©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Laufener Seminarbeitr. 3/97, S. 47-60 • Bayer.Akad.Natursch.Landschaftspfl. - Laufen/Salzach 1997

Randbedingungen für eine wirksame Biomanipulation: Die Rolle der Phosphatbelastung

Jürgen BENNDORF

1. Einleitung

Bei einem hohen Prozentsatz der stehenden Gewässer (Seen, Tagebaurestgewässer, Talsperren) führen Eutrophierungsfolgen zu einer Verletzung der Qualitätsziele und zu erheblichen Nutzungseinschränkungen bzw. zu hohen Mehraufwendungen bei der Gewässernutzung. Für die Überwindung dieses nicht tolerierbaren Zustandes sollte ein moderner, integrierter Gewässerschutz neben den klassischen Verfahren (Kläranlagenbau, Ringkanalisation, Reduzierung diffuser Stoffeinträge) auch ökotechnologische Verfahren in den Gewässern selbst einsetzen. Zur Realisierung dieser generellen Zielstellung wird international mit hoher Intensität an einem ökotechnologischen Verfahren gearbeitet, bei dem durch "Optimierung" der Zusammensetzung und Höhe der Fischbestände die planktische Biofiltration durch große Zooplankter (vor allem der Gattung *Daphnia*) maximiert und die Wassergüte hierdurch wesentlich verbessert werden soll (Biomanipulation). Eine informative Übersicht über den Anwendungsstand gibt GULATI (1995).

Seit der Publikation der ersten wissenschaftlichen Ansätze zur Biomanipulation (HRBACEK et al. 1961, SHAPIRO et al. 1975) ist auf Teilgebieten ein enormer Erkenntniszuwachs erzielt worden. Einerseits erfolgte eine weitgehende Aufklärung der Mechanismen und der Bedeutung der planktischen Biofiltration (z.B. LAMPERT 1988, LAMPERT et al. 1986, DeMOTT 1989, GLIWICZ 1990) sowie solcher Strukturbildungsprozesse im Zooplankton, die auf direktem Wege weder von den Fischen noch von der Nahrungsgrundlage beeinflußt werden (z.B. GLIWICZ & LAMPERT 1994). Andererseits resultierten wichtige Erkenntnisse zum Einfluß der Fische auf das Zooplankton aus Ganz-Seen-Experimenten, bei denen entweder mit dem Fischgift Rotenon die Versuchsgewässer radikal fischfrei gemacht wurden (z.B. STENSON et al. 1978, SANNI & WAERVAGEN 1990) oder die wesentlich umweltverträglichere Methode der Förderung der Raubfische Anwendung fand (BENNDORF et al. 1984). Auch die intensive Abfischung der unerwünschten Fischarten bei gleichzeitiger Förderung der Raubfische wurde praktiziert (ANDERSSON et al. 1978, Van DONK et al. 1990, KOSCHEL et al. 1992, KASPRZAK et al. 1993). Aus solchen Ganz-Seen-Experimenten und einer Vielzahl weiterer Untersuchungen zum Einfluß der Fische in großen Plastiksäcken (Enclosures, Exclosures) (z.B. ANDERSSON et al. 1978, VANNI & FINDLAY 1990) wurden zwei tragende Theorien zur Biomanipulation abgeleitet:

(1) Die **"Kaskadentheorie"**
(CARPENTER et al. 1985) besagt, daß sich Änderungen an der Spitze des Nahrungsnetzes kaskadenartig (also ungebremst) nach der Basis fortpflanzen (viele Raubfische - wenig Friedfische - viel Zooplankton - wenig Phytoplankton).

(2) Die **"top-down/bottom-up Theorie"**
(McQUEEN et al.1986, 1989) postuliert, daß Änderungen an der Spitze des Nahrungsnetzes von Stufe zu Stufe um so stärker gedämpft werden, je weiter sich die Effekte der Basis nähern, so daß an der Basis nur noch die Ressourcen die Biomasse der Primärproduzenten bestimmen.

Es ist ganz offensichtlich, daß Biomanipulation eine sehr sichere Steuerung der Eutrophierung erwarten läßt, wenn Theorie (1) uneingeschränkt gelten würde, und daß sie andererseits ein nahezu aussichtsloses Unterfangen sein müßte, würde Theorie (2) in vollem Umfang gültig sein. Die neueste verfügbare Sichtung und Wertung aller bekannt gewordenen Ganz-Seen-Experimente zur Biomanipulation (REYNOLDS 1994) zeigt indessen, daß die Ergebnisse weder Theorie (1) noch Theorie (2) in vollem Umfang unterstützen bzw. daß beide Theorien von jeweils mehreren Experimenten falsifiziert werden. Im einzelnen ergab sich folgendes Bild (in Prozent aller Experimenten innerhalb der jeweiligen Trophieklasse):

	Übereinstimmung mit Theorie	
	(1)	(2)
Hypertrophe Gewässer (n = 11)	45%	36%
Eutrophe Gewässer (n = 17)	24%	59%
Mesotrophe Gewässer (n = 2)	50%	50%
Oligotrophe Gewässer (n = 3)	33%	33%

Eine Bewertung der Befunde ist bei den oligotrophen und mesotrophen Gewässern nicht möglich, weil bei der geringen Zahl der Experimente schon ein einzelner "Ausreißer" (z.B. nicht nachprüfbare Fehler bei der Fischbestandssteuerung) zu 50% bzw. 33% Nichtbestätigung der jeweiligen Theorie führt. Bei den Experimenten unter eutrophen und hypertrophen Bedingungen ist die Aussage aber

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

recht eindeutig: Die Kaskadentheorie (1) wird überwiegend bestätigt durch Experimente in kleinen Gewässern, in denen die planktische Primärproduktion zusätzlich zum Fraßdruck des Zooplanktons auch durch andere Effekte kontrolliert wird (z.B. Makrophyten, Import organischer Substanz, Verweilzeit des Wassers). Deshalb kommt REYNOLDS (1994) auch zu dem Schluß, daß Biomanipulation in erster Linie wohl in kleineren und vor allem flachen Gewässern erfolgversprechend sein sollte.

In größeren, tieferen Gewässern scheint die "top-down/bottom-up Theorie" (2) anwendbar zu sein. Allerdings berücksichtigt diese Theorie nicht, daß bei Unterschreitung einer vermuteten Biomanipulations-Effektivitäts-Schwelle der Phosphatbelastung (BESP) (BENNDORF 1987, JEPPESEN et al. 1990, BENNDORF & MIERSCH 1991) ein zusätzlicher Effekt der Biomanipulation erwartet werden könnte: der Rückgang der Phosphatkonzentration durch verstärkte Sedimentation von phosphathaltigen Partikeln (z.B. große Algen, Zooplankton-Fäces, abgestorbene Zooplankter, Kalzit-Aggregate) (UEHLINGER & BLOESCH 1987, MAZUMDER et al. 1989, 1992, KOSCHEL et al. 1992), der letztlich auch zu einer Abnahme der Phytoplanktonbiomasse führen müßte (STENSON 1988). Bei Überschreitung der BESP sollten die genannten Eliminationsmechanismen zwar auch ablaufen, sie werden aber durch den zu hohen Phosphat-Nachschub mindestens kompensiert, so daß keine Abnahme der Phosphatkonzentration und demzufolge auch keine Reduzierung der Algenbiomasse eintreten kann. Abb. 1 zeigt ein vereinfachtes Schema der Kopplungen, die für die BESP-Hypothese entscheidend sind.

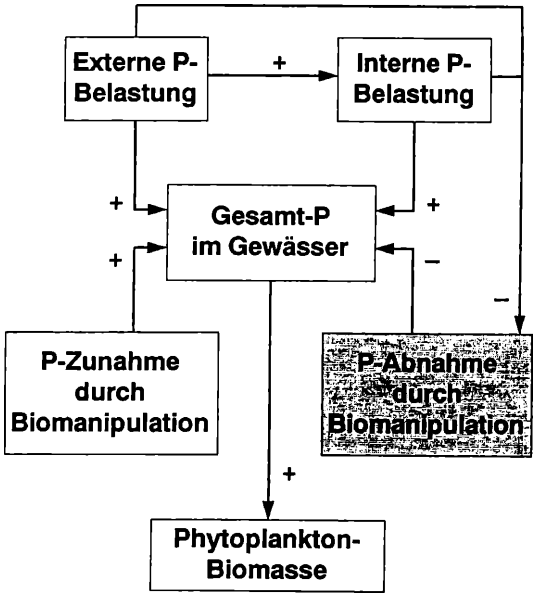

Abbildung 1

Schematische Darstellung der Größen, Prozesse und Kopplungen, die der Hypothese der Biomanipulations-Effektivitäts-Schwelle der Phosphat (P)-Belastung (BESP) zugrunde liegen

Die aufgeführten Befunde legen es nahe, die für größere und tiefere Gewässer zweifellos gültige "top-down/bottom up Theorie" um die Hypothese von der Existenz einer BESP zu erweitern (BENNDORF 1987). Mit dieser Erweiterung sagt die Theorie dann voraus, daß Biomanipulation in größeren, tieferen Gewässern nicht zu den gewünschten Effekten bezüglich einer Abnahme der Phytoplanktonbiomasse führt, wenn die BESP überschritten wird (hypertrophe und manche eutrophe Gewässer). Die erweiterte Theorie prognostiziert aber für den gleichen Gewässertyp eine erfolgreiche Biomanipulation bis hin zur Reduzierung des Phytoplanktons, wenn die BESP unterschritten wird (schwach eutrophe, mesotrophe, oligotrophe Gewässer). Erste experimentelle Befunde unterstützen die erweiterte Theorie (STENSON 1988, MAZUMDER et al. 1992). Nach den vorliegenden, noch unsicheren Erkenntnissen könnte die BESP im Bereich von 0,6 bis 2,0 g Gesamt-P $m^{-2}a^{-1}$ liegen (BENNDORF 1987, JEPPESEN et al. 1990, BENNDORF & MIERSCH 1991). Sie ist sicher keine konstante Größe, sondern eher gewässerspezifisch von einigen Faktoren abhängig (z.B. von der Gewässermorphologie, dem Grundchemismus des Wassers, d.h. Hart-, Weichwasser und von der Windexposition).

2. Zielstellung und Lösungsweg

Zukünftig soll in einem bereits annähernd 20 Jahre laufenden Freilandexperiment in der Talsperre Bautzen der Nachweis geführt werden, daß die Biomanipulation bei Unterschreitung der Biomanipulations-Effektivitäts-Schwelle der Phosphatbelastung (BESP) durch positive Rückkopplung zur Abnahme der mittleren Phytoplankton-Biomasse und zu einer sichtbaren Verbesserung der Wassergüte führt. Aus dem bisherigen Verlauf des Experiments ist die Antwort des Gewässers auf die folgenden Konstellationen bekannt:

P-Belastung sehr hoch: 7...20 gP m^{-2} a^{-1} (>BESP); ohne Biomanipulation (1977-1980),

P-Belastung sehr hoch: 7...20 gP m^{-2} a^{-1} (>BESP); mit Biomanipulation (1981-1990),

P-Belastung hoch: 3....4 gP m^{-2} a^{-1} (BESP); mit Biomanipulation (1991-1995).

Die Reduzierung der P-Belastung ab 1991 resultiert aus den gesunkenen Phosphateinträgen aus dem Einzugsgebiet als Folge der veränderten wirtschaftlichen Rahmenbedingungen. Infolge der zu erwartenden weiteren Senkung der Phosphateinträge, vor allem aber durch eine zusätzliche experimentelle Steuerung zur Blaualgenbekämpfung (Kombination von Phosphat-Fällung im Gewässer mit sauren Eisensalzen, pH-Wert-Erniedrigung durch CO_2-Eintrag aus dem Tiefenwasser und Erhöhung der vertikalen Durchmischung) wird ab 1996 die Phosphat-Belastung des Gewässers weiter sinken. Da-

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

durch besteht die Chance, daß ab 1996 die Kombination "P-Belastung mäßig: <1 gP m^{-2} a^{-1} (= <BESP); mit Biomanipulation" eintritt und bezüglich der Effekte auf die Struktur und Funktion des Ökosystems untersucht werden kann. Daraus ergibt sich die Möglichkeit, durch Vergleich der Befunde, die bis 1995 erhoben wurden, mit denen, die ab 1996 erwartet werden, einen experimentellen Test der um die BESP-Hypothese erweiterten "top-down/bottom-up Theorie" im "großtechnischen" Maßstab durchzuführen.

Dieser Test ist allerdings ohne eine Erweiterung des Lösungsweges nicht vollständig. Selbst bei Eintreten der erwarteten Effekte (Senkung der Phosphat-Konzentration und der Phytoplankton-Biomasse, Vergrößerung der Klarheit des Wassers) wäre keine kausale Zuordnung zu den auslösenden Mechanismen, d.h. entweder zur direkten Phosphat-Last-Reduzierung oder zur biomanipulationsinduzierten Senkung der Phosphat-Konzentration möglich. Hierfür fehlt die experimentelle Konstellation "P-Belastung mäßig (=<BESP); ohne Biomanipulation" Obwohl es prinzipiell später möglich wäre, diese Konstellation einzustellen, kann das nicht im öffentlichen Interesse liegen, da die Talsperre parallel zu den hier dargestellten Forschungsarbeiten vor allem auch einer sehr intensiven Erholungsnutzung unterliegt. Eine bewußt experimentell ausgelöste Verschlechterung der Wassergüte kann deshalb in den Lösungsweg kaum einbezogen werden.

Der demzufolge in der Talsperre Bautzen nicht mögliche Vergleich zwischen biomanipuliertem und nichtbiomanipuliertem Zustand bei jeweils geringer Phosphat-Belastung (=<BESP) soll einerseits in zwei kleinen, sehr ähnlichen Experimentalgewässern in Gräfenhain vorgenommen werden. Hierüber wird an anderer Stelle berichtet (KOOP in prep.). Andererseits kann ein solcher Vergleich auch mit Hilfe von Modellsimulationen angestellt werden. Die vorliegende Arbeit verfolgt das Ziel, neben der Darstellung ausgewählter Ergebnisse aus dem Freilandexperiment in der Talsperre Bautzen unter der Randbedingung hoher P-Belastung auch Simulationsergebnisse zu vergleichen, die den Einfluß der Biomanipulation in Abhängigkeit von sehr verschiedenen P-Belastungen zeigen.

3. Methoden

3.1 Freilandexperiment

Die Maßnahmen zur experimentellen Steuerung der Talsperre Bautzen sowie die einzelnen Methoden zur Erfassung der Systemantwort wurden bereits mehrfach publiziert (z.B. BENNDORF et al. 1984, 1988, BENNDORF 1995, SCHULTZ et al. 1992, KÖTHE & BENNDORF 1994, MEHNER et al. 1995), sodaß hier nur eine kurze Übersicht gegeben werden soll.

Die Einstellung der experimentellen Bedingungen konzentrierte sich bis 1995 auf den Aufbau und die Aufrechterhaltung eines hohen Raubfischanteils von 40 bis 50% an der gesamten Fischbiomasse sowie auf die Gewährleistung einer möglichst großen Artenvielfalt der Raubfische und einer breiten Altersverteilung innerhalb jeder Population. Hierzu erfolgte Besatz mit Satzaalen, ein- oder zweisömmrigen Zandern, Hechten und Welsen. Diese Arten repräsentieren das ursprüngliche, natürliche Arteninventar im Einzugsgebiet. Es wurden außerdem Einschränkungen für den Raubfischfang erlassen.

Zur Erfassung der Antwort des Systems auf die eingestellten experimentellen Bedingungen wurden in 14-tägigem Abstand folgende Kriterien erfaßt:

Physikalische und chemische Kriterien:

Sichttiefe, Tiefenprofile von Temperatur, Licht, Sauerstoff, pH-Wert, Phosphat, Stickstoff, Silikat, freies CO_2, Alkalinität, gelöster organischer und anorganischer Kohlenstoff.

Biologische Komponenten:

Sestontrockenmasse, Artenzusammensetzung und Biomasse des Phytoplanktons (Zählung), Zellzahl und Biomasse der Bakterien und des autotrophen Picoplanktons (Zählung mittels Epifluoreszenz), Makrozoobenthon (Artenzusammensetzung und Biomasse), Mesozooplankton (Artenzusammensetzung, Größenverteilung, Eizahl, Biomasse), Mikrozooplankton: Protozoen, Rotatorien (Artenzusammensetzung, Biomasse), Umsatzgrößen (Primärproduktion, bakterielle Produktion, Filtrierraten).

Die Schätzung der Bestandsgrößen aller wichtigen Fischarten erfolgte durch eine Kombination von wiederholten Netzfängen und hydroakustischen Aufzeichnungen. Diese Schätzung erfaßt allerdings nicht die Jungfische (Altersklasse O+). Wegen der zentralen Stellung der O+ Fische im Nahrungsnetz und der daraus resultierenden Schlüsselstellung für eine stabil funktionierende Biomanipulation wurde seit 1994 jeweils während des Erscheinens der Larven bis zur weitgehenden Dezimierung der Jungfische ein Intensiv-Programm zum Fang der O+ Fische durchgeführt.

3.2 Experiment mit einem mathematischen Modell

Die zweite methodische Säule der vorliegenden Arbeit stellt das dynamische ökologische **Modell SALMO** dar, mit dem die Auswirkungen der unterschiedlichen Randbedingungen simuliert wurden. SALMO (**S**imulation by an **A**nalytical **L**ake **Mo**del) wurde zwischen 1975 und 1990 am Institut für Hydrobiologie der TU Dresden entwickelt (BENNDORF 1979, 1988, RECKNAGEL 1980, PETZOLDT & RECKNAGEL 1991).

Das Modell SALMO beschreibt Talsperren und Seen als Zweischicht-Systeme. Sowohl das Epilimnion als auch das Hypolimnion werden als homogen durchmischt angenommen. Dabei ist die Grenze zwischen den beiden Schichten (Durchmischungstiefe) zeitvariabel. Die folgenden Zustandsva-

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

riablen werden vom Modell berechnet: gelöstes Orthophosphat, anorganische Stickstoffverbindungen, Phytoplankton (zwei funktionelle Gruppen), Zooplankton, allochthoner Detritus und Sauerstoff. Fische und räuberisch lebendes Zooplankton finden nicht als Zustandsvariable Berücksichtigung, aber ihr Einfluß auf das Zooplankton geht über die Modellierung der Mortalitätsrate des Zooplanktons in die Berechnung ein. Demzufolge können beliebige Intensitäten einer Biomanipulation leicht simuliert werden. Die Wechselwirkungen zwischen Sediment und Freiwasser werden über empirische Gleichungen für die Nährstofffreisetzung und die Sediment-Sauerstoffzehrung berücksichtigt.

Zur Wahrung der Übersichtlichkeit und Handhabbarkeit wurden im Modell einige Vereinfachungen vorgenommen. Eine wesentliche Vereinfachung besteht z.B. darin, daß nur zwei funktionelle Gruppen des Phytoplanktons berücksichtigt werden, und daß weder die verschiedenen Gruppen des Zooplanktons noch die einzelnen Altersstadien innerhalb einer Zooplanktongruppe unterschieden werden. Die durch die temperaturabhängige Eientwicklungszeit der Zooplankter bedingte Zeitverzögerung der Zooplanktonreproduktion wird allerdings in die Berechnungen einbezogen. Die beiden Phytoplanktongruppen repräsentieren einerseits relativ langsamwüchsige, nährstoffliebende Arten, die aber vom Zooplankton schlecht gefressen werden können und eine niedrige Sedimentationsgeschwindigkeit aufweisen (Typ: fädige Cyanobakterien), und andererseits raschwüchsige, nährstoffliebende Formen, die gut freßbar sind und mittlere Sedimentationsgeschwindigkeiten haben (Typ: *Cyclotella, Scenedesmus*). Wahlweise kann vom Modellanwender vor Beginn der Simulation eine dieser beiden Phytoplanktongruppen gegen eine dritte funktionelle Gruppe ausgetauscht werden, die mäßig raschwüchsige Arten umfaßt, die aber auch noch bei sehr niedrigen Nährstoffgehalten relativ hohe Wachstumsraten erreichen können. Diese Gruppe ist außerdem durch schlechte Verwertbarkeit durch das Zooplankton und hohe Sedimentationsgeschwindigkeiten charakterisiert (Typ: *Asterionella*). Die Koexistenz der beiden gewählten Gruppen bzw. die Dominanz einer der beiden Gruppen wird vom Modell automatisch berechnet. Das Zooplankton besteht im Modell aus der Gruppe der herbivoren und omnivoren Crustaceen (Typ: *Daphnia*).

Für die Testung der BESP-Hypothese mit SALMO müssen die wichtigsten Schlüsselprozesse, über die das Zooplankton auf die Phosphat-Sedimentation einwirken kann, im Modell enthalten sein. Auch in dieser Hinsicht konnte auf Vereinfachungen nicht verzichtet werden. Zumindest zwei Schlüsselprozesse sind aber gut berücksichtigt: (1) der Grazing-Einfluß auf die Phytoplankton-Struktur und die damit zusammenhängende Sedimentationsrate des phytoplanktongebundenen Phosphats und (2) der vom Zooplankton direkt abhängige Umsatz des Phosphats: Assimilation, Remineralisation und Sedimentation der abgegebenen P-haltigen Partikel. Dabei wurde ein Verhältnis von remineralisiertem zu insgesamt ausgeschiedenem Phosphat von 0,7 zu Grunde gelegt und angenommen, daß der partikuläre Anteil aus dem Epilimnion aussinkt.

Trotz der relativ geringen Zahl von Zustandsvariablen enthält SALMO 117 Parameter. Das ist die unvermeidbare Konsequenz der Berücksichtigung zahlreicher ökologischer Steuermechanismen, ohne die wiederum keine hinreichende Allgemeingültigkeit und Prognosefähigkeit des Modells erreichbar wäre. Mit Ausnahme weniger gewässerspezifischer Parameter wurden alle Parameterwerte auf der Basis von eigenen oder publizierten Experimenten möglichst allgemeingültig bestimmt, sodaß sie für alle Simulationen zur Verfügung stehen. Eine aufwendige (und für 117 Parameter auch nahezu unmögliche) Parameteranpassung ist demzufolge nicht erforderlich. Die Inputvariablen (z.B. Füllstände, Durchmischungstiefe, Zu- und Abflüsse, Strahlung, Wassertemperatur, Konzentrationen von Nährstoffen und organischer Substanz in den Zuflüssen) werden dem Modell als diskrete Werte übergeben. In der Regel wird mit 10-Tages-Mittelwerten bzw. Dekadenanfangswerten gearbeitet.

Die prinzipielle Gültigkeit von SALMO für Gewässer eines sehr breiten Trophiespektrums wurde an zahlreichen Fallbeispielen getestet (z.B. BENNDORF & RECKNAGEL 1982, RECKNAGEL & BENNDORF 1982, RECKNAGEL 1984, BENNDORF et al. 1985). Im Ergebnis dieser umfassenden Validation kann festgestellt werden, daß SALMO mit Ausnahme sehr flacher Gewässer (mittlere Tiefe ca. 5 m) Jahresgänge der Zustandsvariablen simulieren kann, die bezüglich der Höhe der Maxima und Minima sowie deren Zeitmuster hinreichende Übereinstimmung mit gemessenen Zeitverläufen zeigen. Damit sind die Voraussetzungen erfüllt, um mit dem Modell die Auswirkungen unbekannter Zustände auf die Wassergüte zu untersuchen.

Da wegen der enormen Komplexität der realen Ökosysteme einerseits und der unerläßlichen Vereinfachungen im Modell andererseits Ungenauigkeiten der Simulationsergebnisse im Detail nicht vermeidbar sind, muß für die Anwendung des Modells eine adäquate Methode gewählt werden. Eine solche Methode stellt die **Scenario-Analyse** dar. Dabei werden die Simulationsergebnisse weniger bezüglich ihrer absoluten Werte als vielmehr im Hinblick auf die relativen Unterschiede zwischen den einzelnen untersuchten Fällen (Scenarios) beurteilt. Dadurch werden die Auswirkungen unvermeidbarer Modellfehler auf die Bewertung der Simulationsergebnisse minimiert.

4. Ergebnisse und Diskussion

4.1 Biomanipulationseffekte bei hoher Phosphatbelastung im Freilandexperiment

Im hypertrophen Experimentalgewässer Bautzen sollte geprüft werden, wie die Biomanipulation bei

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

sehr deutlicher Überschreitung der BESP auf die Ökosystemstruktur und die Wassergüte wirkt. Die bisherigen Untersuchungen konnten zahlreiche Beiträge zum Verständnis der Biomanipulation unter dieser Randbedingung erbringen. Einige charakteristische Effekte werden nachfolgend beschrieben.

(1) Die Methode des regelmäßigen Raubfischbesatzes bei gleichzeitig wirkenden Fangrestriktionen führte zu stabilen Raubfischbeständen auf hohem Niveau (Abb. 2). Eine wichtige Voraussetzung hierfür ist allerdings, daß eine Mehrartengemeinschaft mit breiter Altersverteilung innerhalb aller Raubfischarten eingestellt wird (BENNDORF et al. 1991, SCHULTZ et al. 1992). Diese Zielsetzung schließt vor allem auch den Verzicht auf sehr starken Besatz mit nur einer Raubfischart über kurze Zeit (ein oder zwei Jahre) ein. Diese in der binnenfischereilichen Praxis leider oft geübte Verfahrensweise führt zwangsläufig entweder zu ineffektiven oder zu instabilen Raubfischbeständen (z.B. "Zandermüdigkeit" der Seen nach BARTHELMES 1988).

(2) Bei den Friedfischen führte der starke Fraßdruck der Raubfische zu einer Bestandsabnahme (Abb. 2). Dabei ist bemerkenswert, daß trotz des Nährstoffreichtums des Gewässers keine absolute Dominanz der Cypriniden auftrat. Der Blei (*Abramis brama*) ist nur in geringer Abundanz vertreten, und einzelne starke Jahrgänge der Plötze (*Rutilus rutilus*) werden durch den starken Fraßdruck der Raubfische rasch dezimiert (SCHULTZ et al. 1992). Außerdem wurde in den Plötzen-Populationen eine extreme Disproportion im Geschlechterverhältnis beobachtet (Männchenanteil weit unter 10%), die bei weiterer Fortsetzung dieses Trends zur Kontrolle der Planktivoren beitragen könnte (SCHULTZ 1996).

(3) Die Jungfische der geförderten Raubfischarten (vor allem der Perciden) wirken durch ihren Zooplanktonfraß den Zielen der Biomanipulation entgegen. Sie können bei dem hohen Raubfischbestand in der Größenordnung von 50% zur wichtigsten Planktivoren-Gruppe überhaupt werden. Die relative Bedeutung dieses Mechanismus für die Mortalität der Daphnien unterliegt allerdings starken saisonalen Schwankungen (MEHNER & SCHULTZ 1994). Die für das Funktionieren der Biomanipulation unerläßliche, rasche Dezimierung der 0+ Fische ist offensichtlich ein Schlüsselmechanismus. Er kann in erster Linie durch die gegenseitige Prädation (einschließlich Kannibalismus) innerhalb der Jungfischbestände selbst (Altersgruppen 0+ und 1+) realisiert werden (MEHNER et al. 1995). Ein Beispiel für die starke Dezimierung der 0+ Fische nach Abschluß der Laichzeit zeigt Abb. 3.

(4) Die absolute Dominanz der Daphnien ist auch bei hoher Nährstoffbelastung erreichbar (BENNDORF et al. 1988, BENNDORF 1995). Abb. 4 belegt das für die Sommermittelwerte. Eine Aus-

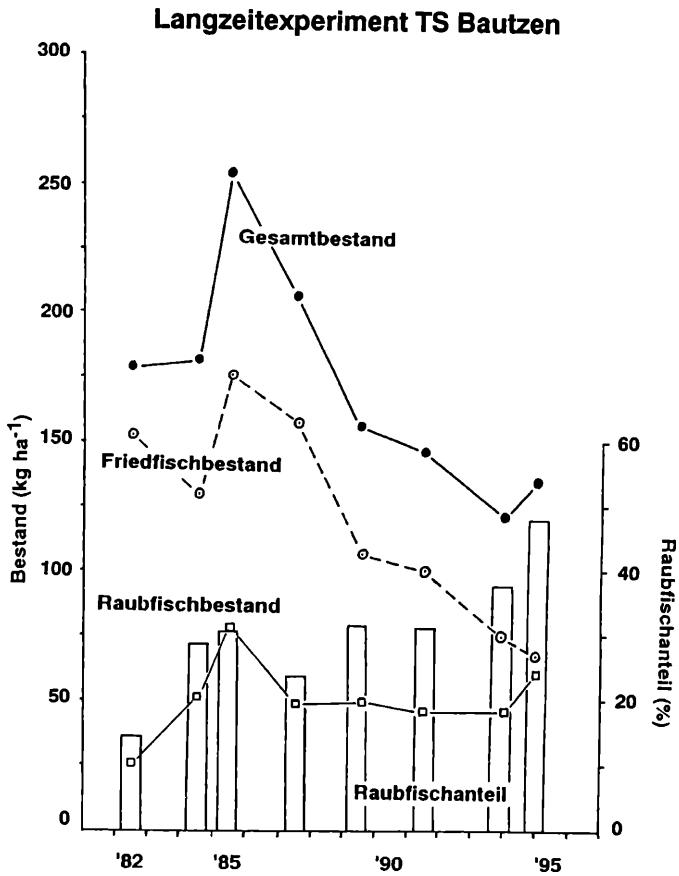

Abbildung 2

Entwicklung des Fischbestandes und des Raubfischanteils im Ergebnis der experimentellen Steuerung während der Biomanipulation in der Talsperre Bautzen (nach SCHULTZ, pers. Mitt.)

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

nahme bildet die Sommerdepression der Daphnien vor allem in solchen Jahren, die durch besonders starke Jungfischaufkommen gekennzeichnet sind. Dabei existieren Hinweise darauf, daß die Sommerdepression durch den Fraßdruck invertebrater Räuber stark verlängert werden kann, wenn bei hoher Nährstoffbelastung und daraus resultierender starker Primärproduktion (hoher pH-Wert im oberflächennahen Wasser) eine räumliche Separierung von Fischen und invertebraten Räubern eintritt (KÖTHE 1993). Ein besonders überraschendes Resultat der Biomanipulation sind die hohen Daphnien-Biomassen im Winter (Abb. 5), die eine wesentliche Bedeutung für das rasche Wirksamwerden der Biofiltration im zeitigen Frühjahr haben (BENNDORF & FALTIN 1994). Allerdings zeigen die vom Trend abweichenden Werte der Jahre 1983 und 1994 in Abb. 5, daß die Wintermittelwerte der Daphnien-Abundanz nicht allein vom Raubfischanteil abhängen.

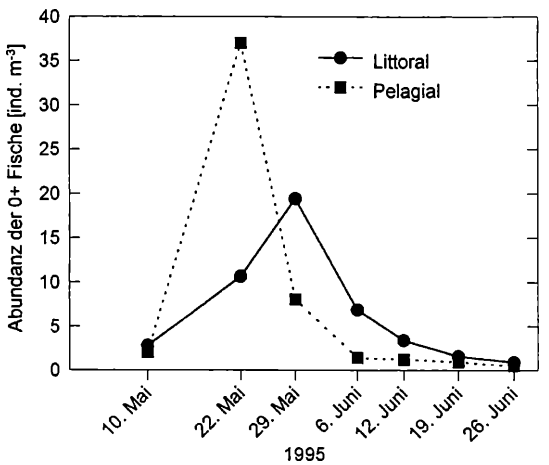

Abbildung 3

Beispiel für die starke Reduzierung der 0+ Fische im Frühsommer unter Biomanipulationsbedingungen in der Talsperre Bautzen (Bongonetz-Nachtfänge; aus MEHNER et al. 1996)

(5) Wie in fischfreien Enclosures im Experiment Bautzen nachgewiesen wurde, führt fehlender Fischfraßdruck nicht zwangsläufig zur Dominanz sehr großer Daphnien-Arten. Die nicht besonders große *Daphnia galeata* erweist sich unter den hypertrophen Bedingungen in der Talsperre Bautzen als die Art mit der größten Fitneß (RITTER & KÖTHE 1993).

(6) Bei hoher Phosphatbelastung im Experimentalgewässer tritt keine Verringerung der mittleren Phytoplankton-Biomasse ein (BENNDORF et al. 1991, BENNDORF 1995). Allerdings verschiebt sich das Artenspektrum im Phytoplankton sehr deutlich von kleinen, freßbaren Formen zu großen,

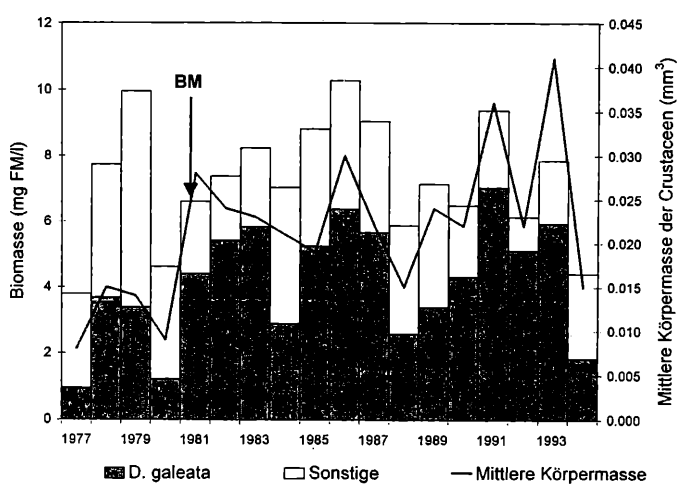

Abbildung 4

Sommer-Mittelwerte (Mai-Oktober) der Biomasse des gesamten Zooplanktons und von *Daphnia galeata* sowie die mittlere Körpermasse aller Crustaceen (einschließlich aller Juvenilstadien) vor und während der Biomanipulation (BM) im Freilandexperiment in der Talsperre Bautzen

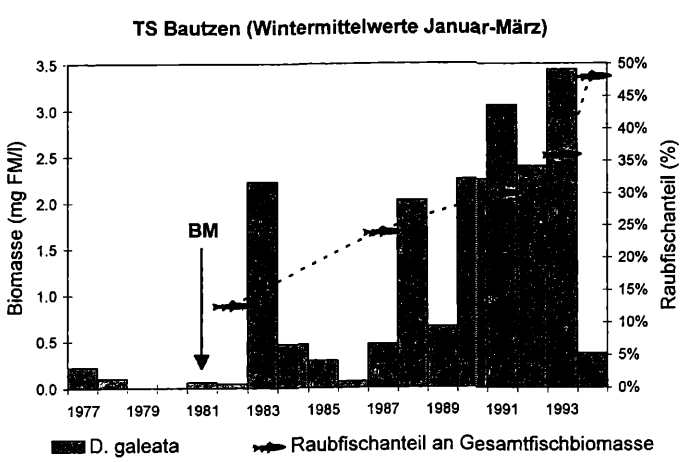

Abbildung 5

Winter-Mittelwerte (Januar-März) der Biomasse von *Daphnia galeata* im Vergleich mit dem Anstieg des Anteils der Raubfische an der gesamten Fischbiomasse vor und während der Biomanipulation (BM) im Freilandexperiment in der Talsperre Bautzen

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

nicht freßbaren Arten (BENNDORF & FALTIN 1994). Abb. 6 dokumentiert diese Verschiebung für die Sommer-Mittelwerte der Phytoplankton-Biomasse.
Bei Überschreitung eines primärproduktionsabhängigen Grenzwertes der Intensität der Biofiltration wird auch eine extreme Unterdrückung der Primärproduktion in den kleinen Größenfraktionen unter 30 m (bei sehr hoher Primärproduktion in den Größenklassen über 30m) beobachtet (KAMJUNKE et al., im Druck).

(7) Eine wesentliche Stabilisierung der Daphnien-Population durch das heterotrophe mikrobielle Nahrungsnetz erfolgt in den Phasen, in denen infolge des starken Fraßdrucks der Daphnien nur extrem wenig freßbares Phytoplankton vorhanden ist. Da in diesen Phasen auch die Protozoen als potentielle Bakterienfresser stark unterdrückt sind (KÖTHE & BENNDORF 1994), kann die hohe bakterielle Produktion überwiegend direkt von den Daphnien genutzt werden. Abb. 7 zeigt ein Beispiel dafür, daß die gesamte bakterielle Produktion allein durch die Daphnien verwertet wird, obwohl die Protozoen dazu genauso oder noch effektiver in der Lage wären. Der in Abb. 7 (Mitte) bei experimentellem Ausschluß der Daphnien gezeigte Prozess ist aber unter Biomanipulations-Bedingungen nahezu ohne Bedeutung. Demzufolge trägt die enge Verkopplung des "klassischen" metazoischen Nahrungsnetzes mit dem mikrobiellen Nahrungsnetz in diesen Phasen zu hohen Daphniendichten bei.

(8) Einer besonders effektiven top-down Steuerung unterliegt das autotrophe Picoplankton (APP). Nur in seltenen und sehr kurzen Übergangssituationen (z. B. beim Zusammenbruch der *D. galeata*-Population zu Beginn einer Sommerdepression) vermögen picoplanktische Cyanobakterien oder Grünalgen nennenswerte Abundanzen zu entwickeln (Abb. 8). Außerhalb dieser Übergangssituationen liegen die Abundanzen offensichtlich deshalb um mehrere Zehnerpotenzen unter den Werten in nichtbiomanipulierten Gewässern (z.B. WEISSE & KENTER 1991, MALINSKY-RUSHANSKY & BERMAN 1991), weil Daphnien-Biomassen über ca. 3 mg FM/l hohe Verlustraten für das APP bedingen (Abb. 8). Die außerhalb von Übergangssituationen oft auch bei Daphnien-Biomassen unter 3 mg FM/l sehr geringen APP-Abundanzen in Abb. 8 erklären sich aus dem Befund, daß bei diesen relativ geringen Daphnien-Biomassen hohe Abundanzen heterotropher Flagellaten möglich sind (KÖTHE & BENNDORF 1994).

(9) Wie Vergleiche von Perioden mit starker bzw schwacher Intensität der Biofiltration unter ansonsten ähnlichen Randbedingungen ergaben, kann der Fraßdruck der Daphnien nicht als Auslöser einer in vielen Jahren beobachteten Dominanz von Blaual-

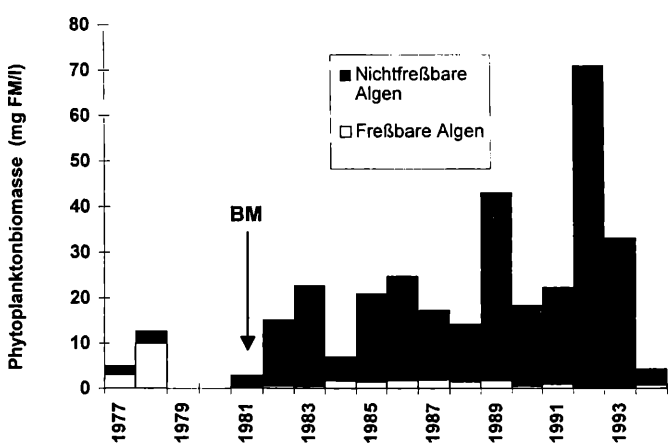

Abbildung 6

Sommer-Mittelwerte (Mai-Oktober) der Biomasse des Phytoplanktons vor und während der Biomanipulation (BM) im Freilandexperiment in der Talsperre Bautzen (nichtfreßbare Algen: 30 m; freßbare Algen: 30 m)

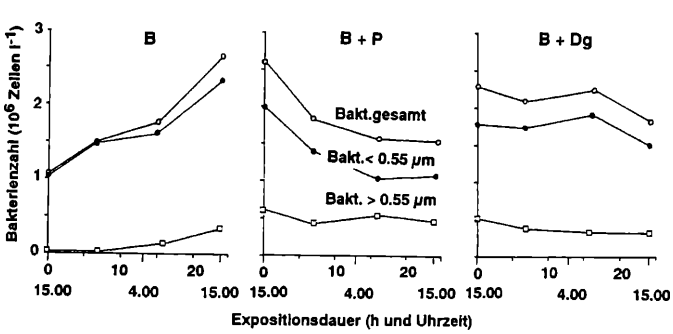

Abbildung 7

Bakterielles Wachstum in Grazer-freien Ansätzen (B) sowie Wachstum minus Grazing-Verluste in Anwesenheit von Protozoen (B+P: 3,39 10^6 HNF/l) bzw. *Daphnia galeata* (B+Dg: 100 Tiere/l) während einer Phase mit hoher Daphnien-Abundanz und hoher Biomasse nichtfreßbarer Phytoplankter während der Biomanipulation im Freilandexperiment in der Talsperre Bautzen (Ansätze in Mikroenclosures nach fraktionierter Filtration, nach A. BENNDORF, pers. Mitt.)

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

gen (*Microcystis* spp.) betrachtet werden. Starker Fraßdruck von *D. galeata* führte im Gegenteil sogar zu einer Verringerung der Biomasse von *Microcystis* spp. (BENNDORF & FALTIN 1994). Nachdem erste Ergebnisse auch eine ursächliche Beteiligung der Daphnien an der Förderung solcher Blaualgen vermuten ließen, die erhebliche Mengen des Lebertoxins Microcystin enthalten (Benndorf & Henning 1989), konnte inzwischen wahrscheinlich gemacht werden, daß weder ein direkter noch ein indirekter Zusammenhang zwischen der Filtrieraktivität der Daphnien und dem Auftreten microcystinhaltiger Cyanobakterien besteht (JUNGMANN & BENNDORF 1994).

(10) Ausgedehnte Klarwasserstadien im Frühjahr und im Herbst sowie die Verschiebung der Dominanzverhältnisse im Phytoplankton führen dazu, daß bei knapp 20% aller Probenahmen zum Teil erheblich größere Sichttiefen unter Biomanipulationsbedingungen zu beobachten waren. Während mehr als 80% aller Untersuchungstermine unterschieden sich die Sichttiefen allerdings nicht deutlich, wenn die Perioden vor Beginn und während der Biomanipulation verglichen werden (Abb. 9). Diese Befunde bezüglich der Sichttiefe müssen offensichtlich vor allem deshalb als ein sehr beachtlicher Erfolg der Biomanipulation gewertet werden, weil wegen der stetigen Verstärkung der externen Phosphatbelastung bis 1990 die Gesamtphosphat-Konzentration in der Talsperre Bautzen während der Biomanipulation viel höher war als vorher (Abb. 10).

4.2 Simulation von Biomanipulationseffekten bei sehr unterschiedlicher Phosphatbelastung

Zur Beantwortung der vorliegenden Fragestellung (vgl. Kap. 2) sollen mit Hilfe einer Scenario-Analyse mit SALMO die Auswirkungen hoher Daphnienbiomassen (Biomanipulation) auf die Langfristentwicklung (10 Jahre) des Gesamtphosphats und der Primärproduktion unter verschiedenen Phosphatbelastungen getestet werden. Hierfür werden die folgenden drei Scenarios definiert und jeweils für hohe und niedrige Zooplankton-Mortalität (d.h. ohne bzw. mit Biomanipulation) simuliert:

Scenario 1:
Hohe externe und hohe interne Phosphatbelastung (Inputvariable entsprechen der realen Situation der Talsperre Bautzen im Jahr 1978, die externe Gesamt-P-Belastung beträgt 10,84 g P/m^2 a).

Scenario 2:
Wie Scenario 1, aber um 95 % verringerte externe Phosphatbelastung.

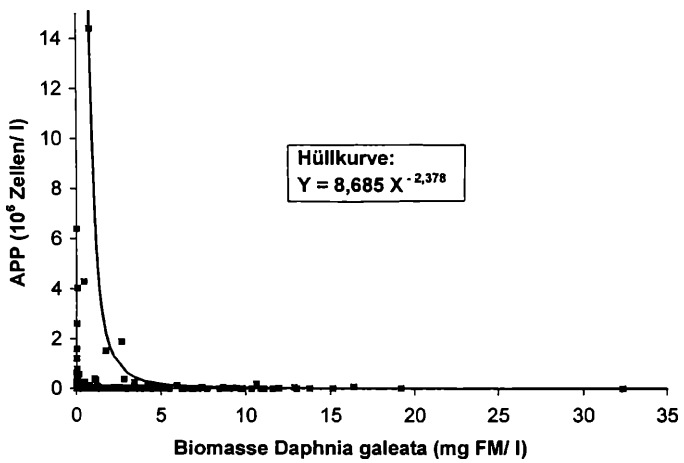

Abbildung 8

Autotrophes Picoplankton (APP) bei verschiedenen Daphnienbiomassen während der Biomanipulation im Freilandexperiment in der Talsperre Bautzen. Die "Hüllkurve" zeigt an, daß höhere APP-Abundanzen nur bei niedrigen Daphnien-Biomassen gefunden wurden

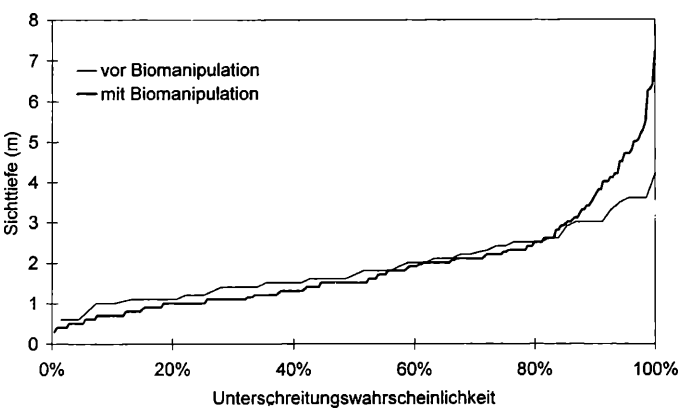

Abbildung 9

Dauerlinie (Häufigkeitsverteilung) aller gemessenen Sichttiefen vor und während der Biomanipulation im Freilandexperiment in der Talsperre Bautzen

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

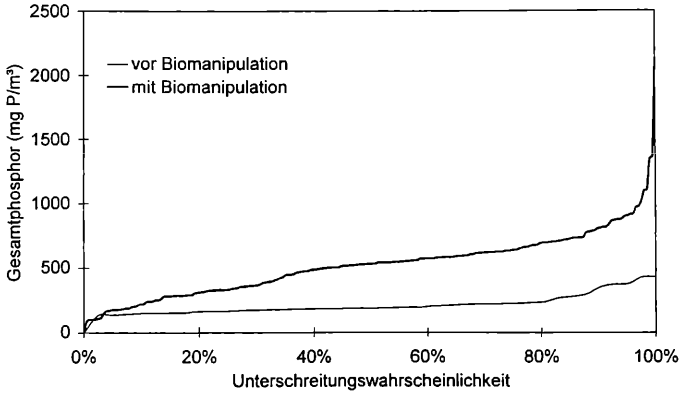

Abbildung 10

Dauerlinie (Häufigkeitsverteilung) aller gemessenen Gesamtphosphat-Konzentrationen vor und während der Biomanipulation im Freilandexperiment in der Talsperre Bautzen

Scenario 3:
Simulation der Talsperre Bautzen als zu- und abflußloser "See" ohne jegliche externe und interne Phosphatbelastung, starke Verringerung der Sinkgeschwindigkeiten beider Phytoplanktongruppen.

Die Ergebnisse der Simulation aller drei Scenarios sind in Abb. 11 (Gesamtphosphat) und Abb. 12 (Netto-Primärproduktion) dargestellt. In weitestgehender Übereinstimmung mit den realen Beobachtungen in der Talsperre Bautzen (im Jahr 1978, für das die Eingangsdaten gelten) liegen die Gesamt-P-Werte im Scenario 1 (Abb. 11, oben) zwischen etwa 100 und 300 mg P/m^3 Es werden keine nennenswerten Unterschiede zwischen den Zuständen mit Biomanipulation (mit BM) und ohne Biomanipulation (ohne BM) simuliert, und es existiert auch kein langfristiger Trend. Entsprechend verhält sich auch die Netto-Primärproduktion (NPP), obwohl hier erwartungsgemäß der direkte Fraßdruck des Zooplanktons im Fall "mit BM" zu etwas niedrigeren Werten während der Vegetationsperiode führt. Entscheidend für die Beantwortung der Fragestellung ist aber, daß diese Reduzierung der NPP nicht mit einer Abnahme des Gesamt-P verbunden ist. Insofern unterstützt die Simulation von Scenario 1 die BESP-Hypothese.

Die starke Verringerung der externen P-Belastung bedingt im Scenario 2 einen drastischen Rückgang der Gesamt-P-Konzentration während der ersten beiden Simulationsjahre (Abb. 11, Mitte). Im weiteren Simulationsverlauf tritt - abgesehen von der regelmäßigen saisonalen Dynamik - keine Verringerung der Gesamt-P-Konzentration auf. Die Unterschiede zwischen den Fällen "mit BM" und "ohne BM" sind kaum wahrnehmbar (Abb. 11, Mitte). Dem starken Rückgang des Gesamt-P entspricht auch die stark verringerte NPP.

Sowohl bezüglich der geringen absoluten Höhe als auch hinsichtlich des zeitlichen Verhaltens existieren keine Unterschiede zwischen den beiden Fällen "mit BM" und "ohne BM" (Abb. 12, Mitte). Es findet also offensichtlich auch bei einer Absenkung der externen P-Belastung in den Bereich von 0,5 g P/m^2 a noch keine erkennbare Verstärkung der Gesamt-P-Abnahme durch Biomanipulation statt.

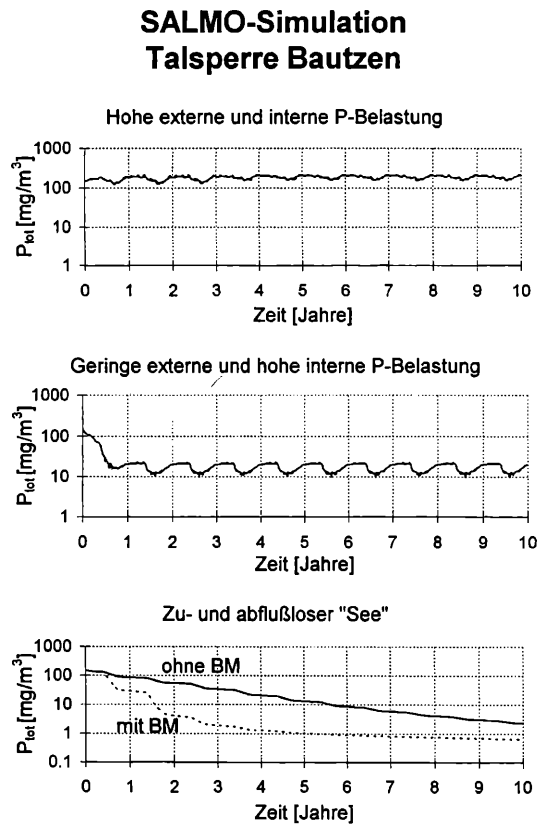

Abbildung 11

Ergebnisse der Simulation der Gesamtphosphat-Konzentrationen (Ptot) mit dem Modell SALMO nach Scenario 1 (oben), 2 (Mitte) und 3 (unten) (Erklärung siehe Text). In jedem Scenario erfolgte die Simulation für den Zustand "mit Biomanipulation" (mit BM) und "ohne Biomanipulation" (ohne BM). Sofern nur eine Kurve erkennbar ist, liegen die Unterschiede unterhalb des Auflösungsvermögens des gewählten Abbildungsmaßstabes

Dieses Simulationsergebnis bedeutet allerdings noch keine Falsifizierung der BESP-Hypothese, weil sowohl die interne Phosphat-Belastung als auch die hohe Wassererneuerungsrate in der Talsperre die Biomanipulationseffekte bezüglich der

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Gesamt-P-Abnahme überdecken könnten. Um auch diese mögliche "Maskierung" zu beseitigen, wurde als Extremfall Scenario 3 simuliert.
Unter Ausschaltung aller P-Belastungen und des Wasserdurchsatzes zeigt Scenario 3 sowohl "mit BM" als auch "ohne BM" einen deutlich fallenden Trend der Gesamt-P-Konzentration. Dieser Trend wird aber sehr deutlich durch Biomanipulation verstärkt. Im Fall "mit BM" erreicht der Gesamt-P bereits nach den ersten drei Jahren extrem niedrige Werte, die im Fall "ohne BM" erst nach etwa 10 Jahren eintreten (Abb. 11, unten). Wie nach den Simulationsergebnissen der Gesamt-P-Konzentration zu erwarten ist, tritt auch bezüglich der NPP eine deutliche Beschleunigung des Rückganges im Fall "mit BM" ein (Abb. 12, unten): bereits im zweiten Simulationsjahr ist die NPP im Fall "mit BM" bei dem in Abb. 12 gewählten Maßstab praktisch nicht mehr von der Abszisse unterscheidbar.

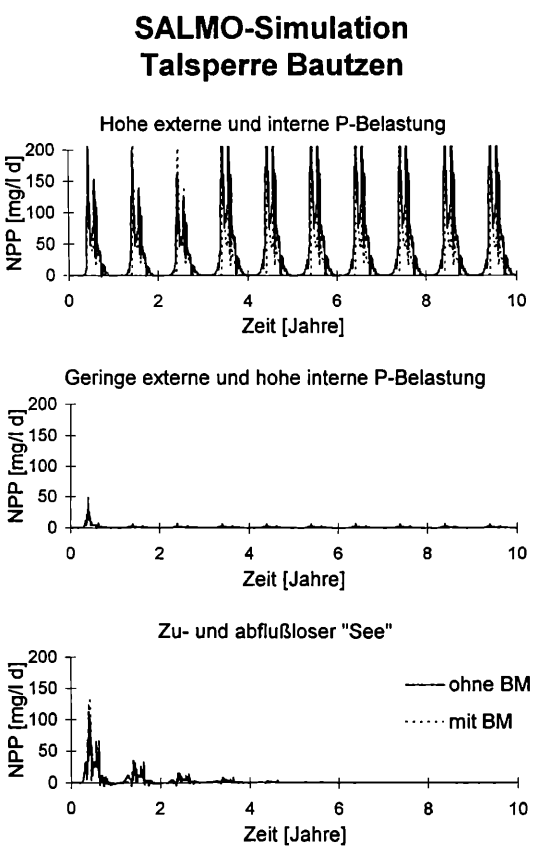

Abbildung 12

Ergebnisse der Simulation der Netto-Primärproduktion (NPP) mit dem Modell SALMO nach Scenario 1 (oben), 2 (Mitte) und 3 (unten) (Erklärung siehe Text). In jedem Scenario erfolgte die Simulation für den Zustand "mit Biomanipulation" (mit BM) und "ohne Biomanipulation" (ohne BM). Sofern nur eine Kurve erkennbar ist, liegen die Unterschiede unterhalb des Auflösungsvermögens des gewählten Abbildungsmaßstabes (Scenario 2 sowie Scenario 3 im ersten Simulationsjahr) bzw. verläuft die Kurve "mit BM" auf der Zeitachse (Scenario 3 vom zweiten bis zehnten Simulationsjahr)

Da in Scenario 3 die Sedimentationsgeschwindigkeiten des Phytoplanktons bewußt annähernd Null gesetzt wurden, kann mit Sicherheit davon ausgegangen werden, daß die simulierten Unterschiede auf die unterschiedlichen Zooplanktonbiomassen als Folge der Biomanipulation zurückzuführen sind.
Wie die Simulationsergebnisse zeigen, tritt eine biomanipulationsbedingte Gesamt-P-Reduzierung und Oligotrophierung nur bei weitgehender Abgeschlossenheit des Systems sowohl bezüglich P-Belastung als auch Wasserdurchfluß auf. Dieses Ergebnis unterstützt prinzipiell die BESP-Hypothese. Wegen der starken Vereinfachungen im Modell SALMO und der daraus resultierenden Modellfehler können allerdings keine Aussagen bezüglich der absoluten Höhe der BESP abgeleitet werden. Die aus der Scenario-Analyse erhaltenen Hinweise lassen aber die weitere Testung der BESP-Hypothese in Freilandexperimenten sinnvoll erscheinen.

5. Schlußfolgerungen

Aus der hier vorgestellten Kombinaton eines Ganz-Seen-Experiments (Talsperre Bautzen) mit einer Scenario-Analyse unter Verwendung eines mathematischen Modells (SALMO) kann gefolgert werden, daß die Hypothese von der Existenz einer "Biomanipulations-Effektivitäts-Schwelle der Phosporbelastung" (BESP) nicht falsifiziert werden konnte. Falls die BESP-Hypothese auch durch weitere Tests im Freiland nicht falsifizierbar sein sollte, müssen für die Anwendung der Biomanipulation in Standgewässern die folgenden Schlußfolgerungen gezogen werden:

- Biomanipulation kann bei erfolgreicher Steuerung an der Spitze des Nahrungsnetzes (Fische, Zooplankton) nur dann eine nachhaltige, über zeitlich begrenzte Klarwasserstadien hinausgehende Reduzierung der Phytoplankton-Biomasse erzielen, wenn die Summe der externen und internen P-Belastung unterhalb der BESP liegt und die Durchflußrate im Gewässer sehr gering ist.
  In stark belasteten und/oder durchflossenen Gewässern sind nachhaltige top-down Effekte an der Basis des pelagischen Nahrungsnetzes auf die Dominanzstruktur des Phytoplanktons beschränkt. Eine Ausnahme hiervon bilden sehr flache Gewässer, in denen Makrophyten zur Dominanz gelangen können.
  Biomanipulation und "klassische" Reduzierung der Phosphatbelastung stellen demnach keine Alternativen dar. Die höchste Effektivität von Gewässerschutz-Maßnahmen wird durch eine Kombination beider Strategien erreichbar sein.

6. Danksagung

Den folgenden Diplomanden, Doktoranden und Mitarbeitern bin ich für die Überlassung bisher nicht publizierter Ergebnisse dankbar: Rainer Un-

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

ger, Eckhard Penz, Helmut Kneschke, Katrin Kossatz, Uwe Hornig, Roger Dumke, Rainer Kruspe, Susanne Reichel, Antje Köhler, Uwe Miersch, Bernd Meltzer, Andreas Herschel, Pia Ritter, Annekatrin Köthe, Reglindis Herbst, Hanno Voigt, Wiebke Böing, Heinz Schultz, Thomas Mehner, Angela Benndorf und Veronika Faltin. Ein besonderer Dank gebührt auch Thomas Petzoldt für die Zusammenarbeit bei der Scenario-Analyse.

Das diesem Beitrag zugrundeliegende Forschungsvorhaben wurde mit Mitteln des Bundesministeriums für Bildung, Wissenschaft, Forschung und Technologie unter den Förderkennzeichen 0339423A sowie 0339549 gefördert. Die Verantwortung für den Inhalt dieser Veröffentlichung liegt beim Autor.

7. Zusammenfassung

Bei einem hohen Prozentsatz der stehenden Gewässer (Seen, Tagebaurestgewässer, Talsperren) führen Eutrophierungsfolgen zu einer Verletzung der Qualitätsziele und zu erheblichen Nutzungseinschränkungen bzw. zu hohen Mehraufwendungen bei der Gewässernutzung. Für die Überwindung dieses nicht tolerierbaren Zustandes sollte ein moderner, integrierter Gewässerschutz neben den klassischen Verfahren (Kläranlagenbau, Ringkanalisation, Reduzierung diffuser Stoffeinträge) auch ökotechnologische Verfahren in den Gewässern selbst einsetzen.

Zur Realisierung dieser generellen Zielstellung wird international mit hoher Intensität an einem ökotechnologischen Verfahren gearbeitet, bei dem durch "Optimierung" der Zusammensetzung und Höhe der Fischbestände die planktische Biofiltration durch große Zooplankter (vor allem der Gattung *Daphnia*) maximiert und die Wassergüte hierdurch wesentlich verbessert werden soll (Biomanipulation). Der internationale Trend geht dahin, für größere und tiefere Gewässer die praktische Anwendbarkeit der Biomanipulation in Zweifel zu ziehen. Der Grund hierfür besteht vor allem darin, daß in Gewässern dieses Typs auch bei erfolgreicher Manipulation der oberen trophischen Ebenen (Fische, Zooplankton) meist keine nachhaltige Reduzierung der Phytoplanktonbiomasse festgestellt wurde. Hier setzt die vorliegende Arbeit an, indem sie eine bisher vernachlässigte Betrachtungsweise in den Mittelpunkt stellt: Es wird postuliert, daß die Nachhaltigkeit der erstrebten Biomanipulationseffekte nicht allein durch die direkten Folgen der Biofiltration zustande kommt. Vielmehr könnte die Verringerung der Phytoplanktonbiomasse vor allem auch durch die Verstärkung der Phosphatverluste aus der Produktionszone der Gewässer in das Tiefenwasser und das Sediment und demzufolge eher indirekt durch Nährstoffverknappung erreicht werden. Es wird die Hypothese aufgestellt, daß dieser indirekte Effekt der Nährstoffverknappung erst bei Unterschreitung eines bestimmten Schwellenwertes der Phosphatbelastung sichtbar und damit nutzbar wird.

In einem Freilandexperiment (Talsperre Bautzen, Sachsen) wurden die Effekte eines experimentell stark erhöhten Raubfischbestandes auf alle Ebenen des Nahrungsnetzes bei drastischer Überschreitung der postulierten **B**iomanipulations-**E**ffektivitäts-**S**chwelle der **P**hosphatbelastung (BESP) seit 1981 analysiert. Die experimentellen Ergebnisse unterstützen die Hypothese: trotz erfolgreicher Manipulation der Fischbestände und Förderung des großen Zooplanktons beschränken sich die Effekte bezüglich des Phytoplanktons auf zeitlich begrenzte Klarwasserstadien sowie auf eine Verschiebung der Phytoplanktonstruktur zu solchen Formen, die von den dominierenden Zooplanktern nicht gefressen werden können. Die Prüfung der Hypothese für den Fall der Unterschreitung der BESP wird im Freiland gegenwärtig vorbereitet. Experimentelle Ergebnisse liegen hierzu noch nicht vor. Allerdings weisen Simulationsergebnisse mit dem Modell SALMO darauf hin, daß neben der Phosphatbelastung auch die Verweilzeit des Wassers eine entscheidende Rolle spielen könnte. Diese Simulationen zeigen nur bei sehr niedriger interner und externer Phosphatbelastung sowie bei fehlendem Wasserdurchfluß (sehr langer Verweilzeit) den postulierten indirekten Effekt der langfristigen Nährstoffverknappung und Reduzierung der Primärproduktion als Folge der Biomanipulation.

Summary

Eutrophication control should be achieved by a strategy which combines "classical" methods (advanced waste water treatment, waste water diversion, reduction of diffuse nutrient sources) with in-lake measures (ecotechnology). Biomanipulation represents an ecotechnological method which aims at the maximization of the biofiltration capacity of the large zooplankters (mainly of the genus *Daphnia*) by optimizing the composition of the fish community. There is an international trend to assume that biomanipulation in lakes and reservoirs deeper than approximately 5 m cannot be applied successfully. The main reason for this assumption is that in many cases no sustained reduction of the phytoplankton biomass was observed in these lakes, even if successful manipulations of the higher trophic levels (fish, zooplankton) were achieved. This paper is a contribution to overcome this problem by focussing on an aspect which was rather neglected up to now. It is assumed that efficiency and sustainability of biomanipulation effects regarding the reduction of phytoplankton biomass could be achieved mainly by a biomanipulation-induced enhancement of the phosphate losses from the epilimnion to the hypolimnion and sediment. In this case sustained phytoplankton reduction would be caused by an indirect effect of nutrient limitation rather than by direct phytoplankton losses due to grazing. A hypothesis has been developed that this indirect

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

biomanipulation effect becomes visible only below a certain threshold of the phosphorus loading.
To test this hypothesis two methods were combined: (1) In a whole-lake experiment in Bautzen reservoir (Saxony, Germany) the long-term effects of a drastic increase of the stock of piscivores has been studied under nutrient conditions far above the postulated "biomanipulation-efficiency-threshold of the phosphorus-loading" (BESP). The experimental results support the BESP-hypothesis: the effects on phytoplankton were restricted to temporary clear water phases and to a shift in the phytoplankton structure towards the dominance of such algae which cannot be used by the daphnids. A field test of the BESP-hypothesis under conditions below the BESP is recently in preparation. But results are not yet available. (2) Simulation results from a scenario analysis using the dynamic model SALMO support the hypothesis for all situations of P-loading. But these simulations indicate that besides P-loading also the flushing rate of the lake could be of great importance: the biomanipulation-induced reduction of in-lake total phosphorus and net primary production is simulated only at very low external and internal P-loadings as well as very low flushing rates.

8. Literatur

ANDERSSON, G.; H. BERGGREN, G. CRONBERG & G. GELIN (1978):
Effects of planktivorous and benthivorous fish on organisms and water chemistry in eutrophic lakes. - Hydrobiologia **59**: 9-15.

BARTHELMES, D. (1988):
Fish predation and resource reaction: Biomanipulation background data from fisheries research. - Limnologica **19**: 51-59.

BENNDORF, J. (1979):
Kausalanalyse, theoretische Synthese und Simulation des Eutrophierungsprozesses in stehenden und gestauten Gewässern. Dissertation B (Habilitationsschrift), Technische Universität Dresden.

—— (1987):
Food web manipulation without nutrient control: A useful strategy in lake restoration? - Schweiz.Z.Hydrol. **49**: 237-248.

—— (1988):
Documentation of the dynamic ecological model SALMO II. Forschungsbericht, Technische Universität Dresden.

—— (1995):
Possibilities and limits for controlling eutrophication by biomanipulation. - Int.Revue ges. Hydrobiol. **80**: 519-534.

BENNDORF, J. & M. HENNING (1989):
Daphnia and toxic blooms of *Microcystis aeruginosa* in Bautzen reservoir (GDR). - Int. Revue ges.Hydrobiol. **74**: 233-248.

BENNDORF, J.; H. KNESCHKE, K. KOSSATZ & E. PENZ (1984):
Manipulation of the pelagic food web by stocking with predacious fishes. Int.Revue ges.Hydrobiol. **69**: 407-428.

BENNDORF, J.; R. KOSCHEL & F. RECKNAGEL (1985):
The pelagic zone of Lake Stechlin - An approach to a theoretical model. In: Casper, J. (ed.): Lake Stechlin. A temperate oligotrophic lake. Dordrecht, Boston, Lancaster, Dr. W. Junk Publishers, 433 - 453.

BENNDORF, J.; H. SCHULTZ, A. BENNDORF, R. UNGER, E. PENZ, H. KNESCHKE, K. KOSSATZ, R. DUMKE, U. HORNIG, R. KRUSPE & S. REICHEL (1988):
Food-web manipulation by enhancement of piscivorous fish stocks: Long-term effects in the hypertrophic Bautzen reservior. - Limnologica **19**: 97-110.

BENNDORF, J.; H. SCHULTZ, A. BENNDORF & B. MELTZER (1991):
Möglichkeiten und Grenzen der Steuerung der Planktonsukzession durch Biomanipulation. In: Arbeitsgemeinschaft Trinkwassertalsperren (Hrsg.): Trinkwasser aus Talsperren, Oldenbourg Verlag, München u. Wien, 135-162.

BENNDORF, J. & V. FALTIN (1995):
Begrenzung der Algenentwicklung in Talsperren durch Biomanipulation. - Schriften des Wahnbachtalsperrenverbandes **4**: 89-125.

BENNDORF, J. & U. MIERSCH (1991):
Phosphorus loading and efficiency of biomanipulation. - Verh.Internat.Verein. Limnol. **24**: 2482-2488.

BENNDORF, J. & F. RECKNAGEL (1982):
Problems of application of the ecological model SALMO to lakes and reservoirs having various trophic states. - Ecol. Modelling **17**: 129-145.

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

DeMOTT, W.R. (1989):
The role of competition in zooplankton succession. In: Sommer, U. (ed.): Plankton ecology: Succession in plankton communities. Springer, Heidelberg, New York, 195-252.

GLIWICZ, Z.M. (1990):
Food thresholds and body size in cladocerans. - Nature **343**: 638-640.

GLIWICZ, Z.M. & W. LAMPERT (1994):
Clutch-size variability in *Daphnia*: Body-size related effects of egg predation by cyclopoid copepods. - Limnol.Oceanogr. **39**: 479-485.

GULATI, R. (1995):
Manipulation of fish population for lake recovery from eutrophication in the temperate region. In: De Bernardi,R. & Giussani,G. (eds.): Biomanipulation in lakes and reservoirs management. - Guidelines of Lake Management **7**: 53-79.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

HRBACEK, J.; M. DVORAKOVA, V. KORINEK & L. PROCHAZKOVA (1961):
Demonstration of the effect of the fish stock on the species composition of zooplankton and the intensity of metabolism of the whole plankton association. Verh.Internat.Verein.Limnol. **14**: 192-195.

JEPPESEN, E.; J.P. JENSEN, P. KRISTENSEN, M. SONDERGARD, E. MORTENSEN, O. SORTKJAER & K. OLRIK (1990):
Fish manipulation as a lake restoration tool in shallow, eutrophic, temperate lakes 2: threshold levels, long-term stability and conclusions. In: Gulati, R.D. et al.(eds.): Biomanipulation - Tool for water management. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, 219-227.

JUNGMANN, D. & J. BENNDORF (1994):
Daphnia toxicity of a compound extracted from laboratory and natural *Microcystis* spp. and the role of microcystins. - Freshwater Biology. **32**: 13-20.

KASPRZAK, P.; L. KRIENITZ & R. KOSCHEL (1993):
Changes in the plankton of Lake Feldberger Haussee (Germany, Mecklenburg-Vorpommern) in response to biomanipulation. Arch. Hydrobiol. **128**: 149-168.

KOSCHEL, R.; P. KASPRZAK, L. KRIENITZ & D. RONNEBERGER (1992):
Long-term effects of reduced nutrient loading and food-web manipulation on plankton in a stratified Baltic hard-water lake (Lake Haussee, Germany, Feldberg). - Verh. Internat.Verein.Limnol. **25**: 647-651.

KÖTHE, A. (1993):
Untersuchungen zur Dominanzstruktur der Cladoceren unter den Bedingungen langfristig wirkender Biomanipulation in der Talsperre Bautzen. Diplomarbeit, TU Dresden, Inst.f.Hydrobiologie.

KÖTHE, A. & J. BENNDORF (1994):
Top-down impact of *Daphnia galeata* on pelagic protozoans in a whole-lake biomanipulation experiment. Mar.Microb.Food Webs **8**: 325-335.

LAMPERT, W. (1988):
The relationship between zooplankton biomass and grazing: A review. - Limnologica **19**: 11-20.

LAMPERT, W.; W. FLECKNER, H. RAI & B.E. TAYLOR (1986):
Phytoplankton control by grazing zooplankton: A study on the spring clear-water phase. - Limnol.Oceanogr. **31**: 478-490.

MALINSKY-RUSHANSKY, N. & T. BERMAN (1991):
Picocyanobacteria and bacteria in Lake Kinneret. Int.Revue ges.Hydrobiol. **76**: 555-564.

MAZUMDER, A.; W.D. TAYLOR, D.J. McQUEEN & D.R.S. LEAN (1989):
Effects of fertilization and planktivorous fish on epilimnetic phosphorus and phosphorus sedimentation in large enclosures. - Can.J.Fish.Aquat.Sci. **46**: 1735-1742.

MAZUMDER, A.; W.D. TAYLOR, D.R.S. LEAN & D.J. McQUEEN (1992):
Partitioning and fluxes of phosphorus: mechanisms regulating the size-distribution and biomass of plankton. Arch.Hydrobiol.Beih.Ergebn.Limnol. **35**: 121-143.

McQUEEN, D.J.; J.R. POST & E.L. MILLS (1986):
Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. - Can.J.Fish.Aquat.Sci. **38**: 458-463.

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

MEHNER, T. & H. SCHULTZ (1994):
Do 0+percids couple the trophic cascade between fish and zooplankton in the top-down manipulated Bautzen reservoir (Germany)? Vortrag, 8.Kongreß der Europäische Gesellschaft für Ichthyologie, Oviedo (Spanien), 26.9.-2.10.1994.

MEHNER, T.; H. SCHULTZ & R. HERBST (1995):
Interaction of zooplankton dynamics and diet of 0+ perch (*Perca fluviatilis* L.) in the top-down manipulated Bautzen reservoir (Saxony, Germany) during summer. - Limnologica **25**: 1-9.

MEHNER, T.; M. PLEWA, S. HÜLSMANN, H. VOIGT & J. BENNDORF (1996):
Age-0 fish predation on daphnids - spatial and temporal variability in the top-down manipulated Bautzen reservoir (Germany) during spring. - Arch. Hydrobiol. Beih. Adv. Limnol. (in press).

PETZOLDT, T. & F. RECKNAGEL (1991):
Monte-Carlo-Simulation mit dem dynamischen Seenmodell SALMO zur Abschätzung von Konsequenzen der Inputvariablen-Unsicherheit. Proceedings des 6. Symposiums Informatik für den Umweltschutz, Informatik-Fachberichte **296**: 335-344.

RECKNAGEL, F. (1980):
Systemtechnische Prozedur zur Modellierung und Simulation von Eutrophierungsprozessen in stehenden und gestauten Gewässern. Dissertation, Technische Universität Dresden.

—— (1984):
A comprehensive sensitivity analysis for an ecological simulation model. - Ecol. Modelling **26**: 77-96.

RECKNAGEL, F. & J. BENNDORF (1982):
Validation of the ecological simulation model SALMO. - Int. Revue ges. Hydrobiol. **67**: 113-125.

REYNOLDS, C.S. (1994):
The ecological basis for the successful biomanipulation of aquatic communities. - Arch.Hydrobiol. **130**: 1-33.

RITTER, P. & A. KÖTHE (1993):
Biomanipulation in Bautzen reservoir: Why does *Daphnia galeata* dominate? Poster, Third International Symposium on Cladocera, Bergen (Norway), August 9-16, 1993.

SCHULTZ, H. (1996):
Drastic decline of the proportion of males in the roach (*Rutilus rutilus*) population of Bautzen reservoir (Saxony, Germany): Result of direct and indirect effects of biomanipulation. - Limnologica **26**: 153-164.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

SCHULTZ, H.; F. WIELAND & J. BENNDORF (1992):
Raubfischbesatz zur Regulation des Fischbestandes in einer hypertrophen Talsperre. In: Lukowicz, M.v.(Hrsg.): Die Bedeutung der fischereilichen Bewirtschaftung für die aquatischen Lebensräume. - Arbeiten des Deutschen Fischerei-Verbandes, **55**: 57-92.

SHAPIRO, J.; V. LAMARRA & M. LYNCH (1975):
Biomanipulation: an ecosystem approach to lake restoration. In: Brezonik, P.L. & J.L. Fox (eds): Water quality management through biological control. Report No. ENV-07-75-1, University of Florida, Gainesville, 85-96.

SANNI, S. & S.B. WAERVAGEN (1990):
Oligotrophication as a result of planktivorous fish removal with rotenone in the small, eutrophic Lake Mosvatn, Norway. In: Gulati, R.D. et al. (eds.): Biomanipulation - Tool for water management. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, 236-274.

STENSON, J.A.E. (1988):
Animal structure and primary production: An experimental study. In: Balvay, G. (ed.): Eutrophication and lake restoration. Water quality and biological impacts. Thonon-les-Bains, 161-169.

STENSON, J.A.E.; T. BOHLIN, L. HENRIKSON, B.I. NILSSON, H.G. NYMAN, H.G. OSCARSON & P. LARSSON (1978):
Effects of fish removal from a small lake. - Verh.Internat.Verein. Limnol. **20**: 794-801.

UEHLINGER, U. & J. BLOESCH (1987):
The influence of crustacean zooplankton on the size-distribution of algal biomass and suspended and settling seston (Biomanipulation in Limnocorrals II). - Int.Revue ges.Hydrobiol. **72**: 473-486.

Van DONK, E.; M.P. GRIMM, R.D. GULATI & J.P.G. KLEIN-BRETELER (1990):
Whole-lake food web manipulation as a means to study community interactions in a small ecosystem. In: Gulati, R.D. et al. (eds.): Biomanipulation - Tool for water management. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, 275-289.

VANNI, M.J. & D.L. FINDLAY (1990):
Trophic cascades and phytoplankton community structure. - Ecology **71**: 921-937.

WEISSE,T. & U. KENTER (1991):
Ecological characteristics of autotrophic picoplankton in a prealpine lake. - Int.Revue ges.Hydrobiol. **76**: 4 93-504.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Jürgen Benndorf
Technische Universität Dresden
Institut für Hydrobiologie
D-01062 Dresden

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): Benndorf Jürgen

Artikel/Article: Randbedingungen für eine wirksame Biomanipulation: Die Rolle der Phosphatbelastung 47-60