

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

Meinhard SIMON

1. Einleitung

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

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

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

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

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

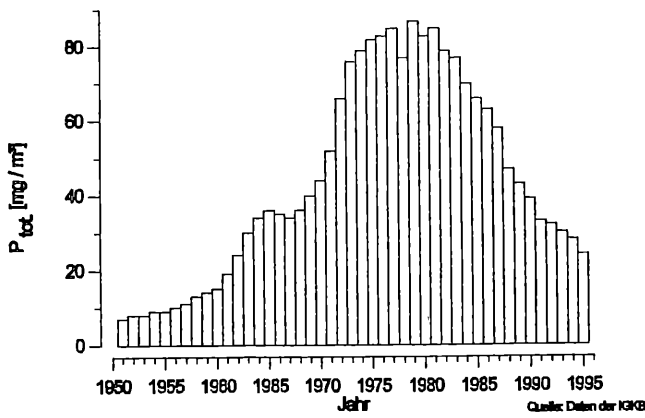


Abbildung 1

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

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

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

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

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

2. Reaktion des Phytoplanktons auf die Eutrophierung

Betrachtet man zunächst die Jahresmittelwerte der Phytoplanktonbiomasse, so zeigt sich von 1961/62 bis 1967 eine Verdopplung von 8 auf 16 g Frischgewicht (FG)/m² (Abb. 3). Dieser Wert blieb bis 1975 stabil, stieg jedoch im folgenden Jahr sprunghaft auf 25 g FG/m² an und verweilte auf diesem hohen Niveau bis 1981, bevor er wieder anfang abzunehmen. Der starke Anstieg der Biomasse ab 1976 ist vor allem durch die sich seit diesem Zeitpunkt sehr prägnant ausbildende Sommerblüte bedingt, deren Biomasse von 1975 bis 1978 etwa gleich hoch wie die der Frühjahrsblüte war und von 1979 bis 1981 sogar höher mit Maxima von mehr als 100 g FG/m² (IGKB 1989). Zusätzlich zu der steigenden P-Konzentration als steuernder Faktor der Langzeitentwicklung des Phytoplanktons haben jedoch auch wetterbedingte Einflüsse zu den erheblichen interannuellen Fluktuationen bei der saisonalen Entwicklung beitragen.

Auf dem Familienniveau der Phytoplanktonartengemeinschaft zeigten sich während der Eutrophierungsphase insgesamt nur wenig Verschiebungen (Abb. 3), allerdings gab es einige wesentliche Artverschiebungen und Änderungen im saisonalen Auftreten einzelner Arten. Diatomeen und Cryptophyceen (*Cryptomonas* spp., *Rhodomonas* spp.) waren stets und sind auch heute noch die dominierenden Familien. Fädige Cyanobakterien traten in merkbaren Mengen erst Ende der 60er Jahre bei mehr als 40 mg P_{tot} /m³ auf (*Anabaena planktonica*, *Anabaena flos-aquae*). Ihr Vorkommen blieb im

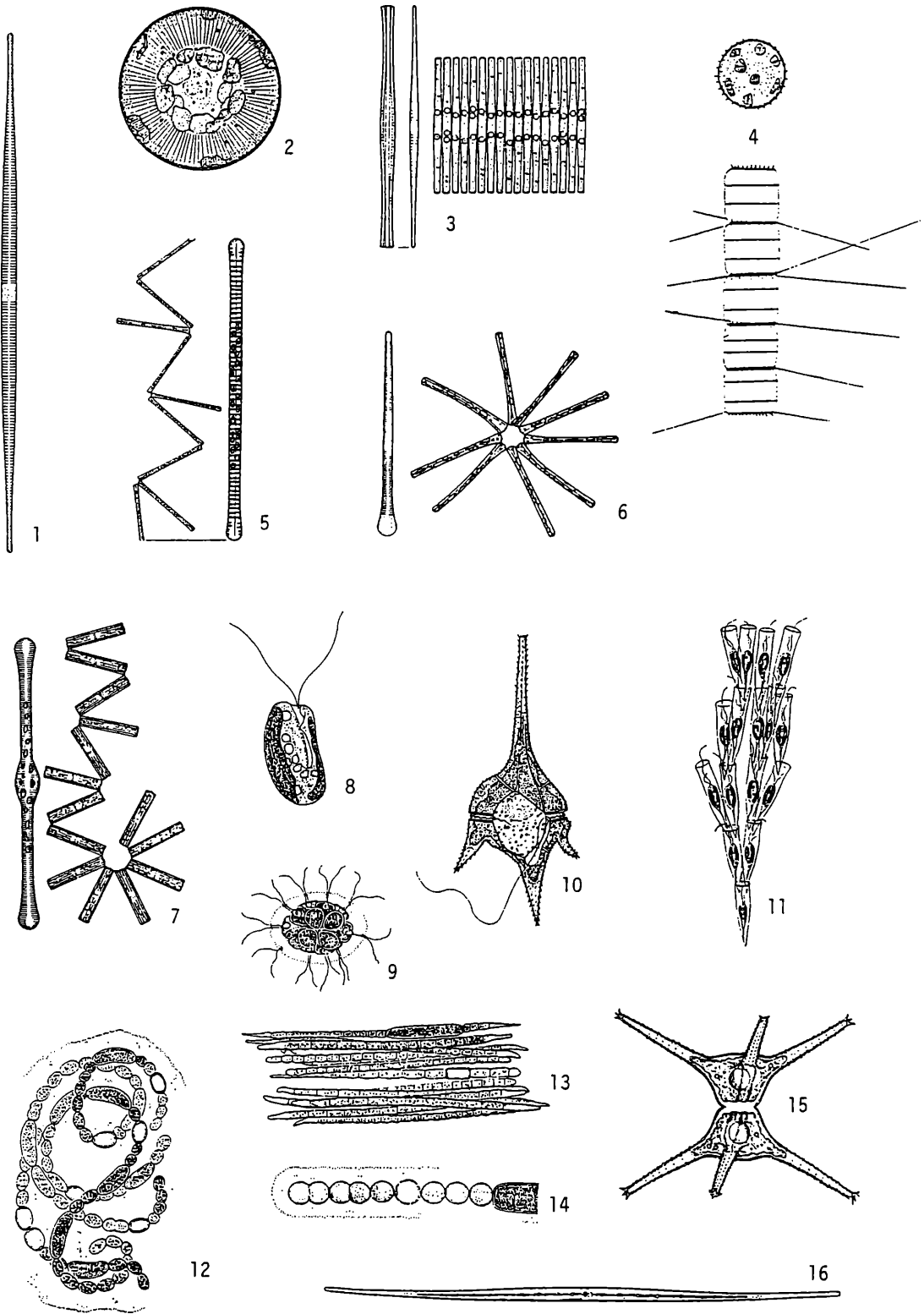


Abbildung 2

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

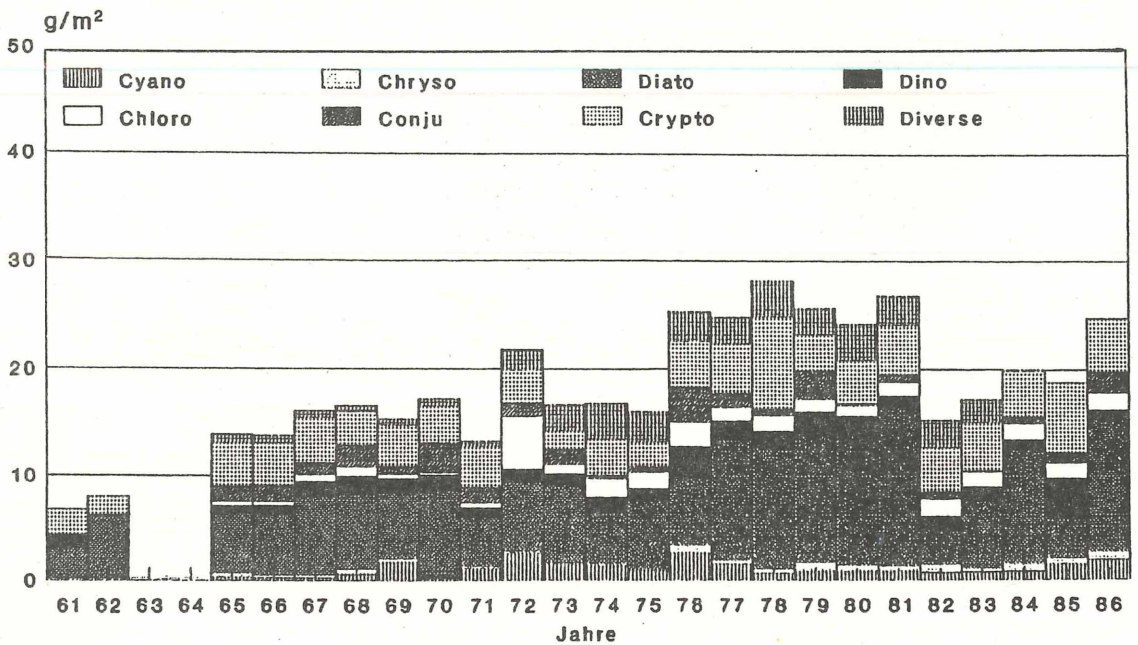


Abbildung 3

Jahresmittelwerte der Gesamtbiomasse und der wichtigsten Familien des Phytoplanktons (g Frischgewicht/m²) an der tiefsten Stelle des Bodensee-Obersees (254 m). Cyano: Cyanobakterien; Chryso: Chrysophyceen; Diato: Diatomeen; Dino: Dinophyceen; Chloro: Chlorophyceen; Conju: Conjugatophyceen; Crypto: Cryptophyceen. (modifiziert nach IGKB 1989).

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

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

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

3. Reaktion des Phytoplanktons auf die Re-Oligotrophierung

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

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

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

Aufgrund dieser zunehmenden P-Limitierung nahm zunächst das Biomassemaximum der Phytoplanktonsommerblüte deutlich ab. 1979-82 wurden noch etwa 250 mg C/m³ verzeichnet, 1986/87 dagegen nur noch etwa 150 mg C/m³ (Abb. 5). Von diesem Zeitpunkt an bis 1989 trat das jährliche Biomassemaximum auch wieder während der Frühjahrsblüte auf, so wie 1978 und davor. Von 1981 bis 1989 hatte die Biomasse der Sommerblüte insgesamt auf 30% des Ausgangswertes abgenommen. Zwischen 1989 bis 1993 wurden jedoch überraschenderweise wieder leicht zunehmende Biomassen verzeichnet, die sogar wieder zu einer im Sommer höheren Biomasse als im Frühjahr führten (Abb. 5, MILANESI 1995). Ein Grund liegt in der geänderten Artenzusammensetzung des sommerlichen Phytoplanktons mit sehr viel höheren Anteilen von *Dinobryon* spp. (vgl. weiter unten). Die grundsätzlichen Ursachen hierfür sind bisher noch nicht identifiziert und momentan Gegenstand weiterer Analysen. Bezeichnenderweise nahm die Phytoplanktonbiomasse in anderen jahreszeitlichen Entwicklungsphasen wie der Frühjahrsblüte, dem Klarwasserstadium oder dem Herbst nicht systematisch ab, sondern zeigte nur Fluktuationen, die nicht durch die Re-Oligotro-

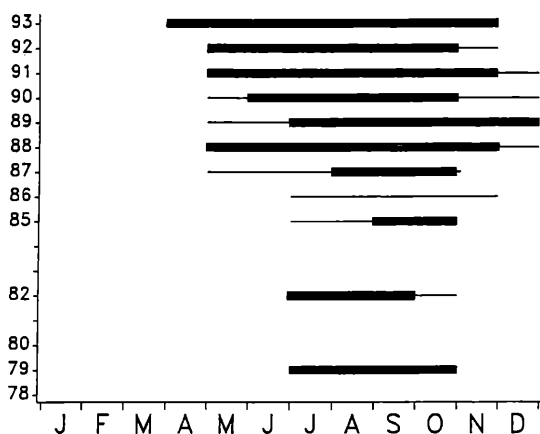


Abbildung 4

Saisonale Phasen der P-Limitierung in den obersten 8 m im Bodensee-Überlinger See von 1979 bis 1993. Dargestellt sind die Konzentrationen des gelösten ortho-Phosphats (SRP) bei moderater P-Limitierung (mg P/m³, dünner Balken) und bei strenger P-Limitierung (mg P/m³, dicker Balken). 1980 betrug die SRP-Konzentration das ganze Jahr über mehr als 10 mg P/m³. In den Jahren 1981, 1983 und 1984 lagen nicht genügend Daten für die Bestimmung der Limitierungsphasen vor.

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

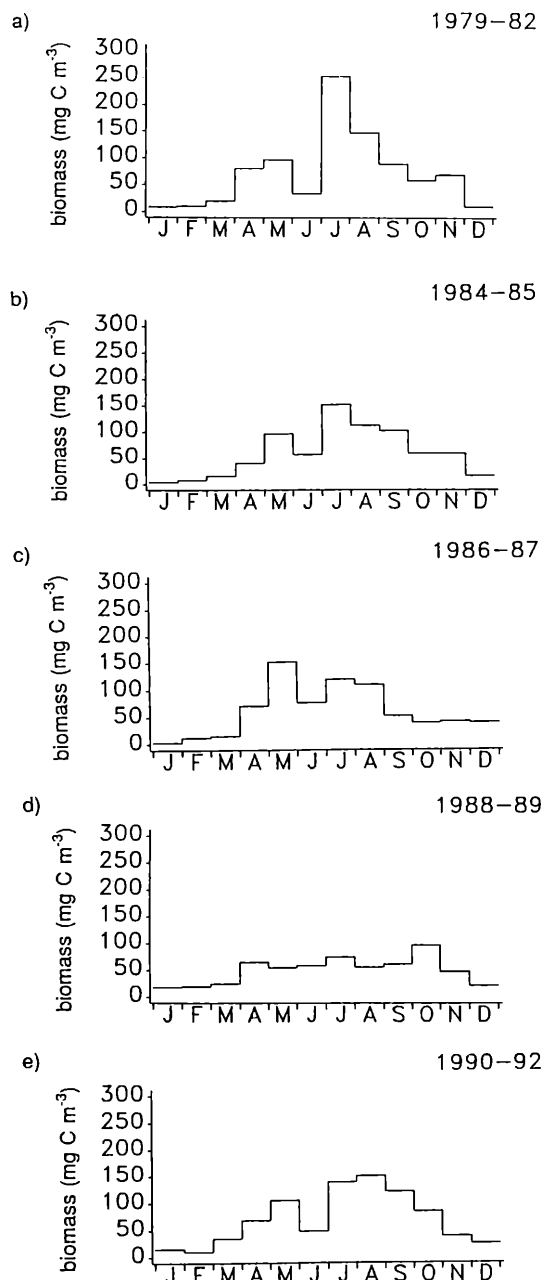


Abbildung 5

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

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

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

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

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

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

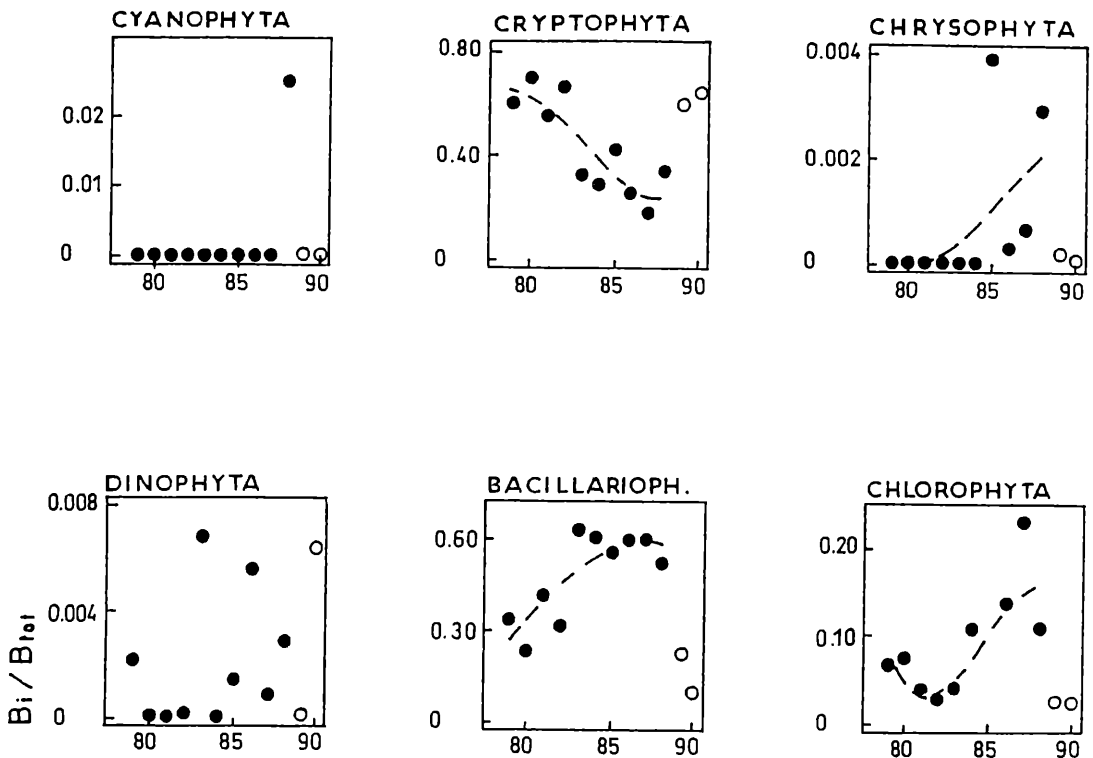


Abbildung 6

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

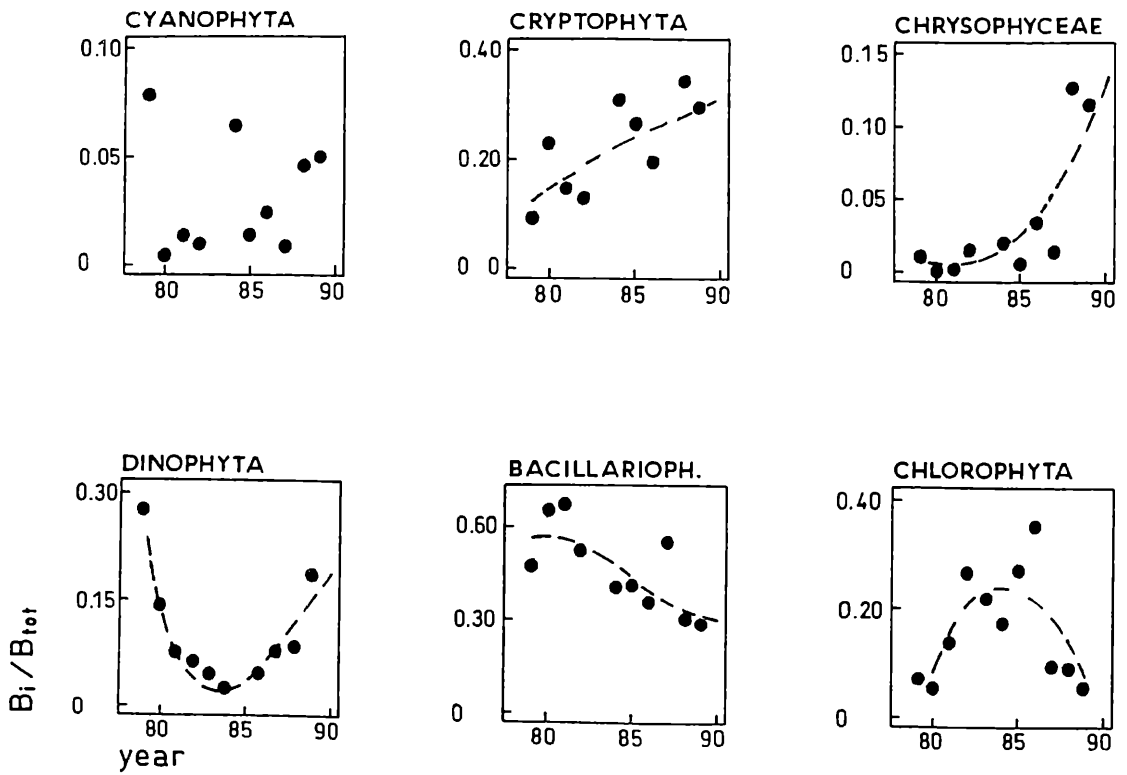


Abbildung 7

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

6. Zusammenfassung

Der Bodensee durchlief von den fünfziger Jahren bis 1979/80 eine Phase starker Eutrophierung durch massiv erhöhte Phosphor- (P) Einträge. Durch Ausbau und Erweiterung der Abwasserklärung incl. P-Fällung konnte die Eutrophierung gestoppt werden, so daß die maximalen Konzentrationen von ca. 90 mg Gesamt-P/m³ bei der Vollzirkulation 1979/80 auf etwa 20 mg P/m³ 1995 zurückgegangen sind. Die massiven Änderungen des trophischen Zustandes machten sich insbesondere in einer Erhöhung und anschließenden Reduktion der Phytoplanktonbiomasse bemerkbar, die insbesondere die Sommerphase betraf, die Zeit der stärksten P-Limitierung. Im Frühjahr zeigte sich dagegen keine Abnahme der Biomasse, sondern im wesentlichen lediglich eine Verschiebung in der Zusammensetzung der Phytoplanktongemeinschaft zwischen Cryptophyceen und Diatomeen, die allerdings auch invers im Sommer zu beobachten war. Von 1980 bis 1989 folgte der Trend den Erwartungen bei der Re-Oligotrophierung und entsprach dem Le Chatelier Prinzip. Er setzte sich jedoch in den neunziger Jahren aus bisher unverstandenen Gründen nicht fort. Die jährliche Primärproduktion blieb bis zu Beginn der neunziger Jahre unverändert und reduzierte sich bis 1993 auf etwa 75% der Höchstwerte, während die entsprechende Abnahme der mittleren jährlichen Phytoplanktonbiomasse 50% betrug. Die höheren Glieder des Nahrungsnetzes, das Zooplankton und die planktivoren Fische, zeigten bisher noch keine Reaktion auf die abnehmende P-Belastung.

Summary

Lake Constance (Bodensee) has undergone eutrophication due to increased phosphorus (P) loading from the early 50s until 1979/80. During this time total P, measured as the mean for the water column during the overturn in late winter, has increased from below 10 mg P/m³ to ca. 90 mg P/m³. Already in the early 70s large programs have been launched to improve and modernize the sewage treatment systems and until 1995 a total of 4.8 Billion SFr has been spend in Germany, Austria and Switzerland together. The program resulted in a connection of 89% of the waste water to sewage treatment plants in 1985 and of 98% in 1995. Today P is eliminated from 96,5% of the waste water. Due to these means the P-load in Lake Constance has decreased to ca 20 mg P/m³ in 1995 such that the lake became mesotrophic again like in the early 60s. The phase of eutrophication was reflected in a change in the phytoplankton community such that filamentous cyanobacteria (*Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*) became more abundant and that large

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

7. Literatur

BIRD, D.F. & J. KALFF (1987):

Algal phagotrophy: Regulating factors and importance relative to photosynthesis in *Dinobryon* (Chrysophyceae). *Limnol. Oceanogr.* 32: 277-284.

EINSELE, W. (1941):

Die Umsetzungen von zugeführtem anorganischem Phosphat im eutrophen See und ihre Rückführung auf seinen Gesamthaushalt. *Z. Fisch.* 39: 407-488.

GAEDKE, U. & A. SCHWEIZER (1993):

The first decade of oligotrophication in Lake Constance. I. The response of phytoplankton biomass and cell size. *Oecologia* 93: 268-275.

GRIES, T. (1995):

Phosphorhaushalt der oberen 20 m des Überlinger Sees (Bodensee) unter besonderer Berücksichtigung der Sedimentation. Dissertation Universität Konstanz.

GRIM, I. (1955):

Die chemischen und planktologischen Veränderungen des Bodensee-Obersees in den letzten 30 Jahren. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 22: 310-322.

GROSSART, H.P. & M. SIMON (1993):

Limnetic macroscopic organic aggregates (lake snow): occurrence, characteristics, and microbial dynamics in Lake Constance. *Limnol. Oceanogr.* 38: 532-546.

IGKB (INTERNATIONALE GEWÄSSERSCHUTZ-KOMMISSION FÜR DEN BODENSEE) (1973):

Bau- und Investitionsprogramm - Stand der Abwasserbeseitigung, Bericht Nr. 13.

—— (1985):

Bau- und Investitionsprogramm - Stand der Abwasserbeseitigung im Einzugsgebiet des Bodensee-Obersees und des Untersees, Bericht Nr. 33.

—— (1987):

Die Entwicklung des Crustaceen-Planktons im Bodensee-Obersee (1972-1985) und Untersee - Gnadensee und Rheinsee - (1974-1985), Bericht Nr. 37.

—— (1989):

Die langjährige Entwicklung des Phytoplanktons im Bodensee (1961-1986), Bericht Nr. 39.

JÜRGENS, K. & H. GÜDE (1990):

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

MILANESI, C. (1995):

Veränderungen der taxonomischen Zusammensetzung und der Relevanz funktioneller Gruppen des Phytoplanktons im Bodensee (Überlinger See) während der Reoligotrophierung 1979-1993. Staatsexamensarbeit Universität Oldenburg.

ROTHHAUPT, K.O. & H. GÜDE (1992):

The influence of spatial and temporal concentration gradients on phosphate partitioning between different size fractions of plankton: further evidence and possible causes. *Limnol. Oceanogr.* 37: 739-749.

SAS, H. (1989):

Lake restoration by reduction of nutrient loading. Academia Verlag Richarz, St. Augustin, Deutschland.

SOMMER, U. (1981):

The role of r- and K-Selection in the succession of phytoplankton in Lake Constance. *Acta Oecologica* 2: 327-342.

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

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

SOMMER, U.; U. GAEDKE & A. SCHWEIZER (1993):

The first decade of oligotrophication in Lake Constance. II. The response of phytoplankton taxonomic composition. *Oecologia* 93: 276-284.

TILZER, M.M.; U. GAEDKE, A. SCHWEIZER, B. BEESE & T. WIESER (1991):

Interannual variability of phytoplankton productivity and related parameters in Lake Constance: no response to

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

VOLLENWEIDER, R.A. (1968):

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

—— (1982):

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

Anschrift des Verfassers:

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

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Laufener Spezialbeiträge und Laufener Seminarbeiträge \(LSB\)](#)

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: [3_1997](#)

Autor(en)/Author(s): Simon Meinhard

Artikel/Article: [Reaktionen eines Seeökosystems auf kontinuierliche Zu- und Abnahme von Phosphatimporten - dargestellt am Beispiel des Bodensees 27-37](#)