

Institut für Hydrobiologie, Technische Universität Dresden

# **Bildung funktioneller Typgruppen des Phytoplanktons: Integration von Modell-, Freiland- und Laborarbeiten**

Dissertation zur Erlangung des akademischen Grades  
doctor rerum naturalium (Dr. rer. nat.) an der Fakultät Forst-,  
Geo- und Hydrowissenschaften der Technischen Universität  
Dresden

vorgelegt von:

Dipl. Biol. Marie König-Rinke (geb. König)  
geb. am 12.02.1977  
in Dresden

Gutachter: Prof. Dr. Jürgen Benndorf,  
Institut für Hydrobiologie, Technische Universität Dresden

Prof. Dr. Rainer Koschel,  
Leibniz-Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei (IGB) Berlin  
Abteilung Limnologie Geschichteter Seen

Prof. Dr. Sebastian Diehl,  
Zoologisches Institut, Ludwig-Maximilians-Universität München

Eingereicht im Juli 2007  
Mündliche Prüfung: 10. März 2008



# Inhaltsverzeichnis

<b>1</b>	<b>Einleitung</b>	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>Modellvorstellungen zur Typisierung des Phytoplanktons</b>	<b>7</b>
2.1	Einleitung . . . . .	7
2.2	Qualitative Phytoplanktonmodelle . . . . .	8
2.2.1	PEG-Modell . . . . .	8
2.2.2	Funktionelle Phytoplanktongesellschaften . . . . .	9
2.2.3	Funktionelle Eigenschaften des Phytoplanktons . . . . .	14
2.3	Quantitative Phytoplanktonmodelle . . . . .	15
2.3.1	Modell PROTECH . . . . .	15
2.3.2	”EAWAG-Seenmodell” . . . . .	18
2.3.3	Ökologische Komponente des Modells SALMO . . . . .	21
2.4	Diskussion . . . . .	24
<b>3</b>	<b>Phytoplanktonentwicklung in den Untersuchungsgewässern</b>	<b>29</b>
3.1	Einleitung . . . . .	29
3.2	Untersuchungsgewässer, Material und Methoden . . . . .	30
3.2.1	Talsperre Saidenbach . . . . .	30
3.2.2	Talsperre Bautzen . . . . .	30
3.2.3	Probenahmen . . . . .	32
3.2.4	Chemisch-physikalische Analysen . . . . .	33
3.2.5	Biologische Analysen . . . . .	35
3.3	Ergebnisse und Diskussion . . . . .	36
3.3.1	TS Saidenbach . . . . .	36
3.3.2	TS Bautzen . . . . .	39
<b>4</b>	<b>Analyse funktioneller Phytoplanktontypen in den Untersuchungsgewässern</b>	<b>49</b>
4.1	Einleitung . . . . .	49
4.2	Talsperre Saidenbach . . . . .	50
4.2.1	Langzeitentwicklung der abiotischen Faktoren . . . . .	50
4.2.2	Langzeitentwicklung des Phytoplanktons . . . . .	51
4.2.3	Fisch- und Zooplanktonzusammensetzung . . . . .	53
4.2.4	Vergleich des Phytoplanktons in der TS Saidenbach mit den funktionellen Typgruppen in SALMO . . . . .	53
4.3	Talsperre Bautzen . . . . .	58
4.3.1	Langzeitentwicklung der abiotischen Faktoren . . . . .	58
4.3.2	Langzeitentwicklung des Planktons mit und ohne Biomanipulation . . . . .	58
4.3.3	Vergleich des Phytoplanktons in der TS Bautzen mit den funktionellen Typgruppen in SALMO . . . . .	62
4.4	Eigenschaften der neuen funktionellen Typgruppen in SALMO . . . . .	65

4.5	Vergleich der neuen funktionellen Typgruppen in SALMO mit denen in PROTECH .	79
4.6	Vergleich der neuen funktionellen Typgruppen in SALMO mit denen im "EAWAG- Seenmodell" . . . . .	80
<b>5</b>	<b>Koloniale, gelatinöse, unbewegliche Chlorophyceen als funktionelle Typgruppe</b>	<b>81</b>
5.1	Einleitung . . . . .	81
5.2	Material und Methoden . . . . .	82
5.2.1	Systematik und Vermehrung der Modellalge <i>Sphaerocystis Schroeteri</i> . . . . .	82
5.2.2	Wachstumsversuche . . . . .	83
5.2.3	Phyto-PAM-Messungen . . . . .	88
5.2.4	Spezifischer Absorptionsquerschnitt . . . . .	90
5.2.5	Zooplankton-Phytoplankton-Interaktionen . . . . .	91
5.3	Ergebnisse und Diskussion . . . . .	92
5.3.1	Wachstumsversuche . . . . .	92
5.3.2	Spezifischer Absorptionsquerschnitt . . . . .	97
5.3.3	Chlorophyll : BV und Chlorophyll : C -Verhältnis . . . . .	100
5.3.4	Phyto-PAM-Messungen . . . . .	101
5.3.5	Zooplankton-Phytoplankton-Interaktionen <sup>1</sup> . . . . .	107
<b>6</b>	<b>Zusammenfassung</b>	<b>113</b>
<b>7</b>	<b>Literaturverzeichnis</b>	<b>117</b>
<b>8</b>	<b>Danksagung</b>	<b>135</b>
<b>A</b>	<b>Anhang</b>	<b>137</b>

---

<sup>1</sup>Dieser Absatz beinhaltet Ergebnisse aus der assoziierten Diplomarbeit von KAMPE (2004), siehe auch KAMPE *et al.* (2007).

# Tabellenverzeichnis

2.1	Modellvorstellungen zur Typisierung des Phytoplanktons . . . . .	10
2.2	Die Gruppierungen funktioneller Phytoplanktongesellschaften nach Anwendung einer hierarchischen Clusteranalyse . . . . .	13
2.3	Die Phytoplanktontypen im Modell PROTECH . . . . .	17
2.4	Die Zustandsvariablen im "EAWAG-Seenmodell" . . . . .	19
2.5	Die funktionellen Phytoplanktongruppen im "EAWAG-Seenmodell" . . . . .	20
2.6	Die Phytoplanktontypen im Modell SALMO . . . . .	23
2.7	Der Vergleich dreier quantitativer Phytoplankton-Modelle . . . . .	25
3.1	Die Kenndaten der Talsperren Saidenbach und Bautzen . . . . .	32
3.2	Ausgewertete Proben an der Talsperre Saidenbach (2002) . . . . .	33
3.3	Ausgewertete Proben an der Talsperre Bautzen (2003) . . . . .	34
4.1	Die funktionellen Phytoplanktontypen in der TS Saidenbach . . . . .	57
4.2	Die funktionellen Phytoplanktontypen in der TS Bautzen . . . . .	62
4.3	Optimale und minimale Wachstumstemperaturen ( $T_{opt}$ , $T_{min}$ ) verschiedener funktioneller Phytoplanktontypen . . . . .	66
4.4	Brutto-Sinkgeschwindigkeiten verschiedener funktioneller Phytoplanktontypen . . . . .	74
4.5	Netto-Sinkgeschwindigkeiten verschiedener funktioneller Phytoplanktontypen . . . . .	75
4.6	Die bisherigen und neuen funktionellen Phytoplanktontypen im Modell SALMO . . . . .	77
4.7	Vergleich der Typen in PROTECH und SALMO . . . . .	79
4.8	Vergleich der Typen im "EAWAG-Seenmodell" und in SALMO . . . . .	80
5.1	Systematische Einordnung von <i>Sphaerocystis schroeteri</i> . . . . .	83
5.2	Nährmedium für <i>Sphaerocystis schroeteri</i> mit $\text{NaHCO}_3$ Puffer . . . . .	84
5.3	Nährmedium für <i>Sphaerocystis schroeteri</i> mit HEPES Puffer . . . . .	85
5.4	Technische Einstellungen am Phyto-PAM . . . . .	90
5.5	Der Lichtkompensationspunkt für verschiedene Phytoplankter . . . . .	96
5.6	Wachstumsraten von <i>Sphaerocystis schroeteri</i> mit und ohne P-Limitation . . . . .	97
5.7	Mittlerer, spektraler, spezifischer Absorptionsquerschnitt verschiedener Phytoplankter für verschiedene Kultivierungslichtintensitäten . . . . .	98
5.8	Chlorophyll <i>a</i> : Biovolumen-Verhältnisse verschiedener Phytoplankter . . . . .	101
5.9	Chlorophyll <i>a</i> : Kohlenstoff-Verhältnisse verschiedener Phytoplankter . . . . .	102
5.10	ANCOVA für die abhängigen Variablen $\alpha$ , $\text{ETR}_{max}$ und $I_K$ der ETR-PAR-Kurven . . . . .	105
A.1	Maximale Wachstumsraten ( $\mu_{max}$ ) der neuen Phytoplanktontypen bei 20 °C . . . . .	137
A.2	Halbsättigungskonstanten für Phosphor verschiedener Phytoplankter . . . . .	138
A.3	Maximale spezifische Photosyntheseraten kolonialer, gelatinöser Chlorophyceen . . . . .	139
A.4	Angaben zur Fressbarkeit verschiedener Phytoplanktontypen durch Zooplankter . . . . .	140



# Abbildungsverzeichnis

2.1	Hierarchische Clusteranalyse 31 funktioneller Phytoplanktongesellschaften und ihre Reaktionen auf Habitateigenschaften nach REYNOLDS <i>et al.</i> (2002) . . . . .	12
2.2	Die funktionellen Merkmale der Phytoplanktontypen im Modell SALMO . . . . .	22
3.1	Beckenmorphometrie der Talsperren . . . . .	31
3.2	Vertikale Temperaturverteilung und pH-Werte in der TS Saidenbach (2002) . . . . .	37
3.3	Gesamt-Chlorophyll <i>a</i> - Konzentrationen und Chlorophyll <i>a</i> - Konzentrationen der dominanten Phytoplanktongruppen in der TS Saidenbach (2002) . . . . .	38
3.4	Unterwasserlicht und Sichttiefen in der TS Saidenbach (2002) . . . . .	39
3.5	Vertikale Temperaturverteilung, pH-Wert, Gesamt-Chlorophyll <i>a</i> - und Sauerstoff-Konzentrationen in der TS Bautzen (2003) . . . . .	41
3.6	Phosphor-, Nitrat- und IC-Konzentrationen in der TS Bautzen (2003) . . . . .	42
3.7	Chlorophyll <i>a</i> - Konzentrationen der Bacillariophyceen, Dinophyceen, Chlorophyceen, Cyanobakterien und Cryptophyceen in der TS Bautzen (2003) . . . . .	43
3.8	Biovolumina des Phytoplanktons in der TS Bautzen (2003) . . . . .	44
3.9	Unterwasserlicht und Sichttiefen in der TS Bautzen (2003) . . . . .	45
3.10	Foto von <i>Fragilaria crotonensis</i> aus der TS Bautzen (2003) . . . . .	46
3.11	Silizium-Konzentrationen in der TS Bautzen (2002-2003) . . . . .	46
4.1	Die Langzeitentwicklung der mittleren epilimnischen SRP-Konzentrationen in der TS Saidenbach im Sommer . . . . .	50
4.2	Die typische Phytoplanktonsukzession in der TS Saidenbach während der Eutrophierungsphase . . . . .	52
4.3	Die typische Phytoplanktonsukzession in der TS Saidenbach während des re-oligotrophierten Zustandes . . . . .	52
4.4	Die Langzeitentwicklung des Gesamt-Fischbestandes (ohne Aal) und des Raubfischbestandes in der TS Bautzen . . . . .	58
4.5	Phytoplanktonsukzessionen in Jahren mit und ohne Biomanipulation in der TS Bautzen	60
4.6	Schematische Darstellung der Phytoplanktonsukzession in den Jahren ohne Biomanipulation in der TS Bautzen . . . . .	61
4.7	Schematische Darstellung der Phytoplanktonsukzession in den Jahren mit Biomanipulation in der TS Bautzen . . . . .	61
4.8	Optimale Wachstumstemperaturen verschiedener Phytoplanktonklassen . . . . .	69
4.9	Minimale Wachstumstemperaturen verschiedener Phytoplanktonklassen . . . . .	70
4.10	Optimale und minimale Wachstumstemperaturen funktioneller Phytoplanktontypen .	71
4.11	Differenz zwischen optimaler und minimaler Wachstumstemperatur ( $\Delta T$ ) für funktionelle Phytoplanktontypen . . . . .	72
4.12	Die Erweiterung der funktionellen Merkmale der Phytoplanktontypen im Modell SALMO . . . . .	76
5.1	Lebenszyklus von <i>Sphaerocystis Schroeteri</i> . . . . .	83

5.2	Beziehung zwischen Extinktion und Zellzahl bzw. Biovolumen unter Berücksichtigung des Filtrates der Algenkultur . . . . .	86
5.3	Beziehung zwischen Zellzahl und Biovolumen sowie zeitlicher Verlauf der Extinktion in einer Batch-Kultur von <i>S. Schroeteri</i> . . . . .	87
5.4	Veränderter Lebenszyklus von <i>Sphaerocystis Schroeteri</i> . . . . .	94
5.5	Das makroskopische Wachstum von <i>S. Schroeteri</i> in verschiedenen Nährmedien . . . . .	94
5.6	Autosporen von <i>S. Schroeteri</i> außerhalb der Mutterkolonie und Teilung der Autosporen . . . . .	94
5.7	Die Koloniegröße von <i>S. Schroeteri</i> in Abhängigkeit von der Zeit . . . . .	95
5.8	Lichtabhängige, nicht nährstofflimitierte Wachstumsraten von <i>S. Schroeteri</i> . . . . .	96
5.9	Spezifische Absorptionsspektren von <i>S. Schroeteri</i> . . . . .	99
5.10	Chlorophyll <i>a</i> : Biovolumen-Verhältnisse und Chlorophyll : Kohlenstoff-Verhältnisse lichtakklimatisierter <i>Sphaerocystis</i> -Kulturen . . . . .	101
5.11	Effektive Quantenausbeuten und relative Elektronentransportraten für <i>Sphaerocystis</i> -Kulturen, die an verschiedene Lichtintensitäten akklimatisiert wurden . . . . .	103
5.12	Anstieg $\alpha$ und $R^2$ für die Anpassung verschiedener P-I-Funktionen an die ETR - PAR-Messwerte vom Phyto-PAM . . . . .	104
5.13	Anstieg $\alpha$ der ETR-PAR-Kurve und maximale Elektronentransportraten lichtakklimatisierter <i>Sphaerocystis</i> -Kulturen berechnet nach Funktion von WEBB <i>et al.</i> (1974). . . . .	105
5.14	Lichtsättigungsintensitäten lichtakklimatisierter <i>Sphaerocystis</i> -Kulturen berechnet nach Funktion von WEBB <i>et al.</i> (1974) . . . . .	106
5.15	Größenklassenverteilung von <i>Sphaerocystis Schroeteri</i> nach 96 h direkten Fraßdrucks von <i>Daphnia galeata</i> $\times$ <i>hyalina</i> . . . . .	108
5.16	Größenklassenverteilung von <i>Sphaerocystis Schroeteri</i> nach 96 h Einwirkung von Daphnienwasser . . . . .	108
5.17	Mittlere Wachstumsraten von <i>Sphaerocystis Schroeteri</i> bei Einwirkung von Daphnienwasser, bei direktem Fraßdruck von Daphnien und in den Kontrollansätzen . . . . .	110



# Abkürzungsverzeichnis

DIN	<i>dissolved inorganic nitrogen</i>
DOC	<i>dissolved organic carbon</i>
ETR	Elektronentransportrate
IC	<i>inorganic carbon</i>
$I_K$	Sättigungslichtintensität, Übergang von lichtlimitiertem in nicht lichtlimitiertes Wachstum
$K_I$	Halbsättigungskonstante für die Funktion zwischen Wachstumsrate und Licht
$K_{Si}$	Halbsättigungskonstante für die Funktion zwischen Wachstumsrate und Silizium
$K_P$	Halbsättigungskonstante für die Funktion zwischen Wachstumsrate und Phosphor
LTV	Landestalsperrenverwaltung Sachsen
PAR	photosynthetisch aktive Strahlung (400 - 700 nm)
POC	<i>particulate organic carbon</i>
PS II	Photosystem II
PS I	Photosystem I
SAW	Sächsische Akademie der Wissenschaften zu Leipzig
SRP	<i>soluble reactive phosphorus</i>
TOC	<i>total organic carbon</i>
$T_{opt}$	optimale Wachstumstemperatur
$T_{min}$	minimale Wachstumstemperatur
TP	<i>total phosphorus</i>
TS	Talsperre
MW	Mittelwert
$v_s$	Sinkgeschwindigkeit
$\mu$	Wachstumsrate
$\mu_{max}$	maximale Wachstumsrate
$z_{mix}$	Durchmischungstiefe



# 1 Einleitung

Phytoplankter sind die wichtigsten Primärproduzenten in Meeren, Standgewässern und großen Flüssen und erbringen ca. 45 % der globalen Primärproduktion (FALKOWSKI *et al.*, 2004). Sie stellen die Nahrungsgrundlage für herbivore Zooplankter wie Protozoen, Rotatorien und Crustaceen dar und bilden somit die Basis des pelagischen Nahrungsnetzes.

Das Phytoplankton ist eine sehr artenreiche Gruppe mit vielfältigen morphologischen und physiologischen Eigenschaften. Die klassischen Einteilungen des Phytoplanktons erfolgen einerseits nach seiner Größe (Femto-, Pico-, Nano- und Netzplankton) und andererseits taxonomisch (z.B. Cyanophyta, Chlorophyta, Dinophyta, Chrysophyta). Das Wachstum der Phytoplankter wird von Makro- und Mikronährstoffen, Licht, Temperatur und den Verlustgrößen Zooplanktonfraß, Sedimentation, Parasitismus und Auswaschung gesteuert (UHLMANN, 1971, 1975). Diese Größen sind die Selektionsfaktoren, die auf die unterschiedlichen funktionellen Eigenschaften der Phytoplankter wirken. Als funktionell wird die Eigenschaft eines Organismus bezeichnet, die messbar ist und essentielle funktionelle Prozesse wie Wachstum, Vermehrung, Nährstoffbeschaffung usw. beeinflusst (WEITHOFF, 2003). Die Größe eines Phytoplankters korreliert häufig mit den funktionellen Eigenschaften wie maximale Wachstumsrate und Fressbarkeit durch Zooplankter. Weiterhin spielen die Fähigkeit der Licht- und Nährstoffausnutzung (z.B.  $K_I$ -,  $K_{SI}$ -,  $K_P$ -Wert), die Fähigkeit zur  $N_2$ -Fixierung sowie die Eigenbeweglichkeit eine entscheidende Rolle. In der Evolution entwickelten sich eine Reihe funktioneller Typen, die sich zu verschiedenen Zeitpunkten im Jahr oder in verschiedenen Gewässertypen erfolgreich etablieren können. Als funktionelle Typen werden Gruppen von Arten bezeichnet, die ähnliche Reaktionen auf Umweltfaktoren zeigen und ähnliche Effekte auf wichtige Funktionen des Ökosystems haben (GITAY & NOBLE, 1997).

Ausgehend von der überschaubaren Zahl der Selektionsfaktoren ist die große Artenvielfalt des Phytoplanktons erstaunlich. Nach dem Exklusionsprinzip dürfte in einem Lebensraum, in dem mehrere Arten um eine Ressource konkurrieren, nur eine Art überleben (siehe z.B. SOMMER, 1983). Die trotzdem unglaubliche Diversität des Planktons wurde bereits von HUTCHINSON (1961) als "Paradoxon des Planktons" bezeichnet. Sie ist mit den sich ständig ändernden physikalischen und biologischen Umweltbedingungen im Ökosystem und der unterschiedlichen Reaktionszeit der Organismen (z.B. Lebenszyklus, Nährstoffspeicherung) sowie chaotischen Eigenschaften des Ökosystems zu erklären (CONNELL, 1978; HUISMAN & WEISSING, 1999; SCHEFFER *et al.*, 2003). Auftretende Koexistenz der Arten entsteht weiterhin durch unterschiedliche Ansprüche der Phytoplankter an ihre Umwelt, das Nutzen verschiedener Ressourcen oder verschiedener Ressourcenquellen oder die Besiedlung unterschiedlicher Lebensräume (LAMPERT und SOMMER, 1993).

Im Jahresverlauf variieren die in einem See wirkenden Selektionsfaktoren (bottom-up, top-down) auf das Phytoplankton. Im Frühjahr sind z.B. Ressourcenlimitation und Fraßdruck nur schwach aus-

geprägt, wenn die Nährstoffe aus dem Tiefenwasser eingemischt werden und die Tageslichtdosis zunimmt, während Fraßfeinde in nur geringen Abundanzen vorkommen. MACARTHUR & WILSON (1967) sprechen in diesem Falle von einer sogenannten r - Selektion. Phytoplankter mit einer hohen Wachstumsrate und kurzer Lebensdauer (r - Strategen) werden positiv selektiert (z.B. Cryptophyceen, zentrische Diatomeen). Sie können Habitate in frühen Sukzessionsstadien schnell besiedeln, erleiden dafür aber auch höhere Verluste, wenn der Selektionsdruck im Habitat ansteigt (z.B. durch Zooplanktonfraß). Bei fortschreitender Sukzession, z.B. im Sommer, nimmt die Anzahl limitierender Ressourcen und die Intensität von Verlustprozessen zu (K- Selektion, Nährstoffabnahme im Epilimnion, Fraßfeinde, Sedimentationsverluste). Jetzt sind die als K- Strategen bezeichneten Phytoplankter (z.B. koloniale Cyanobakterien) wettbewerbsstärker. Sie minimieren ihre Verluste durch Maßnahmen zum Fraßschutz, zur Verringerung der Sinkgeschwindigkeit oder realisieren eine effektivere Ressourcenausnutzung durch wirksamere Nährstoffaufnahme-mechanismen und chromatische Adaptation. Die Kosten dafür spiegeln sich in einer geringeren Wachstumsrate wider. Da jeder Art nur eine begrenzte Energiemenge zur Verfügung steht, kann es keine Art geben, die bei allen Umweltbedingungen konkurrenzstark ist (Allokationsproblem, LAMPERT und SOMMER, 1993). So ist es nicht möglich, in Kolonieform zu wachsen und gleichzeitig eine hohe Effizienz in der Nährstoffausnutzung (LAMPERT und SOMMER, 1993), eine geringe Sinkgeschwindigkeit (LÜRLING & VAN DONK, 2000) und eine hohe Wachstumsrate aufzuweisen.

Das Phytoplankton wird nicht nur durch die verschiedenen Umweltfaktoren beeinflusst, es wirkt auch auf sie zurück. So erhöhen kleine Phytoplankter (Nanoplankter) die Streuung des Unterwasserlichtes stärker als große Arten und verringern damit die Sichttiefe (HORN & HORN, 1995). Massenentwicklungen von Phytoplanktern bewirken nicht nur eine Abnahme von Phosphor, Stickstoff und Silizium im Freiwasser, sondern auch eine Veränderung in der CO<sub>2</sub>-Verfügbarkeit und damit im pH-Wert (z.B. SOMMER *et al.*, 1986; HORN & UHLMANN, 1995). Typische Effekte einer hohen Phytoplanktonbiomasse, wie sie in eutrophen Gewässern zu finden ist, sind pH-Werte > 9 (LAMPERT und SOMMER, 1993), hohe diurnale Sauerstoff-Schwankungen im Pelagial sowie Fäulnisprozesse am Sediment (KLAPPER, 1992; WETZEL, 2001). Ein Beispiel für die Wechselwirkung zwischen Phytoplankton und Zooplankton ist die unterschiedliche Fressbarkeit von Phytoplanktern. Diese wird über Größe, Form und Geschmack (LEHMAN, 1988; SOMMER *et al.*, 2001) und das Vorhandensein von Gallerthüllen bestimmt (PORTER, 1975, 1976; COESEL, 1997). Ein Beispiel für die Wechselwirkungen ist der Effekt des Zooplanktonfraßes auf die Größenstruktur des Phytoplanktons. Besonders Cladoceren können nur Algen bis zu einer bestimmten Größe ingestieren. Ihr größenselektiver Fraß bewirkt eine Verschiebung hin zu großen Phytoplanktern. Das hat eine schlechtere Fressbarkeit durch das Zooplankton zur Folge. Interessant ist, dass die funktionelle Eigenschaft der Fressbarkeit von Phytoplanktern zeitlich variieren kann (z.B. WAGNER, 1998). So können Abwehrmechanismen von Phytoplanktern erst bei Auftreten von Kairomonen, die die Räuber als chemisches Signal ins Wasser abgeben, entwickelt werden (LÜRLING & BEEKMAN, 1999; LÜRLING, 2003; GONS *et al.*, 2003; WILTSHIRE *et al.*, 2003).

Die funktionellen Eigenschaften von Phytoplanktern werden in der Praxis, z.B. bei der Nährstoffeliminierung in Vorsperren, ausgenutzt. Diatomeen besitzen eine hohe Sinkgeschwindigkeit, sedimentieren daher schnell und nehmen die während ihrer Wachstumsphase assimilierten Nährstoffe mit in

das Sediment. Bei einer gezielten Steuerung von Phytoplanktonwachstum und Sedimentation über die Verweilzeit des Wassers und die Planktonstruktur können diese Eigenschaften zur Nährstoffelimination im Zuflusswasser angewendet werden (BENNDORF & PÜTZ, 1987). Weiterhin ist die Fressbarkeit von Phytoplanktern überaus bedeutsam, da z.B. der Erfolg einer Biomanipulation (Steuerung der Wasserqualität über das Nahrungsnetz) davon abhängig ist (BENNDORF, 1990, 1995). Die Einteilung des Phytoplanktons nach funktionellen und nicht taxonomischen Eigenschaften ist daher ein wesentlicher Schritt zum besseren Verständnis des Ökosystems See und dessen Steuerung.

Als Anwendungsfelder dieser funktionellen Phytoplanktontypen sind die Grundlagenforschung, aber auch die angewandte Forschung zu nennen. So ist für die Nutzung von Gewässern als Brauch- und Trinkwasser oder für die Erholung die Wassergüte in Form der Phytoplanktonbiomasse und ihrer Zusammensetzung von grundlegender Bedeutung (KLAPPER, 1992). Cyanobakterien treten häufig in eutrophen Gewässern auf (z.B. NICKLISCH & KOHL, 1983; COZZA *et al.*, 1993; DOWNING *et al.*, 2001) und beeinträchtigen durch ihr Aufrahmen und die Bildung von Toxinen die Gewässernutzung (SIVONEN, 1996; WATANABE *et al.*, 1996). Einige Stämme der häufig vorkommenden Gattung *Microcystis* können toxisch auf Warmblüter wirken. Ein bekanntes Beispiel für die Beeinträchtigung des Trinkwassers durch Geruchsstoffe sind die Chrysophyceen *Synura* und *Uroglena* (CLASEN, 1991; KLAPPER, 1992). Aber auch Diatomeen wie *Aulacoseira italica* und *Asterionella formosa* oder Cyanobakterien wie *Microcystis* und *Aphanizomenon* bilden Geruchsstoffe (Übersicht siehe KLAPPER, 1992; KETELAARS, 1994). Bewegliche Arten wie *Cryptomonas* oder koloniale Diatomeen wie *Aulacoseira* können die Filteranlagen im Trinkwasserwerk durchbrechen bzw. verstopfen (CLASEN, 1991). Eine detaillierte Kenntnis der Umweltfaktoren und Prozesse, die das Auftreten dieser Phytoplanktongruppen begünstigen, ist daher für einen integrierten Gewässerschutz unersetzlich.

Die Vorhersage kolonialer, geruchsbildender oder toxischer Phytoplankter ist für ein effizientes Gewässergütemanagement besonders wichtig (CLASEN, 1991; KETELAARS, 1994; HOEHN *et al.*, 1998). Da hierfür viele Umweltfaktoren und Prozesse berücksichtigt werden müssen, werden im wissenschaftlichen und angewandten limnologischen Bereich komplexe ökologische Modelle entwickelt. Derartige Wassergütemodelle stellen ein wichtiges Werkzeug bei der Überwachung und Steuerung von Gewässern (PETZOLDT *et al.*, 1999), für Szenarioanalysen zu Sanierungsmaßnahmen oder besonderen meteorologischen Ereignissen dar (BENNDORF *et al.*, 1999; PETZOLDT und SIEMENS, 2002). Ihr Hauptziel ist die Simulation der Phytoplanktonbiomasse und der Stoffumsätze im Jahresverlauf. Dazu müssen grundlegende Muster der Phytoplanktonsuccession wiedergegeben werden, die in neueren Modellen auf funktionellen Phytoplanktontypen basieren (z.B. BENNDORF & RECKNAGEL, 1982; ELLIOTT *et al.*, 1999; IGLESIAS-RODRIGUEZ *et al.*, 2002; TOZZI *et al.*, 2004; MIELEITNER & REICHERT, 2005). Im Laufe der Zeit wurden zahlreiche Wassergütemodelle mit sehr unterschiedlichen Anwendungsgebieten und Prozessbeschreibungen entwickelt (z.B. HAMILTON & SCHLADOW, 1997; REYNOLDS & IRISH, 1997; DRAGO *et al.*, 2001; OMLIN *et al.*, 2001b; BONNET & WESSEN, 2001; BONNET & POULIN, 2002; BRUCE *et al.*, 2006).

Ein quantitatives Modell, welches an sehr vielen Gewässern unterschiedlicher Trophie und Morphologie angewendet wurde, ist das am Institut für Hydrobiologie entwickelte ökologische Standgewässergütemodell SALMO (Simulation by an Analytical Lake MOdel, BENNDORF & RECKNAGEL, 1982; BENNDORF *et al.*, 1985; PETZOLDT und SIEMENS, 2002), das in seinen Grundzügen bis in die

70er Jahre zurückreicht (BENNDORF, 1979). Es simuliert die Dynamik des Phytoplanktons, des Zooplanktons, der Nährstoffe (P und N) und des Sauerstoffs. Die Simulation des Gesamt-Phytoplanktons und einfacher Sukzessionsfolgen wird durch einen Grundstock von 4 funktionellen Phytoplankton-typen realisiert (BENNDORF *et al.*, 1985; PETZOLDT *et al.*, 2005, siehe Absatz 2.3.3). Bei der Anwendung des Modelles an verschiedene Gewässer wurde ersichtlich, dass die bisherige Anzahl funktioneller Phytoplanktontypen in einigen Fällen zu gering war (BENNDORF & RECKNAGEL, 1982). So wird von den 2 vorhandenen Cyanobakterien-Typen in SALMO die wichtige Gattung *Microcystis* bisher nicht hinreichend berücksichtigt (Tab. 2.6). Weiterhin fehlen bewegliche Typen, die z.B. Tiefenchlorophyll-Maxima bilden können. Die Fressbarkeit der Typgruppen durch Zooplankter ist zwar prinzipiell unterschiedlich, hängt jedoch von der Biomasse der jeweils anderen Phytoplankter ab. Dies führt dazu, dass potentiell alle jetzigen SALMO-Typen, auch schlecht fressbare, vom Zooplankton gefressen werden können, wenn andere Algen in nur geringer Abundanz auftreten (implizite Berücksichtigung des "microbial loop"). In eutrophen Gewässern können während der Klarwasserphase besonders fraßgeschützte Phytoplankter wie koloniale, gelatinöse Chlorophyceen wachsen. Einige dieser Arten sind auch für oligo- bis mesotrophe Gewässer beschrieben (z.B. *Sphaerocystis*). In SALMO sind bisher keine kolonialen gelatinösen Chlorophyceen als Typgruppe enthalten. Um eine hohe Allgemeingültigkeit des Modells zu erreichen, besteht folglich ein Bedarf an Erweiterungen und Verbesserungen, die sowohl das Phytoplankton als auch das Zooplankton betreffen.

Das Ziel der Arbeit bestand in der Erweiterung der funktionellen Phytoplanktontypen in SALMO und in der Überarbeitung ihrer funktionellen Eigenschaften, um eine breite Anwendbarkeit des Modells auf möglichst verschiedene Standgewässer zu gewährleisten. Im Kapitel 2 wird zunächst ein Überblick zu qualitativen und quantitativen Phytoplanktonmodellen gegeben und das Modell SALMO detaillierter vorgestellt. Hier werden verschiedene "Modellphilosophien" aufgezeigt und ein Einblick in die derzeitigen unterschiedlichen Ansätze zur Einteilung des Phytoplanktons nach funktionellen Aspekten gegeben. Im Kapitel 3 werden einzelne Untersuchungsjahre zum Phytoplankton in zwei trophisch und morphometrisch sehr verschiedenen Talsperren vorgestellt. Diese Gewässer besitzen aufgrund ihrer verschiedenen physikalisch-chemischen und biologischen Eigenschaften unterschiedliche Planktonbesiedlungen, anhand derer verschiedene funktionelle Phytoplanktontypen für die gemäßigten Breiten erfasst werden können. Dies stellt die empirische Basis für die Erweiterung der Typgruppen im Modell SALMO dar. Damit ein repräsentatives Bild der Phytoplanktonbesiedlung in den Talsperren entstand, wurden die einzelnen Untersuchungsjahre in die vorhandenen Langzeitdaten eingeordnet (Kapitel 4). Die Untersuchungsjahre unterschieden sich teilweise stark in den Wetterverhältnissen, der Phosphatzufuhr oder der Fischzusammensetzung. Diese Variablen und ihre Auswirkungen auf das Phytoplankton wurden diskutiert und dominante Phytoplanktongruppen für verschiedene Zeitperioden herausgearbeitet (Kapitel 4). Die Einteilung des Phytoplanktons in funktionelle Typgruppen erfolgte dann nach neu überarbeiteten funktionellen Merkmalen (Kapitel 4). Damit einerseits das Modell die notwendige Komplexität aufweist und andererseits dennoch übersichtlich und verständlich bleibt (BENNDORF *et al.*, 1985), wurde ein Optimum an funktionellen Typgruppen angestrebt. An einer neuen Typgruppe, den unbeweglichen kolonialen gelatinösen Chlorophyceen, wurden Laborexperimente zum lichtabhängigen Wachstum sowie zum Einfluß von größenselektivem Zooplanktonfraß (*Daphnia galeata* × *hyalina*) durchgeführt (Kapitel 5). Als Stellvertreterart diente *Sphaerocystis*

*schroeteri*, an der bereits einige Untersuchungen erfolgt sind (z.B. PORTER, 1973, 1975; GROVER, 1989a; SOMMER *et al.*, 2001; KAGAMI *et al.*, 2002; LITCHMAN *et al.*, 2003). Die eigenen Untersuchungen dienten der Parameterfindung für diese Typgruppe, wobei *Sphaerocystis* als Stellvertreter für andere, morphologisch und physiologisch ähnliche Arten steht (z.B. *Coenochloris*, *Coelastrum*, *Oocystis*, *Dictyosphaerium*). Das Ziel war die Erstellung eines Parametersatzes, der unverändert an verschiedenen Gewässern angewendet werden kann.

Die Arbeit entstand im Rahmen eines vom BMBF geförderten Projektes (GETAS - Gekoppelte hydrodynamisch-ökologische Simulation zur Bewirtschaftung von Talsperrensystemen, BMBF 02 WT 0233).





## 2 Modellvorstellungen zur Typisierung des Phytoplanktons

### 2.1 Einleitung

Aufgrund der enormen Artenvielfalt im Phytoplankton und der scheinbar willkürlichen Sukzessionsabfolge im Plankton wurden allgemeine Gesetzmäßigkeiten bzw. Steuermechanismen gesucht, die die große Diversität der Planktonlebensformen und deren Wachstum und Verluste erklären können. Ökologische Modelle extrahieren die Erkenntnisse aus der empirischen und analytischen Forschung und können damit wichtige Hilfen bei der Beantwortung wissenschaftlicher oder/und praktischer Fragestellungen sein. Ökologische Modelle bilden Ausschnitte aus Ökosystemen ab und entstehen durch Vereinfachung und Herausarbeitung der für die Fragestellung relevanten Prozesse und Zustandsgrößen. Grundsätzlich können qualitative und quantitative Planktonmodelle unterschieden werden. Bei der Auswahl der hier vorgestellten Modelltypen handelt es sich um einen Querschnitt ökologischer Planktonmodelle. Die Aufzählung enthält keine vollständige Liste der bestehenden ökologischen Modelle, sondern wurde nach unten genannten Kriterien ausgewählt. Der Begriff qualitatives Phytoplanktonmodell bezeichnet ein Modell, das Aussagen über das zeitliche Vorkommen der Phytoplankter und ihre Steuerung durch abiotische und biotische Umweltfaktoren trifft. Es wird jedoch keine Voraussage über die absolute Höhe der Phytoplankton-Biomasse gemacht. Bei den qualitativen Modellen wurde der Schwerpunkt auf das PEG-Modell und zwei jüngere Arbeiten zu funktionellen Gruppen und funktionellen Eigenschaften von Phytoplanktern gelegt (Abschnitt 2.2). Letztere gaben Inspiration für die Erweiterung der Typgruppen in SALMO. Das PEG-Modell beschreibt die Sukzessionsstadien des Phyto- und Zooplanktons in Seen und Talsperren und erbrachte entscheidende Erkenntnisse zu den Steuermechanismen in diesen Gewässern.

Quantitative Modelle berechnen die Biomasse des Phytoplanktons in Form von Frisch- oder Trockenmasse, Kohlenstoff oder Chlorophyll *a* -Konzentration. Die hier vorgestellten quantitativen ökologischen Modelle sind dynamische Modelle mit funktionellen Phytoplanktontypen und wurden an mehreren limnischen Gewässern angewendet. Ihr Schwerpunkt liegt in der Modellierung der ökologischen Prozesse, sie berücksichtigen jedoch auch Stoffumsätze und hydrophysikalische Prozesse im Gewässer. Es handelt sich um drei Modelle, die auch für wissenschaftliche Fragestellungen verwendet werden und daher publiziert sind. Sie repräsentieren 3 verschiedene Typen von Modellen. Während für das Modell PROTECH die Phytoplanktonparameter korrelativ bestimmt werden, geschieht dies im "EAWAG-Seenmodell" über Literaturdaten und Kalibrierung und in SALMO mittels Labormessungen an einzelnen Arten (Stellvertreterprinzip, Abschnitt 2.3).

## 2.2 Qualitative Phytoplanktonmodelle

### 2.2.1 PEG-Modell

Das PEG-Modell (**Plankton Ecology Group** der SIL) beschreibt die Sukzession des Phyto- und Zooplanktons im Jahresverlauf in thermisch geschichteten Seen der gemäßigten Zone (SOMMER *et al.*, 1986). Es werden nicht nur die bottom-up Steuergrößen für das Phytoplankton, sondern auch die top-down Steuergrößen wie Zooplankton und Fische berücksichtigt. Es wurde von Langzeitdaten des eutrophierten Bodensees abgeleitet und an 24 verschiedenen Seen, Talsperren und Teichen in der gesamten Welt validiert (SOMMER *et al.*, 1986). Die dominanten Steuerfaktoren der Planktonsukzession wechselten im Jahresverlauf zwischen autogenen, wie Konkurrenz um Nährstoffe, hoher Zooplanktonfraßdruck oder Fischfraßdruck und allogenen Steuerfaktoren wie Sonneneinstrahlung und Wind (siehe auch REYNOLDS, 1980). Bei der Validation stellte sich heraus, dass es 2 Typen von Gewässern gibt: 1) Gewässer mit Phytoplanktonmaxima im Sommer und 2) Gewässer ohne Phytoplanktonmaxima im Sommer. Dieser Unterschied konnte nur auf die unterschiedliche Trophie der Gewässer zurückgeführt werden. Oligotrophe Seen hatten eine geringere Phytoplanktonbiomasse im Sommer, bestehend aus vorwiegend kleinen Phytoplanktern. Eutrophe Seen wiesen eine hohe Phytoplanktonbiomasse mit großen, schlecht fressbaren Phytoplanktern im Sommer auf.

Das PEG-Modell beinhaltet die wörtliche Beschreibung von 24 Planktonsukzessionsstadien eines idealisierten geschichteten Sees. Auf den ersten Blick erscheinen 24 verschiedene Stadien sehr viel. Es muss jedoch berücksichtigt werden, dass das Modell die Offenlegung der wichtigsten Steuermechanismen der Planktonsukzession zum Ziel hatte. Das bedeutet nicht, dass in jedem See oder jeder Talsperre alle Stadien vorkommen müssen und die Dauer mancher Phasen ist sicherlich nur kurz. Anhand verschiedener Langzeitdaten von anderen Gewässern fand eine Differenzierung des Planktons nach oligotroph / eutroph statt, die in den 24 Stadien nicht enthalten ist (Schema siehe z.B. SOMMER *et al.*, 1986; LAMPERT und SOMMER, 1993). Da hier nicht alle Sukzessionsstadien vorgestellt werden können, werden nur die Stadien 1 bis 12 beispielhaft im Text erklärt und davon diejenigen, die das Phytoplankton beschreiben, in der Tabelle 2.1 hinsichtlich der Eigenschaften, Nährstoffansprüche und des Vorkommens der Phytoplankter aufgelistet. Die Beschreibung der Sukzessionsstadien beginnt mit dem Stadium 1 am Ende des Winters, wenn die Nährstoffe nicht limitierend sind und die Tageslänge zunimmt. Zu diesem Zeitpunkt entwickeln sich schnell wachsende, kleine Phytoplankter wie Cryptophyceen und zentrische Bacillariophyceen (Tab. 2.1). Das herbivore Zooplankton nimmt in seiner Biomasse aufgrund des Schlupfes aus den Ruhestadien und des guten Nahrungsangebotes zu (Stadium 2). Zunächst wachsen, aufgrund der höheren Wachstumsrate, Zooplankter mit kurzer Generationsdauer (z.B. Ciliaten, Rotatorien), gefolgt von Zooplanktern mit längerer Generationsdauer (z.B. Cladoceren, Stadium 3). Die Grazingrate des herbivoren Zooplanktons übersteigt die Wachstumsrate des Phytoplanktons (Stadium 4) und die gut fressbaren Phytoplankter nehmen in ihrer Biomasse daraufhin so stark ab, dass eine Klarwasserphase entsteht (Stadium 5, Tab. 2.1). Die Nährstoffe, die vorher durch die schnell wachsenden Phytoplankter aufgenommen wurden, werden nun durch Nährstoffrecycling wieder frei. Am Ende der Klarwasserphase entwickeln sich schlecht fressbare Phytoplankter (Stadium 5). Durch die Nahrungslimitation nimmt das herbivore Zooplankton in der Biomasse ab und die Reproduktion vermindert sich (Stadium 6). Der Fraßdruck durch juvenile Fische zu diesem Zeitpunkt

verstärkt den Populationsrückgang des herbivoren Zooplanktons und bewirkt gleichzeitig eine Verschiebung hin zu kleinen Körpergrößen (Stadium 7). Durch den verringerten Zooplanktonfraßdruck und die nach wie vor hohen Nährstoffkonzentrationen können sich Phytoplankter mit den verschiedensten funktionellen Eigenschaften entwickeln (hohe Artenvielfalt, Stadium 8). Höhere Wachstumsraten unter diesen Bedingungen erreichen Cryptophyceen und koloniale Chlorophyceen (Stadium 9, Tab. 2.1). Bei einer einsetzenden Verknappung der SRP-Konzentration kommen kleine, schnellwüchsige Phytoplankter auf (Stadium 10, Tab. 2.1). Der Wettbewerb um Phosphor führt zur Dominanz von Diatomeen, die die Chlorophyceen auskonkurieren (Stadium 11, Tab. 2.1). Durch das Wachstum der Diatomeen entsteht Silizium-Mangel und nun setzen sich Dinoflagellaten oder/und Cyanobakterien durch (Stadium 12, Tab. 2.1).

Das Ziel des Modelles ist die Identifizierung der wichtigsten Muster und Mechanismen der saisonalen Planktonsukzession. Grundlegende Abweichungen zwischen Modell und Realität weisen auf Prozesse hin, die nicht im Modell enthalten sind. Die Struktur des Modells basiert auf der mechanistischen Erklärbarkeit des Auftretens von Arten und ihrer Häufigkeit.

### **2.2.2 Funktionelle Phytoplanktongesellschaften**

In Anlehnung an die Arbeiten der terrestrischen Pflanzensoziologen TÜXEN (1955) und BRAUN-BLANQUET (1964) entwickelten REYNOLDS *et al.* (2002) eine Einteilung des Phytoplanktons in funktionelle Phytoplanktongesellschaften in Abhängigkeit von verschiedenen Umweltfaktoren. In einer ersten Klassifizierung wurden 14 verschiedene Phytoplanktongesellschaften unterschieden und für eutrophe und mesotrophe Seen typische Phytoplanktonsukzessionen aufgestellt (REYNOLDS, 1980). Dabei postulierte er als wichtigste Einflussgrößen die thermische Stabilität des Wasserkörpers und die Nährstoffkonzentrationen. In einer einfachen Wahrscheinlichkeitsmatrix wurden die dominierenden Phytoplanktongesellschaften unter Berücksichtigung der Nährstoff- und Schichtungsbedingungen ermittelt.

In der Arbeit von REYNOLDS *et al.* (2002) werden 31 funktionelle Phytoplanktongesellschaften für Standgewässer verschiedener Trophie, Morphometrie und geografischer Lage beschrieben. Diese wurden entsprechend ihres zeitlichen Vorkommens und der Trophie des Gewässers alphanumerisch gekennzeichnet. So bezeichnen die Buchstaben A bis D Phytoplanktongesellschaften, die im Frühjahr zu beobachten sind. Dieses System hat jedoch seine Grenzen, da sich z.B. in tropischen Gewässern aufgrund der höheren Temperaturen, Arten zu anderen Zeitpunkten im Jahr entwickeln als in Gewässern der gemäßigten Breiten. Der Unterschied zum PEG-Modell besteht darin, dass keine Mechanismen der Planktonsukzession, sondern Phytoplanktongesellschaften, die aufgrund gleicher funktioneller Eigenschaften und Umweltansprüche gemeinsam im Gewässer vorkommen, beschrieben werden (siehe auch Abschnitt 2.4). Das Zooplankton und die Fische werden nicht explizit beschrieben.

**Tabelle 2.1:** Modellvorstellungen zur Typisierung des Phytoplanktons, Auszüge aus qualitativen Modellen, EZ = Einzelzellen

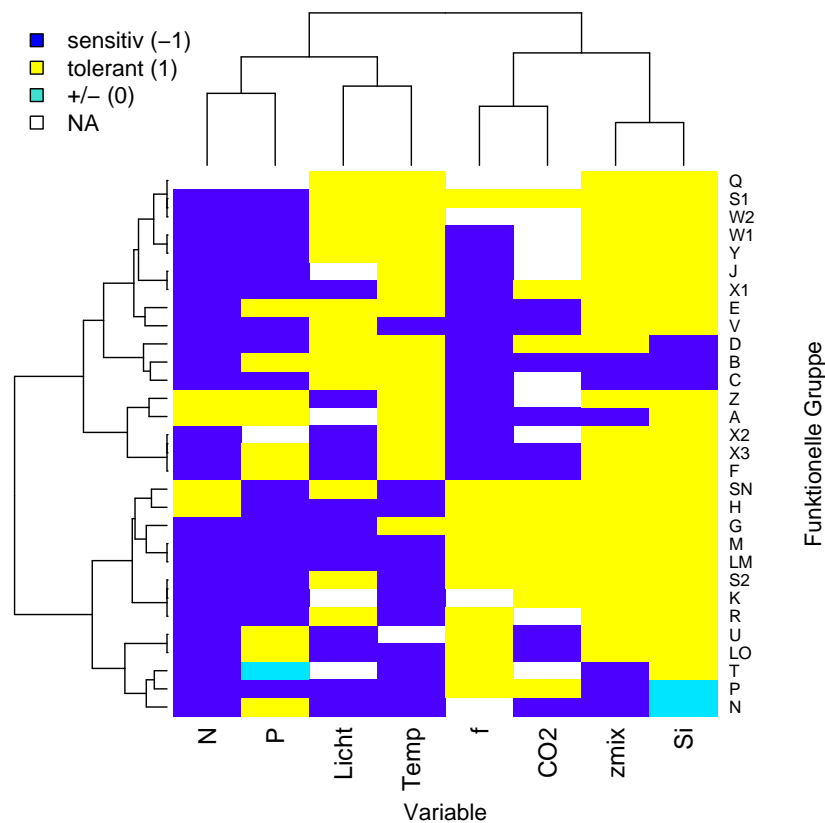
Stadium bzw. Typ	Phytoplankter	Eigenschaften der Phytoplankter	Vorkommen
<b>PEG-Modell</b> (SOMMER <i>et al.</i> , 1986)			
1	kleine Algen z.B. Cryptophyceen, zentrische Diatomeen	kleine EZ, wachsen gut bei geringen Temperaturen und viel Nährstoffen, gut fressbar	Vollzirkulation (Frühjahr)
5	große Algen, sehr geringe Gesamt-Biomasse	Kolonien, schlecht fressbar, hoher Nährstoffanspruch	Ende Klarwasserphase
9	kleine Cryptophyceen, große koloniale Chlorophyceen	EZ (gut fressbar, schnellwüchsig), Kolonien (schlecht fressbar durch filtrierendes Zooplankton, langsamwüchsig), hoher Nährstoffanspruch	thermische Schichtung (Sommer)
10	kleine Algen	gut fressbar, schnellwüchsig, geringer Nährstoffanspruch	thermische Schichtung (Sommer)
11	große Diatomeen	Kolonien, konkurrenzstark bei wenig P, Si-abhängig, schlecht fressbar	thermische Schichtung (Sommer)
12	große Dinoflagellaten und/oder Cyanobakterien	große EZ, Kolonien, konkurrenzstark bei wenig P, nicht Si-abhängig, schlecht fressbar	thermische Schichtung (Sommer)
<b>Funktionelle Phytoplanktongesellschaften</b> (REYNOLDS <i>et al.</i> , 2002)			
E	<i>Dinobryon, Mallomonas</i>	tolerieren Nährstoffmangel, z.T. mixotroph, sensitiv bei CO <sub>2</sub> -Mangel (oligotrophe Gewässer)	tolerieren thermische Schichtung
F	koloniale Chlorophyceen z.B. <i>Botryococcus, Coenochloris, Oocystis lacustris</i>	tolerieren hohe Trübung und Nährstoffmangel, evtl. sensitiv bei CO <sub>2</sub> -Mangel (mesotrophe Gewässer))	thermische Schichtung
G	<i>Volvox, Eudorina</i>	tolerieren viel Licht, sensitiv bei Nährstoffmangel (eutrophe Gewässer)	tolerieren thermische Schichtung
H1	N <sub>2</sub> -Fixierer <i>Anabaena flos-aquae, Aphanizomenon</i>	tolerieren N- und C-Mangel, sensitiv bei P-Mangel, Durchmischung und wenig Licht (eutrophe Gewässer)	thermische Schichtung
H2	N <sub>2</sub> -Fixierer <i>Anabaena lemmermanni, Gloeotrichia echinulata</i>	tolerieren N- Mangel und Durchmischung, sensitiv bei Lichtmangel (leicht eutrophe Gewässer)	unterschiedlich

Im Folgenden wird beispielhaft auf die Phytoplanktongesellschaften, die in Gewässern unterschiedlicher Trophie zu Beginn der thermischen Schichtung im Frühsommer vorkommen, eingegangen (E,F,G,H; Tab. 2.1). So sind die Gesellschaften E und F in oligo- bzw. mesotrophen Gewässern im Frühsommer anzutreffen, während G und H in eutrophen Gewässern wachsen. Die Phytoplankter der Gruppen E und F ähneln sich sehr in ihrem hohen Lichtbedarf. Die in E enthaltenen Chrysophyceen können jedoch hohe Wachstumsraten in oligotrophen Gewässern durch die Aufnahme von Bakterien (Phagotrophie) erlangen. Sie sind auf freies CO<sub>2</sub> angewiesen. Die Gruppe F enthält unbewegliche, koloniale Chlorophyceen wie *Coenochloris* und *Oocystis*, während G bewegliche, koloniale Chlorophyceen wie *Volvox* und *Eudorina* beinhaltet. Letztere können in nährstoffreichen Gewässern wachsen, da sie durch ihre Eigenbeweglichkeit ausreichend Licht, auch in trüben Gewässern, aufnehmen können. Da der Gruppe F diese Fähigkeit fehlt, ist sie auf klare Gewässer (mesotroph) angewiesen und kann sich in trüben, nährstoffreichen Gewässern aufgrund des hohen Lichtbedarfs nicht durchsetzen. Die Gruppe H steht für N<sub>2</sub>-Fixierer aus der Ordnung Nostocales und wurde wiederum unterteilt in H1 (mehr eutrophe Arten) und H2 (weniger eutroph, toleranter gegenüber Durchmischung). Diese Gruppe setzt sich bevorzugt in stickstofflimitierten Systemen durch.

Die Einteilung des Phytoplanktons in die Phytoplanktongesellschaften erfolgt nach den Reaktionen auf folgende Stressoren: hohe Sedimentationsverluste ( $z_{\text{mix}} < 3 \text{ m}$ ); Lichtmangel; geringe Temperaturen; Nährstoffmangel (SRP, DIN, Si, CO<sub>2</sub>) und Fressbarkeit durch Crustaceen und Rotatorien. Manche Phytoplanktongesellschaften wurden intuitiv gebildet und es fehlen noch Angaben zu ihren Eigenschaften. In einer hierarchischen Clusteranalyse werden die Unterschiede zwischen den Phytoplanktongesellschaften sichtbar (Abb. 2.1). An der x-Achse sind die Stressoren (Umweltvariablen) als Gruppierungsfaktoren angegeben. Dagegen sind an der y-Achse die 31 Phytoplanktongesellschaften nach ihren Reaktionen auf die Stressoren sortiert.

Die entstehende Matrix der Gruppeneigenschaften wird dazu genutzt, eine Gruppierung (Clustering) sowohl nach den Umweltstressoren, als auch den funktionellen Phytoplanktongesellschaften durchzuführen. Das Resultat dieser Gruppierung ist jeweils gegenüber der Achsenbeschriftung abzulesen. Gesellschaften mit ähnlichen Eigenschaften sind nebeneinander gruppiert. Die blaue Farbe in der Abbildung bedeutet, dass der Phytoplankter sensitiv auf den Umweltstressor reagiert, z.B. auf eine geringe Durchmischungstiefe ( $z_{\text{mix}}$ ). Die Autoren schreiben hierzu "no positive benefit", was sowohl eine neutrale als auch eine negative Reaktion des Phytoplankters auf den Stressoren bedeuten kann. Die gelbe Farbe zeigt dagegen eine Toleranz gegenüber der Umweltvariablen an. Türkis bedeutet, dass die Phytoplanktongesellschaft heterogen ist und ein Teil der Arten tolerant, ein anderer sensitiv reagiert. Die weiße Farbe bedeutet, dass keine Angaben vorhanden sind.

Die Stressfaktoren selbst formen horizontal auf der 1. Ebene 4 große Gruppen (Abb. 2.1). So bilden die Stressoren geringe Silizium-Konzentration und geringe Durchmischungstiefe eine Gruppe, da bei geringer Durchmischung Silizium im Epilimnion aufgezehrt wird und wenig Silizium aus dem Hypolimnion eingemischt wird. Die Phytoplanktongesellschaften sind meist klar gruppiert, entweder sind sie tolerant oder sensitiv gegenüber diesen Stressoren. Die Diatomeen (B, C, D, P, N) sind z.B. vom Silizium wachstumsabhängig und sedimentieren bei geringer Durchmischung aus. Daher reagieren sie sensitiv auf beide Variablen (blaue Felder). Ein weiteres Cluster wird von den Faktoren Phosphor- und Stickstoffmangel gebildet. Oftmals reagieren Phytoplankter auf beide Faktoren



**Abbildung 2.1:** Hierarchische Clusteranalyse 31 funktioneller Phytoplanktongesellschaften und ihre Reaktionen auf verschiedene Habitateigenschaften (keine Standardisierung, euklidisches Abstandsmaß, Agglomerationsalgorithmus: Ward's Minimum-Varianzmethode), Daten: Tabelle 3 aus REYNOLDS *et al.* (2002), x-Achse: N = DIN  $< 10^{-6}$  mol N L $^{-1}$ ; P = SRP  $< 10^{-7}$  mol P L $^{-1}$ ; Licht = tägliche mittlere Lichtdosis  $< 1.5$  mol Photonen m $^{-2}$  d $^{-1}$ ; Temp = Wassertemperatur  $< 8$  °C, f = Crustaceen- und Rotatorienfraß  $> 0.4$  d $^{-1}$ ; CO2 = CO $_2$   $< 10^{-5}$  mol L $^{-1}$ ; zmix = Durchmischungstiefe  $< 3$  m; Si = Silizium  $< 10^{-5}$  mol Si L $^{-1}$ , y-Achse: alphabetische Bezeichnungen codieren funktionelle Phytoplanktongesellschaften, siehe REYNOLDS *et al.* (2002), Erklärung Farbcodierung siehe Text, NA = keine Angaben

gleichermaßen empfindlich oder unempfindlich. So sind kleine und koloniale Chlorophyceen (X1, J), *Cryptomonas* (Y), fädige Cyanobakterien (S1) empfindlich gegen geringe P- und N-Konzentrationen (siehe auch W1, W2, blaue Felder, Codon siehe Tab. 2.2). Es gibt aber Ausnahmen wie die N $_2$ -Fixierer (SN, H), die Stickstoffmangel tolerieren können, aber keinen Phosphormangel (Abb. 2.1). Umgekehrt verhält es sich z.B. für manche Chlorophyceen (F, N). Ein weiteres Cluster aufgrund hoher Ähnlichkeit besteht zwischen geringer Lichtintensität und geringer Wassertemperatur. Im Frühjahr und Herbst herrschen niedrige Temperaturen, geringe Globalstrahlung und meist Vollzirkulation vor (geringes Unterwasserlichtangebot). Die Starklichtarten bevorzugen hohe Lichtintensitäten und höhere Temperaturen (z. B. *Fragilaria crotonensis*, Desmidiaceen (P); *Ceratium*, *Microcystis* (LM); N $_2$ -Fixierer (H)), während Schwachlichtarten Lichtmangel und geringe Temperaturen tolerieren können (z.B. S1, W, Y, B, C; Codon siehe Tab. 2.2). Es gibt jedoch auch Arten, die sensitiv gegenüber geringen Temperaturen und tolerant gegenüber Lichtmangel sind (R, SN) oder umgekehrt (z.B. X-Gruppe, Z, F). Am schwierigsten ist die Interpretation der hohen Ähnlichkeit zwischen den Faktoren CO $_2$ -Mangel und Zooplanktonfraß (Abb. 2.1). Beide bilden ein gemeinsames Cluster, möglicherweise aufgrund

**Tabelle 2.2:** Die Gruppierungen funktioneller Phytoplanktongesellschaften nach Anwendung einer hierarchischen Clusteranalyse auf die Eigenschaftsmatrix von REYNOLDS *et al.* (2002), 1. Verzweigungsebene y-Achse

Cluster	Codon	Vertreter
1	Q bis C	<i>Gonyostomum</i> (Q); <i>Planktothrix agardhii</i> , <i>Limnithrix redekei</i> , <i>Pseudanabaena</i> (S1); <i>Synura</i> (W1); <i>Trachelomonas</i> (W2); <i>Cryptomonas</i> (Y); <i>Chlorella</i> , <i>Ankyra</i> (X1); <i>Dinobryon</i> , <i>Mallomonas</i> (E); <i>Chromatium</i> , <i>Chlorobium</i> (V); <i>Synedra acus</i> , <i>Nitzschia</i> (D); <i>Asterionella formosa</i> , <i>Aulacoseira ambigua</i> (C), <i>Aulacoseira subarctica</i> , <i>A. islandica</i> (B)
2	Z bis F	prokaryotes Picoplankton (Z); <i>Urosolenia</i> , <i>Cyclotella comensis</i> (A); <i>Chrysochromulina</i> (X2); eukaryotes Picoplankton (X3); koloniale, gelatinöse Chlorophyten (F)
3	SN bis R	<i>Cylindrospermopsis</i> (SN); N <sub>2</sub> -fixierende Nostocales (H); <i>Eudorina</i> , <i>Volvox</i> (G); <i>Microcystis</i> (M); <i>Ceratium</i> (LM); <i>Spirulina</i> (S2); <i>Aphanothece</i> , <i>Aphanocapsa</i> (K); <i>Planktothrix rubescens</i> (R)
4	U bis N	<i>Uroglena</i> (U); <i>Merismopedia</i> , <i>Peridinium</i> (Lo); <i>Tribonema</i> , <i>Mougeotia</i> (T); <i>Fragilaria crotonensis</i> , <i>Closterium aciculare</i> , <i>Staurastrum pingue</i> (P); <i>Tabellaria</i> , <i>Cosmarium</i> (N)

der Tatsache, dass in eutrophen Gewässern dem sommerlichen pH-Wert Anstieg durch erhöhte Primärproduktion eine Phase mit hoher Zooplanktonbiomasse vorausgeht (Klarwasserphase). Danach entwickelt sich schlecht fressbares Sommerphytoplankton, welches CO<sub>2</sub>-Mangel toleriert (SN, H, G, M, LM, S2, Codon Tab. 2.2). Als empfindlich gegen Zooplanktonfraß und CO<sub>2</sub>-Mangel sind u. a. die Gruppen E, V, B und A eingestuft (Abb. 2.1, Codon Tab. 2.2).

An der y-Achse können je nach Verzweigungsebene verschieden viele funktionelle Phytoplanktongesellschaften identifiziert werden. Bei Betrachtung der 1. Verzweigungsebene werden 4 Gruppen sichtbar. Das 1. Cluster (Q bis C) weist als gemeinsame Merkmale eine Sensitivität gegenüber Stickstoffmangel und meist auch gegenüber Phosphormangel auf (Abb. 2.1). Da das 1. Cluster sehr viele verschiedene Phytoplanktongesellschaften enthält, sind die Eigenschaften ebenfalls heterogen (Tab. 2.2). Als weitere Gemeinsamkeiten können die Toleranz gegenüber geringen Temperaturen und Lichtmangel angegeben werden, sowie die Empfindlichkeit gegenüber Zooplanktonfraß. Dies spricht für Arten, die im Frühjahr oder Herbst wachsen. Andererseits tolerieren die meisten Gruppen auch ein geringes  $z_{\text{mix}}$ . Merkwürdigerweise werden die großen Bacillariophyceen als empfindlich oder neutral gegenüber Zooplanktonfraß dargestellt (B, C, D, Abb. 2.1). Ein viel kleineres Cluster wird von den Typen Z bis F gebildet, welches aus Picoplankton, kolonialen Chlorophyten, Chryso- und Bacillariophyceen besteht (Cluster 2; Tab. 2.2). Ihre Gemeinsamkeiten bestehen in der Toleranz gegenüber geringen Phosphor- und Silizium-Konzentrationen, sowie geringer Wassertemperatur. Dieses Cluster reagiert sensitiv auf hohen Crustaceen- und Rotatorienfraßdruck sowie auf Lichtmangel. Die Empfindlichkeit kolonialer, gelatinöser Chlorophyten (F) gegenüber Zooplanktonfraß entspricht nicht

den in Experimenten gefundenen Ergebnissen (z.B. SOMMER *et al.*, 2003). Die Phytoplankter des 3. Clusters (SN bis R) tolerieren CO<sub>2</sub>- und Siliziummangel, ein geringes z<sub>mix</sub> sowie hohen Zooplanktonfraß. Sie reagieren sensitiv auf P-Mangel. Dieses Cluster wird hauptsächlich von Cyanobakterien gebildet (Tab. 2.2). Neben diesen kommen noch große Dinoflagellaten und bewegliche, koloniale Chlorophyten mit vor. Das 4. Cluster (U bis N) setzt sich aus den verschiedensten systematischen Phytoplanktongruppen zusammen (Tab. 2.2). Sie tolerieren hohen Zooplanktonfraß und meist geringe Silizium-Konzentrationen. Empfindlich sind sie gegenüber Stickstoff- und Lichtmangel sowie geringen Wassertemperaturen.

Ziel der funktionellen Einteilung ist ein besseres Verständnis der Dynamik und Verteilung natürlicher Phytoplanktonpopulationen zur Steuerung der Wasserqualität, z.B. zur Beseitigung oder Vermeidung unerwünschter Phytoplankter. Das Modellsystem soll auf verschiedene geographische Breiten und Gewässertypen anwendbar sein, allein durch die Beschreibung der Phytoplanktonpräferenzen und Sensitivitäten und nicht durch eine genaue zeitliche Vorhersage der Phytoplanktonentwicklung.

### 2.2.3 Funktionelle Eigenschaften des Phytoplanktons

Auch WEITHOFF (2003) plädiert für eine objektive, mathematische Einteilung des Phytoplanktons in funktionelle Typen (siehe auch BENNDORF, 1979). Dabei bezieht er sich auf die Arbeit von REYNOLDS *et al.* (2002), in der zwar ein guter Zusammenhang zwischen den vorkommenden Phytoplanktongesellschaften und den Habitaten gefunden wurde, manche Einteilungen jedoch auf intuitiver Ebene durch Erfahrungen vorgenommen wurden. WEITHOFF (2003) verweist auf Arbeiten terrestrischer Pflanzenökologen, die erstmals Definitionen für die Begriffe "funktionelle Pflanzentypen" und "funktionelle Eigenschaften" aufstellten. So bedeutet "funktioneller Pflanzentyp" ('plant functional type') eine Gruppe von Arten, die ähnliche Reaktionen auf das Ökosystem und ähnliche Wirkungen auf die Ökosystemfunktion haben (SMITH *et al.*, 1993; GITAY & NOBLE, 1997, zitiert in WEITHOFF (2003)). Funktionelle Pflanzentypen besitzen funktionelle, messbare Eigenschaften ('functional traits'), die Einfluss auf Wachstum, Reproduktion, Nährstoffbeschaffung und Verlustprozesse haben. In diesem Zusammenhang wird auch der Begriff der funktionellen Diversität erwähnt, die die funktionelle Vielfalt einer Phytoplanktongemeinschaft viel eher widerspiegelt als die Artenvielfalt. Eine einfache Berechnung der funktionellen Diversität ergibt sich aus der Anzahl gleichzeitig vorkommender funktioneller Typen im Ökosystem. Eine bessere Quantifizierung der funktionellen Diversität wird jedoch bei der Messung der Unterschiede der funktionellen Eigenschaften zwischen den Arten erreicht. Dazu muss eine Auswahl geeigneter funktioneller Eigenschaften von Phytoplanktern getroffen werden, die die Prozesse Wachstum, Sedimentation und Fraßverluste adäquat widerspiegeln (WEITHOFF, 2003). Zusätzlich sollten alle funktionellen Eigenschaften einfach zu messen sein. Das Ergebnis der Analyse von WEITHOFF (2003) sind 6 verschiedene Eigenschaften für Phytoplankter:

Größe	N <sub>2</sub> -Fixierung
Siliziumbedarf	Phagotrophie
Beweglichkeit	Zell- oder Kolonieform

Die morphologischen Merkmale Zellgröße und Zellform sind im eigentlichen Sinne keine funktionellen Eigenschaften, sondern beinhalten diese indirekt. Anhand dieser Merkmale, die leicht zu



bestimmen sind, wird die Prüfung von Hypothesen (z.B. 'intermediate disturbance hypothesis') sowie die Bestimmung der funktionellen Diversität in einem Ökosystem möglich (WEITHOFF, 2003). Hierfür erhalten die funktionellen Eigenschaften eine Codierung (z.B. binär 0 / 1 oder bei der Größe eine Einteilung in Größenklassen), mit der eine Matrix der Arten und ihrer Eigenschaften erstellt werden kann. Somit können verschiedene multivariate Statistiken, basierend auf objektiven, mathematisch beschreibbaren Eigenschaften der Phytoplankter durchgeführt werden. Dieser semiquantitative Ansatz stellt einen enormen Vorteil gegenüber dem eher qualitativen Konzept von REYNOLDS *et al.* (2002) dar und ermöglicht somit die Testbarkeit des Ansatzes. WEITHOFF (2003) konnte auf diesem Wege für den Bodensee zeigen, dass eine hohe Artenvielfalt im Phytoplankton nicht zwangsweise mit einer hohen funktionellen Diversität einhergeht. Bei einer mittleren Artenvielfalt wurde eine hoch variable funktionelle Diversität beobachtet.

## 2.3 Quantitative Phytoplanktonmodelle

### 2.3.1 Modell PROTECH

PROTECH (Phytoplankton **R**esp**O**n**S**es **T**o **E**nvironmental **C**Hange) ist ein Phytoplanktonmodell zur dynamischen Simulation des Gesamt-Chlorophylls und verschiedener funktioneller Phytoplanktongruppen in geschichteten Seen, Talsperren und Flüssen (REYNOLDS & IRISH, 1997; REYNOLDS *et al.*, 2001). In PROTECH werden die allometrischen Maße maximale Länge der Zellen, Zellvolumen und Zelloberfläche zur Berechnung der physiologischen Eigenschaften der funktionellen Gruppen herangezogen (REYNOLDS, 1989). Auf Basis von Laboruntersuchungen wurden Regressionen zwischen diesen morphologischen Eigenschaften und wichtigen physiologischen Eigenschaften aufgestellt. So wurde z.B. die maximale Wachstumsrate ( $\mu_{\max}$ ) von einzelnen, morphologisch unterschiedlichen Arten, unter idealisierten Bedingungen bei 20 °C im Labor ermittelt (REYNOLDS *et al.*, 2001). Es stellte sich heraus, dass  $\mu_{\max}$  signifikant mit dem Verhältnis von Zelloberfläche zu Zellvolumen korrelierte. In der Folge wurden verschiedene Regressionen auch für das temperatur-, nährstoff- und lichtabhängige Wachstum, aber auch z.B. für die Sinkgeschwindigkeit gefunden.

Die Laborkulturen dienen als Stellvertreter für morphologisch ähnliche Arten, so dass nicht für jeden Phytoplankter Labormessungen vorliegen müssen. Der korrelative Ansatz erlaubt folglich die Simulation eines beliebigen Phytoplankters, sofern seine Größe und spezielle Eigenschaften wie Beweglichkeit oder N<sub>2</sub>-Fixierung bekannt sind. Die Änderung der Phytoplanktonbiomasse pro Zeiteinheit ergibt sich aus der Wachstumsrate, der Sedimentation, der Auswaschung und dem Zooplankton-Fraßdruck (Typ *Daphnia*; implizite Realisierung). Das Zooplankton frisst das fressbare Phytoplankton (< 50 µm) in Abhängigkeit von der Wassertemperatur und der Algenkonzentration. Die tägliche Wachstumsrate des Phytoplanktons ist temperatur-, licht-, phosphor-, stickstoff- und eventuell siliziumabhängig. Die Phytoplankter können noch zusätzliche Eigenschaften wie Beweglichkeit, chromatische Adaptation und N<sub>2</sub>-Fixierung besitzen. Der Beweglichkeit von Phytoplanktern wird eine besondere Bedeutung beigemessen (z.B. über Gasvakuolen, Geißeln). So können bestimmte Typen in nährstoffärmeren Gewässern wachsen, da sie die Bereiche mit höheren Nährstoff-Konzentrationen aktiv aufsuchen können (ELLIOTT *et al.*, 2001). Die Simulationsausgabe in PROTECH erfolgt entweder

in Chlorophyll *a* - oder Kohlenstoffeinheiten (PROTECH-C).

Insgesamt stehen 18 funktionelle Phytoplanktongruppen zur Auswahl, von denen 8 gleichzeitig simuliert werden können (ELLIOTT *et al.*, 1999). Die Einteilung der funktionellen Phytoplanktongruppen orientierte sich ursprünglich am 'CSR'-System von GRIME (1977, 1979) für terrestrische Pflanzen. Dieses Konzept besagt, dass in Abhängigkeit von der Reaktion von Arten auf Störungen wie Wind und Feuer sowie Stress (z.B. Nährstoffmangel) im Ökosystem 3 Gruppen von evolutionären Strategen unterschieden werden können (C: 'competitor', S: 'stress tolerator', R: 'ruderal'). Bei geringen Störungen (keine Unwetter) und geringer Stressintensität (z.B. reichlich Nährstoffe) dominieren wettbewerbsstarke Arten (C-Typ), während bei geringen Störungen aber hoher Stressintensität (Nährstoff- oder Lichtmangel) stresstolerante Arten zunehmen (S-Typ). Der ruderale Typ kann sich bei hoher Störungsintensität (Feuer, Wind) und geringem Stress (reichlich Licht und Nährstoffe) im Ökosystem durchsetzen (R-Typ).

Dieses Konzept hatte auch Auswirkungen auf die aquatische Ökologie, wobei es für das Phytoplankton modifiziert wurde (siehe z.B. REYNOLDS, 1988b; ELLIOTT *et al.*, 2001). Die Modifikationen bestanden darin, dass morphologische Eigenschaften der Phytoplankter als Indikatoren für ihre Licht- und Nährstoffansprüche herangezogen wurden. Auf dieser Basis wurde das Phytoplankton ebenfalls in C-, S-, R- und CS-Typen unterteilt. Diese Klassifizierung stellt jedoch eine Vereinfachung dar, so sind z.B. bewegliche und vom Silizium wachstumsabhängige Arten (z.B. C-Typ) oder N<sub>2</sub>-Fixierer und nicht N<sub>2</sub>-fixierende Arten in einer Gruppe gemeinsam vorhanden (siehe CS-Typ, Tab. 2.3). Diese zusätzlichen Eigenschaften sind den Phytoplanktontypen in PROTECH hinzugefügt worden, so dass es weit mehr als die hier aufgeführten 4 funktionellen Gruppen gibt (siehe auch Abschnitt 4.5). Da diese Parametrisierungen jedoch nicht detailliert publiziert sind, wird hier die CSR-Einteilung vorgestellt (Tab. 2.3). Eine Zusammenfassung zu den morphologischen und physiologischen Wertebereichen der CSR-Typen in PROTECH findet sich in REYNOLDS (1988b). Der C-Typ (z.B. *Chlorella*, *Rhodomonas*, *Stephanodiscus hantzschii*) ist durch eine geringe Größe, gute Fressbarkeit, geringe Sinkgeschwindigkeit und hohen Lichtbedarf gekennzeichnet (REYNOLDS, 1988b). Der R-Typ (z.B. *Asterionella*, *Oscillatoria*, *Fragilaria*, *Melosira*) zeichnet sich durch gutes Wachstum bei geringen Temperaturen und wenig Licht, hohe Sinkgeschwindigkeit und schlechte Fressbarkeit aus. Der S-Typ (z.B. *Microcystis*, *Oocystis*, *Sphaerocystis*, *Gomphosphaeria*) steht für Arten mit höherer Wachstumstemperatur, geringer Wachstumsrate und geringen Fraß- und Sedimentationsverlusten. Und der CS-Typ stellt einen Mischtyp aus den Eigenschaften des C- und S-Typs dar (z.B. *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Cryptomonas* und *Ceratium*, ELLIOTT *et al.*, 2001, Tab. 2.3).

Mit dem Modell können bottom-up gesteuerte Phytoplankton sukzessionen sowie die Bildung von Tiefenchlorophyllmaxima (DCM) simuliert werden (ELLIOTT *et al.*, 2002). Es besteht jedoch keine Möglichkeit der expliziten Simulation der höheren trophischen Ebenen (Zooplankton, Fische).

**Tabelle 2.3:** Funktionelle Einteilung des Phytoplanktons in PROTECH (ELLIOTT *et al.*, 2001), EZ = Einzelzellen, Details siehe REYNOLDS (1988b); REYNOLDS *et al.* (2001); ELLIOTT *et al.* (2001)

<b>Typgruppe</b>	<b>Licht- bedarf</b>	<b>Nährstoff- anspruch</b>	<b>Eigenschaften der Typgruppe</b>	<b>thermische Struk- tur</b>
C-Typ ( <i>Chlorella</i> , <i>Rhodomonas</i> , <i>Stephanodiscus</i> )	hoch	hoch	'Pionierart', kleine EZ	unterschiedlich
S-Typ ( <i>Oocystis</i> , <i>Microcystis</i> , <i>Sphaerocystis</i> )	hoch	gering	große EZ oder Kolonien mit kleinen EZ, leicht beweglich → daher gute Nährstoffbeschaffung	thermische Schichtung
R-Typ ( <i>Fragilaria</i> , <i>Asterionella</i> , <i>Oscillatoria</i> )	gering	mittel-hoch	große EZ oder Kolonien	Zirkulation
CS-Typ ( <i>Anabaena</i> , <i>Cryptomonas</i> , <i>Ceratium</i> )	mittel-hoch	mittel	Mischgruppe zwischen C und S-Typ	thermische Schichtung

### 2.3.2 "EAWAG-Seenmodell"

Das "EAWAG-Seenmodell" ist ein dynamisches, vertikales 1D-Modell, welches gelöstes Phosphat, Ammonium, Nitrat, Sauerstoff, tote organische Partikel und 3 Planktonklassen simuliert (*Planktothrix rubescens*, andere Algen, Zooplankton, OMLIN *et al.*, 2001b,a). Das Modell wurde ursprünglich von OMLIN *et al.* (2001b) entwickelt, um die biogeochemischen Umwandlungsprozesse im Zürichsee besser zu verstehen und zukünftig die Wasserqualität vorhersagen zu können. Der Zürichsee stellt ein Trinkwasserreservoir für ca. 1 Mio. Menschen dar. Nach einer Anwendung des Modelles an zwei weiteren Seen durch MIELEITNER & REICHERT (2006), wurde es teilweise verändert, um eine höhere Allgemeingültigkeit zu erreichen.

Das Modell wurde nach folgenden Kriterien entwickelt: 1) Die ökologischen Komponenten (Phyto- und Zooplankton) sollen so einfach wie möglich gestaltet sein und mit einem einfachen Sedimentmodell gekoppelt werden. Die Prozesse im Sediment werden genauso detailliert beschrieben wie die im Freiwasser. 2) Die Aufnahme anorganischen Phosphates durch sedimentierende Partikel im Hypolimnion wird berücksichtigt, da dieser Prozess im Zürichsee von Bedeutung ist. 3) Im Jahresverlauf treten unterschiedliche Phosphorkonzentrationen im Freiwasser auf, daher sind die Phosphorgehalte der Phytoplankter und anderer organischer Partikel variabel und weisen im Modell eine variable Stöchiometrie auf. Da der Phosphorbedarf des Zooplanktons gleichbleibend ist, besitzt diese Planktongruppe keine variable Stöchiometrie. Diese Eigenschaft erlaubt somit auch die Simulation einer P-Limitation des Zooplanktons. Dies tritt bei Überschreitung eines Grenzwertes des C : P-Verhältnisses auf, was aus Labor- und Freilandmessungen gut dokumentiert ist (URABE & STERNER, 1996; GAEDKE *et al.*, 2002). Eine Unterscheidung von Nährstoffaufnahme und Wachstum des Phytoplanktons ist durch die Zeitskala der Modellsimulation (Wochen, Monate) nicht notwendig. 4) Die Notation des Modelles orientiert sich an Abwassermodellen, um die Lesbarkeit und Verknüpfung mit anderen Modellen zu erleichtern (stöchiometrische Tabellen). Der Modellierungsansatz beruht darauf, dass die Vorhersagbarkeit, Genauigkeit und Allgemeingültigkeit von Modellen durch Kalibrierung derselben an möglichst vielen unterschiedlichen Gewässern erhöht werden kann (MIELEITNER & REICHERT, 2006).

Folgende Prozesse werden im Modell berücksichtigt: Wachstum, Respiration (Erhaltungatmung) und Tod von Phyto- und Zooplanktern, Mineralisierung, Nitrifikation, Sedimentation, Zooplanktonfraß, vertikale Durchmischung und Phosphataufnahme durch sedimentierende Partikel. Die Wachstumsrate des Phytoplanktons ist phosphor-, stickstoff- und lichtabhängig. Alle Umsatzraten sind exponentiell von der Temperatur abhängig. Aussinkende Phytoplankter werden erst dann als anorganische Materie (tot) behandelt, wenn sie das Sediment erreicht haben. Gelangen sie in die euphotische Zone zurück, können sie wieder Photosynthese betreiben und wachsen. In der Publikation von OMLIN *et al.* (2001b) wird dem fädigen Cyanobakterium *Planktothrix rubescens* besondere Bedeutung beigemessen, da es im See im Mittel bis zu 20 % der jährlichen Phytoplanktonbiomasse ausmacht und bei der Trinkwasseraufbereitung Probleme verursacht. *Planktothrix rubescens* ist im Vergleich zur Gruppe "andere Algen" eine Schwachlichtart, nicht fressbar durch Zooplankter und kann sich im Wasserkörper über Gasvakuolen bewegen (Sinkgeschwindigkeit  $0 \text{ m d}^{-1}$ ). Die Stöchiometrie beider Phytoplanktongruppen unterscheidet sich jedoch nicht voneinander. Das Zooplankton wird in einer

**Tabelle 2.4:** Die Zustandsvariablen im "EAWAG-Seenmodell" nach OMLIN *et al.* (2001b) und MIELEITNER & REICHERT (2006); Phytoplankton, Zooplankton und partikuläres Material in  $\text{g TM m}^{-3}$ , Phosphor, Stickstoff und Sauerstoff in  $\text{g m}^{-3}$ .

Zustandsvariable	Kommentar
<b>Partikuläre Bestandteile</b>	
Gesamt-Phytoplankton <i>Planktothrix rubescens</i>	nur im Modell von OMLIN <i>et al.</i> (2001b)
Zooplankton Gut und schlecht abbaubares organisches Material Anorganisches, inertes Material	nur im Modell von MIELEITNER & REICHERT (2006)
Organischer P in <i>Planktothrix rubescens</i>	nur im Modell von OMLIN <i>et al.</i> (2001b)
Organischer P in Algen Organischer P in gut abbaubarem organischen Material und in schlecht abbaubarem organischen Material P gebunden an organische Partikel	
<b>Gelöste Stoffe</b>	
SRP, Ammonium, Nitrat, Sauerstoff	

gemeinsamen Gruppe vom Typ *Daphnia* vereint. Crustaceen der Gattung *Daphnia* sind im Zürichsee die häufigsten Zooplankter. Der unterschiedliche Phosphorgehalt in den Phytoplanktern bei konstantem Phosphorbedarf der Zooplankter führt im Modell zu unterschiedlichen Zooplanktonbiomasseerträgen, während die Ingestionsrate unabhängig vom Phosphorgehalt der Phytoplankter ist.

Das Sedimentmodell ist in 2 Schichten untergliedert und unterscheidet zwischen Partikeln und gelösten Stoffen im Porenwasser. Bei der Mineralisierung werden sowohl die oxische (mit Sauerstoff) als auch die anoxische Mineralisierung durch Nitrat (Denitrifikation) berücksichtigt. Daher besitzt das "EAWAG-Seenmodell" eine verhältnismäßig große Anzahl an Zustandsgrößen für partikuläre und gelöste Stoffe (Tab.2.4).

Das Modell von OMLIN *et al.* (2001b) rechnet mit Parameterwerten, bzw. mit Wertebereichen für Parameter, die aus der Literatur entnommen wurden. Für Parameter, bei denen Unsicherheiten bestehen und die einen großen Einfluss auf das Ergebnis haben (hohe Sensitivität), wurden sukzessive Kalibrierungen durchgeführt. Erst wenn zwischen Simulation und Messwerten eine hohe qualitative Übereinstimmung vorhanden war, wurde der Parametersatz übernommen. Dadurch ist das Modell gewässerspezifisch angepasst und kann nicht einfach auf andere Gewässer übertragen werden. Während die Gruppe "andere Algen" für den Zürichsee gut simuliert wurde, konnte das Wachstum von *P. rubescens* trotz Kalibrierung nicht adäquat vom Modell wiedergegeben werden (OMLIN *et al.*, 2001b). Das Modell wurde umfangreichen Sensitivitäts-, Identifizierungs- und Unsicherheitsanalysen unterzogen (siehe OMLIN *et al.*, 2001a).

**Tabelle 2.5:** Die funktionellen Phytoplanktongruppen im "EAWAG-Seenmodell" nach MIELEITNER & REICHERT (2005).

Kürzel	Gesellschaft
(A)	kleine Flagellaten, kleine Chloro- und Bacillariophyceen
(B)	Dinoflagellaten, große Chlorophyceen
(C)	fädige und gallertige Cyanobakterien
(D)	große Bacillariophyceen, große Chrysophyceen
(E)	<i>Planktothrix rubescens</i>

In einer jüngeren Publikation von MIELEITNER & REICHERT (2006) wurde das Modell auf 3 verschiedene Gewässertypen angewendet (oligo- bis eutroph). Ziel der Arbeit war das Minimieren gewässerspezifischer Parameter, um damit eine höhere Allgemeingültigkeit des Modelles zu erreichen. Dazu wurde es an allen 3 Gewässern gleichzeitig kalibriert, was eine Änderung in der Modellstruktur zur Folge hatte (z.B. Zusammenfassung von *Planktothrix* und "andere Algen" zu einer Phytoplanktongruppe; neue Zustandsvariable im Sediment; Tab. 2.4). Als Ergebnis kam eine hohe Übereinstimmung zwischen Modell und Messdaten sowie eine Reduktion auf 4 gewässerspezifische Parameter heraus (maximale Sterberate des Zooplanktons; Dicke der 1. Sedimentschicht; maximale aerobe/anoxische Mineralisierungsrate und maximale anaerobe Mineralisierungsrate im Sediment; MIELEITNER & REICHERT, 2006). Die gewässerspezifischen Parameter hingen mit der Mortalität des Zooplanktons durch invertebrate Räuber und mit den unterschiedlichen Mineralisierungsraten im Sediment zusammen und konnten kausal erklärt werden. Von den insgesamt 7 kalibrierten Parametern waren die maximalen Wachstumsraten des Phyto- und Zooplanktons, sowie die P-abhängige Halbsättigungskonstante für das Algenwachstum nicht gewässerspezifisch, d.h. allgemeingültig für die untersuchten Gewässer.

Eine Differenzierung des Phytoplanktons in funktionelle Gruppen und ihre Simulation am Beispiel dreier Seen (Zürichsee, Walensee, Greifensee) wurde ausführlich in MIELEITNER (2006) vorgestellt. Das Modell baut auf dem von OMLIN *et al.* (2001b) entwickelten und von MIELEITNER & REICHERT (2006) modifizierten "EAWAG-Seenmodell" auf. Um Simulationszeit zu sparen, wurde ein einfaches 1D 4 Box-Modell angewendet, bestehend aus Epi- und Hypolimnion sowie 2 Sedimentschichten (MIELEITNER & REICHERT, 2005; MIELEITNER, 2006). Innerhalb der Boxen herrschen gleiche Konzentrationen an Partikeln oder gelösten Stoffen. Mit Hilfe von biologischem Vorwissen und statistischer Clusteranalysen von Langzeitdaten der drei Seen wurden aus taxonomischen Phytoplanktongruppen funktionelle Gruppen gebildet (MIELEITNER, 2006). Die anfangs große Zahl funktioneller Gruppen (n = 16) wurde durch schrittweises Aggregieren (Gruppen mit ähnlichen Eigenschaften) reduziert (n = 4 bis 11, je nach Aggregationsniveau, siehe z.B. Tab. 2.5). Die Gruppen unterscheiden sich in folgenden Eigenschaften voneinander: (1) spezifische Wachstumsrate; (2) Fressbarkeit; (3) Sedimentationsgeschwindigkeit; (4) Phosphatabhängigkeit ( $K_P$ -Wert); (5) Lichtabhängigkeit ( $K_L$ -Wert); (6) Temperaturabhängigkeit. Für die Simulation des Phytoplanktons des Zürichsees wurden 4 funktionelle Gruppen gebildet (A, BC, D, E), deren Parameter wiederum an den Messdaten kalibriert wurden (Tab. 2.5). Das Modell konnte sowohl die Muster der Gesamt-Phytoplanktonbiomasse als auch

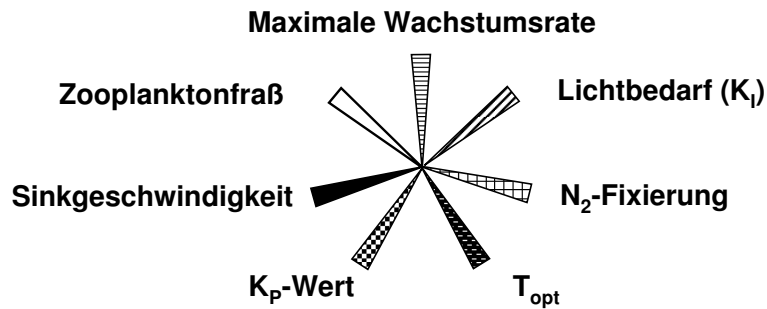
der einzelnen funktionellen Phytoplanktongruppen qualitativ wiedergeben. Abweichungen von der typischen Sukzessionsfolge des Phytoplanktons waren jedoch aufgrund der Kalibrierung nicht simulierbar. Die Fressbarkeit der Phytoplankter, ihr lichtabhängiges Wachstum sowie ihre Sinkgeschwindigkeit konnten als wichtigste Einflussfaktoren für das Phytoplanktonwachstum im Modell detektiert werden (MIELEITNER & REICHERT, 2005). Es war möglich, die typische Phytoplanktonsukzession auch ohne Unterschiede in den Nährstoffaufnahmekinetiken und Temperaturabhängigkeiten der Phytoplankter zu simulieren.

### 2.3.3 Ökologische Komponente des Modells SALMO

SALMO (Simulation by an Analytical Lake MOdel) ist ein dynamisches, vertikales 1D-Wassergütemodell für Standgewässer, das folgende Zustandsvariablen im Jahresverlauf simuliert: gelöstes Orthophosphat, gelöster anorganischer Stickstoff, Sauerstoff, allochthone Detritus, Phytoplankton und Zooplankton (BENNDORF *et al.*, 1985). Das Modell dient der Vorhersage der Gewässergüte sowie der Bewertung von Sanierungs- und Bewirtschaftungsmaßnahmen von Seen und Talsperren verschiedener Trophie und Morphologie (siehe z.B. BENNDORF, 1979; BENNDORF *et al.*, 1999; PETZOLDT und SIEMENS, 2002; PETZOLDT *et al.*, 2005).

SALMO wurde nach folgenden 4 Grundprinzipien für dynamische ökologische Modelle entwickelt (BENNDORF *et al.*, 1985): 1) *Maximal mögliche Einfachheit*: Modelle sollen möglichst übersichtlich und verständlich aufgebaut sein, also eine möglichst geringe Zahl an Zustandsvariablen enthalten. 2) *Maximal notwendige Komplexität*: Modelle müssen alle notwendigen ökologischen Steuermechanismen und Interaktionen enthalten, um reale Ökosysteme simulieren zu können (Kopplung der Zustandsvariablen). 3) *Maximal mögliche Allgemeingültigkeit*: Physikalische, chemische und biologische Prozesse werden mechanistisch beschrieben und die Modellparameter im Labor oder Freiland gemessen. Damit entfällt die Kalibrierung einzelner Parameter bei der Anwendung des Modells an verschiedene Gewässertypen. 4) *Geeignete Validation*: Das Modell ist an Gewässern verschiedener Trophie und Morphologie zu validieren, ohne dabei eine Kalibrierung von Parametern oder Änderungen an der Modellstruktur vorzunehmen. Erst dann ist die Modellanwendung an verschiedenen Gewässern oder auf neue Situationen gewährleistet (BENNDORF *et al.*, 1985). Eventuell auftretende Abweichungen zwischen Modell und Messdaten können wichtige Aufschlüsse über Steuergrößen im Ökosystem geben.

SALMO wurde bereits an mehr als 20 verschiedenen Gewässertypen angewendet und validiert (BENNDORF & RECKNAGEL, 1982; RECKNAGEL & BENNDORF, 1982; KOSCHEL & KASPRZAK, 1984; BENNDORF *et al.*, 1985). Es enthält 4 funktionelle Phytoplanktontypen, die sich in folgenden funktionellen Merkmalen voneinander unterscheiden: maximale Wachstumsrate ( $\mu_{\max}$ ), licht- und phosphorabhängiges Wachstum ( $K_I$ -,  $K_P$ -Wert), Fähigkeit zur  $N_2$ -Fixierung, optimale Wachstumstemperatur ( $T_{\text{opt}}$ ), Sinkgeschwindigkeit ( $v_s$ ) und Fressbarkeit durch das Zooplankton (Tab. 2.6, Abb. 2.2). Die 4 Typgruppen entsprechen der Parametrisierung folgender Phytoplankter: Typ (1) nicht  $N_2$ -fixierende fädige Cyanobakterien (z.B. *Limnothrix redekei*), Typ (2) große Diatomeen (z.B. *Asterionella formosa*), Typ (3) nanoplanktische Chlorophyceen und Diatomeen (z.B. *Cyclotella*, *Chlorella*), Typ (4)  $N_2$ -fixierende Cyanobakterien (z.B. *Anabaena*). Alle Merkmale, außer der  $N_2$ -Fixierung, wurden von BENNDORF (1979) bereits als entscheidende Steuergrößen für das Phytoplanktonwachs-



**Abbildung 2.2:** Die funktionellen Merkmale der Phytoplanktontypen in SALMO in Anlehnung an BENNDORF (1979) ( $K_p$ -Wert = Halbsättigungskonstante für Phosphor,  $T_{opt}$  = optimale Wachstumstemperatur, Sinkgeschwindigkeit = Netto-Sinkgeschwindigkeit ( $v_s$ )).

tum und damit als geeignete Typisierungsmerkmale herausgestellt. Der  $K_N$ -Wert war als Unterscheidungsmerkmal zwischen den Typgruppen nicht geeignet, da eher die Fähigkeit zur Luftstickstoff-Fixierung im Freiland entscheidet, welcher Phytoplankter sich bei Stickstofflimitation durchsetzen kann. Daher wurde anstelle der Halbsättigungskonstante für Stickstoff die  $N_2$ -Fixierung als funktionelle Eigenschaft gewählt. Trotzdem gibt es einen  $K_N$ -Wert für alle bisherigen Typgruppen in SALMO. In BENNDORF (1979) wurde ebenfalls der Grundstein für die Parametrisierung der ersten drei Typgruppen (Typ 1-3) gelegt. Diese fand an ausgewählten Arten statt, die als Stellvertreter für die gesamte Typgruppe stehen (Stellvertreterprinzip). In Laborexperimenten und durch Literaturstudien wurden die Parameter erhoben. Der Typ 4 ( $N_2$ -Fixierer) leitet sich von der Parametrisierung des Typs 1 ab, mit dem Unterschied, dass er nicht N-limitiert ist und die Kosten der  $N_2$ -Fixierung eine Verringerung der Brutto-Photosyntheserate um 25 % zur Folge haben (Parametrisierung K. Rinke, Inst. f. Hydrobiologie). Daraus resultiert ein langsames, aber vom gelösten Stickstoff unabhängiges Wachstum des Typs 4 (Tab. 2.6). Die Wachstumsrate der Phytoplankter berechnet sich aus der Brutto-Photosyntheserate minus der Respiration. Letztere setzt sich aus einer temperaturabhängigen Grundrespiration und einem Leistungsterm der Respiration zusammen (30 % der Brutto-Photosyntheserate). Die Brutto-Photosyntheserate und die Grundrespiration steigen linear mit der Temperatur an. Die optimale Wachstumstemperatur ( $T_{opt}$ ) der Typgruppe 2 befindet sich bei 20 °C, während sie für die anderen Typen bei 25 °C liegt (Tab. 2.6). Die Sinkgeschwindigkeit der Phytoplankter ist eine Netto-Sinkgeschwindigkeit, in der Vermischungsprozesse mit enthalten sind (Tab. 2.6). Bisher wurde das siliziumabhängige Wachstum nicht berücksichtigt, da viele der untersuchten Gewässer nicht siliziumlimitiert waren (pers. Mitt., J. Benndorf, Inst. f. Hydrobiologie).

Das Zooplankton besteht derzeit aus einer Mischgruppe omnivorer Cladoceren und Copepoden (*Daphnia galeata*, *Eudiaptomus gracilis*, *Cyclops vicinus*) und entwickelt sich in Abhängigkeit von der Nahrungsgrundlage, der Wassertemperatur und dem Fischfraßdruck. Die Phytoplanktongruppen werden vom Zooplankton mit unterschiedlicher Präferenz in Abhängigkeit von ihrer Biomasse gefressen. Die Wassertemperatur hat einen Einfluss auf die Fressrate und Respiration des Zooplanktons. Die Fische sind im Modell implizit berücksichtigt, wobei sie einen Fraßdruck auf das Zooplankton in Abhängigkeit von der Wassertemperatur und der Zooplankton-Biomasse ausüben. Es können verschiedene Zustände der Fischgemeinschaft simuliert werden: z.B. geringer planktivorer Fischbestand



**Tabelle 2.6:** Funktionelle Phytoplanktontypen im Modell SALMO nach BENNDORF (1979); PHOTXMAX = max. Brutto-Photosyntheserate ( $d^{-1}$ );  $\mu_{\max}$  = max. Wachstumsrate ( $d^{-1}$ );  $T_{\text{opt}}$  = optimale Wachstumstemperatur ( $^{\circ}C$ );  $K_I$ -,  $K_P$ -Wert = Halbsättigungskonstanten für Licht ( $\mu E m^{-2} s^{-1}$ ) und Phosphor ( $\mu g P L^{-1}$ );  $v_s$  = Netto-Sinkgeschwindigkeit ( $m d^{-1}$ ); F = Fressbarkeit durch Zooplankton; Typgruppe 4 parametrisiert durch T. Petzoldt und K. Rinke (Inst. f. Hydrobiologie, TU Dresden)

Typgruppe	PHOTXMAX	$\mu_{\max}$	$T_{\text{opt}}$	$K_I$ -Wert	$K_P$ -Wert	$N_2$ -Fixierung	$v_s$	F
1) nicht $N_2$ -fixierende fädige Cyanobakterien (z.B. <i>Planktothrix agardhii</i> , <i>Limnothrix redekei</i> )	1.7	1.1	25	15	1.7	nein	0.05	sehr gering
2) große Bacillariophyceen (z.B. <i>Asterionella formosa</i> )	1.8	1.2	20	16	1.7	nein	0.1	gering
3) nanoplanktische Chlorophyceen und Bacillariophyceen (z.B. <i>Chlorella</i> , <i>Cyclotella</i> )	3.5	2.4	25	16	9.5	nein	0.1	hoch
4) $N_2$ -fixierende Cyanobakterien (z.B. <i>Anabaena</i> )	1.3	0.84	25	15	1.7	ja	0.05	sehr gering

(z.B. bei Biomanipulation mit piscivorem Fisch); mittlerer planktivorer Fischbestand und hoher planktivorer Fischbestand. Die Sediment-Wasser-Wechselwirkungen werden über empirische Beziehungen der Sauerstoffzehrung, der Denitrifikation sowie der redoxabhängigen Phosphorfreisetzung realisiert.

## 2.4 Diskussion

**Qualitative Planktonmodelle** sind die Grundlage für die quantitative Modellierung der Plankton-sukzession, da sie deren Grundmechanismen aufdecken. Dem PEG-Modell kommt eine besondere Bedeutung zu, da es erstmals generelle Wirkmechanismen der Plankton-sukzession skizzierte. Dabei werden die höheren trophischen Ebenen, Zooplankton und Fische, explizit beschrieben. Es wurde an mehreren Gewässern weltweit validiert (SOMMER *et al.*, 1986). Die Anwendbarkeit auf Weichwasserseen, Flachseen und tropische Seen ist jedoch noch unzureichend überprüft (LAMPERT und SOMMER, 1993). Das PEG-Modell geht sowohl auf die morphologischen Eigenschaften der Phytoplankter als auch auf ihre Nährstoffabhängigkeiten und ihre Fressbarkeit durch Zooplankter ein. Der entscheidende Unterschied zu den anderen zwei hier vorgestellten qualitativen Modellen ist, dass keine funktionellen Gruppen, sondern Sukzessionsstadien beschrieben werden. Innerhalb eines Sukzessionsstadiums können Phytoplankter mit verschiedenen funktionellen Eigenschaften vorkommen (z.B. Stadium 9, Tab. 2.1). Weiterhin erfolgt die Beschreibung des Planktons auf höherer systematischer Ebene (Klasse, Familie) und nicht auf Artniveau. Dem gegenüber stehen die jüngeren Arbeiten von REYNOLDS *et al.* (2002) und WEITHOFF (2003), die das Phytoplankton nach ihren funktionellen Eigenschaften analysieren und unterteilen. Das Zooplankton wird in diesen Arbeiten nur indirekt, über die Fressbarkeit der Phytoplankter, berücksichtigt, während Fische gar nicht betrachtet werden. REYNOLDS *et al.* (2002) legen eine sehr umfangreiche, aber teilweise subjektive Klassifizierung von 31 funktionellen Phytoplanktongesellschaften auf Artniveau vor. Dabei werden den Phytoplanktern Reaktionen zu Stressoren zugeordnet (siehe Absatz 2.2.2). Für manche funktionelle Phytoplanktongesellschaft gibt es teilweise noch keine Angaben zu den Habitatansprüchen (siehe Abb. 2.1, weiße Felder). Ursprünglich wurde der Versuch unternommen, den funktionellen Phytoplanktongesellschaften Sukzessionsstadien zuzuordnen. Aufgrund unterschiedlicher klimatischer Bedingungen in den untersuchten Gewässern scheiterte jedoch dieses Vorhaben (REYNOLDS *et al.*, 2002), da sich z.B. Arten, die in den gemäßigten Breiten im Sommer wachsen, in den Tropen zu anderen Zeitpunkten entwickeln. WEITHOFF (2003) setzt sich für eine objektive, mathematische Einteilung des Phytoplanktons in funktionelle Gruppen ein. Die von ihm aufgestellten 6 funktionellen Eigenschaften des Phytoplanktons sind einfach quantitativ zu beschreiben und repräsentieren wichtige Wachstums- und Verlustprozesse (Absatz 2.2.3). So können über die Größe und Form eines Phytoplankters indirekt Aussagen zur Fressbarkeit durch Zooplankter oder der Sinkgeschwindigkeit getroffen werden. Das Ziel des Autors ist nicht die Beschreibung von Sukzessionsstadien, sondern die Beantwortung von Fragen der theoretischen Ökologie. So analysierte er z.B. den Zusammenhang zwischen Artenvielfalt und funktioneller Diversität in einem Ökosystem und kam zu dem Schluss, dass nicht immer eine hohe Artenvielfalt auch gleichzeitig eine hohe funktionelle Diversität bedeutet. Weitere Fragestellungen betrafen Hypothesen wie die "intermediate disturbance hypothesis" (siehe CONNELL, 1978). Bei einer mittleren Häufigkeit von Störungen im Ökosystem können die meisten Arten koexistieren, während

**Tabelle 2.7:** Vergleich quantitativer Phytoplankton-Modelle, EPSMIN = mittlerer, spektraler, vertikaler Extinktionskoeffizient planktonfreien Wassers ( $\epsilon$ )

Kriterium	PROTECH	EAWAG-Seenmodell	SALMO
Simulierte Kompartimente	Pelagial	Pelagial, Sediment	Pelagial
Simulierte Zustandsgrößen	9	13 bis 14	9
Phytoplankton	explizit	explizit	explizit
Zooplankton	implizit	explizit	explizit
invertebrate Räuber	-	implizit	implizit
Fische	-	-	implizit
Anzahl Phytoplanktontypen	18	5	4
Prozessbeschreibung	korrelativ-mechanistisch	mechanistisch	mechanistisch
Gewässerspezifische Parameter	?	Zooplanktonmortalität, Dicke der 1. Sedimentschicht, Mineralisierungsraten	Zooplanktonmortalität, EPSMIN
Kalibrierung mit Messdaten	ja	ja	nein

bei geringer oder hoher Störungsfrequenz die Artenzahl abnimmt.

Die drei hier beschriebenen **quantitativen Phytoplanktonmodelle** unterscheiden sich in der Anzahl von Zustandsvariablen, der Prozessbeschreibung, der Parameterbestimmung sowie in der Modellanwendung voneinander. Die Anzahl an Zustandsvariablen ist im "EAWAG-Seenmodell" von OMLIN *et al.* (2001b) und MIELEITNER & REICHERT (2006) am höchsten (Tab. 2.7). Dies beruht vor allem auf der mechanistischen Beschreibung der Prozesse am Sediment. Es werden sowohl die Akkumulation organischer und anorganischer Partikel als auch die Mineralisierung und Nährstofffreisetzung am Sediment berechnet. Die Modelle SALMO und PROTECH besitzen keine Zustandsgrößen für das Sediment und beschreiben die Prozesse daher empirisch in Form von Sauerstoffbedarf, Phosphorfreisetzung usw. (REYNOLDS *et al.*, 2001; PETZOLDT *et al.*, 2005). In SALMO werden die Sedimentparameter nicht kalibriert, es gibt jedoch einen speziellen Parametersatz für flache Gewässer. In PROTECH wird der Term für die Phosphorrücklösung kalibriert (REYNOLDS *et al.*, 2001). Auch im "EAWAG-Seenmodell" werden Sedimentparameter kalibriert (MIELEITNER & REICHERT, 2006). Prinzipiell wird die explizite Simulation der Umsatzprozesse am Sediment in SALMO angestrebt. Voraussetzung hierfür ist jedoch ein hydrodynamisches Modell, welches hydrophysikalische Transportprozesse in Sedimentnähe simulieren kann (PETZOLDT *et al.*, 2005).

Eine weitere zu diskutierende Gruppe von Zustandsvariablen betrifft das Phytoplankton. Alle drei Modelle besitzen funktionelle Gruppen, die durch gemeinsame funktionelle und nicht taxonomische Merkmale gebildet werden. Während für PROTECH funktionelle Gruppen aufgrund allometrischer Daten von Phytoplanktern gebildet wurden, basieren die funktionellen Gruppen im Modell SALMO und im "EAWAG-Seenmodell" auf gemeinsamen, messbaren, funktionellen Merkmalen wie Sinkgeschwindigkeit, Fressbarkeit durch Zooplankter,  $K_1$ -Wert usw. Die allometrischen Daten der Phyto-

plankter sind ein indirektes Maß für diese Eigenschaften. Für das Modell PROTECH werden an einzelnen Arten Messungen durchgeführt und Regressionen zwischen allometrischen Daten und Wachstumsrate ermittelt. Diese Regressionen werden auf andere, morphologisch ähnliche Arten angewandt und übertragen (REYNOLDS & IRISH, 1997). Dieses Stellvertreterprinzip wird für das Modell SALMO ebenfalls angewandt, mit dem Unterschied, dass die kinetischen Parameter ( $K_I$ ,  $K_P$ -Wert usw.) im Labor an einer Stellvertreterart direkt gemessen wurden (BENNDORF, 1979). Für das "EAWAG-Seenmodell" wurden Literaturdaten für die kinetischen Parameter verwendet und z.T. an Messdaten kalibriert (MIELEITNER & REICHERT, 2006). Auch die Anzahl funktioneller Phytoplanktontypen ist sehr unterschiedlich. PROTECH hat die Simulation des Phytoplanktons zum Ziel und besitzt die größte Phytoplankton-Datenbank mit Parametersätzen für 18 verschiedene Arten (ELLIOTT *et al.*, 1999). Weit weniger Parametersätze für Phytoplankter besitzen SALMO und das "EAWAG-Seenmodell", deren Ziel auch eine realitätsnahe Simulation des Zooplanktons und chemischer Zustandsgrößen ist (BENNDORF *et al.*, 1985; OMLIN *et al.*, 2001b). Die Typgruppenauswahl sowohl für SALMO als auch für das "EAWAG-Seenmodell" orientiert sich an dominanten Arten temperierter, stehender Gewässer.

In der Arbeit von ANDERSON (2005) wird der Frage nachgegangen, wie sinnvoll und fehlerbehaftet die Modellierung funktioneller Phytoplanktontypen (PFT) ist. Er begründet seine Skepsis gegenüber der Modellierung von PFT's damit, dass die Simulation des Gesamt-Chlorophyll *a* oder der Primärproduktion oftmals viel zuverlässiger ist und Abweichungen von den Messergebnissen eher durch die mangelhafte Modellierung der physikalischen Prozesse entstehen. Folgende Probleme bei der ökologischen Modellierung von PFT's werden genannt:

1. unzureichendes ökologisches Grundwissen,
2. Informationsverlust aufgrund der Aggregation von Arten in eine Typgruppe,
3. fehlende Verknüpfung der Planktongruppen untereinander, ungeeignete mathematische Funktionen zur Prozessbeschreibung,
4. unkontrolliertes Kalibrieren von Parametern, Mangel an geeigneten Validationen.

Als Ausweg aus dem Dilemma werden verbesserte Modellgleichungen, Phytoplanktonparameter und Validationsdaten genannt. Als weiteres Mittel wird die empirische Darstellung der PFT's in Modellen nach dem Prinzip von MARGALEF (1978) und MARGALEF *et al.* (1979) vorgeschlagen. Dabei werden den Schichtungs- und Nährstoffbedingungen im Freiland aufgrund von Erfahrungswerten Phytoplankter zugeordnet (z.B. Diatomeen im Frühjahr). Eine erweiterte Form dieser empirischen Beschreibung der Phytoplanktonsukzession ist letztlich die von REYNOLDS *et al.* (2002). ANDERSON (2005) plädiert für verbesserte Methoden zur Auswertung der Modellergebnisse (Unsicherheitsanalysen) sowie für Sensitivitätsanalysen.

Da Ökosysteme sehr komplexe Gebilde sind, besteht die Frage nach dem Aggregationsniveau der einzelnen Planktongruppen im Modell. Plötzlich auftauchende Massenentwicklungen einzelner Arten können bei hoher Aggregation des Planktons nicht wiedergegeben werden (siehe OMLIN *et al.*, 2001b). Der Verbesserungsansatz im "EAWAG-Seenmodell" geht in die Richtung einer weiteren Unterteilung des Phyto- und Zooplanktons und die Berücksichtigung invertebrater Räuber. Natürlich erhöht sich mit der Anzahl der Planktontypen auch die Komplexität eines Modelles (BENNDORF *et al.*,

1985; OMLIN *et al.*, 2001b). Der Nachteil komplexer Modelle besteht in der schwierigen Interpretation der Modellausgabe (VAN NES & SCHEFFER, 2005) und den höheren Anforderungen an die Eingangsdaten (KLAPPER, 1992). Daher muss eine optimale Anzahl an Zustandsgrößen verwendet werden, bei dem die wichtigsten Prozesse wiedergegeben werden können (BENNDORF *et al.*, 1985).

In PROTECH wird das Phytoplankton auf Artniveau simuliert, aber ein gutes Ergebnis wird erst auf höher aggregiertem Niveau erzielt (CSR-Typen). Dies begründen ELLIOTT *et al.* (2000) damit, dass die Modellierung des Phytoplanktons immer eine Stufe niedriger als die verwendete Modellausgabe sein muss, um gute Ergebnisse zu erhalten. Dem widersprechen MIELEITNER & REICHERT (2005), die sowohl auf der Ebene der funktionellen Typen als auch bei der Gesamt-Biomasse gute Ergebnisse erzielten. Viel wichtiger erscheint hier aber ANDERSON (2005) die Verknüpfung der verschiedenen Zustandsgrößen miteinander, um ein realitätsnahes Systemverhalten zu bekommen. In SALMO wird daher besonderer Wert auf die direkte und indirekte Kopplung der Zustandsgrößen gelegt (über 100 Parameter, BENNDORF *et al.*, 1985; PETZOLDT *et al.*, 2005).

Viele Zustandsgrößen und Interaktionen bedeuten aber auch viele Parameter, die z.T. schwer bei Standardprobenahmen an einem einzigen Gewässer zu bestimmen sind (MIELEITNER & REICHERT, 2006). Ein Ausweg ist die Erhebung von Daten an verschiedenen Gewässern und die Bestimmung von Wachstumskinetiken im Labor (siehe SALMO, BENNDORF, 1979). Dieses Verfahren benötigt jedoch viel Zeit und setzt voraus, dass die Parameter nicht beliebig verändert werden. Es hat den Vorteil, dass das Modell an einer Vielzahl unterschiedlicher Gewässer und auf verschiedene meteorologische Situationen, auch innerhalb eines Gewässers, anwendbar ist (Allgemeingültigkeit, BENNDORF, 1979; BENNDORF & RECKNAGEL, 1982). Unterschiede zwischen Modell und Messdaten werden analysiert und nicht minimiert (Ursachenforschung, PETZOLDT und SIEMENS, 2002). Das Ziel der Modellanwendung ist die Wiedergabe prinzipieller Muster der Planktonsuccession und chemischer Umwandlungsprozesse (PETZOLDT *et al.*, 2005). Es gibt nur 3 gewässerspezifische Parameter in SALMO, die für jedes Gewässer bestimmt werden müssen: der mittlere, spektrale, vertikale Extinktionskoeffizient planktonfreien Wassers (EPSMIN) und die fischbestandsabhängigen Verlustparameter des Zooplanktons (MOMIN, MOT, Tab. 2.7). EPSMIN wird nach Möglichkeit im Freiland direkt mit dem sphärischen Unterwasserlichtsensor, zu Zeiten sehr geringen Phytoplanktonwachstums (z.B. im Winter), bestimmt. Mit den Verlustparametern MOMIN und MOT können beliebig unterschiedliche Fischbestände simuliert werden (z.B. hoher Raubfischbestand, normaler Raubfischbestand und starker Kleinfischbestand). Die Parameter werden jedoch nur verändert, wenn das entsprechende Wissen zum Fischbestand im Gewässer vorhanden ist. Das "EAWAG-Seenmodell" wurde zur Erhöhung der Allgemeingültigkeit der Parametersätze einer Mehrfachkalibrierung an verschiedenen Gewässertypen unterzogen (MIELEITNER & REICHERT, 2006). Dabei wurde auf eine möglichst geringe Anzahl gewässerspezifischer Parameter und eine sinnvolle, wissenschaftlich begründete Veränderung der Parameter geachtet. PROTECH und das "EAWAG-Seenmodell" haben die Minimierung der Unterschiede zwischen Modellsimulation und Messdaten zum Ziel (REYNOLDS *et al.*, 2001; OMLIN *et al.*, 2001b; MIELEITNER & REICHERT, 2006). Durch die Kalibrierung verlieren sie jedoch an Allgemeingültigkeit und können nur begrenzt auf neue Situationen angewendet werden (MIELEITNER & REICHERT, 2005). So stellte OMLIN *et al.* (2001b) fest, dass die guten Simulationsergebnisse für ein Validationsjahr auf ähnliche meteorologische Bedingungen wie im Kalibrationsjahr zurückzuführen waren.

Zu PROTECH gibt es keine Angaben bezüglich gewässerspezifischer Parameter (siehe Tab. 2.7). Das Modell wurde jedoch über die Änderung physikalischer (Wärmeaustausch,  $z_{\text{mix}}$ , Windgeschwindigkeit, LEWIS *et al.*, 2002; ELLIOTT *et al.*, 2000, 2005) und chemischer Parameter (Phosphor- und Silizium-Konzentrationen, ELLIOTT *et al.*, 2000) an verschiedene Gewässer angepasst.

# 3 Phytoplanktonentwicklung in den Untersuchungsgewässern

## 3.1 Einleitung

Zeitlich und räumlich hoch aufgelöste physikalische, chemische und biologische Beprobungen des Wasserkörpers können detaillierte Informationen über die dominierenden Prozesse geben, die die Planktonentwicklung während des Jahres steuern. Der Zusammenhang zwischen der jahreszeitlichen Entwicklung z.B. der Temperatur, des Lichtes oder der Nährstoffe und den funktionellen Eigenschaften der Phytoplankter (z.B. Sinkgeschwindigkeit, Lichtabhängigkeit, Si-Abhängigkeit) kann an einem solchen Datensatz sichtbar gemacht werden. Darüber hinaus gibt es, neben den typischen, sich jährlich wiederholenden Sukzessionsabläufen und Prozessen, auch interannuelle Variabilitäten (z.B. Hochwasser, erhöhte Sonneneinstrahlung), die zu veränderten Sukzessionsabläufen führen. Dies verdeutlicht, dass ein umfassendes Verständnis der Planktonsukzession eine sehr detaillierte Kenntnis der zahlreichen Steuergrößen voraussetzt.

Für diesen Zweck wurden mindestens 14tägige, vertikal hoch aufgelöste Messungen von chemischen, physikalischen und biologischen Größen an den Talsperren Saidenbach (2002) und Bautzen (2003) durchgeführt. An der tiefen Talsperre Saidenbach konnte von einer viel stärkeren vertikalen Ausprägung chemischer, physikalischer und biologischer Gradienten ausgegangen werden als in der relativ flachen, windexponierten Talsperre Bautzen. Weiterhin ist die unterschiedliche Trophie beider Gewässer zu nennen, die eine unterschiedliche Primärproduktion, Nährstoffdynamik und Lichtverfügbarkeit zur Folge hat. Daher sollten sich auch sehr verschiedene Phytoplankter mit unterschiedlichen funktionellen Eigenschaften in beiden Gewässern entwickeln. Die Talsperren wurden als Modellgewässer für folgende Fragestellungen herangezogen: 1) Welche Phytoplankter gelangen im Verlauf des Jahres zur Dominanz in diesen unterschiedlichen Gewässertypen? 2) Welche abiotischen und biotischen Umweltfaktoren und welche funktionellen Eigenschaften der Phytoplankter führen zu dieser Dominanz?

Zu Beginn werden die Talsperren ausführlich vorgestellt (Absätze 3.2.1, 3.2.2), um die Untersuchungsjahre in die längerfristige zeitliche Entwicklung, v.a. der Trophie und Fischbesiedlung, einordnen zu können. Da die TS Bautzen im Jahr 2000 saniert wurde, stellt das Jahr 2003 das bisher am besten untersuchte Jahr nach dem Wiederanstau 2001 dar. Im Anschluss wird die Phytoplankton-sukzession im Zusammenhang mit der Zooplanktonentwicklung, aber auch den Nährstoffen, der thermischen Schichtung usw. diskutiert. Es stellte sich heraus, dass durch das extreme Hochwasser im Jahr 2002 eine außergewöhnliche Phytoplankton-sukzession in der TS Saidenbach zu beobachten war. Das Jahr 2003 war sehr niederschlagsarm und warm, so dass der Stauspiegel in der TS Bautzen stark

absank. Das wiederum hatte Konsequenzen für die Nährstoff- und Sauerstoffentwicklung und damit auch für die Phytoplanktonentwicklung im Gewässer. Die Ergebnisse zeigen den starken Einfluss von physikalischen und hydrologischen Umweltfaktoren auf die Plankton- und Nährstoffsituation in Standgewässern.

## **3.2 Untersuchungsgewässer, Material und Methoden**

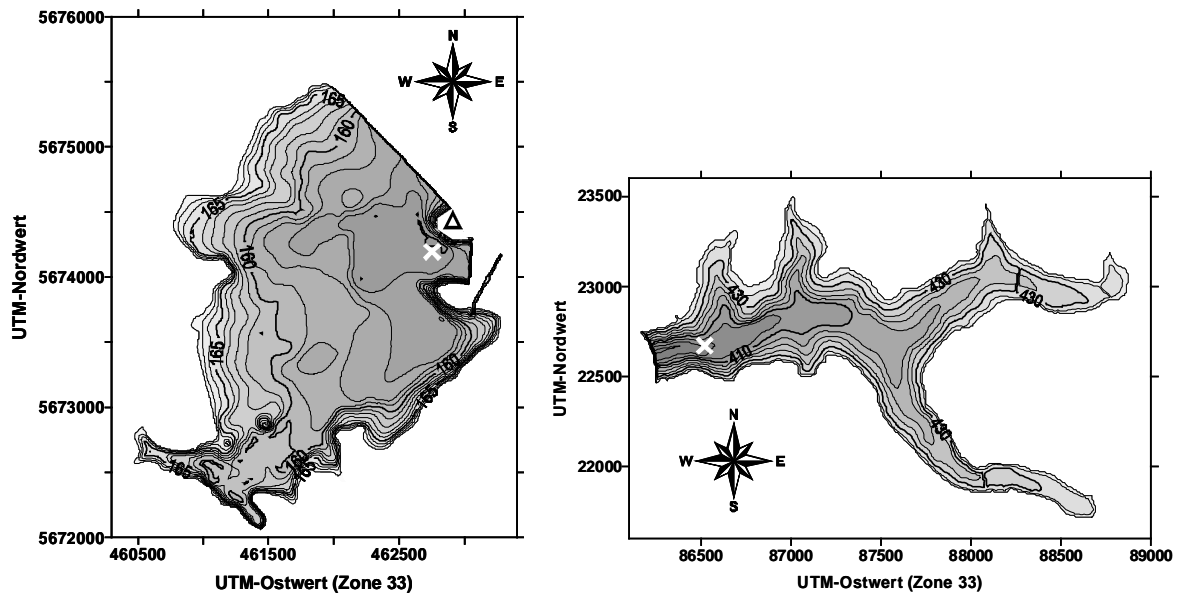
### **3.2.1 Talsperre Saidenbach**

Die Talsperre Saidenbach (TSS) liegt im Einzugsgebiet der Flöha (Erzgebirge, Südosten Deutschlands) und dient der Trinkwassergewinnung (Tab. 3.1, Abb. 3.1). Die vier wichtigsten Zuflüsse sind der Haselbach mit einem Anteil am Einzugsgebiet von 44.2 %, der Saidenbach (36.9 %), der Lippendorfer Bach (7.7 %) und der Hölzelbergbach (1.3 %, Summe: 90.1 %). Jeder dieser Bäche durchfließt unmittelbar vor der Mündung in den Rinnenstausee wenigstens ein Vorbecken, das als Sedimentationsraum für erodiertes Material und als Nährstoffsinke dient (PAUL, 2003). Eine Besonderheit der TSS sind die so genannten Unterwasservorbecken in den Stauwurzeln des Haselbaches und des Saidenbaches, deren Mauerkronen sich bei Vollstau mehrere Meter unter der Wasseroberfläche befinden. Sie wirken sich auf das Einschichtungsverhalten der beiden Bäche und die thermische Schichtung aus. Im Oberlauf der Flöha befindet sich die Talsperre Rauschenbach, die Wasser über den Haselbach und den Saidenbach in die TSS überleitet (mehrfähriges Mittel > 35 % des Gesamtzuflusses). Steigende Phosphoreinträge in den 70er und 80er Jahren hatten eine Eutrophierung der TSS zur Folge. Nach 1990 ging die P-Belastung durch die Senkung der externen P-Zufuhr wieder zurück, so dass sich die Talsperre heute in einem mesotrophen Zustand befindet ( $0.71 \text{ g SRP m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  in den 80er Jahren,  $0.22 \text{ g SRP m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  in den 90er Jahren, HORN *et al.*, 1994; HORN, 2003a). Die höchsten Phytoplanktonbiovolumina innerhalb eines Jahres werden in der Regel am Ende der Frühjahrsvollzirkulation beobachtet. Nach 1990 repräsentierten Kieselalgen im jährlichen Mittel ca. 80 % des Phytoplanktonbiovolumens bei gleichzeitig zunehmender Diversität. Trotz der geringeren P-Belastung verschwanden die Cyanobakterien im Sommer nicht, sondern wurden durch Arten mit einer effizienteren P-Nutzung ersetzt (HORN, 2003a). Das mittlere jährliche Biovolumen der Crustaceen sank seit 1987 kontinuierlich (Mittel 1975-1990  $0.346 \text{ cm}^3 \text{ m}^{-3}$ , Mittel 90er Jahre  $0.218 \text{ cm}^3 \text{ m}^{-3}$ , HORN, 2003b). Dieser Effekt ist auf den Anstieg zooplanktivorer Fische wie Plötze, Barsch und Silberkarpfen zurückgeführt worden. Andererseits kann die Verringerung der Trophie auch eine Verringerung der Crustaceenbiomasse zur Folge haben. Zur Förderung der Daphnienentwicklung und Verbesserung der Wasserbeschaffenheit wird durch das Institut für Hydrobiologie (TU Dresden) seit 2000 eine Biomanipulation mit Seeforellen durchgeführt. Im Jahr 2005 konnte eine erhöhte Biomasse an piscivoren Fischen erreicht werden und ein erhöhter Fraßdruck auf die planktivoren Fische ist in den kommenden Jahren zu erwarten.

### **3.2.2 Talsperre Bautzen**

Die Talsperre Bautzen (TSB) ist ein relativ flaches, windexponiertes Gewässer 80 km nordöstlich von Dresden (Tab. 3.1, Abb. 3.1). Der einzige Zufluss, die Spree, mündet über die Vorsperre Öhna in die TSB. Ursprünglich wurde die TSB für den Hochwasserschutz und zur Brauchwasserbereitstel-





**Abbildung 3.1:** Talsperre Bautzen (links): weißes Kreuz = Probenahmestelle, Dreieck = meteorologische Station; Talsperre Saidenbach (rechts): weißes Kreuz = Probenahmestelle und meteorologische Station

lung erbaut. Letzteres gewinnt heute durch die Flutung der Braunkohletagebaue zunehmend wieder an Bedeutung. Weitere Funktionen der Talsperre sind die Regulierung des Wasserstandes der Spree, die Binnenfischerei, Naherholung und der Landschaftsschutz. Durch externe Nährstoffbelastungen wurde die Wasserqualität der Talsperre besonders stark beeinträchtigt (Eutrophierung). Bis 1989 war die Gewässerflächenbelastung mit Phosphor durch die Spree extrem hoch ( $12 - 18 \text{ g P m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ , DEPPE *et al.*, 1999). Ab 1990 sank die Flächenbelastung für Phosphor zwar auf  $4 - 5 \text{ g P m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  ab, die Primärproduktion war jedoch 1995 immer noch so hoch wie in einem hypertrophen Gewässer (KAMJUNKE *et al.*, 1998; DEPPE *et al.*, 1999). Seit 1977 betreibt das Institut für Hydrobiologie der TU Dresden Langzeituntersuchungen zur Steuerung der Wasserqualität durch Erhöhung des Raubfischbestandes in der TS Bautzen (Biomanipulation, BENNDORF *et al.*, 1988). Dabei wurden fast jährlich Zander, Hecht, Aal und Wels eingesetzt. Seit 1981 konnte die Talsperre durch den erhöhten Raubfischbesatz und die Fangbeschränkungen als biomanipuliert bezeichnet werden (BENNDORF *et al.*, 1988). Dies führte zur Dominanz großer filtrierender Zooplankter, vorwiegend *Daphnia galeata*, während vor der Biomanipulation hauptsächlich kleine Zooplankter wie Rotatorien, *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia quadrangula* und *Cyclops vicinus* vorkamen (BENNDORF *et al.*, 1988; BENNDORF und SCHULTZ, 2000). Ein weiteres Indiz für den Rückgang planktivorer Fische war der Anstieg der mittleren individuellen Körpergrößen von *Daphnia galeata* sowie das Vorkommen invertebrater Räuber (*Leptodora kindti*, *Chaoborus flavicans*, BENNDORF *et al.*, 1988; BENNDORF, 1995; WAGNER *et al.*, 2004). Durch die Massenentwicklung von *Daphnia* im Frühjahr wurde nun das Phytoplankton stark minimiert und es folgte eine Klarwasserphase mit hohen Sichttiefen, die von Mai bis Juni / Juli anhielten (BENNDORF *et al.*, 1988). Im Anschluss daran entwickelten sich große, schlecht fressbare Phytoplanktonarten wie Cyanobakterien und große koloniale Chlorophyceen. Als eine weitere ökotechnologische Maßnahme zur Vermeidung von *Microcystis* kam von 1996 bis 1997, jeweils von Mai

**Tabelle 3.1:** Die Kenndaten der Talsperren Saidenbach und Bautzen.

Kenndaten	TS Saidenbach	TS Bautzen
Geografische Lage	50°44' N, 13°14' O	51°13' N, 14° 27' O
Jahresmittel der Lufttemperatur (°C)	7	8.4
Jahresniederschlag (mm a <sup>-1</sup> )	853	488
Einzugsgebiet (km <sup>2</sup> )	60.8	310
Flächenanteil Wald (%)	22	22
Flächenanteil Landwirtschaft (%)	68	43
Betriebsstauhöhe (m ü NN)	438.8	167.5
Oberfläche (ha)	146	533
Volumen (10 <sup>6</sup> m <sup>3</sup> )	22.4	39.2
Mittlere Tiefe (m)	15.3	7.4
Maximale Tiefe (m)	48	13.5
Mittlere Verweilzeit (a)	0.7	0.45
Trophie	mesotroph	hypertroph
Schichtungstyp	dimiktisch	instabil dimiktisch

bis August, eine interne Phosphorfällung mit Eisen und ein Transport CO<sub>2</sub>-reichen Tiefenwassers ins Epilimnion zum Einsatz (DEPPE *et al.*, 1999). In diesen Jahren entwickelte sich *Microcystis* gar nicht oder, bedingt durch ein Flutereignis und dem damit verbundenen Phosphoreintrag, stark verzögert (DEPPE *et al.*, 1999). Im Jahr 2000 wurde die TS Bautzen zu Sanierungszwecken abgelassen und 2001 wieder angestaut. Danach fand kein weiterer Raubfischbesatz durch das Institut für Hydrobiologie der TU Dresden statt. Gegenwärtig treten im Sommer wieder Cyanobakterien-Massenentwicklungen und Sauerstoffschwund in der Tiefe des Gewässers auf. Eine Zusammenfassung der bisherigen Erkenntnisse zur Biomanipulation findet sich in BENNDORF *et al.* (2002).

### 3.2.3 Probenahmen

**Die Standardprobenahmen** fanden im Abstand von 14 Tagen an der TS Saidenbach (2002) und an der TS Bautzen (2003) statt. Die maximale Tiefe an der Probenahmestelle der TS Saidenbach betrug 37 m und an der TS Bautzen 10.5 m (Probenahmestellen siehe Abb. 3.1). Der Schwerpunkt der Probenahmen lag auf der vertikal hoch aufgelösten Beprobung chemischer, biologischer und physikalischer Messgrößen (Tab. 3.2, 3.3).

**Die Intensivmessungen** wurden im Frühjahr und Herbst an den jeweiligen Talsperren durchgeführt (Tab. 3.2, 3.3). Ziel dieser Untersuchungen war es, die Dynamik der Prozesse während des Auf- und Abbaues der thermischen Schichtung genauer zu erfassen. Hierbei lag der Schwerpunkt auf der Erfassung chemischer, biologischer und hydrophysikalischer Größen in zeitlich kurzen Abständen und vertikal hoch aufgelöst. An der TS Saidenbach wurden die Sondenmessungen im Abstand von 3 h (Mai 2002) und 1.5 h (Oktober 2002) und an der TS Bautzen im Abstand von 1.5 h durchgeführt (Mai, September 2003).

**Tabelle 3.2:** Ausgewertete Proben an der Talsperre Saidenbach (2002).

<b>Probenahme</b>	<b>Untersuchte Größen</b>	<b>Tiefen</b>
Standardprobenahme Mai - Okt. 2002	Chlorophyll <i>a</i>	Sondenmessung (kontinuierlich)
	Temperatur, pH, Druck, Leitfähigkeit, Sauerstoff	Sondenmessung (kontinuierlich)
	Licht	0 - 9 m (Abstand 0.5 m)
	Sichttiefe	
Intensivmessung 13.05.-16.05.02	Nitrat, SRP, Chlorophyll <i>a</i> , Phytoplankton	0 m, von 1.5 - 19.5 m im Abstand von 3 m, 25 m, über Grund
	Zooplankton	Netzzüge (0-3 m, 3-6 m, 6-9 m, 9-12 m, 12-15 m, 15-21 m, 21-30 m, 30-40 m)
	Chlorophyll <i>a</i>	Sondenmessung (kontinuierlich)
	Temperatur, pH, Druck, Leitfähigkeit, Sauerstoff	Sondenmessung (kontinuierlich)
Intensivmessung 07.10.-10.10.02	Nitrat, SRP, Chlorophyll <i>a</i> , Phytoplankton	0 m, von 1.5 - 19.5 m im Abstand von 3 m, 25 m, über Grund
	Zooplankton	Netzzüge (0-3 m, 3-6 m, 6-9 m, 9-12 m, 12-15 m, 15-21 m, 21-30 m, 30-40 m)
	Chlorophyll <i>a</i>	Sondenmessung (kontinuierlich)
	Temperatur, pH, Druck, Leitfähigkeit, Sauerstoff	Sondenmessung (kontinuierlich)
	Licht	0 - 9 m (Abstand 0.5 m)
	Sichttiefe	

### 3.2.4 Chemisch-physikalische Analysen

**Gelöstes reaktives Phosphat (SRP)** Aufgrund der sehr geringen Phosphat-Konzentrationen in der TS Saidenbach wurde dort eine Lösemittelextraktion mit anschließender photometrischer Messung in einer 5 cm Küvette durchgeführt (EN 1189:1996, Molybdat-Schwefelsäure-Reagenz nach LEGLER *et al.* (1986), Dr. Lange CADAS 100, NWG im Mai  $0.3 \mu\text{g P L}^{-1}$ , Oktober  $2 \mu\text{g P L}^{-1}$ ). Für die Proben aus der TS Bautzen kam die Methode nach LEGLER *et al.* (1986) zum Einsatz (Perkin Elmer UV, VIS Spectrometer Lambda 12).

**Gesamt-Phosphat (TP)** Der Aufschluss erfolgte nach Vogler und der anschließende Nachweis entsprechend der SRP-Bestimmung für die Proben aus der TS Bautzen (LEGLER *et al.*, 1986).

**Tabelle 3.3:** Ausgewertete Proben an der Talsperre Bautzen (2003).

<b>Probenahme</b>	<b>Untersuchte Größen</b>	<b>Tiefen</b>
Standardprobenahme April - Okt. 2003	IC, Chlorophyll <i>a</i>	0, 3, 5, 8, 10 m
	TP, SRP, Nitrat	0, 3, 8, 10 m
	Chlorophyll <i>a</i>	Sondenmessung (kontinuierlich)
	Temperatur, pH, Druck, Leitfähigkeit, Sauerstoff	Sondenmessung (kontinuierlich)
	Zooplankton	Schöpfproben 0, 3, 5, 8, 10 m
	Phytoplankton	3, 8 m
	Licht	0 - 9 m (Abstand 0.5 m)
	Sichttiefe	
Intensivmessung 05.05.-09.05.03	IC, Chlorophyll <i>a</i>	0, 3, 5, 8, 10 m
	TP, SRP, Nitrat	0, 3, 8, 10 m
	Chlorophyll <i>a</i>	Sondenmessung (kontinuierlich)
	Temperatur, pH, Druck, Leitfähigkeit, Sauerstoff	Sondenmessung (kontinuierlich)
	Zooplankton	Schöpfproben 0, 3, 5, 8, 10 m
	Phytoplankton	3, 8 m
	Licht	0 - 9 m (Abstand 0.5 m)
	Sichttiefe	
Intensivmessung 01.09.-05.09.03	IC, TP, SRP, Nitrat	0, 3, 5 m, Grund
	Chlorophyll <i>a</i>	1, 3, 5 m, Grund
	Chlorophyll <i>a</i>	Sondenmessung (kontinuierlich)
	Temperatur, pH, Druck, Leitfähigkeit, Sauerstoff	Sondenmessung (kontinuierlich)
	Zooplankton	Schöpfproben 0, 3, 5, 8 m, Grund
	Phytoplankton	0, 3, 5, 8 m
	Licht	0 - 8 m (Abstand 0.5 m)
	Sichttiefe	

**Nitrat** Die Nitrat-Konzentration in der TS Saidenbach wurde photometrisch (Spekol UV VIS 3.01) bei 218 und 228 nm über die UV-Absorption der gefilterten Probe direkt bestimmt (Application GA No. 1, Dr. Bruno Lange GmbH, Berlin). Die Nitrat-Bestimmung der Proben aus der TS Bautzen erfolgte nach LEGLER *et al.* (1986).

**Anorganischer Kohlenstoff** Der anorganische Kohlenstoff (IC) wurde mit einem TOC-Analyser bestimmt (Shimadzu TOC-V CSN). Alle Flaschen wurden luftblasenfrei befüllt und gekühlt transportiert. Vom 14. - 16.05.02 und am 08.10.02 wurde der IC an der TS Saidenbach über eine automatische

Titrationanlage ermittelt (m- und p-Wert). Vom 02.09.03 - 04.09.03 wurde der IC an der TS Bautzen ebenfalls mittels m- und p-Wert-Bestimmung durchgeführt (LEGLER *et al.*, 1986). Es fand keine Unterscheidung der verschiedenen Dissoziationsformen des anorganischen Kohlenstoffs statt.

**Leitfähigkeit, Temperatur, pH-Wert, Sauerstoff und Druck** wurden mit einer CTD-Sonde (Multiparametersonde Typ CTD 60, SEA & SUN TECHNOLOGY) bestimmt. Mit Hilfe einer Thermistor-Kette wurden saisonale Änderungen der vertikalen Temperaturverteilung in der TS Saldenbach ab Juni 2002 und in der TS Bautzen von April - Oktober 2003 gemessen (Kooperation mit der Ökologischen Station Neunzehnhain, Dr. Paul).

**Licht und Sichttiefe** Die photosynthetisch aktive Strahlung (PAR) wurde anhand eines sphärischen Unterwasser-PAR-Sensors (LICOR, Lichtmessgerät LI-189) gemessen. Weiterhin kam die Secchi-Scheibe als Maß für die Sichttiefe zum Einsatz.

### 3.2.5 Biologische Analysen

**Chlorophyll a** Eine definierte Wassermenge wurde bei Schwachlicht durch einen Glasfaserfilter (Sartorius GMF 5, 25 mm) filtriert (Pumpendruck < 200 mbar) und der Filter sofort eingefroren. Die Aufarbeitung der Proben geschah binnen eines Monats. Das Chlorophyll *a* wurde mit Ethanol nach NUSCH & PALME (1975) kalt extrahiert und am Luminescence Spectrometer (Perkin Elmer LS 50 B) gemessen (WETZEL & LIKENS, 1991). Die Proben wurden vor der Messung nicht angesäuert, da dies die Degradierung von Chlorophyllen und Carotinoiden zur Folge hat, deren Abbauprodukte die Chlorophyll *a*-Messung stören (STICH & BRINKER, 2005). Insbesondere Proben mit Phytoplankton, die Chlorophyll *b* oder *c* enthalten, sind hiervon betroffen (STICH & BRINKER, 2005). Weiterhin kam eine Fluoreszenzsonde zum Einsatz (bbe MOLDAENKE). Die Chlorophyll *a*-Messungen der Fluoreszenzsonde wurden mit der nasschemischen Chlorophyll *a*-Bestimmung verglichen. Die Fluoreszenzsonde differenziert das Phytoplankton in "Spektralgruppen" entsprechend ihrer pigment-spezifischen Fluoreszenzanregungsspektren. Die unterschiedlichen Anregungsspektren beruhen auf der verschiedenen Zusammensetzung der akzessorischen Pigmente in den Algen. Die "Spektralgruppen" werden in die "grüne Gruppe" (Chlorophyta), "braune Gruppe" (Heterokontophyta, Haptophyta, Dinophyta), "blaue Gruppe" (Cyanobakterien) und "gemischte Gruppe" (Cryptophyta) eingeteilt (BEUTLER *et al.*, 2002). Weiterhin wurden die "Spektralgruppen" der Fluoreszenzsonde stichprobenartig mit eigenen Phytoplanktonzählungen oder Zählungen der LTV und der SAW überprüft (LTV: Landestalsperrenverwaltung des Freistaates Sachsen, SAW: Sächsische Akademie der Wissenschaften zu Leipzig, Arbeitsgruppe "Limnologie von Talsperren", Ökologische Station Neunzehnhain).

**Das Phytoplankton** wurde mit einem Friedinger-Schöpfer aus verschiedenen Tiefen entnommen, in dunkle Glasflaschen gefüllt und mit Lugol'scher Lösung fixiert. Nur die ausgewerteten Tiefen sind in den Tabellen 3.2 und 3.3 dargestellt. Die Bestimmung der Artenzusammensetzung sowie des Biovolumens erfolgte mit dem Umkehrmikroskop nach UTERMÖHL (1958). Für die Proben aus der TS Saldenbach kamen Sedimentationskammern zum Einsatz. Aufgrund des hohen Nanoplankton-Anteiles

v.a. im Frühjahr 2002 wurde auch mit der 1000fachen Vergrößerung gearbeitet. Die Proben wurden von H. Kampe ausgezählt (Institut für Hydrobiologie, TU Dresden).

**Das Zooplankton** wurde in der TS Bautzen 14tägig mit einem Friedinger-Schöpfer beprobt (Anreicherung über 250 µm Netz), während die Beprobung an der TS Saidenbach über ein Schließnetz erfolgte (Tab. 3.2, 3.3). Die Auswertung erfolgte durch I. Hübner und K. Rinke (Institut für Hydrobiologie, TU Dresden).

### 3.3 Ergebnisse und Diskussion

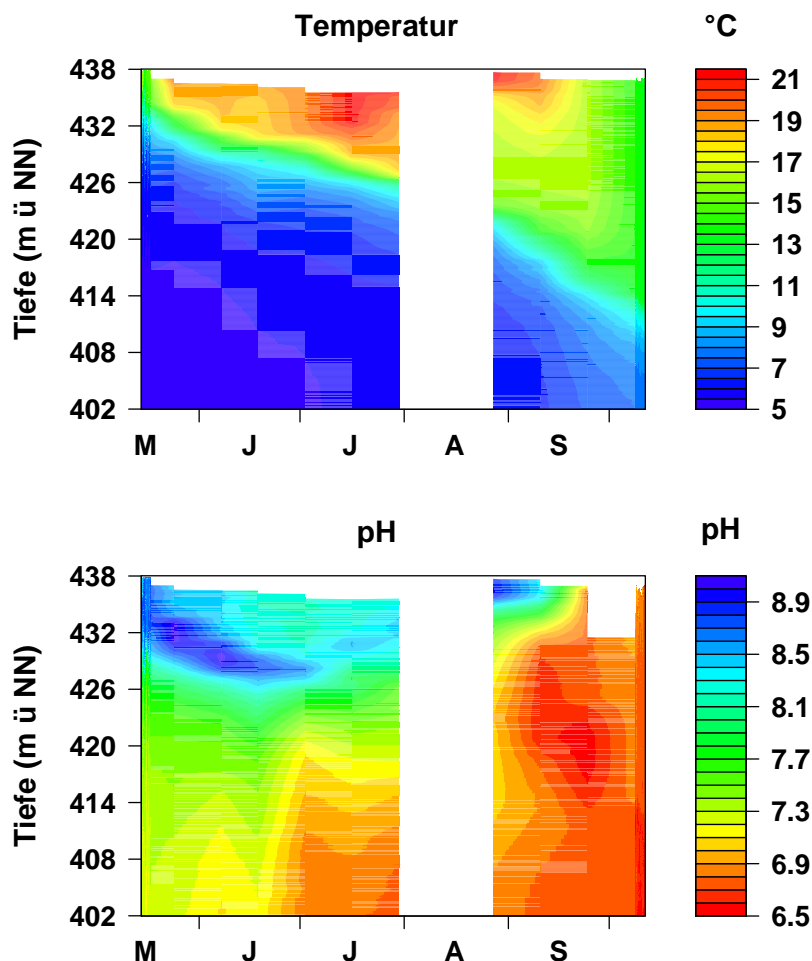
#### 3.3.1 TS Saidenbach

Das Jahr 2002 stellte mit dem extremen Hochwasser Mitte August ein Jahr mit hohen Niederschlägen dar. Mit Beginn der Messungen im Mai bestand in der tiefen Talsperre Saidenbach bereits eine thermische Schichtung (Abb. 3.2). Im Temperaturverlauf von Mai bis Oktober ist ein starkes Absinken der Thermokline zu erkennen (Abb. 3.2). Dies ist einerseits auf die Erwärmung und Durchmischung der oberen Wasserschichten und andererseits auf die Tiefenwasserentnahme aus der Talsperre zurückzuführen. Die pH-Werte erreichten nur zeitweise im Epilimnion Werte über 8.2 und dies war auf verstärktes Phytoplanktonwachstum zurückzuführen (Abb. 3.2).

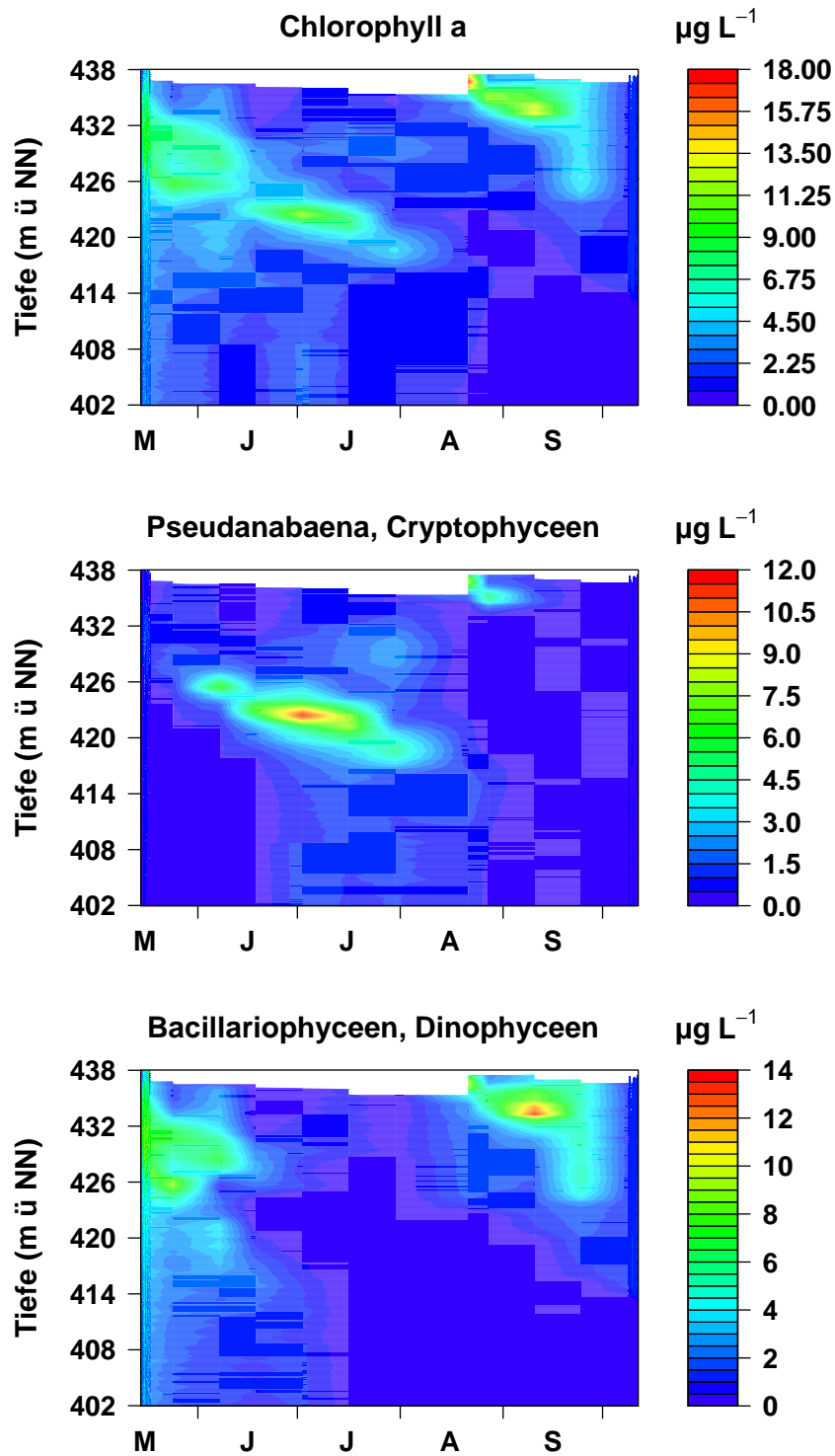
Anfang Mai war noch die Frühjahrsmassenentwicklung der Bacillariophyceen in den Fluoreszenzsondenmessungen zu erkennen (Abb. 3.3). Dies spiegelte sich in der geringen Sichttiefe wider (Abb. 3.4). Im Epilimnion kamen überwiegend große zentrische Bacillariophyceen (*Cyclostephanos dubius*, *Cyclotella radiosa*), nanoplanktische Bacillariophyceen (*Cyclotella*, *Stephanodiscus*) und bewegliche Nanoplankter (*Chrysochromulina parva*, *Rhodomonas pusilla*, *Chlamydomonas* spp.) vor. Im Metalimnion bildete die koloniale Bacillariophycee *Fragilaria crotonensis* die größte Biomasse. Als einzige dominierende Art im Hypolimnion war die langkettige Bacillariophycee *Aulacoseira italica* vorzufinden. Dies macht deutlich, wie heterogen die vertikale Phytoplanktonverteilung bereits im Frühjahr, zu Beginn der thermischen Schichtung, war. Die Zooplanktongemeinschaft wurde im Frühjahr von Copepoden dominiert.

Mit der weiteren Erwärmung des Epilimnions sedimentierten die Bacillariophyceen aus und die Sichttiefe erhöhte sich (Abb. 3.4). Von Mitte Juni bis August kam es zur Dominanz von *Daphnia galeata x hyalina*, wodurch sich der Fraßdruck auf das gut fressbare Nanoplankton erhöhte. Aufgrund der höheren Temperaturen im Epilimnion fraß *Daphnia* bevorzugt dort die Phytoplankter und führte zu einer Verringerung der Chlorophyll *a* -Konzentrationen und einer weiteren Erhöhung der Sichttiefe (K. Rinke, unveröffentlicht). Ab Juni konnte ein metalimnisches Wachstum des schlecht fressbaren, fädigen Cyanobakteriums *Pseudanabaena limnetica* beobachtet werden. Tiefenchlorophyll-Maxima kommen oft in oligo- bis mesotrophen Gewässern vor, da das Licht weit eindringen kann und Nährstoffe in größeren Tiefen noch zu finden sind (MOLL & STOERMER, 1982; GERVAIS *et al.*, 1997). Die gemessenen Unterwasser-Lichtintensitäten waren auch teilweise sehr hoch (über 1000 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), jedoch spiegelten sie nicht den zeitlichen Verlauf der Sichttiefen wider (Abb. 3.4). Die Schwankungen in den Messwerten resultierten vor allem aus den unterschiedlichen Wettersituationen

zu den jeweiligen Probenahmetagen. *Pseudanabaena* wurde aufgrund ihres Fluoreszenzanregungsspektrums den Cryptophyceen zugeordnet (Abb. 3.3). Eine Verwechslung von Cyanobakterien mit Cryptophyceen ist aufgrund ähnlicher Anregungsspektren beider Gruppen nicht selten (WILHELM *et al.*, 2004). Der Vergleich zwischen Zählraten der SAW, der LTV und Sondenmessungen zeigte jedoch, dass es sich eindeutig um ein Tiefenchlorophyll-Maximum von *P. limnetica* handelte. Diese Art dominierte von Mitte Juni bis Mitte August im Metalimnion und sank mit der Thermokline ab (pers. Mitt. H. Horn, siehe Abb. 3.3). Ihr Verschwinden im August ist nicht auf Ausspülung, sondern vielmehr auf ein Absinken der Art in tiefere Schichten und damit in ungünstigere Lebensbedingungen zurückzuführen (HORN *et al.*, 2003). Mitte August stieg der Stauspiegel durch das Starkregenereignis stark an und es kam zum Überlaufen der Talsperre (Abb. 3.2, siehe auch HORN *et al.*, 2003). Leider konnten zu diesem Zeitpunkt aus Sicherheitsgründen keine Temperaturmessungen stattfinden. Die Auswertung der stationären Temperatursensoren der Ökologischen Station Neunzehnhain ergab jedoch, dass sich der Zufluss mit einer Temperatur von 16 °C im Bereich der Sprungschicht eingeschichtet und dabei die oberen Wasserschichten über den Überlauf verdrängt hatte (HORN *et al.*,

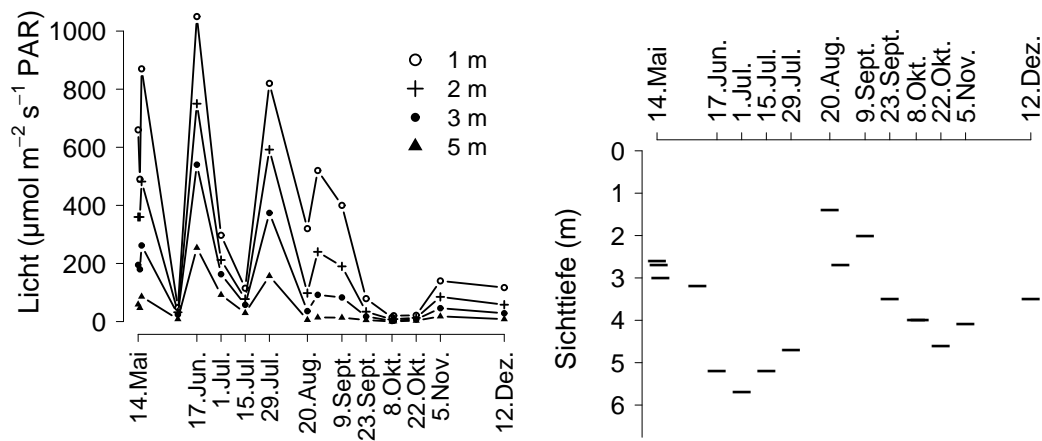


**Abbildung 3.2:** Vertikale Temperaturverteilung (oben) und pH-Werte (unten) von Mai bis Oktober (2002) in der TS Saldenbach (Oberkante des Diagramms folgt dem Verlauf des Stauspiegels, im August keine Messung wegen des Hochwassers).



**Abbildung 3.3:** Gesamt-Chlorophyll *a*- Konzentrationen sowie Chlorophyll *a*- Konzentrationen der Bacillariophyceen, Cryptophyceen und Cyanobakterien von Mai bis Oktober (2002) in der TS Saldenbach (Fluoreszenzsonde, Oberkante des Diagramms folgt dem Verlauf des Stauspiegels, im August Hochwasser).





**Abbildung 3.4:** Unterwasser-Lichtintensitäten (links) und Sichttiefen (rechts) ca. 13 Uhr in der TS Saidenbach (2002).

2003). Die Sichttiefen verringerten sich aufgrund der eingetragenen Trübstoffe und der nun einsetzenden epilimnischen Phytoplanktonentwicklung von 4,7 m (29. Juli) auf 1,4 m (20. August) stark (Abb. 3.4). Die durch das Hochwasser geschaffenen Bedingungen im Epilimnion waren mit der Situation im Frühjahr vergleichbar. Es wurden Nährstoffe eingetragen (P, Si) und das Epilimnion war im Durchschnitt kühler als vor dem Hochwasser. Das bewirkte einen Neubeginn der Phytoplankton-sukzession. Die Auswirkungen solcher Störungsereignisse auf die Phytoplankton-sukzession wurden bereits im PEG-Modell von SOMMER *et al.* (1986) beschrieben. Es entwickelten sich verschiedene bewegliche und unbewegliche, nanoplanktische Algen, wie z.B. *Rhodomonas pusilla* (Cryptophyceae), *Stephanodiscus minutulus* (Bacillariophyceae), *Chrysochromulina parva* (Chrysophyceae) und Chlamydomonaden (HORN *et al.*, 2003). Zu diesem Zeitpunkt wurden mit der Fluoreszenzsonde Bacillariophyceen und Cryptophyceen gemessen (Abb. 3.3). Bereits nach 3 Wochen war die nanoplanktische Phytoplankton-Massenentwicklung beendet, möglicherweise aufgrund von Zooplanktonfraßdruck (Rotatorien, HORN *et al.*, 2003). Fünf Wochen nach dem Hochwasser setzte ein verstärktes Wachstum von v.a. *Fragilaria crotonensis* und *Asterionella formosa* ein (HORN *et al.*, 2003).

Die Kieselalgenpopulationen brachen Anfang Oktober, vielleicht durch den Rückgang von Phosphor und Silizium im Epilimnion, zusammen. Zu diesem Zeitpunkt kamen auch *Cryptomonas* sp. und *Gymnodinium* sp. vor. Für das Phytoplankton waren anorganischer Stickstoff und freies  $\text{CO}_2$  nie wachstumslimitierend (pH meist  $< 8,2$ , Abb. 3.2), jedoch spielte Phosphorlimitation während der thermischen Schichtung im Epilimnion eine Rolle (z.B. Mitte Mai 2002: MW über gesamte Wassersäule  $1 \mu\text{g P L}^{-1}$ ). Das extreme Augusthochwasser hatte die sommerliche P-Limitation und den durch die Frühjahrsmassenentwicklung der Bacillariophyceen hervorgerufenen Siliziummangel für kurze Zeit aufgehoben und damit das außergewöhnliche Wachstum von Nanoplanktern und kolonialen Bacillariophyceen im Sommer ermöglicht.

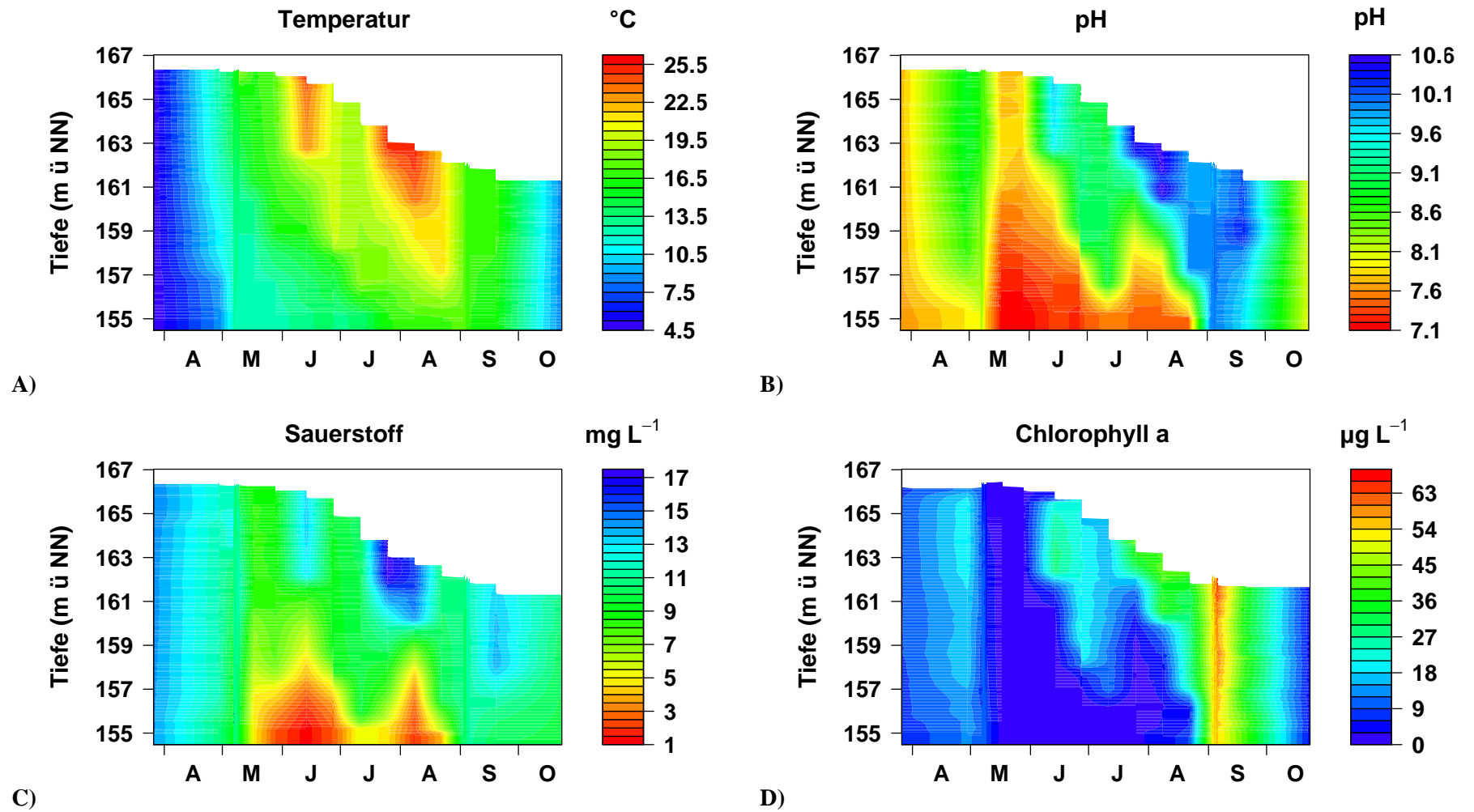
### 3.3.2 TS Bautzen

Das Untersuchungsjahr 2003 war ein sehr niederschlagsarmes Jahr, so dass der Stauspiegel der TS Bautzen bis Oktober stark absank (Abb. 3.5). Dies förderte das Phytoplanktonwachstum, da mehr

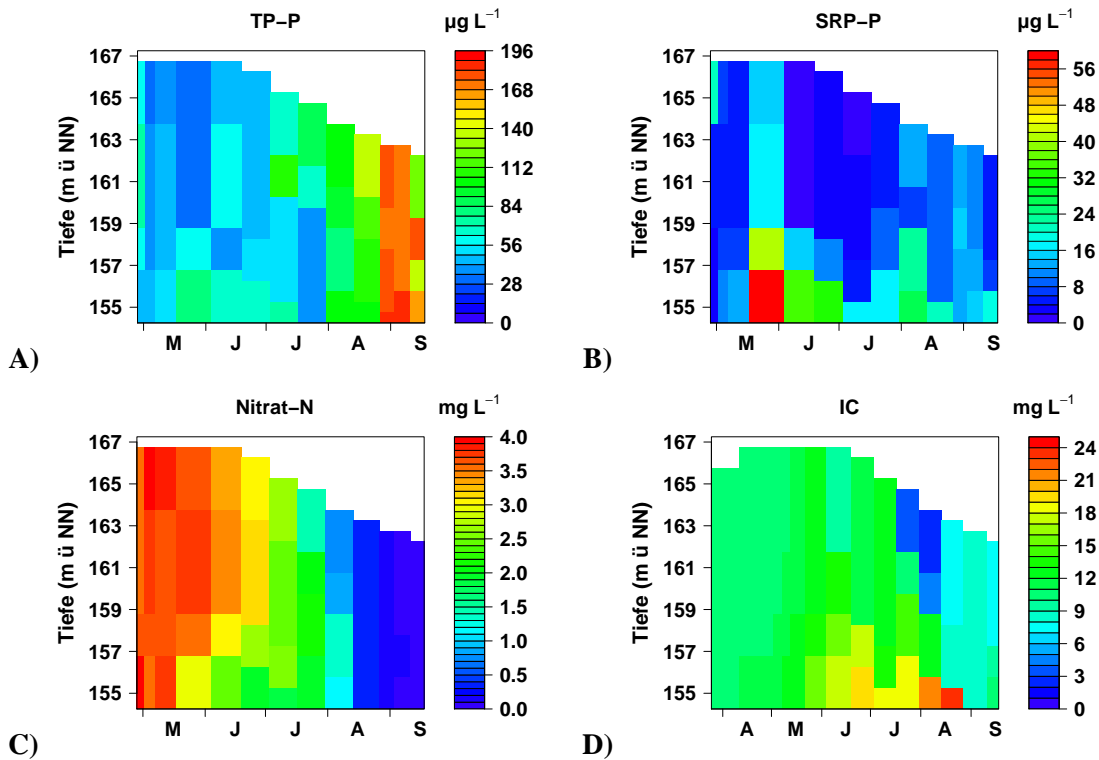
Resuspension und damit Nährstoffrücklösung sowie höhere Temperaturen auftraten. Aufgrund der geringen Tiefe und der ausgesprochenen Windexposition zeigt die TS Bautzen generell eine höhere Dynamik in der thermischen Schichtung als die TS Saidenbach. Dadurch ist eine häufigere Unterbrechung der autogenen Planktonsukzession zu erwarten (SOMMER *et al.*, 1986). Die thermische Schichtung baute sich 2003 nur langsam auf und wurde über den Sommer einmal nahezu aufgelöst (Abb. 3.5 A). Im Sommer kam es bei Starkwindereignissen fast zur Volldurchmischung des Wasserkörpers. Die gemessenen Wassertemperaturen waren wesentlich höher als in der TS Saidenbach (max. 25°C).

Selbst über dem Sediment herrschten im Juli Temperaturen von über 15°C. Angetrieben durch diese hohen Temperaturen und die höhere Trophie entwickelte sich das Plankton rasant. Von August bis September erreichte der pH-Wert durch die starke Primärproduktion sogar Messwerte > 9.5 (Abb. 3.5 B). Beim Vergleich der Chlorophyll *a* -Konzentrationen mit den pH-Werten wird dieser Zusammenhang deutlich (Abb. 3.5 B, D). Ab einem pH-Wert > 8.2 ist kein freies CO<sub>2</sub> mehr verfügbar, so dass Phytoplankter, die HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> nutzen können, bevorteilt sind (z.B. Cyanobakterien). Neben diesem Unterschied zur TS Saidenbach besteht noch ein weiterer, nämlich die hohe organische Belastung der Sedimente. Das führt bei fehlender Durchmischung zu geringen Sauerstoff-Konzentrationen über dem Sediment und Phosphorrücklösung (Abb. 3.5 C, Abb. 3.6 B). Bei Starkwindereignissen, z.B. Ende Juni, konnte eine stärkere Durchmischung und Vergrößerung des Epilimnions und damit der Eintrag von Sauerstoff in tiefere Wasserschichten beobachtet werden (Abb. 3.5 A, C).

Von April bis Oktober erfolgte ein rascher Wechsel der dominanten Phytoplanktongruppen (Abb. 3.7). Die Bacillariophyceen dominierten im April in der gesamten Wassersäule. Dabei stellte sich *Asterionella formosa* als die dominante Art heraus (KAMPE, 2004). Sie erreichte in 3 m Tiefe und über Grund über 50 % des Gesamt-Phytoplanktonbiovolumens (Abb. 3.8). Mit wesentlich geringeren Biovolumenanteilen kamen *Cryptomonas rostratiformis*, *Cryptomonas tetrapyrenoidosa*, *Fragilaria crotonensis*, *Rhodomonas sp.*, *Aulacoseira italica* und *Aulacoseira varians* vor. Die Biomassen der Bacillariophyceen gingen Mitte Mai aufgrund der einsetzenden thermischen Schichtung zurück (Abb. 3.7 A). Von Ende April bis Ende Mai war *Daphnia galeata* die dominierende Art im Zooplankton, so dass kleine Phytoplankter in ihrer Abundanz abnahmen. *D. galeata* erreichte ihr Abundanzmaximum mit 104 Ind. L<sup>-1</sup> Anfang Mai (HÜBNER, 2005). In der Folge kam es bis Anfang Juni zu einer ausgeprägten Klarwasserphase mit sehr geringen Chlorophyll *a* -Konzentrationen (Abb. 3.5 D). Die Sichttiefe stieg von 1.2 auf 6.1 m an. In dieser Zeit wurden die höchsten Lichtintensitäten gemessen (1 m: 800 μmol PAR m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>, 5 m: 130 μmol PAR m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>, Abb. 3.9). Der gelöste reaktive Phosphor (SRP) erhöhte sich einerseits durch die Nährstoffregeneration des herbivoren Zooplanktons ("sloppy feeding", Exkretion), aber auch durch die anaeroben Bedingungen über dem Sediment und der damit stattfindenden redoxbedingten SRP-Rücklösung (Abb. 3.6 B). Der hohe größenselektive Daphnienfraßdruck, aber auch die guten Licht- und Nährstoffbedingungen, führten zum Wachstum schlecht fressbarer, kolonialer Phytoplanktonarten. Mitte Mai tauchten erstmalig *Microcystis aeruginosa* und Ende Mai koloniale, gelatinöse Chlorophyceen mit geringer Gesamt-Biomasse auf (*Coenochloris polycoeca*, *Pandorina morum*, *Oocystis lacustris*, KAMPE, 2004, Abb. 3.7 B).



**Abbildung 3.5:** Vertikale Verteilungen der Temperatur, des pH-Wertes, der Sauerstoff-Konzentration (CTD-Sonde) und der Gesamt-Chlorophyll *a*- Konzentrationen (Fluoreszenzsonde) in der TS Bautzen (2003, Oberkante des Diagramms folgt dem Verlauf des Stauspiegels).



**Abbildung 3.6:** Gesamt-Phosphat (TP), gelöstes reaktives Phosphat (SRP), Nitrat und anorganischer Kohlenstoff (IC) in der TS Bautzen (2003).

Durch das geringe Nahrungsangebot und durch Fraßverluste nahm die Biomasse der Daphnien ab. Die unbeweglichen, kolonialen gelatinösen Chlorophyceen wuchsen jedoch nur für kurze Zeit, da sich die Licht- und Turbulenzbedingungen mit dem Einsetzen der thermischen Schichtung verschlechterten (z.B. HAPPEY-WOOD, 1988). Die Cryptophyceen konnten sich aufgrund ihrer guten Fressbarkeit erst nach der Klarwasserphase richtig entwickeln (Abb. 3.7 D).

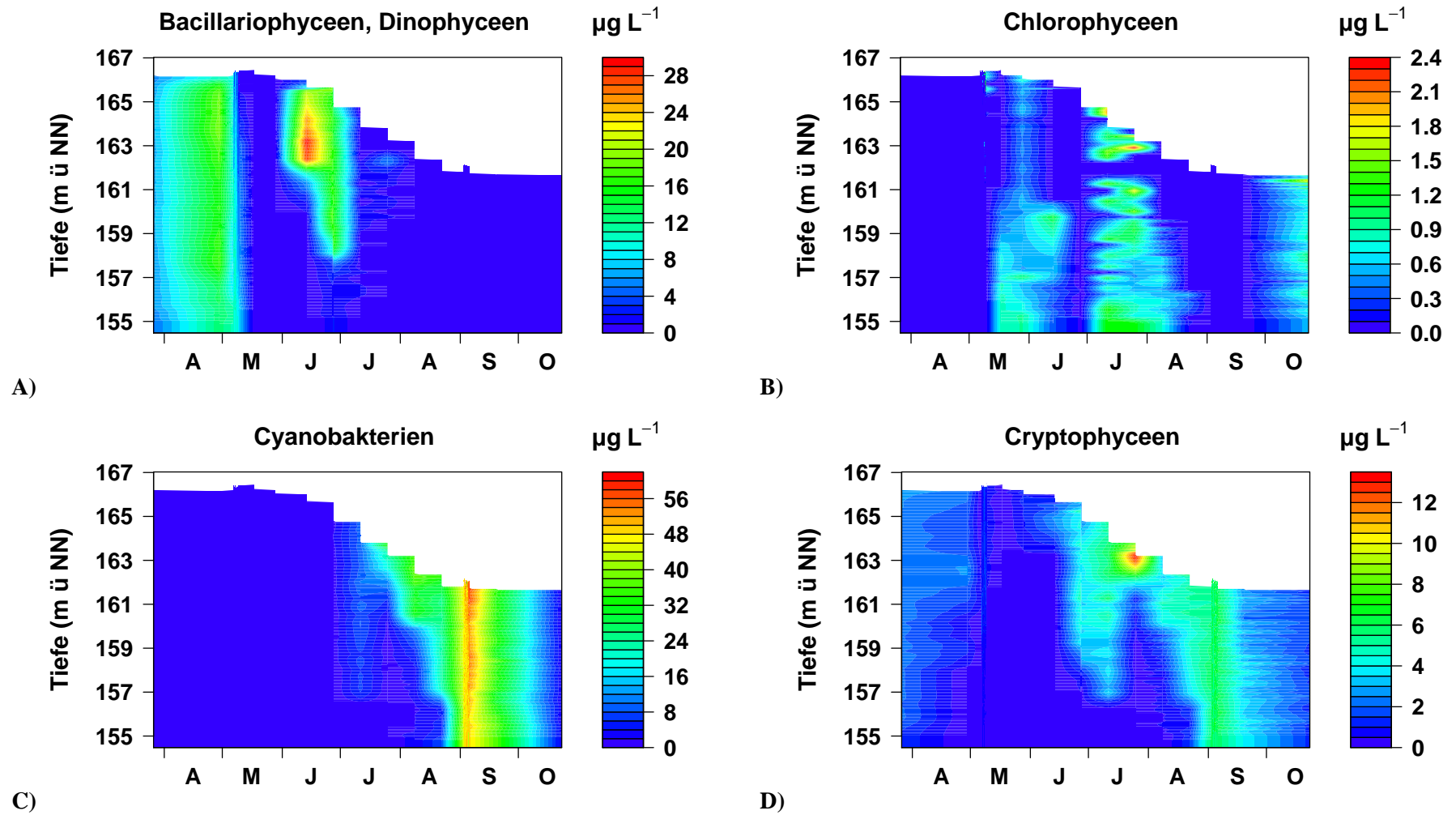
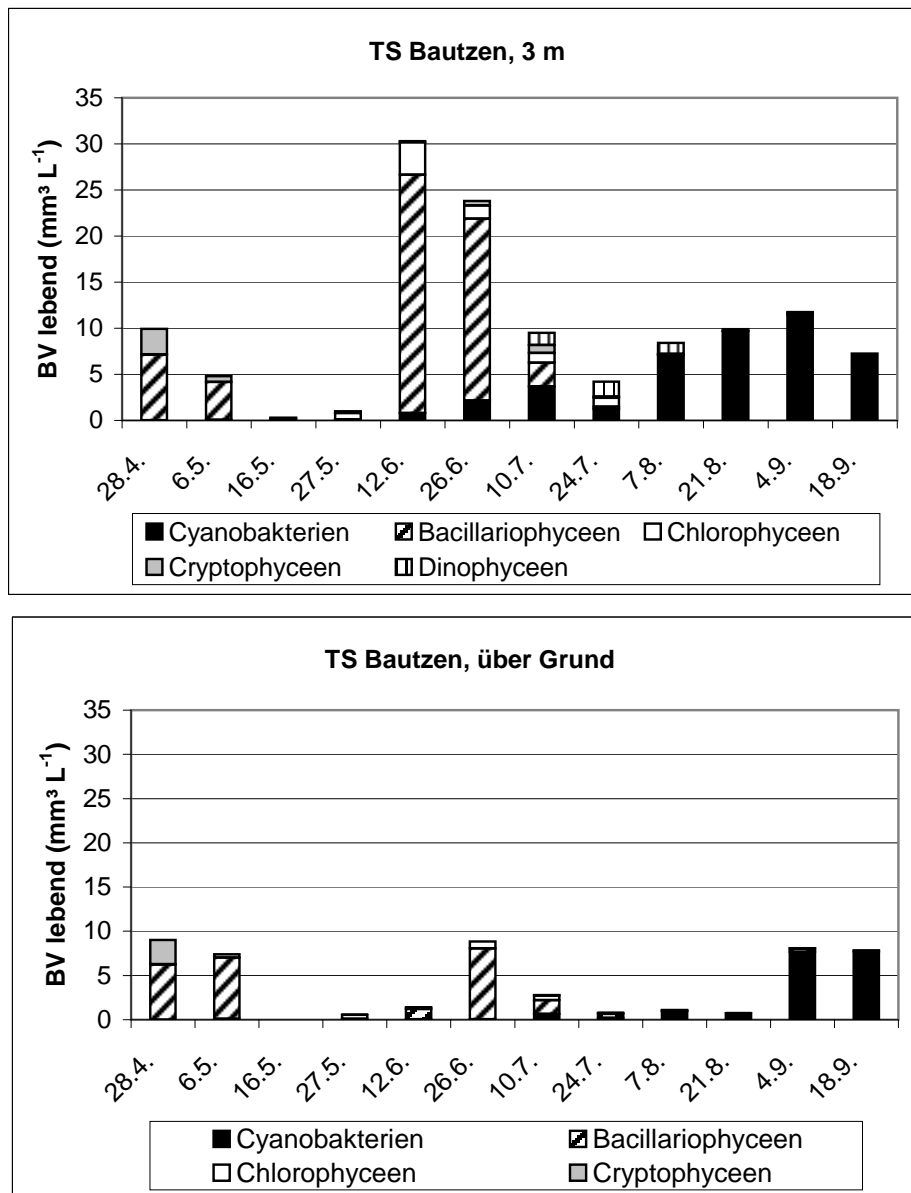
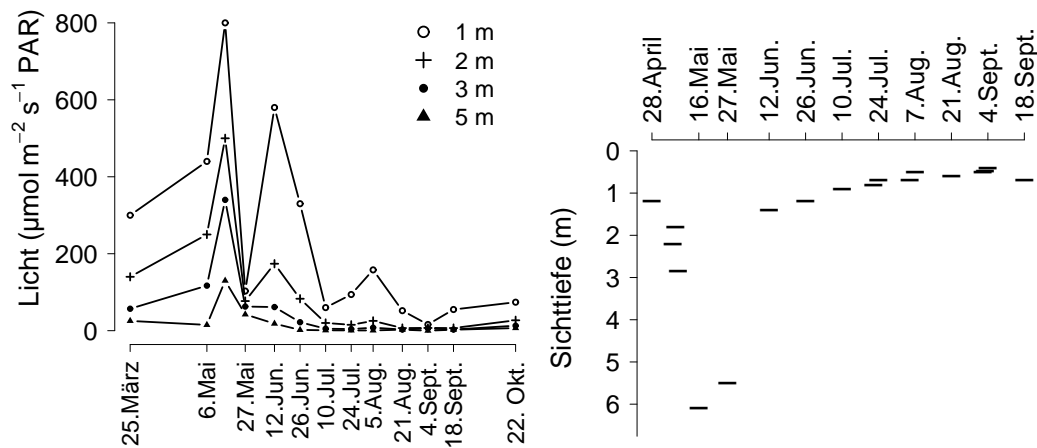


Abbildung 3.7: Chlorophyll *a*-Konzentrationen der Bacillariophyceen, Dinophyceen, Chlorophyceen, Cyanobakterien und Cryptophyceen in der TS Bautzen (2003, Fluoreszenzsondendaten).



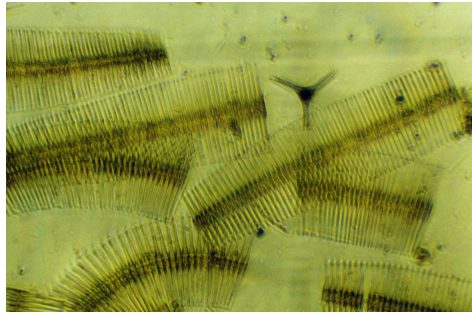
**Abbildung 3.8:** Biovolumina des Phytoplanktons in der TS Bautzen (2003), Proben aus 3 m Tiefe und über Grund (KAMPE, 2004).

Ab Juni nahmen kleine Cladoceren (z.B. *Bosmina longirostris*, *Eubosmina coregoni*, *Ceriodaphnia reticulata*, *Chydorus sphaericus*) und Copepoden (*Cyclops vicinus*, *Eudiaptomus gracilis*) relativ gegenüber *Daphnia galeata* in der Biomasse zu. Während die kleinen Cladoceren kleine Partikel fressen (Nano- Picoplankton, Bakterien), fressen Copepoden eher große Phytoplankter. Der Fraßdruck beider Zooplanktongruppen auf das Phytoplankton war jedoch nicht so groß wie der Fraßdruck der Daphnien. Im Juni bildete sich ein stark erwärmtes Epilimnion, in dem *Fragilaria crotonensis* hohe Biomassen bildete (Abb. 3.5 A, 3.7 A, 3.8). Ihre Kolonien waren extrem langkettig (z.B. 58 Zellen / Kolonie, Abb: 3.10). In einer experimentellen Studie konnte für *F. crotonensis* nachgewiesen werden, dass ab einer Zellzahl > 8 pro Kolonie der Formwiderstand rapide ansteigt (PADISÁK *et al.*, 2003). Das bedeutet, dass langkettige Kolonien von *F. crotonensis* eine geringere Sinkgeschwindigkeit besitzen

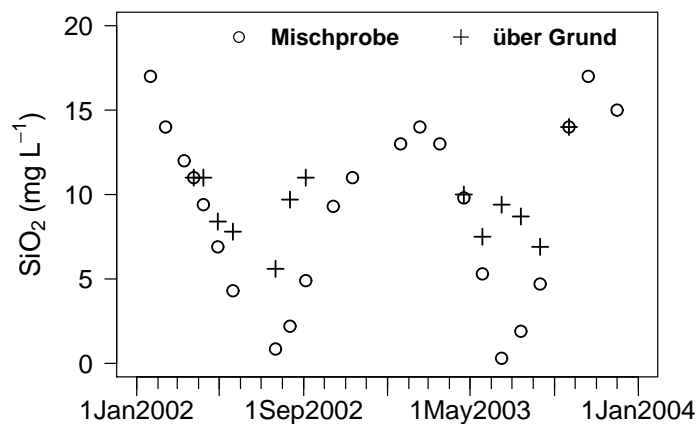


**Abbildung 3.9:** Unterwasser-Lichtintensitäten (links) und Sichttiefen (rechts), ca. 11 Uhr in der TS Bautzen (2003).

als kurzzeitige. Die *Fragilaria*-Population hielt sich bis Anfang Juli (Abb. 3.7 A). Gründe für ihr Verschwinden können die geringen SRP-Konzentrationen (0-3 m Tiefe  $2-3 \mu\text{g P L}^{-1}$ , Abb. 3.6 B) oder der Rückgang des Siliziums in den oberen Wasserschichten gewesen sein (Abb. 3.11). Die Siliziumkonzentrationen in den Mischproben waren im Juni 2003 viel geringer ( $300 \mu\text{g SiO}_2 \text{ L}^{-1}$ ) als über Grund ( $9400 \mu\text{g SiO}_2 \text{ L}^{-1}$ ). Bei Berücksichtigung der Tatsache, dass es sich um eine Mischprobe handelt, ist eine Unterschreitung des Wertes von  $120 \mu\text{g SiO}_2 \text{ L}^{-1}$  in den oberen Wasserschichten nicht unwahrscheinlich. Nach REYNOLDS *et al.* (2001) sind Bacillariophyceen bei Werten kleiner  $120 \mu\text{g SiO}_2 \text{ L}^{-1}$  im Wachstum siliziumlimitiert. Wichtig ist, dass Silizium, im Gegensatz zu Phosphor und Stickstoff, nicht in der Zelle gespeichert werden kann und daher das Wachstum der Phytoplankter direkt von der Konzentration im Freiwasser abhängig ist (NICKLISCH und RUDAT, 2000). Eine ähnliche Dynamik in der Silizium-Konzentration findet sich im Jahr 2002 wieder, so dass nicht von einem Einzelfall ausgegangen werden kann (Abb. 3.11). In der Arbeit von HORN & UHLMANN (1995) wird der höhere Lichtbedarf von *Fragilaria crotonensis* und der Einfluss der Durchmischungstiefe auf das Wachstum dieser Art diskutiert. Ein Mangel an freiem  $\text{CO}_2$  im Wasser kann erst ab Mitte Juli erwartet werden, da sich zu diesem Zeitpunkt die epilimnischen IC-Konzentrationen deutlich erniedrigten (Abb. 3.6 D). Für *F. crotonensis* wurde jedoch, zusammen mit *Closterium aciculare* und *Staurastrum pingue*, eine Toleranz gegenüber  $\text{CO}_2$ -Mangel dokumentiert, so dass eine C-Limitation als Ursache des Zusammenbruches ausgeschlossen werden kann (REYNOLDS *et al.*, 2002). Ein bisher noch nicht diskutierter Aspekt ist der Parasitismus von Pilzen an Bacillariophyceen, der im Freiland ein bedeutender Mortalitätsfaktor sein kann (z.B. VAN DONK & RINGELBERG, 1983; VAN DONK, 1989; KUDOH & TAKAHASHI, 1992; BERTRAND *et al.*, 2004; IBELINGS *et al.*, 2004). Bacillariophyceen, die im Labor aufgrund ungünstiger Kulturbedingungen nicht ihre maximale Wachstumsrate erreichen konnten, schieden verstärkt organische Substanzen über ihre Zelloberfläche aus und förderten damit das Wachstum von Bakterien, Pilzen und heterotrophen Flagellaten (unpubl. data, DESCAMPS-JULIEN & GONZALEZ, 2005). In einem Wachstumsversuch mit *Cyclotella pseudostelligera* und *Fragilaria crotonensis* konnte festgestellt werden, dass nur *Cyclotella* deutlich durch einen Pilz geschwächt wur-



**Abbildung 3.10:** *Fragilaria crotonensis* aus der TS Bautzen 2003 (Foto: H. Kampe).



**Abbildung 3.11:** Silizium-Konzentrationen in der TS Bautzen (2002-2003), Daten von der Landestalsperrenverwaltung Sachsen

de (DESCAMPS-JULIEN & GONZALEZ, 2005). Die Wachstumsdynamik von *Cyclotella* konnte erst dann mit einem Modell simuliert werden, wenn die Wachstumsrate durch Parasitismus um 90 bis 95 % verringert wurde. Das zeigt, wie stark der Einfluß von Parasitismus unter ungünstigen Wachstumsbedingungen sein kann. Für die TS Bautzen liegen keine Angaben zu Parasitismus durch Pilze vor. In der TS Saldenbach wurde hingegen ein deutlicher Pilzbefall an pennaten Bacillariophyceen in den 80er Jahren während der Eutrophierungsphase festgestellt (pers. Mitt., H. Horn, SAW).

Die Bacillariophyceen wurden von den Cyanobakterien (v.a. *Microcystis*) abgelöst (Abb. 3.7 C, 3.8), begleitet von geringen Biovolumina von Dinophyceen (*Ceratium*, Abb. 3.8). *Microcystis* und *Ceratium* sind eigenbeweglich und können so optimal Licht und Nährstoffe im Gewässer ausnutzen (FREMPONG, 1984; KÖHLER, 1992; JAMES *et al.*, 1992; BORMANS *et al.*, 1999; BROOKES & GANF, 2001). Sie besitzen eine höhere optimale Wachstumstemperatur (NICKLISCH & KOHL, 1983; COLES & JONES, 2000; BOUMNICH *et al.*, 2001; BUTTERWICK *et al.*, 2005) und sind von Zooplanktern schlecht fressbar (FULTON & PAERL, 1988; ANDERSEN, 1997). Weiterhin tolerieren sie CO<sub>2</sub>-Mangel (REYNOLDS *et al.*, 2002) und können sich mit diesen Eigenschaften in der Talsperre im Sommer durchsetzen (siehe Absatz 4.3.3). Die Cyanobakterien erreichten Anfang September Chlorophyll *a*-Konzentrationen von bis zu 60 µg L<sup>-1</sup> (Abb. 3.7 C) und hatten fast 180 µg P L<sup>-1</sup> in ihrer Biomasse gespeichert (Abb. 3.6 A). Subdominant trat im Juli die CO<sub>2</sub>- und Lichtmangel tolerierende



Art *Staurastrum* sp. auf (Abb. 3.7 B, siehe Absatz 4.3.3). Mit dem Beginn der Herbstvollzirkulation gingen die Phytoplanktonbiomassen stark zurück (Abb. 3.7).

Im August und September erreichte die Nitrat-Konzentration ihr Minimum während des Untersuchungszeitraumes (Abb. 3.6 C). Für den Rückgang des Nitrats können die Assimilation durch das Phytoplankton und die anaeroben Umwandlungsprozesse am Sediment (Denitrifikation) verantwortlich gemacht werden. Stickstofflimitation konnte jedoch nicht beobachtet werden, da keine N<sub>2</sub>-fixierenden Phytoplankter auftraten. Stickstoff kann genau wie Phosphor in Phytoplanktern gespeichert werden (NICKLISCH und RUDAT, 2000).



# 4 Analyse funktioneller Phytoplanktontypen in den Untersuchungsgewässern

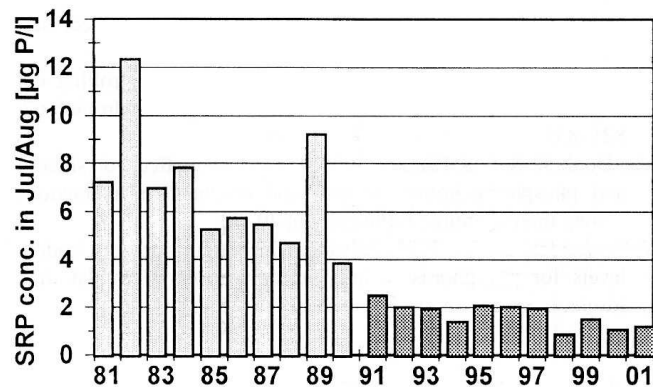
## 4.1 Einleitung

Die Ergebnisse aus einzelnen Untersuchungsjahren, z.B. bezüglich der Planktonentwicklung, können sehr unterschiedlich ausfallen. So gibt es eine große interannuelle Variabilität in den meteorologischen Größen (z.B. Niederschlag, Sonneneinstrahlung, Wind) und auch die anthropogenen Einflüsse wechseln mit der Zeit (z.B. Bau von Kläranlagen, veränderte Bewirtschaftungsweisen). Für die Ableitung von generalisierenden, wissenschaftlichen Erkenntnissen und typischen Mustern aus Freilandstudien werden daher eine Vielzahl von Untersuchungsjahren benötigt. Gerade bei der Zielsetzung, eine möglichst allgemeingültige und breit anwendbare Anzahl verschiedener funktioneller Phytoplanktontypen der gemäßigten Breiten zu definieren, ist die Betrachtung von verschiedenen Gewässern über einen längeren Zeitabschnitt notwendig. Der Vorteil der für diese Analyse verwendeten Modellgewässer, die sich hinsichtlich Morphometrie und Trophie deutlich unterscheiden, liegt in dem Vorhandensein von biologischen Langzeitdaten und der Kenntnis der physikalisch-chemischen Randbedingungen (TS Saidenbach: 1975 - 2002 Arbeitsgruppe Limnologie von Talsperren der Sächsischen Akademie für Wissenschaften (SAW), TS Bautzen: 1976 - 2003 Institut für Hydrobiologie, TU Dresden).

Die Langzeitdaten, sowie die im Kapitel 3 vorgestellten Untersuchungsjahre, wurden daher zusammen hinsichtlich der dominanten Phytoplanktongruppen analysiert. Dabei wurden verschiedene Zeitperioden unterschieden, da sich die Artenzusammensetzung des Phytoplanktons über den betrachteten Zeitraum z.T. sehr veränderte (z.B. für die TS Bautzen Jahre mit und ohne Biomanipulation). Die Erarbeitung der funktionellen Typgruppen erfolgte zunächst auf der Basis der funktionellen Merkmale nach BENNDORF (1979, siehe Abb. 2.2). Die in den Talsperren gefundenen funktionellen Typgruppen wurden mit den bestehenden Phytoplanktontypen in SALMO verglichen (Absätze 4.2.4, 4.3.3). Dabei kristallisierte sich heraus, dass die bisherigen funktionellen Merkmale nicht ausreichen, um die vielfältigen Strategien und Abhängigkeiten des Phytoplanktons widerzuspiegeln. Deshalb wurde eine Erweiterung der funktionellen Merkmale, auch inspiriert durch Konzepte von REYNOLDS *et al.* (2001) und WEITHOFF (2003), vorgenommen (Abb. 4.12). Aus der Analyse resultieren zehn funktionelle Merkmale, in denen sich die Typgruppen in SALMO voneinander unterscheiden können:

$\mu_{\max}$	K <sub>P</sub> -Wert	N <sub>2</sub> -Fixierung
Brutto- $v_s$	K <sub>Si</sub> -Wert	T <sub>opt</sub>
Beweglichkeit	K <sub>I</sub> -Wert	T <sub>min</sub>
		Fressbarkeit durch Zooplankton

Auf die Bedeutung der neuen funktionellen Merkmale Beweglichkeit, siliziumabhängiges Wachs-



**Abbildung 4.1:** Die Langzeitentwicklung der mittleren epilimnischen SRP-Konzentrationen in der TS Saldenbach im Sommer, dunkelgraue Balken = nach Senkung der externen P-Zufuhr, aus HORN (2003a)

tum der Bacillariophyceen, Brutto-Sinkgeschwindigkeit und optimale und minimale Wachstumstemperaturen wird im Abschnitt 4.4 näher eingegangen. Theoretisch ist bei einer Kombination der zehn funktionellen Merkmale mit Berücksichtigung der verschiedenen Ausprägungen (z.B. gering, mittel, hoch oder ja/nein) eine sehr hohe Anzahl von funktionellen Typgruppen möglich. Es gibt zwar Merkmalskombinationen, die in der Natur nie vorkommen (z.B.  $N_2$ -Fixierer mit siliziumabhängigem Wachstum), es bleibt dennoch eine unüberschaubare Menge an rechnerisch möglichen Typgruppen übrig. Deshalb ist die Orientierung an denen im Freiland gefundenen funktionellen Typgruppen so bedeutsam. Da die im Modell vorkommenden funktionellen Phytoplanktontypen nicht alle Typgruppen im Freiland widerspiegeln, wurden 5 neue Typgruppen vorgeschlagen und eine bestehende Typgruppe (SALMO-Typ 3, siehe Tab. 2.6) in 2 Typgruppen aufgetrennt (siehe Tab. 4.6). Schließlich fand ein Vergleich zwischen den neuen Typgruppen in SALMO und denen in PROTECH und im "EAWAG-Seenmodell" statt (Abschnitte 4.5, 4.6).

## 4.2 Talsperre Saldenbach

### 4.2.1 Langzeitentwicklung der abiotischen Faktoren

Die TS Saldenbach war ursprünglich ein mesotrophes Gewässer, welches zu Beginn der 70er Jahre durch die verstärkte Landwirtschaft und ungeklärte häusliche Abwässer zunehmend eutrophierte (HORN & UHLMANN, 1995; HORN, 2003a, eutroph von 1976-1990). Nach 1990 ging die P-Belastung durch die Einführung P-freier Waschmittel um mehr als 50 % zurück (von  $0.71 \text{ g SRP m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  in den 80er Jahren auf  $0.22 \text{ g SRP m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  in den 90er Jahren, HORN *et al.*, 1994; HORN, 2003a). Nun befand sich die TS Saldenbach wieder in einem Übergangszustand, diesmal von eutroph zu mesotroph bis oligotroph (MW SRP im Sommer epilimnion siehe Abb. 4.1). Klimatische Schwankungen beeinflussten ebenfalls die jährliche Phytoplanktonentwicklung (HORN & UHLMANN, 1995; HORN *et al.*, 2001; HORN, 2003a), so führte in manchen Jahren eine längere Frühjahrsvollzirkulation zu einer erhöhten Phytoplanktonbiomasse (HORN *et al.*, 2001).

Die Silizium- Konzentrationen waren in der Talsperre vor allem von der externen Zufuhr und dem

Bacillariophyceen-Wachstum im Gewässer abhängig (HORN & UHLMANN, 1995). Hohe Frühjahrs-massenentwicklungen führten zu Siliziumlimitation im Sommerepilimnion.

#### 4.2.2 Langzeitentwicklung des Phytoplanktons

Während der Zeit des mesotrophen Zustandes fand die höchste Biomasseentwicklung durch große Bacillariophyceen im Frühjahr statt (1967-1975, nach 1990). Eine zweite, kleinere Massenentwicklung wurde im Spätsommer durch *Fragilaria crotonensis* verursacht.

Durch die Eutrophierung kam im Sommer eine weitere Massenentwicklung hinzu, die aus Cyanobakterien bestand (*Aphanothece* sp., *Snovella lacustris*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena* sp. und *Microcystis flos-aquae*, HORN & UHLMANN, 1995; HORN, 2003a). Die Cyanobakterien und *F. crotonensis* konkurrierten um die Nährstoffe im Sommerepilimnion und somit wurden die Dominanzverhältnisse entscheidend durch das Si:P-Verhältnis gesteuert (HORN & HORN, 1990; HORN & UHLMANN, 1995). War Silizium im Sommer für das Bacillariophyceen-Wachstum limitierend, z.B. in den Jahren 1981-1986, dann wuchsen Cyanobakterien. Bei Phosphorverknappung kam es hingegen zur Dominanz von Bacillariophyceen (MW SRP im Sommerepilimnion vor 1991: 4-12  $\mu\text{g P L}^{-1}$ , HORN, 2003a). Die Siliziumverfügbarkeit hatte somit einen entscheidenden Einfluss auf die Struktur der Phytoplanktongemeinschaft.

Mit Beginn der Reduktion der externen P-Belastung ab dem Jahr 1990 kam es zu einer Änderung in der Phytoplanktonzusammensetzung. Große Bacillariophyceen bildeten ebenfalls im Frühjahr die höchste Biomasse (HORN & HORN, 2000). Sie dominierten die Phytoplanktongemeinschaft und bildeten 77 % des jährlichen Gesamt-Phytoplanktonbiovolumens (Mittelwert 1989-1996, HORN & HORN, 2000). Die Höhe der Frühjahrsmassenentwicklung der großen Bacillariophyceen hatte auf die Phosphor- und Siliziumverfügbarkeit im Sommer und damit auf die sich später entwickelnden Artengemeinschaften einen entscheidenden Einfluss (HORN & UHLMANN, 1995; HORN, 2003a). Durch die nun einsetzende P-Limitation im Sommerepilimnion wuchs, obwohl ausreichend Silizium und Turbulenz vorhanden waren, *F. crotonensis* oftmals nicht mehr (HORN, 2003a). Stattdessen konnten sich nun trotz der geringen P-Konzentrationen die Cyanobakterien *Snovella*, *Aphanothece* und *Cyanodictyon* durchsetzen.

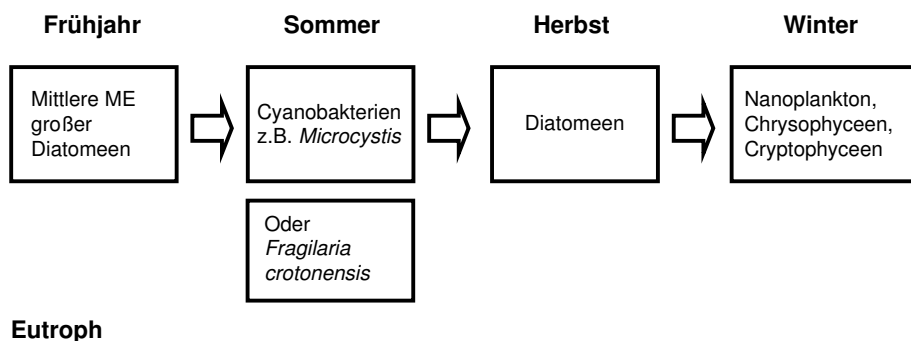
Allgemein war in den gesamten Untersuchungsjahren das Nanoplankton trotz zeitweiser hoher Zellzahlen nicht wesentlich am Gesamt-Biovolumen beteiligt (HORN & HORN, 1993). Es setzte sich aus den verschiedensten systematischen Phytoplanktongruppen zusammen. Nanoplanktische Bacillariophyceen (*Stephanodiscus* sp., *Cyclotella* sp.) erschienen im Frühjahr, aber auch im Sommer nach einem Nährstoffimport (z.B. Hochwasser 2002). Bewegliche nanoplanktische Chrysophyceen wiesen in vielen Jahren erhebliche Abundanzen auf. Im Jahr 1996 z.B. führte ein kalter Winter zu einer außergewöhnlich langen Eisbedeckung der Talsperre bis Ende April (langjähriges Mittel für Eisauflbruch Mitte März, HORN & HORN, 2000). Daraufhin bildete sich unter dem Eis im März/April eine Massenentwicklung von *Chrysococcus* sp., die sogar noch im Mai beobachtet werden konnte. Vertreter der nanoplanktischen Chlorophyceen sind z.B. *Chlamydomonas* div. sp., *Monorhaphidium* div. spec. und nicht definierte coccale Chlorophyceen (HORN & HORN, 1993). Sie traten im Frühsommer und Herbst oder nach einem Sommer-Hochwasser auf. Nanoplanktische Cryptophyceen, vor allem

*Rhodomonas pusilla*, waren immer präsent und bildeten zu den verschiedensten Zeiten im Jahr Massenentwicklungen (HORN & HORN, 1993).

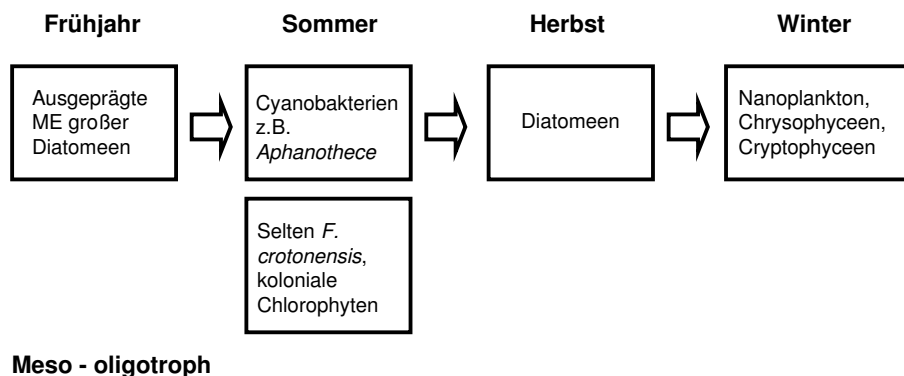
Generell erschienen Chlorophyceen in der TS Saidenbach in geringen Biomassen und mit einer hohen Artendiversität. *Coenochloris polycoeca* und die bewegliche *Pandorina morum* bildeten 50 % der vorkommenden kolonialen Chlorophyceen und traten in einigen Jahren im Frühsommer und Sommer auf (HORN & HORN, 1993).

Auch im Untersuchungsjahr 2002 kamen im Frühjahr große Bacillariophyceen vor, wobei der Zeitpunkt der Probenahme im Mai am Ende der Massenentwicklung lag (Kap. 3.3.1). Eine Besonderheit stellte das Tiefenchlorophyll-Maximum von *Pseudanabaena limnetica* im Sommer dar, eine Art, die bisher sehr selten und in nur ganz geringen Abundanzen beobachtet wurde. Das extreme Hochwasser im August 2002 und der damit verbundene Nährstoffeintrag verursachte eine neue Phytoplanktonsukzession. Eine starke Biomasseentwicklung von Phytoplanktern im Herbst blieb jedoch aus (Kap. 3.3.1, HORN *et al.*, 2003). Koloniale Chlorophyceen kamen im Jahr 2002 nicht vor.

Die Hauptunterschiede in der Artenzusammensetzung des Phytoplanktons zwischen dem eutrophierten und re-oligotrophierten Zustand zeigten sich im Sommer (Abb. 4.2, 4.3). Die höhere Frühjahrsmassenentwicklung von Diatomeen ist auf eine klimatische Veränderung und damit längere Frühjahrsvollzirkulation zurückzuführen (HORN, 2003a). Das Nanoplankton kam ganzjährig vor.



**Abbildung 4.2:** Die typische Phytoplanktonsukzession in der TS Saidenbach während der Eutrophierungsphase 1976 - 1990 (ME = Massenentwicklung).



**Abbildung 4.3:** Die typische Phytoplanktonsukzession in der TS Saidenbach während des re-oligotrophierten Zustandes nach 1990 (ME = Massenentwicklung).

### 4.2.3 Fisch- und Zooplanktonzusammensetzung

Im Folgenden wird ein kurzer Überblick zur Zooplankton- und Fischzusammensetzung in der TS Saidenbach gegeben. Von 1975 bis 1990 änderte sich das jährliche Mittel des Gesamt-Zooplankton-biovolumens kaum (HORN & HORN, 1995). Die Cladoceren, dominiert von *Daphnia galeata*, waren im jährlichen Mittel von 1975 bis 1986 in der Talsperre vorherrschend. Der Einfluss des Zooplanktons auf das Phytoplankton war in der Verringerung des gut fressbaren Nanoplanktons, v. a. *Rhodomonas pusilla* und *Chrysochromulina parva*, sichtbar (HORN, 1991; HORN & HORN, 1995). War die Biomasse von *Daphnia galeata* hoch, dann erhöhten sich auch die Sichttiefen. Cyanobakterien (*Aphanothece* sp., *Snovella lacustris*, *Aphanizomenon flos-aquae*), koloniale Chlorophyceen (*Pandorina morum*, *Coenochloris polycocca*) und *Asterionella formosa* wurden von *Daphnia galeata* nicht gefressen und konnten sich somit in der Talsperre entwickeln (HORN & HORN, 1995). Die Abundanz von *Daphnia galeata* ging jedoch seit 1987 zurück, während cyclopoide und calanoide Copepoden (*Eudiaptomus gracilis*) zunahmen. Durch die nun einsetzende Zunahme des Nanoplanktons verringerten sich die Sichttiefen. Dieser Trend ist nur durch die Zunahme planktivorer Fische in der TS Saidenbach (Plötze, juvenile Barsche) sowie durch den Besatz mit Silberkarpfen Ende der achtziger Jahre zu erklären (RADKE, 2000; HORN, 2003b). Die späte Entwicklung der Daphnien im Jahr sowie kleine Körpergrößen sind ein weiterer deutlicher Hinweis auf den erhöhten Fischfraßdruck. Auch im Untersuchungsjahr 2002 dominierten planktivore Fische (v. a. Plötze, HÜLSMANN *et al.*, 2006, in press). Seit 2000 findet zur Verbesserung der Wasserqualität ein Besatz mit Seeforellen statt (Biomannipulation). Im Jahr 2005 konnte eine erhöhte Biomasse an piscivoren Fischen erreicht werden. Eine Umsteuerung der Planktonbiozönose ist in den kommenden Jahren zu erwarten, da die Raubfische einen erhöhten Fraßdruck auf die planktivoren Fische ausüben werden und damit das Zooplankton zunehmen wird (BENNDORF, 2005).

### 4.2.4 Vergleich des Phytoplanktons in der TS Saidenbach mit den funktionellen Typgruppen in SALMO

Die Gruppe der großen Bacillariophyceen im Frühjahr (z.B. *Diatoma elongatum*, *Aulacoseira italica*, *Asterionella formosa*) kann der Parametrisierung des Typs 2 in SALMO zugeordnet werden (Tab. 2.6, 4.1). Der Typ 2 besitzt folgende Eigenschaften: geringer  $K_I$ -Wert, schlechte Fressbarkeit durch Zooplankton, hohe Sinkgeschwindigkeit und geringer  $K_P$ -Wert (Tab. 2.6). Er kann sich im Frühjahr und Herbst bei Vollzirkulation durchsetzen. Es sind auch kleinere epilimnische Massenentwicklungen im Frühsommer möglich. Die Hauptverlustgröße der Typgruppe der großen, schlecht fressbaren Bacillariophyceen ist die Sedimentation, die in der TS Saidenbach 91 % der jährlichen Brutto-Primärproduktion (BP) entspricht, während nur 9 % der BP von Zooplanktern gefressen wird (HORN & HORN, 2000). Limitierende Faktoren für das Wachstum im Freiland sind eine stabile thermische Schichtung sowie geringe Silizium-Konzentrationen, während geringe Phosphor-Konzentrationen toleriert werden können (HORN & HORN, 2000).

Bezüglich der Nährstoffansprüche bilden die Bacillariophyceen jedoch eine sehr heterogene Gruppe und sind unterschiedlich konkurrenzstark um Phosphor und Silizium (z.B. TILMAN & KILHAM, 1976). Eine Trophieänderung kann zu einem Artenwechsel innerhalb der Bacillariophyceen führen

(GROVER, 1989b; HORN & HORN, 1990; HORN, 2003a). Daher ist es unmöglich, das Spektrum der unterschiedlichen Nährstoffansprüche der Bacillariophyceen in einer Typgruppe abzubilden. Der Typ 2 wächst mit wenig Phosphor gut, allerdings gibt es kein siliziumabhängiges Wachstum. Da das Wachstum der Bacillariophyceen jedoch stark siliziumabhängig ist, sollte ein  $K_{Si}$ -Wert als weitere Eigenschaft unbedingt in SALMO eingefügt werden. Anzumerken ist, dass Silizium im Gegensatz zu Phosphor und Stickstoff nicht in der Zelle in großen Mengen gespeichert werden kann und daher das Wachstum der Bacillariophyceen direkt von der Silizium-Konzentration im Freiwasser abhängig ist (VAN DONK & KILHAM, 1990; NICKLISCH und RUDAT, 2000). Dadurch hat die Verfügbarkeit von Silizium einen entscheidenden Einfluss auf den Verlauf der Phytoplanktonsuccession (SOMMER, 1983, 1986; HOLM & ARMSTRONG, 1981; HORN & HORN, 1990; HORN & UHLMANN, 1995).

Die Art *Fragilaria crotonensis* wächst häufig im Epilimnion im Sommer und unterscheidet sich dadurch von anderen Bacillariophyceen wie z.B. *Asterionella formosa* (HARTIG & WALLEN, 1986). Erst in den letzten Jahren trat *F. crotonensis* vermehrt schon im Frühjahr oder Frühsommer in der TS Saidenbach auf und bildete sogar gelegentlich die Hauptform des Frühjahrsmaximums. Sie besitzt eine höhere optimale Wachstumstemperatur ( $T_{opt}$ ) als andere Kieselalgen (HARTIG & WALLEN, 1986; DAUTA *et al.*, 1990; DESCAMPS-JULIEN & GONZALEZ, 2005) und ist charakteristisch für nährstoffreiche Gewässer (CLASEN, 1991; REYNOLDS *et al.*, 2002; HORN, 2003a). Das erklärt auch, warum sie während der Eutrophierungsphase in der TS Saidenbach regelmäßig im Sommer vorkam und dann beim Rückgang des Phosphors verschwand (HORN, 2003a). Da sie eine hohe Sinkgeschwindigkeit aufweist, kann sie sich nur in einem kontinuierlich oder periodisch durchmischten Epilimnion entwickeln (HORN & UHLMANN, 1995; REYNOLDS *et al.*, 2002). Zu ihrer Empfindlichkeit gegenüber Lichtmangel gibt es unterschiedliche Angaben. Einerseits wird ein erhöhter Lichtbedarf für ihr Verschwinden bei tieferer Durchmischung verantwortlich gemacht (REYNOLDS, 1973; HARTIG, 1987, zitiert in HORN & UHLMANN 1995). Andererseits wird von der Fähigkeit zur Akklimatisation an geringe Lichtintensitäten berichtet (HARTIG & WALLEN, 1986). Durch das höhere  $T_{opt}$ , den wahrscheinlich höheren Lichtbedarf sowie den höheren Phosphorbedarf stellt *Fragilaria crotonensis* eine andere Typgruppe der kolonialen, schlecht fressbaren Bacillariophyceen dar und ist nicht mit dem Typ 2 in SALMO vergleichbar. Deshalb wird eine neue Typgruppe 10 vorgeschlagen (siehe Tab. 4.6). Die optimalen und minimalen Wachstumstemperaturen der Phytoplankter werden im Abschnitt 4.4 eingehender diskutiert.

Die in manchen Jahren im Frühsommer und Sommer wachsenden kolonialen, gelatinösen Chlorophyceen, hauptsächlich *Pandorina morum* und *Coenochloris polycoeca* (HORN & HORN, 1993), entsprechen keiner Typgruppe in SALMO. Am ehesten könnte man sie dem schon bestehenden fädigen, nicht  $N_2$ -fixierenden Cyanobakterien-Typ 1 in SALMO zuordnen (Tab. 4.1, 4.6). Übereinstimmend zwischen den kolonialen, gelatinösen Chlorophyceen und dem Typ 1 sind die schlechte Fressbarkeit durch das Zooplankton, keine  $N_2$ -Fixierung und keine Siliziumabhängigkeit. Vor allem zur Fressbarkeit kolonialer Chlorophyceen durch filtrierendes und selektiv fressendes Zooplankton gibt es mehrere Untersuchungen, die zeigen, dass ein Fraßschutz gegenüber Filtrieren aber auch z.T. gegenüber Greifern besteht (z.B. PORTER, 1975, 1976; REYNOLDS & RODGERS, 1983; SOMMER *et al.*, 2001; KAGAMI *et al.*, 2002). Ein entscheidender funktioneller Unterschied zwischen *Coenochloris* und *Pandorina* besteht jedoch in der Beweglichkeit von *Pandorina*. Bewegliche Arten wie *Volvox*, *Eudorina* und



*Pandorina* besiedeln häufig nährstoffreiche Gewässer während der thermischen Schichtung (MOSS, 1969; REYNOLDS, 1984a; HAPPEY-WOOD, 1988). Einige Arten können auch im Winter bei inverser thermischer Schichtung unter dem Eis wachsen (HAPPEY-WOOD, 1988). Die Eigenschaft der Beweglichkeit vermindert die Sinkgeschwindigkeit und ermöglicht es, für das Wachstum optimale Tiefen aufzusuchen. Für die Entwicklung beweglicher Chlorophyceen scheint eine gute Stickstoffversorgung, vor allem in Form von Nitrat, von Bedeutung zu sein (HAPPEY-WOOD, 1988). Auch besitzen sie einen relativ hohen  $K_p$ -Wert (Tab. A.2). Unbewegliche Arten wie *Sphaerocystis*, *Oocystis* und *Coenochloris* zeigen eher ein Wachstum in mesotrophen Gewässern (REYNOLDS, 1984a). Häufig wachsen sie nur während kurzer Zeitperioden im Jahr, wenn das Lichtklima und die Durchmischung des Wasserkörpers ein positives Populationswachstum ermöglichen (HAPPEY-WOOD, 1988). Ein günstiger Zeitpunkt für das Wachstum unbeweglicher, kolonialer Chlorophyceen in eutrophen Gewässern ist die Klarwasserphase im Frühsommer (z. B. VANNI & TEMTE, 1990, TS Bautzen Abschnitt 3.3.2). Im turbulenzarmen Wasserkörper sedimentieren koloniale, unbewegliche Chlorophyceen aus. Sie reagieren empfindlich auf Nährstoffanreicherung und tiefe Durchmischung im Gewässer, da ihr hoher Lichtbedarf dann nicht mehr gedeckt werden kann (REYNOLDS *et al.*, 1984; LITCHMAN, 2000; KAGAMI *et al.*, 2002; REYNOLDS *et al.*, 2002). So zeigte sich, dass sich die Wachstumsrate von *Sphaerocystis* bei Nährstoffzugabe (P oder/und N) erhöhte (VANNI & TEMTE, 1990; REYNOLDS, 1997; LITCHMAN *et al.*, 2003). Die gemessenen  $K_p$ -Werte für *Sphaerocystis schroeteri* und *Oocystis pusilla* lagen im mittleren Bereich (siehe Tab. A.2). *Sphaerocystis schroeteri* ist kein guter Konkurrent um Phosphor (SOMMER, 1988a; GROVER, 1989a).

Daraus kann geschlussfolgert werden, dass die Verbreitung unbeweglicher, kolonialer Chlorophyceen (z.B. *Sphaerocystis*, *Coenochloris*) in oligo-mesotrophen Gewässern nicht auf eine hohe Konkurrenzstärke bei geringen Phosphor-Konzentrationen, sondern auf die hohe Transparenz und damit Lichtverfügbarkeit in diesen Gewässern zurückzuführen ist. Die kolonialen, gelatinösen Chlorophyceen stellen aufgrund der o.g. Eigenschaften zwei neue Typgruppen dar (Typ 6, 7). Entsprechend der Merkmale Sinkgeschwindigkeit, Beweglichkeit und  $K_p$ -Wert münden die unbeweglichen, kolonialen, gelatinösen Chlorophyceen in die Typgruppe 6 und die beweglichen, kolonialen Chlorophyceen in den Typ 7 (siehe Tab. 4.6). Ein kurzer Überblick zur Bedeutung der Beweglichkeit von Phytoplanktern wird im Abschnitt 4.4 gegeben. Im Kapitel 5 werden die funktionellen Eigenschaften der Typgruppe 6 anhand von *Sphaerocystis schroeteri* näher untersucht. Die Ergebnisse sind in die Tabelle 4.6 eingeflossen.

Während der Eutrophierungsphase (1976-1990) kamen im Sommer Cyanobakterien wie *Aphanothece bachmannii*, *Gomphosphaeria lacustris* (jetzt *Snovella lacustris*), *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena* sp. und *Microcystis flos-aquae* vor. Diese Arten wuchsen nicht alle zur gleichen Zeit. In den Jahren 1987, 1988 waren z.B. *Aphanothece bachmannii* und *Snovella lacustris* dominant, während 1982 hauptsächlich *Microcystis flos-aquae* mit einem viel geringeren Biovolumen wuchs (HORN & HORN, 1990). *Aphanizomenon flos-aquae* spielte nie eine größere Rolle in der TS Saldenbach.

Prinzipiell verbergen sich hinter den Arten verschiedene funktionelle Phytoplanktontypen. *Anabaena* sp. und *Aphanizomenon flos-aquae* gehören zu den  $N_2$ -Fixierern (Typ 4) und kommen seit den 80er Jahren nicht mehr in der TS Saldenbach vor. *Microcystis flos-aquae* ist eine Starklichtart, die im Sommer bei thermischer Schichtung und höheren Phosphor-Konzentrationen gut wächst. An dieser

Stelle wird nicht näher auf die Eigenschaften von *Microcystis* eingegangen, da diese Art wesentlich häufiger in der TS Bautzen ist und dort näher besprochen wird (Absatz 4.3.3).

Die Cyanobakterien *Aphanothece bachmannii* und *Snovella lacustris* kamen nur in der TS Saidenbach vor. Bei einem geringen Si:P-Verhältnis konnten diese Cyanobakterien aufgrund ihrer höheren Wachstumsrate *Fragilaria crotonensis* im Sommer auskonkurrieren (HORN & UHLMANN, 1995). Die Habitatansprüche dieser Arten sind nicht eindeutig beschrieben. Nach REYNOLDS (1984a) kommt *Aphanothece* in hypertrophen Gewässern während des Sommers vor. Ihr Auftreten wird jedoch nicht strikt auf hypertrophe Habitats beschränkt (REYNOLDS, 1997). *Aphanothece* wird zusammen mit *Aphanocapsa* als Artengemeinschaft im Übergang zur *Microcystis* / *Ceratium*-Artengemeinschaft angesehen (REYNOLDS *et al.*, 2002). In der Wahnbachtalsperre kamen *Aphanothece* sp. und *Snovella naegeliana* (Synonym: *Coelosphaerium naegelianum*) vor dem Einsatz der Phosphoreliminierungsanlage vor (CLASEN, 1991). Beide Arten besitzen die Fähigkeit, sowohl kolonial als auch in Einzelzellen zu wachsen. Gerade *Aphanothece* sp. wird höchstwahrscheinlich aufgrund der winzigen Einzelzellen, die in der Größe von Bakterienzellen liegen, oft in Gewässern übersehen (CLASEN, 1991). Aufgrund der hohen morphologischen Plastizität bezüglich der Zell- und Koloniegröße können sich Cyanobakterien an Gewässer verschiedener Trophie anpassen und dort wachsen (NASELLI-FLORES & BARONE, 2000). Dies würde erklären, warum *Aphanothece* noch bei geringen Phosphorkonzentrationen in der TS Saidenbach im Sommer wachsen konnte (siehe HORN, 2003a). *Snovella* wird für oligo-mesotrophe Gewässer, mit Wachstum im Sommer, beschrieben (REYNOLDS, 1984a). Es gibt aber auch hier mehrere Beobachtungen zum Wachstum dieser Gattung in eutrophen Gewässern (siehe CLASEN, 1991; COZZA *et al.*, 1993; HORN & UHLMANN, 1995; HORN, 2003a). Sowohl *Aphanothece* als auch *Snovella* besitzen keine Auftriebsregulation (REYNOLDS *et al.*, 2002), scheinen jedoch in der Wassersäule aufgrund der kleinen Zellen und der großen Schleimhülle schweben zu können. Im Herbst, bei Vollzirkulation, verschwinden beide Phytoplankter. Das könnte ein Hinweis auf Lichtmangel oder zu geringe Temperaturen sein. *Aphanothece* und *Snovella* besitzen als gemeinsame funktionelle Eigenschaften eine schlechte Fressbarkeit durch Zooplankter, einen vermutlich hohen Licht- und Nährstoffbedarf, eine geringe Sinkgeschwindigkeit und eine höhere optimale Wachstumstemperatur. Sie werden deshalb dem Typ 8 in SALMO zugeordnet (*Microcystis*/*Ceratium*-Typ; siehe Tab. 4.6).

Nach der Phosphor-Senkung kam im Sommer, neben *Aphanothece bachmannii* und *Snovella lacustris*, noch ein weiteres Cyanobakterium hinzu, *Cyanodictyon planctonicum*, welches offensichtlich ebenfalls noch mit geringen Phosphorkonzentrationen auskommt (HORN, 2003a). Über dieses Cyanobakterium ist wenig bekannt (HORN, 2003a), so dass an dieser Stelle kein Überblick über seine physiologischen Eigenschaften gegeben werden kann. Sicher ist jedoch, dass es schlecht fressbar durch Zooplankter ist und eine geringe Sinkgeschwindigkeit besitzt. Diese Art wird ebenfalls dem Typ 8 in SALMO zugeordnet, auch wenn über einige Eigenschaften noch Unsicherheit herrscht (z.B. Lichtanspruch, Tab. 4.1).

Das fädige Cyanobakterium *Pseudanabaena limnetica*, das ein Tiefenchlorophyll-Maximum im Jahr 2002 bildete, kann dem Typ 1 in SALMO zugeordnet werden (Tab. 2.6). Die Art, die früher als *Oscillatoria limnetica* bezeichnet wurde, ist kein N<sub>2</sub>-Fixierer, besitzt keine Auftriebsregulation und kommt oft in verschmutzten Gewässern vor (KOMÁREK und ANAGNOSTIDIS, 2005). Sie wird

**Tabelle 4.1:** Die funktionellen Phytoplanktontypen in der TS Saidenbach.

<b>Arten</b>	<b>zeitliches Vorkommen</b>	<b>bisheriger SALMO-Typ</b>	<b>neuer SALMO-Typ</b>
<b>TS Saidenbach</b>			
<i>Asterionella formosa</i> , <i>Diatoma elongatum</i> , <i>Synedra acus</i> , <i>Aulacoseira italica</i>	Frühjahr, (Sommer), Herbst	2	2
<i>Pseudanabaena limnetica</i>	Frühjahr, Sommer	1	1
<i>Coenochloris polycocca</i>	Frühsommer, Sommer	1	6
<i>Pandorina morum</i>	Frühsommer, Sommer	1	7
<i>Fragilaria crotonensis</i>	Früh-Spätsommer, nach Hochwasser	2	10
<i>Cyanodictyon planctonicum</i> , <i>Aphanothece bachmannii</i> , <i>Snovella lacustris</i> , <i>Microcystis flos-aquae</i>	Sommer	1	8
<i>Anabaena</i> sp., <i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	Sommer	4	4
<i>Cyclostephanos</i> sp.	Frühjahr, (Sommer), Herbst	2	2
<i>Cyclotella</i> sp., <i>Stephanodiscus</i> sp.	Frühjahr, (Sommer), Herbst, nach Hochwasser	3	3
<i>Cryptomonas</i> sp., <i>Rhodomonas pusilla</i> , <i>Chrysochromulina parva</i>	Frühjahr, Sommer, Herbst, nach Hochwasser	3	9
<i>Chrysococcus</i> sp., <i>Chlamydomonas</i> div. sp.	Winter (unter Eis), Frühjahr	3	9
<i>Monorhaphidium</i> div. sp., einzellige Chlorococcale	Frühsommer, Sommer, Herbst, nach Hochwasser	3	5

in die gleiche Gruppe der schwachlichtadaptierten Cyanobakterien wie z.B. *Planktothrix agardhii* und *Limnothrix redekei* eingeordnet (REYNOLDS, 1997; REYNOLDS *et al.*, 2002). Das Vorkommen dieser Art in der mesotrophen TS Saidenbach scheint eher untypisch zu sein, da sie für trübe und nährstoffreiche Gewässer beschrieben wird (REYNOLDS *et al.*, 2002).

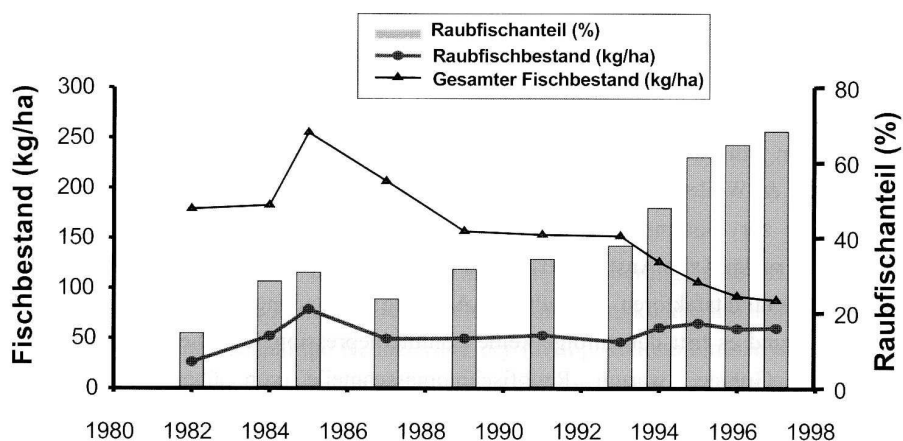
## 4.3 Talsperre Bautzen

### 4.3.1 Langzeitentwicklung der abiotischen Faktoren

Der TS Bautzen wurden bis 1990 große Mengen Phosphat und anorganischer Stickstoff aus ungereinigten häuslichen Abwässern, Industrieabwässern und der Landwirtschaft zugeführt (siehe Abschnitt 3.2.2). Trotz der Senkung der externen Phosphorlast befindet sich das Gewässer in einem eutrophen Zustand. Nach 1990 fand eine verstärkte Phosphorfreisetzung aus dem Sediment statt (DEPPE & BENNDORF, 2002; PETZOLDT und SIEMENS, 2002), die von Jahr zu Jahr sehr variabel war. Der pH-Wert stieg durch die geringe Wasserhärte und die hohe Primärproduktion im Sommer meist über den Wert von 8,2, so dass Hydrogencarbonat und Carbonat als anorganische Kohlenstoffquellen vorlagen (CO<sub>2</sub>-Mangel, KÖHLER, 1992, vergleiche Abb. 3.5). Die anorganischen Stickstoff-Konzentrationen waren meist nicht limitierend. Das für Kieselalgen wichtige Silizium schien zeitweise im Sommer 2003 in den oberen Wasserschichten wachstumslimitierend gewesen zu sein (nach REYNOLDS *et al.*, 2001, Si-Limitation bei < 120 µg L<sup>-1</sup> SiO<sub>2</sub>, vergleiche Abb. 3.11).

### 4.3.2 Langzeitentwicklung des Planktons mit und ohne Biomanipulation

In den Jahren 1977 - 1980 war die TS Bautzen nicht biomanipuliert, während von 1981 - 2000 ein erhöhter Raubfischbestand vorzufinden war (Biomanipulation, Abb. 4.4). Während der Biomanipulation nahmen zunächst die sommerlichen Phytoplankton-Biovolumina stark zu, bis dann 1993 eine Abnahme erfolgte (BENNDORF *et al.*, 2002). Dieser Verlauf wurde durch die unterschiedlichen P-Importe im Beobachtungszeitraum gesteuert. Auch änderte sich die Artenzusammensetzung des Phyto- und Zooplanktons (BENNDORF *et al.*, 1988; BENNDORF, 1995). Deshalb werden beide Biozönose-Zustände (mit und ohne Biomanipulation) getrennt betrachtet. Von 2000 bis 2001 fand eine sanierungsbedingte Entleerung der Talsperre statt. Als Untersuchungsjahr nach dem Wiederanstau steht das Jahr 2003 zur Verfügung, welches im Anschluss an die Analyse der Langzeitdaten behandelt wird.

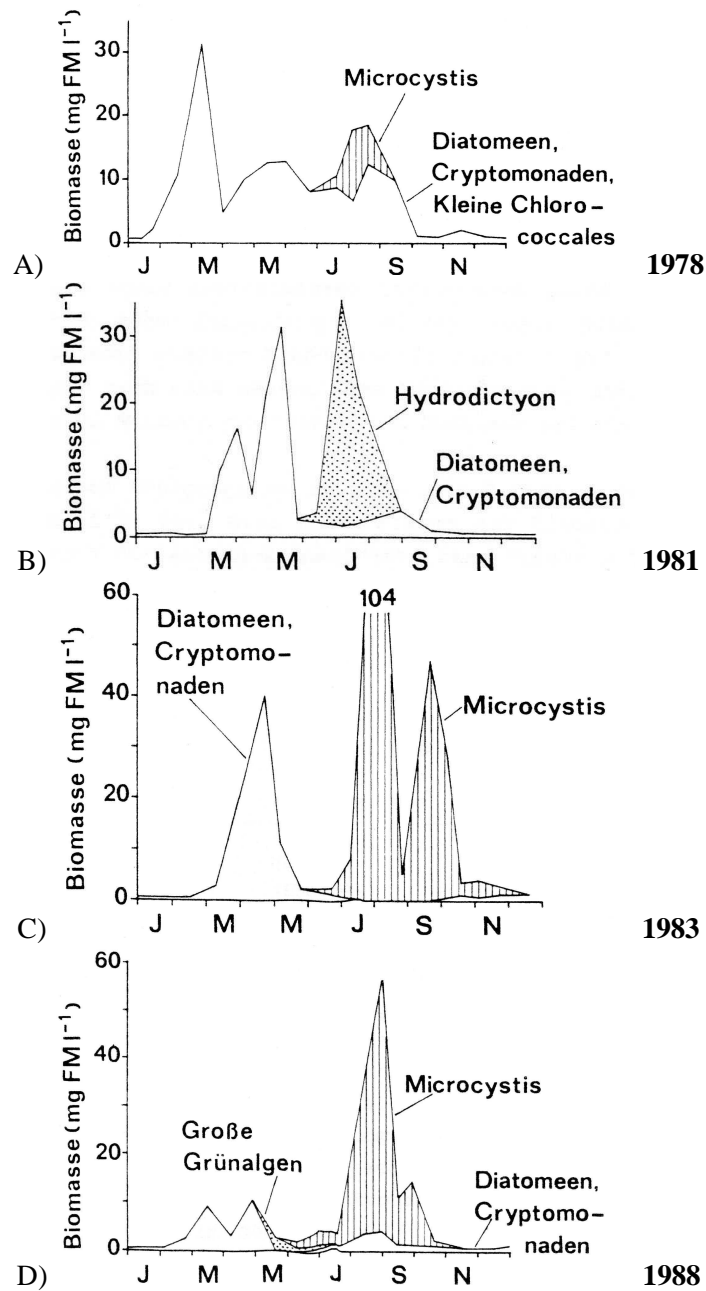


**Abbildung 4.4:** Die Langzeitentwicklung des Gesamt-Fischbestandes (ohne Aal) und des Raubfischbestandes (Zander, Hecht, piscivorer Barsch, Wels) in der TS Bautzen, aus BENNDORF und SCHULTZ (2000).

In der Zeit ohne Biomanipulation entwickelten sich im Frühjahr Bacillariophyceen, die aus pennaten und zentrischen Arten bestanden (BENNDORF *et al.*, 1988). Durch den hohen planktivoren Fischfraßdruck wurde die Zooplanktongemeinschaft hauptsächlich von kleinen Arten wie z.B. *Cyclops vicinus*, *Bosmina longirostris* und Rotatorien dominiert. Diese fraßen im Frühjahr die Bacillariophyceen, konnten sie jedoch nicht stark eliminieren, so dass keine ausgeprägte Klarwasserphase entstand. Deshalb entwickelten sich je nach Sonneneinstrahlung und Windstärke sofort im Frühsommer entweder nanoplanktische Chlorophyceen, Cryptomonaden und Bacillariophyceen (Abb. 4.5) oder aber schlecht fressbare Cyanobakterien, die hauptsächlich aus *Microcystis* bestanden (BENNDORF *et al.*, 1988). Windstille und hohe Sonneneinstrahlung führten zur Ausbildung einer thermischen Schichtung und damit zu CO<sub>2</sub>-Mangel in der euphotischen Schicht. Nur über dem Grund trat durch Zersetzung organischer Biomasse noch freies CO<sub>2</sub> auf. Unter diesen Bedingungen wurde das Wachstum von *Microcystis*, welche in ihren Carboxysomen aus Hydrogencarbonat CO<sub>2</sub> gewinnen kann, gefördert. Mit der Abkühlung und Durchmischung des Wasserkörpers im Herbst kam es dann zum Zusammenbruch der *Microcystis*-Population. Im Herbst und Winter entwickelten sich u.a. Cryptophyceen und Bacillariophyceen (BENNDORF *et al.*, 1988).

Von 1981 bis 2000 existierte in der Talsperre ein hoher Raubfischbestand, der einen starken Fraßdruck auf planktivore Fische ausübte. Im Frühjahr dominierten auch in diesen Jahren pennate und zentrische Bacillariophyceen (KÖHLER, 1992; BÖING *et al.*, 1998). Unter Biomanipulationsbedingungen gab es jedoch im Frühsommer einen entscheidenden Unterschied. Der verringerte planktivore Fischfraßdruck führte zur Erhöhung des Anteiles von *Daphnia galeata* am Gesamt-Zooplankton (BENNDORF *et al.*, 1988; BENNDORF, 1995). Durch die hohe Filtrierleistung von *Daphnia* kam es im Frühjahr zur Übernutzung des Phytoplanktons und zu einer ausgeprägten Klarwasserphase mit hohen Sichttiefen von Mai bis Juni/Juli (BENNDORF *et al.*, 1988; KÖHLER, 1992; BÖING *et al.*, 1998, Abb. 4.5). Schon während dieser Zeit begann oft ein langsames Wachstum schlecht fressbarer Phytoplankter wie *Microcystis aeruginosa* (KÖHLER, 1992). Im Sommer entwickelten sich bei thermischer Schichtung und hoher Sonneneinstrahlung *Microcystis* und zeitverzögert *Staurastrum*-Arten und in geringeren Biomassen *Aphanizomenon flos-aquae* und *Pseudanabaena catenata* (Tab. 4.2, KÖHLER, 1992; BÖING *et al.*, 1998). Bei kühlerem und windigerem Wetter wuchsen schlecht fressbare Chlorophyceen wie *Hydrodictyon* und *Pediastrum* (BENNDORF *et al.*, 1988, Abb. 4.5). In den Jahren 1996 und 1997, in denen eine Phosphatfällung vorgenommen wurde, entwickelten sich koloniale Diatomeen von Sommer bis Herbst (*Asterionella formosa*, *Aulacoseira granulata*, *Fragilaria crotonensis*). Deren Wachstum setzt hohe Silizium-Konzentrationen voraus und wurde im Zusammenhang mit der CO<sub>2</sub>-Verfügbarkeit diskutiert (DEPPE *et al.*, 1999). Da jedoch für alle 3 Arten eine Toleranz gegenüber CO<sub>2</sub>-Mangel beschrieben wurde (REYNOLDS *et al.*, 2002), könnten die wahren Ursachen ihrer Dominanz in der höheren Konkurrenzstärke bei geringeren P-Konzentrationen und Durchmischung gegenüber *Microcystis* liegen (HOLM & ARMSTRONG, 1981; SOMMER, 1983, 1986).

*Microcystis* konnte sich im Sommer hauptsächlich bei CO<sub>2</sub>-Mangel durchsetzen und war kaum vom Zooplanktonfraßdruck beeinflusst, so dass sie sowohl bei hohem als auch geringem planktivoren Fischfraßdruck wuchs (BENNDORF *et al.*, 1988; KÖHLER, 1992; DEPPE *et al.*, 1999, Abb. 4.5). Cyanobakterien wie *Aphanizomenon flos-aquae*, *Pseudanabaena catenata*, *Anabaena* oder *Planktothrix agardhii* waren nur in wenigen Jahren von Bedeutung (JÄHNICHEN *et al.*, 2001). Dominante Phyto-

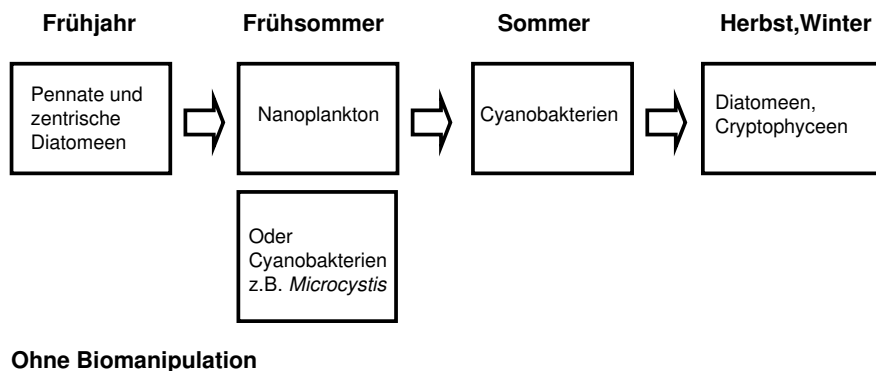


**Abbildung 4.5:** Die Phytoplanktonsuccession in einem typischen Jahr ohne Biomanipulation (A: 1978) und in den Jahren mit Biomanipulation (B: 1981, C: 1983, D: 1988), aus BENNDORF *et al.* (1991).

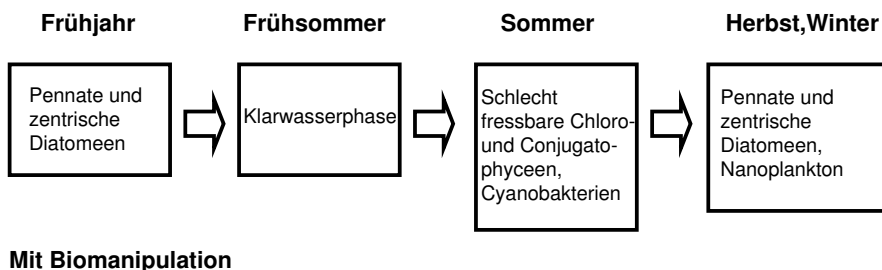
planktonarten im Winter waren *Asterionella formosa*, *Stephanodiscus*, *Cryptomonas erosa* und verschiedene *Chlamydomonas*-Arten (KÖHLER, 1992).

Die Jahre nach dem Wiederanstau 2001 waren von starken Änderungen in der Zusammensetzung und im Reproduktionserfolg der Fischartengemeinschaft geprägt (pers. Mitt., Dipl. Biol. M.-G. Werner). Seit 2001 fanden durch das Institut für Hydrobiologie keine Besatzmaßnahmen mehr statt. Trotzdem konnten sich Raubfische 2001 gut etablieren und reproduzieren (Zander, Wels, Hecht, Barsch). Durch Nahrungsmangel ging die Biomasse der Raubfische jedoch wieder zurück und oszillierte seither (pers. Mitt., Dipl. Biol. M.-G. Werner). Im Jahr 2003 gab es bei Barsch und Plötze ein hohes Jungfischaufkommen. Plötze und Blei stellten mit ca. 70% den größten Anteil an der Fischbiomasse, so dass von einem erhöhten planktivoren Fischbestand im Jahr 2003 ausgegangen werden kann (pers. Mitt., Dipl. Biol. M.-G. Werner). Dieses Jahr war das am besten untersuchte bezüglich der Planktonlebensgemeinschaft seit dem Wiederanstau und wird im Kapitel 3.3.2 näher analysiert und diskutiert (siehe auch KAMPE, 2004; HÜBNER, 2005).

Der große Unterschied bei hohem Raubfischbestand, im Vergleich zu einem niedrigen, besteht somit in der Ausprägung einer Klarwasserphase mit hohen Sichttiefen im Frühsommer (siehe Abb. 4.6, Abb. 4.7). In beiden Fällen wuchsen im Sommer jedoch schlecht fressbare Phytoplankter (Cyanobakterien, Chlorophyceen, Abb. 4.5).



**Abbildung 4.6:** Die Phytoplanktonsuccession in der TS Bautzen in den Jahren ohne Biomanipulation. Das Nanoplankton im Frühsommer setzt sich aus Crypto-, Chloro- und Bacillariophyceen zusammen.



**Abbildung 4.7:** Die Phytoplanktonsuccession in der TS Bautzen in den Jahren mit Biomanipulation. Während der Klarwasserphase begann ein langsames Wachstum schlecht fressbarer Phytoplankter. Das Nanoplankton im Winter setzt sich aus Crypto- und Chlorophyceen zusammen.

### 4.3.3 Vergleich des Phytoplanktons in der TS Bautzen mit den funktionellen Typgruppen in SALMO

In diesem Abschnitt werden alle Phytoplankter der letzten Jahre, mit und ohne Biomanipulation, gemeinsam analysiert. Es gibt einige Typgruppen, die in beiden Talsperren vorkamen. Auf die Eigenschaften dieser Typgruppen wurde bereits im Abschnitt 4.2.4 genauer eingegangen, so dass diese hier nur kurz benannt werden.

**Tabelle 4.2:** Die funktionellen Phytoplanktontypen in der TS Bautzen.

Arten	zeitliches Vorkommen	bisheriger SALMO-Typ	neuer SALMO-Typ
<b>Eutrophe TS Bautzen</b>			
<i>Asterionella formosa</i> , <i>Aulacoseira italica</i> , <i>A. varians</i>	Frühjahr, Herbst, Winter	2	2
<i>Coenochloris polycocca</i> , <i>Sphaerocystis Schroeteri</i> , <i>Oocystis lacustris</i>	Klarwasserphase	1	6
<i>Pandorina morum</i> , <i>Volvox globator</i>	Klarwasserphase, Sommer	1	7
<i>Fragilaria crotonensis</i> , <i>Aulacoseira granulata</i>	Frühsommer, Sommer, Herbst	2	10
<i>Microcystis</i> sp.	Frühsommer, Sommer	1	8
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	Sommer	4	4
<i>Staurastrum pingue</i> , <i>Staurastrum quadridentatum</i>	Sommer, Herbst	1	6
<i>Ceratium</i> sp.	Sommer, Herbst	1	8
<i>Pseudanabaena</i> sp.	Sommer	1	1
<i>Cryptomonas erosa</i> , <i>C. tetrapyrenoidosa</i> , <i>C. rostratiformis</i> , <i>Rhodomonas</i> sp.	ganzjährig, außer Klarwasserphase	3	9
<i>Stephanodiscus hantzschii</i> , <i>Cyclotella meneghiniana</i>	ganzjährig, außer Klarwasserphase	3	3
Nanoplanktische Chlorophyceen (z.B. <i>Chlamydomonas</i> sp.)	Sommer, Winter	3	9, 5



In der Tabelle 4.2 sind einige pennate und zentrische Diatomeen-Arten des Frühjahrsmaximums aufgeführt. Die kolonialen Bacillariophyceen wie *Asterionella formosa* und *Aulacoseira italica* entsprechen dem Typ 2 in SALMO. Zentrische Diatomeen wie *Stephanodiscus hantzschii* und *Cyclotella meneghiniana* werden im bisherigen Modell dem Typ 3 zugeordnet (siehe Tab. 2.6). In der neuen Unterteilung findet eine Auftrennung des Typs 3 bezüglich des Silizium- und temperaturabhängigen Wachstums sowie der Sinkgeschwindigkeit statt ( $K_{Si}$ -Wert,  $T_{min}$ ,  $T_{opt}$ ,  $v_s$ ). Somit bilden die nanoplanktischen, vom Silizium abhängigen Bacillariophyceen den Typ 3 und die unbeweglichen, nanoplanktischen Chlorophyceen den Typ 5 (siehe Tab. 4.6). Auf das temperaturabhängige Wachstum der Phytoplankter wird im Absatz 4.4 näher eingegangen.

Die im Frühsommer und Sommer wachsenden, beweglichen, kolonialen Chlorophyceen wie *Pandorina morum* und *Volvox globator* werden dem neuen Typ 7 zugeordnet, während die unbeweglichen kolonialen, gelatinösen Chlorophyceen wie *Coenochloris polycoeca* und *Oocystis lacustris* zum Typ 6 gehören (Absatz 4.2.4, Tab. 4.2).

*Fragilaria crotonensis*, die in der TS Bautzen auch zusammen mit *Aulacoseira granulata* beobachtet wurde, gehört aus den im Absatz 4.2.4 genannten Gründen zur neuen Typgruppe 10. Beide Arten besiedeln nach REYNOLDS *et al.* (2002) eutrophe Gewässer.

Auf die Eigenschaften des im Sommer dominanten Cyanobakteriums *Microcystis* wird hier näher eingegangen, da es charakteristisch für die TS Bautzen ist. *Microcystis* ist ein nicht  $N_2$ -fixierendes Cyanobakterium eu- bis hypertropher Gewässer, welches seine maximale Wachstumsrate bereits bei mittleren Phosphor- und Nitratkonzentrationen erreicht (NICKLISCH & KOHL, 1983). Es kann sich an Starklicht akklimatisieren und reagiert empfindlich auf tiefe Durchmischung des Wasserkörpers (REYNOLDS *et al.*, 1984; ELLIOTT *et al.*, 2001; KAGAMI *et al.*, 2002). Ein wichtiger Konkurrenzvorteil für diese Art stellen die alternativen C-Assimilationsmöglichkeiten bei  $CO_2$ -Mangel dar. *Microcystis* begegnet dem Mangel an freiem  $CO_2$  im Wasser auf zwei Weisen. Sie kann zur Wasseroberfläche auftreiben und dort  $CO_2$  an der Luft-Wasser-Grenzschicht aufnehmen (PAERL & USTACH, 1982, zitiert in KÖHLER (1992)) und sie besitzt die Fähigkeit, wie viele Cyanobakterien, über einen CCM ("carbon concentrating mechanism")  $HCO_3^-$  sehr effektiv zu nutzen und daraus in der Zelle  $CO_2$  zu gewinnen (z.B. REYNOLDS, 1997; KAPLAN *et al.*, 1998; MORONEY, 2001). Damit konkurriert sie Arten aus, die auf freies  $CO_2$  angewiesen sind (SHAPIRO, 1973) oder keinen CCM besitzen. Zur Verhinderung von *Microcystis*-Massenentwicklungen kann daher eine Anreicherung des epilimnischen Wassers mit  $CO_2$  durchgeführt werden (DEPPE *et al.*, 1999). Durch das Auftreiben zur Wasseroberfläche erhält sie auch ausreichend Licht für ihr Wachstum (KÖHLER, 1992). Weiterhin ist *Microcystis* schlecht fressbar für Cladoceren und Copepoden (ROBINSON & STEWART, 1979; FULTON & PAERL, 1988; ANDERSEN, 1997; BÖING *et al.*, 1998). Dieser Cyanobakterientyp unterscheidet sich vom Typ 1 im  $K_p$ - und  $K_1$ -Wert, der Fähigkeit zur Bewegung im Wasserkörper und der minimalen und maximalen Wachstumstemperatur. Da *Microcystis* auch kein  $N_2$ -Fixierer ist, gehört sie zur Typgruppe 8 (siehe Tab. 4.6). *Aphanizomenon flos-aquae* war nur in wenigen Jahren von Bedeutung und gehört zu den  $N_2$ -fixierenden Cyanobakterien (Typ 4).

Bei den Conjugatophyceen der Gattung *Staurastrum* handelt es sich um Arten, die in eutrophen Gewässern verbreitet sind und  $CO_2$ - und Lichtmangel tolerieren können (REYNOLDS, 1997; REYNOLDS *et al.*, 2002; KAGAMI *et al.*, 2002). In der TS Bautzen wuchsen sie oft mit *Microcystis*

zusammen (KÖHLER, 1992; DEPPE *et al.*, 1999). Sie besitzen eine hohe optimale Wachstumstemperatur und kommen häufig im Sommer vor (Tab. 4.3, DAUTA *et al.*, 1990; KÖHLER, 1992; DEPPE *et al.*, 1999). *Staurastrum* ist nicht beweglich, sedimentiert schneller und ist daher empfindlich gegenüber stabiler thermischer Schichtung (REYNOLDS *et al.*, 1984, 2002). In der Arbeit von PADISÁK *et al.* (2003) wurden verschiedene Conjugatophyceen-Arten der Gattungen *Staurastrum* und *Cosmarium* plastisch nachgebildet und ihre Formwiderstände ( $\Phi$ ) im Labor mit anderen Nachbildungen von Phytoplanktern verglichen. Erstaunlicherweise lag der Formwiderstand der verschiedenen Conjugatophyceen-Arten in der gleichen Größenordnung ( $\Phi$  0.8 - 1.7) wie für *Rhodomonas lacustris* ( $\Phi$  0.8) oder *Ceratium hirundinella* ( $\Phi$  1.6). Im Vergleich dazu waren die Werte für *Asterionella formosa* ( $\Phi$  1.8 - 5) und *Fragilaria crotonensis* ( $\Phi$  4.4 - 8.1) um ein Vielfaches höher (Wertebereich je nach Zellzahl pro Kolonie). Deshalb schlussfolgerten die Autoren, dass das Vorkommen von planktischen *Staurastrum*-Arten im Sommer-Epilimnion nicht durch den Formwiderstand erklärt werden kann, sondern vielmehr auf das hydrodynamische Verhalten des Wasserkörpers, insbesondere des Epilimnions, zurückzuführen ist. Conjugatophyceen benötigen periodische oder kontinuierliche Mischungseignisse im Epilimnion, um sich dort im Sommer etablieren zu können (PADISÁK *et al.*, 2003). Einige *Staurastrum*-Arten können Schleim absondern, der zum Zusammenhaften mehrerer Kolonien und Aussinken führt (Aggregatbildung, WILTSHIRE *et al.*, 2003). Diese Aggregatbildung konnte im Labor an verschiedenen *Staurastrum*-Arten durch direkte Filtriertätigkeit großer Daphnien und durch leichtes Schütteln der Kulturgefäße induziert werden (WILTSHIRE *et al.*, 2003). Infochemikalien von Daphnien zeigten hingegen keine Wirkung. Diese Aggregate sind in einer nicht fressbaren Größe und ihre ökologische Bedeutung im Freiland ist noch ungeklärt. Viele *Staurastrum*-Arten sind bereits als Einzelzelle aufgrund der Größe ein schlechtes Futter für Zooplankter, insbesondere für *Daphnia* (PORTER, 1975; BÖING *et al.*, 1998; WILTSHIRE *et al.*, 2003). In der Arbeit von COESEL (1997) wurde die kleine Art *Staurastrum chaetoceras* gut durch *Daphnia galeata*  $\times$  *hyalina* gefressen und verdaut. Sie besaß im Gegensatz zur gleich großen *Cosmarium abbreviatum* keine gelatinöse Hülle. Letztere Art wurde nur schlecht ingestiert und nicht verdaut. Auch ohne die Gallerthülle war *C. abbreviatum*, möglicherweise aufgrund der kompakten Zellform, ein schlechtes Futter. Generell können kleine *Staurastrum*-Arten in eutrophen Gewässern zeitweise eine Hauptfutterquelle für Zooplankter darstellen (INFANTE, 1973; COESEL, 1997). Deshalb sollte nach der Größe und Zellform der Conjugatophyceen entschieden werden, ob sie gut fressbar oder schlecht fressbar sind.

Für die *Staurastrum*-Arten in der TS Bautzen werden folgende Merkmale angenommen: mittleres  $\mu_{\max}$ , hohe optimale Wachstumstemperatur, hoher  $K_p$ -Wert, schlechte Fressbarkeit durch Zooplankter, keine Beweglichkeit und mittlere Sinkgeschwindigkeit (Tab. 4.3, 4.4, Anhang). Sie stellen eine Zwischenstufe zwischen den Eigenschaften des Typs 6 und 8 dar. Da der Typ 8 jedoch beweglich ist, wird *Staurastrum* dem Typ 6 zugeordnet.

*Ceratium* ist ein beweglicher Dinoflagellat, der oft in eutrophen Gewässern vorkommt (FREMPONG, 1984; SOMMER, 1986; JAMES *et al.*, 1992; REYNOLDS *et al.*, 2002). Er kann sich aber auch im Sommer bei Phosphormangel durchsetzen (SOMMER, 1986). In PROTECH werden *Ceratium* mittlere Licht- und Nährstoffansprüche zugeschrieben (ELLIOTT *et al.*, 2001, CS-Typ). Bei Durchmischung des Wasserkörpers verringerte sich die Wachstumsrate von *Ceratium* wie auch von *Microcystis* (REYNOLDS *et al.*, 1984). Aufgrund seiner Größe ist *Ceratium* durch Zooplankter schlecht fressbar

(PORTER, 1975). *Ceratium* besitzt ähnlich wie *Microcystis* Strategien bei CO<sub>2</sub>-Mangel (TORTELL, 2000; ROST *et al.*, 2006) und ist außerdem mixotroph. In folgenden Eigenschaften stimmen *Microcystis* und *Ceratium* miteinander überein: geringes  $\mu_{\max}$ , geringe Sinkgeschwindigkeit, Beweglichkeit, schlechte Fressbarkeit durch Zooplankter, mittlerer K<sub>p</sub>-Wert, keine N<sub>2</sub>-Fixierung sowie ähnliche minimale und maximale Wachstumstemperaturen (vergleiche Tab. 4.3 und Tab. A.1). Unterschiede treten bei den Lichtansprüchen auf. Trotzdem kann *Ceratium* in die Typgruppe 8 zusammen mit *Microcystis* eingeordnet werden. Bewegliche Nanoplankter wie *Cryptomonas*, *Rhodomonas* und *Chlamydomonas* werden der Typgruppe 9 zugeordnet (Tab. 4.2).

#### 4.4 Eigenschaften der neuen funktionellen Typgruppen in SALMO

Im Folgenden werden die funktionellen Eigenschaften der neuen Typgruppen in SALMO vorgestellt (Tab. 4.6). Auf die Bedeutung der zusätzlichen funktionellen Eigenschaften siliziumabhängiges Wachstum, Beweglichkeit von Phytoplanktern, minimale Wachstumstemperatur (T<sub>min</sub>) sowie Brutto-Sinkgeschwindigkeit (Brutto-v<sub>s</sub>) wird im Text näher eingegangen. Die Tabelle 4.3 enthält Literaturdaten zur minimalen und optimalen Wachstumstemperatur verschiedener Phytoplankter, die auch graphisch ausgewertet wurden (Abb. 4.8 - 4.11). In den Tabellen 4.5 und 4.4 sind Netto- und Brutto-Sinkgeschwindigkeiten von Phytoplanktern zusammengestellt.

**Siliziumabhängiges Wachstum** Das Wachstum der Diatomeen in Abhängigkeit von der Siliziumkonzentration im Freiwasser (K<sub>Si</sub>-Wert) stellt eine wichtige neue Eigenschaft für die realitätsnahe Simulation der Phytoplankton sukzession dar. So wurde für zahlreiche Gewässer die Siliziumverfügbarkeit als entscheidende Steuergröße für die Entwicklung von Diatomeen, oder ihrer Konkurrenten, beschrieben (SOMMER, 1986; HORN & HORN, 1990; HORN & UHLMANN, 1995; SALMASO, 2000, siehe Absatz 4.2.4).

**Beweglichkeit** Eine weitere neue funktionelle Eigenschaft der Phytoplankter in SALMO ist die Beweglichkeit. Die Beweglichkeit ermöglicht Phytoplanktern, auf chemische, physikalische und biologische Reize im Gewässer zu reagieren (SOMMER, 1988b; ARVOLA *et al.*, 1991; GERVAIS, 1997). In der ursprünglichen Version von SALMO wurde eine homogene Verteilung der Zustandsvariablen innerhalb der Wasserschichten angenommen (RECKNAGEL & BENNDORF, 1982). SALMO war ein 2-Box-Modell, was bedeutet, dass das Modell im Sommer aus Hypo- und Epilimnion bestand, ansonsten nur aus einer durchmischten Box. Durch die geringe vertikale Auflösung im Modell, war die Simulation der Eigenbeweglichkeit von Phytoplanktern nicht sinnvoll. Die neue 1D-Version (SALMO-HR) ist vertikal hochaufgelöst und kann daher z.B. Tiefenchlorophyllmaxima simulieren (PETZOLDT *et al.*, 2005). Generell kann Eigenbeweglichkeit von Phytoplanktern durch Geißeln, Gasvakuolen oder den Umbau von Speicherstoffen, z.B. Lipid- oder Glycogenanreicherung, erlangt werden (MOSS, 1969; ANDERSON & SWEENEY, 1977; KONOPKA, 1982; REYNOLDS, 1984b; JONES, 1993; CEPÁK & LUKAVSKÝ, 1994). Auch bei Phytoplanktern wurden diurnale Vertikalmigrationen (DVM) beobachtet, die artspezifisch und abhängig von den Umweltbedingungen sind (ARVOLA *et al.*, 1991; JAMES *et al.*, 1992; JONES, 1993). Einige Flagellaten wandern tagsüber zum Licht und nachts in tiefere Wasser-

schichten, um Nährstoffe aufzunehmen (z.B. FREMPONG, 1984; SALONEN *et al.*, 1984; WATANABE *et al.*, 1991; JAMES *et al.*, 1992), und andere vollziehen eine umgekehrte Migration (ARVOLA *et al.*, 1991). Gründe für eine DVM können u.a. Räubervermeidung, Photoinhibition und endogener Energie- und Nährstoffmangel sein (JONES, 1993; BECKMANN & HENSE, 2004). Große Phytoplankter wie *Perridinium* oder *Volvox* können beachtliche maximale Geschwindigkeiten und Wanderungsamplituden zurücklegen (SOMMER, 1988b). Die metabolischen Kosten für die Fortbewegung sind laut RAVEN & RICHARDSON (1984), zitiert in SOMMER (1988b), gering. Ein weiterer Vorteil der Beweglichkeit ist die verringerte Sinkgeschwindigkeit (HAPPEY-WOOD, 1988). Deshalb sollte diese wichtige Eigenschaft für Phytoplankter in SALMO berücksichtigt werden (siehe Tab. 4.6).

**Minimale und optimale Wachstumstemperatur** Ein weiterer Punkt ist das temperaturabhängige Wachstum der Phytoplankter in SALMO. Bisher unterschieden sich die Typgruppen in ihrer optimalen Wachstumstemperatur voneinander ( $T_{opt}$ , siehe Tab. 2.6).  $T_{opt}$  geht in die Berechnung der Brutto-Photosyntheserate der jeweiligen Typgruppe ein, aus der dann, durch Abzug der Respiration, die Wachstumsrate ermittelt wird. Da zu den ursprünglichen 4 Typgruppen, 6 weitere hinzugefügt wurden, besteht die Frage, inwieweit  $T_{opt}$  oder auch andere temperaturabhängige Wachstumsparameter wie  $T_{min}$  typgruppenspezifisch sind. Arten, die bei geringen Temperaturen gute Wachstumsraten erreichen, haben einen Vorteil gegenüber thermophileren Arten. Es ist denkbar, dass  $T_{min}$  einen entscheidenden Wachstumsparameter für die Phytoplanktensukzession darstellt. Zur Klärung dieser Frage wurden Literaturdaten zur optimalen und minimalen Wachstumstemperatur von Phytoplanktern der gemäßigten Breiten ausgewertet (Tab. 4.3).

**Tabelle 4.3:** Optimale und minimale Wachstumstemperaturen ( $T_{opt}$ ,  $T_{min}$ ) für verschiedene funktionelle Phytoplanktontypen, \* benthische marine Diatomee, n.b. = nicht bestimmt.

SALMO-Typgruppe	Art	$T_{opt}$ (°C)	$T_{min}$ (°C)	Hell-Dunkel-Zyklus (h)	Quelle
1	<i>Tychonema bourrellyi</i>	17	7	24 : 0	BUTTERWICK <i>et al.</i> (2005)
1	<i>Limnothrix redekei</i>	25	1	15 : 9	NICKLISCH (1992)
1	<i>Oscillatoria redekei</i>	20	< 5	3 : 21	FOY (1983)
1	<i>Oscillatoria agardhii</i>	23	< 5	3 : 21	FOY (1983)
1	<i>Oscillatoria agardhii</i>	20-25	n.b.	?	REYNOLDS (1989)
1	<i>Oscillatoria</i> sp.	25	n.b.	16 : 8	COLES & JONES (2000)
2	<i>Asterionella formosa</i>	17-20	< 2	24 : 0	BUTTERWICK <i>et al.</i> (2005)
2	<i>Asterionella formosa</i>	20	3-4	14 : 10	SUZUKI & TAKAHASHI (1995)
2	<i>Fragilaria bidens</i>	20	n.b.	15 : 9	DAUTA (1982)

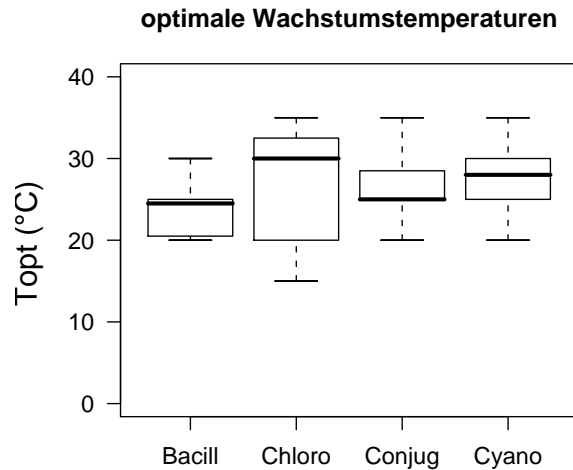
Fortsetzung der Tabelle 4.3

3	<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	25	6-9	14 : 10	SUZUKI & TAKAHASHI (1995)
3	<i>Cyclotella pseudostelligera</i>	18-23	< 6	12 : 12	DESCAMPS-JULIEN & GONZALEZ (2005)
4	<i>Anabaena cylindrica</i>	32	n.b.	15 : 9	DAUTA (1982)
4	<i>Aphanizomenon lisporum</i>	26-30	n.b.	?	HADAS <i>et al.</i> (2002)
4	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	28	n.b.	?	REYNOLDS (1989)
4	<i>Nostoc sphaeroides</i>	35	< 5	24 : 0	LI & GAO (2004)
5	<i>Scenedesmus crassus</i>	30	n.b.	15 : 9	DAUTA (1982)
5	<i>Scenedesmus quadricauda</i>	33	n.b.	15 : 9	DAUTA (1982)
5	<i>Scenedesmus quadricauda</i>	32	11-13	15 : 9	MOSS (1973)
5	<i>Monoraphidium minutum</i>	35	n.b.	15 : 9	DAUTA (1982)
5	<i>Chlorella vulgaris</i>	30	n.b.	15 : 9	DAUTA <i>et al.</i> (1990)
5	<i>Selenastrum minutum</i>	35	n.b.	15 : 9	BOUTERFAS <i>et al.</i> (2002)
5	<i>Chlorella sorokiniana</i>	35	< 20	24 : 0	VONA <i>et al.</i> (2004)
6	<i>Coelastrum microporum</i>	32	n.b.	15 : 9	DAUTA (1982)
6	<i>Coelastrum microporum</i>	35	n.b.	15 : 9	BOUTERFAS <i>et al.</i> (2002)
6	<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	30	n.b.	15 : 9	DAUTA (1982)
6	<i>Botryococcus braunii</i>	25	n.b.	24 : 0	CEPÁK & LUKAVSKÝ (1994)
6	<i>Cosmarium subprotumidum</i>	35	10-15	15 : 9	BOUTERFAS <i>et al.</i> (2002)
6	<i>Desmidium swartzii</i>	25	5-9	15 : 9	MOSS (1973)
6	<i>Gonatozygon monotaenium</i>	25	12	15 : 9	MOSS (1973)
6	<i>Micrasterias americana</i>	20	5-9	15 : 9	MOSS (1973)
6	<i>Mesotaenium kramstai</i>	25	< 4	15 : 9	MOSS (1973)
6	<i>Staurastrum cingulum</i>	30	< 2	24 : 0	BUTTERWICK <i>et al.</i> (2005)
6	<i>Staurastrum pingue</i>	27	n.b.	15 : 9	DAUTA <i>et al.</i> (1990)
6	<i>Pediastrum boryanum</i>	32	n.b.	15 : 9	DAUTA (1982)
6	<i>Pediastrum duplex</i>	20	5-9	15 : 9	MOSS (1973)
7	<i>Volvox aureus</i>	20	6-9	14 : 10	SENFTE <i>et al.</i> (1981)
7	<i>Volvox aureus</i>	25	11-13	15 : 9	MOSS (1973)
7	<i>Volvox globator</i>	20	6-9	14 : 10	SENFTE <i>et al.</i> (1981)
7	<i>Eudorina californica</i>	20	11-14	15 : 9	MOSS (1973)

Fortsetzung der Tabelle 4.3

7	<i>Pandorina morum</i>	15	6-9	15 : 9	MOSS (1973)
8	<i>Microcystis aeruginosa</i>	28	10	24 : 0	NICKLISCH & KOHL (1983)
8	<i>Microcystis aeruginosa</i>	20	n.b.	15 : 9	BOUMNICH <i>et al.</i> (2001)
8	<i>Microcystis aeruginosa</i>	30	n.b.	16 : 8	COLES & JONES (2000)
8	<i>Microcystis aeruginosa</i>	28	n.b.	?	REYNOLDS (1989)
8	<i>Merismopedia tenuissima</i>	30	n.b.	16 : 8	COLES & JONES (2000)
8	<i>Ceratium furcoides</i>	20-25	9	24 : 0	BUTTERWICK <i>et al.</i> (2005)
9	<i>Cryptomonas marssonii</i>	11-17	< 2	24 : 0	BUTTERWICK <i>et al.</i> (2005)
9	<i>Cryptomonas erosa</i>	21	n.b.	?	REYNOLDS (1989)
9	<i>Haematococcus droebakensis</i>	20	< 4	15 : 9	MOSS (1973)
10	<i>Fragilaria crotonensis</i>	25	n.b.	15 : 9	DAUTA <i>et al.</i> (1990)
10	<i>Fragilaria crotonensis</i>	≥ 23	< 2	14 : 10	HARTIG & WALLEN (1986)
10	<i>Fragilaria crotonensis</i>	≥ 24	< 6	12 : 12	DESCAMPS-JULIEN & GONZALEZ (2005)
10	<i>Aulacoseira granulata var. angustissima</i>	30	n.b.	16 : 8	COLES & JONES (2000)
Andere	<i>Dinobryon divergens</i>	14-17	< 2	24 : 0	BUTTERWICK <i>et al.</i> (2005)
Andere	<i>Tribonema</i> sp.	14-25	< 2	24 : 0	BUTTERWICK <i>et al.</i> (2005)
Andere	<i>Synechocystis minima</i>	32	n.b.	15 : 9	DAUTA <i>et al.</i> (1990)
Andere	<i>Cylindrotheca closterium</i> *	30	n.b.	16 : 8	MORRIS & KROMKAMP (2003)
Andere	<i>Skeletonema costatum</i> *	25	3.5	14 : 10	SUZUKI & TAKAHASHI (1995)
Andere	<i>Chaetoceros pseudocurvisetus</i> *	25	17.5	14 : 10	SUZUKI & TAKAHASHI (1995)
Andere	<i>Synechococcus</i> sp.	41	n.b.	?	REYNOLDS (1989)

Prinzipiell gibt es leider nur wenige Untersuchungen, in denen hohe Temperaturen bis 30 °C oder geringe Temperaturen unter 10 °C untersucht worden sind (BUTTERWICK *et al.*, 2005). Dabei sind gerade die geringen Temperaturen in unseren Breiten im Winter oder im Sommer im Hypolimnion relevant (REYNOLDS, 1984b). Temperaturen von 25 bis 30 °C sind vor allem in tropischen Gewässern von Bedeutung (BUTTERWICK *et al.*, 2005). Ursprünglich wurde von der Phytoplankton sukzession im Freiland auf die optimalen Wachstumstemperaturen der Phytoplankter geschlossen. So postulierte

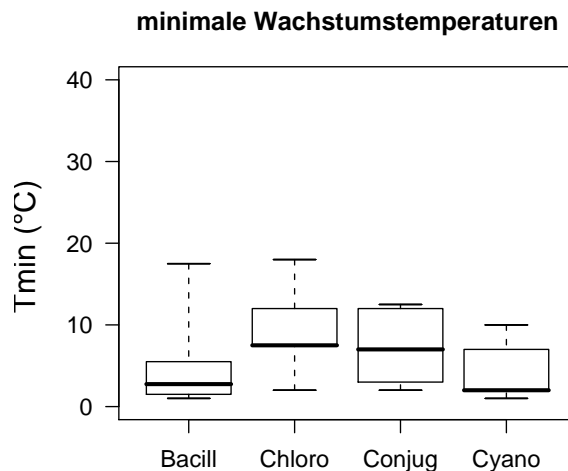


**Abbildung 4.8:** Optimale Wachstumstemperaturen von Phytoplanktern der gemäßigten Breiten (Daten siehe Tabelle 4.3, Boxplots markieren Minimum, Maximum, Median, die Boxen stellen 25 - 75 % aller Werte dar), Bacillariophyceen (n = 12, Median: 25), Chlorophyceen (n = 19, Median: 30), Conjugatophyceen (n = 7, Median: 25), Cyanophyceen (n = 15, Median: 28).

PATRICK (1969), dass Chlorophyceen ein höheres  $T_{opt}$  als Bacillariophyceen und ein geringeres als Cyanobakterien besitzen. Doch schon bald wurde festgestellt, dass das Vorkommen der Phytoplankter im Freiland nicht allein nur durch die Temperatur gesteuert wird und daher das im Labor ermittelte  $T_{opt}$  häufig von der Wachstumstemperatur der Phytoplankter im Freiland abweicht (SMAYDA, 1969; DURBIN, 1974; EPPLEY, 1977; KLAVENESS, 1988). SUZUKI & TAKAHASHI (1995) fanden in einer Studie zu Diatomeen heraus, dass das  $T_{opt}$  meist höher als die Wachstumstemperatur im Freiland war. Dies ist ein typisches Beispiel für den Unterschied zwischen fundamentaler und realisierter Nische (nach HUTCHINSON, 1958). Die fundamentale Nische einer Art wird durch die Vielzahl der Toleranzbereiche gegenüber den abiotischen Faktoren (hier durch die Temperaturen) charakterisiert. Die realisierte Nische einer Art ist raum-zeitlich kleiner, da im Freiland zusätzlich biotische Faktoren wie Fraßdruck, Konkurrenz usw. wirken.

Bei der Gegenüberstellung von  $T_{opt}$  und  $T_{min}$  der taxonomischen Gruppen wird deutlich, dass es keine eindeutige Tendenz der Bacillariophyceen zu geringeren oder, im Falle der Cyanobakterien, zu höheren Temperaturen gibt (Abb. 4.8, 4.9). Das  $T_{opt}$  (Median) der Phytoplanktonklassen bewegt sich zwischen 25 und 30 °C und das  $T_{min}$  (Median) zwischen 2 und 8 °C. Die Daten von BUTTERWICK *et al.* (2005) konnten nur teilweise verwendet werden, da die Algen für die Versuche nicht an die jeweiligen Temperaturen akklimatisiert waren (Temperaturbereich von 2 bis 20 °C, Vorkultur bei 10 °C, Temperaturbereich von 20 bis 35 °C, Vorkultur bei 20 °C). BOUMNICH *et al.* (2001) und BOUTERFAS *et al.* (2002) isolierten die Phytoplankter aus Gewässern in Marokko. Trotzdem waren die Messwerte mit denen aus europäischen Gewässern vergleichbar und nicht überhöht (Tab. 4.3).

Im nächsten Schritt werden die Phytoplankter nicht taxonomisch, sondern funktionell nach den 10 neuen SALMO-Typen geordnet (Abb. 4.10). Jetzt sind deutliche Unterschiede im  $T_{opt}$  und  $T_{min}$  der funktionellen Typen erkennbar. Dies ist auf eine stärkere Berücksichtigung der morphologischen und physiologischen Eigenschaften der funktionellen Typen zurückzuführen. Bei der Betrachtung des  $T_{min}$



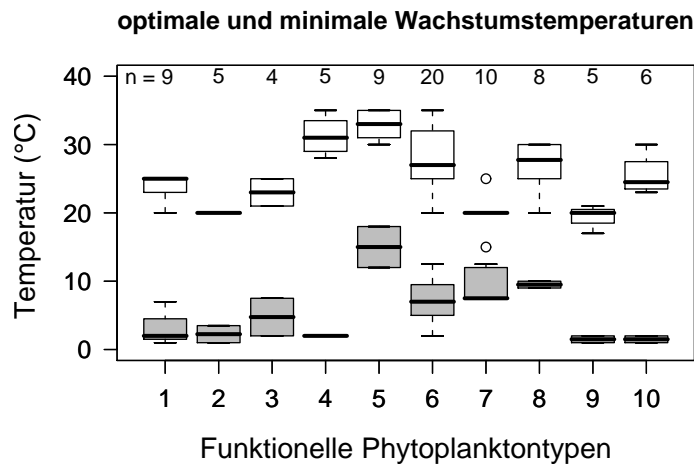
**Abbildung 4.9:** Minimale Wachstumstemperaturen von Phytoplanktern der gemäßigten Breiten (Daten siehe Tabelle 4.3, Boxplots markieren Minimum, Maximum, Median, die Boxen stellen 25 - 75 % aller Werte dar), Bacillariophyceen (n = 8, Median: 2.8), Chlorophyceen (n = 9, Median: 7.5), Conjugatophyceen (n = 6, Median: 7), Cyanophyceen (n = 6, Median: 2).

fällt auf, dass die nanoplanktischen, unbeweglichen Chlorophyceen (Typ 5), die beweglichen, kolonialen Chlorophyceen (Typ 7) und *Microcystis*, *Ceratium* (Typ 8) deutlich empfindlicher gegen geringe Temperaturen als andere Phytoplankter sind (Abb. 4.10). Die unbeweglichen, kolonialen Chlorophyceen (Typ 6) scheinen ebenfalls empfindlicher auf geringe Temperaturen zu reagieren. Hier gingen hauptsächlich Daten von Conjugatophyceen ein, die eine heterogene Gruppe darstellen. Die Bacillariophyceen sind in den Typgruppen 2, 3 und 10 enthalten und zeigen alle ein verhältnismäßig gutes Wachstum bei geringen Temperaturen. Ebenfalls ein geringes  $T_{\min}$  wurde für die fädigen Cyanobakterien (Typ 1), die beweglichen Nanoplankter (Typ 9) und  $N_2$ -Fixierer (Typ 4) beobachtet. Für die letztgenannte Typgruppe wurden jedoch nur Daten zu *Nostoc* gefunden (Tab. 4.3, LI & GAO, 2004).

Auch die optimale Wachstumstemperatur unterscheidet sich zwischen den funktionellen Typgruppen. Das  $T_{\text{opt}}$  der Phytoplankter lag oftmals nahe des  $T_{\text{max}}$ , also im oberen Temperaturtoleranzbereich (DAUTA, 1982; SUZUKI & TAKAHASHI, 1995). Eine höhere optimale Wachstumstemperatur hatten die Typgruppen 4 ( $N_2$ -Fixierer), 5 (unbewegliche, nanoplanktische Chlorophyceen), 6 (unbewegliche, koloniale Chlorophyceen) und 8 (*Microcystis*/*Ceratium*-Typ; Abb. 4.10). Die kolonialen Bacillariophyceen (Typ 10), die häufig im Sommer erscheinen, wiesen z.T. Werte bis 30 °C auf (Median bei 25 °C). Deutlich geringere optimale Wachstumstemperaturen zeigten dagegen die beweglichen Nanoplankter (Typ 9), die großen Bacillariophyceen (Typ 2) und die kolonialen, beweglichen Chlorophyceen (Typ 7). Die Werte von MOSS (1973) für den Typ 7 werden nachfolgend noch diskutiert, da sie teilweise unrealistisch erscheinen. Eine Ausnahme unter den Phytoplanktern war *Anabaena cylindrica* (Typ 4), die im Temperaturbereich zwischen 15 und 32 °C nur einen sehr flachen Anstieg der Wachstumsrate und damit kein eindeutiges  $T_{\text{opt}}$  aufwies (DAUTA, 1982).

Ein zusätzliches Auswertekriterium des temperaturabhängigen Wachstums ist der Temperaturtoleranzbereich ( $\Delta T = T_{\text{max}} - T_{\text{min}}$ ) einer Art. Phytoplankter gemäßigter Breiten müssen in der Lage sein, einen möglichst großen Temperaturbereich zum Wachstum zu nutzen oder zumindest darin überleben

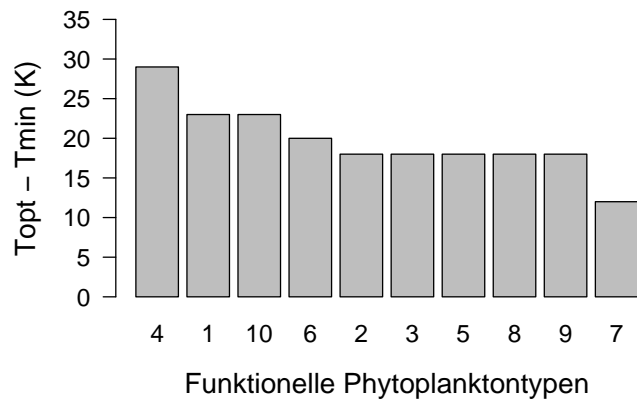




**Abbildung 4.10:** Optimale (weiß) und minimale (grau) Wachstumstemperaturen funktioneller Phytoplanktontypen (Einteilung nach SALMO-Typen siehe Tabelle 4.6, Daten siehe Tabelle 4.3, Boxen: 25 - 75 % aller Werte mit Median, Whisker: 1.5 mal Interquartilabstand, Kreise: Extremwerte).

zu können. Ein breiter Temperaturtoleranzbereich, wie er für Arten gemäßiger Breiten typisch ist, wird als eurytherm bezeichnet, während manche Arten kalter Habitats (cryophil) einen stenothermen Temperaturtoleranzbereich aufweisen (HARTIG & WALLEN, 1986; SUZUKI & TAKAHASHI, 1995). Folglich ist für eine Art temperierter Gewässer ein großer Temperaturtoleranzbereich adaptiv. Daher befindet sich die minimale und maximale Wachstumstemperatur eines Phytoplankters oft in der Nähe der minimalen und maximalen Jahrestemperatur eines Gewässers (SUZUKI & TAKAHASHI, 1995).

Da es nur wenige Angaben zur maximalen Wachstumstemperatur ( $T_{\max}$ ) von Phytoplanktern gibt, wurde hier die Differenz zwischen optimaler und minimaler Wachstumstemperatur ausgewertet ( $\Delta T = T_{\text{opt}} - T_{\text{min}}$ ). Auch innerhalb der eurythermen Arten gibt es Unterschiede in der Reaktion auf sehr geringe oder hohe Temperaturen (Abb. 4.11). *Nostoc sphaeroides* (Typ 4) wies das größte  $\Delta T$  mit  $\sim 30$  K auf (LI & GAO, 2004). An zweiter Stelle waren die fädigen Cyanobakterien (Typ 1) und die kolonialen Diatomeen vorzufinden (Typ 10, Abb. 4.11). Hinter den Daten für den Typ 10 verbirgt sich hauptsächlich *Fragilaria crotonensis*, die durch ein hohes  $\Delta T$  von 23 K, im Vergleich zu anderen Diatomeen, charakterisiert ist (HARTIG & WALLEN, 1986; DAUTA *et al.*, 1990; BUTTERWICK *et al.*, 2005, Tab. 4.3). Das weltweite und häufige Vorkommen von *Fragilaria crotonensis* ist ein weiteres Indiz für ihre hohe Temperaturtoleranz (HUTCHINSON, 1967). Das bedeutet aber nicht, dass alle *Fragilaria*-Arten sich so verhalten. Für *Fragilaria bidens* wurde ein  $T_{\text{opt}}$  von 20 °C und eine rückläufige Wachstumsrate bei Temperaturen  $> 22$  °C dokumentiert (DAUTA, 1982). Die unbeweglichen, kolonialen, gelatinösen Chlorophyceen (Typ 6) hatten ein  $\Delta T$  von 20 K. Der restliche Teil der Typgruppen zeichnete sich durch ein  $\Delta T$  von 18 K aus. Nur die beweglichen, kolonialen, gelatinösen Chlorophyceen (Typ 7) hatten ein sehr geringes  $\Delta T$  von nur 12 K. Besonders die Werte von MOSS (1973) für *Eudorina californica* und *Pandorina morum* lagen so eng beieinander, dass ein  $\Delta T$  von nur 6 bis 9 K gemessen wurde (Tab. 4.3). Es ist fraglich, ob diese Werte realistisch sind, weil ein geringer Temperaturbereich für das Wachstum eine geringe Konkurrenzstärke und nur kurzes Wachstum während des Jahres bedeutet.



**Abbildung 4.11:** Differenz zwischen optimaler und minimaler Wachstumstemperatur ( $\Delta T = \text{Median}(T_{\text{opt}}) - \text{Median}(T_{\text{min}})$ ) für verschiedene funktionelle Phytoplanktontypen, Einteilung nach SALMO-Typen siehe Tabelle 4.6.

Generell wird bei der Aufteilung des Phytoplanktons in funktionelle Gruppen ein Unterschied in den minimalen und optimalen Wachstumstemperaturen sichtbar. Im derzeitigen Modell unterscheidet sich der SALMO-Typ 2 von den Typen 1, 3 und 4 durch eine geringere optimale Wachstumstemperatur (Tab. 2.6). Durch die Auftrennung des Typs 3 in die neuen SALMO-Typen 3 und 5 wurden verschiedene  $T_{\text{opt}}$  und  $T_{\text{min}}$ -Werte erforderlich (siehe Tab. 4.3). Die Literaturstudie bestätigt die Notwendigkeit einer typgruppenspezifischen optimalen Wachstumstemperatur. Dieses Konzept wird nun noch um die minimale Wachstumstemperatur ( $T_{\text{min}}$ ) ergänzt, da nicht nur im oberen, sondern auch im unteren Temperaturbereich Unterschiede zwischen den Phytoplanktern auftreten. Die Werte für  $T_{\text{opt}}$  und  $T_{\text{min}}$  in SALMO wurden den Daten aus Tabelle 4.3 entnommen (siehe Tab. 4.6). Falls kein Einzelwert sondern ein Wertebereich für  $T_{\text{opt}}$  oder  $T_{\text{min}}$  vorlag, wurde der Mittelwert berechnet. Für die gesamte Typgruppe wurde der Median der Messwerte herangezogen.

**Brutto-Sinkgeschwindigkeit** Die letzte zu diskutierende funktionelle Eigenschaft betrifft die schon in SALMO vorhandene Netto-Sinkgeschwindigkeit der Phytoplanktontypen (Tab. 2.6). Die Netto-Sinkgeschwindigkeit bezeichnet die reale Sinkgeschwindigkeit der Partikel im Gewässer (*in situ*). Sie wird u.a. durch die Turbulenz und Advektion im Gewässer beeinflusst. Demgegenüber ist die Brutto-Sinkgeschwindigkeit die Größe, die sich für einen direkten Vergleich zwischen den verschiedenen Phytoplanktern eignet, da sie allein von den Eigenschaften der Phytoplankter (Größe, Dichte, Formwiderstand und Beweglichkeit) abhängig ist und nicht von den hydrophysikalischen Bedingungen im Gewässer. Sie wird in unbewegtem Medium bestimmt. Die Sinkgeschwindigkeit eines Phytoplankters hängt von seiner Größe, seinem Formwiderstand, der Eigendichte, der Viskosität und Dichte des Mediums ab (Stoke'sches Gesetz). Phytoplankter können ihre Sinkgeschwindigkeit demnach über die Größe, Dichte, Formwiderstand und Beweglichkeit beeinflussen. Nach dem Stoke'schen Gesetz kommt der Partikelgröße dabei die größte Bedeutung unter den drei erstgenannten Eigenschaften zu, da sie als quadratischer Term in der Gleichung enthalten ist. Die Beziehung zwischen Brutto- und Netto-Sinkgeschwindigkeit ist nicht trivial (siehe z.B. RUIZ *et al.*, 2004). So kann die Netto-Sinkgeschwindigkeit geringer oder höher als die Brutto-Sinkgeschwindigkeit sein (siehe Tab. 4.4, Tab.

4.5). Bei kontinuierlicher Durchmischung wurde eine Verringerung der Sedimentationsrate sinkender Partikel mit Zunahme der Durchmischungstiefe ( $z_{\text{mix}}$ ) beobachtet (z.B. LAMPERT und SOMMER, 1993; DIEHL *et al.*, 2002). Die Verringerung der Sinkverluste wirkt sich vor allem bei schnell sinkenden Phytoplanktern (z.B. Diatomeen) positiv aus. Da aber gleichzeitig eine erhöhte Nährstoff- und Lichtlimitation eintritt, gibt es eine optimale Durchmischungstiefe (unimodaler Verlauf der Biomasse-Konzentration mit Zunahme von  $z_{\text{mix}}$ , DIEHL, 2002). Bewegliche Phytoplankter hingegen profitierten weniger von der Durchmischung und zeigten einen monotonen Abfall der Biomasse-Konzentration mit Erhöhung von  $z_{\text{mix}}$  (DIEHL, 2002; DIEHL *et al.*, 2002).

In der älteren 2-Box-Version von SALMO konnten die hydrophysikalischen Prozesse nicht genau berechnet werden, so dass die Durchmischungstiefe extern vorgegeben wurde (PETZOLDT *et al.*, 2005). Die Phytoplanktontypen wurden mit einer Netto-Sinkgeschwindigkeit, welche bei Durchmischung des Wasserkörpers kleiner als die Brutto-Sinkgeschwindigkeit ist, ausgestattet (BENNDORF & RECKNAGEL, 1982). Durch die Kopplung von SALMO mit einem hydrophysikalischen Modell (LAKE) stehen nun konsistente Informationen zur Temperatur und Vermischung zur Verfügung (ROLINSKI *et al.*, 2005), so dass die Beschreibung der Sedimentation durch die Brutto-Sinkgeschwindigkeit für die Phytoplanktontypen notwendig wird.

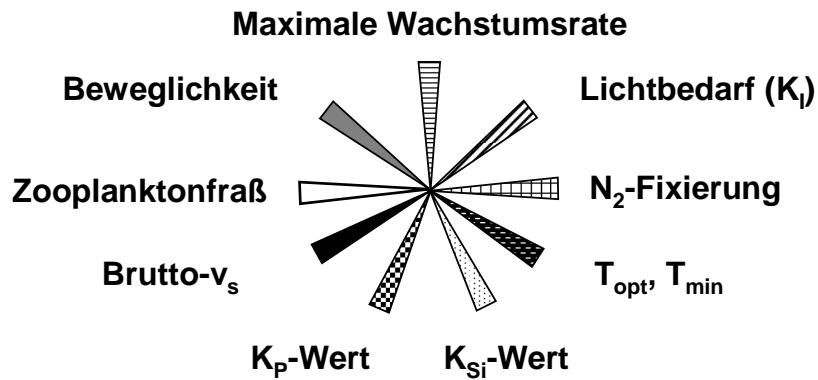
Die Angaben zur Brutto-Sinkgeschwindigkeit sind sehr verschieden, da tote Phytoplankter z.B. schneller aussinken als lebende (siehe *A. formosa*, Tab. 4.4) und die Sinkgeschwindigkeit von der Wachstumsphase abhängig ist (WETZEL, 2001). Als weitere Einflussgröße ist bei kolonialen Formen die Anzahl der Zellen pro Kolonie zu nennen. Sie hat einen Einfluss auf die Größe und den Formwiderstand des Phytoplankters. Die Wertebereiche der Brutto-Sinkgeschwindigkeiten lebender Phytoplankter zeigen eine große Schwankungsbreite mit teilweise Extremwerten (Tab. 4.4). Demnach kann keine Mittelung der Werte für eine Typgruppe vorgenommen werden. Die nachfolgenden Brutto-Sinkgeschwindigkeiten für die Typgruppen sind Schätzwerte auf Basis der Literaturwerte und zusätzlichem Wissen über die Beweglichkeit und Größe der Phytoplankter. Der fädige Cyanobakterien-Typ 1 besitzt eine geringe Brutto-Sinkgeschwindigkeit und sogar die Fähigkeit für einen minimalen Auftrieb und erhält ein  $v_s$  von  $0.2 \text{ m d}^{-1}$ . Ähnlich geringe Werte haben die nanoplanktischen Bacillariophyceen (Typ 3;  $0.6 \text{ m d}^{-1}$ ) und die nicht beweglichen, nanoplanktischen Chlorophyceen (Typ 5;  $0.4 \text{ m d}^{-1}$ ). Die Typgruppen mit den geringsten Werten für  $v_s$  sind die  $\text{N}_2$ -Fixierer (Typ 4;  $0.03 \text{ m d}^{-1}$ ) und die beweglichen Nanoplankter (Typ 9;  $0 \text{ m d}^{-1}$ ). Diese geringen Werte entstanden aus der Überlegung heraus, dass der Typ 4 auftreiben kann und der Typ 9 sehr klein und beweglich ist. Die kolonialen Bacillariophyceen (Typ 2 und 10) besitzen die höchsten Brutto-Sinkgeschwindigkeiten (hohe Dichte, groß, unbeweglich). Bei *Asterionella formosa* (Typ 2) steigt der Formwiderstand bis zu einer Anzahl von 6 Zellen pro Kolonie an, danach bleibt er konstant (PADISÁK *et al.*, 2003). Für *Fragilaria crotonensis* (Typ 10) konnte ein steter Anstieg des Formwiderstandes mit steigender Anzahl Zellen pro Kolonie beobachtet werden (PADISÁK *et al.*, 2003). Theoretisch müssten daher die Sinkgeschwindigkeiten für diese beiden Typgruppen variabel, d.h. in Abhängigkeit von der Zellzahl pro Kolonie, sein. Die Werte für den Typ 10 wurden aufgrund des zu erwartenden höheren Formwiderstandes etwas geringer ( $2 \text{ m d}^{-1}$ ) als für den Typ 2 ( $2.5 \text{ m d}^{-1}$ ) angesetzt. Für den Typ 6 stehen nur Daten von *Staurastrum* mit einer relativ hohen Brutto-Sinkgeschwindigkeit zur Verfügung ( $0.38 - 4.7 \text{ m d}^{-1}$ ). Das könnte ein realistischer Wertebereich sein, da die Kolonien der gelatinösen Chlorophyceen groß

**Tabelle 4.4:** Die Brutto-Sinkgeschwindigkeiten ( $v_s$  in  $\text{m d}^{-1}$ ) für verschiedene funktionelle Phytoplankter (positiver Wert steht für Absinken, negativer Wert steht für Aufwärtsbewegung).

SALMO-Typ	Art	Brutto-Sinkgeschwindigkeit	Quelle
1	<i>Oscillatoria agardhii</i>	0.4, -0.1	REYNOLDS <i>et al.</i> (1987)
1	<i>Oscillatoria rubescens</i>	0.6, -0.1	REYNOLDS <i>et al.</i> (1987)
2	<i>Asterionella formosa</i>	2.4 bis 45.6	BENNDORF (1968)
2	<i>Asterionella formosa</i>	0.14 bis 0.47 (lebend)	WETZEL (2001)
2	<i>Asterionella formosa</i>	0.42 bis 0.95 (tot)	WETZEL (2001)
3	<i>Cyclotella meneghiniana</i>	0.08 bis 0.24	WETZEL (2001)
3	<i>Cyclotella meneghiniana</i>	1.2	OLIVER <i>et al.</i> (1981)
3	<i>Stephanodiscus astraea</i>	0.2 bis 0.45	WETZEL (2001)
4	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	0.03 bis 0.04	WETZEL (2001)
4	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	0.6, -3.5	REYNOLDS <i>et al.</i> (1987)
5	<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0.27 bis 0.89	WETZEL (2001)
5	<i>Scenedesmus acutus</i>	0.3	LÜRLING & VAN DONK (2000)
5	<i>Chlorococcum</i> sp.	0.13 bis 0.71	OLIVER <i>et al.</i> (1981)
5	<i>Chlorella vulgaris</i>	0.04 bis 0.18	OLIVER <i>et al.</i> (1981)
6	<i>Staurastrum cingulum</i>	0.38 bis 4.7	WETZEL (2001)
7	<i>Pandorina morum</i>	0.05 bis 0.7	WETZEL (2001)
7	<i>Volvox aureus</i>	18, -80	REYNOLDS (1992)
8	<i>Microcystis aeruginosa</i>	10.4 bis 290, -31.1	REYNOLDS <i>et al.</i> (1987)
8	<i>Ceratium hirundinella</i>	12, -10	REYNOLDS (1992)
10	<i>Aulacoseira italica</i>	0.86	WETZEL (2001)
10	<i>Fragilaria crotonensis</i>	0.48 bis 57.6	BENNDORF (1968)
10	<i>Fragilaria crotonensis</i>	1.3 bis 16.6	WETZEL (2001)

**Tabelle 4.5:** Die Netto-Sinkgeschwindigkeiten ( $v_s$  in  $\text{m d}^{-1}$ ) für verschiedene funktionelle Phytoplankter ( $\bar{x}$  = Mittelwert, bei PTACNIK *et al.* (2003) teilweise Mittelwerte von 2 Untersuchungsjahren aufgeführt).

SALMO-Typ	Art	Netto-Sinkgeschwindigkeit	Quelle
2	<i>Synedra acus</i>	0.4 bis 6.6 ( $\bar{x} = 2.5$ )	HORN & HORN (1993)
2	<i>Diatoma elongatum</i>	0.5 bis 6.8 ( $\bar{x} = 3$ )	HORN & HORN (1993)
2	<i>Asterionella formosa</i>	0.21 bis 5.9 ( $\bar{x} = 1.7$ )	HORN & HORN (1993)
2	<i>Asterionella formosa</i>	$\bar{x} = 0.86$	PTACNIK <i>et al.</i> (2003)
2	<i>Tabellaria fenestrata</i>	0 bis 0.85	WETZEL (2001)
3	<i>Cyclostephanos invisitatus</i> + <i>Stephanodiscus minutulus</i>	0.03 bis 4.9 ( $\bar{x} = 1.1$ )	HORN & HORN (1993)
3	<i>Cyclotella</i> sp.	$\bar{x} = 0.46; 0.58$	PTACNIK <i>et al.</i> (2003)
6	<i>Coenochloris polycocca</i>	0 bis 0.85 ( $\bar{x} = 0.26$ )	HORN & HORN (1993)
6	<i>Oocystis rhomboidea</i>	$\bar{x} = 0.18$	PTACNIK <i>et al.</i> (2003)
8	<i>Aphanothece clathrata</i>	0 bis 2.9 ( $\bar{x} = 1$ )	HORN & HORN (1993)
8	<i>Snovella lacustris</i>	0.11	BURNS & ROSA (1980)
9	<i>Cryptomonas erosa</i>	0.31	BURNS & ROSA (1980)
9	<i>Cryptomonas marsonii</i>	0.32	BURNS & ROSA (1980)
9	<i>Rhodomonas minuta</i>	0.07	BURNS & ROSA (1980)
9	<i>Rhodomonas minuta</i>	$\bar{x} = 0$	PTACNIK <i>et al.</i> (2003)
10	<i>Fragilaria crotonensis</i>	0.14 bis 8.1 ( $\bar{x} = 3.5$ )	HORN & HORN (1993)
10	<i>Fragilaria crotonensis</i>	0.27	BURNS & ROSA (1980)
10	<i>Fragilaria crotonensis</i>	0.2 bis 0.65	WETZEL (2001)
10	<i>Fragilaria crotonensis</i>	$\bar{x} = 0.51; 0.95$	PTACNIK <i>et al.</i> (2003)
10	<i>Aulacoseira italica</i>	0.53 bis 4 ( $\bar{x} = 1.2$ )	HORN & HORN (1993)



**Abbildung 4.12:** Die Erweiterung der funktionellen Merkmale der Phytoplanktontypen in SALMO auf der Basis von BENNDORF (1979) ( $K_P$  und  $K_{Si}$ -Wert = Halbsättigungskonstanten für Phosphor und Silizium;  $T_{opt}$ ,  $T_{min}$  = optimale und minimale Wachstumstemperaturen;  $Brutto-v_s$  = Brutto-Sinkgeschwindigkeit).

und unbeweglich sind. Da sie aber auch aufgrund der Gallerte eine geringere Dichte haben als der Typ 2 oder 10, wurde  $v_s$  auf  $1.5 \text{ m d}^{-1}$  gesetzt. Im Gegensatz hierzu sind die großen Kolonien vom Typ 7 beweglich und müssen daher ein noch geringeres  $v_s$  aufweisen. Die hier gezeigten Werte für *Volvox* beruhen auf aktiven Auf- und Abwärtsbewegungen, so dass als Brutto-Sinkgeschwindigkeit der Minimalwert von *Pandorina* genommen wurde ( $0.05 \text{ m d}^{-1}$ , Tab. 4.4). Die aktive Bewegung in tiefere oder höhere Wasserschichten muss direkt simuliert werden und lässt sich nicht in der Brutto-Sinkgeschwindigkeit widerspiegeln. Ein eindrucksvolles Beispiel hierfür stellt auch *Microcystis* (Typ 8) dar, bei der die hohe Sinkgeschwindigkeit nicht passiv, sondern durch aktive Dichteregulation, verursacht sein muss (Tab. 4.4). Für den Typ 8 wurde ebenfalls ein Wert von  $0.05 \text{ m d}^{-1}$  angenommen, da er für große und bewegliche Phytoplankter steht.

Aus der Analyse ergeben sich insgesamt 10 funktionelle Merkmale für die Phytoplanktontypen in SALMO (Abb. 4.12). Die Vorschläge für die Parametrisierung der einzelnen funktionellen Typen sind in der Tabelle 4.6 zusammengefasst.

**Tabelle 4.6:** Die bisherigen und neuen funktionellen Phytoplanktontypen im Modell SALMO (PHOTXMAX = max. Brutto-Photosyntheserate;  $T_{opt}$ ,  $T_{min}$  = optimale und minimale Wachstumstemperaturen;  $K_I$ ,  $K_P$ ,  $K_{Si}$  = Halbsättigungskonstanten für Licht, Phosphor und Silizium;  $v_s$  = Brutto-Sinkgeschwindigkeit; F = Fressbarkeit durch Zooplankton; MOV = Beweglichkeit).

Typgruppe	PHOTXMAX ( $d^{-1}$ )	$T_{opt}$ ( $^{\circ}C$ )	$T_{min}$ ( $^{\circ}C$ )	$K_I$ - Wert	$K_P$ - Wert	$N_2$ - Fixierung	$K_{Si}$ - Wert	$v_s$ ( $m d^{-1}$ )	F	MOV
1) Nicht $N_2$ -fixierende fädige Cyanobakterien (z.B. <i>Planktothrix agardhii</i> )	mittel	25	2	gering	gering	nein	0	0.2	sehr gering	nein
2) Große Bacillariophyceen (z.B. <i>Asterionella formosa</i> )	mittel	20	2	gering	gering	nein	ja	2.5	gering	nein
3) Nanoplanktische Bacillariophyceen (z.B. <i>Cyclotella</i> )	hoch	23	5	gering	hoch	nein	ja	0.6	hoch	nein
4) $N_2$ -fixierende Cyanobakterien (z.B. <i>Anabaena</i> )	gering	30	2	gering	gering	ja	0	0.03	sehr gering	ja
5) Unbewegliche, nanoplanktische Chlorophyceen (z.B. <i>Chlorella</i> )	hoch	33	15	gering	hoch	nein	0	0.4	hoch	nein
6) Unbewegliche, koloniale gelatinöse Chlorophyceen (z.B. <i>Sphaerocystis</i> )	mittel	27	7	hoch	mittel	nein	0	1.5	gering	nein

Fortsetzung der Tabelle 4.6

Typgruppe	PHOTXMAX (d <sup>-1</sup> )	T <sub>opt</sub> (°C)	T <sub>min</sub> (°C)	K <sub>I</sub> - Wert	K <sub>P</sub> - Wert	N <sub>2</sub> - Fixierung	K <sub>Si</sub> - Wert	v <sub>s</sub> (m d <sup>-1</sup> )	F	MOV
<b>7)</b> Bewegliche, koloniale gelatinöse Chlorophyceen (z.B. <i>Pandorina</i> )	mittel	20	8	hoch	hoch	nein	0	0.05	gering	ja
<b>8)</b> Bewegliche, große Phytoplankter (z.B. <i>Microcystis</i> , <i>Ceratium</i> )	gering	28	10	hoch	mittel	nein	0	0.05	sehr gering	ja
<b>9)</b> Bewegliche Nanoplankter (z.B. Cryptophyceen, Chrysophyceen)	hoch	20	2	mittel	mittel	nein	0	0	hoch	ja
<b>(10)</b> Koloniale Bacillariophyceen (z.B. <i>Fragilaria crotonensis</i> )	mittel	25	2	mittel	mittel	nein	ja	2	gering	nein



## 4.5 Vergleich der neuen funktionellen Typgruppen in SALMO mit denen in PROTECH

Das PROTECH-Modell wurde bereits in Kapitel 2 detaillierter vorgestellt und diskutiert. Es enthält eine Phytoplankton-Datenbank von 18 Arten, die C-, S-, R- und CS-Typen zugeordnet sind (Tab. 4.7). Beim Vergleich von SALMO mit PROTECH scheint letzteres Modell weniger funktionelle Gruppen zu enthalten. Das täuscht jedoch, da sich die CSR-Typen weiter differenzieren. Tatsächlich besitzen die CSR-Typen mehr Eigenschaften als die in Tabelle 2.3 aufgelisteten, z.B. Siliziumabhängigkeit und Beweglichkeit, so dass mehr als 4 funktionelle Typen vorhanden sind (siehe z.B. *Chlorella*, *Rhodomonas*, Tab. 4.7). Weiterhin sind die Phytoplanktonparameter nicht nur durch einen Wert, z.B. der maximalen Wachstumsrate, der zellulären P-Aufnahmerate und der Sättigungslichtintensität, sondern durch einen Wertebereich gekennzeichnet (REYNOLDS, 1988b). Abhängig von der Morphologie der Phytoplankter ergeben sich verschiedene Parameterwerte. In den Publikationen werden diese jedoch nicht mit den konkreten Werten aufgelistet, so dass an dieser Stelle in C-, S-, R- und CS-Typen unterteilt wird. Alle 18 in PROTECH enthaltenen Phytoplankter können den neu konzipierten SALMO-Typgruppen zugeordnet werden (Tab. 4.7). Im Falle von *Ankistrodesmus* ist bei einzelligen Arten ohne Gallerthülle der Typ 5 und ansonsten der Typ 6 denkbar. Der SALMO-Typ 7 (z.B. *Volvox*, *Pandorina*) ist in PROTECH nicht vorhanden. Die Phytoplankton-Datenbank in PROTECH repräsentiert ein breites Spektrum von Phytoplanktontypen der gemäßigten Breiten (ELLIOTT *et al.*, 1999) und stellt daher eine gute Basis für die Simulation von Phytoplankton sukzessionen dar. Im erweiterten SALMO-Konzept findet sich diese Vielfalt funktioneller Phytoplanktontypen wieder.

**Tabelle 4.7:** Vergleich der PROTECH- und SALMO-Typen.

Art	PROTECH-Typ	SALMO-Typ
<i>Chlorella</i>	C	5
<i>Rhodomonas</i>	C	9
<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	C	3
<i>Ankistrodesmus</i>	R	5, 6
<i>Fragilaria</i>	R	10
<i>Asterionella</i>	R	2
<i>Melosira</i>	R	2
<i>Scenedesmus</i>	R	5
<i>Oscillatoria</i>	R	1
<i>Cryptomonas</i>	CS	9
<i>Stephanodiscus astraea</i>	CS	3
<i>Ceratium</i>	CS	8
<i>Aphanizomenon</i>	CS	4
<i>Anabaena</i>	CS	4
<i>Oocystis</i>	S	6
<i>Sphaerocystis</i>	S	6
<i>Snovella</i>	S	8
<i>Microcystis</i>	S	8

## 4.6 Vergleich der neuen funktionellen Typgruppen in SALMO mit denen im "EAWAG-Seenmodell"

Der Vergleich der SALMO-Typgruppen mit denen aus dem "EAWAG-Seenmodell" (1. Aggregationsniveau) weist eine hohe Übereinstimmung auf (Tab. 4.8). Dies zeigt, dass die bisherigen und neuen SALMO-Typen, abgeleitet u.a. von den Phytoplanktonsukzessionen in den Talsperren Bautzen und Saldenbach, repräsentativ für Standgewässer der gemäßigten Breiten sind. Einzelne Typgruppen, die z.B. den Arten *Dinobryon*, *Gymnodinium* und *Planktothrix rubescens* entsprechen, sind in SALMO noch nicht enthalten. Gerade *Planktothrix rubescens* ist im Zürichsee mit einem hohen Anteil an der Gesamt-Biomasse vertreten. Sie unterscheidet sich vom SALMO-Typ 1 (nicht N<sub>2</sub>-fixierende fädige Cyanobakterien vom Typ *Planktothrix agardhii*) in ihrer Beweglichkeit durch Gasvakuolen. Beide *Planktothrix*-Arten sind Schwachlichtarten und durch Zooplankter schlecht fressbar. Durch leichte Modifikationen müsste *Planktothrix rubescens* daher simulierbar sein. Im "EAWAG-Seenmodell" ist hingegen der SALMO-Typ 1 nicht vorhanden.

Der Vergleich zeigt, dass die Übertragbarkeit der SALMO-Typen auf andere Gewässer (Walensee, Greifensee) und damit die Allgemeingültigkeit des Modelles theoretisch gegeben sind. Jetzt müssen Simulationen mit den neuen SALMO-Typen an verschiedenen Gewässern erfolgen, um ihre Validierung vorzunehmen.

**Tabelle 4.8:** Vergleich der Typen im "EAWAG-Seenmodell" (1. Aggregationsniveau siehe MIELEITNER 2006) mit den SALMO-Typen.

"EAWAG-Seenmodell"-Typ	SALMO-Typ
kleine Flagellaten (B1)	9
kleine Grünalgen (B2)	5
kleine Diatomeen (B3)	3
große Diatomeen (B4)	2, 10
große Grünalgen (B5)	6, 7
<i>Dinobryon</i> (B6)	?
<i>Gymnodinium</i> (B7)	?
<i>Ceratium</i> , <i>Peridinium</i> (B8)	8
Cyanobakterien mit Schleimhülle (B9)	8
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (B10)	4
<i>Planktothrix rubescens</i> (B11)	?

# 5 Koloniale, gelatinöse, unbewegliche Chlorophyceen als funktionelle Typgruppe

## 5.1 Einleitung

Koloniale, gelatinöse, unbewegliche Chlorophyceen bilden aufgrund ihrer morphologischen und physiologischen Eigenschaften eine eigene funktionelle Phytoplanktontypgruppe (Typgruppe 6, Absatz 4.2.4, Tab. 4.6). Sie zeichnen sich häufig durch eine schlechte Fressbarkeit durch Zooplankter, durch einen hohen Lichtbedarf, einen mittleren Phosphorbedarf und relativ hohe minimale und optimale Wachstumstemperaturen aus. Sie werden für oligotrophe (KOMÁREK & FOTT, 1983) und mesotrophe Seen beschrieben (REYNOLDS, 1988a; NASELLI-FLORES & BARONE, 2000). SOMMER *et al.* (1986) formulierten im PEG-Modell das Erscheinen nicht fressbarer, kolonialer Chlorophyceen am Ende der Klarwasserphase in eutrophen Seen. Typische Vertreter sind *Oocystis*, *Dictyosphaerium*, *Coenochloris*, *Eutetramorus*, *Sphaerocystis* und *Micractinium*. Relativ gut untersucht wurde die Art *Sphaerocystis schroeteri* (*Pseudosphaerocystis lacustris*), die daher in der vorliegenden Arbeit als charakteristischer Stellvertreter für die gesamte Typgruppe verwendet wurde (Modellalge).

*Sphaerocystis* wird als ein schlecht fressbarer Phytoplankter beschrieben, der bei hohen Zooplankton-Biomassen im Gewässer auftritt (PORTER, 1976; CRUMPTON & WETZEL, 1982; SOMMER *et al.*, 2001; KAGAMI *et al.*, 2002). PORTER (1973, 1975, 1976) konnte zeigen, dass gelatinöse Chlorophyceen wie z.B. *S. schroeteri* bei der Anwesenheit von Daphnien und Copepoden in ihrer Biomasse sogar zunahmten, obwohl sie ingestiert wurden. Ihre Untersuchungen stellten heraus, dass die Gallert-hülle die Phytoplankter vor der Verdauung im Darmtrakt schützt und die gelatinösen Chlorophyceen die Darmpassage dazu nutzen, Phosphor und Kohlenstoff aufzunehmen. Diese Nährstoffaufnahme führte nach der Darmpassage zu einem verstärkten Wachstum der gelatinösen Chlorophyceen. Die Untersuchungen von STUTZMAN (1995) verdeutlichten aber, dass verschiedene Zooplankter gelatinöse, koloniale Grünalgen unterschiedlich gut verwerten konnten und demzufolge, je nach Futter, auch unterschiedliche Überlebens- und Reproduktionsraten besaßen. Die Ergebnisse in der Literatur zur unterschiedlichen Fressbarkeit gelatinöser Chlorophyceen müssen daher immer unter Berücksichtigung der Zooplanktonart betrachtet werden. Allgemein kann festgehalten werden, dass schlecht fressbare gelatinöse Chlorophyceen vom erhöhten Nährstoffrecycling bei hohen Zooplankton-Biomassen profitieren, insbesondere wenn Nährstofflimitation vorliegt (LEHMAN & SANDGREN, 1985; KAGAMI *et al.*, 2002).

*Sphaerocystis* ist empfindlich gegen Lichtmangel (LITCHMAN, 1998) und folglich empfindlich gegen starke Durchmischung (REYNOLDS *et al.*, 1984; TREMEL, 1996; KAGAMI *et al.*, 2002). Bei einer Phosphorlimitation verringerte sich ihre Wachstumsrate im Labor stark (LITCHMAN *et al.*, 2003) und

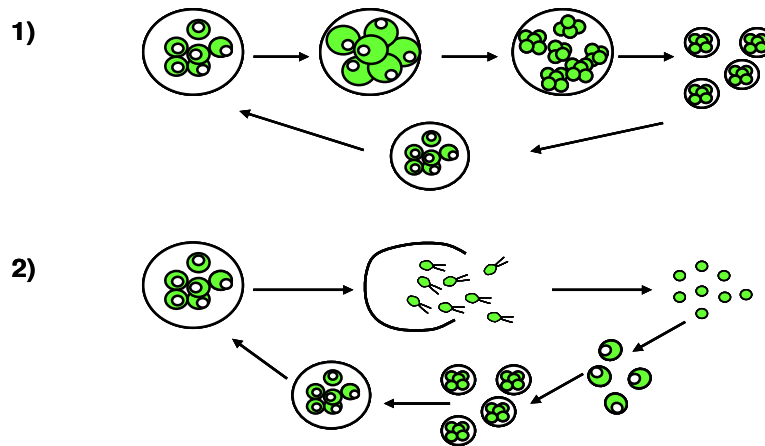
daher ist sie kein starker Konkurrent um Phosphor (GROVER, 1989a). Aufgrund ihres hohen Licht- und Kohlenstoffbedarfs wird sie bei einem Anstieg der P- und N-Konzentrationen im Gewässer von anderen Phytoplanktern auskonkurriert (z.B. durch *Volvox*, *Eudorina*, *Microcystis*; HAPPEY-WOOD, 1988; KÖHLER, 1992; REYNOLDS *et al.*, 2002). Ihr Auftreten in eutrophen Gewässern ist deshalb vorwiegend auf Perioden mit starkem Zooplanktonfraß beschränkt, z.B. in der 2. Hälfte der Klarwasserphase. Unter diesen Bedingungen besitzt sie aufgrund ihrer ökologischen Eigenschaften einen Konkurrenzvorteil gegenüber anderen Arten.

Im Folgenden werden die funktionellen Eigenschaften der gelatinösen kolonialen Chlorophyceen in Laborversuchen mit der Art *Sphaerocystis schroeteri* näher untersucht. Dazu wurden lichtabhängige Wachstumsversuche, durch Akklimatisation der Algen an verschiedene Lichtintensitäten, durchgeführt. Es wurden die lichtabhängigen Wachstumsraten sowie die physiologischen Reaktionen der Algen bezüglich des Chlorophyllgehaltes erfasst (spezifischer Absorptionsquerschnitt, Chl : BV - Verhältnis). Mit dem Phyto-PAM wurde die photosynthetische Aktivität der Algen während eines dreitägigen Wachstums in einer Batch-Kultur bei unterschiedlichen Lichtintensitäten ermittelt ( $ETR_{rel}$ ,  $ETR_{max}$ ,  $\alpha$ ,  $I_K$ ). Das experimentelle Design zielte auf folgende zwei Fragestellungen hin: 1) Wie wirken sich die unterschiedlichen Kultivierungslichtintensitäten auf die photosynthetische Aktivität der Algen aus? 2) Hat das Alter der Batchkultur einen zusätzlichen Einfluss auf die genannten Parameter? Weiterhin wurden Versuche zum Einfluss von direktem Fraß und Infochemikalien von *Daphnia galeata*  $\times$  *hyalina* auf die Größenstruktur und Wachstumsrate von *S. schroeteri* durchgeführt (KAMPE, 2004). Der in der Literatur beschriebene Fraßschutz von kolonialen, gelatinösen Grünalgen beruht einerseits auf ihrer Koloniegröße und andererseits auf der Gallerthülle (siehe oben). Folgende Fragestellungen wurden verfolgt: 1) Hat *Daphnia* einen Einfluss auf die Koloniegröße von *Sphaerocystis*? 2) Wenn ja, wird dieser Effekt durch Infochemikalien hervorgerufen oder allein nur durch direkte Fraßaktivität? 3) Wie sieht die Wachstumsrate von *Sphaerocystis* bei Anwesenheit von *Daphnia* und nicht nährstofflimitierten Bedingungen aus?

## 5.2 Material und Methoden

### 5.2.1 Systematik und Vermehrung der Modellalge *Sphaerocystis schroeteri*

*Sphaerocystis schroeteri* gehört zu den tetrasporalen Chlorophyceen und wird heute nach Ettl und Gärtner (1988) als *Pseudosphaerocystis lacustris* bezeichnet (Tab. 5.1). Ihre ellipsoidisch bis runden Zellen (7-10  $\mu\text{m}$  breit, 8-12  $\mu\text{m}$  lang) sind in einer strukturlosen Gallerte angeordnet (Ettl und Gärtner, 1988). Die Zellzahl pro Kolonie schwankt zwischen 2 -32. Innerhalb der Zellen ist der topfförmige Chloroplast und ein Pyrenoid erkennbar, letzteres enthält Eiweiß und ist mit einer Stärkehülle umgeben. Die Alge vermehrt sich sowohl über Autosporen als auch über 2-geißelige Zoosporen (Abb. 5.1). Die Autosporen sind unbegeißelte, asexuelle Fortpflanzungszellen, die sich innerhalb der Mutterkolonie bilden und bis 22  $\mu\text{m}$  groß werden können. Sie teilen sich innerhalb der Mutterkolonie und bilden kleine Kolonien, die durch das Verschleimen der Mutterzellwand frei werden (Abb. 5.1, Komárek & Fott, 1983). In seltenen Fällen können bei *Sphaerocystis schroeteri* Zoosporen (Schwärmer) beobachtet werden. Das sind begeißelte asexuelle Fortpflanzungszellen, die aus



**Abbildung 5.1:** Lebenszyklus von *S. schroeteri*, 1 = Autosporangienbildung innerhalb der Mutterkolonie; 2 = Zoosporenbildung

**Tabelle 5.1:** Systematische Einordnung von *Sphaerocystis schroeteri* nach ETTL und GÄRTNER (1988)

Stamm	<i>Chlorophyta</i>
Klasse	<i>Chlamydomphyceae</i>
Ordnung	<i>Tetrasporales</i>
Familie	<i>Palmellopsidaceae</i>
Gattung	<i>Pseudosphaerocystis</i> (früher <i>Sphaerocystis</i> )
Art	<i>Pseudosphaerocystis lacustris</i> ( <i>Sphaerocystis schroeteri</i> )

der Mutterzelle entlassen werden, heranwachsen und dann durch Teilung kleine Kolonien bilden. Sie können aber auch wieder Zoosporen produzieren (pers. Mitt. L. Krienitz, IGB Neuglobsow). Akineten (Dauerstadien) können bei ungünstigen Lebensbedingungen vorkommen und werden über Zoosporen wieder in vegetative Zellen umgewandelt (KOMÁREK & FOTT, 1983).

### 5.2.2 Wachstumsversuche

**Algenmaterial** Die Chlorophycee *Sphaerocystis schroeteri* stammte aus der Sammlung von Algenkulturen Göttingen (SAG 217-1b). Sie wurde dort unter dem wissenschaftlichen Namen *Coenochloris polycoeca* geführt. Während der Kultivierung konnten jedoch Zoosporen beobachtet werden (Umkehrmikroskop 400 - 1000fache Vergrößerung), so dass die Alge eindeutig als *Sphaerocystis schroeteri* identifiziert werden konnte (KOMÁREK & FOTT, 1983).

**Kulturbedingungen und Nährmedium** Die Phytoplankter wurden nicht axenisch in Batch-Ansätzen im Klimaschrank (Firma SANYO) bei 18, 20 und 22 °C und einem Hell-Dunkelrhythmus von 12 : 12 h herangezogen. Die Kultivierung erfolgte in Erlenmeyerkolben verschiedener Größe (50 - 500 ml), die zu einem Drittel mit Nährmedien befüllt waren. Die Erlenmeyerkolben befanden sich auf Schüttlern in kleinen Aquarien, die mit Lichtschutzfolien zur Erzeugung unterschiedlicher Lichtintensitäten beklebt waren (Firma Bruksafol, Hammelburg, Deutschland). Eine photometrische Überprüfung zeigte, dass die Lichtschutzfolien über den Wellenlängenbereich von 400 - 700 nm das Licht

**Tabelle 5.2:** Grünalgenmedium nach BORNES *et al.* (1973) modifiziert nach M. König-Rinke mit NaHCO<sub>3</sub> Puffer, pH 8.2

<b>Makronährelemente</b>	jeweils in 100 ml deionis. H <sub>2</sub> O lösen	
KNO <sub>3</sub>	10 g	
KH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub>	0.016 g	
CaCl <sub>2</sub> · 6H <sub>2</sub> O	3.7 g	
MgSO <sub>4</sub> · 7H <sub>2</sub> O	25 g	
NaHCO <sub>3</sub>	3.0 g	
<b>Mikronährelemente</b>	alles in 100 ml deionis. H <sub>2</sub> O lösen	
H <sub>3</sub> BO <sub>3</sub>	0.006 g	
MnSO <sub>4</sub> · H <sub>2</sub> O	0.017 g	
ZnSO <sub>4</sub> · 7H <sub>2</sub> O	0.03 g	
CuSO <sub>4</sub> · 5H <sub>2</sub> O	0.0025 g	
(NH <sub>4</sub> ) <sub>6</sub> MoO <sub>24</sub> · 4H <sub>2</sub> O	0.012 g	
<b>Fe-EDTA</b>	in 80 ml deionis. H <sub>2</sub> O lösen	
FeSO <sub>4</sub> · 7H <sub>2</sub> O	0.07 g	
Na <sub>3</sub> – EDTA · 2H <sub>2</sub> O	0.09 g	
<b>Herstellung von Fe-EDTA:</b> Substanzen in 80 ml deionisiertem Wasser lösen und aufkochen, abkühlen lassen und auf 100 ml im Messkolben auffüllen.		
<b>Stammlösung</b>	<b>alles in 1 L deionis. H<sub>2</sub>O lösen</b>	<b>Endkonzentration</b>
KNO <sub>3</sub>	10 ml	140 mg NL <sup>-1</sup> , 390 mg KL <sup>-1</sup>
KH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub>	10 ml	357 µg PL <sup>-1</sup> , 0.46 mg KL <sup>-1</sup>
CaCl <sub>2</sub> · 6H <sub>2</sub> O	1 ml	0.68 mg CaL <sup>-1</sup>
NaHCO <sub>3</sub>	10 ml	0.3 g L <sup>-1</sup> NaHCO <sub>3</sub>
MgSO <sub>4</sub> · 7H <sub>2</sub> O	1 ml	25 mg Mg L <sup>-1</sup> , 32.5 mg SL <sup>-1</sup>
Mikronährelemente	1 ml	
Fe-EDTA	1 ml	0.14 mg FeL <sup>-1</sup>

gleichmäßig absorbierten und somit für die Versuche geeignet waren. Die Lichtmessung erfolgte direkt in den Erlenmeyerkolben mittels eines sphärischen Mikroquantensensors (Firma Walz US-SQS-I, Lichtmessgerät LI-189). Die eingestellten Lichtintensitäten reichten von 80 bis 300 µmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>. Für die Kultivierung von *S. Schroeteri* wurden folgende Nährmedien getestet: MIII KS Nährmedien von NICKLISCH & FIETZ (2001) und das Grünalgenmedium von KUHLE & LORENZEN (1964) modifiziert nach BORNES *et al.* (1973). Das MIII KS Medium hatte einen pH-Wert von 8.3, während das Grünalgenmedium einen pH-Wert von 6 besaß und mit großen Mengen KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub> gepuffert war. Als alternative Puffer für das Grünalgenmedium wurden NaHCO<sub>3</sub> (pH 8.2, Tab. 5.2) und HEPES (4-(2-Hydroxyethyl)-piperazin-1-ethan-sulfonsäure, Pufferbereich 6.8 - 8.2, Tab. 5.3) getestet. Der pH-Wert des Nährmediums mit HEPES wurde mit HCl oder NaOH auf pH 6.8 eingestellt und anschließend sterilfiltriert (Sartorius Druckluftfiltrationsanlage SM 16260, 5 L). Die Kulturen wurden nicht belüftet.

**Messgrößen** Zur Versuchsdurchführung musste eine geeignete und schnelle Messmethode zur indirekten Biovolumenbestimmung etabliert werden. Dazu erfolgte die Bestimmung der **Zellzahl** von

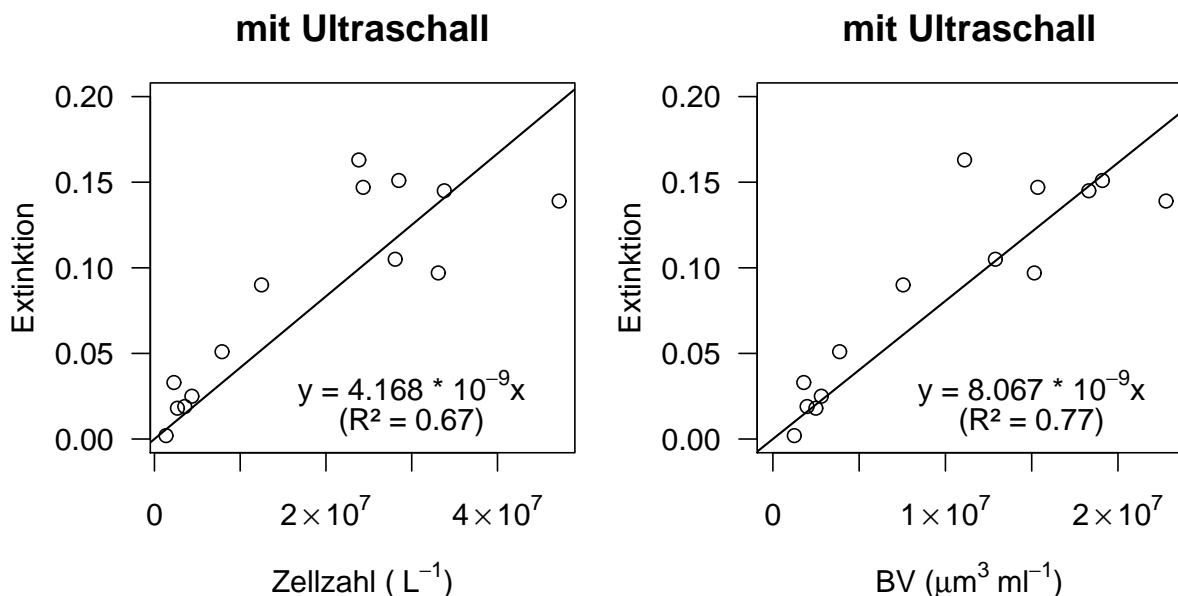
**Tabelle 5.3:** Grünalgenmedium nach BORNS *et al.* (1973) modifiziert nach M. König-Rinke mit HEPES Puffer, pH 6.8

<b>Makronährelemente</b>	jeweils in 100 ml deionis. H <sub>2</sub> O lösen	
KNO <sub>3</sub>	10 g	
KH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub>	0.016 g	
CaCl <sub>2</sub> · 6H <sub>2</sub> O	3.7 g	
MgSO <sub>4</sub> · 7H <sub>2</sub> O	25 g	
<b>Mikronährelemente</b>	alles in 100 ml deionis. H <sub>2</sub> O lösen	
H <sub>3</sub> BO <sub>3</sub>	0.006 g	
MnSO <sub>4</sub> · H <sub>2</sub> O	0.017 g	
ZnSO <sub>4</sub> · 7H <sub>2</sub> O	0.03 g	
CuSO <sub>4</sub> · 5H <sub>2</sub> O	0.0025 g	
(NH <sub>4</sub> ) <sub>6</sub> MoO <sub>24</sub> · 4H <sub>2</sub> O	0.012 g	
<b>Mikronährelement</b>	extra in 100 ml deionis. H <sub>2</sub> O lösen	
NaCl	0.925 g	
<b>Fe-EDTA</b>	in 80 ml deionis. H <sub>2</sub> O lösen	
FeSO <sub>4</sub> · 7H <sub>2</sub> O	0.07 g	
Na <sub>3</sub> – EDTA · 2H <sub>2</sub> O	0.09 g	
<b>Herstellung von Fe-EDTA:</b> Substanzen in 80 ml deionisiertem Wasser lösen und aufkochen, abkühlen lassen und auf 100 ml im Messkolben auffüllen.		
<b>Stammlösung</b>	<b>alles in 1 L deio- nis. H<sub>2</sub>O lösen</b>	<b>Endkonzentration</b>
KNO <sub>3</sub>	10 ml	140 mg NL <sup>-1</sup> , 390 mg KL <sup>-1</sup>
KH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub>	2.8 ml	100 µg PL <sup>-1</sup> , 0.13 mg KL <sup>-1</sup>
CaCl <sub>2</sub> · 6H <sub>2</sub> O	1 ml	0.68 mg Ca L <sup>-1</sup>
NaCl	10 ml	3.6 mg Na L <sup>-1</sup>
MgSO <sub>4</sub> · 7H <sub>2</sub> O	1 ml	25 mg Mg L <sup>-1</sup> , 32.5 mg S L <sup>-1</sup>
Mikronährelemente	1 ml	
Fe-EDTA	1 ml	0.14 mg Fe L <sup>-1</sup>
HEPES-Puffer	0.94 g	4 mM L <sup>-1</sup>

*S. Schroeteri* mit vorheriger Ultraschallbehandlung der Proben am Umkehrmikroskop in 2 ml Flachkammern (Ultraschallsonde Bandelin Sonopuls GM 70, Cycle 70 %). Es wurden immer 2 Zählstreifen pro Kammer ausgezählt. Durch die Ultraschallbehandlung zerfallen die Kolonien in Einzelzellen und damit wird die Genauigkeit beim Erfassen der Zellzahl erhöht. Die Ultraschallintensität wurde so gewählt, dass noch keine Zerstörung der Zellen auftrat. Durch Vermessen von 100 Einzelzellen wurde das mittlere Zellbiovolumen ermittelt. Ebenfalls eine Ultraschallbehandlung wurde bei der **Extinktionsmessung** in der 5 cm Küvette (Hellma Optisches Glas Typ 6030) bei 436 nm am Photometer angewandt (Perkin Elmer UV / VIS Spectrometer Lambda 12). NICKLISCH & KOHL (1983) setzten diese Methode zur indirekten Biomassebestimmung von *Microcystis*-Kolonien am Photometer ein. Die **Fluoreszenzintensität** wurde mit und ohne vorheriger Ultraschallbehandlung der Proben

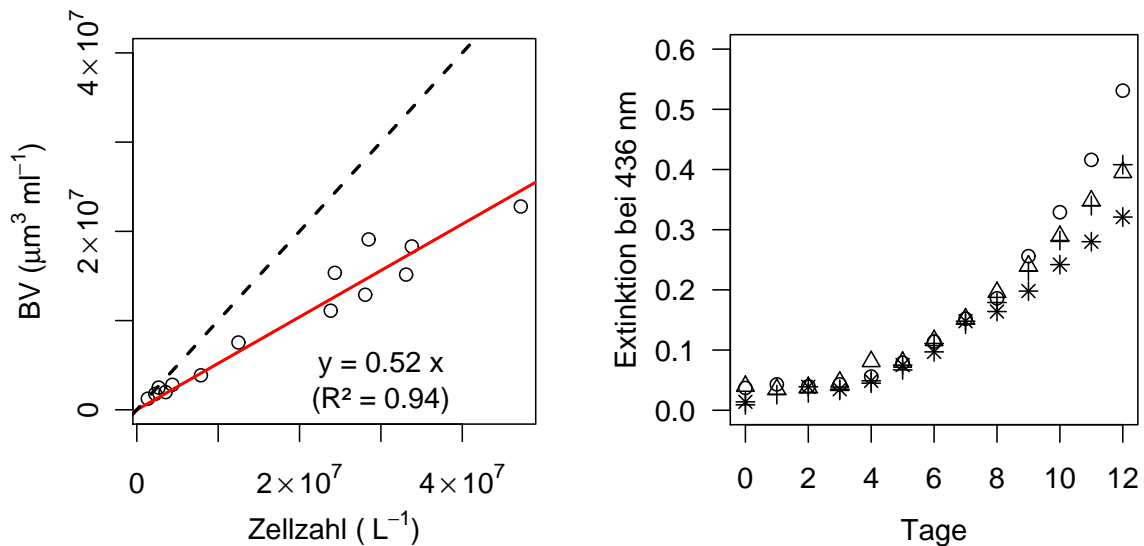
am Luminescence Spectrometer (Perkin Elmer LS 50 B) gemessen. Dazu wurde die Chlorophyll *a*-Fluoreszenz bei einer Wellenlänge von 450 nm angeregt und die Intensität am Fluoreszenzmaximum bei 685 nm abgelesen.

**Methodenvergleich zur Bestimmung der Wachstumsrate** Die Korrelation zwischen Extinktion und Zellzahl zeigte ein niedrigeres Bestimmtheitsmaß als die zwischen Extinktion und Biovolumen (Abb. 5.2). Die Autosporen von *Sphaerocystis* vergrößerten sich vor ihrer Zellteilung stark. Im Anschluss fand die Zellteilung in 4 kleine Zellen pro Autospore statt. Diese vergrößerten sich erst später im Laufe des Wachstums. Die Zellzahl nahm demzufolge in einem höheren Maße zu als das Biovolumen (5.3, links). Da das Wachstum durch die Biovolumenzunahme charakterisiert ist, ist in diesem Falle die Zellzahl ein schlechter Biomasseparameter (siehe auch DAUTA, 1982). Daher wurden alle weiteren Messgrößen immer auf Biovolumen bezogen. Beim Bezug der Fluoreszenzintensität auf das Biovolumen (mit Ultraschallbehandlung) war ein deutlich nicht-linearer Zusammenhang bei geringen Biovolumina sichtbar. Wie stark der Einfluss der Ultraschallbehandlung auf den physiologischen Zustand der Zellen und damit auf die Fluoreszenz ist, ist unklar. Eine Messung der Fluoreszenz an intakten Kolonien ist wiederum durch die Beschattung einzelner Zellen auch fehlerbehaftet. Aus diesen Gründen wurde die Fluoreszenzmethode letztlich nicht verwendet. Es kam deshalb die Messung der Extinktion bei 436 nm in der 5 cm Küvette, mit Ultraschallbehandlung und Blindwert (Algenfiltrat), für die Berechnung der Biovolumenänderung pro Zeiteinheit zum Einsatz (Gleichung in Abb. 5.2, rechts). Die Verwendung der Extinktion zur indirekten Biomasseabschätzung wurde auch an anderen Phytoplanktern erfolgreich angewandt (NICKLISCH & KOHL, 1983; NICKLISCH, 1998).



**Abbildung 5.2:** Beziehung zwischen der Extinktion bei 436 nm in der 5 cm Küvette und der Zellzahl (links) bzw. dem Biovolumen (rechts) für *S. schroeteri* unter Berücksichtigung des Filtrates der Algenkultur (22 °C, 12 : 12 h Hell-Dunkelrhythmus, 100 μmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>, Ultraschall: 20 sec. max. Stärke).





**Abbildung 5.3:** Beziehung zwischen Zellzahl und Biovolumen (links) sowie zeitlicher Verlauf der Extinktion in einer Batch-Kultur von *S. Schroeteri* (rechts, 22 °C, 12 : 12 h Hell-Dunkelrhythmus,  $100 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ , gestrichelte Linie zeigt 1:1 Gerade an, Symbole kennzeichnen Einzelwerte).

**Berechnung der Wachstumsrate** Zur Bestimmung der lichtabhängigen Wachstumsrate von *S. Schroeteri* wurden Batch-Versuche durchgeführt. Dafür wurden Vorkulturen von *Sphaerocystis* für 7 d an die verschiedenen Lichtintensitäten akklimatisiert und zwischenzeitlich immer wieder verdünnt, um die Kulturen in der exponentiellen Wachstumsphase zu halten. Zu Beginn der Versuche wurde die Algensuspension stark verdünnt, so dass keine Selbstbeschattung auftreten konnte. Die Kulturen zeigten ein exponentielles Wachstum (Abb. 5.3, rechts). Die Berechnung der Wachstumsrate ( $\mu$ ) richtete sich nach den Rohdaten. Da die Streuung der Messwerte über die Dauer der Batch-Versuche zunahm (Abb. 5.3, rechts), wurden die Messwerte logarithmiert (Linearisierung der Extinktionswerte) und die Wachstumsrate (Anstieg der Geraden) nach Gleichung 5.1 bestimmt. Die Variablen  $x_1$  und  $x_2$  entsprechen den Extinktionen der Algenkulturen zu den Zeitpunkten  $t_1$  und  $t_2$ . Für die Beschreibung der lichtabhängigen Wachstumsrate wurde eine Photosynthesefunktion mit Lichthemmung von BAUMERT (1996) angewendet (Gl. 5.2). Der Parameter  $\alpha$  kennzeichnet den Anfangsanstieg der Funktion,  $\beta$  die Lichthemmung und  $\gamma$  das Chl : C-Verhältnis im Phytoplankter. Es wurde ein konstantes  $\gamma$  von 0.04 verwendet, da keine geeigneten Messwerte für *Sphaerocystis* vorlagen.

$$\mu = \frac{\ln(x_2) - \ln(x_1)}{t_2 - t_1} \quad (5.1)$$

$$\mu = \frac{\mu_{max}}{\gamma} \cdot \left(1 - e^{-\alpha \cdot \gamma \cdot PAR / \mu_{max}}\right) \cdot e^{-\beta \cdot \alpha \cdot \gamma \cdot PAR / \mu_{max}} \quad (5.2)$$

### 5.2.3 Phyto-PAM-Messungen

**Theoretische Grundlagen der PAM-Fluorometrie** Bei der Absorption photosynthetisch aktiver Strahlung (400 - 700 nm) durch Phytoplankter oder höhere Pflanzen wird die Lichtenergie von den akzessorischen Pigmenten zum Chlorophyll *a* im Photosystem II (PS II, Absorptionsmaximum bei 680 nm) weitergeleitet. Der größte Teil der Lichtenergie wird durch die Elektronentransportkette in chemische Energie umgewandelt (Photosynthese). Ein geringerer Teil der Lichtenergie wird in Form von Wärme frei. Ein ebenfalls relativ geringer Anteil des absorbierten Lichtes wird als Fluoreszenz emittiert, wobei dieser Anteil umso höher ist, je geringer der Elektronentransport zum PS I abläuft. Bei Raumtemperatur stammen dabei 95 % der Fluoreszenz vom PS II (SCHREIBER *et al.*, 1995). Die Änderung der Fluoreszenzintensität bei verschiedenen Anregungswellenlängen und Lichtintensitäten ist daher ein Maß für die photosynthetische Aktivität von Phytoplanktern oder höheren Pflanzen.

**Das Phyto-PAM** Die Chlorophyll *a* -Fluoreszenz wurde mit einem Phyto-PAM (Puls-Amplitude-Modulation, Firma Walz, Effeltrich, Germany, Phyto-ED-Einheit) gemessen. Hierbei wird mit verschiedenen gepulsten Lichtintensitäten und Wellenlängen die Chlorophyll *a* -Fluoreszenz angeregt. Das Phyto-PAM sendet Messlicht (nicht photosynthetisch aktivierendes Licht), aktinisches Licht (photosynthetisch aktivierendes Licht) und Sättigungslichtpulse aus. Das Messlicht emittiert zur Unterscheidung verschiedener Phytoplanktonklassen bei 470, 520, 645 und 665 nm. Das aktinische Licht am Phyto-PAM wird bei 655 nm emittiert (max. Lichtintensität  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PAR) und dient der Analyse des Zustandes der Elektronentransportkette vom Photosystem II zum Photosystem I. Mit den Sättigungspulsen werden die maximalen Fluoreszenzintensitäten dunkel- und lichtadaptierter Phytoplankter bestimmt.

**Berechnung der Photosyntheseparameter** Werden Phytoplankter für mind. 20 min im Dunkeln inkubiert, so zeigen sie bei anschließender Bestrahlung mit nicht aktinischem Messlicht eine minimale Fluoreszenzintensität ( $F_0$ ), die sogenannte Grundfluoreszenz. Sie stammt ausschließlich vom Antennensystem des Photosystems II, das heißt, die Grundfluoreszenz ist unabhängig von der Dunkelreaktion.  $F_0$  ist proportional zur Menge des absorbierten Lichtes und der Chlorophyll *a* -Konzentration. Aus der unterschiedlichen Zusammensetzung der Antennenpigmente (akzessorische Pigmente) in den Photosystemen ergibt sich jedoch eine unterschiedliche Effizienz der Weiterleitung der Lichtenergie zum Chlorophyll *a* am PS II (Reaktionszentrum). Deshalb muss für die Chlorophyll *a* -Bestimmung am Phyto-PAM eine Kalibrierung durchgeführt werden (z.B. mittels HPLC, photometrische oder fluorometrische Chlorophyll *a* -Messung). Bei dunkeladaptierten Phytoplanktern sind alle Reaktionszentren am Photosystem I und II oxidiert (offen), der Elektronenakzeptor  $Q_A$  liegt im oxidierten Zustand vor. Trifft jetzt Starklicht (Sättigungslichtpuls) auf die Antennenpigmente, so werden die Reaktionszentren sofort reduziert (geschlossen) und es kommt zu einem "Elektronenstau". Dadurch steigt die Fluoreszenzintensität stark an ( $F_m$ ). Erst wenn der Abtransport der Elektronen wieder anläuft (nach ca. 30 - 60 s, TÜMPLING & FRIEDRICH, 1999), geht die Fluoreszenzintensität wieder zurück. Dieser Fluoreszenzanstieg wird nach seinem Entdecker Kautsky-Effekt genannt (KAUTSKY & HIRSCH, 1931). Die Differenz zwischen maximaler ( $F_m$ ) und minimaler Fluoreszenzintensität ( $F_0$ ) einer dunkeladaptierten Phytoplanktonprobe wird variable Fluoreszenzintensität ( $F_v$ ) genannt (Gl. 5.3). Diese

variable Fluoreszenz ist ein Maß für die Elektronenabgabe vom PS II zur Elektronentransportkette. Die maximale Quantenausbeute ( $\Phi_{max}$ ) ist der Quotient aus variabler und maximaler Fluoreszenz dunkeladaptierter Phytoplankter und stellt ein Maß für die maximale Effizienz der Quantenausnutzung am PS II für photochemische Prozesse dar (siehe Gl. 5.4).

$$F_v = F_m - F_0 \quad (5.3)$$

$$\Phi_{max} = \frac{F_v}{F_m} \quad (5.4)$$

Bei einer an Licht adaptierten Phytoplanktonprobe nimmt die Anzahl reduzierter Reaktionszentren zu, so dass bereits die Grundfluoreszenz  $F_0$  erhöht ist ( $F$ ). Die bei einem sättigenden Lichtpuls entstehende maximale Fluoreszenz wird dann  $F'_m$  genannt. Die variable Fluoreszenz einer an Licht adaptierten Probe ( $F'_v$ ) ergibt sich dann aus Gl. 5.5. Daraus kann die effektive Quantenausbeute ( $\Phi_e$ , engl. yield) lichtadaptierter Phytoplankter abgeleitet werden (Gl. 5.6).

Die Elektronentransportrate (ETR) berechnet sich nach GENTY *et al.* (1989) und HOFSTRAAT *et al.* (1994) aus der effektiven Quantenausbeute ( $\Phi_e$ ), der eingestrahnten photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) und dem effektiven Absorptionsquerschnitt des Photosystems II ( $a_{PSII}^*$ , siehe Gl. 5.7). Da jedoch  $a_{PSII}^*$  nicht mit dem Phyto-PAM, sondern nur mit der "pump and probe"-Fluoreszenztechnik direkt gemessen werden kann (KOLBER & FALKOWSKI, 1993; HARTIG *et al.*, 1998), wird die relative Elektronentransportrate ( $ETR_{rel}$ ) nach Gl. 5.8 bestimmt (GENTY *et al.*, 1989; HOFSTRAAT *et al.*, 1994). Das PC-Programm des Phyto-PAM berechnet die effektive Quantenausbeute ( $\Phi_e$ , engl. yield) automatisch. An die ETR - PAR -Kurven wurden dann verschiedene Primärproduktionsmodelle angepasst und miteinander verglichen (siehe Absatz 5.3.4). Dabei stellte sich das Modell nach WEBB *et al.* (1974) als gut heraus und anhand dessen wurden der Anfangsanstieg ( $\alpha$ ), die maximale Elektronentransportrate ( $ETR_{max}$ ) sowie die Lichtsättigungsintensität ( $I_K$ ) der ETR - PAR -Funktion berechnet (Gl. 5.9).

$$F'_v = F'_m - F \quad (5.5)$$

$$\Phi_e = \frac{F'_v}{F'_m} \quad (5.6)$$

$$ETR = PAR \cdot \Phi_e \cdot a_{PSII}^* \quad (5.7)$$

$$ETR_{rel} = \frac{ETR}{a_{PSII}^*} = PAR \cdot \Phi_e \quad (5.8)$$

$$ETR = ETR_{max} \cdot \left(1 - e^{(-\alpha \cdot I / ETR_{max})}\right) \quad (5.9)$$

**Durchführung** Zu Beginn wird die Verstärkung (gain) des Fluoreszenzsignales der Phytoplanktonprobe bestimmt. Anschließend wird eine Probe filtriert (Spritzenvorsatzfilter Minisart NML Sartorius 0.2  $\mu\text{m}$ ) und die Fluoreszenz des Filtrates gemessen. Dieser Blindwert wird automatisch von den Messwerten subtrahiert. Nachdem eine Teilmenge der Phytoplanktonprobe 20 min im Dunkeln inkubiert wurde, erfolgte über das Messlicht die Bestimmung der Grundfluoreszenz ( $F_0$ ) und der maximalen Fluoreszenz ( $F_m$ ). An einer weiteren Probe wurde durch Erhöhung des Anteiles des aktinischen Lichtes die ETR - PAR -Kurve aufgezeichnet, wobei 5 Lichtstufen im limitierenden und 4 im lichtgesättigten Bereich lagen (Tab. 5.4). Bei jeder Lichtintensität wurde  $F$  und  $F'_m$  bestimmt. Die Lichtstufen wurden mit einem sphärischen Mikroquantensensors (Firma Walz US-SQS-I, Lichtmessgerät LI-189) überprüft, da sich im Laufe der Zeit die Lichtintensitäten verändern können.

**Tabelle 5.4:** Technische Einstellungen am Phyto-PAM

Sättigungspulsintensität	10
Sättigungspulslänge (ms)	500
Dämpfung	3fach
Gain (Verstärkung)	11 - 15
Lichtstufen ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	2, 4, 15, 29, 57, 187, 324 591, 855, 1365

**Kulturbedingungen von *S. Schroeteri*** Für die Phyto-PAM-Messungen wurde *S. Schroeteri* bei 20 °C, 12 : 12 h Hell-Dunkelrhythmus und 80, 130 und 300  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  eine Woche in Batch-Ansätzen vorkultiviert. Pro Lichtintensität wurden 3 Parallelen angesetzt. Die Kulturen wurden während der Vorkultur immer wieder mit Nährmedium verdünnt, so dass sie sich in der exponentiellen Wachstumsphase befanden. Für die Phyto-PAM-Messungen wurden die Kulturen am ersten Tag stark verdünnt und dann 3 Tage als Batch-Kulturen wachsen gelassen. In dieser Zeit wurden täglich folgende Parameter der ETR - PAR -Kurven erfasst:  $ETR_{rel}$ ,  $ETR_{max}$ ,  $\alpha$  und  $I_K$ .

#### 5.2.4 Spezifischer Absorptionsquerschnitt

Der spezifische Absorptionsquerschnitt kennzeichnet die Absorptionsfläche für photosynthetisch aktive Strahlung in  $\text{m}^2$  pro mg Chlorophyll *a*. Er kann zur Berechnung der Photosyntheserate aus der relativen Elektronentransportrate, gemessen am Phyto-PAM, herangezogen werden (GILBERT *et al.*, 2000b, weitere Angaben siehe 5.3.4). Grundsätzlich unterscheiden sich die Phytoplankter in der Zusammensetzung ihrer lichtabsorbierenden Pigmente. So können z.B. unterschiedliche Mengen Chlorophyll *a* pro Chloroplast vorhanden sein oder die Art der akzessorischen Pigmente (Chlorophyll *b*,

c; Carotinoide; Phycobiline, Fucoxanthine) unterscheiden sich. Dies führt auch zu einer unterschiedlichen Ausnutzung der verschiedenen Wellenlängen des Lichtes und unterschiedlicher Weiterleitung der Lichtenergie zu den Photosystemen. Daraus resultiert, dass der Absorptionsquerschnitt zwischen den Phytoplanktonklassen variiert und auch artspezifisch sein kann. Chlorophyceen weisen als wichtigste Pigmente Chlorophyll *a*, Chlorophyll *b*,  $\beta$ -Carotin, Lutein, Violaxanthin und Neoxanthin auf (VAN DEN HOEK *et al.*, 1993). Die Absorptionsmaxima von Chlorophyll *a* liegen bei 410, 430 und 662 nm, während Chlorophyll *b* bei 455 und 644 nm maximal Licht absorbiert (BOGORAD, 1962). Der Absorptionsquerschnitt verändert sich ebenfalls in Abhängigkeit von der Lichtintensität (siehe auch Absatz 5.3.2). Deshalb wurde er zusätzlich zu den o.g. Parametern der ETR-PAR-Kurven für die verschiedenen Kultivierungslichtintensitäten bestimmt.

Das *in vivo* Absorptionsspektrum normalisiert auf Chlorophyll *a* ( $a_{\lambda}^*$  in  $\text{m}^2 \text{mg Chl. } a^{-1}$ ) wird über die Absorption der Pigmente im Bereich von 400 - 700 nm am Spektrometer ermittelt (Gl. 5.10, BERNER *et al.*, 1989). Dafür wurde von der Algenkultur eine definierte Menge (ca. 30 - 80 ml) über einen Glasfaserfilter filtriert (GMF 5, 25 mm, Sartorius) und anschließend der Glasfaserfilter in den Strahlengang des Spektrometers eingebracht. Als Referenz diente ein sauberer Glasfaserfilter. Anschließend wurden die Filter zur fluorometrischen Chlorophyll *a* -Bestimmung verwendet (siehe Absatz 3.2.5). Auch hier wurden die Proben vor der Messung nicht angesäuert, da Grünalgen viel Chlorophyll *b* enthalten, welches durch die Säure degradiert wird und dadurch die Messung stört (STICH & BRINKER, 2005). In Gleichung 5.10 bedeuten *A* die mit Pigmenten belegte Fläche des Filters,  $E_{\lambda}$  die Absorption bei einer bestimmten Wellenlänge  $\lambda$  und  $m_{\text{chla}}$  die Masse an Chlorophyll *a* auf dem Filter. Der mittlere spektrale spezifische Absorptionsquerschnitt ( $a^*$ ) berechnet sich aus dem Mittelwert von  $a_{\lambda}^*$  über den Wellenlängenbereich 400 - 700 nm. Der spezifische Absorptionsquerschnitt darf nicht mit dem in Gleichung 5.7 genannten effektivem Absorptionsquerschnitt ( $a_{\text{PSII}}^*$ ) verwechselt werden. Während ersterer sowohl die Absorption am PS II und PS I misst, steht  $a_{\text{PSII}}^*$  für die Lichtabsorption direkt am PS II. Diese kann nur mit dem "pump and probe"-Fluorometer gemessen werden (KOLBER & FALKOWSKI, 1993; HARTIG *et al.*, 1998).

$$a_{\lambda}^* = \frac{E_{\lambda} * A}{m_{\text{chla}}} \quad (5.10)$$

### 5.2.5 Zooplankton-Phytoplankton-Interaktionen

Dieser Absatz beinhaltet Ergebnisse aus der assoziierten Diplomarbeit von KAMPE (2004).

**Kulturbedingungen von *S. schroeteri* und *Daphnia galeata* × *hyalina*** Für die Anzucht und für die Experimente wurden sowohl *Sphaerocystis* als auch die Daphnien in filtriertem Wasser (0.2  $\mu\text{m}$  Membranfilter Schleicher & Schüll) aus der Talsperre Saidenbach bei 18 °C und  $125 \pm 5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  kultiviert (Hell-Dunkel-Zyklus 16 : 8 h). Das Talsperrenwasser wurde nach der Filtration 2 Wochen kühl und nicht axenisch gelagert, damit sich eventuell vorhandene Infochemikalien abbauen konnten. Anschließend erfolgte eine Anreicherung mit Phosphor, um gesättigte Nährstoffbedingungen zu erreichen ( $> 100 \mu\text{g P L}^{-1}$ ,  $> 4.2 \text{mg N L}^{-1}$ ). Die Daphnien erhielten dreimal wöchentlich *Scenedesmus* sp. und einmal pro Woche *Sphaerocystis* als Futter. *Sphaerocystis* wuchs im nährstoffan-

gereicherten Talsperrenwasser gut. Die Erlenmeyerkolben wurden auf Schüttlern im Abstand von 10 min für 1 min bewegt.

**Direkter Fraßversuch** Die Fraßversuche wurden unter folgenden Versuchsbedingungen durchgeführt: 18 °C, 125  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , Hell-Dunkel-Zyklus 12 : 12 h. Das Algeninokulum mit *Sphaerocystis schroeteri* betrug für jeden Batch-Versuch  $2300 \pm 250$  Zellen  $\text{ml}^{-1}$  ( $1.2 \text{ mm}^3 \text{ L}^{-1} \pm 0.13 \text{ mm}^3 \text{ L}^{-1}$ ) und die Versuchsdauer 96 h. Für den direkten Fraßversuch wurde eine Daphniendichte von 100 Ind.  $\text{L}^{-1}$  eingestellt. Die Zooplankter waren ähnlich groß ( $1.8 \pm 0.2$  mm). Der Versuch beinhaltete jeweils 5 Parallelen für die Ansätze mit und ohne Daphnien (Kontrollen). Es fand sowohl eine Bestimmung der Wachstumsrate ( $d^{-1}$ ) von *Sphaerocystis*, als auch ihrer Koloniegröße statt (Einteilung in Größenklassen).

**Infochemikalienversuch** Der Infochemikalienversuch fand unter den gleichen Versuchsbedingungen wie der o.g. Versuch statt. Die Daphnien wurden für 24 h in Talsperrenwasser mit *Scenedesmus* sp. (80 %) und *Sphaerocystis* (20%) gefüttert. Das Wasser wurde anschließend durch Glasfaserfilter (Sartorius) filtriert und zu Beginn der Experimente und nach 48 h zugegeben. Mit diesem Versuchsdesign wurde die Wirkung einer eventuell vorhandenen Infochemikalie getestet. Es kann hierbei nicht geklärt werden, ob diese Infochemikalie durch Daphnien (Kairomon) oder von verletzten Algen produziert wird (Schreckstoff). Die Endkonzentration des Infochemikalienwassers entsprach einer Daphniendichte von 50 Ind.  $\text{L}^{-1}$ . Bei einer Infochemikalienkonzentration von nur 5 Ind.  $\text{L}^{-1}$  *Daphnia galeata*  $\times$  *hyalina* fand LÜRLING (2003) bereits eine Wirkung auf *Scenedesmus*, so dass die hier verwendete Konzentration von 50 Ind.  $\text{L}^{-1}$  als ausreichend hoch eingeschätzt werden kann. Die Kontrollen enthielten kein Infochemikalienwasser, ihnen wurde jedoch ebenfalls nach 48 h ein entsprechendes Volumen an Talsperrenwasser zugesetzt. Auch hier fand eine Bestimmung der Wachstumsrate ( $d^{-1}$ ) von *Sphaerocystis* und ihrer Größenklassen statt. Es wurden jeweils 5 Parallelansätze untersucht und die Versuchsdauer lag ebenfalls bei 96 h.

## 5.3 Ergebnisse und Diskussion

### 5.3.1 Wachstumsversuche

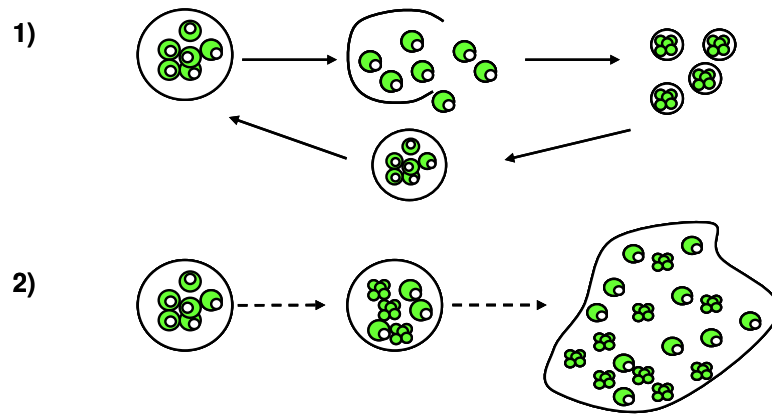
**Nährmedium** Im MIII KS Medium mit einem pH-Wert von 8.2 wuchs *S. schroeteri* in morphologisch veränderter Form. Es kam zur Bildung von Palmelloidstadien, welche nur bei ungünstigen Wachstumsbedingungen entstehen (Abb. 5.4, Abb. 5.5). Im Grünalgenmedium von KUHLE & LORENZEN (1964) modifiziert nach BORNS *et al.* (1973) mit einem pH-Wert von 6 ( $\text{KH}_2\text{PO}_4$ -Puffer) zeigte *S. schroeteri* ein sehr gutes Wachstum (Abb. 5.5). Ebenfalls ein gutes Wachstum zeigten die Algen im Medium mit dem HEPES-Puffer (pH 6.8). Hierbei wurde sichergestellt, dass der HEPES-Puffer keine organische Nährstoffquelle für die Algen darstellte (kein Dunkelwachstum im Medium). Im modifizierten Medium mit  $\text{NaHCO}_3$  als Puffer und einem pH-Wert von 8.2 wuchs *S. schroeteri* nicht. Der pH-Wert und damit die  $\text{CO}_2$ -Verfügbarkeit scheinen ein wichtiger Faktor für das Wachstum von *S. schroeteri* zu sein. Die Nährmedienversuche deuten darauf hin, dass *S. schroeteri* kein Hydrogencarbonat verwerten kann. ČEPÁK & LUKAVSKÝ (1994) fanden bei einer Zugabe von 0.05 g  $\text{L}^{-1}$

NaHCO<sub>3</sub> zu einem Nährmedium von Zehnder (STAUB, 1961) bei *Botryococcus braunii* auch Wachstum oberhalb von einem pH-Wert von 8.3. Der pH-Wert stieg in ihren Batch-Ansätzen über 11 an und das lieferte den Beweis, dass *B. braunii* Hydrogencarbonat verwerten kann. Da *S. Schroeteri* trotz ausreichender Nährstoffe und Licht in den Nährmedien mit einem pH-Wert von 8.2 entweder kein Wachstum oder nur ein schlechtes Wachstum mit Palmelloidstadien zeigte, kann von einer Abhängigkeit des Wachstums der Alge von freiem CO<sub>2</sub> ausgegangen werden. Für die Wachstumsversuche wurde daher das Grünalgenmedium nach BORNS *et al.* (1973) modifiziert nach M. König-Rinke (pH 6.8), welches sich prinzipiell auch für P-abhängige Wachstumsversuche eignet, verwendet (Tab. 5.3).

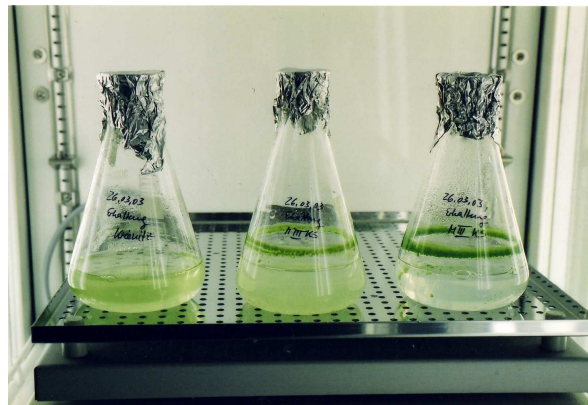
**Morphologie der Algenkulturen** In den Algenkulturen ohne Zooplankter konnte ein deutlich veränderter Lebenszyklus beobachtet werden. Die Autosporen wurden frühzeitig aus der Mutterkolonie entlassen, ohne dass vorher eine Zellteilung stattfand (Abb. 5.4). Das führte zu einer großen Zahl freier Autosporen (Einzelzellen) im Medium. Sie vergrößerten sich und im Lichtmikroskop war die sich anschließende Zellteilung sehr gut zu erkennen (Abb. 5.6). Die Bildung der Tochterkolonien fand somit immer erst außerhalb der Mutterkolonien statt, was im Gegensatz zu den Beschreibungen in der Bestimmungsliteratur steht (KOMÁREK & FOTT, 1983; VAN DEN HOEK *et al.*, 1993, siehe Abb. 5.1). Die Koloniegröße konnte zeitlich aufgrund dieses Lebenszyklus variieren (Abb. 5.7). Bei ungünstigen Wachstumsbedingungen bildeten sich Palmelloidstadien (Abb. 5.4). Diese sind bereits makroskopisch an der Flockenbildung und dem Wachstum an der Gefäßwand zu erkennen und mikroskopisch an den großen, unregelmäßigen Kolonien mit Tochterkolonien und Einzelzellen (Abb. 5.5). In alten Algenkulturen traten teilweise kleine tropfenförmige, zweigeißelige Zoosporen auf (Anzahl > 4 pro Kolonie, 400-1000fache Vergrößerung). Kurz nachdem sie die Mutterkolonie verlassen hatten, warfen sie ihre Geißeln ab und nahmen eine runde Form an.

**Die lichtabhängige Wachstumsrate** Die lichtabhängigen Wachstumsversuche wurden in Batch-Ansätzen bei 18, 20 und 22 °C durchgeführt. Die Wachstumsraten bei den unterschiedlichen Temperaturen waren nicht verschieden, so dass alle Werte zusammen dargestellt wurden (Abb. 5.8). Aus der Literaturrecherche im Abschnitt 4.4 war eine optimale Wachstumstemperatur ( $T_{opt}$ ) für *Sphaerocystis* zwischen 20 und 35 °C zu erwarten. Eventuell würde sich daher die Wachstumsrate noch oberhalb von 22 °C erhöhen. Die bei rund 20 °C gefundene lichtabhängige maximale Wachstumsrate ( $\mu_{max}$ ) war relativ hoch für eine koloniale Alge (0.96 d<sup>-1</sup>) und wurde bei einer Lichtintensität von 250  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  erreicht. Bei sehr hohen Lichtintensitäten wie 500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  verringerte sich die Wachstumsrate wieder. Dieser Rückgang kann auf erhöhte Photorespiration zurückgeführt werden (LAMPERT und SOMMER, 1993).

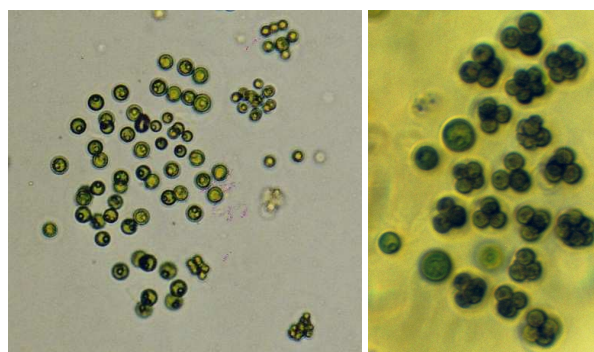
SCHNOOR & DI TORO (1980) haben allgemein für Chlorophyceen ein  $\mu_{max}$  zwischen 1 und 1.75 d<sup>-1</sup> angegeben. Im Anhang sind verschiedene maximale Wachstumsraten für Phytoplankter bei 20 °C aufgelistet (siehe Tab. A.1). Die Werte für unbewegliche, koloniale Chlorophyceen (Typ 6) liegen zwischen 0.45 bis 1.39 d<sup>-1</sup>, sind aber nur bedingt miteinander vergleichbar, weil sie bei unterschiedlicher Tageslichtlänge gemessen wurden. Für *S. Schroeteri* wird ein  $\mu_{max}$  von 1.1 d<sup>-1</sup> bei einem 12 h Tag angegeben (LITCHMAN, 2000) und dieser Wert stimmt gut mit dem hier gefundenen  $\mu_{max}$  von 0.96 d<sup>-1</sup> überein.



**Abbildung 5.4:** Veränderter Lebenszyklus von *S. Schroeteri*, 1 = Autosporenbildung außerhalb der Mutterkolonie; 2 = Bildung eines Palmelloidstadiums

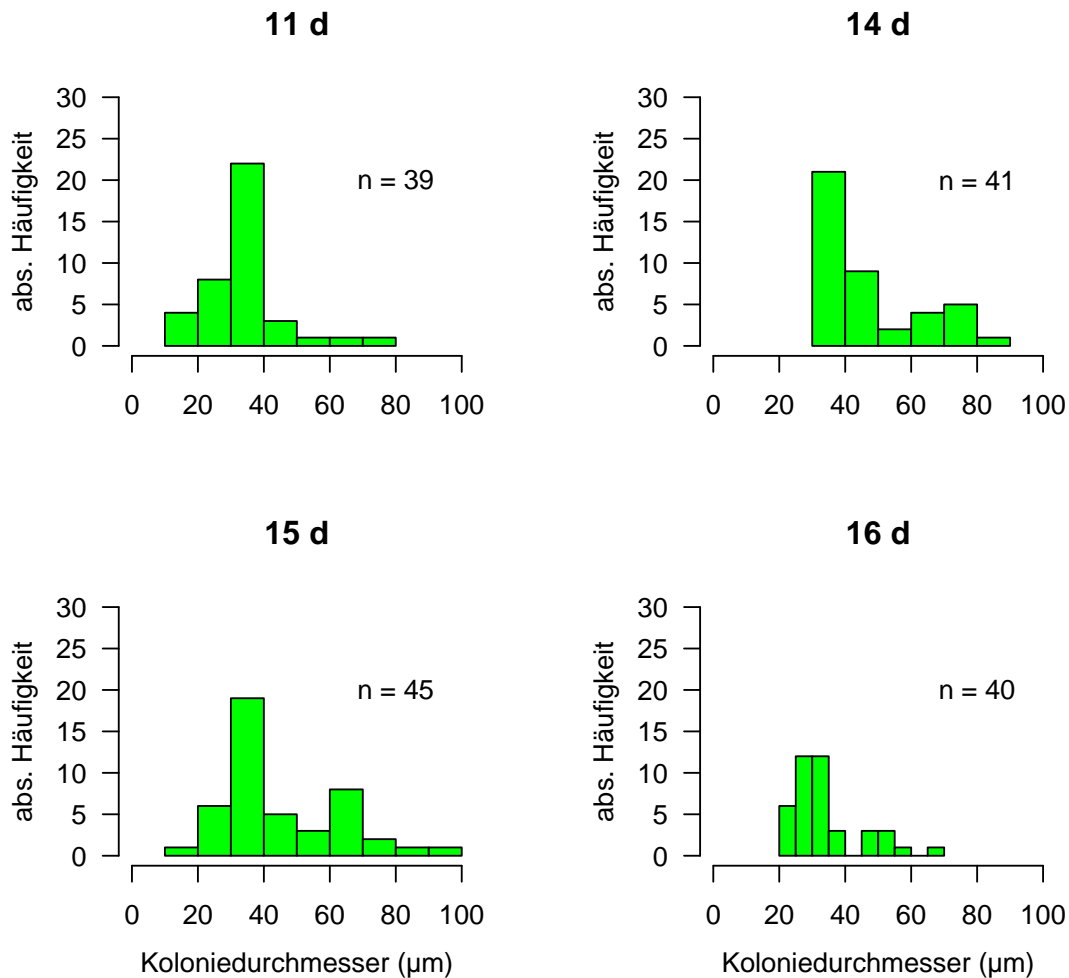


**Abbildung 5.5:** Das Wachstum von *S. Schroeteri* im Medium von KUHLE & LORENZEN (1964) modifiziert nach BORNES *et al.* (1973, pH 6, Batch links); im MIII KS Medium von NICKLISCH & FIETZ (2001, pH 8.2, Batch Mitte und rechts) kommt es hingegen zum verstärkten Anheften an der Kontaktzone zwischen Medium und Luft durch Palmelloidstadien



**Abbildung 5.6:** Autosporen von *S. Schroeteri* außerhalb der Mutterkolonie und Teilung der Autosporen (Foto: M. König-Rinke)

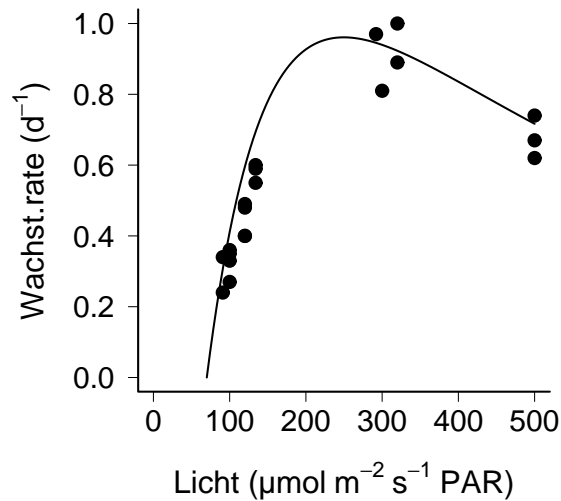




**Abbildung 5.7:** Die Koloniegröße von *Sphaerocystis schroeteri* 11, 14, 15 und 16 Tage nach dem Ansetzen einer Vorkultur (18 °C, 12 : 12 h Hell-Dunkelrhythmus, 90 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>).

Die optimale Lichtintensität ( $I_{opt}$ ) bei rund 20 °C für *Sphaerocystis* ist sehr hoch (250 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) und kennzeichnet sie als eine Starklichtart (Abb. 5.8).  $I_{opt}$  ist ebenfalls temperaturabhängig und bewegte sich z.B. für *Coelastrum microporum* im Temperaturbereich von 15 bis 35 °C zwischen 190 und 400 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (BOUTERFAS *et al.*, 2002). Bei 20 °C und 15 : 9 h Hell-Dunkel-Zyklus konnten  $I_{opt}$ -Werte für *Coelastrum microporum*, *Chlorella vulgaris* und *Selenastrum minutum* von 260, 140 und 180 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> gemessen werden (DAUTA *et al.*, 1990; BOUTERFAS *et al.*, 2002). Somit scheinen viele Vertreter der Chlorophyceen eine hohe Lichtintensität für ein optimales Wachstum zu benötigen.

Auch der Lichtkompensationspunkt ( $I_{Komp}$ ), der durch Extrapolation der Messwerte gefunden wurde, lag für *Sphaerocystis* sehr hoch, bei 70 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Leider fehlen eigene experimentelle Daten aus dem Bereich < 90 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> und bei 200 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (Abb. 5.8). Diese Bereiche wären zu einer genaueren Beschreibung des lichtabhängigen Wachstums wertvoll gewesen. Es gibt nicht viele Angaben zu  $I_{Komp}$  für verschiedene Phytoplankter in der Literatur. Die gefundenen Werte, die bei 20 °C, aber verschiedenen Hell-Dunkel-Zyklen gemessen wurden, befinden sich jedoch weit unter dem hier für *Sphaerocystis* berechneten  $I_{Komp}$  (Tab. 5.5). Alle Werte zu  $I_{Komp}$  wurden



**Abbildung 5.8:** Lichtabhängige, nicht nährstofflimitierte Wachstumsraten von *S. schroeteri* (Batchkultur;  $20 \pm 2$  °C; 12 : 12 h Hell-Dunkelrhythmus; Photosynthesefunktion nach BAUMERT, 1996, konstantes Chl : C -Verhältnis ( $\gamma$ ) von 0.04; siehe Gleichung 5.2;  $R^2=0.9$ ).

**Tabelle 5.5:** Der Lichtkompensationspunkt für verschiedene Phytoplankter bei 20 °C ( $I_{\text{Komp}}$  in  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , \* Freiland).

Art	L : D (h)	$I_{\text{Komp}}$	Quelle
<i>Stephanodiscus neoastraea</i>	12 : 12	1.99	NICKLISCH & FIETZ (2001)
<i>Planktothrix agardhii</i>	12 : 12	0	NICKLISCH & FIETZ (2001)
<i>Limnothrix redekei</i>	15 : 9	1.17	NICKLISCH (1992)
Chlorococcale, Diatomeen, Cryptomonaden*	?	0.34	BENNDORF (1980)

durch Anpassung einer Funktion an die Messdaten ermittelt. Da der Lichtkompensationspunkt von der Tageslänge abhängig ist (NICKLISCH & FIETZ, 2001), sind die bei 24 h konstanter Lichtintensität gewonnenen  $I_{\text{Komp}}$ -Werte für Phytoplankter und die davon abgeleiteten Ergebnisse eher fragwürdig (siehe z.B. LITCHMAN & KLAUSMEIER, 2001). Außer für die Schwachlichtarten *Planktothrix agardhii*, *Limnothrix redekei* und *Stephanodiscus neoastraea* (Tab. 5.5), gibt es auch Abschätzungen für Phytoplankter im Freiland (TS Bautzen, BENNDORF, 1980). Danach beträgt  $I_{\text{Komp}}$  im Mittel für 3 Probenahmetage bei rund 20 °C und freiem  $\text{CO}_2 > 0$ ,  $0.34 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Dieser Wert bestätigt die geringen Messwerte in Tabelle 5.5.

Der Zellteilungsrythmus von Phytoplanktern wird häufig durch den Tag-Nacht-Zyklus gesteuert und läuft damit nicht kontinuierlich ab (DAUTA, 1982; FALKOWSKI, 1984; AHN *et al.*, 2002). Damit hat die Tageslänge, unabhängig von der Tageslichtdosis, einen entscheidenden Einfluss auf die Wachstumsrate der Phytoplankter. Weiterhin unterliegt die Nährstoffaufnahme der Phytoplankter ebenfalls dem Tag-Nacht-Zyklus, wobei z.B. die Tag-Nacht-Dynamik der P-Aufnahmerate artspezifisch sein kann (OVERBECK, 1962; BENNDORF, 1968; AHN *et al.*, 2002; LITCHMAN *et al.*, 2004). Wenn die P-Aufnahme tagsüber stattfindet, wird der Wettstreit der Phytoplankter um Phosphor durch

**Tabelle 5.6:** Wachstumsraten von *Sphaerocystis Schroeteri* mit und ohne P-Limitation und bei unterschiedlicher Tageslichtlänge (20 °C, 100  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , LITCHMAN *et al.*, 2003).

P-Konz. ( $\mu\text{g P L}^{-1}$ )	L : D (h)	$\mu$ ( $\text{d}^{-1}$ )
keine P-Limitation	18 : 6	0.62
31	18 : 6	0.16
keine P-Limitation	6 : 18	0.32
31	6 : 18	0.1

die Tageslänge direkt beeinflusst (LITCHMAN & KLAUSMEIER, 2001; LITCHMAN *et al.*, 2004). Der jahreszeitliche Wechsel der Tageslänge ist damit ein wichtiger Steuerfaktor für die Dominanzverhältnisse im Phytoplankton und somit für die Phytoplanktonsukszession (SOMMER, 1994; LITCHMAN & KLAUSMEIER, 2001). Ohne Nährstofflimitation ist die Wachstumsrate von *S. schroeteri* bei kurzer Tageslänge gering und steigt dann mit der Tageslänge linear an. LITCHMAN *et al.* (2003) fanden bei 20 °C und 100  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  Licht folgenden Zusammenhang für *S. schroeteri* (Gl. 5.11,  $R^2=0.98$ ):

$$\mu = (0.0217 \cdot \text{Tageslänge}) + 0.2 \quad (5.11)$$

Das ergibt bei 20 °C und 100  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  Licht für einen 12 h Tag eine Wachstumsrate von 0.46  $\text{d}^{-1}$ . Die Kulturen im Labor wiesen unter diesen Bedingungen eine Wachstumsrate von 0.42  $\text{d}^{-1}$  auf (abgeleitet aus der Funktion in Abb. 5.8). Die Wachstumsraten aus LITCHMAN *et al.* (2003) und die ermittelten Wachstumsraten in dieser Arbeit liegen folglich in der gleichen Größenordnung.

Bei einer Nährstofflimitation verändert sich die Beziehung zwischen Wachstumsrate und Tageslänge (LITCHMAN *et al.*, 2003). Durch eine schwache Phosphorlimitation (31  $\mu\text{g P L}^{-1}$ ) verringerten sich die Wachstumsraten von *Sphaerocystis* auf 26 bis 30 % der ursprünglichen, nicht P-limitierten Wachstumsraten (Tab. 5.6). Der Rückgang der Wachstumsrate bei P-Limitation war stärker bei langer Tageslichtlänge als bei kürzerer. Das gleiche gilt auch für die maximalen spezifischen Photosyntheseraten (siehe LITCHMAN *et al.*, 2003).

### 5.3.2 Spezifischer Absorptionsquerschnitt

Phytoplankter können sich an Änderungen der Lichtintensität oder der Lichtzusammensetzung akklimatisieren. Die Lichtakklimatisation kann auf morphologischer Ebene (z.B. Zellvolumen), Zellebene (Pigment- und Lipidgehalt) oder physiologischer Ebene (z.B. Wachstum, Respiration) geschehen (FALKOWSKI & LA ROCHE, 1991). *Sphaerocystis* wurde an drei verschiedene, konstante Lichtintensitäten akklimatisiert (Hell-Dunkel-Rhythmus 12 : 12 h). Bei einer Abnahme der konstanten Lichtintensität von 300 auf 80  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  verringerte sich dabei der mittlere spezifische Absorptionsquerschnitt ( $a^*$ ) von 0.0077 auf 0.0042  $\text{m}^2 \cdot (\text{mg Chl.a})^{-1}$  (Abb. 5.9, Tab. 5.7). Es ist ein bekanntes Phänomen, dass die Akklimatisation von Phytoplanktern an geringe Lichtintensitäten mit einer Verringerung von  $a^*$  verbunden ist (FALKOWSKI & LA ROCHE, 1991). Diese Änderung kann nicht nur auf einen Faktor, sondern auf 5 verschiedene morphologische und physiologische Faktoren zurückgeführt werden (BERNER *et al.*, 1989):

1. Änderung der Zellgröße und Zellform der Algen,

2. Änderung der Größe der Chloroplasten, der Chloroplastenform, der Anzahl und Verteilung der Chloroplasten in der Zelle,
3. Änderung des Grades der Faltung der Thylakoidmembran,
4. Änderung der optischen Eigenschaften der Thylakoidmembran (höhere/geringere Transparenz),
5. Änderung der absoluten oder relativen Häufigkeit des Chlorophylls und der akzessorischen Pigmente (Pigmentierungseffekt).

Die ersten 4 Faktoren gehören zum sogenannten "package effect" und verändern die optischen Eigenschaften der Algenpartikel durch hauptsächlich morphologische Veränderungen der Zellen oder der Zellbestandteile (BERNER *et al.*, 1989). Der letzte Punkt beinhaltet die Änderung des Pigmentgehaltes. Diese Änderung und die Änderung der Zellgröße und Zellform (Punkt 1) haben einen Effekt auf das in verschiedenen Phytoplanktonmodellen verwendete Chl : BV bzw. Chl : C- Verhältnis (STEEL, 1995; BAUMERT, 1996; GEIDER *et al.*, 1996; LEFÈVRE *et al.*, 2003). Wie sich in den Untersuchungen von BERNER *et al.* (1989) zeigte, war die Variabilität des spezifischen Absorptionsquerschnittes bei einer Grünalge zu 51 - 57 % auf den "package effect" und zu 43 - 49 % auf eine veränderte Pigmentzusammensetzung zurückzuführen. Hierbei konnte er zeigen, dass der "package effect" weniger durch die Zellgröße als durch die Thylakoidmembran-Faltung und Membrantransparenz beeinflusst wurde. LITCHMAN *et al.* (2003) konnten bei *Sphaerocystis Schroeteri* eine signifikante Zunahme des Chlorophyll *a* -Gehaltes pro Zelle bei kurzer Tageslichtlänge beobachten. Dies ist mit der Wirkung einer konstant geringen Lichtintensität vergleichbar. GEIDER & OSBORNE (1992) stellten fest, dass die Abnahme des spezifischen Absorptionsquerschnittes immer ein Indiz für einen starken "package effect" ist. Daraus kann geschlossen werden, dass die Abnahme von  $a^*$  mit abnehmender Lichtintensität bei *Sphaerocystis* auf eine Kombination aus Pigmentänderung (mehr Chlorophyll *a* pro Zelle bei geringem Licht) und dem "package effect" zurückzuführen ist (Punkte 1-4).

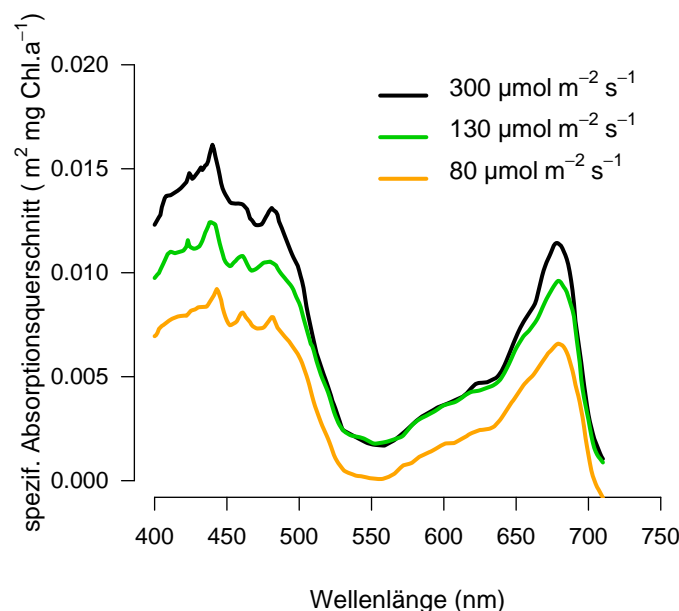
Vergleichbare mittlere Absorptionsquerschnitte unter ähnlichen Bedingungen wie die hier im Labor gemessenen, wiesen die Diatomee *Stephanodiscus neoastraea* und die Chlorophyceae *Scenedesmus*

**Tabelle 5.7:** Mittlerer, spektraler, spezifischer Absorptionsquerschnitt ( $a^*$  in  $\text{m}^2 \text{mg}^{-1} \text{Chl. a}$ ) verschiedener Phytoplankter für verschiedene Kultivierungslichtintensitäten (20 °C; 12 : 12 h Hell-Dunkel-Zyklus; bei FLAMELING & KROMKAMP (1997) 10 : 14 h Hell-Dunkel-Zyklus; Licht in  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

Art	Licht	$a^*$	Quelle
<i>S. schroeteri</i>	300	0.0077	M. König-Rinke
<i>S. schroeteri</i>	130	0.0065	M. König-Rinke
<i>S. schroeteri</i>	80	0.0042	M. König-Rinke
<i>Scenedesmus protuberans</i>	50-53	0.006-0.007	FLAMELING & KROMKAMP (1997)
<i>Stephanodiscus neoastraea</i>	111.1	0.0077	FIETZ & NICKLISCH (2002)
<i>Planktothrix agardhii</i>	145.8	0.017	FIETZ & NICKLISCH (2002)

*mus protuberans* auf (siehe Tab. 5.7). Die fädige Blaualge *Planktothrix agardhii* zeigte dagegen einen höheren Absorptionsquerschnitt, das bedeutet, pro mg Chlorophyll *a* wird eine höhere Lichtabsorption realisiert (Tab. 5.7). Das könnte z.B. auf die Zellform dieser Alge zurückgeführt werden, oder auf die speziellen akzessorischen Pigmente (Phycobiline).

Die Akklimatisation der Algen an fluktuierendes Licht erfolgt anders als an konstant hohes oder geringes Licht (FALKOWSKI, 1984; FIETZ & NICKLISCH, 2002). Die Reaktion der Phytoplankter scheint dabei artspezifisch und abhängig von der Lichtperiode und der mittleren Lichtintensität zu sein (LITCHMAN, 2000). Das *in vivo* Absorptionsspektrum betreffend, fand NICKLISCH (1998) kaum Veränderungen bei *Scenedesmus*, *Synedra* und *Stephanodiscus* bei fluktuierendem Licht im Vergleich zu konstantem Licht bei gleicher Tageslichtdosis. Dagegen stieg bei den Cyanobakterien *Limnothrix* und *Planktothrix* die Lichtabsorption durch Chlorophyll *a* und Phycobiline trotz gleicher Tageslichtdosis an. Cyanobakterien akklimatisieren sich an fluktuierendes Licht auf die gleiche Art und Weise wie an geringes Licht (NICKLISCH & WOITKE, 1999). Dagegen war die Änderung im Pigmentgehalt der Chlorophyceen und Diatomeen artspezifisch (NICKLISCH & WOITKE, 1999). Im Falle von *Stephanodiscus neoastraea* änderte sich der Pigmentgehalt bei fluktuierendem Licht und gleicher Tageslichtlänge im Vergleich zu konstantem Licht nicht (FIETZ & NICKLISCH, 2002). Dafür zeigte diese Alge Änderungen in der Größe und Anzahl der PS II-Einheiten. Natürliche Fluktuationen des Lichtes oder der Tageslänge verändern laut NICKLISCH & WOITKE (1999) nur leicht den Markerpigmentgehalt (z.B. Luteine, Carotinoide) oder das Verhältnis von Markerpigmenten zu Chlorophyll *a* in Phytoplanktern. Ein wesentlich bedeutsamerer Einfluss geht von fluktuierendem Licht auf die Wachstumsrate der Phytoplankter aus (siehe z.B. NICKLISCH, 1998; NICKLISCH & WOITKE, 1999; LITCHMAN, 2000; NICKLISCH & FIETZ, 2001).



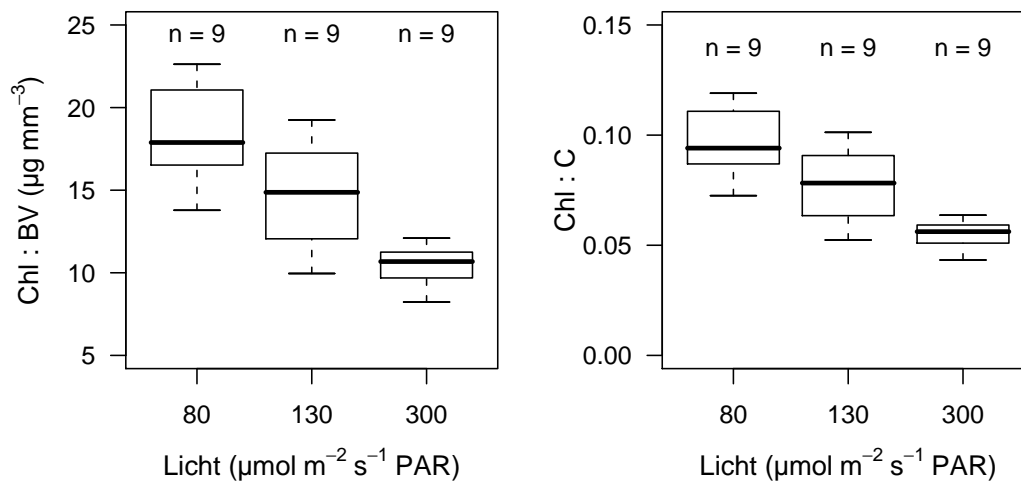
**Abbildung 5.9:** Spezifische Absorptionsspektren von *Sphaerocystis schroeteri* für verschiedene Kultivierungslichtintensitäten (für 80, 130, 300  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , n = 3, 4, 3; 20 °C; 12 : 12 h Hell-Dunkelzyklus).

### 5.3.3 Chlorophyll : BV und Chlorophyll : C -Verhältnis

Das Verhältnis von Chlorophyll zu Biovolumen oder Kohlenstoff kann Aufschluss über den physiologischen Status der Phytoplankter geben (GEIDER, 1987). Es ist von Bedeutung, wenn Chlorophyll in Biomasse umgerechnet werden soll, denn der Chlorophyllgehalt der Phytoplankter ist artspezifisch und von äußeren Faktoren abhängig, ebenso wie der Kohlenstoffgehalt (GEIDER, 1987; FELIP & CATALAN, 2000). Weiterhin muss das Chl : C -Verhältnis bekannt sein, um von chlorophyllspezifischen Photosyntheseraten auf Wachstumsraten zu schließen (GEIDER, 1987). Da hier Chlorophyceen untersucht wurden, die einen deutlichen Anteil an Chlorophyll *b* besitzen, wurde die Chlorophyll *a* -Bestimmung ohne vorheriges Ansäuern der Proben am Fluorometer durchgeführt (Erklärung siehe STICH & BRINKER, 2005, Absatz 5.2.2). Die Unterschiede zwischen den Chlorophyll-Konzentrationen mit und ohne Ansäuern waren erheblich. Das Biovolumen von *Sphaerocystis* wurde mittels Extinktionsmessung und der Regressionsgleichung in Abbildung 5.2 (rechts) ermittelt. Das daraus berechnete Verhältnis von Chl. *a* : BV bei *Sphaerocystis* sank mit steigender Kultivierungslichtintensität signifikant (multiple lineare Regression:  $p = 1.56 \cdot 10^{-6}$ ,  $F = 40$ ,  $Df = 1$ , Abb. 5.10). Aber auch der Messtag hatte einen signifikanten Einfluss auf das Chl. *a* : BV -Verhältnis (multiple lineare Regression:  $p = 0.048$ ,  $F = 4$ ,  $Df = 1$ ). Dies kann nur durch eine ungleiche Erhöhung des Biovolumens im Vergleich zum Chlorophyll *a* in den Zellen, während des Wachstums der Algen in der Batchkultur, erklärt werden. Für die Verringerung des Chl. *a* : BV -Verhältnisses mit zunehmender Lichtintensität kann sowohl die Zunahme der Zellgröße der Algen als auch die Verringerung der Chlorophyll *a* -Konzentration pro Zelle (Pigmentierungseffekt) verantwortlich sein (siehe auch Absorptionsquerschnitt Absatz 5.3.2, BERNER *et al.*, 1989). Für Phytoplankter werden allgemein Verhältnisse zwischen 0.5 und  $24 \mu\text{g mm}^{-3}$  Chl. *a* angegeben (Tab. 5.8). Somit liegt das gefundene Verhältnis von maximal 22 und minimal  $8 \mu\text{g Chl. a mm}^{-3}$  für *Sphaerocystis schroeteri* im oberen Bereich des beobachteten Wertebereiches (Abb. 5.10 links). Geringere Chl. *a* : BV -Verhältnisse wurden durch NICKLISCH & WOITKE (1999) bei 120 bis  $180 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ( $20^\circ\text{C}$ , 12 : 12 h) für verschiedene Phytoplankter gemessen (HPLC-Messung, Tab. 5.8). Die Chlorophyceen hatten jedoch den höchsten Chlorophyll *a* -Gehalt pro Biovolumen im Vergleich zu den Diatomeen und Cyanobakterien (NICKLISCH & WOITKE, 1999). Dies bestätigte sich auch in Freilandstudien von FELIP & CATALAN (2000). Die Dinophyceen besitzen dagegen einen sehr geringen Chlorophyll *a* -Gehalt pro Biovolumen (GEIDER, 1987; FELIP & CATALAN, 2000).

Über folgende Annahmen wurde eine Umrechnung von Biovolumen (Frischmasse) in Kohlenstoff durchgeführt, welcher nicht direkt bestimmt werden konnte: 44 % der Frischmasse ist Trockenmasse; 90 % der Trockenmasse besteht aus organischen Bestandteilen und davon sind 48 % Kohlenstoff (REYNOLDS, 2006). Das ergibt für *Sphaerocystis* im Wertebereich von 80 bis  $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ein maximales Chl : C -Verhältnis von 0.12 und ein minimales von 0.04 (Abb. 5.10 rechts).

Das Chl : C -Verhältnis ist von äußeren Faktoren wie der Lichtintensität, der Nährstoffkonzentration, der Temperatur und inneren, zellphysiologischen Faktoren abhängig (GEIDER, 1987; RIEMANN *et al.*, 1989). Zwischen steigender Lichtintensität und dem Chl : C -Verhältnis besteht bei konstanter Temperatur ein negativer, linearer Zusammenhang (GEIDER, 1987), der auch in den Daten für *Sphaerocystis* zu erkennen ist (Abb. 5.10). Steigende Temperatur bewirkt einen exponentiellen Anstieg des



**Abbildung 5.10:** Chlorophyll *a* : Biovolumen-Verhältnisse (links) und Chlorophyll *a* : Kohlenstoff-Verhältnisse (rechts) lichtakklimatisierter *Sphaerocystis*-Kulturen (20 °C; 12 : 12 h Hell-Dunkelzyklus; Boxen: 25 - 75 % aller Werte und Median, Whisker: Minimum, Maximum).

**Tabelle 5.8:** Chlorophyll *a* : Biovolumen-Verhältnisse ( $\mu\text{g mm}^{-3}$  Chl. *a*) verschiedener Phytoplankter.

Art	Chl. <i>a</i> : BV	Quelle
<i>Limnothrix redekei</i>	3.22	NICKLISCH & WOITKE (1999)
<i>Planktothrix agardhii</i>	2.32	NICKLISCH & WOITKE (1999)
<i>Scenedesmus acuminatus</i>	7.86	NICKLISCH & WOITKE (1999)
<i>Scenedesmus armatus</i>	4.19	NICKLISCH & WOITKE (1999)
<i>Stephanodiscus minutulus</i>	3.73	NICKLISCH & WOITKE (1999)
<i>Synedra acus</i>	4.11	NICKLISCH & WOITKE (1999)
Phytoplankton	0.53 - 23.6	FELIP & CATALAN (2000)
Phytoplankton	1.5 - 20	REYNOLDS (1984b)

Chl : C -Verhältnisses bei konstanter Lichtintensität (GEIDER, 1987). Die durch direkte Messungen oder Modellsimulationen gefundenen Chl : C -Verhältnisse verschiedener limnischer und mariner Phytoplankter lagen meist unter den hier für *Sphaerocystis* gefundenen Werten (Tab. 5.9). Das kann an der Umrechnung von Frischmasse in Kohlenstoff liegen. Eine direkte Kohlenstoffmessung ist hier zu bevorzugen. Die artspezifischen Unterschiede im Chl : C -Verhältnis scheinen zwischen Cyanobakterien, Kieselalgen und Chlorophyceen nicht sehr groß zu sein (Tab. 5.9). Zu Dinophyceen gibt es leider nur wenige Daten (GEIDER, 1987). Es gibt jedoch Hinweise, dass das Verhältnis 3fach kleiner bei ihnen, im Vergleich zu anderen Phytoplanktern, ist.

### 5.3.4 Phyto-PAM-Messungen

Die Phyto-PAM-Messungen geben Auskunft über die photosynthetische Aktivität (effektive Quantenausbeute, relative Elektronentransportraten) von *Sphaerocystis Schroeteri* bei Akklimatisation an verschiedene Kultivierungslichtintensitäten. Die Berechnung der Photosyntheserate aus den PAM-Fluoreszenzdaten ist nur mit der Kenntnis der Menge absorbiertes, photosynthetischer Strahlung pro

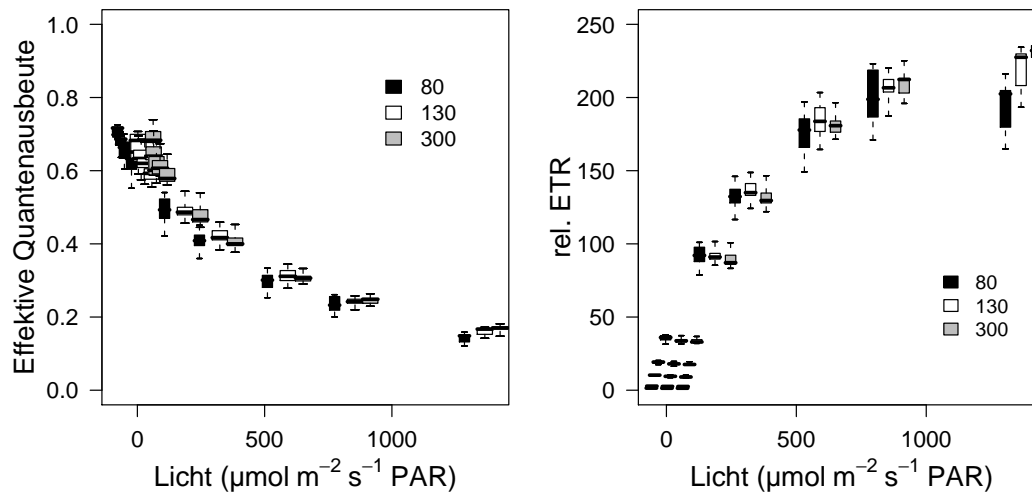
**Tabelle 5.9:** Chlorophyll *a* : Kohlenstoff-Verhältnisse verschiedener Phytoplankter (ohne Nährstofflimitation, bei GEIDER (1987) artspezifische Werte im Bereich 80 bis 300  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  angegeben).

Art	Chl : C	Quelle
<i>Planktothrix agardhii</i>	0.018	FIETZ & NICKLISCH (2002)
<i>Spirulina platensis</i>	0.008 - 0.022	BAUMERT (1996)
<i>Microcystis aeruginosa</i>	0.01 - 0.04	AIBA <i>et al.</i> (1983)
<i>Stephanodiscus neoastraea</i>	0.05	FIETZ & NICKLISCH (2002)
<i>Fragilaria crotonensis</i>	0.02 - 0.04	GEIDER (1987)
<i>Skeletonema costatum</i>	0.02 - 0.03	GEIDER (1987)
<i>Phaeodactylum tricornutum</i>	0.02 - 0.08	GEIDER <i>et al.</i> (1996)
Diatomeen	0.005 - 0.1	GEIDER (1987)
marine Kieselalgen	0.003 - 0.06	CLOERN <i>et al.</i> (1995)
<i>Chlorella pyrenoidosa</i>	0.03 - 0.04	RIEMANN <i>et al.</i> (1989)
<i>Chlorella vulgaris</i>	0.0006 - 0.04	BAUMERT (1996)
<i>Scenedesmus acutus</i>	0.01 - 0.02	RIEMANN <i>et al.</i> (1989)
<i>Scenedesmus</i> sp.	0.01 - 0.03	GEIDER (1987)
<i>Pediastrum duplex</i>	0.02	RIEMANN <i>et al.</i> (1989)
Phytoplankton	0.015 - 0.037	RIEMANN <i>et al.</i> (1989)
Phytoplankton	0.033 - 0.014	LEFÈVRE <i>et al.</i> (2003)
Phytoplankton	0.019-0.032	DAUTA (1982)

Zeiteinheit und Wellenlänge durch die Phytoplankter möglich. Dazu gibt es zwei Möglichkeiten. Zum einen kann die Menge photosynthetisch absorbierter Strahlung durch die Photosysteme I und II über das Chlorophyll *a* -Absorptionsspektrum von 400 - 700 nm und der eingestrahlten Lichtmenge ausgehend vom Phyto-PAM nach dem Lambert-Beerschen Gesetz berechnet werden ( $Q_{\text{phar}}$  in  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , GILBERT *et al.*, 2000a,b). Hierfür muss jedoch das Emissionsspektrum der Lampen am Phyto-PAM bekannt sein. Das Phyto-PAM in der Studie von GILBERT *et al.* (2000b) wurde dazu so modifiziert, dass es die Messung von  $Q_{\text{phar}}$  ermöglichte. Zum anderen kann mit der "pump and probe" -Fluoreszenztechnik die Lichtabsorption am PS II direkt gemessen werden (effektiver Absorptionsquerschnitt  $a_{\text{PSII}}^*$ , KOLBER & FALKOWSKI, 1993; HARTIG *et al.*, 1998). Da die ausgestrahlte Fluoreszenz von Phytoplanktern bei Raumtemperatur hauptsächlich vom PS II stammt (SCHREIBER *et al.*, 1995), ist diese Messung sogar noch genauer. Beide Geräte standen für diese Arbeit nicht zur Verfügung. Eine weitere Möglichkeit, neben der direkten Umrechnung der Fluoreszenzdaten in Photosyntheseraten, ist die Kalibrierung mit Sauerstoffbildungsraten oder  $^{14}\text{C}$  -Messungen. Auch dies war im Rahmen dieser Arbeit nicht möglich, so dass nur relative Angaben bezüglich der Photosyntheseleistung möglich sind (siehe auch Diskussion Absatz unten).

Die effektiven Quantenausbeuten bei *S. Schroeteri* sanken mit zunehmender Lichteinstrahlung am Phyto-PAM, d. h. die Effektivität der Lichtausnutzung durch die Photosysteme nahm ab (Abb. 5.11 links). Die relativen Elektronentransportraten ( $\text{ETR}_{\text{rel}}$ ) stiegen dagegen mit zunehmender Einstrahlungslichtintensität am Phyto-PAM an, d.h. der Elektronenfluss vom PS II zum PS I nahm zu (Abb. 5.11 rechts). Unterschiede zwischen den Kultivierungsansätzen bei 80, 130 und 300  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$



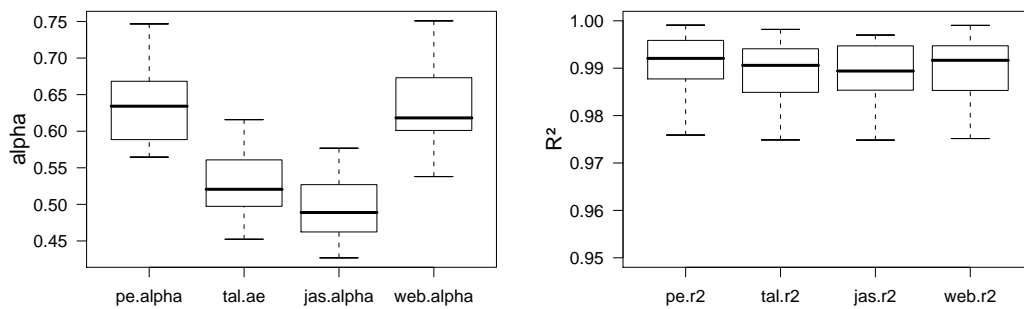


**Abbildung 5.11:** x-Achse: Lichtintensitäten am Phyto-PAM-Gerät; y-Achse: effektive Quantenausbeuten ( $\Phi_e$ , einheitenlos) und relative Elektronentransportraten (einheitenlos) von *Sphaerocystis*-Kulturen, die an 80, 130 und 300  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  Licht akklimatisiert wurden (Berechnung nach GENTY *et al.* 1989,  $n = 9$  je Box, 3 Boxplots pro Phyto-PAM-Lichtstufe dargestellt).

sind in dieser Darstellung vor allem bei den maximalen Elektronentransportraten ( $\text{ETR}_{\text{max}}$ ) bei rund 1400  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  zu erkennen (Abb. 5.11).

An die einzelnen ETR - PAR -Kurven wurden 4 verschiedene Photosynthese-Modelle (P-I-Modelle) angepasst und miteinander verglichen (Funktion nach EILERS & PEETERS (1988) mit Lichthemmung, Funktion vom 'Talling'-Typ siehe STEEL (1995), hyperbolische Tangenzfunktion nach JASSBY & PLATT (1976) und Exponentialfunktion nach WEBB *et al.* 1974). Die getesteten Modelle zeigten alle nur eine geringe Abweichung von den Messdaten (hohes  $R^2$ ), vor allem die P-I-Funktionen von EILERS & PEETERS, 1988 und WEBB *et al.*, 1974 (siehe Abb. 5.12, rechts). Daher kann  $R^2$  kein Auswahlkriterium für ein geeignetes P-I-Modell sein. Vielmehr zeigten sich die größten Unterschiede zwischen den Modellen bei der Berechnung des Anstieges  $\alpha$  (siehe Abb. 5.12, links), während  $\text{ETR}_{\text{max}}$  weniger sensitiv war (nicht dargestellt). Das verdeutlicht, dass Werte von  $\alpha$ , die mit unterschiedlichen P-I-Modellen gewonnen wurden, schlecht vergleichbar sind. FRENETTE *et al.* (1992) fanden ebenfalls heraus, dass  $\alpha$  ein sehr sensibler Parameter bei der Verwendung verschiedener Photosynthesemodelle war, während  $P_{\text{max}}$  ( $\text{ETR}_{\text{max}}$ ) robuster war. Sie empfahlen für die Auswertung von Fluoreszenzdaten zur Photosyntheseberechnung die Exponentialfunktion von WEBB *et al.* (1974). Hierzu ist die Berechnung von  $\alpha$  nicht notwendig, da allein mit der effektiven Quantenausbeute ( $\Phi_e$ ) und der Elektronentransportrate (ETR) weitergearbeitet wird. Im weiteren wurde daher die Funktion nach WEBB *et al.* (1974) zur Berechnung von  $\text{ETR}_{\text{max}}$ ,  $\alpha$  und  $I_K$ -Wert verwendet.

Der Anstieg  $\alpha$  sank signifikant mit zunehmender Kultivierungslichtintensität, die absoluten Unterschiede zwischen den einzelnen Kulturansätzen waren jedoch sehr gering (Abb. 5.13, Tab. 5.10). Ein höheres  $\alpha$  kann als Adaptation der Algen an geringes Licht interpretiert werden. Der Anstieg der ETR - PAR -Kurve hing auch vom Alter der Batchkultur ab (Messtag, Tab. 5.10), wobei dieser Trend nur bei dem Kulturansatz mit 130  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  signifikant war (ANCOVA:  $p = 0.024$ ,  $F = 8$ ,  $Df = 7$ ). Dies könnte auf die physiologische Veränderung der Algen in der Batch-Kultur zurückgeführt

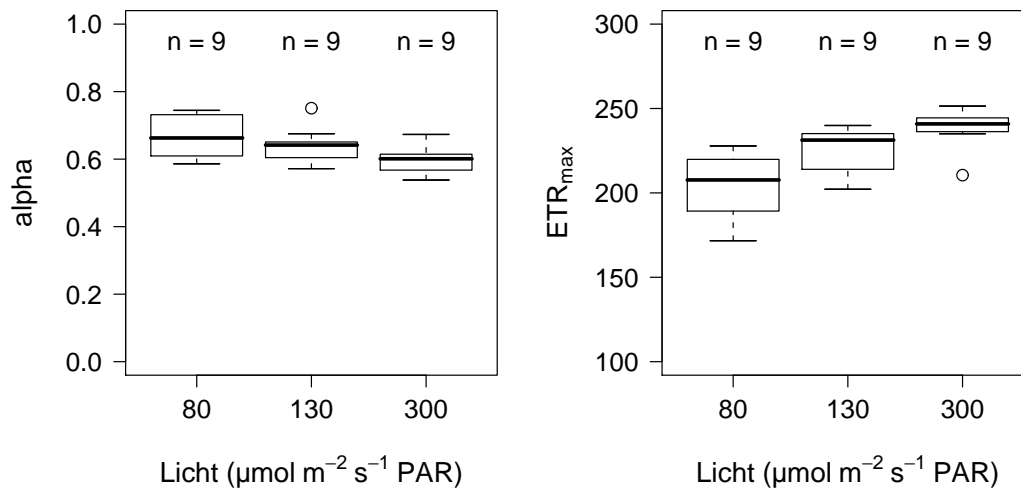


**Abbildung 5.12:** Der Anstieg  $\alpha$  und  $R^2$  für die Anpassung verschiedener P-I-Funktionen an die ETR - PAR-Messwerte vom Phyto-PAM; Boxen: 25 - 75 % aller Werte und Median, Whisker: Minimum, Maximum;  $n = 27$  je Box (von links nach rechts an der x-Achse: EILERS & PEETERS (1988); Funktion vom 'Talling'-Typ siehe STEEL (1995); JASSBY & PLATT (1976); WEBB *et al.* 1974)

werden (Selbstbeschattung, Änderung der Nährstoffkonzentration). Die maximalen Elektronentransportraten ( $ETR_{max}$ ) stiegen bei *Sphaerocystis* signifikant mit der Kultivierungslichtintensität an (Abb. 5.13, Tab. 5.10).  $ETR_{max}$  veränderte sich ebenfalls leicht signifikant mit dem Messtag, wobei der Einfluss des Lichtes größer war (Tab. 5.10). *Sphaerocystis* kann sich daher an konstant hohe Lichtintensitäten gut akklimatisieren. Demgegenüber konnten in einer Talsperre mit einer mittleren euphotischen Tiefe kleiner als 2 m und bestehender thermischer Schichtung keine Photoakklimatisation bei den Phytoplanktern festgestellt werden (GILBERT *et al.*, 2000a). Weder  $\alpha$ , noch das ebenfalls mit dem PAM-Fluorometer gemessene  $P_{max}$ , zeigten eine klare Abhängigkeit mit der Tiefe und damit von der Lichtintensität. Erst wenn die Phytoplankter für 3 h in Flaschen in den verschiedenen Tiefen inkubiert wurden, traten Unterschiede in  $\alpha$  und  $P_{max}$  auf (Photoinhibition). Sie konnten auf die unnatürlichen Bedingungen in den Flaschen und dadurch auf physiologische Beeinträchtigungen der Phytoplankter zurückgeführt werden (Flascheneffekte, GILBERT *et al.*, 2000a). Es ist aber auch denkbar, dass die Phytoplankter unter natürlichen Bedingungen, trotz der thermischen Schichtung, so im Wasserkörper bewegt werden, dass keine Akklimatisation an konstantes Licht erfolgt. In diesem Falle würden Anpassungsmechanismen an fluktuierendes Licht von Bedeutung sein.

Aus dem Quotienten von  $ETR_{max}$  und  $\alpha$  ergibt sich die Lichtsättigungsintensität  $I_K$ . Diese stieg bei *Sphaerocystis* ebenfalls mit zunehmender Kultivierungslichtstärke signifikant an und war unabhängig vom Messtag (Tab. 5.10). Die Algen waren über einen breiten Bereich lichtlimitiert und konnten somit bei einer Zunahme der Lichtintensität ihre Photosyntheserate noch steigern (Abb. 5.14).

Die PAM-Fluoreszenz-Messung ist eine sehr gute Methode für die Bestimmung der photochemischen Quantenausbeute am PS II bei Phytoplanktern (SCHREIBER *et al.*, 1995; WILHELM *et al.*, 2004). Zudem ermöglicht sie eine hohe zeitliche und räumliche Auflösung von Daten *in-situ* (HARTIG *et al.*, 1998; BARRANGUET & KROMKAMP, 2000). Ohne eine Bestimmung der absoluten Elektronentransportraten (über  $Q_{phar}$  oder  $a_{PSII}^*$ ) bzw. eine Kalibrierung mit  $^{14}C$  - oder  $O_2$  -Messungen können jedoch mit dem Phyto-PAM nur relative Werte der photochemischen Quantenausbeute ( $\phi$ ) und

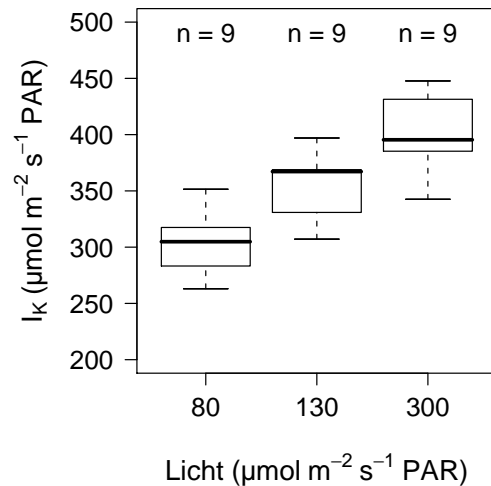


**Abbildung 5.13:** Anstieg  $\alpha$  der ETR-PAR-Kurve (links) und maximale Elektronentransportraten (einheitenlos, rechts) lichtakklimatisierter *Sphaerocystis*-Kulturen (Berechnung nach Funktion von WEBB *et al.* 1974; Boxen: 25 - 75 % aller Werte und Median, Whisker: 1.5 mal Interquartilabstand, Kreise: Extremwerte).

Elektronentransportraten ( $ETR_{rel}$ ) gewonnen werden. Eine direkte Umrechnung der relativen Elektronentransportraten in absolute C-Fixierungsraten ist nicht möglich (GILBERT *et al.*, 2000a,b). Der Vergleich von Fluoreszenzdaten mit Primärproduktionsdaten aus  $^{14}C$ -Messungen ist jedoch auch nicht unproblematisch. So treten Fehler bei Messungen, besonders in Oberflächennähe, durch den sogenannten 'Flascheneffekt' auf (GILBERT *et al.*, 2000a). Der 'Flascheneffekt' beinhaltet eine physiologische Beeinträchtigung der Phytoplankter durch erhöhte Lichthemmung, Lichtrespiration und die Mehler-Reaktion (GENTY & HARBINSON, 1996; GILBERT *et al.*, 2000a). Weitere Nachteile der  $^{14}C$ -Messung bestehen in der Unsicherheit, ob Brutto- oder Netto-Primärproduktion gemessen wird. Diese Methode ist in Trinkwassertalsperren nicht einsetzbar und die Extrapolation der gemessenen Werte auf das Freiland ist schwierig, besonders bei hohen pH-Werten (GILBERT *et al.*, 2000a). Weiterhin ist diese Methode zeitaufwendig und für hoch aufgelöste zeitliche und räumliche Messungen

**Tabelle 5.10:** Ergebnisse der ANCOVA für den Anstieg  $\alpha$ ,  $ETR_{max}$  und  $I_K$  der ETR-PAR-Kurven von *Sphaerocystis Schroeteri* (Faktoren: Kultivierungslichtintensitäten, Alter der Batchkultur (Tag); Df: Freiheitsgrade).

Abhängige Variable	Faktor	Df	F-Wert	p-Wert
$\alpha$	Tag	1	18	< 0.001
	Licht	1	17	< 0.001
	Residuen	24		
$ETR_{max}$	Tag	1	7	0.018
	Licht	1	19	< 0.001
	Residuen	24		
$I_K$	Tag	1	1	0.31
	Licht	1	37	< 0.001
	Residuen	24		



**Abbildung 5.14:** Lichtsättigungsintensitäten lichtakklimatisierter *Sphaerocystis*-Kulturen (Berechnung nach Funktion von WEBB *et al.* 1974; Boxen: 25 - 75 % aller Werte und Median, Whisker: Minimum und Maximum).

im Gewässer nicht geeignet (HARTIG *et al.*, 1998). Als dritte Alternative zur *in-situ* Messung der Photosyntheserate kommt die  $\text{O}_2$  - Messung in Frage. Sie ist jedoch nicht sehr empfindlich und kann daher nur in eutrophen bis hypertrophen Gewässern eingesetzt werden (WILLIAMS & JENKINSON, 1982).

Untersuchungen zur Korrelation von ETR mit  $^{14}\text{C}$ -Fixierungsraten oder  $\text{O}_2$  -Bildungsraten bei Phytoplanktern ergaben oft eine Nichtlinearität bei hohen Lichtintensitäten (GEEL *et al.*, 1997; BARRANGUET & KROMKAMP, 2000; TOEPEL *et al.*, 2004). Bei geringen und mittleren Lichtintensitäten wurde eine lineare Beziehung zwischen ETR und C-Fixierungsrate bzw.  $\text{O}_2$  -Bildungsrate festgestellt (GEEL *et al.*, 1997; BARRANGUET & KROMKAMP, 2000; TOEPEL *et al.*, 2004). Deshalb empfehlen GILBERT *et al.* (2000b) die Umrechnung von ETR in  $\text{O}_2$  - Bildungsrate nur für Lichtintensitäten, die kleiner als  $I_K$  sind. Für den Parameter  $\alpha$  der P - I -Kurve fanden sie eine gute Übereinstimmung zwischen der PAM-Messung und der  $\text{O}_2$  -Messung (Modell nach EILERS & PEETERS, 1988). Generell müssen die Unterschiede zwischen den Messgeräten (siehe WILHELM, 2002) sowie die unterschiedlichen Untersuchungsobjekte berücksichtigt werden (z.B. Phytoplankton, Mikrophytobenthos, höhere Pflanzen). So sind z.B. die Ergebnisse der "pump and probe" -Fluoreszenztechnik nicht einfach mit denen des Phyto-PAM vergleichbar (HARTIG *et al.*, 1998). FALKOWSKI *et al.* (1991) konnte mit ersterer Messtechnik eine sehr gute Übereinstimmung zwischen Fluoreszenzmessung und  $^{14}\text{C}$ -Messung feststellen. Die bei BOYD *et al.* (1997) aufgetretenen Abweichungen zwischen  $^{14}\text{C}$ -Messungen und Fluoreszenzdaten wurden auf die unterschiedliche spektrale Lichtzusammensetzungen des "pump and probe" -Systems und des  $^{14}\text{C}$ -Inkubators zurückgeführt.

### 5.3.5 Zooplankton-Phytoplankton-Interaktionen<sup>1</sup>

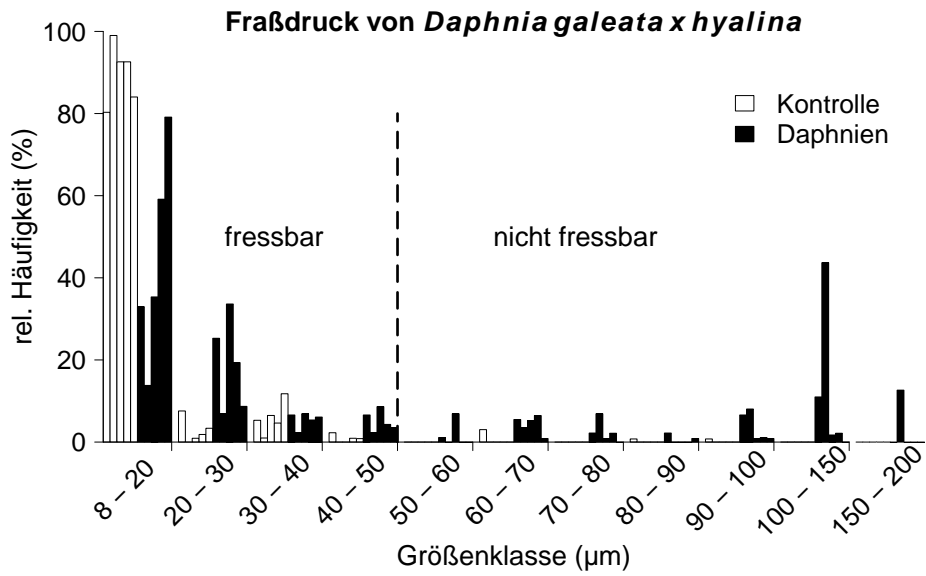
Nach einer Exposition von 96 h mit direktem Fraßdruck von *Daphnia galeata* × *hyalina* auf *S. Schroeteri*, konnte eine Erhöhung der Anteile großer Kolonien, im Vergleich zu den Ansätzen ohne Daphnien (Kontrolle), festgestellt werden (Abb. 5.15). In den Kontrollen ohne Daphnien-Fraßdruck wuchsen hauptsächlich Algen der Größenklasse 8 bis < 20 µm, welche meist Einzelzellen (Autosporen) darstellten (Entwicklungszyklus siehe Absatz 5.3.1). Die maximal ingestierbare Partikelgröße für die Daphnien in unseren Experimenten lag nach BURNS (1968) bei etwa 50 µm. Die Einzelzellen waren daher in einer gut fressbaren Größe und könnten bei einer dünnen Gallertschicht gut verdaut werden. Der Anteil nicht fressbarer Algen (> 50 µm) erhöhte sich in den Ansätzen mit Daphnien signifikant (Exakter Wilcoxon Rangsummentest,  $p = 0.016$ ). Diese Erhöhung der Zell- oder Koloniegröße stellt einen effektiven Fraßschutz gegen gröbenselektiv filtrierendes Zooplankton, wie z.B. *Daphnia*, dar (BURNS, 1968; LEHMAN & SANDGREN, 1985; SOMMER, 1988a). Das Daphnienwasser mit der Infochemikalie zeigte dagegen nach 96 h keine Wirkung auf die Größenstruktur von *S. Schroeteri* im Vergleich zu den Kontrollen (Abb. 5.16). Die Ansätze mit und ohne Infochemikalien waren nicht signifikant voneinander verschieden (Wilcoxon Rangsummentest,  $p = 0.42$ ). Es ist aber gut zu erkennen, dass auch in den Ansätzen ohne Daphnien bzw. mit Infochemikalien große Kolonien auftraten, die häufigsten Größenklassen waren jedoch die kleiner 50 µm (Abb. 5.16).

*Sphaerocystis* wäre im Freiland sehr gefährdet, wenn sie ihre Autosporen frei in das Wasser abgeben würde. Bei Anwesenheit von gröbenselektiv fressendem Zooplankton im Freiland müsste folglich der von KOMÁREK & FOTT (1983) und REYNOLDS & RODGERS (1983) beschriebene und im Labor beobachtete Lebenszyklus, mit Teilung der Autosporen innerhalb der Mutterkolonie, wirksam sein. Für *Eudorina* konnten REYNOLDS & RODGERS (1983) diesen effektiven Fraßschutz gegen filtrierendes Zooplankton durch das Entlassen kleiner Kolonien aus der Mutterkolonie im Freiland feststellen. Durch ihr rasches Heranwachsen binnen 24 h (Netto-Wachstumsrate =  $0.56 \text{ d}^{-1}$ , keine Nährstofflimitation) zu einer nicht fressbaren Größe (> 50 - 60 µm) besaßen sie einen wirksamen Fraßschutz gegen filtrierendes Zooplankton, auch ohne Berücksichtigung der Gallerthülle. Gelatinöse koloniale Grünalgen besitzen häufig im Freiland aufgrund ihrer Gallerthülle einen zusätzlichen effektiven Fraßschutz gegen Copepoden, da sie zwar ingestiert, aber nicht verdaut werden können (siehe z.B. PORTER, 1973, 1976; SOMMER *et al.*, 2001; KAGAMI *et al.*, 2002). Die hier aufgeführten Laborergebnisse von *Sphaerocystis* deuten auf die Fähigkeit zur Änderung der Reproduktion bei Anwesenheit von Fraßfeinden hin. Der Auslöser für diese Änderung, also die Teilung der Autosporen innerhalb der Mutterkolonie, konnte nicht auf die Wirkung von Infochemikalien zurückgeführt werden. Für *Scenedesmus* konnte dagegen die Bildung von 8-Zellzönobien aus Einzelzellen durch die Anwesenheit von Infochemikalien nachgewiesen werden (HESSEN & VAN DONK, 1993). Die Bedeutung der Fortsätze bei *Scenedesmus* ist hierbei umstritten. Während bei HESSEN & VAN DONK (1993) eine Art mit Fortsätzen Zönobien bildete, reagierten bei LÜRLING & BEEKMAN (1999) nur *Scenedesmus*-Stämme ohne Fortsätze auf die Infochemikalie mit Koloniebildung.

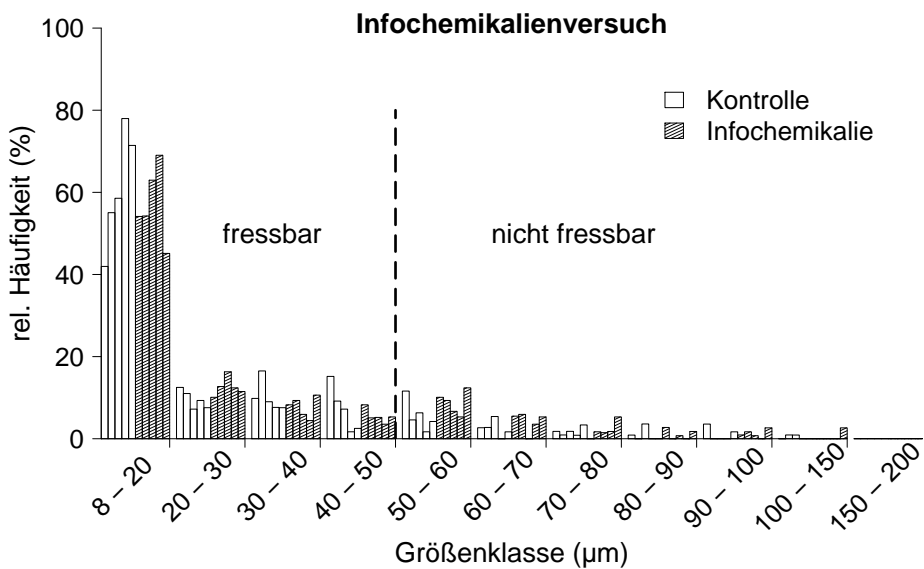
Die Konzentration des Infochemikalienwassers in den Experimenten entsprach einer Daphnien-Abundanz von  $50 \text{ Ind. L}^{-1}$  und war damit weit über dem Bereich, in dem Effekte auf verschiede-

---

<sup>1</sup>Dieser Absatz beinhaltet Ergebnisse aus der assoziierten Diplomarbeit von KAMPE (2004), siehe auch KAMPE *et al.* (2007).



**Abbildung 5.15:** Größenklassenverteilung von *Sphaerocystis schroeteri* nach 96 h direkten Fraßdrucks von *Daphnia galeata* × *hyalina* (100 Ind. L<sup>-1</sup>, n = 5).

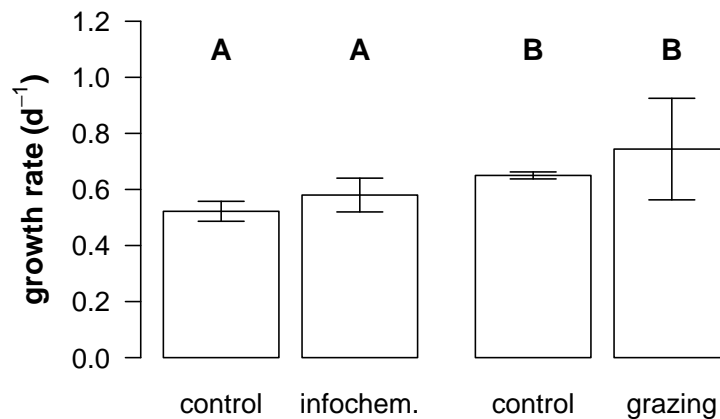


**Abbildung 5.16:** Größenklassenverteilung von *Sphaerocystis schroeteri* nach 96 h Einwirkung von Daphnienwasser (50 Ind. L<sup>-1</sup>, n = 5).

ne *Scenedesmus*-Arten und Stämme gemessen wurden (HESSEN & VAN DONK, 1993; LAMPERT *et al.*, 1994; LÜRLING & BEEKMAN, 1999; LÜRLING, 2003). LÜRLING (2003) untersuchte die Wirkung steigender Konzentrationen von Infochemikalien verschiedener Zooplankter auf *Scenedesmus obliquus*. Dabei fand er bereits bei einer Infochemikalien-Konzentration von nur 5 Ind. L<sup>-1</sup> *Daphnia galeata* × *hyalina* eine kolonieinduzierende Wirkung auf *Scenedesmus*. Die höchste getestete Infochemikalien-Konzentration für diese Daphnienart lag bei 40 Ind. L<sup>-1</sup>. Generell ging eine Wirkung nur von herbivoren und nicht von carnivoren Zooplanktern aus (*Bythotrephes longimanus*, *Leptodora kindtii*). In diesen Experimenten korrelierte der Anteil koloniebildender Algen mit dem Anteil gefressener Algen, d.h. entscheidend für die Aktivität der Infochemikalie und damit die Ausbildung des Abwehrmechanismus bei *Scenedesmus* war die Fraßaktivität des Räubers. Die biologische Aktivität der Infochemikalie hing folglich von der Phytoplankton-Zooplankton-Interaktion ab. Dies ist evolutionär durchaus adaptiv, da ein Abwehrmechanismus Kosten verursacht, die nur bei wirklicher Gefahr aufgewendet werden sollten (HESSEN & VAN DONK, 1993). Die Daphnien im Infochemikalienexperiment hatten zu 80 % *Scenedesmus* und zu 20 % *Sphaerocystis* als Futter erhalten und die Därme waren gefüllt. Die Dauer der Experimente war mit 96 h ausreichend lang, um eine Reaktion von *Sphaerocystis* auf die Infochemikalie zu erhalten (24 - 48 h bei HESSEN & VAN DONK, 1993; LAMPERT *et al.*, 1994; LÜRLING & VAN DONK, 1997; LÜRLING & BEEKMAN, 1999). Nach 48 h wurde nochmals frisches Infochemikalienwasser zugegeben, um einer eventuellen Abnahme der Infochemikalien-Konzentration durch mikrobiellen Abbau entgegenzuwirken (HESSEN & VAN DONK, 1993; LÜRLING & VAN DONK, 1997). Eine Absorption der Substanz an das Filtermaterial kann durch die Verwendung von Glasfaserfiltern ausgeschlossen werden.

Am häufigsten wurden Infochemikalien an der Grünalge *Scenedesmus* getestet. Bei den wenigen Arbeiten zu anderen Phytoplanktern handelte es sich um *Microcystis aeruginosa* (HESSEN & VAN DONK, 1993) und verschiedene *Staurastrum*-Arten (WILTSHIRE *et al.*, 2003). In den beiden letztgenannten Untersuchungen zeigten Infochemikalien keine Wirkung. Ein anderer Auslöser für die Erhöhung der Koloniegröße bei Anwesenheit von Daphnien kann die Filtriertätigkeit der Zooplankter sein (mechanischer Auslöser, WILTSHIRE *et al.*, 2003). Dies wurde für verschiedene *Staurastrum*-Arten beobachtet. Sie bildeten Gallerthüllen und verklumpten mit anderen *Staurastrum*-Zellen zu schlecht fressbaren Aggregaten. Die ökologische Relevanz der Schleim- und Aggregatbildung für Desmidiaceen als Abwehrmechanismus gegen Fraß im Freiland muss jedoch noch geprüft werden. Der gleiche Effekt konnte auch durch mechanisches Rühren der Kulturansätze erzielt werden, so dass fraglich bleibt, ob es ein wirklicher Fraßabwehrmechanismus ist.

Die mittleren Wachstumsraten von *Sphaerocystis* betragen in den Kontrollen (ohne Infochemikalien, ohne Daphnien) 0.52 bzw. 0.65 d<sup>-1</sup> (Abb. 5.17). Die Streuung der Wachstumsraten war in den Kontrollen sehr gering. Dagegen nahm die Streuung der Wachstumsraten in den Daphnien- und Infochemikalienansätzen zu (Abb. 5.17,  $\bar{x} = 0.74$  bzw.  $\bar{x} = 0.58$  d<sup>-1</sup>). Dennoch waren die Wachstumsraten in den Daphnienansätzen nicht signifikant von den Kontrollansätzen verschieden (Welch test,  $p = 0.22$ ). Nährstoffrecycling durch die Daphnien spielte keine Rolle in den Versuchen, da die Nährstoffe in verhältnismäßig hohen Konzentrationen vorlagen und nicht limitierend waren (LEHMAN & SANDGREN, 1985; LÜRLING & BEEKMAN, 1999; KAGAMI *et al.*, 2002). Die Wachstumsraten von *Sphaerocystis* im Infochemikalienversuch und den entsprechenden Kontrollen waren fast signifikant



**Abbildung 5.17:** Mittlere Wachstumsraten von *Sphaerocystis schroeteri* mit Standardfehler  $\pm$  95 % Vertrauensintervall bei Einwirkung von Infochemikalienwasser (Versuch A, 50 Ind. L<sup>-1</sup>) und bei direktem Fraßdruck von *Daphnia galeata*  $\times$  *hyalina* (Versuch B, 100 Ind. L<sup>-1</sup>), 18 °C, 125  $\mu$ mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, 12 : 12 h Hell-Dunkelrhythmus, Kontrollen und Behandlungen jeweils n = 5.

verschieden (two sample t-test, p = 0.05).

Die Ergebnisse aus den direkten Fraßversuchen belegen, dass bei Nährstoffsättigung und ausreichend Licht *Sphaerocystis*-Kolonien mit einer ähnlich hohen Wachstumsrate wachsen können wie Einzelzellen. Dies wurde auch für *Scenedesmus*-Kolonien beobachtet (HESSEN & VAN DONK, 1993; LAMPERT *et al.*, 1994; LÜRLING & VAN DONK, 2000; LÜRLING, 2003). Im Freiland sind die Wachstumsbedingungen oftmals nicht optimal und es wirken mehrere Umweltfaktoren gleichzeitig. So besitzen Kolonien eine höhere Sinkgeschwindigkeit als Einzelzellen und das kann im Freiland zu höheren Verlusten für die Population führen (LAMPERT *et al.*, 1994; AGRAWAL, 1998; LÜRLING & VAN DONK, 2000). AGRAWAL (1998) fand eine inverse Beziehung zwischen der Wachstumsrate und der Fraßresistenz von Phytoplanktern. Dies zeigt, dass Abwehrmechanismen Energie kosten, ansonsten wäre es nicht zu erklären, warum sie nicht dauerhaft gebildet werden. Es muss folglich Umweltbedingungen geben, unter denen es sich für das Individuum lohnt, Abwehrmechanismen auszubilden ("trade-off"). Ob eine Alge gut oder schlecht fressbar ist, hängt auch von der Zooplanktonart, der Körpergröße und dem physiologischen Zustand der Zooplankter ab (BURNS, 1968; STUTZMAN, 1995; AGRAWAL, 1998; SOMMER *et al.*, 2001). Die phänotypische Variabilität einiger Phytoplankter bei der Anwesenheit von Fraßfeinden ist jedoch ein entscheidender ökologischer Vorteil im Vergleich zu Arten, die dazu nicht befähigt sind (HESSEN & VAN DONK, 1993). Da im Freiland immer mehrere Umweltfaktoren gleichzeitig wirken, ist die Reaktion der Phytoplankter auf z.B. hohen Zooplankton-Fraßdruck jedoch nicht einheitlich (selbst innerhalb einer Art, AGRAWAL, 1998; LÜRLING & BEEKMAN, 1999).

Zusätzlich können Umweltfaktoren wie die Temperatur, UV-B-Strahlung und Nährstoffmangel ebenfalls morphologische Veränderungen bei Phytoplanktern auslösen (TRAINOR, 1993; VAN DONK, 1997). Die Stressoren UV-B-Strahlung und Nährstoffmangel wurden im Zusammenhang mit einer beobachteten Unverdaubarkeit der Algen diskutiert. An den Grünalgen *Scenedesmus* und *Selenastrum* wurde das Überleben der Darmpassage in Zooplanktern aufgrund verstärkter Zellwände beschrieben (VAN DONK & HESSEN, 1993; VAN DONK *et al.*, 1997). Dieser induzierte Fraßschutz könnte bei



Nährstoffmangel zu einer Kompensation der verringerten Wachstumsraten führen (VAN DONK & HESSEN, 1993).



## 6 Zusammenfassung

Das Phytoplankton nimmt im Pelagial von Gewässern eine zentrale Rolle als Primärproduzent im Nahrungsnetz ein. Es besitzt eine hohe taxonomische Diversität. Aufgrund von funktionellen Merkmalen, die licht-, temperatur- und nährstoffabhängiges Wachstum sowie Verlustgrößen beschreiben, können Phytoplankter aber auch in funktionelle Typgruppen gegliedert werden. Für Wassergütemodelle gewinnen funktionelle Typgruppen zunehmend an Bedeutung, da nicht systematische, sondern funktionelle Merkmale der Phytoplankter den Verlauf der Phytoplanktonsukzession bestimmen. Das Wassergütemodell SALMO ist ein mechanistisches, dynamisches, vertikales 1D-Modell, welches Nährstoffe, Sauerstoff, Detritus, 4 funktionelle Phytoplanktontypen und eine Zooplanktonmischgruppe simuliert (Kapitel 2). Es wurde mit dem Anspruch einer hohen Allgemeingültigkeit und damit breiten Anwendbarkeit auf verschiedene Gewässertypen entwickelt (BENNDORF, 1979). Die Modellparameter sollen daher nicht kalibriert werden. Durch direkte Messungen im Freiland oder im Labor bzw. durch Literaturstudien werden die Modellparameter abgeleitet. Die Parametrisierung der jetzigen 4 funktionellen Phytoplanktontypen fand an ausgewählten Arten statt, die als Stellvertreter für bestimmte Typgruppen stehen (Stellvertreterprinzip). Bei der Anwendung des Modells an verschiedene Gewässertypen wurde jedoch ersichtlich, dass die bisherige Anzahl funktioneller Phytoplanktontypen in einigen Fällen zu gering war (BENNDORF & RECKNAGEL, 1982; PETZOLDT *et al.*, 2005).

Die Ziele dieser Arbeit setzten sich demnach wie folgt zusammen: 1) Analyse dominanter Phytoplanktongruppen in zwei morphologisch und trophisch verschiedenen Standgewässern zur Erweiterung der funktionellen Typen in SALMO, 2) Erarbeitung eines Konzeptes zur Erweiterung der funktionellen Typen und ihrer funktionellen Merkmale in SALMO, 3) Parametrisierung der neuen funktionellen Typgruppe der kolonialen, gelatinösen, unbeweglichen Chlorophyceen anhand einer Stellvertreterart (*Sphaerocystis Schroeteri*).

Zunächst wurde einleitend ein kurzer Querschnitt zu ökologischen Planktonmodellen, einschließlich SALMO, und ihren "Modellphilosophien" gegeben (Kapitel 2). Es wurde hierbei in qualitative und quantitative Phytoplanktonmodelle unterschieden. Der Schwerpunkt lag auf der Fragestellung, wie das Phytoplankton typisiert und eventuell parametrisiert wird und welche funktionellen Eigenschaften beschrieben werden.

Im Anschluss folgte eine Analyse des Phytoplanktons in zwei physikalisch-chemisch und biologisch sehr verschiedenen Talsperren (TS Saidenbach 2002, TS Bautzen 2003, Kapitel 3). Die großen abiotischen Unterschiede in beiden Standgewässern führten zu sehr unterschiedlichen Planktongemeinschaften. Dies stellte eine gute Voraussetzung zur Erfassung möglichst verschiedener funktioneller Typgruppen des Phytoplanktons der gemäßigten Breiten dar. Es wurde aber auch deutlich, wie stark die Phytoplanktonsukzession von den interannuellen Schwankungen der physikalischen Randbedingungen abhängig ist. Im Sommer 2002 hatte ein extremes Hochwasser einen erhöhten Nährstoff-

und Trübstoffeintrag sowie ein verstärktes Phytoplanktonwachstum in der TS Saidenbach zur Folge. Die Phytoplankton sukzession wurde unterbrochen und startete erneut mit frühjahrsähnlichen Umweltbedingungen. Die beobachtete Phytoplankton sukzession in der TS Saidenbach war daher keineswegs "typisch", sondern eher außergewöhnlich. Im Jahr 2003 war die TS Bautzen Untersuchungsgegenstand und auch hier wurde der physikalische Einfluss auf die Phytoplanktonentwicklung deutlich. Das Jahr war außergewöhnlich niederschlagsarm, so dass der Stauspiegel stark absank. Dies förderte das Phytoplanktonwachstum, da mehr Resuspension und damit Nährstoffrücklösung sowie höhere Temperaturen auftraten. Um nicht von einzelnen Untersuchungsjahren eine Schlussfolgerung für die Erweiterung der funktionellen Typgruppen im Modell abzuleiten, wurden zusätzlich zu den beiden eigenen Untersuchungsjahren die vorliegenden Langzeitdaten zu beiden Gewässern ausgewertet (Kapitel 4).

Bei der Einteilung des Phytoplanktons in funktionelle Typen waren zunächst die funktionellen Merkmale nach BENNDORF (1979) wegweisend (Kapitel 2, Absatz 2.3.3). Anhand der alternativen funktionellen Klassifikationen des Phytoplanktons (Kapitel 2) sowie der Freilanddaten (Kapitel 3) wurde dieses Konzept erweitert bzw. verändert (Kapitel 4). So wurde die jetzige Netto-Sinkgeschwindigkeit durch die Brutto-Sinkgeschwindigkeit (Brutto- $v_s$ ) ersetzt. Als neue funktionelle Eigenschaften werden die Abhängigkeit vom Silizium ( $K_{Si}$ -Wert), eine minimale Wachstumstemperatur ( $T_{min}$ ) und die Fähigkeit zur Beweglichkeit vorgeschlagen. Aus der Analyse resultieren nun zehn funktionelle Eigenschaften für die Typgruppen:

$\mu_{max}$	$K_P$ -Wert	$N_2$ -Fixierung
Brutto- $v_s$	$K_{Si}$ -Wert	$T_{opt}$
Beweglichkeit	$K_I$ -Wert	$T_{min}$
Fressbarkeit durch Zooplankton		

Diese Veränderungen ermöglichten eine weitere Differenzierung der funktionellen Typen. So stellt die Wachstumsabhängigkeit der Diatomeen von der Silizium-Konzentration im Freiwasser eine wichtige neue Eigenschaft für die realitätsnahe Simulation der Phytoplankton sukzession dar. Die minimale Wachstumstemperatur ( $T_{min}$ ) wurde als weiteres Unterscheidungskriterium zur optimalen Wachstumstemperatur ( $T_{opt}$ ) herangezogen, da es deutliche Hinweise gibt, dass sich die Phytoplankter in  $T_{min}$  voneinander unterscheiden (Abschnitt 4.4). Im Frühjahr sind z.B. Phytoplankter mit einer geringeren minimalen Wachstumstemperatur konkurrenzstärker. Ihre optimale Wachstumstemperatur kann jedoch ebenfalls bei 20 oder 25 °C liegen. Die Verwendung einer Brutto-Sinkgeschwindigkeit (Brutto- $v_s$ ) anstelle der bisherigen Netto-Sinkgeschwindigkeit für Phytoplankter bot sich durch die verbesserte hydrophysikalische Simulation mit SALMO-HR an, wobei eine sehr hohe vertikale Auflösung (z.B. in 0.5 m Intervallen) möglich ist (BAUMERT *et al.*, 2005; ROLINSKI *et al.*, 2005). Die zusätzliche Eigenschaft der Beweglichkeit von Phytoplanktern kann bei geringer Turbulenz zur Ausprägung von oberflächennahen Massenentwicklungen oder Tiefenchlorophyll-Maxima führen (siehe z.B. TS Saidenbach, Kapitel 3). Dabei wird die Bewegungsrichtung der Phytoplankter durch chemische, physikalische und biologische Reize im Gewässer bestimmt. Aus der empirischen Freilanddatenanalyse und den o.g. funktionellen Merkmalen wurden für das Modell SALMO 10 funktionelle Phytoplanktontypen aufgestellt (Tab. 4.6). Sämtliche Charakterisierungen und Parameterwerte der neuen Typgruppen

basieren auf wissenschaftlichen Publikationen oder eigenen Untersuchungen (Kapitel 4, 5 und Anhang).

Eine der neuen Typgruppen, die kolonialen gelatinösen und unbeweglichen Chlorophyceen, stellen besonders schlecht fressbare Phytoplankter dar, die zu Zeiten hohen Zooplanktonfraßes in eutrophen Gewässern (Klarwasserphase), aber auch in oligo- bis mesotrophen Gewässern von Frühjahr bis Herbst wachsen können. Sie füllen damit eine Lücke in der Phytoplanktonsuccession. Stellvertretend für diese neue Typgruppe 6, wurden an *Sphaerocystis Schroeteri* das lichtabhängige Wachstum, die Lichtakklimation und die Fressbarkeit durch *Daphnia* im Labor untersucht (Kapitel 5). Die Wachstumsversuche mit Nährmedien verschiedener pH-Werte zeigten, dass *S. Schroeteri* auf freies CO<sub>2</sub> angewiesen ist. Dies bestätigt die Vermutungen von REYNOLDS *et al.* (2002) bezüglich der geringen Konkurrenzstärke bei C-Limitation in eutrophen Gewässern. *Sphaerocystis Schroeteri* erreichte bei 20 °C und 12 : 12 h Hell-Dunkelzyklus eine relativ hohe maximale Wachstumsrate ( $\mu_{\max}$ ) von 0.96 d<sup>-1</sup>. Die optimale Lichtintensität ( $I_{\text{opt}}$ ) von 250  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  kennzeichnet sie als eine Starklichtart ( $K_I$ -Wert 100  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Die Lichtakklimation der Alge an konstantes Licht erfolgte durch eine Verringerung des mittleren spezifischen Absorptionsquerschnittes ( $a^*$ ) und eine Erhöhung des Chl : C-Verhältnisses mit der Abnahme der Lichtintensität. Dies kann auf mehr Chlorophyll *a* pro Zelle bei geringem Licht (Pigmentierungseffekt) oder aber auch auf den "package effect" zurückgeführt werden (z.B. Zunahme der Zellgröße der Algen). Die mit dem Phyto-PAM gewonnenen Ergebnisse zeigen, dass *Sphaerocystis* sich an hohe Lichtintensitäten photosynthetisch akklimatisieren kann, da die maximalen Elektronentransportraten ( $\text{ETR}_{\max}$ ) vom PS II zum PS I bei höherer Vorkulturlichtintensität noch anstiegen.

Typisch für *Sphaerocystis Schroeteri* ist die hohe Variabilität in der Zellgröße. In Abwesenheit von Daphnien zeigte die Alge einen veränderten Lebenszyklus, indem die Autosporen (Einzelzellen) noch vor ihrer Zellteilung aus der Mutterkolonie entlassen wurden (Abb. 5.4). Erst bei der Anwesenheit von *Daphnia galeata* × *hyalina* kam der in der Bestimmungsliteratur beschriebene Lebenszyklus zum Vorschein, der offensichtlich als Fraßschutz dient (Abb. 5.1). Noch deutlicher zeigte sich der Fraßschutzmechanismus bei der Betrachtung der Algen nach Größenklassen (Ergebnisse der assoziierten Diplomarbeit H. Kampe). Bei Anwesenheit von *Daphnia galeata* × *hyalina* konnte nach 96 h Versuchsdauer eine signifikante Erhöhung der Anteile großer, schlecht fressbarer Kolonien (> 50  $\mu\text{m}$ ), im Vergleich zu den Ansätzen ohne Daphnien (Kontrollen), festgestellt werden (Absatz 5.3.5). In den Kontrollen wuchsen hauptsächlich Algen der Größenklasse 8 < 20  $\mu\text{m}$ , die gut fressbar waren. Die Erhöhung der Koloniegröße stellt einen effektiven Fraßschutz gegen gröbenselektiv filtrierendes Zooplankton dar. Der Fraßschutzmechanismus konnte nur durch die direkte Fraßaktivität der Zooplankter und nicht durch die Anwesenheit von Infochemikalien erklärt werden. Die Wachstumsrate von *Sphaerocystis Schroeteri* war in den Ansätzen mit Daphnien nicht signifikant verringert. Trotz sicherlich auftretender Fraßverluste und der kolonialen Form der Alge, wurden in den Daphnienansätzen durch ausreichende Licht- und Nährstoffversorgung ähnlich hohe Wachstumsraten erreicht wie in den von Einzelzellen dominierten Kontrollansätzen ohne Daphnien. Die Bedingungen im Freiland unterscheiden sich jedoch von denen im Labor, so dass zwar von einer schlechten Fressbarkeit durch Zooplankter, aber einer geringeren Wachstumsrate aufgrund der höheren Sinkverluste usw. ausgegangen werden kann.

Die fehlenden Parameter zum temperatur- und phosphorabhängigen Wachstum ( $T_{\min}$ ,  $T_{\text{opt}}$ ,  $K_P$ -Wert) sowie zur Brutto-Sinkgeschwindigkeit wurden durch Literaturdaten ergänzt. Dafür standen nicht immer Messwerte von *S. Schroeteri* direkt zur Verfügung, so dass auch Daten zu anderen Arten, die in diese Typgruppe eingeordnet werden können, verwendet wurden. Für die optimale Wachstumstemperatur der Typgruppe 6 wurden 27 °C und für die minimale Wachstumstemperatur 7 °C recherchiert (Median, Tab. 4.3). Die Typgruppe 6 wächst folglich besser bei höheren Temperaturen. *Sphaerocystis* ist nicht besonders konkurrenzstark bei P-Limitation. Die  $K_P$ -Werte für *Oocystis pusilla* und *Sphaerocystis Schroeteri* lagen im mittleren Wertebereich (Tab. A.2). Koloniale Chlorophyceen reagieren empfindlich auf Trübung und tiefe Durchmischung im Gewässer, da ihr hoher Lichtbedarf dann nicht mehr gedeckt werden kann (REYNOLDS *et al.*, 1984). Sie wachsen bevorzugt in mesotrophen Gewässern oder in eutrophen Gewässern während hohen Zooplanktonfraßdrucks. Die Brutto-Sinkgeschwindigkeit der Typgruppe 6 wurde mit 1.5 m d<sup>-1</sup> veranschlagt, da die Algen unbeweglich und relativ groß sind (Tab. 4.4). Im turbulenzarmen Wasserkörper sedimentieren koloniale, unbewegliche Chlorophyceen aus.

Die Berücksichtigung der funktionellen Eigenschaften des Phytoplanktons ist ein essentieller Schritt zum Verständnis der Phytoplanktonsuccession sowie zur Modellierung des Phytoplanktons im Jahresverlauf. Dies kann nur anhand einzelner funktioneller Typgruppen realisiert werden. Die Erweiterung der Typgruppen in SALMO soll die Basis für eine gesteigerte und realitätsnahe Flexibilität bei der Modellanwendung schaffen. Dies betrifft einerseits die Simulation der Phytoplanktonbiomasse an verschiedenen Gewässertypen, als auch die interannuelle zeitliche und räumliche Variabilität innerhalb eines Gewässers.

## 7 Literaturverzeichnis

- AGRAWAL, A. A., 1998: Algal defense, grazers, and their interactions in aquatic trophic cascades.—*Acta Oecologica* **19**(4): 331–337.
- AHN, C. Y., A. S. CHUNG, & H. M. OH, 2002: Diel rhythm of algal phosphate uptake rates in P-limited cyclostats and simulation of its effect on growth and competition.—*Journal of Phycology* **38**(4): 695–704.
- AIBA, S., M. OKADA, R. SUDO, T. OGAWA, & T. SEKINE, 1983: Simulation of water-bloom in a eutrophic lake. I. Photosynthetic characteristics of *Microcystis aeruginosa*.—*Water Research* **17**: 869–876.
- ANDERSEN, T., 1997: Pelagic Nutrient Cycles: Herbivores as Sources and Sinks, vol. 129 of Ecological Studies.—Springer.
- ANDERSON, L. W. J. & B. M. SWEENEY, 1977: Diel changes in sedimentation characteristics of *Ditylum brightwelli*: Changes in cellular lipids and effects of respiratory inhibitors and ion-transport modifiers.—*Limnology and Oceanography* **22**: 539–552.
- ANDERSON, T. R., 2005: Plankton functional type modelling: running before we can walk?—*Journal of Plankton Research* **27**(11): 1073–1081.
- ARVOLA, L., A. OJALA, F. BARBOSA, & S. I. HEANEY, 1991: Migration behaviour of three Cryptophytes in relation to environmental gradients: An experimental approach.—*British Phycological Journal* **26**: 361–373.
- BARRANGUET, C. & J. KROMKAMP, 2000: Estimating primary production rates from photosynthetic electron transport in estuarine microphytobenthos.—*Marine Ecology-Progress Series* **204**: 39–52.
- BAUMERT, H., 1996: On the theory of photosynthesis and growth in phytoplankton. Part 1: Light limitation and constant temperature.—*Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie* **81**(1): 109–139.
- BAUMERT, H. Z., K. DUWE, D. GOLDMANN, I. NÖHREN, & L. PAUL, 2005: Modellierung der hydrophysikalischen Prozesse in Talsperren.—*Wasserwirtschaft* **5**: 23–27.
- BECKMANN, A. & I. HENSE, 2004: Torn between extremes: the ups and downs of phytoplankton.—*Ocean Dynamics* **54**(6): 581–592.
- BENNDORF, J., 1968: Untersuchungen über die Remineralisierung des Phosphors in der Freiwasserregion der Saldenbachtalsperre.—*Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie* **53**(4): 653–650.
- BENNDORF, J., 1979: Kausalanalyse, theoretische Synthese und Simulation des Eutrophierungsprozesses in stehenden und gestauten Gewässern.—Dissertation B, TU Dresden.
- BENNDORF, J., 1980: A control mechanism of the phytoplankton respiration in a eutrophic reservoir.—*Hydrobiologia* **72**(1-2): 125–129.

- BENNDORF, J., 1990: Conditions for effective biomanipulation; conclusions derived from whole-lake experiments in Europe.—*Hydrobiologia* **200/201**: 187–203.
- BENNDORF, J., 1995: Possibilities and limits for controlling eutrophication by biomanipulation.—*International Review of Hydrobiology* **80**: 519–534.
- BENNDORF, J., 2005: Indirekte Effekte der top-down Steuerung des pelagischen Nahrungsnetzes auf den Phosphorhaushalt: Freilandexperiment in der Saidenbachtalsperre.—Sachstandsbericht zum Projekt Be 1671/8-2, TU Dresden, Institut für Hydrobiologie.
- BENNDORF, J. & K. PÜTZ, 1987: Control of eutrophication of lakes and reservoirs by means of predams-I. Mode of operation and calculation of the nutrient elimination capacity.—*Water Research* **21**(7): 829–838.
- BENNDORF, J. & F. RECKNAGEL, 1982: Problems of application of the ecological model SALMO to lakes and reservoirs having various trophic states.—*Ecological Modelling* **17**: 129–145.
- BENNDORF, J. und H. SCHULTZ, 2000: Talsperre Bautzen - Langzeit-Biomanipulation bei sehr hoher Nährstoffbelastung.—*In*: H. Willmitzer, M. G. Werner, und W. Scharf (Hrsg.), *Fischerei und fischereiliches Management an Trinkwassertalsperren*, Bd. 11 of *ATT Technische Informationen*, 73–79, Kommissionsverlag R. Oldenbourg München, Siegburg.
- BENNDORF, J., R. KOSCHEL, & F. RECKNAGEL, 1985: The pelagic zone of Lake Stechlin: An approach to a theoretical model.—*In*: C. Jost (ed.), *Lake Stechlin: A temperate oligotrophic lake*, vol. 58 of *Monographiae biologicae*, 553, Dordrecht.
- BENNDORF, J., H. SCHULTZ, A. BENNDORF, R. UNGER, E. PENZ, H. KNESCHKE, K. KOSATZ, 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.—*Limnologica* **19**(1): 97–110.
- BENNDORF, J., H. SCHULTZ, A. BENNDORF, und B. MELTZER, 1991: Möglichkeiten und Grenzen der Steuerung der Planktonsukzession durch Biomanipulation.—*In*: *Trinkwasser aus Talsperren*, 135–162, R. Oldenbourg Verlag, München, Wien, Arbeitsgemeinschaft Trinkwassertalsperren Aufl.
- BENNDORF, J., T. PETZOLDT, und K. PÜTZ, 1999: Der Einsatz eines ökologischen Modells zur Prognose der Wasserbeschaffenheit von Talsperren und die Wechselbeziehungen zur Wassermengenbewirtschaftung.—*In*: *Trinkwasserversorgung aus Talsperren*, Bd. 1, 421–438, Kommissionsverlag Oldenbourg Industrieverlag München, Siegburg, Arbeitsgemeinschaft Trinkwassertalsperren e.V. (ATT) Aufl.
- BENNDORF, J., W. BÖING, J. KOOP, & I. NEUBAUER, 2002: Top-down control of phytoplankton: the role of time scale, lake depth and trophic state.—*Freshwater Biology* **47**: 2282–2295.
- BERNER, T., Z. DUBINSKY, K. WYMAN, & P. G. FALKOWSKI, 1989: Photoadaptation and the 'package' effect in *Dunaliella tertiolecta* (Chlorophyceae).—*Journal of Phycology* **25**: 70–78.
- BERTRAND, C., A. COUTE, & A. CAZAUBON, 2004: Fungal parasitism of the diatom *Asterionella formosa* Hassall (Bacillariophyceae) by Chytridiomycota.—*Annales de Limnologie-International Journal of Limnology* **40**(1): 63–69.
- BEUTLER, M., K. WILTSHIRE, B. MEYER, C. MOLDAENKE, C. LÜRING, M. MEYERHÖFER, U.-P. HANSEN, & H. DAU, 2002: A fluorometric method for the differentiation of algal populations in vivo and in situ.—*Photosynthesis Research* **72**: 39–53.



- BÖING, W. J., A. WAGNER, H. VOIGT, T. DEPPE, & J. BENNDORF, 1998: Phytoplankton responses to grazing by *Daphnia galeata* in the biomanipulated Bautzen Reservoir.—*Hydrobiologia* **398**: 101–114.
- BOGORAD, L., 1962: Chlorophylls.—*In*: R. A. Lewin (ed.), *Physiology and Biochemistry of Algae*, 929, Academic Press, New York and London.
- BONNET, M. P. & M. POULIN, 2002: Numerical modelling of the planktonic succession in a nutrient-rich reservoir: Environmental and physiological factors leading to *Microcystis aeruginosa* dominance.—*Ecological Modelling* **156**: 93–112.
- BONNET, M. P. & K. WESSEN, 2001: Elmo, a 3-D water quality model for nutrients and chlorophyll: first application on a lacustrine ecosystem.—*Ecological Modelling* **141**: 19–33.
- BORMANS, M., B. S. SHERMAN, & I. T. WEBSTER, 1999: Is buoyancy regulation in cyanobacteria an adaptation to exploit separation of light and nutrients?—*Marine Freshwater Research* **50**: 897–906.
- BORNS, E., H. BÖHM, und D. SCHULZE, 1973: Untersuchungen zum Einfluss verschiedener Nährlösungskombinationen auf das Wachstum synchroner Kulturen von *Chlorella vulgaris*.—*Wissenschaftliche Hefte des Pädagogischen Institutes Köthen (2)*: 55–61.
- BOUMNICH, L., A. DERRAZ, B. NAJI, & A. DAUTA, 2001: Influence of light-temperature and nutrient conditions on the growth and intracellular storage (nitrogen and phosphorus) of *Microcystis aeruginosa* Kützing isolated from the El Kansera (Morocco) eutrophic impoundment.—*Annales De Limnologie-International Journal of Limnology* **37(3)**: 191–198.
- BOUTERFAS, R., M. BELKOURA, & A. DAUTA, 2002: Light and temperature effects on the growth rate of three freshwater algae isolated from a eutrophic lake.—*Hydrobiologia* **489**: 207–217.
- BOYD, P. W., J. AIKEN, & Z. KOLBER, 1997: Comparison of radiocarbon and fluorescence based (pump and probe) measurements of phytoplankton photosynthetic characteristics in the Northeast Atlantic Ocean.—*Marine Ecology Progress Series* **149**: 215–226.
- BRAUN-BLANQUET, J., 1964: *Pflanzensoziologie: Grundzüge der Vegetationskunde*.—Springer, Wien.
- BROOKES, J. D. & G. G. GANF, 2001: Variations in the buoyancy response of *Microcystis aeruginosa* to nitrogen, phosphorus and light.—*Journal of Plankton Research* **23(12)**: 1399–1411.
- BRUCE, L. C., D. HAMILTON, J. IMBERGER, G. GAL, M. GOPHEN, T. ZOHARY, & K. D. HAMBRIGHT, 2006: A numerical simulation of the role of zooplankton in C, N and P cycling in Lake Kinneret, Israel.—*Ecological Modelling* **193**: 412–436.
- BRUNO, S. F. & J. J. A. MCCLAUGHLIN, 1977: The nutrition of the freshwater dinoflagellate *Ceratium hirundinella*.—*Journal of Protozoology* **24**: 548–553.
- BURNS, C., 1968: The relationship between body size of filter-feeding Cladocera and the maximum size of particle ingested.—*Limnology and Oceanography* **13**: 675–678.
- BURNS, N. M. & F. ROSA, 1980: In situ measurements of the settling velocity of organic carbon particles and 10 species of phytoplankton.—*Limnology and Oceanography* **25(5)**: 855–864.
- BUTTERWICK, C., S. I. HEANEY, & J. F. TALLING, 2005: Diversity in the influence of temperature on the growth rates of freshwater algae, and its ecological relevance.—*Freshwater Biology* **50**: 291–300.

- CEPÁK, V. & J. LUKAVSKÝ, 1994: The effect of high irradiances on growth, biosynthetic activities and the ultrastructure of the green-alga *Botryococcus braunii* strain Droop 1950/807-1.—Archiv für Hydrobiologie **Suppl. 102**: 115–131.
- CLASEN, J., 1991: Plankton sukzession in der Wahnbachtalsperre als Folge der P-Eliminierung.—In: Trinkwasser aus Talsperren, 107–133, R. Oldenbourg Verlag, München Wien, Arbeitsgemeinschaft Trinkwassertalsperren Aufl.
- CLOERN, J. E., C. GRENZ, & L. LUCAS-VIDERGAR, 1995: An empirical model of the phytoplankton chlorophyll: carbon ratio - the conversion factor between productivity and growth rate.—Limnology and Oceanography **40**(7): 1313–1321.
- COESEL, P. F. M., 1997: The edibility of *Staurastrum chaetoceras* and *Cosmarium abbreviatum* (Desmidiaceae) for *Daphnia galeata / hyalina* and the role of desmids in the aquatic foodweb.—Aquatic Ecology **31**(73-78).
- COLES, J. F. & R. C. JONES, 2000: Effect of temperature on photosynthesis-light response and growth of four phytoplankton species isolated from a tidal freshwater river.—Journal of Phycology **36**(1): 7–16.
- CONNELL, J. H., 1978: Diversity in tropical rainforests and coral reefs.—Science **109**: 1304.
- COZZA, R., G. MORABITO, A. PUGNETTI, & D. RUGGIU, 1993: Daytime phytoplankton distribution and production in Lake Candia (Northern Italy).—Memorie dell' Istituto Italiano di Idrobiologia: International Journal of Limnology **51**: 11–28.
- CRUMPTON, W. G. & R. G. WETZEL, 1982: Effects of differential growth and mortality in the seasonal succession of phytoplankton populations in Lawrence Lake, Michigan.—Ecology **63**(6): 1729–1739.
- DAUTA, A., 1982: Conditions de développement du phytoplancton. Etude comparative du comportement de huit espèce en culture. I. Détermination des paramètres de croissance en fonction de la lumière et de la température.—Annales de Limnologie **18**(3): 217–262.
- DAUTA, A., J. DEVAUX, F. PIQUEMAL, & L. BOUMNICH, 1990: Growth rate of four freshwater algae in relation to light and temperature.—Hydrobiologia **207**: 221–226.
- DEPPE, T. & J. BENNDORF, 2002: Phosphorus reduction in a shallow hypereutrophic reservoir by in-lake dosage of ferrous iron.—Water Research **36**(18): 4525–4534.
- DEPPE, T., K. OCKENFELD, A. MEYBOHM, M. OPITZ, & J. BENNDORF, 1999: Reduction of *Microcystis* blooms in a hypertrophic reservoir by a combined ecotechnological strategy.—Hydrobiologia **408/409**: 31–38.
- DESCAMPS-JULIEN, B. & A. GONZALEZ, 2005: Stable coexistence in a fluctuating environment: An experimental demonstration.—Ecology **86**(10): 2815–2824.
- DIEHL, S., 2002: Phytoplankton, light, and nutrients in a gradient of mixing depths: theory.—Ecology **83**(2): 386–398.
- DIEHL, S., S. BERGER, R. PTACNIK, & A. WILD, 2002: Phytoplankton, light and nutrients in a gradient of mixing depths: field experiments.—Ecology **83**(2): 399–411.
- DOWNING, J., S. WATSON, & E. MCCAULEY, 2001: Predicting cyanobacteria dominance in lakes.—Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **58**: 1905–1908.

- DRAGO, M., B. CESCONE, & L. IOVENITTI, 2001: A three-dimensional numerical model for eutrophication and pollutant transport.—*Ecological Modelling* **145**: 17–34.
- DURBIN, E. G., 1974: Studies on the autecology of the marine diatom *Thalassiosira nordenskiöldii* Cleve. 1. The influence of daylength, light intensity and temperature on growth.—*Journal of Phycology* **10**: 220–225.
- EILERS, P. H. C. & J. H. C. PEETERS, 1988: A model for the relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in phytoplankton.—*Ecological Modelling* **42**: 199–215.
- ELLIOTT, J., C. REYNOLDS, & A. IRISH, 2001: An investigation of dominance in phytoplankton using the PROTECH model.—*Freshwater Biology* **46**: 99–108.
- ELLIOTT, J., A. IRISH, & C. REYNOLDS, 2002: Predicting the spatial dominance of phytoplankton in a light limited and incompletely mixed eutrophic water column using the PROTECH model.—*Freshwater Biology* **47**: 433–440.
- ELLIOTT, J. A., C. S. REYNOLDS, A. E. IRISH, & P. TETT, 1999: Exploring the potential of the PROTECH model to investigate phytoplankton community theory.—*Hydrobiologia* **414**: 37–43.
- ELLIOTT, J. A., A. E. IRISH, C. S. REYNOLDS, & P. TETT, 2000: Modelling freshwater phytoplankton communities: an exercise in validation.—*Ecological Modelling* **128**: 19–26.
- ELLIOTT, J. A., S. J. THACKERAY, C. HUNTINGFORD, & R. G. JONES, 2005: Combining a regional climate model with a phytoplankton community model to predict future changes in phytoplankton in lakes.—*Freshwater Biology* **50**: 1404–1411.
- EPPLEY, R. W., 1977: The Biology of Diatoms.—chap. The growth and culture of diatoms, 24–64. University of California Press.
- ETTL, H. und G. GÄRTNER, 1988: Chlorophyta II: Tetrasporales, Chlorococcales, Gloeodendrales.—*In*: H. Ettl, J. Gerloff, H. Heynig, und D. Mollenhauer (Hrsg.), Süßwasserflora von Mitteleuropa, 436, Gustav Fischer Verlag.
- FALKOWSKI, F., 1984: Physiological responses of phytoplankton to natural light regimes.—*Journal of Plankton Research* **6**(2): 295–307.
- FALKOWSKI, F., M. KATZ, A. KNOLL, A. QUIGG, J. RAVEN, O. SCHOFIELD, & F. TAYLOR, 2004: The evolution of modern eukaryotic phytoplankton.—*Science* **305**: 354–360.
- FALKOWSKI, P., D. ZIEMAN, Z. KOLBER, & P. K. BIENFANG, 1991: Nutrient pumping and phytoplankton response in a subtropical mesoscale eddy.—*Nature* **352**: 55–58.
- FALKOWSKI, P. G. & J. LA ROCHE, 1991: Acclimation to spectral irradiance in algae.—*Journal of Phycology* **27**: 8–14.
- FELIP, M. & J. CATALAN, 2000: The relationship between phytoplankton biovolume and chlorophyll in a deep oligotrophic lake: decoupling in their spatial and temporal maxima.—*Journal of Plankton Research* **22**(1): 91–105.
- FIETZ, S. & A. NICKLISCH, 2002: Acclimation of the diatom *Stephanodiscus neoastraea* and the cyanobacterium *Planktothrix agardhii* to simulated natural light.—*Photosynthesis Research* **72**: 95–106.

- FLAMELING, I. A. & J. KROMKAMP, 1997: Photoacclimation of *Scenedesmus protuberans* (Chlorophyceae) to fluctuating irradiances simulating vertical mixing.—*Journal of Plankton Research* **19**(8): 1011–1024.
- FOY, R. H., 1983: Interaction of temperature and light on the growth rates of two planktonic *Oscillatoria* species under a short photoperiod regime.—*British Phycological Journal* **18**: 267–273.
- FREMPONG, E., 1984: A seasonal sequence of diel distribution patterns for the planktonic dinoflagellate *Ceratium hirundinella* in a eutrophic lake.—*Freshwater Biology* **14**: 401–421.
- FRENETTE, J.-J., S. DEMERS, L. LEGENDRE, & J. DODSON, 1992: Lack of agreement among models for estimating the photosynthetic parameters.—*Limnology and Oceanography* **38**(3): 679–687.
- FULTON, R. S. & H. W. PAERL, 1988: Zooplankton feeding selectivity for unicellular and colonial *Microcystis aeruginosa*.—*Bulletin of Marine Science* **43**(3): 500–508.
- GAEDKE, U., S. HOCHSTÄDTER, & D. STRAILE, 2002: Interplay between energy limitation and nutritional deficiency: empirical data and food web models.—*Ecological Monographs* **72**: 251–270.
- GEEL, C., W. VERSLUIS, & J. F. H. SNEL, 1997: Estimation of oxygen evolution by marine phytoplankton from measurement of the efficiency of photosystem II electron flow.—*Photosynthesis Research* **51**: 61–70.
- GEIDER, R. & B. OSBORNE, 1992: Algal photosynthesis: the measurement of algal gas exchange, vol. 2 of *Current Phycology*.—Chapman and Hall, London.
- GEIDER, R. J., 1987: Light and temperature dependence of the carbon to chlorophyll *a* ratio in microalgae and cyanobacteria: Implications for physiology and growth of phytoplankton.—*New Phytologist* **106**(1): 1–34.
- GEIDER, R. J., H. L. MACINTYRE, & T. M. KANA, 1996: A dynamic model of photoadaptation in phytoplankton.—*Limnology and Oceanography* **41**(1): 1–15.
- GENTY, B. & J. HARBINSON, 1996: Regulation of light utilization for photosynthetic electron transport.—*In*: N. R. Baker (ed.), *Photosynthesis and the Environment*, 67–99, Kluwer Academic Publishers.
- GENTY, B., J. M. BRIANTAIS, & N. R. BAKER, 1989: The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence.—*Biochimica et Biophysica Acta* **990**: 87–92.
- GERVAIS, F., 1997: Diel vertical migration of *Cryptomonas* and *Chromatium* in the deep chlorophyll maximum of a eutrophic lake.—*Journal of Plankton Research* **19**(5): 533–550.
- GERVAIS, F., J. PADISÁK, & R. KOSCHEL, 1997: Do light quality and low nutrient concentration favour picocyanobacteria below the thermocline of the oligotrophic Lake Stechlin?—*Journal of Plankton Research* **19**(6): 771–781.
- GILBERT, M., A. DOMIN, A. BECKER, & C. WILHELM, 2000a: Estimation of primary productivity by chlorophyll *a* in vivo fluorescence in freshwater phytoplankton.—*Photosynthetica* **38**(1): 111–126.

- GILBERT, M., C. WILHELM, & M. RICHTER, 2000b: Bio-optical modelling of oxygen evolution using in vivo fluorescence: Comparison of measured and calculated photosynthesis/irradiance (P-I) curves in four representative phytoplankton species.—*Journal of Plant Physiology* **157**(3): 307–314.
- GITAY, H. & I. R. NOBLE, 1997: Plant Functional Types - Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change.—chap. What are functional types and how should we seek them?, 3–19. Cambridge University Press, Cambridge.
- GONS, H., J. LEVEAU, F. RIENKS, & K. SOETAERT (eds.), 2003: Progress Report 2001, 2002: Inducible defences.—Netherlands Institute of Ecology (NIOO-KNAW), Nieuwersluis.
- GRIME, J. P., 1977: Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory.—*American Naturalist* **111**: 1169–1194.
- GRIME, J. P., 1979: *Plant Strategies and Vegetation Processes*.—Wiley-Interscience, Chichester.
- GROVER, J. P., 1989a: Phosphorus-dependent growth kinetics of 11 species of freshwater algae.—*Limnology and Oceanography* **34**(2): 341–348.
- GROVER, J. P., 1989b: Effects of Si : P supply ratio, supply variability, and selective grazing in the plankton: An experiment with a natural algal and protistan assemblage.—*Limnology and Oceanography* **34**(2): 349–367.
- HADAS, O., R. PINKAS, N. MALINSKY-RUSHANSKY, G. SHALEV-ALON, E. DELPHINE, T. BERNER, A. SUKENIK, & A. KAPLAN, 2002: Physiological variables determined under laboratory conditions may explain the bloom of *Aphanizomenon ovalisporum* in Lake Kinneret.—*European Journal of Phycology* **37**(2): 259–267.
- HAMILTON, D. P. & S. G. SCHLADOW, 1997: Prediction of water quality in lakes and reservoirs. Part I - Model description.—*Ecological Modelling* **96**: 91–110.
- HAPPEY-WOOD, C. M., 1988: Ecology of freshwater planktonic green algae.—*In*: D. C. Sandgren (ed.), *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton*, 175–226, Cambridge University Press, New York.
- HARTIG, J. H., 1987: Factors contributing to development of *Fragilaria crotonensis* Kitton pulses in Pigeon Bay waters of western Lake Erie.—*Journal of Great Lakes Research* **13**: 65–77.
- HARTIG, J. H. & D. G. WALLEN, 1986: The influence of light and temperature on growth and photosynthesis of *Fragilaria crotonensis* Kitton.—*Journal of Freshwater Ecology* **3**: 371–382.
- HARTIG, P., K. WOLFSTEIN, S. LIPPEMEIER, & F. COLIJN, 1998: Photosynthetic activity of natural microphytobenthos populations measured by fluorescence (PAM) and C-14-tracer methods: A comparison.—*Marine Ecology-Progress Series* **166**: 53–62.
- HESSEN, D. O. & E. VAN DONK, 1993: Morphological changes in *Scenedesmus* induced by substances released from *Daphnia*.—*Archiv für Hydrobiologie* **127**(2): 129–140.
- HOEHN, E., J. CLASEN, W. SCHARF, H. A. M. KETELAARS, A. E. NIENHÜSER, H. HORN, H. KERSKEN, und B. EWIG, 1998: Erfassung und Bewertung von Planktonorganismen, Bd. 7 of ATT Technische Informationen.—Kommissionsverlag R. Oldenbourg München, Siegburg.
- HOFSTRAAT, J. W., J. C. H. PEETERS, J. F. H. SNEL, & C. GEEL, 1994: Simple determination of photosynthetic efficiency and photoinhibition of *Dunaliella tertiolecta* by saturating pulse fluorescence measurements.—*Marine Ecology Progress Series* **103**: 187–196.

- HOLM, P. N. & D. E. ARMSTRONG, 1981: Role of nutrient limitation and competition in controlling the populations of *Asterionella formosa* and *Microcystis aeruginosa* in semicontinuous culture.—*Limnology and Oceanography* **26**(4): 622–634.
- HORN, H., 2003a: The relative importance of climate and nutrients in controlling phytoplankton growth in Saidenbach Reservoir.—*Hydrobiologia* **504**: 159–166.
- HORN, H. & W. HORN, 1990: Growth of blue-green algae in the Saidenbach Reservoir and its relationship to the silicon budget.—*International Revue ges. Hydrobiol.* **75**(4): 475–491.
- HORN, H. & W. HORN, 1993: Sedimentary losses in the Reservoir Saidenbach: Flux and sinking velocities of dominant phytoplankton species.—*Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie* **78**(1): 39–57.
- HORN, H. & W. HORN, 2000: Sedimentation - the main loss factor in waters dominated by diatoms. Results of long-term investigations.—*International Review of Hydrobiology* **85**(2-3): 191–208.
- HORN, H. & D. UHLMANN, 1995: Competitive growth of blue-greens and diatoms (*Fragilaria*) in the Saidenbach Reservoir, Saxony.—*Water Science and Technology* **32**(4): 77–88.
- HORN, H., L. PAUL, & W. HORN, 2001: Phytoplanktonzunahme trotz fallender P-Belastung - ein Widerspruch?—*GWF Wasser und Abwasser* **142**: 268–278.
- HORN, W., 1991: The influence of biomass and structure of the crustacean plankton on the water transparency in the Saidenbach storage reservoir.—*Hydrobiologia* **225**: 115–120.
- HORN, W., 2003b: Long-term development of the crustacean plankton in the Saidenbach Reservoir (Germany) - changes, causes, consequences.—*Hydrobiologia* **504**: 185–192.
- HORN, W. & H. HORN, 1995: Interrelationships between crustacean zooplankton and phytoplankton: Results from 15 years of field observations at the mesotrophic Saidenbach Reservoir (Germany).—*Hydrobiologia* **307**: 231–238.
- HORN, W., H. HORN, & L. PAUL, 1994: Long-term trends in the nutrient input and in-lake concentrations of a drinking water reservoir in a dense populated catchment area (Erzgebirge, Germany).—*Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie* **79**(2): 213–227.
- HORN, W., H. HORN, D. GEISSLER, & L. PAUL, 2003: Auswirkungen des Hochwassers im August 2002 auf die Wasserbeschaffenheit der Talsperre Saidenbach.—*In: Deutsche Gesellschaft für Limnologie, Tagungsband, Köln.*
- HÜBNER, I., 2005: Die vertikale Verteilung des Zooplanktons in der Talsperre Bautzen in Abhängigkeit von der Phytoplanktonverteilung und der Temperaturschichtung.—Master's thesis, Institut für Hydrobiologie, TU Dresden.
- HUISMAN, J. & F. J. WEISSING, 1999: Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos.—*Nature* **402**: 407–410.
- HÜLSMANN, S., H. HORN, W. HORN, U. KAHL, L. PAUL, R. J. RADKE, S. WORISCHKA, & J. BENNDORF, 2006: Relations between food web structure and nutrient budget in a stratified lake: Results from a whole lake experiment in Saidenbach Reservoir, Germany.—*Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* **29**, in press.
- HUTCHINSON, G. E., 1958: Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals.—*American Naturalist* **93**: 145.

- HUTCHINSON, G. E., 1961: The paradox of the plankton.—*American Naturalist* **95**(882): 137–145.
- HUTCHINSON, G. E., 1967: *A Treatise on Limnology*, vol. II.—John Wiley and Sons, New York.
- IBELINGS, B. W., A. DE BRUIN, M. KAGAMI, M. RIJKEBOER, M. BREHM, & E. VAN DONK, 2004: Host parasite interactions between freshwater phytoplankton and chytrid fungi (Chytridiomycota).—*Journal of Phycology* **40**: 437–453.
- IGLESIAS-RODRIGUEZ, M. D., C. W. BROWN, S. C. DONEY, J. KLEYPAS, D. KOLBER, Z. KOLBER, P. K. HAYES, & P. G. FALKOWSKI, 2002: Representing key phytoplankton functional groups in ocean carbon cycle models: Coccolithophorids.—*Global Biogeochemical Cycles* **16**(4).
- INFANTE, A., 1973: Untersuchungen über die Ausnutzbarkeit verschiedener Algen durch das Zooplankton.—*Archiv für Hydrobiologie, Supplementband* **42**(3/4): 340–405.
- JÄHNICHEN, S., T. PETZOLDT, & J. BENNDORF, 2001: Evidence for control of microcystin dynamics in Bautzen Reservoir (Germany) by cyanobacterial population growth rates and dissolved inorganic carbon.—*Archiv für Hydrobiologie* **150**(2): 177–196.
- JAMES, W. F., W. D. TAYLOR, & J. W. BARKO, 1992: Production and vertical migration of *Ceratium hirundinella* in relation to phosphorus availability in Eau Galle Reservoir, Wisconsin.—*Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **49**: 694–700.
- JASSBY, A. D. & T. PLATT, 1976: Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton.—*Limnology and Oceanography* **21**: 540–547.
- JONES, R. I., 1993: Phytoplankton migrations: Patterns, processes and profits.—*Archiv für Hydrobiologie, Beihefte Ergebnisse der Limnologie* **39**: 67–77.
- KAGAMI, M., T. YOSHIDA, T. GURUNG, & J. URABE, 2002: Direct and indirect effects of zooplankton on algal composition in in situ grazing experiments.—*Oecologia* **133**: 356–363.
- KAMJUNKE, N., T. DEPPE, & J. BENNDORF, 1998: Bacterial production under varying trophic conditions and its importance as food source for daphnids in a biomanipulated reservoir.—*International Review of Hydrobiology* **83**: 413–420.
- KAMPE, H., 2004: Der top-down Einfluss des Zooplanktons auf die Strukturbildung des Phytoplanktons in der Talsperre Bautzen am Beispiel der kolonialen gallertigen Grünalgen.—Master's thesis, Institut für Hydrobiologie, TU Dresden.
- KAMPE, H., M. KÖNIG-RINKE, T. PETZOLDT, & J. BENNDORF, 2007: Direct effects of *Daphnia*-grazing, not infochemicals, mediate a shift towards large inedible colonies of the gelatinous green alga *Sphaerocystis Schroeteri*.—*Limnologia* **37**: 137–145.
- KAPLAN, A., M. RONEN-TARAZI, H. ZER, R. SCHWARZ, D. TCHERNOV, D. J. BONFIL, D. SCHATZ, A. VARDI, M. HASSIDIM, & L. REINHOLD, 1998: The inorganic carbon-concentration mechanism in cyanobacteria: Induction and ecological significance.—*Canadian Journal of Botany* **76**: 917–924.
- KAUTSKY, H. & A. HIRSCH, 1931: Neue Versuche zur Kohlenstoffassimilation.—*Naturwissenschaften* **19**: 964.
- KETELAARS, H. A. M., 1994: Ursachen von Geruchs- und Geschmacksproblemen in der Trinkwasserversorgung und ihre Lösung: Eine Übersicht.—*In*: H. A. M. Ketelaars, A. E. Nienhüser, und E. Hoehn (Hrsg.), *Die Biologie der Trinkwasserversorgung aus Talsperren*, ATT Information, 133–153, Academic Book Center, De Lier.

- KLAPPER, H., 1992: Eutrophierung und Gewässerschutz.—Gustav Fischer Verlag, Jena, Stuttgart.
- KLAVENESS, D., 1988: Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton.—chap. Ecology of the Cryptomonadida: A First Review., 105–133. Cambridge University Press, Cambridge.
- KÖHLER, J., 1992: Influence of turbulent mixing on growth and primary production of *Microcystis aeruginosa* in the hypertrophic Bautzen Reservoir.—Archiv für Hydrobiologie **123**(4): 413–429.
- KOLBER, Z. & P. FALKOWSKI, 1993: Use of active fluorescence to estimate phytoplankton photosynthesis in situ.—Limnology and Oceanography **38**(8): 1646–1665.
- KOMÁREK, J. und K. ANAGNOSTIDIS, 2005: Cyanoprokaryota 2. Teil: Oscillatoriales.—In: B. Büdel, L. Krienitz, G. Gärtner, und M. Schagerl (Hrsg.), Süßwasserflora von Mitteleuropa, Bd. 19/2, 759, Gustav Fischer Verlag.
- KOMÁREK, J. & B. FOTT, 1983: *Chlorophyceae* (Grünalgen), Ordnung: *Chlorococcales*.—In: G. Pestalozzi (ed.), Die Binnengewässer, vol. 16 of Das Phytoplankton des Süßwassers, 1044, E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung Nägele und Obermiller, Stuttgart.
- KONOPKA, A., 1982: Buoyancy regulation and vertical migration by *Oscillatoria rubescens* in Crooked Lake, Indiana.—British Phycological Journal **17**: 427–442.
- KOSCHEL, R. & P. KASPRZAK, 1984: Model use and verification of ecological parameters for an oligotrophic Lake (Lake Stechlin, GDR).—Ecological Modelling **26**(1-2): 97–101.
- KUDOH, S. & M. TAKAHASHI, 1992: An experimental test of host population-size control by fungal parasitism in the planktonic diatom *Asterionella formosa* using mesocosms in a natural lake.—Archiv für Hydrobiologie **124**(3): 293–307.
- KUHL, A. & H. LORENZEN, 1964: Handling and culturing of *Chlorella*.—Methods in Cell Physiology **1**: 159–187.
- LAMPERT, W. und U. SOMMER, 1993: Limnoökologie.—Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York.
- LAMPERT, W., K. O. ROTHHAUPT, & E. ELERT, 1994: Chemical induction of colony formation in a green alga (*Scenedesmus acutus*) by grazers (*Daphnia*).—Limnology and Oceanography **39**(7): 1543–1550.
- LEFÈVRE, N., A. H. TAYLOR, F. J. GILBERT, & R. J. GEIDER, 2003: Modeling carbon to nitrogen and carbon to chlorophyll *a* ratios in the ocean at low latitudes: Evaluation of the role of physiological plasticity.—Limnology and Oceanography **48**(5): 1796–1807.
- LEGLER, C., G. BREITIG, G. STEPPUHN, & V. VOBACH, 1986: Ausgewählte Methoden der Wasseruntersuchung Band 1: Chemische, physikalisch-chemische und physikalische Methoden.—
- LEHMAN, J. T., 1988: Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton.—chap. Selective Herbivory and its Role in the Evolution of Phytoplankton Growth Strategies., 369–387. Cambridge University Press, Cambridge.
- LEHMAN, J. T. & C. D. SANDGREN, 1985: Species-specific rates of growth and grazing loss among freshwater algae.—Limnology and Oceanography **30**(1): 34–46.
- LEWIS, D., J. ELLIOTT, M. LAMBERT, & C. REYNOLDS, 2002: The simulation of an Australian reservoir using a phytoplankton community model: PROTECH.—Ecological Modelling **150**: 107–116.



- LI, Y. & K. GAO, 2004: Photosynthetic physiology and growth as a function of colony size in the cyanobacterium *Nostoc sphaeroides*.—*European Journal of Phycology* **39**(1): 9–15.
- LITCHMAN, E., 1998: Population and community responses of phytoplankton to fluctuating light.—*Oecologia* **117**: 247–257.
- LITCHMAN, E., 2000: Growth rates of phytoplankton under fluctuating light.—*Freshwater Biology* **44**: 223–235.
- LITCHMAN, E. & C. A. KLAUSMEIER, 2001: Competition of phytoplankton under fluctuating light.—*The American Naturalist* **157**(2): 170–187.
- LITCHMAN, E., D. STEINER, & P. BOSSARD, 2003: Photosynthetic and growth responses of three freshwater algae to phosphorus limitation and daylength.—*Freshwater Biology* **48**: 2141–2148.
- LITCHMAN, E., C. A. KLAUSMEIER, & P. BOSSARD, 2004: Phytoplankton nutrient competition under dynamic light regimes.—*Limnology and Oceanography* **49**(4): 1457–1462.
- LÜRLING, M., 2003: The effect of substances from different zooplankton species and fish on the induction of defensive morphology in the green alga *Scenedesmus obliquus*.—*Journal of Plankton Research* **25**(8): 979–989.
- LÜRLING, M. & W. BEEKMAN, 1999: Grazer-induced defences in *Scenedesmus* (Chlorococcales; Chlorophyceae): coenobium and spine formation.—*Phycologia* **38**(5): 368–376.
- LÜRLING, M. & E. VAN DONK, 1997: Morphological changes in *Scenedesmus* induced by infochemicals released in situ from zooplankton grazers.—*Limnology and Oceanography* **42**(4): 783–788.
- LÜRLING, M. & E. VAN DONK, 2000: Grazer-induced colony formation in *Scenedesmus*: Are there costs to being colonial?—*Oikos* **88**: 111–118.
- MACARTHUR, R. H. & E. O. WILSON, 1967: *The Theory of Island Biogeography*.—Princeton University Press, Princeton.
- MARGALEF, R., 1978: Life-forms of phytoplankton as survival alternative in an unstable environment.—*Oceanologica acta* **1**: 493–509.
- MARGALEF, R., M. ESTRADA, & D. BLASCO, 1979: Toxic Dinoflagellate Blooms.—chap. Functional Morphology of Organisms Involved in Red Tides, as Adapted to Decaying Turbulence, 89–94. Elsevier, New York.
- MIELEITNER, J., 2006: Modelling functional groups of phytoplankton: Group selection and effect on model transferability to different lakes.—Phd, ETH Zürich.
- MIELEITNER, J. & P. REICHERT, 2005: Modelling functional groups of algae in Lake Zürich.—*In: European Simulation and Modelling Conference (ECMS)*.
- MIELEITNER, J. & P. REICHERT, 2006: Analysis of the transferability of a biochemical lake model to lakes of different trophic state.—*Ecological Modelling* **194**: 49–61.
- MOLL, R. A. & E. F. STOERMER, 1982: A hypothesis relating trophic status and subsurface chlorophyll maxima of lakes.—*Archiv für Hydrobiologie* **94**: 425–440.
- MORONEY, J., 2001: Carbon concentrating mechanisms in aquatic photosynthetic organisms: A report on CCM 2001.—*Journal of Phycology* **37**(6): 928–931.

- MORRIS, E. P. & J. C. KROMKAMP, 2003: Influence of temperature on the relationship between oxygen- and fluorescence-based estimates of photosynthetic parameters in a marine benthic diatom (*Cylindrotheca closterium*).—European Journal of Phycology **38**: 133–142.
- MOSS, B., 1969: Vertical heterogeneity in the water column of Abbot's Pond : II. The influence of physical and chemical conditions on the spatial and temporal distribution of the phytoplankton and of a community of epipelagic algae.—The Journal of Ecology **57**(2): 397–414.
- MOSS, B., 1973: The influence of environmental factors on the distribution of freshwater algae: An experimental study. III: Effects of temperature, vitamin requirements and inorganic nitrogen compounds on growth.—Journal of Ecology **61**(1): 179–192.
- NASELLI-FLORES, L. & R. BARONE, 2000: Phytoplankton dynamics and structure: a comparative analysis in natural and man-made water bodies of different trophic state.—Hydrobiologia **438**: 65–74.
- NICKLISCH, A., 1992: The interaction of irradiance and temperature on the growth rate of *Limnothrix redekei* and its mathematical description.—Algological Studies **63**: 1–18.
- NICKLISCH, A., 1998: Growth and light absorption of some planktonic cyanobacteria, diatoms and chlorophyceae under simulated natural light fluctuations.—Journal of Plankton Research **20**(1): 105–119.
- NICKLISCH, A. & S. FIETZ, 2001: The influence of light fluctuations on growth and photosynthesis of *Stephanodiscus neoastraea* (diatom) and *Planktothrix agardhii* (cyanobacterium).—Archiv für Hydrobiologie **151**(1): 141–156.
- NICKLISCH, A. & J.-G. KOHL, 1983: Growth kinetics of *Microcystis aeruginosa* (Kütz) as a basis for modelling its population dynamics.—Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie **68**(3): 317–326.
- NICKLISCH, A. und A. RUDAT, 2000: Nährstofflimitation ausgewählter Phytoplankter im Stechlinsee.—Gewässerökologie Norddeutschlands **4**: 63–66.
- NICKLISCH, A. & P. WOITKE, 1999: Pigment content of selected planktonic algae in response to simulated natural light fluctuations and short photoperiod.—Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie **84**(5): 479–495.
- NUSCH, E. & G. PALME, 1975: Biologische Methoden für die Praxis der Gewässeruntersuchung: Bestimmung des Chlorophyll-*a* und Phaeopigmentgehaltes in Oberflächenwasser.—Das Gas- und Wasserfach: Ausgabe Wasser, Abwasser **116**(12): 562–565.
- OLIVER, R. L., A. J. KINNEAR, & G. G. GANF, 1981: Measurements of cell density of three freshwater phytoplankters by density gradient centrifugation.—Limnology and Oceanography **26**(2): 285–294.
- OMLIN, M., P. BRUN, & P. REICHERT, 2001a: Biogeochemical model of Lake Zürich: Sensitivity, identifiability and uncertainty analysis.—Ecological Modelling **141**: 105–123.
- OMLIN, M., P. REICHERT, & R. FORSTER, 2001b: Biogeochemical model of Lake Zürich: model equations and results.—Ecological Modelling **141**: 77–103.
- OVERBECK, J., 1962: Untersuchungen zum Phosphathaushalt von Grünalgen. I. Phosphathaushalt und Fortpflanzungsrhythmik von *Scenedesmus*.—Archiv für Hydrobiologie **58**: 162–209.

- PADISÁK, J., E. SOROCZKI-PINTER, & Z. REZNER, 2003: Sinking properties of some phytoplankton shapes and the relation of form resistance to morphological diversity of plankton - an experimental study.—*Hydrobiologia* **500**: 243–257.
- PAERL, H. & J. F. USTACH, 1982: Blue-green algal scums: An explanation for their occurrence during freshwater blooms.—*Limnology and Oceanography* **27**: 212–217.
- PATRICK, R., 1969: Biological Aspects of Thermal Pollution.—chap. Some effects of temperature on freshwater algae., 161–185. Vanderbilt University Press, Nashville, Tenn.
- PAUL, L., 2003: Nutrient elimination in pre-dams - results of long-term studies.—*Hydrobiologia* **504**: 504.
- PETZOLDT, T. und K. SIEMENS, 2002: Nutzung eines ökologischen Simulationsmodells im Entscheidungsfindungsprozess: Anwendung des Modells SALMO auf die Talsperre Bautzen.—*Wasser und Boden* **54**(9): 42–48.
- PETZOLDT, T., J. BENNDORF, H. HORN, und W. HORN, 1999: Modelle zur kurzzeitigen Vorhersage der Algenentwicklung in Talsperren.—*In*: Trinkwasserversorgung aus Talsperren, Bd. 1, 51–70, Kommissionsverlag Oldenbourg Industrieverlag München, Siegburg, Arbeitsgemeinschaft Trinkwassertalsperren e.V. (ATT) Aufl.
- PETZOLDT, T., S. ROLINSKI, K. RINKE, M. KÖNIG, H. Z. BAUMERT, & J. BENNDORF, 2005: SALMO: Die ökologische Komponente des gekoppelten Modells.—*Wasserwirtschaft* **5**: 28–33.
- PORTER, K., 1976: Enhancement of algal growth and productivity by grazing zooplankton.—*Science* **192**: 1332–1334.
- PORTER, K. G., 1973: Selective grazing and differential digestion of algae by zooplankton.—*Nature* **244**: 179–180.
- PORTER, K. G., 1975: Viable gut passage of gelatinous green algae ingested by *Daphnia*.—*Verhandlungen / Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* **19**: 2840–2850.
- PTACNIK, R., S. DIEHL, & S. BERGER, 2003: Performance of sinking and nonsinking phytoplankton taxa in a gradient of mixing depths.—*Limnology and Oceanography* **48**: 1903–1912.
- RADKE, R., 2000: Talsperre Saidenbach - Kombination von Biofiltration und P-Sedimentation durch Förderung der Daphnien in einer mesotrophen Talsperre.—*In*: H. Willmitzer, M. G. Werner, und W. Scharf (Hrsg.), Fischerei und fischereiliches Management an Trinkwassertalsperren, Bd. 11 of ATT Technische Informationen, 81–83, Kommissionsverlag R. Oldenbourg München, Siegburg.
- RAVEN, J. A. & K. RICHARDSON, 1984: Dinophyte flagella: A cost-benefit analysis.—*New Phytologist* **98**: 259–276.
- RECKNAGEL, F. & J. BENNDORF, 1982: Validation of the ecological simulation model 'SALMO'.—*Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie* **67**(1): 113–125.
- REYNOLDS, C., 1984a: Phytoplankton periodicity: the interactions of form, function and environmental variability.—*Freshwater Biology* **14**: 111–142.
- REYNOLDS, C., 1988a: The concept of ecological succession applied to seasonal periodicity of freshwater phytoplankton.—*Verhandlungen/ Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* **23**: 683–691.

- REYNOLDS, C. & A. IRISH, 1997: Modelling phytoplankton dynamics in lakes and reservoirs: the problem of in-situ growth rates.—*Hydrobiologia* **349**: 5–17.
- REYNOLDS, C., S. WISEMAN, & M. CLARKE, 1984: Growth- and loss-rate responses of phytoplankton to intermittent artificial mixing and their potential application to the control of planktonic algal biomass.—*Journal of Applied Ecology* **21**: 11–39.
- REYNOLDS, C., A. IRISH, & J. ELLIOTT, 2001: The ecological basis for simulating phytoplankton responses to environmental change (PROTECH).—*Ecological Modelling* **140**: 271–291.
- REYNOLDS, C., V. HUSZAR, C. KRUK, L. NASELLI-FLORES, & S. MELO, 2002: Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton.—*Journal of Plankton Research* **24**(5): 417–428.
- REYNOLDS, C. S., 1973: The seasonal periodicity of planktonic diatoms in a shallow eutrophic lake.—*Freshwater Biology* **3**: 89–110.
- REYNOLDS, C. S., 1980: Phytoplankton assemblages and their periodicity in stratifying lake systems.—*Holarctic Ecology* **3**: 141–159.
- REYNOLDS, C. S., 1984b: *The Ecology of Freshwater Phytoplankton*.—Cambridge University Press, Cambridge.
- REYNOLDS, C. S., 1988b: Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton.—chap. Functional morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton, 388–433. Cambridge University Press, Cambridge.
- REYNOLDS, C. S., 1989: Plankton Ecology.—chap. Physical determinants of phytoplankton succession, 9–58. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- REYNOLDS, C. S., 1992: Dynamics, selection and composition of phytoplankton in relation to vertical structure in lakes.—*Archiv für Hydrobiologie, Beiheft Ergebnisse der Limnologie* **35**: 13–31.
- REYNOLDS, C. S., 1997: Vegetation processes in the pelagic: A model for ecosystem theory.—In: O. Kinne (ed.), *Excellence in Ecology*, 371, Oldendorf / Luhe, Germany, Ecology Institute.
- REYNOLDS, C. S., 2006: *The Ecology of Phytoplankton*.—Ecology, Biodiversity and Conservation, Cambridge University Press.
- REYNOLDS, C. S. & M. W. RODGERS, 1983: Cell- and colony- division in *Eudorina* (Chlorophyta: Volvocales) and some ecological implications.—*British Phycological Journal* **18**: 111–119.
- REYNOLDS, C. S., J. M. THOMPSON, A. J. D. FERGUSON, & S. W. WISEMAN, 1982: Loss processes in the population dynamics of phytoplankton maintained in closed systems.—*Journal of Plankton Research* **4**: 561–600.
- REYNOLDS, C. S., R. L. OLIVER, & A. E. WALSBY, 1987: Cyanobacterial dominance: the role of buoyancy regulation in dynamic lake environment.—*New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **21**: 379–390.
- RIEMANN, B., P. SIMONSEN, & L. STENSGAARD, 1989: The carbon and chlorophyll content of phytoplankton from various nutrient regimes.—*Journal of Plankton Research* **11**(5): 1037–1045.
- ROBINSON, G. A. & W. D. P. STEWART, 1979: Inter-relations of freshwater primary and secondary producers in response to nutrient enrichment in a Lund tube.—*British Phycological Journal* **14**(2): 127–128.

- ROLINSKI, S., T. PETZOLDT, H. Z. BAUMERT, K. BIGALKE, H. HORN, & J. BENNDORF, 2005: Das physikalisch-ökologisch gekoppelte Talsperrenmodell.—*Wasserwirtschaft* **5**: 34–38.
- ROST, B., K.-U. RICHTER, U. RIEBESELL, & P. J. HANSEN, 2006: Inorganic carbon acquisition in red tide dinoflagellates.—*Plant, Cell & Environment* **29**(5): 810–822.
- RUIZ, J., D. MACIAS, & F. PETERS, 2004: Turbulence increases the average settling velocity of phytoplankton cells.—*PNAS* **101**(51): 17720–17724.
- SALMASO, N., 2000: Factors affecting the seasonality and distribution of cyanobacteria and chlorophytes: a case study from the large lakes south of the Alps, with special reference to Lake Garda.—*Hydrobiologia* **438**(1-3): 43–63.
- SALONEN, K., R. I. JONES, & L. ARVOLA, 1984: Hypolimnetic phosphorus retrieval by diel vertical migrations of lake phytoplankton.—*Freshwater Biology* **14**: 431–438.
- SCHEFFER, M., S. RINALDI, J. HUISMAN, & F. J. WEISSING, 2003: Why plankton communities have no equilibrium: solutions to the paradox.—*Hydrobiologia* **491**: 9–18.
- SCHNOOR, J. L. & D. M. DI TORO, 1980: Differential phytoplankton sinking and growth rates eigenvalue analysis.—*Ecological Modelling* **9**: 233–245.
- SCHREIBER, U., H. HORMANN, C. NEUBAUER, & C. KLUGHAMMER, 1995: Assessment of photosystem II photochemical quantum yield by chlorophyll fluorescence quenching analysis.—*Australian Journal of Plant Physiology* **22**: 209–220.
- SENF, W. H., R. A. HUNCHBERGER, & K. E. ROBERTS, 1981: Temperature dependence of growth and phosphorus uptake in two species of *Volvox* (Volvocales, Chlorophyta).—*Journal of Phycology* **17**: 323–329.
- SHAPIRO, J., 1973: Blue-green algae: Why they become dominant.—*Science* **179**: 382–384.
- SIVONEN, K., 1996: Cyanobacterial toxins and toxin production.—*Phycologia* **35**: 12–24.
- SMAYDA, T. J., 1969: Experimental observations on the influence of temperature, light and salinity on cell division of the marine diatom *Detonula confervacea* (Cleve) Gran.—*Journal of Phycology* **5**: 150–157.
- SMITH, T. M., H. H. SHUGART, F. I. WOODWARD, & P. J. BURTON, 1993: Vegetation Dynamics and Global Change.—chap. Plant functional types, 272–292. Chapman & Hall, New York.
- SOMMER, U., 1983: Nutrient competition between phytoplankton species in multispecies chemostat experiments.—*Archiv für Hydrobiologie* **96**(4): 399–416.
- SOMMER, U., 1986: The periodicity of phytoplankton in Lake Constance (Bodensee) in comparison to other deep lakes of central Europe.—*Hydrobiologia* **138**: 1–7.
- SOMMER, U., 1988a: Phytoplankton succession in microcosm experiments under simultaneous grazing pressure and resource limitation.—*Limnology and Oceanography* **33**(5): 1037–1054.
- SOMMER, U., 1988b: Some size relationships in phytoflagellate motility.—*Hydrobiologia* **161**: 125–131.
- SOMMER, U., 1994: The impact of light intensity and day-length on silicate and nitrate competition among marine phytoplankton.—*Limnology and Oceanography* **39**: 1680–1688.

- SOMMER, U., Z. GLIWICZ, W. LAMPERT, & A. DUNCAN, 1986: The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters.—Archiv für Hydrobiologie **106**(4): 433–471.
- SOMMER, U., F. SOMMER, B. SANTER, C. JAMIESON, M. BOERSMA, C. BECKER, & T. HANSEN, 2001: Complementary impact of copepods and cladocerans on phytoplankton.—Ecology Letters **4**: 545–550.
- SOMMER, U., F. SOMMER, B. SANTER, E. ZÖLLNER, K. JÜRGENS, C. JAMIESON, M. BOERSMA, & K. GOCKE, 2003: *Daphnia* versus copepod impact on summer phytoplankton: functional compensation at both trophic levels.—Oecologia **135**: 639–647.
- STAUB, R., 1961: Ernährungsphysiologisch-autökologische Untersuchungen an der planktonischen Blaualge *Oscillatoria rubescens* DC.—Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie **23**: 82–198.
- STEEL, J. A., 1995: Modelling adaptive phytoplankton in a variable environment.—Ecological Modelling **78**: 117–127.
- STICH, H. B. & A. BRINKER, 2005: Less is better: Uncorrected versus pheopigment-corrected photometric chlorophyll-*a* estimation.—Archiv für Hydrobiologie **162**(1): 111–120.
- STUTZMAN, P., 1995: Food quality of gelatinous colonial chlorophytes to the freshwater zooplankters *Daphnia pulicaria* and *Diaptomus oregonensis*.—Freshwater Biology **34**: 149–153.
- SUZUKI, Y. & M. TAKAHASHI, 1995: Growth responses of several diatom species isolated from various environments to temperature.—Journal of Phycology **31**: 880–888.
- TILMAN, D., 1981: Tests of resource competition theory using four species of Lake Michigan algae.—Ecology **62**: 802–856.
- TILMAN, D. & S. S. KILHAM, 1976: Phosphate and silicate growth and uptake kinetics of the diatoms *Asterionella formosa* and *Cyclotella meneghiniana* in batch and semicontinuous culture.—Journal of Phycology **12**: 375–383.
- TOEPEL, J., M. GILBERT, & C. WILHELM, 2004: Can chlorophyll-*a* in-vivo fluorescence be used for quantification of carbon-based primary production in absolute terms?—Archiv für Hydrobiologie **160**(4): 515–526.
- TORTELL, P. D., 2000: Evolutionary and ecological perspectives on carbon acquisition in phytoplankton.—Limnology and Oceanography **45**(3): 744–750.
- TOZZI, S., O. SCHOFIELD, & P. FALKOWSKI, 2004: Historical climate change and ocean turbulence as selective agents for two key phytoplankton functional groups.—Marine Ecology-Progress Series **274**: 123–132.
- TRAINOR, F. R., 1993: Cyclomorphosis in *Scenedesmus subspicatus* (Chlorococcales, Chlorophyta): stimulation of colony development at low temperature.—Phycologia **32**(6): 429–433.
- TREMEL, B., 1996: Autecology of Chlorophyta in a gravel pit near Cologne, Germany.—Archiv für Hydrobiologie **135**(3): 361–376.
- TÜMPLING, W. & G. FRIEDRICH, 1999: Biologische Gewässeruntersuchung, vol. 2 of Methoden der biologischen Wasseruntersuchung.—Jena ; Stuttgart ; Lübeck ; Ulm.
- TÜXEN, R., 1955: Das System der nordwestdeutschen Pflanzengesellschaften.—Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft **5**: 1–119.

- UHLMANN, D., 1971: Influence of dilution, sinking and grazing rate on phytoplankton populations of hyperfertilized ponds and micro-ecosystems.—Mitteilungen der Internationalen Vereinigung für Limnologie **19**: 100–124.
- UHLMANN, D., 1975: Hydrobiologie: Ein Grundriß für Ingenieure und Naturwissenschaftler.—Fischer-Verlag.
- URABE, J. & R. W. STERNER, 1996: Regulation of herbivore growth by the balance of light and nutrients.—PNAS **93**: 8465–8469.
- UTERMÖHL, H., 1958: Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik.—Mitteilungen der Internationalen Vereinigung für Limnologie **9**: 1–38.
- VAN DEN HOEK, C., H. JAHNS, & D. MANN, 1993: Algen.—Georg Thieme Verlag, Stuttgart; New York, 3rd edn.
- VAN DONK, E., 1989: Plankton Ecology.—chap. The Role of Fungal Parasites in Phytoplankton Succession, 171–194. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- VAN DONK, E., 1997: Defenses in phytoplankton against grazing induced by nutrient limitation, UV-B stress and infochemicals.—Aquatic Ecology **31**: 53–58.
- VAN DONK, E. & D. O. HESSEN, 1993: Grazing resistance in nutrient-stressed phytoplankton.—Oecologia **93**: 508–511.
- VAN DONK, E. & S. S. KILHAM, 1990: Temperature effects on silicon- and phosphorus-limited growth and competitive interactions among three diatoms.—Journal of Phycology **26**: 40–50.
- VAN DONK, E. & J. RINGELBERG, 1983: The effect of fungal parasitism on the succession of diatoms in Lake Maarsseveen-I (the Netherlands).—Freshwater Biology **13**(3): 241–251.
- VAN DONK, E., M. LÜRLING, D. O. HESSEN, & G. M. LOKHORST, 1997: Altered cell wall morphology in nutrient-deficient phytoplankton and its impact on grazers.—Limnology and Oceanography **42**(2): 357–364.
- VAN NES, E. H. & M. SCHEFFER, 2005: A strategy to improve the contribution of complex simulation models to ecological theory.—Ecological Modelling **185**(2-4): 153–164.
- VANNI, M. J. & J. TEMTE, 1990: Seasonal patterns of grazing and nutrient limitation of phytoplankton in a eutrophic lake.—Limnology and Oceanography **35**(3): 697–709.
- VONA, V., V. D. RIGANO, O. LOBOSCO, S. CARFAGNA, S. ESPOSITO, & C. RIGANO, 2004: Temperature responses of growth, photosynthesis, respiration and NADH: Nitrate reductase in cryophilic and mesophilic algae.—New Phytologist **163**(2): 325–331.
- WAGNER, A., 1998: Die bottom up-Steuerung des Fraßdrucks von *Daphnia galeata* auf das Phytoplankton in der biomanipulierten Talsperre Bautzen.—Dissertation, Technische Universität Dresden.
- WAGNER, A., S. HÜLSMANN, H. DÖRNER, M. JANSSEN, U. KAHL, T. MEHNER, & J. BENDORF, 2004: Initiation of the midsummer decline of *Daphnia* as related to predation, non-consumptive mortality and recruitment: a balance.—Archiv für Hydrobiologie **160**: 1–23.
- WATANABE, M., K. KOHATA, & T. KIMURA, 1991: Diel vertical migration and nocturnal uptake of nutrients by *Chattonella antiqua* under stable stratification.—Limnology and Oceanography **36**(3): 593–602.

- WATANABE, M. F., K. HARADA, W. W. CARMICHAEL, & H. FUJIKI, 1996: Toxic *Microcystis*.—CRC Press, Boca Raton.
- WEBB, W. L., M. NEWTON, & D. STARR, 1974: Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*: A mathematical model.—*Oecologia* **17**: 281–291.
- WEITHOFF, G., 2003: The concepts of plant functional types and functional diversity in lake phytoplankton - a new understanding of phytoplankton ecology?—*Freshwater Biology* **48**: 1669–1675.
- WETZEL, R. G., 2001: *Limnology: Lake and River Ecosystems*.—Academic Press, 3rd edn.
- WETZEL, R. G. & G. E. LIKENS, 1991: *Limnological Analyses*.—Springer-Verlag, 2nd edn.
- WILHELM, C., 2002: The application of chlorophyll fluorescence in the aquatic environment.—*In*: J. R. Dell (ed.), *Applications of Fluorescence in Biology*, 185–202, Kluwer Academic Press, Boston.
- WILHELM, C., A. BECKER, J. TOEPEL, A. VIELER, & R. RAUTENBERGER, 2004: Photophysiology and primary production of phytoplankton in freshwater.—*Physiologia Plantarum* **120**(3): 347–357.
- WILLIAMS, P. J. L. & N. W. JENKINSON, 1982: A transportable microprocessor-controlled precise winkler titration suitable for field station and shipboard use.—*Limnology and Oceanography* **27**: 576–584.
- WILTSHIRE, K., M. BOERSMA, & B. MEYER, 2003: Grazer-induced changes in the desmid *Staurastrum*.—*Hydrobiologia* **491**: 255–260.



## 8 Danksagung

Ein herzlicher Dank gilt meinem Doktorvater Prof. Dr. Jürgen Benndorf, der mich durch seine Vorlesungen erst auf den "Geschmack" gebracht hat, Limnologie zu studieren. Sein fachlicher Rat während der Doktorarbeit hat mir sehr geholfen, auch in manchmal ausweglosen Situationen wieder einen Weg zu finden und ein Ziel zu verfolgen.

Weiterhin möchte ich mich bei Professor Dr. Rainer Koschel und Professor Dr. Sebastian Diehl für die schnelle Zusage zur Begutachtung meiner Doktorarbeit bedanken.

Thomas Petzoldt hat Heike Kampe und mir enorm bei der statistischen Auswertung der Laborergebnisse geholfen. Auch stand er uns bei den Messkampagnen mit Rat und Tat zur Seite. Sein Wissen zum Modell SALMO war für die gesamte Arbeitsgruppe unentbehrlich.

Susanne Rolinski gilt mein besonderer Dank, da sie das "GETAS-Team" zusammengehalten und gestärkt hat. Sie war sowohl bei den Freilandmessungen als auch am Computer oder beim "GETAS-Kaffee" eine tatkräftige und fachliche Unterstützung. Von ihr konnte ich in jeder Beziehung viel lernen.

Heike Kampe danke ich für die schöne Zusammenarbeit während ihrer Diplomarbeit, aber auch darüber hinaus. Es war eine sehr produktive Zeit und ich freue mich, dass daraus ein Manuskript entstanden ist.

Besonders bedanken möchte ich mich bei Heidemarie Horn und Wolfgang Horn von der Sächsischen Akademie der Wissenschaften (Ökologische Station Neunzehnhain), deren Fachwissen für mich und die ganze GETAS-Gruppe von großem Wert war. Heidemarie hat mich speziell bei den Phytoplanktonanalysen in der Talsperre Saidenbach unterstützt. Bei der Auswertung der Langzeitdaten für die TS Saidenbach waren die Publikationen von Heidemarie Horn und Wolfgang Horn wegweisend.

Lothar Paul (Ökologische Station Neunzehnhain) unterstützte uns u.a. mit den Thermistorketten in beiden Untersuchungsgewässern und war sonst auch immer ansprechbar und äußerst hilfsbereit. Vielen Dank!

Jan Köhler vom IGB Berlin hat uns mit Primärproduktionsmessungen und Phyto-PAM-Messungen bei den Messkampagnen begleitet. Durch ihn bin ich das erste Mal mit dem Phyto-PAM in Kontakt gekommen und er ermöglichte mir auch einen Gastaufenthalt am IGB Berlin. Auch wenn leider die Versuche nicht so liefen wie geplant, möchte ich mich nochmal herzlich dafür bedanken.

Michael Opitz gab mir wertvolle Tips zur Herstellung von Nährmedien, Kultivierung von Algen und zum Phyto-PAM. Vielen Dank!

Während meiner Vorversuche halfen mir die Praktikanten Sylvia Handke, Mandy Wunsch und Sven Richter, ohne die ich nur die Hälfte geschafft hätte.

Für die Unterstützung meiner Arbeit und die Denkanstöße möchte ich auch einen Dank an die gesamte Arbeitsgruppe des Institutes für Hydrobiologie richten.

Für die Finanzierung meiner Arbeit danke ich dem Bundesministerium für Bildung und Forschung (02 WT 0233).

Besondere Aufmerksamkeit gilt meiner kleinen Familie, Karsten und Judith. Für alle war das Schreiben an der Doktorarbeit ein nervenzehrender Prozess, der Feiertage, Wochenenden und Elternzeit in Anspruch genommen hat. Karsten hat mich immer unterstützt, sowohl fachlich als auch menschlich. Ohne Dich hätte ich das hier nicht machen können!

Die letzten Zeilen widme ich meinen Eltern, die mich nie unter Druck gesetzt und mir das Gefühl von Geborgenheit gegeben haben. Danke!

## A Anhang

**Tabelle A.1:** Maximale Wachstumsraten ( $\mu_{\max}$ ) der neuen Phytoplanktontypen bei 20 °C, \* Kolonien im Versuch, Cryptophyceen aus Chemostatexperimenten von SOMMER (1983) evt. beeinträchtigt durch mechanischen Stress.

SALMO- Typgruppe	Art	$\mu_{\max}$ (d <sup>-1</sup> )	Hell- Dunkel- Zyklus (h)	Quelle
6	<i>Coelastrum microporum</i> *	0.9	15 : 9	DAUTA (1982)
6	<i>Coelastrum microporum</i> *	0.75	15 : 9	BOUTERFAS <i>et al.</i> (2002)
6	<i>Coelastrum reticulatum</i> *	0.45	24 : 0	SOMMER (1983)
6	<i>Dictyosphaerium pulchellum</i> *	0.8	15 : 9	DAUTA (1982)
6	<i>Sphaerocystis schroeteri</i>	1.1	12 : 12	LITCHMAN (2000)
6	<i>Oocystis marssonii</i> *	1.39	24 : 0	SOMMER (1983)
6	<i>Staurastrum pingue</i>	0.77	15 : 9	DAUTA <i>et al.</i> (1990)
6	<i>Staurastrum cingulum</i>	0.56	24 : 0	BUTTERWICK <i>et al.</i> (2005)
7	<i>Pandorina morum</i> *	1.64	24 : 0	SOMMER (1983)
7	<i>Volvox aureus</i>	0.47	24 : 0	REYNOLDS (1989)
7	<i>Volvox aureus</i>	1	14 : 10	SENFT <i>et al.</i> (1981)
7	<i>Volvox globator</i>	1.17	14 : 10	SENFT <i>et al.</i> (1981)
7	<i>Eudorina unicocca</i> *	0.61	24 : 0	REYNOLDS (1989)
7	<i>Eudorina unicocca</i> *	0.62	12 : 12	(pers. Mitt. M. Rodgers, zitiert in REYNOLDS, 1984b)
8	<i>Ceratium hirundinella</i>	0.23	24 : 0	REYNOLDS (1989)
8	<i>C. hirundinella</i>	0.26	18 : 6	BRUNO & MCLAUGHLIN (1977)
8	<i>C. furcoides</i>	0.2	24 : 0	BUTTERWICK <i>et al.</i> (2005)
8	<i>M. aeruginosa</i>	0.47	24 : 0	REYNOLDS (1989)
8	<i>M. aeruginosa</i> *	0.4	24 : 0	NICKLISCH & KOHL (1983)
8	<i>M. aeruginosa</i>	0.25	24 : 0	HOLM & ARM- STRONG (1981)

Fortsetzung der Tabelle A.1

9	<i>Cryptomonas erosa</i>	1	24 : 0	REYNOLDS (1989)
9	<i>Cryptomonas ovata</i>	0.84	24 : 0	SOMMER (1983)
9	<i>Cryptomonas ovata</i>	0.81	24 : 0	REYNOLDS (1989)
9	<i>Cryptomonas ovata</i>	1.45	24 : 0	REYNOLDS (1984a)
9	<i>Cryptomonas marssonii</i>	0.5	24 : 0	BUTTERWICK <i>et al.</i> (2005)
9	<i>Cryptomonas marssonii</i>	0.69	24 : 0	SOMMER (1983)
9	<i>Rhodomonas lens</i>	0.65	24 : 0	SOMMER (1983)
9	<i>Rhodomonas minuta</i>	0.88	24 : 0	SOMMER (1983)
10	<i>Fragilaria crotonensis</i>	1.4	24 : 0	REYNOLDS (1984a)
10	<i>Fragilaria crotonensis</i>	0.58	15 : 9	DAUTA <i>et al.</i> (1990)
10	<i>Fragilaria crotonensis</i>	0.62	14 : 10	TILMAN (1981)

**Tabelle A.2:** Halbsättigungskonstanten für Phosphor verschiedener Phytoplankter ( $K_P$ -Wert in  $\mu\text{mol P L}^{-1}$ , \* = mehrere Arten gemeinsam im Versuch untersucht).

SALMO- Typgruppe	Art	$K_P$ -Wert	Temp. ( $^{\circ}\text{C}$ )	Quelle
2	<i>Nitzschia linearis</i>	0.019	12	GROVER (1989a)*
2	<i>Nitzschia palea</i>	0.047	12	GROVER (1989a)*
2	<i>Nitzschia acicularis</i>	0.0023	12	GROVER (1989a)*
2	<i>Synedra rumpens</i>	0.0069	12	GROVER (1989a)*
2	<i>Synedra radians</i>	0.00014	12	GROVER (1989a)*
2	<i>Asterionella formosa</i>	0.07	20	HOLM & ARM- STRONG (1981)
2	<i>Asterionella formosa</i>	0.02	20	TILMAN & KIL- HAM (1976)
2	<i>Asterionella formosa</i>	0.07	20?	(BENNDORF & PÜTZ, 1987)
3	<i>Cyclotella meneghi- niana</i>	0.25	20	TILMAN & KIL- HAM (1976)
5	<i>Chlorella</i> sp.	0.022	12	GROVER (1989a)*
5	<i>Scenedesmus quadri- cauda</i>	0.035	12	GROVER (1989a)*
6	<i>Oocystis pusilla</i>	0.012	12	GROVER (1989a)*
6	<i>Sphaerocystis schroe- teri</i>	0.025	12	GROVER (1989a)*
7	<i>Volvox aureus</i>	0.20-1.22	20	SENFTE <i>et al.</i> (1981)
7	<i>Volvox globator</i>	0.46-1.89	20	SENFTE <i>et al.</i> (1981)
8	<i>Microcystis aerugino- sa</i>	0.19	20	HOLM & ARM- STRONG (1981)
8	<i>Microcystis aerugino- sa</i>	0.44	25	NICKLISCH & KOHL (1983)
9	<i>Cryptomonas</i> sp.	0.014	12	GROVER (1989a)*
9	<i>Chlamydomonas</i> sp.	0.0071	12	GROVER (1989a)*

**Tabelle A.3:** Maximale spezifische Photosyntheseraten  $P_{\max}$  (mg C (mg Chl. a)<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) kolonialer, gelatinöser Chlorophyceen (SALMO-Typ 6) bei verschiedenen Temperaturen und Lichtzyklen (ohne Nährstofflimitation, L : D = Hell-Dunkel-Zyklus der Vorkultur).

Art	Temp. (°C)	L : D (h)	$P_{\max}$	Quelle
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	15	15 : 9	2	DAUTA (1982)
<i>Coelastrum microporum</i>	15	15 : 9	2.9	DAUTA (1982)
<i>Sphaerocystis Schroeteri</i>	20	18 : 6	7.25	LITCHMAN <i>et al.</i> (2003)
<i>Sphaerocystis Schroeteri</i>	20	6 : 18	6	LITCHMAN <i>et al.</i> (2003)
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	20	15 : 9	7	DAUTA (1982)
<i>Coelastrum microporum</i>	20	15 : 9	6	DAUTA (1982)
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	25	15 : 9	10	DAUTA (1982)
<i>Coelastrum microporum</i>	25	15 : 9	10	DAUTA (1982)
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	30	15 : 9	13.6	DAUTA (1982)
<i>Coelastrum microporum</i>	30	15 : 9	13	DAUTA (1982)

**Tabelle A.4:** Angaben zur Fressbarkeit verschiedener Phytoplanktontypen durch Zooplankter (*Paraphysomonas* sp. = phagotropher Flagellat, \* Kolonien im Versuch).

SALMO-Typgruppe	Art	Zooplankter	Fressbarkeit	Quelle
5	<i>Scenedesmus dimorphus</i>	<i>Paraphysomonas</i>	gering	GROVER (1989b)
5	<i>Scenedesmus quadricauda</i>	<i>Paraphysomonas</i>	gering	GROVER (1989b)
6	<i>Coelastrum reticulatum*</i>	alle	keine	ANDERSEN (1997)
6	<i>Dictyosphaerium pulchellum*</i>	alle	keine	ANDERSEN (1997)
6	<i>Oocystis marssonii*</i>	alle	keine	ANDERSEN (1997)
6	<i>Oocystis pusilla*</i>	<i>Paraphysomonas</i>	gering	GROVER (1989b)
6	<i>Sphaerocystis schroeteri*</i>	<i>Paraphysomonas</i>	gering	GROVER (1989b)
7	<i>Eudorina unicocca*</i>	Filtrierer (z.B. <i>Daphnia</i> )	keine	REYNOLDS & RODGERS (1983)
7	<i>Pandorina morum*</i>	alle	keine	ANDERSEN (1997)
7	<i>Volvox aureus*</i>	alle	keine	ANDERSEN (1997)
8	<i>Ceratium hirundinella</i>	alle	keine	ANDERSEN (1997)
8	<i>Microcystis</i>	<i>Daphnia hyalina</i> var. <i>lacustris</i>	keine	REYNOLDS et al. (1982)
8	<i>Microcystis</i>	alle	keine	ANDERSEN (1997)
8	<i>M. aeruginosa*</i>	<i>Brachionus calyciflorus</i> , <i>Bosmina longirostris</i>	ja	FULTON & PAERL (1988)
8	<i>M. aeruginosa*</i>	Cladoceren	keine	FULTON & PAERL (1988)
8	<i>M. aeruginosa</i>	Cladoceren	ja	FULTON & PAERL (1988)
8	<i>M. aeruginosa*</i>	Copepoden	keine	FULTON & PAERL (1988)
9	<i>Cryptomonas ovata</i>	<i>Daphnia hyalina</i> var. <i>lacustris</i>	ja	REYNOLDS et al. (1982)
9	<i>Cryptomonas</i> sp.	<i>Paraphysomonas</i>	keine	GROVER (1989b)