©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Laufener Seminarbeitr. 3/97, S. 39-46 • Bayer.Akad.Natursch.Landschaftspfl. - Laufen/Salzach 1997

Nahrungskettenmanipulation: Die Rolle von Kompensationsmechanismen für Top-down-Prozesse

Winfried LAMPERT

1. Einleitung: Nahrungskettenmanipulation als Störung

Nach einer Phase, in der die Biomanipulation (Nahrungskettenmanipulation) rein empirisch zur Seenrestaurierung eingesetzt wurde, versucht man jetzt, die Mechanismen zu verstehen, die Erfolg oder Mißerfolg einer Manipulation bestimmen (BENNDORF 1990). Biomanipulation ist eine Störung der biotischen Struktur des Ökosystems See. Ob sie erfolgreich ist, und wie lange der Effekt anhält, ist deshalb eine Frage der Pufferung oder Elastizität des Systems.

Die Reaktion eines Ökosystems auf eine Störung wird oft durch eine Kugel symbolisiert, die sich in einer Landschaft aus Höhen und Senken bewegt (Abb. 1). Die Kugel wird in einem Tal liegen bleiben und dieses ohne äußeren Einfluß nicht mehr verlassen. Dann befindet sich das System in einem stabilen Zustand. Eine Störung bedeutet, daß die Kugel angestoßen wird. Wenn die Störung stark genug ist, daß sich die Kugel überhaupt bewegt, gibt es zwei Möglichkeiten:

Die Kugel kann in ein anderes Tal laufen und dort liegen bleiben (A). Sie wird nur nach einer erneuten Störung in den Ausgangszustand zurückkehren. Das bedeutet, daß das System in einen alternativen stabilen Zustand übergeht. Dieser Fall ist tatsächlich bekannt. Sehr flache, nährstoffreiche Seen können zwei alternative Zustände annehmen. Sie sind entweder trüb, weil sie eine hohe Konzentration an Plankton-Algen haben, oder sie haben klares Wasser und eine große Biomasse an untergetauchten Wasserpflanzen (Makrophyten). Es gibt Berichte aus Dänemark und den Niederlanden, in denen eine Biomanipulation von einem trüben Phytoplanktonsee zu einem klaren Makrophytensee geführt hat (SCHEFFER et al. 1993).

Die zweite Möglichkeit besteht darin, daß die Kugel zwar ausgelenkt wird, aber nach einiger Zeit wieder in den Ursprungszustand zurückkehrt (B). Ein solches System ist elastisch. Die meisten Seesysteme verhalten sich so; der Effekt einer einmaligen Störung verschwindet nach einiger Zeit wieder. Eine Biomanipulation kann deshalb nur Erfolg haben, wenn sie über längere Zeit durchgeführt wird. Die Kugel muß durch ständigen Druck ausgelenkt bleiben (C). Dabei besteht die Hoffnung, daß die abiotischen Bedingungen im Laufe der Zeit so verändert werden, daß ein neuer Gleichgewichtszustand entsteht, d.h. die Kugel erzeugt schließlich eine neue Auflage (D). Das könnte, zum Beispiel, in der Praxis bedeuten, daß als Folge der Biomanipulation der Phosphorgehalt des Wassers abnimmt (HENRIKSON et al. 1980). Der Erfolg der Biomanipula-

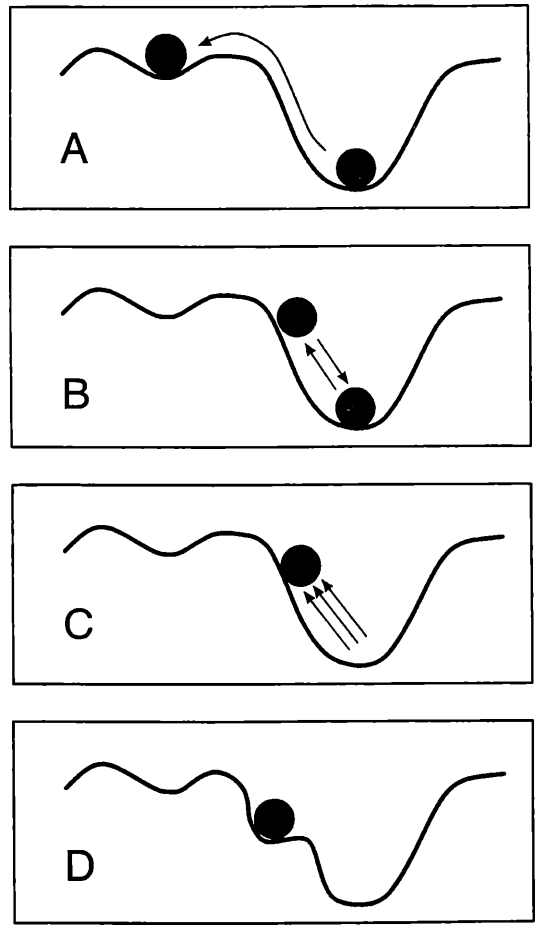

Abbildung 1

Symbolische Darstellung der Stabilität eines See-Ökosystems durch eine Kugel.
A) Bei einer Störung geht das System in einen alternativen stabilen Zustand über.
B) Das System ist elastisch. Es kehrt nach einer Störung in den Ausgangszustand zurück.
C) Bei der Biomanipulation wird das System durch andauernde Störung im Ungleichgewicht gehalten.
D) Angestrebter Zustand nach langfristiger Biomanipulation. Durch die Rückwirkung der veränderten biotischen Verhältnisse haben sich auch die abiotischen Bedingungen verändert.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

tion hängt also von der Elastizität des Systems ab, und es ergibt sich die Frage, warum Seesysteme mehr oder weniger elastisch sind.

Obwohl, verglichen mit terrestrischen Systemen, die Bedingungen in einem See relativ gut voraussagbar sind (LAMPERT 1987), gibt es doch, vor allem bei den biotischen Faktoren, erhebliche Schwankungen. Da sich ihre Umwelt schnell ändern kann, müssen die Organismen in einem See an Störungen angepaßt sein. Sie haben im Laufe der Evolution Fähigkeiten erworben, auf Störungen zu reagieren oder ihnen auszuweichen. Von jeder Art sind diejenigen Genotypen ausgelesen worden, die trotz Störungen die höchste Fitneß aufwiesen. Natürliche Auslese wirkt auf Phänotypen, die von den zugehörigen Genotypen gesteuert werden. Daraus folgt, daß unter "Elastizität" eines Systems nicht eine Systemeigenschaft zu verstehen ist, sondern eine Folge der Anpassungen vieler Individuen an eine variable Umwelt.

2. Steuerung einer Lebensgemeinschaft

Die Zusammensetzung einer Lebensgemeinschaft wird von Prozessen gesteuert, die von der Basis der Nahrungsnetze (bottom-up) oder der Spitze (top-down) wirken (Abb. 2). Die traditionelle Auffassung von der Entstehung von Lebensgemeinschaften ging von einer reinen Bottom-up-Steuerung aus. Basierend auf LINDEMANs (1942) Trophisch-Dynamischem Konzept war die Argumentation etwa "viel Beute kann viele Räuber ernähren" Die Entwicklung des Schlußsteinkonzepts (PAINE 1969) und der Size-Efficiency-Hypothese (BROOKS and DODSON 1965) führten jedoch zu einer anderen Sichtweise, die argumentiert: "wo viele Räuber sind, bleibt wenig Beute übrig" Diese Top-down-Steuerung der Struktur von Lebensgemeinschaften beruht im Grunde auf Überlegungen zur Auswirkung von Störungen in den höchsten trophischen Ebenen (Fische) und ist damit die theoretische Grundlage der Biomanipulation. Es wird angenommen, daß solche Störungen sich kaskadenartig auf die unteren trophischen Ebenen fortsetzen (CARPENTER et al. 1985).

Abbildung 2 macht einen prinzipiellen Unterschied zwischen den beiden Arten der Steuerung deutlich. Die Bottom-up-Hypothese setzt voraus, daß alle trophischen Ebenen untereinander positiv korreliert sind: viele Nährstoffe - viele Algen - viele Zooplankter u.s.w.. Bei der Top-down-Hypothese aber, alternieren die Vorzeichen auf jeder Ebene: mehr Raubfische weniger planktivore Fische - mehr Zooplankton u.s.w.. Eine größere Zahl von Experimenten hat inzwischen gezeigt, daß die trophische Kaskade nur dann voll abläuft, wenn die Störung sehr stark war (z.B. eine völlige Entfernung der planktivoren Fische). Normalerweise werden die Effekte auf den einzelnen trophischen Ebenen zunehmend gedämpft (McQUEEN et al. 1989). Häufig sieht man einen starken Effekt der Raubfische

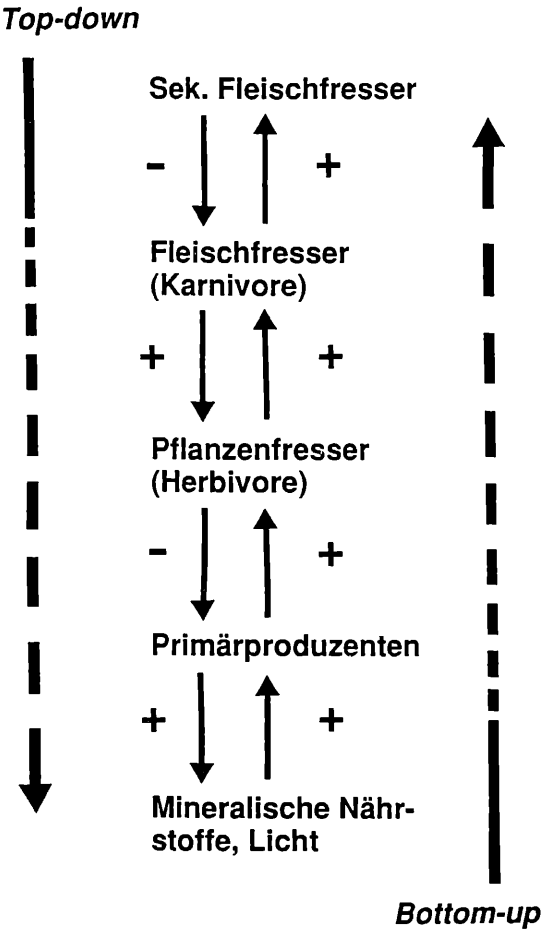

Abbildung 2

Möglichkeiten der Steuerung von Nahrungsketten in einem See. Die Vorzeichen geben die Auswirkung auf die einzelnen trophischen Ebenen an, wenn entweder die Nährstoffbasis (bottom-up) oder die Abundanz der Top-Karnivoren (top-down) durch eine Störung erhöht wird.

auf die planktivoren Fische, einen mäßigen auf das Zooplankton und keinen Effekt mehr auf die Phytoplanktonbiomasse, deren Entfernung eigentlich das Ziel der Biomanipulation ist.

Das Schema in Abb. 2 kann die Dämpfung der Effekte nicht erklären, da es nur Biomassen, aber keine Prozesse berücksichtigt. Die Biomasse auf jeder Ebene ist aber das Resultat aus Wachstumsrate und Mortalitätsrate. Die Wachstumsrate wird von der darunterliegenden, die Mortalitätsrate von der darüberliegenden Ebene gesteuert. So ist, z.B., die Populationswachstumsrate (und damit die erreichte Biomasse) des Zooplanktons abhängig von der verfügbaren Algenbiomasse und der Mortalität durch planktivore Fische. Auf jeder Stufe wirken deshalb sowohl Bottom-up- als auch Top-down-Prozesse, und die Organismen, die unter diesen Bedingungen existieren, werden diejenigen sein, die die maximale Fitneß im Kompromiß zwischen beiden Faktoren erreichen. Abbildung 3 macht deutlich, wie das erreicht werden kann. Im Zentrum steht die Euler-Lotka-Formel mit der die Populationswachstumsra-

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

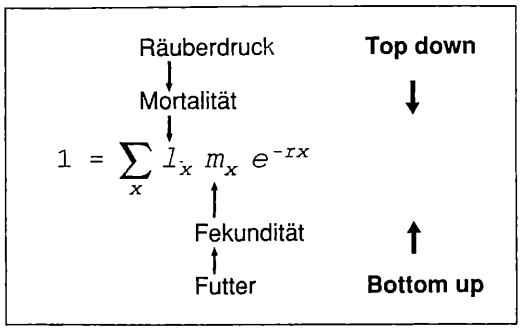

Abbildung 3

Wirkung von Bottom-up- und Top-down-Mechanismen auf die relative Fitneß von Organismen.
Die Euler-Lotka-Formel dient zur Berechnung der Populationswachstumsrate (r), die als Fitneßparameter benutzt werden kann. Die Fitneß wird bestimmt durch die Überlebenswahrscheinlichkeit zum Alter x (l_x) und die alterspezifische Fekundität (m_x)

te (r) geschätzt wird, die ein gutes Maß für Fitneß ist. Bottum-up-Prozesse steuern die alterspezifische Fekundität (m_x). Eine Erhöhung der Fitneß wäre möglich durch eine bessere Ausnutzung der vorhandenen Nahrung. Top-down-Prozesse beeinflußen die Überlebenswahrscheinlichkeit (l_x). Hier wird eine Erhöhung der Fitneß durch Reduktion der Mortalität, d.h. Verteidigungsmechanismen, erreicht. Die Nahrungsausnutzung stößt bald an thermodynamische Grenzen, an denen eine weitere Verbesserung nicht möglich ist. Es kann keine Effizienz der Nahrungsausnutzung von 100% geben. Die Verteidigung allerdings kann bis zu einem vollständigen Schutz gehen, wo die Beute immun gegen den Räuber wird. Deshalb ist es möglicherweise profitabler, in die Reduktion der Mortalität zu investieren als in die Erhöhung der Fekundität. Verschiedene Organismen mögen unterschiedliche Lösungen für das Problem gefunden haben, da sie aber alle Verteidigungsmechanismen gegen den gleichen Faktor (Mortalität, die von der höheren trophischen Ebene verursacht wird) haben, läßt sich unter einem evolutionsbiologischen Gesichtspunkt voraussagen, daß es eine Dämpfung der Top-down-Effekte geben muß. Abbildung 3 deutet noch eine andere Möglichkeit an. Auch Bottom-up-Prozesse können zur Mortalität führen, wenn bei einem plötzlichen Zusammenbruch der Ressourcen eine Population verhungert. Auch an solche Störungen muß es Anpassungen geben (z.B. Dauerstadien). Sie tragen zur Elastizität des Systems bei, stehen aber nicht in direktem Zusammenhang mit der trophischen Kaskade.

3. Voraussagbarkeit von Störungen

Der Grad der Voraussagbarkeit von Störungen ist ein wichtiger Faktor, der die Anpassungsmöglichkeiten der Organismen bestimmt. Auf längeren Zeitskalen sind voraussagbare Störungen keine mehr, sondern werden Teil des Systems. Dann brauchen die Organismen darauf nicht mehr zu reagieren, sondern können festgelegte Verteidigungsstrukturen oder Lebenszyklen haben. Biomanipulation ist aber eine nicht-voraussagbare Störung. Solche Störungen treten auch ohne anthropogenen Einfluß häufig in Gewässern auf. Zum Beispiel, kann der Reproduktionserfolg planktivorer Fische von Jahr zu Jahr sehr unterschiedlich sein, und das bedeutet erhebliche Unterschiede im Räuberdruck für das Zooplankton. Es gibt zwei Möglichkeiten, wie Organismen auf unvorhersagbare Störungen reagieren können. (1) Wenn sie keine besonderen Verteidigungsmechanismen haben, müssen sie auf schnelle Kolonisierung und große Wachstumsraten setzen. Sie werden dann bei einer Störung, die ihre Toleranzgrenze überschreitet, aus dem System verschwinden und werden verteidigten Arten das Feld überlassen. Nach dem Ende der Störung werden sie aber schnell zurückkehren und aufgrund ihrer besseren Konkurrenzfähigkeit wieder dominant werden. (2) Sie können Verteidigungsmechanismen haben, die sie unempfindlich gegen die Störung machen. Da solche Verteidigungsmechanismen normalerweise Kosten verursachen, werden geschützte Arten den ungeschützten unterlegen sein, solange keine Störung auftritt. In einer Umwelt, in der nicht-voraussagbare Störungen auftreten, wird es deshalb von Vorteil sein, Verteidigungsmechanismen nur dann auszubilden, wenn sie wirklich gebraucht werden.

Beide Möglichkeiten der Verteidigung sind in Seen realisiert. Ihnen liegen unterschiedliche Mechanismen zugrunde. Im ersten Fall werden empfindliche Arten oder Genotypen aus der Lebensgemeinschaft ausgelesen und durch resistente ersetzt. Im zweiten Fall bleiben diejenigen Arten erhalten, deren Individuen phänotypisch mit einer Veränderung in Gestalt, Lebenszyklus oder Verhalten reagieren.

4. Anreicherung fraßresistenter Formen

Auf allen trophischen Ebenen führt starker Top-down-Einfluß zur Anreicherung resistenter Formen. Das Zooplankton steht unter dem Einfluß von zwei Typen von Räubern; Fischen, die sich optisch orientieren und deshalb selektiv die auffälligste Beute fressen und Invertebraten, die kleine Beute bevorzugen, die sie überwältigen können. Seit den prägenden Arbeiten von HRBÁCEK (1962) und BROOKS and DODSON (1965) ist der Einfluß der Fische auf die Größenstruktur des Zooplanktons häufig dokumentiert worden. Starker Prädationsdruck durch Fische führt zu kleinem Zooplankton, da planktivore Fische sehr effektiv die größten Plankter und vor allem die Daphnien wegfressen (Abb. 4). Arten, die gegen Fischfraß resistent sind, sind unauffällig, klein, durchsichtig oder sie haben ein Verhalten, das sie schlecht sichtbar macht. Nur wenige Arten verteidigen sich durch Flucht. Weil die Fische so viel größer sind als die Zooplankter, helfen morphologische Verteidigungstrukturen nur

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

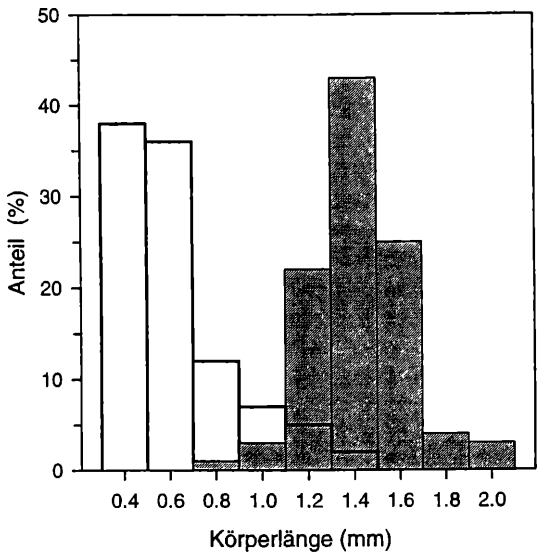

Abbildung 4

Vergleich der Größenverteilungen von Zooplanktern *(Daphnia)* im Plußsee in einem Netzfang (weiß) und im Magen junger Barsche (schattiert), die am gleichen Tage im Pelagial gefangen wurden (nach KREMSER 1996)

gegen Fischlarven und kleine Jungfische. Andere Mechanismen sind zur Verteidigung gegen invertebrate Räuber (z.B. *Chaoborus*-Larven) notwendig. Gegen diese helfen morphologische Strukturen (großer Körper, Dornen und Fortsätze).

Fische sind so effektiv, daß eine Störung im Bestand der Planktivoren sich immer auf der Ebene des Zooplanktons auswirkt. Da die kleinen Zooplankter nicht die Filtrierleistung der großen Daphnien erreichen, führt eine Reduktion der planktivoren Fische (Biomanipulation) über größere Filtrierer zu stärkerem Grazing. Da durch die Biomanipulation gerade die nicht verteidigten (großen) Formen gefördert werden, ist eine Dämpfung des Top-down-Effekts auf dieser Stufe nicht zu erwarten.

Anders ist das auf der nächstniedrigeren trophischen Ebene bei der Interaktion zwischen herbivorem Zooplankton (Grazing) und Planktonalgen. Die Biomanipulation führt hier zu einer Erhöhung der Algenmortalität durch Grazing, so daß Verteidigungsmechanismen effektiv sein können. Außerdem kommen starke Unterschiede im Grazingdruck auch relativ voraussagbar während der jahreszeitlichen Sukzession vor (SOMMER et al. 1986), so daß verteidigte Formen in jedem Jahr ihre Chance haben, d.h., bereits vorhanden sind und leicht angereichert werden können. Eine große Zahl von Eigenschaften von Planktonalgen werden als Schutz gegen Grazing gedeutet. Besonders Größe und eine bizarre Form machen Algen für Zooplankter unfreßbar (GLIWICZ & SIEDLAR 1980); filamentöse Formen stören den Filtrationsprozeß (HAWKINS & LAMPERT 1989). Durch die Bildung von großen Kolonien werden die Algenzellen unangreifbar. Manche Algen (z.B. Grünalgen mit einer Gelatinehülle) werden zwar gefressen, aber nicht verdaut. Sie nehmen bei der Darmpassage sogar noch Nährstoffe auf (PORTER 1977). Eine Reihe von blaugrünen Algen (Cyanobakterien) bilden Toxine, deren Rolle als Verteidigungsmechanismen aber noch nicht endgültig geklärt ist.

Die Verteidigung der Algen ist wirksam. Hier ist nicht nur die Beute geschützt, sondern es gibt auch eine Rückwirkung auf die Grazer. Geschützte Algen stören den Filtrationsprozeß der Zooplankter und bewirken so, daß die Zooplankter futterlimitiert sind, obwohl die Algenbiomasse sehr hoch ist. So kommt es auf dieser Stufe zu einer starken Dämpfung der Top-down-Effekte. Häufig wird durch starkes Grazing zwar die Artenzusammensetzung der Algen verändert, die Biomasse aber bleibt gleich (McQUEEN et al. 1989, BENNDORF, dieses Heft).

5. Induzierbare Verteidigungsmechanismen

Verteidigungsmechanismen haben Kosten. Große, fraßresistente Algen sinken, zum Beispiel, schneller als kleine, freßbare, und in einer Kolonie ist die Nährstoffversorgung der inneren Zellen schlechter. Gegenwärtig werden immer mehr induzierbare Verteidigungsmechanismen entdeckt, die nur ausgebildet werden, wenn der Mortalitätsfaktor (Räuber) wesentlich ist. Damit werden die Kosten minimiert. In der größten Zahl der Fälle erkennt die Beute an einem chemischen Signal, das vom Räuber ausgeht (Kairomon), dessen Anwesenheit und reagiert entsprechend.

Beispiele gibt es inzwischen auf allen trophischen Ebenen. Planktivore Fische reagieren auf Raubfische mit Änderungen der Habitatwahl. Sie verstecken sich mehr, halten sich tagsüber im Litoral auf und wandern erst abends ins Pelagial ein, um zu fressen (BOHL 1980). Karauschen werden als Antwort auf einen chemischen Faktor, der vom Hecht ausgeht, hochrückig und damit für diesen schwerer zu fressen (BRÖNMARK & MINER 1992).

Besonders viele Beispiele sind bei Zooplanktern beschrieben (LAMPERT et al. 1994), wo Verhalten, Morphologie und Lebenszyklus betroffen sind. Die Evidenz für die chemische Auslösung der tagesperiodischen Vertikalwanderung des Zooplanktons, die schon länger als Verteidigung gegen Fischfraß gedeutet wird (LAMPERT 1993), durch ein Fischkairomon ist überwältigend (Abb. 5). In Anwesenheit von invertebraten Räubern bekommen Rotatorien Dornen, Protozoen werden breit und Daphnien bilden Helme und lange Schwanzstachel. Besonders gut untersucht ist die Interaktion zwischen *Chaoborus*-Larven und Daphnien, die als Verteidigung "Nackenzähne" bilden (TOLLRIAN 1995). *Chaoborus* bevorzugt Daphnien des zweiten Häutungsstadiums. Diese sind also besonders gefährdet. Abbildung 6 zeigt, daß das zweite Häutungsstadium als Antwort auf ein *Chaoborus*-Kairomon auch die

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

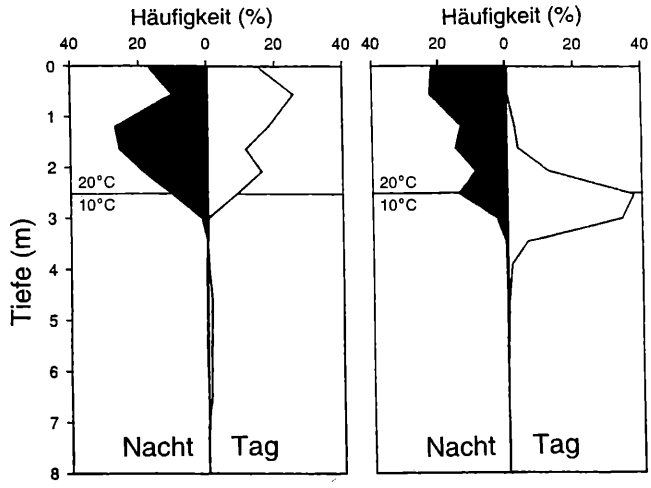

Abbildung 5

Beweis für die chemische Stimulation von Zooplanktern zur tagesperiodischen Vertikalwanderung. Tiefenverteilung von *Daphnia hyalina* in den Plöner "Planktontürmen" bei Tag (weiße Fläche) und Nacht (schattierte Fläche). Links: Kontrolle. Rechts: Bei Anwesenheit eines chemischen Faktors, der von Moderlieschen ausgeschieden wurde (nicht der Fische selbst). Die horizontale Linie markiert die Temperatur-Sprungschicht (aus LAMPERT & LOOSE 1992)

stärksten Nackenzähne ausbildet. Deshalb sind Daphnien dieser Größe, nachdem die Nackenzähne induziert sind, nicht stärker gefährdet als größere ungeschützte.

Daphnien reagieren auf unterschiedliche Räuber spezifisch mit der "richtigen" Reaktion. Sie ändern, zum Beispiel, ihren Lebenszyklus (STIBOR & LÜNING 1994). In Anwesenheit eines Fisch-Kairomons werden sie bei geringerer Körpergröße geschlechtsreif und reproduzieren, bevor sie von den Fischen gefressen werden würden. Bei einem Invertebraten-Kairomon investieren sie die verfügbare Energie zunächst ins Wachstum, wachsen zu einer Größe, wo sie nicht mehr gefährdet sind und reproduzieren erst dann (Abb. 7). Diese rein phänotypische Reaktion (sie funktioniert in einem Klon) entspricht genau den theoretischen Modellen, die für die Evolution von Lebenszyklus-Strategien entwickelt wurden (TAYLOR & GABRIEL 1992). Auf der Ebene der Algen gibt es bisher erst ein Beispiel für induzierte Verteidigung. Ein chemischer Faktor von Daphnien löst bei der Grünalge *Scenedesmus* die Bildung von Kolonien aus (LAMPERT et al. 1994) (Abb. 8), die für kleine Zooplankter schlechter freßbar sind als Einzelzellen. Möglicherweise warten aber auch da noch Überraschungen.

Induzierbare Verteidigungsmechanismen sind noch nicht ausreichend analysiert, um quantitative Aussagen über ihren Beitrag zur Elastizität des Ökosystems See zu machen. Sie wirken aber in die richtige Richtung und machen sehr deutlich, daß die Elastizität eine Folge der Fitnessoptimierung einzelner Genotypen in der Evolution ist und keine Eigenschaft des Systems.

6. Wiederherstellung des Ausgangszustandes

Verteidigungsmechanismen dämpfen die Top-down-Effekte. Wenn die Störung aber stark genug ist, kommt es doch zu einer deutlichen Veränderung des Systems, zum Verschwinden von Arten und

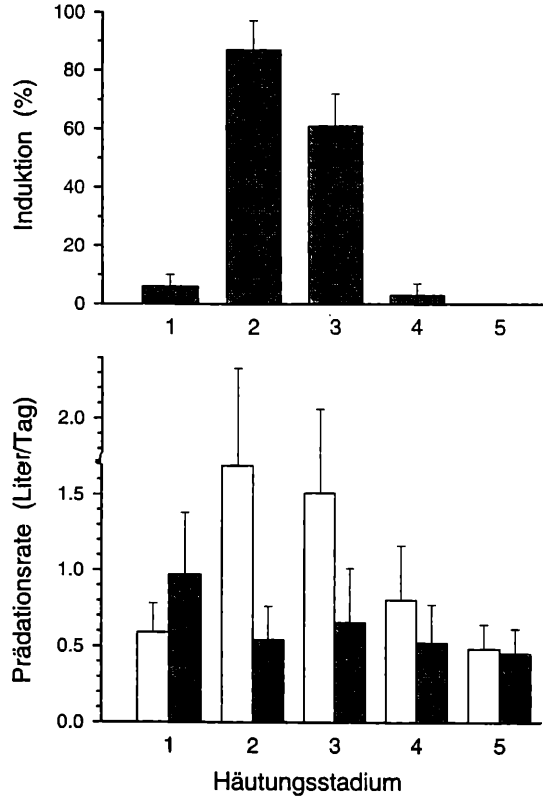

Abbildung 6

Größenabhängige Induktion und Nutzen der Nackenzähne bei *Daphnia pulex*.
Auf einen chemischen Faktor (Kairomon), der von Larven der Büschelmücke Chaoborus crystallinus ins Wasser abgegeben wird, reagieren juvenile Daphnien mit der Ausbildung von "Nackenzähnen". Die stärkste Induktion tritt bei Daphnien des zweiten Häutungsstadiums auf (oben). Im Auswahlexperiment (unten) sind Daphnien des zweiten Häutungsstadiums ohne Nackenzähne (weiße Balken) auch am stärksten durch *Chaoborus* gefährdet. Die besondere Gefährdung durch den Räuber verschwindet, wenn Nackenzähne vorhanden sind (schattierte Balken) (nach TOLLRIAN 1995)

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

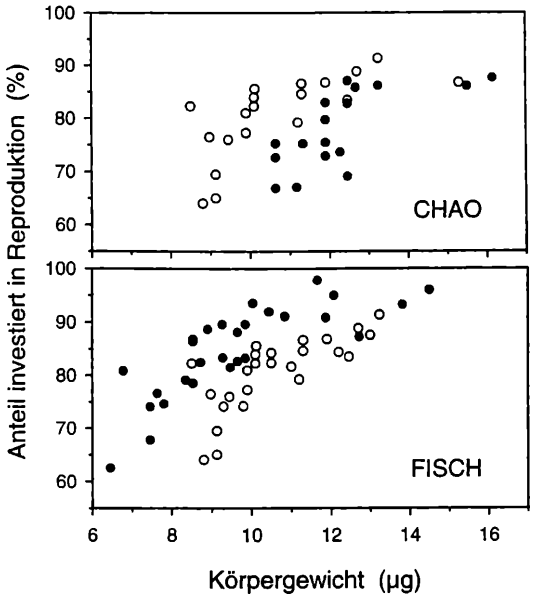

Abbildung 7

Phänotypische Änderung der Lebenszyklus-Parameter von *Daphnia hyalina* als Reaktion auf spezifische Räuber-Kairomone. Anteil der gesamten Produktion, der in die Reproduktion investiert wird und deshalb nicht mehr für das somatische Wachstum zur Verfügung steht, in Abwesenheit des chemischen Räuber-Signals (Kontrolle, offene Kreise) und unter dem Einfluß des Kairomons (geschlossene Kreise). Alle Individuen gehören zum gleichen Klon. Oben: ein Kairomon von *Chaoborus*-Larven bewirkt, daß die Tiere später als die Kontrollen mit der Reproduktion beginnen, d.h. zunächst größer werden. Unten: unter dem Einfluß eines Fisch-Kairomons beginnen sie früher zu reproduzieren und bleiben kleiner.(nach STIBOR & LÜNING 1994)

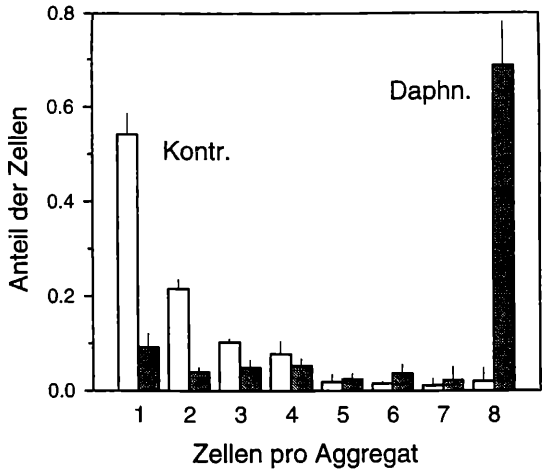

Abbildung 8

Induktion von Zellaggregaten (Coenobien) bei der Grünalge *Scenedesmus acutus* als Reaktion auf einen chemischen Faktor, der von *Daphnia* ins Wasser abgegeben wird. Anteil der Zellen, die in einer Kultur nach zweitägigem Wachstum in Aggregaten vorliegen. Weiße Balken: Kontrollen. Schattierte Balken: mit Daphnienfaktor. Während in den Kontrollen die Hauptmenge der Zellen einzeln vorliegt, bilden sich unter dem Einfluß des Daphnienfaktor überwiegend Coenobien aus acht Zellen (nach LAMPERT et al. 1994)

zum Auftauchen anderer. Dennoch kehrt das System nach dem Ende einer Top-down-Störung meistens schnell in seinen ursprünglichen Zustand zurück. Bei den ersten Biomanipulationen benutzte man das Fischgift Rotenon, um die planktivoren Fische zu eliminieren. Die völlige Ausrottung der Fische war eine sehr starke Störung mit dramatischen Effekten auf die anderen Glieder der Lebensgemeinschaften. Aber selbst nach einer so starken Störung brauchte ein See nur ein bis zwei Jahre, um nahezu in den alten Zustand zurückzukehren, nachdem wieder Fische eingesetzt worden waren (ANDERSON 1970). Offensichtlich sind Seen sehr elastisch. Woher kommen die Organismen, die schon verschwunden waren, so schnell?

Die Regeneration erfolgt viel zu schnell, als daß eine Kolonisation von anderen ungestörten Systemen her eine befriedigende Erklärung bieten würde. Viele Arten sind aber offenbar auch an gelegentliche Katastrophen angepaßt. Zunächst hat nicht jede Störung so starke Konsequenzen wie es scheint.

Manche Arten bleiben im System, wenn auch in so geringer Dichte, daß wir sie für verschwunden halten. Abbildung 4 liefert auch dafür den Beweis. Während die größten Daphnien im Netzfang ca. 1,5 mm groß sind, haben die Barsche solche von 2 mm Größe gefressen, die es im See scheinbar gar nicht mehr gibt. Die Barsche sind offensichtlich wesentlich effektiver im Aufspüren großer Daphnien als das unselektiv fangende Planktonnetz. Es gibt noch große Daphnien, auch wenn wir sie nicht finden, weil sie so selten sind.

Räumliche und zeitliche Refugien können das Überleben bei kurzfristigen Störungen ermöglichen, z.B. wenn Insekten einen Teil ihres Lebenszyklus außerhalb des Wassers verbringen. Manche Organismen betreiben "Streuung des Risikos", indem Teile der Population unterschiedliche Strategien verfolgen. So geht bei cyclopoiden Copepoden häufig ein Teil der Population in Diapause, während der andere Teil versucht, den Lebenszyklus direkt zu beenden (NILSSEN 1980). Diapause- und Dauerstadien sind bei Planktonorganismen weit verbreitet. Sie können dafür sorgen, daß sich ein See selbst nach einer langfristigen Störung schnell wieder bevölkert.

Ähnlich wie die Samenbank an Land, existiert im Sediment von Seen eine Dauereibank, aus der ständig Nachwuchs geliefert wird, der den See sofort wieder kolonisieren kann. Die Dauerstadien im Sediment sind viele Jahre überlebensfähig, so daß selbst mehrjährige Lücken überbrückt werden können. Das Thema ist kürzlich wieder sehr aktuell geworden, als HAIRSTON et al. (1995) entdeckten, daß Dauereier von Copepoden, die 330 Jahre alt waren, noch schlüpfen konnten (Abb. 9).

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

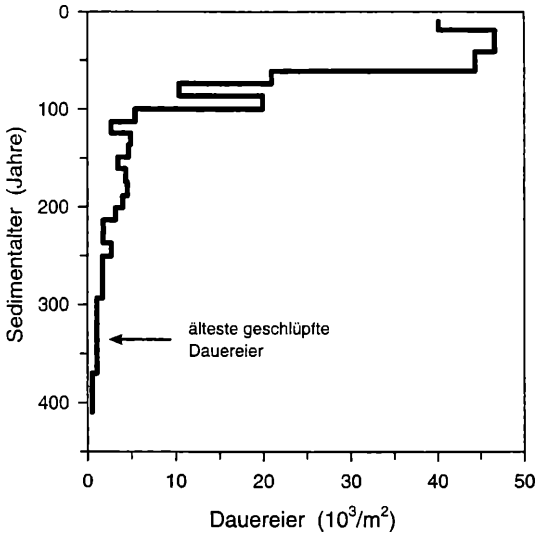

Abbildung 9

Das Phänomen der "Dauerei-Bank".
Tiefenverteilung der Dauereier von *Diaptomus sanguineus* im Sediment eines Sees in Rhode Island. Die ältesten Dauereier, die noch zum Schlüpfen gebracht werden konnten, waren 330 Jahre alt (nach HAIRSTON et al. 1995)

7. Schlußfolgerung

Biomanipulation ist zwar ein anthropogener Eingriff, wirkt aber wie eine Störung, die auch unter natürlichen Bedingungen gelegentlich auftritt. Die Organismen in einem See müssen an nicht-voraussagbare Störungen angepaßt sein. Unter dem Gesichtspunkt von Kosten und Nutzen solcher Adaptation lassen sich mechanistische Erklärungen für die Elastizität von Seeökosystemen geben. Das unterstützt den empirischen Befund, daß, mit Ausnahme von eutrophen Flachseen, Biomanipulation nur dann einen dauernden Effekt hat, wenn sie kontinuierlich betrieben wird (vgl. BENNDORF, dieses Heft). Nur wenn es gelingt, auch die Bottom-up-Prozesse zu verändern, d.h., der Kugel eine neue Auflage zu schaffen (Abb. 1), wird der See einen neuen stabilen Zustand erreichen.

8. Zusammenfassung

Nahrungskettenmanipulation kann als eine nicht-voraussagbare Störung der biotischen Struktur eines Ökosystems aufgefaßt werden. In Seen der gemäßigten Breiten müssen die Organismen an nicht-voraussagbare Störungen angepaßt sein, um nicht eliminiert zu werden. Daraus ergibt sich eine gewisse Elastizität des Systems, das dahin tendiert, nach dem Ende der Störung in den Ausgangszustand zurückzukehren. Für die Biomanipulation ist deshalb eine fortdauernde Störung notwendig.

Der Widerstand, den das System einer Störung entgegensetzt, ist das Resultat der Fitneß-Optimierung der Individuen. Zur Erhöhung der Fitneß können die Reproduktionsrate erhöht oder die Mortalitätsrate gesenkt werden. Da Biomanipulation die Top-down-Prozesse verändert, sind besonders die Verteidigungsmechanismen zur Reduktion der Mortalität wichtig.

Wenn in einer Lebensgemeinschaft verteidigte Organismen auftauchen, kann das entweder dadurch geschehen, daß resistente Formen aus einer Population ausgelesen werden oder daß die Individuen phänotypische Veränderungen durchmachen. Auf voraussagbare Störungen sollten Arten mit der Evolution permanenter Verteidigungsmechanismen in Morphologie, Lebenszyklus und Verhalten antworten. Die jahreszeitliche Sukzession des Planktons bietet viele Beispiele dafür. Eine nicht-voraussagbare Umwelt sollte hingegen die Evolution induzierbarer phänotypischer Veränderungen fördern, die nur ausgebildet werden, wenn sie gebraucht werden. Besonders viele Beispiele chemisch induzierbarer Verteidigungsmechanismen sind kürzlich entdeckt worden. Sowohl die Auslese fraßresistenter Genotypen als auch die phänotypische Induktion führen zu einer Dämpfung der Fortpflanzung von Top-down-Effekten in der Nahrungskette. Darüberhinaus gibt es zahlreiche Mechanismen (z.B. Dauerstadien-Banken im Sediment), die die Wiederherstellung des Ausgangszustands nach dem Ende der Störung beschleunigen.

Summary

Food-chain manipulation can be understood as a non-predictable perturbation of the biotic structure of an ecosystem. Organisms in lakes of temperate zones must be adapted to non-predictable disturbances. This results in a certain degree of elasticity of the system that tends to return to the initial state after the disturbance ends. Hence biomanipulation requires continuing disturbances.

The resistance of a system to a disturbance results from the optimization of the fitness of individuals. Fitness can be improved either by increasing the reproductive output or by lowering the mortality rate. As biomanipulation changes the top-down forces, defenses reducing the mortality risk are particularly effective.

The occurrence of defended organisms in a community can either be caused by selection of resistant forms in a population or by phenotypic change of individuals. To predictable disturbances (e.g. seasons), species should respond with the evolution of constitutive defenses in morphology, life history or behavior. Numerous examples of seasonal succession in the plankton illustrate this phenomenon. A non predictable environment, however, should favour the evolution of inducible phenotypic responses. Many cases of chemically inducible defense mechanisms have been discovered recently. Both the selection of grazing or predation resistant genotypes and phenotypical induction result in dampening of the perpetuation of top-down manipulation effects in food chains.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

The recovering of the system after the termination of a biomanipulation is promoted by mechanisms that allow organisms to survive periods of unfavorable conditions, for example diapause. The recolonization from long-lived sediment egg banks seems to be an important process.

9. Literatur

ANDERSON, R.S. (1970):
Effects of rotenone on zooplankton communities and a study of their recovery patterns in two mountain lakes in Alberta. - J. Fish. Res. Board Canada 27: 1335-1356.

BENNDORF, J. (1990):
Conditions for effective biomanipulation: conclusions derived from wholelake experiments in Europe. - Hydrobiologia 200/201: 187-203.

—— (1997):
Randbedingungen für eine wirksame Biomanipulation: die Rolle der Phosphatbelastung. Laufener Seminarbeitr. 3/97

BOHL, E. (1980):
Diel pattern of pelagic distribution and feeding in planktivorous fish. - Oecologia 44: 368-375.

BRÖNMARK, C. & J.G. MINER (1992):
Predatorinduced phenotypical change in body morphology in crucian carp. - Science 258: 1348-1350.

CARPENTER, S.R.; J.F. KITCHELL & J.R. HODGSON (1985):
Cascading trophic interactions and lake productivity. - BioScience 35: 634-639.

GLIWICZ, Z.M. & E. SIEDLAR (1980):
Food size limitation and algae interfering with food collection in *Daphnia*. - Arch. Hydrobiol. 88: 155-177.

HAIRSTON, H.G.jr.; R.A. VAN BRUNT, C.M. KEARNS & D. ENGSTROM (1995):
Age and survivorship of diapausing eggs in a sediment bank. - Ecology 76: 1706-1711.

HAWKINS, P. & W. LAMPERT (1989):
The effect of *Daphnia* body size on filtering rate inhibition in the presence of a filamentous cyanobacterium. - Limnol. Oceanogr. 34: 1084-1088.

HENRIKSON, L.; H.G. NYMAN, H.G. OSCARSON & J.A.E. STENSON (1980):
Trophic changes without changes in the external nutrient loading. - Hydrobiologia 68: 257-263.

HRBÁCEK, J. (1962):
Species composition and the amount of the zooplankton in relation to the fish stock. - Rozpr. CSAV, rada matem. a prir. ved. 72: 1-116.

KREMSER, A. (1996):
Biomanipulation im Plußsee: Die Regulation der planktivoren Fische durch Futterlimitation und Räuber-Beute-Beziehungen. - Dissertation, Universität Kiel.

LAMPERT, W. (1987):
Predictability in lake ecosystems; In: Potentials and limitations of ecosystem analysis; Schulze, E.D. & H. Zwölfer (Eds.); Ecological Studies 61, Springer Verlag, Heidelberg, 333-346.

—— (1993):
Ultimate causes of diel vertical migration of zooplankton: New evidence for the predatoravoidance hypothesis. Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 39: 79-88.

LAMPERT, W. & C.J. LOOSE (1992):
Plankton Towers: Bridging the gap between laboratory and field experiments. - Arch. Hydrobiol. 126: 53-66.

LAMPERT, W.; K.O. ROTHHAUPT & E. VON ELERT (1994):
Chemical induction of colony formation in a green alga (Scenedesmus acutus) by grazers (*Daphnia*). - Limnol. Oceanogr. 39: 1543-1550.

LAMPERT, W.; R. TOLLRIAN & H. STIBOR (1994):
Chemische Induktion von Verteidigungsmechanismen bei Süßwassertieren. - Naturw. 81: 375-382.

LINDEMAN, R.L. (1942):
The trophicdynamic aspect of ecology. Ecology 23:399418.

McQUEEN, D.J.; T.J. STEWART, M.R.S. JOHANNES, J.R. POST & D.R.S. LEAN (1989):
Bottomup and topdown impacts on freshwater pelagic community structure. - Ecol. Monogr. 59: 289-309.

NILSSEN, J.P. (1980):
When and how to reproduce: A dilemma for limnetic cyclopoid copepods; In: Evolution and ecology of zooplankton communities; Kerfoot, W.C. (Ed.); University Press of New England, Hanover, N.H., 418-426.

PAINE, R. (1969):
A note on trophic complexity and community stability. - Am. Nat. 103: 91-93.

PORTER, K.G. (1977):
The plantanimal interface in freshwater ecosystems. Am. Sci. 65: 159-170.

SCHEFFER, M.; S.H. HOSPER, M.-L. MEIJER, B. MOSS & E. JEPPESEN (1993):
Alternative equilibria in shallow lakes. - TREE 8: 275279.

SOMMER, U.; Z.M. GLIWICZ, W. LAMPERT & A. DUNCAN (1986):
The PEGmodel of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. - Arch. Hydrobiol. 106: 433-471.

STIBOR, H. & J. LÜNING (1994):
Predatorinduced phenotypic variation in the pattern of growth and reproduction in *Daphnia hyalina* (Crustacea; Cladocera). Functional Ecol. 8: 97-101.

TOLLRIAN, R. (1995):
Chaoborus crystallinus predation on *Daphnia pulex*: can induced morphological changes balance effects of body size on vulnerability. - Oecologia 101: 151-155.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Winfried Lampert
Direktor am Max-Planck-Institut für Limnologie
Postfach 165
D-24306 Plön

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): Lampert Winfried

Artikel/Article: Nahrungskettenmanipulation: Die Rolle von Kompensationsmechanismen für Top-down-Prozesse 39-46