

Helmholtz-Zentrum für Umweltforschung - UFZ  
Department Seenforschung

---

**Entwicklung des pelagischen Nahrungsnetzes in einem neu  
entstandenen Tagebausee**

Dissertation  
zur Erlangung des akademischen Grades  
„doctor rerum naturalium" (Dr. rer. nat.)  
in der Wissenschaftsdisziplin „Aquatische Ökologie“

eingereicht an der  
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Universität Potsdam

von  
Nicolas S. Dreher

Potsdam, den 09. März 2007

This work is licensed under the Creative Commons Attribution-Noncommercial-No Derivative Works 2.0 Germany License. To view a copy of this license, visit <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/2.0/de/> or send a letter to Creative Commons, 171 Second Street, Suite 300, San Francisco, California, 94105, USA.

Elektronisch veröffentlicht auf dem  
Publikationsserver der Universität Potsdam:  
<http://opus.kobv.de/ubp/volltexte/2007/1509/>  
urn:nbn:de:kobv:517-opus-15098  
[<http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:kobv:517-opus-15098>]

„It springs to the eye that the tendency of living organisms is to organize their surroundings, that is, to produce ‚order‘ where formerly there was disorder“

Bridgman, P.W., 1941  
In: The Nature of Thermodynamics.  
Harvard University Press, Cambridge



## **Erklärung zur Datenerhebung und Eigenanteil**

In dieser Arbeit werden Ergebnisse dargestellt, die von verschiedenen BearbeiterInnen erhoben worden sind. Die ausführliche Datenerhebung zum TB Niemeck im Jahr 1998 entstand im Rahmen der Doktorarbeit von Dr. B. Zippel am Helmholtz-Zentrum für Umweltforschung – UFZ, Department Seenforschung Magdeburg. Im Zeitraum von 1999 bis 2003 wurden Daten im Rahmen der Forschungsvorhaben „Wissenschaftliche limnologische Begleitung der Flutung der Restlöcher des Tagebaues Goitsche“ und „Entwicklung von Tagebaurestseen bei der Flusswasserflutung am Beispiel des Goitschesees bei Bitterfeld“ erhoben, die von der LMBV (Lausitzer und Mitteldeutsche Bergbauverwaltungsgesellschaft mbH) und dem BMBF (Bundesministerium für Bildung und Forschung – BMBF-Förderkennzeichen 02 WB 9984/3) finanziert wurden. In diesem Zeitraum waren Dr. G. Packroff, Dipl. Biol. J. Spindler, Dr. J. Tittel und Dr. H. Röncke für die Koordinierung der Probenahmen zur biologischen Besiedelung verantwortlich sowie Dipl. Chem. M. Schultze und Dr. B. Boehrer für die Erhebung von Daten zur chemischen und physikalischen Entwicklung des Tageausees. In den Jahren 2002 und 2003 wurde das Probenahmeprogramm im Rahmen der hier ausgeführten Doktorarbeit intensiviert. Zu diesem Zweck wurde mir ein Teil der Verantwortlichkeit in der Koordination der Probenahmen übertragen. Der Eigenanteil in den hier dargestellten Ergebnissen bestand also 1) in der Koordinierung und Durchführung der praktischen Arbeiten in den Jahren 2002 und 2003, 2) in der Vereinheitlichung der Datengrundlage und deren übergreifender Zusammenstellung (in der Einleitung dargestellt) sowie 3) in der weiterführenden Auswertung der Ergebnisse.

Einige der im gesamten Beobachtungszeitraum gewonnenen Ergebnisse wurden bereits in der Doktorarbeit von Dr. B. Zippel (Zippel, 2005) und in Fachzeitschriften veröffentlicht oder auf Tagungen vorgestellt. Zusätzlich wurden in regelmäßigen Abständen Zwischenberichte zur Vorlage an die finanzierenden Einrichtungen verfasst. Erkenntnisse, die solchen Zwischenberichten entstammen, sind durch die Angabe „pers. Mitteilung“ gekennzeichnet, so dass auch hier der Eigenanteil erkennbar wird.

Außerdem erkläre ich hiermit, dass ich keine anderen, als die von mir angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt und wörtlich oder inhaltlich aus den benutzten Werken entnommene Stellen gekennzeichnet habe.

Diese Arbeit wurde an keiner anderen Hochschule eingereicht.



<b>1. Einleitung</b>	<b>1</b>
<b>2. Das Untersuchungsobjekt: Der Tagebausee Goitsche</b>	<b>8</b>
2.1 Die Tagebaurestseen – der Ursprungszustand	9
2.3 Entwicklung relevanter Wasserinhaltsstoffe während der Flutung	12
2.4 Das Hochwasserereignis	15
<b>3. Material und Methoden</b>	<b>17</b>
3.1 Probenahme und Probenahmeintervalle	17
3.2 Abiotische Parameter	18
3.2.1 Erhebung physikalischer Parameter	18
3.2.2 Analyse wasserchemischer Parameter	22
3.3 Biotische Parameter	22
3.3.1 Bestimmung der Dichte und Biomassen	22
3.3.2 Betrachtete Systemgrößen	26
3.4 Datenanalyse	33
3.4.1 Variabilität der Rahmenbedingungen	33
3.4.2 Testen der Effekte von Stress und Störung auf die Systemeigenschaften	36
3.4.3 Untersuchung zur Entwicklung der Diversitätsindizes	38
<b>4. Ergebnisse</b>	<b>43</b>
4.1 Entwicklung der Planktongemeinschaft	43
4.1.1 Gesamtbiomassen	43
4.1.2 Zusammensetzung der Planktongemeinschaft	44
4.1.3 Das Phytoplankton	48
4.1.4 Das Zooplankton	49
4.1.5 Zusammenfassende Entwicklung der Planktongemeinschaft in Abhängigkeit der abiotischen Rahmenbedingungen	50
4.2 Systemeigenschaften in einem wechselhaften Umfeld	53
4.2.1 Allgemeine Entwicklung der betrachteten Systemeigenschaften	53
4.2.2 Zusammenfassende Bewertung der Ergebnisse	62
4.3 Beziehung zwischen der Biomasse und Diversität	68
4.3.1 Das Phytoplankton	68
4.3.2 Das Zooplankton	73
<b>5. Diskussion</b>	<b>76</b>
5.1 Die Odumschen Kriterien	76
5.1.1 Die Reifung	76
5.1.2 Der Stress	91
5.1.3 Die Störung durch die Flutung und Kreuzeffekte	94
5.1.4 Messbare Effekte des Hochwassers	97
5.2 Diversität und Biomasse	99
5.2.1 Einfache Beziehung für das Phytoplankton	99
5.2.2 Diversität-Produktivität Beziehungen bei Konsumenten	104
5.2.3 Die „more individuals hypothesis“	107
5.2.4 Multivariate Modelle	108
<b>6. Zusammenfassung</b>	<b>119</b>
<b>7. Literaturverzeichnis</b>	<b>121</b>



## 1. Einleitung

Ein Ökosystem kann als Einheit zwischen Lebensgemeinschaften und den damit interagierenden Komponenten aus der abiotischen Umwelt verstanden werden (Lampert & Sommer, 1999). Einerseits prägen abiotische Prozesse die Struktur einer Lebensgemeinschaft, da sie den abiotischen Rahmen vorgeben, innerhalb dessen sich Organismen entwickeln können. Andererseits prägt die Lebensgemeinschaft ihre Umwelt, indem sie zum Beispiel durch die Inkorporation in Biomasse die Konzentration verfügbarer Ressourcen lokal herabsetzt und diese Stoffe an einem anderen Ort und in einer anderen Form wieder in die Umwelt entlässt. Die Untersuchung dieser Wechselwirkung erscheint vor dem Hintergrund des stetigen Wandels, dem Ökosysteme aufgrund anthropogener Einflüsse ausgesetzt sind, von zentraler Bedeutung für die Durchführung und Bewertung von Managementmaßnahmen. Das Plankton limnischer Systeme ist besonders geeignet für die Erfassung dieser Interaktionen, 1) da die im Pelagial vorgefundenen Organismen meist kurze Generationszeiten haben, 2) der im Gegensatz zu terrestrischen Systemen einfachen Erhebung der gesamten Gemeinschaft und 3) gut definierbaren Systemgrenzen (Mittelbach et al., 2001, Carr et al., 2003, Giller et al., 2004). In der hier vorgestellten Arbeit werden zwei Aspekte solcher Wechselwirkungen betrachtet.

Der erste Aspekt betrifft sowohl den Prozess der Reifung von Ökosystemen, als auch den destabilisierenden Einfluss von Stress und/oder Störung auf diesen Reifungsprozess. Der Prozess der Reifung von Ökosystemen kann als geordnete Entwicklung betrachtet werden, welche aus dem Zusammenspiel zwischen abiotischen und biotischen Komponenten resultiert (Christensen, 1995). Diese Entwicklung mündet in einen stabilen Endzustand (Klimax), in dem Biomasse, symbiotische Interaktionen und Nutzung der Ressourcen maximiert sind (Kutsch et al., 1998). Eine Pionierarbeit auf dem Gebiet der Ökosystemreifung hat Odum schon 1969 veröffentlicht. Um den Entwicklungsverlauf von jungen zu reifen Ökosystemen erfassbar zu machen, hat er eine Liste von 24 Kriterien erstellt. Sie beinhaltet Aspekte zur Energetik der Gemeinschaft, zu den Nährstoffkreisläufen, zu strukturellen Merkmalen auf Ökosystem- und Individuenebene sowie zum Selektionsdruck, dem die Organismen ausgesetzt sind und schließlich Aspekte zur Gesamthomeostasis des Systems (siehe Tabelle 1). Diese Auflistung ist noch heute der Ausgangspunkt vieler systemtheoretischer Überlegungen zu Zielfunktionen von Ökosystemen (Christensen, 1995, Jørgensen et al., 2000, Ulanowicz, 2003). Zu einzelnen Aspekten konnte gezeigt werden, dass sie trotz des zum Teil intuitiven Charakters, noch immer Gültigkeit besitzen (z.B. Straile, 1995, Kutsch et al., 1998, Reynolds, 2002) und in der Summe „etwas Konsistentes ausdrücken, das Reife sein könnte“ (Christensen, 1995).

Tabelle 1: Erwartete Trends während der Ökosystemreifung (linke Spalten) und Veränderungen der Eigenschaften bei Einfluss von Stress oder Störung (rechte Spalte), verändert nach Odum (1969, 1985). BP/R: Verhältnis von Bruttoproduktion zu Respiration der Gemeinschaft, BP/B: Verhältnis von Bruttoproduktion zu Biomasse der Gemeinschaft, B/E: Unterhaltene Biomasse pro Energieflusseinheit, R/B: metabolischer Quotient. a): Stress und Störung haben hier potentiell eine andere Wirkungsweise (siehe Erläuterungen im Text); b) funktionelle Kapazität kann infolge von Stress verringert sein (Levine, 1989); c) Erhaltungskosten nehmen zu, Abhängigkeit von auxiliärer Energie nimmt zu; d) exportierte, nicht verwendete Produktion steigt; e) Entkopplung von Produktion und Konsumtion; f): Verfügbarkeit der Nährstoffe kann abnehmen (Levine, 1989), Anteil nicht verwendeter Nährstoffe nimmt zu; g) gilt vermehrt für höhere trophische Ebenen; h) Dominanz kann zunehmen; i): funktionelle Redundanz nimmt ab; j) Bedeutung von Input und Output der Nährstoffe nimmt gegenüber dem internen Recycling zu; k) positive Interaktionen nehmen ab, negative nehmen zu; l) R nimmt zu. Im Abschnitt Methoden ist aufgeführt welche Kriterien für die Beantwortung der Hypothesen betrachtet wurden.

Ökosystemattribut	junge Ökosysteme	reife Ökosysteme	gestresste/gestörte Systeme
<b>Energetik der Gemeinschaft</b>			
1. BP/R – Verhältnis	größer oder kleiner l	annähernd l	unbalanciert (größer oder kleiner l), aber R/B nimmt zu <sup>a)</sup>
2. BP/B – Verhältnis	groß	klein	steigt <sup>b)</sup>
3. B/E	klein	groß	sinkt, weil R/B zunimmt <sup>c)</sup>
4. Netto Gemeinschaftsproduktion	groß	klein	groß <sup>d)</sup>
5. Nahrungsketten	linear, von Grazing dominiert	verzweigt, von Detritus dominiert	verkürzen sich, direktes Grazing nimmt ab <sup>d), e)</sup>
<b>Struktur der Lebensgemeinschaft</b>			
6. Gesamte organische Substanz	gering	groß	-
7. anorganische Nährstoffe	frei, gelöst	inkorporiert	weniger inkorporiert <sup>f)</sup>
8. Diversität (Artenzahl)	gering	hoch	nimmt ab <sup>g)</sup>
9. Diversität (Evenness)	gering	hoch	nimmt ab <sup>h)</sup>
10. biochemische Diversität	gering	hoch	-
11. Schichtung und räumliche Diversität	gering ausgeprägt	stark ausgeprägt	-
<b>Lebensgeschichte</b>			
12. Nischendifferenzierung	breit	schmal	- <sup>i)</sup>
13. Organismengröße	klein	groß	nimmt ab
14. Lebenszyklen	kurz, einfach	lang, komplex	kürzer, einfacher
<b>Kreisläufe der Nährstoffe</b>			
15. Nährstoffzyklen	offen	geschlossen	Offen <sup>j)</sup>
16. Austauschrate der Nährstoffe zwischen Organismen und Umwelt	schnell	langsam	schnell
17. Rolle des Detritus	unwichtig	wichtig	-
<b>Selektionsdruck</b>			
18. Wachstumsform	r-Selektion	K-Selektion	r-Selektion
19. Produktion	Quantität	Qualität	Quantität
<b>Homeostasis</b>			
20. Interne Symbiose	schwach entwickelt	gut entwickelt	nehmen ab <sup>k)</sup>
21. Nährstofferhaltung/Speicherung	schwach	gut	schwach <sup>e)</sup>
22. Stabilität (Resistenz)	schwach	gut	schwach
23. Entropie	hoch	gering	steigt <sup>l)</sup>
24. Information	gering	hoch	nimmt ab

In Anlehnung an seine erste Arbeit hat Odum (1985) einen Artikel zu den erwarteten Trends in gestressten Ökosystemen veröffentlicht. Darin greift er zahlreiche Kriterien auf, die er zur Beschreibung der Reifung von Ökosystemen herangezogen hat (siehe Tabelle 1). Odum unterscheidet dabei nicht zwischen physiologischem Stress und physikalischen Störungen. Sie führen seiner Ansicht nach beide zu einer Veränderung der Eigenschaften des Systems, indem sie den Reifungsprozess aufhalten und in vielen Fällen sogar umkehren. Betrachtet man die Umwelt als Filter, so sind drei aufeinander folgende Wirkungsebenen auszumachen, welche die dauerhafte Ansiedlung von Arten in einem Ökosystem bestimmen (Lawton, 1999): 1) die Vernetzung zwischen lokalem und regionalem Artenpool und somit das

Rekrutierungspotential des Systems, 2) die Vorgabe des abiotischen Rahmens, der die Lebensfähigkeit rekrutierter Organismen bestimmt und 3) die Ausprägung und räumliche Anordnung ökologischer Nischen. Erst auf dieser dritten Ebene kommen biologische Interaktionen zwischen Organismen zum Tragen (Lawton, 1999). Definiert man physiologischen Stress und physikalische Störungen genauer, so wird ersichtlich, dass sie auf unterschiedlichen Ebenen agieren. Nach Grime (1979) ist physiologischer Stress ein „externer Zwang, welcher von der Umwelt ausgeübt wird und die Produktion von [...] Biomasse unterdrückt“. Vorrangig agiert also physiologischer Stress durch die Verringerung der physiologischen Leistungsfähigkeit der Organismen auf der zweiten Ebene und indirekt durch eine Veränderung der Verfügbarkeit von Ressourcen (Levine, 1989) auf der dritten Ebene. Eine Störung bezeichnet Grime (1979) hingegen als einen „Mechanismus, der die Biomasse teilweise oder ganz zerstört“. Solch ein Mechanismus kann potentiell auf allen drei Ebenen agieren, je nachdem welche Art der Störung betrachtet wird. Die in limnischen Systemen am häufigsten untersuchte Störung, die Veränderung der Schichtungsbedingungen in der Wassersäule (siehe Connell, 1978, Reynolds, 1993), würde sich z.B. vor allem auf der dritten Ebene auswirken. Es sind zwar generalisierte Stressreaktionen, wie z.B. die Reduktion der Organismengröße, bekannt (siehe Chapin et al., 1993), doch aus theoretischen Gesichtspunkten haben physiologischer Stress und physikalische Störung eine unterschiedliche Wirkungsweise.

Ein spezieller Fall tritt auf, wenn mehrere Stressoren gleichzeitig oder nacheinander wirken (Paine et al., 1998, Fukami, 2001). Auf Individuenebene ist die Wirkung von einzelnen Stressoren taxa-abhängig (Fent, 1998) und hängt von der Lebensgeschichte und dem aktuellen physiologischen Zustand der Organismen ab (Hanazato, 2001). Dementsprechend fällt die Antwort auf eine Doppelbelastung auf Individuenebene unterschiedlich aus (Hanazato, 2001, Sih et al., 2004). Auf Populations- und Gemeinschaftsebene können bestimmte Kombinationen zum Zusammenbruch derselben führen (Grime, 1979). Theoretische Überlegungen haben zu der Annahme geführt, dass der Effekt von mehreren Stressoren auf die Gemeinschaft von der Korrelation zwischen den Toleranzen der Individuen gegenüber den einzelnen Stressoren abhängt (Vinebrooke et al., 2004). Je ähnlicher der auf die Organismen ausgeübte Druck durch die unterschiedlichen Stressoren ausfällt, umso geringer sollte der kumulative Effekt gleichzeitig agierender Stressoren auf die Struktur und Funktionalität der Gemeinschaft sein. Zu diesem ersten Aspekt, die Wechselwirkungen zwischen Organismen und deren Umwelt betreffend, werden folgende Hypothesen formuliert:

**In Planktonsystemen ist der Reifungsprozess anhand der Kriterien von Odum (1969, 1985) erfassbar (Hypothese I).**

**Physiologischer Stress und physikalische Störungen führen beide zu einer Umkehr des Reifungsprozesses (Hypothese II).**

**Physiologischer Stress und physikalische Störungen haben Auswirkungen auf unterschiedlichen Organisationsebenen von Lebensgemeinschaften (Hypothese III).**

Der zweite Aspekt der Wechselwirkungen zwischen Organismen und deren Umwelt, der in dieser Arbeit behandelt wird, ist die Beziehung zwischen der Diversität von Lebensgemeinschaften und Eigenschaften von Ökosystemen. Um die Kausalität solcher Beziehungen zu erforschen, sind zwei unterschiedliche Herangehensweisen möglich (Waide et al., 1999). Einige Autoren betrachten funktionelle Aspekte eines Ökosystems, wie z.B. den Nutzungsgrad der Ressourcen oder die Produktivität, als Folge der Artenzahl, der Anzahl funktioneller Gruppen oder des idiosynkratischen Effektes bestimmender Arten (Lawton, 1994, Tilman, 1999, Loreau, 2000). Der entgegengesetzte Ansatz besteht darin, die Diversität, Zusammensetzung oder trophische Struktur einer Lebensgemeinschaft auf abiotische Eigenschaften und biotische Interaktionen innerhalb des Ökosystems zurückzuführen (Tilman, 1982, Grace, 1999).

Auf letztere Herangehensweise bezieht sich die Feststellung, dass in den meisten Ökosystemen eine unimodale Beziehung zwischen der Artenzahl und/oder Diversität und der Produktivität des Ökosystems besteht (Diversität-Produktivitäts Beziehung: Waide et al., 1999, Mittelbach, 2001), wobei in diesem Zusammenhang die Produktivität mit der Trophie oder der Gesamtbiomasse des Systems gleichgesetzt wird. Zu den möglichen Ursachen für diese Beziehung findet sich in der Literatur eine Vielzahl an Theorien (vgl. Waide et al., 1999 oder Scheiner & Willig, 2005). Alle Theorien und/oder Modelle beruhen aber auf einem Grundprinzip: um innerhalb eines Systems eine nicht-monotone Beziehung hervorzurufen, ist ein trade-off in der Leistungsfähigkeit von Individuen oder in den Eigenschaften von Populationen entlang des definierten Gradienten (in der Regel die Produktivität) notwendig (Scheiner & Willig, 2005). Es existieren demnach gegenläufige Mechanismen, die zu einem Maximum der Artenzahl und/oder Diversität bei mittlerer Produktivität führen. Einige dieser Mechanismen bewirken eine Erhöhung der Artenzahl, andere wiederum schränken diese ein. Eine Durchsicht der Literatur lässt für pelagische Systeme folgende Abhängigkeiten erwarten:

- Die Individuenzahl steigt mit der Produktivität eines Ökosystems. Die Artenzahl ist eine positive Funktion der Individuenzahl. Mit steigender Produktivität eines Systems nimmt deshalb die Artenzahl zu („species-energy theory“, Wright, 1983 oder „more individuals hypothesis“, Srivastava & Lawton, 1998).
- In Systemen, die sich annähernd im Gleichgewicht befinden, nimmt die Artenzahl der Primärproduzenten mit der Anzahl limitierender Ressourcen zu („Konkurrenzausschlussprinzip“, Tilman, 1982).
- Mit steigenden absoluten Konzentrationen haben Schwankungen der Ressourcen einen geringeren Einfluss auf die relative Zusammensetzung der Ressourcen und die Heterogenität des Lebensraumes nimmt ab („resource-ratio effect“, Tilman, 1982). Dies führt dazu, dass die Artenzahl mit steigenden Ressourcenkonzentrationen abnimmt, da der Ausschluss von Arten gemäß dem Konkurrenzausschlussprinzip in nährstoffarmen Systemen sehr stark verzögert werden kann (Siegel, 1998).
- Mit steigender Produktivität und Biomasse der Produzenten kann mehr Biomasse der Konsumenten aufrechterhalten werden und der Fraßdruck auf die Produzenten nimmt

zu (Tilzer, 2000). Anpassungen der Organismengemeinschaft führen zu einer Dominanz fraßresistenter Formen. Die Diversität nimmt ab (Leibold, 1996, 1999).

Neben den Prozessen, die unmittelbar mit dem Gradienten der Produktivität bzw. der Trophie verbunden sind, gibt es in aquatischen Systemen eine Reihe anderer Faktoren, die Auswirkungen auf die realisierte Artenzahl und/oder Diversität haben können:

- Neben dem schon erwähnten quantitativen Aspekt des Fraßdrucks durch Konsumenten ist auch dessen qualitativer Aspekt (d.h., die Komplementarität des Nahrungsspektrums der Räuber) von Bedeutung für die Zusammensetzung der Beutegemeinschaft (Sommer et al., 2001, Duffy, 2002). Selektiver Fraßdruck kann die Diversität erhöhen, indem er schnell wachsende, gut verwertbare und/oder biomassemonopolisierende Arten an der Dominanz hindert (Paine, 1966, Duffy, 2002, Davic, 2003).
- Störungen der Schichtung oder Veränderungen der abiotischen Rahmenbedingungen beeinflussen den Prozess der Konkurrenz („intermediate disturbance hypothesis“ Connell, 1978, Reynolds, 1993, Sommer 1993). Bei mittlerer Störungsintensität und -häufigkeit ist die Diversität am höchsten.
- Das Ausmaß der Immigration aus einem regionalen Artenpool beeinflusst die lokal realisierte Artenzahl (z.B. Robinson & Edgemon, 1988, Havel & Shurin, 2004). Junge Systeme bzw. artenarme Gemeinschaften sind stärker durch Immigration beeinflusst als artenreiche Gemeinschaften (Jenkins & Buikema, 1998).
- Fläche und Volumen eines Ökosystems haben durch die potentielle Anzahl vorhandener Individuen (Srivastava & Lawton, 1998), der Heterogenität der Umweltbedingungen (Cohen & Newmann, 1992) und der Länge der Nahrungskette (Post et al., 2000, Post, 2002) einen Einfluss auf die Artenzahl.

Die „more individuals hypothesis“, welche eine Zunahme der Artenzahl mit steigender Individuendichte prognostiziert sowie Betrachtungen zu den Auswirkungen des Konkurrenzausschlußprinzips, beziehen sich explizit auf die Artenzahl. Beim Effekt des Fraßdrucks können sowohl Artenzahl, als auch die Evenness betroffen sein (Duffy, 2002). Die Diversität, für die schon ähnliche Beziehungen wie für die Artenzahl entlang des Produktivitätsgradienten beobachtet worden sind (Irigoiien et al., 2004, Grover & Chrzanowski, 2004), ist hingegen, aufgrund ihrer mathematischen Definition, eine Folge der Entwicklung von Artenzahl und Evenness. Wenn die Evenness mit der Produktivität eines Systems abnimmt (eine Folge des selektiven Fraßdrucks auf gut fressbares Plankton und der Dominanz fraßresistenter Formen (siehe Leibold, 1999) sowie konstanterer Ressourcenverhältnisse (Tilman, 1982)), so ist es wahrscheinlicher für die Diversität, einen unimodalen Verlauf mit steigender Produktivität zu beobachten, als bei Betrachtung der Artenzahl. Dies ist dadurch zu erklären, dass der Effekt einer abnehmenden Evenness theoretisch den Effekt einer konstanten oder auch zunehmenden Artenzahl bei hoher Produktivität überwiegen kann. Aufgrund dieser Überlegungen werden folgende Hypothesen formuliert:

**In aquatischen Systemen ist die Artenzahl eine monoton positive oder eine unimodale Funktion der Produktivität (Hypothese IV).**

**Die Eveness ist eine monoton abnehmende Funktion der Produktivität (Hypothese V).**

**Die Ausprägung der Entwicklung der Diversität entlang des Produktivitätsgradienten ist eine Folge der Entwicklung der Artenzahl und der Eveness entlang dieses Gradienten (Hypothese VI).**

Immer mehr Autoren gelangen zu der Erkenntnis, dass eher der kumulative oder interaktive Effekt mehrerer der oben beschriebenen Mechanismen für die tatsächliche Ausprägung der Diversität-Produktivität Beziehung verantwortlich ist, statt ein einziger dieser Mechanismen allein (Abrams, 1995, Grace & Pugesek, 1997, Grace, 1999, Waide et al., 1999). Die meisten bis zuletzt vorgestellten Modelle sind aber entweder konzeptioneller oder theoretischer Natur und deshalb schwer empirisch zu überprüfen (Scheiner & Willig, 2005), basieren auf Simulationen (siehe z.B. Leibold, 1996) oder beschränken sich auf den deskriptiven Aspekt der Beschreibung von Mustern entlang des Produktivitätsgradienten (Waide et al., 1999, Mittelbach et al., 2001). Soweit aus der Literatur ersichtlich, gibt es keine an aquatischen Lebensgemeinschaften durchgeführten empirischen Untersuchungen oder Laborexperimente zur Diversität-Produktivität-Beziehung, die den Effekt aller erwähnten Mechanismen vergleichend untersuchen.

**Die Beziehung zwischen der Produktivität und den Diversitätsmaßen (Artenzahl, Diversität und Eveness) kann verbessert werden, wenn zusätzliche biotische und abiotische Faktoren (z.B. Konsumenteneffekte, physikalische Störungen, Immigration) berücksichtigt werden (Hypothese VII).**

Die Ausprägung von Diversität-Produktivität-Beziehungen in Extremstandorten wurde bisher eher vernachlässigt. Folgende Aspekte sind festzuhalten:

- Gestresste Gemeinschaften sind artenarm (Odum, 1985) und gekennzeichnet durch eine geringe Größe der Organismen (Chapin et al, 1993). Adaptive Anpassungen aufgrund von Top-Down-Effekten, wie das Auftreten fraßresistenter Formen, sind nicht zu erwarten bzw. nicht beobachtet worden.
- Konsumenten höherer trophischer Ebenen sind besonders anfällig gegenüber Stress (Petchey et al., 1999, 2004, Duffy, 2002). In gestressten Planktongemeinschaften können die klassischen Sekundärkonsumenten völlig fehlen (Packroff, 2000).
- Die extreme Limitierung durch eine einzige Ressource kann den Einfluss potentiell limitierender Ressourcen überwiegen (Interlandi & Kilham, 2001). Diese Limitierung, verursacht durch die Wirkung eines oder mehrerer Stressoren, kann über eine verringerte Verfügbarkeit der vorhandenen Ressourcen oder über kapazitätslimitierende Prozesse auf physiologischer Ebene agieren (Levine, 1989). Es besteht eine geringer ausgeprägte Abhängigkeit der Primärproduktion von der Qualität und Quantität der in ungestörten Systemen limitierenden Ressourcen (N, P, Licht).

- In gestressten Systemen ist der Anteil nicht inkorporierter Ressourcen meist hoch, ebenso wie der Anteil überschüssiger (nicht verwerteter) Produktion (Odum, 1985). Es besteht eine Entkopplung zwischen Produktion und Konsumtion.

Aus der Summe dieser Betrachtungen leitet sich folgende Hypothese ab:

**In gestressten Systemen besteht keine Abhängigkeit zwischen den Diversitätskomponenten und der Produktivität, da solche Systeme artenarm sind und eine wenig variable Zusammensetzung aufweisen (Hypothese VIII).**

Um die formulierten Hypothesen und Fragestellungen zu untersuchen, wurde die Entwicklung der pelagischen Planktongemeinschaft eines ehemals sauren Tagebauseekomplexes (pH~3) während dessen Flutung und Neutralisierung durch Flusswasser untersucht. Zusätzlich wurde die Reaktion des planktischen Nahrungsnetzes nach vollendeter Flutung auf ein extremes Hochwasserereignis erfasst. Die Wechselhaftigkeit der abiotischen Rahmenbedingungen während der sechs Untersuchungsjahre sollte gewährleisten, einen großen Gradienten aller potentiellen Steuergrößen zu erfassen. In Analogie mit einer Veränderung der Betrachtungsebene (Skala sensu Chase & Leibold, 2002) steigt somit die Wahrscheinlichkeit zugrunde liegende Abhängigkeiten zu identifizieren (Waide et al., 1999). In einem ersten Schritt wurden die allgemeine Entwicklung der Planktongemeinschaft dargestellt und Besonderheiten des Standortes herausgearbeitet, die zum Verständnis der relevanten biotischen und abiotischen Prozesse beitragen. Für die Beantwortung der **Hypothesen I und II** zum Aspekt der Reifung von Ökosystemen und dessen Beeinflussung durch verschiedene Stressoren, wurden ausgewählte Eigenschaften der Lebensgemeinschaft auf eine Abhängigkeit zum Faktor Zeit (Reifung) und zur Wirkung des Säurestress untersucht. Folgende Eigenschaften wurden betrachtet: Artenzahl, Diversität und Evenness, Energetik der Gemeinschaft sowie funktionelle Diversität, Nutzungsgrad der Ressourcen, Weitergabe von Energie entlang der Nahrungskette und Entkopplung zwischen Produktion und Konsumtion. Für die Bearbeitung von **Hypothese III** zur unterschiedlichen Wirkung von physiologischem Stress und physikalischer Störung, wurden anhand von zweifaktoriellen Varianzanalysen die erwähnten Parameter auf kumulative oder entgegengesetzte Effekte des Säure- und Flutungsstress bzw. auf Kreuzeffekte untersucht. Die Hypothesen zur Beziehung zwischen Diversität und Produktivität (**Hypothesen IV, V und VI**) wurden anhand der Betrachtung der Entwicklung der Diversitätskomponenten Artenzahl, Diversität und Evenness des Phytoplanktons entlang des Biomassegradienten bearbeitet (Surrogat für die Produktivität, siehe Methoden). In einem multivariaten Analyseverfahren wurde der Einfluss aller erfassbaren möglichen Steuergrößen zur Vorhersage der Artenzahl, Diversität und Evenness quantifiziert (**Hypothese VII**). Für den sauren Ursprungszustand (**Hypothese VIII**) wurde in einem separaten Ansatz wie für die Bearbeitung der Hypothesen I bis III verfahren.

## 2. Das Untersuchungsobjekt: Der Tageausee Goitsche

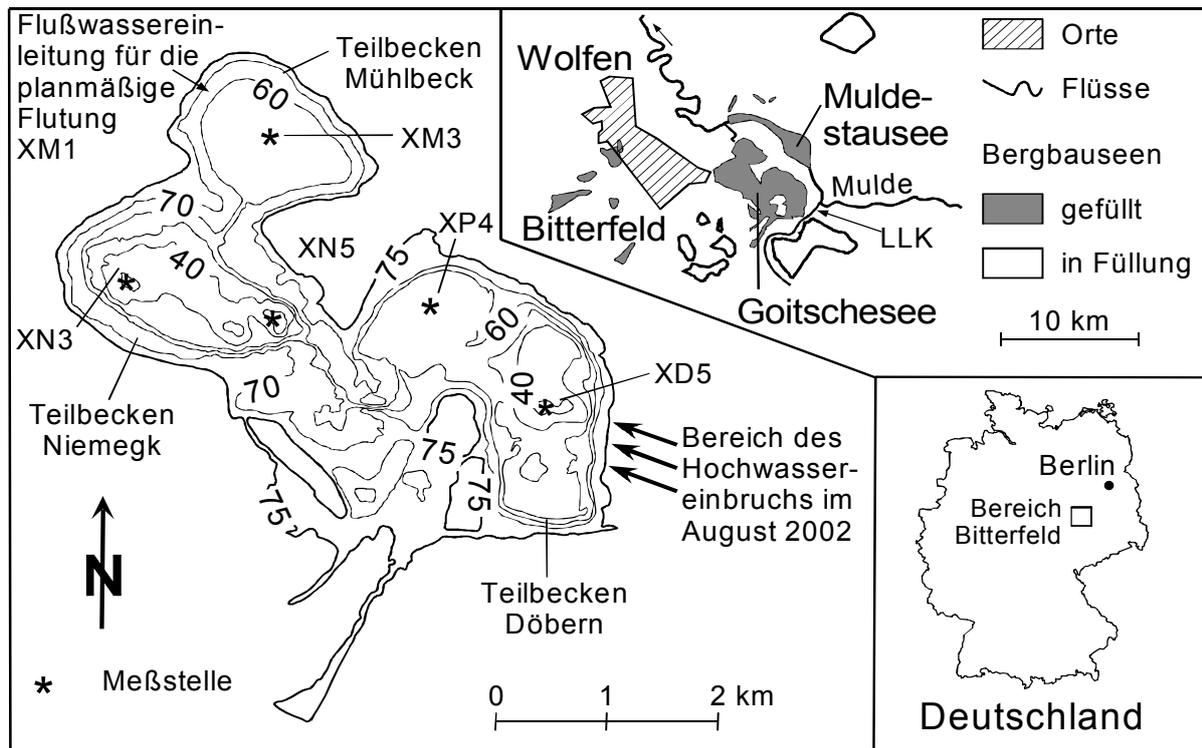


Abbildung 1: Isobathenkarte des Tagebaukomplexes Goitsche mit Lageplan der einzelnen Probenahmestellen (LLK: Lober-Leine-Kanal; XM3, XN3, XP4, XD5: Bezeichnung der Probenahmestellen; Kartengrundlage: LMBV-Markscheiderei sowie Vermessung durch das UFZ im Juni 2002).

Der Tagebaukomplex Goitsche entstand durch den Abbau von Braunkohle und im geringeren Umfang von Bernstein östlich der Stadt Bitterfeld in Sachsen-Anhalt. Bis in die frühen 90er Jahre wurde aktiv Kohle abgebaut. Der Tagebaukomplex besteht aus drei Teilbecken (TB). Abbildung 1 zeigt den Lageplan des Tagebaukomplexes Goitsche und die durch den Kohleabbau entstandenen TB Mühlbeck, Niemegk und Döbern. Der Untergrund im gesamten Abbaugelände besteht aus Lockergestein, das durch Subrosionserscheinungen zur Ausbildung lokaler Senken geführt hat. An der Beckensohle wurde aus dem Bitterfelder Flözkomplex Kohle abgebaut. Dieser Flözkomplex grenzt an die so genannte Bitterfelder Bernsteinfolge, die aufgrund ihrer lokalen Verbreitung nur in den RL Mühlbeck und Niemegk auftritt. Bis 1991 wurde im RL Mühlbeck auch Bernstein gewonnen. Die Bitterfelder Bernsteinfolge beinhaltet neben Bernstein auch große Mengen an Pyrit (1 bis 4%).

Nach Beendigung des Kohleabbaus wurde die Grundwasserhaltung eingestellt. Durch Grundwassereigenaufgang entstanden in dem Tagebaukomplex 3 TB, die nach den Restlöchern benannt wurden (siehe Abbildung 1). Das TB Döbern bestand aus einem seichteren (Messstelle XP4) und einem tieferen Becken (Messstelle XD5), wobei im Ursprungszustand das seichtere Becken trocken war. Die morphometrischen Eigenschaften der einzelnen TB vor Beginn und nach Beendigung der Flutung sind in Tabelle 2 zusammengefasst.

Tabelle 2: Morphometrische Daten der drei TB des Goitschesees zu Beginn und nach Beendigung der Flutung.

	Mühlbeck		Niemegek		Döbern (XD5)	
	Mai 1999	Mai 2002	Mai 1999	Mai 2002	Mai 1999	Mai 2002
Füllhöhe (m NN)	53,5	71,5	39,8	71,5	35,0	71,5
Fläche (10 <sup>6</sup> m <sup>2</sup> )	0,78	2,02	0,71	3,10	0,31	4,24
Volumen (10 <sup>6</sup> m <sup>3</sup> )	1,5	26,0	3,6	57,8	0,9	74,8
mittl. Tiefe (m)	2,0	12,9	5,1	18,7	2,8	17,6
max. Tiefe (m)	3,5	21,5	16,0	45,0	13,0	47,5

## 2.1 Die Tagebaurestseen – der Ursprungszustand

Die TB Mühlbeck und Niemegek waren in ihrem ursprünglichen Zustand durch einen extrem niedrigen pH und einen hohen Mineralisierungsgrad gekennzeichnet. Dies ist die Folge von Versauerungsprozessen, die die Oxidation von Pyrit in frei liegenden Sedimenten involvieren. Dieser Einfluss von säurehaltigem Material ist auch hauptsächlich für die typische Wasserbeschaffenheit in Tagebaurestseen verantwortlich. Das TB Döbern war weniger von Versauerungsprozessen geprägt. Die chemischen Eigenschaften und wichtigsten Stoffkonzentrationen in den drei Teilbecken des Tagebaukomplexes vor der Flutung sind in Tabelle 3 dargestellt.

Tabelle 3: Chemische Zusammensetzung des Oberflächenwassers in den drei Teilbecken des Goitschesees vor Beginn der Flutung anhand ausgewählter chemischer Parameter (Stand März/Mai 99).

	Mühlbeck	Niemegek	Döbern
pH	3,3	3,2	7,1
Leitfähigkeit (mS/cm)	1,35	1,98	1,07
AOX (µg/l)	22,0	45,8	12,0
Fe gelöst (mg/l)	42,1	131,6	0,2
Al gelöst (mg/l)	8,5	18,9	0,4
SO <sub>4</sub> (mg/l)	852	1620	735
NH <sub>4</sub> (mg/l)	1,0	1,4	1,3
NO <sub>3</sub> (mg/l)	0,5	0,1	0,4
TP (µg/l)	7,3	243,3	5,0
SRP (µg/l)	5,3	32,3	< 2,0
DOC (mg/l)	1,6	4,3	3,4
TIC (mg/l)	0,5	1,7	12,7

Die hohen Metallgehalte sind aufgrund des niedrigen pH zu erklären, der die Löslichkeit von Eisen und Aluminium erhöht. Aluminium kann bei niedrigem pH in großen Mengen aus der Verwitterung von Silikatmineralien entstehen. Zweiwertiges Eisen entsteht mitunter bei der Oxidierung von Eisensulfiden in schwefelhaltigem Abraummateriale, wenn dieses in Kontakt mit Luftsauerstoff gelangt. Bei dieser Reaktion entstehen, zum Teil durch mikrobielle Prozesse katalysiert, Sulfate und Protonen. In einem zweiten Schritt werden ebenfalls bei gleichzeitiger Freisetzung von Protonen, aus dem zweiwertigen Eisen Eisenhydroxide gebildet (Frömmichen, 2001). Beide Schritte tragen zur Versauerung von Tagebaurestseen bei und sind auch verantwortlich für die hohen Sulfatkonzentrationen in Tagebaurestseen aus der Kohlegewinnung. Bei einem so niedrigen pH ist der in circum-neutralen Seen aktive Kalk-Kohlensäure-Puffer aufgebraucht. Auch der Aluminium-Puffer, wie er in regensäuren

Weichwasserseen häufig anzutreffen ist, ist aufgebraucht. Im Bereich schwefelsaurer Seen übernimmt diese Rolle das im Wasser befindliche Eisen mit seinen Hydroxid- und Ionen-Species (Geller et al., 1998).

Das Verhältnis von Ammonium- zu Nitrat-Stickstoff lag zugunsten des Ammonium-Stickstoffes. Bei einem niedrigen pH ist auch unter oxidischen Bedingungen der mikrobielle Prozess der Nitrifikation gehemmt. Das führt zu einer Anreicherung von Ammonium-Stickstoff im Freiwasser. Auch die Menge und Qualität des anorganischen Kohlenstoffs, die wichtigste Quelle für den Einbau von Kohlenstoff in Biomasse durch Primärproduzenten, ist durch den niedrigen pH-Wert beeinflusst. Bei einem pH-Wert von ca. 3, also außerhalb des Wirkungsbereiches des Kalk-Kohlensäure-Puffers, liegt der anorganische Kohlenstoff hauptsächlich als gelöstes Kohlendioxid vor. Die Gleichgewichtskonzentration der Verteilung zwischen Wasser und der Atmosphäre für den gelösten anorganischen Kohlenstoff (DIC) liegt in diesem pH-Bereich bei 0,2 mg/L. Das erklärt die niedrigen gemessenen Werte an gesamtem anorganischem Kohlenstoff (TIC) von 0,5 bis 1,7 mg/l. Die DOC-Gehalte im Oberflächenwasser der TB waren relativ hoch. Das ist erstaunlich, da in sauren Seen mit extrem hohen Eisengehalten davon ausgegangen wird, dass photochemische Reaktionen den DOC spalten und so der Kohlenstoff als gelöstes Kohlendioxid aus der Wassersäule entfernt wird (Herzprung et al., 1998, Friese et al., 2002). Man muss davon ausgehen, dass hier Einträge aus dem Grundwasser eine Rolle gespielt haben.

Im TB Niemegek waren die Metallgehalte und die Schwefelkonzentrationen höher als im TB Mühlbeck. Mit einer Gesamtphosphor-Konzentration von ca. 200 µg TP/l ist das TB Niemegek als hypertroph einzustufen. Im TB Mühlbeck hingegen waren die Phosphorkonzentrationen mit durchschnittlich 7 µg TP/l deutlich geringer. Zusätzlich ist eine Belastung des TB Niemegek mit Chlororganika (AOX) zu verzeichnen. Insgesamt deuten diese Unterschiede auf einen verschiedenartigen Einfluss hin. Verantwortlich ist wahrscheinlich das Grundwasser im Bitterfelder Raum, das aufgrund der Ansiedlung chemischer Industrien hochgradig belastet ist.

Im Gegensatz zu den TB Mühlbeck und Niemegek waren die Konzentrationen der meisten gemessenen chemischen Parameter (Azidität, TIC und die Konzentrationen an gelösten Metallen) im TB Döbern eher unauffällig. Sie sind charakteristisch für einen neutralen Standort und lagen im Bereich von unbelasteten Seen. Die Nährstofflage war mit durchschnittlich 5 µg TP/l und weniger als 2 µg SRP/l charakteristisch für oligotrophe Standorte. Doch die hohen Mengen an Ca, Mg und SO<sub>4</sub> zeigen, dass der Chemismus von Stoffumsetzungen in Bergbaufolgelandschaften beeinflusst war.

## 2.2 Flutungs- und Neutralisationsverlauf

Die Fremdflutung des Tagebaukomplexes erfolgte ab Mai 1999 durch aus dem Muldebett abgeleitetes Wasser, welches unterhalb des Muldestausees entnommen wurde. Das Wasser wurde über ein Flutungsgerinne am nordwestlichen Rand des TB Mühlbecks

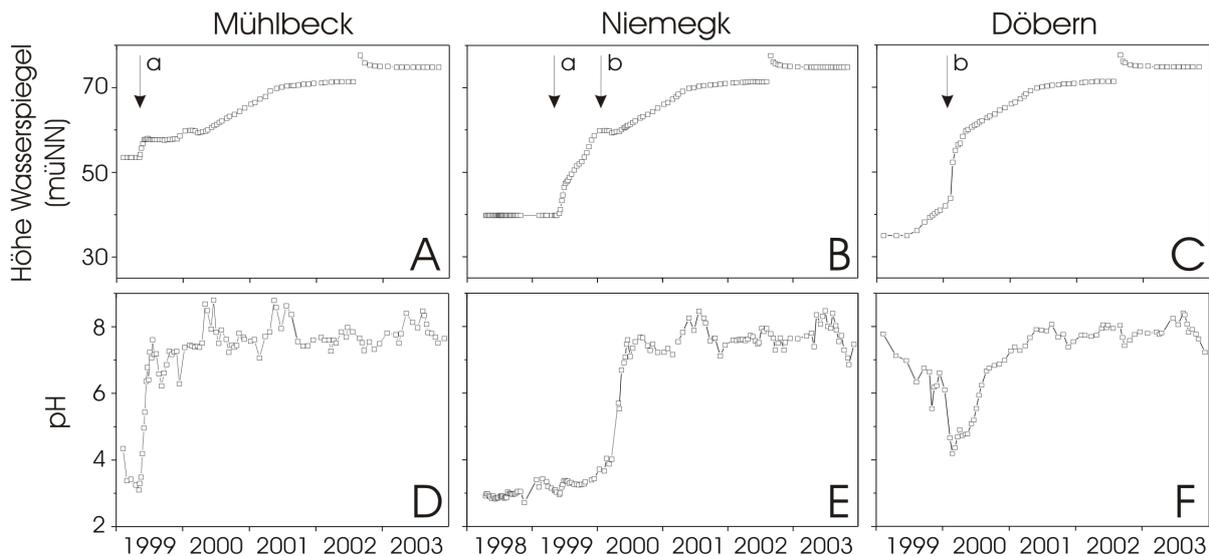


Abbildung 2: Entwicklung des Wasserstandes (A-C) und des pH-Wertes (D-F) im Epilimnion der drei Teilbecken des Tageausees Goitsche während des Beobachtungszeitraumes 1998 bis 2003. Die Pfeile symbolisieren den Beginn der Flutung im Mai 1999 (a) und den Überlauf vom Teilbecken Niemegk in das Teilbecken Döbern (b).

eingeleitet (siehe Abbildung 1). Die Flutung des Tagebaukomplexes erfolgte entlang eines Flutungsgradienten. Zuerst wurde das TB Mühlbeck durch das Flutungswasser gefüllt. Durch Überlauf von Oberflächenwasser kam es zur Füllung des TB Niemegk und zuletzt des TB Döbern. Die Mechanismen, die bei der Neutralisierung eine wesentliche Rolle gespielt haben sind 1) der Verdünnungseffekt bzw. der Eintrag an Alkalinität durch das neutrale Flutungswasser und 2) die Veränderung der hydraulischen Verhältnisse, die den Austritt von saurem Grundwasser nachhaltig unterbunden haben. Die Entwicklung der Wasserstände und des pH-Wertes in den drei Teilbecken des Tageausees Goitsche ist in Abbildung 2 dargestellt.

Die Neutralisierung der einzelnen TB ist schrittweise während der Flutung erfolgt. Im TB Mühlbeck fand wegen der ständigen Zufuhr an neutralem Flutungswasser ein schneller Anstieg der Alkalinität statt und somit eine rasche Neutralisierung des Wasserkörpers innerhalb des ersten Monats nach Beginn der Flutung. Neutralisiertes Oberflächenwasser lief in das TB Niemegk über. Der pH-Wert stieg im Epilimnion im ersten Jahr aber nur geringfügig auf 3,1 bis 3,2 an, wahrscheinlich weil Azidität aus den Liegendsedimenten freigespült wurde, so dass die Alkalinitätszufuhr aus dem TB Mühlbeck kompensiert wurde (Schultze, pers. Mitteilung). Erst die Durchmischung des TB im Winter 1999/2000 führte zu einer Vermischung der Wasserkörper und zu einem Neutralisationsfortschritt, der auch das Tiefenwasser erfasste. Der pH stieg auf ca. 4 im gesamten Wasserkörper. Mit dem Überlauf des TB Niemegk in das TB Döbern im Februar 2000 kam es zu einer partiellen Versauerung des bis dahin neutralen TB Döbern. Der Rückbau der Wasserhaltung und der zunehmende Druck des Grundwassers hatten in diesem TB den Wasserspiegel um 7 bis 8 m ansteigen lassen. Die Schichtung des Wasserkörpers führte im Jahr 2000 zeitweise zur Separierung der Wasserkörper in den TB Niemegk und Döbern und einem unterschiedlichen Neutralisationsfortschritt zwischen Epi- und Hypolimnion. Im Mai 2000 war das Epilimnion

des TB Niemegek vollständig neutralisiert. Etwas später folgte das TB Döbern. Das Tiefenwasser wies aber noch einen sauren pH von ca. 4 bzw. 5 in diesen TB auf. Erst durch die Vollzirkulation im Herbst 2000 wurde die Schichtung aufgelöst und der gesamte Wasserkörper neutralisiert. Im Frühjahr 2002 wurde die Flutung bei einem Wasserstand von 71,5 m.ü.NN gestoppt. Das Gesamtvolumen des Tagebausees Goitsche betrug ca. 180 Millionen m<sup>3</sup>. Die Gesamtfläche betrug 15,5 km<sup>2</sup>. Die mittlere Tiefe lag bei ca. 13, 19 und 18 m in den TB Mühlbeck, Niemegek und Döbern (siehe Tabelle 2).

### 2.3 Entwicklung relevanter Wasserinhaltsstoffe während der Flutung

Die Entwicklung der meisten Wasserinhaltsstoffe war durch den Einfluss des Flutungswassers geprägt. Dies geschah einerseits direkt durch einen Import an Stoffen, oder durch Verdünnung vorhandener Stoffe durch das Flutungswasser. Anhand konservativer Inhaltsstoffe wie z.B. Chlorid oder Natrium, die nur in begrenztem Umfang in biogeochemische Kreisläufe eingebunden sind, ließ sich nachweisen, dass der Import von Wasserinhaltsstoffen durch das Grundwasser nur eine untergeordnete Rolle in der Veränderung der Wasserbeschaffenheit gespielt hat (Schultze & Horst, unveröff. Daten). Für bestimmte Stoffe (wie z.B. Sulfat) mögen Prozesse in den anliegenden Sedimenten eine Rolle gespielt haben. Indirekt wurde die Wasserbeschaffenheit durch die Veränderung der Löslichkeit und der Ionisierungsform einiger Inhaltsstoffe im Zuge der Neutralisierung beeinflusst. In Tabelle 4 sind die Eigenschaften des Flutungswassers während des Flutungszeitraumes dargestellt.

Tabelle 4: Zusammensetzung des Flutungswassers während des Flutungszeitraumes. Dargestellt sind der Mittelwert während der Vegetationsperiode und die einfache Standardabweichung (berechnet nach Rohdaten - Schultze, pers. Mitteilung)

	1999	2000	2001
Fe gelöst (µg/l)	81 ± 58	75 ± 43	42 ± 21
DOC (mg/l)	4,5 ± 0,9	4,4 ± 1,2	5 ± 0,6
NH <sub>4</sub> (mg/l)	0,2 ± 0,1	0,2 ± 0,1	0,1 ± 0,1
NO <sub>3</sub> (mg/l)	3,9 ± 0,4	4,0 ± 0,7	4,0 ± 1,1
SRP (µg/l)	12 ± 18	47 ± 31	65 ± 28
TP (µg/l)	65 ± 34	97 ± 26	104 ± 33
SRSi (mg/l)	3,5 ± 1,0	2,2 ± 1,6	3,3 ± 1,0
Chla (µg/l)	11 ± 11	10 ± 12	7 ± 6

Ein direkter Effekt der Neutralisierung war die Erhöhung der Konzentrationen an gelöstem anorganischem Kohlenstoff (DIC) mit zunehmendem pH. Vor der Neutralisierung und während der partiellen Wiederversauerung im TB Döbern lagen die Konzentrationen an gesamtem anorganischem Kohlenstoff (TIC) zwischen 0,4 und 3,2 mg TIC/l. Wurde ein neutraler pH erreicht, stabilisierten sich die TIC-Werte bei 10 mg/l. Mit der Neutralisierung kam es auch zu einem Rückgang der Eisen- und Aluminiumverbindungen, da bei einem pH-Wert über 3 die Fällung von gelöstem dreiwertigem Eisen in Form von Hydroxiden einsetzt.

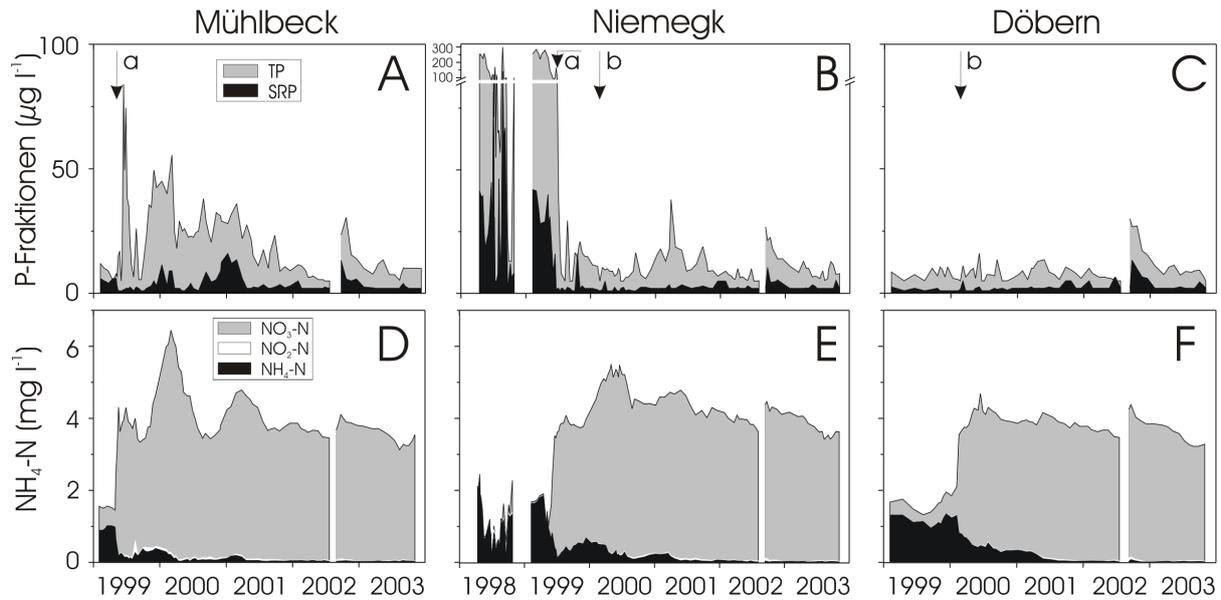


Abbildung 3: Entwicklung der Konzentrationen der Phosphorverbindungen (A-C) und der gelösten Stickstoffverbindungen (D-F) im Epilimnion der drei Teilbecken des Tageausees Goitsche während des Beobachtungszeitraumes 1998-2003. TP: Gesamtphosphor, SRP: gelöster reaktiver Phosphor (in den Abbildungen als Anteil am TP),  $\text{NH}_4\text{-N}$ : Ammonium-Stickstoff,  $\text{NO}_3\text{-N}$ : Nitrat-Stickstoff. Man beachte die Unterbrechung der Skala an der y-Achse in Abbildung 6B. a): Beginn der Flutung, b) Überlauf vom TB Niemeck in das TB Döbern.

Ähnliches galt auch für die Aluminiumkonzentrationen. Im TB Döbern kam es zu kurzzeitigen Erhöhungen der Aluminiumkonzentrationen zu Zeiten intermediärer pH-Werte im Bereich des Aluminiumpufferbereichs (pH 4 bis 5,5). Der gesamte organische Kohlenstoff spiegelt den Einfluss der Flutung wider. Im TB Mühlbeck fand sehr rasch eine Angleichung der Konzentrationen an die des Flutungswassers statt. Im TB Niemeck erfolgte zuerst ein Rückgang der ursprünglich hohen DOC-Konzentrationen, durch Verdünnung durch das überlaufende Wasser und durch Ko-präzipitation und Sedimentation organischer Verbindungen im Zuge der Bildung der Eisenhydroxidkomplexe. Die Angleichung an die Konzentrationen aus dem überlaufenden Wasser aus dem TB Mühlbeck erfolgte verhältnismäßig langsam.

Biologisch von Relevanz für den Tageausee sind, neben der Entwicklung des pH-Wertes, die Veränderungen im Nährstoffhaushalt während der Flutung. Die oben beschriebene Entwicklung der Eisen- und Aluminiumkonzentrationen hatte einen großen Einfluss auf die Nährstoffsituation im Tageausee, da sie das Sedimentationsverhalten von den Phosphorverbindungen beeinflusst hat. Es zeichnete sich in den ersten zwei TB Mühlbeck und Niemeck ein unterschiedliches Bild bezüglich der Phosphorkonzentrationen ab. Das TB Mühlbeck war vor Beginn der Flutung gekennzeichnet durch geringe Phosphorkonzentrationen unter  $10 \mu\text{g TP/l}$  (siehe Abbildung 3A). Durch die Neutralisierung kam es zur Bindung von Phosphaten an den neu entstandenen Eisen- und Aluminiumhydroxiden und zur Ko-präzipitation dieser Stoffe. Im Verlauf des Jahres 1999 sind die Phosphorkonzentrationen von den Konzentrationen im Flutungswasser abhängig. Ab dem Jahr 2000 sinken die Phosphorkonzentrationen im Freiwasser allmählich und erreichen

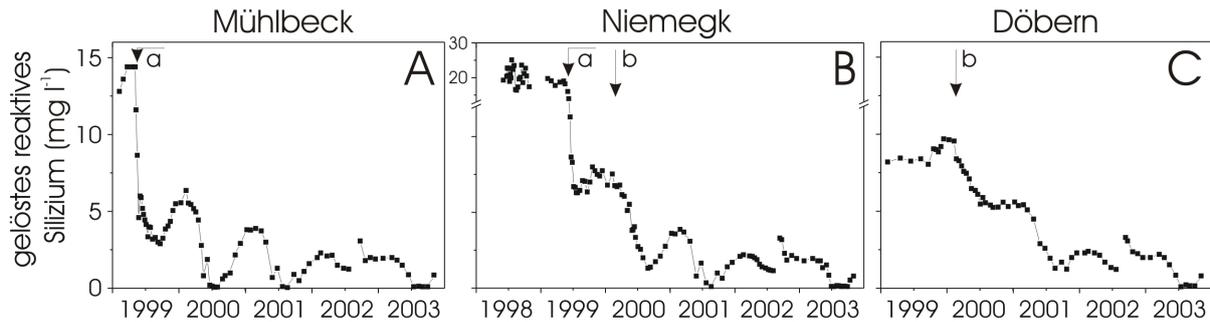


Abbildung 4: Entwicklung des gelösten reaktiven Siliziums im Epilimnion der drei Teilbecken des Tagebausees Goitsche während des Beobachtungszeitraumes 1998-2003. Man beachte die Achsenunterbrechung in B. a): Beginn der Flutung, b) Überlauf vom TB Niemegk in das TB Döbern.

im Sommer 2002 ein Minimum. Dieser Rückgang spiegelt den immer geringer werdenden Eintrag mit dem Flutungswasser sowie die Angleichung der Phosphorkonzentrationen im gesamten Tagebausee durch den zunehmenden Wasseraustausch zwischen den TB wider. Im TB Niemegk zeigte sich ein gegenteiliges Bild gegenüber dem TB Mühlbeck (siehe Abbildung 3B). Vor der Flutung war der Standort durch sehr hohe Phosphorkonzentrationen gekennzeichnet. Mit Beginn der Fremdflutung setzte der Prozess der Bindung an Fe- und Al-Hydroxiden sehr rasch ein. Die TP-Konzentrationen sanken auf unter  $20 \mu\text{g/l}$ . Danach blieben die Phosphorkonzentrationen auf einem gegenüber dem TB Mühlbeck geringen Niveau. Es zeigte sich keine sichtbare Abhängigkeit vom Flutungswasser. Im TB Döbern war keine nennenswerte Veränderung der TP- und SRP-Konzentrationen während des Flutungszeitraumes zu erkennen (siehe Abbildung 3C). Beide bewegten sich auf einem sehr niedrigen Niveau, mit TP-Konzentrationen von ca.  $8 \mu\text{g/l}$  und SRP-Konzentrationen im Bereich der analytischen Nachweisgrenze während des Zeitraumes von 1999 bis 2003. Bezüglich der Stickstoffverbindungen waren mit Beginn der Flutung Veränderungen sowohl quantitativer, als auch qualitativer Natur zu beobachten. Nitrat fehlte ursprünglich in allen TB des Tagebausees (siehe Abbildung 3D-F). Durch die Flutung kam es in allen TB, jeweils zeitversetzt, zu einem ausgeprägten Rückgang der Ammonium-Konzentrationen und gleichzeitig einem Anstieg der Nitrat-Konzentrationen. Nach dem Wechsel in den Stickstoffformen, waren jahreszeitliche Muster erkennbar, die aufgrund der raschen Neutralisierung am deutlichsten im TB Mühlbeck zu erkennen sind. Mit der Zeit nahmen die Amplituden der jahreszeitlichen Schwankungen ab. Es kam zu einer Angleichung der Konzentrationen zwischen den TB.

Mit Beginn der Flutung war ein starker Abfall der Siliziumkonzentrationen in den TB Mühlbeck und Niemegk zu beobachten (siehe Abbildung 4). Im TB Döbern trat dieser Abfall mit Überlauf aus dem TB Niemegk ein. Im Zuge der Eisenhydroxid-Bildung ist eine Ko-Präzipitation des Siliziums wahrscheinlich (Schultze, pers. Mitteilung). Auch Fällungsprozesse an der Sediment-Wasser-Grenzschicht mit steigendem pH können gelöstes Silizium dauerhaft im Sediment binden. Von da an waren jahreszeitliche Dynamiken deutlich (Aufbrauch des Siliziums durch Kieselalgen in den ersten Halbjahren und Anreicherung

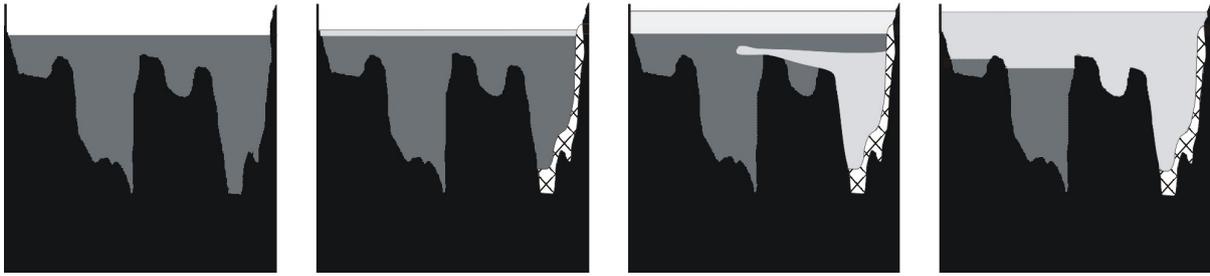


Abbildung 5: Schematische Darstellung des Eindringens des Muldehochwassers in den Goitschensee. Dunkelgrau: Ursprungswasser, schraffiert: Sedimentablagerungen, hellgrau: trübes, partikelreiches Wasser, schwarz: Tiefenprofil der drei Teilbecken. (Abbildung verändert nach Boehrer et al., 2005)

durch die Re-Mineralisierung des Siliziums während der Wintermonate). Längerfristig kann man einen Rückgang der maximalen Konzentrationen in allen TB erkennen.

## 2.4 Das Hochwasserereignis

Im August 2002 wurde der Tagebausee Goitsche von einem Hochwasser der Mulde erfasst. Es kam zu einem Anstieg des Wasserspiegels um bis zu 8 m. In Abbildung 5 sind die Auswirkungen des Hochwassers schematisch dargestellt. Das TB Döbern war am schwersten von dem Hochwasser betroffen. Es drang zunächst dichtes, stark schwebstoffhaltiges Wasser in den Tagebausee ein. Gleichzeitig wurde Wasser aus dem TB Döbern in die TB Niemegek und Mühlbeck verdrängt. Entlang des Beckenbodens des TB Döbern setzten sich bis zu 5 m mächtige Sedimentablagerungen ab. Erst allmählich gelangte trübes Mischwasser aus dem TB Döbern in den restlichen See und bildete dort eine schwebstoffhaltige oberflächennahe Wasserschicht. Das Hypolimnion der TB Niemegek und Mühlbeck blieb bis zur Herbstzirkulation (Oktober 2002) von den Geschehnissen im Epilimnion unberührt. Nach dem Hochwasser wurde Wasser aus dem See durch das ehemalige Flutungsgerinne bis zu einem Wasserstand von 75 m.ü.NN abgepumpt. Dies entspricht einer Erhöhung des Wasserstandes um 3,5 m gegenüber dem Zustand vor dem Hochwasser.

Tabelle 5: Zusammenfassung der durch das Hochwasser im August 2002 verursachten Veränderungen in den drei TB des Tagebausees Goitsche.  $Z_{\text{mean}}$ : mittlere Tiefe; Secchi: Secchi-Tiefe;  $Z_{\text{eu}}$ : Tiefe der euphotischen Zone; DOC: gelöster organischer Kohlenstoff; POC: partikulärer organischer Kohlenstoff; TP: Gesamtphosphor; SRP: gelöster organischer Phosphor;  $\text{NH}_4\text{-N}$ : Ammonium-Stickstoff;  $\text{NO}_3\text{-N}$ : Nitrat-Stickstoff; SRSi: gelöstes reaktives Silizium. a: Mittelwert Vegetationsperiode (exkl. Hochwasser) und einfache Standardabweichung; b: Maximalwerte zum Zeitpunkt der ersten Probenahme nach dem Hochwasser (außer Secchi und  $Z_{\text{eu}}$ : Minimalwerte); c: Mittelwert Vegetationsperiode und einfache Standardabweichung.

	Mühlbeck			Niemegek			Döbern		
	2002 <sup>a</sup>	HW <sup>b</sup>	2003 <sup>c</sup>	2002 <sup>a</sup>	HW <sup>b</sup>	2003 <sup>c</sup>	2002 <sup>a</sup>	HW <sup>b</sup>	2003 <sup>c</sup>
$Z_{\text{mean}}$ (m)	12,9	17,1	14,2	18,6	22,7	20,0	17,6	20,8	18,7
Secchi (m)	5,2 ± 1,6	3,8	5,7 ± 1,8	5,8 ± 2,4	2,0	5,8 ± 1,9	6,3 ± 2,9	1,5	5,4 ± 1,9
$Z_{\text{eu}}$ (m)	9,6 ± 0,2	5,9	9,8 ± 1,1	11,5 ± 2,4	5,2	9,3 ± 2,3	12,5 ± 1,4	4,3	9,1 ± 2,2
DOC (mg/l)	3,3 ± 0,1	5,4	4,7 ± 0,4	3,3 ± 0,3	5,6	4,6 ± 0,3	3,1 ± 0,2	5,6	4,6 ± 0,3
POC (mg/l)	-		-	0,28 ± 0,06	0,86	0,35 ± 0,11	-		-
TP (µg/l)	5,6 ± 0,9	30,5	9,1 ± 2,6	6,1 ± 1,7	27	8,3 ± 2,2	5,6 ± 0,8	30	8,4 ± 1,9
SRP (µg/l)	2,1 ± 0,4	13,3	2,3 ± 0,6	2,1 ± 0,3	10,5	2,4 ± 0,6	3,1 ± 0,4	13,3	2,4 ± 0,5
$\text{NH}_4\text{-N}$ (mg/l)	0,03 ± 0,01	0,03	0,02 ± 0,01	0,02 ± 0,01	0,03	0,02 ± 0,01	0,02 ± 0,01	0,07	0,02 ± 0,01
$\text{NO}_3\text{-N}$ (mg/l)	3,1 ± 0,8	4,0	3,3 ± 0,2	3,2 ± 0,6	4,0	3,3 ± 0,2	3,1 ± 0,8	4,2	3,3 ± 0,2
SRSi (mg/l)	1,6 ± 0,4	3,1	0,5 ± 0,6	1,5 ± 0,3	3,3	0,6 ± 0,6	1,6 ± 0,4	3,3	0,6 ± 0,5

In Tabelle 5 sind die unmittelbaren und längerfristigen Auswirkungen des Hochwassers auf die Wasserbeschaffenheit des Tagebausees zusammengefasst. Unmittelbare Folge ist eine Verringerung der Sichttiefe aufgrund der hohen Sedimentfracht. Gleichzeitig gelangen auch Nährstoffe in großem Umfang in den Tagebausee, hauptsächlich Phosphor und organische Kohlenstoffverbindungen in gelöster und partikulärer Form. Trotz zum Teil hoher Extremwerte kurze Zeit nach dem Hochwasser sind die Konzentrationen der meisten Wasserinhaltsstoffe schon während des Winters rückläufig. Im Jahr 2003 sind sie nur geringfügig höher als im Jahr 2002.

### 3. Material und Methoden

Da die Zusammenstellung der über den Flutungszeitraum erhobenen Daten Bestandteil dieser Arbeit war, werden in diesem Abschnitt die Methoden aufgeführt, die sowohl selbst, als auch im Zeitraum von 1999 bis 2001 durch technisches Personal des UFZ verwendet wurden. Methoden, die von B. Zippel im Jahr 1998 verwendet wurden, werden in diesem Abschnitt nur aufgeführt, wenn sie von unmittelbarer Relevanz für die ausgewerteten Ergebnisse sind (siehe Erklärung zur Datenerhebung und Eigenanteil).

Tabelle 6: Auflistung der Mindestprobenahmeintervalle und durchgeführten Feldarbeiten während des Untersuchungszeitraumes (siehe Erklärungen zu den erfassten Parametern im Text).

	Zeitraum	Abiotische Parameter				Biotische Parameter	
		Meteoboje	Jojo-Sonde (TB Niemegek)	Physikalische Messungen	Wasserchemische Parameter	Biologische Erhebung	Netzzug
Flutung ↑  ↓	04/1998 - - 10/1998	durchgehende Messungen	durchgehende Messung während der Vegetationsperiode	1 x wöchentlich (nur TB Niemegek)	diskrete Tiefen- Stufen	zu allen biologischen Probenahmen gesamte Wassersäule	keine Messung
	02/1999 - - 2000 - - 02/2001		keine Messun- g	1 x monatlich	diskrete Tiefenstufen		
	03/2001 - - 03/2002		durchgehend Messung während der Vegetationsperiode	1 x monatlich	diskrete Tiefenstufen und Mischprobe Epilimnion		
	Hoch- Wasser → 04/2002 - - 10/2003		durchgehend Messung während der Vegetationsperiode	1 x monatlich (2 x TB Niemegek)	diskrete Tiefenstufen und Mischprobe Epilimnion		

#### 3.1 Probenahme und Probenahmeintervalle

Die Probenahmestellen wurden jeweils an den tiefsten Stellen der TB eingerichtet. Aufgrund der Ähnlichkeit der chemischen und physikalischen Eigenschaften sowie der biologischen Besiedelung der Messstellen XP4 und XD5 wurden in den nun folgenden Betrachtungen nur Ergebnisse der Messstelle XD5 berücksichtigt. Die Beprobungsintervalle und die jeweils durchgeführten Feldarbeiten sind in Tabelle 6 zusammengefasst.

### 3.2 Abiotische Parameter

#### 3.2.1 Erhebung physikalischer Parameter

##### a) Kontinuierlich erfasste Daten

Im TB Niemegk fanden Messungen mit zwei automatisch arbeitenden Messstationen statt. Es handelt sich dabei einerseits um eine kontinuierlich profilierende Multiparametersonde, die nach dem Jojo-Prinzip betrieben wird (im Text: Jojo-Sonde) und andererseits um eine auf dem Wasser schwimmende meteorologische Messstation (im Text: Meteoboje). Die Jojo-Sonde wurde an der Messstelle XN3 eingerichtet. Sie kam während der Vegetationsperiode der Jahre 1998 bis 2000 und 2002 bis 2003 zum Einsatz (April-Oktober). Im 3-Stunden-Rhythmus wurde die Sonde von der Wasseroberfläche zum Grund abgelassen. Es wurden Tiefenprofile für die Parameter Temperatur, elektrische Leitfähigkeit, pH-Wert, Redoxpotential, Sauerstoffkonzentration und -sättigung, Trübung und Fluoreszenz erfasst. Die Registrierung der Messwerte erfolgte im Tiefenabstand von 20 cm (1998 bis 2000) bzw. 50 bis 70 cm (2001 bis 2003). Die Meteoboje kam während des gesamten Untersuchungszeitraums kontinuierlich zum Einsatz und wurde im TB Niemegk eingerichtet. Es wurden Messwerte zur Windstärke und -richtung, Niederschlagsmenge, Lufttemperatur sowie Netto- und Globalstrahlung in 10-Minuten-Intervallen erfasst.

##### b) Einzelmessungen

Zu den einzelnen Probenahmeterminen wurden zunächst Messungen mit einer Multiparametersonde (OCEAN SEVEN 316, Idronaut, Italien) vorgenommen. Es wurden die gleichen Parameter wie mit der Jojo-Sonde erfasst. Diese Messung diente der Visualisierung der Schichtung des Wasserkörpers und der Bestimmung der diskreten Tiefenstufen bzw. der Ausdehnung der Mischprobe für die Entnahme von Wasserproben. Zu den meisten Probenahmeterminen wurden Messungen der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) in der Wassersäule durchgeführt. Mit sphärischen Sensoren (LI-COR SPQA, Anschlussgeräte LI-190 und LI-193) wurde die Lichtstrahlung in 1m-Schritten bis mindestens 10 m Tiefe gemessen (der zweite Sensor verblieb als Referenz knapp unterhalb der Wasseroberfläche). Zu Vergleichszwecken wurde die Sichttiefe (Secchi-Tiefe) mittels eines Handgeräts ermittelt.

##### c) Berechnung relevanter physikalischer Kenngrößen

#### **Dichte und Stabilität der Wassersäule**

Im Allgemeinen kann die **Dichte** des Wassers als eine Funktion von Temperatur (T) und elektrischer Leitfähigkeit ( $\kappa$ ) betrachtet werden. Die nach Bühner und Ambühl (1975) von Bäuerle et al. (1998) veränderte Formel für die Dichte von Wasser ( $\rho$ ), lautet:

$$\rho(T, \kappa_{\text{ref}}) = \rho(T) + \gamma \cdot \kappa_{\text{ref}}$$

mit:

$$\rho(T) = 999,84298 + 10^{-3} \cdot (0,059385 \cdot T^3 - 8,56272 \cdot T^2 + 65,4891 \cdot T)$$

Der Terminus  $\gamma \cdot \kappa_{\text{ref}}$  bezeichnet den Leitfähigkeitsanteil in der Dichteberechnung mit  $\gamma$ , dem Expansionskoeffizienten basierend auf  $\kappa_{\text{ref}}$ , der temperaturkompensierten elektrischen Leitfähigkeit (Die Referenztemperatur beträgt meist 20 oder 25°C). Aufgrund der teilweise extrem hohen und sehr unterschiedlichen Salzgehalte des Wassers während des Untersuchungszeitraumes, mussten für bestimmte Zeiträume  $\kappa_{20}$  und  $\gamma$  empirisch ermittelt werden. Nach Karakas et al. (2003) wurde für  $\gamma$  zusätzlich eine Temperaturabhängigkeit zugelassen, die in der ursprünglichen Formel von Bäuerle et al. nicht beinhaltet ist. Für den Goitschensee ergaben sich folgende empirische Formeln für neutrales Epilimnionwasser ab dem Jahr 2000:

$$\gamma(T) = 0,6992 - 0,010768 \cdot T + 0,000701 \cdot T^2 - 0,00001737 \cdot T^3$$

und:

$$\kappa_{25} = \kappa / (\alpha_{25} \cdot (T - 25) + 1)$$

mit  $\alpha_{25} = 0,01940$ , einem aus einer Ausgleichsgeraden zwischen Temperatur und (in situ) elektrischer Leitfähigkeit empirisch ermittelten Koeffizienten (Karakas et al., 2003). Die Ermittlung von  $\alpha_{25}$  und die Berechnung der für  $\gamma(T)$  verwendeten Beziehung wurden von Bertram Boehrer durchgeführt. Für das Jahr 1999 und für saures Hypolimnionwasser im Jahr 2000 wurde die Dichte nach einer empirischen Anwenderformel berechnet, die auf Messungen der Dichte bei verschiedenen Temperaturen und elektrischen Leitfähigkeiten beruhte (Gräfe und Boehrer, 2001). Dies war aufgrund der sehr variablen Zusammensetzung des Mischwassers, bestehend aus neutralem Epilimnionwasser und saurem Ursprungswasser, erforderlich.

$$\rho(\kappa, T) = \sum_{i,k \geq 0}^{i+k \leq 3} a_{ik} \kappa^i T^k$$

mit den Koeffizienten:

$$\begin{array}{llll} a_{00} = 999,856, & a_{11} = -1,096 \cdot 10^{-2} & a_{01} = 5,094 \cdot 10^{-2} & a_{12} = 1,636 \cdot 10^{-3} \\ a_{02} = -8,343 \cdot 10^{-3} & a_{20} = -0,3444 & a_{03} = 3,280 \cdot 10^{-5} & a_{21} = -3459 \cdot 10^{-2} \\ a_{10} = 1,460 & a_{30} = 0,3128 & & \end{array}$$

Für das Jahr 1998 und das Tiefenwasser in 1999 wurden keine direkten Messungen der Dichte durchgeführt. Es wurde ein für das RL 111 ermittelter Faktor für  $\alpha_{25}$  (= 0,0166) und die empirische Beziehung verwendet (Karakas et al., 2003):

$$\gamma(T) = 0,7918 - 0,0051468 \cdot T + 0,0002613 \cdot T^2 - 0,000007522 \cdot T^3$$

Um die **Stabilität** der Wassersäule zu charakterisieren wurde die Brunt-Väisälä Frequenz (N), auch *stability frequency* genannt, herangezogen. Sie wird berechnet als:

$$N = [(g / \rho) \cdot (d\rho / dz)]^{1/2}$$

mit  $\rho$ , der ermittelten Dichte und  $z$ , der Tiefe in m. N ist für  $(d\rho / dz) > 0$  definiert und wird standardmäßig in  $\text{sec}^{-1}$  angegeben. Die Größe  $N^2$  gibt an, wie viel Energie in einer Schichtung nötig ist, um Wasserpakete in der Vertikalen auszutauschen. Die Kenngröße N wurde zur Ermittlung der **Tiefe des Epilimnions** herangezogen. Hierbei wurde angenommen, dass bei

einem Wert für  $N$  größer als  $2 \text{ min}^{-1}$  eine stabile Schichtung vorliegt. Dieser Wert entspricht einem Temperaturgradienten von umgerechnet  $0,5^\circ\text{C m}^{-1}$  bei einer Wassertemperatur von  $20^\circ\text{C}$  und für schwach leitfähiges Wasser (d.h., bei geringem Einfluss der Leitfähigkeit auf die in situ Dichte).

### **Ermittlung der Vegetationsphase**

Als Schwellenwert für den Beginn der Vegetationsphase wurde, wie für die Ermittlung der Epilimniontiefe, ein Wert für  $N$  von  $2 \text{ min}^{-1}$  angenommen. Wenn die Oberflächenwassertemperatur mindestens  $8^\circ\text{C}$  betrug und der Aufbau einer dauerhaften oberflächennahen Schichtung beobachtet wurde, so wurde dieser Termin als Beginn der Vegetationsphase gesetzt. Das Ende der Vegetationsphase wurde definiert als letzter Termin bei dem eine thermische Schichtung oberhalb von 16 m noch zu beobachten war ( $N > 2 \text{ min}^{-1}$ ) oder bei durchmischter Wassersäule, als letzten Termin bei dem die Oberflächenwassertemperatur mehr als  $8^\circ\text{C}$  betrug. Für das TB Niemegek im Jahr 1999 konnte eine thermische Schichtung schon am 27. April beobachtet werden. Doch durch überlaufendes Wasser aus dem TB Mühlbeck im Juni 1999 wurde diese Schichtung zerstört. Der Beginn der Vegetationsperiode wurde deshalb auf den 05. Juli gesetzt, dem ersten Beprobungstermin nach dem Überlauf aus dem TB Mühlbeck.

### **Oberflächenlicht und Nettostrahlung**

Von den durch die Meteoboje erfassten Daten wurde die Nettostrahlung ( $I_0'$ ) betrachtet (Pyranometer Typ 8101, Schenk, Österreich). Sie stellt die im Wasser verbleibende Lichtmenge aus der Differenz von Einstrahlung und Reflexion (Albedo) und Wärmestrahlung von der Wasseroberfläche dar. Um nur die photosynthetisch aktive Strahlung zu erfassen (400 bis 700nm), wurde ein Korrekturfaktor von 0,46 eingefügt, da die eingesetzten Sensoren fast den gesamten Bereich der Globalstrahlung umspannen (300nm bis  $30\mu\text{m}$ ) (Talling, 1957). Die Umrechnung von  $\text{W m}^{-2}$  in  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  erfolgte anhand des üblichen Konvertierungsfaktors von  $4,6 \text{ mol J}^{-1}$ , entsprechend eines mittleren Energiegehalts photosynthetisch aktiver Strahlung von  $218 \text{ kJ mol}^{-1}$  (Tilzer, 1983).

### **Lichtverhältnisse in der Wassersäule**

Der Attenuationskoeffizient ( $\epsilon$ ) wurde anhand der aufgenommenen Lichtprofile aus der exponentiellen Modell-Regression  $I_z = a \cdot e^{-\epsilon z}$  ermittelt.  $I_z$  stellt dabei den Anteil vom  $I_0'$  dar, der in die Tiefe  $z$  gelangt.  $A$  ist ein Proportionalitätskoeffizient, der im Idealfall (d.h., bei Übereinstimmung beider Lichtsensoren) 1 beträgt. Mit der Ermittlung von  $\epsilon$  können folgende Kenngrößen berechnet werden:

$z_{\text{eu}}$ , die Tiefe der euphotischen Zone, entspricht der Tiefe bei der die Bruttophotosynthese gerade noch die Respiration der Algen kompensiert. Sie wird als die Tiefe definiert, bei der 1% von  $I_0'$  ankommt (Lampert & Sommer, 1999):

$$z_{\text{eu}} = \ln(1/0,01) / \epsilon = \ln(100) / \epsilon$$

$I_z$ , der Lichtgenuss in stabil geschichteten Wasserpaketen, wurde folgendermaßen berechnet:

$$I_z = I_0' e^{-z \cdot \epsilon}$$

$I^*$ , der Lichtgenuss im durchmischten Epilimnion, wurde nach Reynolds (1997) als das logarithmische Mittel von  $I_0'$  und  $I_m$ , der Strahlungsintensität an der Unterkante des Epilimnions ermittelt:

$$\ln I^* = (\ln I_0' + \ln I_m) / 2$$

Da über bestimmte Zeiträume keine Lichtmessungen vorhanden waren, wurde, anhand einer empirisch ermittelten Beziehung zwischen Attenuation und ermittelter Secchi-Tiefe, der Attenuationskoeffizient linear zwischen Probandaten interpoliert ermittelt (Micheletti et al., 1998).

Tabelle 7: Auflistung der Probenaufbereitung vor Ort und im Labor sowie der verwendeten Analysemethoden für die Bestimmung der Konzentrationen chemischer Wasserinhaltsstoffe. Alle Filtrationen wurden bei einem Unterdruck von maximal 150 hPa durchgeführt. a) Die Bestimmung des anorganischen Kohlenstoffs erfolgte nur für diskrete Tiefenstufen, da bei Mischproben durch die Behandlung der Proben eine Beeinflussung des TIC-Gehaltes nicht zu verhindern ist. b) Die Filter wurden bei 500°C 4 Stunden vorgeglüht und auf vorgeglühter Alufolie aufbewahrt. c) Die Filter wurden mit angesäuertem destilliertem Wasser gespült, um Phosphor-Rückstände von den Filtern zu entfernen. d) siehe Erklärungen im Text für angegebene Wertebereiche.

Gemessene Parameter	Behandlung der Proben im Freiland	Weitere Behandlung der Proben und Analyse-Methode	Bestimmung s-Grenze <sup>d)</sup>
TIC	Luftblasenfreies Befüllen in Braunglas-Schliffflaschen <sup>a)</sup>	IR-Spektrometrie mit carbon analyzer (Dimatec 100, Deutschland)	Alle C-Verbindungen: 0,08 – 0,2 mg C/l
DOC		Filtration durch 0,45 µm MILLEX-HV-Filter (Milipore), IR-Spektrometrie mit carbon analyzer	
TOC		Ansäuerung der Proben mit H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> und Entgasung des anorganischen Kohlenstoffs, IR-Spektrometrie mit carbon analyzer	
POC	Filtration auf vorgeglühten GF/F-Filtern <sup>b)</sup>	IR-Spektrometrie mit carbon analyzer	
gelöstes Fe und Al	Stabilisierung der Proben mit HNO <sub>3</sub> , Filtration durch 0,2 µm Membran-Filter	ICP-OES (inductively coupled plasma-optical emission spectrometry - OPTIMA 3000, Perkin Elmer)	Fe: 10 µg/l Al: 100 µg/l
TP	- bei neutralen Proben: Ansäuerung mit H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub>	- bei neutralen Proben: CFA nach DIN (Continuous Flow Analysis - Skalar, Holland) - bei sauren Proben: Aufschlussverfahren nach DIN und anschließender CFA	5 µg/l
SRP	Filtration durch gewaschene GF/F-Filter <sup>c)</sup> , Ansäuerung des Filtrats mit verdünntem H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub>	CFA nach DIN	2 µg/l
N-Fractionen gelöst	Stabilisierung der Proben mit HgCl <sub>2</sub> ,	Filtration durch 0,2 µm Membran-Filter, CFA nach DIN	1-5 µg N/l
SRSi		Filtration durch 0,2 µm Membran-Filter, CFA nach DIN	0,01 mg/l
Chlorophyll <i>a</i>	Filtration GF/F-Filter, - bei sauren Proben: zusätzlich Neutralisation durch gesättigte MgCO <sub>3</sub> -Lösung; Aufbewahrung bei -22°C	Extraktion mit 90% Aceton, Analyse durch HPLC mit gekoppeltem Fluoreszenzdetektor	10 µg/l

### 3.2.2 Analyse wasserchemischer Parameter

An den ausgewählten Probenahmestellen wurden entsprechend der dort angetroffenen Schichtung Wasserproben entnommen, die der chemischen und biologischen Analyse dienen. Je nach Schichtungsverhältnissen wurden folgende Tiefenstufen beprobt: Oberfläche (0 m), Epi unten (Unterkante Epilimnion), Meta (Metalimnion) sowie Hypo oben und Hypo unten (Ober- bzw. Unterkante Hypolimnion). Ab März 2001 wurde zusätzlich eine Mischprobe von der Oberfläche bis zur Epilimniontiefe genommen, bei fehlender Schichtung während der Wintermonate über die oberen 16m. Die Entnahme der Wasserproben erfolgte mit einem Limnos-Schöpfer (3,5 L, Hydrobios, Deutschland) für die diskreten Tiefenstufen und mittels eines 2m langen Rohrschöpfers für die Mischproben. Die weiteren Behandlungsschritte der Wasserproben sowie Einzelheiten zu den analytischen Methoden sind Tabelle 7 zu entnehmen. Ab 2002 erfolgte die Probenahme und die Behandlung der Proben im Freiland eigenständig. Alle weiteren Analyseschritte und -methoden wurden nach Standardverfahren (DIN-Normen) von den Mitarbeitern der Sektion Analytik am UFZ Magdeburg durchgeführt. Da aber über den gesamten Zeitraum unterschiedliche Bearbeiter für die Probenahme und Analytik verantwortlich waren, sind zwischenzeitliche Änderungen der Arbeitsvorgänge nicht auszuschließen, die im Einzelnen nicht immer zurückverfolgt werden konnten. Daraus ergeben sich auch die in Tabelle 7 erscheinenden unterschiedlichen Bestimmungsgrenzen einzelner Wasserinhaltsstoffe, die auf unterschiedliche Proben- bzw. Filtrationsvolumina oder Kalibrationsbereiche der Messgeräte zurückzuführen sind. 1998 wurden vereinzelte Parametermessungen von externen Instituten durchgeführt (Zippel, 2005).

## 3.3 Biotische Parameter

### 3.3.1 Bestimmung der Dichte und Biomassen

Mit Ausnahme der Tiefenstufen unterhalb des Metalimnions wurden in den gleichen diskreten Tiefenstufen (bzw. Mischproben), die für die Bestimmung chemischer Wasserinhaltsstoffe berücksichtigt wurden, Proben zur Bestimmung der Dichten und Biomassen des Planktons entnommen. Eine Übersicht zu den Probenahmen, der Fixierung und weiteren Bearbeitung der Proben sowie zum Erfassungszeitraum der einzelnen Organismengruppen ist Tabelle 8 zu entnehmen. Die Biomasse bezeichnet hier das Frischgewicht der Organismen, die dem Volumen bei einer spezifischen Dichte von 1 entspricht. Von den Beprobungen in diskreten Tiefenstufen wurden zum Zweck einer einheitlichen Auswertung Mittelwerte für das durchmischte Epilimnion ermittelt (in der Regel 2 Einzelproben).

#### **Picoplankton**

Färbung, Filtration und Bestimmung der unterschiedlichen Picoplanktonfraktionen erfolgte nach den Protokollen von Hobbie et al. (1977) für Bakterien bei Färbung mit Acridinorange

(AO) sowie nach Sherr et al. (1993) bei Färbung mit 4'6'-diamidino-2-phenylindole (DAPI) für Bakterien und die anderen Organismengruppen (siehe unten). Das filtrierte Volumen betrug meist 1 ml für die Bestimmung der Dichten der Bakterien und 10 ml für die restlichen Organismen. Die Anzahl gezählter und gemessener Zellen richtete sich nach Zugehörigkeit und Dichte der Organismen. Standardmäßig wurden bei 1000-facher Vergrößerung 20 Messfelder (Ocular-Einsatz, New-Porton G 12) für die Zählung der Bakterien, 20 Sichtfelder für das eukaryotische, autotrophe Picoplankton (EAP) und Picocyanobakterien (PCY) sowie 40 Sichtfelder für das einzellige autotrophe Nanophytoplankton (EZPP) und die heterotrophen Nano- und Picoflagellaten (HNF) betrachtet. Bei geringeren Dichten an EZPP und HNF wurde aber mindestens ein Zählstreifen ausgewertet. Daraus ergeben sich als Grundlage für die Dichtebestimmung von heterotrophen Bakterien und PCY mindestens 200 gezählte Organismen. Für die anderen Gruppen liegt die mittlere Anzahl an gezählten Organismen zwischen 15 und 85 für das EAP, zwischen 25 und 70 für das EZPP und zwischen 10 und 95 für die HNF. Für die Bestimmung des Volumens wurden mindestens 50 Bakterien, 40 PCY und alle vorgefundenen Organismen für EAP, EZPP und HNF vermessen. Die Volumenberechnung erfolgte für die Bakterien nach einer modifizierten Formel für Zylinder mit kreisförmiger Grundfläche, die der Rundung der Enden Rechnung trägt:

$$V = (\pi/4) \cdot \text{Breite}^2 \cdot (\text{Länge} - \text{Breite}/3) \quad (1)$$

Für alle anderen Organismen wurde die Formel für Rotationsellipsoide verwendet:

$$V = (\pi/6) \cdot \text{Breite}^2 \cdot \text{Länge} \quad (2)$$

In den Jahren 1999 und 2000 wurden die Dichten der Bakterien lediglich nach Morphotyp (Einteilung in Kokken, Vibrionen, Stäbchenbakterien, langen Stäbchenbakterien und fädigen Bakterien) gezählt, aber nicht vermessen. Für die Volumenberechnung wertete ich daher im Nachhinein Proben aus dem erwähnten Zeitraum aus. So konnten jedem Morphotyp Standardvolumina zugewiesen werden.

Aufgrund der unterschiedlichen Färbemethoden bei der Untersuchung der Bakterien ergeben sich zwangsläufig Abweichungen zwischen den ermittelten Dichten und Biomassen. Ein direkter Vergleich der Färbemethoden ergab tendenziell ein größeres Zellvolumen, aber eine geringere Zellzahl (v.a. kleinerer Bakterien) bei Färbung durch AO. Das lag an der unspezifischen Färbung von partikulärem Material durch AO, die die Fluoreszenz kleinerer Bakterien überlagern kann. DAPI-gefärbte Bakterien heben sich dagegen deutlicher ab, die sehr spezifische Bindung an die bakterielle DNA führt jedoch meist zu einer Unterschätzung der Zellmaße. Der Methodenwechsel bei der Bestimmung der HNF wurde aufgrund der offensichtlichen Unterschätzung der Dichten bei Färbung mit Proflavin eingeführt. Der Vorteil HNF mit der DAPI-Färbung zu visualisieren, liegt darin, dass alle autotrophen und heterotrophen Organismen von einem einzigen Filter gezählt werden können. Somit kommt es zu keiner doppelten Erfassung von Organismen am Übergang zwischen EAP und EZPP und zu weniger Unzulänglichkeiten bei der Zuordnung schwach chlorophyllhaltiger Flagellaten.

Tabelle 8: Bearbeitungsmethodik untersuchter Organismengruppen (zu Einzelheiten zur Ermittlung der Dichten und Biomassen siehe Erklärungen im Text). a) Zu verschiedenen Zeitpunkten wurden Netzzüge mit einer Maschenweite von 300 µm durchgeführt, um zu überprüfen ob große räuberische Cladoceren (*Leptodora*) durch die Verwendung von Netzen mit einer Maschenweite von 150µm und dem dadurch verursachten größeren Rückstau nicht unterschätzt worden sind. Parallelzählungen zeigten, dass dies nicht der Fall war.

Planktongruppen	Probenahme	Fixierung	Bearbeitungsmethodik	Biomassebestimmung
Bakterien		Glutardialdehyd (2%)	Epifluoreszenzmikroskopie nach Färbung mit: - Acridinorange (1999-2001) - DAPI (2002-2003)	- 1998: nach Vermessung Einzelzellen und Volumenberechnung - 1999-02/2001: Dichteberechnung nach Morphotyp, Biomassezuweisung anhand von ermittelten Standardvolumina ? ab 03/2001: nach Vermessung Einzelzellen und Volumenberechnung
APP, HNF und EZPP	bis 02/2001: diskrete Tiefenstufen  Ab 03/2001: diskrete Tiefenstufen und Mischprobe Epilimnion	Glutardialdehyd (2%)	Epifluoreszenzmikroskopie, - APP ungefärbt - HNF und EZPP, nach Färbung mit: - Proflavin (2001) - DAPI (2002-2003)	<b>APP</b> (ab 2001 kontinuierlich erfasst): - nach Vermessung Einzelzellen und Volumenberechnung <b>HNF</b> (ab 2001 kontinuierlich erfasst): - nach Vermessung Einzelzellen und Volumenberechnung <b>EZPP</b> (ab 2002 kontinuierlich erfasst): - nach Vermessung Einzelzellen und Volumenberechnung
Phytoplankton		Lugollösung	Inversmikroskopie/Uttermöhl	Dichteberechnung nach Morphotyp/Art, Biomassezuweisung anhand von ermittelten Standardvolumina
Ciliaten		Lugollösung	Inversmikroskopie/Uttermöhl, mit EDV-gestützter Bildanalyse	nach Vermessung Organismen und Volumenberechnung
Rotatorien, Nauplien		(nach Anreicherung durch 50 µm Gaze) Mineralwasser und Lugollösung	Inversmikroskopie/Uttermöhl, mit EDV-gestützter Bildanalyse	<b>Rotatorien:</b> - 1998-02/2001: Dichteberechnung nach Art, Biomassezuweisung anhand von ermittelten Standardvolumina - ab 03/2001: nach Vermessung Organismen und Volumenberechnung <b>Nauplien:</b> - nach Vermessung Organismen und Volumenberechnung
Crustaceen, Asplanchna	Netzzug (150 µm) über die gesamte Wassersäule	Mineralwasser und Lugollösung	Inversmikroskopie/Uttermöhl, mit EDV-gestützter Bildanalyse	<b>Crustaceen:</b> nach Vermessung Organismen, Trockengewichtszuweisung nach Längen-Gewichts-Regressionen <b>Asplanchna:</b> nach Vermessung Organismen und Volumenberechnung

### Phytoplankton

Das Phytoplankton wurde nach Art oder, bei schwer zu identifizierenden Arten, nach Morphotypen unterschieden. Nach Zählung im Umkehrmikroskop bei 400facher Vergrößerung wurde die Biomasse unter Verwendung Goitsche-spezifischer Standardvolumina ermittelt. Die Standardvolumina wurden in regelmäßigen Abständen und bei Wechsel der Standortbedingungen überprüft. In den Jahren 2002 und 2003 wurde das EZPP zusätzlich mithilfe des Epifluoreszenzmikroskops erfasst. Eine Gegenüberstellung der ermittelten Gesamtzellzahlen und –biomassen des einzelligen Phytoplanktons bei Verwendung beider Methoden (Epifluoreszenz- vs. Umkehrmikroskopie) zeigte eine gute Übereinstimmung der Ergebnisse. Bei größenorientierten Betrachtungen (z.B. Biomassegrößenpektren, Produktionsabschätzungen) wurden die Informationen der Epifluoreszenz-Messungen verwendet. Bei Untersuchungen der taxonomischen Zusammensetzung wurden Ergebnisse aus den Umkehrmikroskop-Messungen verwendet.

### Zooplankton

Ciliaten und Heliozoen wurden mit dem Umkehrmikroskop bei 400facher, Rotatorien und Nauplien bei 200facher und Crustaceen sowie *Asplanchna* bei 100facher Vergrößerung gezählt und mit einer EDV-gestützten Bildanalyse vermessen. Die Berechnung der Volumina erfolgte für die Ciliaten durch Annäherung an einfache geometrische Formeln. Dies waren:

Ellipsoide/Kugel: Formel (1);

Abgeflachte Ellipsoide:

$$V = a \cdot (\pi/6) \cdot \text{Breite}^2 \cdot \text{Länge}, \quad (3)$$

mit a, einem taxa-abhängigen Abflachungskoeffizienten;

Kegel:

$$V = (\pi/12) \cdot \text{Breite}^2 \cdot \text{Höhe}, \quad (4)$$

Die Volumina der Rotatorien wurden nach Gleichungen von Ruttner-Kolisko (1977) berechnet. Für die Umrechnung in Trockengewicht wurde ein Anteil des Trockengewichts von 10% angenommen, der für die meisten Arten eine gute Annäherung darstellt (Pauli, 1989). Für *Asplanchna* wurde ein Trockengewichtsanteil von 5% angenommen. Bei Proben, die vor März 2001 bearbeitet wurden, erfolgte die Biomasseberechnung aufgrund von Goitsche-spezifischen Standardvolumina, die regelmäßig (1- bis 2-mal im Jahr) für die unterschiedlichen TB ermittelt wurden. Ab März 2001 wurde für jede Einzelprobe eine Mindestanzahl an Organismen vermessen und daraus die Biomasse ermittelt. Die Berechnung der Biomassen der Crustaceen erfolgte anhand von Längen-Gewichts-Regressionen nach Bottrell et al. (1976) und Dumont et al. (1975). Die Umrechnung in Frischbiomasse erfolgte unter der Annahme eines Trockengewichtsanteils an der Frischbiomasse von 20% für Copepoden und von 15 % für Cladoceren (Geller, unveröffentl.).

Tabelle 9: Konvertierungsfaktoren zur Umrechnung der Frisch- bzw. Trockenbiomasse in Kohlenstoffeinheiten.

Organismengruppe	Umrechnung	Quelle
Bakterien	$C \text{ (pg)} = 0,11 \cdot \text{Vol} \text{ (}\mu\text{m}^3\text{)}$	Simon & Azam, 1989
APP	$C \text{ (pg)} = 0,19 \cdot \text{Vol} \text{ (}\mu\text{m}^3\text{)}$	Giani (unveröffentl., nach Gaedke, 1992)
HNF, EZPP und Nanoplankton	$C \text{ (pg)} = 0,183 \cdot \text{Vol} \text{ (}\mu\text{m}^3\text{)}$	Caron et al., 1995
Phytoplankton	$C \text{ (pg)} = 0,14 \cdot \text{Vol} \text{ (}\mu\text{m}^3\text{)}$	Gaedke (pers. Mitteilung)
Ciliaten	$C \text{ (pg)} = 0,11 \cdot \text{Vol} \text{ (}\mu\text{m}^3\text{)}$	Turley et al., 1986
Rotatorien	$C = 0,5 \cdot \text{TG}$	Latja und Salonen, 1978
Crustaceen	$C = 0,5 \cdot \text{TG}$	Berberovic, 1990

### Konvertierung in Kohlenstoffeinheiten

Für die Berechnung bestimmter Indizes wurde die Frischbiomasse der Organismen in Kohlenstoffeinheiten umgerechnet. Die Konvertierungsfaktoren sind in Tabelle 9 aufgelistet. Sie entsprechen größtenteils den von Gaedke (1992, 1993), Barthelmeß (1997) und Tittel et al. (1998) verwendeten Faktoren, was die Vergleichbarkeit der Ergebnisse erleichtert.

#### 3.3.2 Betrachtete Systemgrößen

In diesem Abschnitt werden Einzelheiten zu den Systemgrößen beschrieben, die im Rahmen der Untersuchung der Reifung des Ökosystems sowie des Einflusses von Säurestress und der Störung durch die Flutung betrachtet wurden.

##### a) Einfache Diversitätsindizes

Um die Entwicklung der Zusammensetzung der Planktongemeinschaft zu beschreiben, kamen unterschiedliche Diversitätsindizes zum Einsatz.

- Artenzahl (S): Die Summe der vorhandenen Arten bzw. Morphotypen.
- Diversität (Shannon-Wiener Index,  $H'$ ):  $H'$  ist ein so genannter „information-statistic“ Index. Er berücksichtigt die Artenzahl und die relativen Anteile der vorhandenen Arten. Mathematisch definiert  $H'$  die Unsicherheit, dass ein zufällig entnommenes Individuum einer bestimmten Art angehört und wird folgendermaßen ermittelt:

$$H' = \sum_i (p_i \cdot \ln(p_i)),$$

mit  $p_i$ , der relativen Biomasse der Art  $i$  an der Gesamtbioasse (Sommer, 1993).

- Eveness/Equitability (Shannon  $E_H$ ):  $E_H$  ermittelt die realisierte Diversität im Verhältnis zur maximal möglichen Diversität. Im Gegensatz zu den oben genannten Indizes ist  $E$  unabhängig von der Artenzahl.

$$E_H = H'/H_{\max} = H'/\ln S$$

Je höher  $E_H$ , umso gleichmäßiger ist die Verteilung der Arten innerhalb der Gemeinschaft.

Alle Indizes wurden einmal für die gesamte Gemeinschaft, und für die einzelnen Großgruppen ermittelt. Dies waren das Phytoplankton (exkl. APP), das Mikrozooplankton (HNF, Ciliaten und Rotatorien, exkl. *Asplanchna*) und das Mesozooplankton (Crustaceen und *Asplanchna*). Die Basis für die Aufteilung des Zooplanktons waren deutliche Unterschiede im Nahrungsspektrum zwischen den beiden Großgruppen (siehe c) ‚Funktionelle Diversität‘) und in der Größe der Organismen.

Zu Vergleichszwecken wurde die Diversität auch anhand von Simpson's 1/D berechnet:

- Diversität (Simpson's 1/D oder Hill's N1):

$$1/D = 1 / \sum p_i^2$$

Die Umkehrung von Simpson's D ist ein Maß für die Anzahl sehr häufiger Arten (Schlacher und Woolridge, 1996). Aufgrund seiner mathematischen Formulierung ist er im Gegensatz zu  $H'$  stark von dominanten Arten beeinflusst.

Dieser letztgenannte Index brachte gegenüber dem oben erwähnten Index  $H'$  keinen Erkenntnisgewinn. Die Ergebnisse von 1/D waren denen von  $H'$  qualitativ sehr ähnlich. Aus diesem Grund wurden die Ergebnisse von 1/D im weiteren Verlauf dieser Arbeit nicht dargestellt.

#### b) Organismengröße

Als univariates Maß für die Größe der Organismen wurde die aktivitätsgewichtete mittlere Organismengröße ( $w_g$ ) betrachtet (Cottingham & Carpenter, 1998), als:

$$w_g = \sum_i (w_i \cdot w_i^{-b} \cdot B_i) / \sum_i (w_i^{-b} \cdot B_i),$$

mit  $w_i$ , der mittleren Größe einer Art  $i$  (in  $\mu\text{m}^3$ ),  $B_i$ , der Biomasse der Art/Morphotyp  $i$  und  $b$ , dem allometrischen Exponenten. Die Biomasse wurde in Frischgewicht-Einheiten ausgedrückt, wobei die Verwendung von Kohlenstoff-Einheiten qualitativ ähnliche Ergebnisse lieferte. Die Wichtung nach einem Aktivitätsparameter ( $b$ ) ist wichtig, da kleine Organismen höhere metabolische Aktivitäten pro Biomasseeinheit aufweisen als größere (Peters, 1983). Für den Exponenten  $b$  wurde für Algen und HNF ein Wert von 0,15 verwendet (vgl. Banse, 1982, Tang, 1995) und für mehrzellige Organismen, einschließlich den Ciliaten, ein Wert von 0,25 (vgl. Banse, 1982, Savage et al., 2004).  $w_g$  wurde separat für das Phyto- und Zooplankton bestimmt.

#### c) Funktionelle Diversität

Um die Diversität des Beutespektrums des Zooplanktons zu untersuchen, wurde die funktionelle Diversität (FD) nach Petchey und Gaston (2002) berechnet. Die FD beschreibt die Diversität funktioneller Eigenschaften innerhalb einer Organismengemeinschaft anhand der Distanz zwischen ökologischen Attributen der vorhandenen Organismen. Zu diesem

Zweck wurde 1) eine Attribut-Matrix mit den betrachteten Eigenschaften einer jeden Art/Morphotyp erstellt. Sie beinhaltete Informationen zur Größe der Organismen (ausgedrückt in equivalent spherical diameter, ESD), zum Beutespektrum und dem Ernährungsmodus (Filterierer versus Greifer). Zu diesem Zweck wurden Informationen zum Fraßverhalten der im Goitschensee vorhandenen Organismen zusammengeführt. Als Basis diente eine Zusammenstellung des Beutespektrums des Planktons im Pelagial des Bodensees (Lang, 1997), die durch weitere Zitate aus der Literatur ergänzt wurde. Wenn Informationen zum Beutespektrum bestimmter Organismen nicht ermittelt werden konnten, wurden von Hansen et al. (1994) ermittelte Selektivitätswerte verwendet. Die Informationen zum Beutespektrum einer jeden Art/Morphotyp wurden einer Clusterprozedur unterzogen (unweighted pair-group clustering method, arithmetisches Mittel, UPGMA). Somit konnte das Beutespektrum mittels einer kategorischen Variablen ausgedrückt werden, die der zunehmenden Größe der Beute entsprach. 2) Da die Attribute in unterschiedlichen Einheiten gemessen wurden (binäre, kategorische und kontinuierliche Variablen) und um der unterschiedlichen Varianz der Attribute Rechnung zu tragen, wurde die Attributmatrix standardisiert (Mittelwert 0 und Varianz 1). 3) Die Attribut-Matrix wurde anschließend in eine Distanzmatrix konvertiert, die Konvertierung erfolgte mit SAS (DISTANCE MACRO, Sas Institute®). Als Distanzmaß wurde die quadratische euklidische Distanz gewählt, da sie stärkere Kontraste zwischen den Arten hervorruft (Walker et al., 1999). 4) Dem Protokoll von Petchey und Gaston (2002) folgend, wurde die Distanzmatrix einer Cluster-Prozedur unterzogen (UPGMA). Das daraus resultierende Dendrogramm diente der Ermittlung von FD, der Summe der Astlängen des Dendrogramms. Die Schritte 3) und 4) wurden für jeden Probenahmetermin durchgeführt, wobei in der Distanzmatrix nur paarweise Distanzen zwischen zu diesem Zeitpunkt vorhandenen Arten berücksichtigt wurden.

FD steigt mit der Anzahl an Arten mit unterschiedlichen funktionellen Attributen. Das Hinzukommen von funktionell identischen Arten führt zu keiner Erhöhung von FD. In unserem Fall ist FD ein Maß für die Konsumentendiversität. Je höher FD, umso breiter ist das Spektrum von Konsumenten-Ressourcen-Interaktionen innerhalb der Konsumentengemeinschaft. Da aber FD unter anderem von der Artenzahl (S) abhängt (siehe Petchey & Gaston, 2002), wurde  $FD_{norm} = FD/S$  ermittelt (Weithoff, 2003).  $FD_{norm}$  ist demnach ein Maß für die Komplementarität von Konsumenten-Ressourcen-Interaktionen innerhalb der Gemeinschaft. Je höher  $FD_{norm}$ , umso höher die Nischendifferenzierung.  $FD_{norm}$  ermöglicht auch einen Vergleich zwischen Standorten mit unterschiedlicher Artenzahl (Weithoff, 2003).

In einer Übersicht zur Entwicklung von Systemeigenschaften während des vermuteten Prozesses der Reifung, wurde eine Gewichtung von FD vorgenommen, um eine differenzierte Einsicht in die Struktur der Zooplanktongemeinschaft zu erhalten. Hierzu wurde FD einerseits für die gesamte Zooplanktongemeinschaft berechnet und andererseits als Anteil dominanter, subdominanter oder rezedenter Arten an FD der gesamten Gemeinschaft. Die Einteilung in dominante, subdominante oder rezedente Arten erfolgte für jeden Probenahmetermin,

entsprechend den relativen Anteilen der einzelnen Arten an der Zooplanktonbiomasse. Es galten folgende Abstufung: dominante Arten (>3% an der Zooplanktonbiomasse), subdominante Arten (<3%), rezedente Arten (<1%).

#### d) Nährstoff- und Energietransfer

Die Betrachtung der Verteilung der Biomasse entlang der Biomassegrößenklassen und ihrer zeitlichen Variabilität erlaubt es, unter anderem die Weitergabeeffizienz von Energie und Biomasse entlang des Größengradienten zwischen unterschiedlichen Standorten zu vergleichen (Gaedke, 1993). Biomassegrößenspektren werden erstellt, indem alle Organismen entsprechend ihres Individualgewichts, logarithmisch skalierten Größenklassen (GK) zugeordnet werden. Die Biomasse der einzelnen Organismen wird dann pro Größenklasse summiert. In normalisierten Biomassegrößenspektren wird die Biomasse in jeder GK entsprechend dem mittleren Individualgewicht der GK dividiert (Gaedke, 1992). Aufgrund des höheren Bestimmtheitsmaßes und der ausgeprägten Variabilität eignen sie sich, um die saisonale Entwicklung und inter-annuelle Schwankungen der Weitergabeeffizienz zu charakterisieren (Gaedke, 1992, Barthelmeß, 1997).

#### **Berücksichtigung von Einzelmessungen**

Über den Untersuchungszeitraum wurden von den Bearbeitern unterschiedliche Auswerteschemata verfolgt. Wurden parallel zu den Zählungen der Organismen Einzelvermessungen durchgeführt, so fanden diese bei der Berechnung der Biomasse pro GK Berücksichtigung. In den Fällen, in denen keine Einzelvermessungen vorlagen, wurde eine künstliche Variabilität eingeführt. Für die Berechnung der Biomasse der Bakterien und Rotatorien wurden nachträglich für jedes TB und Jahr mittlere Zellvolumina ermittelt. Die zugelassene Variabilität der „künstlichen“ Einzelmessungen entsprach der bei den nachträglichen Vermessungen beobachteten Variabilität der Extremwerte von individuellen Volumina. Für das Phytoplankton wurden keine nachträglichen Einzelvermessungen durchgeführt. Als Basis für die Verteilung der Organismen in GK dienten die mittleren Volumina. Hier wurde eine Variabilität um den Faktor 1,6 in der Größe einzelner Arten angenommen (Gaedke, 1992), entsprechend einem Faktor 4 für die Biomasse (2 GK). Kolonien wurden als Einzelzellen betrachtet.

#### **Berechnung der Biomassegrößenspektren**

Für jeden Probenahmetermin, bei dem Daten zu allen Organismengruppen vorlagen, wurde eine Größenverteilung ermittelt. Bei der Berechnung der Spektren wurden lediglich Proben berücksichtigt, die innerhalb der Vegetationsphase aus dem Epilimnion genommen wurden. Entsprechend dem relativen Anteil eines jeden vermessenen Individuums an der Organismendichte des Taxons oder des Morphotyps wurde eine relative Dichte ermittelt. Wenn mehrere Proben aus diskreten Tiefenstufen innerhalb des Epilimnions genommen wurden, wurde die relative Dichte des betrachteten Individuums entsprechend der Anzahl an

berücksichtigten Wasserproben gemittelt. Der Beitrag eines jeden vermessenen Individuums an der Gesamtbiomasse ergab sich aus dem Produkt der relativen Dichte und des Individualvolumens. Die Summe dieser Beiträge ergab die Gesamtbiomasse pro Größenklasse. Die Größenklassen wurden um den Klassenmittelpunkt, jeweils als ganze Zahl definiert, gebildet. Die Grenzen der Größenklasse 8 reichen somit von 7,5 bis 8,5. Die Biomassegrößenpektren wurden in Kohlenstoffeinheiten ausgedrückt. Da die Berechnung von normalisierten Biomassegrößenpektren eine Logarithmierung der Biomassekonzentrationen erfordert, wurde, nach Ermittlung der Biomasse pro GK, nicht besetzten Größenklassen eine Biomasse zuerteilt, die 1% der mittleren Biomasse eines Individuums in dieser Größenklasse entspricht. Die Obergrenze der Spektren wurde jeweils bei der GK 24 angesetzt, weil es ab dieser GK zu Überlappungen zwischen räuberischen Crustaceen und Fischlarven kommen kann (Tittel, pers. Mitteilung). In den sauren Jahren wurden die Spektren nur bis zur GK 18 berechnet, weil größere Organismen nicht vorkamen. Die Untergrenze lag bei der GK -7. Da die Organismengruppen des APP erst ab 2001 kontinuierlich erfasst wurden, wurden die relevanten GK -1 bis -4 ausgespart.

Das angewandte Zählprotokoll für das Phytoplankton und damit verbundene Rundungen innerhalb der zur Verfügung gestellten Daten führten, trotz Einführung der künstlichen Variabilität der Biomasse (siehe oben), zu Lücken in der GK 2. Sie entstanden dadurch, dass das Phytoplankton bei der Zählung in Größenklassen eingeteilt wurde (z.B. Chlamydomonas mit Durchmesser 3  $\mu\text{m}$  und 6  $\mu\text{m}$ ). Da die Lücken einen methodischen Ursprung haben, wurden für diese Daten „Replacements values“ eingesetzt. Die Biomasse in dieser Größenklasse wurde auf 4 pg C gesetzt, entsprechend einer Dichte von 1000 Zellen/l (Dies entsprach ungefähr einem Fünftel der Nachweisgrenze für Algen in diesem Größenklassenbereich).

Als Systemgrößen wurde die Steigung der ermittelten linearen Regression zwischen (normalisierter) Biomasse und GK, als Maß für die Effizienz der Energieweitergabe entlang der Nahrungskette, und die Güte dieser Beziehung ( $r^2$ ), als Maß für die Abweichung der Gemeinschaft von einem theoretischen Gleichgewichtszustand und der Entkopplung zwischen Produktion und Konsumtion, betrachtet (Cozar et al., 2003).

#### e) Primärproduktionsmessungen

In den Jahren 2002 und 2003 wurden Messungen der Primärproduktion und Gemeinschaftsrespiration in monatlichen Abständen im TB Niemegek durchgeführt. Dazu wurde aufgrund des oligotrophen Charakters des Sees und erwarteter geringer Produktionsraten während dieses Zeitraums eine modifizierte Sauerstoffdifferenzmethode (Carignan et al., 1998) angewandt. Diese Methode erlaubt es, Sauerstoffkonzentrationen in den Inkubationsflaschen mit einer Genauigkeit von 2  $\mu\text{g/l}$  zu messen. Das entspricht bei 4 Stunden Inkubationszeit einer theoretisch erfassbaren Rate von 0,7  $\mu\text{g C/l/h}$  (Carignan et al., 1998). Demgegenüber erreicht die herkömmliche Winkler-Methode je nach Modifizierung

der Methode und Wasserbeschaffenheit eine Genauigkeit von maximal 20  $\mu\text{g/l}$  bei der Bestimmung der Sauerstoffkonzentrationen in den Inkubationsflaschen (APHA, 1998).

Die Versuchsanordnung wurde so ausgewählt, dass die punktuell gemessenen Raten den kontinuierlich erfassten Daten (Chlorophyllfluoreszenz- und Sauerstoffprofile) gegenübergestellt werden konnten. Dazu wurde Wasser aus vorher definierten Tiefen entnommen und in der Entnahmetiefe inkubiert. Bei vollständig durchmischter Wassersäule wurden die Inkubationstiefen so ausgewählt, dass sie jeweils der halben, einfachen, doppelten und vierfachen Secchi-Tiefe entsprachen sowie einer Inkubationstiefe an der Oberfläche (0,5m). War anhand der Profile der in situ Fluoreszenz ein ausgeprägtes Chlorophyll-Tiefenmaximum zu erkennen, wurden diese Tiefenmaxima berücksichtigt. Aufgrund des Zeitaufwandes, der durch die Titration der fixierten Proben entsteht (ca. 8 bis 10 Minuten pro Flasche), konnten die Ansätze mit 2 Replikaten nur in 5 Tiefenstufen durchgeführt werden.

Die Behandlung der Proben richtete sich nach dem von Carignan et al. (1998) ausgearbeiteten Protokoll. Dazu wurde Wasser aus den definierten Tiefen mit einem Limnos-Schöpfer entnommen und vor Befüllen der Flaschen im Schöpfer homogenisiert. Jede Flasche wurde dann luftblasenfrei mit dem dreifachen Volumen der Inkubationsflaschen (ca. 1000ml) befüllt. Ein Schöpfer reichte aus, um drei Flaschen zu befüllen, so dass pro Schöpfer ein Versuchsansatz mit je einer Sofort-, einer Hell- und einer Dunkel-Flasche eingerichtet werden konnte. Dieser Vorgang wurde pro Tiefenstufe zweimal durchgeführt, so dass pro Tiefenstufe 2 voneinander unabhängige Messungen ausgewertet werden konnten. Die 2 Dunkelflaschen wurden mit reißfester Aluminiumfolie umwickelt und gemeinsam mit den 2 Hellflaschen in der Entnahmetiefe exponiert. Die Sofortflaschen wurden gemäß der Versuchsanordnung fixiert. Die Expositionszeit der Hell- und Dunkelflaschen betrug zwischen 3 ½ und 5 Stunden. Danach wurden auch sie fixiert. Die Flaschen wurden in Thermobehältern aufbewahrt, welche mit aus der Expositionstiefe entnommenem Wasser befüllt waren, um Temperaturschwankungen zu minimieren. Im Labor wurden die Thermobehälter in entsprechend der Temperatur in der Tiefe temperierten Kühlschränken bis zur Titration aufbewahrt. Die Titration des gebundenen Sauerstoffs erfolgte im Jahr 2002 am nächsten Tag am UFZ Magdeburg. Im Jahr 2003 konnten die Flaschen innerhalb von 4 Stunden nach der Fixierung direkt vor Ort titriert werden. Zum Einsatz kam ein Titriergerät, ausgestattet mit einer Platin-Titrode (Titrino 736, Pt-Titrode, Metrohm). Die Endpunktbestimmung erfolgte mittels dynamischer Äquivalenzpunktbestimmung. Es wurde darauf geachtet, dass die Flaschen in derselben Reihenfolge titriert wurden, wie sie fixiert wurden. Somit sind Verlustprozesse des volatilen Iodid ( $\text{I}_2$ ), die während der Aufbewahrung der Flaschen vorkommen können, in allen Proben vergleichbar.

Da die Inkubation der Flaschen in situ durchgeführt wurde, konnte das Kriterium der Konstanz der Temperatur von  $\pm 1^\circ\text{C}$  nicht erfüllt werden. Das Durchführen der Titration am selben Tag brachte außer einem Zeitgewinn keine nennenswerte Verbesserung der Genauigkeit. Der größte Fehler entstand wahrscheinlich bei der Behandlung der Flaschen außerhalb der Thermobehälter. Vor allem an heißen Tagen und bei Behandlung von

Wasserproben aus größeren Tiefen betrogen die Temperaturunterschiede zwischen Wasser- und Lufttemperatur bisweilen über 20°C. Trotz rascher Bearbeitungszeiten konnten Erwärmungen der Flaschen nicht verhindert werden. Bei der Behandlung von Wasserproben aus größeren Tiefen kann es auch vorkommen, dass es bei starker Unter- oder Übersättigung an Sauerstoff im Wasser zu einem Austausch mit atmosphärischem Sauerstoff während der kurzen Behandlungszeit kommt. Auf eine Entgasung der Proben durch eine Behandlung mit Ultraschall wurde verzichtet, um mögliche Düngungseffekte durch die Verfügbarmachung labiler Komponenten im Wasser auszuschließen. Aus einem ähnlichen Grund wurden auch größere Räuber (Copepoden und Cladoceren) nicht aus den Proben vor Inkubation entfernt (z.B. durch Verwendung eines grobmaschigen Siebnetzes). Durch das Sieben können 1) turbulente Wasserbewegungen entstehen, die Veränderungen der Sauerstoffkonzentrationen bewirken und 2) fragile Organismen beschädigt werden und zu einer Veränderung der Wasserbeschaffenheit (Düngungseffekt) führen. Es wurde in Kauf genommen, dass einzelne Produktionsraten durch das Vorhandensein höherer Dichten an größeren Organismen in den Inkubationsflaschen unterschätzt wurden.

### **Integrale der Primärproduktion**

Zuerst wurde anhand der Profile der Attenuation und der an der Wasseroberfläche ankommenden Strahlung ( $I_0$ ) das mittlere Lichtklima in den Expositionstiefen während der Expositionszeit ermittelt. Die P/I-Kurven wurden mit den Chl-spezifischen Bruttoproduktionsraten ( $P_{chl}$ , in  $mg\ C \cdot mgChl^{-1} \cdot h^{-1}$ ) anhand folgender empirischer Formel berechnet (Walsby, 1997):

$$P_{chl} = P_{chl-max} (1 - e^B), \quad \text{und} \quad B = -\alpha I_z / P_{chl-max}$$

mit  $\alpha$ , dem Anfangsanstieg bei niedriger Lichtintensität und  $P_{chl-max}$ , der maximalen Produktion bei Lichtsättigung. Da Lichthemmung nur in einem einzigen Fall zu erkennen war (06.08.02), wurde ein solcher Terminus nicht in die Berechnung der P/I-Kurven miteinbezogen. Dadurch ergab sich auch eine bessere Kurvenanpassung. Die Schätzung der Parameter  $\alpha$  und  $P_{max}$  erfolgte mit Hilfe nicht-linearer Regressionsanalysen (PROC NLIN, SAS). Der Schnittpunkt einer verlängerten Gerade des linearen Anfangsanstieges mit der verlängerten Geraden des Sättigungsplateaus wird  $I_k$  genannt. Er beschreibt die Lichtadaptation der Primärproduzenten.  $I_k$  wurde aus den geschätzten Parametern  $\alpha$  und  $P_{max}$  ermittelt, mit  $I_k = P_{max} / \alpha$  (Kirk, 1994). Produktionsraten, die im Bereich eines Tiefenchlorophyllmaximums lagen (09.07.02, 06.08.02, 28.08.03 und 15.09.03), wurden nicht in die P/I-Kurven miteinbezogen. Hier wurde aufgrund nur geringer Messungen (jeweils 2 Tiefen) eine lineare Abhängigkeit der Produktionsraten von der Lichtintensität angenommen. Für die Berechnung der Tagesintegrale wurde für jeden Messtag eine Matrix erstellt, die im Tagesverlauf (10 min Zeitintervalle) in 0,2m-Schritten die in situ Lichtverhältnisse simulierte. Hierfür wurden, nach Abzug der Reflexion (Albedo) und nach Berücksichtigung der Attenuation in der Wassersäule, Daten aus den kontinuierlichen Messungen herangezogen (für eine ausführliche Beschreibung der Methodik siehe Kirk, 1994 oder Walsby, 1997). Die

Integrale wurden nur innerhalb des durchmischten Epilimnions berechnet (Brunt-Väisälä Frequenz,  $N < 2 \text{ min}^{-1}$ ). Die Lichtverhältnisse wurden entsprechend  $I^*$  zugewiesen (siehe Punkt 3.2.1c). Anhand der Parameter  $P_{\text{chl-max}}$  und  $\alpha$ , konnte die Bruttoproduktion kontinuierlich berechnet werden:

$$P_{tz} = P_{\text{chl-max}} (1 - e^{-\alpha I^*}) \cdot [\text{Chl}]_{\text{epi}} \cdot \Delta t \cdot \Delta z,$$

mit  $P_{tz}$ , der Bruttoproduktion während des Zeitabschnittes  $t$  in der Tiefenstufe  $z$ ,  $I_{tz}$ , den Lichtverhältnissen in dieser Tiefenstufe und Zeitabschnitt sowie  $[\text{Chl}]_{\text{epi}}$ , der mittleren Chlorophyll-Konzentration im Epilimnion. Die Tagessumme der Bruttoproduktion ergab sich aus dem Integral über die Tiefe und dem Tag der punktuellen Raten:

$$P_{\text{int}} = \int_t \int_z P_{tz}$$

Die Respiration der Gemeinschaft wurde unabhängig von den Chlorophyll-Konzentrationen ermittelt. Tagesintegrale wurden unter der Annahme errechnet, dass die Respiration konstant in der Tiefe und unabhängig von der Tageszeit ist. Die Tages-Nettoproduktion ergab sich aus der Differenz zwischen den Integralen von Bruttoproduktion und Respiration.

### 3.4 Datenanalyse

#### 3.4.1 Variabilität der Rahmenbedingungen

Bevor der Prozess der Reifung in Bezug auf Systemeigenschaften untersucht werden kann, ist es unabdingbar, die Zeiträume zu ermitteln, in denen einigermaßen konstante Rahmenbedingungen herrschen, die den erwarteten Prozess erst ermöglichen. Das bedeutet, dass 1) die relevanten Faktoren, die über den Untersuchungszeitraum die Zusammensetzung der Planktongemeinschaft steuern, ermittelt werden müssen, um 2) die absolute Veränderung der relevanten Faktoren zu quantifizieren.

Um dies zu ermöglichen, wurde die BIO-ENV Prozedur nach Clarke & Ainsworth (1993) durchgeführt. Ziel dieser Prozedur ist die Ermittlung der Kombination an unabhängigen Variablen, die den größtmöglichen Anteil der Veränderung einer abhängigen Variable erklärt. Das Protokoll entspricht der von Clarke & Ainsworth (1993) angegebenen Vorschrift. Dazu werden für die biotischen Komponenten (d.h., die Artenzusammensetzung) und die abiotischen Faktoren Datenmatrizen erstellt. Aus der biotischen Datenmatrix wird, auf der Basis des Bray-Curtis Koeffizienten (BC), eine Similaritymatrix erstellt. Für die abiotische Datenmatrix wird für jede Kombination mit  $k$  Eingangsvariablen  $\{k = 1, \dots, v\}$ ;  $v$ : Anzahl der Eingangsvariablen} eine separate Similaritymatrix erstellt. Die zugrunde liegende Metrik ist die euklidische Distanz (ED). Anschließend wird für jede mögliche Kombination der Variablen ein Rangkorrelationskoeffizient zwischen abiotischer und biotischer Similaritymatrix ermittelt. Hierfür wurde der von Clarke & Ainsworth (1993) vorgeschlagene harmonische Rangkorrelationskoeffizient  $\rho_w$  verwendet. Dieser wird wie folgt berechnet:

$$\rho_w = 1 - c \sum_i [ (r_i - s_i)^2 / (r_i + s_i) ]$$

, mit  $r_i$   $\{r_i; i = 1, \dots, n\}$ , den Rängen der Similarities für die biotischen Daten und  $s_i$   $\{s_i; i = 1, \dots, n\}$ , den Rängen der Similarities für die abiotischen Daten ( $n$ : Anzahl der Probenahmen).

Der Koeffizient  $c$ , definiert als  $6 / n(n-1)$ , stellt sicher, dass  $\rho_w$  einen Wert zwischen  $-1$  und  $+1$  einnimmt.  $\rho_w$  misst demnach die Übereinstimmung zwischen den Similaritymatrizen. Seine Verwendung ist dem Rangkorrelationskoeffizienten nach Spearman vorzuziehen, da er implizit den Einfluss großer Unterschiede in den großen Rängen (d.h., geringe Similarity) minimiert. Zuletzt werden für jede Anzahl an getesteten unabhängigen Variablen die Kombinationen mit dem höchsten Wert für  $\rho_w$  selektiert. Im Idealfall erreicht  $\rho_w$  ein Maximum bei der optimalen Anzahl an Variablen. Um das Ergebnis zu visualisieren, kann eine Ordination der biotischen Variablen und der abiotischen Variablen anhand einer nicht-metrischen multidimensionalen Skalierung (NMDS) durchgeführt werden. Dabei werden die Datenpunkte in einer vorher definierten Anzahl an Dimensionen (meist 2) angeordnet, so dass die ursprüngliche Rangordnung paarweiser Distanzen so gut wie möglich in der zweidimensionalen Darstellung beibehalten wird (Podani, 2000). Um die Güte der Ordination zu beurteilen, wurde die von Kruskal (1964, zitiert in Podani, 2000) vorgeschlagene Stress-Funktion (ST) verwendet. ST gibt an, wie stark die Distanzen in der endgültigen Darstellung von den Distanzen innerhalb der Originaldaten abweichen<sup>1</sup>.

Je größer die Übereinstimmung der paarweisen Distanzen zwischen der biotischen und abiotischen Distanzmatrix, umso ähnlicher werden diese beiden Matrizen im zweidimensionalen Raum projiziert. Da eine genaue Interpretation der Ergebnisse nur auf Basis der absoluten Distanzen möglich ist (Philippi et al., 1998), wurde die Entwicklung der absoluten Distanzen zwischen den Jahren für die beste Kombination abiotischer Variablen als Maß für die Veränderung der Rahmenbedingungen während der Flutung des Tagebaueses betrachtet.

Folgende Indizes wurden für die Berechnung der Similaritymatrizen verwendet:

- Dissimilarity (Bray-Curtis Koeffizient, BC): BC ist ein nicht-metrisches, aber sehr robustes Maß für die ökologische Distanz (Faith et al., 1987, Philippi et al., 1998). BC wird definiert als:

$$BC = \frac{\sum (|p_{im} - p_{jm}|)}{\sum (p_{im} + p_{jm})},$$

mit  $p_{im}$  bzw.  $p_{jm}$ , der relativen Biomasse jeder Art/Morphotyp  $m$  zu jeder Probenahme  $i$  bzw.  $j$  ( $i = 1, \dots, n$ ;  $j = 1, \dots, n$ ;  $i \neq j$ ). Ein Wert für BC von 0 bedeutet eine völlige Übereinstimmung in der Zusammensetzung der Gemeinschaft. Der Maximalwert von 1 wird erreicht, wenn die Zusammensetzung genau entgegengesetzt ist, also keine gemeinsamen Arten in den Vergleichsproben vorhanden sind. Um den Einfluss von 0-Werten zu minimieren und annähernd normalverteilte Ausgangsdaten zu erhalten, wurde die relative Biomasse einer jeden Art zum Faktor 0,25 potenziert (Clarke & Ainsworth, 1993).

---

<sup>1</sup> Für eine genaue Definition der Stress-Funktion sei an dieser Stelle auf Podani (2000) verwiesen. Je geringer ST, umso besser wird die originale Datenstruktur in der Ordination beibehalten. Es gibt keine verbindliche Basis, wann ST gut oder schlecht ist, da ST von der Dimensionalität der Ordination und der Anzahl an Datenpunkten abhängt. Meist gilt aber ein Stress von weniger als 0,05 als sehr gut, wobei Werte zwischen 0,1 und 0,2 noch akzeptabel sind (Clarke, 1993, Podani 2000).

- Euklidische Distanz (ED): ED ist ebenso wie BC ein Distanzmaß. Im Gegensatz zu BC ist er bei unterschiedlichen Skalentypen einsetzbar (Podani, 2000). In unserem Fall wurde ED für die Beschreibung der abiotischen Verhältnisse verwendet.

$$ED = [ \sum (x_{ik}-x_{jk})^2 ]^{1/2},$$

mit  $x_{ik}$  bzw.  $x_{jk}$ , dem Wert der Variable  $k$  ( $k = 1, \dots, v$ ) zu jeder Probenahme  $i$  bzw.  $j$ . Je unterschiedlicher die Ausprägung der betrachteten Variablen zwischen zwei Probenahmen, umso größer ist ED. Um die Aussagekraft von ED zu erhöhen, wurde eine annähernde Normalverteilung der Variablen angestrebt (Clarke, 1993). Es wurde eine Standardisierung auf Schwankungsbreite (range) durchgeführt, da die Variablen sehr unterschiedliche Wertebereiche beinhalteten (Podani, 2000). Die standardisierten Daten nahmen somit Werte zwischen 0 und 1 ein. Die Addition einer Konstante von 0,01 (um den Effekt von 0-Werten zu minimieren) und eine anschließende Quadrat-Wurzel Transformation ergaben die insgesamt beste Annäherung an eine Normalverteilung.

Die BIO-ENV-Prozedur wurde separat für die Phytoplankton- und die Zooplanktongemeinschaft durchgeführt. Folgende unabhängige Variablen wurden für die Berechnung von ED berücksichtigt.

Für das Phytoplankton (exkl. APP):

- pH, Leitfähigkeit (Cond), Seevolumen (Vol) und  $Inc_{REL}$  (die relative Zunahme des Volumens pro Tag) für die Beschreibung der abiotischen Rahmenbedingungen;
- $I_m^*$  (Tagesmittel der Lichteinstrahlung im Epilimnion), die Konzentrationen der mineralischen Nährstoffe  $NH_4$ ,  $NO_3$ , TP, SRP, SRSi, TIC sowie das molare Verhältnis von Si:P zur Beschreibung der Ressourcen;
- Die Biomasse des Mikro- ( $\mu B$ ) und Mesozooplanktons (MB) für die Berücksichtigung möglicher trophischer Interaktionen mit den Konsumenten.

Für das Zooplankton:

- pH, Leitfähigkeit, Seevolumen und  $Inc_{REL}$  für die Beschreibung der abiotischen Rahmenbedingungen;
- die Konzentrationen der Nährstoffe TP und SRP zur Beschreibung der Trophie des Systems;
- Die Biomasse des leicht fressbaren ( $PB_f$ ) und nicht fressbaren Phytoplanktons ( $PB_{nf}$ ) sowie der Gesamtphytoplanktonbiomasse (PB).

Bestimmte Faktoren wurden aufgrund von Korrelationen zwischen den Variablen von den Betrachtungen ausgeschlossen, obwohl sie bekanntermaßen Auswirkungen auf die Zusammensetzung von Planktongemeinschaften haben können. Dies waren die Stoffkonzentrationen von Aluminium und Sulfat, die eine enge Abhängigkeit zum pH-Wert zeigten ( $r^2 > 0,90$ ), ebenso wie die Gesamtbioasse des Zooplanktons, die eng mit der Biomasse des Mesozooplanktons verbunden war ( $r^2: 0,85$ ). Von weiteren Einschränkungen der Datenlage wurde abgesehen, obwohl enge Beziehungen zwischen Variablen ( $r^2 < 0,77$ ) beobachtet wurden - Clarke & Ainsworth (1993) geben als Schwellenwert für den Ausschluss

von Variablen einen Wert für das  $r^2$  von 0,95 an. Für jede Variable wurden Jahresmittelwerte während der Vegetationsphase für jedes TB gebildet, mit Ausnahme von 2002. Hier wurden Probenahmen vor und unmittelbar nach dem Hochwasser getrennt betrachtet. Auf eine höhere (z.B. monatliche) Auflösung wurde, wegen möglicher Autokorrelationen zwischen den Daten (Clarke & Aisnworth 1993) und statistischer Artefakte durch kontinuierliche Verschiebung des Artenspektrums (Arche-Effekt - Clarke, 1993, Podani, 2000), verzichtet.

### 3.4.2 Testen der Effekte von Stress und Störung auf die Systemeigenschaften

Um Unterschiede in den ermittelten biotischen Parametern (siehe Kriterien unten) während des Untersuchungszeitraumes zu erfassen, wurden je nach Datenlage unterschiedliche statistische Verfahren angewandt. Vergleiche wurden, wenn nicht anders erwähnt, nur für Daten, die innerhalb der Vegetationsperiode erhoben worden sind, durchgeführt. Folgende Kriterien wurden untersucht (Nummerierung der Kriterien entsprechend Tabelle 1):

- zur Struktur der Lebensgemeinschaft:
  - Die Entwicklung der Artenzahl, Diversität und Evenness (Kriterien 8 und 9)
- zur Lebensgeschichte der Organismen:
  - Organismengröße, anhand einfacher Größenbestimmungen sowie der aktivitätsgewichteten mittleren Körpergröße von Phyto- und Zooplankton (Kriterium 13)
  - die Nischendifferenzierung des Mesozooplanktons, anhand der funktionellen Diversität (FD sowie  $FD_{norm}$ ) (Kriterium 12)
- Zu den Kreisläufen der Nährstoffe bzw. der Homeostasis:
  - Nährstoffweitergabe, anhand der Steigung von normalisierten Biomassegrößenspektren, (Kriterien 15 und 21)
  - Entkopplung zwischen Produktion und Konsumtion, anhand des  $r^2$  der normalisierten Biomassegrößenspektren, (Kriterien 5 und 21)
- zur Energetik der Gemeinschaft:
  - Inkorporation der Nährstoffe und Nutzungsgrad der Ressourcen, anhand des Verhältnisses von Biomasse zu TP, (Kriterium 7)
  - Verhältnis von Bruttoproduktion zu Respiration, biomassebezogene Produktion (Produktivität), metabolischer Quotient sowie Nettoprimärproduktion, (Kriterien 1 bis 4). Hier sind Messungen nur für die Jahre 2002 und 2003 vorhanden, in Bezug auf den Einfluss des Hochwassers.

Die Folgen der Reifung des Ökosystems auf die Systemeigenschaften wurden anhand einer einfaktoriellen Varianzanalyse (ANOVA) getestet, wobei die Zeit (aufeinander folgende Jahre) als Faktorvariable herangezogen wurde. Es wurden nur Standorte betrachtet, in denen konstante Rahmenbedingungen beobachtet wurden (siehe Abschnitt 3.4.1 zur Variabilität der Rahmenbedingungen). Die theoretische Voraussetzung für solch einen Test ist, dass die

abhängigen Variablen bezüglich jeder Kategorie der Faktorvariable einer normalverteilten Grundgesamtheit entstammen und das Kriterium der Gleichheit der Varianzen in den einzelnen Kategorien erfüllt ist. Die Normalverteilung wurde, mit einem Signifikanzniveau von 20% ( $p > 0,20$ ), anhand des Shapiro-Wilk-Tests überprüft. Geringfügige Abweichungen von der Normalverteilungshypothese wurden für maximal 2 Faktorstufen zugelassen, da die meisten ANOVA relativ robust gegenüber Verletzungen dieses Kriteriums sind (Köhler et al., 1992). Die Varianzhomogenität wurde mittels des Brown-Forsythe-Tests (Brown & Forsythe, 1974) mit der Statistiksoftware SAS (SAS Institute®) überprüft (PROC GLM, OPTION BF, SAS), da er auch noch robuste Ergebnisse liefert, wenn die Normalverteilungshypothese verworfen wurde. Für Mittelwertvergleiche kam bei gleichen Varianzen der Tukey-Kramer-Test zum Einsatz (Pfeifer & Schumann, 1997). Bei ungleichen Varianzen wurde eine Welch-ANOVA durchgeführt (PROC GLM, OPTION WELCH, SAS), Mittelwertvergleiche wurden anhand des Games-Howell-Test (GLM, SPSS) durchgeführt (Toothacker, 1993). Für alle Mittelwertvergleiche wurde das übliche Signifikanzniveau von 5% gewählt ( $p < 0,05$ ).

Um den Einfluss des Säurestresses zu untersuchen, wurden die Standorte je nach Säuregrad in 3 Faktorstufen eingeteilt ( $pH < 3,5$ ,  $pH: 3,5$  bis  $6$  und  $pH > 6$ ). Da sich dadurch eine große Ungleichheit in den Fallzahlen zwischen den Faktorstufen ergab und das Kriterium der Gleichheit der Varianzen selten erfüllt war, wurde stets eine Welch-ANOVA durchgeführt und Mittelwertvergleiche anhand des Games-Howell-Tests getestet (Toothacker, 1993). In einigen wenigen Fällen, in denen trotz der relativ großzügigen Auslegung der Normalverteilungsvoraussetzungen die diesbezüglichen Annahmen nicht erfüllt werden konnten, wurde auf den nicht-parametrischen Kruskal-Wallis-Tests zurückgegriffen (Pfeifer & Schumann, 1997).

Da eine Wechselwirkung zwischen der Störung durch die Flutung und den Auswirkungen des Säurestress zu erwarten war (Hypothese II), wurde in einer zweifaktoriellen ANOVA (vollständiges faktorielles Design inkl. Interaktionseffekt) der Einfluss der Störung als zusätzliche kategorische Variable eingeführt. Aufgrund der Flutungsgeschichte wurden nur Kombinationen aus extrem sauren und neutralen Standorten (2 Faktorstufen) und durch die Flutung beeinflusste bzw. unbeeinflusste Standorte (2 Faktorstufen) betrachtet. Es wurden die gleichen Kriterien bezüglich der Normalverteilung wie bei einfaktoriellen ANOVA angewandt. Die Varianzhomogenität wurde anhand der Residuen, einer an den Daten gefitteten ANOVA, durchgeführt (Brown-Forsythe-Test). Es gilt aber, dass zweifaktorielle ANOVA weniger empfindlich auf Verletzungen des Kriteriums der Varianzhomogenität sind (Köhler, 1992), d.h., die ANOVA wurden auch bei Verletzung dieses Kriteriums durchgeführt. Da nur Interesse an der Signifikanz der Haupt- und Interaktionseffekte bestand, wurde auf Mittelwertvergleiche verzichtet.

Schließlich wurden die Auswirkungen des Hochwassers auf die Systemeigenschaften untersucht. Es wurde zwischen kurzfristigen (Vegetationsperiode 2002 vor und unmittelbar nach dem Hochwasser) und langfristigen Folgen (Vergleich Beginn der Vegetationsphase 2002 und 2003) unterschieden. Da bezüglich der kurzfristigen Folgen größere Abweichungen

von der Normalverteilung in den abhängigen Variablen beobachtet wurden, wurde der nicht-parametrische Rangsummentest (Mann-Whitney-U-Test, Pfeifer & Schumann, 1997) angewandt (PROC NPAR1WAY, SAS). Es wurde angenommen, dass es sich bei Proben, die vor und nach dem Hochwasser genommen worden sind, um unabhängige Stichproben handelt.

### 3.4.3 Untersuchung zur Entwicklung der Diversitätsindizes

#### a) Einfache Regressionsmodelle

Die realisierte Biomasse von Primärproduzenten wird oft als Surrogat für den Gradienten der Produktivität verwendet (Mittelbach et al., 2001). In terrestrischen Systemen wird dies dadurch begründet, dass Pflanzen entsprechend ihrer Biomasse Anteil an den Prozessraten haben („mass ratio hypothesis“, vgl. Tilman, 1982). In pelagischen Systemen bestehen, je nach Untersuchung, unterschiedlich stark ausgeprägte Beziehungen zwischen der Trophie und der Individuendichte von Phytoplanktongemeinschaften (Leibold, 1999), deren realisierter Biomasse (Vollenweider & Kerekes, 1982, Auer et al., 2004) und der Primärproduktion von Ökosystemen (Schindler, 1978). Da Primärproduktionsmessungen nicht für den gesamten Zeitraum vorlagen, wurde auch in dieser Untersuchung die Antwort der Diversitätskomponenten auf die Biomasse der Produzenten bezogen.

Um die Entwicklung der Diversitätskomponenten entlang des Biomassegradienten zu untersuchen (Hypothesen IV, V und VI), wurden lineare und quadratische Regressionsmodelle getestet. Andere Modelle (Sättigungsfunktion, o.Ä.) wurden aufgrund theoretischer Überlegungen nicht getestet (siehe Einleitung). Die unabhängige Variable Phytoplanktonbiomasse wurde log-transformiert, um dem Anspruch der Normalverteilung gerecht zu werden. Als abhängige Variablen wurden die Artenzahl, die Diversität und die Evenness betrachtet (siehe Abschnitt 3.3.2a). Alle Modelle wurden separat für neutrale und saure Standorte getestet (Hypothese VIII).

In einem weiterführenden Ansatz wurde die Beziehung zwischen Diversität und Produktivität auch bei den Konsumenten untersucht, da einige der in der Einleitung erwähnten Mechanismen zur Regulierung der Diversitätskomponenten auch auf Konsumentenebene wirken können. In erster Linie scheint eine Übertragung des Konkurrenzausschlußprinzips, welches als eines der Schlüsselfaktoren für die Ausprägung von Diversität-Produktivität Beziehungen für Primärproduzenten gilt, auf das Zooplankton in pelagischen Systemen möglich. Hier spielen die einzelnen Phytoplanktonarten sowie bis zu einem gewissen Grad Protozoen, Bakterien und Detritus – je nachdem welche Zooplanktongruppe betrachtet wird - die Rolle substituierbarer Ressourcen. Aus vielerlei Gründen bedeutet eine hohe Biomasse des Phytoplanktons aber nicht unbedingt ein Überangebot an Ressourcen für das Mikro- oder Mesozooplankton. Aufgrund dieser Problematik in der Definition des Produktivitätsgradienten wurden Daten zur Diversität des Mikro- und Mesozooplankton sowohl auf eine Abhängigkeit von der Biomasse der Primärproduzenten, als auch von der

Biomasse der jeweils betrachteten Zooplanktongruppe untersucht. Wie für das Phytoplankton wurde zwischen sauren und neutralen Standorten unterschieden.

## b) Multiple Regressionen

Um den Einfluss weiterer Steuergrößen auf die Ausprägung von Diversität-Produktivitäts-Beziehungen zu untersuchen (Hypothese VII), wurden multiple Regressionen durchgeführt. Die allgemeine Form der multiplen Regressionen ist:

$$y = b_0 + b_1 \cdot x_1 + b_2 \cdot x_2 + \dots + b_n \cdot x_n$$

mit  $b_0 \dots b_n$ , den  $n$  Parameterschätzern der  $n$  unabhängigen Variablen. Die Lösung der Gleichungen erfolgte nach der Methode der kleinsten Quadrate (ordinary least squares) mit der Statistiksoftware SAS (SAS Institute). Die Antwortvariablen ( $y$ ) waren die Artenzahl, die Diversität sowie die Evenness der Phytoplanktongemeinschaft. Als unabhängige Variablen wurden die in Tabelle 10 dargestellten biotischen und abiotischen Faktoren mit dem Ziel eingesetzt, die beste Kombination von unabhängigen Variablen in der Vorhersage der einzelnen Antwortvariablen zu ermitteln. Um eine direkte Vergleichbarkeit der Stärke der Einflüsse der einzelnen Faktoren mit den einfachen Regressionsmodellen zu ermöglichen, wurden für die Biomasse des Phyto- und Mesozooplanktons auch quadratische Termini eingeführt.

Für die Selektion des besten Modells wurde auf standardisierte Eliminationsverfahren (forward, backward oder MAXR elimination method, siehe z.B. Irigoien et al., 2004) verzichtet, da trotz verfeinerter Algorithmen immer die Möglichkeit besteht, das beste Modell nicht getestet zu haben (zu den Einzelheiten der Eliminationsverfahren siehe z.B. Myers, 1989 oder SAS Institute Inc., 1999). Eine zwar zeitaufwendige aber effektive Methode besteht also darin, alle möglichen Kombinationen zu testen und anhand objektiver Kriterien geeignete Modelle zu identifizieren (Myers, 1989). Folgende Schritte wurden durchgeführt:

- Als erstes wurden die unabhängigen Variablen auf Normalverteilung überprüft. Nach entsprechender Transformation (siehe Tabelle 10) waren alle Variablen annähernd normalverteilt. Größere Abweichungen von einer Normalverteilung wurden für  $ED_{VC}$  (siehe Definition weiter unten),  $[Si]$  und  $[P]$  beobachtet. Für  $[Si]$  und  $[P]$  lag dies an der größeren Anzahl an Proben im Bereich der Nachweisgrenze, für  $ED_{VC}$  am sporadischen Charakter der Volumenzunahme.  $ED_{VC}$  wurde trotzdem untransformiert als unabhängige Variable eingesetzt, da die zugrunde liegenden Variablen Leitfähigkeit und Seevolumen schon transformiert wurden (siehe unten).
- Anschließend wurden Kollinearitätsdiagnostiken durchgeführt. Multikollinearität zwischen unabhängigen Variablen führt in multiplen Regressionen zu größeren Unsicherheiten in den Parameterschätzern (Myers, 1989). Es wurde deshalb der Variance inflation factor (VIF) für die einzelnen Variablen in einem Gesamtmodell bestimmt und nach auffälligen Variablen  $VIF > 10$  gesucht. Die „variance proportion“ ( $\Phi$ ), basierend auf den Eigenwerten der Korrelationsmatrix, diente der Ermittlung von

stark miteinander korrelierten Variablen, die demnach redundante Informationen beinhalten (Die Berechnung von VIF und  $\Phi$  sind als Optionen der PROC REG Prozedur in SAS verfügbar). Als Ergebnis der Kollinearitätsdiagnostiken wurden die Diversitätskomponenten des Mesozooplankton auf die alleinige Komponente Diversität ( $H'$ ) reduziert. Des Weiteren erwies sich die gleichzeitige Betrachtung von linearen und quadratischen Termini der Phyto- und Mesozooplanktonbiomassen als problematisch. Es wurden deshalb einerseits Modelle gebildet, die nur einen dieser beiden Termini beinhalten. Zu Vergleichszwecken wurden aber auch gemischte Modelle mit beiden Termini (linear und quadratische) durchgerechnet. Ebenfalls wegen beobachteten Kollinearitäten wurde lediglich SI:P, das Verhältnis zwischen [Si] und [P], beibehalten, und nicht die Absolutkonzentrationen [Si] und [P].

Tabelle 10: Zusammenfassung der Eingangsvariablen (unabhängige Variablen) in den multiplen Regressionen zur Vorhersage von Artenzahl, Diversität und Evenness der Phytoplanktongemeinschaft

Kategorie	Unabhängige Variablen		Transformation	Bemerkungen	Beibehalten
	Kürzel	Beschreibung			
Basis	[PB]	Phytoplankton-Biomasse	Log <sub>10</sub>	Linearer Terminus in Frischgewichtseinheiten, nicht gemeinsam mit [PB] <sup>2</sup> , siehe Text	Ja
	[PB] <sup>2</sup>	- ,, -	Log <sub>10</sub>	Quadratischer Terminus in Frischgewichtseinheiten, nicht gemeinsam mit [PB], siehe Text	Ja
Nährstofflage / Ressourcen	[P]	SRP-Konzentration	Log <sub>10</sub>	μmol / l <sup>-1</sup>	Nein
	[Si]	SRSi-Konzentration	4th-root	μmol / l <sup>-1</sup>	Nein
	Si:P	Verhältnis [SRP]/[Si]	4th-root	Molares Verhältnis	Ja
	I* <sub>m</sub>	Lichtverhältnisse	Log <sub>10</sub>	Tagesmittelwert von I*, siehe ‚nicht-metrische multidimensionale Skalierung‘ im selben Abschnitt	Ja
Fraßdruck durch Konsumenten	[MB]	Mesozooplankton-Biomasse	Log <sub>10</sub>	Linearer Terminus in Frischgewichtseinheiten, nicht gemeinsam mit [MB] <sup>2</sup> , siehe Text	Ja
	[MB] <sup>2</sup>	- ,, -	Log <sub>10</sub>	Quadratischer Terminus in Frischgewichtseinheiten, nicht gemeinsam mit [MB], siehe Text	Ja
	S (MZ)	Artenzahl des Mesozooplankton		Berechnung siehe Abschnitt 3.3.2 a)	Nein
	H' (MZ)	Diversität des Mesozooplankton		Berechnung siehe Abschnitt 3.3.2 a)	Ja
	E <sup>H'</sup> (MZ)	Evenness des Mesozooplankton		Berechnung siehe Abschnitt 3.3.2 a)	Nein
	FD(MZ)	Funktionelle Diversität des Mesozooplankton		Berechnung siehe Abschnitt 3.3.2 c)	Ja
Störung / Immigration	ED <sub>VC</sub>	Einfluss von Flutung		Linearer Terminus, Berechnung siehe unten	Ja
	(ED <sub>VC</sub> ) <sup>2</sup>	Störung der Schichtung		Quadratischer Terminus, Berechnung siehe unten	Ja
Saisonalität	T°C	Temperatur			Ja

- In einem nächsten Schritt wurden lineare Modelle für alle noch möglichen Kombinationen ermittelt und folgende Statistiken zur Bewertung der Güte des Modells berechnet (alle Angaben nach Myers, 1989):
  1.  $r^2$ , gibt den Anteil der erklärten Varianz an der Gesamtvarianz an;
  2.  $s^2$ , als Schätzer des mittleren Fehlers des Modells;
  3. CV, gibt die Streuung der Datenpunkte um den Bereich der Kurvenanpassung an;
  4. PRESS-Residuen, sind ein Maß für die Stabilität der Regressorvariablen und stellen den tatsächlichen Vorhersagefehler des Regressionsmodells dar. Die PRESS-Statistik wird errechnet als:  $\text{PRESS} = \sum_i (y_i - \hat{y}_{i,-i})^2$ , wobei  $y_i$  den tatsächlichen Wert der Antwortvariable für den i-ten Datenpunkt darstellt und  $\hat{y}_{i,-i}$  den vorhergesagten Wert, wenn dieser i-te Datenpunkt nicht in der Ermittlung der Regression miteinbezogen wurde.
  5.  $\sum | \text{PRESS} |$ , ist die Summe der absoluten PRESS-Residuen. Diese Statistik gibt vergleichbare Ergebnisse wie die normale PRESS-Statistik, ist aber weniger von einzelnen extremen PRESS-Residuen beeinflusst. Sie wird errechnet als:  $\sum_i | \text{PRESS} | = \sum_i | y_i - \hat{y}_{i,-i} |$ .
- Zuletzt wurde die Güte der vorausgewählten Modelle anhand der Normalverteilung der Residuen bewertet und der Wertebereich der Parameterschätzer in Hinblick auf Sinnhaftigkeit und Konsistenz betrachtet.

Anmerkungen zur endgültigen Bewertung der Modelle: Unterspezifizierte Modelle haben meist ein hohes  $s^2$  und hohe PRESS-Statistiken, zudem sind sie gekennzeichnet durch nicht normalverteilte Residuen, deren Mittelwert von 0 abweicht. Die Untersuchung der Residuen wurde anhand der studentized residuals vollzogen, um den Einfluss einer möglichen Hintergrundvariabilität (random noise) zu minimieren. Die Normalverteilung der studentized residuals wurde mit dem Shapiro-Wilk-Test überprüft. Bei überspezifizierten Modellen steigt das  $r^2$  mit jeder zusätzlichen Regressorvariable. Doch gleichzeitig steigt der CV bzw. das  $s^2$ , weil die Verringerung der Residuen durch die Verringerung der Freiheitsgrade (d.h., Zunahme der Anzahl an Regressorvariablen) überproportional kompensiert wird. Ebenso nehmen die Vertrauensbereiche der Parameterschätzer zu. Die besten Modelle sollten demnach durch ein hohes  $r^2$  gekennzeichnet sein, wobei der Anstieg des  $r^2$  gegenüber Modellen mit weniger Variablen nicht durch einen Anstieg des  $s^2$ , CV oder der PRESS-Statistiken begleitet ist.

### **Ermittlung der Störungsintensität ( $ED_{VC}$ )**

Als Maß für den Einfluss der Flutung und der Störungen der Schichtung wurde  $ED_{VC}$  bestimmt. Es wurde ermittelt als die Euklidische Distanz (siehe 3.4.1, Variabilität der Rahmenbedingungen) zwischen zwei aufeinander folgenden Probenahmen, bezogen auf das Volumen und die Leitfähigkeit. Beide Variablen wurden vor der Ermittlung der euklidischen Distanz logarithmiert und standardisiert (Mittelwert=0, Varianz=1).  $ED_{VC}$  wurde nur dann in die Datengrundlage miteinbezogen, wenn der Abstand zwischen den aufeinander folgenden

Probenahmeterminen zwischen 22 und 38 Tagen betrug. Diese Einschränkung wurde deshalb vorgenommen, weil bei geringeren Abständen eine starke Abhängigkeit zwischen dem Abstand zwischen Probenahmen und  $ED_{VC}$  bestand. Bei größeren Abständen besteht die Möglichkeit, dass keine Veränderung der Diversität oder Artenzahl mehr stattfindet, da schon gleichgewichtsähnliche Zustände erreicht wurden (Reynolds, 1993).  $ED_{VC}$  fand untransformiert Eingang als unabhängige Variable in den multiplen Regressionen, um den Einfluss der Immigration von Organismen durch das Flutungswasser zu berücksichtigen. Um dem Aspekt der „Intermediate disturbance Hypothesis“ gerecht zu werden (siehe Einleitung) wurde auch der quadrierte Terminus von  $ED_{VC}$  berücksichtigt, da eine Anpassung der Diversität bei geringer und häufiger Störung erwartet wird (Connell, 1978).

## 4. Ergebnisse

### 4.1 Entwicklung der Planktongemeinschaft

#### 4.1.1 Gesamtbiosmassen

Die Entwicklung der Gesamtbiosmassen folgt in groben Zügen den Konzentrationen des Gesamtphosphors in den einzelnen TB (Vgl. Abbildung 3 und Abbildung 6). Lediglich im ersten Jahr der Flutung (1999) im TB Mühlbeck waren die Biosmassen trotz zum Teil hoher Phosphorkonzentrationen sehr gering. Im Folgejahr stiegen die Biosmassen in diesem TB und sanken ab dann kontinuierlich bis zum Hochwasser im August 2002. Die mittleren Biosmassen während der Vegetationsperiode lagen bei  $1,08 \pm 0,3$  g Frischgewicht (FW)/m<sup>3</sup> im Jahr 1999, bei  $9,7 \pm 8,9$  g FW/m<sup>3</sup> im Jahr 2000 und bei  $3,5 \pm 2,1$  g FW/m<sup>3</sup> im Jahr 2001. Im TB Niemeck waren die Biosmassen bis zum Beginn der Flutung, also im sauren Ursprungszustand, sehr variabel. Es wurden hohe Maximalbiosmassen erreicht ( $17,3$  g/m<sup>3</sup> im Mai 1998 und  $19,6$  g/m<sup>3</sup> im Mai 1999), aber auch Zeiten mit sehr geringen Biosmassen beobachtet. Die mittlere Biosmasse betrug  $4,4 \pm 4,5$  g FW/m<sup>3</sup>. Mit Beginn der Flutung kam es zu einem starken Rückgang der Biosmassen. Im Jahr 1999 und 2000 waren die Gesamtbiosmassen gering und stiegen erst 2001 mit der vollständigen Neutralisierung des TB Niemeck (Mittelwert 2000:  $2,5 \pm 1,4$  g FW/m<sup>3</sup>). Im TB Döbern waren die Biosmassen im Jahr 1999, dem Jahr vor der Flutung, extrem niedrig ( $0,7 \pm 0,7$  g FW/m<sup>3</sup>). Die geringsten Biosmassen wurden dann aber im Jahr 2000 aufgezeichnet, also während der partiellen Versauerung. Erst in den darauf folgenden Jahren stiegen die Gesamtbiosmassen und glichen sich den Konzentrationen in den anderen TB an.

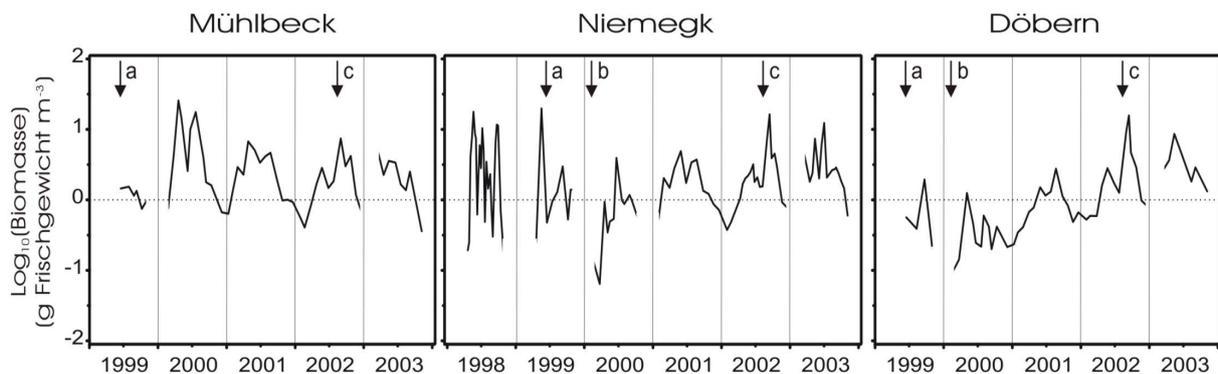


Abbildung 6: Entwicklung der Gesamtbiosmassen der Planktongemeinschaft im Epilimnion der drei TB des Tageausees Goitsche. a): Beginn der Flutung, b) Überlauf vom TB Niemeck in das TB Döbern, c): Hochwasser, horizontale Linie: Konzentration von 1 g/m<sup>3</sup>.

Das Hochwasserereignis im August 2002 führte in allen drei TB zu einem ausgeprägten Anstieg der Gesamtbiosmassen (Maximalwerte September 2002: 6,6 bis 15,7 g FW/m<sup>3</sup>), wobei die Reaktion der Planktongemeinschaft in den TB Niemeck und Döbern am deutlichsten war. Zum Winter waren die Biosmassen in allen TB wieder rückläufig. Im Jahr 2003 waren die Biosmassen insgesamt betrachtet höher als im Vorjahr, mit Maximalwerten von 7,1 und 8,4 g FW/m<sup>3</sup> im Mai 2003. Die mittleren Biosmassen lagen zwischen  $2,0 \pm 1,1$  g FW/m<sup>3</sup> im TB Mühlbeck,  $3,5 \pm 3,2$  g FW/m<sup>3</sup> im TB Niemeck und  $3,6 \pm 2,6$  g FW/m<sup>3</sup> im TB Döbern.

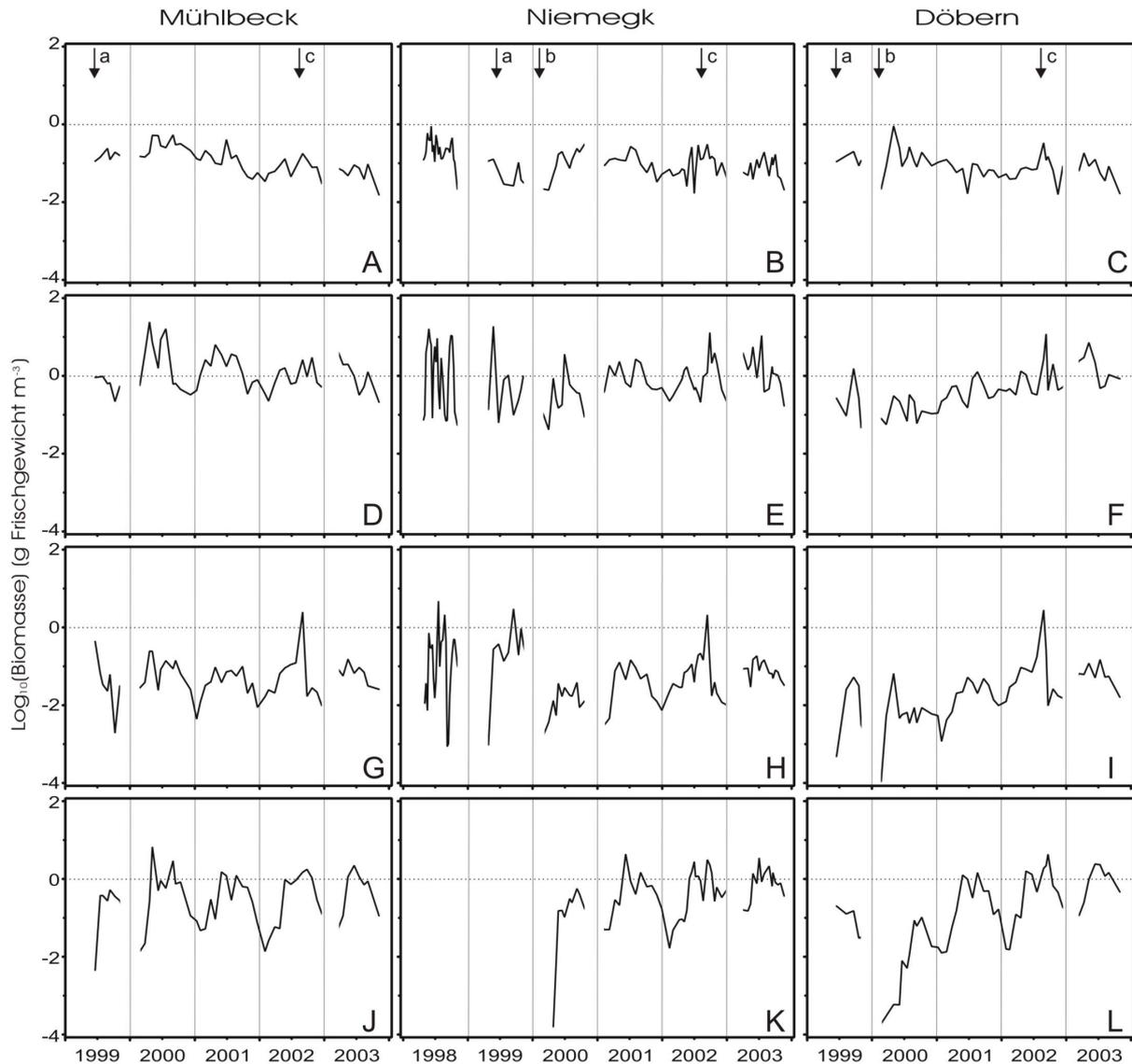


Abbildung 7: Entwicklung der Biomassen der Planktongemeinschaft im Epilimnion der drei TB des Tagebausees Goitsche. A-C: Bakterien; D-F: Phytoplankton (exkl. APP); G-I: Mikrozooplankton (exkl. HNF); J-L: Mesozooplankton. a): Beginn der Flutung, b) Überlauf vom TB Niemegek in das TB Döbern, c: Hochwasser, horizontale Linie: Konzentration von  $1 \text{ g/m}^3$ .

#### 4.1.2 Zusammensetzung der Planktongemeinschaft

In Abbildung 7 ist die Entwicklung der einzelnen Großgruppen der Planktongemeinschaft dargestellt. Die Biomasse der Bakterien war über den gesamten Untersuchungszeitraum relativ konstant und lag im Bereich von  $0,1 \text{ g FW/m}^3$ . Saisonale Schwankungen waren kaum zu erkennen. Die Biomasse des Phytoplanktons war unter den sauren Ursprungsverhältnissen (1998, siehe Abbildung 7E) sehr variabel mit ausgeprägten Maxima und Minima. In den übrigen Jahren waren die saisonalen Schwankungen wesentlich geringer ausgeprägt. Die Jahre 2000 und 2001 im TB Mühlbeck sowie das Jahr 2003 in allen TB waren gekennzeichnet durch hohe Maximalbiomassen des Phytoplanktons während der Vegetationsperiode. Die geringsten Phytoplanktonbiomassen wurden im TB Döbern in den Jahren 1999 und 2000 beobachtet, also zu Zeiten geringer Gesamtbiomassen. Die Biomasse

des Mikrozooplanktons war unter sauren Bedingungen (TB Niemeck 1998 und 1999) hoch und erreichte Maximalwerte von über  $1 \text{ g/m}^3$ . In den übrigen Jahren, also unter intermediären bis neutralen Bedingungen, lagen die Biomassen meist unterhalb von  $0,1 \text{ g/m}^3$ . Der saisonale Verlauf war durch Maxima während der Vegetationsphase und Minima in den kalten Monaten gekennzeichnet. Gleiches gilt auch für das Mesozooplankton unter neutralen Bedingungen, wobei die Biomassen aber ca. eine Größenordnung höher als die des Mikrozooplanktons lagen. Zu Zeiten saurer Standortbedingungen fehlte das Mesozooplankton völlig (TB Niemeck 1998 und 1999) oder bewegte sich auf einem sehr geringen Niveau (TB Döbern 2000). Auf das Hochwasser reagierten die meisten Planktongruppen mit einer kurzfristigen Erhöhung der Biomassen. Besonders erwähnenswert ist hierbei die Zunahme des Mikrozooplanktons im September 2002. Im Jahr 2003 ähnelte die Entwicklung der Planktongemeinschaft der der Jahre 2000 und 2001. Eine anhaltend höhere Biomasse war für das Phytoplankton in den TB Niemeck und Döbern zu erkennen.

Tabelle 11: Relative Anteile der Biomasse des Phytoplanktons, Zooplanktons und der Bakterien an der Gesamtbiomasse während der Vegetationsperiode in den drei TB des Tagebausees Goitsche. *Ochromonas* sp. wurde trotz mixotropher Ernährungsweise, dem klassischen Phytoplankton zugeordnet. Das Zooplankton wurde unterteilt in Mikrozooplankton (HNF, Ciliaten und Rotatorien, exkl. *Asplanchna* spp.) und Mesozooplankton (Crustaceen, inkl. Nauplien und *Asplanchna* spp.). Dargestellt ist der relative Anteil (%) und die einfache Standardabweichung der einzelnen Großgruppen, bezogen auf Frischgewichteinheiten. Für 2002 sind nur Daten vor dem Hochwasser aufgeführt.

TB	Jahr	Phytoplankton	Zooplankton			Bakterien
			Gesamt	Mikrozoopl.	Mesozoopl.	
Mühlbeck	1999	54,0 ± 12,3	32,0 ± 8,2	6,4 ± 9,9	25,7 ± 14,1	14,0 ± 6,7
	2000	59,0 ± 31,7	31,5 ± 26,1	2,3 ± 2,4	29,1 ± 24,9	9,5 ± 8,2
	2001	67,4 ± 19,4	28,4 ± 18,0	2,2 ± 1,4	26,2 ± 17,6	4,2 ± 3,2
	2002	56,8 ± 22,3	38,8 ± 23,0	5,3 ± 2,0	33,5 ± 21,5	4,4 ± 1,0
	2003	44,7 ± 16,9	51,9 ± 16,6	4,2 ± 2,2	47,7 ± 16,7	3,4 ± 1,2
Niemeck	1998	62,1 ± 34,7	20,2 ± 29,1	20,2 ± 29,1	-	17,7 ± 21,0
	1999	49,2 ± 33,9	45,2 ± 34,9	45,2 ± 34,9	-	5,6 ± 7,8
	2000	52,5 ± 27,4	26,0 ± 17,1	2,3 ± 1,9	23,6 ± 16,4	21,6 ± 15,7
	2001	50,3 ± 24,1	43,9 ± 23,5	3,0 ± 2,5	40,9 ± 24,0	5,8 ± 4,2
	2002	43,0 ± 29,7	50,6 ± 28,4	6,2 ± 4,2	44,4 ± 27,9	6,4 ± 4,7
	2003	52,0 ± 23,6	44,2 ± 23,9	3,4 ± 2,5	40,8 ± 21,9	3,9 ± 2,7
Döbern	1999	47,7 ± 25,1	22,7 ± 12,3	3,6 ± 3,1	19,2 ± 12,8	29,6 ± 19,6
	2000	41,3 ± 14,3	12,3 ± 12,1	2,2 ± 1,4	10,2 ± 12,3	46,3 ± 15,1
	2001	44,2 ± 22,4	49,6 ± 24,6	2,8 ± 1,3	46,9 ± 24,4	6,1 ± 3,6
	2002	44,1 ± 27,6	51,7 ± 27,6	7,3 ± 6,3	44,1 ± 27,8	4,5 ± 1,8
	2003	48,0 ± 24,7	50,0 ± 24,3	2,2 ± 1,5	47,7 ± 23,1	2,0 ± 0,8

Entsprechend dem eben beschriebenen Verlauf der Biomassen der einzelnen Großgruppen veränderte sich die Zusammensetzung der Planktongemeinschaft während des Untersuchungszeitraums (siehe Tabelle 11). Das Phytoplankton war zu allen Zeitpunkten fast ausnahmslos die dominierende Fraktion innerhalb der Planktongemeinschaft. Am höchsten war deren relativer Anteil im TB Mühlbeck in den Jahren 2000 und 2001 und im TB Niemeck im Jahr 1998 mit mehr als 60% der Gesamtbiomasse. Den niedrigsten, aber dennoch

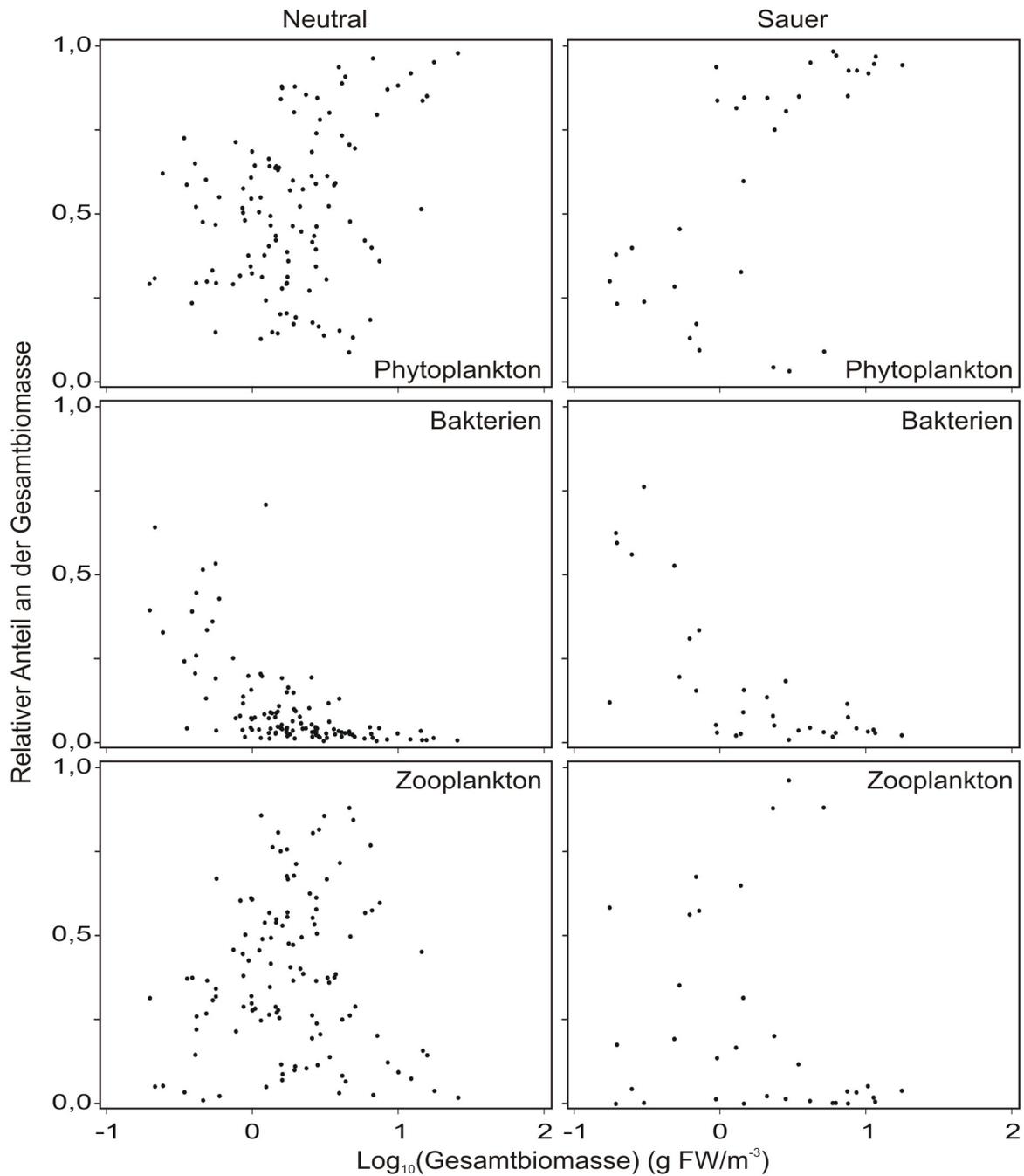


Abbildung 8: Entwicklung des relativen Anteils des Phytoplanktons, der Bakterien und des Zooplanktons in Abhängigkeit der Gesamtbiossamen während der Vegetationsperiode. Die Daten wurden getrennt für neutrale und saure Standortbedingungen dargestellt.

bestimmenden Anteil an der Gesamtbiossamen, machte das Phytoplankton mit knapp über 40% im TB Döbern im Jahr 2000 aus. Der relative Anteil des Zooplanktons an der Gesamtbiossamen war, verglichen mit dem des Phytoplanktons, sehr variabel. Den geringsten Anteil machte das Zooplankton unter den sauren Ursprungs-Bedingungen im TB Niemeck (1998) und im TB Döbern zu Beginn der Flutung (1999) bzw. während der partiellen Versauerung (2000) aus. Nach Beendigung der Flutung im Jahr 2002 und im Jahr nach dem Hochwasser (2003) überstieg der relative Anteil des Zooplanktons teilweise den des Phytoplanktons. Je nach TB betrug hier der Anteil zwischen 38,8 und 51,9%. Innerhalb der Zooplanktongemeinschaft dominierte unter neutralen Bedingungen das Mesozooplankton.

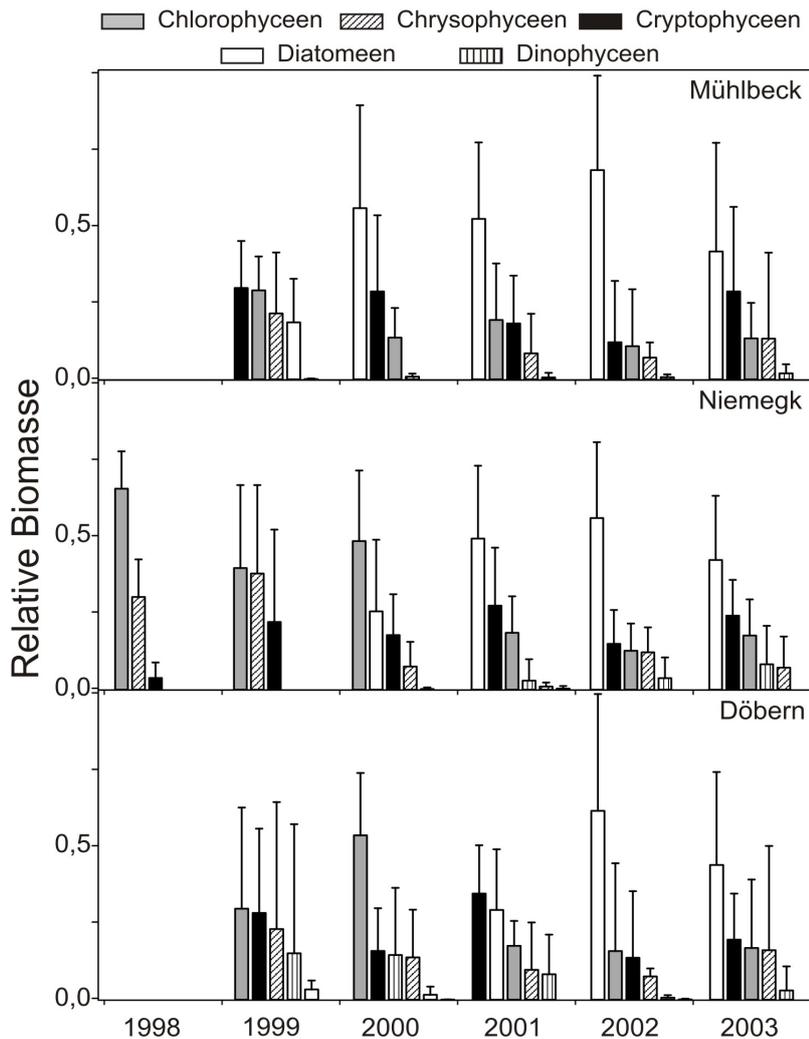


Abbildung 9: Zusammensetzung der Großgruppen des Phytoplanktons. Dargestellt sind der mittlere relative Anteil an der Gesamtphytoplanktonbiomasse während der Vegetationsphase und der 95%ige Vertrauensbereich des Mittelwertes. 2002 nur Daten vor dem Hochwasser.

Deren Anteil an der Gesamtbiomasse variierte zwischen 10,2 und 47,7%. Das Mikrozooplankton hingegen erreichte lediglich Anteile von 2,2 bis maximal 7,3%. Nur unter sauren Bedingungen erreichte diese Gruppe hohe relative Anteile, also zu den Zeitpunkten in denen das Mesozooplankton abwesend war.

Ein Blick auf die Verteilung des relativen Anteils der Großgruppen in Abhängigkeit der Gesamtbiomassen zeigt ein einigermaßen konsistentes Muster während des gesamten Untersuchungszeitraumes (siehe Abbildung 8). Unter neutralen Standortbedingungen nahm

der Anteil des Phytoplanktons mit steigender Gesamtbiomasse zu. Hinzu kommt, dass die

Gesamtbiomassen maßgeblich von der Entwicklung der Phytoplanktonbiomassen abhängig waren. Es wurde eine positive lineare Beziehung zwischen dem Logarithmus der Phytoplanktonbiomassen und dem Logarithmus der Gesamtbiomassen ermittelt ( $\log_{10}(\text{Gesamtbiomassen}) = 0,32 + 0,68 \cdot \log_{10}(\text{Phytoplanktonbiomassen})$ ;  $n: 150$ ,  $r^2: 0,80$ ,  $p < 0,001$ ). Demgegenüber sank der Anteil der Bakterien kontinuierlich mit steigender Gesamtbiomasse. Dies lag an der Konstanz der Bakterienbiomassen über den Untersuchungszeitraum (Vgl. Abbildung 7). Das Zooplankton machte meist geringe Anteile an der Gesamtbiomasse aus, zu Zeiten entweder sehr geringer oder sehr hoher Gesamtbiomassen. Bei mittleren Gesamtbiomassen war der relative Anteil des Zooplanktons variabel, erreichte aber hohe Maximalwerte. Trotz geringerer Fallzahlen sind unter sauren Standortbedingungen ähnliche Trends, vor allem für das Phytoplankton und für die Bakterien, erkennbar. In Anbetracht dieser Beobachtungen ist die in Tabelle 11 dargestellte Entwicklung der relativen Anteile der Planktongruppen in den einzelnen TB und Jahren zu einem hohen Maße auf die unterschiedlichen Gesamtbiomassen im Jahresverlauf zurückzuführen.

### 4.1.3 Das Phytoplankton

In Abbildung 9 sind die relativen Anteile der Großgruppen des Phytoplanktons dargestellt. Zwei Aspekte scheinen von Bedeutung. Unter sauren Bedingungen waren hauptsächlich Chlorophyceen und Chrysophyceen von Bedeutung. Die Dominanz war im TB Niemegk in 1998 deutlicher ausgeprägt als in 1999. Unter neutralen, ungestörten Bedingungen, d.h., im TB Mühlbeck ab 2000 und in den TB Niemegk und Döbern ab 2001, dominierten Kieselalgen die Phytoplanktongemeinschaft. In den übrigen Jahren (Niemegk 1999, Döbern 1999 und 2000) waren vor allem Chlorophyceen und Cryptophyceen von Bedeutung.

Die saisonale Ausprägung der

Dominanzverhältnisse (Daten nicht dargestellt) unterschied sich deutlich zwischen den sauren und den neutralen, ungestörten Jahren. Unter sauren Bedingungen waren die Dominanzverhältnisse wechselhaft, mit zyklisch wiederkehrenden Zeiten hoher Biomassen und einer ausgeprägten Dominanz von *Chlamydomonas* sp. (Chlorophyceen) und/oder *Ochromonas* sp. (Chrysophyceen), gefolgt von Zeiten mit extrem geringen Biomassen. Unter neutralen Bedingungen folgte die Dominanz der Kieselalgen einem saisonalen Muster. Sie dominierten die Frühjahrsentwicklung, bauten schon vor Aufbau einer thermischen Schichtung hohe Bestände auf. Einem Biomasseminimum des Phytoplanktons folgte in der Regel ein zweites, mehr oder weniger ausgeprägtes Maximum der Kieselalgen im Frühsommer. Dieser saisonale Verlauf mit zwei ausgeprägten Maxima der Gesamtbiomassen war in den meisten Jahren zu erkennen (siehe Abbildung 6). Mit dem Rückgang der Kieselalgenbestände nahm im Jahresverlauf die Bedeutung der anderen Gruppen zu (hauptsächlich kleine einzellige Chlorophyceen und Cryptomonaden sowie Chrysophyceen). Die Gesamtbiomassen waren aber gering.

Die Dominanz der Kieselalgen war eng mit der Verfügbarkeit von gelöstem, reaktivem Silizium verbunden. Abbildung 10 zeigt, dass das Verhältnis von gelöstem reaktivem Silizium zu reaktivem Phosphor (Si:P) saisonalen Mustern folgte. Das Si:P-Verhältnis war in den Wintermonaten sehr hoch (>300:1). Im dargestellten Beispiel nahm das Si:P-Verhältnis in den Jahren 2000 und 2001 im Jahresverlauf ab und erreichte im Sommer Minima unterhalb von 60:1. Zu diesen Zeitpunkten sanken auch die Absolutkonzentrationen des Siliziums unterhalb von 0,15 mg/l. Es ist zu bemerken, dass die SRP-Konzentrationen unterhalb von

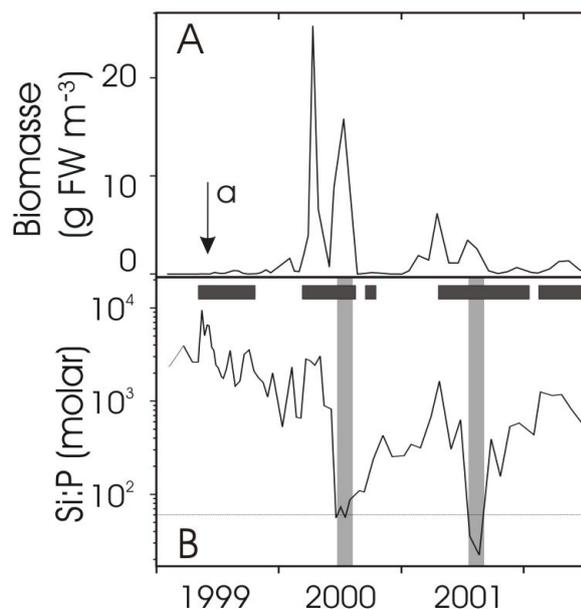


Abbildung 10: A): Entwicklung der Biomassen der Kieselalgen in Frischgewicht (FW); B) Verhältnis von gelöstem reaktivem Silizium zu Phosphor (Si:P) im Teilbecken Mühlbeck. Die Linie kennzeichnet das Verhältnis von 60:1, bei der Silizium für die meisten Kieselalgen limitierend ist. Schattierte Bereiche zeigen an, wenn [SRSi] <0,15 mg/l, horizontale Balken, wenn [SRP] <5 µg/l. a): Beginn der Flutung

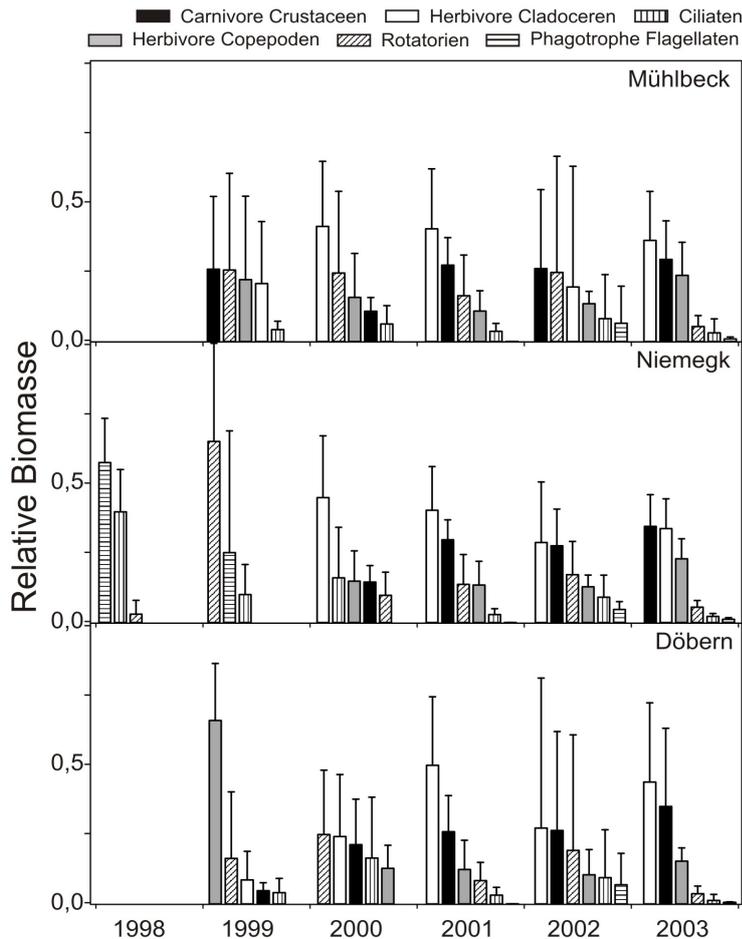


Abbildung 11: Zusammensetzung der Großgruppen des Zooplanktons. Dargestellt sind der mittlere relative Anteil an der Gesamtzooplanktonbiomasse während der Vegetationsphase und der 95%ige Vertrauensbereich des Mittelwertes. 2002 nur Daten vor dem Hochwasser. Phagotrophe Flagellaten inkl. *Ochromonas* sp. sowie den HNF (erst ab 2001 in den Abbildungen). Carnivore Crustaceen inkl. der omnivoren Cyclopiden.

und in geringen Dichten auf. 1999 verschoben sich die Dominanzverhältnisse zugunsten der Rotatorien. Unter neutralen Bedingungen dominierten große Zooplankter. Hauptsächlich waren das die herbivore Cladocere *Daphnia* spp. (die Arten *D. longispina* und *D. galeata* wurden im Untersuchungszeitraum nachgewiesen), der omnivore calanoide Copepode *Eudiaptomus* sp. und der omnivore cyclopoide Copepode *Cyclops* sp.. Nur 2002 und 2003 wurden ausschließlich carnivore Crustaceen (*Leptodora kindtii*) beobachtet. Unter den Rotatorien erreichten nur *Asplanchna priodonta* und weniger ausgeprägt *Brachionus* spp. hohe Biomassen. Die Zusammensetzung der Zooplanktongemeinschaft wies zwischen den Jahren und Standorten eine hohe Ähnlichkeit auf. Lediglich innerhalb der herbivoren Cladoceren fanden zwischen den Jahren Verschiebungen des Artenspektrums statt. Bis 2002 waren die Daphnien dominant (in 2000 gemeinsam mit *Bosmina longirostris*), 2003 hingegen traten vermehrt *Diaphanosoma* sp. sowie *B. longirostris* und *B. coregoni* neben *Daphnia* spp. auf.

5 µg/l fielen, bevor der Siliziumpool aufgebraucht war. Fast zeitgleich mit dem Erreichen der Minima der Silizium-Konzentrationen waren die Biomassen der Kieselalgen rückläufig. Mit dem Zusammenbruch der Kieselalgen-Populationen sanken auch die Gesamtphosphorwerte im Epilimnion (Vgl. Abbildung 3).

#### 4.1.4 Das Zooplankton

Die Zusammensetzung der Zooplanktongemeinschaft ist in Abbildung 11 dargestellt. Unter sauren Bedingungen bestand die Zooplanktongemeinschaft im TB Niemegk 1998 fast ausschließlich aus dem mixotrophen Flagellaten *Ochromonas* sp. und Ciliaten (vorrangig Hypotrichide). Rotatorien (hauptsächlich *Brachionus* sp.) traten nur selten

Tabelle 12: Übereinstimmung zwischen unabhängigen Variablen und Zusammensetzung der Phytoplankton- bzw. Zooplanktongemeinschaft. Dargestellt sind die Kombinationen von k Faktorvariablen, mit denen die beste Übereinstimmung zwischen der Planktonzusammensetzung und Faktoren Similarity Matrix erreicht wurde. Als Maß für die Übereinstimmung wurde der harmonische Rangkorrelationskoeffizient  $\rho_w$  verwendet (siehe Erklärungen im Methodenteil). Fettgedruckt ist jeweils die Kombination mit dem insgesamt besten Korrelationskoeffizienten. Zu den Eingangsvariablen siehe 3.4.1.

	k	Beste Variablen-Kombinationen				
Phytoplankton	1	pH 0,70	Log <sub>10</sub> [NH <sub>4</sub> ] 0,63	Log <sub>10</sub> [MB] 0,62	Log <sub>10</sub> (Cond) 0,56	Log <sub>10</sub> [Si] 0,53
	2	pH, Log <sub>10</sub> [NO <sub>3</sub> ] 0,77	Log <sub>10</sub> [TP], Log <sub>10</sub> [MB] 0,74	pH, Log <sub>10</sub> [NH <sub>4</sub> ] 0,72	Log <sub>10</sub> [NH <sub>4</sub> ], Log <sub>10</sub> [MB] 0,72	
	3	Log <sub>10</sub> [TP], Log <sub>10</sub> [NH <sub>4</sub> ], Log <sub>10</sub> [MB] 0,78	pH, Log <sub>10</sub> [TP], Log <sub>10</sub> [NH <sub>4</sub> ] 0,78	Log <sub>10</sub> [TP], Log <sub>10</sub> [NO <sub>3</sub> ], Log <sub>10</sub> [MB] 0,78		
	4	pH, Log <sub>10</sub> [TP], Log <sub>10</sub> [NH <sub>4</sub> ], Log <sub>10</sub> [MB] 0,79	Log <sub>10</sub> (Inc <sub>REL</sub> ), Log <sub>10</sub> [TP], Log <sub>10</sub> [NH <sub>4</sub> ], Log <sub>10</sub> [MB] 0,79	Log <sub>10</sub> [DOC], Log <sub>10</sub> [TP], Log <sub>10</sub> [NH <sub>4</sub> ], Log <sub>10</sub> [MB] 0,79	Log <sub>10</sub> (Cond), Log <sub>10</sub> [TP], Log <sub>10</sub> [NH <sub>4</sub> ], Log <sub>10</sub> [MB] 0,79	
	5	<b>pH, Log<sub>10</sub>(Inc<sub>REL</sub>), Log<sub>10</sub>[TP], Log<sub>10</sub>[NH<sub>4</sub>], Log<sub>10</sub>[MB] 0,80</b>	pH, Log <sub>10</sub> (Cond), Log <sub>10</sub> [TP], Log <sub>10</sub> [NH <sub>4</sub> ], Log <sub>10</sub> [MB] 0,79	pH, Log <sub>10</sub> (Inc <sub>REL</sub> ), Log <sub>10</sub> [DOC], Log <sub>10</sub> [TP], Log <sub>10</sub> [NH <sub>4</sub> ] 0,79		
Zooplankton	1	pH 0,64	Log <sub>10</sub> (Cond) 0,47	Log <sub>10</sub> [PB <sub>f</sub> ] 0,43	Log <sub>10</sub> [DOC] 0,40	Log <sub>10</sub> (Vol) 0,29
	2	<b>pH, Log<sub>10</sub>[DOC] 0,74</b>	Log <sub>10</sub> (Cond), Log <sub>10</sub> [DOC] 0,68	pH, Log <sub>10</sub> (Inc <sub>REL</sub> ) 0,63	pH, Log <sub>10</sub> (Cond) 0,62	
	3	pH, Log <sub>10</sub> (Cond), Log <sub>10</sub> [DOC] 0,72	pH, Log <sub>10</sub> (Inc <sub>REL</sub> ), Log <sub>10</sub> [DOC] 0,70	pH, Log <sub>10</sub> (Vol), Log <sub>10</sub> [DOC] 0,69		
	4	pH, Log <sub>10</sub> (Vol), Log <sub>10</sub> [DOC], Log <sub>10</sub> [PB <sub>nf</sub> ] 0,71	pH, Log <sub>10</sub> (Vol), Log <sub>10</sub> [DOC], Log <sub>10</sub> [PB] 0,70	Log <sub>10</sub> (Vol), Log <sub>10</sub> [DOC], Log <sub>10</sub> [PB <sub>nf</sub> ], Log <sub>10</sub> [PB <sub>f</sub> ] 0,70	pH, Log <sub>10</sub> (Vol), Log <sub>10</sub> [DOC], Log <sub>10</sub> [PB <sub>f</sub> ] 0,69	
	5	pH, Log <sub>10</sub> (Vol), Log <sub>10</sub> [DOC], Log <sub>10</sub> [PB <sub>nf</sub> ], Log <sub>10</sub> [PB <sub>f</sub> ] 0,71	pH, Log <sub>10</sub> (Vol), Log <sub>10</sub> [DOC], Log <sub>10</sub> [PB <sub>nf</sub> ], Log <sub>10</sub> [PB] 0,70	pH, Log <sub>10</sub> (Vol), Log <sub>10</sub> (Cond), Log <sub>10</sub> [DOC], Log <sub>10</sub> [PB <sub>nf</sub> ] 0,69		

#### 4.1.5 Zusammenfassende Entwicklung der Planktongemeinschaft in Abhängigkeit der abiotischen Rahmenbedingungen

Aus den vorangegangenen Abschnitten ist ersichtlich, dass einer ersten Phase mit einer schnellen Veränderung der Planktonzusammensetzung eine Phase mit relativ konstanter Zusammensetzung folgte. Um diese Veränderung quantitativ fassbarer zu machen, folgen die Ergebnisse der BIO-ENV Prozedur, die zusätzlich Anhaltspunkte zu den für die Entwicklung der Planktongemeinschaft relevanten Steuergrößen geben kann.

#### Phytoplankton

In Tabelle 12 sind die Ergebnisse der Übereinstimmung zwischen der Phytoplanktonzusammensetzung und den biotischen bzw. abiotischen Variablen (unabhängige Variablen) dargestellt.  $\rho_w$ , das Maß für die Übereinstimmung zwischen abhängigen und unabhängigen Variablen, erreichte einen Maximalwert von 0,80 für die beste Kombination mit fünf Variablen. Andere Variablenkombinationen erreichten ähnlich hohe Werte. Von den einzelnen Variablen erklärte der pH allein einen sehr großen Anteil der Variabilität ( $\rho_w$ : 0,70). Diese Variable wurde fast ausnahmslos in den aussagekräftigeren Modellen beibehalten. Durch den Miteinbezug zusätzlicher Variablen stieg  $\rho_w$ , bei drei Variablen war der Fortschritt in der Güte des Modells aber nur mehr noch marginal. Zu einer Erhöhung von  $\rho_w$  steuerten neben dem pH auch die Variablen [TP], [NO<sub>3</sub>], [NH<sub>4</sub>] und [MB]

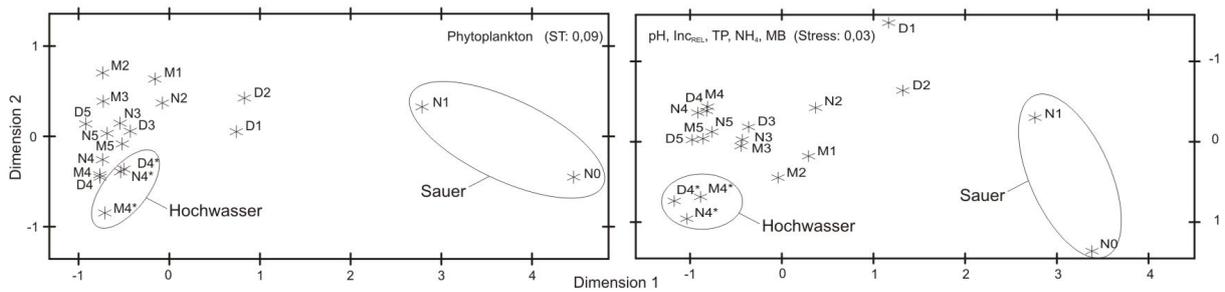


Abbildung 12: Visualisierung der Übereinstimmung zwischen der Zusammensetzung des Phytoplanktons (links) und den unabhängigen Variablen (rechts) in den einzelnen Jahren und TB (Ergebnisse aus Tabelle 12). Eine ähnliche Anordnung der Datenpunkte deutet auf eine enge Beziehung zwischen den beibehaltenen unabhängigen Variablen und der Phytoplanktonzusammensetzung. Die Darstellungen beruhen auf einer Nicht-Metrischen Multidimensionalen Skalierung (NMDS) der Bray-Curtis Similarity (4th root relative Biomasse der Phytoplanktonarten) und der euklidischen Distanz der Faktorvariablen pH,  $\text{Log}_{10}[\text{TP}]$ ,  $\text{Log}_{10}[\text{SRP}]$ ,  $\text{Log}_{10}[\text{NO}_3]$  und  $\text{Log}_{10}[\text{MB}]$  entsprechend der besten Kombination aus Tabelle 12. Jeweils Mittelwerte der Vegetationsphase, außer 2002 getrennt vor und nach dem Hochwasser. Angegeben ist der Kruskal Stress I (siehe Erklärungen im Methodenteil). Datenbeschriftungen für die TB: N: Niemegek, M: Mühlbeck, D: Döbern; und Jahre: 0: 1998, 1: 1999, 2: 2000, 3: 2001, 4: 2002 (exkl. Hochwasser), 4\*: 2002 (Hochwasser) und 5: 2003.

bei. Es bleibt festzuhalten, dass die Flutung wahrscheinlich über drei Mechanismen einen Einfluss auf die Phytoplanktonzusammensetzung ausübte: 1) durch die zeitlich versetzte Neutralisierung der drei TB, 2) durch eine sowohl quantitative als auch qualitative Veränderung der Nährstoffsituation (zeitweise Erhöhung von TP im TB Mühlbeck und zeitweise Verringerung im TB Niemegek) und 3) durch die Erhöhung der Mesozooplanktonbiomassen (MB), die parallel zur Neutralisierung erfolgte. Die Frage, ob primär die Veränderung der Nährstoffsituation oder der Einfluss der Konsumenten wichtiger war, muss an dieser Stelle unbeantwortet bleiben, da auf der Ebene der Jahresmittelwerte eine Abhängigkeit zwischen dem pH und MB ( $r^2: 0,77$ ) sowie zwischen  $\text{NH}_4$  und MB ( $r^2: 0,70$ ) bestand. In Abbildung 12 ist die Übereinstimmung zwischen der Phytoplanktonzusammensetzung und den Faktorvariablen für die beste 5-Variablen Kombination graphisch dargestellt. Alle anderen Kombinationen von Variablen (mit  $k \geq 2$ ) gaben ähnliche Ordinationen. Es kommt zum Ausdruck, dass die Phytoplanktongemeinschaft mit dem Zeitpunkt der vollständigen Neutralisierung eine relativ konstante Zusammensetzung aufwies. Die anfangs abweichende Zusammensetzung in den TB Niemegek und Döbern glich sich in den Jahren 2000 bzw. 2001 der des TB Mühlbecks an. Die Ordination der unabhängigen Variablen hingegen zeichnet das Bild einer allmählicheren Anpassung der Rahmenbedingungen. Die Zusammensetzung der Phytoplanktongemeinschaft blieb also, trotz eines sich noch verändernden Umfeldes, weitgehend konstant. Ähnlich differenziert fallen die unmittelbaren Auswirkungen des Hochwassers aus. Abweichungen in der Zusammensetzung des Phytoplanktons waren weniger ausgeprägt als die Abweichungen der unabhängigen Variablen.

### Zooplankton

Wie für das Phytoplankton erfolgte die Veränderung der Zusammensetzung der Zooplanktongemeinschaft parallel zum pH-Wert (siehe Tabelle 12). Im Gegensatz zum

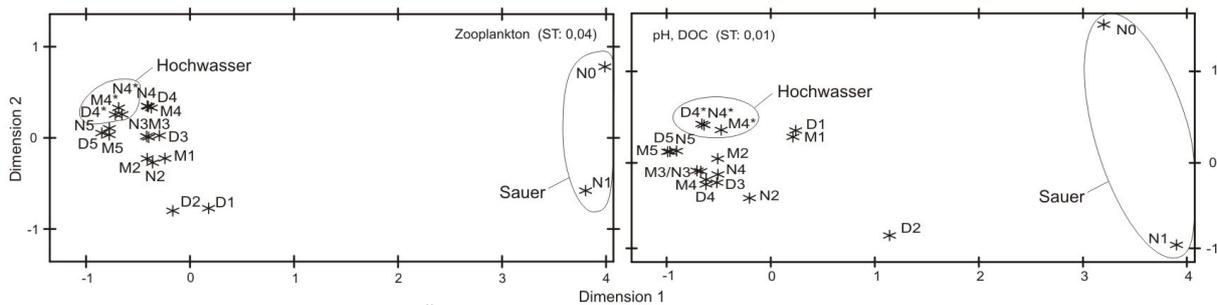


Abbildung 13: Visualisierung der Übereinstimmung zwischen der Zusammensetzung des Zooplanktons (links) und den unabhängigen Variablen (rechts) in den einzelnen Jahren und TB (Ergebnisse aus Tabelle 12). Die Darstellungen beruhen auf einer Nicht-Metrischen Multidimensionalen Skalierung (NMDS) der Bray-Curtis Similarity (4th root relative Biomasse der Phytoplanktonarten) und der euklidischen Distanz der Faktorvariablen pH und  $\text{Log}_{10}[\text{DOC}]$  entsprechend der besten Kombination aus Tabelle 12. Ansonsten wie Abbildung 12.

Phytoplankton zeigte die Übereinstimmung mit den unabhängigen Variablen aber ein eindeutiges Maximum der Übereinstimmung bei zwei Variablen, bei der Kombination von pH-Wert und DOC-Konzentrationen ( $\rho_w$ : 0,74). Bei Miteinbezug von mehr als zwei Variablen sank  $\rho_w$  kontinuierlich. Insgesamt war die Übereinstimmung etwas schlechter als für das Phytoplankton. Die optische Überprüfung der Ergebnisse durch die Ordination der Similaritymatrizen zeigt die einigermaßen gute Übereinstimmung zwischen Zusammensetzung und Steuergrößen (vgl. Abbildung 13). Verglichen mit der Ordination des Phytoplanktons sind zwei wesentliche Unterschiede zu beobachten: 1) Die Diskrepanz zwischen der Entwicklung der Rahmenbedingungen und der Zusammensetzung des Zooplanktons war deutlicher ausgeprägt. Unterschiede in der Zusammensetzung des Zooplanktons bestanden hauptsächlich zwischen den extrem sauren Standortbedingungen (TB Niemegek in den Jahren 1998 bis 1999) und den übrigen Standortbedingungen. 2) Die Ähnlichkeit in der Artenzusammensetzung zwischen den Standorten unter neutralen Bedingungen war relativ betrachtet größer als für das Phytoplankton (d.h., in Abbildung 13 liegen die Datenpunkte sehr nah aneinander). Wie für das Phytoplankton waren aber auch für das Zooplankton die Auswirkungen des Hochwassers relativ unauffällig.

Die Betrachtung der absoluten Distanzen zwischen aufeinander folgenden Jahren bestätigt die aus der Betrachtung der Ordination der Distanzmatrizen optisch wahrgenommenen Unterschiede (siehe Abbildung 14). Das Zooplankton wies stets eine konstantere Zusammensetzung auf als das Phytoplankton (geringere absolute Distanzen). Ebenso wiesen die jeweils als Steuergrößen beibehaltenen Variablen eine größere Konstanz für das Zooplankton als für das Phytoplankton auf. Mit der vollständigen Neutralisierung der TB waren die Veränderungen zu den Vorjahren gering, ebenso wie die Reaktion auf das Hochwasser.

Als Fazit bleibt festzuhalten, dass, gemessen an den absoluten Distanzen der unabhängigen Variablen, im TB Mühlbeck die Bedingungen am konstantesten waren. Lediglich im Jahr 1999 ist ein gewisser Einfluss der Flutung nicht auszuschließen. In den zwei anderen Teilbecken kam es zu mehr oder weniger ausgeprägten Veränderungen des abiotischen Umfeldes. Um den Reifungsprozess über einen ausreichend langen (und von externen Störungen relativ

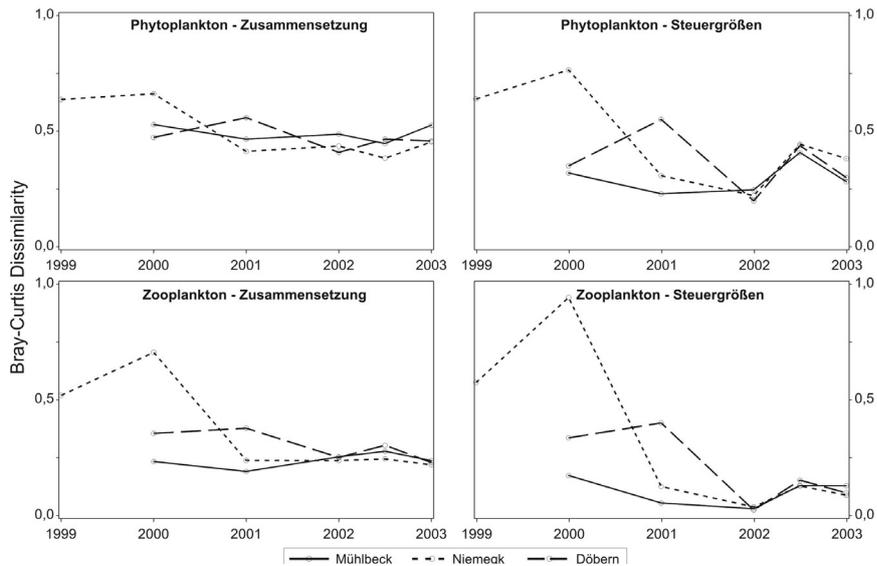


Abbildung 14: Tatsächliche Veränderung der Zusammensetzung der Phyto- und Zooplanktongemeinschaft (links) und der nach der BIO-ENV Prozedur beibehaltenen unabhängigen Variablen (rechts). Dargestellt sind die absoluten Distanzen zwischen aufeinander folgenden Jahren in den drei TB des Tagebausees für die Zusammensetzung des Phyto- und Zooplanktons (Bray-Curtis Dissimilarity) sowie der unabhängigen Variablen (Euklidische Distanz) - vgl. Tabelle 12.

wenig beeinflussten) Zeitraum betrachten zu können, wurden diesbezügliche Untersuchungen auf das TB Mühlbeck von 1999 bis 2002 beschränkt (siehe Abschnitt 4.2.2).

## 4.2 Systemeigenschaften in einem wechselhaften Umfeld

Aus dem vorangegangenen Abschnitt sind die Veränderungen der abiotischen Bedingungen während der Flutung und Neutralisierung sowie deren potentieller Einfluss auf die Zusammensetzung der Planktongemeinschaft sichtbar geworden. Es wurden Phasen konstanter Rahmenbedingungen, die einen gerichteten Prozess der Reifung erwarten lassen und Phasen mit wechselhaften Bedingungen, ermittelt. In dem nun folgenden Abschnitt wird zuerst die Entwicklung der Systemeigenschaften während des gesamten Untersuchungszeitraumes betrachtet. Anschließend folgt eine gezielte Untersuchung der ausgewählten Eigenschaften in Bezug auf 1) den Prozess der Reifung, 2) die Auswirkungen der unterschiedlich intensiv durch die Säure beeinflussten Standorte und den möglichen kumulativen Effekt von Säurestress und Störung durch die Flutung auf die Zusammensetzung der Gemeinschaft sowie 3) zu den unmittelbaren und längerfristigen Folgen des Hochwassers.

### 4.2.1 Allgemeine Entwicklung der betrachteten Systemeigenschaften

#### a) Artenzahl, Diversität und Evenness

##### **Artenzahl**

Aus Abbildung 15A wird die Zunahme der Artenzahl des Phytoplanktons in den einzelnen TB deutlich. Im TB Mühlbeck stieg die Artenzahl sehr rasch mit der Neutralisierung des TB. In den anderen TB nahm die Artenzahl bis 2002 dagegen langsamer zu. Im TB Döbern war ein Anstieg erst ab 2001 deutlich zu erkennen. Saisonale

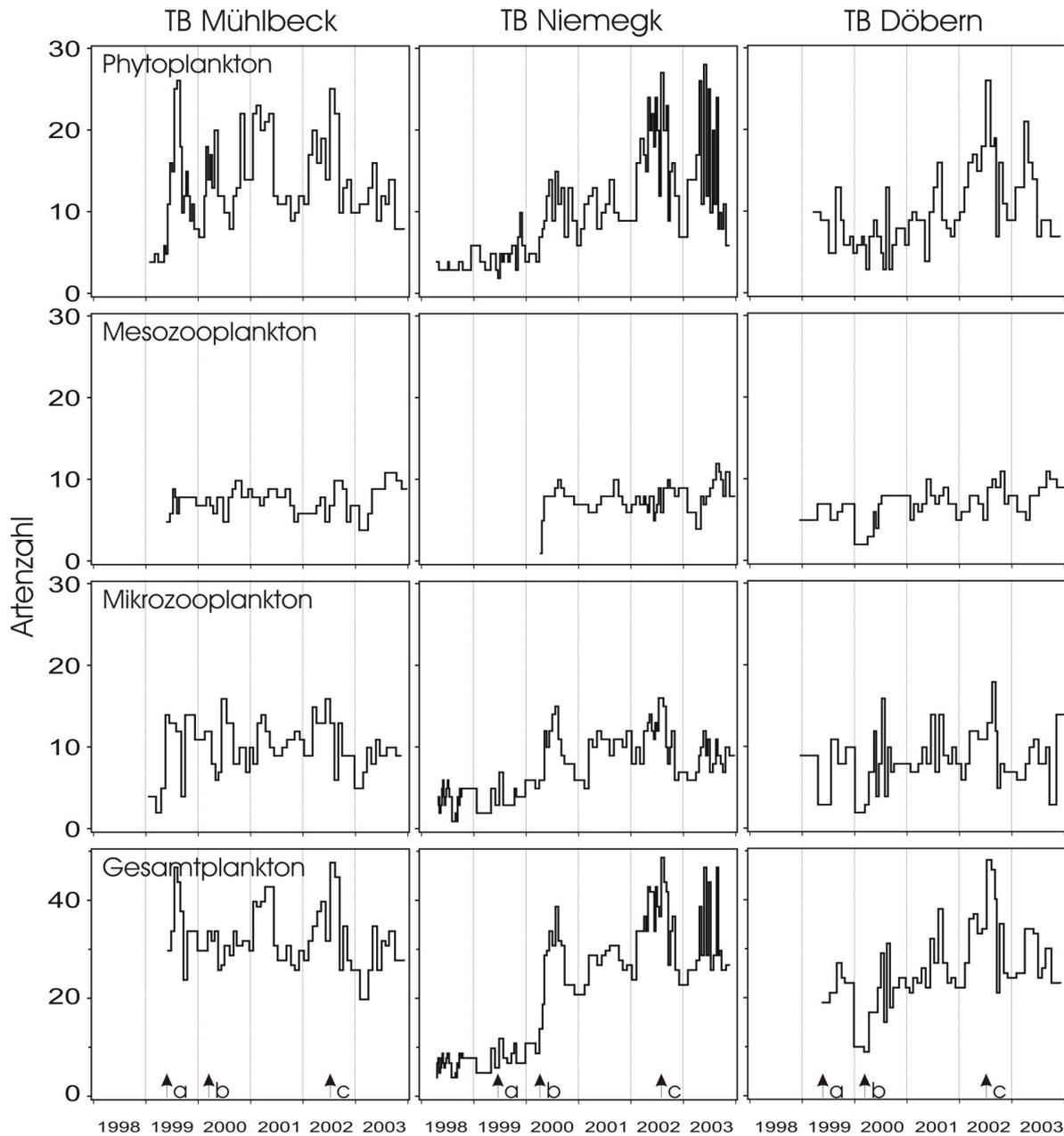


Abbildung 15: Darstellung der Artenzahl des Phytoplanktons, des Mesozooplanktons, des Mikrozooplanktons und der gesamten Planktongemeinschaft in den drei TB des Tageausees Goitsche während des Untersuchungszeitraumes. Alle Abbildungen ohne APP und HNF. a): Beginn der Flutung, b) Überlauf vom TB Niemegk in das TB Döbern, c: Hochwasser

Schwankungen der Artenzahl waren, mit Maxima im Frühjahr und Minima in den Wintermonaten, nur im TB Mühlbeck ausgeprägt. Die Entwicklung des Zooplanktons zeigte Unterschiede zwischen Mikro- und Mesozooplankton (vgl. Abbildung 15B und C). Die Artenzahl des Mesozooplanktons war im Wesentlichen von dem Säuregrad im Pelagial beeinflusst. Bei extrem niedrigem pH waren keine Arten vorhanden. Zur Zeit der partiellen Versauerung im TB Döbern (Frühjahr 2000) ist ein kurzzeitiges Minimum zu erkennen. Während der restlichen Zeit ist die Entwicklung eher unauffällig, die Artenzahl liegt konstant bei ca. 6 bis 10 Arten. Die Entwicklung für das Mikrozooplankton verlief kontinuierlicher. Der Anstieg der Artenzahl im TB Niemegk erfolgte nicht so abrupt, da unter sauren

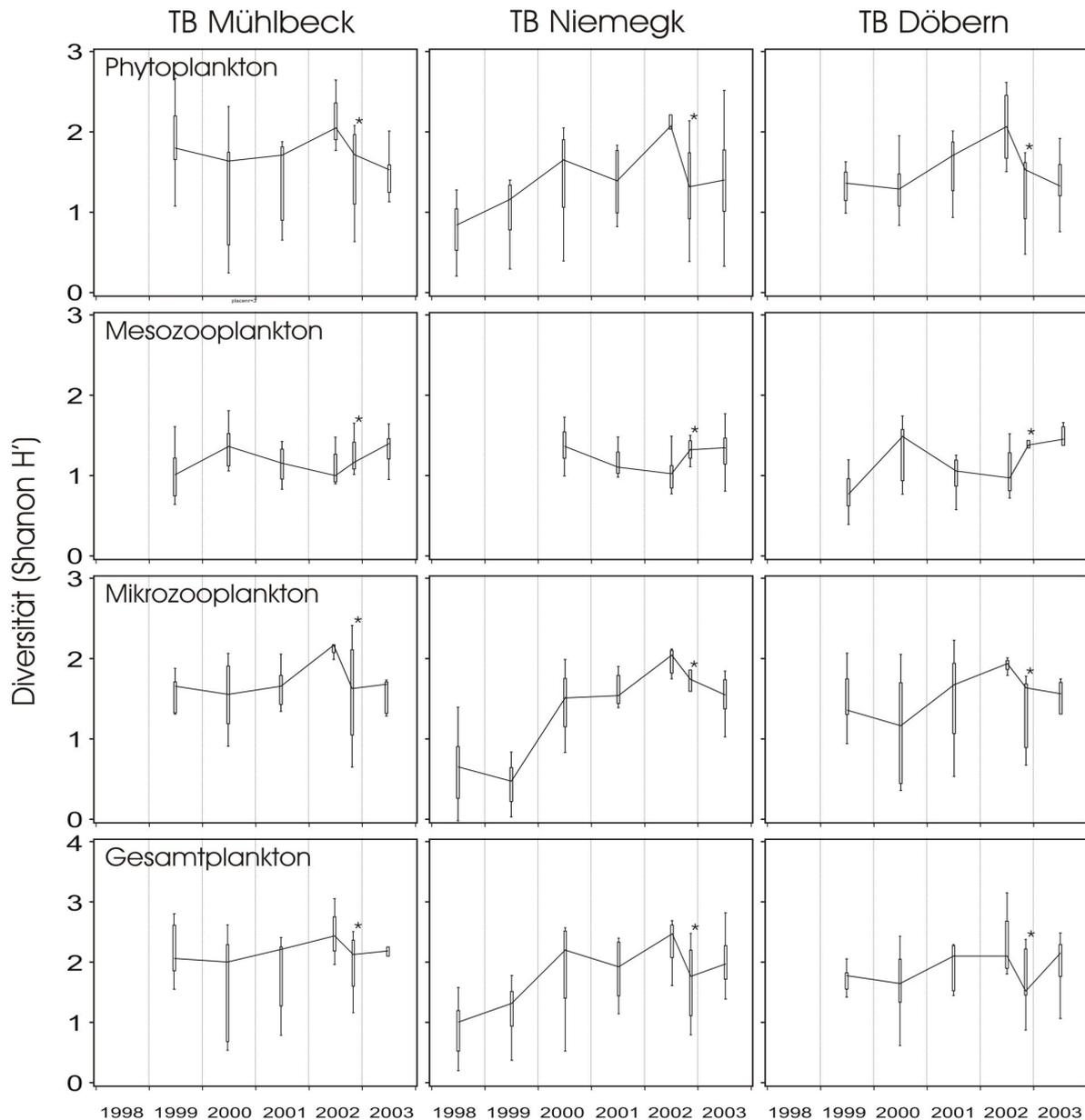


Abbildung 16: Darstellung der Entwicklung der Diversität (Shanon-Wiener-Index,  $H'$ ) des Phytoplanktons, des Mesozooplanktons, des Mikrozooplanktons und der gesamten Planktongemeinschaft während der Vegetationsperiode in den drei TB des Tageausees Goitsche. Die Boxen stellen den Bereich der 25. und 75. Perzentile, die vertikalen Linien den Bereich der Extremwerte. Die Verbindungslinien verbinden den Median der jeweiligen Verteilungen. Daten für das Jahr 2002 getrennt vor und nach dem Hochwasser (\*) dargestellt.

Bedingungen einige Arten vorhanden waren. Der Einfluss der partiellen Versauerung im TB Döbern lässt sich nur an kurzzeitigen Minima der Artenzahl beobachten. In Abbildung 15D ist die Entwicklung der Artenzahl der gesamten Planktongemeinschaft dargestellt. Sie verdeutlicht den Eindruck einer konstant hohen Artenzahl im TB Mühlbeck, einem abrupten Anstieg im TB Niemegk mit der Neutralisierung und einer stetigen Anpassung im TB Döbern.

Die Auswirkungen des Hochwassers äußerten sich in einem kurzzeitigen Anstieg der Artenzahl, der hauptsächlich das Phytoplankton betrifft. Eher unauffällig war die Antwort des Mikrozooplanktons, ein kurzzeitiger Anstieg ist nur im TB Döbern zu erkennen. Das Mesozooplankton hingegen zeigte keine Antwort auf Ebene der Artenzahl. Im Winter

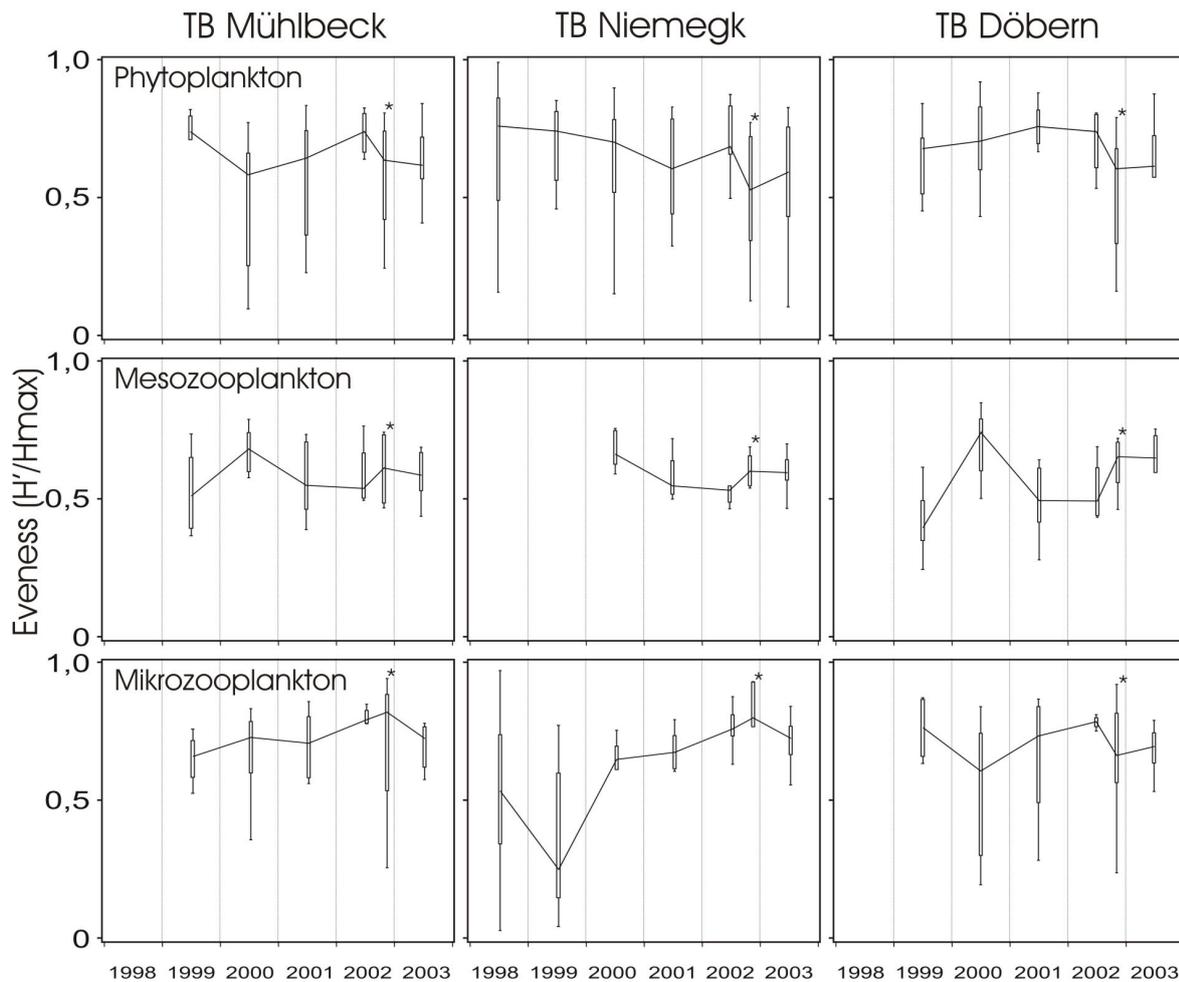


Abbildung 17: Darstellung der Entwicklung der Evenness des Phytoplanktons, des Mesozooplanktons und des Mikrozooplanktons während der Vegetationsperiode in den drei TB des Tagebausees Goitsche. Siehe Erläuterungen in Abbildung 16.

2002/03 war ein Rückgang der Artenzahl in allen TB und für alle betroffenen Gruppen zu beobachten. Im Folgejahr 2003 waren nur geringfügige Unterschiede zum Vorjahr zu erkennen.

### Diversität

In Abbildung 16 ist die Entwicklung der Diversität (Shannon  $H'$ ) in den einzelnen TB dargestellt. Als erstes fällt die hohe Variabilität der Diversität auf, die auf interannueller und saisonaler Ebene (letztere Daten nicht dargestellt) keinem durchgehenden Muster zu folgen schien. Die saisonale Variabilität der Diversität war am größten für das Phytoplankton, deutlich geringer hingegen für das Mikro- und Mesozooplankton. Eine Veränderung der Diversität während des Untersuchungszeitraumes ist nur im TB Niemegk zu erkennen. Wie für die Entwicklung der Artenzahl stieg die Diversität gleichmäßig für das Phytoplankton und abrupt für das Meso- und Mikrozooplankton. Im TB Döbern war eine geringe Diversität in den Jahren 1999 und 2000 für das Phytoplankton und im Jahr 2000 für das Mikrozooplankton zu erkennen, wohingegen die Diversität für das Mesozooplankton in diesem Jahr verhältnismäßig hoch war. Ab dem Jahr 2002 schien die Diversität des Phyto- und Mikrozooplanktons einerseits und die Diversität des Mesozooplanktons andererseits

gegenläufigen Mustern zu folgen. Im Jahr 2002, vor dem Hochwasser war die Diversität in allen TB am höchsten für die beiden erstgenannten Gruppen, für das Mesozooplankton aber gering. Mit dem Hochwasser sowie noch im Folgejahr ist ein Rückgang der Diversität des Phyto- und Mikrozooplanktons zu beobachten. Die Diversität des Mesozooplanktons stieg hingegen.

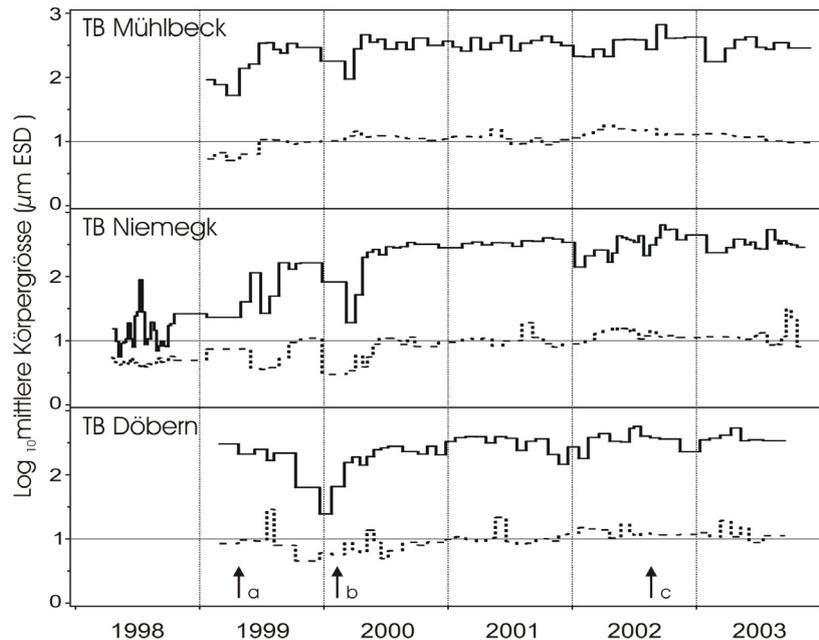


Abbildung 18: Entwicklung des aktivitätsgewichteten mittleren Körpergewichts in den TB des Tageausees Goitsche. Heterotrophes Plankton, exkl. Bakterien und HNF (durchgezogene Linie) und autotrophes Plankton, exkl. APP (unterbrochene Linie). Die horizontale Linie zeigt den Durchmesser von 10 µm. a): Beginn der Flutung, b) Überlauf vom TB Niemegk in das TB Döbern, c: Hochwasser.

### Eveness

Die Entwicklung der Eveness, also der Gleichverteilung der Biomasse zwischen den Arten, ist in Abbildung 17 dargestellt. Ähnlich wie die Diversität war die Eveness innerhalb der Vegetationsphase in manchen Jahren sehr variabel. Auch hier ist eine höhere saisonale Variabilität für das Phytoplankton als für die Gruppen des Zooplanktons zu erkennen. Sowohl für das Phytoplankton als auch für das Zooplankton sind keine eindeutigen interannuellen Trends zu erkennen, außer der geringen, aber sehr wechselhaften Eveness für das Mikrozooplankton unter sauren Bedingungen. Zu bemerken ist die konstant hohe Eveness im TB Mühlbeck im Jahr 1999.

### b) Organismengröße

Die aktivitätsgewichtete mittlere Körpergröße der Organismen zeigt sehr deutlich den Unterschied zwischen sauren und neutralen Standorten (siehe Abbildung 18). Unter extrem sauren Bedingungen betrug der mittlere Durchmesser (ESD) des Phytoplanktons während der Vegetationsperiode 5,0 µm (Niemegek, 1998) und 6,9 µm (Niemegek, 1999). Im TB Döbern während der Rück-Versauerung betrug er 7,9 µm. Unter neutralen Bedingungen lag der mittlere Durchmesser des Phytoplanktons relativ konstant zwischen 10,5 und 15,3 µm (kurzfristige Erhöhungen des mittleren Durchmessers des Phytoplanktons lagen an dem sporadischen Auftreten des Panzerflagellaten *Ceratium hirundinella*). Ähnlich verlief die Entwicklung der Körpergröße des Zooplanktons, wobei die Veränderungen verhältnismäßig stärker ausgeprägt waren als für das Phytoplankton. So betrug der mittlere Durchmesser in

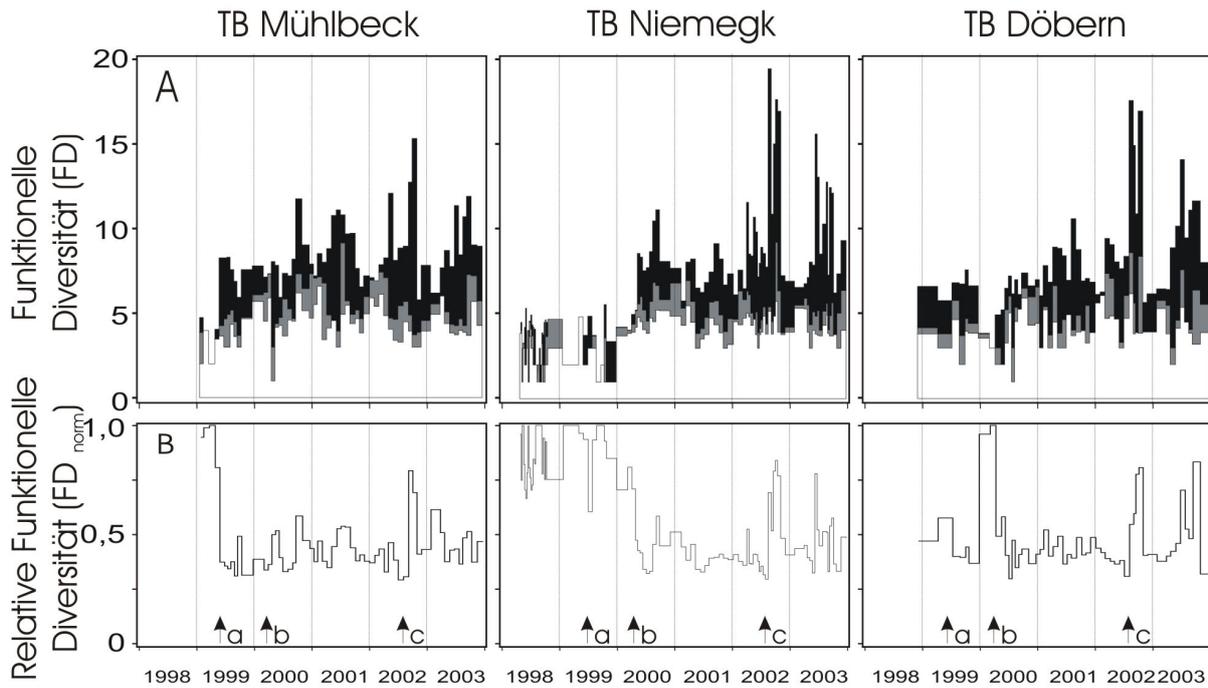


Abbildung 19: Entwicklung der funktionelle Diversität (A) und der normierten funktionellen Diversität (B) des Zooplanktons in den drei TB des Tageausees Goitsche während des Untersuchungszeitraumes. A): dargestellt ist der Anteil der funktionellen Diversität der dominanten (weiß), subdominanten (grau) und rezedenten Arten (schwarz). Siehe Erklärungen im Text. a): Beginn der Flutung, b) Überlauf vom TB Niemeck in das TB Döbern, c: Hochwasser.

Niemeck 1998 nur 18  $\mu\text{m}$ , stieg dann in 1999 durch den Einfluss der Flutung auf 109  $\mu\text{m}$ . Unter neutralen Bedingungen lag der mittlere Durchmesser bei ca. 300  $\mu\text{m}$ .

Mit dem Hochwasser kam es in beiden Planktongruppen zu geringfügigen Veränderungen in der Körpergröße der Organismen. Gegenüber dem Beginn der Vegetationsphase des Jahres 2002 sank die Größe des Phytoplanktons von durchschnittlich 14,2 auf 12,5  $\mu\text{m}$  (Mittelwert der drei TB). Die Größe des Zooplanktons nahm hingegen kurzfristig, von 326 auf 430  $\mu\text{m}$ , zu. Im Jahr 2003 war diese Entwicklung jedoch wieder rückläufig.

### c) Nischendifferenzierung und Nutzung der Ressourcen

#### **Funktionelle Diversität und Nischendifferenzierung**

Die funktionelle Diversität (FD) ist, in der in dieser Arbeit abgeleiteten Form, ein Maß für die Differenzierung des Beutespektrums des Zooplanktons bzw. dem unterschiedlichen Einfluß der vorhandenen Arten (da auch Größe und Ernährungsmodus in die Berechnung von FD einfließen). Die Ergebnisse sind in Abbildung 19 zusammengefasst.

Unter sauren Bedingungen war die funktionelle Diversität gering und fast ausschließlich vom Einfluss dominanter Arten geprägt (siehe Abbildung 19A). Im TB Döbern ist mit der partiellen Versauerung ein Rückgang von FD zu beobachten. Unter neutralen Bedingungen war FD stets höher als unter sauren oder intermediären Bedingungen. Die beobachtete Variabilität beruhte dabei hauptsächlich auf dem Einfluss subdominanter und rezedenter Arten. Der Beitrag dominanter Arten an FD, fast ausschließlich von Cladoceren und Copepoden beigesteuert (vgl. Abschnitt 4.1.4), war hingegen sehr konstant. Mit dem

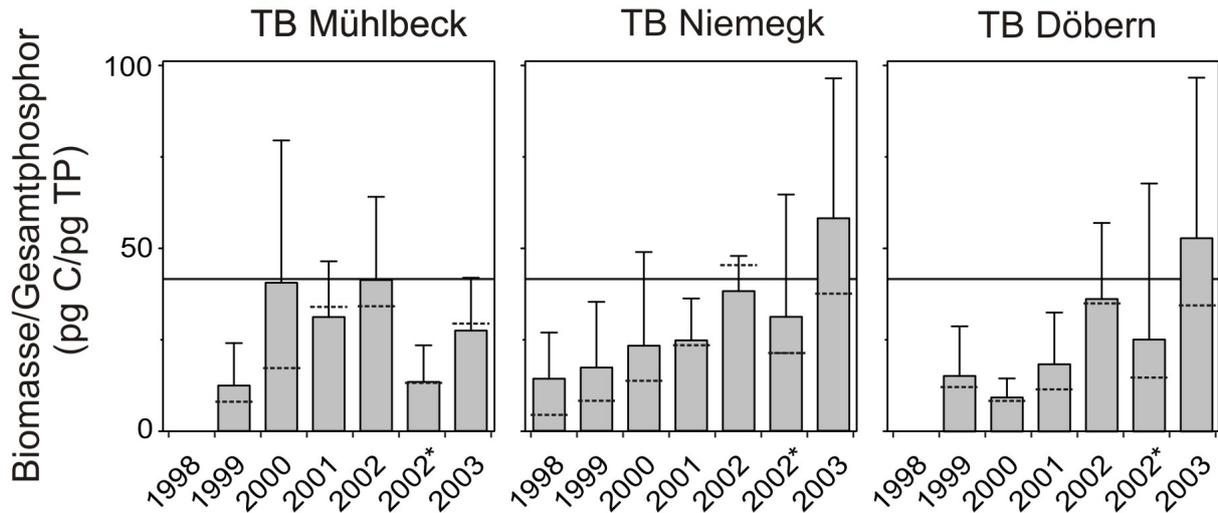


Abbildung 20: Entwicklung des Verhältnisses von Gesamtbioasse zu Gesamtphosphor während der Vegetationsphase in den drei TB des Tageausees Goitsche. Die Boxen stellen den Mittelwert und die einfache Standardabweichung dar, die unterbrochenen Linien den Median der Verteilungen. Die horizontale Linie zeigt das BM/TP-Verhältnis von 41:1 entsprechend dem Redfield ratio (siehe Erklärungen im Text). 2002\*: Daten nach dem Hochwasser.

Hochwasser kam es zu einem kurzfristigen, aber sehr ausgeprägten Anstieg von FD, der in den TB Döbern und Niemeck deutlicher als im TB Mühlbeck ausfiel. Im Oktober war dieser Trend wieder rückläufig. In den TB Niemeck und Döbern ging FD im Folgejahr 2003 auf ein etwas höheres Niveau als vor dem Hochwasser.

$FD_{norm}$ , die auf Artenzahl normierte funktionelle Diversität, erlaubt es, die Unterschiede etwas differenzierter zu betrachten (siehe Abbildung 19B). Zu Zeiten des Einflusses der Säure war die Artenzahl gering (vgl. 4.2.1 a), dementsprechend war  $FD_{norm}$  hoch. Das bedeutet, dass das Beutespektrum der vorhandenen Arten bzw. deren ökologische Ansprüche komplementärer waren als unter neutralen Bedingungen. Der Einfluss der partiellen Versauerung ist an der Erhöhung von  $FD_{norm}$  deutlich zu erkennen. Durch die höhere Artenzahl nach der Neutralisierung kam es zu mehr Überlappungen im Beutespektrum des Zooplanktons,  $FD_{norm}$  war konstant niedrig. Mit dem Hochwasser stieg  $FD_{norm}$ . Da auch FD zunahm, bedeutet das, dass kurzfristig nicht nur mehr Arten vorhanden waren, die zu einer Erhöhung von FD geführt haben. Vielmehr nahm insgesamt die Bandbreite des Beutespektrums in diesem Zeitraum zu. Die veränderten Bedingungen führten zu einer kurzfristig höheren Komplementarität innerhalb der Konsumentengemeinschaft.

### Nutzung der Ressourcen

In allen TB stieg das Verhältnis von Gesamtbioasse zu TP (BM/TP) im Laufe des Flutungsvorganges (siehe Abbildung 20). Die geringsten Werte wurden entweder unter sauren Bedingungen oder zu Beginn der Flutung beobachtet. Das Verhältnis unterlag zwar großen saisonalen Schwankungen, ein Vergleich der Medianwerte bestätigt aber die zunehmende Inkorporation des Phosphors in Biomasse. Das mittlere Verhältnis von C:P der Planktongemeinschaft näherte sich dem Redfield ratio von 106:1 (entsprechend einem Gewichtsverhältnis von 41:1). Da die Konzentrationen an gelöstem reaktivem Phosphor mit

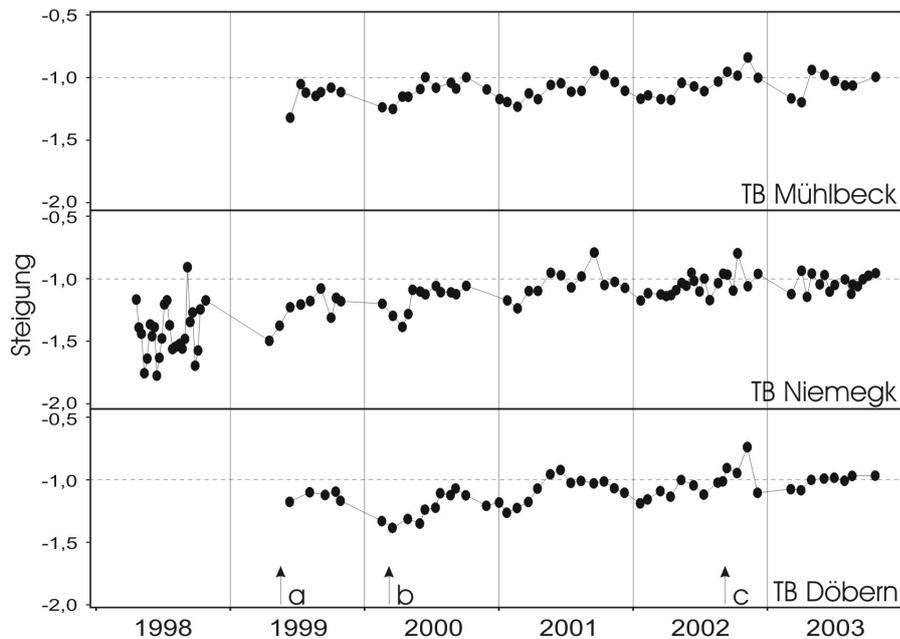


Abbildung 21: Entwicklung der Steigung der normalisierten Biomassegrößenpektren (GK -7 bis 24, exkl. -4 bis -1, siehe Erklärungen im Methodenteil) in den drei TB des Tageausees Goitsche. Größenspektren in Kohlenstoff-Einheiten. a): Beginn der Flutung, b) Überlauf vom TB Niemegk in das TB Döbern, c): Hochwasser.

Mühlbeck im Jahr 2000 sowie in den TB Niemegk und Döbern im Jahr 2003) oder unmittelbar nach dem Hochwasser. Diese Zeitpunkte waren charakterisiert durch Massenentwicklungen von Kieselalgen.

#### d) Energieweitergabe

##### **Energieweitergabe**

Als Maß für die Effizienz der Energieweitergabe entlang des Größengradienten wurde die saisonale Entwicklung der Steigung normalisierter Biomassegrößenpektren betrachtet (siehe Abbildung 21). Je steiler der Abfall (d.h., eine negativere Steigung), umso weniger Energie gelangt in Form von Biomasse in höhere trophische Ebenen.

In Niemegk 1998 war die Steigung der Spektren sehr variabel ( $-1,42 \pm 0,21$ ), anders als in den anderen TB und Jahren. In allen TB wurde im Verlauf der Flutung ein Anstieg des mittleren Wertebereichs der Steigung der Spektren beobachtet. Im TB Mühlbeck stieg die Steigung von  $-1,14 \pm 0,09$  in 1999 auf  $-1,06 \pm 0,07$  in 2001, ebenso im TB Niemegk von  $-1,18 \pm 0,11$  in 1999 auf  $-0,99 \pm 0,10$  in 2001. In Döbern begann der Anstieg erst ab dem Jahr 2000. Unmittelbar nach dem Hochwasser wurden die höchsten Maximalwerte von  $-0,84$ ,  $-0,79$  und  $-0,75$  in allen drei TB beobachtet. Die Nähe zum Ort des Durchbruches des Hochwassers im TB Döbern scheint die Stärke der Antwort maßgeblich bestimmt zu haben. Im Jahr 2003 bewegten sich die Werte in den drei TB auf das Niveau im Jahr 2002 vor dem Hochwasser. Eine ausgeprägte Saisonalität der Entwicklung der Spektren mit Minima im Winter und Maxima im Frühjahr und/oder Sommer, wie dies bis 2002 der Fall war, wurde im Jahr 2003 nicht beobachtet.

der Neutralisierung der TB fast ausschließlich im Bereich der Nachweisgrenze lagen (vgl. Abbildung 3), muss man annehmen, dass der Phosphor effizient in Biomasse gebunden war. Die hohen Werte entstanden zu Zeiten hoher Gesamt-Biomassen zu Beginn der Frühjahrs-Entwicklung (im TB

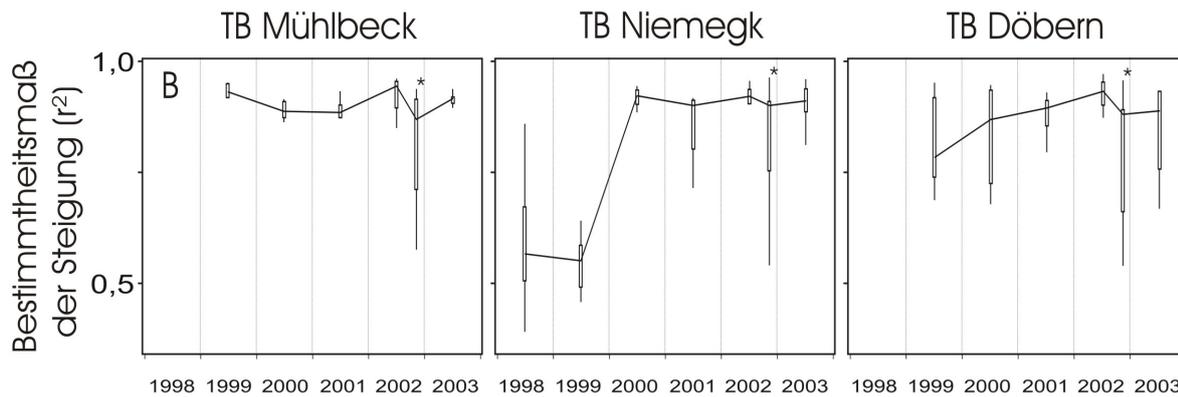


Abbildung 22: Bestimmtheitsmaß ( $r^2$ ) der Steigung der normalisierten Biomassegrößenspektren in den drei TB des Tagebausees Goitsche. Wertebereich während der Vegetationsphase, außer 2002 getrennt vor und nach dem Hochwasser (\*). Boxen wie in Abbildung 16.

### Entkopplung von Produktion und Konsumtion

Das Bestimmtheitsmaß ( $r^2$ ) von Anpassungen von Biomassegrößenspektren an eine lineare Ausgleichsgerade gibt an, wie eben die Spektren sind. Wenn in bestimmten GK die Biomasse oberhalb des Mittelwertes liegt, so ist dies ein Zeichen, dass die produzierte Biomasse nicht bzw. zumindest nicht sofort entlang der Nahrungskette weitergegeben wird. Minima bzw. Lücken in den Spektren sind schwerer zu deuten. Hier kann man davon ausgehen, dass potentielle ökologische Nischen nicht besetzt sind. Das Bestimmtheitsmaß war unter neutralen ungestörten Bedingungen meist hoch ( $>0,85$ , siehe Abbildung 22). Unter sauren Bedingungen war das  $r^2$  am niedrigsten und erreichte nur vereinzelt hohe Werte. Große Schwankungen des  $r^2$  wurden im TB Döbern, sowohl 1999 als auch 2000, und für Probenahmen, die unmittelbar nach dem Hochwasser genommen wurden, ermittelt. Im Jahr nach dem Hochwasser war der Wertebereich des  $r^2$ , mit Ausnahme des TB Döbern, vergleichbar mit der Entwicklung vor dem Hochwasser.

#### e) Energetik der Gemeinschaft

### Produktion und Respiration

In Abbildung 23 sind die Tagesintegrale der Primärproduktion und Gesamtrespiration für das TB Niemeck in den Jahren 2002 und 2003 dargestellt. Vor dem Hochwasser (2002) schwankte das Tagesintegral der Bruttoproduktion, bei einem Mittelwert von  $91 \pm 49 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , zwischen  $35$  und  $156 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . Die mittlere Respiration lag mit  $148 \pm 104 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  höher als die Bruttoproduktion. Das Verhältnis von Bruttoproduktion zu Respiration (BP/R) betrug in 2002 vor dem Hochwasser durchschnittlich  $0,96$ , wobei eine sehr niedrige, positive Nettoproduktion nur im Mai und Juni beobachtet wurde. Im September und Oktober 2002, also unmittelbar nach dem Hochwasser, erreichte die Bruttoproduktion  $306$  und  $193 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . Da die Respiration auch zunahm, war eine positive Nettoproduktion nur zum Oktobertermin zu beobachten. Im Jahr 2003 stieg die Bruttoproduktion gegenüber dem Vorjahr auf durchschnittlich  $155 \pm 99 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . Die Respiration blieb mit  $128 \pm 68 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  annähernd gleich. Das BP/R-Verhältnis stieg

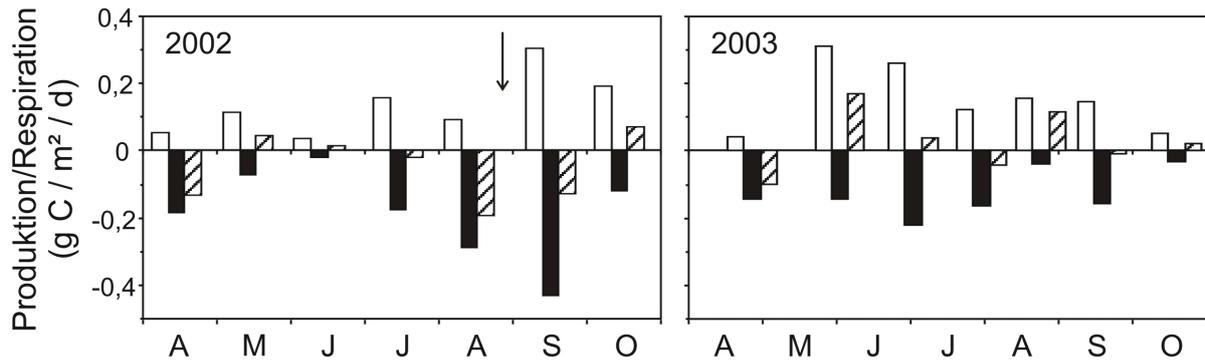


Abbildung 23: Flächenbezogene Tagesintegrale der Primärproduktion und Gemeinschaftsrespiration ermittelt für das Epilimnion des TB Niemegek. Bruttoproduktion (weiße Balken), Gemeinschaftsrespiration (schwarze Balken) und Nettoproduktion (gestreifte Balken). Der Pfeil gibt den Zeitpunkt des Hochwassers im August 2002 an.

deshalb auf durchschnittlich 1,56, war aber wie im Vorjahr sehr variabel. An 3 von 7 Terminen in 2003 war die Nettoproduktion negativ.

#### 4.2.2 Zusammenfassende Bewertung der Ergebnisse

Eine zusammenfassende Bewertung der Entwicklung der Ergebnisse fand statt in Hinblick auf 1) den Aspekt der Reifung eines Ökosystems, 2) den Einfluss der Säure als alleinige Steuergröße und in Wechselwirkung mit dem Einfluss der Flutung und 3) die Auswirkungen des Hochwassers.

##### a) Die Reifung des Ökosystems Goitsche

Die Entwicklung des Standortes unter ungestörten Verhältnissen diente zum Testen des Reifungsprozesses entsprechend den Erwartungen. Als Maß für die Beeinflussung des Standortes wurden 1) das Kriterium der Konstanz der Rahmenbedingungen (siehe 4.1.5) und 2) das Fehlen von Stress durch Säure herangezogen. Konkret wurde deshalb die Entwicklung nur im TB Mühlbeck im Zeitraum von 1999 bis 2002 getestet. Es wurde die Nullhypothese getestet, dass keine Unterschiede zwischen den Jahren bestehen. Signifikanztests bezogen sich auf Probenahmen während der Vegetationsphasen. Um sicherzustellen, dass in jedem Jahr vergleichbare Zeiträume erfasst wurden, wurden nur Proben berücksichtigt, die dem erfassten Zeitraum im Jahr 2002 bis zum Hochwasser entsprachen (Stichtag war der 1. September, d.h., Probenahmen im August wurden noch voll berücksichtigt). Für die abschließende Beurteilung der Testergebnisse wurden separate Betrachtungen für die Zeiträume 1999 bis 2002 sowie von 2000 bis 2002 erstellt (siehe 4.1.5).

Die Ergebnisse der Varianzanalysen zu den betrachteten Systemgrößen sind in Tabelle 13 zusammengefasst. In allen Fällen waren die abhängigen Variablen innerhalb der Faktorstufen zumindest annähernd normalverteilt (Shapiro-Wilk:  $p < 0,05$ ). Die Ergebnisse der Varianzanalysen können deshalb als aussagekräftig angesehen werden. Als erstes fällt auf, dass nur wenige Kriterien sich entsprechend den Erwartungen entwickelten, wenn im TB Mühlbeck der Zeitraum von 1999 bis 2002 betrachtet wurde. Der Prozess der Reifung verlief

nur bezüglich der Diversität des Mikrozooplanktons, der Größe des Phytoplanktons, der funktionellen Diversität des Zooplanktons und dem Verhältnis von Biomasse zu TP. Bei Betrachtung des reduzierten Zeitraumes 2000 bis 2002 entsprachen mehr Ergebnisse dem erwarteten Trend. Hier wurde zusätzlich ein signifikanter Anstieg der Artenzahl ebenso wie der Diversität der gesamten Gemeinschaft und einzelner Planktongruppen ermittelt. Ebenso nahm die Evenness des Phytoplanktons zu,  $FD_{norm}$  sank mit fortschreitender Reifung.

Tabelle 13: Entwicklung ausgewählter Systemeigenschaften im Verlauf des Reifungsprozesses im TB Mühlbeck. Zusammenfassung einfaktorieller Varianzanalysen (ANOVA) zum Effekt der Zeit auf die Odumschen Kriterien der Reifung. Bei ungleichen Varianzen innerhalb der Kategorien wurden Welch-ANOVA durchgeführt. Mittelwertvergleiche anhand des Tukey-Kramer-Tests (gleiche Varianzen) oder Games-Howell-Tests (ungleiche Varianzen), Signifikanzniveau: 0,05. Kategorien mit dem gleichen Buchstaben unterschieden sich nicht signifikant voneinander (von a bis c: absteigende Gruppierung der Mittelwerte). N: Anteil normalverteilter abhängiger Variablen innerhalb der Faktorstufen. a): aktivitätsgewichtete mittlere Körpergröße; b): Daten logarithmiert; c). Signifikante ANOVA und Mittelwerte entsprechend den Erwartungen, aber keine signifikanten Unterschiede anhand der Post-Hoc Verfahren; d): Das Fazit bezieht sich auf die Signifikanz der ANOVA und den Ergebnissen der Mittelwertvergleiche: Ja = signifikante ANOVA und gerichtete Entwicklung der Mittelwerte (letzteres auch bei fehlendem Nachweis durch Post-Hoc-Tests) entsprechend den von Odum (1969, 1985) formulierten Erwartungen; Nein = keine signifikante ANOVA oder Entwicklung der Mittelwerte entgegen den Erwartungen.

Kriterium		ANOVA					Mittelwertvergleiche				Fazit <sup>d)</sup>	
		N	Typ	FG	F	p	1999	2000	2001	2002	1999/ 2002	2000/ 2002
Artenzahl	Gesamt-Pl.	3/4		3,19	4,51	<0,05	a b	b	a b	a	Nein	Ja
	Phyto-Pl.	3/4		3,20	3,40	<0,05	a	a	a	a	Nein	Ja <sup>c)</sup>
	Mesozoo-Pl.	3/4		3,20	2,38	ns					Nein	Nein
	Mikrozo-Pl.	3/4	W	3,20	2,76	ns					Nein	Nein
Diversität	Gesamt-Pl.	3/4	W	3,19	4,72	<0,05	a	a	a	a	Nein	Ja <sup>c)</sup>
	Phyto-Pl.	4/4		3,20	6,57	<0,01	a b	b	b	a	Nein	Ja
	Mesozoo-Pl.	3/4		3,20	0,09	ns	-	-	-	-	Nein	Nein
	Mikrozo-Pl.	4/4		3,20	3,34	<0,05	b	a b	a b	a	Ja	Ja
Evenness	Gesamt-Pl.	3/4	W	3,19	3,47	ns	-	-	-	-	Nein	Nein
	Phyto-Pl.	4/4		3,20	4,37	<0,05	a b	b	a b	a	Nein	Ja
	Mesozoo-Pl.	3/4		3,20	0,30	ns	-	-	-	-	Nein	Nein
	Mikrozo-Pl.	4/4		3,20	2,86	ns	-	-	-	-	Nein	Nein
Größe <sup>a)</sup>	Phyto-Pl. <sup>b)</sup>	2/4		3,19	9,71	<0,01	b	a b	b	a	Ja	Ja
	Zoo-Pl. <sup>b)</sup>	4/4		3,19	1,39	ns	-	-	-	-	Nein	Nein
FD	Zoo-Pl.	2/4		3,19	8,16	<0,01	b	b	a	a b	Ja	Ja
	FDnorm	3/4		3,19	3,71	<0,05	b	a b	a	b	Nein	Nein
BM /TP	Gesamt-Pl. <sup>b)</sup>	3/4		3,18	10,53	<0,01	b	a	a	a	Ja	Nein
Nährstoff- Transfer	Slope	4/4		3,19	1,07	ns	-	-	-	-	Nein	Nein
	r <sup>2</sup>	4/4		3,19	5,20	<0,01	a	a b	b	a	Nein	Ja

In einigen Fällen beruhte das Fazit, ob der Prozess der Reifung als bestätigt gewertet wurde, auf einer zum Teil subjektiven Beurteilung der Ergebnisse. Bezüglich der Größe des Phytoplanktons z.B. war der Trend der Zunahme der mittleren Zellgröße bei Betrachtung der

Jahresmittelwerte eindeutig. Aufgrund der saisonalen Schwankungen der Größe wurden signifikante Unterschiede aber nur zwischen 2000 und 2002 ermittelt. Bezüglich der funktionellen Diversität war der Mittelwert von FD im Jahr 2002 zwar niedriger als in 2001, doch in den Jahren 1999 und 2000 war der Wert noch geringer.

Als Fazit kann festgehalten werden, dass keine der betrachteten Systemgrößen eindeutig nachvollziehbare Ergebnisse in Bezug auf den Prozess der Reifung lieferten. Entweder liefern die Kriterien nur für Teilaspekte nachvollziehbare Ergebnisse (z.B. Artenzahl für das Phytoplankton und der gesamten Gemeinschaft, aber nicht für das Zooplankton) oder aber die hohe Hintergrundvariabilität (d.h., saisonale Schwankungen) ermöglicht nur bedingt den Nachweis einer gerichteten Entwicklung (z.B.  $r^2$ , FD oder Organismengröße). Sehr unempfindlich hingegen für die Bewertung des Reifegrades eines Systems erscheinen in unserem Fall die Größe der Zooplanktongemeinschaft und die Betrachtung der Steigung der Biomassegrößenspektren.

Tabelle 14: Entwicklung ausgewählter Systemeigenschaften in Abhängigkeit des pHs. Zusammenfassung einfaktorieller Varianzanalysen (ANOVA) zum Effekt des Säurestresses auf die Odumschen Kriterien. Bei ungleichen Varianzen innerhalb der Kategorien wurden Welch-ANOVA durchgeführt. Mittelwertvergleiche anhand des Games-Howell-Tests, Signifikanzniveau: 0,05. Beschriftung wie in Tabelle 13. a): aktivitätsgewichtete mittlere Körpergröße; b): Daten logarithmiert; c): wie in Tabelle 13.

Kriterium	ANOVA					Mittelwertvergleiche			Fazit <sup>c)</sup>		
	N	Typ	FG	F	p	pH<3,5	3,5-6	pH>6			
Artenzahl	Gesamt-Pl.	2/3	W	2,52	207,98	<0,001		b	a	Ja	
	Phyto-Pl.	2/3	W	2,57	38,80	<0,001	c	b	a	Ja	
	Mesozoo-Pl.	Kein Test möglich, da keine Arten im Säuren									-
	Mikrozoo-Pl.	2/3	W	2,53	68,43	<0,001	b	a	a	Ja	
Diversität	Gesamt-Pl.	2/3		2,52	26,62	<0,001	b	a	a	Ja	
	Phyto-Pl.	1/3		2,57	16,39	<0,001	b	a	a	Ja	
	Mesozoo-Pl.	Kein Test möglich, da keine Arten im Säuren									-
	Mikrozoo-Pl.	3/3		2,53	26,70	<0,001	b	a	a	Ja	
Eveness	Gesamt-Pl.	2/3		2,52	1,33	ns	-	-	-	Nein	
	Phyto-Pl.	1/3		2,57	0,10	ns	-	-	-	Nein	
	Mesozoo-Pl.	Kein Test möglich, da keine Arten im Säuren									-
	Mikrozoo-Pl.	3/3	W	2,49	2,96	ns	-	-	-	Nein	
Größe <sup>a)</sup>	Phyto-Pl. <sup>b)</sup>	1/3		2,60	50,75	<0,001	b	b	a	Ja	
	Zoo-Pl. <sup>b)</sup>	0/3	W	2,59	174,12	<0,001	c	b	a	Ja	
FD	Zoo-Pl	1/3	W	2,59	85,53	<0,001	c	b	a	Ja	
	FDdo	2/3	W	2,59	29,55	<0,001	b	a	a	Ja	
	FDnorm	2/3	W	2,59	141,24	<0,001	a	b	b	Ja	
BM /TP	Gesamt-Pl <sup>b)</sup>	2/3	W	2,55	10,95	<0,001	b	b	a	Ja	
Nährstoff- Transfer	Slope	3/3	W	2,60	42,71	<0,001	c	b	a	Ja	
	$r^2$	2/3		2,60	53,16	<0,001	b	a	a	Ja	

## b) Einfluss von Säurestress und Wechselwirkungen mit der Flutung

Die deutlichen Unterschiede zwischen den untersuchten Kriterien unter sauren und neutralen Bedingungen, die in Abschnitt 4.2.1 beschrieben wurden, wurden allesamt anhand der einfaktoriellen Varianzanalyse bestätigt (siehe Tabelle 14). Einzig die Eveness folgte nicht dem erwarteten Trend einer gleichmäßigeren Verteilung (höhere Eveness) unter weniger extremen Bedingungen. In einigen Fällen wurde auch eine Abstufung innerhalb der unterschiedlich beeinflussten Standorte sichtbar. So nahmen die untersuchten Kriterien zur Artenzahl, zur Größe und FD des Zooplanktons sowie zur Steigung der Spektren unter intermediären Bedingungen (pH zwischen 3,5 und 6) mittlere Werte im Vergleich zu den Extremwerten bei sehr niedrigen oder neutralen pH ein.

Tabelle 15: Entwicklung ausgewählter Systemeigenschaften in Abhängigkeit des kombinierten Einfluss von Säurestress und Störung durch die Flutung. Zusammenfassung zweifaktorieller Varianzanalysen (ANOVA) zum einfachen Effekt der einzelnen Stressoren und deren Kreuzeffekt auf die Odumschen Kriterien. HV: Test auf Varianzhomogenität (+: homogene Varianzen; -: nicht homogen). Signifikante Effekte: ns: nicht signifikant ( $p > 0,05$ ). a): aktivitätsgewichtete mittlere Körpergröße; b): Daten logarithmiert.

Kriterium		ANOVA					Effekte		
		N	HV	FG	F	p	Stress	Flut	Stress x Flut
Artenzahl	Gesamt-Pl.	2/4	-	3,58	154,73	<0,001	<0,001	<0,01	ns
	Phyto-Pl.	2/4	-	3,64	49,53	<0,001	<0,001	<0,001	ns
	Mesozoo-Pl.	Kein Test möglich, da keine Arten im Sauren							
	Mikrozoo-Pl.	3/4	+	3,58	68,69	<0,001	<0,001	ns	ns
Diversität	Gesamt-Pl.	3/4	+	3,58	26,12	<0,001	<0,001	ns	ns
	Phyto-Pl.	3/4	+	3,64	22,62	<0,001	<0,001	<0,01	ns
	Mesozoo-Pl.	Kein Test möglich, da keine Arten im Sauren							
	Mikrozoo-Pl.	3/4	+	3,58	32,86	<0,001	<0,001	ns	ns
Eveness	Gesamt-Pl.	3/4	+	3,58	1,47	ns	-	-	-
	Phyto-Pl.	1/4	+	3,64	0,21	ns	-	-	-
	Mesozoo-Pl.	Kein Test möglich, da keine Arten im Sauren							
	Mikrozoo-Pl.	3/4	-	3,54	3,36	<0,05	<0,05	ns	ns
Größe <sup>a)</sup>	Phyto-Pl. <sup>b)</sup>	2/4	-	3,58	42,24	<0,001	<0,001	ns	<0,05
	Zoo-Pl. <sup>b)</sup>	3/4	-	3,57	217,63	<0,001	<0,001	<0,01	<0,001
FD	Zoo-Pl	3/4	-	3,57	65,44	<0,001	<0,001	ns	ns
	FDdo	3/4	+	3,57	20,67	<0,001	<0,001	ns	ns
	FDnorm	1/4	-	3,57	107,19	<0,001	<0,001	ns	ns
BM /TP	Gesamt-Pl <sup>b)</sup>	3/4	-	3,53	6,79	<0,001	<0,001	ns	<0,05
Nährstoff- Transfer	Slope	3/4	-	3,58	31,64	<0,001	<0,001	ns	<0,001
	r <sup>2</sup>	2/4	-	3,58	41,31	<0,001	<0,001	ns	ns

Es muss angemerkt werden, dass für die Diversität und Eveness des Phytoplanktons, bei der Größe des Phyto- und Zooplanktons, aber auch bei FD, größere Abweichungen von der Normalverteilungsvoraussetzung festgestellt wurden, die die Aussagekraft der Ergebnisse

schmäleren. In diesen Fällen konnte aber das Fazit aus Tabelle 14 anhand des nicht-parametrischen Kruskal-Wallis-Test bestätigt werden (Ergebnisse nicht dargestellt).

Die Ergebnisse der zweifaktoriellen Varianzanalyse zum kombinierten Einfluss von Stress durch Säure und der Störung durch die Flutung sind in Tabelle 15 dargestellt. Die Auswirkungen des Säurestress stellen in einigen Fällen den einzig nachweisbaren Effekt dar (Diversität und Artenzahl bestimmter Planktongruppen, funktionelle Diversität und  $r^2$  der Steigung der Biomassegrößenspektren). In Bezug auf die Artenzahl und Diversität des Phytoplanktons sowie der Artenzahl der gesamten Gemeinschaft wurde zusätzlich ein Effekt durch die Flutung nachgewiesen. Der Stress durch die Säure verringerte die realisierte Artenzahl und/oder Diversität. Durch die Flutung kam es zu einem Anstieg dieser beiden Komponenten. Etwas differenzierter verhielt es sich mit der mittleren Größe der Organismen, der Nutzung der Ressourcen (BM/TP) und der Energieweitergabe (Steigung der Spektren). Hier war der reine Einfluss der Flutung nicht signifikant (mit Ausnahme der Größe des Zooplanktons), eine Wechselwirkung zwischen Säurestress und Flutung wurde aber statistisch nachgewiesen. Unter neutralen Bedingungen führte der Einfluss der Flutung zu einer Verjüngung des Systems (sensu Odum), d.h., die Größe der Organismen nahm ab, ebenso wie BM/TP (Maß für die Nutzung der Ressourcen) und die Steigung der Spektren (Maß für die Energieweitergabe entlang des Größengradienten). Unter sauren Bedingungen und bei gleichzeitigem Einfluss durch die Flutung deuteten die Systemparameter auf ein reiferes Ökosystem (größere Organismen, Zunahme von BM/TP und der Steigung der Spektren) hin.

#### c) Unmittelbare und längerfristige Auswirkungen des Hochwassers

Die Auswirkungen des Hochwassers auf die Systemeigenschaften wurden separat in Bezug auf kurzfristige Folgen (2002 vor und nach dem Hochwasser) und langfristige Folgen (von 2002 auf 2003) untersucht. Für die langfristigen Folgen wurden, wie bei Untersuchung der Reifung des Ökosystems, nur vergleichbare Zeiträume betrachtet, d.h., auch im Jahr 2003 wurden nur Probenahmen vor der 01. September betrachtet. Die Testergebnisse sind in Tabelle 16 zusammengestellt.

Es fällt als erstes auf, dass das Hochwasser zu Veränderungen der meisten Systemeigenschaften geführt hat. Die kurzfristige Antwort der Gemeinschaft war dabei stärker ausgeprägt als die längerfristige. Deutlich mehr Testergebnisse zeigen signifikante Unterschiede. Die Diversität und Artenzahl zeigte ein unterschiedliches Verhalten, je nachdem welche Gruppen betrachtet werden. Mit dem Hochwasser kam es zu einem Anstieg der Artenzahl und Diversität, der aber mit Ausnahme des Mesozooplanktons durch einen überproportional starken Abfall der Artenzahl und Diversität zum Ende der Vegetationsphase hin kompensiert wurde. Dementsprechend zeigt der Mann-Whitney-Test eine negative Entwicklung in Bezug auf das Phyto- und Mikrozooplankton sowie auf die gesamte Gemeinschaft. Hingegen blieb die Artenzahl des Mesozooplanktons hoch. Dieser Effekt wurde als unmittelbare Antwort auf das Hochwasser, sowie auch im Folgejahr nachgewiesen.

Einen ähnlich differenzierten Effekt zeigen die Ergebnisse zur mittleren Größe der Organismen. Das Phytoplankton reagierte mit einer Abnahme der Größe, für das Zooplankton nahm jedoch die mittlere Größe zu. Für das Phytoplankton hielt der Effekt im Folgejahr an.

Tabelle 16: Entwicklung ausgewählter Systemeigenschaften als Reaktion auf das Hochwasser im August 2002. Zusammenfassung nicht-parametrischer Tests (Mann-Whitney-U-Test). a): aktivitätsgewichtete mittlere Körpergröße.

Kriterium		kurzfristig					langfristig				
		n	Z	1-seitig	2-seitig	Effekt	n	Z	1-seitig	2-seitig	Effekt
Artenzahl	Gesamt-Pl.	17/15	-1,70	<0,05	ns	-	17/16	-2,69	<0,01	<0,01	-
	Phyto-Pl.	17/15	-2,38	<0,01	<0,05	-	17/17	2,16	<0,05	<0,05	-
	Mesozoo-Pl.	17/15	3,54	<0,001	<0,001	+	17/16	3,09	<0,01	<0,01	+
	Mikrozoo-Pl.	17/15	-2,75	<0,01	<0,05	-	17/16	-4,53	<0,001	<0,001	-
Diversität	Gesamt-Pl.	17/15	-2,42	<0,01	<0,05	-	17/16	-1,42	ns	ns	
	Phyto-Pl.	17/15	-3,29	<0,01	<0,01	-	17/17	3,38	<0,001	<0,001	-
	Mesozoo-Pl.	17/15	2,72	<0,01	<0,05	+	17/16	2,00	<0,05	<0,05	+
	Mikrozoo-Pl.	17/15	-3,02	<0,01	<0,01	-	17/16	-4,56	<0,001	<0,001	-
Eveness	Gesamt-Pl.	17/15	-1,78	<0,05	ns	-	17/16	-0,59	ns	ns	
	Phyto-Pl.	17/15	-2,19	<0,05	<0,05	-	17/17	1,79	<0,05	ns	-
	Mesozoo-Pl.	17/15	1,85	<0,05	ns	+	17/16	1,46	ns	ns	
	Mikrozoo-Pl.	17/15	0,45	ns	ns		17/16	-2,79	<0,01	<0,01	-
Größe <sup>a)</sup>	Phyto-Pl. <sup>b)</sup>	17/15	-2,42	<0,01	<0,05	-	17/16	-3,12	<0,001	<0,01	-
	Zoo-Pl. <sup>b)</sup>	17/15	1,77	<0,05	ns	+	17/16	0,85	ns	ns	
FD	Zoo-Pl	17/15	2,68	<0,01	<0,01	+	17/16	1,49	ns	ns	
	FDdo	17/15	0,13	ns	ns		17/16	-0,47	ns	ns	
	FDnorm	17/15	4,04	<0,001	<0,001	+	17/16	3,33	<0,001	<0,001	+
BM /TP	Gesamt-Pl.	16/12	-2,72	<0,01	<0,01	-	16/16	-0,96	ns	ns	
Nährstoff- Transfer	Slope	17/15	3,25	<0,001	<0,01	+	17/16	2,25	<0,05	<0,05	+
	r <sup>2</sup>	17/15	-2,30	<0,05	<0,05	-	17/16	-1,17	ns	Ns	
Energetik	NP	5/2	0,58	ns	ns		5/5	-1,04	ns	ns	
	BP/CR	5/2	0,00	ns	ns		5/5	-0,63	ns	ns	
	BP <sub>BM</sub>	5/2	-1,74	<0,05	ns	-	5/5	0,21	ns	ns	
	BP <sub>Chla</sub>	5/2	-1,36	ns	ns		5/5	0,63	ns	ns	
	R <sub>BM</sub>	5/2	-0,97	ns	ns		5/5	0,84	ns	ns	

Einige Systemeigenschaften zeigen sehr deutlich die unmittelbare Antwort der Planktongemeinschaft auf das Hochwasser. BM/TP und die Biomasse-spezifische Produktion des Phytoplanktons sanken. Die durch das Hochwasser eingespülten Nährstoffe konnten demnach nicht effizient in Biomasse eingebaut werden bzw. die erhöhte Nährstofflage führte zu keinem Anstieg der Produktivität. Das r<sup>2</sup> der Steigung der Biomassegrößenspektren nahm ebenfalls ab, ein Zeichen dass die Biomassen nicht gleichmäßig entlang des Größengradienten verteilt waren. Demgegenüber stieg kurzfristig die Steigung der Biomassegrößenspektren. Längerfristig nahmen die Steigung der Biomassegrößenspektren und FD<sub>norm</sub> zu. Keine längerfristigen Auswirkungen wurden hingegen in Bezug auf die rein energetischen Aspekte der Planktongemeinschaft nachgewiesen.

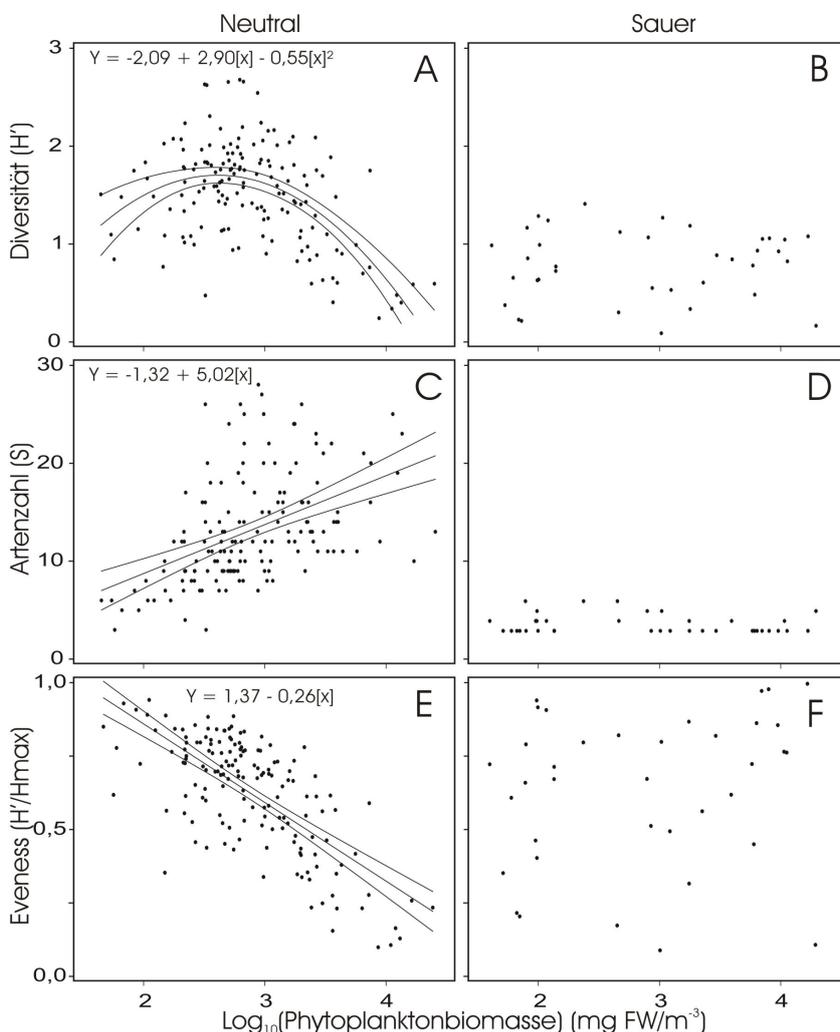
### 4.3 Beziehung zwischen der Biomasse und Diversität

Im nun folgenden Abschnitt werden die Ergebnisse zur Beziehung zwischen den Diversitätskomponenten Artenzahl, Diversität und Evenness und der realisierten Biomasse der einzelnen Gruppen vorgestellt.

#### 4.3.1 Das Phytoplankton

##### a) Einfache Regressionsmodelle

Die Diversität des Phytoplanktons war in der Goitsche von der realisierten Biomasse abhängig. Ein quadratisches Regressionsmodell ergab eine signifikante unimodale Beziehung für neutrale Standorte aber nicht für saure Standorte (siehe Abbildung 24A-B). Unter



neutralen Bedingungen war die Diversität im mittleren Biomassebereich am höchsten und erreichte ein vorhergesagtes Maximum bei einer Biomasse von umgerechnet  $10^{2,6} = 432 \text{ mg FW/m}^3$ . Wurden alle Standorte gemeinsam betrachtet, wurde ebenfalls eine signifikante Beziehung zwischen Biomasse und Diversität beobachtet (Daten nicht dargestellt - Parameter der Regression:  $H' = -2,92 + 3,28 \log_{10}(\text{Biomasse}) - 0,60 (\log_{10}(\text{Biomasse}))^2$ ;  $n: 193, F: 38,74, p < 0,001$ ). Wurde die Artenzahl oder die Evenness des Phytoplanktons gegenüber dem Logarithmus der Biomasse aufgetragen, wurde für neutrale Standorte in beiden Fällen eine lineare Abhängigkeit

Abbildung 24: A-B): Beziehung zwischen dem Logarithmus der Biomasse der Phytoplanktongemeinschaft und der Diversität (Parameter des quadratischen Regressionsmodells für A):  $n: 156, F: 36,43, p < 0,001$ ); C-D): Beziehung zwischen dem Logarithmus der Biomasse und der Artenzahl (lineares Regressionsmodell für C):  $n: 156, r^2: 0,22, p < 0,001$ ); E-F): Beziehung zwischen dem Logarithmus der Biomasse und der Evenness (lineares Regressionsmodell für E):  $n: 156, r^2: 0,50, p < 0,001$ ). Alle Datenpunkte sind Mittelwerte des Epilimnions einzelner Probenahmen. Alle Darstellungen getrennt für neutrale und saure Standorte ( $\text{pH} < 4,5$ ).

festgestellt (siehe Abbildung 24C und E). Für die Artenzahl ließ sich auch ein quadratisches Modell anpassen (siehe Tabelle 17). Die Artenzahl stieg mit zunehmender Biomasse. Die Eveness sank hingegen mit zunehmender Biomasse. Zu Zeiten hoher Biomassen waren also verhältnismäßig viele Arten vorhanden, die Biomasse wurde aber nur von einigen wenigen Arten dominiert. Ein Vergleich mit den Daten der sauren Standorte zeigt, dass unter diesen Bedingungen keine Beziehung zwischen der Artenzahl oder der Eveness und der realisierten Biomasse bestand (siehe Abbildung 24D und F). Die Artenzahl war stets gering mit nur 3 bis 6 vorgefundenen Arten. Die Eveness hingegen umspannte den gesamten möglichen Wertebereich zwischen 0 und 1. Diese Ergebnisse verdeutlichen nachdrücklich den wechselhaften Charakter der Dominanzverhältnisse unter sauren Bedingungen.

Zur abschließenden Bewertung der einfachen Regressionsmodelle muss hinzugefügt werden, dass für die Diversität und die Eveness die Residuen der Regression jeweils annähernd normalverteilt waren, für die Beziehung zwischen Artenzahl und Biomasse jedoch nicht (Shapiro-Wilk:  $p < 0,20$ ).

#### b) Multivariate Modelle und Multiple Regressionen

Um die Vorhersagekraft der Modelle zu verbessern (siehe Hypothese 1b), wurden multiple Regressionen durchgeführt. Diese multiplen Regressionen wurden ausschließlich an neutralen Standorten durchgeführt. Eine separate Analyse für saure Standorte wurde aufgrund zu geringer Fallzahlen ( $n$  maximal 41) nicht durchgeführt. Insgesamt wurden für die Vorhersage von Artenzahl, Diversität und Eveness jeweils 7665 Modelle getestet. Die Entwicklung ausgewählter Gütekriterien der berücksichtigten Modelle mit steigender Anzahl beibehaltener Variablen ist graphisch in Abbildung 25 dargestellt.

#### **Güte der Modelle**

Alle ausgewählten Modelle waren signifikant ( $p < 0,001$ ). Wie aus Abbildung 25 zu entnehmen ist, ist die Güte der Modelle sehr unterschiedlich, je nachdem welcher Index betrachtet wird.

Von allen drei Diversitätsmaßen wurden in Bezug auf die Eveness die besten Modellergebnisse erreicht. Modelle mit einer Variable erklärten bis zu 53% der Gesamtvarianz (wobei in diesem Fall die Normalverteilungs-Hypothese der Residuen verworfen werden musste). Das  $r^2$  der Modelle nahm kontinuierlich bis zu einem Maximum von fünf Variablen zu, dann nur mehr geringfügig. Für Modelle mit 5 bzw. 6 Variablen wurde auch das Minimum der PRESS-Statistiken bzw. für  $s^2$  erreicht. Für die besten 5-Variablen Modelle lag die Streuung der Datenpunkte, gemessen am CV, bei ca. 17% (Daten nicht dargestellt). Das  $r^2$  betrug für Modelle mit 5 und 6 Variablen 0,69, verglichen mit einem  $r^2$  von 0,71 für das Gesamtmodell mit 11 Variablen. In einer engeren Auswahl geeigneter Modelle zur Vorhersage der Eveness wurden die jeweils zwei besten Modelle (Kriterium  $s^2$  und PRESS) mit 5 und 6 Variablen betrachtet. Diese Modelle zeichneten sich auch durch normalverteilte Residuen aus.

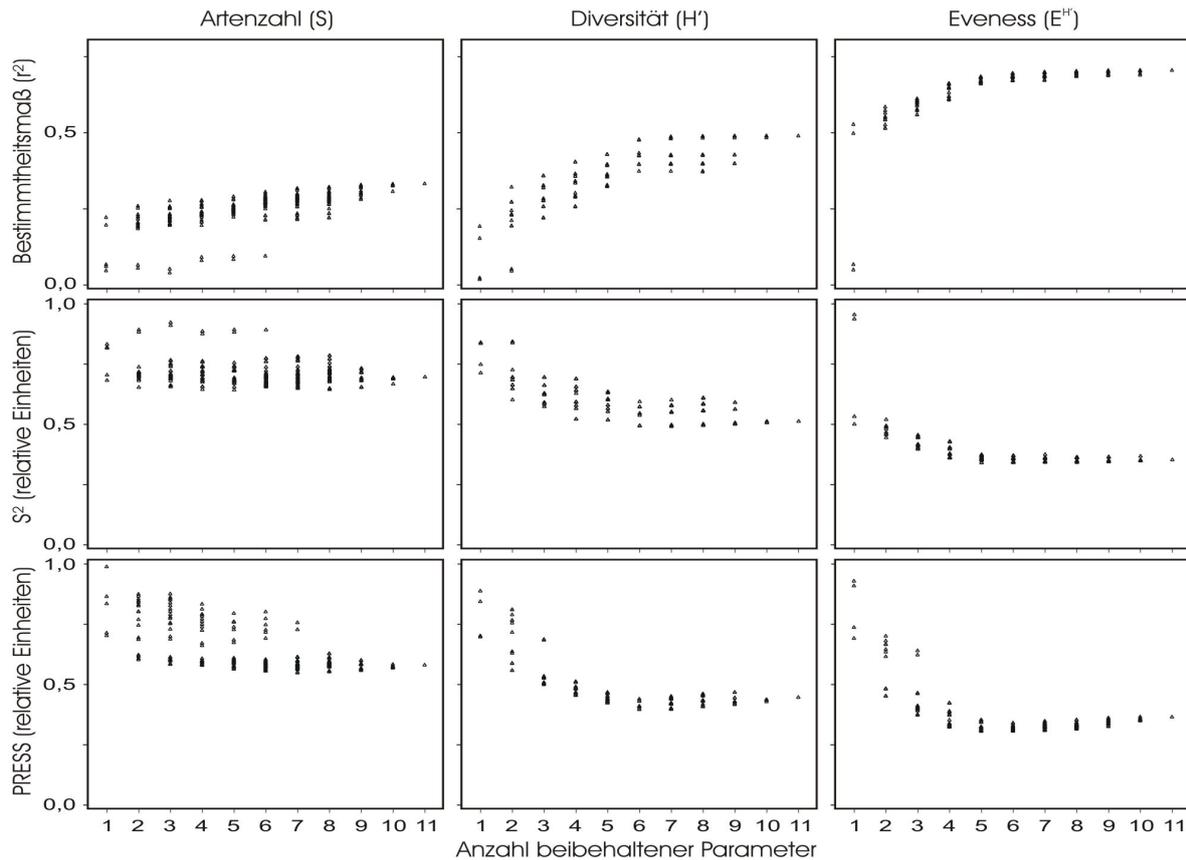


Abbildung 25: Darstellung der Güte ausgewählter Modelle in Abhängigkeit beibehaltener unabhängiger Variablen. Selektionskriterien entsprechend Abschnitt 3.4.3

Etwas weniger gut fielen die Modelle für die Vorhersage der Diversität aus. Doch auch hier stieg das  $r^2$  deutlich mit zunehmender Anzahl beibehaltener Variablen, bis mit 6 bzw. 7 Variablen ein Abflachen des Anstieges zu beobachten war. Auf eine ähnliche optimale Anzahl an Variablen deutet die Entwicklung der PRESS-Statistiken und des  $s^2$ . Bei mehr als 7 Variablen stieg zwar das  $r^2$ , das  $s^2$  und die PRESS-Statistiken nahmen aber ebenfalls zu - ein Zeichen dafür, dass das Modell dann überparametrisiert war. Das  $r^2$  für das beste 6-Variablen-Modell lag bei 0,48, das des Gesamtmodells bei 0,49. Bis auf wenige Ausnahmen (Modelle mit 3,4 und 5 Variablen) waren in allen Modellen die Residuen normalverteilt. Jeweils 2 Modelle mit 5 und 6 Variablen und ein Modell mit 7 Variablen wurden näher betrachtet, da sie konsequent die besten Ergebnisse für alle drei dargestellten Statistiken erzielten.

Am schlechtesten wurde die Artenzahl vorhergesagt. Vereinzelt Modelle mit bis zu 3 Variablen erzielten im Vergleich zum Gesamtmodell relativ gute Ergebnisse (Kriterium  $r^2$ ). Im Gegensatz zu den beiden weiter oben betrachteten Indizes gab es aber kaum Modelle die gleichzeitig für alle betrachteten Kriterien gute Ergebnisse erzielten. Die wenigsten Modelle hatten auch nur annähernd normalverteilte Residuen (Shapiro-Wilk:  $p$  maximal 0,025), wobei die Test-Statistik besser wurde, umso mehr Variablen miteinbezogen wurden. Hier deutet einiges darauf hin, dass die Modelle falsch bzw. unterspezifiziert wurden. Wahrscheinlich konnte aus diesem Grund auch keine optimale Anzahl an Variablen definiert werden. Hier wurden exemplarisch einige Modelle ausgewählt, die bei gegebener Anzahl an betrachteten Variablen die jeweils besten Statistiken erreichten.



### Parameterschätzer

Die Ergebnisse der Parameterschätzer der ausgewählten Modelle sind in Tabelle 17 dargestellt. Verweise im Text beziehen sich auf die Modellnummer (KN) in dieser Tabelle. In erster Linie war die realisierte Evenness von der Biomasse des Phytoplanktons abhängig. Der quadratische Terminus, der stets einen statistisch nachweisbaren Effekt auf die Evenness hatte, zeigt, dass bei höherer Biomasse die Evenness der Phytoplanktongemeinschaft überproportional abnahm. In den ausgewählten Modellen waren zusätzlich die Variablen Temperatur und  $I^*_m$  signifikant. Die Temperatur hatte einen positiven Effekt auf die Gleichverteilung der Organismen, der mittlere Lichtgenuss hingegen einen negativen Einfluss. Einen zwar statistisch nicht signifikanten aber dennoch konsistenten Effekt hatten die Diversität des Beutespektrums des Mesozooplanktons (FD) sowie der Einfluss der Störung der Schichtung bzw. der Flutung (linearer bzw. quadratischer Terminus von  $ED_{VC}$ ). In den ausgewählten Modellen zur Vorhersage der Diversität wurden stets der lineare sowie der quadratische Terminus der Phytoplanktonbiomasse beibehalten. Entsprechend den Vorzeichen war dies die Basis für die beobachtete unimodale Beziehung der Diversität zur realisierten Biomasse (vgl. Abbildung 24). Alle Modelle zeigten den signifikanten, positiven Einfluss der Temperatur auf die Diversität. In den 6-Variablen-Modellen wurde zusätzlich der positive Einfluss von Si:P nachgewiesen, im 7-Variablen-Modell die Diversität des Mesozooplanktons. Die zusätzlich beibehaltenen Variablen  $ED_{VC}$ ,  $ED_{VC}^2$  sowie  $I^*_m$  waren nicht oder nur marginal signifikant, wobei die erstgenannten Variablen kein konsistentes Verhalten an den Tag legten. Der mittlere Lichtgenuss hatte stets einen negativen Einfluss auf die Diversität.

Aus den schon erwähnten Gründen, war es schwer für die Vorhersage der Artenzahl Modelle objektiv auszusuchen. Mit Ausnahme der Modelle 0-186 und 0-188, die nur den linearen Terminus berücksichtigten, wurden in allen Modellen mit bis zu 5 Variablen die zwei Termini zur Phytoplanktonbiomasse beibehalten. Entsprechend den Parameterwerten zeigte sich entweder ein monotoner Anstieg der Artenzahl mit der realisierten Biomasse oder ein unimodaler Verlauf. Welche Parameter darüber hinaus zu betrachten waren, hing davon ab, welche Bedeutung den einzelnen Statistiken zugeteilt wurde. Modelle, die auf der Basis des  $r^2$  ausgesucht wurden, berücksichtigten stets  $I^*_m$  (Modelle 2-192, 2-190 und 2-168), wenngleich dieser Parameter nicht signifikant war. Wurde  $s^2$  betrachtet, so wurde der Einfluss des Mesozooplanktons deutlich (entweder direkt über die Biomassen oder über deren Diversität; vgl. Modelle 2-176, 2-167 und 2-166). In diesen Modellen wurden auch die meisten signifikanten Effekte einzelner unabhängiger Variablen gemessen. Modelle, die aufgrund der PRESS-Statistiken berücksichtigt wurden, deuteten auf den Einfluss von  $I^*_m$ , dem Einfluss der Störung ( $ED_{VC}^2$ ) und von Si:P hin. Die insgesamt beste PRESS-Statistik wurde für ein 7-Variablen-Modell erreicht (Modell 2-165), das beste  $s^2$  für ein 8-Variablen-Modell (Modell 2-164). Beide Modelle bilden sozusagen eine Zusammenfassung der Effekte, die bei Modellen mit weniger Variablen beobachtet wurden. Es wird der saisonale Effekt der Temperatur und

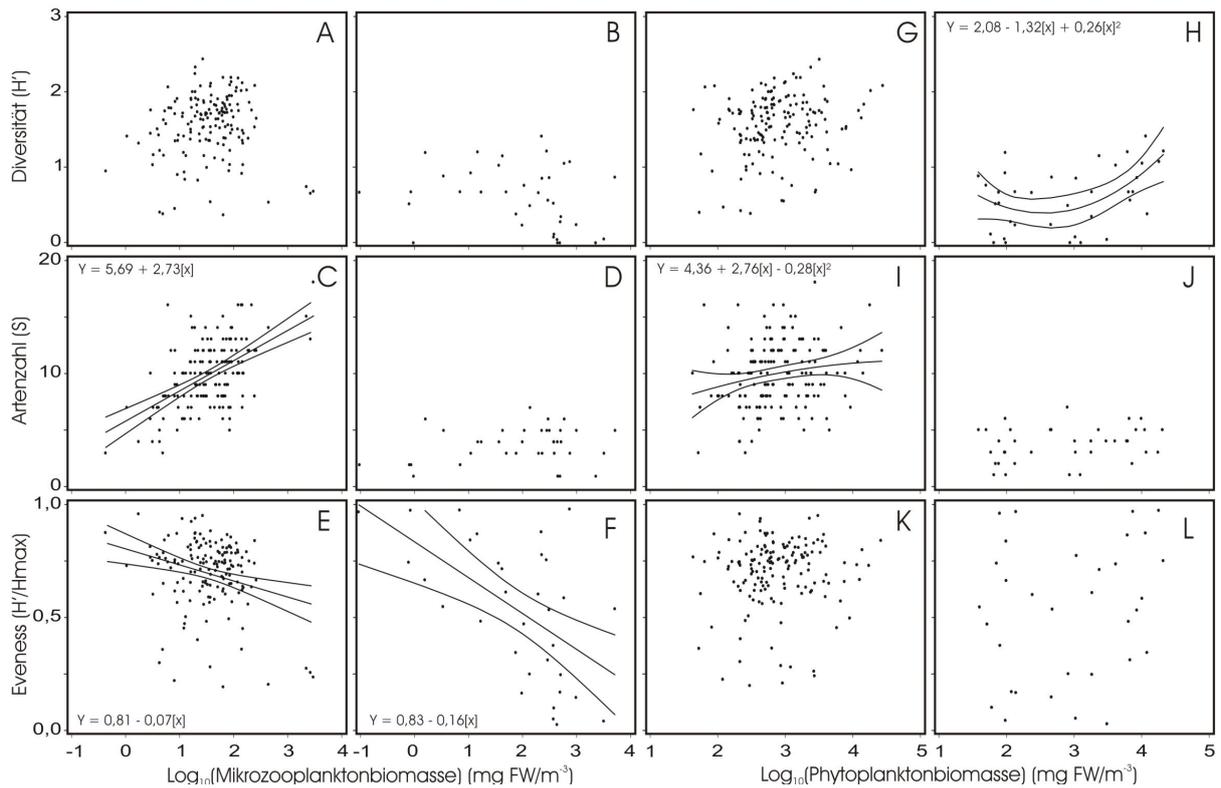


Abbildung 26: Beziehung zwischen der Diversität (A-B), der Artenzahl (C-D) sowie der Evenness (E-F) des Mikrozooplanktons und dem Logarithmus der Biomasse des Mikrozooplanktons (Parameter der linearen Regressionsmodelle in C):  $n: 156, r^2: 0,29, p < 0,001$ ; in E):  $n: 156, r^2: 0,07, p < 0,001$ ; in F):  $n: 33, r^2: 0,32, p < 0,001$ ). Beziehung zwischen der Diversität (G-H), der Artenzahl (I-J) sowie der Evenness (K-L) des Mikrozooplanktons und dem Logarithmus der Biomasse des Phytoplanktons (Parameter des quadratischen Regressionsmodells in H):  $n: 37, F: 5,97, p < 0,01$ ; in I):  $n: 156, F: 3,09, p < 0,05$ ). Alle Datenpunkte sind Mittelwerte des Epilimnions einzelner Probenahmen. Neutrale Standorte (pH < 4,5): A, C, E, G, I und K; saure Standorte (pH > 4,5): B, D, F, H, J und L. Alle Diversitätsindizes nach Shannon.

der wahrscheinlich strukturierende Effekt der Zusammensetzung der Zooplanktongemeinschaft deutlich. Diese Effekte führten dazu, dass der primär beobachtete Einfluss der Phytoplanktonbiomasse auf die Artenzahl an Signifikanz und Stärke verlor. Zu bemerken ist weiter, dass in einigen Modellen (Modelle 2-167, 2-166, 2-168, 2-165 und 2-164) eine unimodale Abhängigkeit der Artenzahl des Phytoplanktons auch in Bezug auf das Mesozooplankton zu beobachten war (jeweils linearer und quadratischer Terminus beibehalten).

#### 4.3.2 Das Zooplankton

Die Ergebnisse zu den Untersuchungen zur Beziehung zwischen der Diversität und der Produktivität bei Konsumenten sind in Abbildung 26 (Mikrozooplankton) und Abbildung 27 (Mesozooplankton) dargestellt.

#### Das Mikrozooplankton

Auf den ersten Blick wird deutlich, dass, je nachdem, ob die Biomasse des Mikrozooplanktons (Abbildung 26A-F) oder die des Phytoplanktons (Abbildung 26G-L) betrachtet wurde, unterschiedliche Muster auftraten. Unter neutralen Standortbedingungen

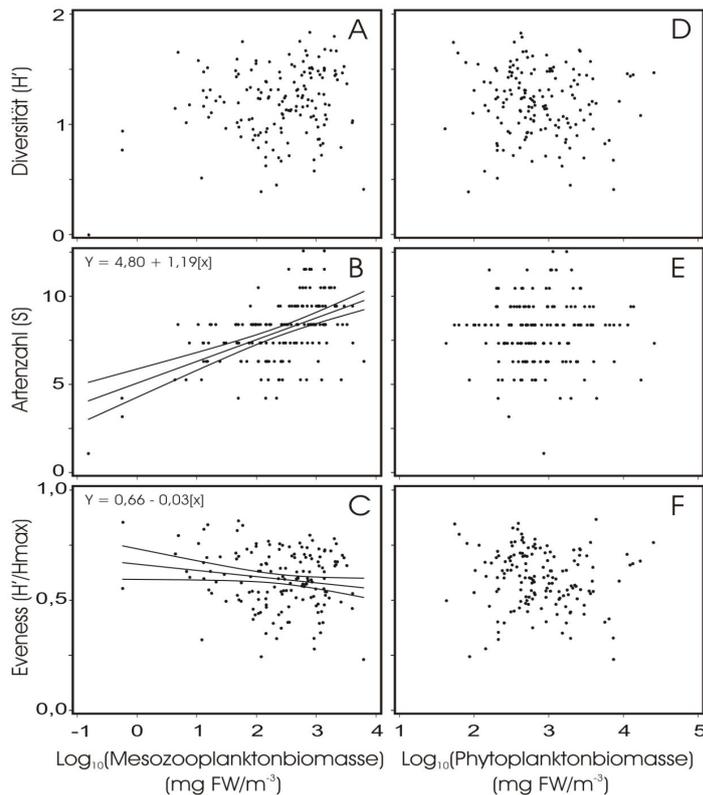


Abbildung 27: : Beziehung zwischen der Diversität (A), der Artenzahl (B) sowie der Evenness (C) des Mesozooplanktons und dem Logarithmus der Biomasse des Mesozooplanktons (Parameter der Regression in B): n: 155,  $r^2$ : 0,28,  $p < 0,001$ ; in F): n: 154,  $r^2$ : 0,03,  $p < 0,05$ ). Beziehung zwischen der Diversität (D), der Artenzahl (E) sowie der Evenness (F) des Mesozooplanktons und dem Logarithmus der Biomasse des Phytoplanktons. Alle Datenpunkte sind Mittelwerte des Epilimnions einzelner Probenahmen. Nur neutrale Standorte. Alle Diversitätsindizes nach Shannon.

folgte in keinem der betrachteten Fälle die Diversität der erwarteten unimodalen Beziehung. Auch ein lineares Modell konnte der Datenlage nicht angepasst werden. Für die Artenzahl hingegen war ein Anstieg mit steigender Biomasse des Mikrozooplanktons erkennbar (Abbildung 26C). Mit einem  $r^2$  von 0,29 war das lineare Regressionsmodell zwar besser als für das Phytoplankton (vgl. Abbildung 24B), deutet aber dennoch auf einen großen Anteil nicht erklärter Varianz hin. Im Gegensatz dazu war ein zwar schwach ausgeprägter, aber statistisch signifikanter unimodaler Verlauf der Artenzahl des Mikrozooplanktons bezogen auf die Biomasse des Phytoplanktons zu erkennen (Abbildung 26I). Die Evenness des

Mikrozooplanktons sank mit zunehmender Biomasse des Mikrozooplanktons (Abbildung 26E). Die Signifikanz des Modells beruhte hauptsächlich auf den wenigen Datenpunkten mit niedriger Evenness. Das  $r^2$  war dementsprechend niedrig (0,07). Bezogen auf die Biomasse des Phytoplanktons wurde keine Abhängigkeit zur Evenness nachgewiesen. Unter sauren Bedingungen war die Artenzahl ebenso wie die Diversität, verglichen mit den neutralen Standorten, stets gering. Die Evenness war sehr variabel. Signifikante Modelle wurden nur für die Evenness, bezogen auf die Biomasse des Mikrozooplanktons (F) und für die Diversität, bezogen auf die Biomasse des Phytoplanktons, ermittelt (U-förmige Beziehung, siehe Abbildung 26H). Trotz geringer Probenanzahl war erstere Beziehung relativ aussagekräftig ( $r^2$ : 0,32), der Vertrauensbereich der Erwartungswerte aber relativ breit.

### Das Mesozooplankton

Für das Mesozooplankton glichen die Trends denen des Mikrozooplanktons. 1) Es wurde weder auf Basis der Mesozooplanktonbiomassen, noch auf Basis der Biomassen des Phytoplanktons eine unimodale Beziehung zwischen Diversität und Biomasse nachgewiesen (siehe Abbildung 27A und D). 2) Die Artenzahl des Mesozooplanktons stieg mit

zunehmender Biomasse des Mesozooplanktons (Abbildung 27B). 3) Die Eveness nahm mit zunehmender Biomasse des Mesozooplanktons ab (siehe Abbildung 27C). Die ermittelten linearen Regressionen waren jedoch in beiden letztgenannten Regressionen stark von 3 Datenpunkten bei sehr niedriger Biomasse beeinflusst. Diese Datenpunkte bezogen sich auf Probenahmen im Winter 1999/2000 im TB Döbern, bei Bedingungen, die auf einen gewissen Einfluss durch säurehaltiges Grundwasser schließen lassen ( $\text{pH} < 6,2$ ). Wurden diese Punkte aus den Modellen weggelassen, war die Regression für die Artenzahl zwar weiterhin signifikant ( $p < 0,001$ ), das  $r^2$  sank aber von 0,28 auf 0,17. Die schon sehr lose Beziehung zwischen Eveness und Biomasse (das  $r^2$  betrug lediglich 0,03), war durch das Weglassen dieser Datenpunkte nur noch marginal signifikant ( $p: 0,09$ ). Bezogen auf die Biomasse des Phytoplanktons folgten weder Artenzahl noch Eveness einem bestimmten Trend.

## 5. Diskussion

### 5.1 Die Odumschen Kriterien

In diesem Abschnitt werden die Ergebnisse zum Kriterienkatalog von Odum diskutiert. Es werden nacheinander die Aspekte zur Reifung, zum Einfluss des Säurestress und zur Ausprägung von Kreuzeffekten in Zusammenhang mit der Flutung sowie zuletzt die Auswirkungen des Hochwassers betrachtet.

#### 5.1.1 Die Reifung

##### a) Allgemeine Betrachtung

Von den insgesamt 19 Parametern (entsprechend 7 Kriterien der Odumschen Zusammenstellung) entwickelten sich über den Zeitraum 1999 bis 2002 nur 4 Parameter gemäß den Erwartungen. Bezogen auf den Zeitraum 2000 bis 2002 waren es 9 Parameter. In Abschnitt 4.2.2.a) wurde die Problematik der subjektiven Einschätzung in der Bewertung der statistischen Ergebnisse angesprochen. In einigen Fällen, z.B. beim  $r^2$  der Spektren oder der funktionellen Diversität, beruhte das Fazit auf statistisch nachweisbaren Unterschieden zwischen einzelnen Jahren, aber nicht zwischen den Endpunkten des angenommenen Reifungsprozesses. In der Tat führt eine striktere Auslegung der Entscheidungskriterien lediglich zu 3 (1999-2002) bzw. 4 (2000 bis 2002) statistisch nachweisbaren Effekten. Die Einschätzung zur Aussagekraft dieser Ergebnisse ist erschwert, weil nur sehr wenige Vergleichsuntersuchungen zu aquatischen Ökosystemen existieren, die systematisch Ökosystemeigenschaften in Bezug auf den Reifungsprozess untersucht haben. Zu den wenigen systematischen Untersuchungen terrestrischer Pflanzengemeinschaften gehört die Arbeit von Kutsch et al. (1998). Es handelt sich um einen Vergleich zwischen Ökosystemen, denen eine subjektive Einstufung des Reifegrades vorangeht, von kultivierten Feldern über Trockenrasengemeinschaften und Feuchtwiesen zu Erlenwäldern. Einige Parameter, wie die Artenzahl von Pflanzen und Bodentieren sowie energetische Aspekte (Wasserspeicherung und Evapotranspiration), nahmen deutlich entlang des Reifegraden zu. Andere Kriterien zur Speicherung von Nährstoffen und den realisierten Biomassen trennten Kultur- und Graslandschaften von den Wäldern, konnten aber innerhalb der Kultur- und Graslandschaften nur selten konsistente Unterschiede zeigen. Ebenso verhielt es sich mit den Eigenschaften zu den Stoffflüssen. Von den insgesamt über 40 getesteten Parametern wurden nur 7 als verallgemeinerungsfähig für die Beschreibung des gerichteten Reifungsprozesses erachtet. Für die anderen Parameter waren die Ergebnisse nicht eindeutig oder konsistent genug. Die einzige Zusammenstellung, die auch aquatische Systeme beinhaltet, ist aber die Arbeit von Christensen (1995). Er hat sowohl Aspekte, die aus energetischen Modellen abgeleitet wurden, als auch erfassbare biologische Größen, entsprechend den Reifungskriterien von Odum, miteinander verglichen. Auch hier handelt es sich um eine Vergleichsuntersuchung

unterschiedlicher Systeme. Christensen kommt zu dem Ergebnis, dass vor allem für aquatische Systeme gilt, dass eine Einordnung der Standorte, beruhend auf die Odumschen Kriterien, die subjektive Einschätzung des Reifegrades der untersuchten Ökosysteme gut widerspiegelt. In einigen Fällen decken sich die Ergebnisse auch mit der Einordnung nach thermodynamischen Kriterien. Leider sind keine Angaben zu den einzelnen Parametern verfügbar. Es scheint aber wie in der hier vorliegenden Arbeit der Fall zu sein, dass kein Parameter allein hervorgehoben werden kann, sondern nur ein Vergleich möglichst vieler Parameter Einsichten in den Reifungsprozess auf der Basis biologischer Beobachtungsreihen ermöglicht.

#### b) Die einzelnen Kriterien

Nachdem der Kriterienkatalog als Ganzes betrachtet worden ist, soll hier die Relevanz der einzelnen Parameter bewertet werden. Welche Kriterien liefern aussagekräftige Ergebnisse und sind deshalb für weitere Untersuchungen des Reifungsprozess empfehlenswert? Bis auf wenige Ausnahmen fokussiert die Diskussion auf den reduzierten Betrachtungszeitraum von 2000 bis 2002.

#### **Diversitätskomponenten**

Für die Artenzahl und die Diversität wurde im Zeitraum von 2000 bis 2002, bezogen auf die gesamte Gemeinschaft und das Phytoplankton, eine signifikante Erhöhung festgestellt. Für die Mesozooplanktongemeinschaft wurde für keinen Parameter, für die Mikrozooplanktongemeinschaft lediglich für die Diversität ein signifikanter Effekt gemessen. Es sei hier angemerkt, dass das Phytoplankton die bei weitem artenreichste Gruppe der drei untersuchten Planktonfraktionen darstellt (siehe Abbildung 15). Die Effekte, die für die gesamte Gemeinschaft gemessen wurden, spiegeln die enge Beziehung zwischen der Artenzahl und Diversität des Phytoplanktons und der der gesamten Gemeinschaft. Eine lineare Regression ergab einen hochsignifikanten Zusammenhang zwischen der Artenzahl sowie der Diversität des Phytoplanktons im Verhältnis zur gesamten Gemeinschaft ( $r^2$ : 0,78 bzw. 0,79;  $p < 0,001$ ;  $n$  jeweils 84). Des Weiteren scheint es Unterschiede in der Geschwindigkeit der Besiedelung zwischen Organismengruppen gegeben zu haben. Für das Mikro- und Mesozooplanktongemeinschaft erfolgte der Anstieg der Artenzahl sprunghaft und blieb während des Beobachtungszeitraumes konstanter. Für das Phytoplankton hingegen erfolgte der Anstieg im TB Mühlbeck 1999 zwar sehr rasch, unterlag aber im weiteren Verlauf der Flutung ausgeprägten saisonalen Schwankungen. Der Anstieg des mittleren Wertebereichs der Artenzahl ist an der Zunahme der Minima außerhalb der Vegetationsperiode zu erkennen (siehe Abbildung 15). Die nahe liegende Erklärung mag die unterschiedliche Mobilität der Planktongruppen sein. Es ist bekannt, dass die Besiedelung von neu entstandenen Systemen eng mit dem Migrationspotential von Organismen verknüpft ist (Turner et al., 1998, Havel & Shurin, 2004). Das Phytoplankton unterliegt einer stetigeren

Anpassung an die vorherrschenden Umweltbedingungen, da sie bis auf einige Ausnahmen (Vertikalwanderungen bei begeißelten Algen, Sommer & Gliwicz, 1986, oder bei Blaualgen, Reynolds, 1997) nicht in der Lage sind, aktiv ungünstige Situationen zu vermeiden. Sie sind vorrangig auf die passive Verfrachtung der sich bewegenden Wassermassen angewiesen (Lampert & Sommer, 1999). Da importierte, nicht lebensfähige Arten schnell zugrunde gehen, kann die Artenzahl nur ansteigen, wenn für stetigen Nachschub gesorgt ist. Das Zooplankton hingegen kann sich schnell aktiv bewegen, wobei hier das Migrationspotential bei den größeren Crustaceen am höchsten ist. In Anlehnung an Lawtons (1999) Aussagen, stellen die Immigration und der Import von Arten aus dem regionalen Pool die erste Wirkungsebene des Umweltfilters für die Besiedelung von Standorten dar. Dies gilt aber nur dann, wenn die Bedingungen für das Wachstum und die Vermehrung der Organismen günstig sind. Da die Epilimnien der TB erst 2001 vollständig verbunden waren, scheint bis zu diesem Zeitpunkt ein horizontaler, bidirektionaler Wasseraustausch zwischen den TB von untergeordneter Bedeutung für die Besiedelungshistorie und die Entwicklung der Artenzahl zu sein.

Zur Diskussion weiterer Aspekte, die einen Einfluss auf die Diversitätskomponenten haben können, sei an dieser Stelle auf den Abschnitt 5.2 verwiesen, in dem die Beziehung zwischen Artenzahl, Diversität und Evenness sowie biotischen und abiotischen Steuergrößen betrachtet wird.

### **Mittlere Organismengröße**

Die aktivitätsgewichtete mittlere Größe der Organismen fasst Informationen zur Größe und zu den metabolischen Eigenschaften der Organismen in einem Parameter zusammen. Im Wesentlichen gibt sie Auskunft über 4 Kriterien der Zusammenstellung von Odum wieder. Es handelt sich dabei um die Organismengröße (Kriterium 13 aus Tabelle 1), die Lebenszyklen (Kriterium 14) und die Austauschrate zwischen Organismen und der Umwelt (Kriterium 16). Bis zu einem gewissen Grad gibt die aktivitätsgewichtete mittlere Körpergröße auch Auskunft über die Wachstumsform (r-K-Selektion – Kriterium 18), da z.B. Ciliaten gegenüber größeren Organismen (Rotatorien, Copepoden) als eher r-selektiert gelten. Innerhalb der Crustaceen hingegen gelten, trotz ähnlicher Größe, Daphnien als r-selektiert, wohingegen Copepoden eindeutig K-selektiert sind (Tilzer, 2000). Ein Blick auf die Zusammensetzung der Planktongemeinschaft vermittelt sehr schnell, warum die Ergebnisse nicht eindeutiger ausfallen. Für das Zooplankton kommt es schon sehr rasch zu einer ausgeprägten Dominanz der Crustaceen gegenüber dem Mikrozooplankton. Dementsprechend ist die Antwort des Parameters „aktivitätsgewichtete mittlere Größe“ nicht sehr ausgeprägt. Für das Phytoplankton sind kleinere Organismen nur in 1999 dominant. Sehr rasch aber kommt es zu einem Wechsel der Gemeinschaft zu Gunsten coenobium-bildender Kieselalgen, was eine Zunahme der mittleren Größe nach sich zieht. Odum (1969, 1985) und Rapport et al. (1985) behaupten zwar, dass junge und/oder gestörte Systeme durch eine geringe Organismengröße charakterisiert sind. Eine erhöhte NS-Zufuhr, wie sie in der Goitsche durch die Flutung zu

beobachten war, kann solche Trends aber umkehren (Schindler, 1990, Cottingham & Carpenter, 1998).

### **Nischendifferenzierung - Funktionelle Diversität**

Ebenso wie die aktivitätsgewichtete mittlere Größe der Organismen mehr Informationen als einfache Diversitätsindizes liefert, so beinhaltet die funktionelle Diversität (FD) Informationen zur Größe, zum Nahrungsspektrum und zum Nahrungsaufnahmemodus des Zooplanktons. Die funktionelle Diversität nahm über den Zeitraum 1999 bis 2002 aber ebenso für den Zeitraum 2000 bis 2002 im Mittel zu, wenn auch nicht durchgehend. Dies entspricht einem komplexeren Nahrungsgefüge, da Energie und Nährstoffe über verschiedene Wege entlang der Nahrungskette weitergereicht werden können. Die Ergebnisse von FD, der funktionellen Diversität des Zooplanktons, sind auch durchaus konsistent, wenn man den Beitrag dominanter und nicht-dominanter Arten betrachtet. So ist der Anteil an FD, der von dominanten Arten beigetragen wird, relativ konstant. Diese Arten sind wahrscheinlich entscheidend an der Aufrechterhaltung des trophischen Gefüges beteiligt. Hingegen ist der Anteil von sub-dominanten oder rezedenten Arten weitaus variabler. So steigt im TB Mühlbeck von 2000 bis 2002 der Anteil von FD der sub-dominanten und rezedenten am FD der gesamten Gemeinschaft stetig an. Im Sinne der „insurance hypothesis“ (Walker et al., 1999, Yachi & Loreau, 1999) ist dies mit einer Zunahme der Stabilität eines Systems gleichzusetzen (im Sinne von Resistenz – Aufrechterhaltung der Funktionalität, siehe z.B. Lampert & Sommer, 1999). Je mehr Komponenten eine spezielle Funktion erfüllen (also umso höher FD), umso höher ist die Wahrscheinlichkeit, dass einige dieser Arten nach einer Störung weiter im Ökosystem vorhanden sind (Vielfalt der „functional response traits“) und dass die erforderlichen Funktionen aufrechterhalten werden können (Vielfalt der „functional effect traits“ – siehe auch Hooper et al., 2005).

Das Problem bei der Auswertung der Ergebnisse der funktionellen Diversität ist, dass der Zugewinn an Informationen zur Komplementarität des Nahrungsspektrums der gesamten Gemeinschaft wahrscheinlich nur eingeschränkt zur Geltung kommt. Mit der Zuweisung des Beutespektrums der einzelnen Organismen werden eine Reihe von Annahmen getroffen. Es ist aber zum Beispiel bekannt, dass das optimale Futterspektrum nicht unbedingt dem tatsächlich realisierten Spektrum gleichzusetzen ist (Tessier et al., 2000). Deshalb wurde darauf geachtet, dass sowohl der Mittelwert als auch der Wertebereich der betrachteten funktionellen Eigenschaft berücksichtigt wurde (laut Diaz & Cabido, 2001, eine der wichtigsten Voraussetzungen zur Ermittlung der Maße für die funktionelle Diversität). Zu FD ist aus methodischen Gesichtspunkten anzumerken, dass eine gewisse Abhängigkeit zur Artenzahl nicht ausgeschlossen werden kann (Petchey & Gaston, 2002, Weithoff, 2003). Aus diesem Grund wurden nur wenige Eigenschaften der Organismen zur Ermittlung von FD herangezogen, da mehr Eigenschaften in der trait matrix (siehe Abschnitt 3.3.2c) die Wahrscheinlichkeit eines Zusammenhanges mit der Artenzahl erhöhen (Petchey & Gaston, 2002). Dies ist dadurch bedingt, dass dann die Wahrscheinlichkeit steigt, dass funktional

ähnliche Arten, aufgrund vieler nur geringer Unterschiede, in Summe eine überproportionale Erhöhung von FD zur Folge haben. Bei wenigen berücksichtigten Eigenschaften wird dieser Effekt jedoch minimiert. Problematisch hingegen ist aber die fehlende Gewichtung der einzelnen Arten in ihrem Beitrag zu FD. Eine den realisierten Biomassen entsprechende Gewichtung führt aber dazu, dass sich FD ähnlich dem Shanon-Weaver-Index ( $H'$ ) verhält (Petchey & Gaston, 2002). Deshalb wurde darauf verzichtet.

Bei  $FD_{norm}$  ist ein Effekt der Abhängigkeit zur Artenzahl auszuschließen (Weithoff, 2003).  $FD_{norm}$  zeigt an, wie eng die ökologischen Nischen der Organismen zueinander liegen. Mit der Flutung kommt es zu einem raschen Abfall von  $FD_{norm}$ , der einer Zunahme der kompetitiven Interaktionen zwischen Organismen gleichkommt. Die aus Tabelle 13 zu entnehmenden Unterschiede im Zeitraum 1999 bis 2002 können nicht im Sinne eines weiteren Reifungsprozesses (d.h., einer weiteren Zunahme von  $FD_{norm}$  und somit einer Zunahme der Interaktionen zwischen Organismen) gedeutet werden.

### **Nutzung der Ressourcen**

Für die Deutung des Verhältnisses von realisierter Biomasse zu den Gesamtposphorkonzentrationen (BM/TP) wird in einem ersten Schritt angenommen, dass der gesamte Phosphor für die Organismen verwertbar ist. Weil eisengebundener Phosphor mit Einsetzen der Neutralisierung aus der Wassersäule entfernt worden ist, erscheint diese Annahme gerechtfertigt (Schultze, pers. Mitteilung). Die Frage nach der Menge an Phosphor die in Form von Detritus oder nicht lebensfähiger Organismen zu Beginn der Flutung durch Sedimentation aus dem Epilimnion entfernt wurde, muss unbeantwortet bleiben. Statistisch signifikante Veränderungen von BM/TP wurden nur über den Zeitraum 1999 bis 2002 festgestellt. 1999 war der Wertebereich dieses Parameters signifikant niedriger als in den späteren Jahren. Von 2000 bis 2002 ist kein Trend statistisch nachweisbar. Allerdings deuten die hier dargestellten Ergebnisse darauf hin, dass unter sauren Bedingungen und bei anhaltender Störung der Schichtung durch die Flutung das Verhältnis von BM/TP niedriger war als nach Beendigung der Flutung (vgl. Abschnitt 4.2.2). In den Jahren 2002 und 2003, mit Ausnahme der Probenahmen unmittelbar nach dem Hochwasser, lag das mittlere BM/TP-Verhältnis je nach TB und Jahr zwischen 27:1 und 58:1 und lag somit meist höher als in den Vorjahren und nahe dem Redfield Verhältnis (Gewichtsverhältnis von C:TP von 41:1, entsprechend einem molaren Verhältnis von 106:1). Für marine Phytoplanktongemeinschaften entspricht dieser Wert dem mittleren zellinternen, stöchiometrischen Verhältnis dieser beiden Nährstoffe (Redfield et al., 1963). Es spricht also einiges für eine Optimierung der Nutzung der Ressourcen innerhalb der Planktongemeinschaft im Laufe eines angenommenen Reifungsprozesses. Für das Seston von Seen deuten Ergebnisse aus der Literatur auf deutliche Abweichungen von diesem „optimalen“ Wert, auch für „reife, ungestörte“ Systeme (Gächter und Bloesch, 1985). So ermittelte z.B. Hochstädter (2000) für das Seston des Bodensees ein molares C:P-Verhältnis zwischen ca. 200:1 im ersten Halbjahr und bis zu 450:1 in den Sommer- und Herbstmonaten.

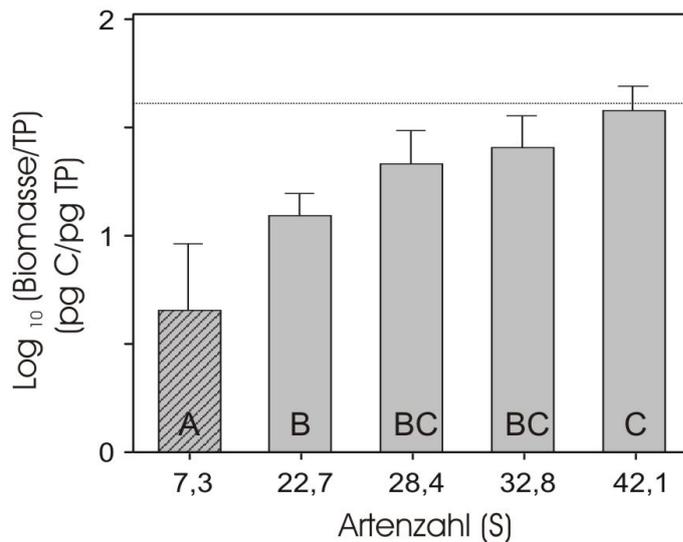


Abbildung 28: Darstellung des Mittelwertes und einfacher Standardabweichung des Logarithmus des Verhältnis von realisierter Biomasse zu TP aufgetragen gegen den Klassenmittelpunkte der Artenzahl der Gesamtgemeinschaft. Die Gruppierung erfolgte nach aufsteigender Artenzahl (schraffierte Säule: nur saure Standorte). Unterschiedliche Buchstaben an der Säulenbasis zeigen signifikant unterschiedliche BM/TP-Verhältnisse auf Basis einer einfaktoriellen ANOVA (Posthoc-Test: Scheffe-p < 0,05). Die horizontale Linie zeigt das C:P-Verhältnis von 106:1, entsprechend dem Redfield ratio. Klassenmittelwerte des entsprechenden molaren BM/TP-Verhältnisses (in aufsteigender Reihenfolge: 11:1, 32:1, 54:1, 65:1, 96:1).

Andere Autoren geben ähnliche Wertebereiche an (z.B. Gächter und Bloesch, 1985, Hessen, 1989). Ein direkter Vergleich mit diesen und anderen Ergebnissen aus der Literatur ist aufgrund der methodischen Unterschiede in der Ermittlung der Nährstoffgehalte schwer möglich. Ein so niedriges Verhältnis von Kohlenstoff zu Phosphor, wie es in der Goitsche beobachtet wurde, würde auf ein ausreichendes Angebot an Phosphor deuten. Dies erscheint in Anbetracht der geringen Absolutkonzentrationen von gelöstem reaktivem Phosphor unwahrscheinlich.

Um zu überprüfen, ob das Kriterium BM/TP dennoch korrekt formuliert wurde, wurde dieser Parameter auf

eine Abhängigkeit zur Artenzahl untersucht. Laut den Vorhersagen von Tilmans Modell der Nischendifferenzierung (Tilman et al. 1997, Tilman 1999) nimmt mit steigender Artenzahl der Nutzungsgrad der Ressourcen zu. In der Goitsche stieg das Verhältnis von Biomasse zu TP signifikant mit zunehmender Artenzahl (siehe Abbildung 28: ANOVA: FG: 4,131; F: 16,26; p<0,001), wobei hier auch saure Standorte mit einbezogen wurden. Bei Betrachtung der Einzelwerte, die Abbildung 28 zugrunde liegen, entwickelt sich BM/TP ähnlich einer Sättigungsfunktion (Daten nicht dargestellt). Dies entspricht dem theoretischen Verlauf von sich asymptotisch einem Maximum nähernden Prozessraten mit steigender Artenzahl (entsprechend der „redundant species hypothesis“ - siehe Vitousek & Hooper, 1993). Ähnlich wie für die Entwicklung von BM/TP während des Flutungsverlaufes nähert sich mit steigender Artenzahl das molare Verhältnis von C:TP dem Wert von 106:1.

Um die Ergebnisse zur Entwicklung von BM/TP während des Flutungs- und Neutralisationsprozesses zu deuten, möchte ich zwei Aspekte hervorheben. 1) Das C:P-Verhältnis variiert stark zwischen Planktongruppen. So zeigen Algen meist höhere C:P-Verhältnisse als Zooplankter auf. Wohingegen Bakterien die geringsten C:P-Verhältnisse aufweisen (vgl. Hochstädter, 2000). Die maximalen BM/TP-Verhältnisse wurden in der Goitsche während der Biomassemaxima der Kieselalgen erreicht, zu den Zeitpunkten also an denen das Phytoplankton bis zu 90% der Gesamtbiosmassen ausmachte. Ein weiterer Anhaltspunkt für die Abhängigkeit des BM/TP-Verhältnis von der Zusammensetzung des Planktons ist, dass die niedrigsten Werte im TB Döbern im Jahr 2000 gemessen wurden,

wobei die Bakterien durchschnittlich 45% der Gesamtbiomasse darstellten. Das BM/TP-Verhältnis lag hier bei ca. 10:1. Doch der Anstieg der mittleren BM/TP-Verhältnisse während des Flutungsverlaufes kann nicht allein mit dem Einfluss der Planktonzusammensetzung erklärt werden. 2) Sterner et al (1997) und Dickman et al. (2006) weisen beide auf die Bedeutung der Lichtverhältnisse in Bezug auf die Effizienz der Aufnahme von Ressourcen hin. Gemäß ihrer „light-nutrient hypothesis“ sind Systeme mit einem hohen Verhältnis von Lichtenergie zu Nährstoffen (Konzentration und/oder Verfügbarkeit) durch eine kohlenstoffreiche Basis der Nahrungskette charakterisiert. Hingegen tendieren Systeme mit einem geringen Verhältnis von Licht zu Nährstoffen zu einem höheren Anteil inkorporierter Nährstoffe und damit zu einem niedrigen C:P-Verhältnis. In der Goitsche stieg im TB Mühlbeck das Verhältnis von euphotischer Tiefe zur Durchmischungstiefe ( $z_{REL}$ ) im Jahresmittel von  $1,08 \pm 0,29$  auf  $4,14 \pm 3,16$  im Zeitraum von 2000 bis 2002 (Messungen innerhalb der Vegetationsphase). Eine ähnliche Entwicklung ist auch für das TB Niemeck zu beobachten, wobei unter sauren Bedingungen in 1998 das Verhältnis bei  $0,62 \pm 0,32$  lag. Mit der voranschreitenden Verbesserung des Lichtklimas stiegen auch die BM/TP-Verhältnisse. Unter Berücksichtigung aller Probenahmen innerhalb der Vegetationsperiode wurde eine positive Beziehung zwischen dem BM/TP-Verhältnis und  $z_{REL}$  ermittelt ( $\log_{10}(BM/TP) = 1,17 + 0,66 \cdot \log_{10}(z_{REL})$ ; n: 75;  $r^2$ : 0,17;  $p < 0,001$ ). Besonders deutlich sind die Auswirkungen des Hochwassers zu erkennen. In allen drei TB verschlechterten sich mit dem Hochwasser die Lichtverhältnisse, wobei  $z_{REL}$  von durchschnittlich  $3,48 \pm 2,12$  auf  $1,27 \pm 1,21$  sank (Mittelwert der Vegetationsperiode 2002 vor und nach dem Hochwasser). Gleichzeitig sank BM/TP von durchschnittlich  $34,5 \pm 11,8$  auf  $24,7 \pm 22,8$ . Somit bestätigen die Ergebnisse aus der Goitsche die Vorhersagen der „light-nutrient hypothesis“. Sie bestätigen auch den additiven Charakter des Effektes von gleichzeitigen Veränderungen der Lichtverhältnisse und der Nährstoffzufuhr auf die BM/TP-Verhältnisse von Planktongemeinschaften (vgl. Urabe et al., 2002).

Zusammenfassend kann festgehalten werden, dass die Entwicklung des BM/TP-Verhältnisses nur insofern den Reifungsprozess widerspiegelt, als dass eine Erhöhung der Diversität, wie sie im Laufe der Flutung der Goitsche beobachtet wurde, das Antwortpotential der Gemeinschaft auf veränderte Licht- und Nährstoffbedingungen erhöhen kann (Dickman et al., 2006). Ein direkter Zusammenhang zwischen der Effizienz der Nutzung der Ressourcen und dem Reifestadium einer Gemeinschaft, wie ihn Odum (1969) beschreibt, kann anhand der vorliegenden Ergebnisse nur unzureichend belegt werden.

In Bezug auf die Effizienz der Nutzung der Ressourcen wurden neben Daten zu den inkorporierten Nährstoffen (BM/TP) auch Daten zur Entwicklung der gelösten Nährstoffe herangezogen. Für die Summe an gelösten Stickstoffverbindungen sowie dem gelösten reaktiven Silizium wurde für Probenahmen außerhalb der Vegetationsphase im TB Mühlbeck ein statistisch signifikanter Rückgang der mittleren Konzentrationen beobachtet<sup>i</sup> (siehe

---

<sup>i</sup> : Für Probenahmen während der Vegetationsperiode wurde zwischen den Jahren kein signifikanter Rückgang beobachtet. Die zu Beginn der Vegetationsphase unterschiedlich hohen Siliziumkonzentrationen wurden sehr rasch aufgebraucht und lagen den Rest der Vegetationsphase in allen Jahren auf einem ähnlich niedrigen Niveau.

Abbildung 3 und Abbildung 4). Getestet wurde dies anhand eines Mann-Whitney-U-Test ( $p$  jeweils  $< 0,001$ ). Nach Tilman et al. (1997) ist dieses Phänomen einer erhöhten Ressourcenutzung gleichzusetzen. Mit steigender Diversität nimmt die Komplementarität in der Ausnutzung von unterschiedlich verfügbaren Ressourcen, ebenso wie die Bedeutung facilitativer Prozesse zwischen Arten, zu (overyielding sensu Hooper et al., 2005). Laut Odum (1969) ist ein Rückgang nicht konsumierter Nährstoffe ein Kriterium der Reifung von Ökosystemen. Der Rückgang des Siliziums ist zweifelsohne auf die Aufnahme und anschließende Sedimentation durch die hohen Kieselalgenpopulationen und der geringen Remineralisierung von Silizium während der Wintermonate zurückzuführen (Heinen & McManus, 2004), vor allem bei einer gering ausgeprägten benthischen Besiedelung (Gibson et al., 2000), wie es in der Goitsche der Fall war (Schultze, pers. Mitteilung).

### **Energieweitergabe und Entkopplung zwischen Produktion und Konsumtion**

Die Untersuchung der Ausprägung von Biomassegrößenspektren erlaubt Rückschlüsse auf die Struktur von Planktongemeinschaften und auf die Effizienz, mit der Energie entlang des Größengradienten weitergeleitet wird (Gaedke, 1992, Tittel et al. 1998). Es bietet sich an, Biomassegrößenspektren für die Ermittlung des Reifegrades von Ökosystemen zu verwenden, da eine Abhängigkeit zwischen Eigenschaften der Spektren und der Trophie von Ökosystemen (Sprules & Munavar, 1986), physikalischer Störungen (Wen, 1995, Garcia et al., 1995, Quintana et al., 2002) und dem (chemischen) abiotischen Stress, dem Organismen ausgesetzt sind (Gasol et al., 1991), nachgewiesen werden konnte. Mit steigender Störung (oder Stress) oder zunehmendem Eintrag von Nährstoffen sinkt die Steigung einer linearen Anpassung normalisierter Spektren. Lücken oder Biomassemaxima in den Spektren, die ein Anzeichen für einen nicht-kontinuierlichen Transfer von Materie sind, werden als Abweichung des Ökosystems von einem möglichen Gleichgewicht interpretiert (Sprules & Munavar, 1986, Cozar et al., 2003). Zur Bewertung dieser Abweichung vom Gleichgewicht dient das  $r^2$  der linearen Anpassung an den normalisierten Spektren. In der Goitsche hätte man, entsprechend diesen Erwartungen, einen Anstieg der Steigung und des  $r^2$  beobachten müssen.

Die Ergebnisse zur Steigung der Spektren zeigten keine Unterschiede, weder über den kompletten, noch über den reduzierten Beobachtungszeitraum. Wahrscheinlich spielten hier der entgegengesetzte Effekt der abnehmenden Ressourcenkonzentrationen (d.h., Abnahme der Steigung) und der zunehmenden Reifung (d.h., Erhöhung der Steigung) eine wesentliche Rolle. Nicht zu vernachlässigen ist aber der idiosynkratische Effekt, verursacht durch die unterschiedliche Stärke der Dominanz der Daphnien im Zeitraum 2000 bis 2002. Tittel et al. (1998) zeigten, dass hohe Daphnienbestände (Biomasse  $> 0,5$  mg Frischgewicht(FW)/L) zu einer weniger negativen Steigung von normalisierten Spektren führen. Eine ähnlich ausgeprägte Dominanz wurde z.B. in 2001 beobachtet, mit fast anhaltend hohen Biomassen des Mesozooplanktons um 1 mg FW/L, die zu einem maßgebenden Anteil aus *Daphnia hyalina* bestanden. Aus Abbildung 21 ist die ausgeprägte Saisonalität der Steigung der

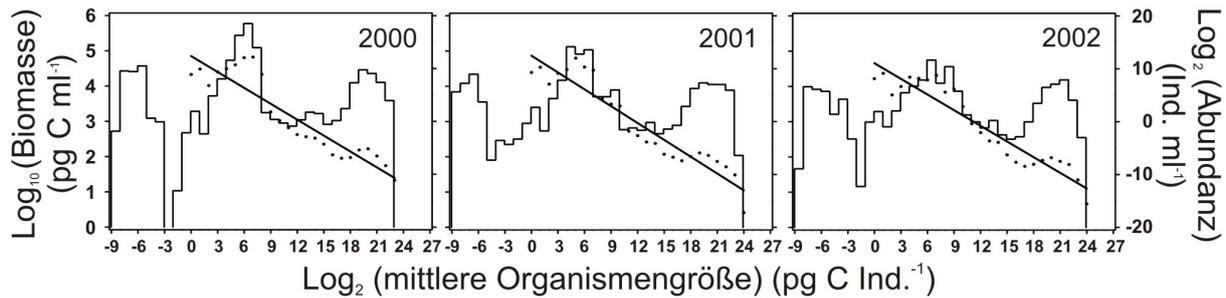


Abbildung 29: Entwicklung der Biomassegrößenspektren im TB Mühlbeck im Zeitraum von 2000 bis 2002. Dargestellt sind kumulative Sheldon-Typ-Spektren (Balken) sowie normalisierter reduzierter Spektren für die Größenklassen 0 bis 24 (Punkte) und die ermittelte lineare Regression (Linie). Die Spektren wurden als Mittelwert der Vegetationsphase der einzelnen Jahre berechnet. Siehe weitere Erläuterungen im Abschnitt Methoden.

Spektren zu erkennen, die in Ansätzen den Ergebnissen von Gaedke (1993) entspricht. Durch eine unterschiedliche Beprobungsdichte und der Verkürzung des Untersuchungszeitraumes (wegen der Angleichung an das Jahr 2002) kann es sein, dass sich die optisch wahrnehmbare Erhöhung der Steigung der Spektren (siehe Abbildung 21) nicht erfassen ließ.

Die Ergebnisse zur Entwicklung der Güte der linearen Anpassung an die Biomassegrößenspektren ließ eine Verbesserung des  $r^2$  mit zunehmender Reifung nur erahnen. In 2002 war das  $r^2$  zwar signifikant höher als in 2001, gegenüber 2000 wurde aber kein Unterschied festgestellt. Ein Blick auf die graphische Darstellung der Spektren zeigt, dass subjektiv ein anderes Bild vermittelt wird (siehe Abbildung 29). Hervorzuheben sind die extrem ausgeprägten Biomassemaxima in den Größenklassen (GK) 4 bis 8, die den Kieselalgen entsprechen. In Abbildung 29 sind die normalisierten Spektren, ermittelt über die Vegetationsperiode, dargestellt. Zum Testen der statistischen Signifikanz wurde jedoch die saisonale Entwicklung betrachtet. Hier kam es im Jahr 2002 zu größeren Schwankungen des  $r^2$  im Jahresverlauf. Um diese methodischen Probleme zu umgehen, wurden Vertrauensbereiche für die Jahresmittelwerte der Steigung und des  $r^2$  ermittelt. Hierfür wurde auf das Jackknife-Verfahren zurückgegriffen (Crowley, 1992). Im Wesentlichen besteht das Verfahren darin, den Parameter (Steigung oder  $r^2$ )  $n$  mal zu berechnen, nachdem jede  $i$ -te Beobachtung ausgeschlossen wurde ( $n$ : Anzahl tatsächlicher Beobachtungen, in diesem Fall die Probenahmen und  $i : 1 \rightarrow n$ ). Die Pseudowerte ( $\kappa_i$ ) für jede ausgelassene Beobachtung  $i$  werden folgendermaßen berechnet:

$$\kappa_i = k - (n - 1)(k_{-i} - k),$$

mit  $k$ , dem ermittelten Parameterwert bei Betrachtung aller Beobachtungen und  $k_{-i}$ , dem Parameterwert nach Ausschluss der  $i$ -ten Beobachtung. Es kann anschließend ein Jackknife-Schätzwert für den betrachteten Parameter ermittelt werden. Im vorliegenden Fall wurden aber direkt die ermittelten Pseudowerte für das Testen einer signifikanten Entwicklung verwendet (siehe Crowley, 1992). Mittels dieses Verfahrens wurde zwar nachträglich anhand einer einfaktoriellen ANOVA für die Steigung der Spektren im Zeitraum 2000 bis 2002 kein Unterschied ermittelt, aber die gleiche Statistik zeigte eine signifikante Verbesserung des  $r^2$  der linearen Anpassung von 2000 bis 2002 (ANOVA  $p < 0,001$ , FG: 2,13, F: 21,92), wobei die

Unterschiede zwischen aufeinander folgenden Jahren stets signifikant waren (Ergebnisse eines Tukey-Tests).

Zur Saisonalität sei noch angemerkt, dass es sporadisch zur massiven Sedimentation der Kieselalgen kam. Dies wirkte sich in einer Verflachung der Spektren aus und führte zu weniger negativen Steigungen. Dies kann aber nicht als ein Rückgang der Transfereffizienz gedeutet werden, da die Kieselalgen nur zu geringen Teilen als Nahrungsgrundlage für höhere trophische Ebenen dienten (siehe eine ausführlichere Diskussion in Abschnitt 5.2.2). Vielmehr scheint die überschüssige Biomasse in diesen GK ein Anzeichen für eine Entkopplung zwischen Produktion und Konsumtion zu sein.

### c) Weitere Anhaltspunkte zur Erfassung des Reifungsprozesses

Die systematische Untersuchung des Reifungsprozesses erfolgte nur anhand eindeutig definierter und bestimmbarer Parameter, die aus Odums Auflistung abzuleiten waren. Es gab aber in der Goitsche einige andere Anhaltspunkte, die indirekt auf eine tatsächlich erfolgte Reifung des Ökosystems schließen lassen. Darunter fällt die Beziehung zwischen Diversität und Stabilität von Populationen und Gemeinschaften. Des Weiteren werden Aspekte zur Wachstumsform und Selektion der Organismen betrachtet.

#### **Stabilität der Biomassen**

Auf Ebene der Gesamtbiomasse sowie des Phytoplanktons und des Mikrozooplanktons nahm der Variationskoeffizient (VK) von 2000 bis 2002 deutlich ab (siehe Tabelle 18). Wird 1999 berücksichtigt, so ist ein Abfall für die beiden Zooplanktongruppen zu verzeichnen, aber nicht für das Phytoplankton und auf Gemeinschaftsebene. Der mittlere VK auf Artebene war hingegen unabhängig von einem möglichen Reifungsprozess. Ein sinkender Variationskoeffizient der Gemeinschaft kann einer erhöhten Komplexität der Nahrungsnetze zugeschrieben werden, weil eine zunehmende Konkurrenz zur Dämpfung von Oszillationen bei Konsumenten und Ressourcen führt (McCann et al., 1998)<sup>i</sup>. Entsprechend den Ergebnissen von McGrady-Steed & Morin (2000) und Bai et al. (2004) ist die Variabilität der gesamten Gemeinschaft geringer als die von Großgruppen oder einzelnen Populationen.

Über den Zeitraum 2000 bis 2002 kam es auf Gemeinschaftsebene zu einem Anstieg der Artenzahl (siehe a) und 5.1.1b)). Der Skalierungsfaktor  $z$ , (Steigung der Beziehung zwischen dem Mittelwert und der Varianz der Biomassen auf Basis einer doppeltlogarithmischen Skala (vgl. Tilman, 1999), lag bei  $1,95 \pm 0,04$ <sup>ii</sup>. Aus theoretischer Sicht bedeutet das, dass mit Zunahme der Anzahl an Populationen (d.h., der Artenzahl) in der Gemeinschaft, die Variabilität der Biomassen auf Gemeinschaftsebene abnimmt (Portfolio Effekt – siehe Tilman, 1999 oder Steiner et al., 2005). Umso erstaunlicher ist die Tatsache, dass der VK auf

<sup>i</sup>: Weitere Gründe für einen niedrigen VK können z.B. sehr stabile Umweltbedingungen oder eine extreme Bottom-Up-Limitierung der pelagischen Gemeinschaft sein (Gaedke, pers. Mitt.).

<sup>ii</sup>: Bei der Ermittlung von  $z$  wurden nur Arten herangezogen, die bei mehr als 50% der Probenahmetermine innerhalb einer Vegetationsperiode vorkamen (siehe auch Tabelle 18).

Gemeinschaftsebene unabhängig von der Zunahme der Artenzahl zu sein scheint. Die hohe Variabilität auf Gemeinschaftsebene im Jahr 2000 scheint eine Folge der hohen Variabilität des Phytoplanktons (auf Gruppenebene) zu sein. In der Tat dominiert diese Gruppe die Planktongemeinschaft fast durchgehend von 1999 bis 2002.

Tabelle 18: Variationskoeffizient der Planktongemeinschaft, einzelner Planktongruppen und der einzelnen Arten innerhalb der Planktongruppen auf Basis realisierter Biomassen im TB Mühlbeck des Tageausees Goitsche. Alle Werte beziehen sich auf die Vegetationsphase. Stichtag für das Ende der Vegetationsphase war für alle Jahre der 01. September, um bezogen auf das Jahr 2002, welches ohne das Hochwasser betrachtet wurde, vergleichbare Zeiträume zu erfassen. Für 1999 wurden, aufgrund der nicht ausgeprägten Saisonalität, alle Probenahmen berücksichtigt (n: Anzahl berücksichtigter Probenahmen). Der Variationskoeffizient (VK) wurde definiert als die Standardabweichung logarithmierter Biomassen. Auf Artebene sind der Medianwert sowie der Wertebereich von VK für Arten, die in mindestens 50% der untersuchten Proben vorkamen ( $n_A$ : Anzahl berücksichtigter Arten) dargestellt. Für Proben mit keiner nachweisbaren Biomasse wurde ein Wert eingesetzt, der 10% der minimalen Biomasse innerhalb der Planktongruppe entsprach.

Jahr	n	Gesamt-Plankton	Phytoplankton		Mikrozooplankton		Mesozooplankton	
			Gesamt	Auf Artebene $n_A$ VK	Gesamt	Auf Artebene $n_A$ VK	Gesamt	Auf Artebene $n_A$ VK
1999	7	0,12	0,23	14 2,82 (0,6-3,2)	0,70	10 1,64 (0,4-2,4)	0,72	6 2,11 (0,7-2,9)
2000	6	0,39	0,62	11 3,07 (0,4-3,6)	0,38	11 0,89 (0,3-2,7)	0,53	6 2,65 (0,4-2,9)
2001	5	0,11	0,20	9 2,81 (0,6-4,0)	0,16	9 1,21 (0,1-3,1)	0,54	9 2,07 (0,2-2,6)
2002	4	0,12	0,21	18 2,76 (0,1-3,9)	0,18	14 1,35 (0,4-2,6)	0,60	7 1,40 (0,1-2,8)
2003	5	0,18	0,33	9 2,67 (0,3-3,2)	0,27	7 0,74 (0,2-2,8)	0,19	10 0,44 (0,2-2,6)

Ein Blick auf den VK der einzelnen Planktongruppen zeigt, dass das Phytoplankton einerseits und die beiden Zooplanktongruppen andererseits von 1999 bis 2002 unterschiedliche Entwicklungen durchliefen. Der VK für die Zooplanktongruppen war am höchsten im Jahr 1999 und sank bis 2002 für das Mikrozooplankton deutlich und für das Mesozooplankton etwas weniger deutlich. In beiden Zooplanktongruppen blieb die Artenzahl aber annähernd gleich (vgl. Abbildung 15)<sup>i</sup>. Sieht man in den Effekten zunehmender Nischendifferenzierung und des Portfolio-Effekts die einzigen möglichen Ursachen für eine erhöhte Konstanz (Stabilität) der Biomassen mit steigender Aggregationsebene (Doak et al., 1998, Tilman, 1999), so müsste es im Laufe der Zeit, unabhängig von der Artenzahl, zu einer Verringerung der Summe der Kovarianzen zwischen Arten gekommen sein. Die Nettovarianz der Gemeinschaft ist gleich der Summe der aufsummierten Varianzen der einzelnen Arten und dem Doppelten der aufsummierten Kovarianzen zwischen Arten (siehe Tilman, 1999). Ein Rückgang der Summe der Kovarianzen würde auf vermehrte kompensatorische Dynamiken innerhalb dieser Planktongruppen hinweisen, die z.B. auf einen differenzierten Fraßdruck oder erhöhte Konkurrenz zurückgeführt werden können (Frost et al., 1995).

<sup>i</sup> : Es sei hier angemerkt, dass keine wesentlichen Unterschiede im Faktor z für die unterschiedlichen Planktongruppen beobachtet wurden ( $1,85 < z < 2,25$  je nach Gruppe und Jahr).

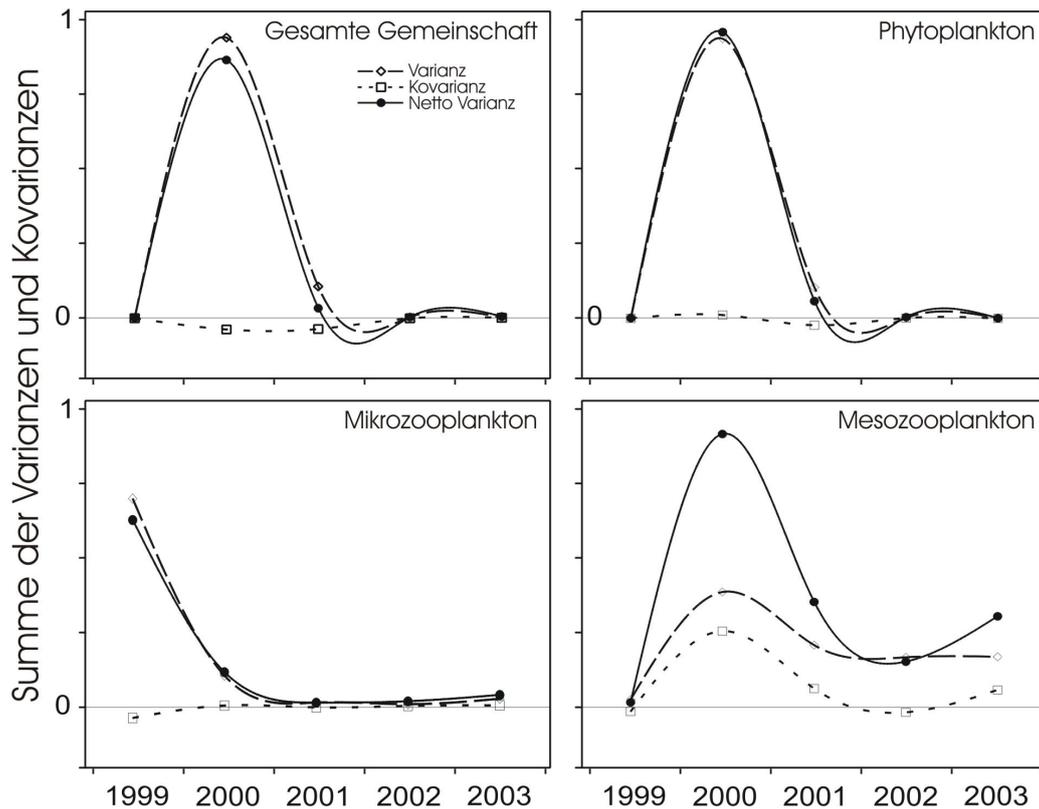


Abbildung 30: Entwicklung der Summe der Varianzen und Kovarianzen sowie der Nettovarianz, dargestellt für die gesamte Gemeinschaft und die drei Planktongruppen. Einzelwerte beziehen sich auf die ermittelten Varianzkomponenten zwischen einzelnen Arten während der Vegetationsperiode. Es wurden die gleichen Zeiträume und Arten erfasst, wie in Tabelle 18 beschrieben. Zur Visualisierung der Entwicklung wurde eine curvilineare Interpolation hinzugefügt.

Die in Abbildung 30 dargestellte Entwicklung der Summe der Varianzen, Kovarianzen und Nettovarianz zeigt, dass für das Phytoplankton, dem Mikrozooplankton und für die gesamte Gemeinschaft ein Rückgang der Nettovarianz von 2000 auf 2002 zu erkennen ist. Der Rückgang der Nettovarianz spiegelt die in Tabelle 18 skizzierte Entwicklung des Variationskoeffizienten wider. Die Entwicklung der Summe der Kovarianzen folgt keinem bestimmten Trend. Für das Mesozooplankton ist der Rückgang der Nettovarianz zu erkennen. Doch ein großer Teil dieser Nettovarianz ist auf zunächst positive Kovarianzen zurückzuführen. Positive Kovarianzen zwischen konkurrierenden Arten können die Folge einer zeitlichen und räumlichen Heterogenität der Ressourcenkonzentrationen sein (Leibold, 1996). Von 2000 bis 2002 sinkt die Summe der Kovarianzen. D.h., dass zunächst synchron ablaufende Entwicklungen auf Populationsebene mit der Zeit an Synchronität verlieren. Es sei noch erwähnt, dass die vermutete Abnahme der Nettovarianz mit steigender Artenzahl (Tilman, 1999) auf diesen Betrachtungsebenen nicht beobachtet werden konnte. Die abnehmende Kovarianz innerhalb des Mesozooplanktons ist demnach auf eine Veränderung der Interaktion zwischen Populationen zurückzuführen.

In der Goitsche kam es von 2000 bis 2002 zu einem Wechsel eines fast ausschließlich Cladoceren-dominierten zu einem von Cladoceren, cyclopoiden und calanoiden Copepoden kodominierten System (siehe Abbildung 11). Zu den möglichen Ursachen für diesen Wechsel der Dominanzverhältnisse innerhalb des Mesozooplanktons können eine Veränderung des

Nahrungsspektrums (Cyr & Curtis, 1999), ein differenziertes Fraßverhalten vertebrater und invertebrater Räuber (Lehman & Caceres, 1993, McNaught et al., 2004) sowie Veränderungen der abiotischen Bedingungen und/oder struktureller Eigenschaften des Systems (Tessier & Welser, 1991, Steiner, 2004) genannt werden. Unabhängig von der Ursache – alle drei Mechanismen mögen in der Goitsche eine Rolle gespielt haben - lässt der Wechsel der Dominanzverhältnisse auf stärkere Interaktionen zwischen Cladoceren und Copepoden, bezogen auf die „gemeinsame“ Ressource Phyto- und Mikrozooplankton, schließen. Laut der Consumer Efficiency Hypothesis (McCann et al., 1998, Amarasekare, 2003) führt erhöhte Konkurrenz zu geringeren Schwankungen der Biomassen von Ressourcen und Konsumenten. Die Folge wäre eine Dämpfung der Variabilität der Ressourcen und Konsumenten, die in der Goitsche vor allem auf Ebene der Ressourcen zu beobachten ist. Der zweite Effekt wäre eine Abnahme der Kovarianzen zwischen Arten des Mesozooplanktons. Eine negative Kovarianz zwischen Copepoden und Cladoceren, wie sie in der Goitsche in 2002 beobachtet wurde, kann auf den unterschiedlichen Eigenschaften dieser Crustaceengruppen beruhen und wurde auch von Huber & Gaedke (2006) für Langzeitdaten aus dem Bodensee festgestellt. Sie führen diese Tatsache auf ein saisonal unterschiedlich ausgeprägtes Maximum des Fraßdrucks dieser beiden Gruppen auf deren Beute zurück. Die positiven Kovarianzen in den Jahren 2000 und 2001 lassen deshalb auf eine synchron ablaufende Entwicklung des Nahrungsspektrums dieser Gruppen schließen, womöglich eine Folge des Düngungseffektes durch das Flutungswasser (siehe Abbildung 3).

### **Wachstumsform und ökologische Strategien**

Der Wechsel der Dominanzverhältnisse kann im Sinne des Aspektes der Anpassung der ökologischen Strategien von Organismen während des Reifungsprozesses interpretiert werden. Odum (1969) setzt im Laufe des Reifungsprozesses einen Wechsel von primär r-selektierten zu K-selektierten Organismen voraus. Cladoceren und speziell Daphnien sind typisch r-selektierte Organismen, die effektiv kurze Zeitspannen mit günstigen Bedingungen ausschöpfen können (Tilzer, 2000), wohingegen calanoide und cyclopoiden Copepoden aufgrund ihres spezialisierten Ernährungsmodus besser an geringe Futterkonzentrationen angepasst sind (Rothhaupt, 1990). Deren Vermehrungsmodus mit einsetzenden Entwicklungspausen ist besser geeignet, um schlechte Bedingungen zu überbrücken und darauf ausgerichtet, Verluste zu minimieren (Lampert & Muck, 1985). Sie sind als K-Strategen zu betrachten (Tilzer, 2000). Der beschriebene Wechsel in der Artenzusammensetzung des Mesozooplanktons wäre also ein weiteres Zeichen für den Prozess der Reifung im Sinne Odums (siehe Tabelle 1).

#### d) Zusammenfassung der Ergebnisse zur Reifung des Ökosystems Goitsche

Wie zu Beginn dieses Abschnittes erwähnt, sind die Ergebnisse der systematischen Erfassung der Kriterien der Reifung von Ökosystemen nicht durchgehend überzeugend.

Lediglich eine zusammenfassende Betrachtung lässt auf einen tatsächlich stattfindenden Reifungsprozess im Sinne von Odum schließen. Entgegen den Erwartungen sind einige Eigenschaften des Ökosystems von 2000 bis 2002 einigermaßen stabil. Hierzu zählen die BM/TP-Verhältnisse und die Steigung der Biomassegrößenspektren, beides Eigenschaften die mit der Aufrechterhaltung von Prozessen auf Ökosystemebene zusammenhängen, oder die Größe des Zooplanktons. Andere Aspekte sind wiederum zu variabel, als dass sie korrekt interpretiert werden könnten, wie z.B. die Entwicklung der Evenness. Bei der Ermittlung der funktionellen Diversität stellt sich wiederum die Frage, ob sie korrekt formuliert worden ist. Natürlich ist es denkbar, dass ein Reifungsprozess stattgefunden hat aber dieser sich entweder nicht erfassen ließ, oder die von Odum formulierten Kriterien nicht immer zutreffen oder nicht auf alle Ökosysteme übertragbar sind.

Welche Eigenschaften besitzt nun ein idealer Indikator für die Beschreibung des ökologischen Zustandes von Ökosystemen? Er muss auf Veränderungen des Umfeldes in einer konsistenten Art reagieren, also keine falsch positiven oder negativen Signale entsenden. Gleichzeitig sollte er aber über eine geringe Hintergrundvariabilität verfügen, um die Signale überhaupt erfassbar zu machen und schon bei geringfügigen Veränderungen des Umfeldes reagieren (Frost et al., 1990). Populationsschwankungen können im saisonalen Verlauf und zwischen aufeinander folgenden Jahren sehr groß sein (Cottingham & Carpenter, 1998). Betrachtungen auf dieser Ebene scheinen deshalb für eine statistische Betrachtung ungeeignet. Um das Problem einer hohen Hintergrundvariabilität zu umgehen, wurden für die Planktondaten Gruppierungen in funktionelle, taxonomische oder trophische Kategorien durchgeführt. Ebenso wurden Summenparameter, wie die Gesamtbiomasse oder Artenzahl der Gemeinschaft, oder Parameter auf Ökosystemebene betrachtet. Alle in der Goitsche betrachteten Parameter stellen einen mittleren bis hohen Aggregationsgrad dar, was generell zu einer geringen Variabilität führt (Frost et al. 1990, Doak et al., 1998). Es fällt aber auf, dass viele der hier getesteten Parameter nur interpretiert werden konnten, wenn Informationen zu einzelnen Populationen herangezogen wurden, da sie wesentlich empfindlicher auf Veränderungen des Umfeldes reagieren. Schließlich geben sie detailliertere Informationen zu dem selektiven Druck des abiotischen Umfeldes wieder (Philippi et al., 1998, Reynolds, 2002).

Die getesteten Parameter müssen auch aussagekräftig sein. So sind bei der Betrachtung der Funktionalität eines Systems nicht taxonomische Kriterien entscheidend (Padilla & Allen, 2000), sondern funktionelle Aspekte. Nach Meinung einiger Autoren ist deshalb die Artenzahl kein ausreichendes Surrogat für funktionelle Diversität (Petchey & Gaston, 2002, Hulot et al., 2000), obwohl eine gewisse Abhängigkeit besteht, die von der Nischendifferenzierung und Verteilung der ökologischen Ansprüche im Nischenraum abhängt (Diaz & Cabido, 2001). Trotz dieser theoretischen Einschränkungen zeigen die Ergebnisse aus der Goitsche, dass, wenn ein Reifungsprozess tatsächlich stattgefunden hat, die Artenzahl und Diversität auf Gemeinschaftsebene und für das Phytoplankton sowie die Evenness des Phytoplanktons die eindeutigsten Ergebnisse liefern. Zu einem ähnlichen Schluss kommen

Cottingham & Carpenter (1998) in der Untersuchung der Empfindlichkeit unterschiedlicher Parameter. Von allen getesteten Parametern auf Individuen-, Gemeinschafts- und Ökosystemebene zeigten lediglich die Chlorophyll-Konzentrationen, die Diversität und die Evenness keine falsch positiven Reaktionen auf eine künstliche Nährstoffanreicherung in nordamerikanischen Seen.

Schließlich sei noch erwähnt, dass extreme Vorsicht vor so genannten Hidden treatments geboten ist (Huston, 1997, Cottingham et al., 2001, Huston & McBride, 2002), die zu Fehlinterpretationen führen können. Es handelt sich um Mechanismen oder Entwicklungen, die parallel zum eigentlich untersuchten Prozess ablaufen. In der Goitsche bedeutet die Flutung für die Organismen nicht nur einen sinkenden Störungsgradienten, sondern auch einen abnehmenden Gradienten in der Nährstoffzufuhr. Es gibt genügend Nachweise zu Abhängigkeiten zwischen der Trophie und der Zusammensetzung von Planktongemeinschaften (DelGiorgio & Gasol, 1995, Manca & Ruggiu, 1998, Gaedke, 1998, Auer et al., 2004). In Fall der Goitsche bestand z.B. eine deutliche Abhängigkeit zwischen dem Achsenabschnitt der Biomassegrößenspektren, einem Maß für die realisierte Gesamtbiomasse, und den Konzentrationen an Gesamtphosphor (Daten nicht dargestellt). Die hohe Variabilität für fast alle Planktongruppen und die hohe Nettovarianz im Jahr 2000 kann ebenfalls auf den destabilisierenden Einfluss hoher Ressourcenkonzentrationen zurückzuführen sein (Steiner et al., 2005), obwohl einige Untersuchungen zeigen, dass die Auswirkungen erhöhter Ressourcenkonzentrationen durch eine hohe Ausgangsdiversität kompensiert werden können (Abrams & Walters, 1996). Ebenso gibt es bekanntermaßen Parallelen zwischen oligotrophen und reifen Systemen einerseits sowie nährstoffreichen und jungen Systemen andererseits. So führen Blaualgenblüten in eutrophen Systemen zu einer Akkumulation von Biomasse bei gleichzeitig geringer Evenness. Dies entspricht sensu Odum (1969) einer von Quantität dominierten Produktion (siehe Tabelle 1). Andere Prozesse wiederum können sich ausgleichen. So erreichen oligotrophe Systeme meist nur eine niedrige Gesamtprimärproduktion, aber eine hohe (biomassespezifische) Produktivität (vgl. Tabelle 19). Laut Odum sind aber junge Ökosysteme durch eine hohe Primärproduktion und hohe Produktivität gekennzeichnet (siehe Tabelle 1).

Ich möchte in Anbetracht der vorliegenden Ergebnisse einen weiteren Gedanken formulieren. Aus dem PEG-Modell von Sommer et al. (1986) sind Parallelen zwischen dem Verlauf der saisonalen Sukzession im Pelagial von Seen und dem von Odum skizzierten Reifungsprozess zu entnehmen. Stellt deshalb die saisonale Entwicklung nicht den eigentlichen Reifungsprozess dar? Natürlich wird jeder ungestörte See über einen Zeitraum von Jahrhunderten oder Jahrtausenden verlanden (Lampert & Sommer, 1999) und somit ein potentiell reiferes Klimaxstadium erreichen. Doch kommt es über einen so kurzen Zeitraum, wie wir ihn hier betrachtet haben, wirklich zu dem übergeordneten Prozess der Reifung, der nach Vollendung jeder saisonalen Schleife – siehe Hollings „Lazy-8“-Modell (Holling et al., 1995) – eine angepasstere und reifere Gemeinschaft hervorbringt? Die Ergebnisse aus der Goitsche stützen vielleicht eher die Theorie von alternativen stabilen Zuständen (siehe z.B.

Suding et al., 2003). In natürlichen Seen wurden alternative Gleichgewichtszustände öfters nachgewiesen. So sind unter bestimmten Voraussetzungen in Seen sowohl ein dauerhafter Klarwasser-, makrophyten-dominiertes Zustand, als auch ein trüber, algendominierter Zustand möglich (Bachmann, 1999). In der Goitsche fördern die abiotischen Bedingungen sehr schnell das Auftreten einer kieselalgendominierten Planktongemeinschaft. Dieser Charakter bleibt der Goitsche während des gesamten in dieser Arbeit betrachteten Untersuchungszeitraums erhalten. Ab dem Jahr 2004 wurden jedoch in der Goitsche sehr ausgeprägte Bestände von *Elodea nutalli*, einem invasiven Makrophyt, beobachtet sowie ein tendenzieller Rückgang der Phytoplanktonbiomassen (Angelstein, unveröff. Daten). Dies deutet darauf hin, dass Veränderungen innerhalb von Organismengemeinschaften einen sehr plötzlichen Charakter haben können und dies bei annähernd gleich bleibenden abiotischen Rahmenbedingungen.

### 5.1.2 Der Stress

Im Gegensatz zu den Ergebnissen zur Reifung des Ökosystems im TB Mühlbeck des Goitschesees können die Auswirkungen des Stresses durch den niedrigen pH im TB Niemeck in 1998 eindeutig identifiziert werden. Bis auf die Eveness, die eine zu hohe Hintergrundvariabilität aufwies, um eindeutige Ergebnisse zu liefern, wurden für alle von Odum angenommenen Entwicklungstrends, die hier getestet wurden, signifikante Unterschiede zwischen extrem sauren, intermediären und neutralen Standorten festgestellt.

Alle bis dahin untersuchten extrem sauren Seen waren artenarm und bestanden hauptsächlich aus Einzellern und einigen wenigen Rotatorien (vgl. Packroff, 2000, Wollmann et al., 2000). Das Auftreten sukzessiv größerer Organismen auf höheren trophischen Ebenen ist dabei eng mit dem pH verbunden (Packroff, 2000, Deneke, 2000). In einer Untersuchung von 50 benthischen Seengemeinschaften fanden Petchey et al. (2004) z.B. einen engen Zusammenhang zwischen dem pH und der Artenzahl auf allen untersuchten trophischen Ebenen. Für pelagische Planktongemeinschaften konnten Havens & Carlson (1998) den gleichen Trend erkennen. Neben dieser geringen Artenzahl, die rein rechnerisch schon zu einer geringen Diversität führt, sind solche Seen meist von nur einer oder zwei Arten dominiert. Ähnlich war es in der Goitsche, wobei die Eveness nicht ständig gering, sondern wegen ausgeprägter alternierender Zyklen der vorhandenen Arten (siehe Zippel, 2005) auch höhere Werte einnahm. Aus den Ergebnissen qualitativer Nahrungsnetzmodelle zeigten Havens & Carlson (1998), gemessen anhand des Verhältnisses von trophischen Interaktionen zur Gesamtartenzahl, eine wenn auch nur gering ausgeprägte Zunahme der Komplexität der Nahrungsnetze.

Da ausschließlich Einzeller und keine Cladoceren unter sauren Bedingungen vorhanden waren, wurde auch ein signifikanter Effekt in der mittleren aktivitätsgewichteten Größe der Organismen festgestellt. Solch eine geringe Größe bei extremen Bedingungen ist ein fast durchgehendes Merkmal gestresster Systeme (Chapin et al., 1993). Die funktionelle Diversität war wahrscheinlich aufgrund der geringen Artenzahl stets gering. Die Ergebnisse von  $FD_{norm}$

deuten darauf hin, dass unter sauren Bedingungen die Fraßbeziehungen sehr spezialisiert waren und wenig Redundanz innerhalb dieser Fraßbeziehungen auftrat. Es ist aber anzumerken, dass sich durch die Mixotrophie der Organismen in sauren Seen eine Vielfalt an Möglichkeiten der Ressourcennutzung ergeben (Aufnahme von Ressourcen in gelöster oder partikulärer Form), die in der Berechnung von FD keine Berücksichtigung fanden. Das Verhältnis von Biomasse zu Gesamtphosphor war 1998 wesentlich geringer als unter neutralen Bedingungen. Dieser Effekt kann auf eine geringe Artenzahl und den damit verbundenen geringeren Nutzungsgrad der Ressourcen zurückzuführen sein (siehe 5.1.1b)). Ein großer Teil der hohen Phosphorkonzentrationen unter den sauren Ursprungsbedingungen ist aber von unklarer Herkunft (Belastung durch Ansiedlung der Chemieindustrie). Ebenso fehlen Informationen zur Nutzbarkeit dieser Phosphorverbindungen. Der Parameter BM/TP ist auch wahrscheinlich deshalb nicht so aufschlussreich, da bekanntermaßen die geringen Lichtverhältnisse sowie geringe Konzentrationen anorganischen Kohlenstoffs die Primärproduktion limitieren können (Bissinger, 2003, Zippel, 2005). Die Phosphorkonzentrationen können demnach nicht als Gradmesser für die realisierte Biomasse betrachtet werden. In der Untersuchung von Havens & Carlson (1998) konnte z.B. keine Abhängigkeit zwischen dem Verhältnis von Chlorophyll-Konzentrationen zu den Gesamtphosphorkonzentrationen und dem pH festgestellt werden (pH-Gradient 4,2 bis 7,4). Eindeutig waren die Ergebnisse zur Steigung und zum  $r^2$  der linearen Anpassung der Biomassegrößenspektren. Die Zunahme der Steigung deutet auf eine erhöhte Transfereffizienz entlang des Größengradienten hin. Xu et al. (1999) errechneten aus einer Gegenüberstellung von Literaturergebnissen eine abnehmende ökologische Transfereffizienz in pelagischen Ökosystemen mit zunehmendem Säurestress (pH-Bereich 4,5 bis 8,5). Sie führen diese Abnahme unter anderem auf 1) die geringere Filtrierleistung und das engere Beutespektrum von Rotatorien oder kleinerer Cladoceren im Gegensatz zu größeren Daphnien, 2) den geringeren Fraßdruck von planktivoren Fischen auf kleine Zooplankter. Beide Aspekte führen zu einer geringeren Effizienz in der Weiterleitung von Nährstoffen und Energie entlang der Nahrungskette. Es ist auch nachgewiesen, dass die in sauren Seen vorgefundenen Algen nicht immer ein optimales Futter für Organismen höherer trophischer Ebenen darstellen (Weithoff, 2004). Das deutlich höhere  $r^2$  unter neutralen Bedingungen kann auf die höhere Artenzahl zurückgeführt werden, da auch subdominante oder rezedente Arten die Biomasse von sonst unbesetzten Größenklassen erhöhen kann.

Bemerkenswert ist, dass zum ersten Mal auf Basis von Jahresmittelwerten in extrem sauren Seen Biomassegrößenspektren gebildet werden konnten, die keine Lücken in bestimmten Größenklassen aufweisen (vgl. Abbildung 31 und Gaedke & Kamjunke, 2006). Diese Tatsache kann zum Teil sicherlich auf die hohe Beprobungsdichte im TB Niemeck in 1998 zurückgeführt werden (n: 31), da dadurch die natürliche Variabilität in der Größe der Organismen vorhandene Lücken schließen kann. Auch wurden, im Gegensatz zu dem von Gaedke & Kamjunke (2006) untersuchten See, innerhalb der Ciliaten eine höhere Artenvielfalt sowie sporadisch sehr hohe Dichten der Rotatorie *Brachionus* sp. festgestellt. Es

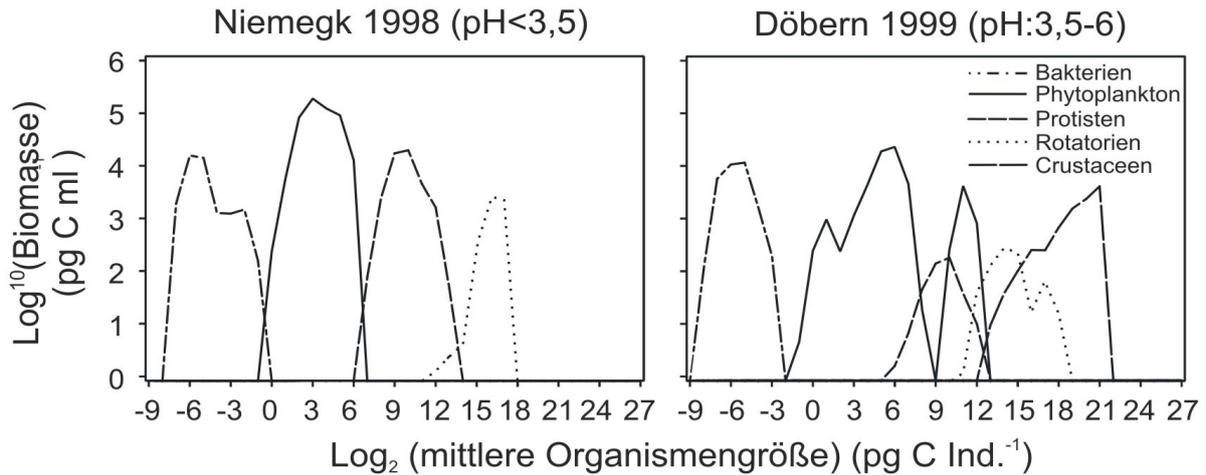


Abbildung 31: Darstellung repräsentativer Biomassegrößenpektren (Sheldon-Type) für extrem saure Spektren  $\text{pH} < 3,5$  und intermediärer Standorte ( $\text{pH}: 3,5-6$ ) im Tagebausee Goitsche. Die Spektren wurden als Mittelwert der Vegetationsphase der einzelnen Jahre berechnet. Siehe weitere Erläuterungen im Abschnitt Methoden.

ist deutlich zu sehen, dass keine Biomasse oberhalb der GK 18 (extrem saure Standorte) und 22 (intermediäre Standorte) beobachtet wurde. Dies wird für extrem saure Seen von Gaedke & Kamjunke (2006) eher einer gekappten Nahrungskette aufgrund der extremen Bedingungen als der Größe oder Produktivität des Ökosystems zugeschrieben. Dieser Mechanismus kann wahrscheinlich auch auf intermediäre Standorte erweitert werden. In der Tat werden aufgrund von Säurestress bevorzugt Organismen höherer trophischer Ebenen aus dem trophischen Gefüge eliminiert als auf niedrigeren Ebenen (Petchey et al., 2004). Dies konnte auch für andere Stressoren, wie einer erhöhten Temperatur in Mikrokosmenexperimenten, beobachtet werden (Petchey et al., 1999).

So uneinheitlich die Ergebnisse der Diversitätskomponenten in Bezug auf den Reifungsprozess waren, so ist bei Wirken von Säurestress eindeutig die niedrige Diversität für die Ausprägung vieler Eigenschaften auf Gemeinschafts- und Ökosystemebene verantwortlich. Dies bestätigen auch die Ergebnisse von Niyogi et al. (2002), die eine deutliche Abhängigkeit zwischen der Diversität und der Intensität von Stress in säurebeeinflussten Flüssen feststellen konnten. In der gleichen Untersuchung zeigte sich, dass Summenparameter wie die Biomasse der Gemeinschaft oder die Primärproduktion weniger betroffen waren. Auch in der Goitsche und in anderen sauren Bergbauseen wurden zum Teil sehr hohe Biomassen der Primärproduzenten beobachtet (Woelfl et al., 2000, Zippel, 2005).

Die Ergebnisse zur Wirkung des Säurestress sind wahrscheinlich deshalb so greifbar, weil hier der Vergleich von 3 Systemen erfolgte, die 1) im statistischen Sinn unabhängig voneinander waren und 2) zumindest was die Endpunkte des Gradienten betrifft, sich diese Systeme in einem gleichgewichtsähnlichen Zustand befanden. 3) Im Gegensatz zum Reifungsprozess eines Ökosystems, der diffus und langsam von statten geht, erfolgt die Anpassung an physiologischen Stress sehr schnell. 4) Es entsteht nicht das Problem einer fehlenden Basislinie, gegenüber welcher die Effekte gemessen werden (siehe z.B. Levine, 1989). Die Ergebnisse aus der Goitsche sind gleichzusetzen mit den ebenso deutlichen Ergebnissen, die von Xu et al. (1999) erbracht wurden. Bei einer literaturübergreifenden

Untersuchung der Wirkung von verschiedenen chemischen Stressoren, unter anderem auch des Einflusses von Säurestress auf den „Gesundheitszustand“ von aquatischen Ökosystemen, fanden sie eine Abhängigkeit der Größe der Organismen, der Produktivität der Planktongruppen sowie deren Kohlenstoffassimilationsrate und der schon erwähnten Transfereffizienz mit dem Säuregrad der Standorte.

### 5.1.3 Die Störung durch die Flutung und Kreuzeffekte

#### a) Die Flutung als Störfaktor

Die Ergebnisse zur Reifung des Ökosystems Goitsche lassen offen, ob das TB Mühlbeck im Jahr 1999 als Anfangsstadium einer Sukzession erhalten kann. Die niedrige Variabilität der Gesamtbiomassen bei gleichzeitig hoher Artenzahl und Diversität des Phytoplanktons und der gesamten Gemeinschaft kontrastieren mit den eindeutig niedrigeren BM/TP-Verhältnissen. Erstere Ergebnisse deuten ein reifes Stadium an. Letztere zeigen eine sehr ineffiziente Nutzung dieser Ressource, zumal die hohen N:P und Si:P-Verhältnisse auf eine Phosphatlimitierung deuten. Eine Limitierung durch die anfangs noch geringen Sichttiefen scheint aufgrund der geringen Durchmischungstiefe und dem daraus resultierenden hohen Verhältnis von Kompensationstiefe zu Durchmischungstiefe ebenso unwahrscheinlich. Die Dominanz kleiner begeißelter Algen, vorrangig Cryptomonaden, lässt vermuten, dass sich nur Arten mit relativ hohen Wachstumsraten durchsetzen konnten (Reynolds, 2002). Die anhaltend geringen Biomassen, bei gleichzeitig extrem geringen Biomassen potentieller Räuber (Mikro- und Mesozooplankton) weist aber darauf hin, dass es sich bei den beobachteten Arten um solche handelt, die durch das Flutungswasser eingetragen wurden. Ein Vergleich der in der Goitsche in 1999 vorgefundenen Arten und der im Flutungsgerinne beobachteten Arten zeigte im Vergleich zu den späteren Jahren eine sehr hohe Ähnlichkeit (Similarity – Daten nicht dargestellt). Es liegt also nahe, die hohe Diversität in 1999 auf den erhöhten Eintrag von Arten durch das Flutungswasser zurückzuführen. Diese Arten konnten aber unter den eher turbulenten Verhältnissen keine dauerhaften Bestände aufbauen. Von einem Plagioklimax zu sprechen, einem durch physikalische Prozesse ständig auf einem jungen Zustand gehaltenen Ökosystem (vgl. Reynolds, 1993), wäre in diesem Fall wahrscheinlich übertrieben. Die Planktongemeinschaft unterliegt den Auswirkungen einer lang andauernden physikalischen Störung.

#### b) Entgegengesetzte Effekte und Kreuzeffekte

Die im letzten Abschnitt geäußerten Schlussfolgerungen erlauben es, die Untersuchung zum simultanen Effekt von Säurestress und Flutung differenziert zu betrachten. Es ist möglich, vielleicht eindeutige Ergebnisse zu den Auswirkungen von physikalischer Störung und physiologischen Stress zu unterscheiden. Eine Unterscheidung, die, wie einleitend erwähnt, von Odum (1969) nicht vorgenommen wurde.

Die Ergebnisse der zweifaktoriellen Analyse (siehe Abschnitt 4.2.2.b) zeigen, dass bezogen auf die Anzahl an Parametern, für die ein Effekt gemessen wurde, der Einfluss des physiologischen Stresses überwiegt. Die Flutung hatte nur bei der Entwicklung einzelner Diversitätskomponenten einen nennenswerten Einfluss. In Bezug auf die Artenzahl des Phytoplanktons sowie der Artenzahl und Diversität der gesamten Gemeinschaft wurde aufgrund der Flutung, durch eine entsprechende Erhöhung der Artenzahl und Diversität, dem Einfluss der Säure entgegengewirkt. Einen in Summe ebenfalls entgegengesetzten Effekt durch die Flutung zeigte auch die Entwicklung der mittleren Größe des Zooplanktons. Unter sauren Bedingungen nahm die Größe des Zooplanktons zu. Dies lag aber nicht daran, dass für saure Bedingungen untypische Arten vorkamen, sondern weil die Biomasse von *Brachionus* sp. zu Ende des Sommers deutlich zunahm. Da eine *Brachionus*art sporadisch unter sauren Bedingungen vorgefunden wurde, liegt es nahe zu denken, dass es sich um dieselbe Art handelt. Die meisten *Brachionus*arten sind algivore Filtrierer, die sich hauptsächlich von Algen kleiner bis mittlerer Größe ernähren (Pourriot 1977, Arndt, 1993, Jürgens et al., 1996). Da eben solche Arten unter sauren Bedingungen vorzufinden waren und wahrscheinlich auch zusätzlich eingetragen wurden, mag die Zunahme der Biomassen und schließlich der mittleren Größe des Zooplanktons an der erhöhten Ressourcelage für die unter sauren Bedingungen lebensfähige Rotatorienart liegen.

Neben diesen entgegengesetzten Effekten wurden auch Kreuzeffekte beobachtet. Vorrangig betraf dies die eben angesprochene Entwicklung der mittleren Größe der Organismen. Der Haupteffekt der Flutung war eine Erhöhung der Größe des Zooplanktons, wenn saure und neutrale Standorte gegenübergestellt wurden. Bei Betrachtung der Kreuzeffekte von Flutung und Säurestress auf die Planktongemeinschaft ist zu beobachten, dass unter sauren Bedingungen die Flutung eine Erhöhung der Größe von Phyto- und Zooplankton mit sich zog, unter neutralen Bedingungen aber der konträre Effekt zu beobachten war. Im Gegensatz zu 1999 im TB Mühlbeck, dem Referenzstandort für neutrale, physikalisch beeinträchtigte Standorte, war die Phytoplanktongemeinschaft in 2001 (Referenz für neutrale, ungestörte Standorte) vorrangig von großen coenobiumbildenden Kieselalgen dominiert. Für das Zooplankton waren Rotatorien (auch hier vermehrt eine *Brachionus*art) in 1999 präsenter als in 2001. Diese Beobachtung deckt sich auch mit Ergebnissen von Stauseen mit wechselhaften Wasserständen. Pinel-Alloui et al (1989) konnten in einem subarktischen Reservoir eine überproportionale Erhöhung der Rotatorienbestände im Verhältnis zur Erhöhung der Crustaceenbestände unmittelbar nach dessen Flutung beobachten. Sie beziehen sich bei der Begründung für diese anfängliche Dominanz auf den ubiquitären Charakter der meisten Rotatorien, die sich auch von Detritus und von an Partikeln gebundenen Bakterien ernähren können. Anzeichen auf eine erhöhte bakterielle Umsetzung von eingeschwemmtem organischem Material wurden von Tadonleke et al. (2002) unmittelbar nach der Flutung des Sep Reservoir in Südfrankreich beobachtet. Sie beobachteten eine enge Beziehung zwischen Bakterienbiomassen und Gesamtphosphor, aber nicht für das Phytoplankton. Sie schlussfolgern daraus eine hohe Beteiligung mikroheterotropher Organismen (u.a. Bakterien)

an den Phosphordynamiken und eine mögliche Schleusung dieses Nährstoffs entlang der Nahrungskette über die mikrobielle Schleife. Eine Dominanz heterotropher gegenüber autotropher Prozesse vermuten auch Paterson et al. (1997) nach der Flutung eines experimentellen Sees in Nordamerika. Sie verglichen die heterotrophe Produktion mit Primärproduktionsraten und kamen zu dem Schluss, dass allochthone Einträge die Produktion des Zooplanktons in dieser ersten Phase nach der Flutung gestützt haben müssen. In der Goitsche fehlten unter den turbulenten Bedingungen während der Flutung effiziente Grazer des Mikrozooplanktons. Unter solchen Bedingungen waren die Rotatorien die Nutznießer des eingetragenen organischen Materials (einschließlich nicht lebensfähiger Organismen) sowie einer möglichen erhöhten bakteriellen Produktion. Für das Sep Reservoir zeigten Thouvenot et al. (1999), dass bei Abwesenheit der größeren Crustaceen die räuberische Rotatorie *Asplanchna priodonta* die Biomasse des kleineren Mikrozooplanktons unterdrückte.

Es liegt nach diesen Betrachtungen nahe, den negativen Effekt der Flutung auf die BM/TP-Verhältnisse unter neutralen Bedingungen auf eine ineffiziente Nutzung des Phosphors durch die Primärproduzenten zu beziehen (Tadonleke et al., 2002). Der Vergleich der sauren Standorte bei gleichzeitigem Einfluss der Flutung zeigt hingegen eine geringe Zunahme des BM/TP-Verhältnisses (siehe Abbildung 20). Dieser wenn auch geringe Effekt wurde in den ANOVA als signifikant eingestuft. Dieser Rückgang von BM/TP muss aber, in Anbetracht der fehlenden Informationen zur genauen Zusammensetzung der unterschiedlichen P-Fractionen innerhalb des Summenparameters TP, mit Vorsicht interpretiert werden.

Ein letzter Kreuzeffekt wurde für die Steigung der Spektren beobachtet. Hier kam es unter neutralen Bedingungen bei gleichzeitiger Flutung zu einem Rückgang der Steigung. Dieser Rückgang ist anhand der schon erwähnten geringen Biomassen des Mesozooplanktons während der Flutungsphase zu erklären. Eine ähnliche Beobachtung macht auch Wen (1995) in einem häufig überschwemmten See in Südasien. Während der Phasen steigender oder sinkender Wasserstände fiel die Steigung von Biomassengrößenspektren gegenüber Zeiten gleich bleibender Wasserstände. Der Anstieg der Spektren und die zu beobachtende Abnahme der Variabilität der Spektren unter sauren Bedingungen bei einsetzender Flutung liegt mit ziemlicher Sicherheit an der Zunahme der Brachionusbestände bei gleichzeitiger Abnahme der Biomassen des Phytoplanktons und an dem erhöhten Eintrag von Arten durch das Flutungswasser (siehe auch die Diskussion zum Einfluss der Artenzahl auf das Bestimmtheitsmaß der linearen Anpassung an die Größenspektren).

### c) Mögliche kumulative Effekte

Abschließend seien hier noch einige Überlegungen zur kumulativen Wirkung von Stressoren und zum unterschiedlichen Wirken von Stressoren erlaubt. Kumulative Effekte, also eine verstärkte Antwort der Planktongemeinschaft durch das gleichzeitige Wirken mehrerer Stressoren, wurden in Ansätzen beobachtet (vgl. Abschnitt 4.2.2.b). Sih et al. (2004) konnten für Amphibienpopulationen einen solchen kumulativen Effekt von Stressoren

nachweisen. Die Biomasse der meisten Arten war verhältnismäßig stärker unterdrückt, wenn sie gleichzeitig einem hohem Fraßdruck durch Räuber und der Applikation von Pestiziden ausgesetzt waren, als bei Wirken von einem Stressor allein. In der Untersuchung von Niyogi et al. (2002) war die Diversität von Primärproduzenten eine negative Funktion des Säuregrades. Bei gleichzeitig hohen Schwermetallbelastungen in den Seen und Flüssen war dieser Effekt noch stärker ausgeprägt. In der Goitsche sind, gegenüber einem vorläufigen Endzustand der Planktongemeinschaft, wie er vielleicht im Jahr 2001 angenommen werden kann, durchaus Parallelen in der Wirkung des Säurestress und des Flutungsstress zu erkennen. Im Vergleich zum Jahr 2001 führte die unabhängige Betrachtung beider Stressoren zu einer Verringerung von FD und des Verhältnisses von BM/TP (vgl. Tabelle 13 und Tabelle 14). Demgegenüber waren bei Wirken des Säurestress das  $r^2$  geringer und  $FD_{norm}$  höher. Genau das Gegenteil war bei Wirken des Flutungsstress zu erkennen. Das ist im Gegensatz zur deutlichen Erfassung der Wirkung des Säurestress ein eher uneindeutiges Ergebnis. Die Ableitung generalisierter Stressreaktionen erscheint auf dieser Basis nicht begründet. Was aber hervor kommt, sind die zum Teil entgegengesetzten Effekte von physikalischen Störungen und von physiologischem Stress. D.h., dass Stressoren nicht unabhängig voneinander betrachtet werden können und dass hier die Kontingenz, also die Zufälligkeit oder die Möglichkeit einer anders ausgeprägten Reaktion, für die Vorhersage der Wirkung von Stressoren auf Planktongemeinschaften eine wesentliche Rolle spielt. Ein Aspekt, der vielleicht die unterschiedliche Wirkungsweise der erwähnten Stressoren verdeutlicht, bezieht sich auf die einleitend erläuterte Definition von Grime (1979) von physiologischem Stress und physikalischer Störung. Physikalische Störung führt zu einem Rückgang durch Verfrachtung oder Zerstörung vorhandener Biomasse. Das wird deutlich, wenn man sich die mittleren Biomassen in den TB Mühlbeck und Niemegek in 1999, dem Jahr der Flutung, vor Augen führt. Unabhängig davon, ob sauer oder nicht sauer, die Biomassen sind gegenüber den Vorjahren und Folgejahren erheblich reduziert. Physiologischer Stress hingegen führt zu einem externen Zwang, der die Produktion von Biomasse reduziert. Diese Definition mag hier nicht völlig zutreffen, da auch unter sauren Bedingungen hohe Biomassen erreicht wurden. Es wird aber aus dieser Definition deutlich, dass funktionelle Eigenschaften auf Gemeinschaftsebene betroffen und/oder Reaktionen auf Individuen oder Populationsebene hervorgerufen werden. Eine veränderte Transfereffizienz, eine geringere Artenzahl innerhalb der Gemeinschaft oder eine abnehmende Größe der Organismen sind alles Folgen dieser spezifischen Wirkung von „physiologisch“ agierenden Stressoren, die auf unterschiedlichen Organisationsebenen des Ökosystems greifen.

#### 5.1.4 Messbare Effekte des Hochwassers

Zum Abschluss dieses ersten Abschnittes zur Diskussion über die Gültigkeit des von Odum erstellten Kriterienkataloges möchte ich auf die beobachteten Auswirkungen des Hochwassers eingehen. Die Erklärungen für die beobachteten Entwicklungen wurden meist

schon in vorherigen Abschnitten in Zusammenhang mit dem Einfluss von Störungen und des Reifungsprozesses erläutert, deshalb soll die Diskussion hier etwas knapper ausfallen.

Ein Blick auf die Zusammenstellung der Ergebnisse (siehe Tabelle 16) zeigt, dass fast alle Parameter, wenn auch nicht immer in der erwarteten Art und Weise, reagiert haben. Sowohl kurzfristig als auch langfristig stieg die Artenzahl, Diversität und zum Teil auch die Evenness des Mesozooplanktons. Die gleichen Parameter sanken aber für das Phytoplankton und das Mikrozooplankton. Der Anstieg von FD kann als unmittelbare Auswirkung der Zunahme der Artenzahl des Mesozooplanktons gedeutet werden, ebenso wie die Zunahme der Steigung normalisierter Biomassegrößenspektren. Als Folge eines Düngungseffektes nahm die Biomasse des Phytoplanktons zu. Hier gibt es eindeutige Parallelen zur Entwicklung im TB Mühlbeck im Jahr 2000. Es dominierte die gleiche Art, *Asterionella formosa*, sowohl unmittelbar nach dem Hochwasser, als auch im Folgejahr die Phytoplanktonzönose. In 2003 erreichte *A. formosa*, ebenso wie im Jahr 2000, schon vor Einsetzen der thermischen Schichtung sehr hohe Biomassen und wurde nur im späteren Jahresverlauf von *Fragillaria crotonensis*, einer ebenfalls coenobiumbildenden Kieselalge, verdrängt. Die Parallele wird dadurch verstärkt, dass in 2003 die Dominanz von *Daphnia* spp. innerhalb der Cladoceren zugunsten kleiner Arten (*Bosmina* spp. und *Diaphanosoma* sp.) zurückging. Ähnliche Dominanzstrukturen in dieser Crustaceengruppe wurden auch für das Jahr 2000 im TB Mühlbeck beobachtet. Andererseits kommt auch ein veränderter Fraßdruck durch optisch agierende Räuber als Ursache für die Verschiebung des Artenspektrums innerhalb der Cladoceren in Frage. Nach dem Hochwasser wurde zum ersten Mal die räuberische Cladocere *Leptodora kindtii* in höheren Dichten beobachtet.

In Abschnitt 5.1.3c) wurde schon darauf hingewiesen, dass einige der Entwicklungen der Planktongemeinschaft statistisch nicht erfasst werden konnten, weil die Reaktion bestimmter Organismengruppen nur von kurzer Dauer war. Dies betraf vor allem die kleineren Arten mit schnellen Wachstumsraten. Unmittelbar nach dem Hochwasser wurde ein Anstieg der Dichten des autotrophen Picoplanktons und der Ciliaten beobachtet. Die Zunahme des Phytoplanktons und des Mesozooplanktons erfolgte zeitgleich, aber ca. 2 Wochen nach dem Anstieg des Picoplanktons. Dies entspricht einer Abfolge von r- zu K-selektierten Organismen, was einer kurzfristigen Verjüngung des Systems (zwischenzeitliche r-Selektion unmittelbar nach dem Hochwasser) und einem anschließenden Reifungsprozess sensu Odum (Übergang zu K-Selektion) gleichzusetzen ist. Ebenfalls in diesem Sinne können der Rückgang des Verhältnisses von BM/TP, die kurzfristig sinkende spezifische Produktion auf Biomassebasis sowie das sinkende  $r^2$  der linearen Anpassung an die Biomassegrößenspektren gedeutet werden. Alle drei Entwicklungen sind Anzeichen einer suboptimalen Ausschöpfung der vorhandenen Ressourcen.

Trotz zum Teil lang anhaltender Auswirkungen des Hochwassers auf die Planktongemeinschaft seien hier zwei Bemerkungen angefügt: **1)** Die Ergebnisse der BIO-ENV Prozedur und speziell die Entwicklung der absoluten Distanzen der Bray-Curtis Dissimilarity, bezogen auf die Zusammensetzung der Phyto- und Zooplanktongemeinschaft

(siehe Abbildung 14), zeigen, dass die Veränderungen von 2002 auf 2003 nicht größer sind, als die zwischenjährlichen Schwankungen vor dem Hochwasser. Die Ordination derselben Distanzmaße zeigt auch, dass die Auswirkungen des Hochwassers zum Teil ausgeprägt sind aber die Gemeinschaft dazu tendiert den Zustand von vor dem Hochwasser wieder einzunehmen (siehe Abbildung 12 und Abbildung 13). Das Ökosystem Goitsche weist demnach eine gewisse Resistenz gegenüber Störungen, aber vor allem eine hohe Elastizität auf (resilience, sensu Suding et al., 2003). Dies ist gemäß der „insurance hypothesis“ auf die vor dem Hochwasser hohe Artenzahl in der Goitsche zurückzuführen, da die Wahrscheinlichkeit zu diesem Zeitpunkt schon groß ist, dass viele Arten nach einer solchen Störung lebensfähig sind und die Funktionalität auf einem ähnlichen Niveau aufrecht erhalten kann. 2) Das Hochwasser kann als große, seltene Störung betrachtet werden („Large Infrequent Disturbances“ oder LID, siehe Turner et al., 1998). Erkenntnisse zur Entwicklung der Besiedelung nach solchen extremen Störungsereignissen lassen folgendes erwarten (Turner et al., 1998): Wenn die Entfernung zu möglichen Quellen einer Wiederbesiedelung (z.B. Rekrutierung aus dem regionalen Artenpool) groß ist: i) sind die initialen Abundanzen der Organismen nach einer Störung klein, ii) nimmt die Bedeutung lokaler patches von Organismen, die sich rasch verbreiten, bei der Wiederbesiedelung eine große Rolle ein, iii) nimmt die Bedeutung von zufälligem Eintrag in das System gegenüber der Selektion von Organismen aufgrund von Konkurrenz zu, iv) ist die Zusammensetzung der Gemeinschaft im Anfangsstadium des Erholungsprozesses wenig vorhersehbar und v) ist die anfängliche Erholungsrate des Ökosystems gering. Obwohl diese Vorhersagen für terrestrische Systeme formuliert wurden, so ist die rasche Erholung des Ökosystems Goitsche durchaus anhand dieser Kriterien erfassbar. Das Hochwasser traf die drei TB unterschiedlich, wobei das TB Mühlbeck am wenigsten betroffen war. Dieses TB konnte somit partiell als Startpunkt der Wiederbesiedelung fungieren (lokale patches, sensu Turner et al., 1998). Zudem ist es wahrscheinlich, dass nicht wenige Organismen die Störung überlebt haben, sei es durch Verdrängung in höhere oder tiefere Wasserschichten. Aufgrund dieser hohen Initialbesiedelung, sollte der zufällige Eintrag und das anschließende Durchsetzen systemfremder Arten minimiert gewesen sein. Die Organismendichten waren auch hoch genug, um innerhalb eines relativ kurzen Zeitraumes die Funktionalität des Systems aufrechtzuerhalten. Da alle Kriterien für eine rasche Wiederbesiedelung erfüllt waren, war die Entwicklung des Systems vorhersehbar.

## 5.2 Diversität und Biomasse

### 5.2.1 Einfache Beziehung für das Phytoplankton

In diesem ersten Abschnitt zur Beziehung zwischen Diversität und Produktivität sollen zwei Aspekte betrachtet werden. 1) Ist die Biomasse tatsächlich ein guter Surrogatparameter für die Produktivität eines Systems? 2) Entsprechen die Ergebnisse aus der Goitsche den sonst

vorgefundenen Beziehungen? 3) Welche Auswirkungen hat die definitionsbedingte Abhängigkeit der Diversität von der Artenzahl und der Evenness auf die Beobachtung von empirischen Beziehungen?

- a) Ist die Biomasse ein guter Surrogatparameter für die Produktivität eines Systems?

Viele der in der Literatur vorgestellten Modelle untersuchen die Beziehung zwischen der Produktivität und der Artenzahl von Organismengemeinschaften (Scheiner & Willig, 2005). Nur im Idealfall kann aber direkt auf Messungen der Produktivität zurückgegriffen werden (vgl. Dodson et al., 2000), allgemein definiert als „rate of conversion of resources to biomass per unit area per unit time“ (vgl. Waide et al., 1999, Mittelbach et al., 2001). Deshalb werden Surrogatparameter der Produktivität herangezogen. Dies sind am häufigsten Indikatoren assimilierter Energie, wie die realisierte Biomasse (z.B. Grace, 1999) oder Indikatoren verfügbarer Energie (in terrestrischen Systemen Niederschläge oder Konzentration der Bodennährstoffe, Waide et al., 1999; in aquatischen Systemen die Nährstoffkonzentrationen, z.B. Dodson et al., 2000). Welche Argumente gibt es, die eine Abhängigkeit zwischen der Biomasse und der Produktivität in aquatischen Systemen bestätigen und deshalb die Verwendung des Surrogatparameters realisierte Biomasse legitimieren?

Mit zunehmender Nährstoffverfügbarkeit nimmt die Biomasse der Primärproduzenten zu. Dies zeigen die von Vollenweider & Kerekes (1982) dargestellten Beziehungen zwischen Chlorophyll- und TP-Konzentrationen. Auer et al. (2004) zeigten, dass in einer Untersuchung von 55 norddeutschen Seen die Biomasse aller Planktongruppen mit zunehmender Trophie stieg, wobei die Trophie der Seen anhand der Parameter Chla-Konzentrationen, TP-Konzentrationen und Sichttiefe ermittelt wurde. Ebenso zeigt die Primärproduktion eine deutliche Abhängigkeit von den Nährstoffkonzentrationen und somit der Trophie von Seen (Schindler, 1978). Eine Erhöhung der P-Zufuhr führt fast unweigerlich zu einer Erhöhung der Chlorophyll-Konzentrationen, der Produktion und der Biomassen der Produzenten, unabhängig von anderen Einflussgrößen, wie z.B. Stressoren (Schindler, 1988).

Ein Vergleich der in der Goitsche gemessenen Primärproduktionsraten mit Ergebnissen anderer Untersuchungen zeigt, dass 1) die gemessene Primärproduktion in der Goitsche mit steigenden TP- und Chlorophyll-Konzentrationen unmittelbar nach dem Hochwasser zunimmt (siehe Tabelle 19) und 2) die ermittelte Bruttoproduktion tendenziell mit der Trophie innerhalb der untersuchten Seen zunimmt.

Ein Aspekt, der in dieser Diskussion verwirrend ist, ist die Gleichsetzung von Primärproduktion und Produktivität (siehe Definitionen von Waide et al., 1999, Mittelbach et al., 2001). Entlang des Trophiegradienten geht man aber meist von einer abnehmenden Produktivität, im Sinne von biomassespezifischer Produktion, aus. Oligotrophe Gewässer gelten als am produktivsten, unter anderem durch die zunehmende Bedeutung des mikrobiellen Nahrungsnetzes mit sinkenden Nährstoffgehalten (Cotner & Biddanda, 2002)

und einer vermehrten Dominanz von kleinen, produktiveren Produzenten (APP – vgl. Agawin et al., 2000, Callieri et al., 2002). In der Goitsche kommt es durch Eintrag von Nährstoffen durch das Hochwasser zu einer Erhöhung der Bruttproduktion und der realisierten Biomasse des Phytoplanktons. Die stärkere Zunahme der Biomassen im Verhältnis zur Bruttproduktion führt zum Rückgang der Chlorophyll-spezifischen Produktion (siehe Tabelle 19). Abschließend ist also festzuhalten, dass die Primärproduktion und die realisierte Biomasse in einem engen Zusammenhang zur Trophie stehen. Es erscheint deshalb legitim, die realisierte Biomasse als Surrogatparameter für die Produktivität in der Untersuchung der Beziehung zwischen Diversität von Primärproduzenten und deren Biomasse zu verwenden.

Tabelle 19: Ergebnisse der trophieanzeigenden Parameter (Gesamtphosphor und Chlorophyll-Konzentrationen) und der Primärproduktionsmessungen in der Goitsche in den Jahren 2002 und 2003 und Vergleich mit Ergebnissen aus der Literatur. ABP: Flächenbezogene Bruttproduktion, AR: Flächenbezogene Respiration,  $P_{Chla}$ : Chlorophyll-spezifische Bruttproduktion. Jeweils Wertebereiche während der Vegetationsphase, außer \*: Jahresmittelwerte. \*\*: TP-Konzentrationen während der Wintervolldurchmischung (keine durchgehenden Messungen während der Vegetationsperiode). Literaturangaben (Ref.): 1: Carignan et al., 2000, 2: delGiorgio & Peters, 1994, 3: Tadonleke et al., 2000, 4: Gaedke, unveröff., 5: Koschel et al., 2002.

See	TP ( $\mu\text{g/L}$ )	Chla ( $\mu\text{g/L}$ )	ABP ( $\text{mgC/m}^2/\text{d}^{-1}$ )	AR ( $\text{mgC/m}^2/\text{d}^{-1}$ )	$P_{Chla}$ ( $\text{mgC/mgChla/h}^{-1}$ )	Ref
Goitsche 2002	5,0 – 10,0	0,4 – 1,9	35 - 157	21 - 288	0,14 – 0,79	
HW 2002	14,0 – 27,0	8,6 – 9,3	193 - 306	121 - 432	0,06 – 0,20	
Goitsche 2003	6,0 – 12,9	1,2 – 3,5	43 - 311	33 - 220	0,07 – 0,70	
Can. uO. Seen (1)	3,4 – 7,3	0,8 – 3,6	72 - 650	50 - 408	0,54 – 3,99	1
Can. uO. Seen (2)	4,9 – 8,6	0,7 – 3,1	94 - 206	267 – 533	0,62 – 0,91	2
Stechlinsee (92-99)	10 - 14	-	409 – 603*	-	0,57 – 1,33*	3
Can. O/M. Seen (1)	9,6 – 14,4	3,4 – 7,3	149 – 720	87 - 960	0,21 – 3,04	1
Can. O/M. Seen (2)	10,3 – 19,1	1,3 – 6,9	67 – 548	363 - 1066	0,15 – 0,66	2
Bodensee (88-93)	28 – 41**	3,3 – 4,1	768 – 964*	-	-	4
Can. M/E. Seen (2)	26,4 – 45,7	6,9 – 37,2	563 – 1510	1011 - 1173	0,42 – 0,51	2
Sep Reservoir (96-97)	60 - 200	3,5 – 8,0	530 – 563*	-	0,49 – 0,81*	5

#### b) Vergleich mit Ergebnissen aus der Literatur

Die meisten Modelle sind nur qualitativer Natur, wie die vergleichenden Literaturzusammenstellungen von Waide et al., (1999) oder Mittelbach et al. (2001) zeigen. Sie zielen nicht darauf ab, mechanistische Erklärungen für die beobachteten Muster zu liefern (Scheiner & Willig, 2005).

#### Beziehung zwischen Artenzahl und Produktivität

Waide et al. (1999) und Mittelbach et al. (2001) fassen zusammen, dass empirische Daten meistens eine unimodale Beziehung zwischen der Artenzahl von Primärproduzenten und dem Produktivitätsgradienten zeigen. Beiden Untersuchungen ist gemein, dass in aquatischen Systemen unimodale Beziehungen sehr viel häufiger auftreten, als in terrestrischen Systemen. In der Zusammenstellung von Mittelbach et al. (2001) wurden unimodale Beziehungen

sowohl bei Vergleichen zwischen Ökosystemen gefunden, als auch innerhalb von Ökosystemen. Hingegen zeigten Waide et al. (1999), dass unimodale Beziehungen vor allem bei Vergleichen zwischen Systemen häufig sind, innerhalb von Ökosystemen aber meist keine (sowohl positive, negative oder unimodale) signifikanten Beziehungen festgestellt werden können. Bezogen auf die Goitsche lässt das den Schluss zu, dass die Vielfalt der abiotischen Bedingungen (bezogen auf Seegröße, Ressourcenkonzentrationen, bis zu einem bestimmten Grad auch die Störungsintensität) das Beobachten einer Beziehung begünstigt haben könnte. Speziell für aquatische Systeme gibt es Vergleichsdaten, die die Einordnung der hier vorgestellten Ergebnisse zulassen. Chase & Leibold (2002) fanden eine signifikante unimodale Beziehung zwischen der Artenzahl von Primärproduzenten und der Primärproduktion in Teichen aus gleichen Ökosystemen. In derselben Untersuchung wurde aber auf regionaler Ebene ein linearer Anstieg der Artenzahl mit der Primärproduktion ermittelt ( $r^2$ : 0,74 n:10). Eine ähnliche Untersuchung von Leibold (1999) in fischlosen Teichen ergab einen schwach ausgeprägten Zusammenhang zwischen der Artenzahl und den Gesamtkonzentrationen an Stickstoff und Phosphor (als Surrogate für die Produktivität). Ebenso auf regionaler Ebene fanden Dodson et al. (2000) in einer Studie zu 33 nordamerikanischen Seen eine signifikante unimodale Beziehung zwischen dem Logarithmus der Artenzahl des Phytoplanktons und dem Logarithmus der Primärproduktion ( $r^2$ :0,40 n: 33). Hingegen wurde in einer Untersuchung von 98 europäischen Seen auf regionaler Ebene keine einzige unimodale Beziehung zwischen der Artenzahl des Phytoplanktons und den Gesamtposphorkonzentrationen gefunden (Declerck et al., 2005).

All diese Ergebnisse zeigen die Uneinheitlichkeit der Ergebnisse. Sie verstärken aber den Eindruck, dass ein unimodaler Verlauf die tatsächliche Beziehung zwischen Artenzahl und Produktivität auf lokaler Ebene, also innerhalb eines Ökosystems, widerspiegeln könnte, wohingegen auf regionaler Ebene ein linearer Anstieg zu erwarten ist. Die Ergebnisse aus der Literatur stehen in keinem Widerspruch zu den hier präsentierten Ergebnissen. Für die Artenzahl beschrieb eine lineare Regression am besten die Abhängigkeit zwischen der Artenzahl und der Phytoplanktonbiomasse. Verglichen mit der Güte der in der Literatur gefundenen Modelle, schneidet das Goitsche-Modell relativ schlecht ab. Das  $r^2$  für die lineare Beziehung lag bei 0,22. In Abbildung 24 ist aber zu erkennen, dass bei mittlerer Biomasse (im Bereich zwischen 0,4 und 2,0 g FW/m<sup>3</sup>) die Artenzahl in einigen Fällen deutlich oberhalb der linearen Ausgleichsgerade lag. Die Ergebnisse der multiplen Regressionen verdeutlichen, dass neben dem linearen Terminus der Phytoplanktonbiomasse die Artenzahl auch vom quadratischen Terminus der Phytoplanktonbiomasse ebenso wie von anderen Einflussgrößen (vorrangig der Einfluss des Zooplanktons und des Imports von Arten durch die Flutung) abhängt (vgl. Abschnitte 4.3.1.b und 5.2.4). Demnach scheinen die Ergebnisse sowohl die Tendenz der Entwicklung der Artenzahl auf lokaler, als auch auf regionaler Ebene widerzuspiegeln. Dies mag auch daran liegen, dass unterschiedliche TB, also unterschiedliche Teilsysteme, über einen relativ langen Zeitraum beprobt wurden.

### **Beziehung zwischen Diversität und Produktivität**

In einigen Untersuchungen wurde eine Abhängigkeit der Diversität (und nicht der Artenzahl) von der Produktivität getestet. In einer Zusammenstellung von marinen Planktondaten unterschiedlicher Weltmeere fanden Irigoien et al. (2004), dass die Diversität ( $H'$ ) des Phytoplanktons von dem linearen und quadratischen Termini der Phytoplanktonbiomasse sowie dem Interaktionseffekt von Phyto- und Zooplanktonbiomasse abhing. Die so ermittelte quadratische Regression hatte ein  $r^2$  von 0,21 (n: 353). Interlandi & Kilham (2001) berichten von einer negativen Beziehung zwischen Diversität (Simpsons D) und Biomasse. Da in deren Untersuchung bei extrem niedrigen Biomassen die Diversität meist gering war, ist es möglich, dass eine Log-Transformierung ihrer Biomassedaten eine unimodale Beziehung hervorgebracht hätte (siehe Fig. 2 in Interlandi & Kilham, 2001). Es ist mir keine Untersuchung bekannt, in der ein linearer Anstieg der Diversität mit steigender Produktivität beobachtet wurde. Die Ergebnisse aus der Goitsche bestätigen diesen unimodalen Verlauf der Diversität bei steigender Biomasse.

Die dargestellten Ergebnisse zur Entwicklung der Diversität deuten auf einen weiteren Aspekt hin. Ähnlich wie bei der Untersuchung von Interlandi & Kilham (2001) ist festzuhalten, dass eine niedrige Diversität überall entlang des Biomassegradienten möglich ist. Eine deutlich hohe Diversität kommt wiederum nur bei mittlerer Biomasse vor. Die Beziehung ähnelt also dem von Marss et al. (1996) für Marschlandschaften beschriebenen Muster einer Punktwolke, die von einer curvilinearen Hüllkurve eingegrenzt ist. Im Rahmen der Untersuchung der IDH in Phytoplanktongemeinschaften stellen Weithoff et al. (2001) fest, dass im Vergleich zu numerischen Simulationen in empirischen Daten die Kombination von niedriger Diversität und im Vergleich zur Vorprobe niedriger Similarity praktisch nie vorkommt. Sie folgern daraus, dass eine hohe Diversität wahrscheinlich einen kurzweiligen, nichtstabilen Übergangszustand darstellt.

Bei keiner mir bekannten Untersuchung wurde mehr als ein Diversitätsindex untersucht. In einer Untersuchung zur Abhängigkeit der Artenzahl von der Anzahl limitierender Nährstoffe in kanadischen Seen (Grover & Chrzanowski, 2004) wurden ebenfalls andere Diversitätsindizes auf deren Verhalten hin überprüft. Laut ihren Aussagen waren die beobachteten Muster unabhängig davon, ob die Artenzahl auf Genus- oder Taxa-Level betrachtet wurde, oder ob der Simpson-Index anstelle der Artenzahl verwendet wurde. In Anbetracht der Feststellung von Wilsey et al. (2005), dass die gängigen verwendeten Indizes (u.a. Artenzahl, Simpson-D, Eveness) zum Teil sehr unterschiedliche Effekte messen, scheint diese Aussage von Grover & Chrzanowski jedoch eher erstaunlich. Die hier vorgestellten Daten lassen aber keine genauere Aussage zu einem möglichen differenzierten Verhalten von Artenzahl und Diversität entlang des Biomassegradienten zu.

### **Beziehung zwischen Eveness und Produktivität**

Die Entwicklung der Eveness mit steigender Produktivität wurde in keinem der in der Literatur vorgefundenen Untersuchungen anhand der gleichen Datensätze, die zur Ermittlung

der Diversität-Produktivität-Beziehungen herangezogen wurden, untersucht. Mittelbach et al. (2001) erwähnen, dass diesbezüglich interessante Beziehungen zu erwarten sind. Die Evenness gehört, ebenso wie die Artenzahl, zu den Parametern, deren Entwicklung unmittelbar auf ökologische Prozesse zurückgeführt werden kann. Ist die Artenzahl die Folge des Wechselspiels zwischen Import von Arten und dem Ausschluss aufgrund von Konkurrenzphänomenen, so kann die Evenness als Gradmesser für die aktuelle Ausprägung der Dominanz einer Art gemäß dem Konkurrenzausschlussprinzip gedeutet werden (Tilman, 1982). Die Evenness ist aber auch eine Folge eines meist selektiven Fraßdrucks auf leicht verwertbares Futter, der bei hohem Fraßdruck zur Dominanz fraßresistenter Arten führt (Leibold 1996, 1999). Die Evenness sinkt demnach mit steigender Biomasse, wenn, wie Tilzer (2000) behauptet, mit steigender Produktivität und Biomasse der Produzenten mehr Biomasse der Konsumenten aufrechterhalten werden kann und der Fraßdruck auf die Produzenten zunimmt. In der Goitsche wurde diese Erwartung eindeutig bestätigt. Diese Ergebnisse stimmen mit der Feststellung von Wilsey et al. (2005) überein, der zeigen konnte, dass Artenzahl und Evenness in der Ordination entlang der zwei Hauptkomponenten nach einer PCA orthogonale, also entgegengesetzte Effekte haben.

Mit der Erkenntnis, dass Artenzahl und Evenness entgegengesetzte Trends aufweisen, stellt sich die Frage, ob die Beobachtung unimodaler Beziehungen zwischen Diversität und Produktivität nicht einfach nur eine Folge der mathematischen Formulierung der Maße der Diversität sind. Diversitätsindizes wurden ursprünglich ausgearbeitet, um Ökosysteme miteinander zu vergleichen und nicht um direkte Auswirkungen von ökologischen Prozessen quantitativ erfassen zu können. Sowohl die realisierte Artenzahl als auch die Evenness lassen sich, zumindest aus theoretischer Sicht, auf Interaktionen zwischen Organismen und/oder dem Einfluss abiotischer Faktoren zurückführen. Die Diversität als solche ist hingegen kein Bestandteil einer Theorie, die zur Deutung der beobachteten Muster formuliert wurde. Die Diversität fasst zwei sehr unterschiedliche Parameter zur Beschreibung der Struktur von Gemeinschaften zusammen. Dies hat zur Folge, dass die Untersuchung kausaler Zusammenhänge zwischen der Struktur von Ökosystemen und deren abiotischem Umfeld durch die Verwendung dieses Indexes gegenüber der Verwendung der Evenness und der Artenzahl eher erschwert wird.

### 5.2.2 Diversität-Produktivität Beziehungen bei Konsumenten

Für das Zooplankton gibt es in der Literatur gemischte Evidenz für das Vorhandensein einer Beziehung zwischen Diversität und Produktivität. In der Untersuchung von Waide et al. (1999) wurden unimodale aber auch positive Beziehungen zwischen der Artenzahl und der Diversität von Konsumenten und der Produktivität von Ökosystemen nachgewiesen, wobei für aquatische Systeme unimodale Beziehungen häufiger vorkamen. So zeigte der von Dodson et al. (2000) unternommene Systemvergleich, dass unimodale Beziehungen nicht auf

Primärproduzenten beschränkt sind. In ihrer Untersuchung wurde für alle Konsumenten eine unimodale Beziehung der Artenzahl zur Primärproduktion beobachtet. Der Effekt für Cladoceren und Copepoden war aber nicht sehr stark, was darauf schließen lässt, dass vielleicht wesentliche Aspekte nicht berücksichtigt worden sind. In der Untersuchung von Irigoien et al. (2004) war die Zooplanktondiversität eine kombinierte Funktion der Biomasse des Phytoplanktons und des Zooplanktons. In Mikrokosmenexperimenten mit Ciliaten und Protozoen verwendeten Fukami & Morin (2003) als Surrogat für die Produktivität die Menge an Futter in Form von Bakterien und einzelligen Algen, die den Konsumenten zugegeben wurde. Sie fanden sehr unterschiedliche Ergebnisse, die eher auf einen idiosynkratischen Effekt einzelner Arten und der Besiedelungshistorie der Mikrokosmen, als auf eine Abhängigkeit der Diversität von der Produktivität schließen ließen. Das Problem in der Vergleichbarkeit zwischen Untersuchungen liegt wohl darin, dass eine allgemeingültige Definition des Produktivitätsgradienten für das Zooplankton nicht möglich ist und deshalb stets andere Maße für die Produktivität in der Literatur Verwendung finden (vgl. auch Waide et al., 1999).

Diese Problematik soll anhand der Daten zur Planktonentwicklung in der Goitsche beispielhaft an einem Versuch zur Definition des Produktivitätsgradienten für das Mikrozooplankton erläutert werden. In einer vereinfachten Darstellung stellen Bakterien, Detritus und kleine einzellige Algen, unter anderem auch das Picoplankton, die primäre Nahrungsquelle des Mikrozooplanktons dar. Die Bedeutung von Bakterien und des Picoplanktons am Gesamtumsatz eines Systems nimmt bekanntermaßen mit sinkendem Nährstoffangebot zu (siehe Cotner & Biddanda, 2002). Hier nimmt man eine erhöhte Produktivität (turn-over) unter oligotrophen Bedingungen an. Wenn hohe Phytoplanktonbiomassen ein Gradmesser für die steigende Trophie eines Ökosystems sind, dann wäre eine hohe Trophie einem, relativ betrachtet, geringen Ressourcenpool für das Mikrozooplankton gleichzusetzen. Andererseits stehen viele Mikrozooplankter in direkter Konkurrenz mit größeren Planktern, die das gleiche Nahrungsspektrum mit ihnen teilen, wie z.B. unselektiv filtrierende Cladoceren oder calanoide Copepoden. Eine einfache Definition des Produktivitätsgradienten für das Mikrozooplankton ist daher nicht möglich. Die Gleichsetzung von Phytoplanktonbiomasse und Produktivitätsgradient scheint gänzlich ausgeschlossen. Eine Definition des Produktivitätsgradienten für das Mesozooplankton erscheint ähnlich komplex. In meiner Einteilung des Mesozooplanktons wurden Cladoceren, Copepoden sowie die räuberische Rotatorie *Asplanchna* sp. zusammengefasst. Sie können als eine trophische Kategorie definiert werden, da sie alle zumindest partiell als Sekundärkonsumenten zu betrachten sind. Doch ihr Nahrungsspektrum unterscheidet sich trotzdem voneinander. Eine genauere Definition trophischer Kategorien scheitert daran, dass in der Goitsche jede Art des Mesozooplanktons für sich eine ökologische Nische besetzt. Für die Verwendung der Produktion bzw. der Biomasse der Primärproduzenten als Basis für eine unimodale Diversität-Produktivität-Beziehung auf allen trophischen Ebenen spricht die

von einigen Autoren geäußerte Meinung, dass Bottom-Up-Effekte durch die Nahrungskette propagiert werden (vgl. z.B. Power, 1992) und dass eine Abhängigkeit zwischen der Produktion auf den verschiedenen trophischen Ebenen und der Trophie besteht (vgl. Lacroix et al., 1989). In der Goitsche bestand zum Beispiel für neutrale Standorte eine signifikante positive Beziehung zwischen der Biomasse des Zooplanktons und der Biomasse des Phytoplanktons (Parameter der linearen Regression ( $\text{Log}(\text{Zooplankton}) = 3,61 + 0,36 \text{ log}(\text{Phytoplankton})$ ):  $n: 107$ ,  $r^2:0,10$ ,  $p<0,001$ ). Trotz der Aussagekraft dieser Beziehung, die sicherlich auf die hohe Probenzahl und die Log-Log-Transformierung der Biomassen zurückzuführen ist, sind die Vertrauensbereiche für einzelne Vorhersagen doch enorm. Das Verhältnis von Phytoplankton- zu Zooplanktonbiomasse variierte während des Untersuchungszeitraumes zwischen ca. 1:1 bis zu über 100:1.

Es spricht vieles dafür, die realisierte Biomasse der Zooplanktongruppen als Surrogatparameter für deren Produktivität zu betrachten. 1) Mit steigender Biomasse der Zooplanktongruppen nimmt die Artenzahl zu („more individual hypothesis“). 2) Mit steigender Biomasse nimmt der Fraßdruck durch Konsumenten des Zooplanktons zu, es kommt zur Dominanz fraßresistenter Formen, die Gleichverteilung der Arten nimmt ab. Beide Aspekte wurden in Ansätzen anhand der Goitschedaten bestätigt, da eine mehr oder weniger aussagekräftige positive Beziehung zwischen Artenzahl und Biomasse des Mikro- und Mesozooplanktons sowie eine negative Beziehung zwischen der Evenness und der Biomasse beider Gruppen nachgewiesen wurde.

Die Ergebnisse der einfachen Modelle zur Vorhersage der Evenness zeigen aber auch, dass für die Konsumenten die Beziehung bei weitem nicht so eindeutig war, wie für das Phytoplankton. Ein Aspekt, der diese erwartete Beziehung zwischen Evenness und realisierter Biomasse der einzelnen Gruppen verschleiert haben mag, ist der Einfluss trophischer Kaskaden (Carpenter et al., 1985). Für Primärproduzenten ist Fraßresistenz ein Mechanismus, welcher die Diversität bei hoher Biomasse verringert. Für Primär- und Sekundärkonsumenten, in pelagischen Systemen das Mikro- und Mesozooplankton, sind solche Mechanismen zwar bekannt (Zyklomorphose bei Crustaceen, Fluchtstrategien bei Rotatorien, Lampert & Sommer, 1999), sie können aber nur bedingt den Einfluss von planktivoren Räufern verhindern (Carpenter et al., 1985, Carpenter & Kitchell, 1988). So ist zum Beispiel die Unterdrückung des Mikrozooplanktons eine Folge von hohem Fraßdruck oder direkter Konkurrenz durch Cladoceren (Pace et al., 1998), was an der Effektivität des Auftretens fraßresistenter Formen beim Mikrozooplankton in der Vermeidung der Auswirkungen von Fraß durch das Mesozooplankton zweifeln lässt. Ein Blick auf den Wertebereich der Mikrozooplanktonbiomassen (siehe Abbildung 26) lässt vermuten, dass in der Tat diese Zooplanktongruppe einer effektiven Top-Down-Kontrolle unterlag. Die Biomassen betragen nur selten mehr als umgerechnet 0,1 mg C/l und auch nur dann, wenn die Biomassen des Mesozooplanktons relativ gering waren (<1,5 mg C/L). Die erwähnte obere Grenze der Mikrozooplanktonbiomassen entspricht dabei ziemlich genau dem für Daphnien kritischen

Bereich einsetzender Futterlimitation (z.B. 0,125 mg C/L für *D. pullicaria* und *D. thorata*, siehe Duncan, 1985). Alle Arten, die dem Mesozooplankton zugewiesen wurden, können einen negativen Einfluss auf die Mikrozooplanktonbiomassen haben, entweder durch Konkurrenz um Nahrung mit Daphnien (Rothhaupt, 1990, Christoffersen, 1993), Eudiaptomiden oder *Asplanchna* spp. (teilweise Überlappung des Nahrungsspektrums, siehe Lang, 1997), oder aufgrund von Fraß durch omnivore Copepoden (Sanders & Wickham, 1993) und Daphnien (Jürgens, 1994, Tessier et al., 2000, Tadonleke et al., 2004) sowie *Asplanchna* spp. (Arndt, 1993). Auch die Zusammensetzung des Mikrozooplanktons lässt auf einen hohen Fraßdruck schließen, da unter neutralen Bedingungen fast ausschließlich Arten vorkamen, die Formen der Anpassung an hohe Räuberichten aufwiesen (*Keratella* spp., *Polyarthra* spp., *Filinia* sp.).

Andere produktivitätsunabhängige Mechanismen, die nachgewiesenermaßen einen Einfluss auf die Artenzahl des Zooplanktons haben können (Fläche/Volumen des Ökosystems, Dodson, 1992; Intensität und Periodizität von physikalischen Störungen, Quintana, 2002; Immigration bzw. Rekrutierung aus dem regionalen Artenpool, Jenkins & Buikema, 1998; Temperatur als Gradmesser für Produktivität und Artenzahl, Herbert & Hann, 1986, Patalas, 1990), wurden in der Goitsche nicht explizit getestet.

### 5.2.3 Die „more individuals hypothesis“

Von allen Erklärungsansätzen für das Zustandekommen von Beziehungen zwischen Artenzahl und Biomasse stellt die „more individuals hypothesis“ (Srivastava & Lawton, 1998) die einzige Theorie dar, die anhand eines einfachen Modells bestätigt werden kann. Eine Gegenüberstellung von Artenzahl und Individuenzahl der einzelnen Planktongruppen zeigt, dass beide Parameter maßgeblich korreliert sind (siehe Abbildung 32). Für alle Gruppen, außer für das Phytoplankton, erlaubte die Individuendichte eine bessere Vorhersage der Artenzahl, als die realisierte Biomasse (man beachte aber die doppelt logarithmische Transformierung der Daten in Abbildung 32). Diese Beobachtung wirft ein differenzierteres Bild auf die bis dato durchgeführten Untersuchungen. Für das Phytoplankton scheinen neben der Individuendichte bzw. der realisierten Biomasse, noch weitere Faktoren die Artenzahl zu regulieren (siehe auch weiter unten Abschnitt 5.2.4). Für das Zooplankton hingegen kann die steigende Artenzahl mit steigender Biomasse auf einen vorwiegend statistischen Effekt zurückgeführt werden (Srivastava & Lawton, 1998). In einem dichter besiedelten Raum steigt die Wahrscheinlichkeit, mehr unterschiedliche Arten vorzufinden. Da über den gesamten Untersuchungszeitraum die gleiche Zählmethodik verwendet wurde (d.h., Mindestzählungen dominanter Organismen), scheint eine methodisch verursachte Verfälschung der Ergebnisse unwahrscheinlich. Das Muster einer zunehmenden Artenzahl mit steigender Individuendichte, zusammen mit anderen Diversitätsindizes, testeten meines Wissens nur Warwick & Clarke (1995). Sie zeigten, dass in simulierten Datensätzen, denen Originaldaten zur Zooplankton-

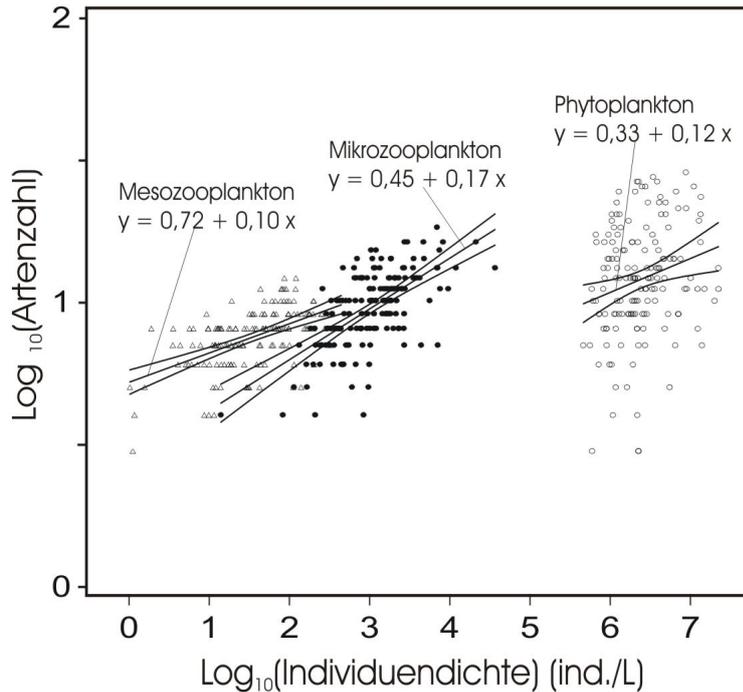


Abbildung 32: Entwicklung der Artenzahl in Abhängigkeit der Individuendichte einzelner Planktongruppen. Dargestellt sind die linearen Regressionen und deren Vertrauensbereich. Parameter der Regressionen: Mikrozoopl. n:156,  $r^2:0,41$ ,  $p<0,001$ ; Mesozoopl. n:153,  $r^2:0,29$ ,  $p<0,001$ ; Phytopl. n:157,  $r^2:0,05$ ,  $p<0,001$ .

Besiedelung zugrunde lagen, eine Erhöhung der Individuendichte zu einer Erhöhung der Artenzahl und Verringerung der Evenness führte. In ihren Daten war die Diversität deshalb eine monoton positive, sättigende Funktion der Individuendichte.

#### 5.2.4 Multivariate Modelle

Die grundlegenden Mechanismen, die eine unimodale Beziehung zwischen der Artenzahl und der Produktivität hervorrufen können, sind: die Veränderungen der

Heterogenität des Habitats mit steigender Produktivität; ein trade-off zwischen kompetitiven Eigenschaften und Fraßresistenz der Organismen; der kombinierte Einfluss von Konkurrenzausschlussprinzip und sich negativ auswirkenden Eigenschaften (Stressoren) aus der Umwelt; die Wechselwirkung zwischen Störung und Produktivität bzw. produktivitätsabhängige Beziehungen zwischen Areal/Fläche und Artenzahl; und zuletzt eine veränderte kompetitive Struktur mit steigender Produktivität (vgl. Waide et al., 1999, Scheiner & Willig, 2005). Empirische Beobachtungen bestätigen, dass jeder einzelne Prozess die Zusammensetzung der Gemeinschaft unter bestimmten Bedingungen dominieren kann (Tilman, 1982, Sommer, 1993, Interlandi & Kilham, 2001). Doch meines Wissens hat nur Grace (1999) versucht, die meisten Aspekte mit einzubeziehen. Er erstellte ein konzeptuelles Modell, in dem Störung, Biomasse (Produktivität), Ressourcen-Heterogenität, Kolonisationsmechanismen und der verfügbare Speziespool als primäre Faktoren die Artenzahl steuern. Waide et al. (1999) formulieren es allgemeiner, und zwar, dass lokale Gemeinschaften von einem Pool regional verfügbarer Arten rekrutiert werden, aber erst über die Aktion von Filtern (Verfügbarkeit von Energie und Ressourcen, vorhandener Speziespool sowie strukturelle Eigenschaften der Produktion und des Detritus) ihre tatsächliche Ausprägung finden (siehe auch Lawton, 1999). Eine multivariate Herangehensweise scheint notwendig, um das Vorhandensein mechanistischer Prozesse hinter den empirisch gewonnenen Ergebnissen zu bestätigen.

Bei dem hier vorgestellten multivariaten Ansatz wird kein vorformuliertes Modell, wie z.B. das von Grace (1999), getestet. Es handelt sich viel mehr um einen Versuch, das

Vorhandensein und die Stärke von Einzelprozessen zu quantifizieren. Solche Gleichungen können meist nur Denkanstöße geben, da lineare Abhängigkeiten zwischen in der Natur ablaufenden Prozessen wahrscheinlich nur selten vorkommen (Podani, 2000). So wurden in der Goitsche im Laufe der Flutung einige Autokorrelationen in der Entwicklung chemischer und physikalischer Mischungsprozesse beobachtet, wie z.B. der kontinuierliche Eintrag und anschließende Transport von Chlorid in den einzelnen TB (Schultze, pers. Mitteilung). Statistisch werden solche Autokorrelationen zwar durch hohe Fallzahlen ausgeglichen, nichts desto trotz bedeutet dies ein Verlust an Informationen zu den eigentlich untersuchten Prozessen. Um die bestmöglichen Ergebnisse zu erzielen, wurden die von Myers (1989) vorgeschlagenen Vorkehrungen getroffen (Kolinearitätsdiagnostiken zu den Eingangsvariablen, Untersuchung bezüglich einer möglichen Überparametrisierung, Auswahl der Modelle anhand objektiver Kriterien), so dass die vorgestellten Modelle vielleicht mehr als nur Anhaltspunkte liefern. Doch wie bei allen ähnlichen Untersuchungen gilt, dass endgültige und unwiderlegbare Antworten nur dann möglich sind, wenn systematisch bei Ausschluss gesetzter Faktoren der Effekt von variablen Kenngrößen getestet wird. In dem nun folgenden Abschnitt werden die beibehaltenen Variablen in den ausgewählten Modellen auf Konsistenz überprüft sowie Richtung und Stärke der Effekte mit Ergebnissen aus der Literatur verglichen.

#### a) Einschätzung der Aussagekraft einzelner Kriterien

Für alle Modelle gilt, dass am häufigsten die linearen und quadratischen Termini der Phytoplanktonbiomasse beibehalten wurden, unabhängig davon welcher Diversitätsindex betrachtet wurde (vgl. Tabelle 17). Demnach scheint die Verwendung der Phytoplanktonbiomasse als Surrogatparameter für die Produktivität des Systems zulässig. Durch das Beibehalten der beiden Termini nahm dementsprechend der Vertrauensbereich der Parameterschätzer und des Achsenabschnittes zu, was einen Verlust an Signifikanz des Gesamtmodells bedeutete. Die Hauptaussage ist, dass die realisierte Biomasse den Parameter darstellt, anhand dessen die Entwicklung der Diversitätskomponenten am besten beschrieben werden kann. Die realisierte Biomasse ist sozusagen das sichtbare Produkt stattfindender Wechselwirkungen auf Individuen-, Populations- und Gemeinschaftsebene. Eine logische Folge davon sind die für jedes Niveau realisierter Biomasse entsprechenden charakterisierenden Merkmale der Gemeinschaft, wie eben z.B. die Artenzahl oder Gleichverteilung der Organismen.

#### **Saisonaler Effekt der Temperatur**

Nach der realisierten Biomasse des Phytoplanktons wurde der Parameter Temperatur am häufigsten beibehalten, vorrangig bei der Vorhersage der Diversität und der Evenness. Dies zeigt den auch schon optisch erfassbaren Einfluss der Saisonalität auf die Diversitätskomponenten. Der Einfluss der Temperatur auf metabolische Prozesse wurde

schon mehrfach nachgewiesen (vgl. Peters, 1983). Ebenso konnten Herbert & Hann (1986) in einer Arbeit zur Besiedelung von Teichen der nordamerikanischen Tundra eine Korrelation zwischen Gradtagen und der Artenzahl der Mikrocrustaceen feststellen. Zu einem der bekanntesten makroökologischen Mustern gehört auch die Abhängigkeit der Artenvielfalt von der geographischen Breite (vgl. z.B. Scheiner & Willig, 2005), die einen engen Zusammenhang zwischen der Temperatur und der realisierten Diversität vermuten lässt. Nun muss man annehmen, dass der Parameter Temperatur in der Goitsche eher als Surrogat für eine Reihe von Faktoren, die sich während der Vegetationsphase ändern, fungiert. Im Gegensatz dazu stellt in den weiter oben zitierten Beispielen die Temperatur einen kausalen Faktor dar, der auf der Ebene von Individuen und Populationen agiert (z.B. Wachstumsraten, Stoffwechselraten) und zu makroökologisch erfassbaren Veränderungen der Gemeinschaftsstruktur führt. Das bedeutet, dass spätestens bei Vergleichen auf überregionaler Ebene die Temperatur als Steuergröße in Betracht gezogen werden muss. Die Ergebnisse an der Goitsche zeigen aber auch, dass die Saisonalität in der Zusammensetzung und Struktur von Planktongemeinschaften bei Untersuchungen der Beziehung zwischen der Diversität und Produktivität auf lokaler oder regionaler Ebene nicht vernachlässigt werden darf.

### **Limitierende Nährstoffe – Qualität und Quantität**

Die Anzahl der limitierenden Nährstoffe ist in der Vorhersage von Diversität und Artenzahl von Bedeutung (Tilman, 1982), was auch von Interlandi & Kilham (2001) und Grover & Chrzanowski (2004) in multivariaten Auswertungsansätzen mit empirischen Daten bestätigt wurde. Die Anzahl limitierender Nährstoffe wurde aber hier nicht explizit getestet. Viel mehr wurden die verschiedenen potentiell limitierenden Ressourcen einzeln betrachtet.

Da die Ergebnisse zu den Auswirkungen des Verhältnis von Si:P auf die Diversitätsmaße in den multivariaten Modellen entgegen den Erwartungen ausfallen (d.h., bei niedrigen Si:P und entsprechend wenig Si, hätte man eine höhere Artenzahl und Diversität erwartet, weil mehr Nährstoffe potentiell die Phytoplanktonzönose limitieren), muss man davon ausgehen, dass Si:P eher die Zusammensetzung als die Diversitätskomponenten beeinflusst. Es bestand außer in 1999 eine enge Beziehung zwischen Si:P und den absoluten Si-Konzentrationen (vgl. Abschnitt 4.1.3). Bei geringen Si:P-Verhältnissen lagen die Konzentrationen von Silizium meist unter 0,15 mg SRSi/L. Dieser Wert entspricht ungefähr dem minimalen Halbsättigungswert ( $K_s$ ) zwischen 0,04 und 0,11 mg SRSi/L, der für Kieselalgen ermittelt worden ist (Tilman & Kilham, 1976, Sommer, 1988). Der Bereich optimaler Si:P-Verhältnisse und das  $K_s$  sind innerhalb der Kieselalgen artspezifisch (Tilman, 1982, Sommer, 1988). Im Laufe der Flutung kam es in der Goitsche zu einer schrittweisen Verringerung des Si-Pools. Gemäß dem Konkurrenzausschlussprinzip setzten sich entlang des Gradienten der Siliziumverfügbarkeit unterschiedliche Arten durch, wobei die Abfolge der dominierenden Arten entsprechend den Erwartungen war, die von Tilman (1982) und anderen Autoren (Sommer, 1988, vanDonk & Kilham, 1990) formuliert wurden (vgl. erwähnte Literaturangaben mit den Ergebnissen in Abbildung 33). Um die Stärke des Effektes der

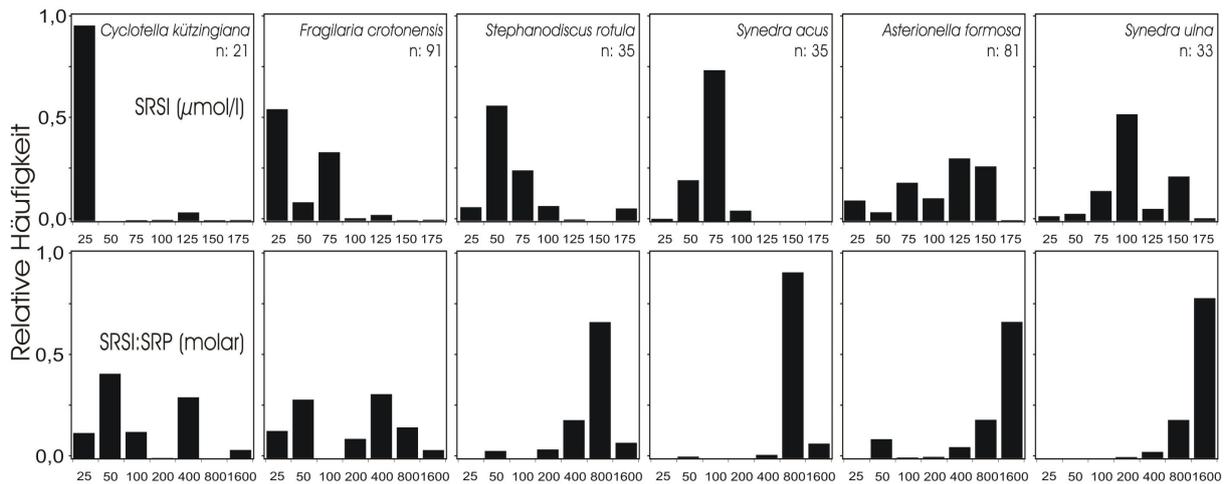


Abbildung 33: Biomassengewichtete, relative Häufigkeit repräsentativer Kieselalgenarten in Abhängigkeit der absoluten SRSi-Konzentrationen (oben) und des molaren SRSi:SRP-Verhältnis (unten).

Kolinearität von [Si] und [P] zu erfassen, wurden beispielhaft Modelle durchgerechnet in denen sowohl [Si] und [P] als auch Si:P als unabhängige Variablen zugelassen wurden (Daten nicht dargestellt). In der Regel wurden diese Termini als nicht signifikant eingestuft, doch die Vorzeichen ließen darauf schließen, dass Diversität und Artenzahl mit sinkenden Si- und P-Konzentrationen zunahmten.

Andere gelöste NS (z.B. die Stickstofffraktionen) wurden nicht betrachtet, da bei den extrem hohen N:P-Verhältnissen (molares Verhältnis ca. 5000:1) und hohen Absolutkonzentrationen der Stickstoff kaum als limitierend zu betrachten ist. Die hohen N:P-Verhältnisse sind mit dafür verantwortlich, dass in der Goitsche Kieselalgen gegenüber anderen Phytoplanktongruppen dominierten (Holm & Armstrong, 1981, Wilcox & DeCosta, 1990, Bulgakov & Levitch, 1999, Sommer, 1999).

Theoretisch kommt auch dem quantitativen Aspekt der Nährstoffsituation eine nicht unwesentliche Rolle zu (Waide et al., 1999). Energetische Argumente suggerieren, dass z.B. die Nahrungskettenlänge zunimmt, wenn die energetische Basis (d.h., Ressourcen) zunimmt, da dadurch, aufgrund relativ konstanter Transfereffizienzen, (meist 10%) mehr Energie für höhere trophische Ebenen verfügbar wird (vgl. Post, 2002). Es wurde eingangs erwähnt, dass eine Korrelation zwischen realisierter Biomasse des Phytoplanktons und Trophie von aquatischen Ökosystemen die Regel ist. Aufgrund dieser Überlegungen wurde darauf verzichtet, einen Summenparameter für die Nährstoffsituation bezüglich möglicher Auswirkungen auf die Diversitätsindizes zu betrachten.

### Licht als limitierende Ressource

Relativ häufig wurde der Parameter  $I^*m$  in den Modellen beibehalten. Signifikant war dieser Parameter aber nur bei der Vorhersage der Evenness. Bei hohem Lichtgenuss waren die Arten gleichmäßiger verteilt, als bei geringer Strahlungsintensität. Licht ist in der Steuerung von Diversität und Artenzahl theoretisch von Bedeutung, da es wie eine nicht-substituierbare Ressource Konkurrenzphänomene beeinflussen kann (Tilman, 1982, Reynolds, 1997). Untersuchungen von Huismann et al. (1999) bestätigen, dass Konkurrenz um Licht mitunter

für die geringe Diversität während massiver Phytoplanktonblüten verantwortlich ist. Irigoien et al. (2004) beobachteten einen deutlichen Effekt der Eigenbeschattung von Algen auf die Gleichverteilung von Arten. Die Dominanz einzelner Arten war aber nur bei extrem geringen Lichtverhältnissen nachweisbar. Qualitativ stimmen diese Ergebnisse mit den vorgestellten Ergebnissen überein. Es ist aber anzumerken, dass in der Goitsche unter neutralen Bedingungen das Verhältnis von Kompensationstiefe und Durchmischungstiefe fast ausnahmslos oberhalb von 1 lag. Es ist demnach nur sporadisch von einer Limitierung der Primärproduktion aufgrund von suboptimalen Lichtverhältnissen im Epilimnion auszugehen (Reynolds, 1997). Dies mag auch die geringe Abhängigkeit der Artenzahl und Diversität von den Lichtverhältnissen erklären.

### **Einfluss der Flutung und Intensität physikalischer Störungen**

Die Intermediate-Disturbance-Hypothese besagt in ihrer ursprünglichen Definition von Connell (1978), dass nach einer Störung die Diversität gering ist, weil entweder nur wenige Arten überlebt haben oder nur wenige Arten im nun veränderten Lebensraum dominieren. Ein System ist ebenfalls durch eine geringe Diversität gekennzeichnet, wenn mit Erreichen eines Gleichgewichts (also nach einem verhältnismäßig langen Zeitraum ohne Störung) nur noch einige wenige Arten mit den besten kompetitiven Fähigkeiten dominieren. Die Diversität ist hoch, wenn Störungen mit mittlerer Häufigkeit und/oder Intensität auftreten. Neben dem Problem einer einheitlichen Definition von Störung (z.B. Störung der Schichtung, Niederschlag, tributary inflow: Grover & Chrzanowski, 2004 – erhöhter Fraßdruck: Weithoff et al., 2000, Worm et al., 2002), stellt sich auch die Frage nach einer geeigneten Methode zur Erfassung derselben (realisierte Biomasse vs. Carrying capacity: Sommer, 1993; Similarity: Weithoff et al., 2001; Mahalanobisdistanz: Ibanez, 1981, Nogueira et al., 2000).

Die von mir verwendete Metrik ( $ED_{VC}$ ) misst vor allem den Einfluss des Flutungswassers auf die Schichtung und ist demnach weniger ein Maß für die in Oberflächengewässern periodisch wiederkehrenden Störungen der Schichtung durch Windeinwirkung. Ein Ansatz, um kontinuierlich das Störungsregime mit Hilfe der Mahalanobisdistanz (Ibanez, 1981) zu erfassen, erwies sich als zu sensitiv (Die Wassersäule wurde fast kontinuierlich als gestört erfasst, wobei die Frequenz der Störungen im Schnitt unter 10 Tagen lag, viel häufiger also als die postulierten 20 bis 60 Tage bis zum theoretischen Erreichen eines Gleichgewichts, siehe Reynolds, 1993 und Sommer, 1993). Aufgrund der mathematischen Formulierung von  $ED_{VC}$  wäre vor allem ein positiver Effekt auf Artenzahl und Diversität durch den Import von Arten mit dem Flutungswasser zu erwarten gewesen. Die Flutung des Tageausees ist für die Phytoplanktongemeinschaft einer erhöhten Immigration/Rekrutierung aus dem regionalen Speziespool gleichzusetzen (siehe z.B. Lawton, 1999).

Der quadratische Terminus  $ED_{VC}^2$  wurde lediglich in Modellen zur Artenzahl als marginal signifikanter Parameter beibehalten. Dies entsprach einer überproportionalen Verringerung der Artenzahl mit steigender Störung. Im 8-Variablen-Modell (2-164) ist aber der entgegengesetzte Effekt von  $ED_{VC}$  und  $ED_{VC}^2$  zu sehen ( $ED_{VC}$  war in dem beschriebenen

Modell zwar nicht signifikant, verbesserte aber insgesamt die Güteparameter des Modells – siehe auch Abschnitt 4.3.1.b)). Hier erfolgte eine Erhöhung der Artenzahl bei entweder geringer oder extremer Störung (U-förmige Beziehung). Die Stärke des zuletzt beschriebenen Effektes war dabei eine Folge des Wertebereichs der linearen und quadratischen Termini der Phytoplanktonbiomasse sowie des Wertebereichs der Parameterschätzer der unabhängigen Variablen  $ED_{VC}$  und  $ED_{VC}^2$ . Bei extrem hoher Störung überwog demnach der Import von Arten durch das Flutungswasser. Bei geringerer Störung (durch die Flutung) war der Nettoeffekt nur schwach ausgeprägt. Dies lässt darauf schließen, dass zu dem Zeitpunkt, an dem schon viele Arten in der Goitsche angekommen waren, es für neu ankommende Arten kaum möglich war, sich dauerhaft in der Goitsche anzusiedeln und zu einer Erhöhung der Diversität beizutragen. Zu einem ähnlichen Schluss kommen auch Jenkins & Buikema (1998). Die Kolonisation (d.h., Immigration) zu Beginn der Besiedelung neuer Lebensräume ist ein entscheidender Faktor für die Erhöhung der Diversität, wird aber sehr rasch von lokalen Prozessen überlagert wird (siehe auch Robinson & Edgemon, 1988). Hier scheint die Besiedelungshistorie eine entscheidende Rolle zu spielen (Fukami & Morin, 2003).

### **Einfluss von Konsumenten**

Der Einfluss der Konsumenten, in unserem Fall vorrangig des Mesozooplanktons, wurde in einigen Modellen nachgewiesen. Neben dem direkten Einfluss des Mesozooplanktons (Parameter realisierte Biomassen, [MB]) wurde in einigen Modellen auch ein statistisch nachweisbarer Einfluss der Diversität der Zooplanktongemeinschaft festgestellt. Beide Effekte beschränkten sich aber fast ausschließlich auf die Vorhersage der Artenzahl. Die Artenzahl des Phytoplanktons sank mit zunehmender Diversität des Mesozooplanktons. Mit zunehmender Biomasse des Mesozooplanktons stieg sie hingegen. Ähnlich wie in den Modellen von Irigoien et al. (2002) wurde bei extrem hohen Biomassen des Mesozooplanktons ein negativer Einfluss auf die Artenzahl beobachtet (negativer quadratischer Terminus,  $[MB]^2$ ). Zur Vorhersage der Diversität des Phytoplanktons wurde nur in einem Modell ein signifikanter, negativer Einfluss der Diversität des Zooplanktons nachgewiesen.

Hoher Fraßdruck hat in Modellsystemen die gleichen Auswirkungen auf die Diversität von Produzenten, wie eine physikalische Störung (Worm et al., 2002). Dies kann man in Analogie zur Definition einer physikalischen Störung sehen, da es zur Entfernung von Biomasse aus der Wassersäule kommt (vgl. Definition von Grime (1979) in der Einleitung). Schon Paine (1966) erkannte, dass die lokale Diversität ein Ergebnis der Effizienz ist, mit der Prädatoren die Dominanz einzelner Arten verhindern. Leibold (1999) und Davic (2003) rücken Schlussteinarten in der Regulierung der Zusammensetzung und Diversität von Gemeinschaften in den Vordergrund ihrer Überlegungen. Per Definition haben solche Arten einen überproportionalen Effekt auf untere trophische Ebenen im Verhältnis zu ihrer Repräsentanz innerhalb einer funktionellen Gruppe. Empirische Beobachtungen zeigen kein einheitliches Bild. Downing (2002, zitiert in Grover & Chrzanowski, 2004) zeigte, dass in

einem der von Grover & Chrzanowski (2004) untersuchten Seen eine negative Beziehung zwischen Zooplanktondichte bzw. -Grazing und der Diversität des Phytoplanktons bestand, in dem zweiten untersuchten See aber die Diversität unbeeinflusst von diesen Prozessen war. In Enclosure-Untersuchungen konnten Weithoff et al. (2000) nachweisen, dass starkes Grazing, den potentiell negativen Einfluss künstlich eingeleiteter Durchmischung auf die Diversität aufhebt, indem es die Dominanz rasch wachsender Arten verhindert. Ebenfalls in Enclosure-Untersuchungen zeigten Flöder & Sommer (1999), dass die als Schlusssteinarten definierten Cladoceren *Daphnia* spp. einen nachweisbaren Einfluss auf Diversität und Artenzahl des Phytoplanktons haben.

Die Komplementarität des Nahrungsspektrums des Zooplanktons schien in diesem Zusammenhang keine Rolle zu spielen, obwohl durchaus ein Effekt zu erwarten gewesen wäre (siehe z.B. Sommer et al., 2001). Der Parameter FD war in keinem der Modelle signifikant. Dies mag daran liegen, dass der verwendete Parameter auf die Komplementarität des Nahrungsspektrums des gesamten Mesozooplanktons bezogen war, also neben dem Fraßdruck auf das Phytoplankton auch das Mikrozooplankton als Futter mit einbezog.

Was in Anbetracht des Wissensstandes zum Einfluss von Konsumenten auf die Zusammensetzung von Produzenten verwundert, ist der nicht nachweisbare Einfluss des Mesozooplanktons (Biomasse, FD und H') auf die Evenness der Phytoplanktongemeinschaft. Die meisten Modelle und Theorien sowie empirischen Ergebnisse sagen eine Dominanz fraßresistenter Formen bei hohen Phytoplanktonbiomassen voraus (Leibold 1996, 1999). Dieses Auftreten fraßresistenter Formen wird ausdrücklich als eine Folge des Fraßdrucks angesehen. Um das Fehlen einer Beziehung zu erklären, müsste man eine alternative Behauptung aufstellen und die Kausalität umkehren. Es kann nur dann eine hohe Biomasse von Produzenten realisiert werden, wenn fraßresistente Arten vermehrt auftreten, die sich effektiv dem Fraßdruck durch Konsumenten entziehen. In solch einem Fall würde die Entwicklung der Artenzahl und der Diversität unabhängig von der Biomasse und der Diversität der Konsumenten ablaufen. Bekräftigt wird dieses Ergebnis durch den konsequent starken Einfluss der Lichtverhältnisse auf die Evenness, der auf dichteabhängige Prozesse, wie der Eigenbeschattung bei hohen Biomassen, schließen lässt und weniger auf einen dichteunabhängigen Einfluss durch die Konsumenten.

Zwei Aspekte konnten in der hier vorliegenden Analyse nicht betrachtet werden: 1) Worm et al. (2002) beobachten einen zum Teil antagonistischen Effekt von Ressourcenkonzentrationen und Grazing. Bei geringer Menge an Ressourcen führt starkes Grazing eher zu einer Erhöhung der Diversität, bei hoher Menge an Ressourcen aber zu einer Verringerung der Diversität. In Ansätzen entsprechen diese empirischen Beobachtungen den Aussagen des Modells von Leibold (1996), das besagt, dass eine niedrige Diversität bei der Kombination von geringer Produktivität und starkem Grazing oder bei hoher Produktivität und geringem Grazing zu beobachten ist. 2) Es ist bekannt, dass Düngungseffekte durch sloppy-feeding von Crustaceen und Fischen auftreten können (Jürgens, 1994, Attayade & Hanson, 1999), welche wiederum die Produktion von Algen fördert.

## b) Zusammenfassung der multivariaten Modelle

In Summe entsprechen die Ergebnisse bis auf einzelne Ausnahmen den Erwartungen. Für alle Diversitätsindizes erfolgte eine Verbesserung der Güte der Vorhersage gegenüber den einfachen Modellen, die lediglich die realisierte Biomasse als Steuergröße miteinbezogen. Für die Diversität und Evenness kristallisierten sich einige gute Modelle heraus, die mit relativ wenigen Parametern auskamen. Bezüglich der Artenzahl scheint aber aufgrund der Komplexität der Prozesse, die deren Steuerung innewohnen, ein solch „einfacher“ multivariater Ansatz nicht zu genügen. Zumindest wurde die Anzahl der Steuergrößen eingegrenzt. Bemerkenswert ist die Bedeutung der Biomasse des Phytoplanktons in der Vorhersage der Diversitätskomponenten, die stets den ausgeprägtesten Effekt darstellte. Zusammenfassend können drei Aspekte festgehalten werden:

- Die Evenness der Phytoplanktongemeinschaft wird in der Goitsche hauptsächlich von dichteabhängigen Phänomenen gesteuert (negative Abhängigkeit zum Quadrat der Biomassen und zu den Lichtverhältnissen). Eine zunehmende Gleichverteilung der Arten wurde im saisonalen Verlauf der Vegetationsphase beobachtet.
- Die realisierte Artenzahl ist vorrangig eine Folge zunehmender Biomasse (wahrscheinlich induziert durch den Effekt einer steigenden Individuenzahl) und einem differenzierten Einfluss durch das Zooplankton. Für letzteren Einfluss scheinen sowohl qualitative, als auch quantitative Aspekte von Bedeutung (d.h., Diversität und Biomasse des Zooplanktons). Bei starkem Einfluss durch die Flutung kommt es anfänglich zu einem hohen Einfluss von Importprozessen.
- Die Diversität zeigt eine deutliche unimodale Beziehung zur Phytoplanktonbiomasse. Da außer der positiven Beziehung zur Temperatur und teilweise auch zu den Si:P-Verhältnissen kein Parameter durchgängig signifikant war, wird angenommen, dass es sich bei dem beobachteten Muster lediglich um das Ergebnis der mathematischen Abhängigkeit der Diversität von den Parametern Artenzahl und der Evenness handelt.

Ein Aspekt der nicht berücksichtigt wurde, ist der Zusammenhang, der zwischen der Größe eines Ökosystems und dessen Nahrungskettenlänge bestehen kann („Ecosystem-size Hypothesis“, „Productive-space Hypothesis“, vgl. Post et al., 2000). Ebenso wird eine Beziehung zwischen Systemgröße und Artenzahl vermutet (Cohen & Newmann, 1992), da mit zunehmender Größe/Fläche/Areal eines Ökosystems auch die Heterogenität der Umweltbedingungen zunimmt. Da aber nur das Epilimnion des Tageausees Goitsche betrachtet wurde, ist, wenn überhaupt, der Einfluss eines solchen Effektes minimal. Im Verhältnis zur Zunahme des gesamten Seekörpers nahm das Epilimnion im TB Mühlbeck nur

um den Faktor 4 bis 5 zu. Laut den Ergebnissen von Post et al. (2000) betrüge die Zunahme der maximalen trophischen Position innerhalb der Nahrungskette bei einer Verzehnfachung des Volumens ca. 0,2 Glieder. In Anbetracht der Veränderung des Volumens in der Goitsche scheint ein solcher Effekt nur eine untergeordnete Rolle zu spielen.

### 5.3 Synthese

**In Planktonsystemen ist der Reifungsprozess anhand der Kriterien von Odum (1969, 1985) zu erfassen (Hypothese I).**

**Physiologischer Stress und physikalische Störungen führen beide zu einer Umkehr des Reifungsprozess (Hypothese II).**

**Physiologischer Stress und physikalische Störungen haben Auswirkungen auf unterschiedlichen Organisationsebenen von Lebensgemeinschaften (Hypothese III).**

Die Hypothesen I bis III, den Hypothesen zur Erfassung des Reifungsprozesses und dessen Umkehr durch Stressoren, wurden anhand der Daten zur Flutung und Neutralisierung des Tagebausees Goitsche im Großen und Ganzen bestätigt. So eindeutig die Auswirkungen des Säurestresses und der Störung durch die Flutung auf die betrachteten Systemeigenschaften waren (Hypothese II), so uneindeutig fiel jedoch die Antwort der Systemeigenschaften auf den vermuteten Reifungsprozess aus (Hypothese I). Sehr oft mussten zur genauen Interpretationen der Ergebnisse Informationen zur Taxonomie dominierender Arten herangezogen werden. Häufig schien der idiosynkratische Effekt einzelner Arten auf Zusammensetzung und Funktion des Ökosystems entscheidend zu sein. In der aktuellen Diskussion zur Definition von Zielfunktionen von Ökosystemen (Müller & Fath, 1998, Jorgensen et al., 2000, Reynolds, 2002) wird immer mehr Abstand von einzelnen Kriterien genommen. Der Reifungsprozess wird als Summe von Entwicklungen auf unterschiedlichen Organisationsebenen betrachtet, die durch einfache Organisationsregeln bestimmt werden. Fast möchte man aber vor einer solchen Verallgemeinerung warnen. Lawton (1999) formuliert es so: „General ecological patterns emerge (...) when systems are not too complicated (...) and at very large scale (...). The middle ground is a mess. It is fascinating to study, and rich in wonderful biology. But by studying it, do not expect universal rules, even simple contingent general rules, to emerge.“ Das heißt, dass auf makroökologischer Ebene allgemeingültige Regeln erscheinen mögen, ebenso wenn man Untersuchungen auf Organismenebene durchführt. Auf Gemeinschaftsebene (dem „middle ground“) ist das Feststellen von Trends aber erschwert. Doch eben auf dieser Ebene setzt die Untersuchung des Reifungsprozesses von Ökosystemen an. Es werden stets Organismengemeinschaften mit all den Besonderheiten und womöglich variablen Rahmenbedingungen der untersuchten Standorte betrachtet. Und diese lokalen Besonderheiten entscheiden über die eigentliche Entwicklungsrichtung eines Ökosystems.

Dies leitet über zu den Ergebnissen von Hypothese III, zur unterschiedlichen Wirkung von physiologischem Stress und physikalischer Störung. Es existierte in der Goitsche eine Hierarchie innerhalb der Stressoren. Meist war der Einfluss des Säurestress dominierend gegenüber dem Einfluss der Störung durch die Flutung, indem er wahrscheinlich die Reaktionsmöglichkeiten der Gemeinschaft einschränkte. Doch es wurden durchaus unterschiedliche und zum Teil konträre Reaktionen innerhalb der Planktongemeinschaft auf diese unterschiedlichen Stressoren beobachtet. Ähnlich wie für Hypothese I und II ist es für eine genaue Einordnung von Ergebnissen zum Entwicklungsstadium (oder dem Grad der Beeinflussung durch anthropogene Störungen) unerlässlich, alle lokal wirkenden, potentiell beeinflussenden Faktoren (d.h., potentielle Stressoren) zu erfassen. Zusätzlich muss aber auch die (hierarchische) Wirkungsstärke von Stressoren abgeschätzt werden können.

**In aquatischen Systemen ist die Artenzahl eine monoton positive oder eine unimodale Funktion der Produktivität (Hypothese IV).**

**Die Eveness ist eine monoton abnehmende Funktion der Produktivität (Hypothese V).**

**Die Ausprägung der Entwicklung der Diversität entlang des Produktivitätsgradienten ist eine Folge der Entwicklung der Artenzahl und der Eveness entlang dieses Gradienten (Hypothese VI).**

**Die Beziehung zwischen der Produktivität und den Diversitätsmaßen (Artenzahl, Diversität und Eveness) kann verbessert werden, wenn zusätzliche biotische und abiotische Faktoren (z.B. Konsumenteneffekte, physikalische Störungen, Immigration) berücksichtigt werden (Hypothese VII).**

**In gestressten Systemen besteht keine Abhängigkeit zwischen den Diversitätskomponenten und der Produktivität, da solche Systeme artenarm sind und eine wenig variable Zusammensetzung aufweisen (Hypothese VIII).**

Zur Beziehung zwischen Diversität und Produktivität wurden folgende Hypothesen bestätigt: Für Primärproduzenten ist die Artenzahl eine monoton positive Funktion der realisierten Biomasse (d.h., Produktivität – Hypothese IV). Die Eveness ist eine monoton negative Funktion der Produktivität (Hypothese V). Die Folge ist eine durch die mathematische Formulierung bedingte, unimodale Beziehung zwischen der Diversität und der Produktivität der Primärproduzenten (Hypothese VI). Für jede einzelne dieser Diversitätskomponenten wurden neben dem Gradienten der Produktivität weitere unterschiedliche, sekundär beeinflussende Faktoren ermittelt, welche die Güte der Vorhersage dieser Diversitätskomponenten erhöhte (Hypothese VII). In einigen Fällen schienen dichteabhängige Prozesse die Ausprägung eines Parameters zu bestimmen, in anderen Fällen aber waren eher veränderte abiotische Parameter entscheidend. Diese Ergebnisse sollen jedoch nicht darüber hinwegtäuschen, dass ein Großteil der Varianz der abhängigen Variablen auch in den besten multivariaten Modellen nicht erklärt werden konnte. Vielmehr zeigen die Ergebnisse auf, dass entweder mehr Informationen zu den Steuergrößen oder andere Modelle notwendig sind, um

die Entwicklung der Diversitätskomponenten zu ermitteln. Zuletzt können aber auch stochastische Mechanismen für die verbleibende Restvarianz verantwortlich sein, die nicht auf der Basis deterministischer Mechanismen interpretiert werden können (Scheiner & Willig, 2005). Die fehlende Übertragbarkeit von einfachen Beziehungen zwischen Diversität und Produktivität auf höhere trophische Ebenen kann auf das Wirken trophischer Kaskaden zurückgeführt werden. Dies entspricht den Überlegungen von Sanders et al. (1992). Sie vermuten, dass Bottom-Up-Effekte vor allem auf den unteren trophischen Ebenen zu beziehen sind, auf höheren trophischen Ebenen aber der Einfluss der Top-Down-Regulierung überwiegt.

Die Ergebnisse zu den Reifungskriterien von Odum und zur Diversitäts-Produktivitäts-Hypothese zeigen die Komplexität der unterschiedlichen Mechanismen, die zur Regulierung der Zusammensetzung von Planktongemeinschaften beitragen. Sie zeigen zum Beispiel die Schwierigkeit auf, wie Renaturierungs- oder Restaurierungsmaßnahmen bewertet werden sollen. Einzelne Kriterien scheinen ungeeignet, um den Zustand eines Ökosystems zu beschreiben. Ebenso ist die Allgemeingültigkeit der gerichteten Entwicklung von Kriterien, wenn sie denn für eine bestimmte Situation definiert werden konnte, fraglich. Zu groß ist der Einfluss von veränderten Rahmenbedingungen. Die Ergebnisse zur Hypothese II (Auswirkungen von Stressoren auf den Reifungsprozess) und VIII (Fehlen einer Diversitäts-Produktivitäts-Beziehung unter sauren Bedingungen) zeigen aber eine Möglichkeit auf, wie Ökosysteme dennoch eingestuft werden können. Unter gestörten Bedingungen weichen einzelne Kriterien deutlich von dem angenommen natürlichen Zustand ab. Ebenso sind Muster, wie sie unter ungestörten Bedingungen erscheinen, nicht ausgeprägt. Frei nach Holling et al. (1995) sind gestörte Ökosysteme eben durch diese geringe Vorhersagbarkeit von sonst beobachteten Mustern gekennzeichnet. Diese Arbeit hat gezeigt, dass einige Kriterien (Artenzahl, Evenness,  $r^2$  der Steigung der Biomassegrößenspektren) und Beziehungen (BM/TP, Vorhandensein oder Fehlen von Diversität-Produktivität-Beziehungen) unter bestimmten Voraussetzungen zur Bewertung des Zustandes von planktischen Ökosystemen in weiteren Untersuchungen herangezogen werden könnten. Sie zeigt aber auch deutlich die Grenzen solcher Ansätze auf.

## 6. Zusammenfassung

Im Rahmen der Untersuchung zur Entwicklung der pelagischen Gemeinschaft des ehemals sauren Tagebauseenkomplexes Goitsche (pH~3) während dessen Flutung und Neutralisierung wurden Wechselwirkungen zwischen der Zusammensetzung von Organismengemeinschaften und der Variabilität des abiotischen Umfeldes untersucht.

Im Mittelpunkt standen zwei von ihrer Kausalität her unterschiedliche Aspekte.

- Der erste Aspekt betraf die Reifung von Ökosystemen: War der Reifungsprozess von pelagischen Gemeinschaften anhand der von Odum (1969) formulierten Kriterien zur Energetik der Gemeinschaft, zu den Nährstoffkreisläufen sowie zu strukturellen Merkmalen auf Ökosystem- und Individuenebene zu erfassen? Führten der physiologische Stress durch den niedrigen pH und physikalische Störungen der Schichtung durch das einströmende Flutungswasser zu einer Umkehr des Reifungsprozesses? Auf welchen Organisationsebenen der Lebensgemeinschaften waren die Auswirkungen dieser Stressoren erkennbar?
- Der zweite Aspekt behandelte die Entwicklung der Artenzahl, die Gleichverteilung der Dominanz von Arten (Eveness) und die Diversität von Planktongemeinschaften entlang des Produktivitätsgradienten. Speziell wurde untersucht, ob die Artenzahl und die Diversität eine monoton positive oder eine unimodale Funktion der Produktivität waren und ob die Eveness eine monoton abnehmende Funktion der Produktivität war. Zur besseren Vorhersagbarkeit der Entwicklung dieser Indizes wurden in einem nächsten Schritt zusätzliche biotische und abiotische Faktoren (z.B. Konsumenteneffekte, physikalische Störung, Immigration) berücksichtigt. Zuletzt wurde die Hypothese getestet, dass unter dem Einfluss von extremem physiologischem Stress keine Abhängigkeit zwischen den betrachteten Indizes und der Produktivität von Ökosystemen besteht.

Die Untersuchungen der vorliegenden Arbeit führten zu folgenden Ergebnissen und Schlussfolgerungen:

- 1) Der Reifungsprozess der Planktongemeinschaft war unter neutralen Bedingungen nicht eindeutig an einzelnen Kriterien festzumachen. Vielmehr schienen idiosynkratische Effekte einzelner Arten auf die Zusammensetzung und Funktion der Organismengemeinschaft von Bedeutung. Coenobiumbildende Kieselalgen sowie größere Cladoceren und Copepoden dominierten sehr rasch die Planktongemeinschaft und vermittelten den Eindruck eines reifen Ökosystems fast unmittelbar nach der Neutralisierung des Tagebausees.

- 2) Der Einfluss von physiologischem Säurestress und physikalischer Störung der Schichtung durch das eintretende Flutungswasser war gegenüber einem neutralen, ungestörten Teilbecken des Tageausees (Referenzzustand) eindeutig zu erkennen. Die isolierte Betrachtung der Wirkung der Stressoren lieferte hinsichtlich fast aller Kriterien Anzeichen einer Verjüngung des Systems sensu Odum (1969, 1985).
- 3) Im betrachteten Ökosystem existierte eine Hierarchie innerhalb der Stressoren. Der Einfluss des Säurestresses dominierte gegenüber dem Einfluss der physikalischen Störung, wahrscheinlich indem er die Reaktionsmöglichkeiten der Planktongemeinschaft einschränkte.
- 4) Für Primärproduzenten war die Artenzahl eine monoton positive Funktion der realisierten Biomasse (einem Surrogatparameter für die Produktivität des Systems). Die Eveness war eine monoton negative Funktion der Produktivität. Die beobachtete unimodale Beziehung zwischen der Diversität und der Produktivität der Primärproduzenten muss als eine Folge der mathematischen Formulierung dieser Indizes betrachtet werden.
- 5) Die Ergebnisse multivariater Modelle zur Vorhersage der Artenzahl und der Eveness der Primärproduzenten in Abhängigkeit zusätzlicher erfassbarer biotischer und abiotischer Faktoren ermöglichten eine differenziertere Betrachtung der Ergebnisse:
  - Im Tageausee Goitsche war die Eveness hauptsächlich von dichteabhängigen Prozessen gesteuert (negative Abhängigkeit zum Quadrat der Biomassen und zu den Lichtverhältnissen).
  - Die Entwicklung der Artenzahl war neben dem primären Einfluss der zunehmenden Biomasse auch durch qualitative und quantitative Aspekte der Konsumentengemeinschaft (Diversität und Biomasse des Zooplanktons) beeinflusst. Der Einfluss einer erhöhten Immigration auf die Artenzahl wurde nur zu Beginn der Flutung des Tageausees beobachtet.
- 6) Auf Ebene der Konsumenten war die einzige eindeutig feststellbare Abhängigkeit ein Anstieg der Artenzahl mit steigender Biomasse. Das Fehlen von weiteren Beziehungen zwischen Diversitätsindizes und dem Produktivitätsgradienten wird darauf zurückgeführt, dass auf den unteren trophischen Ebenen der Primärproduzenten Ressourceneffekte (Bottom-Up) stärker ausgeprägt sind, wohingegen auf höheren trophischen Ebenen Konsumenteneffekte (Top-Down) dominieren.
- 7) In durch physiologischen Stress beeinflussten Systemen bestand keine Abhängigkeit zwischen den Diversitätsindizes (Artenzahl, Eveness und Diversität) und der Produktivität.

## 7. Literaturverzeichnis

- Abrams, P.A. 1995. Monotonic or unimodal diversity-productivity gradients: what does competition theory predict? *Ecology*. 76: 2019-2027.
- Abrams, P.A., Walters, C.J. 1996. Invulnerable prey and the paradox of enrichment. *Ecology* 77: 125-1133.
- Agawin, N.S.R, Duarte, C.M., Agusti, S. 2000. Nutrient and temperature control of the contribution of picoplankton to phytoplankton biomass and production. *Mar. Ecol Progr. Series* 206: 97-106.
- Amarasekare, P. 2003. Diversity-Stability relationships in multitrophic systems: an empirical exploration. *J. Animal Ecol.* 72: 713-724.
- Arndt, H. 1993. Rotifers as predators on components of the microbial web – a review. *Hydrobiol.* 255/256: 231-246.
- APHA. 1998. Standard methods for the examination of Water, Sewage, and Wastewater, 20<sup>th</sup> Ed. American Public Health Association, New York.
- Attayade, J.L., Hanson, L-A. 1999. Effects of nutrient recycling by zooplankton and fish on phytoplankton communities. *Oecologia* 121: 47-54.
- Auer, B., Elzer, U., Arndt, H. 2004. Comparison of pelagic food webs in lakes along a trophic gradient and with seasonal aspects: influence of resource and predation. *J. Plankton Res.* 26: 697-709.
- Bai, Y., Han, X., Wu, J., Chen, Z., Li, L. 2004. Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland. *Nature* 431: 181-184.
- Bachmann, R.W. 1999. The restoration of Lake Apopka in relation to alternative stable states. *Hydrobiology* 394: 219-232.
- Banse, K. 1982. Cell volumes, maximal growth rates of unicellular algae and ciliates, and the role of ciliates in the marine Pelagial. *Limnol. Oceanogr.* 27: 1059-1071.
- Barthelmeß, T. 1997. Die saisonale Planktonsukzession im Königssee. Diss. Univ. Konstanz. Forschungsbericht 36/1997 Nationalpark Berchtesgaden.
- Bäuerle, E., Ollinger, D., Ilmberger, J. 1998. Some meteorological, hydrological, and hydrodynamical aspects of Upper Lake Constance. *Arch. Hydrobiol. SI Adv. Limnol.* 53: 31-83.
- Berberovic, R. 1990. Elemental composition of two coexisting *Daphnia* species during the seasonal course of population development in Lake Constance. *Oecologia* 84: 340-350.
- Beulker, C., Lessmann, D., Nixdorf, B. 2003. Aspects of phytoplankton succession and spatial distribution in an acidic mining lake (Plessa 117, Germany). *Acta Oecol.* 24: S25-S31.

- Bissinger, V. 2003. Factors determining growth and vertical distribution of plankton algae in extremely acidic mining lakes (pH 2.7). Diss. Univ. Potsdam.
- Boehrer, B., Schultze, M., Ockenfeld, K., Geller, W. 2005. Path of the 2002 Mulde flood through Lake Goitsche, Germany. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 29, 369-372.
- Bottrell, H.H., Duncan, A., Gliwicz, Z.M. et al. 1976. A review of some problems in zooplankton studies. *Norw. J. Zool.* 24: 419-456.
- Brown, M. B., Forsythe, A. B. 1974. Robust tests for equality of variances. *J. Am. Stat. Ass.* 69: 364-367
- Bulgakov, N.G., Levich, A.P. 1999. The nitrogen:phosphorus ratio as a factor regulating phytoplankton community structure. *Arch. Hydrobiol.* 146: 3-22.
- Bührer, H., Ambühl, H. 1975. Die Einleitung von gereinigtem Abwasser in Seen. *Schw. Z. Hydrol.* 37: 347-369.
- Callieri, C., Karjalainen, S.M., Passoni, S. 2002. Grazing by ciliates and heterotrophic nanoflagellates on picocyanobacteria in Lago Maggiore. *J. Plankton Res.* 24: 785-796.
- Carignan, R., Blais, A-M., Vis, C. 1998. Measurement of primary production and community respiration in oligotrophic lakes using the Winkler method. *Canadian Journal of Fisheries and Aquat. Sciences* 55: 1078-1084.
- Carignan, R., Planas, D., Vis, C. 2000. Planktonic production and respiration in oligotrophic Shield lakes. *Limnol. Oceanogr.* 45: 189-199.
- Carpenter, S.R., Kitchell, J.F., Hodgson, J.R. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience* 35: 634-639.
- Carpenter, S.R., Kitchell, J.F. 1988. Consumer control of lake productivity. *BioScience.* 38: 764-769.
- Caron, D.A., Dam, H.G., Kremer, P. et al. 1995. The contribution of microorganisms to particulate carbon and nitrogen in surface waters of the Sargasso Sea near Bermuda. *Deep-Sea Res. I.* 42: 943-972.
- Carr, M.H., Neigel, J.E., Estes, J.A. et al., 2003. Comparing marine and terrestrial ecosystems : implications for the design of coastal marine reserves. *Ecol. Appl.* 13: 90-107.
- Chase, J.M., Leibold, M.A. 2002. Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. *Nature* 416: 427-430.
- Chapin, F.S., Autumn, K., Pugnaire, F. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *Am. Nat.* 142: 78-92.
- Christensen, V. 1995. Ecosystem maturity – towards quantification. *Ecol. Mod.* 77: 3-32.

- Christoffersen, K., Riemann, B., Klysner, A., Sondergaard, M. 1993. Potential role of fish predation and natural populations of zooplankton in structuring a plankton community in eutrophic lake water. *Limnol. Oceanogr.* 38: 561-573.
- Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Austr. J. Ecol.* 18: 117-143.
- Clarke, K.R., Ainsworth, M. 1993. A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Mar. Ecol. Progr. Series* 92: 205-219.
- Cohen, J.E., Newman, C.M. 1992. Community area and food-chain length: theoretical predictions. *Am. Nat.* 138: 1542-1554.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. High diversity of trees and corals is maintained only in a nonequilibrium state. *Science* 199: 1302-1310.
- Connell, J.H., Sousa, W.P. 1983. On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *Am. Nat.* 121: 789-824.
- Cotner, J.B., Biddanda, B.A. 2002. Small players, large role: microbial influence on biogeochemical processes in pelagic aquatic ecosystems. *Ecosystems* 5: 105-121.
- Cottingham, K.L., Carpenter, S.R. 1998. Population, community, and ecosystem stability varies as ecological indicators: Phytoplankton responses to whole-lake enrichment. *Ecol. Appl.* 8: 508-530.
- Cottingham, K.L., Brown, B.L., Lennon, J.T. 2001. Biodiversity may regulate the temporal variability of ecological systems. *Ecol. Lett.* 4: 72-85.
- Cozar, A., Garcia, C.M, Galvez, J.A. 2003. Analysis of plankton size spectra irregularities in two subtropical shallow lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 60: 411-420.
- Crowley, P.H. 1992. Resampling methods for computation-intensive data analysis in ecology and evolution. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 23: 405-447.
- Cyr, H., Curtis, J.M. 1999. Zooplankton community size structure and taxonomic composition affects size-selective grazing in natural communities. *Oecologia* 118: 306-315.
- Davic, R.D. 2003. Linking Keystone species and functional groups: a new operational definition of the keystone species concept (Response). *Cons. Ecol.* 7: r11. [online] URL: <http://www.consecol.org/vol7/iss1/resp11>
- Declerck, S., Vandekerckhove, J., Johansson, L. et al. 2005. Multi-group biodiversity in shallow lakes along gradients of phosphorus and water plant cover. *Ecology* 86: 1905-1915.
- DelGiorgio, P.A., Peters, R.H. 1994. Patterns in planktonic P:R ratios in lakes: Influence of lake trophic and dissolved organic carbon. *Limnol. Oceanogr.* 39: 772-787.
- DelGiorgio, P.A., Gasol, J.M. 1995. Biomass distribution in freshwater Plankton communities. *Am. Nat.* 146: 135-152.

- Deneke, R., 2000. Review of rotifers and crustaceans in highly acidic environments of pH-values < 3. *Hydrobiol.* 433: 167-172.
- Diaz, S., Cabido, M. Vive la difference: plant functional diversity to ecosystem processes. *Trends Ecol. Evol.* 16:646-655.
- Dickman, E.M., Vanni, M.J., Horgan, M.J. 2006. Interactive effects of light and nutrients on phytoplankton stoichiometry. *Oecologia* 149: 676-689.
- Doak, D.F., Bigger, D., Harding, E.K., Marvier, M.A., O'Malley, R.E., Thomson, D. 1998. The statistical inevitability of Stability-Diversity relationships in community ecology. *Am. Nat.* 151: 264-276.
- Dodson, S.I. 1992. Predicting crustacean zooplankton species richness. *Limnol. Oceanogr.* 37: 848-856.
- Dodson, S.I., Arnott, S.E., Cottingham, K.L. 2000. The relationship in lake communities between primary productivity and species richness. *Ecology* 81: 2662-2679.
- Duffy, J.E. 2002. Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *OIKOS* 99: 201-219.
- Dumont, H.J., Van de Velde, I., Dumont, S. 1975. The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, epiphyte and benthos of continental waters. *Oecologia* 19: 75-97.
- Duncan, A., Lambert, W., Rocha, O. 1985. Carbon weight on length regressions of *Daphnia* spp. grown at threshold food concentrations. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 22: 3109-3115.
- Faith, D.P., Minchin, P.R., Belbin, L. 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio* 69: 57-68.
- Fent, K. 1998. *Ökotoxikologie*. Thieme Vlg, Stuttgart.
- Flöder, S., Sommer, U. 1999. Diversity in planktonic communities: an experimental test of the intermediate disturbance hypothesis. *Limnol. Oceanogr.* 44: 1114-1119.
- Friese, K., Herzsprung, P., Witter, B. 2002. Photochemical degradation of organic carbon in acidic mining lakes. *Acta hydroch. Hydrobiol.* 30: 141-148.
- Frömmichen, R. 2001. In situ Sanierungsstrategien zur Förderung der mikrobiellen Entsäuerung von geogen schwefelsauren Bergbaurestseen. Diss. Univ. Rostock.
- Frost, T.M., Carpenter, S.R., Kratz, T.K. 1990. Choosing ecological indicators: effects of taxonomic aggregation on sensitivity to stress and natural variability. Pp: 215-227. In: McKenzie, D.H., Hyatt, D.E, McDonald, V.J. (Eds.). *Ecological Indicators*, Vol. I. Elsevier Applied Science.
- Frost, T.M. Carpenter, S.R., Ives., A.R., Kratz, T.K. 1995. Species compensation and complementarity in ecosystem function. Pp: 224-239. In Jones, C.G., Lawton, J.H. (Eds.). *Linking species and ecosystems*. Chapman&Hall, New York.

- Fukami, T. 2001. Sequence effects of disturbance on community structure. *OIKOS* 92: 215-224.
- Fukami, T., Morin, P.J. 2003. Productivity-biodiversity relationships depend on the history of community assembly. *Nature* 424: 423-426.
- Gächter, R., Bloesch, J. 1985. Seasonal and vertical variation in the C,P ratio of suspended and settling seston in lakes. *Hydrobiol.* 128: 193-200.
- Gaedke, U. 1992. The size distribution of plankton biomass in a large and deep lake and its seasonal variability. *Limnol. Oceanogr.* 37: 1202-1220.
- Gaedke, U. 1993. Ecosystem analysis based on biomass size distributions: a case study of plankton community in a large lake. *Limnol. Oceanogr.* 38: 112-127.
- Gaedke, U. 1998. The response of the pelagic food web to re-oligotrophication of a large and deep lake: Evidence of scale-dependent hierarchical patterns? *Arch. Hydrobiol.* 317-333.
- Gaedke, U., Kamjunke, N. 2006. Structural and functional properties of low- and high-diversity planktonic food webs. *J. Plankton Res.* 28: 707-718.
- Garcia, C.M., Echevarria, F., Xavier Niell, F. 1995. Size structure of plankton in a temporary, saline inland lake. *J. Plankton Res.* 17: 1803-1817.
- Gasol, J.M., Guerrero, R., Pedros-Alio, C. 1991. Seasonal variations in size structure and prokaryotic dominance in sulphurous lake Ciso. *Limnol. Oceanogr.* 36: 860-872.
- Geller, W., Klapper, H., Salomons, W. (Eds.). 1998. *Acidic mining lakes*. Springer, Berlin.
- Gibson, C.E., Wang, G., Foy, R.H. 2000. Silica and diatom growth in Lough Neagh: The importance of internal cycling. *Freshw. Biol.* 45: 285-293.
- Giller, P.S., Hillebrand, H. Berninger, U-G. et al. 2004. Biodiversity effects on ecosystem functioning: emerging issues and their experimental test in aquatic environments. *OIKOS* 104: 423-436.
- Grace, J.B., Pugsek, B.H. 1997. A structural equation model of plant species richness and its application to coastal wetlands. *Am. Nat.* 149: 436-460.
- Grace, J.B. 1999. The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment. *Perspectives in Plant ecology, Evolution, and Systematics.* 2: 1-28.
- Gräfe, H., Bohrer, B. 2001. Dichtebestimmungen im Tagebausee Niemegek (Goitsche), p: 483-487. In: DGL-Tagung 2000. Deutsche Gesellschaft für Limnologie.
- Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley.
- Gross, W. 2000. Ecophysiology of algae living in highly acidic environments. *Hydrobiol.* 433: 31-37.

- Grover, J.P., Chrzanowski, T.H. 2004. Limiting resources, disturbance, and diversity in phytoplankton communities. *Ecol. Monogr.* 74: 533-551.
- Hall, D.J., Threkeld, S.T., Burns, C.W., Crowley, P.H. 1976. The size–efficiency hypothesis and the size structure of zooplankton communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7: 177-203.
- Hanazato, T. 2001. Pesticide effects on freshwater zooplankton: an ecological perspective. *Env. Poll.* 112: 1-10.
- Hansen, B., Bjornsen, P.K., Hansen, P.J. 1994. The size ratio between planktonic predators and their prey. *Limnol. Oceanogr.* 39: 395-403.
- Havel, J.E., Shurin, J.B. 2004. Mechanisms, effects, and scales of dispersal in freshwater zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 49: 1229-1238.
- Havens, K.E., Carlson, R.E. 1998. Functional complementarity in plankton communities along a trophic gradient of acid stress. *Env. Poll.* 101: 427-436.
- Hebert, P.D.N., Hann, B.J. 1986. Patterns in the composition of arctic tundra pool microcrustacean communities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 1416-1425.
- Heinen, E.A., McManus, J. 2004. Carbon and nutrient cycling at the sediment-water boundary in western Lake Superior. *J. Great Lakes Res.* 30 (Suppl.1): 113-132.
- Herzprung, P., Friese, K., Packroff, G., et al., 1998. Vertical and annual distribution of ferric and ferrous Iron in acidic mining lakes. *Acta hydroch. Hydrobiol.* 26: 253-262.
- Hessen, D.O. 1989. Factors determining the nutritive status and production of zooplankton in a humic lake. *J. Plankt. Res.* 11: 649-664.
- Hobbie, J.E., Daley, R.J., Jasper, S. 1977. Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Appl. Env. Microbiol.* 33: 1225-1228.
- Hochstädter, S. 2000. Seasonal changes of C:P ratios of seston, bacteria, phytoplankton and zooplankton in a deep, mesotrophic lake. *Freshw. Biol.* 44: 453-463.
- Holling, C.S., Schindler, D.H., Walker, B.W., Roughgarden, J. 1995. Biodiversity in the functioning of ecosystems: an ecological synthesis. In: *Biodiversity loss: Economic and ecological issues*. Perrings, C. et al. (Eds.). Cambridge Univ. Press. pp. 44-83.
- Holm, N.P., Armstrong, D. 1981. Role of nutrient limitation and competition in controlling the populations of *Asterionella formosa* and *Microcystis aeruginosa*. *Limnol. Oceanogr.* 26: 622-635.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J. et al. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning : a consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* 75: 3-35.
- Huber, V., Gaedke, U. 2006. The role of predation for seasonal variability patterns among phytoplankton and ciliates. *OIKOS* 114: 265-276.

- Huisman, J., van Oosteven, P., Weissing, F.J. 1999. Species dynamics in phytoplankton blooms: incomplete mixing and competition for light. *Am. Nat.* 154: 46-68.
- Huisman, J., Weissing, F.J. 1999. Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature* 402: 407-410.
- Hulot, F.D., Lacroix, G., Lescher-Moutoué, F., Loreau, M. 2000. Functional diversity governs ecosystem response to nutrient enrichment. *Nature* 405: 340-344.
- Huston, M.A. 1997. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* 110: 449-460.
- Huston, M.A., McBride, A.C. 2002. Evaluating the relative strengths of biotic versus abiotic controls on ecosystem functioning. In: *Biodiversity and ecosystem functioning. Synthesis and perspectives.* Loreau, M. et al. (Eds.). Oxford Univ. Press.
- Ibanez, F. 1981. Immediate detection of heterogeneities in continuous multivariate, oceanographic recordings. Application to time series analysis of changes in the Bay of Villefranche sur mer. *Limnol. Oceanogr.* 26: 336-349.
- Interlandi, S.J., Kilham, S.S. 2001. Limiting resources and the regulation of diversity in phytoplankton communities. *Ecology* 82: 1270-1282.
- Irigoién, X., Huisman, J., Harris, R.P. 2004. Global diversity patterns of marine phytoplankton and zooplankton. *Nature* 429: 863-867.
- Jenkins, D.G., Buikema, A.L.Jr. 1998. Do similar communities develop in similar sites? A test with zooplankton structure and function. *Ecol. Monogr.* 68: 421-443.
- Jørgensen, S.E., Patten, B.C., Straskraba, M. 2000. Ecosystems emerging: 4. Growth. *Ecol. Mod.* 126: 249-284.
- Jürgens, K., Wickham, S.A., Rothhaupt, K.O., Santer, B. 1996. Feeding rate of macro- and microzooplankton on heterotrophic flagellates. *Limnol. Oceanogr.* 41: 1833-1839.
- Karakas, G., Brookland, I., Boehrer, B. 2003. Physical characteristics of Acidic mining lake 111. *Aquat. Sci.* 65: 297-307.
- Kirk, J.T.O. 1994. *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Köhler, W., Schachtel, G., Voleske, P. 1992. *Biostatistik.* Springer Vlg., Berlin.
- Koschel, R.H., Gonsiorczyk, T., Krienitz, L. et al. 2002. Primary production of phytoplankton and nutrient metabolism during and after pollution in a deep, oligotrophic lowland lake. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 28: 569-575.
- Kutsch, W.L., Dilly, O., Steinborn, W., Müller, F. 1998. Quantifying ecosystem maturity – a case study. In: *Eco Targets, Goal functions, and Orientors.* Müller, F., Leupelt, M. (Eds.). Springer Verlag, Berlin. pp. 209-231.

- Lacroix, G., Boet, P., Garnier, J. et al. 1989. Factors controlling the planktonic community in the shallow Lake of Creteil, France. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 74: 353-370.
- Lampert, W., Muck, P. 1985. Multiple aspects of food limitation in zooplankton communities: the *Daphnia* – *Eudiaptomus* example. *Arch. Hydrobiol. Beih.* 21: 311-322.
- Lampert, W., Sommer, U. 1999. *Limnoökologie*. Thieme Verlag, Stuttgart.
- Lang, M.M. 1997. *Das Nahrungsnetz im Pelagial des Bodensees – Eine Analyse auf Basis der Theorie der Nahrungsnetze*. Diss. Univ. Konstanz. Hartung-Gorre Verlag, Konstanz.
- Latja, R., Salonen, K. 1978. Carbon analysis for the determination of individual biomass of planktonic animals. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 20: 2556-2560.
- Lawton, J.H. 1994. What do species do in ecosystems? *OIKOS* 71: 367-374.
- Lawton, J.H. 1999. Are there general laws in ecology? *OIKOS* 84(2): 177-192.
- Lehman, T., Caceres, C.E. 1993. Food-web response to species invasion by a predatory invertebrate: *Bythotrephes* in Lake Michigan. *Limnol. Oceanogr.* 38: 879-891.
- Leibold, M.A. 1996. A model of keystone predators in food webs: Trophic regulation of abundance, incidence, and diversity patterns in communities. *Am. Nat.* 147: 784-812.
- Leibold, M.A. 1999. Biodiversity and nutrient enrichment in pond plankton communities. *Evol. Ecol. Res.* 1: 73-95.
- Lessmann, D., Fyson, A., Nixdorf, B. 2000. Phytoplankton of the extremely acidic mining lakes of Lusatia (Germany) with pH<3. *Hydrobiologia* 433: 123-128.
- Levine, S.N. 1989. Theoretical and methodological reasons for variability in the response of aquatic ecosystems processes to chemical stresses. In: *Ecotoxicology: problems and approaches*. Levin, S.A. et al. (Eds.). Springer Verlag, New York. pp. 145-179.
- Loreau, M. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *OIKOS* 91: 3-17.
- Manca, M., Ruggiu, D. 1998. Consequences of Pelagic Food-Web Changes During a Long-Term Lake Oligotrophication Process. *Limnol. Oceanogr.* 43: 1368-1373.
- Marss, R.H., Gough, L., Grace, J.B. 1996. On the relationship between plant species diversity and biomass: a comment on a paper by Gough, Grace & Taylor. *OIKOS* 75: 323-326.
- McCann, K., Hastings, A., Huxel, G.R. 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature* 395: 794-798.
- McCann, K.S. 2000. The diversity-stability debate. *Nature* 405: 228-233.
- McGrady-Steed, J., Morin, P.J. 2000. Biodiversity, density compensation, and the dynamics of populations and functional groups. *Ecology* 81: 361-373.

- McNaught, A.S., Kiesling, R.L., Ghadouani, A. 2004. Changes to zooplankton community structure following colonization of a small *Leptodora kindtii*. *Limnol. Oceanogr.* 49: 1239-1249.
- Micheletti, S., Schanz, F., Walsby, A.E. 1998. The daily integral of photosynthesis by *planktothrix rubescens* during summer stratification and autumnal mixing in Lake Zürich. *New Phytol.* 139: 233-246.
- Mittelbach, G.G., Steiner, C.F., Scheiner, S.M. et al. 2001. What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology* 89: 2381-2396.
- Müller, F., Fath, B. 1998. The physical basis of ecological goal functions – Fundamentals, Problems and questions. Pp: 15-18. In: Müller, F., Leupelt, M. (Eds.). *Eco Targets, goal functions, and orientors*. Springer Vlg, New York.
- Myers, R.H. 1989. *Classical and modern regression with applications*. PWS-Kent Publ. Comp., Boston.
- Neutel, A.M., Heesterbeek, J.A.P., de Ruiter, P.C. 2002. Stability in real food webs: weak links in long loops. *Science* 296: 1120-1123.
- Niyogi, D.K., Lewis, W.M.Jr., McKnight, D.M. 2002. Effects of stress from mine drainage on diversity, biomass, and function of primary producers in mountain streams. *Ecosystems* 5: 554-567.
- Nogueira, E., Ibanez, F., Figueiras, F.G. 2000. Effect of the meteorological and hydrodynamic disturbances on the microplankton community structure in the Ria de Vigo. *Mar. Ecol. Progr. Series* 203: 23-45.
- Odum, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270.
- Odum, E.P. 1985. Trends expected in stressed ecosystems. *BioScience* 35: 419-422.
- Pace, M.L., Cole, J.J., Carpenter, S.R. 1998. Trophic cascades and compensation: differential responses of microzooplankton in whole-lake experiments. *Ecology* 79: 138-152.
- Packroff, G. 2000. Protozooplankton in acidic mining lakes with special respect to ciliates. *Hydrobiol.* 433: 157-166.
- Padilla, D.K., Allen, B.J. 2000. Paradigm lost: reconsidering functional form and group hypothesis in marine ecology. *J. Exper. Mar. Biol. Ecol.* 250: 207-221.
- Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* 100: 65-75.
- Paine, R.T., Tegner, M.J., Johnson, E.A. 1998. Compounded perturbations yield ecological surprises. *Ecosystems* 1: 535-545.
- Patalas, K. 1990. Diversity of zooplankton communities in Canadian lakes as a function of climate. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 24: 360-368.

- Paterson, M.J., Findlay, D., Beaty, K. et al. 1997. Changes in the planktonic food web of a new experimental reservoir. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 1088-1102.
- Pauli, H-R. 1989. A new method to estimate individual dry weights of rotifers. *Hydrobiol.* 186/187: 355-361.
- Peters, R.H. 1983. *The ecological implications of body size.* Cambridge Univ. Press.
- Petchey, O.L., McPhearson, P., Casey, T.M., Morin, J.P. 1999. Environmental warming alters food-web structure and ecosystem function. *Nature* 402: 69-72.
- Petchey, O.L., Gaston, K.J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecol. Lett.* 5: 402-411.
- Petchey, O.L., Downing, A.L., Mittelbach, G.G. et al. 2004. Species loss and the structure and functioning of multitrophic aquatic systems. *OIKOS* 104: 467-478.
- Pfeifer, A., Schuman, M. 1997. *Statistik mit SAS.* Oldenburg Vlg.
- Philippi, T.E., Dixon, P.M., Taylor, B.E. 1998. Detecting trends in species composition. *Ecol. Appl.* 8: 300-308.
- Pinel-Alloui, B., Methot, G., Florescu, M. 1989. Zooplankton species dynamics during impoundment and stabilization in a subarctic reservoir. *Arch. Hydrobiol. Beih.* 33: 521-537.
- Podani, J. 2000. *Introduction to the Exploration of multivariate biological data.* Backhuys, Leiden.
- Post, D.M., Pace, M.L., Halrston, N.G. 2000. Ecosystem size determines food-chain length in lakes. *Nature* 405: 1047-1049.
- Post, D.M. 2002. The long and the short of food-chain length. *Trends Ecol. Evol.* 17: 269-277.
- Pourriot, R. 1977. Food and feeding habitats of rotifera, *Arch. Hydrobiol. Beih.* 8: 243-260.
- Power, M.E. 1992. Top-down and bottom-up forces in food-webs: do plants have primacy? *Ecology* 73: 733-746.
- Quintana, X.D. 2002. Measuring the intensity of disturbance in zooplankton communities of mediterranean salt marshes using multivariate analysis. *J. Plankton Res.* 24: 255-265.
- Quintana, X.D., Comin, F.A., Moreno-Amich, R. 2002. Biomass-size spectra in aquatic communities in shallow fluctuating Mediterranean salt marshes. *J. Plankton Res.* 24: 1149-1161.
- Rapport, D.J., Regier, H.A., Hutchinson, T.C. 1985. Ecosystem behaviour under stress. *Am. Nat.* 125: 617-640.

- Redfield AC, Ketchum BH, Richards FA (1963) The influence of organisms on the composition of sea-water. Pp: 26-77. In: Hill, M.N. (Ed), The sea, Vol 2. The composition of sea-water comparative and descriptive oceanography. Interscience Publishers, New York.
- Reynolds, C.S. 1993. Scales of disturbance and their role in plankton ecology. *Hydrobiol.* 249: 157-171.
- Reynolds, C.S. 1997. *Vegetation Processes in the pelagic: A Model for Ecosystem Theory.* Ecology Inst. Oldenburg.
- Reynolds, C.S. 2002. Ecological pattern and ecosystem theory. *Ecological Modelling* 158: 181-200.
- Robinson, J.V., Edgemon, M.A. 1988. An experimental evaluation of the effect on invasion history on community structure. *Ecology* 69: 1410-1417.
- Rothhaupt, K.O. 1990. Resource competition of herbivorous zooplankton: a review of approaches and perspectives. *Arch. Hydrobiol.* 118: 1-29.
- Ruttner-Kolisko, A. 1977. Suggestions for biomass calculations of plankton rotifers. *Archiv Hydrobiol., Erg. Limnol.* 8: 71-76.
- Sanders, R.W., Caron, D.A., Berninger, U.G. 1992. Relationship between bacteria and heterotrophic Nanoplankton in marine and freshwaters: an inter-system comparison. *Mar. Ecol. Progr. Series* 86: 1-14.
- Sanders, R.W., Wickham, S.A. 1993. Planktonic protozoa and metazoa: predation, food quality and population control. *Mar. Microb. Food Webs* 7: 197-223.
- SAS Institute Inc., 1999. Online-Documentation SAS v8. URL: <http://support.sas.com/documentation/onlinedoc/index.html>
- Savage, V.M., Gillooly, J.F., Brown, J.H. et al. 2004. Effects of body size and temperature on population growth. *Am. Nat.* 163: 429-441.
- Scheiner, S.M., Willig, M.R. 2005. Developing unified theories in ecology as exemplified with diversity gradients. *Am. Nat.* 166: 458-469.
- Schindler, D.W. 1978. Factors regulating phytoplankton production and standing crop in the world's lakes. *Limnol. Oceanogr.* 23: 478-486.
- Schindler, D.W. 1988. Experimental studies of chemical stressors on whole lake ecosystems. *Int. Ver. Theor. Ang. Limnol. Verh.* 23: 11-41.
- Schindler, D.W. 1990. Experimental perturbation of whole lake as tests of hypotheses concerning ecosystem structure and function. *OIKOS* 57: 25-41.
- Schlacher, T.A., Woolridge, T.H. 1996. Axial zonation patterns of subtidal macrozoobenthos in the Gamtoos estuary, South Africa. *Estuaries* 19: 680-696.

- Sherr, E.B., Caron, D.A., Sherr, B.F. 1993. Staining of Heterotrophic Protists for Visualization via epifluorescence Microscopy. pp: 207-212. In: Kemp, P.F. (Ed.), Handbook of Methods in Aquatic microbial ecology, Lewis Publ., Boca Raton.
- Siegel, D.A. 1998. Resource competition in a discrete environment: Why are plankton distributions paradoxical? *Limnol. Oceanogr.* 43: 1133-1146.
- Sih, A., Bell, A.M., Kerby, J.L. 2004. Two stressors are far deadlier than one. *Trends Ecol. Evol.* 19: 274-276.
- Simon, M, Azam, F. 1989. Protein content and protein synthesis rates of planktonic marine bacteria. *Mar. Ecol. Progr. Series* 51: 201-213.
- Sommer, U., Gliwicz, W. 1986. Long range vertical migration of Volvox in tropical Lake Cahora Bassa. *Limnol. Oceanogr.* 31: 650.
- Sommer, U., Gliwicz, Z.M., Lampert, W., Duncan, A. 1986. The PEG-Model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Arch. Hydrobiol.* 106: 433-471.
- Sommer, U. 1988. Phytoplankton succession in microcosm experiments under simultaneous grazing pressure and resource limitation. *Limnol. Oceanogr.* 33: 1037-1054.
- Sommer, U. 1993. Disturbance-diversity relationships in two lakes of similar nutrient chemistry but contrasting disturbance regimes. *Hydrobiol.* 249: 59-65.
- Sommer, U., Padisak, J., Reynolds, C.S., Juhasz-Nagy, P. 1993. Hutchinson's heritage : the diversity-disturbance relationship in phytoplankton. *Hydrobiol.* 249: 1-7.
- Sommer, U. 1999. A comment on the proper use of nutrient ratios in microalgal ecology. *Arch. Hydrobiol.* 146: 3-22.
- Sommer, U., Sommer, F., Santer, B. et al. 2001. Complementary impact of copepods and cladocerans on phytoplankton. *Ecol. Lett.* 4: 545-550.
- Sprules, W.G., Munawar, M. 1986. Plankton size spectra in relation to ecosystem productivity, size, and perturbation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 1789-1794.
- Srivastava, D.S., Lawton, J.H. 1998. Why more productive sites have more species: an experimental test of theory using tree-hole communities. *Am. Nat.* 152: 510-529.
- Steiner, C.F. 2004. Daphnia dominance and zooplankton community structure in fishless ponds. *J. Plankton Res.* 26: 799-810.
- Steiner, C.F., Long, T.Z., Krumins, J.A., Morin, P.J. 2005. Temporal stability of aquatic food webs: partitioning the effects of species diversity, species composition and enrichment. *Ecol. Lett.* 8: 819-828.
- Sterner, R.W., Elser, J.J., Fee, E.J. et al. 1997. THE light:nutrient ratio in lakes: The balance of energy and materials affects ecosystem structure and process. *Am. Nat.* 150: 663-684.

- Straile, D. 1995. Die saisonale Entwicklung des Kohlenstoffkreislaufes im pelagischen Nahrungsnetz des Bodensees – Eine Analyse von massenbilanzierten Flussdiagrammen mit Hilfe der Netzwerktheorie. Diss. Univ. Konstanz. Hartung-Gorre Verlag, Konstanz.
- Suding, K.N., Gross, K.L., Houseman, G.R. 2003. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends Ecol. Evol.* 19: 1-7.
- Tadonleke, R.D., Sime-Ngando, T., Amblard, C. et al. 2000. Primary productivity in the recently flooded 'Sep Reservoir'. *J. Plankton Res.* 22: 1355-1375.
- Tadonleke, R.D., Jugnia, L.B., Sime-Ngando, T. et al. 2002. *Microb. Ecol.* 43: 67-81.
- Tang, E.P.Y. 1995. The allometry of algal growth rates. *J. Plankton Res.* 17: 1325-1335.
- Talling, J.F. 1957. Photosynthetic characteristics of some freshwater plankton diatoms in relation to underwater radiation. *New Phytol.* 56: 29-50.
- Tessier, A.J., Welser, J. 1991. Cladoceran assemblages, seasonal succession and the importance of hypolimnetic refuge. *Freshw. Biol.* 25: 85-93.
- Tessier, A.J., Leibold, M.A., Tsao, J. 2000. A fundamental trade-off in resource exploitation by *Daphnia* and consequences to plankton communities. *Ecology* 81: 826-841.
- Thouvenot, A., Debroas, D., Richardot, M., Devaux, J. 1999. Impact of natural metazooplankton assemblage on planktonic microbial communities in a newly flooded reservoir. *J. Plankton Res.* 21: 179-199.
- Tilman, D., Kilham, S.S. 1976. Phosphate and silicate growth and uptake kinetics of the diatoms *Asterionella formosa* and *Cyclotella meneghiniana* in batch and semicontinuous culture. *J. Phycol.* 12: 375-383.
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton Univ. Press, Princetown, NJ.
- Tilman, D., Lehman, C.L., Thomson, K.T. 1997. Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 94: 1857-1861.
- Tilman, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80: 1455-1474.
- Tilzer, M.M. 1983. The importance of fractional light absorption by photosynthetic pigments for phytoplankton productivity in lake Constance. *Limnol. Oceanogr.* 28: 833-846.
- Tilzer, M.M. 2000. Control factors of planktonic dynamics in freshwater: a review. *Arch. Hydrobiol. SI Adv. Limnol.* 55: 471-491.
- Tittel, J., Zippel, B., Geller, W. 1998. Relationships between plankton community structure and plankton size distribution in lakes of northern Germany. *Limnol. Oceanogr.* 43: 1119-1132.

- Tittel, J., Bissinger, V., Zippel, B., et al., 2003. Mixotrophs combine resource use to outcompete specialists: Implications for aquatic food webs. *Proc. Nat. Acad. Science USA* 100: 12776-12781.
- Toothacker, L. E. 1993. Multiple comparisons procedures. *Quantitative Applications in the Social Sciences Series*. 89. Thousand Oaks, Sage Publications.
- Turley, C.M., Newell, R.C., Robins, D.B. 1986. Survival strategies of two small marine ciliates and their role in regulating bacterial community structure under experimental conditions. *Mar. Ecol. Progr. Series* 33: 59-70.
- Turner, M.G., Baker, W.L., Peterson, C.J., Peet, R.K. 1998. Factors influencing succession: Lessons from large, infrequent natural disturbances. *Ecosystems* 1: 511-523.
- Urabe, J., Kyle, M., Makino, W. et al. 2002. Reduced light increases herbivore production due to stoichiometric effects of light/nutrient balance. *Ecology* 83: 619-627.
- Van Donk, E., Kilham, S.S. 1990. Temperature effects on silicon- and phosphorus-limited growth and competitive interactions among three diatoms. *J. Phycol.* 26: 40-50.
- Vinebrooke, R.D., Cottingham, K.L., Norberg, J. et al. 2004. Impacts of multiple stressors on biodiversity and ecosystem functioning: the role of species co-tolerance. *OIKOS* 104: 451-457.
- Vitousek, P.M., Hooper, D.U. 1993. Biological diversity and terrestrial ecosystem biogeochemistry. Pp: 3-14. In: Schulze, E.D., Mooney, H.A. (Eds.). *Biodiversity and ecosystem function*. Springer, Berlin.
- Vollenweider, R., Kerekes, J. 1982. *Eutrophication of waters, Monitoring, Assessment and control*. OECD, Paris.
- Waide, R.B., Willig, M.R., Steiner, C.F. et al. 1999. The relationship between productivity and species richness. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 30: 257-300.
- Walker, B., Kinzig, A., Langridge, J. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: The nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2: 95-113.
- Walsby, A.E. 1997. Numerical integration of phytoplankton photosynthesis through time and depth in a water column. *New Phytol.* 136: 189-209.
- Warwick, R.M., Clarke, K.R. 1995. New biodiversity measure reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Mar. Ecol. Progr. Series*. 129: 301-305.
- Weithoff, G., Lorke, A., Walz, N. 2000. Effects of water-column mixing on bacteria, phytoplankton and rotifers under different levels of herbivory in a shallow eutrophic lake. *Oecologia* 125: 91-100.
- Weithoff, G., Walz, N., Gaedke, U. 2001. The intermediate disturbance hypothesis – species diversity or functional diversity. *J. Plankton Res.* 23: 1147-1155.

- Weithoff, G. 2003. The concepts of 'plant functional types' and 'functional diversity' in lake phytoplankton – a new understanding of phytoplankton ecology? *Freshw. Biol.* 48: 1669-1675.
- Weithoff, G. 2004. Vertical niche separation of two consumers (Rotatoria) in an extreme habitat. *Oecologia* 139: 594-603.
- Wen, Y.H. 1995. Hydrographic variations in size structure of plankton biomass in a Changjiang floodplain lake. *Arch. Hydrobiol.* 132: 427-435.
- Wilcox, G.R., DeCosta, J. 1990. The effects of *Anabaena flos-aquae* inoculation, pH elevation, and N/P manipulation on the algal biomass and species composition of an acid lake. *Hydrobiol.* 202: 85-104.
- Wilsey, B.J., Chalcraft, D.R., Bowles, C.M., Willig, M.R. 2005. Relationships among indices suggest that richness is an incomplete surrogate for grassland biodiversity. *Ecology* 86: 1178-1184.
- Woelfl, S., Tittel, J., Zippel, B., Kringel, R. 2000. Occurrence of an algal mass development in an acidic, iron and Aluminium-rich coal mining pond. *Acta Hydroch. Hydrobiol.* 28: 305-309.
- Wollmann, K., Deneke, R., Nixdorf, B., Packroff, G. 2000. Dynamics of planktonic food webs in three mining lakes across a pH gradient. *Hydrobiol.* 433: 3-14.
- Worm, B., Lotze, H.K., Hillebrand, H., Sommer, U. 2002. Consumer versus resource control of species diversity and ecosystem function. *Nature* 417: 848-851.
- Wright, D.H. 1983. The species-energy theory: an extension of species-area theory. *OIKOS*. 41: 496-506.
- Xu, Fu-Liu, Jorgensen, S.E., Tao, S. 1999. Ecological indicators for assessing freshwater ecosystem health. *Ecol. Modell.* 116: 77-106.
- Yachi, S., Loreau, M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proc. Nat. Acad. Science USA* 96: 1463-1468.
- Zippel, B. 2005. Einfluss von Intraguild Predation auf die Dynamik der Planktonsukzession in einem sauren Bergbausee. Diss. Univ. Potsdam.

## Danksagung

An dieser Stelle möchte ich mich bei all denen bedanken, die zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben.

Hier ist zuerst Herr Prof. Dr. Walter Geller zu nennen, der das Projekt Doktorarbeit am Helmholtz-Zentrum für Umweltforschung - UFZ erst ermöglicht hat. Ich danke ihm für die Betreuung der Arbeit und die im Rahmen dieser Promotion gewährte Freiheit eigene Wege zu gehen.

Frau Prof. Dr. Ursula Gaedke danke ich für die sehr herzliche Aufnahme an der Maulbeerallee, für das stets offene Ohr und die anregenden Gespräche.

Mein Dank gebührt Herrn Dr. Jörg Tittel für kritische, aber immer konstruktive Anmerkungen. Ebenso danke ich Herrn Dipl. Chem. Martin Schultze mir den Einstieg in das Unternehmen UFZ erleichtert zu haben und Herrn Dr. Bertram Boehrer für die Bereitstellung von Daten. Nicht zuletzt bedanke ich mich bei Frau Dr. Barbara Zippel, ohne die mir der saure Referenzzustand verborgen geblieben wäre.

Allen technischen Mitarbeitern des UFZ, die einen nicht unwesentlichen Beitrag zum Erfolg dieser Arbeit geleistet haben, möchte ich ebenfalls danken. Danke deshalb an Erika Ruschak, Yvonne Rosenlöcher, Doretta Mätzold, Karsten Rahn, Uwe Kiwel, Siegfried Frimel sowie der Abteilung Analytik. Danke auch an die Korrekturleser, die meine Fremdsprachenlastigkeit erträglich gemacht haben.

Dr. in spe Joris Spindler, hab einen großen Dank für Deine stete Hilfsbereitschaft. Danke für den Einstieg in die Superlative Auswertungs Software® und's Fischerl vergiften.

Und wie immer zuletzt, weil oft nur im Verborgenen, danke ich meiner Familie, Nicola und Raphaël, für nicht immer Selbstverständliches.

**Lebenslauf**

Name: Nicolas Sébastien Dreher

Geburtsdatum: 12. November 1974

Geburtsort: Wien, Österreich

Familienstand: verheiratet, ein Sohn

**Akademische Ausbildung**

09/1992-09/1995: Studium an der Université Louis-Pasteur in Strasbourg (Frankreich), Fachbereich Biologie, Abschluss Diplôme d'Études Universitaires Générales

09/1996-05/2001: Studium an der Formal- und Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Wien (Österreich), Fachrichtung Ökologie und Hydrobiologie, Abschluss Magister rerum naturalium, Diplomarbeit in der Ökotoxikologie juveniler Cladoceren

09/1999-03/2001: Auslandsstudium an der Martin-Luther-Universität Halle/Wittenberg, Fachbereich Biologie

seit 02/2002: Doktorarbeit am Helmholtz-Zentrum für Umweltforschung - UFZ, Department Seenforschung Magdeburg

**Beruflicher Werdegang**

07/1996-12/1998: Laborassistent am Institut für medizinische Biologie der Universität Wien (Österreich)

02/2002-10/2005: Doktorand am Helmholtz-Zentrum für Umweltforschung - UFZ, Department Seenforschung Magdeburg

seit 06/2006: Freiberuflicher Dozent