two methods were combined: (1) In a whole-lake experiment in Bautzen reservoir (Saxony, Germany) the long-term effects of a drastic increase of the stock of piscivores has been studied under nutrient conditions far above the postulated "biomanipulation-efficiency-threshold of the phosphorus-loading" (BESP). The experimental results support the BESP-hypothesis: the effects on phytoplankton were restricted to temporary clear water phases and to a shift in the phytoplankton structure towards the dominance of such algae which cannot be used by the daphnids. A field test of the BESP-hypothesis under conditions below the BESP is recently in preparation. But results are not yet available. (2) Simulation results from a scenario analysis using the dynamic model SALMO support the hypothesis for all situations of P-loading. But these simulations indicate that besides P-loading also the flushing rate of the lake could be of great importance: the biomanipulation-induced reduction of in-lake total phosphorus and net primary production is simulated only at very low external and internal P-loadings as well as very low flushing rates.

## 8. Literatur

- ANDERSSON, G.; H. BERGGREN, G. CRONBERG & G. GELIN (1978):  
Effects of planktivorous and benthivorous fish on organisms and water chemistry in eutrophic lakes. - *Hydrobiologia* **59**: 9-15.
- BARTHELMES, D. (1988):  
Fish predation and resource reaction: Biomanipulation background data from fisheries research. - *Limnologia* **19**: 51-59.
- BENNDORF, J. (1979):  
Kausalanalyse, theoretische Synthese und Simulation des Eutrophierungsprozesses in stehenden und gestauten Gewässern. Dissertation B (Habilitationsschrift), Technische Universität Dresden.
- (1987):  
Food web manipulation without nutrient control: A useful strategy in lake restoration? - *Schweiz.Z.Hydrol.* **49**: 237-248.
- (1988):  
Documentation of the dynamic ecological model SALMO II. Forschungsbericht, Technische Universität Dresden.
- (1995):  
Possibilities and limits for controlling eutrophication by biomanipulation. - *Int.Revue ges. Hydrobiol.* **80**: 519-534.
- BENNDORF, J. & M. HENNING (1989):  
Daphnia and toxic blooms of *Microcystis aeruginosa* in Bautzen reservoir (GDR). - *Int. Revue ges.Hydrobiol.* **74**: 233-248.
- BENNDORF, J.; H. KNESCHKE, K. KOSSATZ & E. PENZ (1984):  
Manipulation of the pelagic food web by stocking with predacious fishes. *Int.Revue ges.Hydrobiol.* **69**: 407-428.
- BENNDORF, J.; R. KOSCHEL & F. RECKNAGEL (1985):  
The pelagic zone of Lake Stechlin - An approach to a theoretical model. In: Casper, J. (ed.): *Lake Stechlin. A temperate oligotrophic lake.* Dordrecht, Boston, Lancaster, Dr. W. Junk Publishers, 433 - 453.
- BENNDORF, J.; H. SCHULTZ, A. BENNDORF, R. UNGER, E. PENZ, H. KNESCHKE, K. KOSSATZ, R. DUMKE, U. HORNIG, R. KRUSPE & S. REICHEL (1988):  
Food-web manipulation by enhancement of piscivorous fish stocks: Long-term effects in the hypertrophic Bautzen reservoir. - *Limnologia* **19**: 97-110.
- BENNDORF, J.; H. SCHULTZ, A. BENNDORF & B. MELTZER (1991):  
Möglichkeiten und Grenzen der Steuerung der Plankton-sukzession durch Biomanipulation. In: Arbeitsgemeinschaft Trinkwassertalsperren (Hrsg.): *Trinkwasser aus Talsperren*, Oldenbourg Verlag, München u. Wien, 135-162.
- BENNDORF, J. & V. FALTIN (1995):  
Begrenzung der Algenentwicklung in Talsperren durch Biomanipulation. - *Schriften des Wahnbachtalsperrenverbandes* **4**: 89-125.
- BENNDORF, J. & U. MIERSCH (1991):  
Phosphorus loading and efficiency of biomanipulation. - *Verh.Internat.Verein. Limnol.* **24**: 2482-2488.
- BENNDORF, J. & F. RECKNAGEL (1982):  
Problems of application of the ecological model SALMO to lakes and reservoirs having various trophic states. - *Ecol. Modelling* **17**: 129-145.
- CARPENTER, S.R.; J.F. KITCHELL & J.R. HODGSON (1985):  
Cascading trophic interactions and lake productivity. *Bioscience* **35**: 634-639.
- DeMOTT, W.R. (1989):  
The role of competition in zooplankton succession. In: Sommer, U. (ed.): *Plankton ecology: Succession in plankton communities.* Springer, Heidelberg, New York, 195-252.
- GLIWICZ, Z.M. (1990):  
Food thresholds and body size in cladocerans. - *Nature* **343**: 638-640.
- GLIWICZ, Z.M. & W. LAMPERT (1994):  
Clutch-size variability in *Daphnia*: Body-size related effects of egg predation by cyclopoid copepods. - *Limnol.Oceanogr.* **39**: 479-485.
- GULATI, R. (1995):  
Manipulation of fish population for lake recovery from eutrophication in the temperate region. In: De Bernardi, R. & Giussani, G. (eds.): *Biomanipulation in lakes and reservoirs management.* - *Guidelines of Lake Management* **7**: 53-79.

- HRBACEK, J.; M. DVORAKOVA, V. KORINEK & L. PROCHAZKOVA (1961):  
Demonstration of the effect of the fish stock on the species composition of zooplankton and the intensity of metabolism of the whole plankton association. Verh.Internat.Verein.Limnol. **14**: 192-195.
- JEPPESEN, E.; J.P. JENSEN, P. KRISTENSEN, M. SONDERGARD, E. MORTENSEN, O. SORTKJAER & K. OLRİK (1990):  
Fish manipulation as a lake restoration tool in shallow, eutrophic, temperate lakes 2: threshold levels, long-term stability and conclusions. In: Gulati, R.D. et al.(eds.): Biomaniplulation - Tool for water management. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, 219-227.
- JUNGMANN, D. & J. BENNDORF (1994):  
*Daphnia* toxicity of a compound extracted from laboratory and natural *Microcystis* spp. and the role of microcystins. - Freshwater Biology. **32**: 13-20.
- KASPRZAK, P.; L. KRIENITZ & R. KOSCHEL (1993):  
Changes in the plankton of Lake Feldberger Haussee (Germany, Mecklenburg-Vorpommern) in response to biomanipulation. Arch. Hydrobiol. **128**: 149-168.
- KOSCHEL, R.; P. KASPRZAK, L. KRIENITZ & D. RONNEBERGER (1992):  
Long-term effects of reduced nutrient loading and food-web manipulation on plankton in a stratified Baltic hard-water lake (Lake Haussee, Germany, Feldberg). - Verh. Internat.Verein.Limnol. **25**: 647-651.
- KÖTHE, A. (1993):  
Untersuchungen zur Dominanzstruktur der Cladoceren unter den Bedingungen langfristig wirkender Biomanipulation in der Talsperre Bautzen. Diplomarbeit, TU Dresden, Inst.f.Hydrobiologie.
- KÖTHE, A. & J. BENNDORF (1994):  
Top-down impact of *Daphnia galeata* on pelagic protozoans in a whole-lake biomanipulation experiment. Mar.Microb.Food Webs **8**: 325-335.
- LAMPERT, W. (1988):  
The relationship between zooplankton biomass and grazing: A review. - Limnologia **19**: 11-20.
- LAMPERT, W.; W. FLECKNER, H. RAI & B.E. TAYLOR (1986):  
Phytoplankton control by grazing zooplankton: A study on the spring clear-water phase. - Limnol.Oceanogr. **31**: 478-490.
- MALINSKY-RUSHANSKY, N. & T. BERMAN (1991):  
Picocyanobacteria and bacteria in Lake Kinneret. Int.Revue ges.Hydrobiol. **76**: 555-564.
- MAZUMDER, A.; W.D. TAYLOR, D.J. McQUEEN & D.R.S. LEAN (1989):  
Effects of fertilization and planktivorous fish on epilimnetic phosphorus and phosphorus sedimentation in large enclosures. - Can.J.Fish.Aquat.Sci. **46**: 1735-1742.
- MAZUMDER, A.; W.D. TAYLOR, D.R.S. LEAN & D.J. McQUEEN (1992):  
Partitioning and fluxes of phosphorus: mechanisms regulating the size-distribution and biomass of plankton. Arch.Hydrobiol.Beih.Ergebn.Limnol. **35**: 121-143.
- McQUEEN, D.J.; J.R. POST & E.L. MILLS (1986):  
Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. - Can.J.Fish.Aquat.Sci. **38**: 458-463.
- McQUEEN, D.J.; M.R.S JOHANNES, J.R. POST, T.J. STEWART & D.R.S. LEAN (1989):  
Bottom-up and top-down impacts on freshwater pelagic community structure. - Ecol.Monogr. **59**: 289-309.
- MEHNER, T. & H. SCHULTZ (1994):  
Do 0+percsids couple the trophic cascade between fish and zooplankton in the top-down manipulated Bautzen reservoir (Germany)? Vortrag, 8.Kongreß der Europäische Gesellschaft für Ichthyologie, Oviedo (Spanien), 26.9.-2.10.1994.
- MEHNER, T.; H. SCHULTZ & R. HERBST (1995):  
Interaction of zooplankton dynamics and diet of 0+ perch (*Perca fluviatilis* L.) in the top-down manipulated Bautzen reservoir (Saxony, Germany) during summer. - Limnologia **25**: 1-9.
- MEHNER, T.; M. PLEWA, S. HÜLSMANN, H. VOIGT & J. BENNDORF (1996):  
Age-0 fish predation on daphnids - spatial and temporal variability in the top-down manipulated Bautzen reservoir (Germany) during spring. - Arch. Hydrobiol. Beih. Adv. Limnol. (in press).
- PETZOLDT, T. & F. RECKNAGEL (1991):  
Monte-Carlo-Simulation mit dem dynamischen Seenmodell SALMO zur Abschätzung von Konsequenzen der Inputvariablen-Unsicherheit. Proceedings des 6. Symposiums Informatik für den Umweltschutz, Informatik-Fachberichte **296**: 335-344.
- RECKNAGEL, F. (1980):  
Systemtechnische Prozedur zur Modellierung und Simulation von Eutrophierungsprozessen in stehenden und gestauten Gewässern. Dissertation, Technische Universität Dresden.
- (1984):  
A comprehensive sensitivity analysis for an ecological simulation model. - Ecol. Modelling **26**: 77-96.
- RECKNAGEL, F. & J. BENNDORF (1982):  
Validation of the ecological simulation model SALMO. - Int. Revue ges. Hydrobiol. **67**: 113-125.
- REYNOLDS, C.S. (1994):  
The ecological basis for the successful biomanipulation of aquatic communities. - Arch.Hydrobiol. **130**: 1-33.
- RITTER, P. & A. KÖTHE (1993):  
Biomanipulation in Bautzen reservoir: Why does *Daphnia galeata* dominate? Poster, Third International Symposium on Cladocera, Bergen (Norway), August 9-16, 1993.
- SCHULTZ, H. (1996):  
Drastic decline of the proportion of males in the roach (*Rutilus rutilus*) population of Bautzen reservoir (Saxony, Germany): Result of direct and indirect effects of biomanipulation. - Limnologia **26**: 153-164.

- SCHULTZ, H.; F. WIELAND & J. BENNDORF (1992): Raubfischbesatz zur Regulation des Fischbestandes in einer hypertrophen Talsperre. In: Lukowicz, M.v.(Hrsg.): Die Bedeutung der fischereilichen Bewirtschaftung für die aquatischen Lebensräume. - Arbeiten des Deutschen Fischerei-Verbandes, **55**: 57-92.
- SHAPIRO, J.; V. LAMARRA & M. LYNCH (1975): Biomanipulation: an ecosystem approach to lake restoration. In: Brezonik, P.L. & J.L. Fox (eds): Water quality management through biological control. Report No. ENV-07-75-1, University of Florida, Gainesville, 85-96.
- SANNI, S. & S.B. WAERVAGEN (1990): Oligotrophication as a result of planktivorous fish removal with rotenone in the small, eutrophic Lake Mosvatn, Norway. In: Gulati, R.D. et al. (eds.): Biomanipulation - Tool for water management. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, 236-274.
- STENSON, J.A.E. (1988): Animal structure and primary production: An experimental study. In: Balvay, G. (ed.): Eutrophication and lake restoration. Water quality and biological impacts. Thonon-les-Bains, 161-169.
- STENSON, J.A.E.; T. BOHLIN, L. HENRIKSON, B.I. NILSSON, H.G. NYMAN, H.G. OSCARSON & P. LARSSON (1978): Effects of fish removal from a small lake. - Verh.Internat. Verein. Limnol. **20**: 794-801.
- UEHLINGER, U. & J. BLOESCH (1987): The influence of crustacean zooplankton on the size-distribution of algal biomass and suspended and settling seston (Biomanipulation in Limnocoralls II). - Int.Revue ges.Hydrobiol. **72**: 473-486.
- Van DONK, E.; M.P. GRIMM, R.D. GULATI & J.P.G. KLEIN-BRETELER (1990): Whole-lake food web manipulation as a means to study community interactions in a small ecosystem. In: Gulati, R.D. et al. (eds.): Biomanipulation - Tool for water management. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, 275-289.
- VANNI, M.J. & D.L. FINDLAY (1990): Trophic cascades and phytoplankton community structure. - Ecology **71**: 921-937.
- WEISSE, T. & U. KENTER (1991): Ecological characteristics of autotrophic picoplankton in a prealpine lake. - Int.Revue ges.Hydrobiol. **76**: 4 93-504.

**Anschrift des Verfassers:**

Prof. Dr. Jürgen Benndorf  
Technische Universität Dresden  
Institut für Hydrobiologie  
D-01062 Dresden

# Kalzitfällung und Nahrungskettenmanipulation

Rainer KOSCHEL, Peter KASPRZAK & Alf SCHREIBER

## 1. Einführung

Autochthone Kalzitfällungen sind ein weitverbreiteter Vorgang in kalzium- und karbonatreichen Gewässern. Entsprechend ist das Phänomen der Kalzitfällung in fast allen Seen zu beobachten, die in kalkreichen Einzugsgebieten liegen (MINDER 1923, OHLE 1952, ROSSKNECHT 1977, KELTS & HSÜ 1978, STRONG & EADIE 1978, SCHRÖDER et al. 1983, STABEL 1986, KOSCHEL et al. 1987, KOSCHEL 1990). In diesen Seen entsteht durch den CO<sub>2</sub>-Verbrauch (u.a. durch die Photosynthese der Algen und Wasserpflanzen) eine CaCO<sub>3</sub>-Übersättigung, die zur Ausfällung von Kalzit führt. Die Kalzitfällung ist mit verschiedenen ökologischen Reaktionen und Effekten, wie Mitfällung von Phosphor und verstärkter Sedimentation gekoppelt, die insgesamt gegen die Eutrophierung gerichtet sind (OTSUKI & WETZEL 1972, KOSCHEL et al. 1983, 1985, JÄGER & RÖHRS 1990).

Zum ökosystemaren Verständnis der Kalzitfällung müssen eine Vielzahl von Vernetzungen im Stoffhaushalt der Gewässer berücksichtigt werden. Von grundlegender Bedeutung sind die Gleichgewichtsreaktionen des Kalk-Kohlensäure-Systems, ihre Bezüge zum Nahrungsnetz und ihre Abhängigkeit von chemischen und physikalischen Faktoren (vgl. Tab. 3). Die Veränderungen innerhalb der Gleichgewichtsreaktionen des Kalk-Kohlensäure-Systems führen zu Fällungs- oder Lösungsvorgängen von Kalziumkarbonat (SIGG & STUMM 1989). Diese Gleichgewichtsreaktionen bilden die Grundlage für die Berechnung von Kalkfällungen (USDOWSKI et al. 1979, PROFT & STUTTER 1993, SCHERNEWSKI et al. 1994). Entscheidend werden die Gleichgewichte durch die CO<sub>2</sub>-Nettoassimilation beeinflusst, d. h. durch die Differenz von CO<sub>2</sub>-Assimilation und -Dissimilation. Im Nahrungsnetz der Seen sind das insbesondere der CO<sub>2</sub>-Verbrauch durch die Photosynthese und die CO<sub>2</sub>-Anreicherung durch die Mineralisationstätigkeit der Bakterien.

Auch die filtrierenden Cladoceren können direkt durch Aufnahme von Kalzit oder indirekt durch die Reduzierung der Algen die Kalzitfällung beeinflussen (HANSON et al. 1990, VanderPLOEG et al. 1987). Darüber hinaus wird die Kalzitfällung durch verschiedene Wasserinhaltsstoffe stimuliert und inhibiert, die direkt oder indirekt mit dem Stofffluss im Nahrungsnetz verbunden sind.

So können hohe Konzentrationen an gelöstem Phosphor die Kalzitfällung so stark hemmen, daß teil-

weise beträchtliche CaCO<sub>3</sub>-Übersättigungen auftreten, ohne daß Kalzit ausgefällt wird (HOUSE 1987, 1990). Gelöste organische Verbindungen oder verschiedenen Kationen können ähnliche Effekte auslösen (GREEN et al. 1985).

Über die Steuerung dieser Prozesse und ihre quantitativen Bezüge zum Stoffhaushalt wissen wir vergleichsweise sehr wenig. Wir wollen deshalb in diesem Artikel die Phänologie der Kalzitfällung in Seen, ihre Regulation und ökologische Bedeutung etwas näher behandeln und vor allem auch die Wechselwirkungen beleuchten, die im Nahrungsnetz bestehen oder durch Nahrungskettenmanipulation, ausgelöst werden. Zum Gesamtverständnis der Nahrungskettenmanipulation muß auf die anderen Beiträge dieses Bandes verwiesen werden.

## 2. Phänologie der Kalzitfällung im Pelagial von Seen

In der Regel beginnen Kalzitfällungen im späten Frühjahr. Besonders häufig treten sie in unseren Breiten im Zeitraum Juni bis September auf. In den Sommermonaten ist die Konzentration von Kalzit im Epilimnion der "Hartwasserseen" häufig >1 mg/l (Tab. 1). In verschiedenen oligo- bis eutrophen Seen ergaben sich im Sommer im Epilimnion Mittelwerte von 0,2 bis 1,2 g CaCO<sub>3</sub> (Tab. 2). Es treten je nach Größe der Kristalle Sedimentationsgeschwindigkeiten zwischen 3 bis 100 m/d auf (ROSSKNECHT 1980, STURM 1985, KOSCHEL et al. 1987). Bei einer angenommenen Sedimentationsgeschwindigkeit der Kalzitkristalle von 5 m/d können von Mai bis September in den von uns untersuchten geschichteten Seen 150 bis 900 t CaCO<sub>3</sub> pro km<sup>2</sup> Seeoberfläche im Epilimnion (0 m bis 5 m Tiefe) gebildet werden und sedimentieren (Tab. 2).

Diese Kalzitproduktion verläuft jedoch nicht gleichmäßig über den Sommer verteilt. Sie ist vielmehr von einer ausgeprägten Dynamik gekennzeichnet (Abb. 1). Innerhalb kurzer Zeiträume können große Unterschiede in der Konzentration des partikulären CaCO<sub>3</sub> auftreten. Die Kalzitfällung kann in mehreren Perioden mit unterschiedlicher Intensität und Frequenz erfolgen (Abb. 1). Quantität und Periodizität können von Jahr zu Jahr unterschiedlich sein.

Auch die Morphologie der Kalzitkristalle weist in Abhängigkeit von Übersättigung und der Konzentration von Wasserinhaltsstoffen (Adsorption) charakteristische Eigenheiten auf (RAIDT & KO-

Tabelle 1

CaCO<sub>3</sub>-Konzentration während des Sommers im Epilimnion von verschiedenen geschichteten Hartwasserseen in Nord- und Süddeutschland (Mecklenburger Seenplatte, Osterseen) sowie in Österreich (Salzkammergut)

See	Trophie	CaCO <sub>3</sub> (mg/l)	Datum	See	Trophie	CaCO <sub>3</sub> (mg/l)	Datum
Stechlinsee	oligotroph	0,4	23.08.94	Fuschelsee	mesotroph <sup>3)</sup>	2,7	28.06.90
Breiter Luzin	leicht eutroph	2,1	31.08.94	Mondsee	leicht eutroph <sup>3)</sup>	2,6	17.07.90
Tollensesee	eutroph	1,5	17.08.94	Obertrumer See	eutroph <sup>3)</sup>	1,4	02.07.90
Lieps 1)	eutroph	12,7	30.06.92	Grabensee	eutroph <sup>3)</sup>	2,3	02.07.90
Dagowsee	eutroph	1,3	16.06.94	Wallersee	eutroph <sup>3)</sup>	2,2	02.07.90
Schmaler Luzin, CB <sup>2)</sup>	leicht eutroph	1,3	19.07.94	Ostersee	eutroph <sup>4)</sup>	1,6	16.09.92
Haussee	eutroph	2,7	02.08.94	Fohnsee	eutroph <sup>4)</sup>	2,1	16.09.92

1) polymiktischer Flachsee, 2) CB-Carwitzer Becken, 3) BMLF 1989, 4) MELZER 1991

Tabelle 2

Mittlere Konzentration und Produktion an partikulärem Kalziumkarbonat im Epilimnion von Seen der Mecklenburger Seenplatte und des Mondsees (Salzkammergut, Österreich)

See	Zeitraum	n	mittl. CaCO <sub>3</sub> - Konzentration <sup>1)</sup> (mg/l) SD <sup>2)</sup>	mittl. CaCO <sub>3</sub> - Konzentration <sup>3)</sup> (g/m <sup>2</sup> )	mittl. CaCO <sub>3</sub> - Produktion <sup>4)</sup> (t/km <sup>2</sup> *Jahr)
Stechlinsee, oligotroph	1992 bis 1995	35	0,29 ±0,10	1,5	215
Mondsee, leicht eutroph <sup>5)</sup>	1990		1,20	6,0	900
Breiter Luzin, eutroph	1992 bis 1995	32	1,04 ±0,33	5,2	780
Schmaler Luzin, eutroph	1992 bis 1995	32	0,39 ±0,28	2,0	290
Dagowsee, eutroph	1993 bis 1995	15	0,28 ±0,02	1,4	215
Tollensesee, eutroph	1992 bis 1995	22	0,42 ±0,27	2,1	315
Feldberger Haussee, hocheutroph	1992 bis 1995	37	0,70 ±0,28	3,5	520

1) 0 m bis 5 m Tiefe (Mai-September), 2) SD- Standardabweichung bezogen auf mittl. CaCO<sub>3</sub>-Konzentration/Jahr, 3) Epilimnion bis 5 m Tiefe (Mai bis September), 4) kalkuliert für eine Sedimentationsgeschwindigkeit von 5 m/d (Mai bis September), 5) nach BMLF 1989

SCHEL 1988, 1993, Abb. 2a,b,c). Die Kalzite können migritisch wachsen und stark verästelte Dendriten ausbilden (Abb. 2 a). Derartige Kristalle wurden insbesondere bei intensiven Kalzitfällungen während ansteigender CaCO<sub>3</sub>-Übersättigung im epilimnischen Bereich von meso- bis leicht eutrophen Seen beobachtet.

Sehr häufig verläuft jedoch das Kristallwachstum mit zunehmender Adsorption von Fremdstoffen als gehemmtes Flächenwachstum (Abb. 2 b, c). Diese Formen sind charakteristisch für die meisten eutro-

phen Seen. Änderungen im trophischen Status wirken sich entsprechend auf die Morphologie und Eigenschaften der Kalzitkristalle aus (KOSCHEL et al. 1990).

### 3. Regulation der Kalzitfällung

Die Bildung von Kalzit kann erst erfolgen, wenn einerseits die CO<sub>2</sub> Konzentration einen sehr niedrigen Schwellenwert unterschritten hat (gelöster anorganischer Kohlenstoff <1 mg CO<sub>2</sub>/l, KOSCHEL

**Tabelle 3**

**Kontrollfaktoren der Kalzitfällung in Seen**

biogene Faktoren	chemische Faktoren	physikalische Faktoren
Nahrungsnetz:	Kalk-Kohlensäure-Gleichgewichte:	Geologie, Hydrologie, Meteorologie:
<u>Phytoplankton, -benthos:</u> CO <sub>2</sub> -Assimilation, CO <sub>2</sub> -Dissimilation, Strukturelemente (u.a. Chara, Phacotus)	<u>Ionen des Kalk-Kohlensäure-System:</u> (H <sup>+</sup> , OH <sup>-</sup> , HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup> , CO <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , Ca <sup>2+</sup> )	<u>außerhalb des Sees:</u> Globalstrahlung, Niederschlag, Wind, ober- und unterirdische Zuflüsse,
<u>Bakterien:</u> CO <sub>2</sub> -Dissimilation, phototrophe CO <sub>2</sub> -Assimilation, Fermentationsprozesse, Strukturelemente (u.a. Achromatium)	<u>Ionenkonzentration:</u> Mg <sup>2+</sup> , K <sup>+</sup> , Na <sup>+</sup> , SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> , Cl <sup>-</sup>	Stofftransport, Einzugsgebietsfaktoren
<u>Tiere:</u> Grazing Zooplankton, CO <sub>2</sub> -Dissimilation, Strukturelemente (u.a. Mollusken)	<u>Inhibitoren der Kalzitfällung:</u> Phosphor, Magnesium, organisch gelöste Stoffe	<u>innerhalb des Sees:</u> Temperatur, Zirkulation, Turbulenz, Strömung
	<u>Nuklei:</u> Mikropartikel, algenbürtige Partikel	

**Tabelle 4**

**Maximale CaCO<sub>3</sub>-Sättigungswerte im euphotischen Bereich von Hartwasserseen (KÜCHLER-KRISCHUN 1990)**

See	Trophie	Max. SI-Wert	Literatur
Lake Michigan	oligotroph	4	STRONG & EADIE 1978
Green Lake, Feyettville	oligotroph	9	BRUNSKILL 1969
Stechlinsee	oligotroph	8,9 <sup>1)</sup>	diese Arbeit
Lake Erie	mesotroph	5,5	STRONG & EADIE 1978
Cazenovia Lake	mesotroph	6	EFFLER et al. 1982
Lake Ontario	mesotroph	6	STRONG & EADIE 1978
Green Lake, Jamesville	mesotroph	7	EFFLER et al. 1978
Bodensee	mesotroph	10	STABEL 1986
Zürichsee	mesotroph	11	KELTS & HSU 1978
Bodensee	mesotroph	>15	STABEL 1985
Bodensee	mesotroph	15	KÜCHLER-KRISCHUN & KLEINER 1989
Mondsee	leicht eutroph	9	KOSCHEL 1996
Breiter Luzin	eutroph	11,9 <sup>1)</sup>	diese Arbeit
Acton Lake	eutroph	14	GREEN et al. 1985
Lake Michigan, Green Bay	eutroph	19,5	EFFLER & DRISCOLL 1985
Lake Huron, Saginaw Bay	eutroph	20	EFFLER 1984
Feldberger Haussee	hoch eutroph	21,5 <sup>1)</sup>	diese Arbeit
Onondaga Lake	hypertroph	13	EFFLER & DRISCOLL 1985
Black Lake	hypertroph	19	MURPHY et al. 1983

<sup>1)</sup> Mitte Mai bis Mitte September 1995

Tabelle 5

Größe, Kalzitgehalt und kalkulierte Sedimentationsgeschwindigkeit von Fäkalpellets des Crustaceenplanktons im Lake Michigan (KOMAR et al.1981, VANDERPLOEG et al. 1987)

Datum	n	Länge (µm)	Breite (µm)	Kalzitgehalt (Volumen%)	Sedimentationsgeschwindigkeit (m/d) <sup>1)</sup>	
					- Kalzit	+ Kalzit
20.05.1978	22	43,7 ±8,2	24,1 ±4,1	0,0	7,3	7,3
25.07.1978	6	28,5 ±6,3	14,5 ±2,6	0,0	2,7	2,7
20.09.1978	18	40,1 ±10,4	20,0 ±3,6	68,3	5,2	21,2

1) kalkuliert für 7° C

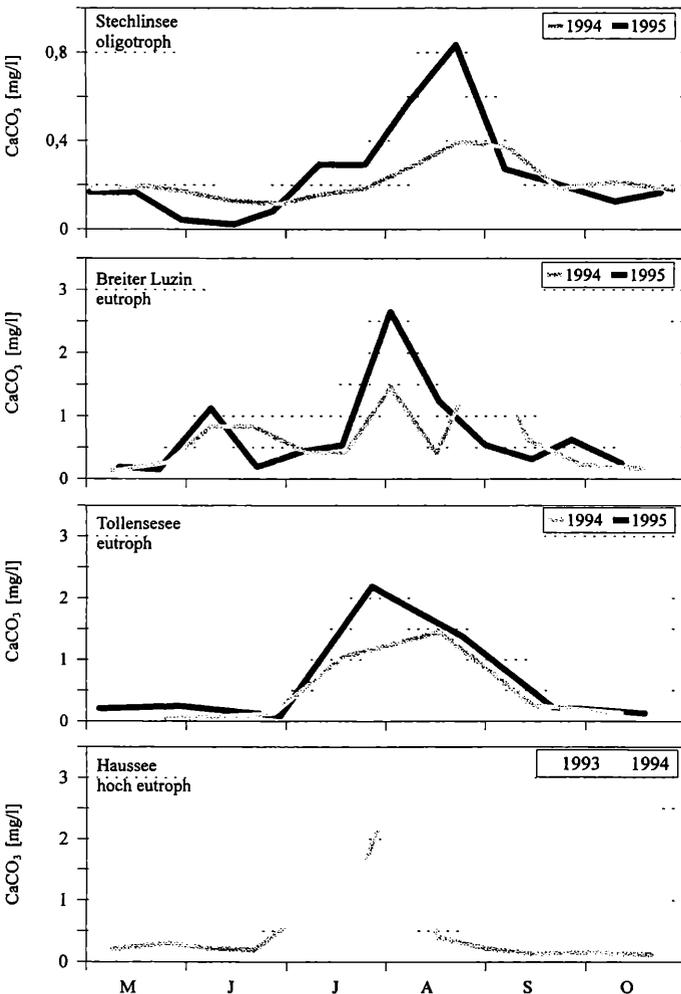


Abbildung 1

Dynamik und Konzentration von Kalzit im Epilimnion ( 0 m bis 5 m Tiefe) oligo- bis eutropher Seen der Mecklenburger Seenplatte

et al. 1987) und andererseits eine genügend hohe CaCO<sub>3</sub>-Übersättigung vorhanden ist. Diese kritische CaCO<sub>3</sub>-Übersättigung muß überschritten werden, damit stabile Kristallisationskeime (Nuklei) gebildet werden und Kalzit ausfallen kann.

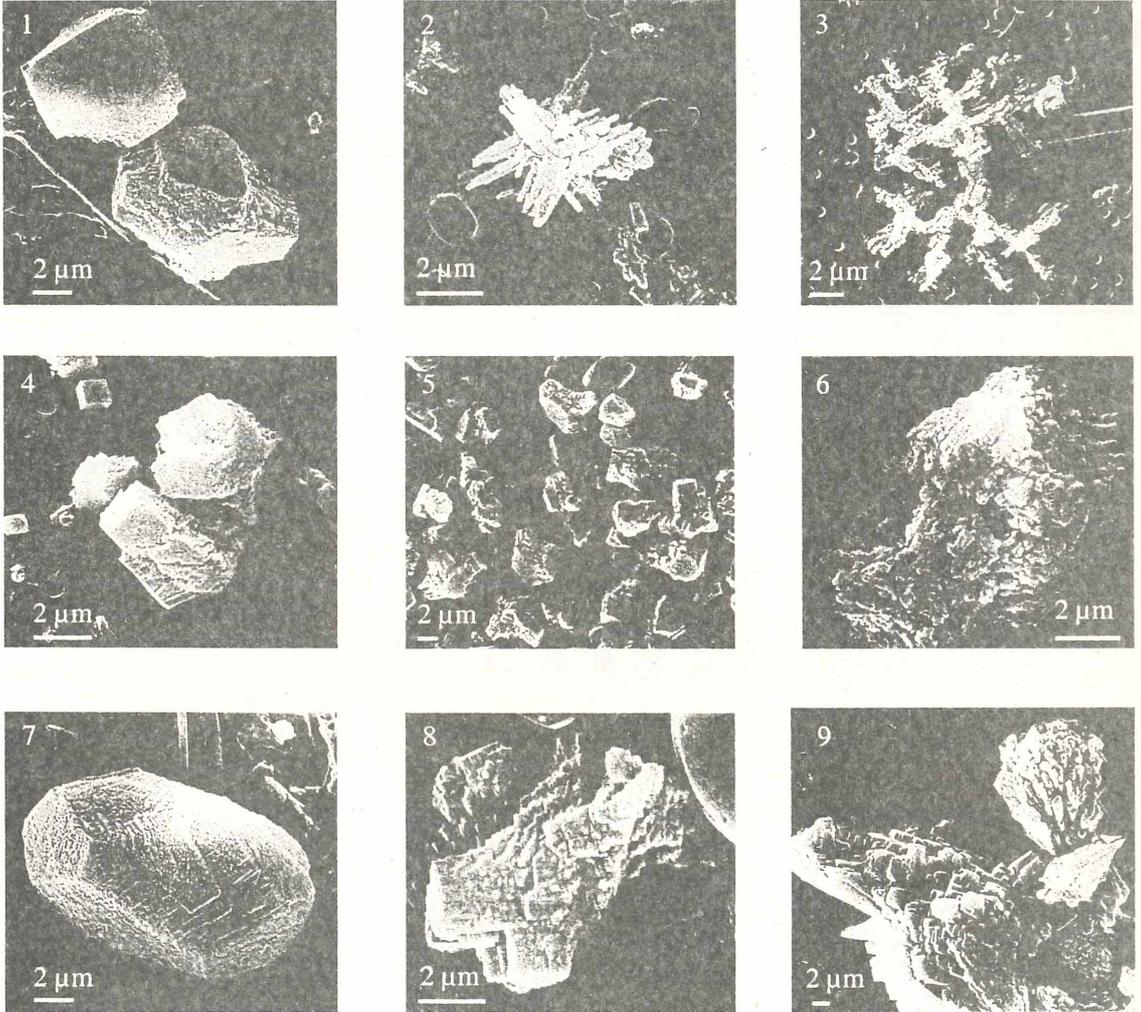
In unseren Gewässern erfolgt die Bildung von Kalzit ausschließlich durch heterogene Nukleierung, da in der Regel genügend kleine Partikel einer Größe <0,1 µm bis 5 µm und somit Nukleierungskatalysatoren vorhanden sind. An diesen Partikeloberflächen bilden die kristallbildenden Ionen Ca<sup>2+</sup> und CO<sub>3</sub><sup>2-</sup>

mit relativ kleiner Aktivierungsenergie Nuclei. Die Kalzitkristalle wachsen dann oberflächenkontrolliert weiter (vgl. SIGG & STUMM 1989, KOSCHEL & RAIDT 1988). Die kritische CaCO<sub>3</sub>-Übersättigung bzw. die Höhe des Sättigungsindex (SI), bei der Kalzitfällungen ausgelöst werden, ist von See zu See und auch im Jahreszyklus innerhalb eines Sees unterschiedlich (Tab. 4).

Nukleierung, Wachstumskinetik sowie die Menge der gebildeten Kalzitkristalle werden von einer Vielzahl von biologischen, chemischen und physi-

kalischen Faktoren beeinflusst (Tab. 3). In oligotrophen Seen kann es bereits zu Kalzitfällungen bei Sättigungsindizes  $<5$  kommen. In mesotrophen Seen müssen in der Regel Werte zwischen 5 und 15 erreicht werden. In eutrophen und hocheutrophen Seen können teilweise noch höhere Sättigungsindizes auftreten (Tab. 4). Im Frühjahr muß häufig eine höhere  $\text{CaCO}_3$ -Übersättigung überschritten werden

als im Sommer bevor es zur Kalzitfällung kommt. Das ist u.a. dadurch bedingt, daß im Sommer die Konzentration an gelösten  $\text{PO}_4^{3-}$ -Phosphor niedriger ist als im Frühjahr und somit die Hemmung der Kalzitfällung durch Phosphor minimiert wird. Werden Kalzitkristalle in die Seen über die Zuflüsse eingetragen, kann das Kalzitwachstum im See bei einer relativ niedrigen Übersättigung erfolgen, da



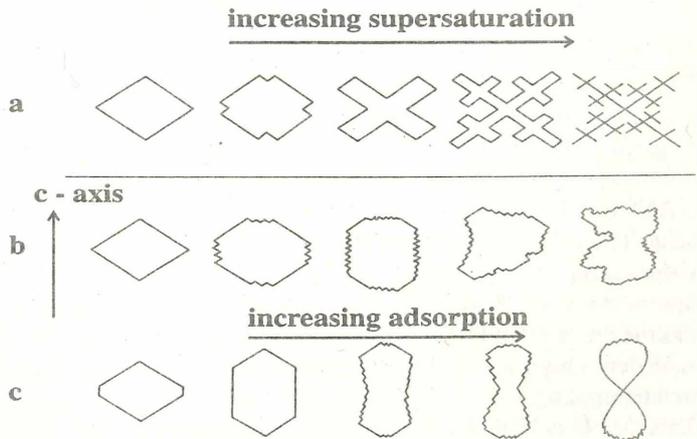
**Abbildung 2**

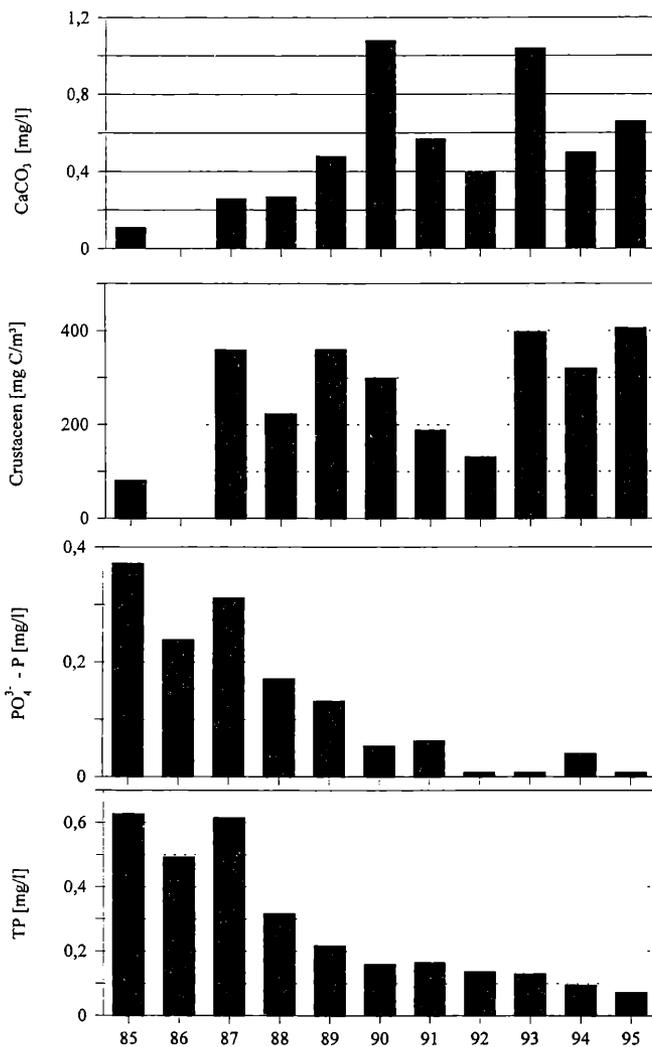
**REM-Aufnahmen von Kalzitkristallen aus dem Freiwasser verschiedener Seen und schematische Darstellung des Kalzitwachstums in Abhängigkeit von ansteigender Übersättigung und Adsorption von Fremdstoffen (verändert nach RAIDT & KOSCHEL 1993, KOSCHEL 1996)**

Herkunft der Kalzitkristalle auf den REM-Fotos:  
 1-Tollensee, 14.07.88, 0 m (RAIDT & KOSCHEL 1993),  
 2-Ameisensee, 16.09.92, 0 m, 3-Dagowsee, 01.08.88,  
 0-2,5 m (R&K 1993), 4/5-Mondsee, 14.08.90, 0-9 m  
 (R&K 1993), 6-Stechlinsee, 15.07.89, 0 m (R&K 1993),  
 7-Feldberger Haussee, 16.05.88, Sediment 0-2 cm (R&K  
 1993), 8-Gr. Ostersee, 22.05.93, 0 m, 9-Feldberger Haus-  
 see, 26.07.88, 2,5 m (KOSCHEL et al. 1990)

Schema Kalzitwachstum:

a: dendritisches Wachstum der Kalzitkristalle  
 b/c: gehemmtes Flächenwachstum der Kalzitkristalle





**Abbildung 3**

**Sommertmittelwerte der Gesamtposphor(TP)-, Orthophosphatphosphor (PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>)-, und CaCO<sub>3</sub>-Konzentration sowie Biomasse des Crustaceenplankton<sup>1)</sup> im Epilimnion des Feldberger Haussee von 1985 bis 1995**

Phosphor, CaCO<sub>3</sub>: arithmetisches Mittel, Mai - September, 0-5 m Tiefe  
Crustaceenplankton: arithmetisches Mittel, Mai - September, 0-6,5 m Tiefe

<sup>1)</sup> Crustaceenplankton nach KASPRZAK et al. 1993, KASPRZAK unveröff.

Nukleierungsprozesse bereits außerhalb der Seen in den Zuflüssen erfolgen. Ähnlich verhält es sich in kalkreichen polymiktischen Hartwasserseen. Dort werden ständig feinsuspendierte Sedimentpartikel mit einem entsprechend hohen Anteil der im Sediment vorhandenen Kalzitkristalle in das Freiwasser eingemischt.

#### 4. Einfluß des Zooplanktons

Die Filtrationsraten des Cladocerenplankton beeinflussen direkt und indirekt die Kalzitfällung. Durch ein verstärktes Grazing können suspendierte Mineralpartikel gleichermaßen mit der Nahrung aufgenommen werden (ZUREK 1982, GLIWICZ 1986, VANDERPLOEG et al. 1987). Bei einer mineralischer Trübe durch Kalzitkristalle kann es durch das Crustaceenplanktons sogar zu Klarwasserstadien kommen. Dabei werden die aufgenommenen Kalzitkristalle mit den Fäzies oder Fäkalpellets ausgeschieden. Die mit Kalzit beschwerten Fäzes sedimentieren schneller (VANDERPLOEG et al. 1987, Tab. 5). Die Nährstoffverluste im euphotischen bzw. epilimnischen Bereich nehmen zu.

Dieser Prozeß nimmt höchstwahrscheinlich eine Schlüsselstellung ein, da durch die Mitfällung gelöster und partikulärer Substanzen, vor allem von Phosphorverbindungen, die Hemmung der Kalzitfällung vermindert wird. So konnten wir im Sommer in der hocheutrophen Periode des Feldberger Haussees vor 1985 mit PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>-P-Konzentrationen von teilweise >1 mg/l im Epilimnion kaum Kalzit nachweisen (KOSCHEL et al. 1993, KOSCHEL 1995). Erst nachdem die PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>-P-Konzentration im Sommermittel den kritischen Schwellwert von 0,15 mg/l unterschritten hatte, kam es zu immer stärkeren Ausfällungen von Kalzit (Abb. 3). Diese Periode beginnt mit dem Start der Nahrungskettenmanipulation im Haussee. Durch eine intensive Abfischung der zooplanktonfressenden Fische kam es zu einem verstärktem Auftreten von Cladocerenplankton (KASPRZAK et al. 1993, KOSCHEL et al. 1993, KOSCHEL 1995, Abb. 3). Interessant ist, daß sich die zwischenzeitliche Verminderung des Crustaceenplanktons in den Jahren 1991 und 1992 ebenfalls in einer geringeren Intensität der Kalzitfällung widerspiegelt (Abb. 3).

Die Kalzitfällung wird aber nicht nur durch die Abnahme der P-Konzentration in Perioden hoher

Grazingraten mit verstärkter Sedimentation (Fäkalpellets), sondern auch durch die Verminderung der Nahrungspartikel direkt beeinflusst. Durch den Fraßdruck der Grazer werden die Algen und Bakterien teilweise sehr stark dezimiert, daß auch das Ausmaß und die Periodizität der CO<sub>2</sub>-Assimilation und -Dissimilation davon betroffen sind. Das beeinflusst wiederum die Dynamik der Kalzitübersättigung. HANSON et al. (1990) wiesen im eutrophen Lake Christina (Minnesota; USA) eine verminderte Kalzitübersättigung in Perioden eines verstärkten Grazings von *Daphnia galeata* und *Daphnia pulex* im Frühsommer nach. Ähnliche Ergebnisse deuten sich in den von uns untersuchten Seen an. Im Breiter Luzin führte im Frühsommer 1995 ein Maximum von *Daphnia cucullata* zu einem ausgeprägten Klarwasserstadium, das sich auch in einer verminderten Konzentration an Kalzit widerspiegelt (Abb. 4). Auch im Feldberger Haussee treten intensive Kalzitfällungen erst nach den Maxima der planktischen Cladoceren auf (Abb. 5). Andererseits können aber hohe Kalzitkonzentrationen auch Einfluß auf das Grazing und Verhalten des Cladocerenplanktons nehmen. VANDERPLOEG et al. (1989) fanden bei *Daphnia pulex* mit zunehmender Kalzitkonzentration im Bereich von 0,1 bis 1,2 mm<sup>3</sup> Kalzit/l eine Verminderung der Filtrationsrate von ca. 16%.

Aus dem Gesagten kann man für die Kalzitfällung innerhalb der Nahrungskette folgende Regulation annehmen (Abb. 6a, b): Während der Frühjahrsvollzirkulation ist die Konzentration an gelösten Nährstoffen hoch, besonders an Phosphor. Die pH-Werte sind noch relativ niedrig und die Konzentration an gelöstem anorganischen Kohlenstoff in der Regel größer als 1 mg/l. Entsprechend ist der Wasserkörper nur gering mit CaCO<sub>3</sub> übersättigt. Selbst wenn mit zunehmender Algenbiomasse und CO<sub>2</sub>-Assimilation die pH-Werte ansteigen, die freie Kohlensäure abnimmt und damit auch die CaCO<sub>3</sub>-Übersättigung ansteigt, muß es noch zu keiner Ausfällung von CaCO<sub>3</sub> kommen, da zu hohe Phosphorkonzentrationen die Kalzitfällung noch hemmen können (Abb. 6a). Vermindert sich dann bei weiterhin hoher CO<sub>2</sub>-Nettoassimilation auch noch die Phosphorkonzentration durch den Einbau von Phosphor in die Algen- und Bakterienbiomasse mit nachfolgend verstärkter Sedimentation, so fällt schließlich Kalzit aus (6a, b).

Diese Ausfällung kann allerdings bei zu starkem Grazingdruck (Klarwasserstadien) verzögert werden, da in dieser Periode die Nettoassimilation ebenfalls zurückgeht und damit die CaCO<sub>3</sub>-Übersättigung wieder abnehmen kann. Der Einfluß der Grazer muß aber nichtautotrophe Algen und heterotrophe Bakterien gleichermaßen betreffen. Die Cladoceren können auch bevorzugt Bakterien fressen. Derartige Perioden ergeben sich, wenn die Cladoceren die freißbaren Algen stark dezimiert haben und ein sehr hoher Anteil der Primärproduktion von nicht freißbaren größeren Phytoplanktern getragen

wird. Die Cladoceren sind jetzt zwangsläufig auf Bakteriennahrung angewiesen, sofern sie auch die Protozoen zuvor schon unterdrückt haben. Diese Bakteriennahrung ist in der Regel reichlich vorhanden, da der größte Anteil des Kohlenstoffluxus unter derartigen Bedingungen ohne Umwege über die heterotrophe bakterielle Produktion geht (BENNDORF et al. 1995). Ist der Grazingdruck auf die Bakterien groß genug, ist eine starke Verminderung der Bakterien zu erwarten. Damit nimmt auch die CO<sub>2</sub>-Dissimilation durch planktische Bakterien ab. Bei gleichbleibend hoher Primärproduktion der nichtfressbaren Phytoplankter ist jetzt auch eine Zunahme der Nettoassimilation und der CaCO<sub>3</sub>-Übersättigung denkbar (KASPRZAK et al. 1993). Derartige Konstellationen scheinen aber in hocheutrophen Standgewässern nicht sehr häufig zu sein. So konnte in der hocheutrophen Talsperre Bautzen bei einem Vergleich von mehreren Jahresgängen bislang nur in einem einzigen Fall nachgewiesen werden, daß extrem hohe Daphniendichten zu sehr geringen Werten der heterotrophen bakteriellen Produktion geführt hatten (BENNDORF et al. 1995).

## 5. Modellbetrachtungen

Mit Hilfe von mathematischen Modelluntersuchungen haben wir versucht, die Einflüsse der Nahrungskette und der Nahrungskettenmanipulation auf die Kalziddynamik zu analysieren, um weitere Hinweise zu erhalten, wie durch veränderte CO<sub>2</sub>-Assimilation und -Dissimilation im Nahrungsnetz die Kalk-Kohlensäure-Dynamik beeinflusst wird (SCHREIBER 1993, SCHREIBER & KOSCHEL 1992, KOSCHEL et al. 1995).

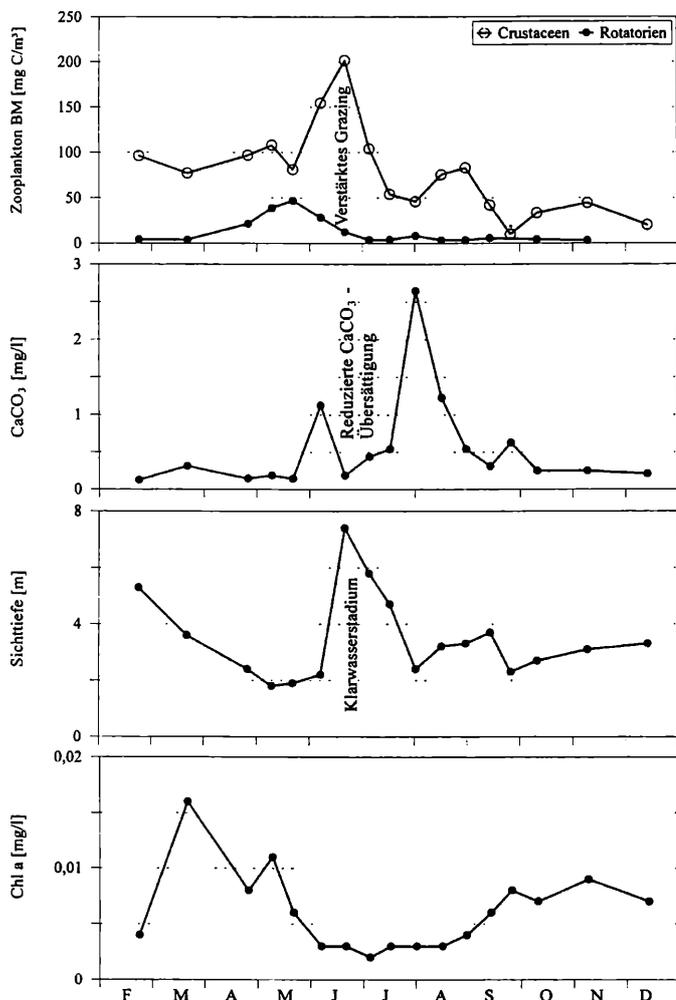
Das verwendete Gesamtmodell beinhaltet folgende Grundlagen (Abb. 7):

Beschreibung der Nahrungsnetzdynamik (Grundlage: Seen- und Talsperrenmodell SALMO (BENNDORF & RECKNAGEL 1982, BENNDORF et al. 1985).

Beschreibung der Kalk-Kohlensäure-Dynamik durch Differentialgleichungen unter Verwendung vereinfachender Grundannahmen (Schreiber 1993, SCHREIBER & KOSCHEL 1992)

Kopplung der Nahrungsnetz- und Kalk-Kohlensäure-Dynamik in einem 2-Schicht-Modell (Epilimnion, Hypolimnion) unter Beachtung der Stofftransportprozesse, durch advektiven und diffusiven Austausch, Sedimentation und Rücklösung aus dem Sediment (KOSCHEL et al. 1995).

Als Modellfall haben wir die Verhältnisse in einem geschichteten, kalzium- und karbonatreichen eutrophen See ausgewählt. Mit dem analytischen Nahrungsnetzmodell SALMO kann das prinzipielle Verhalten eines solchen Systems relativ gut simuliert werden. Unsicherheiten gibt es, wenn mit dem Nahrungsnetzmodell das äußerst sensitive Kalk-Kohlensäure-System dynamisch gesteuert werden

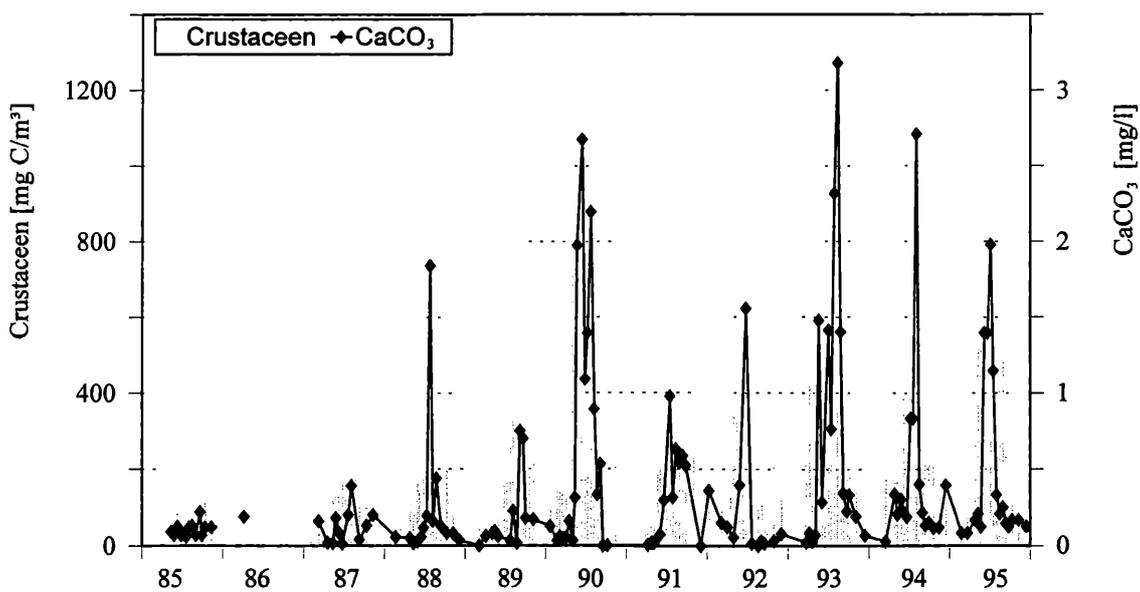


**Abbildung 4**

Mittlere Zooplanktonbiomasse<sup>1)</sup>, CaCO<sub>3</sub>-Konzentration, Sichttiefe und Chlorophyll a-Konzentration des Phytoplanktons im Breiten Luzin 1995

CaCO<sub>3</sub>- und Chlorophyll a-Konzentration: Mittel 0 m - 5 m Tiefe, Zooplanktonbiomasse: Mittel 0 m - 25 m Tiefe

<sup>1)</sup> Crustaceenplankton nach KASPRZAK unveröff., Rotatorienplankton nach RONNEBERGER unveröff.



**Abbildung 5**

CaCO<sub>3</sub>-Konzentration und Biomasse des Crustaceenplanktons<sup>1)</sup> und im Feldberger Haussee von 1985 bis 1995

CaCO<sub>3</sub>: Mittel 0 m - 5 m Tiefe, Crustaceen: Mittel 0 m - 6,5 m

<sup>1)</sup> Crustaceenplankton nach KASPRZAK unveröff.

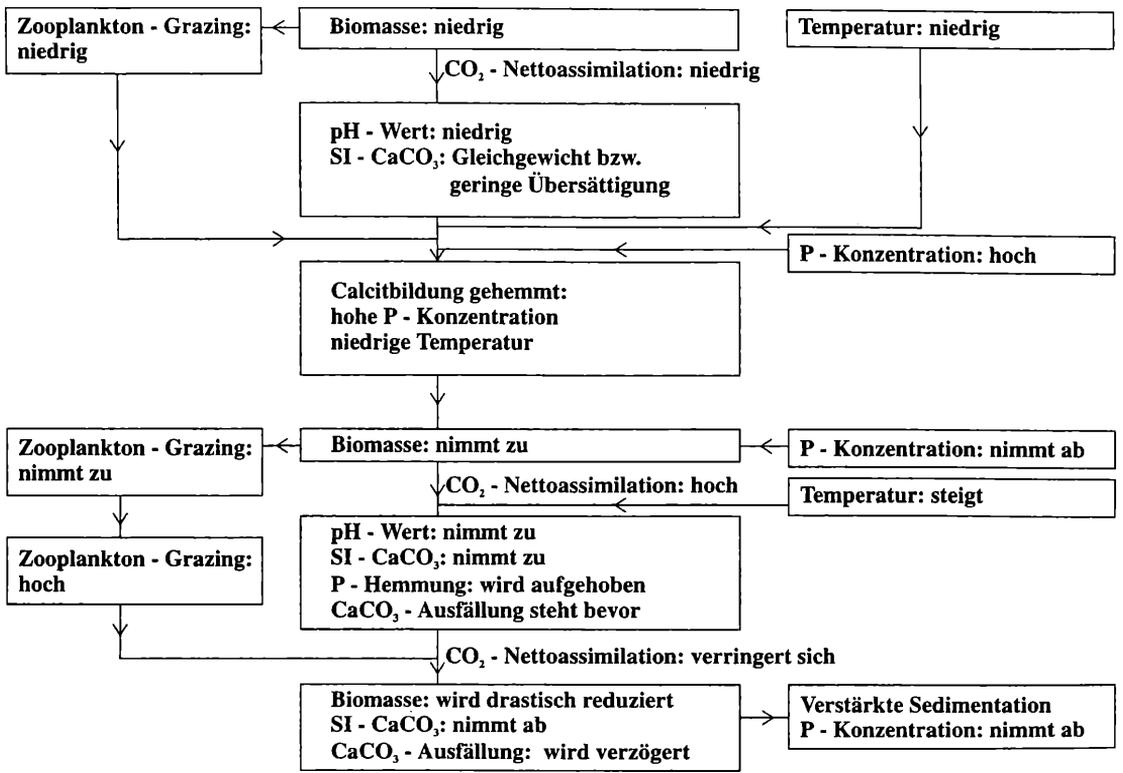


Abbildung 6

6 a: Schema der Regulation der Kalzitfällung in Seen unter dem Einfluß von zunehmender Planktonbiomasse, Temperatur und verstärktem Gazing des Crustaceenplanktons sowie abnehmender  $\text{PO}_4^{3-}$ -P-Konzentration im Frühjahr (stark verändert nach KLEINER 1990)

6 b: Schema der Regulation der Kalzitfällung in Seen unter dem Einfluß hoher Planktonbiomasse und Temperatur sowie vermindertem Crustaceenplanktongrazing und niedriger  $\text{PO}_4^{3-}$ -P-Konzentration im Frühsummer/Sommer (stark verändert nach KLEINER 1990)

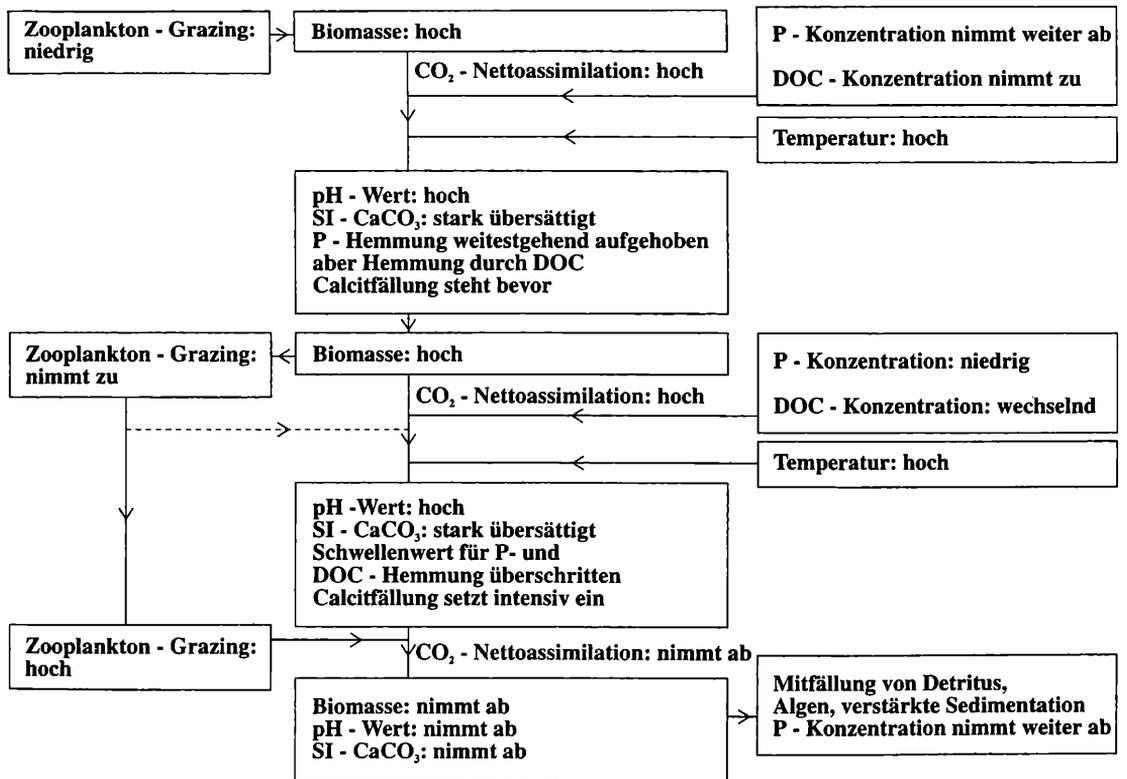


Abbildung 7

Schema des Gesamtmodells von Nahrungsnetz- und Kalziddynamik (KOSCHEL et al. 1995)

soll. In der gegenwärtigen Phase der Modellierung haben wir deshalb eine Anpassung von Parametern des SALMO-Modells vorgenommen, um die Phosphatdynamik für den eutrophen "Modellsee" (Biomaniipulationsobjekt "Feldberger Haussee") möglichst genau nachzuahmen. Das war notwendig, weil im SALMO-Modellansatz die  $\text{CO}_2$ -Nettoassimilation proportional zur Phosphat-Nettoaufnahme durch das Nahrungsnetz eingeht und Phosphat in Bezug auf das Kalzitwachstum einen besonders wichtigen Inhibitor darstellt (HOUSE 1987).

Die Kopplung zwischen Nahrungsnetz- und Kalk-Kohlensäure-Dynamik erfolgt über die  $\text{CO}_2$ -Nettoassimilation des Nahrungsnetzes, die die Differenz aus allen Assimilations- und Dissimilationsprozessen darstellt (Abb. 8). In den Modellansatz zur Kalk-Kohlensäure-Dynamik sind die "schnelle chemische Kinetik" der thermodynamischen Gleichgewichte im Kohlensäuresystem und die Kinetik der sehr viel langsamer ablaufenden Kalzitreaktion eingegangen. Ferner wurden die Hemmung der Kalzitbildung durch Phosphationen nach HOUSE (1987) sowie die übersättigungsabhängige durchschnittliche Größe der Kalzitkristalle nach KUNZ & STUMM (1984) berücksichtigt. Dieser Modellansatz zur Kalk-Kohlensäure-Dynamik gestattet es, die Kalzitbildung und -sedimentation zu jedem Zeitpunkt zu berechnen.

Abb. 9 zeigt, wie sich die Dynamik der  $\text{CO}_2$ -Nettoassimilation im Nahrungsnetz auf die Übersättigung und die Kalzitkonzentration in unserem geschichteten eutrophen Modellsee auswirkt. Das Verhalten dieser Kriterien wird prinzipiell richtig simuliert. Erst wenn ein gewisser Grad von Übersättigung überschritten und ein entsprechender Schwellenwert der Phosphorkonzentration unterschritten werden, treten ausgeprägte Kalzitfällungen auf. Die Konzentration an anorganisch gelöstem Kohlenstoff nimmt im Hypolimnion auf Grund der negativen  $\text{CO}_2$ -Nettoassimilation während der Sommerstagnation zu. Die Kalzitrücklösung spielt für die Zunahme an gelöstem anorganischen Kohlenstoff im Hypolimnion nur eine untergeordnete Rolle. Sie führt aber am Ende der Sommerstagnation zu einer Zunahme der Kalziumkonzentration im Hypolimnion.

Die Gegenüberstellung von Simulationen der  $\text{CO}_2$ -Nettoassimilation unter Bedingungen der Nahrungskettenmanipulation (verminderter Fraßdruck der Fische auf das Zooplankton, verstärktes Grazing der Cladoceren) und fehlender Nahrungskettenmanipulation (hoher Fraßdruck der Fische auf das Zooplankton, vermindertes Grazing der Cladoceren) stützt teilweise die in situ gemachten Beobachtungen zum Einfluß der Nahrungskette auf die Kalzitfällung (Abb. 10). Es ergeben sich aber auch Abweichungen bei einem Vergleich der Simulations- und der Freilandergebnisse. Bei der Simulation mit Nahrungskettenmanipulation kommt es zu einer geringeren Kalzitfällung im Frühjahr/Frühsummer. Die-

ser Befund deckt sich nicht mit den Beobachtungen im Feldberger Haussee und Breiten Luzin (vgl. Abb. 4 u. 5). In beiden Seen wird zwar auch die Kalzitfällung während der Klarwasserperioden durch hohen Grazingdruck unterdrückt. Aber bereits kurze Zeit später, 1 bis 2 Wochen nach dem Klarwasserstadium und der durch Grazing verzögerten  $\text{CaCO}_3$ -Ausfällung, treten besonders intensive Kalzitfällungen im Freiwasser auf. Das ist verständlich: Zum einen nimmt die  $\text{CO}_2$ -Nettoassimilation und damit die  $\text{CaCO}_3$ -Übersättigung nach einem Klarwasserstadium sehr schnell zu und zum anderen die Konzentration an gelösten Phosphor rasch ab. Im Modell konnten wir diese Phasenverschiebung bisher nur andeutungsweise in einer kurzzeitigen Erhöhung der  $\text{CaCO}_3$ -Übersättigung wiederfinden. Im Modell zeigt die hochsommerliche zweite Kalzitfällungsperiode unter biomanipulierten Bedingungen jedoch keine Depression mehr.

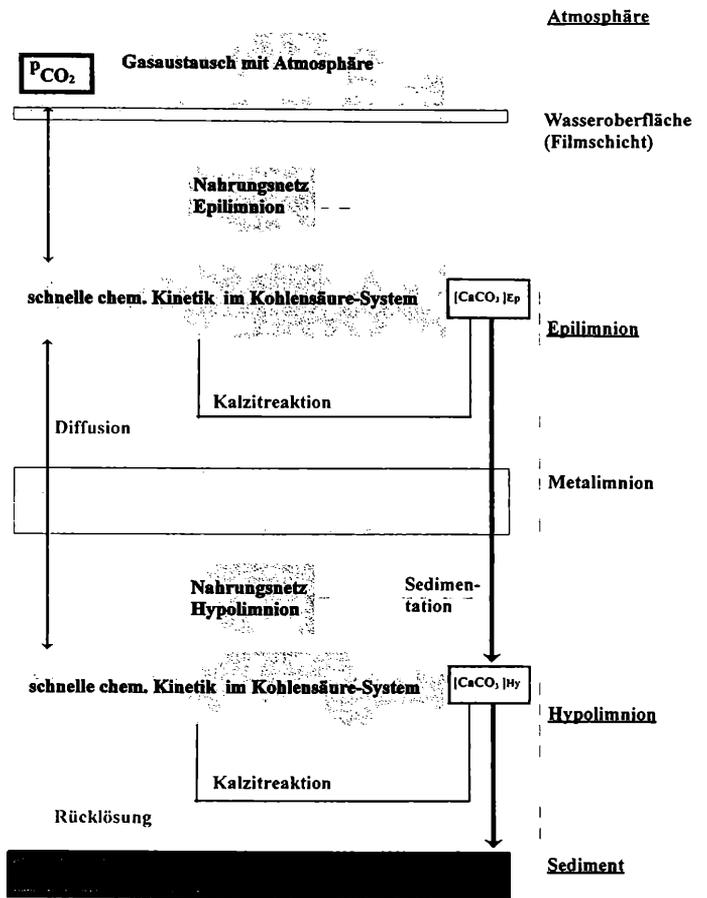
Jeder Anstieg der Kalzitfällung bedeutet vermehrte Sedimentation und vermehrten Transport von Phosphor und Detritus zum Sediment. Die Hemmung der Kalzitfällung durch Phosphor wird dadurch immer mehr aufgehoben. Über mehrere Jahre durchgerechnete Szenarios bestätigen diese Beobachtungen. Der verstärkte Phosphorverlust führte auch im Modell zu einer von Jahr zu Jahr vermehrten Kalzitfällung. Dieser Prozess setzt sich jedoch nicht unbegrenzt fort.

In geschichteten Seen haben wir im leicht eutrophen bis mesotrophen Bereich offensichtlich den höchsten Wirkungsgrad erreicht (KOSCHEL 1990). Unter diesen Trophiebedingungen finden wir im Mittel sehr hohe Kalzitkonzentrationen im Freiwasser und im Sediment (KOSCHEL et al. 1987, GONSIORCZYK et al. 1995). Im oligo- und hocheutrophen Bereich liegen die entsprechenden Werte deutlich darunter.

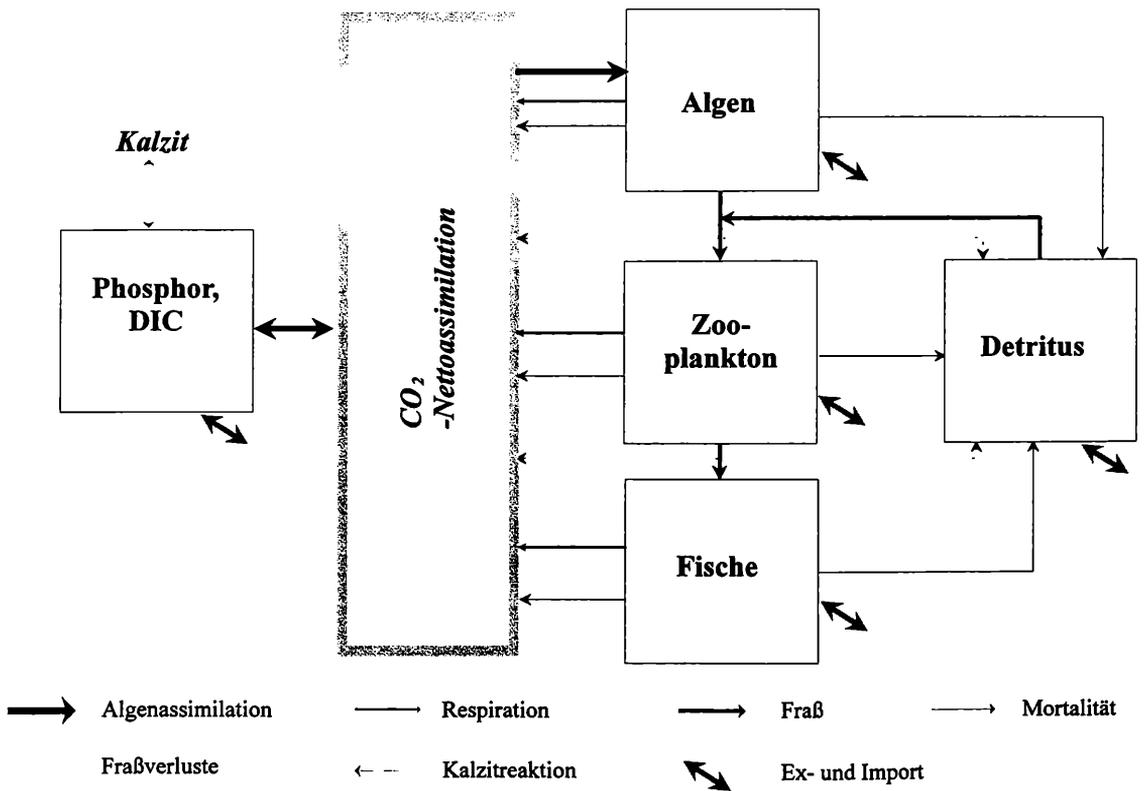
## 6. Schlußfolgerungen

Inwieweit die Kalzitfällung als sehr bedeutsamer gegen die Eutrophierung gerichteter "Schutzmechanismus" in unseren geschichteten Hartwasserseen durch eine gezielte Beeinflussung des Fischbestandes (Nahrungskettenmanipulation) und damit des gesamten Nahrungsnetzes wirklich gesteuert werden kann, bleibt abzuwarten. Hier ist noch Forschungsbedarf vorhanden. Zum einen sind die Ökosystemmodelle analytisch noch nicht so ausgereift, daß mit hinreichender Genauigkeit und geringer Irrtumswahrscheinlichkeit die komplexen Zusammenhänge zwischen Nahrungsnetz und Kalk-Kohlensäuredynamik ausreichend reproduziert werden können. Zum anderen wissen wir über die im Ökosystem ablaufenden Prozesse zur Regulation der Kalzitfällung noch zu wenig.

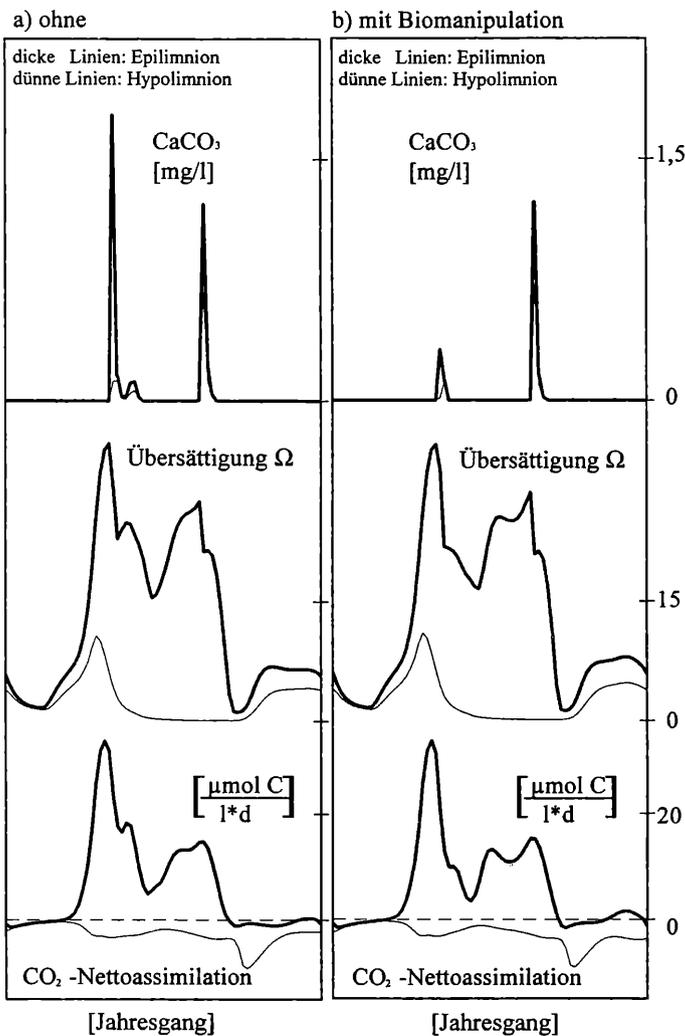
Die im eutrophen Feldberger Haussee gemachten Beobachtungen sprechen dafür, daß es durch die Nahrungskettenmanipulation zu günstigeren Be-



**Abbildung 8**  
 Schema der CO<sub>2</sub>- Nettoassimilation des Nahrungsnetzes und der Kopplung an das Kalk-Kohlensäure-System (KOSCHEL et al. 1995)



**Abbildung 9**  
 Simulation der CO<sub>2</sub>- Nettoassimilation des Nahrungsnetzes und der Kalk-Kohlensäure-Dynamik im Jahresverlauf in einem geschichteten eutrophen See (KOSCHEL et al. 1995)



**Abbildung 10**

**Simulation der CO<sub>2</sub>-Nettoassimilation des Nahrungsnetzes und der Kalk-Kohlensäure-Dynamik im Jahresverlauf unter biomanipulierten und nicht biomanipulierten Verhältnissen in einem geschichteten eutrophen See (KOSCHEL et al. 1995)**

dingungen für Kalzitfällungen gekommen ist als vor diesem Eingriff. Dadurch kam es zu einer wesentlich schnelleren Verbesserung des Nährstoffregimes als auf Grundlage von bisher vorliegenden empirischen Modellvorstellungen zur Eutrophierungsminderung (SAS 1989) zu erwarten gewesen wäre. Im Feldberger Haussee waren 5 Jahre nach einer drastischen externen Lastreduzierung noch keine signifikanten Veränderungen der Phosphorkonzentration nachweisbar. Erst nach der Biomanipulation nahm mit dem Anstieg der Cladoceren im Plankton als Folge einer verstärkten Abfischung der zooplanktonfressenden Fische sukzessiv die Kalzitfällung zu. Die Kalzitfällung führte zu einer verstärkten Sedimentation von Phosphor. Innerhalb von sechs Jahren verminderte sich die Konzentration an gelöstem und partikulärem Phosphor im euphotischen Bereich sprunghaft um fast eine Zehnerpotenz.

Wir danken Frau Dipl.-Kristall. Reingard Roßberg und Herrn Dr. Helmut Raidt für die REM-Untersuchungen und die Überarbeitung der Graphiken, Herrn Dr. Diethelm Ronneberger für die Überlassung unveröffentlichter Daten zum Rotatorienplankton des Feldberger Haussees und des Breiten

Luzin, Herrn Dr. Peter Casper und Dipl.-Ing. Thomas Gonsiorczyk für kritische Hinweise, sowie Frau Johanna Dalchow, Frau Elke Mach, Frau Uta Mallok und Frau Anette Schmidt für die Durchführung der CaCO<sub>3</sub>-, Chlorophyll a- und Phosphoranalytik.

## 7. Zusammenfassung

In den von uns untersuchten geschichteten oligo- bis hocheutrophen Seen werden im euphotischen Bereich während der Sommermonate ca. 200 bis 900 t CaCO<sub>3</sub> pro km<sup>2</sup> Seeoberfläche gebildet. Die Kalzitfällung zeigt eine ausgeprägte Dynamik. Ausmaß und Periodizität sind von der CaCO<sub>3</sub>-Übersättigung sowie von der Konzentration verschiedener Inhibitoren, wie Phosphor und gelöste organische Stoffe abhängig. Die Intensität der CO<sub>2</sub>-Nettoassimilation im Nahrungsnetz (Photosynthese, Dissimilation, Mineralisation) reguliert die CaCO<sub>3</sub>-Übersättigung und die Kalzitfällung.

Die CaCO<sub>3</sub>-Übersättigung und Kalzitfällung werden direkt und indirekt von den Filtrationsraten des Cladocerenplanktons beeinflusst. Während des Klarwasserstadiums im Frühsommer vermindert

der hohe Fraßdruck des Zooplanktons zeitweise die Biomasse der Algen so stark, daß die  $\text{CaCO}_3$ -Übersättigung nicht mehr ansteigt und Kalzitfällungen verzögert werden. Andererseits können in Perioden mit Kalzitfällung durch das Grazing der Cladoceren auch Kalzitpartikel verstärkt mit der Nahrung aufgenommen werden. In beiden Fällen "Verzögerung der Kalzitfällung durch hohes Grazing" und "Grazing während der Kalzitfällung" kommt es zu einer verstärkten Sedimentation von Fäzes und Fäkalpellets und darin gebundenen Phosphorverbindungen und einem verminderten Nährstoffrecycling im Epilimnion. Die Phosphorhemmung der Kalzitfällung wird dadurch sukzessiv aufgehoben.

Beobachtungen in einem hocheutrophen geschichteten See (Feldberger Haussee) ergaben nach 5 Jahre nach einer drastischen Reduzierung der externen Phosphorimporte keine signifikanten Veränderungen im Nährstoffregime. Erst nachdem durch die verstärkte Abfischung der zooplanktonfressenden Fische (Biomaniipulation) die Entwicklung des Cladocerenplanktons gefördert wurde, kam es zu gravierenden Verschiebungen. Parallel mit der Zunahme der Cladoceren nahm auch die Kalzitfällung zu. Die verstärkte Kalzitfällung führte zu einer schnellen Abnahme der Phosphorkonzentration. Innerhalb von sechs Jahren ging sie um ca. eine Zehnerpotenz zurück.

Ähnliche Resultate ergaben sich in Szenariostudien mit einem mathematischen Modell. Über die  $\text{CO}_2$ -Assimilation des Nahrungsnetzes wurde das ökologische Seenmodell SALMO (TU Dresden, Institut für Hydrobiologie) mit einem Modell der Kalk-Kohlensäure-Dynamik gekoppelt und das Verhalten eines hocheutrophen Sees mit und ohne Biomaniipulation simuliert. Der simulierte, verstärkte Phosphorverlust (Sedimentation) führte zu einer verminderten phosphorbedingten Hemmung der  $\text{CaCO}_3$ -Bildung und damit zur vermehrten Kalzitfällung.

## Summary

The pelagic zone of calcium- and carbonate rich freshwaters is often characterised by autochthonous calcite precipitations. Depending on the trophic state our investigations indicate a production of 200 to 900 t  $\text{CaCO}_3$  per  $\text{km}^2$  in the euphotic zone of stratified lakes during summer.

This calcite precipitation is a clearly marked dynamic process. However, there are remarkable differences in both frequency and intensity within as well as between different years. The morphology of calcite crystals seems to depend strongly on the temporal and spatial changes of chemical and physical conditions.

The growth of calcite crystals is first of all influenced by the intensity of net  $\text{CO}_2$  assimilation of the pelagic food web. With increasing net  $\text{CO}_2$  assimilation, as a consequence  $\text{CaCO}_3$  supersaturation increases which is finally followed by calcite precipitation. Moreover, it is strongly affected by a number

of inhibitors such as soluble phosphorus and organic materials.

Besides, assimilation and chemical inhibition, zooplankton grazing is the other most likely major factor influencing calcite precipitation. Since calcite crystals are well ingestible (2 - 20  $\mu\text{m}$ ) grazing may decrease the concentration. Furthermore, by feeding on algae and bacteria as well as due to its own respiration, zooplankton is able to decrease the level of supersaturation which might result in a retarded precipitation. This then influences the filtration rate of the cladoceran plankton and directly or indirectly the  $\text{CaCO}_3$  supersaturation and calcite precipitation. A high grazing pressure of the zooplankton partly reduces the algal and bacterial population so much that the  $\text{CaCO}_3$  supersaturation decreases and calcite precipitation is retarded. On the other hand, there is a strong uptake of food and calcite particles by grazing cladocerans during periods of calcite precipitation.

Another important mechanism may be increased elimination of particulate phosphorus out of the euphotic zone due to sedimentation of zooplankton fecal material. This fraction is no longer available to phosphorus recycling and consequently unable to inhibit calcite crystal growth.

A biomaniipulation experiment conducted in a highly eutrophic stratified hardwater lake (Lake Feldberger Haussee, Mecklenburger Seenplatte) resulted in both the increase of cladocerans as well as the intensification of calcite precipitation. Simultaneously a sudden and drastic decrease in phosphorus concentration was observed. Prior to biomaniipulation phosphorus level showed only minor changes and calcite precipitation was below detection level.

These field observations have been supported by theoretical consideration using a modified version of the ecological lake model SALMO (Technical University of Dresden, Institute of Hydrobiology) in association with a model of calcium-carbonic acid dynamics. The relationship between pelagic net assimilation of  $\text{CO}_2$  and the calcite precipitation was subjected to scenarios simulating highly eutrophic conditions with and without biomaniipulation. Principally, the model reflected the relation between food web metabolism and the calcium-carbonic acid dynamics as observed in nature. Scenarios simulating increased phosphorus loss by sedimentation indicated less inhibition of calcite crystal growth and increased calcite precipitation, respectively.

## 8. Literatur

BENNDORF, J.; H. SCHULTZ, Th. MEHNER, P. RITTER, A. SELL, A. KÖTHE, R. HERBST, N. KAMJUNKE, A. BENNDORF & Th. PETZOLDT (1995): Einsatz der Nahrungskettenmanipulation zur Sanierung eutropher Seen. Schlußbericht BMBF-Forschungsvorhaben 0339423A. Technische Universität Dresden, 61 S.

- BENNDORF, J. & RECKNAGEL, F., 1982:  
Problems of the application of the ecological model SALMO to lakes and reservoirs having various trophic states. - *Ecol. Modelling* 17: 129-145.
- BENNDORF, J.; R. KOSCHEL & F. RECKNAGEL (1985):  
The pelagic zone of Lake Stechlin. An approach to a theoretical model. In: Casper, S.J. (ed.) 1985: *Lake Stechlin - a temperate oligotrophic lake*. - *Monographiae Biologicae* 58: 433-453. Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers.
- BRUNSKILL, G.J. (1969):  
Fayetteville Green Lake, New York. II. Precipitation and sedimentation of calcite in a meromictic lake with laminated sediments. - *Limnol. Oceanogr.* 14: 858-861.
- BUNDESMINISTERIUM FÜR LAND- UND FORSTWIRTSCHAFT (BMFL) (Hrsg.) (1989):  
Seenreinigung in Österreich (Fortschreibung 1981-1987). Wien, 175 S.
- CASPER, S.J. (ed.) (1985):  
*Lake Stechlin - a temperate oligotrophic lake*. - *Monographiae Biologicae* 58. Dordrecht. Dr. W. Junk Publishers, XIV + 550 pp.
- EFFLER, S.W. (1984):  
Carbonate equilibria and the distribution of inorganic carbon in Saginaw Bay. - *J. Great Lake Res.* 10: 3-14.
- EFFLER, S.W. & C.T. DRISCOLL (1985):  
Calcium chemistry and deposition in ionically enriched Oondaga Lake, New York. - *Environ. Sci. Technol.* 19: 716-720.
- GLIWICZ, Z.M. (1986):  
Suspended clay concentration controlled by filter-feeding zooplankton in a tropical reservoir. - *Nature* 323: 330-332.
- GONSIORCZYK, T.; P. CASPER & R. KOSCHEL (1995):  
Vergleichende Sedimentuntersuchungen zum Kohlenstoff- und Phosphorgehalt in baltischen Seen. - *Limnologica* 25: 365-379.
- GREEN, W. J.; D.E. CANFIELD & B.A. STEINLY (1985):  
Spatial variations in controls on the calcite saturation index in Acton Lake, Ohio. *Freshwater Biology* 15: 525-533.
- HANSON, M.A.; M.G. BUTLER, J.L. RICHARDSON & J. ARNDT (1990):  
Indirect effects of fish predation on calcite supersaturation, precipitation and turbidity in a shallow prairie lake. - *Freshwater Biology* 24: 547-556.
- HARTLEY, A.M., HOUSE, W.A., CALLOW, M.E. & LEADBEATER, B.S.C. (1995):  
The role of algae in the precipitation of calcite and the coprecipitation of phosphate in freshwaters. - *Internat. Revue ges. Hydrobiol.* 80: 385-414.
- HOUSE, W. A. (1987):  
Inhibition of calcite crystal growth by inorganic phosphate. - *J. Colloid Interface Sci.* 119: 505-511.
- (1990):  
The prediction of phosphate coprecipitation with calcite in freshwaters. - *Wat. Res.* 24: 1017-1023.
- JÄGER, P. & J. RÖHRS (1990):  
Coprecipitation of phosphorus with calcite in the eutrophic Wallersee (alpine foreland of Salzburg, Austria). - *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 75: 153-173.
- KELTS, K. & K.J. HSÜ (1978):  
Freshwater carbonate sedimentation. In: Lerman, A. (ed.): *Lakes-Chemistry, Geology, Physics*: 295-323. New York, Heidelberg, Berlin: Springer-Verlag.
- KASPRZAK, P.; L. KRIENITZ & R. KOSCHEL (1993):  
Biomaniipulation: a limnological in-lake ecotechnology of eutrophication management? - *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 52: 151-169.
- KLEINER, J. (1991):  
Untersuchungen zur Calcitausfällung im Bodensee. *Konstanzer Dissertationen* 306, 200 S.
- KOMAR, P.D.; A.P. MORSE & L.F. SMALL (1981):  
An analysis of sinking rates of natural copepod and euphausiid fecal pellets. - *Limnol. Oceanogr.* 26: 172-180.
- KOSCHEL, R. (1990):  
Pelagic calcite precipitation and trophic state of hardwater lakes. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 33: 713 - 722.
- (1995):  
Manipulation of whole-lake ecosystems and long-term limnological observation in the Brandenburg-Mecklenburg lake district, Germany. - *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 80: 1-12.
- (1996):  
Structure and function of pelagic calcite precipitation in lake ecosystems. - *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25 (in press).
- KOSCHEL, R.; J. BENNDORF, G. PROFT & F. RECKNAGEL (1983):  
Calcite precipitation as a natural control mechanism of eutrophication. - *Arch. Hydrobiol.* 98: 380-408.
- KOSCHEL, R.; G. MOTHES & S.J. CASPER (1985):  
The nuclear power plant and its role in the life of Lake Stechlin. In: Casper, S. J. (ed.): *Lake Stechlin - a temperate oligotrophic lake*. *Monogr. Biologicae* Vol. 58, Dordrecht: Dr. W. Junk Publ., 419-432.
- KOSCHEL, R.; G. PROFT & H. RAIDT (1987):  
Autochthone Kalkfällung in Hartwasserseen der Mecklenburger Seenplatte. *Limnologica* 18: 317-338.
- KOSCHEL, R.; B. GIERING, P. KASPRZAK, G. PROFT & H. RAIDT (1990):  
Changes of calcite precipitation and trophic conditions in two stratified hardwater lakes of the Baltic Lake District of the GDR. - *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 140-145.
- KOSCHEL, R.; P. KASPRZAK, L. KRIENITZ & D. RONNEBERGER (1993):  
Long-term effects of reduced nutrient loading and food-web manipulation on plankton in a stratified Baltic hand-

- web manipulation on plankton in a stratified Baltic hand-water lake (Lake Haussee; Germany). - Verh. Internat. Verein. Limnol. 25, 647 - 651.
- KOSCHEL, R.; P. KASPRZAK, A. HEHMANN, H.-D. KRAUSCH, L. KRIENITZ, D. RONNEBERGER, A. SCHREIBER & K. WOLLMANN (1995): Einsatz der Nahrungskettenmanipulation zur Sanierung eutropher Seen. Schlußbericht BMBF-Forschungsvorhaben 0339401A. Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei Berlin/Neuglobsow, 84 S.
- KÜCHLER-KRISCHUN, J. (1990): Nukleierung der Calcitfällung durch Phytoplankton. Konstanzer Dissertationen 276, 186 S.
- KÜCHLER-KRISCHUN, J. & J. KLEINER (1990): Heterogenously nucleated calcite precipitation in Lake Constance, a short resolution study. - Aquatic Sci. 52: 176-197.
- KUNZ, B. & W. STUMM (1984): Kinetik der Bildung und des Wachstums von Calciumcarbonat. - Vom Wasser 62: 279-293.
- MELZER, A. (1991): Bericht über die Exkursion der Kommission für Ökologie der BADW an die Osterseen anlässlich des Rundgespräches "Ökologie der oberbayerischen Seen" am 26. September 1989. In: Bayerische Akademie der Wissenschaften (Hrsg.): Rundgespräche der Kommission für Ökologie. 2 Ökologie der oberbayerischen Seen. Verlag Dr. Friedrich Pfeil München: 171-177.
- MINDER, L. (1923): Die biogene Entkalkung im Zürichsee. - Verh. Internat. Verein. Limnol. 1: 20-32.
- MURPHY, T.P.; K.J. HALL & I. YESAKI (1983): Coprecipitation of phosphate with calcite in a naturally eutrophic lake. Limnol. Oceanogr. 28: 58-69.
- MURPHY, T. P. & E.E. PREPAS (1990): Lime treatment of hardwater lakes to reduce eutrophication. Verh. Internat. Verein. Limnol. 24: 327 - 334.
- OTZUKI, A. & R.G. WETZEL (1972): Coprecipitation of phosphate with carbonates in a marl lake. - Limnol. Oceanogr. 17: 763-766.
- OHLE, W. (1952): Die hypolimnische Kohlendioxyd-Akkumulation als produktionsbiologischer Indikator. Arch. Hydrobiol. 46: 153-285.
- PROFT, G. & E. STUTTER (1993): Calcite precipitation in hard water lakes in calculation and experiment. - Int. Revue ges. Hydrobiol. 78: 177-199.
- RAIDT, H. & R. KOSCHEL (1988): Morphology of calcite crystals in hardwater lakes. - Limnologia 19: 3-12.
- (1993): Variable morphology of calcite crystals in hardwater lakes. - Limnologia 23: 85-89.
- ROSSKNECHT, H. (1977): Zur autochthonen Calcitfällung im Bodensee-Obersee. - Arch. Hydrobiol. 25: 255-308.
- (1980): Phosphatelimination durch autochthone Calcitfällung im Bodensee-Obersee. - Arch. Hydrobiol. 81: 35-64.
- SAS, H. (ed.) (1989): Lake restoration by reduction of nutrient loading. Academia Verlag Richarz GmbH, Sankt Augustin: 497 pp.
- SCHEFFER, M. (1991): Fish and nutrients interplay determines algal biomass: a minimal model. - Oikos 62: 271-282.
- SCHERNEWSKI, G.; L. THEESEN & K.E. KERGER (1994): Modelling thermal stratification and calcite precipitation of Lake Belau (northern Germany). - Ecological Modelling 75/76: 421-433.
- SCHREIBER, A. (1993): Dynamisches Modell zur Steuerung der Kalzitfällung durch das Nahrungsnetz - ein Ansatz. - Deutsche Gesellschaft für Limnologie, Jahrestagung 1993, Coburg, Erweiterte Zusammenfassungen: 157-161.
- SCHREIBER, A. & R. KOSCHEL (1992): Theoretische Betrachtung von Beziehungen zwischen Nahrungskette und Kalzitfällung. - Deutsche Gesellschaft für Limnologie, Jahrestagung 1992, Konstanz, Erweiterte Zusammenfassungen: 37-41.
- SCHRÖDER, H.G.; H. WINDOLPH & J. SCHNEIDER (1983): Bilanzierung der biogenen Karbonatproduktion eines oligotrophen Sees (Attersee, Salzkammergut - Österreich). - Arch. Hydrobiol. 97: 356-372.
- SIGG, L. & W. STUMM (1989): Aquatische Chemie. Zürich, Verlage der Fachvereine, 388 S.
- STABEL, H.-H. (1985): Mechanisms controlling the sedimentation sequence of various elements in prealpine lakes. In: Stumm, W. (ed.): Chemical processes in lakes. Wiley Publ., New York: 143-167.
- (1986): Calcite precipitation in Lake Constance. Chemical equilibrium, sedimentation, and nucleation by algae. - Limnol. Oceanogr. 31: 1081-1093.
- STRONG, A.E. & B.J. EADIE (1978): Satellite observations of calcium carbonate precipitation in the Great Lakes. - Limnol. Oceanogr. 23: 877-887.
- STURM, M. (1985): Schwebstoffe in Seen. - Mitt./Nouv. EAWAG 19: 9-15.
- USDOWSKI, E.; J. HOEFS & G. MENSCHERL (1979): Relationship between <sup>13</sup>C and <sup>18</sup>O fractionation and changes in major element composition in a recent calcite-depositing spring. A model of chemical variations with inorganic CaCO<sub>3</sub> precipitation. - Earth Planet. Sc. Lett. 42: 267-276.

VANDERPLOEG, H.A.; B.J. EADIE, J.R. LIEBIG, S.J.  
TARAPCHAK & R.M. GLOVER (1987):  
Contribution of calcite to the particle-size spectrum of  
Lake Michigan seston and its interactions with plankton.  
- Can. J. Fish. Aquat. Sci. 44: 1898-1914.

ZUREK, R. (1982) :  
Effect of suspended materials on zooplankton. - Acta  
Hydrobiol. 24: 233-251.

**Anschrift der Verfasser:**

Prof. Dr. Rainer H. Koschel  
Dr. Peter H. Kasprzak  
Dipl.-Phys. Alf Schreiber  
Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei  
Abteilung Limnologie Geschichteter Seen  
Alte Fischerhütte 2  
D-16775 Neuglobsow

# Spiele Protozoen bei der Manipulation pelagischer Nahrungsnetze eine Rolle?

Hartmut ARNDT

## 1. Einleitung

Die zunehmende Eutrophierung der Binnengewässer durch anthropogen bedingte Nährstoffeinträge hat bereits in den 60er Jahren zu einer drastischen Verschlechterung der Sauerstoffverhältnisse in den Tiefenregionen vieler europäischer Seen geführt. Seit dieser Zeit wird mit verschiedensten wasserwirtschaftlichen Maßnahmen versucht, der weiteren Eutrophierung Einhalt zu gebieten. Die Reduktion der externen Nährstoffbelastungen ist eine unabdingbare Voraussetzung für eine nachhaltige Gewässersanierung. Damit im Zusammenhang wurde nach zusätzlichen seeinternen Maßnahmen gesucht, welche die Sanierungsmaßnahmen unterstützen können (z.B. KLAPPER 1992). Ein Ziel dieser seeinternen Maßnahmen sollte eine Veränderung der Struktur der Biozönose sein. Dabei sollte die Bioproduktion als Quelle für starke Sedimentationsraten und einen hohen Sauerstoffverbrauch in Sedimentnähe reduziert werden. Bei der Suche nach solchen Verfahren waren die neuen Erkenntnisse der limnologischen Grundlagenforschung bezüglich der Struktur und Funktion pelagischer Nahrungsgewebe von großer Wichtigkeit. So konnte in den 60er Jahren die enge Beziehung zwischen der Struktur der Fischbiozönose und der Planktongemeinschaft nachgewiesen werden (HRBÁČEK et al. 1961, BROOKS & DODSON 1965). Diese Erkenntnisse wurden in den nachfolgenden Jahren erstmalig für die Sanierung von Gewässern unter dem Namen "Biomaniplulation" oder "Nahrungsketten-Manipulation" eingesetzt (vgl. SHAPIRO et al. 1975, BENNDORF et al. 1984), deren Ziel es war, die Fischbiozönose so zu steuern, daß zooplanktonfressende Fische reduziert werden, um somit effektiven Algenfiltrierern (z.B. große Daphnien) eine gute Entwicklungschance zu geben. Herbivores Zooplankton wiederum kann Algen in so starkem Maße reduzieren, daß die Algenproduktion deutlich niedriger ausfällt, als dies bei dem vorhandenen Nährstoffangebot möglich wäre. Damit wird die Sedimentation und der Sauerstoffverbrauch im Tiefenwasser reduziert. Inzwischen weiß man, daß solche Effekte nur von kurzer Dauer sind, wenn sie nicht einhergehen mit einer drastischen Reduktion der Nährstoffbelastung (vgl. BENNDORF & MIERSCH 1991 und Beiträge in diesem Band).

Mit wenigen Ausnahmen (z.B. GÜDE 1989, ARNDT & NIXDORF 1991, KÖTHE & BENN-

DORF 1994) wurden die Protisten des Pelagials bisher kaum im Zusammenhang mit der Nahrungsketten-Manipulation berücksichtigt. Ein wichtiger Grund dafür ist, daß sich die Nahrungskettenuntersuchungen bisher vor allem an den klassischen Komponenten des Pelagials (Phytoplankton, Zooplankton, Fische) orientierten. In den letzten Jahren wurden die Protisten als eine sowohl hinsichtlich ihrer Biomasse als auch der erreichten Umsatzraten wesentliche Komponente des Planktons erkannt (AZAM et al. 1983, GÜDE 1989, WEISSE et al. 1990). Allerdings werden bis heute nur bei wenigen Untersuchungen alle wesentlichen Komponenten der heterotrophen Protisten in gleicher Weise berücksichtigt (vgl. ARNDT 1994). Deshalb ist die Bedeutung, die heterotrophe Protisten bei der Manipulation der pelagischen Nahrungskette im Hinblick auf eine Reduktion der Algenbiomasse haben können, noch immer unklar.

Franz Ruttner hat in seinen klassischen limnologischen Studien die Protozoen stets, soweit es zu damaliger Zeit möglich war, berücksichtigt (z.B. RUTTNER 1937). Ziel des vorliegenden Beitrages zum Franz-Ruttner-Symposium zu Fragen der Biomaniplulation soll es sein, die mögliche Bedeutung, die den Protisten im Zusammenhang mit der Nahrungskettenmanipulation zukommen kann, näher zu betrachten.

## 2. Heterotrophe Protisten als wesentlicher Bestandteil pelagischer Nahrungsgewebe

Das Verständnis des Stoffflusses limnischer Ökosysteme hat in den letzten Jahren bedeutende Veränderungen erfahren. Dabei steht insbesondere die Rolle der heterotrophen Protisten (Protozoen) in einem neuen Licht. Man muß heute davon ausgehen, daß ein großer Teil der gelösten organischen Substanz, die von Algen oder heterotrophen Organismen ausgeschieden wird, über Bakterien, die wiederum von Protozoen (mehrere trophische Niveaus) konsumiert werden, bis an die höheren trophischen Niveaus der Metazoen (z.B. Planktoncrustaceen, Fische) weitergegeben wird. Quantitative Untersuchungen der letzten Jahre haben gezeigt, daß der Kohlenstofffluß über diesen zusätzlichen Weg, das sogenannte mikrobielle Nahrungsgewebe, durchaus einen ganz erheblichen Teil der bei der Primär- und Mikrobensekundärproduktion chemisch gebundenen Energie an höhere trophische

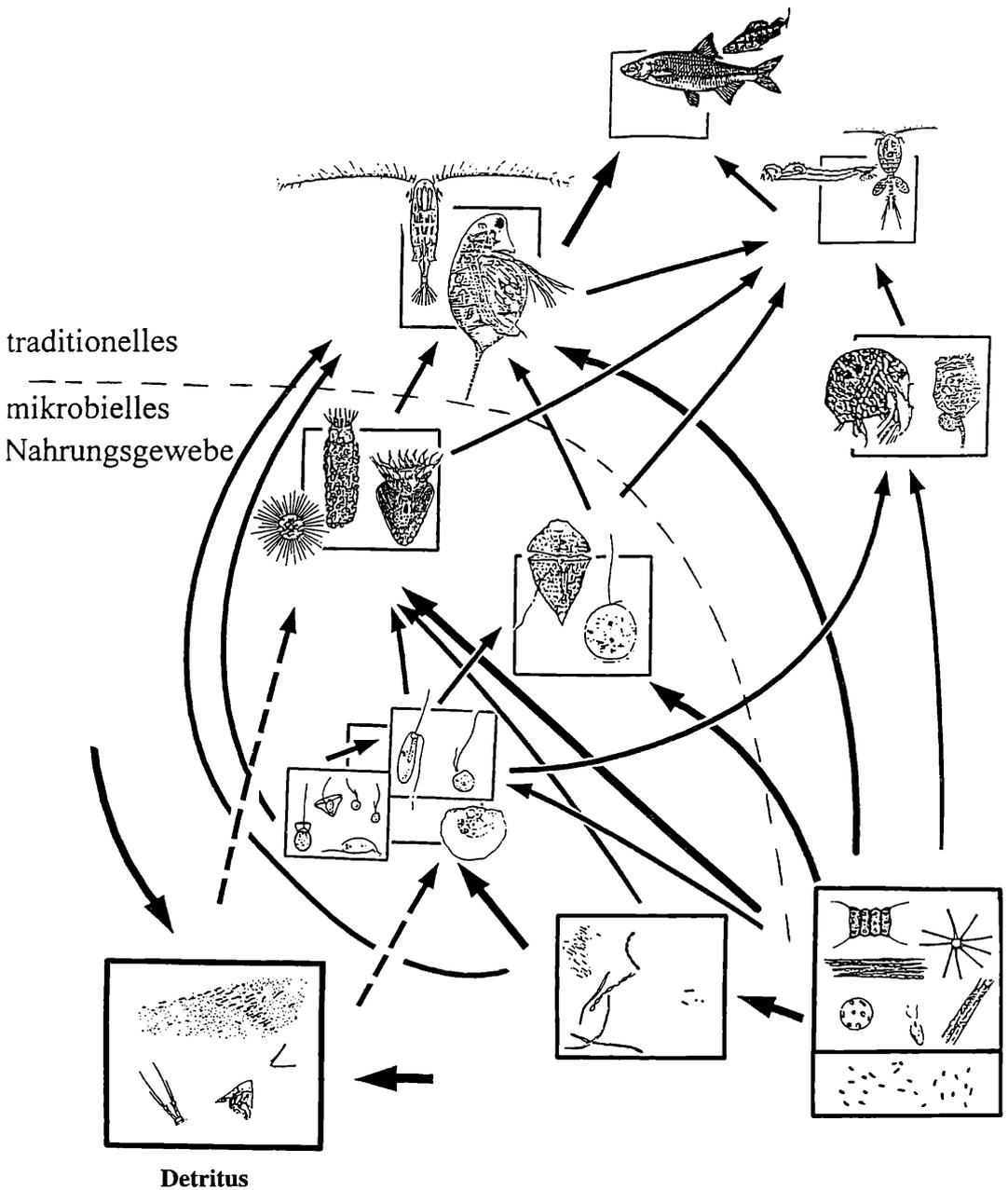


Abbildung 1

Schematische Darstellung der Verbindung von traditionellem und mikrobiellem Nahrungsgewebe

Niveaus überträgt (vgl. Abb. 1). Eine wichtige Ursache dafür, daß die Protisten im Pelagial lange unterschätzt wurden, lag vor allem in methodischen Problemen begründet. Die meisten Protozoen sind mit Planktonnetzen nicht quantitativ zu erfassen. Die Fixierung ist bei vielen Formen nur bedingt möglich. Eine Reihe von Protozoengruppen erfordert spezifische Fixierungstechniken, bei einigen ist noch gar keine Fixierung im Routinebetrieb möglich. Problematisch ist die Abschätzung der Biovolumina, die durch eine Fixierung wesentlich beeinflusst werden kann (in der Regel tritt eine Schrumpfung ein). Problemgruppen sind bis heute große farblose Chryomonaden und Rhizopoden. Einen

Ausweg stellen Lebendzählungen dar, aber auch diese sind ökonomisch nur bei hohen Individuenkonzentrationen durchführbar. Die Berücksichtigung der Heterogenität der Protozoen hinsichtlich ihrer Größe und taxonomischen Zusammensetzung ist eine unabdingbare Voraussetzung für eine adequate Einschätzung der Bedeutung der Protozoen in einem Gewässer. Abbildung 2 soll eine Vorstellung von den potentiell wichtigen Gruppen des Protozooplanktons vermitteln. Unter den Ciliaten, als klassischer Planktonkomponente, wurden lange die sehr kleinen Formen (<20µm, Nanociliaten) unterschätzt. Sie können nach neueren Untersuchungen einen erheblichen Anteil an der Ciliatenabundanz



**Abbildung 2**

**Formenvielfalt typischer heterotropher Protisten im Pelagial von Seen (von oben nach unten: Ciliaten (rechts Nanociliaten); heterotrophe Nanoflagellaten; heterotrophe Mikroflagellaten; nackte Amöben, Heliozoon, beschaltete Amöben; nach verschiedenen Autoren)**

ausmachen (BEAVER & CRISMAN 1989, MÜLLER et al. 1991). Die heterotrophen Nanoflagellaten hat man meist nur in fixierten Proben bearbeitet, wobei das Biovolumen in der Regel durch fixierungsbedingte Schrumpfungen unterschätzt, aber die Abundanz durch Berücksichtigung von Schwärmen und anderen heterotrophen Nanoplanktern (z.B. Amöben, Hefen etc.) möglicherweise überschätzt wurde. Mikroflagellaten hat man häufig, soweit es die Dinoflagellaten betrifft, dem Phytoplankton zugerechnet, bzw. die fixierungsempfindlichen großen farblosen Chrysoomonaden gar nicht berücksichtigt (ARNDT & MATHES 1991). Auch die Amöben und Heliozoen, die man eigentlich nicht im Pelagial erwartet, können zumindest sporadisch von Bedeutung sein (ARNDT 1993). Das bedeutet, daß die Biomasse der Protozoen in ihrem Anteil am gesamten Zooplankton wesentlich höher ist, als man noch vor wenigen Jahren glaubte. Am Beispiel des hocheutrophen Müggelsees (Berlin) wird deutlich, daß heterotrophe Protisten im Frühjahr bis zu 90% des gesamten Zooplanktonbiovolumens ausmachen können, während sie in Zeiten einer Daphnien-Massenentwicklung nur sehr geringe

Anteile besitzen (2-10%; Jahresmittel 20%; vgl. Abb. 3). Die relativ hohen Biomassen der Protozoen ergeben sich vor allem aus dem bisher kaum berücksichtigten Anteil von großen heterotrophen Flagellaten, die bei Routinezählungen weitgehend vernachlässigt wurden. Selbst Amöben und Heliozoen waren zu bestimmten Zeiten von nennenswerter Bedeutung. Allgemein muß man davon ausgehen, daß sich die Protozooplanktonbiomasse im Jahresmittel zu etwa je einem Drittel aus Ciliaten, Nanoflagellaten und Mikroflagellaten zusammensetzt. In den bisher untersuchten Gewässern lag der Anteil der heterotrophen Protisten an der gesamten Zooplanktonbiomasse im Mittel bei 18-48% (MATHES & ARNDT 1995). Berücksichtigt man die gegenüber den Metazoen mehrfach höheren Umsatzraten der Protozoen so muß ihnen etwa die Hälfte des Stoffumsatzes, der durch das Zooplankton geleistet wird, zugeschrieben werden. Dies steht im deutlichen Gegensatz zu der Tatsache, daß Protisten bei der Manipulation von Nahrungsketten bisher kaum Beachtung fanden. Hinzu kommt, daß es in allen Protistengruppen mixotrophe Vertreter (Abb. 2 z.B. *Ceratium*, *Dinobryon*, *Halteria*) gibt, die zu be-

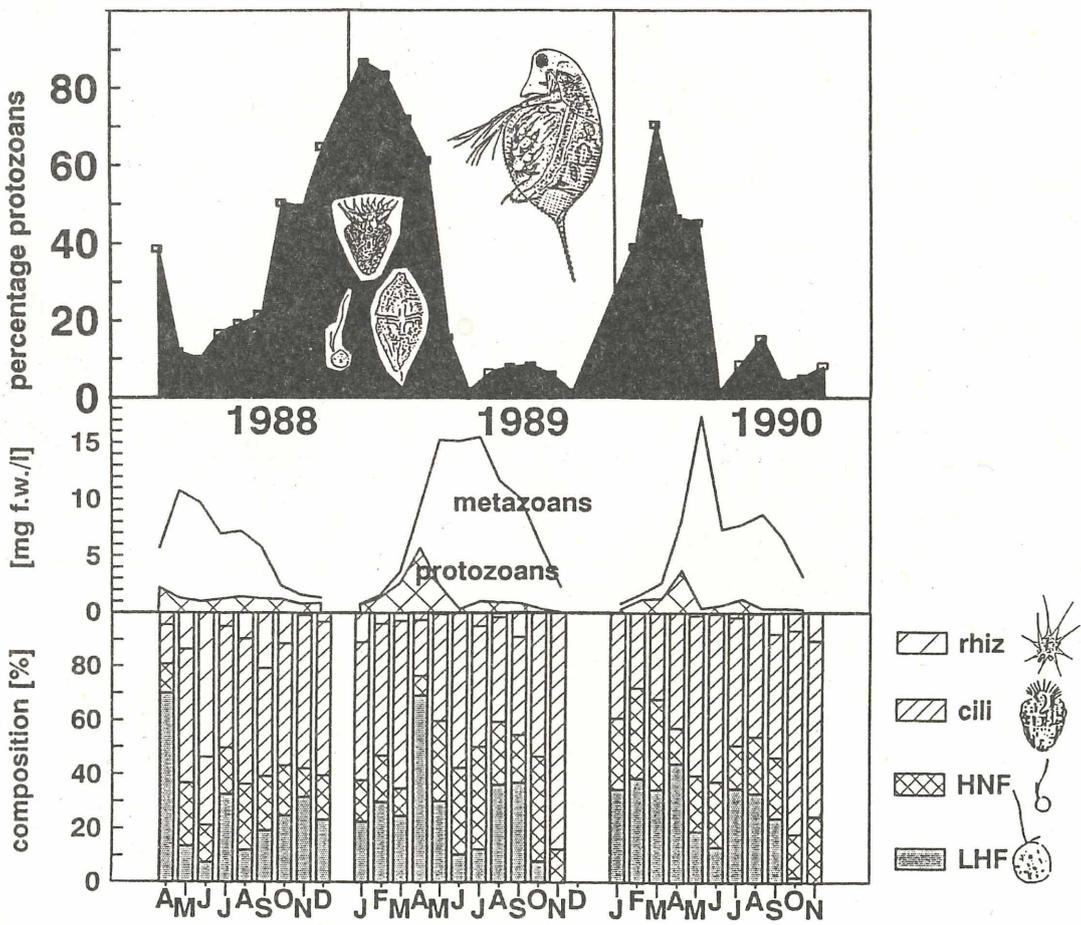


Abbildung 3

Saisonale Veränderungen im Anteil der Protozoen am Biovolumen des gesamten Zooplanktons sowie der Anteil der verschiedenen Gruppen an der Protozooplanktonbiomasse im Berliner Müggelsee (rhiz=Amöben und Heliozoen, cili=Ciliaten, HNF=heterotrophe Nanoflagellaten, LHF=heterotrophe Mikroflagellaten; nach ARNDT et al. 1993, Int. Revue ges. Hydrobiol. 78: 379-402)

stimmten Zeiten einen großen Anteil an der phagotrophen Ernährung der Planktonprotisten haben können. Der Beitrag der mixotrophen Protisten kann stark von Art zu Art unter den jeweiligen Umweltbedingungen schwanken und ist zur Zeit noch schwer in seiner generellen Bedeutung abschätzbar (vgl. JONES 1994).

### 3. Heterotrophe Protisten selbst als wichtige Algenvertilger?

Nachdem in den 80er Jahren die bis dahin praktisch gar nicht berücksichtigten heterotrophen Nanoflagellaten in ihrer großen Bedeutung für die Konsumtion der Bakterien erkannt worden waren, geriet zunächst der Algenkonsum der Protisten in den Hintergrund des Forschungsinteresses. Und dies, obwohl ein wesentlicher Teil der planktischen Ciliaten als vorwiegend herbivor einzustufen ist. Inzwischen wissen wir, daß die heterotrophen Mikroflagellaten, die bis Ende der 80er Jahre praktisch keine Beachtung fanden, zusätzlich eine ganz wesentliche, vorwiegend algivore Komponente der Seen darstellen (NAUWERCK 1963, SUTTLE et al. 1986, ARNDT & MATHES 1991).

Das Spektrum der potentiellen Nahrungspartikel des Protozooplanktons ist sehr breit (vgl. Abb. 4). Im allgemeinen muß davon ausgegangen werden, daß die heterotrophen Protisten des Pelagials von Viren bis hin zu großen Protisten (selbst der Konsum von Metazoen sowie Histophagie ist bekannt) ein sehr breites Spektrum von Nahrungspartikeln konsumieren können. Auch gelöste organische Substanz (DOC) und Detritus kommen als Nahrung in Frage. Viele planktische Ciliaten können mit ihren adoralen Membranellen Filterströme erzeugen, mit denen sie effektiv unterschiedlichste suspendierte

Nahrungspartikel aus dem Plankton aufnehmen können. Davon ausgehend mag man nun denken, daß die durch planktische Protisten aufnehmbare Partikelgröße deutlich niedriger als die von Metazoen (Planktoncrustaceen, Rotatorien) liegt. Dies trifft für eine Reihe kleinerer Ciliaten und Flagellaten zwar zu (FENCHEL 1987), es gibt aber gerade unter den planktischen Protozoen Spezialisten, die Partikel aufnehmen können, die größer sind als sie selbst. Dieses Phänomen tritt gar nicht selten auf. Viele große heterotrophe Flagellaten, wie Dinoflagellaten und Chrysomonaden, scheinen den wesentlichen Teil ihres Energiebedarfs über die Aufnahme größerer Algen (>20µm) zu decken. Dabei können sie ihre Körperform den aufgenommenen Algen anpassen (vgl. Abb. 5). Heterotrophe thecate Dinoflagellaten (z.B. *Diplopsalis*) können über pseudopodienähnliche Plasmafortsätze die Nahrung außerhalb der Theca aufnehmen. Häufig erkennt man an einer Alge nur an der ungewöhnlichen Bewegung, daß sie von der Membran einer großen farblosen Chrysomonade überzogen ist und bereits verdaut wird. Es gibt auch Ciliaten (z.B. *Nassula*, *Pseudomicrothorax*), die durch einen spezifisch ausgestatteten Cytopharynx lange Algen- bzw. Cyanobakterienfäden durch spezielle Strukturen des Zellmundes aufnehmen können (z.B. BRABAND et al. 1983, HAUSMANN & PECK 1979).

Einige kleine Amöben sind dafür bekannt, daß sie in wenigen Tagen durch hohe Freß- und Teilungsraten Massenentwicklungen von Cyanobakterien vernichten können (CANTER & LUND 1968, COOK et al. 1974). Dabei können auch einige Amöben ganze Algenfäden aufnehmen bzw. einzelne Algenzellen lysieren. Während die Beispiele bezüglich der Ciliaten und Amöben eher Spezialfälle zu sein scheinen, ist die Freßaktivität der großen he-

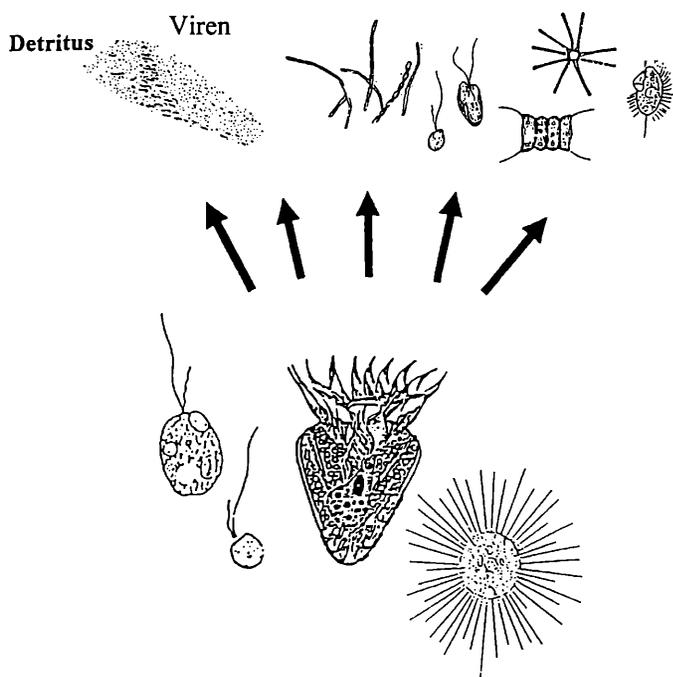
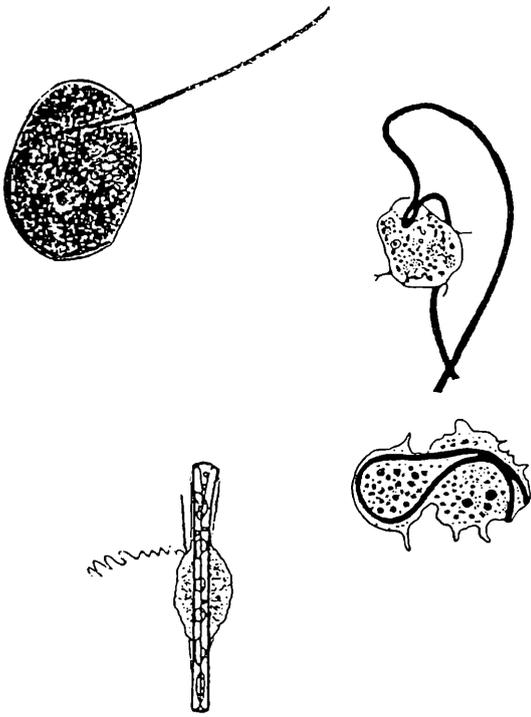


Abbildung 4  
Heterogene Nahrungsbasis der Protozoen



**Abbildung 5**

**Aufnahme großer Nahrungspartikel durch Protisten:** *Nassula* (Ciliat) mit *Oscillatoria*-Faden (nach BRABAND et al. 1993), Amöben bei der Aufnahme fädiger Algen (nach CANTER 1967), große Chrysomonade nach Aufnahme einer pennaten Kieselalge

terotrophen Flagellaten von genereller Bedeutung in den meisten Seen (s.u.).

Sucht man nun nach "Klarwasserstadien", d.h. ausgeprägte Minima in der Algenbiomasse, wie sie durch die effektiv filtrierenden Daphnien verursacht werden können (vgl. UHLMANN 1954, LAMPERT 1988), so wird man wahrscheinlich nur selten fündig werden. Im Müggelsee haben wir deutliche Minima in der Phytoplanktondichte in Zusammenhang mit starkem Fraßdruck durch Ciliaten und große heterotrophe Flagellaten beobachten können (vgl. Abb. 6). Daß solche starken Reduktionen des Phytoplanktons durch Protozoenfraß selten vorkommen, erklären wir uns zur Zeit mit der Tatsache, daß (1.) im Gegensatz zu den Protisten die Daphnien recht unselektiv (vorwiegend in Abhängigkeit von der Partikelgröße) das Wasser durchfiltrieren und damit gleichzeitig viele Konkurrenten (z.B. Rädertiere und Protisten) ausschalten. (2.) könnte eine Erklärung darin liegen, daß die Protisten sehr schnell die nicht benötigten Nährstoffe wieder unmittelbar in der Nähe des Phytoplanktons ausscheiden, während die Daphnien zumindest einen Teil der Nährstoffe mit in das Tiefenwasser nehmen bzw. es im Körper speichern. Dies sind erste Arbeitshypothesen.

Ein wichtiger Grund für die effizientere Unterdrückung der Algen durch Daphnien dürfte u. a. auch darin begründet sein, daß durch die gleichzeitige Reduktion der Komponenten des mikrobiellen

Nahrungsgewebes auch das schnelle mikrobielle Nährstoffrecycling unterdrückt wird. Wenn jedoch Daphnien nicht dominieren, sind in der Regel die Protisten von großer Bedeutung. Sie können dabei sowohl als Konsumenten oder auch - über das Nährstoffrecycling von vor allem in Bakterien gebundenen Nährstoffen - fördernd auf das Phytoplankton wirken.

Es gab auch Versuche, die Herbivorie der Protisten selbst für die Reduktion der Algenbiomasse einzusetzen. Diese Ansätze bezogen sich insbesondere auf die Reduktion von fädigen Cyanobakterien, die von Metazoen nur schlecht genutzt werden können. Versuche im Labor und in Mesokosmosexperimenten wurden mit einer Ciliatenart (*Nassula*) und mit Amöben durchgeführt (COOK et al. 1974, BRABAND et al. 1983). Die Umsetzung in Freilandexperimenten scheiterte bisher aber an der Nahrungsspezialisierung der Protisten und an Schwierigkeiten mit der Etablierung stabiler Massenkulturen der Protisten.

#### 4. Protozoen als Teil der trophischen Kaskade

In Abbildung 1 ist die Vielzahl der vorhandenen Wechselwirkungen zwischen Metazoen und Protozoen angedeutet. Die Wirkung der Nahrungsketten-Manipulation im Hinblick auf eine Reduzierung der Phytoplanktonbiomasse beruht auf dem Prinzip der trophischen Kaskade (CARPENTER et al. 1985). Danach reduzieren piscivore Fische an der Spitze der Kaskade den Bestand an zooplanktonfressenden Fischen, die dadurch nur einen geringen Fraßdruck auf die großen Daphnien ausüben. Diese reduzieren ihrerseits durch hohe Abundanzen und Filtrieraten das Phytoplankton. In dieses Konzept wurden die Protisten bisher nur als eine trophische Gruppe, die wie das Phytoplankton durch starken Fraßdruck des Zooplanktons reduziert wird, aufgenommen (PACE 1993). Tatsächlich zeigen Freilandbefunde, daß immer dann, wenn Daphnien hohe Abundanzen erreichen, die Protisten nur eine geringe Bedeutung haben (vgl. Abb. 3). Daphnien werden in diesem Zusammenhang auch als sogenannte "keystone species" bezeichnet, die durch ihre unselektive effektive Partikelfiltration die unteren trophischen Niveaus maßgeblich steuern können (vgl. PORTER et al. 1988, JÜRGENS 1994). Ganz anders liegen jedoch die Verhältnisse, wenn das Metazooplankton von Copepoden, Rädertieren oder kleinen Cladoceren dominiert wird. In diesen Fällen erreichen Protisten in der Regel große Anteile am Stoffumsatz des Zooplanktons. Ein wesentlicher Mangel der meisten bisherigen Betrachtungen zur Struktur der Nahrungsgewebe war, daß Protisten als Vertreter nur eines trophischen Niveaus (meist Bacterivore) berücksichtigt wurden. Wie im vorangegangenen Abschnitt bereits angemerkt, ist jedoch das Nahrungsspektrum der Protisten sehr breit. Innerhalb einer Protozoengemeinschaft kann es effektive Bakterienkonsumenten (kleine heterotrophe Flagellaten wie Choanoflagellaten oder Chrysomonaden) ge-

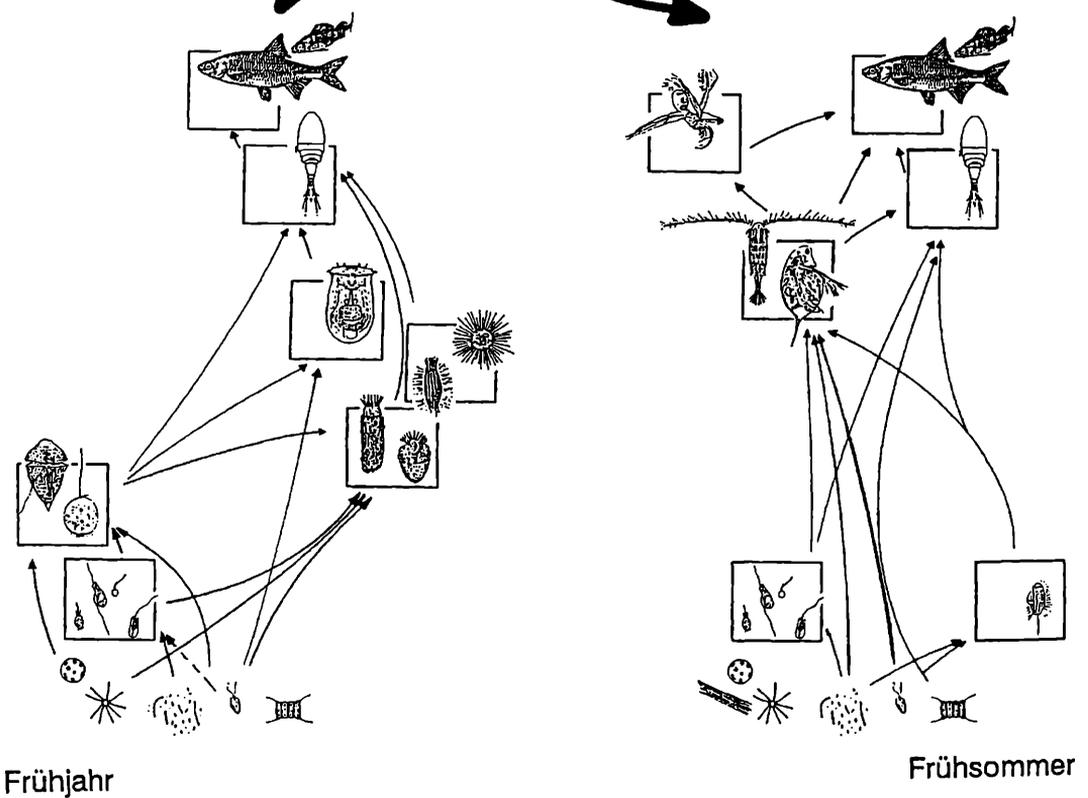
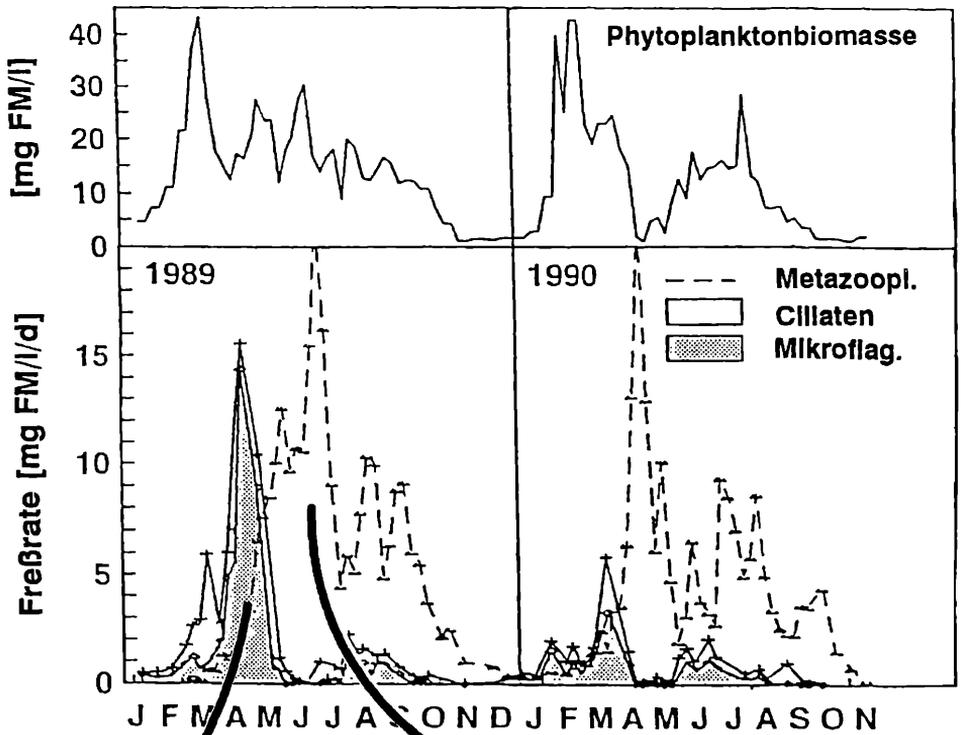


Abbildung 6

Saisonale Veränderungen der Phytoplanktonbiomasse und der abgeschätzten Freßrate von Metazoen (gestrichelte Linie) und Protozoen des Müggelsees (weiß: Ciliaten; punktiert: große heterotrophe Flagellaten; nach ARNDT et al. 1993).  
 Darunter: Schematische Darstellung der unterschiedlichen Stoffflüsse im Pelagial während des Frühjahrs und während des Frühsommers

ben, die von großen heterotrophen Flagellaten (z.B. große Chrysomonaden) konsumiert werden. Diese wiederum können z.B. von oligotrichen Ciliaten reguliert werden. Wenn die Ciliaten nicht von Copepoden kontrolliert werden, könnten als viertes trophisches Niveau noch räuberische Ciliaten von Bedeutung sein. Die Stoffflüsse, die über ein derartiges von Protozoen dominiertes Nahrungsgewebe fließen, können z.B. im Frühjahr in einigen Seen den Hauptenergietransfer darstellen (vgl. Abb. 6). Durch die Omnivorie der meisten pelagischen Protisten ist allerdings die Zuordnung der Protozoen zu einzelnen trophischen Niveaus erschwert. Ein Grund dafür, daß stabile Nahrungsketten-Manipulationen nur schwer zu erreichen sind, dürfte u.a. auch in der Aktivität der Protisten begründet sein. Bei schwankenden Abundanzen der Daphnien können Perioden mit verringertem Fraßdruck kurzfristig durch die Protisten aufgrund ihrer sehr hohen Wachstumsraten (Verdopplungszeit im Rahmen von Stunden) genutzt werden. Dabei können Nährstoffdefizite der Algen ausgeglichen werden (ROTHHAUPT 1992).

Das Konzept der trophischen Kaskade geht davon aus, daß sich Veränderungen in der Aktivität der höheren trophischen Niveaus bis auf die unteren Niveaus auswirken (Top-down-Kontrolle). Dies stand im Gegensatz zu der bis in die 70er Jahre vorherrschenden Meinung, daß eine Regulation der trophischen Niveaus vor allem über die Nahrung (bottom-up) erfolgt. Leider gibt es von den meisten Experimenten zur Nahrungsketten-Manipulation keine Daten über die langfristige Wirkung auf die verschiedenen Protozoengruppen. Deshalb möchte ich am Beispiel der langjährigen Untersuchungen am Berliner Müggelsee versuchen, die komplizierte Verzahnung von Top-down- als auch Bottom-up-Effekten zu erläutern. Für den Müggelsee existieren wenigstens für eine Protozoenart (den peritrichen Ciliaten *Epistylis rotans*) langfristige Datenreihen (Abb. 7). Die Registrierungen des Berliner Wasserwerkes in Friedrichshagen belegen, daß von der Jahrhundertwende bis in die 80er Jahre eine Erhöhung des Sestongehaltes (vorwiegend Algen und Cyanobakterien sowie Detritus) um das 7-10fache sattgefunden hat (vgl. BEHRENDT et al. 1990). Auch der Fischbestand ist - abgeschätzt anhand der fischereilichen Erträge - gestiegen, allerdings nur um das 4-5fache. Der mit dem gestiegenen Nahrungsangebot gleichfalls angestiegene Fraßdruck auf die Cladoceren, dürfte die Ursache dafür sein, daß die Cladoceren heute nur etwa doppelt so hohe Abundanzen wie vor 100 Jahren erreichen. Auch die Copepoden sind nur wenig mehr in ihren Abundanzen angestiegen. Für die weniger stark von den planktivoren Fischen selektierten Rotatorien konnten dagegen 6-8fache Abundanzzuwächse registriert werden. Für die planktischen koloniebildenden Glockentierchen der Gattung *Epistylis* kommen die meisten Rädertiere nicht als Räuber in Frage. Die potentiellen Räuber unter den Crustaceen waren - ähnlich wie für die Rädertiere - aber nur um das

Doppelte angestiegen gegenüber der 7-10fachen Erhöhung der Nahrungsressourcen. Dies dürfte die im Mittel mehr als 10fach angestiegenen Abundanzen des peritrichen Ciliaten erklären. Dieses Beispiel soll verdeutlichen, wie vielschichtig die Wirkung von Veränderungen in der Struktur des Nahrungsgewebes auf die Protozoen sein können.

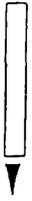
Hinzu kommt ein weiteres wichtiges Problem, nämlich das der möglichen Feedback-Effekte, die Metazoenfraß auf die Protisten ausüben kann. Über den partiellen Konsum und die partielle Verdauung der Nahrung durch die Metazoen steht theoretisch ein großer Teil der nicht verwerteten Nahrung den Komponenten des mikrobiellen Nahrungsgewebes zur Verfügung (JUMARS et al. 1989). Einige große Algen werden infolge der Zerstörung durch die Metazoen überhaupt erst für die Mikroben (incl. Protozoen) verfügbar. Wir haben in Laborexperimenten nachweisen können, daß solche Effekte tatsächlich eine wesentliche Rolle bei der Förderung von heterotrophen Flagellaten durch Rädertiere spielen können (ARNDT et al. 1992). Daneben sind auch indirekte Effekte denkbar, die zu einer Förderung der Protozoen durch Metazoen führen können. So dürften z.B. cyclopoide Copepoden in einem gewissen Grade auch als Förderer wenigstens der kleinen Protozoen wirken, indem sie große omnivore (incl. carnivore) Protisten reduzieren und dadurch den Fraßdruck auf die kleinen produktiven Formen reduzieren. Letztere können dann hohe Populationswachstumsraten erreichen (vgl. Schema in Abb. 8).

Die Protozoen sind eine viel zu heterogene Gruppe als daß man mit den derzeitigen Kenntnissen ihre Einbeziehung in das Konzept der trophischen Kaskade wagen könnte. Es spricht im Gegenteil vieles dafür, daß sie - ausgenommen einer ganzjährigen Dominanz von Daphnien - eine Pufferfunktion im Nahrungsgewebe innehaben. Wenn Metazoen durch niedrige Temperaturen oder starken Fraßdruck nur geringe Abundanzen erreichen, können Protisten die Funktion der Metazoen fast vollständig übernehmen.

## 5. Zusammenfassung

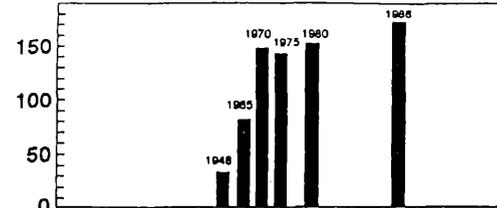
Heterotrophe Protisten sind ein wesentliches Element des Zooplanktons von Seen. Erst durch die adequate Berücksichtigung aller wichtigen Protozooplanktongruppen konnte in den letzten Jahren ihre große Bedeutung gegenüber dem "klassischen" Zooplankton erkannt werden. Ciliaten, heterotrophe Nanoflagellaten und auch heterotrophe Mikroflagellaten stellen den Hauptteil des Protozooplanktons, das im Mittel etwa 15-50% der gesamten Zooplanktonbiomasse ausmacht und einen wesentlichen Teil von dessen Stoffwechselaktivität leistet. Protisten können im Frühjahr vor der Crustaceenentwicklung selbst die wichtigsten Konsumenten des Phytoplanktons sein. Auch sie können einen wesentlichen Teil der Primärproduktion konsumieren; sie sind aber nicht in der Lage, "Klarwassersta-

Top-down

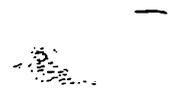
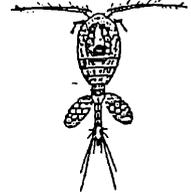
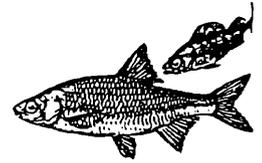
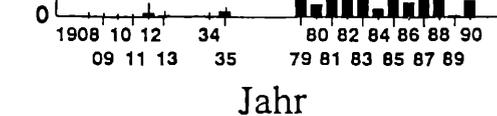
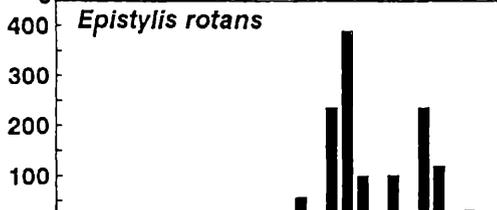
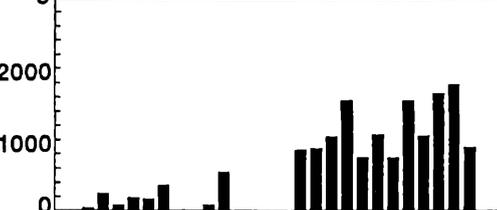
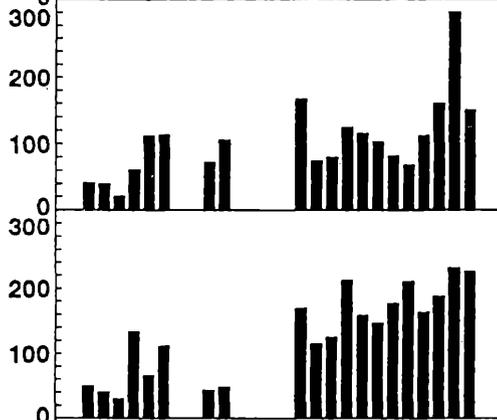


# Müggelsee

Ertrag [t/a]



Mittlere Abundanz [Ind./l]



Bottom-up



Sestongehalt [gFM/100l]

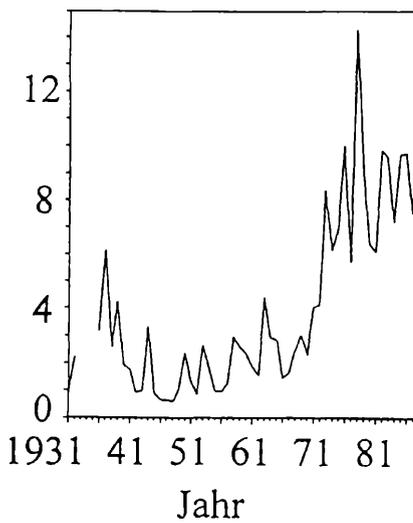
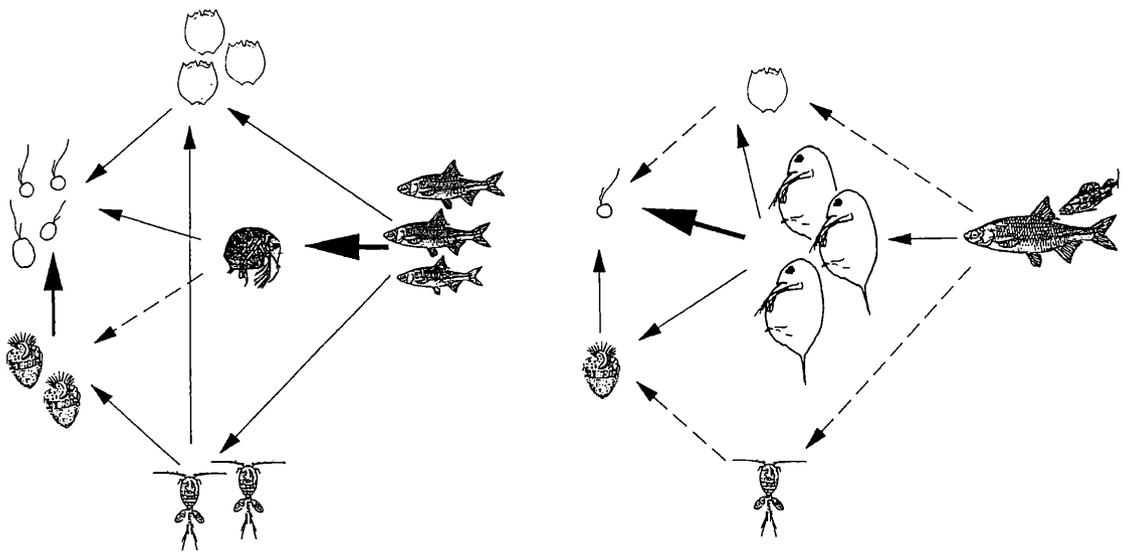


Abbildung 7

Langzeitveränderungen der Planktongemeinschaft im Müggelsee (von oben nach unten: Fischertrag; Cladoceren; Copepoden; Rotatorien; peritricher Ciliat *Epistylis*; Sestongehalt; nach BEHRENDT et al. 1990 und ARNDT et al. 1993)



**Abbildung 8**

**Schematische Darstellung der Auswirkungen der Biomanipulation auf die Protisten bei ganzjährig hohen Abundanzen von Daphnien (rechts) und bei einer heterogenen Struktur des Metazooplanktons (links)**

dien" wie die Daphnien zu erzeugen. Es gibt einige wenige Berichte darüber, daß auch Protozoen Algenblüten innerhalb weniger Tage vollständig dezimiert haben. Es ist aber bisher nicht gelungen, derartige Situationen im Freiland systematisch zu fördern. Die Einbeziehung der Protozoen in das Konzept der trophischen Kaskade erfordert - entgegen den bisherigen Überlegungen - die Berücksichtigung der Protozoen als Vertreter von wenigstens 3 oder 4 verschiedenen trophischen Niveaus. Nur wenn die Abundanzen des herbivoren Crustaceenplanktons - insbesondere der Daphnien - über eine Manipulation der Nahrungskette so gesteuert werden können, daß ganzjährig ein hoher Fraßdruck auf das gesamte Mikroplankton besteht, können die Komponenten des mikrobiellen Nahrungsgewebes (incl. der Protozoen) unterdrückt werden. Bei einer Abweichung von einer ausgeprägten Dominanz der Daphnien spielen Protozoen in der Regel eine wesentliche Rolle im Stofffluß des Pelagials. Protozoen können dabei nicht nur als Konsumenten sondern auch - über ein intensives Nährstoffrecycling - als Förderer des Phytoplanktons wirken.

### Summary

Biomanipulation of pelagic food webs has mainly been focused on metazoans. Only recently has the adequate consideration of all major components of protozooplankton shown that heterotrophic protists are an essential component of the zooplankton of lakes. These major components are ciliates (including nanociliates), heterotrophic nanoflagellates (mainly chrysomonads, katablepharids, choanoflagellates) and the only recently considered heterotrophic microflagellates ( $>15\mu\text{m}$ ; mainly dinoflagellates and chrysomonads). These groups each compri-

se about one third of protistan biomass. In addition, naked amoebae and/or heliozoans can sometimes be of importance. As a result, we have to consider that heterotrophic protists make up about 15-50% of annual mean biomass of total zooplankton. Metabolic rates of protists are generally several times higher than that of metazoans. Therefore, protists should be responsible for at least one half of zooplankton metabolism. The food spectrum of protists covers particles and substances in the size range from  $0,2\mu\text{m}$  to  $>200\mu\text{m}$  including DOC, viruses, bacteria, algae, other protozoans and even metazoans. Protists generally act on 3-4 different trophic levels. This is in contrast to the fact that protists are often considered as only one trophic level in trophic cascades. During winter and spring, large heterotrophic flagellates and ciliates dominate the zooplankton and are responsible for a pronounced - formerly underestimated - grazing pressure on phytoplankton in many temperate lakes. Clear-water phases as a result of intensive grazing by protists have only seldom been reported.

There are some reports in literature on the ability of ciliates and naked amoebae to cause significant declines of algal blooms. Such abilities seem to be exceptions and have not yet been used in terms of biomanipulation. When effective filter-feeders such as daphnids exert an intensive grazing pressure on all components of the nano- and picoplankton, protists are of reduced importance. Under such conditions clear-water phases may occur, which are generally the aim of food web manipulations. If community structure of zooplankton deviates from the dominance by large daphnids, heterotrophic protists are generally of high significance. Protists may not only act as intensive grazers of phytoplankton, but recycle a significant portion of nutrients bound by

phytoplankton and bacteria. Thus, protists may also support phytoplankton growth. These contradictory functions of protists may be one important reason for the often reported instabilities in the effects of biomanipulations. A short term release from predation by metazoans can allow high population growth rates of protists. In summary, protists are probably - with a few exceptions - not a useful tool to reduce the phytoplankton biomass. Protozoans have to be considered as important components of pelagic communities acting on different trophic levels which can only be suppressed under very high abundances of large herbivorous/omnivorous crustacean zooplankton.

## 6. Literatur

ARNDT, H. (1993):

A critical review of the importance of rhizopods (naked and testate amoebae) and actinopods (heliozoa) in lake plankton. - *Mar. Microb. Food Webs* **7**: 3-29.

— (1994):

Protozoen als wesentliche Komponente pelagischer Ökosysteme von Seen. - *Kataloge des OÖ. Landesmuseums N.F.* **71**: 111-147.

ARNDT, H.; M. KROCKER, B. NIXDORF & A. KÖHLER (1993):

Long-term annual and seasonal changes of meta- and protozooplankton in Lake Müggelsee (Berlin): Effects of eutrophication, grazing activities, and the impact of predation. - *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **78**: 379-402.

ARNDT, H. & J. MATHES (1991):

Large heterotrophic flagellates form a significant part of protozooplankton biomass in lakes and rivers. - *Ophelia* **33**: 225-234.

ARNDT, H. & B. NIXDORF (1991):

Spring clear-water phase in a eutrophic lake: Control by herbivorous zooplankton enhanced by grazing on components of the microbial web. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **24**: 879-883.

ARNDT, H.; H. GÜDE, M. MACEK & K.O. ROTHHAUPT (1992):

Chemostats used to model the microbial food web: evidence for the feedback effect of herbivorous metazoans. - *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* **37**: 187-194.

AZAM, F.; T. FENCHEL, J.G. FIELD, J.S. GRAY, L.-A. MEYER-REIL & F. THINGSTAD (1983):

The ecological role of water-column microbes in the sea. - *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **10**: 257-263.

BEAVER, J. R. & T.L. CRISMAN (1989):

The role of ciliated protozoa in pelagic freshwater ecosystems. - *Microb. Ecol.* **17**: 111-136.

BEHRENDT, H.; E. DRIESCHER & G. SCHELLENBERGER (1990):

Lake Müggelsee - the use of lake water and its consequences. - *GeoJournal* **22**: 175-183.

BENNDORF, J. & U. MIERSCH (1991):

Phosphorus loading and efficiency of biomanipulation. - *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **24**: 2482-2488.

BENNDORF, J.; H. KNESCHKE, K. KOSSATZ & E. PENZ (1984):

Manipulation of the pelagic food web by stocking with predacious fishes. - *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **69**: 407-428.

BRABAND, A.; B.A. FAAFENG, T. KÄLLQVIST & J.P. NILSSEN (1983):

Biological control of undesirable cyanobacteria in culturally eutrophic lakes. - *Oecologia* **60**: 1-5.

BROOKS, J.L. & S.I. DODSON (1965):

Predation, body size, and composition of plankton. *Science* **150**: 28-35.

CANTER, H.M. & J.W.G. LUND (1968):

The importance of Protozoa in controlling the abundance of planktonic algae in lakes. - *Proc. Linn. Soc. Lond.* **179**: 203-219.

CARPENTER, S.R.; J.F. KITCHELL & J.R. HODGSON (1985):

Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience* **35**: 634-639.

COOK, W.L.; D.G. AHEARN, D.J. REINHARDT & R.J. REIBER (1974):

Blooms of an algaform amoeba associated with *Anabaena* in a fresh water lake. - *Water, Air, and Soil Pollution* **3**: 71-80.

FENCHEL, T. (1987):

Ecology of Protozoa: The Biology of Free-living Phagotrophic Protists, 1 edn. - Science Tech Publishers/Springer Verlag, Madison, Wisconsin/Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo.

GÜDE, H. (1989):

The role of grazing on bacteria in plankton succession. In: Sommer, U. (ed.) *Plankton Ecology: Succession in Plankton Communities*. - Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 337-364.

HAUSMANN, K. & R.K. PECK (1979):

The mode of function of the pharyngeal basket of the ciliate *Pseudomicrothorax dubius*. - *Differentiation* **14**: 147-158.

HRBÁČEK, J.; M. DVORAKOVA, V. KORÍNEK & L. PROCHÁZOVÁ (1961):

Demonstration of the effect of the fish stock on the species composition of zooplankton and the intensity of metabolism of the whole plankton association. - *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **14**: 192-195.

JONES, R.I. (1994):

Mixotrophy in planktonic protists as a spectrum of nutritional strategies. - *Mar. Microb. Food Webs* **8**: 87-96.

JÜRGENS, K. (1994):

Impact of *Daphnia* on planktonic microbial food webs - a review. - *Mar. Microb. Food Webs* **8**: 295-324.

- JUMARS, P.A.; D.L. PENRY, J.A. BAROSS, M.J. PENRY & B.W. FROST (1989):  
Closing the microbial loop: dissolved carbon pathway to heterotrophic bacteria from incomplete ingestion, digestion and absorption in animals. - *Deep-Sea Res.* **36**: 483-495.
- KLAPPER, H. (1992):  
Eutrophierung und Gewässerschutz. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- KÖTHE, A. & J. BENNDORF (1994):  
Top-down impact of *Daphnia galeata* on pelagic heterotrophic flagellates in a whole-lake biomanipulation experiment. - *Mar. Microb. Food Webs* **8**: 325-335.
- LAMPERT, W. (1988):  
The relationship between zooplankton biomass and grazing: A review. - *Limnologia* **19**: 11-20.
- MATHES, J. & H. ARNDT (1995):  
Annual cycle of protozooplankton (ciliates, flagellates and sarcodines) in relation to phyto- and metazooplankton in Lake Neumühler See (Mecklenburg, Germany). - *Arch. Hydrobiol.* **134**: 337-358.
- MÜLLER, H.; A. SCHÖNE, R.M. PINTO-COELHO, A. SCHWEIZER & T. WEISSE (1991):  
Seasonal succession of ciliates in Lake Constance. *Microb. Ecol.* **21**: 119-138.
- NAUWERCK, A. (1963):  
Die Beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken. - *Symb. Bot. Upsal.* **17**: 1-163.
- PACE, M.L. (1993):  
Heterotrophic microbial processes. In: Carpenter, S. R. & Kitchell & J. F. (eds.) *The Trophic Cascade in Lakes*. - Cambridge University Press, Cambridge, England, pp. 252-277.
- PORTER, K.G.; H. PAERL, R. HODSON, M. PACE, J. PRISCU, B. RIEMANN, D. SCAVIA & J. STOCKNER (1988):  
Microbial interactions in lake food webs. In: Carpenter, S. R. (ed.) *Complex Interactions in Lake Communities*. - Springer-Verlag, New York, pp. 209-227.
- ROTHHAUPT, K.O. (1992):  
Stimulation of phosphorus-limited phytoplankton by bacterivorous flagellates in laboratory experiments. *Limnol. Oceanogr.* **37**: 750-759.
- RUTTNER, F. (1937):  
Limnologische Studien an einigen Seen der Ostalpen. - *Arch. Hydrobiol.* **32**: 167-319.
- SHAPIRO, J.; V. LAMARRA & M. LYNCH (1975):  
Biomaniipulation: An ecosystem approach to lake restoration. In: Brezonik, P. L. & Fox & J. L. (eds.) *Water Management Through Biological Control*, Report No. ENV-07-75-1. - University of Florida, Gainesville, pp. 85-96.
- SUTTLE, C.A.; A.M. CHAN, W.D. TAYLOR & P.J. HARRISON (1986):  
Grazing of planktonic diatoms by microflagellates. - *J. Plankt. Res.* **8**: 393-398.
- UHLMANN, D. (1954):  
Zur Kenntnis der natürlichen Nahrung von *Daphnia magna* und *Daphnia pulex*. - *Z. f. Fischerei* **3**: 449-478.
- WEISSE, T.; H. MÜLLER, R.M. PINTO-COELHO, A. SCHWEIZER, D. SPRINGMANN & G. BALDRINGER (1990):  
Response of the microbial loop to the phytoplankton spring bloom in a large prealpine lake. - *Limnol. Oceanogr.* **35**: 781-794.

**Anschrift des Verfassers:**

Prof. Dr. Hartmut Arndt  
Universität Köln  
Zoologisches Institut (Ökologie)  
Weyertal 119  
D-50923 Köln

# Bio-manipulation und das mikrobielle Nahrungsnetz

Hans GÜDE

## 1. Einleitung Von der "klassischen" Nahrungskette zum mikrobiellen Nahrungsnetz

In seiner allgemeinsten Form sollte unter dem Begriff "Bio-manipulation" eigentlich jede Art von gezieltem Eingriff in Lebensgemeinschaften eines Ökosystems verstanden werden. In der limnologischen Fachwelt ist dieser Begriff jedoch weitgehend nur für den steuernden Eingriff in pelagische Lebensgemeinschaften von Stehgewässern besetzt, wobei das Ziel einer Reduktion der Biomasse des Phytoplanktons durch Begünstigung des algenfressenden Zooplanktons verfolgt wird. Bio-manipulation in diesem Sinne ist also auch eine von mehreren Möglichkeiten, durch interne Eingriffe zur Restaurierung von Seen beizutragen und wurde deshalb nicht nur im Zusammenhang mit ihrer grundsätzlichen Bedeutung für das Verständnis von Struktur und Funktion aquatischer Ökosysteme, sondern vor allem auch im Hinblick auf ihre Anwendbarkeit für die Praxis der Seentherapie diskutiert.

Die anfängliche Anziehungskraft der Bio-manipulation für Theoretiker und Praktiker beruhte sicher nicht zuletzt auf dem zugrunde gelegten bestehend einfachen Ansatz, der ja vollständig auf dem klassischen Konzept linearer Nahrungsketten aufbaut. Damit wird jedoch zwangsläufig die in Wirklichkeit gegebene viel komplexere Vielfalt von direkten und indirekten Wechselbeziehungen innerhalb der Lebensgemeinschaft und ihrem Lebensraum nicht berücksichtigt (Abb. 1). An diesem Punkt setzen denn auch erwartungsgemäß die Mehrzahl der Erklärungsversuche an, warum die bislang vorliegende Erfolgsstatistik solcher Maßnahmen nicht gerade als überwältigend bezeichnet werden kann (REYNOLDS 1994). So sehr damit zweifellos die Ernüchterung hinsichtlich der Erfolgsaussichten von Bio-manipulationsmaßnahmen zugenommen hat, so wenig wäre es berechtigt, den Grundgedanken der Bio-manipulation, d.h. steuernd in die Biozönose einzugreifen, allein deshalb als vollkommen aussichtslos abzutun. Allerdings bestärken diese Überlegungen zusammen mit den bislang vorliegenden Erfahrungen die Gewißheit, daß wirklich steuernde Eingriffe in Lebensgemeinschaften wenn überhaupt - nur bei Anwendung wirklichkeitsnäherer und deshalb komplexerer Modellvorstellungen über Struktur und Funktion aquatischer Ökosysteme erfolgreich sein können.

Unter mehreren Gesichtspunkten, die beim Ansatz der klassischen linearen Nahrungskette zwangsläufig

unberücksichtigt bleiben, muß sicher nicht zuletzt der Beitrag des mikrobiellen Nahrungsnetzes zu den pelagischen Stoffumsetzungen und Nahrungsbeziehungen genannt werden. Etwa zeitgleich mit der Verbreitung der Bio-manipulation erfolgte ja auch eine Schwerpunktverlagerung in der Betrachtung von Struktur und Funktion aquatischer Ökosysteme. Es wurde nämlich zunehmend offensichtlich, daß auch die bislang nur im Zusammenhang mit Abbauprozessen gesehenen funktionell unter dem Begriff Destruenten zusammengefaßten heterotrophen Mikroorganismen (Bakterien, Pilze, Protozoen) durchaus auch in das trophische Gefüge der Lebensgemeinschaften eingebunden sind und sowohl im Hinblick auf Biomasse als auch Produktion keinesfalls vernachlässigt werden können. (GÜDE 1989, RIEMANN & CHRISTOFFERSEN 1993). Wenn auch diese Schwerpunktsverlagerung nicht unbedingt als Paradigmenwechsel gesehen werden kann (als solcher wird es gern unter dem Schlagwort "microbial loop" verkauft, obwohl es konzeptionell schon lange zuvor unter dem Begriff der Detritus-Nahrungskette vorgedacht war), so zwangen doch insbesondere durch neue methodische Ansätze erhärtete Erkenntnisse über quantitative Einbindungen der Mikroorganismen zu einem Überdenken der relativen Bedeutung der unterschiedlichen Stoffflüsse und Nahrungsbeziehungen in aquatischen Ökosystemen. Wie weit diese neuen Sichtweisen im Extrem betont werden, mag aus einem statement von WETZEL 1995 hervorgehen: "Non predatory death and metabolism by prokaryotic and protistan heterotrophs dominate. Continued application of animal-oriented relationships to the integrated process-driven couplings of the aquatic ecosystems impedes understanding of quantitative ecosystem pathways and control mechanisms" (Nicht fraßbedingte Mortalität und durch Prokaryonten und Protisten getragene Stoffumsätze sind vorherrschend. Die fortgesetzte Anwendung von Beziehungen, die sich am Beitrag tierischer Organismen für Prozessabläufe und Verknüpfungen in aquatischen Ökosystemen orientieren, stellen ein Hindernis auf dem Weg zum Verständnis von quantitativen Stoffflüssen und Kontrollmechanismen dar).

Dieses sicher als Provokation gedachte statement WETZEL's ist natürlich nur schwer mit dem Ansatz der Bio-manipulation in Einklang zu bringen, der ja konzeptionell vollständig auf der Regulation der Lebensgemeinschaft und ihrer Stoffumsätze von oben ("top down") durch tierische Fraßorganismen

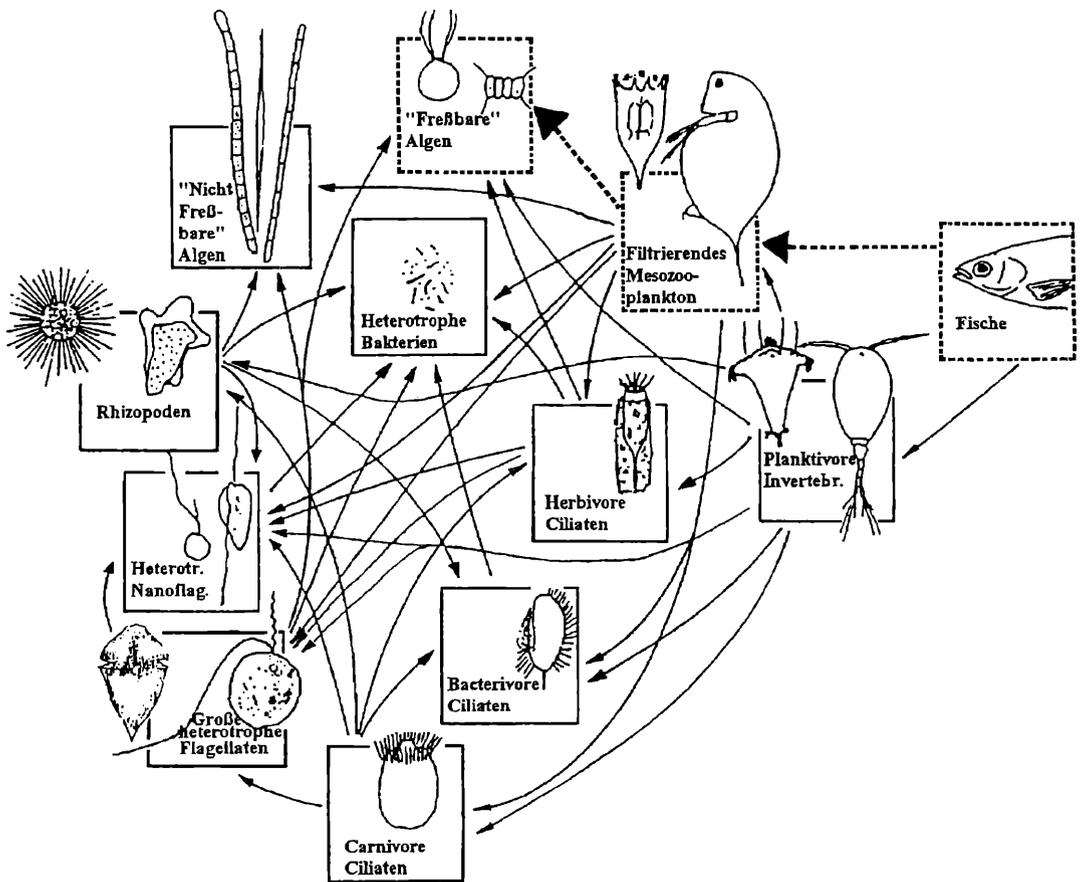


Abbildung 1

Schematische Darstellung der Nahrungsbeziehungen in pelagischen Nahrungsnetzen mit der Berücksichtigung der mikrobiellen Lebensgemeinschaft. Die für die Biomaniipulation konzeptionell zugrundegelegten Organismengruppen (Kennzeichnung durch gestrichelte Kästchen bzw. Pfeile) beinhalten mit nur drei Kompartimenten einen Bruchteil des komplexen Gesamtsystems (Nach ARNDT 1993).

aufbaut und gerade diesen damit eine überragende Rolle im Ökosystem zuweist. Unabhängig davon jedoch, ob WETZEL's Argument zutrifft oder nicht (es wird später noch mehrfach darauf eingegangen werden), stellt sich also auf jeden Fall im Zusammenhang mit der Biomaniipulation die Frage, in welcher Weise die dafür zunächst ausschließlich betrachtete klassische Nahrungskette mit der mikrobiellen Lebensgemeinschaft in Beziehung steht und welche möglichen Konsequenzen sich daraus für Theorie und Praxis der Biomaniipulation ergeben. Dieser Punkt soll daher im Mittelpunkt des vorliegenden Beitrags stehen. Dabei soll zunächst betrachtet werden, welche direkten und indirekten Einflüsse von der klassischen Nahrungskette auf die Mikroorganismen ausgehen. Im nächsten Schritt sollen umgekehrt die vom mikrobiellen Nahrungsnetz ausgehenden Einflüsse auf die Organismen der klassischen Nahrungskette beleuchtet werden.

Schließlich soll versucht werden, die potentielle Bedeutung der wechselseitigen Beeinflussungen zwischen Mikroorganismen und klassischer Nahrungskette für die Erfolgsaussichten von Biomaniipulationsmaßnahmen zu skizzieren.

## 2. Einflüsse von Phyto- und Zooplankton auf die mikrobielle Lebensgemeinschaft

Wie das Zooplankton sind auch die heterotrophen Mikroorganismen auf organische Substanzen als Energie- und Kohlenstoffquelle angewiesen. Unter der zumindest für größere organisch unbelastete Seen weitgehend berechtigten Annahme, daß die autochthone Primärproduktion des Phytoplanktons die alleinige Quelle für Energie- und Kohlenstoff für alle heterotrophen Organismen der pelagischen Lebensgemeinschaft darstellt, folgt die schon fast triviale Feststellung, daß auch das Wachstum der heterotrophen Mikroorganismen zunächst in hohem Maß von der Primärproduktion des Phytoplanktons abhängen sollte.

Auf den ersten Blick fügt sich in dieses Bild gut ein, daß ein positiver Zusammenhang zwischen der Trophie von Seen und der Abundanz bzw. Produktion von Bakterien gefunden wird (COLE et al. 1987). Bei genauerem Hinsehen stellt man aber fest, daß sich dieser Zusammenhang erstens nur bei doppelt logarithmischer Betrachtung ergibt, und zweitens selbst dann nicht gerade überwältigend hohe Korre-

lationskoeffizienten aufweist. Diese Befunde geben also schon deutliche Hinweise darauf, daß die Primär-Produktion des Phytoplanktons sicher eine wichtige, keinesfalls aber die alleinige Einflußgröße für die Entwicklung der mikrobiellen Populationen in einem See sein kann.

Um den hier betrachteten Kohlenstoff- und Energiefluß vom Phytoplankton zu den heterotrophen Mikroorganismen zu verstehen, muß man sich vor allem auch die Hauptwege vor Augen führen, auf denen diese Flüsse erfolgen können (Abb. 2): Solange die Algen lebendig sind, wird die Kohlenstoffversorgung der Bakterien auf die Exkretion organischer Substanzen durch die Algen beschränkt sein (Abb. 2, Fluß 2). Diese kann zwar kurzfristig beträchtliche Anteile der Primärproduktion beinhalten, beträgt in der Regel aber deutlich weniger als 10 % der Primärproduktion (BERMAN & KAPLAN 1984). Der Stofffluß von Algen zu Bakterien würde demnach unter diesen Bedingungen zunächst vergleichsweise gering bleiben. Zwar steht das noch nicht im Widerspruch zum postulierten positiven Zusammenhang zwischen Primär- und mikrobieller Sekundärproduktion, wohl aber zu der angenommenen hohen quantitativen Bedeutung der heterotrophen Mikroorganismen, wie sie im Bild WETZEL's (s.o.) suggeriert wird.

In diesem Bild wird aber die hier zunächst noch nicht berücksichtigte Mortalität der Algen als entscheidender Prozess für die Stoffflüsse von Primärproduzenten zu Mikroorganismen dargestellt. Tatsächlich wird beim Absterben einer Alge der gesamte Zellinhalt bis auf mögliche refraktäre Bestandteile für mikrobielles Wachstum verfügbar und damit auch der Anteil der mikrobiellen Produktion potentiell bedeutend erhöht. Kann aber die von WETZEL somit vorausgesetzte Dominanz "nicht fraßbedingter" Mortalität für die einzelligen Algen wirklich als so selbstverständlich angenommen werden? Natürlich wird auch eine Algenzelle nicht unendlich lange leben, doch anders als bei Mehrzellern ist für Einzeller der Zelltod nicht im Lebensprogramm, mithin ist in diesem Fall also auch keine natürliche Seneszenz zu erwarten. Aufgrund der schon von WEISMANN postulierten "potentiellen" Unsterblichkeit des Einzellers wird also Zelltod ohne Fremdeinwirkung zunächst nur bei Defektmutanten zu erwarten sein, wie sie ja auch natürlicherweise - wenn auch mit geringem Prozentsatz - vorkommen. Somit bliebe aber auch bei Berücksichtigung dieser Art natürlicher Mortalität der Stofffluß von Algen zu Bakterien immer noch sehr bescheiden.

Diese Schlußfolgerung kann auch durch zahlreiche experimentelle Untersuchungen mit Algen-Bakterien-Kultursystemen bestätigt werden. In solchen Systemen erweisen sich die Algen in der Regel als sehr langlebig und der Anteil der Bakterien an den Stoffumsätzen bleibt dann immer vergleichsweise gering (z.B. GÜDE 1985, ARNDT et al. 1992). Natürlich zeigt auch die oft leidvolle experimentelle

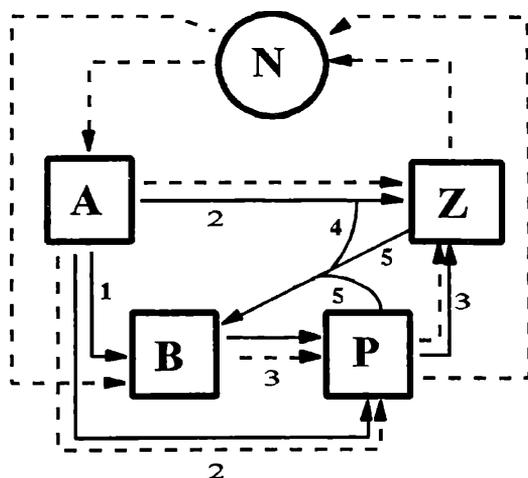


Abbildung 2

**Schematische Darstellung der Kohlenstoff- (durchgezogene Pfeile) und Nährstoffflüsse (gestrichelte Pfeile) in der planktonischen Lebensgemeinschaft.**

A= Algen, B=Bakterien, P=Protozoen, Z = Meso-Zooplankton, N = Nährstoffe, 1 = Exkretion und nicht fraßbedingte Mortalität der Algen, 2 = Grazing der Algen durch herbivore Organismen, 3 = Energietransfer über Detritusnahrungskette, 4 = Kohlenstoffversorgung der Bakterien über "sloppy feeding, 5 = Kohlenstoffversorgung der Bakterien über Ausscheidung organischer Substanzen. Nach WETZEL 1995 dominieren Fluß 1 und allenfalls noch Fluß 3, im vorliegenden Beitrag wird auf die hohe Bedeutung der Flüsse 2, 3, 4 und 5 verwiesen.

Erfahrung, daß es in solchen Kultursystemen durchaus auch zu unvorhersagbaren Zusammenbrüchen der Algenkulturen kommt, denen dann starke Populationszunahmen von heterotrophen Mikroorganismen folgen. Das entspricht auch vollständig der Erfahrung aus natürlichen Gewässern, wo es ja auch immer wieder zu eindeutig nicht fraßbedingten Zusammenbrüchen von Algenblüten mit nachfolgenden Spitzen mikrobieller Produktion kommt. Ein besonders eindrucksvolles Fallbeispiel dafür bietet z.B. die regelmäßige Entwicklung von Algenblüten des Dinoflagellaten *Peridinium gatunense* im See Genezareth, der im Frühjahr enorme Biomassen im See produziert, wovon nur vernachlässigbare Anteile direkt von den Konsumentenpopulationen verwertet werden können.

Mit Beginn der Schichtungsperiode kommt es regelmäßig zum Zusammenbruch der Population gefolgt von entsprechenden Spitzen bakterieller Produktion (BERMAN et al. 1995). Solche Fallbeispiele verleiten natürlich gerade wegen ihrer Augenfälligkeit besonders dazu, exemplarisch gesehen zu werden und damit fester Bestand des Lehrbuchwissens zu werden, was aber immer auch die Gefahr unzulässiger Verallgemeinerung in sich birgt. Dazu kommt zusätzlich noch die Versuchung, solche Phänomene mit Begriffen zu beschreiben, die gleichzeitig auch kausale Erklärungen suggerieren. So wird als "Erklärung" des plötzlichen Zusammenbruchs von Algenblüten oft der Begriff "Auto-

lyse" angeboten, was aber nach obigen Überlegungen sicher unzulässig ist, da der in diesem Begriff implizierte programmierte Zelltod bei Einzellern ja auszuschließen ist. Für die vorliegende Betrachtung muß vielmehr bedacht werden, daß über weite Zeiträume und Bereiche des Pelagials limnischer und mariner Systeme, wie z.B. in großen Seen oder im freien Ozean offensichtlich fließgleichgewichtsähnliche Stoffflüsse ohne ausgeprägte Ausbildung solcher Algen-Bakterien-Sukzessionen vorherrschen, so z.B. auch im oben aufgeführten Fallbeispiel des Sees Genezareths während der überwiegenden Zeit des Jahres. Zur Erklärung solcher offensichtlich häufig bestehenden Gleichgewichte zwischen Produktions- und Verlustprozessen ist das so gerne herangezogene Lehrbuchbeispiel der Wachstumskurve mit Wachstums-, stationärer und Absterbephase aber wohl kaum ausreichend, da nach obigen Überlegungen die Geschwindigkeit des Absterbens von Algenpopulationen bei ausschließlich "natürlicher" Mortalität (also ohne Fremdeinwirkung) weit geringer als die des Zuwachsens sein sollte.

Nach diesen Überlegungen muß also zwingend angenommen werden, daß die in der Natur offensichtlich erhöhten Verluste nur durch zusätzliche von außen wirkende Faktoren zustande kommen. Als solche Verlustfaktoren kommen eine große Zahl von nicht mit Freßprozessen zusammenhängenden Faktoren wie Parasitismus, Virusbefall, mechanische Schädigung, toxische Substanzen, Sedimentation etc. in Frage, deren relative Bedeutung fallweise sehr unterschiedlich sein kann. Es kann aber wohl kaum bestritten werden, daß neben diesen Faktoren Freßprozesse als wichtigste Verlustquelle für das Phytoplankton gesehen werden müssen, worauf ja auch ganz wesentlich der Ansatz der Biomanipulation beruht. Deutlicher Beleg dafür ist sicher der in vielen Seen regelmäßig beobachtete und mit dem Begriff Klarwasserstadium verbundene Zusammenbruch der Algenfrühjahrsblüte, der allgemein mit der "Überweidung" der Algenbestände durch filtrierendes Zooplankton erklärt wird (SOMMER et al. 1986). Mit der Biomanipulation wird ja der Versuch unternommen, diesen in der Natur normalerweise kurzfristigen also nicht stabilen Zustand langfristig zu stabilisieren. Doch ist Fraßmortalität nicht nur während solcher augenfälligen Extremsituationen bedeutend, sondern sie kann durchaus auch während der viel häufigeren gleichgewichtsähnlichen Situationen als wichtigste Verlustquelle fungieren, wie es z.B. am Bodensee durch die Auswertung umfangreicher Feld-Daten mit Hilfe modellmäßiger Betrachtungen belegt werden kann (GAEDKE et al. 1995).

Wenn also - in Übereinstimmung mit dem Konzept der Biomanipulation, jedoch im Widerspruch zu WETZEL's Bild - Freßprozesse zumindest in pelagialen Habitaten als eine der bedeutendsten Mortalitätsfaktoren für das Phytoplankton angesehen werden können, Algenmortalität aber wiederum eine

Hauptvoraussetzung für einen erhöhten Stofffluß von Algen zu Mikroorganismen darstellt, so ergibt sich daraus schon eine erste Antwort für die hier ebenfalls gestellte Frage nach der potentiellen Bedeutung des algivoren Zooplanktons für die heterotrophen Mikroorganismen. Danach sollte nämlich das Zooplankton zunächst einmal die Verfügbarkeit der Algenproduktion für die Mikroorganismen erhöhen. Auf den ersten Blick erscheint das zunächst widersprüchlich, da ja der vom Zooplankton konsumierte Anteil der Primärproduktion für die Mikroorganismen verloren scheint. Hierzu muß aber berücksichtigt werden, daß erstens bei der mit dem Freßprozess einhergehenden mechanischen Zerstörung der Algenzelle vielfach Zellbestandteile auslaufen, wofür der Begriff "sloppy feeding" (LAMPERT 1978) geprägt wurde. Darüber hinaus ist aber auch die Verwertung der ingestierten Algen durch das Zooplankton nie vollständig. So wird z.B. häufig das polysaccharidhaltige Zellwandmaterial vom Zooplankton kaum verwertet. Damit stellt auch die Ausscheidung von Faeces einen sehr bedeutenden Mechanismus zur Erschließung von sonst nicht verfügbaren Energie- und Kohlenstoffquellen aus der Primärproduktion für die Mikroorganismen dar. Darüber hinaus bewirkt das Zooplankton einen großen Teil der Regeneration von Nährstoffen und erhöht damit die Produktivität des Phytoplanktons, was über den oben beschriebenen Bypass-Weg wiederum den Mikroorganismen zugute kommt (Abb. 2).

Daß diese durch das Zooplankton bewirkte erhöhte Erschließung der Primärproduktion sich tatsächlich auch in der Produktivität und den Stoffumsätzen der heterotrophen Mikroorganismen nachhaltig niederschlägt, kann durch zahlreiche experimentelle Untersuchungen und durch Feldstudien belegt werden. So konnte gezeigt werden, daß bakterielle Wachstumsraten und die bakterielle Respiration organischer Substanzen immer während Phasen erhöhten Algengrazings durch das Zooplankton deutlich erhöht waren (z.B. GÜDE 1988, ARNDT et al. 1993, JÜRGENS 1994). Auch in experimentellen Untersuchungen zeigte sich, daß der Algenfraß einen mehrfachen Anstieg bakteriellen Wachstums und Stoffumsatzes im Vergleich zu den Kontrollversuchen ohne Freßorganismen bewirkte (z.B. GÜDE 1985, 1988, ARNDT et al. 1992, 1993). Wenn also Mikroorganismen tatsächlich bedeutende Anteile an den Stoffumsätzen im Pelagial erlangen können, so verdanken sie das zu einem großen Teil der Unterstützung durch algivore Freßorganismen, die somit auch als eine der wichtigsten Antriebskräfte für die Stoffkreisläufe gesehen werden können.

Neben diesem wichtigen indirekten Einfluß sind hier aber natürlich insbesondere auch direkte Einflüsse des Zooplanktons auf die Mikroorganismen zu bedenken, die damit zusammenhängen, daß die Mikroorganismen selbst ja auch potentielle Futterquellen für das Zooplankton darstellen (GÜDE 1986, 1989). Damit kann das Zooplankton auch direkt

regulierend auf Populationsdynamik und Struktur der mikrobiellen Lebensgemeinschaft einwirken. Um die daraus resultierenden Einflußmöglichkeiten zu beurteilen, muß man sich zunächst die wichtigsten Fraßbeziehungen zwischen Mikroorganismen und Zooplankton vor Augen führen (ARNDT 1993).

Basis für die Detritusnahrungskette ist ja die Produktion der heterotrophen Bakterien. Ein Großteil dieser Produktion wird durch einzellige Protozoen, darunter vor allem heterotrophe Flagellaten, aber auch Ciliaten und mixotrophe Algen verwertet. Daneben können aber auch Vertreter des "klassischen" Zooplanktons, wie Rotatorien und Crustaceen als Bakterienkonsumenten wirken. Unter Letzteren haben sich besonders filtrierende Cladoceren als effiziente Bakterienfresser erwiesen, was für die Biomanipulation bedeutende Konsequenzen haben sollte, da ja durch diese Maßnahme gerade diese Organismen begünstigt werden. Vom klassischen Zooplankton gehen aber auch indirekte Auswirkungen für den Fraßdruck auf die Mikroorganismen aus, indem sie auch die ebenfalls bakterienfressenden Protozoen durch Fraß effizient kontrollieren können.

Aus diesen sehr komplexen Fraßbeziehungen resultieren in jedem Fall bedeutsame Einwirkungen auf die Mikroorganismen, die zunächst vor allem die

Struktur der Lebensgemeinschaften betreffen (GÜDE 1989, JÜRGENS & GÜDE 1994, JÜRGENS 1994): Ohne Fraßorganismen dominieren einfach strukturierte, mehrheitlich aus frei suspendierten Einzelzellen bestehende Bakterienpopulationen. Unter Fraßdruck von Protozoen ändert sich die Struktur der bakteriellen Lebensgemeinschaft zu komplexeren Wuchsformen, wie Filamenten und Zellaggregaten. Diese Strukturen, die durch Selektion fraßresistenter Formen erklärt werden können, ändern sich wiederum hin zur Dominanz von frei suspendierten Einzelzellen, wenn filtrierende Cladoceren die planktische Lebensgemeinschaft kontrollieren. Das wird zum einen damit bewirkt, daß die bakterienfressenden Protozoen auch durch das Crustaceenzooplankton kontrolliert werden, und der damit von diesen ausgehende Selektionsdruck auf die Bakterien verringert wird. Zum andern passen die vor allem wegen ihrer Größe gegen Protozoen fraßresistenten Wuchsformen durchaus noch in das potentielle Größenspektrum von Futterorganismen des filtrierenden Crustaceenplanktons, demgegenüber diese Formen also ihren Fraßschutz verlieren (Abb. 3).

Neben diesem somit erwiesenen Einfluß auf die Struktur sind natürlich auch Einflüsse auf die Funktionen des mikrobiellen Nahrungsnetzes zu erwarten, die jedoch bislang noch nicht in derselben In-

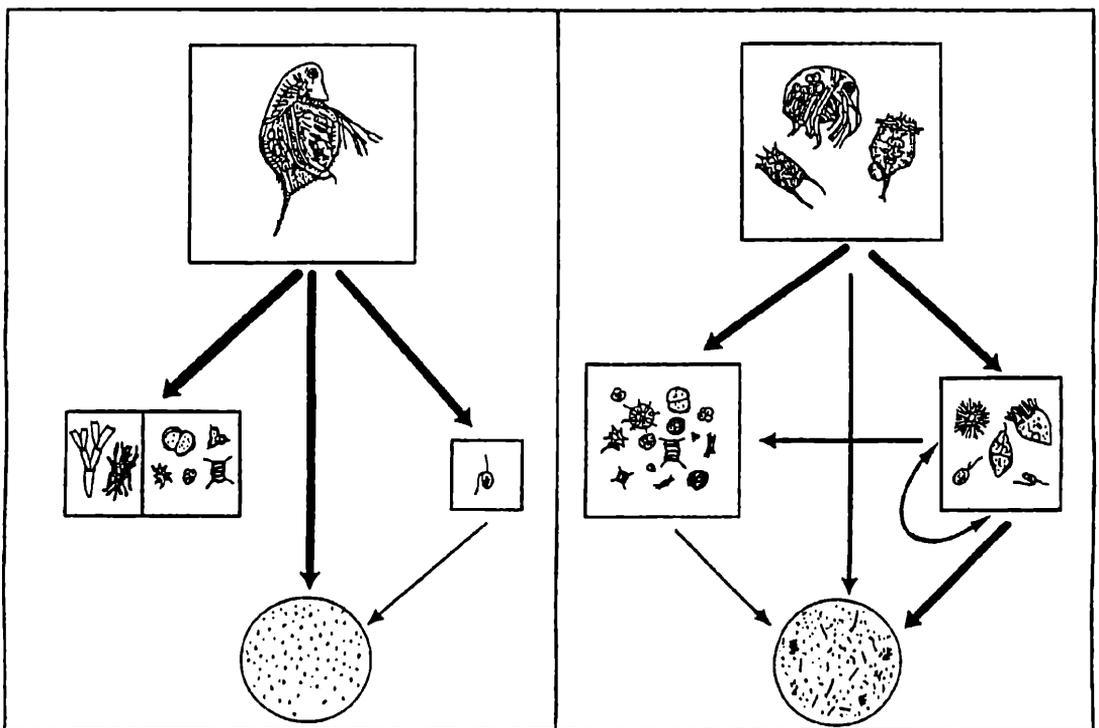


Abbildung 3

Schematische Darstellung des Einflusses von großem (begünstigt durch Biomanipulation, rechte Hälfte der Abbildung) bzw. kleinem filtrierendem Mesozooplankton (begünstigt durch Fraßkontrolle planktivorer Fische, linke Hälfte der Abbildung) auf die Struktur des planktischen Nahrungsnetzes. Oben jeweils das Zooplankton-, links das Phytoplankton-, rechts das Protozoenplankton- und unten das Bakterienplanktonkompartiment. Die Breite der Pfeile bzw. die Größe der Kästchen soll die relative Bedeutung des Fraßdruckes und der Nahrungsversorgung andeuten (nach JÜRGENS 1994)

tensität untersucht worden sind. Offensichtlich ist aber zumindest für die Bakterien, daß sich Bakterienfraß auch auf diese produktionssteigernd auswirkt. Das wird u.a. ebenfalls mit der effizienten Regeneration von anorganischen Nährstoffen sowie von organischen Kohlenstoffquellen bei gleichzeitiger Reduktion der mikrobiellen Populationsdichten begründet. Damit wird eine Wachstumslimitierung der Bakterien verhindert, die dann der maximal möglichen Wachstumsgeschwindigkeit nahekommen können. In jedem Fall kann also zusammenfassend festgestellt werden, daß durch die Biomanipulation starke Kaskadeneffekte auf das mikrobielle Nahrungsnetz ausgehen, obwohl dies gar nicht die beabsichtigte Zielgruppe für dieses Verfahren darstellt.

### 3. Einflüsse der mikrobiellen Lebensgemeinschaft auf Phyto- und Zooplankton

Wenn somit die mikrobielle Lebensgemeinschaft essentiell von den Gliedern der klassischen Nahrungskette abhängt, so ergibt sich gerade im Zusammenhang mit der Biomanipulation die mindestens ebenso interessante Frage, ob und in welcher Weise auch von der mikrobiellen Lebensgemeinschaft rückwirkend Einflüsse auf die Populationen der klassischen Nahrungskette ausgehen. Da das Hauptziel der Biomanipulation die Verringerung der Algenproduktion durch Zooplanktonfraß ist, ist hier insbesondere die Bedeutung der mikrobiellen Lebensgemeinschaft für die Produktivität des Phytoplanktons wie auch die quantitative Bedeutung als Futterquelle für das Zooplankton zu betrachten.

Zum Verständnis der Beeinflussung der Produktivität des Phytoplanktons durch das mikrobielle Nahrungsnetz ist vor allem seine Bedeutung für die Kreisläufe von produktionslimitierenden Nährstoffen zu berücksichtigen. Im ursprünglichen Bild von der Rolle der Mikroorganismen als "Destruenten" wurde diesen ja vor allem im Hinblick auf die Mineralisierung organischer Substanzen und damit auch auf die Regeneration von Nährstoffen eine entscheidende produktionsstimulierende Rolle zugewiesen. Diese Funktion kann durchaus auch heute noch so gesehen werden, wenn man die gesamte heterotrophe mikrobielle Lebensgemeinschaft unter dem Begriff "Destruenten" versteht. Lange Zeit wurde aber nur der bakterielle Anteil damit assoziiert, was unter dem Gesichtspunkt der Biomassenanteile sicher berechtigt ist, funktionell jedoch erheblich unterschiedlich bewertet werden muß. Es zeigte sich nämlich, daß Bakterien alleine äußerst effizient mit den Algen um die Nährstoffe konkurrieren und diese auch wegen spezifisch höherer Nährstoffgehalte der Biomasse in vergleichsweise hohem Umfang binden können (z.B. GÜDE 1990, JÜRGENS & GÜDE 1990). Damit wirken die Bakterien zunächst als sehr wirkungsvolle Nährstoff-Fallen, die somit - anders als die Biomanipulation - von unten (bottom up) regulierend die Primärpro-

duktion steuern können. Das wurde auch experimentell mehrfach belegt (z.B. GÜDE 1985, JÜRGENS & GÜDE 1990, ROTHHAUPT 1992). Wie diese Untersuchungen aber auch zeigten, wird die durch Nährstoffbindung bewirkte Hemmung der Primärproduktion des Phytoplanktons aber zumindest teilweise rückgängig gemacht, wenn die Bakterien selbst gefressen und damit deren Nährstoffe regeneriert werden. Dabei ist es zunächst unerheblich, welche Organismen den Bakterienfraß bewirken. Da sich in vielen Fällen Protozoen als Hauptkonsumenten der Bakterien erweisen, erfüllen diese somit zumindest zusammen mit den Protozoen die ursprüngliche Funktion der Destruenten. Mögliche Einschränkungen ergeben sich allerdings aus dem oben erwähnten starken Einfluß der Protozoen auf die Struktur der Bakterienpopulationen. Mit der dann zu erwartenden verstärkten Ausbildung fraßresistenter Wuchsformen würde auch ein erhöhter Anteil der Bakterienbiomasse dem Fraß entzogen und deren Nährstoffe demnach auch nicht mehr regeneriert werden. Da bei Fraßdruck durch filtrierendes Crustaceenplankton solche Formen nicht auftreten (s.o.), wäre unter diesen Bedingungen somit ein höherer Regenerationseffekt zu erwarten.

Vieles ist in den letzten Jahren auch zur Bedeutung der Mikroorganismen für die Futterversorgung des Zooplanktons erarbeitet worden (RIEMANN & CHRISTOFFERSEN 1993). Sicher ist, daß diese Nahrungsquelle in vielen Gewässern bedeutend ist, ebenso sicher ist aber allein schon aus theoretischen Überlegungen, daß deren Beitrag zur Gesamtproduktion bedeutend niedriger als der der Primärproduktion ausfallen muß, solange diese die dominante Versorgungsquelle für das Gesamtsystem darstellt. Anders jedoch können die Verhältnisse in mehrheitlich allochthon bestimmten Gewässern - wie z.B. in humosen Seen - liegen, wo die bakterielle Produktion die Primärproduktion bei weitem überwiegen kann. In jedem Fall muß aber auch noch bedacht werden, daß der Transfer von Detritus-Kohlenstoff über Bakterien auch in hohem Maß von der Zahl der Glieder der Detritus-Nahrungskette und deren Wachstumseffizienzen abhängt. Bedenkt man, daß heute - im Gegensatz zu früheren Vorstellungen - schon für die Bakterien eher niedrige Wachstumseffizienzen von 30 % und weniger als realistisch angenommen werden, und daß der Transfer zu den höheren trophischen Ebenen in mehreren Schritten erfolgen kann, so wird kaum zu erwarten sein, daß das im autochthon bestimmten See der entscheidende Energieversorgungsweg für höhere trophische Ebenen darstellt. Allerdings kann dieser Versorgungsweg dann quantitativ an Bedeutung zunehmen, wenn die Bakterien direkt durch filtrierende Crustaceen konsumiert werden, wie das ja bei erfolgreicher Biomanipulation zu erwarten ist. In diesem Fall kommt noch verstärkend hinzu, daß die Bakterien wegen der durch das Zooplankton bewirkten stimulierenden Effekte (s.o.) nahezu unlimitiert wachsen können, was wiederum die Wachstumseffizienz der Bakte-

rien steigert, so daß auch der potentiell in Bakterienproduktion umsetzbare Anteil an der Gesamtproduktion steigt. Unter diesen Umständen kann also der Transfer von Energie und Kohlenstoff über die Bakterien zu höheren trophischen Ebenen mit viel geringeren Verlusten erfolgen.

Gleichwohl muß aber für die Gesamtbetrachtung festgehalten werden, daß die mit der Steuerung der Primärproduktion über Nährstoffregeneration zusammenhängenden Aspekte gegenüber der direkten Nahrungsversorgung von sehr erheblicher Bedeutung sind. Auch insofern kann kaum von einem Paradigmenwechsel gesprochen werden, da die so sich abzeichnende Hauptfunktion der mikrobiellen Lebensgemeinschaft als Ganzes ja durchaus der den "Destruenten" zugeordneten entspricht. Das schließt allerdings nicht aus, daß im Einzelfall auch mit der Nahrungsversorgung zusammenhängende Aspekte wichtige funktionelle Bedeutung erhalten können.

#### 4. Bedeutung der Wechselbeziehungen zwischen mikrobieller und klassischer Nahrungskette für die Biomanipulation

Aus den vorangehenden Darstellungen wurde deutlich, daß die Hauptbedeutung der mikrobiellen Lebensgemeinschaft in ihrem potentiellen Einfluß auf die Verfügbarkeit von Nährstoffen für das Phytoplankton und damit für die Produktivität des Gesamtsystems zu sehen ist. Damit erfolgt die mögliche Einflußnahme insbesondere durch Regulation von unten (bottom up), also genau auf der Regulationsebene, die durch die Biomanipulation mit ihrer angestrebten Dominanz der Kontrolle von oben (top down) eigentlich außer Kraft gesetzt werden soll. In der Tat trägt ja das durch die Biomanipulation geförderte filtrierende Cladocerenplankton auf mehrere Weise (s.o.) wirkungsvoll zur Regeneration von Nährstoffen und damit zur Verhinderung von Nährstofflimitierung des Algenplanktons bei. Zudem ist nach diesen Überlegungen auch anzunehmen, daß die relative Bedeutung der mikrobiellen Lebensge-

meinschaft mit steigender Trophie der Gewässer abnehmen sollte (Abb. 4). Da aber Biomanipulationsmaßnahmen sinnvollerweise bevorzugt an hoch eutrophierten Gewässern eingesetzt werden, wird auch verständlich, daß mit der mikrobiellen Lebensgemeinschaft zusammenhängende Aspekte für die Konzeption der Biomanipulation zunächst vernachlässigt werden konnten.

Wie umfangreiche Untersuchungen an dänischen Fallbeispielen (JEPESEN et al. 1992), aber auch die Erfahrungen an der Talsperre Bautzen (siehe Beitrag BENNDORF) zeigten, können dennoch auch in solchen hoch eutrophen Gewässern Einflüsse von der mikrobiellen Lebensgemeinschaft ausgehen, die für den Erfolg der Maßnahme mitentscheidend sein können. Diese Einflüsse gründen sich aber ausschließlich auf die oben zunächst als insgesamt quantitativ weniger bedeutend eingeschätzte Nahrungsversorgung des Zooplanktons. Um zu verstehen, daß diese dennoch für das System bedeutsam werden können, muß vor allem auch der potentielle Beitrag zur Stabilisierung der Zooplanktonpopulation bedacht werden. Wie schon von REYNOLDS 1994 betont wurde, besteht ein Hauptproblem der Biomanipulation in ihrer geringen Langzeitstabilität, da die Zooplanktonpopulationen immer zu einer Überausbeutung ihrer Nahrungsressourcen tendieren und dann selbst zusammenbrechen werden. Eine Stabilisierung der Bestandsdichten des Zooplanktons könnte aber bewirkt werden, wenn eine Nahrungsquelle zur Verfügung steht, deren Produktion durch Zooplanktonfraß nicht mehr direkt kontrolliert werden kann. Als solche können beispielsweise fraßresistente Blaualgen dienen, die ja auch im Stausee Bautzen den Hauptteil der Algenbiomasse darstellen, weil sie wegen des hohen Fraßdrucks vom Zooplankton einen hohen Selektionsvorteil haben. Wegen ihrer Fraßresistenz sind diese Algen natürlich nicht direkt für das Zooplankton verfügbar, sie können deshalb eine sehr große Biomasse mit allerdings vergleichsweise geringen Umsätzen aufbauen. Obwohl auch in diesem

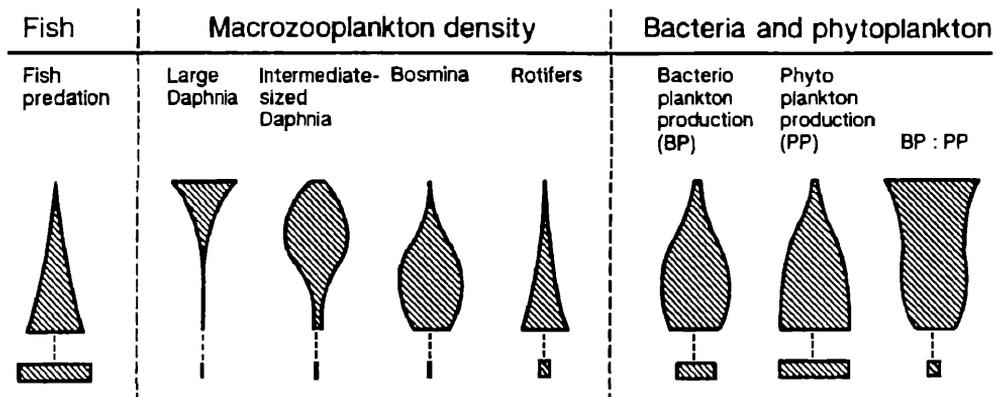


Abbildung 4

Relative Bedeutung verschiedener Organismengruppe der pelagischen Lebensgemeinschaften hoch eutropher Seen je nach Ausmaß der Fraß-Kontrolle des Mesozooplanktons durch planktivore Fische (nach JEPPESEN et al. 1992)

Fall der Anteil der Exkretion und nicht fraßbedingter Algenmortalität an der Gesamtproduktion vergleichsweise gering ist, steht damit wegen der insgesamt immens großen Algenbiomasse eine Kohlenstoffversorgung zur Verfügung, deren absolute Höhe durchaus die Größenordnung der Gesamtprimärproduktion mesotropher Seen erreicht. Wie an den dänischen Fallbeispielen gezeigt wurde (JEP-PESEN 1992), steigt tatsächlich auch die relative Bedeutung der Bakterienproduktion wieder an, wenn große Daphnien das System kontrollieren (Abb. 4) Diese Quelle reicht somit aus, auch längerfristig hohe Bestandsdichten des filtrierenden Zooplanktons aufrechtzuerhalten und damit die angestrebte permanente hohe Filtrierleistung des Zooplanktons zu stabilisieren.

Wenn auch der gegenwärtige Kenntnisstand zu den wechselseitigen Einflüssen zwischen klassischer und mikrobieller Nahrungskette und ihrer Bedeutung für den Erfolg von Biomanipulationsmaßnahmen keinesfalls für eine abschließende Beurteilung ausreichen, so wurde hier doch anhand der vorgebrachten Überlegungen und Fallbeispiele versucht, die Vielfältigkeit dieser Wechselbeziehungen aufzuzeigen. Dabei sollte vor allem deutlich werden, daß eine wie auch immer geartete Steuerung von Ökosystemen letztlich nur erfolgreich sein kann, wenn seine Strukturen und Funktionen in ihrem Systemganzen bekannt sind und richtig eingeordnet werden. Für diese somit unabdingbar erforderliche ganzheitliche Sicht kann aber weder das Bild WETZEL's mit seiner einseitigen Überbetonung der mikrobiellen Lebensgemeinschaft, noch die nur auf der "klassischen" Nahrungskette aufbauende ursprüngliche Konzeption der Biomanipulation als ausreichende theoretische Plattform dienen.

## 5. Zusammenfassung

Im Konzept der Biomanipulation ist die mikrobielle Lebensgemeinschaft (Bakterien und Protozoen) vernachlässigt, obwohl diese nachgewiesenermaßen eine ausschlaggebende Rolle für Struktur und Funktion aquatischer Ökosysteme spielt. Unter den Wechselbeziehungen zwischen der für die Biomanipulation allein berücksichtigten "klassischen" Nahrungskette und dem mikrobiellen Nahrungsnetz ist zunächst vorrangig die erhöhte Verfügbarmachung der Algenbiomasse für die Bakterien zu nennen. Diese verwerten den durch die Freßtätigkeit des Zooplanktons entstehenden Abfall (Detritus) aus der Algenbiomasse und setzen ihn in bakterielle Biomasse um, die dann wiederum über Protozoen oder direkt an das Mesozooplankton gelangt. Neben diesem indirekten Einfluß kann das Mesozooplankton auch direkt durch selektives Grazing von Bakterien und Protozoen die mikrobielle Lebensgemeinschaft beeinflussen. Die Hauptbedeutung des mikrobiellen Nahrungsnetzes ist jedoch weniger eine zusätzliche Erschließung von Kohlenstoff- und Energiequellen für die "klassische" Nahrungskette sondern vielmehr die Aufrechterhaltung einer ho-

hen Primärproduktion durch effiziente Regeneration von Nährstoffen. Damit sinkt aber auch die relative Bedeutung der Mikroben im Zusammenhang mit der Biomanipulation, da diese ja durch ihre angestrebte ausschließliche Kontrolle von oben (top down) eine Kontrolle der Primärproduktion von unten (bottom up) umgeht. Das schließt allerdings nicht aus, daß der Beitrag zur Nahrungsversorgung des Zooplanktons durch die mikrobielle Lebensgemeinschaft funktionell bedeutend werden und damit auch für den Erfolg von Biomanipulationsmaßnahmen mitentscheidend sein kann.

## Summary

Because the concept of biomanipulation is exclusively based on the "classical" food chain the microbial part of the pelagic community (i.e., heterotrophic bacteria and protozoa) has not been included into its conceptual framework, although there is now sufficient evidence supporting the importance of these organisms for the structure and function of aquatic ecosystems. Thus, the question is arising whether and how the microbial community is influenced by the "classical" food chain and to which extent in turn the classical food chain is influenced by microbes.

One of the strongest influences exerted by the classical food chain is the enhancement of the exploitation of algal primary production by bacteria as a result of zooplankton grazing on algae, without which the utilization of algal carbon by bacteria would be drastically reduced. In addition to this indirect effect, bacteria as well as protozoans can be directly influenced by mesozooplankton because both groups can be grazed by mesozooplankton. The most conspicuous result of this influence are strong impacts on the structure of the microbial community which becomes especially apparent at naturally occurring or biomanipulation-induced clear water-phases. Under the control of *Daphnia* the protozoan community is strongly reduced and the bacterial community structure shifts from more heterogenous and complex toward more homogenous and simple morphotypes.

Stimulation of primary production by efficient regeneration of nutrients rather than an increased transfer of carbon and energy to higher trophic levels has to be seen as the predominant influence of the microbial community for the classical food chain. However, within the microbial community the bacterial compartment must be considered to function as a sink rather than as source for nutrients. Therefore grazing on bacteria is a necessary precondition for efficient regeneration of nutrient. Usually protozoans are the predominant grazers of bacteria, however, when *Daphnia* is controlling the system it becomes also the most important grazer on bacteria. Because biomanipulation is aiming at a complete top down control of algal growth while the main regulating influences of the microbial community are acting by bottom up mechanisms, the relative

importance of the microbial food web will be implicitly reduced by biomanipulation. Nevertheless, microbes may contribute to the long-term maintenance of larger stocks of *Daphnia* populations and thus also to the stabilization of biomanipulation.

## 6. Literatur

ARNDT, H. (1993):

Rotifers as predators on components of the microbial web (bacteria, heterotrophic flagellates, ciliates) - a review - *Hydrobiologia* 255/256: 231-246.

ARNDT, H.; H. GÜDE, M. MACEK & K.O. ROTHHAUPT (1992):

Chemostats used to model the microbial food web: evidence for the feedback effect of herbivorous metazoans. - *Arch. Hydrobiol. Beih. Erg. Limnol.* 37: 187-194.

BERMAN, T. & B. KAPLAN (1984):

Diffusion chamber studies of carbon flow from living algae to heterotrophic bacteria. - *Hydrobiologia* 108: 127-132.

BERMAN, T.; L. STONE, Y.Z. YACOBI, B. KAPLAN, M. SCHLICHTER, A. NISHRI & U. POLLINGHER (1995):

Primary production and phytoplankton in Lake Kinneret: A long-term record (1972-1983). - *Limnol. Oceanogr.* 40: 1064-1076.

COLE, J.J.; S. FINDLAY & M.L. PACE (1988):

Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 43: 1-10.

GAEDKE, U.; D. STRAILE & C. PAHL-WOESTL (1995):

Trophic structure and carbon flow dynamics in the pelagic community of a large lake. In: Polis, G & K. Winemiller (eds.): *Food webs: integration of pattern and dynamics*. pp. 60-71 Chapman & Hall, New York.

GÜDE, H. (1985):

Influence of phagotrophic processes on the regeneration of nutrients in two-stage continuous culture systems. *Microb. Ecol.* 11: 185-204.

— (1986):

Loss processes influencing growth of planktonic bacterial populations in Lake Constance. - *J. Plankton Res.* 8: 795-810.

— (1988):

Direct and indirect influences of crustacean zooplankton on bacterioplankton of Lake Constance. - *Hydrobiologia* 159: 63-73.

— (1989):

The role of grazing on bacteria in plankton succession. In: *Plankton Ecology* (ed. U. Sommer), Springer Verlag, Heidelberg. pp. 337-364.

— (1990):

Bacterial production and flow of organic matter in Lake Constance. In: *Ecological structure and function in large lakes* (eds. Tilzer, M. and Serruya, C.), p. 489-502, Springer Verlag.

JÜRGENS, K. (1994):

The impact of *Daphnia* on microbial food webs. - *Mar. Microb. Food Webs* 8: 295-324.

JÜRGENS, K. & H. GÜDE (1990):

Incorporation and release of phosphorus by planktonic bacteria and phagotrophic flagellates. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 59: 271-284.

— (1994):

The potential importance of grazing-resistant bacteria in planktonic systems. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 112: 169-188.

JÜRGENS, K.; H. ARNDT & K.O. ROTHHAUPT (1994):

Zooplankton-mediated changes of bacterial community structure. - *Microb. Ecol.* 27: 27-42.

JEPPESEN, E.; O. SORTKJÆR, M. SØNDERGAARD & M. ERLANDSEN (1992):

Impact of a trophic cascade on heterotrophic bacterioplankton production in two fish-manipulated lakes. *Arch. Hydrobiol. Beih. Erg. Limnol.* 37:219-231.

LAMPERT, W. (1978):

Release of dissolved organic carbon by grazing zooplankton. - *Limnol. Oceanogr.* 23: 831-834.

SOMMER, U., GLIWICZ, Z.M., LAMPERT, W. & DUNCAN, A. (1986):

The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. - *Arch. Hydrobiol.* 106: 433-471.

REYNOLDS, C.S. (1994):

The ecological basis for the successful biomanipulation of aquatic microorganisms: - *Arch. Hydrobiol.* 130: 1-33.

RIEMANN, B. & K. CHRISTOFFERSEN (1993):

Microbial trophodynamics in temperate lakes. *Mar. Microb. Food Webs* 7: 69-100.

WETZEL, R. G. (1995):

Death, detritus, and energy flow in aquatic ecosystems. - *Freshwater Biol.* 33: 83-89.

### Anschrift des Verfassers:

Dr. Hans Güde  
Institut für Seenforschung  
D-88085 Langenargen



# Einfluß periodischer Veränderungen von Milieubedingungen auf mikrobielle Lebensgemeinschaften

Peter A. WILDERER

## 1. Einleitung

Mikrobielle Lebensgemeinschaften existieren in allen aquatischen und terrestrischen Lebensräumen. Daß einzelne Organismenarten einen Lebensraum als Monokultur besiedeln, kommt in der freien Natur kaum vor.

Die Zusammensetzung und Funktion einer mikrobiellen Lebensgemeinschaft wird durch die Milieufaktoren bestimmt, die den jeweils betrachteten Lebensraum kennzeichnen. Die Änderung der Konstellation und der Intensität der Milieufaktoren hat unmittelbare Auswirkungen auf die mikrobielle Lebensgemeinschaft, deren Zusammensetzung und Wirkungsspektrum.

Die Zusammenhänge wurden von HARTMANN (1960) modellhaft mit der Lageveränderung einer "ökologischen Kugel" beschrieben (Abb. 1). Man stelle sich eine Hohlkugel vor, die mit Wasser teilgefüllt ist. Jeder Punkt auf der inneren Oberfläche der Kugel möge eine bestimmte Organismenart repräsentieren. Die Wasserspiegelhöhe über den einzelnen Punkten soll die Populationsstärke der entsprechenden Organismenart beschreiben. Die Kugel wird durch ein Seilsystem und durch Gewichte (Umweltfaktoren), die an den einzelnen Seilen angebracht sind, in einer bestimmten Lage gehalten.

Die Climax-Lage beschreibt eine Situation, in der sich die Organismen an die vorherrschenden Umweltbedingungen (Konstellation der Milieufaktoren) angepaßt haben. Nach Änderung eines Milieufaktors kommt es zu einer Änderung der Umweltbedingungen. Die Kugel dreht sich in eine neue Lage. Die Populationsstärke der einzelnen Vertreter der Lebensgemeinschaft ändert sich und entsprechend ändert sich auch das Leistungsspektrum der Lebensgemeinschaft. Arten, die zuvor in dem Lebensraum heimisch waren, können sich nicht mehr halten und verschwinden daher. Andere Arten wandern ein.

Die Änderung der Artenzusammensetzung geschieht nicht plötzlich, sondern über einen gewissen Zeitraum (Sukzession, ökologische Adaptation). Die Dauer der Sukzession hängt dabei von der Vermehrungsgeschwindigkeit der die Lebensgemeinschaft zusammensetzenden Organismenarten ab. Sie führt zu einer Situation, die in der Ökologie als Climax, in der Bio-Verfahrenstechnik als "stationärer Zustand" bezeichnet wird.

Die charakteristische Zeit für die Einstellung stationärer Verhältnisse hängt also von den realen Vermehrungsraten der beteiligten Organismen ab. Sie liegt für Situationen, wie sie in Fließgewässern sowie in biologischen Kläranlagen angetroffen werden, im Bereich von mehreren Tagen bis Wochen.

Während der Dauer der Sukzession sind die Umweltbedingungen aber in der Regel nicht konstant. Dies gilt für Lebensräume, wie sie in der freien

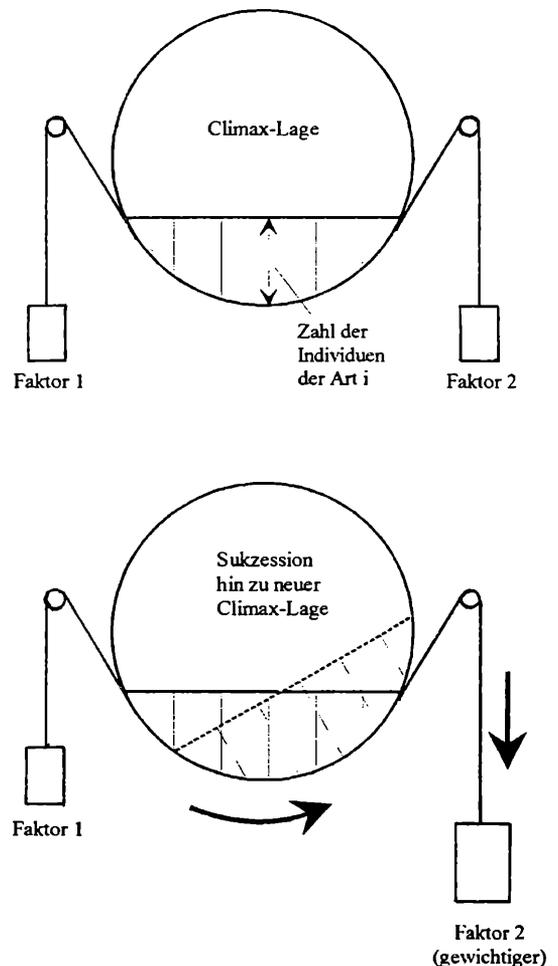


Abbildung 1

"Ökologische Kugel" nach HARTMANN (1960): Lageveränderung infolge Gewichtszunahme des Milieufaktors 2 mit der Folge einer Umschichtung der Lebensgemeinschaft

Natur angetroffen werden ebenso, wie für die Verhältnisse in biologischen Kläranlagen. Wichtige Umweltfaktoren ändern sich zufällig, andere periodisch. Als Beispiel sei auf den Tag-Nacht-Rhythmus und die daraus resultierende tagestypische Veränderung der Photonendichte und der Sauerstoffkonzentration in Oberflächengewässern hingewiesen.

In Kläranlagen sind periodische Änderungen besonders ausgeprägt. Als Folge des steten Wechsels der Aktivitäten von Mensch, Gewerbe und Industrie im Einzugsbereich einer Kläranlage kommt es zu tagestypischen Schwankungen des Volumenstroms im Zulauf zu einer Kläranlage, zu Änderungen der stofflichen Zusammensetzung des Abwassers und der Konzentration der Abwasserinhaltsstoffe. Überlagert werden solche periodischen Änderungen allerdings durch unregelmäßig auftretende Ereignisse, beispielsweise durch einen Starkregen.

Schwankungen von Milieubedingungen haben selbst den Charakter von Milieufaktoren. Die charakteristische Zeit, innerhalb der sich die Änderungen abspielen, liegt in der Regel im Bereich von Stunden und damit in einem wesentlich kürzeren zeitlichen Rahmen als die für die Ausbildung eines stationären Zustands erforderliche charakteristische Zeitspanne.

Im folgenden soll nun gezeigt werden, daß der Milieufaktor: "periodischer Wechsel von Milieubedingungen" ein wirkungsvolles Werkzeug zur Beeinflussung der Artenzusammensetzung und der Eigenschaften einer mikrobiellen Lebensgemeinschaft darstellt. Die kurzfristige periodische Variation bestimmter Milieufaktoren ist geeignet, die Climax-Lage eines mikrobiellen ökologischen Systems zielgenau einzustellen, auch wenn die Mehrzahl der Milieufaktoren unbeeinflussbar variiert. Die Nutzung dieses Werkzeugs ermöglicht es dem Ingenieur, heterogene mikrobielle Systeme für die Zwecke einer weitgehenden Abwasserreinigung einzusetzen. Für den Forscher eröffnen sich neue Möglichkeiten des Experimentierens.

## 2. Verfahren zur biologischen Abwasserreinigung

Aufgabe der biologischen Abwasserreinigung ist es, Schmutzstoffe aus dem zufließenden Abwasser zu entfernen. Dazu werden zwei Prozeßkategorien angewandt, nämlich

biologische Stoffumwandlungsprozesse  
und  
Stofftrennprozesse.

Schmutzstoffe im Abwasser werden mit Hilfe mikrobiologischer Reaktionsmechanismen in solche Stoffe umgewandelt, die sich entweder leicht vom Wasser abtrennen lassen, oder in Stoffe, von denen angenommen wird, daß sie die Vorgänge in natürlichen Ökosystemen (Oberflächengewässer, Grund-

wässer, Boden) nicht nachhaltig negativ beeinflussen.

Zu den leicht abtrennbaren Produkten des mikrobiellen Stoffwechsels gehören insbesondere die Stoffkategorien

sedimentierbare oder filtrierbare Biomasse,  
strippbare Gase.

Beispielsweise läßt sich Stickstoff durch Strippung aus dem Abwasser abtrennen, wenn der im zufließenden Abwasser enthaltene organisch gebundene sowie der Ammonium-Stickstoff durch den Prozeß der Nitrifikation in Nitratstickstoff und im Anschluß daran durch den Prozeß der Denitrifikation in Stickstoffgas umgewandelt wird.

Biomasse ist dann leicht sedimentier- oder filtrierbar, wenn die Mikroorganismen in Form größerer Zellverbände aufwachsen, und wenn sich Zellverbände in Räumen mit geringer hydraulischer Scherkraft zu noch größeren Aggregaten zusammenlagern. Es sind auch hier wieder zwei unterschiedliche Prozesse, die zusammenspielen müssen, nämlich

Wachstum von Zellverbänden im biologischen Sinne,  
Flockung der Zellverbände im physikalisch-chemischen Sinne.

Angestrebt wird eine Zunahme des Durchmessers der Aggregate. Entsprechend dem Stokes'schen Gesetz folgt daraus für Sedimentationsanlagen eine im Quadrat des Partikeldurchmessers gesteigerte Sinkgeschwindigkeit. Bei der Abwasserfiltration im Sandfilter erhöht sich die Trennleistung infolge des mechanischen Partikelrückhalts in den Zwickeln des Sandbetts.

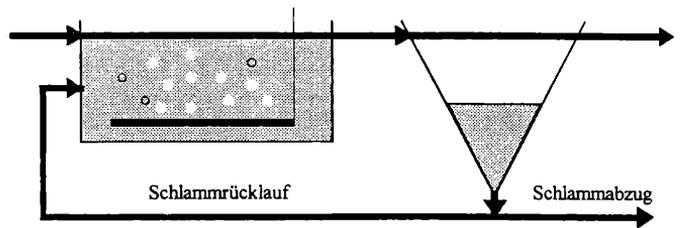
Belebtschlammflocken  
und  
Biofilme

erfüllen - potentiell zumindest die oben skizzierten Anforderungen an die morphologische Struktur von Bioaggregaten. Als "Belebtschlammflocke" bezeichnet man Zellverbände, die sich in Suspensionsreaktoren bilden. Die Ansiedlung von Zellverbänden auf festen Aufwuchsflächen nennt man "Biofilm". Um Belebtschlammflocken vom Wasser abtrennen zu können, wird der Belebtschlamm aus dem Suspensionsreaktor (Belebungsbecken) in ein Sedimentationsbecken (Nachklärbecken) geleitet (Abb. 2). Dort herrschen stark verminderte hydraulische Scherkraftbedingungen, so daß Flockung und Sedimentation stattfinden können.

In Biofilm-Reaktoren ist die Stofftrennung ein integraler Bestandteil der Stoffumwandlungsprozesse. Abwasserinhaltsstoffe, die von den Mikroorganismen aufgenommen und zu Biomasse verstoffwechselt wurden, sind in Form von Biofilmen bereits vom Abwasser getrennt. Allerdings kommt es im Verlauf der Zeit zu einer Akkumulation von Biofilmen auf den Aufwuchsflächen. Dies hat in mehrfacher Hinsicht negative Folgen (HARREMOES et al. 1993). Behindert wird der Stofftransport zu den

Abbildung 2

Verfahrensschema einer Belebungsanlage bestehend aus einem Suspensionsreaktor und einem nachgeschalteten Sedimentationsbecken



tiefer liegenden Schichten des Biofilms, so daß es dort zu Mangelerscheinungen kommt (Unterversorgung mit Nährstoffen und/oder Sauerstoff). Zudem wächst der freie Porenraum in einem Biofilm-Reaktor zu, was bis zur Verstopfung des Reaktors führen kann. Um die Biofilm-Dicke einzugrenzen, werden Erosions- und Abrasionsvorgänge künstlich geschaffen. Zusätzlich kommt es natürlicherweise zu Bewuchsablösungsvorgängen. Somit wird Biomasse aus den Biofilm-Reaktoren ausgetragen, in einem nachgeschalteten Absetzbecken sedimentiert und aus dem System schließlich ausgeschleust.

Der Zusammenhalt von Zellen in Form von Belebtschlammflocken und Biofilmen wird durch extrazelluläre polymere Substanzen (EPS) ermöglicht. Diese werden von einem Teil der in der Flocke oder im Biofilm siedelnden Mikroorganismenarten selbst hergestellt. Sie bestehen im wesentlichen aus Polysacchariden und Polypeptiden (Exoenzyme). Die Polysaccharide haben vermutlich die Funktion einer Diffusionssperre gegen das Abdiffundieren der Exoenzyme aus dem unmittelbaren Umfeld der Zelle (CHARACKLIS et al. 1989). Zu den Arten, die in Belebtschlammflocken und Biofilmen vorkommen, nicht aber zur Flocken- und Filmbildung beitragen, gehören fadenförmig wachsende Bakterien- sowie sessile Protozoenarten.

Um die Aufgaben der biologischen Abwasserreinigung erfüllen zu können, ist es notwendig, Mikroorganismenarten zur Bildung von EPS anzuregen, damit sich gut sedimentierbare Belebtschlammflocken oder Biofilme bilden können.

In den Flocken und Biofilmen sollen sich Organismenarten ansiedeln, die in der Lage sind, die Abwasserinhaltsstoffe zu Biomasse, ausstrippbaren Gasen oder gewässerökologisch unbedenklichen Produkten zu verstoffwechseln. In Bezug auf die Stickstoffentfernung aus Abwasser werden dazu Bakterienarten gebraucht, die ammonifizieren können, ebenso Arten, die nitrifizieren bzw. denitrifizieren. Phosphor läßt sich durch Einbau von Phosphor bei der Biomassensynthese sowie durch Akkumulation von Polyphosphaten in Bakterienzellen aus dem Abwasser entfernen. Zur Phosphorelimination werden also auch phosphorakkumulierende Arten benötigt.

Solche Arten unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Milieuanforderungen und hinsichtlich ihrer Vermehrungsgeschwindigkeiten stark voneinander. Nitrifikanten beispielsweise vermehren sich nur sehr

langsam und benötigen gelösten Sauerstoff als terminalen Elektronenakzeptor. Umgekehrt vermehren sich Denitrifikanten schnell. Sie denitrifizieren allerdings nur, wenn kein gelöster Sauerstoff, dafür aber Nitrat als terminaler Elektronenakzeptor zur Verfügung steht. Die Aufgabe des Kläranlagenverfahrenstechnikers besteht nun darin, die z.T. gegensätzlichen Milieuanprüche der zur Abwasserreinigung benötigten Organismenarten zu erfüllen. Dies alles muß vor dem Hintergrund einer stetig wechselnden und nur begrenzt vorhersehbaren Situation im Kläranlagenzulauf geschehen. Aufzubauen sind heterogen zusammengesetzte, hoch-komplexe Lebensgemeinschaften. Die Einstellung der "richtigen" Konstellation der Umweltfaktoren ist ausschlaggebend für den Erfolg der biologischen Abwasserreinigung. Wie erreicht man das?

### 3. Manipulation mikrobieller Lebensgemeinschaften in Anlagen zur biologischen Abwasserreinigung

Das Belebungsverfahren hat sich seit seiner Einführung in den Jahren 1914 bis 1927 zu dem weltweit am häufigsten eingesetzten Verfahren zur biologischen Abwasserreinigung entwickelt. Das Verfahrensschema ist in Abbildung 2 skizziert. Wie bereits erwähnt, besteht es aus zwei Verfahrenselementen, dem Belebungsbecken und dem Nachklärbecken. Diese werden nacheinander durchströmt und sind zudem miteinander durch einen sogenannten Schlammrücklauf verknüpft.

Durch Rückführung eines Teilstroms des aus dem Nachklärbecken abgezogenen Sediments (ca. 100% des Kläranlagenzulaufs) verfolgt man das Ziel, die Biomassenkonzentration im Belebungsbecken und damit die Geschwindigkeit der Stoffumsatzreaktionen künstlich anzuheben. Formelmäßig läßt sich der Zusammenhang wie folgt ausdrücken:

$$r_{s,v} = c_x \cdot r_{s,x}$$

Geschwindigkeit (Rate,  $r$ ) der Substrataufnahme (S) durch die Biomasse, bezogen auf die Volumeneinheit (V); Dimension z.B. mg/l,h

Geschwindigkeit (Rate,  $r$ ) der Substrataufnahme (S) durch die Biomasse, bezogen auf die Biomasse (X); Dimension z.B. mg/g oTS, h

$c_x$  Biomassekonzentration, Dimension z.B. g oTS/ oTS  
organische Trockensubstanz

Mit dieser Festlegung ist das Belebungsverfahren zunächst verfahrenstechnisch als ein System bestimmt, das durch einen kontinuierlichen Abwasserzustrom und eine Rücklaufführung des abgesetzten Belebtschlammes gekennzeichnet ist. Das biologische System schwenkt nach Ablauf einer Einarbeitungszeit von mehreren Tagen bis Wochen (charakteristische Zeit, gekennzeichnet durch die Vermehrungsrate der verfahrenswichtigen Organismengruppen, z.B. der Nitrifikanten) in einen quasi-stationären Zustand ein.

Bei dieser Betrachtung wird allerdings völlig außer acht gelassen, daß die in dem System zirkulierenden Mikroorganismen in einem Zeitraster, das einer im Bereich von Stunden liegenden charakteristischen Zeit entspricht, ganz unterschiedlichen Milieubedingungen ausgesetzt werden. Die Milieubedingungen verändern sich dabei teilweise infolge der tages-typischen Zulaufschwankungen (Stoffzusammensetzung und Stoffkonzentration im Zulauf), zu einem anderen, ebenso wichtigen Teil durch die andersartigen Bedingungen im Belebungsbecken und im Nachklärbecken. Im Belebungsbecken herrscht beispielsweise hohe Turbulenz, und Sauerstoff ist verfügbar, während im Nachklärbecken Sauerstoffmangelsituationen auftreten, und die Turbulenz sehr klein gehalten wird. Die im System zirkulierenden Bakterien werden den zuletzt genannten Milieufaktoren in kurzer Abfolge periodisch und auf Dauer ausgesetzt. Obwohl eine Belebungsanlage also kontinuierlich durchströmt wird, trägt sie doch aus biologischer Sicht stark die Züge eines periodischen, instationären Systems.

Steigern läßt sich der zyklische Charakter des Belebtschlammesystems, wenn das Belebungsbecken nicht als voll durchmischter Rührkessel (Abb. 2), sondern als Rührkesselkaskade ausgebildet wird (Abb. 3). In diesem Fall entwickelt sich von Becken zu Becken ein stufenweiser Abfall der mittleren Substratkonzentration. Bei entsprechender Größe der Beckenvolumina kann erreicht werden, daß die Substratkonzentration im ersten Kaskadenbecken hoch, im letzten Kaskadenbecken aber nahezu Null ist - genau dieses soll zum Schutze des Vorfluters ja gerade erreicht werden.

Für die in dem System zirkulierenden Bakterien bedeutet eine solche Situation gewissermaßen ein "Wechselbad". Die Bakterien gelangen periodisch in Zonen, in denen das Nährstoffangebot günstig und Vermehrung daher möglich ist (Kaskadenbecken 1). Kurze Zeit später werden die Bakterien dagegen in Zonen verfrachtet (Kaskadenbecken 3), in denen Nährstoffmangel herrscht. Die Auswirkungen solcher Wechselbedingungen sind signifikant. Die Praxis zeigt, daß die periodische Veränderung des Umweltfaktors "Nährstoffkonzentration" eine wichtige Voraussetzung für die Stabilität des Belebungsverfahrens ist und damit für das langfristig stationäre Verhalten des Systems. Im wesentlichen sind es vier Wirkungen, die erzielt werden:

1. Steigerung der Akkumulation von EPS;
2. Verminderung der Populationsstärke fadenförmig wachsender Bakterienarten;
3. Steigerung der physiologischen Aktivität der Belebtschlamm-biozönose insgesamt;
4. Verminderung der Klärschlammproduktion (gleichbedeutend mit Biomassenproduktion bzw. Zellertrag).

Durch die Steigerung der EPS-Produktion wird die Bildung von Belebtschlammflocken verbessert. Vermutlich findet die EPS-Synthese bevorzugt während der Hungerphase im letzten Kaskadenbecken statt (WILDERER et al. 1986). Als Baustoffe für die EPS-Bildung dienen dann Reservestoffe, die zuvor im Kaskadenbecken 1 angelegt wurden. Durch die Zirkulation der Bakterien im System werden die Reservestoffspeicher in kurzen Zeitabständen immer wieder gefüllt. EPS reichert sich folglich an. Diese Hypothese erscheint aufgrund praktischer Erfahrungen plausibel. Ein lückenloser Nachweis der Gültigkeit der Hypothese fehlt jedoch noch.

Bewiesen ist dagegen, daß durch periodische Anhebung der Substratkonzentration fadenförmig wachsende Bakterienarten zugunsten flockenbildender Arten vermindert werden (CHUDOBA et al. 1985). Der Grund hierfür ist in den unterschiedlichen Wachstumsraten ( $\mu$ ) der beiden Organismengruppen (Flockenbildner, Fadenbildner) zu sehen.

Zusammengenommen haben die unter Punkt 1 und 2 beschriebenen Phänomene unmittelbare Auswirkungen auf die Sedimentierbarkeit des Belebtschlammes und somit auf die langfristige Betriebsstabilität des Belebungsverfahrens. Quantifizierbar wird dieser Einfluß an den Werten für den Parameter "Schlammvolumenindex" (ISV). Abb. 4 zeigt den Verlauf des ISV-Werts in Abhängigkeit des Anstiegs der Substratkonzentration (gemessen als gesamter organisch gebundener Kohlenstoff, TOC) im ersten Kaskadenbecken gegenüber der Substratkonzentration im letzten Kaskadenbecken. Je höher der ISV-Wert liegt, um so schlechter sedimentiert der Belebtschlamm. Ganz offensichtlich muß in einer Belebungsanlage ein Mindest-Konzentrationsanstieg eingestellt werden, um ausreichend gute Absetzeigenschaften zu garantieren.

Eine Erhöhung der Leistungsfähigkeit der Belebtschlamm-biozönose in einer Kaskaden-Belebungsanlage gegenüber einer Biozönose, die in einem voll-durchmischten Rührkessel aufwächst, ist damit zu erklären, daß Bakterien, die häufig erhöhten Substratkonzentrationen ausgesetzt sind, ihr Enzymsystem stärker ausbauen als Arten, die ständig im Bereich niedriger Substratkonzentrationen gehalten werden. Diese Erklärung gilt natürlich nur, wenn in der Rührkessel-Anlage einerseits und in der Kaskaden-Anlage andererseits gleiche Ablaufkonzentrationen erreicht werden. Dies ist gesetzlich

vorgeschrieben (z.B. Wasserhaushaltsgesetz der Bundesrepublik Deutschland) und daher eine Grundvoraussetzung.

Daß vergleichsweise weniger Biomasse entsteht, könnte auch damit erklärt werden, daß die Zellen mit dem Auffüllen von Reservestoffspeichern und der Umwandlung von Speichersubstanzen in EPS einen erhöhten Anteil des zugeführten Substrats zur Energiebereitstellung verwenden müssen. Diese Hypothese ist jedoch experimentell noch nicht ausreichend abgesichert.

Nun kann man noch einen Schritt weitergehen und nur Teile der Belebungsbeckenkaskade belüften, andere dagegen unbelüftet lassen. Die Belebtschlammorganismen werden dann periodisch anaeroben, anoxischen (Verfügbarkeit von Nitrat oder Nitrit als terminalem Elektronenakzeptor) und aeroben Milieubedingungen ausgesetzt. In der Praxis der biologischen Abwasserreinigung wird dies praktiziert mit dem Ergebnis, daß Nitrifikanten und Denitrifikanten sowie Mikroorganismen, die zur vermehrten Phosphateinlagerung befähigt sind, in eine Lebensgemeinschaft "gezwungen" werden.

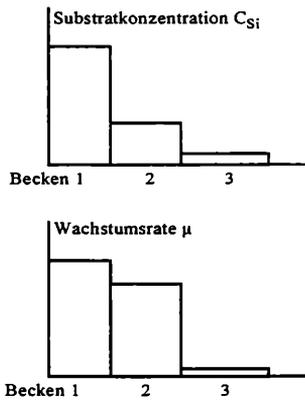
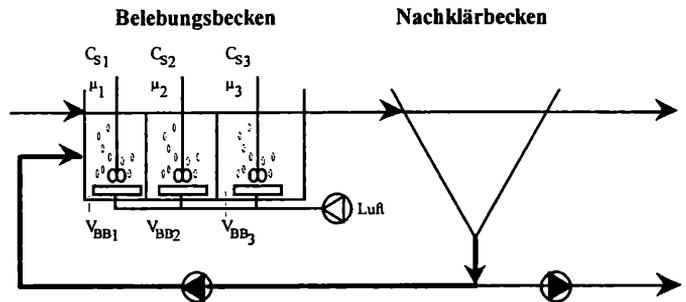


Abbildung 3

Einfluß der Kaskadierung des Belebungsbeckens auf die Entwicklung der Substratkonzentration und der mittleren Wachstumsrate der heterotrophen Bakterien im Belebtschlamm

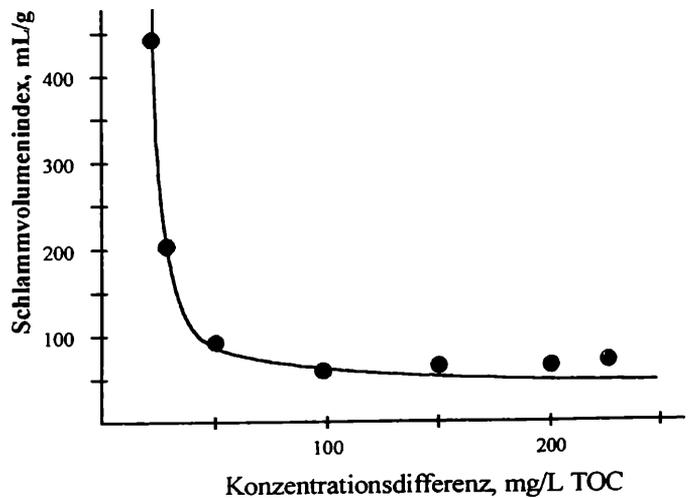


Abbildung 4

Zusammenhang zwischen Konzentrationsdifferenz zwischen dem ersten und letzten Becken einer Belebungsbeckenkaskade und dem Schlammvolumenindex

#### 4. Probleme und Lösungsansätze

Die oben geführte Diskussion zeigt, daß moderne Anlagen zur biologischen Abwasserreinigung ganz offensichtlich auf dem Prinzip der periodischen Variation von Milieufaktoren aufbauen. Die periodische Veränderung von Milieufaktoren erweist sich nach unseren bisherigen Erkenntnissen als eine wirkungsvolle Methode, die Artenzusammensetzung und das physiologische Leistungsspektrum mikrobieller Lebensgemeinschaften gezielt zu beeinflussen. Durch kurzfristige instationäre Bedingungen wird die Grundlage für langfristige stationäre Betriebsverhältnisse in Abwasserreinigungsanlagen gelegt.

Daß die Periodizität von Milieufaktoren für den Erfolg der biologischen Abwasserreinigung verantwortlich ist, wird allerdings in der Abwasserfachwelt bisher nur schemenhaft erkannt. Ebenso hat diese Erkenntnis in der Mikrobiologie und in der mikrobiellen Ökologie bisher keinen nachhaltigen Eingang gefunden.

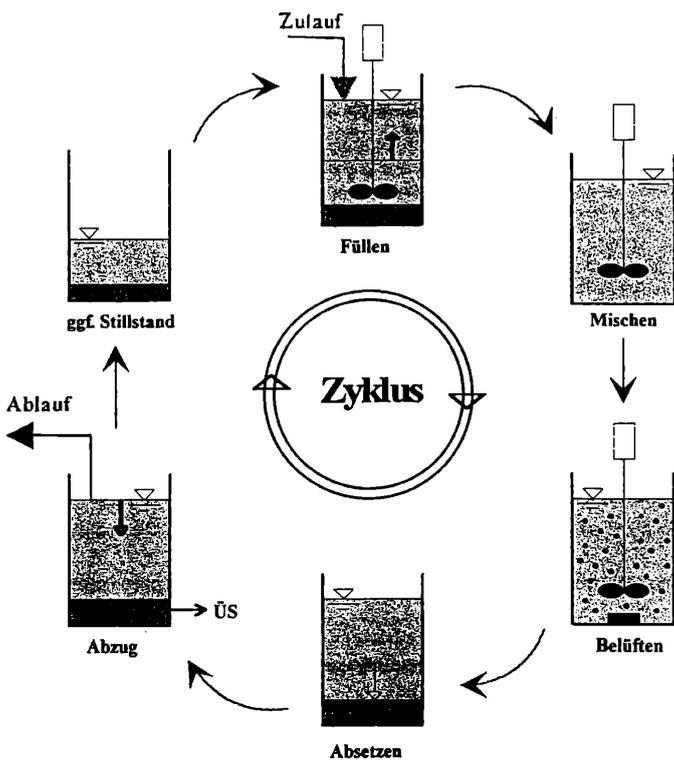
Periodische Veränderungen werden in der Mathematik mit den Parametern Frequenz und Amplitude beschrieben. Der Begriff Frequenz kennzeichnet im vorliegenden Fall die Häufigkeit, mit der die Mikroorganismen bestimmten Milieubedingungen (z.B. hohe oder niedere Substratkonzentration, Verfügbarkeit oder Mangel an gelöstem Sauerstoff etc.) ausgesetzt werden. Mit dem Begriff Amplitude lassen sich beispielsweise die Konzentrationsunterschiede kennzeichnen, die zur Ausbildung gut absetzbarer Belebtschlämme notwendig sind.

Die Möglichkeiten, Frequenz und Amplitude von Umweltfaktoren mit Schlüsselfunktion zu kontrollieren, sind in der Abwasserverfahrenstechnik allerdings begrenzt. Ursache hierfür sind beispielsweise die zu einem erheblichen Teil witterungsabhängigen Schwankungen des Volumenstroms im Zulauf biologischer Kläranlagen. Aufgrund der Variation des Zulaufvolumenstroms ändert sich die Verweilzeit in den einzelnen Kaskadenbecken einer Belebungsanlage und somit die für den Erfolg einzelner Maßnahmen erforderliche Frequenz der Änderung der Milieufaktoren.

Um hier einen Schritt weiterzukommen, wurde von IRVINE (1979) das sogenannte Sequencing Batch Reactor (SBR-Verfahren) vorgeschlagen, ein Verfahren, dessen Vorzüge zwischenzeitlich sowohl in der Technik wie auch in der Forschung vielfach nachgewiesen werden konnten.

Statt einer kontinuierlichen Beschickung wird das zu reinigende Abwasser chargenweise in den Bioreaktor eingeleitet. Nach Abschluß des Füllvorgangs werden in einer zeitlichen Sequenz Prozeßphasen wie Belüftung, Mischung unter Sauerstoffabschluß, Sedimentation und Abzug des gereinigten Abwassers durchgeführt (Abb. 5), wobei die Dauer der einzelnen Prozeßphasen und damit die Frequenz der Parameteränderung den jeweiligen Erfordernissen entsprechend eingestellt werden können.

Die Amplitude, mit der sich die Substratkonzentration im Verlauf eines Zyklus ändert, läßt sich durch Wahl der Füllgeschwindigkeit und der Volumenaustauschrate bestimmen (WILDERER et al. 1986).



**Abbildung 5**

**Prozeßschema des Sequencing Batch Reactor Verfahrens.**

Im selben Becken werden nacheinander verschiedene Prozeßphasen durchlaufen. Durch zyklische Wiederholung der Prozeßphasen werden Wirkungen, die während eines einzelnen Zyklus auftreten, verstärkt.

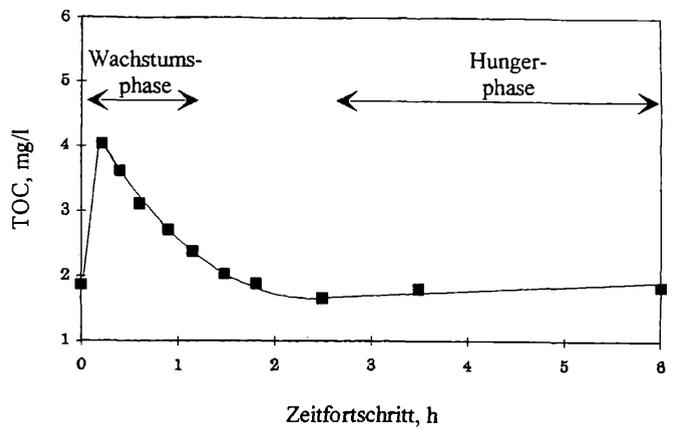


Abbildung 6

Typisches DOC-Profil, gemessen während eines SBR-Zyklus

Abbildung 6 zeigt einen typischen Verlauf der Konzentration gelöster organischer Abwasserinhaltsstoffe, gemessen als DOC (dissolved organic carbon) im Verlauf eines SBR-Zyklus. Deutlich ist die Konzentrationszunahme während der Füllphase zu erkennen sowie die im späteren Verlauf des Zyklus eintretende Hungerphase aufgrund Substratmangel.

Das SBR-Verfahren wird mittlerweile weltweit erfolgreich zur Reinigung kommunaler und industrieller Abwässer eingesetzt. In zahlreichen Abwasserlabors verwendet man das Verfahren, um Betriebsparameter für biologische Kläranlagen - auch für im Durchlauf betriebene Anlagen - zu gewinnen. Neuartig ist die Anwendung des SBR-Verfahrensprinzips zum Betrieb von Biofilm-Reaktoren (WILDERER 1992). Zur Entwicklung dieser Applikation werden derzeit auf der Kläranlage Ingolstadt Versuche im Pilotmaßstab durchgeführt.

Das Verfahrensprinzip wird vermehrt auch in der Grundlagenforschung eingesetzt, um neuartige Einblicke in das komplexe Wechselgeschehen zwischen Prozessen, Komponenten und Eigenschaften heterogener mikrobiologischer Systeme zu gewinnen. Eine systematische Anwendung zur Erforschung mikrobieller Lebensgemeinschaften steht aber noch aus. Gerade in diesem Bereich sind wichtige Erkenntnisse zu erwarten. Die Anwendung des SBR-Verfahrensprinzips in der mikrobiellen Ökologie wird als besonders vorteilhaft und gewinnbringend bewertet.

## 5. Zusammenfassung

Das Stoffumsatzgeschehen in Oberflächengewässern wie auch die Reinigungsleistung biologischer Kläranlagen wird maßgeblich von mikrobiellen Lebensgemeinschaften bestimmt. Der Lebensraum, innerhalb dessen solche Lebensgemeinschaften aufwachsen, wird durch eine Vielzahl sich wechselseitig beeinflussender Milieufaktoren festgelegt. Entsprechend ist das Leistungsspektrum, das eine bestimmte Lebensgemeinschaft kennzeichnet, ebenso

wie deren morphologische Struktur durch die Konstellation der Milieufaktoren vorgegeben.

Die richtige Wahl der Faktorkonstellation ist für die erzielbare Reinigungsleistung biologischer Kläranlagen ausschlaggebend. Die meisten der Milieufaktoren sind in Kläranlagen allerdings nicht frei wählbar. Es zeigt sich jedoch, daß durch einen kurzzeitigen periodischen Wechsel einzelner, manipulierbarer Milieufaktoren massiv auf die Struktur und Funktion von Lebensgemeinschaften eingewirkt werden kann.

Als besonders wirkungsvoll hat sich der Wechsel zwischen Verfügbarkeit und Mangel an organischen Nährstoffen sowie an gelöstem Sauerstoff bzw. Nitrit/Nitrat erwiesen. Beeinflusst wird einerseits die Bildung von Bioaggregaten (Belebtschlammflocken, Biofilmen) und deren Absetzbarkeit, andererseits die Vergesellschaftung und Aktivierung aerob und anaerob tätiger Organismenarten.

Um Mikroorganismen in Kläranlagen unter periodisch wechselnden Milieufaktoren aufwachsen zu lassen, sind bestimmte anlagen- und prozeßtechnische Voraussetzungen zu schaffen. Die Kreislaufführung von Belebtschlamm in einer kaskadierten Belebungsanlage bietet solche Voraussetzungen. Wegen des ständig wechselnden Zulaufvolumenstroms zu einer Kläranlage sind für diese Lösung die Kontrollmöglichkeiten aber begrenzt. Günstigere Bedingungen ergeben sich, wenn der biologische Reaktor chargenweise mit Abwasser beschickt, nach Beendigung des Füllvorgangs aber von dem Kläranlagenzulauf abgekoppelt wird. Anaerobe und aerobe Prozesse sowie der Trennung der Biomasse vom gereinigten Wasser können dann eigenen Gesetzen gehorchend in einer zeitlichen Reihenfolge ablaufen. Das Verfahren hat sich in der Praxis bewährt. Seine Nutzung für die Aufklärung ökologischer Fragestellungen wird angeregt.

## Summary

Morphological structures and functions of microbial communities develop under force of a wide variety of milieu factors. For proper operation of

wastewater treatment plants specific structures and functions are required, but only a limited number of milieu factors can be controlled. Among the factors available for manipulation periodic variation of supply and lack of organic substrates and dissolved oxygen provides specifically strong influences. Effected are the formation of well settleable bioaggregates (activated sludge flocks, biofilms) as well as association and activation of groups of microorganisms such as nitrifiers and denitrifiers differing in their environmental requirements. Oscillation of feast-famine and/or aerobic/anaerobic conditions, respectively, can be achieved in practice by recirculation of biomass through a cascade of reactor basins. The Sequencing Batch Reactor (SBR) concept, however, provides even better possibilities of process control. Application of the SBR to study specific problems of microbial ecology is recommended.

## 6. Literatur

CHARACKLIS W.G. & P.A. WILDERER (eds.) (1989): Structure and Functions of Biofilms. J. Wiley, Chichester.

CHUDOBA, J.; J.S. CZECH, J. FARKAC & P. GRAU (1985): Control of Activated Sludge Filamentous Bulking - Experimental Verification of a Kinetic Selection Theory. - Wat.Res. 19, 191-196.

HARTMANN, L. (1960):

Die Beziehung zwischen Beschaffenheit, Leistungsfähigkeit und Lebensgemeinschaft der Belebtschlammflocke. Universität Karlsruhe, Habilitationsschrift.

HARREMOES P. & P.A. WILDERER (1993):

Fundamentals of Nutrient Removal in Biofilters.. Proc. 9th EWPCA-ISWA Symposium, Munich, 111-126.

IRVINE, R.L. & A.W. BUSCH (1979):

Sequencing Batch Biological Reactors - An Overview. - J.Wat.Poll.Contr.Fed. 57, 235-243.

WILDERER, P.A. & E.D. SCHROEDER (1986):

Anwendung des Sequencing Batch Reactor (SBR)-Verfahrens zur biologischen Abwasserreinigung. - Hamburger Berichte zur Siedlungswasserwirtschaft, Heft 4.

WILDERER, P.A. (1992):

Sequencing Batch Biofilm Reactor Technology. In: Harnessing Biotechnology for the 21st Century (M.R. Ladisch and A. Bose, eds.), Am.Chem.Soc., 475-479.

### **Anschrift des Verfassers:**

Univ.Prof. Dr. Ing. Peter A. Wilderer  
Lehrstuhl und Prüfamnt für  
Wassergüte- und Abfallwirtschaft  
Technische Universität München  
D-85748 Garching

Stand: September 1997

## **Laufener Seminarbeiträge (LSB)** (Tagungsberichte)

Zu ausgewählten Seminaren werden Tagungsberichte erstellt. In den jeweiligen Tagungsberichten sind die ungekürzten Vorträge eines Fach- bzw. wissenschaftlichen Seminars abgedruckt.

Diese Tagungsberichte sind ab 1/82 in »Laufener Seminarbeiträge« umbenannt worden.

2/78 Begrünungsmaßnahmen im Gebirge.	(vergriffen)
3/79 Seenforschung in Bayern.	(vergriffen)
4/79 Chance für den Artenschutz in Freilichtmuseen.	(vergriffen)
5/79 Ist Pflege der Landschaft erforderlich?	(vergriffen)
6/79 Weinberg-Flurbereinigung und Naturschutz.	DM 8,-
7/79 Wildtierhaltung in Gehegen.	DM 6,-
1/80 Tierökologische Aspekte im Siedlungsbereich.	(vergriffen)
2/80 Landschaftsplanung in der Stadtentwicklung, in dt. und engl. Ausgabe.	DM 9,-/11,-
3/80 Die Region Untermain – Region 1 – Die Region Würzburg – Region 2 –	DM 12,-
4/80 Naturschutz und Recht.	(vergriffen)
5/80 Ausbringung von Wildpflanzen.	(vergriffen)
6/80 Baggerseen und Naturschutz.	(vergriffen)
7/80 Geoökologie und Landschaft.	(vergriffen)
8/80 Freileitungsbau und Belastung der Landschaft.	(vergriffen)
9/80 Ökologie und Umwelthygiene.	DM 15,-
1/81 Stadtökologie.	(vergriffen)
2/81 Theologie und Naturschutz.	DM 5,-
3/81 Greifvögel und Naturschutz.	DM 7,-
4/81 Fischerei und Naturschutz.	(vergriffen)
5/81 Fließgewässer in Bayern.	(vergriffen)
6/81 Aspekte der Moornutzung.	(vergriffen)
7/81 Beurteilung des Landschaftsbildes.	(vergriffen)
8/81 Naturschutz im Zeichen knapper Staatshaushalte.	DM 5,-
9/81 Zoologischer Artenschutz.	DM 10,-
10/81 Naturschutz und Landwirtschaft.	(vergriffen)
11/81 Die Zukunft der Salzach.	DM 8,-
12/81 Wiedereinbürgerung gefährdeter Tierarten.	(vergriffen)
13/81 Seminarergebnisse der Jahre 76-81.	(vergriffen)
1/82 Der Mensch und seine städtische Umwelt- humanökologische Aspekte.	(vergriffen)
2/82 Immissionsbelastungen ländlicher Ökosysteme.	(vergriffen)
3/82 Bodennutzung und Naturschutz.	DM 8,-
4/82 Walderschließungsplanung.	DM 9,-
5/82 Feldhecken und Feldgehölze.	DM 25,-
6/82 Schutz von Trockenbiotopen – Buckelfleuren.	DM 9,-
7/82 Geowissenschaftliche Beiträge zum Naturschutz.	(vergriffen)
8/82 Forstwirtschaft unter Beachtung forstlicher Ziele und der Naturschutzgesetzgebung.	(vergriffen)
9/82 Waldweide und Naturschutz.	(vergriffen)
1/83 Dorfökologie – Das Dorf als Lebensraum/ +1/84 Dorf und Landschaft. Sammelbd.	(vergriffen)
2/83 Naturschutz und Gesellschaft.	DM 8,-
3/83 Kinder begreifen Natur.	(vergriffen)
4/83 Erholung und Artenschutz.	DM 16,-
5/83 Marktwirtschaft und Ökologie.	(vergriffen)
6/83 Schutz von Trockenbiotopen – Trockenrasen, Triften und Hutungen.	DM 9,-
7/83 Ausgewählte Referate zum Artenschutz.	DM 14,-
8/83 Naturschutz als Ware – Nachfrage durch Angebot und Werbung.	(vergriffen)
9/83 Ausgleichbarkeit von Eingriffen in den Naturhaushalt.	(vergriffen)
1/84 siehe 1/83	
2/84 Ökologie alpiner Seen.	DM 14,-
3/84 Die Region 8 – Westmittelfranken.	DM 15,-
4/84 Landschaftspflegliche Almwirtschaft.	DM 12,-
5/84 Schutz von Trockenbiotopen – Trockenstandorte aus zweiter Hand.	(vergriffen)
6/84 Naturnaher Ausbau von Grünanlagen.	DM 9,-
7/84 Inselökologie – Anwendung in der Planung des ländlichen Raumes.	DM 16,-
1/85 Rechts- und Verwaltungsaspekte der naturschutzrechtlichen Eingriffsregelung.	DM 11,-
2/85 Wasserbau – Entscheidung zwischen Natur und Korrektur.	DM 10,-
3/85 Die Zukunft der ostbayerischen Donaulandschaft.	DM 19,-
4/85 Naturschutz und Volksmusik.	DM 10,-
1/86 Seminarergebnisse der Jahre 81-85.	DM 7,-
2/86 Elemente der Steuerung und der Regulation in der Pelagialbiozönose.	DM 16,-
3/86 Die Rolle der Landschaftsschutzgebiete.	DM 12,-
4/86 Integrierter Pflanzenbau.	DM 13,-

## **Fortsetzung: Laufener Seminarbeiträge**

5/86 Der Neuntöter – Vogel des Jahres 1985. Die Saatkrähe – Vogel des Jahres 1986.	DM 10,-
6/86 Freileitungen und Naturschutz.	DM 17,-
7/86 Bodenökologie.	DM 17,-
8/86 Dorfökologie: Wasser und Gewässer.	(vergriffen)
9/86 Leistungen und Engagement von Privatpersonen im Naturschutz.	DM 5,-
10/86 Biotopverbund in der Landschaft.	DM 23,-
1/87 Die Rechtspflicht zur Wiedergutmachung ökologischer Schäden.	DM 12,-
2/87 Strategien einer erfolgreichen Naturschutzpolitik.	DM 12,-
3/87 Naturschutzpolitik und Landwirtschaft.	DM 15,-
4/87 Naturschutz braucht Wertmaßstäbe.	DM 10,-
5/87 Die Region 7 – Industrieregion Mittelfranken	DM 11,-
1/88 Landschaftspflege als Aufgabe der Landwirte und Landschaftsgärtner.	DM 10,-
2/88 Dorfökologie: Wege und Einfriedungen.	DM 15,-
3/88 Wirkungen von UV-B-Strahlung auf Pflanzen und Tiere.	DM 13,-
1/89 Greifvogelschutz.	DM 13,-
2/89 Ringvorlesung Naturschutz.	DM 15,-
3/89 Das Braunkehlchen – Vogel des Jahres 1987. Der Wendehals – Vogel des Jahres 1988.	DM 10,-
4/89 Hat die Natur ein Eigenrecht auf Existenz?	DM 10,-
1/90 Einsatzmöglichkeiten der Fernerkundung in der Landschaftsökologie.	DM 13,-
2/90 Sicherung und Schaffung von Arbeitsplätzen durch Naturschutz.	DM 12,-
3/90 Naturschutzorientierte ökologische Forschung in der BRD.	DM 11,-
4/90 Auswirkungen der Gewässerversauerung.	DM 13,-
5/90 Aufgaben und Umsetzung des Landschaftspflegerischen Begleitplanes.	(vergriffen)
6/90 Inhalte und Umsetzung der Umweltverträglichkeitsprüfung (UVP).	DM 14,-
1/91 Umwelt/Mitwelt/Schöpfung – Kirchen und Naturschutz.	DM 11,-
2/91 Dorfökologie: Bäume und Sträucher.	DM 12,-
3/91 Artenschutz im Alpenraum	DM 23,-
4/91 Erhaltung und Entwicklung von Flußauen in Europa.	DM 21,-
5/91 Mosaik – Zyklus – Konzept der Ökosysteme und seine Bedeutung für den Naturschutz.	DM 9,-
6/91 Länderübergreifende Zusammenarbeit im Naturschutz (Begegnung von Naturschutzfachleuten aus Bayern und der Tschechischen Republik).	DM 17,-
7/91 Ökologische Dauerbeobachtung im Naturschutz.	DM 14,-
1/92 Ökologische Bilanz von Stauräumen.	DM 15,-
2/92 Wald- oder Weideland – zur Naturgeschichte Mitteleuropas.	DM 15,-
3/92 Naturschonender Bildungs- und Erlebnis-tourismus.	(z. Zt. vergriffen)
4/92 Beiträge zu Natur- und Heimatschutz.	DM 21,-
5/92 Freilandmuseen – Kulturlandschaft – Naturschutz.	DM 15,-
1/93 Hat der Naturschutz künftig eine Chance.	DM 10,-
2/93 Umweltverträglichkeitsstudien – Grundlagen, Erfahrungen, Fallbeispiele.	DM 18,-
1/94 Dorfökologie – Gebäude – Friedhöfe – Dorfränder sowie ein Vorschlag zur Dorfbiotopkartierung.	DM 25,-
2/94 Naturschutz in Ballungsräumen.	DM 16,-
3/94 Wasserkraft – mit oder gegen die Natur.	DM 19,-
4/94 Leitbilder, Umweltqualitätsziele, Umweltstandards.	DM 22,-
1/95 Ökosponsoring – Werbestrategie oder Selbstverpflichtung?	DM 15,-
2/95 Bestandsregulierung und Naturschutz.	DM 16,-
3/95 Dynamik als ökologischer Faktor.	DM 15,-
4/95 Vision Landschaft 2020.	DM 24,-
1/96 Novellierung des Bundesnaturschutzgesetzes – naturschutzfachliche Anforderungen	DM 15,-
2/96 Naturschutzrechtliche Eingriffsregelung – Praxis und Perspektiven	DM 22,-
3/96 Biologische Fachbeiträge in der Umweltplanung	DM 24,-
4/96 GIS in Naturschutz und Landschaftspflege	DM 15,-
5/96 Persönlichkeiten und Prominente nehmen Stellung zum Naturschutz und zur Akademie	DM 8,-
6/96 Landschaftsplanung – Quo Vadis? Standortbestimmung und Perspektiven gemeindlicher Landschaftsplanung	DM 18,-
1/97 Wildnis – ein neues Leitbild? Möglichkeiten ungestörter Natur-entwicklung für Mitteleuropa	DM 19,-
2/97 Die Kunst des Luxuriens (in Vorbereitung)	
3/97 3. Franz-Ruttner-Symposium Unbeabsichtigte und gezielte Eingriffe in aquatische Lebensgemeinschaften	DM 14,-
4/97 Die Isar – Problemfluß oder Lösungsmodell?	DM 20,-

## **Fortsetzung: Laufener Seminarbeiträge**

5/97 UVP auf dem Prüfstand	(in Vorbereitung)
6/97 Genetische Vielfalt	(in Vorbereitung)

## **Inhalte der zuletzt erschienenen LSB:**

### **5/97 Die UVP auf dem Prüfstand – Bilanz und Perspektiven**

- JESSEL Beate: Einführung in das Thema und Ergebnisse der Fachtagung vom 22.-23. März 1997 in Echting bei München  
*Praxis und Weiterentwicklung rechtlicher Grundlagen der Umweltverträglichkeitsprüfung (UVP):*
- BUNGE Thomas: Die Umweltverträglichkeitsprüfung (UVP) – Bilanz und Perspektiven aus rechtlicher Sicht
- KISSNER Peter: Die UVP vor Gericht – Beispiele aus der aktuellen Rechtsprechung  
*Die UVP im deutschland- und europaweiten Vergleich:*
- KLEINSCHMIDT Volker: Unterschiede der Umweltverträglichkeitsprüfung in den Bundesländern und Europa
- AUGÉ Johannes: Die Effektivität des UVP-Verfahrens  
*Erfahrungen und Beispiele aus verschiedenen Anwendungsbereichen des UVP:*
- ALBERT Gerhard; U. NESTMANN und M. KAHL: Erfahrungen mit der UVP für Abfalldeponien und Ausblick auf eine Fortschreibung der Anforderungen
- SCHÖBER Hans-Michael; Andreas BAUER-PORTNER; Elisabeth BENDER; Mechthild GIRSIG; Dietmar NARR; Andreas PÖLLINGER; Birgit SALZBRUNN und Christoph STEIN: Methoden und Vorgehensweisen bei der Bearbeitung von Umweltverträglichkeitsstudien – Erfahrungen am Beispiel von Straßen
- RIEHL Claudia: Anforderungen an eine strategische UVP – dargestellt am Beispiel der Bauleitplanung der Stadt Erlangen
- CZERMAK Peter: Erfahrungen mit der UVP im immissions-schutzrechtlichen Genehmigungsverfahren
- STRASSER Helmut: 15 Jahre Umweltverträglichkeitsstudie – Von Gehversuchen 1982/83 bis zum etablierten Instrument heute
- MERGNER Richard: Kritische Analyse der UVP anhand von Verkehrsprojekten in Bayern
- WINKELBRANDT Arnd: Zum Verhältnis von UVP und naturschutzrechtlicher Eingriffsregelung – Anforderungen an eine Weiterentwicklung

### **4/97 Die Isar – Problemfluß oder Lösungsmodell?**

- NAUMANN Eckart; GÖPPEL Christoph; FALTLHAUSER Kurt; FINSTERWALDER Peter; SCHILLER Gerhard und WEBER Georg: Begrüßungsansprachen
- STROBL Theodor: Wasserkraftnutzung und Mindestwasserregelung
- PLACHTER Harald: Gebirgsflüsse – Naturschutz und Ökologie (Zusammenfassung)
- SCHEURMANN Karl: Die Isar, ein Fluß im Wandel der Zeiten
- HAAS Hans: Die energiewirtschaftliche Nutzung der Isar
- WEISS Fritz-Heinz: Die Isar – Problemfluß oder Lösungsansatz? Geschiebeproblematik
- ERBER Klaus; Pia KAMBERGS; Verena LAMPE und Michael REICH: Die Bedeutung der Abflußdynamik für die Vegetationsentwicklung in Umlagerungsstrecken der Oberen Isar
- BINDER Walter: Gewässerpflege-Ausblick
- BLASCHKE Benno: Nutzwertanalytische Ermittlung von Restwasserabflüssen in Ausleitungsstrecken am Beispiel des Kraftwerkes Mühltal (Isar)
- DÖRING Nikolaus: Anforderungen an Mindestwasserstrecken aus der Sicht der Isarallianz
- LENHART Brigitte: Erfahrungen des Wasserwirtschaftsamtes Weiheim mit der Isarrückleitung
- VISCHER Daniel: Geschiebestollen in der Schweiz: Abmessungen und Erfahrungen
- FUCHS Allen: Zur Mindestrestwasser- und Geschiebeproblematik an Gebirgsflüssen
- STEINER Hubert A. und Johann LEITNER: Technische und ökologische Problemlösungsansätze am Beispiel der Ausleitungsstrecke des Draukraftwerkes Rosegg-St. Jakob
- KNAUSS Jos: Neuere Erkenntnisse zur Sohlensicherung von erosionsgefährdeten Flüssen
- Podiumsdiskussion: (Mitschnitt)
- FUCHS Manfred Zusammenfassung (Seminarergebnis)
- Teilnehmerliste

### **3/97 3. Franz-Ruttner-Symposium**

- Unbeabsichtigte und gezielte Eingriffe in aquatische Lebensgemeinschaften
- SIEBECK Otto: Zusammenfassung des Symposiums
- GÖPPEL Thomas: Eröffnungsrede
- NEUBERGER Hubert: Grußwort
- SIEBECK Otto: Unbeabsichtigte und gezielte Eingriffe in aquatische Lebensgemeinschaften – Begrüßung und Einleitung in das Thema des Symposiums
- SIMON Meinhard: Reaktionen eines Seeökosystems auf kontinuierliche Zu- und Abnahme von Phosphatimporten – dargestellt am Beispiel des Bodensees
- LAMPERT Winfried: Nahrungskettenmanipulation: Die Rolle von Kompensationsmechanismen für Top-down-Prozesse
- BENNDORF Jürgen: Randbedingungen für eine wirksame Biomanipulation: Die Rolle der Phosphatbelastung

## Fortsetzung: LSB 3/97

- KOSCHEL Rainer; Peter KASPRZAK; Alf SCHREIBER: Kalzitfällung und Nahrungskettenmanipulation
- ARNDT Hartmut: Spielen Protozoen bei der Manipulation pelagischer Nahrungsnetze eine Rolle?
- GÜDE Hans: Biomanipulation und das mikrobielle Nahrungsnetz
- WILDERER Peter A.: Einfluß periodischer Veränderungen von Milieubedingungen auf mikrobielle Lebensgemeinschaften

### 1/97 Wildnis – ein neues Leitbild?

#### Möglichkeiten ungestörter Naturentwicklung für Mitteleuropa

- JESSEL Beate: Einführung in das Thema und Ergebnisse der Fachtagung vom 11.-12. März 1997 in Eching bei München
- JESSEL Beate: Wildnis als Kulturaufgabe? – Nur scheinbar ein Widerspruch!
- TROMMER Gerhard: Wildernis, Wildnis oder Verwilderung – Was können und was sollen wir wollen?
- SCHERZINGER Wolfgang: Tun oder unterlassen? Aspekte des Prozeßschutzes und Bedeutung des „Nichts-Tuns“ im Naturschutz
- DIEPOLDER Ursula: Die Rolle der Nationalparke in Deutschland vor dem Hintergrund der aktuellen Wildnis-Diskussion

#### Wald und „Wildnis“:

- HAUPT Rainer: Wildnisgebiete – eine neue Perspektive für den Naturschutz?
- LÄSSIG Reinhard und Walter SCHÖNENBERGER: Was passiert, wenn man die Natur sich selber überläßt? Ergebnisse der Sukzessionsforschung auf Windwurfflächen
- CHRISTEN Markus: Naturlandschaft Sihlwald – Denkpause in einer Agglomerationslandschaft
- FÄHSE Lutz: Wenn Wälder wieder Wildnis würden... Hintergedanken zum Konzept der „Naturnahen Waldnutzung“ im Stadforstamt Zürich

#### Strukturwandel in der Landwirtschaft – Chancen und Grenzen von „Wildnis“ in der früheren Agrarlandschaft?

- BROGGI Mario F.: Wo ist Wildnis nötig und sinnvoll? Gedanken zur Umsetzung in der Kulturlandschaft des Alpenraums vor dem Hintergrund des Strukturwandels
- DIERSSEN Klaus und Joachim SCHRAUTZER: Wie sinnvoll ist ein Rückzug der Landwirtschaft aus der Fläche? Aspekte des Naturschutzes sowie der Landnutzung in intensiv bewirtschafteten agrarischen Räumen

#### Wasser und „Wildnis“ – am Beispiel des Rückbaus von Flußlandschaften:

- OBERHOFER Alfons und KATZMANN Marianne: Rückbau von Flußlandschaften in der Stadt – Möglichkeiten für Wildnis aus zweiter Hand
- NEUSCHULZ Frank und LILJE Stefan: Auenschutz und Rückentwicklung von Auwald in der brandenburgischen Elbtalaua

#### „Wildnis“ als pädagogische Herausforderung:

- SZIEMER Peter: Natur als Erlebnis – Zur Rolle des Wildnisgedankens in der Umweltbildung
- SCHEMEL Hans-Joachim: Erholung in „wilder“ Landschaft: Die neue Flächenkategorie „Naturerfahrungsraum“

## 6/96 Landschaftsplanung – Quo vadis?

### Standortbestimmung und Perspektiven gemeindlicher Landschaftsplanung

- GOPPEL Thomas: Vorwort des Bayerischen Staatsministers für Landesentwicklung und Umweltfragen
- JESSEL Beate: Ergebnisse des Seminars vom 25.-26. März 1996 in Eching bei München
- GOPPEL Christoph: Grußwort des Direktors der Bayerischen Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege
- GOPPEL Thomas: Rede des Bayerischen Staatsministers für Landesentwicklung und Umweltfragen
- Zum Stellenwert der gemeindlichen Landschaftsplanung in Bayern:  
AUFMKOLK Gerd: – aus der Sicht des Bundes Deutscher Landschaftsarchitekten BDLA  
SCHMID Werner: – aus der Sicht des Bayerischen Gemeindetags
- GASSNER Erich: Neue Aufgaben für die Landschaftsplanung – Umweltplanung, Bauleitplanung und Projekt-UVP
- MAYERL Dieter: Landschaftsplanung am Runden Tisch – kooperativ planen, gemeinsam handeln
- REITEMANN Willi: Erwartungen der Landwirtschaft an den Landschaftsplan der Gemeinden
- OTTO Andreas: Zur Praxis der gemeindlichen Landschaftsplanung in Schwaben – Erfahrungen und Perspektiven aus Sicht einer höheren Naturschutzbehörde
- SPERLING Andreas: Zur Praxis der gemeindlichen Landschaftsplanung in Niederbayern: Erfahrungen und Perspektiven aus Sicht einer unteren Naturschutzbehörde am Beispiel des Landkreises Passau

#### Berichte über die Arbeitsgruppen:

- BUSSE Jürgen: – Arbeitsgruppe 1: Wie soll sich das Verhältnis von Landschaftsplanung, Eingriffsregelung und Bauleitplanung fortentwickeln?
- WARTNER Helmut: – Arbeitsgruppe 2: Mehr Umsetzungserfolg durch mehr Akzeptanz am Runden Tisch? Strategien zur Öffentlichkeitsarbeit und Akzeptanzverbesserung
- BRODA Christoph; Thomas HELFRICH: – Arbeitsgruppe 3: Das Spannungsfeld zwischen Notwendigkeit und Machbarkeit: Welche Inhalte soll ein gemeindlicher Landschaftsplan abdecken?

## Fortsetzung: LSB 6/96

### Fallbeispiele zur Praxis der gemeindlichen Landschaftsplanung:

#### 1. Stadt Berching/Oberpfalz:

- ROSENBECK Hans: Maßnahmen der Stadt Berching zur Stärkung der Eigenständigkeit des Ländlichen Raumes und Rolle des Landschaftsplanes.

- HERRE Dieter: Die Rolle des Landschaftsplanes im Rahmen einer integrierten Kommunalentwicklung am Beispiel der Stadt Berching

#### 2. Gemeinde Hunding/Niederbayern:

- Erfahrungen mit der Umsetzung des gemeindlichen Landschaftsplanes am Beispiel der Gemeinde Hunding  
BRANDL Ferdinand: – aus der Sicht des 1. Bürgermeisters  
AMMER Hubert: – aus der Sicht des bearbeitenden Landschaftsarchitekten

#### 3. Landschaftsplanung der Gemeinden im Auerbergland/Oberbayern und Schwaben:

- SCHMID Heimo: Erwartungen der Gemeinden im Auerbergland an die Landschaftsplanung.

- PRÖBSTL Ulrike und Heidi FRANK-KRIEGER: Ansätze zu gemeindeübergreifenden Vorgehensweisen in der Landschaftsplanung – am Beispiel der Gemeinden Bernbeuren, Burggen und Lechbruck.

- SIEGHART Rudolf: Zusammenwirken der Landschaftsplan- und der Dorf- und Flurentwicklung Bernbeuren im Auerbergland.

- Anhang zum Beitrag Pröbstl und Frank-Krieger: Übergemeindliche Umsetzungsprojekte – Landschaftsplan Bernbeuren

#### 4. Gemeinde Kirchdorf i. Wald/Niederbayern:

- ALTMANN Herbert: Der gemeindliche Landschaftsplan Kirchdorf i. Wald – ein gemeinsam erarbeitetes Entwicklungskonzept.

- FALTER Gerhard: Landschaftsplan-Umsetzung in der Gemeinde Kirchdorf i. Wald – eine erste Bilanz

#### 5. Stadt Pottenstein/Oberfranken:

- BAUERNSCHMITT Dieter: Erwartungen der Stadt Pottenstein an den Landschaftsplan – aus der Sicht des ersten Bürgermeisters.

- BAUERNSCHMITT Guido: Landschaftsplan Pottenstein – Beitrag zur Entwicklung einer Fremdenverkehrsgemeinde

- BAYERISCHES STAATSMINISTERIUM FÜR LANDESENTWICKLUNG UND UMWELTFRAGEN (Hrsg.): Leitfaden zur Fortentwicklung des gemeindlichen Landschaftsplanes als Teil des Flächennutzungsplanes in Bayern: „Landschaftsplanung am Runden Tisch“ (Stand: Juli 1996). 1. Einführung; 2. Zusammenarbeit der an der Landschaftsplanung im Rahmen der Bauleitplanung Beteiligten; 3. Verfahrensablauf; 4. Anforderungen an die Inhalte des gemeindlichen Landschaftsplanes als Teil des Flächennutzungsplanes; 5. Umsetzung der Ziele und Maßnahmen; 6. Informationsaustausch und Öffentlichkeitsarbeit; 7. Förderung und Honorierung

- Beilage: Landschaftsplanung am Runden Tisch – das Beispiel der Gemeinde Kirchdorf i. Wald (Informationsbroschüre: Herausgeber: ANL/StMLU; Stand März 1996)

## 5/96 Persönlichkeiten und Prominente nehmen

### Stellung zum Naturschutz und zur Akademie

- Staatsminister Dr. Thomas GOPPEL und Staatssekretär Willi MÜLLER, Bayerisches Staatsministerium für Landesentwicklung und Umweltfragen, München

- Bundesministerin Dr. Angela MERKEL, Bundesministerin für Umwelt, Naturschutz und Reaktorsicherheit, Bonn

- Weitere Beiträge in alphabetischer Reihenfolge:

- AMMER, Ulrich; AUFMKOLK, Gerd; BARGATZKY, Thomas; BERNADOTTE, Gräfin Sonja; BEZZEL, Einhard; BIBELRIET-HER, Hans; BÖHM, Werner-Hans; BUCHNER, Werner; DEIMER, Josef; DOBMEIER, Gotthard; DÖRING, Valentin; EHRSNERPERGER, Franz; EIBL-EIBESFELD, Irenäus; ENGELHARDT, Wolfgang; ERZ, Wolfgang; FISCHER-HÜTTE, Peter; FUCHS, Gerhard; GEISSLER, Heiner; GILLESSEN, Joachim; GLÜCK, Alois; GREBE, Reinhard; HACKL, Georg; HAITZINGER, Horst; HÄSCH, Michael; HEISSENHUBER, Alois; HENNIG, Rainer; HERZOG, Ludwig; HOKE, Manfred; HUBER, Erwin; KAPUSTIN, Peter u. BROSCHE, Ruth; KAUL, Henning; KLAUS, Joachim u. ROTHGANG, Michael; KLENER, Josef; KNAUER, Norbert; KOTZ, Christiane; KREMSER, Harald; LANGEN, Christoph; LIPPERT, Albert; MEINDL, Alfons; MÜHLTHALER, Josef; PFADENHAUER, Jörg; REICHOLF, Josef H.; ROEMEISS-STRACKE, Felicitas; ROTHENBURGER, Werner; ROTTENAUER, Josef; RÜTTIGERS, Jürgen; SCHARF, Albert; SCHLEICHER, Ursula; SCHMIDT, Renate; SCHUSTER, Hermann; SEIDL, Martin; SIEBECK, Otto; SKOBERNE, Peter; SONNLEITNER, Gerd; SPANDAU, Lutz; STEIN, Herbert; STOLTE, Dieter; STROBL, Jakob; STUDER, Hans-Peter; SUCCOW, Michael; SUKOPP, Herbert; THALLMAIR, Herbert; TRÖGER, Walther; VALENTIEN, Christoph; WEINZIERL, Hubert; WILHELM, Friedrich; von WULFFEN, Barbara; ZIERL, Hubert; ZÖPFL, Helmut;
- Direktor Dr. Christoph GOPPEL (Worte des Dankes)
- Gruppenfoto

## 4/96 GIS in Naturschutz und Landschaftspflege

- STROBL, Josef; Michael VOGEL und Thomas BLASCHKE: Einführung in das Thema

- BLASCHKE, Thomas und Michael VOGEL: GIS in Naturschutz und Landschaftspflege: Überblick über Wissensstand, Anwendungen Defizite

- CZERANKA, Marion: Spatial Decision Support Systems in Naturschutz und Landschaftspflege? Umsetzungsaspekte für die raumbezogene Planung.

## Fortsetzung: LSB 4/96

- GREVE Klaus und Michael HEISS: Die Fachinformationssysteme Forst, Grün und Naturschutz im Hamburger Umweltinformationssystem HUIS

- SCHENKER Jörg und Tom KLINGL: GIS-Einsatz im Natur- und Landschaftsschutz des BUWAL

- FÖLSCHER Bernhard und Günther NOWOTNY: SAGIS-Einsatz im Naturschutzbereich des Amtes der Salzburger Landesregierung - Erfahrungen und Ausblick -

- BLASCHKE Thomas; Mathias BOCK; Wolfgang DUBOIS; Klaus GREVE; Rolf HELFRICH; Stefan JENSEN und Heiner NAGEL: Umweltinformationssysteme als Grundlage des Naturschutzes.

- DANUSER, Norbert: Integration von Funddaten ins Natur- und Landschaftsschutzinventar Graubünden mit GIS

- FROTSCHER, Wolfgang; Holger GOJ und Werner LEDERER: Aufbau und Einsatz von GIS für naturschutzfachliche Bearbeitungen in Braunkohlenlandschaften Mitteleuropas

- PRÖBSTL, Ulrike und Bernhard FÖRSTER: Ökologische Überprüfung und Bewertung von Skigebieten mit Hilfe geographischer Informationssysteme

- KIAS, Ulrich; Walter DEMEL und Kerstin REITER: Erfahrungen mit dem CIR-Interpretationsschlüssel der Landesumweltbehörden bei der Anwendung im alpinen Raum - Updates und Umstellung der Biotop- und Nutzungstypenkartierung im Biosphärenreservat Berchtesgaden.

- GÜNTHER-DIRINGER, Detlef: GIS-Anwendung in einer Umweltverträglichkeitsstudie zum ökologischen Hochwasserschutz.

## Berichte der ANL

Die seit 1977 jährlich erscheinenden Berichte der ANL enthalten Originalarbeiten, wissenschaftliche Kurzmittelungen und Bekanntmachungen zu zentralen Naturschutzproblemen und damit in Zusammenhang stehenden Fachgebieten.

Heft 1-4 (1979) (vergriffen)	
Heft 5 (1981)	DM 23,-
Heft 6 (1982)	DM 34,-
Heft 7 (1983)	DM 27,-
Heft 8 (1984)	DM 39,-
Heft 9 (1985)	DM 25,-
Heft 10 (1986)	DM 48,-
Heft 11 (1987) (vergriffen)	
Heft 12 (1988) (vergriffen)	
Heft 13 (1989) (vergriffen)	
Heft 14 (1990)	DM 38,-
Heft 15 (1991)	DM 39,-
Heft 16 (1992)	DM 38,-
Heft 17 (1993)	DM 37,-
Heft 18 (1994)	DM 34,-
Heft 19 (1995)	DM 39,-
Heft 20 (1996) (im Druck)	DM 35,-

## Inhalte der zuletzt erschienenen Berichte:

### Heft 20 (1996)

#### 20 Jahre ANL – Festakt am 20.09.1996 in Laufen:

- Programm des Festaktes
- Begrüßungsansprache des ANL-Direktors Herrn Dr. Christoph Goppel
- Grußworte des Vorsitzenden des ANL-Kuratoriums Herrn Prof. Dr. Ulrich Ammer
- Grußworte des Landrates des Landkreises Berchtesgadener Land Herrn Martin Seidl und des 1. Bürgermeisters der Stadt Laufen Herrn Ludwig Herzog
- Festansprache des Bayerischen Ministerpräsidenten Herrn Dr. Edmund Stoiber, MdL
- Festvortrag von Herrn Prof. Dr. Norbert Knauer „Naturschutz im 21. Jahrhundert – die Rolle der Akademie“
- Festansprache des Bayerischen Staatsministers für Landesentwicklung und Umweltfragen Herrn Dr. Thomas Goppel

#### Seminarthemen und Grundsatzfragen:

- ROCK Martin: Ökologische Ethik aus christlicher Sicht
- STUDER Hans-Peter: Wirtschaften im Einklang mit der Natur und mit uns selbst
- TEXTER Thomas und Wolfgang THOMASEK: Von Werten zu Märkten
- STROBL Jakob: Der Wert der Landschaft aus regionaler Sicht
- KARGER Cornelia R.: Naturschutz in der Kommunikationskrise
- LEITSCHUH-FECHT Heike: Marketing für den Naturschutz
- GRÜSSER Birgit: Ökosponsoring als fruchtbares Mittel der Unternehmenskommunikation – Ein Geschäft auf Gegenseitigkeit
- RAHOFER Meinrad: Natur- und Umweltschutz in den Medien
- KNAUER Norbert: Integration besonderer ökologischer Leistungen in die landwirtschaftliche Bodennutzung
- ERDMANN Karl-Heinz: Schutz, Pflege und Entwicklung großräumiger Natur- und Kulturlandschaften – Die Rolle der Biosphärenreservate im internationalen Programm „Der Mensch und die Biosphäre“ (MAB)
- RICHTER Gerhard: Historische Gärten in Bayern
- JORDAN Peter: Parkpflegegewerke – Instrumentarien zur Erhaltung historischer Gärten
- BRANDES Dieter: Naturschutzaspekte bei der Denkmalpflege unter besonderer Berücksichtigung der Mauervegetation

## Fortsetzung: Heft 20 (1996)

- GARNWEIDNER Edmund: Artenschutz für Pilze – Grundlagen, Grenzen, Verbesserungsvorschläge
- KRIEGLSTEINER Lothar: Die Pilzflora Bayerns und ihre Gefährdung
- WINTERHOFF Wulfard: Die Pilzflora der Magerrasen – Gefährdung und Schutz
- STURM Peter: Gefährdung und Schutz heimischer Pilzarten – Anwendung in der Naturschutzpraxis

### Forschungsarbeiten:

- PATZNER Robert A. und Doris MÜLLER: Gefährdung und Rückgang der Najaden-Muscheln (Unionidae, Bivalvia) in stehenden Gewässern
- MÜLLER Andreas: Störungsökologie rastender Wasservögel am Starnberger See
- STADLER Siegfried: Flexibilität bei der Revierwahl und im Fallverhalten des Bibers
- REBHAN Herbert und ALBRECHT Steffi: Kleingewässer in einer Karstlandschaft und ihre Bedeutung für den Naturschutz
- HEMP Claudia und Andreas: Kalkschuttfuren und Blockhaldenwälder: Der Lindenberg bei Hohenstadt und seine außergewöhnliche Vegetation und Fauna
- HEMP Claudia und Andreas: *Podisma pedestris* L. (Saltatoria: Catantopidae) in der Herbrucker Alb
- DOLEK Matthias und GEYER Adi: Das Biotopmanagement und die Habitatbindung der Rotflügeligen Ödlandschrecke (*Oedipoda germanica* Latr. 1804) in der Frankenalb
- FLECKENSTEIN Kurt et al.: Realisierung von Ausgleichs- und Ersatzmaßnahmen bei Freileitungen
- FLECKENSTEIN Kurt et al.: Methoden zur Bewertung von Eingriffen in das Landschaftsbild bei Freileitungen
- FLECKENSTEIN Kurt et al.: Bewertung von Beeinträchtigungen der Avifauna im landschaftspflegerischen Begleitplan für Freileitungen

### ANL-Nachrichten:

- Bibliographie: Veröffentlichungen der ANL im Jahr 1995
- Veranstaltungsspiegel der ANL im Jahr 1995 mit den Ergebnissen der Seminare und Mitwirkung der ANL-Referenten bei anderen Veranstaltungen sowie Sonderveranstaltungen der ANL
- Forschungsvergabe der ANL
- Mitglieder des Präsidiums und Kuratoriums/Personal der ANL

## Heft 19 (1995)

### Seminarthemen und Grundsatzfragen

- FLUHR-MEYER, Gerti: Johann Rueß (1869 - 1943) und der Bund Naturschutz in Bayern
- STENSCHKE, York Christian: Rechtsprechung zum naturschutzrechtlichen Inschutznahmeverfahren
- HIRSCH, Stefan: Wallfahrtsstätten als Teil geistlicher Landschaften: "Theatrum terrae sanctae" Kalvarienberge und Sakrallandschaft in Oberbayern
- BERGER, Rupert: Die Pflanze in Kult und Alltagsbrauch
- BRIEMLE, Helga: Gärten - Von Kindern, für Kinder
- LUZ, Renate: Naturspiel - Beispiel Garten
- AGDE, Georg: Welche Unfälle in Kinderspielbereichen können wir durch gesetzliche und technische Maßnahmen verhüten?
- FISCH, Emmi: Kindergärten - Lust und Last des Unterhaltes
- HÜBNER, Klaus: Wintererlebniswochen - eine Alternative zu Schulkursen
- KNAUER, Norbert: Biotische Vielfalt in der Agrarlandschaft - Notwendigkeit und Strategie zur Entwicklung einer Biodiversität durch die Landwirtschaft
- ČEŘOVSKÝ, Jan: Die globale Strategie der Biodiversität und ihre nationale Anwendung am Beispiel der Tschechischen Republik
- TAMPE, Klaus: Kosten und Nutzen eines nachhaltigen Schutzes der Biodiversität
- HENLE, Klaus: Mangelnder Erfolg beim Schutz von Biodiversität: Systematisierung der Gründe
- JEDICKE, Eckhard: Grenzstrukturen in Wäldern und ihr Einfluß auf die Avifauna

### Forschungsarbeiten:

- MÜLLER, Norbert: Wandel von Flora und Vegetation nordalpiner Wildflußlandschaften unter dem Einfluß des Menschen
- REICHOLF-RIEHM, Helgard: Verockerung von Altwässern
- HEMP, Andreas: Die landschaftsökologische Bedeutung der Dolomitkiefernwälder (Bupthalamo - Pinetum) in der Frankenalb
- FISCHER, Hagen S.: Auswertung der geobotanischen Dauerbeobachtungen in ausgewählten Biotopen in Bayern - Konzept und exemplarische Auswertung eines Sandmagerrasentransseks

### ANL-Nachrichten

- Bibliographie: Veröffentlichungen der ANL im Jahr 1994 • Veranstaltungsspiegel der ANL im Jahr 1994 mit den Ergebnissen der Seminare • Mitwirkung der ANL-Referenten bei anderen Veranstaltungen sowie Sonderveranstaltungen der ANL • Forschungsvergabe der ANL • Mitglieder des Präsidiums und Kuratoriums/Personal der ANL

## Heft 18 (1994)

### Seminarthemen und Grundsatzfragen

- FLUHR-MAYER Gerti: Prof. Dr. Otto Kraus (1905-1984). Er-

## Fortsetzung: Heft 18 (1994)

- ster Hauptamtlicher Naturschützer Bayerns.
- KADNER Dieter: Die Bayerische Landesstelle für Naturschutz unter Prof. Dr. Otto Kraus (1949-1987).
- ZWANZIG Günter: Vom Naturrecht zum Schöpfungsrecht. Zur Geschichte des Naturschutzgedankens.
- BENNINGER Martin: Landschaft durch Landwirtschaft – Inwertsetzung ihrer Pflegefunktion.

### Forschungsarbeiten

- HEBAUER Franz: Katalog der bayerischen Wasserkäfer, ihrer Ökologie, Verbreitung, Gefährdung.
- BURMEISTER Ernst-Gerhard: Die limnischen Feenkrebse (*Anostraca*), Schildkrebse (*Notostraca*), Muschelschaler (*Cornastrostraca*), Asseln (*Isopoda limn.*) und Flohkrebse (*Amphipoda*) in Bayern. (*Crustacea*). Kommentar und Stoffsammlung zur „Roten Liste“ der limnischen Krebse in Bayern.
- BURMEISTER Ernst-Gerhard: Faunistische Begleituntersuchung aquatischer Makroinvertebraten neu angelegter Kleingewässer bei Eichenau (Lkr. Fürstenfeldbruck). Ein Beitrag zur Problematik künstlich angelegter Kleingewässer.
- UTSCHICK Hans: Zur Dynamik von Tagfaltergemeinschaften im Flußauenwald der Innstaufer. Perach 1976-1987 (*Lepidoptera; Rhopalocera*).
- GEISER Remigius: Artenschutz für holzbewohnende Käfer (*Coleoptera xylobionta*).
- BUSSLER Heinz: Die xylobionte Käferfauna im Naturschutzgebiet „Scheerweihergebiet bei Schalkhausen“ (Stadt Aschbach/Mittelfranken).
- RÖTZER Thomas und WÜRLÄNDER Roland: Neuartige phänologische Karten von Bayern und deren Anwendungsmöglichkeiten in der Landschaftsökologie und Landschaftsplanung.
- KAISER Kurt und ZIMMERMANN Antje: Physisch-geographische Untersuchung an Mooren und Seen im Havelquellgebiet (Müritz-Nationalpark).
- LEHMANN Reinhold, KIFINGER Bruno, BOHL Erik und BAUER Johannes: Bewertungsmodell für die Entwicklung von Zielvorstellungen des Gewässerschutzes.
- FLECKENSTEIN Kurt und RHIEM Walter: Umwelt- und Landschaftsplanung für Freileitungen. Abgrenzung der Anforderungen in den unterschiedlichen Genehmigungsverfahren.
- FLECKENSTEIN Kurt und RHIEM Walter: Der Landschaftspflegerische Begleitplan (LBP) für Freileitungen.

### ANL - Nachrichten:

- Bibliographie: Veröffentlichungen der ANL im Jahre 1993.
- Veranstaltungsspiegel der ANL im Jahre 1993 mit den Ergebnissen der Seminare.
- Forschungsvergabe der ANL.
- Mitglieder des Präsidiums und Kuratoriums/Personal der ANL.

## Heft 17 (1993)

### Seminarthemen und Grundsatzfragen

- HEILAND Stefan: „Was heißt denn schon Natur?“
- ZETTLER Lothar: Überlegungen zum Wandel von Dorf und Landschaft.
- JESSEL Beate: Zum Verhältnis von Ästhetik und Ökologie bei der Planung und Gestaltung von Landschaft.
- GAREIS-GRAHMANN Fidelis-J.: Beurteilung des Landschaftsbildes bei linienförmigen Vorhaben - Beispiel Straßenbau.
- OTT Hubertus: Beurteilung des Landschaftsbildes bei punktförmigen Vorhaben - Beispiel Windkraftanlagen und Sendemasten.
- NOHL Werner: Anforderungen an landschaftsästhetische Untersuchungen – dargestellt am Beispiel fußballischer Vorhaben.
- ONGYERTH Gerhard: Erfassung und Schutz historischer Kulturlandschaftselemente als Aufgabe der Denkmalpflege. Zum denkmalkundlichen Ansatz „Landschaftsmuseum“.
- FISCHER-HÜFTLE Peter: Rechtliche Aspekte bei der Beurteilung des Landschaftsbildes.
- FISCHER-HÜFTLE Peter: Rechtsfragen der Erstauflösung im Verhältnis zum Naturschutzrecht.
- KEIL Werner: Vogelschlag – ein Naturschutzproblem?
- WEGNER Hans-A.: Die Umweltpolitik der EG im Spannungsfeld zwischen Harmonisierungszwang und Subsidiaritätsprinzip.
- ZIERL Hubert: Das Europadiplom – Instrument länderübergreifender Schutzgebietspolitik.
- KLEINE H.-D.: Die Schutzinhalte der Naturschutzgebiete Bayerns. Ein Typisierungsvorschlag.
- MARTENS Uwe: Zur Auslegung unbestimmter Rechtsbegriffe bei der Begründung der Schutzwürdigkeit nach § 13 Abs. 1 BNatSchG in der Verwaltungspraxis.

### Forschungsarbeiten:

- CARL Michael: Autökologie der Wanzen und Zikaden.
- RUDOLPH Bernd-Ulrich et al.: Bestand und Verbreitung der Amphibien im Lkr. Forchheim.
- FLEUTER Claudia und MICKOLETT Gabriele: Die Tagfalter und Widdchenfauna verschieden bewirtschafteter Halbtrockenrasen in der Kalkifel (Kreis Euskirchen, Nordrhein-Westf.).
- BRUCKHAUS Alfred: Zur Faunenbeeinflussung von Trockenrasen durch Pflege- und Bewirtschaftungsmaßnahmen.
- SCHWARZMEIER Rainer und LEHMANN Reinhold: Erfas-

## Fortsetzung: Heft 17 (1993)

- sung und Bewertung von Nutzungskonflikten zur Planungsunterstützung und Projektbewertung.
- DEGENBECK Martin: Ökologisches Sanierungskonzept für das Kühbachsystem (Lkr. Rottal-Inn und Landshut) unter besonderer Berücksichtigung der Lebensraumsprüche der Gemeinen Flußmuschel (*Unio crassus*).
- BLASCHKE Thomas und KÖSTLER Evelin: Aufgaben und Ziele der Ökosystemstudie Salzachauen und die Rolle des Geographischen Informationssystems (GIS).

### ANL-Nachrichten

- KÖSTLER Evelin, JAHRSTORFER Elisabeth und PRAXENTHALER Hildegard: Bibliographie: Veröffentlichungen der ANL 1992.
- Veranstaltungsspiegel der ANL im Jahre 1992 mit den Ergebnissen der Seminare.
- Forschungsvergabe der ANL.
- Mitglieder des Präsidiums und Kuratoriums; Personal der ANL.

## Heft 16 (1992)

### Seminarthemen und Grundsatzfragen

- BATZNER Erhart: Geschichte des Natur- und Umweltschutzes.
- BILLMAYER Franz: Kunst und Natur ein Widerspruch!
- KIERMEIER Peter: Garten ohne Exoten könnte man mit der Natur verwechseln.
- LIEDTKE Max: Grundlegende Thesen zur Ökologie und zur Umwelteziehung.
- DANZ Walter: Umweltbildung als Verfassungsauftrag.
- KOSCHEL Gottfried: Aspekte für die Ermittlung von Grundwassereinzugsgebieten und die Festlegung von Trinkwasserschutzgebieten.
- WAGNER Rüdiger: Fließgewässer, etwas andere Ökosysteme.
- SCHERNER Uwe: Naturschutz und Tauchen im Süßwasser.
- HADAMITZKY Emil: Ökologische Wirtschaftspolitik im Rahmen der Marktwirtschaft.
- ZUNDEL Stefan: Die ökologische Dimension in Wirtschaft und Politik.
- LAUFF Rudolf: Internationalisierung des Umweltschutzmanagements als Wachstumsvoraussetzung.
- WIEDEMANN Georg: Chancen einer umweltbewußten Unternehmensführung.
- AIGNER Rupert: Umweltberater für das „Öko-Check“ des Betriebes nutzen – neues Beratungsprogramm in Bayern.
- KLEMISCH Herbert: Betriebsportraits erfolgreicher ökologischer Kleinunternehmen.
- SPANDAU Ute und HEILMAIER Gerhard: Konzeption einer Betriebsgesellschaft für das Biosphärenreservat Spreewald.
- TARTARI Teki: Naturschutz in Albanien.
- GEORGIEV Pawel: Herausforderung des ökologischen Umbruchs in Bulgarien.
- DRAGANOVIC Eugen: Naturschutz und die Praxis in Kroatien.
- SKOBERNE Peter: Naturschutz in Slowenien.

### Forschungsarbeiten

- RICHERT Elke und REIF Albert: Vegetation Standorte und Pflege der Waldmäntel und Waldaußensäume im südwestlichen Mittelfranken, sowie Konzepte zur Neuanlage.
- GERSTMIEIER Roland: Untersuchungen der Fischbestände im Bereich der Isarstaufer Landau.
- MÜLLER Norbert et al.: Auswirkungen unterschiedlicher Flußbaumaßnahmen auf die Auenvegetation am Lech.
- REBHAN Herbert: Besiedlung oberfränkischer Flugplätze und ausgesuchter Vergleichsfauna mit Laufkäfern (*Coleoptera: Carabidae*).
- GERSTMIEIER Roland, LUX-ENDRICH, Astrid BURMEISTER Ernst-G.: Literaturvergleich von Bestandshebungen ausgewählter terrestrischer Arthropodengruppen zur Biotopgutbestimmung.

### ANL-Nachrichten

- KOSTLER Evelin, FLUHR-MEYER Gerti, JEHL Johannes: Bibliographie: Veröffentlichungen der ANL 1991.
- Veranstaltungsspiegel der ANL im Jahre 1991 mit den Ergebnissen der Seminare.
- Forschungsvergabe der ANL.
- Mitglieder des Präsidiums und Personal der ANL.

## Beihette zu den Berichten

Beihette erscheinen in unregelmäßiger Folge und beinhalten die Bearbeitung eines Themenbereichs.

### Beihett 1

- HERINGER J.K.: Die Eigenart der Berchtesgadener Landschaft – ihre Sicherung und Pflege aus landschaftsökologischer Sicht, unter besonderer Berücksichtigung des Siedlungswesens und Fremdenverkehrs. 1981. 128 S. mit 129 Fotos. DM 17,-

### Beihett 2

- Pflanzen- und tierökologische Untersuchungen zur BAB 90 Wolnzach-Regensburg. Teilabschnitt Elsendorf-Saalhaupt. 71 S., Abb., Ktn., 19 Farbfotos DM 23,-

## Fortsetzung: Beihefte

### Beiheft 3

SCHULZE E.-D. et al.: Die pflanzenökologische Bedeutung und Bewertung von Hecken.

= Beiheft 3, T. 1 zu den Berichten der ANL. DM 37,-

Gegenstand und Umfang des Forschungsauftrags Sträucher in der natürlichen und anthropogen beeinflussten Vegetation Mitteleuropas Kohlenstoffhaushalt, Wachstum und Wuchsform von Holzgewächsen im Konkurrenzgefüge eines Heckenstandortes, Diss. von Manfred Küppers Die Ökologie wichtiger Holzarten der Hecken Die Beziehung von Hecken und Ackerrainen zu ihrem Umland Die Bewertung der nordbayerischen Hecken aus botanischer Sicht Autoren: Ernst-Detlef Schulze, Albert Reif unter Mitarbeit von Christoph Knop und Katharina Zahner.

ZWÖLFER, H. et al.: Die tierökologische Bedeutung und Bewertung von Hecken.

= Beiheft 3, T. 2 zu den Berichten der ANL. DM 36,-

Ziele und Grundlagen der Arbeit · Wissenschaftliche Ergebnisse · Schlußfolgerungen für die Praxis der Landschaftspflege und für den integrierten Pflanzenschutz · Kontakte zu anderen Institutionen · Ergebnisse des Klopffproben-Programmes Zur Phänologie ausgewählter Arthropodengruppen der Hecke · Die Erfassung von Lepidopteren-Larven an Schlehe und Weißdorn · Einfluß des Alters auf die räumliche Verteilung von Weißdornbüschen auf Phytophage und ihre Parasiten · Einfluß von Alter und räumlicher Verteilung von Wildrosen auf den Wickler *Notocella roborana* D.&S. und seine Parasiten · Zur Populationsökologie einiger Insekten auf Wildrosen · Untersuchungen zum Verhalten, zur Biologie und zur Populationsdynamik von *Yponomeuta padellus* auf der Schlehe · Faunistisch-ökologische Analyse ausgewählter Arthropoden-Gruppen · Untersuchungen zum Brutvogelbestand verschiedener Heckengebiete – Wildspurendichte und Wildverbiß im Heckenbereich · Analyse des Blatt-Biomasse-Konsums an Schlehe, Weißdorn und Wildrose durch photophage Insekten · Begründung der Bewertungszahlen für Heckengehölzarten · Aus Kleinschmetterlingen in Hecken gezogene Parasitoidenarten (Tabellen) · Heckenpflanzen als Wirte landwirtschaftlicher Schadorganismen (Tabellen) · Autoren: Helmut Zwölfer, Gerhard Bauer, Gerd Heusinger u.a.

### Beiheft 4

ZÄHLHEIMER, W.: Artenschutzgemäße Dokumentation und Bewertung floristischer Sachverhalte – Allgemeiner Teil einer Studie zur Gefäßpflanzenflora und ihrer Gefährdung im Jungmoränengebiet des Inn-Vorland-Gletscher (Oberbayern). 143 S., 97 Abb. und Hilfskärtchen, zahlr. Tab., mehrere SW-Fotos. DM 21,-

### Beiheft 5

ENGELHARDT W., OBERGRUBER R. und REICHHOLF J.: Lebensbedingungen des europäischen Feldhasen (*Lepus europaeus*) in der Kulturlandschaft und ihre Wirkungen auf Phytologie und Verhalten. DM 28,-

### Beiheft 6

MELZER A. und MICHLER G. et al.: Ökologische Untersuchungen an südbayerischen Seen. 171 S., 68 Verbreitungskärtchen, 46 Graphiken, zahlr. Tab. DM 20,-

### Beiheft 7

FOECKLER Francis: Charakterisierung und Bewertung von Angewässern des Donauraumes Straubing durch Wassermolluskengesellschaften. 149 S., 58 Verbreitungskärtchen, zahlr. Tab. u. Graphiken, 13 Farbfotos. DM 27,-

### Beiheft 8

PASSARGE Harro: Avizönosen in Mitteleuropa. 128 S., 15 Verbreitungskarten, 38 Tab., Register der Arten und Zönosen. DM 18,-

### Beiheft 9

KÖSTLER Evelin und KROGOLL Bärbel: Auswirkungen von anthropogenen Nutzungen im Bergland – Zum Einfluß der Schafbeweidung (Eine Literaturstudie). 74 S., 10 Abb., 32 Tab. DM 12,-

### Beiheft 10

Bibliographie 1977-1990: Veröffentlichungen der Bayerischen Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege. 294 S. DM 15,-

### Beiheft 11

CONRAD-BRAUNER Michaela: Naturnahe Vegetation im Naturschutzgebiet „Unterer Inn“ und seiner Umgebung – Eine vegetationskundlich-ökologische Studie zu den Folgen des Stau-stufenbaus 175 S., Zahlr. Abb. u. Karten. DM 44,-

## Fortsetzung: Beihefte

### Beiheft 12

Festschrift zum 70. Geburtstag von Prof. Dr. Dr. h.c. Wolfgang Haber; 194 S., 82 Fotos, 44 Abb., 5 Farbkarten (davon 3 Faltskarten), 5 Veg. tab. DM 24,-

- GOPPEL Christoph: Vorwort
- TÖPFER Klaus: Würdigung der Person, Prof. Dr. Dr. h.c. Wolfgang Haber
- Fototeil
- Verzeichnis der wissenschaftlichen Veröffentlichungen von Prof. Dr. Dr. h.c. Wolfgang Haber
- WÖRNLE Peter: Öffentlichkeitsarbeit für den Naturschutz
- TREPL Ludwig: Die Diversitäts-Stabilitäts-Diskussion in der Ökologie
- GANZERT Christian: Konzeption für eine ökologische Agrarlandschaftsforschung
- SCHREIBER Karl-Friedrich: Muß eine sekundär-progressive Sukzession immer nach bekannten Modellvorstellungen ablaufen? – Gegenbeispiele aus den Bracheversuchen Baden-Württembergs
- RUTHSATZ Barbara: Erfolgskontrolle von Biotopsicherungsmaßnahmen im Niedermoorgrünland eines NSG in der westpfälzischen Moorniederung bei Kaiserslautern
- ELLENBERG Heinz: Wiesensterben auf Island. – Eine Rück- und Vorschau
- OTTE Annette; Steffi SCHÖFMANN; Inge SCHNIEPP und Ursula DÖRNER (mit einem Beitrag von Wolfgang BRAUN): Eine Kulturlandschaft auf der Roten Liste – Rekonstruktion des Nutzungsgefüges und der Vegetation einer traditionellen Kulturlandschaft am südbayerischen Alpenrand: Landbewirtschaftung in Kochel am See in den 40er und 50er Jahren
- HOISL Richard: Bodenordnung als Beitrag zur Landschaftsentwicklung
- SPANDAU Lutz und Bertram BORETZKI: Biosphärenreservate als Instrument des Naturschutzes
- GREBE Reinhard: Das Biosphärenreservat Rhön – Vorbild einer umweltgerechten Regionalentwicklung

## Forschungsberichte

### Forschungsbericht 1

JANSEN Antje: Nährstoffökologische Untersuchungen an Pflanzenarten und Pflanzengemeinschaften von voralpinen Kalkmagerrasen und Streuwiesen unter besonderer Berücksichtigung naturschutzrelevanter Vegetationsänderungen. DM 20,-

### Forschungsbericht 2

(versch. Autoren): Das Haarmooos – Forschungsergebnisse zum Schutz eines Wiesenbrütergebietes. DM 24,-

### Forschungsbericht 3

HÖLZEL Norbert: Schneeheide-Kiefernwälder in den mittleren Nördlichen Kalkalpen. DM 23,-

### Forschungsbericht 4

HAGEN Thomas: Vegetationsveränderungen in Kalkmagerrasen des Fränkischen Jura; Untersuchung langfristiger Bestandsveränderungen als Reaktion auf Nutzungsumstellung und Stickstoff-Deposition. DM 21,-

### Forschungsbericht 5

LOHMANN Michael und Michael VOGEL: Die bayerischen Ramsargebiete – Eine kritische Bestandsaufnahme der Bayerischen Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege. DM 14,-

## Landschaftspflegekonzept Bayern

- Bd. I. Einführung DM 38,-
- Bd. II. 1 Kalkmagerrasen Teil 1 DM 45,- Teil 2 DM 42,-
- Bd. II. 2 Dämme, Deiche und Eisenbahnstrecken DM 34,-
- Bd. II. 3 Bodensaure Magerrasen DM 39,-
- Bd. II. 4 Sandrasen DM 34,-
- Bd. II. 5 Streuobst DM 34,-
- Bd. II. 6 Feuchtwiesen DM 32,-
- Bd. II. 7 Teiche DM 27,-
- Bd. II. 8 Stehende Kleingewässer DM 35,-
- Bd. II. 9 Streuwiesen DM 41,-
- Bd. II. 10 Gräben DM 25,-
- Bd. II. 11 Agrotipe Teil 1 DM 35,- Teil 2 DM 37,-
- Bd. II. 12 Hecken- und Feldgehölze DM 43,-
- Bd. II. 13 Nieder- und Mittelwälder DM 36,-
- Bd. II. 14 Einzelbäume- und Baumgruppen DM 32,-
- Bd. II. 15 Geotope (4. Quartal 1997) DM 38,-
- Bd. II. 16 Leitungstrassen DM 25,-
- Bd. II. 17 Steinbrüche DM 32,-
- Bd. II. 18 Kies-, Sand- und Tongruben DM 31,-
- Bd. II. 19 Bäche und Bachufer DM 49,-

## Lehrhilfen

- Handreichung zum Thema Naturschutz und Landschaftspflege (hrsg. in Zusammenarbeit mit dem Staatsinstitut für Schulpädagogik und Bildungsforschung, München). DM 14,-

## Sonderdrucke aus den Berichten der ANL

- »Die Stauseen am unteren Inn« aus Heft 6/82 DM 5,-
- »Natur und Landschaft im Wandel« aus Heft 10/86 DM 8,-

## Informationen

- Informationen 1 – Die Akademie stellt sich vor Falblatt, kostenfrei
- Information 2 – Grundlagen des Naturschutzes. (vergriffen)
- Informationen 3 – Naturschutz im Garten – Tips und Anregungen zum Überdenken, Nachmachen und Weitergeben. DM 2,-
- Information 4 – Begriffe aus Ökologie, Landnutzung und Umweltschutz. In Zusammenarbeit mit dem Dachverband wissenschaftlicher Gesellschaften der »Agrar-, Forst-, Ernährungs-, Veterinär- und Umweltforschung e.V. München. (derzeit vergriffen: Neuauflage in Vorbereitung)

Information 5 – Natur entdecken – Ein Leitfaden zur Naturbeobachtung. DM 2,-

Information 6 – Natur spruchreif. (Aphorismen zum Naturschutz) DM 6,-

Information 7 – Umweltbildungseinrichtungen in Bayern DM 15,-

Einzelexemplare von Info 3, Info 5 und Info 6 werden gegen Zusendung von DM 3,- (für Porto + Verpackung) in Briefmarken ohne Berechnung des Heftpreises abgegeben.

Ab 100 Stück werden bei allen Infos (3/4/5) 10% Nachlaß auf den Heftpreis gewährt.

## Diaserien

- Diaserie Nr. 1 »Feuchtgebiete in Bayern« 50 Kleinbildias mit Textheft. DM 150,-
- Diaserie Nr. 2 »Trockengebiete in Bayern.« 50 Kleinbildias mit Textheft. DM 150,-
- Diaserie Nr. 3 »Naturschutz im Garten« 60 Dias mit Textheft und Begleitkassette. DM 150,-

## Plakatserie »Naturschutz«

- 3 Stück im Vierfarbdruck DIN A2. DM 3,-
- + Verpackungskostenanteil bis 15 Serien. DM 5,-

## Faltblätter

### „Persönlichkeiten im Naturschutz“

- Prof. Dr. Otto Kraus
- Johann Rueß

## Vorschau

- LSB Die Kunst des Luxurierens
- LSB Umweltökonomische Gesamtrechnung
- LSB Genetische Vielfalt
- LSB UVP auf dem Prüfstand
- Forschungsbericht: Motivationsanalyse von Outdoorsportlern

