

Meereswissenschaftliche Berichte
MARINE SCIENCE REPORTS

No. 36

**Der Stoffhaushalt von Seen: Bedeutung zeitlicher Variabilität
und räumlicher Heterogenität von Prozessen
sowie des Betrachtungsmaßstabs**

**Eine Analyse am Beispiel eines eutrophen, geschichteten Sees
im Einzugsgebiet der Ostsee (Belauer See, Schleswig-Holstein)**

von

Gerald Schernewski

**Institut für Ostseeforschung
Warnemünde
1999**

Die vorliegende Arbeit ist eine ungekürzte Habilitationsschrift, die im Februar 1999 von der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Kiel angenommen wurde.
Die Verantwortung für den Inhalt dieser Veröffentlichung liegt beim Autor.

Inhalt

Summary	1
1 Einleitung und Zielsetzung	3
2 Untersuchungsgebiet, -periode und -methodik	7
2.1 Die Bornhöveder Seenkette und der Belauer See	7
2.2 Methoden	9
2.2.1 Datenerhebung im Gelände	9
2.2.2 Chemische Analytik	10
2.2.3 Meßprogramme und Datenbasis	12
2.2.4 Modellierung des anorganischen Kohlenstoff-Haushalts	13
2.2.5 Strömungsmodell Mast2D	16
2.2.6 Räumliche Messungen und Interpolationen	18
2.2.7 Zeitreihenanalyse	20
2.2.8 Clusteranalyse schleswig-holsteinischer Seen	20
2.3 Hydrochemische Kenndaten	24
2.4 Die Lebensgemeinschaft im Belauer See: Struktur und Dynamik	26
2.4.1 Algen: Biomasse, Produktion und saisonale Sukzession	26
2.4.2 Zooplankton und das mikrobielle Nahrungsnetz	33
2.4.3 Fische	38
2.5 Die klimatische Situation zwischen 1989 und 1994	39
3 Ergebnisse	41
3.1 Eigenschaften der Seenkette und des Belauer Sees: Ein Vergleich	41
3.1.1 Statische Determinanten der Produktion in Seen	41
3.1.1.1 Wasseraustauschzeit und Einzugsgebiet	42
3.1.1.2 Morphometrie	42
3.1.2 Bedeutung der Nährstoffe Phosphor, Stickstoff und Kohlenstoff in Seen	44
3.1.2.1 Phosphor: Das klassische produktionslimitierende Element	44
3.1.2.2 Stickstoff: Ein unterschätzter Nährstoff?	46
3.1.2.3 Kohlenstoff	48
3.1.2.4 Biologische Produktionsindikatoren im internationalen Vergleich	50
3.1.3 Clusteranalyse schleswig-holsteinischer Seen	51
3.1.3.1 Auswahl der Parameter	51
3.1.3.2 Ergebnisse in Form von Dendrogrammen	53
3.1.3.3 Repräsentanten der Gewässer-Eigenschaften	59
3.2 Die Zustandsentwicklung der Seen	61
3.2.1 Cluster-Analyse der Seenentwicklung in Schleswig-Holstein	61
3.2.2 Repräsentanten der Gewässer-Entwicklung	65
3.2.3 Langfristige Trends in der Bornhöveder Seenkette	67

3.3	Interannuelle Variabilitäten zwischen 1989 und 1994	69
3.3.1	Auswirkungen der Witterung auf die Hydrophysik	69
3.3.2	Die Variabilität der Hydrochemie und des Chlorophylls im Belauer See	71
3.4	Jahresdynamik im Belauer See	78
3.4.1	Thermische Schichtung	78
3.4.2	Anorganische Kohlenstoff-Fractionen	80
3.4.3	Stickstoff	83
3.4.4	Phosphor	86
3.4.5	Silizium	88
3.5	Kurzfristige Periodizitäten und Störungen	90
3.5.1	Mehrtägige und tägliche Periodik des Windes	90
3.5.2	Tagesgang interner Größen im See	92
3.5.3	Zufällige Windereignisse als Störgrößen	94
3.5.4	Starkniederschläge	97
3.5.5	Anthropogen bedingte Störungen	98
3.6	Stoffbilanzen und See/Umland-Beziehungen	101
3.6.1	Stickstoff	101
3.6.1.1	Quellen und Dynamik im Einzugsgebiet	101
3.6.1.2	Stickstoff-Bilanz	104
3.6.1.3	Stickstoff-Fixierung und Denitrifikation	105
3.6.2	Silizium: Bilanz	107
3.6.3	Kohlenstoff: Methanfreisetzung und -oxidation	108
3.6.4	Phosphor	110
3.6.4.1	In-/Output-Bilanz	110
3.6.4.2	Calcitfällung und Phosphor-Mitfällung	115
3.6.4.3	Sedimentneubildung	117
3.6.4.4	Phosphordynamik zwischen Sediment und Wasser	119
3.6.4.5	Festlegung und interne Eutrophierung durch das Sediment	125
3.7	Räumliche Heterogenitäten im See	128
3.7.1	Das Sediment: Laterale Stoffmuster	128
3.7.2	Das Litoral: Beispiele heterogener Organismenverteilung	131
3.7.3	Das Umland: Strukturbildung im See durch Stoffflüsse	133
3.7.4	Das Pelagial: Heterogenitäten und Organismen-Patchiness	136
3.7.4.1	Großräumige windinduzierte Muster im Epilimnion	136
3.7.4.2	Mögliche Strukturen durch interne Seiches	140
3.7.4.3	Kleinräumige Organismen-Patchiness	142
4	Diskussion	149
4.1	Schleswig-Holsteins Seen und Repräsentativität der Untersuchungen	149
4.1.1	Cluster-Methoden: Möglichkeiten und Grenzen	149
4.1.2	Kritische Betrachtungen zur Datenlage	151
4.1.3	Veränderungen in den Seen Schleswig-Holsteins	151
4.1.4	Beziehungen zwischen Morphometrie und Trophie	153
4.1.5	Repräsentativität der Bornhöveder Seenkette und des Belauer See	154

4.2	Zusammenfassende Bewertung des Stoffhaushalts des Belauer Sees	157
4.2.1	Stickstoff	157
4.2.2	Silizium	158
4.2.3	Kohlenstoff	159
4.2.4	Phosphor	160
4.3	Nährstofflimitierung als räumliches und zeitliches Problem	162
4.3.1	'State of the art' in der Ressourcen-Diskussion	162
4.3.1.1	Kausale Ressourcen-Theorie und ihre Kritiker	163
4.3.1.2	Regressionsansätze: Wird Stickstoff unterschätzt?	165
4.3.2	Jahresdynamik der Limitierung: Der Belauer See	168
4.3.3	Ressourcen-Verfügbarkeit und Anpassungsmechanismen	173
4.3.3.1	Nährstoff-Fraktionen: Dynamik und Nutzbarkeit	173
4.3.3.2	Interne und externe Nährstoff-Nachlieferung	177
4.3.3.3	Reaktion auf Mangel: Prevention, Adaption und Sukzession	181
4.3.4	Effekte des Nahrungsnetzes	183
4.3.4.1	Bakterien und der 'microbial loop'	183
4.3.4.2	Zooplankton und Fische: 'top down'-Steuerung	184
4.3.5	Ist alles eine Frage des Betrachtungsmaßstabs?	185
4.4	Zeitliche Variabilitäten: Ursachen, Bedeutung und Konsequenzen	189
4.4.1	Begriffsbestimmung: Variabilität, Heterogenität und Störungen	189
4.4.2	Sind Zufälle Ursachen der interannuellen Variabilität ?	190
4.4.2.1	Stratifikationsbeginn und Diatomeenblüte	191
4.4.2.2	Stratifikationsdauer und interne Eutrophierung	194
4.4.3	Effekte langfristiger klimatischer Änderungen	196
4.4.4	Beziehungen zwischen Variabilität und Produktivität	199
4.4.5	Beziehungen zwischen Trophie, Variabilität und Scale	201
4.4.6	Stabilität, Resistenz und Resilienz von Seen	205
4.5	Steuerungsmech. räuml. Heterogenität und die 'Multiple Forces' Hypothese	208
4.5.1	Organismen-Patchiness	208
4.5.1.1	Vertikale Einschichtung und Bewegung	208
4.5.1.2	Horizontale Patchiness	210
4.5.2	'Multiple Forces' Hypothese und Scaleabhängigkeit	212
4.5.3	Abhängigkeit zwischen zeitlicher und räumlicher Heterogenität	216
4.5.4	Heterogenität, Variabilität und Artendiversität	219
4.5.4.1	Vielfalt durch zeitlich variable Lebensräume	220
4.5.4.2	Diversitäts-Effekte räumlicher Heterogenität	222
4.5.5	Langfristige Diversitätsentwicklung und Beziehung zur Trophie	224
4.6	Aspekte des Gewässerschutzes und der Seesanie rung	227
4.6.1	Trends der Seenbelastung durch Nährstoffe	227
4.6.2	Die Problematik der internen Eutrophierung durch das Sediment	228
4.6.3	Die überregionale Phosphor-Problematik	231
4.6.4	Problematik: Interannuelle Variabilität und Seen-Monitoring	237
5	Zusammenfassung und Ausblick	241
	Danksagung	250
	Literaturverzeichnis	251

Summary

Subject of this investigation are Lake Belau and to a minor degree Lake Schmalensee and Lake Bornhöved. These small lakes, with surfaces between 0.73 km² and 1.13 km², a maximum depth between 7.5 m and 26 m and water residence times between 0.3 years and 0.76 years belong to the Bornhöved Lakes Chain, which is of glacial origin and situated in Schleswig-Holstein (North Germany). The stratified eutrophic to hypertrophic lakes (OECD 1982) are linked by the Alte Schwentine and drained into the Baltic Sea.

Goal is an interdisciplinary and integrative analysis of the lake ecosystem from a geographical viewpoint. The analysis of spatial ecological pattern and heterogeneity as well as the temporal variability of processes and their ecological meaning, the role of different scales in limnological analysis and last not least aspects of the representativity of the investigated systems are major objects of this work. Beside this emphasis is put on nutrient fluxes, cycles and budgets, their driving forces and their role in the system.

Compared to the OECD study (OECD 1982), the relationship between chlorophyll-, phosphorus- and nitrogen-concentrations on an average annual basis can be regarded as typical in all lakes. Phosphorus has to be regarded as the main limiting element for primary production in the long-term run. The close molar TN/TP quotient of 15 in Lake Belau indicates a potential high importance of nitrogen as a limiting element. Especially in late summer nitrogen shortages can be observed. The diatom bloom in spring is usually limited by silicon and in winter light limitation dominates. The clear water phase between May and June is top-down controlled by intensive daphnia grazing. In all other seasons trophic interactions play a minor role and nutrients and their availability are most important for the intensity of primary production in Lake Belau. The detailed discussion shows that the traditional simplified picture of one limiting resource per time is questionable. Taking into account the spatio-temporal variability of processes, the maintenance of a non-equilibrium state in a lake by disturbances and handling the resource limitation question as a varying problem in different temporal scales yields a more complex picture. It is very likely that there is more or less always an intermittent or simultaneous co-limitation by several factors.

For the total phosphorus input into Lake Belau, his own small catchment (4.5 km²) plays a minor role, compared to the input by the brook Alte Schwentine and the lake sediment. The annual phosphorus release from the sediment, the internal eutrophication, accounts for 30 % of the total input. Sources are sediment layer down to a sediment depth of 50 cm. These layer possess high P-concentrations due to strong P-load in earlier years. In summer and autumn this release under anoxic conditions is the main phosphorus source for the lake. The increased phosphorus supply during late summer is at least one reason, why nitrogen can become a limiting element at that time. The P-release by internal eutrophication is very close to the annual phosphorus fixation by sedimentation. Therefore the net P-fixation in the sediment is close to zero and the lake has lost its function as a P-sink in the landscape. It is reduced to a P-transformation unit. Simple calculations after VOLLENWEIDER (1976) show that the recent P-load of 16 kg TP ha⁻¹ a⁻¹ is 8-times higher than the critical load which is sufficient to keep the lake in its eutrophic state. The P-input by internal eutrophication alone is sufficient to keep the lake in that eutrophic state. It causes a slow response of the in-lake concentrations on external load reductions. It is very likely, that no realistic nutrient load reduction measure will be able to transfer the lake into a mesotrophic state during the next two decades.

The brook Alte Schwentine is the main source of nitrogen and silicon for Lake Belau as well. Diffuse nitrogen input with the highly polluted ground water gains more and more importance. About 12 % of the nitrogen input is fixed in the sediment. About 36 % are release from the lake by denitrification. Approximately 50 % of the silicon input is fixed in the sediment. Altogether the lake can be seen as an effective sink in the landscape regarding these two elements that helps to reduce the nitrogen load into the N-limited Baltic Sea.

The investigated lakes are small but functional important units in the landscape. One very important question that effects the value of the yielded results is, whether their properties and hydrochemical development is representative for other lakes in this region and to what degree the results can be generalised. For this purpose automatic classification methods, cluster-analyses, are used on a basis of 68 lakes scattered over the country Schleswig-Holstein. Lake Schmalensee and Lake Bornhöved are characterised by comparatively low P-, N- and POC-concentrations and can morphometrical be described as small, shallow lakes with a catchment area below the average. These properties are in concordance with these of 45 % of all lakes. Especially Lake Bornhöved can be regarded as a good representative of this large group. Due to its relatively high average depth Lake Belau is a less typical lake and representative for only 12 % of all lakes. The classification clearly points out the linkage between a large catchment areas and high N-concentrations in the lakes as well as the connection between a high average depth and high P- and POC-concentrations. Between 1983 and 1993 the phosphorus (TDP)-concentrations declined by 40 % in Schleswig-Holstein's lakes. With 12 % the reduction of the of the N-concentrations in the lakes where less pronounced. This trend is typical for German lakes in general and Lake Belau reflects these changes very well.

Long-term trends are superimposed and covered by a broad spectrum of temporal variable processes. Two aspects are discussed in detail: the impact of short term disturbances and their meaning for primary production and species diversity as well as the observed strong interannual variability. After a hypothesis by HARRIS (1994) interannual variability is higher in eutrophic than in oligotrophic systems. Two processes, the diatom bloom in spring and the onset of turnover in autumn are identified as key processes for the strong interannual variability of species composition and production in Lake Belau and are used to support this hypothesis.

Spatial organism patchiness, hydrochemical pattern and heterogeneous physical processes in Lake Belau are presented and discussed in the light of the scale dependency of hydrophysical/biological interactions and concerning their meaning for species diversity. The 'multiple forces' hypothesis by PINEL-ALLOUL (1995) is tested and generalised.

1 Einleitung und Zielsetzung

Die Untersuchung räumlicher Prozesse an der Erdoberfläche ist ein zentraler Gegenstand der naturwissenschaftlich ausgerichteten Physischen Geographie und umfaßt sowohl terrestrische als auch aquatische Geosysteme. Schon früh sind bedeutende Arbeiten zur marinen Geographie und vergleichende Arbeiten an limnischen Systemen entstanden. In den letzten Jahrzehnten scheint das Interesse an aquatischen Fragestellungen, im Vergleich zu terrestrischen Systemen, tendenziell nachgelassen zu haben. Das mag daran liegen, daß aquatische Untersuchungen in der Physischen Geographie üblicherweise einen Betrachtungsmaßstab von einem Kilometer und weit darüber aufweisen und hier vielleicht eine gewisse Sättigung des Forschungsbedarfs im Laufe der Jahre festzustellen ist. Selbstverständlich gibt es dabei Ausnahmen, wie die verschiedenen Aspekte der Fernerkundung zeigen. Untersuchungen kleinräumiger Prozesse in Seen mit einem Scale von Zentimetern bis hin zu wenigen Kilometern finden sich in der Physischen Geographie hingegen kaum, obwohl gerade in diesem Bereich ein anhaltendes bis zunehmendes Interesse der verschiedenen Zweige der Limnologie festzustellen ist. In dieser Arbeit soll dokumentiert werden, daß auch dieser Bereich ein interessantes Forschungsfeld für Geographen sein kann.

Der eingangs verwendete Begriff 'räumlicher Prozeß' beinhaltet sowohl eine räumliche als auch eine zeitliche Komponente. Seen zeichnen sich durch eine Überlagerung zahlreicher räumlicher Prozesse mit höchst unterschiedlicher zeitlicher Dimension aus. Sie unterscheiden sich hierbei deutlich von terrestrischen Systemen. Wie kommt es nun, daß kleinräumige Prozesse in Seen und Begriffe wie 'räumliche Heterogenität' und 'zeitliche Variabilität' in den vergangenen Jahren so stark an Bedeutung gewonnen haben?

Lange Zeit wurde bei Untersuchungen und der Interpretation von Ergebnisse meist vereinfachend von statischen Bedingungen und räumlicher Homogenität in Seen ausgegangen. Es wurde also, zumindest implizit, ein Gleichgewicht im Ökosystem angenommen. Besonders Gewässer zeichnen sich aber durch eine komplexe Überlagerung zeitlich und räumlich variabler Prozesse aus und unterliegen unvorhersehbaren, plötzlichen Veränderungen. Diese ständigen Veränderungen im System können bei der Interpretation von Ergebnissen aber nur in wenigen Fällen vernachlässigt werden (MICHALSKI & ARDITI 1995). Es wird daher zunehmend deutlich, daß raumzeitliche Variabilitäten eine zentrale, lenkende Eigenschaft dieser Systeme darstellen (u.a. REMMERT 1984).

Die Dauer sowie die zeitliche und räumliche Auflösung von Messungen, also der Untersuchungsscale, beeinflussen wesentlich das Ergebnis. Sich widersprechende Ergebnisse können auf nicht vergleichbaren Scales der Untersuchungen (ALLEN & HOEKSTRA 1991, SCHNEIDER 1994, MALMER & ENCKELL 1994) beruhen. Die Einbeziehung von zeitlichen und räumlichen Variabilitäten und die Berücksichtigung dieser Scale-Problematik scheint ein Weg zu einem tiefergehenden Verständnis von limnischen Ökosystemen (ARMESTO et al. 1991, BARRY & DAYTON 1991, NAEEM & COLWELL 1991, ANDERSON & BATTARBEE 1994, DAYTON 1994, DENMAN 1994, NEILL 1994) zu sein. Sie stellt zudem eine Basis für den Fortschritt ökologischer Theorie (DOWNING 1991, KEDDY 1991, O'NEILL et al. 1991) dar, wie Tilman (1994) mit seinem Artikel "Competition and biodiversity in spatially structured habitats" belegt.

Die vergangenen Jahrzehnte haben durch zahlreiche Feld- und Laborversuche einen enormen Zuwachs an Ergebnissen und Wissen mit sich gebracht. Damit ist eine ausgeprägte Spezialisierung in weitgehend unabhängige Teildisziplinen einhergegangen. Welche Bedeutung der Theorie in dieser Situation zukommt, hat KEN WATT (1971 in JOHNSON 1994, S.226) anschaulich dargestellt: "If we do not develop a strong theoretical core that will bring all parts of ecology together we shall all

be washed out to sea on a giant wave of unrelated information". Auch über 20 Jahre nach dieser Äußerung führen Grundlagenforschung und Theorie weiterhin ein Eigenleben, und eine gegenseitige Befruchtung findet nur sehr begrenzt statt, wie die Äußerung von PETER KAREIVA (1989, S.83) verdeutlicht: "...the sad truth is that ecological theory exists largely in a world of its own, unnoticed by mainstream ecology."

Für weitere Entwicklungen in der Theoriebildung sind interdisziplinäre, integrative, ökosystemare Denk- und Arbeitsweisen wesentlich (OVERBECK 1978, FRÄNZLE 1990), da sie die Trennung zwischen den Teildisziplinen überwinden und den erforderlichen Dialog zwischen Theorie und Praxis neu beleben. Hierzu soll die vorliegende Arbeit beitragen. In der Zusammenführung der auseinanderdriftenden Disziplinen und in einer integrativ orientierten Arbeitsweise und nicht in der Konkurrenz zu speziellen Fachdisziplinen sehe ich gute Wirkungsmöglichkeiten für Physische Geographen. In der vorliegenden Arbeit soll weniger die Grundlagenforschung im Vordergrund stehen. Es soll vielmehr versucht werden, integrativen Aspekten einen breiten Raum zu geben und über die eigenen Ergebnisse hinaus einen Einblick in die gesamten raumzeitlichen Abläufe und Zusammenhänge im Belauer See zu geben und deren Bedeutung zu diskutieren.

Für die vorliegende Arbeit ergeben sich folgende konkrete Ziele:

Das Einzugsgebiet der Bornhöveder Seenkette wurde als einer der repräsentativen Standorte für Ökosystemforschung in Deutschland ausgewählt (FRÄNZLE et al. 1986). Hierbei wurden keine limnischen Kriterien berücksichtigt. Aufgrund der engen Abhängigkeit der Gewässer von ihrem Umland wird aber von folgender Hypothese ausgegangen:

Repräsentative Prozesse und Strukturen in ländlich geprägten Einzugsgebieten schlagen sich entsprechend in den angrenzenden Gewässern nieder, wodurch die Seen der Bornhöveder Seenkette, insbesondere der eutrophe Belauer See, eine hohe hydrochemische und morphometrische Repräsentativität für ostholsteinische Seen besitzen. Sie ermöglichen dadurch eine Verallgemeinerung der an ihnen gewonnenen Ergebnisse.

Mit der Abnahme der Belastung der Gewässer durch externe Nährstoffeinträge deutet sich eine Verschiebung der Bedeutung einzelner Belastungsquellen von den punktförmigen hin zu den diffusen Quellen an. Damit ist eine Verschiebung der Problematik der Gewässer-Eutrophierung aus dem städtisch-industriellen in den ländlichen Raum verbunden, und ein ländlich geprägtes Einzugsgebiet, wie das der Bornhöveder Seenkette, rückt dadurch stärker in den Vordergrund des allgemeinen Interesses.

Am Beispiel des Belauer Sees sollen der Nährstoffhaushalt sowie dessen räumliche und zeitliche Dynamik analysiert und diskutiert werden. Weiterhin bilden die Veränderung dieses typischen, eutrophen Sees in der Vergangenheit, die zunehmende Bedeutung interner Nährstoffquellen und die daraus resultierenden Probleme für den Gewässerschutz einen bedeutenden Aspekt der Arbeit.

Am Beispiel des Nährstoffhaushaltes und anhand der Diskussion um die Nährstofflimitierung in Seen soll die räumliche und zeitliche Variabilität von Prozessen dokumentiert und die Notwendigkeit von deren Berücksichtigung bei Interpretationen verdeutlicht werden.

Nach HARRIS (1994) zeigen eutrophe Seen ausgeprägtere zeitliche Variabilitäten im Stoffhaushalt als Seen in anderen Trophiestufen. Hierbei spielen Wechselwirkungen innerhalb der Biozönose nur eine untergeordnete Rolle. Entscheidend scheinen vielmehr meteorologische Größen zu sein, deren zeitliche Variabilität sich über die Gewässerphysik und die Hydrodynamik (u.a. DENMAN 1994) in

der zeitlichen Charakteristik des Stoffhaushaltes niederschlägt. Sie lösen Prozesse mit höchst unterschiedlicher zeitlicher Variabilität aus, wobei die interannuellen Variabilitäten von besonderem praktischen Interesse sind. Diesbezüglich wird von folgender Hypothese ausgegangen:

Interannuelle Variabilitäten in eutrophen Seen mittlerer Breiten hängen wesentlich von der Dauer und Dynamik vertikaler thermischer Strukturen ab. Diese werden weniger durch längerfristige mittlere Witterungsbedingungen gesteuert, sondern zeigen vielmehr eine hohe Sensitivität gegenüber zufälligen Wetterbedingungen während kurzer Phasen des Jahres. Während dieser Phasen laufen Schlüsselprozesse ab, die die interannuellen Variabilitäten im Stoffhaushalt von Seen determinieren und ihnen unvorhersagbare, zufällige Eigenschaften verleihen.

Räumliche Heterogenitäten der Organismenverteilung in Seen sind in sehr unterschiedlichen räumlichen Dimensionen zu beobachten und sollen am Beispiel des Belauer Sees detailliert kausal erklärt werden. Sie können Ausdruck biotischer und abiotischer Prozesse sein. Zahlreiche Einflußgrößen wirken gleichzeitig, wodurch in der Regel überlagerte Strukturen zu beobachten sind (u.a. AZETSU-SCOTT & JOHNSON 1994, CARTER et al. 1995). Dieses Problem hat in bezug auf die Zooplankton-Patchiness zur 'Multiple Forces'-Hypothese (PINEL-ALLOUL 1995) geführt:

Die Bedeutung abiotischer Prozesse nimmt bei der Ausbildung räumlicher Organismen-Heterogenitäten mit abnehmender Größe der Strukturen zugunsten biotischer Einflußgrößen ab.

Diese Hypothese soll am Beispiel des Belauer Sees überprüft, auf andere Organismengruppen übertragen und in mehreren Schritten erweitert werden.

Abschließend werden die Bedeutung der räumlichen Heterogenität und zeitlichen Variabilität von Prozessen sowie die Problematik des Betrachtungsmaßstabs für zentrale Aspekte, wie die Produktivität, Artendiversität und die Stabilität von limnischen Ökosystemen diskutiert.

*Die Natur ist ganz praktisch,
deswegen müssen ihre Maximen ganz einfach sein.*

Goethe

*Die Natur spielt immerfort mit der Mannigfaltigkeit der
einzelnen Erscheinungen, aber es kommt darauf an,
sich dadurch nicht irren zu lassen, die allgemeine
stetige Regel zu abstrahieren, nach der sie handelt.*

Goethe

2 Untersuchungsgebiet, -periode und -methodik

2.1 Die Bornhöveder Seenkette und der Belauer See

Die Bornhöveder Seenkette liegt ca. 20 km südlich der Stadt Kiel, im Randbereich der Weichselvereisung Norddeutschlands. Die Seen sind durch Toteisdynamik und subglaziale Schmelzwassererosion entstanden und wurden im Holozän überprägt.

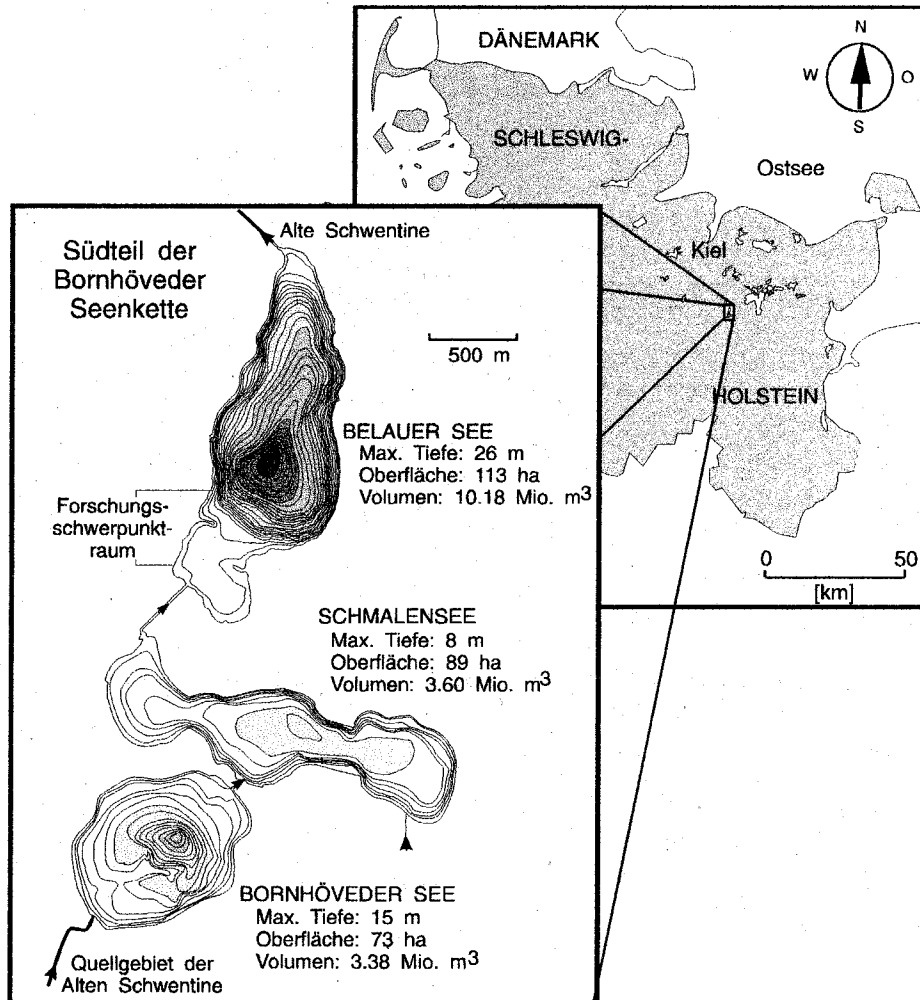


Abb. 2.1.1: Lage der untersuchten Seen der Bornhöveder Seenkette und ihre Morphometrie (Isobathen nach Müller 1981)

Die Bornhöveder Seenkette setzt sich aus sechs hydrographisch miteinander verbundenen Seen zusammen. Der Bornhöveder, Schmalen-, Belauer und Stolper See werden von der in nördliche Richtung fließenden Alten Schwentine verbunden und in die Ostsee entwässert.

Bei den folgenden Betrachtungen stehen vor allem der Belauer See und die beiden ihm vorgelagerten, quellnahen Seen, also der Bornhöveder- und der Schmalensee im Vordergrund. Das Becken des Belauer Sees läßt sich in einen sehr flachen südlichen Beckenteil, in den die Alte Schwentine mündet, und einen tiefen zentralen Bereich untergliedern. Das südliche Becken wird durch zwei

schmale Halbinseln von dem maximal 26 m tiefem nördlichem Becken getrennt.

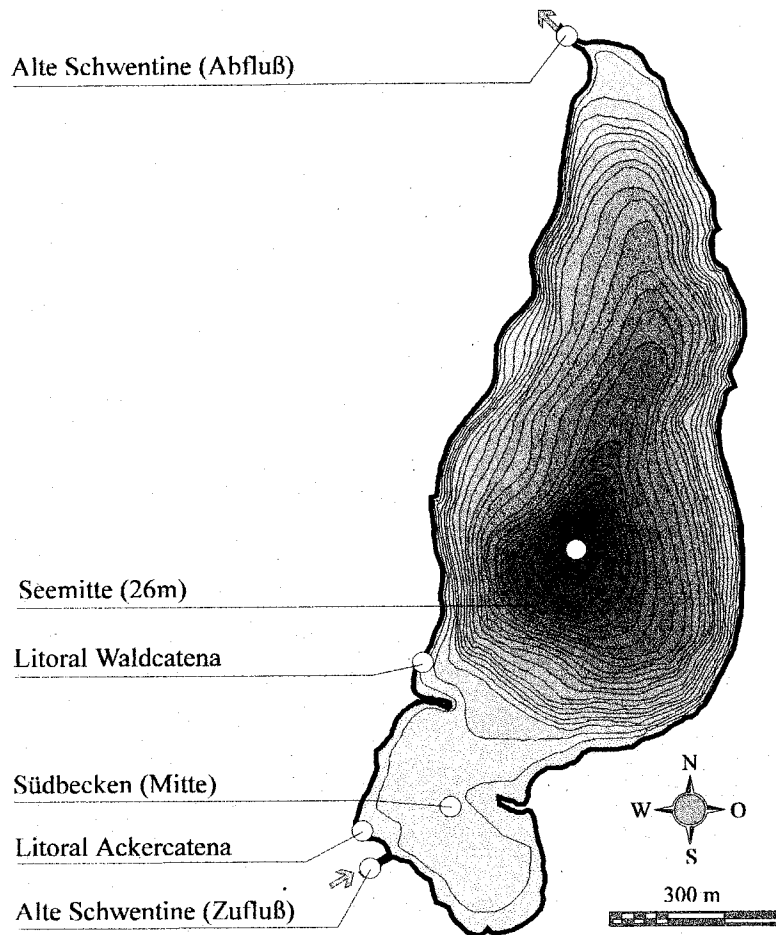


Abb. 2.1.2: Lage der kontinuierlich über die gesamte Zeit beprobten Meßorte (Isobathen im Meterabstand nach Müller 1981)

Tabelle 2.1.1 zeigt zusammenfassend die wesentlichen Kenndaten des Belauer-, Schmalen- und Bornhöveder Sees. Bei vergleichbarer Seefläche unterscheidet sich der Belauer See vor allem durch sein kleines Einzugsgebiet und seine abweichende Morphometrie von den anderen beiden Seen. Neben einer verhältnismäßig großen maximalen Wassertiefe zeigt der See ein großes Volumen und eine hohe mittlere Wassertiefe.

Tabelle 2.1.1: Kenndaten von Seen der Bornhöveder Seenkette (teilweise aus Müller 1981)

	Belauer See	Schmalensee	Bornhöveder See
Einzugsgebiet [km ²]	4,50	16,10	18,50
Seefläche [km ²]	1,10	0,90	0,70
Umfang [km]	5,70	5,80	3,10
Volumen [Mio. m ³]	10,20	3,60	3,40
Maximale Tiefe [m]	25,60	7,50	14,30
Mittlere Tiefe [m]	9,00	4,10	4,60
Wasseraustauschzeit [a]	0,76	0,30	0,50

2.2 Methoden

2.2.1 Datenerhebung im Gelände

Chemisch-physikalische Sonden: Die chemisch-physikalischen Parameter Sauerstoffsättigung, elektrische Leitfähigkeit, Wassertemperatur und pH wurden durch Sonden der Firma WTW direkt vor Ort erfaßt.

Tabelle: 2.2.1: Meßtechnische Angaben zu den im Gelände verwendeten Sonden.

Parameter	Gerätetyp	Funktionsbereich	Meßbereich	Meßfehler
Sauerstoffsättigung [%]	OXI-Meter: Oxi 196 Elektrode: EO196	0 - 600 %	0 - 200 %	± 2 %
Leitfähigkeit [$\mu\text{S}/\text{cm}$]	Konduktometer/ Salinometer: LF 191 Elektrode: LS1	0 -199,9 mS/m Bezugstemp.: 25 °C	250 - 700 $\mu\text{S}/\text{cm}$	± 0,8 % bis 2m Kabel ±1,1% bei 30m
Temperatur [°C]	Temp.-Anzeige des LF 191 Elektrode: LS1	-5 - 60 °C	0 - 25 °C	± 0,2 °C
pH [-]	pH-Meter: pH 196 Glas- bzw. Kunststoffelektroden	0,00 - 14,00	6 - 10	± 0,02

Fluorometer: Die Chlorophyll-a-Konzentration und die Trübung wurde mit einem Back-Scat-Fluorometer (Typ 1101.1 LP/Chla/Mo der Fa. Haardt, Klein Barkau) im Spektralbereich von 685 nm bzw. 520 nm gemessen. Die Kalibration erfolgte durch die 14-tägig durchgeführte Chlorophyll-Bestimmung nach der photometrischen Standardmethode (vgl. LANDMESSER 1993).

Strömungssensor: Zur Erfassung der Strömungsrichtung und -geschwindigkeit wurde der programmierbare und mit einem internen Datenspeicher versehene Sensor ISM-2000 der Fa. MesSen Nord verwendet. Der nach dem Induktionprinzip arbeitende, werkseitig kalibrierte Sensor ist mit einem integrierten Kompaß ausgestattet. Er erlaubt einen Einsatz in variablen Tiefen vom Boot aus und im Betrieb mit der Seestation. Der Meßbereich beträgt ± 3 m/s, mit einer Auflösung von 1 mm/s und einer Abtastrate bis zu 1/1000 s. Die Strömungs-geschwindigkeiten im Belauer See weisen in der Regel Werte zwischen 3 mm/s und 20 mm/s und liegen damit im Grenzbereich des Gerätes. Um zuverlässige Werte zu erhalten und die Bewegungen des, während der Messungen an jeweils zwei Punkten verankerten, Bootes zu kompensieren wurden 64 Strömungswerte pro Sekunde erfaßt und zu Gleitmittwerten über 1 min verarbeitet. Diese 1minütigen Gleitmittel basieren also auf 3840 Einzelwerten und haben sich selbst im Meßbereich von wenigen mm/s als stabil und zuverlässig erwiesen.

Temperatur-Sensoren: Die Temperaturmeßkette der Seestation setzt sich aus insgesamt 8 in variablen Wassertiefen angebrachten Sensoren zusammen. Dabei handelt es um 7 Pt-100 Elemente mit einer Genauigkeit von $\pm 0,1$ °C und einen Pt-100 Kalibrationssensor mit einer Genauigkeit von 0,01 °C.

2.2.2 Chemische Analytik

Bei der Probenahme fanden mit Seewasser ausgespülte 500 ml PE-Weithalsflaschen Verwendung. Sämtliche Proben wurden gekühlt transportiert und noch am selben Tag weiterbehandelt. Die Lagerung filtrierter (Überdruckfiltration, Cellulose-Nitratfilter mit 0,45 µm Porenweite) und unfiltrierter Proben geschah in tiefgefrorenem Zustand. Stickstoffparameter wurden unmittelbar nach der Probenahme bestimmt und filtrierte Proben für die AAS mit konzentrierter HNO₃ angesäuert aufbewahrt.

Spektralphotometrie: Die Bestimmungen erfolgten an einem Rapid-Flow-Analyser (RFA-300™) der Firma ALPKEM CORPORATION. Mit Ausnahme der Gesamtgehalte an Stickstoff und Phosphat wurden die Parameter aus der filtrierten Probe bestimmt. Die Bestimmungsmethoden beruhen auf den Methodenvorschriften des Herstellers.

Gesamtstickstoff (Total Nitrogen) und Gesamtphosphor (Total Phosphor): Die Gesamtgehalte an Stickstoff und Phosphat wurden anhand von Aufschlüssen aus unfiltrierten Proben bestimmt. Hierzu wurden in Teflon-Aufschlußgefäßen jeweils 10 ml der unfiltrierten Probe mit 1 ml 5%iger Kaliumperoxidisulfatlösung versetzt und 40 min in einem Drucktopf gekocht. Bei diesem Prozeß werden organische Stickstoff- und Phosphorbestandteile der Probe in gelöste Form überführt. Die Gesamtgehalte an Stickstoff und Phosphat wurden nach der Nitrat- bzw. nach der Orthophosphat- Methode bestimmt. Zur Kontrolle der Aufschlußmethode wurden die in jedem Topf mit aufgeschlossenen aus N- und P-Stammlösungen angesetzten Standards bekannter Konzentration sowie ein Blindwert mitgemessen.

Gesamt Gelöster Stickstoff (Total Dissolved Nitrogen): Gelöste organische Stickstoffbindungsformen sowie Ammonium werden online im Durchfluß innerhalb von ca. 45 min mit Kaliumperoxidisulfat in Nitrat überführt. Die Oxidation wird auf dem letzten Drittel der Fließstrecke in einer Quarzglaschleife durch UV-Bestrahlung unterstützt. Der so aufgeschlossene Stickstoff und die ursprünglich in den Proben vorhandenen Nitratmengen passieren eine Dialysemembran und werden über einen Cadmiumreduktor (OTCR) zu Nitrit reduziert und nach GRIESS bestimmt (siehe Nitrat). Anders als bei der Bestimmung von Nitrat findet die Reduktion in schwach saurer gepufferter Lösung (NH₄Cl) statt. Die Kalibrierung wurde mit Standards aus Harnstoff vorgenommen. Der vollständige Aufschluß von Stickstoff und die Reduktion zu Nitrit wurde durch äquimolar angesetzte Nitrat- und Nitritstandards überprüft.

Nitrat (NO₃-N): Nitratstickstoff wird quantitativ über metallisches Cadmium in Form eines innen verkupferten Rohres (open tubular cadmium reactor) in alkalisch gepufferter Lösung (Imidazol) reduziert. Das aus dem originär vorliegenden Nitrat entstandene Nitrit wird als Azofarbstoff (Absorptionsmaximum 543 nm) bestimmt, der sich nach der Diazotierung von Sulfanilamid und nachfolgender Kopplung mit N-(1-Naphtyl)-Ethylenamin-Hydrochlorid bildet (GRIESS-Reaktion). Die Reaktion findet in stark saurer Lösung statt (pH 1-2). Störungen der Reduktion durch organische Substanzen sowie Eigenfärbung der Proben wurden durch Überführung der Probe über eine Dialysemembran in einen matrixfreien Puffer beseitigt.

Ammonium (NH₄-N): Ammonium reagiert mit Salicylat und Natriumhypochlorid in einer alkalischen Pufferlösung bei Anwesenheit von Na-Nitroferro-Cyanid unter Bildung eines Farbstoffes (Salicylsäure analog zu Indophenolblau). Das Absorptionsmaximum liegt bei 660 nm. Störungen der Nachweisreaktion wurden durch die Diffusion der Probe durch eine Dialysemembran in den Reagenzienstrom beseitigt.

Gelöster reaktiver Phosphor (Soluble Reactive Phosphor): SRP wird auch als Orthophosphat oder PO₄-P bezeichnet. In saurer Lösung reagiert Orthophosphat mit Ammoniummolybdat und Kalium-Antimontartrat unter Bildung eines Phosphorantimonyl-Molybdän-Komplexes. Nach Reduktion mit Ascorbinsäure entsteht ein unterschiedlich koordinierter Komplex mit einem Absorptionsmaximum bei 820 nm.

Gesamt Gelöster Phosphor (Total Dissolved Phosphor): Gelöste organische Phosphorverbindungen werden unter Zugabe von Aufschlußlösung aus Kaliumperoxidisulfat und Natriumtetraborat online im Durchfluß in Phosphat (PO₄-P) überführt. Der Oxidationsprozeß wird im letzten Drittel der Fließstrecke in einer Quarzschleife durch UV-Bestrahlung unterstützt. Anschließend wurden das so

aufgeschlossene Phosphat und die ursprünglich in den Proben vorhandenen Phosphatmengen nach der Orthophosphat-Methode bestimmt.

Silikat (SiO₂-Si): Bei einem pH-Wert von 1 - 1,8 wird durch die Reaktion von Silikat mit Ammoniummolybdat Silixidosäure gebildet, die mit Zinn-II-Chlorid reduziert wird. Der gebildete Molybdän-Komplex weist sein Absorptionsmaximum in wässriger Lösung bei 820 nm auf. Die Extinktion ist proportional zur ursprünglichen Silikatkonzentration. Störungen durch Orthophosphat wurden durch Zugabe von Weinsäure beseitigt.

Sulfat (SO₄²⁻): Sulfat reagiert mit dem Barium-Methymolblau-Komplex (BaMTB⁴⁺) in saurer Lösung unter Bildung von schwer löslichem Bariumsulfat und MTB⁶⁻. Das Absorptionsmaximum für den Test des Ba-MTB-Komplexes liegt nach der Zugabe von Natronlauge bei 610 nm, während das in stark alkalischer Lösung entstehende Ba-freie MTB sein Absorptionsmaximum bei 460 nm hat. Bei den Sulfatbestimmungen wird die mit steigender Sulfatkonzentration zunehmende Extinktion bestimmt. Störungen der Komplexbildung durch höherwertige Kationen wurden online durch Überführung der Probe in eine einheitliche Kationenmatrix über einen sauren Ionenaustauscher in der Na-Form beseitigt.

Chlorid (Cl): In wässriger Lösung tauscht Chlorid den Liganden von Quecksilber-II-Thiocyanat und bildet den stabileren, gut löslichen Quecksilber-II-Chlorid-Komplex. Aus den freigesetzten Thiocyanat-Ionen entsteht in einer zweiten Reaktion aus den im Nachweisreagenz gleichzeitig vorhandenen Eisen-II-Ionen ein rotbrauner Komplex (Eisen-III-Thiocyanat). Die Absorption (Absorptionsmaximum bei 430 nm) ist damit indirekt abhängig von der ursprünglich vorhandenen Chloridkonzentration. Störungen durch Eigenfärbung der Proben oder organische Substanzen wurden durch einen Online-Dialysator beseitigt.

Tabelle 2.2.2: Übersicht über die gemessenen Elemente: Der Meßbereich wird durch die Eichlösungen mit der höchsten und niedrigsten Konzentration definiert. Der Konzentrationsbereich bezeichnet das tatsächlich in den Gewässern gefundene Wertespektrum. Die Reproduzierbarkeit errechnet sich aus der zweifachen Standardabweichung geteilt durch den Mittelwert. Der Vergleichbarkeit halber wurden die Angaben in Prozent ausgedrückt. Die Reproduzierbarkeit wurde für jeden Parameter in seinem unteren Konzentrationsbereich bestimmt und stellt deshalb den ungünstigsten Fall dar.

Substanz	Meßbereich [mg/l]	Konzentrationsbereich [mg/l]	Reproduzierbarkeit [%]
Nitrat (NO ₃ -N)	0,02 - 1,5	0,01 - 2,5	18,00
Ammonium (NH ₄ ⁺ -N)	0,05 - 3,0	0,01 - 1,5	11,00
Ges. Gelöster Stickst. (TDN)	0,1 - 5,0	0 - 3,5	3,00
Gesamt Stickstoff (TN)	0,2 - 10,0	0 - 3,5	24,00
Orthophosphat (PO ₄ -P)	0,005 - 0,1	0 - 0,2	15,00
Ges. Gelöster Phos. (TDP)	0,01 - 0,5	0 - 0,2	22,00
Gesamt Phosphor (TP)	0,01 - 0,5	0 - 0,4	35,00
Silikat (SiO ₂ -Si)	0,5 - 10	0 - 9	2,00
Sulfat (SO ₄ ²⁻)	10,0 - 100	28 - 40	15,00
Chlorid (Cl)	0,5 - 50	22 - 40	6,00
Calcium (Ca)	30 - 80	30 - 110	5,00
Magnesium (Mg)	2 - 5	3,5 - 3,8	3,00
Kalium (K)	2 - 5	2,5 - 2,9	9,00
Natrium (Na)	10 - 20	11 - 15	4,00

Atom-Absorptions-Spektrometrie (AAS): Die Konzentrationen der Kationen Na⁺, K⁺, Mg²⁺, Ca²⁺ wurden aus den filtrierten, angesäuerten Proben mit einer Flammen-AAS (PERKIN-ELMER 2100) bestimmt. Natrium, Kalium und Magnesium wurden in der Acetylen / Luft-Flamme, Calcium in der Acetylen / Lachgas-Flamme atomisiert und bei der Wellenlänge mit der jeweils höchsten

Empfindlichkeit gemessen. Chemische Störungen, die insbesondere bei der Calcium- und bei der Magnesiumbestimmung in der Flamme entstehen, wurden durch Zugabe von Lanthanchlorid (0,5 %) in Proben und Standards unterdrückt. Bei der Bestimmung von Natrium und Kalium wurde Cäsiumchlorid zugesetzt.

2.2.3 Meßprogramme und Datenbasis

Ein wesentliche Aufgabe der Untersuchungen in der Bornhöveder Seenkette war die Erfassung der zeitlichen Dynamik von unterschiedlichen Prozessen in den einzelnen Seen, insbesondere im Belauer See. Hierbei sollte von der langfristigen Entwicklung zwischen 1989 und 1994 bis hin zu kurzfristigen Abläufen im Bereich von Minuten, ein möglichst guter Eindruck erhalten werden. Gleiches gilt auch für die räumliche Auflösung der Messungen. Auch hier sollten sowohl Informationen über nur Meter messende Strukturen, als auch Daten über die gesamte Seenkette erhoben werden. Zusammengenommen sollte ein Einblick in die dreidimensionalen Strukturen und Prozessen im Sees sowie deren zeitlichen Dynamik gewonnen werden. Da die Durchführung von sowohl zeitlich als auch räumlich hochaufgelösten Messungen sehr schnell an die Kapazitätsgrenzen führt, war es notwendig ineinandergreifende Meßprogramme mit Teilzielsetzungen und einer darauf abgestimmten definierten räumlichen und zeitlichen Auflösung durchzuführen. Die wichtigsten Programme sind im folgenden aufgelistet und verschaffen einen Eindruck über die, den Auswertungen zugrundeliegende, Datenbasis. Zusätzlich wurden verschiedene Sondermessungen zu besonderen Anlässen oder Fragestellungen durchgeführt.

Basis-Messungen Belauer See

Ziel: Erfassung der langfristigen Entwicklung und der Jahresdynamik physikalischer und chemischer Prozesse und Strukturen im Belauer See.

Parameter: PO₄-P, TDP, TP, NH₄-N, NO₃-N, TDN, TN, SO₄, Cl, Na, K, Mg, Ca, Si, Alkalinität, Leitfähigkeit, pH, Temperatur, Sauerstoffgehalt und -sättigung, Fluoreszenz, Trübung

Intervall: wöchentlich bis 14tägig

Meßpunkte: Seemitte in 5-6 Tiefen, Mitte der Südbucht, 2 Standorte vor dem Schilfgürtel, Zu- und Abfluß der Alten Schwentine jeweils in 0,3 mTiefe. Sondenmessungen in 1 m Tiefenintervallen.

Dauer: 1989 bis 1994

Basis-Messungen Seenkette

Ziel: Erfassung der Entwicklung und Dynamik der Seenkette.

Parameter: PO₄-P, TDP, TP, NH₄-N, NO₃-N, TDN, TN, SO₄, Cl, Na, K, Mg, Ca, Si, Alkalinität, Leitfähigkeit, pH, Temperatur, Sauerstoffgehalt und -sättigung, Fluoreszenz, Trübung

Intervall: 14tägig

Meßpunkte: Zu- und Abflüsse der Seen der Bornhöveder Seenkette jeweils in 0,3 mTiefe.

Dauer: 1991 bis 1994

Dynamik der vorgeschalteten Seen

Ziel: Erfassung der Jahresdynamik in den dem Belauer See vorgeschalteten Seen.

Parameter: PO₄-P, TDP, TP, NH₄-N, NO₃-N, TDN, TN, SO₄, Cl, Na, K, Mg, Ca, Si, Alkalinität, Leitfähigkeit, pH, Temperatur, Sauerstoffgehalt und -sättigung,

Intervall: 14tägig

Meßpunkte: Mehrere Orte und Tiefen in Schmalensee, Bornhöveder See und Schierensee

Dauer: 1992 bis 1993

Messungen mit der Seestation

Ziel: Erfassung von rasch ablaufenden Prozessen im Belauer See, Tagesgängen und internen Seiches.

Parameter: Temperatur (8 Sensoren), Fluoreszenz, Trübung, Strömung, Wind, Strahlung

Meßauflösung: 10 Sekunden bis 30 Minuten

Meßpunkte: verschiedene Orte und Tiefen im Belauer See

Dauer: Sommerhalbjahre 1990, 91, 94 und 97

Bemerkungen: Es handelt sich um eine, mit Energieversorgung und Datalogger versehene, programmierbare schwimmende Station.

Messungen horizontaler Strukturen

Ziel: Erfassung der horizontalen Strukturen chemischer, physikalischer und biologischer Parameter.

Parameter: Temperatur, Leitfähigkeit, pH, Sauerstoff, Fluoreszenz, Trübung, Strömung und Wind

Meßpunkte: 20-100 Punkte im Belauer See

Wiederholungen: Insgesamt ca. 40 zwischen 1990 und 1997

Bemerkungen: Zentrale Standorte wurden mit Bojen markiert. Ansonsten wurde die Ortsbestimmung durch Einmessung auf Meßtischblättern und mittels GPS vorgenommen.

Datenqualität

Ziel: Probenahme zur Erfassung und Sicherung von Richtigkeit und Reproduzierbarkeit der Messungen. Überprüfung der Probenahme, -aufbereitung und -lagerung sowie der chemischen Analytik.

Parameter: PO₄-P, TDP, TP, NH₄-N, NO₃-N, TDN, TN, SO₄, Cl, Na, K, Mg, Ca, Si,

Meßpunkte: Mehrere Tiefen und Parallelschöpfungen an einem Ort.

Wiederholungen: Jährlich

Bemerkungen: Vergleichsproben werden bei allen Analysen jeweils mitgemessen.

2.2.4 Modellierung des anorganischen Kohlenstoff-Haushalts

Zwischen der Atmosphäre und dem Wasser besteht ein ständiger Austausch von CO₂. Die Konzentrationen von CO₂ im Wasser hängen darüber hinaus von Parametern wie dem pH, der Ionenkonzentration und der Temperatur im Wasser ab. Diese Parameter bestimmen die Verhältnisse der einzelnen Fraktionen im Gleichgewichtssystem von CO₂, HCO₃⁻ und CO₃²⁻, wobei der pH und die Ionenkonzentration andererseits selbst durch Gleichgewichtsverschiebungen beeinflußt werden.

Weitere Steuergrößen, die eine Gleichgewichtsverschiebung bewirken, bzw. Ungleichgewichte hervorrufen können, sind der CO₂-Entzug bei der Photosynthese der Primärproduzenten (u.a. KRUMBEIN 1979, WILBUR & SIMKISS 1979), die CO₂-Freisetzung durch Atmung und Abbauprozesse, die CO₂-Produktion durch Methanoxidation und die Fällung und Sedimentation partikulären Calcits. Abb. 2.2.1 veranschaulicht die Abhängigkeiten und Fraktionen im anorganischen Kohlenstoffkreislauf des Belauer Sees.

Um einen summarischen Überblick über den Jahresgang aller anorganischen Kohlenstoffhaushalts zu erhalten, wird üblicherweise die Alkalinität als Parameter erhoben. Alternativ kann im Falle des Belauer Sees die elektrische Leitfähigkeit, für die höher aufgelöste Messungen vorliegen, verwendet werden. Zwischen der Jahresdynamik der Leitfähigkeit (Lf, Bezugstemperatur 25 °C) (µS/cm), nicht aber ihrer absoluten Höhe, und der Dynamik der Alkalinität (Alk) (mmol/l) besteht ein sehr enger Zusammenhang der durch folgende Gleichung wiedergegeben wird:

$$Alk = 0,01037Lf_{25} - 1,87 \quad n = 168, \quad r = 0,9$$

Die Gleichung gilt für Oberflächenwasser in einem Wertebereich zwischen 240 µS/cm und 410 µS/cm. Aufgrund der höheren Reproduzierbarkeit der Sondenmessungen hat sich die Bestimmung der Alkalinität aus der Leitfähigkeit als zuverlässiger und genauer erwiesen, als die routinemäßig durchgeführte titrimetrische Alkalinitätsbestimmung. Die Gültigkeit der Gleichung ist allerdings auf den Belauer See beschränkt und bei Hypolimnionwasser ist die Beziehung zwischen beiden Parametern zudem weniger eng. Sowohl die Leitfähigkeit als auch die Alkalinität stellen einen Summenparameter dar, der keinen Aufschluß über die tatsächlichen Konzentrationen der einzelnen Fraktionen des anorganischen Kohlenstoffhaushalts (CO₂, HCO₃⁻ und CO₃²⁻) gibt.

Die detaillierte Analyse der ablaufenden Gleichgewichtsbeziehungen während des Jahres und ihre Auswirkungen auf die einzelnen Fraktionen sowie die Verfügbarkeit von CO_2 für Primärproduzenten erfordert den Einsatz eines Modells, da sich die einzelnen Fraktionen meßtechnisch nicht direkt erfassen lassen. Das Modell zum anorganischen Kohlenstoffkreislauf löst die Gleichgewichtsbeziehungen des Kohlensäure/Calcit-Systems unter den natürlichen Bedingungen im See (SCHERNEWSKI et al. 1994, SCHERNEWSKI 1996).

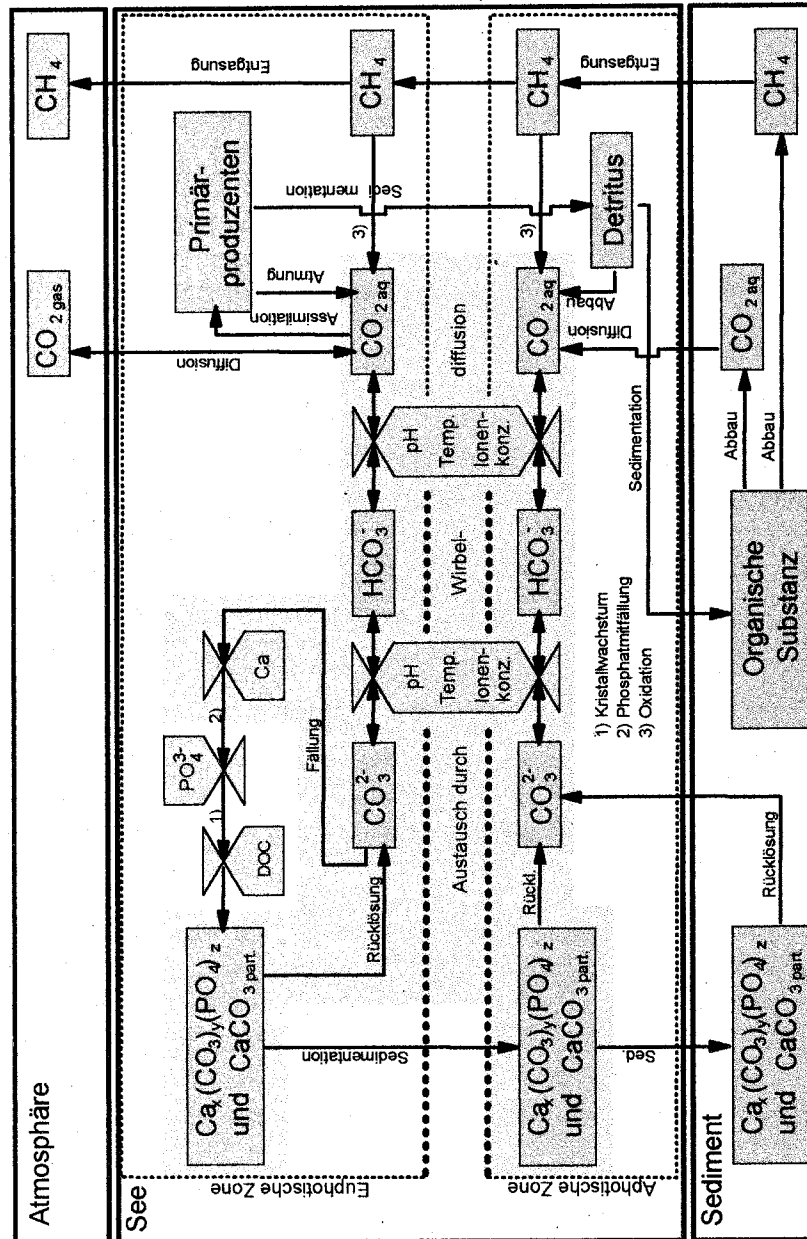
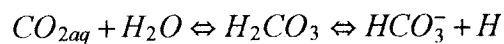
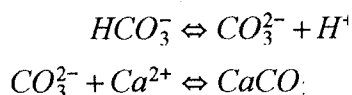


Abb. 2.2.1: Konzeptmodell des anorganischen Kohlenstoffhaushalts

Die anorganischen C-Komponenten sind durch folgende Gleichgewichtsreaktionen miteinander verbunden:





Die Gleichgewichte lassen sich unter Berücksichtigung von Aktivitätskoeffizienten (f) durch das Massenwirkungsgesetz beschreiben (ROSSKNECHT 1977):

$$\begin{aligned} K_1 &= \frac{[\text{HCO}_3^-][\text{H}^+]f_1^2}{[\text{CO}_2\text{aq}]} \\ K_2 &= \frac{[\text{CO}_3^{2-}][\text{H}^+]f_2}{[\text{HCO}_3^-]} \\ K_3 &= \frac{1}{[\text{CO}_3^{2-}][\text{Ca}^{2+}]f_2^2} \\ K_4 &= \frac{[\text{CO}_2\text{aq}]}{[\text{HCO}_3^-]^2[\text{Ca}^{2+}]f_1^2 f_2} = \frac{K_2 K_3}{K_1} \end{aligned}$$

Aus den Gleichgewichten läßt sich die Konzentration von CO_2 , HCO_3^- , CO_3^{2-} und CaCO_3 berechnen. In natürlichen Systemen müssen dabei Ionenkonkurrenz, Konzentrationseffekte und Temperaturabhängigkeiten, die sich auf die Aktivitätskoeffizienten sowie die Gleichgewichtskonstanten auswirken, berücksichtigt werden. Hiefür wurde der Ansatz von ROSSKNECHT (1977) gewählt. Der Autor formuliert die Temperaturabhängigkeit der Gleichgewichtskonstanten (K_1 , K_2 , K_4) folgendermaßen:

$$K_1 = 10^{-(5.9633+25.9224/(T+42.043))}$$

$$K_2 = 10^{-(9.3864+97.6858/(T+78.552))}$$

$$K_4 = 10^{(4.0447-9.1618/(T-62.012))}$$

Die Temperatur (T) wird in Kelvin angegeben. Die Aktivitätskoeffizienten (f_1 , f_2) lassen sich aufgrund der DEBYE-HÜCKEL-Theorie unter Verwendung der Ionenstärke (I) und der Ionenradien von HCO_3^- (a_1) und Ca^{2+} (a_2) nach folgender Gleichung abschätzen (MOREL & HERING 1993):

$$f_1 = e^{-(A \cdot \sqrt{I} / (1+B \cdot a_1 \cdot \sqrt{I}))}$$

$$f_2 = e^{-(A \cdot 4 \cdot \sqrt{I} / (1+B \cdot a_2 \cdot \sqrt{I}))}$$

Die Konstanten A und B sind temperaturabhängig:

$$A = 0.49135 + T \cdot 0.00077$$

$$B = 0.32474 + T \cdot 0.00017$$

Die Ionenradien stellen in der DEBYE-HÜCKEL-Theorie experimentelle Parameter dar, die je nach Reaktionspartnern und vorliegenden Bedingungen zwischen 3 Å und 10 Å liegen (MOREL & HERING 1993). Für HCO_3^- (a_1) und Ca^{2+} (a_2) wurden die Literaturwerte 4 Å bzw. 6 Å verwendet (ROSSKNECHT 1977). Die Ionenstärke (I) wird vereinfacht berechnet durch:

$$I = (x_1 + [\text{HCO}_3^-]) \cdot 0.5 + (x_2 + [\text{Ca}^{2+}]) \cdot 2$$

Die Konstanten x_1 und x_2 geben die Summe aller einwertigen (x_1) und zweiwertigen Ionen (x_2) an. Für den Belauer See wurden Mittelwerte von 0,0014 mol/l bzw. 0,0005 mol/l verwendet. Die Ionenstärke wirkt sich entscheidend auf die Aktivitätskoeffizienten und damit die Lage der Gleichgewichte aus. Aus diesem Grund wurde die Ionenstärke parallel über die empirische Beziehung zur elektrischen Leitfähigkeit nach GRIFFIN & JURINAK (1973) in LINDSAY (1979) bestimmt. Bei der,

während der Vollzirkulation im Belauer See vorhandenen Leitfähigkeit von $380 \mu\text{S}/\text{cm}$ ergibt sich danach eine Ionenstärke von $0,0049 \text{ mol/l}$, die gut mit dem Wert von $0,0052 \text{ mol/l}$ aus der vorangegangenen Gleichung übereinstimmt. Für die Aktivitätskoeffizienten errechnen sich bei 20°C Werte von $0,95 (f_1)$ und $0,83 (f_2)$ für die Situation im Belauer See während der Sommermonate 1991.

Eingangsparameter für das in SYSL programmierte Gleichgewichts- und Fällungsmodell sind Temperatur (K), Alkalinität (mol/l), Calcium (mol/l), pH und das Ergebnis des Marmorlösungsversuchs (mol/l), der Aufschluß über die aktuelle Über- bzw. Untersättigung des Wassers gibt. Als Ergebnis der Berechnungen erhält man die Konzentrationen von CO_2 , HCO_3^- , CO_3^{2-} und CaCO_3 im See und im Gleichgewicht (jeweils in mol/l) sowie den pH im Gleichgewicht. Mit dem durch das Modell errechneten Gleichgewichts-pH läßt sich das Modell validieren, da er mit dem, nach dem Marmorlösungsversuch gemessenen pH übereinstimmen muß. Der Vergleich beider pH-Werte über eine Periode von 6 Monaten ist zufriedenstellend (SCHERNEWSKI et al. 1994, SCHERNEWSKI 1996)

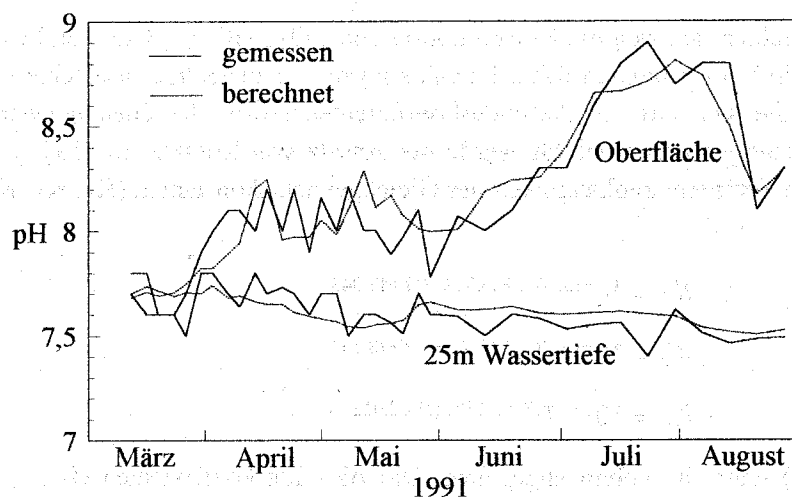


Abb. 2.2.2: Validierung des Kohlenstoffmodells für den Belauer See: Vergleich zwischen berechnetem und gemessenem pH im Gleichgewicht an der Wasseroberfläche und in 25 m Tiefe während des Sommers 1991

2.2.5 Strömungsmodell MAST2D

Zur Simulation der Strömung im Belauer See wurde das von PODSETCHINE & HUTTULA (1994) entwickelte, zweidimensionale Strömungsmodell Mast2D verwendet. Das Modell verwendet mit den sogenannten Flachwasser-Funktionen tiefenmittlere hydrodynamische Gleichungen. Für die Diskretisierung der steuernden Gleichungen wird die GALERKIN-Methode mit linearen Dreieckselementen verwendet und zur Lösung des Systems von gewöhnlichen Differentialgleichungen wird auf ein implizites reversives EULER-Verfahren zurückgegriffen. Das Modell wurde bereits an verschiedenen Seen, wie dem Karhijärvi, dem Ladogasee und Lake Vörtsjärv erfolgreich angewendet (PODSETCHINE et al. 1995, HUTTULA et al. 1996), so daß bezüglich technischer Details auf PODSETCHINE & HUTTULA (1994) verwiesen werden kann.

Der erste Schritt der Modellanwendung ist die Generierung eines flächendeckenden Dreiecksgitters. Für den Belauer See wurde ein Gitter mit über 500 Gitterpunkten verwendet, wovon ca. 200 Punkte im Südbecken des Sees liegen. Das Modell berechnet für jeden Gitterpunkt die Strömungsrichtung und -geschwindigkeit als Mittelwert über das Tiefenintervall an diesem Punkt. Deshalb muß für

jeden Gitterpunkt neben den räumlichen Koordinaten ein Wert für die Wassertiefe vorliegen. Es wird zudem deutlich, daß ein feines Gitter zwar die räumliche Auflösung des Strömungsfeldes verbessert, gleichzeitig aber auch den Rechenaufwand enorm erhöht. Abb. 2.2.3 zeigt exemplarisch die Gitterpunkte im Südbecken.

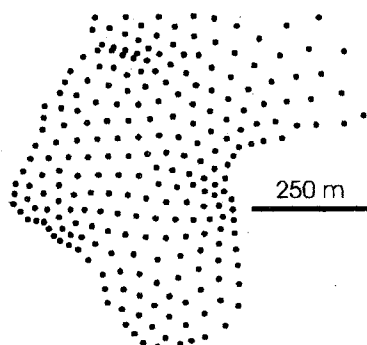


Abb. 2.2.3: Gitterpunkte zur Berechnung des Strömungsmusters am Beispiel eines Ausschnitts vom Südbecken des Belauer Sees.

Als durch den Zufluß der Alten Schwentine verursachte Strömung wurde, an dem der Mündung nächstgelegenen Punkt, ein Wert von 0,0056 m/s eingesetzt. Dies entspricht dem gemessenen Zufluß von 0,4 m³/s. Eine Anpassung dieses Wertes an die jeweils aktuellen Bedingungen ist, aufgrund der geringen Schwankungen der sommerlichen Zuflußmengen, nicht notwendig gewesen. Die Zeitreihe des Windes während der zu simulierenden Periode stellt den einzigen zeitabhängigen Input für das Modell dar. Es wurden 10minütige Mittelwerte des Windes aus einer Höhe von 1 m, gemessen im zentralen Bereich des Belauer Sees, verwendet.

Obwohl Strömungsmodelle verbreitet sind und häufig angewendet werden, sind sie doch mit einigen praktischen Problemen behaftet, auf die kurz eingegangen werden soll. Die Strömungen wurden in Zeitschritten von 15 s für jeden Gitterpunkt berechnet. Spätestens nach etwa 2 Simulations-Stunden, also 480 Rechenschritten ergab sich ein zuverlässiges Strömungsfeld. Aufgrund der Numerik des Modells und der Randbedingungen der Simulationen spielt der verwendete Zeitschritt eine erhebliche Rolle. Bei einem Übergang zu einem Zeitschritt von 30 s reduziert sich die Strömungsgeschwindigkeit um etwa 30 %, bei 60 s Zeitschritten sogar um fast 50 %. Die Ergebnisse sind also sehr sensitiv gegenüber rein technischen Randbedingungen.

Neben Konstanten und eindeutig bestimmbar Parametern, wie der Gravitation, oder der Corioliskraft werden in Strömungsmodellen auch Parameter, wie die Bodenrauigkeit und die Wind-Schleppkraft benötigt. Diese sind den aktuellen Bedingungen im See anzupassen. Die Angaben für die Bodenrauigkeit bewegen sich zwischen 0,01 für glatte feste Oberflächen und über 0,1 für stark bewachsene Kanäle (LINSLEY et al. 1988). Im Falle des Belauer Sees wurde der häufig in Seen verwendete Wert von 0,015 benutzt. Bei einem Wert von 0,01 ergibt sich eine etwa 50 % höhere Strömungsgeschwindigkeit, wobei das Strömungsmuster davon unbenommen bleibt.

Der Wind ist die treibende Kraft der Strömung in Seen. Dementsprechend kommt der Bestimmung der Windscherkraft (τ) in Strömungsmodellen eine besondere Bedeutung zu. Sie ist abhängig von der Windgeschwindigkeit (W), dem Drag-Koeffizienten (C_D) und der Luftdichte (δ_a). In das Modell geht nicht der Drag-Koeffizient direkt ein, sondern der äolische Koeffizient (γ). Änderungen der Luft- und Wasserdichte (δ_w) spielen praktisch keine große Rolle und können konstant gehalten werden.

$$\tau = \delta_a C_D W^2$$

$$C_D = \delta_w \delta_a^{-1}$$

Im äolischen Koeffizienten spiegelt sich nicht nur die komplizierte Grenzflächen- und Atmosphärenphysik wider, die allein schon zu sehr unterschiedlichen Scherkraft-Werten bei vergleichbaren Bedingungen führen (HENDERSON-SELLERS 1984), sondern über ihn müssen auch abweichende Meßkonfigurationen realisiert werden. Es spielt, aufgrund des logarithmischen Windprofils, beispielsweise eine erhebliche Rolle, ob die Windgeschwindigkeit in 5 m Höhe oder nahe der Wasseroberfläche gemessen wurde. Insgesamt ergibt sich dadurch ein breites Spektrum innerhalb dessen der Koeffizient angepaßt werden kann. Im Belauer wurde ein äolischer Koeffizient von $3,2 \cdot 10^{-6}$ verwendet. Eine Verdoppelung dieses Werte bewirkt eine Erhöhung maximalen Strömungs- geschwindigkeit von fast 30 %. Die Ausführungen zeigen, daß nicht nur jeder See, sondern jede im See zu simulierende Situation eine sorgfältige Kalibration des Modells erfordert, wofür Strömungsmessungen benötigt werden. Dies betrifft allerdings nur die Strömungsgeschwindigkeiten. Das Strömungsmuster ist praktisch unabhängig von Änderungen an den genannten Parametern.

Im zentralen Becken des Belauer Sees läßt sich die Strömung nicht mit einem zweidimensionalen Modell simulieren, da dreidimensionale Strömungszellen auftreten, die zudem massiv durch die sommerliche Thermokline beeinflußt werden. Die Arbeiten mit dem dreidimensionalen Modell und dem gekoppelten Sedimenttransportmodell sind noch nicht abgeschlossen, so daß sich die gezeigten Beispiele auf das Südbecken beschränken. Im flachen Südbecken ergeben sich mit Mast2D zuverlässige Strömungsmuster

2.2.6 Räumliche Messungen und Interpolationen

Zwischen Frühjahr und Spätsommer 1990 und 1991 wurden im wöchentlichen Abstand an 40 bis 50 Meßpunkten im Belauer See die Parameter pH, Leitfähigkeit, Temperatur, Sauerstoffsättigung und -gehalt mittels Sonden in einer Wassertiefe von 30 cm bestimmt. Hierbei wurde eine festgelegte Fahrtstrecke auf dem See eingehalten, die Lage der Meßorte auf einer großmaßstäbigen Karte eingezeichnet, teilweise mit GPS überprüft, und später ihre Koordinaten bestimmt. Die Anzahl und Verteilung der Punkte orientiert sich an der erwarteten flächenhaften Struktur und deren Intensität. In Bereichen, in denen rasche Änderungen der flächenhaften Struktur stattfinden, wie im Übergangsbereich zwischen dem südlichen Seebecken und dem zentralen Bereich, wurde die Dichte der Meßorte erhöht. Die Gesamtdauer einer Fahrt einschließlich aller Messungen betrug etwa 1,5 bis 2 Stunden. 1997 wurden ergänzende Messungen zur Erfassung der Strömungs- und Windverhältnisse im Belauer See auf vergleichbare Weise durchgeführt.

Die Parameter können einen deutlichen Tagesgang aufweisen, der die Messungen verfälschen kann. Aus diesem Grund wurde der Bereich der Seestation nahe der Seemitte auf der Route wenigstens dreimal zu unterschiedlichen Zeiten sondiert. Aus den dort erhaltenen Werten konnte der Verlauf des Tagesganges abgeschätzt und die Meßdaten rechnerisch um diesen Einfluß bereinigt werden, was in den meisten Fällen aber nicht notwendig war.

Zur räumlichen Interpolation von Meßwerten wurde das Programm SURFER verwendet, welches neben dem Kriging andere Interpolationsmethoden, wie Minimum Curvature und Inverse Distance bietet. Die Auswirkungen der Verwendung unterschiedlicher Methoden auf das Ergebnis ist in der folgenden Abbildung anhand der Isothermen im Belauer See am 10. April 1990 dokumentiert. Die mit dem Kriging und der minimalen Krümmungsmethode erhaltenen Interpolationen sind praktisch

identisch. Lediglich die inverse Distanzmethode, bei der ein benachbarter Punkt in diesem konkreten Fall mit einer Gewichtung von $1/\text{Distanz}^4$ zur Schätzung herangezogen wird, zeigt einen etwas anderen Isothermenverlauf. Der Vergleich mit den Originaldaten zeigt, daß alle Interpolationen als zuverlässig angesehen werden können. Mit der Kriging-Methode wurden insgesamt die besten Ergebnisse erzielt, weshalb sie in der Regel verwendet wurde.

Kriging stellt ein geostatistisches Verfahren dar, für dessen Verwendung eine Reihe von Bedingungen erfüllt sein müssen. Das Verfahren hat in den letzten Jahren so große Verbreitung gefunden, daß auf die dahinterstehende Theorie der regionalisierten Variablen sowie auf das Verfahren selbst hier nicht eingegangen werden muß. Entscheidend für die Durchführung des Kriging ist das Vorhandensein eines Variogramms, um die richtungsabhängigen Gewichtungen bei der Interpolation zu berechnen. Im Programm SURFER werden die geostatistischen Voraussetzungen nicht überprüft und es wird kein Variogramm zur Kontrolle ausgegeben.

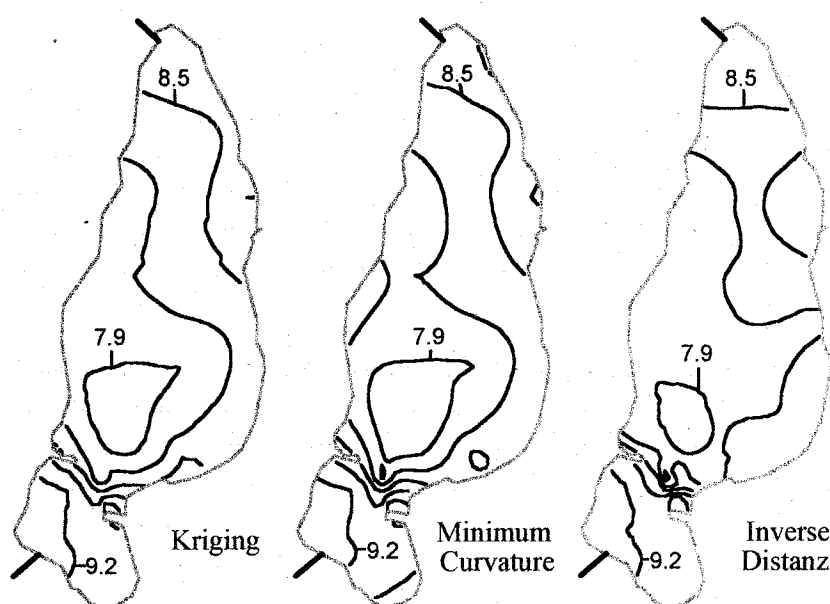


Abb. 2.2.4: Isothermen im Belauer See auf der Basis von 45 Meßpunkten in 0,3 m Wassertiefe unter Verwendung unterschiedlicher Interpolationsverfahren

Um einen Eindruck vom räumlichen Verhalten verschiedener Variablen zu erhalten wurden deshalb exemplarisch die Variogramme durchgerechnet (vgl. SCHERNEWSKI 1992). Bei allen verwendeten Parametern schneiden die Kurven die Ordinate nahe dem Nullpunkt, das heißt die Varianz räumlich sehr nahe beieinander liegender Meßpunkte ist sehr gering. Dieser geringe "nugget effect" resultiert unter anderem aus der hohen Reproduzierbarkeit der Sondenmessungen. Die Variogramm-Kurven steigen je nach Parameter bis zu einer Entfernung von 400 bis 700 m an. Diese Entfernung, auch als "range" bezeichnet, gibt die räumliche Interpolationsreichweite einer Messung an und liegt für die Situation im Belauer See weit oberhalb des maximalen Abstandes zweier benachbarter Meßpunkte im See voneinander.

Den Variogrammen liegt die Annahme zugrunde, daß die räumlichen Prozesse im Belauer See stochastischer Natur sind. Die Auswertungen zeigten jedoch, daß die Strukturen auf einen erheblichen deterministischen Einfluß zurückzuführen sind. Genaugenommen müßte dieser Trend in den Daten herausgerechnet und, bei geostatistisch korrekter Verfahrensweise, dann mit den Residuen erneut ein Variogramm berechnet werden. In diesem Fall bestimmt die Art und Weise, wie der Trend aus den Daten herausgerechnet wird, sehr stark den Verlauf des auf den Residuen

basierenden Variogramms und beeinflusst damit die Gewichtung, mit der benachbarte Punkte beim Kriging zur Schätzung eines Wertes herangezogen werden.

Die geostatistischen Mängel nehmen dem Kriging als Methode einiges an Leistungsfähigkeit und degradieren es zu einer einfachen Interpolationmethode mit flexibler Gewichtung. Aufgrund der hohen Anzahl an Meßpunkten im Belauer See ergeben sich auch bei einwandfreier geostatistischer Nutzung des Verfahrens keine Unterschiede in den räumlichen Darstellungen gegenüber der vereinfachten Variante oder gegenüber den mit anderen Methoden erzielten Ergebnissen.

2.2.7 Zeitreihenanalyse

Der Wind unterliegt zahlreichen, komplex interagierenden und sich überlagernden Steuergrößen. Aus diesem Grund lassen sich in Datenreihen der Windgeschwindigkeit vielfach keine klaren Periodizitäten erkennen, sondern erfordern Verfahren, die diese zum Vorschein bringen. Als Verfahren bietet sich neben der Spektralanalyse neuerdings die Wavelet-Analyse an. Die maßgeblich von DAUBECHIES (1990) entwickelte Wavelet-Methode hat sich innerhalb kürzester Zeit sowohl in theoretischen als auch in anwendungsorientierten wissenschaftlichen Gebieten verbreitet. Gegenüber der Spektralanalyse besitzt sie u.a. den Vorteil, daß zwischen Häufigkeit und Intensität einer in den Daten vorliegenden Periodizität unterschieden und der Ort des Auftretens in den Daten lokalisiert werden kann. Als Nachteil der Methode müssen derzeit noch der Mangel an praktischer Erfahrung im Umgang, die unsichere quantitative Interpretierbarkeit der Ergebnisse und das Fehlen standardisierter, allgemein verfügbarer Software angesehen werden.

Die Ergebnisse der Wavelet-Analyse werden in dieser Arbeit ausschließlich qualitativ interpretiert und zum Zweck der Veranschaulichung verwendet. Aus diesem Grund wird auf eine differenzierte Diskussion der Methode verzichtet. Für weitere methodische Hinweise sei auf CLEMEN (in Vorb.) verwiesen, der auch die Software für die Analyse geschrieben und die aufwendige Durchführung vorgenommen hat.

2.2.8 Clusteranalyse schleswig-holsteinischer Seen

Seit 1983 werden 29 ausgewählte Seen Schleswig-Holsteins im Rahmen des Seenkontrollmeßprogramms des LAWAKÜ (Landesamt für Wasserhaushalt und Küsten, mittlerweile Landesamt für Natur und Umwelt) regelmäßig einmal jährlich im Frühjahr gegen Ende der Vollzirkulation untersucht. Die Anzahl der Seen wurde über die Jahre hinweg kontinuierlich von 29 (1983) auf 68 Seen (1993) erweitert. Die Untersuchungen werden jeweils am Abfluß der Seen vorgenommen und umfassen neben der Wassertemperatur und der Leitfähigkeit die Parameter: TOC (Total Organic Carbon), DOC (Dissolved Organic Carbon), TDN (Total Dissolved Nitrogen), NH₄-N, NO₂-N, NO₃-N, TDP (Total Dissolved Phosphorus) und PO₄-P. Angaben zu den Analysemethoden finden sich in allen Jahresberichten des Seenkontrollmeßprogramms des LAWAKÜ.

Grundlage für die Klassifikationen der Gewässerentwicklung (Kap. 3.2) sind die Jahre 1983-1985 sowie mit 1992 und 1993 die neuesten veröffentlichten Daten (LAWAKÜ 1985, 1986, 1994, 1995). Zur Analyse der längerfristigen Entwicklung werden die bei den Messungen von 1983 berücksichtigten 29 Seen einbezogen.

Die untersuchten Seen liegen im weichseleiszeitlich geprägten, sehr seenreichen östlichen Landesteil Schleswig-Holsteins (SCHERNEWSKI & SCHULZ im Druck). Alle Seen sind aufgrund des carbonatreichen Ausgangsgesteins gut gepuffert und weisen mit Ausnahme des Bült- (180 µs/cm) und des

Ihlsees (160 $\mu\text{S}/\text{cm}$) Leitfähigkeiten von über 280 $\mu\text{S}/\text{cm}$ auf. Die Seen decken bezüglich Oberfläche (0,2- 22,4 km^2), mittlerer Wassertiefe (0,4 - 14,0 m) und Wasseraustauschzeit (0.1 bis 8,1 Jahren) ein breites Spektrum an morphometrischen und hydrologischen Eigenschaften ab (Tab. 2.2.3).

Tab. 2.2.3: Hydrochemische Daten von 29 schleswig-holsteinischen Seen nach LAWAKÜ (1985, 1986, 1994, 1995). Angegeben sind jeweils die Mittelwerte der Jahre 1993-1985 sowie 1992-1993.

	1983-1985			1992-1993			Fläche [km^2]	X_{av} [m]	T_{exch} [a]
	TOC	TDN	TDP	TOC	TDN	TDP			
	[mg/l]	[mg/l]	[mg/l]	[mg/l]	[mg/l]	[mg/l]			
Ahrensee	8.5	1.43	0.023	11.5	1.52	0.017	0.56	4.2	2.1
Belauer See	5.0	1.61	0.077	6.4	1.31	0.064	1.13	9.0	1.3
Bistensee	10.0	2.26	0.109	10.2	2.34	0.067	1.44	7.5	1.6
Blunker See	10.5	1.74	0.048	9.9	1.56	0.053	0.20	4.9	
Bornhöveder See	5.0	2.57	0.021	6.4	1.87	0.013	0.73	4.6	1.0
Bothkamper See	12.5	5.38	0.033	15.0	2.75	0.017	1.23	1.3	0.1
Bültsee	5.0	0.62	0.019	6.4	0.49	0.014	0.20	3.0	
Dieksee	8.0	1.77	0.211	8.3	1.11	0.120	3.86	14.0	1.1
Dobersdorfer See	10.0	1.73	0.035	11.5	2.66	0.029	3.12	5.4	2.5
Einfeldler See	17.0	1.69	0.044	21.5	1.69	0.021	1.78	3.4	
Großensee	6.0	0.98	0.009	8.4	0.82	0.014	0.75	11.9	
Hemmelsdorfer See	14.0	3.25	0.136	19.5	3.91	0.055	4.48	5.3	2.2
Ihlsee	5.5	0.49	0.008	6.6	0.48	0.014	0.28	7.7	6.9
Langsee	10.0	2.74	0.075	9.4	2.86	0.059	1.40	6.1	0.9
Mözener See	9.5	3.66	0.092	11.5	3.76	0.015	1.19	3.6	0.3
Neversdorfer See	11.0	5.76	0.066	14.5	5.69	0.022	0.81	3.6	0.3
Große Pohlsee	8.0	2.82	0.089	7.8	1.86	0.016	0.62	7.0	1.0
Postsee	12.0	3.90	0.064	12.5	3.53	0.016	2.77	3.3	0.0
Ratzeburger See	7.5	1.58	0.083	7.8	1.16	0.076	14.07	11.9	2.1
Redingsdorfer See	18.5	2.04	0.065	18.0	2.09	0.024	0.14	0.4	
Sankelmarker See	10.5	4.31	0.050	14.0	4.30	0.056	0.56	6.6	0.6
Schierensee	9.0	5.09	0.042	11.5	3.44	0.019	0.27	3.6	0.2
Schmalensee	5.5	1.54	0.022	6.6	1.57	0.044	0.89	4.1	0.6
Schulensee	11.5	5.66	0.094	9.9	3.70	0.024	0.17	0.5	
Selenter See	6.5	1.10	0.104	7.5	0.65	0.017	22.39	13.1	
Stolper See	6.5	2.43	0.045	6.5	2.01	0.045	1.40	6.9	0.6
Wardersee	9.5	3.69	0.019	10.5	3.77	0.087	0.50	4.3	0.1
Westensee	9.5	3.06	0.068	11.4	2.41	0.029	6.88	6.1	0.8
Wittensee	7.0	1.18	0.223	7.8	0.91	0.149	10.34	9.5	8.1
<i>Mittelwert</i>	9.3	2.62	0.068	10.6	2.28	0.041	2.90	6.0	1.6
<i>Median</i>	9.5	2.26	0.064	9.9	2.01	0.024	1.13	5.3	0.9
<i>Standardabw.</i>	3.4	1.51	0.053	4.0	1.30	0.034	4.93	3.5	2.1

Für die Untersuchung des aktuellen Zustands und der Morphometrie stehen Daten aller 68 Seen zur Verfügung (Kap. 3.1). Bei diesen Klassifikationen wurden jeweils die Mittelwerte der Jahre 1991-1993 verwendet. Bezüglich der Daten-Dokumentation sein auf SCHERNEWSKI et al. (1998) verwiesen.

Die Clusteranalyse beruht im Gegensatz zu traditionellen Klassifizierungsverfahren, die eine Klasseneinteilung durch Festlegung bestimmter Schwellenwerte erreichen, auf "Ähnlichkeitsmessungen im Attributenraum" (CAS 1988, S. 23). Ihr Ziel ist es, eine umfangreiche Grundmenge von Objekten anhand deren Eigenschaften in Teilmengen zusammenzufassen. Dabei sollen sich die Objekte innerhalb der einzelnen Klassen möglichst ähnlich und die Objekte verschiedener Klassen möglichst unähnlich sein. Somit wird es möglich, Teilmengen von Seen als vergleichsweise

homogene Klassen anzusprechen. Je nach Vorgehensweise und Vorgaben werden einzelne Clustermethoden unterschieden: Die überlappende, die partitionierende, die unscharfe und die hierarchische Methode (MUCHA 1992). Hierarchisch-agglomerative Verfahren haben sich in der Praxis durchgesetzt, da sie weder voraussetzen, daß die Anzahl der zu bildenden Klassen bekannt ist, noch, daß die die Klassenbildung steuernden Parameter vorher festgelegt werden müssen (VOGEL 1975b).

Auch die vorgestellten Ergebnisse basieren auf der hierarchisch-agglomerativen Klassifikation. Hierbei werden im ersten Schritt die Ähnlichkeiten (Distanzen) zwischen den einzelnen Seen aufgrund der sie beschreibenden standardisierten Variablen berechnet (wofür die einfache euklidische Distanz als Maß verwendet wird) und die zwei ähnlichsten Objekte zu einem Cluster zusammengefügt. Danach werden erneut die Ähnlichkeiten zwischen allen Clustern und Objekten berechnet und erneut die ähnlichsten zu einem Cluster zusammengefügt. Dieser Prozeß wird so lange fortgesetzt, bis alle Objekte zu einem Cluster zusammengefügt sind. Mit fortschreitender Klassifikation sinkt die Anzahl der Cluster, die Homogenität der einzelnen Cluster und der Informationsgehalt der Klassifikation. Der abnehmende Informationsgehalt mit sinkender Clusterzahl stellt das Maß in den Dendrogrammen, dem graphischen Ergebnis der Clusteranalyse, dar und ist wesentliches Kriterium für die Festlegung der gewählten Klassenzahl.

Der Wahl der Methode, die die Ähnlichkeiten zwischen Clustern bestimmt, kommt eine besondere Bedeutung zu. Bei den vorgestellten Ergebnissen wurde das Verfahren 'Average Linkage', welches auch als Unweighted Pair-Group Method (UPGMA-Methode) bezeichnet wird, verwendet. In einem Agglomerationsschritt werden hierbei jene zwei Cluster vereinigt, bei denen der Mittelwert der paarweise gebildeten Distanzen zwischen den Beobachtungen dieser beiden Cluster am geringsten ist (MUCHA 1992).

Die hervorzuhebenden Eigenschaften von Average Linkage sind, daß es Ausreißer separiert und gleichzeitig versucht, möglichst homogene Cluster zu gewährleisten (STAHL 1985). Die Ergebnisse sind zudem nur gering von der Eingabereihenfolge abhängig (VOGEL 1975a).

Um die Güte einer Klassifikation zu prüfen, wurden jeweils cophenetische Matrizen der Klassifikation erstellt. Die Objekte werden sich gegenübergestellt und bekommen jeweils den Distanzwert zugeordnet, bei dem sie zum ersten Mal in einer Klasse vereinigt werden. Diese Matrix wird dann mit der Ausgangsdistanzmatrix verglichen indem die Korrelation zwischen den beiden Matrizen berechnet wird (vgl. ROHLF 1993). Die Abweichung des Wertes r von dem Wert 1 ist ein Maß für die Veränderung der Distanzen der Objekte zueinander durch Clustertechnik (SOKAL & SNEATH 1963). Bei Verwendung verschiedener hierarchisch-agglomerativer Methoden, am Beispiel der chemischen Daten für die Seen von 1993, zeigte Average Linkage mit $r = 0,97406$ die beste Korrelation und damit höchste Güte. Die Methode ist zudem von ihren Eigenschaften her sehr gut für die dieser Untersuchung zugrundeliegende Fragestellung geeignet, was durch Biplot-Analysen bestätigt wurde.

Zur Darstellung der Eigenschaften von zu Klassen zusammengefühten Seen wurden T-Werte für die einzelnen Variablen berechnet (m_k : Mittelwert einer Klasse; m_g : Mittelwert der Grundgesamtheit; s_g : Standardabweichung der Grundgesamtheit).

$$T = \frac{m_k - m_g}{s_g}$$

Der in Kap. 3.1 verwendete T-Index für die Variablen TOC, TDN und TDP wurde berechnet nach (iTOC: Merkmalsausprägung der Variablen TOC in einem See):

$$T_{Index} = \left(\frac{|i_{TOC} - m_{g, TOC}|}{S_{g, TOC}} + \frac{|i_{TDN} - m_{g, TDN}|}{S_{g, TDN}} + \frac{|i_{TDP} - m_{g, TDP}|}{S_{g, TDP}} \right) / 3$$

Der T-Index stellt den Mittelwert der absoluten T-Werte jedes Parameters dar. Er ist ein Maß, mit dem die Ähnlichkeit von Einzelseen zu Klassen oder zur Grundgesamtheit bezüglich aller Variablen überprüft werden kann. Je kleiner der T-Index, desto größer die Ähnlichkeit zwischen den Objekten.

Um gegenüber Ausreißern und Meßunsicherheiten stabile Klassifikationsergebnisse zu erhalten, wurden jeweils die Konzentrationsmittelwerte für die Parameter aller Seen der Untersuchungsjahre 1983 bis 1985 sowie die der Jahre 1992 und 1993 verwendet. Auch bei der Klassifikation von Konzentrationsdifferenzen wurden die Mittelwerte aus den genannten Jahren verwendet. Gleiches gilt für die hydrochemische und morphometrische Zustandsklassifikationen, die auf den Mittelwerten der Jahre 1991-1993 basiert. Auf die Notwendigkeit dieser Verfahrensweise wird im Rahmen der Diskussion noch eingegangen.

2.3 Hydrochemische Kenndaten

Mit diesem Kapitel soll ein erster grober Überblick über die hydrochemischen und trophischen Eigenschaften der Seen vermittelt werden. Am Beispiel des Belauer Sees sind die relativen Anteile der dominierenden Kationen und Anionen dargestellt (Abb. 2.3.1). Der während der Weichselvereisung abgelagerte kalkhaltige Geschiebemergel prägt den Chemismus der Seen der Seenkette, die alle als sogenannte Hartwässer einzustufen sind.

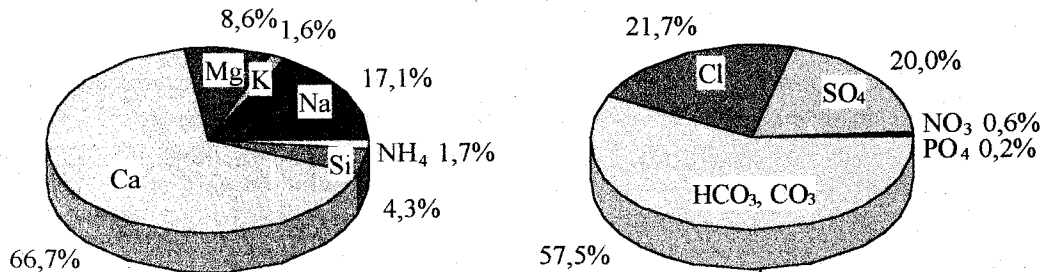


Abb. 2.3.1: Relative Anteile der Kationen und Anionen im Belauer See. Grundlage der Angaben sind die mittleren Konzentrationen der Ionen im Winter in mval/l bei einem pH von 8. Die Gesamtsumme der Ionen beträgt jeweils 3,8 mval/l.

Daneben spielen die Kationen Natrium, Magnesium, Kalium und Silizium sowie die Anionen Chlorid und Sulfat quantitativ eine Rolle. Die Nährstoffe Stickstoff und Phosphor sind demgegenüber naturgemäß in relativ geringen Mengen vertreten.

Tab. 2.3.1: Jahresmittelwerte hydrochemischer Parameter in 0,3 m Wassertiefe im zentralen Belauer See zwischen 1989 und 1994. Zusätzlich sind die minimale Sichttiefe nach SECCHI und die maximale Chlorophyll-Konzentration als weitere Trophieindikatoren für alle Jahre angegeben. Die Angaben sind zeitgewichtet und basieren auf 30 bis 52 Messungen pro Jahr. Die Chlorophylldaten stammen von LANDMESSER (1993) und BARKMANN (unveröff.).

Parameter	Einheit	1989	1990	1991	1992	1993	1994
Silizium	[mg/l]	2,62	2,43	2,54	1,80	1,56	
NO ₃ -N	[mg/l]	0,66	0,35	0,30	0,47	0,51	
NH ₄ -N	[mg/l]	0,18	0,37	0,35	0,19	0,18	
TDN	[mg/l]	1,92	1,44	1,20	1,08	0,95	
TN	[mg/l]	2,2	1,6	1,4	1,2	1,1	
PO ₄ -P	[mg/l]	0,020	0,041	0,059	0,041	0,021	
TDP	[mg/l]	0,033	0,051	0,075	0,061	0,044	
TP	[mg/l]	0,053	0,065	0,106	0,091	0,072	
Sichttiefe (Secchi)	[m]	1,98	2,28	2,22	1,99	2,36	1,93
Sichttiefe (Min.)	[m]	0,75	0,75	0,9	0,7	1,25	0,8
Sauerstoff	[%]	102	102	102	103	100	108
Temperatur	[°C]	10,9	11,1	9,9	10,7	9,9	10,7
Leitfähigkeit	[µS/cm]	349	355	363	356	373	359
pH	[-]	8,54	8,47	8,44	8,37	8,47	8,45
Alkalinität	[mmol/l]	1,75	1,81	1,90	1,82	1,99	1,85
Chlorophyll-a	[µg/l]	20	26	21	14	18	9
Chl.-a (Max.)	[µg/l]	65	140	62	27	71	50

Tabelle 2.3.1 zeigt die mittleren Konzentrationen der Nährelemente und weiterer ökologisch relevanter und aussagekräftiger Parameter während der Untersuchungsjahre zwischen 1989 und 1994. Interessant sind hierbei vor allem die, für die Trophie bestimmenden Parameter. Der Begriff der Trophie leitet sich vom griechischen 'trophos' her und bedeutet Nahrung. Der von NAUMANN für die Charakterisierung von Seen eingeführte Begriff wird in der Regel zusammen mit den Vorsilben 'eu' (eu: griech. gut, reich) oder 'oligo' (oligos: griech. wenig) verwendet. Bis in die zweite Hälfte dieses Jahrhunderts wurde unter einem eutrophen See, ein See mit hohem Gehalt an Biomasse, der den Fischen reichlich Nahrung bot, verstanden (OHLE 1953a, b).

Tab. 2.3.2: Trophie-Klassifikation nach OECD (1982). Den Angaben für die Seen der Bornhöveder Seenkette liegen Messungen des Jahres 1993 zugrunde.

Trophiestufe ²⁾	Total N ¹⁾ (Mittel) [µg/l]	Total P (Mittel) [µg/l]	Chl.-a (Mittel) [µg/l]	Chl.-a (Max.) [µg/l]	Secchi Depth (Mittel) [m]	Secchi Depth (Min.) [m]
Oligotroph	< 700	< 10	< 2,5	< 8	> 6	> 3
Mesotroph	700-900	10-35	2,5-8	8-25	6-3	3-1,5
Eutroph	900-2000	35-100	8-25	25-75	3-1,5	1,5-0,7
Hypertroph	>2000	> 100	> 25	> 75	< 1,5	< 0,7

Belauer See	1100	89	18 ⁴⁾	71 ⁴⁾	2,36	1,25
Schmalensee ⁵⁾	1700 ³⁾	126	32	152	1,38	0,55
Bornhöveder See ⁵⁾	2300 ³⁾	204	34	134	1,25	0,65

1) Klassen aus dem "preliminary open boundary system" der OECD (1982) abgeleitet

2) "fixed boundary system" der OECD (1982)

3) Daten aus TDN-Analysen und wenigen TN-Aufschlüssen abgeleitet

4) Daten: Barkmann (mündl. Mittlg.)

5) Daten: Naujokat (1996)

Die fischereiwirtschaftlich eher positive Bedeutung des Begriffs wandelte sich im Laufe der Zeit zur heute üblichen negativen Einschätzung (HENDERSON-SELLERS & MARKLAND 1987). Unter einem eutrophen See wird heute ein mit Nährstoffen, meist aus dem Einzugsgebiet, belasteter und deshalb hochproduktiver See verstanden (OECD 1971). In der Regel werden die Seen in vier trophische Klassen, mit steigender Nährstoffkonzentration im Wasser und zunehmender Phytoplanktonproduktion, unterteilt: oligo-, meso-, eu- und hypertroph (Tab. 2.3.2).

Zur Definition der Trophie und Klassifikation von Seen bestehen mittlerweile eine ganze Reihe von Verfahren (u.a. CARLSON 1977, SCHRÖDER 1991). Die größte Verbreitung und höchste Akzeptanz weist das "fixed boundary"-System der OECD (1982) auf. Hierbei wird die Trophie eines Sees durch 5 Parameter festgelegt: Die mittlere TP-Konzentration, die mittlere Chlorophyll-a-Konzentration, das Chlorophyll-a-Maximum, die mittlere Sichttiefe nach SECCHI und die maximale Sichttiefe nach SECCHI. Dabei werden 4 Klassen von oligotroph bis hypertroph ausgewiesen. Tabelle 2.3.2 zeigt die Klassifikation und die Klassengrenzen sowie die Daten für die Seen der Bornhöveder Seenkette. Stickstoff ist kein offizieller Parameter des OECD-Systems und wurde nur ergänzend hinzugenommen. Der Belauer See ist danach als eutroph zu bezeichnen, während der vorgeschaltete Schmalensee und vor allem der Bornhöveder See schon als hypertroph einzustufen sind.

2.4 Die Lebensgemeinschaft im Belauer See: Struktur und Dynamik

In den späteren Ausführungen stehen mehr oder weniger abiotische Aspekte im Vordergrund des Interesses. Mit diesem Kapitel soll kurz ein Einblick in die Lebensgemeinschaft im Belauer See vermittelt werden. Auf die hier dargestellten Daten und Zusammenhänge wird im Rahmen der Dokumentation der eigenen Ergebnisse sowie der Diskussion noch zurückgekommen.

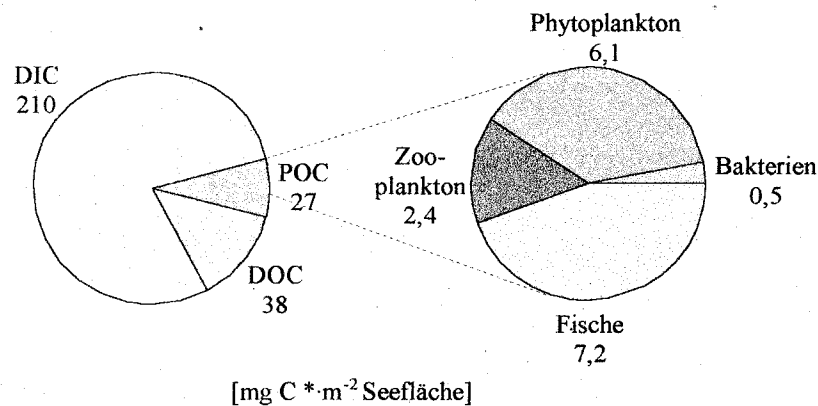


Abb. 2.4.1: Quantitativer Vergleich des gelösten anorganischen (DIC), des gelösten organischen (DOC, jeweils bezogen auf die mittlere Seetiefe von 9 m) und des partikulären organischen Kohlenstoffs (POC). Das rechte Kreisdiagramm verdeutlicht die mittlere Zusammensetzung des belebten partikulären organischen Kohlenstoffs im Belauer See.

Abb. 2.4.1 zeigt das Verhältnis zwischen Kohlenstoff in der Lebewelt und den Anteilen abiotischer Fraktionen. Kohlenstoff liegt zu etwa 90 % in gelösten anorganischen und gelösten organischen Verbindungen vor. Weniger als 10 % des Kohlenstoffs im See liegt in partikulärer organischer Substanz vor und nur etwa 6 % ist in lebenden Organismen gebunden. Die Lebensgemeinschaft stellt also einen quantitativ wenig bedeutsamen Kohlenstoff-Pool dar, ist aber von entscheidender funktionaler Bedeutung im Ökosystem. Innerhalb der belebten, partikulären Kohlenstofffraktion spielen die Fische und das Phytoplankton die quantitativ größte Rolle.

2.4.1 Algen: Biomasse, Produktion und saisonale Sukzession

Die folgende kurze Zusammenstellung der Ergebnisse zum Phytoplankton im Belauer See basiert auf den Daten und Veröffentlichungen von LANDMESSER (1993), BARKMANN et al. (1994) und BARKMANN (1996). LANDMESSER (1993) fand während seiner zweijährigen Untersuchungen im Freiwasserbereich des Belauer Sees insgesamt 88 Algenarten. Die Algenarten lassen sich pragmatisch in 6 systematische Gruppen (Abb. 2.4.2) mit folgenden Eigenschaften (nach VAN DEN HOEK 1978) einteilen:

Chlorophyta: Die Abteilung Chlorophyta beinhaltet die, in diesem Zusammenhang bedeutendste Unterabteilung Chlorophytina (Grünalgen) mit der Klasse Chlorophyceae. Die meisten der etwa 7000 Arten dieser Klasse leben im Süßwasser. In den Algen wird das grüne Chlorophyll nicht durch andere Pigmente maskiert, woraus die typische Farbe und der Name resultieren. Bekannt sind vor allem die fadenförmigen Grünalgen, die, zunächst an Substrat angeheftet, im ausgewachsenen Stadium an der Oberfläche von Teichen und Seen meist im Frühjahr grüne Watten bilden.

Bacillariophyceae: Die Klasse der Bacillariophyceae (Kieselalgen, Diatomeen) gehört ebenso wie die Klasse der Chrysophyceae zur Abteilung der Heterokontophyta. Alle Klassen dieser Abteilung zeichnen

sich durch gemeinsame komplexe Strukturen aus. Die Bacillariophyceen weisen etwa 6000 Arten auf. Diese sind meist einzellig, braun gefärbt, besitzen Zellwände aus Kieselsäure, ein schachtelförmiges Aussehen und bilden den Hauptbestandteil des marinen Phytoplanktons.

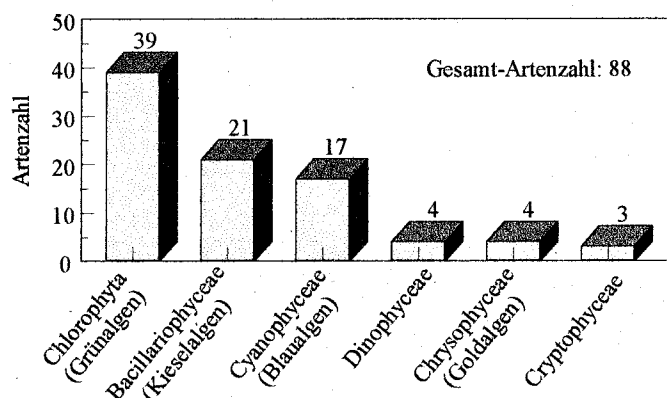


Abb. 2.4.2: Anzahl der im Belauer See 1989 und 1990 gefundenen Algenarten und ihre Zuordnung zu systematischen Gruppen (nach Landmesser 1993).

Chrysophyceae: Chrysophyceen werden aufgrund ihrer goldgelben bis braunen Farbe auch als Goldalgen bezeichnet. Die meisten der etwa 1000 Arten sind einzellige oder kolonienbildende Flagellaten, die teilweise Kieselschuppen aufweisen und vor allem in klarem, kühlem Süßwasser auftreten.

Cryptophyceae: Die einzige Klasse der Abteilung Cryptophyta weist etwa 60 Süßwasserarten auf. Die Algen sind kleine kompliziert gebaute Flagellaten mit zwei unterschiedlich langen Geißeln.

Dinophyceae: Die Klasse der Dinophyceae umfaßt etwa 1000 Arten und ist in den Weltmeeren der zweitbedeutendste Primärproduzent. Die meist einzelligen Flagellaten besitzen eine im Vergleich zum Volumen große Oberfläche, eine längs und eine quer angeordnete Geißel, und viele der photoautotrophen Arten können auch heterotroph von Bakterien leben. Die explosionsartige Vermehrung einiger Arten verursacht bisweilen eine rote Wasserfärbung in Meeren, ist für manche Organismen toxisch und für nächtliches Meeresleuchten verantwortlich.

Cyanophyceae: Die einzige Klasse der Abteilung Cyanophyta umfaßt Organismen, die in vielen Aspekten den Bakterien ähnlich sind und als Blaualgen bezeichnet werden. Die Zellen besitzen beispielsweise keinen Zellkern, keine Golgi-Apparate, keine Mitochondrien und eine Zellwand aus Murein. Blaualgen erhalten ihre blaugüne bis violette Farbe durch Chlorophyll, welches von Pigmenten maskiert ist. Es sind rund 2000 Arten bekannt, die einzellig, koloniebildend und fädig sein können, keine Geißeln besitzen und sich vor allem in nährstoffreichem Wasser stark entwickeln. Arten mit Gasvakuolen können an der Wasseroberfläche einen dichten, fauligen Algenbrei hervorrufen. Manche Arten, wie *Anabaena flos-aquae* oder *Mikrocystis aeruginosa* verursachen toxische Algenblüten.

Die größte Artenzahl zeigten die Grünalgen, aber nur 14 Arten traten in so großen Mengen auf, daß sie quantitativ erfaßt werden konnten. 21 Kieselalgen- oder Diatomeen-Arten wurden gefunden, wovon 10 Arten von quantitativer Bedeutung waren. Ähnliches gilt für die Blaualgen: von 17 Arten waren ebenfalls nur 10 bedeutend. Zusammen mit den Dino-, Chryso- und Cryptophyceen ergeben sich insgesamt 43 Arten, die die Zusammensetzung des Phytoplanktons im Belauer See quantitativ beeinflussen.

Die Zusammensetzung des Phytoplanktons zeigt nicht nur im Jahresverlauf, sondern auch zwischen den einzelnen Jahren eine starke Variabilität. Abb. 2.4.3 und 2.4.4 dokumentieren die Biomasse (Frischgewicht aus dem Algenvolumen errechnet) für die 6 Gruppen im Verlaufe der Jahre 1989 bis 1994.

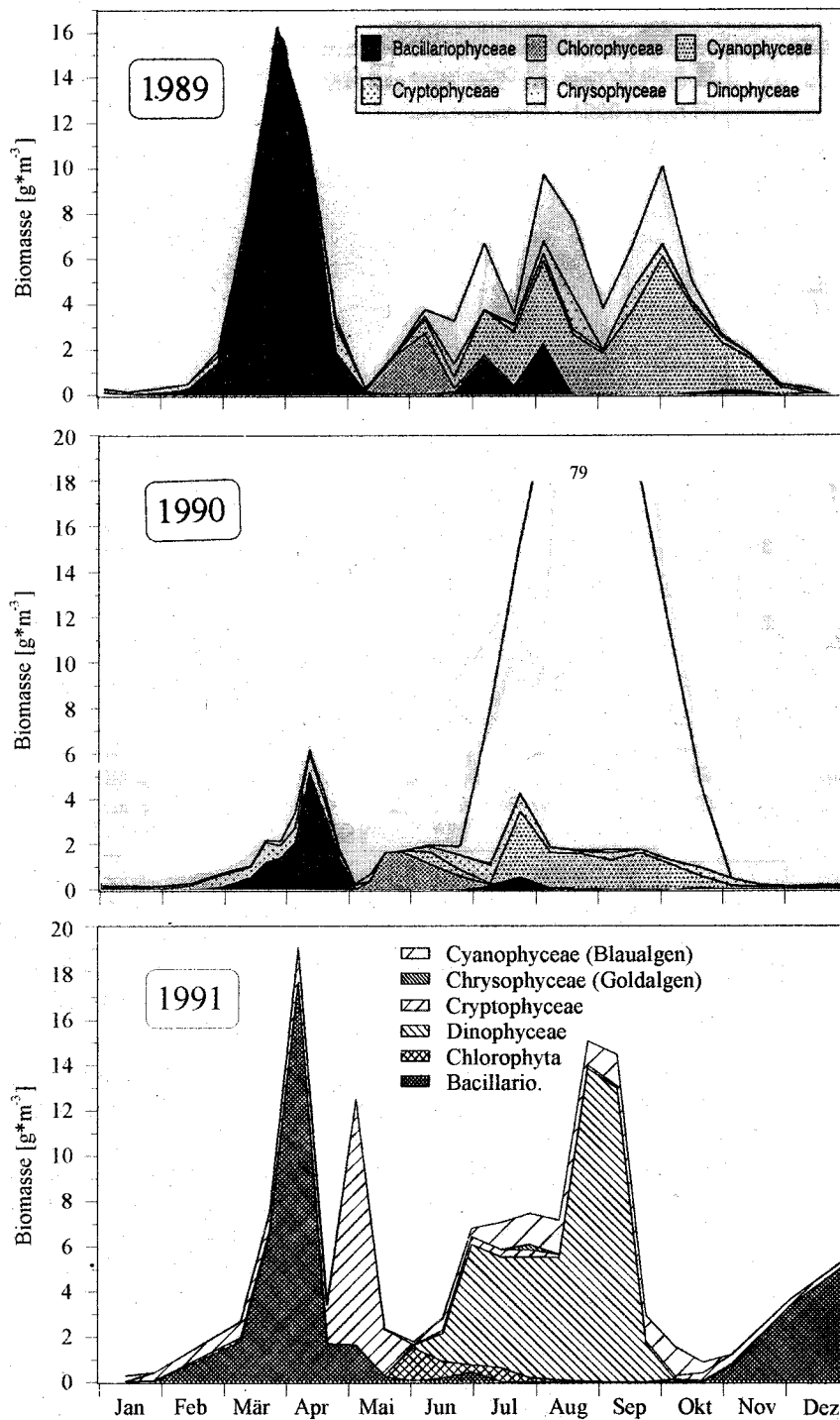


Abb. 2.4.3: Zeitliche Dynamik der systematischen Phytoplankton-Gruppen im zentralen Belauer See in 0,5 m Wassertiefe zwischen 1989 und 1991 (aus LANDMESSER 1993 und BARKMANN 1996). Die angegebene Biomasse bezieht sich auf das Frischgewicht.

Unter turbulenten Bedingungen im Frühjahr und in einigen Jahren auch im Winter zeigt sich eine starke Dominanz der Kieselalgen, die jedoch sehr unterschiedliche Biomassewerte in den einzelnen Jahren erreichen. Im April und Mai, im Anschluß an die Frühjahrsblüte der Kieselalgen, erreichen die Cryptophyceen ihr Biomassemaximum und können, wie die Jahre 1991 und 1992 zeigen, die Phytoplankton-Zusammensetzung entscheidend prägen. Zwischen Mai und Juni folgt in vielen Jahren eine verstärkte Entwicklung der Grünalgen, die in dieser Zeit einen hohen relativen Anteil

der Artenzusammensetzung ausmachen können, jedoch in bezug auf die erreichte maximale Biomasse eher von untergeordneter Bedeutung bleiben. Die Monate Juli und August werden stark von den Dinophyceen dominiert. Es handelt sich hierbei vor allem um die großen Arten *Ceratium hirundinella* und *Ceratium furcoides*, die eine Länge von über 50 μm aufweisen. Begleitet wird das Dinophyceen-Maximum von größeren Anteilen an Blaualgen, die vor allem im Spätsommer und Herbst ihre größte relative Bedeutung bei der Phytoplankton-Zusammensetzung erreichen. Goldalgen treten nur in Ausnahmefällen, wie im April/Mai 1994 deutlich in Erscheinung.

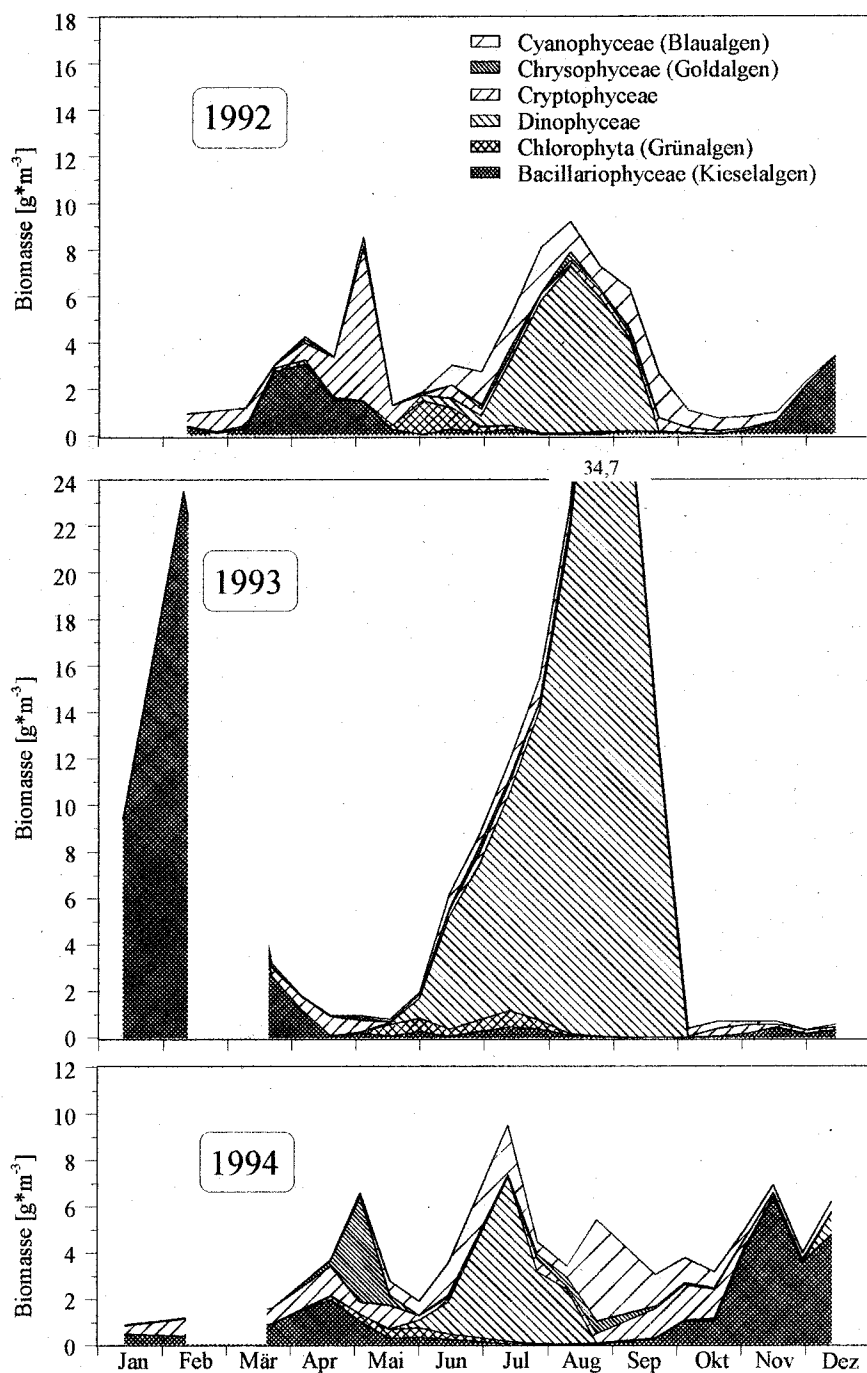


Abb. 2.4.4: Zeitliche Dynamik der systematischen Phytoplankton-Gruppen im zentralen Belauer See in 0,5 m Wassertiefe zwischen 1992 und 1994 (aus BARKMANN 1996, unveröff.). Die angegebene Biomasse bezieht sich auf das Frischgewicht.

Die vertikale Verteilung der Algengruppen im zentralen Belauer See zeigt deutliche Unterschiede (Abb. 2.4.5). Die Kieselalgen weisen ihre höchste Biomasse vor dem Einsetzen der thermischen Stratifikation oder zu Zeiten einer schwachen initialen Schichtung auf und sind deshalb weitgehend gleichmäßig im gesamten Vertikalprofil des Sees verteilt. Die anderen Gruppen zeigen sich dagegen nur im Epilimnion. Dessen vertikale Mächtigkeit wird nach unten durch die Thermokline begrenzt und damit auch der Lebensraum der Algen. Chrysophyceen, Cryptophyceen und Chlorophyceen treten während der beiden exemplarisch ausgewählten Jahre 1989 und 1990 nur im späten Frühjahr und im Sommer auf, also zu Zeiten mit stabiler Schichtung und geringer vertikaler Mächtigkeit des Epilimnions. Die maximale Biomasse der Dinophyceen und Cyanophyceen im Spätsommer und Herbst fällt dagegen in eine Zeit, während der die Thermokline zunehmend in die Tiefe verlagert wird, das Epilimnion sich ausweitet und die Turbulenz zunimmt.

Bei der gewählten räumlichen und zeitlichen Auflösung der Messungen wird keine deutliche vertikale Einschichtung von Algen beobachtet, obwohl manche Arten aufgrund ihrer Schwimmfähigkeit, bzw. ihrer Fähigkeit den Auftrieb zu verändern hierzu grundsätzlich in der Lage wären. Offensichtlich werden alle diesbezüglichen Ansätze durch die windinduzierten vertikalen Turbulenz im Epilimnion zunichte gemacht.

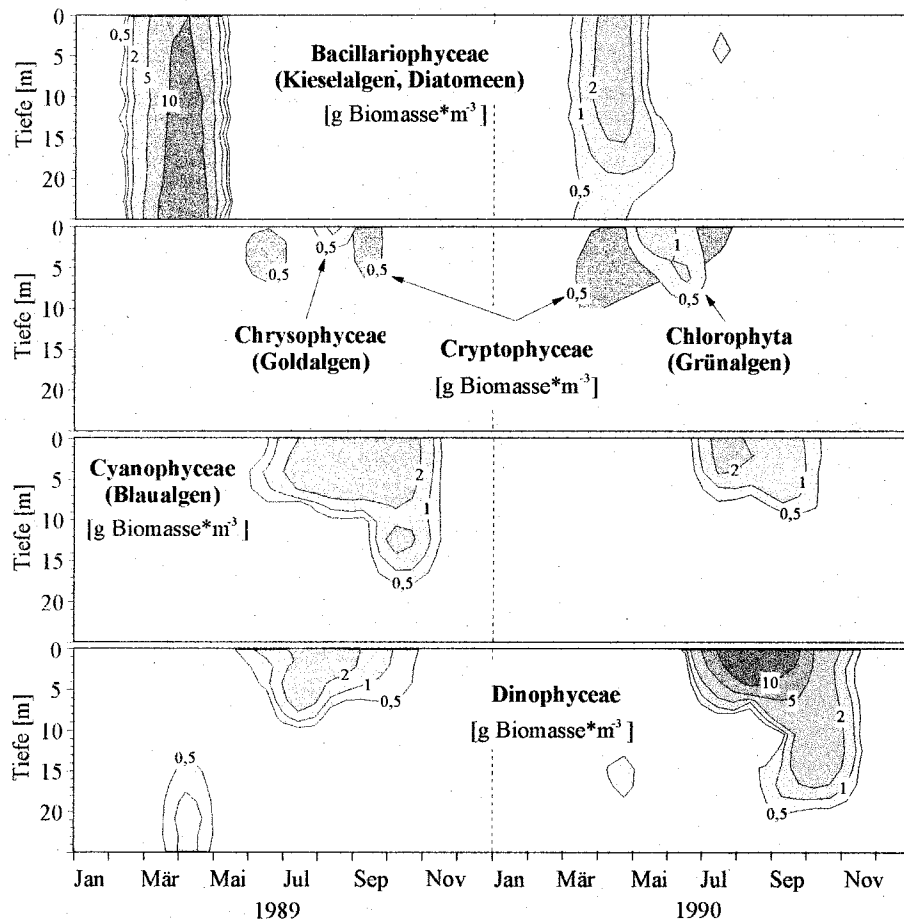


Abb. 2.4.5: Vertikale Verteilung der einzelnen Phytoplankton-Gruppen im zentralen Belauer See zwischen 1989 und 1990 (nach Daten von LANDMESSER 1993).

Zentrale Parameter, wie die Biomasse oder die Primärproduktion, erscheinen nicht in der Trophie-Definition. Dies hat vor allem praktische Gründe, da beide Parameter nur schwer zuverlässig zu bestimmen sind. Als Indikator für die Phytoplankton-Biomasse sowie die Primärproduktion wird Chlorophyll-a verwendet, da allgemein von einer engen Korrelation zwischen Chlorophyll-a und

der Phytoplankton-Biomasse ausgegangen wird (OECD 1982, TAKAMURA & NOJIRI 1994). In Abb. 2.4.6 ist der Zusammenhang zwischen diesen Parametern sowie der Primärproduktion für den Belauer See dargestellt. Die Graphiken verdeutlichen, daß eine starke Abhängigkeit besteht und Chlorophyll-a zu Recht als Indikator für beide Größen herangezogen werden kann. Die starke Streuung der Werte und die Nichtlinearität der Abhängigkeit zwischen Chlorophyll-a und der Produktion zeigen aber auch die Grenzen dieses Indikators auf, auf die auch WHITE et al. (1988) hinweisen.

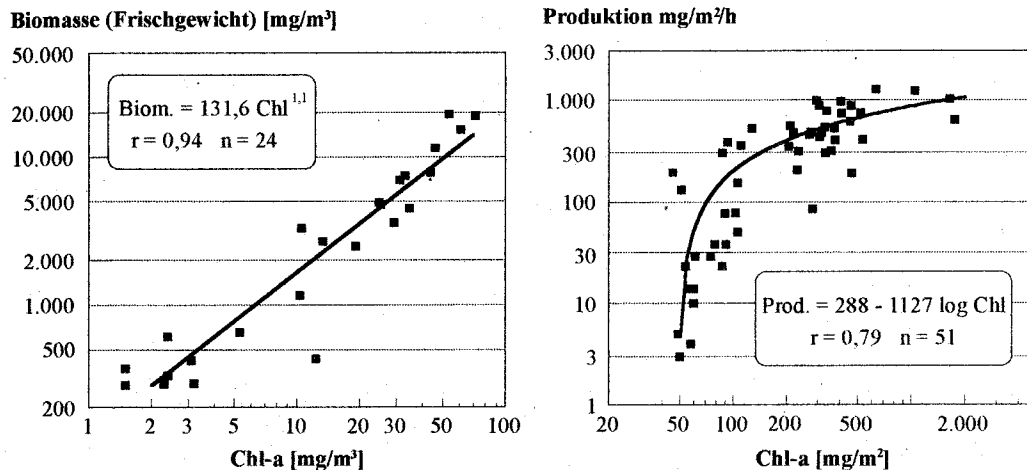


Abb. 2.4.6: Abhängigkeiten zwischen der Phytoplankton-Biomasse, der Primärproduktion und der Chlorophyll-a-Konzentrationen im Belauer See (Daten aus LANDMESSER 1993).

Die Primärproduktion zeigt dagegen, unabhängig von der vertikalen Biomasse-Verteilung und der Jahreszeit, eine Beschränkung auf die lichtdurchfluteten oberen 3 Meter, mit einem Produktionsmaximum in etwa 1 m Tiefe. Aufgrund der inhomogenen vertikalen Chlorophyll-Verteilung im Jahresverlauf, insbesondere zwischen Frühjahr und Sommer, ergibt sich bei Betrachtung der auf die Seefläche bezogenen Chlorophyll-Daten ein merklich anderes Bild als bei Betrachtung der oberflächennahen Konzentrationen. Abb. 2.4.8 zeigt die flächenbezogenen Daten zwischen 1989 und 1994. Es fällt vor allem die starke interannuelle Variabilität der Frühjahrs- und Sommermaxima auf, für die auch die in Abb. 2.4.7 dargestellten sehr unterschiedlichen Jahre 1989 und 1993 beispielhaft sind.

Die Verläufe des Chlorophylls und der Primärproduktion zeigen erwartungsgemäß starke Parallelität. Lediglich bei der intensiven Diatomeenblüte im Frühjahr 1989 und der Blüte im Winter 91/92 erreicht die Produktion keine so hohen Werte, wie aufgrund der Chlorophyllgehalte zu erwarten wäre. Der wesentliche Grund hierfür ist die starke Turbulenz im See, durch die die Algen einer ständigen Auf- und Abwärtsbewegung unterworfen sind und nur relativ kurze Zeit in der oberflächennahen lichtdurchfluteten Zone verweilen können. Im Gegensatz hierzu ist die Produktion während der stabilen Schichtungsphase im Frühsommer relativ zu den vorhandenen Chlorophyll-Konzentrationen hoch. Der Literaturvergleich in LANDMESSER (1993) zeigt, daß die Jahresproduktion von $126 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ im Belauer See im Vergleich zur vorhandenen Phytomasse und den Chlorophyll-Konzentrationen eher als niedrig einzustufen ist. Gleiches gilt für den Ausnutzungsgrad des Sonnenlichtes für die Primärproduktion, die bei 0,35 % liegt. Es wird also nur ein sehr geringer Teil der eingestrahlenen Energie zum Aufbau von Biomasse verwendet.

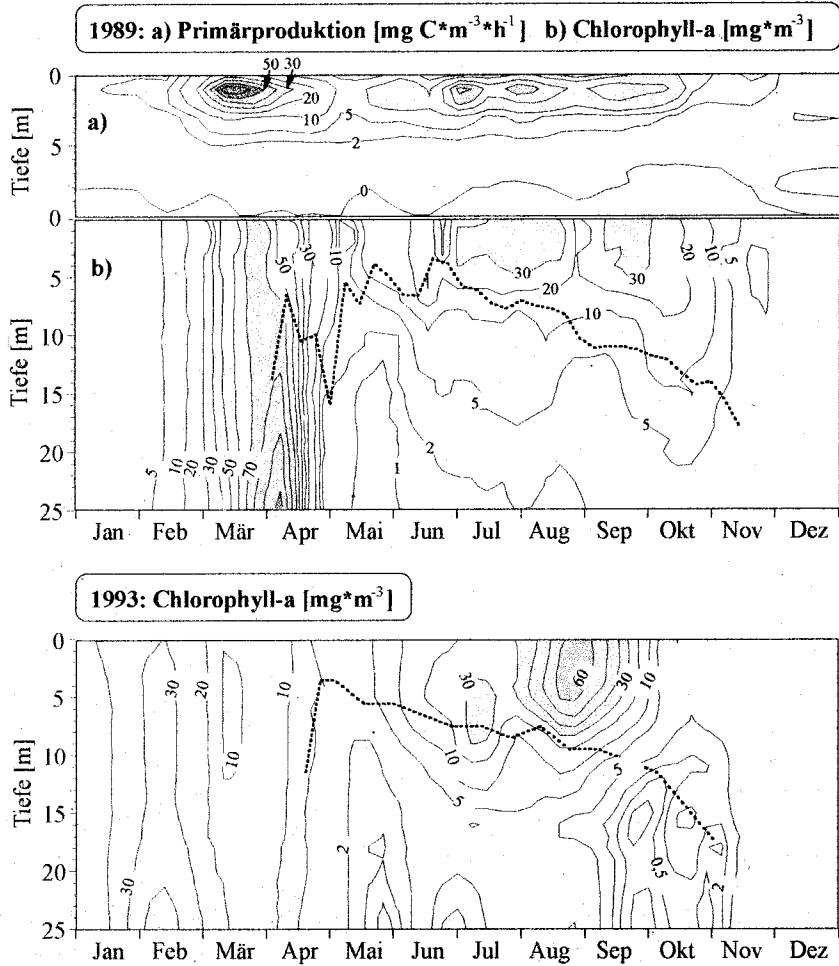


Abb. 2.4.7: Vertikale Verteilung der Chlorophyll-Konzentration 1989 und 1993 und der Primärproduktion 1989 im zentralen Balauer See (nach Daten von LANDMESSER (1993) und BARKMANN (unveröff.)).

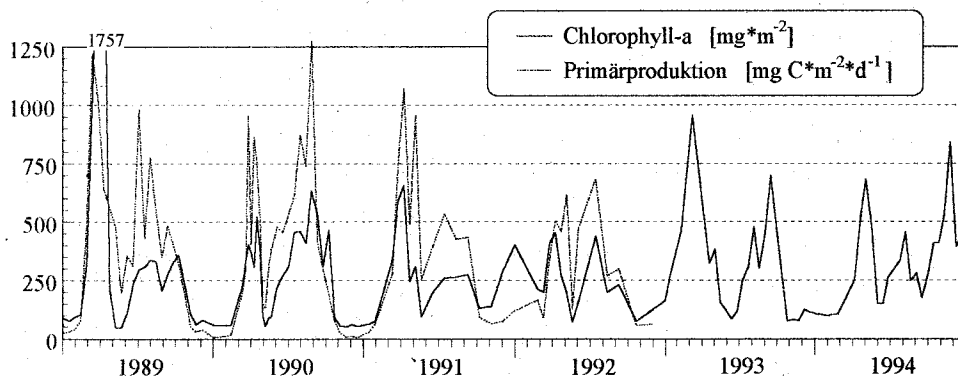


Abb. 2.4.8: Flächenbezogene Chlorophyll- und Primärproduktion im zentralen Balauer See zwischen 1989 und 1994 (nach Daten von LANDMESSER (1993) und BARKMANN (1996, unveröff.)).

Betrachtet man die Ergebnisse zur Biomasse und Produktion einmal, anhand der Daten von LANDMESSER (1993), im Hinblick auf die dominierenden Arten, so läßt sich festhalten, daß 1989 über 40 % der Jahresbiomasse und über 25 % der Jahresproduktion auf die im Frühjahr

dominierende große Diatomeenart *Stephanodiscus neoastraea* zurückzuführen ist. 1990 dagegen stellten die im Sommer stark auftretenden großen Dinophyteenarten *Ceratium hirundinella* und *Ceratium furcoides* etwa 50 % der Biomasse und Produktion des Jahres. In der Regel dominieren wenige, jährlich in wechselnder Intensität wiederkehrende, große Algenarten quantitativ die Biomasse und Produktion des Sees. Nahezu 90 % der im See gefundenen Algenarten sind quantitativ vernachlässigbar. Eine Reduzierung des Phytoplanktons auf Parameter wie die Biomasse bzw. das Chlorophyll stellt deshalb keine so problematische Vereinfachung dar, wie es zunächst den Anschein haben mag.

Die unter den gegebenen Umständen maximal möglichen Wachstumsraten der Algen im Belauer See lagen zwischen 1989 und 1990 im Mittel bei $0,14 \text{ d}^{-1}$, mit einem Maximum von $0,4 \text{ d}^{-1}$ im Mai und im Juli 1990 (LANDMESSER 1993). Die tatsächlichen Wachstumsraten waren demgegenüber mit höchstens $0,18 \text{ d}^{-1}$ weit geringer und erreichten die maximal möglichen Raten nur in seltenen Einzelfällen. Das bedeutet anders ausgedrückt, daß Algenpopulationen im Belauer See zur Verdopplung wenigstens 5 Tage benötigen. Eine Halbierung der Population kann hingegen schon innerhalb von 2 Tagen erfolgen, wobei das Zooplankton eine entscheidende Rolle spielt. Verglichen mit anderen Seen sind sowohl die potentiellen Wachstums- als auch die Verlustraten eher als gering einzustufen.

2.4.2 Zooplankton und das mikrobielle Nahrungsnetz

Der kleinsten Zooplankton-Fraktion, dem Protozooplankton, kommt eine große Bedeutung im mikrobiellen Nahrungsnetz zu. Sie wurde deshalb durch Zimmermann (1994) im Belauer See intensiv untersucht. Das Protozooplankton umfaßt neben Amöben und Heliozoen vor allem Ciliaten und heterotrophe Nanoflagellaten (HNF), die mit einer Größe zwischen $2 \mu\text{m}$ und $20 \mu\text{m}$ zum Nanoplankton gezählt werden, sowie größere Ciliaten und große heterotrophe Flagellaten (LHF), die dem Mikrozooplankton mit Größen zwischen $20 \mu\text{m}$ und $200 \mu\text{m}$ zuzurechnen sind. Zum Mikrozooplankton gehören auch die Rotatorien, die in die Größenfraktion von $55 \mu\text{m}$ bis $100 \mu\text{m}$ fallen. Die Crustaceen, zu denen unter anderem die Cladoceren und Copepoden zählen, besitzen eine Größe über $100 \mu\text{m}$.

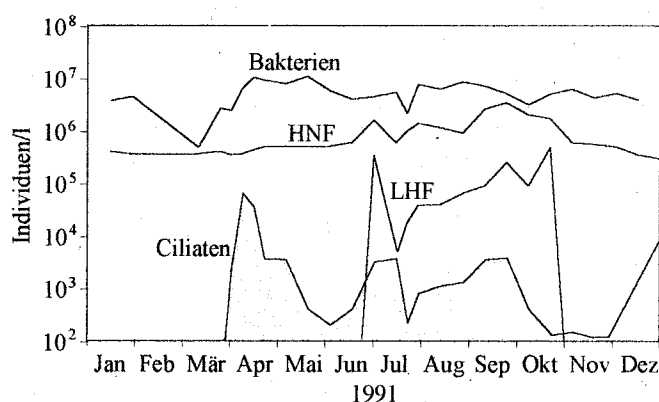


Abb. 2.4.9: Jahresgang der oberflächennahen Individuenzahlen von Bakterien (MOALEDJ, unveröff. Daten) und Protozooplanktern (ZIMMERMANN 1994), wie heterotrophen Nanoflagellaten (HNF), großen heterotrophen Flagellaten (LHF) und Ciliaten im zentralen Belauer See 1991.

Ciliaten, Rotatorien, Cladoceren und Copepoden gehören zu den planktischen Filtrierern, das heißt, sie filtern mit unterschiedlichen Methoden Nahrungspartikel aus dem Wasser, wofür sich auch

der Begriff "Grazing" eingebürgert hat. Gleichzeitig machen sie den weit überwiegenden Teil des limnischen Zooplanktons aus. Der Anteil des Protozooplanktons an der gesamten Zooplankton-Biomasse variiert im Belauer See zwischen 5 % und 40 %. Die Zusammensetzung des Protozooplanktons wird im Jahresverlauf stark von den heterotrophen Nanoflagellaten dominiert (Abb. 2.4.9). Lediglich im April erreichen die Ciliaten einen Anteil von 60 % und die großen heterotrophen Flagellaten im August 1992 nahezu 70 % (ZIMMERMANN 1994).

Dabei stellen die einzelnen Gruppen keine im Zeitverlauf homogenen Gemeinschaften dar. Allein 30 Ciliaten-Arten wurden im Belauer See gefunden und treten in wechselnder Intensität auf. Dabei zeigt sich allerdings, ähnlich wie beim Phytoplankton, eine starke Dominanz weniger Arten. So machte allein die im Frühjahr auftretende Art *Tintinnidium fluviatile* 31 % und die Art *Frontonia leucas* 48 % der mittleren jährlichen Biomasse des Jahres 1991 aus. Auch hier ist eine starke interannuelle Variabilität zu beobachten.

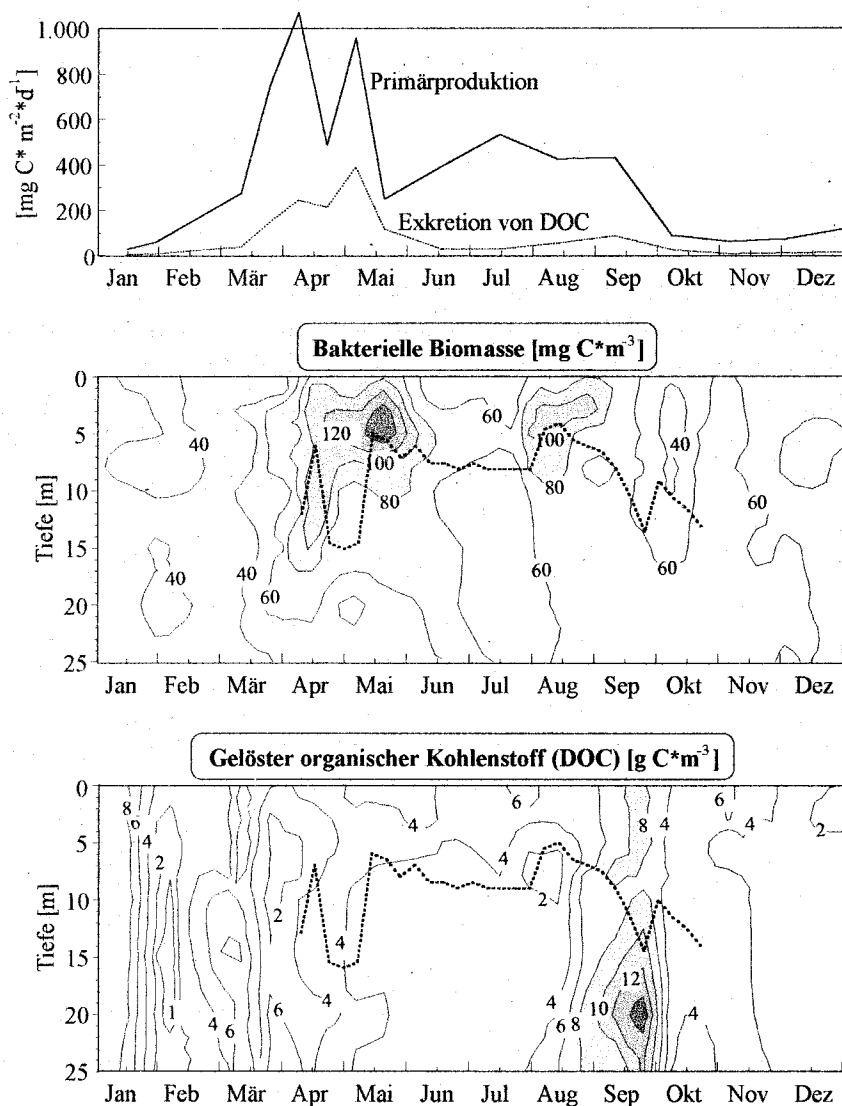


Abb. 2.4.10: Jahresgang der Primärproduktion (BARKMANN 1996), der Exkretion von gelöster organischer Substanz (DOC) durch Phytoplankton (abgeleitet aus BARKMANN et al. 1994), bakterielle Biomasse sowie DOC-Konzentrationen (nach Daten von MOALEDI) im zentralen Belauer See 1991.

Das Picoplankton umfaßt winzige Organismen mit einer Größe zwischen $0,2 \mu\text{m}$ und $2 \mu\text{m}$. Es setzt sich vor allem aus Bakterien und kleinsten Algen zusammen und bildet die wesentliche Nahrungsgrundlage für heterotrophe Nanoflagellaten, aber auch für Ciliaten, die ihrerseits auch die heterotrophen Nanoflagellaten als Nahrung nutzen. Die Frühjahrsblüte der Diatomeen setzt sich in der ersten Phase aus kleinen rasch wachsenden Algen zusammen. Vom Anstieg der Phytoplanktonbiomasse im Frühjahr profitieren auch die Bakterien, da Algen einen gewissen Anteil ihrer Photosyntheseprodukte als gelöste organische Substanz (DOC) ins umgebende Wasser abgeben. Die Abgabe von DOC erhöht sich vor allem in Phasen hoher Algenkonkurrenz und sich verschlechternder Lebensbedingungen.

Abb. 2.4.10 zeigt, daß 1991 die Freisetzung von DOC gegen Ende der Diatomeenblüte ihren Höhepunkt und im Sommer ein lokales Maximum besitzt. Genau während dieser Phasen und in den Wassertiefen, in denen die Freisetzung am höchsten ist, sind auch die Maxima der bakteriellen Biomasse zu beobachten. Im Gegensatz hierzu zeigt die bakterielle Biomasse keine Parallelität zu den DOC-Konzentrationen im Wasser, wie schon BARKMANN et al. (1994) feststellten. Offensichtlich ist der Großteil der gelösten organischen Substanz im See weitaus schlechter als Nahrung für Bakterien geeignet als die von den Algen freigesetzten Photosyntheseprodukte. Daraus resultiert eine enge Kopplung des Lebensraumes von Algen und Bakterien mit rascher Stoffumsetzung.

Zwischen April und Mai finden Ciliaten deshalb sowohl ein hohes Angebot an freißbaren Algen ($< 5 \mu\text{m}$) als auch an Bakterien, also ideale Nahrungsbedingungen, vor, die ihr Populationsmaximum während dieser Zeit erklären. Aufgrund ihrer kurzen Regenerationszeit sind sie schneller als die größeren Zooplankter in der Lage, die gegenüber dem Winter verbesserte Nahrungssituation für sich zu nutzen.

Die größeren Zooplanktonfraktionen, speziell die Rotatorien (Rädertiere) und Crustaceen, wurden durch MAASER bzw. FLECKNER (unveröff.) über mehrere Jahre hinweg im Belauer See untersucht. Abb. 2.4.11 zeigt die flächenbezogenen Jahrgänge der Rotatorien- und Crustaceen-Biomasse (Trockengewicht). Es kann davon ausgegangen werden, daß Phytoplankton bis zu einer Größe von $30 \mu\text{m}$ und auch Protozooplankton für beide Zooplankton-Gruppen als Nahrung dienen. Die Rotatorien, von denen 27 verschiedene Arten im Belauer See gefunden wurden, zeigen ihre größte Biomasse im April, also zur Zeit der Diatomeenblüte. Die Rotatorien, die sich vor allem aus verschiedenen Keratella-Arten zusammensetzen, nutzen dabei das große Angebot an freißbaren Algen. Sie führen aber meistens zu keiner bedeutenden Beeinträchtigung der Algenentwicklung (FLECKNER mündl. Mittlg.), üben allerdings einen starken Grazing-Druck auf die zu dieser Zeit zahlreichen Ciliaten aus (ZIMMERMANN 1994).

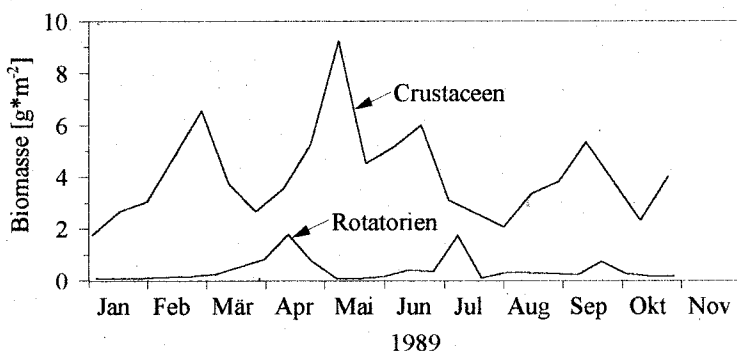


Abb. 2.4.11: Jahrgang der flächenbezogenen Crustaceen- und Rotatorien-Biomasse (Trockengewicht) im zentralen Belauer See am Beispiel des Jahres 1989 (nach MAASER und FLECKNER, unveröff.).

Die Crustaceen stellen den höchsten Biomasseanteil im Zooplankton des Belauer Sees. Sie setzen sich aus 7 zu den Copepoden und 9 zu den Cladoceren gehörigen Arten zusammen (FLECKNER mündl. Mittlg.). Bei Cladoceren handelt es sich weit überwiegend um Primärkonsumenten, von denen vor allem den Daphnien besondere Bedeutung zukommt.

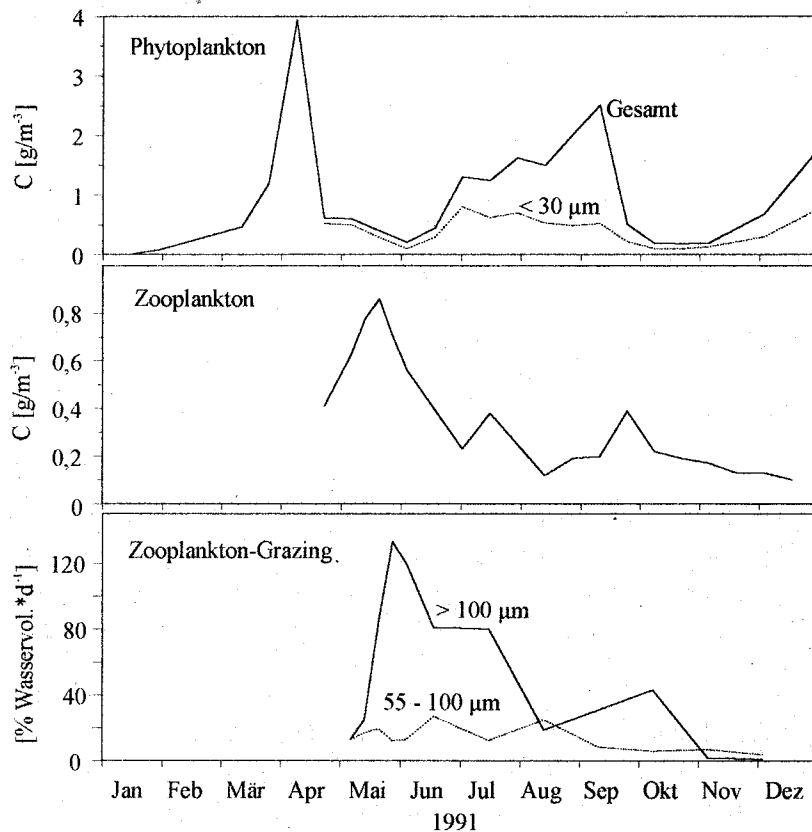


Abb. 2.4.12: Jahresgang des gesamten Phytoplanktons und der für Zooplankton freibaren Größenklasse unter $30 \mu\text{m}$ (nach BARKMANN 1996), Zooplanktonbiomasse und deren Gazing-Leistung (FLECKNER unveröff.) im zentralen Belauer See in 1 m Tiefe. Die Größenklasse $>100 \mu\text{m}$ beinhaltet Crustaceen, vor allem Daphnien, und bei der Klasse $55-100 \mu\text{m}$ handelt es sich im wesentlichen um Rotatorien.

Abb. 2.4.12 zeigt die Ergebnisse der Grazing-Versuche von FLECKNER (unveröff.) für das Jahr 1991. Das unter $30 \mu\text{m}$ kleine, freibare Phytoplankton hat sein Maximum während der Diatomeenblüte im Frühjahr. Direkt anschließend im Mai bildet das von Crustaceen, insbesondere von Daphnien, dominierte Zooplankton sein Biomassemaximum. Die Grazing-Leistung der Rotatorien (Größenklasse $55-100 \mu\text{m}$) bleibt weit hinter der der Crustaceen (Größenklasse $>100 \mu\text{m}$) zurück. Während des Populationsmaximums im Mai wurden maximal 70 Daphnien/l gefunden, die entscheidend zur beobachteten Filterleistung von bis zu 140 % beitrugen. Das bedeutet, daß das Wasser innerhalb von 17 Stunden einmal von den Crustaceen durchfiltriert wurde. Das filtrierende Crustaceen-Zooplankton trägt im Frühjahr nicht nur entscheidend zum Zusammenbruch der Algenbiomasse, sondern auch zum Niedergang der Protozoen bei und leitet damit das Klarwasserstadium im Mai ein.

ZIMMERMANN (1994) hat das Beziehungsgeflecht und die Stoffflüsse zwischen dem Phyto- und Zooplankton für mehrere Perioden im Belauer See analysiert und graphisch dokumentiert (Abb. 2.4.13). Es zeigt sich, daß das traditionelle Bild der Nahrungskette, bei der Phytoplankton vom Primärkonsumenten, dem herbivoren Zooplankton, und dieses von Sekundärkonsumenten, dem

karnivoren Zooplankton, gefressen wird, kaum noch mit der komplexen Realität übereinstimmt. Im Mai und Juni sorgen die Daphnien als Primärkonsumenten und leistungsfähige Filtrierer noch am ehesten für einen, dem traditionellen Bild entsprechenden, direkten Stofffluß vom Phytoplankton zum Zooplankton. Vor allem im Winter und Frühjahr dominieren dagegen komplexe Nahrungsnetzstrukturen, bei denen mikrobielle Stoffflüsse eine wesentliche Rolle spielen.

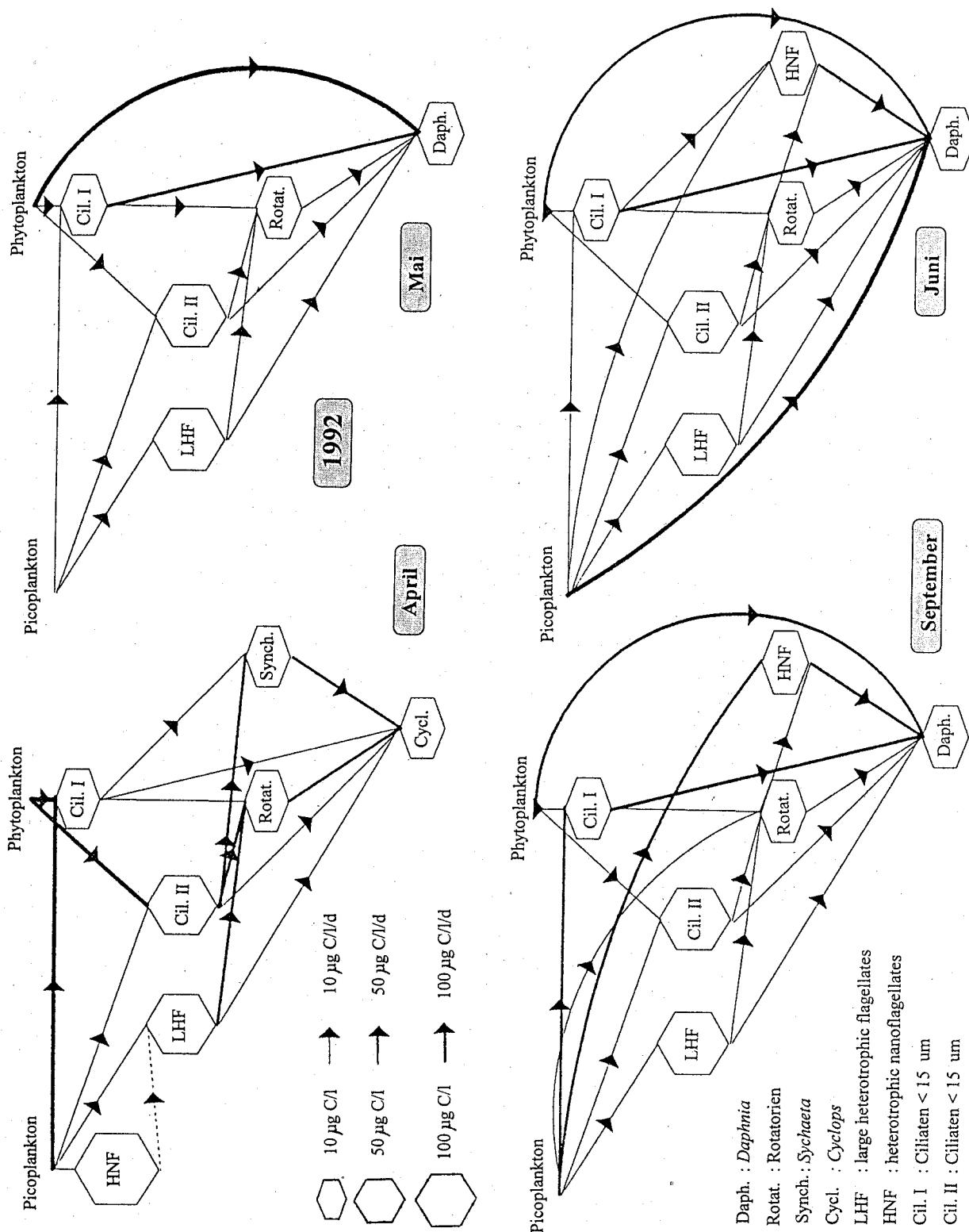


Abb. 2.4.13: Biomasse und Stoffflüsse zwischen Phyto- und Zooplankton (Microbial Loop) während verschiedener Perioden des Jahres 1992 im Belauer See (aus ZIMMERMANN 1994).

Beim mikrobiellen Nahrungsnetz, welches auch als "Microbial Loop" bezeichnet wird, spielen die Bakterien eine entscheidende Rolle. Sie nutzen die vom Phytoplankton ausgeschiedenen Photosyntheseprodukte zum Aufbau erheblicher Populationen. Diese werden vom Protozooplankton genutzt und durch Fraß an größere Zooplankter weitergegeben. Einerseits wird das Picoplankton, welches beispielsweise von Daphnien im Belauer See aufgrund seiner geringen Größe nicht direkt genutzt werden kann, durch diesen Umweg verwertet, und die Energie teilweise an die Zooplankter der klassischen Nahrungskette weitergegeben. Andererseits werden Nährstoffe und Energie in den einzelnen Elementen des mikrobiellen Netzes gebunden. Einen Kreislauf-Charakter erhält der Mikrobial Loop dadurch, daß alle Elemente des mikrobiellen Netzes gelöste organische Substanz ausscheiden und damit direkt oder indirekt Nahrung für ihre Nahrung, nämlich die Bakterien, bieten.

2.4.3 Fische

Bei den Untersuchungen zur Fischfauna im Belauer See durch BERTRAM (in Vorb.) und PFEIFFER (in Vorb.) wurden insgesamt 19 Fischarten ermittelt. Die dominierenden Arten sind der Brassen, die Plötze und der Flußbarsch, die zusammen über 70 % der Fischbiomasse ausmachen (Abb. 2.4.14). Die gesamte Fischbiomasse liegt größenordnungsmäßig bei 15 t. Die Raubfische Aal, Hecht und Zander werden aus fischereiwirtschaftlichen Gründen in großen Mengen ausgesetzt. Die im Belauer See beobachtete Artenzusammensetzung mit Brassen als Leitform ist typisch für norddeutsche Seen.

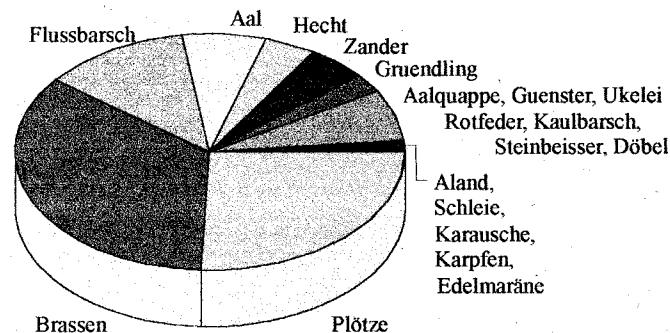


Abb. 2.4.14: Relative Häufigkeit der Fischarten (auf Biomasse bezogen) im Belauer See (aus PFEIFFER in Vorb.).

Erste Hochrechnungen der Individuenzahlen zeigen, daß etwa 70000 Barsche, 20000 Brassen, 500 Hechte und 300 Zander im See leben. In der Altersstruktur der Brassen- und Plötzen-Populationen fällt der geringe Anteil an älteren Individuen auf. Fischereiwirtschaftlich werden beide Arten erst in einem Alter von 9-11 Jahren genutzt, welches aber von nur 3 % der Fische erreicht wird. Der künstlich vergrößerte Raubfischbestand stellt allein keine Erklärung für die durch junge Fische geprägte Altersstruktur dar, die in ähnlicher Weise auch für den Flußbarsch gilt (PFEIFFER in Vorb.). Die Hauptbeute der Brassen bilden das große pelagische Zooplankton, also die Crustaceen, sowie im und an der Sedimentoberfläche lebende Organismen (Chironomiden, Chaoboriden). Die Nahrungszusammensetzung variiert mit dem Angebot im Jahresverlauf und verändert sich mit dem Wachstum und Alter der Fische. Junge Plötzen, Brassen und Flußbarsche zeigen zwar ein ähnliches Nahrungsspektrum wie die erwachsenen Tiere, nutzen jedoch verstärkt das geschützte Litoral mit seiner abweichenden Zooplankton-Zusammensetzung zur Nahrungssuche. Es kann angenommen werden, daß insbesondere das Crustaceen-Plankton einem deutlichen, regulierenden Fraßdruck durch die quantitativ bedeutendsten Fischarten im Belauer See unterliegt.

2.5 Die klimatische Situation zwischen 1989 und 1994

Der Vergleich verschiedener klimatischer Parameter der Jahre 1989 bis 1994 zeigt erhebliche Unterschiede zwischen den einzelnen Jahren und deutliche Abweichungen gegenüber dem langjährigen Mittel (Abb. 2.5.1).

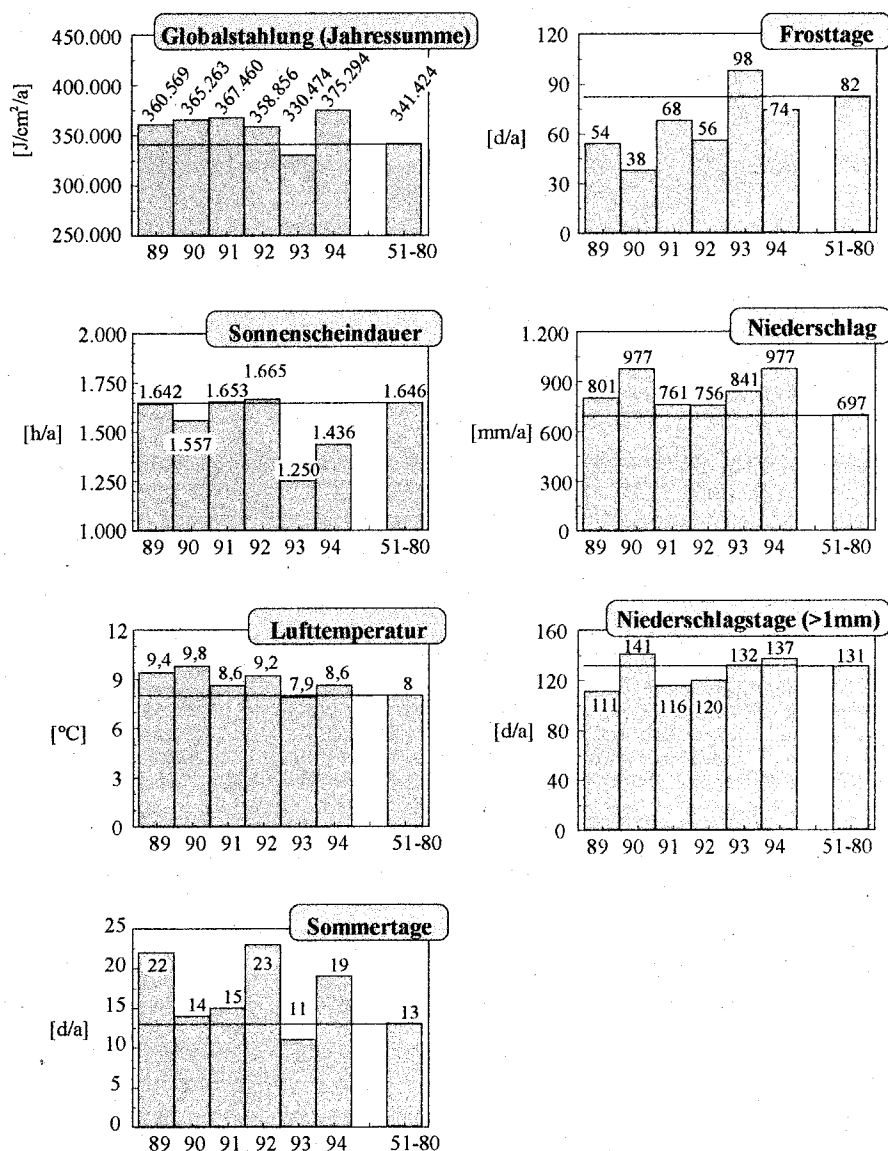


Abb. 2.5.1: Jahreswerte klimatischer Parameter (Station Ruhwinkel) der Jahre 1989-1994 im Vergleich zum 30-jährigen Mittel. Die langjährige Jahressumme der Globalstrahlung stammt von der Station Hamburg Sasel, die einzelnen Jahressummen aus dem Untersuchungsgebiet am Belauer See (Daten: HOLLWURTEL, Teilvorhaben Mikroklima)

Im folgenden werden die Jahre 1989, 90, 91, 92 und 94 gemeinsam behandelt. Die Globalstrahlung dieser Jahre lag signifikant über dem langjährigen Mittel, wobei beachtet werden muß, daß die Jahressummen im Untersuchungsgebiet am Belauer See gemessen wurden, das langjährige Mittel jedoch von der Station Hamburg Sasel stammt. Jahressummen der Globalstrahlung über $360.000 \text{ J cm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ treten in der langjährigen Datenreihe nur in 4 von 30 Jahren auf. Die deutlich erhöhte Strahlung deckt sich allerdings nicht mit der jährlichen Sonnenscheindauer, die insgesamt unterdurchschnittlich ist. Die Lufttemperatur ist im Mittel um $1,1 \text{ °C}$ höher als das langjährige Mittel, was sich

auch in der weit überdurchschnittlichen Zahl der Sommertage sowie in der relativ geringen Zahl der Frosttage zeigt. Der Niederschlag ist im Mittel der Jahre, 1993 eingeschlossen, mit 852 mm/a über 20 % höher als das langjährige Mittel, wobei die Anzahl der Tage mit mehr als 1 mm Niederschlag geringer ist als in der Periode von 1951-1980. Es handelt sich also um niederschlagsreiche Jahre mit sowohl im Winter als auch im Sommer deutlich über dem Durchschnitt liegenden Temperaturen. Das Jahr 1993 zeigt eine grundsätzlich andere Situation. Es ist zwar ebenfalls niederschlagsreich, aber kalt und strahlungsarm.

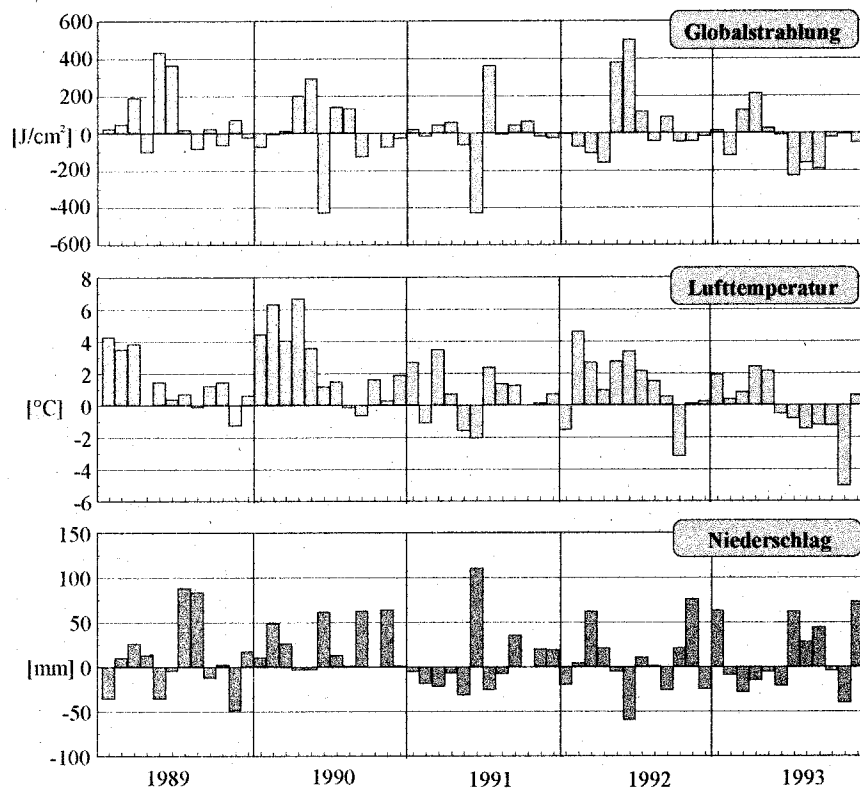


Abb. 2.5.2: Differenzen der Monatsmittel der Jahre 1989 bis 1993 gegenüber dem langjährigen Mittel (1951-1980) der Station Ruhwinkel. Bei der Globalstrahlung handelt es sich um mittlere Tagessummen (Daten: HOLLWURTEL, Teilvorhaben Mikroklima).

Betrachtet man die monatlichen Abweichungen meteorologischer Größen vom langjährigen Mittel (Abb. 2.5.2), so ergibt sich ein heterogenes Bild. Die Niederschlagsverteilung und die Globalstrahlung zeigen in den warmen Jahren 1989 bis 1993 ein von Monat zu Monat sehr variables Muster und keine grundsätzlichen Unterschiede zum normal kalten Jahr 1993. Auffällig ist dagegen in allen Jahren die Tendenz zu deutlich über dem Durchschnitt liegenden Lufttemperaturen im Winter und Frühjahr. Die erhöhten Temperaturen zwischen Januar und Mai sind ein wesentlicher Grund für die gegenüber dem langjährigen Mittel erhöhten Jahresmitteltemperaturen. Im Sommer und Herbst zeigt sich dagegen ein uneinheitliches Bild zwischen den Jahren. Interessant ist in diesem Zusammenhang vor allem das Jahr 1993. In Übereinstimmung mit den übrigen Jahren sind die Winter- und Frühjahrstemperaturen erhöht, die Sommer- und Herbsttemperaturen dagegen gegenüber dem langjährigen Mittel deutlich erniedrigt. 1993 ist also kein typisches mittleres Jahr, welches als repräsentativ für die vergangenen 30 Jahre angesehen werden kann, sondern zeigt in den beiden Jahreshälften entgegengesetzte Extremverläufe der Temperatur, die letztendlich zu einem durchschnittlichen Jahresmittel führen.

3 Ergebnisse

3.1 Eigenschaften der Seenkette und des Belauer Sees: Ein Vergleich

Die Analyse der Eigenschaften der Seen der Bornhöveder Seenkette im Vergleich zu anderen Seen Schleswig-Holsteins bzw. weltweit verteilten Seen ist von großer Bedeutung für die Einschätzung der gewonnenen Ergebnisse. Je repräsentativer die Seen der Bornhöveder Seenkette und vor allem der Belauer See sind, desto allgemeingültiger sind die an ihnen gewonnenen Erkenntnisse.

Für die internationale Einordnung wird auf die im Rahmen des OECD-Berichtes (1982) dokumentierten graphischen Ergebnisse bezüglich trophischer Indikatoren von weltweit 72 Seen zurückgegriffen und die Bornhöveder Seenkette ergänzend eingefügt. Den Schwerpunkt bildet der anschließende regionale Vergleich. Als Datengrundlage hierfür dienen die hydrochemischen und -physikalischen Daten der 65 Seen des Seenkettensurveyprogramms des Landes Schleswig-Holstein zwischen 1983 und 1993 sowie ergänzende morphometrische Daten aus verschiedenen Quellen. Das heißt, es wird vor allem die Repräsentativität der Seen der Bornhöveder Seenkette in bezug auf die Seen in Schleswig-Holstein und im Hinblick auf den hydrochemischen Zustand, die Zustandsentwicklung während des vergangenen Jahrzehnts und die Morphometrie hin untersucht. Die wesentliche Analyseverfahren für den regionalen Vergleich stellt die numerische Klassifikation, auch Cluster-Analyse, mit einem hierarchischen Verfahren dar (vgl. Kapitel 2.2.8).

Die hydrochemische und biologische Struktur und Dynamik von Seen hängt entscheidend von deren Trophie ab, weshalb diese letztlich die entscheidende Zielgröße für die Frage nach der Repräsentativität darstellt. Im folgenden soll zunächst die Bedeutung produktionssteuernder Parameter dargelegt werden.

3.1.1 Statische Determinanten der Produktion in Seen

Die Behandlung der statischen Determinanten der Produktion von Seen ist ein weites Gebiet, welches, wie die Ausführungen in HUTCHINSON (1957) zeigen, schon sehr früh und ausgiebig Gegenstand limnologischer Forschung war. So bestimmt die geographische Breite der Lage eines Sees den Jahresgang der Einstrahlung, prägt so dessen Energiehaushalt und damit auch viele biologische Prozesse. Die Abhängigkeit der Produktivität von Gewässern von der geographischen Lage ist deutlich und läßt sich durch Modelle beschreiben (STRASKRABA 1980). Daneben spielen selbstverständlich die Höhenlage und klimatische Rahmenbedingungen, wie die Kontinentalität und Maritimität, eine wesentliche modifizierende Rolle für den Energiehaushalt und die Produktivität eines Sees.

Eine weitere Determinante für die Produktivität eines Sees stellt das geologische Ausgangsmaterial dar, da es die Zusammensetzung der Wasserinhaltsstoffe, also den Grundchemismus des Sees bestimmt. In diesem Zusammenhang genügt es festzuhalten, daß die kalkreiche Jungmoränenlandschaft Ostholsteins für die hohen Calcium-Konzentrationen von 40-80 mg Ca/l im Wasser verantwortlich ist und die Typisierung der Bornhöveder Seen als Hartwasserseen bedingt. Die in Hartwässern zu beobachtende sommerliche Calcitfällung hat durch Wechselwirkungen zum Kohlenstoff-, Phosphor- und Eisenhaushalt, sowie die Lichtverhältnisse im See erheblichen Einfluß auf die Produktivität, auf die später noch eingegangen wird. Die bisher genannten Steuergrößen gehen implizit in die Untersuchungen ein und liefern Begründungen bei weiträumigen Vergleichen zwischen Seen. Sie sind für die Betrachtung schleswig-holsteinischer Seen aber weniger relevant.

Vor allem die Beckenmorphometrie, die Wasseraustauschzeit und das Einzugsgebiet stellen in schleswig-holsteinischen Seen Steuergrößen dar, die eine Relevanz für den Stoffhaushalt und die Produktion der See besitzen.

3.1.1.1 Wasseraustauschzeit und Einzugsgebiet

Unter der Wasseraustauschzeit wird die Zeit verstanden, die theoretisch benötigt wird, um das gesamte Wasservolumen des Sees durch zufließendes Wasser auszutauschen. Da die Wasseraustauschzeit vom Volumen des Sees abhängt und dieses wiederum von der Morphometrie, handelt es sich genau genommen um keine unabhängige und im eigentlichen Sinne auch um keine statische Größe. Die Speisung der Alten Schwentine im Einzugsgebiet der Bornhöveder Seenkette hängt wesentlich vom Grundwasserzustrom und weniger vom Zustrom von Oberflächenwasser ab. Die Wasserspende aus dem Grundwasser wird durch langfristige klimatische Faktoren bestimmt. Dadurch ist die jährliche witterungsbedingte Variabilität des Wasserzustroms mit der Alten Schwentine in den Belauer See relativ gering und man kann bei einem Zeitrahmen von wenigen Jahren von einer quasi statischen Einflußgröße sprechen.

Je kürzer die Wasseraustauschzeit ist, desto schneller reagiert der See auf veränderte Bedingungen, beispielsweise Veränderungen der Nährstoffzufuhr, und verliert zunehmend seine Eigenständigkeit und Pufferfähigkeit. Er wird also zunehmend durch das Einzugsgebiet oder ihm vorgeschaltete limnische Systeme und deren Dynamik gesteuert. Der an der Quelle der Alten Schwentine gelegene Bornhöveder See besitzt, trotz eines dem Schmalensee vergleichbaren Volumens, eine mit 6 Monaten nahezu doppelt so große Austauschzeit wie dieser. Die Wasseraustauschzeit des Schmalensees beträgt 3,5 Monate und die des flußabwärts folgenden Belauer Sees 9 Monate. Die Austauschzeiten zeigen nur eine geringe jährliche Schwankung. Die relativ kurze Austauschzeit des Schmalensees macht diesen zu einem ausgeprägten Durchflußsee, der rasch auf Veränderungen der Stofffrachten reagiert; während der Stoffhaushalt des Belauer Sees stärker durch interne Prozesse gesteuert wird.

Die Größe und Struktur des Einzugsgebietes, insbesondere des unterirdischen Einzugsgebietes, ist für die Wasserspende entscheidend und damit eine Steuergröße für die Wasseraustauschzeit. Gleichzeitig spielen die Größe des Einzugsgebietes und dessen landwirtschaftliche Nutzung (Ventz & Riechert 1976) eine große Rolle für den Nährstoffeintrag in den See.

3.1.1.2 Morphometrie

Die Morphometrie, also die räumliche Gestalt, eines Seebeckens wird durch eine ganze Reihe von Parametern beschrieben, wie maximale Länge, maximale Breite, maximale Tiefe, Oberfläche, Volumen, die Uferlänge oder die Uferlinienentwicklung. Einen Parameter von zentraler Bedeutung stellt die mittlere Tiefe dar (STEWART & HAUGEN 1990), die sich aus dem Verhältnis zwischen Volumen und Oberfläche ergibt. Nach THIENEMANN (1921) besteht eine enge Beziehung zwischen der mittleren Tiefe und der Produktion von Seen. Dieser Zusammenhang ist von MEFFERT & WULFF (1987) für ostholsteinische Seen untersucht worden (Abb. 3.1.1). Hierbei zeigt sich, daß die Morphometrie, trotz aller Diskussionen zur Produktionslimitierung durch Nährstoffe, eine wesentliche Steuergröße hiesiger Seen darstellt. Schon THIENEMANN (1931) und RUTNER (1931) war bewußt, daß diese Abhängigkeit vor allem in Seen mittlerer (SAKAMOTO 1966) und hoher Breite zu finden ist und beispielsweise in tropischen Seen keine entscheidende Rolle spielt.

Der Zusammenhang zwischen der mittleren Tiefe und der Produktion mag überraschen, da keine direkte Beziehung erkennbar ist. Und tatsächlich stellt die mittlere Tiefe einen Indikator dar, der vor allem Abhängigkeiten zu verschiedenen produktionsbestimmenden weiteren Parametern aufweist. Zunächst besteht zwischen der Lichtverfügbarkeit und der mittleren Tiefe ein Zusammenhang. Die mittlere Tiefe ist Indikator für den Anteil des Seevolumens, welcher lichtdurchflutet ist und überhaupt eine Produktion ermöglicht. Je geringer die mittlere Tiefe, desto größer der Anteil des Seevolumens, der Photosynthese erlaubt. Eine weitere Beziehung besteht zur Turbulenz, da tendenziell die Mischungstiefe des Epilimnions mit zunehmender mittlerer Tiefe zunimmt.

Da die Mischung durch Wind verursacht wird, sollte vor allem eine Beziehung zwischen der Windangriffslänge (Fetch), die sich aus Seegröße, Form und Exposition ergibt, und der Mischungstiefe bestehen. Neuere Untersuchungen von MCGUIRE & CURRIE (1993) an kanadischen Seen zeigen aber, daß die maximale Tiefe dieser Seen die Mischungstiefe stärker beeinflusst als der Fetch. Die Mischung im See bewirkt eine Vertikalbewegung des Phytoplanktons im See. Je höher die Mischungstiefe ist, desto größer wird die relative Aufenthaltszeit der Phytoplankter in aphotischen Bereichen, die keine Produktion zulassen.

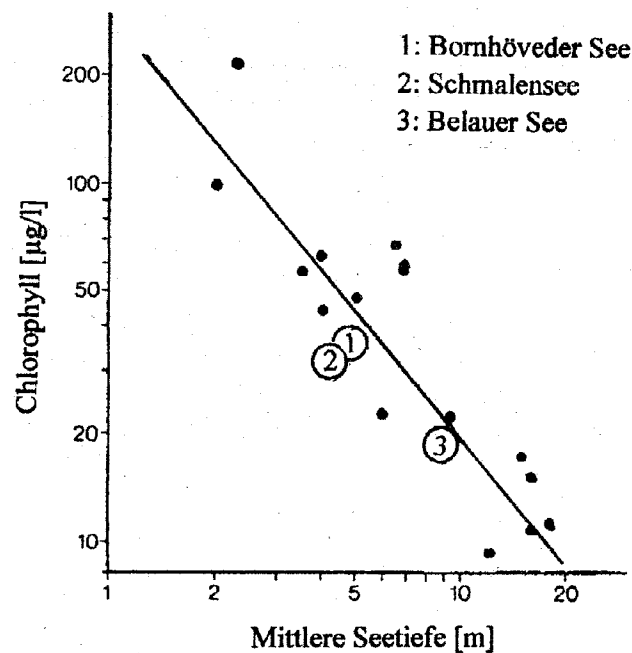


Abb. 3.1.1: Abhängigkeit der mittleren Chlorophyll-Konzentration ostholsteinischer Seen von der mittleren Seetiefe. Verändert und ergänzt nach MEFFERT & WULFF (1987). Die Daten ostholsteinischer Seen basieren auf 3 Chlorophyll-Bestimmungen pro See im Jahre 1985. Bei den Daten der Bornhöveder Seenkette handelt es sich um die Jahresmittel von 1993.

Ein weiterer wesentlicher Punkt, weshalb Seen mit großer mittlerer Tiefe eine geringere Produktion aufweisen, ist durch den Einfluß auf den Nährstoffhaushalt gegeben. Seen mit großer mittlerer Tiefe bilden in der Regel in unseren Breiten eine Thermokline aus. Deren Tiefenlage hängt von der Turbulenz im Epilimnion ab. Je größer die mittlere Tiefe, desto größer der Anteil des Hypolimnions am Gesamtvolumen. Die durch Sedimentationsprozesse während des Sommers ins Hypolimnion verlagerten Nährstoffe stehen, durch die als Barriere wirkende Thermokline, der Produktion nur in sehr geringem Maße während der Schichtungsphase wieder zur Verfügung. Das Hypolimnion wirkt

während der Stratifikation also als Nährstoffs Senke. Je größer die mittlere Tiefe, desto größer tendenziell die Senkenfunktion des Hypolimnions.

Die Oberfläche eines Sees legt die Energieaustauschfläche zur Atmosphäre hin fest, das Volumen die Energiespeicherfähigkeit. Die mittlere Tiefe vereinigt beide Komponenten und stellt deshalb eine wichtige Größe für den Energiehaushalt dar. Je geringer die mittlere Tiefe, desto rascher reagiert die Temperatur des Sees auf den Jahresgang der Strahlung. Neben neueren Versuchen, Zusammenhänge zwischen der Produktivität und abgeleiteten Morphometrieparametern herzustellen (FEE et al. 1992), wird immer wieder eine Beziehung der Produktion zur Wassertemperatur beobachtet (VARIS et al. 1989, SEIP 1994).

Die für ostholsteinische Seen dargestellte Beziehung zwischen der mittleren Seetiefe und der Chlorophyll-Konzentration (Abb. 3.1.1) verdeutlicht die Bedeutung dieses morphometrischen Parameters. Die Seen der Bornhöveder Seenkette reihen sich problemlos in diesen Zusammenhang ein. Also auch in diesen Seen spielt die Morphometrie offensichtlich eine grundlegende Rolle für die Produktion und die Produktivität. Aus der Abbildung läßt sich abschätzen, daß, unabhängig von der Nährstoffkonzentration im See, eine mittlere jährliche Chlorophyll-a-Konzentration von etwa 50 µg/l im Belauer See kaum überschritten werden kann. Die maximale Phytoplankton-Biomasse des Belauer Sees ist also durch die Morphometrie limitiert. Dabei muß berücksichtigt werden, daß in die Untersuchung von MEFFERT & WULFF (1987), die die Grundlage dieser Abschätzung bildet, Größen, wie die geographische Lage oder die Klima- und Witterungsbedingungen implizit mit eingegangen sind. Es ist also nicht allein die Morphometrie, die für die genannte Phytomassenobergrenze verantwortlich ist.

Einen Aspekt der Morphometrie, der sich nicht in der mittleren Tiefe widerspiegelt, wohl aber eine gewisse Bedeutung für die Produktion hat, stellt die Gestalt bzw. Untergliederung des Beckens dar. Für die räumliche Heterogenität der Phytoplanktonbiomasse ist diese aber von großer Bedeutung. Der See ist kein homogenes System, so daß die Extrapolation der an einem Meßort gewonnenen Daten nicht, wie meist implizit unterstellt, uneingeschränkt möglich ist (PATALAS & SALKI 1992, SCHERNEWSKI 1992). Bei gleicher Biomasse im Bereich der tiefsten Stelle des Sees, also des üblicherweise verwendeten Meßstandortes, kann die integrale Gesamtbiomasse des Sees, in Abhängigkeit von der Beckenstruktur und anderer Einflußgrößen, erheblich variieren.

3.1.2 Bedeutung der Nährstoffe Phosphor, Stickstoff und Kohlenstoff in Seen

3.1.2.1 Phosphor: Das klassische produktionslimitierende Element

APSTEIN (1894) findet bei seinen Untersuchungen in Ostholstein zwei Gruppen von Seen, die planktonarmen und die planktonreichen Seen, wie den Dobersdorfer, Einfeld und Molfsee. "Es drängt sich nun die Frage auf, worauf die reiche Produktion dieser Seen beruht. Ich kann auch jetzt nur wiederholen,.....dass die Verhältnisse schwieriger liegen, als es von Anfang scheinen will." (APSTEIN, 1894, S. 4). Der Autor kann keine Antwort geben, welche Faktoren die Produktion entscheidend bestimmen, sieht jedoch einen Zusammenhang zu den Nährstoffeinträgen durch Mähen. Spätestens seit JOHNSTONE (1908, in REDFIELD 1934) systematische Untersuchungen der chemischen Zusammensetzung von aquatischen Pflanzen und Tieren veröffentlichte, wurde klar, daß Phosphor neben Stickstoff eine wesentliche Rolle in aquatischen Systemen spielt. Bereits 1923 folgte ATKINS mit seiner Hypothese vom Phosphor als Minimumfaktor in Seen. Die Hypothese war zunächst umstritten, da sie durch die Untersuchungen von JUDAY et al. (1928) an den Wisconsin Lakes nicht bestätigt werden konnte, wohl aber durch die Studien von YOSHIMURA (1932). In den

umfangreichen Untersuchungen zum Stoffhaushalt norddeutscher Seen stellt OHLE (1934) fest, daß die Phytoplanktonproduktion im Garrensee zwar durch die geringe P-Konzentration von $5 \mu\text{g/l}$ im Wasser begrenzt wird, in den meisten anderen Seen Phosphor jedoch nicht als Minimumfaktor auftritt. Grundsätzlich gilt Phosphor also bereits zu dieser Zeit als eine der wesentlichen potentiell limitierenden Steuergrößen der Primärproduktion in Binnengewässern. Gleiches gilt für die Meere, in denen der Phosphorhaushalt intensiv untersucht wurde (u.a. RUUD 1930, THOMSEN 1931, BUCH 1932). REDFIELD (1934, S.176) stellt fest: "It is now well recognized that the growth of plankton in the surface layers of the sea is limited by the quantities of phosphate and nitrate....".

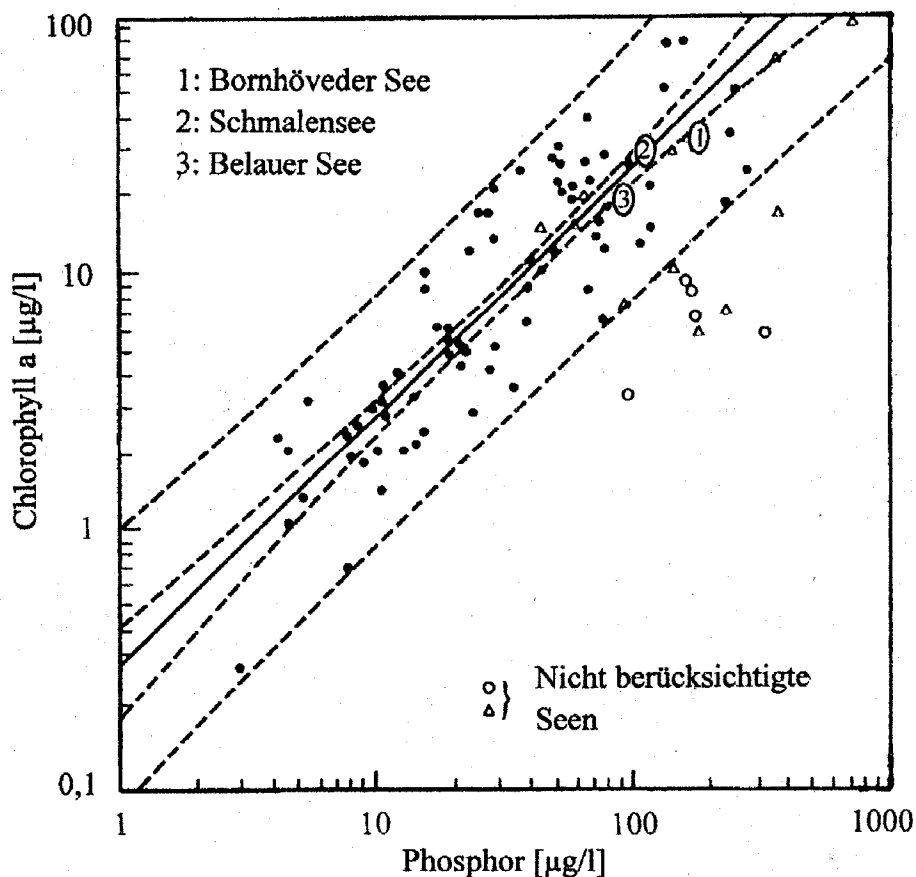


Abb. 3.1.2: Beziehung zwischen der mittleren jährlichen Phosphorkonzentration und der mittleren jährlichen Chlorophyllkonzentration in 77 Seen (aus OECD 1982), ergänzt um die Seen der Bornhöveder Seenkette.

In den folgenden Jahren wurde der Zusammenhang zwischen der Produktivität der Gewässer und den Phosphoreinträgen, vor allem durch zufließende häusliche Abwässer, erkannt (EINSELE 1941, RUDOLFS 1947, SAWYER 1952) und Maßnahmen zur Bekämpfung der Eutrophierung gefordert (STANGENBERG 1942, THOMAS 1953). OHLE (1953b, S.22) benennt den Phosphor bereits als "Initialfaktor der Gewässereutrophierung". Durch Kulturversuche kann er belegen, daß die Zugabe von Phosphor zu einer Steigerung der Biomasse in Wasserproben des Plöner Sees führt. Seit den 50er Jahren stieg die Anzahl der Veröffentlichungen zum Thema Phosphor in Binnengewässern rapide an. Bei einem von der OECD 1966 initiierten Treffen weltweit führender Fachleute zum Thema Eutrophierung durch Phosphor und Stickstoff werden für die Zeit zwischen 1950 und 1966 allein über 100 Artikel als für dieses Thema bedeutend angegeben (OECD 1971). Bis zu dieser Zeit werden Phosphor und

Stickstoff weitgehend als gleichbedeutend für die Eutrophierung und die Limitierung der Primärproduktion angesehen.

Die Versuche von SCHINDLER et. al. (1971) im kanadischen Versuchssee 227 stellen Phosphor als den alleinigen Minimumfaktor heraus. Durch die zahlreichen, weltweit untersuchten Seen im Rahmen der OECD-Studie (1982) wird dieses Ergebnis bestätigt, verallgemeinert, und es bestimmt, vergleichsweise einseitig, das Denken in der Folgezeit. "In most cases, phosphorus is the factor which determines the development of eutrophication" (OECD 1982, S.9).

Zwischen der mittleren jährlichen Biomasse, repräsentiert durch die Chlorophyll- Konzentrationen, und den mittleren jährlichen Phosphorkonzentrationen (TP) besteht eine enge Beziehung, wie zahlreiche Untersuchungen belegen (SMITH & SHAPIRO 1981, McCAULEY et al. 1989, WHITE 1989, VAN LIERE et al. 1990, MOLOT & DILLON 1991, STAUFFER 1991, SEIP et al. 1992b, MAZUMDER 1994a, SEIP & GOLDSTEIN 1994). Anhand der im Rahmen des OECD-Programms (OECD 1982) untersuchten Seen (Abb. 3.1.2) wird diese Beziehung ebenfalls deutlich. Auch die Seen der Bornhöveder Seenkette lassen sich sehr gut in dieses Schema einbinden und weisen damit ein typisches Verhältnis zwischen Phosphor- und Biomassekonzentration auf.

$$\text{Chl.} = 0,28P^{0,96} \quad n = 77, \quad r = 0,88, \quad (\text{OECD } 1982)$$

Die Linearität dieser Beziehung hat nur innerhalb des zugrunde liegenden Konzentrationsspektrums, also für P-Konzentrationen zwischen 1-1000 µg P/l Gültigkeit. Mit darüber hinaus zunehmender Biomasse sollten Selbstbeschattungseffekte auftreten, die zu einer verringerten Lichtverfügbarkeit führen und die Primärproduktion hemmen. Die Produktion und die Biomasse müßten in solchen Fällen unterproportional zu den Phosphor- Konzentrationen steigen.

Während das Chl/P-Verhältnis in den OECD-Seen konstant bei 0,29 liegt, zeigen beispielsweise die Untersuchungen von DILLON & RIGLER (1974) einen Anstieg des Chl/P-Verhältnisses von weniger als 0,1 bei 1 µg P/l auf etwa 1,6 bei 1000 µg P/l. Die Autoren beobachten also keinen Einfluß der Selbstbeschattung, sondern das Gegenteil. Innerhalb des P-Konzentrationsspektrums der OECD-Seen beobachten sie einen überproportionalen Anstieg der mittleren Biomasse mit steigender P-Konzentration. Eine Anwendung der Chl/P-Beziehung von DILLON & RIGLER (1974) würde die Biomasse in den Seen der Bornhöveder Seenkette allerdings deutlich überschätzen und scheint somit nur regionale Gültigkeit zu besitzen.

3.1.2.2 Stickstoff: Ein unterschätzter Nährstoff ?

Stickstoff stellt nach dem Kohlenstoff das quantitativ bedeutendste Nährelement dar und ist dementsprechend sowohl bezüglich der Prozesse, wie auch in bezug auf die Bilanzen (u.a. MOTHES 1981b, DUDEL & KOHL 1992, COCKROFT & McLACHLAN 1993, AHLGREN et al. 1994) intensiv untersucht worden. Lange Zeit wurde Stickstoff im Zusammenhang mit der Limitierung der Primärproduktion in Binnengewässern mit hoher Priorität behandelt, und in seiner Bedeutung nur vom Phosphor übertroffen. Unter anderem durch die schon angesprochenen Ergebnisse von SCHINDLER et. al. (1971) sowie die der OECD-Studie (1982) wurde Stickstoff bezüglich seiner Bedeutung für die Limitierung der Primärproduktion in den Hintergrund gedrängt, aber es wurde gleichzeitig festgestellt, daß Stickstoff eine zunehmende Bedeutung bei anhaltender Eutrophierung besitzt. In hypertrophen Seen, wie dem Lake Apoka in Florida (ALDRIDGE et al. 1993) oder im marin beeinflussten Großen Binnensee in Ostholstein (SOMMER 1989) wird die Produktion beispielsweise durch Stickstoff limitiert. Daneben gibt es einige nicht-hypertrophe Seen, in denen von einer

Produktionslimitierung durch Stickstoff ausgegangen wird, wie beispielsweise im Lake Tahoe in Nevada (COATS et al. 1976) oder mit Einschränkung auch im Great Salt Lake (WURTSBAUGH 1988). Diese Seen bilden jedoch eine verschwindende Minderheit. Ganz anders in den marinen Systemen: Sowohl in den offenen Ozeanen als auch in den Küstengewässern bildet Stickstoff, von Ausnahmen abgesehen, das entscheidende Manglelement (u.a. HOWARTH & COLE 1985, GOLTERMAN & OUDE 1991, FONG et al. 1993, OVIATT et al. 1995, PEDERSEN 1995).

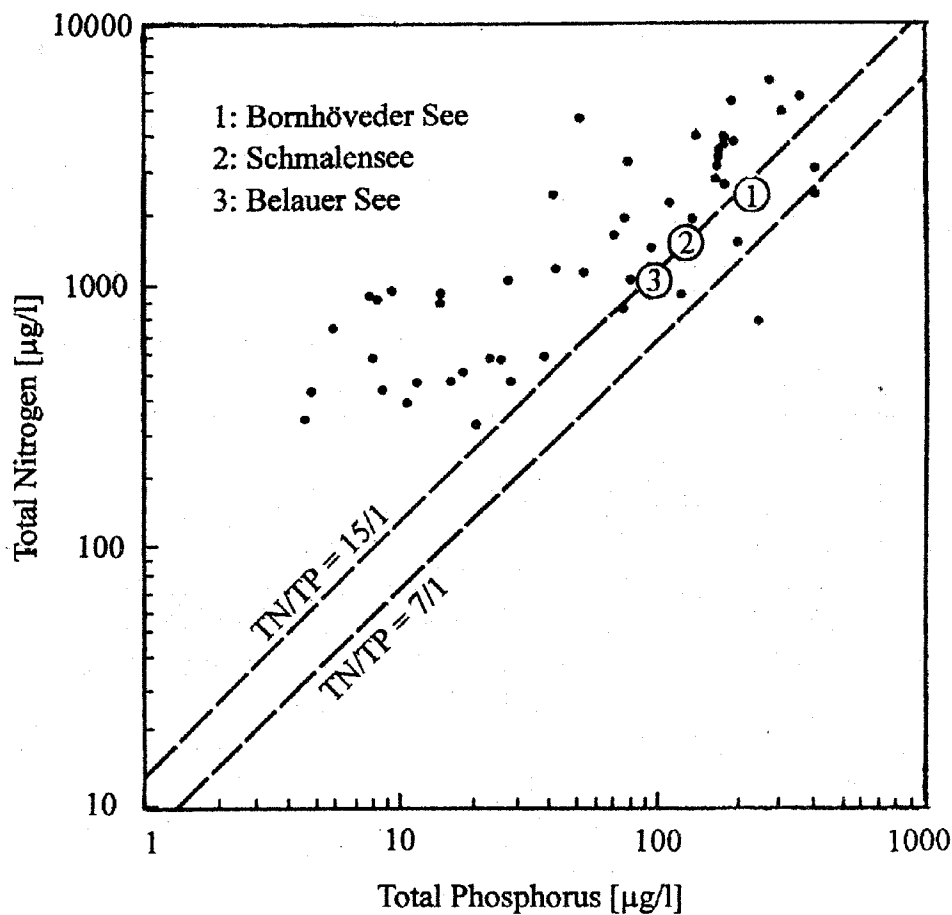


Abb. 3.1.3: Beziehung zwischen den Phosphor- und Stickstoffkonzentrationen in den weltweit untersuchten Seen der OECD (aus OECD 1982), ergänzt um drei Seen der Bornhöveder Seenkette. Die gestrichelten Linien zeigen die N/P-Verhältnisse, bei denen von einer Phosphor- bzw. Stickstofflimitierung eines Sees ausgegangen werden kann.

Die im Phytoplankton natürlich vorkommenden N/P-Verhältnisse sind das wesentliche Kriterium für eine Abgrenzung zwischen P- und N-limitierten Seen. Traditionell wird das REDFIELD-Verhältnis mit einem molaren C:N:P-Quotienten von 106:16:1 (Gewichtsverhältnis 41:7,2:1) zugrunde gelegt und eine P-Limitierung bei einem deutlich höheren Verhältnis sowie N-Limitierung bei deutlich geringerem Quotienten angenommen. Die zur Abgrenzung der Limitierungen zwischen N und P in der OECD-Studie verwendeten Quotienten weichen deutlich vom REDFIELD-Verhältnis ab. Sie basieren auf verschiedenen Untersuchungen u.a. von SAKAMOTO (1966) und DILLON & RIGLER (1974). Unterhalb eines Gewichtsverhältnisses von 7 wird eine Stickstoff-, allerdings erst oberhalb von 15 eine Phosphorlimitierung (Abb. 3.1.3) angenommen.

Im vergangenen Jahrzehnt ist die Diskussion um die Bedeutung des Stickstoffs in Binnengewässern neu entbrannt, und dem Element wurde wieder größere Aufmerksamkeit zuteil. Neben deutlicher

Kritik an den in früheren Jahren durchgeführten Versuchen (ELSER et al. 1990), die die Bedeutung von N unterschätzten, wird zunehmend eine Colimitierung von N und P sowohl in marinen (FONG et al. 1993, OVIATT et al. 1995) als auch in limnischen Systemen (SUTTLE & HARRISON 1988, WHITE et al. 1989, PLAMBECK 1991, SPENCER & ELLIS 1990, McCAULEY & DOWNING 1991, SEIP 1994) angenommen und Wege gesucht, die Unterschiede zwischen beiden Systemen zu erklären (HOWARTH & COLE 1985, COLE et al. 1986). Auf die über Jahre anhaltende Diskussion zwischen McCAULEY, DOWNING und SEIP (u.a. McCAULEY & DOWNING 1991, SEIP 1994) zur Bedeutung von N und P für die Chlorophyll-Konzentrationen und die Problematik der Colimitierung von N und P wird später noch im Zusammenhang mit dem Belauer See eingegangen.

3.1.2.3 Kohlenstoff

Kohlenstoff stellt das quantitativ bedeutendste Nährelement für die Primärproduzenten und das Hauptelement in der Biomasse dar. Wenn vom Kohlenstoffhaushalt und dessen Dynamik die Rede ist, steht deshalb in der Regel der biotische Kreislauf im Vordergrund (RIEMANN & SÖNDERGARD (Hrs.) 1986, STONE et al. 1993). Anders als in terrestrischen Ökosystemen liegen in Hartwasserseen, wie dem Belauer See, aber nur etwa 10 % des vorhandenen Kohlenstoffs in Organismen oder abgestorbenem Material gebunden vor. Weitere ca. 10 % befinden sich in gelöster organischer Substanz. Die verbleibenden 80 %, also der weit überwiegende Teil liegt in Form anorganischer Verbindungen vor.

Die Untersuchung des Kohlenstoffs als Nährelement in Gewässern besitzt eine lange Tradition (vgl. OHLE 1951). Ende der 40er Jahre überträgt LUNDEGARDH (1949) seine Entdeckung, daß die CO_2 -Konzentration der Luft für die Landpflanzen häufig den wachstumsbegrenzenden Faktor darstellt, auch auf Gewässer: "Das luxurierte Algenleben in faulenden Gewässern, die reichlich organische Stoffe enthalten, ist sicher zum Teil eine Kohlensäureversorgung" (LUNDEGARDH 1949, S. 416). Aus den Untersuchungen von RUTTNER (1947) ist zu dieser Zeit allerdings schon bekannt, daß das im Wasser gelöste CO_2 nicht die alleinige Kohlenstoffquelle für Wasserpflanzen darstellt, sondern manche Arten auch das in Hartwasserseen weit häufigere HCO_3^- nutzen und damit einer Beschränkung der Produktion entgehen können. Die Diskussion, ob anorganischer Kohlenstoff die Produktion eines Gewässers limitieren kann oder nicht, ist bis Anfang der 70er Jahre kontrovers (LANGE 1970, KERR et al. 1970, MOSS 1973). Vor allem die Untersuchungen von SCHINDLER et al. (1971) im kanadischen See 227 bestätigen P als das wesentliche limitierende Element und schließen gleichzeitig aus, daß die Algen-Biomasse des Sees durch anorganischen Kohlenstoff limitiert werden kann. Später räumen SCHINDLER & FEE (1973) allerdings ein, daß die Produktivität kurz- bis mittelfristig durch mangelnde Verfügbarkeit und Nachlieferung von CO_2 determiniert sein kann und extreme Nährstoffzufuhren eine C-Limitierung herbeiführen können (LEHMAN et al. 1975).

Trotz teilweise extrem geringer Konzentrationen an freiem gelöstem CO_2 sowohl in oligotrophen Weichwasserseen als auch in Hartwasserseen, wird Kohlenstoff als direktes produktionslimitierendes Element seitdem weitgehend ausgeschlossen (WETZEL 1983, STEINBERG & MELZER 1984). Während die mittleren P-Konzentrationen (TP) im Belauer See im Bereich von 0,003 mmol/l und die des Stickstoffs bei 0,08 mmol/l liegen, erreichen die gelösten anorganischen Kohlenstoffverbindungen (DIC) im Belauer See im Mittel über 2 mmol/l. Die hohen Kohlenstoff-Konzentrationen im Belauer See zeigen, daß dieses Element in allen Hartwasserseen ausreichend vorhanden ist und keinen längerfristig bemerkbaren Einfluß auf die Produktion in Seen hat. Der anorganische Kohlenstoff ist im Stoffhaushalt eines Sees allerdings von quantitativer Bedeutung. So ist er beispielsweise untrennbar mit dem pH-Wert des Wassers verbunden, welcher eine wesentliche Determinante des

Sees als Lebensraum darstellt. Darüberhinaus bestehen durch die Calcitfällung Wechselwirkungen zum Phosphorkreislauf.

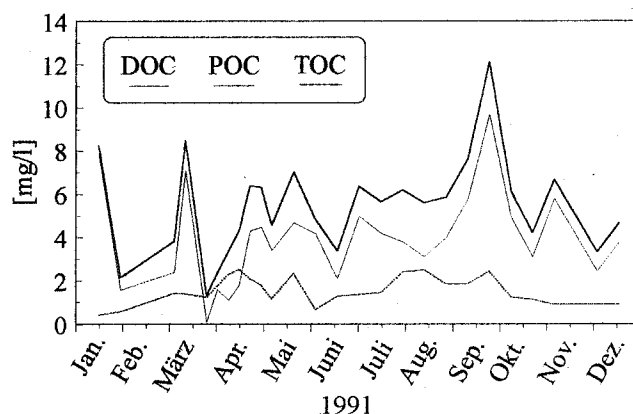


Abb. 3.1.4: Konzentrationen an DOC (Dissolved Organic Carbon), POC (Particular Organic Carbon, < 250 μm) und TOC (Total Organic Carbon) am Abfluß der Alten Schwentine aus dem Belauer See (nach Daten von MOALDEJ, unveröff.)

Der gesamte organische Kohlenstoff (TOC) läßt sich in den partikulären organischen Kohlenstoff (POC) und den gelösten organischen Kohlenstoff (DOC) unterteilen. In den schleswig-holsteinischen Seen setzt sich die mittlere TOC-Konzentration von rd. 10 mg/l zu etwa 86 % aus DOC und 14 % POC zusammen. Beide Formen können autochthoner und allochthoner Herkunft sein. Abb. 3.1.4 zeigt exemplarisch den Jahresgang von DOC, POC und TOC, gemessen am Abfluß des Belauer Sees im Jahre 1991. Die Abbildung veranschaulicht die Dominanz des DOC in bezug auf die TOC-Konzentrationen.

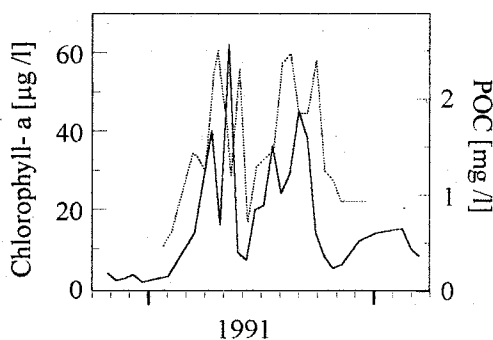


Abb. 3.1.5: Chlorophyll- (durchgezogene Linie) und POC-Konzentrationen (gestrichelte Linie) im zentralen Belauer See 1991 in 0,5 m Wassertiefe

Abb. 3.1.5 zeigt den Verlauf der Chlorophyll und der POC-Konzentrationen im zentralen Belauer See in einer Wassertiefe von 0,5 m 1991. Der Vergleich zeigt, daß sich die POC-Konzentrationen im Jahresverlauf analog zu den Chlorophyll-Konzentrationen entwickeln, wobei die POC-Konzentrationen eine Verzögerung von etwa 7 bis 14 Tagen gegenüber dem Kurvenverlauf des Chlorophylls aufweisen. Dadurch ergibt sich zwischen beiden Parametern im Falle des Belauer Sees ein Korrelationskoeffizient von nur 0,32 (Pearson, $n = 20$). Der Kurvenverlauf verdeutlicht jedoch, daß beide Parameter ihre Maxima während, oder kurz nach den intensiven Algenblüten in Frühjahr und Sommer erreichen, POC damit zum weit überwiegenden Teil aus autochthoner Produktion stammt

und einen Indikator für Biomasse und Produktivität in Seen darstellt. Dies gilt hingegen für DOC und das vom DOC dominierte TOC kaum, wenngleich Algenblüten die DOC-Konzentrationen durch direkte Prozesse, wie Exkretion durch Algen, wesentlich beeinflussen.

3.1.2.4 Biologische Produktionsindikatoren im internationalen Vergleich

Die Chlorophyll-Konzentrationen und die Sichttiefe, beides Trophieindikatoren im Sinne der Klassifikation der OECD (1982), erlauben einen internationalen Vergleich der Seen der Bornhöveder Seenkette. Abb. 3.1.6 zeigt den Zusammenhang zwischen den mittleren Chlorophyll-a- und den maximalen Chlorophyll-a-Konzentrationen, also die Beziehung zwischen zwei Trophieindikatoren, in den Seen der Bornhöveder Seenkette sowie in den 72 Seen der OECD (1982). Die Seen der Bornhöveder Seenkette liegen zwar im oberen Drittel des Spektrums der Chlorophyll-Konzentrationen, zeigen aber eine typische Beziehung zwischen dem Chlorophyll-Jahresmittelwert und der maximalen Chlorophyll-Konzentration. Dies gilt insbesondere für den Belauer See.

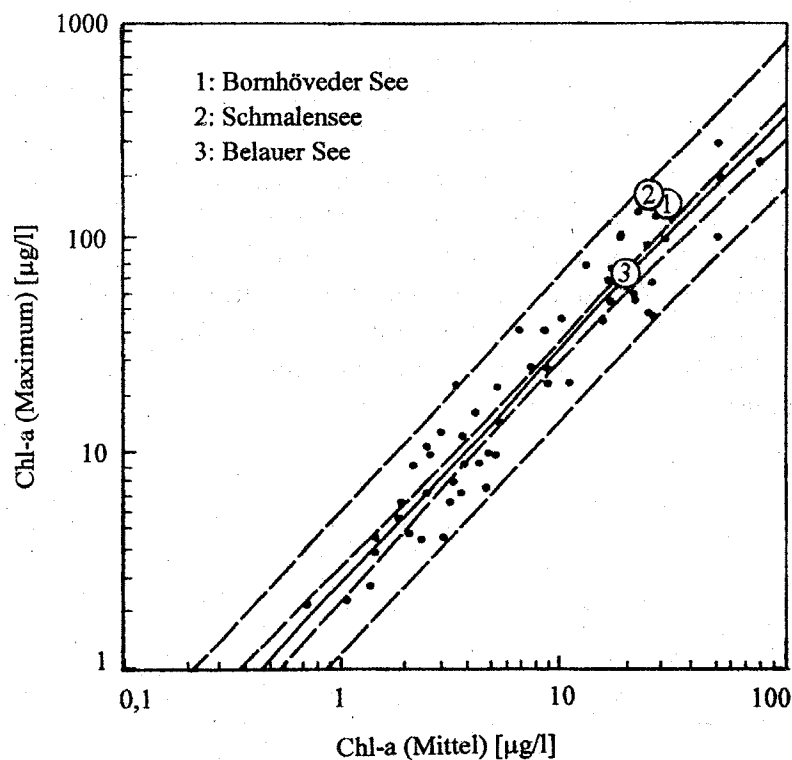


Abb. 3.1.6: Beziehung zwischen dem Jahresmittel und dem Maximum der Chlorophyll-a-Konzentrationen in den weltweit untersuchten Seen der OECD (1982), ergänzt um die Seen der Bornhöveder Seenkette.

Abb. 3.1.7 zeigt die Beziehung zwischen den mittleren Sichttiefen in Seen und deren mittleren Chlorophyll-a-Konzentrationen nach OECD (1982), ergänzt um 3 Seen der Bornhöveder Seenkette. Der Bornhöveder, der Schmalen- und der Belauer See bewegen sich mit ihren Eigenschaften und Abhängigkeiten im Spektrum der von der OECD untersuchten Seen. Die Trophieklassifikation der OECD ist deshalb für die Bornhöveder Seen geeignet, wie auch die später dargestellten Abhängigkeiten zwischen der Phosphor- und Chl.-Konzentration belegen. Die wesentlichen im OECD-Bericht vorgenommenen Analysen, Aussagen und Vereinfachungen, insbesondere die Nutzung der Chlorophyll-Konzentrationen als zuverlässiger Indikator für die Produktivität und die Phytoplanktonbiomasse, sind auf die Bornhöveder Seenkette übertragbar.

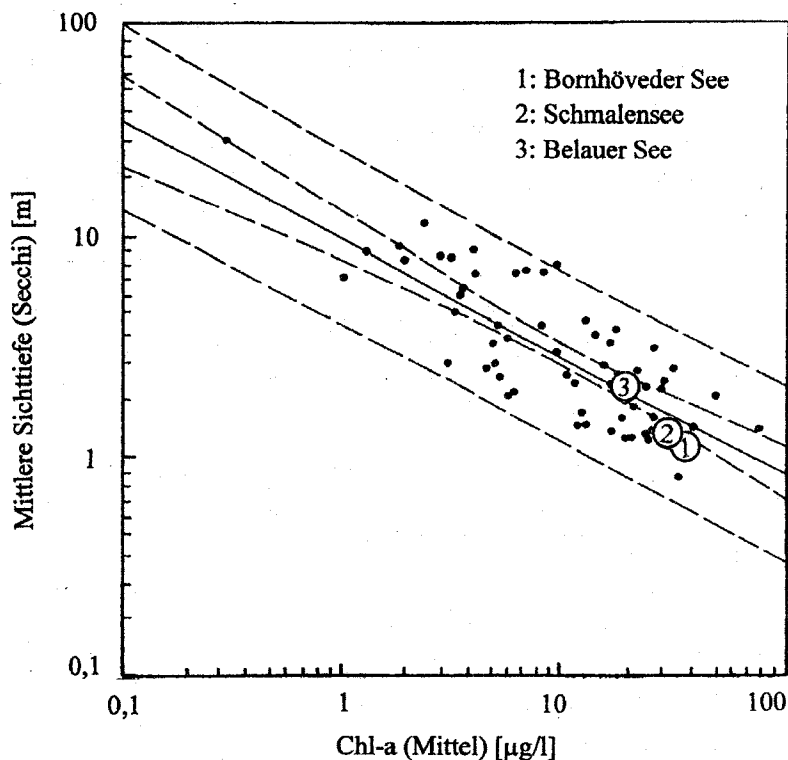


Abb. 3.1.7: Beziehung zwischen der mittleren Sichttiefe (nach Secchi) und dem Jahresmittel der Chlorophyll-a-Konzentrationen in den weltweit untersuchten Seen der OECD (1982), ergänzt um die Seen der Bornhöveder Seenkette.

3.1.3 Clusteranalyse schleswig-holsteinischer Seen

Im folgenden werden 65 Seen in Schleswig-Holstein anhand morphometrischer Parameter im weitesten Sinne sowie anhand von Parametern, die den aktuellen trophischen Zustand im See beschreiben, unter Anwendung eines hierarchischen Klassifikationsverfahrens untersucht. Dabei wird die praktische Eignung numerischer Klassifikationsverfahren zur Zustandsbeschreibung von Seen analysiert. Die Clusteranalyse dient als Werkzeug, um Seen mit außergewöhnlichen morphometrischen und trophischen Eigenschaften zu segregieren, sowie Seen, die für größere Gruppen mit ähnlichen Eigenschaften repräsentativ sind, auszuwählen.

3.1.3.1 Auswahl der Parameter

Neben methodischen Entscheidungen bei der Clusteranalyse stellt die Auswahl der die Objekte (Seen) beschreibenden Variablen den wesentlichen inhaltlichen Aspekt dar. Im vorliegenden Fall sollen die Variablen einerseits für eine ökologische Zustandsbeschreibung eines Sees geeignet sein und müssen andererseits möglichst unkorreliert sein, um Gewichtungen in der Klassifikation zu vermeiden. Wir haben es also mit einer inhaltlichen und einer methodischen Rahmenbedingung zu tun. Zunächst zum methodischen Aspekt, der sich mit Hilfe der Korrelationsanalyse entscheiden läßt. Tabelle 3.1.1 zeigt die Korrelationsmatrix aller zur Verfügung stehenden hydrochemischen, hydrophysikalischen und morphometrischen Parameter der 65 schleswig-holsteinischen Seen.

Die Tabelle 3.1.1 zeigt, daß TDP (Total Dissolved Phosphorus) und PO_4 mit $r = 0,99$ sehr eng miteinander korrelieren, gleiches gilt für TDN (Total Dissolved Nitrogen) in bezug auf die Summe

aus Nitrit und Nitrat. Von den Stickstoff- und Phosphor-Verbindungen sollte also, um Gewichtungen und Verzerrungen der Klassifikation zu vermeiden, nur jeweils ein Parameter ausgewählt werden. Aufgrund der engen Korrelationen spielt es dabei für das Ergebnis der Clusteranalysen keine wesentliche Rolle, ob TDP oder PO₄-P, TDN oder die Summe aus Nitrit und Nitrat verwendet werden. Die Temperatur und die Leitfähigkeit weisen keine engen Korrelationen zu den hydrochemischen Parametern auf. Im Falle der Temperatur zeigt sich allerdings eine Beziehung zu morphometrischen Größen. Welche der verbleibenden hydrochemischen und hydrophysikalischen Parameter Verwendung finden, muß nach inhaltlichen Gesichtspunkten entschieden werden.

Tabelle 3.1.1: Korrelationsmatrix morphometrischer, physikalischer und chemischer Parameter des Jahres 1993 von 65 schleswig-holsteinischen Seen (nach Daten des LAWAKÜ 1995). Bei den hydrochemischen und hydrophysikalischen Daten handelt es sich um Mittelwerte der Jahre 1991-1993.

	Oberfläche	Max. Tiefe	Mitt. Tiefe	Volumen	Teileinzugsgeb.	Add. Einzugsgeb.	Umfang	Uferentwickl.	Umgebungsf.	Temperatur	Leitfähigkeit	TOC	DOC	POC	TDN	NH ₄ -N	NO ₂ -N + NO ₃ -N	TDP	PO ₄ -P	
Oberfläche	1																			
Maximale Tiefe	0,47	1																		
Mittlere Tiefe	0,46	0,86	1																	
Volumen	0,98	0,47	0,50	1																
Teileinzugsgebiet	0,44	0,07	0,03	0,34	1															
Add. Einzugsgeb.	0,21	0,20	0,12	0,17	0,39	1														
Umfang	0,86	0,49	0,39	0,78	0,59	0,29	1													
Uferentwicklung	0,11	0,04	-0,09	0,04	0,39	0,13	0,50	1												
Umgebungsfaktor	-0,14	-0,22	-0,21	-0,10	-0,01	0,60	-0,22	-0,07	1											
Temperatur	-0,40	-0,46	-0,46	-0,36	-0,15	-0,30	-0,40	0,09	-0,03	1										
Leitfähigkeit	0,01	-0,05	-0,18	-0,04	0,05	-0,03	0,04	-0,04	-0,03	-0,07	1									
TOC	-0,13	-0,37	-0,45	-0,17	0,06	-0,17	-0,13	-0,09	-0,13	0,22	0,33	1								
DOC	-0,11	-0,30	-0,34	-0,14	0,08	-0,13	-0,11	-0,09	-0,12	0,18	0,14	0,96	1							
POC	-0,13	-0,36	-0,50	-0,17	-0,01	-0,20	-0,10	-0,06	-0,08	0,19	0,67	0,61	0,35	1						
TDN	-0,15	-0,29	-0,36	-0,20	0,28	-0,14	-0,02	0,18	-0,14	0,18	0,24	0,50	0,46	0,33	1					
NH₄-N	-0,02	-0,04	-0,20	-0,05	-0,03	-0,15	0,00	-0,01	-0,09	0,06	0,11	0,43	0,42	0,21	0,14	1				
NO₂-N + NO₃-N	-0,15	-0,26	-0,32	-0,19	0,29	-0,12	-0,03	0,20	-0,13	0,18	0,23	0,39	0,35	0,29	0,99	0,03	1			
TDP	0,11	0,15	0,16	0,09	0,08	0,08	0,08	-0,16	-0,05	-0,30	-0,05	0,41	0,52	-0,09	0,12	0,63	0,03	1		
PO₄-P	0,10	0,14	0,16	0,09	0,07	0,08	0,07	-0,17	-0,04	-0,30	-0,04	0,40	0,51	-0,09	0,12	0,63	0,03	0,99	1	

TDP setzt sich aus dem unreaktiven Phosphor, also gelösten organischen Phosphaten, kolloidalem Phosphor und dem gelösten reaktiven Phosphor, der als SRP oder PO₄-P bezeichnet wird, zusammen. PO₄-P ist zwar schnell verfügbar, es hat sich jedoch gezeigt, daß auch andere Fraktionen des gelösten Phosphors mittels Phosphatasen für das Phytoplankton aufnehmbar sind. TDP ist deshalb in bezug auf die Steuerung der Primärproduktion entscheidend und die geeignetste P-Fraktion für die Cluster-Analyse. Wenngleich dem Phosphor in schleswig-holsteinischen Seen zweifellos eine dominierende Rolle zukommt, so ist Stickstoff doch nicht vernachlässigbar und zudem ein Indikator für Prozesse im Einzugsgebiet. Stickstoff soll deshalb in der Analyse Berücksichtigung finden. TDN ist, als die umfassendste Größe, besser zur Beschreibung der Stickstoffverhältnisse geeignet als Ammonium oder Nitrit und Nitrat. Wie schon ausgeführt, stammt POC zum weit überwiegenden Teil aus autochthoner Produktion und stellt deshalb einen gewissen Indikator für Biomasse und Produktivität in Seen dar.

Zwischen der Wassertemperatur und der Produktion in einem See besteht eine Beziehung, wie die Ausführungen in VARIS et al. (1989) oder SEIP (1994) zeigen. Die Temperatur wird dennoch bei der Clusteranalyse außer acht gelassen, da zwischen den Beprobungen der einzelnen Seen bis zu acht Tage liegen. Dies ist durchaus ein Abstand, der vor allem bei flachen Seen und günstiger Sonnen-

einstrahlung, eine verstärkte Erwärmung mit sich bringen und die Ergebnisse massiv verfälschen kann.

Die Leitfähigkeit ist ein Indikator für den Grundchemismus eines Sees und steht in Hartwasser-Seen in enger Beziehung zur Alkalinität, also der anorganischen Kohlenstoff-Konzentration. Da die weit überwiegende Anzahl der Seen diesem Hartwasser-Typ zuzurechnen und diese damit eine ständig hohe Hydrogencarbonat-Konzentration aufweisen, kann der anorganische Kohlenstoff als produktionsrelevantes Element ausgeschlossen werden und in der Klassifikation unberücksichtigt bleiben.

Zwischen den einzelnen morphometrischen Parametern bestehen teilweise merkliche Korrelationen, was beispielsweise im Falle der mittleren Tiefe auch nicht erstaunt, da es sich um eine aus anderen Parametern abgeleitete Größe handelt. Zwischen Oberfläche, Volumen und Umfang besteht allerdings eine so enge Abhängigkeit, daß nur einer dieser Parameter in der Clusteranalyse Verwendung finden sollte. Die Oberfläche sowie die mittlere Tiefe sind hierbei die wichtigsten Größen, wodurch sich aufgrund der zu engen Abhängigkeit die Verwendung der maximalen Tiefe, des Umfangs oder des Volumens als weitere Parameter in der Clusteranalyse verbietet.

Das Einzugsgebiet eines Sees ist für den Nährstoffeintrag in den See von besonderer Bedeutung. In der Klassifikation wurde auf die Verwendung des addierten Einzugsgebietes verzichtet, da den meisten Seen, die von einem übergeordneten Fließgewässer durchflossen werden, andere Seen vorgeschaltet sind. Vorgeschaltete Seen wirken durch Sedimentation und Denitrifikation als Reinigungsstufen, wodurch sich keine klare Beziehung zwischen der Nährstofffracht eines mehrere Seen passierenden Flusses und dem addierten Einzugsgebiet ergibt. Das dem betreffenden See direkt zuzuordnende Teileinzugsgebiet erscheint dementsprechend als der geeignetere Parameter für die Analyse.

3.1.3.2 Ergebnisse in Form von Dendrogrammen

Die Ergebnisse hierarchischer Klassifikationsverfahren lassen sich am anschaulichsten in Form von Dendrogrammen darstellen. Hierin wird die Vereinigung von einzelnen Seen, von Seen mit bereits bestehenden Klassen sowie von Klassen mit anderen Klassen sichtbar und der Informationsverlust eines jeden Vereinigungsschrittes ist direkt ablesbar. Eine gestrichelte Linie sowie die Balken mit den Bezeichnungen K1 bis K8 dokumentieren die für die spätere Diskussion ausgewählten Klassen.

Die Klassifikationen der trophischen (POC, TDN und TDP) und die der morphometrischen Parameter (Mittlere Tiefe, Oberfläche, Teileinzugsgebiet) sind zunächst in Abb. 3.1.8 und 3.1.9 separat dargestellt. Nachfolgend wird vereinfachend von der Trophie-Klassifikation und der Morphometrie-Klassifikation gesprochen. In Abb. 3.1.12 ist dann das Cluster-Ergebnis bei Verwendung aller Parameter dokumentiert. In allen Fällen wurden die vorhandenen Seen 8 Klassen zugeordnet.

Im Falle der Trophie-Klassifikation bilden sich mit K1 und K2 zwei kompakte homogene Klassen heraus, die 60 % aller Seen umfassen. Die Klassen 3 bis 8 beinhalten nicht nur eine geringere Anzahl an Seen, sondern sind auch zunehmend heterogener. Der marin beeinflusste Schwansener See weist nicht nur eine extrem hohe Leitfähigkeit, sondern auch sehr hohe POC-Gehalte auf, wodurch er allen anderen Seen sehr unähnlich ist und isoliert bleibt. Gleiches gilt für den verlandenden Hohner See mit seinen extrem hohen Phosphor-Konzentrationen.

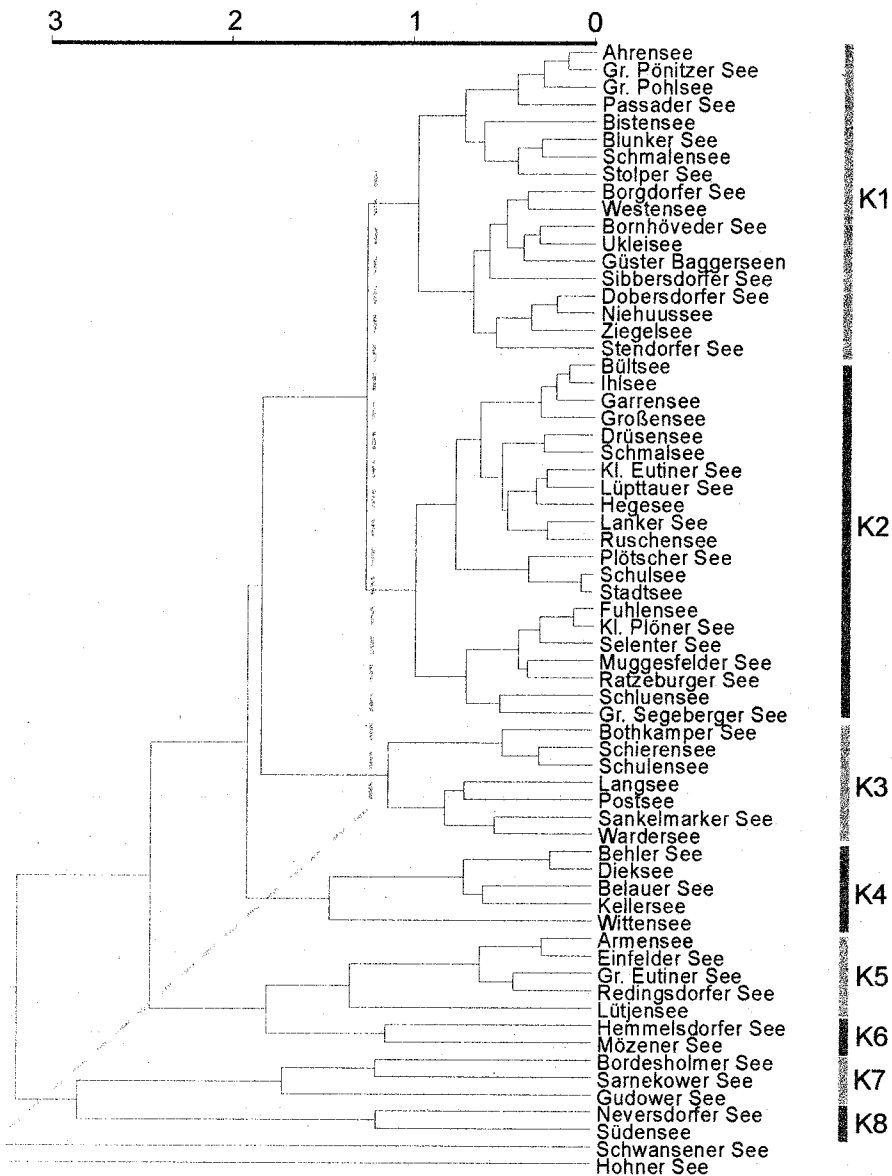


Abb. 3.1.8: Dendrogramme der hierarchisch-agglomerativen Klassifikation (Average Linkage, euklidische Distanz) von 65 schleswig-holsteinischen Seen auf der Basis der standardisierten Variablen TOC (Total Organic Carbon), TDN (Total Dissolved Nitrogen) und TDP (Total Dissolved Phosphorus) nach Daten des LaWaKü (1993, 1994, 1995). Die Bezeichnungen K1 bis K8 an den Balken hinter den Namen der Seen, sowie die gestrichelte Linie im Dendrogramm dokumentieren die Zuordnung der Seen zu den 8 gewählten Klassen.

Die Klassifikation morphometrischer Daten ergibt ein deutlich anderes Bild. Neben der größten und homogensten Klasse 1, der 45 % der Seen angehören, bilden sich weitere 5, vergleichsweise homogene, Klassen heraus. Erst die Klassen 6 und 7 vereinigen dann relativ unähnliche Seen. Der Vergleich der 8 Trophie-Klassen (Abb. 3.1.10) zeigt, daß die größten Klassen 1 und 2 sowie Klasse 3 jeweils etwas unterdurchschnittliche POC und TDP-Konzentrationen aufweisen und sich allein beim TDN unterscheiden. Die Seen der Klasse 1 weisen mittlere TDN-Konzentrationen auf. Klasse 2 umfaßt die stickstoffarmen Seen, während die stickstoffreichen Seen in Klasse 3 zu finden sind. Die übrigen Klassen 4 bis 8 werden durch sehr unterschiedliche Kombinationen der Parameterausprägung gebildet. Es finden sich eine POC-reiche; eine POC-, TDN-reiche; eine TDN-reiche und

eine TDN-, TDP-reiche Klasse. Es sind also nahezu alle Kombinationen der Parameterausprägungen vorhanden.

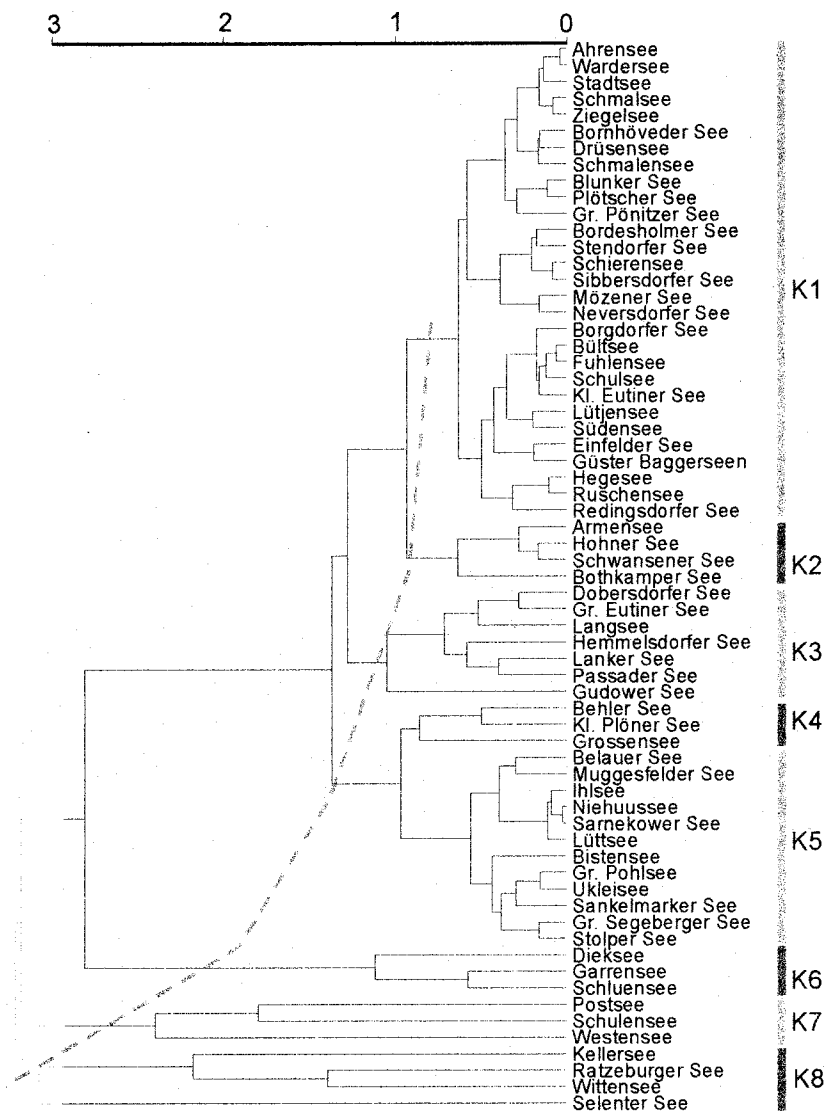


Abb. 3.1.9: Dendrogramme der hierarchisch-agglomerativen Klassifikation (Average Linkage, euklidische Distanz) von 65 schleswig-holsteinischen Seen auf der Basis der standardisierten Variablen: Oberfläche, mittlere Tiefe und Einzugsgebiet nach einer Datenzusammenstellung in Schulz (1996). Die Bezeichnungen K1 bis K8 an den Balken hinter den Namen der Seen, sowie die gestrichelte Linie im Dendrogramm dokumentieren die Zuordnung der Seen zu den 8 gewählten Klassen.

Geht man davon aus, daß die Phosphorkonzentrationen in den meisten Seen die Produktion limitieren, so wäre eine Parallelität der P- und POC-Konzentrationen zu erwarten. Das zeigt sich jedoch in keiner der Klassen in überzeugender Weise. Das Gegenteil, also hohe P-Konzentrationen bei geringen POC-Konzentrationen und umgekehrt, findet sich dagegen in den Klassen 4 bis 8.

In der morphometrischen Klassifikation lassen sich die einzelnen Klassen folgendermaßen charakterisieren (Abb 3.1.12): Die größte Klasse 1 umfaßt kleine, flache Seen mit geringem Einzugsgebiet. Klasse 2 beinhaltet die extremen Flachseen, und Klasse 3 vereinigt Seen mit mittleren Eigenschaften und leicht erhöhter Einzugsgebietsfläche. Die Klassen 4-6 sind vor allem durch Seen mit relativ

großen mittleren Tiefen gekennzeichnet, während es sich bei Klasse 7 um eher flache Seen mit großem Einzugsgebiet handelt und Klasse 8 die großen Seen beinhaltet. In der morphometrischen Klassifikation schlägt sich die leichte Abhängigkeit der einzelnen Parameter voneinander teilweise nieder. Dadurch werden in der Klasse 1 die kleinen Seen und in Klasse 8 die großen Seen bezüglich aller Parameter separiert.

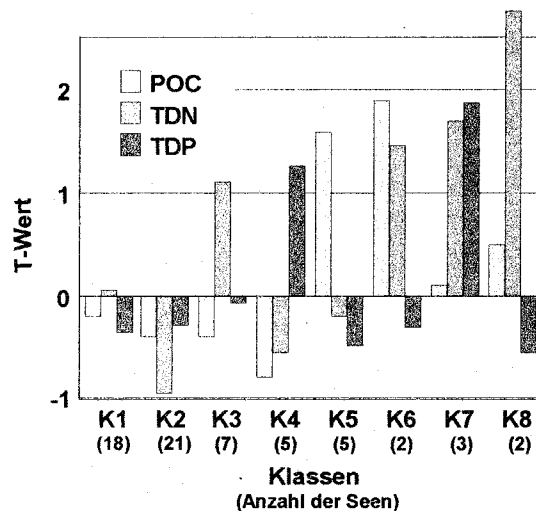


Abb. 3.1.10: Differenzen zwischen den Mittelwerten der Klassen und der Grundgesamtheit in Relation zur Standardabweichung (T-Wert) für die Variablen: TOC (Total Organic Carbon), TDN (Total Dissolved Nitrogen) und TDP (Total Dissolved Phosphorus). Die Zuordnung der Seen zu den Klassen ergibt sich aus Abb.3.1.8.

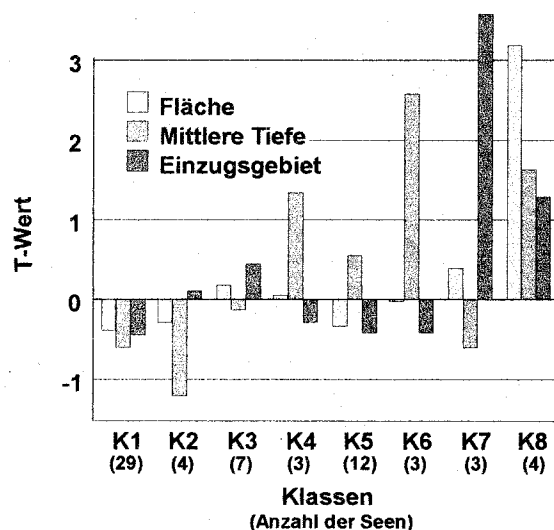


Abb. 3.1.11: Differenzen zwischen den Mittelwerten der Klassen und der Grundgesamtheit in Relation zur Standardabweichung (T-Wert) für die Variablen: Oberfläche, mittlere Tiefe und Einzugsgebiet. Die Zuordnung der Seen zu den Klassen ergibt sich aus Abb.3.1.9.

Abb. 3.1.11 zeigt das Dendrogramm auf der Basis aller 6 Parameter, also die Kombination aus trophischen und morphometrischen Parametern. Auch hier bildet sich eine dominante Klasse aus, der 45 % aller Seen angehören. Diese Klasse 1 zeichnet sich durch unterdurchschnittliche

Merkmalsausprägungen bezüglich aller Parameter aus (Abb.3.1.13). Klasse 2 wird durch geringe POC- und hohe TDN-Konzentrationen charakterisiert und entspricht weitgehend der Klasse 3 der Trophie-Klassifikation. Hierbei deutet sich an, daß Stickstoff kein Parameter ist, der die Produktion und damit die POC-Konzentration in diesen Seen steuert.

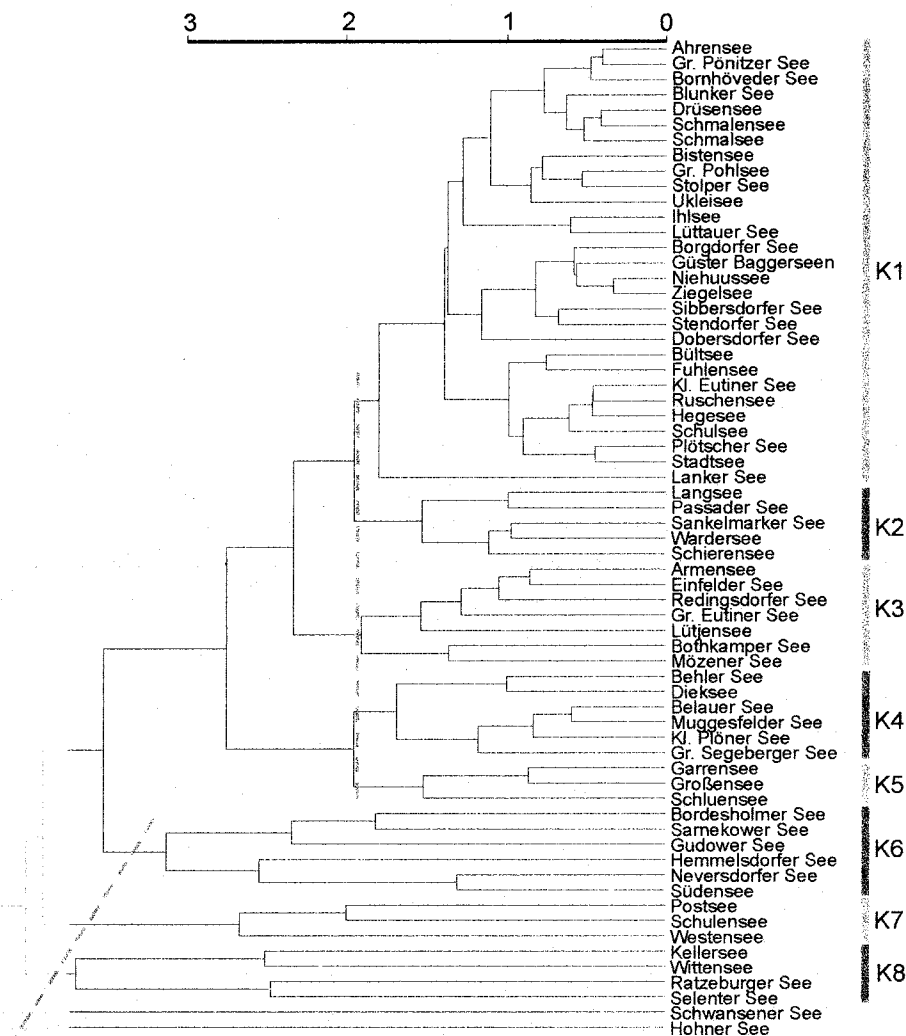


Abb. 3.1.12: Dendrogramme der hierarchisch-agglomerativen Klassifikation (Average Linkage, euklidische Distanz) von 65 schleswig-holsteinischen Seen auf der Basis der 6 standardisierten Variablen: Oberfläche, mittlere Tiefe und Einzugsgebiet nach einer Datenzusammenstellung in Schulz (1996), sowie TOC (Total Organic Carbon), TDN (Total Dissolved Nitrogen) und TDP (Total Dissolved Phosphorus) nach Daten des LaWaKü (1993, 1994, 1995). Die Bezeichnungen K1 bis K8 an den Balken hinter den Namen der Seen, sowie die gestrichelte Linie im Dendrogramm dokumentieren die Zuordnung der Seen zu den 8 gewählten Klassen.

Die Klasse 3 entspricht der Klasse 5 der Trophie-Klassifikation, mit hohen POC- und niedrigen TDP-Konzentrationen. Gleichzeitig handelt es sich aber auch um die Gruppe von Seen mit der geringsten mittleren Tiefe. Es besteht also ein deutlicher Zusammenhang zwischen einem morphometrischen und trophischen Parametern. Die geringe mittlere Tiefe erlaubt eine intensive windinduzierte Durchmischung und erhöht vermutlich die POC-Konzentrationen aufgrund der Resuspension

von Sediment. Die POC-Konzentrationen würden in diesem Fall wesentlich vom abgestorbenen Material geprägt, und die produktionssteuernde Wirkung des TDP ist dabei von untergeordneter Bedeutung.

In Klasse 4 werden ebenfalls Seen gruppiert, die auch in den vorangegangenen Klassifikationen weitgehend schon in einer Klasse zu finden waren und die sich durch hohe TDP-Werte bei gleichzeitig geringen POC- und TDN-Werten sowie eine sehr hohe mittlere Tiefe auszeichnen. Diese Seen bilden im Sommerhalbjahr eine stabile Schichtung aus. Durch Sedimentation und Rücklösung wird Phosphor während dieser Zeit im Hypolimnion akkumuliert und nach der Auflösung der Thermokline in den gesamten Wasserkörper eingemischt. Die Phosphorkonzentrationen steigen dadurch bis in den Winter hinein an und verbleiben aufgrund der meist sehr schwachen Zehrung infolge von Primärproduktion, bis zum Frühjahr auf diesem hohen Niveau, wie am Beispiel des Belauer Sees zu sehen ist (Schernewski & Wetzel 1996, Schernewski & Schulz 1999). Die große Tiefe ist zudem ein Schutz vor starker Sediment-Resuspension, so daß die POC-Konzentrationen vermutlich geringer sind und der Anteil des Detritus am POC weit geringer sein dürfte als bei den flachen Seen der Klasse 3.

Die sommerliche Produktion in diesen Seen wird deutlich geringer sein als aufgrund der winterlichen P-Konzentrationen anzunehmen ist, da sich der P-Mangel während des Sommers durch anhaltende Sedimentation, bei gleichzeitig unterbundener Nachlieferung aufgrund der Thermokline, steigert und die Produktion limitiert. Das eher kleine Einzugsgebiet scheint ein wesentlicher Grund für die vergleichsweise geringen TDN-Konzentrationen zu sein, da das agrarisch genutzte Einzugsgebiet die wesentliche Stickstoffquelle für die meisten Seen Schleswig-Holsteins darstellt.

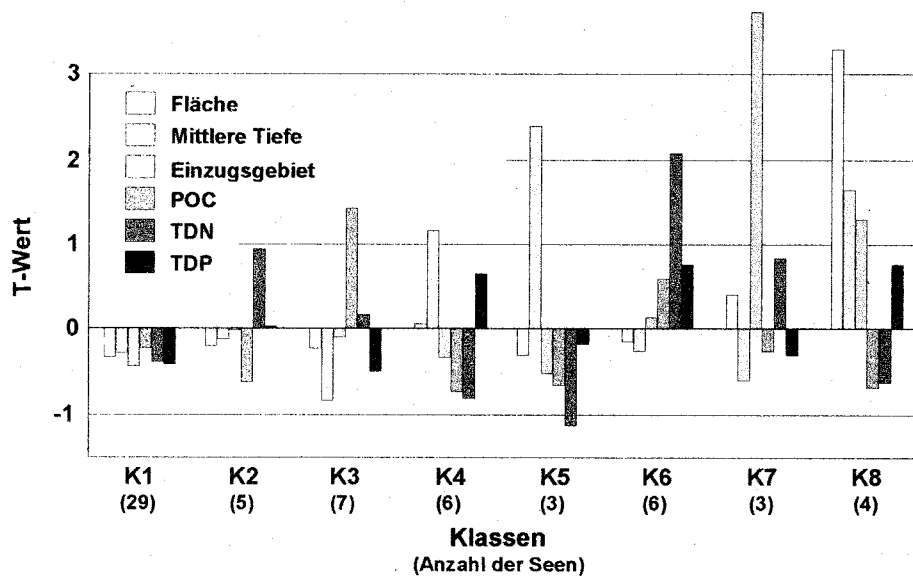


Abb. 3.1.13: Differenzen zwischen den Mittelwerten der Klassen und der Grundgesamtheit in Relation zur Standardabweichung (T-Wert) für die Variablen: Oberfläche, mittlere Tiefe und Einzugsgebiet sowie TOC (Total Organic Carbon), TDN (Total Dissolved Nitrogen) und TDP (Total Dissolved Phosphorus). Die Zuordnung der Seen zu den Klassen ergibt sich aus Abb.3.1.12.

In den drei Seen der Klasse 5 ist eine ähnliche Ausprägung der Parameter zu beobachten wie in Klasse 4. Der deutlich größeren mittleren Tiefe steht allerdings eine durchschnittliche TDP-Konzentration gegenüber. Diese schwankt zu stark zwischen den einzelnen Seen, um eine weiterführende kausale Interpretation zuzulassen. Die Klasse 6 vereint alle stark mit TDN und TDP belasteten Seen,

die in der Trophie-Klassifikation die Klassen 7 und 8 bilden und sich durch mittleremorphometrische Eigenschaften auszeichnen. In den Seen der Klasse 7 spiegelt sich die bereits angesprochene Bedeutung des Einzugsgebietes für die TDN-Konzentrationen wider. Die drei Seen mit großem Einzugsgebiet weisen deutlich erhöhte Stickstoff-Konzentrationen auf. In der letzten Klasse 8 sind, wie schon in der Klassifikation der Morphometrie, die sehr großen Seen mit überdurchschnittlicher mittlerer Tiefe und großem Einzugsgebiet zusammengefaßt. Diese Eigenschaften überwiegen gegenüber den eher heterogen ausgeprägten hydrochemischen Parametern.

3.1.3.3 Repräsentanten der Gewässer-Eigenschaften

Um allgemeine Aussagen über die einzelnen Klassen von Seen zu konkretisieren, ist die Auswahl von Repräsentanten für die einzelnen Klassen sinnvoll. Der Repräsentant sollte möglichst genau die mittleren Klasseneigenschaften bezüglich der 6 Parameter widerspiegeln. Eine detaillierte Analyse der Eigenschaften des Repräsentanten erlaubt mit Einschränkungen eine Übertragung der Ergebnisse auf die anderen Seen dieser Klasse. Die Untersuchung repräsentativer Seen reduziert den Untersuchungsaufwand, erhält aber gleichzeitig, da Repräsentanten für alle Klassen ausgewählt werden, die wesentlichen Informationen über alle bedeutenden Entwicklungsrichtungen.

Zur Auswahl repräsentativer Seen ist ein Maß erforderlich, welches den Vergleich zwischen Einzelobjekten und Klassen von Seen bzw. der Grundgesamtheit aller Seen ermöglicht und dabei den unterschiedlichen Konzentrationen der verschiedenen Parameterrechnung trägt. Ein solches Maß stellt der auf dem T-Wert basierende T-Index dar.

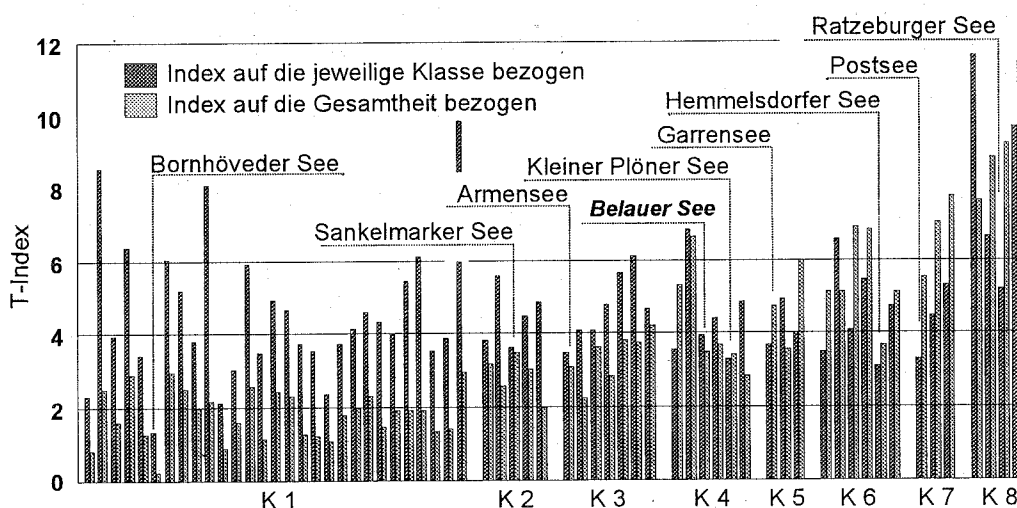


Abb. 3.1.14: Darstellung der T-Indizes für jeden See aufgrund aller Parameter (TOC, TDN, TDP, Oberfläche, mittlere Tiefe und Einzugsgebiet) in Bezug auf die mittleren Eigenschaften aller Seen bzw. zu den mittleren Eigenschaften der entsprechenden Klasse aller Parameter (TOC, TDN, TDP). Je geringer der T-Index eines Sees, desto stärker repräsentiert er die mittleren Eigenschaften der Gesamtheit bzw. seiner Klasse. In diesem Fall stellt der Bornhöveder See den besten Repräsentanten für die Gesamtheit der Seen und für die Klasse 1 dar und die übrigen 7 aufgeführten See stellen die besten Repräsentanten für die anderen Klassen dar. Der Belauer See ist zusätzlich aufgeführt.

Abb. 3.1.14 zeigt den T-Index für alle Seen, einmal auf die Gesamtheit aller Seen bezogen und einmal auf die einzelnen Seen der Klassen bezogen. Mit Hilfe dieser Abbildung kann der für die Gesamtheit und der für eine Klasse repräsentativste See ausgewählt werden. In Bezug auf die

mittleren Eigenschaften aller Seen stellt der Bornhöveder See den weitaus besten Repräsentanten dar. Gleichzeitig bildet er auch den besten Repräsentanten für die Seen der Klasse 1. Für die übrigen Klassen stellen der Sankelmarker See, der Armensee, der Kleine Plöner See, der Garrensee, der Hemmelsdorfer See, der Postsee und der Ratzeburger See die besten Repräsentanten dar. Diese acht Seen sind für intensivierete Analysen ihrer Eigenschaften und der Abhängigkeiten zwischen einzelnen Parametern prädestiniert.

Im Rahmen dieser Arbeit ist vor allem die Einschätzung der Eigenschaften des Belauer Sees von Interesse. Bezüglich der hydrochemischen Parameter POC, TDN und TDP weichen die Eigenschaften des Belauer Sees deutlich von denen des Großteils aller Seen (Klassen 1 und 2) ab, wodurch er in der Klasse 4 zu finden ist. Die Abweichungen betreffen weniger POC und TDN, sondern vor allem TDP. Mit 0,1 mg/l sind die winterlichen Konzentrationen im Belauer See erheblich höher als in den Seen der Klassen 1 und 2, die 0,04 mg/l TDP aufweisen, oder gegenüber dem Median aller Seen von 0,03 mg/l TDP.

Auch im Hinblick auf die Morphometrie kann der Belauer See nicht als durchschnittlich bezeichnet werden. Er befindet sich in der Klasse 5, der elf weitere Seen angehören. Bei den Seen dieser Klasse handelt es sich um eher kleinere Seen mit kleinem Einzugsgebiet, aber einer deutlich erhöhten mittleren Wassertiefe. Während der Median aller Seen bezüglich der mittleren Tiefe bei 4,5 m und bezüglich des Einzugsgebietes bei 11,5 km² liegen, weist der Belauer See 9 m mittlere Tiefe und ein Einzugsgebiet von 4 km² auf. Demgegenüber ist der Bornhöveder See als sehr typischer Vertreter der schleswig-holsteinischen Seen zu bezeichnen ist und auch der dem Belauer See vorgeschaltete Schmalensee sich bei allen Klassifikationen in der größten Klasse 1 befindet, muß der Belauer See als ein See mit großer mittlerer Tiefe, kleinem Einzugsgebiet und hohen TDP-Konzentrationen eingestuft werden. Die Ergebnisse und Abhängigkeiten werden in der Diskussion noch beleuchtet.

3.2 Die Zustandsentwicklung der Seen

Bei der Alterung unterliegt ein See einem anhaltenden Eintrag von Nährstoffen aus dem Umland und damit einer natürlichen Eutrophierung, die sich am Wandel der Sedimente erkennen läßt (MERILÄINEN et al. 1982, KÜMMERLIN 1991, ANDERSON & BATTARBEE 1992, MCCORMICK & CAIRNS 1994, ANDERSON 1994, 1995). Die Verstärkung der natürlichen Eutrophierung durch menschliche Aktivität reicht im Untersuchungsgebiet bis in das späte Neolithikum zurück (WIETHOLD & PLATE 1993). Mit der zunehmenden Rodung der Wälder und ackerbaulicher Landnutzung bis zur römischen Kaiserzeit hat sich dieser Prozeß vermutlich erheblich beschleunigt. Die Seen Ostholsteins unterliegen also schon seit nahezu 5000 Jahren einer langsamen Eutrophierung. Dieser Prozeß wurde lediglich während der siedlungsarmen und walddreichen Periode zwischen der Völkerwanderungszeit und dem 8. Jahrhundert unterbrochen, während der wahrscheinlich eine Reoligotrophierung stattfand.

Die Eutrophierung der Gewässer und die damit verbundene Problematik werden aber erst durch die dramatischen Nährstoffeinträge und die starken Veränderungen der Gewässer in diesem Jahrhundert offensichtlich. 1953 veröffentlichte OHLE den Artikel 'Der Vorgang rasanter Seenalterung in Holstein'. Beim Vergleich seiner Daten aus den 50er Jahren mit älteren Daten ostholsteinischer Seen (OHLE 1933, 1934), deren Untersuchung eine lange Tradition hat (u.a. APSTEIN 1894, UTERMÖHL 1925, THIENEMANN 1924), bemerkt er eine deutliche Zunahme der Primärproduktion, die Verschlechterung der Sauerstoffversorgung des Hypolimnions und die zunehmenden Konzentrationen an Schwefelwasserstoff im Hypolimnion, also wesentliche Merkmale einer Eutrophierung. Nach gründlicher Analyse kommt er zu dem Schluß, "...daß die Seen in den zwanziger Jahren durch die kulturell, insbesondere durch Ackerdüngung bedingte Zufuhr von Phosphaten eutrophiert worden sind." (OHLE, 1953a, S.157).

In diesem Kapitel soll ein Eindruck von der langfristigen Zustandsentwicklung der Bornhöveder Seenkette und der allgemeinen Entwicklung der Seen in Schleswig-Holstein während der vergangenen Jahrzehnte gegeben werden. Hierfür wird auf die Daten des Seenkontrollmeßprogramms des Landes Schleswig-Holstein zurückgegriffen. Unter Verwendung der Clusteranalyse werden die Entwicklungstrends von 29 Seen seit 1983 aufgezeigt und mit denen im Belauer See und in der Bornhöveder Seenkette verglichen. Dabei wird die Repräsentativität der in der Bornhöveder Seenkette beobachteten Entwicklung analysiert.

3.2.1 Cluster-Analyse der Seenentwicklung in Schleswig-Holstein

Aufbauend auf die numerische Klassifikation des Gewässerzustands (Kap. 3.1) wird die Clusteranalyse hier zur Untersuchung eines Prozesses eingesetzt. Über eine Klassifikation der Konzentrationsdifferenzen zwischen den 80er und 90er Jahren, werden die unterschiedlichen Entwicklungsrichtungen der Seen während dieser Periode untersucht. Durch die Klassifikation sollen Seen mit einer außergewöhnlichen Entwicklung segregiert und Seen, die für größere Gruppen mit ähnlichen Eigenschaften repräsentativ sind, ausgewählt werden. Ziele sind einerseits die Analyse der verschiedenen Entwicklungsrichtungen und andererseits die Reduktion der Anzahl der zur Beschreibung dieser Entwicklung zu betrachtenden Seen.

Abb.3.2.1 zeigt zunächst, der Vollständigkeit halber, die Ergebnisse der Zustandsklassifikationen in Form von Dendrogrammen. Leider stehen nur von 29 Seen Daten seit 1983 zur Verfügung. Den Klassifikationen liegen die Mittelwerte der Konzentrationen eines jeden Parameters der Jahre 1983-85 bzw. 1992-93 zugrunde. Anders als in Kapitel 3.1 konnte aufgrund mangelnder

Zuverlässigkeit der Daten POC nicht verwendet werden, und es mußte auf TOC zurückgegriffen werden.

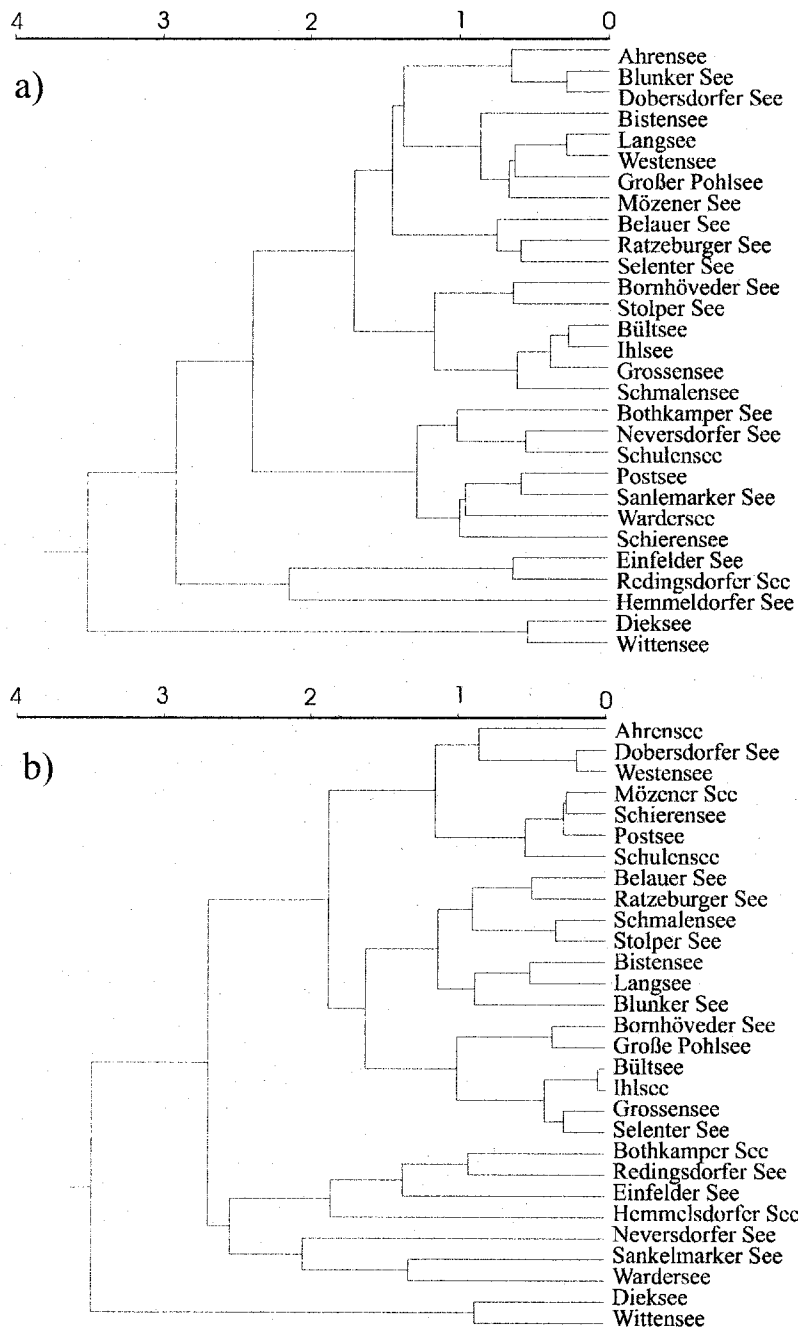


Abb. 3.2.1 Dendrogramme der hierarchisch-agglomerativen Klassifikation (Average Linkage, euklidische Distanz) von 29 schleswig-holsteinischen Seen auf der Basis der standardisierten Variablen TOC (Total Organic Carbon), TDN (Total Dissolved Nitrogen) und TDP (Total Dissolved Phosphorus) nach Daten des LaWaKü (1985, 1986, 1994, 1995). a) Mittelwerte der Jahre 1983 bis 1985, b) Mittelwerte der Jahre 1992 und 1993.

Im folgenden sind weniger die Struktur der Dendrogramme und die Zuordnung der einzelnen Seen zu verschiedenen Clustern selbst, als vielmehr die Veränderungen zwischen beiden Ergebnissen von Bedeutung. Es zeigt sich, daß einige Seen in beiden Dendrogrammen bereits zu einem frühen Zeitpunkt zu einer Klasse zusammengeführt werden. Sie sind sich also, was die Ausprägung der

Variablen TOC, TDN und TDP anbelangt, sowohl in den 80er als auch in den 90er Jahren ähnlich. Dies gilt beispielsweise für den Ahrensee und den Dobersdorfer See, den Ihlsee, Bültsee und Großensee oder den Dieksee und den Wittensee. Auch die Zusammensetzung der großen Gruppe zwischen Ahrensee und Großensee beinhaltet zu beiden Terminen in etwa die gleichen Seen.

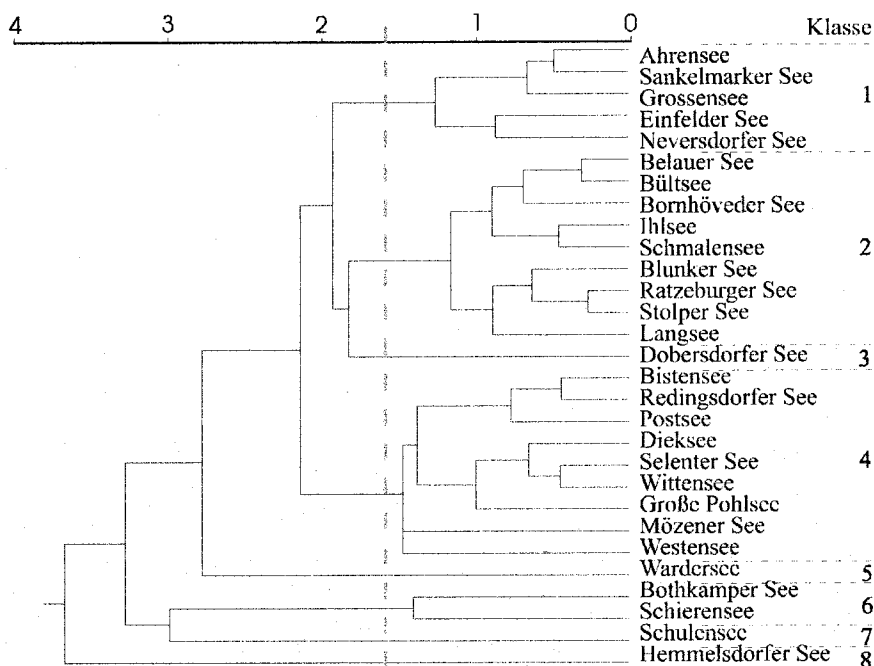


Abb. 3.2.2: Dendrogramm der hierarchisch-agglomerativen Klassifikation (Average Linkage, euklidische Distanz) von 29 schleswig-holsteinischen Seen auf der Basis der standardisierten Variablen TOC (Total Organic Carbon), TDN (Total Dissolved Nitrogen) und TDP (Total Dissolved Phosphorus). Grundlage der Klassifikation sind die Konzentrationsdifferenzen zwischen den Mittelwerten der Jahre 1983/84 und 1985 sowie den Mittelwerten von 1992 und 1993. Die Klassennummern 1 bis 8 (rechts) sowie die gestrichelte Linie verdeutlichen die Zuordnung der Seen zu den einzelnen Klassen.

Geht man davon aus, daß die Meßwerte die tatsächliche Situation in den Seen widerspiegeln, so haben sich die Seen in dem nahezu einen Jahrzehnt zwischen den Meßterminen bezüglich der Konzentrationen von TOC, TDN und TDP also nicht, oder in die gleiche Richtung verändert. Im Detail zeigen sich allerdings zahlreiche Abweichungen zwischen beiden Dendrogrammen, und eine Reihe von Seen findet sich in verschiedenen bzw. unterschiedlich zusammengesetzten Klassen wieder. Dies gilt beispielsweise für den Sankelmarker See, den Schulensee oder den Neverstorfer See. Die Konzentrationen der drei Parameter haben sich in diesen und mehreren anderen Seen zwischen den 80er und 90er Jahren offensichtlich in abweichender Weise verändert.

Die Analyse der Entwicklung der Seen zwischen den 80er und 90er Jahren ist mit Hilfe der numerischen Klassifikation möglich, indem nicht die Konzentrationen der drei Parameter, sondern die Konzentrationsdifferenzen zwischen den Mittelwerten von 1992/93-1983/85 für alle Parameter als Variablen zur Beschreibung der Seen herangezogen werden. Das Ergebnis dieser "Differenzklassifikation" ist in Abb 3.2.2 dargestellt. Im Dendrogramm werden bei einem Ähnlichkeitsmaß von 1,6 (in Abb.3.2.2 durch eine senkrechte, gestrichelte Linie markiert) insgesamt acht Klassen unterschieden. Die Klassen 3, 5, 7, 8 beinhalten nur jeweils einen See, während die Klassen 1,2, und 4 sich aus 5 bis 9 Seen zusammensetzen. In 38 % der Klassen finden sich 80 % der Seen, während sich die übrigen sechs Seen auf fünf Klassen verteilen. Dieses Klassifikationsergebnis bildet die Grundlage

für die folgenden Betrachtungen der Zusammensetzung und der Eigenschaften der einzelnen Klassen.

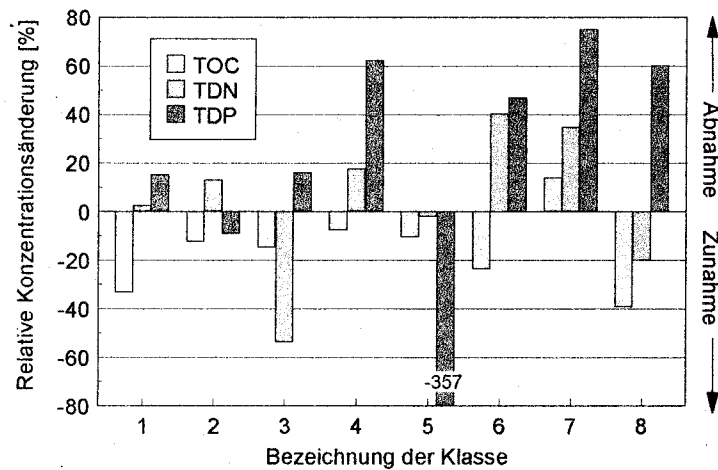


Abb. 3.2.3: Relative Konzentrationsänderung zwischen den 80er und 90er Jahren bezüglich der Parameter TOC (Total Organic Carbon), TDN (Total Dissolved Nitrogen) und TDP (Total Dissolved Phosphorus), aufgeschlüsselt nach den aus der Klassifikation der Konzentrationsdifferenzen resultierenden Klassen.

Vergleicht man die mittleren Konzentrationsdifferenzen zwischen den Jahren 1983/85 und 1992/93, so zeigt sich in den 29 Seen ein deutlicher Rückgang der Phosphorkonzentrationen (TDP) um 40 % von 0,068 auf 0,041 mg/l und ein Rückgang der Stickstoffkonzentrationen (TDN) um 13 % von 2,62 auf 2,28 mg/l. Dem steht eine Zunahme der Konzentrationen des organischen Kohlenstoffs (TOC) um 14 % von 9,3 auf 10,6 mg/l gegenüber. Diese Zunahme ist sowohl auf eine Erhöhung des gelösten als auch des partikulären Kohlenstoff-Anteils zurückzuführen. Die mittleren POC-Konzentrationen stiegen während dieser Zeit von 1,2 mg/l auf 1,9 mg/l. Diese Tendenzen spiegeln sich auch in den Medianen der Parameter wider, sind also nicht allein durch einzelne Seen mit extremen Zustandsänderungen verursacht.

Abb. 3.2.3 zeigt die relativen Veränderungen zwischen den Jahren 1983/85 und 1992/93, differenziert nach den acht aus der Differenz-Klassifikation resultierenden Klassen. Es fallen vor allem die Klassen 3 bis 8 durch extreme Änderungen bezüglich eines oder mehrerer Parameter auf. Die Klasse 3 besteht nur aus einem See, dem Dobersdorfer See, der sich durch eine extreme Abnahme der TDN-Konzentrationen von über 50 % deutlich von den anderen Seen unterscheidet. Die mit neun Seen vertretene Klasse 4 weist, ebenso wie die Klassen 6, 7 und 8, die jeweils nur aus einzelnen Seen, bzw. zwei Seen bestehen, eine sehr starke Abnahme der TDP-Konzentrationen auf. Die vier Klassen unterscheiden sich jedoch deutlich in den Konzentrationsveränderungen der übrigen beiden Parameter. Der Wardersee, als einziger Vertreter der Klasse 5, zeigt im Gegensatz zu allen anderen Klassen eine extreme Zunahme der TDP-Konzentrationen. Die Klassen 3 (Dobersdorfer See), 4 (Bothkamper See, Schierensee), 5 (Wardersee), 7 (Schulensee) und 8 (Hemmelsdorfer See) stellen Seen mit einer ungewöhnlichen Kombination der Konzentrationsänderungen bei den drei Parametern, oder mit extremen Änderungen eines Parameters dar. Sie bilden Ausreißer, deren rasante und ungewöhnliche Entwicklung sowohl aus wissenschaftlicher Sicht als auch im Hinblick auf den Gewässerschutz von besonderem Interesse ist bzw. sein kann.

3.2.2 Repräsentanten der Gewässer-Entwicklung

23 der Seen sind allein auf drei Klassen verteilt. Um nicht alle Seen bezüglich ihrer Eigenschaften und Entwicklung ansprechen zu müssen, ist, wie in Kap. 3.1, die Auswahl von Repräsentanten für die einzelnen Klassen sinnvoll. Der Repräsentant sollte möglichst genau die mittleren Klasseneigenschaften bezüglich der drei Parameter widerspiegeln. Zur Auswahl repräsentativer Seen wird der T-Wert als Kriterium zugrunde gelegt.

Abb. 3.2.4a dokumentiert die T-Werte der einzelnen Klassen bezüglich der drei Parameter. Zu deren Berechnung wird der Mittelwert der Klassen vom Mittelwert der Grundgesamtheit subtrahiert und das Ergebnis durch die Standardabweichung des betreffenden Parameters geteilt. Die Abbildung unterscheidet sich inhaltlich insofern von Abb.3.2.3, als daß die mittleren Veränderungen aller Seen für jeden Parameter durch die 0-Linie repräsentiert werden. Grundlage sind nachwievor die Konzentrations-Differenzen zwischen den Jahren 1983/85 und 1992/93 und die daraus resultierende Klasseneinteilung. Die dargestellten Balken zeigen, inwieweit sich die mittleren Konzentrationsveränderungen innerhalb der Klassen von der mittleren Entwicklung aller Seen, also einer Zunahme der TOC-Konzentrationen sowie einer Abnahme der TDN- und TDP-Konzentrationen, unterscheiden. Ein positiver T-Wert bedeutet, daß die Konzentrationsänderung der Klasse überdurchschnittlich ist, also eine stärkere Zunahme der TOC-Konzentration bzw. eine stärkere Abnahme der TDN und TDP-Konzentrationen aufweist.

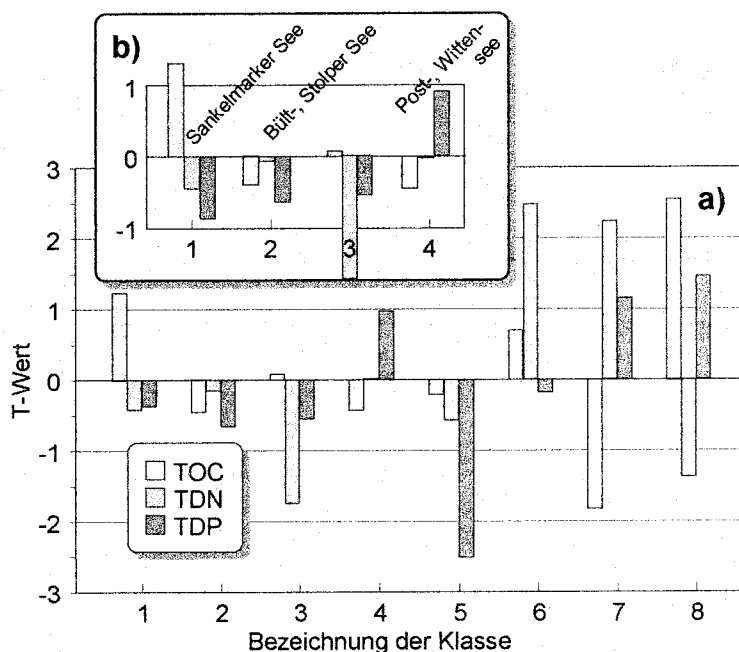


Abb. 3.2.4: a) Differenzen zwischen den Mittelwerten der Klassen und der Grundgesamtheit in Relation zur Standardabweichung (T-Wert) für die Variablen TOC (Total Organic Carbon), TDN (Total Dissolved Nitrogen) und TDP (Total Dissolved Phosphorus). Die Zuordnung der Seen zu den Klassen ergibt sich aus Abb.3. b) Zum Vergleich die T-Werte der besten Repräsentanten der Klassen 1, 2 und 4.

Die Verwendung von T-Werten ist insbesondere bezüglich der quantitativ dominierenden Klassen 1, 2 und 4 interessant, da sie den Vergleich von Einzelseen mit mehrere Seen umfassenden Klassen erlauben. Abb. 3.2.4b zeigt welche Einzelseen die Eigenschaften der drei größeren Klassen am besten repräsentieren. Kriterium ist eine möglichst gute Übereinstimmung zwischen den T-Werten

der einzelnen Seen mit denen der Klasse. Die Güte wurde durch Berechnung des T-Indexes bestimmt. Sie läßt sich durch Vergleich der Abb. 3.2.4a und b erkennen. Viele Klassen bestehen nur aus ein oder zwei Seen, so daß die Auswahl von Repräsentanten sinnlos ist.

Die Klasse 1 weist eine um 2 mg/l höhere TOC-Zunahme zwischen den Jahren 1983/85 und 1992/93 und gleichzeitig eine geringere Konzentrationsabnahme bei TDN und TDP gegenüber dem Mittel auf. Der Sankelmarker See stellt den besten Repräsentanten dieser Klasse dar, zeigt, wie aus Abb. 3.2.4b ersichtlich ist, jedoch leicht gegenüber dem Klassenmittel abweichende Eigenschaften. Die Seen der Klasse 2 sind denen der Klasse 1 in bezug auf TDN und TDP ähnlich, zeigen jedoch mit dem Mittelwert von 0,6 mg/l TOC gegenüber dem Mittelwert aller Seen von 1,4 mg/l TOC eine unterdurchschnittliche TOC-Zunahme. Sowohl der Bültsee als auch der Stolper See repräsentieren die Eigenschaften dieser Klasse sehr gut. Beide Seen zeigen nah beieinander liegende, sehr geringe T-Indices. Es kann also jeder der beiden Seen, oder besser sogar beide Seen, als Repräsentant für die Klasse verwendet werden. Dargestellt ist das Mittel aus den T-Werten beider Seen. Die Seen der Klasse 4 zeichnen sich vor allem dadurch aus, daß sie eine überdurchschnittliche Abnahme der P-Konzentrationen aufweisen. Der Post- und der Wittensee bilden beide gute Repräsentanten dieser Klasse. Bei der Darstellung wurde genauso verfahren wie im Falle des Bült- und Stolper Sees (s.o.).

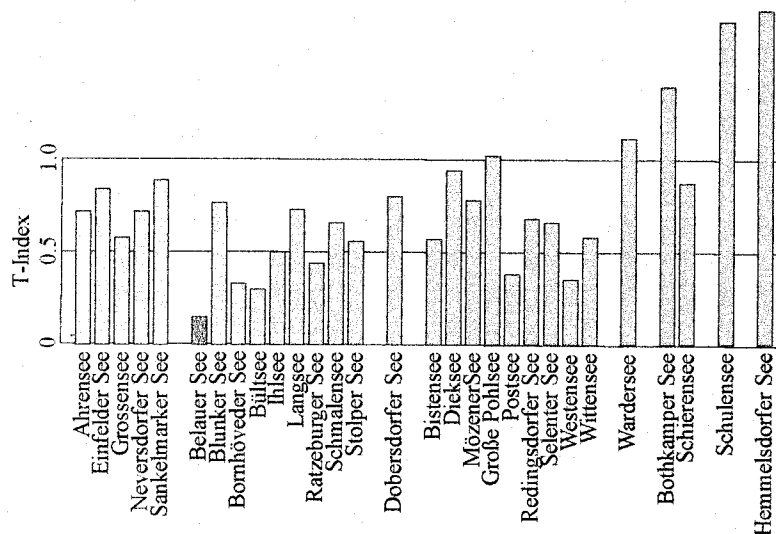


Abb. 3.2.5: Konzentrationsveränderungen einzelner Seen zwischen den 80er und 90er Jahren im Vergleich zur mittleren Veränderung aller Seen bezüglich aller Parameter (TOC, TDN, TDP). Je geringer der T-Index eines Sees, desto stärker repräsentiert seine Entwicklung zwischen den 80er und 90er Jahren die aller Seen. In diesem Fall stellt der Belauer See den besten Repräsentanten für die Gesamtheit der Seen dar

Der Zustand und dessen Veränderung der für die drei größeren Klassen ausgewählten Seen und die fünf anderen, aus Ausreißern bestehenden Klassen bedürfen einer eingehenden Untersuchung, von der hier jedoch abgesehen werden soll. Um sowohl die Möglichkeiten und Grenzen der numerischen Klassifikation im Hinblick auf die Entwicklung von Seen, als auch die beobachtete Zustandsänderung zwischen den Jahren 1983/85 und 1992/93 zu diskutieren, ist es sinnvoll, sich exemplarisch auf einen See zu beschränken. Hierfür bietet sich derjenige See an, der die mittleren Konzentrationsveränderungen aller Parameter und aller Seen am besten widerspiegelt. Als Maß für die Güte dieses Repräsentanten wird der T-Index gewählt. Es zeigt sich, daß der Belauer See mit 0,15, gefolgt vom Bültsee (0,3), mit Abstand den niedrigsten T-Index besitzt und die Gesamtentwicklung aller Seen am besten widerspiegelt (Abb.3.2.5). Auch die anderen Seen der Seenkette, wie

der Schmalen-, Bornhöveder und Stolper See weisen eine für die Gesamtheit der schleswig-holsteinischen Seen typische Entwicklung auf.

Abb.3.2.6 dokumentiert die Konzentrationsänderungen im Belauer See in Bezug auf die Parameter TOC, TDN und TDP im Vergleich zu den mittleren Veränderungen in allen 29 Seen. Während die Werte für TOC und TDN sehr gut übereinstimmen, zeigt der Belauer See bezüglich TDP eine geringere Abnahme der Konzentrationen während der Vergleichsperiode.

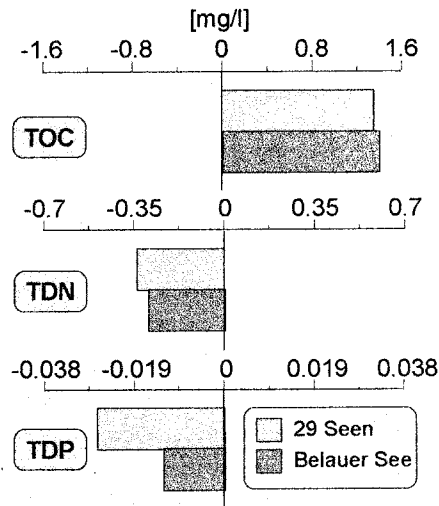


Abb. 3.2.6: Der Belauer See als Repräsentant der Entwicklung schleswig-holsteinischer Seen: Vergleich der Konzentrationsveränderungen von TOC, TDN und TDP im Belauer See gegenüber der mittleren Konzentrationsänderung der berücksichtigten 29 Seen. Die Abszissen-Skalierung entspricht bei allen Parametern +/- einer Standardabweichung.

3.2.3 Langfristige Trends in der Bornhöveder Seenkette

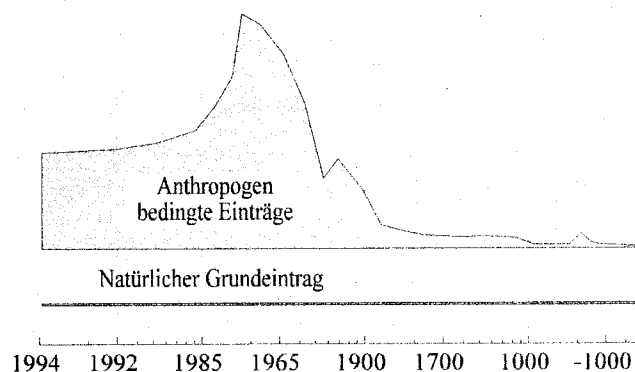


Abb. 3.2.7: Generalisierte Darstellung des natürlichen und des anthropogen bedingten Eintrags von Nährstoffen in die Seen der Bornhöveder Seenkette ab dem späten Neolithikum nach verschiedenen Quellen.

Abb. 3.2.6 zeigt eine generalisierte Darstellung der langfristigen anthropogen bedingten Nährstoffeinträge im Vergleich zum natürlichen Grundeintrag in die Bornhöveder Seenkette. Der Grundeintrag macht aktuell weniger als 2 % der Gesamteinträge aus und verdeutlicht die dramatische Erhöhung der Einträge in die Seenkette in diesem Jahrhundert. Hierbei überlagern sich längerfristige Prozesse, wie der Anstieg der Bevölkerung nach dem Krieg, der Anstieg der

landwirtschaftlichen Nutzungsintensität oder der Bau sowie die schrittweise Erweiterung von Kläranlagen, mit kurz- und mittelfristigen Prozessen im jeweiligen Einzugsgebiet der Seen, wie die Seespiegelabsenkung in den 30er Jahren, kriegsbedingte Eintragsrückgänge, der Eintrag großer Mengen von Straßenaushub oder Klärwerksunfälle.

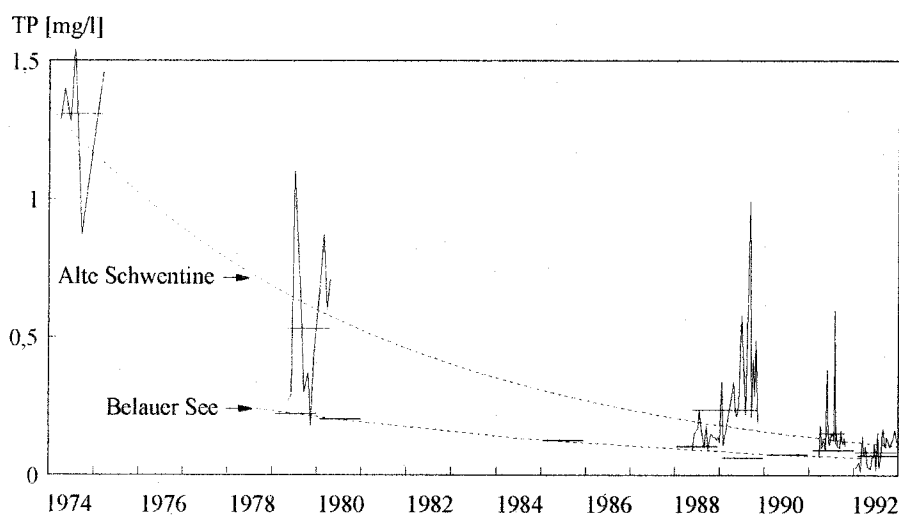


Abb. 3.2.8: Entwicklung der Konzentrationen von TP (Gesamt-Phosphor) am Zufluß der Alten Schwentine in den Bornhöveder See und im Belauer See während der vergangenen 20 Jahre. Graphik nach NAUJOKAT (1996) und Daten von BARKMANN (1989), MÜLLER (1981), HOFMANN (1981), MEFFERT & WULF (1987), LAWAKÜ (1982).

Für die Bornhöveder Seenkette kann von einer stark zunehmenden anthropogen bedingten Eutrophierung zu Beginn des Jahrhunderts ausgegangen werden. NAUJOKAT (1996) sieht die Hauptursache hierfür in den neugegründeten und sich rasch vergrößernden Meiereibetrieben in Bornhöved, deren Abwässer auch im Belauer See eutrophierende Wirkung gehabt haben dürften. Die steigenden Abwassermengen aus dem Meiereibetrieb sowie die wachsende Bevölkerung belasteten die Seenkette zunehmend, so daß die Seen in den 60er und 70er Jahren als stark eutrophiert angesehen werden müssen. Erst mit der Inbetriebnahme der Kläranlage in Bornhöved im Jahre 1974 endete die Einleitung ungeklärter Abwässer. Ab 1974 stehen vermehrt hydrochemische Daten verschiedener Autoren (HOFMANN 1975, MÜLLER 1974, MEFFERT & WULF 1987, LAMMEN 1988) und des Landesamtes für Wasserwirtschaft und Küsten (LAWAKÜ 1982) über die Seenkette und speziell den Belauer See zur Verfügung. Sie vermitteln einen Eindruck vom Verlauf der Belastung des Sees während der vergangenen beiden Jahrzehnte

Bei Phosphor zeigt sich eine drastische Abnahme der Konzentrationen in der Alten Schwentine während der vergangenen 20 Jahre (Abb. 3.2.8). Die dargestellten Konzentrationen beziehen sich allerdings nicht auf den Zufluß in den Belauer See, sondern in den ihm vorgeschalteten Bornhöveder See. Die Abnahme der Konzentrationen im Belauer See ist demgegenüber weit geringer und bestätigt die Ergebnisse des vorangegangenen Kapitels. Das beim Vergleich der 83/85er und 92/93er gewonnene Ergebnis eines leichten Rückgangs der Stickstoff-Konzentrationen läßt sich mit den ergänzenden Daten aus der Literatur weder belegen noch zurückweisen. Die erfaßten Fraktionen und die verwendeten Methoden weichen zu stark voneinander ab, um einen Vergleich zu erlauben. Der beobachtete Trend zu abnehmender Phosphorbelastung seit Mitte der 70er Jahre und stagnierender Belastung durch Stickstoff ist nicht nur im Belauer See, in der Bornhöveder Seenkette oder in den schleswig-holsteinischen Seen zu beobachten, sondern zeigt sich generell in den deutschen Gewässern (HAMM 1993).

3.3 Interannuelle Variabilitäten zwischen 1989 und 1994

3.3.1 Auswirkungen der Witterung auf die Hydrophysik

Meteorologische Einflußgrößen wie beispielsweise Windrichtung und -geschwindigkeit oder Strahlung können direkt oder indirekt über physikalische Prozesse und Strukturen im Wasserkörper für interannuelle Variabilitäten hydrochemischer und biologischer Parameter im See verantwortlich sein. Diese steuernde Funktion kann in höchst unterschiedlichem zeitlichen Scale stattfinden: Sowohl die Jahresmittel klimatischer Größen und der Witterungsverlauf über Wochen und Monate innerhalb eines Jahres als auch Stunden bis Tage dauernde Wetterereignisse können prägend wirken. Im folgenden stehen die Bedeutung von Jahresmitteln klimatischer Größen sowie der Einfluß von über Monate anhaltenden Witterungsverläufen auf die Prozesse im See im Vordergrund.

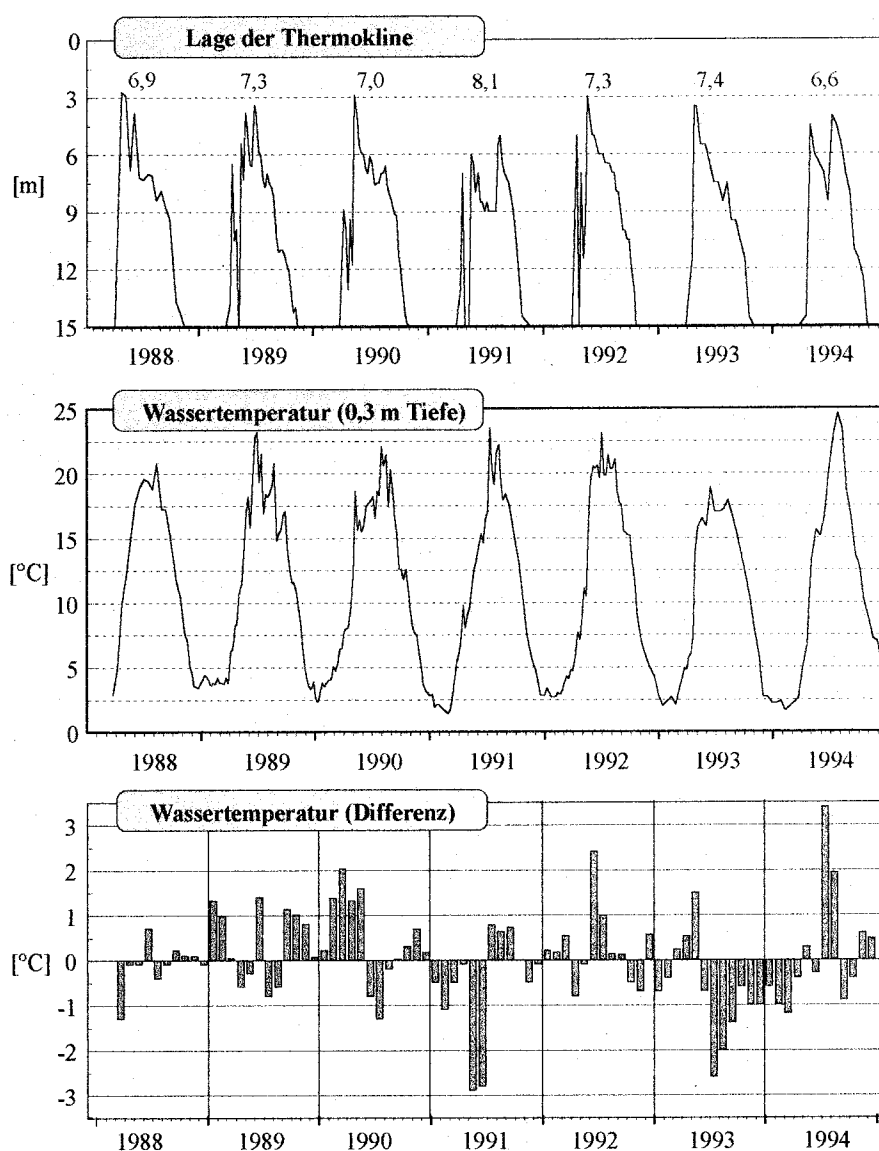


Abb. 3.3.1: Jahressgänge der Lage der Thermokline (Maximum des vertikalen Temperaturgradienten) unter der Wasseroberfläche mit Angabe der mittleren Thermoklinenlage zwischen Mai und September; Jahressgänge der Temperatur nahe der Wasseroberfläche und Differenzen der Monatsmittel der Temperatur gegenüber dem Mittel der Jahre 1988 bis 1994 im zentralen Belauer See.

Zwischen meteorologischen Größen wie der Globalstrahlung, der Windgeschwindigkeit oder der Lufttemperatur und hydrophysikalischen Größen wie der Wassertemperatur und der Mischungstiefe besteht ein enger Zusammenhang (Tab. 3.3.1). Besonders der parallele Verlauf der Luft- und Wassertemperaturen ist in allen Jahren auffällig. 1993 sind beispielsweise die Wassertemperaturen im Winter und Frühjahr erhöht und im Herbst und Sommer deutlich geringer als das Mittel, eine Abfolge, die sich auch in den Lufttemperaturen zeigt. Hierbei muß berücksichtigt werden, daß sich das Mittel lediglich aus den sieben Untersuchungsjahren bildet und keinen langfristigen Mittelwert darstellt.

Der Einfluß von Strahlung und Lufttemperatur auf die Wassertemperaturen und die Mischungstiefe (Obergrenze der Thermokline) ist deutlich. Beides wird zudem aber auch der Windgeschwindigkeit und -richtung geprägt. Abb. 3.3.1 verdeutlicht den Zusammenhang zwischen der Lage der Thermokline und den Wassertemperaturen zwischen 1988 und 1994.

Tabelle 3.3.1 zeigt neben diesen Abhängigkeiten auch die erhebliche Bedeutung der klimatischen und hydrophysikalischen Parameter für die Produktion und Biomasse im See. Sowohl die Lufttemperatur als auch die Globalstrahlung, die Windgeschwindigkeit, die Wassertemperatur und die Mischungstiefe weisen deutliche Beziehungen zu den oberflächennahen Chlorophyll-Konzentrationen im See auf. Aufgrund der zahlreichen Abhängigkeiten und Wechselwirkungen ist der multiple Korrelationskoeffizient zwischen allen diesen Größen und der Chlorophyll-Konzentration mit $r = 0,53$, $n = 60$ nur wenig größer als die Abhängigkeit der Chlorophyll-Konzentration von einzelnen Größen, wie etwa der Wassertemperatur ($r = 0,47$). 27 % ($r^2 = 0,27$) der Gesamtvarianz der Konzentration des Chlorophylls lassen sich durch die in der Tabelle gezeigten meteorologischen und hydrophysikalischen Größen linear erklären.

Tabelle 3.3.1: Korrelationskoeffizienten (PEARSON) zwischen meteorologischen und physikalischen Größen sowie der Chlorophyllkonzentration im Belauer See. Der Analyse liegen 60 Monatsmittelwerte der Jahre 1989 bis 1993 zugrunde ($n = 60$). Beim Niederschlag und der Globalstrahlung handelt es sich um Monatssummen. Es wurden die Wassertemperatur in 0,3 m und die Chlorophyll-Konzentration in 1 m Wassertiefe zugrundegelegt. Die Mischungstiefe gibt die Mächtigkeit des Epilimnions, also die ständig durchmischte Zone an. In der schichtungsfreien Periode wurden 26 m angenommen. Es wurden vor der Korrelation keine Datentransformationen vorgenommen.

	<i>Lufttp.</i>	<i>Nieders.</i>	<i>Global.</i>	<i>Wind</i>	<i>Wassert.</i>	<i>Misch.</i>	<i>Chloro.</i>
Lufttemperatur	1,00						
Niederschlag	0,19	1,00					
Globalstrahlung	0,85	-0,08	1,00				
Windgeschwindigkeit	-0,59	0,04	-0,56	1,00			
Wassertemperatur	0,96	0,18	0,81	-0,70	1,00		
Mischungstiefe	-0,92	-0,09	-0,86	0,70	-0,95	1,00	
Chlorophyll-a	0,48	0,23	0,39	-0,37	0,47	-0,46	1,00

Es bleibt festzuhalten, daß die berücksichtigten meteorologischen Größen innerhalb und zwischen den Untersuchungsjahren eine starke Variabilität aufweisen. Sie beeinflussen direkt oder indirekt über hydrophysikalische Prozesse im Wasserkörper zahlreiche hydrochemische und biologische Abläufe und sind damit wesentlich für deren Variabilität verantwortlich. In Übereinstimmung mit Untersuchungen von ADRIAN et al. (1995) im Berliner Heiligensee weisen die Untersuchungsjahre vor allem erhöhte Lufttemperaturen während des Winters und Frühjahrs auf. Der Sommer und der

Herbst, mit Ausnahme von 1993, zeigen keine systematischen Veränderungen. Auffällig ist die ausgeprägte Parallelität zwischen den Luft- und Wassertemperaturen.

3.3.2 Die Variabilität der Hydrochemie und des Chlorophylls im Belauer See

Bevor auf die einzelnen Jahresgänge hydrochemischer Parameter eingegangen wird, sollen kurz die in Tab. 3.3.2 dargestellten zeitgewichteten Jahresmittel verschiedener hydrochemischer und trophierelevanter Parameter in 0,3 m Wassertiefe im zentralen Belauer See zwischen 1989 und 1994 und ihre Implikation angesprochen werden.

Die langfristige Entwicklung der Belastungssituation des Belauer Sees weist eine zunächst deutliche Abnahme der Phosphorkonzentrationen in den 70er und 80er Jahren und einen Übergang zu einer Stagnation der Konzentrationen in den 90er Jahren auf. Die Entwicklung der Stickstoffkonzentrationen konnte demgegenüber nicht zuverlässig abgeschätzt werden, und bezüglich der Primärproduktion lagen keine Daten vor. Es kann aber davon ausgegangen werden, daß der drastische Rückgang der P-Konzentrationen auch zu einer deutlichen Verringerung der Primärproduktion geführt haben dürfte. Wie setzt sich diese Entwicklung zwischen 1989 und 1994 nun fort?

Tab. 3.3.2: Jahresmittelwerte hydrochemischer Parameter in 0,3 m Wassertiefe im zentralen Belauer See zwischen 1989 und 1994. Zusätzlich sind die minimale Sichttiefe nach SECCHI und die maximale Chlorophyll-Konzentration als weitere Trophieindikatoren für alle Jahre angegeben. Die Angaben sind zeitgewichtet und basieren auf 30 bis 52 Messungen pro Jahr. Die Chlorophylldaten stammen von LANDMESSER (1993) und BARKMANN (unveröff.).

Parameter	Einheit	1989	1990	1991	1992	1993	1994
Silizium	[mg/l]	2,62	2,43	2,54	1,80	1,56	
NO ₃ -N	[mg/l]	0,66	0,35	0,30	0,47	0,51	
NH ₄ -N	[mg/l]	0,18	0,37	0,35	0,19	0,18	
TDN	[mg/l]	1,92	1,44	1,20	1,08	0,95	
TN	[mg/l]	2,2	1,6	1,4	1,2	1,1	
PO ₄ -P	[mg/l]	0,020	0,041	0,059	0,041	0,021	
TDP	[mg/l]	0,033	0,051	0,075	0,061	0,044	
TP	[mg/l]	0,053	0,065	0,106	0,091	0,072	
Sichttiefe (Secchi)	[m]	1,98	2,28	2,22	1,99	2,36	1,93
Sichttiefe (Min.)	[m]	0,75	0,75	0,9	0,7	1,25	0,8
Sauerstoff	[%]	102	102	102	103	100	108
Temperatur	[°C]	10,9	11,1	9,9	10,7	9,9	10,7
Leitfähigkeit	[µS/cm]	349	355	363	356	373	359
pH	[-]	8,54	8,47	8,44	8,37	8,47	8,45
Alkalinität	[mmol/l]	1,75	1,81	1,90	1,82	1,99	1,85
Chlorophyll-a	[µg/l]	20	26	21	14	18	9
Chl.-a (Max.)	[µg/l]	65	140	62	27	71	50

Verfolgt man zunächst die Entwicklung der mittleren Chlorophyll-Konzentration während der fünf Jahre, so zeigt sich ein deutlicher Trend zu einer Verringerung der mittleren Biomasse im See. Die Abnahme ist so deutlich, daß sich, sofern sich diese Entwicklung nur wenige Jahre fortsetzt würde, ein Übergang vom eutrophen in den mesotrophen Zustand denkbar wäre. Die mittlere Konzentration an Chlorophyll ist allerdings nur einer, wenngleich der bedeutendste, der insgesamt 5 Trophieindikatoren nach der Klassifikation der OECD (1982). Dieser Trend in Richtung eines mesotrophen Zustands wird durch die anderen Trophieindikatoren, wie die maximalen Chlorophyll-Konzentrationen während eines Jahres, die mittlere und die minimale Sichttiefe (nach SECCHI) oder die Phosphorkonzentrationen nicht bestätigt. Zieht man weitere für die mittlere Biomasse im Belauer See relevante Nährstoffe wie Silizium und Stickstoff ergänzend heran, so erkennt man

sowohl beim Silizium als auch beim Gesamt-Stickstoff (TN) eine zur mittleren Chlorophyll-Konzentration parallele Abnahme über die Untersuchungsjahre.

Es stellt sich die Frage, ob die Daten der letzten Jahre den Schluß zulassen, daß sich der Belauer See in Richtung auf einen mesotrophen Zustand hin entwickelt? Die Frage muß mit nein beantwortet werden, da selbst die Jahresmittelwerte aller Parameter eine außerordentlich hohe interannuelle Variabilität aufweisen, wodurch die Ableitung von Trends auf der Basis fünfjähriger Messungen sehr problematisch ist. Es bleibt die Frage nach der Ursache für die extreme Variabilität dieser sehr zuverlässigen Mittelwerte. Variabilitäten zwischen den Untersuchungsjahren sind ein generell beobachtetes, von See zu See in seiner Intensität variierendes Phänomen (TILZER et al. 1991, KOZERSKI et al. 1993, PERROW et al. 1994).

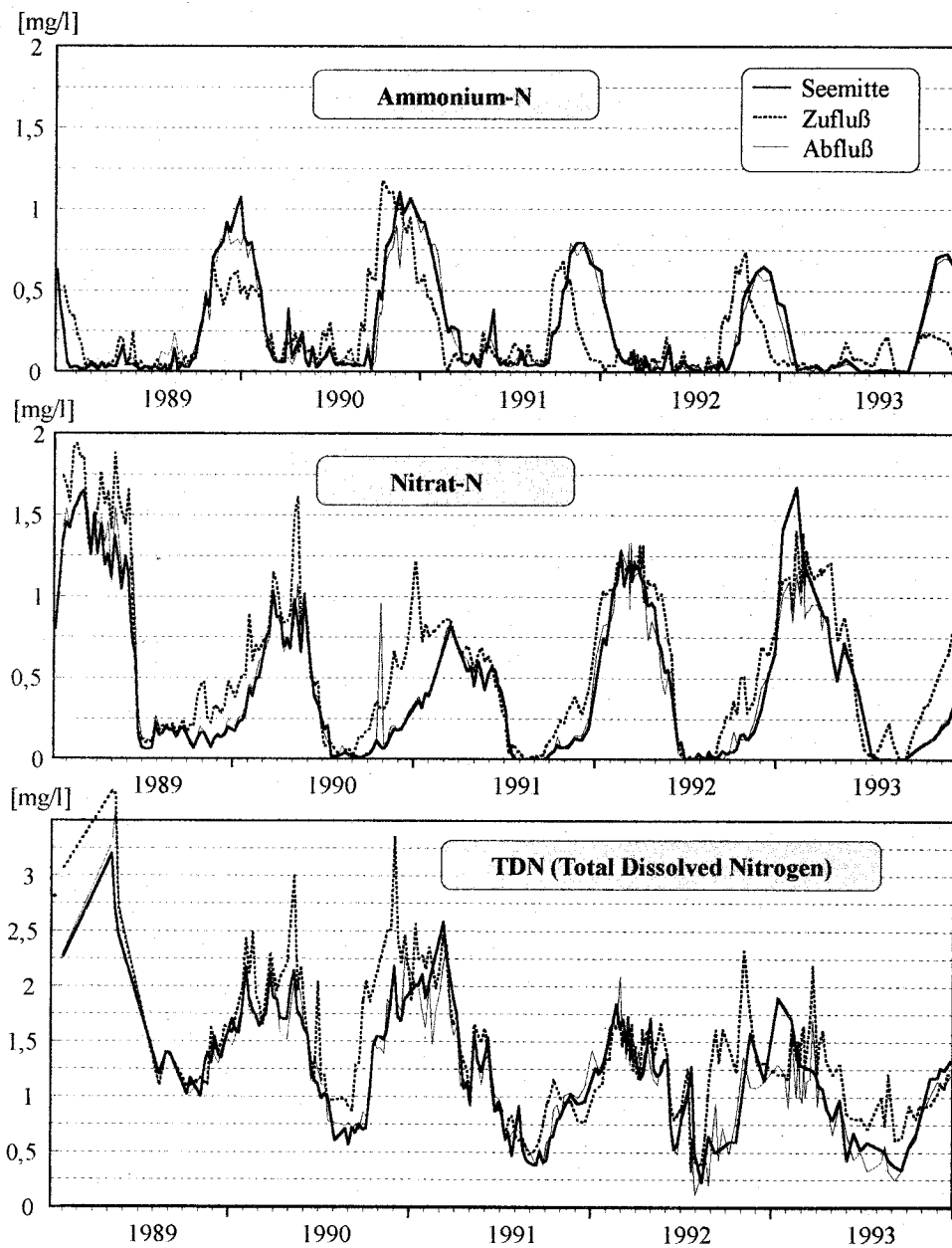


Abb. 3.3.2: Verlauf der Konzentrationen verschiedener Stickstofffraktionen im zentralen Belauer See sowie an seinem Zu- und Abfluß zwischen 1989 und 1993 in 0,3 m Tiefe.

Für eine Diskussion des Ausmaßes der interannuellen Variabilität und ihrer Konsequenzen für langfristige Trends im See ist es notwendig, über die Betrachtung von Jahresmittelwerten hinauszugehen und die intraannuelle Dynamik über alle Jahre zu berücksichtigen. Die folgenden Abbildungen zeigen den mehrjährigen Konzentrationsverlauf für wesentliche Parameter im zentralen Belauer See sowie an seinem Zu- und Abfluß.

Die Stickstofffraktionen zeigen einen ausgeprägten Jahresgang mit maximalen oberflächennahen Konzentrationen im Winter nach dem Einsetzen der Vollzirkulation (Abb. 3.3.2). Hierfür ist in erster Linie die Einmischung der im Hypolimnion akkumulierten Stickstoffverbindungen verantwortlich. Die im flacheren Schmalensee früher einsetzende Vollzirkulation sorgt für ein früheres Konzentrationsmaximum im Zufluß des Belauer Sees. Etwa 10 % des Stickstoffs liegen im Mittel im Belauer See in partikulärer, organischer Form vor. Er ist zumeist in Phytoplankton und abgestorbenem Material, dem Detritus, gebunden. Die im Laufe der Jahre an den Chlorophyll-Konzentrationen scheinbar zu beobachtende Abnahme der Phytoplankton-Biomasse sollte demnach ebenfalls zu einer Abnahme des partikulären, organischen Stickstoffs führen. Der Rückgang des Gesamt-Stickstoffs von 2,2 mg/l (1989) auf 1,1 mg/l (1993) verläuft analog zu dem des in Abbildung 3.3.2 dargestellten TDN. Die Veränderungen der Chlorophyll-Konzentrationen, sind nicht ausreichend, um die zu beobachtende starke Abnahme des gesamten Stickstoffs zu erklären. Betrachtet man einzelne Fraktionen wie Ammonium oder Nitrat, so ist keine Tendenz zu erkennen. Die Summe aus den beiden anorganischen Fraktionen dagegen zeigt zwischen 1989 und 1994 keine starke interannuelle Variabilität und eine leichte Abnahme von 84 µg N/l auf 69 µg N/l.

Die anorganischen Fraktionen verschieben sich von Jahr zu Jahr erheblich zueinander, was allerdings nur geringe Auswirkung auf die Summe aus beiden hat. Daraus wird deutlich, daß die Nitrat-Konzentration allein kein Indikator für die Beschreibung langfristiger Änderungen von TN-Konzentrationen darstellt. Die rückläufige Tendenz der N-Konzentrationen zwischen 1989 und 1993 ist in erster Linie beim TDN zu beobachten und vor allem bei der gelösten organischen Fraktion. Es kann also festgehalten werden, daß der Rückgang der Stickstoff-Konzentrationen seine Ursache nicht in der Abnahme der Biomasse hat. Umgekehrt sind die Konzentration und das Angebot an anorganischen pflanzenverfügbaren Stickstoffverbindungen geringfügig zurückgegangen, was bei dem aktuellen N-Angebot aber auch keine wesentliche Auswirkung auf die mittlere jährliche Biomasse haben dürfte.

Die Phosphorkonzentrationen weisen eine extreme Variabilität zwischen den Jahren auf (Abb.3.3.3). Im Sommer, zu Zeiten hohen Phosphorbedarfs der Primärproduzenten, sinken die Konzentrationen an gelöstem reaktiven Phosphor im Epilimnion in jedem Jahr unter 0,003 mg/l. Erhebliche Unterschiede zwischen den einzelnen Jahren bestehen vielmehr zwischen den Konzentrationen im Winter. Ähnlich wie schon für Stickstoff geschildert, werden mit dem Auflösen der Thermokline im Spätherbst, die im Hypolimnion während des Sommers akkumulierten Phosphormengen im gesamten See verteilt. Dadurch ergibt sich ein drastischer Anstieg der nahe der Wasseroberfläche gemessenen Konzentrationen.

Die maximal erreichten Konzentrationen variieren erheblich: im Winter 89/90 werden beispielsweise 0,07 mg SRP/l und ein Jahr später über 0,15 mg SRP/l erreicht. Diese Unterschiede beeinflussen die Jahresmittel der Konzentrationen massiv, wenngleich die Phosphorverfügbarkeit während des Sommers in allen Jahren ähnlich ist.

Die Konzentrationen des gelösten Siliziums zeigen nur während des Auftretens der Diatomeen im Winter und vor allem im Frühjahr eine enge wechselseitige Beziehung zur Phytoplankton-Biomasse

(Abb. 3.3.3). Dabei sinken die Konzentrationen im Frühjahr teilweise bis deutlich unter 0,02 mg Si/l ab.

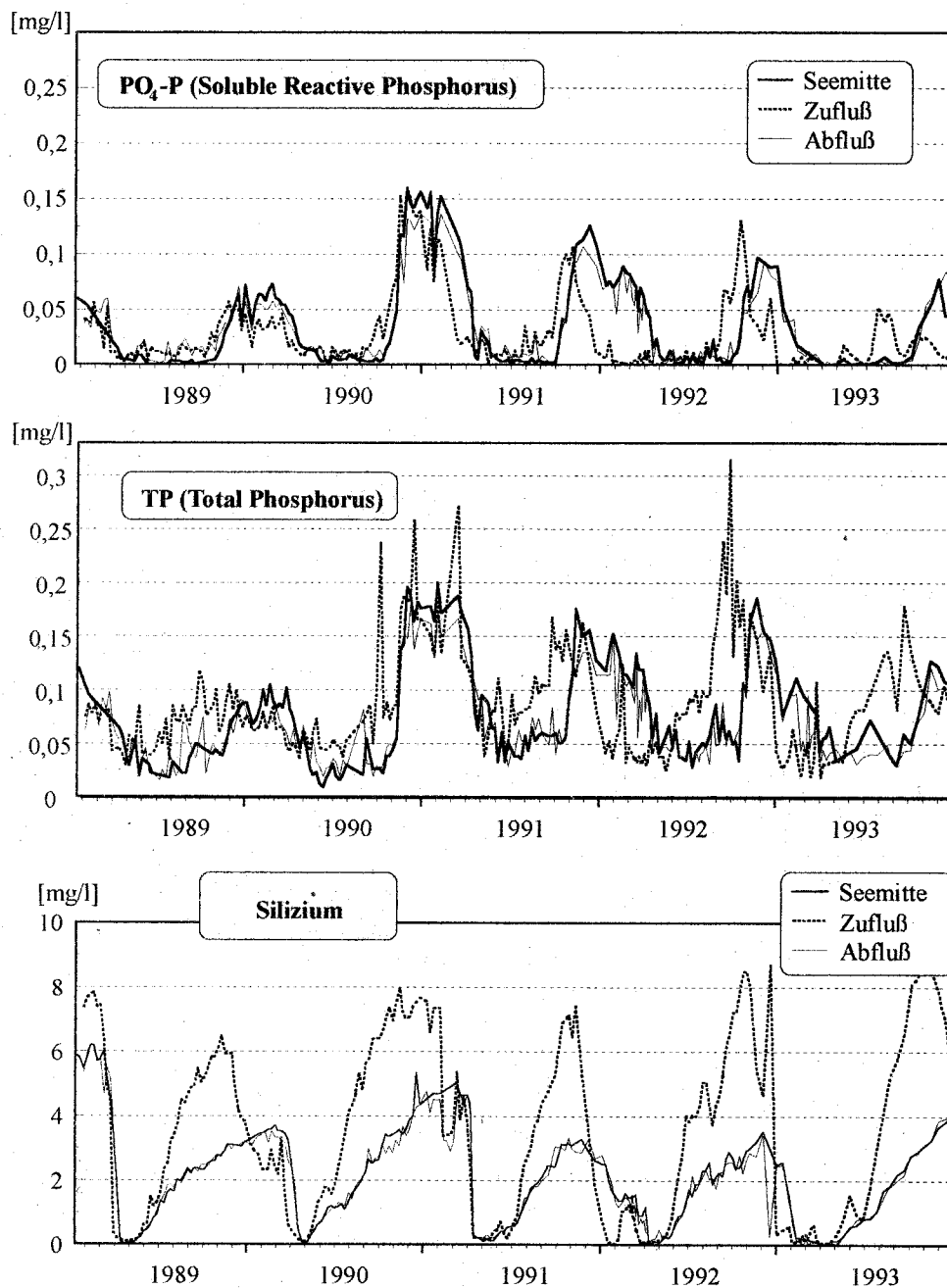


Abb. 3.3.3: Verlauf der Konzentrationen verschiedener Phosphorfraktionen und der Konzentrationen an gelöstem Silizium im zentralen Belauer See sowie seinem Zu- und Abfluß zwischen 1989 und 1993 in einer Wassertiefe von 0,3 m.

Im weiteren Jahresverlauf steigen die Konzentrationen dann wieder an und erreichen im Winter ihr Maximum, welches von Jahr zu Jahr sehr unterschiedlich ausfällt. Der bei den mittleren Jahreskonzentrationen des Siliziums zu beobachtende Rückgang läßt sich bei Betrachtung der einzelnen Jahresgänge erklären. In den Wintern 91/92 und 92/93 treten unerwartete Diatomeenblüten auf. Dabei wird dem Wasser gelöstes Silizium entzogen und nach dem Absterben der Algen größtenteils

sedimentiert. Daraus resultieren nicht nur deutlich geringere mittlere jährliche Si-Konzentrationen, sondern auch ein verringerter Silizium-Pool zu Beginn der Diatomeenfrühjahrsblüte.

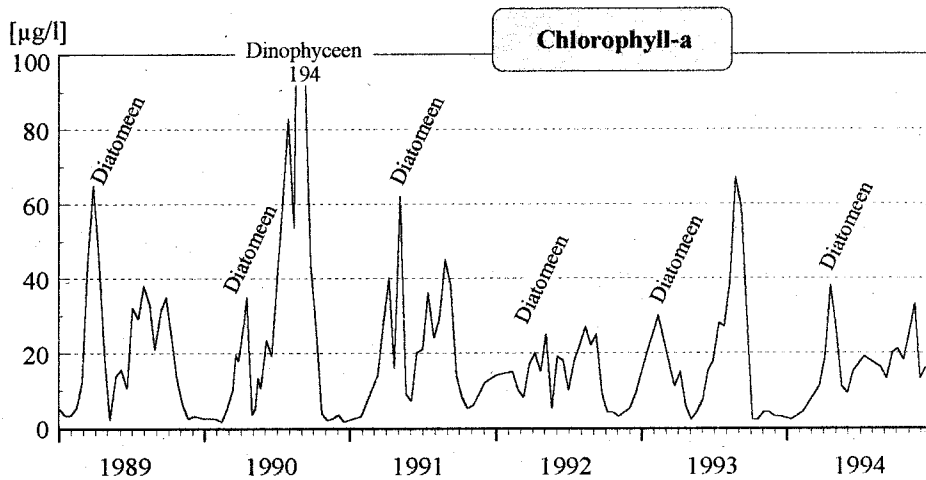


Abb. 3.3.4: Verlauf der Chlorophyll-Konzentration im zentralen Belauer See zwischen 1989 und 1994 in einer Wassertiefe von 0,5 m (Daten aus LANDMESSER (1993) und BARKMANN (in Prep.).

Vergleicht man die Jahressgänge der Chlorophyll-Konzentrationen (Abb. 3.3.4), so wird die große Variabilität der Konzentrationsverläufe innerhalb der Jahre deutlich. Dies betrifft sowohl die Frühjahrsblüte der Diatomeen als auch den Sommeraspekt. Die Intensität der Diatomeenblüte wird nicht nur durch die von Jahr zu Jahr variierenden winterlichen Siliziumkonzentrationen beeinflusst, sondern vor allem durch den Zeitpunkt des Einsetzens der thermischen Schichtung.

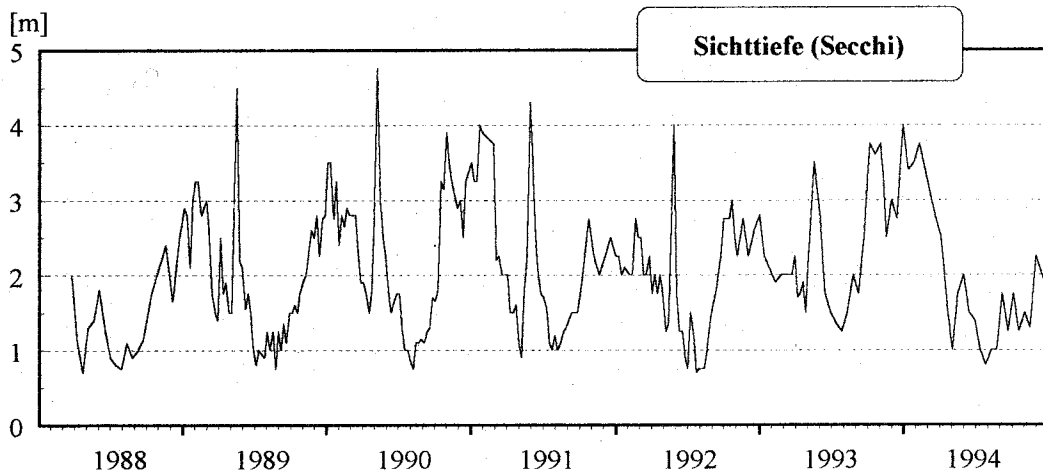


Abb. 3.3.5: Sichttiefe nach SECCHI im zentralen Belauer See zwischen 1988 und 1994 (Daten für 1988 aus BARKMANN 1989).

Es läßt sich also festhalten, daß sich der trophische Zustand des Belauer Sees während der Untersuchungsperiode wahrscheinlich nicht wesentlich verändert hat. Die sich scheinbar anhand der abnehmenden Chlorophyll-Konzentrationen abzeichnende, aber sich folgerichtig bei allen anderen trophieprägenden Merkmalen nicht abzeichnende Entwicklung resultiert wesentlich aus unterschiedlich intensiven Frühjahrs- und Sommerblüten in den einzelnen Jahren. Einzelereignisse wie die starke Diatomeenblüte im Frühjahr 1989 oder die Massenentwicklung von Dinophyceen im

Sommer 1990 prägen den Jahresmittelwert erheblich. Zudem beschränkten sich die Betrachtungen auf die Konzentrationsverläufe in 0,5 m Wassertiefe und werden damit durch eine unterschiedliche Mächtigkeit des Epilimnions, also eine physikalische Größe, beeinflusst.

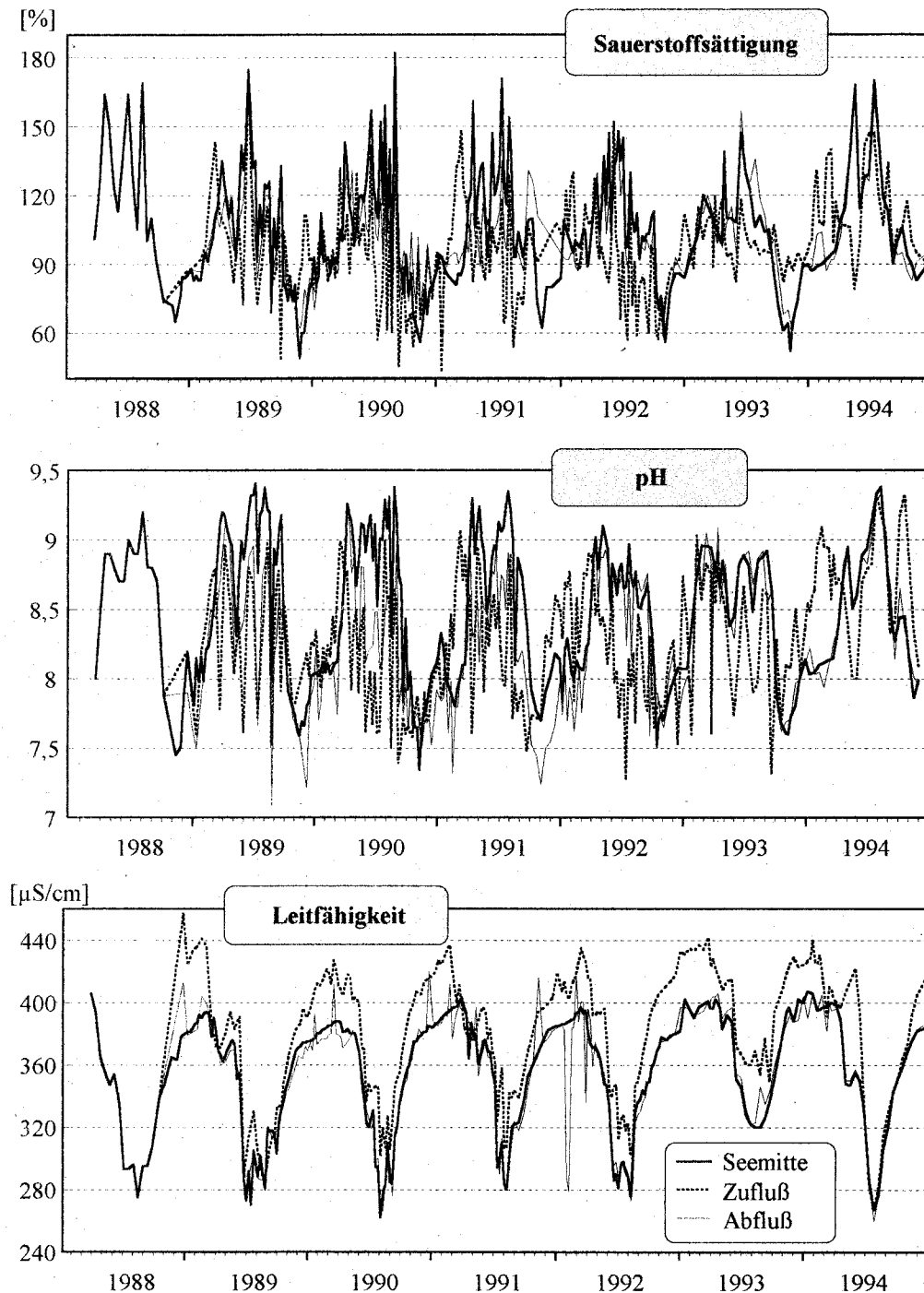


Abb. 3.3.6: Verlauf der Sauerstoffsättigung, des pH und der Leitfähigkeit im zentralen Belauer See sowie seinem Zu- und Abfluß zwischen 1989 und 1993 in einer Wassertiefe von 0,3 m.

Die Sichttiefe nach Secchi zeigt typischerweise hohe Sichttiefen während der Wintermonate und während des Klarwasserstadiums im Mai. Aufgrund hoher Algendichte nahe der Wasseroberfläche zeigen sich die geringsten Werte mit etwa 80 cm meist im Spätsommer. Sowohl die Sichttiefen im Winter als auch diejenigen während des, durch hohe Fraßaktivität des Zooplanktons verursachten

Klarwasserstadiums weisen eine starke interannuelle Variabilität auf. In den Jahren 1988 und 1994 ist kein deutliches Klarwasserstadium zu erkennen, und in den Wintern 91/92 und 94/95 werden selbst im Winter keine Sichttiefen von über 3 m erreicht.

Die durch photosynthetische Aktivität beeinflussten Parameter wie die Sauerstoffsättigung oder der pH zeigen über die Jahre hinweg zwar konstante Mittelwerte, und auch die Verläufe innerhalb eines Jahres ähneln sich stark von Jahr zu Jahr, die Variabilität von einem Meßtermin zum nächsten ist allerdings sehr hoch und verweist auf eine komplexe Überlagerung von kurz-, mittel- und langfristigen Prozessen im Belauer See, auf die ebenfalls noch einzugehen ist (Abb. 3.3.6).

Insgesamt bleibt festzuhalten, daß sich aufgrund der 5 Untersuchungsjahre weder eine Trendwende der trophischen Entwicklung des Sees noch abweichende Entwicklungen einzelner hydrochemischer Parameter ableiten lassen. Starke Unterschiede in der Dynamik innerhalb der Untersuchungsjahre führen zu auffallend hoher interannueller Variabilität im Belauer See, die mögliche Trends überdeckt. Es bleibt also die Frage bestehen, weshalb der See eine sehr ausgeprägte interannuelle Variabilität zeigt und welche Steuergrößen hierfür maßgeblich sind.

3.4 Jahresdynamik im Belauer See

Die zu beobachtende ausgeprägte interannuelle Variabilität zwischen den einzelnen Jahren hat ihre Ursache in der Regel in Abweichungen der internen Dynamik im See. Ein Verständnis der Dynamik im See läßt sich nicht durch Zeitreihen von oberflächennah gemessenen Parametern erlangen, sondern erfordert zusätzlich eine Berücksichtigung vertikaler Prozesse und Strukturen im See.

3.4.1 Thermische Schichtung

Die thermische Schichtung ist sowohl für den Stoffhaushalt als auch für die Lebensgemeinschaft prägend in einem See. Am Beispiel des Jahres 1991 sollen deshalb die Entstehung, Entwicklung und Aufhebung der Stratifikation im Belauer See im Jahresverlauf kurz aufgezeigt werden.

Im April 1991 zeigen sich als Folge einer warmen, strahlungsreichen Periode (Abb. 3.4.1b) die ersten schwachen vertikalen Temperaturgradienten im Belauer See in einer Wassertiefe zwischen 6 und 15 m (Abb. 3.4.1a). Aufgrund der kühleren Witterung Ende des Monats und des verringerten Energieinputs genügen die, durch die geringen Windgeschwindigkeiten von 2-4 m/s ausgelösten, vertikalen Turbulenzen im Wasser, um die schwach ausgebildete Thermokline abzuschwächen und in größere Wassertiefe zu verlagern. Erst während der strahlungsreichen Phase im Mai bildet sich eine stabile Schichtung aus.

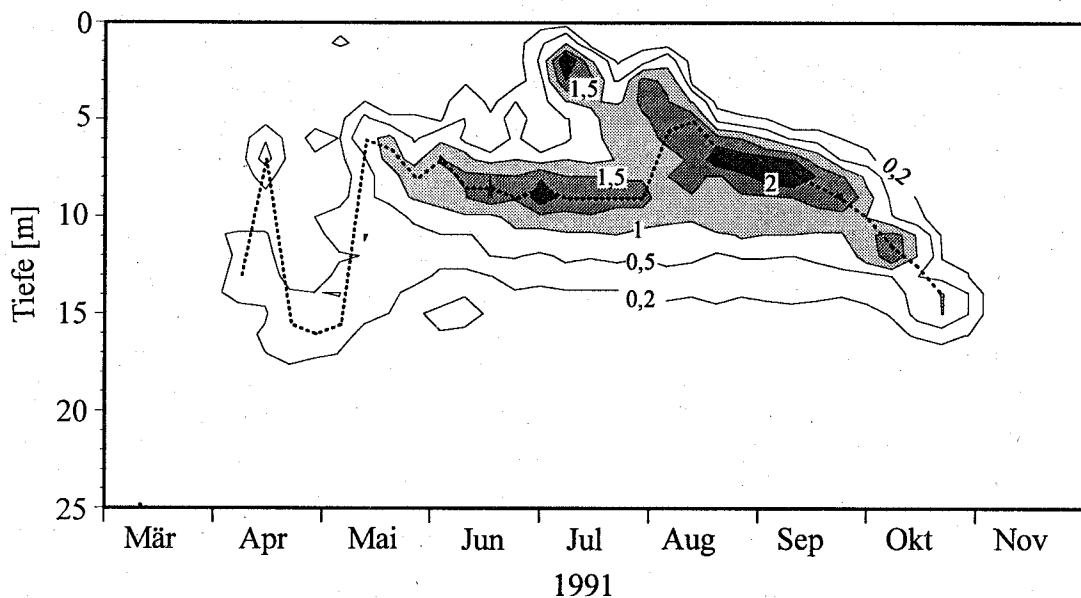


Abb. 3.4.1a: Isoplethendarstellung der vertikalen Temperaturgradienten [$^{\circ}\text{C}/\text{m}$] und die Lage der Thermokline (gestrichelt) im zentralen Belauer See 1991 auf der Basis wöchentlicher Messungen der Wassertemperaturen mit einer vertikalen Auflösung von einem Meter.

Die Tiefenlage der Thermokline bleibt bis Ende Juni nahezu unverändert in etwa 9 m Tiefe, zeigt aber einen bis über $2^{\circ}\text{C}/\text{m}$ ansteigenden, maximalen, vertikalen Temperaturgradienten. Eine strahlungsreiche Schönwetterphase sorgt Anfang Juli für die Ausbildung einer stabilen sekundären Thermokline in nur 2 m Tiefe. Während dieser Zeit sind selbst nahe der Wasseroberfläche vertikale Temperaturgradienten und ungewöhnlich hohe Wassertemperaturen von bis zu $23,5^{\circ}\text{C}$ zu beobachten. Im Epilimnion herrschen also turbulenzarme, stabile Bedingungen vor. Durch die abnehmende

Einstrahlung, genau genommen durch die negative Strahlungsbilanz, und die stärker werdende Windwirkung wird die Thermokline in den Folgemonaten langsam in größere Tiefen verlagert, bis sie im November aufgelöst wird. Der Belauer See weist im Mittel über sieben Monate eine stabile Schichtung auf, die während der Sommermonate auch von heftigen Stürmen nicht aufgehoben wird.

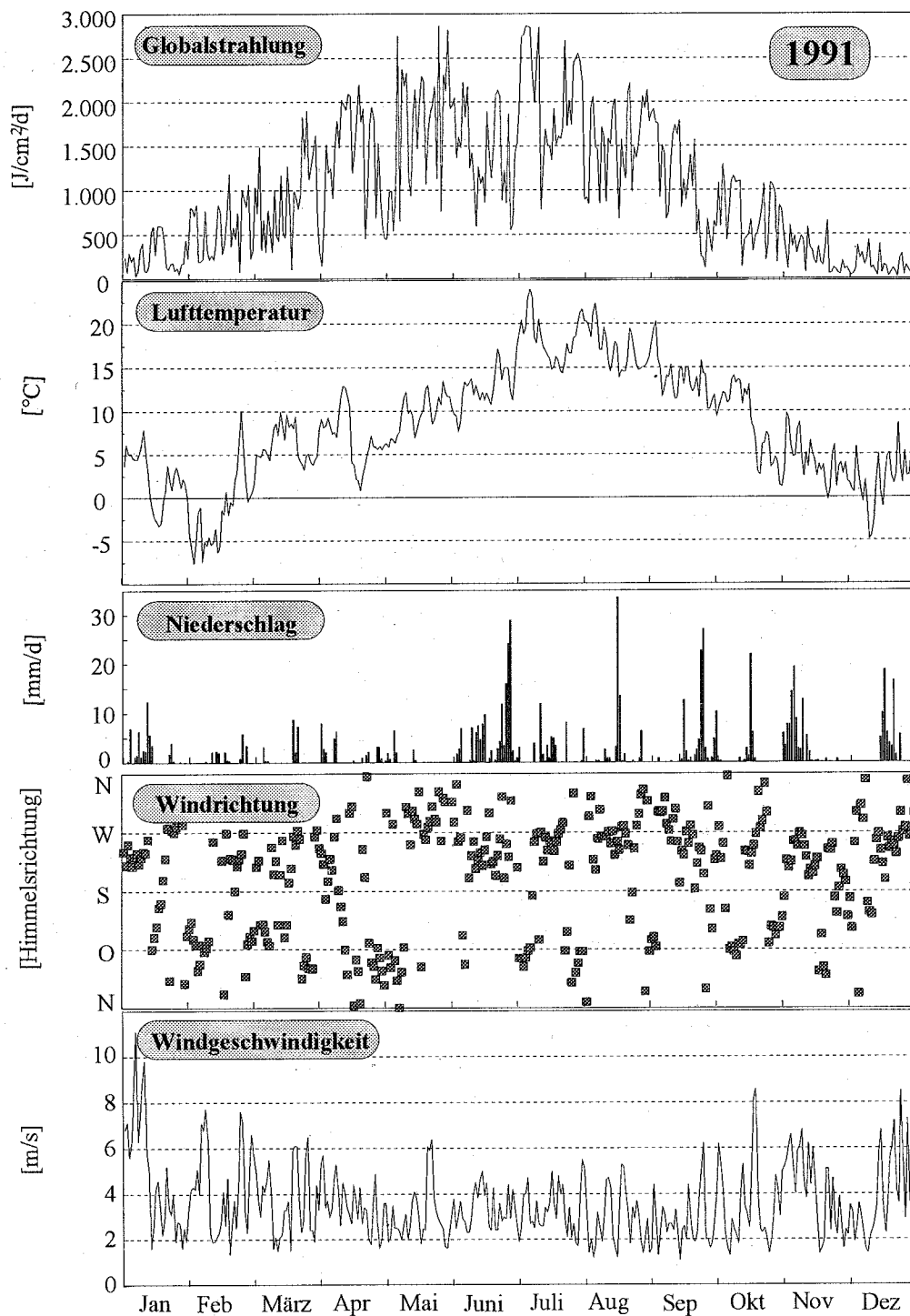


Abb. 3.4.1b: Tagesmittel der Lufttemperatur in 2 m Höhe, der Windgeschwindigkeit und der Windrichtung in 16 m Höhe sowie Tagessummen der Globalstrahlung und der Niederschläge im Jahre 1991 am Westufer des Belauer Sees.

3.4.2 Anorganische Kohlenstoff-Fractionen

Zwischen der Atmosphäre und dem Wasser besteht ein ständiger Austausch von CO_2 . Die Konzentrationen von CO_2 im Wasser hängen darüber hinaus von Parametern wie dem pH, der Ionenkonzentration und der Temperatur im Wasser ab. Diese Parameter bestimmen die Verhältnisse der einzelnen Fraktionen im Gleichgewichtssystem von CO_2 , HCO_3^- und CO_3^{2-} , wobei der pH und die Ionenkonzentration andererseits selbst durch Gleichgewichtsverschiebungen beeinflusst werden. Weitere Steuergrößen, die eine Gleichgewichtsverschiebung bewirken, bzw. Ungleichgewichte hervorrufen können, sind der CO_2 -Entzug bei der Photosynthese der Primärproduzenten (u.a. KRUMBEIN 1979, WILBUR & SIMKISS 1979), die CO_2 -Freisetzung durch Atmung und Abbauprozesse, die CO_2 -Produktion durch Methanoxidation und die Fällung und Sedimentation partikulären Calcits.

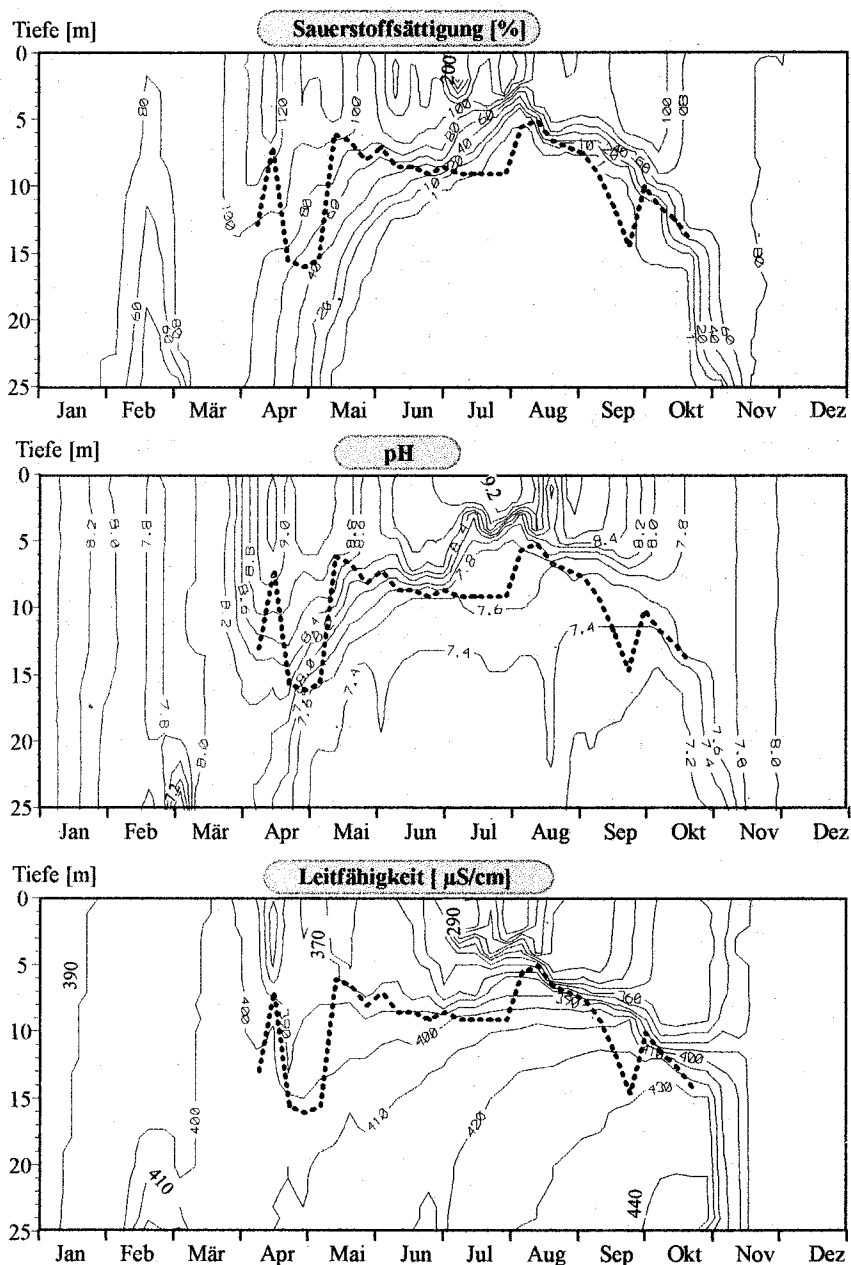


Abb. 3.4.2: Jahrgänge der Sauerstoffsättigung [%], des pH und der elektrischen Leitfähigkeit im zentralen Belauer See im Jahre 1991. Die gestrichelte Linie zeigt die Lage der Thermokline.

Zwischen der Leitfähigkeit und der Alkalinität besteht eine sehr enge Beziehung im Belauer See, so daß die Leitfähigkeit verwendet werden kann, um die summarische Jahresdynamik der anorganischen Kohlenstoff-Komponenten zu dokumentieren. Eine Verschiebung des Gleichgewichts im anorganischen Kohlenstoffhaushalt bedeutet automatisch eine pH-Verschiebung. Sowohl die Leitfähigkeit als auch der pH reagieren auf den CO_2 -Entzug aufgrund der Photosynthese. Der pH ist sowohl eine Steuergröße als auch ein Indikator für die Konzentrationsverhältnisse der einzelnen anorganischen Kohlenstoff-Komponenten. Bei der Photosynthese wird Sauerstoff, in nahezu äquivalenten Mengen zum aufgenommenen CO_2 , freigesetzt. Die Sauerstoff-Konzentrationen stehen damit ebenfalls in engem Zusammenhang zum anorganischen Kohlenstoffhaushalt. Die Jahresdynamik von Sauerstoff, pH und Leitfähigkeit ist deshalb hier dokumentiert.

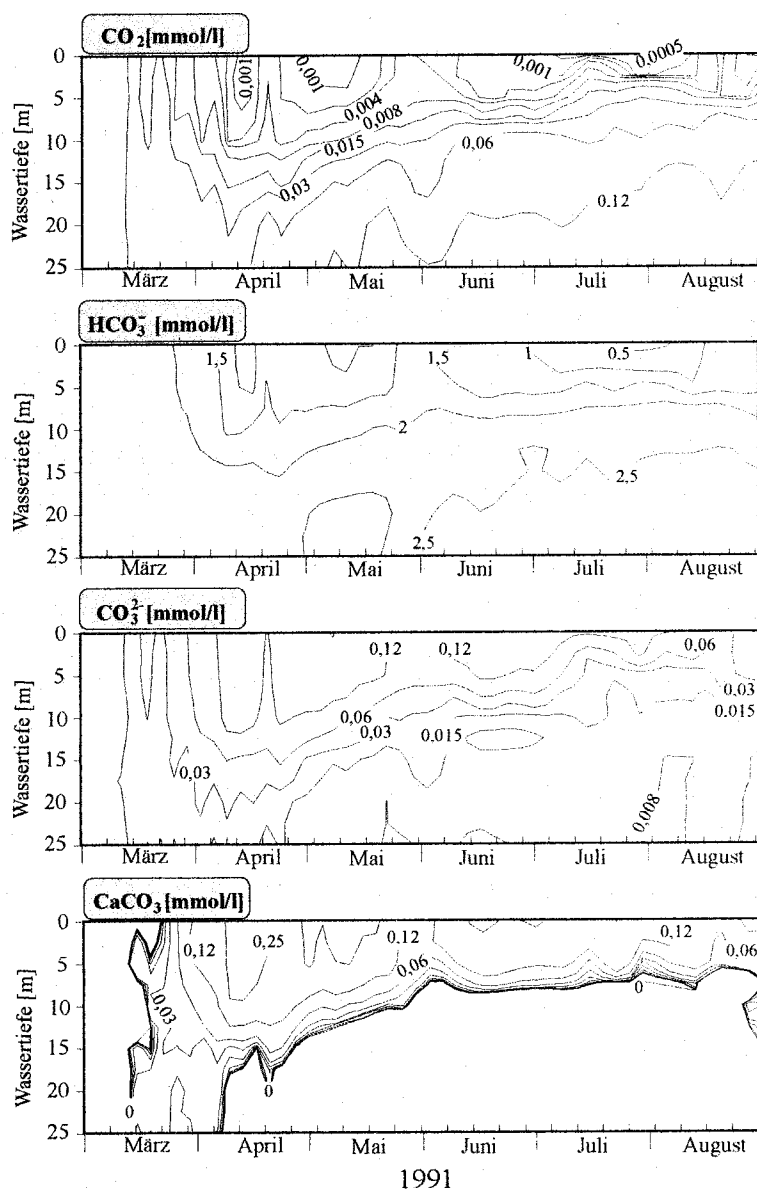


Abb. 3.4.3: Dynamik der gelösten Parameter CO_2 , HCO_3^- , CO_3^{2-} und des partikulären Calcits während der Sommermonate im zentralen Belauer See 1991. Bei den Daten handelt es sich um Ergebnisse des Modells zum anorganischen C-Haushalt.

Durch die Diatomeenblüte im April entsteht eine erste Sauerstoffsättigung von über 140 % im noch schwach ausgeprägten Epilimnion des Sees. Ursache ist die starke Photosyntheseleistung der

Diatomeen, die zu einem anhaltenden Entzug von CO_2 und dadurch zu einer Verschiebung des Gleichgewichtes führt, die sich in einem Anstieg des pH auf über 9,2 und einer Senkung der Leitfähigkeit äußert. Eine ähnliche Situation zeigt sich bei der herbstlichen Algenblüte Ende Juli, die ebenfalls zu starker Sauerstoffübersättigung, einem pH-Anstieg und einer sprunghaften Senkung der Leitfähigkeit führt. Die allmähliche Abnahme der Leitfähigkeit im Epilimnion während des Sommers und ihr Anstieg im Hypolimnion ist eine Folge der Calcitfällung. Durch den ständigen Entzug von CO_2 aufgrund der Photosynthese wird das anorganische Kohlenstoffgleichgewicht anhaltend in Richtung Carbonat verschoben. Die Überschreitung des Löslichkeitsproduktes führt zu einer anhaltenden Fällung von Calciumcarbonat, welches der Sedimentation und teilweisen Rücklösung im Hypolimnion unterliegt.

Die detaillierte Analyse der ablaufenden Gleichgewichtsbeziehungen während des Jahres und ihrer Auswirkungen auf die einzelnen Fraktionen sowie der Verfügbarkeit von CO_2 für Primärproduzenten erfordert den Einsatz eines Modells, da sich die einzelnen Fraktionen meßtechnisch nicht direkt erfassen lassen. Das eingesetzte Modell zum anorganischen Kohlenstoffkreislauf (vgl. Kapitel 2.2.4) berechnet die Gleichgewichtsbeziehungen des Kohlensäure/Calcit-Systems unter den natürlichen Bedingungen im See (SCHERNEWSKI et al. 1994, SCHERNEWSKI 1996). Im März, während der Vollzirkulation, zeigen sich im gesamten Seeprofil hohe CO_2 -Konzentrationen. Eine Calcitfällung findet während dieser Zeit nicht statt. Mit dem Einsetzen der Diatomeenblüte im April sinkt die CO_2 -Konzentration nahe der Wasseroberfläche auf weniger als 0,002 mmol/l. Der CO_2 -Entzug durch photosynthetische Aktivität führt zu einer Gleichgewichtsverschiebung und zur erwähnten Bildung von Calcit, welches hohe Konzentrationen von 0,25 mmol/l erreicht.

Mit dem Einsetzen der thermischen Schichtung im Mai wird das CO_2 -arme, calcitreiche Oberflächenwasser vom Hypolimnion getrennt. Durch anhaltende Sedimentation und den Abbau organischer Substanz steigt die CO_2 -Konzentration im Hypolimnion an und erreicht Ende August Werte von über 0,2 mmol/l. Die hohe CO_2 -Konzentration bewirkt eine hohe Löslichkeit des aus dem Epilimnion absinkenden Calcits, welches teilweise zurückgelöst wird. Im Hochsommer zeigt sich so ein calcitübersättigter Bereich bis in etwa 7 m Tiefe und darunter eine kalkaggressive Zone. Die CO_2 -Konzentrationen im Epilimnion erreichen Ende Juli ihr Minimum mit 0,0003 mmol/l. Diese CO_2 -Konzentration im Wasser reicht bei weitem nicht aus, um den Bedarf der Algen an Kohlenstoff zu decken. Eine Reihe von Arten ist allerdings, wie schon angesprochen, in der Lage, das im HCO_3^- vorhandene CO_2 für die Photosynthese zu verwenden (u.a. RUTTNER 1947, MOSS 1973, WETZEL 1983, STEINBERG & MELZER 1984, REYNOLDS 1987), welches zu dieser Zeit ebenfalls sein Minimum erreicht, aber noch in ausreichenden Konzentrationen von 0,4 mmol/l vorliegt.

Das molare Redfield-Verhältnis der Elemente C, N und P, welches das Verhältnis der Elemente in Phytomasse und damit auch den Bedarf an diesen Elementen angibt, beträgt 106:16:1. Die minimalen Kohlenstoffkonzentrationen im Belauer See von 0,4 mmol wären rein hypothetisch limitierend für die Primärproduktion, wenn gleichzeitig die molaren Konzentrationen von Stickstoff über 0,06 mmol/l und von Phosphor über 0,0038 mmol/l lägen. Das entspräche Konzentrationen von 0,84 mg/l N und 0,118 mg/l P im Seewasser. Zur Zeit des Kohlenstoff-Minimums zwischen Juli und August liegen die tatsächlichen Konzentrationen an anorganischem Stickstoff im Epilimnion bei etwa 0,02 mg/l und für gelösten Phosphor bei etwa 0,002 mg/l und damit deutlich unter den erforderlichen Werten.

3.4.3 Stickstoff

Neben den gelösten anorganischen ionaren Stickstoffverbindungen Ammonium, Nitrit und Nitrat und den gelösten organischen sowie partikulären Fraktionen treten in Gewässern auch die gelösten, gasförmigen Stickstoffverbindungen N_2 und N_2O auf. Zwischen dem Wasser und der Atmosphäre findet ein ständiger Austausch von molekularem N_2 statt. Die Löslichkeit von N_2 ist zwar nur etwa halb so hoch wie die des Sauerstoffs, aufgrund des 4-fach höheren Partialdrucks liegen jedoch mit 7 bis 11 mg N_2/l ähnlich hohe Konzentrationen im Wasser vor. Der molekulare Stickstoff weist damit im Belauer See, wie in den meisten anderen Gewässern, die höchsten Konzentrationen aller N-Verbindungen auf. Aufgrund seiner chemischen Stabilität spielt er als Nährelement kaum eine Rolle, nimmt nur in geringem Maße an Umsetzungsprozessen im See teil und zeigt deshalb, abgesehen von der temperaturabhängigen Löslichkeit, keine ausgeprägte Jahresdynamik. Bei den gelösten ionaren Verbindungen, unter denen Nitrat und Ammonium quantitativ und als N-Quelle für Primärproduzenten die größte Rolle spielen, zeigt sich dagegen eine ausgeprägte Jahresdynamik. Die hierfür verantwortlichen Transformations- und Verlagerungsprozessen werden entscheidend durch Mikroorganismen geprägt.

Während der winterlichen Vollzirkulation liegen die Konzentrationen von NH_4^+ und NO_3^- 1991 beispielsweise jeweils bei etwa 0,5 mg N/l und die gelöste organische Fraktion bei etwa 1 mg N/l (Abb. 3.4.4). Während der Wintermonate findet eine Oxidation (Nitrifikation) des Ammoniums, welches direkt beim Einsetzen der Vollzirkulation die höchsten Konzentrationen aufweist, zu Nitrat statt. Die Nitrat-Konzentration steigt deshalb bis zum Ende der Vollzirkulation zu Lasten der Ammonium-Konzentration an und macht dann über 95 % des ionaren anorganischen Stickstoffpools aus. Zu Beginn der Frühjahrsblüte 1991 liegt etwa 1 mg N/l, in Form von Nitrat, als pflanzenverfügbarer Nährstoff vor. Während der sommerlichen Produktion sinken die Konzentrationen von Nitrat im Epilimnion deutlich ab und die Konzentrationen von Ammonium bleiben ebenfalls gering. Im August und September sind dadurch zeitweise weniger als 0,02 mg N/l pflanzenverfügbar. Ursache für die Verarmung des Epilimnions an Stickstoff ist die anhaltende Sedimentation und die stabile Schichtung, die eine Nachlieferung aus dem Hypolimnion weitgehend unterbindet.

Mit dem Beginn der thermischen Schichtung sinken die Sauerstoffkonzentrationen im Hypolimnion infolge von Abbauprozessen. Anfang Mai beschränkt sich die sauerstofffreie Zone noch auf die Bereiche direkt über dem Sediment. Ende Juni ist dann das gesamte Hypolimnion frei von Sauerstoff. Der Sauerstoffmangel führt zu einer Umwandlung des bis zu dieser Zeit reichlich vorhandenen Nitrats in N_2 und N_2O und weiter in die reduzierte Form des Ammoniums. Als Folge der Denitrifizierung und anschließenden Ammonifikation sowie durch den Abbau von absinkendem und bereits sedimentiertem organischen Material kommt es zu einem starken Anstieg der Ammoniumkonzentrationen, die bis zum Oktober in den tiefsten Bereichen des Sees hohe Konzentrationen von über 3,5 mg NH_4^+ -N/l erreichen. Diese hohen NH_4^+ -Konzentrationen im Hypolimnion sind die Ursache für die hohen Ammoniumgehalte des Sees direkt nach dem Einsetzen der Vollzirkulation. Das Ammonium wird durch die Vollzirkulation in der ganzen Wassersäule verteilt und in der Folgezeit aufgrund der hohen Sauerstoffsättigung zu Nitrat nitrifiziert.

Die Untersuchung der nitrifizierenden und denitrifizierenden Bakterien im Belauer See durch WITZEL (mündl. Mittlg.) veranschaulicht die entscheidende Rolle der Mikroorganismen im Stickstoffhaushalt des Sees. Aufgrund der besseren Datenlage bezieht sich Abbildung 3.4.5 auf das Jahr 1990. Die beobachteten Bakterienverteilungen und deren Jahresgang finden sich in den übrigen Jahren, ebenso wie die Dynamik der anorganischen Komponenten, in sehr ähnlicher Weise wieder, so daß beide Abbildungen aufeinander beziehbar sind.

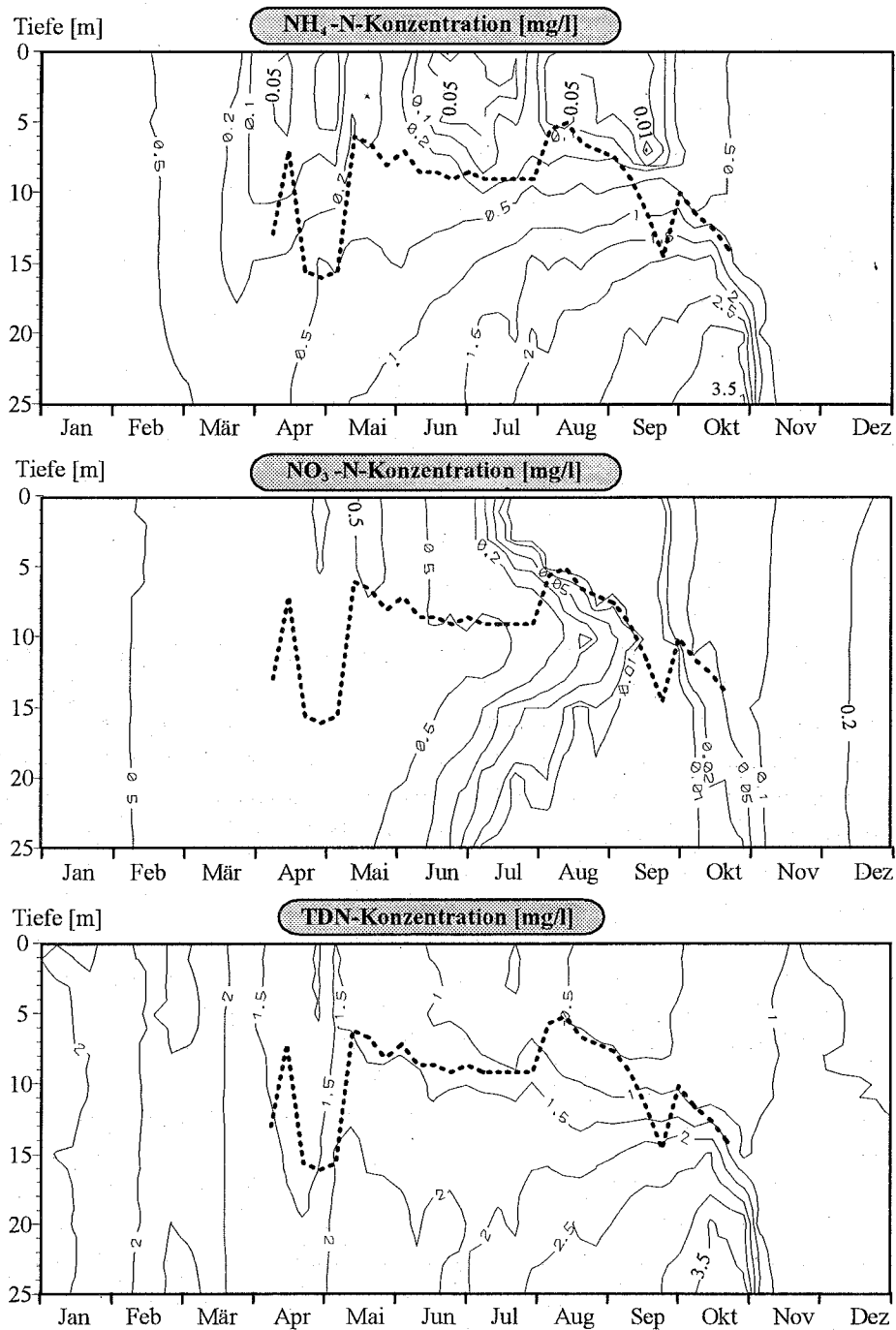


Abb. 3.4.4: Jahresgänge der Ammonium-, Nitrat und Total Dissolved Nitrogen - Konzentrationen [mg N/l] im zentralen Belauer See 1991. Die gestrichelte Linie zeigt die Lage der Thermokline.

Die hohen Nitrit-Konzentrationen im Hypolimnion Ende Mai bis Mitte Juni sind eine Folge der Denitrifikation des Nitrats zu Ammonium. Das Nitrit entsteht hierbei als Zwischenprodukt. Die Anzahl der denitrifizierenden Bakterien im Hypolimnion erreicht ihr Maximum mit über 4000 MPN (Most Probable Number) erst mit Verzögerung im Juli. Eine sehr interessante Verteilung der Bakterien, die sich auch in den übrigen Jahren teilweise noch ausgeprägter zeigt, ist im August 1990 zu beobachten und in Abb. 3.4.5 durch eine gestrichelte Linie besonders markiert: In einer Wassertiefe zwischen 6 und 7 m ist ein klar definiertes Maximum der autotrophen Nitrifizierer zu

beobachten. Nur ein bis zwei Meter darunter bilden denitrifizierende Bakterien mit über 20.000 MPN/ml ihr Maximum. Die aeroben Nitrifizierer haben sich also direkt über den anaeroben Denitrifizierern eingeschichtet. Für die Denitrifizierer bietet der Bereich in etwa 8 m Tiefe, also knapp oberhalb der Thermo-kline, optimale Lebensbedingungen, weil einerseits ausreichend Nitrat aus dem Epilimnion als Nahrung zur Verfügung steht und andererseits geringe Sauerstoffkonzentrationen vorherrschen.

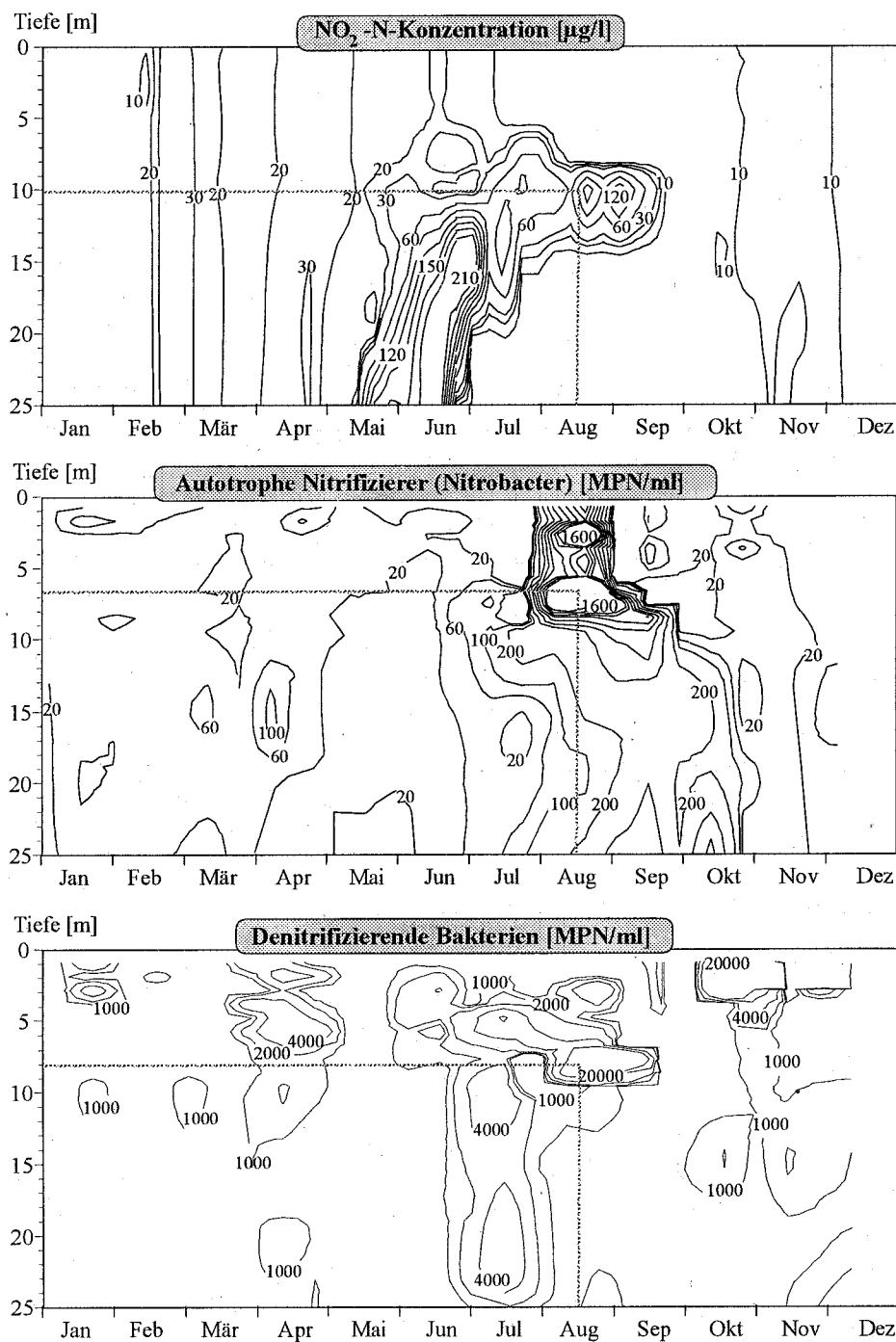


Abb. 3.4.5: Jahrgang der Nitritkonzentration [g N/l], der autotrophen Nitrifizierer (Nitrobacter) und der denitrifizierenden Bakterien [Most Probable Number/ml] im zentralen Belauer See im Jahre 1990 (verändert nach WITZEL (in BLUME et al. 1992)).

Als Folge der intensiven Denitrifikation zeigt auch Nitrit ein Konzentrationsmaximum in dieser Tiefe. WITZEL (in BLUME et al. 1992) spricht in diesem Zusammenhang von einer Art 'futile cycle', also einem nutzlosen Kreislauf. Die Nitrifizierer nutzen das durch die windinduzierte, jahreszeitlich bedingte Tieferlegung der Thermokline aus dem Hypolimnion ins Epilimnion eingemischte Ammonium und produzieren Nitrat, welches den darunterliegenden Denitrifizierern wiederum als Nahrung dient und von diesen zu N_2 umgewandelt wird. Darüber hinaus nutzen die Nitrifizierer auch das bei der Denitrifikation entstehende Nitrit. Diese Kopplung der unterschiedlichen Stoffwechselformen beinhaltet einerseits eine Kreislaufkomponente, indem die eine Gruppe Nahrung für die andere schafft, und sorgt andererseits für eine effiziente Umwandlung des hypolimnischen Ammoniaks zu gasförmigem N_2 und damit für einen gerichteten N-Fluß vom Tiefenwasser in die Atmosphäre. Statt von einem futile cycle sollte aufgrund der gegenseitigen Bereitstellung von Nahrung vielleicht besser von einem fertile cycle gesprochen werden. Durch die mikrobiologischen Umsetzungen wird die bei der Umwandlung von Ammonium zu N_2 freiwerdende Energie effizient in mehreren Stufen genutzt.

3.4.4 Phosphor

In der Praxis werden 4 bis 5 operationale Phosphorgruppen unterschieden (DOBOLYI 1980). Die bedeutendsten und in Abb. 4.18 dargestellten Gruppen sind der gelöste anorganische Phosphor mit der Abkürzung SRP (Soluble Reactive Phosphorus), vereinfachend auch als Orthophosphat bezeichnet, der gesamte gelöste Phosphor (TDP) und der Gesamtphosphor (TP).

Das SRP setzt sich vor allem aus kolloidalen und niedermolekularen organischen Fraktionen zusammen. Das eigentliche Orthophosphat (PO_4^{3-}) spielt meist nur eine untergeordnete Rolle (STEINBERG & MELZER 1984). Die gelöste Phosphor-Fraktion ist zusammengesetzt aus: Orthophosphat (PO_4^{3-}), Polyphosphaten, Phosphor an und in organischen Kolloiden und niedermolekularen Verbindungen wie Estern. Der partikuläre Phosphor (>0,45µm) (FRANCKO & HEATH 1979) in Bakterien, Phytoplankton, Zooplankton, Fischen und Detritus setzt sich nach (WETZEL 1983) zusammen aus:

- Phosphorverbindungen in Organismen, in Form von stabilen Nucleinsäuren, Proteinen, Enzymen, Vitaminen und nucleotiden Phosphaten, wie Adenosindi- (ADP) und -triphosphat (ATP),
- mineralischen Verbindungen, in denen Phosphor an Tone, Carbonate und Eisenhydroxide sorbiert oder komplex gebunden vorliegt und
- adsorbiertem Phosphor an abgestorbenem, organischen Material oder in makroorganischen Aggregaten.

Aufgrund ihrer unterschiedlichen Zusammensetzung unterscheiden sich die einzelnen Gruppen erheblich bezüglich ihrer Verfügbarkeit für Phytoplankton. Abbildung 3.4.6 zeigt die vertikale Dynamik der 3 Phosphorgruppen des exemplarisch ausgewählten Jahres 1991 im Belauer See. Eine entscheidende Rolle in bezug auf den Stoffhaushalt spielt die sommerliche, vertikale thermische Schichtung und ihre Dynamik. Sie stellt eine wirkungsvolle Barriere für den gelösten vertikalen Stofftransport dar, erlaubt jedoch gravitativen partikulären Transport (Sedimentation) und ist in der Abbildung durch eine gestrichelte Linie vermerkt.

Im volldurchmischten winterlichen See liegen die SRP-Konzentrationen im Belauer See 1991 knapp über 0,1 mg P/l, und die Gesamtphosphor-Konzentration erreicht 0,15 mg P/l. Nach dem Einsetzen der Schichtung kommt es zu einer Abnahme der Konzentrationen aller Fraktionen im Epilimnion und einem Anstieg im Hypolimnion. Durch den anhaltenden Entzug durch Phytoplankton und die teilweise Sedimentation der organischen Substanz sinken die SRP-Konzentrationen während der

Sommermonate auf weniger als 0,002 mg P/l. Die anhaltende Sedimentation, der Abbau organischer Substanz und die Freisetzung aus dem Sediment lassen die Konzentrationen über dem Gewässergrund im Oktober, vor der Vollzirkulation, auf über 0,6 mgP/l ansteigen. Das Angebot an verfügbarem Phosphor ist im produktiven Epilimnion des Belauer Sees während des Sommers sehr gering. Wie in den meisten Seen Ostholsteins und weltweit muß Phosphor auch im Belauer See als ein zentrales, die Primärproduktion limitierendes Element angesehen werden.

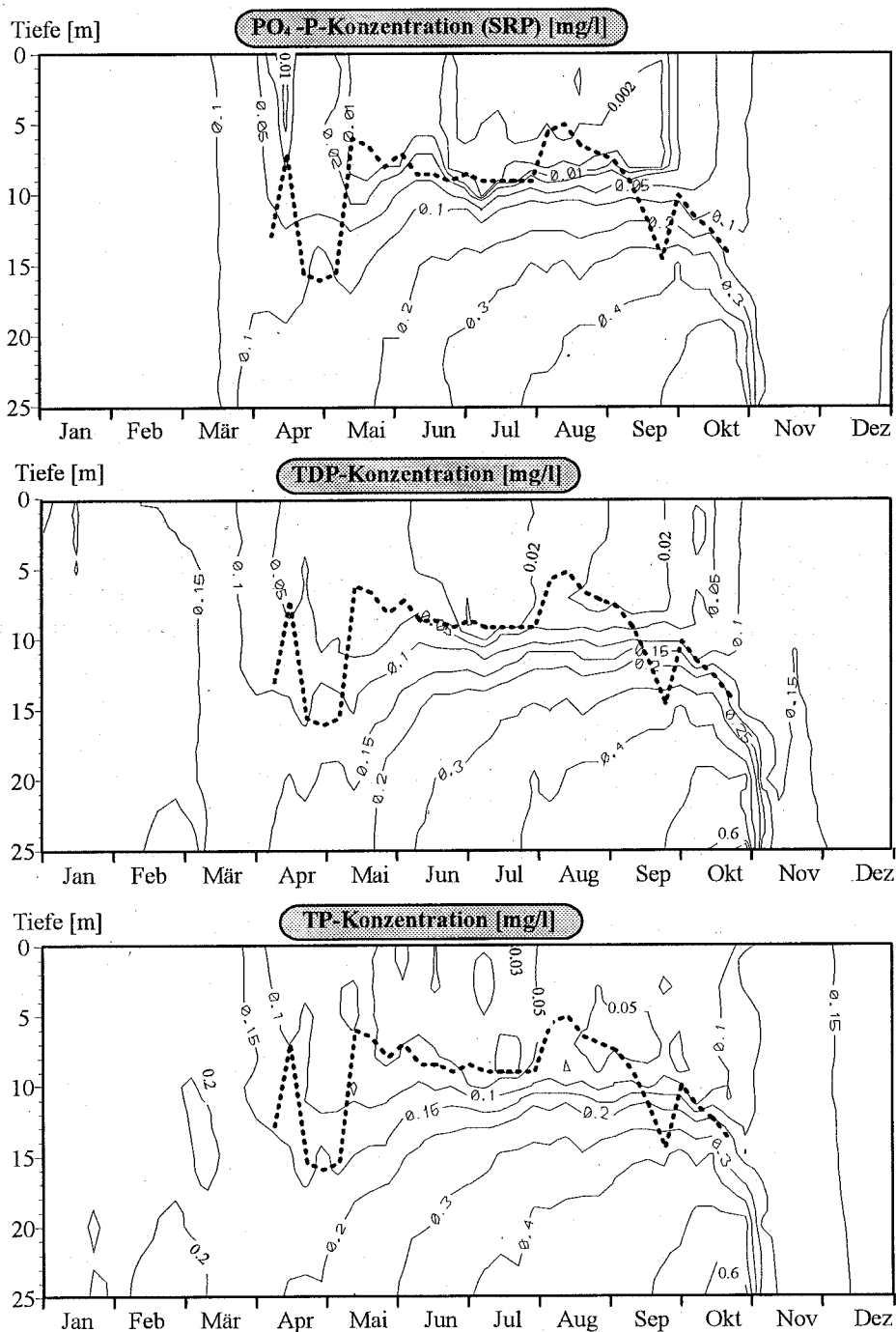


Abb.3.4.6: Jahresgänge der Konzentrationen an SRP (Soluble Reactive Phosphorus), auch als PO₄-P bezeichnet, TDP (Total Dissolved Phosphorus) und TP (Total Phosphorus) im zentralen Belauer See 1991 in mg P/l.

3.4.5 Silizium

Silizium kommt in Gewässern in zwei Formen vor: als gelöste Kieselsäure und als partikuläres Silizium. Partikuläres Silizium findet sich als amorphe Kieselsäure in biotischem Material und als Silikatkomplex mit Eisen- und Aluminiumhydroxiden (WETZEL 1983, STEINBERG & MELZER 1984). Die Verfügbarkeit von gelöstem Silizium ist von großer Bedeutung für die Algensukzession und die Produktivität von Gewässern.

Die grundlegenden Untersuchungen von TESSENOW (1966) zum Siliziumhaushalt ostholsteinischer Seen zeigen, daß alle Seen starke Untersättigungen an Silizium aufweisen und abiotische Fällungen nicht auftreten. Quelle für Silizium ist die Mineralverwitterung in Böden. Im Bodenwasser treten zwischen 4-6 mg Si/l und in grundwassergespeisten Quellen 11-16 mg Si/l auf. Diese Werte sind nicht nur für Ostholstein typisch, sondern besitzen generelle Gültigkeit (WETZEL 1983). Entsprechend der Konzentrationen in den jeweilig dominierenden Eintragsquellen liegen die während der Vollzirkulation auftretenden, maximalen Konzentrationen an gelöstem Silizium in ostholsteinischen Seen zwischen 0,25 und 12 mg Si/l (TESSENOW 1966). Der Belauer See zeigt mit bis zu 5 mg Si/l im Februar eine typische Konzentration (Abb. 3.4.7)

Mit dem Beginn der Frühjahrsblüte im April sinkt die Si-Konzentration innerhalb weniger Wochen auf einen minimalen Wert von 0,105 mg Si/l am 30. April. In den übrigen Jahren (1989 bis 1993) liegen die Minimalkonzentrationen mit 0,005 bis 0,047 mg Si/l deutlich niedriger. Der Grund für die Abnahme der Konzentrationen ist in der Dominanz der Diatomeen (Kieselalgen) während der Frühjahrsblüte zu sehen. Die Kieselalgen benötigen Kieselsäure zum Aufbau ihrer Schalen. Bis zu 30 % des Trockengewichts von Diatomeen kann Silikat ausmachen. Neben den Diatomeen benötigen lediglich einige Chrysophyceen (Goldalgen) Silizium als essentiellen Nährstoff. Bereits bei Konzentrationen unterhalb von 0,05 mg/l gelöstem Silizium wird kein Diatomeenwachstum mehr beobachtet (STEINBERG & MELZER 1984). Da die Versorgung mit anderen Nährelementen im Belauer See zu dieser Zeit noch ausreichend ist, kann, mit Ausnahme des Jahres 1991, davon ausgegangen werden, daß Silizium-Mangel den Zusammenbruch der Diatomeenblüte im Frühjahr mit verursacht. Während des Diatomeenmaximums ist nahezu alles im See vorhandene Silizium in der Biomasse gebunden.

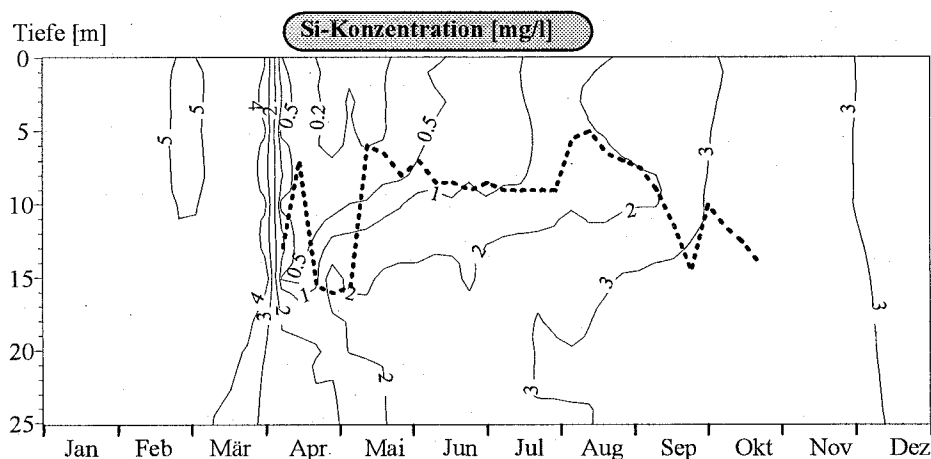


Abb. 3.4.7: Jahresgang der Konzentrationen an gelöstem Silizium (Kieselsäure) [mg Si/l] im zentralen Belauer See 1991. Die gestrichelte Linie zeigt die Lage der Thermokline.

Nach dem Konzentrationsminimum im April steigen die Konzentrationen im Hypolimnion wie auch im Epilimnion langsam wieder an und erreichen bereits im Oktober wieder über 3 mg Si/l im

gesamten See. Der Anstieg ist eine Folge der Lösung mineralischen Sediments sowie der Rücklösung der sedimentierten Diatomeenschalen. Die hohe Sinkgeschwindigkeit der Schalen, bis über 2 Meter pro Tag (TESSENOW 1966), und der langsame Lösungsprozeß verhindern eine intensive Rücklösung während des Absinkens. Es wird davon ausgegangen, daß sich in etwa 50 Tagen die Hälfte des partikulären Siliziums zurücklöst (LAMPERT & SOMMER 1993). Im Belauer See mit einer mittleren Tiefe von ca. 9 m werden so vermutlich weniger als 30 % des partikulären Materials vor dem Erreichen des Sediments zurückgelöst. Nach der Ablagerung hält die Rücklösung an und führt zu den beobachteten steigenden Konzentrationen im Hypolimnion. Die geringe Lösungsgeschwindigkeit partikulären Siliciums verhindert einen kurzgeschlossenen Stoffkreislauf, bei dem Silizium rasch wieder in gelöster Form zur Verfügung steht. Diatomeen unterliegen intensivem Grazing, doch auch die Darmpassage durch herbivore Zooplankter ändert die Verfügbarkeit der Si-Verbindungen nicht (LAMPERT & SOMMER 1993). Auf der anderen Seite wird Silizium durch Rücklösung kontinuierlich im gesamten See freigesetzt, wodurch die Thermokline ihre Bedeutung als Sperre für eine Nährstoffnachlieferung aus dem Tiefenwasser ins Epilimnion verliert und Silizium nur zeitlich eng begrenzt zu einem limitierenden Nährstoff wird.

3.5 Kurzfristige Periodizitäten und Störungen

In den vorangegangenen Kapiteln haben Aspekte der lang- bis mittelfristigen Entwicklung des Belauer Sees im Vordergrund gestanden. Der Betrachtungszeitraum betrug zwischen einem Jahr bis hin zu Jahrzehnten. In bezug auf die beobachtete interannuelle Variabilität ganzer Jahre, bzw. einzelner Perioden innerhalb von Jahren, wurde die große Bedeutung meteorologischer Parameter als Steuergrößen für Prozesse im See deutlich. Meteorologische Parameter weisen nicht nur Veränderungen innerhalb von Monaten, Jahren, Jahrzehnten, Jahrhunderten und Jahrtausenden auf, sondern zeigen zudem ein weites Spektrum an kurz- bis mittelfristigen Variabilitäten, also in Betrachtungszeiträumen von Sekunden bis Wochen. Bei diesen Variabilitäten kann es sich um zufällige, plötzliche Ereignisse, aber auch um periodische Änderungen handeln. In diesem Kapitel stehen periodische Variabilitäten meteorologischer Größen und hydrophysikalischer Prozesse sowie ihre Wirkung auf biotische Parameter im Vordergrund. Dabei bleiben die Ausführungen auf die für Plankton wirksamen Periodizitäten von einem Tag bis hin zu wenigen Wochen beschränkt. Neben diesen Aspekten wird noch anhand eines Beispiels auf anthropogen bedingte Störungen, die einen See in vielfältiger Weise beeinflussen, eingegangen.

3.5.1 Mehrtägige und tägliche Periodik des Windes

Die Abbildungen 3.5.1 und 3.5.2 zeigen exemplarisch Ergebnisse der Wavelet-Analyse der Windgeschwindigkeit am Belauer See für zwei Zeiträume, im Frühjahr und im Sommer des Jahres 1992. Abb. 3.5.3 gibt die entsprechenden Periodogramme für die gleichen Zeiträume wieder. Im Frühjahr zeigt sich eine dominierende 10-Tages Periodizität, die im Sommer weit weniger ausgeprägt ist und sich vielmehr über einen breiten Bereich zwischen 7 und 15 Tagen erstreckt. Dafür weist die Datenreihe im Sommer einen auffälligen Tagesgang auf, der im Frühjahr und in den nicht dargestellten Datenreihen vom Herbst und Winter nur andeutungsweise zu beobachten ist.

Die deutliche 10-tägige Periodizität im Frühjahr wird wesentlich durch mehrere regelmäßig aufeinanderfolgende Tiefdruckgebiete erzeugt, die zwischen Mitte Februar und Mitte März das Untersuchungsgebiet überqueren (Abb. 3.5.1) und zu deutlichen Änderungen der Windgeschwindigkeit führen. Der Durchgang von mehreren aufeinander folgenden Tiefdruckgebieten ist vor allem im Frühjahr und Herbst ein häufiges Phänomen in Norddeutschland. Ihre Periodik kann sich, je nach den Randbedingungen ihrer Entstehung und der Intensität und Richtung der Höhenströmung, deutlich unterscheiden. Aus den Ergebnissen läßt sich deshalb keine allgemeingültige, jedes Jahr wiederkehrende, 10-tägige Periodik ableiten, sondern lediglich die Aussage, daß Periodizitäten von 7 bis 15 Tagen in Norddeutschland in allen Jahreszeiten zu beobachten sind und durch die Intensität des Wetterwechsels auch der Belauer See erheblich beeinflusst wird.

Der Tagesgang der Windgeschwindigkeit im Sommer ist von der Intensität her zwar weniger ausgeprägt als die mehrtägigen Perioden, dafür aber recht häufig (Abb. 3.5.2). Verursacht wird er durch den Tagesgang der Einstrahlung, durch die sich Gebiete mit verschiedenen Oberflächeneigenschaften unterschiedlich erwärmen und dadurch zu bodennahen Druckgradienten führen. Die Druckunterschiede verursachen gerichtete Luftströmungen. Am Tage zeigen sich zeitlich und räumlich stark variierende Einstrahlungen und damit im Mittel höhere Windgeschwindigkeiten als während der Nacht, woraus der Tagesgang der Windgeschwindigkeit resultiert. Zudem kann sich in strahlungssintensiven Phasen in küstennahen und seenreichen Landschaften ein Tageswechsel der Windrichtung durch den sogenannten Land-/Seewind-Effekt ergeben, der einen Wechsel der Windgeschwindigkeit und -richtung mit sich bringt.

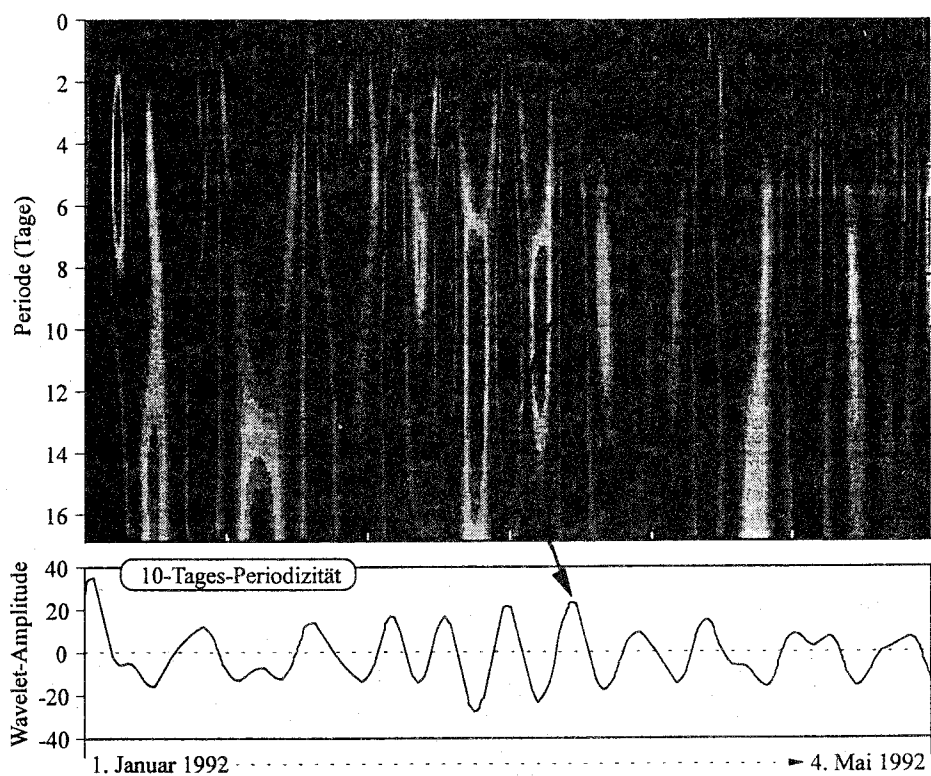


Abb. 3.5.1: Isoplethen-Darstellung der Wavelet-Ergebnisse für halbstündige Daten der Windgeschwindigkeit am Belauer See in 16 m Höhe im Zeitraum Januar bis Mai 1992. Die 10-tägige Periode ist gesondert als Schnitt dargestellt (nach Daten von HOLLWURTEL, Wavelet-Analyse durch CLEMEN).

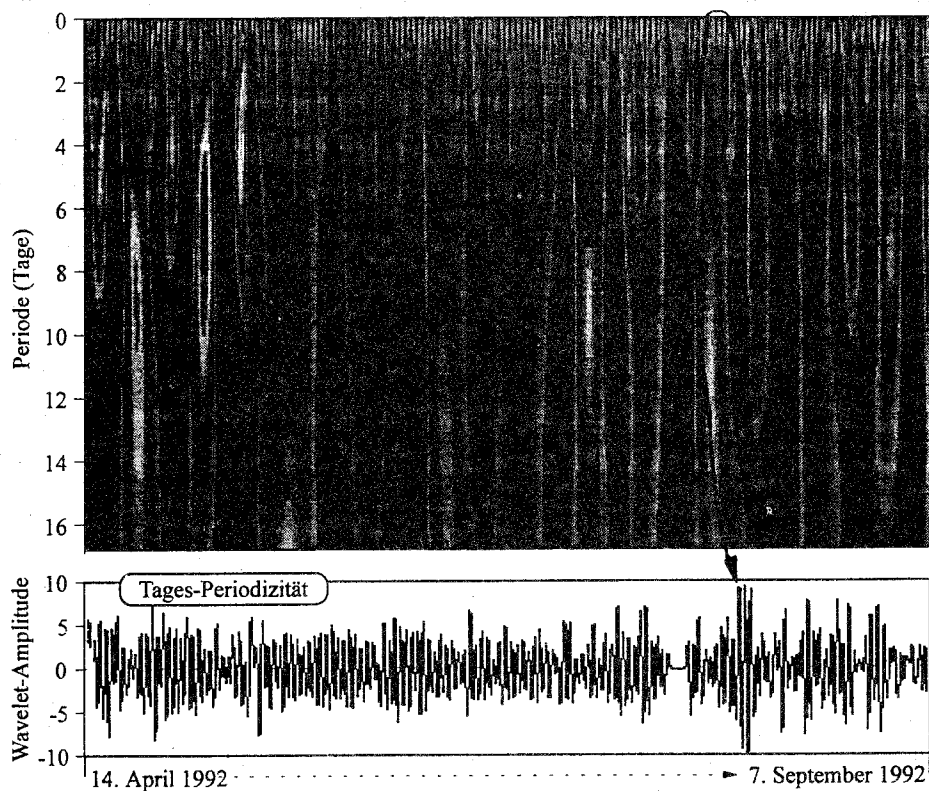


Abb. 3.5.2: Isoplethen-Darstellung der Wavelet-Ergebnisse für halbstündige Daten der Windgeschwindigkeit am Belauer See in 16 m Höhe im Zeitraum April bis September 1992. Die Tages-Periode ist gesondert als Schnitt dargestellt (nach Daten von HOLLWURTEL, Wavelet-Analyse durch CLEMEN).

Neben der Tages- und der mehrtägigen Periodizität sind weitere Periodizitäten der Windgeschwindigkeit wahrscheinlich, die aber aufgrund der Zeitauflösung der Messungen und des Betrachtungszeitraums nicht aufgedeckt werden können. Im Hinblick auf das Ökosystem See sind vor allem die mehrtägigen Periodizitäten von Bedeutung. Der starke Wechsel der Windgeschwindigkeit beim Durchgang von Tiefdruckgebieten führt zu verstärkter Turbulenz im See. Die Turbulenz ist direkt und indirekt, beispielsweise über ihren Einfluß auf die Nährstoffregeneration, eine bedeutende Steuergröße der Produktion und Diversität im See. Nach HARRIS (1994) ist eine etwa 10-tägige periodische Störung durch externe Steuergrößen im Hinblick auf die saisonale Sukzession der Arten und damit der Diversität besonders wirkungsvoll. In diesem Fall deckt sich die Periodizität der Störung mit der der Entwicklung im See.

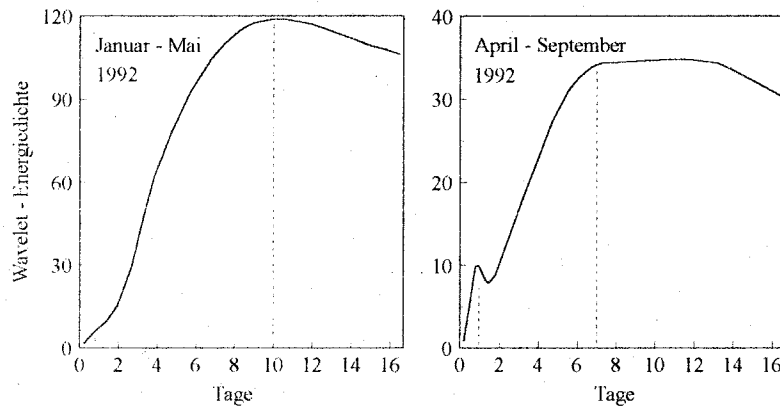


Abb. 3.5.3: Periodogramme für halbstündige Daten der Windgeschwindigkeit am Belauer See in 16 m Höhe im Zeitraum Januar bis Mai sowie April bis September 1992.

3.5.2 Tagesgang interner Größen im See

Der Tagesgang der Einstrahlung beeinflusst nicht nur die Windrichtung und -geschwindigkeit, sondern weitere externe und interne Größen und Prozesse im See. Strahlung und Wind verursachen zum Teil gegenläufige Prozesse und bewirken direkt oder indirekt einen deutlichen Tagesgang der Wassertemperaturen.

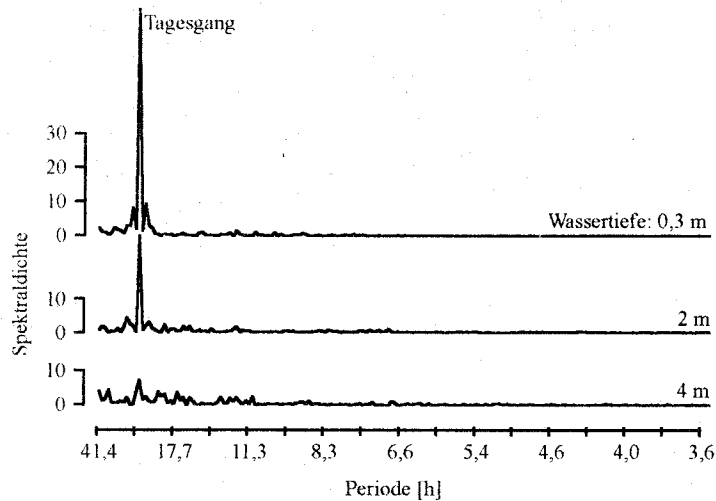


Abb. 3.5.4: Ungeglättete Periodogramme halbstündiger Messungen der Wassertemperatur in 0,3, 2 und 4 m Tiefe im zentralen Belauer See im Juli 1989 (aus SCHERNEWSKI 1992b).

Abb. 3.5.4 stellt die Periodogramme der Wassertemperaturen in verschiedenen Tiefen im Belauer See im Juli 1989 dar. Bei einer Periode von 24 Stunden zeigen sich in allen Tiefen eng begrenzte, ausgeprägte Peaks, die die Dominanz der Tagesperiodik gegenüber Prozessen mit anderer Periode dokumentieren. Die Tagesdynamik zeigt sich erwartungsgemäß am intensivsten an der Wasseroberfläche, nimmt mit zunehmender Tiefe ab und ist bereits in 4 m Tiefe kaum noch wahrnehmbar. Methodische Betrachtungen zur Spektralanalyse und den resultierenden Periodogrammen finden sich in SCHERNEWSKI (1992b).

Aus Abb. 3.5.5 wird an einigen Tagen nicht nur der typische Tagesgang der Windgeschwindigkeit deutlich, sondern es zeigen sich gleichzeitig ausgeprägte Tagesgänge der Chlorophyll-Konzentrationen. Diese Tagesgänge lassen sich nur sehr begrenzt auf die passive Verlagerung von Algen durch die mit der Windstärke wechselnde Turbulenz zurückführen. In vielen Situationen spielen allerdings die Turbulenz und die tägliche Entstehung einer sekundären Thermokline (SCHERNEWSKI 1992b) eine Rolle für den Tagesgang der Phytoplankter (PATTERSON & WILSON 1995). Besonders im Spätsommer zeigt sich bei geringen Windgeschwindigkeiten eine deutliche, den Lichtverhältnissen entsprechende Einschichtung und Vertikalbewegung, der zu dieser Zeit dominierenden Cyanophyceen (REYNOLDS 1987, OLIVER 1994). Die ausgeprägten Tagesgänge gegen Ende der Diatomeenblüte lassen sich weder durch Turbulenz noch durch Eigenbewegung dieser Phytoplankter erklären.

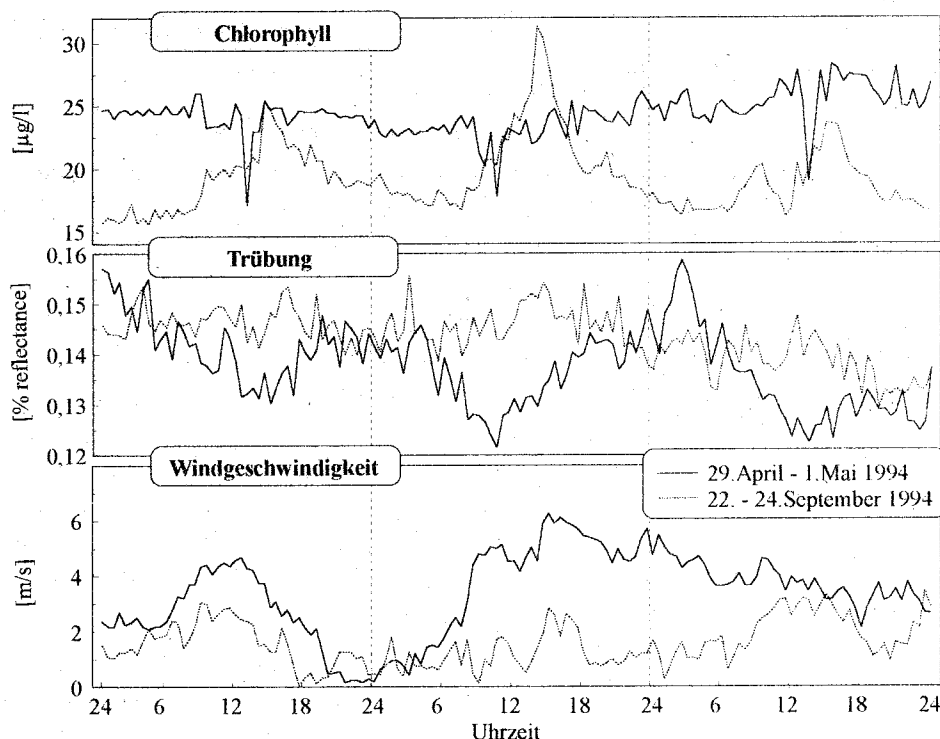


Abb. 3.5.5: Verlauf der Chlorophyll-Konzentrationen, der Trübung (jeweils in 1 m Wassertiefe) und der Windgeschwindigkeit während zweier dreitägiger Perioden (29. April bis 1. Mai und 22. bis 26. September 1994) im zentralen Belauer See.

Neben den durch die schwimmende Seestation oder das Fluorometer bedingten Effekten, könnte die ausgeprägte Vertikalwanderung von Daphnien zu dieser Zeit eine Rolle spielen. Daphnien sind effiziente Grazer, die in kurzer Zeit in der Lage sind die Algenmasse zu reduzieren. Die Vertikalwanderung von Daphnien und Zooplanktern allgemein zeigt sich nicht nur im Belauer See (FLECKNER mündl. Mittgn.), sondern ist ein gängiges Phänomen (BAST & SEITZ 1993, TALEB et al. 1993, BRANCELJ & BLEJEC 1994, KING & MIRACLE 1995). In der Regel wird ein abendliches Auf- und

morgendliches Abtauchen beobachtet. Die Vertikalwanderung wird durch Licht und die Anwesenheit von Fischen gesteuert und scheint in erster Linie ein Schutz vor Fraß zu sein (LAMPERT 1993). Diese Auffassung wird allerdings nicht uneingeschränkt geteilt, zumal Daphnien auch die Tendenz zeigen, bei steigender Temperatur aufwärts zu schwimmen (HANEY 1993).

Ohne eine abschließende, belegbare Erklärung für den Chlorophyll-Tagesgang im April geben zu können, wird doch deutlich, daß sich eine Tagesperiodizität nicht allein auf abiotische Größen beschränkt, sondern auch in der Lebewelt des Sees zu beobachten ist. Das betrifft nicht allein die Fraßbeziehungen zwischen Phyto- und Zooplankton, sondern beispielsweise auch die Nährstoffaufnahme von Phytoplanktern (WATANABE et al. 1991, SHIOMOTO & MATSUMURA 1993), wodurch im See ein Interaktionsgeflecht mit Tagesperiodizität entsteht.

3.5.3 Zufällige Windereignisse als Störgrößen

Neben der schon angesprochenen grundsätzlichen Tagesperiodizität weist der Verlauf der Windgeschwindigkeit eine ausgeprägte, weitgehend zufällige Variabilität auf. Abb. 3.5.6 zeigt den Verlauf der Windgeschwindigkeit, der Trübung und der Chlorophyllkonzentration in 1 m Tiefe über einen Zeitraum von 40 Tagen. Der Darstellung liegen halbstündige Messungen zugrunde, durch die nicht die gesamte Variabilität der Windgeschwindigkeit erfaßt wird. An einigen wenigen Tagen mit sehr geringen Windgeschwindigkeiten, wie dem 6., 15. und 16. Juli, zeigt die Chlorophyll-Konzentration ein ausgeprägtes Maximum am frühen Nachmittag. In diesen Fällen sind die Algen offenbar in der Lage, sich aufgrund der geringen Turbulenz in einer Tiefe einzuschichten.

In den meisten Fällen, wie zwischen dem 21.- 25. Juni, dem 1.- 4. Juli, dem 17. - 20. Juli oder dem 23. - 27. Juli, zeigt sich eine umgekehrte Tendenz. Der am Vormittag zunehmende Wind verursacht eine stärker werdende Turbulenz, durch die die Algen über ein größeres Tiefenintervall verteilt werden, was sich als lokales Minimum im Konzentrationsverlauf des Chlorophylls zeigt. Das Plankton ist auch hier den täglich in wechselnder Intensität und zu variierender Zeit auftretenden, dominierenden, windinduzierten Prozessen unterworfen. In zahlreichen Fällen ist der Zusammenhang zwischen der Windgeschwindigkeit und der Chlorophyll-Konzentration nahe der Oberfläche nicht direkt erkennbar. In Abhängigkeit von Windrichtung und -stärke treten nicht nur eine vertikale Turbulenz, sondern zusätzlich durch Strömungen verursachte, vielfältige dynamische horizontale Strukturen auf (SCHERNEWSKI 1992a-c). Man hat es also stets mit einer Überlagerung aus horizontalen und vertikalen Prozessen zu tun, durch die einfache Abhängigkeiten verschleiert werden.

Abb. 3.5.6 zeigt aber noch eine weitere Tatsache sehr deutlich: Der Wind weist zwar einen erkennbaren Tagesgang auf, dieser ist in seinem Verlauf jedoch nicht gleichmäßig und kontinuierlich wie beispielsweise der Tagesgang der Strahlung. Die einzelnen Tage der letzten Woche im Juli verdeutlichen die Ungleichmäßigkeit der Tagesgänge. Der morgendliche Anstieg der Windgeschwindigkeit verläuft nicht allmählich, sondern plötzlich, und führt innerhalb kürzester Zeit zu hohen Windgeschwindigkeiten. Zudem zeigen sich an vielen Tagen kurzfristige, plötzliche Schwankungen der Windgeschwindigkeit, deren Amplitude vielfach größer ist als die des Tagesgangs. Trotz aller periodischen Regelmäßigkeiten der Windgeschwindigkeit, stellt der Wind gleichzeitig eine entscheidende Rolle als Störgröße im See dar. Auch der Tagesgang der Windgeschwindigkeit und der Durchzug von Tiefdruckgebieten können als periodische Störungen für den See angesehen werden.

Periodische und unvorhersagbare Störungen stellen eine Normalität für den See dar. Welche Konsequenzen Windereignisse und die windinduzierten Änderungen des Lebensraumes haben, läßt sich am Beispiel des Sturmereignisses vom 28. August 1989 vor Augen führen.

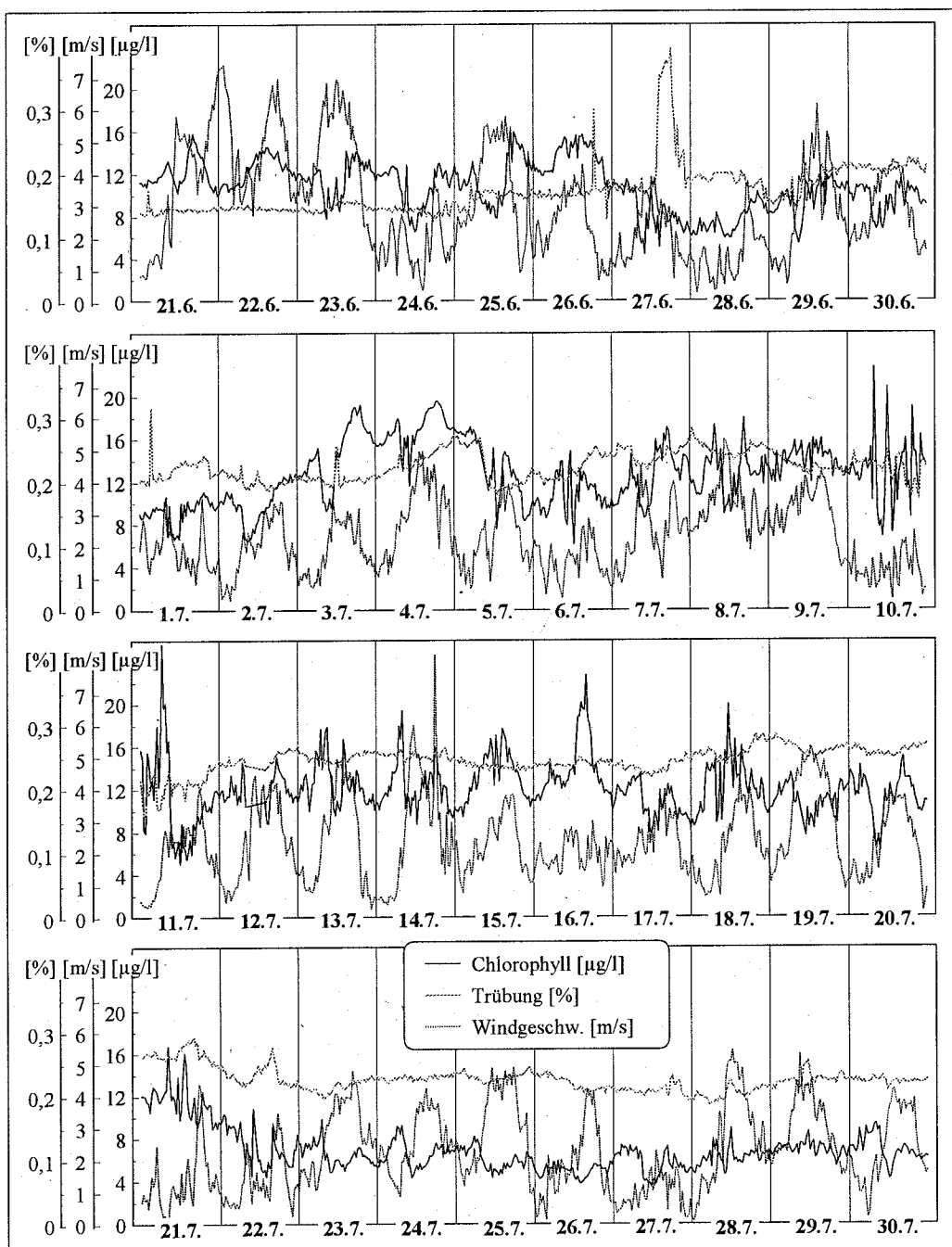


Abb.: 3.5.6: Verlauf der Chlorophyll-Konzentrationen, der Trübung (jeweils in 1 m Wassertiefe im zentralen Belauer See) und der Windgeschwindigkeit zwischen dem 21. Juni und dem 30. Juli 1994.

Der extreme Sommersturm mit orkanartigen Böen hat den Belauer See innerhalb weniger Stunden tiefgreifend durchmischt, wodurch sich die Mächtigkeit des Epilimnions von 4 m auf 10 m erhöhte. Die Thermokline wurde also innerhalb weniger Stunden um 4 m in die Tiefe verlagert, was Abb. 3.5.7 veranschaulicht. Abb. 3.5.8 zeigt den vertikalen Temperaturverlauf eine Woche vor dem Sturm, einen Tag danach und 14 Tage später. Die Verlagerung der Thermokline in die Tiefe war nachhaltig und aufgrund der abnehmenden Strahlungsbilanz im Herbst irreversibel. Die Tiefenprofile der Leitfähigkeit belegen diesen Prozeß exemplarisch. Mit der Tieferlegung der Thermokline sind große Mengen an Nährstoffen aus dem Hypolimnion in das nährstoffverarmte Epilimnion eingemischt worden. Der Sturmverlauf ist im Rahmen der internen Wellen in Kapitel 3.7 eingehender geschildert.

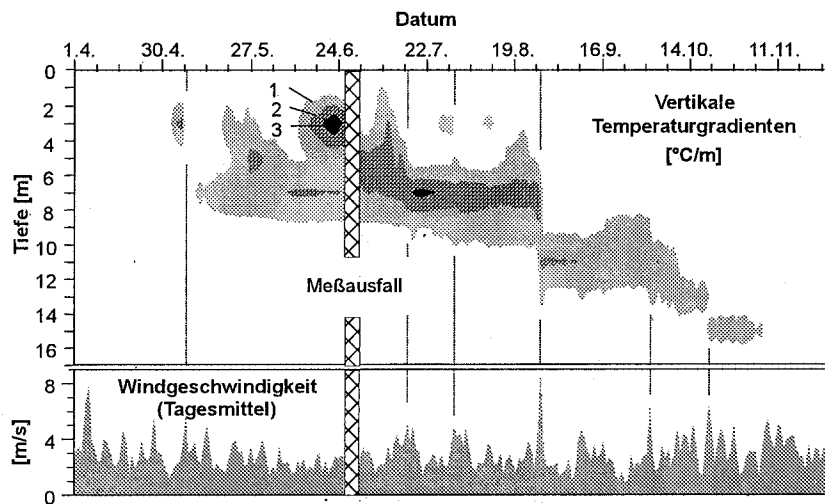


Abb. 3.5.7: Isoplethendiagramm der vertikalen Temperaturgradienten im zentralen Belauer See 1989 auf der Basis stündlicher Temperaturdaten sowie die Tagesmittel der Windgeschwindigkeit in 1 m Höhe auf dem See.

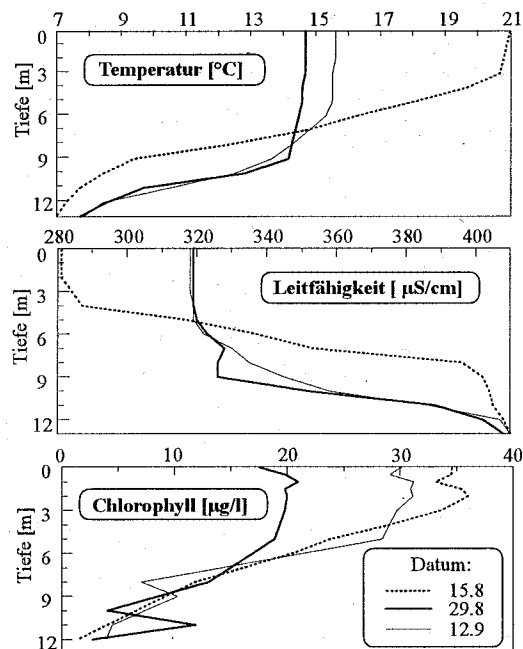


Abb. 3.5.8: Auswirkungen des schweren Sturms vom 28. August auf die vertikale Temperaturverteilung, die Leitfähigkeit und die Chlorophyll-Konzentration im zentralen Belauer See.

Vor dem Sturm war das Epilimnion als Lebensraum durch turbulenzarme Bedingungen und Nährstoffdefizite geprägt. Mit dem Sturm haben sich die Bedingungen plötzlich völlig verändert, und die Folgesituation wird durch Turbulenz und relativem Nährstoffreichtum gekennzeichnet. Das Phytoplankton wird von dieser Änderung also massiv betroffen. Direkt nach dem Sturm sinkt die Chlorophyll-Konzentration erheblich ab (Abb.3.5.8), da die erhöhte Trübung des Wassers, aufgrund von Sedimentresuspension, kurzfristig zu sehr schlechten Lichtverhältnissen führt. Zwei Wochen später erreichen die auf die Seefläche bezogenen Chlorophyll-Konzentrationen etwa den

Wert, der vor dem Sturmereignis gemessen wurde, und übersteigen diesen in den folgenden Wochen deutlich (vgl. LANDMESSER 1993).

Trotz des Sturmereignisses blieb die Dominanz von Cyanophyceen und Dinophyceen zwischen August und Oktober erhalten. Durch die starken Veränderungen der Lebensbedingungen Ende August verschwanden allerdings die Chrysophyceen (Goldalgen) und wurden von den mit Geißeln versehenen Cryptophyceen abgelöst. Der Anteil kleiner Arten ist am 12. September deutlich erhöht. Die Verschiebung der Algenarten ist insgesamt weniger ausgeprägt als aufgrund der Intensität der Störung vielleicht zu erwarten war. Dies kann allerdings auch an dem zu weiten Meßintervall nach dem Sturm liegen, durch welches Veränderungen direkt nach dem Sturmereignis nicht erfaßt wurden.

3.5.4 Starkniederschläge

Die Deposition wird als Nährstoffquelle für Gewässer häufig vernachlässigt, obwohl bereits seit längerer Zeit Fälle bekannt sind, die deren Bedeutung unterstreichen (CHAPIN & UTTORMARK 1973, RIGLER 1974, GOMOLKA 1975, COATS et al. 1976, LIKENS et al. 1977). In diesem Zusammenhang ist allerdings weniger die mittlere quantitative Bedeutung als vielmehr die extreme zeitliche Variabilität der Stoffeinträge durch Deposition, die wesentlich mit der Niederschlagsverteilung zusammenhängt, von Interesse.

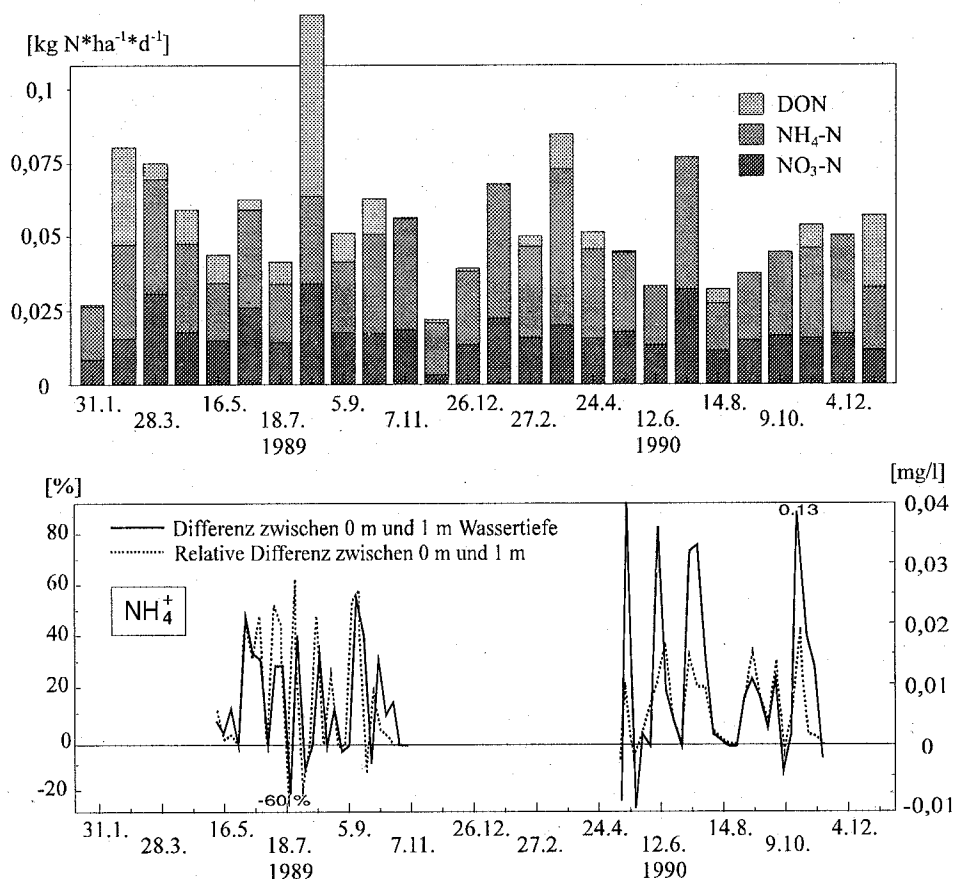


Abb. 3.5.9: "Bulk"-Deposition verschiedener Stickstofffraktionen in der Umgebung des Belauer Sees (28-tägiges, gewichtetes Mittel von 6 Standorten nach SPRÄNGER (1992)) sowie die relative und absolute Differenz der Ammoniumkonzentrationen zwischen der Wasseroberfläche und 1 m Tiefe im zentralen Belauer See in den Jahren 1989 und 1990.

Die in Abb. 3.5.9 dargestellte Deposition in den See zeigt durch das Integrationsintervall von 28 Tagen nur einen Bruchteil der tatsächlich bei kurzen Meßintervallen zu beobachtenden Variabilität. Durch die Kopplung der Einträge an Regenereignisse können, wie durch den Starkregen im Juli 1989, bis zu 3 kg/ha Stickstoff innerhalb weniger Minuten in den See gelangen (Abb. 3.5.9). Auf den Belauer See bezogen, entspricht dies einem Eintrag von 330 kg. Der tägliche Eintrag aus allen anderen Quellen zusammen beträgt etwa 80 kg Stickstoff, wird also durch die Deposition um das 4-fache übertroffen. Zudem steht der deponierte Stickstoff, anders als beispielsweise das vielfach in größerer Wassertiefe eintretende Grundwasser, direkt dem Phytoplankton im Epilimnion als Nährstoff zur Verfügung.

Bezogen auf ein 6 m mächtiges Epilimnion erhöht sich nach dem Regenereignis vom Juli 1989 rechnerisch die Stickstoff-Konzentration im Wasser um über 50 µg N/l. Aufgrund des mehrtägigen Abstands zwischen dem Niederschlagsereignis und der Wasserprobenahme zeigt sich die Konzentrationserhöhung im unteren Teil der Abb. 3.5.8 jedoch nicht. Aus der Abbildung wird aber deutlich, daß in der überwiegenden Zahl aller Fälle ein deutliches Konzentrationsgefälle zwischen Wasseroberfläche und einer Wassertiefe von einem Meter besteht. Die Deposition auf die Wasseroberfläche stellt einen wesentlichen Grund für diesen Gradienten dar. Allerdings kann auch die, gegenüber der Oberfläche, in einem Meter Tiefe höhere Primärproduktion, die einen erhöhten Nährstoffbedarf und -entzug aus dem Wasser bedingt, zumindest in Einzelfällen für diesen Gradienten der Stickstoff-Konzentrationen mitverantwortlich sein. Die Bedeutung der Intensität der Primärproduktion darf in diesem Zusammenhang jedoch nicht überschätzt werden, da sich generell im Epilimnion kein Zusammenhang zwischen Primärproduktion und Nährstoffkonzentrationen zeigt.

Im flachen südlichen Becken des Belauer Sees zeigt sich der Einfluß der Deposition in dem angeführten Beispiel noch erheblich stärker als im zentralen Becken. Während des erwähnten Starkregenereignisses 1989 müssen die Stickstoff-Konzentrationen im Wasser dort um über 0,2 mg/l angestiegen sein. Dies entspricht einer Verneunfachung der vorhandenen Konzentration, deren ökologische Konsequenzen nicht überblickt werden können, da das Teilbecken in vielfacher Hinsicht eine eigenständige, mit dem Sediment kurzgeschlossene Stoffdynamik aufweist. Grundsätzlich ist die Bedeutung der Deposition und deren Variabilität umso größer, je größer die Seefläche relativ zum Volumen ist. Vor allem in flachen Seen oder Seebecken kann die atmosphärische Deposition zur dominierenden Eintragsquelle von Stickstoff werden, und die Variabilität der Einträge zu wiederholten Störungen im See führen. Da das Depositionsereignis in die Zeit des Hochsommers fällt, während der die Verfügbarkeit von Stickstoff von großer Bedeutung für die Primärproduktion ist, muß in dieser Situation von einer Stimulation der Produktion im Belauer See ausgegangen werden.

3.5.5 Anthropogen bedingte Störungen

Der Mensch greift in vielfacher Weise in den Stoffhaushalt eines Sees ein, sei es durch Fischerei, Angerei, Badenutzung oder durch andere direkte und indirekte Stoffeinträge. Trotz strenger Überwachung kommt es nicht selten zu plötzlichen starken Stoffeinträgen beispielsweise durch die Landwirtschaft, Industrie- und Handwerksunternehmen oder kommunale Kläranlagen. Für die betroffenen Gewässer können sie katastrophale Folgen haben. Da solche 'Unfälle' kaum durch gezielte Messungen erfaßt werden können, soll am Beispiel eines Ausfalls von Teilen der Kläranlage in Bornhöved die Bedeutung solcher plötzlichen Ereignisse exemplarisch aufgezeigt werden. Bezüglich der technischen Details der Kläranlage und des genauen Ablaufs des Unfalls sei auf NOWOK (1994) verwiesen.

Die Abwässer der Ortschaft werden in der dreistufigen Kläranlage, die für 3350 Einwohnergleichwerte ausgelegt und voll ausgelastet ist, gereinigt und erreichen mit dem Wasser der Alten Schwentine nach dem Durchfließen des Bornhöveder Sees und des Schmalensees den Belauer See. Aufgrund von Vereisung kam es am 21. Januar 1991 zum Abbruch des Bodenräumschildes, wodurch das Denitrifikations- und Nachklärbecken bis März außer Betrieb waren. Die nur unzureichend geklärten Abwässer wirkten sich sogar auf die Jahresfracht der Nährstoffe Stickstoff und Phosphor aus: 1991 zeigt sich eine um 73 kg TP und rund 4000 kg TN erhöhte Jahresfracht. Allein durch diesen Unfall wurde die Phosphor-Jahresfracht am Abfluß der Kläranlage somit um ca. 50 % und diejenige von Stickstoff sogar um etwa 350 % erhöht.

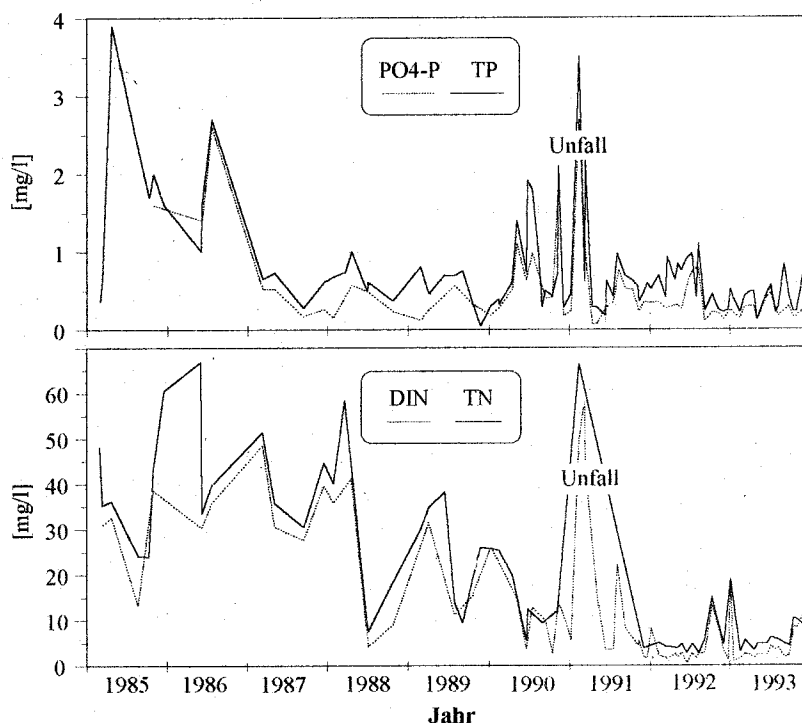


Abb. 3.5.10: Konzentrationen des gelösten anorganischen Phosphors, des Gesamt-Phosphors (TP), der gelösten anorganischen Stickstoffverbindungen (DIN) und des Gesamt-Stickstoffs (TN) am Ablauf der Kläranlage von Bornhöved zwischen 1985 und 1993. Es handelt sich um Daten der kommunalen Selbstüberwachung und der behördlichen Überwachung nach Nowok (1994).

Aufgrund der etwa 4 km langen Fließstrecke, bei der die Alte Schwentine zwei Seen passiert, zeigen sich die erhöhten Einträge nur in geringem Maße im Zufluß des Belauer Sees. Betrachtet man allein die Fließgeschwindigkeit der Alten Schwentine, so könnten die erhöhten Konzentrationen im Wasser theoretisch bereits am Tage des Unfalls am Zufluß des Belauer Sees zu beobachten sein. Berücksichtigt man allerdings das Wasservolumen, welches auf diesem Weg theoretisch verdrängt werden müßte, so würde sich erst nach etwa einem Jahr ein Konzentrationsanstieg zeigen. Aufgrund der starken Dispersion der Stofffracht auf dem Weg zum Belauer See und möglicher anderer Effekte im Einzugsgebiet der Seen läßt sich der Einfluß des Klärwerksausfalls nur sehr grob abschätzen.

Zwischen Mitte Februar und Ende März 1991 kann am Zufluß in den Belauer See beim Stickstoff von einer Frachterhöhung um etwa 100 % und beim Phosphor um etwa 10-20 % ausgegangen werden. Diese erhöhten Einträge zeigen, da sie während der Vollzirkulation stattfanden und die

Nährstoffe den See deshalb weitgehend ungenutzt zu einem großen Teil mit der Alten Schwentine wieder verließen, keine nachweislichen Effekte auf den Stoffhaushalt des Belauer Sees.

Abb. 3.5.10 zeigt den Konzentrationsverlauf von Phosphor- und Stickstofffraktionen am Ablauf der Kläranlage zwischen 1985 und 1993. Obwohl die Kläranlage bereits seit 1974 eine Phosphatfällung besitzt, wird deutlich, daß erst durch langwierige Anpassungen und Verbesserungen die gewünschte Reinigungsleistung von derzeit 97 % und die damit verbundenen sehr geringen Phosphorfrachten im Ablauf erreicht wurden. Die besondere Bedeutung des Klärwerkausfalls 1991 ist unverkennbar. Es wird aber auch deutlich, daß der Klärwerkausfall keinen Einzelfall darstellt, sondern auch in anderen Jahren auffällig hohe Peaks der Stofffrachten zu beobachten sind, die sich aufgrund der geringeren zeitlichen Auflösung der Messungen jedoch nicht so prägnant abzeichnen.

Die Kläranlage von Bornhöved bildet nur eine Quelle für plötzliche, mehr oder weniger zufällige Störungen des Sees. Doch schon anhand der Kläranlage wird deutlich, daß zufällige Ereignisse keine vernachlässigbaren Ausnahmen darstellen, sondern eher eine zu berücksichtigende Normalität. Insgesamt kann davon ausgegangen werden, daß der See im Laufe eines Jahres zahlreichen Störungen unterschiedlichster Dauer und Intensität unterworfen ist, die in der Regel nicht ohne weiteres zu erkennen sind und sich auch nicht auf das direkte Einzugsgebiet des Sees beschränken müssen.

3.6 Stoffbilanzen und See/Umland-Beziehungen

Seen und letztlich die Meere stellen Senken für Stoffflüsse in der Landschaft dar. Aus diesem Grunde kann ein See nicht isoliert von seiner Umgebung betrachtet werden. Die in einem See zu beobachtende Nährstoffsituation und zu einem Teil auch die Zusammensetzung der Lebensgemeinschaft sind in gewisser Weise ein Spiegel der im Einzugsgebiet oder in den vorgeschalteten Seen ablaufenden Prozesse. In diesem Kapitel soll versucht werden, die Stoffflüsse zwischen See und Umgebung zu quantifizieren, um dann einige allgemeine Aussagen abzuleiten.

Dieses Kapitel hat einen für das Gesamtverständnis der Abläufe im Belauer See ergänzenden Charakter, weshalb die dargestellten Ergebnisse teilweise stark aggregiert sind. Das gilt insbesondere für die In-/Output-Bilanzen, auf deren Probleme bei der Erstellung nicht weiter eingegangen wird. Die Vorgehensweise ist nicht nur durch die Stellung dieses Kapitels im Kontext der Arbeit, sondern aufgrund der speziellen Bedingungen im Belauer See auch aus wissenschaftlicher Sicht gerechtfertigt.

Bilanzen vieler Seen leiden unter einem gewissen Mangel an gemessenen Daten zu einzelnen Eintragsquellen, wie beispielsweise der atmosphärischen Deposition oder dem Grundwasserzustrom. Deshalb werden Abschätzungen und Berechnungen dieser Größen notwendig, die einer eingehenden Diskussion bedürfen. Durch die integrierte Forschungsarbeit im Rahmen des 'Projektes Ökosystemforschung im Bereich der Bornhöveder Seenkette' liegen für den Belauer See für nahezu alle Eintragsquellen eigene Daten oder die anderer Arbeitsgruppen vor. Eine besonders kritische Größe stellt in der Regel die Erfassung der Ein- und Austräge von Stoffen durch die Fließgewässer dar. Zahlreiche Zuflüsse, unsichere Bestimmungen der Fließquerschnitte und hohe zeitliche Variabilitäten der Wasserdurchflusssmengen, gekoppelt mit hoher Variabilität der Stoffkonzentrationen, machen die Bilanzierung zu einer aufwendigen Arbeit. Im Falle des Belauer Sees besteht diesbezüglich eine glückliche Situation: Mit der Alten Schwentine besitzt der See nur einen bedeutenden Zu- und Abfluß und die Wassermengen zeigen aufgrund der gleichmäßigen Grundwasserschüttungen im Einzugsgebiet der Alten Schwentine eine vergleichsweise geringe zeitliche Variabilität. Die Stoffkonzentrationen weisen aufgrund der puffernden Eigenschaften sowie der Eigendynamik der vorgeschalteten Seen einen gut erfaßbaren Jahresgang auf.

3.6.1 Stickstoff

3.6.1.1 Quellen und Dynamik im Einzugsgebiet

Der Zufluß der Alten Schwentine stellt die bedeutendste Stickstoffquelle für den Belauer See dar. Aufgrund der internen Dynamik in den dem Belauer See vorgeschalteten Seen weisen die Konzentrationen in der Alten Schwentine, wie schon erwähnt, einen deutlichen Jahresgang auf. Da die Wasserführung der Alten Schwentine keine ausgeprägte Jahresdynamik zeigt, schlägt sich die Dynamik der Konzentrationen, die sich sowohl im Zu- als auch im Abfluß des Belauer Sees zeigt, direkt als Jahresgang der Frachten nieder. Während der Sommermonate sind die Einträge vergleichsweise gering und erreichen im Winter ihr Maximum.

Der Eintrag von Stickstoff mit dem Grund-, Hang- und Drängewasser ist das Jahr über mit 10,2 t N/a, was etwa 28 % des in den See eingetragenen Stickstoffs entspricht, konstant. Die als Grundwasser eingetragenen Wassermengen machen nur etwa 10 % der durch die Schwentine

eingetragenen Wassermengen aus, spielen aufgrund ihrer hohen Konzentrationen an Stickstoff jedoch eine bedeutende Rolle in der Bilanz des Sees.

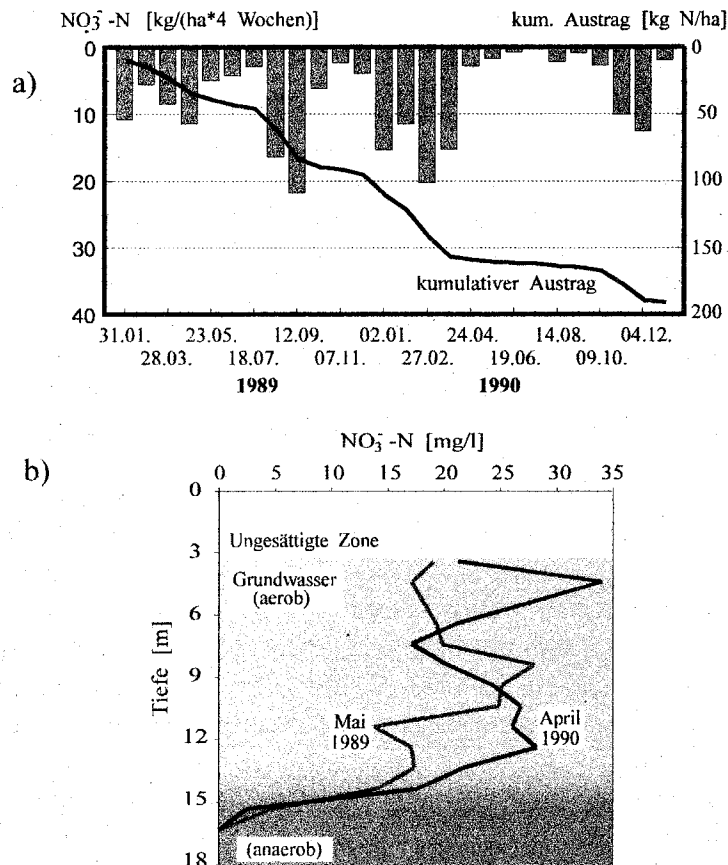


Abb. 3.6.1: a) Nitratauswaschung aus dem Boden unterhalb einer Tiefe von 1,5 m unter Acker mit Mais- (1989) und Haferanbau (1990) am Westufer des Belauer Sees (nach SCHALK & SCHIMMING unveröff.). b) Verlauf der Nitratkonzentrationen im Grundwasser. Messungen am Ackerrand am Westufer des Belauer Sees. Tiefenangaben auf die Geländeoberfläche bezogen (nach LILIENFEIN 1991).

Die hohen Düngergaben auf den landwirtschaftlich genutzten Flächen des Einzugsgebietes werden nicht vollständig im Boden und in den Pflanzen gebunden. 1989, beim Anbau von Mais, wurden beispielsweise 365 kg N/ha auf einem der Äcker am westlichen Ufer des Belauer Sees gedüngt. Beim Anbau von Hafer 1990 wurde zwar mit 205 kg N/ha weniger Dünger ausgebracht, dennoch liegen die Düngewerte weit über den Empfehlungen der Landwirtschaftskammer. Für Mais werden unter den bestehenden Verhältnissen 180 kg N/ha und für Hafer 80-150 kg N/ha empfohlen. Folge der anhaltenden Überdüngung ist eine Auswaschung großer Stickstoffmengen mit dem Sickerwasser. Auf dem genannten Ackerstandort wurden 1989 und 1990 im Mittel etwa 100 kg N/ha mit dem Sickerwasser ausgetragen (Abb. 3.6.1a). Der Stickstoff erreicht mit einigen Jahren Verzögerung das Grundwasser und führt im oxischen Bereich des oberen Grundwasserleiters zu Nitrat-Konzentrationen von 16 mg Nitrat-N/l im Mittel mehrerer Grundwasserbrunnen (LILIENFEIN 1991). Der obere Grundwasserleiter teilt sich am Westufer des Belauer Sees in einen etwa 10 m mächtigen oxischen und einen darunterliegenden anoxischen Bereich (Abb. 3.6.1b). In der wenige Meter mächtigen Übergangszone sinken die Sauerstoffkonzentrationen auf weniger als 0,5 mg/l ab und ermöglichen eine nahezu vollständige Denitrifikation des mit dem Wasser verlagerten Nitrats zu N₂, welches in die Atmosphäre entweicht.

Für die Höhe der Stickstoff-Einträge mit dem Grundwasser in den See ist entscheidend, ob es sich um nitratreiches oxisches oder denitrifiziertes anoxisches Grundwasser handelt. Im Falle des Belauer Sees kann nach Untersuchungen und Modellrechnungen von KLUGE & JELINEK (mündl. Mittlg.) davon ausgegangen werden, daß das oberirdische Quell-, Hang- und Drängewasser nitratreich ist, während beim unterirdischen Grundwasser nur zu etwa 35 % nitratreiches Wasser in den See eintritt. 65 % des unterirdischen Grundwassers wurden bei der Versickerung denitrifiziert und tragen nur geringe Mengen von Stickstoff in den See ein.

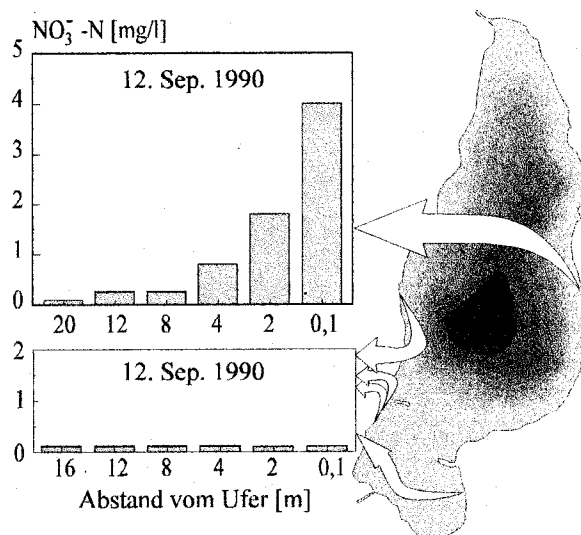


Abb. 3.6.2: Laterale Gradienten der Nitratkonzentrationen [mg NO₃-N/l] im Wasser an 5 Meßorten im Litoral des Belauer Sees am 12. September 1990 (nach Daten von STANNIK 1992)

Der Grundwassereintrag findet sowohl über- als auch unterirdisch fast ausschließlich auf dem Ostufer des Sees statt. Der Eintrag von Grundwasser ist so hoch, daß sich in einigen Bereichen des Litorals während ruhiger Witterung ausgeprägte Gradienten der Nitrat-Konzentrationen zwischen ufernahem Wasser und dem Pelagial ausbilden. In Abb. 3.6.2 ist eine solche, vielfach beobachtete Situation exemplarisch dargestellt.

Immerhin 8 % der Stickstoffeinträge in den See stammen aus der nassen atmosphärischen Deposition, die damit die dritte bedeutende Quelle darstellt. Die in offenen Sammlern gemessene Bulk-Deposition liegt im Untersuchungsgebiet bei etwa 22 kg N ha⁻¹ a⁻¹, wobei die Werte von Jahr zu Jahr erheblich schwanken. Berechnungen von SPRANGER (mündl. Mittlg.) zufolge werden zusätzlich 6 kg N ha⁻¹ a⁻¹ trocken als Partikel oder gasförmig im See deponiert. Die nasse Deposition dominiert also bei weitem. Ammonium allein macht 50 % - 60 % der nassen Stickstoff-Deposition in der Umgebung des Belauer Sees aus, was ein klarer Hinweis auf die Bedeutung der Landwirtschaft ist (SPRANGER 1992) (Abb. 3.6.3b).

Die Untersuchungen von BLESS (mündl. Mittlg.) zeigen, daß je nach Witterung zwischen 15 % und 30 % des in Form von Stallmist ausgebrachten Düngers innerhalb der ersten 4 Tage an die Atmosphäre abgegeben werden, sofern keine Einarbeitung stattfindet. Bei Schweinegülle ist dieser Anteil mit 55 % - 60 %, was einer Freisetzung von 35 - 40 kg N/ha entspricht, noch erheblich höher. Neben den Böden wird auch die Atmosphäre mitgedüngt, was den hohen Ammonium-Anteil in der Deposition erklärt. Starke Depositionsereignisse sind in der Regel an heftige Niederschlagsereignisse gekoppelt. Innerhalb eines Tages wurden in Extremfällen bis zu 3 kg N/ha deponiert. Der

tägliche Stickstoff-Eintrag aus allen anderen Quellen zusammen liegt im Mittel deutlich unter 1 kg N/ha. Die atmosphärische Deposition kann somit kurzfristig zur dominierenden Quelle für den See werden und im Sommer die Konzentrationen der gelösten anorganischen Stickstoffverbindungen im Epilimnion theoretisch mehr als verdoppeln.

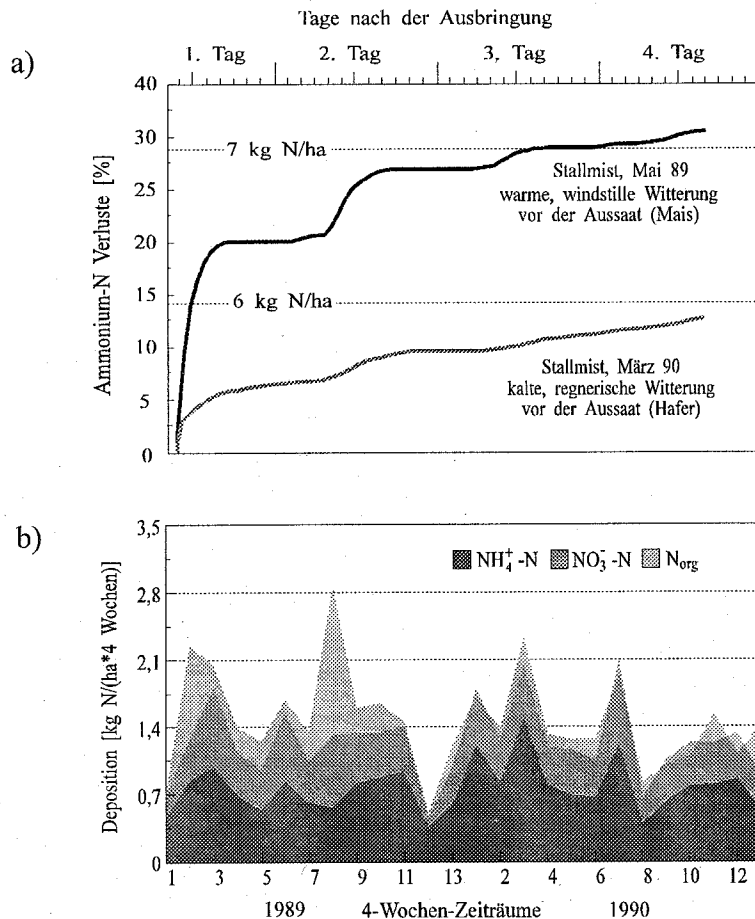


Abb. 3.6.3: a) Relative Ammonium-Verluste an die Atmosphäre aus oberflächlich auf den Acker am Westufer des Belauer Sees ausgebrachten Stallmist. Dargestellt sind der Verlust während der ersten 4 Tage nach der Ausbringung an zwei Terminen mit unterschiedlicher Witterung im Mai 1989 und März 1990 (nach BLESS unveröff.) b) Über 7 Standorte im Einzugsbereich des Belauer Sees gemittelte Deposition verschiedener Stickstofffraktionen während der Jahre 1989 und 1990 (aus SPRANGER 1992). Es handelt sich um Messungen aus offenen Sammlern, die die nasse und einen nicht bestimmbar Anteil der trockenen Deposition erfassen. Die wöchentlichen Meßtermine sind zu 4-wöchigen Werten aggregiert, die genaugenommen als Balkendiagramme dargestellt werden müßten.

3.6.1.2 Stickstoff-Bilanz

Der Zufluß der Alten Schwentine, Grundwasser mit Quell-, Hang- und Drängewasser und die nasse Deposition machen zusammen 95 % der Gesamteinträge aus. Die übrigen Quellen, die der Vollständigkeit halber berücksichtigt wurden, sind dagegen vernachlässigbar.

Erwartungsgemäß verläßt der größte Anteil des Stickstoffs den See durch den Abfluß der Alten Schwentine aus dem Belauer See. Dagegen ist die Festlegung von Stickstoff im Sediment, welches

mittlere Konzentrationen von 1 Gew. % N aufweist (STARK 1993), von untergeordneter Bedeutung. Die Stickstoffkonzentrationen im Sediment zeigen jedoch eine ausgeprägte räumliche Struktur mit mittleren Werten von 1,9 Gew. % N im südlichen Seebecken und 0,6 Gew. % N in den durch Erosion geprägten Randbereichen des Sees. Da die Sedimentationsraten im Litoral und im südlichen Becken nicht bekannt sind, ergibt sich eine erhebliche Unsicherheit der N-Festlegung im Sediment. Diese kann durchaus bis zu 70 % höher sein als in Abb. 3.6.4 angegeben, wogegen allerdings die Bilanzen anderer Elemente wie die von Phosphor und konservativen Elementen (Na, K, Cl) sprechen. Wie dem auch sei ergibt sich für den Verlust von Stickstoff an die Atmosphäre durch Denitrifikation ein bemerkenswerter Restbetrag. Insgesamt werden jährlich etwa 13,2 t N aus dem See in die Atmosphäre abgegeben. Rund 50 % des in den See gelangenden Stickstoffs wird im Sediment festgelegt oder an die Atmosphäre abgegeben. Der See fungiert somit als wirkungsvolle Stickstoff-Senke und Reinigungsstufe für durchfließendes Wasser. In bezug auf die Atmosphäre, insbesondere die globale Erwärmung der Atmosphäre, kann dieser Prozeß allerdings problematisch sein, da neben dem N_2 auch erhebliche Mengen an N_2O , welches ein Zwischenprodukt bei der Denitrifikation und gleichzeitig ein klimarelevantes Gas darstellt, freigesetzt werden.

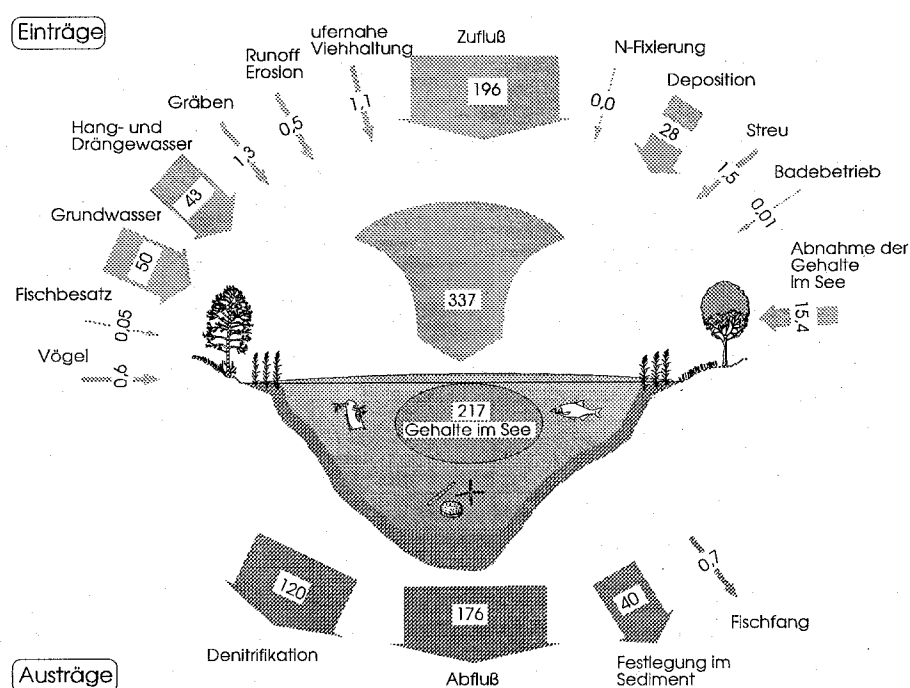


Abb. 3.6.4: Mittlere jährliche Stickstoffbilanz [$kg N ha^{-1} a^{-1}$] des Belauer Sees zwischen 1989 und 1991.

3.6.1.3 Stickstoff-Fixierung und Denitrifikation

Zwei Prozesse spielen im Stickstoffhaushalt generell eine zentrale Rolle: die Fixierung von molekularem N_2 , die in Bilanzen als Inputgröße auftritt, und die Denitrifikation von Ammonium zu molekularem N_2 als zentrale Austragsgröße.

Die Fixierung von N_2 spielt nach WITZEL (in BLUME et al. 1992) im Pelagial des Belauer Sees keine Rolle. Die potentiell zur N-Fixierung befähigten Cyanophyceen stellen im Herbst zwar die

quantitativ dominierende Gruppe dar, das vergleichsweise weite N:P-Verhältnis unterbindet jedoch, von wenigen Ausnahmen abgesehen, die Verbreitung heterocysten- tragender Arten. In den Sedimenten des zentralen Beckens ist die N-Fixierung dagegen von Bedeutung. Die beobachtete ausgeprägte Ethinreduktion an der Sedimentoberfläche legt dort eine aktive N_2 -Fixierung nahe. Diese wird nicht durch die hohen Ammoniumkonzentrationen gehemmt. Durch die N_2 -Fixierung werden 10 % - 20 % des bei der Denitrifikation im Sediment gebildeten N_2 fixiert und damit im Sediment gehalten. Es handelt sich in diesem Fall um einen internen Prozeß, durch den kein zusätzlicher N_2 -Fluß aus der Atmosphäre in den See stattfindet, da lediglich das bei der Denitrifikation im Wasser und im Sediment entstehende N_2 verwendet wird. Obwohl dieser Prozeß für die internen Umsätze im See quantitativ von Bedeutung ist, spielt er für die Bilanz keine Rolle.

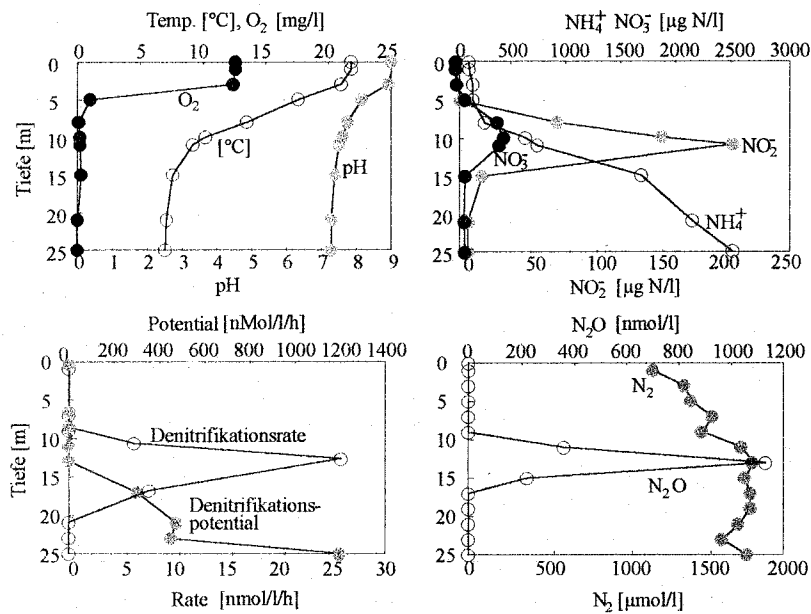


Abb. 3.6.5: Tiefenprofile verschiedener Parameter des limnischen Stickstoffhaushalts am 30. Juli 1991 im zentralen Belauer See (nach WITZEL in BLUME et al. 1992)

Die überragende Bedeutung der Denitrifikation im Belauer See zeigt sich nicht nur in der Bilanz, sondern wird auch durch die von WITZEL (mündl. Mittlg.) als Folge der Denitrifikation beobachteten hohen Übersättigungen des Wassers mit N_2 bestätigt. Abb. 3.6.5 belegt für den 30. Juli 1991 eine N_2 -Konzentration zwischen 1,2 und 1,7 mmol N_2 /l. Die maximale Löslichkeit des Gases liegt in Abhängigkeit von Druck und Temperatur unter den gegebenen Umständen unter 0,8 mmol N_2 /l. In der gesamten Wassersäule kann demnach von einer Übersättigung um 100 % und mehr ausgegangen werden. Diese Übersättigung wird an anderen Terminen teilweise noch weit übertroffen.

Aus der N-Bilanz ergibt sich eine mittlere jährliche, auf die Grenzschicht zwischen Wasser und Atmosphäre bezogene Denitrifikationsrate von $98 \mu\text{mol N m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ für den Belauer See. Interessant ist die Frage, welche Bedeutung die Denitrifikation im Wasser, im Bereich der Thermokline, im Vergleich zu den Freisetzungen aus dem Sediment im Falle des Belauer Sees hat. Während die Denitrifikation an der Sediment-Wasser-Grenzschicht das ganze Jahr hindurch stattfindet, kann sie im Wasser nur während einiger Perioden eine quantitativ bedeutende Rolle spielen. Eine Phase mit maximaler Denitrifikation stellt die bereits angesprochene Zeit zwischen Juli und September dar, während der extrem hohe Zahlen denitrifizierender Bakterien im Bereich der Thermokline auftreten.

Abb. 3.6.5 zeigt exemplarisch das Vertikalprofil der Denitrifikationsrate am 30. Juli 1991. Unterhalb der Thermokline zeigt sich ein deutliches Maximum. Für diesen vertikalen Bereich allein errechnet sich, bezogen auf die Seeoberfläche, eine Denitrifikationsrate von etwa $90 \mu\text{mol N m}^{-2} \text{h}^{-1}$, was nur unwesentlich unter der mittleren jährlichen Rate für den See liegt. Während der Sommermonate kann also der Denitrifikation im Wasserkörper ein erheblicher Anteil an der gesamten Freisetzung von N_2 im See zukommen. Über das gesamte Jahr gesehen dürfte die Denitrifikation im Sediment jedoch die weitaus größere Rolle spielen.

3.6.2 Silizium: Bilanz

Der mittleren jährlichen Silizium-Bilanz (Abb. 3.6.6) liegen ausschließlich gelöste Fraktionen zugrunde. Mit Ausnahme des Frühjahrs, wo größere Mengen an Diatomeen über den Zufluß aus den vorgeschalteten Seen in den Belauer See gelangen und die im Belauer See befindlichen Diatomeen den See über den Abfluß verlassen, kann der nicht erfaßte, partikuläre Anteil bei der Bilanz als gering eingestuft werden.

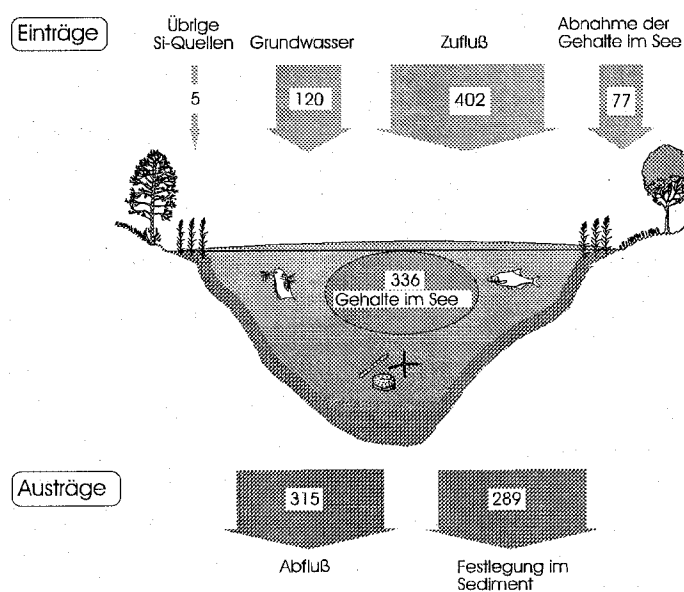


Abb. 3.6.6: Mittlere jährliche Silizium-Bilanz (gelöste Fraktionen) für den Belauer See ($\text{kg Si ha}^{-1} \text{a}^{-1}$) zwischen 1989 und 1991

Sowohl der Eintrag über den Zufluß als auch der Austrag durch den Abfluß aus dem See wird dadurch unterschätzt. Da der nicht erfaßte Ein- und Austrag über die Alte Schwentine etwa gleich hoch sein dürfte und beides damit gleichermaßen unterschätzt wird, kann die sich als Differenz der Ein- und Austräge ergebende Festlegung von Silizium im Sediment als weitgehend korrekt angesehen werden. Neben dem Zufluß stellt das Grundwasser, welches je nach Tiefe Silizium-Konzentrationen zwischen 2 und 14 mg Si/l , mit einem Median von etwa 11 mg Si/l , aufweist, die bedeutendste Eintragsquelle dar. Im Zufluß der Alten Schwentine zeigt sich ein ausgeprägter Jahresgang der Si-Konzentrationen und damit der Frachten, mit einem Minimum im Frühjahr. Während dieser Zeit kann das Grundwasser zur bedeutendsten Silizium-Quelle für den See werden. Der im Sediment festgelegte Anteil ist etwa so hoch wie der Austrag über die Alte Schwentine. Etwa 50 % der Silizium-Einträge werden im Sediment des Sees zurückgehalten und damit weit mehr als bei Phosphor und Stickstoff. Mit steigender Produktivität eines Sees steigt auch der Biomasseanteil der

Diatomeen. Die Diatomeen werden durch ihr hohes Gewicht zu einem hohen Anteil sedimentiert. Mit zunehmender Trophie steigt somit auch die Si-Festlegung im Sediment, was PROFT (1994) veranlaßt hat, aus dem Verhältnis aus Biosilikat und Calcit einen Trophieindikator abzuleiten. Nach CONLEY et al. (1993) kann die verstärkte Festlegung im Sediment eine Abnahme der Konzentrationen an gelöstem Silizium im Wasserkörper bewirken.

3.6.3 Kohlenstoff: Methanfreisetzung und -oxidation

Eine Bilanzierung des Kohlenstoffs ist aufgrund des stetigen Austausches von CO_2 mit der Atmosphäre ein schwieriges und nicht sehr vielversprechendes Unterfangen. Eine Beschränkung auf die organischen Komponenten ist durch den raschen Übergang zwischen anorganischen und organischen Verbindungen bei der Photosynthese sowie dem Abbau von organischem Material ebensowenig sinnvoll. Aus diesem Grunde beschränke ich mich in diesem Kapitel auf einen einzigen bedeutenden Prozeß, nämlich die Freisetzung von Methan aus dem Sediment in den Wasserkörper und in die Atmosphäre sowie die Oxidation des Methans zu CO_2 . Hierzu wurden einige Messungen durchgeführt, die allerdings eher Pilotcharakter haben, aber einen Ansatz für eine generelle Diskussion der Verfügbarkeit des Nährstoffs Kohlenstoff im Belauer See bieten.

Der Abbau des abgestorbenen autochtonen und allochton in den See eingetragenen organischen Materials beginnt zwar bereits im Wasserkörper, findet aber vor allem nach der Ablagerung im Sediment statt. Beim Abbau entstehen Gase, wie CO_2 , CH_4 , H_2S , N_2 und N_2O . Der Methananteil variiert dabei je nach Gewässer zwischen 40 % und 95 % (HEYER 1990). Der vergleichsweise hohe Methananteil im Sedimentgas ist auf dessen schlechte Löslichkeit im Wasser zurückzuführen. Während das gut lösliche CO_2 in den Wasserkörper diffundiert, reichert sich Methan im Sediment an und steigt dann vielfach blasenförmig auf, wobei erhebliche Sedimentmengen mitgerissen werden können. Die von GARBE-SCHÖNBERG & ZEILER (mündl. Mittlg.) im Belauer See beobachteten trichterförmigen Eintiefungen im Sediment sind ebenso ein Zeugnis dieser Gasaktivität wie die beobachteten Gasansammlungen unter der winterlichen Eisdecke und die im Südbecken des Belauer Sees vielfach aufschwimmenden gasreichen Sedimentmatten. Offensichtlich bilden sich große Gasmengen im See, die einerseits durch die Oxidation des aus dem Sediment freigesetzten Methans Relevanz für die Verfügbarkeit von CO_2 haben können. Andererseits reißen aufsteigende Gasblasen Sediment mit sich und führen zu einer Turbulenz, der Methankonvektion, durch die andere produktionslimitierende Nährstoffe während der Sommerstagnation aus dem Hypolimnion in das Epilimnion transportiert werden können.

Neue Methoden (NAGUIB 1982, 1984, CSERMAK et al. 1992), das steigende Interesse an Methan als klimarelevantem Gas (PFAU et al. 1994) und seine seit längerem bekannte Bedeutung im Stoffhaushalt (RUDD & HAMILTON 1978, ROBERTSON 1979, RUDD & TAYLOR 1980) haben zu intensivierten Untersuchungen zur Methanbildung und ihren Determinanten im Sediment geführt (KUIVILA et al. 1988, CASPER 1992a, 1992b, CSERMAK et al. 1992, HESSEN & NYGAARD 1992, BOSSE et al. 1993, SCHMIDT & CONRAD 1993). Auf eine Diskussion der Prozesse im Sediment soll hier verzichtet werden. Wesentlich ist, daß zeitweilig über 50 % der Primärproduktion nach der Sedimentation als Methan freigesetzt werden können. Die Bildung des Methans hängt weniger von der Gesamtmenge an organischem Material, sondern vielmehr vom Anteil an leicht abbaubaren Verbindungen ab. Eine weitere wesentliche Steuergröße stellt die Temperatur dar, so daß die höchste Freisetzung in der Regel während der Sommermonate stattfindet.

Abb. 3.6.6 zeigt die mit schwimmenden Meßboxen an der Wasseroberfläche des Belauer Sees an mehreren Terminen im August 1993 gemessene Methanemission. Auffällig ist die extreme Streuung

der Werte. Diese zeigt sich sowohl zwischen den drei Parallelboxen an einem Standort als auch zwischen den einzelnen Tagen. Die extreme Variabilität ist weniger auf methodische Probleme zurückzuführen als vielmehr ein Zeichen für einen hohen Anteil an, mehr oder weniger zufällig, blasenförmig aufsteigendem Methan. Zudem ist die Methanemission stark vom Wetter abhängig. Der Mittelwert, wie auch der Median, der Freisetzung liegt bei rd. $3000 \mu\text{mol CH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$.

Die Litoralbereiche weisen in der Regel eine deutlich höhere Methanproduktion auf als das Pelagial (CSERMAK et al. 1992, SCHMIDT & CONRAD 1993). Dies zeigt sich auch am Belauer See, wo sich während der Eisbedeckung die weitaus größten Gasansammlungen in einem 10 bis 20 m breiten Band direkt vor dem Schilfgürtel zeigen. Direkt im Schilf finden sich keine Gaseinschlüsse, da aufsteigendes Gas durch die Halme abgeleitet wird (DACEY & KLUG 1979, BANIK et al. 1993). Die Messungen von REMBGES & RUSCH (mündl. Mittlg.) im Schilfgürtel des Belauer Sees ergeben einen mittleren Methanfluß an der Wasseroberfläche von $93 \mu\text{mol CH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ und widersprechen scheinbar einer gegenüber dem Pelagial erhöhten Produktion im Schilfbereich. Hierbei muß allerdings berücksichtigt werden, daß über dem Litoralsediment selten reduzierende Bedingungen herrschen und deshalb bei den im Sommer vorherrschenden hohen Temperaturen eine intensive mikrobielle Methanoxidation an der Sedimentoberfläche möglich ist. Sollten große Methanmengen im Litoralbereich oxidiert werden, so kann das gebildete CO_2 durch laterale Transportprozesse auch den Primärproduzenten im Pelagial zur Verfügung stehen. Eine andere vielleicht wahrscheinlichere Möglichkeit, die die geringe Freisetzung im Litoral erklärt, ist, daß Sedimentgase auch im Sommer durch die Schilfhalme abgeleitet werden.

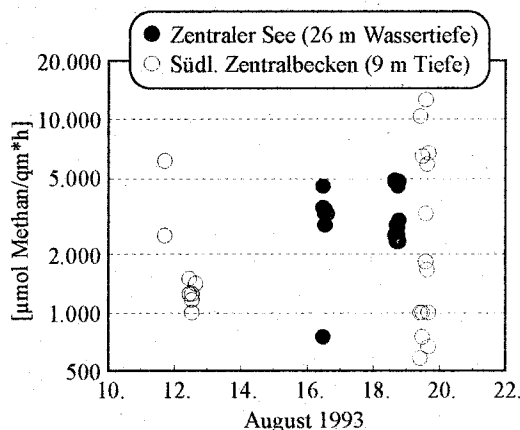


Abb. 3.6.6: Freisetzung von Methan im Belauer See im August 1993. Messungen an der Wasseroberfläche des Belauer Sees nach Daten von RUSCH (unveröff.)

Vermutlich gilt auch für den Belauer See die von Rudd & HAMILTON (1978) am kanadischen See 227 gemachte Beobachtung, daß die Oxidation des aufsteigenden Methans keine bedeutende CO_2 -Quelle für die Primärproduzenten darstellt. Nur während der Sommermonate, in denen der See eine intensive Schichtung aufweist, könnte die CO_2 -Nachlieferung durch Methanoxidation im Epilimnion von Bedeutung für die Primärproduzenten sein. Aus dem Sediment aufsteigendes Methan kann während dieser Zeit jedoch nur im verhältnismäßig geringmächtigen Epilimnion oxidiert werden, der Raum für eine Oxidation während des Aufstiegs ist also sehr begrenzt. Zudem wird Methan im Belauer See nicht gleichmäßig freigesetzt, sondern durch plötzliche eruptive Ereignisse, bei denen rasch größere Mengen blasenförmig aufsteigen. Die Zeit, die für Oxidationsprozesse im Epilimnion verbleibt, ist also ebenfalls kurz. Nimmt man eine mittlere Freisetzung aus dem Sediment von $2000 \mu\text{mol CH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ und hiervon einen Anteil von 5 %, der im Epilimnion oxidiert wird an, so errechnet sich ein täglicher CO_2 -Eintrag ins Epilimnion von $2,4 \text{ mmol CH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$.

Bei Zugrundelegung einer Freisetzung von $2000 \text{ mol CH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ würden im Belauer See (ca. 110 ha Fläche) pro Tag allein über 1000 m^3 Methan entstehen. Schließt man zudem die übrigen Gase ein, so scheint eine tägliche Gesamt-Gasproduktion von 1500 m^3 nicht unrealistisch. Diese Mengen lassen einen Einfluß der mit der Gasevasion verbundenen Turbulenz auf den Nährstofftransfer aus dem Hypo- in das Epilimnion wahrscheinlich werden. Möglicherweise trägt die Lösung von, in den Gasblasen auch enthaltenem, CO_2 im Epilimnion sowie die durch Gas hervorgerufene Einmischung von Hypolimnionwasser ins Epilimnion in noch stärkerem Maße zur CO_2 -Versorgung der Primärproduzenten im Epilimnion bei als die Methanoxidation.

Interessant, wenngleich im Zusammenhang mit der Kohlenstoff-Limitierung unwesentlich, ist der Vergleich der Methanbildungsraten in terrestrischen, semiterrestrischen und limnischen Bereichen. Die Messungen von REMBGES & RUSCH (mündl. Mittlg.) zeigen im April sowohl in der Feuchtwiese als auch im Erlenbruch und Schilf keine Freisetzung von Methan. Im August weist die Feuchtwiese $130 \text{ } \mu\text{mol CH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, der Erlenbruch $110 \text{ } \mu\text{mol CH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ und der Schilfgürtel $93 \text{ } \mu\text{mol CH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ an Freisetzungsraten auf. Aufgrund der möglichen Ableitung von Methan durch Schilfhalm erscheint der Wert für die Schilfzone deutlich zu gering. Verglichen mit der Freisetzung von $3000 \text{ } \mu\text{mol CH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ im See sind alle anderen Standorte bezüglich der Methanemission von untergeordneter Bedeutung, was sicherlich damit zu begründen ist, daß in terrestrischen und semiterrestrischen Bereichen die Methanoxidation im Sediment bzw. in der Bodenzone von großer Bedeutung ist.

Trotz der geringen Konzentrationen an gelöstem CO_2 ist eine Limitierung der Gesamtbioasse im Belauer See durch Kohlenstoff-Mangel über einen längeren Zeitraum nicht wahrscheinlich. Dies liegt einerseits an der Fähigkeit mancher Algenarten HCO_3^- als C-Quelle zu nutzen, was im Belauer See auch erforderlich ist. Arten, die diese Fähigkeit nicht besitzen, werden sehr wohl durch die geringen CO_2 -Konzentrationen limitiert und von anderen Arten verdrängt. Der Jahresgang des CO_2 -Angebots führt wahrscheinlich zu einer Selektion und einer Verschiebung der Artenzusammensetzung, ohne daß sich dieses in der gesamten Phytoplanktonbiomasse widerspiegelt. Bei der Verwendung von HCO_3^- als Kohlenstoff-Quelle müssen chemische Umsetzungen stattfinden, die nicht nur Energie, sondern auch Zeit kosten. Es ist nicht undenkbar, daß mangelnde Umsetzungsgeschwindigkeiten, also kinetische Begrenzungen, die C-Verfügbarkeit kurzzeitig limitieren können.

Mit der Methanoxidation, der Lösung von CO_2 aus aufsteigenden Gasblasen und Mischungsprozessen an der Thermokline bestehen quantitativ bedeutende Nachlieferungsprozesse für CO_2 im Epilimnion, die sich in den extrem geringen Konzentrationen nicht widerspiegeln. Dieses Beispiel zeigt, daß Nährstoffkonzentrationen nur sehr begrenzt geeignet sind, um über eine Limitierungssituation Auskunft zu geben, wichtiger sind die Nachlieferungsraten.

3.6.4 Phosphor

3.6.4.1 In-/Output-Bilanz

Abb. 3.6.6 zeigt die mittlere jährliche Phosphorbilanz für den Belauer See zwischen 1989 und 1991.

Stofftransfer durch Tiere: Eine Vielzahl von Lebewesen, wie Wasservögel, Insekten und Zooplankter tragen zum Stofftransport zwischen Land und Wasser bei. Die größte Bedeutung für den Transfer von Phosphor aus dem Litoral ins Pelagial dürfte den Fischen zukommen. Diese fressen vielfach im Litoral, ihre Exkremente gelangen aber ins Pelagial und können unter

Umständen dort die Hauptquelle gelösten Phosphors darstellen (CARPENTER et al. 1992). Hierbei handelt es sich um eine schwerbilanzierbare Größe, die zudem keinen echten Transfer zwischen Land und Wasser darstellt, da das Litoral zum See gezählt wird. Anders verhält es sich bei der Fischwirtschaft. In bezug auf die Phosphoreinträge in Gewässer kommt der Fischerei, vor allem aber der Fischzucht und Teichwirtschaft an den Ufern von Gewässern, erhebliche Bedeutung zu. (u.a. KORZENIEWSKI & SALATA 1982, PERSSON 1988). Während die kommerzielle Binnenfischerei nur geringfügig Phosphor in Form von Jungfischen in die Seen einbringt und weitaus höhere Mengen durch das Abfischen entzieht, was durch die Angaben zum "Fischbesatz" und "Fischfang" im Belauer See belegt wird, sind Angelseen meist sehr problematisch. Hier werden Jungfische vielfach angefüttert, wobei nur ein geringer Anteil des Futter-Phosphors in den Fischen festgelegt wird und der Rest direkt oder später indirekt über Exkretion ins Wasser gelangt. Ähnlich verhält es sich bei Fischzuchtteichen, bei denen neben der Fütterung meist eine Teichdüngung im Frühjahr vorgenommen wird. BOHL (1976) geht bei Forellenintensivhaltung von einer täglichen Freisetzung von 0,33 - 0,5 g TP/kg Fisch aus. Das phosphorreiche Abwasser aus der Forellenzucht wird, wie im Falle der Fischzucht im Uferbereich des Bornhöveder Sees (NAUJOKAT & SCHERNEWSKI 1993), meist direkt in die Oberflächengewässer eingeleitet.

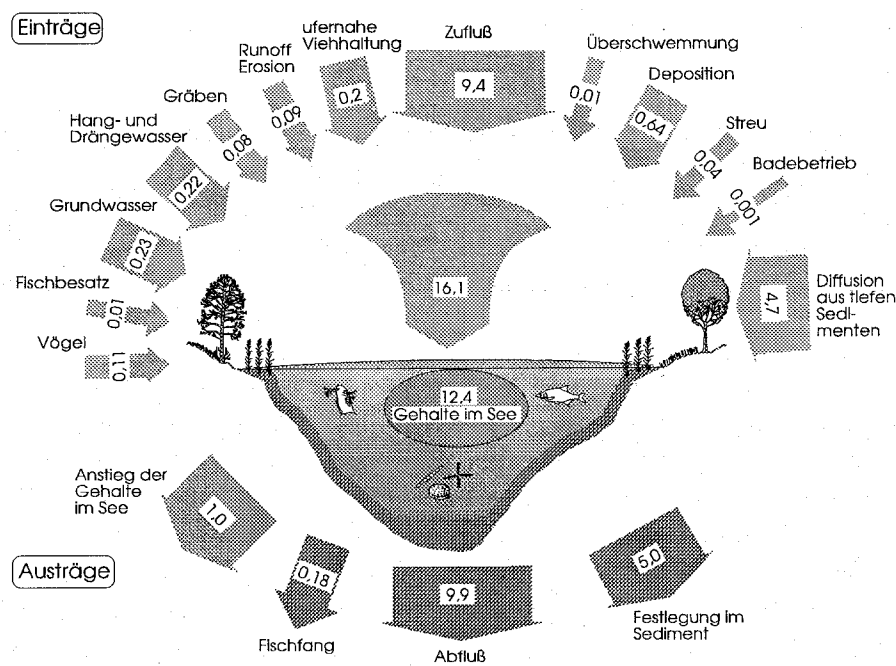


Abb. 3.6.6: Mittlere Phosphorbilanz für den Belauer See zwischen 1989 und 1991 (kg P ha⁻¹ a⁻¹). Die Seefläche beträgt 110 ha.

Wasservögel erlangen vor allem durch Zugvögel und durch Arten, die im Wasser auf Nahrungssuche gehen und im Litoral brüten, quantitative Bedeutung für den Stoffhaushalt und Stofftransfer. Wenn das Verhältnis von Litoral zu Seefläche sehr groß ist und hohe Populationen brütender Vögel erlaubt, kann der jährliche P-Eintrag durch Exkremamente 24 kg/ha erreichen (DOBROWOLSKI et al. 1976) und in besonderen Fällen sogar übersteigen (PORTNOY 1990). Im Belauer See erreicht der Gesamteintrag durch Kot von Vögeln 237 kg P/a (GRAJETZKI mündl. Mittlg), wobei der größte Teil des Phosphors auch über die Nahrung aus dem See aufgenommen wurde. Die Vögel beteiligen sich also am limnischen P-Kreislauf bzw. am Transfer zwischen Litoral und Pelagial. Eine Ausnahme machen Graugänse. Sie ernähren sich nur in der Frühphase von frischen Schilfhalmern und suchen ihre Nahrung mit zunehmender Mobilität der Jungen sukzessiv auf benachbarten

Feuchtgrünländern, nutzen den See aber zum Ruhen und Rasten (GRAJETZKI mündl. Mittlg.). Auf diese Weise tragen die 8 Grauganspaare und ihre 25 Jungen etwa 12 kg P/a in den Belauer See ein.

In bezug auf die P-Bilanz des Belauer Sees ist dies zwar vernachlässigbar, an einigen schleswig-holsteinischen Seen kommt es aber zu massiven Konzentrationen von rastenden Graugänsen. Am Warder See halten sich im Oktober/November ca. 2200 Bleiß- und 500 Graugänse auf (GRAJETZKI mündl. Mittlg.) und stellen vermutlich die bedeutendste Phosphorquelle des Sees dar. Einige Arten von Wasservögeln spielen nicht nur für den Stoffkreislauf im See und den Transport zwischen Litoral und Pelagial eine Rolle, sondern brechen den abgeschlossenen Stoffkreislauf im See auf, indem sie teilweise für eine Umkehrung der eindeutig zum Gewässer hin gerichteten Stoffflüsse sorgen. Für den Entzug von Nährstoffen aus Gewässern sind die Arten interessant, die an Land brüten und sich viel dort aufhalten, aber im Wasser auf Nahrungssuche gehen. Im Belauer See trifft dies vor allem für Möwen und die Seeadler zu, deren quantitative Bedeutung aber vernachlässigbar ist. Wie Vögel können auch Insekten in Einzelfällen, wie im polnischen Warniak See (KOWALCEWSKI & RYBAK 1981), wesentlich zum Stoffhaushalt eines Sees beitragen. Im Falle des Belauer Sees kann dies jedoch ausgeschlossen werden.

Für die Exkretion der maximal 30 Rinder und Pferde auf angrenzenden Weiden wurde 0,025 kg P d⁻¹ (DGCH 1978) und 0,1 kg P ha⁻¹a⁻¹ Direkteintrag in den See zugrunde gelegt. Für den Eintrag von den Weiden am See (20 ha) wurden nach diversen Autoren in DGCH (1978) 3 % der Düngung und Exkretion angenommen.

Informationen über Phytoplankton und Zooplankton wurden aus LANDMESSER (1993) und BARKMANN & FLECKNER (mündl. Mittlg.) entnommen. Die Biomasseabschätzung für Fische stammt aus Markierungs- und Wiederfangexperimenten für Brasse, Barsch, Hecht und Zander, die etwa 60 % der gesamten Fischbiomasse ausmachen. Der P-Gehalt im Trockengewicht beträgt für Brassen 3,2 % (PFEIFFER mündl. Mittlg.). Die Angaben zum Fischfang und Fischbesatz stammen von HÖLKER & PFEIFFER (mündl. Mittlg.).

Grundwasserzufluß, Drängewasser und Gräben: Die Auswaschung von Phosphat aus Böden mit dem Sickerwasser ist meist sehr gering. In der Regel führt die Fällung und Sorption an Eisen und Calciumcarbonat zu einer Festlegung von P im Boden, so daß die P-Konzentrationen im Sicker- und Grundwasser niedrig bleiben. In Gebieten mit extremer Phosphordüngung können jedoch Probleme durch belastetes Grundwasser entstehen (LUKLEMA 1994). Die mittlere Konzentration liegt im Einzugsgebiet des Belauer Sees bei 20 µg gelöstem P/l, was nach WETZEL (1983) als typische Konzentration für Grundwasser anzusehen ist. Die Filterwirkung des Bodens verhindert, von Ausnahmen abgesehen (ENELL 1982), auch bei stark grundwassergeprägten Seen hohe P-Einträge. Eine größere Bedeutung kann Grundwasser besitzen, welches als Drängewasser flächen- oder schichtweise am Hang ober Hangfuß austritt und sich auf dem Weg in den See durch Lösung und Erosion mit Phosphor anreichert, was am Belauer See an mehreren Stellen der Fall ist. Nach KLUGE (mündl. Mittlg.) beträgt der Netto-Grundwasserzufluß im Mittel 850.000 m³/a. Der Zustrom von Quell- und Drängewasser beläuft sich auf 370.000 m³/a, mit mittleren Konzentrationen von 0,07 mg TP/l und der Zustrom über Entwässerungsgräben beträgt 38.400 m³/a (JELINEK 1995).

Runoff und Erosion: Im Einzugsgebiet des Belauer Sees übernehmen die landschaftstypischen, bewachsenen Wallhecken eine wichtige Rückhaltefunktion für erodiertes und abgeschwemmtes Bodenmaterial (SCHERNEWSKI et al. 1996) wie in Abb. 3.5.7 sichtbar wird. Sie schützen sowohl die Uferbereiche, als auch die Gewässer vor Stoffeinträgen und sind, neben den durchlässigen, sandigen Böden selbst, ein wesentlicher Grund für die vergleichsweise geringe Bedeutung von Erosion und Runoff als Phosphorquellen für den Belauer See. In bezug auf die gesamte Bundesrepublik stellt der

Phosphoreintrag durch Bodenerosion die bedeutendste diffuse Belastungsquelle für Gewässer dar (BOYSEN 1981, BRAMM 1981, FURRER 1978, SCHWERTMANN et al. 1987, WERNER 1978, WIECHMANN 1973, WOHLRAB 1981, WOLFF 1982). Auf den sandigen, durchlässigen Böden (SCHLEUSS 1992) wurde ein jährlicher Runoff von 5 mm mit einer P-Konz. von 1 mg/l angenommen (HAMM 1976, DGCH 1978, HURNI et al. 1992).

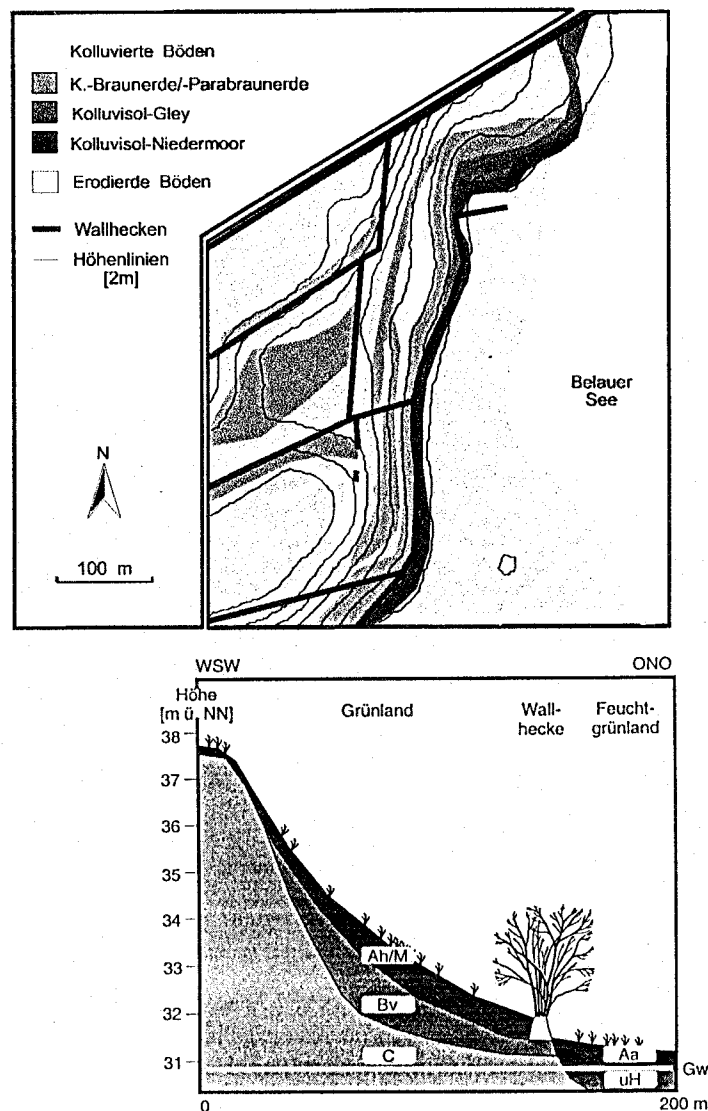


Abb. 3.6.7: Bodenerosion auf Äckern und Grünland am Westufer des Belauer Sees und Akkumulation von hangabwärts transportiertem Bodenmaterial vor bewachsenen Wallhecken (Knicks) (aus SCHERNEWSKI et al. 1996, auf der Basis von Untersuchungen in SCHLEUSS 1992)

Zufluß, Abfluß und Seespiegeländerungen: Mit einer Wasseraustauschzeit von weniger als einem Jahr kann der Belauer See als Durchflußsee bezeichnet werden. Dem einzigen bedeutenden zufließenden Gewässer, der Alten Schwentine, kommt deshalb überragende Bedeutung im Stoffhaushalt des Belauer Sees zu. Die Stoffdynamik der Alten Schwentine wird nicht nur durch ihr terrestrisches Einzugsgebiet, sondern auch durch die durchflossenen und dem Belauer See vorgeschalteten Seen, dem Bornhöveder und dem Schmalensee geprägt. Der Zu- und Abfluß des Belauer Sees wird künstlich geregelt, weshalb die Seespiegelschwankungen nur etwa 0,2 m betragen (HÖRMANN mündl. Mittlg.). Die zeitweilige Überflutung von Uferbereichen, die dort zur Freisetzung

von $10 \text{ mg P m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (REDDY & RAO 1983, PATRICK et al. 1973) führen kann, ist für den Belauer See unbedeutend, kann den Stoffhaushalt in anderen Gewässern jedoch massiv beeinflussen.

Den Zu- und Abflußdaten der Alten Schwentine liegen stündliche automatische Messungen des Wasserzu- und -abflusses sowie weiterer Wasserbilanzgrößen (HÖRMANN mündl. Mittlg.) vor. Stoffkonzentrationen basieren auf wöchentlichen Wasserprobenahmen in der Alten Schwentine, wobei ergänzende Daten des Max-Planck-Instituts in Plön berücksichtigt wurden. Seitliches Zugwasser in Fließrichtung der Alten Schwentine wurde nach KLUGE (mündl. Mittlg.) und SCHEYDT (1994) vernachlässigt.

Deposition und Streu: Die atmosphärische Deposition wurde bereits angesprochen. Durch die im Vergleich zum Volumen verhältnismäßig geringe Oberfläche, die sich in der mittleren Tiefe des Belauer Sees von 9 m widerspiegelt, und seine Eigenschaft als Durchflußsee spielt die Deposition von Phosphor nur eine untergeordnete Rolle. Den Depositionsangaben liegen gewichtete Mittel aus sechs seenahen, offenen Depositionssammlern (wöchentliche Probenahme) nach SPRANGER (1992) und BRANDING (mündl. Mittlg.) zugrunde. Für den nicht erfaßten partikulären Phosphor sowie den fehlenden Anteil der trockenen Deposition wurde diversen Autoren in HAMM (1976), BERNHARDT & WILHELMS (1978) und SCHEIDER et al. (1979) zufolge, zusätzlich etwa $0,2 \text{ kg P ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ zugrunde gelegt.

Die relative Bedeutung von Blättern, Blüten und anderem terrestrischen Pflanzenmaterial als Phosphorquelle für Seen hängt von der Art und Dichte der Ufervegetation, der Länge der bewaldeten Uferlinie relativ zur Seefläche, der Struktur des Ufers und von der Nährstoffsituation des Sees ab. Bei der Ufervegetation des Belauer Sees dominieren Erlenbestände. Die Phosphorgehalte der Erlenstreu bezogen auf die Trockensubstanz schwanken, je nachdem ob es sich um Blätter, Zapfen, Holz, etc. handelt, zwischen $0,5 \text{ mg P/g}$ und $1,5 \text{ mg P/g}$ mit einem Mittelwert von $0,7 \text{ mg P/g TS}$ (LENFERS 1994, GESSNER mündl. Mittlg.). Der vollständige Abbau der Streu im Wasser benötigt mehrere Jahre und hängt stark von der Laubart ab (BREITHAUER 1974). Dennoch kann davon ausgegangen werden, daß der größte Teil des Phosphors innerhalb kurzer Zeit nach dem Streufall dem See als Nährelement zur Verfügung steht. In der ersten Stunde nach dem Streufall erfolgte beispielsweise im Stechlinsee bei Buchenblättern bereits ein Verlust von 10 % der Trockenmasse durch Auswaschung (CASPER 1990).

In nährstoffarmen, oligotrophen Seen und kleinen eutrophen Seen mit langer Uferlinie kann der Eintrag an organischem Material aus der Ufervegetation über 10 % der Produktion des Sees und in Fließgewässern über 40 % ausmachen (GASITH & HASLER 1976). Der Streueintrag in den Belauer See setzt sich aus dem direkten Streufall in den See, von $4726 \text{ kg Trockensubstanz (TS)/a}$ bzw. $42 \text{ kg TS ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ (LENFERS 1994), und dem Streueintrag über die Alte Schwentine, von etwa 800 kg TS/a , zusammen. Der Eintrag beschränkt sich weitgehend auf die Flachwasserbereiche, in denen Schilfbestände als Fallen wirken. Bis zu einer Entfernung von 5 m vom Ufer werden im Mittel über 75 % der Streu eingetragen (PSENNER et al. 1984). Der allochtone Streueintrag erreicht im Belauer See weniger als 2 % der autochtonen Primärproduktion, die im mehrjährigen Mittel im Pelagial bei etwa 290.000 kg TS/a lag (LANDMESSER 1993). Der jährliche Phosphoreintrag in den Belauer See durch Streu beläuft sich auf etwa $0,4 \text{ kg P/a}$, mit einem ausgeprägten Eintragsmaximum im Oktober und November, und ist damit in bezug auf den gesamten Belauer See, wie auch in den meisten anderen ostholsteinischen Seen, von untergeordneter Bedeutung für den Phosphorhaushalt. Der Streueintrag erreicht, bezogen auf die Schilfzone des Belauer Sees, allerdings nahezu 10 % von dessen autochtoner Primärproduktion und stellt dort eine wichtige Größe im Stoffhaushalt dar. Das allochtone Pflanzenmaterial führt in diesem Bereich zu stark erhöhten Sedimentationsraten, wie das

Beispiel Stechlinsee zeigt. Dort wurde die 5-fache Sedimentationsrate im Flachwasser gegenüber dem Pelagial beobachtet (CASPER 1987).

Badebetrieb: Durch Freizeitnutzung und Tourismus können erhebliche Phosphormengen in Seen eingetragen werden (ZIMMERMANN 1991). Ein Badegast gibt pro Tag etwa 94 - 100 mg Phosphor, durch Haare, Schweiß, Hautfett, Sonnenschutzmittel und vor allem mit dem Harn, ins Wasser ab (SCHULZ 1981, PSENNER et al. 1984). Hinzu kommt an vielen Orten die Erosionserhöhung sowie die Aufwirbelung von Sediment beim Baden und die damit verbundene Freisetzung von Nährstoffen. Die Bedeutung von Badegästen als Nährstoffquelle hängt vor allem von der Anzahl der Badegäste, der Akzeptanz der sanitären Anlagen und von der Größe des Gewässers ab. SCHULZ (1981) berichtet von einer Verdreifachung der Gesamt-Phosphor-Konzentration im Badebereich des Wörthersees durch den Besuch von 9000 Gästen innerhalb eines Tages. Die Konzentrationen fielen während der Nacht wieder auf ihren ursprünglichen Wert zurück. In Ballungsgebieten und beliebten Naherholungsbereichen kann ein deutlicher Nährstoffeintrag durch Freizeitnutzung in die Gewässer stattfinden. In seenreichen Landschaften und zusätzlichen Bademöglichkeiten im Meer, wie es in Schleswig-Holstein der Fall ist, dürften sich aber nur in Ausnahmefällen Probleme durch Badegäste ergeben.

Insgesamt bleibt folgendes festzuhalten: Die Einträge aus diffusen Quellen, vor allem durch Boden-erosion und Runoff, sind durch die von Wallhecken geprägte Landschaft verhältnismäßig gering (SCHERNEWSKI et al. 1996). Die Höhe der Einträge durch die zufließende Alte Schwentine ist als solches nicht ungewöhnlich. Eine Besonderheit entsteht dadurch, daß das zuströmende Wasser aus den vorgeschalteten Seen stammt und deshalb im Jahresgang eine sehr stark wechselnde Steuerfunktion auf den Belauer See ausübt. Das Sediment, vor allem die extrem hohe Freisetzung von Phosphor aus tiefen alten Sedimentzonen, bildet einen zentralen Aspekt im Phosphorhaushalt des Belauer Sees. Auf die Sedimentation und das Sediment wird deshalb im folgenden genauer eingegangen.

3.6.4.2 Calcitfällung und Phosphor-Mitfällung

Die Calcitfällung in Hartwasserseen und Meeren ist ein altbekanntes Phänomen (u.a. MINDER 1923, OHLE 1951) und wird weltweit beobachtet (u.a. KELTS & HSU 1978, STRONG & EADIE 1978, WRIGHT et al. 1980, PROFT 1984, STABEL 1986, STUTTER & PROFT 1993). Aufgrund des Entzugs von CO₂ durch die Photosynthese des Phytoplanktons kommt es im Frühjahr und Sommer zu einer Verschiebung der Gleichgewichte in Richtung des Carbonats, wodurch das Löslichkeitsprodukt von Calciumcarbonat weit überschritten wird und dieses ausfällt, was im Belauer See im Sommer 1991 genauer untersucht wurde (LENZ 1992, SCHERNEWSKI et al. 1994). Es handelt sich also um einen zusätzlichen Sedimentationsprozeß in Hartwässern mit eutrophierungsbeeinflussender und selbstreinigender Wirkung, die den Zustand und die Entwicklung von Hartwasserseen erheblich prägt (OTSUKI & WETZEL 1974, ROSSKNECHT 1977, KOSCHEL et al. 1983, 1987a, b, KOSCHEL 1994).

Die Bedeutung liegt in der Mitfällung und Sorption von limitierend wirkenden Elementen wie Phosphat (OTSUKI & WETZEL 1972, ROSSKNECHT 1980, MURPHY et al. 1983) und Spurenelementen (KLEINER 1990b). Weiterhin führt sie zu einer ökologisch bedeutsamen Erhöhung der Geschwindigkeit der Sedimentation durch Erhöhung der Partikelgröße infolge von Koagulation und Ausflockung (OTSUKI & WETZEL 1974, O'MELIA 1985, KOSCHEL 1994). Hierbei wird organisches Material mitsedimentiert und die enthaltenen Nährstoffe aus dem Epilimnion entfernt. Mit der Bildung von Calcit verringert sich die Sichttiefe und damit die Lichtverfügbarkeit für Organismen (WEIDEMANN &

BANNISTER 1985) sowie die Konzentration des gelösten CO_2 . Beides wirkt sich negativ auf die Primärproduktion aus.

Welches Ausmaß die Calcitfällung im Belauer See besitzt verdeutlicht der Jahresgang der Calcium-Konzentrationen 1991 (Abb. 3.6.8). Während der Vollzirkulation im Frühjahr liegen die Calcium-Konzentrationen bei etwa 60 mg/l und gehen während der Stagnation bis August auf 35 mg/l im Epilimnion zurück. Das entspricht einer Fällung und Sedimentation von 375 g/m^2 bzw. $3,75 \text{ mol/m}^2$ CaCO_3 . Bezogen auf den gesamten Belauer See werden also innerhalb von vier Monaten über 260 t Calcit gefällt und verlagert. Diese Zahl verdeutlicht die quantitative Bedeutung der Calcitfällung im Stoffhaushalt des Sees.

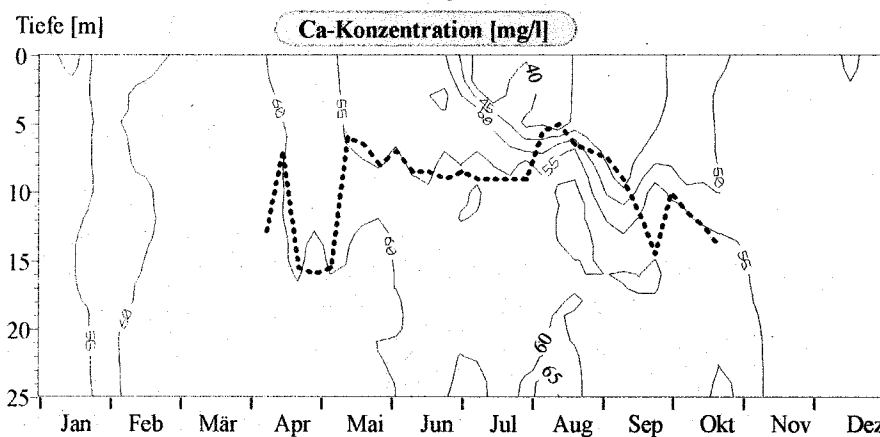


Abb. 3.6.8: Jahresgang der Ca-Konzentrationen im zentralen Belauer See 1991. Die gestrichelte Linie zeigt die Lage der Thermokline.

Weniger die Calcitfällung selbst als vielmehr ihr Einfluß auf den Phosphorgehalt sind in bezug auf Fragestellungen zur Produktionslimitierung durch Nährstoffe von Bedeutung. Dieser engen Kopplung beider Stoffhaushalte wird zunehmend in Untersuchungen Rechnung getragen (CAPPELLEN & INGALL 1994). Die Mitfällungsraten von Phosphor mit Calcit betragen im Belauer See im Frühjahr zwischen 0,01 % und 0,04 % (Gew.% bezogen auf CaCO_3). Im Sommer verringern sich die Werte, in Abhängigkeit zu den Phosphorkonzentrationen im Wasser, auf zeitweise weniger als 0,01 % (LENZ 1992). Sie liegen damit deutlich unter den von ROSSKNECHT (1980) für den Bodensee mit 0,3 % bis 1 % angegebenen Mitfällungsraten. Dem Epilimnion des Belauer Sees werden, eine mittlere Mitfällungsrate von 0,02 % angenommen, während des Sommers etwa 60 kg P durch die Calcitfällung entzogen. Die Gesamtverlagerung des Phosphors in organischer oder anorganischer Bindungsform beläuft sich zwischen Mai und August auf etwa 430 kg P. Die Verlagerung des Phosphors mit dem Calcit macht also etwa 1/7 der Gesamtverlagerung aus. Der übrige, größte Teil der Phosphorsedimentation findet zusammen mit organischem Material und verschiedenen Fe- und Mn-Oxiden statt. Die Relation zur sommerlichen oberflächennahen TDP-Konzentration von $20 \mu\text{g/l}$, was einem P-Gesamtgehalt von weniger als 90 kg im sommerlichen Epilimnion entspricht, veranschaulicht aber die Bedeutung dieses zusätzlichen P-Entzugs durch die Calcitfällung für den Belauer See.

Das gefällte Phosphat wird teilweise im Hypolimnion zurückgelöst oder im Sediment festgelegt. Nur ein geringer Teil gelangt noch während der Sommermonate zurück ins Epilimnion. Der Phosphor-Verlust als Folge der Calcitfällung beeinflusst somit den verfügbaren Phosphor-Pool im Epilimnion und damit die Intensität der Primärproduktion des Belauer Sees. Der Phosphor-Entzug

durch Mitfällung führt, ebenso wie die Verschlechterung der Lichtverhältnisse, zu einer Reduzierung der Primärproduktion. Die Calcitfällung senkt damit indirekt die Trophie von Seen und macht Hartwasserseen wie den Belauer See unempfindlicher gegenüber Phosphoreinträgen als vergleichbare Weichwasserseen. Die reinigende Wirkung der Calcitfällung wird auch im Rahmen der Seensanierung genutzt, indem große Mengen an Kalk in Gewässer eingebracht werden, um Phosphat zu eliminieren (MURPHY & PREPAS 1990), oder versucht wird, die natürliche Calcitfällung zu beeinflussen (KOSCHEL 1994).

3.6.4.3 Sedimentneubildung

Die Sedimentation von abgestorbenem organischen Material und Calcit führt während der Sommermonate zu einem starken Entzug von Nährstoffen aus dem Epilimnion ins Sediment und ist damit ein für den Nährstoffhaushalt wie auch für die Limitierung der Produktion wesentlicher Prozess (GUY et al. 1994). Die Sedimentation bezeichnet die Fällung und das Absinken des Materials und wird in der Regel durch zylindrische Sedimentationsfallen ermittelt. Während des Jahres 1991 wurde in 15 m Wassertiefe im zentralen Belauer See eine Gesamtmenge von über 3000 g TS/m² aufgefangen. Geht man davon aus, daß Material tatsächlich aussinkt, also den Gewässergrund erreicht und sich dort akkumuliert, ergäbe sich ein Sedimentzuwachs von etwa 2,5 cm.

Für Nährstoffbilanzen sind weniger Sedimentationsraten als vielmehr der tatsächliche jährliche Nettozuwachs des Sediments, also die Akkumulations- oder Neubildungsrate, und die Quantität der darin gebundenen Nährstoffe von Bedeutung. Die Akkumulationsrate läßt sich, aufgrund der Austauschprozesse zwischen Wasser und Sediment sowie der Prozesse Resuspension, Translokation und Redeposition, nur unzureichend aus Sedimentationsraten bestimmen, sondern erfordert verschiedene, sich ergänzende Untersuchungen im Sediment selbst.

Die ausgeprägte vertikale Unterteilung des Sediments in helle Carbonat- und dunkle organisch geprägte Jahresbänder (Warven) erlaubte eine Ausmessung des jährlichen Sedimentzuwachses im zentralen Belauer See. Weiterhin wurden pollenanalytische Untersuchungen sowie ¹³⁷Cs und ²¹⁰Pb-Datierungen vorgenommen (Abb. 3.6.9), die nach ERLKENKEUSER & WITHOLD (mündl. Mittlg.) trotz der Störungen durch hohe Gasgehalte der Sedimente eine jährliche Sedimentneubildungsrate von ca. 2 cm - 2,5 cm im zentralen Belauer See ergeben. Dieser Wert ist allerdings zwischen den verschiedenen Bearbeitern nicht unumstritten. GARBE-SCHÖNBERG (mündl. Mittlg.) geht aufgrund der Ausmessung der Jahresschichten von einem Sedimentzuwachs von 1 cm bis 2 cm aus.

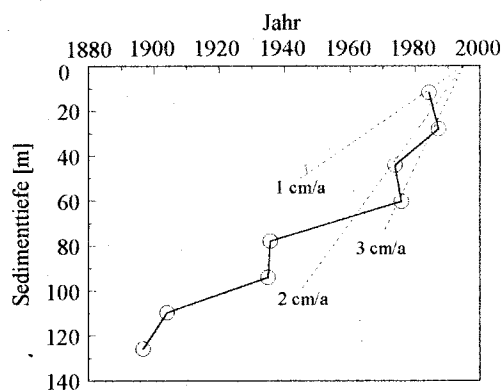


Abb. 3.6.9: Ergebnis der ²¹⁰Pb-Altersdatierung des Sediments im zentralen, tiefsten Bereich des Belauer Sees (nach ERLKENKEUSER & WITHOLD, unveröff.)

Weder die jährlichen Sedimentationsraten, noch die in diesem Fall ähnlichen Sedimentneubildungsraten im zentralen Belauer See lassen sich auf andere Teile des Sees übertragen. Durch windinduzierte Prozesse wird in flachen Bereichen abgelagertes Sediment während eines Jahres mehrfach aufgewirbelt und transportiert. Es handelt sich dabei um einen Transport aus den Flachbereichen in das zentrale tiefe Becken. Dort verhindern die großen Wassertiefen und während der Sommermonate die Thermokline als Barriere eine erneute Resuspension. Das in der Seemitte sedimentierende Material stammt also nicht nur aus diesem Bereich, sondern umfaßt auch resuspendiertes Material aus den Flachbereichen. Die Sedimentationsraten, vor allem aber die Sedimentneubildung, besitzen im zentralen See deshalb ihr absolutes Maximum.

Die Resuspension von sedimentiertem Material wird mit zunehmender Wassertiefe geringer und damit steigt die Sedimentakkumulation. Die Abhängigkeit der Sedimentakkumulation von der Wassertiefe ist in Abb. 3.6.10. dargestellt. Grundlage für die Analyse der Abhängigkeit sind 18 von ^{210}Pb - Altersbestimmungen in unterschiedlichen Tiefen im Belauer See (ERLENKEUSER & WITHOLD unveröff. Daten). Aus 11 dieser Profile wurden Sedimentneubildungsraten für verschiedene Orte im See berechnet, die in Abb. 3.6.10 dargestellt sind. Die Profile aus dem extrem flachen, zuflußbeeinflussten Südbecken wurden ausgeschlossen.

Die Berücksichtigung der relativen Anteile der unterschiedlichen Wassertiefen, oder genauer der Abstände zwischen Wasserspiegel und Sediment an der Gesamtfläche (Abb. 3.6.11), erlaubt zusammen mit der Abhängigkeit zwischen Tiefe und jährlicher Sedimentakkumulation die Bestimmung der mittleren, integralen Sedimentakkumulationsrate für den Belauer See. Diese liegt bei 0,4 cm/a. Dieser Wert beinhaltet nicht die erhöhte Sedimentneubildung in der Schilfzone und berücksichtigt nicht die gegenüber den Flachwasserbereichen im nördlichen Becken deutlich erhöhten Akkumulationsraten im flachen südlichen Seebecken und unterschätzt damit tendenziell die tatsächliche Sedimentneubildung.

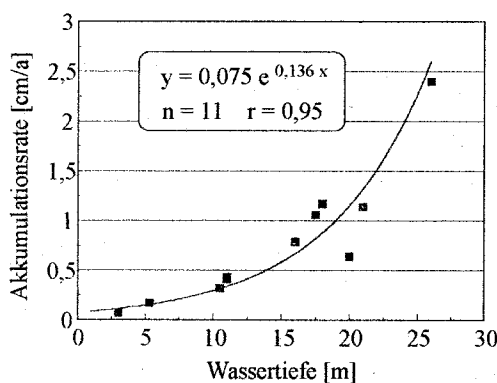


Abb. 3.6.10: Abhängigkeit der jährlichen Sedimentakkumulationsrate von der Wassertiefe im Pelagial des Belauer Sees. Die Akkumulationsraten wurden aus 11 ^{210}Pb - Datierungsprofilen von ERLLENKEUSER & WITHOLD (unveröff.) bestimmt.

Die erhöhte Sedimentation im Litoral ist vor allem auf die Akkumulation des Schilfs zurückzuführen. Es handelt sich also um einen zusätzlichen autochtonen Prozeß mit einem Nährstofftransfer und -kreislauf zwischen Sediment und Makrophyten, der unabhängig von den Prozessen im Freiwasser des Sees abläuft. Im Falle des Belauer Sees wird die zusätzliche Akkumulation von Material im Litoral deshalb als nicht relevant für den Stoffhaushalt des Sees angesehen und vernachlässigt. Die Bedeutung des Litorals im Stoffhaushalt von Seen ist jedoch höchst umstritten und wird im Rahmen räumlicher Heterogenität noch diskutiert.

Auf der anderen Seite stellt die über die Altersdatierungen erhaltene jährliche Akkumulationsrate einen Mittelwert über die letzten ca. 25 Jahre dar. Da sich die Belastung des Sees und dessen Produktion in dieser Zeit verringert hat und somit auch eine verringerte Sedimentation stattgefunden haben sollte, muß dieser Wert für die aktuelle Situation im See als zu hoch angesehen werden. In den Stoffbilanzen des Belauer Sees für die vergangenen Jahre wird deshalb eine mittlere integrale Sedimentakkumulationsrate von 0,3 cm/a zugrunde gelegt.

Durch die vergleichsweise zuverlässige Bestimmung anderer Quellen und Senken in den Bilanzen für den Belauer See für verschiedene Elemente (auch konservativer, keinen Jahresgang aufweisender Elemente, wie Cl oder Na) und die verbleibende geringe Anzahl an Freiheitsgraden erlaubt verschiedene Plausibilitätskontrollen und eine gute Validierung dieser Sedimentneubildungsrate, die deshalb als zuverlässig angesehen werden kann.

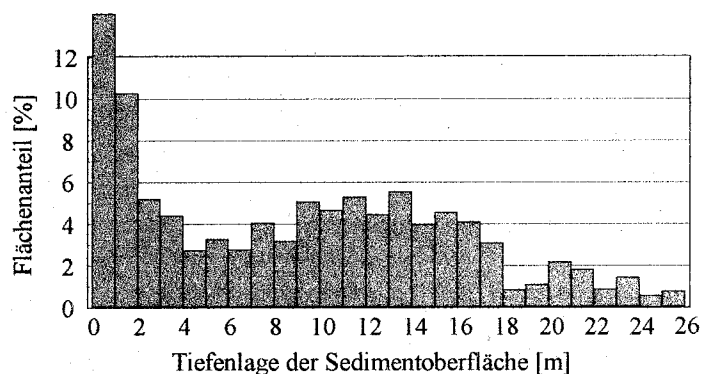


Abb. 3.6.11: Relative Anteile der Sedimentoberfläche in Abhängigkeit von der Tiefenlage der Sedimentoberfläche unter dem Wasserspiegel im Belauer See

3.6.4.4 Phosphordynamik zwischen Sediment und Wasser

Die im Sediment jährlich festgelegte Menge an Nährstoffen ist weit geringer als die Menge, die während des Jahres bis zum Sediment aussinkt. Ursache hierfür sind nicht nur Resuspensionsvorgänge von bereits abgelagertem Material, sondern bei einigen Nährstoffen, vor allem dem Phosphor, intensive Abbau- und Transformationsprozesse im Sediment und eine Freisetzung in den Wasserkörper. Die Austauschprozesse zwischen Sediment und Wasserkörper sind von entscheidender Bedeutung für den aquatischen Stoffhaushalt (u.a. BOSTRÖM et al. 1988, FORSBERG 1989, SANTSCHI et al. 1990, VAN DER MOLEN & BOERS 1994).

Oberflächennahe Sedimente zeichnen sich durch hohe Wassergehalte aus. Im Belauer See beträgt der Wassergehalt des Sediments beispielsweise etwa 95 % und in rein organischen Ablagerungen sind bis zu 99 % üblich (ENELL & LÖFGREN 1988). Im flachen südlichen Becken des Belauer Sees sind innerhalb der oberen 20 cm des Sediments fast 15 % des gesamten Wassers dieses Beckens gebunden. Gleichzeitig weist dieses Interstitialwasser P-Konzentrationen auf, die im Sommer über 100fach höher liegen als im darüberliegenden Wasserkörper. Dieser Vergleich veranschaulicht die potentielle Bedeutung des Interstitialwassers für die P-Versorgung des darüberstehenden Wasserkörpers.

In geschichteten, eutrophen Seen erlaubt die starke Sedimentation organischen Materials während der Stagnationsphase intensive Abbauprozesse an der Sedimentoberfläche und im Hypolimnion mit resultierender starker Sauerstoffzehrung. Die Nachlieferung von atmosphärischem Sauerstoff ist

durch die thermische Schichtung unterbunden, und es kommt während des Sommers zu einer Ausdehnung der reduzierten Zone über das Sediment hinaus bis weit in das Hypolimnion hinein. Für die Freisetzung von Phosphat ist dies von entscheidender Bedeutung. Mit der Aufhebung der oxidierten Sedimentoberfläche und einem Redoxpotential unterhalb von +200 mV über dem Sediment kommt es zur Reduktion von Eisenphosphaten und massiver Freisetzung von Eisen- und Phosphationen ins Hypolimnion (u.a. ANDERSEN 1974, BACCINI 1985, BOSTRÖM et al. 1982). Steigt das Redoxpotential im Hypolimnion infolge tiefgreifender windinduzierter Durchmischung oder einsetzender Vollzirkulation im Herbst, so wird das Phosphat zumindest teilweise wieder durch das vorhandene Eisen gefällt.

In hochproduktiven Seen sinkt das Redoxpotential während der Schichtungsphase im Hypolimnion vielfach so weit ab, daß Schwefelwasserstoff entsteht, was auch für den Belauer See in größeren Tiefen typisch ist. Dieser fällt Teile des gelösten Eisens als FeS und befördert es ins Sediment zurück. Das im Hypolimnion befindliche Phosphat kann bei steigendem Redoxpotential dann nicht mehr durch Eisen gefällt werden, wodurch sich der im Wasser verbleibende P-Anteil erhöht. Das unter reduzierenden Bedingungen aus dem Sediment freigesetzte Phosphat gelangt nur zu einem Teil durch Austauschvorgänge während der Stagnationsphase aus dem Hypolimnion in das produktive Epilimnion. Der Großteil des Phosphats wird erst nach der Auflösung der Thermokline im Herbst im gesamten See verteilt. Zu dieser Zeit ist der P-Bedarf aufgrund der niedrigen Produktion des Phytoplanktons gering und die Phosphormenge bildet den Pool für die Produktion des Folgejahres.

Lange Zeit galt die dargestellte klassische P-Freisetzung unter reduzierten Bedingungen als die einzige quantitativ bedeutende Möglichkeit. Die Untersuchungen z.B. von TESSENOW (1972) und KAMP-NIELSEN (1974) haben jedoch gezeigt, daß auch unter aeroben Bedingungen Phosphat aus dem Sediment freigesetzt wird und aufgrund des Konzentrationsgradienten in den Wasserkörper wandert. Zudem ist die Freisetzung von Phosphor aus frisch sedimentiertem organischen Material und die Auflösung von Phosphor-Calcium-Verbindungen in Hartwasserseen unabhängig von Redoxprozessen (TESSENOW 1979). Entscheidend ist vielmehr die mikrobielle Aktivität an der Sedimentoberfläche.

TIREN & PETERSON (1985) beobachteten einen Einfluß der Nitratkonzentration auf die P-Freisetzung in oxischen Sedimenten durch Stimulation der mikrobiellen Mineralisation. Dieser Effekt ist jedoch nach JENSEN & ANDERSEN (1990) auf flache eutrophe Seen mit oxischem Sediment und geringen Nitratkonzentrationen beschränkt. Der gegenteilige Effekt wird ebenfalls beobachtet, nämlich, daß hohe Nitratkonzentrationen, die die Reduktion des Fe^{3+} verhindern, eine Freisetzung von Phosphor aus dem Sediment weitgehend unterbinden. ANDERSEN (1982) und JENSEN & ANDERSEN (1990) fanden bei der Untersuchung von zahlreichen flachen dänischen Seen ein Ausbleiben der Phosphorfreisetzung aus dem Sediment, wenn die Nitrat-Konzentrationen im Wasser 0,5 mg N/l überschritten. Weiterführende Untersuchungen zeigen, daß nicht nur die Nitratkonzentrationen hierbei von Bedeutung sind, sondern auch die Temperatur und der pH (CLASEN et al. 1982, OLILA & REDDY 1995). Erhöhte Temperaturen stimulieren generell die Mineralisation, wodurch organisch gebundener Phosphor verstärkt freigesetzt wird. Erhöhte Mineralisation senkt gleichzeitig das Redoxpotential und begünstigt eine Freisetzung des Fe-gebundenen Phosphors (JENSEN & ANDERSEN 1990).

Die widersprüchlichen Ergebnisse zur P-Freisetzung aus dem oxischen Sediment sind wesentlich auf abweichende Bedingungen zwischen den untersuchten Seen zurückzuführen. Parameter wie der Jahresgang der Temperatur und des pH, der Grundchemismus des Sees, die Zusammensetzung des Sediments, das Verhältnis der Phosphorfraktionen zueinander und die Bindungspartner spielen eine entscheidende Rolle und variieren nicht nur zwischen den Seen, sondern auch innerhalb eines Sees

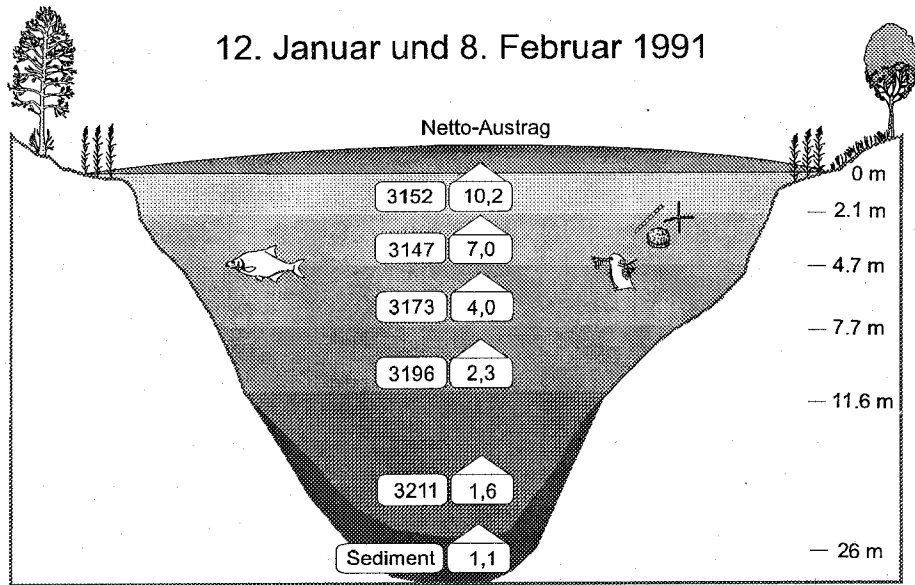
und in Abhängigkeit von der Jahreszeit. Eine weitere Größe, die die Freisetzung aus dem Sediment beeinflusst, stellen Mischungsprozesse dar. Die Rückverlagerung aus dem Sediment kann durch windinduzierte Aufwirbelung des abgelagerten Materials und Desorption von Phosphor (DE GROOT 1981, CARPER & BACHMANN 1984, HAMILTON & MITCHELL 1988, MACEINA & SOBALLE 1990, HELLSTRÖM 1991, EVANS 1994, HICKS et al. 1994), aber auch durch Aktivität von Lebewesen an der Sedimentoberfläche (FORSBERG 1989, SANTSCHI et al. 1990), insbesondere Chironomiden-Larven (PHILLIPS et al. 1994) und sedimentaufwühlenden Fischen (CLINE et al. 1994), deutlich erhöht werden. Auf der anderen Seite können Bakterien an der Sedimentoberfläche in flachen Seen den P-Fluß ins Sediment erhöhen, indem sie den im Wasser gelösten Phosphor nutzen und ans Sediment binden (SINKE et al. 1993). Allgemeingültige, auf den Belauer See übertragbare Aussagen zur Freisetzung unter aeroben Bedingungen sind aufgrund der Komplexität der Prozesse kaum möglich.

TESSENOW (1979) weist darauf hin, daß die Bedeutung der klassischen P-Freisetzung unter reduzierten Bedingungen im Hypolimnion für die Primärproduktion weit überschätzt wird. In den meisten ostholsteinischen Seen machen die anoxischen Bereiche nur einen sehr geringen Teil der gesamten Seefläche aus, und kurzgeschlossene Kreisläufe zwischen dem aeroben Sediment und dem Wasser des Epilimnions können für die Produktivität von Seen deshalb von entscheidender Bedeutung sein und sollten nicht vernachlässigt werden. Die von KAMP-NIELSEN (1975) abgeleiteten empirischen Gleichungen zur Abschätzungen der P-Freisetzung unter aeroben und anaeroben Bedingungen sind, wie schon MOTHES (1981a,b) bei der Anwendung auf verschiedene Seen des Stechlinggebietes feststellte, nicht geeignet, um ausreichend zuverlässige Aussagen über die Freisetzung im Belauer See zuzulassen.

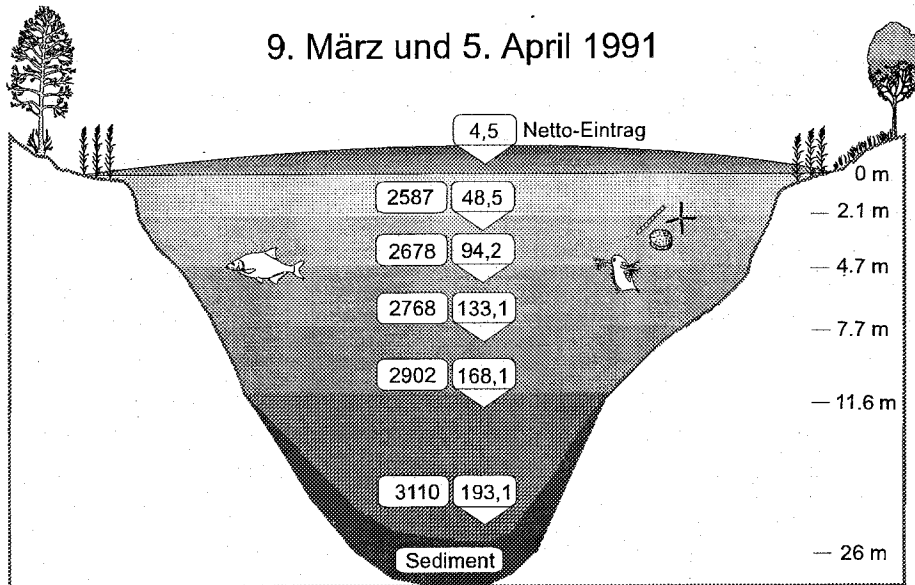
Generell zeigt der Belauer See eine für ostholsteinische Seen hohe mittlere Wassertiefe von 9 m. Das heißt, daß das Hypolimnion während der Stratifikation zeitweilig ein größeres Volumen besitzt als das Epilimnion. Da die Freisetzungsraten von Phosphor unter anaeroben Bedingungen unbestritten weitaus höher sind als unter aeroben Verhältnissen (BEHRENDT et al. 1993, ANDERSEN & OLSEN 1994), sollte im Belauer See die traditionelle anaerobe Netto-Freisetzung quantitativ von überragender Bedeutung sein. Die aerobe Freisetzung dürfte demgegenüber vernachlässigbar sein. Aus ökologischer Sicht gilt allerdings einschränkend, daß das ins Hypolimnion freigesetzte Phosphat, anders als der unter aeroben Bedingungen direkt ins Epilimnion freigesetzte Phosphor, der Produktion im Epilimnion während des Sommers kaum zur Verfügung steht.

Am Beispiel des Belauer Sees kann die Jahresdynamik von Sedimentation und Netto-Freisetzung aus dem Sediment veranschaulicht werden (Abb. 3.6.12). Hierzu wurde der See rechnerisch in fünf vertikale Wasserschichten gleichen Volumens unterteilt und jeweils für vierwöchige Intervalle die Gehalte von P in diesen Schichten sowie die Flüsse zwischen den Schichten berechnet. Grundlage für die Berechnungen waren wöchentliche bis 14-tägige Messungen der TP-Konzentrationen in sechs verschiedenen Wassertiefen sowie die 14-tägig aufgelösten Berechnungen der Phosphorflüsse zwischen See und Umgebung. Um die Phosphorflüsse zwischen Sediment und Wasserkörper berücksichtigen zu können, war es notwendig, einschränkend anzunehmen, daß die Sedimentation wie auch die Freisetzung von P aus dem Sediment ausschließlich zwischen dem Sediment und der untersten Schicht stattfindet. Es wird also angenommen, daß alle Austauschprozesse unterhalb einer Tiefe von 11,6 m stattfinden. Die Sedimente unterhalb von 11,6 m, die während der Stratifikation reduzierende Bedingungen aufweisen, machen etwa 40 % der Gesamtsedimentfläche des Sees aus. Die vereinfachende Annahme ist zulässig, da sich die Sedimentneubildung tatsächlich wesentlich auf die tiefen Bereiche beschränkt. 73 % der Neubildung findet unterhalb von 11,6 m statt. Bei der Freisetzung aus dem Sediment kann, wie schon erwähnt, ebenfalls davon ausgegangen werden, daß der Großteil unter anoxischen Bedingungen unterhalb von 11,6 m stattfindet. Dennoch muß diese Vereinfachung bei der Interpretation berücksichtigt werden.

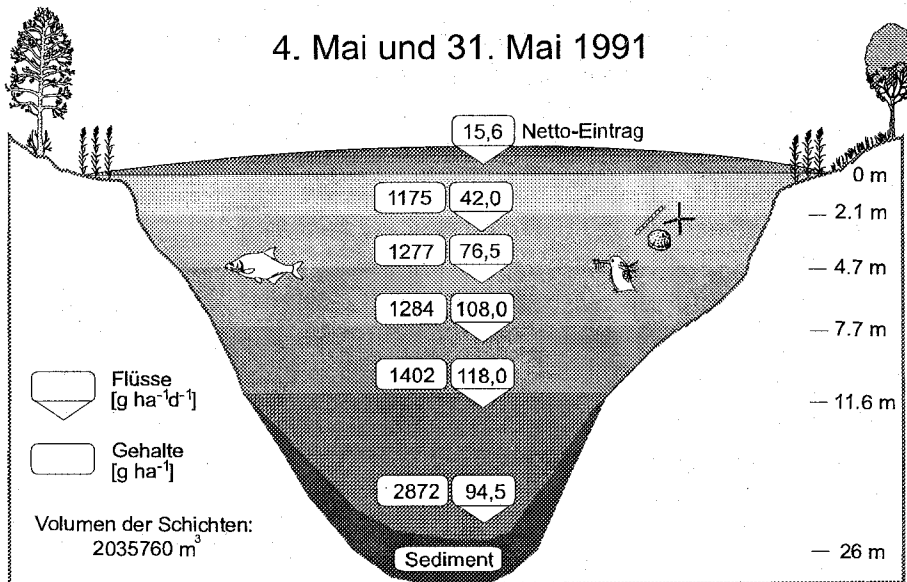
12. Januar und 8. Februar 1991



9. März und 5. April 1991



4. Mai und 31. Mai 1991

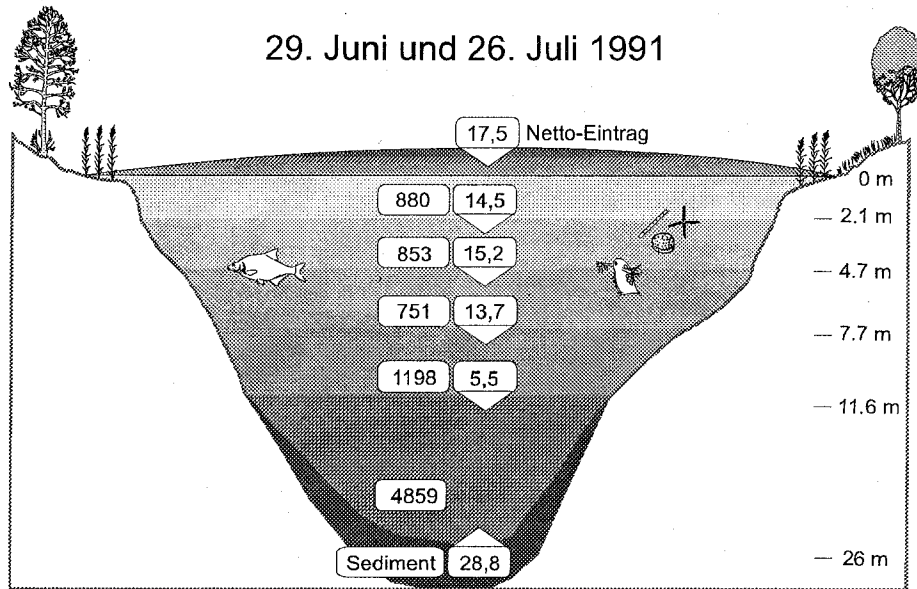


Flüsse [g ha⁻¹d⁻¹]

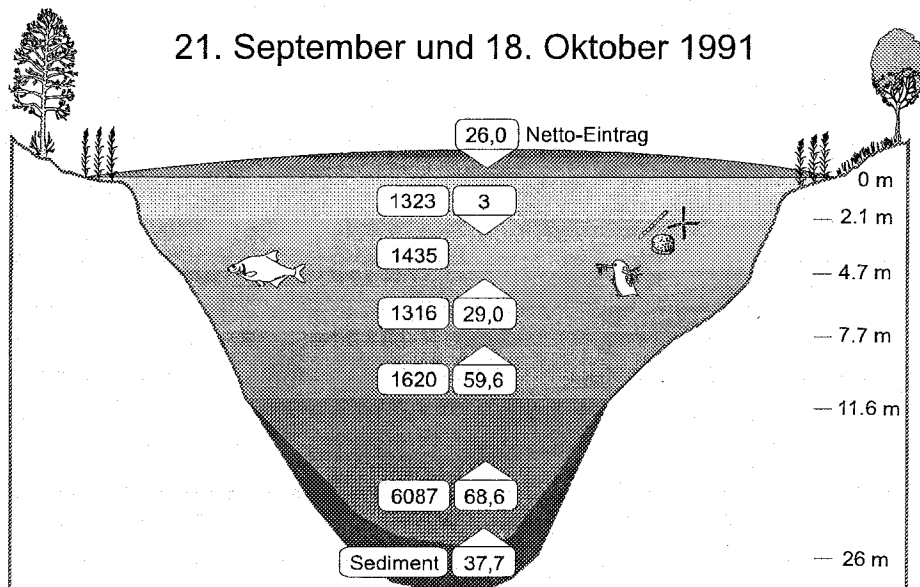
Gehalte [g ha⁻¹]

Volumen der Schichten:
2035760 m³

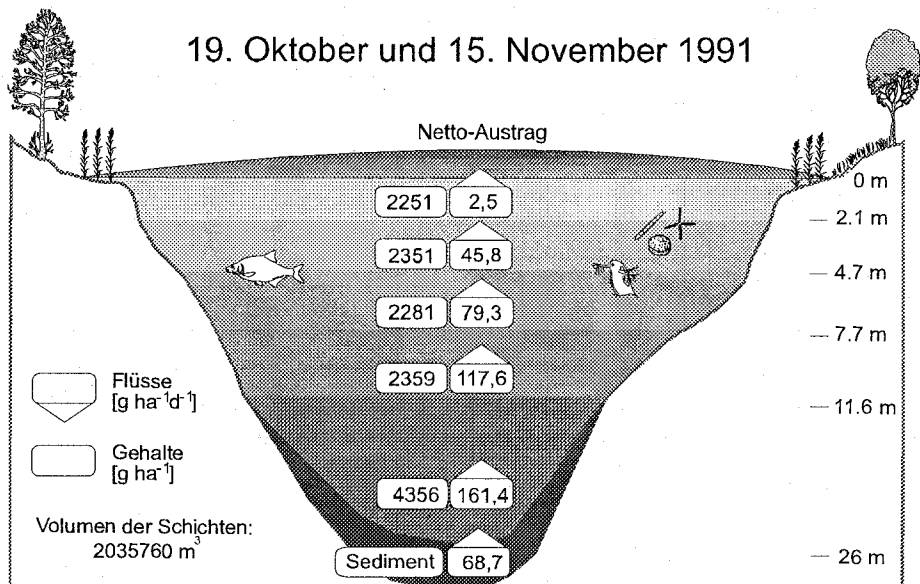
29. Juni und 26. Juli 1991



21. September und 18. Oktober 1991



19. Oktober und 15. November 1991



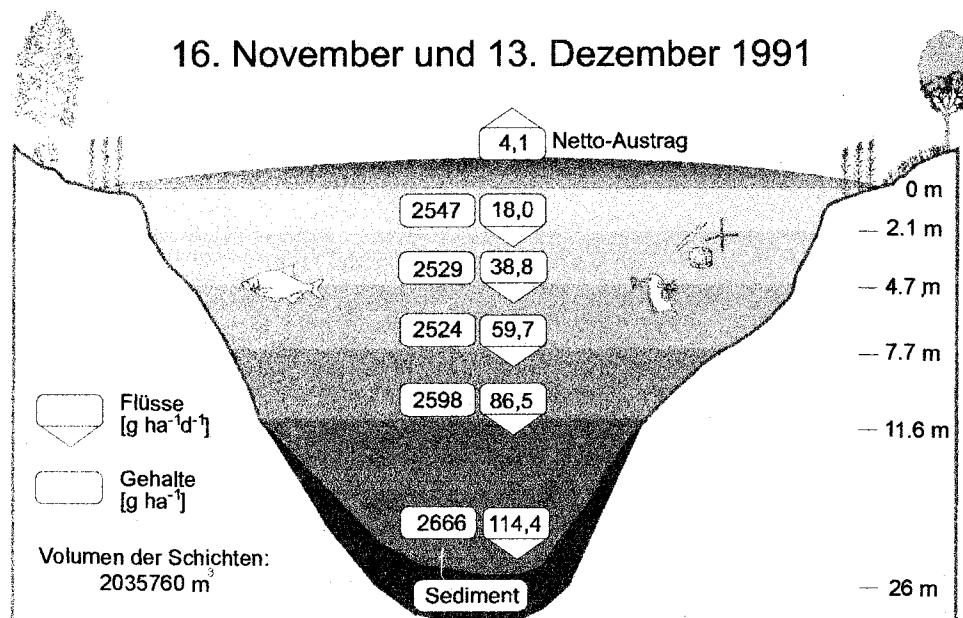


Abb. 3.6.12: Vertikale Phosphorflüsse und Gehalte zwischen bzw. in 5 Wasserschichten gleichen Volumens, die Netto-Phosphorflüsse in und aus dem See sowie die Nettoflüsse zwischen Sediment und Wasserkörper. Die Angaben stellen Mittelwerte für jeweils 4-wöchige Intervalle zu verschiedenen Jahreszeiten dar.

Während der Wintermonate findet im Belauer See eine leichte Netto-Freisetzung von Phosphor aus dem Sediment in den volldurchmischten Wasserkörper statt (Abb. 3.6.12). Die Sedimentation des vorwiegend organischen Materials ist geringer als die Freisetzung aus dem Sediment. Der Austrag von Phosphor aus dem See über die Alte Schwentine ist zu dieser Zeit größer als der Eintrag, der See stellt also eine P-Quelle dar. Während der Frühjahrsblüte der Kieselalgen verändert sich das Bild. Mit den rasch absinkenden Algen werden erhebliche P-Mengen ins Sediment verlagert und führen zu einer Abnahme der Phosphorgehalte, vor allem in den produktiven oberflächennahen Wasserschichten. Im Mai hält die starke Sedimentation durch die Calcitfällung an. Bereits in Juni wird das Hypolimnion sauerstofffrei, es stellen sich reduzierende Bedingungen ein und die Freisetzung von Phosphor aus dem Sediment überwiegt gegenüber den Einträgen. Gleichzeitig hält die Sedimentation und damit die P-Verarmung aufgrund der intensiven Primärproduktion in den oberflächennahen Schichten an. Von oben und von unten wird Phosphor ins Hypolimnion eingetragen, wodurch die Gehalte bis in den Herbst stark ansteigen. Während der gesamten Sommermonate sind die Einträge in den See erheblich höher als die Austräge über die Alte Schwentine und der See stellt eine Senke für Phosphor dar.

Die Tieferlegung der Thermokline und ihre Auflösung im November führen im Herbst zu einer Einmischung des phosphorreichen Tiefenwassers in darüberliegende Schichten und der starke Gradient wird abgebaut bzw. nach der Auflösung der Thermokline aufgehoben. Während der Phase bis zur Aufhebung der Thermokline werden große Mengen Phosphor aus dem Sediment freigesetzt. Der P-Fluß von unten nach oben überwiegt weit gegenüber der umgekehrt gerichteten Sedimentation, und der See wird erneut für nachgeschaltete Gewässer zur Phosphorquelle. Eine Besonderheit stellt die starke Sedimentation im Dezember 1991 dar, deren Ursache eine der seltenen Winteralgenblüten ist.

Die bisherigen Betrachtungen waren weitgehend auf Phosphor beschränkt. Natürlich werden mit der Sedimentation auch andere Nährstoffe ins Sediment verlagert und dort transformiert, teilweise

festgelegt und zum anderen Teil auch wieder in den Wasserkörper freigesetzt. Vor allem beim Stickstoff zeigt sich ein intensiver Austausch gelöster Komponenten zwischen Sediment und Wasserkörper (u.a. SANTSCHI et al. 1990, AHLGREN et al. 1994, MIYAJIMA 1994, YAMAMURO & KOIKE 1994), da Stickstoff massiv von redox-abhängigen mikrobiellen Umsetzungen betroffen ist. Wie OLSEN & ANDERSEN (1994) im dänischen Lake Kvie, beobachteten auch HÖHENER & GÄCHTER (1994), neben der Freisetzung von Ammonium an das darüberstehende Wasser, einen Transport von Nitrat ins Sediment. Die Freisetzung von Ammonium erreichte allerdings mit bis zu $224 \text{ mg NH}_4\text{-N m}^{-2}\text{d}^{-1}$ deutlich höhere Werte (HÖHENER & GÄCHTER 1994). Die Freisetzung von Ammonium beschränkt sich anscheinend weitgehend auf die obersten jungen Schichten des Sediments, oder der mögliche Fluß aus größeren Sedimenttiefen wird zu einem so großen Teil an der Sedimentoberfläche denitrifiziert, daß er zu keinem Anstieg der Konzentrationen an gelösten Verbindungen im Wasserkörper führt.

3.6.4.5 Festlegung und interne Eutrophierung durch das Sediment

Die dauerhafte Festlegung von Nährstoffen, vor allem von Phosphor, im Sediment macht Seen zu einer Art Reinigungsstufe für den See selbst, wie auch für nachgeschaltete Gewässer. Die jährliche P-Festlegung im Sediment des Belauer Sees beträgt im mehrjährigen Mittel etwa 30 % der gesamten Einträge. Also fast 1/3 der in den See gelangenden Phosphormengen werden im Sediment gebunden und zurückgehalten. Die Festlegungsraten variieren von Jahr zu Jahr und zwischen verschiedenen Seen in weiten Bereichen.

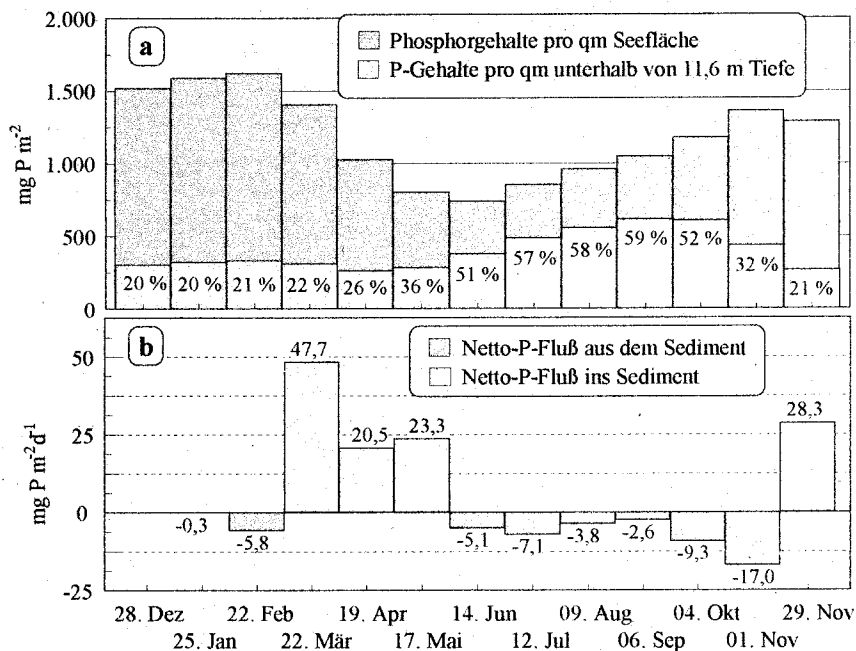


Abb. 3.6.13: a) Jahrgang der Phosphorgehalte pro m^2 Seefläche, der Phosphorgehalte unterhalb von 11,6 m und deren relativer Anteil am Gesamtgehalt. Das Wasservolumen unter 11,6 m macht 20 % des Gesamtvolumens aus. b) Jahrgang der Netto-Phosphorflüsse zwischen Wasser und Sediment bezogen auf die Sedimentfläche unterhalb von 11,6 m, was etwa 40 % der Seeoberfläche entspricht.

Abb. 3.6.13 zeigt den Verlauf der Phosphorgehalte im See bezogen auf die mittlere Tiefe von 9 m und die Phosphorgehalte der Schicht unterhalb von 11,6 m. Sie verdeutlicht die Akkumulation von

Phosphor während der Schichtungsperiode im Hypolimnion. In der untersten Schicht, die 20 % des Gesamtvolumens ausmacht, befinden sich aufgrund von Sedimentation und Abbau sowie durch Freisetzung aus dem Sediment 59 % des gesamten Phosphors im See.

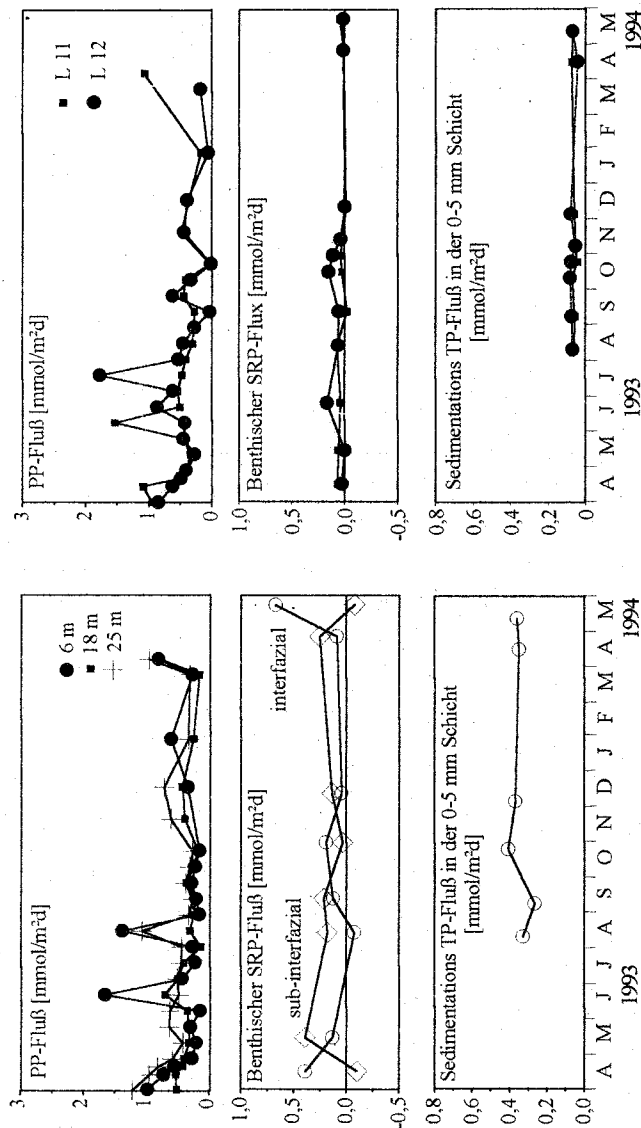


Abb. 3.6.14: Jahrgang der Flüsse an partikulärem P (PP), gesamtem P (TP) und gelöstem reaktiven Phosphor (SRP) in der Wassersäule und an der Sediment/Wasser-Grenze. Messung im zentralen Becken, sowie an den Standorten L11 und L12, im nördlichen bzw. südlichen Bereich mit einer Wassertiefe von 10-11 m. Beim PP handelt es sich um Daten aus Sedimentfallen., die im zentralen See in 6, 18 und 25 m Tiefe exponiert waren. Negative Werte bezeichnen beim benthischen Fluß einen abwärts, ins Sediment gerichteten Fluß. Die im Jahresmittel positiven Werte zeigen, daß das Sediment gelösten Phosphor an das Wasser abgibt (aus ZEILER 1996).

Der Jahrgang der Netto-Phosphorflüsse zwischen Sediment und Wasser spiegelt die Frühjahrs- und Winteralgenblüte deutlich wider. Zwischen Juni und November findet dagegen eine Netto-Freisetzung statt. Durch Sedimentation wird dem Sediment weniger P zugeführt als durch Freisetzungsprozesse verloren geht. Sieht man 1991 einmal von der außergewöhnlichen Winteralgenblüte ab, so stellt man fest, daß das Sediment im Jahresmittel weder als Senke noch als Quelle fungiert. Dieser Sachverhalt zeigt sich auch in der P-Bilanz für den Belauer See über das Mittel von drei Jahren. Da eine Sedimentneubildung stattfindet und erhebliche Mengen Phosphors jährlich im Sediment

gebunden werden, muß ein beachtlicher Teil von Phosphor aus tieferen, alten Sedimentschichten in den Wasserkörper diffundieren. Eine starke Freisetzung aus tiefen Sedimentschichten in den Wasserkörper wurde bislang beim Stickstoff und anderen Nährelementen als dem Phosphor nicht beobachtet.

Die auf Bilanzen des Wasserkörpers basierenden Freisetzungsraten von bis zu $17 \text{ mg P m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ im November 1991 und $1,4 \text{ mg P m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ im Jahresmittel für den gesamten See werden durch die Messungen der Phosphorflüsse aus dem Sediment von ZEILER (1996) bestätigt.

Für den gemessenen benthischen Fluß von gelöstem reaktiven Phosphor ergibt sich im tiefsten Bereich des Belauer Sees nach ZEILER (1996) ein zeitgewichteter Mittelwert von $6,7 \text{ mg P m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ zwischen den obersten Sedimentschichten (subfazial) bzw. $3,5 \text{ mg P m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ zwischen der Sedimentoberfläche und dem Wasserkörper (interfazial) (Abb. 3.6.14). Der von ZEILER (1996) an der tiefsten Stelle des Sees interfazial gemessene Wert ist erwartungsgemäß höher als der integrale Wert für den gesamten See, da er die Freisetzung von P aus frisch sedimentiertem Material beinhaltet. Der starke subfaziale Fluß von Phosphor in den obersten Sedimentschichten legt einen Transport aus größeren Sedimenttiefen an die Oberfläche nah.

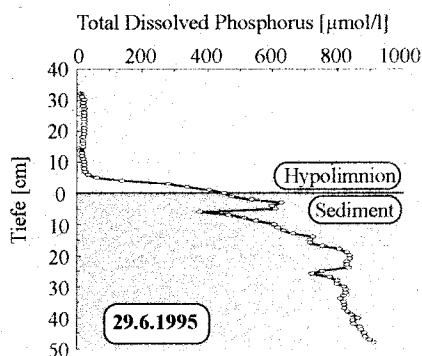


Abb. 3.6.15: Vertikalprofil der Konzentrationen an gelöstem Phosphor ($< 0,4 \mu\text{m}$) im Wasser und im Sediment des zentralen Belauer Sees am 29. Juni 1995 (nach ZEILER unveröff.)

Daß tatsächlich tiefe, alte Sedimente die Ursache für die hohen Phosphorflüsse sind, wird durch das Konzentrationsprofil von Phosphor im Sediment belegt (Abb. 3.6.15). Bis in eine Tiefe von 50 cm zeigt sich ein gleichmäßiger Anstieg der Konzentrationen. Dieser Gradient führt zu erheblichen Flüssen von P im Sediment aufwärts und zu der beobachteten Freisetzung. Der Belauer See wird also durch die belasteten alten Sedimente eutrophiert. Man spricht von einer internen Eutrophierung durch das Sediment.

Im Falle des Belauer Sees wird die Festlegung von Phosphor also durch die etwa gleich hohe Diffusion aus tiefen Sedimentschichten kompensiert. Diese tieferen Sedimentschichten enthalten aufgrund der hohen Einträge der vergangenen Jahrzehnte erhebliche Phosphormengen. Die Sedimente, die Anfang der 70er Jahre, also während des Belastungsmaximums im See abgelagert wurden, liegen selbst in der Seemitte, die mit über 2 cm/a die stärkste Sedimentbildung aufweist, nur in einer Tiefe von etwa 40 cm. In den übrigen Bereichen des Sees liegen sie deutlich näher an der Oberfläche und können deshalb Phosphor an den Wasserkörper abgeben und eine interne Eutrophierung bewirken.

3.7 Räumliche Heterogenitäten im See

Die Artikel von KOLASA & ROLLO (1991) und PINEL-ALLOUL (1995) beschäftigen sich eingehend mit den Begriffen 'Variabilität' und 'Heterogenität', und an den Beispielen wird deutlich, daß eine Unterscheidung zwischen beidem nicht immer möglich ist. Im folgenden wird jede räumliche Veränderung von Merkmalsausprägungen als Heterogenität bezeichnet, während der Begriff Variabilität zeitlichen Veränderungen vorbehalten bleibt. Eine Diskussion der Begriffe folgt in Kap. 4.4.1.

Vertikale Heterogenitäten in der Wassersäule wurden schon mehrfach angesprochen, beispielsweise die vertikale Temperaturschichtung oder die Vertikalverteilung von Organismen. In diesem Kapitel sollen deshalb schwerpunktmäßig laterale Heterogenitäten und ihre Ursachen angesprochen werden. Dabei stehen räumliche Muster, ihre Ursachen und ihre Variabilität in der Freiwasserzone, dem Pelagial, im Vordergrund. Dennoch sollen vorweg kurz Strukturen im Sediment, in der Uferzone und im Litoral kurz dargestellt werden, da sie Ausdruck der Prozesse im Pelagial sind und später noch von Bedeutung sein werden.

3.7.1 Das Sediment: Laterale Stoffmuster

Im vorangegangenen Kapitel wurde auf die vertikale Phosphordynamik zwischen Wassersäule und Sediment sowie die vertikalen Konzentrationsgradienten im Sediment eingegangen. Diese vornehmlich vertikalen Betrachtungen werden nun um horizontale Aspekte ergänzt. Die höchst unterschiedlichen Sedimentationsraten an verschiedenen Standorten im See sowie die räumlich unterschiedlich ablaufenden Prozesse schlagen sich deutlich in der lateralen Struktur des Sediments nieder.

Die Sedimente des Belauer Sees zeigen, aufgrund der intensiven Calcitfällungen im Wasser und der anschließenden Sedimentation, hohe Gehalte an Calciumcarbonat, die jedoch eine starke räumliche Differenzierung aufweisen (Abb. 3.7.1). Strömung und Turbulenz erschweren eine Ablagerung des Calcits in flachen Bereichen des Sees, wodurch vergleichsweise geringe Anteile, unter 35 Gew.-% vom gesamten Trockengewicht des Sediments, auftreten. Mit zunehmender Tiefe nimmt die Wasserbewegung im Mittel ab, wodurch sich die Ablagerungsbedingungen verbessern, und in Bereichen mit einer Wassertiefe zwischen 10 und 15 m werden Gehalte über 50 % im Sediment erreicht. In den tiefsten Bereichen des Sees, in denen während der Sommermonate ein Hypolimnion ausgebildet ist, findet sich dagegen wieder ein deutlich geringerer Calcitanteil. Das Hypolimnion ist aufgrund der Abbauprozesse stark mit CO₂ angereichert, deshalb kalkaggressiv und in der Lage, einen großen Teil des aus dem Epilimnion absinkenden Carbonats zurückzulösen.

Der Anteil des gesamten organischen Kohlenstoffs (TOC) zeigt gegenüber dem Calcit eine gegenläufige Tendenz (Abb. 3.7.1). Mit zunehmender Tiefe steigt dessen Anteil von teilweise weniger als 1 % auf einzelnen flachen Erosionsflächen, auf bis zu 12 % im tiefen zentralen Bereich an. Eine Ausnahme, sowohl bei den Calcitgehalten als auch beim Gehalt organischen Kohlenstoffs, bildet das flache südliche Becken des Belauer Sees. Es zeigt trotz der geringen Tiefe erhöhte Calcitgehalten und vor allem einen ausgeprägten Anteil an TOC, der mit über 12 % die Werte im zentralen Seebecken übertrifft. Das Sediment spiegelt die ruhige, abgeschirmte Lage des Beckens, die erhöhte Produktion und die ausgeprägte Eigendynamik des Beckens wider.

Vergleicht man die räumliche Struktur der Konzentrationen von Phosphor im Sediment mit denen des TOC, so ist die Ähnlichkeit unverkennbar (Abb. 3.7.1, 3.7.2). Auch Phosphor weist mit über

1.800 ppm bzw. mg P/kg TS die höchsten Konzentrationen im flachen Südbecken sowie in den zentralen tiefen Bereichen auf. Die Phosphorgehalte in organischer Substanz sind offensichtlich deutlich höher als im Calcit. Die Konzentrationen in flacheren Bereichen sind deutlich geringer.

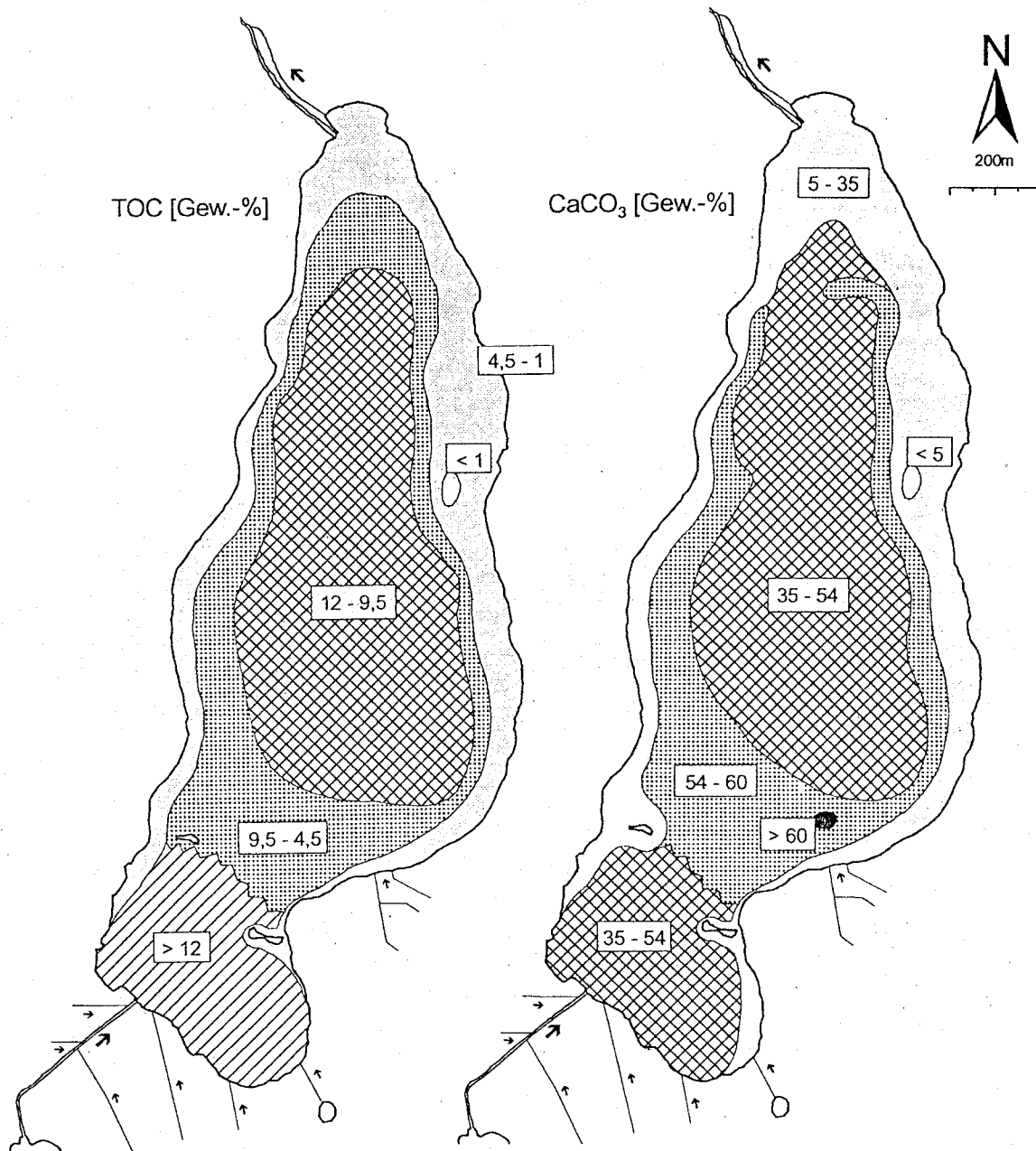


Abb. 3.7.1: Gehalte an gesamtem organischen Kohlenstoff (TOC) und Calciumcarbonat an der Sedimentoberfläche (0-1 cm) im Belauer See (aus STARK 1993)

Die Phosphorkonzentrationen von Sedimenten variieren nach HOLTAN et al. (1988) zwischen 0,001 % in sandigen Küstensedimenten und 1 % in eisen- und carbonatreichem Schlamm. Im Freiwasserbereich des Belauer Sees weist das stark durch Calciumcarbonat geprägte Sediment P-Gehalte von 0,1 % des Trockengewichtes auf (BUTENHOFF 1993, STARK 1993). Die Phosphorgehalte im oberflächennahen Sediment des Belauer Sees zeigen mit 307 g P/m³ Naßsediment (GARBE-SCHÖNBERG & ZEILER mündl. Mittlg.) einen recht hohen Wert, wie der Vergleich mit Daten von acht

mecklenburgischen Seen zeigt. Diese haben Werte zwischen 110 und 309 g P/m³ Naßsediment, wobei davon zwischen 0,1 % und 5 % im Interstitialwasser vorliegen (MOTHES 1981a,b).

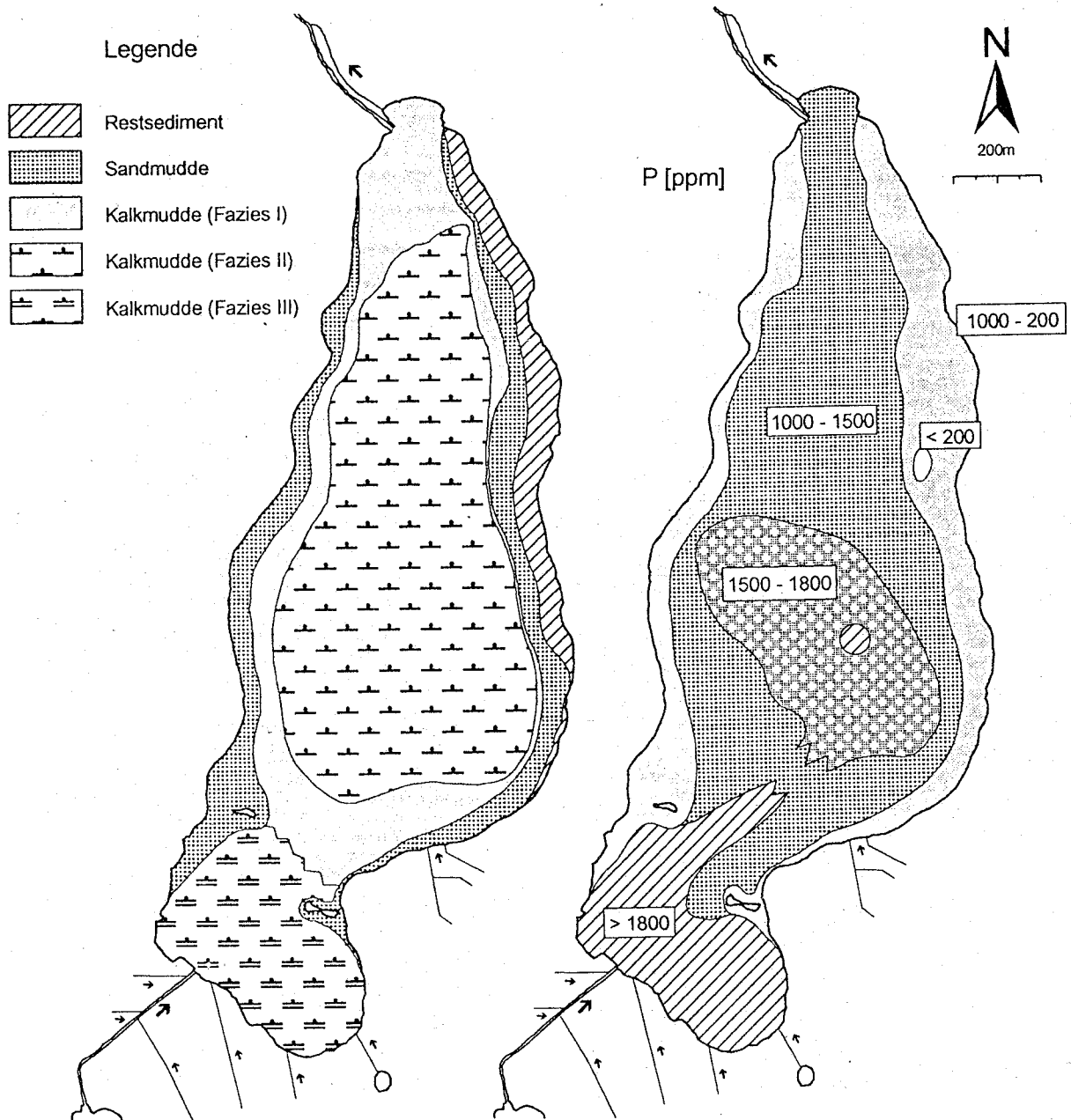


Abb. 3.7.2: Gesamtcharakterisierung der Sedimente sowie die Verteilung der Phosphorgehalte (ppm = mg P/ kg TS) an der Sedimentoberfläche (0-1 cm) des Belauer Sees (aus Stark 1993)

Die Konzentrationen im Porenwasser der Sedimente des Belauer Sees variieren jahreszeitlich und räumlich bedingt in weiten Grenzen. Als mittlere Konzentration im Interstitialwasser kann ein Wert von 2 g P/m³, was 0,5 % der Gesamtgehalte ausmacht, angegeben werden (ZEILER mündl. Mittlg.). Im Belauer See kann von einer mittleren Dichte des Sediments von 2,4 g/cm³ und mit einem

Wassergehalt von 95 % ausgegangen werden. Zwischen den P-Konzentrationen im Sediment und denen im Freiwasser sind keine Korrelationen zu beobachten. Die Konzentration von P im Interstitialwasser des Sediments steigen dagegen eindeutig mit steigender Konzentration im Freiwasser an. Mit zunehmender Eutrophierung zeigt sich tendenziell eine Zunahme der organischen P-Fraktion im Sediment (WILLIAMS et al. 1976). Generell liegen die P-Konzentrationen im Sediment eine bis mehrere Größenordnungen über denen des darüberstehenden Wasserkörpers. Die wichtigsten Bindungspartner für Phosphor im Sediment sind Eisen- und Aluminiumhydroxide sowie deren hydratisierte Oxide (u.a. HIJLTJES & LIJKLEMA 1980). Die Eisengehalte im Belauer See sind jedoch verhältnismäßig gering, so daß ein höherer Anteil des P an organisches Material und Calcium gebunden ist.

Insgesamt läßt sich festhalten, daß die Gehalte an anorganischem und organischem Kohlenstoff, wie auch die Konzentrationen von Nährstoffen im Sediment, eine dem Isobathenverlauf folgende räumliche Struktur aufweisen. Die Wassertiefe und die im Wasserkörper während der Stratifikation ablaufenden, vertikal differenzierten Prozesse prägen die Zusammensetzung des Sediments. Die ufernahen, von windinduzierter Turbulenz geprägten Sedimentbereiche weisen Erosionsanzeichen auf und müssen als Restsedimente oder Sandmudden bezeichnet werden. Bei den, einen Großteil ausmachenden, übrigen Sedimenten handelt es sich um Kalkmudden unterschiedlicher Fazies. Die Sedimente des Belauer Sees weisen eine typische räumliche Struktur und Zusammensetzung für norddeutsche Seen auf, wie der Vergleich mit den Ergebnissen von CASPER et al. (1995) und GONSIORCZYK et al. (1995) zeigt.

Wenngleich sich das Sediment nur begrenzt als direkter Bestandteil des Ökosystems See ansehen läßt, spielt es doch eine entscheidende Rolle für den Stoffhaushalt des Sees. Die räumliche Heterogenität des Sedimentes beeinflusst den Wasserkörper in räumlich differenzierter Weise und kann als Quelle für Heterogenitäten im Wasserkörper angesehen werden. Räumlich differenzierte Prozesse im Sediment und ihre Wirkungen sind aufgrund zahlreicher störender Einflüsse, wie z.B. Strömungen, abgesehen von der direkten Umgebung der Wasser-/ Sediment-Grenzfläche jedoch praktisch kaum erfassbar.

Die Beeinflussung des Wasserkörpers durch das Sediment ist jedoch nicht auf abiotische Stoffflüsse beschränkt, sondern zeigt sich auch bezüglich der Lebewelt (THRELKELD 1994). In den letzten Jahren wurde zunehmend auf die Bedeutung der Besiedlung des Pelagials mit Algen aus dem Sediment hingewiesen (BARBIERO & KANN 1994, HANSSON et al. 1994, NEHRING 1994). Zahlreiche Arten nutzen das Sediment nicht nur zur Überwinterung, sondern bilden dort Dauerstadien aus, um bei geeigneten Bedingungen den Wasserkörper erneut zu besiedeln. Bei Zooplanktern ist seit langem bekannt, daß sie Vertikalwanderungen durchführen, die vom Licht und anderen Parametern gesteuert werden (WETZEL 1983, CARILLO et al. 1991, GENIN et al. 1994). Sie besitzen daher die Möglichkeit, auch die Sedimentoberfläche mit in ihren Lebensraum einzubeziehen.

3.7.2 Das Litoral: Beispiele heterogener Organismenverteilung

Die Morphometrie eines Gewässers entscheidet wesentlich über die Ausbildung und Mächtigkeit der ufernahen Litoralzone, welche sich durch ihren Makrophytenbestand augenfällig gegenüber dem Freiwasser absetzt und einen abweichenden Lebensraum darstellt. In den vergangenen Jahren wurden der Stoffhaushalt des Litorals (DOWNING & RATH 1988, OSTENDORP 1989, 1992, KAIRESAALO & MATILAINEN 1994), seine Funktion im limnischen Nährstoffhaushalt (WETZEL 1979, SARVALA et al. 1982, CARPENTER 1983) sowie die Kopplung zwischen Litoral und Pelagial (SCHRÖDER 1973, GRANIELI & SOLANDER 1988, JAMES & BARKO 1991a,b, FITZGERALD & GARDNER 1993, KUFEL & OZIMEK

1994) vielfach und mit sehr unterschiedlichen Ergebnissen untersucht. Insbesondere die Arbeit von STEFAN et al. (1989) zum konvektiven Stoffaustausch zwischen Litoral und Pelagial macht deutlich, daß das Litoral trotz seiner strukturellen Eigenständigkeit (betrachtet man die Makrophytenbestände) nicht als eigenständiges Ökosystem anzusehen ist, sondern durch seine enge funktionale Verbindung mit dem Freiwasser einen integralen Bestandteil des Sees darstellt.

Der Gegensatz und Wechsel zwischen Litoral und Pelagial stellt die weiträumigste Heterogenität in einem See dar und unterliegt nur sehr langsamen Veränderungen. Diese im Vergleich zum Lebenszyklus der Organismen stabile und statisch scheinende strukturelle Variabilität hat zu speziellen Anpassungen und Abweichungen der Lebensgemeinschaften des Litorals gegenüber dem Pelagial geführt (u.a. KAIREVALO & PENTTILÄ 1990, CHICK & McIVOR 1994, ROSSIER 1995, VAN DE BUND et al. 1995).

Aber auch das Litoral stellt kein in sich homogenes System dar, und seine Heterogenität beschränkt sich auch nicht auf offensichtliche Abhängigkeiten der prägenden Parameter, wie der Uferentfernung oder der Wassertiefe, sondern ist weit komplexer. Die Untersuchungen von ASSHOFF (1990) zur Verteilung von Schnecken und Muscheln an verschiedenen Standorten im Litoral des Belauer Sees verdeutlichen dies (Abb. 3.7.3). Scheinbar ähnlich strukturierte Litoralbereiche zeigen eine sehr unterschiedliche Artenzusammensetzung und Dominanzverteilung bei Muscheln und Schnecken. Die verschiedenen Bereiche des Litorals werden von diesen Lebewesen offensichtlich als unterschiedliche Lebensräume empfunden.

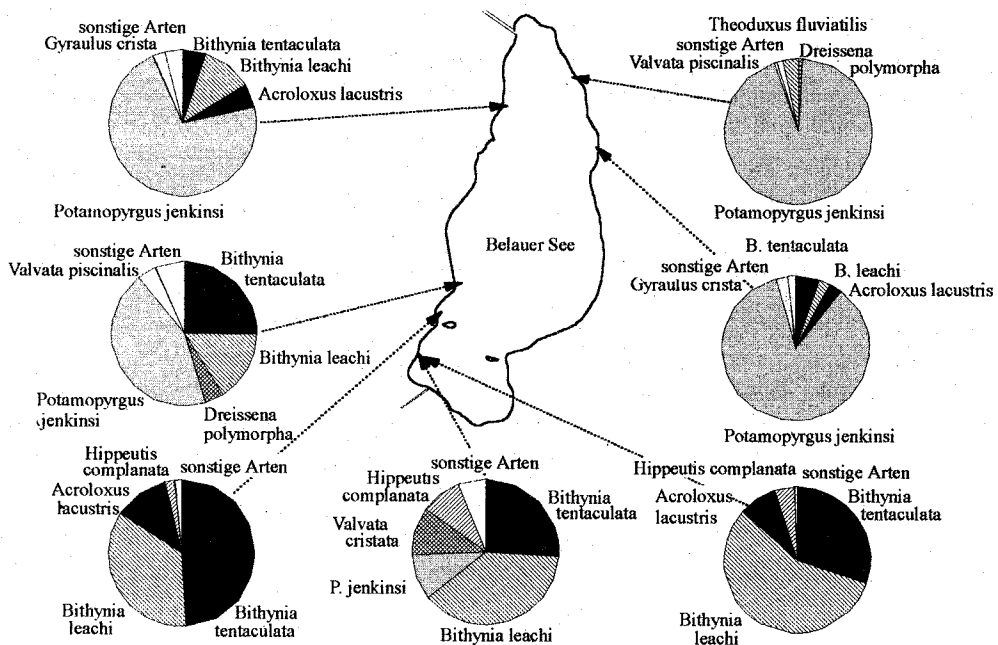


Abb. 3.7.3: Häufigkeit und Artenzusammensetzung von Mollusken (Muscheln und Schnecken) an verschiedenen Standorten im Litoral des Belauer Sees 1989 (leicht verändert aus ASSHOFF 1990 und ASSHOFF et al. 1991).

Ähnliches gilt beispielsweise auch für die das Litoral als Lebensraum nutzenden Fische. Die Nutzung des Litorals ist bei Fischen nicht nur artbedingt verschieden, sondern wandelt sich auch im Laufe ihrer Entwicklung von der Larve zum Adulten (WANG & ECKMANN 1994, ROSSIER 1995). Die

Untersuchungen von BERTRAM (in Vorb.) im Belauer See zeigen, daß im Pelagial ausschließlich Larven und Jungfische des Kaulbarsches gefunden wurden, während die Litoralstandorte nicht nur eine größere Artenvielfalt aufwiesen, sondern zudem, ähnlich wie bei den Mollusken, eine von Standort zu Standort wechselnde Artenzusammensetzung.

Das Sediment und das Litoral stellen gute Beispiele für die Abhängigkeit der erfaßten Heterogenität von der räumlichen Auflösung der Untersuchungen dar. Bei weiträumiger Betrachtung des Litorals fällt beispielsweise der Unterschied zwischen schilfbewachsenen und freien Bereichen auf. Innerhalb eines Schilfstandorts werden Bestandsdichteunterschiede und deren Abhängigkeit von der Wassertiefe deutlich. Bei der Betrachtung weniger Halme ergeben sich für die dort lebenden Biozönosen beispielsweise Lebensraumheterogenitäten durch unterschiedliche Höhen, Dicken und die Belaubung der Halme. Auch an einem Halm zeigen sich, vor allem in Abhängigkeit von der Exposition und Lichtverfügbarkeit unter Wasser, vertikale Heterogenitäten. Mit zunehmender räumlicher Auflösung ergeben sich immer weitere und andere strukturelle Unterschiede. Jeder Organismus sieht, in Abhängigkeit von seiner Größe und seiner eingeschränkten Sichtweise, das Litoral als höchst unterschiedlichen Lebensraum. Dies läßt sich bis hinunter zu den an Grenzflächen, in Biofilmen lebenden mikrobiellen Gemeinschaften, deren ökologischen Bedeutung erheblich sein kann (MEYER-REIL 1994, FREEMAN et al. 1995, FREEMAN & LOCK 1995), verfolgen.

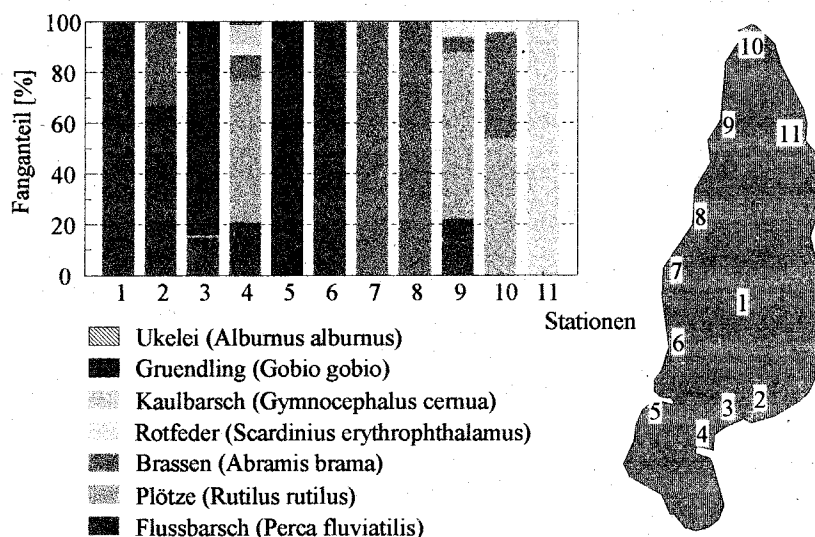


Abb. 3.7.4: Relative Zusammensetzung der Larven- und Jungfischfänge an 10 Standorten im Litoral sowie einem Standort im Pelagial des zentralen Belauer See 1990 (aus BERTRAM in Vorb.).

3.7.3 Das Umland: Strukturbildung im See durch Stoffflüsse

Im Rahmen der Stoffbilanzen wurde eingehend auf die Ein- und Austräge vor allem der Nährstoffe Stickstoff und Phosphor eingegangen. Dabei wurde auf quantitative Aspekte eingegangen. Im folgenden stehen die räumliche Heterogenität externer Nährstoffquellen und ihre Auswirkungen auf die räumliche Struktur im See im Vordergrund.

Die Intensität und Nachhaltigkeit von extern erzeugten, internen Strukturen im See hängt aufgrund der starken Durchmischung des Wasserkörpers direkt von der Intensität, Dauer und räumlichen

Konstanz der externen Einflüsse ab. In den meisten Gewässern sorgen punktförmige wassergebundene Einträge mit deutlich abweichenden Konzentrationen, also Zuflüsse, für die ausgeprägtesten Strukturen (u.a. SERRUYA 1974, VON ORELLI 1981a,b, NELSON & STEVENS 1987, VYHNALEK et al. 1994). Abb. 3.7.5 verdeutlicht noch einmal, daß auch im Belauer See der Zufluß der Alten Schwentine die dominierende Eintragsquelle für Wasser und Nährstoffe darstellt. Da der Eintrag in das flache südliche Seebecken stattfindet, muß sich auch vor allem dort ein prägender Einfluß des zufließenden Wassers zeigen.

Im Rahmen der Stickstoffbilanzierung wurde allerdings schon darauf hingewiesen, daß auch der mehr oder weniger diffuse Zustrom von stickstoffreichem Grundwasser an der Ostseite des zentralen Beckens deutliche Gradienten im Litoralbereich hervorruft. Diese setzen sich jedoch nicht bis ins Pelagial fort.

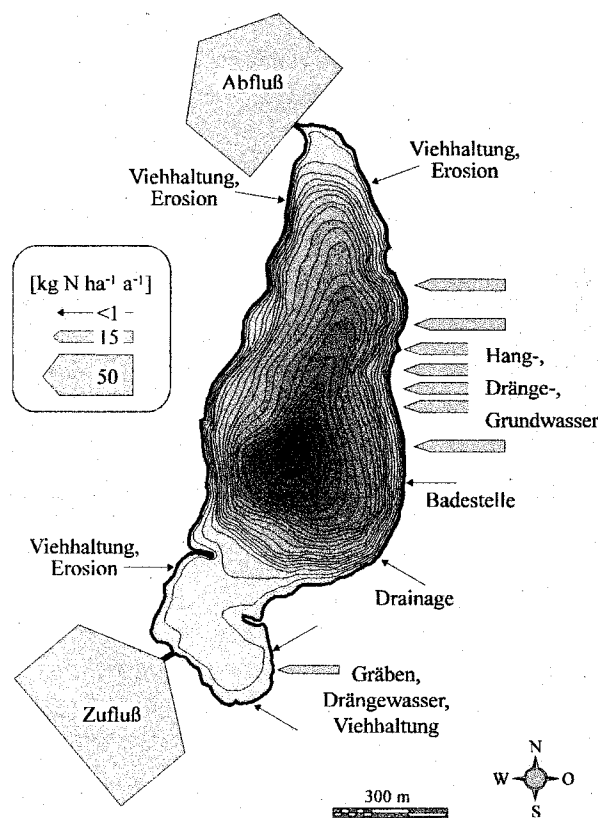


Abb. 3.7.5: Räumliche Verteilung der Stoffeinträge in den Belauer See am Beispiel des Stickstoffs (Angaben in $\text{kg N ha}^{-1} \text{a}^{-1}$ bezogen auf die Seefläche).

Abb. 3.7.6 zeigt exemplarisch anhand der Leitfähigkeit für eine Situation im Mai 1990 den Einfluß der zuströmenden Alten Schwentine auf den Belauer See. Die Leitfähigkeit in der Alten Schwentine liegt zu dieser Zeit etwa $20 \mu\text{S/cm}$ höher als im zentralen Belauer See. Aufgrund der allmählichen Vermischung des zuströmenden Wassers zeigen sich vom Zufluß ausgehende, tropfenförmige Bereiche abnehmender Leitfähigkeit. Große Teile des Südbeckens sind durch oberflächennahe Gradienten gekennzeichnet, während das zentrale, tiefe Becken dadurch nicht beeinflusst wird. Durch das Zusammenwirken des zuströmenden Wassers mit der windinduzierten Strömung im Südbecken entstehen modifizierte räumliche Strukturen. Die Intensität des Gradienten zwischen Zufluß und See und die maximale räumliche Ausdehnung dieser Bereiche variieren in Abhängigkeit von den Konzentrationen und der Strömungsgeschwindigkeit in der Alten Schwentine.

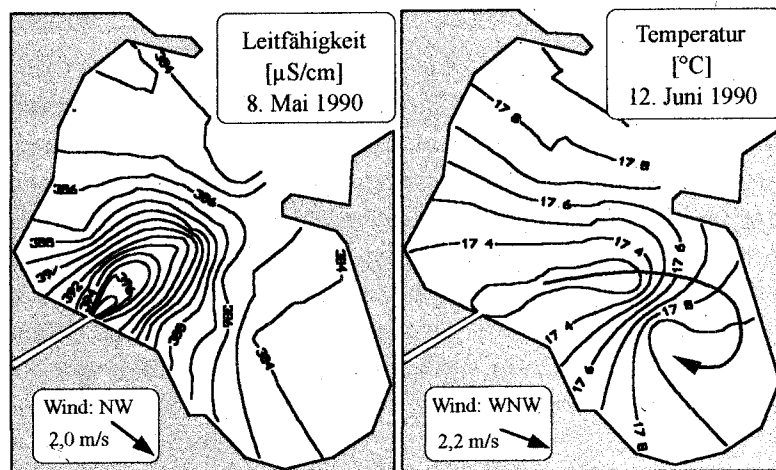


Abb. 3.7.6: Das zuströmende Wasser der Alten Schwentine als Strukturbildner im Südbecken des Belauer Sees am Beispiel der oberflächennahen Isoplethen der Leitfähigkeit und der Wassertemperatur.

Die Differenzen zwischen den Konzentrationen im Zufluß und im See zeigen bei vielen Parametern einen deutlichen Jahresgang. Aus Abbildung 3.7.7 wird deutlich, daß für die meisten Nährstoffe, wie z.B. N und P, die Differenzen, besonders zwischen August und November, sehr groß sind und zu den deutlichsten Strukturen im Südbecken führen. Bei Silizium und beispielsweise der Leitfähigkeit zeigt sich fast während des ganzen Jahres ein ausgeprägtes Konzentrationsgefälle zwischen Zufluß und zentralem See.

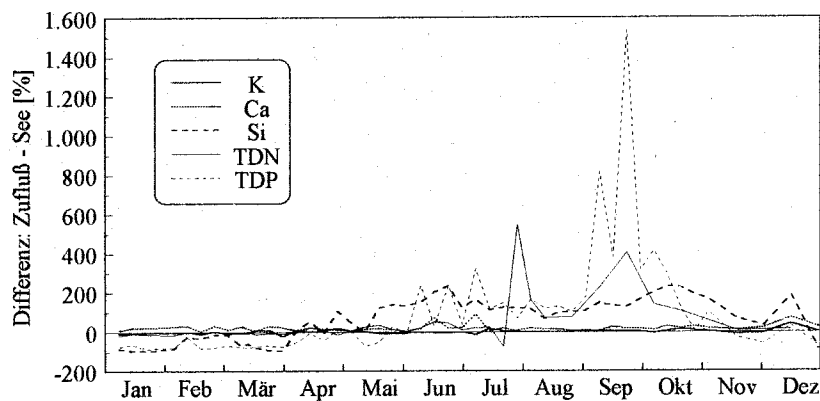


Abb. 3.7.7: Jahresgang der Konzentrationsdifferenzen zwischen dem Zufluß der Alten Schwentine und der Seemitte des Belauer Sees bei ausgewählten Parametern im Jahre 1991.

Während die Werte der Leitfähigkeit vor allem durch Prozesse im Einzugsgebiet bedingt sind und sich ein stabiler Gradient entlang der Seenkette ausbildet, unterliegen die anderen Nährstoffe der ausgeprägten internen Dynamik innerhalb der vorgeschalteten Seen, die sich am Zufluß der Alten Schwentine in den Belauer See deutlich widerspiegelt. Die hohen Gradienten zwischen August und November sind durch den unterschiedlichen Zeitpunkt der Aufhebung der Thermokline bedingt. Im Bornhöveder See und Schmalensee wird die Thermokline bereits im Sommer aufgehoben, wodurch nährstoffreiches Tiefenwasser in das Epilimnion gelangt, was sich in einem Anstieg der Konzentrationen im Abfluß der Seen zeigt. Im Belauer See wird die Thermokline dagegen erst Ende

November aufgelöst, so daß der See vor allem im Spätsommer starken relativen Nährstoffeinträgen aus den vorgeschalteten Seen unterliegt.

Zusammenfassend läßt sich festhalten, daß vor allem das Südbecken durch externe Einflüsse, insbesondere die zufließende Alte Schwentine geprägt wird. Die zu beobachtenden lateralen Gradienten sowie die räumlichen Strukturen prägen das gesamte Südbecken, werden durch andere Steuergrößen modifiziert und unterscheiden sich von Parameter zu Parameter in ihrer Intensität. Aufgrund der geringen Wassertiefe im Südbecken zeigen sich keine vertikalen Gradienten, das heißt, eine vertikale Einschichtung der zufließenden Wassermassen ist praktisch nicht möglich. Im Pelagial des zentralen Nordbeckens sind keine persistenten lateralen Gradienten durch Umlandeffekte zu beobachten. Die durch den Zufluß der Alten Schwentine im Südbecken des Belauer Sees ausgebildeten hydrochemischen und physikalischen Strukturen zeigen je nach Parameter höchst unterschiedliche Ausprägungen in Intensität, Reichweite und Dauer und schaffen damit einen räumlich und zeitlich heterogenen Lebensraum.

3.7.4 Das Pelagial: Heterogenitäten und Organismen-Patchiness

Die in einem See zu beobachtenden oberflächennahen pelagischen Heterogenitäten können grundsätzlich sowohl aus biotischen Prozessen und Interaktionen als auch aus hydrodynamischen Prozessen resultieren. In bezug auf die Hydrodynamik stellt der Wind die entscheidende Steuergröße für eine Vielzahl von Prozessen unterschiedlichen Scales dar. Die ausgeprägte zeitliche Variabilität von Windrichtung und -geschwindigkeit wirkt auch prägend auf die zu beobachtenden räumlichen Prozesse im See. Durch diese hydrodynamischen Prozesse wird das Pelagial als Lebensraum strukturiert und hydrochemische (u.a. RICHERTSON & POWELL 1978) und biologische Heterogenitäten und Gradienten werden erzeugt (u.a. LEVIN 1978, STEELE 1978, STAUFFER 1982).

Organismen sind diesen Prozessen teilweise passiv unterworfen und weisen dadurch erzwungene räumliche Muster auf. Daneben zeigen zahlreiche, höchst unterschiedliche limnische Organismen aber auch eine Tendenz zu eigenständigen räumlichen Strukturen. Am bekanntesten ist sicherlich das Schwarmverhalten von Lebewesen mit hoher Eigenbeweglichkeit, wie den Fischen (u.a. HORWOOD & CUSHING 1978). Aber auch Zooplankton (u.a. PATALAS & SALKI 1992a,b, BETSILL & VAN DEN AVYLE 1994, GENIN et al. 1994, VISMAN et al. 1994, PINEL-ALLOUL 1995) und Phytoplankton (u.a. OKUBO 1978, HOLLIGAN 1978, HAMNER 1988, JONES 1993, SOLOW & STEELE 1995) zeigen räumliche Muster in vertikaler und lateraler Richtung, was als Patchiness bezeichnet wird.

3.7.4.1 Großräumige windinduzierte Muster im Epilimnion

Im Rahmen der zeitlichen Variabilität von internen und externen Prozessen ist dem Wind bereits eine herausgehobene Rolle zugekommen. Das Windfeld zeichnet sich jedoch nicht nur durch ausgeprägte zeitliche Variabilitäten bezüglich Geschwindigkeit und Richtung, sondern auch durch seine räumliche Differenzierung aus. Durch über ein Gewässer streichende Winde werden gerichtete und turbulente Wasserbewegungen hervorgerufen, die unter anderem zu typischen, von Windrichtung und -geschwindigkeit abhängigen, hydrochemischen, -physikalischen und biologischen, oberflächennahen räumlichen Strukturen im See führen.

Abbildung 3.7.8 dokumentiert exemplarisch die typischen, bei unterschiedlichen Windrichtungen erzeugten, oberflächennahen thermischen Strukturen im Belauer See. Weitere Beispiele finden sich in SCHERNEWSKI (1992a,b). Trotz der geringen Windgeschwindigkeiten zeigen sich bei allen

Windrichtungen und bei allen Parametern während des Sommerhalbjahres strukturell ähnliche Muster.

Die durch den Wind induzierte Strömung schleppt das oberflächige, relativ warme Wasser mit sich und staut es am windabgewandten Ufer auf. Zur Kompensation steigt an der windzugewandten Seeseite kühles Tiefenwasser auf. Dadurch treten am windzugewandten Ufer teilweise erheblich niedrigere Temperaturen auf als auf der entgegengesetzten Seite. Mit der horizontalen und vertikalen Wasserbewegung ist ein Stoff- und Organismentransport verbunden, der analoge oberflächennahe Strukturen aufweist.

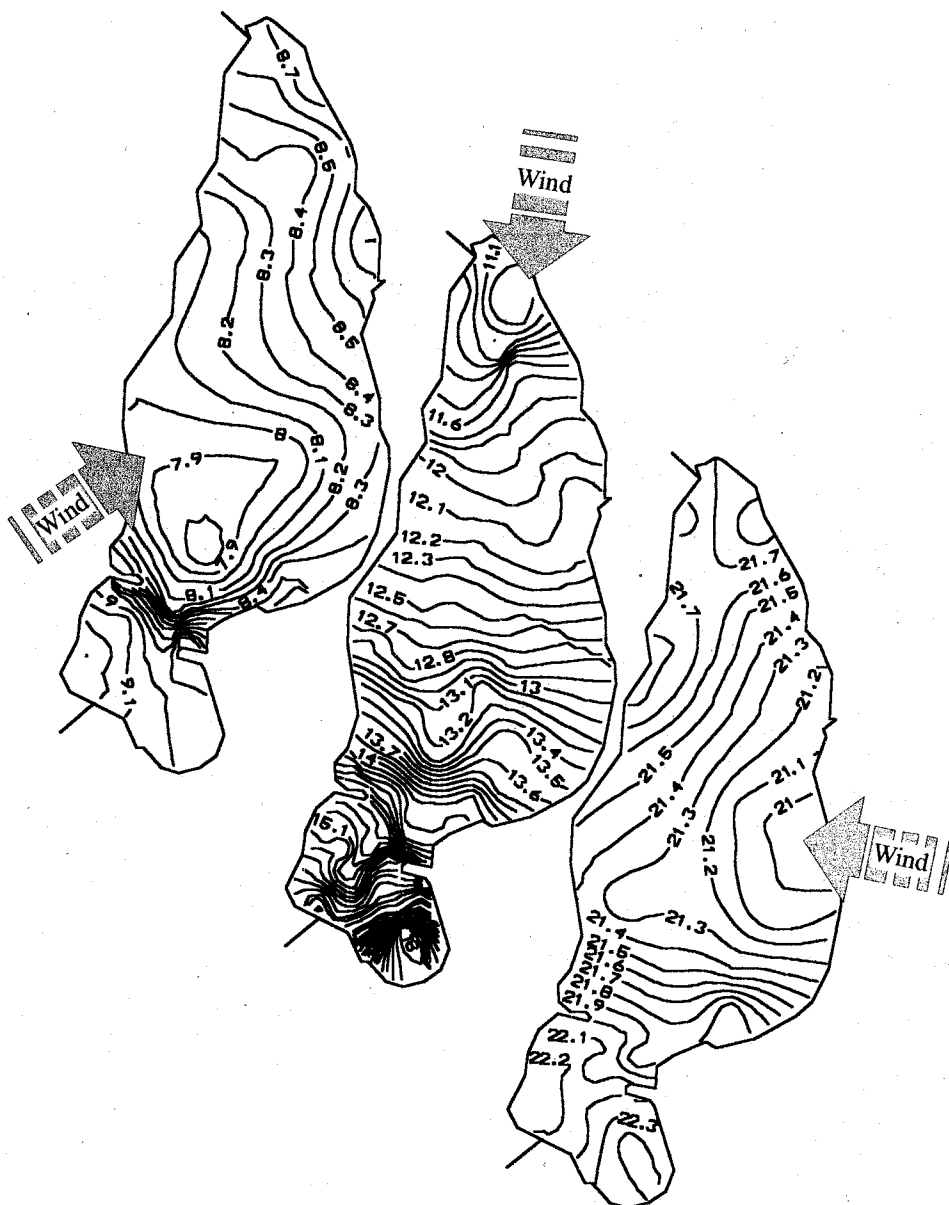


Abb. 3.7.8: Isothermen an der Wasseroberfläche des Balauer Sees bei Wind aus den Richtungen: SW, NNO und OSO. Die Windgeschwindigkeiten lagen an allen Tagen unter 5 m/s.

Der am See angreifende Wind wirkt nicht homogen auf die Seefläche. Die auf einen Punkt im See wirkende Windrichtung und -geschwindigkeit hängt vom Fetch, also der Angriffslänge, der Oberflächenrauigkeit des Wassers und der Struktur der Uferbereiche ab. Durch die unterschiedliche

Vegetation im Uferbereich werden sowohl die Windgeschwindigkeit als auch die Windrichtung modifiziert. Bei westlichen Winden ist der Belauer See beispielsweise stark durch die Topographie und den Waldbestand am Westufer abgedeckt, wodurch ein räumlich stark differenziertes Windfeld auf den See wirkt, was am Beispiel des 18. August 1992 (Abb. 3.7.9) deutlich wird. Anders als bei allen anderen Windrichtungen führen die Windschatteneffekte zu keinen, den ganzen See einnehmenden Zirkulationsmustern. Die höchsten Wassertemperaturen treten nahe dem geschützten Ufer auf, während tiefergreifende Turbulenz und kleinräumige vertikale Zirkulationen in den stärker vom Wind betroffenen Bereichen für verringerte Temperaturen sorgen.

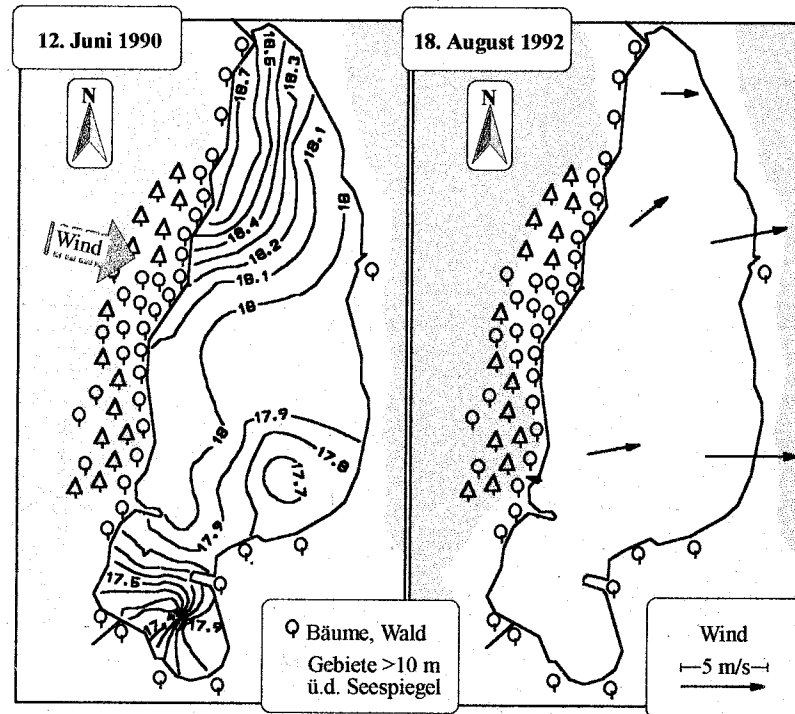


Abb. 3.7.9: Isothermen [°C] an der Wasseroberfläche des Belauer Sees und räumliche Abweichungen von Windrichtung und -geschwindigkeit bei Wind aus westlicher Richtung.

Die gezeigten räumlichen Muster stellen keine reinen horizontalen Strukturen dar, da die vom Wind verursachten Strömungen immer Ausgleichsströmungen in größerer Wassertiefe erfordern. Wind ist also auch ein vertikaler Strukturbildner. Dies gilt nicht nur für einzelne Phasen des Jahres, beispielsweise während der beginnenden Stagnation im Frühjahr, oder während zufälliger extremer Ereignisse. Auch die üblichen Windgeschwindigkeiten sorgen für eine vertikale Differenzierung im See, wie das Beispiel in Abb. 3.7.10 belegt. Die oberflächennahe windinduzierte Strömung erfordert eine Ausgleichsströmung in die entgegengesetzte Richtung, wodurch sich eine dreidimensionale seeweite Zirkulation ergibt. Durch das, im Beispiel dokumentierte, Abtauchen relativ warmen Wassers im Norden des Sees wird die vertikale Temperaturstruktur verändert, indem die Isothermen in die Tiefe gedrückt werden. Auf der entgegengesetzten Seite sorgt das aufquellende, relativ kalte Wasser für eine Verlagerung der 18°-Isotherme in Richtung Oberfläche. Der schwache Wind ist allerdings nicht in der Lage, den oberen Bereich der Thermokline zu beeinflussen.

Mit der seeweiten Oberflächenströmung werden auch Organismen verdriftet. Viele Algenarten besitzen die Fähigkeit, ihren Auftrieb im Wasser zu verändern, wie beispielsweise manche Blaualgen mit Hilfe von Gasvakuolen oder durch die Ausscheidung von Gallerten. Andere Algenarten sind aufgrund von Geißeln zur Eigenbewegung fähig. Aufgrund dieser Fähigkeiten taucht ein Großteil

der verdrifteten Algen nicht auf der windabgewandten Seite mit dem Wasser ab, sondern akkumuliert sich in diesen Zonen. Um dies zu verdeutlichen, wird noch einmal die Situation vom 10. April 1990, die der Abb. 3.7.10 entspricht, aufgegriffen: Südwestlicher Wind treibt warmes Oberflächenwasser mit der Strömung in den Norden des Sees, wo das Wasser abtaucht. Im Südwesten quillt zum Ausgleich kühles Wasser auf.

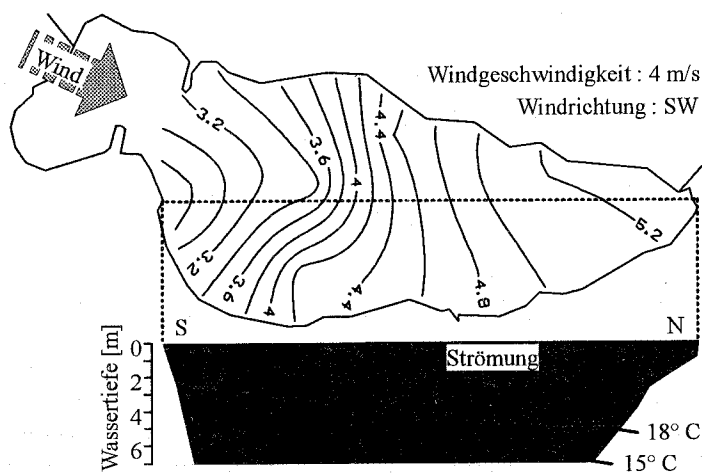


Abb. 3.7.10: Isoplethendarstellung der Tiefenlage der 18° C-Isotherme im Balauer See am 12. August 1989 bei SW-Wind mit einer Geschwindigkeit von 4 m/s. Der Vertikalschnitt verdeutlicht die nach Norden zunehmende Tiefe der 18° C-Isotherme. Die Lage der 15° C-Isotherme wird durch die windinduzierte Wasserbewegung nicht verändert.

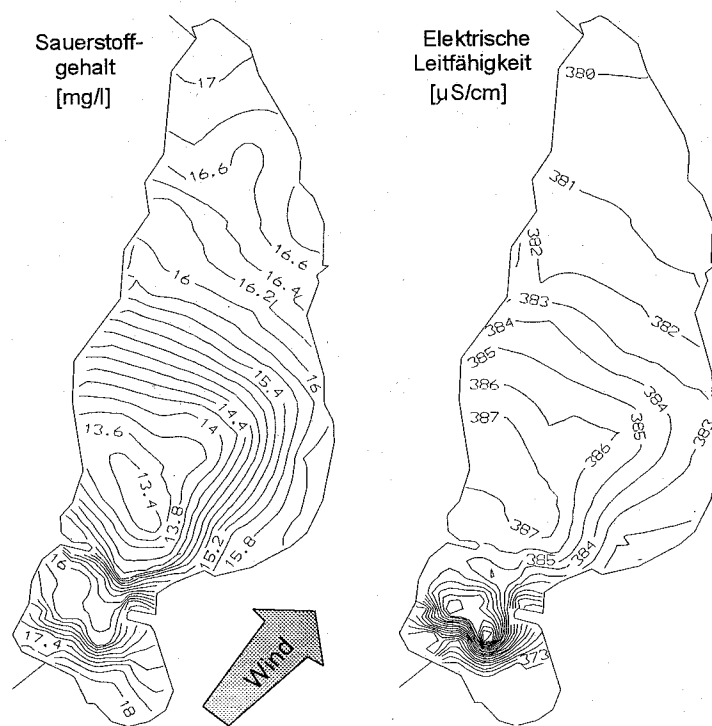


Abb. 3.7.11: Isoplethendarstellung des oberflächennahen Sauerstoffgehaltes und der elektrischen Leitfähigkeit im Balauer See am 10. April 1990. Es herrschte Wind aus Südwest mit 4,8 m/s vor.

Abb. 3.7.11 zeigt daß auch andere Parameter, wie der Sauerstoffgehalt und die Leitfähigkeit, diese anhand der Wassertemperaturen beobachteten Strukturen aufweisen. Beide Parameter stehen in Zusammenhang mit der photosynthetischen Aktivität. Die Leitfähigkeit sinkt bei starkem CO_2 -Entzug, da der Entzug zur Bildung von Calcit führt, welches ausfällt und die Ionenkonzentration reduziert. Sauerstoff stellt einen direkten Indikator für die Photosyntheseaktivität dar, da es von den Phytoplanktern, in zur fixierten CO_2 -Menge äquivalenten Mengen, freigesetzt wird.

Die gegenüber dem zentralen südwestlichen Bereich um nahezu 4 mg/l erhöhten Sauerstoffkonzentrationen im Norden des Sees belegen die dortige Akkumulation von Phytoplanktern. Die während der Sommermonate ständig im zentralen Becken des Belauer Sees zu beobachtenden seeweiten räumlichen Muster führen also auch zu räumlichen Mustern der Organismenverteilung.

3.7.4.2 Mögliche Strukturen durch interne Seiches

Höhere Windgeschwindigkeiten verstärken nicht nur die Prozesse im Epilimnion, wie Oberflächenwellen, Langmuirspiralen und Oberflächen-Seiches, sondern wirken sich auch auf die Thermokline im See aus. Bei anhaltendem Wind kommt es zu einer Neigung der Wasseroberfläche und mit dem Nachlassen des Windes zur periodischen Schwingung der Wasseroberfläche, den Oberflächen-Seiches. Im Belauer See erreichen die Oberflächen-Seiches selbst bei extremem Sturm nur eine Höhe von wenigen Zentimetern. Ähnliche periodische Schwingungen sind nach Starkwindereignissen auch im Bereich der Thermokline zu beobachten und werden als interne Seiches bezeichnet. Die geringeren Dichteunterschiede zwischen Epilimnion und Hypolimnion erlauben allerdings eine erheblich höhere Amplitude der Schwingungen.

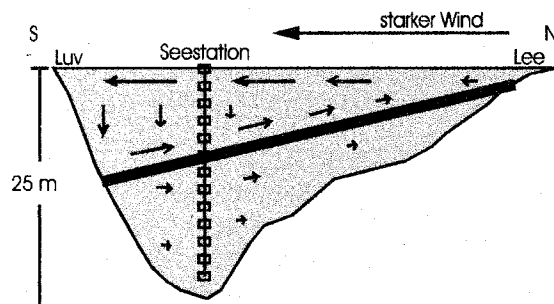


Abb. 3.7.11: Schematische Darstellung der Neigung der Thermokline (dicke Linie) und der Entstehung interner Seiches im Belauer See bei starkem Wind aus Norden. Die Kästchen unter der schwimmenden Seestation symbolisieren die Temperatur-Elektroden.

Interne Seiches bilden nicht nur ein bedeutendes Phänomen in großen Seen, sondern können auch im Belauer See von erheblicher Relevanz sein. Ein Beispiel stellt das Sturmereignis vom 28. August 1989 dar (Abb. 3.7.12). Der Belauer See zeigte vor dem Sturm eine ausgeprägte sommerliche Temperaturschichtung mit einem etwa 4 m mächtigen Epilimnion. Das etwa 5 m breite Metalimnion trennte das 19 °C warme Oberflächenwasser vom unterhalb von 9 m beginnenden etwa 7 °C warmen Hypolimnion. Der am frühen Morgen des 27. August stetig zunehmende Nord-Ost-Wind erreichte in Böen während des Vormittags zunächst Windgeschwindigkeiten von 10 m/s. Er nahm im weiteren Tagesverlauf ständig zu und erreichte am folgenden Tag, dem 28. August, gegen 4 Uhr morgens in Böen sehr wahrscheinlich bis zu 11 Bft, was auf der Beaufortskala einem orkanartigen Sturm entspricht.

Die Abbildung zeigt sehr deutlich die für Sommerstürme typischen extremen Unterschiede zwischen einzelnen heftigen Böen und den ebenfalls dargestellten halbstündigen Mitteln der Windgeschwindigkeit. Die mittleren Windgeschwindigkeiten erreichen 14 m/s, also knapp 7 Bft, in einer Meßhöhe von 1 m auf der freien Seefläche und liegen damit weit unterhalb der Geschwindigkeiten der maximalen Böen. Mit der Wetterberuhigung im Laufe des Tages setzt sich auch die Winddrehung von Nordost über Nord nach Nordwest fort, die bereits zu Beginn des Sturms eingesetzt hatte. Am Abend des 28. August haben sich die Windstärken auf 3 Bft reduziert.

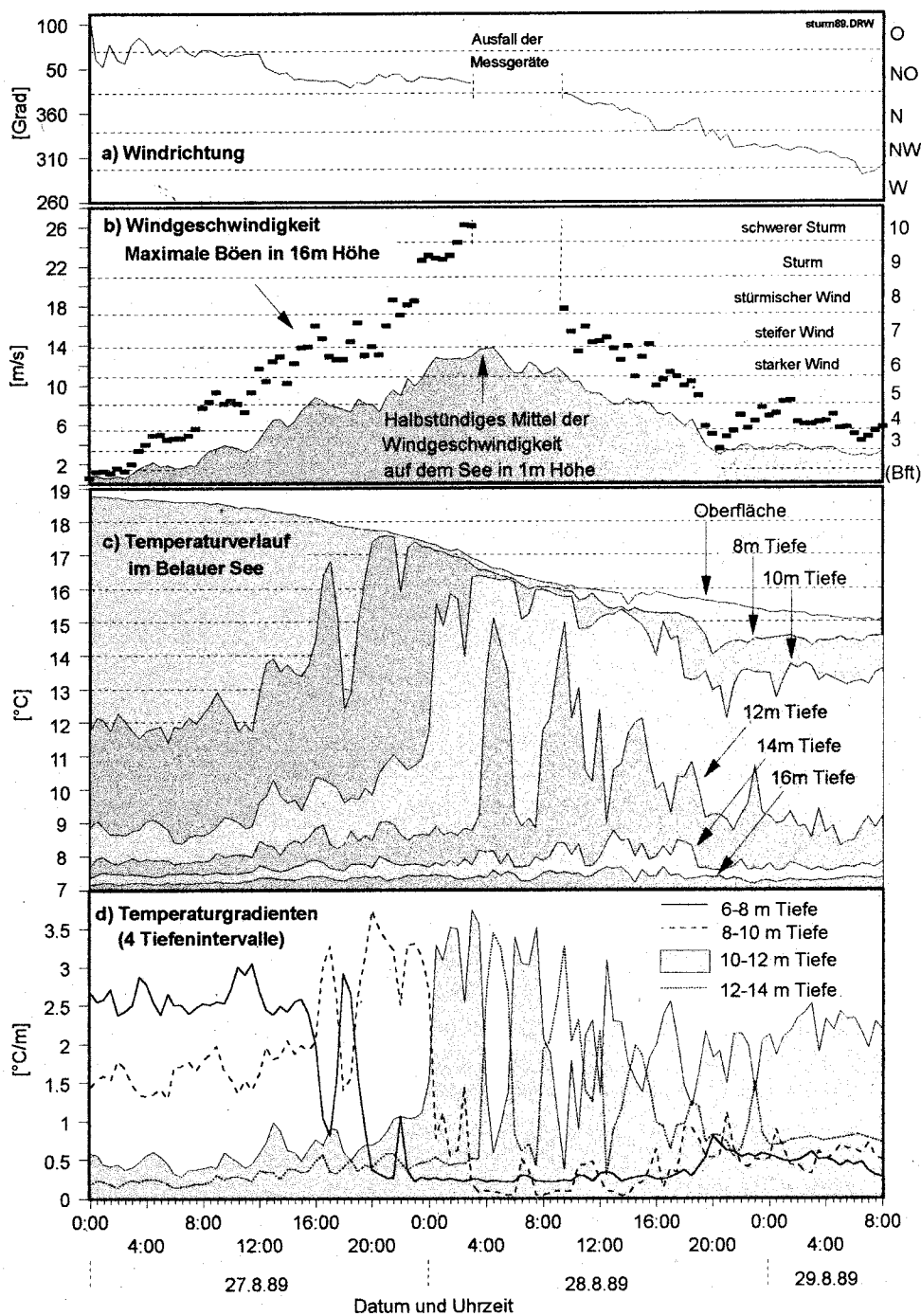


Abb. 3.7.12: Darstellung des Sturmverlaufes zwischen dem 27. August und dem 29. August 1989 und seiner Wirkung auf die Temperaturverteilung und die Entstehung interner Seiches im Belauer See.

Der zunehmende Wind führt zunächst zu einer verstärkten Durchmischung der Wassermassen im See. Abb. 3.7.12 zeigt ein kurzes Ansteigen der Temperatur in 8 m Tiefe von 13 °C auf fast 17 °C. Diese Erwärmung ist nur von kurzer Dauer. Zwei Stunden später fallen die Temperaturen in dieser Schicht auf unter 13 °C zurück, um gegen 20 Uhr erneut anzusteigen. Mit zunehmender Windgeschwindigkeit werden die Wassermassen in 8 m Tiefe endgültig in die durchmischte turbulente Oberflächenschicht einbezogen, wie an der Angleichung der Temperaturen an die der Oberfläche zu erkennen ist. Wenige Stunden später werden auch die Wassermassen bis in eine Tiefe von 10 m vollständig in den turbulenten Bereich eingemischt und in 12 m Tiefe tritt bereits eine deutliche Wellenbewegung im Temperaturverlauf auf.

Vor dem Sturm zeigen die Wassermassen zwischen 6 und 8 m Tiefe mit etwa 3 °C/m den höchsten Temperaturgradienten. Im Verlauf des Sturms verlagert sich die Zone des höchsten Gradienten stetig nach unten und tritt zeitweilig zwischen 12 und 14 m Tiefe auf. Es findet durch die von der Oberfläche ausgehende Turbulenz eine Erosion der Thermokline, mit einer Verschärfung der Temperaturgegensätze in größeren Tiefen und einer Einmischung von Wasser aus dem Hypolimnion in das Epilimnion statt. Parallel zu dieser Erosion ist eine Wellenbewegung des Temperaturverlaufs zu beobachten, die zunächst in 8 m, dann in 10 m und schließlich in 12 m Tiefe ihr Maximum besitzt. Die internen Seiches in Tiefen von 8 m und 10 m fallen noch der Thermoklinenerosion zum Opfer, die erst während des Maximums des Sturms endet.

In 12 m Tiefe zeigen sich noch nach dem Sturm ausgeprägte interne Seiches mit einer Periode von 5 h, die allerdings aufgrund der starken Reibung am Gewässergrund einer starken Dämpfung unterliegen. Die mächtigsten Seiches besitzen an der Seestation eine Amplitude von über 2 m. Da die Meßstation aber zentral im Belauer See liegt, kann für die Randbereiche des Seebeckens während des Sturmereignisses eine maximale Amplitude von 3 m angenommen werden.

Kamykowski (1978) hat an mehreren Seen die möglichen Effekte von internen Seiches auf die oberflächennahe, horizontale Plankton-Verteilung im Epilimnion untersucht. Die Ergebnisse zeigen geringe Effekte in Seen mit Perioden der internen Seiches unter 11 h. Bei einer natürlichen Periodik der internen Seiches zwischen 12 h und 24 h dagegen sind deutliche Interaktionen zwischen Seiches und täglichen vertikalen Wanderungen des Planktons und damit räumliche Muster zu erkennen. Im Belauer See kann aufgrund der kurzen Periode der internen Seiches von 5 h und vor allem der sehr starken Dämpfung der Wellen davon ausgegangen werden, daß keine eigenständigen Muster durch interne Seiches entstehen. Die direkten akkumulierenden Effekte durch das Strömungsfeld, wie sie auch bei schwächerem Wind im Belauer See auftreten, dominieren. Aufgrund der höheren vertikalen Turbulenz ist es allerdings möglich, daß die Auftriebsmöglichkeiten der Algen nicht ausreichen, um sich dem Abtauchen am windexponierten Ufer zu widersetzen.

3.7.4.3 Kleinräumige Organismen-Patchiness

Wurden räumliche Strukturen des Planktons in den 70er Jahren noch mit dem Begriff 'Pattern' bezeichnet, so haben sich hierfür in den 80er Jahren die Begriffe 'Patch' bzw. 'Patchiness' durchgesetzt (McINTOSH 1991). Patchiness ist in Seen seit über einem Jahrhundert bekannt (DOWNING 1991, McINTOSH 1991). Trotz langjähriger Forschung ist über die Gründe und Vorteile vor allem der durch biologische Prozesse hervorgerufenen Patchiness vergleichsweise wenig bekannt.

Der griechische Begriff 'Plankton' läßt sich mit 'wandern' übersetzen. Tatsächlich ist jedoch die im Freiwasser lebende Organismengemeinschaft (Bakterien, Algen und Zooplankton) gemeint, die nur begrenzt zur Eigenbewegung in der Lage ist und mehr oder weniger passiv mit Wasserbewegungen verdriftet wird. Strömungen, Wellen und Seiches an der Oberfläche und im Bereich der

Thermokline, windinduzierte Zirkulationen, Turbulenz und thermische Konvektion stellen mit einer Wasserbewegung verbundene Prozesse dar, die vertikale und horizontale Heterogenitäten im See erzeugen. Die entscheidende Frage ist, ob Muster der räumlichen Organismen-Verteilung ausschließlich passiv durch Strömung entstehen, oder ob die Organismen tatsächlich selbst in der Lage sind, räumliche Patches zu bilden.

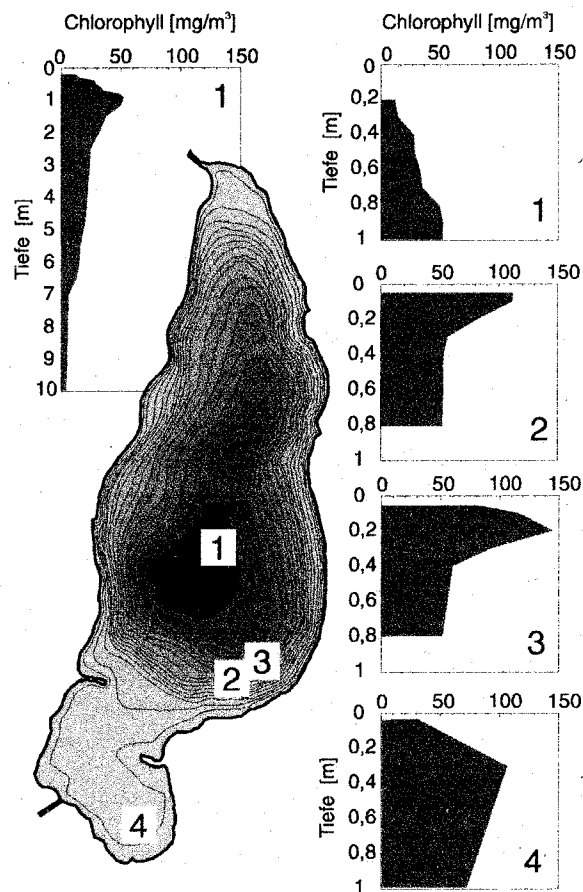


Abb. 3.7.13: Vertikalprofile der Chlorophyll-Konzentrationen im Belauer See am 4. August 1993 während der Dinophyceenblüte an 4 Standorten.

Die zahlreichen meßtechnischen Probleme bei der Erfassung räumlicher biotischer Heterogenität erfordern eine exemplarische Beschränkung im Hinblick auf die Organismen und den Raum. Bei den folgenden eigenen Ergebnissen stehen deshalb pelagische Muster der Phytoplanktonverteilung vornehmlich im flachen Südbecken des Belauer Sees im Vordergrund.

Kleinräumige Patchiness ist ein im Belauer See eher seltenes Phänomen und zeigt ihre stärkste Ausprägung meist im Südbecken. Ein außergewöhnliches Beispiel für Phytoplankton-Patchiness stellt die Situation am 4. August 1993 dar. Der August war durch eine extreme Dinophyceenblüte geprägt, die unter sehr ruhigen Witterungsbedingungen vor allem im flachen Südbecken zu extremer räumlicher Heterogenität führte.

Die Messung von Chlorophyll-Vertikalprofilen an verschiedenen Standorten im Belauer See zeigen deutliche Unterschiede zwischen den vier Meßorten im See (Abb. 3.7.13). Im gesamten Südbecken sowie in einigen Bereichen des Nordbeckens sind die maximalen Chlorophyll-Konzentrationen in ca. 0,3 m Tiefe zu beobachten. An anderen Standorten zeigt sich das Maximum aber auch direkt an

der Oberfläche und in der Seemitte in einer Tiefe von 1 m. In Extremfällen konnte innerhalb von 20 cm Wassertiefe eine Änderung der Chlorophyllkonzentrationen von über 80 $\mu\text{g/l}$ beobachtet werden.

Im Südecken des Belauer Sees treten zudem extreme laterale Unterschiede der Chlorophyllkonzentrationen auf, mit Werten zwischen weniger als 20 $\mu\text{g/l}$ und über 170 $\mu\text{g/l}$ in einer Tiefe von 0,3 m (Abb. 3.7.14). Vor allem im südöstlichen Teil des Beckens zeigen sich zahlreiche klar definierte Strukturen mit lokalen Maxima und Minima und räumlichen Ausdehnungen von teilweise deutlich weniger als 30 m. Innerhalb von nur 20 m wurden hier oberflächennahe Chlorophyll-Differenzen von über 100 $\mu\text{g/l}$ beobachtet. Diese kleinräumigen Strukturen sind keine methodisch bedingten Effekte und basieren auf jeweils mehreren Messungen.

Ein weiteres, lokales, langgestrecktes Maximum der Chlorophyll-Konzentrationen erscheint ca. 100 m nördlich des Zuflusses der Alten Schwentine. Bemerkenswert sind auch die langgestreckten ufernahen Bereiche mit minimalen Werten von unter 20 mg Chl./m^3 . Der Vergleich zwischen den vertikalen und horizontalen Gradienten der Chlorophyll-Konzentrationen zeigt, bei aller Intensität der lateralen Strukturen, daß die Gradienten in der Vertikalen mehr als 100fach intensiver sind.

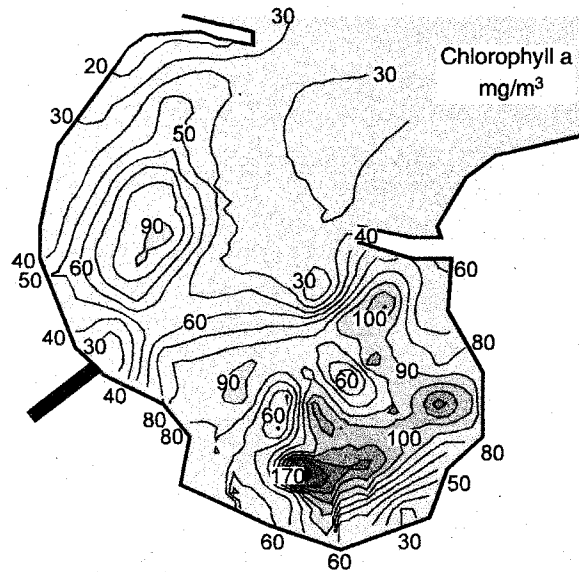


Abb. 3.7.14: Phytoplankton-Patchiness (Dinophyceen) im flachen Südecken des Belauer Sees: Chlorophyll-Konzentrationen (Fluorometer-Messungen, Kalibration nach Daten von BARKMANN, mündl. Mittlg.) an 103 Meßorten in 0,3 m Wassertiefe am 4. August 1993 zwischen 16 und 18 Uhr.

Die starke Konzentration von Phytoplankton im südöstlichen Teil des Südeckens am 4. August 1993 stellt keinen Einzelfall dar, sondern ist in den Fällen, in denen räumliche Muster beobachtet wurden, die Regel. Gleiches gilt für den ufernahen Bereich im westlichen Teil des Südeckens, in dem meist die geringsten Werte von Produktionsindikatoren auftreten. Abb. 3.7.15 betätigt dies. Die Abbildung zeigt exemplarisch die Struktur der Sauerstoffkonzentrationen zu drei Zeitpunkten im Südecken. Auch hier finden sich die höchsten Sauerstoffkonzentrationen im südöstlichen Teil des Südeckens. Als Folge des Tagesgangs der Primärproduktion ergibt sich zudem ein deutlicher Tagesgang der Sauerstoffkonzentrationen, mit einem Minimum am Morgen und einem Maximum am frühen Abend. Das abendliche Maximum ist eine Folge der über den ganzen Tag anhaltenden Freisetzung, die aufgrund der zu geringen Diffusion in die Atmosphäre zu einer starken Akkumulation und Übersättigung von Sauerstoff im Wasser führt.

Die Untersuchungen von LANDMESSER (1993) zeigen, daß die Dominanzverhältnisse der verschiedenen Algenarten im Frühjahr 1990 heterogener sind als in den meisten anderen Jahren. Ende April kommt es zu einer Besonderheit, da ein kleiner Flagellat, der den Grünalgen zuzurechnen ist, zu einer Massentwicklung im Südbecken kommt und 77 % der Plankton-Gesamtbiomasse ausmacht. Dies gilt allerdings nur für das Südbecken. Im zentralen Becken zeigt sich diese Entwicklung nicht. Am 1. Mai 1990 wird hier durch intensives Grazing der Daphnien in 0,5 m Tiefe lediglich eine Plankton-Gesamtbiomasse von weniger als 1 mg/l beobachtet, während sie im Südbecken vermutlich noch über 5 mg/l beträgt.

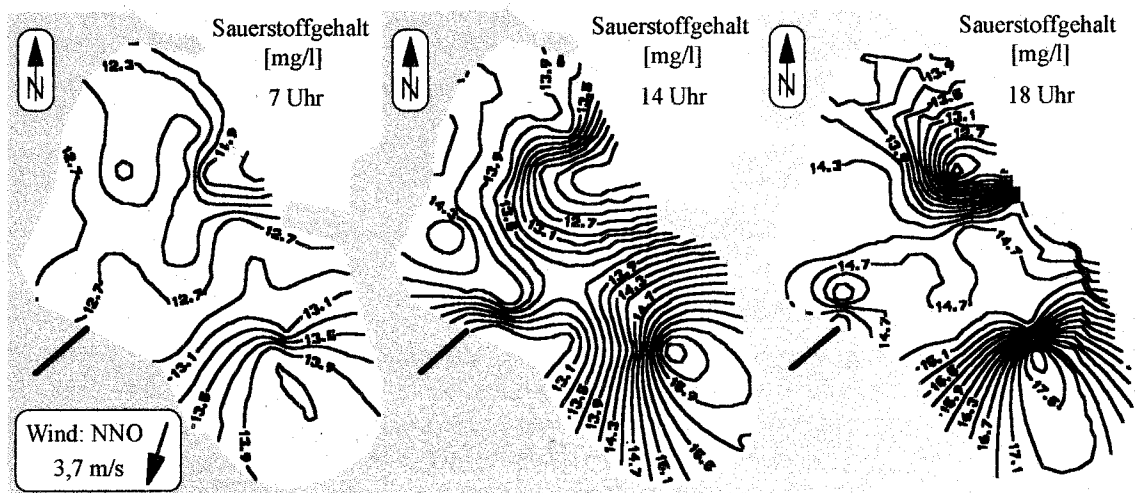


Abb. 3.7.15: Durch den Tagesgang der Primärproduktion verursachte flächenhafte Strukturen und deren zeitliche Dynamik im Südbecken des Belauer Sees, dargestellt anhand der Sauerstoffkonzentrationen in 0,3 m Tiefe am 1. Mai 1990.

In beiden Beispielen sind Flagellaten, also Algenarten mit Geißeln, die zu erhöhter Eigenbewegung in der Lage sind, für die beobachtete horizontale Heterogenität verantwortlich. Warum nun kommt es, auch unter unterschiedlichen Bedingungen, zu der wiederholt beobachteten Akkumulation von Phytoplankton in klar definierten Patches im südöstlichen Teil des Südbeckens?

Abb. 3.7.16 gibt das simulierte Strömungsfeld während der Phytoplankton-Patchiness (Dinophyceen) im flachen Südbecken des Belauer Sees vom 4. August 1993 wieder. Die über das Tiefenprofil gemittelten Strömungen liegen in allen Bereichen deutlich unter 1 cm/s, vielfach sogar unter 1 mm/s. Im südöstlichen Teil des Südbeckens, in dem Bereich, in dem die höchsten Chlorophyll-Werte und damit die intensivsten Algenakkumulationen am 4. August 1993 zu beobachten waren, bildet das Strömungsfeld eine Zirkulation mit einem Durchmesser von etwa 60 m aus. Daneben zeigen sich kleinere Zirkulationen und nördlich des Zuflusses der Alten Schwentine eine langgestreckte Zone mit sehr geringen Strömungsgeschwindigkeiten und kreisförmiger Struktur. Die Bereiche, in denen die Strömung zirkularen Charakter besitzt, decken sich überraschend gut mit den beobachteten Strukturen der Algenakkumulation.

Aufgrund dieser Erkenntnisse muß davon ausgegangen werden, daß die Algen sich nicht aktiv, durch ihre eigene Schwimmfähigkeit zu horizontalen Patches vereinigt haben, sondern passiv mit der Strömung verfrachtet worden sind. Selbst in diesem Fall, also bei nahezu Windstille, reichen die Strömungsgeschwindigkeiten, um zu einer lateralen Strukturierung der Organismenverteilung zu führen. Die Algen werden in diesen horizontalen Zirkulationen quasi gefangen. Dies funktioniert aber nur, wenn das Wasser eine Strömungskomponente in Richtung Zentrum des Wirbels besitzt.

Zum Massenausgleich muß dort eine absteigende Wasserbewegung vorherrschen, die nahe des Gewässergrundes mit einer Ausgleichsströmung verbunden ist.

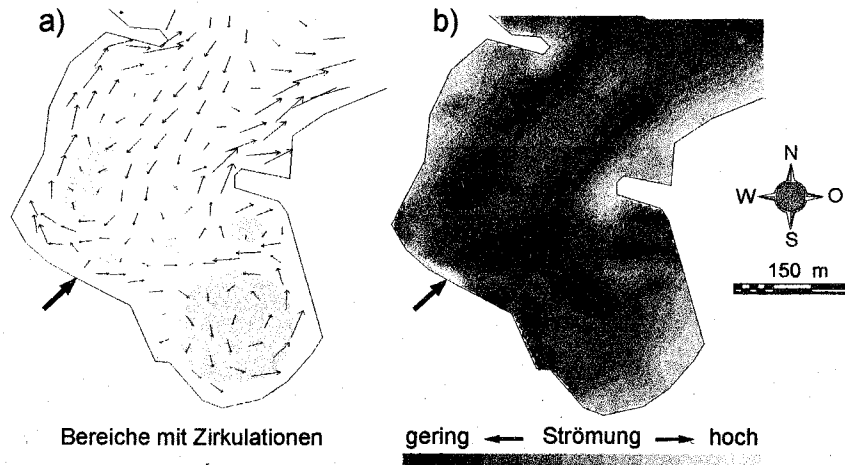


Abb. 3.7.16: Strömungsvektoren und Isoplethen gleicher Strömungsgeschwindigkeit im Südbecken des Belauer Sees. Simulationsergebnis des hydrodynamischen Modells MAST 2D. Die Angaben sind relativ und qualitativ, da die extrem schwachen und zeitlich variablen Winde lediglich eine zuverlässige Simulation des Strömungsmusters zulassen.

Die Algen sind aufgrund ihrer Schwimmfähigkeit, in beiden Beispielen handelte es sich um Flagellaten, nicht nur in der Lage der vertikalen Abwärtsbewegung des Wassers zu widerstehen, sondern es ist ihnen bei diesen ruhigen Bedingungen im Zentrum der Wirbel sogar möglich, sich vertikal einzuschichten.

Die Strömungsgeschwindigkeiten in Abb. 3.7.16 zeigen ihr Maximum jeweils in Ufernähe, vor dem Schilfgürtel, sowie direkt am Zufluß der Alten Schwentine. Diese Bereiche stimmen ebenfalls sehr genau mit den Zonen minimaler Chlorophyll-Konzentrationen überein. Offensichtlich sind die vielfach beobachteten ufernahen Minima kein Resultat biotischer Wechselwirkungen, wie erhöhtem Fraßdruck, sondern ebenfalls durch die Hydrodynamik zu erklären. Höhere Strömungsgeschwindigkeiten sind mit einer erhöhten vertikalen Turbulenz verbunden, die eine Einschichtung von Algen nahe der Wasseroberfläche, im Bereich des Lichtoptimums, verhindern könnte. Die Algen sind an diesen ufernahen Zonen vermutlich gleichmäßiger über das gesamte Vertikalprofil der Wassersäule verteilt und weisen im Gegensatz zu den meisten anderen Meßorten kein deutliches Maximum zwischen 5 und 30 cm Wassertiefe auf. Bei durchgeführten horizontalen Messungen im Bereich der vertikalen Maxima, also in 0,3 m Tiefe, erscheinen diese Bereiche dann als lokale Minima. Die integrale Algenbiomasse über das gesamte Tiefenprofil muß deshalb aber nicht geringer sein als an anderen Meßorten.

Abb. 3.7.17 zeigt die Strömungsmuster im Südbecken bei verschiedenen Windrichtungen. Dabei wird deutlich, daß sich aufgrund der Morphometrie und der Umrißform des Beckens bei allen Windrichtungen in bestimmten Bereichen bevorzugt horizontale Zirkulationen ausbilden, wie im südöstlichen Teil des Südbeckens oder nördlich des Zuflusses der Alten Schwentine. Es ist also zu erwarten, daß sich, weitgehend unabhängig von der vorherrschenden Windrichtung, immer eine ähnliche Phytoplankton-Patchiness ausbilden wird. Die Strömungsmessungen vom 25. Sept. 1997 (Abb. 3.7.17d) wurden sowohl in 0,25 m als auch in 1 m Tiefe vorgenommen. Die Übereinstimmung zwischen den simulierten und den gemessenen Werten ist nicht an allen Punkten vollkommen

zufriedenstellend. Zudem zeigt sich trotz der geringen Wassertiefe des Südbeckens an einigen Punkten eine deutliche Scherung der Strömung zwischen Oberfläche und Gewässergrund. Die vermutete Ausgleichsströmung nahe dem Gewässergrund als Kompensation der oberflächennahen Zirkulationen wird dadurch sehr gut möglich.

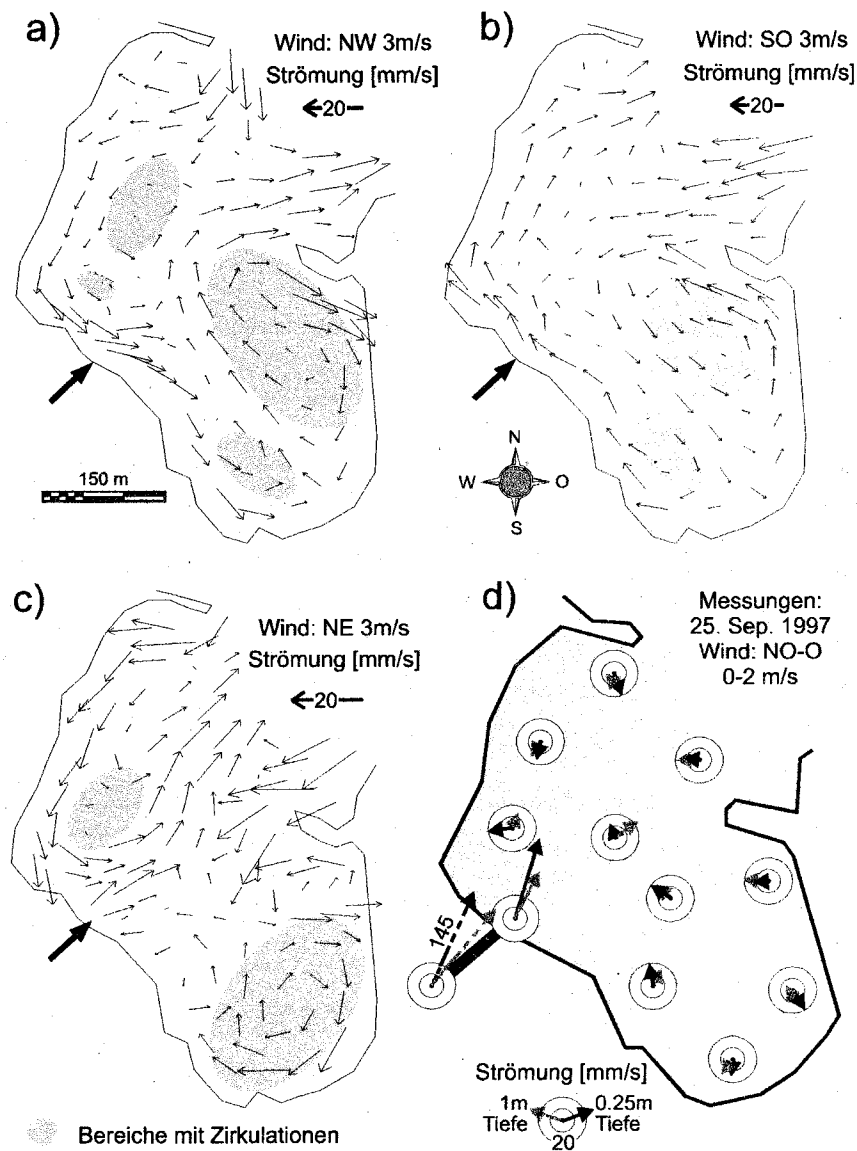


Abb. 3.7.17: Strömungsvektoren im Südbecken des Belauer Sees bei unterschiedlichen Windrichtungen. Simulationsergebnisse des hydrodynamischen Modells MAST 2D. Teil d) zeigt exemplarische Validierungsmessungen für die Modellanwendung an 12 Standorten und jeweils 2 Tiefen (0,25 m und 1 m) bei leichtem östlichen Wind.

Sowohl der Tagesgang der Sauerstoffkonzentrationen als auch der Jahresgang der zuflußinduzierten Strukturen im Südbecken des Belauer Sees führen deutlich vor Augen, daß räumliche Muster im See nicht statisch sind, sondern durch die vielfache Überlagerung temporaler Variabilitäten geprägt sind. Ein See stellt also einen von zahlreichen räumlich und zeitlich komplex interagierenden Prozessen gesteuerten Körper dar. Räumliche und zeitliche Heterogenitäten sind dadurch, wie schon gesagt, keine Ausnahmen, sondern eine, wenn nicht gar die entscheidende, den See als Ökosystem prägende Eigenschaft.

4 Diskussion

4.1 Schleswig-Holsteins Seen und Repräsentativität der Untersuchungen

Unter Anwendung der Clusteranalyse wurden in Kapitel 3.1 insgesamt 65 schleswig-holsteinische Seen bezüglich ihres hydrochemisch definierten 'trophischen' Zustands, ihrer 'morphometrischen' Situation sowie bezüglich des Zusammenhangs zwischen Morphometrie und Trophie analysiert. In Kapitel 3.2 wurde, ebenfalls mit Hilfe numerischer Klassifikation, die Entwicklung von 29 Seen in Schleswig-Holstein zwischen 1983 und 1993 untersucht.

Es sei hier noch einmal darauf hingewiesen, daß aufgrund der Datenlage lediglich die Parameter TDN (gesamter gelöster Stickstoff), TDP (gesamter gelöster Phosphor), TOC (gesamter organischer Kohlenstoff) sowie POC (partikulärer organischer Kohlenstoff) vereinfachend als Trophieindikatoren herangezogen werden. Es handelt sich also nicht um die Parameter, die Trophie im Sinne der OECD (1982) definieren. Die Morphometrie wird hier durch die Oberfläche, die mittlere Tiefe und das Einzugsgebiet beschrieben.

Neben neuen inhaltlichen Aspekten, wie der Kombinationsklassifikation von morphometrischen und trophischen Parametern sowie der Anwendung der Cluster-Analyse zur Erfassung von Veränderungen in den Seen, steht die Analyse der Eigenschaften und der Repräsentativität der Bornhöveder Seenkette und besonders des Belauer Sees im Vordergrund. Die Repräsentativität der Eigenschaften und der Entwicklung der Bornhöveder Seenkette für die schleswig-holsteinischen Seen bzw. Seen weltweit bestimmt die Übertragbarkeit der an diesen Seen gewonnenen Ergebnisse.

4.1.1 Cluster-Methoden: Möglichkeiten und Grenzen

Klassifikationen, insbesondere trophische Klassifikationen, haben in der Limnologie seit langem eine große Bedeutung (u.a. ELSTER 1958, CARLSON 1977, SCHRÖDER & SCHRÖDER 1978, OECD 1982). Neben diesen Systemen mit definierten Klassengrenzen haben sich durch die Entwicklung leistungsfähiger Rechner Cluster-Verfahren in zahlreichen Disziplinen Anwendungsfelder geschaffen (u.a. MUCHA 1994, ZÖLITZ-MÖLLER & KLEIN 1994). Vereinzelt haben diese Verfahren auch in der Limnologie, beispielsweise zur hydrochemischen Klassifikation von Seen (MÜLLER 1981, SCHULZ 1996) oder zur Analyse der Struktur von Planktongemeinschaften in unterschiedlichen Seen (LYCHE 1990) Anwendung gefunden. Diese Untersuchungen bauen damit inhaltlich auf die hydrochemische Klassifikation von 19 schleswig-holsteinischen Seen in MÜLLER (1981) sowie die Klassifikationen von SCHULZ (1996) auf.

Die Vorteile der genutzten hierarchischen Clusteranalyse gegenüber herkömmlichen Klassifikationsverfahren mit vordefinierten, festen Klassengrenzen liegen auf der Hand. Wenngleich bei der Auswahl der Parameter, des Abstandsmaßes und der Clustermethode erhebliche subjektive Entscheidungen eine Rolle spielen, so muß man doch von einem vergleichsweise objektiven Klassifikationsverfahren sprechen. Hier werden alle Variablen nach ihrer Standardisierung in gleichem Maße einbezogen. Fehleinschätzungen aufgrund einer vermeintlich sachgerechten, subjektiven Gewichtung der Parameter im Vorfeld der Klassifikation sind ausgeschlossen. Die Anzahl der Parameter kann jederzeit flexibel auf die Fragestellung zugeschnitten werden.

Auch die Anzahl der Klassen ist nicht von vornherein festgelegt, sondern ist bei den hierarchischen Verfahren erst nach dem Erhalt des Ergebnisses festzulegen. Je nachdem, welche Ansprüche an die Klassifikation gestellt werden, kann sowohl eine große als auch eine kleine Klassenanzahl von Nutzen sein. Wenige Klassen stehen für eine bessere Übersichtlichkeit. Eine größere Klassenanzahl bedeutet hingegen, daß die einzelne Gruppe in sich homogener und gegenüber den anderen Gruppen stärker differenzierbar ist. Dies erlaubt eine detailliertere Beschreibung des einzelnen Clusters. Die Anzahl der Klassen kann zudem ohne zusätzlichen Aufwand jederzeit, je nach Fragestellung, auch später noch verändert werden. Der Informationsverlust, der sich beim Übergang von einer Klassenanzahl zur nächsten ergibt, läßt sich, beispielsweise in Dendrogrammen, direkt ablesen.

Leider stehen diesen Vorteilen einige schwerwiegende Nachteile gegenüber. Meßfehler in den Datensätzen führen nicht wie bei festen Klassifikationssystemen zur falschen Einstufung einzelner Seen, sondern können sich bei Clusterverfahren auf die Struktur des hierarchischen Baumes auswirken und die gesamte Klasseneinteilung betreffen. Dendrogramme, die auf den hydrochemischen Daten einzelner Jahre basieren, variieren von Jahr zu Jahr erheblich. Die einzelnen Dendrogramme der Jahre 1991, 1992 und 1993 unterscheiden sich beispielsweise merklich voneinander. Diese Instabilität beruht auf jährlichen Unterschieden in den Daten und kann zu einem erheblichen Maße durch Mittelung der Daten über mehrere Jahre weitgehend eliminiert werden. Das ist auch der Grund, weshalb die gezeigten Klassifikationen auf den gemittelten Daten der Jahre 1991 bis 1993 (vgl. Kap. 3.1.1.2) bzw. 1992 und 1993 beruhen.

Ein weiteres Problem tritt beim Hinzukommen neuer Objekte auf. Eine Ausweitung des Meßprogramms um zusätzliche Seen führt unmittelbar zu einem veränderten Klassifikationsergebnis. Die Klassenaufteilung hängt entscheidend von den Kriterien ab, die der Auswahl der 65 (Morphometrie- und Trophie-Klassifikation) zu untersuchenden Seen zugrunde liegen. Die 65 Seen spiegeln aber nur sehr begrenzt die Eigenschaften der Gesamtheit aller Seen in Schleswig-Holstein wider. Dies gilt insbesondere für alle morphometrischen Parameter, da große Seen, mit großen Einzugsgebieten in der Regel auch von größerem öffentlichen Interesse sind. Sie werden deshalb bevorzugt in das Meßprogramm aufgenommen und sind überrepräsentiert.

Aus praktischer Sicht muß man daher schließen, daß die Klassifikationsergebnisse der Clusteranalyse nur in bestimmten Fällen eine Alternative zu bestehenden Klassifikationssystemen mit festen Grenzen darstellt. Eine Kombination aus beiden Ansätzen kann eine gute Alternative sein, indem, ausgehend von einem repräsentativen Clusterergebnis, feste Klassengrenzen gesetzt werden. Auf der anderen Seite stellt die Clusteranalyse ein wertvolles Werkzeug zur Strukturierung von Datensätzen dar. Als ein wesentlicher positiver Aspekt erweist sich die Separation von Einzelobjekten mit außergewöhnlichen Eigenschaften, wie dies für den Hohner oder den Schwansener See der Fall ist. Wenngleich auf die Besonderheiten dieser beiden Seen in diesem Rahmen nicht weiter eingegangen wird, so sind solche Ausreißer in der Regel doch von großem inhaltlichen Interesse, da, sofern keine Meßfehler vorliegen, offensichtlich besondere Prozesse im See selbst oder im Einzugsgebiet ablaufen.

Von mindestens gleicher Bedeutung ist die Möglichkeit, auf der Basis der numerischen Klassifikationen, Repräsentanten für die einzelnen Klassen auszuwählen und diese anstelle der gesamten Seen zu betrachten. Die Analyse der Abhängigkeitsstrukturen von den zu einer Klasse gehörenden Seen, oder der Repräsentanten einzelner Klassen, offenbaren Beziehungsgefüge, die bei der Betrachtung der Gesamtdatensätze aufgrund der Komplexität der Abhängigkeiten nicht erkennbar sind. Die Clusteranalyse ist zudem ein geeignetes Werkzeug zur Analyse der längerfristigen Entwicklung von Seen, wie am Beispiel von 29 schleswig-holsteinischen Seen gezeigt wurde (Kap. 3.2).

4.1.2 Kritische Betrachtungen zur Datenlage

Ein grundsätzliches Problem der Anwendung der Clusteranalyse bei ökologischen Fragestellungen stellt die meist unzureichende Datenlage dar. Die numerischen Klassifikationen von hydrochemischen Datensätzen aus 19 schleswig-holsteinischen Seen von MÜLLER (1981) machen dies deutlich. Bei einer geringen Anzahl an Seen und/oder Parametern ist der Nutzen der Clusteranalyse sehr begrenzt. Die hier zugrundegelegten 65 Seen stellen eine ausreichende Zahl dar, um die Ergebnisse in bezug auf Schleswig-Holstein zu verallgemeinern. Probleme treten allerdings bei den Meßgrößen für die einzelnen Seen auf. Die insgesamt 19 vorhandenen Parameter für jeden See bilden zwar eine ungewöhnlich große Zahl, da es sich aber teilweise um abgeleitete Größen handelt und manche starke Korrelationen zueinander zeigen, sinkt die Anzahl der tatsächlich für die Cluster-Analyse nutzbaren Parameter auf zehn. Von diesen sind bei großzügiger Auslegung insgesamt sechs als Indikatoren für den hydrochemischen (trophischen) Zustand und die morphometrische Situation geeignet.

Die Klassifikationsergebnisse hängen zudem entscheidend von der Qualität der einzelnen Meßwerte ab. Die Richtigkeit und Reproduzierbarkeit der einzelnen Meßwerte des LaWaKü können für die Daten der 90er Jahre, aufgrund der Verbesserungen der Analysemethoden und der Absenkung der Nachweisgrenzen, als gut und zuverlässig bezeichnet werden (vgl. LAWAKÜ Jahresberichte). Dies gilt insbesondere in bezug auf die Stickstoff- und Phosphorkomponenten. Die vergleichsweise einfachen und schnellen Methoden zur Bestimmung des gesamten organischen Kohlenstoffs (TOC) sowie des gelösten organischen Kohlenstoffs (DOC) sind hingegen weit unsicherer (Schulz mündl. Mittlgn.). Das wirkt sich selbstverständlich auch auf die Qualität der Daten für den partikulären organischen Kohlenstoff (POC) aus, welche durch Differenzbildung aus den erstgenannten Parametern berechnet wurden. Über die Qualität der Daten der Jahre 1983 bis 1985 ist im Detail nur wenig bekannt. Die Werte für einige Phosphor- und Stickstoffverbindungen lagen bei manchen Seen unter der Nachweisgrenze; ein weiterer Grund, weshalb die vergleichsweise zuverlässigen TDP- und TDN-Daten Verwendung fanden.

Die Aussagekraft der einmal pro Jahr erhobenen Daten ist zudem problematisch. Bei den verwendeten Parametern TDP, TDN und POC bzw. TOC zeigt sich eine ausgeprägte Variabilität zwischen den einzelnen Jahren. Dies liegt einerseits daran, daß die Probenahmeterminale zwischen Februar und April variieren und damit auch bei Abwesenheit interannueller Variabilität einen von See zu See und von Jahr zu Jahr unterschiedlichen Zustand widerspiegeln. Die in der Regel zu beobachtenden Frühjahrsblüten der Diatomeen setzen beispielsweise in einem See jedes Jahr zu einem anderen Termin ein, und dieser Termin unterscheidet sich zusätzlich von See zu See. Algenblüten, wie auch die unterschiedlich fortgeschrittene Rücklösung von Nährstoffen aus dem Sediment während der Wintermonate, beeinflussen die Phosphor-, Stickstoff- und Kohlenstoff-Konzentrationen zum Zeitpunkt der Probenahme maßgeblich. Die in den Daten zu beobachtende Variabilität zwischen den Jahren setzt sich aus der natürlichen interannuellen Variabilität und aus Effekten durch unterschiedliche Probenahmeterminale zusammen. Die praktischen Probleme durch interannuelle Variabilitäten werden in Kapitel 4.6.4 noch ausgeführt.

4.1.3 Veränderungen in den Seen Schleswig-Holsteins

Stickstoff- und Phosphor-Konzentrationen werden seit langem als Trophie-Indikatoren in Seen verwendet (OECD 1982), so daß hier nicht mehr auf ihre Bedeutung eingegangen werden muß. Der Vergleich der Mittelwerte aller berücksichtigten 29 schleswig-holsteinischen Seen der Jahre 1983/85 mit denen der Jahre 1992/93 zeigt einen Rückgang der Phosphorkonzentrationen (TDP)

um 40 % und einen Rückgang der Stickstoffkonzentrationen (TDN) um 13 %. In den 90er Jahren ist kaum noch ein Rückgang der Phosphor- und Stickstoffkonzentrationen zu erwarten, da die Möglichkeiten der Eintragsreduzierungen durch Punktquellen nahezu ausgeschöpft sind und die diffusen Nährstoffquellen in der Lage sind, die Konzentrationen weitgehend auf dem derzeitigen Niveau zu halten. Auf diesen Aspekt wird in Kapitel 4.6.1 noch eingegangen.

Als Indikator für die Primärproduktion in den Seen zwischen 1983 und 1993 ist lediglich TOC verfügbar. Die engen Grenzen der Aussagekraft von POC und TOC als Indikatoren wurden bereits in Kapitel 3.1.2.3 erörtert, und die Unsicherheiten bei der analytischen Bestimmung dieser Parameter wurden ebenfalls schon angesprochen. Dennoch sollen die Veränderungen der TOC-Konzentrationen kurz diskutiert werden.

Der Rückgang der Nährstoff-Konzentrationen, insbesondere des für den in den meisten Seen als produktionslimitierend anzusehenden Phosphors, legt eine Verringerung der TOC-Konzentrationen in diesem Zeitraum nahe. Doch das Gegenteil ist der Fall: der Vergleich der TOC-Mittelwerte aller 29 Seen der Jahre 1983/85 und 1992/93 weist einen Anstieg der Konzentrationen um 14 % auf. In den 29 schleswig-holsteinischen Seen setzt sich die mittlere TOC-Konzentration von rd. 10 mg/l zu etwa 86 % aus DOC und 14 % POC zusammen. Die mittleren POC-Konzentrationen aller Seen sind zwischen 1983/85 und 1992/93 von 1,15 mg C/l auf 1,9 mg C/l, also um rd. 65 % angestiegen. Der relative Anstieg der POC-Konzentrationen ist während dieser Periode also erheblich höher als der Anstieg der TOC-Konzentration. Es liegt nahe, die Erhöhung der POC- und TOC-Konzentrationen auf direkte und indirekte Effekte einer erhöhten winterlichen Algenbiomasse zurückzuführen.

Üblicherweise zeigen sich im Belauer See in den Monaten Dezember und Januar mit weniger als 5 µg/l die geringsten Chl.a-Konzentrationen des Jahres. Beginnend mit dem Winter 91/92 sind jedoch mehrfach vergleichsweise intensive Diatomeenblüten zu beobachten, wie beispielsweise auch in den Jahren 92/93 oder 94/95. Die Ursache dieser winterlichen Algenblüten im Belauer See ist noch nicht endgültig geklärt. Die Anzahl der Frosttage der Jahre 1989 bis 1994 lag im Schnitt bei 64 Tagen, während im langjährigen Mittel 85 Tage üblich sind. Die Jahre 1989 bis 1994 sind also durch vergleichsweise warme Winter geprägt, denen sicherlich entscheidende Bedeutung für die beobachteten Winteralgenblüten zukommt. Auswirkungen dieser warmen Jahre auf die Lebensgemeinschaft im See wurden auch im Berliner Heiligensee beobachtet (ADRIAN et al. 1995).

Die winterlichen Algenblüten zeigen nicht in allen Jahren ihres Auftretens deutliche und abgegrenzte Peaks, sondern leiten teilweise direkt in die Frühjahrsblüte über (vgl. Kap. 2.4.1). Im Winter 92/93 zeigt sich im frühen Februar eine starke Diatomeenentwicklung, die den Frühjahrsaspekt einleitet oder auch direkt als eine vorverlegte Frühjahrsblüte angesehen werden kann. In jedem Fall schlagen sich eigenständige winterliche Algenblüten, genauso wie im Winter beginnende, sehr frühe Frühjahrsblüten, bei den vorgenommenen Probenahmen im März 1992 und 1993 in Form von erhöhten POC-Konzentrationen nieder.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß die im Belauer See zu Beginn der 90er Jahre zu beobachtenden winterlichen Algenblüten auch in anderen schleswig-holsteinischen Seen auftreten, wodurch sich im Winter erhöhte POC- und TOC-Konzentrationen zeigen. Der zwischen 1983/85 und 1992/93 zu beobachtende Anstieg der POC- und TOC-Konzentrationen ist deshalb kein Indikator für eine Erhöhung der mittleren POC- und TOC-Konzentrationen im Jahresmittel, sondern ein Effekt interannueller Variabilität. Darüberhinaus muß festgestellt werden, daß winterliche POC- und TOC-Konzentrationen keine weitreichenden Aussagen für das gesamte Jahr erlauben. Sie sind mit Sicherheit keine Indikatoren für Größen, wie die mittlere jährliche Biomasse oder die mittlere Primärproduktion in den Seen.

Durch die Methode der Datenerhebung ist eine Zuordnung der Seen in die Trophieklassifikation der OECD (1982) nicht ohne weiteres möglich. Von wenigen Beispielen wie dem Bült- und dem Ihlsee abgesehen muß der Zustand der Seen sowohl in den 80er als auch nach dem Konzentrationsrückgang in den 90er Jahren als eutroph oder hypertroph bezeichnet werden. Da sich die Nährstoffkonzentrationen tendenziell stabilisieren, ist auch für die Zukunft bei der weit überwiegenden Zahl der Seen kein Wechsel der Trophiestufe zu erwarten.

4.1.4 Beziehungen zwischen Morphometrie und Trophie

In Kapitel 3.1.1 wurde bereits auf die grundsätzlichen Abhängigkeiten zwischen morphometrischen Parametern und Zustandsgrößen, wie den Konzentrationen hydrochemischer Parameter, oder biologischen Größen, wie der Produktivität eines Sees, eingegangen. Als Beispiel sei hier noch einmal auf die Abhängigkeit von mittlerer Tiefe und der mittleren Chlorophyll-Konzentrationen in norddeutschen Seen verwiesen (MEFFERT & WULFF 1987). Nach HENNING (1986) sind Seefläche, mittlere Tiefe sowie das Einzugsgebiet neben dem Volumen, auf welches wegen korrelativer Zusammenhänge verzichtet wurde, die wichtigsten Parameter im Hinblick auf den morphometrischen Zustand eines Sees.

Obwohl vieles bekannt ist, läßt sich der Einfluß morphometrischer Größen auf die Produktion in Seen nur schwer quantifizieren (MIETZ & VIETINGHOFF 1993), ja häufig sogar nicht erkennen. Es stellt sich deshalb die Frage, ob die Einbindung morphometrischer Parameter, beispielsweise in eine trophische Klassifikation, nützlich ist und wesentliche neue Informationen bringt.

Vergleicht man die Resultate der Trophie-Klassifikation mit derjenigen bei der die trophischen Parameter um morphometrische Größen ergänzt wurden (Kapitel 3.1.3.2), so fällt auf, daß viele Seen, die in der trophischen Klassifikation zu einer Klasse gehören, auch in der Gesamt-Klassifikation zusammenbleiben. Dies gilt beispielsweise für die Seen der Klasse 5, die sich in der Gesamt-Klassifikation in Klasse 3 wiederfinden, oder die Klassen 7 und 8, die in der Gesamt-Klassifikation die Klasse 6 bilden, sowie die Seen der Klasse 3, die in Klasse 2 enthalten sind. Das liegt nicht nur daran, daß die trophischen Parameter selbstverständlich einen erheblichen Einfluß auf die Klassenbildung ausüben.

Anhand der Klassifikation von sechs morphometrischen und trophischen Parametern läßt sich zeigen, daß Seen mit einer ähnlichen Ausprägung der drei trophischen Parameter vielfach auch ein übereinstimmendes Muster der morphometrischen Parameter zeigen (Abb. 3.1.13). Aus der zu Beginn der Untersuchungen durchgeführten Korrelationsanalyse geht dieser Zusammenhang nicht deutlich hervor, was generell für einfache Regressions- und Korrelationsanalysen gilt, bei denen mit dem gesamten Datensatz, also allen Seen, gearbeitet wird. Dies bedeutet nicht, daß keine Abhängigkeiten vorhanden sind, sondern daß diese durch zahlreiche andere Einflußgrößen überlagert und verdeckt werden.

In den Seen der Klasse 7 kristallisiert sich beispielsweise der bekannte Zusammenhang zwischen der Einzugsgebietsgröße und den TDN-Konzentrationen in den Seen deutlich heraus. Nach VENTZ & RIECHERT (1976) spielt dabei die landwirtschaftliche Flächennutzung die entscheidende Rolle. Da die Landfläche in Schleswig-Holstein aber überwiegend landwirtschaftlich genutzt wird, ist die Einzugsgebietsgröße ein ausreichendes Kriterium. Ergänzende Daten, wie die prozentualen Anteile unterschiedlicher Flächennutzung oder Informationen über die Bodenarten, wären allerdings für die Interpretation der Ergebnisse sehr nützlich. Zudem stellt die Wasseraufenthaltszeit eine wichtige Steuergröße dar, über die keine vollständigen Informationen vorliegen. Je länger sie ist, desto nachhaltiger reagiert ein See auf Nährstoffeinträge.

Die mittlere Tiefe stellt das entscheidende Kriterium in den Tiefseen der Klassen 4 und 5 dar und ist wesentlich für die Ausprägung der trophischen Parameter verantwortlich. In gewisser Weise gilt dies auch für die Flachseen der Klasse 2, wobei die geringe mittlere Tiefe hier eher die Resuspension von Sediment verstärkt und die Resuspension von Sediment beeinflusst.

Beim Vergleich der trophischen Klassifikation mit derjenigen, die ergänzende morphometrische Größen mit einbezieht, wird deutlich, daß in letzterer das Verständnis um die kausalen Abhängigkeiten in diesen Seen erheblich erhöht wird und Interpretationen erleichtert werden. Dies gilt allerdings nur für jene Klassen, in denen eine enge Abhängigkeit der Trophie von der Morphometrie besteht. Auch für bestehende Klassifikationen mit festen Grenzen, z.B. die Klassifikation der OECD (1982), bilden morphometrische Größen eine sinnvolle Ergänzung.

Durch die gemeinsame Klassifikation aller Parameter sind zwar unterschiedliche Zusammenhänge zwischen Morphometrie und Trophie in den verschiedenen Klassen deutlich geworden, aber keine grundsätzlich neuen Erkenntnisse bezüglich der Art dieser Abhängigkeiten gewonnen worden. Die Clusteranalyse stellt jedoch gerade hierfür ein nützliches Werkzeug dar. Die Festlegung der Klassenanzahlen bestimmt den Informationsgehalt, den die einzelnen Klassen aufweisen. Die Dendrogramme geben die Möglichkeit, die Klassen, in denen sich beispielsweise interessante Zusammenhänge andeuten, weiter aufzuschlüsseln und somit gezielter zu analysieren.

4.1.5 Repräsentativität der Bornhöveder Seenkette und des Belauer See

Die drei untersuchten Seen der Bornhöveder Seenkette, wobei der Schwerpunkt auf dem Belauer See liegt, passen sich problemlos in die von der OECD (1982) anhand zahlreicher, weltweit untersuchter Seen aufgestellten Regressionen zwischen Trophieindikatoren ein. Beispiele sind die Beziehungen zwischen dem Maximum und dem Jahresmittel der Chlorophyll-Konzentration (Abb. 3.1.6), der mittleren Chlorophyll-Konzentration und der Sichttiefe (Abb. 3.1.7) sowie den mittleren Chlorophyll-Konzentrationen und den Phosphorkonzentrationen (Abb. 3.1.2). Nach der daraus abgeleiteten Trophieklassifikation (OECD 1982) ist der Belauer See als eutroph einzustufen, während der Schmalen- und der Bornhöveder See schon als hypertroph bezeichnet werden müssen.

Auch bezüglich des Verhältnisses zwischen den Gesamt-Stickstoff- und den Gesamt-Phosphorkonzentrationen zeigen alle drei Seen mit $TN/TP=15$ kein ungewöhnliches Verhältnis und passen sich in die Verhältnisse der weltweit beprobten Seen der OECD ein (Abb. 3.1.3). Allerdings zeigen etwa 90% der weltweiten Seen TN/TP -Quotienten von über 15. Die im Phytoplankton natürlich vorkommenden N/P -Verhältnisse sind das wesentliche Kriterium für eine Abgrenzung zwischen Phosphor- und Stickstoff-limitierten Seen. Traditionell wird das REDFIELD-Verhältnis mit einem molaren $C:N:P$ -Quotienten von 106:16:1 (Gewichtsverhältnis 41:7,2:1) zugrunde gelegt und eine Phosphor-Limitierung bei einem deutlich höheren Verhältnis sowie Stickstoff-Limitierung bei deutlich geringerem Quotienten angenommen. Die zur Abgrenzung der Limitierungen zwischen Stickstoff und Phosphor in der OECD-Studie verwendeten Quotienten weichen deutlich vom REDFIELD-Verhältnis ab. Sie basieren auf verschiedenen Untersuchungen u.a. von SAKAMOTO (1966) und DILLON & RIGLER (1974). Unterhalb eines Gewichtsverhältnisses von 7 wird eine Stickstofflimitierung und oberhalb von 15 eine Phosphorlimitierung angenommen. Die Seen der Bornhöveder Seenkette liegen hiernach an der Grenze zwischen einer Phosphor- und Stickstoff-Limitierung der Primärproduktion. In jedem Fall kommt dem Stickstoff in den Bornhöveder Seen eine größere Bedeutung zu als dies bei den weltweit untersuchten Seen im Mittel der Fall ist.

Die weltweit untersuchten Seen der OECD (1982) zeigen ein sehr weites Eigenschaftsspektrum, und die problemlose Eingliederung der Seen der Bornhöveder Seenkette in die an diesen Seen

ermittelten Beziehungen zwischen einzelnen Parametern bedeutet nicht, daß auch die in der Seenkette gewonnenen Aussagen auf die weltweiten Seen übertragbar sind. In Kapitel 3.1.1 wurde schon auf die Bedeutung beispielsweise der geographischen Breite, der Höhenlage, klimatischer Rahmenbedingungen oder des Ausgangsgesteins für die Produktion in einem See eingegangen. Den, in bezug auf die Produktionslimitierung aussagekräftigsten, morphometrischen Parameter stellt die mittlere Wassertiefe dar. Diese, sowie implizit auch die vorangehend genannten Parameter, begrenzen die maximal erreichbare, mittlere jährliche Biomasse im Belauer See auf unter 50 µg Chl a/l (Abb. 3.1.1). Andere potentiell limitierende Parameter, wie die Nährstoffe, bestimmen die mittlere jährliche Biomasse nur innerhalb dieses Rahmens.

Tabelle 4.1.1: Hydrochemische und morphometrische Daten von Seen der Bornhöveder Seenkette im Vergleich zu den Medianen von 65 Seen des Seenkontroll-Meßprogramms des Landes Schleswig-Holstein. Bei den hydrochemischen Daten handelt es sich um Mittelwerte der Jahre 1991 bis 1993 (LAWAKU 1993, 1994, 1995).

	TOC	POC	TDN	TDP	Fläche	Mitt. Tiefe	Einzgeb.
	[mg/l]	[mg/l]	[mg/l]	[mg/l]	[ha]	[m]	[qkm]
Belauer See	6.4	0.3	1.52	0.098	113	9.0	4.0
Schmalensee	6.5	0.7	1.72	0.046	89	4.1	7.5
Bornhöveder See	6.9	1.3	2.33	0.036	73	4.6	8.9
65 Seen in S-H	10.4	1.3	2.11	0.034	70	4.5	11.6

Eine Übertragbarkeit der Ergebnisse von einem See auf einen anderen ist nur zu erwarten, wenn ein großer Teil der äußeren Rahmenbedingungen zwischen beiden Seen gleich ist. In bezug auf den Belauer See und die Bornhöveder Seenkette bedeutet dies, daß vor allem überprüft werden muß, inwieweit sie repräsentativ für die jungglazialen Seen Norddeutschlands sind.

In Tabelle 4.1.1 sind einige hydrochemische und morphometrische Parameter der Seen den Medianen von 65 Seen des schleswig-holsteinischen Seenkontroll-Meßprogramms gegenübergestellt. Bei den hydrochemischen Daten handelt es sich um die Mittelwerte zwischen 1991 bis 1993. Die Berechnungen der T-Werte und des T-Indices (Kap. 3.1.3.3) zeigen, daß der Bornhöveder See bezüglich der in Tabelle 4.1.1 aufgeführten Eigenschaften den besten Repräsentanten für die schleswig-holsteinischen Seen darstellt.

Der Vergleich der einzelnen Seen mit den mittleren Eigenschaften der Seen in Schleswig-Holstein ist nicht differenziert genug, um die Frage nach der Übertragbarkeit von Ergebnissen ausreichend zu beantworten. Zudem kann keine Aussage gemacht werden, auf welche Seen Ergebnisse übertragen werden können. Hierfür sind die Ergebnisse der Clusteranalyse und die anschließenden T-Wert-Berechnungen sehr nützlich. Bei der Unterteilung aller Seen in acht bezüglich der Eigenschaften vergleichsweise homogene Klassen, gehören der Bornhöveder See und der Schmalensee in die Klasse der kleinen, flachen Seen mit kleinem Einzugsgebiet und unterdurchschnittlichen Konzentrationen der hydrochemischen Parameter. In dieser Klasse sind 45 % aller Seen enthalten. Der Bornhöveder See stellt auch für diese Klasse den besten Repräsentanten dar (vgl. Abb. 3.1.14).

Der Belauer See hingegen gehört zu den Seen mit großer mittlerer Tiefe, bei überdurchschnittlichen Phosphorkonzentrationen und deutlich unterdurchschnittlichen Ausprägungen des Einzugsgebietes sowie der POC- und TDN-Konzentrationen. Dieser Klasse gehören neben dem Belauer See der Gr. Segeberger, Kl. Plöner, Muggesfelder, Behler und Dieksee, also 9 % aller Seen an. Eine ähnliche Eigenschaftsstruktur zeigen noch der Garren-, Großen- und Schluensee. Die dominante Steuergröße

dieser Seen ist die relativ große mittlere Tiefe, die erheblichen Einfluß auf den Stoffhaushalt besitzt. Manche der am Beispiel des Belauer Sees gemachten Aussagen dürften deshalb nicht ohne weiteres verallgemeinert werden, da sie möglicherweise für die Mehrheit der Seen keine Gültigkeit besitzen, sondern nur für eine Minderheit von etwa 12 % aller in Schleswig-Holstein untersuchten Seen.

Tabelle 4.1.1: Veränderung der Konzentrationen hydrochemischer Parameter in den Seen der Bornhöveder Seenkette im Vergleich zu den Mittelwerten von 29 Seen des Seenkontroll-Meßprogramms des Landes Schleswig-Holstein. Bei den hydrochemischen Daten handelt es sich um die Differenzen der Mittelwerte der Jahre 1993 bis 1994 und 1983 bis 1985 (LAWAKÜ 1985, 1986, 1993, 1994). Positive Werte zeigen eine Zunahme der Konzentrationen an.

	TOC [mg/l]	TDN [mg/l]	TDP [mg/l]
Belauer See	1.4	-0.30	-0.013
Schmalensee	1.1	0.03	0.023
Bornhöveder See	1.4	-0.70	-0.008
65 Seen in S-H	1.1	-0.16	-0.016

Neben dem Zustand der Seen der Bornhöveder Seenkette im landesweiten Vergleich ist auch interessant, inwieweit die Entwicklung dieser Seen typisch ist. Hierzu kann auf die Clusteranalysen in Kapitel 1.2 zurückgegriffen werden. Tabelle 4.1.2 zeigt zunächst die Veränderung einiger hydrochemischer Parameter zwischen 1983/85 und 1992/93 auf der Basis der Daten des LAWAKÜ (1985, 1986, 1993, 1994).

Insgesamt zeigen die 29 untersuchten Seen, wie schon erwähnt, einen Anstieg der TOC-Konzentrationen und abnehmende Phosphor- und Stickstoff-Konzentrationen. Abb. 3.2.5. zeigt anhand der T-Indices, daß der Belauer See die Gesamt-Entwicklung aller Seen mit Abstand am besten beschreibt. Alle Seen der Bornhöveder Seenkette zeigen eine ähnliche Entwicklung und werden bei der Clusteranalyse einer Klasse, der insgesamt 31 % der Seen angehören, zugeordnet. Die deutlich abweichenden Eigenschaften der übrigen Klassen zeigen, daß sich die Seen in Schleswig-Holstein im Einzelnen sehr heterogen entwickelt haben.

Insgesamt kann festgehalten werden, daß die Beziehungen zwischen trophiekennzeichnenden Parametern in den Seen der Bornhöveder Seenkette im internationalen Vergleich als typisch angesehen werden können. Hierbei deutet sich eine erhöhte Bedeutung von Stickstoff bezüglich der Produktionslimitierung an. Hierauf wird in Kapitel 4.3 noch eingegangen. Der Zustand und die Entwicklung der Bornhöveder Seenkette stellen ein typisches repräsentatives Beispiel für den überwiegenden Teil der schleswig-holsteinischen Seen dar. Für den Belauer See müssen aufgrund seiner vergleichsweise großen mittleren Tiefe von 9 m diesbezüglich allerdings Abstriche gemacht werden.

4.2 Zusammenfassende Bewertung des Stoffhaushalts des Belauer Sees

In folgenden werden die Ergebnisse der Kapitel 3.4 und 3.6 kurz zusammengefaßt und Besonderheiten des Stoffhaushalts im Belauer See sowie der Wechselwirkungen zwischen See und Umland, vor allem im Hinblick auf die Nährstoffverfügbarkeit für Phytoplankton, erörtert.

4.2.1 Stickstoff

Die anorganischen gelösten Stickstofffraktionen im See zeigen einen ausgeprägten Jahresgang, mit einem spätsommerlichen Konzentrationsminimum pflanzenverfügbarer Fraktionen von weniger als 20 µg N/l. Während dieser Zeit kann Stickstoff in manchen Jahren zu einem Mangellement werden. Die intensiven mikrobiellen Transformationsprozesse, insbesondere die Nitrifikation und die Denitrifikation zeigen ein ungewöhnliches Verhalten im See (WITZEL in BLUME et al. 1992). Die vom Stoffwechsel her sehr unterschiedlichen Bakterien bilden im Spätsommer im Epilimnion in direkter Nachbarschaft hohe Populationen aus. Beide Typen profitieren von der gegenseitigen Bereitstellung von Nährstoffen. Neben dieser Kreislaufkomponente führen die Prozesse zu einer effizienten Denitrifikation des hypolimnischen Ammoniums zu gasförmigem N₂. Die Denitrifikation erreicht mit 98 µmol N m⁻² h⁻¹ auch im Jahresmittel sehr hohe Werte im Belauer See. 36 % des in den See eingetragenen Stickstoffs werden denitrifiziert und an die Atmosphäre abgegeben und nur etwa 12 % im Sediment festgelegt. Der Belauer See stellt also eine effiziente Stickstoff-Reinigungsstufe für das durchfließende Wasser der Alten Schwentine dar und wirkt einer Eutrophierung nachgeschalteter, N-limitierter, mariner Systeme entgegen.

Die von SEITZINGER (1988) zusammengestellten Seen zeigen Denitrifikationsraten zwischen 5 und 171 µmol N m⁻² h⁻¹. In marinen Küstengebieten werden ähnliche Werte beobachtet, während Fließgewässer erheblich höhere Raten aufweisen können. Einen guten Vergleich zum Belauer See stellen die Untersuchungen von JENSEN & DAHL-MADSEN (1978) und JENSEN et al. (1990) an 58 flachen dänischen Seen dar. Die Seen weisen mittlere jährliche Denitrifikationsraten von 188 µmol N m⁻² h⁻¹ (Mittelwert) bzw. 131 µmol N m⁻² h⁻¹ (Median) auf. In den flachen Seen ergeben sich erwartungsgemäß etwas höhere Werte als im Belauer See, da keine Hemmungen durch hohe Ammoniumkonzentrationen und geringe Nitratverfügbarkeit im Hypolimnion auftreten.

Im Belauer See werden, wie gesagt, 36 % des eingetragenen Stickstoffs durch die Denitrifikation eliminiert. In den untersuchten 58 dänischen Seen lag die Retention im Mittel bei 33 % (JENSEN et al. 1990). In anderen Seen, wurde einer Übersicht in SEITZINGER (1988) entsprechend, eine Rückhaltung zwischen 3 % und 62 % beobachtet. AHLGREN et al. (1994) geben aufgrund mehrjähriger Untersuchungen für die schwedischen Seen Vallentuna und Norviken 5 % bis 25 % an. Insgesamt zeigt sich, daß die große Bedeutung, die die Denitrifikation als Eliminierungsprozeß im Belauer See besitzt, nicht ungewöhnlich ist.

In flachen Seen ohne ausgeprägtes Hypolimnion findet die Denitrifikation ganz wesentlich nahe der Sedimentoberfläche statt, da nur hier geeignete Lebensbedingungen mit geringen Sauerstoffgehalten bei gleichzeitiger Verfügbarkeit von Nitrat und organischem Material für die denitrifizierenden Bakterien vorliegen. ANDERSEN (1977) fand in ungestörten Wasser/Sediment-Kernen dänischer Seen, in Abhängigkeit von der Nitratkonzentration des darüberstehenden Wassers, Denitrifikationsraten zwischen 297 und 1488 µmol N m⁻² h⁻¹. Diese Werte sind sicherlich weit höher als sie unter natürlichen Bedingungen im Jahresmittel auftreten können, zeigen jedoch, welche Dimension die Denitrifikation im Sediment zeitlich begrenzt erreichen kann. Die Denitrifikation im Wasser kann im

Sommer im Belauer See $90 \mu\text{mol N m}^{-2} \text{h}^{-1}$ erreichen und damit bedeutend zur gesamten Denitrifikation beitragen.

Die Ergebnisse legen nahe, daß die N-Fixierung im Belauer See keine bedeutende Rolle zu spielen. Die umfangreiche Zusammenstellung zur Bedeutung in der N-Fixierung in Seen unterschiedlicher Trophie in HOWARTH et al. (1988a,b) zeigt, daß dies in anderen Seen durchaus anders ist. In oligotrophen Seen ist die N-Fixierung vielfach kaum nachweisbar, in mesotrophen Seen steigt ihre Bedeutung und macht in den aufgeführten 12 eutrophen Seen zwischen 5,5 % (Eriesee) und 82 % (Lake Erken) (GRANHALL & LUNDGREN 1971) der Gesamteinträge an Stickstoff aus. Der Median der Werte liegt bei 22 %. Die dokumentierten Fixierungsraten liegen in 17 dargestellten eutrophen Seen zwischen $0,2$ und $9,2 \text{ g N m}^{-2} \text{a}^{-1}$, mit einem Median von etwa $0,9 \text{ g N m}^{-2} \text{a}^{-1}$. Mit steigender Trophie steigt nach HOWARTH et al. (1988a,b) sowohl die Fixierungsrate als auch die Bedeutung der N-Fixierung in der Stickstoffbilanz eines Sees. Ursache hierfür ist die mit zunehmender Trophie und zunehmendem Stickstoffmangel auftretende Verschiebung der Artenzusammensetzung zugunsten der N-fixierenden Cyanophyceen. Nach HENDZEL et al. (1994) handelt es sich dabei um einen reversiblen Prozeß. Neuere Untersuchungen von DUDEL & KOHL (1991, 1992) im flachen eu- bis polytrophen Müggelsee über sieben Jahre hinweg zeigen entgegen den Erwartungen eine N-Fixierung, die weniger als 1 % in der Stickstoff-Bilanz des Sees ausmacht. Die Autoren führen die vielfach beobachteten höheren Werte älterer Untersuchungen u.a. auf verschiedene methodische Probleme zurück und bestätigen mit ihren Aussagen die Ergebnisse im Belauer See.

Bei den Stickstoffeinträgen zeigt sich eine langfristige Verschiebung der Belastungsquellen: Direkte Einträge sind in den vergangenen Jahren zurückgegangen, während der diffuse Eintrag über das stark mit Stickstoff belastete Grundwasser zunehmend an Bedeutung gewinnt. Schon jetzt stellt der Eintrag mit dem Grundwasser während der Sommermonate die bedeutendste N-Quelle für den Belauer See dar (vgl. Kap. 3.6.1).

4.2.2 Silizium

Mit der Diatomeenblüte im Frühjahr wird dem Wasser massiv gelöstes Silizium entzogen und in die Schalen der Phytoplankter eingebaut. Die minimalen Siliziumkonzentrationen variieren, in Abhängigkeit von Lage und Intensität der initialen Thermokline, stark zwischen den einzelnen Jahren und sinken teilweise bis auf $5 \mu\text{g Si/l}$ ab. Im April stellt Silizium in der Regel für eine kurze Zeit das alleinige limitierende Element im Belauer See dar. Die während der vergangenen Jahrzehnte weltweit zunehmende Belastung der Gewässer mit direkt oder indirekt anthropogen bedingten Stoffeinträgen erhöht vor allen Dingen die Konzentrationen von Nährstoffe wie Stickstoff und Phosphor. Nach den Untersuchungen von CONLEY et al. (1993) sowie anderer Autoren (SCHELSKE et al. 1987, 1988, RAGUENEAU et al. 1994) bleibt der Eintrag von Silizium dagegen weitgehend unverändert, wodurch sich eine Vergrößerung der N/Si- und P/Si-Konzentrationsverhältnisse in Seen ergibt. Das zunehmende Angebot der anderen Nährstoffe mit steigender Eutrophierung und die gleichzeitig steigende Dominanz der Diatomeen, also der steigende Bedarf bei unveränderten Si-Konzentrationen im Wasser, sind die Ursache für die zunehmende Limitierung durch Silizium. Verstärkte Si-Limitierungen sind damit weitgehend eine durch den menschlichen Einfluß entstandene Situation. Es bleibt abzuwarten, ob mit abnehmenden Stickstoff- und Phosphorkonzentrationen auch eine Lockerung der Produktionslimitierung durch Silizium im Frühjahr eintritt. Die vergleichsweise warmen Winter zwischen 1989 und 1993 haben durch teilweise intensive winterliche Diatomeenblüten zu tendenziell abnehmenden mittleren Siliziumkonzentrationen im Belauer See geführt. Die Limitierungssituation hat sich hier also eher verschärft.

4.2.3 Kohlenstoff

Die durchgeführten Modellrechnungen zum anorganischen Kohlenstoff-Haushalt zeigen, daß die CO_2 -Konzentrationen im Epilimnion des Belauer Sees im Hochsommer auf unter $4 \mu\text{g C/l}$ absinken, womit der tägliche CO_2 -Bedarf der Phytoplankter nicht gedeckt werden kann und die Photosynthese limitiert werden müßte. Bekanntlich besitzen viele Algenarten jedoch die Fähigkeit, HCO_3^- als C-Quelle zu nutzen, welches in einem Hartwassersee, wie dem Belauer See, mit minimalen Konzentrationen von 5 mg C/l stets in ausreichender Menge zur Verfügung steht. Kohlenstoff stellt also keine bedeutende produktionslimitierende Größe dar. Sie kann aber limitierend für einzelne Arten sein, die nicht in der Lage sind, HCO_3^- als C-Quelle zu nutzen. Die Verfügbarkeit an Kohlenstoff und deren Jahresgang kann also die Artenzusammensetzung und damit die saisonale Artensukzession beeinflussen, und kurzfristiger C-Mangel in zeitlichen Dimensionen bis zu einigen Stunden läßt sich besonders im Spätsommer aufgrund kinetischer Effekte nicht ausschließen.

Bei den anorganischen C-Verbindungen wird deutlich, daß die Betrachtung von Konzentrationen nicht ausreichend ist, sondern die Nachlieferungsraten eines Nährstoffs berücksichtigt werden müssen. Der Austausch mit der Atmosphäre, die Einnischung von CO_2 aus dem Hypolimnion und die Oxidation von sedimentärem Methan im Epilimnion bilden effiziente Nachlieferungsprozesse, die eine längerfristige Limitierung durch Kohlenstoff ausschließen, sich aber in den Konzentrationen der C-Fractionen nicht unbedingt niederschlagen.

Vor allem zwei Aspekte des Kohlenstoffhaushalts im Belauer See sind von besonderer Bedeutung: Die Calcitfällung und die Methanbildung im Sediment. Nach der Sedimentation von organischem Material setzt im Sediment die Freisetzung von Methan ein. Exemplarische Messungen im Belauer See zeigen, daß der Transfer von Methan in die Atmosphäre mit $3000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in großem Ausmaß stattfindet. Im Litoral des Belauer Sees haben sich allerdings noch höhere Werte angedeutet. Die Freisetzungsraten liegen dabei erheblich höher als in terrestrischen und semiterrestrischen Systemen, da im Wasser nur eine vergleichsweise geringe Oxidation an den Grenzschichten stattfindet. In bezug auf die Problematik der globalen Klimaänderungen, bei denen Methan eine beachtliche Rolle spielt, da es ein 58-fach höheres Erwärmungspotential als CO_2 besitzt, könnten limnische Systeme demnach von weit größerer Bedeutung sein, als vielfach angenommen.

Das steigende Interesse an Methan als klimarelevantem Gas (PFAU et al. 1994) und seine seit längerem bekannte Bedeutung im Stoffhaushalt (RUDD & HAMILTON 1978, ROBERTSON 1979, RUDD & TAYLOR 1980) haben in den vergangenen Jahren zu intensivierten Untersuchungen zur Methanbildung und ihren Determinanten im Sediment geführt (KUIVILA et al. 1988, CASPER 1992a, 1992b, CSERMAK et al. 1992, HESSEN & NYGAARD 1992, BOSSE et al. 1993, SCHMIDT & CONRAD 1993). Die in der Literatur anzutreffenden Freisetzungsraten im Sediment von Seen variieren zwischen 22 und $4576 \mu\text{mol CH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ (RUDD & HAMILTON 1978, ROBERTSON 1979, RUDD & TAYLOR 1980, HEYER 1990). Die Freisetzung im Belauer See wurde über der Wasseroberfläche gemessen und nicht über dem Sediment, es fehlt also das beim Aufstieg in der Wassersäule oxidierte Methan.

Für hocheutrophe Seen mit anoxischem Hypolimnion, wie es der Belauer See darstellt, geht HEYER (1990) davon aus, daß während der Sommerstagnation bis zu $1/3$ des organischen Kohlenstoffs aus der Primärproduktion in Methan umgewandelt werden kann. Bei der im Belauer See anzutreffenden mittleren Primärproduktion von etwa $600 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ während der Stagnation (LANDMESSER 1993) könnten so über $2000 \mu\text{mol CH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ entstehen. Die Methanfreisetzung im Belauer See liegt mit $3000 \mu\text{mol CH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ deutlich darüber. Die gemessenen Freisetzungsraten sind somit hoch, aber plausibel, da der Wert aufgrund des Meßtermins im August im Bereich des Freisetzungsmaximums liegt. Bei den an der Wasseroberfläche gemessenen Freisetzungsraten kann zudem der Eintrag von

Methan aus den produktiven Litoralbereichen, wie es im Bodensee beobachtet wurde (SCHMIDT & CONRAD 1993), eine Rolle spielen.

Durch den Entzug von CO_2 , vor allem während der Diatomeenblüte im Frühjahr, findet eine Gleichgewichtsverschiebung zwischen den Fraktionen des anorganischen Kohlenstoffs statt. Hierdurch wird die Bildung von Calcit begünstigt, welches in großen Mengen ausfällt. 1991 belief sich die Fällung und Sedimentation im Belauer See auf $375 \text{ g CaCO}_3/\text{m}^2$ Seefläche.

Die Calcitfällung in Hartwasserseen und Meeren ist ein altbekanntes Phänomen (u.a. MINDER 1923, OHLE 1951) und wird weltweit beobachtet (u.a. KELTS & HSÜ 1978, STRONG & EADIE 1978, WRIGHT et al. 1980, PROFT 1984, STABEL 1986, STUTTER & PROFT 1993). Es handelt sich um einen zusätzlichen Sedimentationsprozeß in Hartwässern der den Zustand und die Entwicklung von Hartwasserseen beeinflusst (OTSUKI & WETZEL 1974, ROSSKNECHT 1977, KOSCHEL et al. 1983, 1987a, b, KOSCHEL 1994). Die Bedeutung liegt in der Mitfällung und Sorption von limitierend wirkenden Elementen wie Phosphat (OTSUKI & WETZEL 1972, ROSSKNECHT 1980, MURPHY et al. 1983) und Spurenelementen (KLEINER 1990b). Weiterhin führt sie zu einer ökologisch bedeutsamen Erhöhung der Geschwindigkeit der Sedimentation durch Erhöhung der Partikelgröße infolge von Koagulation und Ausflockung (OTSUKI & WETZEL 1974, O'MELIA 1985, KOSCHEL 1994). Hierbei wird organisches Material mitsedimentiert und die enthaltenen Nährstoffe aus dem Epilimnion entfernt. Mit der Bildung von Calcit verringert sich die Sichttiefe und damit die Lichtverfügbarkeit für Organismen (WEIDEMANN & BANNISTER 1985) sowie die Konzentration des gelösten CO_2 . Beides wirkt sich negativ auf die Primärproduktion aus.

Im Belauer See liegt der Phosphoranteil im Calcit liegt zwischen 0,01 % und 0,04 %. Durch die Mitfällung von P bei der Calcitfällung wird dem Epilimnion des Sees während der Sommermonate etwa $4 \text{ g P}/\text{m}^2$ entzogen. Für die Phosphorversorgung des Phytoplanktons während dieser Zeit ist dieser Entzug von erheblicher Bedeutung und rechtfertigt die Bezeichnung der Calcitfällung als einen Selbstreinigungsprozeß in Seen.

4.2.4 Phosphor

Auch im Belauer See ist Phosphor der Nährstoff, der bei langfristiger Sicht die bedeutendste Rolle bei der Begrenzung der Phytoplanktonbiomasse spielt. Überregionale Betrachtungen zeigen, daß aufgrund der Düngepraxis große Mengen an Phosphor auf die Böden ausgebracht werden. Nur ein geringer Teil dieses Phosphors verläßt die Böden mit dem Sickerwasser oder der Erosion, das heißt, es findet eine anhaltende Akkumulation von Phosphor im Boden statt. Die Phosphoreinträge in Gewässer aus Punktquellen sind, aufgrund verbesserter Klärtechnik und verändertem Verbraucherverhalten, deutlich zurückgegangen. Dadurch nimmt die Bedeutung der diffusen Quellen, vor allem der Bodenerosion zu und die Phosphorproblematik verlagert sich aus dem städtisch industriellen Bereich in den ländlichen Raum, für den das Einzugsgebiet des Belauer Sees ein gutes Beispiel abgibt. Die Phosphorbilanz des Belauer Sees zeigt mit der geringen Bedeutung der Bodenerosion und der extremen P-Freisetzung aus dem Sediment einige Besonderheiten.

Das Einzugsgebiet des Sees ist von den für diese Landschaft typischen Wallhecken durchzogen. Hangparallel angeordnete Wallhecken unterbinden den Eintrag von Bodenmaterial in den See durch die Erosion weitgehend. Diese Schutzfunktion ist durch die Wallhöhe begrenzt. An vielen Stellen hat das vor den Wällen abgelagerte Bodenmaterial mittlerweile die gleiche Höhe, wie die Wälle erreicht, wodurch die Schutzfunktion entfällt und der See zukünftig zunehmend durch erosive Einträge gefährdet wird.

Durch Sedimentation findet eine beträchtliche Festlegung von Nährstoffen im Sediment statt. Die jährliche Sedimentneubildung als Flächenintegral über das gesamte Pelagial des Belauer Sees beläuft sich auf 3 mm/a. Die räumliche Verteilung ist jedoch stark heterogen. Im tiefsten Bereich des Sees erreicht die Sedimentneubildung 25 mm/a, während in östlichen Beckenbereichen durch anhaltende Strömungserosion keine Sedimentneubildung zu beobachten ist. Da sich die Bildung organischer Substanz und die Calcitfällung im zentralen Bereich des Sees nicht wesentlich von anderen Bereichen unterscheidet, muß eine Umverteilung von Sediment stattfinden. Hierbei spielen Resuspension und lateraler Transport durch Strömungen die entscheidende Rolle. Rutschungen am Gewässergrund können ausgeschlossen werden. 88 % der im zentralen Bereich gemessenen Sedimentneubildung stammen demnach aus anderen Teilen des Sees, wobei die Sediment-Resuspension im Belauer See eine wesentliche Rolle zu spielen scheint.

Phosphor unterliegt einem intensiven, durch Redoxprozesse geprägten, saisonalen Austausch zwischen Sediment und Wasser. Redoxprozesse spielen im Belauer See eine besondere Rolle, da das während des Sommers anoxische Hypolimnion, welches bis zur Hälfte des gesamten Seevolumens ausmachen kann, vergleichsweise groß ist. Hier macht sich die ungewöhnlich große mittlere Tiefe des Belauer Sees bemerkbar.

Etwa $0,5 \text{ g P m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ werden jährlich im Sediment des Belauer Sees gebunden, was etwa 30 % der gesamten P-Einträge in den See ausmacht. Eine Besonderheit ist jedoch die mit $0,47 \text{ g P m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ etwa gleich hohe jährliche Freisetzung aus dem Sediment. Insgesamt hat das Sediment seine Funktion als Nettosenke für Phosphor somit verloren. Vertikalprofile der Phosphorkonzentrationen zeigen einen gleichmäßigen, deutlichen Anstieg bis in eine Tiefe von ca. 50 cm (ZEILER 1996). Dieser Gradient sowie auch die Freisetzungsraten an der Sedimentoberfläche belegen, daß Phosphor nicht nur aus dem aktuell abgelagerten Sediment freigesetzt wird, sondern daß ein Fluß aus größeren Sedimenttiefen vorliegt. In diesem Fall spricht man von einer internen Eutrophierung des Sees durch das Sediment. Ursache hierfür ist die lange anhaltende, starke Belastung des Sees mit Nährstoffen, die in den 70er Jahren ihr Maximum erreichte und sich in hohen Konzentrationen im Sediment niedergeschlagen hat. Das Sediment stellt also sowohl ein Senke, als auch eine der bedeutendsten Phosphor-Quellen für den See dar.

Da die Freisetzung von Phosphor aus tiefen Sedimentschichten im Belauer See etwa der Menge entspricht, die jährlich im neugebildeten Sediment fixiert, findet keine Netto-Retention von Phosphor im See statt. KOZERSKI et al. (1993) geben für den Müggelsee während einer 12-jährigen Periode eine mittlere P-Retention von 3,5 % an. KNUUTTILA et al. (1994) geben für zwei eutrophe finnische Seen eine Retention von 19 % an, GALICKA (1992) errechnet für das Sulejow Reservoir in Polen von 1985 und 1988 zwischen 24 % und 53 % und HONGVE (1994) geht für den meromiktischen norwegischen See Nordbytjernet von 66 % aus. Nach KNUUTTILA et al. (1994) zeigen belastete, flache finnische Seen eine Retention zwischen 24 % und 50 %. In Schweden liegt die mittlere P-Retention in Gewässer bei etwa 25 % (ENELL et al. 1989). Die fehlende Netto-Retention im Belauer See stellt eine Besonderheit dar, wodurch der See seine Funktion als Reinigungsstufe in der Landschaft in bezug auf P verliert.

Eine interne Eutrophierung durch das Sediment ist mittlerweile aus manchen Seen bekannt (MARDEN 1989, VAN DER MOLEN & BOERS 1994, PERROW et al. 1994, PHILLIPS et al. 1994, JANSSON 1988) und gewinnt mit der Abnahme der externen Belastung immer mehr an Bedeutung (KAMP-NIELSEN 1980). Sie stellt vor allem ein erhebliches Problem bei der Gewässersanierung dar, worauf noch zurückzukommen ist.

4.3 Nährstofflimitierung als räumliches und zeitliches Problem

Die Limitierung der Primärproduktion in Gewässern ist seit jeher ein zentrales Thema der Limnologie und dessen zahlreiche Aspekte wurden vielfach untersucht. Trotz aller Forschung auf diesem Gebiet bestehen nach wie vor sehr unterschiedliche Ansichten und die Zahl der erkannten Probleme und Unsicherheiten hat aufgrund der enormen Komplexität limnischer Systeme mit steigendem Kenntnisstand noch zugenommen. STRASKRABA hält in den 70er Jahren fest, "that productivity in a water body is realized within the multispace of at least five major complex areas: nutrients, geography, morphometry and optical qualities of water, hydrology, and biological interactions of population." (STRASKRABA 1978, S. 2718). Die Bedeutung der geographischen Lage, der Morphometrie, der Hydrologie und der Lichtverhältnisse für die Produktion wurde schon in Kapitel 3.1.1 angesprochen.

Ressourcen, wie die einzelnen Nährstoffe, haben eine zentrale Bedeutung für die Produktion und deren Limitierung im Belauer See. Die kontroversen Anschauungen zur Limitierung der Produktion sollen im folgenden diskutiert und am Beispiel des Belauer Sees zusammengeführt werden. Dabei wird die Komplexität der Zusammenhänge, die Notwendigkeit der Berücksichtigung räumlicher und zeitlicher Aspekte und die Unmöglichkeit einer Beschränkung der Diskussion auf Nährstoffe und deren Konzentrationen deutlich. Deshalb schließen sich Betrachtungen zur Bedeutung biozönotischer Wechselwirkungen, u.a. der 'top down'-Kontrolle durch Grazing, sowie der Wechselwirkungen zwischen Nährstoffhaushalt und biologischen Prozessen in bezug auf die Produktion im Belauer See an.

Neben der Diskussion der Produktionslimitierung am Beispiel des Belauer Sees spielt die Frage nach der Bedeutung der zeitlichen Betrachtungsebene, dem Scale, bei der Analyse und Interpretation von Ergebnissen eine zentrale Rolle. Sind die kontroversen Diskussionen und Aussagen bezüglich der Produktionslimitierung eines Sees durch unterschiedliche zeitliche Betrachtungsebenen verursacht? Kann umgekehrt die Berücksichtigung des Zeitscales bei der Synthese verschiedener Ansätze helfen?

4.3.1 'State of the art' in der Ressourcen-Diskussion

TILMAN (1982, S.11) definiert den Begriff Ressource folgendermaßen: "I consider a resource to be any substance or factor which can lead to increased growth rates as its availability in the environment is increased, and which is consumed by an organism." Im folgenden steht die Ressourcenlimitierung und vor allem der Spezialfall der Nährstofflimitierung im Vordergrund, also Überlegungen zur sogenannten "bottom up"-Kontrolle der Produktion. Hierbei wird zwischen zwei Gruppen von Ansätzen unterschieden: den Theorien, die den Wettbewerb der Algen um Ressourcen und die damit zusammenhängende Zusammensetzung der Arten zu erklären versuchen sowie den einfacheren und allgemeineren Regressionsansätzen, die besonders im Hinblick auf die Gewässersanierung große Bedeutung erlangt haben. Obwohl die Regressionsansätze mit der Verwendung von Jahresmittelwerten der Nährstoffkonzentration die pauschaleren Aussagen machen, werden sie zunächst zurückgestellt, da an ihnen die neu aufkommende Diskussion um die Bedeutung des Stickstoffs aufgegriffen wird.

4.3.1.1 Kausale Ressourcen-Theorie und ihre Kritiker

Die Analyse der Auswirkungen von Licht und Nährstoffen auf die Produktion eines Gewässers ist Gegenstand zahlreicher Publikationen zur sogenannten Ressourcenlimitierung (u.a. TILMAN 1982, HARRIS 1986, SOMMER 1989b,c). Die oben genannten statischen Steuergrößen der Produktion sind ebensowenig Gegenstand der Theorien zum Wettbewerb des Phytoplanktons um Ressourcen wie die Temperatur, die Turbulenz oder biozönotische Wechselwirkungen. Theorien zum Wettbewerb um Ressourcen berücksichtigen, was vielfach vergessen wird, also nur einige wesentliche Steuergrößen der Produktion in einem Gewässer.

Um die Dynamik und Komplexität des Wettbewerbs um Ressourcen zu verstehen, sind Begriffsdefinitionen und eine Diskussion grundlegender theoretischer Ansätze nötig. Spricht man von einer Nährstofflimitierung, so ist es wichtig festzuhalten, ob eine Limitierung der Reproduktionsrate oder der Phytoplankton-Biomasse gemeint ist. Zur Beschreibung der Beziehung zwischen der Konzentration eines Nährstoffs und der Reproduktionsrate pro Kopf (μ) wird in der Regel die Gleichung von MONOD (1950) verwendet. Neben der maximalen Reproduktionsrate (μ_{\max}) gehen die Konzentration des Nährelements im Wasser (S) und die Halbsättigungskonstante für das Wachstum (k_s) in die Gleichung ein:

$$\mu = \frac{\mu_{\max} S}{S + k_s}$$

Abb. 4.3.1 verdeutlicht die Abhängigkeit der individuellen Reproduktionsrate von der Konzentration eines limitierenden Nährstoffs bei unterschiedlichen maximalen Reproduktionsraten und variierenden Halbsättigungswerten. Die minimalen und maximalen Werte für die maximalen Reproduktionsraten wie auch die Halbsättigungskonstante zeigen etwa das natürliche Spektrum auf. Nach SOMMER (1989c) variieren die maximalen Reproduktionsraten zwischen $0,3 \text{ d}^{-1}$ bei großen Dinoflagellaten und etwa $2,1 \text{ d}^{-1}$ bei kleinen Grünalgenarten. Die Halbsättigungskonstanten liegen zwischen $0,003 \text{ } \mu\text{mol/l}$ (*Synedra*) und $1,9 \text{ } \mu\text{mol/l}$ (*Volvox*).

Das MONOD-Modell erlaubt auf einfache Weise eine Aussage darüber, ob das Wachstum einer Alge durch eine knappe Ressource limitiert ist. Das Modell ist zwar weit verbreitet, jedoch nicht unumstritten, da es von den Nährstoffkonzentrationen im Wasser ausgeht und den physiologischen Zustand der Algen nicht berücksichtigt. Um diesen Mangel zu beheben, wurden Modelle entwickelt, die die spezifische Wachstumsrate oder die intrazelluläre Nährstoffkonzentration (DROOP-Modell) berücksichtigen (u.a. SOMMER 1989c). SOMMER (1991) verwendet beispielsweise das MONOD- und das DROOP-Modell vergleichend zur Untersuchung des Schöhsees. Eine Schwierigkeit des MONOD-Modells, die im DROOP-Modell umgangen wird, liegt darin, daß die Halbsättigungskonstanten vieler Algenarten unter der üblichen Nachweisgrenze für gelösten Phosphor, also unterhalb von $0,03 \text{ } \mu\text{mol P/l}$ liegen und eine Limitierung damit nicht nachweisbar ist. Darüberhinaus wird die räumliche und zeitliche Variabilität der Nährstoffkonzentrationen nicht berücksichtigt.

Unabhängig davon, welches Modell verwendet wird, besteht ein grundsätzliches Problem, weshalb auf die Alternativmodelle nicht weiter eingegangen wird: Alle Modelle berücksichtigen jeweils eine Algenart und einen limitierenden Nährstoff. Im Belauer See wurden jedoch 88 Algenarten gefunden, von denen viele gleichzeitig auftreten und höchst unterschiedliche Eigenschaften besitzen können (u.a. WATANABE 1990). Eine Aussage über die Produktionslimitierung in einem See insgesamt ist nach diesen einfachen Modellen kaum möglich, da man es weder mit nur einer Art noch mit nur einer Ressource zu tun hat. Mindestens fünf Ressourcen können im Belauer See limitierend wirken. Aufbauend auf dem MONOD-Modell wurden komplexere theoretische Ansätze entwickelt.

Eine besondere Bedeutung kommt der mechanistischen Ressourcentheorie von TILMAN (1982) zu. TILMAN (1982) versucht mit seinem Ansatz, den Wettbewerb um Ressourcen und dessen Bedeutung für die Artenzusammensetzung sowie die hohe Diversität in natürlichen Systemen zu erklären. Mit dieser Theorie gelingt es, den Wettbewerb mehrerer Arten um verschiedene Ressourcen, die Arten-dominanz und die Coexistenz mehrerer Algenarten in einfachen Systemen im Gleichgewichtszu-stand zu erklären. Gegenüber früheren, auf dem LOTKA-VOLTERRA-Ansatz basierenden Theorien besteht der Fortschritt in der expliziten Berücksichtigung der Wettbewerbsmechanismen und in der Aufhebung der Beschränkung auf perfekt substituierbare Ressourcen.

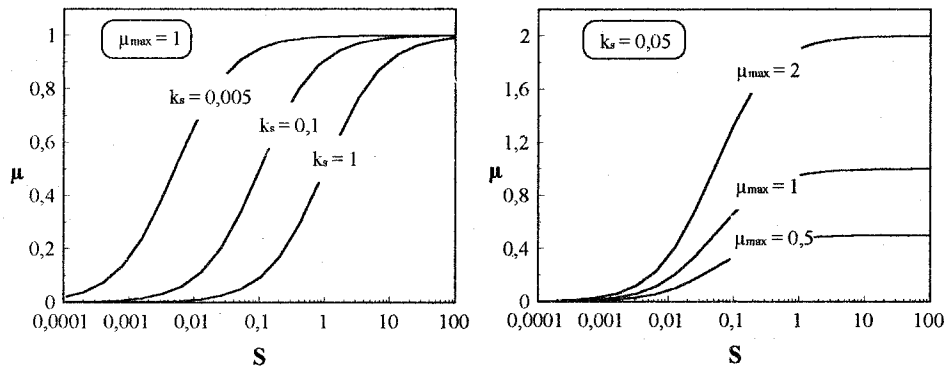


Abb. 4.3.1: Abhängigkeit der individuellen Reproduktionsrate (μ) [d^{-1}] von der Konzentration eines limitierenden Nährstoffs (S) [$\mu\text{mol/l}$] bei unterschiedlichen maximalen Reproduktionsraten (k_s) [d^{-1}] und variierenden Halbsättigungswerten [$\mu\text{mol/l}$] nach der Gleichung von MONOD (1950).

Aber auch die Ressourcen-Theorie von TILMAN ist nicht unumstritten. HARRIS (1986) stellt den Ausgangspunkt der Theorie in Frage, indem er eine Nährstofflimitierung grundsätzlich bestreitet. Aus den Arbeiten von GOLDMAN (1979) in oligotrophen Ozeangebieten geht hervor, daß die tatsächlich gefundenen stöchiometrischen Verhältnisse der Nährstoffe im Phytoplankton denen entsprechen, die bei maximaler Reproduktionsrate zu erwarten wären, also das REDFIELD-Verhältnis aufweisen. GOLDMAN (1979) und HARRIS (1986) schließen daraus, daß die Algenarten ihrer maximalen Reproduktionsrate entsprechend wachsen und nicht durch Nährstoffe limitiert sind. Möglich wird dieses durch hohe Umsatzraten der knappen Nährstoffe. Um eine Limitierung zu untersuchen, ist die Kenntnis des Nährstoffpools und dessen Turnoverrate erforderlich. Zur Abschätzung des Pools sind Nährstoffkonzentrationen nicht ausreichend. HARRIS (1986) geht davon aus, daß sich die Turnoverraten innerhalb der Biozönose bei Nährstoffverknappung erhöhen und eine Limitierung verhindern. Lediglich bei der Dominanz einer einzelnen Art während einer Algenblüte kann das System aus dem Gleichgewicht kommen, wodurch kurzfristig eine Limitierung möglich wird. Als weitere Argumente gegen eine Limitierung werden die komplexe Verschachtelung von internen physiologischen und externen Prozessen sowie die räumlichen Heterogenitäten der Konzentrationen angeführt. Räumliche Heterogenitäten entstehen beispielsweise durch die nährstoffreichen Ausscheidungen der Zooplankter, die lokal günstige Wachstumsbedingungen schaffen.

Die von SOMMER (1989a) beklagte Schärfe der Auseinandersetzung zwischen den Verfechtern der unterschiedlichen Ansätze wird in der Stellungnahme von HARRIS (1986, S.139) auf die Kritik von JACKSON (1980) deutlich: "JACKSON (1980) argued that in the open water the small pulses of regenerated nutrients would diffuse away before the phytoplankton could take them up. It is like the medieval arguments about the number of angels dancing on the head of a pin!" Nach SOMMER (1989) läßt sich die Argumentation von GOLDMAN (1979) und HARRIS (1986) neuen Ergebnissen

zufolge in dieser Form nicht mehr aufrechterhalten. Dies gesteht auch HARRIS (1994) ein und schränkt seine Aussage insofern ein, als daß er eine Limitierung durch Ressourcen im Gleichgewichtszustand zugesteht. Ein Gleichgewicht im See bildet seiner Meinung nach aber mehr die Ausnahme als die Regel.

Ein wesentliches Problem bei der Theorie von TILMAN stellt die Bedingung eines Systems im Gleichgewicht dar. Ein Gewässer unterliegt zahlreichen kurzfristigen Störungen und Beeinflussungen, die ein stabiles Gleichgewicht nicht zulassen. Die Theorie läßt jedoch nur eine Aussage über die Artenzusammensetzung im stabilen Gleichgewicht zu, also in einem natürlich selten anzutreffenden Sonderfall, erklärt jedoch keine Zwischenzustände auf dem Weg dorthin. SOMMER (1989a,c, 1993) warnt jedoch davor, die Theorie aus diesem Grund abzulehnen, da das Nichterreichen des Gleichgewichts nicht bedeutet, daß der Entwicklungsprozeß nicht in diese Richtung geht. Nach MAKULLA & SOMMER (1993) bestimmt die Anzahl der potentiell limitierenden Ressourcen im Gleichgewicht die maximale Anzahl der Arten. Diese Aussage basiert auf der Theorie von TILMAN. Im Ungleichgewicht ist eine höhere Artenzahl möglich, da die Problematik des 'time lag' besteht. Nur im Gleichgewichtszustand kann davon ausgegangen werden, daß die Geschichte eines Systems keinen Einfluß auf dessen aktuelle Struktur besitzt. Bei einem im Ungleichgewicht befindlichen System hängt dagegen der Zustand nicht nur von den aktuellen, sondern auch von den vorherigen Rahmenbedingungen ab (SOMMER 1993). Die zu einem bestimmten Zeitpunkt beobachteten Strukturen lassen sich also nur sehr bedingt durch die aktuelle Situation erklären, was eine Validierung von Theorien erschwert.

Die Grenzen einzelner Theorien wie der Ressourcen-Theorie werden am Beispiel des Ozeans deutlich: Sowohl Eisen und Licht, als auch Grazing und Verlustraten bestimmen die Produktion (LEHMAN 1991). Das System ist somit nicht durch die Ressourcenlimitierung allein zu erklären. Die Art der Limitierung ist zudem vom Niveau anderer Einflußgrößen in Gewässern abhängig. Nach STRASKRABA (1978) steigt die Intensität der Reaktion eines Sees auf andere Ressourcen beispielsweise mit der Zunahme der Temperatur bis zum Erreichen eines Optimums, mit zunehmender Nährstoffkonzentration und nimmt von niedriger zu hoher Biomasse hin ab. In Seen mittlerer Breite besteht zudem beim Übergang des Systems vom kalten durchmischten zum warmen geschichteten Zustand die Tendenz zu zunehmender Nährstofflimitierung (STERNER 1994).

4.3.1.2 Regressionsansätze: Wird Stickstoff unterschätzt?

Die bislang diskutierten Theorien und Überlegungen zielen auf eine zeitlich differenzierte Betrachtung der Limitierung durch Ressourcen und ihrer Auswirkung auf die Artenzusammensetzung. Eine sehr viel einfachere Methode, um Aufschluß über Nährstofflimitierungen und den Zusammenhang zwischen Nährstoffen und Biomasse zu erhalten, stellen regressionsanalytische Betrachtungen dar (u.a. SAKAMOTO 1966, OECD 1982, ZDANOWSKI 1982, McCAULEY et al. 1989, GOLTERMAN & OUDE 1991, MOLOT & DILLON 1991, SEIP et al. 1992b, SEIP & GOLDSTEIN 1994). Von der OECD (1982) wurden aufgrund zahlreicher weltweit untersuchter Seen Regressionen zwischen der Konzentration verschiedener Nährstoffe und der Chlorophyllkonzentration als Biomasseindikator aufgestellt, die das Denken in der Limnologie nachhaltig beeinflussten. Als Daten wurden jeweils zeitlich hoch aggregierte Jahresmittelwerte und Jahresmaxima verwendet. Als Ergebnis ergab sich die Bestätigung und Verallgemeinerung der bekannten engen Beziehung zwischen den Konzentrationen von Gesamt-Phosphor (TP) und Chlorophyll. Spätestens seit diesen Ergebnissen gilt Phosphor als die entscheidende Determinante der Phytoplanktonbiomasse im See und damit als das wesentliche limitierende Element in Gewässern. Auf die Ergebnisse der OECD-Studie und die Einordnung der

Seen der Bornhöveder Seenkette in diese Zusammenhänge wurde bereits in Kapitel 3.1.2 eingegangen.

Anders als in den vorangehend beschriebenen, mechanistischen, kausalen Ableitungen und Theorien handelt es sich hier um mittlere, deskriptive Zusammenhänge. VOLLENWEIDER (OECD 1982) war sich der begrenzten Aussagekraft der Regressionszusammenhänge durchaus bewußt und hat auch auf Probleme und Einschränkungen hingewiesen. Dennoch wurden die Aussagen zur Limitierung durch Phosphor vielfach in unzulässiger Weise, unabhängig vom zeitlichen Betrachtungsmaßstab, vereinfacht und verallgemeinert. Dies geschah sicher auch deshalb, weil durch die Ergebnisse frühere Untersuchungen, wie die von SCHINDLER et al. (1971) am Lake 227, in denen Phosphor als das entscheidende Element angesehen wurde, eindrucksvoll bestätigt wurden. Die Bedeutung anderer Nährelemente, vor allem die des Stickstoffs, rückte dadurch in den Hintergrund. Im folgenden sollen Kritikpunkte und neuere, die Regressionen betreffende Aspekte diskutiert werden sowie die anhaltende Diskussion zur Bedeutung von Stickstoff und Phosphor als limitierende Elemente kurz aufgegriffen werden.

Prozesse in Seen laufen in höchst unterschiedlichen zeitlichen Dimensionen von Sekunden bis hin zu Jahrzehnten ab, besitzen also unterschiedliche Zeitscales. Die Verwendung von Jahresmittelwerten beinhaltet implizit, daß eine Mittelung der Prozesse im See über das Jahr gesehen möglich ist und ein See auf der Betrachtungsebene eines Jahres als vollständig durchmischter Reaktor angesehen werden kann. Nach HARRIS (1986) gilt dies jedoch nur für 'large number systems', also solche, mit einer ausreichenden Anzahl an interagierenden Prozessen und zahlreichen Arten, wobei kaum festgelegt werden kann, wann dies der Fall ist.

Alle Seen unterliegen langfristigen Änderungen. Hier sind beispielsweise die natürliche Eutrophierung, die durch menschlichen Einfluß beschleunigte Eutrophierung oder auch gegenläufige Tendenzen durch Sanierungsmaßnahmen, aber auch klimatische Änderungen zu nennen. Deutliche Änderungen der Nährstoffzufuhr innerhalb weniger Jahre sorgen dafür, daß sich der Zustand eines Sees von Jahr zu Jahr ändert. Hierdurch werden starke Ungleichgewichte hervorgerufen und die Beziehungen zwischen den einzelnen Nährstoffen und der Biomasse entsprechen nicht denen, die im Gleichgewicht oder realistischer gesehen, bei sehr langsamer Veränderung auftreten. Für die Regressionen VOLLENWEIDERS spielt also die Entwicklungsgeschichte eines Sees eine Rolle, und Prozesse mit einem Zeitscale im Bereich der Betrachtungsebene von einem Jahr können die Abhängigkeiten deutlich beeinflussen.

WHITE (1989b) beobachtete an zahlreichen Seen Neuseelands, daß diese nach den OECD-Kriterien zwar als P-limitiert einzuschätzen sind und ein Verhältnis von TP/Chlorophyll aufweisen, welches den Regressionen der OECD entspricht, eine Stickstoff-Limitierung jedoch wahrscheinlicher ist. Er bezweifelt damit, daß alle von der OECD als P-limitiert ausgewiesenen Seen dies auch tatsächlich sind. Einen wesentlichen Grund für diese Problematik stellt die Verwendung der jeweiligen Gesamtkonzentrationen beider Nährstoffe dar. TN repräsentiert nach WHITE (1989b) den nutzbaren Stickstoffpool weit weniger als dies für TP gilt. Zudem hält der Autor ein mittleres jährliches Gewichts-Verhältnis des N und P für ungeeignet, um Seen als P-limitiert auszuweisen, und schlägt stattdessen minimale SRP-Konzentrationen von $1 \mu\text{g P/l}$ als Kriterium für eine P-Limitierung vor.

Die Kritik von WHITE (1989b) ist, wenngleich in manchen Punkten kaum gerechtfertigt, interessant, da sie die Unzufriedenheit mit der mangelnden Berücksichtigung des Stickstoffs in den Ergebnissen der OECD ausdrückt. Und dies, obwohl auch nach der OECD eine Phosphorlimitierung erst nach deutlichem Überschreiten des theoretischen P-Bedarfs des Phytoplanktons angenommen wird. In bezug auf Stickstoff wird dagegen das intrazelluläre N/P-Gewichtsverhältnis von 7 zur Abgrenzung

einer N-Limitierung herangezogen. Eine P-Limitierung wird somit sehr viel zurückhaltender beurteilt als eine Limitierung durch N. Der Wunsch von WHITE (1989b), $1 \mu\text{g P/l}$ als alternatives Kriterium für eine Phosphorlimitierung zugrunde zu legen ist nicht neu und zudem fragwürdig, wie die Diskussion um die Bedeutung des Turnover sowie interner und externer Nachlieferungsquellen zeigen wird, und würde zu einer problematischen Vermischung unterschiedlicher zeitlicher Betrachtungsebenen in der OECD-Studie führen.

Ein für Aussagen über Nährstofflimitierungen ganz wesentlicher Kritikpunkt betrifft die Festlegung der N/P-Limitierungsgrenzen. Die N/P-Verhältnisse in Phytoplankton variieren stark zwischen einzelnen Algenarten. Dadurch zeigt das Phytoplankton im Jahresverlauf mit dem Wechsel der dominierenden Algenarten auch wechselnde N/P-Verhältnisse, die sich je nach Artzusammensetzung eines Sees sogar im mittleren N/P-Jahresverhältnis niederschlagen. Damit variiert der mittlere Bedarf an diesen beiden Nährstoffen und das limitierend wirkende N/P-Verhältnis variiert innerhalb eines Jahres und zwischen unterschiedlichen Seen wie beispielsweise WATANABE (1990) an zwei Seen unterschiedlicher Trophie dokumentiert.

Der starke Einfluß der Phosphorkonzentration auf die Chlorophyllkonzentration, deren nahezu lineare Beziehung über einen Konzentrationsbereich zwischen 1 und $1000 \mu\text{g TP/l}$ eine zentrale Aussage der OECD-Studie darstellt, wurde vielfach belegt und war eine wesentliche Basis für Sanierungserfolge in Binnengewässern. Während des vergangenen Jahrzehnts hat sich jedoch die Kritik an der Linearität der Beziehung zwischen TP und Chlorophyll gehäuft, wodurch der Bedeutung von Stickstoff größere Aufmerksamkeit zuteil wurde. Die Untersuchungen von McCauley et al. (1989) und McCauley & Downing (1991) zeigen, daß ein sigmoider Kurvenverlauf die Beziehung zwischen $\log P$ und $\log \text{Chl.}$ in den OECD-Daten besser widerspiegelt als die lineare Regression.

Als Konsequenz ergibt sich, daß andere Steuergrößen, dabei wird vor allem von Stickstoff ausgegangen, einen signifikanten Einfluß auf die Chlorophyll-Konzentrationen besitzen, wenn die Phosphorkonzentrationen hoch sind. Praktische Bedeutung gewinnt Stickstoff danach allerdings erst bei P-Konzentrationen oberhalb von $1000 \mu\text{g TP/l}$, also außerhalb des Gültigkeitsbereichs der linearen Regression von Vollenweider (OECD 1982). Nach Seip (1994) läßt sich die Chlorophyll-Konzentration in Seen mit TP-Konzentrationen über $200 \mu\text{g P/l}$ am besten durch einen Regressor beschreiben, der sowohl TN als auch TP enthält. In einzelnen hypertrophen Seen stellt sogar die Konzentration von TN allein die beste Möglichkeit dar, die Biomasse abzuschätzen.

Als ein wesentliches Ergebnis der Untersuchungen von McCauley et al. (1989) und Seip (1994) läßt sich festhalten, daß die Bedeutung von Phosphor als limitierendes Element mit zunehmender Trophie abnimmt, während die Bedeutung des Stickstoffs in dieser Reihenfolge ansteigt. Daraus resultiert die Forderung, daß separate Regressionen zwischen Nährstoffen und Chlorophyll für jede trophische Klasse erstellt werden müssen (White et al. 1988). Aber auch verschiedene Gruppen von Seen zeigen unterschiedliche Reaktionen des Chlorophyll auf TP. So verhalten sich flache Seen deutlich anders als tiefere Seen, die eine thermische Schichtung ausbilden können (Seip & Goldstein 1994). Insgesamt muß Stickstoff bei differenzierter, großskaliger Betrachtungsweise (Jahresmittelwerte) eine größere Bedeutung beigemessen werden als dies bislang der Fall ist. N-Limitierung bei kleinskaligem Untersuchungsniveau wird im folgenden Kapitel diskutiert.

4.3.2 Jahresdynamik der Limitierung: Der Belauer See

Nach der Einordnung der OECD (1982) befinden sich die Nährstoffe Phosphor und Stickstoff im Belauer See im Gleichgewicht und eine Limitierung der mittleren jährlichen Biomasse durch einen der beiden Nährstoffe ist nicht sicher, wie auch die zahlreiche Kritik an den Ergebnissen der OECD (1982) zeigt. Das N/P-Verhältnis im Belauer See liegt nur wenig unterhalb der Grenze für eine Phosphorlimitierung, so daß diese auf der zeitlichen Betrachtungsebene von einem Jahr bzw. Jahresmitteln zumindest nach OECD (1982) weitaus wahrscheinlicher ist. Bei dieser langfristigen Betrachtung steht grundsätzlich fest, daß einer der beiden Nährstoffe die zentrale produktionssteuernde Größe darstellt, also im Jahresmittel von einer Ressourcenlimitierung im Belauer See ausgegangen werden kann. Wie sieht dies nun bei zeitlich höher aufgelösten Betrachtungen aus?

Im Jahresverlauf können verschiedene Ressourcen die maximale Biomasse, aber auch die Reproduktionsraten limitieren. Im folgenden soll die Bedeutung aller betrachteten Ressourcen für den Belauer See im Jahresverlauf kurz zusammengestellt und auf die Notwendigkeit erweiterter Betrachtungen verwiesen werden. Als Diskussions- und Vergleichsrahmen bietet sich das Modell der Plankton Ecology Group (PEG) an. Es handelt sich dabei um ein Wortmodell, welches in 24 Sequenzen versucht, die saisonale Sukzession des Phytoplanktons zu erklären (u.a. SOMMER 1989a). In gewisser Weise wird durch dieses Modell eine empirische und pragmatische Synthese von ressourcenorientierten 'bottom up'-Ansätzen und den 'top down'-Vorstellungen erreicht. Um späteren Ausführungen nicht vorwegzugreifen beschränke ich mich in diesem Zusammenhang auf die Aussagen, die sich auf die Ressourcenlimitierung beziehen und für den Belauer See von Bedeutung sind. Die Sequenzen sind aus SOMMER (1989, S. 5-7) zitiert, und die dort verwendete Nummerierung wurde beibehalten.

1. "Toward the end of winter, nutrient availability and increased light permit unlimited growth of phytoplankton. A spring crop of small, fast-growing algae such as Cryptophyceae and small, centric diatoms develop."
4. "The herbivore populations increase exponentially up to the point at which their density is high enough to produce a community filtration rate, and therefore a cropping rate that exceeds the reproduction rate of phytoplankton."

Die Untersuchungen von LANDMESSER (1993) zeigen, daß die ausgeprägte Frühjahrsblüte im April tatsächlich wie im Modell angegeben von Cryptophyceen und vor allem kleinen, zentrischen Diatomeen dominiert wird (vgl. Kap. 2.4.1). Der Anteil der kleinen Diatomeen an der Gesamtbiomasse im Belauer See liegt je nach Jahr und Standort während des Maximums der Algenblüte zwischen 21 % und 92 %. Sowohl 1989 als auch 1990 sanken die Si-Konzentrationen, trotz hoher Winterkonzentrationen zwischen 3 und 6 mg Si/l, während der Algenblüte bis unter 20 µg Si/l. Diese Konzentrationen legen nahe, daß die Diatomeen-Frühjahrsblüte im Belauer See in den meisten Jahren über einige Tage bis hin zu maximal zwei Wochen durch Silizium limitiert wird. Diese Feststellung findet ihre Bestätigung in den Untersuchungen durch SOMMER (1988), BARBOSA (1989), CONLEY et al. (1993) und denen von MAKULLA & SOMMER (1993) und SOMMER (1993) an mehreren ostholsteinischen Seen. Die letztgenannten Autoren gehen im Falle des Plußsees davon aus, daß das Verhältnis von Si zu Licht das bedeutendste Ressourcen-Verhältnis in dieser Phase der Entwicklung darstellt. Die Intensität der Diatomeenblüte hängt im Belauer See davon ab, ob sich schon eine initiale Schichtung gebildet hat oder nicht. Liegt keine Schichtung vor, so steht den Diatomeen der gesamte Si-Pool des Sees zur Verfügung. Die resultierende intensive Blüte bzw. die damit verbundene Trübung und die anhaltende tiefgreifende Turbulenz verringern die Lichtverfügbarkeit erheblich.

Eine Begrenzung der Reproduktionsraten durch Licht ist in einzelnen Jahren möglich. Der parallel zur Siliziumabnahme verlaufende Rückgang der Phosphorkonzentrationen hat dagegen in der Regel

keine begrenzende Wirkung. Lediglich 1993 sanken die Konzentrationen im April kurzfristig auf $1 \mu\text{g SRP/l}$ und können damit die Produktion beeinflusst haben. In bezug auf die Frühjahrsblüte zeigt sich nicht nur zwischen Seen ein sehr unterschiedliches Abhängigkeitsgefüge (NEALE et al. 1991a, b, ANDERSON et al. 1994), sondern auch eine extreme interannuelle Variabilität innerhalb eines Sees, die wesentlich auf physikalische Steuergrößen zurückzuführen ist und keine allgemeingültigen Aussagen zur Limitierungssituation zuläßt. Letztendlich bildet der Zeitpunkt des Einsetzens der Schichtung, also ein physikalischer Prozeß und keine Ressource, das entscheidende Kriterium für die Höhe der Biomasse während der Frühjahrsblüte, wie auch Untersuchungen von BROOKS & EDGINGTON (1994) zeigen. Die Verfügbarkeit aller Ressourcen wird während dieser Zeit durch diese nicht vorhersagbare Größe determiniert, die quasi eine Schalterfunktion besitzt: Keine Schichtung führt zu intensiver Algenblüte mit hoher Biomasse, bei Schichtung fällt die Algenblüte dagegen nur schwach aus. Auf diesen Sachverhalt wird noch detailliert eingegangen.

5. "As a consequence of herbivore grazing, the phytoplankton biomass decreases rapidly to very low levels. There then follows a "clear-water" phase which persists until inedible algal species develop in significant numbers. Nutrients are recycled by the grazing process and may accumulate during the clear-water phase."

Das im Mai der Algenblüte folgende Klarwasserstadium wird auch im Belauer See zumindest in einigen Jahren, wie 1990, ursächlich durch die hohen Abundanzen und den Grazingdruck der Daphnien verursacht. Ein Nährstoff-Recycling ist nur beim Silizium zu beobachten. Dessen Konzentrationen erreichen Mitte Mai bereits wieder $0,5 \text{ mg Si/l}$. Bei Phosphor und Stickstoff stagnieren bzw. sinken die Konzentrationen dagegen tendenziell während dieser Zeit weiter ab.

8. "Under the conditions of reduced grazing pressure and sustained nonlimiting concentrations of nutrients, the phytoplankton summer crops start to build up. The composition of phytoplankton becomes complex due both to the increase in species richness and to the functional diversification into small "undergrowth" species (that are available as food for filter feeders) and large "canopy" species (that are only consumed by specialist feeders such as raptors and parasites)."

9. "Then edible Cryptophyceae and inedible colonial green algae become predominant. They deplete the soluble reactive phosphorus to nearly undetectable levels."

10. "From this time onward, algal growth becomes nutrient limited and this prevents an explosive growth of edible algae. Grazing by predator-controlled herbivores balances the nutrient-limited growth rates of edible algal species."

11. "Competition for phosphate leads to a replacement of green algae by large diatoms that are only partly available to zooplankton as food."

12. "Silica depletion leads to a replacement of the large diatoms by large dinoflagellates and/or Cyanophyta."

Im wesentlichen stimmt die Abfolge der Arten im Belauer See während des Sommers mit den Vorhersagen des PEG-Modells überein (LANDMESSER 1993). Allerdings führte der Wettbewerb um Phosphor trotz hoher Konzentrationen an Silizium nicht zu einer Dominanz von großen Diatomeen. Eine dadurch hervorgerufene Abnahme der Silizium-Konzentrationen im Sommer wurde bislang in keinem Jahr beobachtet. Silizium spielt, abgesehen vom Frühjahr, zu keiner weiteren Zeit des Jahres eine Rolle bei der Limitierung der Produktion. Nach dem Klarwasserstadium sinken die Konzentrationen an gelöstem reaktiven Phosphor in den meisten Jahren bis Ende Mai auf ein Niveau von $1 \mu\text{g P/l}$. Diese niedrigen Konzentrationen bleiben mit leichten Schwankungen in der Regel bis September erhalten. Über diese 3 bis 4 Monate währende Periode stellt Phosphor die am wenigsten verfügbare Ressource dar, bedingt einen Wettbewerb zwischen den Algenarten und wirkt limitierend auf die Wachstumsrate.

13. "Nitrogen depletion favors a shift to nitrogen-fixing species of filamentous blue-green algae."

Im August und September sinken die Konzentrationen der gelösten anorganischen Stickstoffverbindungen (DIN), also die Summe der Nitrat- und Ammoniumkonzentrationen, mehrfach an einzelnen Terminen auf unter 20 µg N/l. Es stellt sich also die Frage, ob das Wachstum des Phytoplanktons insgesamt im Belauer See durch Stickstoff limitiert wird, oder ob die traditionelle Anschauung einer reinen Phosphorlimitierung während des Spätsommers zu bevorzugen ist?

ELSER et al. (1990) haben sich die Mühe gemacht, alle amerikanischen Veröffentlichungen zur Limitierungsproblematik noch einmal zu untersuchen. Sie haben dabei sowohl die physiologischen Arbeiten als auch die experimentellen Untersuchungen und die in der Vergangenheit sehr einflußreichen Ökosystemstudien an ganzen Seen berücksichtigt. Von letzteren wurden zwölf Studien an 15 Seen, an denen insgesamt 80 Düngungsversuche durchgeführt wurden, ausgewertet. Bei den 14 durchgeführten Stickstoffdüngungsversuchen wurde in keinem Fall ein Effekt nachgewiesen. Bei den 17 durchgeführten Phosphordüngungsversuchen wurde in lediglich zwei Fällen eine signifikante Produktionssteigerung der Algen beobachtet. In 78 Versuchen wurden P und N gemeinsam gedüngt und führten in 39 Fällen zu einer Produktionssteigerung. Die Autoren kommen unter Berücksichtigung der Ergebnisse aller drei Untersuchungskategorien zu folgendem Ergebnis: "Little support can be found in these results for the conventional wisdom that P is the predominant primary limiting nutrient in freshwater, with N functioning largely as a secondary limiting factor in special situations. Both P and N were potentially limiting to algal growth in these lakes and considerable interaction occurred when N and P were added in combination." (ELSER et al. 1990, S.1475).

Diese Feststellung bedeutet nicht, daß es keine Gewässer gibt, die dominierend allein durch N (RHEE 1978, ALDRIDGE et al. 1993, CHANG & PETERSEN 1995, OVIATT et al. 1995, PEDERSEN 1995) oder P (u.a. RHEE 1978, BARBOSA 1989, VRBA et al. 1995) limitiert werden. Sie verdeutlicht aber, daß Seen, die nach traditioneller Anschauung während der Sommermonate als durch P limitiert gelten wie die Seen der Bornhöveder Seenkette, durchaus gleichzeitig auch durch N limitiert sein können. Die Feststellungen von ELSER et al. (1990) haben zahlreiche Bestätigungen (SUTTLE & HARRISON 1988, WHITE et al. 1989, SPENCER & ELLIS 1991, FONG et al. 1993, HAVENS 1994, LE et al. 1994, STERNER 1994, ELSER et al. 1995), auch in ostholsteinischen Seen (OHLE 1953, SOMMER 1988, 1989b, PLAMBECK 1991), gefunden.

Es stellen sich die Fragen, wie die Fehleinschätzung der Bedeutung von Stickstoff auch bei kurzfristigem Betrachtungssale zustande kommen konnte, warum also eine Limitierung durch N nicht so offensichtlich ist wie die durch P, und welche Konsequenzen das für die Limitierungssituation im Belauer See hat.

ELSER et al. (1990) führen methodische Gründe und eine unzureichende Dauer der Versuche an, wobei einige Fragen offen bleiben. In etwa der Hälfte der Seen führt eine gemeinsame Zugabe von N und P zu einer deutlichen Erhöhung der Biomasse. Seen, in denen keine Reaktion stattfindet, müssen entweder durch andere Parameter limitiert werden, oder interne Prozesse machen die Nährstoffgaben wirkungslos. In zwei Seen bewirkte die Phosphorgabe allein einen Produktionsanstieg. Entweder war in diesen Fällen ausreichend Stickstoff im See vorhanden oder durch die Fixierung von atmosphärischem Stickstoff konnte der zusätzliche Bedarf gedeckt werden, was nach einer P-Düngung in anderen Untersuchungen auch mehrfach beobachtet wurde (vgl. DODDS & PRISCU 1990).

Während Algen keine Möglichkeit haben, sich zusätzliche externe Phosphorquellen zu erschließen, können sie bei Bedarf auf die Atmosphäre als Stickstoffquelle zurückgreifen. Warum wird dann

nicht in allen Seen nach erfolgten Phosphorgaben eventuell fehlender Stickstoff aus der Luft gebunden und dadurch die Produktion gesteigert, zumal eine Simulation der N-Fixierung durch P beobachtet wurde (vgl. DODDS & PRISCU 1990)?

Wie auch das PEG-Modell annimmt, sollte mit zunehmender Tendenz einer Stickstoff-limitierung der Anteil der zur Fixierung befähigten Cyanophyceen (REYNOLDS 1987) zunehmen. Vielfach zeigt sich, daß mit zunehmender Trophie eines Sees, mit der meist auch das N/P-Verhältnis abnimmt (DOWNING & McCAULEY 1992), der Anteil der Cyanophyceen zunimmt. Im Belauer See zeigten sich 1990 beispielsweise trotz sehr geringer DIN-Konzentrationen keine hohen Abundanzen der zur Stickstofffixierung befähigten Arten *Anabaena flos-aquae* und *Aphanizomenon flos-aquae* (LANDMESSER 1993). Läßt sich daraus schließen, daß trotz geringer Konzentrationen keine N-Limitierung vorlag und damit auch in anderen Jahren kaum zu erwarten ist? Die Antwort lautet: nein. Die Fixierung von Stickstoff bedeutet einen erheblichen Energieaufwand und damit einen Konkurrenznachteil. In einem stabilen System wäre der Energieaufwand gerechtfertigt, da er die Möglichkeit eines fortgesetzten Wachstums beinhaltet.

Es gibt mehrere Möglichkeiten, die eine N-Limitierung erlauben, ohne daß zwangsläufig eine N-Fixierung stattfindet oder sich auch nur Arten entwickeln, die zur Fixierung fähig sind. In einem System, welches zahlreichen Störungen mit unterschiedlichem Zeitscale unterliegt, wechseln die Rahmenbedingungen in schneller Folge, und eine energieaufwendige Anpassung an eine möglicherweise nur kurz anhaltende Situation kann sich als Wettbewerbsnachteil erweisen. Ändern sich die Rahmenbedingungen in sehr schneller Folge, kann es zudem passieren, daß eine Anpassung aufgrund kinetischer Aspekte nicht möglich ist.

Eine weitere Erklärungsmöglichkeit, die eng mit der ersten zusammenhängt, ist die, daß die Limitierung durch Stickstoff starken zeitlichen Schwankungen unterworfen ist. Durch die zahlreichen im See stattfindenden N-Transformationsprozesse und zahlreiche potentielle Quellen sowie die Anpassung der Turnoverrate kann es möglich sein, daß eine N-Limitierung nur kurzzeitig, für Stunden oder höchstens Tage, auftritt und schnell überwunden wird.

Diese Auffassung, wenngleich dabei eine andere zeitliche Dimension betrachtet wird, findet sich bei LEVINE & SCHINDLER (1992, S.917): "We conclude that biogeochemical mechanisms allow N shortages to be more readily overcome than P shortages in Canadian Shield lakes." Neben Stickstoff könnten gleichzeitig andere Ressourcen limitierend sein, wodurch N-fixierende Arten nicht automatisch einen wesentlichen Wettbewerbsvorteil hätten und sich ihre geringe Abundanz im Belauer See erklären ließe. Es ist zudem denkbar, daß Algenarten bei geringen DIN-Konzentrationen in der Lage sind, sich andere N-Fractionen zu erschließen. Man muß sich dabei vor Augen führen, daß eine heterogene Fraktion wie der gelöste organische Stickstoff letztendlich durch die chemische Analytik definiert wird und die Verfügbarkeit für Algen sich nur begrenzt darin widerspiegelt.

In diesem Zusammenhang ist es sinnvoll, die Diskussion um die Bedeutung von Spurenelementen aufzugreifen. Hierbei kommt Nickel eine besondere Bedeutung zu. Ni wird im Enzym Urease, welches die Nutzung von Harnstoff als Stickstoffquelle erlaubt, benötigt. Das Spurenelement ist also zur Aquisition des Makronährelementes Stickstoff notwendig, und eine Limitierung durch Ni läßt sich nur schwer direkt feststellen, sondern zeigt sich indirekt in einer Stickstofflimitierung (PRICE & MOREL 1991). Ähnliches ist auch in bezug auf die N-Fixierung möglich. Aus den Artikeln von HOWARTH & COLE (1985) sowie COLE et al. (1986) geht hervor, daß Molybdän sowohl für die Stickstofffixierung als auch für Nitratassimilation essentiell ist.

Das Molybdän liegt unter oxischen Bedingungen als Molybdat vor. Dieses weist sehr große Ähnlichkeit zum Sulfat auf, und das Phytoplankton ist, vereinfacht gesagt, nicht in der Lage

zwischen beiden Ionen zu unterscheiden. Bei hohen Sulfatkonzentrationen kann Molybdat nicht in ausreichenden Mengen aufgenommen werden, was sich indirekt als N-Limitierung zeigt. In Meeren finden sich in der Regel weit höhere Konzentrationen an Sulfat als in limnischen Systemen. Nach HOWARTH & COLE (1985) und COLE et al. (1986) ist das ein wesentlicher Grund, weshalb in den Weltmeeren eine Limitierung durch Stickstoff vorherrscht. Zur Erklärung des Unterschieds zwischen der Limitierung in Meeren und Binnengewässern bestehen jedoch auch andere Überlegungen, wie eine unterschiedliche Immobilisierung von Phosphor im Sediment (CARACO et al. 1990).

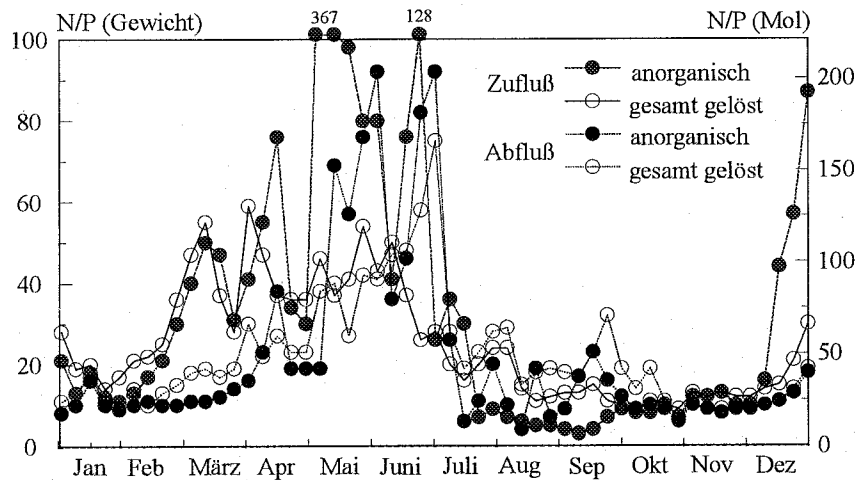


Abb. 4.3.2: Jahresgang des N/P-Verhältnisses verschiedener Fraktionen im Zu- und Abfluß des Belauer See 1991. Die Angaben vom Seeabfluß entsprechen denen im zentralen Belauer See, während der Zufluß die Situation des vorgeschalteten Schmalensees widerspiegelt.

Die Beispiele zur Wirkung der Spurenelemente zeigen, daß manches, was nach derzeitigen Kenntnissen als ein Mangel an P oder N erscheint, tatsächlich seine tiefere Ursache in einem Spurenelementmangel haben kann. Eine Limitierung der Aufnahmefähigkeit von Makronährelementen durch Spurenelemente bedeutet, daß nicht nur die Konzentrationen der Makronährelemente im Wasser wichtig sind, sondern um eine Limitierung zu vermeiden, auch die Fähigkeit gegeben sein muß, diese Nährstoffmengen zu nutzen. Konzentrationen und Nährstoffverhältnisse sind in solchen Fällen nur von geringer Aussagekraft für eine Limitierung.

Zurück zu den Konsequenzen für den Belauer See. Die Datenlage im Belauer See ist, wie auch die in eigentlich allen anderen weltweit untersuchten Seen auch, unzureichend, um das komplizierte Geflecht der Möglichkeiten und Wechselwirkungen bezüglich einer Ressourcenlimitierung zu klären und eindeutige Aussagen zuzulassen. Ein Spurenelement-Mangel scheint im Belauer See nicht vorzuliegen. Geht man grundsätzlich von einer Ressourcenlimitierung aus, so liegt es nahe, während des Spätsommers im Belauer See eine Stickstoff- und eine gleichzeitige Phosphorlimitierung anzunehmen. Dies wird durch die in Abb. 4.3.2 dargestellten engen N/P-Verhältnisse im Belauer See während des Spätsommers unterstützt. Die Limitierungen beider Elemente zeigen jedoch unterschiedliche Intensitäten und zeigen sich in unterschiedlichen zeitlichen Scales: Eine über Monate anhaltende Phosphorlimitierung wird dabei vermutlich von kurzfristigen Limitierungen durch Stickstoff überlagert. Möglicherweise spielen jedoch gleichzeitig auch andere Parameter eine limitierende Rolle. THOMPSON & RHEE (1994) sprechen in einem Übersichtsartikel von einigen Fällen, in denen Cyanophyceen durch P limitiert waren, während andere Arten gleichzeitig einer N- oder Si-Limitierung unterlagen. Das zeigt, daß

nur begrenzt von einer pauschalen Limitierung des Phytoplanktons gesprochen werden kann. Eine Betrachtung der einzelnen Arten ist erforderlich.

17. "The period of autogenic succession is terminated by factors related to physical changes, including increased mixing depth resulting in nutrient replenishment and a deterioration of the effective underwater light climate."

21. "A reduction of light energy input results in a low or negative level of net primary production and an imbalance with algal losses which cause a decline of algal biomass to the winter minimum."

Während des Winters treten bei allen Nährelementen die höchsten Konzentrationen im Belauer See auf. Durch die starke Turbulenz und die dadurch hervorgerufene Resuspension von abgelagertem Sediment bleibt trotz geringer Algenbiomasse die Trübung im See hoch, und Licht muß im Belauer See als die limitierende Ressource angesehen werden. Während einzelner Jahre hat sich im Belauer See im Spätherbst und Frühwinter eine unerwartete Algenblüte gezeigt, die nicht im PEG-Modell vorgesehen ist und für die derzeit noch schlüssige Erklärungen fehlen.

Während der Wintermonate ist zu beachten, daß die Reproduktionsraten, wie nahezu alle Prozesse im See, natürlich wesentlich durch die niedrigen Temperaturen eingeschränkt werden. STERNER (1994) beobachtete im texanischen Joe Pool Lake eine Limitierung durch Nährstoffe erst bei Temperaturen oberhalb von 15 °C. Bei niedrigen Temperaturen sind die Aufnahmeraten für Nährstoffe durch Algen offensichtlich deutlich geringer als die Geschwindigkeit der Nährstoff-Nachlieferung, aber auch hier unterscheidet sich die Situation für einzelne Arten erheblich voneinander (REYNOLDS 1987).

Die meisten Prozesse im See zeigen direkt oder indirekt eine Temperaturabhängigkeit, wobei diese höchst unterschiedlich sein kann. In dem genannten Beispiel ist die Aufnahmerate von Nährstoffen durch Phytoplankton stärker von der Temperatur abhängig als die Nachlieferungsprozesse, weshalb erst bei einer bestimmten Temperatur Nährstoffmangel auftritt. Das zeigt, daß neben allen angesprochenen Steuergrößen der Produktion auch der Temperatur eine wesentliche, vielleicht bislang unterschätzte Rolle zukommt.

4.3.3 Ressourcen-Verfügbarkeit und Anpassungsmechanismen

In den vorangehenden Kapiteln wurde mehrfach deutlich, daß die alleinige Betrachtung der Gesamtkonzentrationen einzelner Nährstoffe im Hinblick auf die Limitierungsdiskussion vielfach zwar üblich aber auch problematisch ist. Diese Problematik soll im folgenden angesprochen werden, indem die Verfügbarkeit einzelner Nährstofffraktionen und die Verfügbarkeit durch Nachlieferung aufgrund interner und externer Prozesse beleuchtet und hinsichtlich der Ressourcenlimitierung diskutiert wird.

4.3.3.1 Nährstoff-Fraktionen: Dynamik und Nutzbarkeit

Da die grundsätzliche Problematik der Verfügbarkeit unterschiedlicher Fraktionen im Vordergrund steht, genügt es hier, sich exemplarisch auf die Nährstoff-Ressourcen Stickstoff und Phosphor zu beschränken.

Stickstoff: Beim Stickstoff liegen mit Nitrat, Nitrit und Ammonium drei gelöste anorganische Fraktionen vor. Weiterhin wird der gelöste organische N (Dissoved Organic Nitrogen), welcher sich

als Differenz aus dem gemessenen gesamt gelösten N (Total Dissolved Nitrogen) und den gelösten anorganischen Fraktionen ergibt, sowie der partikuläre N (PN), welcher die Differenz aus dem gemessenen gesamten N (TN) und dem TDN darstellt, unterschieden. Das Jahresmittel der Verhältnisse dieser Fraktionen zueinander ist für den Zu- und Abfluß des Belauer Sees in Abb. 4.3.3 dargestellt. Die Angaben für den Abfluß des Sees spiegeln die oberflächennahen Verhältnisse im See wider. 13 % des N liegen partikulär, fast ausschließlich in organischem Material, 36 % gelöst organisch und 51 % gelöst anorganisch vor, wobei die einzelnen Fraktionen ausgeprägte Jahresgänge zeigen.

Die drei gelösten anorganischen Fraktionen sind für das Phytoplankton nutzbar, wobei auch hier Präferenzen zwischen den einzelnen Algenarten bestehen und Nitrat vor der Nutzung als Zellenbaustein durch das Enzym Nitrat-Reduktase in einen reduzierten Zustand überführt wird. Die Untersuchungen von STOLTE et al. (1994) an marinem Phytoplankton zeigen, daß bei Nitrat als Stickstoffquelle große Diatomeen dominieren, während sich bei Ammonium eine kleine und eine große Diatomeenart einstellen.

Bei Cyanophyceen, die nicht zur Stickstoff-Fixierung befähigt sind, wurde eine geringe Konkurrenzstärke für Nitrat-N und eine hohe für Ammonium-N beobachtet (BLOMQUIST et al. 1994). Diese Beispiele wie auch tages- und jahreszeitliche Präferenzunterschiede (COCHLAN et al. 1991, GLIBERT et al. 1991) verdeutlichen, daß die einzelnen Fraktionen zwar substituierbar sind, aber mit einem Wechsel der genutzten Nährstofffraktion eine Artenverschiebung verbunden ist oder zumindest sein kann. Dies scheint aber weit darüber hinausgehende Konsequenzen für das Ökosystem zu besitzen, da die Bevorzugung großer Arten in NO_3 -kontrollierten marinen Systemen eine höhere Sedimentationsrate mit sich bringt, während NH_4 -kontrollierte Systeme als regenerativ angesehen werden (STOLTE et al. 1994).

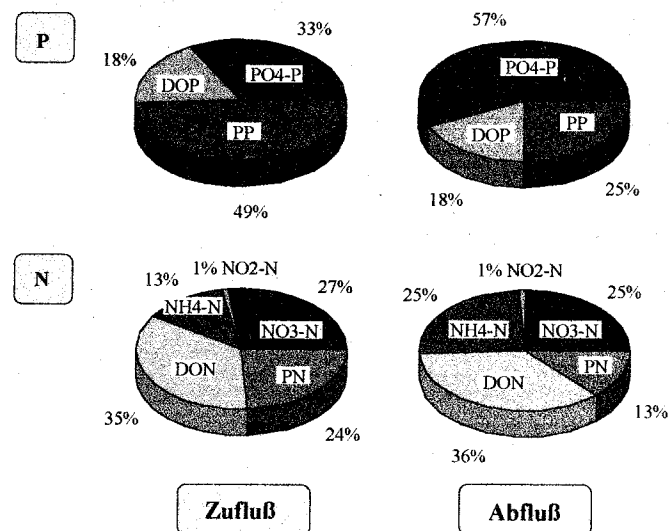


Abb. 4.3.3: Relativer Anteil der P- und N-Fractionen im Jahresmittel im Zu- und Abfluß des Belauer Sees. Die Daten für den Abfluß spiegeln die oberflächennahen Verhältnisse im See wider.

Während der partikuläre Stickstoff vom Phytoplankton nicht direkt genutzt werden kann, steht ein Teil des gelösten organischen Stickstoffs zur Verfügung (KROER et al. 1994). Mit Hilfe des Enzyms Urease sind Algenarten in der Lage, sich Harnstoff als Stickstoffquelle zu erschließen. Für die Urease stellt Nickel einen essentiellen Bestandteil dar. Im Estuar Chesapeake Bay wird davon

ausgegangen, daß im Winter und im Sommer 70 % - 80 % des gesamten Stickstoffbedarfs durch Harnstoff gedeckt wird (GLIBERT et al. 1991). Da Stickstoff vor allem in marinen Systemen als offensichtlich limitierendes Element auftritt, sind die Prozesse im marinen Stickstoffhaushalt dementsprechend intensiv untersucht worden. Inwieweit diese Aussagen auf limnische Systeme übertragbar sind läßt sich nicht ohne weiteres sagen. Dies gilt sowohl für die Beziehungen zwischen N-Fractionen und der Artenverschiebung als auch für den Anteil des nutzbaren N am TDN.

Phosphor: Zwischen TP und Chlorophyll besteht eine enge Beziehung, aufgrund derer die Phosphorkonzentrationen als Trophieindikator verwendet werden. In mehreren Untersuchungen (u.a. Sakamoto 1966, Dillon & Rigler 1974) wurde, anders als bei den Ergebnissen der OECD (1982), die eine nahezu lineare Beziehung zwischen TP- und Chlorophyllkonzentrationen fanden, ein Anstieg des Chl/TP-Verhältnisses mit steigender TP-Konzentration beobachtet. Andere Ergebnisse einen gegenläufigen Effekt, nämlich daß das Chl/P-Verhältnis mit zunehmender Trophie sinkt (HARRIS 1986): Je höher das Angebot an Phosphor desto geringer die Wirkung zusätzlicher Mengen auf die Biomasseproduktion. Der letztgenannte Fall ist zunächst plausibler, da mit zunehmender P-Konzentration die Biomasse steigt und durch Selbstabschattungseffekte der Effekt zusätzlicher Phosphormengen auf die Biomasse abnimmt. Aber auch der gegenteilige Effekt, also der Anstieg des Chl/P-Verhältnisses mit steigender TP-Konzentration läßt sich erklären, da mit zunehmender Trophie, also steigender TP-Konzentration eines Sees, der Anteil der gelösten und direkt für das Phytoplankton verfügbaren Phosphorfraction am Gesamtphosphorgehalt (PETERS 1978b, HARRIS 1986) steigt.

In dieses Bild passen auch die Beobachtungen von SEIP et al. (1992b), daß die Biomasse P-limitierter oligotropher Seen weniger auf eine Änderung der Nährstoffkonzentration reagiert als die eutropher Seen und diese weniger als diejenige in hypertrophen Seen. Es handelt sich also um zwei gegenläufige Effekte, einerseits die mit der Biomasse zunehmende Selbstabschattung sowie die steigende Bedeutung anderer Ressourcen mit steigender TP-Konzentration und andererseits der mit zunehmender TP-Konzentration steigende Anteil der gelösten anorganischen, produktionswirksamen Fraktion. Welcher der beiden Effekte dominiert, hängt nicht nur von der vorhandenen TP-Konzentration, also der Trophie eines Sees ab, sondern auch von dessen individuellen Eigenschaften. Das Beispiel verdeutlicht jedenfalls die Notwendigkeit der differenzierten Betrachtung einzelner Fraktionen sowie der Veränderung der Anteile der Fraktionen.

Die in Abb. 4.3.3 dargestellten mittleren Verhältnisse der Phosphorfractionen zeigen, bei Betrachtung der Abflußdaten, ein für einen eutrophen See typisches Bild: Mit 57 % des TP dominiert, wie auch in anderen eutrophen Seen (GOLACHOWSKA 1978, PARPAROVA 1990), die anorganische Fraktion. Die gelöste organische Fraktion (DOP) besitzt einen Anteil von 18 %, und der partikuläre Phosphor (PP) macht lediglich 25 % aus. Der partikuläre Phosphor besteht weit überwiegend aus organischem Material. Sowohl der organische als auch der anorganische Anteil des PP gelten für das Phytoplankton als nicht verfügbar, wobei der geringe partikuläre anorganische Anteil dabei Ausnahmen machen kann (NIXDORF & GELBRECHT 1990). Die einzelnen Phosphorfractionen zeigen einen ausgeprägten Jahresgang, was exemplarisch in Abb. 4.3.4 am Belauer See deutlich wird. Während im Winter der gelöste anorganische Phosphor zwischen 80 % und 90 % des gesamten Phosphors ausmacht, sinkt sein Anteil in der Phase mit hohem P-Bedarf, also im Sommer, auf weniger als 5 %. In den Sommermonaten liegen bis zu 70 % des Phosphors in partikulärer Form vor.

Die Verfügbarkeit einzelner Phosphorfractionen variiert für verschiedene Algenarten erheblich (LÖVSTAD & KRÖGSTAD 1990). Die Unterschiede resultieren vor allem aus der unterschiedlichen Fähigkeit DOP als P-Quelle zu nutzen. Daß DOP eine bedeutende Phosphorquelle für Phytoplankton darstellt, gilt mittlerweile als gesichertes Erkenntnis (BENTZEN et al. 1992, COTNER & WETZEL

1992). Die gelöste organische Fraktion setzt sich allerdings aus zahlreichen unterschiedlichen Verbindungen zusammen (LEAN 1973, FRANCKO & HEATH 1979, NANNY et al. 1995), über deren Verfügbarkeit im einzelnen wenig bekannt ist. Ob gelöster anorganischer oder gelöster organischer Phosphor zur Ernährung verwendet wird, hängt vor allem von den Konzentrationen beider Fraktionen ab (GÜDE et al. 1992).

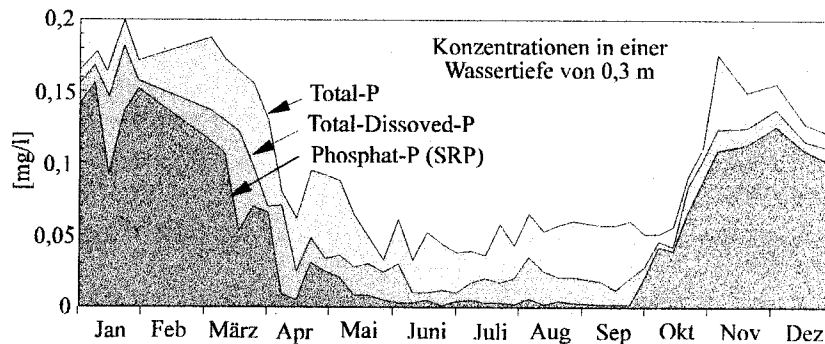


Abb. 4.3.4: Jahresgang der Konzentrationen unterschiedlicher Phosphorfraktionen im Epilimnion des zentralen Belauer Sees 1991

Lange Zeit wurde angenommen, daß heterotrophe Bakterien in großem Maße organisches Material abbauen und dabei algenverfügbaren DIP und DOP abgeben, also eine Transformation der P-Fractionen vornehmen und so zur Ernährung der Algen beitragen. Mittlerweile verdichten sich jedoch die Hinweise, daß Bakterien und Algen eher als Konkurrenten um Phosphor auftreten (u.a. GÜDE et al. 1992, ROTHAUPT & GÜDE 1992). In jedem Fall wird deutlich, daß das Verhältnis der Phosphorfraktionen zueinander nicht unabhängig von der biozönotischen Struktur eines Gewässers ist (MAZUMDER et al. 1992).

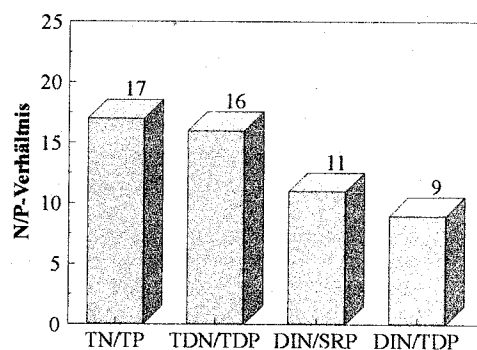


Abb. 4.3.5: Mittlere jährliche N/P-Gewichtsverhältnisse bei der Verwendung unterschiedlicher Fraktionen im Belauer See 1991, dabei bedeuten: TN: Total N, TDN: Total Dissolved N, DIN: Dissolved Inorganic N, SRP: Soluble Reactive P.

Die unterschiedliche Verfügbarkeit der einzelnen Nährstofffraktionen hat, insbesondere beim Phosphor, auch zu einer Berücksichtigung der Stofffraktionen externer Nährstoffquellen wie dem Sediment (NÜRNBERG 1988), der atmosphärischen Deposition (PETERS 1977) oder von Einträgen aus landwirtschaftlich genutzten Gebieten (KÄLLQUIST & BERGE 1990, ECKHOLM 1994) geführt. Eine Übersicht in SONZOGNI et al. (1982) zeigt, daß nur etwa 40 % des Phosphors aus mit Flüssen eingebrachten, resuspendierten Sediment, 20 % der P-Einträge aus Runoff, 1 % - 11 % des TP aus der Bodenerosion, 25 % - 50 % des atmosphärischen Eintrags und 70 % des Phosphors aus gereinigten

kommunalen Abwässern für das Phytoplankton verfügbar ist. Die in Phosphorbilanzen angegebenen TP-Einträge sind damit nur zu einem von Quelle zu Quelle höchst unterschiedlichen Anteil bioverfügbar und damit im See wirksam.

Zusammenfassend läßt sich festhalten, daß die Konzentration eines Nährstoffs kein ausreichender Indikator für die Nährstoffversorgung darstellt, da die Fraktionen verschiedener Nährstoffe sehr unterschiedlich verfügbar und damit in bezug auf die Produktion unterschiedlich wirksam sind. Die Konzentration stellt zudem keine unabhängige Steuergröße der Produktion dar, sondern wird in ihrer Höhe und Aufteilung in die Fraktionen durch Wechselwirkungen mit der Biozönose, sowohl im Jahresverlauf als auch in Abhängigkeit von der Trophie, geprägt. Weitere Probleme für eine Generalisierung von Aussagen entstehen aus dem gleichzeitigen Nebeneinander von Algenarten mit höchst unterschiedlicher Fähigkeit, einzelne Nährstofffraktionen zu nutzen.

Welche Konsequenzen sich in bezug auf eine Beurteilung des limitierenden Elementes im Belauer See ergibt deutet Abb. 4.3.5 an. Je nachdem, welche Fraktion bei der Beurteilung von N/P-Verhältnissen zugrundegelegt wird, ergeben sich unterschiedliche Aussagen. Das Verhältnis der Gesamtkonzentrationen (TN/TP) auf der Basis der verwendeten mittleren Jahreskonzentrationen von 1991, legt eindeutig Phosphor als limitierendes Element nahe. Beim Verhältnis des gelösten anorganischen N zum gesamt gelösten P, also dem Verhältnis der vermutlich tatsächlich bioverfügbaren Fraktionen, wird eine Limitierung durch Stickstoff erheblich wahrscheinlicher.

4.3.3.2 Interne und externe Nährstoff-Nachlieferung

Bei der Primärproduktion werden dem Wasser ständig Nährstoffe entzogen. Dennoch zeigen sich vielfach über längere Zeit konstante Konzentrationen eines Nährstoffs oder einer Nährstofffraktion im Wasser. Der Nährstoffentzug durch die Phytoplankter muß in solchen Fällen also durch gleichgroße Nachlieferung ersetzt worden sein. Die hierfür verantwortlichen Nachlieferungsprozesse lassen sich in zwei Gruppen untergliedern: Erstens Prozesse, die die Umsatzgeschwindigkeit, also den Turnover eines Nährstoffs, innerhalb des Nahrungsnetzes im Lebensraum steuern, und zweitens Prozesse, die die Nachlieferung aus anderen Quellen regeln, wobei hier in bezug auf den See zwischen interner und externer Nachlieferung unterschieden wird.

Die Umsatzgeschwindigkeit wird als Turnover-Rate bzw. Turnover-Zeit angegeben. Letzteres gibt beispielsweise die theoretische Zeit an, innerhalb derer ein bestehender Pool an Nährstoffen vollständig durch Nährstoffe aus internen Freisetzungsprozessen ersetzt worden ist. Abb. 4.3.6 zeigt die Turnover-Raten und Turnover-Zeiten für Phosphor vergleichend in verschiedenen Ökosystemen im Einzugsgebiet des Belauer Sees. Der See zeigt einen theoretischen Umsatz des gesamten P-Pools von 1,1. Der gesamte Phosphorpool wird also etwas mehr als einmal pro Jahr umgesetzt. Auf Acker, Hangweide und im Litoral ist dieser Umsatz etwas geringer und erreicht sein Minimum im Erlen- und Buchenwald. Aufgrund des hohen Anteils an dauerhafter Biomasse dauert es hier über 7 Jahre bis der gesamte Phosphor theoretisch einmal umgesetzt ist.

Bei dem Vergleich mag überraschen, daß der Unterschied zwischen See und landwirtschaftlich genutztem Land bezüglich der Turnover-Zeiten vergleichsweise gering ist, eine Phosphor-Limitierung vor allem aber in limnischen Systemen diskutiert wird und deshalb dort ein erhöhter Umsatz zu erwarten wäre. Hierin zeigt sich die Problematik, die mit der Berechnung des Turnovers verbunden ist, denn das Ergebnis hängt entscheidend von den betrachteten Nährstofffraktionen und vor allem von der zeitlichen Betrachtungsebene ab. Der zeitliche Scale ist insbesondere für die errechnete Turnoverzeit im See entscheidend.

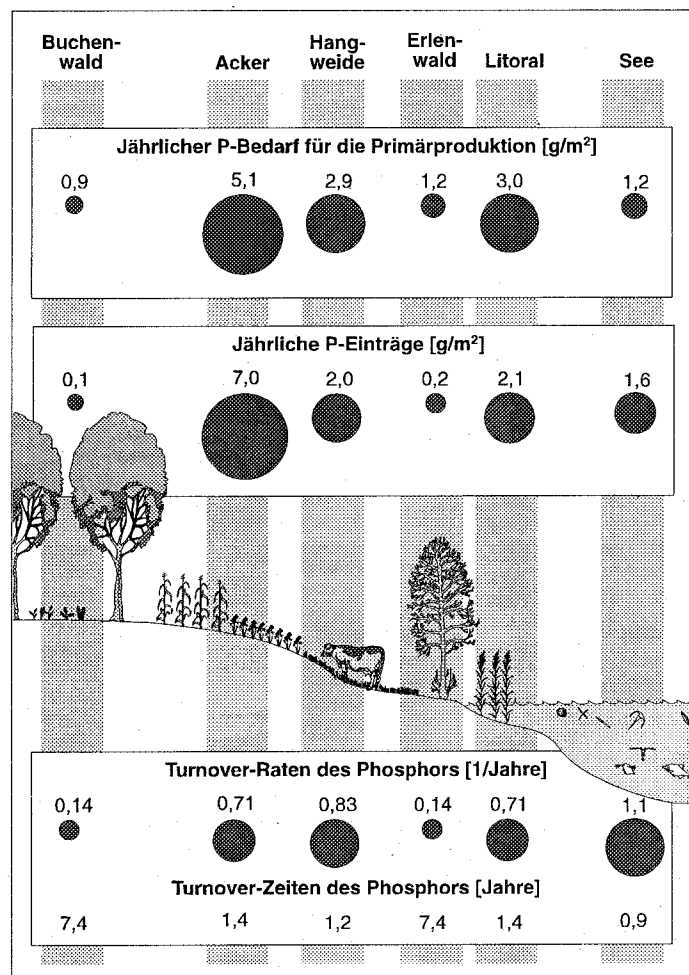


Abb. 4.3.6: Vergleich verschiedener Ökosysteme im Einzugsgebiet des Belauer Sees und des Sees selbst bezüglich des jährlichen Phosphorbedarfs für die Primärproduktion, der jährlichen P-Einträge sowie der Turnover-Raten und -Zeiten (aus: SCHERNEWSKI & WETZEL 1997).

Die Hypothesen von HARRIS (1986), der eine Produktions-Limitierung durch Ressourcen, von wenigen Ausnahmen abgesehen, ausschließt, begründen sich wesentlich auf Turnover-Betrachtungen. Er geht davon aus, daß sich die Umsatzgeschwindigkeit eines Nährstoffs mit zunehmendem Bedarf und zunehmendem Entzug in entsprechendem Maße erhöht. Das System befindet sich also stets in einem Gleichgewicht aus Entzug und Nachlieferung. Seine Überlegungen werden durch zahlreiche Untersuchungen gestützt. Oligotrophe Gewässer gelten als besonders stark durch Nährstoffe, insbesondere durch P, limitiert, und tatsächlich zeigen sie höhere Turnoverraten als eutrophe Gewässer (PETERS 1979, BAINES & PACE 1994a,b).

Die Mineralisierungsgeschwindigkeit von Systemen scheint sich dem Bedarf anzupassen. Dies gilt insbesondere für Stickstoff, wo sowohl in Küstengewässern als auch in Seen beobachtet wurde, daß der Bedarf weitgehend durch Recycling gedeckt werden kann (NAKAJIMA et al. 1981, STERNER et al. 1995). HONGVE (1994) geht beim norwegischen Nordbytjernet See davon aus, daß 75 % des Kohlenstoff-, 80 % des Stickstoff- aber nur 25 % des Phosphorbedarfs durch Recycling im Epilimnion gedeckt werden können. Im Verlauf eines Jahres sorgen zahlreiche externe Nährstoff-Quellen (vgl. Kapitel 4.5.4) für eine Nachlieferung an notwendigen Ressourcen und beeinflussen damit die Intensität der Produktion in einem See.

Für das Recycling von Nährstoffen sind nicht nur Bakterien verantwortlich (JÜRGENS & GÜDE 1990, VADSTEIN et al. 1993, 1995), sondern auch Zooplankton (ELSER et al. 1988, STERNER 1990, URABE 1993, STERNER & HESSEN 1994, WEN & PETERS 1994) und Fische (BRABAND et al. 1990, KRAFT 1992, 1993). Die individuelle Struktur des Nahrungsnetzes eines Sees hat erheblichen Einfluß auf den Umfang und die für die Freisetzung verantwortlichen Elemente des Nahrungsnetzes (MAZUMDER et al. 1992, SCHINDLER et al. 1993). Das die Turnover-Zeit des Phosphors in einer engen Beziehung zum Mangel bzw. zum Bedarf steht, wird in der Regel bestätigt. Es zeigt sich aber keine einfache lineare Beziehung (DODDS 1995). Zudem weist das Recycling von Phosphor starke Intensitätsunterschiede während der Stratifikationsphase auf und besitzt für Algen und Bakterien eine unterschiedliche Bedeutung (STERNER et al. 1995).

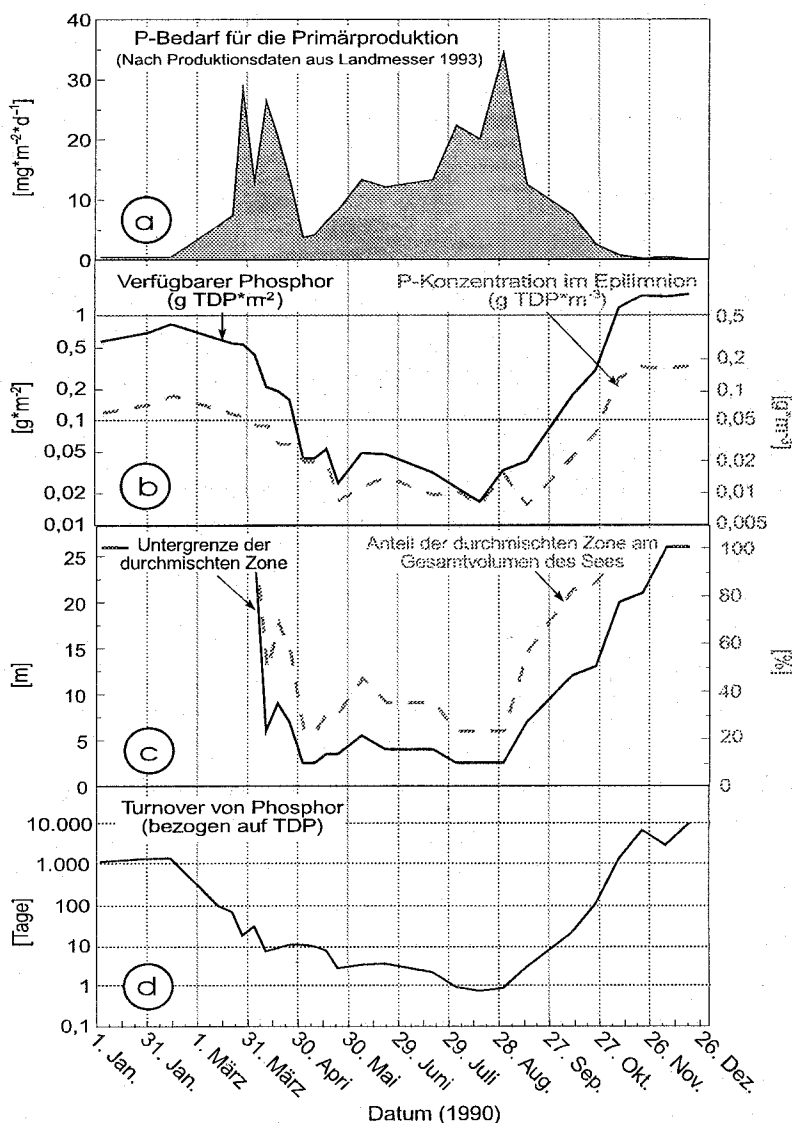


Abb. 4.3.7: Jahrgang der Turnover-Zeiten im zentralen Belauer See 1990 und seine Determinanten: Phosphor-Bedarf für die Primärproduktion, Phosphor-Konzentrationen und -Verfügbarkeit im Epilimnion sowie Mächtigkeit des Epilimnions und dessen Anteil am Gesamtvolumen des Sees.

Abb. 4.3.7 zeigt den Jahrgang des P-Bedarfs, der verfügbaren Menge, des zugrundegelegten Volumens des Epilimnions und die Turnover-Zeiten für den See 1990. Die Turnover-Zeiten

erreichen im Winter theoretisch fast 30 Jahre, während sie im August auf weniger als einen Tag zurückgehen. Dieser extreme Jahresgang der Geschwindigkeit des Turnover verdeutlicht noch einmal dessen Abhängigkeit von dem zugrundeliegenden zeitlichen Betrachtungsraum und die engen Grenzen der Aussagekraft der Jahresmittelwerte in Abb. 4.3.7. Der Jahresgang der Umsatzgeschwindigkeiten im Belauer See zeigt also eine deutliche Beziehung zum P-Bedarf des Phytoplanktons, wird aber erheblich durch andere Steuergrößen, vor allem die Nachlieferung aus externen Quellen, modifiziert.

Die Bedeutung externer Quellen für die Produktion hängt dabei nicht nur von ihrer Quantität, sondern auch ihrer Bioverfügbarkeit, ihrem Jahresgang des Eintrags und dem Ort des Eintrags ab, was später noch von Interesse sein wird. Neben diesen externen Nährstoffquellen spielen aber auch seeinterne Quellen eine wichtige Rolle. Da sich die Betrachtungen zur Nährstoffverfügbarkeit auf die produktive Zone des Freiwassers, also das Epilimnion, beziehen, zählen das Litoral, das Hypolimnion und mit Einschränkung auch das Sediment als interne Quellen, nicht jedoch das Epilimnion selbst. Das Litoral spielt beispielsweise eine wichtige Rolle bei der Regeneration des Silizium-Pools während der Frühjahrsalgenblüte (HONGVE 1994). Ansonsten ist über die Funktion des Litorals für das Pelagial wenig und zum Teil recht widersprüchliches bekannt. Auf die große Bedeutung des Sediments für die Nachlieferung, vor allem von Phosphor, während der Sommermonate wurde bereits eingegangen.

Das Hypolimnion stellt eine im Zusammenhang mit der Nährstofflimitierung sehr interessante interne Nährstoffquelle für das Epilimnion dar. Durch die Freisetzung aus dem Sediment, die Sedimentation aus dem Epilimnion und darauf folgende Abbau- bzw. Rücklösungsprozesse reichert sich das Hypolimnion während der Sommermonate mit Nährstoffen an, an denen im Epilimnion ein Mangel besteht. Die thermische Schichtung unterbindet tiefgreifende Turbulenz weitgehend und verhindert damit einen Ausgleich des vertikalen Nährstoffgradienten im Wasserkörper. Die Turbulenz an der Thermokline und damit der dem Konzentrationsgradienten folgende Nährstofffluß in das Epilimnion steigt mit zunehmender Größe von Gewässern (FEE et al. 1994). In bezug auf die von FEE et al. (1994) untersuchten Seen zählt der Belauer See als kleiner See, in dem die Turbulenz eher gering sein sollte. Aufgrund der vergleichsweise hohen Windgeschwindigkeiten in Norddeutschland wurde allerdings eine ausgeprägte Turbulenz, aufgrund der Tätigkeit interner Wellen im Bereich der Thermokline, beobachtet (SCHERNEWSKI 1992a-c). Die Nährstoffnachlieferung aus dem Hypolimnion in das produktive Epilimnion spielt im Belauer See eine merkbare Rolle, wie die vertikalen Phosphorflüsse während der Stratifikation belegen (vgl. Kap. 3.6.4.4). Bereits ab dem Juli werden diese Austauschprozesse durch eine allmähliche generelle Tieferlegung der Thermokline überlagert. Diese beschleunigt sich zum Herbst hin und führt Ende November zu einer Auflösung der Thermokline. Mit der Tieferlegung der Thermokline werden große Nährstoffmengen in das immer mächtiger werdende Epilimnion eingetragen. Neben der Beschleunigung des Nährstoff-Turnover wird die Versorgung des Phytoplanktons wesentlich durch die Nachlieferung von Nährstoffen aus externen und internen Quellen gewährleistet.

Es stellt sich die Frage, wie in diesem Zusammenhang die mögliche gleichzeitige N- und P-Limitierung im Belauer See im Spätsommer zu bewerten ist? Im August zeigt der See seine maximale Umsatzgeschwindigkeit. Doch kann allein die Beschleunigung des Recycling den Nährstoffbedarf decken? Die Antwort muß "nein" lauten. Dem Epilimnion werden während des Sommers laufend große Mengen an Nährstoffen durch Sedimentation entzogen. Stellt man den Verlust an P durch Sedimentation dem P-Gehalt im Epilimnion gegenüber, so wird deutlich, daß durch die Sedimentation theoretisch in wenigen Wochen aller im Epilimnion vorhandene Phosphor verlagert würde. Ohne eine Nachlieferung von Nährstoffen aus externen und internen Quellen müßte sich die Turnoverrate während des Sommers allein aufgrund der Sedimentation beschleunigen.

Der Verlust durch Sedimentation kann durch strukturelle Anpassungen der Lebensgemeinschaft verringert (JACKSON & LOCHMANN 1992, BAINES & PACE 1994b, BAINES et al. 1994), aber nicht unterbunden werden. Zudem ist eine weitere starke Erhöhung der Umsatzraten weder physiologisch beliebig möglich noch sinnvoll, da mit jedem Umsatz sogenannte Stoffwechselschlacken anfallen. Es handelt sich dabei um Fraktionen, die nicht bioverfügbar sind, dem Umlaufprozeß deshalb verlorengehen und der Sedimentation unterliegen. Will man der Argumentation von HARRIS (1986) folgen und eine Ressourcenlimitierung im Belauer See im Spätsommer ausschließen, so reicht die Beschleunigung des Turnovers als Begründung hierfür allein nicht aus. Die Nährstoffnachlieferung aus externen und vor allem internen Quellen spielt im Belauer See, wie auch in anderen Seen (GÜDE 1991) und marinen Systemen (KIVI et al. 1993), eine ganz wesentliche Rolle dabei.

Zusammenfassend läßt sich festhalten, daß sowohl der Turnover, als auch die Nachlieferung von Nährstoffen aus externen und internen Quellen von entscheidender Bedeutung für die Produktion im Epilimnion und die Diskussion über die Limitierung dieser Produktion ist. Die Prozesse, die zu einer Nachlieferung führen, sind von Element zu Element höchst unterschiedlich. Tendenziell steigt die Geschwindigkeit der Nachlieferung von Phosphor über Stickstoff bis hin zum Kohlenstoff an. Der Eintrag von CO_2 aus der Atmosphäre in den See besitzt beispielsweise eine extrem hohe Rate von $10 \text{ mol CO}_2 \text{ atm}^{-1} \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ (LEHMAN et al. 1975). Trotz der extrem geringen CO_2 -Konzentrationen im sommerlichen Belauer See verhindert die enorme Nachlieferungsgeschwindigkeit möglicherweise eine Limitierung. Die Geschwindigkeit der CO_2 -Lösung und die Gleichgewichtseinstellung im See ist vergleichsweise schnell, jedoch aufgrund der Kinetik der Prozesse nicht beliebig schnell.

Eine Einschränkung der Produktion ist grundsätzlich durch jede Ressource möglich. Der Zeitscale der Limitierung, also die Zeitdauer, die sie anhält und die Geschwindigkeit, mit der sie überwunden werden kann, unterscheidet sich allerdings von Nährstoff zu Nährstoff sehr stark. Es können sich Mangelsituationen für verschiedene Elemente mit unterschiedlichem Zeitscale überlagern, die zu einer ständigen Wechsellimitierung führen.

4.3.3.3 Reaktion auf Mangel: Prevention, Adaption und Sukzession

Die Strategien einzelner Algenarten, um sich in Mangelsituationen zu behaupten, sind, wie auch die Anpassung der Artengemeinschaft im Jahresverlauf, die saisonale Sukzession, ein umfangreiches und intensiv untersuchtes Gebiet der Limnologie. Es ist nicht das Ziel dieses Kapitels, ein vollständiges Bild dieses Themenbereiches aufzuzeigen. Vielmehr soll die Vielfalt der Mechanismen einzelner Arten angedeutet und die Reaktion der Artengemeinschaft sowie ihre Konsequenzen für die Ressourcenlimitierung dargestellt werden. Algenarten haben verschiedene generelle Möglichkeiten, einem Ressourcenmangel bzw. einer zeitlich variablen Verfügbarkeit von Ressourcen zu entgehen und sich Konkurrenzvorteile gegenüber anderen Arten zu verschaffen. Dabei nutzen sie durchaus mehrere der folgenden Strategien gleichzeitig:

- Effiziente Nutzung extrem geringer Konzentrationen (SOMMER 1989c): Die Fähigkeit zur Nutzung sehr geringer Konzentrationen variiert nicht nur zwischen den einzelnen Arten sehr stark, sondern auch in bezug auf die einzelnen Ressourcen (RAVEN & JOHNSTON 1991).
- Substitution von Nährstofffraktionen: Viele Algenarten haben die Fähigkeit entwickelt, schwer verwertbare Nährstofffraktionen meist durch enzymatischen Aufschluß zu nutzen. Beispiele hierfür sind die Nutzung von HCO_3^- als Kohlenstoffquelle anstelle des CO_2 durch das Enzym Kohlenstoffanhydrase (BERMAN-FRANK et al. 1994), die Nutzung von organischen Phosphorverbindungen durch Phosphatasen (BOAVIDA 1990, VRBA et al. 1993)

oder die Absonderung von Chelatoren um Spurenelemente wie Eisen zu lösen oder in Lösung zu halten (MURPHY et al. 1983, WILHELM & TRICK 1994).

- Erschließung externer Nährstoffquellen: Ein Beispiel hierfür sind die Heterocysten ausbildenden Cyanophyceen, die in der Lage sind, den atmosphärischen Stickstoff zu fixieren (REYNOLDS 1987, SHAPIRO 1990).
- Speicherung von Nährstoffen: Viele Arten sind bei hohen Nährstoffkonzentrationen, insbesondere von Phosphor, in der Lage, diese im Überschuß aufzunehmen, zu speichern und in Phasen geringer Verfügbarkeit im Wasser für ein fortgesetztes Wachstum zu nutzen (BLOMQUIST et al. 1994, , NEWMAN et al. 1994, PORTIELJE & LIJKLEMA 1994, STERNER et al. 1995).
- Extreme Wachstumsraten bei kurzfristigen Nährstoffanreicherungen: Diese sogenannte Wachstumsstrategie (SOMMER 1989c) erfordert hohe maximale Reproduktionsraten (μ_{\max} in der Gleichung nach MONOD, 1950).
- Fähigkeit zur Eigenbewegung: Während der Stratifikation besteht ein ausgeprägter vertikaler Nährstoffgradient, und auch die Lichtverfügbarkeit zeigt naturgemäß ausgeprägte vertikale Gradienten. Algen, die in der Lage sind, sich aktiv oder passiv wie die Cyanophyceen durch ihre Gasvakuolen (FOGG & WALSBY 1971, SHAPIRO 1990), zu bewegen, können die vertikale Heterogenität der Ressourcen nutzen und sich in Tiefen mit der besten Ressourcenverfügbarkeit einschichten. Bei geringer Verfügbarkeit an CO_2 oder Licht erhöht sich beispielsweise der Auftrieb von Cyanophyceen (SPENCER & KING 1989).

Wie schon erwähnt, wurden 88 unterschiedliche Algenarten im Belauer See festgestellt. Da es nicht möglich ist, jede einzelne Art zu betrachten, werden diese meist auf einem höheren taxonomischen Niveau, wie der Klasse (Chlorophyceen, Cyanophyceen etc.), zusammengefaßt und verglichen. Aus ökologischer Sicht ist dies problematisch, da eine enorme Varianz der Eigenschaften innerhalb einer Klasse besteht. Aus diesem Grunde ist eine der Lebensstrategie entsprechende alternative Unterteilung der Algenarten sinnvoll. Die einfachste Klassifikation unterscheidet r- und K-Strategen (u.a. KILHAM & HECKY 1988). Als r-Strategen werden schnellwachsende Arten bezeichnet, die einen Lebensraum mit hohem Ressourcenangebot schnell besiedeln, wie kleine Flagellaten oder kleine zentrische Diatomeen. K-Strategen dagegen besitzen die Fähigkeit, ihre Verluste durch Grazing gering zu halten, zeigen eine hohe Wettbewerbsfähigkeit und weisen eine effiziente Nutzung knapper Ressourcen auf. Zu den K-Strategen gehören beispielsweise große Dinoflagellaten.

Innerhalb eines Jahres zeigt sich eine typische Veränderung der Artenzusammensetzung, die eine Reaktion auf die sich im Jahresverlauf ändernden Determinanten des Lebensraums darstellt. Hierfür hat sich der umstrittene Begriff der saisonalen Sukzession eingebürgert (vgl. SOMMER 1989a). Im folgenden wird der Begriff der Sukzession verwendet, wenn sich die Veränderung der Zusammensetzung der Algen aus den vorher herrschenden Konkurrenzbedingungen herleitet. Eine Veränderung der Artenzusammensetzung aufgrund externer Störungen wie Starkwind o.ä. wird nach REYNOLDS (1980, in SOMMER 1989) die Bezeichnung der Artenverschiebung verwendet.

Die Untersuchungen von SOMMER (1981) im Bodensee haben gezeigt, daß sich die Unterteilung in r- und K-Strategen auf die Phytoplanktongemeinschaft insgesamt und deren saisonale Sukzession übertragen läßt. Zwischen Frühjahr und August verändert sich die Phytoplanktonzusammensetzung von schnellwüchsigen hin zu den langsamwüchsigen und von den kleinsten hin zu den größten Algenarten. Im Frühjahr herrschen also r-Strategen und im Spätsommer K-Strategen vor. Weiterführende Untersuchungen von SEIP & REYNOLDS (1995) beschreiben Algenarten durch Parameter, wie

das Zellvolumen, die Wachstumsrate, N/P-Verhältnisse, Halbsättigungskonstanten, Temperatur- und Lichtoptimum, und analysieren das Vorkommen bestimmter Arten in Abhängigkeit von der Trophie und innerhalb der saisonalen Sukzession.

Unabhängig vom Ansatz sind die Implikationen für die Limitierungsdiskussion ähnlich: Die Konkurrenz um Ressourcen ist eine wesentliche Triebfeder der saisonalen Sukzession, und der Wettbewerb hierum sollte sich vom Frühjahr bis zum Spätsommer hin verschärfen. Dadurch ist zu erwarten, daß mögliche, anhaltende Ressourcenlimitierungen vor allem im Spätsommer auftreten. Die vielfältigen individuellen Anpassungsmechanismen und die Möglichkeiten einzelner Arten eine Limitierung zu umgehen, verdeutlichen, daß die Phytoplanktongemeinschaft nicht ohne weiteres als passives "Opfer" einer scheinbar unausweichlichen Limitierung angesehen werden kann und die komplexe Artenzusammensetzung in einem See diesen zu einem ausgeprägten, schwer erfassbaren Individuum macht.

4.3.4 Effekte des Nahrungsnetzes

Weder die Verfügbarkeit von Nährstoffen noch die Produktionslimitierung im Belauer See oder dessen saisonale Sukzession kann ohne eine Berücksichtigung der Einflüsse und Wechselwirkungen der gesamten Lebensgemeinschaft im See erklärt werden. Die Lebewesen in einem See wurden früher entsprechend der Fraßbeziehungen in eine meist viergliedrige Nahrungskette, mit Primärproduzenten, Zooplankton, planktivoren und herbivoren Fischen, eingeordnet. Diese Anschauung hat in den vergangenen 15 Jahren, vor allem durch den 'microbial loop', den mikrobiellen Kreislauf bzw. Umweg, erhebliche Ergänzungen erfahren (u.a. GELLER 1991, LENZ 1992, LAMPERT & SOMMER 1993). Die Bedeutung der klassischen Glieder der Nahrungskette, wie des Zooplanktons und der Fische, hat darunter nicht gelitten, denn sie spielen nicht nur durch den Fraß des Phytoplanktons ('grazing') eine bedeutende Rolle im Stoffhaushalt eines Sees, sondern auch in bezug auf das Recycling von Nährstoffen.

4.3.4.1 Bakterien und der 'microbial loop'

Ausgangspunkt des mikrobiellen Umwegs ist das in erheblichen Mengen vom Phytoplankton freigesetzte gelöste organische Material (STEINBERG 1978, BAINES & PACE 1991), welches von den Bakterien genutzt wird. Von den Bakterien ernähren sich heterotrophe Nanoflagellaten, die wiederum von Ciliaten gefressen werden. Mit dem Fraß der Ciliaten durch andere Zooplankter findet der weitere Energietransfer nach diesem mikrobiellen Umweg, in der klassischen Nahrungskette statt. Sowohl Ciliaten als auch heterotrophe Nanoflagellaten und andere Zooplankter setzen gelöstes organisches Material frei, wodurch der 'microbial loop' neben dem Umweg- auch einen Kreislaufcharakter erhält. Mit dem 'microbial loop' wird der Beobachtung Rechnung getragen, daß vor allem oligotrophe limnische (PEDUZZI & HERNDL 1992) und marine (LENZ 1992, SELMER et al. 1993) Systeme durch sehr kleines photoautotrophes und heterotrophes (Bakterien) Picoplankton dominiert werden, die sich nicht in die klassische Nahrungskette einbinden lassen. Es wird angenommen, daß nur durch den mikrobiellen Umweg die vor allem in oligotrophen Gewässern beobachteten extrem hohen Turnovergeschwindigkeiten bei gleichzeitig geringen Verlusten durch Sedimentation möglich sind. Der Anteil an mikrobieller Biomasse könnte somit einen Indikator für die Effizienz eines limnischen Systems darstellen, was sich aber nur begrenzt durch empirische Ergebnisse belegen läßt (WEHR & CAMPBELL 1994).

Auch in eutrophen norddeutschen Gewässern spielen die Umsetzungen im mikrobiellen Nahrungsnetz eine wesentliche Rolle im Stoffhaushalt (ARNDT & NIXDORF 1991, FUKAMI et al. 1991, MEIER

1991, BERNINGER et al. 1993). Die Untersuchungen im Belauer See durch ZIMMERMANN (1994) zeigen eine jahreszeitlich variierende Struktur des mikrobiellen Nahrungsnetzes mit höchst unterschiedlichen Stoffflußraten (vgl. Kap. 2.4.2). Am Beispiel des Belauer Sees wird deutlich, daß sich die tatsächlichen Beziehungen im Nahrungsnetz nur sehr begrenzt in das Schema des 'mikrobiale loop' einpassen lassen. Lediglich im Winter und im Frühjahr (April) spielen mikrobielle Umsetzungen eine wesentliche Rolle im See (ZIMMERMANN 1994). In der übrigen Zeit dominiert der direkte Fraß von Phytoplankton durch größere Zooplankter, wie beispielsweise die intensiven Stoffflüsse im Mai und Juni zwischen dem Phytoplankton und den Daphnien zeigen. Photoautotrophes Picoplankton ist im Belauer See generell nur von untergeordneter Bedeutung (BARKMANN mündl. Mittgn.).

Es stellt sich die Frage nach der Bedeutung der Bakterien im Stoffhaushalt. Insbesondere in bezug auf den Phosphorhaushalt besteht eine Meinungsverschiedenheit, ob Bakterien nach klassischer Ansicht eine Nährstoffquelle für Algen darstellen oder eher mit diesen um Phosphor konkurrieren und damit eine Nährstoffsänke bilden. Für beide Varianten gibt es Belege, wobei die Abhängigkeiten komplex sind und das Ergebnis möglicherweise entscheidend von den Rahmenbedingungen abhängt (CURRIE 1990, WYLIE & CURRIE 1991). Es häufen sich allerdings die Hinweise (JÜRGENS & GÜDE 1990, GÜDE 1991, VADSTEIN et al. 1993), daß Bakterien aufgrund ihres gegenüber Algen etwa 10-fach höheren P-Gehaltes nicht nur einen bedeutenden P-Pool im See und eine P-reiche Nahrung für kleine Zooplankter darstellen, sondern auch direkt mit Algen um diesen Nährstoff konkurrieren. Es wurde mehrfach beobachtet, daß Bakterien für teilweise weit über 50 % des P-Turnovers in einem Gewässer verantwortlich sind (VADSTEIN et al. 1993). Bakterien würden danach Konsumenten darstellen und besäßen eine Schlüsselfunktion im P-Haushalt.

4.3.4.2 Zooplankton und Fische: 'top down'-Steuerung

Das Grazing stellt einen altbekannten Prozeß dar, der sowohl die Biomasse als auch die Artenzusammensetzung des Phytoplanktons beeinflusst (u.a. MCCAULEY & KALFF 1981, LAMPERT 1988, DOKULIL et al. 1990, DIEHL et al. 1993, SORANNO et al. 1993). Für den Belauer See spielen vor allem die Daphnien als effiziente Filtrierer im Frühjahr nach der Diatomeenblüte, wie auch in anderen Seen (NOWAK 1975, LAMPERT et al. 1986, VYHNALEK et al. 1993), eine bedeutende Rolle. Sie verursachen das im Mai zu beobachtende Klarwasserstadium durch intensiven Fraß des Phytoplanktons, bis die hohen Abundanzen wenige Wochen später durch Nahrungsmangel zusammenbrechen (Abb. 3.11). Der das ganze Jahr über in unterschiedlicher Intensität anhaltende Grazingdruck hat zu zahlreichen Anpassungsmechanismen der Phytoplankter geführt. Neben Anpassungen der Größe, der Morphologie, des Lebenszyklus' oder der Absonderung toxischer Substanzen (LAMPERT 1981), wird man sich seit einigen Jahren auch der Bedeutung chemischer Botenstoffe, der Kairomone, bewußt, die, von den Räubern meist unfreiwillig ausgeschieden, bei den Beutetieren Abwehrmechanismen auslösen (LARSSON & DODSON 1993, LAMPERT 1994).

Die Ausscheidungen von Zooplankton und Fischen stellen eine bedeutende Nährstoffquelle für das Phytoplankton dar (PEDUZZI & HERNDL 1992, WEN & PETERS 1994, VADSTEIN et al. 1995). Da Bakterien als Nährstofflieferanten weitgehend auszuschneiden scheinen, ist das Interesse am Recycling durch Zooplankton und Fische in den vergangenen Jahren erheblich gestiegen. Das N/P-Verhältnis in Zooplanktern kann je nach Art große Unterschiede aufweisen. Bei kleinen Cladoceren wurden N/P-Verhältnisse von bis zu 50 beobachtet, während große Cladoceren wie die P-reichen Daphnien lediglich 12 aufweisen (CARPENTER et al. 1992). Der Bedarf an Stickstoff und Phosphor, der durch die Nahrung gedeckt werden muß, unterscheidet sich also zwischen den Arten erheblich (HESSEN & ANDERSEN 1992, URABE 1993, ELSER & HASSETT 1994). Dementsprechend unterscheidet sich auch das Nährstoffverhältnis in den Exkrementen. Wenn der Zooplankter P-reicher ist als seine Nahrung,

also die konsumierten Algen, werden seine Exkremente, da er Phosphor verstärkt benötigt und zurückhält, ein weites N/P-Verhältnis aufweisen. Die P-armen Ausscheidungen begünstigen oder verursachen in solch einem Fall eine Phosphorlimitierung der Algen und bewirken eine Artenverschiebung. Nach CARPENTER et al. (1992) können Daphnien beispielsweise einen Effekt auf die Wasserqualität ausüben: Stickstofffixierende Cyanophyceen sind vor allem bei N-Mangel begünstigt. Daphnien dagegen verursachen eine P-Limitierung und bewirken so eine Selektion zu Ungunsten der teilweise toxischen Cyanophyceen. Die Zooplankter manipulieren auf diese Weise ihre Nahrung (CARILLO et al. 1995), werden andererseits aber durch die elementare Zusammensetzung der Nahrung und nicht nur durch dessen Quantität auch selbst beeinflusst (MAZUMDER 1993), ja sogar limitiert (HESSEN 1993, BRETT 1993, STERNER & HESSEN 1994). Es handelt sich also um eine Wechselwirkung, wobei das Zooplankton erheblichen Einfluß auf die Nährstofflimitierung besitzt und einen Wechsel von N zu P und umgekehrt verursachen kann (ELSER et al. 1988, STERNER 1990, MOEGENBURG & VANNI 1991).

Fische wirken direkt durch Fraß auf Phytoplankton, indirekt über Zooplankton und über ihre Exkremente, die, wie auch ihr Abbau nach dem Tod, eine bedeutende Nährstoffquelle darstellen (CARPENTER et al. 1992, KRAFT 1992). Gleichzeitig binden Fische erhebliche Mengen an Nährstoffen in ihrer Biomasse und stellen dadurch einen bedeutenden Nährstoffpool dar. Das Recycling von Phosphor durch Fische kann während der Stratifikation eine weit bedeutendere Quelle darstellen als die Nachlieferung aus externen Quellen (BRABAND et al. 1990). Das Verhältnis des durch Fische regenerierten Anteils an Phosphor relativ zum Recycling durch Zooplankton kann zwischen 0,1 bis 50 variieren (CARPENTER et al. 1992). In einigen Seen ist also das Zooplankton von überragender Bedeutung für das Recycling von Phosphor, in anderen Seen sind es dagegen die Fische.

Höhere trophische Ebenen, wie das Zooplankton und die Fische, können die Entwicklung, die Biomasse und die Artenzusammensetzung des Phytoplanktons in hohem Maße beeinflussen und haben als Gegenstück zu den 'bottom up'-Ansätzen, wie den Ressourcen-Theorien, zur Entwicklung von 'top down'-Ansätzen, wie der Theorie der trophischen Kaskaden (CARPENTER & KITCHELL 1993, KITCHELL & CARPENTER 1993, KITCHELL et al. 1994), der älteren 'Green world'-Hypothese (vgl. POLIS 1994) und zahlreichen Nahrungsnetz-Hypothesen geführt. Die grundsätzliche Bedeutung der 'top down'-Steuerung des Phytoplanktons ist vielfach dokumentiert (u.a. NORTHCOTE 1988, CARACO 1993, CARVALHO 1994, MOSS et al. 1994). Die Intensität der 'top down'-Steuerung wird sowohl durch die Struktur des Nahrungsnetzes (MAZUMDER et al. 1992, HE et al. 1993, MAZUMDER 1994a, b) als auch durch die Trophie eines Gewässers (POST & MC QUEEN 1987, SAGER & RICHMAN 1990, ELSER & GOLDMAN 1991) bestimmt. Von den Verfechtern der trophischen Kaskaden wird angenommen, daß nur etwa die Hälfte der bei der Primärproduktion beobachteten Varianz zwischen Seen durch Nährstoff-Einträge erklärt werden kann und der Rest durch 'top down'-Effekte (HE 1993, KITCHELL & CARPENTER 1993). In produktiven, eutrophen Seen wie dem Belauer See wird, aufgrund des geringeren relativen Anteils an leicht freßbarem Picoplankton, muß von einer weit geringeren Bedeutung der 'top down'-Steuerung ausgegangen als in nährstoffarmen oligotrophen Gewässern.

4.3.5 Ist alles eine Frage des Betrachtungsmaßstabs?

Auf der Basis der klassischen Regressionsmodelle (OECD 1982), die Jahresmittelwerte zugrunde legen, ist der Belauer See als ein durch Phosphor limitierter See zu betrachten. Berücksichtigt man die zahlreiche Kritik an den Grenzwerten dieser Modelle, so steigt die Möglichkeit einer Stickstoff-Limitierung, und eine eindeutige Aussage zugunsten eines der beiden Elemente ist kaum mehr möglich. Bei höherer zeitlicher Auflösung der Betrachtungen zur Produktionslimitierung zeigt sich ein im Jahresverlauf wechselndes Bild: Während im Winter Licht als die knappste Ressource

angesehen werden muß, stellt sich mit der Diatomeenblüte im Frühjahr eine Limitierung durch Silizium ein. Diese wird von einer Verknappung des Phosphors und des Lichtes begleitet, die in einzelnen Jahren im Mangel vorhanden sein können. Nach dem Klarwasserstadium, welches durch intensives Grazing von Daphnien über mehrere Wochen aufrechterhalten wird, stellt sich im Sommer eine mehrmonatige Phase ein, bei der von einer Wechsellimitierung durch Stickstoff und Phosphor ausgegangen werden kann. Diese Abfolge ist nicht ungewöhnlich und wird weitgehend durch das PEG-Modell, welches in pragmatischer Weise Aspekte der ressourcen-orientierten 'bottom up'-Theorie mit 'top down'-Ansätzen koppelt, wiedergegeben. Lediglich dem Stickstoff wird im Belauer See eine generell höhere Bedeutung als üblich beigemessen und eine zeitweilige Silizium-Limitierung kann als gesichert angesehen werden.

Man könnte anhand der Ergebnisse vom Belauer See zu dem Schluß kommen, daß die Ressourcen-Theorie nach TILMAN (1982), wie meist angenommen, grundlegend geeignet ist, um die Produktion und Artenzusammensetzung in einem See zu erklären. In der Theorie wird angenommen, daß die Produktion durch Nährstoffe und Licht limitiert wird und der Wettbewerb um diese Ressourcen die Artenzusammensetzung bestimmt und Triebfeder der saisonalen Sukzession ist. Diese Theorie hat unbestritten wesentlich zum Verständnis einiger Prozesse im See beigetragen und wird bei klar definierten Rahmenbedingungen, vor allem in Laborversuchen, überzeugend belegt. Dennoch existieren Kritiker (HARRIS 1986), die eine Ressourcenlimitierung, bis auf Sonderfälle, ausschließen und Zweifel haben, daß sich beispielsweise die Artenzusammensetzung und die verschiedenen Aspekte der saisonalen Sukzession erklären lassen. Welche Einschätzung kommt der Wahrheit näher? Ist eine Synthese möglich?

In den vergangenen Jahren wurden neben den Ressourcen zunehmend andere Parameter als Steuergrößen der Produktion und Artenzusammensetzung erwogen. Die Erweiterung und Verallgemeinerung der 'top down'-Ansätze in der Theorie der trophischen Kaskaden stellt Wechselwirkungen innerhalb der Biozönose und dessen Struktur in den Vordergrund. Durch diese Theorie soll ein Großteil der beim Zusammenhang zwischen Phosphor und Chlorophyll erkennbaren Varianz zwischen Seen erklärt werden können. Die Auswirkungen der Biozönose auf das Phytoplankton und den Stoffhaushalt in eutrophen Seen, wie dem Belauer See, sind dabei generell weit weniger bedeutend als in oligotrophen Seen (HARRIS 1994). In eutrophen Seen macht das vom Zooplankton leicht freßbare kleine Picoplankton gegenüber dem größeren Netzplankton nur einen relativ geringen Anteil aus. Zur Erklärung der Phytoplanktodynamik im Jahresverlauf innerhalb des Belauer Sees tragen 'top down'-Ansätze, abgesehen vom Klarwasserstadium, deshalb nur wenig bei. Dennoch kann der Einfluß der Biozönose auf das Recycling von Nährstoffen und damit deren Verfügbarkeit erheblich sein.

Physikalische Effekte, wie die Stratifikation und deren Dynamik oder windinduzierte Turbulenz, die von externen Steuergrößen abhängen, sind in großem Maße für die Variabilität der beobachteten saisonalen Entwicklung im See verantwortlich; aber nicht nur hierfür. Diese Steuergrößen verursachen eine Vielfalt an Prozessen mit höchst unterschiedlichem Zeitscale. Ob sich eine intensive Algenblüte im Frühjahr entwickelt, hängt zwar von der Ressourcenverfügbarkeit ab, diese wird aber wiederum durch das Einsetzen der Schichtung determiniert. Das Einsetzen der Schichtung hängt nicht nur von dem längerfristigen Witterungsverlauf während der letzten Wintermonate ab, sondern ebenso von zufälligen, kurzfristigen Effekten, wie der aktuellen Kombination aus Windgeschwindigkeit und -richtung. Die Intensität der Frühjahrsblüte wird also letztendlich durch physikalische Prozesse determiniert.

Physikalische Prozesse, vor allem die durch Wind induzierten Prozesse, sind nicht nur während dieser Zeit für die Entwicklung der Artenzusammensetzung mitverantwortlich, sondern sorgen auch

im Sommer für sich vielfach ändernde Lebensbedingungen. Daraus resultieren Ungleichgewichtszustände und eine Verschiebung der Artenzusammensetzung, die die saisonale Sukzession stark überlagert. Es deutet sich an, daß gerade in eutrophen Seen, in denen im Vergleich zu oligotrophen Gewässern Nährstoffe und auch biozönotische Interaktionen eine weniger wichtige Rolle spielen, physikalische Prozesse eine besondere Bedeutung für Produktion, Artenzusammensetzung und Sukzession besitzen. Das bedeutet vereinfachend, daß die intra- und interannuelle Entwicklung im Belauer See stark von unvorhersagbaren, zufälligen, sich zeitlich überlagernden Prozessen geprägt wird. Die Ressourcen-Theorie scheint damit nur sehr eingeschränkt, vor allem auf die hochsommerliche Entwicklung, anwendbar. Doch auch das kann bezweifelt werden.

Es wurde deutlich, daß Nährstoffkonzentrationen keinen ausreichenden Indikator für eine Limitierungssituation darstellen. Es ist notwendig, die externe und interne Nachlieferungsrate für Nährstoffe zu berücksichtigen. Zudem ist das Ökosystem in der Lage, bei einer Verknappung des Nährstoffangebots, diese durch beschleunigten Turnover verfügbar zu machen. Doch all diese Möglichkeiten sind begrenzt und können eine Limitierung durch einzelne Nährstoffe zwar aufschieben, letztendlich aber wohl nicht vermeiden.

Reicht die Flexibilität und Anpassungsfähigkeit der Lebensgemeinschaft im See aus, um eine Limitierung durch ein Element so lange hinauszuschieben bis andere Ressourcen limitierend werden? Haben wir es also, vor allem im Hochsommer, in dem Ressourcen eine wesentliche Rolle spielen, mit einer gleichzeitigen Limitierung durch unterschiedliche Ressourcen oder sogar mit einer ständigen Wechsellimitierung zu tun? Wenn dies zutrifft, warum ist dies nicht ohne weiteres erkennbar?

Der Unterschied der Ergebnisse, der sich bezüglich der Limitierung des Belauer Sees zwischen den Regressionsmodellen und der jahreszeitlich differenzierten Betrachtungsweise ergibt, macht deutlich, daß das Ergebnis je nach der zeitlichen Betrachtungsebene sehr unterschiedlich sein kann. Die Ergebnisse der auf Jahresmittelwerten basierenden Regressionen spiegeln die zeitliche Betrachtungsebene der empirischen Untersuchungen wider. Diese erfassen mit den zugrundeliegenden, aggregierten, mittleren Meßdaten auch nur längerfristig ablaufende Prozesse. Vergleicht man die Nährelemente C, N und P, so wird deutlich, daß Veränderungen der Phosphorkonzentrationen nur langfristig ausgeglichen werden können, da es keine bedeutenden internen Quellen für dieses Element gibt. Einem Stickstoffmangel kann die Lebensgemeinschaft mittelfristig entgehen, da sie durch die N-Fixierung die Atmosphäre als Pool nutzen kann. Ein Stickstoffmangel ist deshalb weniger offensichtlich. Kohlenstoff kann in Form des CO₂ sogar innerhalb kürzester Zeit direkt aus der Atmosphäre nachgeliefert werden.

Untersuchungen mit einem weiten Meßintervall, dazu zählen im See schon wöchentliche bis 14-tägige Messungen, werden also vor allem die Effekte, die durch Konzentrationsänderungen beim Phosphor entstehen, erfassen, wie es auch der Fall ist. Untersuchungen mit extrem kurzen Meßintervallen würden vermutlich zeigen, daß beispielsweise C, N und P im Hochsommer im raschen, kaum erkennbaren Wechsel, also scheinbar gleichzeitig limitierend auf die Reproduktionsraten wirken. Dabei wird die maximale Biomasse, das 'standing crop', durch das Element mit der relativ zum Bedarf geringsten Nachlieferung, also durch Phosphor limitiert.

RHEE & GOTHAM (1980, S. 486) machten, als frühe Anwender der gerade aufkommenden Ressourcen-Hypothesen und im Glauben, die Limitierung mit diesem Ansatz vollständig erklären zu können, folgende Aussage: "recent studies have shown that there is no multiple nutrient limitation for phytoplankton growth." Die vollständige Ressourcen-Theorie nach TILMAN (1982) stellt diese Aussage bereits wieder in Frage und erlaubt die gleichzeitige Limitierung durch verschiedene

Ressourcen. Allerdings geht sie davon aus, daß nur verschiedene Arten gleichzeitig durch unterschiedliche Ressourcen limitiert werden können. Die von mir angenommene, scheinbar gleichzeitige, intermittierende Limitierung durch sich überlagernde, die Verfügbarkeit verschiedener Ressourcen determinierende Prozesse mit unterschiedlichem Zeitscale ist mit der klassischen Ressourcen-Theorie grundsätzlich nicht beschreibbar, da es sich um eine zeitunabhängige Gleichgewichtstheorie handelt. Dennoch zeigen die zahlreichen Publikationen, daß die Ressourcen-Theorie unter bestimmten Rahmenbedingungen ein sehr nützliches Erklärungswerkzeug darstellen kann. Der Schlüssel für die Erweiterung in Richtung einer allgemeingültigen Theorie ist die Berücksichtigung der Zeitabhängigkeit von Prozessen und Wechselwirkungen. Ist es realistisch eine solche Theorie zu fordern?

Im vergangenen Jahrzehnt hat ein erheblicher Erkenntniszuwachs bezüglich der Steuergrößen der Produktion, Artenzusammensetzung und Sukzession stattgefunden: Zwischen den Elementen des Nahrungsnetzes und unterschiedlichen trophischen Ebenen bestehen zahlreiche Wechselwirkungen und Rückkopplungsmechanismen; die Möglichkeiten einzelner Arten, auf geänderte Randbedingungen zu reagieren, sind außerordentlich vielfältig, wodurch sich die Beschreibung der Konkurrenz der Arten erschwert; die Bedeutung zeitlicher und räumlicher Heterogenität spielt, ebenso wie zufällige Effekte, eine erhebliche Rolle, Probleme wie die Nachlieferung von Nährstoffen, direkte und indirekte Effekte einer Vielzahl an Spurenelementen und die Bedeutung des 'Gedächtnisses' von Systemelementen (HENDRY & MCGLADE 1995) sind zudem weitgehend unbekannt. Insgesamt wurde die außerordentliche Komplexität und Individualität limnischer Systeme noch deutlicher.

Die Einschätzung von HARRIS (1986), der die Artenzusammensetzung und Artenverschiebung für nicht erklärbar hält und damit im Widerspruch zur Ressourcen-Theorie steht, wird durch die zunehmende Bedeutung der Katastrophen- (JONES & WALTERS 1976, LOEHLE 1989) und vor allem der Chaos-Theorie (DOEBELI 1993, DOVERI et al. 1993, HASTINGS et al. 1993, ELLNER & TURCHIN 1995, JØRGENSEN 1995) in ökologischen Arbeiten allgemein, aber auch in limnischen Untersuchungen, deutlich gestärkt. Mir scheint die Entwicklung einer umfassenden und allgemeingültigen Theorie und letztendlich eines Modells zur Erklärung der Artenzusammensetzung und ihrer saisonalen Sukzession aufgrund der Komplexität nicht möglich. Aber selbst wenn ein solches Modell möglich wäre, würde es aufgrund der Zufälligkeit und des breiten zeitlichen Spektrums vieler Prozesse weder insgesamt validierbar sein, noch für die differenzierte Prognose von Entwicklungen im Ökosystem See verwendet werden können. Auf die hier angerissene Problematik wird noch zurückzukommen sein.

Die Frage, ob die Limitierung der Primärproduktion ein gelöstes Problem darstellt, muß eindeutig mit 'nein' beantwortet werden. Die Diskussion in diesem gesamten Kapitel zeigt, daß mit dem zunehmenden Wissen der letzten Jahre selbst traditionelle limnologische Lehrmeinungen zu diesem Thema in Frage gestellt werden müssen. Allgemeingültige, einfache Antworten sind kaum noch möglich, da nicht nur dem gestiegenen Bewußtsein um die Komplexität der Prozesse sowie deren räumlicher und zeitlicher Charakteristik in limnischen Systemen Rechnung getragen werden muß, sondern zudem der Betrachtungsscale eine entscheidende Rolle spielt.

Besonders das Phytoplankton in eutrophen Seen, wie dem Belauer See, wird offensichtlich weit mehr durch raumzeitlich hochvariable, physikalische Prozesse gesteuert, als 'top down', durch biotische Wechselwirkungen. Physikalische Prozesse beeinflussen die Verfügbarkeit von Nährstoffen und anderen Ressourcen und damit die 'bottom up' Steuermechanismen maßgeblich. Die Frage nach der Limitierung der Primärproduktion macht die Notwendigkeit der in den nächsten Kapiteln folgenden Betrachtungen zur zeitlichen Variabilität und räumlichen Heterogenität von Prozessen deutlich.

4.4 Zeitliche Variabilitäten: Ursachen, Bedeutung und Konsequenzen

In den vorangegangenen Kapiteln wurde deutlich, daß biotische und abiotische Größen ständigen zeitlichen Veränderungen unterliegen. Jede Größe zeigt dabei eine typische eigenständige Charakteristik, die in der Regel gleichzeitig durch verschiedene Steuergrößen beeinflusst wird. Die sehr unterschiedlichen zeitlichen Veränderungen einzelner Parameter machen aus einem See einen komplexen, zeitlich höchst variablen Lebensraum.

Im vergangenen Jahrzehnt ist das Bewußtsein um die Bedeutung und die Problematik der zeitlichen Variabilität für ökologische Untersuchungen stark gestiegen. Es wurde deutlich, daß die ausgeprägte zeitliche Charakteristik von Prozessen ein ganz wesentliches Merkmal des Ökosystems darstellt. Die internen Prozesse in Seen werden vielfach durch externe Steuergrößen mit häufig extremer Variabilität ausgelöst und kontrolliert. Heftige, plötzliche Einflüsse können auch als Störung wirken und die Struktur sowie die Lebensbedingungen im See innerhalb kürzester Zeit grundlegend verändern.

Die Abhängigkeit der beobachteten zeitlichen Variabilitäten und Störungen von der Dauer und zeitlichen Auflösung der Messungen, also dem Untersuchungsmaßstab oder Scale und hat in den vergangenen Jahren zu zahlreichen Publikationen geführt (KOLASA & ROLLO 1991, SCHNEIDER 1994, FISHER 1994, PLATT & SATHYENDRANATH 1994). Es wurde deutlich, daß der Widerspruch in manchen klassischen Untersuchungen sowie Probleme bei generalisierenden Syntheseversuchen (vgl. Kap. 4.3.5.) wesentlich auf unterschiedliche, nicht vergleichbare Untersuchungsscales zurückzuführen sind (ALLEN & HOEKSTRA 1991, SCHNEIDER 1994). Viele Autoren sehen deshalb in der Einbeziehung von Variabilitäten und in der Berücksichtigung der Scale-Problematik in die Analysen einen wesentlichen Schlüssel zum tiefgehenden Verständnis von Ökosystemen (ARMESTO et al. 1991, BARRY & DAYTON 1991, NAEEM & COLWELL 1991, ANDERSON & BATTARBEE 1994a, DAYTON 1994, DENMAN 1994, NEILL 1994) sowie eine Basis für den Fortschritt ökologischer Theorie (DOWNING 1991, KEDDY 1991, O'NEILL et al. 1991). Die praktische Akzeptanz der Scale-Problematik ist, verglichen mit seiner prognostizierten Bedeutung, allerdings eher gering (LOEHLE 1991). Dieses läßt sich ganz wesentlich auf die bis zum heutigen Tage bestehenden terminologischen Unschärfen zurückführen (MCINTOSH 1991).

4.4.1 Begriffsbestimmung: Variabilität, Heterogenität und Störungen

Traditionell wird unter Heterogenität eine Zusammensetzung von Teilen verschiedener Art und unter Variabilität eine unterschiedliche Merkmalsausprägung einer Variablen verstanden. Diesen Definitionen zufolge bezieht sich Heterogenität auf räumliche Aspekte, während Variabilität bevorzugt bei zeitlicher Betrachtung verwendet wird. Diese Unterscheidung zwischen Variabilität und Heterogenität ist jedoch nicht so eindeutig wie man zunächst denken könnte. In neuerer Literatur wird die Definition der Variabilität deshalb auf den Begriff der Heterogenität übertragen. Temporale Heterogenität und zeitliche Variabilität werden dadurch gleichbedeutend und bezeichnen unterschiedliche Merkmalsausprägungen einer Variablen zu verschiedenen Zeitpunkten. Diese Gleichsetzung erfordert dann allerdings die Unterscheidung zwischen temporaler und räumlicher Heterogenität. Beide Begriffe sind zwar formal gleich, aber nicht äquivalent wie die Ausführungen in KOLASA & ROLLO (1991) zeigen.

Die zeitliche Variabilität einer Größe läßt sich in einen konstanten Basiswert, eine stetige Veränderung, eine periodische Komponente und eine rein stochastische oder zufällige Komponente zerlegen. Der Beobachtungszeitraum und die zeitliche Auflösung der Untersuchungen, also der zeitliche

Betrachtungsmaßstab oder der temporale Scale (CHESSON 1991), bestimmen dabei sehr wesentlich welchem dieser Variabilitätstypen ein Prozeß zugeordnet wird. Eine Jahresperiodik wird beispielsweise nur als solche erkennbar, wenn der Beobachtungszeitraum wenigstens ein Jahr beträgt und die zeitliche Auflösung der Messungen innerhalb des Jahres ausreichend ist, um die Regelmäßigkeit der zeitlichen Veränderungen des Parameters innerhalb des Jahres erkennbar zu machen. Ein anderes Beispiel stellen langfristige periodische Klimaveränderungen dar, deren Periodizität bei Messungen über wenige Jahre nicht erkennbar ist. Sie erscheinen bestenfalls als stetige Veränderung oder, bei noch kürzerem Betrachtungszeitraum, sogar als konstanter Basiswert.

Ein Begriff der häufig im Zusammenhang mit zeitlichen Variabilitäten auftaucht ist der der Störung. Der sehr allgemeinen Definition von WHITE & PICKETT (1985) folgend, bezeichnet eine Störung ein diskretes Ereignis im Zeitablauf, welches das Ökosystem oder Teile des Systems nachhaltig beeinflusst. Es wird hier darauf verzichtet eine Störung in Relation zur Normalität zu definieren. Ob eine Störung vorliegt oder nicht hängt wesentlich von dem betrachteten Objekt ab. Für eine Alge stellt beispielsweise der Nährstoffschub der durch das Exkret eines Zooplankters in der direkten Nachbarschaft ausgelöst wird, eine plötzliche, massive Veränderung des Lebensraums, also eine Störung, dar. Für einen vorbeischwimmenden Fisch ist diese Störung dagegen gar nicht wahrnehmbar und ohne Bedeutung. Störungen sind deshalb relativ und vom Betrachtungsscale abhängig.

4.4.2 Sind Zufälle Ursachen der interannuellen Variabilität ?

Die Darstellung der klimatischen Situation zwischen 1989 und 1994 (Kap. 2.5) hat gezeigt, daß die Jahre, mit Ausnahme von 1993, deutlich wärmer waren, als es dem langjährigen Mittel entspricht. Zwischen den einzelnen Monaten bzw. den Jahreszeiten der einzelnen Jahre zeigen sich allerdings erhebliche klimatische Unterschiede. Klimatische Größen, Witterungs- und Wetterbedingungen beeinflussen die in Seen ablaufenden Prozesse maßgeblich. Dies geschieht zum größten Teil indirekt, indem die hydrophysikalischen Rahmenbedingungen verändert werden (vgl. Kap. 3.3.1). Hierbei spielt der wesentlich durch die Strahlungsbilanz des Sees induzierte Jahresgang der thermischen Schichtung, der durch Windwirkung modifiziert wird, eine zentrale Rolle (Kapitel 3.4.1).

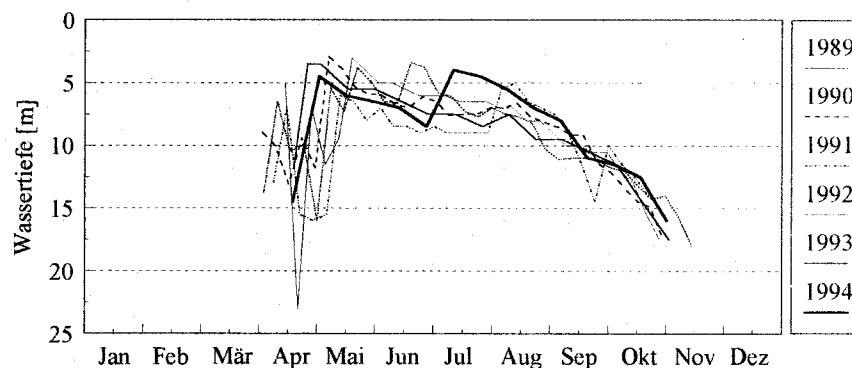


Abb. 4.4.1: Tiefenlage der Thermokline im zentralen Belauer See zwischen 1989 und 1994. Die Kurven verbinden die Tiefen mit den höchsten vertikalen Temperaturgradienten. Als Mindestgradienten im Frühjahr und Herbst werden $0,3 \text{ } ^\circ\text{C/m}$ angenommen. Die Kurven basieren auf wöchentlichen Messungen in 1 m Tiefenintervallen.

Abb. 4.4.1 verdeutlicht die extreme Variabilität des Einsetzens und der Tiefenlage der thermischen Schichtung im Frühjahr. Die Tieferlegung der Thermokline im Herbst zeigt in allen Jahren einen sehr ähnlichen Verlauf. Die Auflösung der Thermokline vollzieht sich in der Regel Anfang

November variiert hierbei aber um wenige Wochen. Ich gehe in bezug auf die Erklärung der interannuellen Variabilitäten im Belauer See deshalb von der Hypothese aus, daß die starken interannuellen Variabilitäten der Stoffkonzentrationen und der Algensukzession zu jeder Jahreszeit ursächlich auf die Variabilität der thermischen Schichtung zurückzuführen sind. Diese wird in entscheidenden Phasen durch zufällige Ereignisse geprägt. Somit sind auch die interannuellen Variabilitäten der Stoffkonzentrationen und der Algensukzession in großem Maße zufällig und nicht vorhersagbar.

Als Schlüsselprozesse sollen im folgenden zwei Aspekte dargelegt und diskutiert werden:

- Das Einsetzen der thermischen Schichtung, die die Intensität und den Ablauf der Frühjahrsblüte der Diatomeen bestimmt sowie
- die Stratifikationsdauer, die sich auf die Freisetzungsprozesse aus dem Sediment niederschlägt und im Hinblick auf die interne Eutrophierung entscheidend ist.

4.4.2.1 Stratifikationsbeginn und Diatomeenblüte

Die saisonale Sukzession des Phytoplanktons beginnt im Belauer See im Frühjahr mit der Bildung der Massenentwicklung der Diatomeen. Diese sind an niedrige Wassertemperaturen, hohe Turbulenz und damit geringe Lichtintensität sowie an hohe Konzentrationen der Nährstoffe Phosphor und Silizium, welches für die Schalenbildung erforderlich ist, angepaßt (WILLEN 1991, LANDMESSER 1993).

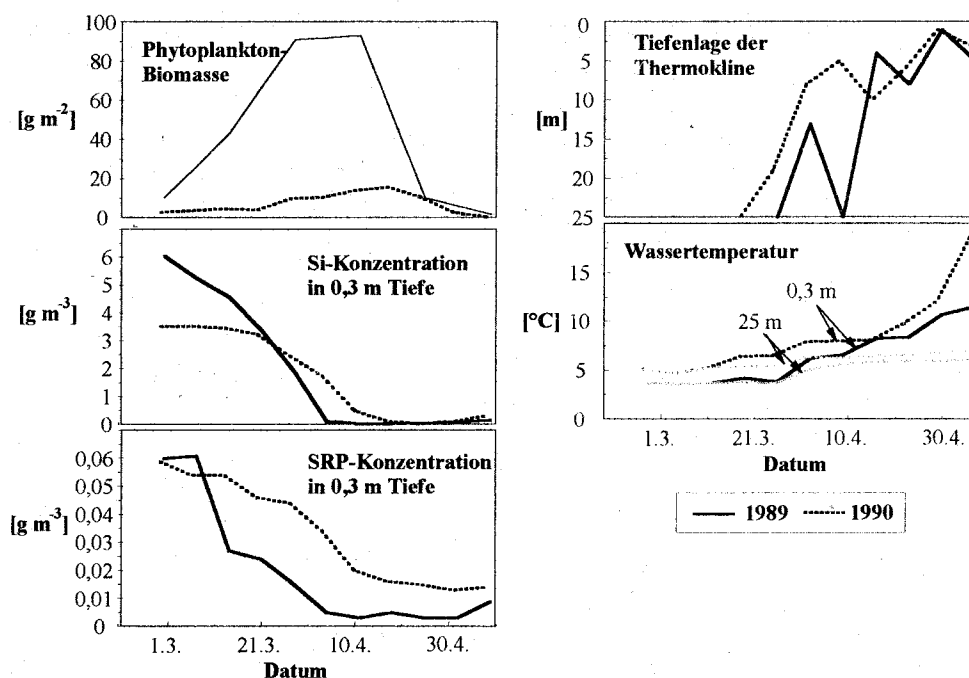


Abb. 4.4.2: Vergleich der Jahre 1989 und 1990 bezüglich der Frühjahrsblüte der Diatomeen und ihrer Steuergrößen im zentralen Belauer See.

Das Auftreten der Diatomeenblüte zeigt zwischen 1989 und 1992 eine hohe zeitliche Konstanz (vgl. Abb. 3.3.4). In allen Jahren wird das Maximum Anfang April erreicht. Jahre mit sehr warmen Wintern, wie es 1990 der Fall war, begünstigen ein frühes Einsetzen einer zunächst schwach ausgeprägten thermischen Schichtung Anfang April. In kälteren Jahren tritt eine Schichtung dagegen erst

ein bis zwei Wochen später auf. Der Schichtungsbeginn kann dadurch in einigen Jahren mit dem Diatomeenmaximum zusammenfallen oder in anderen Jahren nach der Diatomeenblüte auftreten. Für die Intensität dieser Algenblüte ergeben sich erhebliche Konsequenzen, wie der Vergleich der Jahre 1989 und 1990 veranschaulicht (Abb. 4.4.2).

Die erste Diatomeenblüte hat 1989 in 0,5 m Wassertiefe zu Biomassekonzentrationen von etwa 15 g/m^3 geführt. 1990 wurden dagegen nur maximal 7 g Biomasse/m^3 beobachtet. Bezogen auf die Biomassewerte pro m^2 Seefläche fällt der Vergleich noch drastischer aus (Abb. 4.4.2). Zu Beginn des Wachstums sind die Diatomeen nicht durch Nährstoffe limitiert. Im Laufe der Zeit zehren sie jedoch den gesamten Pool an verfügbarem gelöstem Silizium im See auf und werden durch diesen Nährstoff limitiert. Die Höhe des relevanten Silizium-Pools hängt einerseits von den Konzentrationen im See ab und andererseits von der räumlichen Verfügbarkeit. 1989 haben hohe Si-Einträge aus den vorgeschalteten Seen die Konzentrationen im Belauer See während der Wintermonate auf 6 g Si/m^3 ansteigen lassen. 1990 waren die Einträge geringer, und die Konzentrationen lagen nach dem Winter nur bei weniger als 4 g Si/m^3 . Gleichzeitig hat das frühe Einsetzen einer initialen Schichtung 1990, die durch relativ hohe winterliche Wassertemperaturen begünstigt wurde, verhindert, daß der gesamte gelöste Si-Pool für die Diatomeen zur Verfügung steht. Andererseits wurde durch die frühe Schichtung die Turbulenz auf oberflächennahe Bereiche begrenzt und die die Aufenthaltszeit der Algen in der euphotischen Zone erhöht. Andere Arten werden jedoch durch diese Bedingungen begünstigt. So zeigt sich 1990 ein deutlich erhöhter Anteil von Cryptophyceen im Frühjahrsaspekt des Nanoplanktons. Die abweichende Artenzusammensetzung und die bessere Verfügbarkeit von Licht erklärt die geringe Abweichung bezüglich der maximalen Tagesprimärproduktionsraten zwischen 1989 und 1990, trotz der 1989 wesentlich höheren Biomasse.

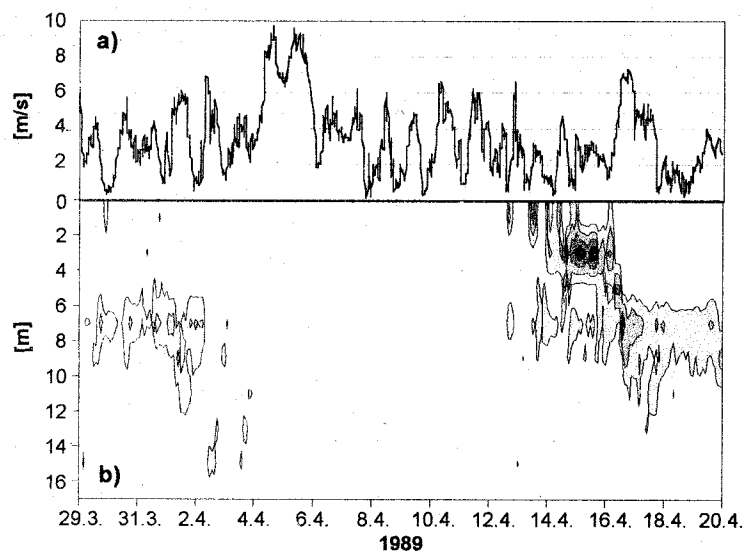


Abb. 4.4.3: a) Halbstundenmittel der Windgeschwindigkeit auf dem zentralen Belauer See in 1 m Höhe. b) Isolethendiagramm der vertikalen Temperaturgradienten ($0,4$, $0,8$ und $1,2 \text{ }^\circ\text{C/m}$) auf der Basis halbstündiger Temperaturmessungen in 12 Tiefen im zentralen Belauer See zwischen dem 29. März und dem 20. April 1989.

Abb. 4.4.3 zeigt die vertikalen thermischen Gradienten im Belauer See im Frühjahr 1989 anhand zeitlich höchauflöster Daten. Die unterschiedliche Wirkung von Einstrahlung und Windwirkung auf die Ausbildung der Thermokline zeigt sich sehr deutlich. Bei den mittleren Windgeschwindigkeiten von weniger als 6 m/s bis zum 2. April kann sich eine erste Thermokline in einer Tiefe von etwa 7 m ausbilden. Die hohen Windgeschwindigkeiten von über 9 m/s in den folgenden Tagen

sorgen für eine tiefgreifende Durchmischung und eine Aufhebung aller vertikaler Temperaturgradienten im See. Erst am 13. April kann die intensive Einstrahlung für eine erneute Ausbildung der Thermokline sorgen. Aufgrund der geringen Windgeschwindigkeiten, von im Mittel 2 m/s, etabliert sich die Thermokline während dieser Zeit nahe der Oberfläche und wird erst durch Windgeschwindigkeiten von 7 m/s in den Folgetagen in eine Tiefe von 8 m gedrängt. Die zunehmend positive Strahlungsbilanz stabilisiert die Thermokline und erlaubt später, selbst bei starken Windereignissen, keine Vollzirkulation mehr.

In den Monaten März und April zeigen die Strahlung und die Windwirkung ein ausgeglichenes Kräfteverhältnis. Diese Phase fällt zeitlich mit der Diatomeenblüte zusammen. Stabile Hochdrucklagen mit geringen Windgeschwindigkeiten, sorgen während dieser Phase für eine frühe Ausbildung einer Thermokline, während durchziehende Tiefdruckgebiete und die mit ihnen verbundenen erhöhten Windgeschwindigkeiten eine Thermoklinenbildung verhindern. Letztendlich entscheiden also einzelne zufällige Wetterereignisse sowie die mehrtägige Witterung, ob sich eine Thermokline ausbildet und damit auch maßgeblich, welche Intensität die Diatomeenblüte erreicht.

Der Winter des Jahres 1991 weist zwischen Januar und März überdurchschnittliche Lufttemperaturen und eine durchschnittliche Globalstrahlung auf (Abb. 2.5). Die Wassertemperaturen liegen während dieser Zeit aber unter dem Durchschnitt der Jahre 1988 bis 1994. Erst am 9. April zeigt sich unterhalb einer Tiefe von 13 m eine schwache Thermokline mit Gradienten von maximal 0,6 °C/m. Die Thermoklinenbildung fällt in die Phase der abklingenden, sehr intensiven Diatomeenblüte, die eine maximale Biomasse in 0,5 m Tiefe von über 19 g/m³ erreicht. Aufgrund der fehlenden Schichtung steht den Diatomeen, wie dies auch 1989 der Fall war, der gesamte Silizium-Vorrat des Sees zur Verfügung. Gleiches gilt für 1993 (Kap. 2.4.1), wo die sonst regelmäßig Ende März einsetzende Diatomeenblüte bereits zwischen Januar und Februar stattfindet, als an eine Schichtung noch nicht zu denken ist.

Die Jahre 1992 und 1994 bilden Ausnahmen (Kap. 2.4.1). Trotz spät einsetzender Schichtung zeigt sich 1992 nur eine schwach ausgeprägte Frühjahrsblüte. Bereits im Dezember 1991 hat eine Diatomeenentwicklung eingesetzt und bis in den Januar angehalten. Als Folge hiervon setzte die Zehrung des im See vorhandenen Siliziums auch bereits im Winter ein und reduzierte die Konzentrationen bis Mitte März 1992 auf 0,9 g/m³. Mitte März 1991 betrug, im Vergleich hierzu, die Si-Konzentration 4,8 g/m³ (vgl. Abb. 3.3.5). Der Si-Pool war durch die Winterblüte also weitgehend aufgezehrt und hat keine ausgeprägte Diatomeenentwicklung im Frühjahr 1992 mehr zugelassen. 1994 hält lange anhaltende Eisbedeckung die Wassertemperaturen bis Ende März unter 3 °C, wodurch sich keine starke Algenblüte und keine ausgeprägte Dominanz der Diatomeen zeigt. Die Dominanzverhältnisse im Winter werden stark durch Cryptophyceen beeinflusst. Aufgrund der Eisbedeckung liegen keine hydrochemischen Daten vor, die zur Erklärung herangezogen werden könnten.

Ein interessanter weiterer Aspekt zeigt sich in den Jahren 1991 und 1992, in denen Cryptophyceen ein ausgeprägtes, direkt an die Diatomeenblüte anschließendes, Maximum erreichen. In beiden Jahren hat sich gegen Ende der ersten Blüte eine schwache Thermokline in nur 5 m bis 7 m Wassertiefe gebildet, die in der Folgezeit jedoch noch einmal in deutlich größere Tiefe gedrängt wird. Diese Tiefenverlagerung der Thermokline schafft durch das Einmischen von nährstoffreichem Tiefenwasser kurzfristig höhere Nährstoffverfügbarkeit und eine turbulenterer Umgebung, Bedingungen die für die Entwicklung der Cryptophyceen offensichtlich günstig sind.

Die Beispiele belegen eindeutig, daß die Intensität der Diatomeenblüte im Frühjahr von der Höhe des verfügbaren Silizium-Pools abhängt. Die Höhe des zur Verfügung stehenden Silizium-Pools

hängt, sieht man von der Siliziumzehrung während winterlicher Diatomeenblüten einmal ab, vom Vorhandensein bzw. der Tiefenlage der Thermokline ab. Diese wiederum hängt von den Wetterbedingungen ab und ist damit weitgehend zufällig.

Die Intensität der Diatomeenblüte ist dadurch hochvariabel und beeinflusst die mit ihr zusammenhängenden Stoffhaushalte. Sie prägt die nachfolgende Entwicklung im See, da sie, durch Zehrung und Sedimentation, starken Einfluß auf die Phosphorkonzentrationen im See hat. Die Verfügbarkeit von Phosphor ist aber für die folgende Sukzession von ausschlaggebender Bedeutung. Die Diatomeenblüte stellt deshalb einen Schlüsselprozeß im Belauer See dar.

4.4.2.2 Stratifikationsdauer und interne Eutrophierung

Die oberflächennahen Konzentrationen eines Elementes spiegeln während der Vollzirkulation dessen Gesamtgehalt im See wider. Besonders die Phosphor-Konzentrationen zeigen während der Vollzirkulation in den verschiedenen Jahren sehr starke Unterschiede. Aufgrund der großen Bedeutung, die Phosphor für die Biomasse und Produktivität des Sees besitzt sind diese Unterschiede, die die Startbedingungen der Sukzession eines Jahres markieren, von außerordentlichem Einfluß.

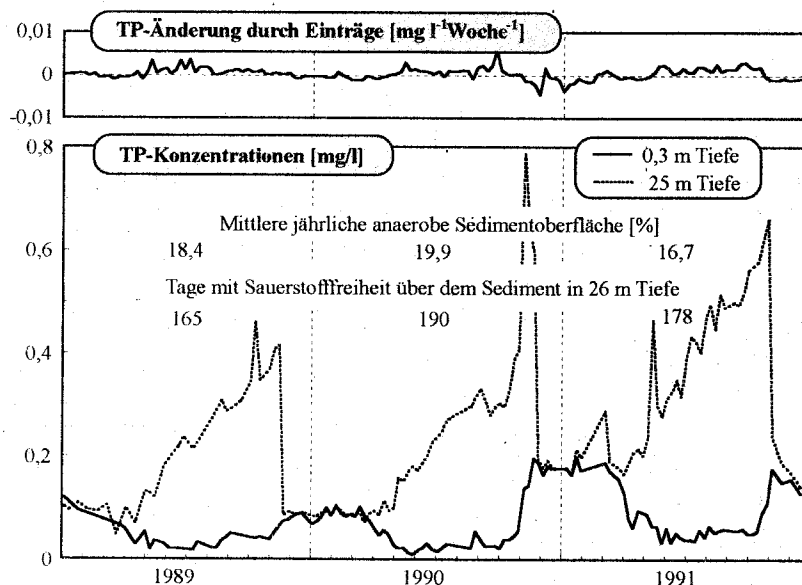


Abb. 4.4.4: Theoretische Konzentrationsveränderungen durch externe Phosphoreinträge im Epilimnion des Belauer Sees, Konzentrationsverläufe von Phosphor im Epi- und Hypolimnion des zentralen Sees zwischen 1989 und 1991 und Angaben zu Determinanten der Phosphorfreisetzung aus dem Sediment.

Abb. 4.4.4 zeigt die Konzentrationsverläufe von Phosphor (TP) im Epi- und Hypolimnion des Belauer Sees zwischen 1989 und 1991. Zwischen dem Winter 1989/90 und dem folgenden Winter zeigt sich ein ausgeprägter Anstieg der P-Konzentrationen. Der obere Teil der Abbildung zeigt die theoretisch zu beobachtenden Konzentrationsunterschiede im Epilimnion aufgrund externer Ein- und Austräge. Es wird deutlich, daß externe Ein- und Austräge keine bedeutende Rolle für die beobachteten hohen interannuellen Konzentrationsunterschiede spielen, sondern interne Prozesse hierfür verantwortlich sein müssen.

In den Kapiteln 3.6.4 und 4.2. wurde bereits die große Bedeutung der Phosphorfreisetzung unter anaeroben Bedingungen aus dem Sediment hervorgehoben. Diese wird durch einen Fluß von

Phosphor aus tiefen Sedimentbereichen erheblich verstärkt, so daß von einer internen Eutrophierung durch das Sediment gesprochen wird. Es liegt nahe, die starke Variabilität der P-Konzentrationen zwischen den Jahren durch unterschiedlich intensive Freisetzung von Phosphor aus dem Sediment zu erklären. Dies wird durch den Vergleich der P-Konzentrationen im Hypolimnion gegen Ende der Stratifikation belegt. Sowohl im Herbst 1990 als auch 1991 zeigen sich weitaus höhere P-Konzentrationen über dem Sediment als 1989 (Abb. 4.4.4). Welches sind also die Steuergrößen der Freisetzung, und wie variieren diese zwischen den Jahren?

Hohe Freisetzungsraten aus dem Sediment sind von anoxischen Bedingungen abhängig. Diese treten nur unterhalb der Thermokline, also im Hypolimnion auf. Das Hypolimnion zeigt sein maximales Volumen im Juli und wird in der Folgezeit durch die Erosion der Thermokline immer weiter eingengt, bis im Spätherbst Vollzirkulation einsetzt (Abb. 3.4.1). Der aus dem Sediment freigesetzte Phosphor akkumuliert sich also nicht ausschließlich im Hypolimnion, sondern wird ständig bei der Tieferlegung der Thermokline ins Epilimnion eingemischt. Um die Gesamtmenge des aus dem Sediment freigesetzten Phosphors zu erfassen, ist eine Bilanzierung der vertikalen Phosphorflüsse von Termin zu Termin notwendig. Dies ist für 1991 vorgenommen worden (Abb. 3.6.12), indem der See in 5 volumengleiche Schichten unterteilt wurde und die Flüsse zwischen den einzelnen Schichten in 4-wöchigen Intervallen berechnet wurden. Die räumliche und zeitliche Datendichte bedingt einige einschränkende Randbedingungen. Für Abb. 3.6.12 beispielsweise die Annahme, daß eine P-Freisetzung nur aus Wassertiefen unterhalb von 11,6 m freigesetzt wird. Dieses Verfahren ist deshalb für den hier vorzunehmenden Vergleich einzelner Jahre unpraktikabel, weshalb nach einfacheren Indikatoren für die Freisetzung gesucht wurde.

Sowohl die Dauer der Stratifikationsphase als auch die Fläche des anoxischen Sediments, die aussagekräftiger als das mittlere Volumen des Hypolimnions ist und wie dieses von der Tiefenlage der Thermokline abhängt, spielen für die Freisetzung eine Rolle. In Abb. 4.4.4 sind für alle drei Jahre Angaben zur Dauer der Stratifikation und zur anoxischen Sedimentfläche angegeben. Tatsächlich zeigt 1990, als das Jahr mit dem größten Anstieg der P-Gehalte im See, sowohl eine erheblich längere Stratifikationsdauer als auch eine größere anoxische Sedimentfläche im Jahresmittel. Daraus resultiert eine höhere Freisetzung von Phosphor aus dem Sediment, die zu erhöhten Konzentrationen am Ende des Jahres während der Vollzirkulation führt.

Die Stratifikationsdauer und die Tiefenlage der Thermokline erklären die beobachteten Konzentrationsveränderungen weitestgehend. Sowohl 1989, vor allem aber 1990 steigen der Gesamtgehalt an Phosphor im See auch nach dem Einsetzen der Vollzirkulation noch über einige Wochen hinweg leicht an. Möglicherweise sorgt die mit dem Einsetzen der Vollzirkulation zunehmende Resuspension von Sediment für diesen leichten Anstieg. Diese Frage kann erst durch den Einsatz dreidimensionaler Strömungs- und Resuspensionsmodelle abschließend geklärt werden.

Im Jahre 1991 zeigt sich ebenfalls, ähnlich wie 1990, eine starke Zunahme der P-Konzentrationen im Hypolimnion während des Jahres. Anders als 1990 steigt die Konzentration nach dem Einsetzen der Vollzirkulation nicht weiter an, sondern sinkt wieder ab. Die Ursache hierfür ist die schon erwähnte unerwartete und ungewöhnliche winterliche Algenblüte, bei der Phosphor in den Algen festgelegt und nach dem Absterben der Algen sedimentiert wird. Durch die oxische Oberfläche des Sedimentes wird der sedimentierte Phosphor zu dieser Zeit nicht wieder aus dem Sediment freigesetzt.

Die Dauer der Schichtungsperiode hängt einerseits vom Zeitpunkt des Einsetzens der Stratifikation und andererseits vom Beginn der herbstlichen Vollzirkulation ab. Beide Termine werden, wie schon im vorangehenden Kapitel geschildert wurde, wesentlich von zufälligen Ereignissen, wie den

Wetterbedingungen während der sensitiven Phasen im März/April sowie im November geprägt und determinieren die Dauer der Freisetzung von Phosphor aus dem Sediment. Eine drastische Modifikation erhalten diese Abhängigkeiten von winterlichen Algenblüten, die zu einer verstärkten Fixierung von P im Sediment führen. Die winterlichen Algenblüten werden also nicht durch die Phosphorkonzentrationen beeinflusst, sondern, ganz im Gegenteil: die Algenblüten bestimmen die spätwinterlichen Phosphorkonzentrationen.

Da für die Freisetzung von Phosphor nicht nur die Dauer der Schichtungsphase, sondern auch die Tiefenlage der Thermokline wesentlich ist, spielen auch die Witterungsbedingungen während des Sommers eine Rolle. Das Einsetzen der Schichtung wird zudem durch die Wassertemperaturen im März/April beeinflusst, die ein Resultat der winterlichen Witterung darstellen. Der sehr warme Winter 89/90 (Abb. 3.3.2) hat beispielsweise zu relativ hohen Wassertemperaturen im Februar und März geführt und das sehr frühe Einsetzen der Schichtung begünstigt.

4.4.3 Effekte langfristiger klimatischer Änderungen

Das vorangegangene Kapitel hat gezeigt, daß in einigen kurzen Phasen während eines Jahres Schlüsselprozesse ablaufen, die sehr stark wetter- und damit zufallsbedingt sind, aber gleichzeitig wesentlich für die Entwicklung und Variabilität des biotischen und abiotischen Stoffhaushalts sind. Gleichzeitig wurde aber auch darauf hingewiesen, daß der Witterungsverlauf während des ganzen Jahres bedeutend für die interanuellen Variabilitäten des Stoffhaushaltes sind. Bei im gesamten Jahresverlauf erhöhten Wassertemperaturen, verlängert sich beispielsweise die Dauer der Schichtungsperiode und sorgt für die angesprochene erhöhte Freisetzung von Phosphor aus dem Sediment.

Die sechs Untersuchungsjahre weichen deutlich vom langjährigen klimatischen Mittelwert ab (Kap. 3.3.1 und 2.5). Es stellt sich die Frage, ob dies schon auf Auswirkungen der globalen klimatischen Änderungen zurückzuführen ist und welche mögliche Auswirkungen diese auf den Stoffhaushalt sowie dessen zeitlicher Variabilität im Belauer See besitzen.

Die Analyse der klimatischen Daten sowie der physikalischen, chemischen und biologischen Messungen im Heiligensee in Berlin zwischen 1975 und 1995 betiteln ADRIAN et al. (1995) mit: 'Evidence for effects of climatic change on the dynamics of eutrophied lake ecosystems'. Zwischen 1975 und 1992 wurde im Heiligensee eine signifikante Erhöhung der Wassertemperatur, der Sauerstoffsättigung, der Chlorophyll-Konzentrationen sowie ein Anstieg der Phosphorkonzentrationen im Hypolimnion beobachtet. Gleichzeitig sank die mittlere Sichttiefe. Die entscheidende Veränderung begann 1988/1989. Die folgenden milden Winter führten zu hohen winterlichen Chlorophyll-Konzentrationen und die Schichtungsperiode setzte 1-3 Wochen früher als üblich ein. Auch ADRIAN et al. (1995) führen den Anstieg der hypolimnischen Phosphorkonzentrationen auf die Verlängerung der Schichtungsphase zurück und erklären zwischen 69 % und 46 % der Variation der Frühjahrsblüten mit den veränderten Phosphorkonzentrationen.

Für den Belauer See liegen keine langfristigen Daten zu den Jahresgängen von Parametern vor, deshalb ist ein Vergleich mit dem Heiligensee zur Einschätzung der Untersuchungsjahre wertvoll. Betrachtet man die langfristige Entwicklung des Einsetzens und der Dauer der thermischen Schichtung im Heiligensee, so zeigt sich für 1989 bis 1992 eine Zunahme der Schichtungsdauer um etwa 25 Tage und eine etwa 20 Tage früher einsetzende Schichtung. Beides gegenüber den Mittelwerten zwischen 1975 und 1988. Auf den Belauer See übertragen heißt das, daß die klimatische, hydrochemische, -physikalischen und -biologische Situation der Untersuchungsjahre 1989 bis 1994 nicht als typisch angesehen werden kann.

Einige der am Heiligensee gewonnenen Ergebnisse, wie die zu den Auswirkungen verlängerter Schichtungsphasen, stimmen mit denen vom Belauer See überein. Die Dominanzverhältnisse beim Phytoplankton im Frühjahr unterschieden sich allerdings erheblich und eine Limitierung der Frühjahrblüte durch Phosphor, wie dies im Heiligensee der Fall ist, kann für den Belauer See nicht angenommen werden. Die interannuellen Variabilitäten der winterlichen Phosphor-Konzentrationen sowie der Diatomeenblüte im Frühjahr sind im Belauer See deutlich größer. Dieses liegt wesentlich in der unterschiedlichen Morphometrie der Seen begründet. Der Heiligensee besitzt lediglich etwa 30 % der Fläche des Belauer Sees, eine maximale Tiefe von 9,5 m und eine mittlere Tiefe von 5,9 m. Durch die geringere mittlere Tiefe ist der Anteil des sommerlichen Hypolimnions am Gesamtvolumen des Sees weit geringer und damit auch die vom Hypolimnion ausgehenden Effekte

Die Folge von überdurchschnittlich warmen Jahren weicht signifikant vom langjährigen Mittel ab und kann nicht durch Zufälligkeit erklärt werden. Auf der anderen Seite zeigen die Jahre nach 1994, daß die warmen Winter ohne Eisbedeckung damit nicht zur Regel geworden sind. Die Auswirkungen der globalen Klimaänderungen sind dahingehend zu deuten, daß neben einer allmählichen Tendenz zu einer Erwärmung, vor allem eine Erhöhung der klimatischen Variabilität zwischen den Jahren eintritt. Hierfür sind die Untersuchungsjahre ein gutes Beispiel.

Nach dem Zukunfts-Szenario A ("business as usual") von HOUGHTON et al. (1990) und den darauf aufbauenden Simulationen von CUBASCH et al. (1992) wird innerhalb der kommenden 50 Jahre eine mittlere Erwärmung der Atmosphäre von 1,7 °C bis 2,6 °C und eine Verdopplung des CO₂-Partialdrucks von 0,00033 atm auf 0,00066 atm erwartet. Für den anorganischen Kohlenstoffkreislauf einschließlich der Calcitfällung ergeben sich aufgrund der vielfachen Abhängigkeiten von der Wassertemperatur und vom CO₂-Partialdruck der Atmosphäre erhebliche Konsequenzen. Wie in Kapitel 3.6.4.2 ausgeführt stellt die Calcitfällung einen quantitativ bedeutenden Prozeß dar, der durch seinen Einfluß auf die Phosphorverfügbarkeit auch in bezug auf die Produktivität des Sees relevant ist.

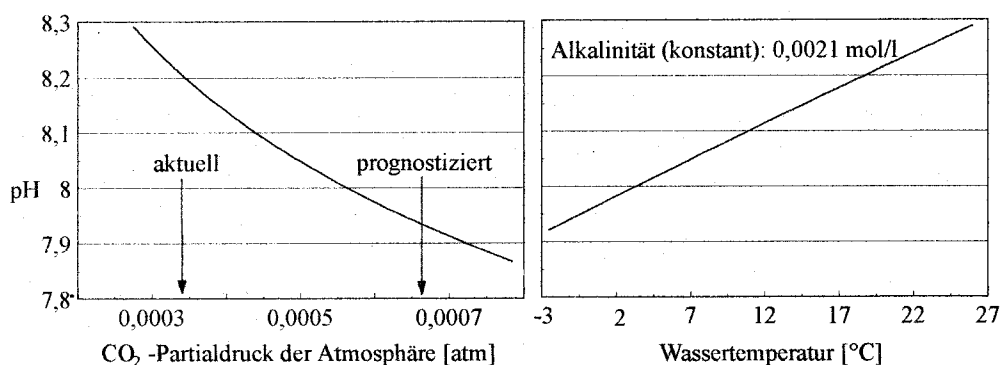


Abb. 4.4.5 Abhängigkeit des pH im Belauer See vom CO₂-Partialdruck der Atmosphäre sowie der Wassertemperatur.

Abb. 4.4.5 zeigt die Abhängigkeit des pH, der eine ganz wesentliche Steuergröße der Calcitfällung darstellt, vom CO₂-Partialdruck der Atmosphäre und von der Wassertemperatur. Im Rahmen langfristiger Betrachtungen zu den Auswirkungen klimatischer Änderungen für den See ist die Bedeutung des Anstiegs des CO₂-Partialdrucks auf den anorganischen Kohlenstoffhaushalt und die Calcitfällung größer als die des erwarteten Temperaturanstiegs, wie schon an anderer Stelle dokumentiert wurde (SCHERNEWSKI 1996). Aber auch die Wassertemperatur zeigt deutliche Auswirkungen auf den pH. Für die Betrachtung interannueller Variabilitäten zwischen 1988 und 1994 ist

die Wassertemperatur mit ihren ausgeprägten Unterschieden zwischen verschiedenen Jahren eine wichtige Steuergröße der Calcitfällung.

Die Intensität der Calcitfällung läßt sich sowohl an den Calcium-Konzentrationen (Abb. 4.4.6) als auch an der Alkalinität oder der Leitfähigkeit (Abb. 3.3.6) ablesen. Vergleicht man den Verlauf dieser Parameter in den warmen Jahren 1988 bis 1992 mit dem von 1993, so zeigt sich, daß 1993 sowohl die minimalen Werte der Leitfähigkeit als auch die der Alkalinität und der Calcium-Konzentrationen im Juli und August deutlich höher liegen als in den übrigen Jahren. Der Unterschied bei der Leitfähigkeit beträgt etwa $40 \mu\text{S}/\text{cm}$, bei der Alkalinität $0,4 \text{ mmol}/\text{l}$ und bei den Calcium-Konzentrationen im Vergleich zu 1990 und 1991 etwa $5 \text{ mg}/\text{l}$. Die Ursache hierfür ist eine etwa 20 % geringere Calcitfällung, was einer Verringerung der Fällung um 50 t CaCO_3 während der Sommermonate des Jahres 1993 entspricht. Bei einer mittleren Mitfällungsrate des Phosphors von $0,02 \%$ (vgl. Kap. 3.6.4.2) werden dem Epilimnion 10 kg P weniger entzogen und stehen dem Phytoplankton mehr zur Verfügung. Theoretisch errechnet sich eine Verringerung der Abnahme der P-Konzentration aufgrund der Calcitfällung um $2 \mu\text{g}/\text{l}$ im Epilimnion. Eine erhöhte SRP-Konzentration ist im Juli und August 1993 nicht zu beobachten (Abb. 3.3.3), wohl aber mit $60 \mu\text{g}/\text{l}$ auffällig hohe Chlorophyll-Werte (Abb. 3.3.4), die auf eine ausgeprägte Algen-Sommerblüte schließen lassen. Hierfür kann die gegenüber den Vorjahren verbesserte P-Versorgung mitverantwortlich sein.

Es stellt sich nun die Frage nach der Ursache für die verringerte Calcitfällung. Kann die 1993 gegenüber den Vorjahren um etwa $3 \text{ }^\circ\text{C}$ geringere Wassertemperatur im Juli und August hierfür verantwortlich sein? Der pH ist während der Sommermonate des Jahres 1993 mit $8,7$ um etwa $0,3$ erheblich geringer als in den Jahren 1989 bis 1991 (Abb. 3.3.6), und das, obwohl sich im Juli und August eine deutliche Algenblüte zeigt, die durch den ständigen Entzug von CO_2 den pH steigert.

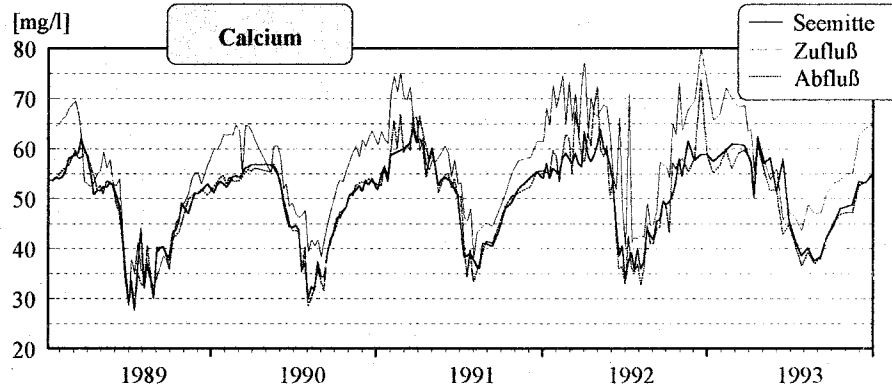


Abb. 4.4.6: Verlauf der Calcium-Konzentrationen im zentralen Belauer See sowie dem Zu- und Abfluß zwischen 1989 und 1993 in einer Wassertiefe von $0,3 \text{ m}$.

Eine verringerte Produktion im Juli und August 1993 muß also nicht die Ursache für den geringeren pH und die geringere Calcitfällung sein. Eine um $3 \text{ }^\circ\text{C}$ verringerte Wassertemperatur senkt den pH bei konstanter Alkalinität nur um etwa $0,05$ (Abb. 4.4.5) und erklärt nur einen Teil. Allerdings verändert sich die Alkalinität mit der Temperatur, da die Gaslöslichkeit von CO_2 im Wasser steigt und damit auch die übrigen Komponenten des Carbonatsystems beeinflusst werden. Bei $20 \text{ }^\circ\text{C}$ lösen sich bei einem Druck von 1 atm reiner Gasatmosphäre $1690 \text{ mg CO}_2/\text{l}$. Bei $17 \text{ }^\circ\text{C}$ lösen sich bereits 11% CO_2 mehr im Wasser. Die 1993 deutlich verringerte Temperatur kann also als Ursache für die verringerte Calcitfällung angesehen werden, zumal noch zahlreiche weitere Teilprozesse eine Temperaturabhängigkeit zeigen.

Das Beispiel der Calcitfällung verdeutlicht die komplexen Abhängigkeiten im See und die Überlagerung und Wechselwirkung von Prozessen. Der Vergleich der Jahre zeigt, daß in warmen Jahren mit hohen sommerlichen Wassertemperaturen die Calcitfällung intensiver ist als in Jahren mit vergleichsweise niedrigen Wassertemperaturen. Damit ist auch die Mitfällung von Phosphor höher, und die Limitierung der Biomasse durch das Mangellement Phosphor wird verschärft. In warmen Jahren ist also die Selbstreinigungsfähigkeit des Sees erhöht.

In bezug auf die Auswirkungen einer klimatische Erwärmung kann zudem festgehalten werden, daß die dadurch verursachten warmen Winter eine frühe Schichtung begünstigen und tendenziell zu weniger intensiven Algenblüten im Frühjahr führen. Dieser Effekt wirkt erniedrigend auf die mittlere jährliche Biomasse und Produktion des Sees. Sollten allerdings die im Belauer See in einigen Jahren (91/92, 92/93 und 94/95) zu beobachtenden winterlichen Algenblüten, die sich nicht direkt auf die Wassertemperaturen oder die Nährstoffversorgung zurückführen lassen, zur Regel werden, wäre ein Anstieg der mittleren jährlichen Biomasse und der Produktion des Sees die Folge.

Geht man davon aus, daß die Schichtungsdauer durch die erwarteten klimatischen Veränderungen verlängert wird und gleichzeitig die Wahrscheinlichkeit winterlicher Algenblüten steigt, so zeigen sich hier zwei entgegengesetzt auf den Phosphorhaushalt wirkende Prozesse, die eine Prognose der zukünftigen Seentwicklung kaum möglich machen.

4.4.4 Beziehungen zwischen Variabilität und Produktivität

Die in REINERS (1983) dokumentierte theoretische Abhängigkeit zwischen der Frequenz von Störungen und der Produktivität von Waldökosystemen läßt sich im wesentlichen auch auf limnische Systeme übertragen (Abb. 4.4.7). Für diese Übertragung wurden höhere als die von LANDMESSER (1993) im Belauer See gefundenen Wachstumsraten des Phytoplanktons zugrundegelegt, da die tatsächlich gefundenen Raten durch Konkurrenz, Grazingdruck und Ressourcenmangel negativ beeinflusst sind. Sowohl die Werte für die maximale Primärproduktion als auch der Verlauf in Abhängigkeit von der Zeit hängen von zahlreichen Einflußgrößen ab, vor allem von der zugrundegelegten dominanten Algenart. Die Abbildung 4.4.7 kann also nur als stark vereinfachte Darstellung in realistischer Produktions- und Zeitdimension angesehen werden.

Nach einer starken initialen Störung zeigt sich eine Phase exponentieller Produktion, die vermutlich nach etwa 10 Tagen eine abnehmende Veränderungsrate annimmt, nach 3 Wochen ein Maximum bildet und sich nach etwa 4 Wochen auf einem etwas niedrigeren Produktionsniveau stabilisiert. Die Stabilisierung auf einem niedrigeren Produktionsniveau hängt unter anderem mit einem höheren Anteil an Detritus zusammen, der die Lichtverhältnisse negativ beeinflusst. Durch seltene Störungen kann die mittlere Gesamtproduktion des Systems höher sein als im stabilen Zustand. Mit steigender Häufigkeit von Störungen sinkt die Produktion jedoch ab. Dieser Zusammenhang ist in Abbildung 4.4.8 noch einmal dargestellt und zusätzlich die Beziehung zwischen der mittleren Biomasse und der Frequenz der Störungen.

Die dargestellte Wirkung der Frequenz von Störungen auf die Produktivität eines Sees ist einleuchtend, aber für die Analyse der Wirkung von Störungen auf natürliche Systeme kaum geeignet. Es wird von Störungen extremer Intensität und kürzester Dauer, die alle Determinanten des Lebensraums gleichzeitig betreffen, und von einer nach jeder Störung unveränderten Folgeentwicklung ausgegangen. Die Beispiele von Störungen im Belauer See zeigen jedoch, daß viele Ereignisse nur einige wenige Determinanten des Lebensraums betreffen, wie etwa starke Stoffeinträge durch Deposition, die lediglich die Konzentrationen des Nährstoffs Stickstoff drastisch verändern. Problematisch ist weiterhin die Annahme, daß die Störungsfrequenz keine Auswirkung auf die

Entwicklung zwischen den Ereignissen hat. In der Realität wird sich die Artenzusammensetzung und damit die Produktionseigenschaft der Lebensgemeinschaft an die Störungsfrequenz anpassen.

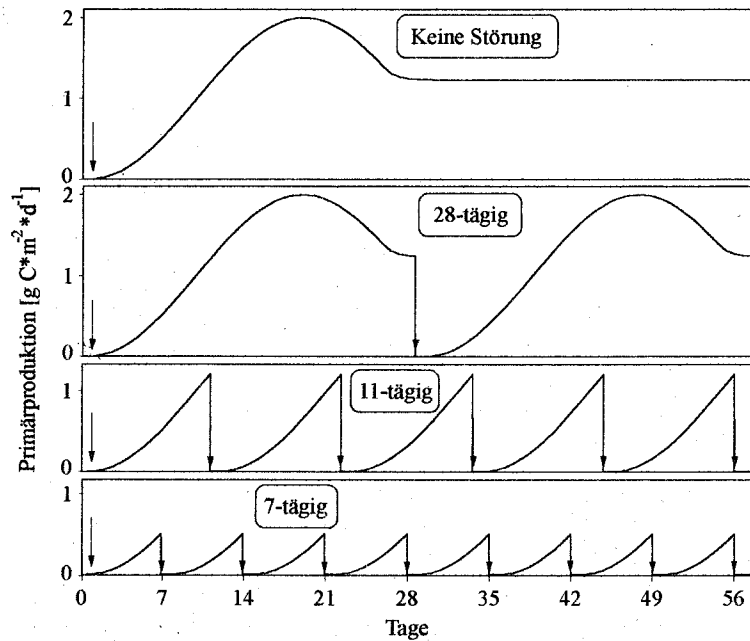


Abb. 4.4.7: Abhängigkeit zwischen der Primärproduktion eines Sees und starken periodischen Störungen nach 28, 11 und 7 Tagen.

Die im See beobachteten Störungen unterscheiden sich erheblich in Intensität und Dauer. Es ist kaum ein Ereignis denkbar, welches die Produktion völlig zum Stillstand bringt, zumal während kurzer heftiger Ereignisse die Phytomasse zu einem großen Teil erhalten bleibt und innerhalb kurzer Zeit eine erneute hohe Produktion ermöglicht, wie das Beispiel des Sturmereignisses im Belauer See verdeutlicht.

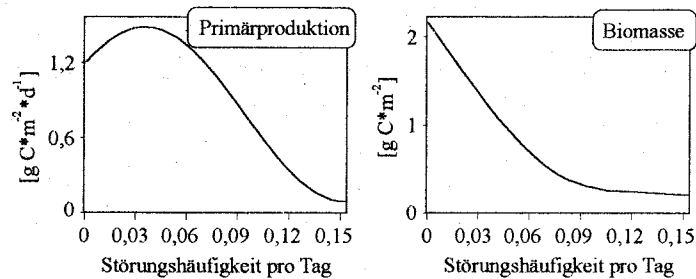


Abb. 4.4.8: Abhängigkeit zwischen der Primärproduktion bzw. der mittleren Phytoplankton-Biomasse und der Frequenz der Störungen (in Anlehnung an REINERS 1983)

Abb. 4.4.9 zeigt die eine mögliche Abhängigkeit zwischen der Primärproduktion und mäßigen Störungen im See. Die dargestellten Zusammenhänge sind für die Analyse der Verhältnisse in natürlichen Systemen wie dem Belauer See aufgrund der zahlreichen Vereinfachungen eher wenig aussagekräftig und kaum praktisch überprüfbar. Trotzdem sind sie wertvoll, da sich wesentliche Aussagen daraus ableiten: Störungen müssen die Produktion von Systemen nicht senken, sondern können die mittlere Gesamtproduktion durchaus erhöhen. Diese Feststellung wird beispielsweise

auch durch Ergebnisse aus terrestrischen Ökosystemen bestätigt: Die Feuchtwiesen am Ufer des Belauer Sees zeigen bei regelmäßigem Schnitt, was einer extremen Störung im See gleichkommt, eine höhere Produktion als Wiesen deren Entwicklung unbeeinflusst bleibt (SCHRAUTZER mündl. Mittlg.).

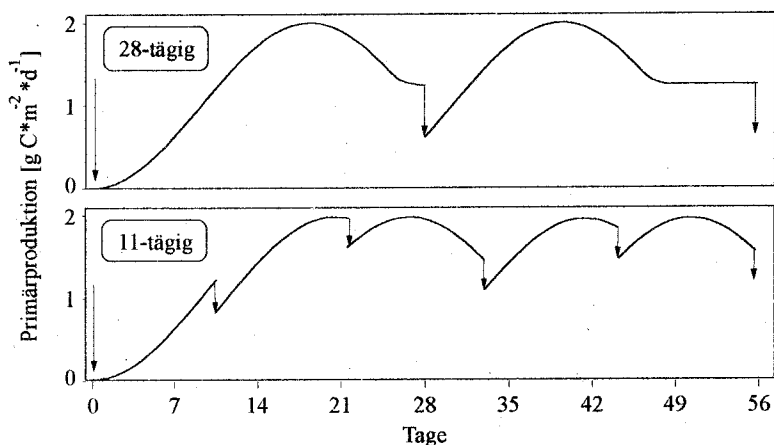


Abb. 4.4.9: Abhängigkeit zwischen der Primärproduktion eines Sees und mäßigen periodischen Störungen nach jeweils 28 und 11 Tagen.

Sowohl periodische als auch zufällige Störungsereignisse können eine Produktionserhöhung bewirken, wobei die Intensität der Störung eine wesentliche Rolle spielt. Niederfrequente starke Störungen können den gleichen produktionsfördernden Effekt besitzen wie höherfrequente weniger intensive Störungen (Abb. 4.4.9).

4.4.5 Beziehungen zwischen Trophie, Variabilität und Scale

RAFFAELLI et al. (1994) bezeichnen physikalische Prozesse als Architekten temporaler und räumlicher Heterogenitäten in aquatischen Ökosystemen. Betrachtet man die Ergebnisse vom Belauer See und die Ausführungen in REYNOLDS (1994), so ist man geneigt, dieser Feststellung in bezug auf die zeitlichen Variabilitäten zuzustimmen. Meteorologische Größen erzeugen ein weites Spektrum an periodischen und zufälligen Variabilitäten. Bei den periodischen Veränderungen im See dominiert der Jahresgang. Direkt oder indirekt durch den Jahresgang der Strahlung ausgelöst, zeigen sowohl physikalische, chemische als auch biologische Parameter eine annuelle Periodik. Erwartungsgemäß spiegeln sich auch der Tagesgang der Strahlung und der dadurch verursachte Tagesgang der Windgeschwindigkeit, der vor allem während der Sommermonate zu beobachten ist, im See wider. Nicht nur die Wassertemperatur oder die Turbulenz zeigen eine entsprechende Periodizität, sondern auch hydrochemische und biologische Größen.

Neben der bekannten Jahres- (Kap. 3.4) und Tagesdynamik sind, vor allem während des Winterhalbjahres und weniger ausgeprägt auch im Sommer, 7- bis 10-tägige Periodizitäten bei der Windgeschwindigkeit festzustellen (Kap. 3.5.1). Diese sind auf mehrere, nacheinander durchziehende Tiefdruckgebiete zurückzuführen. Die damit verbundenen Kalt- und Warmfronten führen zu plötzlichen Wetteränderungen, die sich auf den See als periodische Störung auswirken. Bei höherer zeitlicher Auflösung der Betrachtungen werden andere Prozesse, vor allem mit Tagesperiodizität deutlich (Kap. 3.5.2), wie der durch den Tagesgang der Windgeschwindigkeit induzierte Tagesgang der Turbulenz oder der Nährstoffeintrag durch nächtliche, vertikale Konvektion.

Ein in seiner Intensität sehr seltenes Beispiel einer zufälligen Störung stellt der orkanartige Sturm Ende August 1989 dar (Kap. 3.5.3). Innerhalb von Minuten führen Oberflächenwellen, interne Seiches und starke Strömungen zu einer grundlegenden Änderung der thermischen und hydrochemischen Situation im See und schaffen damit einen für die Organismen stark veränderten Lebensraum. Aber auch zeitlich variable Stoffeinträge können als Störung auf den See wirken. Extreme Niederschlagsereignisse können durch die mit ihnen zusammenhängenden Stoffeinträge, die z.T. bis über 3 kg N/ha innerhalb weniger Stunden erreichen (Kap. 3.5.4), ebenfalls zu plötzlichen, deutlichen Veränderungen einzelner Determinanten des Lebensraums See führen. Eine weitere, teilweise sehr drastische Quelle für plötzliche und vielfältige Störungen des Sees stellt der Mensch dar. Der Ausfall der Kläranlage in Bornhöved und die damit verbundenen, über Monate anhaltenden, hohen Stoffeinträge in den See geben nur ein Beispiel hierfür (Kap. 3.5.5). Alles zusammen betrachtet, ergibt sich eine kaum überschaubare Vielfalt an zeitlich überlagerten, den See beeinflussenden Prozessen und Störungen, die in Abb. 4.4.10 angedeutet sind.

Abbildung 4.4.10 verdeutlicht weiterhin, daß es von der Auflösung und Dauer der Beobachtung abhängt, ob ein Prozeß als konstant, sich stetig verändernd oder als periodisch erkannt wird. In jedem Betrachtungsscale dominieren unterschiedliche Prozesse mit abweichender zeitlicher Charakteristik, die den See vermutlich in jedem Betrachtungsscale zu einem Ungleichgewichtssystem machen. Bei manchen Einflußgrößen, z.B. der Windgeschwindigkeit deutet sich eine hierarchische Ordnung bezüglich Amplitude und Frequenz an: Niederfrequente Prozesse weisen eine hohe Amplitude auf, wohingegen mit zunehmender Frequenz die Amplitude sinkt. Was in diesem Zusammenhang aber herausgehoben werden muß, ist die enorme Bedeutung von kurzfristigen, zufälligen Prozessen mit teilweise außerordentlich hoher Intensität.

Zweifellos stellen physikalische Prozesse und die hierfür verantwortlichen, meist meteorologischen Steuergrößen einen zentralen Faktor für alle Arten zeitlicher Variabilitäten dar. Auch sind sie wesentlich für hydrochemische und biologische Variabilitäten, angefangen bei Tagesgängen bis hin zur Jahresperiodik, verantwortlich. Bei genauerer Betrachtung stellt sich aber die Frage, inwieweit die starken interannuellen Variabilitäten und vor allem deren von See zu See höchst unterschiedliche Ausprägung (KÜMMERLIN 1991, ADRIAN et al. 1995, BERMAN et al. 1995, ELSER et al. 1995) vom Zustand des Sees selbst abhängt. Auf die Bedeutung morphometrischer Parameter für den Zustand eines Sees und deren Einfluß auf physikalische Prozesse wurde bereits eingegangen. Sehr interessant ist darüberhinaus aber auch die Beziehung zwischen dem trophischen Zustand eines Gewässers und der interannuellen Variabilität limnischer Größen.

Nährstoff- und produktionsarme oligotrophe Gewässer zeigen in der Regel eine weit geringere zeitliche Variabilität von Prozessen als eutrophe Systeme. Das heißt, die im eutrophen Belauer See beobachtete, ausgeprägte interannuelle Variabilität, beispielsweise der Biomasse oder der Algenzusammensetzung, ist absolut gesehen hoch. Unter Berücksichtigung seines eutrophen Zustands könnte sie jedoch als normal anzusehen sein. HARRIS (1994) erklärt dieses Phänomen folgendermaßen: Oligotrophe Systeme zeichnen sich durch rasche und effiziente Umsatz- und Regenerationsprozesse im direkten Lebensumfeld, also dem Epilimnion aus. Interaktionen im Nahrungsnetz, wie z.B. der Microbial Loop oder Grazing, spielen eine bedeutende Rolle. Durch kurzgeschlossene schnelle Umsätze zeigen solche Systeme eine geringe Veränderung der Zustandsvariablen im Zeitablauf und damit eine geringe temporale Heterogenität.

Ganz anders eutrophe Systeme, in denen mit der Sedimentation hohe Stoffverluste aus der produktiven Zone auftreten und in denen die Produktion nur durch Nachlieferung aus dem Hypolimnion, dem Sediment oder durch externe Inputs aufrechterhalten werden kann. Durch die große Bedeutung dieser langfristigeren und weiträumigeren Prozesse und die damit zusammenhängende geringere

Abhängigkeit zwischen den Zustandsvariablen im Epilimnion, wie den Elementen der Nahrungskette oder den Nährstoffkonzentrationen, kann die zeitliche Variabilität von Prozessen und Variablen in eutrophen Systemen erheblich höher sein als in oligotrophen Systemen. Dieser Erklärungsansatz kann die im Belauer See beobachteten starken Variabilitäten durchaus bis zu einem gewissen Grad erklären. Er stellt eine grundsätzliche Ergänzung zu den Ergebnissen der Kapitel 4.4.2 dar.

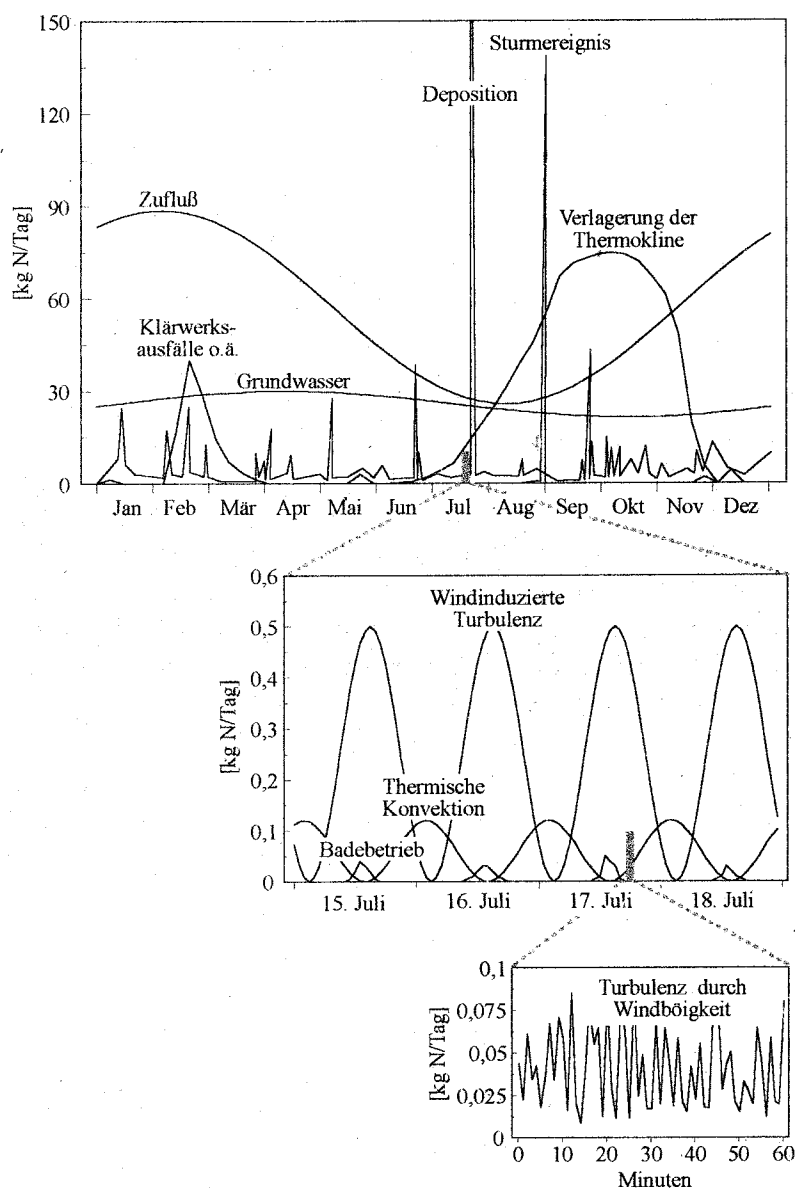


Abb. 4.4.10: Generalisierte und vereinfachte Darstellung der zeitlichen Variabilität und Intensität einiger Prozesse im Hinblick auf den Stickstoffeintrag in den Belauer See bzw. das sommerliche Epilimnion des Sees bei unterschiedlicher zeitlicher Auflösung der Betrachtung.

Die Chl.-Konzentrationen sind in eutrophen Seen insgesamt weniger durch Nährstoffe bestimmt als in oligotrophen und hypertrophen Seen. In einigen Seen sind den Untersuchungen von SEIP & GOLDSTEIN (1994) zufolge 30 % der interannuellen Variabilität von Chlorophyll auf andere Faktoren als die Nährstoffkonzentrationen zurückzuführen. Ein Ergebnis, das auch durch die Untersuchungen von STAUFFER (1991) bestätigt wird. Interessant ist die besondere Variabilität der Steuergrößen in eutrophen Seen und deren Eigenheiten. Stärker als oligotrophe und hypertrophe Seen scheinen

eutrophe Seen sehr unterschiedliche stabile Zustände aufzuweisen, zwischen denen gewechselt werden kann. LYCHE (1990) veranschaulicht den Übergang vom oligotrophen zum eutrophen Zustand als einen Prozeß, der in der Mitte der Handfläche beginnt (oligotropher Zustand) und beim mesotrophen Zustand den äußeren Bereich der Handfläche erreicht. Schließlich setzt sich die Bewegung in die einzelnen Finger fort (eutropher Zustand). SEIP et al. (1992b) vervollständigen das Bild, indem sie die Konvergenz, die hin zum hypertrophen Zustand stattfindet, durch die zweite Hand veranschaulichen, deren Handmitte durch die Finger der ersten Hand berührt wird.

Die Feststellung, daß eutrophe Seen eine höhere zeitliche Variabilität zeigen als oligotrophe Seen, gilt als gesichert. Hierbei muß jedoch berücksichtigt werden, daß sich limnologische Erfahrungen aus Untersuchungen mit einem eng begrenzten räumlichen und zeitlichen Scale ableiten. Die zeitliche Auflösung liegt dabei zwischen mehreren Tagen und Wochen mit einer Betrachtungsdauer von maximal wenigen Jahren. Die schnell und kleinräumig ablaufenden Prozesse in oligotrophen Gewässern werden deshalb vielfach nicht erfaßt. Die sehr viel langsameren Prozesse in eutrophen Systemen, die zudem weiträumige Verknüpfungen und Abhängigkeiten zeigen, entsprechen dagegen weit besser der in Untersuchungen üblichen zeitlichen und räumlichen Betrachtungsebene. Der Beobachtungsscale entspricht also dem natürlichen Scale der Prozesse, wodurch deren Variabilität offensichtlich und analysierbar wird.

Führt man die Überlegungen von HARRIS (1994) fort und überträgt sie auf die Situation im Belauer See, so heißt das, daß die hohe interannuelle Variabilität eutropher Systeme daher resultiert, daß manche Prozesse nicht innerhalb eines Jahres abgeschlossen sind und sich dadurch keine annuell, jeweils zum Jahresende wiederkehrende Situation einstellt. Ein Beispiel stellt die Rücklösung von Phosphor aus dem Sediment dar. Entscheidend für die Freisetzung ist die Schichtungsdauer, die maßgeblich durch Zufälle geprägt wird. Je länger die thermische Schichtung im Belauer See anhält, desto größer ist die Freisetzung von Phosphor und umso höher sind die winterlichen P-Konzentrationen. Hierdurch werden die Produktionsbedingungen des Folgejahres maßgeblich festgelegt. Der Prozeß der P-Freisetzung ist nicht innerhalb eines Sommerhalbjahres abgeschlossen, sondern würde sich unter anhaltender Schichtung noch über Jahre in abnehmender Intensität fortsetzen, wenn nicht die im Spätherbst einsetzende Vollzirkulation dem ein Ende bereiten würde. Die klimatische Jahresperiodik zwingt die Prozesse im See in eine Jahresrhythmik. Die zeitliche Variabilität der Dauer der Phosphorfreisetzung zwischen den einzelnen Jahren ergibt sich maßgeblich durch die geschilderten wetterbedingten Zufälligkeiten.

Die besondere Bedeutung des zeitlichen Maßstabs von Prozessen wurde mehrfach deutlich. Die Intensität oder Amplitude eines Prozesses ist tendenziell abhängig von dessen Maßstab und nimmt meist mit zunehmender Dauer bzw. abnehmender Frequenz des Prozesses zu. Die Jahresperiodik dominiert beispielsweise bei allen Parametern gegenüber der Tagesperiodik, und mit der 10-tägigen Periodik der Windgeschwindigkeit sind im Mittel stärkere Geschwindigkeitswechsel verbunden als mit dem Tagesgang. Auf der anderen Seite spielen sich zahlreiche hydrochemische und biologische Prozesse innerhalb von Tagen bis Monaten und teilweise Jahren ab, also in einem Scale, der dem von sehr prägenden meteorologischen Steuergrößen und ausgelösten physikalischen Prozessen, wie der Periodizität des Windes oder dem Verlauf der thermischen Schichtung, entspricht. Das heißt, die in eutrophen Gewässern langsamer und weiträumig vernetzter ablaufenden Prozesse werden weit stärker durch gewässerphysikalische Prozesse beeinflusst. Sie sind sowohl zufälligen und periodischen kurzfristigen Störungen ausgesetzt als auch durch längerfristige physikalische und hydrochemische Variabilitäten geprägt. Sie unterliegen damit einem breiteren Spektrum möglicher externer und interner Störungen.

Eutrophe Seen unterliegen nicht nur verstärkt physikalischen Prozessen, sondern werden auch stärker als oligotrophe Seen durch die Dynamik und Periodizitäten anderer externer Größen, wie der Nährstofffracht in Zuflüssen und dem Einzugsgebiet beeinflusst. Periodische Variabilitäten sind besonders dann wirkungsvoll und prägend, wenn die Periode eines limnischen Prozesses mit dem der externen Störung übereinstimmt. Nach HARRIS (1994) werden Planktongemeinschaften vor allem durch Prozesse beeinflusst, deren zeitlicher Scale in der Größenordnung von 10 Tagen oder auch darunter (ALVAREZ COBELAS & ROJO 1994, ALVAREZ COBELAS et al. 1994) liegt. Das bedeutet, daß die aufeinanderfolgenden, durchziehenden Tiefdruckgebiete mit Periodizitäten von 7-10 Tagen deutlichen Einfluß nicht nur auf die Produktion sondern auch auf die Artenzusammensetzung des Belauer Sees ausüben müßten.

Die Ergebnisse zeigen, daß der Belauer See höchst unterschiedlichen periodischen und zufälligen Variabilitäten mit verschiedener Intensität unterliegt. Die komplexe Überlagerung der Einflußgrößen und die vielfachen Störungen und Beeinträchtigungen, interner Prozesse erlauben, wie auch NEILL (1994) feststellt, keine Einstellung eines längerfristigen Gleichgewichtes im See. Im Vergleich zu terrestrischen Ökosystemen stellt ein See einen zeitlich hochvariablen und in weit stärkerem Maße durch zufällige Ereignisse geprägten Lebensraum dar. Je kleiner ein Organismus ist desto schneller kann er sich aufgrund hoher Reproduktionsraten an geänderte Bedingungen anpassen (REYNOLDS 1994). Größere Organismen besitzen, wie das Beispiel der r- und K-Strategien bei Algen zeigt, Vorteile in einer ungestörten Umgebung, in der die Konkurrenzfähigkeit ausschlaggebend ist. Die Variabilität des Lebensraums beeinflusst damit die Größe von Organismen. Dies ist eine Erklärung dafür, warum im See im Frühjahr, unter wechselhaften, turbulenten Bedingungen, kleine Algenarten dominieren und im Spätsommer, während stabilerer Phasen, größere Arten vorherrschen. Die Variabilität des Lebensraums ist aber auch eine Erklärung für den Unterschied zwischen aquatischen und terrestrischen photoautotrophen Organismen. Nur in einer relativ stabilen, langfristig weitgehend ungestörten Umwelt, wie sie viele terrestrische Systeme darstellen, können sich Pflanzen mit einer Größe von etlichen Metern entwickeln. Die Scales biologischer Prozesse scheinen also nicht zufällig mit der Periodizität von steuernden physikalischen Prozessen übereinzustimmen, sondern stellen eine Anpassung der Lebewelt an die zeitliche Variabilität des Lebensraums dar.

4.4.6 Stabilität, Resistenz und Resilienz von Seen

Die Auswirkung einer einmaligen oder periodisch wiederkehrenden Störung hängt nicht nur von ihrer Intensität, Dauer und ihrem Wirkungsspektrum ab, sondern ganz wesentlich auch von den Eigenschaften des betroffenen Ökosystems. Hierbei stehen vier, lange Zeit mit unterschiedlichen Bedeutungen belegte Begriffe im Vordergrund (u.a. HOLLING 1973, PIMM 1984, DEANGELIS et al. 1990, CARPENTER et al. 1992a): Stabilität, Resistenz, Resilienz und die Variabilität eines Systems. Stabilität kann als Überbegriff für die übrigen Bezeichnungen angesehen werden. Ein System wird als stabil bezeichnet, wenn alle Variablen eines Systems nach einer Störung zu ihrem Ausgangszustand zurückkehren. Ein System wird als lokal- oder metastabil bezeichnet, wenn dies nur nach schwachen Störungen der Fall ist. Die Resistenz gibt an, wie stark ein System auf eine Störung reagiert, und die Resilienz meint die Geschwindigkeit, mit der das System nach einer Störung seinen Ausgangszustand wieder erreicht (PIMM 1984). Zu diesem Themenkomplex existiert zahlreiche und umfangreiche Literatur. Die folgenden Ausführungen können die Problematik deshalb nur anreißen, was aufgrund der übergeordneten Bedeutung dieser Thematik notwendig ist.

Aus zahlreichen praktischen und modell-theoretischen Untersuchungen der vergangenen Jahre hat sich eine Abhängigkeit zwischen der Länge und Struktur der Nahrungskette sowie dem

Stoffhaushalt auf der einen Seite und der Stabilität, Resilienz und Resistenz eines Seeökosystems auf der anderen Seite herauskristallisiert (CARPENTER et al. 1992a). Es wurde deutlich, daß die Stabilität limnischer Biozönosen wesentlich von den Fischen (DEANGELIS et al. 1989) und dem Detritus (WETZEL 1995) abhängt. Auch im Belauer See bilden Fische und Detritus die quantitativ bedeutendsten partikulären Poolgrößen. Neben ihrer quantitativen Bedeutung sorgt vor allem die relativ geringe Umsatzgeschwindigkeit dieser Pools für eine puffernde, stabilisierende und die Resistenz des Ökosystems erhöhende Wirkung. Fische können zudem als letztes Glied der Nahrungskette eine steuernde, dämpfende Funktion auf die übrigen Glieder ausüben, wie die Untersuchungen zur Theorie der trophischen Kaskaden belegen (Kitchell & Carpenter 1993, Xi He et al. 1993). Insbesondere die Anwesenheit von herbivoren Fischen stabilisiert das Phytoplankton und erhöht dessen Resistenz gegenüber Störungen (DEANGELIS et al. 1989).

Nach PIMM & LAWTON (1977) hängt die Länge einer Nahrungskette, bzw. die Anzahl trophischer Ebenen, weniger von der Effizienz des Energietransfers zwischen diesen Ebenen oder der Produktivität des Ökosystems ab, sondern vor allem von biozönotischen Effekten. Nach Ansicht der Autoren läßt sich die in natürlichen Systemen zu beobachtende geringe Anzahl von 3 bis 4 Ebenen dadurch begründen, daß die Stabilität und Resilienz eines Systems mit zunehmender Anzahl an trophischen Ebenen abnimmt. Die Untersuchungen von DEANGELIS et al. 1990 und CARPENTER et al. (1992b) unterstützen diese Hypothese prinzipiell, verdeutlichen durch manche Ausnahmen jedoch die Komplexität der Realität. Gleiches gilt für die Feststellung, daß sich die Resilienz eines Systems bei steigendem Eintrag von Nährstoffen erhöht. Auch hier spielt die Struktur des Nahrungsnetzes eine entscheidende Rolle (DEANGELIS et al. 1989, COTTINGHAM & CARPENTER 1994). Im Belauer See könnten die vorhandenen starken externen Nährstoffeinträge also eine gegen Störungen stabilisierende Wirkung besitzen. Ob dies tatsächlich der Fall ist, ließe sich nur anhand der Struktur des Nahrungsnetzes und weiterer gezielter Untersuchungen überprüfen.

Bei konstanten externen Einträgen zeigt sich eine deutliche Tendenz zu abnehmender Resilienz mit zunehmendem internen Nährstoffrecycling (DEANGELIS et al. 1989 und CARPENTER et al. (1992a). Wie schon an anderer Stelle diskutiert, zeigen oligotrophe Seen einen höheren Nährstoff-Turnover als eutrophe Seen, bei denen externe Nährstoffquellen eine bedeutendere Rolle spielen. Oligotrophe Seen besitzen dementsprechend eine geringere Resilienz. Das ist auch plausibel, da Gewässer mit hohem Turnover nach einer Störung kaum noch in der Lage sind den Turnover so zu steigern, daß eine rasche Einstellung des Ausgangszustands erfolgen kann. Auf der anderen Seite können eutrophe Seen problemlos ihre Turnoverrate steigern, was aufgrund hoher externer Stoffeinträge in manchen Fällen aber gar nicht erforderlich ist, und dadurch den Ausgangszustand vergleichsweise schnell wieder erreichen. Der Zusammenhang zwischen Turnover und Resilienz ist so deutlich, daß die Turnoverrate sogar als Maß für die Resilienz vorgeschlagen wird (COTTINGHAM & CARPENTER 1994). Für den Belauer See kann also angenommen werden, daß er eine hohe bis sehr hohe Resilienz besitzt und damit nach einer Störung rasch in seinen Ausgangszustand zurückkehrt. Dies ist auch der Grund, weshalb selbst nach dem extremen Sturm im Spätsommer 1989 schon nach zwei Wochen keine sturmbedingten Veränderungen in der Phytoplankton-Zusammensetzung mehr festgestellt werden konnten.

In geschlossenen Systemen zeigt sich mit zunehmendem Turnover zumindest eine Zunahme der Wahrscheinlichkeit für stabile Zustände. Diese Feststellung steht im Widerspruch zu den vorangehenden Ausführungen. LOREAU (1994) wirft deshalb die Frage auf, wie geschlossene Systeme mit abnehmender Resilienz eine höhere Stabilitätswahrscheinlichkeit zeigen können. Er erklärt dies mit Einschränkungen in der Aussagefähigkeit der Modelle von DEANGELIS. Nach LOREAU (1994) variiert die Resilienz nur mit der Stoffmenge im System, hat aber keine Auswirkung auf die Struktur. Ein erhöhter Turnover soll sich dagegen direkt positiv auf die Stabilität des Systems auswirken, da

Störungen in einem geschlossenen System weniger wirkungsvoll sind. Oligotrophe Systeme wären demzufolge störungsresistenter als eutrophe Systeme. Letztere besäßen eine geringere Resistenz dafür aber eine höhere Resilienz. Dieses Beispiel zeigt, daß die Diskussion zu Stabilität, Resistenz und Resilienz von Ökosystemen noch lange nicht abgeschlossen ist. Zudem wird der Wert der auf Modellen, Theorien und Mesokosmos-Versuchen basierenden generellen, anhand stark vereinfachter Nahrungsnetze gemachten Aussagen von Empirikern immer wieder grundsätzlich in Frage gestellt (POLIS 1994).

4.5 Steuerungsmechanismen räumlicher Heterogenität und die 'Multiple Forces' Hypothese

Aus McINTOSH's (1991) historischem Abriß zum Thema ökologische Heterogenität wird deutlich, daß bereits in der zweiten Hälfte des letzten Jahrhunderts bekannt war, daß Plankton nicht homogen im See verteilt ist, sondern eng begrenzte Bereiche hoher Dichte, die sogenannten Patches, bildet. In den 40er und 50er Jahren dieses Jahrhunderts wurde man sich der Bedeutung räumlicher Heterogenität zunehmend bewußt, was seinen Niederschlag 1953 in HUTCHINSONS "concept of pattern in ecology" fand. In den folgenden Jahrzehnten mehrten sich deskriptive Untersuchungen zur räumlichen Heterogenität und der damit verbundenen Probleme bei der Probenahme und Extrapolation von Daten. Eine Problematik, die auch heute noch aktuell ist (PLATT 1975, OMORI & HAMNER 1982, PATALAS & SALKI 1993, LACROIX & LESCHER-MOUTOUÉ 1995). Seit den 80er Jahren ist die Analyse ihrer Ursachen in Abhängigkeit vom Betrachtungsmaßstab, ihre ökologische Bedeutung sowie ihre Konsequenzen für die Ökosystemtheorie im Vordergrund gerückt (DOWNING 1986, McINTOSH 1991, MILNE 1991, O'NEILL et al. 1991, PINEL-ALLOUL 1995).

Es wurde deutlich, daß räumliche Heterogenität, ähnlich wie die zeitliche Variabilität, keinen lästigen, die Interpretationen störenden, Faktor bildet und ihre Analyse und Berücksichtigung keine bloße Modeerscheinung darstellt. Heterogenität ist vielmehr eine zentrale Eigenschaft auch von limnischen Ökosystemen, ohne deren Berücksichtigung sich die Struktur der Biozönose, die Artendiversität und Entwicklung der Systeme vielfach nicht erklären läßt (HAMNER 1988, ARMESTO et al. 1991, BARRY & DAYTON 1991, NAEEM & COLWELL 1991, SCHEINER 1992, SOLOW & STEELE 1995). Diese Einschätzung hat sich jedoch nicht in allen ökologischen Arbeiten durchgesetzt. COLWELL (1984 in McINTOSH 1991) kritisiert deshalb die traditionell geprägte, von räumlicher Homogenität ausgehende, theoretische Ökologie als "cooking pot ecology" und stellt fest, daß die Realität in Ökosystemen den meisten ökologischen Theorien widerspricht.

4.5.1 Organismen-Patchiness

4.5.1.1 Vertikale Einschichtung und Bewegung

Zooplankton zeigt in vielen Seen, wie auch im Belauer See, einen tageszeitlichen Wechsel der Individuendichten. Während der Nacht zeigen sich hohe Individuendichten im Epilimnion, tagsüber dagegen in tieferen Wasserschichten. Nach LAMPERT (1992) kann davon ausgegangen werden, daß diese tägliche Vertikalwanderung des herbivoren Zooplanktons eine Reaktion auf den Fraßdruck von Fischen darstellt, die bevorzugt während des Tages im Epilimnion jagen. Diese Einschätzung wird durch die Beobachtung bestätigt, daß auch bei plötzlicher Gegenwart von Fischen ein Abtauchen des Zooplanktons stattfindet. Ein Überblick in WETZEL (1983) zeigt, daß die Abtauchtiefe bei Rotatorien bis zu 10 m und bei Crustaceen, vor allem den Daphnien, zwischen 1,5 und 50 m betragen kann. Diese Zahlen verdeutlichen nicht nur das enorme Ausmaß dieser Vertikalbewegung, sondern deuten auch an, daß die maximale Abtauchtiefe von der Größe des Zooplanktons und damit von der Eigenbeweglichkeit der Organismen abhängt. GELLER et al. (1992) beobachteten eine tageszeitliche Vertikalbewegung im Bodensee beispielsweise nur bei den großen Crustaceen, während das Mikrozooplankton, zu dem auch die Rotatorien zählen, keine Vertikalbewegung durchführte. Die Vertikalwanderung bietet zwar einen erhöhten Schutz gegen Fraß, verringert auf der anderen Seite aber auch die Möglichkeit selbst Nahrung aufzunehmen (LAMPERT 1992). Ob eine Vertikalwanderung durchgeführt wird, welches Ausmaß diese erreicht, welche Zooplankter sich daran

beteiligen und welche vertikale Strukturierung das Zooplankton letztendlich zeigt, hängt also von der speziellen Situation im Gewässer ab, wie auch das Beispiel in TISELIUS et al. (1994) zeigt.

Die unterschiedliche, tageszeitlich veränderliche vertikale Verteilung des herbivoren Zooplanktons hat erhebliche Auswirkungen auf das Phytoplankton, wie die Zusammenstellung in LAMPERT (1992) zeigt: Durch den insgesamt geringeren Grazingdruck aufgrund der Vertikalwanderung steigt die Netto-Wachstumsrate des Phytoplanktons. Durch die Vertikalwanderung wird die Selektivität beim Grazing ebenso wie die Regeneration von limitierenden Nährelementen durch das Zooplankton beeinflusst. Dies hat nicht nur Einfluß auf die Artenzusammensetzung des Phytoplanktons, sondern verändert und strukturiert auch dessen Lebensraum in der Vertikalen.

Kapitel 3.7.4.3 dokumentiert deutliche Strukturen in der vertikalen Verteilung der Algen im Belauer See. Die höchste Dichte der Dinophyceen liegt in diesem konkreten Fall an verschiedenen Stationen in unterschiedlicher Tiefe und legt nahe, daß die Algen die Fähigkeit besitzen, sich vertikal einzuschichten. In der Tat sind Flagellaten, wie die Dinophyceen, in der Lage, Vertikalbewegungen von mehreren Metern durchzuführen. Zahlreiche Algenarten sind zudem in der Lage, ihren Auftrieb zu verändern und auf diese Weise in geringerem Maße Einfluß auf ihre vertikale Position im Wasser zu nehmen (JONES & FRANCIS 1982).

Bei den Flagellaten zeigt sich eine dem Zooplankton entgegengesetzte Tendenz, mit einer Aufwärtsbewegung während des Tages und einer nächtlichen Abwärtsbewegung (JONES 1993). Die Befunde sind jedoch längs nicht so eindeutig wie beim Zooplankton, da hydrophysikalische Prozesse (HALL & VINCENT 1994), sehr geringe Schichtmächtigkeiten (LINDHOLM 1986), aber auch überlagerte biologische Prozesse die Ergebnisse vielfach verfälschen. Bei sehr hoher Auflösung der Messungen läßt sich eine vertikale Mikro-Patchiness feststellen, die vermutlich nicht durch physikalische sondern durch biologische Prozesse verursacht wird (JONES & FRANCIS 1982).

Es stellt sich die Frage, wodurch die Vertikalwanderung des Phytoplanktons und deren Einschichtung gesteuert wird und welche Vorteile sich dadurch ergeben. Phytoflagellaten werden in erster Linie durch die Vertikalgradienten des Lichtes im Wasser beeinflusst. Die Vertikalbewegung ermöglicht ihnen, sich in der Tiefe mit den für sie optimalen Lichtverhältnissen einzuschichten (JONES 1993). Jede Art besitzt dabei ihre eigene, von den äußeren Bedingungen abhängende Optimaltiefe.

Eine aktive Reaktion auf den vertikal unterschiedlichen Grazingdruck durch Zooplankter ist dagegen nicht zu beobachten. Durch die dem Zooplankton entgegengesetzte tageszeitliche Vertikalwanderung wird allerdings der Verlust durch Grazing verringert. Die Amplitude der Vertikalbewegung variiert im Jahresverlauf und steht in enger Beziehung zur Nährstoffverfügbarkeit im Epilimnion. Bei geringen Nährstoffkonzentrationen findet eine Wanderung in größere Wassertiefen mit besserem Nährstoffangebot statt. Dabei wird die untere Wanderungsgrenze vielfach durch niedrige Wassertemperaturen oder anoxische Verhältnisse festgelegt (JONES 1993). Die Amplitude der Vertikalwanderung wird beim Phytoplankton ebenso wie beim Zooplankton auch durch die Größe und Eigenbeweglichkeit der Organismen beeinflusst.

Durch eine vertikale Einschichtung kann die Wachstumsrate von Phytoplanktern durch Anpassung an die Lichtgradienten optimiert werden. Eine Vertikalwanderung erhöht nicht nur die Wachstumsrate, sondern reduziert auch die Verlustrate, da eine Wachstumslimitierung durch Nährstoffmangelzustände umgangen, Verluste durch Grazing verringert und die Gefahr von Auswaschung in Gewässern mit hohem Wasseraustausch reduziert werden können. Dichte Schichten von Phytoplankton können zudem als Filter für absinkendes Material und aufsteigende Gasblasen wirken (LINDHOLM 1992), wodurch die Lebensbedingungen für Bakterien verbessert werden. Von den bei Abbauprozessen durch Bakterien freiwerdenden Nährstoffen können auch die Algen

profitieren. Die heterogene Vertikalverteilung von Bakterien ist vor allem an hydrochemischen Gradienten orientiert (PACE & COLE 1994), wie auch die Einschichtung der nitrifizierenden und denitrifizierenden Bakterien im Belauer See belegt (Abb. 3.4.5).

Es bleibt festzuhalten, daß die Fähigkeit der Vertikalwanderung sowohl für das Zooplankton als auch für Phytoplankter entscheidende Konkurrenzvorteile mit sich bringt. Je kleiner ein Organismus ist, desto geringer ist tendenziell seine Eigenbeweglichkeit. Die Intensität der vertikalen Turbulenz in einem See hängt vor allem von Windrichtung und -geschwindigkeit ab. Aufgrund dieser Zusammenhänge sind autochthon bedingte vertikale Unterschiede der Organismendichte des Zooplanktons noch bei schwachen bis mäßigen Winden zu beobachten, während ausgeprägte Einschichtungen des Phytoplanktons auf Phasen mit sehr geringen Windgeschwindigkeiten beschränkt sind.

Dieser generelle Zusammenhang wird in der Realität allerdings sehr stark durch die individuellen Eigenschaften der Arten modifiziert. Bereits bei Windgeschwindigkeiten über 5 m/s ist die vertikale/laterale gekoppelte Zirkulation und die lokale Turbulenz so stark, daß, abgesehen vielleicht von den Daphnien, keine vertikale Strukturierung durch Phytoplankton oder Zooplankton mehr im Belauer See zu beobachten sind.

4.5.1.2 Horizontale Patchiness

Zooplankton und Organismen mit höherer Eigenbeweglichkeit, die dem Mikronekton zuzurechnen sind, zeigen analog zu größeren schwimmfähigen Lebewesen häufig eine ausgeprägte Tendenz zur Aggregation. Die Individuendichten in diesen Aggregaten können mehr als das 1000fache der mittleren Populationsdichte in Gewässern erreichen (OMORI & HAMNER 1982). Auch hier kann, wie bei Fischen, von einem Schwarmverhalten gesprochen werden, welches eine Reaktion auf Wassertemperatur, Salinitätsgradienten, Wasserbewegung, Lichtintensität, Nahrungsverfügbarkeit, Fraß und soziale Wechselwirkungen darstellt. Die Bildung von Schwärmen ist dabei vielfach von der Entwicklungsphase der Organismen abhängig bzw. auf eine bestimmte Phase im Leben beschränkt (OMORI & HAMNER 1982). Ein Beispiel hierfür bilden die sogenannten Fischschulen, die Schwärme aus Jungfischen darstellen. Diese sind stark an das Litoral als Lebensraum gebunden und für die heterogene Verteilung der Jungfische im Litoral des Belauer Sees verantwortlich (Abb. 3.7.4).

Die räumliche Heterogenität der Individuendichte des Zooplanktons übersteigt in manchen Fällen deutlich dessen zeitliche Variabilität (BETSILL & VAN DEN AVYLE (1994). Dabei ist jedoch umstritten, ob die, vor allem in großen und zergliederten Seen zu findenden räumlichen Strukturen stabil sind oder nur zeitweilig auftreten. Beide Fälle wurden mehrfach beobachtet (BETSILL & VAN DEN AVYLE 1994, LACROIX & LESCHER-MOUTOUE 1995), wobei stabile räumliche Muster durch hydrochemische und physikalische Gradienten begünstigt werden. Verschiedene Teile des Sees stellen in solch einem Fall unterschiedliche Lebensräume mit einer abweichenden Zooplanktonstruktur und Abundanz dar (CARTER et al. 1995) oder befinden sich in einem abweichenden annuellen Entwicklungsstadium. Zeitweilige räumliche Strukturen können dagegen sowohl durch physikalische, hydrochemische als auch biologische Prozesse zustande kommen. Ein typisches räumliches Phänomen stellt das küstennahe Minimum von Zooplanktern dar (VISMÁN et al. 1994).

Die räumliche Heterogenität des Zooplanktons ist artspezifisch FOLT et al. (1993) und steht in direkter Beziehung zur Fähigkeit vertikale Strukturen auszubilden (LACROIX & LESCHER-MOUTOUE 1995). Generell zeigt sich die Tendenz, daß größere Zooplankter homogener verteilt sind als kleinere Arten und daß die Variabilität mit zunehmender Dichte steigt (PINEL-ALLOUL 1995). Die Untersuchungen von JONES et al. (1995) zeigen im Falle des Loch Ness allerdings, daß die horizontale Variabilität für Algen (Flagellaten) und größere Zooplankter höher ist als die der Bakterien und kleinen

Zooplankter. Die Patchiness des Zooplanktons wird stärker autochthon geprägt als die des Phytoplanktons, und den biologischen Prozessen Fraß und Wettbewerb kommt eine zentrale Bedeutung zu (JAKOBSEN & JOHNSEN 1987, VISMAN et al. 1994). Auch die Uferflucht des Zooplanktons läßt sich als Fraßschutz auffassen (LACROIX & LESCHER-MOUTOUE 1995). Den in VISMAN et al. (1994) diskutierten Hypothesen von MAY sowie DIAMOND zufolge sollte die Heterogenität eine Zunahme mit dem Fraßdruck und eine Abnahme mit steigender Konkurrenz aufweisen.

Die räumliche Heterogenität des Zooplanktons wird 'top down' durch die Fische und 'bottom up' durch Phytoplankton als Nahrung gesteuert. Beide Steuergrößen zeigen aber selbst ausgeprägte Heterogenitäten, wie anhand der Untersuchungen im Belauer See deutlich wurde, und erzwingen so eine Zooplankton-Patchiness. Patchiness hat jedoch auch direkte Vorteile für das Zooplankton. Schwärme oder auch Patches unterliegen beispielsweise einem insgesamt geringeren Fraßdruck und weisen zumindest bei Crustaceen höhere individuelle Reproduktionsraten auf (PINEL-ALLOUL 1995). Die heterogene Zooplankton-Verteilung wird nicht nur durch die Phytoplankton-Verteilung gesteuert, sondern beeinflußt ihrerseits durch Fraß und die Freisetzung von Nährstoffen das Phytoplankton.

Mittlerweile existieren zahlreiche Untersuchungen zur Phytoplankton-Patchiness (PLATT et al. 1970, HAURY et al. 1978, OKUBO 1978, STAUFFER 1982, CAMARERO & CATALAN 1991, VERHAGEN 1994, JONES et al. 1995). Ausgeprägte kleinräumige horizontale Patchiness, wie sie im Südbecken des Belauer Sees beobachtet werden konnte, sind mir jedoch nicht bekannt. Wie ist die im Belauer See beobachtete Algen-Patchiness (Kapitel 3.7.4.3) auf diesem Hintergrund zu bewerten? Sollte laterale Organismen-Patchiness ihre Ursache in der Eigenbeweglichkeit der Organismen oder in biologischen Steuergrößen, beispielsweise eines unterschiedlichen Fraßdrucks, haben, so müßte sich dieses anhand kleinräumiger Messungen, wie denen im Südbecken des Belauer Sees, analysieren lassen. Kleinräumig horizontal variierende Lebensbedingungen auf die Algen mit unterschiedlichem Wachstum reagieren könnten (REYNOLDS 1992), sind jedenfalls zeitlich nicht stabil genug, um Patches zuzulassen.

Die das gesamte Becken des Belauer Sees umfassenden räumlichen Strukturen hydrochemischer und -biologischer Parameter sind, wie die Ergebnisse in Kapitel 3.7.4.1 zeigen, eindeutig auf windinduzierte, hydrodynamische Prozesse zurückzuführen. Die Simulation der Strömungsverhältnisse im flachen Südbecken des Belauer Sees zeigt, selbst bei extrem geringen Windgeschwindigkeiten, daß die beobachteten Algen-Strukturen ebenfalls in allen Fällen durch die laterale Wasserbewegung hervorgerufen werden (vgl. Kap. 3.7.4.3).

Sowohl bei der, den gesamten See umfassenden Zirkulation im Belauer See, als auch bei den kleinräumigen horizontalen Zirkulationen im Südbecken wird Phytoplankton passiv verdriftet und in Bereichen mit sehr geringer Strömungsgeschwindigkeit und absteigender Wasserbewegung akkumuliert. Damit es zu dieser oberflächennahen Akkumulation im Zentrum der Wirbel kommt, ist die Fähigkeit der Algen zur Vertikalbewegung erforderlich. Die Bewegungs- bzw. Auftriebsfähigkeit ist zwar nicht in der Lage den vergleichsweise hohen lateralen Strömungsgeschwindigkeiten zu widerstehen, wohl aber den weit geringeren vertikalen Wasserbewegungen. Nur durch die vertikale Auftriebs- und Schwimmfähigkeit können sich somit ausgeprägte horizontale Patches ausbilden, weshalb sich die intensivsten oberflächennahen Muster während der Massenentwicklungen von Flagellaten zeigten.

In allen Situationen, in denen eine ausgeprägte Phytoplankton-Patchiness beobachtet wurde, zeigen sich Bereiche mit minimalen Chlorophyllkonzentrationen ufernah, direkt vor dem Schilfgürtel. Es ist naheliegend dies durch biologische Faktoren, wie einen erhöhten Fraßdruck, durch Zooplankton

und Jungfische, die im Schilfgürtel Schutz suchen aber auch außerhalb fressen, zu erklären (Abb. 3.7.14). Aber auch in diesem Fall legen die Simulationen des Strömungsfeldes eine andere Erklärung nahe (Abb. 3.7.16). In allen Fällen treten die höchsten Strömungsgeschwindigkeiten nicht im freien Becken, sondern ufernah, direkt vor dem Schilfgürtel auf. Mit den erhöhten Strömungsgeschwindigkeiten ist eine erhöhte vertikale Turbulenz und damit eine Durchmischung verbunden. Die Algen scheinen in diesen Bereichen nicht in der Lage zu sein, sich vertikal oberflächennah einzuschichten, sondern werden passiv in der gesamten Wassersäule verteilt. Bei flächenhaften Messungen in 0,3 m Tiefe sind dadurch vor dem Schilfgürtel verringerte Chlorophyll-Konzentrationen zu beobachten.

Nicht einmal die kleinräumigen Strukturen im Belauer See sind durch biologische Steuergrößen verursacht. Deshalb kann angenommen werden, daß jegliche großräumigere laterale Plankton-Patchiness im Belauer See ausschließlich auf hydrodynamische Faktoren zurückzuführen ist. Ich möchte sogar noch einen Schritt weitergehen und behaupten, daß sofern die Erfassung noch kleinräumigerer Muster im Meter- bis Dezimeterbereich möglich wäre und eine entsprechende kleinräumige Strömungssimulation vorhanden wäre, sich auch dann eine Dominanz der Hydrodynamik gegenüber biologischen Steuergrößen ergeben würde. Ich bin der Überzeugung, daß manche Effekte, die bislang biotischen Wechselwirkungen zugeordnet werden, wie beispielsweise die scheinbare Uferflucht von Zooplanktern, ihren Grund ebenfalls in hydrodynamischen Prozessen haben.

Gleiches könnte für die Heterogenität der Larven und Jungfische im Litoral des Belauer Sees gelten (Abb. 3.7.3). Die sehr unterschiedliche Artenzusammensetzung wird traditionell durch verschiedene Anforderungen der einzelnen Arten an den Lebensraum erklärt. Aber auch hier kann die unterschiedliche Ausprägung der Strömungsgeschwindigkeit und -richtung, die passive Drift sowie die zwischen den Arten abweichende Schwimmfähigkeit eine entscheidende Rolle spielen. Diese Frage kann erst durch zukünftige detaillierte dreidimensionale Strömungssimulationen im Belauer See beantwortet werden.

4.5.2 'Multiple Forces' Hypothese und Scaleabhängigkeit

Die vorangehenden Ausführungen haben gezeigt, daß die Analyse des Anteils den jede Steuergröße für die räumliche Heterogenität limnischer Organismen besitzt, problematisch ist, da zahlreiche Faktoren gleichzeitig wirken und in der Regel überlagerte Strukturen zu beobachten sind (u.a. AZETSU-SCOTT & JOHNSON 1994, CARTER et al. 1995). Dieses Problem hat in bezug auf die Zooplankton-Patchiness zur 'Multiple Forces' Hypothese (PINEL-ALLOUL 1995) geführt. Hierbei wird davon ausgegangen, daß räumliche Strukturen aus überlagerten biotischen und abiotischen Steuerprozessen entstehen und deren jeweiliger Anteil vom räumlichen Betrachtungsmaßstab abhängt.

Nach PINEL-ALLOUL (1995) sind bei hoher räumlicher Auflösung vor allem biotische Prozesse für Heterogenitäten des Zooplanktons verantwortlich. Mit zunehmendem räumlichen Betrachtungsmaßstab steigt jedoch die Bedeutung abiotischer Steuergrößen (Abb. 4.5.1). In Tabelle 4.5.1 sind wesentliche abiotische und biotische Prozesse ihrem jeweiligen räumlichen Scale zugeordnet. Es wird deutlich, daß weiträumige Heterogenitäten im Hekto- bis Kiloscale (vgl. Tab. 4.5.1) von chemischen und physikalischen Prozessen dominiert werden. Zwischen Dezi- und Dekascale gewinnen dagegen biologische Prozesse an Bedeutung, was die Richtigkeit der 'Multiple Forces' Hypothese grundsätzlich belegt.

Übliche Untersuchungen bewegen sich zwischen dem Basis- und Kiloscale (Tab. 4.5.1). Die vertikale Auflösung fällt dabei meist in den Basisscale, während horizontale Untersuchungen weiträumiger angelegt und dem Hekto- bis Kiloscale zuzuordnen sind. Dadurch erklärt sich, warum in den

meisten Untersuchungen eine Dominanz abiotischer Prozesse bei der Zooplankton-Heterogenität beobachtet wird (BETSILL & VAN DEN AVYLE 1994, JONES et al. 1995, LACROIX & LESCHER-MOUTOUE 1995), bzw. die Bedeutung biologischer Prozesse nicht erkennbar ist (Visman et al. 1994). Aus einer vielfachen Überlagerung von Prozessen kann eine Homogenisierung, bzw. eine raumunabhängige Heterogenität resultieren, wie in den Variogrammen von SOLOW & STEELE (1995) zu beobachten ist. Eine geringe räumliche Heterogenität läßt nicht unbedingt auf das Fehlen strukturierender Prozesse schließen.

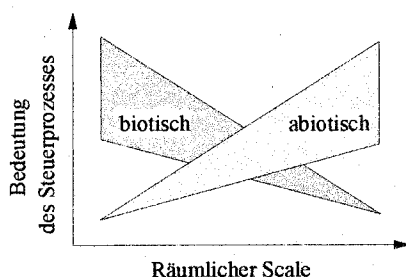


Abb. 4.5.1: Hypothetisches Modell der Beziehung zwischen dem räumlichen Probenahme-Scale und der relativen Bedeutung abiotischer und biotischer Steuerprozesse für die Zooplankton Heterogenität im aquatischen Systemen (verändert aus PINEL-ALLOUL 1995).

Die Dominanz abiotischer Prozesse für die Phytoplankton-Patchiness ist weit ausgeprägter als beim Zooplankton (STAUFFER 1982, CAMARERO & CATALAN 1991, VERHAGEN 1994, JONES et al. 1995), und biologische Prozesse treten bei den üblichen Untersuchungsscales in den Hintergrund (FOLT et al. 1993). Trotzdem weist auch das Phytoplankton ausgeprägte Heterogenitäten auf (u.a. HALL & VINCENT 1994). Überträgt man die in Abb. 4.5.1 dargestellte Abhängigkeit der für die Zooplankton-Heterogenität dominierenden Steuerprozesse auf Phytoplankton und Fische, so läßt sich die 'multiple forces' Hypothese folgendermaßen erweitern:

Mit zunehmender räumlicher Dimension der beobachteten Organismen-Heterogenität steigt die Bedeutung abiotischer gegenüber biotischer Prozesse für Strukturbildung an. Mit zunehmender Organismengröße, bzw. mit steigender Fähigkeit zur Eigenbewegung, sinkt bei gegebenem Scale die Bedeutung der abiotischen Prozesse.

Dieser Zusammenhang ist in Abb. 4.5.2 veranschaulicht. Ausgehend von vergleichenden Untersuchungen zur horizontalen Heterogenität des Phytoplanktons, Zooplanktons und der Fische, beispielsweise im Hekto-Scale, müßte folgendes Ergebnis resultieren: Das kleine Phytoplankton müßte fast ausschließlich durch abiotische Prozesse gesteuert werden. Auch beim Zooplankton sollten abiotische Prozesse dominieren, die aber durch die Biotik merklich überlagert sind. Bei noch größeren Organismen mit hoher Eigenbeweglichkeit, wie den Fischen, sollte dann biotischen Prozessen die größte relative Bedeutung zukommen. Mit zunehmender Organismengröße, also auch zunehmendem Scale, verschiebt sich also der Punkt, an dem abiotische gegenüber biotischen Prozessen zu dominierend beginnen.

Die im vorangegangenen Kapitel diskutierten Ergebnisse der Organismen-Patchiness im Belauer See unterstützten die 'Multiple Forces'-Hypothese und ihre erste Erweiterung eindeutig. Bezüglich der Quantifizierung der Grenze, bei der räumliche Heterogenitäten von Organismen gleichermaßen durch biotische und abiotische Prozesse verursacht werden, erfordern die Resultate vom Belauer See jedoch eine Verschiebung. Sowohl beim Phytoplankton als auch beim Zooplankton muß davon ausgegangen werden, daß selbst kleinräumige Muster, die bislang als biotisch induziert angesehen

wurden, durch hydrodynamische Prozesse verursacht werden. Der Einfluß abiotischer Prozesse auf die Strukturbildung im See erstreckt sich über ein ausgedehnteres Größen-Spektrum als bislang angenommen.

Tab. 4.5.1: Scales der Zooplankton-Heterogenität und wirksame abiotische und biotische Steuerprozesse in Seen kleiner bis mittlerer Größe

Räumlicher Scale	Abiotischer Prozeß	Biotischer Prozeß
Kilo-Scale (> 1000 m)	Beckenmorphometrie Strömung Hydrochemische Gradienten	
Hekto-Scale (> 100 m)	Morphometrie von Teilbecken Windinduzierte Strukturen Strömung Interne Seiches Oberflächen-Seiches Zufluß	Nahrungsgradienten
Deka-Scale (> 10 m)	Morphometrie der Uferzone Litoralstruktur Chemische Ufergradienten Gradienten durch Einleiter Litoral-/Pelagial-Zirkulation	Phytoplankton-Patches Uferflucht
Basis-Scale (> 1 m)	Oberflächenwellen Kelvin-Helmholtz-Wellen Langmuir-Spiralen Thermische Stratifikation Sekundär Thermoklinen Diurnale Vertikalturbulenz Diurnale thermische Vertikalzirk.	Vertikale Bewegung Horizontale Bewegung
Dezi-Scale (> 0,1 m)	Diurnale Vertikalgradienten Konvektion	Schwarmverhalten Reproduktionsstruktur Soziale Interaktionen Fraßschutz

Hier müssen weitere Untersuchungen ansetzen, die die Geschwindigkeiten der vertikalen und lateralen Wasserbewegung den Bewegungsgeschwindigkeiten gegenüberstellen und auf diese Weise zu einer Ergänzung der Hypothesen um quantitative Aspekte führen. Im folgenden sollen die 'Multiple Forces' Hypothese noch in anderer Richtung erweitert werden.

Den Untersuchungen von JONES et al. (1995) zufolge ist die horizontale Variabilität von Algen und Metazooplankter größer als die von den kleineren Bakterien und heterotrophen Protozoen. Diese Untersuchung steht damit im Gegensatz zur allgemeinen Tendenz, der zufolge größere Zooplankter homogener verteilt sind als kleinere Arten (PINEL-ALLOUL 1995). Die Lösung dieses Problems könnte darin liegen, daß die höchste Intensität der räumlichen Heterogenität scaleabhängig ist. Und zwar in der Weise, daß kleinere Organismen ihre höchste Heterogenität auch in entsprechend kleinen Scales aufweisen, die durch die Untersuchungen aber in der Regel nicht erfaßt werden. Diese Einschätzung wird durch die Untersuchungen von JONES & FANCIS (1982) sowie DUARTE & VAQUE (1992) gestützt. DUARTE & VAQUE (1992) beobachteten eine starke Bakterioplankton-Patchiness im Zentimeter-Scale, während bei geringerer räumlicher Auflösung eine weitgehend homogene Verteilung beobachtet wurde. Daraus lassen sich zwei weitere ergänzende Hypothesen ableiten:

Räumliche Heterogenitäten der lateralen Organismen-Verteilung sind nicht in allen Scales mit gleicher Intensität vorhanden und steigen auch nicht mit zunehmendem Scale linear an. Jeder

Organismus weist einen Scales auf, in dem sich eine maximale Heterogenität zeigt. Je kleiner der Organismus, bzw. dessen Eigenbeweglichkeit, desto kleiner der Scale in dem dieses lokale Maximum der Heterogenität auftritt.

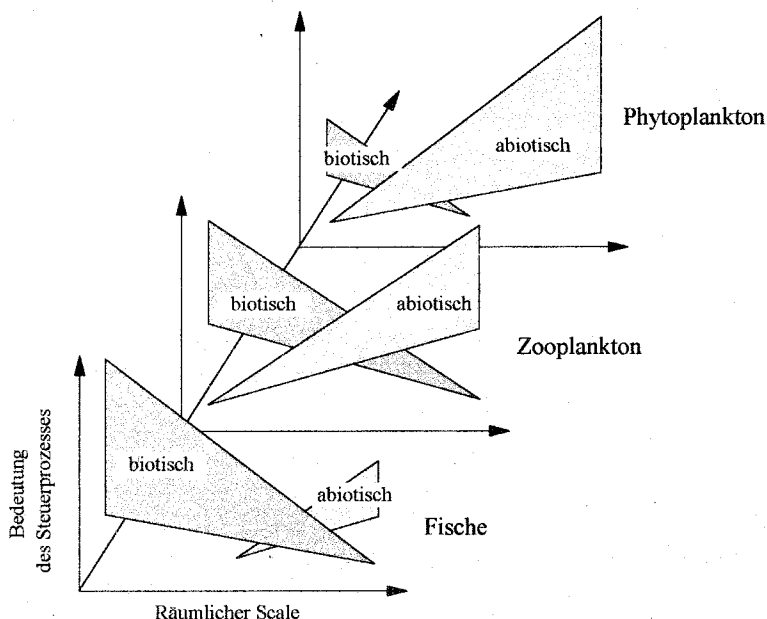


Abb. 4.5.2: Hypothetisches Modell der Beziehung zwischen dem räumlichen Probenahme-Scale, der relativen Bedeutung abiotischer und biotischer Steuerprozesse für die räumliche Heterogenität in Abhängigkeit von der Organismengröße, bzw. der Eigenbeweglichkeit am Beispiel von Phytoplankton, Zooplankton und Fischen.

Der Scale bei dem das Maximum der Heterogenität auftritt, sinkt mit abnehmender Organismengröße. Der Punkt, bei dem Heterogenitäten gleichermaßen durch biotische und abiotische Prozesse gesteuert werden, verschiebt sich mit abnehmender Organismengröße in Richtung auf die kleinen Scales. Daraus kann abgeleitet werden, daß jeder Organismus sein lokales Maximum der Heterogenität bei einem ähnlichen Verhältnis von abiotischer zu biotischer Steuerung zeigt.

Die Hypothesen gehen von einem stark generalisierten und idealisierten Bild von Seen aus. In der Praxis werden Probleme auftreten, da nicht nur die Heterogenität der Abundanz einer Art, sondern auch die Heterogenitäten der biozönotischen Struktur berücksichtigt werden müssen, wie die Beobachtungen von CARTER et al. (1995) zeigen. Zudem stellen Seen beispielsweise bezüglich ihrer externen Steuergrößen, wie den Zuflüssen und morphometrischen Besonderheiten (PATALAS & SALKI 1992) Individuen dar. Die Seegröße spielt eine Rolle für Heterogenitäten. PATALAS & SALKI (1993) beobachteten in kleinen Seen beispielsweise große Crustaceen-Abundanzen uferfern, in großen Seen dagegen ufernah. Gleichzeitig zeigten kleine bis mittleren Seen große Ähnlichkeiten zwischen den Stationen, während sehr kleine und große Seen dagegen eine höhere Unähnlichkeit aufwiesen.

Die Untersuchungen von GENIN et al. (1994) verweisen auf einen weiteren wichtigen Aspekt: Aufgrund von Fraß und Advektion zeigte sich ein regelmäßiges morgendliches Zooplankton-Minimum über einer topographischen Erhebung. Diese Lücke wurde durch Strömung tagsüber verdriftet und löste sich dann langsam auf. Dieses Beispiel führt deutlich vor Augen, daß Heterogenitäten durchaus nicht an dem Ort entstanden sein müssen an dem sie beobachtet wurden und daß die Zeit bei räumlichen Betrachtungen nicht vernachlässigt werden kann.

4.5.3 Abhängigkeit zwischen zeitlicher und räumlicher Heterogenität

Der Versuch von PINEL-ALLOUL et al. (1995), die Zooplankton Heterogenität zahlreicher Seen durch zu Sets zusammengefaßten Steuergrößen zu erklären und damit die 'multiple forces'-Hypothese zu belegen, war nur bedingt erfolgreich. Die physikalisch-chemischen und morphometrischen Größen sowie Phytoplankton und Zooplankton konnten jeweils zwischen 30 % und 40 % der räumlichen Zooplankton-Heterogenität erklären. Auch bei Berücksichtigung aller Steuergrößen blieben 44 % der räumlichen Variation unerklärt. Dieser unerklärte Rest geht nicht nur auf einige unbekannte und nicht berücksichtigte Parameter zurück und läßt sich auch nicht nur durch methodische Probleme erklären, sondern resultiert wesentlich aus der Vernachlässigung der Zeitabhängigkeit der beobachteten räumlichen Strukturen. Räumliche und zeitliche Heterogenitäten stehen in einer engen Abhängigkeit zueinander, die im folgenden genauer beleuchtet werden soll.

Räumliche Strukturen unterliegen, wie das Beispiel vom Belauer Seen in Abb. 3.7.15 verdeutlicht, einer zeitlichen Variabilität, bzw. temporale Heterogenitäten zeigen eine räumliche Differenzierung. Wie sieht dieser Zusammenhang zwischen Raum und Zeit nun aus? Nimmt man eine Algenzelle als Untersuchungsobjekt, so lassen sich in ihr ablaufende Prozesse nur mit hoher räumlicher und zeitlicher Auflösung erfassen. Für die Untersuchung von Prozessen zwischen Algenzellen oder zwischen Algen und Bakterien ist sowohl eine geringere zeitliche als auch räumliche Auflösung der Messungen notwendig. Betrachtet man schließlich den gesamten Wasserkörper des Sees, die in ihm lebende Biozönose sowie die ablaufenden Prozesse, so ergibt sich allein schon aus praktischen Gründen eine weit geringere raumzeitliche Auflösung.

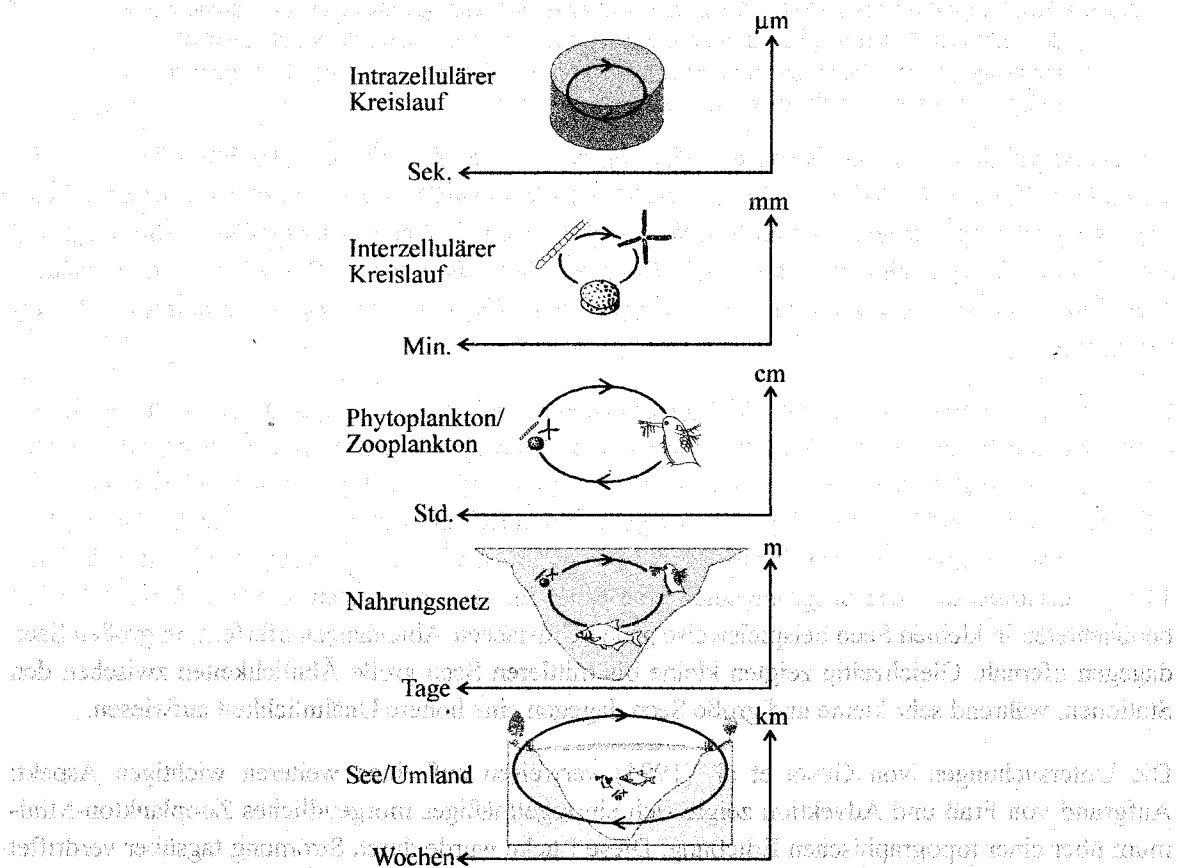


Abb. 4.5.3: Beziehungen zwischen der erforderlichen räumlichen und zeitlichen Auflösung von Untersuchungen und Abhängigkeit vom Untersuchungsobjekt, bzw. der Fragestellung

Dieses in Abb. 4.5.3 veranschaulichte Beispiel zeigt, daß die räumliche und zeitliche Auflösung von Untersuchungen von der Fragestellung abhängt. Mit einem festgelegten Untersuchungsscale wird nur eine ganz bestimmte Gruppe von Prozessen, nämlich diejenigen, die mit dem Untersuchungsscale korrespondieren, erfaßt. Extrapolationen der Ergebnisse in andere Scalebereiche sind nicht, bzw. nur schwer möglich. Die Art der wissenschaftlichen Erkenntnis hängt also, wie schon mehrfach betont, vom Untersuchungsscale ab. Wenngleich diese Feststellung auch in aktuellen Untersuchungen vielfach keine Berücksichtigung findet, so ist sie dennoch nicht neu und hat das Verständnis von Ökosystemen erheblich vorangebracht (ALLEN & HOEKSTRA 1991, DENMAN 1994, NEILL 1994, SCHNEIDER 1994).

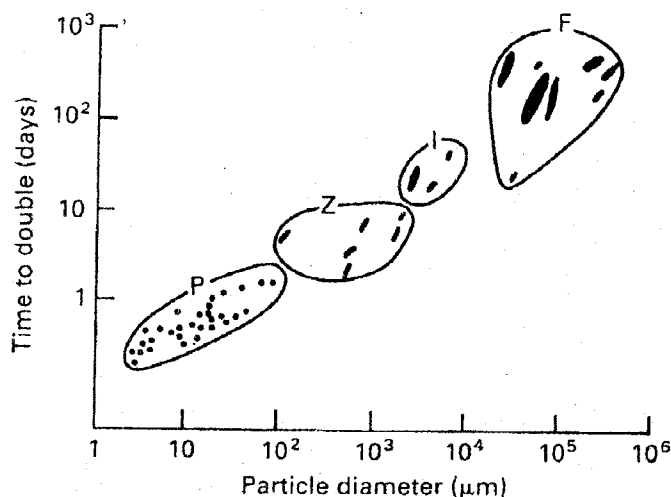


Abb. 4.5.4: Verdopplungszeit mariner Organismen (Phytoplankton, Zooplankton, Invertebraten und Fische) in Abhängigkeit vom Körper-Durchmesser (aus DENMAN 1994 nach SHELDON et al. 1972).

In diesem Zusammenhang soll vor allem auf die Parallelität zwischen Raum und Zeit hingewiesen werden. Dies gilt nicht nur für den in Abb. 4.5.3 dargestellten Zusammenhang zwischen der erforderlichen zeitlichen und räumlichen Auflösung von Untersuchungen bei verändertem Untersuchungsgegenstand. Auch biologische Größen, wie die Verdopplungszeit von marinen Organismen, die linear mit dem Körperdurchmesser der Lebewesen steigt (Abb. 4.5.4), zeigen diesen Effekt.

In Ökosystemen zeigt sich eine analoge Veränderung der räumlichen und zeitlichen Dimension. Dadurch ergibt sich die Möglichkeit, Prozesse und Strukturen bezüglich ihrer raumzeitlichen Charakteristik hierarchisch zu gruppieren, was die Basis für die erweiterte Hierarchitätstheorie von O'NEILL et al. (1986) darstellt.

Ein beliebtes und anschauliches Beispiel für die raumzeitliche Abhängigkeit von Prozessen stellt die Abbildung von HAURY et al. (1978) dar (Abb. 4.5.5). Alle wesentlichen, für die räumliche und zeitliche Variabilität der Zooplankton-Biomasse in marinen Systemen verantwortlichen Prozesse sind darin berücksichtigt.

Tendenziell steigt die Variabilität der Biomasse mit der Dauer und Weiträumigkeit eines Prozesses an. Die Variabilität der Biomasse ist bei Prozessen wie der Mikropatchiness, die einen Scale von Stunden und einer räumlichen Ausdehnung von wenigen Metern zeigt, gering. Die extrem langfristige und weiträumige Variabilität der Biomasse während der Eiszeiten und Interglaziale bildet das entgegengesetzte Beispiel, mit maximaler Biomasse-variabilität. An diesem Beispiel wird die

Hierarchität der Prozesse deutlich. Langfristige, weiträumige Prozesse dominieren in ihrer Wirkung gegenüber kleinräumigen und kurzzeitigen Prozessen.

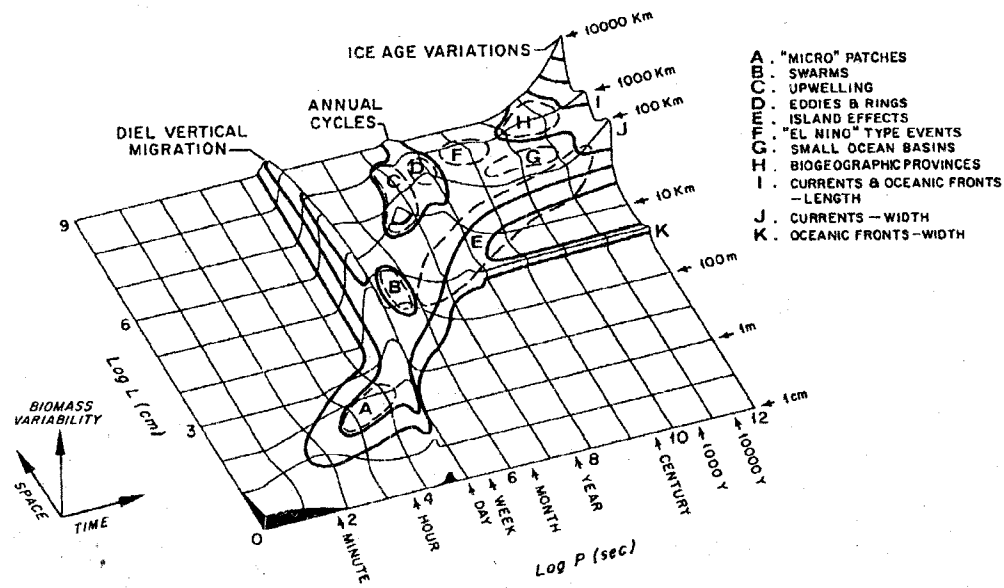


Abb. 4.5.5: Konzeptmodell der Variabilität der Zooplanktonbiomasse und der hierfür verantwortlichen Prozesse in Abhängigkeit von Raum und Zeit (aus HAURY et al. 1978)

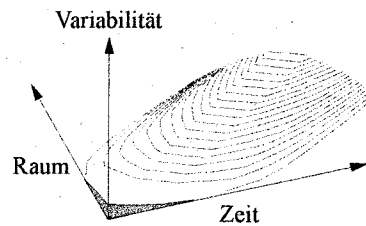


Abb. 4.5.6: Idealisierter Zusammenhang zwischen der Variabilität von Biomasse sowie Raum und Zeit

Die in der Realität zu beobachtenden Prozesse entsprechen der in Abb. 4.5.6 dargestellten idealisierten Abhängigkeit nur bedingt. Insbesondere Prozesse wie die vertikale Tageswanderung des Zooplanktons, die mit einem Tag einen kurzen zeitlichen Scale besitzt, sich aber über tausende von Kilometern erstreckt und zu einer hohen Biomasse-Variabilität führt, fügt sich nicht in das hierarchische Idealbild. Die Beweglichkeit von Organismen erschwert generell eine Scalenzuordnung (vgl. DENMAN 1994).

Bei Betrachtung beispielsweise der Prozesse im Belauer See wird dieses Bild bestätigt. Auch hier zeigt sich, daß die räumlichen und zeitlichen Dimensionen von Prozessen nur teilweise eine Parallelität aufweisen. In den bisherigen Beispielen wurde nicht zwischen der vertikalen und der horizontalen räumlichen Ausdehnung von Prozessen unterschieden. Gerade diese ist jedoch höchst unterschiedlich. Interne Seiches im Belauer See erstrecken sich beispielsweise horizontal über das gesamte Becken, während ihre vertikale Mächtigkeit nur wenige Meter beträgt. Es ist deshalb nicht

einfach, einem Prozeß eine räumliche Dimension zuzuweisen, wodurch der Vergleich von Zeit und Raum zusätzlich erschwert wird.

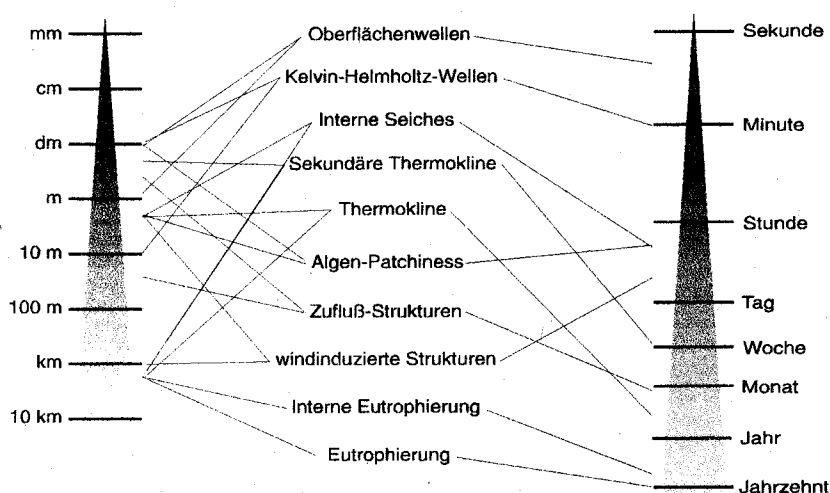


Abb. 4.5.7: Vertikaler und horizontaler räumlicher und zeitlicher Scale wesentlicher Prozesse im Belauer See.

Es bleibt deshalb festzuhalten, daß lang anhaltende langsame Prozesse tendenziell auch eine große Weiträumigkeit besitzen bzw. schnell ablaufende Prozesse eher kleinräumig sind. Aufgrund der Verschiedenartigkeit der Prozesse und bei Differenzierung in vertikale und horizontale Ausdehnung entsteht jedoch ein komplexeres Bild, welches sich weit von der idealisierten Beziehung zwischen Raum und Zeit entfernt.

4.5.4 Heterogenität, Variabilität und Artendiversität

Das wesentliche direkte oder indirekte Ziel integrativer ökologischer Arbeiten ist das Gesamtverständnis eines Ökosystems. Die kausale Erklärung von Sukzession und Artendiversität stellt dabei einen wesentlichen Schlüssel hierzu dar und wurde dementsprechend während der vergangenen Jahrzehnte intensiv aus verschiedenen Blickwinkeln untersucht. Vor allem in den letzten Jahren sind dabei große Fortschritte gemacht worden und es wurde ein Prozeß des Umdenkens eingeleitet. Eine ganz wesentliche Ursache für diese Entwicklung sind das zunehmende Bewußtsein um die Scale-Problematik, die Einbeziehung von räumlicher Heterogenität und zeitlicher Variabilität, aber auch der Einsatz verbesserter und neuer Methoden (HOLMES et al. 1994, MOLOFSKI 1994).

HUTCHINSON hat mit den nachhaltig wirkenden Artikeln "Homage to Santa Rosalia; or why are there so many kinds of animals" (HUTCHINSON 1959) und "The paradox of the phytoplankton" (HUTCHINSON 1961) die Problematik in bezug auf aquatische Systeme auf den Punkt gebracht: weshalb leben in einem homogenen System wie einem See so viele Pflanzen- und Tierarten? Der Titel eines Artikels von LOCKWOOD & PIMM (1994) "Species: would any of them be missed" und die Aussage von BEGON et al. (1990, S. 470): "The great diversity of species to be found in a community is one of the puzzles of ecology" zeigen, daß diese zentrale Fragestellung auch nach weiteren 30 Jahren Forschung noch immer aktuell ist.

Der Begriff der Artendiversität wird im folgenden klassisch und vereinfacht gleichbedeutend mit Artenvielfalt verwendet. Für generelle Aussagen ist diese Definition hinreichend, wenngleich, wie

die kritischen Ausführungen von HENGEVELD (1994) und VAN DER SPOERL (1994) zeigen, weder den mit diesem Begriff verbundenen taxonomischen noch den ökologischen Problemen ausreichend Rechnung getragen wird.

4.5.4.1 Vielfalt durch zeitlich variable Lebensräume

In den vorangegangenen Kapiteln wurde deutlich, daß ein See weder räumlich homogen noch zeitlich als statisch anzusehen ist. Er stellt vielmehr einen komplexen räumzeitlich variablen Lebensraum dar, in dem sich langfristige Entwicklungen, Prozesse verschiedener Periodizität und Störungen vielfach in unterschiedlichen Scales überlagern. Die Wahrnehmung dieses Lebensraumes und dessen räumlicher und zeitlicher Variabilität ist für jedes Lebewesen, entsprechend seiner Bedürfnisse und Eigenschaften, wie Lebensdauer und Größe, sehr unterschiedlich. Wie auch limnologische Untersuchungen nur ein definiertes Fenster für den menschlichen Betrachter aufweisen und nur Prozesse in einem bestimmten Scalebereich sichtbar machen, so erleben verschiedene Organismen ihre jeweils eigene, eingeschränkte Welt. Der See stellt aus Sicht eines jeden Organismus' eine unterschiedliche Welt dar. Die Frage, ob der See ein stabiles Gleichgewichtssystem, oder ein instabiles ständigen Wechseln unterworfen System darstellt, hängt demnach stark von der Sichtweise des Betrachters bzw. des Lebewesens ab. In den bisherigen Ausführungen wurde jedoch deutlich, daß Variabilität und Heterogenität wesentliche Eigenschaften eines Sees sind und Ungleichgewichtssituationen die Regel und nicht die Ausnahme sind.

Die lange Zeit vorherrschenden Gleichgewichtsansätze, wie die ausführlich angesprochene Ressourcentheorie von TILMAN (1982), waren nur in erweiterter Form oder durch die Definition von ökologischen Nischen (u.a. CONNELL 1975) sehr begrenzt in der Lage, die Koexistenz von Organismen mit ähnlichen Ansprüchen an ihre Umwelt zu erklären. Nur durch die Berücksichtigung von Ungleichgewichten wird eine hohe Artendiversität, wie beispielsweise die 88 im Belauer See gefundenen Algenarten, erklärbar (HENGEVELD 1994). Hierbei muß allerdings hervorgehoben werden, daß moderne Vertreter von Gleichgewichtsansätzen weniger davon ausgehen, daß sich untersuchte Systeme aktuell in einem Gleichgewicht befinden, sondern vielmehr, daß es Gleichgewichte gibt, in deren Richtung sie sich entwickeln (SOMMER 1989a-c). BEGON et al. (1990) stellen deshalb zurecht fest, daß der Unterschied zwischen Gleichgewichts- und Ungleichgewichtstheorien bzw. -hypothesen mittlerweile eher graduell ist. Ungleichgewichte werden mittlerweile zunehmend als Realität akzeptiert (NEILL 1994). Es stellt sich dann die Frage, welche Bedeutung Ungleichgewichte, die durch Störungen aufrechterhalten werden, für die Artendiversität besitzen.

Eine der bedeutendsten Ungleichgewichtshypothesen ist die "intermediate disturbance hypothesis" von CONNELL (1978). Bei seinen Untersuchungen im tropischen Regenwald kommt er zu dem Schluß, daß es sich hierbei um ein System im Ungleichgewicht handelt. Der tropische Regenwald wird durch ständige Störungen im Ungleichgewicht gehalten und dadurch in einem Zustand hoher Diversität. Bei nachlassender Störungshäufigkeit und -intensität würde sich der Tropenwald in Richtung eines artenarmen Gleichgewichts entwickeln.

Sowohl die Häufigkeit als auch die Intensität von Störungen bestimmen also die Artendiversität, wobei sich ein Maximum bei einer bestimmten Störungsfrequenz und -intensität zeigt (Abb. 4.5.8a). Extreme Störungen führen zu einem direkten Aussterben von Arten und verringern die Diversität, während sehr seltene und schwache Störungen einen Verdrängungswettbewerb begünstigen, der wenige dominanten Arten favorisiert.

Mittlerweile finden sich auch für Gewässer zahlreiche Belege für den Zusammenhang zwischen Störungen und der Artendiversität (u.a. LAPRISE & DODSON 1994, VILLATE 1994). Eine der

überzeugendsten Bestätigungen für die Richtigkeit der "intermediate disturbance hypothesis" bietet die Arbeit von GAEDEKE & SOMMER (1986). Die in Abb. 4.5.8b dargestellten Ergebnisse zeigen, daß Störungen in Form von plötzlichen Nährstoffgaben mit einem Intervall von etwa 8 Tagen die höchste Phytoplankton-Diversität erhält. Kürzere und längere Intervalle führen dagegen zu einer verringerten Diversität. GAEDEKE & SOMMER (1986) erklären dies mit den unterschiedlichen Überlebensstrategien der Algen, die sie in drei Gruppen unterteilen: a) Arten mit raschem Wachstum nach einer Nährstoffgabe, b) Arten mit hoher Konkurrenzkraft und c) Arten mit der Fähigkeit zur Speicherung von Nährstoffen. Die Autoren betonen, daß Störungen nur dann zu einer Erhöhung der Diversität führen, wenn das Intervall zwischen den Störungen eine Generationszeit übersteigt. Mittlerweile kann die Hypothese und ihre Erweiterung durch die modelltheoretischen Ergebnisse von HUSTON (1979) als weitgehend akzeptiert angesehen werden (DENSLOW 1985, BEGON et al. 1990, ROSENBERG & FREEDMAN 1994), wengleich, wie PICKETT & WHITE (1985) zu recht feststellen, noch manche Fragen offen bleiben.

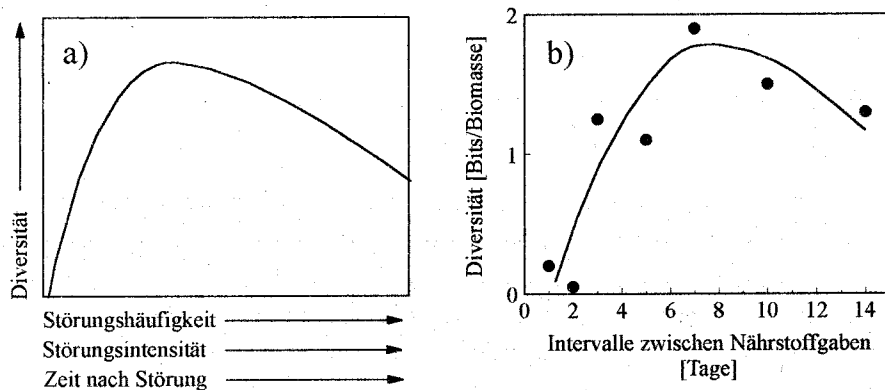


Abb. 4.5.8: a) Theoretische Beziehungen zwischen der Diversität und der Häufigkeit, Intensität von Störungen sowie der Zeitdauer nach solchen Ereignissen (nach CONNELLY 1978).
b) Beziehungen zwischen Diversität und dem Intervall von Nährstoffgaben im Experiment (nach GAEDEKE & SOMMER 1986).

Die Generationszeit von Organismen legt fest, wie sensitiv diese auf Störungen unterschiedlicher Periodizität reagieren, und damit, bei welchem Störungsintervall die größte Diversitätserhöhung auftritt. Ein allgemein bekanntes Beispiel aus der terrestrischen Ökologie, das diesen Zusammenhang belegt, stellen Blumenwiesen dar. In Abhängigkeit von den Standortverhältnissen sind ein bis zwei Störungen in Form von Mahten pro Jahr notwendig, um eine maximale Artenvielfalt zu erreichen und zu erhalten. Die Termine der Maht richten sich nach dem Entwicklungszustand der Pflanzen und erlauben eine Steuerung der Artenzusammensetzung. Störungsintervalle in der Größenordnung von 8 Tagen (GAEDEKE & SOMMER 1986) bzw. 10 Tagen (HARRIS 1994) werden als diejenigen mit der größten diversitätserhöhenden Wirkung für Phytoplankton angegeben. REYNOLDS (1994) spricht von optimalen Ereignissen, wenn sie in Abständen von einer bis drei Generationszeiten auftreten, und gibt ein Intervall von etwa einem Tag bis zu 12 Tagen an. Für andere Organismen, wie Bakterien, Zooplankton oder Fische, sind andere optimale Störungsintervalle zu erwarten. Da aber jede dieser Gruppen selbst wiederum sehr heterogen ist, dürfte es schwer, wenn nicht gar unmöglich sein, allgemein gültige Störungsintervalle zu definieren, die eine maximale Diversität in limnischen Biozönosen erzeugen.

Für den Belauer See läßt sich ähnlich wie in bezug auf die Produktivitätserhöhung feststellen, daß sich die beobachteten Windereignisse mit Periodizitäten von einem Tag und von 7 bzw. 10 Tagen

sich durchaus diversitätserhöhend auf das Phytoplankton auswirken können. Gleiches gilt grundsätzlich für die übrigen, im See zu beobachtenden temporalen Variabilitäten, wobei sich selbstverständlich nicht jede Störung zwangsläufig positiv auf die Artenvielfalt auswirkt. Für eine Periode von einigen Wochen bietet die "intermediate disturbance hypothesis" durchaus eine Erklärung der Artenvielfalt. Ein größerer Teil der während eines Jahres zu beobachtenden Artenvielfalt läßt sich jedoch darauf zurückführen, daß der See durch seine wechselnde hydrophysikalische Struktur einen wechselnden Lebensraum für unterschiedliche, darauf angepaßte Lebensgemeinschaften darstellt (REYNOLDS 1994).

4.5.4.2 Diversitäts-Effekte räumlicher Heterogenität

KAREIVA überschreibt eine Sonderausgabe der Zeitschrift *Ecology* 1994 mit dem Titel "Space: The Final Frontier for Ecological Theory." In seinem Vorwort und dem Artikel von TILMAN (1994) kommt deutlich zum Ausdruck, daß die Berücksichtigung der räumlichen Dimension als der wesentliche Schlüssel zur Erklärung der Koexistenz von Arten und des Artenreichtums angesehen wird. Beziehungen zwischen dem Raum und der Diversität lassen sich auf unterschiedlichen Maßstabsebenen ableiten. Globale (GASTON et al. 1995), regionale, lokale (CORNELL & LAWTON 1992, DECAMPS & TABACCHI 1994) und kleinräumige Untersuchungen stehen dabei ergänzend nebeneinander.

In ihrem ausführlichen Review kommen CORNELL & LAWTON (1992) zu dem Ergebnis, daß sich die regionale Artenvielfalt nicht aus der lokalen Diversität ergibt, sondern die regionale Artenvielfalt und die sie lenkenden übergeordneten Prozesse die lokale Diversität bedingen. Die regionale Artenvielfalt und auch die in einem Biotop vorhandene Lebensgemeinschaft müssen dadurch verstärkt in einem historisch geprägten Zusammenhang gesehen werden. Abb. 4.5.9 zeigt die Beziehung zwischen der lokalen und der regionalen Artenvielfalt bei Annahme keiner bzw. starker biotischer Interaktionen. Die tatsächlichen Lebensgemeinschaften bewegen sich im Bereich zwischen diesen Kurven.

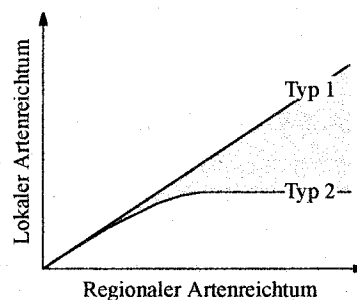


Abb. 4.5.9: Die zwei theoretischen Kurven zeigen die Beziehung zwischen der lokalen und der regionalen Artenvielfalt. Bei Typ 1 ist die lokale Diversität unabhängig von biotischen Interaktionen, während bei Typ 2 durch Interaktionen in der Lebensgemeinschaft eine Sättigung der Artenvielfalt eintritt (nach CORNELL & LAWTON 1992).

Überträgt man die Aussagen auf einen See, so ist festzuhalten, daß seine Artenvielfalt wesentlich durch die Situation in seinem Einzugsgebiet bestimmt wird und seine Diversität in der Regel geringer sein wird als theoretisch möglich. Ein Zufluß aus vorgeschalteten Seen, wie im Falle des Belauer Sees, muß deshalb als bedeutende Quelle für Arten angesehen werden, so daß die im See beobachtete Diversität nicht unbedingt autochthoner Natur sein muß. Überlebende Reliquien spielen in Gewässern mit extrem hoher Artenvielfalt eine wichtige Rolle (ANGEL 1994).

Die potentielle Heterogenität steigt mit zunehmender Größe eines Sees. Aus diesem Grunde hängt auch die Artendiversität von der Seegröße ab (MOLOFSKI 1994). Bereiche wie das Litoral und das Sediment spielen zudem als potentielle Quelle für Arten eine bislang kaum bekannte Rolle für die Diversität im Pelagial. Sie bieten Arten, die im Pelagial unter den aktuellen Bedingungen nicht überlebensfähig wären, einen 'Über'-Lebensraum und bilden ein Depot an Überdauerungsstadien, die bei geeigneten Bedingungen das Freiwasser erneut besiedeln können.

In vorangegangenen Kapiteln wurde begründet, daß ein nährstoffarmer, oligotropher See stark durch interne Wechselwirkungen geprägt wird, während ein eutropher See dagegen mehr von externen Einflußgrößen gesteuert wird. Die Bedeutung des Grazing, einer zentralen biotischen Wechselwirkung, nimmt beispielsweise tendenziell mit zunehmendem Nährstoffgehalt ab (HARRIS 1994). Es wäre also zu erwarten, daß ein eutropher See tendenziell eine Artenvielfalt besitzt, die näher an der regionalen Gesamtdiversität liegt als bei oligotrophen Seen, bei denen sich eher eine Artensättigung und eine große Diskrepanz zwischen lokaler und regionaler Diversität zeigen müßte (vgl. Abb. 4.5.8). Damit ist jedoch nichts über die absolute Artenvielfalt in eutrophen und oligotrophen Systemen gesagt, auf die im folgenden Kapitel noch eingegangen wird. Für weiterleitende Aussagen müßte zudem der Begriff der biotischen Interaktion und seine Quantifizierung genau geklärt werden.

Gleichgewichtsmodelle, die auf der Ressourcentheorie basieren, sagen voraus, daß nicht mehr Arten existieren können als limitierende Ressourcen vorhanden sind. Im vorangegangenen Kapitel wurde diskutiert, daß die zahlreichen temporalen Störungen einen See zu einem Ungleichgewichtssystem machen und eine höhere Diversität ermöglichen. Dies ist möglich, da wechselnde Bedingungen unterschiedlichen Arten in rascher Folge geeignete Lebensbedingungen schaffen und die Problematik des 'time lag' besteht. Nur im Gleichgewichtszustand kann davon ausgegangen werden, daß die Geschichte eines Systems keinen Einfluß auf dessen aktuelle Struktur besitzt. Bei einem im Ungleichgewicht befindlichen System hängt dagegen der Zustand nicht nur von den aktuellen, sondern auch von den vorherigen Rahmenbedingungen ab (SOMMER 1993). Zudem können unterschiedliche Parameter gleichzeitig eine limitierende Rolle spielen, die einzelnen Algenarten erleben ihr Umwelt also unterschiedlich. THOMPSON & RHEE (1994) sprechen in einem Übersichtsartikel von einigen Fällen, in denen Cyanophyceen durch P limitiert waren, während andere Arten gleichzeitig einer N- oder Si-Limitierung unterlagen.

Durch die Integration der räumlichen Komponente erlauben jedoch auch Gleichgewichtsmodelle theoretisch eine beliebige Anzahl von koexistierenden Arten. Der erweiterte Ansatz von TILMAN (1994), den er als "spatial competition hypothesis" bezeichnet, berücksichtigt, daß jedes Lebewesen allein dadurch, daß es einen diskreten Punkt im Raum darstellt, Heterogenität erzeugt und zudem verschiedene Wechselwirkungen zu seinen Nachbarn aufweist. Der direkte nachbarschaftliche Lebensraum zeigt für jedes Individuum starke Unterschiede im Mikroscale-Bereich. Auf dieser Maßstabebene sind scheinbar gut durchmischte, homogene Systeme heterogen und bilden zahllose Subhabitats, die eine Artenvielfalt erlauben. Organismen leben nicht nur passiv in einem Lebensraum, sondern gestalten diesen auch maßgeblich. JONES et al. (1994) bezeichnen Organismen deshalb als Ökosystem-Ingenieure.

Es wird erneut deutlich, daß der Betrachtungsscale entscheidend für Aussagen und Ergebnisse ist. Die von homogenen Systemen, also räumlich sehr groben Scales ausgehende ursprüngliche Ressourcentheorie kann durch einen Wechsel der räumlichen Betrachtungsebene bzw. eine Berücksichtigung anderer räumlicher Scales wesentlich erweitert werden. Mit der expliziten Einführung räumlicher Aspekte verkompliziert sich die Theorie erheblich, da auch zeitliche Komponenten eingebunden werden müssen. Für die Stabilität von Subhabitats spielen beispielsweise

raumzeitliche Größen, wie die Invasionsrate von Organismen (GOLDWASSER et al. 1994) eine entscheidende Rolle.

4.5.5 Langfristige Diversitätsentwicklung und Beziehung zur Trophie

Im Laufe der Zeit entwickeln sich Seen durch natürliche Stoffeinträge in der Regel vom oligotrophen hin zu einem produktiven, nährstoffreichen eutrophen System. Dieser sehr langsam ablaufende Prozeß wurde durch menschliche Aktivität vor allem in diesem Jahrhundert erheblich beschleunigt, wofür der Belauer See ein gutes Beispiel ist. Es stellt sich die Frage, welche Konsequenzen diese Entwicklung für die Artenvielfalt besitzt, in welcher Weise sich die Diversität im Zeitverlauf und damit in Abhängigkeit von der Trophie entwickelt. Die vergleichenden Untersuchungen von ELBER & SCHANZ (1989) zeigen, daß, ähnlich wie bei terrestrischen Systemen, die Diversität in Seen mit zunehmender Trophie abnimmt. Hierbei muß allerdings an die einleitend erwähnte Problematik der Diversitätsmessung erinnert werden (HENGEVELD 1994, VAN DER SPOERL 1994), durch die sich solche Aussagen relativieren.

ELBER & SCHANZ (1989) begründen die hohe Diversität im untersuchten Rosensee mit geringer Nährstoffverfügbarkeit und hohem Grazing-Druck, der die Dominanz einzelner Arten verhindert. Hohe Nährstoffkonzentrationen und geringer Grazing-Druck begünstigen konkurrenzstarke Einzelarten, wodurch die Diversität gesenkt wird. PUCHALSKI (1991) kommt bei der Untersuchung von Bergbauseen zu einem anderen Ergebnis: mit zunehmender Trophie steigt die räumliche Heterogenität des Lebensraums und damit die Artenvielfalt. Gleichzeitig wird eine Zunahme der Diversität mit dem mittleren Biovolumen des Phytoplanktons beobachtet. Mit zunehmender Trophie ist in der Regel ein Anstieg des mittleren Biovolumens zu beobachten. Diese beiden gegenläufigen Beispiele zeigen, daß die Beziehung zwischen Trophie und Diversität in Seen nicht eindeutig ist, sondern von lokalen Randbedingungen, wie der Windmischung, der Schichtungsstabilität, den Nährstoffen, physiologischen Eigenschaften der Phytoplankter, Wechselwirkungen mit dem Zooplankton und von Parasitismus abhängen. In jedem Fall muß betont werden, daß mit dem derzeit zu beobachtenden Verlust oligotropher Systeme vielfältige, hochspezialisierte Arten verlorengelangen, wodurch die gesamte regionale und globale Artenvielfalt unwiderruflich abnimmt.

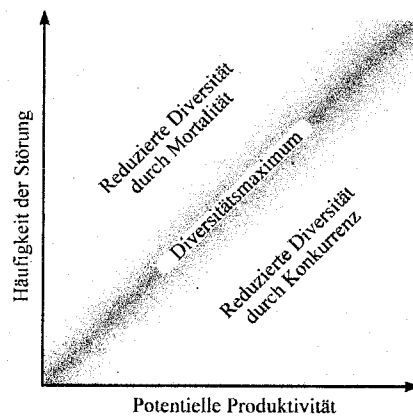


Abb. 4.5.10: Aus den modelltheoretischen Überlegungen von HUSTON (1979) abgeleiteter Einfluß von Störungshäufigkeit bzw. -intensität und Produktivität auf die potentielle Anzahl konkurrierender Arten.

Betrachtet man die Zusammenhänge zwischen Trophie und Diversität zeitlich differenzierter, so stellt man fest, daß die Variabilität der Artenzusammensetzung in oligotrophen und hypertrophen

Systemen weit geringer ist als in eutrophen Gewässern. In diesem Zusammenhang möchte ich an vorangehende Ausführungen erinnern, bei denen festgestellt wurde, daß eutrophe Systeme in besonderer Weise durch physikalische Prozesse beeinflusst werden. Auf der anderen Seite wurde festgestellt, daß oligotrophe Seen kurzgeschlossene Systeme mit raschen Umsatzraten darstellen, während eutrophe Seen stark durch ihre Umgebung und längerfristige Prozesse gelenkt werden. Eutrophe Seen werden damit stärker durch variable Prozesse, die als Störungen angesehen werden müssen, beeinflusst. Dieser Sachverhalt begründet die erhöhte Variabilität der Artenzusammensetzung gerade in eutrophen Gewässern. Auch den Überlegungen HUSTON's (1979) zufolge stellt die Produktivität nur einen, die Artenvielfalt bestimmenden Parameter dar. Erst aufgrund der höheren Störungshäufigkeit in eutrophen Systemen erhöht sich deren potentielle Diversität (Abb. 4.5.10). Die genannten Aspekte lassen sich einigermaßen durch folgende weiterführende Hypothese zusammenfassen:

Aufgrund der zahlreichen Einflußgrößen, der Interaktionsmuster innerhalb von Systemen unterschiedlicher Trophie und deren abweichender Sensitivität gegenüber zeitlich variablen Prozessen, die als Störungen wirken, steigt die potentielle Anzahl konkurrierender Arten von oligotrophen zu eutrophen Seen an. Die Artendiversität sollte also in eutrophen Seen ein lokales Maximum erreichen und in hypertrophen Systemen wieder absinken.

Die Frage nach der Entwicklung der Diversität von Systemen in Zeiträumen von Jahrhunderten und Jahrtausenden und ihrer Determinanten ist nach wie vor von großem Interesse. Die zahlreichen Untersuchungen zu diesem Thema beziehen sich meistens auf Ökosysteme mit extremer Artenvielfalt, vor allem auf tropische Regenwälder und Korallenriffe. Der "intermediate disturbance hypothesis" von CONNELL (1978) kommt hierbei zentrale Bedeutung zu. Nach CONNELL (1978) ist die hohe Diversität von tropischen Regenwäldern und Korallenriffen die Folge eines anhaltenden Ungleichgewichtes, welches durch Störungen aufrechterhalten wird. Enden die Störungen, so wird sich das System in Richtung auf ein Gleichgewicht entwickeln, welches wenige konkurrenzstarke Arten begünstigt. Da aber zu erwarten ist, daß Störungen, wie z.B. Brände, anhalten, wird dieser Gleichgewichtszustand vermutlich nicht erreicht und die Artendiversität bleibt hoch.

Die "spatial competition hypothesis" von TILMAN (1994) liefert eine alternative Erklärung für die Artendiversität von tropischen Regenwäldern und ihre zukünftige Entwicklung. Nach TILMAN (1994) befinden sich solche Systeme in einer Art Gleichgewicht, und die Pflanzen konkurrieren um eine oder wenige limitierende Ressourcen. Die Diversität wird durch die kleinräumige Heterogenität, für deren Erhalt schon kleine Störungen, wie das Absterben einzelner Individuen, eine wichtige Rolle spielen, erhalten. Aufgrund historischer klimatischer Änderungen müssen Pflanzen räumliche Wanderungen durchführen, um in einem geeigneten Habitat zu bleiben bzw. ein neues zu besiedeln. Die notwendigen Wanderungsdistanzen äquatorialer gegenüber weiter polwärts lebenden Pflanzen war dabei deutlich geringer und von einer höheren Anzahl von Arten zu bewältigen. Die hohe absolute Artendiversität tropischer Regenwälder ergibt sich danach vor allem aus der geringeren Extinktion von Arten nach weiträumigen Veränderungen.

Den Ansätzen von CONNELL (1978) und TILMAN (1994) zufolge wird Artendiversität durch Störungshäufigkeiten und -intensitäten bzw. kleinräumige Heterogenitäten, also durch lokale kurz- bis mittelfristige Prozesse gesteuert. Ein gerichteter langfristiger Entwicklungstrend aufgrund der Veränderung der Standortbedingungen, wie der fortschreitenden Verarmung der Böden, läßt sich daraus nicht ableiten. Nach FRÄNZLE (1994) besteht eine inverse Beziehung zwischen dem Nährstoffgehalt der Böden und der Diversität. Unter geologisch und klimatisch stabilen Bedingungen durchlaufen Ökosysteme drei Phasen, während der die Diversität ansteigt, ein Maximum erreicht und, wenn ein kritischer Level der Nährstoffversorgung unterschritten wird, zurückgeht. Die zweite Phase, in der sich die tropischen Regenwälder derzeit befinden kann einen Zeitraum von

über 100.000 Jahren einnehmen. Das Problem ist, daß während dieser Zeitspanne keine klimatische Konstanz angenommen werden kann, wodurch die Überlegungen mehr von grundsätzlichem, theoretischem Interesse sind.

Faßt man die Ergebnisse im Hinblick auf die Entwicklung der Diversität von Gewässern in den nächsten Jahrhunderten und Jahrtausenden zusammen, so muß festgestellt werden, daß eindeutige allgemeingültige Aussagen nicht möglich sind. Längerfristige Betrachtungen sind aufgrund der vergleichsweise kurzen Lebensdauer dieser Systeme nicht sinnvoll. Auf der anderen Seite muß aber festgehalten werden, daß Seen aufgrund der raschen Umsetzungen bereits innerhalb weniger Jahre Entwicklungen aufweisen, die sich in terrestrischen Systemen über Jahrhunderte hinziehen. Seen sind deshalb zur Analyse der Beziehungen zwischen der Artendiversität und der Alterung des Systemgrundsätzlich gut geeignete Untersuchungsobjekte.

4.6 Aspekte des Gewässerschutzes und der Seesanieung

4.6.1 Trends der Seenbelastung durch Nährstoffe

Die Empfehlungen der Paris-Kommission vom Juni 1988 sehen eine 50 %ige Reduzierung der Einträge der Nährstoffe Stickstoff und Phosphor zwischen 1985 und 1995 in die europäischen Gewässer vor. Den Berechnungen in HAMM (1993) zufolge haben sich die Phosphoreinträge zwischen 1985 und 1995 aus den alten Bundesländern Deutschlands in die Küstengewässer um 53 % reduziert. Beim Stickstoff liegen noch keine bundesweiten Daten vor. In Bezug auf das Rheineinzugsgebiet ist für den gleichen Zeitraum eine Reduzierung der Stickstoff-Einträge um ca. 22 % zu beobachten. Während bezüglich des Phosphors die Vorgaben in Deutschland erfüllt werden konnten, bleibt die Reduzierung der Stickstoffeinträge, die vor allem im Hinblick auf die Eutrophierung der Küstengewässer von großer Bedeutung sind, in jedem Fall weit hinter den Erwartungen zurück. Nach HAMM (1993) muß vor allem eine drastische Verminderung der N-Belastungen aus der Landwirtschaft erreicht werden, um zu einer wirklichen Beschleunigung der dringend erforderlichen N-Eintragsreduzierung zu kommen.

Kapitel 3.2.1 zeigt, daß in den 29 Seen des Seenkontroll-Meßprogramms in Schleswig-Holstein zwischen den Jahren 1983/85 und 1992/93 ein mittlerer Rückgang der Phosphorkonzentrationen (TDP) von 0,068 auf 0,041 mg/l, also eine Abnahme der Konzentrationen in den Seen um 40 %, stattgefunden hat. Dies ist Ausdruck der bundes- wie auch landesweit zu beobachtenden deutlichen Abnahme der externen Phosphoreinträge in die Seen. Die Stickstoffkonzentrationen in den Seen haben demgegenüber nur von 2,62 auf 2,28 mg/l, also um 14 %, abgenommen. Die Stickstoff-Einträge in die Seen haben sich im landwirtschaftlich geprägten Schleswig-Holstein noch weniger reduziert, als dies bundesweit der Fall ist.

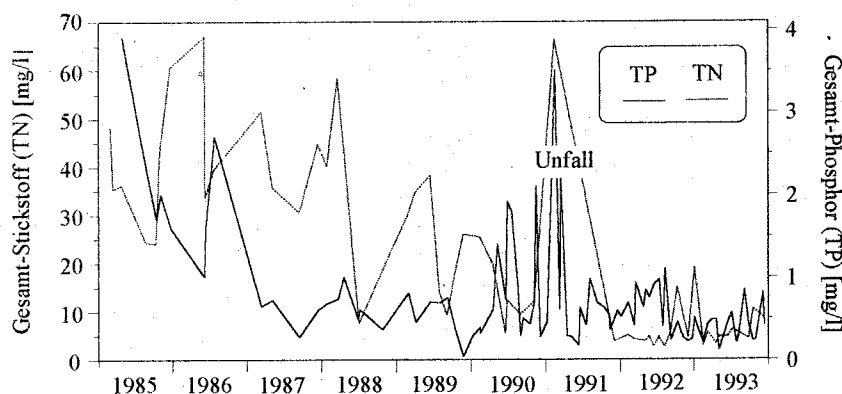


Abb. 4.6.1: Konzentrationen von TP (Total Phosphorus) und TN (Total Nitrogen) am Ablauf der Kläranlage von Bornhöved in die Alte Schwentine zwischen 1985 und 1993. Daten der kommunalen Selbstüberwachung nach Nowok (1994).

Die Clusteranalysen und die Betrachtungen zur Repräsentativität der einzelnen Seen haben gezeigt, daß die Entwicklung der Nährstoff-Konzentrationen in der Bornhöveder Seenkette, insbesondere im Belauer See, während der vergangenen Jahrzehnte als typisch und repräsentativ für die landesweite Entwicklung angesehen werden kann. Die Seenkette stellt deshalb ein geeignetes, repräsentatives Beispiel dar.

Die Seen der Bornhöveder Seenkette werden durch die nach Norden fließende Alte Schwentine in der Reihenfolge Bornhöveder See, Schmalensee, Belauer See und Stolper See miteinander verbunden und in die Kieler Bucht entwässert. Im Quellgebiet der Alten Schwentine nahe dem Bornhöveder See steht die mit Abstand größte Kläranlage des Einzugsgebietes, die die größte einzelne Belastungsquelle für die Seenkette darstellt. Seit der Inbetriebnahme der Anlage mit Phosphatfällung und Denitrifikation im Jahre 1974 wurde die Regelungstechnik immer weiter verbessert und führte sowohl bei Phosphor als auch bei Stickstoff, abgesehen von hohen Stoffausträgen infolge eines Ausfalls von Betriebsteilen im Winter 1991 (vgl. Kap. 3.5.5), zu einer drastischen Reduzierung der Einträge über die Alte Schwentine in die Seenkette. Die Entwicklung der Stickstoff- und Phosphorkonzentrationen am Ablauf der Kläranlage seit 1985 ist in Abb. 4.6.1 dokumentiert.

Mit stark sinkenden Phosphoreinträgen über die Alte Schwentine in den Belauer See sind auch die Phosphor-Konzentrationen im See leicht abgesunken. Sie haben sich in den 90er Jahren bei etwa 0,1 mg/l während der Vollzirkulation eingependelt. Eine Verringerung der Stickstoff-Konzentrationen in den Seen kann während der vergangenen 20 Jahre nicht nachgewiesen werden (NAUJOKAT 1996), da Entlastungen durch den Bau der Kläranlage durch erhöhte Einträge aus diffusen Quellen, aufgrund der landwirtschaftlichen Nutzung des Einzugsgebietes, kompensiert wurden. Trotz der vergleichsweise geringen Zufuhr an Grund-, Hang- und Drängewasser in den Belauer See gelangen beispielsweise 27 % der Stickstoffeinträge über diese Quellen in den See. Diese Entwicklung ist bedenklich, da Stickstoff in den eutrophen bis hypertrophen Seen der Bornhöveder Seenkette und vermutlich in den meisten Seen Schleswig-Holsteins, eine erhebliche Bedeutung für die Primärproduktion besitzt (vgl. Kap. 4.3).

4.6.2 Die Problematik der internen Eutrophierung durch das Sediment

Mit der Reduktion der externen Phosphor-Einträge in den Belauer See während der vergangenen Jahrzehnte ist eine Verringerung der internen Konzentrationen im See erreicht worden. Die Verringerung der internen P-Konzentrationen hat jedoch nicht in dem, im Hinblick auf die Seesänierung, erhofften Maße stattgefunden. Abb. 4.6.2 verdeutlicht, daß die Konzentrationen der externen Phosphor-Einträge in den Belauer See zwischen 1979 und 1993 weit stärker zurückgegangen sind als die Konzentrationen im See. Die externen Einträge sind aber nicht die einzige Steuergröße, die die Phosphor-Konzentrationen im See determinieren.

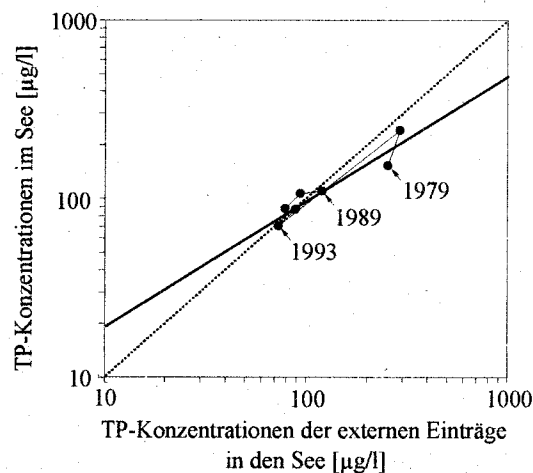


Abb. 4.6.2: Beziehung zwischen den Phosphor-Konzentrationen der externen Einträge und denen im Belauer See zwischen 1979 und 1993 (verändert nach Naujokat 1996).

Der internen Eutrophierung durch das Sediment, also der zusätzlichen Freisetzung von Phosphor aus alten, hochbelasteten Sedimenten der 70er Jahre, die in Tiefen von bis zu 50 cm liegen, kommt hierbei eine Schlüsselfunktion zu. Sie bilden eine zusätzliche Phosphorquelle, die, wie das Beispiel des Belauer Sees zeigt, durchaus 30 % der Gesamteinträge oder mehr ausmachen können.

Die kritische Belastbarkeit mit Phosphor, die einen See in den eutrophen Zustand überführt, bzw. ihn in diesem Zustand hält, läßt sich nach dem Modell von VOLLENWEIDER (1976) abschätzen und liegt im Falle des Belauer Sees bei jährlichen Einträgen von etwa 2 kg P/ha Seefläche. Im Modell von VOLLENWEIDER (1976) wird nicht zwischen internen und externen Einträgen unterschieden. Interne Einträge sind implizit in den Angaben zur maximalen Belastbarkeit enthalten. Entscheidende Größen bei der Bestimmung der Belastbarkeit sind das Verhältnis von Seevolumen zum jährlichen Wasserzufluß und die mittlere Seetiefe. Das Verhältnis von Seevolumen zum jährlichen Wasserzufluß gibt an, in welcher Zeit das Volumen des Sees theoretisch durch zufließendes Wasser ausgetauscht wird. Je langsamer der Wasseraustausch, desto empfindlicher ist der See gegenüber Stoffeinträgen. Je größer die mittlere Wassertiefe, desto größer ist das Hypolimnion gegenüber der oberflächennahen produktiven Zone, deren Mächtigkeit weitgehend unabhängig von der Tiefe des Sees ist. Ein großes Hypolimnion ermöglicht einen besseren Abbau des absinkenden organischen Materials. Da mehr Sauerstoff zur Verfügung steht, wird eine vollständige Zehrung mit zunehmender Mächtigkeit des Hypolimnions weniger wahrscheinlich.

Die aktuelle Belastung des Belauer Sees beläuft sich auf 16 kg TP/ha*a (vgl. Kapitel 3.6.4.1), also das 8-fache des kritischen Wertes. Die Belastung durch die zufließende Alte Schwentine, die Einträge aus dem Einzugsgebiet und die Freisetzung aus dem Sediment reichen jeweils allein aus, um den kritischen Wert zu erreichen bzw. zu überschreiten. Der Belauer See erhält trotz der Eintragsreduzierungen der vergangenen Jahre deutlich zu hohe Phosphormengen, und die Freisetzung aus dem Sediment spielt eine entscheidende, kaum regulierbare Rolle dabei.

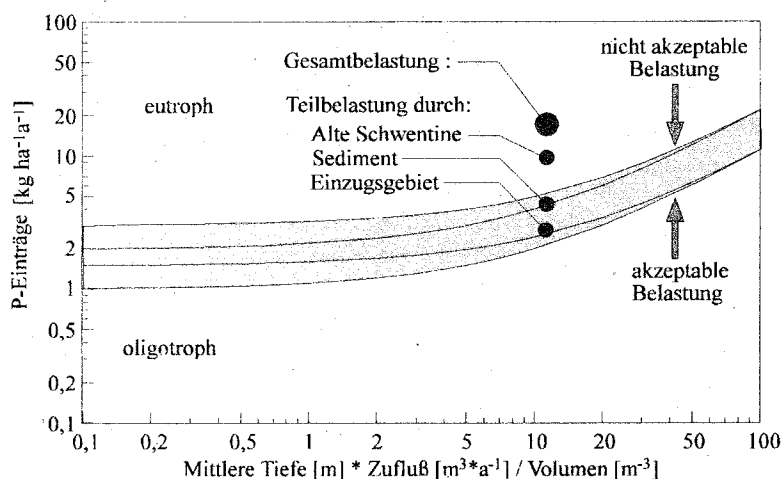


Abb.: 4.6.3: Belastbarkeit von Seen durch P-Einträge in Abhängigkeit vom Zufluß, dem Volumen des Wasserkörpers und der mittleren Tiefe nach VOLLENWEIDER (1976). Für den Belauer See ist die Gesamtbelastung durch Phosphor, sowie die Belastung durch die Teilquellen Alte Schwentine, Einzugsgebiet und Sediment exemplarisch dargestellt.

Der Rückgang der Nährstoffeinträge aus externen Quellen hat weder zur erhofften drastischen Reduktion der Phosphorkonzentrationen im See geführt, noch hat die vorhandene Verringerung der Konzentrationen im See die gewünschte Reduktion der mittleren jährlichen Biomasse bewirkt. Aus zahlreichen Untersuchungen (VOLLENWEIDER 1976, CRONBERG 1982, AUER et al. 1986, MARSDEN

1989, STABEL et al. 1989, SAS 1990, NÜRNBERG 1991, TILZER et al. 1991, ROSSI & PREMAZZI 1991, LANG & REYMOND 1993, LIJKLEMA 1991, 1994) ist bekannt, daß vielfach erst unterhalb eines für jeden See variierenden Schwellenwertes der Phosphorkonzentration eine deutliche Reduktion der Biomasse einsetzt. Abb. 4.6.4 zeigt die Entwicklung der Phosphor-Konzentrationen und die Reaktion der mittleren jährlichen Chlorophyll-Konzentration exemplarisch für den Belauer See zwischen 1979 und 1993. Erst bei einer P-Konzentration von etwa 25 $\mu\text{g/l}$ ist mit einer deutlichen Reduktion der Chlorophyll-Konzentrationen und damit der Biomasse zu rechnen. Worin liegen die Ursachen hierfür?

Bei relativ hohem Angebot an Phosphor, also in einem hocheutrophen See, wird die Nährstoffversorgung der produktiven Zone wesentlich durch externe Zufuhr aufrechterhalten. Bei nachlassender externer Nachlieferung aufgrund von Sanierungsmaßnahmen ist die Lebensgemeinschaft im Epilimnion in der Lage, Nährstoffverluste, beispielsweise durch Sedimentation, zu verringern. Dies kann dadurch geschehen, daß zunehmend kurzgeschlossene Kreisläufe an Bedeutung gewinnen (ein Beispiel hierfür kann der 'microbial loop' darstellen), sich eine konkurrenzstarke Artenzusammensetzung mit guten Nährstoffaquisitionsmechanismen einstellt und sich der Abbau von abgestorbenem Material im Epilimnion erhöht, sich also der Sedimentationsverlust verringert (vgl. Kap 4.3).

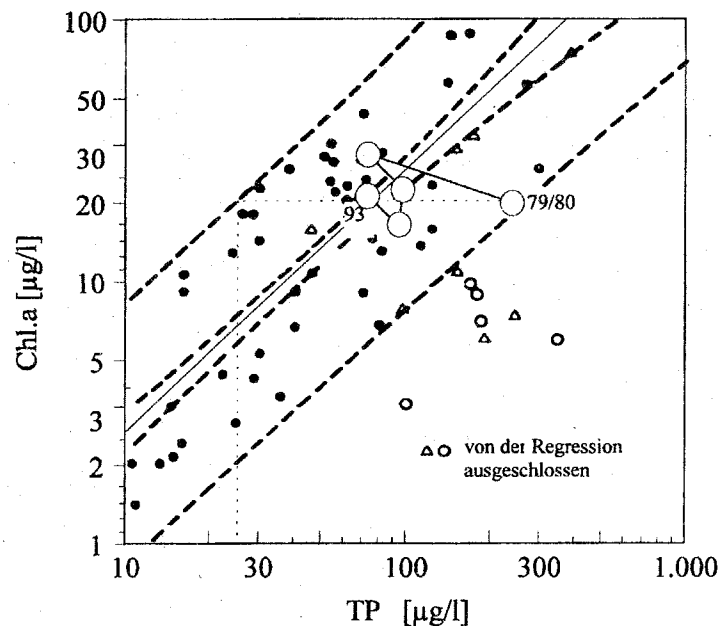


Abb. 4.6.4: Zusammenhang zwischen der Gesamt-Phosphorkonzentration (TP) und der Chlorophyll-Konzentration nach OECD (1982) ergänzt um die Konzentrationen im Belauer See zwischen 1979 und 1993. Die Daten des Jahres 79/80 stammen vom LAWAKÜ (1982).

Da die TP-Konzentrationen im Epilimnion abnehmen, der in Algen gebundene Anteil zur Aufrechterhaltung der Produktion jedoch weitgehend konstant bleibt, muß sich eine Verschiebung zwischen den Phosphor-pools einstellen. Der im gelöstem organischen Material, in partikulärer, abgestorbener Substanz und möglicherweise auch der in größeren Organismen gebundene Phosphor muß zunehmend in die belebte Phytomasse verlagert werden. Diese Adaptionsmechanismen schlagen sich in einer erhöhten Turnoverrate des Phosphors nieder und interne Prozesse im Epilimnion gewinnen gegenüber externen an Bedeutung. Eine solche Anpassung ist möglich, wie der Jahresgang des Turnovers im Belauer See belegt (Abb. 4.3.7), hat jedoch ihre Grenzen, da bei den gegebenen Bedingungen der Turnover nicht beliebig beschleunigt werden kann. Ist die Turnovergeschwindigkeit

keit an ihrer Grenze angelangt, der Schwellenwert also erreicht, kommt es zu einer Abnahme der Biomasse.

Diese Erklärung verdeutlicht, daß die Reoligotrophierung eines Gewässers auf einem anderen Weg verläuft als die vorangegangene Eutrophierung. Das System kann auf diesem Weg, je nachdem welche prägenden Prozesse plötzlichen starken Veränderungen unterliegen, mehrere metastabile Zustände durchlaufen. Der Wechsel von eutroph zu oligotroph ist nur deshalb sehr ausgeprägt, weil ein Übergang von einem anoxischen zu einem oxischen Hypolimnion stattfindet, wodurch zahlreiche zentrale Prozesse, wie die Freisetzung aus dem Sediment, betroffen sind.

Bei der Eutrophierung und dem entgegengesetzten Prozeß, der Reoligotrophierung eines Gewässers treten zweifellos Diskontinuitäten der Zustandsentwicklung auf, die an Sprüngen des Biomasse/Phosphor-Verhältnisses erkennbar sind. Zu einem großen Teil handelt es sich allerdings nur um scheinbare Sprünge der Zustandsentwicklung. Sie können auch auf der hohen interannuellen Variabilität des Stoffhaushaltes in eutrophen Seen beruhen. Dadurch ist klar, daß die auf Jahresmittelwerten basierenden Regressionen von VOLLENWEIDER (OECD 1982) im Bereich der eutrophen Seen eine größere Streuung zeigen als bei oligotrophen Seen. Im Gegensatz zu HARRIS (1994) bin ich allerdings der Meinung, daß die Regressionen ihre generelle Gültigkeit behalten. Ihnen liegt im Bereich der eutrophen Seen eine hohe Datendichte zugrunde, durch die die hohe Streuung der Einzeldaten weitgehend kompensiert wird, und eine systematische Verschiebung des Zusammenhangs zwischen Phosphor und Chlorophyll ist nicht anzunehmen.

Eine Reoligotrophierung des Belauer Sees, also das Unterschreiten des Schwellenwertes von 25 µg P/l im See, kann nicht durch finanziell vertretbare, weitere Maßnahmen im Einzugsgebiet erreicht werden, stellt also kein realistisches Ziel dar. Diese Aussage gilt nicht nur für den Belauer See oder die vorgeschalteten Seen (NAUJOKAT 1996), sondern dürfte für die meisten Seen, zumindest Schleswig-Holsteins, gelten.

Die Ausführungen machen deutlich, daß es für die Beurteilung des aktuellen Zustands eines Sees, bzw. für die Bewertung mehrjähriger Beobachtungen, wichtig ist, die Eutrophierungsgeschichte und die aktuelle Entwicklungsrichtung, also langfristige Trends im Gewässer, zu kennen. Die interne Eutrophierung durch das Sediment, die sich in allen Seen der Seenkette in unterschiedlich intensiver Ausprägung zeigt, stellt einen Spiegel der Belastungssituation der vergangenen Jahrzehnte dar. Durch diesen Prozeß wird die unmittelbare Wirksamkeit von Management-Maßnahmen, die versuchen eine Verringerung der internen Nährstoffkonzentrationen durch eine Reduzierung der externen Einträge zu erreichen, stark herabgesetzt. Die langsame Reaktion der Gewässer, stellt die grundsätzliche Wirksamkeit der Maßnahmen jedoch nicht in Frage. Nachhaltige Seensanierung erfordert jedoch Geduld und ein Übergang von Seen aus dem eu- oder hypertrophen in einen mesotrophen Zustand dürfte in den Seen Schleswig-Holsteins nur in einigen wenigen Fällen möglich sein.

4.6.3 Die überregionale Phosphor-Problematik

Die mit Phosphor in Verbindung stehenden Umweltprobleme lassen sich teilweise nur in einem größeren räumlichen und zeitlichen Zusammenhang verstehen. Phosphor ist mit 0,12 Gew.% das 11. häufigste Element in der Erdkruste und in der Umwelt allgegenwärtig. In terrestrischen Böden sind zwischen 96.000 und 16.000 Mio. t P, in terrestrischer Biomasse 2.600 Mio. t P, in marinen Sedimenten sogar 840.000.000 Mio. t P, in mariner Biomasse dagegen nur 120 Mio. t P gebunden und in den Weltmeeren liegen 80.000 Mio. t P in gelöster Form vor (RICHEY 1983). Phosphor ist nur zu einem sehr geringen Anteil in der Biomasse gebunden und der Anteil der aquatischen Organismen beträgt lediglich etwa 4 % des gesamten in Biomasse gebundenen Phosphors.

In einem Betrachtungszeitraum von Hunderten oder Tausenden von Jahren zeigt Phosphor in der Umwelt keinen Kreislauf, sondern vielmehr einen durch den Menschen verursachten oder zumindest stark beschleunigten, gerichteten Fluß aus den Lagerstätten in die Böden und weiter in die Gewässer (PIERROU 1979, HOLTAN et al. 1988, CARACO 1993).

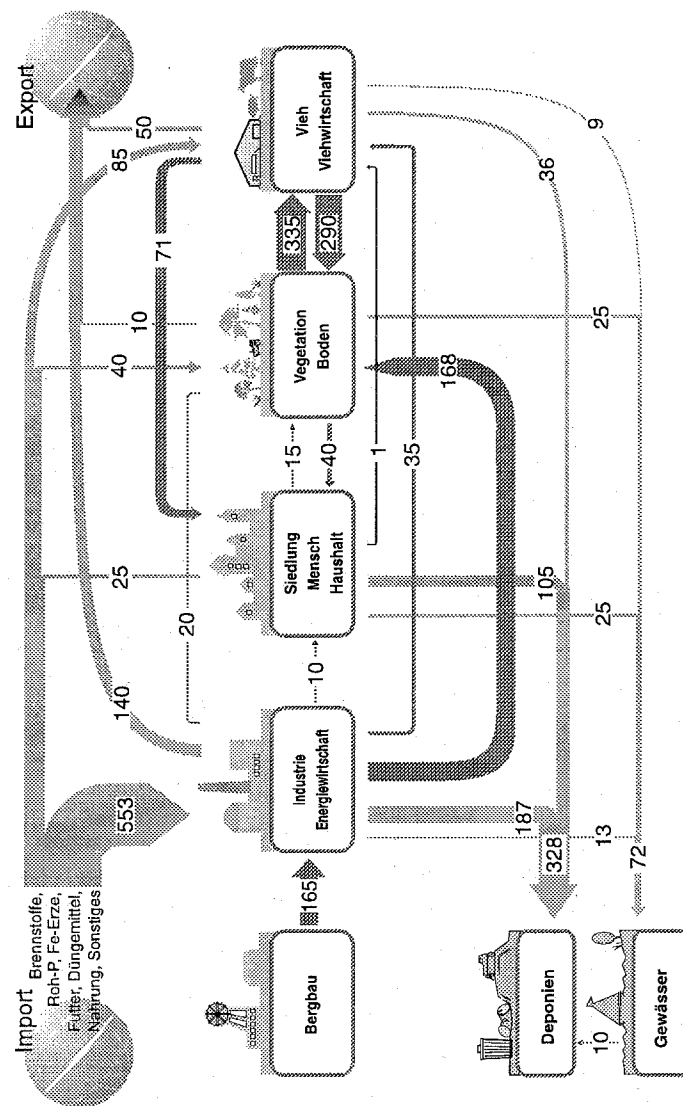


Abb. 4.6.5: Abschätzung der Phosphorflüsse in Deutschland 1992. Angaben in 10^3 tP/a. Daten aus BEHRENDT (1994), BERNHARDT et al. (1991), DGCh (1978), FREDE & BACH (1993), HAMM (1993), NOLTE & WERNER (1991), WERNER et. al (1991) sowie MOHAUPT (mündl. Mittlg.)

Abb. 4.6.5 zeigt die vereinfachte Darstellung der P-Bilanz des vereinigten Deutschlands für das Jahr 1992. Grundlage der Darstellung sind Recherchen, Berechnungen und Schätzungen von BEHRENDT (1994b), BERNHARDT et al. (1991), DGCh (1978), FREDE & BACH (1993), NOLTE & WERNER (1991), WERNER et al. (1991) sowie Daten und Informationen von MOHAUPT (mündl. Mittlg.). Der räumliche Bezug wurde auf das wiedervereinigte Deutschland erweitert und die Daten auf das Jahr 1992 hochgerechnet (BERNHARDT et al. 1991, HAMM 1993). Die massiven Umstrukturierungen in Bergbau, Industrie und Landwirtschaft infolge der Wiedervereinigung und das teilweise unzureichende, zeitverzögert verfügbare statistische Material schränken die absolute Richtigkeit der gezeigten P-Flüsse allerdings ein.

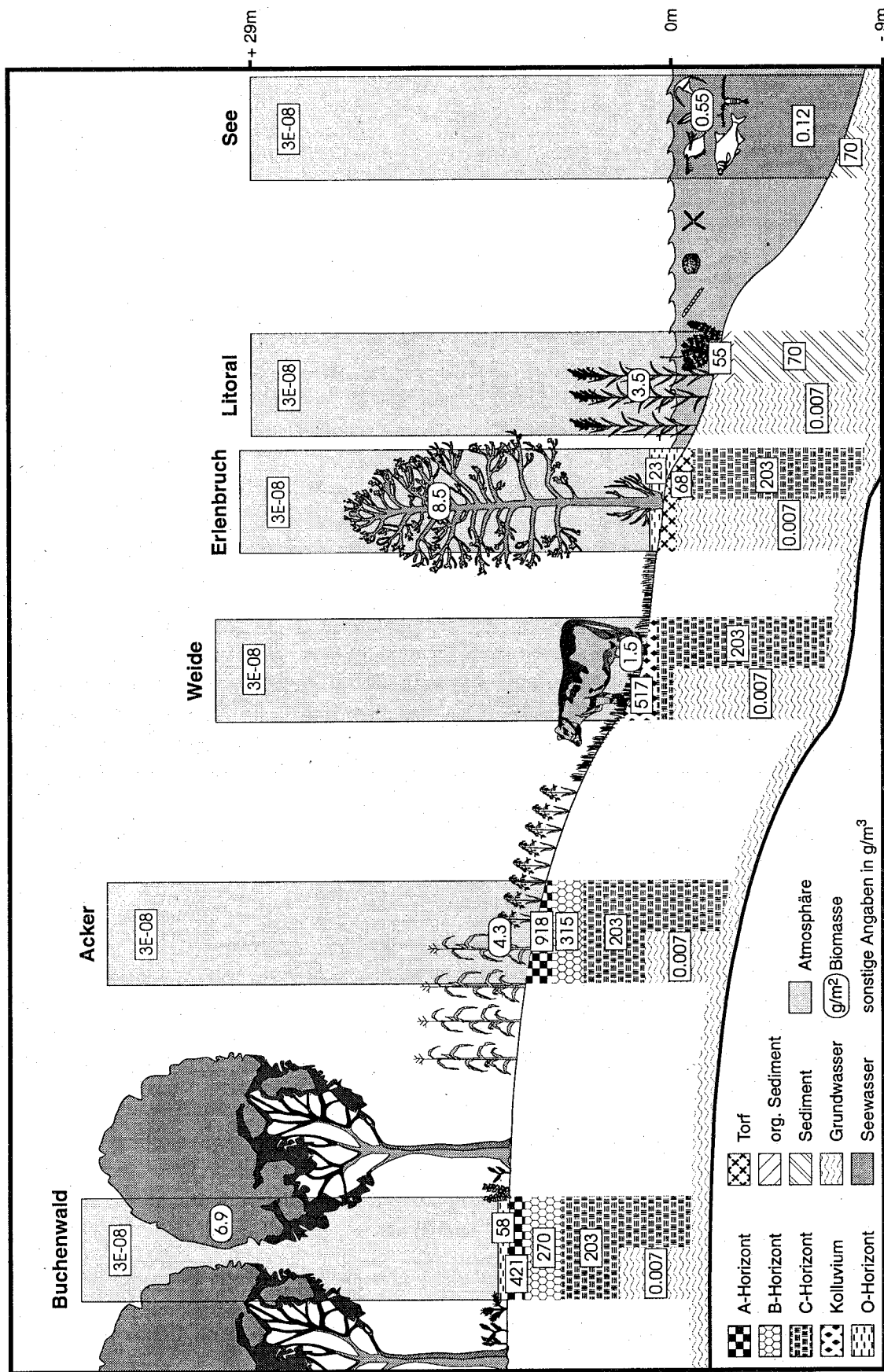


Abb. 4.6.6: Phosphorgehalte in der glazial geprägten norddeutschen Landschaft am Beispiel einer Catena im Einzugsgebiet des Belauer Sees (Ostholstein) auf der Basis von Angaben verschiedener Mitarbeiter des Projektzentrums für Ökosystemforschung der CAU Kiel (aus SCHERNEWSKI & WETZEL 1997).

Anmerkungen zu Abb. 4.6.6: Die Angaben zur Biomasse des Sees [g/m^2] beziehen sich auf die mittlere Tiefe des Belauer Sees von 9 m und beinhalten Detritus, Phytoplankton, Zooplankton und Fische. Die Konzentrationsangaben [g/m^3] enthalten zusätzlich alle gelösten Komponenten. Die Angaben über die Konzentrationen im Sediment sind Mittelwerte des oberen Meters des gesamten Seesediments (GARBE-SCHÖNBERG & ZEILER mündl. Mittlg.). Die oberen 30 cm im Litoral zeigen aufgrund des höheren Wassergehaltes und des nahezu ausschließlich organischen Materials demgegenüber reduzierte Werte. Die Biomasse im Litoral und auf dem Acker entspricht den sommerlichen Bedingungen. Die Konzentrationen im Grundwasser beziehen sich auf den m^3 Wasser. Die Daten der Böden sind aus zwei Catenen entnommen, die detailliert bei SCHLEUSS (1992) beschrieben und hier der besseren Anschauung wegen in einer Catena zusammengefaßt sind.

Zur Steigerung der landwirtschaftlichen Produktion wurden in den vergangenen Jahrzehnten riesige Düngermengen in Deutschland eingesetzt. 1989/90 betrug der Verbrauch an Phosphat-Dünger bezogen auf das vereinigte Deutschland rd. 420.000 t P. Der in der Industrie benötigte Rohstoff, das Rohphosphat, sowie die daraus gewonnene Phosphorsäure werden ausnahmslos importiert. Ausgedehnte Rohphosphatvorkommen, die großmaßstäbig über und unter Tage abgebaut werden, liegen in Florida, Kasachstan, Rußland und vor allem Marokko. Es handelt sich hauptsächlich um Fluorapatit mit P-Gehalten zwischen 11 % und 13 %. Die genannten 4 Staaten gewinnen über 80 % der ca. 65 Mio. t P, die weltweit abgebaut werden, und sind damit global gesehen die Hauptquellen für P in der Umwelt.

Beachtliche P-Einträge finden durch den Import von phosphathaltigen Eisenerzen und Brennstoffen nach Deutschland statt, wobei die vorwiegend als Brennstoffe genutzten Mineralöle einen, verglichen mit Kohle, geringen P-Gehalt aufweisen. Die Industrie verarbeitet die importierten Rohphosphate zu Düngemitteln, Mineralfutter, Pflanzenschutzmitteln und vielerlei Chemikalien für die weiterverarbeitende Waschmittel-, Getränke-, Papier-, Leder- und Textilindustrie. Die importierten pflanzlichen und tierischen Rohstoffe werden, wie auch die Produkte aus der deutschen Landwirtschaft, vielfach industriell weiterverarbeitet und veredelt. Der Bedarf der Waschmittelindustrie, die früher ein wesentlicher Verbraucher von Rohphosphat war, ist von ca. 70.000 t P in den 70er Jahren (DGCh 1978), durch die zunehmende Verwendung von Ersatzstoffen in den 90er Jahren auf etwa 1/10 abgesunken.

Der Landwirtschaft kommt eine Schlüsselrolle im P-Haushalt zu. Es werden riesige P-Düngermengen in der Pflanzenproduktion, sowie Futterphosphate und P-reiche pflanzliche und tierische Futtermittel in der Viehwirtschaft eingesetzt. In der Landwirtschaft bestand in der Vergangenheit ein extremes Ungleichgewicht: Die Einträge an P überstiegen die Austräge zeitweilig um über 500.000 t P/a, haben sich in den vergangenen Jahren allerdings drastisch auf etwa 100.000 t P/a reduziert.

Da in der Vegetation langfristig keine Akkumulation von Phosphor stattfindet, bleibt nur der Boden als Speicher. Wie stark der Boden das aufgebrachte P speichert zeigt sich an den relativ geringen Austrägen in Gewässer (Abb. 4.6.5). Die Funktion des Bodens als P-Puffer und dessen Anreicherung mit P ist von zentraler Bedeutung für die potentiell gefährdeten Gewässer.

Die Deponien und die Gewässer sind die Endglieder und damit Senken im P-Haushalt. Unter dem Begriff Deponie sind Schlackehalden, Hausmüll-, Gewerbeabfall-, Bauschutt-, Gewässerschlick- und Klärschlamm- Deponien, Friedhöfe und auch Gewässersedimente aufsummiert. Die in die Gewässer gelangenden partikulären und gelösten P-Verbindungen werden vielfach in andere Fraktionen transformiert und zu einem Teil am Gewässergrund abgelagert. Der verbleibende Rest gelangt mit dem Wasser in die Nord- und Ostsee. Für Deutschland kann eine Retention von Phosphor durch Sedimentation von etwa 15 % der in die Gewässer eingetragenen Menge angenommen werden (DGCh 1978). Die Sedimentation in den Flüssen und die Rückhaltung in

Überschwemmungsflächen legt fast 40 % des eingetragenen erodierten Bodenmaterials permanent fest (HAMM 1993). Die Retention variiert in Abhängigkeit von der Morphometrie, der Wasseraufenthaltszeit, der Belastungssituation sowie der Geschichte der Belastung sehr stark.

Durch die Sedimentation partikulären Materials und die zusätzliche Transformation und Festlegung von gelösten P-Verbindungen im Sediment kommt den Binnengewässern eine erhebliche Bedeutung für die Reinhaltung der Meere zu.

Der zunehmende Anschluß der Industrie und der Haushalte an Kläranlagen mit Phosphatfällung und die steigenden Anforderungen an Filter- und Reinigungstechnik, vor allem aber die angesprochene Verwendung von P-Ersatzstoffen in Wasch- und Reinigungsmitteln haben in den 80er Jahren in der Bundesrepublik zu der schon angesprochenen starken Verringerung der Einträge in Gewässer geführt (u.a. GERLACH 1991, HAMM 1993, KAUSCH et al. 1991, NUSCH et al. 1991 UBA 1989). Die Reduzierung der Einträge auf voraussichtlich 35.900 t P/a (bezogen auf die alten Länder der Bundesrepublik) bzw. etwa $0,7 \text{ kg P ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ist ein deutlicher Erfolg der Bestrebungen zur Wasserreinhaltung.

Die natürliche Grundfracht von Phosphor, die Einträge über Streu, Grundwasser, einen Teil der atmosphärischen Deposition und geringe Erosionsmengen beinhaltet, wird von WERNER et al. (1991) mit 1.500 t P/a bzw. $0,03 \text{ kg P ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ angegeben. Die aktuellen Einträge sind demnach 24 mal höher als die natürliche Grundfracht. Die natürliche Grundfracht macht also nur 4 % der aktuellen Einträge aus. Die Grundfracht repräsentiert in etwa die frühen historischen Einträge in die Gewässer und verdeutlicht, welche Dimension die aktuellen, anthropogen bedingten Einträge immer noch besitzen.

Mit der Verringerung der Gewässerbelastung durch Phosphor findet eine Verschiebung der Bedeutung der Eintragsquellen statt. Während noch in den 60er und 70er Jahren die größten Belastungen durch die Industrie und vor allem durch den Waschmitteleinsatz in Haushalten, Handels- und Dienstleistungsunternehmen verursacht wurden, rückt seitdem die Auswaschung, Abschwemmung und der Abtrag von Phosphat und P-haltigen Verbindungen aus landwirtschaftlich genutzten Gebieten stärker in den Vordergrund (u.a. HAMM (Hrs.) 1991, HAMM 1993, WERNER et al. 1991).

Am Beispiel des Einzugsgebietes des Belauer Sees lassen sich die P-Gehalte der einzelnen Kompartimente sowie die P-Flüsse in einem typischen ländlichen Raum veranschaulichen. Abbildung (4.6.6) zeigt die vertikalen und lateralen Gradienten der Phosphorgehalte in der Landschaft. In allen terrestrischen Böden zeigt sich eine deutliche Abnahme der Phosphorgehalte mit der Tiefe. Der Boden wirkt als Speicher und läßt nur eine geringfügige Auswaschung ins Grundwasser zu, wie die niedrigen Konzentrationen dort belegen. Ein ausgeprägter lateraler Gradient zeigt sich zwischen den unterschiedlich genutzten Böden. Der Oberboden des Ackerstandortes zeigt über doppelt so hohe P-Gehalte wie der benachbarte Wald und auch erheblich höhere Werte als die extensiv genutzte Weide. Je intensiver ein Standort landwirtschaftlich genutzt wird, desto höher sind, durch die anhaltende Überdüngung, die Phosphorgehalte in den Oberböden.

In den Gewässern zeigt sich ein deutlicher Konzentrationsgegensatz zwischen Wasserkörper und Sediment. Und dies obwohl das oberflächennahe Sediment selbst zu 85 % aus Wasser besteht. Der hohe Wassergehalt ist auch der Grund für die unterschiedlichen Konzentrationen zwischen den mineralisch geprägten terrestrischen Böden und dem Seesediment. Bezogen auf die Trockenmasse zeigen sich keine großen Unterschiede zwischen den P-Konzentrationen im Sediment und den Oberböden. Der Vergleich der hohen Phosphorkonzentrationen an Land mit den sehr geringen Werten im Seewasser deutet an, welche potentielle Gefahr diffuse Phosphorflüsse vom Land für die Gewässer bedeuten.

Die bisherigen Betrachtungen zum Phosphorhaushalt haben verdeutlicht, daß die natürlich in der Umwelt vorkommenden P-Verbindungen keine Gefahr für die Umwelt im klassischen Sinne darstellen. Weder beim Menschen noch bei anderen Lebewesen sind natürlich vorkommende P-Konzentrationen toxisch oder hinterlassen bleibende Schäden. Die Phosphor-Problematik in der Umwelt resultiert vielmehr aus den unterschiedlichen Konzentrationen, in denen Phosphor in verschiedenen Systemen vorkommt sowie der anthropogen bedingten Beschleunigung der Stoffflüsse und Kreisläufe. Ein Vergleich der P-Konzentrationen in Gewässern mit den Konzentrationen im Umfeld des Menschen kann die Situation veranschaulichen: P-limitierte Seen zeigen während des Sommers Konzentrationen an pflanzenverfügbarem Orthophosphat von weniger als 0,002 mg/l, dagegen besitzt Milch beispielsweise eine mittlere Konzentration von etwa 900 mg P/l, also die 450.000fache Konzentration.

Je stärker sich ein System auf eine Nährstoffbegrenzung einstellt und je komplexer die Wirkungsgefüge zur Vermeidung von Mangelzuständen sind, desto sensitiver wird ein solches System auch auf eine Nährstoff-Zufuhr reagieren. Gewässer sind in Bezug auf Phosphor die empfindlichsten Ökosysteme. Gerade die weitgehend unbelasteten oligotrophen Gewässer reagieren bereits auf geringe P-Einträge mit stark zunehmendem Algenwachstum. Die Empfindlichkeit von Gewässern gegenüber Nährstoffeinträgen hängt von Parametern, wie dem Grundchemismus (Ionenzusammensetzung und -Konzentrationen) des Wassers, der mittleren Wassertiefe und der Aufenthaltszeit des Wassers in Seen ab. Je höher die Aufenthaltszeit, desto stärker machen sich die negativen Effekte der Belastung bemerkbar. Seen sind aus diesem Grunde generell gefährdeter und problematischer als Fließgewässer.

Die ökologische Problematik resultiert aber nicht nur aus der Empfindlichkeit der Gewässer gegenüber Phosphor, sondern auch aus ihrer Stellung als Endglieder im P-Haushalt, in die Industrien, Haushalte und Landwirtschaft direkt oder indirekt ihre P-haltigen Abwässer einleiten. Allein dadurch, daß Gewässer mit ihrem Niedrigkonzentrationskreislauf ein Endglied im P-Haushalt der Landschaft bilden, ergibt sich eine potentielle Gefährdung dieser Ökosysteme durch die vorgeschalteten Systeme. Erst die Störungen der Kreisläufe und die hohen direkten und indirekten Einträge durch den Menschen führen aber zur aktuellen P-Problematik in der Umwelt. Die jährlichen Ein- und Austräge, einschließlich der sich in Deponien und Böden akkumulierenden P-Verbindungen, liegen in der gleichen Größenordnung, wie der innerhalb Deutschlands zirkulierende Anteil. Es kommt zu erhöhten Austrägen von P aus terrestrischen Ökosystemen und Siedlungsräumen, die die Gewässer nachhaltig eutrophieren. Die OECD (1982) spricht in diesem Zusammenhang von einer "man-made" Eutrophierung, womit die Beschleunigung des auch in naturnahen Systemen vorhandenen Nährstoffeintrags in Gewässer durch den Menschen hervorgehoben wird. Hierbei besteht die Gefahr, daß die Eutrophierung aquatischer Systeme als ohnehin langfristig unvermeidbar angesehen wird. Dies wäre jedoch ein Fehlschluß, da die Gewässer durch die Sedimentation eine Selbstreinigungsfähigkeit besitzen, solange die jährlichen Einträge an Phosphor einen kritischen Wert nicht überschreiten. Erst danach setzen die negativen Erscheinungen der Eutrophierung ein.

Die Erfolge bei der nationalen Verringerung der P-Einträge in Gewässer dürfen nicht darüber hinwegtäuschen, daß insbesondere dem nachhaltigen globalen Schutz aquatischer Ökosysteme Hindernisse im Wege stehen.

- Die weltweiten Phosphorvorkommen sind enorm, der Abbau billig und die Kosten für Rohphosphate deshalb vergleichsweise gering. Eine Notwendigkeit zum ressourcensparenden Umgang mit Phosphor besteht deshalb aus rein wirtschaftlichen Erwägungen heraus kaum. Für eine Reduzierung der Phosphorverwendung in Deutschland spricht somit nur der Umweltschutzaspekt, der weltweit von untergeordneter Bedeutung ist.

- Die über Jahre hinweg anhaltenden hohen Einträge an Phosphor in die Böden und die Erosion P-haltiger Bodenkrume in gewässernahe Senken und Uferstreifen haben zu einer Erhöhung des Gefährdungspotentials in unmittelbarer Nähe von Gewässern geführt. Durch Starkregenereignisse und Seespiegelschwankungen kann es noch auf lange Sicht zu starken P-Einträgen in die Gewässer kommen. Die Schutzfunktion von Uferstreifen ist deshalb nur zeitlich begrenzt.
- Diffuse Quellen gewinnen in Deutschland zunehmend Bedeutung bei der P-Belastung von aquatischen Ökosystemen. Diffuse Quellen sind schwer regulierbar, vor allem, wenn der Transport über längere Strecken erfolgt und deshalb der Schutz der unmittelbaren Nachbarschaft nur von begrenztem Nutzen ist, wie bei der zunehmenden Bedeutung der P-Einträge über die Atmosphäre deutlich wird.
- Bei den punktförmigen Einträgen haben die industriellen, vor allem aber die häuslichen P-Einträge lange im Vordergrund gestanden. Durch zunehmende Abwasserreinigung mit Phosphatfällung hat deren Bedeutung jedoch abgenommen. Zwar funktioniert die Abwasserreinigung gerade in bezug auf die P-Elimination gut, aber es bleibt dennoch ein Restrisiko bestehen. Störungen und Ausfälle treten sowohl in Kläranlagen als auch in der Landwirtschaft und Industrie so regelmäßig auf, daß diese als Teil des normalen Betriebsablaufes angesehen werden müssen. Durch diese meist kurzfristigen, aber intensiven Stoffeinträge werden langfristige Bemühungen zum Gewässerschutz mit einem Mal zunichte gemacht.
- Eine Besonderheit des P-Kreislaufs im Wasser liegt in der engen Kopplung zwischen Sediment und Wasserkörper. Ist ein See erst einmal aus dem oligo- oder mesotrophen Zustand in den eutrophen überführt, bewirkt auch eine Verringerung der P-Zufuhr keine unmittelbare Rückführung in den früheren Zustand. Das Sediment ist über etliche Jahre hinweg in der Lage, P verstärkt freizusetzen und für eine interne P-Zufuhr in den See zu sorgen. Die Dauer der P-Freisetzung aus dem Sediment steht in direkter Beziehung zur Dauer und Intensität der vorangegangenen Eutrophierung (TESSENOW 1979).

4.6.4 Problematik: Interannuelle Variabilität und Seen-Monitoring

In diesem Kapitel sollen die praktischen Auswirkungen der generell in den schleswig-holsteinischen See zu beobachtenden starken interannuellen Variabilitäten angesprochen werden. Im Vordergrund steht insbesondere die Frage nach den Auswirkungen auf die Interpretierbarkeit von Zeitreihen. Die Erhebung hydrochemischer oder biologischer Daten unterliegt in der Regel engen Restriktionen bezüglich des möglichen Aufwandes und der Finanzierung. Während Untersuchungen über kurze Zeiträume vielfach mit hoher Intensität durchgeführt werden können, sinkt die mögliche räumliche und zeitliche Auflösung der Messungen normalerweise mit zunehmender abzudeckender Zeitspanne. Bei der Untersuchung einzelner Jahre wird in Seen vielfach eine wöchentliche bis 14-tägigen Probenahme vorgenommen. Langfristig angelegte Monitoring-Programme sind dagegen meist auf einen oder sehr wenige Termine pro Jahr beschränkt.

Die Untersuchungen an Belauer See haben gezeigt, daß Fragestellungen wie die, nach den Auswirkungen globaler Klimaänderungen oder die, nach der trophischen Entwicklung von Seen nur auf der Basis langjähriger Messungen beantwortet werden können. Zudem ist es dringend erforderlich, daß Daten über eine größere Gruppe von verschiedenartigen Seen vorliegen, um ein großes Eigenschaftsspektrum abzudecken. Die im Rahmen der Seenüberwachung des Landes Schleswig-Holstein seit 1983 jedes Jahr während der Vollzirkulation erhobenen hydrochemischen Daten von

mittlerweile 68 Seen stellen deshalb eine wertvolle langfristige Datenreihe dar. Diese Daten erlauben, wie Kapitel 3.1 und 3.2 zeigen, die Einordnung und Verallgemeinerung kurzfristig angelegter Messungen.

Es bleibt jedoch die Frage, ob Messungen, die einmal jährlich am Abfluß eines Sees durchgeführt werden, grundsätzlich bei der beobachteten interannuellen Variabilität zahlreicher Parameter eine zuverlässige Grundlage für die Analyse der langfristigen Entwicklung von Seen bilden können?

Die unteren Teile der Abb. 4.6.7 und 4.6.8 zeigen die Jahrgänge der TDP- und TDN-Konzentrationen am Abfluß und in der Seemitte des Belauer Sees zwischen 1989 und 1993, jeweils in einer Meßtiefe von 0,3 m. Der Vergleich des Verlaufes der Konzentrationskurven an Seemitte und Abfluß zeigt für beide Parameter eine gute Übereinstimmung. Es kann deshalb grundsätzlich mit Berechtigung davon ausgegangen werden, daß Messungen am Abfluß eines Sees den Zustand im See selbst gut widerspiegeln. Die größere Variabilität der Werte am Abfluß gegenüber den Messungen in der Seemitte des Belauer Sees erhöht die Gefahr, bei einmaliger Probenahme die tatsächlichen Bedingungen im See nicht korrekt wiederzugeben.

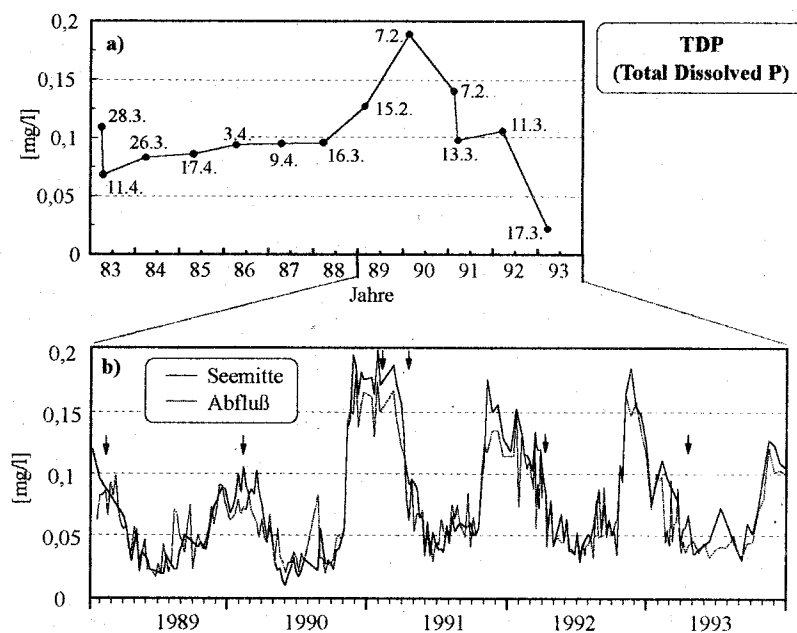


Abb. 4.6.7: a) TDP-Konzentrationen am Abfluß des Belauer Sees zwischen 1983 und 1993 mit Angabe des Meßtermins (nach Daten des LaWaKü 1985, 1986, 1987, 1988 a, 1988 b, 1992 a, 1992 b, 1994, 1995). b) Jahrgänge der TDP-Konzentrationen in 0,3 m Wassertiefe am Abfluß und in der Seemitte des Belauer Sees zwischen 1989 und 1993 auf der Basis 7- bis 14tägiger Messungen. Die kleinen senkrechten Pfeile markieren zum Vergleich die in Teil a) dargestellten Meßtermine des LaWaKü.

Sowohl die TPN- als auch die TDP-Konzentrationen zeigen im Jahresverlauf eine ausgeprägte Dynamik, mit geringen Konzentrationen während der Stratifikation in den Sommermonaten und hohen Konzentrationen während der Vollzirkulation im Winter. Beim Vergleich der einzelnen Jahrgänge ist bei beiden Parametern eine starke interannuelle Variabilität sowohl während des Sommers als auch während des Winters zu beobachten. Da die jährlichen Messungen des LaWaKü jeweils gegen Ende der winterlichen Vollzirkulation zwischen Februar und April stattfinden, ist die winterliche interannuelle Variabilität von besonderem Interesse. Während die TDP-Konzentrationen im Winter 89/90 kaum 0,1 mg/l übersteigen, erreichen sie ein Jahr später nahezu 2 mg/l, in den nächsten Jahren über 1,7 mg/l und im Winter 93/94 nur etwa 1,3 mg/l. Ursache hierfür sind keine

unterschiedlichen externen Stoffeinträge, sondern interne Prozesse, wie die Dauer und Intensität der sommerlichen Stratifikation sowie die seit einigen Jahren vereinzelt im Belauer See zu beobachtenden winterlichen Algenblüten.

Die in Abb. 4.6.7a mit Datum angegebenen und in Abb. 4.6.8b mit Pfeilen markierten Meßtermine des LaWaKü verdeutlichen die Problematik interannueller Variabilitäten bei jährlich einmaligen Messungen. Im Winter 1991 wurden beispielsweise zwei Messungen, am 7. Februar und am 13. März, vorgenommen und führten, da bereits starke Phosphorzehrung im See stattfand, zu fast 50 % abweichenden Meßwerten.

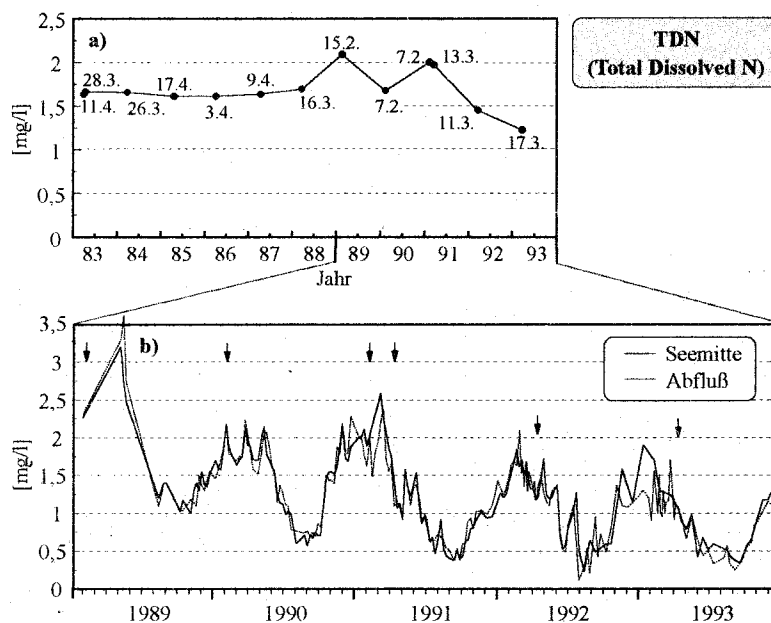


Abb. 4.6.8: a) TDN-Konzentrationen am Abfluß des Belauer See zwischen 1983 und 1993 mit Angabe des Meßtermins (nach Daten des LaWaKü 1985, 1986, 1987, 1988 a, 1988 b, 1992 a, 1992 b, 1994, 1995). b) Jahressgänge der TDN-Konzentrationen in 0,3 m Wassertiefe am Abfluß und in der Seemitte des Belauer Sees zwischen 1989 und 1993 auf der Basis 7- bis 14-tägiger Messungen. Die kleinen senkrechten Pfeile markieren zum Vergleich die in Teil a) dargestellten Meßtermine des LaWaKü.

Die in Abb. 4.6.7a und 4.6.8a dargestellten, vom LaWaKü gemessenen, jährlichen TDP- und TDN-Konzentrationen stellen aufgrund der unterschiedlichen während der Wintermonate ablaufenden Prozesse in gewisser Weise Artefakte dar, die den tatsächlichen Nährstoffstatus nur sehr begrenzt wiedergeben. Der in Abb. 4.6.7a zu beobachtende starke jährliche Anstieg der TDP-Konzentrationen zwischen 1988 und 1990 und das drastische Absinken der Konzentrationen in den folgenden Jahren hat in den wöchentlich bis 14-tägigen Messungen (Abb. 4.6.7b) keine Entsprechung, täuscht also falsche Tatsachen vor.

Bisweilen auftretende Konzentrationsunterschiede zwischen den Messungen des Landesamtes und den eigenen Daten im selben Zeitraum, wie dies beispielsweise beim TDP im März 1992 zu beobachten ist (Abb. 4.6.7), müssen teilweise sicherlich auf methodische Unterschiede bei der Analytik, vor allem aber auch auf die nicht auf den Tag genau übereinstimmenden Meßtermine zurückgeführt werden. Dies macht deutlich, daß die teilweise von Tag zu Tag, im Falle des Belauer Sees vor allem in Abhängigkeit von Windrichtung und Windstärke, variierenden Werte eine Quelle der Unsicherheit sind und die Aussagekraft einzelner einmaliger Daten relativieren. Ein weiteres Problem beim aktuellen Meßprogramm des Landes stellt die Fehleranfälligkeit der Einzelwerte dar.

Bei nur einmaliger Probenahme ist eine Plausibilitätskontrolle eines, beispielsweise allein durch methodische Unsicherheiten deutlich gegenüber den Vorjahren abweichenden Wertes nicht möglich.

Insgesamt bleibt festzuhalten, daß die Wintermonate zwar die geeignetste Zeit für einmalige Messungen sind, aber auch zu dieser Zeit starke interannuelle Variabilitäten das Bild verfälschen können. Die Unsicherheit der Meßwerte resultiert einerseits aus der besprochenen natürlichen interannuellen Variabilität, andererseits führt der von Jahr zu Jahr variierende Probenahmezeitpunkt zu erheblichen zusätzlichen Fehlern. Deshalb wäre zu wünschen, daß die Messungen zumindest jährlich im gleichen Monat stattfinden würden. Der Februar scheint hierfür geeignet, da Eisbedeckung eher selten ist und die niedrigen Wassertemperaturen starke Algenentwicklungen noch in Grenzen halten.

Die Ergebnisse verdeutlichen, daß auf der Basis zeitlich ausreichend hoch aufgelöster Daten, die nur wenige Jahre abdecken, keine Aussagen zu Entwicklungstrends gemacht werden können. Es sind Zeitreihen über mindestens 8-10 Jahre nötig. Langfristig angelegte Meßprogramme, denen einmalige Messungen pro Jahr zugrunde liegen, sind aber ebensowenig geeignet Trends zuverlässig wiederzugeben, da die einzelnen Werte von vielen zufälligen Bedingungen abhängen. Da auch die Variabilitäten innerhalb der einzelnen Jahre hoch sind reicht es auch nicht, langfristige Meßprogramme um ein oder zwei Probenahmeterminale in weiteren Jahresverlauf zu ergänzen um zuverlässige Aussagen zu erhalten. Hierfür sind mindestens monatliche Messungen notwendig. Dadurch steigen der Meßaufwand und die Kosten für ein solches Meßprogramm allerdings in Größenordnungen, die kaum ein Land langfristig zu tragen bereit ist.

Das bestehende Meßprogramm kann trotz der finanziellen Limitierungen verbessert werden. Einen ganz wesentlichen Punkt bildet dabei die Konkretisierung der, bislang eher allgemein gefaßten, Ziele und Aufgaben des Meßprogramms. Im folgenden Schritt muß die Auswahl und Eignung der Parameter sowie die Anzahl der zu untersuchenden Seen überprüft werden. Die Beziehungen zwischen morphometrischen Daten im weitesten Sinne und hydrochemischen, bzw. produktionsbiologischen Parametern zeigen, daß die Daten des Seenkontrollmeßprogramm durch ergänzende morphometrische Informationen stark an Wertigkeit gewinnen würden. Ich kann mir zudem vorstellen, daß eine Beschränkung der Seen auf die in Kapitel 3.1 und 3.2 erarbeiteten repräsentativen Seen ergänzt um solche mit besonderen Eigenschaften sinnvoll sein kann. Dadurch würde der Freiraum geschaffen, um bedeutsame Parameter, wie TN, TP und Chlorophyll im Programm zu ergänzen. Die Problematik der geringen Aussagekraft einmaliger Messungen würde dadurch jedoch nicht gelöst.

In den 90er Jahren hat im Belauer See und in anderen Seen der Seenkette eine Stabilisierung der Nährstoff-Konzentrationen auf hohem Niveau stattgefunden. Je weniger ein ausgeprägter langfristiger Trend der Zustandsentwicklung in den Seen zu beobachten ist, desto größer wird die Bedeutung der Variabilität zwischen einzelnen Jahren bei der Interpretation von langfristigen Datenreihen.

5 Zusammenfassung und Ausblick

Der Belauer See: Repräsentativität, Stoffhaushalt und Entwicklung

Nach der Klassifikation der OECD (1982) ist der Belauer See als eutroph und die beiden ihm vorgeschalteten Seen der Bornhöveder Seenkette, der Schmalen- und der Bornhöveder See, als hypertroph zu bezeichnen. Im Vergleich mit den weltweit untersuchten Seen der OECD (1982) zeigen sie ein typisches Verhältnis zwischen den Chlorophyll-, Phosphor- und Stickstoffkonzentrationen (vgl. Kap. 3.1.2). Lediglich das Verhältnis von Gesamt-Stickstoff zum Gesamt-Phosphor ist mit 15 vergleichsweise gering und legt eine größere Bedeutung des Stickstoffs in bezug auf die Produktionslimitierung nahe, als dies in 90 % der weltweit untersuchten Seen der Fall ist (vgl. Kap. 4.1.5).

Die numerische Clusteranalyse hat sich als nützliches Werkzeug zur Untersuchung der Repräsentativität der Eigenschaften der Bornhöveder Seen im Vergleich zu 68 Seen Schleswig-Holsteins erwiesen (vgl. Kap. 4.1). Der Schmalensee und der Bornhöveder See sind in diesem Vergleich als relativ kleine, flache Seen mit unterdurchschnittlich großem Einzugsgebiet und unterdurchschnittlichen Konzentrationen der gelösten Stickstoff- und Phosphorfraktionen sowie niedrigen Gehalten an partikulärem Kohlenstoff anzusprechen. Insbesondere der Bornhöveder See kann bezüglich dieser Eigenschaften als repräsentativ für 45 % der 68 untersuchten schleswig-holsteinischen Seen angesehen werden. Vor allem aufgrund seiner vergleichsweise großen mittleren Tiefe von 9 m ist der Belauer See weniger repräsentativ. Ein ähnliches Eigenschaftsspektrum ist lediglich in 12 % aller 68 Seen zu finden.

Zwischen morphometrischen und hydrochemischen Parametern sind deutliche Abhängigkeiten zu beobachten (Tab. 3.1.1). In der Klassifikation tritt vor allem der Zusammenhang zwischen großem Einzugsgebiet und hohen Stickstoffkonzentrationen in Seen sowie zwischen der mittleren Tiefe und der Höhe der Phosphor- und Kohlenstoffkonzentrationen deutlich hervor. Insbesondere die mittlere Tiefe stellt eine wesentliche Steuergröße für die Produktion in Seen dar und limitiert, neben implizit eingehenden Größen wie die geographische Lage und das Klima, die maximal erreichbare, mittlere jährliche Chlorophyll-Konzentration im Belauer See auf 50 µg/l (vgl. Kap. 3.1.1). Nur innerhalb dieses Rahmens können Ressourcen, wie Nährstoffe, eine limitierende Rolle für die Produktion und Artenzusammensetzung spielen.

Bei der Betrachtung der mittleren Jahresproduktion im Belauer See muß Phosphor traditionell als das limitierende Element angesehen werden, wobei Stickstoff im Spätsommer von erheblicher Bedeutung sein kann (Kap. 4.3.5). Die Diatomeenblüte im Frühjahr wird maßgeblich durch die Verfügbarkeit von Silizium geprägt, während im Winter Licht eine entscheidende Rolle spielt. Das Grazing des Zooplanktons wirkt nur in den Monaten Mai und Juni, in denen Daphnien hohe Abundanzen erreichen und das Klarwasserstadium verursachen, regulierend und produktionslimitierend auf das Phytoplankton. Während dieser Zeit findet ein Stofftransfer innerhalb der Biozönose statt, der sich mit der traditionellen Vorstellung einer Nahrungskette deckt. In der übrigen Zeit dominieren komplexe Nahrungsnetze. Das mikrobielle Nahrungsnetz, der 'mikrobiale loop', gewinnt zu keiner Zeit eine überragende Bedeutung im See (ZIMMERMANN 1994). Die 'top down'-Limitierung der Primärproduktion durch höhere trophische Ebenen spielt im Belauer See keine bedeutende Rolle (Kap. 4.3.4). Die Produktion des Belauer Sees wird entscheidend durch abiotische, externe Steuergrößen, die über zeitlich variable physikalische Prozesse indirekt die Verfügbarkeit von Nährstoffen beeinflussen, determiniert.

Der Nährstoffhaushalt des Belauer Sees wird bereits in Kapitel 4.2 zusammengefaßt, weshalb die Ausführungen hier auf einige wenige Aspekte beschränkt bleiben. Bei der Phosphorbilanz des Belauer Sees spielen weniger die Einträge aus dem eigenen Einzugsgebiet als vielmehr der Input durch die aus den vorgeschalteten Seen zufließende Alte Schwentine und durch das Sediment eine Rolle (Kap. 3.6). Die jährliche Freisetzung von Phosphor aus dem Sediment, vor allem aus alten, tiefen Sedimentschichten, macht mittlerweile 30 % der Gesamteinträge aus und erreicht damit die gleiche Größe wie die sedimentationsbedingte, jährliche Phosphorfixierung im Sediment. Der Belauer See unterliegt damit einer starken internen Eutrophierung, die die übliche Funktion des Sees als Phosphorsenke in der Landschaft aufhebt.

Bei Stickstoff und Silizium dominiert ebenfalls die Alte Schwentine als Haupteintragsquelle. Diffuse Stickstoffeinträge, vor allem mit, durch landwirtschaftliche Nutzung des Einzugsgebietes, belastetem Grundwasser, gewinnen jedoch immer mehr an Bedeutung (Kap. 3.6.1). Nur etwa 12 % des jährlich eingetragenen Stickstoffs werden im Sediment fixiert. 36 % unterliegen der Denitrifikation und werden an die Atmosphäre abgegeben. Nahezu die Hälfte des in den Belauer See eingetragenen Siliziums wird im Sediment festgelegt (Kap. 3.6.2). Abgesehen vom Phosphor, stellt der Belauer See eine wirkungsvolle Senke für Nährstoffe in der Landschaft dar und führt so zu einer Entlastung nachgeschalteter aquatischer Systeme und der durch Stickstoff-Limitierung gekennzeichneten Ostsee.

Zwischen 1983 und 1993 sind die Phosphorkonzentration (TDP) in den 29 schleswig-holsteinischen Seen, von denen Daten vorliegen, um 40 % zurückgegangen. Beim Stickstoff (TDN) betrug der Rückgang während dieser Periode lediglich 13 %. In Schleswig-Holstein spiegelt sich somit der bundesweit in den 80er Jahren zu beobachtende Trend sehr gut wider. Gleiches gilt auch für den Belauer See, der ein ausgezeichneter Repräsentant der landesweiten Entwicklung ist (Kap. 4.1.1).

Die durch anthropogene Einflüsse in diesem Jahrhundert beschleunigte Eutrophierung des Belauer Sees erreichte in den 70er Jahren ihr Maximum. Seit dieser Zeit sind die externen Phosphoreinträge in den See rückläufig, was sich auch auf die Konzentrationen im See ausgewirkt hat. Zwischen 1983 und 1993 ist ein Rückgang der Phosphorkonzentrationen während der winterlichen Vollzirkulation um 0,01 mg/l und ein Rückgang der Stickstoffkonzentrationen um 0,3 mg/l zu verzeichnen (vgl. Kap. 4.6.1). Einige Trophie-Indikatoren wie die mittleren jährlichen Chlorophyll- oder die Stickstoffkonzentrationen deuten auch zwischen 1990 und 1994 eine rasche Verbesserung des trophischen Zustands an (vgl. Kap. 2.3). Die Veränderungen zeigen sich nur bei einigen Parametern und müssen ebenso wie die scheinbare Zunahme der Konzentrationen des partikulären Kohlenstoffs in den Seen Schleswig-Holsteins (Kap. 3.2) als ein Effekt der hohen interannuellen Variabilität im Stoffhaushalt eutropher Seen angesehen werden.

Nach dem Modell von VOLLENWEIDER (1976) verbleibt der Belauer See bei Phosphor-Gesamteinträgen von über 2 kg TP ha⁻¹ a⁻¹ in seinem eutrophen Zustand. Die aktuelle Belastung beläuft sich auf 16 kg TP ha⁻¹ a⁻¹ (Kap. 3.6.4.1 und 4.6.2). Die noch über Jahre hinweg zu erwartenden Phosphoreinträge aus dem Sediment und die hohen Einträge durch die Alte Schwentine reichen jeweils alleine aus, um die kritische Belastbarkeit zu überschreiten, weshalb der Belauer See, allen Bemühungen zum Trotz, auch langfristig in einem eutrophen Zustand verbleiben wird. Die anhaltende interne Eutrophierung durch das Sediment hat zudem den Effekt, daß sich die Phosphor-Konzentrationen im Belauer See nicht analog zum Rückgang der externen Einträge verringern (Kap. 4.6.2).

Die in der Einleitung zugrundegelegte Hypothese, daß repräsentative Prozesse und Strukturen in ländlich geprägten Einzugsgebieten sich entsprechend in den angrenzenden Gewässern

niederschlagen, wodurch die Seen der Bornhöveder Seenkette eine hohe hydrochemische und morphometrische Repräsentativität für ostholsteinische Seen erhalten und dadurch eine Verallgemeinerung der an ihnen gewonnenen Ergebnisse erlauben, hat sich insgesamt als richtig erwiesen. Mit dem relativen Bedeutungszuwachs diffuser Nährstoffeinträge in die Seen sind die natürlichen Verlagerungsprozesse im Einzugsgebiet, gegenüber anthropogen bedingten Punktquellen, in den Vordergrund gerückt (vgl. Kap. 4.6.3). Sowohl für die Prozesse im See als auch für diejenigen im Einzugsgebiet besitzt allerdings die Geomorphologie eine steuernde Funktion.

Räumliche Heterogenitäten im Belauer See

Im Belauer See sind zahlreiche räumliche Heterogenitäten unterschiedlicher Ursache, Ausprägung und Dauerhaftigkeit zu beobachten. Beispiele hierfür finden sich in der Uferzone, im Sediment und auch in der Freiwasserzone, dem Pelagial, welches im Vordergrund der Untersuchungen stand (vgl. Kap. 3.7).

Räumliche Heterogenitäten in einem Gewässer können grundsätzlich sowohl durch Prozesse im See selbst als auch durch externe Steuergrößen bedingt sein. Eine bedeutende externe Steuergröße von räumlichen Heterogenitäten der Stoff- und Organismenverteilung stellen der Wind und der Energiehaushalt dar. Durch ihr Wechselspiel entstehen nicht nur zentrale vertikale Strukturen, wie die thermische Schichtung, sondern über hydrodynamische Prozesse auch laterale Strukturen unterschiedlicher räumlicher Ausdehnung.

Wind erzeugt im Belauer See ausgeprägte, seeweite, temporäre Strukturen, die innerhalb von Minuten bis Stunden auf veränderte Bedingungen reagieren. Diese windinduzierten, dynamischen Strukturen resultieren aus Prozessen mit vertikalen und horizontalen Komponenten, sind also dreidimensional. Phytoplankter sind diesen Prozessen durch Verdriftung passiv unterworfen (vgl. Kap. 3.7.4).

Die ausgeprägtesten lateralen Heterogenitäten zeigen sich im flachen Südbecken des Belauer Sees. Die zufließende Alte Schwentine ist hier ein Strukturbildner. Aber auch unabhängig davon ist zeitweise eine extreme, kleinräumige, vertikale und horizontale Patchiness des Phytoplanktons zu beobachten. Die entscheidende Frage war, ob die Phytoplankter diese Strukturierung aufgrund ihrer Eigenbeweglichkeit, es handelte sich in den Beispielen jeweils um Flagellaten, selbst verursacht haben. Die Ergebnisse der hydrodynamischen Modellierung zeigen eindeutig, daß alle oberflächennahen Strukturen auf kleinräumige horizontale Strömungswirbel zurückzuführen sind und die Phytoplankter passiv verdriftet werden. Sie sind aber durch ihre Auftriebsfähigkeit in der Lage, den wesentlich geringeren vertikalen Wasserbewegungen zu widerstehen und sich entsprechend der optimalen Lichtbedingungen vertikal einzuschichten.

Vielfach angenommene biotische Wechselwirkungen als Ursachen für laterale Heterogenitäten scheiden im Belauer See bei der vorhandenen räumlichen Auflösung der Messungen aus. Grazing des Zooplanktons spielt keine Rolle für die Ausbildung der extremen Dinophyceen-Patchiness und ist nicht die Ursache für die ufernah beobachteten minimalen Chlorophyll-Konzentrationen. Inwiefern die heterogene Verteilung von Zooplanktern, Fischlarven und Jungfischen durch die eigene Schwimffähigkeit bestimmt wird und welchen Einfluß hydrodynamische Prozesse darauf besitzen, bedarf weiterer Untersuchungen.

Die "multiple forces"-Hypothese von PINEL-ALLOUL (1995) versucht die Heterogenität des Zooplanktons zu erklären und unterscheidet dabei zwischen der Steuerung durch abiotische und

biotische Prozesse. Je großräumiger ein Prozeß ist, desto stärker dominiert danach die Steuerung durch abiotische Prozesse.

Die Hypothese behält den Untersuchungen im Belauer See zufolge ihre grundsätzliche Richtigkeit. Je genauer die Kenntnisse über hydrodynamische Prozesse werden und je höher die räumlichen Untersuchungen aufgelöst werden, desto stärker wird meiner Auffassung nach aber die Dominanz hydrodynamischer Prozesse selbst bei kleinsträumigen Strukturen sichtbar werden. Laterale Patchiness durch biotische Wechselwirkungen scheinen mir eine Ausnahme zu sein. Dies gilt jedoch nicht für vertikale Strukturen.

Für zukünftige Untersuchungen sollte die 'multiple forces' in Richtung einer für alle Organismen gültigen Hypothese erweitert werden. Dabei scheinen mir drei Teil-Hypothesen sinnvoll (vgl. Kap. 4.5.2):

- *Mit zunehmendem Untersuchungsscale steigt die Bedeutung abiotischer gegenüber biotischen Prozessen für die Organismen-Heterogenität an. Mit zunehmender Organismengröße, bzw. mit steigender Fähigkeit zur Eigenbewegung, sinkt bei gegebenem Scale die Bedeutung der abiotischen Prozesse.*
- *Heterogenitäten von Organismen sind nicht in allen Scales mit gleicher Intensität vorhanden und steigen auch nicht mit zunehmendem Scale linear an. Jeder Organismus weist einen Scales auf, in dem sich eine maximale Heterogenität zeigt. Je kleiner der Organismus, bzw. dessen Eigenbeweglichkeit, desto kleiner der Scale, in dem dieses lokale Maximum der Heterogenität auftritt.*
- *Der Scale, bei dem das Maximum der Heterogenität auftritt, sinkt mit abnehmender Organismengröße. Der Punkt, bei dem Heterogenitäten gleichermaßen durch biotische und abiotische Prozesse gesteuert werden, verschiebt sich mit abnehmender Organismengröße in Richtung auf die kleinen Scales. Daraus kann abgeleitet werden, daß jeder Organismus sein lokales Maximum der Heterogenität bei einem ähnlichen Verhältnis von abiotischer zu biotischer Steuerung zeigt.*

Mit erweiterten dreidimensionalen hydrodynamischen Modellen sollte zukünftig versucht werden, die räumlichen Muster anderer Organismengruppen zu untersuchen, um die Allgemeingültigkeit der Hypothesen zu überprüfen. In weiteren Untersuchungen müssen zudem die Geschwindigkeiten der vertikalen und lateralen Wasserbewegung den Bewegungsgeschwindigkeiten von Organismen gegenübergestellt werden, um die Hypothese um quantitative Aspekte zu ergänzen.

Zeitliche Variabilitäten im Belauer See

Bei den periodischen Veränderungen im See dominiert der Jahresgang. Direkt oder indirekt durch den Jahresgang der Strahlung ausgelöst, zeigen sowohl physikalische, chemische als auch biologische Parameter eine annuelle Periodik (vgl. Kap. 3.4). Erwartungsgemäß spiegeln sich auch der Tagesgang der Strahlung und der dadurch verursachte Tagesgang der Windgeschwindigkeit, der vor allem während der Sommermonate zu beobachten ist, im See wider. Nicht nur die Wassertemperatur oder die Turbulenz zeigen eine entsprechende Periodizität, sondern auch hydrochemische und biologische Größen (vgl. Kap. 3.5). Neben der bekannten Jahres- und Tagesdynamik sind, vor allem während des Winterhalbjahres und weniger ausgeprägt auch im Sommer, 7- bis 10-tägige Periodizitäten bei der Windgeschwindigkeit festzustellen. Diese sind auf mehrere, nacheinander

durchziehende Tiefdruckgebiete zurückzuführen. Die damit verbundenen Kalt- und Warmfronten führen zu plötzlichen Wetteränderungen, die sich auf den See als periodische Störung auswirken (Kap. 3.5.1).

Ein in seiner Intensität sehr seltenes Beispiel einer zufälligen Störung stellt der orkanartige Sturm Ende August 1989 dar. Innerhalb von Minuten führen Oberflächenwellen, interne Seiches und starke Strömungen zu einer grundlegenden Änderung der thermischen und hydrochemischen Situation im See und schaffen damit einen für die Organismen stark veränderten Lebensraum (vgl. Kap. 3.5.3). Aber auch zeitlich variable Stoffeinträge können als Störung auf den See wirken. Extreme Niederschlagsereignisse können durch die mit ihnen zusammenhängenden Stoffeinträge, die z.T. bis über 3 kg N/ha innerhalb weniger Stunden erreichen, ebenfalls zu plötzlichen, deutlichen Veränderungen einzelner Determinanten des Lebensraums See führen (Kap. 3.5.4). Eine weitere, teilweise sehr drastische Quelle für plötzliche und vielfältige Störungen des Sees stellt der Mensch dar. Der Ausfall der Kläranlage in Bornhöved und die damit verbundenen, über Monate anhaltenden, hohen Stoffeinträge in den See geben nur ein Beispiel hierfür (Kap. 3.5.5). Alles zusammen betrachtet, ergibt sich eine kaum überschaubare Vielfalt an zeitlich überlagerten, den See beeinflussenden Prozessen und Störungen. Es stellt in keiner Weise ein Gleichgewichtssystem dar.

Der Belauer See weist sehr hohe Variabilitäten bezüglich des Verlaufes und der Ausprägung abiotischer und biotischer Parameter zwischen den Untersuchungsjahren 1989 bis 1994 auf (Kap. 3.3). Interannuelle Variabilitäten sind naturgemäß von besonderem Interesse, weil sie die Interpretierbarkeit langfristiger Datenreihen (Kap. 4.2) stark beeinträchtigen und zu praktischen Problemen beim Seenmonitoring führen (vgl. Kap. 4.6.4). Die Ausgangshypothese zur Erklärung der hohen interannuellen Variabilitäten im Stoffhaushalt des Belauer Sees lautete kurzgefaßt, daß diese maßgeblich durch zufällige Prozesse in bestimmten Schlüsselphasen des Jahres verursacht werden und damit nicht vorhersagbar sind.

Die Massenentwicklungen der Kieselalgen im Frühjahr stellen das erste biotische Großereignis in der annualen Algen-Sukzession des Belauer Sees dar (Kap. 2.4.1). Die in 0,5 m Tiefe maximal gemessene Phytoplankton-Biomasse schwankt von Jahr zu Jahr zwischen 5 g/m³ und 24 g/m³. Die Ergebnisse zeigen, daß die Intensität der Diatomeenblüte im Frühjahr eindeutig von der Höhe des verfügbaren Silizium-Pools abhängt. Die Höhe des zur Verfügung stehenden Silizium-Pools hängt, sieht man von der Siliziumzehrung während winterlicher Diatomeenblüten einmal ab, vom Vorhandensein bzw. der Tiefenlage der ersten schwachen thermischen Schichtung ab. Diese wiederum hängt vom Wechselspiel zwischen Strahlung und Wind ab und ist damit weitgehend zufällig (Kap. 4.4.2.1). Die Intensität der Diatomeenblüte ist dadurch hochvariabel und beeinflusst die mit ihr zusammenhängenden Stoffhaushalte. Sie prägt zudem die nachfolgende Entwicklung im See, da sie, durch Zehrung und Sedimentation, starken Einfluß auf die Phosphorkonzentrationen im See hat. Die Verfügbarkeit von Phosphor ist aber für die folgende Sukzession von ausschlaggebender Bedeutung. Die Diatomeenblüte stellt deshalb einen Schlüsselprozeß im Belauer See dar.

Die winterlichen Phosphorkonzentrationen variieren im Belauer See von Jahr zu Jahr maximal etwa zwischen 0,1 mg/l und 0,2 mg/l, also um 100 % (Kap. 3.3). Die Höhe des winterlichen Phosphor-pools im See determiniert die Bedingungen für das Algenwachstum während des folgenden Sommerhalbjahres. Entscheidend für die Höhe der winterlichen Phosphor-Konzentrationen beim Einsetzen der Vollzirkulation ist die während des Jahres aus dem Sediment freigesetzte und im Hypolimnion akkumulierte Menge. Diese hängt maßgeblich von der Dauer der Schichtungsperiode und der Tiefenlage der Thermokline ab. Die Dauer der Schichtungsperiode hängt einerseits vom Zeitpunkt ihres Einsetzens und andererseits vom Einsetzen der herbstlichen Vollzirkulation ab. Beide Termine werden wesentlich von zufälligen Ereignissen, wie den Wetterbedingungen während

der sensitiven Phasen im März/April sowie im November geprägt. Das Einsetzen der Schichtung wird zudem durch die Wassertemperaturen im März/April beeinflusst, die ein Resultat der winterlichen Witterung sind. Die mittlere Tiefenlage der Thermokline hängt von der Witterung während der gesamten Sommermonate ab (Kap. 4.4.2.2).

Eine drastische Modifikation erhalten diese Abhängigkeiten von winterlichen Algenblüten, die zu einer verstärkten Fixierung von Phosphor im Sediment führen. Die winterlichen Algenblüten werden nicht durch die Phosphorkonzentrationen beeinflusst, sondern, ganz im Gegenteil: die Algenblüten, deren Ursache noch nicht abschließend geklärt ist, bestimmen die spätwinterlichen Phosphorkonzentrationen.

Die Ergebnisse zeigen, daß die beobachteten interannuellen Variabilitäten direkt oder indirekt von den Wetter- und Witterungsbedingungen abhängen. Selbst auf der Grundlage von Monatsmittelwerten erklären Größen wie Strahlung, Niederschlag, Windgeschwindigkeit, Luft- und Wassertemperatur sowie die Mischungstiefe 27 % der Variabilität der Chlorophyll-Konzentrationen. Meteorologische Parameter weisen einen großen Anteil zufälliger, nicht vorhersagbarer Variabilitäten auf, und übertragen diese Eigenschaften auf die Prozesse im See. Die Entstehung und die Auflösung der Thermokline sind entscheidende, vom Zufall geprägte Phasen, die maßgebliche Prozesse im See beeinflussen und einen großen Anteil an der beobachteten Variabilität der biotischen und abiotischen Parameter im See besitzen. Alles auf zwei Schlüsselprozesse zurückzuführen, vereinfacht die komplexen Abhängigkeiten allerdings in unzulässiger Weise.

Die Untersuchungsjahre 1989 bis 1994 sind vom Jahresverlauf der Witterung her sehr unterschiedlich (vgl. Kap. 2.5) und insgesamt signifikant wärmer als das langfristige Mittel der vergangenen 30 Jahre. Diese Beobachtung auf globale klimatische Änderungen zurückzuführen, ist jedoch aufgrund des kurzen Untersuchungszeitraums nicht möglich.

Die Abschätzung möglicher Folgen globaler Klimaänderungen auf den See führt zu folgenden Ergebnissen (vgl. Kap. 4.4.3): Die prognostizierten wärmeren Winter begünstigen ein frühes Einsetzen der thermischen Schichtung und verlängern die Schichtungsperiode. Die interne Eutrophierung des Sees durch das Sediment wird dadurch verstärkt. Die Frühjahrsblüte der Diatomeen fällt in warmen Wintern aufgrund der früher einsetzenden Schichtung tendenziell schwächer aus. Höhere sommerliche Wassertemperaturen begünstigen mit der Calcitfällung einen Selbstreinigungseffekt im See. Insgesamt führen die vorhergesagten klimatischen Änderungen tendenziell zu erhöhten Phosphorkonzentrationen und damit zu einer erhöhten Biomasse im See. Sollten die vereinzelt zu beobachtenden, die Phosphorkonzentrationen senkenden, ausgeprägten winterlichen Diatomeenblüten dagegen zur Regel werden, kann auch eine Reduzierung der Trophie die Folge sein. In diesem Fall könnte sich eine parallele Verringerung der Silizium- und der Phosphorkonzentrationen ergeben, die den Untersuchungen und Hypothesen von SCHELSKE et al. (1988) sowie CONLEY et al. (1993) widerspricht und eine interessante Ausnahme bildet.

Variabilität, Heterogenität, Produktivität und Artendiversität

Kapitel 4.4.4 hat gezeigt, daß Störungen die Produktion von Systemen nicht zwingend senken, sondern die mittlere Gesamtproduktion durchaus auch erhöhen können. Dies gilt sowohl für periodische als auch für zufällige Störungsereignisse, wobei deren Intensität eine wesentliche Rolle spielt. Niederfrequente, starke Störungen können den gleichen produktionsfördernden Effekt besitzen wie höherfrequente, weniger intensive Störungen. Eine Quantifizierung der Wirkungen von Störungen auf die Produktion im Belauer See ist aufgrund der komplexen Überlagerung von

periodischen und zufälligen Ereignissen sowie ihrer unterschiedlichen Intensität und Dauer nicht möglich. Störungen müssen vor allem dann als biologisch wirksam angesehen werden, wenn sich ihre Periodizität mit derjenigen biologischer Prozesse deckt. Dies trifft insbesondere für die Periodizitäten der Windgeschwindigkeit von 7 bis 10 Tagen zu, die sich mit der Reproduktionszeit des Phytoplanktons im Belauer See decken.

Störungen können aber auch darüberhinaus von großer Bedeutung für Ökosysteme sein. Bei Beobachtungen festgestellte, unerwartete und unerklärliche Variabilitäten, aber auch räumliche Verhaltensweisen (MOLOFSKI 1994) sowie das komplexe Abhängigkeitsgefüge haben in den letzten Jahren dazu geführt, daß chaotische Verhaltensweisen in Systemen diskutiert wurden (RECKNAGEL 1985, SCHEFFER 1991, DOVERI et al. 1993, HASTINGS et al. 1993, ELLNER & TURCHIN 1995, JÖRGENSEN 1995) und die Katastrophentheorie aktuell blieb (JONES & WALTERS 1976, LOEHLE 1989). Zweifellos zeigen limnische Systeme in manchen Fällen eine starke Sensitivität gegenüber den Ausgangsbedingungen und komplexe Verhaltensweisen. DOEBELI (1993) zeigt, daß chaotische Dynamik erhebliche Vorteile für Ökosysteme mit sich bringen kann. In diesem Zusammenhang ist aber vor allem interessant, daß kleine Störungen nicht nur Auslöser von chaotischen Verhaltensweisen darstellen können, sondern ein System auch wieder stabilisieren und in Richtung eines gewünschten Zustands lenken können (SHINBROT et al. 1993).

Bei der angerissenen Diskussion um die Beziehung zwischen der Variabilität und Heterogenität von Systemen und ihrer Artendiversität (Kap. 4.5.4) geht es vereinfacht um die alte Frage: Weshalb können in einem Ökosystem, speziell in einem See, so viele Arten koexistieren? Als Ergebnis dieser Diskussion läßt sich festhalten, daß temporale Störungen der unterschiedlichsten Art die Artenvielfalt deutlich erhöhen können, dies aber nicht zwangsläufig müssen. Es gibt diversitätserhöhende Störungsintervalle und -intensitäten und welche, die zu erhöhter Extinktion von Arten führen. Die gesamte in einem See zu beobachtende Artenvielfalt auf das Vorhandensein von Störungen zurückzuführen, fällt schwer, selbst wenn davon ausgegangen wird, daß Systeme eine Art Gedächtnis besitzen (BEGIN et al. 1990, HENDRY & MCGLADE 1995), welches die Artendiversität erhöhen kann.

Durch die zusätzliche Integration der räumlichen Heterogenität wird die Artenvielfalt jedoch plausibel. Bei Annahme räumlicher Heterogenität erlauben selbst die auf der Ressourcentheorie basierenden Gleichgewichtsmodelle eine Koexistenz nahezu beliebig vieler Arten. Die aktuelle Frage lautet deshalb vielmehr: Weshalb leben nicht mehr Arten in einem Ökosystem; wodurch wird die Diversität begrenzt? Die Antwort hierauf muß vermutlich lauten: Die zu beobachtende Artendiversität in Seen wird wesentlich durch seine Größe und die regionale Artenvielfalt bestimmt.

Zweifellos besteht ein Zusammenhang zwischen der trophischen Entwicklung eines Gewässers und der Artendiversität (Kap.4.5.5). Die für terrestrische Systeme aufgestellten Entwicklungstheorien lassen sich aber kaum auf Gewässer anwenden, und auch die Beziehung zwischen Trophie und Diversität in Seen ist weder eindeutig noch unumstritten. Die Diskussionen in den Kapitel 4.4 und 4.5 legen folgende, noch zu überprüfende Hypothese nahe:

Aufgrund der zahlreichen Einflußgrößen, der Interaktionsmuster innerhalb von Systemen unterschiedlicher Trophie und deren abweichender Sensitivität gegenüber zeitlich variablen Prozessen, die als Störungen wirken, steigt die potentielle Anzahl konkurrierender Arten von oligotrophen zu eutrophen Seen an. In eutrophen Seen erreicht die Diversität ein lokales Maximum um in hypertrophen Systemen wieder abzusinken.

Resümierende Gedanken zum Betrachtungsmaßstab

In allen Kapiteln wird deutlich, daß räumliche Heterogenität und zeitliche Variabilität zentrale Eigenschaften von limnischen Ökosystemen darstellen. Die Kapitel 4.4 und 4.5 zeigen, welche Wechselwirkungen und komplexen Überlagerungen zahlreicher Prozesse allein schon bei der Betrachtung einer sehr eingeschränkten, traditionell geprägten, räumlichen und zeitlichen Sichtweise bestehen.

Jedes Lebewesen erlebt, in Abhängigkeit von seiner Größe, seiner Beweglichkeit und seinen Lebensprozessen, nur einen bestimmten raumzeitlichen Bereich als seine Umwelt. Eine Gleichgewichtsdefinition kann deshalb nicht allgemein scaleübergreifend erfolgen, sondern nur in bezug auf das Untersuchungsobjekt und einen definierten raumzeitlichen Ausschnitt. Mir scheint es wichtig festzuhalten, daß der Belauer See im speziellen und limnische Systeme im allgemeinen ausgeprägte Ungleichgewichtssysteme darstellen. Sie unterscheiden sich damit wesentlich von terrestrischen Systemen, und dies nicht nur weil wesentliche physikalische Prozesse, die vielfach als Störungen angesehen werden müssen, in einem Scale ablaufen, der dem wichtiger ökologischer Prozesse entspricht, sondern auch, weil Störungen in einem leicht veränderlichen Medium, wie es das Wasser darstellt, eine starke Wirkung entfalten können. Es kann allerdings davon ausgegangen werden, daß sich das System nach einer Störung in Richtung eines Gleichgewichtes entwickelt.

Ein Beispiel, welches verdeutlicht, daß bei Berücksichtigung raumzeitlicher Variabilität und der Scale-Problematik ein Umdenken erforderlich ist, stellt die Limitierungsdiskussion beim Phytoplankton dar (vgl. Kap 4.3): Bei Berücksichtigung der Adaptions-, wie die Turnovergeschwindigkeit, und Aquisitionsmechanismen sowie der tatsächlichen Nährstoffverfügbarkeit muß grundsätzlich in Frage gestellt werden, ob es eine Limitierung der Primärproduktion durch eine Ressource wirklich gibt, oder ob es sich nicht vielmehr um eine gleichzeitige bzw. rasch intermittierende Limitierung verschiedener Ressourcen handelt. Mir scheint eine Limitierung durch eine Ressource eher selten und dann nur vorübergehend aufzutreten. Welcher Nährstoff bei Untersuchungen als limitierend festgestellt wird hängt entscheidend von der Dauer und der zeitlichen und räumlichen Auflösung der Messungen, also dem Untersuchungsscale, ab.

Der Untersuchungsscale bestimmt das Sichtfenster des Forschers auf das raumzeitliche Kontinuum von Prozessen und legt fest, was für ihn erkennbar ist. Bei den üblichen Meßintervallen von ein bis zwei Wochen wird vor allem eine Phosphorlimitierung erkennbar, da Phosphorumsetzungs- und Nachlieferungsprozesse in diesem großen Scale ablaufen. Die Aussage, daß ein bestimmter Nährstoff die Produktion eines Sees limitiert, ist kaum sinnvoll, wenn nicht gleichzeitig die raumzeitlichen Rahmenbedingungen angegeben werden. Meinungsverschiedenheiten über den limitierenden Nährstoff in einem Gewässer können auf unterschiedlichen, meist nur implizit zugrundegelegten Betrachtungsmaßstäben, beruhen.

Eutrophe Gewässer zeigen sehr ausgeprägte zeitliche Variabilitäten sowohl bei abiotischen als auch bei biotischen Prozessen, wofür der Belauer See ein gutes Beispiel darstellt. Bei oligotrophen Systemen ist dies nicht in gleicher Weise zu beobachten. HARRIS (1994) begründet dieses Phänomen folgendermaßen: Oligotrophe Systeme zeichnen sich durch kurzgeschlossene schnelle Umsätze aus, wodurch solche Systeme eine geringe Veränderung der Zustandsvariablen im Zeitablauf und damit eine geringe temporale Heterogenität aufweisen. Anders verhält es sich in eutrophen Systemen, in denen mit der Sedimentation hohe Stoffverluste aus der produktiven Zone auftreten und die Produktion nur durch Nachlieferung aus dem Hypolimnion, dem Sediment oder durch externe Inputs aufrechterhalten werden kann. Durch die große Bedeutung dieser langfristigen und

weiträumigeren Prozesse und die damit zusammenhängende geringere Abhängigkeit zwischen den Zustandsvariablen im Epilimnion, wie den Elementen der Nahrungskette oder den Nährstoffkonzentrationen, ist die zeitliche Variabilität von Prozessen und Variablen in eutrophen Systemen erheblich höher als in oligotrophen Systemen.

In der Tat beruht die hohe interannuelle Variabilität des Belauer Sees darauf, daß manche Prozesse nicht innerhalb eines Jahres abgeschlossen sind und sich dadurch keine annuell, jeweils zum Jahresende wiederkehrende Situation einstellt. Ein Beispiel bildet die Rücklösung von Phosphor aus dem Sediment: Der Prozeß der Phosphor-Freisetzung ist nicht innerhalb eines Sommerhalbjahres abgeschlossen, sondern würde sich unter anhaltender Schichtung noch über Jahre in abnehmender Intensität fortsetzen, wenn nicht die im Spätherbst einsetzende Vollzirkulation dem ein Ende bereiten würde.

In diesem Zusammenhang eröffnet die Berücksichtigung der Scales von Prozessen eine ergänzende Erklärung, die in Zukunft genauerer Untersuchung bedarf: Die sehr viel langsameren, weiträumigen Prozesse in eutrophen Systemen werden durch den üblichen Untersuchungsscale limnischer Untersuchungen gut erfaßt, wodurch die Variabilität der Prozesse offensichtlich wird, was für oligotrophe Systeme nicht gilt. Ist die Variabilität von Prozessen in oligotrophen Systemen also ähnlich hoch wie in eutrophen und wird nur nicht erkannt?

*Die Natur hat sich so viel Freiheit vorbehalten, daß wir
mit Wissen und Wissenschaft ihr nicht durchgängig beikommen,
oder sie in die Enge treiben können.*

Goethe

Danksagung

Ich möchte mich bei allen Mitarbeitern des Projektes 'Ökosystemforschung im Bereich der Bornhöveder Seenkette' für die Bereitstellung von ergänzenden Daten sowie die langjährige Zusammenarbeit herzlich bedanken.

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. O. Fränze, meinem langjährigen Lehrer und Betreuer, dem ich Gesundheit und alles Gute im verdienten Ruhestand wünsche sowie meiner Frau Anke für ihre Geduld und Unterstützung.

Literaturverzeichnis

- ADAMS, M.S., PRENTKI, R.T., 1982: Biology, metabolism and functions of littoral submersed weedbeds of Lake Wingra, Wisconsin, USA: A summary and review. *Arch. Hydrobiol., Supplement* 62, 333-409.
- ADAMS, W.P., ENGLISH, M.C., LASENBY, D.C., 1979: Snow and ice in the phosphorus budget of a lake in south central Ontario. *Wat Res.* 13, 213-215.
- ADRIAN, R., DENEKE, R., MISCHKE, U., STELLMACHER, R., LEDERER, P., 1995: A long-term study of the Heiligensee (1975-1992). Evidence for effects of climatic change on the dynamics of eutrophied lake ecosystems. *Arch. Hydrobiol.* 133, 315-337.
- AHLGREN, I., SÖRENSSON, F., WAATA, T., VREDE, K., 1994: Nitrogen budgets in relation to microbial transformations in lakes. *Ambio* 23, 367-377.
- ALDRIDGE, F.J., SCHELSKE, C.L., CARRICK, H.J., 1993: Nutrient limitation in a hypereutrophic Florida lake. *Arch. Hydrobiol.* 127, 21-37.
- ALLANSON, B.R., 1990: Physical processes and their biological impact. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24, 112-116.
- ALLEN, T.F.H., HOEKSTRA, T.W., 1991: Role of heterogeneity in scaling of ecological systems under analysis. In: J. Kolasak & S.T.A. Pickett, eds.: *Ecological Heterogeneity*. Ecological Studies, Springer Verlag 86, 47-68.
- ALLEN, T.F.H., HOEKSTRA, T.W., 1992: *Toward a unified ecology*. Columbia University Press, New York, 335p.
- ALVAREZ COBELAS, M., VELASCO, J.L., RUBIO, A., ROJO, C., 1994: The time course of phytoplankton biomass and related limnological factors in shallow and deep lakes: a multivariate approach. *Hydrobiologia* 275/276, 139-151.
- ALVAREZ COBELAS, M., ROJO, C., 1994: Spatial, seasonal and long-term variability of phytoplankton photosynthesis in lakes. *Journal of Plankton Research* 16, 1691-1716.
- AMBÜHL, H., 1982: Eutrophierungskontrollmaßnahmen an Schweizer Mittelländseen. *Zeitschrift für Wasser- und Abwasserforschung* 15, 113-120.
- ANDERSEN, F.O., LASTEIN, E., 1981: Sedimentation and resuspension in shallow eutrophic Lake Arreskov, Denmark. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 21, 425-430.
- ANDERSEN, J.M., 1974: Nitrogen and phosphorus budgets and the role of sediments in six shallow Danish lakes. *Arch. Hydrobiol.* 74, 528-550.
- ANDERSEN, J.M., 1977: Rates of denitrification of undisturbed sediment from six lakes as a function of nitrate concentration, oxygen and temperature. *Arch. Hydrobiol.* 80, 147-159.
- ANDERSEN, J.M., 1982: Effect of nitrate concentration in lake water on phosphate release from the sediment. *Wat. Res.* 16, 1119-1126.
- ANDERSEN, T., HESSEN, D.O., 1991: Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 36, 807-814.
- ANDERSON, N.J., BATTARBEE, R.W., 1994: Aquatic community persistence and variability: A palaeolimnological perspective. In: P.S. Giller et al., eds.: *Aquatic Ecology; Scale Pattern and Process*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, 233-259.
- ANDERSON, N.J., KORSMAN, T., RENBERG, I., 1994: Spatial heterogeneity of diatom stratigraphy in varved and non-varved sediments of a small, boreal-forest lake. *Aquatic Sciences* 56, 40-58.
- ANDERSON, N.J., 1994: Comparative planktonic diatom biomass responses to lake and catchment disturbance. *Journal of Plankton Research* 16, 133-150.
- ANDERSON, N.J., 1995: Naturally eutrophic lakes: reality, myth or myopia?. *TREE* 10, 137-138.
- ANDERSON, T.R., HESSEN, D.O., 1995: Carbon or nitrogen limitation in marine copepods?. *Journal of Plankton Research* 17, 317-331.
- ANGEL, M.V., 1994: Long-term, large-scale patterns in marine pelagic systems. In: Giller, P. et al., eds.) *Aquatic Ecology*, Blackwell Science Ltd. Oxford, 403-440.
- APSTEIN, C., 1894: Vergleich der Planktonproduktion in verschiedenen holsteinischen Seen. *Berichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg* 8, 70-88.
- ARMESTO, J.J., PICKETT, S.T.A., McDONNELL, M.J., 1991: Spatial heterogeneity during succession: a cyclic model of invasion and exclusion. In: J. Kolasak & S.T.A. Pickett, eds.: *Ecological Heterogeneity*. Ecological Studies, Springer Verlag 86, 256-320.
- ARNDT, H., NIXDORF, B., 1991: Spring clear-water phase in a eutrophic lake: Control by herbivorous zooplankton enhanced by grazing on components of the microbial web. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24, 879-883.
- ARONSON, R.B., 1994: Scale-independent biological processes in the marine environment. *Oceanography and Marine Biology: Annual Review* 32, 435-460.
- ARPE, T., 1996: Quantifizierung von partikulären Spurenelementflüssen im Belauer See unter besonderer Berücksichtigung der Transportmechanismen ausgewählter Metalle. Diplomarbeit am Institut für Physikalische Chemie, Christian-Albrechts-Universität Kiel.
- ASSHOFF, M., 1990: Die Mollusken des Belauer Sees und seines Abflusses (Schleswig-Holstein) unter Berücksichtigung produktionsbiologischer Aspekte. Diplomarbeit an der CAU Kiel.
- ASSHOFF, M., PÖPPERL, R., BÖTTGER, K., 1991: Ökosystemforschung im Bereich der Bornhöveder Seenkette: Vergleichende Untersuchungen zur Habitatpräferenz und Produktion der Mollusken im Belauer See und seinem Abfluß, Schleswig-Holstein). *Verh. Ges. Ökol.* 20, 223-228.
- ATKINS, W. R. G., 1923: The phosphate content of fresh and salt water in its relationship to the growth of algal plankton. *J. Mar. Biol. Assoc.* 13, 700-720.

- AUER, M.T., CANALE, R.P., KIESER, M.S., 1986: Identification of critical nutrient levels through field verification of models for phosphorus and phytoplankton growth. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43, 379-387.
- AZAM, F., SMITH, D.C., STEWARD, G.F., HAGSTROM, A., 1994: Bacteria-organic matter coupling and its significance for oceanic carbon cycling. *Microbial Ecology* 28, 167-179.
- AZETSU-SCOTT, K., JOHNSON, B.D., 1994: Time series of the vertical distribution of particles during and after a spring phytoplankton bloom in a coastal basin. *Continental Shelf Research* 14, 687-705.
- BACCINI, P., 1976: Untersuchungen über den Schwermetallhaushalt in Seen. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie* 38, 121-158.
- BACCINI, P., 1985: Phosphate interactions at the sediment-water interface. In: W. Stumm, ed.: *Chemical processes in lakes*. John Wiley & Sons, New York.
- BAINES, S.B., PACE, M.L., 1991: The production of dissolved organic matter by phytoplankton and its importance to bacteria: Patterns across marine and freshwater systems. *Limnol. Oceanogr.* 36, 1078-1090.
- BAINES, S.B., PACE, M.L., 1994: Relationship between suspended particulate matter and sinking flux along a trophic gradient and implications for the fate of planktonic primary production. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51, 25-36.
- BAINES, S.B., PACE, M.L., KARL, D.M., 1994: Why does the relationship between sinking flux and planktonic primary production differ between lakes and oceans? *Limnol. Oceanogr.* 39, 213-226.
- BAKULE, L., STRASKRABA, M., 1984: On optimality in multispecies ecosystems. *Ecological Modelling* 26, 33-39.
- BAKULE, L., STRASKRABA, M., 1987: On structural control strategies in aquatic ecosystems. *Ecological Modelling* 39, 171-180.
- BANIK, A., SEN, M., SEN, S.P., 1993: Methane emissions from wateryacynth-infested freshwater ecosystems. *Chemosphere* 27, 1539-1552.
- BARBIERO, R.P., KANN, J., 1994: The importance of benthic recruitment to the population development of *Aphanizomenon flos-aquae* and internal loading in a shallow lake. *Journal of Plankton Research* 16, 1581-1588.
- BARBOSA, F.A.R., 1989: Evidence from algal bioassays of seasonal nutrient limitations in two English lakes. *Hydrobiologia* 188/189, 211-228.
- BARKMANN, S., 1989: *Phytoplankton und Primärproduktion im Belauer See, Bornhöveder Seenkette*. Diplomarbeit am Inst. für Hydrobiologie der Univ. Hamburg.
- BARKMANN, S., FLECKNER, W., ZIMMERMANN, H., KAUSCH, H., 1994: Nahrungsbeziehungen im Pelagial des Belauer Sees. *Interne Mitteilungen, Ökosystemforschung im Bereich der Bornhöveder Seenkette* 1/1994, 225-238.
- BARKMANN, S., 1998: *Ökologische Untersuchungen zur Bedeutung des photoautotrophen Picoplanktons in der Planktonbiozönose des eutrophen Belauer Sees, Schleswig-Holstein*. Dissertation an der Universität Hamburg.
- BARRY, J.P. & DAYTON, P.K., 1991: Physical Heterogeneity and the Organization of Marine Communities. In: J. Kolasa & S.T.A. Pickett, eds.: *Ecological Heterogeneity*. Ecological Studies, Springer Verlag 86, 270-320.
- BAST, S., SEITZ, A., 1993: Differential horizontal distribution during a day-night vertical migration of some cladocerans in a hypertrophic lake. *Ergebnisse der Limnologie, Beiheft des Archivs für Hydrobiologie* 39, 187-198.
- BEGON, M., HARPER, J.L., TOWNSEND, C.R., 1990: *Ecology*. Blackwell Sci. Publ. Cambridge, 2. ed.
- BEHRENDT, H., NIXDORF, B., PAGENKOPF, W.G., 1993: Phenomenological description of polymixis and influence on oxygen budget and phosphorus release in Lake Müggelsee. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie* 78, 411-421.
- BEHRENDT, H., BÖHME, M., 1994: Phosphorreiche aber klare Seen - Ausnahmen von der Regel? In: *Deutsche Gesellschaft für Limnologie, Hrsg.: Erweiterte Zusammenfassung der Jahrestagung 1994 in Hamburg* 1, 1-4.
- BEHRENDT, H., 1994: Immissionsanalyse und Vergleich zwischen den Ergebnissen von Emissions- und Immissionsbetrachtung. In: W. Werner & H.-P. Wodsack, Hrsg.: *Regional differenzierter Stickstoff- und Phosphateintrag in Fließgewässern im Bereich der ehemaligen DDR unter besonderer Berücksichtigung des Lockergesteinsbereichs*. *Agrarspectrum* 22, 175-204.
- BEINHAEUER, R., HÖRMANN, G., PIOTROWSKI, J., SCHERNEWSKI, G., SPRANGER, T., 1991: Auswirkungen des extremen Sturms vom 28.8.1989 auf den Wasser- und Stoffhaushalt des Einzugsgebietes "Belauer See". *Verh. Ges. Ökol.* 20, 173-180.
- BENTZEN, E., MILLARD, E.S., TAYLOR, W.D., 1992: The importance of dissolved organic phosphorus to phosphorus uptake by limnetic plankton. *Limnol. Oceanogr.* 37, 217-231.
- BERMAN, T., YACOBI, Y.Z., POLLINGHER, U., 1992: Lake Kinneret phytoplankton: Stability and variability during twenty years, 1970-1989). *Aquat. Sci.* 54, 104-127.
- BERMAN, T., STONE, L., YACOBI, Y.Z., KAPLAN, B., SCHLICHTER, M., NISHRI, A., POLLINGHER, U., 1995: Primary production and phytoplankton in Lake Kinneret: A long-term record, 1972-1993). *Limnol. Oceanogr.* 40, 6, 1064-1076.
- BERMAN-FRANK, I., ZOHARY, T., DUBINSKY, Z., EREZ, Y., 1992: Are Lake Kinneret phytoplankton limited by CO₂ availability? *Israel Journal of Botany* 41, 109-110.
- BERMAN-FRANK, I., ZOHARY, T., EREZ, J., DUBINSKY, Z., 1994: CO₂ availability, carbonic anhydrase, and the annual dinoflagellate bloom in Lake Kinneret. *Limnol. Oceanogr.* 39, 1822-1834.
- BERNHARDT, H., WILHELMS, A., 1978: Ergebnisse der Untersuchungen der Niederschläge im Bereich der Wahnbachtalsperre auf ihren Phosphorgehalt. *Korrespondenz Abwasser* 25, 75-77.
- BERNHARDT, H., ENGELS, C., KLEIN, G., SCHMIDT, K.H., 1991: Anforderungen an die Gewässerbeschaffenheit hinsichtlich N- und P-Verbindungen aus der Sicht der Trinkwassernutzung. In: A. Hamm, Hrsg.: *Studie über Wirkungen und Qualitätsziele von Nährstoffen in Fließgewässern*. Academia Verlag, Sankt Augustin., 275-328.
- BERNINGER, U.G., WICKHAM, S.A., FINLAY, B.J., 1993: Trophic coupling within the microbial food web: a study with fine temporal resolution in a eutrophic freshwater ecosystem. *Freshwater Biology* 30, 419-432.

- BERVOETS, L., INT PANIS, L., VERHEYEN, R., 1994: Trace metal levels in water, sediments and *Chironomus gr. thumni*, from different water courses in Flanders, Belgium). *Chemosphere* 29, 1591-1601.
- BETSILL, R.K., VAN DEN AVYLE, M.J., 1994: Spatial heterogeneity of reservoir zooplankton: A matter of timing?. *Hydrobiologia* 277, 63-70.
- BIRKHOLZ, F., 1991: Untersuchungen zur räumlichen Verteilung und Dynamik von Phosphorverbindungen in der Bodenfestphase. Diplomarbeit an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der CAU Kiel.
- BLOESCH, J., 1994: A review of methods used to measure sediment resuspension. *Hydrobiologia* 284, 13-18.
- BLOESCH, J., 1995: Mechanisms, measurement and importance of sediment resuspension in lakes. *Mar. Freshwater Res.* 46, 295-304.
- BLOM, G., VAN DUIN, E.H.S., LIJKLEMA, L., 1994: Sediment resuspension and light conditions in some shallow dutch lakes. *Water Science and Technology* 30, 243-252.
- BLOMQUIST, P., PETTERSSON, A., HYENSTRAND, P., 1994: Ammonium-nitrogen: A key regulatory factor causing dominance of non-nitrogen-fixing cyanobacteria in aquatic systems. *Arch. Hydrobiol.* 132, 141-164.
- BLUME ET AL., (EDS.), 1992: Arbeitsbericht 1988-1991. *Ecosys Bd.1*, 338 p.
- BOAVIDA, M.J., 1990: Natural plankton phosphatases and the recycling of phosphorus. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24, 258-259.
- BOHL, E., 1985: Stoffkonzentration als Indikator für Strömung und Schichtung im Kochelsee. *Vom Wasser* 64, 43-51.
- BOHL, M., 1976: Vorläufige Mitteilung von Untersuchungen über die Vorfluterbelastung durch teichwirtschaftliche Forellenproduktion. *Arbeiten des Deutschen Fischerei-Verbandes* 19, 152-167.
- BOSSE, U., FRENZEL, P., CONRAD, R., 1993: Inhibition of methane oxidation by ammonium in the surface layer of a littoral sediment. *FEMS Microbiology Ecology* 13, 123-134.
- BOSTRÖM, B., FORSBERG, C., JANSSON, M., 1982: Phosphorus release from lake sediments. *Ergebnisse der Limnologie. Beiheft des Archivs für Hydrobiologie* 18, 5-59.
- BOSTRÖM, B., ANDERSEN, J.M., FLEISCHER, S., JANSSON, M., 1988: Exchange of phosphorus across the sediment-water interface. *Hydrobiologia* 170, 229-244.
- BOYCE, F.M., 1974: Some aspects of Great Lakes physics of importance to biological and chemical processes. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 31, 689-730.
- BOYSEN, P., 1981: Belastung der Gewässer durch Bodennutzung, insbesondere durch Düngung. In: Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten, Hrsg.: Beachtung ökologischer Grenzen bei der Landbewirtschaftung. *Berichte über Landwirtschaft*, 146-151.
- BRABRAND, J., FAAFENG, B.A., NILSSEN, J.P.M., 1990: Relative importance of phosphorus supply to phytoplankton production: Fish excretion versus external loading. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47, 364-372.
- BRAMM, A., 1981: Einfluß der Landbewirtschaftung auf die Gewässerqualität. In: Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten, Hrsg.: Beachtung ökologischer Grenzen bei der Landbewirtschaftung. *Berichte über Landwirtschaft*, 162-186.
- BRANCELJ, A., BLEJEC, A., 1994: Diurnal vertical migration of *Daphnia hyalina* Leydig, 1860, Crustacea: Cladocera) in Lake Bled, Slovenia) in relation to temperature and predation. *Hydrobiologia* 184, 125-136.
- BRAND, L. E., W. G. SUNDA & R. R. L. GUILLARD, 1983: Limitation of marine phytoplankton reproductive rates by zinc, manganese, and iron. *Limnol. Oceanogr.* 28: 1182-1198.
- BRANDINI, F.P., REBELLO, J., 1994: Wind field effect on hydrography and chlorophyll dynamics in the coastal pelagial on Admiralty Bay, King George Island, Antarctica. *Antarctic Science* 6, 433-442.
- BRETT, M.T., 1993: Comment on "Possibility of N or P limitation for planktonic cladocerans: An experimental test", Urabe and Watanabe) and "Nutrient element limitation of zooplankton production", Hessen). *Limnol. Oceanogr.* 38, 1333-1337.
- BRETTAUER, R., 1974: Veränderungen des Stickstoff- und Phosphorgehaltes während des Falllaubabbaus in stehenden Modellgewässern. *DVGW-Schriftenreihe Wasser* 1, 39-44.
- BROOKS, A.S., EDGINGTON, D.N., 1994: Biogeochemical control of phosphorus cycling and primary production in Lake Michigan. *Limnol. Oceanogr.* 39, 961-968.
- BUCH, K., 1932: Untersuchungen über gelöste Phosphate und Stickstoffverbindungen in den Nordbaltischen Meeresgebieten. *Merentutkimuslaitoksen Julkaisu Havforskningsinst. Skrift* 86, 1-30.
- BÜRGI, H.R., 1992: Das Plankton und seine trophische Struktur in Seen unterschiedlicher Trophie. *EAWAG-Mitteilungen, Eidgenössische Anstalt für Wasserversorgung, Abwasserreinigung und Gewässerschutz*) 34D, 14-17.
- BUTENHOFF, D., 1993: Zur Geochemie feinklaminierter Kalkmudden aus dem Atlantikum/Subboreal des Belauer Sees, Bornhöveder Seenkette, Schleswig-Holstein: Teil II. Diplomarbeit an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der CAU.
- CAMARERO, L., CATALAN, J., 1991: Horizontal heterogeneity of phytoplankton in a small high mountain lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24, 1005-1010.
- CAMARGO, J.A., 1992: Can dominance influence stability in competitive interactions?. *Oikos* 64, 605-609.
- CARACO, N.F., COLE, J., LIKENS, G.E., 1990: A comparison of phosphorus immobilization in sediments of freshwater and coastal marine systems. *Biogeochemistry* 9, 277-290.
- CARACO, N.F., 1993: Disturbance of the phosphorus cycle: A case of indirect effects of human activity. *Trends Ecol. Evol.* 8, 51-54.
- CARILLO, P., CRUZ-PIZARRO, L., MORALES-BAQUERO, R., 1990: Effects of unpredictable atmospheric allochthonous input on the light climate of an oligotrophic lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24, 97-101.

- CARILLO, P., SANCHEZ-CASTILLO, P., CRUZ-PIZARRO, L., 1991: Coincident zooplankton and phytoplankton diel migration in a high mountain lake, La Caldera, Sierra Nevada, Spain). *Arch. Hydrobiol.* 122, 1: 57-67.
- CARILLO, P., RECHE, I., SANCHEZ-CASTILLO, P., CRUZ-PIZARRO, L., 1995: Direct and indirect effects of grazing on the phytoplankton seasonal succession in an oligotrophic lake. *Journal of Plankton Research* 17, 1363-1379.
- CARLSON, R.E., 1977: A trophic state index for lakes. *Limnol. Oceanogr.* 22, 361-369.
- CARPENTER, S.R., 1983: Submersed macrophyte community structure and internal loading: Relationship to lake ecosystem productivity and succession. In: J. Taggart, ed.: *Lake restoration, protection and management*. USEPA, Washington DC: Proc. of the Annual Conference. North American Lake Management Society; 2, 105-111.
- CARPENTER, S.R., LODGE, D.M., 1986: Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany* 26, 341-370.
- CARPENTER, S.R., KRAFT, C.E., WRIGHT, R., HE, X., SORANNO, P.A., HODGSON, J.R., 1992a: Resilience and resistance of a lake phosphorus cycle before and after food web manipulation. *The American Naturalist* 140, 781-798.
- CARPENTER, S.R., COTTINGHAM, K.L., SCHINDLER, D.E., 1992b: Biotic feedbacks in lake phosphorus cycles. *Tree* 7, 332-336.
- CARPENTER, S.R., KITCHELL J.F., eds., 1993: *The trophic cascade in lakes*. Cambridge University Press, Cambridge: 381p.
- CARPER, G.L., BACHMANN, R.W., 1984: Wind resuspension of sediments in a prairie lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 41, 1763-1767.
- CARRICK, H.J., ALDRIDGE, F.J., SCHELSKE, C.L., 1993: Wind influences phytoplankton biomass and composition in a shallow, productive lake. *Limnol. Oceanogr.* 38, 1179-1192.
- CARTER, J.C.H., TAYLOR, W.D., TUDORANCEA, C., 1995: A horizontal gradient in zooplankton community structure, and its implications for the relationships among mesozooplankton, microzooplankton, and phytoplankton. *Arch. Hydrobiol.* 133, 197-222.
- CARVALHO, L., 1994: Top-down control of phytoplankton in a shallow hypertrophic lake: Little Mere, England). *Hydrobiologia* 275/276, 53-63.
- CAS, J., 1988: Region, Regionalisierung und Raumtypisierung. Theoretische und methodische Aspekte. *Forschungsbericht 20 der Universitäten Linz und Graz*.
- CASPER, P., 1987: Bedeutung von terrestrischem Pflanzenmaterial für den Stoffhaushalt eines oligotrophen Gewässers, Stechlinsee). *Limnologica* 18, 423-430.
- CASPER, P., 1990: Input and mineralization of organic carbon in lakes. *Ergebnisse der Limnologie, Beiheft des Archivs für Hydrobiologie* 34, 131-135.
- CASPER, P., 1992a: Methane production in lakes of different trophic state. *Ergebnisse der Limnologie, Arch. Hydrobiol., Beihefte* 37, 149-154.
- CASPER, P., 1992b: Methanhaushalt in baltischen Seen unterschiedlicher Trophiestufe. *Limnologica* 22, 121-128.
- CASPER, P., BIANCHI, M., MUNTAU, H., 1995: Räumliche und zeitliche Verteilung von Schwermetallen in Sedimenten des Stechlinsees, Deutschland). *Limnologica* 25, 301-309.
- CHANG, C.C.Y., PETERSEN, R., 1995: Evidence of autumn nitrogen limitation and contribution of picoplankton to carbon fixation in Lake Tahoe. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52, 54-62.
- CHAPIN, J. D., UTTORMARK, P.D., 1973: Atmospheric Contributions of Nitrogen and Phosphorus. *Tech. Rep. Wat. Resources Ctr. Univ. Wis.* 73-2, 35 S.
- CHEN, C.Y., 1994: Theoretical evaluation of the inhibitory effects of mercury on algal growth at various orthophosphate levels. *Wat. Res.* 28, 931-937.
- CHESSON, P., 1991: Stochastic Population Models. In: J. Kolasa & S.T.A. Pickett, eds.: *Ecological Heterogeneity. Ecological Studies*, Springer Verlag 86, 123-143.
- CHICK, J.H., McIVOR, C.C., 1994: Patterns in the abundance and composition of fishes among beds of different macrophytes: Viewing a littoral zone as a landscape. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51, 2873-2882.
- CLASEN, J., BERNHARDT, H., HOYER, O., WILHELMS, A., 1982: Phosphate remobilization from the sediment and its influence on algal growth in a lake model. *Ergebnisse der Limnologie, Beiheft des Archivs für Hydrobiologie* 18, 101-113.
- CLEMEN, T., in Prep.: The use of scale information for integrating simulation models into Environmental Information Systems.
- CLEMENTS, F.E., 1936: Nature and structure of the climax. *Journal of Ecology*, 24: 252-284.
- CLINE, J.M., EAST, T.L., THRELKELD, S.T., 1994: Fish interaction with the sediment-water interface. *Hydrobiologia* 275/276, 301-311.
- COALE, K.H., 1991: Effects of iron, manganese, copper, and zinc enrichments on productivity and biomass in the subarctic Pacific. *Limnol. Oceanogr.* 36, 1851-1864.
- COATS, R.N., GOLDMAN, C.R., LEONARD, R.L., 1976: Nitrogen uptake and release in a forested watershed, Lake Tahoe basin, California. *Ecology* 57, 995-1004.
- COCHLAN, W.P., DENMAN, K.L., HARRISON, P.J., 1991: Diel periodicity of nitrogen uptake by marine phytoplankton in nitrate-rich environments. *Limnol. Oceanogr.* 36, 1689-1700.
- COCKCROFT, A.C., McLACHLAN, A., 1993: Nitrogen budget for a high-energy ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 100, 287-299.
- COLE, J.J., HOWARTH, R.W., MARINO, R., NOLAN, S.S., 1986: Sulfate inhibition of molybdate assimilation by planktonic algae and bacteria: some implications for the aquatic nitrogen cycle. *Biogeochemistry* 2, 179-196.
- COLEBROOK, J.M., 1960: Plankton and water movements in Windermere. *The Journal of Animal Ecology* 29: 217-240.

- CONLEY, D.J., SCHELSKE, C.L., STOERMER, E.F., 1993: Modification of the biogeochemical cycle of silica with eutrophication. *Marine Ecology progress Series* 101, 179-192.
- CONNELL, J.H., 1975: Some mechanisms producing structure in natural communities: A model and evidence from field experiments. In: M. S. Cody, J. M. Diamond, eds.: *Ecology and Evolution of Communities*. The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts, London, 460-490.
- CONNELL, J.H., 1978: Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science* 199, 1302-1310.
- CORNELL, H.V., LAWTON, J.H., 1992: Species interaction, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* 61, 1-12.
- COTNER, J.B.J., WETZEL, R.G., 1992: Uptake of dissolved inorganic and organic phosphorus compounds by phytoplankton and bacterioplankton. *Limnol. Oceanogr.* 37, 232-243.
- COTTINGHAM, K.L., CARPENTER, S.R., 1994: Predictive indices of ecosystem resilience in models of north temperate lakes. *Ecology* 75, 2127-2138.
- CRONBERG, G., 1982: Phytoplankton changes in Lake Trummen induced by restoration. Long-term whole-lake studies and food-web experiments. *Folia Limnologica Scandinavica* 18.
- CSERMÁK, K., CSERMÁK, A., MÁTÉ, F., 1992: Methanbildung im Sediment des Balaton, Plattensee, Ungarn). *Limnologica* 22, 277-282.
- CUBASCH, U., HASSELMANN, K., HÖCK, H., MAIER-REIMER, E., MIKOLAJEWICZ, U., SANTER, B.D., SAUSEN, R., 1992: Time-dependent greenhouse warming computations with a coupled ocean-atmosphere model. *Climate Dynamics* 8, 55-69.
- CURRIE, D.J., 1990: Large-scale variability and interactions among phytoplankton, bacterioplankton, and phosphorus. *Limnol. Oceanogr.* 35, 1437-1455.
- DACEY, J.W.H., KLUG, M.J., 1979: Methane efflux from lake sediments through water lilies. *Science* 203, 1253-1254.
- DALY, K. L., SMITH, W. O., 1993: Physical-biological interactions influencing marine plankton production. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 555-585.
- DAUBECHIES, I., 1990: The wavelet transform, time-frequency localisation and signal analysis. *IEEE Trans. Inform. Theory*, 36: 961-1005.
- DAVISON, W., 1981: Supply of iron and manganese to an anoxic lake basin. *Nature* 290, 241-243.
- DAYTON, P.K., 1994: Community landscape: scale and stability in hard bottom marine communities. In: Giller, P. et al., eds.: *Aquatic Ecology*. Blackwell Science Ltd. Oxford, 289-332.
- DEANGELIS, D.L., BARTELL, S.M., BRENKERT, A.L., 1989: Effects of nutrients recycling and food-chain length on resilience. *The American Naturalist* 134, 778-805.
- DEANGELIS, D.L., MULHOLLAND, P.J., ELWOOD, J.W., PALUMBO, A.V., STEINMAN, A.D., 1990: Biogeochemical cycling constraints on stream ecosystem recovery. *Environmental Management* 14, 685-697.
- DECAMPS, H., TABACCHI, 1994: Species richness in vegetation along river margins. In: Giller, P. et al., eds.: *Aquatic Ecology*. Blackwell Science Ltd. Oxford, 1-20.
- DE GROOT, W.T., 1981: Phosphate and wind in a shallow lake. *Arch. Hydrobiol.* 91, 475-489.
- DENMAN, K.L., GARGETT, A.E., 1983: Time and space scales of vertical mixing and advection of phytoplankton in the upper ocean. *Limnol. Oceanogr.* 28, 801-815.
- DENMAN, K.L., 1994: Scale-determining biological-physical interactions in oceanic food webs. In: Giller, P. et al., eds.: *Aquatic Ecology*. Blackwell Science Ltd. Oxford, 377-402.
- DENSLOW, J.S., 1985: Disturbance-Mediated Coexistence of Species. In: S.T.A. Pickett & P.S. White, eds.: *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Orlando, 307-323.
- DGCh, Hauptausschuß "Phosphate und Wasser" der Fachgruppe Wasserchemie in der Gesellschaft Deutscher Chemiker), 1978: *Phosphor. Wege und Verbleib in der Bundesrepublik Deutschland*.
- DIEHL, S., LUNDBERG, P.A., GARDFJELL, H., OKSANEN, L., PERSSON, L., 1993: Daphnia-phytoplankton interactions in lakes: Is there a need for ratio-dependent consumer-resource models? *The American Naturalist* 142, 1052-1061.
- DI GIANO, F.A., LIJKLEMA, L., VAN STRATEN, G., 1978: Wind induced dispersion and algal growth in shallow lakes. *Ecological Modelling* 4, 237-252.
- DILLON, P.J., RIGLER, F.H., 1974: The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes. *Limnol. Oceanogr.* 19, 767-773.
- DILLON, P.J., EVANS, H.E., 1993: A comparison of phosphorus retention in lakes determined from mass balance and sediment core calculations. *Wat. Res.* 27, 659-668.
- DOBOLYI, E., 1980: Identification of different phosphorus forms and their role in the eutrophication process of Lake Balaton. In: J. Barica & L.R. Mur, ed.: *Hypertrophic Ecosystems; Developments in Hydrobiology* 2. Dr. W. Junk BV Publishers, The Hague, 13-22.
- DOBROWOLSKI, K.A., HALBA, R., NOWICKI, J., 1976: The role of birds in eutrophication by import and export of trophic substances of various waters. *Limnologica* 10, 543-549.
- DODDS, W.K., PRISCU, J.C., 1990: Mesocosm studies on the influence of phosphate enrichment on ammonium and nitrate flux in an oligotrophic lake. *Hydrobiologia* 206, 235-243.
- DODDS, W.K., 1995: Availability, uptake and regeneration of phosphate in mesocosms with varied levels of P deficiency. *Hydrobiologia* 297, 1-9.
- DOEBELI, M., 1993: The evolutionary advantage of controlled chaos. *Proc. R. Soc. B* 254, 281-285.
- DOKULIL, M., Herzig, A., Jagsch, A., 1990: Trophic relationships in the pelagic zone of Mondsee, Austria. *Hydrobiologia* 191, 199-212.
- DOVERI, F., SCHEFFER, M., RINALDI, S., MURATORI, KUZNETSOV, Y., 1993: Seasonality and chaos in a plankton-fish model. *Theoretical Population Biology* 43, 159-183.

- DOWNING, J.A., 1986: Spatial heterogeneity - evolved behaviour or mathematical artefact?. *Nature* 323, 255-257.
- DOWNING, J.A., RATH, L.C., 1988: Spatial patchiness in the lacustrine sedimentary environment. *Limnol. Oceanogr.* 33, 447-458.
- DOWNING, J.A., 1991: Biological heterogeneity in aquatic ecosystems. In: J. Kolasa & S.T.A. Pickett, eds.: *Ecological Heterogeneity*. Ecological Studies, Springer Verlag 86, 160-180.
- DOWNING, J.A., MCCAULEY, E., 1992: The nitrogen: phosphorus relationship in lakes. *Limnol. Oceanogr.* 37, 936-945.
- DUARTE, C.M., VAQUÉ, D., 1992: Scale dependence of bacterioplankton patchiness. *Marine Ecology Progress Series* 84, 95-100.
- DUDEL, G., KOHL, J.G., 1991: Contribution of dinitrogen fixation and denitrification to the N-budget of a shallow lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24, 884-888.
- DUDEL, G., KOHL, J.G., 1992: The nitrogen budget of a shallow lake, Großer Müggelsee, Berlin). *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie* 77, 43-72.
- EBENHÖH, W., 1988: Coexistence of an unlimited number of algal species in a model system. *Theoretical Population Biology* 34, 130-144.
- ECKHOLM, P., 1994: Bioavailability of phosphorus in agriculturally loaded rivers in southern Finland. *Hydrobiologia* 287: 179-194.
- EHRlich, P.R., 1989: Discussion: Ecology and Resource Management-Is Ecological Theory Any Good in Practice? In: Roughgarden, J. et al., eds.: *Perspectives in Ecological Theory*. Princeton University Press, Princeton, 383p.
- EILERS, P.H.C., PEETERS, J.C.H., 1988: A model for the relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in phytoplankton. *Ecological Modelling* 42, 199-215.
- EINSELE, W., 1941: Die Umsetzung von zugeführtem, anorganischen Phosphat im eutrophen See und ihre Rückwirkungen auf seinen Gesamthaushalt. *Z. Fischerei u. d. H.* 39, 407-488.
- ELBER, F., SCHANZ, F., 1989: The causes of change in the diversity and stability of phytoplankton communities in small lakes. *Freshwater Biology* 21, 237-251.
- ELLNER, S., TURCHIN, P., 1995: Chaos in a noisy world: New methods and evidence from time-series analysis. *The American Naturalist* 145, 343-375.
- ELSER, J.J., ELSER, M.M., MACKAY, N.A., CARPENTER, S.R., 1988: Zooplankton-mediated transitions between N- and P-limited algal growth. *Limnol. Oceanogr.* 33, 1-14.
- ELSER, J. J.; GOLDMAN, C. R. & MARZOLF, E. R., 1990), Phosphorus and nitrogen limitation of phytoplankton growth in the freshwaters of North America: A review and critique of experimental enrichments. In: *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47, S. 1468-1477.
- ELSER, J.J., GOLDMAN, C.R., 1991: Zooplankton effects on phytoplankton in lakes of contrasting trophic status. *Limnol. Oceanogr.* 36, 64-90.
- ELSER, J.J., HASSETT, R.P., 1994: A stoichiometric analysis of the zooplankton-phytoplankton interaction in marine and freshwater ecosystems. *Nature* 370, 211-213.
- ELSER, J.J., FREES, D.L., 1995: Microconsumer grazing and sources of limiting nutrients for phytoplankton growth: Application and complications of a nutrient-deletion/dilution-gradient technique. *Limnol. Oceanogr.* 40, 1-16.
- ELSER, J.J., LUBNOW, F.S., MARZOLF, E.R., BRETT, M.T., DION, G., GOLDMAN, C.R., 1995a: Factors associated with interannual and intraannual variation in nutrient limitation of phytoplankton growth in Castle Lake, California. *Can J Fisheries Aquat Sci* 52, 93-104.
- ELSER, J.J., CHRZANOWSKI, T.H., STERNER, R.W., SCHAMPEL, J.H., FOSTER, D.K., 1995b: Elemental ratios and the uptake and release of nutrients by phytoplankton and bacteria in three lakes of the Canadian shield. *Microbial Ecology* 29, 145-162.
- ELSTER, H.-J., 1958: Lake classification, production and consumption. In: *Verh. internat. Ver. Limnol.* 13: 101-120.
- ENELL, M., 1982: The phosphorus economy of a hypertrophic seepage lake in Scania, South Sweden groundwater influence. *Hydrobiologia* 86, 153-158.
- ENELL, M., LÖFGREN, S., 1988: Phosphorus in interstitial water: methods and dynamics. *Hydrobiologia* 170, 103-132.
- ENELL, M., RYDING, S.O., WENNBERG, L., 1989: Nitrogen and phosphorus impact of agricultural activities on air and water. *River Basin Management, Advances in Water Pollution Control* 5.
- EVANS, R.D., 1994: Empirical evidence of the importance of sediment resuspension in lakes. *Hydrobiologia* 284, 5-12.
- FAHRIG, L., 1988: Nature of ecological theories. *Ecological Modelling* 43, 129-132.
- FEE, E.J., SHEARER, J.A., DEBRUYN, E.R., SCHINDLER, E.U., 1992: Effects of lake size on phytoplankton photosynthesis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49, 2445-2459.
- FEE, E.J., HECKY, R.E., REGEHR, G.W., HENDZEL, L.L., WILKINSON, P., 1994: Effects of lake size on nutrient availability in the mixed layer during summer stratification. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51, 2756-2768.
- FISHER, S.G., 1994: Pattern, process and scale in freshwater systems: some unifying thoughts. In: P.S. Giller, A.G. Hildrew & D.G. Raffaelli: *Aquatic Ecology*. Backwell Science Ltd.: 575-592.
- FITZGERALD, S.A., GARDNER, W.S., 1993: An algal carbon budget for pelagic-benthic coupling in Lake Michigan. *Limnol. Oceanogr.* 38, 547-560.
- FOGG, G.E., WALSBY, A.E., 1971: Buoyancy regulation and the growth of planktonic blue-green algae. *Mitteilungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 19, 182-188.
- FOGG, G.E., 1977: Excretion of organic matter by phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 22, 576-577.
- FOLT, C., SCHULZE, P.C., BAUMGARTNER, K., 1993: Characterizing a zooplankton neighbourhood: small scale patterns of association and abundance. *Freshwater Biology* 30, 289-300.

- FONG, P., ZEDLER, J.B., DONOHOE, R.M., 1993: Nitrogen vs. phosphorus limitation of algal biomass in shallow coastal lagoons. *Limnol. Oceanogr.* 38, 906-923.
- FORSBERG, C., 1989: Importance of sediments in understanding nutrient cyclings in lakes. *Hydrobiologia* 176/177, 263-277.
- FRANCKO, D.A., HEATH, R.T., 1979: Functionally distinct classes of complex phosphorus compounds in lake water. *Limnol. Oceanogr.* 24, 463-473.
- FRÄNZLE, O., 1978: Die Struktur und Belastbarkeit von Ökosystemen. In: E. Wirth & G. Heinritz, Hrsg.: 41. Deutscher Geographentag Mainz, 31. Mai bis 2. Juni 1977. Tagungsbericht und wissenschaftliche Abhandlungen. Franz Steiner Verlag, Wiesbaden, 469-485.
- FRÄNZLE, O., KUHN, D., KUHN, G. & ZÖLITZ, R., 1986: Auswahl der Forschungsräume für das Ökosystemforschungsprogramm der Bundesrepublik Deutschland. UBA-Forschungsbericht 10104043/02.
- FRÄNZLE, O., 1990: Ökosystemforschung im Bereich der Bornhöveder Seenkette. In: A. Semmel, Hrsg.: 47. Deutscher Geographentag Saarbrücken, 2. bis 7.10.1989. Tagungsbericht und wissenschaftliche Abhandlungen. Franz Steiner Verlag, Stuttgart, 222-224.
- FRÄNZLE, O., 1994: Thermodynamic aspects of species diversity in tropical and subtropical plant communities. *Ecol. Modelling* 75/76, 63-70.
- FREDE, H.G., BACH, M., 1993: Stoffbelastungen aus der Landwirtschaft. In: Dachverband Wissenschaftlicher Gesellschaften der Agrar-, Forst-, Ernährungs-, Veterinär-, und Umweltforschung e.V., Hrsg.: Belastungen der Oberflächengewässer aus der Landwirtschaft. *Agrarspectrum* 21, 35-44.
- FREEMAN, C., CHAPMAN, P.J., GILMAN, K., LOCK, M.A., REYNOLDS, B., WHEATER, H.S., 1995: Ion exchange mechanisms and the entrapment of nutrients by river biofilms. *Hydrobiologia* 297, 61-65.
- FREEMAN, C., LOCK, M.A., 1995: The biofilm polysaccharide matrix: A buffer against changing organic substrate supply?. *Limnol. Oceanogr.* 40, 273-278.
- FUKAMI, K., MEIER, B., OVERBECK, J., 1991: Vertical and temporal changes in bacterial production and its consumption by heterotrophic nanoflagellates in a north German eutrophic lake. *Arch. Hydrobiol.* 122, 129-145.
- FURRER, O.J., 1978: Abschwemmung und Auswaschung von Nährstoffen. Landwirtschaft und Gewässerschutz Informationstagung. Eidgenössische Forschungsanstalt für Agrarökonomie und Umwelthygiene, Liebefeld, 31-52.
- GEADEKE, A., SOMMER, U., 1986: The influence of the frequency of periodic disturbances on the maintenance of phytoplankton diversity. *Oecologia* 71: 25-28.
- GAEDKE, U., SCHIMMELE, M., 1990: The potential impact of internal seiches on observed population dynamics of planktonic organisms in Lake Constance. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24, 80-84.
- GALICKA, W., 1992: Total nitrogen and phosphorus budgets in the Lowland Sulcjów Reservoir for the hydrological years 1985-1988. *Arch. Hydrobiol.* 90, 159-169.
- GASITH, A., HASLER, A.D., 1976: Airborne litterfall as a source of organic matter in lakes. *Limnol. Oceanogr.* 21, 253-258.
- GASTON, K.J., WILLIAMS, P.H., EGLETON, P., HUMPHRIES, C.J., 1995: Large scale patterns of biodiversity: Spatial variation in family richness. *Proc. R. Soc. Lond. B* 260, 149-154.
- GELLER, W., 1991: Die Planktongemeinschaft als dynamisches System. In: Bayerische Akademie der Wissenschaften, Hrsg.: Rundgespräche der Kommission für Ökologie, Ökologie der oberbayerischen Seen - Zustand und Entwicklung, Bd. 2. Verlag Pfeil, München, 31-37.
- GELLER, W., PINTO-COELHO, R., PAULI, H.R., 1992: The vertical distribution of zooplankton, Crustacea, Rotatoria, Ciliata and their grazing over the diurnal and seasonal cycles in Lake Constance. *Arch. Hydrobiol., Beihefte, Ergebnisse der Limnologie* 35, 79-85.
- GENIN, A., GREENE, C., HAURY, L., WIEBE, P., GAL, G., KAARTVEDT, S., MEIR, E., FREY, C., DAWSON, J., 1994: Zooplankton patch dynamics: daily gap formation over abrupt topography. *Deep Sea Research* 41, 941-951.
- GERLACH, S.A., 1991: Stickstoff, Phosphor, Plankton und Sauerstoffmangel in der Deutschen Bucht und in der Kieler Bucht. In: A. Hamm, Hrsg.: Studie über Wirkungen und Qualitätsziele von Nährstoffen in Fließgewässern. Academia Verlag, Sankt Augustin, 639-650.
- GLEASON, H.A., 1926: The individualistic concept of the plant association. *American Midland Naturalist* 21: 92-110.
- GLIBERT, P.M., FUHRMAN, J.A., GARSIDE, C., ROMAN, M.R., 1991: Time-dependent coupling of inorganic and organic nitrogen uptake and regeneration in the plume of the Chesapeake Bay estuary and its regulation by large heterotrophs. *Limnol. Oceanogr.* 36, 895-909.
- GOLACHOWSKA, J.B., 1978: Phosphorus forms and their seasonal changes in water and sediments of lake Plußsee.
- GOLDMAN, C. R., 1966: Micronutrient limiting factors and their detection in natural phytoplankton populations. In: C. R. Goldman, ed.: Primary Productivity in Aquatic Environments. Univ. of Calif. Press: 123-135.
- GOLDMAN, J. C., 1979: Physiological processes, nutrient availability, and the concept of relative growth rate in marine phytoplankton ecology. Falkowski, P.G., Hrs.: Primary Productivity in the Sea. Plenum, New York: 179-194.
- GOLDWASSER, L., COOK, J., SILVERMAN, E.D., 1994: The effects of variability on metapopulation dynamics and rates of invasion. *Ecology* 75, 40-47.
- GOLTERMAN, H.L., DE OUDE, N.T., 1991: Eutrophication of lakes, rivers and coastal seas. In: O. Hutzinger, ed.: The handbook of environmental chemistry, Vol. 5, Part A, 79-124.
- GOMOLKA, R. E., 1975: An investigation of atmospheric phosphorus as a source of lake nutrient. Ph. Diss. Univ. of Toronto, 167 S., Zit. in Psenner et al., 1984).
- GONSIORCZYK, CASPER, P., KOSCHEL, R., 1995: Vergleichende Sedimentuntersuchungen zum Kohlenstoff- und Phosphorgehalt in baltischen Seen. *Limnologica* 25, 365-379.

- GRANELI, W., SOLANDER, D., 1988: Influence of aquatic macrophytes on phosphorus cycling in lakes. *Hydrobiologia* 170, 245-266.
- GRANHALL, U., LUNDGREN, A., 1971: Nitrogen fixation in Lake Erken. *Limnol. Oceanogr.* 16, 711-719.
- GRIFFIN, R.A., JURINAK, J.J., 1973: The interaction of phosphate with calcite. *Proceedings. Soil Science Society of America* 37, 847-850.
- GROTH, P., 1970: Untersuchungen über einige Spurenelemente in Seen. Dissertation, Christian-Albrechts-Universität, Kiel, 1-105.
- GÜDE, H., 1991: Participation of bacterioplankton in epilimnetic phosphorus cycles of Lake Constance. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24, 816-820.
- GÜDE, H., ROTHHAUPT, K.O., SIUDA, W., 1992: Impact of dissolved organic phosphorus on the competition for phosphorus between algae and bacteria in Lake Constance. *Ergebnisse der Limnologie, Beiheft des Archivs für Hydrobiologie* 37, 121-128.
- GUY, M., TAYLOR, W.D., CARTER, J.C.H., 1994: Decline in total phosphorus in the surface waters of lakes during summer stratification, and its relationship to size distribution of particles and sedimentation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51, 1330-1337.
- HAEFS, H., (Hrsg.), 1993: *Fischer Weltalmanach*. Fischer Verlag Frankfurt.
- HALL, J.A., VINCENT, W.F., 1994: Vertical and horizontal structure of the picophytoplankton community in a stratified coastal system of New-Zealand. *New Zealand Journal of Marine FreshWat. Res.* 28, 299-308.
- HAMILTON, D.P., MITCHELL, S.F., 1988: Effects of wind on nitrogen phosphorus, and chlorophyll in a shallow New Zealand lake. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Limnologie* 23, 624-628.
- HAMM, A., 1976: Zur Nährstoffbelastung von Gewässern aus diffusen Quellen: Flächenbezogene P-Angaben - eine Ergebnis- und Literaturzusammenstellung. *Zeitschrift für Wasser- und Abwasserforschung* 9, 4-10.
- HAMM, A., (Hrsg.), 1991: Studie über Wirkungen und Qualitätsziele von Nährstoffen in Fließgewässern. *Academia Verlag, Sankt Augustin*.
- HAMM, A., 1993: Problembereich Nährstoffe aus wasserwirtschaftlicher Sicht. *Agrarspectrum* 21, 11-21.
- HAMM, A., 1994: Verminderung der Nährstoffbelastung der Gewässer im Binnenland als Voraussetzung der Eutrophierungsverminderung in der Nord- und Ostsee. In: *Deutsche Gesellschaft für Limnologie, Hrsg.: Erweiterte Zusammenfassung der Jahrestagung 1994 in Hamburg* 1, 421-426.
- HAMNER, W.M., 1988: Behavior of plankton and patch formation in pelagic ecosystems. *Bulletin of Marine Science* 43, 752-757.
- HANEY, J.F., 1993: Environmental control of diel vertical migration behaviour. *Ergebnisse der Limnologie, Beiheft des Archivs für Hydrobiologie* 39, 1-17.
- HANSEN, N.E.O., 1978: Mixing processes in lakes. *Nordic Hydrology* 9, 57-74.
- HANSSON, L.A., RUDSTAM, L.G., JOHNSON, T.B., SORANNO, P., ALLEN, Y., 1994: Patterns in algal recruitment from sediment to water in a dimictic eutrophic lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51, 2825-2833.
- HARRIS, G.P., LOTT, J.N.A., 1973: Observations of Langmuir circulations in Lake Ontario. *Limnol. Oceanogr.* 18, 584-589.
- HARRIS, G.P., 1986: *Phytoplankton Ecology*. Chapman & Hall, London: 373 p.
- HARRIS, G.P., 1994: Pattern, process and prediction in aquatic ecology. A limnological view of some general ecological problems. *Freshwater Biology* 32: 143-160.
- HARVEY, H. W., 1945: *Recent advances in the chemistry and biology of seawater*. Cambridge.
- HASTINGS, A., HOM, C.L., ELLNER, S., TURCHIN, P., GODFRAY, H.C.J., 1993: Chaos in ecology: Is mother nature a strange attractor? *Annual Review of Ecology and Systematics* 24, 1-33.
- HAURY, L.R., MCGOWAN, J.A., WIEBE, P.H., 1978: Patterns and processes in the time-space scales of plankton distributions. In: J. H. Steele, ed.: *Spatial Pattern in Plankton Communities*. Plenum Press, New York, London, 277-327.
- HAVENS, K.E., 1994: Seasonal and spatial variation in nutrient limitation in a shallow sub-tropical lake, Lake Okechobee, Florida) as evidenced by trophic state index deviations. *Arch. Hydrobiol.* 131, 39-53.
- HE, X., KITCHELL, J.F., CARPENTER, S.R., HODGSON, J.R., SCHINDLER, D.E., COTTINGHAM, K.L., 1993a: Food web structure and long-term phosphorus recycling: A simulation model evaluation. *Transactions of the American Fisheries Society* 122, 773-783.
- HE, X., KITCHELL, J.F., HODGSON, J.R., WRIGHT, P.A., SORANNO, D.M., LODGE, P.A., COCHRAN, P.A., BENKOWSKI, D., BOUWES, N., 1993b: Roles of fish predation: piscivory and planktivory. In: Carpenter, S.R., Kitchell J.F., eds.: *The trophic cascade in lakes*. Cambridge University Press, Cambridge, 85-102.
- HECKY, R.E., KILHAM, P., 1988: Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: A review of recent evidence on the effects of enrichment. *Limnol. Oceanogr.* 33, 796-822.
- HELLSTRÖM, T., 1991: The effect of resuspension on algal production in a shallow lake. *Hydrobiologia* 213, 183-190.
- HENDERSON-SELLERS, B., 1984: *Engineering Limnology*. Pitman Advanced Publishing Program. London.
- HENDERSON-SELLERS, B., MARKLAND, H.R., 1987: *Decaying lakes: Origins and control of eutrophication*. John Wiley and Sons, New York.
- HENDERSON-SELLERS, B., 1987: Plume rise modelling: The effects of including a wind shear and a variable surface roughness. *Ecological Modelling* 37, 269-286.
- HENDRY, R.J., MCGLADE, J.M., 1995: The role of memory in ecological systems. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Series* 259, 153-159.

- HENDZEL, L.L., HECKY, R.E., FINDLAY, D.L., 1994: Recent changes of N₂-fixation in Lake 227 in response to reduction of the N:P loading ratio. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51, 2247-2253.
- HENGEVELD, R., 1994: Biodiversity - The diversification of life in a non-equilibrium world. *Biodiversity Lett.* 2, 1-10.
- HESS, G., 1994: Pattern and error in landscape ecology: A commentary. *Landscape Ecology* 9, 3-5.
- HESSEN, D.O., NYGAARD, K., 1992: Bacterial transfer of methane and detritus; implications for the pelagic carbon budget and gaseous release. *Arch. Hydrobiol. Beiheft* 37, 139-148.
- HESSEN, D.O., ANDERSEN, T., 1992: The algae-grazer interface: Feedback mechanisms linked to elemental ratios and nutrient cycling. *Arch. Hydrobiol. Beihefte. Ergebnisse der Limnologie* 35, 111-120.
- HESSEN, D.O., 1993: The role of mineral nutrients for zooplankton nutrition: Reply to the comment by Brett. *Limnol. Oceanogr.* 38, 1340-1343.
- HEYER, J., 1990: *Der Kreislauf des Methans. Mikrobiologie/Ökologie/Nutzung.* Akademie-Verlag Berlin.
- HICKS, R.E., OWEN, C.J., AAS, P., 1994: Deposition, resuspension, and decomposition of particulate organic matter in the sediments of Lake Itasca, Minnesota, USA. *Hydrobiologia* 284, 79-91.
- HIELTJES, A.H.M., LIJKLEMA, L., 1980: Fractionation of inorganic phosphates in calcareous sediments. *Journal of Environmental Quality* 9, 405-407.
- HOEG, S., SCHELLENBERGER, G., 1968: Über Änderungen der Lichtextinktion in einem eutrophen See und ihre Ursachen. *Acta Hydrophysica* 13, 11-60.
- HOFMANN, W., 1975a: Aktuelle Probleme des Gewässerschutzes im ostholsteinischen Seengebiet. *Jahrbuch für Heimatkunde im Kreis Plön* 5, 111-118.
- HOFMANN, W., 1975b: The influence of spring circulation on zooplankton dynamics in the Plußsee. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 19, 1241-1250.
- HOFMANN, W., 1981: Limnologische Untersuchungen an Seen des Kreises Plön. *Jahrbuch für Heimatkunde im Kreis Plön* 11, 159-176.
- HÖHNER, P., GÄCHTER, R., 1994: Nitrogen cycling across the sediment-water interface in an eutrophic, artificially oxygenated lake. *Aquatic Sciences* 56, 115-132.
- HOLLIGAN, P.M., 1978: Patchiness in subsurface phytoplankton populations in the northwest european continental shelf. In: J. H. Steele, ed.: *Spatial Pattern in Plankton Communities.* Plenum Press, New York, London, 221-238.
- HOLLING, C.S., 1973: Resilience and stability of ecological systems. In: R. F. Johnston et al., eds.: *Annual Review of Ecology and Systematics* 4, 1-21.
- HOLMES, E.E., LEWIS, M.A., 1994: Partial differential equations in ecology: Spatial interactions and population dynamics. *Ecology* 75, 17-29.
- HOLTAN, H., KAMP-NIELSEN, L., STUANES, A.O., 1988: Phosphorus in soil, water and sediment: an overview. *Hydrobiologia* 170, 19-34.
- HONEYMAN, B.D., SANTSCHI, P.H., 1988: Metals in aquatic systems. *Environ. Sci. Technol.* 22, 862-871.
- HONGVE, D., 1994: Nutrient metabolism, C, N, P, and Si) in the trophogenic zone of a meromictic lake. *Hydrobiologia* 177, 17-39.
- HORWOOD, J.W., CUSHING, D.H., 1978: Spatial distributions and ecology of pelagic fish. In: J. H. Steele, ed.: *Spatial Pattern in Plankton Communities.* Plenum Press, New York, London, 355-383.
- HOUGHTON, J.T., JENKINS, G. J., EPHRAUMS, J.J., 1990: *Climate Change. The IPCC Scientific Assessment.* Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- HOWARTH, R.W., COLE, J.J., 1985: Molybdenum availability, nitrogen limitation, and phytoplankton growth in natural waters. *Science* 229, 653-655.
- HOWARTH, R.W., MARINO, R., COLE, J.J., 1988a: Nitrogen fixation in freshwater, estuarine, and marine ecosystems. 2. Biogeochemical controls. *Limnol. Oceanogr.* 33, 688-701.
- HOWARTH, R.W., MARINO, R., LANE, J., COLE, J.J., 1988b: Nitrogen fixation in freshwater, estuarine, and marine ecosystems. 1. Rates and importance. *Limnol. Oceanogr.* 33, 669-687.
- HURNI, P., BRAUN, M., SCHÄRER, F., 1992: Abschätzung der P-Einträge in den Sempachersee aus diffusen Quellen und Massnahmen zu deren Reduktion. *EAWAG-Mitteilungen* 34 D:33-36.
- HUSTON, M., 1979: A general hypothesis of specimen diversity. *American Naturalist*, 113: 571-577.
- HUTCHINSON, G. E., 1953: The concept of pattern in ecology. *Proc. Acad. Natl. Sci. Phila.* 105: 1-12.
- HUTCHINSON, G. E., 1957: *A Treatise on Limnology. I. Geography, Physics, and Chemistry.* J. Wiley & Sons, New York: 1015 p.
- HUTCHINSON, G. E., 1959: Hommage to Santa Rosalia; or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist* 93: 145-159.
- HUTCHINSON, G. E., 1961: The paradox of the plankton. *American Naturalist* 95: 137-147.
- HUTCHINSON, G. E., 1967: *A Treatise on Limnology. II. Introduction to Lake Biology and the Limnoplankton.* J. Wiley & Sons, New York: 1115 p.
- HUTCHINSON, G.E., 1975: Variations on a theme by Robert MacArthur. In: M. L. Cody, J. M. Diamond, eds.: *Ecology and Evolution of Communities.* The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, London: 492-521.
- HUTCHINSON, P.A., WEBSTER, I.T., 1994: On the distribution of blue-green algae in lakes: Wind-tunnel tank experiments. *Limnol. Oceanogr.* 39, 374-382.
- HUTTULA, T., PELTONEN, A., BILALETDIN, A., SAURA, M., 1992: The effect of climatic change on lake ice and water temperature. *Aqua Fennica* 22, 129-142.

- HUTTULA, T., 1992a: Modelling resuspension and settling in lakes using a one-dimensional vertical model. *Aqua Fennica* 22, 23-34.
- HUTTULA, T., 1992b: The benthic boundary layer approach and its application in Finnish lakes. *Hydrobiologia* 234/244:359-369.
- HUTTULA, T., 1994: Suspended sediment transport in Lake Säkylän Pyhäjärvi. *Aqua Fennica* 24, 171-185.
- HUTTULA, T., KOPONEN, J., LEHTINEN, K., WAHLGREN, A. AND NIINIOJA, R., 1996: Water currents and spreading of river load in Lake Pyhäselkä, Saimaa. In: Proceedings of 1st Lake Ladoga Symposium. *Hydrobiologia* 322: 117-124.
- IMBODEN, D.M., LEMMIN, U., JOLLER, T., SCHURTER, M., 1983: Mixing processes in lakes: mechanisms and ecological relevance. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie* 45, 11-44.
- IMBODEN, D.M., SCHWARZENBACH, R.P., SIGG, L., 1992: Stoffverteilungen im See: Zusammenspiel von physikalischen und chemischen Prozessen. *EAWAG-Mitteilungen, Eidgenössische Anstalt für Wasserversorgung, Abwasserreinigung und Gewässerschutz* 34 d, 9-13.
- ISTVÁNOVICS, V., 1988: Seasonal variation of phosphorus release from the sediments of shallow Lake Balaton, Hungary). *Water Resources Research* 22, 1473-1481.
- JACKSON, G.A., 1980: Phytoplankton growth and zooplankton grazing in oligotrophic oceans. *Nature* 294: 439-441.
- JACKSON, G.A., LOCHMANN, S.E., 1992: Effect of coagulation on nutrient and light limitation of an algal bloom. *Limnol. Oceanogr.* 37, 77-89.
- JAKOBSEN, P., JOHNSEN, G.H., 1987: The influence of predation on horizontal distribution of zooplankton species. *Freshwater Biology* 17, 501-507.
- JAMES, W.F., BARKO, J.W., 1991a: Estimation of phosphorus exchange between littoral and pelagic zones during nighttime convective circulation. *Limnol. Oceanogr.* 36, 179-187.
- JAMES, W.F., BARKO, J.W., 1991b: Littoral-pelagic phosphorus dynamics during nighttime convective circulation. *Limnol. Oceanogr.* 36, 949-960.
- JAMES, W.F., BARKO, J.W., 1993: Sediment resuspension, redeposition, and focusing in a small dimictic reservoir. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50, 1023-1028.
- JANSSON, M., 1988: Internal phosphorus loading in lakes. Concept, causes and consequences. In: G. Balvay, ed.: Eutrophication in lake restoration water quality and biological impacts. Acts of the French-Swedish Limnological Symposium Thonon-les-Bains, 10-12. Juni 1987, 57-62.
- JEDICKE, E., 1995: Ressourcenschutz und Prozessschutz. *Natur u. Landschaftsplanung* 27, 4: 125-133.
- JELINEK, S., 1995: Einsatz hydrologischer Modelle zur Bewertung des Einflusses von Sceaferzonen auf diffuse Stoffeinträge. Diplomarbeit an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel.
- JENSEN, H.S., ANDERSEN, F.Ö., 1990: Impact of nitrate and blue-green algae abundance on phosphorus cycling between sediment and water in two shallow, eutrophic lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24, 224-230.
- JENSEN, J.P., JEPPESEN, E., KRISTENSEN, P., 1990: Relationship between nitrogen loading and in-lake nitrogen concentrations in shallow Danish lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24, 201-204.
- JENSEN, V.B., DAHL-MADSEN, K.I., 1978: Dinitrogen fixation and denitrification in some Danish lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 20, 2217-2221.
- JOHNSON, L., 1994: Pattern and process in ecological systems: A step in the development of a general ecological theory. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51, 226-246.
- JONES, C.G., LAWTON, J.H., SHACHAK, M., 1994: Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69, 373-386.
- JONES, D.D., WALTERS, C.J., 1976: Catastrophe theory and fisheries regulation. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 33, 2829-2833.
- JONES, R.I., FRANCIS, R.C., 1982: Dispersion patterns of phytoplankton in lakes. *Hydrobiologia* 86, 21-28.
- JONES, R.I., 1993: Phytoplankton migrations: Patterns, processes and profits. *Ergebnisse der Limnologie, Beiheft des Archivs für Hydrobiologie* 39, 67-77.
- JONES, R.I., FULCHER, A.S., JAYAKODY, J.K.U., LAYBOURN-PARRY, J., SHINE, A.J., WALTON, M.C., YOUNG, J.M., 1995: The horizontal distribution of plankton in a deep, oligotrophic lake - Loch Ness, Scotland. *Freshwater Biology* 33, 161-170.
- JØRGENSEN, S.E., 1995: The growth rate of zooplankton at the edge of chaos: Ecological models. *J. theor. Biol.* 175, 13-21.
- JUDAY, C., BIRGE, E. A., KEMMERER, G. J. & ROBINSON, R. J., 1928: Phosphorus content of lake waters of Northeastern Wisconsin. *Trans. Wisc. Acad. of Sc., Arts and L.* 28: 233-248.
- JUERGENSEN, K., GUEDE, H., 1990: Role of bacteria and heterotrophic nanoflagellates, HNF) for epilimnetic P-cycling in Lake Constance. *Ergebnisse der Limnologie, Beiheft* 34, 263-264.
- KAIRESALO, T., PENTTILÄ, S., 1990: Effect of light and water flow on the spatial distribution of littoral *Bosmina longispina* Leydig. (Cladocera). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 682-687.
- KAIRESALO, T., MATILAINEN, T., 1994: Phosphorus fluctuation in water and deposition into sediment within an emergent macrophyte stand. *Hydrobiologia* 275/276, 285-292.
- KÄLLQUIST, T., BERGE, D., 1990: Biological availability of phosphorus in agricultural runoff compared to other phosphorus sources. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 214-217.
- KAMP-NIELSEN, L., 1974: Mud-water exchange of phosphate and other ions in undisturbed sediment cores and factors affecting the exchange rates. *Arch. Hydrobiol.* 73, 218-237.
- KAMP-NIELSEN, L., 1975: A kinetic approach to the aerobic sediment-water exchange of phosphorus in lake Esrom. *Ecol. Modelling* 1: 153-160.
- KAMP-NIELSEN, L., 1980: The influence of sediments on changed phosphorus loading to hypertrophic Lake Glumsö. In: J. Barica & L. R. Mur, eds.: *Hypertrophic Ecosystems: Developments in Hydrobiology* 2. Dr. W. Junk Publishers, The

- Hague, 29-35 Kamykowski, D., 1978: Organism patchiness in lakes resulting from the interaction between the internal seiche and planktonic diurnal vertical migration. *Ecological Modelling* 4, 197-210.
- KAMYKOWSKI, D., 1979: Comparison of the possible effects of internal seiches on the plankton population of selected lakes. In: S. E. Jørgensen, ed.: *State-of-the-art in ecological modelling. Proceedings of the Conference on Ecological Modelling.*
- KAREIVA, P., 1994: Space: The Final Frontier for Ecological Theory. *Ecology* 75, 1., Vorwort zum Special Feature).
- KAUFFMAN, S.A., 1993: *The Origins of Order.* Oxford University Press, New York: 645 p.
- KAUSCH, H., BRECKLING, P., FLÜGGE, G., GAUMERT, T., KIES, L., NÖTHLICH, I., SCHIRMER, M., WEIGEL, H.P., 1991: Tidegewässer. In: Hamm, A. /, ed.) 1991 Studie über Wirkungen und Qualitätsziele von Nährstoffen in Fließgewässern. Academia Verlag, Sankt Augustin., 565-638.
- KEDDY, P.A., 1991: Working with Heterogeneity: An Operator's Guide to Environmental Gradients. In: J. Kolasa & S. T. A. Pickett, eds.: *Ecological Heterogeneity.* Ecological Studies, Springer Verlag 86, 181-201.
- KELTS, K., HSÜ, K.J., 1978: Freshwater carbonate sedimentation. In: A. Lerman, ed.: *Lakes: Chemistry, Geology, Physics.* 295-323. Springer Verlag, New York.
- KERGER, K.E., 1992: Modellierung der thermischen Struktur des Belauer Sees. Diplomarbeit am Geographischen Institut der CAU.
- KERR, P., PARIS, D.F., BROCKWAY, D.L., 1970: The interrelation of carbon and phosphorus in regulation heterotrophic and autotrophic populations in aquatic ecosystems. U.S. Govt. Printing Office, Washington: p 53.
- KESHTACHER-LIEBSON, E., HADAR, Y., CHEN, Y., 1995: Oligotrophic bacteria enhance algal growth under iron-deficient conditions. *Applied and Environmental Microbiology* 61, 2439-2441.
- KILHAM, P., HECKY, R.E., 1988: Comparative ecology of marine and freshwater phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 33, 776-795.
- KING, C.E., MIRACLE, M.R., 1995: Diel vertical migration by *Daphnia longispina* in a Spanish lake: Genetic sources of distributional variation. *Limnol. Oceanogr.* 40, 226-231.
- KIRK, J.T.O., 1983: *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems.* Cambridge University Press, Cambridge, 254-290.
- KITCHELL, J.F., CARPENTER, S.R., 1993a: Cascading trophic interactions. In: Carpenter, S.R., Kitchell J.F., eds.: *The trophic cascade in lakes.* Cambridge University Press, Cambridge, 1-14.
- KITCHELL, J.F., CARPENTER, S.R., 1993b: Synthesis and new direction. In: Carpenter, S.R., Kitchell J.F., eds.: *The trophic cascade in lakes.* Cambridge University Press, Cambridge, 332-350.
- KITCHELL, J.F., EBY, L.A., HE, X., SCHINDLER, D.E., WRIGHT, R.A., 1994: Predator-prey dynamics in an ecosystem context. *Journal of Fish Biology* 45, Supplement A), 209-226.
- KIVI, K., KAITALA, S., KUOSA, H., KUPARINEN, J., LESKINEN, E., LIGNELL, R., MARCUSSEN, B., TAMMINEN, T., 1993: Nutrient limitation and grazing control of the Baltic plankton community during annual succession. *Limnol. Oceanogr.* 38, 893-905.
- KLEIN, G., CHORUS, I., 1991: Nutrient balances and phytoplankton dynamics in Schlachtensee during oligotrophication. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24, 873-878.
- KLEINER, J., 1990a: Calcite precipitation - regulating mechanisms in hardwater lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24, 136-139.
- KLEINER, J., 1990b: Untersuchungen zur Calcitausfällung im Bodensee. Dissertation an der Universität Konstanz.
- KLUGE, W., FRÄNZLE, O., 1992: Prozesse und Modelle zum unterirdischen Wasser- und Stoffaustausch zwischen Umland und See. In: Deutsche Gesellschaft für Limnologie, Hrsg.: *Erweiterte Zusammenfassungen der Jahrestagung 1992 in Konstanz* 1, 53-57.
- KLUGE, W., JELINEK, S., REICHE, E.W., SCHEYTT, T., 1994: Diffuse Stoffeinträge in Seen: Bilanzmethode zur Schätzung des Eintrages über das Grundwasser. In: Deutsche Gesellschaft für Limnologie, Hrsg.: *Erweiterte Zusammenfassung der Jahrestagung 1994 in Hamburg* 1, 59-63.
- KNUUTTILA, S., PIETILÄINEN, O.P., KAUPPI, L., 1994: Nutrient balances and phytoplankton dynamics in two agriculturally loaded shallow lakes. *Hydrobiologia* 275/276, 359-369.
- KOHL, J.G., GIERSDORF, K., 1991: Competition ability of two planktic diatoms under different vertical light gradients, mixing-depth and -frequencies: An experimental approach. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24, 2652-2656.
- KOLASA, J., ROLLO, C.D., 1991: Introduction: The Heterogeneity of Heterogeneity: A Glossary. In: J. Kolasa & S. T. A. Pickett, eds.: *Ecological Heterogeneity.* Ecological Studies, Springer Verlag 86, 1-23.
- KOLBER, Z.S., BARBER, R.T., COALE, K.H., FITZWATER, S.E., GREENE, R.M., JOHNSON, K.S., LINDLEY, S., FALKOWSKI, P.G., 1994: Iron limitation of phytoplankton photosynthesis in the equatorial Pacific Ocean. *Nature* 371, 145-149.
- KORTMANN, R.W., 1980: Benthic and atmospheric contributions to the nutrient budgets of a soft-water lake. *Limnol. Oceanogr.* 25, 229-239.
- KORZENIEWSKI, K., SALATA, W., 1982: Effect of intensive trout culture on chemistry of Lake Letowo waters. *Polskie Archiwum Hydrobiologii, Polnisches Arch. Hydrobiol.* 29, 633-657.
- KOSCHEL, R., BENNDORF, J., PROFT, G., RECKNAGEL, F., 1983: Calcite precipitation as a natural control mechanism of eutrophication. *Arch. Hydrobiol.* 98, 380-408.
- KOSCHEL, R., PROFT, G., RAIDT, H., 1987a: Phacotus-Massenentwicklungen - eine Quelle des autochthonen Kalkeintrages in Seen. *Limnologica* 18, 457-459.
- KOSCHEL, R., PROFT, G., RAIDT, H., 1987b: Autochthone Kalkfällung in Hartwasserseen der Mecklenburger Seenplatte. *Limnologica* 18, 317-338.

- KOSCHEL, R., 1994: Steuerung der natürlichen Kalzitfällung - eine Möglichkeit zur Seensanierung?. In: Arbeitskreis "Chemische Limnologie" der Deutschen Gesellschaft für Limnologie, DGL) 17.
- KOWALCZEWSKI, A., RYBAK, J.I., 1981: Atmospheric fallout as a source of phosphorus for Lake Warniak. *Ekologia Polska* 29, 63-71.
- KOZERSKI, H.P., GELBRECHT, J., STELLMACHER, R., 1993: Seasonal and long-term variability of nutrients in Lake Müggelsee. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie* 78, 423-437.
- KRAFT, C.E., 1992: Estimate of phosphorus and nitrogen cycling by fish using a bioenergetics approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49, 2596-2604.
- KRAFT, C.E., 1993: Phosphorus regeneration by lake Michigan alewives in the mid-1970s. *Transactions of the American Fisheries Society* 122, 749-755.
- KROER, N., JORGENSEN, N.O.G., COFFIN, R.B., 1994: Utilization of dissolved nitrogen by heterotrophic bacterioplankton: A comparison of three ecosystems. *Applied and Environmental Microbiology* 60, 4116-4123.
- KÜCHLER-KRISCHUN, J., KLEINER, J., 1990: Heterogeneously nucleated calcite precipitation in Lake Constance. A short resolution study. *Aquatic Sciences* 52, 176-197.
- KUFEL, L., OZIMEK, T., 1994: Can chara control phosphorus cycling in Lake Luknajno, Poland?. *Hydrobiologia* 275/276, 277-283.
- KUIVILA, K.M., DEVOL, A.H., LIDSTROM, M.E., MURRAY, J.W., REIMERS, C.E., 1988: Methane cycling in the sediments of Lake Washington. *Limnol. Oceanogr.* 33, 571-581.
- KUMAGAI, M., 1988: Predictive model for resuspension and deposition of bottom sediment in a lake. *The Japanese Journal of Limnology* 49, 185-200.
- KÜMMERLIN, R.E., 1991: Long term development of phytoplankton in Lake Constance. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24, 826-830.
- LACROIX, G., LESCHER-MOUTOUÉ, F., 1995: Spatial patterns of planktonic microcrustaceans in a small shallow lake. *Hydrobiologia* 301, 205-217.
- LAMMEN, C., 1989: Untersuchungen zum Crustaceen-Plankton des Belauer Sees, Bornhöveder Seenkette). Diplomarbeit am Institut für Hydrobiologie und Fischereiwissenschaft, Universität Hamburg.
- LAMPERT, W., 1981: Toxicity of the blue-green *Microcystis aeruginosa*: Effective defence mechanism against grazing pressure by *Daphnia*. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 21, 1436-1440.
- LAMPERT, W., FLECKNER, W., RAI, H., TAYLOR, B.E., 1986: Phytoplankton control by grazing zooplankton: A study on the spring clear-water phase. *Limnol. Oceanogr.* 31, 478-490.
- LAMPERT, W., 1988: The relationship between zooplankton biomass and grazing: A review. *Limnologica* 19, 11-20.
- LAMPERT, W., 1992: Zooplankton vertical migrations: Implications for phytoplankton-zooplankton interactions. *Ergebnisse der Limnologie, Beiheft des Archivs für Hydrobiologie* 35, 69-78.
- LAMPERT, W., 1993: Ultimate causes of diel vertical migration of zooplankton: New evidence for the predator-avoidance hypothesis. *Ergebnisse der Limnologie, Beiheft des Archivs für Hydrobiologie* 39, 79-88.
- LAMPERT, W., SOMMER, U., 1993: *Limnökologie*: Thieme Verlag, Stuttgart: 440 p.
- LANDMESSER, B., 1990: Phytoplankton und Primärproduktion im Belauer See - Der Einfluß der biogenen Entkalkung auf die Messung der Primärproduktion. In: *Deutsche Gesellschaft für Limnologie e.V.: Erweiterte Zusammenfassungen Jahrestagung*, 82-86.
- LANDMESSER, B., 1991: Die Frühjahrsentwicklung des Phytoplanktons im Belauer See. In: *Deutsche Gesellschaft für Limnologie, Hrsg.: Erweiterte Zusammenfassungen der Jahrestagung 1991 in Mondsee*, 155-159.
- LANDMESSER, B., 1993: Untersuchungen zur Struktur und zur Primärproduktion des Phytoplanktons im Belauer See. *Diss. im Fachbereich Biologie der Univ. Hamburg*.
- LANG, C., REYMOND, O., 1993: Trends in phytoplanktonic and zoobenthic communities after the decrease of phosphorus concentrations in Lake Joux. *Revue Suisse de Zoologie* 100, 907-912.
- LANGE, W., 1970: Cyanophyta-Bacteria systems: Effects of added carbon compounds or phosphate on algal growth at low nutrient concentrations. *J. Phycol.* 6: 230-234.
- LAPRISE, R., DODSON, J.J., 1994: Environmental variability as a factor controlling spatial patterns in distribution and species diversity of zooplankton in the St. Lawrence Estuary. *Marine Ecology Progress Series* 107, 67-81.
- LARSSON, P., DODSON, S., 1993: Invites review chemical communication in planktonic animals. *Arch. Hydrobiol.* 129, 129-155.
- LASTEIN, E., GARGAS, E., 1978: Relationship between phytoplankton photosynthesis and light, temperature and nutrients in shallow lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 20, 678-689.
- LaWaKü, Landesamt für Wasserhaushalt und Küsten (Hrsg.), 1977: Funktionskontrolle der Kläranlage Bornhöved am 14./15.12.1976 und am 23./24.03.1977..
- LaWaKü, Landesamt für Wasserhaushalt und Küsten (Hrsg.), 1982: Bornhöveder Seenkette, Kreis Plön und Segeberg); LW 31a-5.37.03-02.
- LaWaKü, Landesamt für Wasserhaushalt und Küsten (Hrsg.), 1982: Bornhöveder Seenkette, Kreis Plön und Segeberg), Kiel, LW 31a-5.37.03-02.
- LaWaKü, Landesamt für Wasserhaushalt und Küsten (Hrsg.), 1985: Seenkontrollmeßprogramm 1983 und 1984. Kiel..
- LaWaKü, Landesamt für Wasserhaushalt und Küsten (Hrsg.), 1986: Seenkontrollmeßprogramm 1985. Kiel..
- LaWaKü, Landesamt für Wasserhaushalt und Küsten (Hrsg.), 1987: Seenkontrollmeßprogramm 1986. Kiel..
- LaWaKü, Landesamt für Wasserhaushalt und Küsten (Hrsg.), 1988a: Seenkontrollmeßprogramm 1987. Kiel..
- LaWaKü, Landesamt für Wasserhaushalt und Küsten (Hrsg.), 1988b: Seenkontrollmeßprogramm 1988. Kiel..

- LaWaKü, Landesamt für Wasserhaushalt und Küsten (Hrsg.), 1992a: Seenkontrollmeßprogramm 1989. Kiel.
- LaWaKü, Landesamt für Wasserhaushalt und Küsten (Hrsg.), 1992b: Seenkontrollmeßprogramm 1990 und 1991. Kiel.
- LaWaKü, Landesamt für Wasserhaushalt und Küsten (Hrsg.), 1994: Seenkontrollmeßprogramm 1992. Kiel.
- LaWaKü, Landesamt für Wasserhaushalt und Küsten (Hrsg.), 1995: Seenkontrollmeßprogramm 1993. Kiel.
- LE, J., WEHR, J.D., CAMPBELL, L., 1994: Uncoupling of bacterioplankton and phytoplankton production in fresh waters is affected by inorganic nutrient limitation. *Applied and Environmental Microbiology* 60, 2086-2093.
- LEAN, D.R.S., 1973: Phosphorus dynamics in lake water. *Science* 179, 678-680.
- LEAN, D.R.S., NALEWAJKO, C., 1979: Phosphorus turnover time and phosphorus demand in large and small lakes. *Ergebnisse der Limnologie, Beiheft des Archivs für Hydrobiologie* 13, 120-132.
- LEHMAN, J.T., BOTKIN, D.B., LIKENS, G.E., 1975: Lake eutrophication and the limiting CO₂ concept: a simulation study. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 19, 300-307.
- LEHMAN, J.T., 1991: Interacting growth and loss rates: The balance of top-down and bottom-up controls in plankton communities. *Limnol. Oceanogr.* 36, 1546-1554.
- LENFERS, U.A., 1994: Stoffeintrag durch Streufall in verschiedenen Waldökosystemen im Bereich der Bornhöveder Seenkette. Diplomarbeit am Geographischen Institut der CAU Kiel.
- LENZ, J., 1992: Microbial loop, microbial food web and classical food chain: Their significance in pelagic marine ecosystems. *Ergebnisse der Limnologie, Beiheft des Archivs für Hydrobiologie* 37, 265-278.
- LENZ, U., 1992: Die Auswirkungen der Frühjahrsalgenblüte auf den Chemismus des Belauer Sees unter besonderer Berücksichtigung der Calcitfällung und ihrer Modellierung. Diplomarbeit am Geographischen Institut der Univ. Kiel.
- LEVIN, S.A., 1978: Pattern formation in ecological communities. In: J. H. Steele, ed.: *Spatial Pattern in Plankton Communities*. Plenum Press, New York, 433-465.
- LEVIN, S.A., 1989: Challenges in the Development of a Theory of Community and Ecosystem Structure and Function. In: J. Roughgarden et al., eds.: *Perspectives in Ecological Theory*. Princeton University Press, Princeton: 383p.
- LEVINE, S.N., SCHINDLER, D.W., 1989: Phosphorus, nitrogen, and carbon dynamics of experimental Lake 303 during recovery from eutrophication. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46, 2-10.
- LEVINE, S.N., SCHINDLER, D.W., 1992: Modification of the N:P ratio in lakes by in situ processes. *Limnol. Oceanogr.* 37, 917-935.
- LUKLEMA, L., 1991: Response of lakes to the reduction of phosphorus load. *Hydrobiological Bulletin - Journal of the Netherlands Hydrobiological Society* 24, 165-170.
- LUKLEMA, L., 1994: Nutrient dynamics in shallow lakes: Effects of changes in loading and role of sediment-water interactions. *Hydrobiologia* 275/276, 335-348.
- LIKENS, G.E., BORMANN, F.H., PIERCE, R.S., EATON, J.S., JOHNSON, N.M., 1977: *Biogeochemistry of a forested ecosystem*. Springer Verlag, New York: 146 S.
- LILIENFEIN, M., 1991: Zum Stofftransport in der wasserungesättigten Zone und im Grundwasser im Bereich der Bornhöveder Seenkette. Dissertation an der Math.-Nat. Fakultät der CAU Kiel.
- LINDHOLM, T., 1986: Ecological role of depth maxima of phytoplankton. *Ergebnisse der Limnologie, Arch. Hydrobiol., Beihefte* 35, 33-45.
- LINDSAY, W. L., 1979: *Chemical Equilibria in Soils*. - Wiley & Sons, New York.
- LINSLEY, R.K., KOHLER, M.A., PAULHUS, J.L.H., 1988: *Hydrology for Engineers*. McGraw-Hill Book Company, London.
- LOCKWOOD, J.L., PIMM, S.L., 1994: Species: would any of them be missed? *Review. Current Biology* 4, 455-457.
- LOEHLE, C., 1989: Catastrophe theory in ecology: A critical review and an example of the butterfly catastrophe. *Ecological Modelling* 49, 125-152.
- LOEHLE, C., 1991: Managing and monitoring ecosystems in the face of heterogeneity. In: J. Kolasa & S. T. A. Pickett, eds.: *Ecological Heterogeneity*. Ecological Studies 86, 144-159.
- LOREAU, M., 1994: Material cycling and the stability of ecosystems. *The American Naturalist* 143, 508-513.
- LÖVSTAD, KRÖGSTAD, T., 1990: Availability of phosphorus for blue-green algae in lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24, 592-596.
- LUNDEGARDH, H., 1949: *Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben*. Fischer Verlag, Jena: p 484.
- LUNDGREN, D.G., DEAN, W., 1979: Biogeochemistry of iron. In: P. A. Trudinger, D. J. Swaine, eds.: *Biogeochemical Cycling of Mineral-forming Elements; Studies in Environmental Science* 3. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, 211-251.
- LUSTIGMAN, B., LEE, L.H., KHALIL, A., 1995: Effects of nickel and pH on the growth of *Chlorella vulgaris*. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 55, 73-80.
- LYCHE, A., 1990: Cluster analysis of plankton community structure in 21 lakes along a gradient of trophy. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 586-591.
- MACEINA, M.J., SOBALLE, D.M., 1990: Wind-related limnological variation in Lake Okeechobee, Florida. *Lake and Reservoir Management* 6, 93-100.
- MACINTYRE, S., 1993: Vertical mixing in a shallow, eutrophic lake: Possible consequences for the light climate of phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 38, 798-817.
- MAKULA, A., SOMMER, U., 1993: Relationship between resource ratios and phytoplankton species composition during spring in five north German lakes. *Limnol. Oceanogr.* 38(4): 846-856.
- MALMER, N., ENCKELL, P.H., 1994: Ecological research at the beginning of the next century. *Oikos* 71, 171-176.
- MARSDEN, M.D., 1989: Lake restoration by reducing external phosphorus loading: The influence of sediment phosphorus release. *Freshwater Biology* 21, 139-162.

- MAZIERSKI, J., 1994: Effect of chromium, cr-VI) on the growth rate of denitrifying bacteria. *Wat. Res.* 28, 1981-1985.
- MAZUMDER, A., TAYLOR, W.D., LEAN, D.R.S., McQUEEN, D.J., 1992: Partitioning and fluxes of phosphorus: Mechanisms regulating the size-distribution and biomass of plankton. *Ergebnisse der Limnologie. Arch. Hydrobiol., Beihefte* 35, 121-143.
- MAZUMDER, A., 1994a: Phosphorus-chlorophyll relationships under contrasting zooplankton community structure: Potential mechanisms. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51, 401-407.
- MAZUMDER, A., 1994b: Patterns of algal biomass in dominant odd- vs. even-link lake ecosystems. *Ecology* 75, 1141-1149.
- MAZUMDER, A., LEAN, D.R.S., 1994: Consumer-dependent response of lake ecosystems to nutrient loading. *Journal of Plankton Research* 16, 1567-1580.
- McCAULEY, E., KALFF, J., 1981: Empirical relationship between phytoplankton and zooplankton biomass in lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38, 458-463.
- McCAULEY, E., MURDOCK, W.W., 1987: Cyclic and stable populations: Plankton as paradigm. *The American Naturalist* 129, 97-121.
- McCAULEY, E., DOWNING, J.A., WATSON, S., 1989: Sigmoid relationships between nutrients and chlorophyll among lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46, 1171-1175.
- McCAULEY, E., DROWNING, J.A., 1991: Different effects of phosphorus and nitrogen on chlorophyll concentration in oligotrophic and eutrophic Lakes: Reply to Seip. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48, 2552-2553.
- McCOOK, K.J., 1994: Understanding ecological community succession: Causal models and theories, a review. *Vegetatio* 110, 115-147.
- McGUIRE, S., CURRIE, D.J., 1993: Factors related to the variation in mixing depth among meromictic lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50, 1338-1342.
- McINTOSH, R.P., 1991: Concept an terminology of homogeneity an heterogeneity in ecology. In: J. Kolasa & S.T.A. Pickett, eds.: *Ecological Heterogeneity. Ecological Studies*, Springer Verlag 86, 24-46.
- McINTOSH, R.P., 1995: H. A. Gleason's "individualistic concept" and theory of animal communities: A continuing controversy. *Biological Reviews* 70, 317-357.
- MEFFERT, M.E., WULF, W.R., 1987: Morphometrie und Chlorophyllproduktion von osthosteinischen Seen. *Zeitschrift für Wasser- und Abwasser-Forschung*, 13-15.
- MEIER, B., 1991: Untersuchungen zur "Microbial Loop" im Plußsee. Dissertation an der Univ. zu Kiel.
- MENZEL, D. W., RYTHER, J.H., 1961: Nutrients limiting the production of phytoplankton in the Sargossa Sea, with special reference to iron. *Deep Sea Res.* 7: 276-281.
- MERILÄINEN, J., HUTTUNEN, P., PIRTIALA, K., 1982: The effect of land use on the diatom communities in lakes. *Hydrobiologia* 86, 99-103.
- METTE, R., 1994), Ertragsstruktur und Mineralstoffaufnahme von Mais und Hafer im Einflußbereich von Wallhecken. Verlag Ulrich E Grauer; Stuttgart.
- MEYER-REIL, L.A., 1994: Microbial life in sedimentary biofilms - the challenge to microbial ecologists. *Marine Ecology Progress Series* 112, 303-311.
- MICHALSKI, J., ARDITI, R., 1995: Food web structure at equilibrium and far from it: Is it the same?. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Series* 259, 217-222.
- MILLARD, E.S., SAGER, P.E., 1994: Comparison of phosphorus, light climate, and photosynthesis between two culturally eutrophied bays: Green Bay, Lake Michigan, and the Bay of Quinte, Lake Ontario. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51:2579-2590.
- MILLER, C.B., FROST, B.W., LANDRY, M.R., POWELL, T.M., WELSCHMEYER, N., WHEELER, P.A., 1991: Ecological dynamics in the subarctic Pacific, a possibly iron-limited ecosystem. *Limnol. Oceanogr.* 36, 1600-1615.
- MILLET, B., CECCHI, P., 1992: Wind-induced hydrodynamic control of the phytoplankton biomass in a lagoon ecosystem. *Limnol. Oceanogr.* 37, 140-146.
- MILNE, B.T., 1991: Heterogeneity as a multiscale characteristic of landscapes. *Ecological Studies* 86, 69-84.
- MINDER, L., 1923: Über biogene Entkalkung im Zürichsee. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 1, 20-32.
- MITCHELL, B.G., BISHOP, J., BRODY, E.A., HOLM-HANSEN, O., McCLAIN, C., 1991: Light limitation of phytoplankton biomass and macronutrient utilization in the Southern Ocean. *Limnol. Oceanogr.* 36, 1662-1677.
- MIYAJIMA, T., 1994: Mud-water fluxes of inorganic nitrogen and manganese in the pelagic region of Lake Biwa: seasonal dynamics and impact on the hypolimnetic metabolism. *Arch. Hydrobiol.* 130, 303-324.
- MOALEDI, K., 1991: Bakterien im C-Kreislauf des Belauer Sees. In: *Deutsche Gesellschaft für Limnologie, Hrsg.: Erweiterte Zusammenfassungen der Jahrestagung 1991 in Mondsee*, 174-177.
- MOEGENBURG, S.M., VANNI, M.J., 1991: Nutrient regeneration by zooplankton: effects on nutrient limitation of phytoplankton in a eutrophic lake. *Journal of Plankton Research* 13, 573-588.
- MOLOFSKY, J., 1994: Population dynamics and pattern formation in theoretical populations. *Ecology* 75, 30-39.
- MOLOT, L.A., DILLON, P.J., 1991: Nitrogen/phosphorus rations and the prediction of chlorophyll in phosphorus-limited lakes in Central Ontario. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48, 140-145.
- MONOD, J., 1950: La technique de la culture continue: Theorie et application. *Annales d'Institut Pasteur, Lille* 79: 390-410.
- MOREAU, C., ROBERT, J.M., ROULLARD, I., 1994: Effect of iron and manganese on the growth of the Diatom *Haslea ostrearia* in batch culture. *Cah. Biol. Mar.* 35, 269-279.
- MOREL, F.M.M., HUDSON, R.J.M., 1985: The geobiological cycle of trace elements in aquatic systems: Redfield revisited. *Stumm, Werner, Herausgeber*, 1985: *CHEMICAL PROCESSES IN LAKES - John Wiley & Sons, New York: S. 251-281.*

- MOREL, F.M.M., HUDSON, R.J.M., PRICE, N.M., 1991: Limitation of productivity by trace metals in the sea. *Limnol. Oceanogr.* 36, 1742-1755.
- MOREL, F. M. M.; HERING, J., 1993: Principles and Applications of Aquatic Chemistry. Wiley & Sons, New York.
- MORTIMER, C.H., 1953: The resonant response of stratified lakes to wind. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie* 15, 94-151.
- Mortimer, C.H., 1974: Lake hydrodynamics. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.* 20, 124-197.
- Mortimer, C.H., Horn, W., 1982: Internal wave dynamics and their implications for plankton biology in the Lake of Zurich. *Vierteljahresschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich* 127, 299-318.
- MOSS, B., 1973: The influence of environmental factors on the distribution of freshwater algae: An experimental study. II. The role of pH and the carbon dioxide-bicarbonate system. *Journal of Ecology* 61, 157-177.
- MOSS, B., MCGOWAN, S., CARWALHO, L., 1994: Determination of phytoplankton crops by top-down and bottom-up mechanisms in a group of English lakes, the West Midland meres. *Limnol. Oceanogr.* 39, 1020-1029.
- MOTHES, G., 1981a: Physikalische und chemische Parameter der Wasserbeschaffenheit in Seen des Stechlinseegebiets. *Limnologica* 13, 1-53.
- MOTHES, G., 1981b: Sedimentation und Stoffbilanzen in Seen des Stechlinseegebiets. *Limnologica* 13: 147-194.
- MUCHA, H.-J., 1992: Clusteranalyse mit Mikrocomputern. Akademie Verlag, Berlin.
- MUCHA, H.-J., 1994: Cluster-Analyse - Automatische Klassifikation. In: Schröder, W.; Vetter, L. & Fränzle, O., Hrsg.: *Neuere statistische Verfahren und Modellbildung in der Geoökologie*. Vieweg & Sohn Verlagsgesellschaft, Braunschweig, Wiesbaden: 109-128.
- MULLER, F.L.L., TAPPIN, A.D., STATHAM, P.J., BURTON, J.D., HYDES, D.J., 1994: Trace metal fronts in waters of the Celtic Sea. *Oceanologica Acta* 17, 383-396.
- MÜLLER, H.E., 1981: Vergleichende Untersuchungen zur hydrochemischen Dynamik von Seen im Schleswig-Holsteinischen Jungmoränengebiet. J. Bähr, R. Stewig, Hrsg.: *KIELER GEOGRAPHISCHE SCHRIFTEN - Geographisches Institut der CAU, Kiel* 53: 2-208.
- MURPHY, T.P., LEAN, D.R.S., 1975: The distribution of iron in a closed ecosystem. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 19, 258-266.
- MURPHY, T.P., HALL, K.J., YESAKI, I., 1983a: Biogenic regulation of iron availability in a eutrophic hardwater lake. *The Science of the Total Environment* 28: 37-50.
- MURPHY, T.P., HALL, K.J., YESAKI, I., 1983b: Coprecipitation of phosphate with calcite in a naturally eutrophic lake. *Limnol. Oceanogr.* 28: 58-69.
- MURPHY, T.P., PREPAS, E.E., 1990: Lime treatment of hardwater lakes to reduce eutrophication. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 327-334.
- MUSS, U.; PETERSEN, M. & KÖNIG, D., 1973: *Die Binnengewässer Schleswig-Holsteins*. Karl Wachholtz Verlag, Neumünster.
- NAEEM, S., COLWELL, R.K., 1991: Ecological Consequences of Heterogeneity of Consumable Resources. In: J. Kolasa & S.T.A. Pickett, eds.: *Ecological Heterogeneity*. Ecological Studies, Springer Verlag 86, 224-255.
- NAGUIB, M., 1982: Methanogenese im Sediment der Binnengewässer. I. Methanol als dominanter Methan-"Precursor" im Sediment eines eutrophen Sees. *Arch. Hydrobiol.* 95, 317-329.
- NAGUIB, M., 1984: Methanogenesis in sediments of eutrophic lakes. II. Comparative investigations on the methane-precursor. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22, 951-955.
- NAKAJIMA, M., KUMAGAI, M., NISHIMURA, H., 1981: Dynamics of phosphorus and nitrogen during algal blooms in a controlled ecosystem. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 21, 263-267.
- NANNY, M.A., KIM, S., MINEAR, R.A., 1995: Aquatic soluble unreactive phosphorus: HPLC studies on concentrated water samples. *Wat. Res.* 29, 2138-2148.
- NARIMOUSA, S., KITAIGORODSKII, S.A., LONG, R.R., 1986: Entrainment due to turbulent shear flow at the interface of a stably stratified fluid. *Tellus* 38 A, 76-87.
- NAUJOKAT, D., SCHERNEWSKI, G., 1992: Die Nährstoffbelastung in drei Seen der Bornhöveder Seenkette am Beispiel des Stickstoffs. In: Deutsche Gesellschaft für Limnologie, Hrsg.: *Erweiterte Zusammenfassungen der Jahrestagung 1992 in Konstanz* 1, 48-52.
- NAUJOKAT, D., SCHERNEWSKI, G., 1993: Die Stickstoff- und Phosphorquellen der Bornhöveder Seenkette in ihrer Bedeutung für ein Gewässerschutzkonzept. In: Deutsche Gesellschaft für Limnologie, Hrsg.: *Erweiterte Zusammenfassungen der Jahrestagung 1993 in Coburg*, 10-14.
- NAUJOKAT, D., 1994: Analyse und Bewertung von Nährstoffquellen im Rahmen von Managementkonzepten für Seen. In: Deutsche Gesellschaft für Limnologie, Hrsg.: *Erweiterte Zusammenfassung der Jahrestagung 1994 in Hamburg* 1, 138-142.
- NAUJOKAT, D., 1996: Nährstoffbelastung und Eutrophierung stehender Gewässer. Möglichkeiten und Grenzen ökosystemarer Entlastungsstrategien am Beispiel der Bornhöveder Seenkette. Dissertation Univ. Kiel.
- NEALE, P.J., HEANEY, S.I., LUND, J.W.G., REYNOLDS, C.S., TALLING, J.F., 1991a: Long time series from the English Lake District: Irradiance-dependent phytoplankton dynamics during the spring maximum. *Limnol. Oceanogr.* 36, 751-760.
- NEALE, P.J., HEANEY, S.I., JAWORSKI, G.H.M., 1991b: Responses to high irradiance contribute to the decline of the spring diatom maximum. *Limnol. Oceanogr.* 36, 761-768.
- NEILL, W.E., 1994: Spatial and temporal scaling and the organisation of limnetic communities. In: Giller, P. et al., eds.) *Aquatic Ecology*, Blackwell Science Ltd, Oxford, 189-232.

- NEWMAN, S., ALDRIDGE, F.J., PHILIPS, E.J., REDDY, K.R., 1994: Assessment of phosphorus availability for natural phytoplankton populations from a hypereutrophic lake. *Arch. Hydrobiol.* 130, 409-427.
- NIXDORF, B., 1982: Untersuchungen zur Tagesdynamik der Primärproduktion des Phytoplanktons im Müggelsee. *Colloquia zur Pflanzenphysiologie der Humboldt-Universität zu Berlin* 5, 237-239.
- NIXDORF, B., GELBRECHT, J., 1990: Input of particulate inorganic phosphate, (PIP) in Lake Mueggelsee and its ecological importance for algal primary production. *Acta Hydrochem. Hydrobiol.* 18, 53-58.
- NOLTE, C., WERNER, W., 1991: Stickstoff- und Phosphateintrag über diffuse Quellen in Fließgewässer des Elbeinzugsgebietes im Bereich der ehemaligen DDR. *Agrarspectrum* 19.
- NORTHCOTE, T.G., 1988: Fish in the structure and function of freshwater ecosystems: A "Top-down" view. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45, 361-379.
- NOWAK, K.E., 1975: Die Bedeutung des Zooplanktons für den Stoffhaushalt des Schierensees. *Arch. Hydrobiol.* 75, 149-224.
- NOWOK, C., NAUJOKAT, D., SCHERNEWSKI, G., 1993: Räumliche Struktur der Gewässerbelastung und ihre Ursachen im Quellgebiet der Alten Schwentine am Beispiel des Stickstoffs. In: Deutsche Gesellschaft für Limnologie, Hrsg.: Erweiterte Zusammenfassungen der Jahrestagung 1993 in Coburg, 20-24.
- NOWOK, C., 1994: Räumliche Struktur der Gewässerbelastung im Quellgebiet der Alten Schwentine. Diplomarbeit am Geographischen Institut der Univ. Kiel.
- NOWOK, C., NAUJOKAT, D., SCHERNEWSKI, G., 1994: Ansätze zur effektiven Reduzierung der Gewässerbelastung am Beispiel des Quellgebietes der Alten Schwentine, Schleswig-Holstein. In: Deutsche Gesellschaft für Limnologie, Hrsg.: Erweiterte Zusammenfassung der Jahrestagung 1994 in Hamburg 1, 442-446.
- NOWOK, C., NAUJOKAT, D., SCHERNEWSKI, G., im Druck: Das Quellgebiet der Alten Schwentine, Schleswig-Holstein: Nährstoffbilanzen und Bedeutung für die Bornhöveder Seenkette. *Ecosys Bd.*
- NÜRNBERG, G.K., 1988: Prediction of phosphorus release rates from total and reductant-soluble phosphorus in anoxic lake sediments. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45, 453-462.
- NÜRNBERG, G.K., 1991: Phosphorus from internal sources in the Laurentian Great Lakes, and the concept of threshold external load. *Journal of Great Lakes Research* 17, 132-140.
- NUSCH, E. A., 1980: Comparison of different methods for chlorophyll and phaeopigment determination. *Ergebn. Limnol.* 14: 14-36.
- NUSCH, E.A., FRIEDRICH, G., DAVIS, J., FISCHER, W.R., FRANK, C., HAMM, A., HECKMANN, C., HERBST, V., KOPF, W., LENHART, B., MÜLLER, D., PINTER, J., SCHILLING, N., SCHINDELE, X., SCHULTE-WÜLWER-LEIDIG, A., STEINBERG, C., 1991: Eutrophierung gestauter und freifließender Gewässer. In: A. Hamm, Hrsg.: Studie über Wirkungen und Qualitätsziele von Nährstoffen in Fließgewässern. *Academia Verlag, Sankt Augustin.*, 331-563.
- OECD, ed.), 1971: Scientific fundamentals of the eutrophication of lakes and flowing waters, with particular reference to nitrogen and phosphorus as factors in eutrophication.
- OECD, ed.), 1982: Eutrophication of waters. Monitoring, assessment and control. Organisation for Economic Cooperation and Development, (OECD), Paris.
- OHLE, W., 1933: Beiträge zur Kenntnis des Stoffhaushaltes norddeutscher Seen. *Die Naturwissenschaften* 21, 397-400.
- OHLE, W., 1934: Chemische und physikalische Untersuchungen norddeutscher Seen. *Arch. Hydrobiol.* 26.
- OHLE, W., 1951: Die hypolimnische Kohlendioxid-Akkumulation als produktionsbiologischer Indikator. *Arch. Hydrobiol.* 46, 153-285.
- OHLE, W., 1953a: Der Vorgang rasanter Seenalterung in Holstein. *Naturwissenschaften* 40, 153-162.
- OHLE, W., 1953b: Phosphor als Initialfaktor der Gewässereutrophierung. *Vom Wasser* 20, 11-23.
- OHLE, W., 1955: Die Ursachen der rasanten Seeneutrophierung. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 12, 373-382.
- OKUBO, A., 1978: Horizontal dispersion and critical scales for phytoplankton patches. In: J.H. Steele, ed.: *Spatial Pattern in Plankton Communities*, 21-42. Plenum Press, New York.
- OJILA, O.G., REDDY, K.R., 1995: Influence of pH on phosphorus retention in oxidized lake sediments. *Soil Science Society of America Journal* 59, 946-959.
- OLIVER, R.L., 1994: Floating and sinking in gas-vacuolate cyanobacteria - Review. *Journal of Phycology* 30, 161-173.
- OLRIK, K., 1981: Succession of phytoplankton in response to environmental factors in Lake Arreso, North Zealand, Denmark. *Schweizer Zeitschrift für Hydrologie* 43, 6-19.
- OLSEN, K.R., ANDERSEN, F.O., 1994: Nutrient cycling in shallow, oligotrophic Lake Kvie, Denmark. *Hydrobiologia* 275/276, 255-265.
- O'MELIA, C.R., 1985: The influence of coagulation and sedimentation on the fate of particles, associated pollutants, and nutrients in lakes. In: W. Stumm, ed.: *Chemical Processes in Lakes* - John Wiley & Sons, New York, 207-224.
- OMORI, M., HAMNER, W.M., 1982: Patchy distribution of zooplankton: Behavior, population assessment and sampling problems. *Marine Biology* 72, 193-200.
- O'NEILL, R.V., DEANGELIS, D.L., WAIDE, J.B., ALLEN, T.F.H., 1986: *A Hierarchical Concept of Ecosystems*. Princeton Univ. Press, Princeton: 251 p.
- O'NEILL, R.V., GARDNER, R.H., MILNE, B.T., TURNER, M.G., JACKSON, B., 1991: Heterogeneity an Spatial Hierachies. In: Kolasa, Jurek und Steward T.A. Pickett, Hrsg.) (1991: *Ecological Heterogeneity*. *Ecological Studies*, Springer Verlag 86, 85-96.
- OSTENDORP, W., 1988: Nährstoffkreisläufe und Nährstoffakkumulation in Seeufer-Schilfröhrichten - Am Beispiel des Bodensees-Untersees. *TELMA* 18, 351-372.

- OSTENDORP, W., 1992: Sedimente und Sedimentbildung in Seeuferöhrichten des Bodensee-Untersees. *Limnologia* 22, 16-33.
- OTSUKI, A., WETZEL, R.G., 1972: Coprecipitation of phosphate with carbonates in a marl lake. *Limnol. Oceanogr.* 17, 763-767.
- OTSUKI, A., WETZEL, R.G., 1974: Calcium and total alkalinity budgets and calcium carbonate precipitation of a small hard-water lake. *Arch. Hydrobiol.* 73, 14-30.
- OVERBECK, J., 1978: Zur Geschichte und Methodik der limnischen Ökosystemforschung. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 7, 145-147.
- OVIATT, C., DOERING, P., NOWICKI, B., REED, L., COLE, J., FRITHSEN, J., 1995: An ecosystem level experiment on nutrient limitation in temperate coastal marine environments. *Marine Ecology. Progress Series* 116, 171-179.
- PACE, M.L., COLE, J.J., 1994: Primary and bacterial production in lakes: are they coupled over depth?. *Journal of Plankton Research* 16, 661-672.
- PADISAK, J., TÓTH, L.G., RAJCSY, M., 1988: The role of storms in the summer succession of the phytoplankton community in a shallow lake, Lake Balaton, Hungary). *Journal of Plankton Research* 10, 249-265.
- PARPAROVA, R.M., 1990: The phosphorus cycle and its significance in the eutrophication of Lake Sevan. *Ergebnisse der Limnologie, Beiheft des Archivs für Hydrobiologie* 33, 709-712.
- PATALAS, K., SALKI, A., 1992: Crustacean plankton in Lake Winnipeg: variation in space and time as a function of lake morphology, geology and climate. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49, 1035-1059.
- PATALAS, K., SALKI, A., 1993: Spatial variation of crustacean plankton in lakes of different size. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50, 2626-2640.
- PATRICK, W.H.J., GOTOH, S., WILLIAMS, B.G., 1973: Strengite dissolution in flooded soils and sediments. *Science* 179, 564-565.
- PATTERSON, G., WILSON, K.K., 1995: The influence of the diel climatic cycle on the depth-time distribution of phytoplankton and photosynthesis in a shallow equatorial lake, Lake Baringo, Kenya). *Hydrobiologia* 304, 1-8.
- PEDERSEN, M.F., 1995: Nitrogen limitation of photosynthesis and growth: Comparison across aquatic plant communities in a Danish estuary, Roskilde Fjord). *Ophelia* 41, 261-272.
- PEDUZZI, P., HERNDL, G.J., 1992: Zooplankton activity fueling the microbial loop: Differential growth response of bacteria from oligotrophic and eutrophic waters. *Limnol. Oceanogr.* 37, 1087-1092.
- PENG, T.H., BROECKER, W.S., 1991: Factors limiting the reduction of atmospheric CO₂ by iron fertilization. *Limnol. Oceanogr.* 36, 1919-1927.
- PERROW, M.R., MOSS, B., STANSFIELD, J., 1994: Trophic interactions in a shallow lake following a reduction in nutrient loading: A long-term study. *Hydrobiologia* 275/276, 43-52.
- PERSSON, G., 1988: Environmental impact by nutrient emissions from salmonid fish culture. In: G. Balvay, ed.: *Eutrophication an lake restoration water quality and biological impacts. Acts of the French-Swedish Limnological Symposium Thonon-les-Bains, 10.-12. Juni 1987*, 215-226.
- PETERS, R.H., 1977: Availability of atmospheric orthophosphate. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34, 918-924.
- PETERS, R.H., 1978a: Empirical physiological models of ecosystem processes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 20, 110-118.
- PETERS, R.H., 1978b: Concentrations and kinetics of phosphorus fractions in water from streams entering Lake Memphremagog. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 35, 315-328.
- PETERS, R.H., 1979: Concentrations and Kinetics of Phosphorus Fractions Along the Trophic Gradient of Lake Memphremagog. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 36, 970-979.
- PEAU, W., FLESSA, H., BEESE, F., 1994: Bedeutung eines aquatischen Ökosystems für die N₂O- und CH₄-Spurengasfreisetzung in einer Agrarlandschaft. In: *Deutsche Gesellschaft für Limnologie, Hrsg.: Erweiterte Zusammenfassung der Jahrestagung in Hamburg*.
- PHILLIPS, G., JACKSON, R., BENNETT, C., CHILVERS, A., 1994: The importance of sediment phosphorus release in the restoration of very shallow lakes, The Norfolk Broads, England) and implications for biomanipulation. *Hydrobiologia* 275/276, 445-456.
- PHILIPS, E.J., ALDRIDGE, F.J., HANSEN, P., ZIMBA, P.V., IHNAT, J., CONROY, M., RITTER, P., 1993: Spatial and temporal variability of trophic state parameters in a shallow subtropical lake, Lake Okeechobee, Florida, USA). *Arch. Hydrobiol.* 128, 437-458.
- PICKETT, S.T.A., WHITE, P.S., 1985: Patch dynamics: A synthesis. In: S.T.A. Pickett & P.S. White, eds.: *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Orlando, 371-384.
- PIERROU, U., 1979: The phosphorus cycle: Quantitative aspects and the role of man. In: P.A. Trudinger & Swaine D.J., eds.: *Biogeochemical cycling of mineral-forming elements. Studies in Environmental Science* 3. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, 205-210.
- PIERSON, D.C., WEYHENMEYER, G.A., 1994: High resolution measurements of sediment resuspension above an accumulation bottom in a stratified lake. *Hydrobiologia* 284, 43-57.
- PIMM, S.L., LAWTON, J.H., 1977: Number of trophic levels in ecological communities. *Nature* 268, 329-331.
- PIMM, S.L., 1984: The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307, 321-326.
- PINEL-ALLOUL, B., 1995: Spatial heterogeneity as a multiscale characteristic of zooplankton community. *Hydrobiologia* 301, 17-42.

- PLAMBECK, G., 1991: In situ Experimente zum Einfluß verschiedener N:P-Verhältnisse auf den Stickstoffhaushalt im Kleinen Plöner See. Diplomarbeit. Universität Hamburg.
- PLATT, T., DICKIE, L.M., TRITES, R.W., 1970: Spatial heterogeneity of phytoplankton in a near-shore environment. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 27, 1453-1473.
- PLATT, T., 1975: Analysis of the importance of spatial and temporal heterogeneity in the estimation of annual production by phytoplankton in a small, enriched, marine basin. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 18, 99-109.
- PLATT, T., SATHYENDRANATH, S., WHITE, G.N.I.I.I., RAVINDRAN, P., 1994: Attenuation of visible light by phytoplankton in a vertically structured ocean: Solutions and applications. *Journal of Plankton Research* 16, 1461-1487.
- PLATT, T., SATHYENDRANATH, S., 1994: Scale, pattern and process in marine ecosystems. In: P.S. Giller, A.G. Hildrew, D.G. Raffaelli: *Aquatic Ecology*. Backwell Science Ltd.: 593-600.
- PODSETCHEV, V., HUTTULA, T., 1994: Modelling Sedimentation and Resuspension in Lakes. *Water Poll. Res. J. Canada* 29, 2/3: 309-342.
- PODSETCHEV V., HUTTULA T. AND FILATOV N., 1995: Water exchange in the straits of Northern Ladoga: results of field studies and numerical simulations. *Phys. Chem. Earth*, Vol. 20, No 2, 207-213.
- POLESKA, T., 1996: Struktur und Stoffdynamik des Südbeckens des Belauer Sees. Diplomarbeit am Geographischen Institut der Univ. Kiel.
- POLIS, G.A., 1994: Food webs, trophic cascades and community structure. *Australian Journal of Ecology* 19, 121-136.
- POLYNOV, V.A., MATORIN, D.N., VAVILIN, D.V., VENEDIKTOV, P.S., 1993: Effect of Low Copper Concentrations on Photosystem II Photoinhibition in *Chlorella vulgaris*. *Russian Journal of Plant Physiology* 40, 651-655.
- PORTIELJE, R., LIJKLEMA, L., 1994: Kinetics of luxury uptake of phosphate by algae-dominated benthic communities. *Hydrobiologia* 175/276, 349-358.
- PORTNOY, J.W., 1990: Gull contributions of phosphorus and nitrogen to a Cape Cod kettle pond. *Hydrobiologia* 202, 61-69.
- POST, J.R., McQUEEN, D.J., 1987: The impact of planktivorous fish on the structure of a plankton community. *Freshwater Biology* 17, 79-89.
- PRICE, N.M., MOREL, F.M.M., 1991: Colimitation of phytoplankton growth by nickel and nitrogen. *Limnol. Oceanogr.* 36, 1071-1077.
- PRICE, N.M., AHNER, B.A., MOREL, F.M.M., 1994: The equatorial Pacific Ocean: Grazer-controlled phytoplankton populations in an iron-limited ecosystem. *Limnol. Oceanogr.* 39, 520-534.
- PROFT, G., 1984: Die pelagische Calcitfällung und der Carbonatgehalt von Sedimenten pleistozäner Seen. *Acta Hydrochimica et Hydrobiologica* 12, 321-326.
- PROFT, G., 1994: Biogenic silica (BSi) in sediments of the mecklenburgian lake district (Germany) and the calcite-silica-relation as indicator for trophy and water level. *Acta Hydrochimica et Hydrobiologica* 22, 177-184.
- PSENNER, R., PECHLANER, R., ROTT, E., 1984: Belastung und Belastbarkeit des Piburger Sees. In: Österreichische Akademie der Wissenschaften, Hrsg.: *Der Einfluß des diffusen Nährstoffeintrags auf die Eutrophierung von Seen*. Veröffentlichungen des Österreichischen MaB-Programms 8, 7-74.
- PUCHALSKI, W., 1991: Eutrophication and stress in physically stable and unstable lakes: Effects on the phytoplankton structure and seasonality. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 909-912.
- RAFFAELLI, D.G., A.G. HILDREW & P.S. GILLER, 1994: Scale, pattern and process in aquatic systems: concluding remarks. In: P.S. Giller, A.G. Hildrew, D.G. Raffaelli: *Aquatic Ecology*. Backwell Science Ltd.: 601-606.
- RAGUENEAU, O., DE BLAS VARELA, E., TREGUER, P., QUEGUINER, B., DEL AMO, Y., 1994: Phytoplankton dynamics in relation to the biogeochemical cycle of silicon in a coastal ecosystem of western Europe. *Marine Ecology. Progress Series* 106, 157-172.
- RAI, L.C., MALLICK, N., 1993: Heavy metaltoxicity to algae under synthetic microcosm. *Ecotoxicology* 2, 231-242.
- RAVEN, J.A., JOHNSTON, A.M., 1991: Mechanisms of inorganic-carbon acquisition in marine phytoplankton and their implications for the use of other resources. *Limnol. Oceanogr.* 36, 1701-1714.
- RECKNAGEL, F., 1985: Analysis of structural stability of aquatic ecosystems as an aid for ecosystem control. *Ecological Modelling* 27, 221-234.
- REDDY, G.B., REDDY, K.R., 1993: Phosphorus removal by ponds receiving polluted water from non-point sources. *Wetlands Ecology and Management* 2, 171-176.
- REDDY, K.R., RAO, P.S.C., 1983: Nitrogen and phosphorus fluxes from a flooded organic soil. *Soil Science* 136: 300-307.
- REDFIELD, A.C., 1934: On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton. In: James Johnstone Memorial Volume. University Press of Liverpool, Liverpool, London, Prescott, 176-192.
- REINERS, W.A., 1983: Disturbance and Basic Properties of Ecosystem Energetics. In: Mooney, H.A., Godron, M., eds.: *Disturbance and Ecosystems*. Springer, Berlin: 83-98.
- REMMERT, H., 1984: And now? Ecosystem research!. In: J.H. Cooley, F.B. Golley, eds.: *Trends in ecological research for the 1980s*, 179-191.
- REYNOLDS, C.S., 1987: Cyanobacterial water-blooms. *Advances in Botanical Research* 13, 67-143.
- REYNOLDS, C.S., 1989: Physical Determinants of Phytoplankton Succession. In: U. Sommer, Hrsg.: *Plankton Ecology*, 9-56.
- REYNOLDS, C.S., 1992A: Eutrophication and the management of planktonic algae: What Vollenweider couldn't tell us. In: D. W. Sutcliffe, G. J. Jones: *Eutrophication: Research and Application to Water Supply*. *Freshwater Biol. Ass.*, 4-29.
- REYNOLDS, C.S., 1992B: Dynamics, selection and composition of phytoplankton in relation to vertical structures in lakes. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 35: 13-31.

- REYNOLDS, C.S., 1994: The role of fluid motion in the dynamics of phytoplankton in lakes and rivers. In: Giller, P. et al., eds.: *Aquatic Ecology*. Blackwell Science Ltd. Oxford, 1-20.
- RHEE, G.Y., 1978: Effects of N:P atomic ratios and nitrate limitation on algal growth, cell composition, and nitrate uptake. *Limnol. Oceanogr.* 23, 10-25.
- RHEE, G.Y., GOTHAM, I.J., 1980: Optimum N:P ratios and coexistence of planktonic algae. *Journal of Phycology* 16, 486-489.
- RICHERSON, P.J., POWELL, T.M., LEIGH-ABBOTT, M.R., COIL, J.A., 1978: Spatial heterogeneity in closed basins. In: J.H. Steele, ed.: *Spatial Pattern in Plankton Communities*. Plenum Press, New York, 239-276.
- RICHEY, J.E., 1983: The phosphorus cycle. In: B. Bolin & R.B. Cool, eds.: *The major biogeochemical cycles and their interactions*, Scope 21. John Wiley & Sons. Chichester, New York, 51-56.
- RIEMANN, B., SÖNDERGAARD, M. (eds.), 1986: *Carbon dynamics in eutrophic, temperate lakes*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- RIGLER, F. H., 1974: Phosphorus cycling in lakes, Appendix to Ruttner, F.: *Fundamentals of Limnology*. Univ. of Toronto Press, Toronto, 307 S, Zit. in Psenner et al., 1984).
- ROBERTSON, C.K., 1979: Quantitative comparison of the significance of methane in the carbon cycles of two small lakes. *Ergebnisse der Limnologie, Beiheft des Archivs für Hydrobiologie* 12, 123-135.
- ROHLF, F.J., 1993: NTSYS-pc. Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. Version 1.80. Exeter Software, Hrsg.). Applied Biostatistics Inc., New York.
- ROSENBERG, D.B., FREEDMAN, S.M., 1994: Temporal heterogeneity and ecological community structure. *International Journal of Environmental Studies* 46, 97-102.
- ROSSI, G., PREMAZZI, G., 1991: Delay in lake recovery caused by internal loading. *Water Resource* 25, 567-575.
- ROSSI, R.E., MULLA, D.J., JOURNEL, A.G., FRANZ, E.H., 1992: Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological Monographs* 62, 277-314.
- ROSSIER, O., 1995: Spatial and temporal separation of littoral zone fishes of Lake Geneva, Switzerland-France). *Hydrobiologia* 301, 321-327.
- ROSSKNECHT, H., 1977: Zur autochthonen Calcitfällung im Bodensee-Obersee. *Arch. Hydrobiol.* 81, 35-64.
- ROSSKNECHT, H., 1980: Phosphatelimination durch autochthone Calcitfällung im Bodensee-Obersee. *Arch. Hydrobiol.* 88, 328-344.
- ROTHHAUPT, K.O., GÜDE, H., 1992: The influence of spatial and temporal concentration gradients on phosphate partitioning between different size fractions of plankton: Further evidence and possible causes. *Limnol. Oceanogr.* 37, 739-749.
- RUDD, J.W.M., HAMILTON, R.D., 1978: Methane cycling in a eutrophic shield lake and its effects on whole lake metabolism. *Limnol. Oceanogr.* 23, 337-348.
- RUDD, J.W.M., TAYLOR, C.D., 1980: Methane cycling in aquatic environments. In: M.R. Droop, H.W. Jannasch, eds.: *Aquatic microbiology. Advances in Aquatic Microbiology*. Academic Press, London 2, 77-150.
- RUDOLFS, W., 1947: Phosphates in Sewage and Sludge Treatment. I. Quantities of Phosphates. *Sewage Works J.* 19: 43-47.
- RUTTNER, F., 1931: Hydrographische und hydrochemische Beobachtungen auf Java, Sumatra und Bali. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 8 *Tropische Binnengewässer*: 197-454.
- RUTTNER, F., 1947: Zur Frage der Karbonatassimilation der Wasserpflanzen. Eine vergleichende Untersuchung. I. Teil: Die beiden Haupttypen der Kohlenstoffaufnahme. *Österreichische Botanische Zeitschrift* 94, 265-294.
- RUUD, T. J., 1930: Nitrates and Phosphates in the Southern Seas. *Ibid.*, Vol. 5: 347-360.
- SAGER, P.E., RICHMAN, S., 1990: Patterns of phytoplankton-zooplankton interaction along a trophic gradient: I. Production and utilisation. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 393-396.
- SAKAMOTO, M., 1966: Primary production by phytoplankton community in some Japanese lakes and its dependence on lake depth. *Arch. Hydrobiol.* 62, 1-28.
- SANDERS, R.W., GILMOUR, C.C., 1994: Accumulation of selenium in a model freshwater microbial food web. *Applied and Environmental Microbiology* 60, 2677-2683.
- SANTSCHI, P., BENOIT, G., BUCHHOLTZ-TEN BRINK, M., HÖHENER, P., 1990: Chemical processes at the sediment-water interface. *Marine Chemistry* 30, 269-315.
- SARVALA, J., KAIREVALO, T., LEHTOVAARA, A., RUUHJÄRVI, J., VÄHÄ-PIIKKIÖ, I., 1982: Carbon, phosphorus and nitrogen budgets of the littoral Equisetum belt in an oligotrophic lake. *Hydrobiologia* 86, 41-53.
- SAS, H., AHLGREN, I., BERNHARDT, H., BOSTRÖM, B., CLASEN, J., FORSBERG, C., IMBODEN, D., KAMP-NIELSEN, L., MUR, L., DE OUDE, N., REYNOLDS, C., SCHREURS, H., SEIP, K., SOMMER, U., VERMIL, S., 1989: Lake restoration by reduction of nutrient loading. *Academia Verlag Richarz, St. Augustin*.
- SAS, H., 1990: Lake restoration by reduction of nutrient loading: Expectations, experiences, extrapolations. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24, 247-251.
- SAWYER, C. N., 1952: Neue Gesichtspunkte hinsichtlich Phosphate und Seedüngung. *Sewage and industrial wastes Engineering* 24: 768-776.
- SCHANZ, F., 1994: Oligotrophication of Lake Zürich as reflected in Secchi depth measurements. *Annls Limnol.* 30, 57-65.
- SCHIEFFER, M., 1991: Should we expect strange attractors behind plankton dynamics - and if so, should we bother?. *Journal of Plankton Research* 13, 1291-1305.
- SCHIEDER, W.A., SNYDER, W.R., CLARK, B., 1979: Deposition of nutrients and major ions by precipitation in south-central Ontario. *Water, Air and Soil Pollution* 12, 171-185.
- SCHNEIDER, S.M., 1992: Measuring pattern diversity. *Ecology* 73, 1860-1867.

- SCHELSKE, C. L., 1962: Iron, organic matter, and other factors limiting primary productivity in a marl lake. *Science* 136: 45-46.
- SCHELSKE, C.L., BOUCHERLE, M., ZÜLLIG, H., 1987: Limnological investigation of biogenic silica sedimentation and silica biogeochemistry in Lake St. Moritz and Lake Zürich. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie* 49, 42-50.
- SCHELSKE, C.L., CONLEY, D.J., STROEMER, E.F., 1988: Has silica increased in Lake Superior waters ?. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23, 163-169.
- SCHERNEWSKI, G., 1990: Wirkung extremer Witterung auf die Schichtung des Belauer Sees. *Interne Mitteilungen der Ökosystemforschung im Bereich der Bornhöveder Seenkette* 5, 310-313.
- SCHERNEWSKI, G., FRÄNZLE, O., 1991a: Sommerliche interne Wellen im Belauer See unter besonderer Berücksichtigung der Abflußregulierung. *Interne Mitteilungen der Ökosystemforschung im Bereich der Bornhöveder Seenkette* 2/1991, 1-14.
- SCHERNEWSKI, G., FRÄNZLE, O., 1991b: Zur Ursache des tiefgreifenden Tagesgangs der Temperatur im Belauer See. *Interne Mitteilungen der Ökosystemforschung im Bereich der Bornhöveder Seenkette* 2/1991, 15-26.
- SCHERNEWSKI, G., FRÄNZLE, O., 1991c: Vergleichende Betrachtungen an 6 Meßstandorten über den Jahresgang physikalisch-chemischer Parameter im Belauer See im Jahre 1989. *Interne Mitteilungen der Ökosystemforschung im Bereich der Bornhöveder Seenkette* 1/1991, 33-42.
- SCHERNEWSKI, G., 1992a: Windinduzierte horizontale Strukturen im Belauer See und ihre Bedeutung für geoökologische Untersuchungen. In: G. Kuht & R. Zöltz-Möller, Hrsg.: *Beiträge zur Geoökologie aus Forschung, Praxis und Lehre. Kieler Geographische Schriften* 85, 86-103.
- SCHERNEWSKI, G., 1992b: Raumzeitliche Prozesse und Strukturen im Wasserkörper des Belauer Sees. *EcoSys Suppl. Bd. 1*, 160 pp.
- SCHERNEWSKI, G., 1992c: Windinduzierte räumliche Strukturen hydrochemischer Parameter und ihre Bedeutung für geoökologische Untersuchungen am Beispiel des Belauer Sees. In: *Deutsche Gesellschaft für Limnologie, Hrsg.: Erweiterte Zusammenfassungen der Jahrestagung 1992 in Konstanz* 1, 42-47.
- SCHERNEWSKI, G., SPRANGER, T., 1993: Bedeutung der atmosphärischen Deposition für limnische Ökosysteme - dargestellt am Beispiel des Belauer Sees, Schleswig-Holstein). In: *Deutsche Gesellschaft für Limnologie, Hrsg.: Erweiterte Zusammenfassungen der Jahrestagung 1993 in Coburg*, 15-19.
- SCHERNEWSKI, G., WETZEL, H., 1994: Phosphorflüsse im ländlichen Raum: Probleme, Ursachen und Perspektiven am Beispiel des Belauer Sees und seines Einzugsgebietes. In: *Deutsche Gesellschaft für Limnologie: Erweiterte Zusammenfassung der Jahrestagung 1994 in Hamburg* 1, 201-205.
- SCHERNEWSKI, G., THEESEN, L., KERGER, K.E., 1994: Modelling thermal stratification and calcite precipitation of Lake Belau, northern Germany). In: *Proc. 8th ISEM conf., Kiel 1992. Ecol. Modelling* 75/76, 421-433.
- SCHERNEWSKI, G., 1995: Interne Eutrophierung: Das Sediment als Belastungsquelle für Seen. In: *Deutsche Gesellschaft für Limnologie: Erweiterte Zusammenfassung der Jahrestagung 1995 in Berlin*.
- SCHERNEWSKI, G., SCHLEUSS, U., WETZEL, H., 1996: Bedeutung von Wallhecken für den Gewässerschutz. *Ecosys Bd. 5*: 217-223.
- SCHERNEWSKI, G., 1996: Kohlenstofflimitierung, Selbstreinigung und Auswirkungen des Global Change im Belauer See: Dokumentation und Anwendung des Modells für den anorganischen C-Haushalt. *EcoSys Bd. 4*: 207-221.
- SCHERNEWSKI, G., WETZEL, H., 1997: Stoff- und Energieflüsse in Ökosystemen: Phosphorhaushalt. In: Fränzele, O., et al., Hrsg.: *Handbuch der Umweltwissenschaften. Ecomed, Landsberg*: 1-40.
- SCHERNEWSKI, G., SCHULZ, U., SCHULZ, F., 1998: Nutzen numerischer Klassifikationsverfahren beim landesweiten Monitoring von Seen. *Archives of Nature Conservation and Landscape Research* 37, 1-34.
- SCHERNEWSKI, G., SCHULZ, U., 1999: Zustandsentwicklung schleswig-holsteinischer Seen zwischen 1983 und 1993: Eine Betrachtung unter Anwendung der Clusteranalyse. *Limnologica*.
- SCHeytt, T., 1994, Örtliche und zeitliche Veränderung der Grundwasserbeschaffenheit im Bereich der Bornhöveder Seenkette. In: *EcoSys - Beiträge zur Ökosystemforschung, Supplementband* 7, 149 S..
- SCHIEFERSTEIN, B., 1994: Nährstoffdynamik von Phragmites australis im Bereich der Bornhöveder Seenkette. In: *Deutsche Gesellschaft für Limnologie, Hrsg.: Erweiterte Zusammenfassung der Jahrestagung 1994 in Hamburg* 1, 206-210.
- SCHINDLER, D.E., KITCHELL, J.F., HE, X., CARPENTER, S.R., HODGSON, J.R., COTTINGHAM, K.L., 1993: Food web structure and phosphorus cycling in lakes. *Transactions of the American Fisheries Society* 122, 756-772.
- SCHINDLER, D.W., ARMSTRONG, A.J., HOLMGREN, S.K., BRUNSKILL, G.J., 1971: Eutrophication of Lake 227, Experimental Lakes Area, Northwestern Ontario, by addition of phosphate and nitrate. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 28, 1763-1782.
- SCHINDLER, D.W., FEE, E.J., 1973: Diurnal variation of dissolved inorganic carbon and its use in estimating primary production and CO₂ invasion in Lake 227. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 30, 1501-1510.
- SCHLEUSS, U., 1992, Böden und Bodengesellschaften einer Norddeutschen Moränenlandschaft - Ökologische Eigenschaften, Vergesellschaftung und Funktion der Böden im Bereich der Bornhöveder Seenkette. In: *EcoSys - Beiträge zur Ökosystemforschung, Supplementband* 2, 185 S..
- SCHMIDT, U., CONRAD, R., 1993: Hydrogen, carbon monoxide, and methane dynamics in Lake Constance. *Limnol. Oceanogr.* 38, 1214-1226.
- SCHNEIDER D.C., 1994: Scale-dependent patterns and species interactions in marine nekton. In: Giller, P. et al., eds.) *Aquatic Ecology*, Blackwell Science Ltd. Oxford, 441-468.
- SCHRÖDER, R., 1973: Die Freisetzung von Pflanzennährstoffen im Schilfgebiet und ihr Transport in das Freiwasser am Beispiel des Bodensee-Untersees. *Arch. Hydrobiol.* 71, 145-158.

- SCHRÖDER, R., SCHRÖDER, H., 1978: Ein Versuch zur Quantifizierung des Trophiegrades von Seen. *Arch. Hydrobiol.* 82, 240-262.
- SCHRÖDER, R., 1991: Relevant parameters to define the trophic state of lakes. *Arch. Hydrobiol.* 121, 463-472.
- SCHULZ, L., 1981: Nährstoffeintrag in Seen durch Badegäste. *Zentralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde, Infektionskrankheiten und Hygiene. Abteilung I. Originale. Reihe B. Hygiene, Betriebshygiene, präventive Medizin* 173, 528-548.
- SCHULZ, U., 1996: Zustand, Entwicklung und Bewertung ausgewählter Seen Schleswig-Holsteins unter Anwendung der Clusteranalyse. Diplomarbeit am Geographischen Institut der Univ. Kiel.
- SCHWERTMANN, U., Vogl, W., Kainz, M., 1987: *Bodenerosion durch Wasser*. Ulmer, Stuttgart.
- SCOTT, J.T., MYER, G.E., STEWART, R., WALTHER, E.G., 1969: On the mechanism of langmuir circulations and their role in epilimnion mixing. *Limnol. Oceanogr.* 14, 493-503.
- SEIP, K.L., SAS, H., VERMIJ, S., 1990: The short term response to eutrophication abatement. *Aquatic Sciences* 52, 199-220.
- SEIP, K.L., SAS, H., VERMIJ, S., 1992a: Changes in Secchi disk depth with eutrophication. *Arch. Hydrobiol.* 124, 149-165.
- SEIP, K.L., SAS, H., VERMIJ, S., 1992b: Nutrient-chlorophyll trajectories across trophic gradients. *Aquatic Sciences* 54, 58-76.
- SEIP, K.L., 1994: Phosphorus and nitrogen limitation of algal biomass across trophic gradients. *Aquatic Sciences* 56, 16-28.
- SEIP, K.L., GOLDSTEIN, H., 1994: Different responses to changes in phosphorus, p, among lakes. A study of slopes in chl-a=f(p) graphs. *Hydrobiologia* 286, 27-36.
- SEIP, K.L., REYNOLDS, C.S., 1995: Phytoplankton functional attributes along trophic gradient season. *Limnol. Oceanogr.* 40, 589-597.
- SEITZINGER, S.P., 1988: Denitrification in freshwater and coastal marine ecosystems: Ecological and geochemical significance. *Limnol. Oceanogr.* 33, 702-724.
- SELMER, J.S., FERRIER-PAGES, C., CELLARIO, C., RASSOULZADEGAN, F., 1993: New and regenerated production in relation to the microbial loop in the NW Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series* 100, 71-83.
- SERRUYA, S., 1974: The mixing patterns of the Jordan River in Lake Kinneret. *Limnol. Oceanogr.* 19, 175-181.
- SHAPIRO, J., 1990: Current beliefs regarding dominance by blue-greens: The case for the importance of CO₂, and pH. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24, 38-54.
- SHAW, P.J., 1994: The effect of pH, dissolved humic substances, and ionic composition on the transfer of iron and phosphate to particulate size fractions in epilimnetic lake water. *Limnol. Oceanogr.* 39, 1734-1743.
- SHINBROT, T., GREBOGI, C., OTT, E., YORKE, J.A., 1993: Using small perturbations to control chaos. *Nature* 363, 411-417.
- SHIMOTO, A., MATSUMURA, S., 1993: Diel periodicity in dark uptake of ammonium by natural populations of marine phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 15, 1333-1339.
- SHOLKOVITZ, E.R., 1995: The aquatic chemistry of rare earth elements in rivers and estuaries. *Aquatic Geochemistry* 1, 1-34.
- SINKE, A.J.C., COTTAAR, F.H.M., KEIZER, P., 1993: A method to determine the contribution of bacteria to phosphate uptake by aerobic freshwater sediment. *Limnol. Oceanogr.* 38, 1081-1087.
- SMITH, V.H., SHAPIRO, J., 1981: Chlorophyll-phosphorus relations in individual lakes. Their importance to lake restoration strategies. *Environmental Science & Technology* 15, 444-451.
- SMOLDERS, A., ROELOFS, J.G.M., 1993: Sulphate-mediated iron limitation and eutrophication in aquatic ecosystems. *Aquatic Botany* 46, 247-253.
- SOKAL, R.R. & SNEATH, P.H., 1963: *Principles of Numerical Taxonomy*. Freeman, San Francisco.
- SOLOW, R.A., STEELE, J.H., 1995: Scales of plankton patchiness: Biomass versus demography. *Journal of Plankton Research* 17, 1669-1677.
- SOMMER, U., 1981: The role of r- and K-selection in the succession of phytoplankton in Lake Constance. *Acta Oecologica Oecologia Generalis* 2, 327-342.
- SOMMER, U., 1985: Comparison between steady state and non-steady state competition: Experiments with natural phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 30, 335-346.
- SOMMER, U., GLIWICZ, M.Z., 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: Does nutrient competition among phytoplankton occur in situ?. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23, 707-712.
- SOMMER, U., 1989a: Toward a Darwinian ecology of plankton. In: U. Sommer, ed.: *Plankton Ecology*, 1-8.
- SOMMER, U., 1989b: Nutrient status and nutrient competition of phytoplankton in a shallow, hypertrophic lake. *Limnol. Oceanogr.* 34, 1162-1173.
- SOMMER, U., 1989c: The role of competition for resources in phytoplankton succession. In: U. Sommer, ed.: *Plankton Ecology*, 57-106.
- SOMMER, U., 1991: The application of the droop-model of nutrient limitation to natural phytoplankton. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24, 791-794.
- SOMMER, U., MAKULLA, A., 1993: Relationships between resource ratios and phytoplankton species composition during spring in five north German lakes. *Limnol. Oceanogr.* 38, 846-856.
- SOMMER, U., 1993: Phytoplankton competition in Plußsee: A field of the resource-ratio hypothesis. *Limnol. Oceanogr.* 38, 838-845.
- SOMMER, U., 1994: The impact of light intensity and daylength on silicate and nitrate competition among marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 39, 1680-1688.

- SONZOGNI, W.C., CHAPRA, S.C., ARMSTRONG, D.E., LOGAN, T.J., 1982: Bioavailability of phosphorus inputs to lakes. *Journal of Environmental Quality* 11, 555-563.
- SORANNO, P.A., CARPENTER, S.R. & HE, X., 1993: Zooplankton biomass and body size. In: Carpenter, S.R., Kitchell J.F., eds.: *The trophic cascade in lakes*. Cambridge University Press, Cambridge, 332-350.
- SOSIK, H.M., MITCHELL, B.G., 1994: Effects of temperature on growth, light absorption, and quantum yield in *Dunaliella Tertiolecta*, Chlorophyceae). *Journal of Phycology* 30, 833-840.
- SPENCER, C.N., KING, D.L., 1989: Role of light, carbon and nitrogen in regulation of buoyancy, growth and bloom formation of *Anabaena flos-aquae*. *Journal of Plankton Research* 11, 283-396.
- SPENCER, C.N., ELLIS, B.K., 1990: Co-limitation by phosphorus and nitrogen, and effects of zooplankton mortality, on phytoplankton in Flathead Lake, Montana, U.S.A.. *Ver. Internat. Verein.*
- SPRANGER, T., 1992: Erfassung und ökosystemare Bewertung der atmosphärischen Deposition und weiterer oberirdischer Stoffflüsse im Bereich der Bornhöveder Seenkette. *EcoSys Suppl. Bd. 4: 153 S.*
- STABEL, H.H., 1986: Calcite precipitation in Lake Constance: Chemical equilibrium, sedimentation, and nucleation by algae. *Limnol. Oceanogr.* 31, 1081-1093.
- STABEL, H.H., LEDERGERBER, H.P., MÄCKLE, H., ZIMMERMANN, U., 1989: Phosphatrückgang, Algenentwicklung und Wasserqualität in den Seen des Einzugsgebiets der AWBR. *GWf-Wasser / Abwasser* 130, 525-532.
- STAHL, H., 1985: Clusteranalyse großer Objektmengen mit problemorientierten Distanzmaßen. Harri Deutsch Verlag. Thun. Frankfurt a. M.
- STANGENBERG, M., 1942: Das Phosphorproblem bei der Bekämpfung der Verunreinigungen von Oberflächenwässern. *Vorläufige Mitteilungen. Arch. Hydrobiologie* 38: 148-154.
- STANNIK, C., 1992: Zeitlicher Verlauf und räumliche Differenzierung ausgewählter hydrochemischer und hydrophysikalischer Parameter im Uferbereich des Belauer Sees. Diplomarbeit am Geogr. Institut der Univ. Kiel, 89.
- STARK, J., 1993: Zur rezenten Sedimentologie und Geochemie des Belauer Sees, Bornhöveder Seenkette, Schleswig-Holstein); Teil 2: Laborarbeit. Diplomarbeit am Geologischen Institut der Univ. Kiel.
- STAUFFER, R.E., 1982: Wind stress effects on chlorophyll distribution in stratified eutrophic lakes. *Limnol. Oceanogr.* 27, 66-74.
- STAUFFER, R.E., 1991: Environmental factors influencing chlorophyll v. nutrient relationships in lakes. *Freshwater Biology* 25, 279-295.
- STEELE, J.H., 1978: Some comments on plankton patches. In: J.H. Steele, ed.: *Spatial Pattern in Plankton Communities*. Plenum Press, New York, 1-20.
- STEELE, J.H., HENDERSON, E.W., 1992: A simple model for plankton patchiness. *Journal of Plankton Res.* 14, 1397-1403.
- STEFAN, H.G., HORSCH, G.M., BARKO, J.W., 1989: A model for the estimation of convective exchange in the littoral region of a shallow lake during cooling. *Hydrobiologia* 174, 225-234.
- STEINBERG, C., 1978: Freisetzung gelösten organischen Kohlenstoffs, (DOC) verschiedener Molekülgrößen in Planktongesellschaften. *Arch. Hydrobiol.* 82, 155-165.
- STEINBERG, C., MELZER, A., 1984: Stoffkreisläufe in Binnengewässern - Limnologie für die Praxis - Grundlagen des Gewässerschutzes, 5-91.
- STEINNES, E., HENRIKSEN, A., 1993: Metals in small Norwegian lakes: Relation to atmospheric deposition of pollutants. *Water, Air, and Soil Pollution* 71, 167-174.
- STERNER, R.W., 1989: The Role of Grazers in Phytoplankton Succession. In: U. Sommer, ed.: *Plankton Ecology*, 107-170.
- STERNER, R.W., 1990: The ratio of nitrogen to phosphorus resupplied by herbivores: Zooplankton and the algal competitive arena. *The American Naturalist* 136, 209-229.
- STERNER, R.W., HAGEMEIER, D.D., SMITH, W.L., SMITH, R.F., 1993: Phytoplankton nutrient limitation and food quality for *Daphnia*. *Limnol. Oceanogr.* 38, 857-871.
- STERNER, R.W., 1994: Seasonal and spatial patterns in macro- and micronutrient limitation in Joe Pool Lake, Texas. *Limnol. Oceanogr.* 39, 535-550.
- STERNER, R.W., HESSEN, D.O., 1994: Algal nutrient limitation and the nutrition of aquatic herbivores. *Ammu. Rev. Ecol. Syst.* 25, 1-29.
- STERNER, R.W., CHRZANOWSKI, T.H., ELSER, J.J., GEORGE, N.B., 1995: Source of nitrogen and phosphorus supporting the growth of bacterio- and phytoplankton in an oligotrophic Canadian shield lake. *Limnol. Oceanogr.* 40, 242-249.
- STEWART, K.M., HAUGEN, R.K., 1990: Influence of lake morphometry on ice dates. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24, 122-127.
- STODDARD, J.L., 1987: Micronutrient and phosphorus limitation of phytoplankton abundance in Gem Lake, Sierra Nevada, California. *Hydrobiologia* 154, 103-111.
- STOLTE, W., MCCOLLIN, T., NOORDELOOS A. A. M., RIEGMAN, R., 1994: Effect of nitrogen source on the size distribution within marine phytoplankton populations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 184, 83-97.
- STONE, L., BERMAN, T., BONNER, R., BARRY, S., WEEKS, S.W., 1993: Lake Kinneret: A seasonal model for carbon flux through the planktonic biota. *Limnol. Oceanogr.* 38, 1680-1695.
- STRASKRABA, M., 1978: Theoretical considerations on eutrophication. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 20, 2714-2720.
- STRASKRABA, M., 1980: The Effects of physical variables on freshwater production: analyses based on models. In: E.D. LeCren, R. H. Lowe-McConnell, eds.: *The functioning of freshwater ecosystems*, International Biological Programme 22). University Press, Cambridge.
- STRONG, A.E., EADIE, B.J., 1978: Satellite observations of calcium carbonate precipitations in the Great Lakes. *Limnol. Oceanogr.* 23, 877-887.

- STRONG, D., SIMBERLOFF, D., ABELE, L. (Hrsg.), 1983: *Ecological Communities: Conceptual Issues and Evidence*. Princeton University Press, Princeton.
- STUTTER, E., PROFT, G., 1993: Calcite precipitation in hard water lakes in calculation and experiment. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie* 78, 177-199.
- SUTTLE, C.A., HARRISON, P.J., 1988: Ammonium and phosphate uptake rates, N:P supply ratios, and evidence for N and P limitation in some oligotrophic lakes. *Limnol. Oceanogr.* 33, 186-202.
- SZUMIEC, M.A., 1978: Relationship between the surface water temperature of temperate lakes and solar radiation. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 20, 1012-1016.
- TAKAMURA, N., NOJRI, Y., 1994: Picophytoplankton biomass in relation to lake trophic state and the TN:TP ratio of lake water in Japan. *Journal of Phycology* 30, 439-444.
- TALEB, H., LAIR, N., REYES-MARCHANT, P., JAMET, J.L., 1993: Observation on vertical migrations of zooplankton at four different stations of a small, eutrophic, temperate zone lake, in relation to their predators. *Ergebnisse der Limnologie, Beiheft des Archivs für Hydrobiologie* 39, 199-216.
- TESSENOW, U., 1966: Untersuchungen über den Kieselsäurehaushalt der Binnengewässer. *Arch. Hydrobiol.* 32, Supplementband), 1-136.
- TESSENOW, U., 1972: Lösungs-, Diffusions- und Sorptionsprozesse in der Oberschicht von Seesedimenten; I. Ein Langzeitexperiment unter aeroben und anaeroben Bedingungen im Fließgleichgewicht. *Arch. Hydrobiol.* 38, Supplementband), 353-398.
- TESSENOW, U., 1979: Die Wechselwirkungen zwischen Sediment und Wasser in ihrer Bedeutung für den Nährstoffhaushalt von Seen. *Zeitschrift für Wasser- und Abwasserforschung* 12, 65-72.
- THIENEMANN, A., 1921: Seetypen. *Die Naturwissenschaften* 18: 87-91.
- THIENEMANN, A., 1924: Der Bau des Seebeckens in seiner Bedeutung für den Ablauf des Lebens im See. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft* 74/75, 87-91.
- THIENEMANN, A., 1931: Tropische Seen und Seentypenlehre. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 9: 208-231.
- THOMAS, E.A., 1950: Auffällige biologische Folgen von Sprungschichtneigungen im Zürichsee. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie* 12, 1-24.
- THOMAS, E.A., 1953: Bekämpfung der See-Eutrophierung: Empirische und experimentelle Untersuchungen zur Kenntnis der Minimumstoffe in 46 Seen der Schweiz und angrenzender Gebiete. *Schweiz. ver. Gas- und Wasserfachmännern, Monatsbull.* 3, No. 2: 1-15.
- THOMPSON, P.A., RHEE, G.Y., 1994: Phytoplankton responses to eutrophication. In: L. C. Rai et al., eds.: *Algae and water pollution. Ergebnisse der Limnologie, Beiheft der Archivs für Hydrobiologie* 42, 125-166.
- THOMSEN, H., 1931: Nitrate and Phosphate Contents of Mediterranean Water. *Report on the Danish Oceanographical Expeditions 1908-1910 to the Mediterranean and Adjacent Seas*. No. 10, Vol. 3: 1-11.
- THRELKELD, S.T., 1994: Benthic-pelagic interactions in shallow water columns: an experimentalist's perspective. *Hydrobiologia* 275/276, 293-300.
- TILMAN, D., 1977: Resource competition between planktonic algae: An experimental and theoretical approach. *Ecology* 58, 338-348.
- TILMAN, D., 1981: Tests of resource competition theory using four species of Lake Michigan algae. *Ecology* 62, 802-815.
- TILMAN, D., 1982: *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton: 269 p.
- TILMAN, D., 1994: Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75, 2-16.
- TILZER, M.M., GAEDKE, U., SCHWEIZER, A., BEESE, B., WIESER, T., 1991: Interannual variability of phytoplankton productivity and related parameters in Lake Constance: No response to decreased phosphorus loading?. *Journal of Plankton Research* 13, 755-777.
- TILZER, M.M., 1991: Keine Reaktion der Primärproduktion des Bodensees auf verringerte Nährstoffbelastung ?. In: Deutsche Gesellschaft für Limnologie, Hrsg.: *Erweiterte Zusammenfassung der Jahrestagung 1991 in Mondsee*, 67-70.
- TIMMERMANS, K.R., STOLTE, W., DE BAAR, H.J., 1994: Iron-mediated effects on nitrate reductase in marine phytoplankton. *Marine Biology* 121, 389-396.
- TIRÉN, T., PETTERSSON, K., 1985: The influence of nitrate on the phosphorus flux to and from oxygen depleted lake sediments. *Hydrobiologia* 120, 207-223.
- TISELIUS, P., NIELSEN, G., NIELSEN, T.G., 1994: Microscale patchiness of plankton within a sharp pycnocline. *Journal of Plankton Research* 16, 543-554.
- TÓTH, L.G., PADISÁK, J., 1986: Meteorological factors affecting the bloom of *Anabaenopsis raciborskii* Wolosz., Cyanophyta: Hormogonales) in the shallow Lake Balaton, Hungary. *Journal of Plankton research* 8, 353-363.
- UBA, Umweltbundesamt, 1989: *Daten zur Umwelt 1988/89*. Erich Schmidt Verlag, Berlin.
- URABE, J., 1993: N and P Cycling coupled by Grazers' Activities: Food Quality and Nutrient Release by Zooplankton. *Ecology* 74, 2337-2350.
- UTERMÖHL, H., 1925: *Limnologische Phytoplanktonstudien*. *Arch. Hydrobiol. Supplement-Band* 5, 498-509; 524-527.
- VADSTEIN, O., OLESEN, Y., REINERTS, H., JENSEN, A., 1993: The role of planktonic bacteria in phosphorus cycling in lakes - Sink and link. *Limnology and Oceanography* 38, 1539-1544.
- VADSTEIN, O., BREKKE, O., ANDERSEN, T., OLSEN, Y., 1995: Estimation of phosphorus release rates from natural zooplankton communities feeding on planktonic algae and bacteria. *Limnol. Oceanogr.* 40, 250-262.
- VAN CAPELLEN, P., INGALL, E.D., 1994: Benthic phosphorus regeneration, net primary production, and ocean anoxia: A model of the coupled marine biogeochemical cycles of carbon and phosphorus. *Paleoceanography* 9, 677-692.

- VAN DEN BUND, W.J., DAVIDS, C., SPAAS, S.J.H., 1995: Seasonal dynamics and spatial distribution of chydorid cladocerans in relation to chironomid larvae in the sandy littoral zone of an oligo-mesotrophic lake. *Hydrobiologia* 299, 125-138.
- VAN DEN HOEK, C., 1978: Algen: Einführung in die Phykologie. Thieme Verlag, Stuttgart: 481 p.
- VAN DER MOLEN, D.T., BOERS, P.C.M., 1994: Influence of internal loading on phosphorus concentration in shallow lakes before and after reduction of the external loading. *Hydrobiologia* 275/276, 379-389.
- VAN DER SPOEL, S., 1994a: The basis for boundaries in pelagic biogeography. *Progress in Oceanography* 34, 121-133.
- VAN DER SPOEL, S., 1994b: History, progress and future of theory in pelagic biogeography. *Progress in Oceanography* 34, 101-107.
- VAN LIBRE, L., BREEBAART, L., KATS, W., VAN TONGEREN, O.F.R., 1990: Trends in chlorophyll and total phosphorus in Loosdrecht lakes, The Netherlands. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24, 707-710.
- VARIS, O., SIRVIÖ, H., KETTUNEN, J., 1989: Multivariate analysis of lake phytoplankton and environmental factors. *Arch. Hydrobiol.* 117, 163-175.
- VERHAGEN, J.H.G., 1994: Modeling phytoplankton patchiness under the influence of wind-driven currents in lakes. *Limnol. Oceanogr.* 39, 1551-1565.
- VILLATE, F., 1994: Temporal variability of the spatial distribution of the zooplankton community in a coastal embayment of the basque country in relation to physical phenomena. *Hydrobiologia* 288, 79-95.
- VINCENT, W.F., 1990: The dynamic coupling between photosynthesis and light in the phytoplankton environment. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24, 25-37.
- VISMAN, V., MCQUEEN, D.J., DEMERS, E., 1994: Zooplankton spatial patterns in 2 lakes with contrasting fish community structure. *Hydrobiologia* 284, 177-191.
- VOGEL, F., 1975a: Probleme und Verfahren der numerischen Klassifikation. Vandenhoeck & Ruprecht. Göttingen.
- VOGEL, F., 1975b: Besprechung von Bock: Automatische Klassifikation. *Allgemeines Statistisches Archiv* 59, 2: 164-167.
- VOLLENWEIDER, R.A., 1976: Advances in defining critical loading levels for phosphorus in lake eutrophication. *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia Dottore Marco de Marchi* 33, 53-83.
- VON ORELLI, J., 1981a: Die horizontale Verteilung von Natrium im Bielersee. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie* 43, 151-167.
- VON ORELLI, J., 1981b: Die horizontale Verteilung von Chlorophyll im Bielersee. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie* 43, 168-175.
- VRBA, J., KOMÁRKOVÁ, J., VYHNÁLEK, V., 1993: Enhanced activity of alkaline phosphatases - phytoplankton response to epilimnetic phosphorus depletion. *Water Science and Technology* 28, 15-24.
- VRBA, J., VYHNÁLEK, V., HEJZLAR, J., NEDOMA, J., 1995: Comparison of phosphorus deficiency indices during a spring phytoplankton bloom in a eutrophic reservoir. *Freshwater Biology* 33, 73-81.
- VYHNÁLEK, V., SEDA, J., NEDOMA, J., 1993: Fate of the spring phytoplankton bloom in Rimov Reservoir, Czechoslovakia: Grazing, lysis and sedimentation. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Limnologie* 25, 1192-1195.
- VYHNÁLEK, V., HEJZLAR, J., NEDOMA, J., VRBA, J., 1994: Importance of the river inflow for the spring development of plankton in Rimov Reservoir, Czechoslovakia). *Arch. Hydrobiol., Beiheft* 40, 51-56.
- WANG, D., ALFTHAN, G., ARO, A., LAHERMO, P., VÄÄNÄNEN, P., 1994a: The impact of selenium fertilisation on the distribution of selenium in rivers in Finland. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 50, 133-149.
- WANG, D., ALFTHAN, G., ARO, A., 1994b: Determination of total selenium and dissolved selenium species in natural waters by fluorometry. *Environ. Sci. Technol.* 28, 383-387.
- WANG, N., ECKMANN, R., 1994: Distribution of perch, *Perca fluviatilis* L.) during their first year of life in Lake Constance. *Hydrobiologia* 277, 135-143.
- WATANABE, M., HARASHIMA, A., 1986: Interaction between motile phytoplankton and langmuir circulation. *Ecological Modelling* 31, 175-183.
- WATANABE, M., KIMURA, T., KOHATA, K., 1991: Diel vertical migration and nocturnal uptake of nutrients by *Chattonella antiqua* under stable stratification. *Limnol. Oceanogr.* 36, 593-602.
- WATANABE, Y., 1990: C:N:P ratios of size-fractionated seston and planktonic organisms in various trophic levels. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24, 195-199.
- WATANABE, Y., 1992: Effects of thermal stratification on trophic linkages among plankton communities in eutrophic lakes. *Ergebnisse der Limnologie, Beiheft des Archivs für Hydrobiologie* 35, 1-12.
- WATSON, A.J., LAW, C.S., VAN SCOY, K.A., MILLERO, F.J., YAO, W., FRIEDERICH, G.E., LIDDICOAT, M.I., WANNINKHOF, R.H., BARBER, R.T., COALE, K.H., 1994: Minimal effect of iron fertilization on sea-surface carbon dioxide concentrations. *Nature* 371, 143-145.
- WEBSTER, I.T., 1990: Effect of wind on the distribution of phytoplankton cells in lakes. *Limnol. Oceanogr.* 35, 989.
- WEBSTER, I.T., HUTCHINSON, P.A., 1994: Effect of wind on the distribution of Phytoplankton cells in lakes revisited. *Limnol. Oceanogr.* 39, 365-373.
- WEHR, J.D., LE, J., CAMPBELL, L., 1994: Does microbial biomass affect pelagic ecosystem efficiency? An experimental study. *Microbial Ecology* 27, 1-17.
- WEIDEMANN, A.D., BANNISTER, T.T., 1985: Particulate and optical properties during CaCO₃ precipitation in Otisco Lake. *Limnol. Oceanogr.* 30, 1078-1083.
- WELLS, M.L., PRICE, N.M., BRULAND, K.W., 1995: Iron chemistry in seawater and its relationship to phytoplankton: A workshop report. *Marine Chemistry* 48, 157-182.
- WEN, Y.H., PETERS, R.H., 1994: Empirical models of phosphorus and nitrogen excretion rates by zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 39, 1669-1679.

- WERNER, W., 1978: Zur P-Belastung der Gewässer aus diffusen Quellen aus dem Bereich der Landwirtschaft. Gewässerschutz, Wasser, Abwasser. Sicherung der Wasserversorgung durch Gewässerschutz, Wasseraufbereitung und -verbund 29, 17-31.
- WERNER, W., HAMM, A., AUERSWALD, K., GLEISBERG, D., HEGEMANN, W., ISERMANN, K., KRAUTH, K.H., METZNER, G., OLFS, H.W., SARFERT, F., SCHLEYPEN, P., WAGNER, G., 1991: Möglichkeiten der Gewässerschutzmaßnahmen hinsichtlich N- und P-Verbindungen. In: A. Hamm, Hrsg.: Studie über Wirkungen und Qualitätsziele von Nährstoffen in Fließgewässern. Academia Verlag, Sankt Augustin.: 653-830.
- WETZEL, R.G., 1979: The role of the littoral zone and detritus in lake metabolism. *Ergebnisse der Limnologie, Beiheft des Archivs für Hydrobiologie* 13, 145-161.
- WETZEL, R. G., 1983: *Limnology*. Saunders Company; Philadelphia.
- WETZEL, R.G., 1995: Death, detritus, and energy flow in aquatic ecosystems. *Freshwater Biology* 33, 83-89.
- WHITE, E., PAYNE, G., PICKMERE, S., 1988: A limitation to the usefulness of chlorophyll as a biomass indicator in eutrophication studies. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23, 598-601.
- WHITE, E., DOWNES, M.T., PAYNE, G.E., PICKMERE, S., WOODS, P., RUETER, J., 1989: Community responses of the late summer phytoplankton of Lake Okaro, New Zealand) to experimental changes in nutrient abundance: Evidence of nitrogen limitation in the presence of phosphorus deficiency. *Arch. Hydrobiol., Beiheft. Ergeb. Limnol.* 32, 165-175.
- WHITE, E., 1989: Utility of relationships between lake phosphorus and chlorophyll a as predictive tools in eutrophication control studies. *New Zealand Journal of Marine and Freshwat. Res.* 23, 35-41.
- WHITE, P.S., PICKETT, S.T.A., 1985: Natural disturbance and patch dynamics: An introduction. In: S.T.A. Pickett & P.S. White, eds: *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Orlando, 3-16.
- WIECHMANN, H., 1973: Beeinflussung der Gewässereutrophierung durch erodiertes Bodenmaterial. *Landwirtschaftliche Forschung* 26, 37-46.
- WIETHOLD, J., PLATE, C., 1993: Vegetations- und siedlungsgeschichtliche Untersuchungen an der Kernfolge Belauer See Q300. In: H. Erlenkeuser et al.: *Erweiterter Arbeitsbereich Paläökologie - Zwischenbericht 1993*, 21-27.
- WILBUR, K.M., SIMKISS, K., 1979: Carbonate turnover and deposition by metazoa. In: P. A. Trudinger, D. J. Swaine, eds.: *Biogeochemical Cycling of Mineral-forming Elements; Studies in Environmental Science 3* - Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, 69-106.
- WILHELM, S.W., TRICK, C.G., 1994: Iron-limited growth of cyanobacteria: Multiple siderophore production is a common response. *Limnol. Oceanogr.* 39, 1979-1984.
- WILLEN, E., 1991: Planktonic diatoms - an ecological review. *Archiv Hydrobiol. Algological Studies* 62: 69-106.
- WITZEL, K.P., 1973: *Untersuchungen zur Physiologie heterotropher Nitrifikanten und ihr Vorkommen in ostholsteinischen Seen*. Dissertation, Christian-Albrechts-Universität, Kiel, 1-123.
- WOHLRAB, B., 1981: Bodennutzung und Grundwassergüte - Konsequenzen für Wasserschutz- und Wasserschongebiete. In: Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten, Hrsg.: *Beachtung ökologischer Grenzen bei der Landwirtschaftung. Berichte über Landwirtschaft*, 152-161.
- WRIGHT, R.F., MATTER, A., SCHWEINGRUBER, M., SIEGENTHALER, U., 1980: Sedimentation in Lake Biel, an eutrophic, hard-water lake in northwestern Switzerland. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie* 42, 101-126.
- WURTSBAUGH, W.A., 1988: Iron, molybdenum and phosphorus limitation of N₂ fixation maintains nitrogen deficiency of plankton in the Great Salt Lake drainage, Utah, USA). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23, 121-130.
- WYLIE, J.L., CURRIE, D.J., 1991: The relative importance of bacteria and algae as food sources for crustacean zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 36, 708-728.
- YAMAMURO, M., KOIKE, I., 1994: Diel changes of nitrogen species in surface and overlying water of an estuarine lake in summer: Evidence for benthic-pelagic coupling. *Limnol. Oceanogr.* 39, 1726-1733.
- YOSHIMURA, S., 1932: Contributions to the knowledge of nitrogenous compounds and phosphate in the lake waters of Japan. *Proc. of the Imp. Acad.* 8: 94-97.
- ZDANOWSKI, B., 1982: Variability of nitrogen and phosphorus contents and lake eutrophication. *Polskie Archiwum Hydrobiologii, Polnisches Arch. Hydrobiol.* 29, 541-597.
- ZEILER, M., 1996: *Nähr- und Spurenelemente in einem eutrophen Hartwassersee mit saisonal anoxischem Hypolimnion, Belauer See, Schleswig-Holstein: Dissertation an der Universität Kiel.*
- ZIMMERMANN, H., 1994: *Untersuchungen zur Bedeutung der Ciliaten im mikrobiellen Nahrungsnetz des Belauer Sees. Dissertation an der Universität Hamburg.*
- ZIMMERMANN, U., 1991: Können Badegäste das "Umkippen" eines Baggersees verursachen?. *GWF-Wasser, Abwasser* 132, 696-700.

Meereswissenschaftliche Berichte

MARINE SCIENCE REPORTS

- 1 (1990) Postel, Lutz:
Die Reaktion des Mesozooplanktons, speziell der Biomasse, auf küstennahen Auftrieb vor Westafrika (The mesozooplankton response to coastal upwelling off West Africa with particular regard to biomass)
- 2 (1990) Nehring, Dietwart:
Die hydrographisch-chemischen Bedingungen in der westlichen und zentralen Ostsee von 1979 bis 1988 - ein Vergleich (Hydrographic and chemical conditions in the western and central Baltic Sea from 1979 to 1988 - a comparison)
Nehring, Dietwart; Matthäus, Wolfgang:
Aktuelle Trends hydrographischer und chemischer Parameter in der Ostsee, 1958 - 1989 (Topical trends of hydrographic and chemical parameters in the Baltic Sea, 1958 - 1989)
- 3 (1990) Zahn, Wolfgang:
Zur numerischen Vorticityanalyse mesoskaliger Strom- und Massfelder im Ozean (On numerical vorticity analysis of mesoscale current and mass fields in the ocean)
- 4 (1992) Lemke, Wolfram; Lange, Dieter; Endler, Rudolf (Eds.):
Proceedings of the Second Marine Geological Conference - The Baltic, held in Rostock from October 21 to October 26, 1991
- 5 (1993) Endler, Rudolf; Lackschewitz, Klas (Eds.):
Cruise Report RV "Sonne" Cruise SO82, 1992
- 6 (1993) Kulik, Dmitri A.; Harff, Jan:
Physicochemical modeling of the Baltic Sea water-sediment column: I. Reference ion association models of normative seawater and of Baltic brackish waters at salinities 1-40 ‰, 1 bar total pressure and 0 to 30°C temperature
(system Na-Mg-Ca-K-Sr-Li-Rb-Cs-S-C-Br-F-B-N-Si-P-H-O)
- 7 (1994) Nehring, Dietwart; Matthäus, Wolfgang; Lass, Hans-Ulrich; Nausch, Günther:
Hydrographisch-chemische Zustandseinschätzung der Ostsee 1993
- 8 (1995) Hagen, Eberhard; John, Hans-Christian:
Hydrographische Schnitte im Ostrandstromsystem vor Portugal und Marokko 1991 - 1992
- 9 (1995) Nehring, Dietwart; Matthäus, Wolfgang; Lass, Hans Ulrich; Nausch, Günther; Nagel, Klaus:
Hydrographisch-chemische Zustandseinschätzung der Ostsee 1994
Seifert, Torsten; Kayser, Bernd:
A high resolution spherical grid topography of the Baltic Sea
- 10 (1995) Schmidt, Martin:
Analytical theory and numerical experiments to the forcing of flow at isolated topographic features
- 11 (1995) Kaiser, Wolfgang; Nehring, Dietwart; Breuel, Günter; Wasmund, Norbert; Siegel, Herbert; Witt, Gesine; Kerstan, Eberhard; Sadkowiak, Birgit:
Zeitreihen hydrographischer, chemischer und biologischer Variablen an der Küstenstation Warnemünde (westliche Ostsee)

- Schneider, Bernd; Pohl, Christa:
Spurenmittelkonzentrationen vor der Küste Mecklenburg-Vorpommerns
- 12 (1996) Schinke, Holger:
Zu den Ursachen von Salzwassereintrüben in die Ostsee
- 13 (1996) Meyer-Harms, Bettina:
Ernährungsstrategie calanoider Copepoden in zwei unterschiedlich trophierten Seegebieten der Ostsee (Pommernbucht, Gotlandsee)
- 14 (1996) Reckermann, Marcus:
Ultraphytoplankton and protozoan communities and their interactions in different marine pelagic ecosystems (Arabian Sea and Baltic Sea)
- 15 (1996) Kerstan, Eberhard:
Untersuchung der Verteilungsmuster von Kohlenhydraten in der Ostsee unter Berücksichtigung produktionsbiologischer Meßgrößen
- 16 (1996) Nehring, Dietwart; Matthäus, Wolfgang; Lass, Hans Ulrich; Nausch, Günther; Nagel, Klaus:
Hydrographisch-chemische Zustandseinschätzung der Ostsee 1995
- 17 (1996) Brosin, Hans-Jürgen:
Zur Geschichte der Meeresforschung in der DDR
- 18 (1996) Kube, Jan:
The ecology of macrozoobenthos and sea ducks in the Pomeranian Bay
- 19 (1996) Hagen, Eberhard (Editor):
GOBEX - Summary Report
- 20 (1996) Harms, Andreas:
Die bodennahe Trübezone der Mecklenburger Bucht unter besonderer Betrachtung der Stoffdynamik bei Schwermetallen
- 21 (1997) Zülicke, Christoph; Hagen, Eberhard:
GOBEX Report - Hydrographic Data at IOW
- 22 (1997) Lindow, Helma:
Experimentelle Simulationen windangeregter dynamischer Muster in hochauflösenden numerischen Modellen
- 23 (1997) Thomas, Helmuth:
Anorganischer Kohlenstoff im Oberflächenwasser der Ostsee
- 24 (1997) Matthäus, Wolfgang; Nehring, Dietwart; Lass, Hans Ulrich; Nausch, Günther; Nagel, Klaus; Siegel, Herbert:
Hydrographisch-chemische Zustandseinschätzung der Ostsee 1996
- 25 (1997) v. Bodungen, Bodo; Hentzsch, Barbara (Herausgeber):
Neue Forschungslandschaften und Perspektiven der Meeresforschung - Reden und Vorträge zum Festakt und Symposium am 3. März 1997.
- 26 (1997) Lakaschus, Sönke:
Konzentrationen und Depositionen atmosphärischer Spurenmittel an der Küstenstation Arkona
- 27 (1997) Löffler, Annekatrin:
Die Bedeutung von Partikeln für die Spurenmittelverteilung in der Ostsee, insbesondere unter dem Einfluß sich ändernder Redoxbedingungen in den zentralen Tiefenbecken
- 28 (1998) Leipe, Thomas; Eidam, Jürgen; Lampe, Reinhard; Meyer, Hinrich; Neumann, Thomas; Osadczyk, Andrzej; Janke, Wolfgang; Puff, Thomas; Blanz, Thomas; Gingele, Franz Xaver; Dannenberger, Dirk; Witt, Gesine:
Das Oderhaff. Beiträge zur Rekonstruktion der holozänen geologischen Entwicklung und anthropogenen Beeinflussung des Oder-Ästuars.

- 29 (1998) Matthäus, Wolfgang; Nausch, Günther; Lass, Hans Ulrich; Nagel, Klaus; Siegel, Herbert:
Hydrographisch-chemische Zustandseinschätzung der Ostsee 1997
- 30 (1998) Fennel, Katja:
Ein gekoppeltes, dreidimensionales Modell der Nährstoff- und Planktondynamik für die westliche Ostsee
- 31 (1998) Lemke, Wolfram:
Sedimentation und paläogeographische Entwicklung im westlichen Ostseeraum (Mecklenburger Bucht bis Arkonabecken) vom Ende der Weichselvereisung bis zur Litorinatransgression
- 32 (1998) Wasmund, Norbert; Alheit, Jürgen; Pollehne, Falk; Siegel, Herbert; Zettler, Michael L.:
Ergebnisse des Biologischen Monitorings der Ostsee im Jahre 1997 im Vergleich mit bisherigen Untersuchungen
- 33 (1998) Mohrholz, Volker:
Transport- und Vermischungsprozesse in der Pommerschen Bucht
- 34 (1998) Emeis, Kay-Christian; Struck, Ulrich (Editors):
Gotland Basin Experiment (GOBEX) - Status Report on Investigations concerning Benthic Processes, Sediment Formation and Accumulation
- 35 (1999) Matthäus, Wolfgang; Nausch, Günther; Lass, Hans Ulrich; Nagel, Klaus; Siegel, Herbert:
Hydrographisch-chemische Zustandseinschätzung der Ostsee 1998
- 36 (1999) Schernewski, Gerald:
Der Stoffhaushalt von Seen: Bedeutung zeitlicher Variabilität und räumlicher Heterogenität von Prozessen sowie des Betrachtungsmaßstabs - eine Analyse am Beispiel eines eutrophen, geschichteten Sees im Einzugsgebiet der Ostsee (Belauer See, Schleswig-Holstein)