

UFZ-Bericht

UFZ-Bericht • UFZ-Bericht • UFZ-Bericht • UFZ-Bericht

UFZ - Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle GmbH

Nr. 9/1997

Dissertation

**Untersuchungen in Enclosures
und im Freiwasser des Arendsees
(Altmark): Mikrobielles Nahrungs-
netz, Zoo- und Phytoplankton in
einem cyanophyceen-dominierten
eutrophen See**

Jörg Tittel

ISSN 0948-9452

UNTERSUCHUNGEN IN ENCLOSURES UND IM FREIWASSER DES ARENDSEES
(ALTMARK): MIKROBIELLES NAHRUNGSNETZ, ZOO- UND PHYTOPLANKTON
IN EINEM CYANOPHYCEEN-DOMINIERTEN EUTROPHEN SEE

D i s s e r t a t i o n

zur Erlangung des akademischen Grades
doctor rerum naturalium

eingereicht am 8. Januar 1997

an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät I
Institut für Biologie
der Humboldt-Universität zu Berlin

von Dipl. Biol. Jörg Tittel
geb. am: 3.6.1964 in: Magdeburg

Präsident der Humboldt-Universität zu Berlin
Prof. Dr. H. Meyer

Dekanin der Fakultät
Prof. Dr. Bonacic-Koutecky

Gutachter: 1. Herr Prof. Dr. habil. W. Geller
2. Herr Prof. Dr. habil. C. Steinberg
3. Frau PD Dr. habil. U. Gaedke

Tag der mündlichen Prüfung: 06.05.1997

Im Verlauf des Jahres 1994 wurde das Pelagial des Arendsees vom 10.1. - 19.12. wöchentlich untersucht. Die Bestimmung der Plankton-Biomasse erfolgte aus Mischproben des Epilimnions (24.5. - 14.11.) bzw. der Schicht von 0 - 15 m. Innerhalb der autotrophen Organismen dominierten Cyanophyceen (Mittel 71%; 19 - 92% der Biomasse). Das autotrophe Picoplankton war von untergeordneter Bedeutung (maximal 4%). Die Biomasse des Zooplanktons wurde durch Copepoden bestimmt. Der Anteil der Cladoceren belief sich auf 9% (maximal 31%). Protozoen trugen 29% zur Zooplankton-Biomasse bei. Im Winter, Spätsommer und Herbst erreichten sie relative Biomassen von etwa 30 - 40%.

Von März bis Dezember wurden 7 Enclosure-Experimente mit ausfiltriertem Zooplankton (55 µm Maschenweite) durchgeführt. Ein Anstieg der autotrophen Biomasse im filtrierten Enclosure gegenüber der Kontrolle war auch bei höheren Unterschieden der Crustaceen-Biomasse nicht feststellbar. In einem weiteren Experiment führte die Anreicherung des Crustaceen-Planktons (vor allem Cyclopiden) nicht zu einer Veränderung des eukaryotischen Phytoplanktons und der Cyanophyceen, aus der ein höherer Grazing-Einfluß ableitbar war. Weiterhin wurden von März bis November 13 Grazing-Experimente *in situ* unter Verwendung fluoreszenzmarkierter Algen (FLA) und natürlichen Bakterioplanktons (FLB) durchgeführt. Gemessen am *standing stock* wurden täglich 4 - 59% der Nanoplankton-Algen (Basis *Chlamydomonas*) ingestiert. Grazing-Maxima wurden am 24.5. (ca. 50% d⁻¹) vor allem durch Ciliaten und am 8.8. (59% d⁻¹) durch Daphnien und Copepoden festgestellt. Nimmt man an, daß Großalgen (*Oscillatoria*, *Anabaena*) nicht aufgenommen wurden, betragen die Grazing-Verluste des gesamten Phytoplanktons (Biomasse) weniger als 5% pro Tag. Nur Anfang August führte das Grazing von Daphnien und Copepoden zu Verlusten von 33% des in dieser Zeit vornehmlich aus Grünalgen bestehenden Phytoplanktons.

Die Ergebnisse der Planktonuntersuchungen am Arendsee unterstützen die Hypothese, nach der unter hocheutrophen Bedingungen ein Grazernetz aus Protozoen, Rotatorien und Copepoden an Bedeutung gewinnt. Ursache ist ein im Vergleich zu mesotrophen Bedingungen verminderter *top-down*-Einfluß durch große Cladoceren, da diese durch steigende Filamentkonzentrationen oder hohen planktivoren Fraßdruck inhibiert werden. Die Einbeziehung weiterer veröffentlichter Untersuchungen führte zur Vermutung, daß diese strukturellen Verschiebungen typisch für geschichtete, nicht aber für polymiktische Seen sind.

Die Enclosure-Versuche mit ausfiltriertem Zooplankton verdeutlichten, daß während der sommerlichen Stagnation die Recycling-Aktivität des *microbial web* von wesentlicher Bedeutung für die Biomasse und Struktur des autotrophen Planktons war. Mit fortschreitender Dauer der Experimente war im unbehandelten Enclosure eine positive Entwicklung der Cyanophyceen (*Oscillatoria* und *Anabaena*) im Vergleich zum filtrierten Enclosure zu beobachten. Im letzteren erreichte das APP Anteile von bis zu 50% der autotrophen Biomasse. Geringere Biomassen der HNF, höhere N- und P-Anteile in der Bakterienfraktion sowie die Reaktion der Autotrophen auf die Zugabe von N und P im filtrierten Enclosure führten zur Vermutung, daß das Recycling von Bakterienphosphor durch Flagellaten die Entwicklung der Cyanophyceen stimulierte.

Das normalisierte Plankton-Größenspektrum des Arendsees wies einen Anstieg von -0,95 und ein Bestimmtheitsmaß (R²) von 0,96 im Bereich von 0,31 - 635 µm ESD auf. Das SHELDON-Spektrum zeigte Maxima in den Größenbereichen des klassischen Phytoplanktons (Cyanophyceen) sowie des Zooplanktons (Copepoden) und der Bakterien. Im Zeitraum der *Daphnia*-Entwicklung (11.7. - 8.8.) war der Anstieg des Spektrums deutlich positiver (-0,87). Dies ist Ausdruck der höheren Effizienz des Stofftransports von kleineren zu größeren Organismen in einem durch große Filtrierer dominierten System im Vergleich zu einem durch selektive Grazer (*microbial-web*) dominierten System.

Auffälligste Besonderheiten der Planktonentwicklung waren der initiale Aufbau einer hohen *Oscillatoria*-Biomasse im Frühjahr. Der Vergleich zu anderen Seen offenbart, daß dies keine trophiespezifischen Erscheinungen sind. Wahrscheinlich resultiert aus dem intensiven Besatz der Kleinen Maräne (*Coregonus albula*) bereits im Frühjahr ein hoher planktivorer Fraßdruck, der das Aufkommen von Daphnien zu einem Zeitpunkt unterdrückt, an dem eine Kontrolle der noch in geringeren Dichten vorhandenen Cyanophyceen möglich ist.

Danksagung

Herrn Professor Dr. W. Geller danke ich für die Übernahme der Betreuung und sein stetiges Interesse am Fortgang der Arbeit.

Für die gute Zusammenarbeit möchte ich mich bei Herrn Dr. H. Rönicke, Frau B. Zippel, Herrn S. Frimel, Herrn M. Beyer und allen anderen am Arendsee arbeitenden Kollegen herzlich bedanken. Die gesamte Feldarbeit konnte ich gemeinsam mit Barbara Zippel durchführen. Ich danke ihr für die ständige Diskussions- und Hilfsbereitschaft.

Für die umfangreiche Unterstützung bei der Zählung von Planktonproben bedanke ich mich bei Frau U. Link, Frau D. Mätzold, Frau E. Ruschak und Frau B. Zippel. Danken möchte ich auch Frau Dr. G. Packroff für die Bestimmung von Ciliaten.

Mitarbeiterinnen der Lysimeterstation Falkenberg und der Abteilung Gewässerchemie des Instituts in Magdeburg übernahmen bereitwillig die Analyse von Nährstoffproben in nicht geringem Umfang. Herr U. Martens und Herr G. Röhr vom Technikum der GKSS in Geesthacht ermöglichten mit ingenieurtechnischem Können und Hilfe vor Ort den Einsatz von Enclosures und speziell angefertigten Geräten. Allen sei herzlich gedankt.

Herrn Dr. B. Karrasch, Frau Dr. G. Packroff, Herrn Dr. H. Rönicke, Herrn Dr. M. Schimmele und Frau B. Zippel danke ich für hilfreiche Anmerkungen zum Manuskript.

Herrn Professor Dr. H. Klapper danke ich für die Möglichkeit, im Restaurierungsvorhaben "Seekreideaufspülung Arendsee" mitarbeiten und materielle Unterstützung aus dem vom BMBF geförderten Projekt (02-WA-9545/3) in Anspruch nehmen zu dürfen.

Abkürzungsverzeichnis

ANF	autotrophe Nanoflagellaten von 2 - 5 μm Größe
ANP	einzellige (eukaryotische) Algen von 2 - 5 μm Größe
APP	Autotrophes Picoplankton (EAP und PCY)
C	organischer Kohlenstoff
Chl	Chlorophyll <i>a</i> + Phaeopigmente
DIN	gelöster anorganischer Stickstoff (<i>dissolved inorganic nitrogen</i>)
DIP	gelöster anorganischer Phosphor (<i>dissolved inorganic phosphorus</i>)
DN	gelöster Gesamt-Stickstoff (<i>dissolved nitrogen</i>)
DOC	gelöster organischer Kohlenstoff (<i>dissolved organic carbon</i>)
DP	gelöster Gesamt-Phosphor (<i>dissolved phosphorus</i>)
e	eutroph
EAP	eukaryotisches autotrophes Picoplankton
ESD	Durchmesser einer Kugel gleichen Volumens (<i>equivalent spherical diameter</i>)
FW	Frischgewicht (<i>fresh weight</i>)
HNF	heterotrophe Nanoflagellaten (einschließlich Picoflagellaten)
h	hypertroph
I	Lichtintensität (PAR-Licht)
I_0^*	Lichtintensität unmittelbar unter der Wasseroberfläche (" <i>subsurface</i> "-Lichtintensität)
Indiv.	Individuen
k_s	Halbsättigungskonzentration (Substratkonzentration bei $\mu_{\text{max}}/2$)
L.	<i>lake</i>
LHF	große heterotrophe Flagellaten ($\geq 15 \mu\text{m}$, <i>large heterotrophic flagellates</i>)
m	mesotroph
ML	<i>microbial loop</i>
n	Anzahl der Proben bzw. Untersuchungen
NCY	einzellige Cyanobakterien von 2 - 5 μm Größe
o	oligotroph
p	Fehlerwahrscheinlichkeit
PCY	Picocyanobakterien
POC	partikulärer organischer Kohlenstoff (<i>particulate organic carbon</i>)
r	Korrelationskoeffizient
R^2	Bestimmtheitsmaß
s	Anstieg (<i>slope</i>)
TP	Gesamt-Phosphor (<i>total phosphorus</i>)
v	Temperatur [$^{\circ}\text{C}$]
z_{eu}	euphotische Tiefe (Tiefe bis zu einer Lichtintensität von 1% I_0^*)
z_m	mittlere Tiefe
μ_{max}	maximale Wachstumsrate

1.	EINLEITUNG.....	1
2.	DIE UNTERSUCHUNGSOBJEKTE.....	4
2.1.	Der Arendsee.....	4
2.2.	Norddeutsche Seen.....	5
3.	METHODEN.....	6
3.1.	Probenahme im Pelagial.....	6
3.2.	Analyse der wasserchemischen Parameter.....	6
3.3.	Bestimmung der Dichte und Biomasse des Planktons.....	9
3.4.	Enclosure-Versuche.....	11
3.5.	Grazing-Experimente.....	11
3.6.	Verdünnungsreihen.....	14
3.7.	Untersuchung ausgewählter norddeutscher Seen.....	15
3.8.	Biomasse-Größenspektren und Statistik.....	15
3.9.	Diskussion methodischer Probleme.....	16
4.	ERGEBNISSE.....	22
4.1.	Planktodynamik im Epilimnion in Abhängigkeit von abiotischen und biotischen Faktoren.....	22
4.1.1.	Physikalische Parameter.....	22
4.1.2.	Gelöste Nährstoffe.....	24
4.1.3.	Seston.....	27
4.1.4.	Zusammensetzung des Planktons.....	30
4.1.5.	Saisonale Planktonentwicklung.....	32
4.1.6.	Vertikalverteilung des Crustaceen-Planktons.....	37
4.2.	Plankton-Größenverteilung des Arendsees.....	38
4.3.	Kurzzeit-Experimente.....	41
4.3.1.	Grazing.....	41
4.3.1.1.	Grazerspezifische Ingestion.....	41
4.3.1.2.	Ingestion von Bakterio- und Phytoplankton im Verhältnis zum <i>standing stock</i>	42
4.3.2.	Verdünnungsexperimente.....	46
4.4.	Experimente in Enclosures.....	47
4.4.1.	Zugabe von Phosphor und Stickstoff.....	47
4.4.2.	Entfernung von Rotatorien und Crustaceen.....	48
4.4.3.	Anreicherung von Mesoplankton.....	54
4.5.	Plankton-Größenverteilung in einmalig untersuchten norddeutschen Seen.....	56

5.	DISKUSSION.....	60
5.1.	Die Planktonentwicklung im Arendsee zwischen <i>bottom-up</i> -Limitation und <i>top-down</i> -Kontrolle.....	60
5.1.1.	Autotrophes Picoplankton.....	60
5.1.2.	Phytoplankton.....	62
5.1.3.	Bakterien.....	67
5.1.4.	Zooplankton.....	69
5.2.	Die Planktongemeinschaft des Arendsees, Unterschiede und Gemeinsamkeiten zum Plankton anderer Seen.....	76
5.2.1.	Saisonale Planktonsukzession.....	76
5.2.2.	Grazing.....	80
5.2.3.	Recycling.....	84
5.2.4.	Hoher Maränenbestand und Blaualgen-Blüten, ein zufälliges Aufeinandertreffen?.....	85
5.3.	Steigt die Bedeutung des <i>microbial web</i> mit der Trophie? Hypothesen und Beispiele.....	86
5.3.1.	Mikrobielles Nahrungsnetz oder <i>Daphnia</i> -System.....	87
5.3.2.	Cyanophyceen-Blüten als potentielle Ressource für das <i>microbial web</i> im Epilimnion.....	93
5.4.	Zusammenhänge von Struktur und Größenverteilung des Planktons.....	95
6.	ZUSAMMENFASSUNG.....	101

LITERATUR

1. EINLEITUNG

In den Untersuchungen zur Ökologie des Planktons von Seen der vergangenen fünfzehn Jahre spielte die Erkenntnis der überragenden Bedeutung von Mikroorganismen eine entscheidende Rolle. Die Theorie des *microbial loop* (AZAM et al., 1983) löste einen Forschungsimpuls aus, der sich vor allem auf Fragen nach der Funktion des *microbial loop* konzentrierte. Es überrascht, daß relativ wenig über seine Bedeutung unter verschiedenen trophischen Bedingungen, insbesondere in hocheutrophen Seen, bekannt ist (WEISSE und STOCKNER, 1993). Die Untersuchungen zur Biomanipulation, naturgemäß eher in eutrophen Seen angesiedelt, konzentrierten sich vor allem auf Elemente der klassischen Nahrungskette. Sofern der *microbial loop* im Nahrungsnetz von Seen höherer Trophie untersucht wurde, handelte es sich meist um polymiktische Seen (RIEMANN und SØNDERGAARD, 1986; ARNDT und NIXDORF, 1993). Für einen rein trophieabhängigen Vergleich ist dies nicht unproblematisch, da sich ungeschichtete Seen in einer Reihe von physikalisch-chemischen und planktologischen Merkmalen von geschichteten Seen unterscheiden (JENSEN et al., 1994). Es existieren derzeit nur wenige Beispiele eutropher geschichteter Seen, in denen alle wichtigen planktischen Gruppen einschließlich der des *microbial web* untersucht wurden (Lake Mendota, BROCK, 1985; Plußsee, OVERBECK und CHRÓST, 1994). Ungeachtet dieses Defizits beschäftigen sich eine Reihe von Hypothesen mit der grundlegenden Frage nach der Bedeutung des *microbial loop* in eutrophen Seen. Sie sagen unterschiedliche Verschiebungen der Planktonstruktur mit steigender Trophie voraus.

Der Arendsee bietet verschiedene Eigenschaften, die ihn in dieser Hinsicht als ein interessantes Forschungsgewässer erscheinen lassen: Er ist hoch eutroph, hat eine übersichtliche Morphometrie, eine hohe Verweilzeit und bildet eine stabile sommerliche Schichtung aus. Von Bedeutung für den Vergleich bestehender Hypothesen sind die Dominanz großer koloniebildender Cyanophyceen (RÖNICKE, 1986) und der hohe planktivore Fraßdruck, der aus dem intensiven Besatz der Kleinen Maräne (*Coregonus albula*) resultiert (SCHULTZ, 1992).

Nach AZAM et al. (1983) sind für die Funktion des *microbial loop* folgende Elemente notwendig: Verwertbare Verbindungen von gelöstem organischem Kohlenstoff, osmotrophe heterotrophe Bakterien und phagotrophe Grazer (Flagellaten). Ciliaten werden in den *loop* als Verbindungsglied zu höheren trophischen Ebenen einbezogen. Kernpunkt ist, daß Bakterien den aufgenommenen organischen Kohlenstoff nicht vollständig remineralisieren. Durch das Grazing der Bakterien wird eine wiederholte Einschleusung des fixierten Kohlenstoffs in das Nahrungsnetz möglich. Theoretisch kann deshalb die Sekundärproduktion höher werden als die gesamte Primärproduktion (STRAYER, 1988).

In der Literatur fanden sich verschiedene Hypothesen, die die Bedeutung des *microbial loop* (ML) in Systemen unterschiedlicher Trophie vorhersagen:

- I: Die Bakterienproduktion ist system- und trophieübergreifend signifikant mit der Primärproduktion (unabhängige Variable) verbunden. Mit steigender Primärproduktion nimmt jedoch die Bakterienproduktion nicht im selben Maße zu. Demnach wird bei höherer Trophie ein geringerer Teil der Primärproduktion durch den ML geschleust (WEISSE, 1991a; SIMON et al., 1992 jeweils mit Bezug auf COLE et al., 1988)
- II: In oligotrophen Systemen dominieren kleine autotrophe Organismen (vor allem Picocyanobakterien), die nur geringen Sedimentationsverlusten unterliegen. Auf der Basis schnell rezyklierter

Nährstoffe realisieren sie hohe Produktionsraten. Unter nährstoffreichen Bedingungen führen anhaltende allochthone Einträge zu einer Verschiebung der Dominanz zugunsten größerer eukaryotischer Algen. Das ist mit hohen Sedimentationsverlusten verbunden. Im Gegensatz zum oligotrophen Milieu überwiegt "neue" gegenüber "regenerierter" Produktion. Mit steigender Trophie sinkt der Anteil der Produktion des Picoplanktons (APP + heterotrophe Bakterien) an der gesamten auto- und heterotrophen Produktion (*measure of microbial strength*, MOMS; PORTER et al., 1988). Der Wechsel zugunsten größerer eukaryotischer Algen erhöht die Bedeutung der klassischen Nahrungskette (AZAM et al., 1990; WEISSE, 1991a).

- III: Unter meso- bis eutrophen Bedingungen unterliegen Elemente des ML einem hohen Grazing durch Daphnien (insbesondere heterotrophe Flagellaten und Ciliaten). Planktonorganismen aus einem breiten Größenspektrum werden in der einfach strukturierten klassischen Nahrungskette direkt durch große Filtrierer konsumiert (*Daphnia*-System). Steigender Fraßdruck durch Fische, das Aufkommen toxischer und filamentöser Cyanophyceen oder unvorteilhafte physikalische Bedingungen (Resuspension von Abioseston in Flachgewässern) im hocheutrophen und hypertrophen Milieu verschieben die Dominanzverhältnisse zugunsten von kleinen Cladoceren, Copepoden und Rotatorien. Da es sich um weniger effiziente Grazer handelt, erlangt der ML am oberen Ende der Trophieskala erneut an Bedeutung (PACE und ORCUTT, 1981; BOSSELMANN und RIEMANN, 1986; RIEMANN und CHRISTOFFERSEN, 1993; WEISSE und STOCKNER, 1993; JÜRGENS, 1994; MATHES und ARNDT, 1994).
- IV: Mit zunehmender Trophie kommt es zum verstärkten Auftreten von Netz(phyto)plankton, das nicht direkt durch Grazing in der klassischen Nahrungskette umgesetzt werden kann. Nach der Lysis des Pflanzenmaterials entstehen hohe Mengen gelöster organischer Substrate, die durch Bakterien verwertet werden (NAUWERCK, 1963; GLIWICZ, 1969; HILLBRICHT-ILKOWSKA, 1977; PAERL, 1988; STRAŠKRABOVÁ et al., 1994). Bakterien sind Ausgangspunkt eines "*detritus food chain*", das aus Mikrograzern besteht (Protozoen, Rotatorien und kleine Cladoceren) und in Gewässern höherer Trophie dominiert (GLIWICZ, 1969; HILLBRICHT-ILKOWSKA, 1977).

Die Hypothesen I und II prognostizieren eine Verminderung, Hypothese IV (H-IV) eine Erhöhung der Rolle des ML mit steigender Trophie, während H-III von einer Dominanz des ML in oligotrophen und hocheutrophen bzw. hypertrophen Seen ausgeht. Bis auf H-III werden *bottom up*-Faktoren zur Begründung herangezogen. Nur die Hypothesen I und IV werden auf *Prozesse* zurückgeführt, die den oben beschriebenen Kern der Theorie des ML einschließen (Bakterienproduktion auf der Basis gelöster organischer Substrate aus der Photosynthese). Dabei scheinen beide Hypothesen (I und IV) in direktem Gegensatz zu stehen. Demgegenüber basieren H-II und H-III auf der quantitativen Veränderung von *Komponenten* des ML (Protozoen, Bakterien, APP). Diese Komponenten müssen jedoch nicht ausschließlich oder überwiegend die Funktion des Recyclings von DOC (also eine Funktion des ML im strengen Sinn) ausführen. Das betrifft z. B. Protozoen, die Phytoplankton konsumieren. In der Konsequenz führen die Hypothesen I und IV bzw. II und III zu entgegengesetzten Ergebnissen, das Zutreffen von H-I oder H-IV schließt aber nicht die Richtigkeit von H-II oder H-III aus.

In der überwiegenden Mehrzahl der Untersuchungen werden Bakterien, Picocyanobakterien, eukaryotisches autotrophes Picoplankton und Protozoen strukturell dem ML zugeordnet. Heterotrophe Flagel-

laten werden allgemein als Hauptkonsumenten der Bakterien angesehen (GÜDE, 1986). Die gedankliche Schlußfolgerung, daß heterotrophe Flagellaten vor allem bacterivor sind, liegt dann nahe, trifft jedoch nicht unbedingt zu. In den meisten Fällen sind Flagellaten über 5 µm Größe zwar weniger häufig, ihr Anteil an der Biomasse ist aber dennoch beträchtlich. Diese größeren Flagellaten können in manchen Situationen die wichtigste algivore Gruppe darstellen (ARNDT und MATHES, 1991; SHERR und SHERR, 1992) und unterscheiden sich dann in ihrer Funktion nicht von herbivoren Metazoen der klassischen Nahrungskette. Das autotrophe Picoplankton wird als Nahrungsbasis für heterotrophe Flagellaten ebenfalls als Bestandteil des ML angesehen (HAGSTRÖM et al., 1988; STOCKNER, 1988). Es erfüllt aber im System keine andere Funktion als etwas größere autotrophe Organismen (klassische Nahrungskette).

Aus dem Gesagten erwächst die Notwendigkeit, eine begriffliche Abgrenzung zu finden, da beide Gruppen (H-I, H-IV bzw. H-II, H-III) den Begriff *microbial loop* auf einer unterschiedlichen Basis definieren. Zur Untersuchung der Hypothesen II und III wird die Bedeutung des Protozooplanktons innerhalb des gesamten Zooplankton (Biomasse, Grazing) als Kriterium angenommen. Die Hypothese III unterscheidet jedoch nicht zwischen Protozoen (*microbial loop*) auf der einen und Metazoen (klassische Nahrungskette) auf der anderen Seite. Sie sagt voraus, daß Rotatorien und kleine Cladoceren (*Bosmina*, *Chydorus*) in hocheutrophen Seen an die Stelle von Daphnien treten und gemeinsam mit Protozoen ein kompliziertes Nahrungsnetz bilden. Die Anteile des Protozooplanktons können aber dennoch als Maß für die Ausbildung eines solchen komplexen Nahrungsnetzes gelten, da Protozoen in einem *Daphnia*-dominierten System dem strengsten Antagonismus unterliegen. Im Unterschied dazu wird der Begriff *microbial loop* zur Untersuchung der Hypothesen I und IV im engen Sinn der Wiedereinschleusung von gelöstem organischen Material in das Nahrungsnetz durch Bakterien und Protozoen verwendet.

Im Herbst des Jahres 1995 wurde am Arendsee (Altmark, Sachsen-Anhalt) eine Seekreideaufspülung durchgeführt. Es handelt sich um ein internes Verfahren zur Gewässerrestaurierung, mit dem natürliches, als Sediment abgelagertes Calcit auf phosphorreiches Weichsediment gespült wurde, um eine Verminderung der Phosphor-Rücklösung zu erreichen. Die Daten für die vorliegende Untersuchung wurden im Verlauf des Jahres 1994 gewonnen. Mit der Arbeit wird der Status der Planktonstruktur vor der Restaurierung als ein wesentliches Kriterium der Gewässerbeschaffenheit erfaßt. Sie ist in ein Untersuchungsprogramm zur Begleitung der Aufspülung eingebunden.

Das Ziel der Arbeit bestand in der Beschreibung des planktischen Nahrungsnetzes eines eutrophen, stabil geschichteten Sees und dem Vergleich der Ergebnisse mit den Voraussagen der teilweise konträren Hypothesen. Begleitende Enclosure- und Grazing-Experimente richteten sich auf die Bedeutung von *bottom-up*- und *top-down*-Faktoren für die Größenstruktur des autotrophen Planktons.

2. DIE UNTERSUCHUNGSOBJEKTE

2.1. Der Arendsee

Der Arendsee liegt im Nordosten Sachsen-Anhalts in einer flachen, und seenarmen Landschaft. Er ist von rundovaler Gestalt. Dem schmalen Litoral folgt eine steile Schar, die in einer Tiefe von 40 bis 45 m in die verhältnismäßig ebene Profundalregion übergeht. Diese besondere "wannenförmige" Morphometrie weist bereits auf seine Entstehung hin. Im Jahre 822 bestimmte ein erster Einsturz wesentlich die heutige Größe und Gestalt des Sees. Ein zweiter Erdfall am Südufer des Sees im Jahre 1685 erweiterte seine Fläche um ca. ein Fünftel (HALBFASS, 1896). Die Senkungen beruhen auf der Subrosion von Steinsalz- und Gipsvorkommen (THORMEIER, 1992). Während die maximale Tiefe des Arendsees von einer Reihe von Seen übertroffen wird, besitzt er mit fast 30 m die größte Durchschnittstiefe aller norddeutschen Seen (Tab. 1; BAUCH, 1953; KLAPPER, 1961). Von limnologischer Bedeutung ist weiterhin die hohe Verweilzeit von 114 Jahren.

Ursprünglich war der See nährstoffarm. ZACHARIAS (1899) beschrieb den Arendsee als Desmidiaeeengewässer und stellte Ähnlichkeiten der Morphometrie und des Phytoplanktons mit Alpenseen heraus. Zumindest bis zum Anfang der zwanziger Jahre trat keine wesentliche Veränderung der Planktonflora ein (BAUCH, 1953). Anhand der nächsten Berichte zu Beginn der fünfziger Jahre wird deutlich, daß eine Eutrophierung stattgefunden hatte. Das Phytoplankton wurde durch Blaualgen (*Oscillatoria*, *Anabaena*) beherrscht (BAUCH, 1953). Jahrzehntelange kommunale Einleitungen und Molkereiabwässer belasteten den See soweit, daß trotz des großen Hypolimnions ein deutlicher Sauerstoffschwund während der sommerlichen Schichtung eintrat. Zu einer vollständigen Aufzehrung kam es jedoch noch nicht (BAUCH, 1953; KLAPPER, 1961). In den Jahren 1967 - 1970 wurden dann O₂-Konzentrationen von $\leq 1 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ in Sedimentnähe gemessen (KLAPPER, 1975).

Im Jahr 1968 wurde nach zweijährigem Betrieb die Freiwasermast von Enten, 1969 die Forellenmast verboten. Seit 1970 werden die Abwässer der Stadt und des Zeltplatzes Arendsee zentral gesammelt und aus dem Einzugsgebiet abgeleitet (KLAPPER, 1975). Zur Senkung der internen Belastung wurde im Jahr 1976 der Betrieb einer Tiefenwasserableitung aufgenommen (KLAPPER, 1976). Aufgrund der hohen Verweilzeit ist der See bis heute hoch eutrophiert. Regelmäßig treten Massenentwicklungen von Cyanophyceen auf (RÖNICKE, 1986), bereits ab 40 m Tiefe stellen sich im Sommer anaerobe Verhältnisse ein. In seinem heutigen Zustand gleicht der Arendsee dem Typus eines tiefen *Oscillatoria*-Sees, für den Beispiele vor allem in eutrophierten Seen der Alpen und Skandinaviens gegeben sind (FAAFENG und NILSEN, 1981).

Tab. 1: Morphometrische und hydrologische Charakterisierung des Arendsees (Pegel 64 cm). Daten aus HALBFASS (1932), BAUCH (1953) und RÖNICKE (1986).

Einzugsgebiet	29,8 km ²
Fläche	5,14 km ²
Länge	3,3 km
Breite	2,1 km
Umfang	8,9 km
Volumen	147 · 10 ⁶ m ³
mittlere Tiefe	29,7 m
maximale Tiefe	49,5 m
mittlere Verweilzeit	114 a
Anteil des Litorals	14%

Unabhängig von Problemen mit der Wasserbeschaffenheit hat der Arendsee mit ca. 500 000 Badegästen pro Saison eine zentrale Bedeutung für den Tourismus der Stadt Arendsee und der umliegenden Region und ist als Erholungsgewässer seit langem überregional bekannt.

2.2. Norddeutsche Seen

Die Mehrzahl der untersuchten norddeutschen Seen (Tab. 18, Abschnitt 4.5.) gehört zur "Mecklenburgischen Seenplatte" und sind glazialen Ursprungs. Bedingt durch ihre Lage im Flachland, ihre Morphometrie und die intensive landwirtschaftliche Nutzung des Einzugsgebietes sind viele Seen eutrophiert (SEGEBARTH et al., 1992). Der Plattensee und der Barleber See sind Steinbruch- bzw. Kiesbagger-Restseen. Es handelt sich in der Mehrheit um limnologisch gut untersuchte Gewässer (RICHTER, 1982; CASPER, 1985; KOSCHEL et al., 1987; RÖNICKE et al., 1995b). Im Haussee wird mit der selektiven Entfernung planktivorer Fische eine Biomanipulation durchgeführt (KASPRZAK et al., 1993).

3. METHODEN

3.1. Probenahme im Pelagial

Vom 10. Januar bis zum 19. Dezember 1994 wurde das Pelagial des Arendsees wöchentlich beprobt. Die Probenahme fand im Nordosten des Sees im Schramper Eck an einem Verankerungspunkt in 350 m Uferentfernung und über 49,5 m Tiefe statt. Vom 24.5. bis zum 14.11. wurden mit Hilfe eines zwei Meter langen Rohrschöpfers (Volumen 3,5 l) Mischproben des Epilimnions gewonnen (Tab. 2). Außerhalb dieses Zeitraums wurde ein Limnos-Schöpfer (3,5 l) verwendet und das Wasser von der Oberfläche bis 15 m Tiefe im 2,5-m-Intervall entnommen. Die Ausdehnung des Epilimnions wurde anhand des vertikalen Temperaturverlaufs (WTW Oxi 196, Sonde EOT 196) vor der Probenahme ermittelt. Zur Messung des PAR-Lichtes (400 - 700 nm) wurden zwei sphärische Sensoren (LI-COR SPQA, Anschlußgerät LI-1000) verwendet. Mit einem Sensor wurde die Lichtstrahlung in 1-m-Schritten bis in 10 m Tiefe gemessen, der zweite Sensor verblieb als Referenz kurz unter der Oberfläche.

Tab. 2: Vertikale Ausdehnung der Schicht, welcher Schöpfproben (zur Gewinnung der Mischprobe) entnommen wurden. Tiefe in [m]. Diskussion in Abschnitt 3.9.

Datum	Tiefe								
10.01.	15	21.03.	15	30.05.	9	08.08.	5	17.10.	14
17.01.	15	28.03.	15	06.06.	6	15.08.	5	24.10.	16
24.01.	15	05.04.	15	13.06.	8	22.08.	8	02.11.	16
31.01.	15	11.04.	15	20.06.	7	29.08.	8	07.11.	18
07.02.	15	18.04.	15	27.06.	9	05.09.	8	14.11.	20
14.02.	15	25.04.	15	04.07.	9	12.09.	11	21.11.	15
21.02.	15	02.05.	15	11.07.	10	19.09.	10	28.11.	15
01.03.	15	09.05.	15	18.07.	10	26.09.	12	06.12.	15
07.03.	15	16.05.	15	25.07.	10	04.10.	12	12.12.	15
14.03.	15	24.05.	7	02.08.	12	10.10.	14	19.12.	15

Der Mischprobe wurden Teilmengen zur Analyse der chemischen Parameter und des Planktons (Bakterien, autotrophes Picoplankton, Nano- und Mikrophytoplankton (im weiteren Phytoplankton), Protozoen, Rotatorien und Naupliusstadien der Copepoden entnommen. Das Crustaceen-Plankton wurde durch vertikale Züge mit einem Apstein-Planktonnetz (Maschenweite 150 μm ; Durchmesser der Öffnung des Aufsatzkegels 17 cm; Länge 1,5 m) über die gesamte Wassertiefe beprobt. Im Jahresgang wurden mit wenigen Ausnahmen zwei Netzzüge vorgenommen und gemeinsam aus einer Mischprobe ausgewertet. Alle Netzzüge wurden mit einer Geschwindigkeit von etwa $0,2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ ausgeführt. Bakterien, das autotrophe Picoplankton und Protozoen wurden mit kaltem ungepufferten Glutaraldehyd (Endkonzentration 2%) fixiert. Zur Fixierung des Phytoplanktons wurde Lugol, für Rotatorien und Crustaceen Formol-Zucker (HANEY und HALL, 1973; 4%) verwendet. Bis zur Zählung der Ciliaten wurde die mit Glutaraldehyd behandelte Probe bei 5°C dunkel aufbewahrt.

3.2. Analyse der wasserchemischen Parameter

F i l t r a t i o n . Am Tag der Probenahme wurden vor Ort Schwebstoffe zur Bestimmung der Größen Glühverlust und Glührückstand, partikulärer organischer Kohlenstoff (POC), partikulärer Stickstoff

(PN), partikulärer Phosphor (PP) und Chlorophyll *a* (Chl) über Quarzfaserfilter QF 20 (Schleicher und Schuell) filtriert. Der Unterdruck betrug weniger als 150 hPa. Ein Teil des Filtrats wurde zur späteren Bestimmung des gelösten Gesamt-Phosphors (DP) und des gelösten Gesamt-Stickstoffs (DN) genutzt. Gegenüber konventionell verwendeten Glasfaserfiltern können Quarzfaserfilter bis zu einer Temperatur von 900 °C geglüht werden, woraus sich eine Reihe von Vorteilen ergibt: 1.) Der Glühverlust kann nach Erhitzen auf 550 °C ermittelt werden, wie es für die Bestimmung des organischen Gehaltes von Sedimenten üblich ist. 2.) Durch weiteres Erhitzen auf 900 °C ist eine nähere Charakterisierung des verbleibenden mineralischen Materials möglich (siehe unten). 3.) Die Filter ergeben geringere Blindwerte für die POC-Analyse. 4.) Beim Verbrennen der organischen Substanz während der POC-Analyse kommt es nicht zum Verschmelzen des Filters. Alle verwendeten QF-Filter wurden bei 900 °C vorgeglüht und in (550 °C geglühter) Al-Folie aufbewahrt. Filter zur Abtrennung des partikulären Stickstoffs und Phosphors vom gelösten N und P wurden zusätzlich mit Reinstwasser vorge-spült. Vorversuche mit Seston des Arendsees verschiedener Größenfraktionen zeigten, daß QF 20-Filter ein nahezu gleiches Rückhaltevermögen wie die üblicherweise verwendeten Whatman GF/F besitzen (Tab. 3).

Tab. 3: Chlorophyll-*a*-Gehalte auf verschiedenen Filtern nach Filtration von Wasser aus dem Pelagial des Arendsees. Verwendet wurde unbehandeltes Wasser (a) und das Filtrat nach Filtration durch Nuclepore Polycarbonat-Filter mit 2,0 µm (b) und 0,8 µm (c) Porenweite. Angegeben sind Mittelwerte und Standardabweichungen von 4 Parallelversuchen relativ zum jeweils höchsten Mittelwert, für den der Wert 100 eingesetzt wurde. Die scheinbar geringe Rückhaltung der Nuclepore-Filter von kleinen Partikeln erklärt sich aus der "scharfkantigen" Porenbeschaffenheit der Kernspurmembranfilter, die zu Zellzerstörungen führt. Das Anwachsen der Standardabweichungen mit verminderter Partikelgröße ist auf den gestiegenen Analysenfehler zurückzuführen.

	Nuclepore 0,2 µm	Whatman GF/F	QF 20
a) Gesamtgehalt	100 ± 3,7	100 ± 1,9	96 ± 1,7
b) <2,0 µm	97 ± 4,8	100 ± 4,0	94 ± 2,6
c) <0,8 µm	63 ± 22	100 ± 24	97 ± 14

F r a k t i o n i e r u n g . Die Parameter POC, PN, PP und Chl wurden als Gesamtkonzentrationen im Seston und als Menge in drei Größenklassen des Sestons wöchentlich bestimmt. Dazu wurde jeweils zuvor unbehandeltes Probenwasser entweder durch Planktongaze mit 20 µm oder 200 µm Maschenweite (Hydro Bios) oder durch Polycarbonatfilter mit 2 µm Porenweite (Nuclepore, ≤150 hPa Unterdruck) filtriert. Dem Filtrat wurden Teilproben zur Bestimmung der genannten Parameter entnommen und über QF 20 filtriert. Fehler beim Fraktionierungsvorgang wirkten sich demnach auf die absoluten Konzentrationen in einzelnen Fraktionen, nicht jedoch auf die spezifischen Gehalte (P:C- und N:C-Quotienten) im fraktionierten Material aus (Diskussion in Abschnitt 3.9.). Aus dem Material auf dem Filter wurde dann der "Gehalt <2 µm", "<20 µm" bzw. "<200 µm" bestimmt. Die Gehalte "2 - 20 µm", "20 - 200 µm" und "2 - 200 µm" wurden rechnerisch abgeleitet (Tab. 4). In Analogie zur Plankton-Größenklassifizierung werden die Begriffe Pico-, Nano- und Mikrofraktion des Sestons verwendet. Zur Bestimmung des Glühverlustes wurde jeweils ein Liter Probenwasser filtriert.

Tab. 4: Methodisches Vorgehen bei der fraktionierten Sestonfiltration und Berechnung der Menge in den Fraktionen. Nähere Erläuterungen im Text.

Bezeichnung der Fraktion	Herstellung bzw. Berechnung	filtriertes Volumen
Gesamtgehalt	unbehandelte Probe auf QF 20	250-500 ml
Gehalt <2 µm	Filtrat <2 µm auf QF 20	100-250 ml
Gehalt <20 µm	Filtrat <20 µm auf QF 20	250 ml
Gehalt <200 µm	Filtrat <200 µm auf QF 20	250 ml
Gehalt 2-20 µm	Gehalt <20 µm - Gehalt <2 µm	
Gehalt 20-200 µm	Gehalt <200 µm - Gehalt <20 µm	
Gehalt 2-200 µm	Gehalt <200 µm - Gehalt <2 µm	

A n a l y s e . Die Chlorophyll-*a*-Proben wurden sofort nach der Filtration bei $-22\text{ }^{\circ}\text{C}$ gefroren, alle anderen über Nacht bei $60\text{ }^{\circ}\text{C}$ getrocknet. Den Filtern zur POC-Bestimmung wurde zuvor 1 ml HCl (pH 3) zugesetzt. Der POC-Gehalt wurde bei $1150\text{ }^{\circ}\text{C}$ im TOC-Analysator (Dimatec.100) bestimmt. Das Gerät wurde täglich mit Kalziumkarbonat geeicht. Der Gesamt-Stickstoff (DN, PN) wurde nach Aufschluß (KOROLEFF, 1976) im Autoklaven bei $100\text{ }^{\circ}\text{C}$ und 4 Stunden Dauer mit dem "San Plus Analyzer" (Skalar Analytical) als Nitrat-Stickstoff bestimmt. Bis zum 5.4. wurde der Stickstoffgehalt mit Hilfe eines Küvetten-Schnelltestverfahrens (Lange LCK 338) im Institut für Gewässerforschung Magdeburg (IfGM) bestimmt. Nach einer Umstellung des Verfahrens durch den Hersteller kam es jedoch zu Schwierigkeiten, die zu einem Ausfall der Stickstoff-Analysenergebnisse im Zeitraum vom 11.4. bis 25.4. führten. Die Analyse des organischen Kohlenstoffs und des Stickstoffs wurde durch Mitarbeiterinnen der Abteilung Gewässerchemie des IfGM vorgenommen.

Der Gesamt-Phosphor (DP, PP) wurde nach Kaliumperoxodisulfat-Aufschluß (DIN 38405) durch Mitarbeiterinnen der Forschungsstelle Falkenberg (IfGM) analysiert. Am Beginn der Untersuchungen (bis 7.3.) wurden die Phosphorgehalte im IfGM durch das Küvetten-Schnelltestverfahren Lange LCK 349 bestimmt.

Chlorophyll wurde nach Zugabe von raumtemperiertem Äthanol (90%ig) auf die gefrorenen Filter extrahiert. Die Bestimmung erfolgte fluorometrisch (Turner 10 AU 005, 436/680 nm) nach Eichung mit Chlorophyll-*a*-Standard (Sigma 5753). Eine Korrektur für Phaeopigmente wurde nicht vorgenommen. Es handelt sich um eine schnelle und sehr empfindliche Methode, die reproduzierbare Ergebnisse liefert (WELSCHMAYER, 1994).

Der Glühverlust wurde durch Wägen des bei $105\text{ }^{\circ}\text{C}$ getrockneten und bei $550\text{ }^{\circ}\text{C}$ geglühten Filters bestimmt. Es wurde eine Waage (Sartorius KB BA 100) mit einer Ablesegenauigkeit von $10\text{ }\mu\text{g}$ verwendet. Der Glührückstand entsprach der Masse des filtrierten Materials nach Glühen bei $900\text{ }^{\circ}\text{C}$. Die Gewichts-differenz des Filters nach Erhöhung der Temperatur von $550\text{ }^{\circ}\text{C}$ auf $900\text{ }^{\circ}\text{C}$ (im weiteren vereinfacht als mineralischer Glühverlust bezeichnet) ist ein Maß für den Karbonatgehalt des filtrierten Materials. Zwar zeigt auch organisches Seston einen Gewichtsverlust von etwa 6% gemessen am Ausgangstrockengewicht, der Gewichtsverlust von Kalziumkarbonat ist jedoch deutlich höher (ca. 38%) nach Anstieg der Temperatur von $550\text{ }^{\circ}\text{C}$ auf $900\text{ }^{\circ}\text{C}$ (HENSCHEL, 1995). Sprunghafte Erhöhungen des Anteils dieser Gewichtsfraction sind deshalb ein Hinweis auf kalzitreiches Material.

3.3. Bestimmung der Dichte und Biomasse des Planktons

In dieser Arbeit wird der Einteilung des Planktons in Größengruppen durch SIEBURTH et al. (1978) gefolgt, wobei das Kriterium die größte Ausdehnung des Organismus war (Vorsilbe Pico- 0,2-2 µm; Nano- 2-20 µm; Micro- 20-200 µm; Meso- 200-2000 µm).

Bakterien, das autotrophe Picoplankton sowie auto- und heterotrophe Flagellaten wurden auf schwarzen Nuclepore-Filtern (0,2 µm) bei 1000facher Vergrößerung mit dem Epifluoreszenzmikroskop gezählt und vermessen. Die Bearbeitung dieser Gruppen wurde durch Frau B. Zippel vorgenommen. Am Tag der Probenahme oder am folgenden Tag erfolgte die Filtration (Unterdruck <150 hPa). Die Filter wurden bei -22 °C aufbewahrt und in den folgenden Monaten mikroskopisch ausgewertet. Die Zählung der Bakterien erfolgte nach Färbung mit Acridin-Orange (HOBBIE et al., 1977), die des eukaryotischen autotrophen Picoplanktons (EAP), der heterotrophen Pico- und Nanoflagellaten (vereinfacht HNF), der kleinen autotrophen Nanoflagellaten (im Größenbereich von 2 – 5 µm; ANF) als auch *Chlorella*-ähnlicher Algen (2 - 5 µm; ANP) nach Färbung mit Proflavin (HAAS, 1982) unter Blauanregung. Picocyanobakterien (PCY) und größere einzellige Cyanobakterien (2 – 5 µm; NCY) wurden ungefärbt bei Grünanregung gezählt und von eukaryotischen Picoalgen nach Wechsel zu Blauanregung unterschieden (SØNDERGAARD, 1990). Für jeden Untersuchungstag wurden etwa 200 Bakterien, HNF und ANF gezählt und jeweils 50 Zellen in zwei Dimensionen vermessen ("New Porton Grid G 12"; Graticules, Kent, GB; BRATBAK, 1985). Die übrigen Gruppen (PCY, NCY, EAP und ANP) wurden entsprechend der Häufigkeit ihres Auftretens mit maximal 200 gezählten bzw. 50 vermessenen Individuen je Gruppe berücksichtigt. Das Volumen (V) wurde als Rotationsellipsoid nach der Beziehung

$$V = (\pi/6) \cdot \text{Länge} \cdot \text{Breite}^2 \quad (1)$$

berechnet. Mit dem Umkehrmikroskop wurden Ciliaten (400fache Vergrößerung), Rotatorien und Nauplien (200fach) und Crustaceen (64fach) in Verbindung mit einem interaktiven Bildanalyse-System (SIS, Münster) gezählt und vermessen. Rotatorien und Nauplien wurden zuvor auf 40-µm-Stahlgaze angereichert. Die Volumenberechnung der Ciliaten geschah nach der Gleichung (1). Für Rotatorien des Arendsees wurden Standardvolumina ermittelt (Tab. 5).

Tab. 5: Volumina von Rotatorien (µm³ je Individuum) des Epilimnions bzw. der oberen Wasserschicht des Arendsees, berechnet nach RUTTNER-KOLISKO (1977) und die zugehörige mittlere Wassertemperatur dieser Schicht.

	Mittel gerundet	16.5.94 10.2 °C	18.7.94 19.3 °C	15.8.94 18,6 °C	17.10.94 11,3 °C	19.12.94 6,0 °C
<i>Keratella quadrata</i>	397000	455190		324280	415580	394850
<i>K. c. f. tecta</i> (≤11 °C)	29000				26510	31960
<i>K. c. f. tecta</i> (>18 °C)	13000		13400	12820		
<i>Filinia longiseta</i>	278000			281590		273750
<i>Kellicottia longispina</i>	65000			67070		62990
<i>Trichocerca similis</i>	152000			157230	147260	
<i>Synchaeta</i> spp.	59000			58860		
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	466000			447530	485430	

Die Art *Keratella cochlearis* zeigte eine negative Abhängigkeit des Körpervolumens von der Temperatur in den oberen 5 m unter der Wasseroberfläche (entsprechend dem Schwerpunkt ihrer vertikalen Verteilung; v in °C; *K. c. f. tecta* in Tab. 5):

$$V = 3,99 \cdot v^3 - 219 \cdot v^2 - 455 \cdot v + 8750 \quad [\mu\text{m}^3] \quad r = 0,85 \quad (2)$$

Die Biomasse des Phytoplanktons wurde nach Zählung im Umkehrmikroskop bei 400facher Vergrößerung und unter Verwendung Arendsee-spezifischer Standardvolumina ermittelt (RÖNICKE, 1986). Frau D. Mätzold übernahm freundlicherweise die Bearbeitung der Phytoplankton-Proben. Um eine doppelte Erfassung der häufig vorhandenen *Chlorella*- und *Chlamydomonas*-Individuen durch die Phytoplankton- und Epifluoreszenz-Zählung (ANP und ANF) zu vermeiden, wurden zu mehreren Zeitpunkten je 80 - 100 Zellen beider Gattungen bei 1000facher Vergrößerung vermessen. Entsprechend der Obergrenze der im Epifluoreszenzmikroskop untersuchten autotrophen Organismen (5,5 μm) wurde der Anteil der Individuen bestimmt, deren größte Längenausdehnung 5,5 μm unterschritt (Tab. 6). Die Zellzahl der im Utermöhl-Mikroskop gezählten nanoplanktischen Algen wurde um den Anteil der bereits als ANP bzw. ANF erfaßten Zellen vermindert. Die Biomasse-Berechnung erfolgte anhand der in Tabelle 6 dargestellten spezifischen Volumina.

Tab. 6: Volumina von *Chlorella* und *Chlamydomonas* und der Anteil der Zellen, deren längste Ausdehnung 5,5 μm unterschritt, berechnet nach der Beziehung (1). Für die Zeiträume Juni - Juli und September wurden anhand der mittleren Temperatur im Epilimnion interpolierte Werte zur Korrektur der Phytoplanktonzählung (siehe Text) verwendet, für die Monate Januar - März und November - Dezember wurden die Mai- bzw. Oktober-Werte eingesetzt.

		9.5.94 10,0 °C	16.5.94 10,2 °C	8.8.94 23,9 °C	10.10.94 11,8 °C
<i>Chlorella vulgaris</i>	Volumen [μm^3]	62	66	44	65
	Anteil <5,5 μm [%]	48,0	37,5	84,0	60,0
<i>Chlamydomonas ehrenbergi</i>	Volumen [μm^3]		112	105	110
	Anteil <5,5 μm [%]		9,4	3,4	6,2

Die Berechnung der Biomasse der Crustaceen geschah nach BOTTRELL et al. (1976), DUMONT et al. (1975), GELLER und MÜLLER (1985) sowie LAMPERT und TAYLOR (1985) unter Annahme eines Trockengewichtsanteils von 15% am Feuchtgewicht. Alle im Netzzug gefundenen Crustaceen (exclusive Naupliusstadien) wurden rechnerisch dem Epilimnion zugeordnet (Abschnitt 3.9.). Auf eine Unterscheidung der im Arendsee vorkommenden *Cyclops strenuus* und *Thermocyclops oithonoides* wurde verzichtet, da sich im routinemäßig abtrennbaren Bereich der Stadien C5 und C6 von *T. oithonoides* (550 bis 650 μm) die Biomasse beider Species im Mittel nicht deutlich unterscheidet. Die Biomasse beider Arten wurde nach der Beziehung für *C. strenuus* berechnet. Eine Überprüfung ergab, daß dadurch die Biomasse der Stadien C5 und C6 von *T. oithonoides* im Mittel um 14% überschätzt wurde. Der Fehler sinkt mit vermindertem Anteil von *T. oithonoides* an der gesamten Biomasse der Copepoden. Aufgrund des exponentiellen Zusammenhangs von Körperlänge und Masse wird diese sehr stark durch große Individuen (*C. strenuus*) bestimmt, von denen eine hohe Zahl mit Hilfe der Bildanalyse relativ genau gemessen werden konnte. Da zudem *T. oithonoides* anscheinend nicht häufiger als *C. strenuus* auftrat, war der Gesamtfehler eher gering. Die Zählung und Längenmessung der Rotatorien und Crustaceen wurde freundlicherweise durch Frau E. Ruschak vorgenommen.

Von den jeweils wichtigsten Gruppen des Phytoplanktons, der Rotatorien und Crustaceen wurden mindestens 100 Individuen gezählt und im Falle der Crustaceen gleichzeitig vermessen. Die Anzahl der gezählten und vermessenen Ciliaten lag mit wenigen Ausnahmen im Bereich von 50 - 250 Individuen. Volumen-Einheiten wurden in Biomasse-Einheiten (FG) unter Annahme eines spezifischen Gewichts von 1,0 umgewandelt. Für die Erstellung von Plankton-Größenspektren (Abschnitt 3.8.) war es in vielen Fällen erforderlich, das gesamte Probematerial der jeweils 1 - 2 Netzzüge auf das Vorhandensein von großen Daphnien und Cyclopoiden zu untersuchen.

3.4. Enclosure-Versuche

Die Enclosures wiesen einen Durchmesser von 2 m und eine Länge von 4,8 m auf. Etwa 80 cm des Enclosurebeutels befanden sich oberhalb des Wassers. Im gefüllten Zustand beinhalteten sie ein Volumen von 12,6 m³. Das Material bestand aus relativ transparentem, gewebeverstärktem Polyethylen, das bereits bei früheren Enclosure-Versuchen verwendet wurde und von dem keine erkennbaren negativen (toxischen) Wirkungen auf die Organismen ausgingen. An den Boden war ein Schlauch von einem Meter Durchmesser und sechs Meter Länge angesetzt. Zur Exposition wurde der Schlauch beschwert versenkt und nach Füllung des Beutels über der Wasseroberfläche verschlossen und befestigt. Um Rotatorien und Crustaceen bei einer Versuchsvariante zurückzuhalten, wurde die Öffnung des Schlauches mit Siebgewebe (55 µm Maschenweite) verschlossen. Dazu diente ein Spannring, der um den Metallring am Ende des Schlauches gelegt wurde. Eine weitere Variante sah die Anreicherung von Crustaceenplankton im Enclosure vor. Das wurde durch Netzzüge (200 µm Maschenweite) im umgebenden Wasser realisiert. Der Inhalt des Netzbeutels wurde so schnell als möglich und ohne Trockenfallen in den Enclosure überführt.

Die Enclosures wurden mit wenigen Abweichungen in der in Abschnitt 3.1. beschriebenen Weise beprobt. Zur Herstellung der Mischprobe (Oberfläche, 1 m, 2 m, 3 m) wurde ein Limnos-Schöpfer eingesetzt. Der Netzzug wurde mit einem kleineren Planktonnetz durchgeführt (Durchmesser 25 cm, Länge 50 cm, Maschenweite 150 µm), für das mit Hilfe eines Durchflußmessers eine Effizienz von 61% ermittelt wurde.

3.5. Grazing-Experimente

Die Grazing-Experimente wurden *in situ* mit einer modifizierten GLIWICZ-HANEY-Grazingkammer (GLIWICZ, 1968; HANEY, 1971) durchgeführt. Nach dem Vorbild eines von KASPRZAK und RONNEBERGER (pers. Mitteilung) angefertigten Geräts wurde ein Friedinger Wasserschöpfer (Volumen 5 l, Hydro Bios) im Inneren mit einem Gestänge versehen, das beim Schließen einen kleinen Kolben bewegt und die Nahrungspartikel aus einem Zylinder drückt (Foto). Als Nahrungspartikel wurden angereichertes Bakterioplankton aus dem Arendsee-Pelagial und die kultivierte Alge *Chlamydomonas noctigama* (SAG 35.72) verwendet. Die Markierung erfolgte mit dem Fluoreszenzfarbstoff 5-(4,6-Dichlorotriazin-2-yl)-aminofluorescein (DTAF) nach SHERR et al. (1987). Offensichtlich lassen sich Flagellaten mit diesem Farbstoff relativ schlecht markieren (RUBLEE und GALLEGOS, 1989), ein gutes Resultat konnte durch Anheben der Temperatur auf 76 °C und Verlängerung der Inkubationszeit auf 12 Stunden erreicht werden. Der Verlust der Flagellen ist jedoch durch die notwen-

dige Ultraschall-Behandlung unvermeidbar. Das Picoplankton wurde durch Filtration (Nucleopore 2 µm Porenweite) abgetrennt und mit Hilfe einer *tangential-flow*-Anlage (Sartorius, 100.000 Dalton Trenngröße) angereichert. Das Auswaschen des Farbstoffs geschah nach der in ŠIMEK und STRAŠKRABOVÁ (1992) beschriebenen Methodik.

Die Versuche wurden von Juni bis September in der Zeit von 23:00 Uhr bis 01:30 Uhr, in der übrigen Zeit des Jahres von 11:00 Uhr bis 13:30 durchgeführt. Die Expositionsdauer zur Ermittlung des Protozoen-Grazing betrug 15 Minuten, für Metazoen von Mai bis Oktober 7 Minuten, in der übrigen Zeit 15 Minuten. Es wurde in 2 m Wassertiefe exponiert. Vorversuche zeigten, daß mit Hilfe von vertikal bewegten Flügeln im Schöpfer keine ausreichende Durchmischung zur homogenen Verteilung der Futterpartikel erreichbar war. Nach Auslösen wurde deshalb der Boden des Schöpfers mit einer weiteren Leine zweimal über die Horizontale angehoben. Die im Futterpartikel-Zylinder verbliebene Luft sorgte im Schöpfer für eine vollständige Durchmischung beim Erreichen der Horizontallage. Nach Beendigung der Exposition wurden dem Schöpfer mit Vorsicht Teilproben verschiedener Horizonte zur Abschätzung des Protozoen-Grazing entnommen, vereinigt und mit demselben Volumen von eiskaltem Glutaraldehyd (Endkonzentration 1%) fixiert. Zur Ermittlung des Metazoen-Grazing wurde der gesamte Schöpferinhalt im Wasser durch Gaze mit 55 µm Maschenweite filtriert. Die Individuen wurden mit Mineralwasser betäubt und wenigen Tropfen Formol getötet. Die Einwirkung von Formol oder Glutaraldehyd erzeugt eine grüne Fluoreszenz der Panzer von Rotatorien und Crustaceen, die bei der Zählung der markierten Bakterien und Algen stört. Nach Beendigung der Versuche wurden deshalb die Individuen gefiltriert (55 µm), gespült und gefroren aufbewahrt.

Die Ermittlung der Aufnahme markierter Zellen durch Protozoen erfolgte mit dem Epifluoreszenzmikroskop bei 1000facher Vergrößerung auf schwarzen Nucleopore-Filtern (0,2 µm Porenweite für HNF; 2,0 µm für Ciliaten) nach Färbung mit DAPI (PORTER und FEIG, 1980) und Wechsel von UV- und Blauanregung. Ciliaten wurden mit höherer DAPI-Konzentration (SHERR et al., 1993) gefärbt. Rotatorien und Crustaceen wurden eine Stunde mit raumtemperierter KOH-Lösung (1%ig) zur Erhöhung der Transparenz behandelt und im umgekehrten Epifluoreszenzmikroskop bei 200 - 400facher Vergrößerung untersucht. Es wurden jeweils 50 - 75 HNF, 40 Ciliaten, 50 - 80 Rotatorien, 50 - 80 Copepoden und, soweit vorhanden, 50 Cladoceren betrachtet. Die Filtrationsraten auf der Basis aufgenommener markierter Bakterien (F_b) und Algen (F_a) wurden berechnet nach den Beziehungen

$$F_b = \frac{N_{FLB} \cdot 60}{C_{FLB} \cdot t} \cdot \frac{C_b + C_{FLB}}{C_b} \quad [\mu\text{l} \cdot \text{Grazer}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}] \quad (3)$$

$$F_a = \frac{N_{FLA} \cdot 60}{C_{FLA} \cdot t \cdot k} \quad [\mu\text{l} \cdot \text{Grazer}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}] \quad (4)$$

wobei N die Anzahl der ingestierten fluoreszenzmarkierten Bakterien (FLB) oder Algen (FLA) je Grazer, $C_{FLB/A}$ bzw. C_{FLA} die Anzahl der FLB oder FLA je µl, C_b die Dichte (Zellen·µl⁻¹) des natürlich vorhandenen Bakterioplanktons und t die Expositionszeit (Minuten) bezeichnet. Zur Berechnung von F_b von HNF und Ciliaten wurde die spezifische Aufnahme von FLB als Kontrolle (0 Minuten Exposition) ermittelt und vom Zahlenwert N_{FLB} subtrahiert. Die grazerspezifische Konstante k drückt

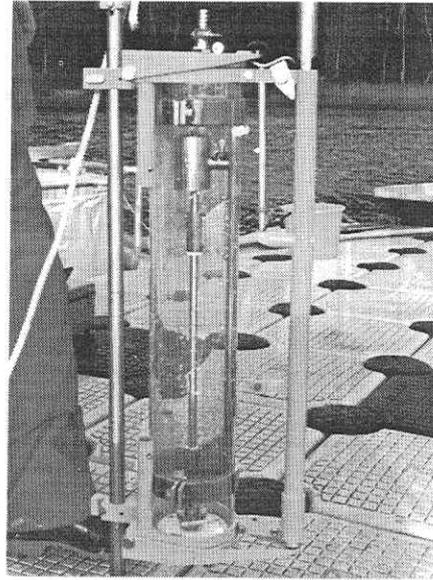
die Selektion der im Versuch verwendeten *Chlamydomonas noctigama* gegenüber einer optimal aufgenommenen Alge aus (Tab. 7). Mit dem zweiten Term der Gleichung (4) wurde die Filtration in der Annahme korrigiert, daß die Zugabe von FLB die Filtration proportional zum Anteil der FLB am natürlich vorhandenen Bakterioplankton vermindert. Der Zahlenwert des Terms betrug im Mittel 1,13 und variierte zwischen 1,04 und 1,23. Zur Berechnung von F_a wurde auf die Verwendung dieser Korrektur verzichtet. Der FLA-Anteil am natürlichen, gut freßbaren Phytoplankton betrug 1 - 33%, im Mittel 8%. Der Gewichts-Anteil (Kohlenstoff) des gut freßbaren Phytoplanktons am POC (2 - 20 μm) war aber gering (Mittel ca. 15% bei 0,11 $\mu\text{gC}\cdot\mu\text{m}^3$), so daß die Zugabe von FLA zu keiner deutlichen Erhöhung des verfügbaren Nahrungsangebots führte. Für nur gröbenselektive Filtrierer (*Daphnia cucullata*) als auch für Copepoden (*Cyclops*), die sich außerdem von Teilen größerer Algen oder carnivor ernähren, erschien deshalb die Verwendung des Terms nicht sinnvoll. Die Ingestion von Bakterien (I_b) und die Ingestion (I_n) einer Alge der Gattung (n) wurde berechnet nach den Funktionen

$$I_b = F_b \cdot G_b \quad [\text{Zellen} \cdot \text{Grazer}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}] \quad (5)$$

$$I_n = F_a \cdot G_n \cdot p_n \quad [\text{Zellen} \cdot \text{Grazer}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}] \quad (6)$$

wobei p die Selektion der indizierten Algengattung (Tab. 7) gegenüber einer optimal aufgenommenen Alge durch den Grazer und G die mittlere Dichte der Grazer im Epilimnion bezeichnen.

Die Ingestion von Phytoplankton durch Rotatorien wurde auf der Basis der FLB-Filtrationsraten berechnet, da die in geringeren Dichten zugegebenen FLA zu selten aufgenommen wurden. In Crustaceen hingegen waren FLB nicht vollständig zählbar, so daß die Bakterieningestion der Arten *Daphnia cucullata*, *Bosmina longirostris* und *Chydorus sphaericus* anhand der FLA-Filtration geschätzt wurde. Aufgrund der Feinstruktur des Filtrationsapparates kann *D. cucullata* als Bakteriengrazer eingestuft werden (GELLER und MÜLLER, 1981). Es wurde eine Effektivität der Bakterienfiltration von 8% für *B. longirostris* (BOGDAN und GILBERT, 1984, 1987; bei einer Länge von 0,22 mm von *B. l.*) und *C. sphaericus* und von 60% durch *D. cucullata* angenommen. Die letztgenannte Schätzung basiert auf einer Untersuchung von KANDEL et al. (1993), entsprechend der natürliches Bakterioplankton mit einer Effizienz von 43 - 74% gegenüber *Alcaligenes eutrophus* (ca. 0,3 μm^3 bzw. 0,83 μm ESD) durch *D. cucullata* filtriert wurde. Copepoden (inclusive Naupliusstadien) wurden als nicht bacterivor angesehen (BOGDAN und GILBERT, 1987; SANDERS et al., 1989; WYLIE und CURRIE, 1991).



Der verwendete Grazing-Schöpfer. Höhe 60 cm.

Tab. 7: Selektivitätskoeffizienten zur Berechnung der Filtration und Ingestion der markierten Alge *Chlamydomonas noctigama* (*C. noct.*) und im Gewässer vorhandener Algen. Die Ingestion wurde für Zellen der Gattungen *Chl.* - *Chlorella* spec., *C. ehr.* - *Chlamydomonas ehrenbergi*, *Cryp.* - *Cryptomonas* spp. berechnet. Die Faktoren k und $p_1..p_3$ entsprechen dem Selektivitätskoeffizienten W_i in KNISELY und GELLER (1986). Weitere Erläuterungen im Text.

Grazer	optimale Futteralge	k	p_1	p_2	p_3
		<i>C. noct.</i> 8x8 /260	<i>Chl.</i> 5x4 /50	<i>C. ehr.</i> 7x5 /108	<i>Cryp.</i> 21x12 /1900
Größe/Volumen ($\mu\text{m}/\mu\text{m}^3$)					
<i>Daphnia cucullata</i>	Flagellat 4-8 μm	1,00	1,00	1,00	0,50
<i>Cyclops</i>	Flagellat 12x17 μm	0,84	0,01	0,63	1,00
<i>Eudiaptomus</i>	Flagellat 8x10 μm	1,00	0,35	0,60	0,46
<i>Bosmina</i> , <i>Chydorus</i>		0,78	0,45	1,00	0,80
Nauplien (meist <i>Cyclops</i>)	Flagellat 7 μm	0,81	0,02	1,00	0,58
Rotatorien			0,30	1,00	1,00
Ciliaten ca. 26 μm ESD	Alge 4,8 μm^3	0,10	0,20	0,20	

Die in Tabelle 7 genannten grazerspezifischen Selektivitätskonstanten wurden anhand von Angaben aus POURRIOT (1977), GILBERT und BOGDAN (1981), BOGDAN und GILBERT (1982), JONSSON (1986) und KNISELY und GELLER (1986) zusammengestellt (Diskussion Abschnitt 3.9.). Für die Berechnung des Grazing von Ciliaten wurde eine reine Größenabhängigkeit der Ingestion angenommen. Die Untersuchung von JONSSON (1986) am oligotrichen Ciliat *Strombidium vestitum* (26 μm ESD) diente als Grundlage. Die mittlere Größe der Ciliaten im Arendsee schwankte von 21 – 28 μm ESD, oligotriche Ciliaten dominierten.

Die im Arendsee häufigsten Rotatorien (*K. cochlearis* und *K. quadrata*) besitzen ein breites Beutespektrum (POURRIOT, 1977; BOGDAN und GILBERT, 1982). Für die ebenfalls häufige *Trichocerca* waren keine Angaben verfügbar, *Kellicottia*- und *Filinia*-Species waren nur von untergeordneter Bedeutung. So wurde für die genannten Rotatorien keine Selektion angenommen (m. A. von *Chlorella*). Individuen der Gattungen *Polyarthra* und *Synchaeta* sind teilweise carnivor (ARNDT, 1993), sie wurden selten gefunden und nicht weiter berücksichtigt. Die Koeffizienten (k , $p_{1..3}$) von *Bosmina* wurden auch für *Chydorus* übernommen. Weiterhin wurde geschätzt, daß der Flagellat *Cryptomonas* mit einer Effektivität von 50% durch *D. cucullata* ingestiert wurde. Das beruht auf Untersuchungen zur Effizienz der Partikelaufnahme von *Daphnia cucullata*, die ab einer Größe von 15 - 20 μm deutlich geringer wird (GLIWICZ, 1969; GLIWICZ, 1977; BERN, 1990a, b).

3.6. Verdünnungsreihen

Die Verdünnungsexperimente erfolgten nach der durch LANDRY und HASSET (1982) beschriebenen Methodik. Unbehandeltes Seewasser aus 2 m Tiefe wurde mit filtriertem Seewasser im Verhältnis 1:0 (100% unbehandeltes Seewasser), 1:1, 1:2 und 1:4 (20% unbehandeltes Seewasser) gemischt und in 3 Parallelen für 24 Stunden in 2 m Wassertiefe exponiert. Annähernd bakterienfreies Wasser wurde durch *tangential-flow*-Filtration (Abschnitt 3.5.) gewonnen. Ausgangspunkt für die Berechnung der Wachstumsrate (Gleichung 8) war die anhand der Bakteriendichte zu Anfang des Experiments ermittelte Verdünnung. Die Fixierung und das Zählen der Bakterien erfolgten nach der in den Abschnitten

3.1. und 3.3. beschriebenen Weise. Weil mit Beginn der Experimente keine Dialyseschläuche zur Verfügung standen, wurden klare Glasflaschen mit Schlißstopfen (0,5 l) in allen Versuchen verwendet. Da mit steigender Verdünnung und sinkendem Grazing auch die Recyclingprozesse mit verminderter Geschwindigkeit ablaufen, kann es in hohen Verdünnungsstufen zu einer *bottom-up*-Limitation der Bakterien gekommen sein. Mit einer Ausnahme (16.5.) streuten jedoch die Wachstumsraten der Verdünnung 1:4 wie die der übrigen Verdünnungsstufen um die angepaßte Gerade (Beispiele in Abschnitt 4.3.2.). Wahrscheinlich gelangten durch den Prozeß der Filtration zusätzliche Mengen DOC in das Verdünnungswasser. Die Wachstumsraten (r) wurden für jede Verdünnungsstufe berechnet nach

$$r = \frac{\ln C_1 - \ln C_0}{t} \quad [\text{d}^{-1}] \quad (7)$$

wenn C_0 (C_1) die Dichte der Bakterien am Beginn (Ende) des Experiments und t die Expositionszeit in Tagen ausdrücken. Der Schnittpunkt der Geraden mit der Ordinate ergibt die Bruttowachstumsrate (k), das Nettowachstum (r_0) entspricht dem r der Verdünnung 1:0. Die Grazingrate (g) errechnet sich aus der Differenz der Brutto- und Nettowachstumsrate.

3.7. Untersuchung ausgewählter norddeutscher Seen

In der Zeit vom 9.6. bis 6.7. 1994 wurden 28 Seen Norddeutschlands einmalig beprobt (Tab. 18, Abschnitt 4.5.). Die Probenahme und Bearbeitung entsprach prinzipiell der oben beschriebenen Methodik. Ungeschichtete Seen wurden bis zu einer Entfernung von einem Meter zum Sediment mit dem Rohrschöpfer beprobt. Der Netzzug wurde in diesem Fall mit einem kleineren Netz vorgenommen (Abschnitt 3.4.). Zur Erfassung der Temperatur und Leitfähigkeit kam eine Sonde "WTW TetraCor 96-T" (Anschluß "LF 196") zum Einsatz. Für jeden See wurden 200 Individuen der Gruppen Bakterien, APP, HNF, Rotatorien und Crustaceen (Abschnitt 3.3.), 50 - 200 Ciliaten sowie maximal 100 einzellige autotrophe Organismen (Gruppen ANF, ANP und Phytoplankton: Epifluoreszenzmikroskop) und maximal 100 mehrzellige bzw. koloniebildende Algen (umgekehrtes Mikroskop) vermessen.

3.8. Biomasse-Größenspektren und Statistik

Zur Erstellung von normalisierten Plankton-Größenspektren (PLATT und DENMAN, 1978) wurden \log_2 -skalierte Klassen der individuellen Biomasse (w) festgelegt und der Logarithmus (\log_2) der normalisierten Biomasse ($B(w)$) aller Individuen einer Größenklasse zugeordnet:

$$B(w) = b(w) / \Delta w \quad (8)$$

Dabei bezeichnet $b(w)$ die Biomasse ($\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ FG) in der Klasse (w). Der Zahlenwert der normalisierten Biomasse gleicht dem der Individuendichte. Die berechneten Spektren umschließen einen Bereich von 2^{-6} pg (0,0156 pg) bis 2^{27} pg ($1,34\cdot 10^8$ pg) FW je Individuum bzw. 0,31 bis 635 μm ESD. Sie beinhalten etwa zwei Drittel der Bakterien auf der einen und große Crustaceen (Daphnien) auf der anderen Seite. Carnivore Cladoceren (*Leptodora*, *Bythotrephes*) wurden nicht eingeschlossen. größere Indivi-

duen überlappen bereits mit der Größe von Fischlarven. Koloniebildende Algen (z. B. Trichome) wurden jeweils als ein Individuum aufgefaßt. Für die häufigsten einzelligen Algen (*Chlorella*, *Chlamydomonas*, *Cryptomonas*) und die Rotatorien wurden anstelle der Standardgewichte eine größere Zahl von Einzelmessungen eingesetzt, die ursprünglich zur Ermittlung der Standardgewichte erhoben wurden. Nicht besetzte Größenklassen (Lücken) wurden in die Berechnung der angepaßten Funktion integriert. Es wurde angenommen, daß ein Individuum in der nicht besetzten Klasse vorhanden war und ein Wert verwendet, der 1% der Biomasse dieses Individuums entsprach. In der Form

$$\log_2(B) = a + b \cdot \log_2(w) \quad (9)$$

wurden Regressionen der normalisierten Biomasse und der Größe (Gewicht) der Individuen berechnet. Der Parameter b der Regression (im folgenden als s (*slope*) bezeichnet) ist ein Maß für die Anreicherung der Biomasse in höheren Größenklassen des Spektrums. Ein Anstieg von -1,00 bedeutet, daß ein Organismus mit doppelter Größe als ein anderer doppelt so selten auftritt und daß die mittlere Biomasse je Größenklasse konstant ist. Das Bestimmtheitsmaß (R^2) der Regression kennzeichnet die Ausgeglichenheit der Größenverteilung des Planktons.

Die Erhebung statistischer Daten erfolgte mit dem Programm "Origin 4.1" (Microcal, Inc.).

3.9. Diskussion methodischer Probleme

E p i l i m n i o n - M i s c h p r o b e n . Anfang August bildete sich nach intensiver Sonneneinstrahlung in 5 m Tiefe ein starker Temperaturgradient heraus, dessen Entfernung von der Oberfläche in der Folgezeit zunahm. Die Beschränkung der Probenahme auf diese obere Schicht war erforderlich, um den Grad der voranschreitenden Nährstoffverknappung im Epilimnion und die Reaktion des Planktons erfassen zu können. (Das Vertikalprofil des Orthophosphats verdeutlicht das: Am 16. 8. betrug der DIP in 0,5 - 5 m Tiefe $3 - 7 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$, in 10 m Tiefe bereits $59 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$; Abschnitt 4.1.2.).

N e t z z ü g e . Für ein Netz, das mit einem Durchflußmesser und einem Aufsatzkegel breiterer Öffnung (25 cm) als das hier verwendete Planktonnetz ausgerüstet war, wurde eine Effizienz von >95% ermittelt. Man kann deshalb davon ausgehen, daß die Netzzüge annähernd quantitativ waren. Für fünf innerhalb einer Stunde an einem Verankerungspunkt durchgeführte Netzzüge wurde ein Variationskoeffizient der Crustaceen-Dichte von 12% ermittelt.

F r a k t i o n i e r u n g . Mikroskopische Überprüfungen zeigten, daß das Sestonmaterial entsprechend der Maschen- bzw. Porenweite mit hinreichender Genauigkeit separiert wurde. In der Fraktion <2 μm befanden sich keine Partikel größerer Ausdehnung, mit Ausnahme einiger sichelförmiger Zellen, deren ESD (*equivalent spherical diameter*) aber 2 μm nicht überschritt. Fädige Cyanophyceen wurden auf 20- μm -Gaze nahezu quantitativ zurückgehalten. Das stimmt mit den Versuchen von RUNGE und OHMAN (1982) überein, die eine nahezu 100%ige Abtrennung der Diatomee *Skeletonema costatum* (18 - 164 μm lang; 3,7 μm Durchmesser) durch 20- μm -Gaze feststellten. Einige prinzipielle Probleme, die sich mit jeder Filtration verbinden, können jedoch nicht ausgeschlossen werden: Die Verwendung von Filtern (hier 2,0 μm Porenweite) führt zur Unterschätzung des Schwebstoffgehaltes im Filtrat, da auf dem Filter ein Großteil der Partikel zurückgehalten wird, die entspre-

chend der nominalen Porenweite dieses passieren sollten (LOGAN, 1993). So wird z. B. für den Filter Whatman GF/F eine nominale Porenweite von 0,7 μm durch den Hersteller angegeben, die Retention kleiner Partikel entsprach jedoch der eines Membranfilters von 0,2 μm Porenweite (Tab. 3). Auf der anderen Seite gelangen Teile größerer Partikel in das Filtrat, die durch das Zerschneiden fragiler Partikel während der Filtration entstehen. Das Ausmaß dieser Prozesse hängt von den detaillierten Bedingungen der Filtration (Unterdruck, Beschaffenheit des Filters, Sestonmenge je Filterfläche) sowie der Sestonqualität (Zerbrechlichkeit, Größenverteilung) ab. Es ist zu befürchten, daß Fragmente größerer Partikel in hohem Maße den Sestongehalt der Fraktion $<2 \mu\text{m}$ beeinflussen (FAHNENSTIEL et al., 1994). Hinweise dafür ergeben sich aus hohen Chl-Anteilen in der Picofraktion, die normalerweise nicht dem mikroskopisch bestimmten Anteil des APP entsprechen (Abschnitt 4.4.2.). Gerade Flagellaten sind schwer zu separieren, wie RUNGE und OHMAN (1982) am Beispiel von *Dunaliella tertiolecta* (7,9 x 6,6 μm) zeigten, der durch Filter mit 2 μm Porenweite nur zu etwa 30% zurückgehalten und sonst wahrscheinlich zerstört wurde. Für Netzmaterial besteht wie für Filter die Gefahr des Verstopfens, jedoch kann ein höherer Anteil von Partikeln, deren Durchmesser die nominale Maschenweite unterschreitet, das Netz passieren (NIVAL und NIVAL, 1979).

Insbesondere die Berechnung der Gehalte 2 - 20 μm , 20 - 200 μm oder 2 - 200 μm ist sicher mit einem größeren Fehler behaftet, da sie auf zwei Fraktionierungsvorgängen beruht. Doppelbestimmungen waren jedoch aufgrund des Zeitaufwandes für die Fraktionierung, der möglichen Veränderung des Materials bei Aufbewahrung über diesen Zeitraum hinaus und der letztlich beschränkten analytischen Kapazität nicht möglich.

Spezifische N- und P-Konzentrationen. Der Biomasse-Anteil heterotropher Organismen war in der Nano- und Mikrofraktion vernachlässigbar. Stickstoff und Phosphor konnten aber an anorganischem Seston (Abb. 7) gebunden sein. Das führt zu einer Überschätzung der zellspezifischen Konzentrationen. Nach dem Absterben planktischer Organismen setzt ein schneller Phosphorverlust ein (GOLTERMAN, 1964; UEHLINGER und BLOESCH, 1987), so daß organischer Detritus arm an Phosphor gegenüber dem Ausgangsmaterial ist. Da der POC nur zu einem Teil aus Planktonkohlenstoff besteht, wurden die spezifischen Gehalte der Makronährelemente eher unterschätzt. Sie sind aber dennoch zur Charakterisierung des physiologischen Ernährungsstatus des Phytoplanktons gut geeignet (HECKY et al., 1993). Höhere Standardabweichungen der N- und P-Quotienten einzelner Fraktionen in den Phasen der Planktonentwicklung im Vergleich zu den geringeren Variationen der Gesamtgehalte deuten darauf hin, daß mit verminderter Probemenge die Bedeutung des Analysefehlers zunahm.

Das Endergebnis der **Biomassebestimmung von Protozoen** wird beeinflusst durch a) die Lysis von Zellen nach Zugabe des Fixativs, b) den Verlust von Zellen mit zunehmender Dauer der Aufbewahrung und c) die Veränderung des Zellvolumens. Innerhalb von drei Wochen stellten SIME-NGANDO et al. (1990) Ciliaten-Verluste von 6% in Glutaraldehyd (GA)- und 17% in Lugol-fixierten Proben fest. LEAKEY et al. (1994) zählten demgegenüber mehr Ciliaten in Lugol- als in GA-fixierten Proben. Nach Ablauf von 8 Wochen fanden OHMAN und SNYDER (1991) etwa 30% weniger Ciliaten nach Fixierung in GA (1%ig) als nach Fixierung in Lugol (2%ig, sauer). Zu einem im Prinzip entgegengesetzten Ergebnis kamen SIME-NGANDO et al. (1991), die nach 6 Monaten noch 93% (GA) und 65% (Lugol) der ursprünglich vorhandenen Ciliaten zählten.

In den meisten Untersuchungen wurde eine Verminderung des Zellvolumens als Folge der Einwirkung des Fixativs beobachtet. Für drei Ciliaten-Species ermittelten CHOI und STOECKER (1989) Schrumpfungen auf 54 - 76% (GA 2%ig) bzw. 64 - 74% (Lugol) des Lebendvolumens. Das Volumen von *Strombidium* sp. sank nach der Fixierung auf 87% (GA 1%ig) bzw. 69 - 90% (verschiedene Lugol-Rezepturen; OHMAN und SNYDER, 1991). Neben art- oder gruppenspezifischen Unterschieden (CHOI und STOECKER, 1989) ist offensichtlich auch der physiologische Zellstatus (OHMAN und SNYDER, 1991) für das Ausmaß von Volumenveränderungen von Bedeutung. Flagellaten schrumpfen scheinbar stärker als Ciliaten (CHOI und STOECKER, 1989). Das Volumen von *Monas* sp. verminderte sich auf ca. 40 - 50% unabhängig vom verwendeten Fixativ (Lugol oder GA; BØRSHEIM und BRATBAK, 1987). Im Unterschied dazu ermittelten CHOI und STOECKER (1989) Schrumpfungen auf 47% (GA 1%ig) bzw. auf 62% (Lugol) des Lebendvolumens von *Paraphysomonas imperforata*.

Im Gegensatz zu diesen Ergebnissen wurde auch ein Anschwellen von Zellen (Ciliaten) beobachtet (JONSSON, 1986; PUTT und STOECKER, 1989; OHMAN und SNYDER, 1991). CHOI und STOECKER (1989) vermuten, daß unter geringem osmotischem Druck bei geringer Salinität tote Zellen weniger schrumpfen oder aufgrund des Wassereinstroms eher das Volumen vergrößern. Die oben dargestellten Volumenvermindierungen wurden an Species im marinen Milieu untersucht, was diesem Gedanken entspricht. Dem stehen die Ergebnisse von MÜLLER und GELLER (1993) gegenüber, die an vier Ciliaten aus dem Bodensee Schrumpfungen auf im Mittel 70% nach Lugol-Fixierung feststellten.

Das in dieser Untersuchung verwendete Glutaraldehyd ergab im Vergleich zu Lugol ein besseres Resultat bei der Bestimmung des Biovolumens einer natürlichen marinen Ciliatengemeinschaft (LEAKEY et al., 1994). Aus dem Gesagten wird jedoch insgesamt ersichtlich, daß die Angaben in der Literatur kein einheitliches Bild vermitteln und die Bestimmung der Biomasse von Protozoen aus fixierten Proben ein hohes Fehlerpotential beinhaltet. Dieses Fehlerpotential vermindert sich nicht durch die Übernahme eines dann mehr oder weniger willkürlichen Korrekturfaktors, zieht man den mit der Fixierung, Aufbewahrung und Volumenveränderung verbundenen kombinierten Fehler in Betracht. Auf eine Korrektur der gemessenen Volumina wurde deshalb verzichtet. Anderenfalls würde sich dieses Problem auch für weitere Gruppen ergeben, da z. B. auch (marines) Phytoplankton auf 71% bzw. 75% des Lebendvolumens nach Lugol-Fixierung schrumpft (VERITY et al., 1992; MONTAGNES et al., 1994). Infolge der Einwirkung des Fixativs verändern sich dorsoventral flache Zellen zu einer eher kugelförmigen Gestalt, was die Wahrscheinlichkeit einer Überschätzung des Volumens von Zellen vermindert, die bevorzugt mit ihren zwei langen Ausdehnungen (Länge und Breite) aufliegen (VERITY et al., 1992). Das ist nicht nur für Ciliaten von Bedeutung, sondern insbesondere für heterotrophe Flagellaten, wenn man berücksichtigt, daß diese vor der Vermessung auf ein Filter gesaugt werden. Die ermittelte Breite wird dann auf die Höhe übertragen, was vermutlich zu einer deutlichen Überschätzung des Volumens führt. Diese Probleme wurden detaillierter behandelt, da häufig ein Faktor (>1) zur Korrektur der Volumina von fixierten Ciliaten verwendet bzw. ein hoher volumenspezifischer Kohlenstoffgehalt für fixierte HNF (BØRSHEIM und BRATBAK, 1987) angenommen wird.

B i o m a s s e d e r C r u s t a c e e n . Im Verlauf der diurnalen Vertikalwanderung konzentriert sich im allgemeinen die Fraßaktivität der Crustaceen auf die oberen Wasserschichten. Sie ist jedoch nicht

auf diese beschränkt, so daß die rechnerische Zuordnung aller Crustaceen zum Epilimnion zu einer Überschätzung der Crustaceen-Biomasse in dieser Schicht führt. Der Umfang der diurnalen Vertikalwanderung der Crustaceen hängt von der Aufteilung der vorhandenen Nischen und den Strategien der beteiligten Arten ab (GELLER, 1986, 1989). Ergebnisse von Untersuchungen zur Crustaceen-Vertikalverteilung im Arendsee sind in Abschnitt 4.1.6. dargestellt. Der Bezug aller Cyclopiden zum Epilimnion während des Frühsommers bis in den Herbst scheint nicht problematisch. Da die Netzzüge jeweils etwa gegen 11 Uhr vorgenommen wurden, kann im Tagesmittel davon ausgegangen werden, daß sich die überwiegende Zahl der cyclopoiden Copepoden im Epilimnion aufhielt. Während der Wintermonate (Februar, März) muß man dagegen eine Überschätzung der Biomassen annehmen.

Die Biomasse von *Eudiaptomus* kann unter Berücksichtigung weniger tiefer Q-75 im Tagesmittel (anhand der Daten von GELLER, 1986, p. 14, etwa 4 m) von Ende Mai bis Anfang Juli um ein Viertel bis ein Drittel überschätzt worden sein. In der zweiten Julihälfte und im August sanken die Q-75 auf 19 - 23 m. Der Bezug von *Eudiaptomus* auf die Oberflächenschicht von 5 - 12 m Ausdehnung (Abschnitt 3.1.) kann zu einer Überschätzung der Biomasse von 100 - 400% geführt haben. Bei einem Anteil der Diaptomiden von ca. 20% (sowohl von Mai - Oktober als auch im Juli/August) betrug der resultierende Fehler bei der Berechnung der Gesamtbiomasse der Crustaceen 10 - 15% im Juli/August bzw. 5% während der übrigen Zeit der Schichtung. *Daphnia cucullata* ist als epilimnische Art bekannt (PIJANOWSKA, 1980; SEITZ, 1980; KASPRZAK und SCHWABE, 1987; LAMPERT, 1988b). Im Arendsee fand das Bestätigung.

Insgesamt können die berechneten Biomassen der bedeutendsten Crustaceen (*Cyclops*, *Thermocyclops*, *Daphnia*) als realistisch angesehen werden. Überschätzt wurden die Biomassen von *Eudiaptomus* und *Bosmina* während der Schichtung sowie die Biomasse aller Crustaceen im Winter (Februar, März), was sich jedoch nur in begrenztem Umfang auf die Gesamtbiomasse der Crustaceen auswirkte. Im Hinblick auf die zu untersuchenden Hypothesen ergibt sich aus der Kombination der Berechnungsverfahren der Crustaceen- und der Protozoen-Biomasse eine eher konservative Schätzung der Bedeutung des Protozoen-Planktons.

G r a z i n g - E x p e r i m e n t e . Da es nicht möglich ist, HNF oder Ciliaten von ihren Nahrungsorganismen (Bakterien) quantitativ zu trennen, bieten fluoreszierende Partikel derzeit die einzige Möglichkeit, das Grazing von Proto- und Metazoen nach einer Methode zu schätzen. Zur Berechnung der *community*-Grazing-Rate ist sie aber zeitaufwendig und aufgrund der eingeschlossenen Zählverfahren relativ ungenau. Da es das Ziel war, die Höhe des Feeding als Verlustgröße für das Bakterioplankton und das gut ingestierbare Nanoplankton zu schätzen, wurden die Grazer entsprechend der Häufigkeit des Auftretens in der Grazing-Kammer untersucht und damit für weniger häufige Arten bewußt ein größerer Fehler in Kauf genommen, der dann aber nur wenig das Endergebnis beeinflusste. Bei einer gegebenen Zahl untersuchter Individuen ist die Filtration genauer für Grazer mit hoher spezifischer Partikelaufnahme bestimmbar. Vier parallele Versuche mit fluoreszenzmarkierten *C. noctigama* ergaben einen Variationskoeffizienten der Ingestionsrate cyclopoider Copepoden von 42% (29.8.94). Bei Enclosureversuchen im Jahr 1993 wurde die Filtration von *Daphnia cucullata* in zwei Parallelen bei unterschiedlichen Konzentrationen zugegebener Algen (*Scenedesmus subspicatus*) bestimmt. Die Parallelen wichen um 7% bzw. 18% vom Mittelwert ab. Der Variationskoeffizient durch die Aufnahme von FLB ermittelter Grazing-Raten von Protozoen liegt bei 50 - 60% (SHERR et al., 1989). Weiterhin muß bemerkt werden, daß alle Versuche nur in einer Tiefe (2 m) vorgenommen wurden und Untersu-

chungen zum Tag-Nacht-Rhythmus der Grazing-Aktivität nicht stattfanden. GELLER et al. (1992) ermittelten höhere spezifische Filtrationsraten des Mikrozooplanktons (50 - 170 μm) am Tage. Die gewichtsspezifische Filtration von größeren Crustaceen kann nachts höher als am Tage (HANEY und HALL, 1973) oder unähnlich gleich hoch sein (LAMPERT und TAYLOR, 1985; GELLER et al., 1992). Für die Bakterien-Aufnahme heterotropher Flagellaten werden entweder keine signifikanten Tag-Nacht-Unterschiede (PACE et al., 1990; CHRISTOFFERSEN, 1994) oder höhere Raten am Tage (WIKNER et al., 1990, im marinen Milieu) berichtet.

Chlorellen werden durch viele Grazer negativ selektiert, für die in erster Linie gröbenselektive *Daphnia cucullata* wurde jedoch von keiner negativen Selektion ausgegangen. Flagellaten stellen ein "ideales Futter" für die meisten Grazer einschließlich Rotatorien dar. Die Entfernung des Flagellums hat keinen Einfluß auf die Filtration von *Chlamydomonas* durch *Keratella cochlearis* (GILBERT und BOGDAN, 1981). (Ob dies auch für Copepoden (*Eudiaptomus*) zutrifft, muß bezweifelt werden. Ihre berechneten Ingestionsraten sind deshalb als Minimum-Raten aufzufassen.

Die Extrapolation der spezifischen Filtrationsrate aus 2 m Tiefe auf alle Grazer im Epilimnion führt zu Fehlern, wenn man annimmt, daß a) die Futterkonzentration höher ist als die "Sättigungskonzentration" (*incipient limiting level*) der Grazer und gleichzeitig b) die Konzentration der Futterpartikel in der Probentiefe von der mittleren Konzentration im Epilimnion abweicht. Die Annahme a) ist durchaus wahrscheinlich, die Annahme b) weniger: Während der Schichtung betrug der POC in 2 m Tiefe zum Zeitpunkt der Versuche im Mittel 106% (75 - 110%, am 17.10. 169%) gemessen am POC der Epilimnion-Mischprobe. Im Hinblick auf den Zählfehler scheint daher der durch die Beschränkung der Versuchstiefe verursachte Fehler gering.

Auf der anderen Seite wurden die Versuche *in situ* und mit kurzer Expositionszeit durchgeführt und damit die Effekte des Umgangs der Individuen vor dem Experiment, der Anreicherung von Zooplankton und der Veränderung der Bedingungen im Verlauf längerer Versuche ausgeschlossen (Diskussion in LAMPERT und TAYLOR, 1985). Im Vergleich zu anderen Methoden ergab die HANEY-Technik die höchsten Grazing-Raten von Crustaceen (LAMPERT, 1988a).

Die Präparation von natürlichem Bakterioplankton ist zwar aufwendig, Fehler durch die negative Selektion von Latexpartikeln (SHERR et al., 1991) oder durch gröbenselektives Grazing von Protozoen (ANDERSSON et al., 1986) werden andererseits weitgehend eingeschränkt. Insbesondere bei Verwendung kultivierter Bakterien sind die Ergebnisse nur schwer auf die tatsächlichen Bedingungen übertragbar (PORTER et al., 1983; McMANUS und FUHRMAN, 1988a), da freilebend-planktische Bakterien meist deutlich kleiner als kultivierte sind. So liegt z. B. das Zellvolumen kokkaler Bakterien mit 1 μm Durchmesser eine Größenordnung über dem mittleren Volumen der im Epilimnion des Arendsees vorkommenden Bakterien.

Die Verwendung fluoreszierender Partikel bietet darüber hinaus den Vorteil, grobe methodische Fehler (Aufnahme einzelner Klumpen markierter FLA, Anheften von FLB oder FLA an der Körperoberfläche oder Ingestio von FLB durch epizoische Ciliaten an Copepoden) erkennen und ausschließen zu können. So wurde deutlich, daß mit der gewählten Expositionszeit von sieben Minuten bereits ein Grenzwert erreicht war, da nicht wenige FLA den letzten Abschnitt des Darmes von *Daphnia cucullata* erreicht hatten.

Zusammenfassend ist festzuhalten, daß die Vorgehensweise eine Schätzung erlaubt, deren Fehler hauptsächlich durch die Zählverfahren bestimmt wird. Schwerpunkt wurde auf die Einbeziehung aller potentiellen Grazer mit dem Ziel gelegt, die wichtigsten bakterivoren und herbivoren Grazer benennen zu können.

4. ERGEBNISSE

4.1. Planktodynamik im Epilimnion in Abhängigkeit von abiotischen und biotischen Faktoren

4.1.1. Physikalische Parameter

Für die Entwicklung der *Schichtung* im Arendsee ist im Sommer die Temperatur ausschlaggebend. Die elektrische Leitfähigkeit lag zwischen $0,43$ und $0,47 \text{ mS}\cdot\text{cm}^{-1}$ ($25 \text{ }^\circ\text{C}$). Zu Beginn der Untersuchungen am 10.1.1994 war der Arendsee bei einer Temperatur von $3,6 - 3,7 \text{ }^\circ\text{C}$ vollständig durchmischt (Abb. 1). Ende Februar bedeckte eine Eisschicht beinahe den gesamten See. Die Phase der Frühjahrsvollzirkulation erstreckte sich von Mitte März bis in die zweite Aprildekade. Die Ausbildung einer stabilen sommerlichen Schichtung wurde am 25.4. festgestellt. Das Wasser an der Oberfläche hatte sich innerhalb einer Woche von $5,0 \text{ }^\circ\text{C}$ auf $9,6 \text{ }^\circ\text{C}$ erwärmt, der größte Temperaturgradient lag zwischen 12 m und 13 m Wassertiefe. Bis zum 14.11. sank die Sprungschicht auf 20 m Tiefe. Noch bis zum Ende der Untersuchungsperiode war der See thermisch geschichtet, die Gradienten waren jedoch nicht mehr hoch genug, um die Lage einer Sprungschicht annähernd bestimmen zu können (Folgen für die Probenahme in Abschnitt 3.1.).

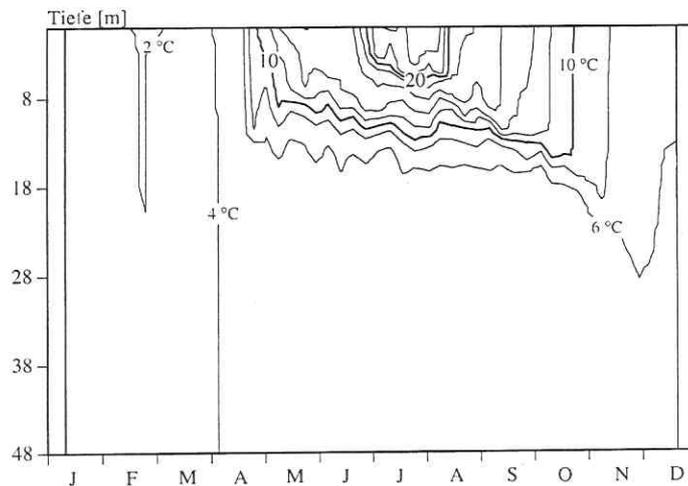


Abb. 1: Isothermen im Pelagial des Arendsees im Verlauf des Jahres 1994.

Die Extinktion des eingedrungenen *P A R - L i c h t e s* und die Ausdehnung der euphotischen Tiefe (z_{eu} , definiert als Tiefe bei einer Lichtintensität von 1% des Oberflächenlichtes (I_0^*)) sind in Abbildung 2 dargestellt. Die euphotische Tiefe betrug im Winter mehr als 8 m , teilweise auch mehr als 10 m . Mit dem Eintritt der Schichtung sank z_{eu} auf $3 - 4 \text{ m}$. Nach einer kurzen Klarwasserphase (27.6. und 4.7.) verminderte sich z_{eu} erneut und lag im Sommer und Spätsommer zwischen $3,5$ und $5,5 \text{ m}$. Die höchste *S i c h t t i e f e* im Freiwasser wurde am 17.1. mit $6,1 \text{ m}$ gemessen. Von Mai bis September schwankte sie meist von $1,1$ bis $1,8 \text{ m}$ und betrug maximal $2,8 \text{ m}$ (27.6.).

Die Proben zur Bestimmung des *S a u e r s t o f f g e h a l t s* und des *p H - W e r t e s* wurden im Rahmen längerfristiger Untersuchungen in 14-tägigem Rhythmus jeweils um die Mittagszeit gewon-

nen. Der Sauerstoffgehalt bewegte sich im Bereich der Sättigung oder Übersättigung (Abb. 3). Im Metalimnion wurde demgegenüber ein intermediäres Sauerstoffminimum gefunden, dessen Herausbildung bereits Ende Mai begann und das im August am deutlichsten ausgeprägt war.

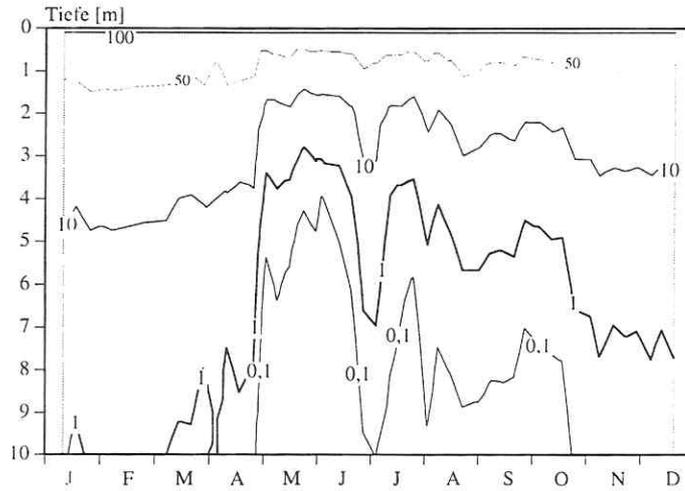


Abb. 2 Isoplethen der prozentualen Eindringtiefe des "subsurface"-Lichtes (I_0 , PAR-Licht) im Pelagial des Arendsees im Verlauf des Jahres 1994.

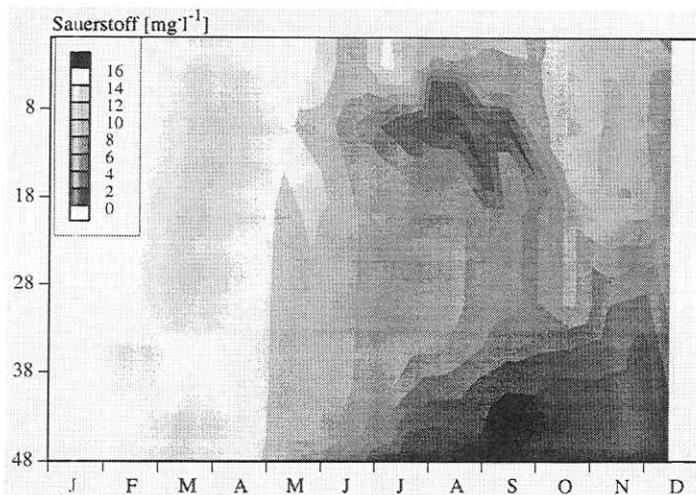


Abb. 3 : Isoplethen der Konzentration des gelösten Sauerstoffs im Arendsee-Pelagial (1994). Die O_2 -Konzentration wurde titrimetrisch (WINKLER, 1888) im Rahmen eines längerfristigen Programms an 19 Untersuchungstagen in den Tiefen 0, 2,5, 5, 10, 15, 20, 40, 45, 48 m ermittelt. In den Tiefen 25, 30 und 35 m wurden anhand eines jeweils im Sondenprofil (WTW Oxi; EOT 196) gemessenen O_2 -Verlaufs Meßwerte interpoliert.

Ebenfalls Ende Mai war die beginnende Sauerstoffzehrung über dem Sediment festzustellen. Im November unterschritt der gelöste Sauerstoff ab etwa 30 m Tiefe eine Konzentration von $4 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$. Vom 6.7. - 30.11. wurde in 48 m Tiefe eine O_2 -Konzentration $\leq 0,5 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ ermittelt. Von Mai bis Ende August lag der pH in der oberflächennahen Schicht (0,5 - 5 m) zwischen 8,7 und 9,4, meist um pH 9,2. Im Winter wurden pH-Werte um 7,7 bis 8,0 ermittelt.

4.1.2. Gelöste Nährstoffe

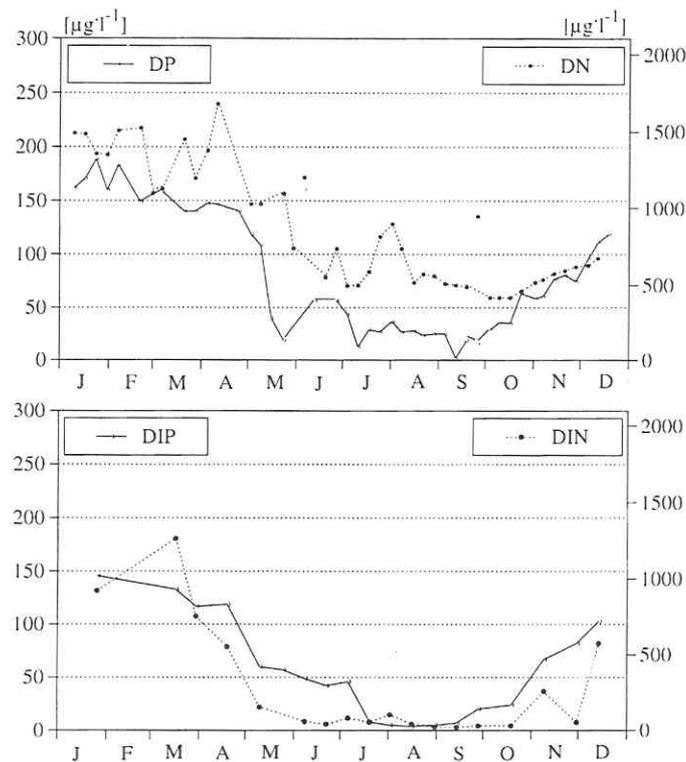
Im Winter und während der Frühjahrsvollzirkulation waren Phosphor- und Stickstoffkonzentrationen von $150 - 180 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ DP und $1100 - 1700 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ DN im Freiwasser vorhanden (Tab. 8, Abb. 4). Gelöster Gesamt-Stickstoff und -Phosphor lagen etwa im für das Phytoplankton idealen Gewichtsverhältnis von 7:1 (STADELMANN, 1971) vor. Das galt auch für das Verhältnis der gelösten anorganischen Nährstoffe (DIN:DIP), die im längerfristigen Untersuchungsprogramm gemessen wurden (Abb. 4). Mit Ausnahme einer kurzfristigen Abweichung des DP im Mai (deren Verlauf fragwürdig ist) zeigte der Verlauf des DP mit dem des DIP eine gute Übereinstimmung. Gelöster organischer Phosphor trat folglich nur in relativ geringen Konzentrationen auf (vgl. COTNER und WETZEL, 1992).

Tab. 8: Die Konzentrationen des gelösten Gesamt-Phosphors (DP, $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) im beprobten Epilimnion und des gelösten mineralischen Phosphors und Stickstoffs (DIP und DIN), berechnet als Mittelwert aus den Tiefen 0,5 m; 2,5 m und 5 m.

Datum	DP	Datum	DIP	DIN	N:P
24.01.	189	26.01.	146	923	6
21.02.	149				
21.03.	140	17.03.	133	1266	10
28.03.	140	30.03.	117	753	6
25.04.	140	19.04.	119	553	5
09.05.	109	10.05.	60	153	3
24.05.	19	25.05.	57		
13.06.	57	08.06.	49	59	1
27.06.	57	22.06.	42	42	1
04.07.	44	06.07.	46	80	2
18.07.	29	20.07.	8	54	7
02.08.	37	02.08.	5	102	20
16.08.	28	16.08.	4	43	11
29.08.	25	31.08.	5	23	5
12.09.	2	14.09.	7	21	3
26.09.	16	28.09.	20	31	2
17.10.	35	19.10.	24	31	1
07.11.	61	09.11.	67	257	4
28.11.	75	30.11.	82	52	1
12.12.	111	14.12.	103	574	6

Im Sommer wurden geringere Konzentrationen des DIP gegenüber dem DP ermittelt. Ursache ist vermutlich der Umstand, daß die Probe des Rohrschöpfers bereits der Sprungschicht nahes und damit schon nährstoffreiches Wasser enthielt. Demgegenüber wurde der DIP in einzelnen Tiefenstufen be-

stimmt, wobei die unterste (5 m) meist einen größeren Abstand zur Sprungschicht aufwies. DIP und DIN sind aber als gutes Maß der für das Phytoplankton verfügbaren Nährstoffkonzentration anzusehen, da sich im Sommer der Hauptteil des Phytoplanktons in der oberflächennahen Schicht befindet (RÖNICKE, 1986). Im Gegensatz zum Phosphor verdeutlichen der Verlauf des DN und des DIN, daß gelöster organischer Stickstoff (DON) zu einem hohen Anteil am DN vorlag und als refraktäre Komponente nicht aufgezehrt wurde. Hauptkomponente des DIN war der Nitrat-Stickstoff, mit Abnahme des DIN im Sommer stieg der Anteil des Ammonium-Stickstoffs.



Abf. 4: Die Konzentration des gelösten Gesamt-Phosphors (DP) und -Stickstoffs (DN) im Epilimnion (oben) sowie des gelösten anorganischen Phosphors und Stickstoffs (DIP oder synonym SRP, DIN, siehe Tabelle 8) als Mittelwert aus 0,5; 2,5 und 5 m Tiefe.

Mit Beginn der Plankton-Frühjahrsentwicklung Ende April kam es bis Mitte Mai zu einer schnellen Zehrung des DP bzw. des DIP und des DIN im Epilimnion. Die Konzentration des DIP verblieb auf einem Niveau von etwa $50 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ und fiel dann Mitte Juli in einem zweiten Schritt auf Konzentrationen unterhalb $10 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$. Mitte September setzte ein Wiederanstieg des DIP im Epilimnion ein, der mit der Verlegung der Thermocline in tiefere Schichten und beginnender Mixis begründet werden kann. Im Gegensatz wurde der DIN bereits im Frühjahr kontinuierlich bis auf Konzentrationen von meist

20 - 80 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ gezehrt, die bis zum Oktober erhalten blieben. Im Mai und Juni lagen deshalb DIP und DIN in einem disharmonischen Verhältnis zu ungunsten des Stickstoffs vor.

Die Konzentration des gelösten Siliziums betrug im Januar 1994 0,40 - 0,47 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ SiO_2 . Sie verminderte sich in der folgenden Zeit kontinuierlich bis auf Konzentrationen von 0,12 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ im April und 0,08 - 0,10 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ SiO_2 im Mai. Anschließend setzte ein Wiederanstieg der Si-Konzentration ein.

Nach Aufbau der Schichtung kam es zur Herausbildung hoher vertikaler Gradienten der gelösten Nährstoffe sowie der Parameter pH und Chl, wobei die Höhe der Gradienten bis zum August zunahm (Abb. 5). Mit der folgenden langsamen Absenkung der Sprungschicht gelangte nährstoffreiches Wasser in das Epilimnion. Die schon geringere Phytoplankton-Biomasse war gleichförmiger verteilt (Verlauf des Chl). Die pH-Werte an der Oberfläche erreichten nicht mehr die hochsommerlichen Spitzen.

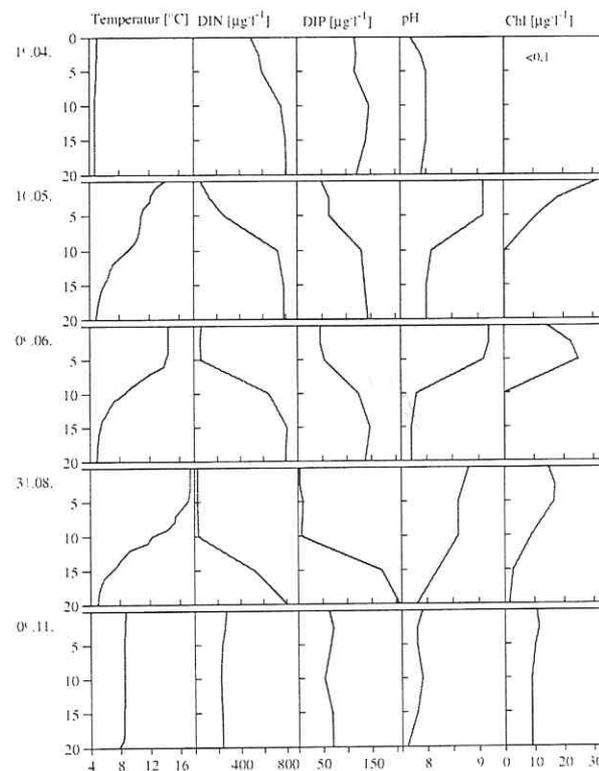


Abb. 5: Vertikalverteilung physikalischer und chemischer Größen an fünf ausgewählten Zeitpunkten im Freiwasser bis 20 m Tiefe. Die Untersuchung der chemischen Parameter fand im Rahmen eines unabhängigen Programms (Datum links) 1 bis 3 Tage nach Aufnahme der Temperaturprofile statt. Die chemischen Größen wurden nach Standardmethoden (Chl photometrisch) aus den Tiefen 0,5; 2,5; 5; 10; 15 und 20 m bestimmt.

4.1.3. Seston

Zur weiteren Betrachtung wurde das Jahr 1994 in acht Phasen der Planktonentwicklung geteilt. Die Phasen wurden anhand des Verlaufes der Phytoplankton-Biomasse definiert (a bis h, Abb. 6), die innerhalb der Plankton-Gesamtbiomasse zumeist dominierte (Abschnitt 4.1.4.):

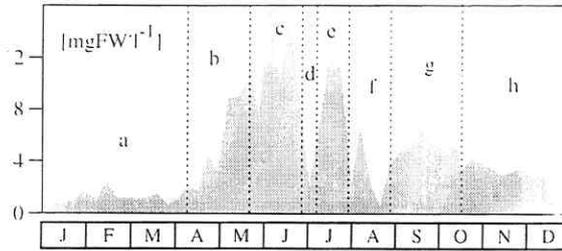


Abb. 6: Die Teilung des Untersuchungsjahres in 8 saisonale Phasen anhand der Biomasse des Phytoplanktons

a	10.01. - 18.04.	Winter (Anzahl der Proben n = 15)
b	25.04. - 2.05.	Frühjahrsentwicklung des Phytoplanktons bis zum 1. Maximum (n = 5)
c	30.05. - 20.06.	Stagnation der Phytoplanktonentwicklung im Frühsommer (n = 4)
d	27.06. - 0.07.	Zusammenbruch der Frühjahrsentwicklung (n = 2)
e	11.07. - 23.07.	Aufkommen von N ₂ -Fixierern (n = 3)
f	02.08. - 21.08.	Zusammenbruch der N ₂ -Fixierer, Grünalgenpeak (n = 4)
g	29.08. - 10.10.	Spätsommer (n = 7)
h	17.10. - 19.12.	Herbst (n = 10)

Das Seston bestand zu 60 - 90% aus organischem Material (Abb. 7). Die durchweg geringen Anteile des mineralischen Glühverlustes zeigen, daß die Sestonproben nicht durch eine Kalzitfällung beeinflußt wurden.

Mit dem Einsetzen der stabilen Schichtung war ein sprunghaftes Steigen der untersuchten Seston-Parameter zu verzeichnen (Abb. 8, b). Der Anstieg des Chlorophyll-*a*-Gehalts wurde vor allem durch die deutliche Reaktion der Nano- und Picofraktion hervorgerufen. In der folgenden Phase c wurde ein erstes Chl-Maximum erreicht. Die Dominanz wechselte zugunsten der Mikrofraktion (*Oscillatoria*; Abschnitt 4.1.5.). Das zweite Maximum (e) repräsentierte einen *Anabaena*-Peak. Den beiden Chl-Maxima entsprachen ebenfalls erhöhte N- und C-Gehalte in dieser Größenklasse, weniger jedoch die P-

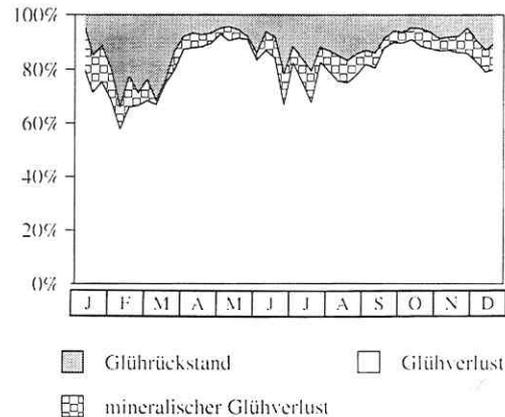


Abb. 7: Zusammensetzung des Sestons im Jahr 1994. Wöchentliche Einzelwerte aus Mischproben des Epilimnions bzw. der Schicht von 0 - 15 m Tiefe wurden verbunden.

Konzentrationen. Auffällig war insbesondere ein Anstieg des Stickstoffgehalts der Mikrofraktion in der Phase e, der auf die N_2 -Bindung von Cyanophyceen zurückzuführen ist. Die höchsten Chl-Anteile der Nanofraktion waren in der Phase f (*Chlorella*-Peak) zu verzeichnen. Allgemein war die Bedeutung der Picofraktion mit Anteilen um 5 - 20% und maximal 34% (12.9.) verhältnismäßig gering.

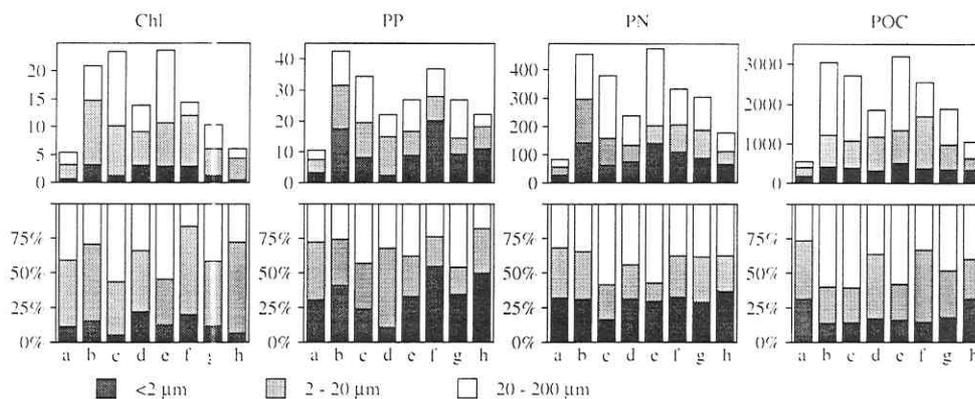


Abb. 8: Konzentration und Größenverteilung verschiedener Sestonbestandteile. Wöchentliche Einzelanalysen aus Mischproben des Epilimnions bzw. Pelagials wurden innerhalb der in diesem Abschnitt definierten Phasen arithmetisch gemittelt. Angaben in $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$.

Nach einem Frühjahrspeak verminderte sich die Konzentration des partikulären Phosphors in der Bakterienfraktion ($<2\ \mu\text{m}$) bis auf ein Minimum in Phase d (Abb. 8). Im übrigen Zeitraum waren 30 - 50% des PP in der Picofraktion gebunden. Die absolut und relativ höchste Konzentration des Bakterienphosphors (55% wurden in der Phase f bei geringsten DIP-Konzentrationen im Epilimnion ermittelt. Die P-Anteile des Nanoplanktons waren in den meisten Fällen nicht geringer als die Anteile des Mikroplanktons.

Im Frühjahr und Sommer überwog (mit Ausnahme von Phase d) der organische Kohlenstoff des Mikroplanktons den Kohlenstoff der beiden anderen Fraktionen. Allgemein war festzustellen, daß ein hoher Teil der partikulären Nährstoffe in kleineren Fraktionen gebunden war. Die saisonale Entwicklung der POC- und der Chl-Konzentration und auch die Größenverteilung beider Parameter waren ähnlich und wurden mehr durch höhere Konzentrationen in der Mikrofraktion bestimmt.

Spezifische Phosphor- und Stickstoffgehalte. Entsprechend der REDFIELD-*ratio* (REDFIELD, 1958) liegen in nicht N- oder P-limitierten Phytoplankton-Zellen die Elemente C, N und P in einem Gewichtsverhältnis von 41:7,2:1 bzw. von $176\ \mu\text{gN}\cdot\text{mgC}^{-1}$ und $24\ \mu\text{gP}\cdot\text{mgC}^{-1}$ vor. Das entspricht etwa den Zellkonzentrationen, die HEALEY (1978) für gut ernährte Algen angibt (mindestens $140\ \mu\text{gN}\cdot\text{mgC}^{-1}$ und $20\ \mu\text{gP}\cdot\text{mgC}^{-1}$). Unterhalb von $80\ \mu\text{gN}\cdot\text{mgC}^{-1}$ und $10\ \mu\text{gP}\cdot\text{mgC}^{-1}$ geht dann eine moderate Limitation in eine strenge Limitation über (HEALEY, 1978; unter Annahme der für das Seston des Arendsees gefundenen POC-DW-Konversion von 0,47 - gerundet 0,5). MEFFERT (1994) beobachtete die intensive Lysis von *Limnithrix redekei* bei einem Absinken der internen Nährstoffkonzentrationen von 260 auf $100\ \mu\text{gN}\cdot\text{mgC}^{-1}$ bzw. von 44 auf $2,1\ \mu\text{gP}\cdot\text{mgC}^{-1}$.

Die spezifischen Konzentrationen von Phosphor und Stickstoff in Siebfractionen des Sestons sind in Abbildung 9 dargestellt. Die Nährstoffgehalte in der Gesamtfraction weisen eher auf die Möglichkeit einer Phosphor- als einer Stickstoff-Limitation während der Sommermonate hin. Offensichtlich bestanden aber Unterschiede im N- und P-Versorgungszustand des Phytoplanktons der beiden Größengruppen: In der Nanofraction war mit fortschreitender Jahreszeit eine Tendenz zur Verminderung der P-Gehalte zu beobachten. Ein Minimum wurde im August (Phase f) erreicht. Die spezifischen N-Gehalte sanken bereits Ende Juni (Phase d) in einen kritischen Bereich. Ungeachtet der hohen Variation der Quotienten innerhalb der einzelnen Phasen (Diskussion Abschnitt 3.9.) spiegeln die spezifischen Konzentrationen der Nanofraction den Verlauf und das Verhältnis der DIN- und DIP-Konzentrationen im Epilimnion wider. In der Mikrofraction verblieben die spezifischen N-Gehalte im Sommer auf einem hohen Niveau (e). Gleichzeitig fiel in Phase e die interne Phosphorkonzentration auf einen kritischen Mittelwert von $5 \mu\text{gP}\cdot\text{mgC}^{-1}$, der sich jedoch nicht statistisch von den im Juni und September ermittelten Werten unterschied.

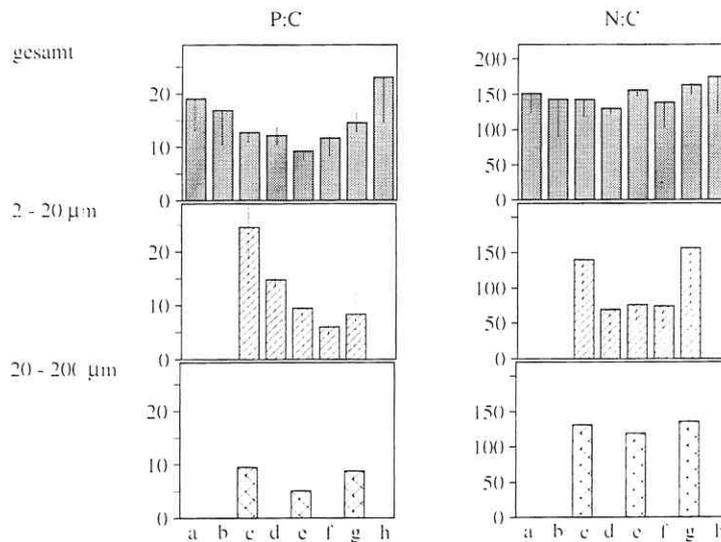


Abb. 9: Mittlere N:C- und P:C-Quotienten [$\mu\text{g}\cdot\text{mgC}^{-1}$] in Größenfraktionen des Sestons und Standardabweichungen innerhalb der Phasen a - h der Planktonentwicklung (in d, e Min-Max-Werte). Grundlage sind wöchentliche Einzelanalysen aus Mischproben des Epilimnions bzw. der Schicht von 0 - 15 m Wassertiefe. Spezifische Gehalte in Fraktionen des Sestons wurden nur während der Produktionsphase und bei genügender Phytoplankton-Biomasse in dieser Fraktion berechnet. Die spezifische N-Konzentration in der Nanofraction war während der Phasen d, e, f geringer als in den Phasen c und g (Daten jeweils zusammengefasst, $p < 0,05$; U-Test, MANN und WHITNEY). Die N-Konzentrationen in der Mikrofraction unterschieden sich statistisch nicht (e gegenüber c + g). Die P-Konzentration in der Nanofraction war im August (f) geringer als während der übrigen Phasen (c + d + e + g; $p < 0,05$). Die geringere P-Konzentration in der Fraktion 20 - 200 μm in Phase e war nicht signifikant (e gegenüber c + g).

4.1.4. Zusammensetzung des Planktons

Autotrophe Organismen hatten einen hohen Anteil an der Gesamtbio­masse des Planktons (Mittel 70%, Abb. 10, Tab. 9). Sie überwo­gen in sieben der acht Phasen der saisonalen Planktonentwicklung. Cyanophyceen bildeten mit einer Dominanz von 71% (19% - 92%) den Hauptbestandteil der Autotrophen, die Biomasse-Anteile des autotrophen Picoplanktons (APP) waren gering (im Mittel 0,7%, maximal 4% (Phasen d und f)).

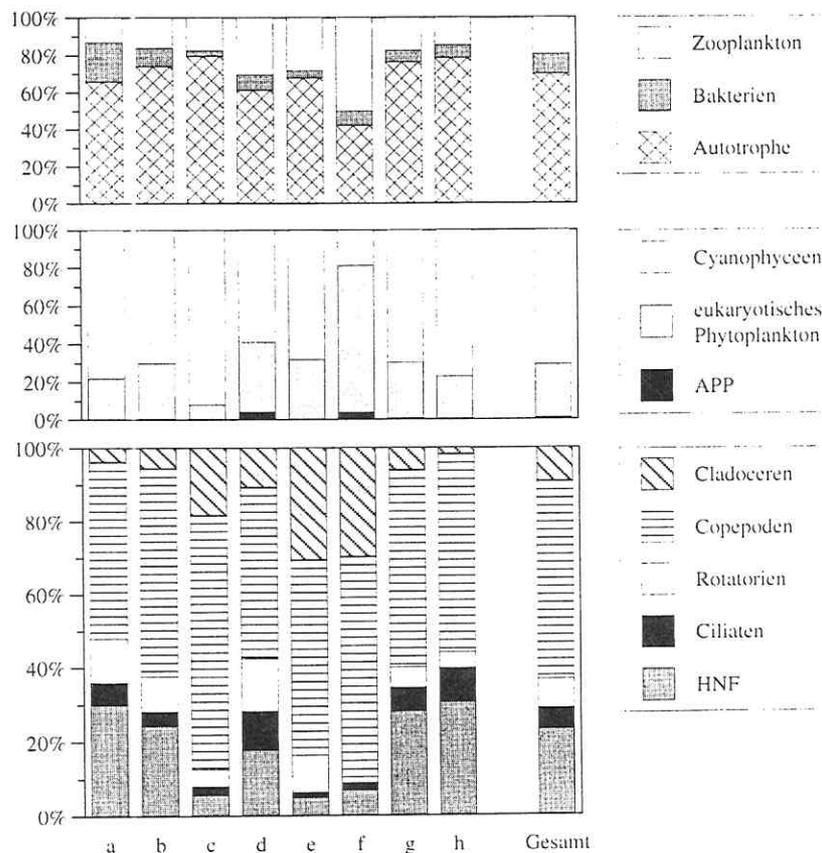


Abb. 10: Die Zusammensetzung der Plankton-Biomasse im Epilimnion in den Phasen a - h und im Jahresmittel, berechnet anhand der Biomasse-Verteilung der einzelnen Untersuchungstage.

Copepoden stellten den Hauptteil der Biomasse des Zooplanktons. In deutlichem Umfang trugen heterotrophe Flagellaten (HNF) zur Zooplankton-Biomasse bei (Abb. 10). Cladoceren, Rotatorien und Ciliaten waren in dieser Hinsicht von geringerer Bedeutung.

Im Winter, Spätsommer und Herbst sowie während der Frühjahrsentwicklung (b) betrug der Anteil der Protozoen an der gesamten Zooplankton-Biomasse etwa 30 - 40%. Im Frühsommer und Sommer

sank ihr Anteil auf weniger als 10%. Ein kurzzeitiger Gipfel wurde in der Phase d (Zusammenbruch der Phytoplankton-Frühjahrsentwicklung, folgender Abschnitt) erreicht. Im Mittel trugen HNF und Ciliaten 29% zur Biomasse des gesamten Zooplanktons bei.

Tab. 9: Die Plankton-Biomasse ($\text{mgFW}\cdot\text{l}^{-1}$) als Mittelwert der Phasen a - h und des gesamten Jahres. euk. Phy. - eukaryotisches Phytoplankton; Cyanoph. - Cyanophyceen; Copep. - Copepoden; Cladoc. - Cladoceren.

	Bakterien	APP	euk. Phy.	Cyanoph.	HNF	Ciliaten	Rotatorien	Copep.	Cladoc.	gesamt
a	0.41	0.003	0.27	1.12	0.06	0.015	0.02	0.16	0.01	2.07
b	0.88	0.014	1.90	5.55	0.34	0.081	0.16	1.08	0.08	10.10
c	0.40	0.011	0.94	10.90	0.14	0.057	0.12	1.68	0.44	14.68
d	0.57	0.095	1.20	3.97	0.34	0.206	0.28	0.92	0.21	7.79
e	0.59	0.014	3.35	7.71	0.23	0.055	0.40	2.34	1.44	16.13
f	0.45	0.040	2.58	0.68	0.15	0.035	0.04	1.65	1.37	6.99
g	0.47	0.026	1.56	3.96	0.39	0.077	0.07	0.67	0.08	7.30
h	0.28	0.006	0.74	2.51	0.19	0.055	0.02	0.34	0.01	4.16
gesamt	0.46	0.016	1.17	3.50	0.19	0.053	0.09	0.79	0.28	6.54

Die absoluten Individuendichten und Biomassen enthält Tabelle 10.

Tab. 10: Abundanz und Biomasse planktischer Gruppen im Epilimnion bzw. der Schicht von 0 - 15 m Tiefe im gesamten Jahr und während der Vegetationsperiode. euk. Phytopl. - eukaryotisches Phytoplankton; Cyanophyc. - Cyanophyceen.

	Abundanz [$\text{Indiv.}\cdot\text{l}^{-1}$]						Biomasse [$\text{mgFW}\cdot\text{l}^{-1}$]					
	Januar bis Dezember			Mai bis September			Januar bis Dezember			Mai bis September		
	Min	Max	Mittel	Min	Max	Mittel	Min	Max	Mittel	Min	Max	Mittel
Bakterien	2.1E+9	1.7E+10	7.6E+9	5.7E+9	1.7E+10	1.1E+10	0.126	1.233	0.458	0.126	1.233	0.582
PCY	5.2E+5	1.8E+8	2.4E+7	2.6E+6	1.8E+8	4.7E+7	0.0002	0.146	0.013	0.002	0.146	0.025
BAP	<2.6E+5	1.5E+7	1.1E+6	<5.2E+5	1.5E+7	1.8E+6	<0.001	0.059	0.004	<0.002	0.059	0.007
euk. Phytopl.	9.1E+5	8.0E+7	1.1E+7	2.9E+6	8.0E+7	1.9E+7	0.181	5.791	1.167	0.378	5.791	1.959
Cyanophyc.	4.4E+4	4.3E+6	9.4E+5	1.6E+5	4.3E+6	1.4E+6	0.059	14.693	3.499	0.059	14.693	5.491
HNF	4.0E+5	2.5E+7	4.5E+6	1.0E+6	2.5E+7	6.3E+6	0.018	0.921	0.194	0.021	0.921	0.294
Ciliaten	4.6E+2	5.2E+4	8.6E+3	4.6E+2	5.2E+4	1.2E+4	0.001	0.332	0.053	0.001	0.332	0.080
Rotatorien	22.2	8683	786	81.8	8683	1441	0.002	0.888	0.087	0.006	0.888	0.162
Copepoden	11.9	743	147	54.9	743	238	0.024	2.865	0.786	0.339	2.865	1.393
Bosmina	<0.27	206	23.1	0.80	206	47.8	<0.0007	0.541	0.072	0.002	0.541	0.146
Chydorus	<0.03	160	7.01	<0.35	160	15.0	<0.0001	0.345	0.012	<0.001	0.345	0.027
Daphnien	<0.03	87.0	7.08	<0.33	87.0	15.0	<0.001	3.080	0.192	<0.012	3.080	0.411

4.1.5. Saisonale Planktonentwicklung

Autotrophe Organismen reagierten zuerst auf das Einsetzen der thermischen Schichtung (Abb. 11). Die Biomasse der eukaryotischen Algen (*Pyramichlamys spec.*, *Chlorella vulgaris*, *Chlamydomonas ehrenbergi*) stieg von 0,19 mg·l⁻¹ am 18.4. auf 2,0 mg·l⁻¹ am 25.4. Die Reaktion der Cyanophyceen (*Oscillatoria rubescens*) folgte mit einer zweiwöchigen Verzögerung (9.5.). Am 24.5. erreichten Cyanophyceen ein erstes Maximum (Phase b). Ende Juni kam es zu einem schnellen Zusammenbruch der *Oscillatoria*-Populationen (d) und einer Ablösung durch N₂-fixierende *Anabaena*-Species (e). Dieser etwa 4 Wochen andauernden Entwicklung folgte ein kleiner Peak durch Grünalgen im August (*Chlorella*, *Chlamydomonas*) bei sehr geringen Nährstoffkonzentrationen im Epilimnion (f). Ab September gelangten mit dem Absinken der Sprungschicht (Abschnitt 4.1.1.) Nährstoffe in das Epilimnion, die die Spätsommer- und Herbstentwicklung von eukaryotischen Algen und *Oscillatorien* auslösten (g, h).

Mit Eintritt der stabilen sommerlichen Schichtung und dem Aufbau einer hohen Phytoplankton-Biomasse erreichten die heterotrophen Bakterien am 9.5. das Jahresmaximum. Zeitgleich kam es zum ersten Peak der HNF, welchem Peaks der Ciliaten, der Rotatorien und der cyclopoiden Copepoden (24.5.) folgten. Die Biomasse der Cyclopiden verminderte sich anschließend nur langsam. Hingegen brachen die Peaks der HNF und danach der Ciliaten und Rotatorien schnell, wahrscheinlich infolge hohen Grazings, zusammen. Am 27.6. war die Biomasse der Cyclopiden auf ein Sommer-Minimum gesunken. Ebenfalls am 27.6. wurde ein (kleinerer) Peak der HNF festgestellt. In Wiederholung der Frühjahrsentwicklung folgten Peaks der Ciliaten (4.7.), der Rotatorien und der cyclopoiden Copepoden (11.7.).

Abb. 11 (rechts): Die Planktonentwicklung im Epilimnion des Arendsees im Jahr 1994.

PCY: (Picocyanobakterien) vor allem phycoerythrin-reiche Einzelzellen; EAP: (eukaryotisches autotrophes Pico-plankton) *Chlorella*-ähnliche Zellen.

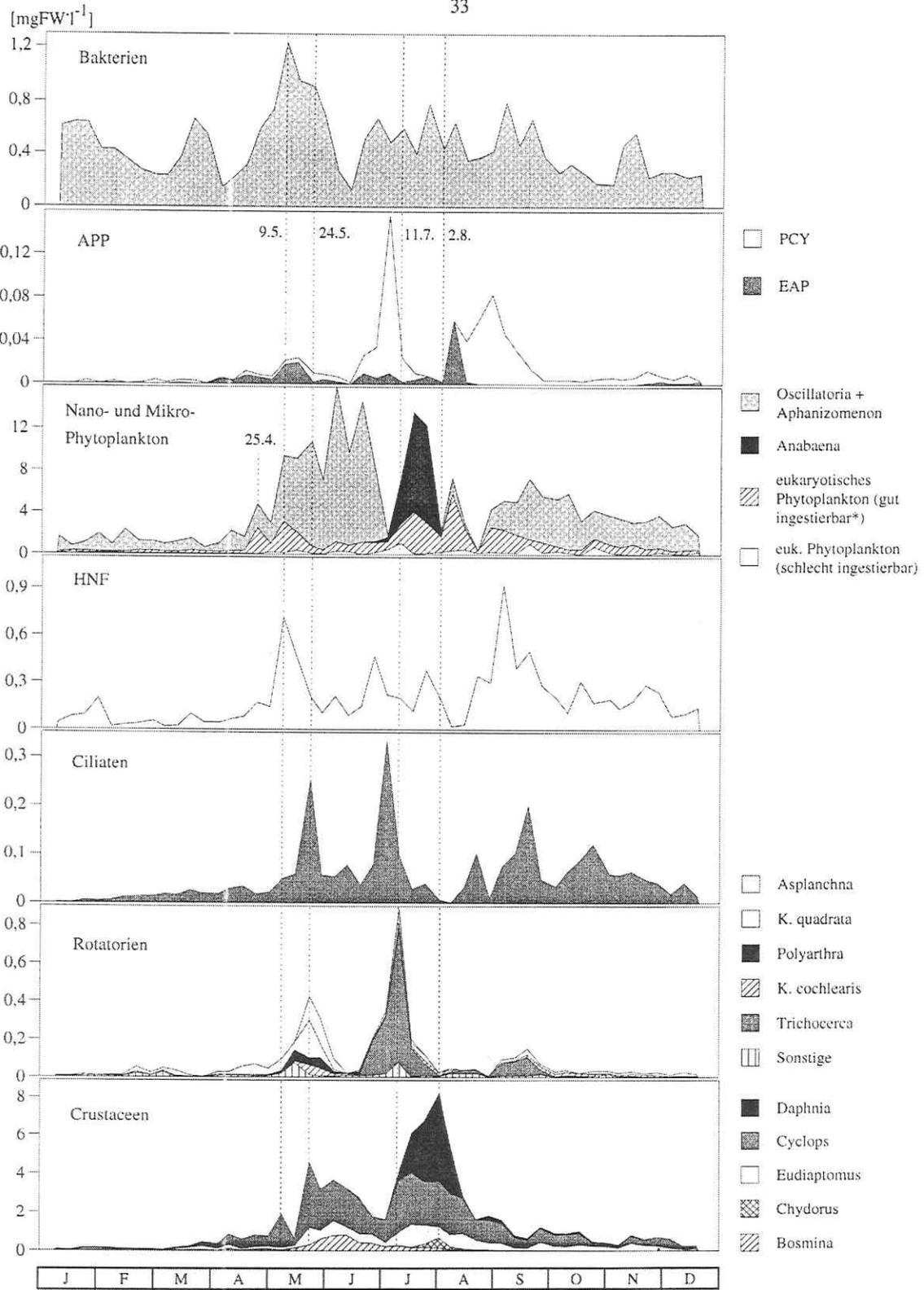
HNF: langovale bis mehr kugelige Zellen, Gestalt heterogen, meist 2 Flagellen von oft unterschiedlicher Länge.

Phytoplankton: hauptsächlich *Oscillatoria rubescens*, seltener *Limnothrix redekei*, *Aphanizomenon flos-aque*; meist *Anabaena spiroides* f. *crassa*, daneben *A. flos-aque*, *A. compacta*; eukaryotisches Phytoplankton (gut ingestierbar: *Zellen oder Kolonien mit weniger als 20 µm Ausdehnung sowie ohne kompakte Gallerthülle): *Chlorella vulgaris*, *Chlamydomonas ehrenbergi*; *Cryptomonas* spp., *Ankistrodesmus angustus*, *Scenedesmus acuminatus*, *S. quadricauda*, *Pyramichlamys spec.*, *Phacotus lenticularis*, *Pteromonas angulosa*, *Tetraedron minimum*; schlecht ingestierbar: *Oocystis marsonii*, *Cosmarium formosulum*, *Closterium cornu*, *Coelastrum microporum*, *Ankistrodesmus acicularis*, *Coccolodiscus lacustris*, *Nitzschia spec.*, *Fragilaria crotonensis*, *Synedra ulna*. Die Reihenfolge der aufgeführten Taxa entsprach etwa ihrer Bedeutung, nicht der taxonomischen Position. Eine vollständige Artenliste gibt RÖNICKE (1986).

Ciliaten: Frühjahrspeak (24.5.): hauptsächlich kleine bis mittelgroße Oligotrichida (*Strombidium spec.*, *Halteria spec.*), kleine Prostomatida (*Pseudobalanion* (?)), Haptorida (*Askenasia volvox*); Maximum (4.7.): kleine Oligotrichida (*Strombidium spec.*), Haptorida (*Actinobolina vorax* (um 100 µm)), Prostomatida (*Urotricha spec.*).

Rotatorien: *Asplanchna priodonta*, *Trichocerca similis*; *Keratella quadrata* und selten *K. hiemalis*, *Polyarthra dolichoptera*, *Keratella cochlearis* inclusive *K. cochlearis* f. *tecta*. Sonstige: *Synchaeta* spp., *Conochilus unicornis*, *Brachionus calyciflorus*.

Crustaceen: *Daphnia cucullata*, Cyclops: *Cyclops strenuus* und *Thermocyclops oithonoides*; *Eudiaptomus gracilis*, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina longirostris* und selten *B. coregoni*.



Die Entwicklung von Daphnien (*Daphnia cucullata*) war auf die Zeit von Mitte Juli bis Anfang August beschränkt. Sie begann nach dem Zusammenbruch der hohen *Oscillatoria*-Biomasse des Frühlings (Abb. 12). Das gleichzeitige Vorhandensein einer hohen Biomasse von *Anabaena spiroides* f. *crassa* und in geringerem Umfang von *A. flos-aque* schien die schnelle Entwicklung der *Daphnia*-Population nicht zu behindern. Diese erreichte am 2.8. den Scheitelpunkt, als *Oscillatoria rubescens* und *Limnithrix redekei* erneut, mit noch vergleichsweise geringer Biomasse von $0,65 \text{ mgFW} \cdot \text{l}^{-1}$, im Epilimnion auftraten. Um Rückschlüsse auf potentiell wirksame *top-down*-Einflüsse ziehen zu können, wurde die Planktonentwicklung anhand der Abbildung 12 näher untersucht:

- 1) **Daphnien**. Phytoflagellaten (*Chlamydomonas*, *Cryptomonas*) zeigten allgemein eine positive Entwicklung der Biomasse zum Zeitpunkt des *Daphnia*-Aufkommens (Juli bis Mitte August). Als *Daphnia cucullata* das Maximum der Entwicklung erreicht hatte, setzte ein steiler Anstieg des eukaryotischen autotrophen Picoplanktons (EAP) bzw. von *Chlorella* ein. Bis auf die Phase kurz vor und während des *Daphnia*-Maximums kann deshalb ein wirksamer Grazing-Effekt gegenüber dem eukaryotischen Phytoplankton ausgeschlossen werden. Die Entwicklung von Daphnien blieb ohne erkennbaren Einfluß auf die Biomasse der Bakterien. Der Scheitelpunkt des Peaks der Picocyanobakterien (PCY) wurde vor der *Daphnia*-Entwicklung erreicht, ein Zusammenhang zwischen *Daphnia*-Grazing und der schnellen Verminderung der PCY war somit nicht herstellbar.
- 2) **Cyclopoide Copepoden**. In der Zeit der höchsten Biomassen cyclopoider Copepoden (24.5. - 26.9.) stand das mittlere individuelle Volumen der Ciliaten in einem inversen Verhältnis zur Biomasse der Cyclopiden ($r = 0,57$; $p = 0,01$). Dies weist auf einen hohen Grazing-Druck durch Crustaceen hin, dem kleine Ciliaten besser widerstehen können (ARNDT und NIXDORF, 1991; WIACKOWSKI et al., 1994). Eine zeitweise Kontrolle der Ciliaten durch cyclopoide Copepoden erscheint daher möglich (Rotatorien vgl. Erläuterungen zu Abb. 11). Gegenüber heterotropen Flagellaten war der potentielle Einfluß der Cyclopiden und der Ciliaten zeitlich nicht zu trennen (vgl. 3)). Autotrophe Flagellaten entwickelten sich aber generell unabhängig von der Biomasse der Cyclopiden, so daß dies ebenfalls für HNF vermuten werden kann.
- 3) **Ciliaten**. a) Im Mai war mit dem Peak der Ciliaten zeitlich ein Abbau der Frühjahrsmaxima von *Chlamydomonas*, *Chlorella* und der HNF verbunden. Die Verminderung der Größe der HNF spricht für das Vorhandensein eines hohen Grazing-Drucks (mit den Ciliaten erreichten auch cyclopoide Copepoden ein erstes Maximum, siehe 2)). b) Anfang Juli fiel der Abbau eines kleineren HNF-Gipfels mit einem Peak der Ciliaten zusammen. c) Bei sehr geringen Biomassen der Ciliaten im Juli/August erreichten Phytoflagellaten und *Chlorella* das Jahresmaximum. d) Ende August folgte einem Peak der HNF wiederum ein Ciliaten-Peak. Eine zeitweise Kontrolle der Biomasse von Flagellaten und von *Chlorella* ist daher nicht auszuschließen. Demgegenüber ist eine strenge Grazing-Kontrolle der PCY durch Ciliaten zumindest im Sommer weniger wahrscheinlich (Peaks beider Gruppen am 2.7.).
- 4) **Heterotrophe Flagellaten**. Anfang Mai kam es zu einer steilen Abnahme der Zellgröße der PCY, deren Minimum zeitlich mit dem Maximum der HNF-Biomasse zusammenfiel. Offensichtlich verhinderte gröbenselektives Grazing der HNF die Entstehung eines Frühjahrsmaximums der PCY. Während des Minimums der HNF im August erreichten das EAP und *Chlorella* das Jahresmaximum. Eine zeitweise Kontrolle des APP und *Chlorella* durch heterotrophe Flagellaten erscheint möglich.

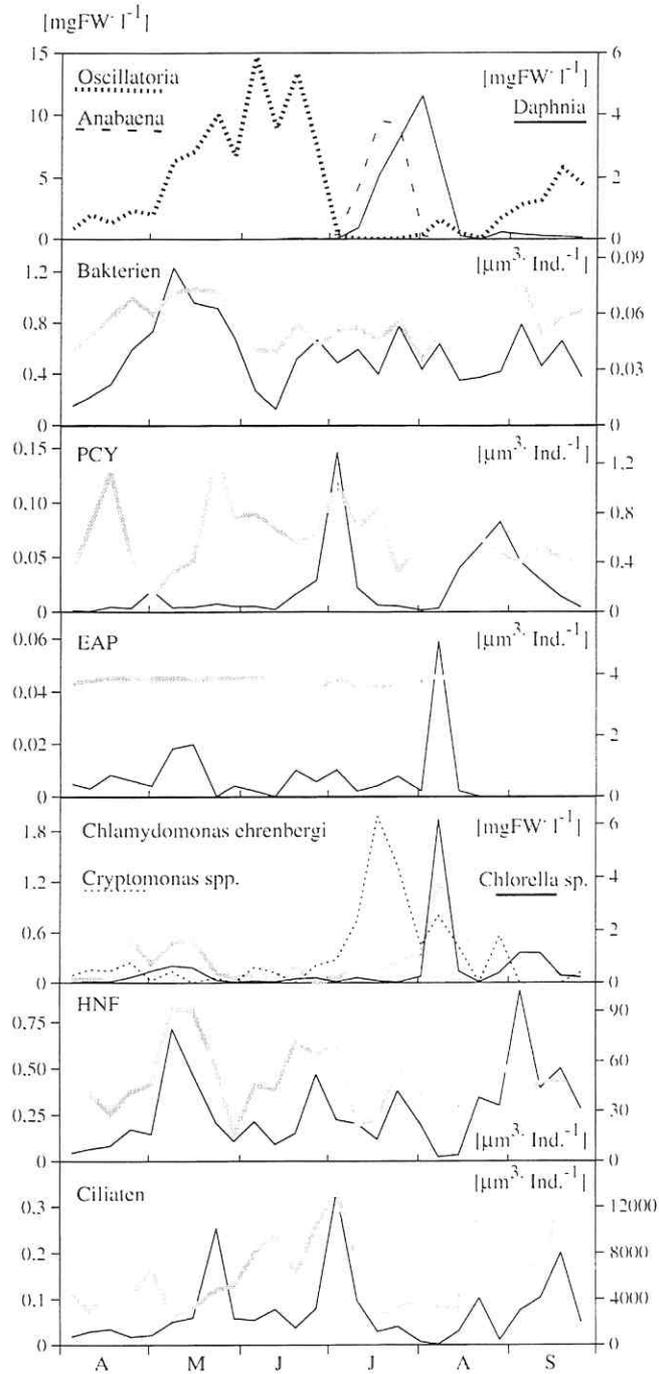


Abb. 12: Die Biomasse (schwarze Linie, linke Achse) und Individuengröße (graue Linie, rechte Achse) planktischer Individuen während der Produktionsphase. Für Gattungen des Phytoplanktons wurde nur die Biomasse (beide Achsen) dargestellt. PCY - Picoeyanobakterien, EAP - eukaryotisches autotrophes Picoplankton

Die bisher getroffenen Aussagen geben keine Hinweise zum Abbau des Jahresmaximums der Bakterien bis zum Erreichen des Minimums im Juni. Die Entstehung der hohen Bakterien-Biomasse und ihr Zusammenbruch war mit einer Veränderung der Größenstruktur verbunden, die anhand der Biomasseverteilung der größeren Bakterien ($>0,49 \mu\text{m}$ ESD) deutlich wurde (Abb. 13): Bis zum Erreichen des Scheitels am 9.5. nahm der Anteil der großen Bakterien ($>1 \mu\text{m}$ ESD) stetig zu. Am 16.5. lag eine zweigipflige Größenverteilung vor, die zwischenliegende Klasse war nicht besetzt. Zur Überprüfung wurde das Volumen weiterer 50 Zellen ermittelt und ein gleiches Ergebnis erzielt. Die folgende Verminderung der Biomasse vollzog sich am stärksten in den höheren Klassen, so daß gröbenselektives Grazing (ANDERSSON et al., 1986; GONZALES et al., 1990) als eine Ursache angesehen werden muß. Die mittlere Temperatur der beprobten Wasserschicht stieg vom 9.5. bis zum 13.6. von $9,9 \text{ }^\circ\text{C}$ auf $14,4 \text{ }^\circ\text{C}$, was möglicherweise zu einer Reduktion der Zellgröße beitrug. Von Bedeutung ist, daß der Rückgang der Bakterien-Biomasse noch während des Anstiegs der Phytoplankton-Biomasse stattfand und eine *bottom-up*-Limitation deshalb nicht wahrscheinlich war. Allerdings nahm nach dem gleichzeitigen Peak der Bakterien und ihrer potentiellen Grazer, der HNF, die Biomasse der HNF schneller ab und erreichte früher als die Bakterien-Biomasse das Minimum. Der Rückgang der HNF-Biomasse vollzog sich jedoch hauptsächlich durch eine Verringerung der Größe der HNF (Abb. 12) und nicht durch eine Abnahme ihrer Dichte. Da kleinere Organismen höhere spezifische Umsatzraten aufweisen, muß es nicht zu einer ebenso deutlichen Reduktion des Grazing-Drucks auf das Bakterienplankton gekommen sein. Man kann daher vermuten, daß das Grazing heterotropher Flagellaten den Abbau des Bakterien-Maximums im Frühsommer verursachte.

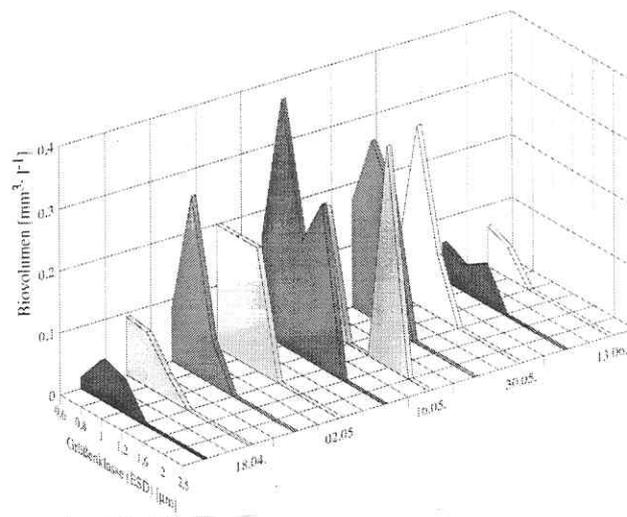


Abb. 13: Biomasse-Größenverteilung der Bakterien vor dem Einsetzen der thermischen Schichtung bis zum Ende der Frühjahrsentwicklung.

In der Tabelle 11 werden Angaben über die mögliche Existenz von Grazing-Beziehungen zusammen-

gefaßt, die bis zu diesem Punkt der Auswertung abgeleitet werden konnten. Die Entwicklung der PCY im Sommer, vor allem das Auftreten eines hohen und schmalen Peaks Anfang Juli, ließ keine Beziehung zur Biomasse potentieller Grazer erkennen.

Tab. 11: Bewertung der potentiellen Bedeutung von *top-down*-Wechselwirkungen anhand der Planktonentwicklung im Epilimnion (Grazer in Spalten). Symbole: Grazing-Kontrolle ist möglich (+), weniger wahrscheinlich (-), kann zeitweise existieren (+-). Nähere Erläuterungen im Text.

Beute / Grazer	Daphnien	Cyclopiden	Ciliaten	HNF
Bakterien	-			+
PCY			-	+
EAP, <i>Chlorella</i>	+ -		+	+
Flagellaten	+ -	-	+	
Ciliaten	+	+		
Rotatorien		+		

4.1.6. Vertikalverteilung des Crustaceen-Planktons

Untersuchungen zur Vertikalverteilung der Crustaceen waren im Sinne des Themas dieser Arbeit nicht erforderlich. Dennoch sind diesbezügliche Angaben nützlich, um die berechneten Crustaceenbiomassen bewerten zu können (Abschnitt 3.9.). Es erwies sich als vorteilhaft, daß das Crustaceenplankton des Arendsees von 1980 bis 1992 regelmäßig mit einem Schließnetz in 8 Tiefenhorizonten untersucht wurde (RUSCHAK und RÖNICKER, pers. Mitteilung). Die Daten geben die vertikale Verteilung der Crustaceen am späten Vormittag wieder.

Im Winter (Februar und März) waren die cyclopoiden Copepoden nahezu gleichförmig über die gesamte Wassersäule verteilt (Abb. 14). Die Tiefe, in der sich summiert von der Oberfläche beginnend 75% der Individuen aufhielten (= Q-75), betrug im Mittel etwa 30 m. Ende April (dem regulären Eintritt der sommerlichen Schichtung) war die beginnende Anreicherung der Cyclopiden in der oberen Wasserschicht feststellbar. Ab der zweiten Maihälfte bis Ende August hielt sich der überwiegende Teil der Individuen im Epilimnion auf. Ab Anfang September folgte die Lage der Q-75 dem jährlich zu beobachtenden Verlauf der Thermocline.

Die vertikale Verteilung von *Eudiaptomus gracilis* entsprach im Winter bis in die erste Maihälfte etwa der Verteilung der Cyclopiden (Abb. 14). Von Ende Mai bis Anfang Juli sowie im September und Oktober befanden sich die Q-75 in einem Bereich von 9 - 17 m. In der zweiten Julihälfte und im August sanken die Q-75 auf 19 - 23 m. *Bosmina longirostris* hielt sich vom Winter bis in den Juni überwiegend oberflächennah auf (nicht dargestellt). Später im Jahr fanden sich Maxima im Metalimnion und im tiefen Hypolimnion, während im Dezember wiederum eine Anreicherung in den oberen 15 m gefunden wurde. Allerdings war das Verhalten von *Bosmina* in verschiedenen Jahren unterschiedlich. *Daphnia cucullata* wurde überwiegend im Epilimnion angetroffen. Sieben von acht Profilen bei genügender *Daphnia*-Dichte zeigten, daß sich mehr als 75% der Daphnien in den oberen 5 m aufhielten.

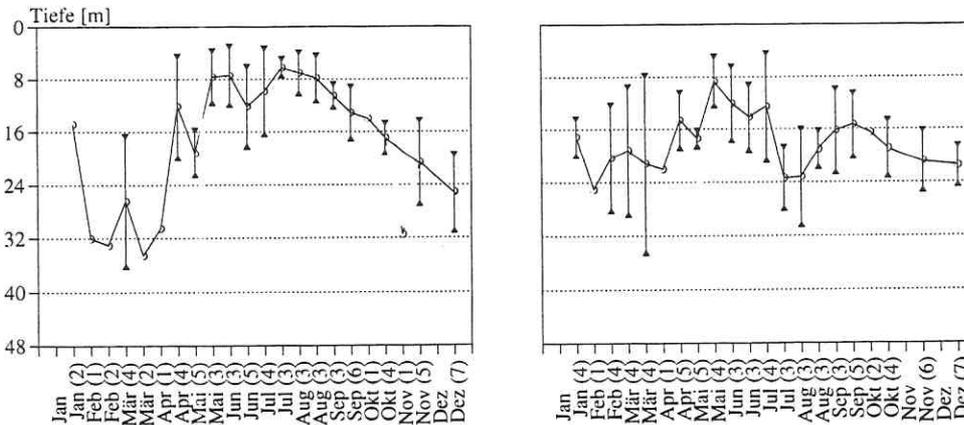


Abb. 14: Vertikalverteilung cyclopoider Copepoden (links) und von *Eudiaptomus gracilis*. Wassertiefe, bis zu der 75% der Individuen, von der Oberfläche beginnend, gefunden wurden (Q-75). Halbmonatliche Mittel (\pm Standardabweichung) der Jahre 1980 - 1992. Die Netzzüge wurden am späten Vormittag (etwa 11 Uhr) in den Horizonten 0 - 2,5 m, 2,5 - 5 m, 5 - 10 m, 10 - 15 m, 15 - 20 m, 20 - 30 m, 30 - 40 m und 40 - 48 m vorgenommen. Die Zahl der Profile ist in Klammern angegeben. In der Darstellung für cyclopoider Copepoden wurden die Daten des Jahres 1985 nicht berücksichtigt, da abweichend von der sonst gefundenen Verteilung sehr tiefe Q-75 ermittelt wurden.

4.2. Plankton-Größenverteilung des Arendsees

Das normalisierte Spektrum der mittleren Plankton-Größenverteilung im Jahr 1994 wies einen Anstieg von $-0,95$ und ein Bestimmtheitsmaß (R^2) von $0,96$ auf (Abb. 15). Es enthielt keine Lücken. Organismen in den Größenbereichen von $1,0 - 2,5 \mu\text{m}$ ESD (autotrophes Picoplankton) und $50 - 200 \mu\text{m}$ ESD (Rotatorien, kleine Cladoceren) waren unterrepräsentiert. Das SHELDON-Spektrum (SHELDON et al., 1972) zeigt ein deutliches Maximum in den Größenbereichen des klassischen Phytoplanktons (*Oscillatoria*, *Anabaena*) und weitere Maxima in den Bereichen des klassischen Zooplanktons (Copepoden) und der Bakterien (Abb. 15, oberer Teil).

Das für die Phase der *Daphnia*-Entwicklung erstellte Spektrum ist durch eine vergleichsweise hohe Biomasse der Crustaceen (*Daphnien* und Copepoden) gegenüber der Biomasse der Autotrophen gekennzeichnet. Diese wurde vor allem durch eukaryotische Nanoalgen (*Chlorella*, *Chlamydomonas*, *Cryptomonas*) gebildet. Die Bedeutung des Netzplanktons war in dieser Phase gering. Das normalisierte Spektrum wies eine deutlich weniger negative Steigung auf ($-0,87$) als das Spektrum der für die übrige Zeit des Jahres gemittelten Plankton-Größenverteilung.

Bei Ausdehnung der Spektren auf 2^{28} pg FW ($800 \mu\text{m}$ ESD, *Daphnia* $>1470 \mu\text{m}$ Länge, *Cyclops* $>1870 \mu\text{m}$ Länge) vermindern sich die Anstiege jeweils um den Zahlenwert $0,02 - 0,03$. Große Crustaceen dieser Klasse waren im Arendsee deutlich unterrepräsentiert. Das traf auch für den Zeitraum der *Daphnia*-Entwicklung zu. Aufgrund der schlechten statistischen Absicherung der Klasse $2^{27} - 2^{28}$ pg FW einiger norddeutscher Seen wurden alle Spektren bis 2^{27} pg FW begrenzt.

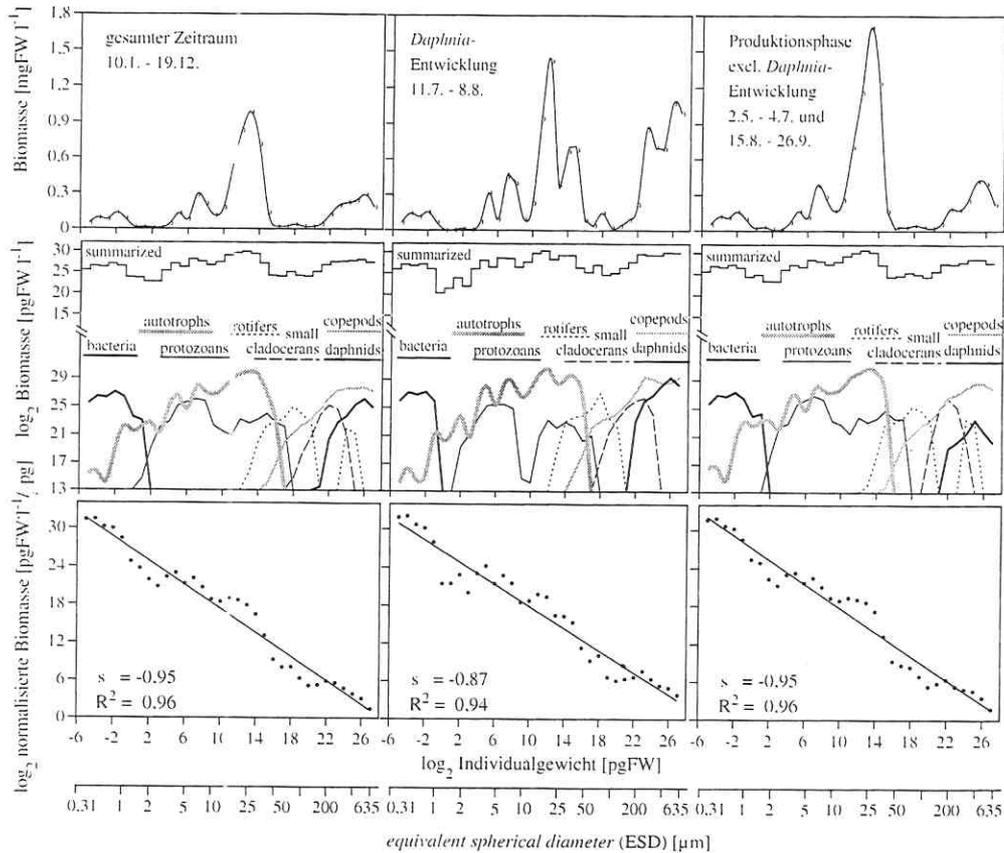


Abb. 15: Die Plankton-Größenverteilung im Arendsee als Mittelwert des gesamten Jahres 1994 und verschiedener Phasen der Planktonentwicklung. Im oberen Teil sind SHELDON-Typ-Spektren, unten normalisierte Spektren dargestellt.

Saisonale Variabilität der Größenverteilung. Zu Beginn der Untersuchungen im Januar wiesen die Spektren die negativsten Anstiege auf ($\leq -1,11$; Abb. 16). Das resultierte aus dem hohen Anteil der Bakterien-Biomasse und der geringen Biomasse des Crustaceenplanktons. Die folgende Erhöhung der Steigungen ist auf die gegenläufige Entwicklung der beiden genannten Größen zurückzuführen. Ein erstes Maximum wurde Mitte April erreicht ($-0,95$). Mit der Herausbildung der stabilen sommerlichen Schichtung kam es zu einem schnellen Anstieg der Biomasse der Bakterien und der nanoplanktischen Algen (Abschnitt 4.1.5.). Die Steigungen verminderten sich sprunghaft ($-1,04$). Die Reaktion des Crustaceenplanktons auf die Frühjahrsblüte und der Abbau des Frühjahrspeaks der nanoplanktischen Algen führten zur Erhöhung der Steigungen bis auf ein zweites Maximum am 24. Mai ($-1,86$). In der Phase der *Daphnia*-Entwicklung (e) wurden die höchsten (am wenigsten negative) Steigungen ermittelt. Sie entstanden nicht als Fortführung der Umstrukturierung der Gemeinschaft von kleineren zu großen Individuen in der zweiten Phase der Plankton-Frühjahrsentwicklung (Abschnitt 4.1.5.).

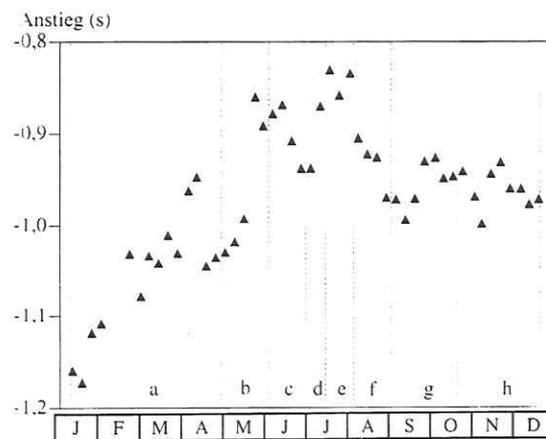


Abb. 16: Die saisonale Veränderung des Anstiegs des normalisierten Plankton-Größenspektrums.

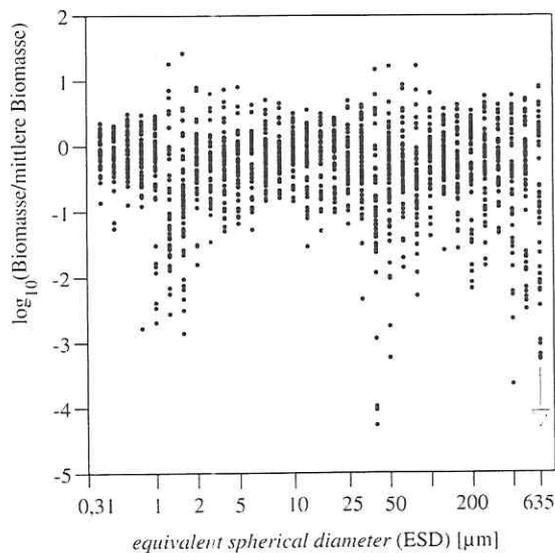


Abb. 17: Die Variation der Biomasse des gesamten Planktons innerhalb \log_2 -skalierter Klassen des Körpergewichts (ESD). Anzahl der Klassen: 32; Untersuchungstage: n = 48.

Die Variabilität der Biomasse in den einzelnen Größenklassen um den Jahresmittelwert ist in der Abbildung 17 dargestellt. In einigen Größenbereichen variierte die Biomasse innerhalb einer Größenordnung (Bakterien, Phytoplankton von 3,5 – 10 µm ESD). In den Klassen oberhalb 80 µm ESD schwankte die Biomasse etwa bis zu zwei Zehnerpotenzen um den Mittelwert. Von 0,8 – 1,6 und 30 – 80 µm ESD wurden jährliche Schwankungen der Biomasse von drei Zehnerpotenzen und mehr festgestellt. Hohe Abweichungen entstanden durch sehr niedrige Biomassen in einzelnen Größenklassen im Vergleich zum Jahresmittel.

4.3. Kurzzeit-Experimente

4.3.1. Grazing

4.3.1.1. Grazerspezifische Ingestion

Vom 8. März bis zum 22. November wurden 13 Grazingexperimente durchgeführt. Die berechneten Filtrationsraten sind in der Tabelle 12 dargestellt. Weitere 5 Versuche wurden außerhalb dieses Zeitraums vorgenommen, einige Gruppen jedoch nicht bearbeitet. Heterotrophe Flagellaten konsumierten 27 (13 - 49) Bakterien je Stunde. Autotrophe Flagellaten (ANF) wurden entsprechend ihrer relativen Häufigkeit einbezogen. Aufgrund ihrer geringeren Abundanz gegenüber den HNF wurden meist nur wenige ANF untersucht, so daß auf die Berechnung spezifischer Ingestionsraten verzichtet wurde. Der Anteil der ANF an der Bakterienaufnahme von Flagellaten betrug im Mittel 10% (0 - 28%). Ciliaten nahmen 155 Bakterien je Stunde auf, im Minimum <1 (geringere oder gleiche Anzahl der FLB je Grazer gegenüber dem Kontrollversuch) bis maximal 503 Bakterien-Grazer⁻¹·h⁻¹. Die Aufnahme markierter *Chlamydomonas*-Zellen durch heterotrophe Flagellaten wurde nicht beobachtet.

Aufgrund der geringen Konzentration der FLA und ihrer geringen spezifischen Ingestionsrate durch Ciliaten war es nicht möglich, das Grazing von Algen durch Ciliaten für jeden Versuch anzugeben. Von mehr als 700 untersuchten Ciliaten hatten nur 13 Individuen 1 - 3 FLA aufgenommen. Aus diesem Grund wurden die Ingestionsraten aller Experimente gemittelt und für eine grobe Schätzung der Aufnahme von Algen im gesamten Jahr verwendet. Diese mittlere Ingestionsrate betrug insgesamt 7,1 Zellen nanoplanktischer Algen (*Chlorella*, *Chlamydomonas*) und heterotropher Flagellaten je Ciliat und Stunde.

Zum Vergleich wurden die Ingestionsraten nach zwei weiteren Verfahren berechnet:

1) Das Modell von PETERS (1994, Gleichung 5) erklärt 75% der Variation der Ingestionsrate von Protozoen und basiert auf den Parametern Grazer- und Beutegröße, Grazer- und Beutedichte sowie der Temperatur. Eingesetzt wurde die summierte Abundanz der häufigsten nanoplanktischen Algen (*Chlorella*, *Chlamydomonas*) und der heterotrophen Flagellaten, das gewichtete spezifische Zellvolumen dieser Gruppen (Tab. 7, HNF Abb. 12; gewichtet 40 - 70 µm³) sowie die an jedem Versuchstag gemessenen Einzelvolumina der Ciliaten. Die Ingestion wurde für 25 Untersuchungstage zwischen dem 2.5. und 17.10. berechnet. Für die Termine außerhalb dieses Zeitraums war das aufgrund der engen Intervallgrenzen der Temperatur nicht möglich. Die Ingestion von *Cryptomonas* konnte ebenfalls nicht berechnet werden. Das Modell ergab eine mittlere Ingestion von 6,2 Zellen der genannten Gruppen je Ciliat und Stunde, was einer Filtration von 490 nl·Ciliat⁻¹·h⁻¹ entsprach.

2) Legt man in Anlehnung an MÜLLER et al. (1991, und Zitate darin) eine Verdopplungszeit von 24 - 48 h und eine Wachstumseffizienz von 40% (FENCHEL, 1987; ŠIMEK et al., 1995) zugrunde, ingestiert ein Ciliat 125 - 250% des Körperkohlenstoffs pro Tag. MÜLLER et al. (1991) gehen von einer täglichen Aufnahme von 150 - 200% des Körperkohlenstoffs während der Frühjahrsentwicklung sowie im Sommer und Herbst aus. Nimmt man einen gleichen spezifischen C-Gehalt fixierter Protozoen und Phytoplankton-Zellen an (Diskussion Abschnitt 3.9.), betrug die Ingestion nach dem Modell von PETERS (1994) 100% des Körpervolumens pro Tag. Da auch andere Futterorganismen genutzt werden (weitere Algen, Bakterien), erscheinen die durch das Modell von PETERS erhaltenen Aufnahmeraten realistisch. Sie wurden zur Berechnung der Nanoplankton-Ingestion der Ciliaten (folgende

Abschnitte) verwendet. Die gute Übereinstimmung mit der experimentell ermittelten Aufnahme­rate kann zufällig entstanden sein.

Der zweite Ansatz soll auch für die Extrapolation der nach dem PETERS-Modell berechneten Ingestionsraten verwendet werden: Bei Temperaturen von 15 - 21 °C betrug die errechnete volumenspezifische Ingestion 127% (46 - 222%) d⁻¹, bei 10 - 15 °C 78% (46 - 159%) d⁻¹. Der verbleibende Temperaturbereich von 1,8 - 9,5 °C wird durch das Modell nicht abgedeckt. Aus veröffentlichten Daten zur Temperaturabhängigkeit der Aktivität von Ciliaten läßt sich ein Mittelwert des Q₁₀ von 2,8 ableiten; im Modell sinkt die Aktivität mit einem Q₁₀ von 2,14 (PETERS, 1994, und Zitate darin). Für den verbleibenden Untersuchungszeitraum (10.1. - 25.4. und 24.10. - 19.12.) wurde danach eine volumenspezifische Ingestionsrate der Ciliaten von 30% d⁻¹ angenommen.

Tab. 12: Die Filtration [$\mu\text{l}\cdot\text{Grazer}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$] von natürlichem Bakterioplankton (anhand der FLB-Aufnahme) durch HNF, Ciliaten (Cil.), *Kerawella cochlearis* incl. f. *tecta* (K. c.), *K. quadrata* (K. q.), *Trichocerca similis* (Trich.), *Filinia longiseta* (Fil.), *Kellicottia longispina* (Kell.) und optimal aufgenommenen Algen (Tab. 7) von Nauplius-Stadien (Nst., meist cyclopoide), cyclopoide Copepodite (Cyc.), *Eudiaptomus gracilis* (Eud.), *Bosmina longirostris* (Bos.), *Chydorus sphaericus* (Chy.) und *Daphnia cucullata* (Dap.). Die Filtration wurde nur berechnet, sofern eine noch ausreichende Zahl der Grazer zur Verfügung stand (je nach Häufigkeit der Partikel­aufnahme 5 - 20 Individuen einer der o. g. Arten bzw. Gruppen), n - unbedeutend bzw. nahe Null.

	natürliches Bakterioplankton							Nanoplankton					
	HNF	Cil.	K. c.	K. q.	Trich.	Fil.	Kell.	Nst.	Cyc.	Eud.	Bos.	Chy.	Dap.
18.01.								1,5		5,3			
08.02.		0,016								8,0		n	
21.02.		0,031											
08.03.		0,013	0,22	0,11		1,13	n	1,8				39,8	
22.03.	0,0044	n	0,01	0,00			n	n					
12.04.	0,0040	0,028	0,53	0,30			0,43		1,8			29,1	
09.05.	0,0033	0,005	2,28				0,77						
24.05.	0,0040	n	0,39	0,24						4,6	12,0		
20.06.	0,0029	0,029	1,38						14,7				
18.07.	0,0020	0,018	0,87	0,70	0,28				6,7			8,2	49
08.08.	0,0048	0,011	0,16		0,25				47,0		114,0	29,6	165
29.08.	0,0054	0,011	0,26		0,17			3,2	12,6	3,2			121
12.09.		0,030	0,84		0,38				12,2				140
17.10.	0,0033	0,030	0,27	0,36					0,7				
07.11.	0,0026	0,042	0,59	0,45					6,2	12,9			
21.11.	0,0043		2,79					1,1	8,5	7,6	32,1		
12.12.	0,0048	n											
Mittel	0,0038	0,018	0,81	0,31	0,27	0,63	0,22	1,50	12,3	6,92	37,8	18,9	119

4.3.1.2. Ingestion von Bakterio- und Phytoplankton im Verhältnis zum *standing stock*

In Tabelle 13 und Abbildung 18 ist die Ingestion der gesamten Zooplankton-Gemeinschaft für 13 Experimente vom 8.3. bis 21.11. als Anteil am *standing stock* des Bakterioplanktons und der Algen *Chlorella*, *Chlamydomonas* und *Cryptomonas* dargestellt. Individuen der drei genannten Algen trugen mehr als 80% zur Biomasse des gut ingestierbaren Phytoplanktons bei. Die Ingestionsrate wurde anhand der mittleren individuellen Ingestion am Versuchstag und der mittleren Dichte der Grazer und

Nahrungsorganismen im Epilimnion errechnet. Wenn aufgrund der geringen Dichte eines Grazers keine Bestimmung der Ingestionsrate erfolgte, wurde die mittlere Filtrationsrate (Tab. 12) zur Berechnung der Ingestion verwendet. Da HNF und gleichgroße Phytoflagellaten normalerweise mit derselben Effizienz aufgenommen werden (SANDERS und PORTER, 1990; Review in SANDERS und WICKHAM, 1993), können die für *Chlamydomonas* berechneten Verlusten auf die etwas kleineren HNF übertragen werden.

Tab. 13, a - d: Die Ingestion von Bakterio- und Nanoplankton im Verhältnis zum *standing stock* [% d⁻¹] durch Flagellaten (F), Ciliaten (C), Rotatorien (R), Bosminen und Chydoriden (BC), Copepoden (CO) und Daphnien (DA); I - Summe der Grazing-Verluste durch die aufgeführten Grazer. Die mögliche Ingestion von Nanoplankton durch Flagellaten sowie die Aufnahme von *Cryptomonas* durch Ciliaten wurde nicht berücksichtigt. n. d. - nicht bestimmt; n. v. - Beute nicht vorhanden.

	Bakterioplankton							Chlorella					
	F	C	R	BC	CO	DA	I	C	R	BC	CO	DA	I
08.03.	n. d.	0	0	0	0	0		4	0	0	0	0	4
22.03.	30	0	0	0	0	0	30	4	0	0	0	0	4
12.04.	10	1	0	0	0	0	11	6	0	1	0	0	7
09.05.	58	0	0	0	0	0	59	6	0	0	0	0	6
24.05.	24	0	2	1	0	0	27	40	1	3	0	0	45
20.06.	16	0	1	1	0	0	18	9	0	4	0	0	14
18.07.	22	1	3	0	0	4	29	15	1	1	0	7	24
08.08.	13	0	0	1	0	19	33	1	0	4	1	32	37
29.08.	83	0	0	0	0	1	83	2	0	1	0	1	4
12.09.	n. d.	1	1	0	0	1		10	0	0	0	2	12
17.10.	55	1	0	0	0	0	57	10	0	0	0	1	11
07.11.	23	n. d.	0	0	0	0	23	6	0	0	0	0	7
22.11.	54	1	2	0	0	0	56	3	1	0	0	0	4
Mittel	35,2	0,5	0,8	0,2	0,0	2,1	38,8	9,3	0,2	1,2	0,2	3,5	14,4

	Chlamydomonas						Cryptomonas				
	C	R	BC	CO	DA	I	R	BC	CO	DA	I
08.03.	4	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0
22.03.	4	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0
12.04.	6	0	1	1	0	8	0	1	1	0	1
09.05.	6	0	0	2	0	8	1	0	2	0	4
24.05.	40	2	7	2	0	52	2	6	3	0	11
20.06.	9	1	9	2	0	21	n. v.				
18.07.	15	3	2	5	7	31	3	2	5	3	13
08.08.	1	0	9	17	32	59	0	8	26	16	50
29.08.	2	0	1	3	1	8	0	1	5	0	6
12.09.	10	1	0	3	2	16	n. v.				
17.10.	10	0	0	1	1	12	n. v.				
07.11.	6	0	0	1	0	7	0	0	1	0	1
22.11.	3	2	0	1	0	6	0	0	0	0	0
Mittel	9,3	0,8	2,6	2,9	3,5	19,2	0,6	1,5	3,5	1,6	7,2

Die Ingestionsraten des Bakterioplanktons schwankten im Bereich von 11% bis 83% des *standing stock* pro Tag. Am 9.5., dem Scheitel des Bakterienmaximums, wurden 59% der Bakterien pro Tag

konsumiert. Hauptgrazer waren prinzipiell Flagellaten, lediglich am 8.8. verursachten Daphnien Verlusten von knapp 20% pro Tag (Tab. 13). Alle anderen Gruppen einschließlich der Ciliaten und Rotatorien waren hinsichtlich ihres bacterivoren Grazings ohne Bedeutung.

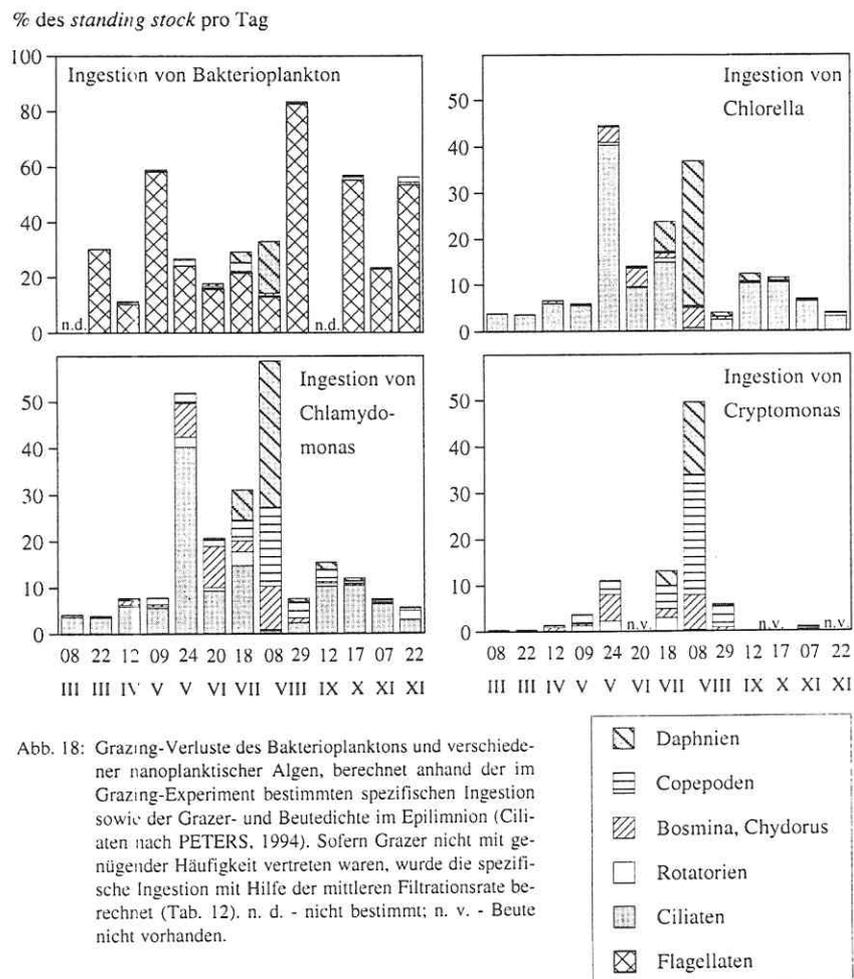


Abb. 18: Grazing-Verluste des Bakterioplanktons und verschiedener nanoplanktischer Algen, berechnet anhand der im Grazing-Experiment bestimmten spezifischen Ingestion sowie der Grazer- und Beutedichte im Epilimnion (Ciliaten nach PETERS, 1994). Sofern Grazer nicht mit genügender Häufigkeit vertreten waren, wurde die spezifische Ingestion mit Hilfe der mittleren Filtrationsrate berechnet (Tab. 12). n. d. - nicht bestimmt; n. v. - Beute nicht vorhanden.

Die *community*-Ingestionsraten von *Chlamydomonas* und *Chlorella* variierten stärker zwischen den Experimenten. An einigen Tagen wurden weniger als 10% des *standing stock* konsumiert. Zum Zeitpunkt des ersten Ciliaten-Peaks (24.5.) betrug die Feedingrate 45% bzw. 52% d⁻¹. Während des Jahresmaximums von *Chlorella* und *Chlamydomonas* (8.8.) wurden täglich 37% und 59% des *standing stock* ingestiert. Hauptgrazer waren dann nicht die sonst in dieser Hinsicht dominierenden Ciliaten, sondern Metazoen (Daphnien, Copepoden - mit Ausnahme von *Chlorella* - und Chydoriden). Die mittleren Verlusten von *Chlorella* und *Chlamydomonas* betragen 14% bzw. 19% d⁻¹. Für *Cryptomonas* liegt nur eine unvollständige Schätzung der Grazing-Verluste vor, da die Selektion der großen Flagellaten durch die verbreitet oligotrichen Ciliaten nur schwer berechnet werden kann.

Die in der Tabelle 14 berechneten Grazing-Verlusten des gesamten Phytoplanktons sind als Schätzungen aufzufassen. Sie basieren auf der Annahme, daß das Mikrophytoplankton keinem Grazing unterliegt. Problematisch ist vor allem die Bewertung des Grazing der größeren Phytoplankter durch Protozoen. Es ist bekannt, daß spezialisierte Ciliaten effektiv Oscillatorien ingestieren und dezimieren können (*Nassula*). Ihr seltenes Auftreten in Seen mit hohen *Oscillatoria*-Biomassen ist vor allem auf die dann häufigen cyclopoiden Copepoden zurückzuführen (BRABRAND et al., 1983). Im Arendsee wurde das Vorkommen von *Nassula* im Jahr 1994 nicht beobachtet. Es bleibt aber offen, inwieweit große, weniger häufige Ciliaten oder große heterotrophe Flagellaten (ARNDT und MATHES, 1991) zur Mortalität beitragen. Unabhängig von diesen Unsicherheiten läßt sich jedoch anhand der in Tabelle 14 dargestellten Ergebnisse folgendes erkennen: Für das Phytoplankton insgesamt war Grazing kein bedeutender Verlustfaktor. Mit einer Ausnahme wurden nach den Berechnungen täglich weniger als 5% der gesamten Phytoplankton-Biomasse ingestiert. Nur während des Peaks der eukaryotischen Algen (Phase f) bedingten geringe Anteile des Netzplanktons und vergleichsweise hohe Biomassen der Daphnien und Copepoden einen höheren Nutzungsgrad des gesamten Phytoplanktons.

Tab. 14: Tägliche Grazing-Verluste des gesamten Phytoplanktons (Ges.-Ingestion) unter der Annahme, daß nur eukaryotisches Phytoplankton der Gattungen *Chlorella*, *Chlamydomonas* und *Cryptomonas* (EPa) sowie übrige gut ingestierbare Algen (EPb) mit gleicher Intensität (Ingestion EP) aufgenommen wurden; IP - schlecht ingestierbares eukaryotisches Phytoplankton. NP - Netzphytoplankton. Die "Ingestion EP" wurde als Mittel der in Tabelle 13 summierten Grazingraten (gewichtet nach der Biomasse der 3 genannten Gattungen) berechnet. Zuordnung der einzelnen Phytoplankton-Taxa entsprechend Abbildung 11.

	Ingestion EP [% d ⁻¹]	Biomasse [mgFW l ⁻¹]				Ges.-Ingestion [% d ⁻¹]
		EPa	EPb	IP	NP	
08.03.	2.7	0.1	0.0	0.0	0.8	0.4
22.03.	1.7	0.2	0.0	0.0	1.2	0.3
12.04.	3.1	0.2	0.0	0.0	2.0	0.3
09.05.	6.5	0.9	0.7	0.0	6.3	1.4
24.05.	39.3	0.2	0.5	0.1	10.0	2.6
20.06.	18.8	0.3	0.3	0.0	13.4	0.8
18.07.	14.4	2.2	0.0	0.0	9.5	2.7
08.08.	44.1	5.1	0.1	0.1	1.5	33.4
29.08.	6.5	1.5	0.4	0.1	1.7	3.4
12.09.	13.0	0.7	0.4	0.0	3.2	3.3
17.10.	11.7	0.2	0.1	0.0	2.8	1.1
07.11.	3.6	0.2	0.2	0.0	2.8	0.4
22.11.	4.7	0.1	0.2	0.0	2.7	0.6
Mittel	13.1	0.93	0.22	0.04	4.45	3.9

Es bleibt festzuhalten, daß die Grazing-Experimente Ergebnisse lieferten, die auch aus der Planktonentwicklung (Abschnitt 4.1.5.) abgeleitet wurden. Das betraf insbesondere die Rolle der HNF für das Grazing der Bakterien und die Fähigkeit der Ciliaten, bei Entwicklung genügender Dichten einen höheren Grazing-Druck auf das gut verwertbare Phytoplankton auszuüben. Daphnien waren dazu allenfalls während ihres Maximums in der Lage. Es wurde außerdem deutlich, daß Copepoden moderate Verluste von Flagellaten hervorrufen können.

4.3.2. Verdünnungsexperimente

Von März bis November wurden 8 Verdünnungsexperimente durchgeführt (Tab. 15, Abb. 19). Zwei Versuche lieferten Ergebnisse, die nicht weiter ausgewertet werden konnten, da die Wachstumsraten keine Beziehung zur Verdünnung erkennen ließen. Die Brutto-Wachstumsraten (k) schwankten im Bereich von $0,09 \text{ d}^{-1}$ bis $0,82 \text{ d}^{-1}$ (Wachstum um 9 - 130% des *standing stock* pro Tag bzw. 7,7 d - 20 h Verdopplungszeit). In 5 der 6 Experimente überstiegen die Grazingraten (g) die Wachstumsraten oder waren in einem Fall gleich hoch. Nur das Experiment am 16.5. (Frühjahrspeak) ergab ein positives Nettowachstum.

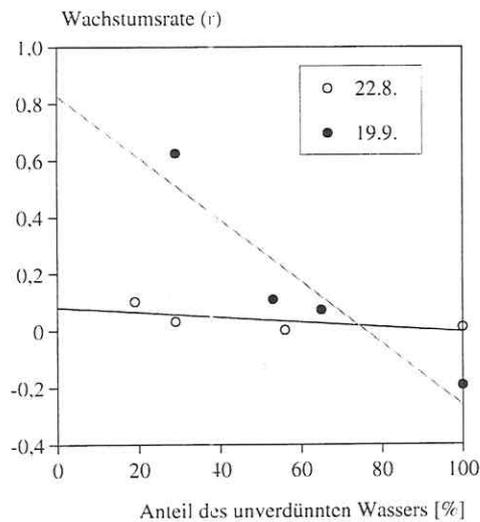


Abb. 19: Der Zusammenhang von Wachstumsrate und Verdünnung in zwei Experimenten. Die flache Steigung der Geraden im Experiment vom 22.8. läßt auf einen geringen Grazeinfluß schließen.

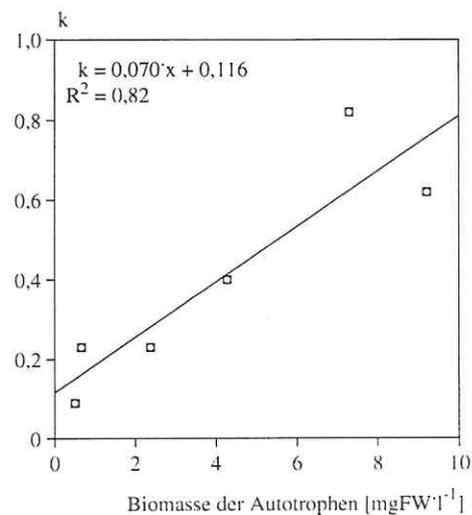


Abb. 20: Die Abhängigkeit der Brutto-Wachstumsrate (k) der Bakterien von der autotrophen Biomasse in 6 Verdünnungsexperimenten.

Die Grazingraten (-0,09 bis -1,08) entsprachen Verlustraten von 9 - 66% des *standing stock* pro Tag. Aufgrund der verschiedenen Versuchstermine können die anhand der FLB-Aufnahme ermittelten Verlustraten nicht direkt gegenübergestellt werden. Ein Vergleich der Bereiche, in denen die Ergebnisse beider Methoden variierten, zeigt, daß das Brutto-Wachstum der Bakterien potentiell durch Grazing kompensiert wurde (11 - 83% anhand der FLB-Aufnahme, Abschnitt 4.3.1.2.).

Geringe Brutto-Wachstumsraten (k) wurden bei geringen Biomassen des autotrophen Planktons ermittelt (Abb. 20). Eine Abhängigkeit beider Variablen kann aufgrund der geringen Versuchszahl aber nicht statistisch belegt werden.

Tab. 15: Ergebnisse der Verdünnungsexperimente (R^2 = Bestimmtheitsmaß der linearen Regression von Verdünnung und Wachstumsrate, Abb. 19).

	Brutto-Wachstumsrate k	Grazingrate g	Bestimmtheit R^2
28.03. 94	0,23	-0,51	0,89
16.05. 94	0,62	-0,56	0,64
02.08. 94	0,23	-0,59	0,86
22.08. 94	0,09	-0,09	0,47
19.09. 94	0,82	-1,08	0,89
24.10. 94	0,40	-0,82	0,93

4.4. Experimente in Enclosures

4.4.1. Zugabe von Phosphor und Stickstoff

Die Reaktion der autotrophen Organismen auf die Zugabe von Nährstoffen wurde in einem Enclosure-Ansatz untersucht. Der Versuch begann Ende August in der Phase niedriger Konzentrationen gelöster Nährstoffe im Epilimnion. Einem Enclosure wurden Stickstoff und Phosphor zweimalig in Form von Natriumnitrat und Phosphorsäure zugegeben (Abb. 21, Pfeile). Die Nährstoffe lagen damit weit im Überschuß vor ($50 - 160 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ DP und $2780 - 6240 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ DN). Ein unbehandelter Enclosure diente als Referenz ($0 - 25 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ DP und $1020 - 1340 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ DN).

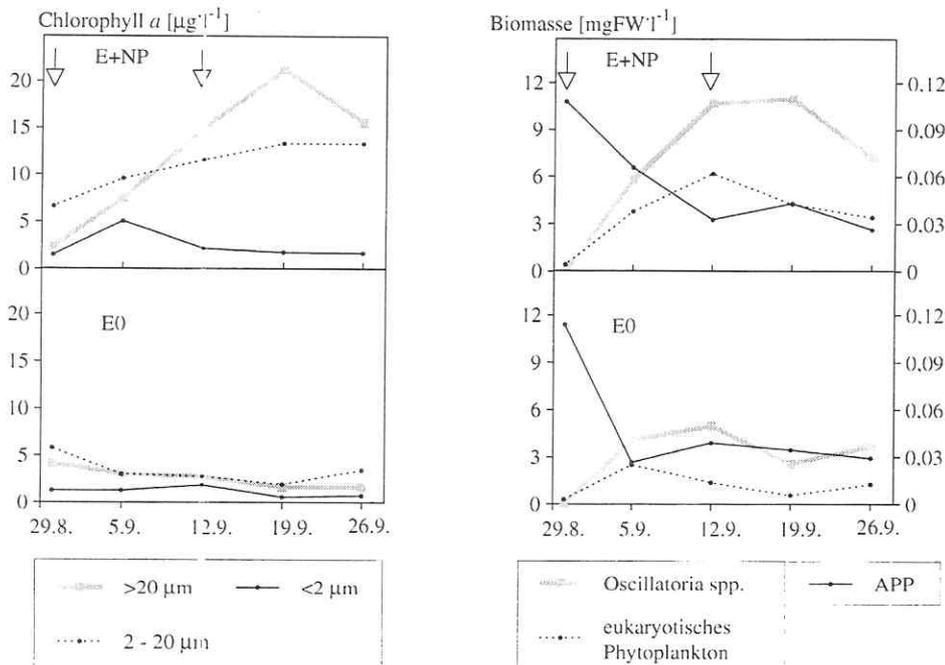


Abb. 21: Die Entwicklung des autotrophen Planktons und des Chlorophyllgehalts nach Stickstoff- und Phosphorzugabe (Pfeile) im Enclosure E+NP und in einem unbehandelten Ansatz (E0). *Oscillatoria* spp. = *O. rubescens* (zu einem geringen Teil *L. redekei*); eukaryotisches Phytoplankton = *Scenedesmus quadricauda*, *S. bicaudatus*, *Chlorella vulgaris* und *Chlamydomonas chrenbergi* in E+NP; *Ch. vulgaris* und *S. bicaudatus* in E0.

Der Nährstoff-Puls rief eine deutliche Reaktion des autotrophen Nanoplanktons und des Netzplanktons hervor. Zwei Wochen nach Beginn des Experiments hatte sich die Biomasse beider Größengruppen gegenüber der Kontrolle verdoppelt bzw. vervierfacht (Nanoplankton). Der Chlorophyllgehalt der Seston-Fractionen 2 - 20 μm und $>20 \mu\text{m}$ erreichte nach drei Wochen das Maximum und stieg auf das sieben- bzw. dreizehnfache der Referenz. Die Biomasse des APP und der Chlorophyllgehalt der Fraktion $<2 \mu\text{m}$ zeigten keine von der Kontrolle abweichende Entwicklung.

4.4.2. Entfernung von Rotatorien und Crustaceen

Von März bis Dezember wurden sieben Enclosure-Experimente mit einer Dauer von 3 bis 5 Wochen durchgeführt:

14.03. - 18.04.	I	
02.05. - 24.05.	II	
06.06. - 04.07.	III	
01.08. - 22.08.	IV	
29.08. - 26.09.	V	einmalige N- und P-Zugabe in den filtrierten Enclosure
10.10. - 07.11.	VI	
14.11. - 12.12.	VII	

Im folgenden werden die römischen Ziffern zur Bezeichnung der Experimente verwendet. Bei der Füllung jeweils eines Enclosures wurden Rotatorien und Crustaceen durch Filtration zurückgehalten (filtrierter Enclosure - EF). Ein unbehandelter Enclosure diente als Vergleich (E0).

Die Filtration bewirkte das Zurückhalten des überwiegenden Teils des Crustaceenplanktons (Abb. 22). Einige Individuen gelangten sicher mit dem Wasserstrom entlang der Nähte während der Füllungsphase in das Innere der filtrierten Enclosures (EF). Die Unterschiede in den Startbiomassen hingen von der Dichte des Zooplanktons im Freiwasser während der Füllung ab. Selbst bei größeren Differenzen war keine Depression der Autotrophen in der Kontrolle gegenüber dem filtrierten Enclosure erkennbar (Experimente II und IV). Im Verlauf des Experiments II vollzog sich eine eher entgegengesetzte Entwicklung.

Etwa zwei Wochen nach Beginn der Experimente setzte eine nicht vorhersagbare Planktonentwicklung ein, die vor allem im Sommer eine hohe Dynamik aufwies. So kam es während der Versuche III bis V zur Entwicklung von *Daphnia cucullata* im filtrierten Enclosure. Es erscheint möglich, daß die Verminderung der autotrophen Biomasse in EF gegenüber E0 durch herbivores Grazing von Cladoceren (III und V) bzw. Ciliaten (II und III) verursacht wurde. Die Struktur des autotrophen Planktons (Abb. 23) zeigt jedoch, daß dies unwahrscheinlich war: Die unterschiedliche Entwicklung der Phytoplankton-Biomasse war im Zusammenbruch der schlecht verwertbaren Cyanophyceen (*Oscillatoria rubescens*, III und V) bzw. in ihrer gebremsten Entwicklung (II) begründet. Während der übrigen Experimente (I, VI und VII) änderte sich die Zusammensetzung des autotrophen Planktons in beiden Enclosures in gleicher Weise.

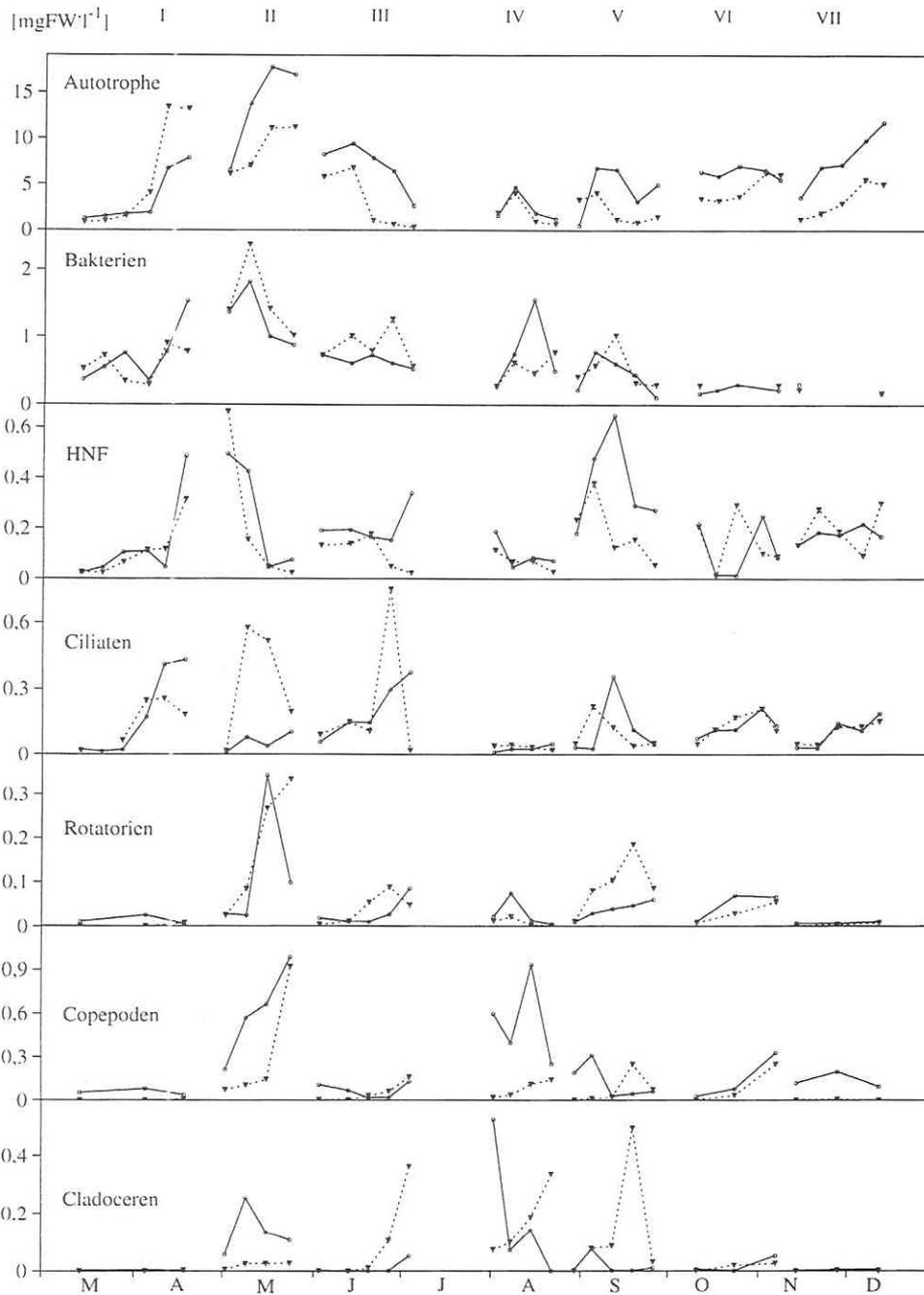
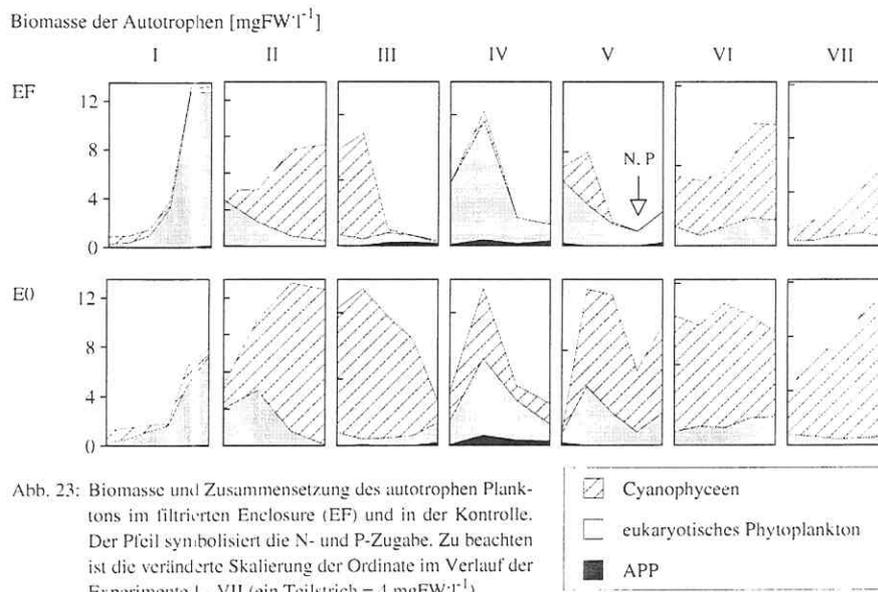


Abb. 22: Die Plankton-Biomasse im Verlauf der Enclosure-Experimente von März bis Dezember 1994. unterbrochene Linie - filtrierter Enclosure (EF); durchgängige Linie - Kontrolle (E0).



Starke Unterschiede der Struktur des autotrophen Planktons im Verlauf der Sommerexperimente sind feststellbar, wenn der Anteil des APP bzw. des Chlorophylls in der Fraktion $<2 \mu\text{m}$ dargestellt wird (Abb. 24, III bis V). Zwar ließen beide Parameter keine direkte quantitative Beziehung erkennen, jedoch folgten der Chl- und der APP-Anteil derselben Tendenz. Mit zunehmender Versuchszeit stieg die Bedeutung der Picofraktion im filtrierten Enclosure gegenüber der Kontrolle. Am Ende des Versuches III trug das APP 50% in EF und 7% in E0 zur autotrophen Biomasse bei. Dabei handelte es sich nicht um Artefakte als Folge der Filtration. Das war an der entgegengesetzten Entwicklung zu Beginn der Experimente erkennbar (III bis V, Chl). Die Zugabe von gelöstem Phosphor und Stickstoff (wie 4.4.1.) in den filtrierten Enclosure (V) führte zu einer Verminderung der Anteile der Picofraktion (Chl und APP).

Alle beobachteten Unterschiede der Zusammensetzung der Autotrophen waren in der verschiedenen Entwicklung der Cyanophyceen (III bis V) und zum Teil des eukaryotischen Phytoplanktons (III) begründet. Das autotrophe Picoplankton erreichte in keinem der Experimente höhere Biomassen. In den filtrierten Enclosures kam es nach einer anfänglichen Entwicklung von *Oscillatoria* schnell zu einem vollständigen Zusammenbruch der *Oscillatoria*-Populationen (III bis V). In der Kontrolle setzte im Unterschied erst zu Versuchsende eine Verminderung der *Oscillatoria* ein (III) oder die Biomasse blieb über die Versuchsdauer erhalten (IV) bzw. stieg von einem geringen Ausgangsniveau auf eine hohe Biomasse an, die bis zum Versuchsende bestehen blieb (V).

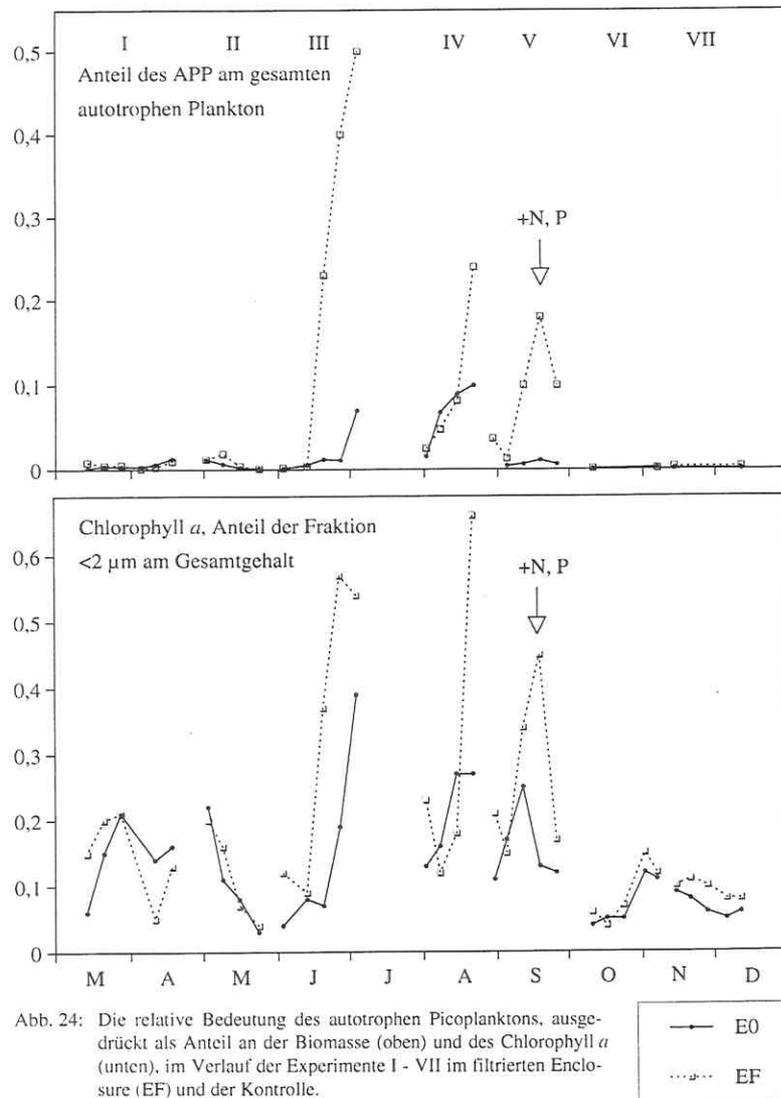


Abb. 24: Die relative Bedeutung des autotrophen Picoplanktons, ausgedrückt als Anteil an der Biomasse (oben) und des Chlorophyll a (unten), im Verlauf der Experimente I - VII im filtrierten Enclosure (EF) und der Kontrolle.

—●— E0
□..... EF

Die Reaktion nach Zugabe gelöster Nährstoffe weist auf einen höheren Grad der *bottom-up*-Limitation im filtrierten Enclosure hin. Anhand der Konzentration von DP und DN wurde das jedoch nicht deutlich (Abb. 25). Es muß bemerkt werden, daß der gelöste Gesamt-Stickstoff (DN) nicht die Konzentration des gut verfügbaren Stickstoffs darstellen muß (Abschnitt 4.1.2.).

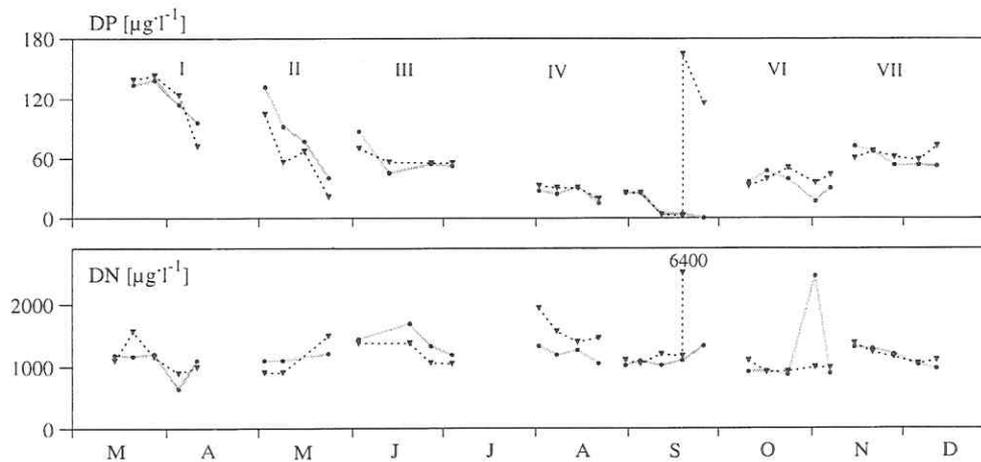


Abb. 25: Die Konzentration des gelösten Phosphors (DP) und Stickstoffs (DN) im Verlauf der Experimente I - VII im filtrierten Enclosure (unterbrochene Linie) und in der Kontrolle.

Am Ende des Versuchs V sank die Konzentration des gelösten Phosphors bis an die Nachweisgrenze. Dennoch befanden sich im Kontroll-Enclosure hohe Biomassen von *Oscillatoria rubescens*. In beiden Enclosures waren zu Beginn der Experimente sehr geringe spezifische P-Konzentrationen vorhanden (Abb. 26). In E0 stiegen diese kontinuierlich, während die P:C-Quotienten in EF bis zur DP-Zugabe auf dem niedrigen Niveau verharren. Der Stickstoff vollzog im Grunde ebenfalls diese Entwicklung mit dem Unterschied konstanter Konzentrationen in E0 und fallender Konzentrationen in EF. Es war offensichtlich, daß das Phytoplankton im filtrierten Enclosure während des Experiments V einem höheren Grad der Nährstofflimitation ausgesetzt war. Während des Experiments IV und am Ende des Versuchs III waren die Sestonkonzentrationen in den Fraktionen für eine hinlänglich genaue Berechnung der Quotienten zu gering. Im Verlauf der übrigen Experimente traten keine systematischen Abweichungen der spezifischen P- und N-Gehalte auf.

Wenn die Entwicklung der unterschiedlichen Biomasse und Struktur der Autotrophen auf *bottom-up*-Faktoren zurückzuführen war, stellt sich die Frage, wie diese *bottom-up*-Faktoren mit der Manipulation der Nahrungsnetze in Beziehung zu bringen sind. Eine Möglichkeit besteht im unterschiedlichen Recycling inkorporierter Nährstoffe. Aus Abbildung 27 ist ersichtlich, daß die Konzentrationen des partikulären N und P am Ende des Versuchs III im filtrierten Enclosure deutlich geringer waren. Ein höherer Teil war

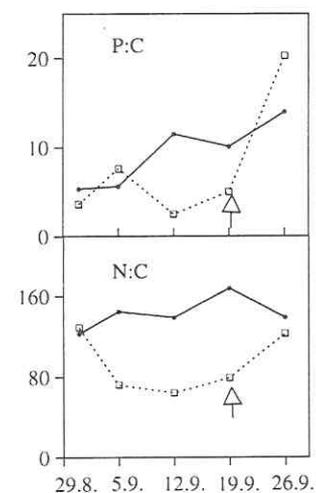


Abb. 26: Spezifische P- und N-Konzentrationen [$\mu\text{g}\cdot\text{mgC}^{-1}$] in der Klasse 2 - 200 μm des Sestons während des Experiments V (unterbrochene Linie EF. Pfeile für die N- und P-Zugabe in EF).

in der Bakterienfraktion ($<2\ \mu\text{m}$) gebunden. Auch in den folgenden Experimenten IV und V war zu beobachten, daß in den filtrierten Enclosures gegen Ende der Versuche höhere Anteile des PN und PP in der Bakterienfraktion vorlagen. Die Zugabe gelöster Nährstoffe im Experiment V führte zum Anstieg des Gesamtgehalts und einer Verminderung des Anteils der Bakterienfraktion auf das Niveau der Kontrolle (Abb. 27, Tab. 16).

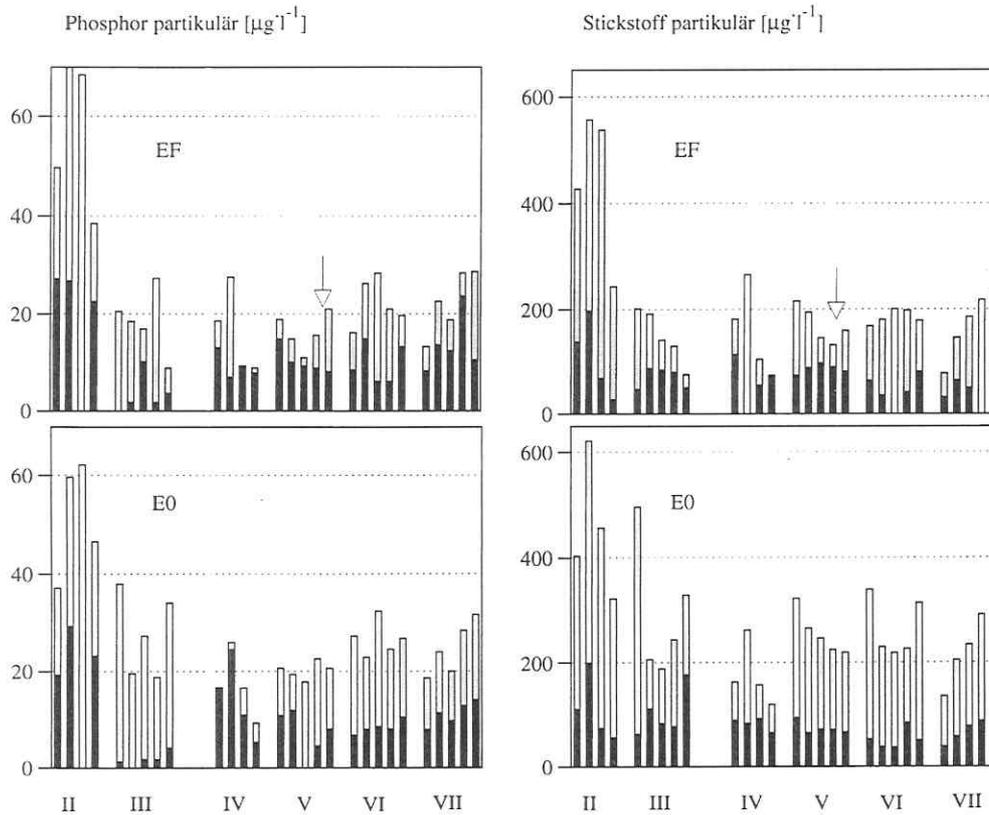


Abb. 27: Die Konzentration des partikulären Phosphors und Stickstoffs während der Enclosure-Experimente II - VII in der Gesamtfraktion und in der Fraktion $<2\ \mu\text{m}$ des Sestons. Bei Darstellung eines nicht ausgefüllten Balkens konnte der Gehalt in der Fraktion $<2\ \mu\text{m}$ nicht angegeben werden. Die Pfeile zeigen den Zeitpunkt der Nährstoffzugabe.

Tab. 16: Der partikuläre Phosphor und Stickstoff während der Sommer-Experimente III - V. Angegeben ist die Konzentration in der Gesamtfraktion und der Fraktion <2 µm des Sestons im filtrierten Enclosure (EF) und der Kontrolle. * - eine Woche nach Zugabe von Phosphor und Stickstoff; n. d. - keine Angabe.

		Partikulärer Phosphor [$\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$]				Partikulärer Stickstoff [$\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$]			
		EF		E0		EF		E0	
		gesamt	<2 µm	gesamt	<2 µm	gesamt	<2 µm	gesamt	<2 µm
03.06.	III	21	0	38	1	201	47	495	62
13.06.		18	2	20	0	192	88	206	111
20.06.		17	10	27	2	20.06.	142	84	188
27.06.		27	2	19	2	27.06.	130	80	244
04.07.		9	4	34	4	04.07.	75	50	329
02.08.	IV	19	13	17	17	02.08.	182	114	163
08.08.		28	7	26	25	08.08.	267	n. d.	262
15.08.		9	9	17	11	15.08.	104	55	157
22.08.		9	8	9	5	22.08.	74	74	120
30.08.	V	19	15	21	11	30.08.	216	74	322
05.09.		15	10	19	12	05.09.	195	89	266
12.09.		11	9	18	0	12.09.	146	97	247
19.09.		16	9	23	5	19.09.	132	90	224
26.09.		21*	8*	21	8	26.09.	160*	82*	219

Die mit zunehmender Dauer des Experiments beobachtete Anreicherung der Nährstoffe in der Bakterienfraktion des filtrierten Enclosures sind Anzeichen eines verminderten Recyclings. Geringeres Grazing der Bakterien im filtrierten Enclosure war dann als Ursache anzunehmen. Tabelle 17 und Abbildung 22 zeigen, daß dies wahrscheinlich ist: Die Biomasse der HNF als Hauptgrazer der Bakterien sank am Ende der Experimente III und V in EF auf weniger als ein Fünftel bzw. ein Zehntel gegenüber der Kontrolle. Während des Versuchs IV war die Biomasse der HNF in beiden Enclosures gering, am Ende in EF aber niedriger als in E0.

Die verschiedene Entwicklung der HNF ist auf *top-down*-Einflüsse zurückzuführen. Grazer der HNF im filtrierten Enclosure waren wahrscheinlich Ciliaten (Experiment II), Ciliaten und Cladoceren (Daphnien, III), Daphnien (IV) und Daphnien und Bosminen (V; Abb. 22).

Tab. 17: Biomasse der HNF im Verlauf der Experimente III, IV und V.

		HNF [$\text{mgFW}\cdot\text{l}^{-1}$]	
		EF	E0
03.06.	III	0,13	0,19
13.06.		0,14	0,20
20.06.		0,18	0,17
27.06.		0,05	0,15
04.07.		0,02	0,34
02.08.	IV	0,11	0,19
08.08.		0,07	0,05
15.08.		0,07	0,09
22.08.		0,03	0,07
30.08.	V	0,23	0,18
05.09.		0,38	0,48
12.09.		0,12	0,65
19.09.		0,16	0,29
26.09.		0,05	0,27

4.4.3. Anreicherung von Mesoplankton

Nur die Biomasse der cyclopoiden Copepoden wurde durch die Anreicherung des Mesoplanktons soweit erhöht, daß von ihr ein beobachtbarer Grazing-Effekt auf das Phytoplankton im Vergleich zur Kontrolle ausgehen konnte (Abb. 28). Die Biomassen von *Oscillatoria* und *Anabaena* sowie von

Chlorella veränderten sich in einer Art, die auf keinen nennenswerten Grazing-Einfluß schließen läßt. Algen der Gattungen *Chlamydomonas* und *Coelastrum*, *Scenedesmus* und *Ankistrodesmus* zeigten unter Berücksichtigung der sehr verschiedenen Ausgangsbiomassen keine eindeutig interpretierbare Entwicklung. Ein strenger Grazing-Einfluß war nicht erkennbar.

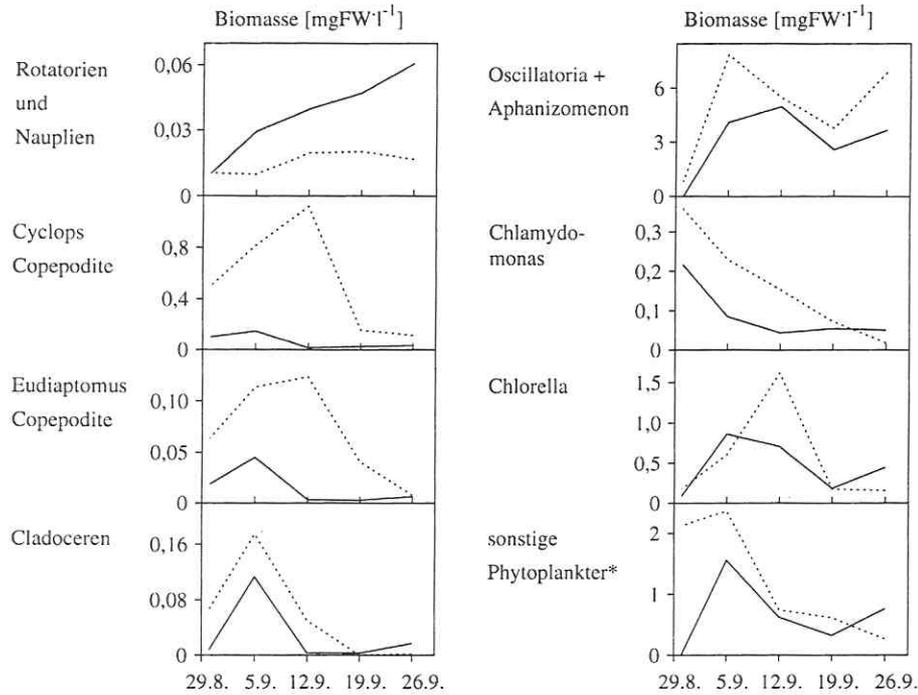


Abb. 28: Enclosure-Experiment mit angereichertem Zooplankton des Arendsees im August/September 1994. Dargestellt ist die Biomasse von Rotatorien und Crustaceen (links) sowie von potentiellen Beutealgen in einem Enclosure mit angereichertem Zooplankton (unterbrochene Linie) und in einem unbehandelten Enclosure. * - alle Algen außer den sonst genannten, vor allem *Coelastrum*, *Scenedesmus*, *Ankistrodesmus*.

Rotatorien vermehrten sich im Kontroll-Enclosure mit geringeren Biomassen der Cyclopiden deutlich besser. Vor allem *Keratella quadrata* und *K. cochlearis* reagierten mit einem stetigen Anstieg der Biomasse.

4.5. Plankton-Größenverteilung in einmalig untersuchten norddeutschen Seen

Die beprobten Seen umspannten einen breiten Bereich der Größe des Gewässers, der Tiefe und Trophie (TP 14 - 159 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$; Chl 1,9 - 80 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$; Tab. 18). Streng oligotrophe Seen waren jedoch nicht enthalten. Der Stechlinsee entsprach noch am weitesten einem oligotrophen Typus. Es handelte sich um circumneutrale (pH 7,8 - 8,7) und nicht salzige Gewässer (Salinität $<0,5\text{‰}$). Anhand von Angaben aus der Literatur und der TP-, Chl- und POC-Daten wurden die Seen den Klassen oligo-mesotroph, mesotroph und eutroph zugeordnet. In den mesotrophen Seen wurden überwiegend höhere Biomassen der Daphnien gefunden, während in den eutrophen Seen sowohl geringere als auch hohe Daphnien-Biomassen bis zu 10,9 $\text{mgFW}\cdot\text{l}^{-1}$ auftraten (Tab. 18). Es ist zu berücksichtigen, daß in geschichteten Seen die Crustaceen der gesamten Wassersäule auf das Epilimnion bezogen wurden.

Tab. 18: Gewässermorphometrische und trophische Angaben der untersuchten norddeutschen Seen sowie Parameter der linearen Regression des normalisierten Plankton-Größenspektrums. Die Angaben zum Plankton und Seston beziehen sich auf den Tag der Untersuchung. s - Anstieg; R^2 - Bestimmtheit, STR - Schichtung, g - geschichtet, ug - ungeschichtet, o/m - oligo-mesotroph, m - mesotroph, e - eutroph, n. d. - nicht bestimmt.

	Tiefe	Fläche	STR	Trophie	TP	POC	Chl	Daphnia	Spektrum	
	Mittel [m]	[km^2]			[$\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$]	[$\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$]	[$\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$]	Biomasse [$\text{mgFW}\cdot\text{l}^{-1}$]	s	R^2
Goldberger See	2	7,6	ug	e	40	15,35	80,4	10,90	-1,02	0,89
Oberpfuhl	3	0,7	ug	e	32	3,06	43,9	0,51	-1,02	0,96
Rudower See	3	1,8	ug	e	159	n. d.	12,5	0,01	-1,04	0,94
Jabelscher See	3	2,5	ng	e	25	1,48	15,9	3,36	-0,96	0,95
Langhagensee	5	0,4	ng	e	22	2,54	17,1	0,01	-1,07	0,95
Dreetzsee	5	0,8	ng	m	24	0,89	5,6	0,80	-0,98	0,90
Langer See	6	0,9	ug	e	40	2,32	22,3	0,25	-1,07	0,95
Haussee	6	1,3	ng	e	64	1,95	28,6	3,47	-0,94	0,93
Nehmitzsee	6	1,7	ng	m	26	1,27	6,2	8,15	-0,92	0,86
Krüselin	7	0,7	ng	m	16	0,86	6,5	0,74	-1,02	0,95
Barleber See	7	0,9	ng	m	22	0,61	2,1	0,56	-1,01	0,87
Altschweriner See	8	7,4	ng	o/m	16	0,80	2,3	0,12	-1,04	0,95
Plauer See	8	43,5	ng	e	21	0,93	11,2	0,18	-1,08	0,97
Zootensee	9	1,5	ng	m	23	1,43	8,1	2,41	-0,97	0,88
Zechliner See	9	1,9	ng	m	30	0,96	5,4	0,39	-1,00	0,92
Peetschsee	10	0,9	ng	m	18	1,24	4,7	1,37	-0,97	0,95
Binnenmüritz	10	1,1	ng	m	21	0,70	10,1	0,45	-1,02	0,97
Krakower Stadiscee	10	2,6	ng	e	48	1,02	8,2	1,55	-1,05	0,89
Carwitzer See	10	4,0	ng	m	30	0,90	7,5	0,82	-1,09	0,81
Krakower Obersee	10	8,2	ng	e	34	1,87	16,3	0,42	-1,00	0,95
Zenssee	12	1,1	ng	m	24	1,31	4,7	3,33	-0,91	0,92
Flacher See	12	1,2	ng	e	24	1,61	13,1	0,54	-1,03	0,90
Schmalzer Luzin	15	1,3	ng	m	24	1,00	5,5	0,30	-0,96	0,96
Wummsee	15	1,5	ng	m	19	0,90	3,8	0,04	-1,05	0,97
Plattensee	18	0,02	ng	o/m	18	0,40	1,9	0,48	-1,06	0,89
Tiefer See	18	0,8	ng	e	28	1,50	12,5	1,13	-1,00	0,93
Stechlinsee	23	4,3	ng	o/m	14	0,55	2,0	0,06	-1,07	0,96
Breiter Luzin	26	2,5	ng	e	22	1,53	19,0	0,02	-1,11	0,96

Die maximalen Biomassen des autotrophen Picoplanktons, der heterotrophen Flagellaten und Nanociliaten traten in einem inversen Verhältnis gegenüber Daphnien auf (nicht dargestellt). Heterotrophe Bakterien, größere Ciliaten und Rotatorien zeigten einen weniger eindeutigen Trend der Verminderung mit steigender *Daphnia*-Biomasse. Signifikant negative Beziehungen zwischen Gruppen des *microbial web* und Daphnien ergaben sich nur für heterotrophe Flagellaten und Nanociliaten (Tab. 19).

Tab. 19: Ergebnisse statistischer Untersuchungen planktologischer und chemischer Daten norddeutscher Seen. Berechnet wurden lineare Regressionen in der Form $\log y = a + b \cdot \log x$ (s , s^* , R^2 nicht logarithmisch transformiert). Angaben zum Plankton als Biomasse [$\text{mgFW} \cdot \text{l}^{-1}$]. APP - autotrophes Picoplankton, BAK - Bakterien, CIL - Ciliaten, DAP - Daphnien, HNF - heterotrophe Nanoflagellaten, Chl - Chlorophyll a [$\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$], excl. - exclusive, n. s. - nicht signifikant, R^2 - Bestimmtheitsmaß des Plankton-Größenspektrums; s - Anstieg des Gesamtspektrums (0,31 - 635 μm ESD), s^* - Anstieg im Bereich von 250 - 635 μm ESD; $s - s^*$ - Differenz beider Anstiege.

Variablen		Regression					Bereich
abhängig (y)	unabhängig (x)	b	a	r	p	n	x
BAK	DAP				n. s.	28	0,01 - 11
APP	DAP				n. s.	28	0,01 - 11
HNF	DAP	-0,33	-0,68	0,66	<0,001	28	0,01 - 11
CIL	DAP				n. s.	28	0,01 - 11
CIL <20 μm	DAP	-0,23	-1,82	0,40	<0,05	28	0,01 - 11
s	DAP	0,04	-1,00	0,68	<0,0001	28	0,01 - 11
R^2	DAP	-0,02	0,92	-0,49	<0,01	28	0,01 - 11
s^*	Chl	-0,94	-0,22	-0,72	<0,01	15	2,1 - 80,4
$s - s^*$	Chl	0,91	-0,73	0,70	<0,01	15	2,1 - 80,4

Für das Plankton jedes Gewässers wurde ein normalisiertes Größenspektrum erstellt (Beispiele in Abb. 29, unterer Teil). Die Anstiege und Bestimmtheitsmaße der Spektren zeigten keine statistische Beziehung zur Trophie der Gewässer (TP, Chl). Der Anstieg war positiv, das Bestimmtheitsmaß negativ mit der Biomasse der Daphnien korreliert (Tab. 19). Der Zusammenhang mit dem Bestimmtheitsmaß war weniger klar ausgeprägt. Geringe *Daphnia*-Biomassen führten nicht automatisch zu ausgeglichenen Spektren, da z. B. Akkumulationen von Großalgen vor allem in eutrophen Seen von deutlichem Einfluß auf die Größenverteilung waren. Im umgekehrten Fall war bei einer noch moderaten *Daphnia*-Biomasse (Binnenmüritz) ein relativ ausgeglichenes Spektrum möglich ($R^2 = 0,97$).

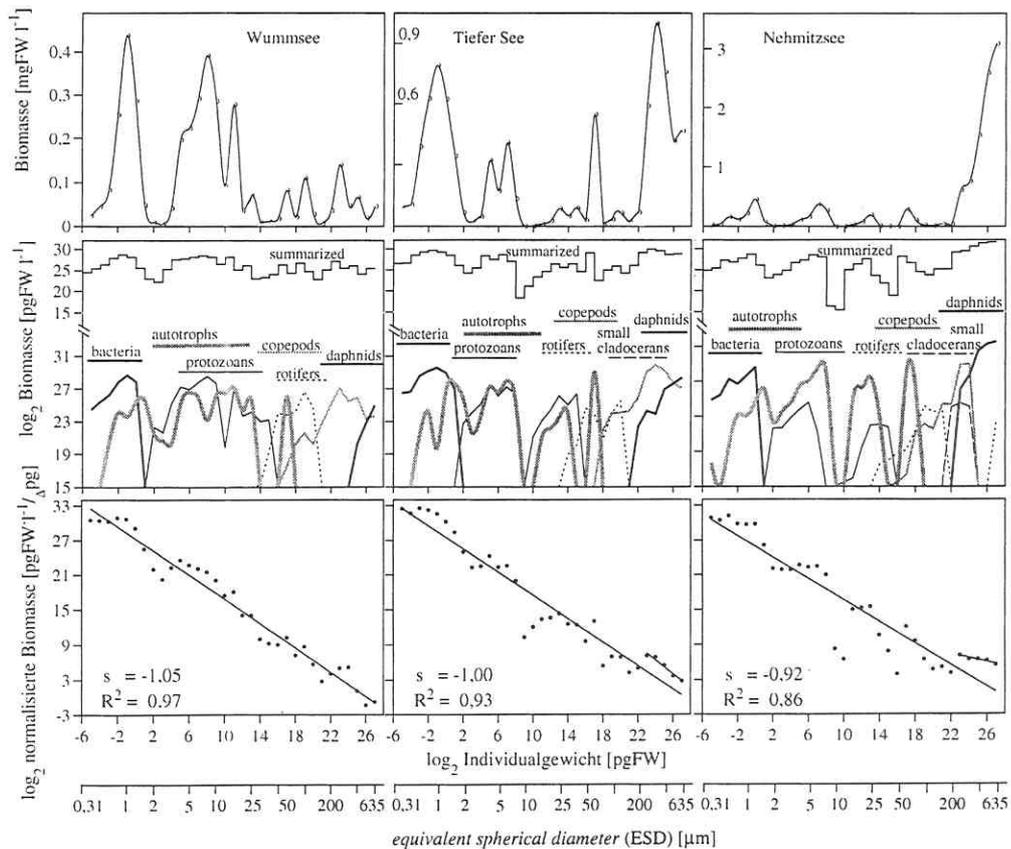


Abb. 29: Beispiele von Plankton-Größenspektren bei unterschiedlicher *Daphnia*-Biomasse. Dargestellt ist jeweils ein SHELDON-Typ-Spektrum (oben) und ein normalisiertes Spektrum (unten). Im Wummsee war bei geringer *Daphnia*-Biomasse ($0,04 \text{ mg FW} \cdot \text{l}^{-1}$) eine relativ ausgeglichene Größenverteilung vorhanden. Die Spektren des Tiefen Sees ($1,13 \text{ mg FW} \cdot \text{l}^{-1}$) und Nehmitzsees ($8,15 \text{ mg FW} \cdot \text{l}^{-1}$) enthielten bei $8 \mu\text{m}$ bzw. $10 \mu\text{m}$ ESD "Lücken". Die Steigungen der angepaßten Gerade waren weniger negativ, die Einzelwerte der normalisierten Biomasse streuten breit um die Gerade. Ein großer Teil der Plankton-Biomasse war im Falle des Nehmitzsees in Daphnien akkumuliert. Der Anstieg im *Daphnia*-Größenbereich wich bei geringer filtrierbarer Nahrungsmenge positiv vom Anstieg des Gesamtspektrums ab (Nehmitzsee, Chl $6,2 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$). Im Tiefen See war das nicht der Fall (Chl $12,5 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$).

In der Tabelle 20 werden Eigenschaften der Plankton-Größenverteilung von Seen mit verschieden strukturiertem Plankton gegenübergestellt. Plankton-Gemeinschaften mit höherem Anteil des mikrobiellen Netzes bzw. geringerer *Daphnia*-Biomasse waren durch negativere Steigungen und homogenere Größenverteilungen gekennzeichnet. In der unterschiedlichen Depression der Anteile der Protozoen und des Bakterioplanktons spiegelt sich der höhere Grazing-Druck wider. Unter verstärktem Einfluß von Daphnien kam es zu Lücken in den Größenspektren, meist in den Gruppen Nanophytoplankton, Flagellaten und Ciliaten bzw. in den Klassen von $5 - 30 \mu\text{m}$ ESD. Seltener waren größere Individuen betroffen (Rotatorien, Nauplien; $40 - 160 \mu\text{m}$ ESD).

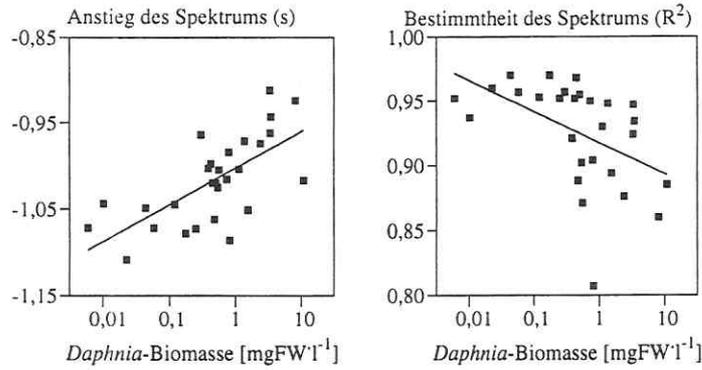


Abb. 30: Zusammenhang zwischen der Biomasse der Daphnien und Parametern des normalisierten Plankton-Größenspektrums (0,31 - 635 μm ESD) in 28 einmalig untersuchten norddeutschen Seen. Regressionen in Tabelle 19.

Bei hoher *Daphnia*-Biomasse ($>0,5 \text{ mgFW}\cdot\text{l}^{-1}$) wich der Anstieg in dem durch Daphnien belegten Größenbereich (200 - 635 μm ESD) positiv vom Anstieg des Gesamtspektrums ab (Abb. 29). Die Differenz beider Anstiege ($s_{0,31-635 \mu\text{m}} - s_{200-635 \mu\text{m}}$) erhöhte sich mit sinkendem Chlorophyll-*a*-Gehalt (Tab. 19). Die absolute Steigung im *Daphnia*-Größenbereich war ebenfalls höher in Seen mit geringerer Chl-Konzentration.

Tab. 20: Zusammenfassung der Eigenschaften der Größenspektren und der Planktonstruktur von Seen mit geringer (*-Daphnia*) und höherer Biomasse von Daphnien. Die Fehlerwahrscheinlichkeit für verschiedene Mittelwerte wurde nach dem zweiseitigen *U*-Test berechnet. TP - Gesamt-Phosphor, Chl - Chlorophyll *a*, BAK - heterotrophe Bakterien, APP - autotrophes Picoplankton, PRO - Protozoen, ZOO - gesamtes Zooplankton, PLN - gesamtes Plankton (Biomasse, FW).

	-Daphnia			+Daphnia			p
	Mittel	Min	Max	Mittel	Min	Max	
<i>Daphnia</i> -Biomasse [$\text{mgFW}\cdot\text{l}^{-1}$]	0,21	0,01	0,48	2,6	0,51	10,9	
Fläche [km^2]	5,8	0,02	43	1,9	0,66	7,6	n.s.
mittlere Tiefe [m]	12,1	3,4	26	7,9	2,0	18	n.s.
TP (Epilimnion) [$\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$]	34	14	159	30	16	64	n.s.
Chl (Epilimnion) [$\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$]	10	1,9	22	17	2,1	80	n.s.
(BAK+APP+PRO)/TPL	0,37	0,16	0,67	0,25	0,08	0,49	<0,05
PRO/ZOO	0,38	0,07	0,71	0,09	0,01	0,30	<0,001
Anstieg (s) der Spektren	-1,05	-0,96	-1,11	-0,99	-0,91	-1,09	<0,01
Bestimmtheit (R^2) der Spektren	0,95	0,89	0,97	0,91	0,81	0,96	<0,001
	<u>Anzahl</u>			<u>Anzahl</u>			
Lücken in den Spektren (summiert)	0			11			<0,05
Seen (n)	13			15			

5. DISKUSSION

Im folgenden Abschnitt sollen zuerst die Planktonentwicklung im Arendsee näher untersucht und Informationen über Faktoren abgeleitet werden, die das Auftreten einzelner planktischer Gruppen bestimmten. Dies ist Grundlage für die Einordnung der Ergebnisse im Vergleich zu anderen temperierten Seen (5.2.). Die Ergebnisse vom Arendsee und weiterer eutropher Seen werden dann genutzt, um die eingangs dargestellten Hypothesen zur Entwicklung des mikrobiellen Nahrungsnetzes in Seen höherer Trophie zu untersuchen (5.3.).

5.1. Die Planktonentwicklung im Arendsee zwischen *bottom-up*-Limitation und *top-down*-Kontrolle

5.1.1. Autotrophes Picoplankton

Das autotrophe Picoplankton war im Epilimnion des Arendsees von geringer Bedeutung, der Anteil an der Biomasse der Autotrophen erreichte maximal 4%. Gegenüber oligotrophen Systemen spielt das APP in eutrophen Seen eine eher untergeordnete Rolle (STOCKNER und ANTIA, 1986; PETERSEN, 1991; SØNDERGAARD, 1991), Abweichungen wurden aber von hypertrophen Seen bekannt (VÖRÖS et al., 1991). Die Zellzahlen im Epilimnion des Arendsees waren eher gering im Vergleich zu Seen mit hoher Trophie (Review in WEISSE, 1993).

Im Unterschied zum Nano- oder Mikrophytoplankton war weder anhand der Biomasse des APP noch der Chl-Konzentration eine Reaktion auf den Nährstoffpuls im Enclosure-Experiment erkennbar. Da der Versuch Anfang September, also während der geringsten Nährstoffkonzentrationen im Epilimnion, begonnen wurde, ist anzunehmen, daß das APP im Arendsee nicht nährstofflimitiert war. Aufgrund der Fähigkeit, Phosphor bei sehr geringen Konzentrationen aufzunehmen, unterliegt das APP keiner P-Limitation (LEHMAN und SANDGREN, 1982; WEHR, 1989, 1993), sondern erzielt unter diesen Bedingungen einen Selektionsvorteil gegenüber dem größeren Phytoplankton (WEHR, 1989, 1991). Im August deutet die Situation im Epilimnion des Arendsees eine solche Möglichkeit an, als Picocyanobakterien (PCY) und das eukaryotische autotrophe Picoplankton (EAP) in vergleichsweise hohen Biomassen auftraten und die Populationen größerer Phytoplankter (Cyanophyceen) auf ein geringes Niveau fielen oder dort verharrten.

Auf der anderen Seite ergaben eine Reihe von Untersuchungen Hinweise auf die Möglichkeit einer N-Limitation von Picocyanobakterien (HEALEY, 1985; SUTTLE et al., 1991; Review in STOCKNER, 1991). Die Zugabe von Phosphor- und Stickstoff in einen oligotrophen See führte bei einem N:P-Gewichtsverhältnis von 7:1 zu Blüten von *Anabaena*; bei Erhöhung des Quotienten auf 17:1 wurde *Anabaena* durch *Synechococcus* verdrängt (STOCKNER und SHORTREED, 1988). In eutrophen und hypertrophen Seen fallen Massenentwicklungen filamentöser N₂-fixierender Cyanophyceen bei verstärkter Stickstoff-Limitation häufig mit einem vorherigen drastischen Rückgang des APP zusammen (SØNDERGAARD, 1991; VÖRÖS et al., 1991). Im Epilimnion des Arendsees war das ebenfalls deutlich zu beobachten: Mit dem Aufkommen von *Anabaena spiroides* f. *crassa* fiel die Biomasse der PCY vom Scheitel des Jahresmaximums schnell bis an die Erfassungsgrenze. Nach Zusammenbruch der *Anabaena*-Populationen vollzog sich dann die Spätsommerentwicklung der PCY. Im darauffolgenden Jahr war dieser Ablauf ebenfalls zu beobachten (B. ZIPPEL, pers. Mitteilung).

Das Jahresmaximum der Picocyanobakterien (4.7.1994) fiel in eine kurze und nur wenig ausgeprägte Klarwasserphase. Die schnelle Reaktion der PCY auf die erhöhte Transparenz im Freiwasser und das Ausbleiben einer Reaktion auf die N- und P-Zufuhr im Enclosure weisen deshalb auf die Möglichkeit einer Lichtlimitation während der Sommerstagnation hin. Dem steht gegenüber, daß Picocyanobakterien auch bei verhältnismäßig geringen Lichtintensitäten hohe Wachstumsraten erreichen können (SCHWEIZER, 1993; WEHR, 1993). Bis zu einer Lichtstärke von 1% des Oberflächenlichtes unterliegen PCY keiner Lichtlimitation (WEHR, 1993), in schwächer belichteten Tiefen kommt es meist zu einer schnellen Abnahme ihrer Dichte (PICK und AGBETI, 1991). Die geringe euphotische Tiefe (z_{cu}) im Arendsee (meist zwischen 2,8 und 3,6 m, während des PCY-Maximums 7 m) unterstreicht die potentielle Bedeutung der Lichtabschattung der PCY durch die dominierenden Cyanophyceen. Da jedoch keine Untersuchungen zur vertikalen Verteilung der PCY vorgenommen wurden, kann nicht eingeschätzt werden, inwieweit Picocyanobakterien tatsächlich limitierenden Lichtverhältnissen ausgesetzt waren. Lichteinstrahlung und DIN-Konzentration sind im Zusammenhang zu betrachten, da geringe Lichtintensitäten schneller zu einer N-Limitation von *Synechococcus* führen bzw. geringe DIN-Konzentrationen die Wirkung einer Lichtlimitation verstärken (HEALEY, 1985).

Ob Flagellaten für oder gegen PCY im Vergleich zu heterotrophen Bakterien selektieren, ist Gegenstand anhaltender Diskussion und aktueller Forschung (WEISSE, 1993, 1994). HAGSTRÖM et al. (1988) und CARON et al. (1991) stellten keine negative Selektion von PCY durch Flagellaten fest, wenn diese gemeinsam mit heterotrophen Bakterien angeboten werden. Das Verhältnis der aufgenommenen Zellen hängt offensichtlich von der Konzentration und dem Verhältnis der Bakterien und der PCY ab (SPRINGMANN, in WEISSE, 1994). Im Arendsee ergaben sich während des flachen Frühjahrspeaks Hinweise auf einen strengen größenselektiven Grazing-Einfluß heterotropher Flagellaten. Setzt man keine negative Selektion voraus, kann man folgern, daß die Biomasse der PCY während der sommerlichen Produktionsphase durch das wechselnde Verhältnis von Licht- oder N-Limitation und Grazing-Kontrolle durch Flagellaten bestimmt wurde. Flagellaten gelten als Hauptkonsumenten des APP (Review in STOCKNER und ANTIA, 1986). Das Grazing durch Flagellaten und das Licht-Klima wurden ebenfalls von KUOSA (1991) als bedeutende Faktoren für die Entwicklung der PCY in der nördlichen Ostsee beschrieben. Im Bodensee bestimmt das Zusammenwirken von Wachstum (Nährstoffkonkurrenz) und Grazing (Ciliaten, HNF, Rotatorien) die Abundanz der PCY im Sommer (WEISSE, 1988; WEISSE und SCHWEIZER, 1991).

Eukaryotische Picoalgen (EAP) sind potentielle Futterorganismen vieler Protozoen, Rotatorien und Cladoceren. Die Grazing-Experimente und die Entwicklung des EAP lassen jedoch den Schluß zu, daß nur Protozoen in der Lage waren, die Abundanz des EAP zu kontrollieren. Da Protozoen bevorzugt größere Zellen im Pico-Bereich aufnehmen, war die Ingestion von EAP wahrscheinlich höher, als sie für das gesamte Picoplankton (Bakterien + APP) ermittelt wurde. Das EAP erreichte Anfang August das Jahresmaximum, zum Zeitpunkt, an dem sich HNF und Ciliaten nahe ihres Jahresminimums befanden. Die Bedeutung der Flagellaten oder Ciliaten ist detailliert schwer einzuschätzen.

In der kalten Jahreszeit waren die Biomassen des EAP und der PCY im Vergleich zu den Sommer-Peaks durchweg gering. Während Picoalgen auch in der kalten Jahreszeit höhere Dichten entwickeln können (KUOSA, 1991; PICK und AGBETI, 1991), scheint das Wachstum von PCY stärker durch niedrige Temperaturen begrenzt zu werden (WATERBURY et al., 1986; KUOSA, 1991;

WEISSE und SCHWEIZER, 1991). Daß es Ausnahmen gibt, zeigten SOMMARUGA und PSENNER (1995), die ein *Synechococcus*-Maximum während der Eisbedeckung fanden.

Zusammenfassung: Das autotrophe Picoplankton war nicht phosphorlimitiert. Die Biomasse der Picocyanobakterien wurde durch das Zusammenwirken von licht- oder stickstofflimitiertem Wachstum und Grazing-Verlusten durch Flagellaten bestimmt. Protozoen kontrollierten die Abundanz der eukaryotischen Picoalgen. Im Herbst und Winter limitierten wahrscheinlich abiotische Faktoren (Temperatur) die Entwicklung des APP.

5.1.2. Phytoplankton

Das Phytoplankton des Arendsees wurde überwiegend durch Netzplankton in Form von Trichomen und Kolonien der Cyanophyceen *Oscillatoria*, *Limnothrix*, *Aphanizomenon* und *Anabaena* dominiert. Das Netzplankton unterlag keiner direkten Grazing-Kontrolle durch Crustaceen. Das war anhand der Enclosure-Experimente mit variiertem Zooplankton-Dichte (Herausfiltrieren oder Anreicherung) zu erkennen. Die Zufuhr von Phosphor und Stickstoff löste starke Veränderungen der Biomasse und Struktur des Phytoplanktons aus. Die sich anschließende Betrachtung richtet sich daher zuerst auf die Bedeutung der *bottom-up*-Faktoren.

Acht Phasen der saisonalen Entwicklung des Phytoplanktons (a - h, Abschnitt 4.1.3.) konnten im Jahr 1994 unterschieden werden:

Im Winter (a) wurde das autotrophe Plankton durch physikalische Faktoren limitiert. Das eukaryotische Phytoplankton erreichte Anfang April in zwei Enclosures Biomassen, die sonst nur im Freiwasser während der sommerlichen Schichtung ermittelt wurden. Da sich die Temperatur in den Enclosures nicht von der des Freiwassers unterschied (um 5 °C), kann man auf eine Lichtlimitation der eukaryotischen Algen schließen. Die in dieser Zeit im Freiwasser dominierenden Oscillatorien sind als ausgesprochene Schwachlicht-Algen bekannt (REYNOLDS, 1984; s. u.). Ihr Wachstum wurde sicher durch die Temperatur begrenzt. Das stimmt mit REYNOLDS (1988, p. 405) überein, wonach kleine Algen im Winter und Frühjahr eher durch das Licht, größere Algen eher durch die Temperatur limitiert werden. Weder im Frühjahr noch später im Jahr wurde im Freiwasser eine verstärkte Entwicklung von Diatomeen beobachtet. Im März und April enthielt das Material von (nicht transparenten) Sedimentfallen aber centrale Diatomeen (*Stephanodiscus neoastraea*; HENSCHEL, 1995), die selbst bei wöchentlicher Probenahme im Freiwasser selten gefunden wurden. Das kann nur mit einem "ephemeralen" Auftreten der schnell sinkenden Diatomeen erklärt werden. Geringe Si-Konzentrationen im Frühjahr (unterhalb der Halbsättigung k_s von 0,24 - 0,48 mg·l⁻¹ SiO₂ der meisten limnischen Arten; REYNOLDS, 1984) sprechen für eine Si-Limitation der Diatomeen im Arendsee.

Nach dem Eintritt einer stabilen Schichtung (b) ermöglichten die folgende schnelle Erwärmung und die verbesserten Lichtverhältnisse kurzzeitig ein nahezu nicht limitiertes, exponentielles Wachstum.

Mit dem Erreichen des ersten Frühjahrspeaks und dem Übergang in die Frühsommer-Stagnation (c) war bereits ein wesentlicher Teil der im Epilimnion vorhandenen gelösten Nährstoffe gezehrt. DIP und DIN lagen im Verhältnis 1:2,5 vor. Demnach unterlag das durch Oscillatorien dominierte Phytoplankton einer N-Limitation. Am 22.6. wurden die ersten N₂-fixierenden Cyanophyceen (*Aphanizo-*

menon gracile) im Epilimnion beobachtet. Häufig wird die Fähigkeit von Cyanophyceen diskutiert, Nährstoffe in tieferen Schichten aufzunehmen. RÖNICKE (1986) konnte jedoch keine Vertikalwanderung an die Nutricline beobachten. Im Mai und Juni 1995 wurde die Speicherung von Polyphosphat durch das Netzplankton (hauptsächlich *Oscillatoria*) nachgewiesen (HUPFER, pers. Mitteilung). Gespeicherter Phosphor ist im Frühsommer eine wichtige Ressource. Im Unterschied dazu kann der Stickstoff-Bedarf nur aus äußeren Quellen gedeckt werden (STERNER et al., 1995). Aufgrund ihrer Fähigkeit, sich in bestimmte Tiefen einzuschichten (FAAFENG und NILSSEN, 1981), sind Oscillatorien in der Konkurrenz um Licht im Vorteil. Die Beschattung anderer Algen ist für sie ein wichtiger Konkurrenzmechanismus (PAERL, 1988). Dabei ist *Oscillatoria* selbst an geringe Lichtintensitäten angepaßt (Optimum bei $70 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ gegenüber 140 *Chlorella*, 120 *Scenedesmus*, 80 *Cryptomonas*; SEIP und REYNOLDS, 1995 und Zitate darin). Die geringe euphotische Tiefe (z_{eu}) von 3,2 m verdeutlicht, daß Licht potentiell ein bedeutender Faktor für andere Phytoplankter war. Wie für Picocyanobakterien diskutiert (5.2.1.1.), ist ein Wechsel zwischen Licht- und Stickstoff-Limitation des eukaryotischen Phytoplanktons wahrscheinlich.

Das weitere Sinken der DIN-Konzentrationen ($<50 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) verursachte Ende Juni (d) ein schnelles Zusammenbrechen der *Oscillatoria*-Populationen. Das Verhältnis der gelösten Nährstoffe war auf 1:1 gesunken; im partikulären Material einer Sedimentfalle lagen N und P im Gewichtsverhältnis 5:1 vor (Exposition vom 20.6. - 27.6. in 18 m Tiefe, HENSCHHEL, 1995). Ausdruck einer verschärften Nährstofflimitation war die einsetzende Fragmentation der Oscillatorien (MEFFERT, 1994). Die mittlere Länge der Trichome sank von $>200 \mu\text{m}$ (Mai - Juni) auf $63 \mu\text{m}$ (4.7.). In dieser Zeit (27.6. und 4.7.) war eine kurze und wenig ausgeprägte Klarwasserphase zu beobachten.

Bei starker Sonneneinstrahlung und schnell steigenden Temperaturen ($>20 \text{ }^\circ\text{C}$) begann Anfang Juli der schnelle Aufbau einer hohen Biomasse von *Anabaena spiroides* (e). Im Zusammenhang mit niedrigen N:P-Quotienten und noch genügender DIP-Konzentration löste diese Faktorenkombination regelmäßig Massenentwicklungen N_2 -fixierender *Anabaena*-Species im Arendsee aus (RÖNICKE, 1986). Im Vergleich zu *Oscillatoria* ist *Anabaena* durch eine höhere P-Affinität ($36 - 89 \mu\text{MP}\cdot\text{d}^{-1}$ gegenüber $5,2 - 28 \mu\text{MP}\cdot\text{d}^{-1}$) bzw. eine höhere Wachstumsrate ($1,15 \text{ d}^{-1}$ gegenüber $0,3 - 0,68 \text{ d}^{-1}$) an hochsommerliche Bedingungen angepaßt (SEIP und REYNOLDS, 1995 und Zitate darin). Weitere Selektionsvorteile gegenüber eukaryotischen Algen liegen in der Fähigkeit von *Anabaena*, sich in licht- und CO_2 -optimale Horizonte einzuschichten und konkurrierende Algen zu beschatten sowie das ab pH 9 dominierend vorliegende HCO_3^- nutzen zu können (Review in PAERL, 1988; VINER, 1989). Im Sommer wurden diese pH in der euphotischen Zone regelmäßig erreicht oder überschritten. In vielen kanadischen Seen treten ungeachtet der Existenz einer stabilen Schichtung, sehr geringer N:P-Quotienten, nicht meßbarer DIN-Konzentrationen und Temperaturen über $20 \text{ }^\circ\text{C}$ keine N_2 -Fixierer auf. STOCKNER und SHORTREED (1988) zeigten, daß die Konzentration des DIP ein weiterer kritischer Faktor ist. Erst nach Zufuhr von Phosphor waren etwa ab $6 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ DIP *Anabaena*-Massenentwicklungen zu beobachten. Im Arendsee sank ab dem 18.7. die DIP-Konzentration unter $10 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$. Eine rapide Abnahme der Biomasse von *Anabaena* im Epilimnion war die Folge der verschärften P-Limitation. Das N:P-Gewichtsverhältnis im sedimentierenden Material betrug 14:1 (25.7. - 1.8., HENSCHHEL, 1995).

Anfang August (f) war bei den geringsten DIP-Konzentrationen im Jahresverlauf ($4 - 5 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) kurzzeitig ein Grünalgen-Maximum, hauptsächlich durch *Chlorella*, daneben durch *Chlamydomonas*, zu

verzeichnen. Als charakteristischer C-Strategie (REYNOLDS, 1988) hat *Chlorella* eine hohe (aber stark von der Lichtintensität abhängige) metabolische Aktivität, eine sehr hohe P-Affinität ($350 \mu\text{MP}\cdot\text{d}^{-1}$) und hohe maximale Wachstumsraten ($1,3 - 2,1 \text{ d}^{-1}$, SEIP und REYNOLDS, 1995).

Das Ansteigen der DIP- und DIN-Konzentrationen im Epilimnion ermöglichte die Spätsommer- und Herbstentwicklung (g und h) von *Oscillatoria*, die mit den unter (c) genannten Eigenschaften gut angepasst ist.

Das Grazing als Verlustfaktor des Phytoplanktons wurde nur für gut ingestierbare Algen, nicht für Cyanophyceen berechnet. Die Frage, ob große Cyanophyceen durch Herbivore genutzt werden können oder diese durch Cyanophyceen inhibiert werden, hat trotz der großen Anzahl von Untersuchungen keine allgemeingültige Antwort erhalten. Die Ergebnisse erscheinen teilweise gegensätzlich. Die kritische Biomasse, von der an Cyanophyceen nicht mehr durch Grazing kontrolliert werden können, hängt von der Morphologie, der Ausbildung von Toxinen und dem physiologischen Status der Cyanophyceen einerseits und der Größe und Abundanz der Daphnien andererseits ab (Reviews in De BERNARDI und GIUSSANI, 1990; GLIWICZ, 1990b). Im Arendsee war der Zusammenbruch der *Oscillatoria*-Frühjahrsentwicklung zeitlich klar vom Aufkommen der Daphnien zu trennen. Die geringe Körpergröße der Daphnien des Arendsees stellt einerseits für diese einen Schutzmechanismus dar, der die Aufnahme von inhibierenden Trichomen verhindert und große Cyanophyceen weitgehend von der Ingestion ausschließt (weitere Diskussion Abschnitt 5.1.4.). Auf der anderen Seite nutzten somit fädige Cyanophyceen einen Selektionsvorteil gegenüber gut verwertbaren Algen (HRBÁČEK, 1964; McCAULEY und BRIAND, 1979).

Zur Bewertung der ermittelten Grazing-Verluste gut ingestierbarer Algen wurden aus der Literatur Beispiele für spezifische Filtrationsraten zusammengestellt (Tab. 21). Mit Ausnahme von *Eudiaptomus* sind die für die Crustaceen des Arendsees ermittelten Filtrationsraten gut mit veröffentlichten Daten vereinbar. Bei der Gegenüberstellung mit den Angaben von PINTO-COELHO (1991) ist sowohl die höhere POC-Konzentration im Arendsee (Faktor 4,3 während der Frühjahrsblüte) als auch die geringe Größe von *Bosmina* im Arendsee im Vergleich zum Bodensee (0,24 gegenüber 0,56 mm) zu berücksichtigen.

Tab. 21: Vergleich der für Crustaceen ermittelten Filtrationsraten nanoplanktischer Algen mit Literaturangaben. FLA - fluoreszenzmarkierte Algen; RLA - radioaktiv markierte Algen; FD - Häufigkeit von Nahrungsorganismen; i. s. - *in situ*; i. v. - *in vitro*; n - unbedeutend bzw. nahe Null; (1) - Filtration von *Chlamydomonas* (8 µm) x Faktor (k), siehe Abschnitt 3.5.; (2) - Berechnung anhand der Regression in PINTO-COELHO (1991, p. 68) für *E. g.* des Arendsees; (3) - Exposition der Grazer in Glasflaschen; (4) - Größe der Daphnien 1,2 - 1,6 mm; (5) - Raten für Individuen von 0,22 - 0,23 mm Länge ausgewählt; (6) - 600 µgC⁻¹ Futterkonzentration; (7) - Größe 1,0 - 1,6 mm; (8) - Mittel von 5 Seen; (9) - *Daphnia* spp., hauptsächlich *D. cucullata*.

Nahrungspartikel	Filtration [µl·h ⁻¹]		Methode	Autor
	Mittel	Bereich		
<i>Cyclops vicinus</i>				
<i>Rhodom.</i> oder <i>Stephanod.</i>		<83	RLA, i. s.	PINTO-COELHO, 1991
natürliches Phytoplankton		14 - 59	RLA, i. v.	ADRIAN, 1991a
<i>Mesocyclops leuckartii</i>				
<i>Rhodom.</i> oder <i>Stephanod.</i>	38	<83	RLA, i. s.	PINTO-COELHO, 1991
<i>Cyclops strenuus</i> u. <i>T. oithonoides</i>				
ideal filtrierte Alge ⁽¹⁾	12,3	0,7 - 47	FLA, i. s.	diese Untersuchung
<i>Eudiaptomus gracilis</i>				
<i>Chlamydomonas</i> (8 µm)	6,9	3,2 - 12,9	FLA, i. s.	diese Untersuchung
natürliches Phytoplankton	33	0,4 - 136	RLA, i. s. ⁽³⁾	ZÁNKAI und PONYI, 1976
<i>Chlamydomonas</i>	54 ⁽⁶⁾		RLA, i. v.	DeMOTT, 1988
natürliches Phytoplankton	73	19 - 174	RLA, i. s. ⁽³⁾	ZÁNKAI und PONYI, 1986
<i>Rhodomonas</i>	150 ⁽²⁾		RLA, i. s.	PINTO-COELHO, 1991
<i>Chydorus sphaericus</i>				
natürliches Phytoplankton	8,4 ⁽⁸⁾		RLA, i. v.	GULATI, 1984
<i>Bosmina longirostris</i>				
<i>Spumella</i>	38		FD, i. v.	JÜRGENS und STOLPE, 1995
ideal filtrierte Alge ⁽¹⁾	38	n - 114	FLA, i. s.	diese Untersuchung
<i>Bodo</i>	82		FD, i. v.	JÜRGENS und STOLPE, 1995
<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	308	50 - 775	RLA, i. s.	PINTO-COELHO, 1991
<i>Cryptomonas</i>		14 - 20 ⁽⁵⁾	RLA, i. v.	BOGDAN und GILBERT, 1987
<i>Chlamydomonas</i>		1 - 13	RLA, i. s.	BOGDAN und GILBERT, 1982
<i>Chlamydomonas</i>		19 - 111	RLA, i. v.	DeMOTT, 1982
<i>Daphnia cucullata</i>				
natürliches Phytoplankton	42 ⁽⁸⁾ (9)		RLA, i. v.	GULATI, 1984
natürliches Phytoplankton	113	51 - 217 ⁽⁷⁾	RLA, i. s. ⁽³⁾	ZÁNKAI und PONYI, 1986
<i>Chlamydomonas</i> (8 µm)	119	49 - 165	FLA, i. s.	diese Untersuchung
<i>Scenedesmus</i>	200		RLA, i. v.	LAMPERT und TAYLOR, 1985
natürliches Phytoplankton	327	130 - 540 ⁽⁴⁾	RLA, i. s. ⁽³⁾	ZÁNKAI, 1983

Für *Daphnia cucullata* (Länge im Arendsee etwa 0,8 mm ohne Helm) wurde anhand der Regression von BURNS (1969) eine Filtration von 147 µl·h⁻¹ (109 - 188 µl·h⁻¹) bei 20 °C für die Zeit der höchsten Dichte im Arendsee (18.7. - 8.8.) berechnet. Die anhand der Experimente ermittelte Filtration (119 µl·h⁻¹) stimmt mit dem Modell relativ gut überein. Im Unterschied dazu liegen die maximalen Filtrationsraten von *Eudiaptomus gracilis* etwa eine Größenordnung unter den Angaben der anderen aufgeführten Untersuchungen. Die Differenz zu der nach PINTO-COELHO ermittelten Filtration ist kaum durch die höhere Dichte von Nahrungspartikeln im Arendsee erklärbar. Es ist möglich, daß die angebotenen FLA durch *Eudiaptomus* aufgrund der nicht mehr vorhandenen Flagellen oder veränderter Oberflächeneigenschaften infolge des Abtötens der Algen negativ selektiert wurden (DeMOTT,

1989). Nach PINTO-COELHO (1991) und der POC-Konzentration im Arendsee war eine mittlere Filtrationsrate von $35 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ zu erwarten. Auf der anderen Seite errechnet sich anhand der Experimente eine gewichtsspezifische Filtration von ca. $0,1 \text{ ml}\cdot\mu\text{gDW}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ von *Eudiaptomus*. Dieser Wert liegt im Bereich der am häufigsten für limnische Calaniden ermittelten spezifischen Filtrationsraten (PETERS, 1984; in DOWNING und RIGLER, 1984, p. 384). Bei einem Anteil von *Eudiaptomus* an der Abundanz der Copepoden von 25% führte die Verwendung der experimentell ermittelten Filtrationsrate ($6,9 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$) zu einer Gesamtfiltration der Copepoden, die 71 - 80% der wirklichen Höhe entsprach, legt man eine Filtration von $35 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ von *E. gracilis* zugrunde und berücksichtigt man, daß die Dichte von *E. gracilis* im Epilimnion überschätzt wurde (30 - 100%, Abschnitt 3.9.).

Für das Crustaceen-Plankton von Seen sehr verschiedener Trophie fand GULATI (1983, zitiert in LAMPERT, 1988a) empirisch eine Abhängigkeit der gewichtsspezifischen Filtration (*specific clearance rate*, SCR) vom filtrierbaren POC ($<33 \mu\text{m}$, $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$):

$$\text{SCR} = 533 \cdot \text{POC}^{-0,487} \quad [\text{ml}\cdot\text{mgDW}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}] \quad (11)$$

Nach dieser Beziehung, der POC-Konzentration im Arendsee (Mittel POC $<20 \mu\text{m} = 0,933 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$, gerundet $1,0 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$) und der mittleren Crustaceen-Biomasse (Tab. 10) betrug die *community*-Filtration $85 \text{ ml}\cdot\text{l}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$. Die Abweichung zu der aus den Experimenten ableitbaren Filtration ($70 \text{ ml}\cdot\text{l}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$) ist verhältnismäßig gering. Wenn das Grazing von *Eudiaptomus* unterschätzt wurde, scheint daher der Fehler für Copepoden und insgesamt Crustaceen tolerierbar. Gleichzeitig wird die sehr geringe Bedeutung der Crustaceen als Verlustfaktor des Phytoplanktons deutlich.

Die Ingestion von Nanoplankton durch Ciliaten wurde anhand eines Modells berechnet, das auf einer breiten Basis veröffentlichter Daten beruht (PETERS, 1994). Die Ergebnisse sind mit der unabhängigen (indirekten) Schätzung der Nahrungsaufnahme vereinbar und erscheinen realistisch (Abschnitt 4.3.1.1.).

Die Grazing-Untersuchungen und Enclosure-Experimente weisen darauf hin, daß das Grazing als Verlustfaktor des gesamten Phytoplanktons nicht von Bedeutung war (wahrscheinlich $<5\% \text{ d}^{-1}$). Nur Anfang August wurde zum Zeitpunkt des Grünalgen-Peaks täglich etwa ein Drittel der Phytoplankton-Biomasse bzw. 40 - 60% des *standing stock* gut verwertbarer Algen vor allem durch Daphnien und Copepoden konsumiert. Gleichzeitig führte das Grazing der Crustaceen zu einer Suppression der Ciliaten (Abschnitt 5.1.4.), deren Bedeutung als Grazer zurücktrat. Während des Frühjahrspeaks waren Protozoen zumindest für die Kontrolle des Nanophytoplanktons von Bedeutung. Die berechneten Grazing-Raten der überwiegend algivoren Ciliaten erreichten 40% des *standing stock* pro Tag. Sie sind aber eher als Minimum aufzufassen, da große heterotrophe Flagellaten nicht adäquat erfaßt wurden.

Die potentielle Bedeutung von Ciliaten als Algenkonsumenten zeigten SHERR et al. (1991) in Laborversuchen mit natürlichen marinen Protozoen-Gemeinschaften. Sie bestimmten mit Hilfe fluoreszenzmarkierter *Chlorella*-Zellen *community*-Filtrationen von 11 - 330% d^{-1} bei hohen Filtrationsraten von $1,2 - 8,3 \mu\text{l}\cdot\text{Ciliat}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$. Im Arendsee sank bei verstärkter Entwicklung nanoplanktischer Algen (Mai, Juli, August) die spezifische Bakterienfiltration der Ciliaten noch weiter herab, was als Hinweis auf die intensive Nutzung des Nanoplanktons bewertet werden kann. Rotatorien waren als Grazer nicht von quantitativen Bedeutung.

Z u s a m m e n f a s s u n g. Die Entwicklung des Phytoplanktons verlief in klar begrenzten Abschnitten und wurde überwiegend durch *bottom-up*-Faktoren bestimmt. Der Zusammenbruch der *Oscillatoria*-Frühjahrsentwicklung und die Entstehung einer kurzen und wenig ausgeprägten Klarwasserphase ist auf sinkende DIN-Konzentrationen im Epilimnion zurückzuführen. Mit dem schnellen Aufbau einer hohen Biomasse N_2 -fixierender *Anabaena*-Species wechselte das System in eine Phosphor-Limitation. Weiter abnehmende DIP-Konzentrationen ($<10 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) verursachten den Zusammenbruch der *Anabaena*-Blüte und den Übergang zu einem Chlorophyceen-dominierten Phytoplankton. Eukaryotische Algen waren im Epilimnion bereits ab einer Tiefe von ca. 3 m suboptimalen Lichtverhältnissen ausgesetzt. Das Grazing war als Verlustfaktor des gesamten Phytoplanktons und für gut ingestierbare Algen von geringer Bedeutung. Höhere Grazingverluste wurden nur Anfang August mit 33% der Phytoplankton-Biomasse pro Tag festgestellt.

5.1.3. Bakterien

Die anhand der Grazing-Experimente bestimmte mittlere Ingestionsrate von 27 Bakterien je HNF und Stunde befindet sich im mittleren bis oberen Bereich der am häufigsten ermittelten Aufnahmeleistungen (Tab. 22). Die Filtration war relativ gering, was für eutrophe Verhältnisse ein soweit plausibles Resultat darstellt. WEISSE (1991a) schätzt nach Untersuchungen in marinen und limnischen Systemen eine mittlere Aufnahme von 15 Bakterien $\text{HNF}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$. Ciliaten nahmen eine relativ geringe Bakterienzahl je Zeiteinheit auf. Der Anteil der Rotatorien am Konsum der Bakterien war trotz der teilweise hohen Zahl ingestierter Bakterien vernachlässigbar ($<3\%$). Für Cladoceren wurde das Bakterien-Grazing anhand der *Chlamydomonas*-Filtration und eines Effektivitätsfaktors berechnet. Die mittlere Bakterienfiltration von *Daphnia cucullata* ($71 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$) liegt im Bereich veröffentlichter Ergebnisse (Tab. 23). Kleine Cladoceren trugen mit spezifischen Bakterienfiltrationen von $3,0 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ (*Bosmina*) und $1,5 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ (*Chydorus*) weniger als 1% zum gesamten Bakterienkonsum bei.

Obwohl die Grazing- und Verdünnungsexperimente nicht zeitgleich durchgeführt wurden, zeigten sie, daß das Grazing potentiell die Produktion der Bakterien ausgleichen konnte. Zeitweise war eine sich schnell teilende Bakteriengemeinschaft vorhanden (Mai und September; Verdopplungszeit 1,1 d und 0,85 d). Große und aktive Zellen wurden selektiv durch Grazing entfernt (Größenverteilung der Bakterien im Frühjahr). Das erklärt die allgemein schlechte Korrelation der Biomasse der HNF und der Bakterien. Auf der anderen Seite gab es Situationen mit sehr geringer Teilungsaktivität der Bakterien. Im August wurden Verdopplungszeiten von 3,0 d (2.8.) und 7,7 d (22.8.) ermittelt. Geringe Biomassen der Autotrophen ($1,86$ und $0,49 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ FW, bei im Mittel $7,07 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ im Zeitraum von Mai bis Oktober) bekräftigen die Annahme, daß Bakterien in dieser Zeit einer verstärkten Substratlimitation (labiles DOC) unterlagen. Die Varianz der Wachstumsrate der Bakterien wurde zu 84% durch Veränderungen der Biomasse der Autotrophen erklärt. Die geringe Zahl der Produktionsbestimmungen ($n = 6$) schränkt jedoch die Aussagekraft ein.

Tab. 22: Vergleich der ermittelten Filtrationsraten des Bakterioplanktons mit Literaturangaben. RLB - radioaktiv markierte Bakterien; FLB - fluoreszenzmarkierte Bakterien; FP - fluoreszierende Kunststoff-Partikel (Latex-beads); SSF - größenfraktionierte Filtration; FD - Veränderung der Dichte von Nahrungspartikeln; CE - Chemostat-Experiment; SD - serielltes Verdünnungsexperiment; i. s. - *in situ*; i. v. - *in vitro*; n - unbedeutend bzw. nahe Null; (1) - Daten direkt einer Abbildung entnommen; (2) - Min-Max-Werte berechnet anhand angegebener Mittelwerte und zugehöriger Standardabweichungen; (3) - *Keratella cochlearis* und *K. bostoniensis*, (4) *Aerobacter* 2,5 x 0,5 µm groß; Untersuchungen von McMANUS und FUHRMAN (1988b); GONZALES et al. (1990); WIKNER et al. (1990) und ŠOLIĆ und KRSTULOVIĆ (1994) im marinen Milieu.

Filtration [nl·h ⁻¹]			Ingestion [Bakterien·h ⁻¹]			Methode	Autor
Min	Max	Mittel	Min	Max	Mittel		
HNF							
			10	15		FLB, i. s.	JÜRGENS und GÜDE, 1991
			2	17	8	FLB, i. v.	BLOEM et al., 1989b
			4	18		CE	JÜRGENS und GÜDE, 1991
			n	20		FP, i. s.	BENNETT et al., 1990
1,1	6,0		3	21		FLB, i. v.	SOMMARUGA und PSENNER, 1995
2,2	14,0	6,1	2	25		FP, i. v.	McManus und FUHRMAN, 1988b
			12	34		RLB, i. s.	JÜRGENS und GÜDE, 1991
2	17,4		4	44		FLB, i. s.	ŠIMEK und STRAŠKRABOVÁ, 1992
1,5	4,5	3,8	13	49	27	FLB, i. s.	diese Untersuchung
5,4	40	19,5	7	50	22	SSF, i. s.	ŠOLIĆ und KRSTULOVIĆ, 1994
0,2	15,2		2	53		FP, i. s.	SANDERS et al., 1989
			10	100		SD, i. s.	WEISSE, 1990
0,3	2,6					FLB, i. v.	GONZALES et al., 1990
0,6	5,4	2,4				FLB, i. v.	PACE et al., 1990
		8,5				FD, i. v.	WIKNER et al., 1990
Ciliaten							
			n	18		FLB, i. v.	BLOEM et al., 1989b
10	177	60	39	373	187	FLB, i. v.	SOMMARUGA und PSENNER, 1995
n	45	20	n	503	155	FLB, i. s.	diese Untersuchung
n	213		n	700 ⁽¹⁾		FLB, i. s.	ŠIMEK und STRAŠKRABOVÁ, 1992
9	222		34	1276		FP, i. s.	SANDERS et al., 1989
			<100	2200 ⁽¹⁾		FLB, i. s.	ŠIMEK et al., 1995
54	197					FLB, i. v.	GONZALES et al., 1990
		42				FP, i. s.	BIRD und KALFF, 1986
<i>Keratella cochlearis</i>							
6	97		57	618		FP, i. s.	SANDERS et al., 1989 ⁽³⁾
10	2790	810	52	39100	7930	FLB, i. s.	diese Untersuchung
290	470					RLB, i. s. ⁽⁴⁾	BOGDAN et al., 1980
n	6500 ⁽¹⁾					RLB, i. s. ⁽⁴⁾	BOGDAN und GILBERT, 1982
<i>Filinia longiseta</i>							
66	297		537	2130		FP, i. s.	SANDERS et al., 1989
162	368		2252	5115		verschieden	OOMS-WILMS et al., 1993
n	1130	630	n	13300	5830	FLB, i. s.	diese Untersuchung
<i>Trichocerca</i>							
	keine Aufnahme					FP, i. s.	SANDERS et al., 1989
170	380	270	1330	3490	2590	FLB, i. s.	diese Untersuchung

Der Zeitpunkt eines Verdünnungsexperiments (2.8.) fiel mit dem Biomasse-Maximum von *Daphnia cucullata* zusammen. Die Entwicklung der Daphnien blieb ohne erkennbare Auswirkungen gegenüber Bakterien. Es wurden keine markante Verminderung der Dichte oder der mittleren Zellgröße und

kein positives *feedback* auf die Aktivität der Bakterien festgestellt. Bei intensivem *Daphnia*-Grazing ist letzteres zu erwarten, da im Vergleich zu einer aus mehreren Grazern bestehenden Nahrungskette nur ein geringerer Teil des assimilierten C respiriert wird und demnach ein höherer Teil in den DOC-Pool gelangen kann. Voraussetzung sind aber geringe Verluste durch Sedimentation. Den oben getroffenen Feststellungen entsprechen die geringen Raten der Bakterienfiltration, die für *D. cucullata* berechnet wurden ($148 \text{ ml}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ während des *Daphnia*-Maximums). Partikelgebundene Bakterien (*attached bacteria*) wurden nicht in die Untersuchungen einbezogen. Ihr Anteil am gesamten Bakterioplankton ist im allgemeinen gering (PACE et al., 1983; GÜDE et al., 1985; SIMON, 1985; ARNDT und NIXDORF, 1991).

Tab. 23: Beispiele für Filtrationsraten von Cladoceren, die mit natürlichem Bakterioplankton ermittelt wurden. 1 - *D. cucullata* und weitere Cladoceren unter der Annahme, daß Copepoden keine Bakterien aufnahmen; 2 - Teil einer Crustaceen-Mischprobe (unkonzentriert) exponiert; 3 - Temperatur 1,1 - 6,3 °C; 4 - Crustaceen-Mischprobe konzentriert) exponiert. Abkürzungen wie Tabelle 22.

Filtration [$\mu\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$]			Methode	Autor
Min	Max	Mittel		
<i>Bosmina longirostris</i>				
		15.2	RLB, i. v.	PEDRÓS-ALIÓ und BROCK, 1983
<i>Chydorus sphaericus</i>				
		10.2	RLB, i. v.	PEDRÓS-ALIÓ und BROCK, 1983
1.6	2.9	2.1	RLB, i. v.	BERN, 1987
<i>Daphnia cucullata</i>				
340	540		FD, i. v.	KANDEL et al., 1993
		130 ¹	RLB, i. s. ²	BJØRNSSEN et al., 1986
10	40 ³		RLB, i. v.	RIEMANN und BOSSELMANN, 1984
10	40		RLB, i. s. ⁴	BEMMER und OVERBECK, 1994
14	60		RLB, i. v.	BERN, 1987

Z u s a m m e n f a s s u n g. Im Mai und September wurden Situationen hoher Bakterienaktivität festgestellt. Heterotrophe Flagellaten nahmen selektiv größere und aktive Zellen auf und waren in der Lage, die Produktion durch Grazing auszugleichen. Im August wurden Situationen mit geringer Teilungsaktivität der Bakterien beobachtet. Als Ursache kann eine verstärkte Substratlimitation (DOC) angenommen werden. Die Filtrationsleistung der Daphnien war zu gering, um die Bakteriengemeinschaft merklich zu beeinflussen.

5.1.4. Zooplankton

Im folgenden wird vor allem die Bedeutung einzelner *top-down*-Faktoren für die Entwicklung des Zooplanktons näher untersucht. Der mögliche Grad einer Nahrungslimitation ist generell schwer zu schätzen, da viele Grazer omnivor sind und Angaben über die Produktion der Beuteorganismen benötigt werden.

Heterotrophe Flagellaten. Setzt man voraus, daß pigmentierte und un pigmentierte Flagellaten annähernd gleicher Größe durch alle Grazer mit gleicher Effizienz aufgenommen werden (SANDERS und PORTER, 1990; Review in SANDERS und WICKHAM, 1993), können die für *Chlamydomonas* ermittelten Grazing-Verluste (Abschnitte 4.3.1.2. und 5.1.2.) auf heterotrophe Flagellaten übertragen werden. Demnach waren Ciliaten und zeitweise Crustaceen die wichtigsten Konsumenten der HNF. Eine enge Räuber-Beute-Beziehung zwischen Flagellaten und Ciliaten deutete sich bereits bei näherer Untersuchung der Planktonentwicklung an. In Analogie zum Auftreten der HNF im Arendsee beobachteten MEIER und RECK (1994) einen Dominanzwechsel von größeren zu kleineren (autotrophen) Flagellaten unter hohem Grazing-Druck durch Ciliaten im Frühjahr.

Ciliaten. Als potentielle Grazer von Ciliaten sind cyclopoide Copepoden (STOECKER und CAPUZZO, 1990), Cladoceren (JÜRGENS, 1994), Rotatorien (ARNDT, 1993) und Protozoen selbst (DOLAN und COATS, 1991) in Betracht zu ziehen. Protozoen sind allgemein ein bedeutender Nahrungsbestandteil des Metazoen-Planktons. Im Vergleich zum Phytoplankton nehmen Copepoden Protozoen mit gleicher oder höherer Effektivität auf. Es ist zu vermuten, daß Ciliaten positiv gegenüber Algen selektiert werden (ZIMMERMANN, 1994; Reviews in STOECKER und CAPUZZO, 1990; SANDERS und WICKHAM, 1993; LAYBOURN-PARRY, 1994). Die wenigen diesbezüglichen Untersuchungen mit limnischen cyclopoiden Copepoden ergaben Ingestionsraten von 10 - 16 (maximal 30) Ciliaten-Cyclopide⁻¹·h⁻¹ (Zitate in SANDERS und WICKHAM, 1993).

Unter den Rotatorien ist die bevorzugte Aufnahme größerer Beute bis zu großen Protozoen vor allem von Individuen der Gattungen *Asplanchna*, *Synchaeta* und *Polyarthra* bekannt. Räuberische Rotatorien können effektiv große Ciliaten fressen und insbesondere im Frühjahr deren Populationen kontrollieren. Peaks von *Synchaeta* werden oft im Zusammenhang mit hohen Abundanzen von HNF und Ciliaten beobachtet. Im Arendsee häufige Rotatorien (*Keratella*, *Filinia*, *Kellicottia*) sind eher als pico- und nanophage Grazer einzuordnen, in deren Beutespektrum auch kleine Ciliaten fallen (Review in ARNDT, 1993). In Laborversuchen bestimmten GILBERT und JACK (1993) Filtrationsraten von 2,5 und 6,1 ml-Rotator⁻¹·d⁻¹ für *Synchaeta pectinata* und *Asplanchna girodi*. Der Beute-Ciliat *Tetrahymina pyriformis* (Länge 46 µm, Dichte 10 Zellen ml⁻¹) wurde gemeinsam mit freißbaren Algen angeboten.

Anhand der genannten Filtrations- und Ingestionsraten kann die potentielle Höhe der täglichen Ciliaten-Verluste im Arendsee überschlagen werden: Bei einer Ingestion von 10 - 16 Ciliaten-Cyclops⁻¹·h⁻¹ (cyclopoide Copepoditstadien) wurden an 24 - 31 von insgesamt 48 Untersuchungstagen täglich mehr als 150% des *standing stock* der Ciliaten ingestiert. Rotatorien waren weniger bedeutend: An 2 Tagen wurden >150% d⁻¹ (16.5. und 11.7.) und an 8 Tagen >50% d⁻¹ durch *Synchaeta* konsumiert. Die Verluste durch *Asplanchna* betrug maximal 6% d⁻¹. Werden alle Ingestionsraten kombiniert und eine mittlere Ingestion von 12 Ciliaten-Cyclops⁻¹·h⁻¹ angenommen, überstiegen an 32 Tagen die Verluste 150% pro Tag, davon an 28 Tagen allein durch das Grazing der Cyclopiden. Die Entwicklung der Biomasse der Ciliaten und der Cyclopiden im Jahresverlauf weist ebenfalls auf das Vorhandensein einer engen Räuber-Beute-Beziehung beider Gruppen hin (Abb. 31). Daß Crustaceen Mortalitätsraten von Ciliaten bis zu 150% d⁻¹ hervorrufen können, zeigten ARNDT und NIXDORF (1991) anhand von *presence-absence*-Experimenten im polytrophen Müggelsee. WIACKOWSKI et al. (1994) fanden heraus, daß Cyclopiden (*Diacyclops*) sehr viel höhere Mortalitäten als Daphnien oder Calaniden (*Diatomus*) verursachen. Die in ihren Experimenten am stärksten betroffenen Ciliaten (*Strombidium*,

Strobilidium und auch *Urotricha* und *Askenasia*) traten während der Ciliaten-Maxima im Arendsee am häufigsten auf.

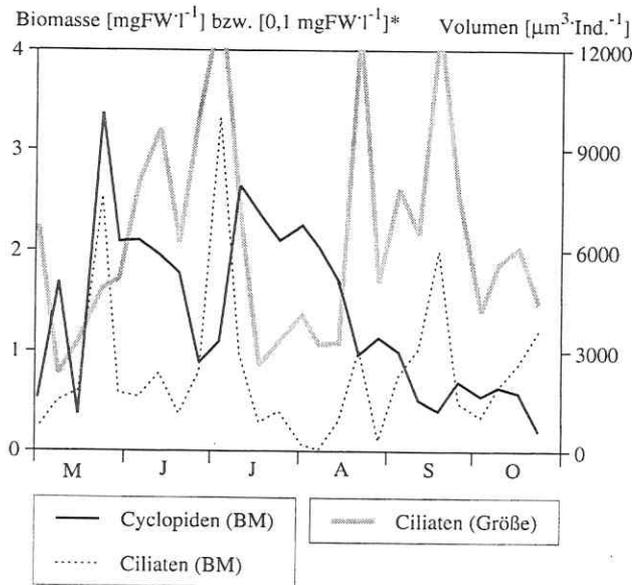


Abb. 31: Der Einfluß der Biomasse der Cyclopiden (Copepodite) auf die Biomasse und Größe der Ciliaten (BM - Biomasse, * - für Ciliaten).

Ein weiterer Hinweis für den Einfluß der Cyclopiden auf die Ciliatengemeinschaft ist die negative Abhängigkeit der Ciliatengröße von der Biomasse der Cyclopiden. Die Veränderung der Ciliatengröße wurde zu 32% durch die Cyclopiden-Biomasse erklärt. Es ist zu berücksichtigen, daß *bottom-up*-Faktoren (Temperatur, Nahrungsqualität) die Größe der angetroffenen Individuen mitbestimmen. Damit werden die Ergebnisse von ARNDT und NIXDORF (1991), MATHES und ARNDT (1994), WIACKOWSKI et al. (1994) und WICKHAM (1995) unterstützt, die im Gegensatz zu anderen Untersuchungen eine stärkere Suppression größerer Ciliaten durch Crustaceen feststellten.

Nicht zuletzt können auch carnivore Ciliaten effektive Grazer kleinerer Ciliaten sein. Während zur Zeit des Frühjahrspeaks algivore Ciliaten dominierten, wurde Anfang Juli eine mehr heterogene Gemeinschaft mit einem höheren Anteil größerer, carnivorer bzw. omnivorer Ciliaten (*Actinobolina vorax*) angetroffen. Die Verminderung der Cyclopiden-Biomasse von Mai bis Anfang Juli ermöglichte die verstärkte Entwicklung größerer Ciliaten (erkennbar am stetigen Anstieg des mittleren Biovolumens der Individuen) und führte zur zusätzlichen Ausprägung einer internen *top-down*-Kontrolle der Ciliaten und der Protozoen insgesamt (Abb. 31). Anhand von *presence-absence*-Experimenten schlossen ARNDT und NIXDORF (1991) auf eine zeitweise hohe Bedeutung räuberischer Ciliaten für die Kontrolle des Protozooplanktons im polytrophen Müggelsee.

Rotatorien. Als wichtigste Grazer der Rotatorien waren cyclopoide Copepoden anzusehen (ADRIAN, 1991b; ZIMMERMANN, 1994). Die charakteristische Räuber-Beute-Beziehung beider Gruppen im Frühsommer sowie das Enclosure-Experiment mit angereichertem Zooplankton erhärten diese Annahme.

Daphnien. Im Labor wurden kritische Nahrungskonzentrationen (*threshold food levels*) für *Daphnia cucullata* von $0,036 \text{ mgC}\cdot\text{l}^{-1}$ (GLIWICZ, 1990c) und $0,068 \text{ mgC}\cdot\text{l}^{-1}$ (LAMPERT, 1994) bestimmt. BOERSMA und VIJVERBERG (1994) ermittelten eine deutliche Verminderung des Wachstums bei einer Konzentration von $0,04 \text{ mgC}\cdot\text{l}^{-1}$, während im Bereich von $0,13 - 2,5 \text{ mgC}\cdot\text{l}^{-1}$ eine Steigerung der Nahrungskonzentration ohne deutlichen Einfluß auf die Wachstumsrate blieb. Im Freiland ermittelte Schwellenwerte liegen jedoch normalerweise deutlich über den Werten aus Laborversuchen. So gibt GELLER (1985) für *Daphnia hyalina* ein Minimum von $0,40 \text{ mgDW}\cdot\text{l}^{-1}$ verfügbares POM für ein *steady state* und $0,76 \text{ mgDW}\cdot\text{l}^{-1}$ für ein unlimitiertes Wachstum an. Ebenfalls für *D. hyalina* sowie für *D. cucullata* bestimmten GLIWICZ und LAMPERT (1990) im Laborversuch kritische Konzentrationen von $0,018 \text{ mgC}\cdot\text{l}^{-1}$ und $0,038 \text{ mgC}\cdot\text{l}^{-1}$. Nimmt man an, daß *D. cucullata* erst bei höheren Nahrungskonzentrationen als *D. hyalina* nicht limitiert wächst (grob geschätzt Faktor 2), kann man bei einem POC:DW-Quotienten von 0,5 anhand der Angaben von GELLER (1985) etwa ab einer verfügbaren POC-Konzentration von $0,8 \text{ mgC}\cdot\text{l}^{-1}$ von einem unlimitierten Wachstum bei *D. cucullata* ausgehen. Diese Konzentration wurde im Arendsee von Mai - Oktober nur an 2 von 22 Untersuchungstagen unterschritten. In der Phase des Rückgangs der Daphnien (8.8. - 22.8.) schwankte der POC ($<20 \mu\text{m}$) von $1,7 - 2,3 \text{ mgC}\cdot\text{l}^{-1}$. Die Konzentration des filtrierbaren Sestons war demzufolge nicht die Ursache für die allgemein geringe Repräsentanz der Daphnien im Arendsee.

Daphnia cucullata ist die am häufigsten auftretende Daphnie in hocheutrophen Seen Europas (GLIWICZ, 1977; GLIWICZ und LAMPERT, 1990). Aufgrund ihrer im Vergleich zu anderen Daphnien sehr geringen Körpergröße (im Arendsee meist $<1 \text{ mm}$) ist *D. cucullata* sowohl nahrungs- als auch räuberseitig an eutrophe Bedingungen angepaßt: Kleine Daphnien werden 1) in geringerem Maße durch filamentöse Cyanophyceen inhibiert und sind 2) in vermindertem Umfang dem im eutrophen Milieu hohen planktivoren Fraßdruck ausgesetzt. Negative Effekte filamentöser Algen auf die Filtration, das Wachstum und die Reproduktion von Daphnien sind durch eine große Zahl von Labor- und Felduntersuchungen gut belegt (WEBSTER und PETERS, 1978; EDMONDSON und LITT, 1982; INFANTE und ABELLA, 1985; Reviews in De BERNARDI und GIUSSANI, 1990; GLIWICZ, 1990b). Die Verminderung der Wachstumsrate resultiert aus einem Anstieg der Respiration bei gleichzeitig verminderter Filtration und Assimilation (Reviews in HANEY, 1987; LAMPERT, 1987). In Anwesenheit von Filamenten steigt die Häufigkeit postabdominaler Rejektionsbewegungen zur Reinigung des Filtrationsapparates drastisch. Der Filtrationsprozeß wird zunehmend ineffektiv.

Auf steigende Filamentkonzentrationen reagieren Daphnien mit einer Verengung der Carapaxspalte (GLIWICZ und SIEDLAR, 1980). Große Cladoceren werden bei gleicher Konzentration von Filamenten stärker inhibiert (WEBSTER und PETERS, 1978), kleine Individuen sind aufgrund ihrer engeren Carapaxspalte bevorteilt: In Anwesenheit von filamentösen Algen zeigt *Daphnia cucullata* im Vergleich zu größeren Daphnien a) die geringste Depression der Filtrierrate (HAWKINS und LAMPERT, 1989) und b) die geringste Zunahme postabdominaler Rejektionen (GLIWICZ und LAMPERT, 1990). Sie toleriert c) die höchste Filamentkonzentration bei positivem Wachstum (GLIWICZ, 1990a) und weist d) in Umkehrung der sonst vorhandenen Rangfolge in Anwesenheit von Filamenten

den geringsten Schwellenwert der Nahrungskonzentration auf (GLIWICZ und LAMPERT, 1990).

Am Beispiel des Arendsees wird deutlich, daß die Toleranz fädiger Cyanophyceen durch *Daphnia cucullata* wesentlich von der Morphologie der Trichome und der Dichte der Filamente abhängt. Im Unterschied zu den Trichomen von *Oscillatoria* gelangten die sehr großen, helikal gewundenen Zellverbände von *Anabaena spiroides* f. *crassa* wahrscheinlich nicht in den Filtrationsraum der Daphnien. Auch in den Jahren 1993 und 1995 trat *D. cucullata* zeitweise in verhältnismäßig hohen Dichten unabhängig vom Vorhandensein hoher *Anabaena*-Biomassen auf. In der Literatur fanden sich unterschiedliche Angaben dazu: ADALSTEINSSON (1979) stellte keine negative Beeinflussung von *Daphnia longispina* durch *Anabaena* fest. CHOW-FRASER und SPRULES (1986) beobachteten eine deutliche Verminderung der Filtration von *D. galeata mendotae*, *D. pulex* und *D. rosea*. GILBERT und DURAND (1990) kamen bei Experimenten mit *D. pulex* und *D. galeata* zum gleichen Ergebnis. Das Vorkommen von *D. cucullata* im Arendsee ist mit den Erkenntnissen von PORTER und McDONOUGH (1984) vereinbar, nach denen der Anstieg der postabdominalen Rejektionen und der Respiration bei steigender *Anabaena*-Konzentration von der Individuengröße abhängt und nur bei großen Daphnien von Bedeutung ist.

Seit Beginn der regelmäßigen Zooplankton-Untersuchungen im Arendsee war zu beobachten daß Daphnien vor allem in den meist kurzen Phasen der quasi Abwesenheit von *Oscillatorien* höhere Dichten entwickelten. Von 1980 bis 1994 wurde 85mal das Mesozooplankton während der warmen Jahreszeit (Mai bis Oktober) im Freiwasser beprobt. In keinem Fall wurden Daphnien im Frühjahr (Mai bis Mitte Juni), d. h. in der Zeit der regulären *Oscillatoria*-Frühjahrsentwicklung, beobachtet. Nur an 5 Untersuchungstagen trat *Daphnia cucullata* in hohen Dichten auf (≥ 25 Individuen \cdot l $^{-1}$, gemittelt von 0,5 - 10 m Tiefe). In 12 Fällen wurden Dichten von mehr als 5 Individuen \cdot l $^{-1}$ erreicht, in 3 der 12 zugehörigen Phytoplankton-Proben war die Biomasse der filamentösen Algen (ohne *Anabaena*) höher als 2,0 mgFW \cdot l $^{-1}$. Diese 3 unerwartet hohen *Daphnia*-Abundanzen waren in verschiedenen Jahren jeweils im Spätsommer (September) zu verzeichnen. Abbildung 32 zeigt die Beziehung zwischen *D. cucullata* und *Oscillatoria* in den Jahren 1993 und 1994.

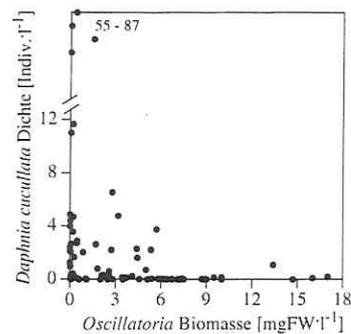


Abb. 32: Die Dichte von *Daphnia cucullata* in Abhängigkeit von der *Oscillatoria*-Biomasse. Daten aus dem Freiwasser (1994) und von unbehandelten Enclosures (1993 und 1994).

Mit dem Betrieb einer Maränenzucht am Arendsee und dem intensiven Besatz der Kleinen Maräne (*Coregonus albula*) werden Crustaceen einem hohen planktivoren Fraßdruck ausgesetzt. Da sich dieser vor allem gegen größere Individuen richtet, sind kleinere Daphnien oder Copepoden unter solchen Bedingungen bevorteilt (BROOKS und DODSON, 1965). Die Kleine Maräne ist ein intensiver und obligater Zooplankton-Grazer (HAMRIN, 1986; HELMINEN et al., 1990). Ihre Nahrung besteht fast ausschließlich aus Cladoceren und Copepoden. Große Cladoceren, große Copepoden sowie *Bosmina coregoni* werden bevorzugt aufgenommen (HAMRIN, 1983; VILJANEN, 1983). Die Abwesenheit

größerer Daphnien und das Vorkommen von *Daphnia cucullata* kann demnach auf *bottom-up*- (s. o.) und *top-down*-Faktoren zurückgeführt werden. Wenn *D. cucullata* gemeinsam mit anderen Daphnien auftritt, wird sie seltener als diese durch planktivore Fische aufgenommen (ARNDT et al., 1993). Daß dies ein wichtiges Selektionskriterium ist, beweist die Verbreitung von *D. cucullata* in niederländischen Seen, an denen Versuche zur Biomanipulation durchgeführt wurden. In unmanipulierten Seen kommen *D. hyalina* und *D. cucullata* in Coexistenz vor. In manipulierten Seen wurde *D. cucullata* durch größere Daphnien verdrängt (GULATI, 1990). Im Vergleich zu *D. hyalina* kann *D. cucullata* als "escaper" bezeichnet werden (JACOBS, 1978). *D. cucullata* hat eine geringere Geburten- und Mortalitätsrate (JACOBS, 1977), sie wächst langsamer und lebt kürzer, die Eizahl je Gelege und die Anzahl der Gelege sind geringer, die Zeit bis zur ersten Eiablage ist kürzer (JACOBS, 1978). Die letztgenannte Eigenschaft ist von besonderer Bedeutung, da die Größe der Daphnien bei der ersten Eiablage ein wichtiger regulatorischer Mechanismus ist, der das Überleben der Population bei hohem vertebriertem Fraßdruck ermöglicht (LAMPERT, 1992). Anhand von Untersuchungen des Fischbestandes im Arendsee postulierte SCHULTZ (1992) die Existenz eines hohen Fraßdruckes gegenüber Cladoceren durch die besetzten Maränen. In Abwesenheit von Daphnien nahmen Maränen vor allem Copepoden und Bosminen auf. Der von SCHULTZ (1992) berechnete Zooplankton-Konsum der Kleinen Maräne von $0,23 \text{ gFW}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ liegt 2 Größenordnungen unter dem Konsum der Kleinmaränen-Population im Finnischen Pyhäjärvi-See (HELMINEN et al., 1990). Die Biomasse der Kleinen Maräne betrug im Arendsee im August des Untersuchungsjahres (1987) $38 - 48 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ (Individuen $>10 \text{ cm}$), im mesotrophen See Pyhäjärvi ca. $30 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ (incl. 0-Gruppe).

WRIGHT und SHAPIRO (1990) fanden einen engen Zusammenhang zwischen dem zeitlichen Auftreten großer Daphnien und der Refugiengröße in 3 untersuchten eutrophen Seen. Die Refugiengröße wurde definiert als vertikale Ausdehnung der Schicht, in der große Daphnien keinem Grazing durch Fische ausgesetzt sind ($\text{O}_2 < 3 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ und/oder $I < 0,1\% I_0^*$; Voraussetzung für das Vorkommen von Daphnien $\text{O}_2 > 1 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$). Anhand dieser Kriterien bestände im Arendsee für große Cladoceren im Frühsommer unterhalb etwa 5 m Tiefe ein Refugium (Abb. 2). Die Untersuchung von SCHULTZ (1992) zeigt, daß dies nicht der Fall war und die Kleine Maräne offenbar auch bei sehr geringen Lichtintensitäten Zooplankton aufnehmen kann: Während der Echolotaufnahme am 25.8.1987 (11.00 - 18.30 Uhr) erstreckte sich die vertikale Fischverteilung von 1 - 21 m Tiefe und wies deutliche Maxima in 2 - 4 m und 10 - 18 m sowie ein Minimum in 6 - 10 m Tiefe auf. Nach Auskunft des Fischermeisters (KAGEL, pers. Mitteilung) stammt ein wesentlicher Teil der gefangenen Maränen aus Tiefen um 15 - 20 m. Ein verbleibendes potentiell Refugium großer Daphnien (Schicht mit $1 - 4 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1} \text{ O}_2$) war im Jahr 1994 von geringer vertikaler Ausdehnung (Abb. 3).

Zumindest bis Anfang der fünfziger Jahre war im Arendsee *Daphnia longispina galeata* mehr oder weniger häufig vertreten (vorhanden: 1899, Oktober 1949 und 1951; nicht gefunden: 1896, 1921/23, September 1949, 1952; BAUCH, 1953). Das Vorkommen von *Daphnia cucullata* wurde in jedem Untersuchungsjahr meist mit "häufig" vermerkt. Im September 1960 notiert KLAPPER (1961) das Auftreten von *D. cucullata*, *D. longispina* und *Diaphanosoma brachyurum*. Seit Beginn der intensiveren Untersuchungen (ab 1980) wurde *D. longispina* im Freiwasser nur an 2 Untersuchungstagen (1981, 1983) in geringen Dichten beobachtet. In jüngerer Zeit trat sie mit registrierbarer Häufigkeit nur in fischfreien Enclosures (1993 und 1994) auf. Das ist als Anzeichen eines gestiegenen und permanent hohen planktivoren Fraßdrucks zu bewerten. Wahrscheinlich hat sich die Bestandsdichte der

Maränen infolge des regelmäßigen Besatzes langfristig erhöht. Hinweis dafür ist das verlangsamte Wachstum der Maränen, das sowohl 1962 im Vergleich zu 1947/48 als auch 1987 gegenüber 1962 zu verzeichnen war (SCHULTZ, 1992; Tab. 24). Im Unterschied zu anderen Coregoniden kann *Coregonus albula* nicht auf andere Ressourcen (z. B. das Benthos) ausweichen, so daß sich eine Verknappung der verfügbaren Planktonnahrung unmittelbar auf das Wachstum auswirkt (HAMRIN, 1986).

Tab. 24: Mittlere Längen der Kleinen Maräne (*Coregonus albula*) verschiedener Altersgruppen im Arendsee. Zum Vergleich wurde das Wachstum der Kleinen Maräne im oligotrophen Stechlinsee und in ostdeutschen Seen (Mittel) angegeben. * - hier berücksichtigt sofern mindestens 8 Individuen eines Sees untersucht wurden oder wenn keine diesbezügliche Angabe erfolgte (5 Seen für 0+ sowie 22, 25, 11 und 4 Seen für 1+ bis 4+).

Gewässer	Länge der Altersgruppe [cm]					Untersuchungszeit	Autor
	0+	1+	2+	3+	4+		
Arendsee	18	21	24			1947	BAUCH, 1953
	18	20	22	27		1948	BAUCH, 1953
		19	21	24		September 1962	MÜLLER, 1966
	11	18	19	23	24	25. - 28.8. 1987	SCHULTZ, 1992
Stechlinsee	12	17	18	20	21	1950 - 1952	MÜLLER, 1966
ostdeutsche Seen*	15	20	22	24	24	1960 - 1964	MÜLLER, 1966

LAMPERT (1988b) beobachtete mit dem Rückgang der Kleinen Maräne im moderat eutrophen Schöhsee innerhalb von drei Jahren eine vollständige Ablösung von *Daphnia cucullata* durch *Daphnia longispina*. Am Beispiel skandinavischer Seen wird ebenfalls der potentielle *top-down*-Einfluß eines hohen Maränen-Bestandes deutlich. Das Zooplankton ist in Seen mit hohem Maränen-Bestand regulär durch eine Verschiebung der Dominanz von Cladoceren zu Cyclopiden gekennzeichnet. Kleine Arten (*Bosmina*) überwiegen (HAMRIN, 1983; KANKAALA et al., 1990).

Zur Rolle der invertierten Prädation: Das Vorkommen räuberischer Cladoceren (*Leptodora kindtii*) wurde 1994 nur stichprobenartig untersucht. Von früheren Untersuchungen ist bekannt, daß die Dichte von *Leptodora* im Arendsee gering ist und die Individuen über das Epi-, Meta- und Hypolimnion relativ gleichmäßig verteilt sind. An 70 von 82 Probenagen wurden keine *Leptodora* gefunden, die Dichte war $<1,2 \cdot 10^3$ Indiv. $\cdot m^{-2}$. Die mittlere Dichte der übrigen 12 Untersuchungstage betrug $7,7 \cdot 10^3$ Indiv. $\cdot m^{-2}$. Die im Jahr 1994 vorgenommenen Untersuchungen (24.5., 20.6., 2.8. und 15.8.) ergaben geringe Dichten von *Leptodora* ($<10^3$ Indiv. $\cdot m^{-2}$). Bei einer maximalen Ingestion von 14 Beuteindividuen je *Leptodora* d^{-1} (BROWMAN et al., 1989) entsprach das im Zeitraum von Mai bis Oktober 1994 Verlusten der Crustaceen von $<2\%$ d^{-1} . Da *Leptodora* bei hoher relativer Häufigkeit der Copepoden nicht selten auf diese als Nahrung zurückgreift (ARNDT et al., 1993), kann man diese Verluste annähernd auf Daphnien übertragen. Mit steigendem Anteil der Cladoceren am Crustaceen-Plankton muß man hingegen eine positive Selektion der Cladoceren voraussetzen (BROWMAN et al., 1989). Nimmt man an, daß bei einer relativen Häufigkeit der Cladoceren von $\geq 25\%$ (etwa ein Drittel der Untersuchungstage im genannten Zeitraum) ausschließlich Cladoceren (*D. cucullata*, *B. longirostris*, *C. spaericus*) ingestiert wurden, betragen die höchstmöglichen Verluste der Cladoceren im Mittel 4% d^{-1} . Räuberische Cladoceren der Gattung *Bythotrephes* wurden sehr selten gefunden.

Kleine Cladoceren sind weiterhin dem Raub durch cyclopoide Copepoden ausgesetzt. Untersuchungen des Grazerverhaltens von *Acanthocyclops robustus* ergaben, daß juvenile *D. cucullata* gefährdet sind (ARNDT et al., 1993; GLIWICZ und UMANA, 1994). Große Cyclopiden sind aber im Arendsee verhältnismäßig selten (vgl. Plankton-Größenverteilung, Abschnitt 4.2.). Es ist eher zu vermuten, daß der speziell gegenüber Daphnien hohe planktivore Fraßdruck die höchsten Verluste hervorruft. Im Benthos wurden intensive Planktongrazer (z. B. *Chaoborus*) nicht gefunden (WILHELMY und SCHARF, 1995; WILHELMY und SCHARF, 1996).

C o p e p o d e n . Die Prädation durch Maränen (SCHULTZ, 1992) sowie die Dezimierung von Nauplius-Stadien durch ältere Entwicklungsstadien der Cyclopiden sind als potentiell bedeutsame *top-down*-Faktoren der Copepoden anzusehen.

Z u s a m m e n f a s s u n g . Ciliaten waren in der überwiegenden Zeit des Jahres Hauptgrazer der heterotrophen Flagellaten. Die Ciliaten waren ihrerseits einem hohen Grazing-Druck durch cyclopoide Copepoden ausgesetzt, der in Abhängigkeit von der Dichte der Cyclopiden zu einer Größenverschiebung zugunsten kleiner Ciliaten führte. Die Abwesenheit großer Cladoceren und die Dominanz von *Daphnia cucullata* ist wahrscheinlich auf die Inhibition fädiger Cyanophyceen (*Oscillatoria*) und den hohen Fraßdruck durch den Besatz der Kleinen Maräne zurückzuführen. Typischerweise entwickelten sich Daphnien im Sommer oder Spätsommer in Phasen geringer Biomassen der sonst dominierenden *Oscillatorien*. In der Vergangenheit wurden aber auch moderate *Daphnia*-Abundanzen bei hohen *Oscillatoria*-Biomassen im Spätsommer beobachtet.

5.2. Die Planktongemeinschaft des Arendsees, Unterschiede und Gemeinsamkeiten zum Plankton anderer Seen

5.2.1. Saisonale Planktonsukzession

Die Zusammensetzung und saisonale Sukzession des Phytoplanktons sowie die Höhe und Dynamik der Nährstoffe im Arendsee haben sich zumindest seit Mitte der 70er Jahre nicht grundlegend verändert (vgl. RÖNICKE, 1986; 1992; RÖNICKE et al., 1995a). Das Jahr 1994 kann als charakteristisch bezeichnet werden (Phyto- und Crustaceenplankton, Nährstoffe). Regelmäßig beobachtete Erscheinungen (RÖNICKE, 1986) waren

- das Ausbleiben einer erfaßbaren Diatomeen-Entwicklung im Frühjahr,
- das Auftreten eines Grünalgenpeaks Anfang Mai für eine Dauer von ca. 2 Wochen, dessen Höhe meist unter der Höhe der folgenden Frühjahrs-Massenentwicklung von *Oscillatorien* blieb,
- das schnelle Absinken der N:P-Quotienten in der gelösten Fraktion und im Algenmaterial (Cyanophyceen) im Frühsommer
- die Entwicklung von N₂-Fixierern (*Aphanizomenon*, *Anabaena*, *Anabaenopsis*) in Abhängigkeit vom N:P-Quotienten (ab DIN:DIP = 2:1), der Lichteinstrahlung und der Wassertemperatur
- die Unabhängigkeit der N₂-Fixierer vom gelösten Stickstoff sowie ihr Zusammenbruch durch P-Limitation.

Eine Besonderheit ist zu bemerken. Am 2. und 3. Juli 1993 wurde nach einer längeren Periode intensiver Sonneneinstrahlung und steigender Wassertemperaturen bei einsetzender Windstille die umfangreiche Bildung von Hyperscum (ZOHARY, 1985; ZOHARY und BREEN, 1989) beobachtet. Große

zusammenhängende Teile der Seefläche waren von aufrahmenden *Anabaena* bedeckt, die sich zu verkrusteten und in der Sonne zu intensiv gelb bis blau gefärbten, horstigen Aggregaten verdichteten.

Die Planktonentwicklung im Arendsee des Jahres 1994 soll im folgenden dem Modell der Plankton Ecology Group (PEG; SOMMER et al., 1986) gegenübergestellt werden. Das Modell beschreibt einen idealisierten Ablauf der annualen Planktonsukzession eines temperierten Sees und basiert auf Daten des Bodensees. Es schließt nicht die Gruppen der *microbial web* ein. Die Entwicklung der Bakterien, der HNF und der Ciliaten im Arendsee wird vorab mit Beispielen aus anderen Seen verglichen:

Bakterien. In meso- und eutrophen Seen erfolgt typischerweise ein Anstieg der Bakterien-Biomasse während oder kurz nach der Algen-Frühjahrsblüte, dem eine Abnahme der Biomasse im Mai/Juni folgt (PEDRÓS-ALIÓ und BROCK, 1983; Review in RIEMANN und CHRISTOFFERSEN, 1993). Eine Erhöhung der Bakterien-Biomasse bzw. Produktion während des Phytoplanktonfrühjahrspeaks wurde z. B. auch im Bodensee (GÜDE et al., 1985; SIMON und TILZER, 1987) und Plußsee (MEIER und RECK, 1994) beobachtet. Die Bakterienentwicklung im Arendsee entsprach dem im Grundsatz. Im hocheutrophen Müggelsee sind Bakterien- und Primärproduktion saisonal eng verbunden (NIXDORF, 1990). Die Existenz von Phasen sehr geringer Bakterienaktivität während der Produktionsphase ist umstritten. In den meisten Fällen geht man von einer Gemeinschaft aus, die sich schnell teilt und gleich hohen Verlusten durch Grazing unterliegt. Anhand von Chemostat-Experimenten fand GÜDE (1990), daß selbst Bakterien, deren Nettowachstum gleich null war, Thymidin oder Leucin inkorporierten. Eine wichtige Schlußfolgerung seiner Experimente lautet: Biosynthese ist nicht gleich Wachstum. Die derzeit zur Verfügung stehenden Methoden werden kontrovers diskutiert (COLE und PACE, 1995) und ermöglichen keine zuverlässige und genaue Berechnung der absoluten Höhe der Bakterienproduktion (JÜRGENS und GÜDE, 1991; ROBARTS et al., 1994). Auf der Basis mehrerer unabhängiger Methoden berechnete GÜDE (1990) Verdopplungszeiten von mehr als 10 d während der Vegetationsperiode im Bodensee. Unabhängig von der geringen Zahl der 1994 im Arendsee durchgeführten Verdünnungsexperimente scheinen diese jedoch zu zeigen, daß Zustände geringer Bakterienaktivität zumindest zum Zeitpunkt geringer Phytoplankton-Biomassen nicht so selten sind. Im eutrophen Plußsee wurden allgemein geringere Verdopplungszeiten der Bakteriengemeinschaft (0,27 - 2,41 d) ermittelt (CHRÓST und RAI, 1994).

Die saisonale Entwicklung der **heterotrophen Flagellaten** ist meist nicht mit der Abundanz der Bakterien in Verbindung zu bringen (BENNETT et al., 1990; JÜRGENS und GÜDE, 1991; TZARAS und PICK, 1994). Nach der Biomasse und Größenverteilung der Bakterien war im Arendsee nur während des Frühjahrspeaks eine Grazer-Beziehung erkennbar.

Für **Ciliaten** ist die Ausprägung zumindest eines deutlichen Peaks im Sommer oder im Frühjahr typisch (NAUWERCK, 1963; LARSSON, 1978; SCHLOTT-IDL, 1984; LAYBOURN-PARRY et al., 1990; SOMMARUGA und PSENNER, 1995). Normalerweise tritt ein Peak im Frühjahr oder Frühsommer bei hohem Nahrungsangebot und geringem Grazing-Druck auf. In der Folge führt Grazing durch Metazoen zu einer deutlichen Dezimierung der Ciliaten-Gemeinschaft. Die Situation wechselt von einer *bottom-up*-Limitation zu einer *top-down*-Kontrolle (Review in LAYBOURN-PARRY, 1994). Die im Arendsee beobachtete Entwicklung ist besser mit der Sukzession der Ciliaten im Bodensee, Belauer See oder Müggelsee vergleichbar: Sie ist dort durch ausgeprägte Maxima im Frühjahr und Sommer und eine zwischenliegende Phase mit starkem Metazoen-Grazing gekennzeichnet.

net (MÜLLER, 1989; ARNDT und NIXDORF, 1991; MÜLLER et al., 1991; ZIMMERMANN, 1994). Der erste Peak entsteht als schnelle Reaktion von algivoren Ciliaten auf die Phytoplankton-Blüte. Im Sommer herrscht eine mehr diverse Gemeinschaft vor (MÜLLER et al., 1991; MATHES und ARNDT, 1994).

Die Frühjahrs- und Sommerentwicklung des *microbial web* der unten aufgeführten Untersuchungen ließ sich schematisch in drei Phasen teilen:

Frühjahrspeak: Mit dem Start der Phytoplankton-Frühjahrsblüte beginnt zeitgleich oder mit 1 - 2 Wochen Verzögerung eine positive Entwicklung der Gruppen des *microbial web*; häufig kommt es zur Ausprägung deutlicher Maxima (Bakterien: a, d, e, h, j, k, l; HNF: a, b, c, e, g, h, i, j, k, m und Ciliaten: a, c, g, h, j, k, l, n, siehe oben).

Klarwasserphase: Die Entwicklung hoher *Daphnia*-Biomassen im Frühsommer (vornehmlich Juni) führt zu einer meist strengen Dezimierung der HNF (a, c, e, f, g, h, j, k, m) und einer Unterdrückung der Ciliaten (a, c, g, j, k, n)

Sommer: Das *microbial web* erlangt erneut an Bedeutung. Teilweise sind fluktuierende Biomassen und ausgeprägte Maxima zu verzeichnen (Bakterien: e, f; HNF: a, c, f, g, j, k, m und Ciliaten: a, c, g, j, k, n, siehe oben).

a - ARNDT und NIXDORF (1991); b - BARTHELMEß (1995); c - GELLER et al. (1991); d - GÜDE et al. (1985); e - JÜRGENS und GÜDE (1991); f - JÜRGENS und STOLPE (1995); g - MATHES (1995); h - MEIER und RECK (1994); i - SCHMIDT-HALEWICZ (1994); j - ŠIMEK et al. (1990); k - ŠIMEK und STRAŠKRABOVÁ (1992); l - WEISSE et al. (1990); m - WEISSE (1991b); n - ZIMMERMANN (1994)

Der Verlauf der Phasen stimmt inhaltlich mit dem Modell überein, das GÜDE (1989) anhand der saisonalen Sukzession des *microbial web* im Bodensee aufstellte. Das angetroffene Muster wurde in mesotrophen bis hocheutrophen Seen beobachtet. Die Thesen des PEG-Modells und die Inhalte des Modells von GÜDE (1989) wurden durch STEINBERG und GELLER (1993) zusammengefaßt. Im Arendsee entsprach die Entwicklung des *microbial web* im Grunde dem oben beschriebenen Muster. Während in den genannten Seen die Biomasse der Protozoen durch intensives *Daphnia*-Grazing in der Klarwasserphase dezimiert wurde (ŠIMEK et al., 1990; ARNDT und NIXDORF, 1991), war das im Arendsee nicht der Fall. Die Verminderung der Dichte der Protozoen erfolgte durch das Grazing von Cyclopiden und durch Protozoen selbst. Die Phase der Depression der Protozoen (c, Abschnitt 4.1.4.) war im Arendsee nicht identisch mit der Klarwasserphase (d).

In meso- bis hypertrophen Seen bedingt die schnelle Reaktion der Protozoen auf den Start der Frühjahrsblüte, daß die Protozoen-Biomasse kurzzeitig die Biomasse der Metazoen erreicht oder übersteigt. Im Winter überwiegen ebenfalls Protozoen, während die Biomasse des Zooplanktons im Sommer durch Metazoen dominiert wird (HUNT und CHEIN, 1983; ARNDT und NIXDORF, 1991; ARNDT et al., 1993; SALBRECHTER und ARNDT, 1994; MATHES, 1995). Im Arendsee war diese Entwicklung ebenfalls zu beobachten.

Folgende Gemeinsamkeiten des P E G - M o d e l l s mit der Planktonentwicklung im Arendsee (1994) waren feststellbar:

Vom Frühjahr zum Sommer erfolgte ein Wechsel von kleinen Zooplanktern mit schnellen Wachstumsraten zu größeren Metazoen. Bakterien speicherten einen großen Teil des Phosphors. Das Grazing von Bakterien durch HNF führte zu einer Verminderung der P-Limitation des Phytoplanktons. Bei sehr geringen DIP-Konzentrationen kam es zur Entwicklung freßbarer Grünalgen.

Auf der anderen Seite war eine große Zahl von substantiellen Unterschieden festzustellen:

Ein Frühjahrspeak von Diatomeen war nicht zu verzeichnen. Die Frühjahrs-Massenentwicklung wurde nach einem kurzen Peak eukaryotischer Algen durch Cyanophyceen vollzogen. Im Vergleich zu anderen Seen dehnte sich die Frühjahrsentwicklung bis zum Eintritt der Klarwasserphase lange aus. Das berechnete Grazing der Herbivoren (als Anteil an der Biomasse des gesamten Phytoplanktons) erreichte nicht die für die Frühjahrsentwicklung typischen Wachstumsraten. Die "Klarwasserphase" (im eigentlichen Sinn definiert als Folge erhöhter Grazing Raten) entstand im Arendsee nicht durch die Filtration herbivorer Crustaceen. Deshalb kam es zu keinem Anstieg der gelösten Nährstoffe während der Klarwasserphase. Daphnien waren in dieser Zeit nur in sehr geringen Dichten vorhanden. Eine Nahrungslimitation des Crustaceenplanktons war nicht wahrscheinlich. Es bestand kein Trend zur Verminderung der Größe der Cladoceren vom Frühjahr zum Sommer. Die Hochsommerzeit war geprägt durch N₂-fixierende *Anabaena*-Species.

Ausgangspunkt des abweichenden Verlaufs der Planktonsukzession im Arendsee ist der schnelle Aufbau einer hohen *Oscillatoria*-Biomasse im Frühjahr. Die weitere Entwicklung der Grünalgen wird unterdrückt (Lichtkonkurrenz). Die Dichte der Daphnien bleibt im Frühjahr gering (<5 Indiv.·l⁻¹; Inhibition der Filtration). Normalerweise treten Großalgen hauptsächlich im Sommer und Spätsommer auf (RODHE et al., 1960; SOMMER, 1981; SEIP und REYNOLDS, 1995). Bei einem schnelleren Aufbau einer hohen *Daphnia*-Biomasse (im Frühjahr) besteht prinzipiell die Möglichkeit, daß die noch in geringer Abundanz vorhandenen Cyanophyceen unter *top-down*-Kontrolle geraten (GLIWICZ, 1990b; CHRISTOFFERSEN et al., 1993). Erreichen die Cyanophyceen jedoch eine kritische Dichte, wird eine Planktonentwicklung eingeleitet, wie sie regelmäßig im Arendsee beobachtet wurde (Abschnitt 5.1.4.). Nach PICK und LEAN (1987) setzt die Massenentwicklung von Cyanophyceen mit steigender Trophie früher im Jahr ein und hält länger an. Damit ist jedoch keine hinreichende Erklärung gegeben. Das zeigen Beispiele eutropher und hypertropher Seen, in denen ausgeprägte Frühjahrspeaks eukaryotischer Algen und *Daphnia*-Maxima im Frühsommer beobachtet wurden (ARNDT et al., 1993; CARPENTER et al., 1993; SARNELLE, 1993; JÜRGENS und STOLPE, 1995; Review in LAMPERT, 1988a). Im eutrophen und geschichteten Plußsee wurde von 1972 bis 1985 nur in einem Untersuchungsjahr eine der Planktonsukzession im Arendsee vergleichbare Entwicklung beobachtet. Cyanophyceen überwinterten mit relativ hoher Biomasse und blieben im gesamten Jahr ohne Depression im Frühjahr dominant. In allen übrigen 12 Untersuchungsjahren folgte einem mehr oder weniger ausgeprägten Frühjahrspeak eukaryotischer Algen ein Sommermaximum großer Cyanophyceen (*Limnothrix redekei*, *Aphanizomenon gracile* bis 1977; *Anabaena* spp. bis 1985; HICKEL,

1988). Die Reduktion eukaryotischer Algen wurde durch das Grazing großer Daphnien (*Daphnia galeata*) verursacht und führte in den meisten Fällen in Abhängigkeit von der bereits vorhandenen Biomasse großer Cyanophyceen zu einer Klarwasserphase (HICKEL, 1988; KRAMBECK et al., 1994). Das Crustaceenplankton des Plußsees wurde im Sommer dann durch kleinere Cladoceren dominiert (KRAMBECK et al., 1994).

Von Bedeutung für den abweichenden Verlauf der Planktonentwicklung im Arendsee kann sein, daß der Besatz der erbrüteten Maränen im März erfolgt und daraus bereits im Frühjahr ein sprunghaftes Steigen des planktivoren Fraßdrucks resultiert. In einem mesotrophen finnischen See war die 0-Generation der Kleinen Maräne bereits ab Mitte Juni (11 °C) der dominante Zooplankton-Konsument. Die 0-Gruppe war von Juni bis Oktober mit 83% am kumulativen Konsum der gesamten Maränenpopulation beteiligt (HELMINEN et al., 1990). Im Arendsee gehörten im August 1987 46% der Maränen der 0-Gruppe an (SCHULTZ, 1992). Die sonst in Binnengewässern höherer Trophie dominierenden Planktivoren (Cypriniden) laichen bekanntlich im Frühjahr (meist April/Mai) und begeben sich erst später im Jahr in das Freiwasser. Die Brut der Cypriniden besiedelt vorwiegend das Litoral, während sich Maränen der 0-Gruppe bereits im Freiwasser aufhalten.

5.2.2. Grazing

Bakterien. Sowohl in marinen als auch in limnischen Systemen wird die Bakterienproduktion durch Grazing ausgeglichen (WRIGHT und COFFIN, 1984; RIEMANN, 1985; GÜDE, 1986; BLOEM et al., 1989b; WEISSE und SCHEFFEL-MÖSER, 1991; ŠIMEK et al., 1995). Hauptgrazer der Bakterien sind heterotrophe Flagellaten (RIEMANN, 1985; GÜDE, 1986; SANDERS et al., 1989; WEISSE, 1990, 1991a). Sobald Daphnien höhere Dichten erreichen, dezimieren sie die Flagellaten drastisch und werden selbst Hauptkonsumenten der Bakterien (RIEMANN, 1985; GÜDE, 1988; PACE et al., 1990; JÜRGENS, 1994; ŠIMEK et al., 1990; NIXDORF und ARNDT, 1993; JÜRGENS und STOLPE, 1995; Tab. 25). Im Arendsee deutet sich eine solche Situation nur an. Aufgrund der geringen Filtrationsleistung der Daphnien wurden Flagellaten nicht oder nur kurzzeitig unterdrückt. Die Ingestion der Bakterien erreichte am 8.8. nur 19% d⁻¹ des *standing stock* und war nicht wesentlich höher als die Bakterienaufnahme der Flagellaten.

Tab. 25: Beispiele für tägliche Grazing-Verluste des Bakterioplanktons, im Verhältnis zur Abundanz (A), zur Biomasse (Bakterien-Kohlenstoff, C) oder zur Produktion (P) mit Angabe der zugehörigen Grazer. T - Trophie; o - oligotroph; m - mesotroph; e - eutroph; h - hypertroph.

See bzw. Areal	T	Zeit/ Situation	Grazing	Autor
Piburger See	o/1	Mai - September	21% HNF; 1% Ciliaten (A)	SOMMARUGA und PSENNER, 1995
Mekkojärvi	m	Juni - Oktober	21% <i>Daphnia longispina</i> (A)	KANKAALA, 1988
Bodensee	m	Frühjahr	89% HNF (P)	GÜDE, 1988
		Klarwasserphase Sommer	84% <i>Daphnia</i> ; 7% HNF (P) 121% HNF (P)	
Bodensee	m	Frühjahrsblüte	8% HNF; <5% Ciliaten (C)	WEISSE et al., 1990
Rimov-Stausee (1988)	m/2	Frühjahr	10 - 23% vor allem HNF (P)	ŠIMEK und STRAŠKRABOVÁ, 1992
		Ciliatenpeak (April)	60% Ciliaten (P)	
		Klarwasserphase Sommer	<10% Protozoen (P) z. T. >100% vor allem Ciliaten (P)	
Rimov-Stausee (1993)	e	August - September	70% HNF (P) 20% Ciliaten (P)	ŠIMEK et al., 1995
Lake Mendota	e	Juni Sommer	≤60% <i>Daphnia galeata</i> (A) 10 - 20% kleine Cladoceren (A)	PEDRÓS-ALIÓ und BROCK, 1983
Lake Norrviken	e	August - September	5 - 15% Cladoceren (P)	BELL und BERN, 1984
Lake Biwa (süd)	e	Mai - Oktober	13 - 130% Flagellaten (P)	NAGATA, 1988
Plußsee	e	August - September	7 - 14% Crustaceen (A)	BEMMER und OVERBECK, 1994
Arendsee	e	gesamtes Jahr <i>Daphnia</i> -Peak (8.8.)	10 - 83% Flagellaten (A) 13% Flagell.; 19% <i>D. cucullata</i> (A)	diese Untersuchung
Frederiksb. Slotssø	e	November (6 °C)	27% <i>D. cucullata</i> (P)	RIEMANN und BOSSELMANN, 1984
Großer Binnensee	h	HNF-Maximum	80 - 100% HNF (A)	JÜRGENS und STOLPE, 1995
		<i>Daphnia</i> -Maximum	40% <i>Daphnia magna</i> (A)	

Die Bedeutung der einzelnen Grazer als Konsumenten der Bakterien war im Arendsee ähnlich wie im eutrophen Lake O₂ lethorpe. Im einzelnen betragen dort die Anteile am *community*-Grazing (flächenbezogen): Flagellaten 85%, Ciliaten 11%, Rotatorien 3% (SANDERS et al., 1989). Obwohl die Dichte von Cladoceren teilweise hoch war, blieb ihr Grazing-Anteil <1%. Das stellt nicht unbedingt einen Widerspruch dar, da die Effektivität der Bakterienfiltration von Daphnien von mehreren Faktoren abhängt (Art und Größe der Daphnien, Bakteriengröße, Sestonqualität). Im Bodensee waren Cladoceren als Bakterienkonsumenten von etwas höherer Bedeutung (Flagellaten 60%, Ciliaten 12%, Rotatorien 3%, herbivore Crustaceen 15%, Viren angenommen 10%; STRAILE, 1994). Auch PACE et al. (1990) ermittelten einen geringeren Anteil der Ciliaten und Rotatorien am Bakterienkonsum. Für Rotatorien scheint das generell zuzutreffen (ARNDT, 1993), für Ciliaten aber nicht in jedem Fall (ŠIMEK und STRAŠKRABOVÁ, 1992).

Die Bedeutung mitotropher Flagellaten als Bakteriengrazer war im Arendsee als verhältnismäßig gering einzuschätzen. Kleine pigmentierte Flagellaten (ca. 2 - 5 µm) ingestierten eine höhere Zahl von Bakterien als die größeren *Cryptomonas*. Von letzteren ist die Aufnahme von Bakterien mit vergleichsweise geringerer Intensität bekannt (TRANVIK et al., 1989; MEIER und RECK, 1994). Nur sel-

ten wurden Flagellaten gefunden, die weiteren bekannten mixotrophen Gruppen angehören (Chryso-
phyceen, insbesondere *Dinobryon*, *Ochromonas*; BIRD und KALFF, 1986; BENNETT et al., 1990).

Nanoplankton. LAMPERT (1988a) untersuchte in einem Review den Verlauf der Klarwasser-
phase in verschiedenen Seen und notierte die Zooplankton-Biomasse zum Zeitpunkt, an dem eine
deutliche Verminderung der Phytoplankton-Biomasse oder eine Erhöhung der Sichttiefe einsetzte. In
den 5 betrachteten eutrophen Seen betrug diese "kritische" Zooplankton-Biomasse 1,5 - 4,0 gDW·m²
bei zugehörigen Jahresmaxima von 4,6 - 26,9 gDW·m². Im Arendsee war von Mai bis September
1994 die mittlere Biomasse des Crustaceen-Planktons mit 2,7 gDW·m² (Maximum 9,9 gDW·m²)
nicht geringer. Weiler der eutrophe Charakter des Arendsees noch die Biomasse, sondern eher die Zu-
sammensetzung und Größe des Zooplanktons sind als Ursachen für die geringe Bedeutung der Crusta-
ceen als Phytoplankton-Konsumenten anzusehen (c. f. PACE, 1984; vgl. Abschnitt 5.2.1.). Im Ver-
gleich zum Arendsee werden höhere Filtrationsraten von Seen berichtet, in denen über einen längeren
Zeitraum größere Daphnien stärker zur Biomasse des Crustaceen-Planktons beitragen. Im Bodensee
filtrierten das Mikro- und Mesozooplankton (>50 µm und >170 µm) von April bis Oktober 20 - 25%
(maximal 40%) des Nanoplanktons pro Tag. Beide Größengruppen waren etwa von gleicher Bedeu-
tung (GELLER et al., 1992). Im eutrophen Heart Lake überschritten die sommerlichen Filtrationsraten
100% d⁻¹ (Hefezellen), wobei große Daphnien zu 80% beteiligt waren (HANEY, 1973). Daß auch in
hocheutrophen Seen Daphnien zeitweise einen hohen Grazing-Einfluß ausüben können, wird am Bei-
spiel des Müggelsees deutlich: Während des *Daphnia*-Maximums im Mai (*D. galeata* und *D. cucul-
lata*) nahm die Abundanz der ingestierbaren Algen deutlich ab (ARNDT und NIXDORF, 1991). In
den meisten Fällen war das Grazing die Hauptursache der Klarwasserphase (ARNDT et al., 1993).
Die Situation im Sommer war dann eher mit der im Arendsee vergleichbar, da kleine Cladoceren
(*Bosmina*, *Chydorus*) dominierten und das Netzplankton (*Oscillatoria* und *Aphanizomenon*) hohe
Biomassen erreichte (ARNDT und NIXDORF, 1991). In verschiedenen Jahren wurden 14% bzw.
20% der Primärproduktion durch das Mesozooplankton konsumiert (BEHRENDT und NIXDORF,
1991).

Nanoplankton-Grazing durch Protozoen. Hinweise auf die Bedeutung von Ciliaten
als Konsumenten des Nanoplanktons ergaben sich anhand von Labor- (JONSSON, 1986; OH-
MAN und SNYDER, 1991) und Felduntersuchungen (NAUWERCK, 1963; PACE und ORCUTT,
1981; LAYBOURN-PARRY, 1990; BERNINGER et al., 1993). Das Auftreten eines Maximums vor-
wiegend algivorer Ciliaten im Frühjahr wurde regelmäßig beobachtet. Noch geringe Metazoen-Bio-
massen und vorteilhafte Nahrungsressourcen ermöglichen ihre schnelle Entwicklung. Sie gehören in
dieser Zeit zu den wichtigsten Herbivoren (SMETACEK, 1981; RECK, 1987; ŠIMEK et al., 1990;
WEISSE und MÜLLER, 1990; ŠIMEK und STRAŠKRABOVÁ, 1992; ZIMMERMANN, 1994).
Während des Frühjahrspeaks im Arendsee häufig vertretene Gruppen (Prostomatida, Oligotrichida,
Haptorida u. a.) waren in anderen Seen im Frühjahr ebenfalls dominant (MÜLLER et al., 1991; MA-
THES und ARNDT, 1994; SALBRECHTER und ARNDT, 1994) und werden als algivor angesehen
(MÜLLER et al., 1991). Ein Absinken der Bakterienfiltration der Ciliaten in dieser Zeit (im Arendsee
am 9.5. und 24.5.) wurde ebenfalls von ŠIMEK et al. (1990) beobachtet.

Ciliaten erwiesen sich als die wichtigsten Konsumenten des Nanoplanktons. Anhand des verwendeten
Modells betrug der Anteil der Ciliaten an der Gesamtigestion gut verwertbarer Algen im Mittel 61%
(*Chlamydomonas*) bzw. 76% (*Chlorella*) und während des Frühjahrspeaks 78 bzw. 91% (24.5.). Die

potentielle Bedeutung von Protozoen als Phytoplankton-Konsumenten ist bisher in Nahrungsnetzanalysen selten berücksichtigt worden (SHERR et al., 1986; WEISSE et al., 1990). Die Ergebnisse der Untersuchungen am Arendsee befinden sich in Übereinstimmung mit einem massenbilanzierten Modell vom Plankton des Bodensee-Pelagials (STRAILE, 1994). Danach waren Ciliaten mit 43%, im Frühjahr mit ca. 60 - 80% am gesamten Phytoplankton-Konsum beteiligt. Auch der Beitrag der übrigen Grazer war ähnlich wie im Arendsee verteilt (Cladoceren und Calaniden 25%, Cyclopiden 12%, Flagellaten 14%, Rotatorien 6%). Dieses Ergebnis überrascht, da im Bodensee ein deutlich höherer absoluter Grazing-Druck existiert ($66\% \text{ d}^{-1}$ der Brutto-Primärproduktion), selbst wenn man nur gut ingestierbare Algen im Arendsee berücksichtigt und nur von einer einmaligen Zellteilung pro Tag ausgeht ($<20\% \text{ d}^{-1}$). Im mesotrophen Belauer See kann im Frühjahr etwa die Hälfte der Algenkonsumtion auf Protozoen zurückgeführt werden (ZIMMERMANN, 1994). Meist wurden Ciliaten in ihrer Rolle innerhalb des *microbial loop* untersucht und (wie im Arendsee) als wichtigste Konsumenten der HNF beschrieben - sofern Daphnien keine höheren Abundanzen erreichten (WEISSE, 1990; WEISSE, 1991b; KÖTHE und BENNDORF, 1994). Das weist bereits auf ihre potentielle Bedeutung als Phytoplankton-Grazer hin.

Es muß angemerkt werden, daß in dieser und in den meisten anderen Untersuchungen große heterotrophe Flagellaten (LHF $\geq 15 \mu\text{m}$; ARNDT und MATHES, 1991) wahrscheinlich nicht genügend berücksichtigt wurden. Es handelt sich um fragile Formen (Chrysomonaden und Dinoflagellaten), deren Erfassung die Bearbeitung relativ großer Volumina unfixierter Proben erfordert. Sie tragen im Mittel ca. ein Drittel zur Biomasse des Protozooplanktons bei. Zeitweise (zu Beginn der Frühjahrsblüte) kann der Anteil der LHF auf 50% steigen. Sie sind dann bedeutende Konsumenten des Phytoplanktons einschließlich der "nicht ingestierbaren" Algen (ARNDT und MATHES, 1991; MATHES und ARNDT, 1994). Weiterhin nicht berücksichtigt wurde die herbivore Komponente der Ernährung von HNF (SHERR und SHERR, 1992). HNF sind in der Lage, Algen nahezu gleichen Volumens oder mit deutlich größerer Ausdehnung (z. B. *Monoraphidium*) aufzunehmen (MISCHKE, 1994).

Schlusfolgerung: Hohe *top-down*-Einflüsse gingen jeweils von Grazern der unmittelbar folgenden trophischen Ebene aus. Ciliaten verursachten Nanoplankton-Verluste von maximal 40% pro Tag. Der Einfluß der Copepoden auf Flagellaten war weniger streng (maximal $17\% \text{ d}^{-1}$). Wenn Copepoden (vor allem Cyclopiden) höhere Biomassen entwickelten, wurden Ciliaten effektiv unterdrückt. Daraus resultierte ein geringerer *top-down*-Einfluß auf das Nanoplankton. Lediglich Anfang August führte das zusätzliche Aufkommen von Daphnien zu höheren Metazoen-Grazingraten. Ein vergleichbarer Fall liegt vor, wenn heterotrophe Flagellaten als Grazer der Bakterien durch Daphnien unterdrückt und Daphnien selbst Hauptgrazer der Bakterien werden. Die Kontrolle der Bakteriengemeinschaft ist normalerweise dann weniger streng (GÜDE, 1988; MEIER und RECK, 1994; JÜRGENS und STOLPE, 1995; Tab. 25). Der Stofftransport zu höheren trophischen Ebenen erfolgte im Arendsee-Pelagial hauptsächlich in einer linearen Grazer-Kette (Bakterien - HNF - Ciliaten - Crustaceen). Dafür sind Beispiele von geschichteten Seen verschiedener Trophie bekannt (Lake Vechten, BLOEM und BÄR-GILISSEN, 1989; Bodensee, STRAILE, 1994; Plußsee, MEIER und RECK, 1994).

5.2.3. Recycling

Im Verlauf der drei Sommerexperimente wurde mit der Suppression der HNF im manipulierten Enclosure gleichzeitig ein Rückgang der Cyanophyceen bis unter die Erfassungsgrenze beobachtet. Das APP erreichte in diesen Situationen Anteile bis zu 50% der autotrophen Biomasse. Im Kontroll-Enclosure waren bei höheren HNF-Biomassen dagegen Cyanophyceen bis zum Ende der Versuche vorhanden. Das APP blieb ohne Bedeutung. Höhere Anteile des partikulären N und P in der Bakterienfraktion führten zu der Vermutung, daß ein vermindertes Recycling des Bakterien-Phosphors ausschlaggebend für die Veränderung der Phytoplankton-Struktur war. Die spezifischen Nährstoff- und Chlorophyll-Konzentrationen im Seston (2 - 200 µm) unterstützen die Vermutung.

Die Bedeutung von Protozoen für das Recycling anorganischer Nährstoffe von Algen und Bakterien wurde in Laborversuchen intensiv untersucht (CARON und GOLDMAN, 1988). Durch Algen und Bakterien inkorporierte Nährstoffe werden im wesentlichen nur in Anwesenheit von phagotrophen Protozoen freigesetzt (GÜDE, 1985; GOLDMAN et al., 1985; BLOEM et al., 1989a). Da die Regeneration stark vom spezifischen Nährstoffgehalt der Beute und des Grazers abhängt (ANDERSEN et al., 1986), ist das Grazing von Bakterien einer der effektivsten Mechanismen der P-Freisetzung (JÜRGENS und GÜDE, 1990). Daß speziell der in Bakterien gebundene Phosphor und Stickstoff nur durch Grazing für Algen verfügbar wird, demonstrierte ROTHHAUPT (1992): Das Wachstum von gemeinsam mit Bakterien inokulierten Algen (*Monoraphidium*) war erst möglich, als HNF (*Spumella*) zugefügt wurden. Die Konzentrationen der gelösten Nährstoffe blieb unbeeinflusst.

HAVENS (1993) arbeitete mit kleinen Enclosures (50 l), deren Plankton durch Gaze (80 µm bzw. 200 µm Maschenweite) selektiv entfernt wurde. Im Unterschied zur Kontrolle und dem 80 µm-filtrierten Ansatz kam es nach der Entfernung des Mesozooplanktons (*Daphnia galeata mendotae*) zu einem Anstieg der Phytoplankton-Biomasse (*Anabaena flos-aque*). HAVENS spekulierte, daß das Grazing der in diesem Enclosure vermehrt auftretenden Ciliaten (*Vorticella*) und Rotatorien (*Keratella*) von einzelligen Algen und Bakterien und das damit verbundene Recycling das Wachstum des Phytoplanktons ermöglichten, berücksichtigte aber keine heterotrophen Flagellaten.

Indirekte Hinweise auf die Bedeutung des Recyclings der durch Bakterien gebundenen Nährstoffe ergeben sich aus einer Reihe von Untersuchungen des Freiwassers. In Phasen geringen Bakterien-Grazings (z. B. durch die Vermehrung von Daphnien und der folgenden Dezimierung der HNF) wurde ein Ansteigen der Bakterienzahl bzw. -Biomasse und eine deutliche Verminderung der Primärproduktion beobachtet. Im umgekehrten Fall bestand eine ebenfalls deutlich positive Beziehung der Primärproduktion zur HNF-Abundanz bzw. dem Bakteriengrazing (GÜDE, 1988; JÜRGENS und GÜDE, 1991; SOMMARUGA und PSENNER, 1995). Weitere Felduntersuchungen verdeutlichen, daß auch in eutrophen Seen ein Zusammenhang zwischen dem Recycling von Bakterienphosphor und der Phytoplankton-Struktur und -Biomasse bestehen kann: Im See Norrviken beobachteten BELL und BERN (1984) mit abnehmender Bakterienabundanz und gleichbleibend hoher spezifischer Thymidin-Inkorporation den Übergang von einem durch Chlorophyceen zu einem durch Cyanophyceen (*Planktothrix agardhii*) dominierten Phytoplankton. NIXDORF und ARNDT (1993) erklärten das Ausbleiben der Klarwasserphase mit einem hohen Turnover der Bakterien in einer Situation maximaler Protozoen-Biomasse. Im geschichteten Plußsee wurde bei den geringsten DIP-Konzentrationen im oberen Epilimnion (3 - 6 µg·l⁻¹) das annuale Phytoplankton-Maximum erreicht. MEIER und RECK (1994) ver-

muten in Analogie zu den genannten Beispielen als Ursache die Freisetzung bakteriell gebundenen Phosphors durch intensives Flagellatengrazing.

Die Ergebnisse der Enclosure-Untersuchungen am Arendsee befinden sich in Übereinstimmung mit dem Kern der genannten Untersuchungen. Ursache der beobachteten Reaktionen war ein kaskadenartiges Wirken der *top-down*-Manipulation (Entfernung der Copepoden). Der direkte Grazing-Einfluß der Metazoen auf das Phytoplankton war aber gering. Die Biomasse und Struktur des Phytoplanktons war indirekt mit dem Grazing verbunden und wurde *bottom up* gesteuert. Übertragen auf die Bedingungen im Freiwasser kann man folgende Überlegung ableiten: Cyclopiden unterdrücken effektiv Ciliaten, weniger effektiv jedoch HNF, deren intensives Recycling die Entwicklung oder Erhaltung großer Cyanophyceen auch bei knapper werdenden DIP- und DIN-Konzentrationen ermöglicht. Cyclopiden sind als selektive Greifer diesen Bedingungen angepaßt. Die Entwicklung von Daphnien wird unterdrückt. Erreichen andererseits Daphnien höhere Dichten, schaffen sie Bedingungen, die der Entwicklung von Cyanophyceen entgegenwirken. Dazu gehören das verminderte Recycling (s. o.), hohe N:P-Quotienten (HESSEN und ANDERSEN, 1992; SARNELLE, 1992) sowie veränderte physikalische Bedingungen (geringe pH-Werte, hohe Transparenz; SCHOENBERG und CARLSON, 1984).

Bakterien sind nicht als Remineralisierer, sondern als Phosphor-Konsumenten und als "sink" für Phosphor anzusehen. Sie regulieren aufgrund ihres hohen spezifischen P-Gehalts den Phosphor-Kreislauf in Seen (VADSTEIN et al., 1993). Im Arendsee waren im Sommer (Juli - September) 42% des partikulären P und 23% des Gesamt-P in der Picofraktion (<2 µm) gebunden. Vergleichbare Anteile des Bakterienphosphors (<1 µm) wurden im Bodensee ermittelt (62% des PP und 40% des TP von Juni bis Oktober; JÜRGENS und GÜDE, 1990). Da im Arendsee der Anteil des APP an der Biomasse des Picoplanktons zu vernachlässigen war, sind beide Angaben vergleichbar. Anscheinend ist das Picoplankton auch in eutrophen Seen zur Zeit knapper Nährstoffvorräte im Epilimnion als Pool rezyklierter Nährstoffe von Bedeutung. Die Ergebnisse entsprechen der Erkenntnis, daß die Funktion des *microbial web* nicht im Transfer von Energie und Kohlenstoff zu höheren trophischen Ebenen, sondern im Phosphor- und Stickstoff-Recycling besteht (GOLDMAN et al., 1985; GAEDKE und STRAILE, 1994).

5.2.4. Hoher Maränenbestand und Blaualgen-Blüten, ein zufälliges Aufeinandertreffen?

Im Kapitel 2. wurden Ähnlichkeiten des Arendsees mit Alpenseen angesprochen. Der schweizer See Joux war zum Zeitpunkt der Untersuchungen von LANG und LANG (1986) eutroph und durch eine hohe Phosphor-Belastung und Sauerstoffschwund im Hypolimnion gekennzeichnet. Hohe Maränen-erträge und anhaltend hohe *Oscillatoria*-Biomassen (*O. rubescens*) waren über einen längeren Beobachtungszeitraum (1972 - 1983) auffällig. Im detaillierter dargestellten Untersuchungsjahr 1982 war das Phytoplankton von Januar bis Ende Juni deutlich durch Oscillatorien dominiert, eine Klarwasserphase trat nicht auf. Daphnien riefen ausgeprägte Maxima der Crustaceen-Biomasse im Sommer (Ende Juli) und Herbst (Ende September) zum Zeitpunkt geringerer *Oscillatoria*-Biomasse hervor. Im Unterschied zum Arendsee handelte es sich im See Joux sicher nicht um *Coregonus albula*. Die 35 - 40 cm langen adulten Maränen im See Joux nahmen überwiegend benthische Nahrung auf. Cladoceen waren häufiger als Copepoden. Oscillatorien schichteten sich im Sommer nahe der Thermocline ein. Dennoch wird die Parallelität zur Situation im Arendsee, insbesondere zur Planktonsuccession im

Frühjahr, deutlich. LANG und LANG (1986) sahen die Ursache für die *Oscillatoria*-Entwicklung im selektiven Fraßdruck junger Maränen gegenüber großen Daphnien, welche als einzige Grazer in der Lage sind, die Entwicklung der Blaualgen zu kontrollieren. Das Auftreten einer *Oscillatoria*-Blüte wurde erstmals in einem Jahr beobachtet, in dem eine große Zahl von Maränen schlüpfte. Ein ähnliches Beispiel für einen See mit hohem Maränenbestand und Dominanz von *Oscillatoria rubescens* (Laacher See; Auftreten von Daphnien nur im Sommer und Spätsommer, hoher Anteil carnivorer Copepoden und kleiner Cladoceren, Sauerstoffzehrung über dem Sediment) schilderten ECKARTZ-NOLDEN und NOLDEN (1992).

Im Arendsee wird mit der Aufrechterhaltung eines hohen Maränen-Bestandes ein trophisches System gestützt, dessen Elemente (mikrobielles Netz; Blaualgen) einander wechselseitig stabilisieren (Abschnitt 5.2.3.). Die Maximierung der Maränenerträge wirkt damit dem Restaurierungsziel der Seekreidaufspülung, insbesondere der Unterbindung hochsommerlicher Cyanophyceen-Blüten, entgegen. Nach BAUCH (1953) gehörte der Arendsee trotz der sehr hohen Erträge zu den Gewässern mit dem besten Längenwachstum der Kleinen Maräne der damaligen DDR. Mit einem mittleren Ertrag von mehr als $20 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$ (1970 - 1992) ist der Arendsee ungeachtet seiner heute unterdurchschnittlich abwachsenden Maränen immernoch einer der "besten" Maränenseen im Nordosten Deutschlands (STEFFENS, 1995). In Seen mit natürlicher Reproduktion der Maränen, in denen sich aber der Laich aufgrund eines O_2 -Defizits am Sediment nicht entwickeln kann, empfiehlt STEFFENS (1995) den Besatz als Mittel zur Ertragssteigerung. Demgegenüber weist MÜLLER (1993) darauf hin, daß die als eigentlich positiv zu bewertenden hohen Erträge in eutrophen Seen nicht über das ernste Problem der fehlenden natürlichen Reproduktion der Salmoniden in diesen Seen hinwegtäuschen können. Ein *fischereibiologisches* Ziel der Seesanierung besteht deshalb in der "Wiederherstellung bzw. Erhaltung der natürlichen Fortpflanzung aller natürlicherweise im See vorkommenden Fischarten" (MÜLLER, 1993). Wenn man die Maräne als eine zum natürlichen Artenspektrum des Arendsees gehörende Fischart ansieht, setzt dies eine Verminderung der Phosphorlast, eine maßvolle fischereiliche Bewirtschaftung und letztlich das Erreichen mesotropher Verhältnisse im Arendsee voraus. Im mesotrophen Status besteht ein Optimum, in dem sich unterschiedliche Ansprüche wie Fischerei, Nutzung als Erholungs- und Badegewässer und der Naturschutz verbinden lassen (KLAPPER, 1984).

5.3. Steigt die Bedeutung des *microbial web* mit der Trophie? Hypothesen und Beispiele

Es sind nur wenige Arbeiten über das mikrobielle Nahrungsnetz in hocheutrophen geschichteten Seen bekannt (BROCK, 1985; OVERBECK und CHRÓST, 1994). Wurden Seen hoher Trophie untersucht, handelte es sich meist um polymiktische Gewässer (RIEMANN und SØNDERGAARD, 1986; BERNINGER et al., 1993; NIXDORF und ARNDT, 1993; JÜRGENS und STOLPE, 1995). Mit dem Arendsee wurde ein tiefer, stabil geschichteter und hocheutropher See untersucht. Die folgende Diskussion konzentriert sich auf die Entwicklung des mikrobiellen Nahrungsnetzes in geschichteten Seen, die sich in einer Reihe von planktologischen Merkmalen systematisch von ungeschichteten Seen unterscheiden. Ausdruck dessen ist eine signifikant verschiedene TP-Chl-Beziehung in beiden Seen-Typen (MAZJMDER, 1994; Abb. 33). In hypertrophen dänischen Seen (mittlere Tiefe 1,5 m; mittlerer TP $520 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$) dominieren regulär Chlorophyceen. Wahrscheinlich besteht die Ursache in einer Kombination von Faktoren (hohe Abgaberraten von Nährstoffen und CO_2 des Sediments, häufige

Mixis, hoher planktivorer Fraßdruck und geringe Zooplankton-Biomasse), unter denen sich Chlorophyceen gegenüber Cyanophyceen aufgrund der höheren maximalen Wachstumsraten durchsetzen (JENSEN et al., 1994). Allgemein existiert in hocheutrophen und hypertrophen Seen eine Tendenz zum Auftreten von Algen mit höherer maximaler Wachstumsrate (μ_{\max}) sowie höherem Temperatur- und Lichtmaximum (SEIP und REYNOLDS, 1995). Daphnien können in polytrophen Seen sehr hohe Biomassen erreichen (JEPPESEN et al., 1992), wobei im Unterschied zu geschichteten Seen der Anteil der Daphnien am Crustaceen-Plankton in polymiktischen Seen sehr unterschiedlich sein kann und nicht von der Trophie abhängt (KARABIN, 1985a: s. u.). Zum Beispiel traten im Goldberger See Daphnien mit einer Dichte von etwa 1000 Individuen je Liter auf (Abschnitt 4.5.).

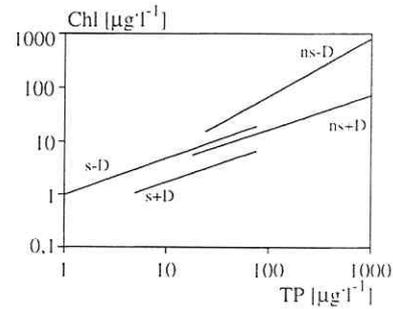


Abb. 33: Phosphor-Chlorophyll-Beziehung in geschichteten (s) und ungeschichteten (ns) Seen bei geringer oder hoher Biomasse großer Daphnien (-D, +D). Aus MAZUMDER, 1994.

5.3.1. Mikrobielles Nahrungsnetz oder *Daphnia*-System

Der Ausgangspunkt der Hypothese III ist durch eine große Zahl von Untersuchungen gut belegt: In mesotrophen und schwach eutrophen Seen üben Daphnien einen hohen Grazing-Druck auf die *microbial-loop*-Elemente aus, der direkt und indirekt zu hohen Mortalitätsraten von Bakterien, Protozoen und Rotatorien führt (RIEMANN, 1985; GEERTZ-HANSEN et al., 1987; PACE und FUNKE, 1991; PACE und VAQUIÉ, 1994). Daphnien bestimmen als Schlüsselart die Struktur des Planktons (Reviews in RIEMANN und CHRISTOFFERSEN, 1993; JÜRGENS, 1994). Die Ergebnisse der Untersuchungen am Arenalsee unterstützen die Hypothese III, welche bei steigender Trophie die Dominanz eines selektiven Grazernetzes von Protozoen, Rotatorien und Copepoden voraussagt. Der Hypothese III entsprach auch das ausschließliche Vorkommen von kleinen Cladoceren (*Daphnia cucullata*, *Bosmina*, *Chydorus*). Die Ursachen (Massenentwicklungen filamentöser Cyanophyceen, hoher planktivorer Fraßdruck durch Fische) waren der H-III konform. Die Abwesenheit großer Cladoceren ermöglichte aber keine ungehinderte Entfaltung der Protozoen. Zeitweise führte das Grazing von Copepoden zu einer deutlichen Suppression der Ciliaten.

Im Hinblick auf die Hypothese II ist zu bemerken, daß mit der Vorhersage einer Dominanz von Metazoen als Grazer des überwiegend größeren Phytoplanktons die potentielle Bedeutung von nanophagen Protozoen (im Sinne H-II zum *microbial loop*) übersehen wird. Im Sommer hing die Nährstoffversorgung des Phytoplanktons offensichtlich in hohem Maße vom rezyklierten Bakterien-Phosphor ab. Das Picoplankton erwies sich als nicht unwesentlicher Phosphor- und Stickstoff-Speicher im Epilimnion. Entsprechend der Theorie des MOMS (Basis von H-II) ist das eher ein Charakteristikum oligotropher Bedingungen.

Weitere Beispiele temperierter Seen sprechen für die Ausprägung eines selektiven Grazernetzes bei verminderter *top-down*-Kontrolle unter hocheutrophen Bedingungen:

GLIWICZ (1975) fand ein Maximum der *community*-Filtration der Crustaceen im mesotrophen Milieu. Die verminderte Filtration in eutrophen Seen war auf die Dominanz uneffektiver Mikrofiltrierer und "raptorial feeders" zurückzuführen.

ELSER und GOLDMAN (1991) untersuchten den Grazing-Einfluß des Zooplanktons in drei Seen verschiedener Trophie. Der Fraßdruck war hoch in einem mesotrophen und gering in einem ultra-oligotrophen sowie einem hypertrophen See. Das vorwiegend aus filamentösen Blaualgen bestehende Phytoplankton des hypertrophen Sees erwies sich als weitgehend resistent. Daphnien hatten nur gegenüber dem Phytoplankton des oligo- bzw. mesotrophen Sees einen potentiellen Grazing-Einfluß.

Mit dem trophischen Gradienten im südlichen Teil des Lake Michigan (Green Bay, 4000 km²) wechselte die Gemeinschaft von größeren Daphnien und Calaniden im mesotrophen Teil (TP 27 µg·l⁻¹; Chl 2,1 µg·l⁻¹) zu kleinen Cladoceren (*Bosmina* und *Eubosmina*) und Cyclopiden im hypertrophen Teil (TP 190 µg·l⁻¹; Chl 50 µg·l⁻¹). Die *community*-Filtration (Basis *Chlamydomonas*-Aufnahme) sank von 26% auf 17% des *standing stock* d⁻¹, die spezifische Filtration fiel deutlich von 0,26 auf 0,06 ml·Indiv.⁻¹·h⁻¹ vom mesotrophen zum hypertrophen Abschnitt (RICHMAN et al., 1990).

ARNDT et al. (1993) untersuchten die Veränderungen der Zooplankton-Gemeinschaft, die sich im Verlauf der Eutrophierung des Müggelsees (Berlin) aus einem eutrophen (1908-1913) in ein hypertrophes Stadium (1979-1990) vollzogen. Die Dichte zweier Ciliaten-Species stieg von 3 - 5 Indiv.·l⁻¹ auf 113 Indiv.·l⁻¹ (*Epistylis rotans*) bzw. auf mehrere tausend Individuen je Liter (*Codonella cratera*). Die Abundanz der Copepoden und der Cladoceren verdoppelte sich lediglich.

Entgegen der Hypothese III fand PACE (1986) keine Veränderung der Anteile des Microzooplanktons am gesamten Zooplankton mit steigender Trophie. Einzuwenden ist aber, daß nur oligo- bis mesotrophe Seen einbezogen wurden (maximal 56 µg·l⁻¹ TP und 29 µg·l⁻¹ Chl).

Beim Übergang von oligotrophen zu mesotrophen Bedingungen wechselt die Dominanz von einem durch Copepoden zu einem mehr durch Daphnien dominierten Crustaceen-Plankton (PATALAS, 1972; ROGNERUD und KJELLBERG, 1984). Aufschlußreich für die nähere Untersuchung der Zooplankton-Struktur in Seen höherer Trophie sind insbesondere die Untersuchungen von KARABIN (1985a) sowie MATHES und ARNDT (1994). Die Abbildungen von KARABIN (1985a) wurden digitalisiert, ohne jedoch der Teilung des Autors in "polluted" und "unpolluted lakes" zu folgen. Aus diesem Grund weichen die verwendeten Regressionen (Tab. 26) von denen in KARABIN (1985a) ab. Als Kriterium zur Bewertung der trophischen Situation verwendete KARABIN einen Index (TSI_{SD}; CARLSON, 1977), der auf der Sichttiefe beruht (Tab. 26). Die von ihm untersuchten 70 Masurischen Seen repräsentierten meso- bis hypertrophe Verhältnisse (TP 20 - 594 µg·l⁻¹; Chl 1,5 - 237 µg·l⁻¹; dimiktische Seen TP ≤ 464 µg·l⁻¹; Chl ≤ 110 µg·l⁻¹). Das entsprach grob dem trophischen Bereich der durch MATHES und ARNDT (1994) untersuchten Seen. Die Veränderungen einzelner Komponenten des Planktons mit trophieverbundenen Parametern sind in Abbildung 34 und Tabelle 26 zusammenge-

Tab. 26: Regressionen der Abundanz (A), Biomasse (B) oder Produktion (P) in der Form $\log y = a + b \cdot \log x$ und des mittleren Individuengewichts (G) als $y = a \cdot x^b$ (Regression GULATI (1990) in Abb. 34, d). Der Parameter b der linearen Regression wurde berechnet nach der kleinsten quadratischen Abweichung, bzw. b^* nach der Methode des geometrischen Mittels. BAK - Bakterien, CAL - Calaniden, CIL - Ciliaten, CLA - Cladoceren, CRU - Crustaceen, CYC - Cyclopiden, Ind. - Individuen, n - Zahl der Seen oder Lokationen, MET - Metazoen, PHY - Phytoplankton, PRO - Protozoen, ROT - Rotatorien, STR - Schichtung, s - geschichtet, ns - ungeschichtet, TSI_{SD} - (trophic state index) = $10(6 - \log_2 \text{Sichttiefe})$, Z - Zellen, 1 - exclusive Nauplien, biomaniplurierte Seen eingeschlossen; 2 - mittlere Biomassen verwendet, 3 - nur adulte Individuen einbezogen, 4 - <150 μm ; 5 - <33 μm . Autoren: C - McCAULEY und KALFF (1981); CO - COLE et al. (1988); G - GULATI (1990); K - KARABIN (1985a); M - MATHES und ARNDT (1994); T - TZARAS und PICK (1994).

Variablen		Regression						Bereich	STR	Einheit		Autor
abhängig (y)	unabhängig (x)	b	b*	a	r	p	n	x		x	y	
BAK (P)	PHY (P)	0.81	1.06	-0.48	0.77	<0.0001	54	4,5 - 1834		$[\mu\text{gC} \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}]$	$[\mu\text{gC} \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}]$	CO a
PRO (B)	PHY (B)	0.97		-0.47	0.83	<0.001	19	$10^2 - 3 \cdot 10^4$	s/ns	$[\text{mm}^3 \cdot \text{m}^{-3}]$	$[\text{mm}^3 \cdot \text{m}^{-3}]$	M b
HNF (A)	TP	0.18		-0.82	0.47	0.015	26	2,4 - 43	*	$[\text{Z} \cdot \text{ml}^{-1}]$	$[\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}]$	T c
HNF (B)	PHY (B)	0.57		0.00	0.62	0.004	19	$10^2 - 3 \cdot 10^4$	s/ns	$[\text{mm}^3 \cdot \text{m}^{-3}]$	$[\text{mm}^3 \cdot \text{m}^{-3}]$	M d
LHF (B)	PHY (B)	0.95		-1.00	0.63	0.003	19	$10^2 - 3 \cdot 10^4$	s/ns	$[\text{mm}^3 \cdot \text{m}^{-3}]$	$[\text{mm}^3 \cdot \text{m}^{-3}]$	M e
CIL (B)	PHY (B)	0.94		-0.72	0.77	<0.001	19	$10^2 - 3 \cdot 10^4$	s/ns	$[\text{mm}^3 \cdot \text{m}^{-3}]$	$[\text{mm}^3 \cdot \text{m}^{-3}]$	M f
MET (B)	PHY (B)	0.15		2.68	0.22	n. s.	19	$10^2 - 3 \cdot 10^4$	s/ns	$[\text{mm}^3 \cdot \text{m}^{-3}]$	$[\text{mm}^3 \cdot \text{m}^{-3}]$	M g
ROT (B)	TSI _{SD}	1.91		-1.32	0.38	<0.05	41	32 - 62	s	$[10(6 - \log_2 m)]$	$[\mu\text{gFW} \cdot \text{l}^{-1}]$	K h
ROT (B)	TSI _{SD}	4.13		-5.05	0.58	<0.01	27	35 - 70	ns	$[10(6 - \log_2 m)]$	$[\mu\text{gFW} \cdot \text{l}^{-1}]$	K i
ROT (B)	TSI _{SD}	3.08		-3.24	0.56	<0.001	68	32 - 70	s/ns	$[10(6 - \log_2 m)]$	$[\mu\text{gFW} \cdot \text{l}^{-1}]$	K j
CRU (B) ¹	Seston ⁴				0.72	<0.001	25	<12	s/ns	$[\text{mgC} \cdot \text{l}^{-1}]$	$[\text{mgC} \cdot \text{l}^{-1}]$	G k
CRU (B) ²	PHY (B)		0.71	1.04	0.86	<0.001	17	0,3 - 40		$[\mu\text{gFW} \cdot \text{l}^{-1}]$	$[\mu\text{gFW} \cdot \text{l}^{-1}]$	C l
CRU (B)	TSI _{SD}	0.31		0.03	0.09	n. s.	44	32 - 62	s	$[10(6 - \log_2 m)]$	$[\text{mgFW} \cdot \text{l}^{-1}]$	K m
CRU (B)	TSI _{SD}	0.85		-0.97	0.26	n. s.	26	35 - 70	ns	$[10(6 - \log_2 m)]$	$[\text{mgFW} \cdot \text{l}^{-1}]$	K n
CRU (B)	TSI _{SD}	0.30		0.04	0.10	n. s.	70	32 - 70	s/ns	$[10(6 - \log_2 m)]$	$[\text{mgFW} \cdot \text{l}^{-1}]$	K o
CLA/CRU (B)	TSI _{SD}	-1.17		3.67	0.58	<0.001	44	32 - 62	s	$[10(6 - \log_2 m)]$	$[\text{mgFW} \cdot \text{l}^{-1}]$	K p
CLA/CRU (B)	TSI _{SD}	-0.81		3.09	0.24	n. s.	28	35 - 70	ns	$[10(6 - \log_2 m)]$	$[\text{mgFW} \cdot \text{l}^{-1}]$	K q
CYC/CRU (B)	TSI _{SD}	3.62		-4.86	0.79	<0.001	44	32 - 62	s	$[10(6 - \log_2 m)]$	$[\text{mgFW} \cdot \text{l}^{-1}]$	K r
CYC/CRU (B)	TSI _{SD}	3.31		-4.58	0.44	<0.05	27	35 - 70	ns	$[10(6 - \log_2 m)]$	$[\text{mgFW} \cdot \text{l}^{-1}]$	K s
CAL/CRU (B)	TSI _{SD}	-0.24		1.65	0.05	n. s.	44	32 - 62	s	$[10(6 - \log_2 m)]$	$[\text{mgFW} \cdot \text{l}^{-1}]$	K t
CAL/CRU (B)	TSI _{SD}	-0.67		2.12	0.06	n. s.	28	35 - 70	ns	$[10(6 - \log_2 m)]$	$[\text{mgFW} \cdot \text{l}^{-1}]$	K u
CRU (G) ¹	Seston ⁵	-0.50		2.56	0.71	<0.001	27	<10	s/ns	$[\text{mgC} \cdot \text{l}^{-1}]$	$[\mu\text{gC} \cdot \text{Ind.}^{-1}]$	G v
CRU (G) ³	TSI _{SD}	-1.63		24.8	0.68	<0.001	44	32 - 62	s	$[10(6 - \log_2 m)]$	$[\text{mgFW} \cdot \text{Ind.}^{-1}]$	K w
CRU (G) ³	TSI _{SD}	-1.94		111.7	0.48	<0.05	26	35 - 70	ns	$[10(6 - \log_2 m)]$	$[\text{mgFW} \cdot \text{Ind.}^{-1}]$	K x
CRU (G) ³	TSI _{SD}	-1.47		14.3	0.53	<0.001	70	32 - 70	s/ns	$[10(6 - \log_2 m)]$	$[\text{mgFW} \cdot \text{Ind.}^{-1}]$	K y

1) In einer Untersuchung stieg die Biomasse der Crustaceen mit der Trophie (Tab. 26, l), in einem Fall erreichte die Biomasse ein Plateau im hocheutrophen Bereich (Tab. 26, k; Abb. 34, d). Eine weitere Untersuchung ergab keine signifikante Beziehung der Crustaceen-Biomasse und der Trophie (Tab. 26, o). MATHES und ARNDT (1994) fanden keine Abhängigkeit der Metazoen-Biomasse von der Biomasse des Phytoplanktons (Tab. 26, g). Werden aus KARABIN (1985a) nur geschichtete Seen ausgewählt, zeigt die Crustaceen-Biomasse dieser Seen ebenfalls keinen statistischen Zusammenhang mit dem trophischen Index (Tab. 26, m; Abb. 34, a).

- 2) Das Biovolumen der Protozoen insgesamt sowie der Ciliaten und LHF stieg in norddeutschen Seen signifikant und im selten Maße wie die Trophie (Tab. 26, b, e, f; Anstiege statistisch nicht verschieden von 1,00). Diese Abhängigkeiten bestanden aber nur im Frühjahr und beruhten auf Untersuchungen von geschichteten und ungeschichteten Seen. MATHES und ARNDT (1994) ordneten die untersuchten Seen vier trophischen Gruppen zu. Die beiden Gruppen mit Gewässern geringerer Trophie (mesotroph und leicht eutroph) schlossen nur geschichtete Seen ein (mittleres Phytoplankton-Volumen im Sommer ca. 2 bzw. 8 $\text{mm}^3 \cdot \text{l}^{-1}$; zum Vergleich Arendsee 6 $\text{mm}^3 \cdot \text{l}^{-1}$). In der zweiten Gruppe (mehr eutrophe Seen) wurden im Frühjahr und auch im Sommer höhere absolute Protozoen-Volumina als auch höhere Anteile der Protozoen am Zooplankton ermittelt (ca. 20% im Mittel von 5 Seen gegenüber 30 - 45%, 6 Seen). Rotatorien trugen in Seen der ersten Gruppe knapp 20%, in Seen der zweiten Gruppe ca. 35 - 40% zur Biomasse der Metazoen bei.
- 3) In geschichteten Masurischen Seen stieg die Biomasse der Rotatorien progressiv mit der Trophie (Tab. 26, h; Abb. 34, a).
- 4) Während in mesotrophen Masurischen Seen Cladoceren (Daphnien) etwa 80% zur Biomasse des Crustaceenplanktons beitrugen, sank ihr Anteil in eutrophen geschichteten Seen zugunsten der Cyclopiden bis auf 40% (Abb. 34, b). Der Anteil der Calaniden zeigte keinen trophieabhängigen Trend. In ungeschichteten Seen wurden keine eindeutigen Abhängigkeiten nachgewiesen (Tab. 26; p - u). Insbesondere die Biomasse der Cladoceren (*Daphnia pulex* und *Bosmina*) variierte in polymiktischen Seen unabhängig von der Trophie in einem breiten Bereich (KARABIN, 1985a).
- 5) Das mittlere Gewicht der adulten Crustaceen nahm mit steigender Trophie deutlich ab (Tab. 26, v, w; Abb. 34, c). In polymiktischen Seen war diese Entwicklung statistisch weniger eindeutig ausgeprägt (Tab. 26, x).

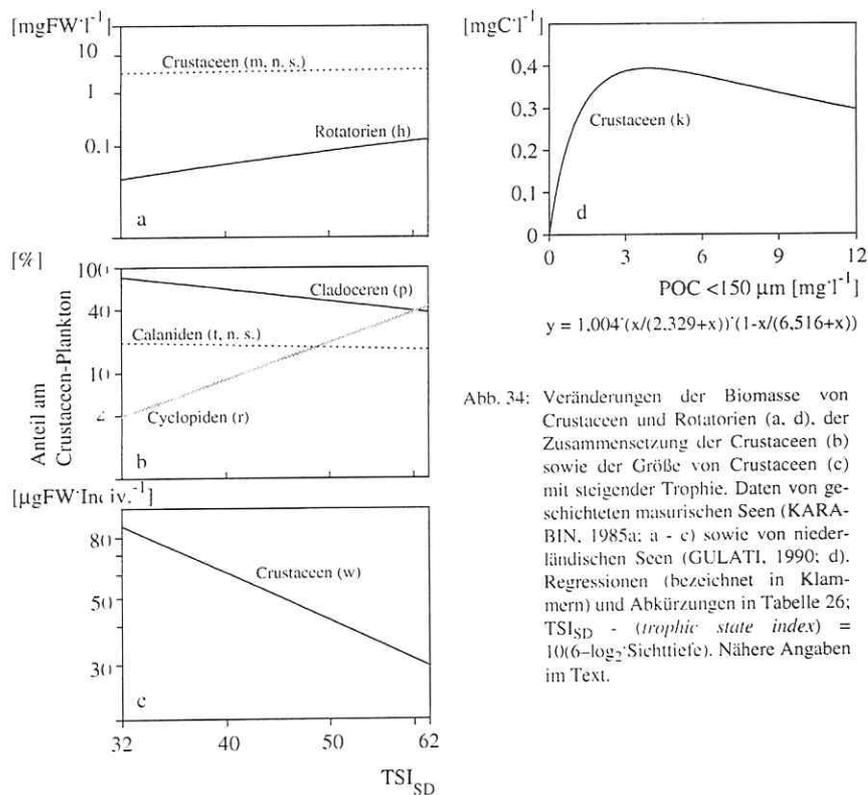


Abb. 34: Veränderungen der Biomasse von Crustaceen und Rotatorien (a, d), der Zusammensetzung der Crustaceen (b) sowie der Größe von Crustaceen (c) mit steigender Trophie. Daten von geschichteten masurischen Seen (KARABIN, 1985a; a - c) sowie von niederländischen Seen (GULATI, 1990; d). Regressionen (bezeichnet in Klammern) und Abkürzungen in Tabelle 26; TSI_{SD} = (trophic state index) = $10(6 - \log_2 \text{Sichttiefe})$. Nähere Angaben im Text.

Die dargestellten Veränderungen einzelner Komponenten des Planktons führen in der Summe zu einem strukturellen Wechsel der Zooplankton-Gemeinschaft stratifizierter Seen. Das in mesotrophen Gewässern dominierende *Daphnia*-System geht mit steigender Trophie in ein komplexes System von Protozoen, Rotatorien, kleineren Cladoceren und cyclopoiden Copepoden über. Das entspricht exakt dem Inhalt der Hypothese III. Dabei ist als "Übergang" eher eine Verkürzung der Phase des Auftretens von großen Cladoceren und eine Verlängerung der Dominanz eines selektiven Grazernetzes zu verstehen. In diesem Fall wird keine der beiden Phasen durch den anhand der Regressionen berechneten saisonalen Mittelwert gut charakterisiert. Ein Vergleich des Anteils der Protozoen am Zooplankton in oligotrophen bis hin zu hocheutrophen Seen offenbart keine systematischen Unterschiede (Tab. 27), was wahrscheinlich auch auf methodische Unterschiede sowie auf regulär hohe Anteile der Protozoen in allen Seen während der kalten Jahreszeit und im Frühjahr zurückgeführt werden muß. Ein Ansteigen der Bedeutung von Protozoen wurde in Ästuaren der Ostsee, die einen trophischen Gradienten aufweisen, beobachtet (Darß-Zingster Boddenkette, Schlei, Gdansker Bucht; Review in ARNDT, 1991).

Tab. 27: Anteil der Protozoen an der gesamten Biomasse des Zooplanktons, berechnet als Mittel der Anteile an den einzelnen Untersuchungstagen. Die Crustaceen der gesamten Wassertiefe wurden auf eine obere Schicht bezogen, deren Ausdehnung hinter dem Bruchstrich angegeben ist (Spalte Tiefe; Beprobung der übrigen Zooplankton in der Schicht vor dem Bruchstrich). In (1) wurden dadurch die ursprünglich vorhandenen Daten abgewandelt. Bis auf die Untersuchungen (5), (6), (7) und (10) wurden Sarcodinen und LHF nicht einbezogen ((1) einschließlich *Ceratium*). o - oligotroph, m - mesotroph, e - eutroph, h - hypertroph. GT - gesamte Wassertiefe, w - wöchentlich, v - vierzehntägig, m - monatlich oder vergleichbares Intervall; Klammern wenn durch den Autor Mittel mehrerer Proben gegeben werden. 1 - Mischprobe aus 1 m und 5 m bei 7 m Gesamttiefe; 2 - Februar 1990 - März 1991; (1) - CARRICK et al. (1991) - ohne Rotatorien; (2) - BARTHELMÉ (1995); (3) - SCHMIDT-HALEWICZ (1994); (4) - GELLER et al. (1991); (5) - SALBRECHTIR und ARNDT (1994); (6) - MATHES (1995); (7) - ZIMMERMANN (1994); (8) - PACE und ORCUTT (1981); (9) - vorliegende Untersuchung; (10) - ARNDT und NIXDORF (1991) und ARNDT et al. (1993). Teilweise wurden Daten einer vergrößerten Abbildung entnommen.

	Trophie	Probenahme			% Protozoen			Autor
		Tiefe [m]	Zeitraum	Intervall	Mittel	Min	Max	
Lake Michigan	o	5/0-20	Mär - Okt	m	30	21	41	(1)
Königssee	o	0-20/0-20	Apr - Dez	w	12			(2)
Kleine Kinzig	o/m	0-20/0-20	Jan - Dez	(w - v)	33	8	57	(3)
Bodensee	m	0-20/0-20	Jan - Dez	(w)	9	3	35	(4)
Mondsee	m	0-30/0-30	Jan - Dez	(v - m)	43	30	61	(5)
Neumühler See	m	1 m, 5 m ¹	Feb - Mär ²	v	30	3	78	(6)
Belauer See	m		Apr - Jun + Sept	m		5	40	(7)
Lake Ogleshorpe	e	0-7/0-7 = GT	Dez - Dez	m	30	8	61	(8)
Arendsee	e	Epilim./Epilim.	Jan - Dez	(w)	29	6	40	(9)
Müggelsee	h	0-7/0-7 = GT	1988 - 90	(w)	20-25	2	90	(10)

Durch eine Reihe von Untersuchungen ist belegt, daß zunehmende Anteile des Mikrophytoplanktons (WATSON und MCCAULEY, 1988; WATSON et al., 1992) und speziell der filamentösen Algen (CHOW-FRASER et al., 1994) in eutrophen Seen zu einer Unterdrückung großer Cladoceren führen können (Abschnitt 5.1.4.). Die Abbildung 35 verdeutlicht die Beziehung zwischen der Biomasse filamentöser Algen und der aktuellen Struktur des Zooplanktons. Neben der inhibierenden Wirkung der Trichome spielt möglicherweise auch das intensive Recycling von Nährstoffen eines gut entwickelten *microbial web* eine Rolle (Abschnitt 5.2.3.).

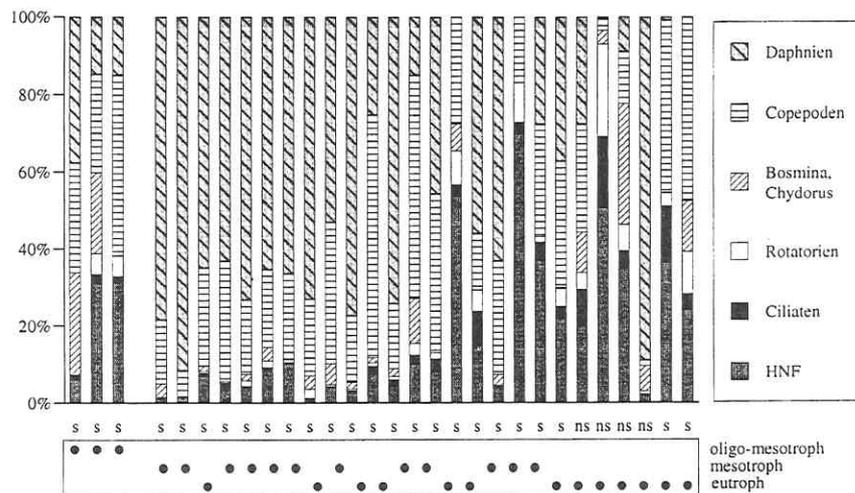


Abb. 35: Zusammensetzung des Zooplanktons der einmalig untersuchten norddeutschen Seen, sortiert nach steigender Biomasse filamentöser Algen. Drei oligo-mesotrophe Seen wurden separiert. s - geschichtet, ns - ungeschichtet.

Eine weitere Ursache für das überwiegende Auftreten kleiner Cladoceren besteht entsprechend der Hypothese III im hohen planktivoren Fraßdruck in hocheutrophen Seen (RIEMANN et al., 1986). Hinweise dafür ergaben sich aus Enclosure-Experimenten. Im Sinne eines kaskadenartig fortgeführten *top-down*-Impulses war in fischbesetzten Enclosures das Vorhandensein einer höheren Phytoplankton-Biomasse und eines entwickelten *microbial web* zu beobachten (RIEMANN, 1985; GEERTZHANSEN et al., 1987; CHRISTOFFERSEN et al., 1993). Man muß dem entgegenhalten, daß Ergebnisse aus Enclosure-Experimenten mit Beteiligung von Fischen nur unter Vorbehalt auf das Freiwasser übertragbar sind (McQUEEN et al., 1992). Weiterhin scheint es fraglich, ob planktivore Fische besonders in großen und tiefen Seen einen bedeutenden Einfluß auf das Crustaceen-Plankton ausüben können (GLIWICZ und PREJS, 1977; KARABIN, 1985b; REYNOLDS, 1994). Unter diesem Gesichtspunkt ist Zurückhaltung bei der Verallgemeinerung der Ergebnisse von sehr kleinen und flachen dänischen Seen geboten.

Es ist anzumerken, daß die Hypothese des MOMS (PORTER et al., 1988; als Basis von H-II), nach der oligotrophe Systeme Nährstoffe effektiver in der euphotische Zone zurückhalten, durch Untersuchungen der Sedimentation in Seen verschiedener Trophie in jüngerer Zeit in Frage gestellt wird (BAINES und PACE, 1994; GUY et al., 1994).

Die Untersuchungen am Arendsee unterstützen die Hypothese III. Unterschiede zum Schema von JÜRGENS (1994, p. 313) bestanden im hohen *top-down*-Einfluß von carnivoren Copepoden auf das *microbial web* (Ciliaten) und in der Bedeutung von Protozoen (Ciliaten) als Konsumenten des Phytoplanktons.

5.3.2. Cyanophyteen-Blüten als potentielle Ressource für das *microbial web* im Epilimnion

Die Höhe der Bakterienproduktion im Verhältnis zur Primärproduktion ist ein einfaches und direktes Maß für den Anteil des rezyklierten Kohlenstoffs und damit für die Bedeutung des *microbial loop* im funktionalen Sinn (H-I, Abschnitt 1.). Fixierter Kohlenstoff, der durch Lysis, Exsudation oder *sloppy feeding* freigesetzt wird, kann direkt genutzt werden. Verluste entstehen durch Sedimentation und Respiration. Letztere ist geringer in Nahrungsketten mit wenigen aber weiten Transferschritten (z. B. *Daphnia*-Systeme).

Die Verminderung der Bedeutung des *microbial loop* mit steigender Trophie (H-I) wird mit einem langsameren Steigen der Bakterienproduktion im Vergleich zur Primärproduktion begründet (Tab. 26. a). COLE et al. (1988) verwendeten zwei Verfahren zur Berechnung der Regressionen: "Equations relating bacterial production to measures of standing stocks or supplies of organic matter were established with ordinary least-squares regression analysis. For functional interpretation of these regressions (...) we used the geometric mean method ..." Fehler der unabhängigen Variablen führen zu einer Unterschätzung der Steigung, wenn die Methode der kleinsten quadratischen Abweichung genutzt wird. Zur Darstellung der Entwicklung des Zusammenhangs beider Variablen ist die Methode des geometrischen Mittels eher geeignet, mit welcher der Fehler der unabhängigen Variablen kompensiert wird (RICKER, 1973; BIRD und KALFF, 1984). Anhand der durch COLE et al. (1988) berechneten Steigungen (0,81 kleinste quadratische Abweichung; 1,06 geometrisches Mittel) kann deshalb kaum auf eine verminderte Bedeutung des *microbial loop* in Systemen höherer Trophie geschlossen werden. Der auf Flächenbasis berechnete Anstieg betrug 0,99 (geometrisches Mittel).

Im Gegensatz zur Hypothese I sagt Hypothese IV eine höhere Bedeutung des *microbial web* in eutrophen und hypertrophen Seen voraus. Man weiß, daß Massenentwicklungen des Netzphytoplanktons in Seen mit hoher Trophie auftreten können und durch direktes Grazing nicht abgebaut werden (PAERL, 1988). Mit fortschreitender Jahreszeit sind suboptimale externe Nährstoffkonzentrationen, verminderte interne Reserven sowie steigende Temperatur und Lichteinstrahlung Faktoren, deren Zusammenwirken die Lysis von Cyanophyteen (*Limnothrix*) deutlich beschleunigt (MEFFERT, 1994). Der kritische Punkt für die Bedeutung eines "*detritus food chain*" besteht in geschichteten Seen im Verhältnis der Geschwindigkeit des Abbaus und der Sedimentation der seneszenten Algen.

Untersuchungen des mikrobiellen Abbaus hatten zum Ergebnis, daß nach Absterben der Algen ein Teil des Kohlenstoffs schnell durch Bakterien verwertet wird (HANSEN et al., 1986), wobei die Geschwindigkeit z. B. vom P-Versorgungszustand der Algen und der DIP-Konzentration (OTTEN und GONS, 1991a) sowie von der Protozoen-Grazing-Aktivität (SHERR et al., 1982) abhängt. Nach dem Abtöten von *Oscillatoria limnetica* (50 °C) beobachteten OTTEN und GONS (1991b) den unmittelbaren Verlust von 24% des Zell-Kohlenstoffs. BIDDANDA (1988) untersuchte den Abbau von Phytodetritus: Bei einer Temperatur von 26 °C waren nach einem Tag 14 - 20% und nach 4 Tagen 34 - 39% des Algenmaterials durch Bakterien verwertet (vor allem mineralisiert). ŠIMEK et al. (1990) beobachteten nach dem Kollaps der Frühjahrsblüte einen Anstieg der Zahl der partikelgebundenen Bakterien, was die schnelle Besiedlung der abgestorbenen Algen zum Ausdruck bringt. Die potentielle Bedeutung von Phytodetritus als DOC-Quelle verdeutlichen ebenfalls die Untersuchungen von GROSSART (1995). Die Freisetzungsraten von sedimentierenden Detritusflocken (*lake snow*) waren so hoch, daß bereits beim Absinken ein Teil der Proteinfraction umgesetzt wurde.

Im hypertrophen und polymiktischen Müggelsee erreichte im Jahr 1987 die Bakterienproduktion eine Höhe von etwa 50% der Primärproduktion. Die Exsudation war gering (<3%, gemessen an der partikulären Primärproduktion). Bei Verlusten durch Respiration und Grazing von 22% und 23% war Lysis wahrscheinlich eine wichtige Quelle der hohen Bakterienproduktion (NIXDORF, 1990).

Im Arendsee wurden im Jahr 1994 Sedimentfallen in 8 m und 18 m Tiefe exponiert und wöchentlich, parallel zur Untersuchung des Freiwassers, beprobt (HENSCHHEL, 1995). Da der Kollaps der zwei beobachteten Blaualgen-Blüten jeweils sehr schnell (innerhalb einer Woche) erfolgte, kann die Differenz der Schwebstoffkonzentrationen vor und nach dem Zusammenbruch der Algenmassen dem Sinkstoffflux gegenübergestellt werden. Dazu wurde die Masse des Chlorophylls (>20 µm) und des POC (20 - 200 µm) je Flächeneinheit im Epilimnion verwendet. Nach dem schnellen Niedergang der *Oscillatoria*-Frühjahrsentwicklung (13.6. - 27.6.) entsprach der in 18 m Tiefe ermittelte Sinkstoffflux 83% des POC- und 56% des Chl-Netto-Verlustes (Abb. 36). Demnach verblieb nur ein relativ geringer Teil (ca. 20%) des Netzplankton-Kohlenstoffs im Epilimnion. Die niedrige Chlorophyll-Sedimentationsrate ist wahrscheinlich auf die schnelle Veränderung der Fluoreszenzeigenschaften im detritischen Material zurückzuführen.

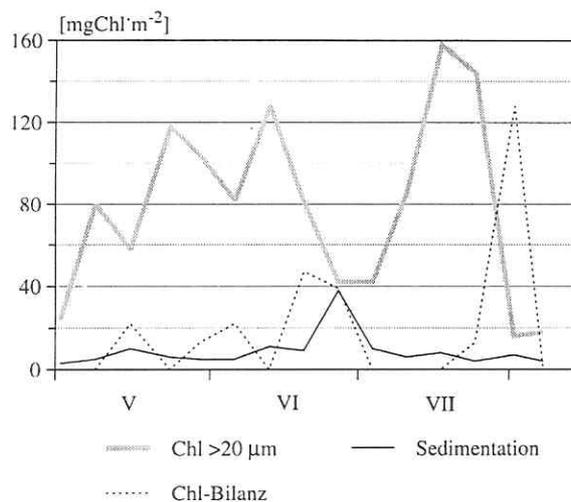


Abb. 36: Die Masse des Chlorophyll *a* (>20 µm) im Epilimnion und die Chl-Sedimentation in 18 m Tiefe. Die Chl-Bilanz entspricht der Differenz der flächenbezogenen Chl-Masse vom vorangegangenen Untersuchungstag und der aktuellen Chl-Masse im Epilimnion.

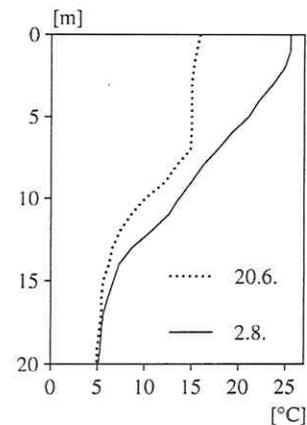


Abb. 37: Der vertikale Temperaturverlauf bis in 20 m Tiefe am Ende der *Oscillatoria*- und der *Anabaena*-Massenentwicklung.

Nach dem Zusammenbruch der *Anabaena*-Blüte (25.7. - 1.8.) war demgegenüber kein Sedimentationspuls zu verzeichnen. Nur 11% (POC) bzw. 6% (Chl) des Algenmaterials erreichte die Expositionstiefe von 18 m. Das Aufrahmen von Algen wurde im erwähnten Zeitraum nicht beobachtet. Demnach wurde der Hauptteil der *Anabaena*-Biomasse im Epilimnion umgesetzt. Schneller Abbau und

geringe Sinkgeschwindigkeit des organischen Materials sind Voraussetzung dafür. Möglicherweise trugen hohe Temperaturen (25 °C; Abb. 37) in Verbindung mit starken Dichtegradienten und hohen bakteriellen Umsatzraten dazu bei. Die Ergebnisse der Untersuchungen am Arendsee befinden sich damit in Übereinstimmung mit den Aussagen der Hypothese IV. Das Beispiel verdeutlicht aber auch, daß die Bedeutung eines "detritus food chain" im Epilimnion nicht allein von der Biomasse oder dem Anteil des Netzplanktons abhängt. Untersuchungen am Lake Mendota bekräftigen dieses Ergebnis: Cyanophyceen der Gattungen *Anabaena* und *Aphanizomenon* sedimentierten in verhältnismäßig geringerem Umfang als *Microcystis*-Kolonien. Insgesamt wurden ca. 60 - 70% der Cyanophyceen-Produktion im Pelagial, vor allem im Epilimnion, abgebaut (FALLON und BROCK, 1980). Oscillatorien können demgegenüber sehr schnell sedimentieren, wie Untersuchungen am See Norrviken (AHLGREN, 1984) und am schweizer See Joux (LANG und LANG, 1986) zeigten. Im letztgenannten See lag dem Sediment in 20 - 30 m Tiefe eine rotgefärbte *Oscillatoria*-Schicht auf. Das war auch am Arendsee im Untersuchungsjahr 1994 zu beobachten (RÖNICKE, pers. Mitteilung).

Im mesotrophen Bodensee wurde der Detritus/DOC-Pool vor allem durch Grazingprozesse regeneriert, was sicher auf das deutlich höhere *community*-Grazing im Vergleich zum Arendsee zurückgeführt werden kann (Abschnitt 5.2.2.). Der direkte Beitrag des Phytoplanktons zum Detritus/DOC-Pool lag im Bodensee zwischen ca. 10% und 25% (STRAILE, 1994). Die geringe Bedeutung des "detritus food chain" in diesem See geringerer Trophie entspricht den Vorhersagen der Hypothese IV.

5.4. Zusammenhänge von Struktur und Größenverteilung des Planktons

Größenspektren beschreiben die Verteilung der Biomasse oder Häufigkeit aller planktischen Organismen auf Klassen der individuellen Körpergröße. SHELDON et al. (1972) fanden "the tendency for roughly similar amounts of particulate material to occur in logarithmically equal size ranges" und inspirierten eine inzwischen große Anzahl von Untersuchungen, die diese Hypothese in marinen (RODRIGUEZ und MULLIN, 1986; WITEK und KRAJEWSKA-SOLTYS, 1989) und limnischen (AHRENS und PETERS, 1991; GAEDKE, 1992) Systemen testeten oder den Ansatz für eine Strukturanalyse von Plankton-Gemeinschaften nutzten, die durch den Wandel physikalischer Faktoren bestimmt werden (GASOL et al., 1991; WEN, 1995). Durch Extrapolation des aufgenommenen Plankton-Spektrums erhält man die Möglichkeit, den Fischbestand abzuschätzen (SHELDON et al., 1977). Die häufige Verwendung der Größenspektren erklärt sich daher, daß nur die Dichte und Größe der Individuen, also im Vergleich zu Produktions- oder Umsatzraten relativ leicht und exakt zu messende Parameter, benötigt werden und die empirische Erkenntnis durch theoretische Modelle zur Vorhersage der Plankton-Größenverteilung untermauert wurde (KERR, 1974; SHELDON et al., 1977; PLATT und DENMAN, 1978; SPRULES, 1988).

Das Spektrum in *microbial web*- oder *Daphnia*-Systemen. Im Fall der untersuchten norddeutschen Seen der Gruppe geringer *Daphnia*-Biomassen (Tab. 18) handelte es sich um Gewässer sehr unterschiedlicher Größe (0,02 - 43 km²), Tiefe (z_m 3 - 26 m) und Trophie (TP 14 - 159 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$; Chl 1,9 - 44 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$), die jedoch zum Zeitpunkt der Probenahme ein gemeinsames Charakteristikum aufwiesen: Das Nahrungsnetz wurde durch Grazer dominiert (Protozoen, Rotatorien und Copepoden), die als selektive Greifer oder Mikrofiltrierer Nahrungspartikel mit relativ geringer Effizienz oder aus einem begrenzten Beutespektrum aufnehmen (FENCHEL, 1982a, b; DeMOTT, 1989;

ARNDT, 1993). Alle Größenklassen des Spektrums sind besetzt, die Energie wird in vielen kurzen Schritten weitergegeben (GELLER, 1991). Die Anzahl der Übertragungsschritte und die Wachstums-Effizienz der beteiligten Grazer bestimmen den Anteil organischer Substanz, der ein höheres trophisches Niveau erreicht (DUCKLOW et al., 1986; POMEROY und WIEBE, 1988). Die Konsequenz vieler Transferschritte ist eine geringe Effizienz des Nahrungsnetzes (STOCKNER und SHOR-TREED, 1989; WYLIE und CURRIE, 1991). Im Größenspektrum wird das anhand der relativ geringen Biomasse großer Organismen gegenüber kleineren Beuteindividuen und daraus folgenden niedrigen Anstiegen ausgedrückt.

Im Gegensatz wird bei Dominanz von Daphnien die Energie von Beuteorganismen aus einem breiten Größenspektrum (McMAHON und RIGLER, 1965; DeMOTT, 1982) in einem Schritt effektiv an große Plankter übertragen (STOCKNER und PORTER, 1988; STOCKNER und SHOR-TREED, 1989). Die trophische Effizienz (Übertragungseffizienz pro Schritt) ist nicht unbedingt höher als im selektiven Grazernetz. Der weite Transferschritt führt zu einer hohen Übertragungseffizienz entlang des Größengradienten. Bakterien (PORTER et al., 1983; PACE et al., 1990) oder heterotrophe Flagellaten (KANKAALA, 1988; SANDERS und PORTER, 1990) werden direkt durch Cladoceren genutzt. Im Falle dieser Untersuchung führte die Biomasse-Akkumulation in höheren Größenklassen in Verbindung mit Minima oder Lücken in kleineren Größenklassen zu den festgestellten hohen (weniger negativen) Anstiegen bei Dominanz von Daphnien.

Lücken im Spektrum traten überwiegend im Größenbereich kleinerer Futterorganismen (Abb. 29) und seltener im Bereich durch Daphnien inhibierter Gruppen auf (größere Ciliaten und Rotatorien; GILBERT, 1989; JACK und GILBERT, 1994). Die Lücken wurden nur in der Gruppe von Seen mit höherer *Daphnia*-Biomasse beobachtet (Tab. 20). Zur Erklärung lassen sich drei Ursachen anführen:

1) Vorhandene theoretische Modelle, die eine gleichförmige Verteilung der Biomasse vorhersagen (KERR, 1974; SHELDON et al., 1977; PLATT und DENMAN, 1978), gehen von der Annahme eines konstanten Räuber-Beute-Gewichtsverhältnisses aus. Bei Dominanz von Daphnien ist das jedoch nicht der Fall: HANSEN et al. (1994) faßten veröffentlichte Daten über die Größenselektivität verschiedener Zooplankter zusammen und fanden optimale Räuber-Beute-Quotienten von 3:1 (ESD) für Flagellaten (Gewicht etwa 30:1) bis 18:1 ($6 \cdot 10^3$:1) für Rotatorien und Copepoden. Cladoceren besitzen dagegen ein optimales Größenverhältnis von 45:1 ($ca. 10^5$:1) und ein maximales Verhältnis von 1000:1 (10^9 :1) zu ihrem Futter.

2) Nach einem ökologischen Grundsatz kann die Auslöschung einer Art in einem bestimmten Lebensraum nur durch Räuber verursacht werden, deren Nahrungsaufnahme nicht auf diese Art beschränkt ist. In Analogie ist eine strenge Dezimierung der Biomasse in einem Größenintervall bis hin zu einer Lücke im Spektrum nur auf Grazer zurückführbar, die Nahrung aus einem deutlich breiteren Größenbereich aufnehmen. Dazu sind in erster Linie große, effektiv filtrierende Cladoceren befähigt. Damit wird erklärt, daß ausgeprägte Minima oder Lücken im Spektrum nur in Verbindung mit hohen *Daphnia*-Biomassen auftraten.

3) Entsprechend der "size efficiency hypothesis" (BROOKS und DODSON, 1965) sind bei geringem planktivorem Fraßdruck und limitierender Konzentration filtrierbaren Sestons größere Daphnien gegenüber kleineren überlegen (HALL et al., 1976; GLIWICZ et al., 1981; GLIWICZ und LAMPERT, 1993). Die Ursache besteht im inversen Verhältnis der Größe der Daphnien und der *threshold food*

concentration (GLIWICZ 1990c). Das unter diesen Bedingungen überproportional häufige Auftreten größerer Individuen bewirkt, daß der Anstieg des durch Daphnien belegten Größenbereichs vom Anstieg des gesamten Spektrums positiv abweicht (Beispiel in Abb. 29; *ecological size scaling*, DICKIE et al., 1987). Mit steigender Trophie führt die Anreicherung von Netzplankton und wachsender planktivorer Fraßdruck zu einem Vorteil von kleineren Cladoceren. Mehr ausgeglichene Größenverteilungen im Bereich des Crustaceenplanktons werden dann wahrscheinlich (Arendsee, *Daphnia*-Entwicklung vom 11.7. - 8.8., Abb. 15). Zusammenfassend läßt sich die Schlußfolgerung ableiten, daß große Cladoceren durch den Modus ihrer Nahrungsaufnahme Veränderungen im Stofffluß des Systems hervorrufen, die zu einer unausgeglichene Größenverteilung des Planktons führen.

Das Plankton-Größenspektrum des Arendsees. Mit der jährlichen Plankton-sukzession schwankt auch die Größenverteilung des Planktons vor allem in meso- oder eutrophen Seen in einem relativ breiten Bereich (GAEDKE, 1992). Verschiebungen entstehen z. B. als Folge der Frühjahrsentwicklung, die als *bottom-up*-Puls das System und das Spektrum durchläuft, oder durch oszillierende *top-down*-Einflüsse (SPRULES, 1988). In diesem Sinn ist eine einmalige Probenahme eine Momentaufnahme und die Ergebnisse sind nur für eine ausgewählte Situation innerhalb der jährlichen Planktonentwicklung des Sees charakteristisch. Die Erkenntnisse von Spektren, die auf einer einzelnen Probenahme beruhen, können deshalb nicht ohne Vorbehalt auf Spektren übertragen werden, welche die Planktonentwicklung über einen mehr oder weniger langen Zeitraum repräsentieren. Theoretisch kann ein zeitintegrierendes Spektrum homogen sein, obwohl zu keinem Zeitpunkt eine ausgeglichene Planktonverteilung vorhanden war. Ein anderer Fall liegt vor, wenn der Anstieg eines integrierenden Spektrums betrachtet wird. Dieser kann nicht gering sein, wenn die einzelnen Spektren überwiegend hohe Steigungen aufweisen.

Die über ein Jahr gemittelte Plankton-Größenverteilung des Arendsees zeigte Peaks innerhalb der Gruppen des klassischen Phytoplanktons sowie der Copepoden und Bakterien. GAEDKE (1992) vermutet, daß bis dato gefundene unausgeglichene Größenverteilungen in Seen teilweise auf methodische Ursachen zurückzuführen sind. In Übereinstimmung mit SPRULES und MUNAWAR (1986) interpretiert sie die Existenz einer ausgeglichenen Größenverteilung im Zusammenhang mit der Größe und Tiefe des Pelagials und damit verbundenen Faktoren wie Diversität und Abgeschlossenheit gegenüber äußeren Einflüssen. Das für den Arendsee gefundene Spektrum erstreckte sich über einen Bereich von nahezu 10 Größenordnungen der individuellen Biomasse. Die Gesamt-Biomasse in den Größenklassen variierte im Bereich von 2,5 Größenordnungen. Obwohl keine Bereiche ohne erfaßbare Biomasse auftraten, ist das Spektrum nach GAEDKE (1992) nicht mehr als "*smooth*" oder "*regular*" zu bezeichnen. Individuen in den Größenbereichen des APP sowie der Rotatorien und kleinen Cladoceren waren unterrepräsentiert. Es ist anzunehmen, daß dies der tatsächlich im Gewässer vorhandenen Größenverteilung entsprach und die gefundene unregelmäßige Größenverteilung nicht auf methodischen Ursachen beruht. Besondere Mühe wurde auf die Erfassung der kleinen Gruppen (<5 µm) verwendet. So waren Organismen im eigentlich problematischen Übergangsbereich zwischen der Erfassung im Epifluoreszenz- oder im umgekehrten Mikroskop von >2 bis 5 µm (ANP, ANF, NCY, Abschnitt 3.3.) entsprechend ihrer Größe mit durchschnittlicher Häufigkeit vertreten. In allen 48 einzeln aufgenommenen Spektren war jede Größenklasse besetzt (mit Ausnahme einiger Klassen im *Daphnia*-Größenbereich während der Monate Januar und Februar, was ebenso im Bodensee der Fall war).

Die Rolle externer Einflüsse ist schwieriger zu bewerten: Im Vergleich zum Bodensee hat der Arend-

see eine sehr viel geringere Fläche (476 km² bzw. 5,1 km²) und eine geringere Tiefe (147 m bzw. 49 m an der Probestelle; 100 m bzw. 29 m mittlere Tiefe). Demgegenüber ist die mittlere Verweilzeit im Arendsee (114 a; RÖNCKE, 1986) deutlich höher als im Bodensee (4,5 a; LINDNER et al., 1990). Aufgrund der buchtenlosen und wannenförmigen Morphometrie des Arendsees, seinem geringen Litoralanteil und der Restriktion der Probenahme auf das Epilimnion (mit Ausnahme von Crustaceen) war die Rolle externer Einflüsse zumindest während der Schichtung eher gering einzuschätzen.

Akkumulationen der Biomasse wurden durch Organismen hervorgerufen, die für Grazer im allgemeinen weniger verfügbar sind. Das trifft für die in Massen auftretenden filamentösen Cyanophyceen (Abschnitt 5.1.2.) sowie für kleine Bakterien (ANDERSSON et al., 1986; JÜRGENS, 1994) zu. Der aus dem Maränenbesatz resultierende *top-down*-Effekt kann über die Dezimierung invertebrater Prädatoren (*Leptodora*, große Cyclopoiden, Abschnitte 5.1.4. und 4.2.) zur Akkumulation kleiner Copepoden beigetragen haben. Anhand der vorliegenden Ergebnisse ist die unausgeglichene Größenverteilung eine Eigenschaft der Planktongemeinschaft des eutrophen Arendsees. Die Ursache besteht in der Existenz von Biomasse, die nicht in den kontinuierlichen Fluß entlang des Größengradienten im Plankton einbezogen ist. Externe Einflüsse aus dem Benthos oder Litoral sind scheinbar von geringerer Bedeutung.

Starke Abweichungen von der mittleren Biomasse in einer Größenklasse entstanden nur durch geringe, nicht durch überdurchschnittlich hohe Biomassen. Man kann das als Anzeichen für eine hohe Bedeutung der *top-down*-Regulation in diesem hocheutrophen System auffassen (JÜRGENS, 1992; BERNINGER et al., 1993; ZIMMERMANN, 1994), die eine schnelle Dämpfung "überschießender" Populationsentwicklungen bedingt. Die saisonale Variation der Steigung des gesamten Spektrums war hoch, sie scheint mit der Produktivität der Gewässer zuzunehmen (vgl. Königssee, Arendsee, Tab. 28). Die Ursache ist in der stärkeren Fluktuation der Plankton-Biomasse in eutrophen Seen (SOMMER et al., 1986) zu suchen. Der Anteil großer Filtrierer ist in dieser Beziehung offensichtlich nicht von Bedeutung.

Es stellt sich die Frage, inwieweit die Erkenntnisse über den Zusammenhang zwischen dem Anstieg der Plankton-Größenverteilung und der Dominanz eines *microbial web*- oder *Daphnia*-Systems auf das Plankton des Arendsees und andere integrierende Spektren übertragen werden können. Dabei stößt man auf zwei Probleme. 1) Die meisten Arbeiten enthalten keine Angaben über die Häufigkeit von Daphnien. 2) Das methodische Vorgehen unterschied sich deutlich von der Probenahme über die Bearbeitung bis zur Auswertung des Datenmaterials (Diskussion in GAEDKE, 1992). Untersuchungen in marinen Gebieten ergaben meist niedrige Steigungen um -1,00 (normalisierte Form) oder darunter (RODRIGUEZ und MULLIN, 1986; WITEK und KRAJEWSKA-SOLTYS, 1989; BOUDREAU und DICKIE, 1992). Das ist als Ausgangspunkt von Bedeutung, denn mit Ausnahme des Fehlens von Daphnien und ereignisweise massenhaft auftretenden Salpen (MENARD et al., 1994) im marinen Milieu scheint es keine grundlegenden Unterschiede der Planktonstruktur zwischen marinen und limnischen Systemen zu geben (PORTER et al., 1988; BANSE, 1990; WEISSE, 1991a).

Ergebnisse von Untersuchungen in Seen zeigt die Tabelle 28. Im Königssee und im Arendsee waren Daphnien von untergeordneter oder zeitlich begrenzter Bedeutung. Dagegen hatten Daphnien im Bodensee einen Anteil von 46% an der Zooplankton-Biomasse (GELLER et al., 1991). Eine Gegenüberstellung der Größenspektren spricht gegen den vermuteten Zusammenhang von Daphnien oder der

Trophie mit dem Anstieg der Plankton-Größenverteilung. Wie oben bemerkt, ist jedoch Zurückhaltung im Vergleich unterschiedlicher Arbeiten geboten. Zuverlässigere Informationen kann man von den Untersuchungen erwarten, in denen unterschiedliche Seen oder trophische Situationen verglichen werden. PETERS (1983) ermittelte auf der Basis des fraktionierten partikulären Phosphorgehaltes einen signifikant positiven Zusammenhang zwischen dem Anstieg des Spektrums und dem TP-Gehalt entlang des trophischen Gradienten im See Memphremagog. Er verglich Mittelwerte von vier Stationen, die über ein Jahr im wöchentlichen bis zweimonatigen Rhythmus beprobt wurden. SPRULES und MUNAWAR (1986) und AHRENS und PETERS (1991) untersuchten eine Reihe von Gewässern ein- oder mehrmals bzw. über einen begrenzten Zeitraum und stellten ebenfalls einen positiven Zusammenhang zwischen dem Gesamt-Phosphor des Sees und dem Anstieg des Plankton-Größenspektrums fest (Tab. 28).

Mit dem Übergang von oligotrophen zu meso- oder schwach eutrophen Bedingungen wächst auch die Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Daphnien (PATALAS, 1972; ROGNERUD und KJELLBERG, 1984), da die Ernährungs- und Reproduktionsstrategie von Daphnien besser als die von Copepoden an nährstoffreichere Bedingungen angepaßt ist (MUCK und LAMPERT, 1984; LAMPERT und MUCK, 1985). Man kann daher vermuten, daß Daphnien zum Erhalt der weniger negativen Anstiege und der unausgeglichene Größenverteilungen (Tab. 28) beitragen.

Tab. 28: Anstiege normalisierter Plankton-Größenspektren von Untersuchungen in Seen. T - Trophie, D - relative Bedeutung von Daphnien, eing. - eingeschlossen, w - wöchentlich, bw - vierzehntägig; dw - in dreiwöchigem Abstand; o - oligotroph; m - mesotroph; e - eutroph; (1) - BARTHELMEß (1995), 0 - 20 m-Untersuchung; (2) - WÖLFL (1995); (3) - GAEDKE (1992); (4) - diese Untersuchung; (5) - SPRULES und MUNAWAR (1986), Median anstelle des Mittelwerts angegeben; (6) - AHRENS und PETERS (1991); In den Untersuchungen (2) und (3) wurden bereits Einzelwerte durch den Autor zu Min-Max-Werten zusammengefaßt. Teilweise wurden Daten vergrößerten Abbildungen entnommen (2, 3, 5). Alle Spektren basieren auf einer mikroskopischen Planktonanalyse.

lake	T	D	Anstieg (s)			Ausdehnung des Spektrums und Methodik	Probenahme
			Mittel	Min	Max		
Königssee	o	-	-1.02	-1.12	-0.97	Bakterien - herbivore Cladoceren, Lücken im Frühjahr in den höchsten Größenklassen (eing.)	w, IV-XII (1)
Riñhue 1990/91	o	+	-0.94	-1.09	-0.87	Bakterien - herbivore Cladoceren,	w, III-III (2)
Riñhue 1991/92	o	(+)	-0.96	-1.15	-0.87	Zellen von Algen-Kolonien als Einzelzellen,	bw, IV-III
Pirchueico 1991/92	o	-	-0.98	-1.07	-0.90	Lücken nicht eing.	dw, V-VI
Bodensee	m	+	-1.00	-1.16	-0.95	Bakterien - carnivore Cladoceren, Zellen von filamentösen Algen als Einzelzellen. Lücken im Frühjahr in den höchsten Größenklassen (eing.)	w, III-XI (3)
Arendsee	e	-	-0.95	-1.17	-0.83	Bakterien - herbivore Cladoceren; Lücken im Winter in den höchsten Größenklassen (eing.)	w, I-XII (4)
Great lakes and Ontario inland lakes	o		-1.01	-1.22		Utermöhl-Phytoplankton und Zooplankton,	Zeit und (5)
	m		-0.79	-0.96		Lücken nicht eing.; (*Einzelwerte angegeben:	Häufigkeit
	e		-0.90	*		-0.90, -1.01, -1.04 and -0.96, -1.02)	verschieden
14 Southern Quebec lakes	o - e		-1.01	-0.75		25 Proben insgesamt; 0.2 - 1500 µm ESD, Spektren mit vielen Lücken eliminiert, Lücken nicht eing.	1 - 5 mal (6)
28 norddeutsche Seen	o/m-e		-1.11	-0.91		28 Proben, Gruppen wie Arendsee, Lücken eing.	einmal (4)

Das Beispiel des Arendsees verdeutlicht die Sensitivität des Anstiegs des Plankton-Größenspektrums gegenüber der Zooplankton-Struktur. In Übereinstimmung mit den Ergebnissen der norddeutschen

Seen war ein Protozoen-Copepoden-System mit einem im Mittel deutlich negativeren Anstieg (-0,95) als ein durch Daphnien dominiertes Plankton-System (-0,87) verbunden (Tab. 29). WÖLFL (1995, Tab. 28) fand weniger tiefe Anstiege für den oligo-mesotrophen chilenischen See Riñihue (-0,94) gegenüber dem oligotrophen See Pirehueico (-0,98). In Übereinstimmung mit der oben genannten Hypothese waren im erstgenannten höhere Cladoceren-Biomassen vorhanden (184 mg C·m⁻² von *Daphnia* und *Diaphanosoma* gegenüber 27 mg C·m⁻² von *Ceriodaphnia*). In der darauffolgenden Saison (1991/92) wurde im Riñihue-See aufgrund des zeitlichen Probenabstands ein vermuteter Cladoceren-Peak nicht erfaßt. In der Konsequenz wies das Spektrum des Untersuchungszeitraumes einen etwas negativeren Anstieg auf. Einen engen Zusammenhang von Anstiegen des Spektrums und der Entwicklung von Daphnien (ausgedrückt als Größe des herbivoren Planktons) beschrieb auch GAEDKE (1993) für den saisonalen Verlauf der Plankton sukzession im Bodensee.

Tab. 29: Die Parameter des normalisierten Spektrums des Arendsees, berechnet aus der mittleren Plankton-Größenverteilung für das gesamte Jahr 1994 und für einzelne Phasen mit unterschiedlicher Bedeutung von Protozoen und Daphnien. DAP - *Daphnia*-Entwicklung oder -Biomasse [mgFW·l⁻¹], PRO - Protozoen, ZOO - gesamtes Zooplankton, STDERR - Standardfehler des Anstiegs, excl. - exclusive.

	Zeitraum	Proben n	DAP-Biomasse		PRO/ZOO [%]	s	STDERR	R ²
			Mittel	Bereich				
gesamtes Jahr	10.1.-19.12.	48	0,19	0 - 3,1	29	-0,95	0,03	0,96
gesamtes Jahr excl. DAP	10.1.-4.7. und 15.8.-19.12.	43	0,02	0 - 0,2	32	-0,96	0,03	0,96
DAP-Entwicklung	11.7.-8.8.	5	1,71	0,2 - 3,1	5	-0,87	0,04	0,94
Produktionsphase excl. DAP	2.5.-4.7. und 15.8.-26.9.	17	0,03	0 - 0,15	25	-0,95	0,03	0,96

Trophie und Anstieg des Spektrums. An einigen Beispielen wurde gezeigt, daß die Parameter der Plankton-Größenverteilung von der Ausprägung eines *microbial web* oder eines *Daphnia*-Systems abhängen. Wenn mit steigender Trophie die Biomasse des Crustaceenplanktons im Vergleich zum Phytoplankton immer weniger steigt, die Phasen des Auftretens von Daphnien kürzer werden, eine Verschiebung zugunsten kleiner Cladoceren stattfindet und ein selektives Grazernetz von Protozoen, Rotatorien und Copepoden in der überwiegenden Zeit dominiert (Abschnitt 5.3.1.), sind abnehmende Steigungen der integrierenden Spektren die Folge. Zwei Dinge müssen aber berücksichtigt werden: 1) Auch in hocheutrophen (vor allem ungeschichteten) Seen treten Daphnien nicht selten in hohen Dichten auf (Abschnitt 5.3.1.). 2) In meso- und eutrophen Seen unterliegt die Planktonentwicklung einer hohen saisonalen Dynamik. Phasen intensiven *Daphnia*-Grazings wechseln mit Phasen, in denen Protozoen dominieren (z. B. Müggelsee: ARNDT et al., 1993; Arendsee: Tab. 29).

Zusammenfassung. Gleichförmige Verteilungen der Biomasse des Planktons im Sinne der Theorie von SHELDON et al. (1972) sind nicht wahrscheinlich zu einem Zeitpunkt, an dem Daphnien von quantitativer Bedeutung sind. Wird die Größenverteilung des Planktons analysiert, ist es notwendig, den Charakter des Stoffflusses (*feeding mode*) im System einzubeziehen. Es ist anzunehmen, daß der in bisherigen Arbeiten gefundene Zusammenhang zwischen den Anstiegen der Plankton-Größenspektren und der Trophie nicht aufrechterhalten werden kann, wenn hocheutrophe und hypertrophe Seen einbezogen werden. Die Ergebnisse dieser Untersuchung führen zu dem Schluß, daß die Plankton-Größenverteilung eher von der Existenz eines durch selektive Greifer oder eines durch große Filtrierer dominierten Systems abhängt und nicht direkt mit der Trophie verbunden ist.

6. ZUSAMMENFASSUNG

Im Verlauf des Jahres 1994 wurde das Pelagial des Arendsees vom 10.1. - 19.12. wöchentlich untersucht. Die Bestimmung der Plankton-Biomasse erfolgte aus Mischproben des Epilimnions (24.5. - 14.11.) bzw. der Schicht von 0 - 15 m. Das Crustaceen-Plankton wurde mit Ausnahme der Nauplius-Stadien der Copepoden durch Netzzüge über die gesamte Wassertiefe (49,5 m) beprobt und rechnerisch dem Epilimnion zugeordnet.

I Ausdruck der eutrophen Verhältnisse im Arendsee war der hohe Anteil der autotrophen Biomasse. Dieser betrug im Jahresmittel 70% und in verschiedenen Phasen der Planktonentwicklung 42 - 79%. Innerhalb der Autotrophen dominierten Cyanophyceen (71%, 19 - 92%). Das APP war von untergeordneter Bedeutung (maximal 4%). Die Biomasse des Zooplanktons wurde durch Copepoden bestimmt. Der Anteil der Cladoceren belief sich auf 9% (maximal 31%). Rotatorien waren von geringer Bedeutung (8%). Protozoen trugen 29% zur Zooplankton-Biomasse bei. Im Winter, Spätsommer und Herbst sowie während der Frühjahrsentwicklung erreichten sie relative Biomassen von etwa 30 - 40%. Im Frühsommer und Sommer war demgegenüber die Bedeutung der Protozoen überwiegend gering (<10%). Der hohen Netz(phyto)plankton-Biomasse entsprachen hohe POC-Konzentrationen in der Siebfraction 20 - 200 μm (33 - 60%) im Vergleich zur Gesamtkonzentration (<200 μm) während der Vegetationsperiode. Die Verteilung des Chlorophyll *a* war in einigen Phasen mehr zugunsten der Fraktion 2 - 20 μm verschoben.

II *Bottom-up*-Faktoren wurden anhand der spezifischen Nährstoffkonzentrationen im Seston und in einem Enclosure-Experiment durch Zugabe von P und N untersucht. Eine Serie von Enclosure-Experimenten (Veränderung der Crustaceen-Dichte) und Grazing-Untersuchungen im Freiwasser richteten sich auf die Erfassung bedeutender *top-down*-Einflüsse.

Die spezifischen P- und N-Gehalte in der Nanofraction (2 - 20 μm) spiegelten die Entwicklung der DIN- und DIP-Konzentrationen im Epilimnion wider. Während die N-Gehalte bereits Ende Juni auf ein kritisches Niveau fielen, wurde das Minimum der spezifischen P-Konzentration im August zur Zeit der geringsten DIP-Konzentrationen ($\leq 5 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) erreicht. Das Mikrophytoplankton war im Sommer nahezu optimal mit Stickstoff versorgt, unterlag aber einer P-Limitation. Im Enclosure-Experiment löste die Zugabe von Phosphor und Stickstoff eine heftige Reaktion des autotrophen Nano- und Mikroplanktons aus (Biomasse und Chl). Das APP zeigte keine von der Kontrolle abweichende Entwicklung.

Von März bis Dezember wurden 7 Enclosure-Experimente mit ausfiltriertem Zooplankton (55 μm Maschenweite) durchgeführt. Ein Anstieg der autotrophen Biomasse im filtrierten Enclosure gegenüber der Kontrolle war auch bei höheren Unterschieden der Crustaceen-Biomasse nicht feststellbar. In einem weiteren Experiment führte die Anreicherung des Crustaceen-Planktons (vor allem Cyclopiden) ebenfalls nicht zu einer Veränderung des eukaryotischen Phytoplanktons und der Cyanophyceen, aus der ein höherer Grazing-Einfluß ableitbar war. Das Maximum der Crustaceen-Biomasse in diesem Versuch betrug $1,3 \text{ mgFW}\cdot\text{l}^{-1}$ gegenüber $0,3 \text{ mgFW}\cdot\text{l}^{-1}$ in der Kontrolle. Weiterhin wurden von März bis November 13 Grazing-Experimente *in situ* unter Verwendung fluoreszenzmarkierter Algen (FLA, *Chlamydomonas noctigama*) und natürlichen Bakterioplanktons (FLB) durchgeführt. Die Berechnung der Nanoplankton-Ingestion durch Ciliaten erfolgte nach dem Modell von PETERS (1994). Gemessen

am *standing stock* wurden täglich 4 - 45% (*Chlorella*) und 4 - 59% (*Chlamydomonas*) der Nanoplankton-Algen ingestiert. Grazing-Maxima wurden am 24.5. (45% bzw. 52%) und 8.8. (37% bzw. 59%) festgestellt. Ciliaten waren im Frühjahr (24.5.) zu 91% bzw. 78% an der Gesamtigestion beteiligt. Auch im Mittel aller Experimente erwiesen sich Ciliaten mit einem Grazing-Anteil von 76% bzw. 61% als die wichtigsten Algivoren. Nimmt man an, daß Großalgen (*Oscillatoria*, *Anabaena*) nicht aufgenommen wurden, betrogen die Grazing-Verluste des gesamten Phytoplanktons (Biomasse) weniger als 5% pro Tag. Nur Anfang August führte das Grazing von Daphnien und Copepoden zu Verlustraten von 33% der Biomasse des in dieser Zeit vornehmlich aus Grünalgen bestehenden Phytoplanktons. Bakterien wurden mit einer Intensität von 39% (11 - 83%) des *standing stock* pro Tag nahezu ausschließlich durch Flagellaten, am 8.8. mit etwa 20% d⁻¹ durch *Daphnia cucullata*, aufgenommen.

III Die Planktonentwicklung kann anhand der begleitenden Experimente wie folgt zusammengefaßt werden: Ende April reagierten eukaryotische Algen und Bakterien zuerst auf den Eintritt der stabilen thermischen Schichtung. Nach zweiwöchiger Verzögerung begann mit dem Aufbau einer hohen *Oscillatoria*-Biomasse (vor allem *O. rubescens*) die eigentliche Phytoplankton-Frühjahrsentwicklung. Dem Ende der Massenentwicklung nach eingetretene Stickstoff-Mangel folgte Anfang Juli eine wenig ausgeprägte Klarwasserphase. Mit dem schnellen Aufbau einer hohen Biomasse N₂-fixierender *Anabaena*-Species (*A. spiroides*) wechselte das System in eine P-Limitation. Das weitere Sinken der DIP-Konzentration im Epilimnion führte Ende Juli zum Zusammenbruch der *Anabaena*-Blüte. Nach einem Grünalgen-Peak (*Chlorella*) begünstigte das langsame Steigen der Nährstoffkonzentrationen den Beginn der Spätsommer- und Herbstentwicklung (*Oscillatoria*). Eukaryotische Algen und das eukaryotische Picoplankton unterlagen einer starken Lichtabschattung durch Cyanophyceen und zeitweise höheren Grazing-Verlusten. Die Entwicklung der Picocyanobakterien war bestimmt durch das Zusammenwirken von licht- oder stickstoff-limitiertem Wachstum und der Grazing-Kontrolle durch Flagellaten. Wie in anderen hocheutrophen Seen war das Maximum der PCY vor Beginn der sommerlichen Algenblüte (Klarwasserphase) zu beobachten.

Im Frühjahr erreichten mit den Bakterien zeitgleich HNF ein erstes Maximum (9.5.). Es folgten Peaks der Ciliaten, Rotatorien und der cyclopoiden Copepoden (24.5.). Nach einem intermediären Minimum der Cyclopiden wiederholte sich diese Folge. Die Grazing-Untersuchungen wie auch die Plankton-sukzession sprechen dafür, daß der Stofftransport zu höheren trophischen Ebenen hauptsächlich in einer linearen Grazer-Kette (Bakterien - HNF - Ciliaten - Crustaceen) vonstatten ging. Hinweise auf enge Räuber-Beute-Beziehungen zwischen Ciliaten und Crustaceen (Cyclopiden) ergaben sich aus dem inversen Verhältnis der Biomasse und der mittleren Individuengröße der Ciliaten zur Biomasse der Cyclopiden. Daphnien (*Daphnia cucullata*) traten nur in einer Phase der hochsommerlichen Abwesenheit von *Oscillatorien* auf.

IV Die Ergebnisse der Planktonuntersuchungen am Arendsee unterstützen die Hypothese, nach der unter hocheutrophen Bedingungen ein Grazernetz aus Protozoen, Rotatorien und Copepoden an Bedeutung gewinnt. Ursache ist ein im Vergleich zu mesotrophen Bedingungen verminderter *top-down*-Einfluß durch große Cladoceren, da diese durch steigende Filamentkonzentrationen oder hohen planktivoren Fraßdruck inhibiert werden. Die Einbeziehung weiterer veröffentlichter Untersuchungen führte zur Vermutung, daß diese strukturellen Verschiebungen typisch für geschichtete, nicht aber für polymiktische Seen sind. Der Grazing-Druck auf das *microbial web* war im Arendsee trotz der weitge-

henden Abwesenheit von Daphnien aber nicht als gering sondern eher als selektiv zu bezeichnen. Effiziente Räuber-Beute-Beziehungen existierten jeweils zwischen benachbarten trophischen Ebenen (Bakterien - HNF, Nanoplankton - Ciliaten, Ciliaten - Cyclopiden). Erreichten cyclopoide Copepoden höhere Dichten, wurden Ciliaten unterdrückt und nanoplanktische Algen oder HNF weniger effektiv genutzt. Im Gegensatz zu einem durch Daphnien dominierten Zooplankton resultiert aus der engen Begrenzung des Nahrungsspektrums der Grazer eine insgesamt geringe Transfereffizienz.

V Die Enclosure-Versuche mit ausfiltriertem Zooplankton verdeutlichten, daß während der sommerlichen Stagnation die Recycling-Aktivität des *microbial web* von wesentlicher Bedeutung für die Biomasse und Struktur des autotrophen Planktons war. Mit fortschreitender Dauer der Experimente war im unbehandelten Enclosure eine positive Entwicklung der Cyanophyceen (*Oscillatoria* und *Anabaena*) im Vergleich zum filtrierten Enclosure zu beobachten. Im letzteren erreichte das APP Anteile von bis zu 50% der autotrophen Biomasse. Geringere Biomassen der HNF, höhere P- und N-Anteile in der Bakterienfraktion sowie die Reaktion der Autotrophen auf die Zugabe von DIP und DIN im filtrierten Enclosure führten zur Vermutung, daß das Recycling von Bakterienphosphor durch Flagellaten die Entwicklung der Cyanophyceen stimulierte. Anteile der Bakterienfraktion (<2 µm) von 62% des partikulären und 40% des Gesamt-Phosphors im Freiwasser des Arendsees (Juli - September) verdeutlichen die potentielle Bedeutung des *microbial web* für den Nährstoffhaushalt im Epilimnion.

VI Das normalisierte Plankton-Größenspektrum des Arendsees wies einen Anstieg von -0,95 und ein Bestimmtheitsmaß (R^2) von 0,96 im Bereich von 0,31 - 635 µm ESD auf. Das SHELDON-Spektrum zeigte Maxima in den Größenbereichen des klassischen Phytoplanktons (Cyanophyceen) sowie des Zooplanktons (Copepoden) und der Bakterien. Im Zeitraum der *Daphnia*-Entwicklung (11.7. - 8.8.) war der Anstieg des Spektrums deutlich positiver (-0,87). Dies ist Ausdruck der höheren Effizienz des Stofftransports von kleineren zu größeren Organismen in einem durch große Filtrierer dominierten System im Vergleich zu einem durch selektive Grazer (*microbial-web*) dominierten System. Eigenschaften der Plankton-Größenverteilung in Abhängigkeit von der aktuellen *Daphnia*-Biomasse wurden an Spektren von 28 einmalig beprobten norddeutschen Seen untersucht. Spektren von Seen mit hoher *Daphnia*-Biomasse wiesen eine positivere Steigungen auf ($r = 0,68$; $p < 0,0001$) und waren weniger homogen ($r = 0,49$; $p < 0,01$). Lücken im Spektrum wurden nur in der Gruppe von Seen mit höherer *Daphnia*-Biomasse ($> 0,5 \text{ mgFW} \cdot \text{l}^{-1}$) gefunden. Die Ursachen für die unausgeglichene Größenverteilung sind im Modus der Nahrungsaufnahme großer Filtrierer begründet. In der Gruppe der Seen mit höherer *Daphnia*-Biomasse wich der Anstieg im *Daphnia*-Größenbereich positiv vom Anstieg des Gesamtspektrums ab. Die Abweichung war größer in Seen mit geringerer Chlorophyll-*a*-Konzentration ($r = 0,70$; $p < 0,01$), was dem Inhalt der "size efficiency hypothesis" entspricht.

VII Auffälligste Besonderheiten der Planktonentwicklung waren der initiale Aufbau einer hohen *Oscillatoria*-Biomasse im Frühjahr und das Ausbleiben einer durch das Grazing von Daphnien verursachten Klarwasserphase. Der Vergleich zu anderen Seen offenbart, daß dies keine trophiespezifischen Erscheinungen sind. Wahrscheinlich resultiert aus dem intensiven Besatz der Kleinen Maräne bereits im Frühjahr ein hoher planktivorer Fraßdruck, der das Aufkommen von Daphnien zu einem Zeitpunkt unterdrückt, an dem eine Kontrolle der noch in geringeren Dichten vorhandenen Cyanophyceen möglich ist. Mit dem Maränenbesatz wird eine trophische Struktur gestützt, die dem Sanierungsziel der Seekreideaufspülung entgegenwirkt.

LITERATUR

- ADALSTEINSSON, H. (1979): Zooplankton and its relation to available food in Lake Mývatn. *Oikos* 32: 162-194
- ADRIAN, R. (1991a): Filtering and feeding rates of cyclopoid copepods feeding on phytoplankton. *Hydrobiologia* 210: 217-223
- ADRIAN, R. (1991b): The feeding behaviour of *Cyclops colensis* and *C. vicinus* (Crustacea, Copepoda). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 2852-2863
- AHLGREN, I. (1984): Sedimentation and respiration loss rates during the decline of a blue-green algal bloom. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22: 736-742
- AHRENS, M. A. und PETERS, R. H. (1991): Patterns and limitations in limnoplankton size spectra. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 1967-1978
- ANDERSEN, O. K.; GOLDMAN, J. C.; CARON, D. A. und DENNETT, M. R. (1986): Nutrient cycling in a microflagellate food chain: III. Phosphorus dynamics. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 31: 47-55
- ANDERSSON, A.; LARSSON, U. und HAGSTRÖM, A. (1986): Size-selective grazing by a microflagellate on pelagic bacteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 33: 51-57
- ARNDT, H. (1991): On the importance of planktonic protozoans in the eutrophication process of the Baltic Sea. *Int. Revue. ges. Hydrobiol.* 76: 387-396
- ARNDT, H. (1993): Rotifers as predators on components of the microbial web (bacteria, heterotrophic flagellates, ciliates) - a review. *Hydrobiologia* 255/256: 231-246
- ARNDT, H.; KROCKER, M.; NIXDORF, B. und KÖHLER, A. (1993): Long-term annual and seasonal changes of meta- and protozooplankton in Lake Müggelsee (Berlin): effects of eutrophication, grazing activities and the impact of predation. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 78: 379-402
- ARNDT, H. und MATHES, J. (1991): Large heterotrophic flagellates form a significant part of protozooplankton biomass in lakes and rivers. *Ophelia* 33: 225-234
- ARNDT, H. und 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
- AZAM, F.; FENCHEL, T.; FIELD, J. G.; GRAY, J. S.; MEYER-REIL, L. A. und THINGSTAD, F. (1983): The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10: 257-263
- AZAM, F.; CHO, B. C.; SMITH, D. C. und SIMON, M. (1990): Bacterial cycling of matter in the pelagic zone of aquatic ecosystems. p. 477-488. In TILZER, M. M. und SERRUYA, C. (Eds.): *Large lakes-ecological structure and function*. Springer-Verl., Berlin, Heidelberg
- BAINES, S. B. und PACE, M. L. (1994): Relationships between suspended particulate matter and sinking flux along a trophic gradient and implications for the fate of planktonic primary production. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 25-36
- BANSE, K. (1990): On pelagic food web interactions in large water bodies. p. 556-579. In TILZER, M. M. und SERRUYA, C. (Eds.): *Large lakes-ecological structure and function*. Springer-Verl., Berlin, Heidelberg
- BARTHELMEß, T. (1995): Die saisonale Planktonsuccession im Königssee. Dissertation. Universität Konstanz
- BAUCH, G. (1953): Die Kleine Maräne (*Coregonus albula* L.) im Arendsee in der Altmark. *Mitteilungen für Naturkunde und Vorgeschichte aus dem Museum für Kulturgeschichte in Magdeburg* 3: 109-140
- BEHRENDT, H. und NIXDORF, B. (1991): Estimation of phytoplankton production and loss processes in a eutrophic shallow lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 893-896
- BELL, R. T. und BERN, L. (1984): Bacterioplankton dynamics in eutrophic Lake Norrviken (Sweden). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22: 735
- BEMMER, A. und OVERBECK, J. (1994): Zooplankton grazing on bacteria. p. 229-250. In OVERBECK, J. und CHRÓST, R. J. (Eds.): *Microbial ecology of Lake Plußsee*. Springer-Verl., New York

- BENNETT, S. J.; SANDERS, R. W. und PORTER, K. G. (1990): Heterotrophic, autotrophic, and mixotrophic nanoflagellates: Seasonal abundances and bacterivory in a eutrophic lake. *Limnol. Oceanogr.* 35: 1821-1832
- BERN, L. (1987): Zooplankton-grazing on [methyl-³H]thymidine-labelled natural particle assemblages: determination of filtering rates and food selectivity. *Freshwater Biol.* 17: 151-159
- BERN, L. (1990a): Postcapture particle size selection by *Daphnia cucullata* (Cladocera). *Limnol. Oceanogr.* 35: 923-926
- BERN, L. (1990b): Size-related discrimination of nutritive and inert particles by freshwater zooplankton. *J. Plankton Res.* 12: 1059-1067
- BERNINGER, U. G.; FINLAY, B. J. und KUUPPO-LEINIKKI, P. (1991): Protozoan control of bacterial abundances in freshwater. *Limnol. Oceanogr.* 36: 139-147
- BERNINGER, U. G.; WICKHAM, S. A. und FINLAY, B. J. (1993): Trophic coupling within the microbial food web: a study with fine temporal resolution in a eutrophic freshwater ecosystem. *Freshwater Biol.* 30: 419-432
- BIDDANDA, B. A. (1988): Microbial aggregation and degradation of phytoplankton-derived detritus in seawater. II. Microbial metabolism. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 42: 89-95
- BIRD, F. und KALFF, J. (1984): Empirical relationships between bacterial abundance and chlorophyll concentration in fresh and marine waters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41: 1015-1023
- BIRD, F. und KALFF, J. (1986): Bacterial grazing by planktonic lake algae. *Science* 231: 493-495
- BJØRNSSEN, P. K.; LARSEN, J. B.; GEERTZ-HANSEN, O. und OLESEN, M. (1986): A field technique for the determination of zooplankton grazing on natural bacterioplankton. *Freshwater Biol.* 16: 245-253
- BLOEM, J.; ALBERT, C.; BÄR-GILISSEN, M.-J. B.; BERMAN, T. und CAPPENBERG, T. E. (1989a): Nutrient cycling through phytoplankton, bacteria and protozoa, in selectively filtered Lake Vechten water. *J. Plankton Res.* 11: 119-131
- BLOEM, J.; ELLENBROEK, F. M.; BÄR-GILISSEN, M.-J. B. und CAPPENBERG, T. E. (1989b): Protozoan grazing and bacterial production in stratified Lake Vechten estimated with fluorescently labeled bacteria and by thymidine incorporation. *Appl. environ. Microbiol.* 55: 1787-1795
- BLOEM, J. und BÄR-GILISSEN, M.-J. B. (1989): Bacterial activity and protozoan grazing potential in a stratified lake. *Limnol. Oceanogr.* 34: 297-309
- BOERSMA, M. und VIJVERBERG, J. (1994): Resource depression in *Daphnia galeata*, *Daphnia cucullata*, and their interspecific hybrid: life-history consequences. p. 19-37. In: BOERSMA, M.: On the seasonal dynamics of *Daphnia* species in a shallow eutrophic lake. Ponsen en Looijen, Wageningen
- BOGDAN, K. G. und GILBERT, J. J. (1982): Seasonal patterns of feeding by natural populations of *Keratella*, *Polyarthra*, and *Bosmina*: Clearance rates, selectivities, and contributions to community grazing. *Limnol. Oceanogr.* 27: 918-934
- BOGDAN, K. G. und GILBERT, J. J. (1984): Body size and food size in freshwater zooplankton. *Ecology* 81: 6427-6431
- BOGDAN, K. G. und GILBERT, J. J. (1987): Quantitative comparison of food niches in some freshwater zooplankton: A multi-tracer-cell approach. *Oecologia* 72: 331-340
- BOGDAN, K. G.; GILBERT, J. J. und STARKWEATHER, P. L. (1980): *In situ* clearance rates of planktonic rotifers. *Hydrobiologia* 73: 73-77
- BØRSHEIM, K. Y. und BRATBAK, G. (1987): Cell volume to cell carbon conversion factors for a bacterivorous *Monas* sp. enriched from seawater. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 36: 171-175
- BOSSERMANN, S. und RIEMANN, B. (1986): Zooplankton. p. 199-236 In: RIEMANN, B. und SØNDERGAARD, M. (Eds.): Carbon dynamics in eutrophic, temperate lakes. Elsevier Publ., Amsterdam

- BOTTRELL, H. H.; DUNCAN, A.; GLIWICZ, Z. M.; GRYGIEREK, E.; HERZIG, A.; HILLBRICHT-ILKOWSKA, A.; KURASAWA, H.; LARSSON, P. und WEGLENSKA, T. (1976): A review of some problems in zooplankton production studies. *Norw. J. Zool.* 24: 419-456
- BOUDREAU, P. R. und DICKIE, L. M. (1992): Biomass spectra of aquatic ecosystems in relation to fisheries yield. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 1528-1538
- BRABRAND, Å.; FAAFENG, B. A.; KÄLLQUIST, T. und NILSSEN, J. P. (1983): Biological control of undesirable cyanobacteria in culturally eutrophic lakes. *Oecologia* 60: 1-5
- BRATBAK, G. (1985): Bacterial biovolume and biomass estimations. *Appl. environ. Microbiol.* 49: 1488-1493
- BROCK, T. D. (1985): A eutrophic lake. Lake Mendota, Wisconsin. 1. *Ausg. Springer-Verl., New York*
- BROOKS, J. L. und DODSON, S. I. (1965): Predation, body size and composition of plankton. *Science* 150: 28-35
- BROWMAN, H. I.; KRUSE, S. und O'BRIEN, W. J. (1989): Foraging behavior of the predaceous cladoceran, *Leptodora kindtii*, and escape responses of their prey. *J. Plankton Res.* 11: 1075-1088
- BURNS, C. W. (1969): Relations between filtering rate, temperature and body size in four species of *Daphnia*. *Limnol. Oceanogr.* 14: 693-700
- CARLSON, R. E. (1977): A trophic state index for lakes. *Limnol. Oceanogr.* 22: 361-369
- CARON, D. A. und GOLDMAN, J. C. (1988): Dynamics of protistan carbon and nutrient cycling. *J. Protozool.* 35: 247-249
- CARON, D. A.; LIM, E. L.; MICELI, G.; WATERBURY, J. B. und VALOIS, F. W. (1991): Grazing und utilization of crocococoid cyanobacteria and heterotrophic bacteria by protozoa in laboratory cultures and a coastal plankton community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 76: 205-217
- CARPENTER, S. R.; LATHROP, R. C. und MUNOZ DEL RIO, A. (1993): Comparison of dynamic models for edible phytoplankton. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 1757-1767
- CARRICK, H. J.; FAHNENSTIEL, G. L.; STOERMER, E. F. und WETZEL, R. G. (1991): The importance of zooplankton-protozoan trophic couplings in Lake Michigan. *Limnol. Oceanogr.* 36: 1335-1345
- CASPER, S. J. (1985): Lake Stechlin. A temperate oligotrophic lake. 1. *Ausg. Junk Publ., Dordrecht*
- CHOI, J. W. und STOECKER, D. K. (1989): Effects of fixation on cell volume of marine planktonic protozoa. *Appl. environ. Microbiol.* 55: 1761-1765
- CHOW-FRASER, P. und SPRULES, W. G. (1986): Inhibitory effect of *Anabaena* sp. on *in situ* filtering rate of *Daphnia*. *Can. J. Zool.* 64: 1831-1834
- CHOW-FRASER, P.; TREW, D. O.; FINDLAY, D. und STANTON, M. (1994): A test of hypotheses to explain the sigmoidal relationship between total phosphorus and chlorophyll *a* concentrations in Canadian lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 2052-2065
- CHRISTOFFERSEN, K. (1994): Variations of feeding activities of heterotrophic nanoflagellates on picoplankton. *Mar. Microb. Food Webs* 8: 111-123
- CHRISTOFFERSEN, K.; RIEMANN, B.; KLYSNER, A. und SØNDERGAARD, M. (1993): Potential role of fish predation and natural populations of zooplankton in structuring a plankton community in eutrophic lake water. *Limnol. Oceanogr.* 38: 561-573
- CHRÓST, R. J. und RAI, H. (1994): Bacterial secondary production. p. 92-117. In OVERBECK, J. und CHRÓST, R. J. (Eds.): *Microbial ecology of Lake Plußsee*. Springer-Verl., New York
- COLE, J. J.; FINDLAY, S. und PACE, M. I. (1988): Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 43: 1-10.
- COLE, J. J. und PACE, M. I. (1995): Why measure bacterial production? A reply to the comment by Jahnke and Craven. *Limnol. Oceanogr.* 40: 441-444
- COTNER Jr., J. B. und WETZEL, R. B. (1992): Uptake of dissolved inorganic and organic phosphorus compounds by phytoplankton and bacterioplankton. *Limnol. Oceanogr.* 37: 232-243

- De BERNARDI, R. und GIUSSANI, G. (1990): Are blue green algae a suitable food for zooplankton? An overview. *Hydrobiologia* 200/201: 29-41
- DeMOTT, W. R. (1982): Feeding selectivities and relative ingestion rates of *Daphnia* and *Bosmina*. *Limnol. Oceanogr.* 27: 518-527
- DeMOTT, W. R. (1988): Discrimination between algae and artificial particles by freshwater and marine copepods. *Limnol. Oceanogr.* 33: 397-408
- DeMOTT, W. R. (1989): Optimal foraging theory as a predictor of chemically mediated food selection by suspension-feeding copepods. *Limnol. Oceanogr.* 34: 140-154
- DICKIE, L. M.; KERR, S. R. und BOUDREAU, P. R. (1987): Size-dependent processes underlying regularities in ecosystem structure. *Ecol. Monogr.* 57: 233-250
- DOLAN, J. R. und COATS, D. W. (1991): A study of feeding in predacious ciliates using prey ciliates labeled with fluorescent microspheres. *J. Plankton Res.* 13: 609-627
- DUCKLOW, H. W.; PURDIE, D. A.; WILLIAMS, P. LeB.; DAVIES, J. M. (1986): Bacterioplankton: a sink for carbon in a coastal marine plankton community. *Science* 232: 865-867
- DUMONT, H. J.; VAN de VELDE, I. und DUMONT, S. (1975): The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia* 19: 75-97
- ECKARTZ-NOLDEN, G. und NOLDEN, M. (1992): Food web control: An enclosure experiment. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 38: 329-348
- EDMONDSON, W. T. und LITT, A. H. (1982): *Daphnia* in Lake Washington. *Limnol. Oceanogr.* 27: 272-293
- ELSER, J. J. und GOLDMAN, C. R. (1991): Zooplankton effects on phytoplankton in lakes of contrasting trophic status. *Limnol. Oceanogr.* 36: 64-90
- FAAFENG, B. A. und NILSSEN, J. P. (1981): A twenty-year study of eutrophication in a deep, soft-water lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 21: 412-424
- FAHNENSTIEL, G. L.; REDALJE, D. G. und LOHRENZ, S. E. (1994): Has the importance of photoautotrophic picoplankton been overestimated? *Limnol. Oceanogr.* 39: 432-438
- FALLON, R. D. und BROCK, T. D. (1980): Planktonic blue-green algae: Production, sedimentation, and decomposition in Lake Mendota, Wisconsin. *Limnol. Oceanogr.* 25: 72-88
- FENCHEL, T. (1982a): Ecology of heterotrophic flagellates. I. Some important forms and their functional morphology. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 8: 211-223
- FENCHEL, T. (1982b): Ecology of heterotrophic microflagellates. II. Bioenergetics and growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 8: 225-231
- FENCHEL, T. (1987): Ecology of Protozoa. 1. Ausg. Science Tech, Madison
- GAEDKE, U. (1992): The size distribution of plankton biomass in a large lake and its seasonal variability. *Limnol. Oceanogr.* 37: 1202-1220
- GAEDKE, U. (1993): Ecosystem analysis based on biomass size distributions: A case study of a plankton community in a large lake. *Limnol. Oceanogr.* 38: 112-127
- GAEDKE, U. und STRAILE, D. (1994): Seasonal changes of the quantitative importance of protozoans in a large lake. An ecosystem approach using mass-balanced carbon flow diagrams. *Mar. Microb. Food Webs* 8: 163-188
- GASOL, J. M.; GUERRERO, R. und PEDRÓS-ALÍO, C. (1991): Seasonal variations in size structure and prokaryotic dominance in sulfurous Lake Cishó. *Limnol. Oceanogr.* 36: 860-872
- GATES, M. A. (1984): Quantitative importance of ciliates in the planktonic biomass of lake ecosystems. *Hydrobiologia* 108: 233-238
- GEERTZ-HANSEN, O.; OLESEN, M.; BJØRNSSEN, P. K.; LARSEN, J. B. und RIEMANN, B. (1987): Zooplankton consumption of bacteria in a eutrophic lake and in experimental enclosures. *Arch. Hydrobiol.* 110: 553-563

- GELLER, W. (1985): Production, food utilization and losses of two coexisting, ecologically different *Daphnia* species. Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 21: 67-79
- GELLER, W. (1986): Diurnal vertical migration in a temperate great lake (L. Constance): A starvation avoidance mechanism? Arch. Hydrobiol. /Suppl. 74: 1-60
- GELLER, W. (1989): The energy budget of two sympatric *Daphnia* species in Lake Constance: productivity and energy residence times. Oecologia: 78: 242-250
- GELLER, W. (1991): Die Planktongemeinschaft als dynamisches System. Rundgespr. Kommis. Ökol. Bd. 2 Ökologie der oberbayerischen Seen: 31-74
- GELLER, W.; BERBEROVIĆ, R.; GAEDKE, U.; MÜLLER, H.; PAULI, H. R.; TILZER, M. M. und WEISSE, T. (1991): Relations among components of autotrophic and heterotrophic plankton during the seasonal cycle 1987 in Lake Constance. Verh. Internat. Verein. Limnol. 24: 831-836
- GELLER, W. und MÜLLER, H. (1981): The filtration apparatus of Cladocera: Filter mesh-sizes and their implications on food selectivity. Oecologia 49: 316-321
- GELLER, W. und MÜLLER, H. (1985): Seasonal variability in the relationship between body length and individual dry weight as related to food abundance and clutch size in two coexisting *Daphnia*-species. J. Plankton Res. 7: 1 - 18
- GELLER, W.; PINTO-COELHO, R. und 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. Beih. Ergebn. Limnol. 35: 79-85
- GILBERT, J. J. (1989): The effect of *Daphnia* interference on a natural rotifer and ciliate community: Short-term bottle experiments. Limnol. Oceanogr. 34: 606-617
- GILBERT, J. J. und BOGDAN, K. G. (1981): Selectivity of *Polyarthra* and *Keratella* for flagellate and aflagellate cells. Verh. Internat. Verein. Limnol. 21: 1515-1521
- GILBERT, J. J. und DURAND, M. W. (1990): Effect of *Anabaena flos-aque* on the abilities of *Daphnia* and *Keratella* to feed and reproduce on unicellular algae. Freshwater Biol. 24: 577-596
- GILBERT, J. J. und JACK, J. D. (1993): Rotifers as predators on small ciliates. Hydrobiologia 255/256: 247-253
- GLIWICZ, Z. M. (1968): The use of anaesthetizing substance in studies on the food habits of zooplankton communities. Ekol. pol. 16: 279-295
- GLIWICZ, Z. M. (1969): Studies on the feeding of pelagic zooplankton in lakes with varying trophy. Ekol. pol. 17: 663-708
- GLIWICZ, Z. M. (1975): Effect of zooplankton grazing on photosynthetic activity and composition of phytoplankton. Verh. Internat. Verein. Limnol. 19: 1490-1497
- GLIWICZ, Z. M. (1977): Food size selection and seasonal succession of filter feeding zooplankton in an eutrophic lake. Ekol. pol. 25: 179-225
- GLIWICZ, Z. M. (1990a): *Daphnia* growth at different concentrations of blue-green filaments. Arch. Hydrobiol. 120: 51-65
- GLIWICZ, Z. M. (1990b): Why do cladocerans fail to control algal blooms? Hydrobiologia 200/201: 83-97
- GLIWICZ, Z. M. (1990c): Food thresholds and body size in cladocerans. Nature 343: 638-640
- GLIWICZ, Z. M.; GHILAROV, A. und PIJANOWSKA, J. (1981): Food and predation as major factors limiting two natural populations of *Daphnia cucullata* Sars. Hydrobiologia 80: 205-218
- GLIWICZ, Z. M. und LAMPERT, W. (1990): Food thresholds in *Daphnia*-species in the absence and presence of blue-green filaments. Ecology 71: 691-702
- GLIWICZ, Z. M. und LAMPERT, W. (1993): Body-size related survival of cladocerans in a trophic gradient: an enclosure study. Arch. Hydrobiol. 129: 1-23
- GLIWICZ, Z. M. und PREJS, A. (1977): Can planktivorous fish keep in check planktonic crustacean populations? A test of size-efficiency hypothesis in typical Polish lakes. Ekol. pol. 25: 567-591

- GLIWICZ, Z. M. und SIEDLAR, E. (1980): Food size limitation and algae interfering with food collection in *Daphnia*. Arch. Hydrobiol. 88: 155-177
- GLIWICZ, Z. M. und UMANA, G. (1994): Cladoceran body size and vulnerability to copepod predation. Limnol. Oceanogr. 39: 419-424
- GOLDMAN, J. C.; CARON, D. A.; ANDERSEN, O. K. und DENNETT, M. R. (1985): Nutrient cycling in a microflagellate food chain: I. Nitrogen dynamics. Mar. Ecol. Prog. Ser. 24: 231-242
- GOLTERMAN, H. L. (1964): Mineralization of algae under sterile conditions. Verh. Int. Verein. Limnol. 15: 544-548
- GONZALES, J. M.; SHERR, E. B. und SHERR, B. F. (1990): Size-selective grazing on bacteria by natural assemblages of estuarine flagellates and ciliates. Appl. environ. Microbiol. 56: 583-589
- GROSSART, H.-P. (1995): Auftreten, Bildung und mikrobielle Prozesse auf makroskopischen organischen Aggregaten (Lake Snow) und ihre Bedeutung für den Stoffumsatz im Bodensee. Dissertation. Universität Konstanz
- GÜDE, H. (1985): Influence of phagotrophic processes on the regeneration of nutrients in two-stage continuous culture system. Microb. Ecol. 11: 193-204
- GÜDE, H. (1986): Loss processes influencing growth of planktonic bacterial populations in Lake Constance. J. Plankton Res. 8: 795-810
- GÜDE, H. (1988): Direct and indirect influences of crustacean zooplankton on bacterioplankton of Lake Constance. Hydrobiologia 159: 63-73
- GÜDE, H. (1989): The role of grazing on bacteria in plankton successions. p. 337-364. In: SOMMER, U. (Ed.): Plankton ecology: succession in plankton communities. Springer-Verl., Berlin, Heidelberg, New York
- GÜDE, H. (1990): Bacterial net production approaching zero - a frequent phenomenon in pelagic environments? Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 34: 165-169
- GÜDE, H.; HAIBEL, B. und MÜLLER, H. (1985): Development of planktonic bacterial populations in a water column of Lake Constance (Bodensee-Obersee). Arch. Hydrobiol. 105: 59-77
- GULATI, R. D. (1983): Zooplankton and its grazing as indicators of trophic status in Dutch lakes. Env. Monit. Assessm. 3: 343-354
- GULATI, R. D. (1984): The zooplankton and its grazing as measures of trophy in the Loosdrecht Lakes. Verh. Internat. Verein. Limnol. 22: 863-867
- GULATI, R. D. (1990): Structural and grazing responses of zooplankton community to biomanipulation of some Dutch water bodies. Hydrobiologia 200/201: 99-118
- GUY, M.; TAYLOR, W. D. und 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. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 51: 1330-1337
- HAAS, L. W. (1982): Improved epifluorescence microscopy for observing planktonic microorganisms. Annl. Inst. océanogr. Paris 58: 261-266
- HAGSTRÖM, Å.; AZAM, F.; ANDERSSON, A.; WIKNER, J. und RASSOULZADEGAN, F. (1988): Microbial loop in an oligotrophic pelagic marine ecosystem: possible roles of cyanobacteria and nanoflagellates in the organic fluxes. Mar. Ecol. Prog. Ser. 49: 171-178
- HALBFASS, W. (1896): Der Arendsee in der Altmark. Petermans Mitt. aus J. Perthes geograph. Anstalt. 42: 173-187
- HALBFASS, W. (1932): Grundzüge einer vergleichenden Seenkunde. Gebr. Bornträger, Berlin.
- HALL, D. J.; THRELKELD, S. T.; BURNS, C. W. und CROWLEY, P. H. (1976): The size-efficiency hypothesis and the size structure of zooplankton communities. Annu. Rev. Ecol. Syst. 7: 177-208
- HAMRIN, S. F. (1983): The food preference of vendace (*Coregonus albula*) in south Swedish forest lakes including the predation effect on zooplankton populations. Hydrobiologia 101: 121-128

- HAMRIN, S. F. (1986): Ecology of vendace, *Coregonus albula*, with special reference to factors important to the commercial fishery. Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 22: 51-72
- HANEY, J. F. (1971): An *in situ* method for the measurement of zooplankton grazing rates. Limnol. Oceanogr. 16: 970-977
- HANEY, J. F. (1973): An *in situ* examination of the grazing activities of natural zooplankton communities. Arch. Hydrobiol. 72: 87-132
- HANEY, J. F. (1987): Field studies on zooplankton-cyanobacteria interactions. N. Z. J. mar. Freshwat. Res. 21: 467-457
- HANEY, J. F. und HALL, D. J. (1973): Sugar coated *Daphnia*: a preservation technique for cladocera. Limnol. Oceanogr. 18: 331-333
- HANSEN, B., BJØRNSSEN, P. K. und HANSEN, P. J. (1994): The size ratio between planktonic predators and their prey. Limnol. Oceanogr. 39: 395-403
- HANSEN, L.; KROG, G. F. und SØNDERGAARD, M. (1986): Decomposition of lake Phytoplankton. 1. Dynamics of short-term decomposition. Oikos 46: 37-44
- HAVENS, K. E. (1993): An experimental analysis of macrozooplankton, microzooplankton and phytoplankton interactions in a temperate eutrophic lake. Arch. Hydrobiol. 127: 9-20
- HAWKINS, P. und LAMPERT, W. (1989): The effect of *Daphnia* body size on filtering rate inhibition in the presence of a filamentous cyanobacterium. Limnol. Oceanogr. 34: 1084-1089
- HEALEY, F. P. (1978): Physiological indicators of nutrient deficiency in algae. Mitt. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. 21: 34-41
- HEALEY, F. P. (1985): Interacting effects of light and nutrient limitation on the growth rate of *Synechococcus linearis* (Cyanophyceae): J. Phycol. 21: 134-146
- HECKY, R. E.; CAMPBELL, P. und HENDZEL, L. L. (1993): The stoichiometry of carbon, nitrogen, and phosphorus in particulate matter of lakes and oceans. Limnol. Oceanogr. 38: 709-724
- HELMINEN, H.; SARVALA, J. und HIRVONEN, A. (1990): Growth and food consumption of vendace (*Coregonus albula* (L.)) in Lake Pyhäjärvi, SW Finland: a bioenergetics modeling analysis. Hydrobiologia 200/201: 511-522
- HENSCHEL, C. (1995): Die Phosphor-Sedimentation im eutrophen, geschichteten Arendsee. Diplomarbeit. Fachhochschule Magdeburg
- HESSEN, D. O. und ANDERSEN, T. (1992): The algae-grazer interface: feedback mechanisms linked to elemental ratios and nutrient cycling. Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 35: 111-120
- HICKEL, B. (1988): Unexpected disappearance of cyanophyte blooms in Plußsee (North Germany). Arch. Hydrobiol. Suppl. 80: 545-554
- HILLBRICHT-ILKOWSKA, A. (1977): Trophic relations and energy relations in pelagic plankton. Pol. ecol. Stud. 3: 3-98
- HOBBIE, J. E.; DALEY, R. J. und JASPER, S. (1977): Use of Nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. Appl. environ. Microbiol. 33: 1225-1228
- HRBÁČEK, J. (1964): Contribution to the ecology of water-bloom-forming blue green algae *Aphanizomenon flos-aque* and *Microcystis aeruginosa*. Verh. Internat. Verein. Limnol. 15: 837-846
- HUNT, G. W. und CHEIN, S. M. (1983): Seasonal distribution, composition and abundance of the planktonic Ciliata and Testacea of Cayuga Lake. Hydrobiologia 98: 257-266
- INFANTE, A. und ABELLA, S. E. B. (1985): Inhibition of *Daphnia* by *Oscillatoria* in Lake Washington. Limnol. Oceanogr. 30: 1046-1052
- JACK, J. D. und GILBERT, J. J. (1994): Effects of *Daphnia* on microzooplankton communities. J Plankton Res. 16: 1499-1512

- JACOBS, J. (1977): Coexistence of similar zooplankton species by differential adaption to reproduction and escape in an environment with fluctuating food and enemy densities. II. Field data analysis of *Daphnia*. *Oecologia* 30: 313-329
- JACOBS, J. (1978): Coexistence of similar zooplankton species by differential adaption to reproduction and escape in an environment with fluctuating food and enemy densities. III. Laboratory experiments. *Oecologia* 35: 35-54
- JENSEN, J. P.; JEPPESEN, E.; OLRİK, K. und KRISTENSEN, P. (1994): Impact of nutrients and physical factors on the shift from cyanobacterial to chlorophyte dominance in shallow Danish lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 1692-1699
- JEPPESEN, E.; SORTKJÆR, O.; SØNDERGAARD, M. und ERLANDSEN, M. (1992): Impact of a trophic cascade on heterotrophic bacterioplankton production in two shallow fish-manipulated lakes. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 37: 219-231
- JONSSON, P. R. (1986): Particle size selection, feeding rates and growth dynamics of marine planktonic oligotrichous ciliates (Ciliophora: Oligotrichina). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 33: 265-277
- JÜRGENS, K. (1992): Is there plenty of food for bacterivorous flagellates in eutrophic waters. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 37: 195-205
- JÜRGENS, K. (1994): Impact of *Daphnia* on planktonic microbial food webs - A review. *Mar. Microb. Food Webs* 8: 295-324
- JÜRGENS, K. und GÜDE, H. (1990): Incorporation and release of phosphorus by planktonic bacteria and phagotrophic flagellates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 59: 271-284
- JÜRGENS, K. und GÜDE, H. (1991): Seasonal changes in the grazing impact of phagotrophic flagellates on bacteria in Lake Constance. *Mar. Microb. Food Webs* 5: 27-37
- JÜRGENS, K. und STOLPE, G. (1995): Seasonal dynamics of crustacean zooplankton, heterotrophic nanoflagellates and bacteria in a shallow, eutrophic lake. *Freshwater Biol.* 33: 27-38
- KANDEL, A.; CHRISTOFFERSEN, K. und NYBROE, O. (1993): Filtration rates of *Daphnia cucullata* on *Alcatenes eutrophus* JMP134 estimated by a fluorescent antibody method. *FEMS Microbiology Ecology* 12: 1-8
- KANKAALA, P. (1988): The relative importance of algae and bacteria as food for *Daphnia longispina* (Cladocera) in a polyhumic lake. *Freshwater Biol.* 19: 285-296
- KANKAALA, P.; VASAMA, A.; ESKONEN, K. und HYYTINEN, L. (1990): Zooplankton of Lake Ala-Kitka (NE-Finland) in relation to phytoplankton and predation by vendace (*Coregonus albula*). *Aqua Fennica* 20: 81-94
- KARABIN, A. (1985a): Pelagic zooplankton (rotatoria + crustacea) variation in the process of lake eutrophication. I. Structural and quantitative features. *Ekol. pol.* 33: 567-616
- KARABIN, A. (1985b): Pelagic zooplankton (rotatoria + crustacea) variation in the process of lake eutrophication. II. Modifying effect of biotic agents. *Ekol. pol.* 33: 617-644
- KASPRZAK, P.; KRIENITZ, L. und KOSCHEL, R. (1993): Biomanipulation: a limnological in-lake ecotechnology of eutrophication management. *Mem. Ist. ital. Idrobiol.* 52: 151-169
- KASPRZAK, P. und SCHWABE, W. (1987): Some observations on the diurnal vertical migration of crustacean zooplankton in a stratified oligotrophic clear water lake (Lake Stechlin, GDR). *Limnologica* 18: 297-311
- KERR, S. R. (1974): Theorie of size distributions in ecological communities. *J. Fish. Res. Board Can.* 31: 1859-1862
- KLAPPER, H. (1961): Zur Problematik der biologischen Wasseranalyse. Dissertation. Karl-Marx-Universität Leipzig
- KLAPPER, H. (1975): Limnologische Erkenntnisse und ihre Anwendung in der wasserwirtschaftlichen Praxis. *Limnologica* 9: 427-441
- KLAPPER, H. (1976): Oligotrophierung eines tiefen, geschichteten Sees in einem Erholungsgebiet durch Ableitung des Tiefenwassers. *Limnologica* 10: 587-593

- KLAPPER, H. (1984): Erhaltung und Wiederherstellung der Wassergüte. p. 98-127. In Stand- und Fließgewässern. In GRAF, D. (Ed.): Ökonomie und Ökologie der Naturnutzung - Ausgewählte Probleme. Fischer-Verl., Jena
- KNISELY, K. und GELLER, W. (1986): Selective feeding of four zooplankton species on natural lake phytoplankton. *Oecologia* 69: 86-94
- KOROLEFF, F. (1976): Determinations of nutrients. p. 117-181. In: GRASSHOFF, K. (Ed.): Methods of seawater analysis. Verlag-Chemie, Weinheim
- KOSCHEL, R.; PROFT, G. und RAIDT, H. (1987): Autochthone Kalkfällung in Hartwasserseen der Mecklenburger Seenplatte. *Limnologica* 18: 317-338
- KÖTHE, A. und BENNDORF, J. (1994): Top-down impact of *Daphnia galeata* on pelagic heterotrophic flagellates in a whole-lake biomanipulation experiment. *Mar. Microb. Food Webs* 8: 325-335
- KRAMBECK, H.-J.; ALBRECHT, D.; HICKEL, B.; HOFMANN, W. und ARZBACH, H.-H. (1994): Limnology of the Plußsee. p. 1-23. In OVERBECK, J. und CHRÓST, R. J. (Eds.): Microbial ecology of Lake Plußsee. Springer-Verl., New York
- KUOSA, H. (1991): Picoplanktonic algae in the northern Baltic Sea: seasonal dynamics and flagellate grazing. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 73: 269-276
- LAMPERT, W. (1987): Laboratory studies on zooplankton-cyanobacteria interactions. *N. Z. J. mar. Freshwat. Res.* 21: 483-490
- LAMPERT, W. (1988a): The relationship between zooplankton biomass and grazing: A review. *Limnologica* 19: 11-20
- LAMPERT, W. (1988b): The relative importance of food limitation and predation in the seasonal cycle of two *Daphnia* species. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23: 713-718
- LAMPERT, W. (1992): Überleben trotz Räubern: *Daphnia magna* kontrolliert die Größe bei der ersten Reproduktion. Zusammenfassung der Jahrestagung der DGL, Konstanz, 1992
- LAMPERT, W. (1994): Phenotypic plasticity of the filter screens in *Daphnia*: Adaption to a low-food environment. *Limnol. Oceanogr.* 39: 997-1006
- LAMPERT, W. und MUCK, P. (1985): Multiple aspects of food limitation in zooplankton communities: the *Daphnia - Eudiaptomus* example. *Arch. Hydrobiol. Beih.* 21: 311-322
- LAMPERT, W. und TAYLOR, B. E. (1985): Zooplankton grazing in a eutrophic lake: Implications of diel vertical migration. *Ecology* 66: 68-82
- LANDRY, M. R. und HASSETT, R. P. (1982): Estimating the grazing impact of marine micro-zooplankton. *Mar. Biol.* 67: 283-288
- LANG, B. und LANG, C. (1986): Coregonid fish: key predators in a eutrophic lake? *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 22: 363-372
- LARSSON, P. (1978): The life cycle dynamics and production of zooplankton in Øvre Heimdalsvatn. *Holarctic Ecology* 1: 162-218
- LAYBOURN-PARRY, J. (1994): Seasonal successions of protozooplankton in freshwater ecosystems of different latitudes. *Mar. Microb. Food Webs* 8: 145-162
- LAYBOURN-PARRY, J.; OLVER, J.; ROGERSON, A. und DUVERGÉ, P. L. (1990): The temporal and spatial patterns of protozooplankton abundance in a eutrophic temperate lake. *Hydrobiologia* 203: 99-110
- LEAKEY, R. J. G.; BURKILL, P. H. und SLEIGH, M. A. (1994): A comparison of fixatives for the estimation of abundance and biovolume of marine planktonic ciliate populations. *J. Plankton Res.* 16: 375-389
- LEHMAN, J. T. und SANDGREN, C. D. (1982): Phosphorus dynamics of the procaryotic nannoplankton in a Michigan Lake. *Limnol. Oceanogr.* 27: 828-838
- LINDNER, G.; BECKER, M.; ECKMANN, R.; FRENZEL, P.; KLEINER, J.; PETERMANN-SEYBOLDT, D.; PFEIFFER, W.; WAHL, U. und RECKNAGEL, E. (1990): Biological transfer and sedimentation of Chernobyl radionuclides in Lake Constance. p. 265-287. In TILZER, M. M. und SERRUYA, C. (Eds.): Large lakes-ecological structure and function. Springer-Verl., Berlin, Heidelberg

- LOGAN, B. E. (1993): Theoretical analysis of size distributions determined with screens and filters. *Limnol. Oceanogr.* 38: 372-381
- MATHES, J. (1995): Biomasse und Zusammensetzung der Protozoen als Planktonkomponente in norddeutschen Binnengewässern unterschiedlicher Wasserbeschaffenheit. Dissertation. Freie Universität Berlin
- MATHES, J. und ARNDT, H. (1994): Biomass and composition of protozooplankton in relation to lake trophy in north German lakes. *Mar. Microb. Food Webs* 8: 357-375
- MAZUMDER, A. (1994): Phosphorus-chlorophyll relationship under contrasting herbivory and thermal stratification: predictions and patterns. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 390-400
- McCAULEY, E. und BRIAND, F. (1979): Zooplankton grazing and phytoplankton species richness: Field test of the predation hypothesis. *Limnol. Oceanogr.* 24: 243-252
- McCAULEY, E. und KALFF, J. (1981): Empirical relationships between phytoplankton and zooplankton biomass in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 458-463
- McMAHON, J. W. und RIGLER, F. H. (1965): Feeding rate of *Daphnia magna* Straus in different food labeled with radioactive phosphorus. *Limnol. Oceanogr.* 10: 105-113
- McMANUS, G. B. und FUHRMAN, J. A. (1988a): Control of marine bacterioplankton populations: Measurement and significance of grazing. *Hydrobiologia* 159: 51-62
- McMANUS, G. B. und FUHRMAN, J. A. (1988b): Clearance of bacteria-sized particles by natural populations of nanoplankton in the Chesapeake Bay outflow plume. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 42: 199-206
- McQUEEN, D. J.; FRANCE, R. und KRAFT, C. (1992): Confounded impacts of planktivorous fish on freshwater biomanipulations. *Arch. Hydrobiol.* 125: 1-24
- MEFFERT, M.-E. (1994): Relations between *Limnothrix redekei* (Cyanophyta/Cyanobacteria) and bacteria: mutual control of growth by extracellular algal products. p. 217-228. In OVERBECK, J. und CHRÓST, R. J. (Eds.): *Microbial ecology of Lake Plußsee*. Springer-Verl., New York
- MEIER, B. G. und RECK, E. (1994): Nanoflagellate and ciliate grazing on bacteria. p. 251-269. In OVERBECK, J. und CHRÓST, R. J. (Eds.): *Microbial ecology of Lake Plußsee*. Springer-Verl., New York
- MENARD, F.; DALLOT, S.; THOMAS, G. und BRACONNOT, J. C. (1994): Temporal fluctuations of two Mediterranean salp populations from 1967 to 1990. Analysis of the influence of environmental variables using a Markov chain model. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 104: 139-152
- MISCHKE, U. (1994): Influence of food quality and quantity on ingestion and growth rates of three omnivorous heterotrophic flagellates. *Mar. Microb. Food Webs* 8: 125-143
- MONTAGNES, D. J. S.; BERGES, J. A.; HARRISON, P. J. und TAYLOR, F. J. R. (1994): Estimating carbon, nitrogen, protein, and chlorophyll *a* from volume in marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 39: 1044-1060
- MUCK, P. und LAMPERT, W. (1984): An experimental study on the importance of food conditions for the relative abundance of calanoid copepods and cladocerans. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 66: 157-179
- MÜLLER, H. (1966): Die für die Kleine Maräne (*Coregonus albula* L.) geeigneten Gewässer der Deutschen Demokratischen Republik. *Dt. Fischereizeitung* 13: 362-372
- MÜLLER, H. (1989): The relative importance of different ciliate taxa in the pelagic food web of Lake Constance. *Microb. Ecol.* 18: 261-273
- MÜLLER, H. und GELLER, W. (1993): Maximum growth rates of aquatic ciliated protozoa: the dependence on body size and temperature reconsidered. *Arch. Hydrobiol.* 126: 315-327
- MÜLLER, H.; SCHÖNE, A.; PINTO-COELHO, R. M.; SCHWEIZER, A. und WEISSE, T. (1991): Seasonal succession of ciliates in Lake Constance. *Microb. Ecol.* 21: 119-138
- MÜLLER, R. (1993): Einige fischereibiologische Aspekte von Seesänerungen. *Fortschr. Fisch.wiss.* 11:43-56
- NAGATA, T. (1988): Seasonal abundance, grazing impacts on bacteria, and vertical distribution of heterotrophic microflagellates in the south basin of Lake Biwa. *Jap. J. Limnol.* 49: 167-174

- NAUWERCK, A. (1963): Die Beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken. Symb. Bot. Upsal. 17: 1-163
- NIVAL, P. und NIVAL, S. (1979): Calculations of particle separation efficiency. Limnol. Oceanogr. 24: 995-998
- NIXDORF, B. (1990): The fate of phytoplankton primary production: losses in relation to bacterial metabolism in a eutrophic shallow lake. Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 34: 61-65
- NIXDORF, B. und ARNDT, H. (1993): Seasonal changes in the plankton dynamics of a eutrophic lake including the microbial web. Int. Revue ges. Hydrobiol. 78: 403-410
- OHMAN, M. D. und SNYDER, R. A. (1991): Growth kinetics of the omnivorous oligotrich ciliate *Strombidium* sp. Limnol. Oceanogr. 36: 922-935
- OOMS-WILMS, A. L.; POSTEMA, G. und GULATI, R. D. (1993): Clearance rates of bacteria by the rotifer *Filinia longiseta* (Ehrb.) measured using three tracers. Hydrobiologia 255/256: 255-260
- OTTEN, J. und GONS, H. J. (1991a): Aerobic decomposition of settled algae in a laboratory system: The impact of resuspension on microbial activity. Verh. Internat. Verein. Limnol. 24: 734-737
- OTTEN, J. und GONS, H. J. (1991b): Detritus formation from blue-green algae. Mem. Ist. ital. Idrobiol. 48: 261-268
- OVERBECK, J. und CHRÓST, R. J. (1994): Microbial ecology of Lake Plußsee. 1. Ausg. Springer-Verl., New York
- PACE, M. L. (1984): Zooplankton community structure, but not biomass, influences the phosphorus-chlorophyll *a* relationship. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 1089-1096
- PACE, M. L. (1986): An empirical analysis of zooplankton community size structure across lake trophic gradients. Limnol. Oceanogr. 31: 45-55
- PACE, M. L. und FUNKE, E. (1991): Regulation of planktonic microbial communities by nutrients and herbivores. Ecology 72: 904-914
- PACE, M. L.; McMANUS, G. B. und FINDLAY, S. E. G. (1990): Planktonic community structure determines the fate of bacterial production in a temperate lake. Limnol. Oceanogr. 35: 795-808
- PACE, M. L. und ORCUTT Jr., J. D. (1981): The relative importance of protozoans, rotifers, and crustaceans in a freshwater zooplankton community. Limnol. Oceanogr. 26: 822-830
- PACE, M. L.; PORTER, K. G. und FEIG, Y. S. (1983): Species- and age-specific differences in bacterial resource utilization by two co-occurring cladocerans. Ecology 64: 1145-1156
- PACE, M. L. und VAQUÉ, D. (1994): The importance of *Daphnia* in determining mortality rates of protozoans and rotifers in lakes. Limnol. Oceanogr. 39: 985-996
- PAERL, H. W. (1988): Nuisance phytoplankton blooms in coastal, estuarine, and inland waters. Limnol. Oceanogr. 33: 823-847
- PATALAS, K. (1972): Crustacean plankton and the eutrophication of St. Lawrence Great Lakes. J. Fish. Res. Bd. Canada 29: 1451-1462
- PEDRÓS-ALIÓ, C. und BROCK, T. D. (1983): The impact of zooplankton feeding on the epilimnetic bacteria of a eutrophic lake. Freshwater Biol. 13: 227-239
- PETERS, R. H. (1983): Size structure of the plankton community along the trophic gradient of Lake Memphremagog. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40: 1770-1778
- PETERS, R. H. (1984): Methods for the study of feeding, grazing and assimilation by zooplankton. p. 336-412. In: DOWNING, J. A. und RIGLER, F. H. (Eds.): A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters. Blackwell, Oxford
- PETERS, F. (1994): Prediction of planktonic protistan grazing rates. Limnol. Oceanogr. 39: 195-206
- PETERSEN, R. (1991): Carbon-14 uptake by picoplankton and total phytoplankton in eight New Zealand lakes. Int. Revue ges. Hydrobiol. 76: 631-641

- PICK, F. R. und AGBETI, M. (1991): The seasonal dynamics and composition of photosynthetic picoplankton communities in temperate lakes in Ontario, Canada. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 76: 565-580
- PICK, F. R. und LEAN, D. R. S. (1987): The role of macronutrients (C, N, P) in controlling cyanobacterial dominance in temperate lakes. *N. Z. J. mar. Freshwat. Res.* 21: 425-434
- PIJANOWSKA, J. (1980): Zooplankton communities in nine Masurian lakes. *Ekol. pol.* 28: 451-465
- PINTO-COELHO, R. M. (1991): Zooplankton grazing in Lake Constance: *In situ* measurements of temporal variations, relative contributions of size-fractions and major herbivores, regulatory factors of specific filtering rates and potential impact as loss factor for phytoplankton. Dissertation. Universität Konstanz
- PLATT, T. und DENMAN, K. (1978): The structure of pelagic marine ecosystems. *Rapp. P.-v. Réunion. Cons. int. Explor. Mer* 173: 60-65
- POMEROY, L. R. und WIEBE, W. J. (1988): Energetics of microbial food webs. *Hydrobiologia* 159: 7-18
- PORTER, K. G. und FEIG, Y. S. (1980): The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.* 25: 943-948
- PORTER, K. G.; FEIG, Y. S. und VETTER, E. F. (1983): Morphology, flow-regimes, and filtering-rates of *Daphnia*, *Ceriodaphnia*, and *Bosmina* fed natural bacteria. *Oecologia* 58: 156-163
- PORTER, K. G. und McDONOUGH, R. (1984): The energetic cost of response to blue-green algal filaments by cladocerans. *Limnol. Oceanogr.* 29: 365-369
- PORTER, K. G.; PAERL, H.; HODSON, R.; PACE, M.; PRISCU, J.; RIEMANN, B.; SCAVIA, D. und STOCKNER, J. (1988): Microbial interactions in lake food webs. p. 209-227. In: CARPENTER, S. R. (Ed.): complex interactions in lake communities. Springer-Verl., New York
- POURRIOT, R. (1977): Food and feeding habits of Rotifera. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 8: 243-260
- PUTT, M. und STOECKER, D. K. (1989): An experimentally determined carbon : volume ratio for marine "oligotrichous" ciliates from estuarine and coastal waters. *Limnol. Oceanogr.* 34: 1097-1103
- RECK, E. (1987): Zur Ökologie der pelagischen Ciliaten des Plußsees. Dissertation. Universität Kiel
- REDFIELD, A. C. (1958): The biological control of chemical factors in the environment. *Am. Sci.* 46: 205-222
- REYNOLDS, C. S. (1984): The ecology of freshwater phytoplankton. 1. Ausg. Cambridge University Press, Cambridge
- REYNOLDS, C. S. (1988): Funktional morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton. p. 388-433. In: SANDGREN, C. D. (Ed.): Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press, Cambridge
- REYNOLDS, C. S. (1994): The ecological basis for the successful biomanipulation of aquatic communities. *Arch. Hydrobiol.* 130: 1-33
- RICHMAN, S.; BRANSTRATOR, D. K. und HUBER-VILLEGAS, M. (1990): Impact of zooplankton grazing on phytoplankton along a trophic gradient. p. 592-614. In: TILZER, M. M. und SERRUYA, C (Eds.): Large lakes-ecological structure and function. Springer-Verl., Berlin, Heidelberg
- RICHTER, W. M. (1982): Zum Sauerstoffhaushalt der Gewässer der Feldberger Seenplatte an Hand ausgewählter sommerlicher Tiefenprofile seit 1924 und 1962. Teil 1: Haussee, Breiter Luzin, Lütter See, Schmalter Luzin. *Acta hydrochim. hydrobiol.* 10: 611-622
- RICKER, W. E. (1973): Linear regression in fishery research. *J. Fish. Res. Board Can.* 30: 409-434
- RIEMANN, B. (1985): Potential importance of fish predation and zooplankton grazing on natural populations of freshwater bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.* 50: 187-193
- RIEMANN, B. und BOSSELMANN, S. (1984): *Daphnia* grazing on natural populations of bacteria. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22: 795-799
- RIEMANN, B. und CHRISTOFFERSEN, K. (1993): Microbial trophodynamics in temperate lakes. *Mar. Microb. Food Webs* 7: 69-100

- RIEMANN, B. und SØNDERGAARD, M. (1986): Carbon dynamics in eutrophic, temperate lakes. 1. Ausg. Elsevier Publ., Amsterdam
- RIEMANN, B.; SØNDERGAARD, M.; PERSSON, L. und JOHANSSON, L. (1986): Carbon metabolism and community regulation in eutrophic, temperate lakes. p. 267-280. In: RIEMANN, B. und SØNDERGAARD, M. (Eds.): Carbon dynamics in eutrophic, temperate lakes. Elsevier Publ., Amsterdam
- ROBARTS, R. D.; ARTS, M. T.; EVANS, M. S. und WAISER, M. J. (1994): The coupling of heterotrophic bacterial and phytoplankton production in a hypertrophic, shallow prairie lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 2219-2226
- RODHE, W.; VOLLENWEIDER, R. A. und NAUWERCK, A. (1960): The primary production and standing crop of phytoplankton. p. 299-322. In: BUZZATI-TRAVERSO, A. A. (Ed.): Perspectives in marine biology. University of California Press, Berkeley, Los Angeles
- RODRIGUEZ, J. und MULLIN, M. M. (1986): Relation between biomass and body weight of plankton in a steady state oceanic ecosystem. *Limnol. Oceanogr.* 31: 361-370
- ROGNERUD, S. und KJELLBERG, G. (1984): Relationships between phytoplankton and zooplankton biomass in large lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22: 666-671
- RÖNICKE, H. (1986): Beitrag zur Fixation des molekularen Stickstoffs durch planktische Cyanophyceen in einem dimiktischen, schwach durchflossenen Standgewässer. Dissertation. Humboldt Universität Berlin
- RÖNICKE, H. (1992): Die Wasserbeschaffenheit des Arendsees. p. 19-26. In: MEUßLING, O. (Ed.): Der Arendsee anno 2000? Erstes See-Symposium. Presse-Druck und Verlags-GmbH, Augsburg
- RÖNICKE, H.; BEYER, M.; TITTEL, J. (1995a): Möglichkeiten zur Steuerung der Blaualgendynamik in eutrophierten stehenden Gewässern durch Maßnahmen zur Seenrestaurierung. *Limnologie aktuell.* p. 133-156. In: JAGER, D. und KOSCHEL, R. (Eds.): Verfahren zur Sanierung und Restaurierung stehender Gewässer. Fischer-Verl., Stuttgart, Jena, New York
- RÖNICKE, H.; BEYER, M.; TITTEL, J.; MÄTZOLD, D. und RUSCHAK, E. (1995b): Eutrophierung eines Magdeburger Kiesbaggersees - Möglichkeiten zur Steuerung des Nährstoffhaushaltes und der Blaualgenabundanz durch Maßnahmen zur Seenrestaurierung. *Limnologie aktuell.* p. 139-154. In: GELLER, W. und PACKROFF, G. (Eds.): Abgrabungsseen - Risiken und Chancen. Fischer-Verl., Stuttgart, Jena, New York
- ROTHHAUPT, K. O. (1992): Stimulation of phosphorus-limited phytoplankton by bacterivorous flagellates in laboratory experiments. *Limnol. Oceanogr.* 37: 750-759
- RUBLEE, P. A. und GALLEGOS, C. L. (1989): Use of fluorescently labeled algae (FLA) to estimate microzooplankton grazing. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 51: 221-227
- RUNGE, J. A. und OHMAN, M. D. (1982): Size fractionation of phytoplankton as an estimate of food available to herbivores. *Limnol. Oceanogr.* 27: 570-576
- RUTTNER-KOLISKO, A. (1977): Suggestions for biomass calculation of plankton rotifers. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 8: 71-76
- SALBRECHTER, M. und ARNDT, H. (1994): The annual cycle of protozooplankton in the alpine, mesotrophic Lake Mondsee (Austria). *Mar. Microb. Food Webs* 8: 217-234
- SANDERS, R. W. und PORTER, K. G. (1990): Bacterivorous flagellates as food resources for the freshwater crustacean zooplankton *Daphnia ambigua*. *Limnol. Oceanogr.* 35: 188-191
- SANDERS, R. W. und PORTER, K. G.; BENNETT, S. J. und DeBIASE, A. (1989): Seasonal patterns of bacterivory by flagellates, ciliates, rotifers, and cladocerans in a freshwater planktonic community. *Limnol. Oceanogr.* 34: 673-687
- SANDERS, R. W. und WICKHAM, S. A. (1993): Planktonic protozoa and metazoa: predation, food quality and population control. *Mar. Microb. Food Webs* 7: 197-223
- SARNELLE, O. (1992): Contrasting effects of *Daphnia* on ratios of nitrogen to phosphorus in a eutrophic, hard-water lake. *Limnol. Oceanogr.* 37: 1527-1542

- SARNELLE, O. (1993): Herbivore effects on phytoplankton succession in a eutrophic lake. *Ecol. Monogr.* 63: 129-149
- SCHLOTT-IDL, K. (1984): Die räumliche und zeitliche Verteilung der pelagischen Ciliaten im Lunzer Untersee 1981/82. *Arch. Hydrobiol.* 101: 279-287
- SCHMIDT-HALEWICZ, S. E. (1994): Composition and seasonal changes of the heterotrophic plankton community in a small oligotrophic reservoir. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 40: 197-207
- SCHOENBERG, S. A. und CARLSON, R. E. (1984): Direct and indirect effects of zooplankton grazing on phytoplankton in a hypereutrophic lake. *Oikos* 42: 291-302
- SCHULTZ, H. (1992): Bestandsgröße, Wachstum und Zooplanktonkonsum der Kleinen Maräne (*Coregonus albula*) und anderer Fischarten im Arendsee. *Limnologica* 22: 355-373
- SCHWEIZER, A. (1993): Die Ökologie des autotrophen Picoplanktons im Bodensee. Dissertation. Universität Konstanz
- SEGEBARTH, B.; MATHES, J.; DOLGNER, W.; WEBER, J. und PETZOLD, R. (1992): Die Seen in Mecklenburg-Vorpommern - Ein Beitrag zur Limnologie und Bewirtschaftung. *Wasser und Boden*: 654-657
- SEIP, K. L. und REYNOLDS, C. S. (1995): Phytoplankton functional attributes along trophic gradient and season. *Limnol. Oceanogr.* 40: 589-597
- SEITZ, A. (1980): The coexistence of three species of *Daphnia* in the Klostersee. I. Field studies on the dynamics of reproduction. *Oecologia*: 117-130
- SHELDON, R. W.; PRAKASH, A. und SUTCLIFFE, W. H., Jr. (1972): The size distribution of particles in the ocean. *Limnol. Oceanogr.* 17: 327-340
- SHELDON, R. W.; SUTCLIFFE, W. H. und PARANJAPPE, M. A. (1977): Structure of pelagic food chain and relationship between plankton and fish production. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 34: 2344-2353
- SHERR, E. B.; CARON, D. A. und SHERR, B. F. (1993): Staining of heterotrophic protists for visualization via epifluorescence microscopy. p. 213-227. In: KEMP, P. F. (Ed.): *Handbook of methods in aquatic microbial ecology*. Lewis Publ., Boca Raton
- SHERR, E. B. und SHERR, B. F. (1992): Trophic roles of pelagic protists: phagotrophic flagellates as herbivores. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 37: 165-172
- SHERR, B. F.; SHERR, E. B. und BERMAN, T. (1982): Decomposition of organic detritus: A selective role for microflagellate Protozoa. *Limnol. Oceanogr.* 27: 765-769
- SHERR, B. F.; SHERR, E. B. und FALLON, R. D. (1987): Use of monodispersed, fluorescently labeled bacteria to estimate *in situ* protozoan bacterivory. *Appl. environ. Microbiol.* 53: 958-965
- SHERR, E. B.; SHERR, B. F. und McDANIEL (1991): Clearance rates of <6 µm fluorescently labeled algae (FLA) by estuarine protozoa: potential grazing impact of flagellates and ciliates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 69: 81-92
- SHERR, E. B.; SHERR, B. F. und PAFFENHÖFER, G. A. (1986): Phagotrophic protozoa as food for metazoans: A missing trophic link in marine pelagic food webs? *Mar. Microb. Food Webs* 1: 61-80
- SHERR, B. F.; SHERR, E. B. und PEDRÓS-ALIÓ, C. (1989): Simultaneous measurement of bacterioplankton production and protozoan bacterivory in estuarine water. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 54: 209-219
- SIEBURTH, J. McN.; SMETACEK, V. und LENZ, J. (1978): Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnol. Oceanogr.* 23: 1256-1263
- SIME-NGANDO, T.; HARTMANN, H. J. und GROLIERE, C. A. (1990): Rapid quantification of planctonic ciliates: Comparison of improved live counting with other methods. *Appl. environ. Microbiol.* 56: 2234-2242
- SIME-NGANDO, T. und GROLIERE, C. A. (1991): Effects quantitatifs des fixateurs sur la conservation des ciliés planctoniques d'eau douce. *Arch. Protistenkd.* 140: 109-120

- ŠIMEK, K.; BOBKOVÁ, J.; MACEK, M. und NEDOMA, J. (1995): Ciliate grazing on picoplankton in a eutrophic reservoir during the summer phytoplankton maximum: A study at the species and community level. *Limnol. Oceanogr.* 40: 1077-1090
- ŠIMEK, K.; MACEK, M.; SEDĀ, J. und VYHNÁLEK, V. (1990): Possible food chain relationships between bacterioplankton, protozoans, and cladocerans in a reservoir. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 75: 583-596
- ŠIMEK, K. und STRÁŠKRABOVÁ, V. (1992): Bacterioplankton production and protozoan bacterivory in a mesotrophic reservoir. *J. Plankton Res.* 14: 773-787
- SIMON, M. (1985): Specific uptake rates of amino acids by attached and free-living bacteria in a mesotrophic lake. *Appl. Environ. Microbiol.* 49: 1254-1259
- SIMON, M.; CHO, B. C. und AZAM, F. (1992). Significance of bacterial biomass in lakes and the ocean: comparison to phytoplankton biomass and biogeochemical implications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 86: 103-110
- SIMON, M. und TILZER, M. M. (1987): Bacterial responses to seasonal changes in primary production and phytoplankton biomass in Lake Constance. *J. Plankton Res.* 9: 535-552
- SMETACEK, V. (1981): The annual cycle of protozooplankton in the Kiel Bight. *Mar. Biol.* 63: 1-11
- ŠOLIĆ M. und KRSTULOVIĆ N. (1994): Role of predation in controlling bacterial and heterotrophic nanoflagellate standing stocks in the coastal Adriatic Sea: seasonal patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 114: 219-235
- SOMMARUGA, R. und PSENNER, R. (1995): Trophic implications within the microbial food web in Piburger See (Austria): *Arch. Hydrobiol.* 132: 257-278
- SOMMER, U. (1981): The role of *r*- und *k*-selektion in the succession of phytoplankton in Lake Constance. *Acta Oecol.* 2: 327-342
- SOMMER, U.; GLIWICZ, Z. M.; LAMPERT, W. und DUNCAN, A. (1986): The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Arch. Hydrobiol.* 106: 433-471
- SØNDERGAARD, M. (1990): Picophytoplankton in Danish lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 609-612
- SØNDERGAARD, M. (1991): Phototrophic picoplankton in temperate lakes: seasonal abundance and importance along a trophic gradient. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 76: 505-522
- SPRULES, W. G. (1988): Effects of trophic interactions on the shape of pelagic size spectra. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23: 234-240
- SPRULES, W. G.; BRANDT, S. B.; STEWART, D. J.; MUNAWAR, M.; JIN, E. H. und LOVE, J. (1991): Biomass size spectrum of the Lake Michigan pelagic food web. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 105-115
- SPRULES, W. G.; CASSELMAN, J. M. und SHUTER, B. J. (1983): Size distribution of pelagic particles in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 1761-1769
- SPRULES, W. G. und MUNAWAR, M. (1986): Plankton size spectra in relation to ecosystem productivity, size and perturbation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 1789-1794.
- STADELMANN, P. (1971): Stickstoffkreislauf und Primärproduktion im mesotrophen Vierwaldstädter See (Horwer Bucht) und im eutrophen Rotsee, mit besonderer Berücksichtigung des Nitrats als limitierenden Faktor. *Schweiz. Z. Hydrol.* 33: 1-65
- STEFFENS, W. (1995): Yield and stocking of vendace (*Coregonus albula*) in northeast Germany. *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 46: 405-412
- STEINBERG, C. E. W. und GELLER, W. (1993): Biodiversity and interactions within pelagic nutrient cycling and productivity. p. 43-64. In: SCHULZE, E.-D. und MOONEY, H. A. (Eds.): *Biodiversity and ecosystem function*. Springer-Verl., New York
- STERNER, R. W.; CHRZANOWSKI, T. H.; ELSER, J. J. und GEORGE, N. B. (1995): Sources of nitrogen and phosphorus supporting the growth of bacterio- and phytoplankton in an oligotrophic Canadian shield lake. *Limnol. Oceanogr.* 40: 242-249
- STOCKNER, J. G. (1988): Phototrophic picoplankton: An overview from marine and freshwater ecosystems. *Limnol. Oceanogr.* 33: 765-775

- STOCKNER, J. G. (1991): Autotrophic picoplankton in freshwater ecosystems: the view from the summit. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 76: 483-492
- STOCKNER, J. G. und ANTIA, N. J. (1986): Algal picoplankton from marine and freshwater ecosystems: a multidisciplinary perspective. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 2472-2503
- STOCKNER, J. G. und PORTER, K. G. (1988): Microbial food webs in freshwater planktonic ecosystems. p. 69-84 In: CARPENTER, S. R. (Ed.): *Complex interactions in lake communities*. Springer-Verl., New York
- STOCKNER, J. G. und SHORTREED, K. S. (1988): Response of *Anabaena* and *Synechococcus* to manipulation of nitrogen: phosphorus ratios in a lake fertilization experiment. *Limnol. Oceanogr.* 33: 1348-1361
- STOCKNER, J. G. und SHORTREED, K. S. (1989): Algal picoplankton production and contribution to food-webs in oligotrophic British Columbia lakes. *Hydrobiologia* 173: 151-166
- STOECKER, D. K. und McDOWELL CAPUZZO, J. (1990): Predation on protozoa: its importance to zooplankton. *J. Plankton Res.* 12: 891-908
- STRAILE, D. (1994): Die saisonale Entwicklung des Kohlenstoffkreislaufes im pelagischen Nahrungsnetz des Bodensees. - Eine Analyse von massenbilanzierten Flußdiagrammen mit Hilfe der Netzwerktheorie. Dissertation. Universität Konstanz
- STRÁŠKRABOVÁ, V.; KOMÁRKOVÁ, J.; MACEK, M.; SEDÁ, J.; ŠIMEK, K.; VRBA, J. und VYHNÁ LEK, V. (1994): Microbial - algal - crustacean interactions in a reservoir under different fishstock. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 40: 209-221
- STRAYER, D. (1988): On the limits to secondary production. *Limnol. Oceanogr.* 33: 1217-1220
- SUTTLE, C. A., COCHLAN, W. P. und STOCKNER, J. G. (1991): Size-dependent ammonium and phosphate uptake, and N:P supply ratios in an oligotrophic lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 1226-1234
- THORMEIER, H.-D. (1992): Der Arendsee. Ein spektakuläres Ergebnis normaler geologischer, geochemischer und geomechanischer Prozesse. Neuere Untersuchungsergebnisse über den Salzstock Arendsee von 1984-1986. p. 11-14. In: MEUßLING, O. (Ed.): *Der Arendsee anno 2000? Erstes See-Symposium*. Presse-Druck und Verlags-GmbH, Augsburg
- TRANVIK, L.; PORTER, K. G. und SIEBURTH, J. McN (1989): Occurrence of bacterivory in *Cryptomonas*, a common freshwater phytoplankter. *Oecologia* 78: 473-476
- TZARAS, A. und PICK, F. R. (1994): The relationship between bacterial and heterotrophic flagellate abundance in oligotrophic to mesotrophic temperate lakes. *Mar. Microb. Food Webs* 8: 347-355
- UEHLINGER, U. und BLOESCH, J. (1987): The influence of crustacean zooplankton on the size structure of algal biomass and suspended and settling seston (biomanipulation in limnocorrals II). *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 72: 473-486
- VADSTEIN, O.; OLSEN, Y. und REINERTSEN, H. (1993): The role of planktonic bacteria in phosphorus cycling in lakes-Sink and link. *Limnol. Oceanogr.* 38: 1539-1544
- VERITY, P. G.; ROBERTSON, C. Y.; TRONZO, C. R.; ANDREWS, M. G.; NELSON, J. R. und SIERACKI, M. E. (1992): Relationships between cell volume and the carbon and nitrogen content of marine photosynthetic nanoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 37: 1434-1446
- VILJANEN, M. (1983): Food and food selection of cisco (*Coregonus albula* L.) in a dysoligotrophic lake. *Hydrobiologia* 101: 129-138
- VINER, A. B. (1989): Buoyancy and vertical distribution of *Anabaena spiroides* in Lake Okaro (New Zealand). *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 32: 221-238
- VÖRÖS, L.; GULYÁS, P. und NÉMET, J. (1991): Occurrence, dynamics and production of picoplankton in Hungarian shallow lakes. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 76: 617-629
- WATERBURY, J. B.; WATSON, S. W.; VALOIS, F. W. und FRANKS, D. G. (1986): Biological and ecological characterization of the marine unicellular cyanobacterium *Synechococcus*. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.* 214: 71-120

- WATSON, S. und McCaULEY, E. (1988): Contrasting patterns of net- and nanoplankton production and biomass among lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 915-920
- WATSON, S.; McCAULEY, E. und DOWNING, J. A. (1992): Sigmoid relationships between phosphorus, algal biomass, and algal community structure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 2605-2610
- WEBSTER, K. E. und PETERS, R. H. (1978): Some size-dependent inhibitions of larger cladoceran filterers in filamentous suspensions. *Limnol. Oceanogr.* 23: 1238-1245
- WEHR, J. D. (1989): Experimental tests of nutrient limitation in freshwater picoplankton. *Appl. Environ. Microbiol.* 55: 1605-1611
- WEHR, J. D. (1991): Nutrient and grazer-mediated effects on picoplankton and size structure in phytoplankton communities. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 76: 643-656
- WEHR, J. D. (1993): Effects of experimental manipulations of light and phosphorus supply on competition among picoplankton and nanoplankton in an oligotrophic lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 936-945
- WEISSE, T. (1988): Dynamics of autotrophic picoplankton in Lake Constance. *J. Plankton Res.* 10: 1179-1188
- WEISSE, T. (1990): Trophic interactions among heterotrophic microplankton, nanoplankton, and bacteria in Lake Constance. *Hydrobiologia* 191: 111-122
- WEISSE, T. (1991a): The microbial food web and its sensitivity to eutrophication and contaminant enrichment: a cross system overview. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 76: 327-337
- WEISSE, T. (1991b): The annual cycle of heterotrophic freshwater nanoflagellates: Role of bottom-up versus top-down control. *J. Plankton Res.* 13: 167-185
- WEISSE, T. (1993): Dynamics of autotrophic picoplankton in marine and freshwater ecosystems. *Adv. Microb. Ecol.* 13: 327-370
- WEISSE, T. (1994): Die Wachstumsdynamik und produktionsbiologische Bedeutung des Pico- und Nanoplanktons. p. 187-219. *Arbeitsbericht des SFB 248: Stoffhaushalt des Bodensees. 1992 - 1994.* Limnologisches Institut der Universität Konstanz, Konstanz
- WEISSE, T. und MÜLLER, H. (1990): Significance of heterotrophic nanoflagellates and ciliates in large lakes: Evidence from Lake Constance. p. 540-555. In TILZER, M. M. und SERRUYA, C. (Eds.): *Large lakes-ecological structure and function.* Springer-Verl., Berlin, Heidelberg
- WEISSE, T.; MÜLLER, H.; PINTO-COELHO, R. M.; SCHWEIZER, A.; SPRINGMANN, D. und BALDRINGER, G. (1990): Response of the microbial loop to the phytoplankton spring bloom in a large prealpine lake. *Limnol. Oceanogr.* 35: 781-794
- WEISSE, T. und SCHEFFEL-MÖSER, U. (1991): Uncoupling the microbial loop: growth and grazing loss rates of bacteria and heterotrophic nanoflagellates in the North Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 71: 195-205
- WEISSE, T. und SCHWEIZER, A. (1991): Seasonal and interannual variation of autotrophic picoplankton in a large prealpine lake (Lake Constance). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 821-825
- WEISSE, T. und STOCKNER, J. G. (1993): Eutrophication: the role of microbial food webs. *Mem. Ist. ital. Idrobiol.* 52: 133-150
- WELSCHMEYER, N. A. (1994): Fluorometric analysis of chlorophyll *a* in the presence of chlorophyll *b* and pheopigments. *Limnol. Oceanogr.* 39: 1985-1992
- WEN, Y. H. (1995): Hydrographic variations in size structure of plankton biomass in a Changjiang floodplain lake. *Arch. Hydrobiol.* 132: 427-435
- WIACKOWSKI, K.; BRETT, M. T. und GOLDMAN, C. R. (1994): Differential effects of zooplankton species on ciliate community structure. *Limnol. Oceanogr.* 39: 486-492
- WICKHAM, S. (1995): Trophic relations between cyclopoid copepods and ciliated protists: Complex interactions link the microbial and classic food webs. *Limnol. Oceanogr.* 40: 1173-1181
- WIKNER, J.; RASSOULZADEGAN, F. und HAGSTRÖM, Å. (1990): Periodic bacterivore activity balances bacterial growth in the marine environment. *Limnol. Oceanogr.* 35: 313-324

- WILHELMY, H. und SCHARF, B. (1995): Makrozoobenthos des Arendsees incl. Ostracoda. Zusammenfassung der Jahrestagung der DGL, Berlin, 1995
- WILHELMY, H. und SCHARF, B.: Makrozoobenthos des Arendsees, Sachsen-Anhalt. Braunsch. naturkd. Schr. 5: 85-90
- WINKLER, L. W. (1888): Die Bestimmung des im Wasser gelösten Sauerstoffes. Ber. dt. Chem. Ges. 21: 2843-2855
- WITEK, Z. und KRAJEWSKA-SOLTYS, A. (1989): Some examples of the epipelagic plankton size structure in high latitude oceans. J. Plankton Res. 11: 1143-1155
- WÖLFL, S. (1995): Untersuchungen zur Zooplanktonstruktur einschließlich der mikrobiellen Gruppen unter besonderer Berücksichtigung der mixotrophen Ciliaten in zwei südchilenischen Andenfußseen. Dissertation. Universität Konstanz
- WRIGHT, R. T. und COFFIN, R. B. (1984): Measuring microzooplankton grazing on planktonic marine bacteria by its impact on bacterial production. Microb. Ecol. 10: 137-149
- WRIGHT, D. und SHAPIRO, J. (1990): Refuge availability: a key to understanding the summer disappearance of *Daphnia*. Freshwater Biol. 24: 43-62
- WYLIE J. L. und CURRIE D. J. (1991): The relative importance of bacteria and algae as food sources for crustacean zooplankton. Limnol. Oceanogr. 36: 708-728
- ZACHARIAS, O. (1899): Das Plankton des Arendsees. Biolog. Centralblatt 19: 95-102
- ZÁNKAI, N. P. (1983): Ingestion rates of some *Daphnia* species in a shallow lake (Lake Balaton, Hungary). Int. Revue ges. Hydrobiol. 68: 227-237
- ZÁNKAI, N. P. und PONYI, J. E. (1976): Seasonal changes in the filtering rate of *Eudiaptomus gracilis* (G. O. SARS) in Lake Balaton. Annal. Biol. Tihany 43: 105-116
- ZÁNKAI, N. P. und PONYI, J. E. (1986): Composition, density and feeding of crustacean zooplankton community in a shallow, temperate lake (Lake Balaton, Hungary). Hydrobiologia 135: 131-147
- ZIMMERMANN, H. (1994): Untersuchungen zur Bedeutung der Ciliaten im mikrobiellen Nahrungsnetz des Belauer Sees. Dissertation. Universität Hamburg
- ZOHARY, T. (1985): Hyperscums of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* in a hypertrophic lake (Hartbeespoort Dam, South Africa). J. Plankton Res. 7: 399-409
- ZOHARY, T. und BREEN, C. M. (1989): Environmental factors favouring the formation of *Microcystis aeruginosa* hyperscums in a hypertrophic lake. Hydrobiologia 178: 179-192

Eidesstattliche Erklärung

Hiermit erkläre ich, daß ich keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt und den benutzten Werken wörtlich oder inhaltlich entnommene Stellen als solche gekennzeichnet habe.

Jörg Tittel

Lebenslauf

Name: Jörg Tittel
Geburtsdatum: 03. 06. 1964
Geburtsort: Magdeburg
Adresse: Turmschanzenstr. 13
39114 Magdeburg

1971 - 1979 Besuch der Polytechnischen Oberschule in Magdeburg
1979 - 1983 Besuch der Erweiterten Oberschule in Magdeburg, Abschluß Abitur
1983 - 1987 Wehrdienst
1987 - 1992 Studium an der Universität Rostock, Fachrichtung Biologie
seit 1992 Doktorand am Institut für Gewässerforschung Magdeburg

Jörg Tittel

Sektion Gewässerforschung
UFZ-Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle GmbH
Am Biederitzer Busch 12
D-39114 Magdeburg
Telefon 0391/8507-450
Telefax 0391/8507-500