Methoden und Modelle zur Phytoplankton-Analyse

am Beispiel einer Restaurierungsmaßnahme an der Bleiloch Talsperre

Dissertation zur Erlangung des Grades

„Doktor der Naturwissenschaften“

am Fachbereich Biologie

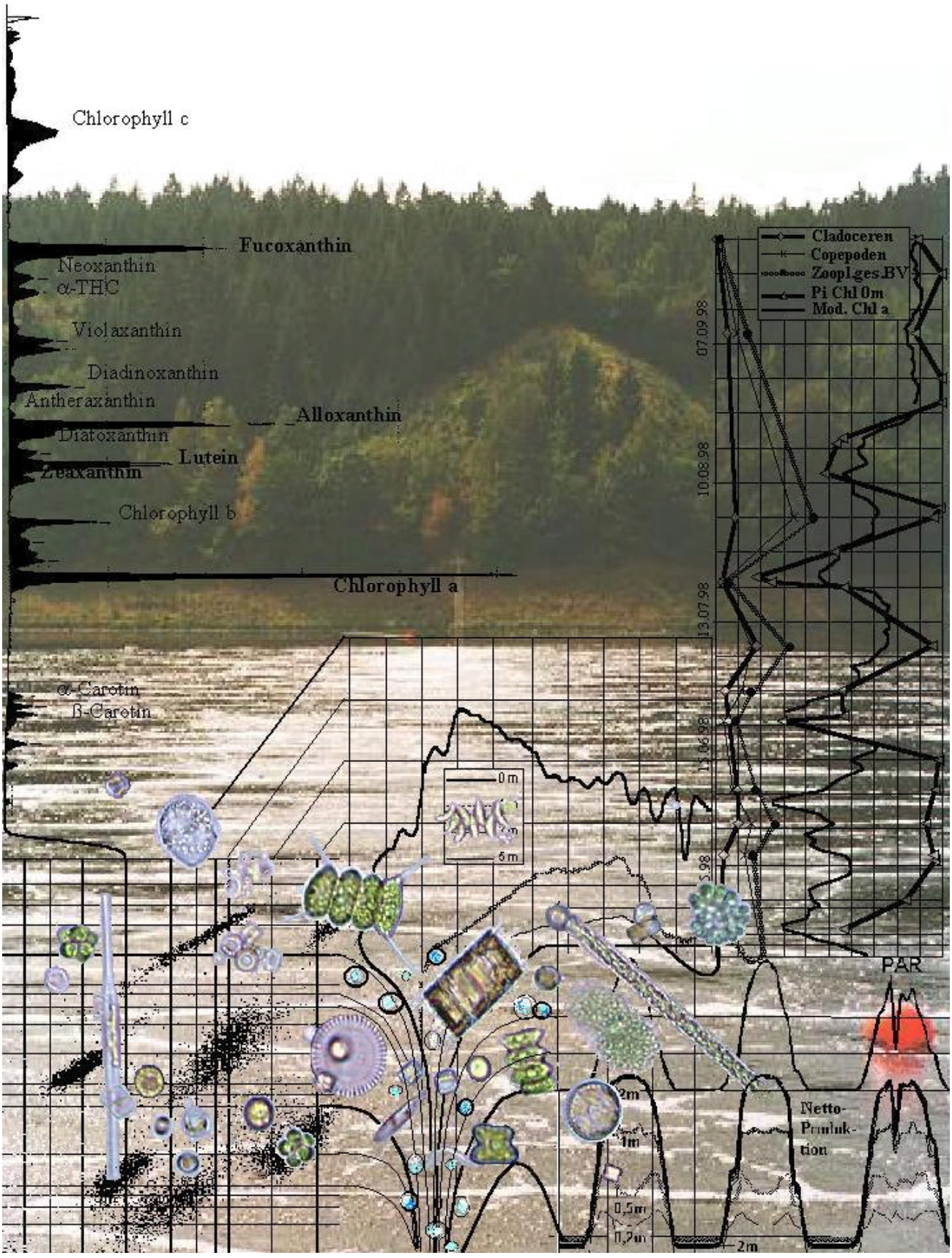
der Johannes Gutenberg-Universität

in Mainz

Annette Becker

Tag der mündlichen Prüfung:

25.04.2001


Chlorophyll c
Fucoxanthin
Neoxanthin
α-THC
Violaxanthin
Diadinoxanthin
Antheraxanthin
Alloxanthin
Diatoxanthin
Lutein
Zeaxanthin
Chlorophyll b
Chlorophyll a
α-Carotin
ß-Carotin
Cladoceren
Copepoden
Zoopl.ges.BV
Pi Chl 0m
Mod. Chl a
07.09.98
10.08.98
13.07.98
15.06.98
0 m
5 m
PAR
2m
1m
0,5m
0,2m
2m
Netto-
Primärpro-
duktion

Danksagung

Die vorliegende Arbeit entstand im Rahmen des vom Bundesministerium für Bildung, Wissenschaft, Forschung und Technologie (BMBF) geförderten Forschungsverbundvorhabens „Maßnahmen zur Beseitigung nutzungseinschränkender Qualitätseigenschaften stehender Gewässer“.
Christian bot mir die Gelegenheit, an diesem Projekt mitzuarbeiten und stellte mir Arbeitsplatz und Thema. Vor allem aber ließ er mir und meinen Ideen viele Freiheiten, was ich immer zu schätzen und auch – konstruktiv – zu nutzen wußte. Vielen Dank dafür!

Für ihre Unterstützung mit Literatur und Diskussionen danke ich neben meinem Betreuer vor allem Petra, die mir sogar eine ganze Artikelsammlung überließ, und Martin, der einfach zu jedem Thema ein paar papers hervorzaubern und zu fast allem fundierte Auskünfte geben kann. Mein Respekt!
Wegen der Duldung meiner Anwesenheit bzw. Arbeitsweise bin ich neben Martin auch Volkmar und all denjenigen, die mir das Asyl im Olymp gewährten, zu Dank verpflichtet.

Die Projektpartner, die sich immer wieder über die Bleiloch Talsperre austauschten und häufig auch bei den Probenahmen trafen, unterstützten sich gegenseitig mit Daten und Diskussionen, was insgesamt zu einer sehr guten Atmosphäre führte. Mein besonderer Dank gilt hierfür André, Andreas, Ralph und Petra P.. Durch die Tatsache, daß bei dem Projekt Wessis und Ossis gemeinsame Sache machten, gewann das Projekt eine besondere Note und trug so mit Sicherheit zu einer Verständigung und einem Erfahrungsaustausch bei, der weit über den wissenschaftlichen Bereich hinaus reichte.
Armin und Erhard ermöglichten mir die Messungen am Durchflußzytometer in Gatersleben. Die Zusammenarbeit erwies sich als so fruchtbar, daß – ungeplanter Weise – ein weiterer Schwerpunkt der Arbeit entstand. Ich kann mir keine kreativere und produktivere Zusammenarbeit vorstellen als die mit Armin. Diese Tage in Gatersleben werde ich nie vergessen, da es wirklich Spaß gemacht hat, mit einem so kompetenten Menschen die Möglichkeiten des Gerätes auszuprobieren. Vielen Dank!
Andreas, André, Daniela und Christian luden mich immer wieder zu sich ein, wenn ich auf Forschungsreisen im Osten weilte. Sie boten mir dabei nicht nur ein Dach überm Kopf, sondern auch die Gelegenheit für lange Gespräche und Diskussionen. Aber auch den vielen übrigen aus der Leipziger Arbeitsgruppe, die mir immer wieder hilfreich, kooperativ und freundlich zur Seite standen, möchte ich ganz herzlich danken.

Meinen Eltern danke ich für ihr Interesse an meiner Arbeit und ihrem Zuhören und diskutieren. Das Gleiche gilt aber auch meinem sozialen Umfeld, insbesondere Holger und Natalie, die mich auch durch Korrekturlesen, Kopieren und gelegentliches Umsorgen unterstützten.

Ohne die Erdbeeren vorm Fenster hätte die ganze Arbeit viel weniger Spaß gemacht, es kommt allerdings darauf an, sie auch zu bemerken – und zur Not auch mal durchs Gitter zu klettern. Allen wilden „Erdbeeren“ Danke ich für ihre zufällige und freundliche Existenz.

„Bei genauerer Untersuchung stellt sich sogar heraus, daß die Wissenschaft gar keine „nackten Tatsachen“ kennt, sondern daß alle „Tatsachen“, die in unsere Erkenntnis eingehen, bereits auf bestimmte Weise gesehen und daher wesentlich ideell sind. Und damit ist die Geschichte der Wissenschaft so komplex, chaotisch, voll von Fehlern und so unterhaltend wie die in ihr enthaltenen Ideen, und diese wiederum sind so komplex, chaotisch, voll von Fehlern und so unterhaltend wie das Bewußtsein derer, die sie erfinden. Umgekehrt mach ein wenig Gehirnwäsche die Geschichte der Wissenschaft sehr viel flacher, simpler, einförmiger, „objektiver“, und strengen, unveränderlichen Regeln zugänglicher. Die wissenschaftliche Ausbildung, wie wir sie heute kennen, hat genau dieses Ziel. Sie simplifiziert die „Wissenschaft“, indem sie die Akteure simplifiziert. (...) Wenn man also die Freiheit ausweiten, ein erfülltes und befriedigtes Leben führen will, wenn man zusätzlich noch die Geheimnisse der Natur und des Menschen aufdecken möchte, dann muß man alle umfassenden Maßstäbe und Traditionen verwerfen.“

(Paul K. Feyerabend, 1999)

Inhaltsverzeichnis

INHALTSVERZEICHNIS I

ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS VII

1. EINLEITUNG 1

1.1 Allgemeine Problemstellung 1

1.2 Limnoökologische Grundlagen 2
1.2.1 Sonne: Energielieferantin für alle 2
1.2.2 Temperatur und Stabilität der Wassersäule 3
1.2.3 Morphologie und Lebensräume 5
1.2.4 Ökologie, Stoffkreisläufe und Lebensgemeinschaften 5
1.2.5 Gewässergüteklassen 7

1.3 Restaurierung als Maßnahme gegen die Symptome der Eutrophierung 8

1.4 Die Gruppen des Planktons und ihre ökologischen Eigenschaften 9
1.4.1 Ökologische Implikationen der Wasserchemie 12
1.4.2 Die jährliche Saisonalität des Süßwasser-Planktons mittlerer Breiten 16

1.5 Theoretischer Hintergrund von Produktivität und Photosynthese und seine Verbindung zu methodologischen Ansätzen 17
1.5.1 Pigmente und Evolution 18
1.5.2 Grundlagen der Photochemie und Pigmenttypen 19
1.5.3 Strukturelle Anordung der Pigmente in der Photosynthesemembran 23
1.5.4 Anpassungsmechanismen und ihre Bedeutung für analytische Methoden 23

1.6 Die verwendeten Analyseverfahren zur Untersuchung des Phytoplanktons 26

1.7 Das untersuchte Gewässer, die Bleiloch Talsperre (Thüringen) 28
1.7.1 Bau 28
1.7.2 Geologie und Morphologie 28
1.7.3 Jüngere Geschichte und Wasserqualität 32

1.8 Konzeption der partiellen Durchmischungsanlage in der Bleilochtalsperre 34
1.8.1 Theoretische Grundlagen 34
1.8.2 Enclosure Versuchsanlage als experimentelle Grundlage 37
1.8.3 Prognosen für das Groß-Experiment, die partielle Belüftung der Bleiloch Talsperre 38
1.8.4 Wasserlinsen Monitoring 40

1.9 Der Arendsee 40

1.10 Fragestellungen der vorliegenden Arbeit 41

2. MATERIAL UND METHODEN 42

2.1 Wasserchemie und Multisonden-Messungen an der Bleiloch-Talsperre 42

2.2 HPLC Pigment-Analyse 45

2.2.1 Probennahme des Phytoplanktons 45
2.2.2 Proben-Fixierung und -Lagerung 45
2.2.3 Probenaufbereitung zur HPLC Analyse 45
2.2.4 Verwendete HPLC Anlage, Gradient und Eichung 46
2.2.4 Quantifizierung nicht geeichter Pigmente über das Verhältnis der Extinktionskoeffizienten im Vergleich mit den geeichten Pigmenten 47

2.3 Phytoplankton Laborkulturen 49

2.4 Phytoplankton und Zooplankton Bestimmung 50
2.4.1 Mikroskopische Phytoplanktonanalyse als Referenz zu Durchflußzytometer Analysen 50

2.5 Durchflußzytometer Analysen 50
2.5.1 verwendete Proben 50
2.5.2 Fluorometer Messungen als Grundlage 51
2.5.3 Durchflußzytometer Messungen 51
2.5.4 Auswertung der Daten aus Durchflußzytometer Messungen 52

2.6 Hintergrund der Berechnungen mit Pigmentdaten 53
2.6.1 Multivariate lineare Regression (MLR) 54
2.6.2 Iteratives Modell 59
2.6.3 Chemtax 60

2.7 Verwendete Komputer und Programme 61

3. VORVERSUCHE 62

3.1 Modellberechnungen: systematische Variationen der Pigment-stöchiometrien 62
3.1.1 Korrelationen von Markerpigmenten 65
3.1.2 Modellierungen des Effektes von Schwankungen der Stöchiometrien auf einen imaginären Jahresverlauf 65
3.1.2 Modellierungen des Effektes von Schwankungen der Stöchiometrien auf einen imaginären Jahresverlauf 66

3.2 Ergebnisse der Fraktionierung von Phytoplankton-Reinkulturen 68
3.2.1 Fraktionierung und das Errechnen von Pigmentstöchiometrien: Modellrechnungen 70
3.2.2 Abschätzung des Fehlers, der durch das Vorkommen von Zeaxanthin bei andere Algengruppen entstehen kann 74

3.3 Versuche mit Labormischkulturen: erlaubt die Fraktionierung, variierende Pigmentstöchiometrien im Kulturverlauf zu erfassen? 78
3.3.1 Mischkultur von *Microcystis* und *Aphanizomenon* 78
3.3.2 Versuch mit Mischkulturen von *Aphanizomenon* und *Selenastrum* bzw. der µ-Alge *Choricystis minor* unter verschiedenen Nährstoffbedingungen 82

3.4 Bewährt sich die Fraktionierung auch bei Freilandproben? 85

3.5 Arendsee Proben 87
3.5.1 Trennungsprobleme durch mit Markern koeluierende Cyanobakterien-Pigmente und ihre integrative Lösung 87
3.5.2 Biovolumina und Pigmentzusammensetzung des Phytoplanktons 89
3.5.3 Versuch einer Modellierung 91
3.5.4 Die Clusteranalyse bietet neben Korrelationen eine weitere Möglichkeit, Zusammenhänge zwischen Pigmenten darzustellen und zu untersuchen 93
3.5.5 Eignung verschiedener Cyanobakterien-Pigmente als Marker 94

4 ERGEBNISSE & DISKUSSION 95

4.1 Methodisches zur Auswertung der Bleiloch Talsperren Daten: Pigmentdaten liefern bei unterschiedlichen Auswertmodellen valide Daten für die Phytoplanktonpopulationsstruktur, die auch mit Pigmentmustern von unilagalen Laborkulturen vergleichbar sind 95
4.1.1 Vorgehensweise bei der Auswertung 95
4.1.2 Diskussion und Vorschläge zur Auswertung von Pigmentdaten 114
4.1.3 Phytoplanktonzählungen im Vergleich mit HPLC-Daten: gab es systematische Unterschiede zwischen Biovolumen und Chlorophyll a? Wie viele Arten kamen vor und inwiefern wechselten sie im Zeitverlauf? 119
4.1.4 Regressionen mit anderen Pigmenten als abhängigen Variablen – Pigmentmuster der Gruppen 124
4.1.5 Geben die Xanthophyllzyklus Pigmente Aufschluß über möglichen Streß des Phytoplanktons bei hohen Lichtintensitäten? 127
4.1.6 Die Einordnung der in der Bleiloch Talsperre gefundenen Markerpigment-Chlorophyll a Stöchiometrien in Angaben aus der Literatur zeigt, daß sie im bereits gefundenen Rahmen liegen 134
4.1.7 Konstanz und Variabilität von Pigmentstöchiometrien: Theorie und Praxis – unter Einbeziehung der Literatur 136

4.2 Die Zusammensetzung des Phytoplanktons vor dem Maßnahmenbeginn unterscheidet sich deutlich von der danach; dabei hat die Dynamik in der Abfolge von Maxima und Minima – wie die Menge an Chlorophyll a – eher zugenommen. Es treten in allen Jahren deutliche horizontale und vertikale Gradienten auf. 142
4.2.1 Die langfristige Chlorophyll a Entwicklung und die Sichttiefe zeigen, daß sich trotz partieller Destratifikation im Sommer zeitweise Zustände extrem geringer Sichttiefen mit sehr hohen Phytoplanktondichten etablieren konnten 143
4.2.2 Pigment-Daten der Bleilochtalsperre: ein Überblick über die zeitliche Entwicklung läßt neben der hohen quantitativen auch eine hohe qualitative Dynamik erkennen, beide stellen die Repräsentativität der Proben in Frage. Cyanobakterien zeigten nach Beginn der Destratifikation keine relevanten Vorkommen mehr, während sie vorher häufig dominierten. 146
4.2.3 Die Phytoplanktondynamik in der BLT ist auch räumlich komplex, es treten sowohl längs als auch quer zur Flußrichtung und im Tiefenprofil deutliche Gradienten auf 150
4.2.4 Chlorophyll a Abbauprodukte: Gibt es Zusammenhänge zwischen ihrem Vorkommen und dem des Phyto- bzw. Zooplanktons? 170

4.2.5 Die mikroskopische Phytoplanktonanalyse zeigt variable Artenzusammensetzungen innerhalb der einzelnen Phytoplankton-Gruppen. Dabei ergeben sich sowohl ähnliche saisonale Trends als auch Unterschiede zwischen den Jahren 184

4.3 Für die Phytoplankton-Massenentwicklungen seit 1997 ist die Mächtigkeit der Oberflächenlamelle, die nur wenig (oder gar nicht?) an der Durchmischung teilhat, von entscheidender Bedeutung 193

4.3.1 Temperaturprofile in der Bleiloch Talsperre belegen die Auswirkungen der partiellen Destratifikation bis in 21km Entfernung (bzw. zum Beginn des Aufstaues). Die homotherme durchmischte Schicht erreicht allerdings während des Sommers – außerhalb des Nahbereiches des Blasenschleiers – fast nie die Oberfäche 194

4.3.2 Es kann ein Zusammenhang zwischen Temperatur-Schichtung und Konzentration des Phytoplanktons beschrieben werden 206

4.4 War das Phytoplankton durch Nährstoffe limitiert, oder gab es wegen des Überangebotes überhaupt keine Konkurrenz? 221

4.4.1 Das Nährstoffangebot in den verschiedenen Jahren und Tiefen: liegt eine veränderte Verteilung der Nährstoffe nach Maßnahmenbeginn vor? 221

4.4.2 Bewertung des Nährstoffniveaus der einzelnen Jahre hinsichtlich seiner Bedeutung für das Phytoplanktonwachstum 228

4.4.3 Zusammenhang zwischen Temperatur- und chemischen Gradienten: findet ein Austausch zwischen Oberflächenlamelle und durchmischter Schicht statt? 231

4.4.4 Organische Substanzen und Stickstoff verhalten sich in den Gradienten invers. Wie kann dieser Zusammenhang erklärt werden? 234

4.4.5 Zusammenfassung der wasserchemischen Ergebnisse 235

4.5 Produktionsmessungen liefern Einblicke in die Zusammenhänge zwischen Lichtintensität und Photosyntheseaktivität, die bei der Interpretation von Phytoplanktondaten beachtet werden sollten 237

4.5.1 Das Meßprinzip der Fluoreszenz-gestützten Produktionsbestimmung 237

4.5.2 Ergebnisse der PAM-Messungen an der Bleiloch Talsperre 238

4.5.3 Verschiedene Ansätze zur Produktionsbestimmung, PAM und ^{14}C Messungen, liefern auch partiell verschiedene Ergebnisse und geben so Einblick in die Empfindlichkeiten der Methoden 240

4.5.4 Modellrechnungen zur Produktivität mit Bleiloch-Talsperre Daten helfen, den Einfluß wichtiger Größen abzuschätzen und auf Freilandbedingungen (Tiefenprofil, Jahresverlauf) anzuwenden. 246

4.6 Durchflußzytometer Messungen zeigen weitere Möglichkeiten zur Analyse von Phytoplanktonproben 276

4.6.1 In vivo Fluoreszenz Emissions- und Excitationsspektren zeigen Ansatzpunkte für Durchflußzytometer Analysen mit natürlich vorkommenden Fluoreszenzmarkern 276

4.6.2 Am Durchflußzytometer bietet die Vorwärtsstreuung einen zusätzlichen Parameter, der zusammen mit den Fluoreszenz-Intensitäten einzelner Partikel gegenüber Emissionsspektren einen qualitativ neuen Aspekt einbringt 282

4.6.3 Laborreinkulturen können im Durchflußzytometer gut unterschieden werden, wenn sie unterschiedliche Fluoreszenzmuster und / oder unterschiedliche Vorwärtsstreuung bzw. Signalintensitäten aufweisen 285

4.6.4 Mikroskopisch bestimmte Merkmale und Vorwärtsstreuung: kann das Biovolumen aus Zytometer-Signalen errechnet werden? 288
4.6.5 Klassifizierungsverfahren und Sortieren als Grundlage für die Analyse von Freilandproben 290
4.6.6 Sind Zellzahlen und Biovolumina aus der mikroskopischen Analyse und Ergebnisse der Pigmentanalysen mit denen des Durchflußzytometers vegleichbar? Dieser Frage wird anhand von Freilandproben aus der Bleiloch Talsperre und Laborkultur-Mischungen nachgegangen. 291
4.6.7 Das Sortieren eröffnet mit der Möglichkeit der Verbindung von Durchflußzytometrie und anderen Analyseverfahren ganz neue Perspektiven bei der Analyse von nicht-reinen Proben 297
4.6.8 Selektivität und Praktikabilität von Durchflußzytometer-, HPLC- und mikroskopischer Analyse 299
4.6.9 Fazit und Ausblick 302

4.7 Diskussion der ökologischen Auswirkungen der Belüftungs-Maßnahme an der Bleiloch Talsperre 303
4.7.1 Gemeinsamkeiten und Unterschiede zwischen PEG-Modell der Saisonalität des Phytoplanktons und der Entwicklung in der Bleiloch Talsperre 1996-1999 303
4.7.2 Die Belüftung verursacht verschiedene Störungen. Als Reaktion darauf werden r-„Strategen“ gefördert, was zu einer Reversion in der Saisonalität des Phytoplanktons führt: kann so die veränderte Phytoplankton Zusammensetzung erklärt werden? 304
4.7.3 Mögliche Gründe für das gestiegene Niveau des Chlorophyll a sowie die gewachsene zeitliche Dynamik – einige Spekulationen 306
4.7.4 Erklärungsmöglichkeiten für die kleinräumige Heterogenität der Verteilung des Phytoplanktons 308
4.7.5 Welche Ursachen könnten für die Verschiebung weg von der sommerlichen Cyanobakterien-Dominanz zu größeren Bacillariophyceen und Chlorophyceen Vorkommen verantwortlich sein? 309
4.7.6 Bewertung des Erfolges der Destratifikationsmaßnahme 311
4.7.7 Die Eigenfärbung des Wassers beeinflußt nicht nur das Lichtklima 312

5. ZUSAMMENFASSUNG 313

6. LITERATURVERZEICHNIS 317

7. ANHANG 337

7.1 Pigmente: Vorkommen, Strukturen und Methodisches 337

7.2 Vorversuche 352

7.3 Bleiloch Talsperre: Tabellen zur Auswertung der Pigmentdaten 358

7.4 Bleiloch Talsperre: Wasserchemie 367

7.6 Bleiloch Talsperre: Temperaturgradient 1996-98 380

7.7 Abbildungsverzeichnis 386

7.8 Tabellenverzeichnis 399

7.9 Gleichungsverzeichnis 403

7.10 Index 404

Abkürzungsverzeichnis

DOC	gelöster organischer Kohlenstoff (dissolved organic carbon)
CSB (=CSV)	chemischer Sauerstoffbedarf (bzw. –verbrauch)
KW	Kontrollwert, definiert als Verhältnis von Modell Chlorophyll a zu gemessenem
ZPR	Zellstoff- und Papierfabrik Rosenthal
MLR	multiple lineare Regression
UV 254	Absorption bei 254nm (korreliert mit DOC)
DZ	Durchflußzytometer

Pigmente:

Allo	Alloxanthin
Car	Carotin
Chl (a, b oder c)	Chlorophyll (a, b, oder c)
Croc	Crocoxanthin
Diad	Diadinoxanthin
Diato	Diatoxanthin
Fuc	Fucoxanthin
Lut	Lutein
Myx	Myxoxanthophyll
Neo	Neoxanthin
Oscx	Oscillaxanthin
Peri	Peridinin
Pras	Prasinoxanthin
Vau	Vaucheriaxanthin
Vio	Violaxanthin
Zea	Zeaxathin

Probenahmeorte (von Mauer Richtung Stauwurzel):

RB	Remptendorfer Bucht
Ma	Mauer
ZB	Zentralbecken
SA	Slip-Anlage
TB	Tiefenwasserbelüftung (Saalburg)
PB	Pößnigsbucht
Pi	Piere
To	Totenfels
Hs	Heinrichstein
Sd	Saaldorf
Mb	Mühlberg
Ha	Harra

PE	Phycoerythrin
PC	Phycocyanin
APC	Allophycocyanin

Algen:

µ-Alg	*Choricystis minor* (µ-Alge)
Amph	*Amphidinium klebsii*
Anac	*Anacystis nidulans*
Apha	*Aphanizomenon flos-aquae*,
br. Osc.	*Oscillatoria spec.* (bras. Isolat)
bras. Gr	bras. Grünalge (*Chlorella spec*.)
Chlamy	*Chlamydomonas reihardtii*
Chlo	*Chlorella fusca*
Cryp	*Cryptomonas ovata*
Cyc	*Cyclotella meneghiniana*
Manto	*Mantoniella squamata*
Mic	*Microcystis aeruginosa*
Mic	*Microcystis spec.* (austral. Isolat)
Pedi	*Pediastrum boryanum*
Phaeo	*Phaeodactylum tricornutum*
Prym	*Prymnesium parvum*
Pseuda	*Pseudanabaena galeata*
Sele	*Selenastrum spec.*
Syncoc	*Synechococcus spec.*
Syncys	*Synechocystis spec.*

Algengruppen:

Dino	Dinophyceen
Baci	Bacillariophyceen
Chlor	Chlorophyceen
Cryp	Cryptophyceen
Cya	Cyanobakterien
Eust	Eustigmatophyceen

PAM / Durchflußzytometer

F	Fluoreszenz
F_0	Grundfluoreszenz
F_{max}	maximale Fluoreszenz
F_v	variable Fluoreszenz
ϕ	Quantenausbeute
FSC	Vorwärtsstreuung

1. Einleitung

1.1 Allgemeine Problemstellung

Die Binnengewässer werden auf vielfältige Art und Weise genutzt, ob zur Trinkwassergewinnung oder Abwasseraufnahme, Freizeitgestaltung, Energiegewinnung, zu Transport- oder Fischereizwecken, und haben aus diesem Grunde eine große gesellschaftliche und wirtschaftliche Bedeutung. Ihre Wasserqualität hängt heutzutage stark von der anthropogen bedingten Abwasserbelastung ab, die den Gesamtzustand des Gewässers entscheidend beeinflußt (Lampert & Sommer, 1999), und letztlich auch die Nutzung aufgrund chemischer bzw. biologischer Verunreinigung einschränken kann. In eutrophierten Gewässern treten im Phytoplankton häufig unliebsame Cyanobakterien in hohen Konzentrationen auf; sie neigen zu sogenannten "Blüten", die für Tier und Mensch giftige Toxine bilden können[1] und auch das Wachstum anderer Algenspezies beeinflussen. Im Extremfall kann eine hohe Biomasseentwicklung schließlich gar zur Anaerobie unter massiver Schwefelwasserstofffreisetzung ("Umkippen") und damit zum Absterben aller höherer Lebewesen führen. Wegen der negativen Auswirkungen beschäftigen sich deshalb verschiedenste Fachrichtungen schon seit langem mit den Auswirkungen der Eutrophierung und möglichen Maßnahmen zur Bekämpfung ihrer Ursachen (Sanierung) – oder zumindest ihrer Symptome (Restaurierung).

In der vorliegenden Arbeit wird die Auswirkung einer Restaurierungsmaßnahme auf das Phytoplankton einer hypertrophen, morphologisch komplexen Talsperre untersucht. Die dort verwendete partielle Destratifikation der oberen 20-25m der Wassersäule zielt auf eine Einschränkung der Primärproduktion durch Lichtlimitierung ab. So sollen die nachteiligen Symptome des nicht ursächlich zu bekämpfenden Nährstoffeintrages begrenzt werden.

In der Einleitung werden die limnologischen, physiologischen und physikalischen Hintergründe aufgezeigt, die zum Verständnis der Wechselwirkungen in einem Gewässer nötig sind. Durch die Manipulation der Temperaturschichtung, durch ihre Morphologie und die extremen Licht- und Nährstoffbedingungen kann die untersuchte Bleiloch Talsperre sicherlich nicht unmittelbar mit anderen Gewässern verglichen werden. Zur Interpretation der gewonnenen Daten ist deshalb eine Vorstellung von den kausalen Zusammenhängen z.B. zwischen Temperaturschichtung und Phytoplanktonvorkommen, Lichtangebot und Photosynthese, Pigmentierung und Systematik bzw. Physiologie des Phytoplanktons, aber auch ökologischen Wechselwirkungen nötig. Nur so kann die Dynamik in der künstlich destratifizierten Talsperre auf bereits gewonnene Erkenntnisse bezogen und eventuell auch erklärt werden. Ein Vergleich mit einem nicht manipulierten Gewässer bzw. den Jahren vor Maßnahmenbeginn kann Aufschluß über die Wirkungsweise der Belüftung und Unterschiede in den die Ausprägung der Lebensgemeinschaft bestimmenden Faktoren aufzeigen.

Außerdem werden die Prinzipien der in dieser Arbeit verwendeten Methoden beschrieben und mögliche Interpretationen der jeweiligen Daten erläutert.

Abschließend wird die Geschichte des untersuchten Gewässers (Baubeginn 1924, Deutsches Reich), einschließlich der Hypertrophie-bedingten „Entgleisungen“ 1973 (DDR) und 1991 (BRD) beschrieben. Die Ursachen der Hypertrophierung und bisherige Maßnahmen und Untersuchungen sowie die Bedeutung der Talsperre und ihrer Wasserqualität werden vorgestellt.

[1] vgl. Codd et al, 1995+1999, Utkilen & Gjølme, 1992+95, Benz & Haller-Brem, 1996, Willén & Mattson, 1997, Lahti et al, 1997

1.2 Limnoökologische Grundlagen

1.2.1 Sonne: Energielieferantin für alle

Die Sonne liefert mit ihrem Licht die energetische Quelle für alle photoautotrophen Organismen, die wiederum die Nahrungsgrundlage für heterotrophe Konsumenten und Destruenten bilden (Kirk, 1994). Abgesehen von organischen Einträgen in das Gewässer und dem möglichen Vorkommen chemolithoautotropher Bakterien[2], bildet die eingestrahlte Energie und die Effektivität ihrer Nutzung die Grundlage der Produktivität des Ökosystems insgesamt. So wichtig diese prinzipielle Feststellung auch ist: für die Ausprägung der Lebensgemeinschaft sind neben physikalischen, klimatischen und chemischen Bedingungen auch das Gefüge der Nahrungskette und die Eigenschaften der vorkommenden Organismen von großer Bedeutung. In der Verfügbarkeit des Lichtes kann eine wichtige Voraussetzung gesehen werden, aber keine hinreichende Bedingung für eine bestimmte Ausprägung einer Lebensgemeinschaft (siehe Kapitel 1.2.3).

Das Intensitätsmaximum des Sonnenlichtes liegt auf der Erde zwischen 450 und 650nm und fällt zu kürzeren Wellenlängen steil, zu längeren flacher ab. Trotz Absorptionsprozessen in der Atmosphäre, bei denen etwa die Hälfte der Strahlung absorbiert wird, ähnelt das Spektrum noch dem eines 6000K heißen "schwarzen Körpers" (Smith, 1989; vgl. Sonnenlichtspektrum in Abbildung 97B).

Da die Strahlung der Sonne nicht nur aus sichtbarem, photosynthetisch aktivem Licht (PAR, 380-760nm) besteht, sondern auch aus kurzwelligerer (280-320nm: UV-B, 320-400nm: UV-A, Smith, 1989) und langwelligerer (760-3000nm, Wärmestrahlung) Strahlung, beeinflußt die Sonnenlichtintensität die Gewässer auch durch die Auswirkungen auf die Temperatur und eventuelle Schädigungen der Organismen durch UV-A oder UV-B Intensitäten (Smith, 1989, Williamson, 1995, Kaiser, 1995, Hessen et al, 1997).

Proteine und Nucleinsäuren absorbieren im UV, dabei kann es zu photochemischen Reaktionen kommen, die deren funktionelle Struktur beschädigen. Vor allem die Aminosäuren Cystidin (S-S Bindungen) und Tryptophan scheinen wegen ihrer relativ starken Absorption Enzyme anfällig gegenüber UV-Inaktivierung zu machen. Die Basen der Nucleinsäuren zeigen Absorptionsmaxima um 260nm. Bei DNA können unter UV-Einfluß entstehende Hydroxylradikale an der Desoxyribose zu Kettenbrüchen führen, Thymin kann zu Thymin-Glycol reagieren. Uricil kann photochemisch hydratiert werden, Thymin, Cytosin und Uracil bilden außerdem Dimere, die zur Mutagenese beitragen können (Smith, 1989).

Die langwellige Sonnenstrahlung, die sich in der Temperatur niederschlägt, beeinflußt die Geschwindigkeit chemischer und physiologischer Prozesse (Van't Hoffsche Regel: etwa +10K => verdoppelte Reaktionsgeschwindigkeit, Q10). In nicht turbulent gemischten Gewässern führt die Wärmezufuhr durch die Sonne außerdem zu einer Schichtung im Tiefenprofil, wodurch der Lebensraum strukturiert wird. Austauschprozesse zwischen verschieden warmen Wasserschichten sind begrenzt, wodurch chemische und biologische Gradienten stabilisiert werden (siehe Kapitel 1.2.2).

An der Gewässeroberfläche spielt die Reflektion des Lichtes eine bedeutende Rolle. Sie hängt vom Sonnenwinkel und von der Oberflächenstruktur ab (Walsby, 1997). Glattes Wasser reflektiert höhere Anteile als durch Wellenschlag beeinflußtes. Diffuses Licht, wie es an einem bewölkten Tag auftritt, hat außerdem eine andere spektrale Zusammensetzung (Wasserdampf absorbiert zwischen 300 und 365nm) und wird von Wasseroberflächen stärker reflektiert.

Die Verfügbarkeit der Strahlung in den verschiedenen Wassertiefen hängt von den wellenlängenspezifischen Extinktionskoeffizienten des Wassers und von der Streuung der suspendierten

[2] Chemolithotrophe Bakterien sind in der Regel wahrscheinlich quantitativ eher unbedeutend

Partikel ab. Nach dem Lambert-Beerschen Gesetz nimmt die Lichtintensität exponentiell mit der Tiefe ab. In reinem Wasser werden in 1m Schichtdicke 65% des roten Lichtes (720nm) absorbiert, während blaues Licht (475nm) noch zu 95% transmittiert (Lampert & Sommer, 1999). Bei einer hohen Phytoplanktonbiomasse kann sich die Lichtqualität in der Tiefe auch ins Grüne verschieben, da Chlorophylle und Carotinoide das blaue Licht stark absorbieren. Huminstoffe sorgen für eine Extinktion des blauen bis grünen Lichtes, so daß lediglich gelbes Licht weit eindringen kann.
Die Absorption wird von der Brechung des Lichtes überlagert. Letztere hängt von der Größe und optischen Dichte der im Medium suspendierten Partikel ab. Außerdem werden kürzere Wellenlängen generell stärker gebrochen als längere, worin auch die Ursache des Blaus des Himmels liegt. In der Wassersäule sorgt die Brechung in erster Linie für einen längeren Weg des Lichtes, was die Wahrscheinlichkeit der Absorption erhöht und auch zu einer Reflektion aus dem Wasser heraus führen kann.
Das Lichtklima ändert sich im Verlauf der Wassersäule also nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ, und das in Abhängigkeit der chemischen Zusammensetzung und der spektralen Eigenschaften sowie der Brechung der suspendierten Partikel, die sowohl Lebewesen als auch totes organisches oder anorganisches Material einschließen.
Der Bereich eines Gewässers, in dem noch mindestens 1% der eingestrahlten photosynthetisch aktiven Strahlung zur Verfügung steht, wird als euphotische Zone bezeichnet. Es wird davon ausgegangen, daß bis zu dieser Grenze eine positive Energiebilanz photosynthetisierender Organismen möglich ist (Lampert & Sommer, 1999). Die euphotische (trophogene) Schicht kann in unterschiedlichem Verhältnis zur Temperaturschichtung, insbesondere zur Ausprägung des Epilimnions stehen. Hieraus und aus der spektralen Zusammensetzung des verfügbaren Lichtes ergeben sich unterschiedliche ökologische Nischen, in denen Organismen mit spezifischen Bedürfnissen und Eigenschaften vorkommen. Algen können aufgrund von Lichtmangel in Konkurrenz zueinander treten (Huisman & Weissing, 1994, Huisman et al, 1994+99).
Um das Lichtklima in verschiedenen Tiefen zu bestimmen, sind direkte Messungen mit einem Unterwasser-Spektroradiometer am informativsten, weil damit auch Aussagen über die spektrale Zusammensetzung getroffen werden können. Eine einfache und schnelle, aber auch schwerer zu interpretierende Methode ist die Bestimmung der Sichttiefe. Hierbei wird eine Secchi-Scheibe (weiß, ca. 30cm Durchmesser) im Wasser abgesenkt, bis sie nicht mehr sichtbar ist. Aus der Sichttiefe kann die Mächtigkeit der euphotischen Schicht ungefähr abgeschätzt werden, wobei in Abhängigkeit der Brechungseigenschaften des Gewässers unterschiedliche Faktoren benutzt werden sollten. In einem klaren See liegt das Verhältnis von Sichttiefe und 1% Lichttiefe zwischen 1,5 und 2,5, bei einem trüben zwischen 3 und 5, also deutlich höher (Tilzer, 1987). Häufig ist eine mehr oder weniger starke, Korrelation[3] zwischen Sichttiefe und Chlorophyll a Gehalt zu finden. Abweichungen treten hier insbesondere bei sich ändernden Größenverteilungen der Organismen auf, anorganische oder organische Schwebstoffe können aber auch eine Rolle spielen.

1.2.2 Temperatur und Stabilität der Wassersäule

Die Ökosysteme von Süßgewässern werden stark von den klimatisch und morphologisch bedingten Gegebenheiten geprägt. Während bei Fließgewässern aufgrund von Strömung häufig eine Durchmischung des Wassers stattfindet, sind die Verhältnisse bei stehenden Gewässern stärker vom Klima abhängig. Talsperren und Staustufen können als eine graduelle Übergangsform zwischen Fließgewässern und stehenden Gewässern betrachtet werden, je nachdem wie groß die

[3] Die Korrelation zwischen Sichttiefe und Chlorophyll a ist nicht linear, im Bleiloch Talsperren Datensatz kann sie am ehesten als exponentiell betrachtet werden (alle Jahre: Chl [µg/l=186,5*exp(ST[m]*1,486), r^2=0,53, für einzelne Jahre ergeben sich bessere Korrelationskoeffizienten).

Retentionszeit bzw. die Strömungsgeschwindigkeiten sind. In der Vergangenheit wurden Klassifikationen der Gewässer anhand typischer Stabilitäten der Wassersäule im Jahresverlauf vorgenommen: Bei Seen werden polymiktische (warm: typisch für flache, tropische Gewässer oder kalt: tropische Seen der Hochgebirge), dimiktische (vor allem in den gemäßigten Breiten) und monomiktische Typen (kalt monomiktisch: (sub)polare Seen, warm monomiktisch: Subtropen) unterschieden (Hutchinson, 1957).

Wie aus der Aufzählung der verschiedenen Typen schon hervorgeht, hängt das Schichtungsverhalten stark von den klimatischen Bedingungen ab: wegen der temperaturbedingten Dichteunterschiede schichtet sich im Sommer – bei ausreichender Sonneneinstrahlung – wärmeres über kälterem Wasser ein. Seine höchste Dichte besitzt Süßwasser jedoch bei 4°C (Dichteanomalie des Wassers), weshalb sich im Winter – bei ausreichender Kälte – der Temperaturgradient umkehren kann. Die Übergänge zwischen diesen beiden Profiltypen sind durch eine Homothermie des gesamten Wasserkörpers geprägt, die eine Durchmischung ermöglicht und so auch zu einem Auflösen der chemischen Gradienten führt. Temperaturgradienten schränken aufgrund der Dichteunterschiede des Wassers die Austauschprozesse zwischen wärmeren und kälteren Bereichen stark ein. Eine solche stabile Schichtung wird deshalb auch als Stagnation bezeichnet und der Durchmischung oder (Holo-) Mixis gegenübergestellt.

Der Einfluß des Klimas ist für das Schichtungsverhalten von Gewässern und ihre Klassifizierung leicht zu veranschaulichen: sinkt die Wintertemperatur nicht deutlich unter 4°C, kommt es jährlich maximal zu einer Durchmischung (warm monomiktisch), erreicht die Sommertemperatur jedoch nur um die 4°C, bleibt die meiste Zeit des Jahres die Winterstagnation bestehen (kalt monomiktisch). Bei dimiktischen Gewässern wird die 4°-Grenze zweimal, im Frühjahr und im Herbst über- bzw. unterschritten, so daß sich Sommer- und Winterstagnation regelmäßig ablösen, in den Übergangszeiträumen findet eine Durchmischung statt. Bei Meerwasser liegt die maximale Dichte aufgrund seines Salzgehaltes (3,5%) direkt über seinem (erniedrigten) Gefrierpunkt. Es weist also keine Dichteanomalie, aber eine insgesamt höhere Dichte auf, was zu Schichtungen aufgrund des Salzgehaltes führen kann (Sommer, 1994).

Die Morphologie, insbesondere die Tiefe eines Wasserkörpers, kann neben dem Wind und Zuflüssen bzw. Strömungen die Stabilität der Wassersäule beeinflussen. Flache, windexponierte oder aus anderen Gründen turbulente Gewässer neigen zu instabilen Schichtungen (oligo- oder polymiktische tropische Gewässer), während tiefe, ruhige Gewässer sehr große und stabile Temperaturgradienten ausbilden können.

Im allgemeinen verläuft der im Sommer ausgeprägte Temperaturgradient nicht linear, sondern es gibt einen Temperatursprung zwischen dem erwärmten Epilimnion und kälteren Hypolimnion. Der Übergangsbereich zwischen beiden wird auch als Metalimnion oder Sprungschicht bezeichnet. Das Vorkommen eines relativ einheitlich temperierten Epilimnions ist auf den Einfluß des Windes und auf nächtliche Konvektionsströmungen zurückzuführen, die einen Temperatur- und Stoffaustausch innerhalb der Oberflächenlamelle ermöglichen.

Mit der thermischen Schichtung geht auch die Ausbildung von anderen physikalischen und chemischen Gradienten einher. Neben dem generellen Nährstoffniveau und der Lichtverfügbarkeit hat die Ausprägung und zeitliche Variabilität dieser Gradienten einen großen Einfluß auf das gesamte Ökosystem, insbesondere auf die von ihm hervorgebrachte Biomasse und Zusammensetzung. In dimiktischen Gewässern der gemäßigten Breiten wird von zahlreichen AutorInnen eine typische jährliche Saisonalität der planktischen Lebensgemeinschaft beschrieben, die letztlich mit den physikalischen Parametern eng verzahnt ist (Sommer et al, 1986, vgl. Kapitel 1.4.2).

Typische Gradienten eines geschichteten Gewässers sind ein hoher oberflächlicher, mit dem Übergang zur aphotischen Schicht stark abfallender Wert von pH, Chlorophyll und Sauerstoff. Gelöste Nährstoffe verteilen sich oft invers zum Sauerstoffgradienten: in der Oberflächen-

lamelle sind sie ausgedünnt, während ihre Konzentrationen im Hypolimnion zunehmen. Phosphor kann unter anaeroben Bedingungen aus dem Sediment in darüberliegende Wasserschichten freigesetzt werden, unter Anwesenheit von Sauerstoff wird er dort in unlöslichen Eisenverbindungen festgelegt.
Da in der vorliegenden Arbeit eine künstlich durchmischte Talsperre untersucht wird, sind die Wechselwirkungen zwischen Temperaturschichtung und Lebensgemeinschaft von besonderem Interesse: wirken auch hier die gleichen und bekannten Prinzipien, mit denen auch jährliche Periodizitäten erklärt werden können, die bei Destratifikation zu einer Veränderung des Ökosystems führen, oder können qualitativ andere Zusammenhänge vermutet werden, die möglicherweise auch in nicht manipulierten Gewässern eine Rolle spielen?
Wasser besitzt eine ausgesprochen hohe spezifische Wärmekapazität, weshalb es sehr viel Energie in Form von Wärme speichern kann und diese langsam wieder abgibt. Im Jahresverlauf ergibt sich hieraus eine Abpufferung der klimatischen Bedingungen: das Wasser heizt sich erst allmählich auf und kühlt im Herbst erst nach und nach wieder ab. Unter dem Einfluß einer Detratifikationsanlage wirkt das Gewässer wie eine Wärmefalle. Die eingestrahlte Sonnenernergie wird in einem großen Volumen verteilt und so unter geringeren Verlusten gespeichert.

1.2.3 Morphologie und Lebensräume

Es können eine große Zahl von Lebensbereichen in einem Gewässer unterschieden werden: die Grenzschicht zwischen Luft und Wasser (Pleustal, z.B. Wasserlinsen), das freie Wasser (Pelagial, z.B. Phytoplankton) und der Untergrund (Benthal), der wiederum in Litoral (Uferbereich, Wasserpflanzen) und Profundal (tiefer, lichtlos und deshalb unbewachsen) unterteilt wird. Diese Bereiche werden von jeweils typischen Organismen besiedelt, wobei das Verhältnis der jeweiligen Lebensräume von der Gewässerform abhängt und einen wesentlichen Einfluß auf das Ökosystem hat.
Die Lage der euphotischen Schicht im Vergleich zum Epilimnion kann zu einer weiteren Strukturierung der Lebensräume des Wasserkörpers herangezogen werden.
Im Kapitel 1.4 wird näher auf die Organismen des Pelagial und ihre charakteristischen Eigenschaften und Bedürfnisse eingegangen.

1.2.4 Ökologie, Stoffkreisläufe und Lebensgemeinschaften

Die wissenschaftliche Ökologie beschäftigt sich mit der Verbreitung und dem Vorkommen der Organismen und deren Wechselbeziehungen. Dabei werden abiotische Faktoren, die auf Wechselwirkungen der Organismen mit physikalischen und chemischen Parametern beruhen, von biotischen Faktoren, die Aktivitäten anderer Organismen einbeziehen, unterschieden.
Abiotische Faktoren bestimmen den Rahmen, in dem sich eine Lebensgemeinschaft ausprägen kann. In limnischen Lebensräumen sind das Nährstoff- und Lichtregime, klimatische Bedingungen sowie die Stabilität der Wassersäule bzw. Strömungsgeschwindigkeiten besonders bedeutende abiotische Faktoren. Theoretisch kann nicht mehr Biomasse neu gebildet werden, als einerseits anhand der Nährstoffe und andererseits anhand des verfügbaren Lichtes von autotrophen Organismen produziert werden kann. Um die maximal mögliche Produktion anhand der Nährstoffe abzuschätzen, können Messungen der elementaren Zusammensetzung der Biomasse (vgl. Fraga et al, 1998, Kapitel 4.5.3.2) verwendet werden. Bei der Photosynthese werden außerdem pro fixiertem Kohlenstoff mindestens 8 Photonen benötigt (vgl. Kapitel 4.5). Da die maximal mögliche Biomasse in der Natur – aus verschiedensten Gründen – praktisch nie und erst recht nicht dauerhaft erreicht wird, ist es nötig, einen differenzierteren Blick auf physiologische und ökologische Zusammenhänge zu werfen.

Bei den **biotischen Faktoren** werden Beziehungen einer Art zu verschiedenen Einflußfaktoren (Autökologie) denen zwischen Populationen (Synökologie) gegenübergestellt.
In der Limnologie wird vor allem häufig und kontrovers diskutiert, wie groß die Bedeutung der Räuber am Ende der Nahrungskette ("top down" Effekte, eher synökologisch) gegenüber von der Primärproduktion abhängenden Faktoren ("bottom up", eher autökologisch) ist[4] (Halbach, 1977, Sommer, 1994, Lampert & Sommer, 1999). Wahrscheinlich ist ein Zusammenwirken beider Prozesse, wobei sie jeweils durch Struktur und Zahl der trophischen Ebenen gedämpft werden können. Nährstoffreiche Gewässer bringen meistens im Mittel größere Biomassen an Phytoplanktern und auch Tieren hervor (positive Korrelation). Die Betrachtung eines einzelnen Gewässers in kleinerer zeitlicher Auflösung liefert jedoch oftmals eine negative Korrelation zwischen Räubern und Beute. Es kommt also auch auf die Zeitskala des Untersuchungsansatzes an, welche Effekte beobachtet werden können.
Das trophische Gefüge, also die Struktur der Nahrungskette, kann neben den zur Verfügung stehenden Ressourcen auch eine große Rolle bei der quantitativen Ausprägung der Lebensgemeinschaft spielen. So kann die Zahl der trophischen Ebenen die Effizienz der Energie-Nutzung stark beeinflussen, da mit jeder Ebene ca. 90% der Energie verloren gehen (Sommer, 1994). Unter gleichen Umweltbedingungen können sich verschiedene mehr oder weniger stabile Lebensgemeinschaften etablieren, je nachdem, welche Organismen sich in welchen Beziehungen zueinander befinden (Perrow et al, 1997).
Die Ressourcen an Nährstoffen können also als eine Voraussetzung für das Entwicklungspotential des limnischen Ökosystems betrachtet werden. Gewässerinterne Prozesse nehmen jedoch einen entscheidenden Einfluß auf die Ausprägung der Lebensgemeinschaft, unter anderem weil sie die Geschwindigkeit der Stoffflüsse steuern. Schnelle Umsetzungen können zu einer erhöhten Produktivität führen, da "Abfallprodukte" wieder direkt dem Stoffkreislauf zugeführt werden. Gleichzeitig geht mit jeder trophischen Ebene ein erheblicher Teil der Energie verloren (s.o.). Die Menge der Biomasse muß demzufolge nichts über die Geschwindigkeit der Umsetzungen bzw. die Produktivität aussagen.
Wechselwirkungen in Nahrungsnetzen können zu **Rückkopplungen** führen. Sind diese negativ, so können sie zu einer Stabilisierung des Systems beitragen. Das kann etwa bei Räuber-Beute Beziehungen der Fall sein, wenn sich periodisch Maxima und Minima zeitlich versetzt abwechseln und so für ein Gleichgewicht sorgen.
Positive Rückkopplungen sind sich selbst verstärkende Prozesse, die nicht endlos weiter laufen können und zwangsläufig in einer Sackgasse oder gar Katastrophe münden (Sommer, 1994). Sie sind jedoch typisch für Massenentwicklungen von Phytoplankton, können durch geringe Anlässe ausgelöst werden und sind deshalb schwer vorherzusagen. Aufgrund interner Rhythmen, insbesondere zeitlicher Verzögerungen in den Reaktionen auf Umweltbedingungen (z.B. durch Entwicklungszeiten von Eiern) und komplexen Wechselwirkungen verschiedener Organismen können jedoch auch in negativ rückgekoppelten Systemen chaotische Schwankungen (Chaos-Theorie, Sommer, 1994) auftreten. Insgesamt werden limnische Systeme in der Regel von einer schnellen Dynamik geprägt, Populationen wechseln innerhalb von Tagen oder Wochen, jedes Jahr kann zu einer anderen Abfolge von Lebensgemeischaften führen. Darin liegt ein entscheidender Unterschied zu terrestrischen Ökosystemen.

Ansätze zur Untersuchung

Die auf Ressourcen bezogenen Zusammenhänge lassen sich besonders gut im Laborexperiment mit Phytoplanktonreinkulturen, etwa unter verschiedenen Licht- und Nährstoffbedingungen untersuchen, wobei Wachstumsparameter und die Zusammensetzung der Biomasse, z.B. Reser-

[4] Diese Diskussion erinnert an die politische Diskussion um Nachfrage- bzw. Wirtschafts-orientierte Arbeitsmarktpolitik

vestoffe und Pigmente, bestimmt werden können. Der Nachteil einfacher Versuchsansätze liegt jedoch in ihrer schlechten Übertragbarkeit auf Freilandbedingungen, weil zu wenige Faktoren berücksichtigt werden. Außerdem addieren sich Einflüsse einzelner Faktoren nicht einfach, sondern es können sogenannte positive oder negative Verstärkungen auftreten (Sommer, 1994).
Bei experimentellen Kompetitionsversuchen mit verschiedenen Phytoplanktonspezies, einfachen Räuber-Beute Ansätzen sowie Micro- und Mesokosmen werden auch die biotischen Wechselwirkungen zunehmend berücksichtigt. Sehr komplexe Ansätze bergen jedoch die Gefahr, daß die Reproduzierbarkeit und Interpretierbarkeit der Versuche eingeschränkt ist.
Bei den phänomenologischen Untersuchungsansätzen werden diese Probleme umgangen, da sie sich zunächst auf die Beobachtung eines komplexen Systems beschränken, etwa eines Gewässers vor Ort. Sein Zustand wird anhand wasserchemischer, physikalischer und biologischer Parameter genau beschrieben und erfaßt. Hieraus können statistische Zusammenhänge abgeleitet werden, ohne den Vergleich mit den theoretischen Erwartungen und / oder experimentelle Überprüfungen sind solche deskriptiven statistischen Verfahren jedoch von zweifelhaftem Wert. Schließlich liegt das Interesse der Untersuchungen in der Erkenntnis kausaler Zusammenhänge, die beim phänomenologischen Ansatz nur indirekt über den Vergleich der Ergebnisse mit Experimenten und Theorien möglich sind. Statistik alleine kann solche Zusammenhänge nicht beweisen, sie ist allzu anfällig gegenüber Artefakten wie z.B. Nonsens- oder Scheinkorrelationen (Hartung, 1999).
Dynamisch ökologische Modelle wie etwa SALMO (Benndorf und Recknagel, 1980) versuchen schließlich, Erkenntnisse der kausalen Zusammenhänge in der Planktondynamik zusammenzufassen und auf Freilanddaten zu übertragen. Sie erlauben Prognosen und Szenarioanalysen unter variierten Bedingungen. Das prinzipielle Problem solch komplexer Modelle liegt in dem Dilemma, daß die Größe des Aufwandes bei der Bestimmung der einzusetzenden Variablen scheinbar exponeniell wächst, wenn die Genauigkeit der Vorhersagen linear gesteigert werden soll. Außerdem darf angezweifelt werden, daß alle (entscheidenden) Faktoren bekannt sind und auch erfaßt und modelliert werden können. In der Praxis bedeutet das bei praktikablem Aufwand eine eher geringe Vorhersagegüte.
Im folgenden werden zunächst die Erkenntnisse bezüglich des Einflusses abiotischer Faktoren kurz erläutert, anschließend wird auf die ökologische Bedeutung einzelner Phytoplankter und ihre typische jährliche Saisonalität eingegangen (PEG-Modell), bevor die chemischen, physiologischen und strukturellen Eigenschaften der Photosynthese und ihr Einfluß auf die Analysemöglichkeiten zur Sprache kommen.

1.2.5 Gewässergüteklassen

Anhand der Wasserchemie (v.a. Stickstoff- und Phosphorkonzentrationen) sowie des Phytoplanktonaufkommens werden Gewässer in Güteklassen eingeteilt, die als ein Maß für den Trophiegrad verstanden werden können. Es wurde in der Vergangenheit von zahlreichen Autoren versucht, die ältere "Seentypenlehre" von Naumann und Thienemann quantitativ zu untermauern, indem für die verschiedenen Trophiegrade Bereiche bzw. Grenzwerte der Nährstoff- und Biomassekonzentrationen definiert wurden. Hier soll lediglich auf die OECD-Studie (Vollenweider & Kerekes, 1982, vgl auch Henning, 1986) verwiesen werden, bei der verschiedene Ansätze zur Beschreibung des Zusammenhanges zwischen Symptomen der Eutrophierung (etwa Chlorophyll a Gehalt) und Konzentrationen ausgewählter Nährstoffe (etwa gesamt-Phosphor) bzw. anderer Gewässer-typischer Parameter (etwa Verweilzeit) verwendet werden. Nach Sommer (1993) kann die Frühjahrs-Startkonzentration des gesamt-Phosphors auch gut alleine zu einer vereinfachten Trophiestufeneinteilung benutzt werden. Ultraoligotrophe Gewässer weisen weniger als 5µg/l auf, oligotrophe 5-10µg/l, mesotrophe 10-30µg/l, eutrophe 30-100µg/l und

hypertrophe mehr als 100µg/l. Seemorphologie und Carbonathärte haben neben anderen Faktoren jedoch einen modifizierenden Einfluß auf die Ausprägung der Trophiestufe, so daß die Einteilung am besten anhand möglichst vieler Parameter erfolgen sollte. Williamson et al (1999) weisen darauf hin, daß auch die gefärbten, gelösten organischen Verbindungen bei der Klassifizierung von Gewässern berücksichtigt werden sollten.
Gewässergüteklassen werden dazu verwendet, Urteile über die Nutzungsmöglichkeiten von Gewässern oder nötige Maßnahmen zur ihrer Reinhaltung zu treffen. Zur Trinkwassergewinung sollten nur oligotrophe bis mesotrophe Gewässer genutzt werden, während Badegewässer auch noch schwach eutroph sein dürfen. Mit wachsendem Trophiegrad steigt nicht nur die Biomasse des Phytoplanktons, sondern die Keimzahlen nehmen ebenfalls zu, so daß es schließlich zu hygienischen Problemen kommen kann.
Am problematischsten sind für die Wasserqualität in Trink- und Badegewässern Krankheitserreger, die v.a. durch menschliche oder tierische fäkale Verunreinigungen eingetragen werden. Hierzu gehören bei den Bakterien insbesondere Salmonellen, *Campylobacter*, *Yersinia* und *Aeromonas*, die Epedemien ausgelösen können, aber auch Viren und protistische Erreger wie *Cryptosporidien*-Oocysten und *Giardia*-Zysten stellen eine Infektionsgefahr dar (Bernhardt & Clasen, 1996). Fäkale Verunreinigungen implizieren zwar den Eintrag von Nährstoffen, umgekehrt müssen nährstoffreiche Gewässer aber nicht zwangsläufig auch mit Fäkalien belastet sein. Zur Überwachung des Gewässerzustandes sind deshalb neben den chemischen und biologischen auch mikrobiologische Untersuchungen angezeigt.

1.3 Restaurierung als Maßnahme gegen die Symptome der Eutrophierung

Unter Restaurierung werden technische, physikalische, chemische oder biologische Eingriffe in die Gewässer selbst verstanden, die der Bekämpfung der Symptome der Eutrophierung dienen sollen. Ihre ursächliche Bekämpfung (Sanierung[5]) wäre in der Regel mit einem wesentlich größeren Aufwand verbunden, weil dafür Gewässer-externe Maßnahmen nötig sind. So müssen Flächennutzungsänderungen und Abwasserbehandlung im ganzen Einzugugsgebiet überdacht werden. Eine Sanierung kollidiert deshalb oft mit anderen gesellschaftlichen oder wirtschaftlichen Interessen.
Seen und Fließgewässer der gemäßigten Breiten reagieren sehr "elastisch" auf kurze Störungen und kehren deshalb schnell wieder zu ihrem ursprünglichen Zustand zurück. Länger einwirkende Einflüsse, wie sie z.B. die Eutrophierung darstellt, können die Trägheit des Systems überwinden und zu einem neuen stabilen Zustand führen. Die so erreichte höhere Trophiestufe besitzt wiederum ihre eigene Trägheit, so daß Sanierungsmaßnahmen häufig erst nach Jahren zu dem gewünschten, dann aber nachhaltigen, Erfolg führen (Klapper et al, 1976, Hamm, 1980, Besch, 1984, Scharf, 1988, Klapper, 1992, Lampert & Sommer, 1999).
Restaurierungsmaßnahmen umfassen hingegen Eingriffe in das Gewässer selbst. Technische, chemische oder biologische Verfahren zielen auf verlangsamte Stoff-Flüsse bzw. geringere Nährstoff-Konzentrationen (durch Festlegung im Sediment oder verstärkten Export) ab, um die Eutrophierungssymptome zu mildern (Besch, 1984, Björk, 1985, Kucklentz & Hamm, 1988, Lampert & Sommer, 1999). Mechanische Maßnahmen wie Entschlammung, Sedimentabdeckung oder Entnahme von Biomasse sollen zu einer geringeren Nährstofffracht führen. Beschattung und die verschiedensten Destratifikations- und Belüftungsstrategien können durch Lichtlimitation eine geringere Produktivität ermöglichen. Manche Belüftungsmaßnahmen werden auch hauptsächlich zum Sauerstoffeintrag in ein anaerobes Hypolimnion genutzt (Besch, 1984).

[5] Zu Strategien der Sanierung vgl. Bernhardt (1987), Geachter & Wuest (1992)

Chemische Maßnahmen zielen zum einen auf die Fällung von Nährstoffen (Eisen- oder Aluminiumsalze) oder auf das Vergiften bestimmter Lebewesen ab (Cyanobakterien mit Kupfer, Pflanzen generell mit Herbiziden, Fische mit Rotenon). Durch Säuerung kann eine artenarme acidophile Lebensgemeinschaft herbeigeführt werden, während die Kalkung den pH anhebt und zur Produktivitätssteigerung von Fischteichen genutzt wird. Unter den biologischen Maßnahmen („Biomanipulation“, Shapiro et al, 1982, Lampert, 1983, Benndorf, 1987+95, Gophen, 1990, Perrow et al, 1997) ist die Änderung des Fischbestandes zur Zeit noch die vielversprechendste: Abfischen zu großer Fischbestände und das Einsetzen von Raubfischen können den Fraßdruck auf das Zooplankton reduzieren und so zu einer geringeren Algenpopulation und langsameren Stoffflüssen führen.
Vor allem in flachen Gewässern sind zwei stabile Ausprägungen der Lebensgemeinschaft denkbar: entweder dominieren Algen oder Makrophyten die Primärpoduktion (Perrow et al, 1997). Wasserpflanzen treten in Nährstoff-Konkurrenz zu Planktonalgen und unterdrücken so ihr Wachstum. Der Einsatz von Wasserpflanzen-fressenden Fischen zur Entkrautung ist deshalb höchst umstritten, da er in der Regel eine höhere Biomasse des Phytoplanktons hervorruft. Andere Verfahren, wie die Manipulation des Zooplanktons, die Verwendung von filtrierenden Dreikantmuscheln oder das Einbringen von Cyanophagen oder *Bdellovibrio* (können Cyanobakterien bei niedrigem pH infizieren) sind nicht so erfolgsversprechend bzw. noch nicht so weit entwickelt (Besch, 1984).
Die schon erwähnten **Destratifikationsverfahren** wurden in der Vergangenheit besonders oft angewandt (Fast, 1971, Pechlaner, 1975, Horn, 1975, Toetz, 1981, Hamm, 1980, Uhlmann, 1982, Reynolds et al, 1984c, Steinberg & Zimmermann, 1988, Klapper, 1992, Barbiero et al, 1996, Lindenschmidt & Chorus, 1997, Kirke & Gezawy, 1997, Berman & Steinman, 1998). Durch das Einblasen von Druckluft in die Wassersäule kann auf die energetisch günstigste Art und Weise eine Wasserströmung erzeugt werden, die zur Aufhebung der thermischen Schichtung führt. Die aufsteigenden Luftblasen reißen das umliegende Wasser mit sich fort. Durch den so entstehenden schnellen Aufwärtsstrom werden weitere Strömungen induziert, Wasser muß von unten nachfließen, ein Abwärtsstrom entsteht (Klapper,1992). Schließlich treibt der Blasenschleier eine ganze Reihe von sekundären, weiter entfernten Wasserwalzen an. Die thermische Schichtung spielt für die Effektivität der Durchmischung allerdings eine entscheidende Rolle, da sie die entstehenden Strömungsmuster beeinflußt (Schladow, 1992).
Belüftungsanlagen werden zur Destratifikation des ganzen Gewässers oder eines Teiles des Wasserkörpers (Bleiloch Talsperre: obere 20-25m), während der gesamten Vegetationsperiode, permanent oder intermittierend (in regelmäßigen Abständen oder bei Bedarf) oder auch lediglich zur Unterstützung der natürlichen Vollzirkulation betrieben. Die Erfahrungen mit Destratifikationsmaßnahmen sind so unterschiedlich wie die betroffenen Gewässer, ihre klimatischen Bedingungen, die Wasserchemie und die Maßnahmen selbst (Fast & Lorenzen, 1978, Klapper, 1992). Trotz einer Vielzahl von Beispielen ist es daher schwierig, generelle Aussagen zu treffen oder geplante Vorhaben auf vergleichbare Fälle zu beziehen, um deren Wirksamkeit vorherzusagen. Die Wirkungsweise und Details der in der Bleilochtalsperre installierten Belüftung werden unter Kapitel 1.7 "Das untersuchte Gewässer" vorgestellt.

1.4 Die Gruppen des Planktons und ihre ökologischen Eigenschaften

Als Plankton werden Organismen bezeichnet, die im Freiwasser suspendiert vorkommen und aufgrund ihrer fehlenden oder relativ geringen Bewegungsfähigkeit Wasserströmungen nicht widerstehen können (Sommer, 1994). Ihnen wird das in der Regel größere Nekton entgegengesetzt, das sich auch gegen Strömungen fortbewegen kann (z.B. Fische). Die folgenden kurzen

Beschreibungen der einzelnen Gruppen sind an Sommer (1994) und van den Hoeck et al (1993) angelehnt.

Es kommen im Plankton sowohl Primärproduzenten (v.a. Phytoplankton) als auch Konsumenten (Zooplankton) und Destruenten (Bakterioplankton) vor. Pilze (= Mykoplankton, Saprophyten oder Parasiten) und Viren spielen ebenso eine – wenn auch noch wenig erforschte – Rolle.

Die kleinsten Lebewesen des Planktons (~1µm), die **Bakterien**, sind mehrheitlich heterotroph, manche Spezies wachsen auch chemo- oder photolithoautotroph. Von den Zellzahlen her dominieren Bakterien das Plankton, denn selbst in organisch unbelasteten Gewässern kommen einige Millionen Zellen pro ml vor. Bakterielle Stoffumsetzungen sind ähnlich bedeutend wie die des Phytoplanktons. Während es von der Formenvielfalt des Phytoplanktons weit entfernt ist, besitzt das Bakterioplankton eine sehr große physiologische Variabilität.

Im weiteren Sinne werden unter dem Begriff **Phytoplankton** aerobe Photosynthese betreibende planktische Eu- und Prokaryoten zusammengefaßt. Die Cyanobakterien werden dem Phytoplankton im engeren Sinne gegenübergestellt. Anhand der Größen können v.a. Picoplankton (0,2-2µm), Nanoplankton (2-20µm) und Mikroplankton (20-200µm) unterschieden werden. Ein Großteil des Zooplanktons gehört hingegen zum Meso- (200µm-2mm) oder Makroplankton (2mm-2cm).

Cyanobakterien kommen sowohl als einzelne Zellen (Piko-/Nanoplankton) als auch als fädige oder runde bis unregelmäßig geformte Kolonien (Nano- bis Mesoplankton) vor, die immer unbegeißelt sind. In der Familie der Nostocacea können spezialisierte Dauerzellen und Heterocysten (Orte der Stickstoffixierung) gebildet werden. Viele Spezies können ihren Auftrieb durch Gasvakuolen steuern, die wie die Heterocysten bei keiner anderen Algengruppe vorkommen. Wegen der Fähigkeit einiger Spezies, unter bestimmten Bedingungen Toxine zu bilden, die für Menschen und Tiere gefährlich werden können (Shilo, 1964, Hbràcek, 1964, Barica, 1978, Hennig & Kohl, 1981, Schanz, 1988, Gorham, 1964, Hallegraeff, 1993, Gromov et al, 1996), und dem gleichzeitigen Massen-Auftreten ("Blüten") in belasteten Gewässern, sind Cyanobakterien in der Regel in Süßgewässern unerwünscht. Ihr massives Vorkommen wird als Folge der Eutrophierung interpretiert. *Microcystis aeruginosa* bildet sowohl Gasvakuolen als auch Toxine (Microcystine), bei Blüten kann es deshalb sogar zu Tiersterben und beim Menschen zu Leberschäden kommen (Codd, 1995+1999). *Microcystis* ist in eutrophen Gewässern verbreitet. In der Vergangenheit kam es in der Bleiloch Talsperre häufig auch zu Massenentwicklungen dieser Cyanobakterien, in denen auch Toxine nachgewiesen wurden (Liebert & Weiß, 1999).

Innerhalb der **eukaryotischen Algen** treten in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen Flagellaten, kokkale Formen (die jeweils auch Kolonien bilden können) und trichale sowie siphonale Zellverbände auf. Flagellaten können sich häufig auch mixo- oder gar heterotroph ernähren. Neben der Pigmentzusammensetzung und Chloroplastenmorphologie sind der Zellwand- und Geißelaufbau, Reservestoffe sowie die Zellteilungsmodi und sexuelle Fortpflanzungszyklen wichtige systematische Merkmale zur Unterscheidung der einzelnen Gruppen. Im Folgenden sollen die Organisationsformen und ökologische Charakteristika der im Süßwasser bedeutendsten Verwandtschaftskreise kurz beschrieben werden (nach van den Hoek, 1993). Auf Details der Feinstruktur und Biochemie soll jedoch verzichtet werden. Die Charakteristika der Pigmentierungen werden in Abschnitt 1.5 ausführlich besprochen. Aufgrund der vielfältigen Formen und Spezialisierungen innerhalb der einzelnen Gruppen ist es hier schwer möglich, generelle Aussagen zum Vorkommen bzw. den Ansprüchen einzelner Gruppen zu machen (siehe Kapitel 1.4.1 und 1.4.2).

Zum Stamm der **Chlorophyta** gehören neben den höheren Pflanzen und Moosen auch verschiedene Klassen grüner Algen mit insgesamt etwa 8000 bekannten Spezies. Es kommen alle möglichen Organisationsformen vor, wobei Flagellaten und kokkale (koloniebildende) For-

men im Plankton besonders häufig anzutreffen sind. Chlorophyceen weisen eine extrem große Formenvielfalt auf. Gallerten (z.B. *Dictyosphaerium*) und langgestreckte oder sperrige Formen (z.B. *Closterium, Pediastrum, Staurastrum*) sowie Schwebefortsätze (z.B. *Scenedesmus, Micractinium*) können sowohl als Verbesserung des Schwebevermögens als auch als Schutz gegen Zooplanktonfraß betrachtet werden. Ihren Verbreitungsschwerpunkt haben Grünalgen in mäßig belasteten Süßgewässern, wobei einzelne Arten bzw. Ordnungen auch durchaus für oligotrophe (Desmidiales) oder polysaprobe (*Carteria multifilis*) Wassergüteklassen charakteristisch sind.

Euglenophyta, sogenannte Augenflagellaten, besitzen in der Regel 2 Geißeln, die in der Nähe des lichtempfindlichen roten Augenflecks entspringen. Eine streifige, meist schraubig verdrehte, flexible Pellikula erlaubt den Zellen ihren Formwechsel. Euglenen besitzen ähnliche Chloroplasten wie die Chlorophyta, jedoch kommt das für Grünalgen typische Lutein nicht vor. Statt dessen werden die sonst auf Chromophyten beschränkten Pigmente Diadino- und Diatoxanthin nachgewiesen. Der Aufbau der Euglenophyta erinnert sehr stark an tierische Organismen. Manche Arten sind mixo- bzw. heterotroph, einige können z.T. sogar phagotroph (also von Partikeln, die sie durch einen Schlund aufnehmen) leben. Viele Spezies sind relativ groß (50-150µm) und kommen am häufigsten in kleineren und pflanzenreichen bzw. gut gedüngten Gewässern und Pfützen vor.

Die einzelligen **Eustigmatophyceen** weisen neben 1-2 Geißeln und einer Polysaccharid-Wand einen Augenfleck auf, der als Photorezeptor dient. Es sind nur wenige Arten bekannt, die früher z.T. den Xanthophyceen zugeordnet wurden. Vertreterinnen dieser Gruppe wurden sowohl im Süßwasser als auch im Salwasser und auf dem Boden nachgewiesen.

Die äußere Begrenzung der **Dinophyta** besteht bei typischen Formen aus einem regelrechten Panzer aus Celluloseplatten, wobei in charakteristischer Weise eine Quer- und eine Längsfurche mit jeweils einer Geißel ausgebildet ist. Viele Spezies sind relativ groß (z.B. *Ceratium hirundinella* 200-300µm, *Gymnodinium* 20-100µm), aufgrund der Geißeln können sich Dinoflagellaten gut bewegen. Gerade in dieser Gruppe kommen viele mixo- bzw. heterotrophe Spezies vor.

Cryptophyta sind fast ausschließlich durch asymmetrische, abgeflachte Flagellaten vertreten, die außen eine steife, plattenartige Begrenzung aus Eiweiß (Periplast) aufweisen. Sie besitzen 2 nicht ganz gleich lange Geißeln und einen mit Trichocysten ausgegleiteten Schlund. Die relativ schnellen Schwimmer dieser Gruppe kommen im Süßwasser sehr häufig auch in hohen Anteilen vor. Auxotrophie (bestimmte Vitamine müssen aufgenommen werden) aber auch Phagotrophie sind bei Cryptophyten beobachtet worden (Isaksson, 1998).

Im Stamm der **Heterokontophyta** sind die **Bacillariophyceae** die bedeutendste Gruppe. Die ausschließlich kokkal einzellig oder in Kolonien organisierten Zellen besitzen eine Kieselsäurewand, die aus 2 sich überlappenden, häufig sehr charakteristisch strukturierten Schalen besteht. Es sind etwa 100 000 Arten bekannt, die sich in 2 große Ordnungen einteilen lassen: den asymetrischen, meist langgestreckten mehr oder weniger schiffförmigen Pennales und den runden (zylindrischen) Centrales. Die Pennales besitzen in Längsrichtung der Schalen häufig einen Spalt, der Raphe genannt wird, und mit dessen Hilfe sie sich durch Schleimausscheidung gleitend fortbewegen können. Da die Kieselsäureschale zu einem relativ hohen spezifischen Gewicht der Zellen führt, versuchen manche Spezies, durch sperrige Kolonieformen (Stern: *Asterionella*, Zickzack aus Plättchen: *Fragillaria*, Faden: *Melosira*) oder dünne Fortsätze (*Stephanodiscus, Rhizosolenia*) ihre Schwebefähigkeit zu erhöhen.

Die **Chryso- und Xanthophyceen** gehören ebenfalls zu den Heterokontophyta und spielen im Süßwasserphytoplankton eine wichtige Rolle. Sie können im Gegensatz zu den Bacillariophyceen verschiedenste Organisationsformen annehmen. Chrysophyceen (Goldalgen) verwenden durchaus auch Kieselsäure in den die Zelle bedeckenden Schuppen bzw. in den Wänden der Cysten und besitzen ähnliche Chloroplasten wie die Kieselalgen. Die Xanthophyceen-Zellwand

besteht in der Regel aus 2 Cellulose-Schalenhälften, in die häufig Kieselsäure eingelagert ist. Im Gegensatz zu den braunen Bacillariophyceen sind die Chloroplasten der Xanthophyceen gelbgrün und unterscheiden sich auch anhand ihrer Pigmentausstattung.
Die **Haptophyta** (=Prymnesiophyta) können verschieden organisiert sein. Am häufigsten sind jedoch 2-geißlige Flagellaten, die zusätzlich ein fädiges Anhängsel, das Haptonema, besitzen. An der Zelloberfläche kommen Zellulose- und Kalkschuppen vor. Die Pigmentausstattung ähnelt der der Bacillariophyceen, wegen einer Reihe anderer feinstruktureller Merkmale wird diese Gruppe jedoch als eigener Stamm den Heterokontophyta gegenübergestellt.
Das **Zooplankton** setzt sich aus Protista und Animalia zusammen. Definitionsgemäß handelt es sich um heterotrophe, partikuläre organische Substanz aufnehmende, planktische Organismen (Sommer, 1994). Zu den Protisten gehören sowohl Flagellaten, (Schalen-)Amöben als auch Sonnentierchen und Wimperntiere. Zusammen mit den tierischen Rotatorien (Nemathelminthes) und verschiedenen Crustaceen (Arthropoda) bilden sie im Süßwasser den bedeutendsten Teil des Zooplanktons.
Die **planktischen Protozoen** sind zahlenmäßig fast immer die häufigste Gruppe des Zooplanktons und haben oft auch einen höheren Stoffumsatz als die planktischen Crustaceen. Protozoen sind relativ klein, sie gehören größtenteils zum Nano- bzw. Mikroplankton. Ihrer Größe entsprechend leben sie hauptsächlich von Bakterien und Pikophytoplankton und werden selbst häufig Beute größerer Zooplankter.
Als mehrzelliges **Mikrozooplankton** sind Naupilus-Larven der Crustaceen sowie Rotatorien von Bedeutung. Sie ernähren sich beide von mehr oder weniger ausgewähltem Nanoplankton. Rotatorien spielen in Gewässern eine große Rolle, in denen größere Zooplankter durch großen Fraßdruck der Fische zurückgedrängt werden (Große et al, 1998).
Im Süßwasser spielen dem **Mesozooplankton** zugeordnete Cladoceren und Copepoden eine große Rolle, während nur wenige Spezies wie die räuberischen Cladoceren (z.B. *Leptodora*) oder einige Daphnia Arten etwas größer werden können. Beide Gruppen sind für die Ernährung von Fischen besonders wichtig.
Cladoceren pflanzen sich unter günstigen Bedingungen parthenogenetisch fort. Bei jeder Häutung (alle paar Tage) können so Jungtiere freigelassen werden, die ohne Larvenstadien schnell heranwachsen. Männchen treten nur unter ungünstigen Wachstumsbedingungen auf; die befruchteten Eizellen dienen als Dauerstadien. Viele Cladoceren sind Filtrierer, wobei die Gattung **Daphnia** häufig besonders bedeutend ist. **Copepoden** entwickeln sich viel langsamer und bilden während eines Jahres nur 1-2 Generationen. Während der 5 Entwicklungsstufen ändert sich auch ihr Nahrungsspektrum. Die Futterpartikel werden nicht wie bei den Cladoceren herausfiltriert, sondern selektiv ergriffen. Verschiedene Arten haben ein unterschiedliches Beute-Größenspektrum, was sie als herbivor (z.B. *Eudiaptomus*) oder carnivor (z.B. *Cyclops*) gelten läßt.

1.4.1 Ökologische Implikationen der Wasserchemie

Neben dem Licht und dem Kohlendioxid (s.u.), die bei der Photosynthese zur Bildung von Kohlenhydraten verwendet werden, brauchen Phytoplankter zum Wachstum eine Reihe von Makro- und Mikronährstoffen. Von den Makronährstoffen Stickstoff, Phosphor, Schwefel, Kalium, Magnesium, Calcium, Natrium und Kalium limitieren im Süßwasser hauptsächlich Stickstoff und Phosphor das Wachstum. Spurenelemente wie Eisen, Mangan, Kupfer, Zink und Cobalt werden in sehr geringen Konzentrationen benötigt, können theoretisch jedoch wie alle Makronährstoffe ebenfalls zum limitierenden Faktor werden (Sommer, 1994).
Eine besondere Rolle spielt das Silicium für solche Organismen, die wie Bacillariophycceen eine Kieselschale ausbilden: eine geringe Konzentration dieses Elementes kann das Wachstum be-

grenzen. Bei Massenentwicklungen von Kieselalgen kommt es häufig zum Zusammenbruch der Populationen, wenn die Siliciumkonzentration aufgrund der selbst verursachten starken Zehrung einen Schwellenwert unterschreitet.
Cyanobakterien können einem Mangel an gelösten Stickstoffverbindungen (NO_3 oder NH_3) durch Fixierung von molekularem Stickstoff begegnen und so die Konkurrenz mit eukaryotischen Algen für sich entscheiden, wenn die übrigen Bedingungen für sie günstig sind.
Verschiedene Spezies haben jeweils charakteristische Bedürfnisse an das Nährstoffangebot, was auf ihre jeweiligen Aufnahme-, Speicher- und Wachstumsstrategien zurückgeführt werden kann und letztlich mit ein Grund dafür ist, daß verschiedene ökologische Nischen besetzt werden. Das Nährstoffangebot kann deshalb die jeweilige Ausprägung der Phytoplanktongemeinschaft beeinflussen, wobei dem Verhältnis von Stickstoff zu Phosphor offensichtlich eine besondere Bedeutung zukommt. Im Meer kommen Stickstoff und Phosphor in einem relativ konstanten Verhältnis von 16:1 vor, das auch als „Redfield-Verhältnis“ bezeichnet wird. Im Süßwasser treten jedoch erhebliche Schwankungen auf, die große ökologische Bedeutung haben.
Theoretisch sollte – bei gleichbleibenden Bedingungen – die Konkurrenz um Ressourcen früher oder später zum "Ausschluß" der unterlegenen Konkurrenten führen. Es finden sich im Plankton trotzdem viel mehr Spezies, als limitierende Nährstoffe, dieser Umstand wurde von Hutchinson (1961) als "Paradoxon des Planktons" bezeichnet. Mit seiner "Gleichgewichtstheorie der Ressourcenkonkurrenz" hat Tilman (1982) jedoch ein Modell entwickelt, das prinzipiell die Koexistenz von Arten in Abhängigkeit ihrer Konkurrenzfähigkeit gegenüber verschiedenen limitierenden Nährstoffen erklärt. Durch sich ständig ändernde Bedingungen kommt es im Freiland meistens erst gar nicht zum Ausschluß unterlegener Konkurrenten, da die hierfür nötige "Exklusionszeit" nicht erreicht wird. Außerdem überlagern andere Faktoren wie Wetter oder Zooplanktonfraß das Konkurrenzgeschehen.
Trotz der Komplexität der Zusammenhänge haben sich bei Konkurrenzexperimenten im Chemostat mit verschiedensten Freiland Inokuli einige grundsätzlich bedeutende Zusammenhänge zwischen Nährstoff- und Phytoplanktonzusammensetzung ergeben (Tilmann (et al), 1976, 1977, 1982+1986, vgl. auch Sommer, 1989):
Cyanobakterien setzen sich bei niedrigen Stickstoff zu Phosphor Verhältnissen (<15:1) bei Temperaturen über 20°C gegen alle anderen Phytoplankter durch.
Innerhalb der Kieselalgen spielt das Silicium-Phosphor-Verhältnis eine entscheidende Rolle: zentrische Spezies setzten sich bei niedrigen (Si:P = 6:1 für *Cyclotella meneghiana* und *Stephanodiscus*), pennate bei hohen Verhältnissen (Si:P = 500:1 für *Synedra*, 60-90:1 für *Asterionella formosa*, 30:1 für *Fragillaria crotonensis*) durch. Gleichzeitig sind die pennaten Spezies gegenüber allen anderen Algengruppen extrem konkurrenzstark um Phosphor, während zentrische Spezies – zumindest bei relativ warmen Temperaturen über 15°C – durchaus auch von Cyanobakterien oder Grünalgen verdrängt werden können.
Bakterien gelten als bessere Konkurrenten um Phosphor als das Phytoplankton. Da sie im Freiland gemeinhin auf die Abgabe von gelösten organischen Verbindungen (DOC) durch Algen angewiesen sind, verdrängen sie diese nicht vollständig.
Die zeitliche Variabilität in den chemischen Faktoren wirkt sich ebenfalls auf die Ökologie des Phytoplantkons aus, da die Spezies mit unterschiedlichen Speicher- und Reproduktionstrategien davon entsprechend profitieren können. Gegenüber Chemostatkulturen mit kontinuierlicher Nährstoffzugabe setzten sich in Kulturen mit gepulster Zugabe einiger Nährstoffe andere Spezies durch. Insbesondere wird es der mittelskaligen Ressourcenvariabilität zugeschrieben, daß langfristig mehr Spezies als limitierende Ressourcen vorkommen (Sommer, 1994).

Von Lampert & Sommer (1999) werden verschiedene Existenz-„Strategien“[6] des Phytoplanktons beschrieben. Damit werden Merkmalskombinationen bezeichnet, die langfristig bzw. kurzfristig angelegte Überlebenssicherungen charakterisieren. Erstere, die sogenannten k-Strategen, sind für ein sich langsam entwickelndes Ökosystem mit Nährstoffmangel und vertikalen Gradienten typisch, während letztere, die sogenannten r-Strategen, vermehrt bei der Erstbesiedlung, sich ändernden Bedingungen oder massiven Störungen auftreten. Die r-Strategie ist typisch für einen stark unterbesiedelten Lebensraum: hier kommt es auf eine hohe Reproduktionsrate (r_{max}) und Verbreitungsfähigkeit an, während in dicht besiedelten Lebensräumen die Konkurrenzfähigkeit (effiziente Ressourcennutzung) und Überlebensfähigkeit in den Vordergrund treten (k-Strategie). Da eine Anpassung an beide Strategien gleichzeitig unmöglich ist (sogennantes Allokationsproblem), können Organismen zumindest graduell der einen oder anderen Strategie zugeordnet werden (Sommer, 1994).

Eine hohe Reproduktion erfordert hohe Stoffwechselraten und kurze Generationszeiten, bei Phytoplanktern spielt dabei ein hoher Chlorophyll Gehalt eine entscheidende Rolle, eine kleine Körpergröße ist außerdem typisch und ermöglicht eine effektive Aufnahme von Nährstoffen (günstiges Verhältnis Oberfläche / Volumen). Eine typische Vertreterin dieser Strategie ist die auch als opportunistisch (weil erstbesiedelnd) bezeichnete *Rhodomonas minuta*. Fließen Energie und Material hauptsächlich in die Vermehrung, bleibt kein großer Spielraum für Reservebildung, Fraßschutz oder aufwendige Anreicherungsmechanismen für knappe Nährstoffe. Diese Merkmale sind jedoch für die k-Strategen typisch: sie sind i.A. relativ groß und so besser vor Zooplanktonfraß geschützt, Reservestoffe und gute Ausnutzung der Ressourcen (durch Aufnahmemechanismen oder Mobilität) erlauben das Überdauern ungünstiger Bedingungen (typische Vertreterin: *Ceratium hirundinella*). Es ergibt sich jeweils eine Vielfalt an Ausprägungen der k-Strategie, dabei spezialisieren sich verschiedene Arten auf verschiedene Eigenschaften. Unter den Kieselalgen finden sich z.B. Gattungen mit besonders effektiver Siliciumaufnahme (*Synedra, Asterionella*), andere schneiden dabei schlechter ab, können jedoch wesentlich besser um Phosphor konkurrieren (*Cyclotella, Stephanodiscus*).

Der pH Wert beeinflußt den wichtigsten Puffer des Wassers, das Kohlensäuresystem, und hat für die photoautotrophen Organismen auch eine besondere Bedeutung, weil er die Verfügbarkeit des CO_2 beeinflußt. Im Wasser gelöstes CO_2 wird bei niedrigen pH Werten (4) zu Kohlensäure hydratisiert, die bei pH 8 fast komplett zu Bicarbonat (HCO_3-) und H+ dissoziiert und bei noch alkalischeren Bedingungen ab pH 12 komplett als Carbonat vorliegt (CO_3^{2-}). Während der Photosynthese können (je nach pH) entweder 6 CO_2 + 6 H_2O oder 6 HCO_3^- + 6 H+ aufgenommen werden, um ein Glucosemolekül und 6 Sauerstoffmoleküle zu bilden. Manche Phytoplankter nehmen ausschließlich CO_2 auf und wachsen deshalb nur bei pH-Werten unter 8 (viele Süßwasser-Kieselalgen), während z.B. viele Cyanobakterien dank ihrer Carboanhydrase auch Bicarbonat verwerten können und deshalb bis pH 11-12 gedeihen. Die Aufnahme von Bicarbonat und H^+ führt zu einer Alkalisierung des Mediums, während bei der Atmung die entsprechende Menge an Protonen freigesetzt wird. Durch intensive Photosynthese kann der pH Wert bis auf 12 ansteigen, dann liegt allerdings nur noch Carbonat vor, was von Algen nicht genutzt werden kann, die Photosynthese kommt zum Erliegen. Hohe Calciumkonzentrationen im Wasser können bei einer Verschiebung des pH Wertes zu einer biogenen Entkalkung führen, weil statt wasserlöslichem Calciumbicarbonat unlösliches Carbonat entsteht. Da Cyanobakterien mit hohen pH Werten anscheinend besser umgehen können als eukaryotische Spezies, gelangen sie unter entsprechenden Bedingungen häufig zur Dominanz (Shapiro 1984, siehe unten).

[6] „Strategie“ ist hier nicht teleologisch gemeint

Da das **Vorkommen von Cyanobakterien** von besonderem Interesse ist, beschäftigen sich viele Untersuchungen mit den Bedingungen, die diese Organismengruppe begünstigen. In einem review von Hyenstrand, Blomquist & Petterson (1998a) werden hierzu 9 Hypothesen zusammengestellt und diskutiert, die genannten Bedingungen sollen allesamt das Cyanobakterienwachstum bzw. ihre Konkurrenzfähigkeit beeinflussen:

1. Ein niedriges Verhältnis von Gesamt-Stickstoff zu Gesamt-Phosphor begünstigt Stickstoff-Fixierer.
2. Große Populationen von Cyanobakterien werden durch niedrige Lichtintensitäten aufrecht erhalten.
3. Ein hoher pH Wert und geringe CO_2 Konzentration soll ebenfalls hohe Populationen von Cyanobakterien stabilisieren (vgl. Shapiro, 1984).
4. Die Dichte-Regulation ermöglicht es Cyanobakterien, die Position in der Wassersäule zu verändern und so Konkurrenzfähigkeit zu erhöhen (vgl. Head et al, 1999).
5. Eine hohe Wassertemperatur begünstigt Cyanobakterien.
6. Der Zooplanktonfraß trifft fraßresistente Arten nicht, die bei Cyanobakterien häufig sind.
7. Ein Verändern der Position in der Wassersäule (siehe 4.) kann dazu führen, daß sowohl Reservestoffe in der Tiefe als auch Licht an der Oberfläche genutzt werden können, was aber nur bei ausgeprägten Gradienten im Tiefenprofil zu einem Vorteil führt (Reservestoff Strategie).
8. Die Form des anorganischen Stickstoff spielt eine entscheidende Rolle: Ammonium fördert nicht Stickstoff-fixiernde Cyanobakterien, während von Nitrat eher eukaryotische Algen profitieren. Bei Stickstoffmangel hingegen setzten sich Stickstoff-fixiernde Cyanobakterien durch (vgl. 1. und Hyenstrand et al, 1998b).
9. Spurenelemente limitieren Cyanobakterien stärker als andere Phytoplankter, ihr Vorkommen kann deshalb die Phytoplanktonzusammenseztung beeinflussen.

Auch wenn sich nur die Hypothesen 1, 3, 8 und 9 auf chemische Parameter beziehen, sollen alle an dieser Stelle vorgestellt werden, da die Argumentation nur im Zusammenhang sinnvoll ist.
Ammonium scheint bei Konzentrationen über 1µM von allen Phytoplanktern dem Nitrat vorgezogen zu werden, da es eine energetisch günstigere Möglichkeit der Stickstoff Assimilation bietet. Cyanobakterien sind anderen Gruppen unterlegen, wenn als Stickstoff-Quelle lediglich (ausreichend) Nitrat zur Verfügung steht. Die Ursache hierfür liegt möglicherweise in den Cyanobakterien fehlenden, aber in anderen Gruppen vorhandenen, Speichermöglichkeiten für Nitrat (Vakuole), was eine Entkopplung von Aufnahme und Weiterverwertung (also Photosynthese) unmöglich macht. Ammonium hingegen kann generell nicht gespeichert werden und bei seiner Aufnahme sind Cyanobakterien wegen ihres günstigeren Oberflächen-Volumen Verhältnisses im Vorteil (Hypothese 8).
Zur weiteren Betrachtung ist es sinnvoll, zunächst die im Süßwasser häufigen Cyanobakterien anhand ihrer Stickstoff-Strategien in Gruppen einzuteilen: I. nicht Stickstoff-fixierende, wegen Dichteregulation mobile, koloniebildende Arten (z.B. *Microcystis*) bzw. II. nicht mobile Spezies, die eher in größeren Tiefen vorkommen (z.B. *Oscillatoria*), sowie III. Stickstoff-fixierende, fädige, koloniebildende Formen (z.B. *Aphanizomenon, Anabaena*).
Cyanobakterien kommen bei zunehmender Eutrophierung häufiger vor, trotzdem scheint Nährstoff-Streß, vor allem geringe Stickstoffkonzentrationen, einen entscheidenden Einfluß auf den Erfolg dieser Phytoplanktonguppe zu haben. Dieser scheinbare Widerspruch kann durch die typischen Symptome, die bei hohen Nährstoffgehalten auftreten, erklärt werden: in tieferen Wasserschichten entsteht aufgrund von gesteigertem Biomasse-Abbau ein Sauerstoffdefizit, was eine Denitrifikation fördert und somit langfristig zu sinkenden Stickstoffgehalten im gesamten Gewässer führt (Hypothese 1). Ein Stickstoffmangel im Epilimnion kann N-fixierende Arten in Vorteil setzen (Hypothese 8). Bei Sauerstoffmangel im Hypolimnion können dort relativ hohe

Ammoniumkonzentrationen auftreten, die Cyanobakterien wie Microcystis (I.Gruppe, s.o., Hypothese 4 und 7) oder Oscillatoria (II. Gruppe) nutzen (Hypothese 8). Eine hohe Wassertemperatur fördert i.A. die Ausbildung der Gradienten, während nicht mobile Arten Nachteile erleiden (Sedimentation) und Zooplankton gefödert wird (Hypothesen 4, 5 und 6).
Eine anfängliche Entwicklung von Cyanobakterien hängt von einem geeigeten Inokulum und den zuträglichen Entwicklungsbedingungen ab. Hyenstrand et al (1998a) nehmen an, daß größere Populationen von Cyanobakterien auf dem Sediment überwintern können. Oft gehen ihren ersten Entwicklungen steigende Wassertemperaturen (Hypothese 5) und eine relativ hohe Transparenz des Wassers voraus, beides Bedingungen, wie sie bei dem Klarwasserstadium nach der Frühjahrsentwicklung auftreten können.
Die Diskussion um die Faktoren, die das Wachstum von Cyanobakterien begünstigen, zeigt klar, daß es hierfür nötig ist, die Wasserchemie im Zusammenhang mit dem Temperaturgradienten und den Eigenschaften der verschiedenen Organismen (Cyanobakterien, eukaryotische Algen und Zooplankter) zu betrachten.

1.4.2 Die jährliche Saisonalität des Süßwasser-Planktons mittlerer Breiten

Da sich mit großer Regelmäßigkeit bestimmte Muster in der jahreszeitlichen Abfolge von Phyto- und Zooplanktonverteilungen erkennen lassen, wurde von der **P**lankton **E**cology **G**roup (PEG, Sommer, 1986) ein Modell der Planktonsukzession aufgestellt, das die typischen physikalischen, chemischen und biologischen[7] Veränderungen beschreibt und erklärt.
Als **Sukzession** wird dabei laut Sommer (1994) die „endogen gesteuerte Sequenz von Veränderungen der taxonomischen Zusammensetzung eines Nahrungsnetzes“ bezeichnet.[8] Die **Saisonalität** wird aber nicht nur von endogenen, sondern auch von exogenen Faktoren beeiflußt. So führen etwa kurzzeitige Störungen wie eine Durchmischung der Wassersäule zu einer sogenannten **Reversion**, d.h. einem Rückschlag in der Sukzession (vgl. auch Reynolds, 1984 a+b + 1989).
Eine Ursache der wiederkehrenden Muster ist die Gemeinsamkeit in der größten Nährstoffverfügbarkeit im Frühjahr, während das Lichtklima noch relativ ungünstig ist, und der anschließende Übergang zu sommerlichen Verhältnissen mit Nährstoffmangel in der euphotischen Schicht bei optimaler Lichtversorgung. Licht- und Nährstoffverläufe können als invers betrachtet werden. Während der Übergangsphasen im Frühjahr und Spätsommer werden in der Regel die höchsten Phytoplanktonaufkommen gefunden. Das absolute Nährstoffniveau spielt jedoch eine Rolle für die Zahl und Ausprägung der Maxima. Die Zooplanktonentwicklung zeigt häufig einen ähnlichen Verlauf wie die der Algen, ist allerdings zeitlich etwas nach hinten versetzt.
In oligotrophen Gewässern werden entweder ein oder zwei Biomassemaxima erreicht. Das Frühjahrsmaximum und die Klarwasserphase im Sommer sind auf jeden Fall zu finden, während das Auftreten eines Spätsommermaximum davon abhängt, ob die Nähstoffe zu dem Zeitpunkt schneller regeneriert werden können, als das Lichtklima sich verschlechtert. Während des Sommers sind ein hoher Nährstoffffluß bei geringer Biomasse charakteristisch für oligotrophe Gewässer (Sommer, 1994).
Ein etwas anderes Bild ergibt sich in eutrophen Gewässern, in denen auch während der Sommermonate das Epilimium nicht unter den Minimum-Wert an Nährstoffen verarmt. Unter solchen Bedingungen kann das gute Lichtangebot effektiver genutzt werden, was zu einem insge-

[7] Zu Wechselwirkungen zwischen Algen vlg. auch Sommer 198s, 198r, 1988, 1989

[8] Die Verwendung des Begriffes der Sukzession in der Limnologie stellt eine Analogie zu der Verwendung in terrestrischen Systemen dar, dort dauert der vergleichbare Prozeß jedoch Jahrzehnte bis Jahrhunderte. Insofern ist diese Begriffswahl möglicherweise für manche Ökologen etwas unbefriedigend. Langfristige Veränderungen eines limnischen Systemes, die terrestrische Ökologen eher Sukzession nennen würden, werden in der Limnologie hingegen als „Shift“ bezeichnet.

samt höheren Biomasseaufkommen beiträgt. Die frühsommerliche Klarwasserphase ist hier fast ausschließlich dem Fraß durch Zooplankton oder der Sedimentation der Kieselalgen (wegen Siliciummangel) zuzuschreiben und kaum auf eine allgemeine Nährstofflimitierung zurückzuführen. In der Mitte des Sommers erreicht das Phytoplankton ein weiteres hohes Maximum, im Spätherbst ein drittes kleineres. Die Phytoplankton-Minima gehen mit Zooplankton-Maxima einher, die wiederum aufgrund der zurückgehenden Algenkonzentration zusammenbrechen und so eine erneute Phytoplanktonentwicklung ermöglichen.
Die Zusammensetzungen der einzelnen Plankton-Maxima können sehr verschieden sein. Im Phytoplankton dominieren im Frühjahr schwachlichtadaptierte Diatomeen (oder auch Cyanobakterien), wenn die Entwicklung noch während der Vollzirkulation einsetzt, ansonsten können sich auch Piko- und Nanoplankter, v.a. Flagellaten durchsetzen. Mobile Mikroalgen herrschen im Sommermaximum vor, wenn die Siliciumkonzentration für ein Bacillariophyceenwachstum zu gering ist. Wegen der steilen sommerlichen Lichtgradienten und des hohen Fraßdruckes sind größere, kaum freßbare, insbesondere bewegliche Spezies besonders stark vertreten (Dinoflagellaten, koloniebildende Cyanobakterien, vgl. Agrawal, 1998). Sie bilden im Gegensatz zu oligotrophen Gewässern eine hohe Biomasse bei relativ langsamen Stoffflüssen. Nach der Regeneration der Nährstoffe werden sie im Herbst wieder von Diatomeen abgelöst. Während starker Zooplanktonaufkommen (=Phytoplanktonminima) spielen jeweils Piko- und Nanoalgen die größte Rolle.
Innerhalb des Zooplanktons ergibt sich aufgrund des schnelleren Wachstums kleinerer Arten parallel zu den Phytoplanktonmaxima eine Verschiebung der Zusammensetzung. Durch Fischfraß werden große Zooplankter dezimiert, während kleinere herbivore Arten carnivoren Zooplanktern zum Opfer fallen (Anderson, 1985, Sommer, 1994).

1.4.2.1 andere als jahreszeitliche Periodizitäten

Der tägliche Rhythmus des Lichtes und der Temperatur und andere ähnlich kurz auftretende Einflüsse wirken sich auf die physiologische Aktivität des Phytoplanktons aus. Zooplankter, aber auch einige bewegliche Algen, können diurnale Vertikalwanderungen zeigen (Sommer, 1994, Howard, 1997).
Der Fraßdruck herbivoren Zooplanktons kann in Zeiträumen von 30 bis 50 Tagen oszillieren. Durch das Wetter wechseln im Schnitt alle 5 bis 15 Tage – mehr oder weniger zufällig – die Temperatur- und Lichtbedingungen, was den Temperaturgradienten beeinflußt und so auch zu einer Ausdünnung bzw. Anreicherung von Nährstoffen in der euphotischen Schicht führen kann.
Variabilität mittelskaliger Dauer (mehrere Generationen) kann eine Förderung von Arten mit hohen Reproduktionsraten oder hoher Fähigkeit zur Reservestoffspeicherung gegenüber ansonsten konkurrenzstärkeren Spezies hervorrufen, was insgesamt zu einem weiteren Artenspektrum führt (Sommer, 1994).

1.5 Theoretischer Hintergrund von Produktivität und Photosynthese und seine Verbindung zu methodologischen Ansätzen

Der theoretische Hintergrund von Produktivität und Photosynthese kann den Einfluß verschiedener Licht-Intensitäten und -Qualitäten auf die Bildung organischer Substanz beleuchten. Die strukturelle Organisation an der Photosynthese beteiligter Komponenten und die zugrunde liegenden physikalischen Prozesse helfen beim Verständnis der Dynamik von Anpassungen. Die Zusammensetzung der Pigmente, die das Sonnenlicht absorbieren, kann als charakteristisch für bestimmte Gruppen von Phytoplankton (oder zumindest für verwandte Chloroplastentypen) angesehen werden**.**

Hieraus ergeben sich neben ökologischen auch methodologische Schlußfolgerungen:

So basiert die HPLC gestützte Phytoplanktonanalyse, ein chromatographisches Verfahren zur Auftrennung lipophiler Pigmente, letztlich auf den biochemischen Unterschieden der Carotinoide verschiedener Gruppen. Solche Carotinoide, die eine zentrale Funktion bei der Photosynthese besitzen (z.B, Peridinin der Dinophyta, in Lichtsammelantenne lokalisiert), kommen zumindest theoretisch in konstanten Anteilen zu den Chlorophyllen vor. Die Ursache hierfür liegt in ihrer in vivo Bindung an Proteine, die vorgegebene Bindungsstellen für die einzelnen Pigmente besitzen. Eine Variabilität in der Stöchiometrie der verschiedenen Pigment-Protein Komplexe, die jeweils verschiedenen Pigmentanteile aufweisen, erlaubt aber auch hier gewisse Anpassungen und somit Abweichungen von festen Gesamt-Carotinoid-Chlorophyll a Verhältnis. Manche Phytoplankter können als Reaktion auf starke Strahlung mit einer Deepoxidierung bestimmter Carotinoide den Schutz vor lichtbedingten Schäden erhöhen ("Xanthophyllzyklus"). Bei der Pigmentanalyse werden solche Streß- bzw. Anpassungszustände über die entstehenden charakteristischen Pigmente (wie Diatoxanthin) auch erfaßt. Abbauprodukte von Chlorophyll werden ebenfalls detektiert und weisen — je nach Zusammensetzung – entweder auf seneszente Populationen oder auf eine starke Dezimierung durch Zooplanktonfraß hin.
Ein anderer Ansatzpunkt ist die Untersuchung der Fluoreszenzeigenschaften des Phytoplanktons, die wiederum stark vom physiologischen und Adaptionszustand abhängen. Die variable Fluoreszenz des Chlorophyll a erlaubt – im Verhältnis zur Grund- bzw. maximalen Fluoreszenz – Aussagen über die photosynthetische Effektivität der Organismen.
Anhand der Fluoreszenzen von Phycobiliproteinen, hydrophilen Pigmenten, die im Süßwasser bei Cyanobakterien und Cryptoflagellaten vorkommen, können auch verschiedene Spezies unterschieden werden. Die Excitations- und Emissionsspektren werden durch eine Fluoreszenz-Photospektrometer-Analyse aufgenommen und legen die Grundlage für durchflußzytometrische Untersuchungen. Hierbei werden bei einer oder mehreren Anregungswellenlängen sowohl die Fluoreszenzen interessierender Wellenlängenbereiche als auch die Streuungen einzelner Partikel bzw. Zellen gemessen.
Zusammenfassend kann gesagt werden, daß sowohl die einzelnen an der Photosynthese beteiligten Komponenten – insbesondere wegen ihrer Funktion als Marker bestimmter Gruppen – als auch ihr funktionelles Zusammenwirken bei der Untersuchung des Phytoplanktons im Freiland von Interesse sind.

1.5.1 Pigmente und Evolution

Es können 3 große Gruppen von Pigmentausstattungen unterschieden werden:
1 Chlorophyll a und Phycobiline
2 Chlorophyll a und Chlorophyll b
3 Chlorophyll a und Chlorophyll c
Typ 2 tritt u.a. in weit entfernten Verwandtschaftskreisen auf, bei den Chlorophyta, Euglenophyta und den Prochlorophyta. Andererseits können bei der gleichen Klasse, z.B. den Dinoflagellaten, verschiedene Typen der Pigmentausstattung vorkommen. Theorien über die Evolution der Algen können eine Erklärung für dieses Phämomen liefern, dabei wird zunächst von einem unabhängigen Hintergrund der eukaryotischen Zelle und ihres photosynthetisierenden Chloroplasten ausgegangen.
Nach heute vorherrschenden Erkenntnissen ging die Evolution der eukaryotischen Chloroplasten von Cyanobakterien (Chlorophyll a, Phycobiline) aus, die in heterotorphe, begeißelte eukaryotische Zellen aufgenommen wurden (Endosymbiontentheorie). Dabei wurde das Cyanobakterium nicht verdaut, sondern in eine integrierte Organelle umgewandelt, wobei das Genom des Symbionten wesentlich reduziert und zum Teil in den Zellkern verlagert wurde (van den Hoek, 1993). In der Gruppe der Glaucophyta können Nachkommen dieser ersten, "unmodifizierten" Endo-

symbiose gesehen werden. Aus ihnen können die Rhodophyta durch Verlust der Geißeln unter Beibehaltung der Pigmentausstattung abgeleitet werden, während die Chlorophyta die Geißeln beibehielten und die Phycobiline durch Chlorophyll b „funktionell“ (als Antennenpigment) ersetzten. Aus den Chlorophyta gingen auch die Chloroplasten der Euglenophyta durch eine sekundäre Symbiose hervor. Die übrigen Algenklassen können ebenfalls aus sekundären Symbiosen von eukaryotischen Algen mit heterotrophen Eukaryoten abgeleitet werden, wobei jedoch Glaucophyta-artige Organismen der Ausgangspunkt gewesen sein dürften. Bei den Heterokontophyta und Dinophyta wurden die Phycobiline — unabhänig voneinander – „funktionell“ durch Chlorophyll c ersetzt, während bei den Cryptophyta beide gemeinsam vorkommen (die Anordnung der Phycobiline unterscheidet sich von der bei Cyanobakterien).
Sekundär heterotroph gewordene Dinophyta, die auch heute noch häufig vorkommen, haben gelegentlich Algen anderer Klassen (Heterokontophyta, Cryptophyta, Chlorophyta) als Endosymbionten aufgenommen und weisen somit deren typische Pigmentmuster auf (van den Hoek, 1993).

1.5.2 Grundlagen der Photochemie und Pigmenttypen

Prinzipiell ist die Voraussetzung für alle photochemischen Prozesse die **Absorption** eines Photons durch ein Molekül, wodurch dieses in einen angeregten Zustand übergeht und ein Elektron auf ein höheres Energieniveau angehoben werden kann. In der Folge kann die Anregungsenergie entweder als Wärme oder als Fluoreszenz abgegeben werden. Als weitere Möglichkeit besteht aber auch ihre Nutzung bei photochemischen Prozessen – direkt oder unter Vermittlung anderer Moleküle. Welche dieser Alternativen eintritt hängt von den Eigenschaften des Moleküls, der Wellenlänge des Photons und äußeren Umständen ab. Bei der Photosynthese Chlorophyll-haltiger pflanzlicher Organismen wird die absorbierte Strahlungsenergie genutzt, um aus den einfachen anorganischen Molekülen des Wassers und Kohlendioxids energetisch höherwertige organische Verbindungen sowie Sauerstoff zu bilden.
Die Absorption der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR, 350-750nm) erfolgt mit den Pigmenten. Trotz unterschiedlichster molekularer Strukturen sind ihnen konjugierte Doppelbindungen (v.a. des Kohlenstoffs), die ein mesomeres System bilden, gemeinsam. Bei Atomen kann nur Licht einer bestimmten Wellenlänge genutzt werden, um ein Elektron in einen Anregungszustand zu versetzen (die Energie des Quants und die nötige Anregungsenergie muß gleich groß sein), woraus typische Absorptionslinien entstehen (Britton et al, 1995). Bei Molekülen verbreitern sich die Absorptionslinien zu Banden. Chromophore Gruppen (Doppelbindungen des Kohlenstoffs mit Kohlenstoff, Sauerstoff, Stickstoff oder Schwefel), insbesondere solche die in einem mesomeren System stehen, verschieben die Absorption zu längeren Wellenlängen. Die Ursache hierfür liegt in der Delokalisation der π-Elektronen, die sich leichter, also durch energieärmere Strahlung, anregen lassen. Die Anzahl der im mesomeren System vereinigten Doppelbindungen hat deshalb unmittelbaren Einfuß auf die absorbierten Wellenlängen. So wird das Absorptionsmaximum von Carotinoiden bei sonst gleicher Struktur um etwa 15nm ins langwelligere verschoben, wenn eine zusätzliche konjugierte Doppelbindung hinzutritt. Zur Absorption sichtbarer Strahlung sind mindestens 7 konjugierte Doppelbindungen nötig (Britton et al, 1995). Von β-Carotin, einem optisch aktiven C40-Isoprenoid mit 2 β-Iononringen an beiden Enden, können viele andere **Carotinoide** abgeleitet werden (vgl. Abbildung 147). Es besitzt bei 11 konjugierten Doppelbindungen eine Absorption zwischen ca. 420 und 480nm. Die Xanthophylle leiten sich von den mehrfach ungesättigten Kohlenwasserstoffen der Carotine durch das Einführen sauerstoffhaltiger funktioneller Gruppen ab. Bleibt das mesomere System trotz chemischer Modifikationen erhalten, ähneln sich die Spektren ansonsten strukturell gleicher Moleküle. Das Einführen einer –OH Gruppe an C3 führt vom β-Carotin zum β-Cryptoxanthin, eine weitere

–OH Gruppe an C3' zum Zeaxanthin. Die Spektren all dieser Pigmente sind sehr ähnlich, während sich ihre polaren Eigenschaften deutlich unterscheiden. Zum einen liegt hier ein Grund für unterschiedliche Funktion und Anordnung im Organismus, zum anderen eine Chance der chromatographischen Auftrennung und Identifikation spektral sehr ähnlicher Stoffe. Das Auftreten von strukturisomeren Carotinoiden, wie z.B. Zeaxanthin und Lutein, die sich nur durch die Lage einer Doppelbindung (Lutein besitzt statt eines β- einen ε-Iononring) unterscheiden, kann andererseits zu chromatographischen Problemen führen, während sich hier die Spektren aufgrund verschiedener Chromophore unterscheiden (prinzipiell aber nicht unterscheiden müssen).
Die chemischen, physikalischen und spektralen Eigenschaften der Carotinoide können durch den Einfluß der verschiedenen funktionellen Gruppen, die Struktur der Ketten- oder Ringenden und die Größe des mesomeren Systems gut erklärt werden (Rowan, 1989). Das Vorkommen oder Fehlen bestimmter Carotinoide bei einzelnen Gruppen von Organismen kann häufig mit dem Vorhandensein der zur Synthese nötigen Enzyme in Verbindung gebracht werden. So können bestimmte funktionelle Gruppen oder Strukturen nur von bestimmten "Chloroplasten-Verwandtschaftskreisen" gebildet werden. ε-Iononringe kommen nur bei Chlorophyceen, Cryptophyceen, Euglenophyceen und Rhodophyceen vor. 4 Ketogruppen sind charkateristisch für Chlorophyceen, Cyanobakterien und Euglenophyceen, während 5, 6-Epoxide und Allene nie bei Cryptophyceen, Cyanobakterien und Rhodophyceen auftreten, bei den Heterokontophyta aber weit verbreitet sind (Britton et al, 1995, vgl. Abbildung 146 + Tabelle 36 im Anhang). Das Vorkommen von 8-Keto, 5, 6-Diol bzw. 19-Acyloxy-Gruppen kann zur Identifizierung und Differenzierung zwischen Bacillariophyceen, Xanthophyceen und Dinophyceen führen. Die verschiedenen Gruppen und Strukturen beeinflussen das Spektrum nicht nur durch ihre Anzahl an Doppelbindungen im mesomeren System, sondern es ergeben sich aus sterischen Behinderungen, Mehrfachbindungen oder verschiedenen Ringformen auch Einflüsse auf die Feinstruktur des Spektrums, die Wellenlänge und das Verhältnis der Maxima (II:III Verhältnis). Während die Hochdruckflüssigkeitschromatographie mit einem Photodiodenarraydetektor die Unterscheidung von Pigmenten sowohl anhand ihrer polaren Eigenschaften als auch ihrer Spektren erlaubt, ergibt sich aus der verschiedenen chemischen Beschaffenheit prinzipiell auch die Möglichkeit, bestimmte funktionelle Gruppen oder Strukturen chemisch nachzuweisen.
Im Anhang werden eine Liste der jeweils bedeutendsten Carotinoide der in Tabelle 37 sowie chemische Strukturen der wichtigsten Pigmente (Abbildung 147) gezeigt. Die Kombination des Vorkommens bestimmter Merkmale kann zu für einzelne Phytoplanktongruppen charakteristischen Carotinoiden führen, wie etwa das Crocoxanthin (ε-Iononring + Acetylen) der Crytomonaden oder das Myxoxanthophyll (monozyklisches Glycosid) der Cyanobacterien. Für die Praxis der Pigmentanalyse von Freilandproben ist neben dem prinzipiellen Vorkommen bestimmter Pigmente bei den einzelnen Gruppen entscheidend, ob sie bei der Mehrzahl der Organismen der Gruppe quantitativ von Bedeutung sind oder nur in Spuren bzw. unter bestimmten Bedingungen auftreten. Hauptantennenpigmente sind stöchiömetrisch bedeutender und weniger variabel als z.B. Schutzpigmente oder außerhalb der photosynthetisierenden Bereiche lokalisierte Carotinoide (z.B. Zeaxanthin). Die für die einzelnen Gruppen aufgrund ihrer Stetigkeit und ihres quantitativen Vorkommens am ehesten in Frage kommenden "Markerpigmente" sind in Tabelle 37 grau unterlegt. In dieser Arbeit bezieht sich die Auswertung der Pigmentanalysen hauptsächlich auf diese Pigmente, ihre Eignung als Marker und methodische Schwierigkeiten aufgrund variierender Stöchiometrien zu Chlorophyll a werden in Kapitel 5 diskutiert.
Den **Chlorophyllen** kommt eine zentrale Bedeutung bei der Photosynthese zu. Durch Absorption eines Lichtquantes kann Chlorophyll je nach Wellenlänge in den 1. (rot, ~670nm) oder 2. Singulett-Anregungszustand (blau, ~430nm) versetzt werden (Scheer (Ed.), 1991). Der 2. Singulett-Zustand ist mit dem höchsten Energieniveau extrem kurzlebig (10^{-12}s) und fällt unter Abga-

be von Wärme in den 1. Singulett-Zustand zurück, der mit 10^{-8}s etwas dauerhafter ist. Unter erneuter Abgabe von Wärme kann von hier aus der vom Niveau her niedrigste Triplett-Anregungszustand erreicht werden, der noch langlebiger ist und unter Wärmeabgabe oder Phosphoreszenz wieder in den Grundzustand übergehen kann. Für die Photosynthese ist jedoch der 1.Singulett-Zustand entscheidend, der in Lösungen entweder als Wärme oder Fluoreszenz (max. ca. 680nm) relaxiert. *In vivo* kann die Anregungsenergie jedoch durch induktiven Resonanz- oder Excitonentransfer auch an benachbarte Moleküle weitergegeben werden oder in Reaktionszentren der Photosysteme zur Photochemie führen, wobei ein Elektron vom Chlorophyll a weitergegeben wird. Dieser Vorgang kann als "Motor" der anschließenden Elektronentransportkette – und somit der ganzen Photosynthese – begriffen werden. Durch die Weitergabe des Elektrons wird ein Potentialsprung von 1,2-1,6 e Volt erzeugt, der sowohl ein starkes Reduktions- als auch ein (noch stärkeres) Oxidationspotential hervorruft. Letzteres wird genutzt, um Wasser zu molekularem Sauerstoff zu oxidieren, während das Reduktionspotential die Bildung von Reduktionsäquivalenten ($NADPH+H^+$) ermöglicht (Richter, 1998). Beide zusammen helfen dabei, über der Photosynthesemembran einen pH (und elektrischen) Gradienten aufzubauen, der die Bildung von Energieäquivalenten (ATP, Photophosphorylierung) erlaubt. Die Lichtenergie kann so in chemischer Bindungsenergie festgelegt werden, die im weiteren Stoffwechsel (Dunkelreaktion) schließlich zur Bildung von organischer Substanz führt und damit die Grundlage aller biologischen Prozesse – insbesondere auch der Nahrungskette – darstellt.

Das Chlorophyll a kommt bei allen aeroben phototrophen Organismen vor, nur bei *Prochlorococcus* wird es durch einen anderen Rest an C8 () leicht modifiziert[9]. Bei den Heterokontophyta, Dinophyta und Cryptophyta lassen sich als akzessorische Pigmente außerdem c Chlorophylle (c1, c2, c3, c4, c5) finden, während die Euglenophyta und Chlorophyta, inclusive den höheren Pflanzen, Chlorophyll b verwenden. Die Chlorophylle kommen jeweils in den Antennen der Photosysteme vor und sind dort am Lichtsammeln für die Photosynthese beteiligt.

Die Grundstruktur der Chlorophylle besteht wie die der Cytochrome und Hämoglobine aus einem zyklischen Tetrapyrrol-System, das bei den Chlorophyllen charakteristischerweise ein zentrales Magnesiumatom trägt. An einem Ring (C) ist ein isocyclischer Pentanonring angelagert, außerdem kommen eine Vielzahl von Resten vor, von denen dem Phytyl-Ester an Ring D bei Chlorophyll a und b eine besondere Bedeutung zukommt: er bewirkt die Lipophilität des Moleküls. Bei den Chlorophyllen a und b ist – im Gegensatz zu den c-Chlorophyllen – ein Pyrrolring (D: C17, C18) hydriert. Chlorophyll b unterscheidet sich vom Chlorophyll a nur durch eine Formyl- statt einer Methylgruppe an C7.

Die Retentionseigenschaften der Chlorophylle bei der HPLC gestützten "reversed phase" Pigmentanalyse entsprechen den anhand ihrer Struktur zu erwartenden: im am Anfang vergleichsweise hydrophilen Elutionsgemisch eluieren zunächst die Chlorophylle vom c-Typ und das Phytol-freie Chlorophyllid. Während des Gradienten wird das Lösungsmittelgemisch zunehmend hydrophober, erst sehr spät, bei ca. 50% Ethylacetat- und 50% Acetonitril (90%)-Anteil eluieren schließlich Chlorophyll b und kurz danach Chlorophyll a. Magnesium-freie Chlorophyll-Abbauprodukte sind jeweils noch hydrophober und eluieren demzufolge deutlich später.

Die Absorptionseigenschaften der Chlorophylle sind nicht so leicht zu erklären wie die der Carotinoide: es treten wegen der zyklischen Form besondere Effekte auf, die zu zwei Haupt-Absoptionsbanden, der +/- blauen Soret (B-) und der +/- roten Qy Bande führen.

Die Valenz-Molekül-Orbitale werden gestört, wenn das ungesättigte zyklische Tetrapyrrolsystem des Porphyrins einen (Chlorin) oder zwei (Bacteriochlorin) ungesättigte Pyrrolringe erhält

[9] An C8 findet sich statt Ethyl wie bei Chlorophyll a ein Vinyl, das so abgeleitete Pigment heißt Divinylchlorophyll a und kommt in Prochlorococcus an Stelle des Chlorophyll a vor (wobei noch unklar ist, ob in den Reaktionszentren nicht doch Chlorophyll a vorhanden ist)

(Scheer, 1991). Von der Form bzw. Symmetrie des Elektronensystems hängen jedoch die Absorptions- und Redoxeigenschaften ab, da durch sie selektiv bestimmte Valenz-Orbitale stabilisiert oder destabilisiert werden. Die absolute Anzahl an Doppelbindungen spielt hier nicht allein die entscheidende Rolle wie bei den Carotinoiden. Gouterman hat 1963 das "four-orbital model" aufgestellt, um die Spektren der Porphyrine zu erklären. Demnach spielen die Unterschiede zwischen den beiden höchsten besetzten Molekülorbitalen und den beiden niedrigsten unbesetzten die entscheidende Rolle: die Differenz zwischen beiden beeinflußt das Rotmaximum, ihre Summe die blaue B-Bande. Mit steigernder Zahl der ungesättigten Pyrrolringe verschiebt sich das Rot-Maximum ins längerwellige und gewinnt an Intensität, während die Oxidierbarkeit gleichzeitig steigt. Die als Reste bezeicheten funktionellen Gruppen am Tetrapyrrolsystem haben selbstverständlich ebenfalls einen Einfluß auf die spektralen Eigenschaften. Gerade bei Chlorophyllen (in gewissem Maße auch bei Carotinoiden und Phycobilinen) beeinflußt die Umgebung um das Molekül auch das Absorptionsspektrum: *in vitro* spielt das Lösungsmittel, in vivo die Proteinumgebung eine große Rolle. Als bekanntestes Beispiel für den Einfluß der Umgebung auf das Spektrum können die Chlorophyll a-Absorptionen der beiden Reaktionszentren der Photosysteme PSII (P680) und PSI (P700) herangezogen werden: sie unterscheiden sich – wie ihre Namen schon nahelegen – um etwa 20nm (Richter, 1998).

Phycobiliproteine kommen bei Cyanobakterien, Cryptomonaden und Rhodophyceen vor. Es handelt sich bei dieser Stoffklasse um Chromoproteine, bei denen eine kovalente Verbindung eines oder mehrerer Phycobiliderivate mit einem Apoprotein vorliegt. Die chromophoren Gruppen bestehen wie die Chlorophylle aus 4 Pyrrolringen, die hier jedoch linear statt zyklisch angeordnet sind. An Stelle der Methylbrücke zwischen Ring A und D kommt an beiden Enden ein Sauerstoff in Doppelbindung vor. Durch die Ethylidengruppe an C3 kann der Chromophor an ein Cystein des Apoproteins gebunden werden (Cornejo & Beale, 1997, Wedemeyer et al, 1996). Im Gegensatz zu Carotinoiden und Chlorophyllen sind Phycobiliproteine sehr hydrophil, weshalb sie bei der HPLC Pigmentanalyse lipophiler Pigmente schon bei der Extraktion verloren gehen.

Das Phycoerythrobilin der Cyanobakterien (rot) unterscheidet sich lediglich in der Position einer Kohlenstoff Doppelbindung vom Phycocyanobilin (blau), daraus ergibt sich jedoch ein um 2 Doppelbindungen größeres mesomeres System (8 Doppelbindungen), was das Absorptionsmaximum um ca. 45nm ins Blaue verschiebt.

Die Grundeinheiten der Phycobiliproteine der Cyanobacterien und Rotalgen bestehen aus leichten α und schweren β-Polypeptid Untereinheiten (bei C-Phycocyanin: α 16-18kDa, β 15-20kDa), wobei jeweils 1-3 gleiche oder verschiedene Chromophore gebunden werden. Unterschiedlich gefärbte Phycobiliproteine sind also u.a. auf die verschiedene Anzahl der jeweiligen Chromophore zurückzuführen. Es kommen in einem Organismus 1-3 verschiedene Phycobiline vor (Phycocyanin, Phycoerythrin und Allophycocyanin), die auch in dieser Reihenfolge die Anregungsenergie weiterleiten können. In den Phycobilisomen, etwa 35 nm großen extramembranen Lichtsammelsystemen an der Außenfläche der Thylakoide, sind diese Grundeinheiten als Tri- bzw. Hexamere ringförmig angeordnet. Aus jeweils 4 Ringen werden Stapel gebildet, die wiederum auf charkteristische Weise in drei Dreiergruppen zusammengelagert werden und mit dem Lichtsammelkomplex von Photosystem II in Kontakt treten. Einige Organismen können auf Licht verschiedener Qualität mit einer chromatischen Adaptation reagieren: sie verändern die Anteile von Phycoerythrin zu Phycocyanin je nach Bedarf (Kana & Glibert, 1987, Richter, 1998).

Bei Cryptophyceen kommt in jedem Organismus jeweils nur ein Phycobilintyp vor, wobei insgesamt 7 verschiedene bekannt sind. Die ebenfalls aus α (+ α')- und β-Untereinheiten aufgebauten Proteine sind jedoch nicht in Phycobilisomen organisiert, sondern kommen ausschließlich im Lumen der Thylakoide vor (Richter, 1998). Bisher gibt es keine klare Vorstellung von der An-

ordnung und der Energieübertragung von Phycobilin zu Photosystem II. Die wesentlich kleineren α-Untereinheiten tragen je 1 Chromophor, während die β-Untereinheiten derer 3 aufweisen. Es wurden bisher 5 verschiedene Chromophore gefunden, von denen 4 sowohl einfach als auch doppelt kovalent an des Protein gebunden sein können (Mörschel & Wehmeyer, 1975, Hill & Rowan, 1989, Wedemeyer et al, 1996).
Die Absorption der Phycobiline schließt die "Grünlücke", die Carotinoide und Chlorophyll entstehen lassen, und kann so den sie tragenden Organismen von Vorteil sein. Phycobiline fluoreszieren, in gewissem Maße auch in vivo beobachtbar, auf für den jeweiligen Phycobilintyp mehr oder weniger charakteristische Weise.
Bei guter Stickstoffversorgung können die Phycobiliproteine bei Cyanobakterien bis zu 50% des gesamten Zellproteins ausmachen (Richter, 1998). Weil die Phycobilinmenge im Verhältnis zu anderen Zellbestandteilen extrem variiert und bei guter N-Versorgung so hohe Gehalte von Phycobiliproteinen erreicht werden, kommt für die Phycobiliproteine neben der Funktion des Lichtsammelns bzw. der Photoprotektion deshalb auch die Speicherung von Stickstoff in Betracht (Wyman et al, 1985).

1.5.3 Strukturelle Anordung der Pigmente in der Photosynthesemembran

In der Photosynthesemembran liegen die beteiligten Pigmente und Redoxsysteme an Proteine assoziiert vor. Die Proteine wiederum lagern sich zu den charakteristischen Komplexen der Photosysteme I und II zusammen. Erst durch die damit geschaffene räumliche Struktur werden alle beteiligten Moleküle so angeordnet, daß sie in Wechselwirkung treten können und insbesondere eine gerichtete Weiterleitung von Anregungsenergie (Pigmente in Lichtsammelkomplexen) oder Elektronen (Redoxketten in Photosystemen) zu dem sich anschließenden Cytochrom b6/f Komplex möglich ist. Die Entstehung des Protonengradienten ist auf die asymmetrische Anordung der Komplexe zur Thylakoid Innen- und Außenseite der Membran zurückzuführen. Auf der Innenseite werden durch die Wasserspaltung Protonen freigesetzt, auf der Außenseite wird gleichzeitig eine entsprechende Anzahl durch die Bildung von Reduktionsäquvalenten verbraucht. Der Übergang vom 2 Elektronen transportierenden Photosystem II zum Plastochinonpool, in dem neben 2 Elektronen auch zwei Protonen gebunden werden, erfolgt räumlich so geschickt, daß die Protonen der Außenseite entnommen werden und am Cytochrom b6/f Komplex (Übergang zu 1 Elektronen Transfer) wieder an der Innenseite entlassen werden (Richter, 1998).
Die Stöchiometrien der Pigmentzusammensetzung hängen sowohl von den Bindungseigenschaften der einzelnen Proteine für bestimmte Pigmente (Zahl der Bindungsstellen, Spezifität), der Stöchiometrie der einzelnen Proteine im Komplex sowie der Stöchiometrie der ganzen Komplexe zueinander ab. In gewissem Ausmaß spielen vermutlich auf allen Ebenen genetische Vorgaben eine Rolle, die für verschiedene Spezies eines Verwandtschaftskreises mehr oder weniger ähnlich sein können.
Andererseits ist von einer großen Zahl von Phytoplanktonarten bekannt, daß sie ihren Photosyntheseapparat an die gegebenen Umweltbedingungen anpassen können (Wilhelm & Manns, 1991, Falkowsky & LaRoche, 1991, Latasa, 1995, Rücker & Kohl, 1995, Lohmann, 1996, weitere Literatur und Diskussion siehe Kapitel 4.1.7.2), was im folgenden Kapitel behandelt wird.

1.5.4 Anpassungsmechanismen und ihre Bedeutung für analytische Methoden

Das Licht ist für die Photosynthese die treibende Kraft, seine Intensität kann jedoch für ein optimales Funktionieren der Lichtreaktionen sowohl zu gering als auch zu hoch sein. Beide Zustände wechseln einander in der Natur mehr oder weniger schnell ab und wirken sich jeweils unvorteil-

haft auf das Wachstum aus[10]. Für photoautotrophe Organismen stehen mindestens viererlei Strategien zur Verfügung, um eine gute Ausnutzung des Lichtes zu erreichen: eine effektive Lichtsammlung , ein effektiver Lichtschutz, ein schnelles Umschalten zwischen diesen beiden Mechanismen und nicht zuletzt auch eine Beeinflussung des Lichtgenusses selbst (z.B. Phototaxis, Selbstbeschattung (Garcia-Pichel, 1994), Chloroplastenstellung). Über die ersten drei Strategien kann u.a. anhand der Pigmentzusammensetzung eine Aussage getroffen werden.

Fehlende oder unzureichende Lichtschutz-Mechanismen können zu Funktionsbeeinträchtigenden Schäden an den Komplexen der Photosynthesemembran führen, was zu einem (zeitweisen) Leistungsabfall, auch Photoinhibition genannt, führt (Richter, 1998). Vor allem das im Reaktionszentrum des Photosystem II lokalisierte D1 Protein mit seinem P-680-Chlorophyll a Dimer, kann unter starkem Licht geschädigt werden, weshalb viele Starklicht-Anpassungen auf eine Entlastung des Angriffspunktes an Photosystem II hinauslaufen. Das wasserspaltende Enzym, das an das D1 Protein gekoppelt ist, erweist sich ebenfalls als besonders problematisch, da hier toxische Verbindungen entstehen können.

Als langfristige Anpassungen können Phytoplankter ihren Photosyntheseapparat über die Anzahl von Chlorophyllen pro Reaktionszentrum oder das Verhältnis von Photosystem I und II an unterschiedliche Lichtbedingungen adaptieren. Viel Chlorophyll pro Reaktionszentrum kann als Schwachlichtdadaptation angesehen werden, während ein niedriges Verhältnis von Photosystem II zu I vor hohen Lichtintensitäten Schutz verspricht. Eine kurzfristigere Anpassung, die sich allerdings nicht auf die Pigmentstöchiometrien auswirkt, besteht in dem zeitweisen „Umkoppeln“ des Lichtsammelkomplexes II vom Photosystem II zu I (sogenannte state transitions, Chow et al, 1981, Schubert et al, 1995,). So kann eine ungleiche Energieverteilung zwischen den Photosystemen ausgeglichen werden.

Bei hoher Lichteinstrahlung können verschiedene Gruppen des Phytoplanktons bestimmte Carotinoide innerhalb weniger Minuten deepoxidieren und so den Photosyntheseapparat vor Schäden durch zu hohe Strahlungsintensitäten schützen, diese reserversible Reaktion wird als Xanthophyllzyklus bezeichnet (Hager & Stransky, 1970, Demmig-Adams, 1990, Demmig-Adams & Adams Lii, 1992). Die deepoxidierten Carotinoide sind – zusätzlich zu den immer im Reaktionszentrum vorhandenen Carotinoiden – in der Lage, überschüssige, nicht photochemisch verwertbare Anregungsenergie von Chlorophyllen im Triplett-Anregungszustand zu absorbieren und in Form von Wärme zu relaxieren. Sie verhindern so, daß die Anregung beim Chlorophyll a verbleibt, was unter diesem Umständen zur Bildung von Singulett-Sauerstoff, einem starken und deshalb schädlichen Oxidationsmittel führen würde. Es sind zwei verschiedene Xanthophyllzyklen bekannt: höhere Pflanzen und Chlorophyta sowie Xanthophyceen deepoxidieren im Licht Violaxanthin (2 Epoxygruppen) über Antheraxanthin (1 Epoxygruppe) nach Zeaxanthin (ohne Epoxygruppe), im Dunkeln erfolgt die gegenläufige Reaktion. Bacillariophyceen, Dinophyta und Xanthophyceen hingegen wandeln im Licht Diadinoxanthin (eine Epoxidgruppe) in Diatoxanthin (ohne -) um (vgl. Abbildung 147 im Anhang). Eine neuere Untersuchung von Lohr & Wilhelm (1999) zeigt, daß in schnell wachsenden Phytoplanktern mit dem Diadinoxantin-Zyklus auch – in geringeren Konzentrationen – der Violaxanthin-Zyklus nachgewiesen werden kann. In die gleiche Richtung deutet der Befund, daß einige Chrysophyceen und Phaeophyceen, die wie Bacillariophyceen Fucoxanthin enthalten, kein Diadinoxanthin enthalten, aber ebenfalls einen aktiven Violaxanthin-Zyklus zeigen (Withers et al, 1985, Lichtlé et al, 1995). Die genannten Autoren geben Hinweise darauf, daß Violaxanthin als Vorstufe von Diadinoxanthin angesehen werden kann, das bei der untersuchten *Phaeodactylum tricornutum* wiederum als Ausgangssubstanz für

[10] Zeitskalen der Variationen bzw. Anpassungen werden von Ferris & Christian, 1991 angegeben, zu Lichtanpassungen siehe Falkowski (et al) 1980, 1982, 1985+1991

die Synthese von Diatoxanthin und Fucoxanthin dient. Vieles spricht also dafür, daß der Diadinoxanthin-Zyklus eine Weiterentwicklung ist, wobei sich unmittelbar die Frage stellt, welche Vorteile er gegenüber dem Violaxanthin-Zyklus bietet. Ein Erklärungsansatz stellt die nachweislich schnellere enzymatische Deepoxidierung von Diadinoxanthin dar, die sowohl in vitro durch eine Violaxanthin-Deepoxidase aus Lattich, aber auch im in vivo Experiment mit *Phaeodactylum tricornutum* nachgewiesen wurde. *In vivo* ergab sich eine viermal (in vitro doppelt) so hohe Deepoxierungsgeschwindigkeit des Diadinoxanthins gegenüber dem Violaxanthin, während die Epoxidation bei beiden offensichtlich ähnlich schnell verläuft (Lohr & Wilhelm, 1999). Eine schnellere enzymatische Reaktion, die zudem nur auf einer einzigen Umwandlung beruht (kein Zwischenprodukt wie Antheraxanthin), könnte einen besseren Schutz vor plötzlichen hohen Lichtintensitäten gewährleisten und deshalb als Anpassung an variable Lichtklimata gedeutet werden.

Das Verhältnis von epoxidierten zu deepoxidierten Pigmenten kann sich innerhalb des Vorrates („Pools“) der am Xanthophyllzyklus beteiligten Pigmente sehr kurzfristig ändern: nach Lohr & Wilhelm (1999) werden bei *Phaeodactylum* 50% des Diadinoxanthins innerhalb von 2 Minuten deepoxidiert, die umgekehrte Reaktion dauert fünfmal so lange. Bei der Adaption an Starklicht wird von vielen Autoren außerdem aber auch ein größerer gesamt-Pool dieser Pigmente (im Verhältnis zu den übrigen an der Photosynthese beteiligten) nachgewiesen, was als langfristigere Lichtanpassung betrachtet werden kann (Willemoes und Monas, 1991, Brunet et al., 1991, Olaizola & Yamamoto, 1994, Müller & Wilhelm, 1997).

Jakob et al (1998) zeigen in Laborversuchen mit *Phaeodactylum tricornutum*, daß eine Erhöhung des Diatoxanthin-Anteiles auch bei verlängerten Dunkelphasen auftreten kann, sie geht mit einer verminderten Photosyntheseaktivität einher. Als Ursache wird die Aktivierung der Diadinoxanthin-Deepoxidase durch einen Chlororespirations-bedingten Protonengradienten gesehen, „normalerweise“ wird dieser Regulationsvorgang bei Licht-bedingten Protonengradienten beobachtet.

Neben den Lichtbedingungen (quantitativ wie qualitativ) kann Nährstoffmangel ebenso als Ursache veränderter Pigmentstöchiometrien gelten, wie Batch-Kulturverläufe von Phytoplankton-Reinkulturen zeigen (Literatur hierzu siehe Kapitel 4.1.7). Die Phycobiliproteine werden unter Stickstoffmangel in erheblichem Ausmaß abgebaut, während sie bei Stickstoffüberschuß bei Cyanobakterien vermutlich sogar als Speicherstoff genutzt werden (Gombos et al, 1987, Riethmann et al, 1988, Lewitus & Caron, 1990, Wyman et al, 1985). Das Verhältnis von als Marker genutzten Carotinoiden zu Chlorophyll a nimmt in der Batchkultur bei den meisten Algengruppen mit aufkommendem Nährstoffmangel ab. Trotz all dieser Einflußgrößen scheinen die Pigmentstöchiometrien zumindest bei lebenden Organismen nur innerhalb bestimmter Grenzen variieren zu können (vgl. Kapitel 4.1.5/7).

Es gibt bei den verschiedenen Algengruppen auch deutliche Arten-spezifische Unterschiede in der Pigmentierung. So können Cyanobakterien statt Zeaxanthin (z.B. *Microcystis*) auch Canthaxanthin (z.B. *Aphanizomenon*) enthalten (Hertzberg & Liaaen-Jensen, 1971), bei *Thalassiosira weissflogii* fand Latasa (1995) z.B. höhere Chlorophyll a / Fucoxanthin Verhältnisse als Geider (1993) bei *Phaeodactylum tricornutum*. Chlorophyceen weisen je nach Spezies unterschiedliche Lutein / Chlorophyll b / Chlorophyll a Verhältnisse auf (siehe Kapitel 3.3.2), wobei sowohl Lutein als auch Chlorophyll b als Markerpigment in Frage kommen können. Die Bedeutung solcher Befunde für die Interpretation von Pigmentdaten werden unter den Kapiteln 3.2, 4.1.2 und 4.1.7.2 abgehandelt und zusammen mit der entsprechenden Literatur diskutiert.

1.6 Die verwendeten Analyseverfahren zur Untersuchung des Phytoplanktons

Lichtmikroskopisch lassen sich viele Phytoplankter ansprechen, wobei das Auflösungsvermögen häufig für eine Klassifizierung von sehr kleinen Spezies nicht ausreicht. Voraussetzung mikroskopischer Planktonuntersuchungen sind neben geeigneter Ausrüstung (entsprechende Bestimmungsliteratur, ausreichende Vergrößerung (bis1000fach), Okular- und Objektmikrometer, für Quantifizierung von Phytoplanktonproben (Utermöhl, 1958, Lund, 1958): Umkehrmikroskop, Zählstreifen, Sedimentationskammern) die Erfahrung bzw. der Erfahrungsaustausch mit Geübten. Es ist anderenfalls äußerst schwierig, die Spezies mit vertretbarem Aufwand richtig zuzuordnen und Strategien zu entwickeln, um den vielfältigen Fehlerquellen der quantitativen Zellzahl- bzw. Biovolumenbestimmung entgegen zu arbeiten (Harjula, 1979, Rott, 1981). Wegen sogenannter "subsampling"-Effekte, verschiedener Zähl- und Meßstrategien sowie Erfahrungen bei der Bestimmung, gibt es häufig leider durchaus relevante Unterschiede in den Ergebnissen verschiedener Bearbeiter oder Bearbeiterinnen.
Trotz methodischer Probleme kann eine mikroskopische Analyse sonst nicht erzielbare qualitative Daten über die Spezieszusammensetzung, Größenverteilung und Form der Arten liefern. Da eine quantitative Auswertung von Freilandproben sehr zeitaufwendig ist, werden häufig auch semi-quantitative Verfahren verwendet.
Die **chromatographische Auftrennung** und Quantifizierung von liphophilen Pigmenten im Hochdruckflüssigkeitchromatographen (HPLC) wird seit den 80er Jahren dazu verwendet, um Aussagen über die Zusammensetzung des Phytoplanktons zu treffen. Während sich die ersten Arbeiten auf marine Proben bezogen[11], wurde die Methodik Anfang der 90er Jahre auch verstärkt bei Süßgewässern verwendet[12]. In der Zwischenzeit konnten die Trennsysteme wesentlich weiterentwickelt werden und erlauben mittlerweile auch eine Auftrennung chemisch sehr ähnlicher Pigmente (u.a. der Strukturisomere Lutein und Zeaxanthin: Kraay et al, 1992, Barlow et al, 1997, Chlorophyll a und Divinyl Chlorophyll a: Vidussi et al. 1996). Mit den heute weit verbreiteten Photodioden-Array-Detektoren ist es außerdem möglich, die spektrale Identität und Reinheit von Peaks zu beurteilen, was gerade bei Freilandproben eine nicht zu unterschätzende Kontrollmöglichkeit darstellt.
Im Prinzip erfolgt die Auftrennnung der Pigmente über eine Phasenaustauschchromatographie zwischen lipophiler stationärer Phase (Trennsäule gefüllt mit kleinen Nucleosil Partikeln einer definierten Porenweite) und mobiler Phase, deren Lösungsmittel nach Injektion der Probe in einem zeitlichen Gradienten von relativ hydrophil nach lipophil gemischt und auf die Säule gegeben wird. Während der Auftrennung sind hohe Drücke (bis 1700 PSI=113 bar) nötig. Die Pigmente diffundieren ständig zwischen den beiden Phasen hin und her, verweilen jedoch in derjenigen länger, die eher ihrer eigenen Polarität entspricht. Durch das sich verändernde Lösungsmittelgemisch eluieren nach den relativ hydrophilen schließlich auch die lipophilen Pigmente.
Aufgrund der polaren Eigenschaften und der Spektren können eine Vielzahl von Pigmenten unterschieden werden. Im Süßwasserphytoplankton werden ca. 20-30 Carotinoide und Chlorophylle häufig gefundenen, aus natürlichen Quellen sind jedoch insgesamt schon alleine 550 Carotinoide bekannt. Um eine sichere Identifikation eines im Freiland gefundenen Pigmentes zu erreichen, sind wegen der Vielzahl von Carotinoiden mit gleichem Chromophor und ähnlichen

[11] Gieskes & Kraay, 1983, Mantoura & Llewellyn, 1983, Gieskes et al, 1988, Wright & Shearer, 1984, Klein & Sournia, 1987, Gieskes, 1988+1991, Everitt et al, 1990, Wright et al, 1991, Williams & Claustre, 1991, Simon et al, 1994, Peeken, 1997

[12] Wilhelm et al, 1991, Yacobi et al, 1991, Renner et al, 1992, Hurley & Garrison, 1993, Soma et al, 1993, Millie et al, 1993, Latasa et al, 1996, Wilhelm et al, 1995, Steinmann et al, 1997+98

polaren Eigenschaften prinzipiell weitere Analysen notwendig (z.B. Massenspektroskopie). Da erfahrungsgemäß jedoch nur eine wesentlich kleinere Auswahl an Pigmenten im Phytoplankton in gut nachweisbaren Mengen vorkommt und diese auch in typischen Mustern auftreten (z.B. Chlorophyceen: Chlorophyll a und b, Neoxanthin, Violaxanthin, Lutein), kann auch ohne weiterführende Analysen jeder einzelnen Probe mit einer hinreichend sicheren Identifizierung durch die HPLC Analyse ausgegangen werden. Eine wichtige Referenz liefern Pigmentextrakte bekannter, unialgaler Kulturen. Anhand von Pigmentanalysen können nur solche Gruppen des Phytoplanktons unterschieden werden, die jeweils charakteristische Markerpigmente besitzen. Hierfür bieten sich nur solche Pigmente an, die zum einen in ausreichend großen Mengen und in einer Mehrzahl der Spezies der Gruppe vorkommen (siehe Tabelle 37+Tabelle 38 im Anhang). Insbesondere können Peridinin (für Dinophyta), Fucoxanthin (Bacillariophyceen, Haptophyceen, Chrysophyceen), Alloxanthin (Cryptophyta), Lutein (Chlorophyta) und Zeaxanthin (Cyanobacteria) verwendet werden, was folglich die Differenzierung von 5 Gruppen erlaubt. Wie im vohergehenden Abschnitt schon erwähnt, können weitere Pigmente wie Phäophytin, Phäophorbid und Deepoxidierungsprodukte (Anthera-, Diato- und Zeaxanthin) Aufschluß über den physiologischen Zustand geben.

Was kann aus HPLC-Pigmentdaten wie errechnet werden?

Über die Zusammensetzung der Carotinoide und die Mengen an Chlorophyllen und ihrer Derivate können eine Reihe von Schlußfolgerungen getroffen werden (s.o.). Der Epoxidierungszustand von Pigmenten, die an einem Xanthophyllzyclus beteiligt sind, sowie die Stöchiometrien der Pigmente insgesamt können Aufschluß über den physiologischen Zustand geben (Lichtanpassungen, Abbauprozesse, etc.). Bei Freilandproben stehen jedoch häufig Aussagen zur Zusammensetzung der Algengruppen im Vordergrund. Soll diese bestimmt werden, müssen entweder Annahmen bezüglich der Markerpigment-Stöchiometrien getroffen werden, oder die zur Verfügung stehenden Datensätze werden statistisch oder mit iterativen Verfahren ausgewertet, um eben diese Stöchiometrien zu bestimmen (siehe Kapitel 2.6).

Die **Durchflußzytometrie** bietet eine noch relativ junge, in Entwicklung befindliche Methode zur Analyse von Phytoplankton. Im Gegensatz zur HPLC Analyse werden hierbei einzelne Zellen anhand ihrer Brechungs- und Fluoreszenzeigenschaften untersucht[13]. Dabei kann eine unbehandelte Wasserprobe (in vivo) direkt zur Analyse eingesetzt werden. In einem Flüssigkeitsstrom werden die suspendierten Phytoplankter in das Gerät gedrückt und gelangen einzeln in eine feine Düse, an der der Probenstrom von einem sogenannten Sheathfluid (einer Flüssigkeit mit relativ hohem Ionengehalt) umgeben wird. Anschließend passieren die Zellen einen Laserstrahl, die durch ihn ausgelösten Fluoreszenzen und Streuungen werden in Detektoren bestimmt. Im weiteren Verlauf der Analyse zerfällt der Probenstrom, durch Schwingungen eines Piezzo-Elementes gesteuert, in einzelne Tröpfchen, die jeweils maximal eine Zelle enthalten. Diese können wegen dem umgebenden Sheatfluid elektrisch geladen und anschließend in einem Feld abgelenkt werden. Ergebnis der Durchflußzytometer Analyse ist zum einen ein Datensatz mit den Fluoreszenz- und Streuungsmeßwerten einer großen Zahl einzelner Zellen, zum anderen können Partikel mit ähnlichen Eigenschaften sortiert und so physisch getrennt und gereinigt werden. Hierdurch ist eine anschließende mikroskopische Analyse möglich, die die Zuordnung bestimmter Fluoreszenz- und Streuungsmuster zu bestimmten Spezies erlaubt. Das Bestechende an Durchflußzytometer Analysen ist ihre Geschwindigkeit und die erhaltene Datenfülle: mit konzentrierten Proben können innerhalb von wenigen Sekunden 10000 Partikel analysiert werden, das Sortieren ist mit maximal ca.1000 Partikeln/s etwas langsamer.

[13] vgl. Olson et al, 1988, Phinney & Cucci, 1989, Olson et al, 1990, Veldhuis et al, 1990, Campbell et al, 1997, Detmer & Bathman, 1997

Das Messprinzip des **PAM-Fluorometers und der ^{14}C-Produktionsbestimmung** wird in Kapitel 4.5.1 bzw. 4.5.3 erläutert, bevor die Ergebnisse dargestellt werden (diese Messungen wurden nicht selbst, sondern von A. Domin (2000) durchgeführt).

1.7 Das untersuchte Gewässer, die Bleiloch Talsperre (Thüringen)

1.7.1 Bau

Seit 1903 gab es Pläne für die Errichtung einer Saale-Talsperre in der Nähe von Saalburg, um die jährlich wiederkehrenden z.T. verheerenden Hochwässer der Saale aufzufangen und während der Sommermonate den Flußpegel nicht zu sehr absinken zu lassen und damit letztlich die Elbschiffahrt kontinuierlich zu gewährleisten. 1691 gab es ein besonders schweres Hochwasser, das als "Thüringer Sintflut" in die Geschichte einging. Die schwerste Katastrophe wurde jedoch 1890 registriert. Die Eisgänge der Saale verursachten ebenfalls alljährlich schwere Schäden. Zunächst konnte der preußische Staat jedoch keine Finanzierung für den Bau einer Talsperre bereitstellen. Erst als das Interesse an der Nutzung der Wasserkraft in den Vordergrund trat, wurde 1920 den Zeisswerken der Bau einer Talsperre am "Kleinen Bleiloch" genehmigt und 1924 begonnen. Wegen dem Bau mußten 700 Menschen umgesiedelt werden, 120 Häuser, ein Drittel der Stadt Saalburg und die Hälfte von Saaldorf, sowie 350 Hektar Wald wurden eingeebnet. (ZBE Ferien- und Erholungsprospekt[14]).
1929 war die Bauherrin, die Aktiengesellschaft "Obere Saale", nicht mehr zahlungsfähig, und erst nach einer Erweiterung der Planungen zum gleichzeitigen Bau der Talsperre Hohenwarte und durch Unterstützung Preußens, des Deutschen Reiches, der Preußischen Elektritäts-AG, der AG Thüringische Werke und der AG Sächsische Werke wurden die Arbeiten fortgesetzt. Die schwierige wirtschaftliche Situation Ende der 20er Jahre war der Grund, warum der Bau als "Notstandsmaßnahme" deklariert wurde und hauptsächlich Arbeitslose – zu einem Hungerlohn – beschäftigt wurden. Im Dezember 1931 wurde die Staumauer vollendet, so daß der Aufstau im Februar 1932 beginnen konnte.
Seit ihrem Bau wird die Bleiloch Talsperre zur Gewinnung von Strom aus Wasserkraft genutzt.

1.7.2 Geologie und Morphologie

Das Einzugsgebiet der Saale und ihrer Zuflüsse oberhalb der Bleiloch-Talsperre umfaßt mit dem Bayerischen Fichtelgebirge und dem Frankenwald sowohl die thüringisch fränkischen als auch die sächsischen Mittelgebirgslandschaften. Während die sächsische Saale und die Selbitz, die beide in der Nähe von Münchberg entspringen, nach Norden fließen, strömt die Eger östlich und die Mainquellen entwässern nach Westen.
Die Saale speist sich aus einer weiträumig waldreichen Mittelgebirgsregion, steht aber im Abschnitt zwischen Schwarzbach und Hirschberg auch mit dem nordbayerischen Ballungsraum Hof in Kontakt und wird hier nicht unwesentlich mit Abwässern und Schadstoffen angereichert.
Insgesamt ist das Einzugsgebiet der Bleiloch Talsperre 1240 km² groß und umfaßt die bayerischen Städte Hof, Schwarzenbach a.d. Saale, Münchberg, Helmbrechts, Naila und das thüringische Lobenstein (Abbildung 1).
Der südöstliche Thüringer Wald ist vorwiegend aus geologisch alten, weichen Schieferschichten aufgebaut, die charakteristischerweise von engen Tälern tief zerschnitten sind. Im Frankenwald sind geologisch sehr alte, kalkhaltige schiefrig-tonige Sedimente aufgeschlossen. Hier finden sich jedoch auch metamorphe Gesteine wie Quarzite und Diabase. Zwischen Frankenwald und Fichtelgebirge befindet sich die Münchberger Hochfläche, die aus metamorphen Gneisen besteht. Deren südwestliche Begrenzung wird durch die sogenannte fränkische Linie bestimmt,

[14] ein Erscheinungsjahr wurde in dieser DDR-Publikation nicht angegeben

einer der größeren mitteleuropäischen Verwerfungen: hier wurde das Grundgebirge um über 1000 m gegen die sich anschließenden triassischen Sedimente hochgehoben (Hennigsen & Katzung, 1998).

Das Grundgebirge des kristallinen Fichtelgebirges wird überwiegend aus Graniten und kontaktmetamorphen Gesteinen aufgebaut, denen wie den Münchberger Gneisen der Kalk fehlt. Die vielfach vorkommenden Blockhalden des Fichtelgebirges sind geologisch jünger und resultieren aus quartärem Vulkanismus, der die älteren Gesteine durchdringen konnte und Basalte wie Basalttuffe an der Oberfläche ablagerte.

Metamorphe Gesteine prägen auch die Erzgebirgsausläufer, die ebenfalls in ihrem Kern kristallin sind und eine weite Kontaktzone zu den umliegenden erdgeschichtlich alten Meeressedimenten bilden.

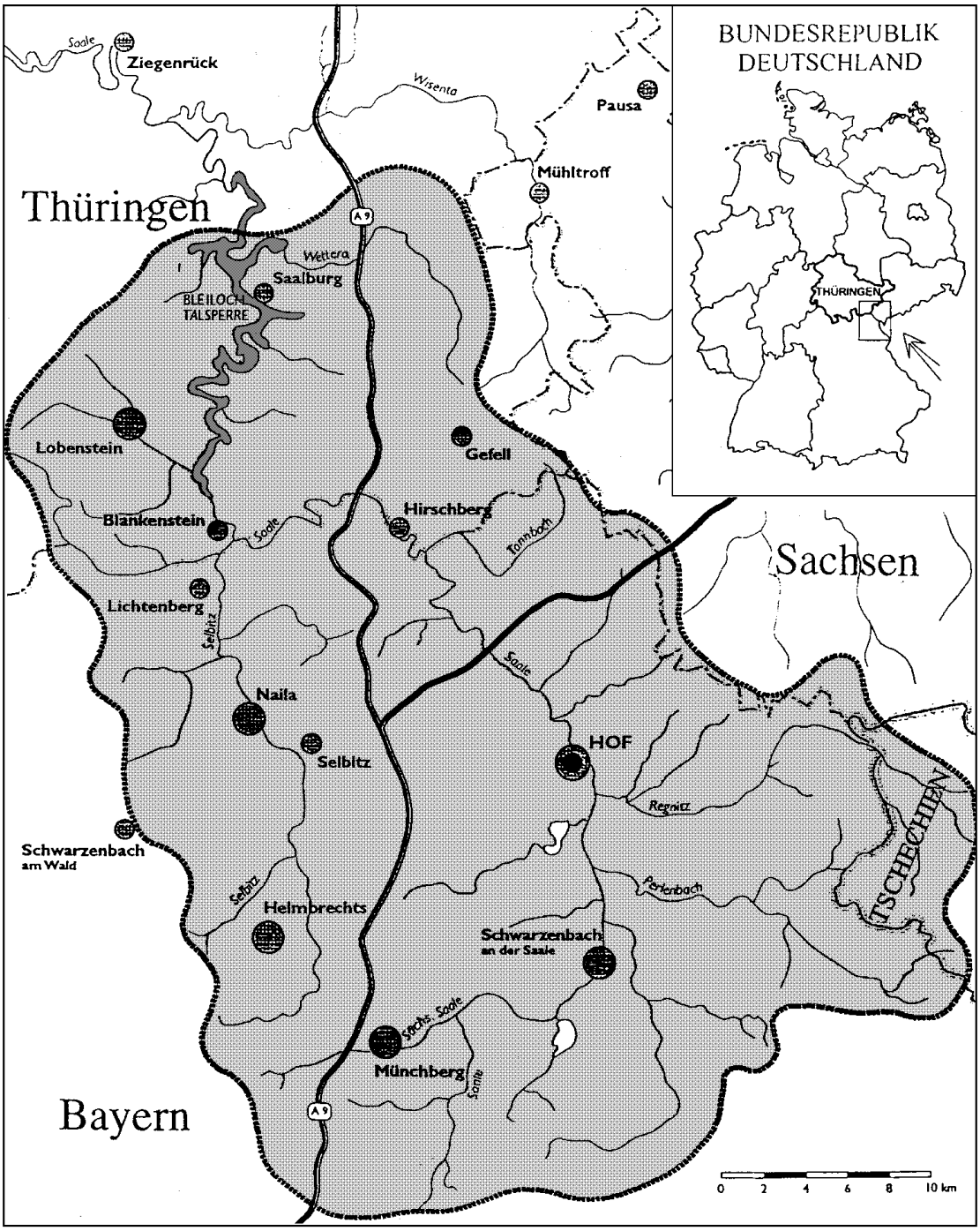


Abbildung 1: grau: Einzugsgebiet der Bleiloch Talsperre (BLT) nach Loth, Herschel, Schröter & Liebert, 1995 (leicht verändert), vgl. auch Karte Abbildung 8

Der Übergang in das nördlich liegende Vogtland zeichnet sich durch das Auftreten schiefriger Gesteine aus, die mehrfach gefaltet und verworfen wurden, so daß auf den Höhenrücken Gesteine unterschiedlichen Alters an die Oberfläche treten. Es können verschiedene von NE nach SW streichende Faltungen unterschieden werden, die aus Schiefern und aus selten eingeschalteten plutonischen Gesteinen aufgebaut sind (Bankwitz et al, 1988).
Die vorwiegend schiefrigen Sedimente wechseln sich mit Arkosen und Diabasen ab – nicht selten sind sogenannte Kalkschiefer aufgeschlossen. Eine Besonderheit bilden die kontaktmetamorphen Knotenschiefer, die im Vogtland oberflächennah zu finden sind. Am Rand des Thüringer Beckens treten Gesteine des Rotliegenden an die Oberfläche (Bankwitz et al, 1988).
Die Bleiloch-Talsperre wurde in einem engen Talabschnitt der Saale zwischen Blankenstein und Gräfenwarth aufgestaut (vgl. Abbildung 1 + Abbildung 8). Vor allem die westlichen Hangbereiche des gewundenen und etwa 28 km langen Talbereiches sind dicht bewaldet und grenzen die Talsperre so von einer welligen Hochfläche um Zoppoten ab. Der westlich gelegene Lobensteiner Forst weist mit dem Lobensteiner Muckenberg, dem Heinrichstein und dem Totenfelsbühl Kuppen von etwa 500 m auf und fällt steil und teilweise felsig zum Wasserkörper hin ab. Vor allem am Heinrichstein und dem Totenfels sind leicht metamorphe Gesteine wie Arkosen aufgeschlossen, die während des Karbons aus sandigen Sedimenten gebildet wurden. Die Felspartien lassen gut die ehemaligen Prallhänge der Saale erkennen (Walter, 1995, vgl. Abbildung 2).
Auf der östlichen Seite des Gewässers setzt sich der bewaldete Bereich im Forst Waidmannsheil bis nach Birkenhügel, Langgrün und Künsdorf fort, wo er schließlich in einem waldfreien, nach Südwesten bis Blankenstein reichenden Höhenrücken endet.
Nördlich von Zoppoten säumt nur ein schmaler Waldgürtel die steileren Hangpartien des Tales, das dort als Hauptbecken etwa 2 km breit wird und sich in zwei Arme zu beiden Seiten der Staumauer teilt (Remptendorfer Bucht und Wettera Bucht). Nördlich dieser Arme befindet sich der Forst Burgk mit Erhebungen um 500 m über NN, der den Bereich des Ausgleichsbeckens mit dem charakteristischen Koberfels einschließt. Östlich des Ausgleichbeckens setzt sich der Wald im Forst Schleiz bis nach Gräfenwarth fort. Hier treten Höhen um 550 m über NN auf und leiten zu den teilweise waldfreien Flächen zwischen Saalburg und Raila über. Während das südwestliche Ufer Saalburgs deutlich von einem ehemaligen Prallhang der Saale zeugt, zeigt das flache Ufer zwischen Saalburg und dem Kloster zum heiligen Kreuz (Saalburger Ortsteil Kloster) das Relief eines sanften Gleithanges.
Die am östlichen Ufer in der Nähe von Kloster aufgeschlossene „Steinerne Rose“ zeigt die typischen Merkmale eines Diabas, der aufgrund seines Aufbaus auch als Schalenstein bezeichnet wird (Jubelt & Schreiter, 1980). Er enstand durch unterseeischen Vulkanismus, nach der Abkühlung fand außerdem eine Mineralumwandlung statt. Die sauren Diabase sind hier in kalkig schiefrige Gesteine eingedrungen, die auch an einem Großteil der Uferlinie das Substrat bilden.
Südlich der Stadt Saalburg treten in zwei kurzen Seitenarmen der Taalsperre kalkige Steine mit netzförmig eingeschlossenen Tonschieferanteilen auf. Diese Kalkschiefer wurden genau wie die vorherrschenden Dach- und Schwarzschiefer unter marinen Bedingungen während des Erdaltertums abgelagert und während der variszischen Orogenese gefaltet oder verkippt (Jubelt & Schreiter, 1980).

Abbildung 2: Bilder der Bleiloch Talsperre: A: Landschaft hinter Ablauf (Ausgleichsbecken), Prallhang, Gleithang und die typische Bewaldung sind gut zu erkennen; Probenahmeort Totenfels; C Staumauer; Personenschiffahrt auf dem Hauptbecken; Blasenschleier mit Blick Richtung Hauptbecken (Wettera); Nahaufnahme des Auftriebsbereiches des Blasenschleiers; Belüftungsanlage von Verankerspunkt in der Nähe der Staumauer aus gesehen

A
B
C
D
E
F
G

Die Hänge des Saaletals an der Bleilochtalsperre zeigen einen Großteil des Gesteinsvorkommens zwischen Frankenwald und Vogtland. Neben kalkig schiefrigen Gesteinen treten Arkosen (Grauwacken) und Diabase an die Oberfläche. Die Sedimente wurden in einem präkambrischen bis karbonischen Meeresbecken akkumuliert und während der variszischen Gebirgsbildung (Ordovizium bis Karbon) langsam aus dem Meer herausgehoben, wo ihre Oberfläche durch die wechselnden Klimate seit dem Mesozoikum geformt und verändert wurde. Insbesondere eine tiefe Verwitterung und erneute Hebung im Laufe des Tertiärs sowie eine intensive Erosion während der Eiszeiten führte zur heutigen Oberflächenform (Hennigsen & Katzung, 1998) .
Das Volumen der gesamten Talsperre beträgt bei Vollstau 215 Millionen m³, die Staufläche 9,18 km². Mit einer Länge von 28 km und einer maximalen Breite von 2 km wird die langgestrecke Form des "Rinnenstausees", die durch die relativ steil abfallenden Ufer bedingt ist, unterstrichen. Der langjährliche mittlere Durchfluß betägt 16,4m³/s, die mittlere Jahresabflußsumme 517 Mio m³, woraus sich eine theoretische mittlere Verweildauer von ca. einem halben Jahr ergibt (Loth et al, 1995).
Aufgrund der Vollzirkulationen im Frühjahr und im Herbst kann die Talsperre als dimiktisch bezeichnet werden, wobei das Epilimnion in den letzten Jahren vor Maßnahmenbeginn im Mittel eine Mächtigkeit von 5-15 m aufwies (Loth et al, 1995).

1.7.3 Jüngere Geschichte und Wasserqualität

Zu Zeiten der Deutschen Demokratischen Republik fiel die Bleiloch Talsperre durch ihre hohe Phosphorfracht (>10gPO_4-P/m²/a) auf, die z.T. auch durch große Einträge aus dem bayerischen Einzugsgebiet (BRD) bedingt war. Auf der DDR-Seite trugen auch eine Reihen von Industrien[15] zu ihrer erheblichen Belastung bei, die vor allem auch eine große organische Fracht einschloß. Die Papierproduktion in Blankenstein[16] verursachte zudem durch ihre Ligninsulfonsäurehaltigen Abwässer eine starke Braunfärbung des Wassers (Spektraler Extinktionskoeffizient etwa 2-3/m[17]), was eine Licht-Limitierung des insgesamt sicherlich nicht Nährstoff-limitierten Phytoplanktonwachstums zur Folge hatte.
Die große organische Belastung durch Abwässer führte aufgrund der Zehrung durch heterotrophe Abbauprozesse zu Sauerstoffmangel im Hypolimnion, der 1973 in einer Katastrophe gipfelte: weite Bereiches des Gewässers "kippten um", was sich in starken Schwefelwasserstoffreisetzungen bemerkbar machte. Die Situation wurde trotz massiven Einsatzes von Gegenmaßnahmen, der Belüftung des ablaufenden Wassers, um das H_2S auszutreiben, und dem Einleiten von großen Mengen Nitrat zur Förderung der Nitratatmung, sehr kritisch. Die schon vorbereitete Evakuierung von Saalburg wurde erst im letzten Moment nicht mehr in die Tat umgesetzt. Vermutlich aus politischen Gründen wurden die Vorfälle nicht öffentlich diskutiert, weshalb es fast keine Dokumente aus dieser Zeit gibt. Um zukünftig vor ähnlichen Katastrophen sicher zu sein, wurde kurz darauf in Saalburg ein Stützpunkt gebaut, der für die Installation und Wartung einer Tiefenwasser-Belüftungsanlage auf der Höhe von Saalburg verantwortlich war. Mit ihr konnte in den folgenden Jahren bei kritischen Sauerstoffwerten einer fortschreitenden Ausdehnung des Hypolimnions entgegengewirkt werden.
Trotz der extrem schlechten Wasserqualität war die Bedeutung der Talsperre als Feriengebiet zu Zeiten der DDR sehr groß. Die Dichte der Wochenend- und Ferienhäuser an ihren Ufern, mehre-

[15] u.a. Lederindustrie in Hirschberg, hohe Schwermetalleinträge, v.a. Chrom, im Sediment von 0-20cm werden noch heute 1,78g Chrom /kg Sediment gemessen, Liebert und Machelett, 1996

[16] heute Zellstoff- und Papierfabrik Rosenthal GmbH & Co. KG, kurz ZPR, diese Firma entstand 1994 durch Privatisierung

[17] Der hier angegebene Extinktionskoeffizient bezieht sich auf den Logarithmus zur Basis 10, und nicht auf den in der englischsprachigen Literatur häufig verwendeten natürlichen Logarithmus (Umrechnung in diesen: mal 2,3 (ln(10)/ln(e))

re Strandbäder, Ausflugsschiffe, eine Vielzahl von Booten, Wassersporteinrichtungen und Campingplätze zeugen davon.
Die Wende hatte 1991 auch eine Umstellung der Zellstoff- und Papierproduktion zur Folge, organische Chlorverbindungen wurden drastisch vermindert, Ligninsulfonsäuren ebenfalls deutlich reduziert. Der spektrale Extinktionskoeffizient (SEK) sank daraufhin auf 1,5-0,5/m, parallel dazu wurde ein vermehrtes Phytoplanktonaufkommen beoabachtet (Abbildung 97). Die Chlorophyll a Spitzenwerte stiegen gegenüber 1989 (75µg/l) etwa auf das doppelte (1994: 178µg/l, 1995 158µg/l, Abbildung 46A). Auch die mittleren gewichteten Chlorophyll-Konzentrationen von Oberflächenproben zeigten im gesamten Jahresverlauf, insbesondere jedoch im Sommer, eine deutliche Zunahme (Loth et al, 1996).
Im Juli 1991 überzogen Wasserlinsen weite Teile des Wasserköpers mit einer dichten Schicht (Loth et al, 1996). Solche Massenentwicklungen werden normalerweise nur in relativ kleinen, nährstoffreichen Gewässern beobachtet.
Die mittlere tägliche organische Belastung (CSB) betrug 1993 „nur“ noch 73% der von 1988 (72t/d=51mg/l). Obwohl in der betriebseigenen Abwasserreinigungsanlage der Zellstoff- und Papierfabrik Rosenthal (ZPR) mehr als 99% der biologisch abbaubaren Substanzen eliminiert werden, wurden im Jahr 1994 insgesamt 9369t CSB (chemischer Sauerstoffbedarf), 1997 immer noch 7908t in ca. 10 Millionen m³ Abwasser in die Saale geleitet. 1999, also am Ende des Untersuchungszeitraumes, wurde von der ZPR wiederum eine Produktionsumstellung vom sauren Magnesiumbisulfitverfahren, dessen Anlagen noch aus dem Jahr 1977 stammen, zum moderneren Kraftprozeß vorgenommen. Letzter wird auch als Sulfatverfahren bezeichnet und liefert hochwertigere, marktfähigere Rohstoffe, gleichzeitig wird eine Steigerung der Produktion bei veränderter, aber (planungsgemäß) insgesamt nicht zunehmender Abwasserbelastung ermöglicht (Zellstoff- und Papierfabrik Rosenthal, 1998). Zum Abschluß der Probennahmen zu dieser Arbeit waren die Effekte dieser Umstellung noch nicht abzuschätzen.
Nach 1990 lag die Phosphorflächenbelastung immer noch zwischen 3,84 und 7,28g/m² (PO_4-P). Für einen schwach eutrophen Zustand dürften laut Loth et al (1995) jährlich höchstens 0,5g/m² eingeleitet werden, was wegen der Größe und Bewirtschaftung des Einzugsgebietes auch bei modernsten großtechnischen Verfahren zur Phosphoreliminierung in Kläranlagen nicht erreicht werden kann (die an die Talsperre angrenzenden Ortschaften weisen allerdings bis zum heutigen Tage noch keine modernen Kläranlagen auf). Im Saale-Wasser finden sich Phosphorkonzentrationen von 0,15-0,4 mg/l PO_4-P (mesotrophe Gewässer weisen laut Besch (1984) weniger als 0,1mg/l gesamt-Phosphor auf). Trotz einer gewissen Reduktion der Nährstoffbelastung in den Jahren nach der Wende muß die Bleiloch Talsperre anhand der wasserchemischen Parameter als eu- bis hypertroph klassifiziert werden.
Um die weitere touristische Entwicklung des Gewässers zu ermöglichen, wird eine Verbesserung der Wasserqualität als Voraussetzung betrachtet. Da das Nährstoffniveau der Bleiloch-Talsperre insgesamt sehr hoch liegt, erscheint eine ursächliche Bekämpfung ihrer Eutrophierung praktisch nur schwer zu realisieren (s.o.). Für die strukturschwache Region um Saalburg spielt die Talsperre als Ausflugs- und Urlaubsziel eine große Rolle, auch wenn nach der Wende ein Rückgang der Nutzung (wegen Öffnung der Grenzen) zu verzeichnen war. Die ZPR, die einen wesentlichen Beitrag zur Belastung der Bleiloch Talsperre leistet, hat mit einem Jahresumsatz von 134 Millionen DM (1997) und 397 Arbeitsplätzen ebenfalls eine große Bedeutung für die Region. Sie verarbeitet in diesem Jahr 791000 Festmeter Holz zu 158000t Zellstoff (Zellstoff- und Papierfabrik Rosenthal, 1998) und sicherte damit auch Arbeitsplätze in der lokalen Säge- und Forstwirtschaft.
Das BMBF unterstützte verschiede Projekte, die nach 2jährigem Betrieb einer Enclosure-Versuchsanlage (1994-1995) schließlich in der Konzipierung einer partiellen Belüftungsanlage mündeten (Loth, 1996, Kranawettreiser et al, 1996). Im Sommer 1996 wurden die regelmäßigen

HPLC-gestützten Analysen des Phytoplanktons aufgenommen, im Fühjahr 1997 ging die Belüftungsanlage in Betrieb. Das Ziel war dabei, von Mai bis September eine Sichttiefe größer als 2m zu erreichen, indem die Phytoplanktonentwicklung aufgrund der induzierten Zwangsumwälzung der oberen 20-25m der Wassersäule durch Limitierung des Lichtes unterdrückt werden sollte (s.u.).

1.8 Konzeption der partiellen Durchmischungsanlage in der Bleilochtalsperre

1.8.1 Theoretische Grundlagen

Um das Phytoplanktonwachstum durch Lichtlimitation erfolgreich unterdrücken zu können, muß bei der zur Verfügung stehenden Lichtmenge der Energiegewinn aus der Brutto-Photosynthese kleiner sein als die zur Respiration benötige Energie, so daß kein Netto-Energiegewinn mehr möglich ist. Eine Durchmischung des Gewässers begrenzt das Lichtangebot für eine Phytoplanktonzelle, da sie (definitonsgemäß, siehe Kapitel 1.4) passiv den Strömungen folgt und dabei einen Teil der Zeit in aphotischen Tiefen verbringt. Unter der Voraussetzung, daß das Wasser von der Oberfläche bis zu einer bestimmten Tiefe homogen durchmischt wird, entspricht das Verhältnis der Zeit, die ein plankischer Organismus in der euphotischen bzw. aphotischen Tiefen verbringt, dabei dem der Durchlichtungstiefe zur Durchmischungstiefe. Nach Talling (1971), Reynolds und Walsby (1975) und Oskam (1978a) und muß dieses Verhältnis mindestens 1-5 betragen, um die Biomasse des Phytoplanktons begrenzen zu können (vgl. auch Jones et al, 1996). Nach Oskam (1978) besteht folgender Zusammenhang zwischen der maximal zu erwartenden Phytoplanktonbiomasse und der Durchmischungstiefe:

C_{max}=1/(Ext.koeff.Phyt.)*((27/Z_{mix})-(Ext.Koeff.H_2O))

wobei

Ext.Koeff.Phyt. [m²/mgChla]: Annahme = 0,02

Ext.Koeff.H2O =0,8/m (1992)

C_{max}=max. Algenbiomasse [µg Chl a]

Z_{mix}: Durchmischungstiefe

Gleichung 1: Zusammenhang zwischen maximal zu erwartender Phytoplanktonbiomasse und Durchmischungstiefe nach Oskam (1978)

Bei einem mittleren Extinktionskoeffizienten des Wassers von 0,8/m, wie er für die Bleilochtalsperre zu erwarten ist, und einer Durchmischungstiefe von 20m (25m) kann anhand dieser Formel mit einer maximalen Chlorophyll a Konzentration von 27 µg Chl/l (14µg Chl/l) gerechnet werden. Die mittlere durchlichtete Tiefe (>1% des Lichtes) wird dabei mit 3,5m angenommen, was einem Verhältnis von euphotischer Schicht zu Durchmischungstiefe von ca.1:6 (1:8) entspricht.

Von einer Destratifikation kann auch eine selektive Wirkung auf die Zusammensetzung des Phytoplanktons ausgehen: die Lichtlimitation kann Schwachlicht-adaptierte Arten begünstigen. Cyanobakterien können durch die Turbulenzen und die Auflösung der wasserchemischen Gradienten um ihre Konkurrenzvorteile gebracht werden (van der Veer et al, 1995). Gleichzeitig profitieren von Durchmischung (je nach Ausprägung) bewegliche Arten und solche, die ohne Turbulenz hohe Sedimentationsverluste erleiden würden. Ein aufgrund der aufgehobenen Nährstoffgradienten hoher Silicium-Gehalt kann Diatomeen fördern, während der höhere Phosphorgehalt ebenfalls zu Artenverschiebungen führen kann (bei N:P<7: fördert Cyanobakterien, siehe Kapitel 1.4.1). Die zu erwartende geringere Wassertemperatur sollte hauptsächlich Cyanobakte-

rien benachteiligen (Kranawettreißer et al, 1995). Das wechselnde Lichtklima bei Durchmischung benachteiligt nach Reynolds (1994) vor allem koloniale Blau- und Grünalgen.
Da die vertikalen physikalischen und chemischen Gradienten bei Zwangsumwälzung aufgehoben werden, können Cyanobakterienspezies mit Gasvakuolen kaum von ihrer Beweglichkeit in der Wassersäule profitieren, da Licht und Nährstoffe nicht mehr räumlich getrennt vorkommen. Außerdem sind höhere Sauerstoffkonzentrationen im Hypolimnion zu erwarten, was die Denitrifikation verhindern kann. Als Folge sind höhere Nitrat- und geringere Ammonium Konzentrationen wahrscheinlich, was wiederum die Entwicklung von Cyanobakterien erschwert.
Die Stabilität der Temperaturschichtung begründet sich auf den Dichteunterschieden verschieden warmen Wassers. Pro Kelvin kann mit einer Zunahme des Wasser-Volumens von etwa $20{,}7*10^{-5}$ (mal das Ausgangsvolumen) ausgegangen werden. Um eine Schichtung aufzuheben ist lediglich die Energie nötig, die aufgrund der Dichteunterschiede zu dem stabilen, geschichteten Zustand beiträgt. Der Energiebetrag, der nötig ist, um das Oberflächenwasser zu erwärmen ist jedoch wesentlich größer als der, der zur physikalischen Stabilität der erwärmten Oberflächenschicht beiträgt. Laut einem Beispiel von Schladow (1995) werden bei 276 W/s eingestrahlter Energie 109 W/s vom Wasser absorbiert, davon wird jedoch nur ein zweihunderttausendstel in Expansionsenergie umgewandelt, während der Großteil zu Wärme wird. Zum Aufheben des Gradienten genügen in diesem Beispiel angeblich $5{,}4*10^{-4}$ W/m².

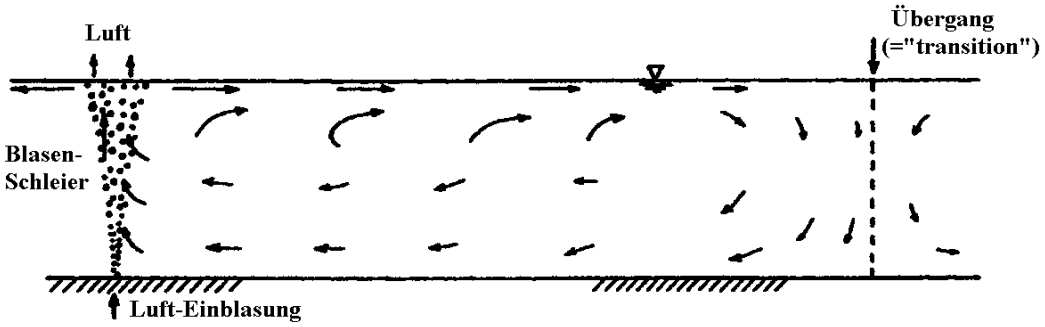


Abbildung 3: Strömungen an einem Luftblasenschleier (nach Kranenburg, 1978, aus Jerzykowski & Witter (1998))

Als Antrieb der partiellen Zwangsumwälzung wurde ein Luftblasenschleier gewählt. Lufteinblasungen werden seit fast 80 Jahren zur Verbesserung der Wasserqualität genutzt (Scott & Faley 1921, zitiert in Schladow,1995). In Wasser aufsteigende Luftblasen bieten eine energetisch günstige Möglichkeit, Wassermassen anzutreiben.
Aufgrund ihres starken Auftriebes reißen sie das umliegende Wasser mit und erzeugen so primär eine starke Aufwärtsströmung. An der Oberfäche entsteht eine horizontale Stömung vom Schleier weg, in der Höhe der Einblasstelle eine zum Schleier hin. Um die Aufwärtsströmung des Schleiers auszugleichen bildet sich eine abwärts gerichtete Stömung in einiger Entfernung zum Blasenschleier (zusammen: primäre Walze). Diese wiederum reißt Wassermassen noch weiter außerhalb mit (vgl. Abbildung 3, rechts von „transition“) in die Tiefe und treibt so eine sekundäre Walze an. Indem immer neue Walzen hinzukommen kann sich der Einfuß des Blasenschleiers immer weiter verbreitern. In geschichteten Medien (vgl. McDougal, 1978) kann es auch dazu kommen, daß die einzelnen Schichten eigene, vertikal getrennte Walzen ausbilden, was zwar zu einer Durchmischung der einzelnen Schichten, aber nicht zu einer Aufhebung der Schichtung führt (Abbildung 4). Die Berechnung des Strömungsverhaltens und die sich neu ausbildenden Temperaturgradienten sind von vielen Faktoren abhängig, es wurde jedoch gezeigt, daß gute Modellierungen durchaus möglich sind (Schladow, 1992+1993, Schladow & Fisher, 1995, Cox et al, 1998). Die Effizienz der Belüftung hängt nach den gleichen Autoren nicht linear von der

Stärke der Stratifikation und der Rate der Lufteinblasung ab, vielmehr treten eine Anzahl von Maxima auf. Dabei spielt das Strömungsverhalten des Wassers eine entscheidende Rolle, u.a. wie viele Schichten in Zirkulation versetzt werden (Abbildung 4).

Für die Konzeption der Belüftungsanlage in der Bleiloch Talsperre wurde angenommen, daß das Verhältnis der geförderten Luftmenge zur geförderten Wassermenge für einen linienförmigen Lufteintrag bei 1:1000 liegt (Kranawettreiser, Schröter, & Zimmermann, 1995). Aufgrund dieser Annahme und der angestrebten Durchmischung der oberen 20m (s.o.) wurde die zu installierende Belüfungsanlage entworfen: Sie besteht aus einer horizontalen, 350m langen Edelstahl-Düsenleitung (DN100). An ihrer Unterseite befinden sich alle 56 cm Bohrungen von 2mm. Die Leitung liegt auf 378 ü.NN (Abbildung 5). Je nach Wasserstand ergibt sich also eine Einblastiefe von 20-32m (Vollstau 410 ü.NN). Die nötige einzublasende Luftmenge wurde mit 1000-1800m³/h veranschlagt, woraus eine mittlere Umwälzzeit von 4,9-3,9 Tagen abgeleitet wurde.

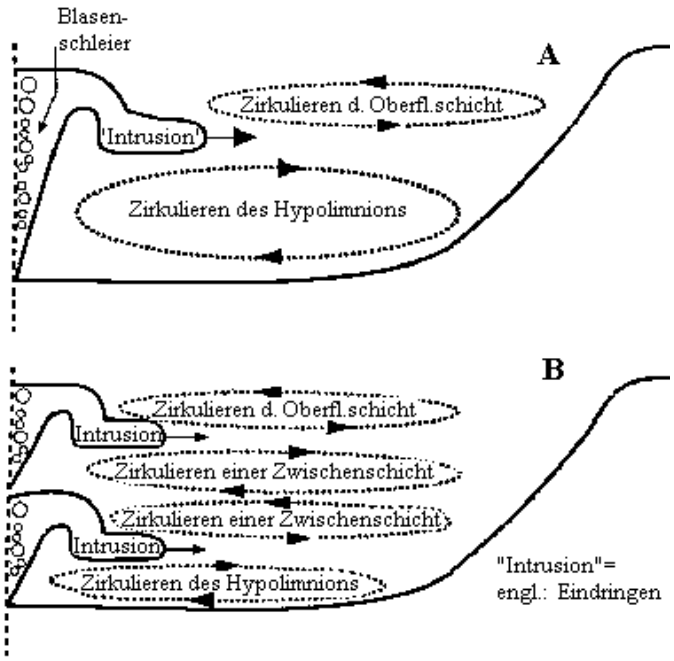


Abbildung 4: Strömungen, die durch einen Luftblasenschleier in einem geschichteten See entstehen können (nach Schladow & Fisher, 1995, leicht verändert); A: nur eine „Intrusion", d.h. nur in einer Tiefe schiebt sich eine Wasserschicht vom Blasenschleier weg zwischen Epilimion und Hypolimnion; B: es bildet sich eine zweite „Intrusion" aus („one internal detrainment point")

Eine Kompressorstation mit drei Schrauben-kompressoren (Leistung je 800m³/h bei 5,5bar) liefert die Druckluft. Um die Auswirkungen der Belüftung auf sie Wassertemperatur abzuschätzen, die für die Bade-Nutzung sicherlich eine entscheidende Rolle spielt, wurde die Temperatur des durchmischten Wasserkörpers anhand von Klimadaten der Vorjahre modelliert. Dabei ergab sich ein kontinuierliches Ansteigen der Wassertemperatur von 10°C Mitte Mai bis 21°C Mitte August, in der Badesaison wurde demnach nicht mit Temperaturen unter 17°C gerechnet (Kranawettreiser et al, 1995).

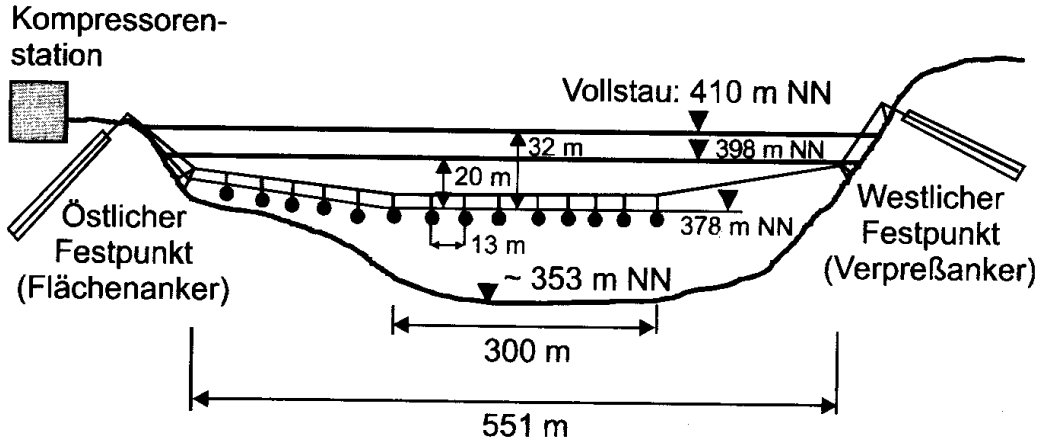


Abbildung 5: nach Schröter & Witter, 1998: Aufbau der Belüftungsanlage: Darstellung des Seiltragwerkes einschließlich der Rohraufhängungen, zur Lage der Belüftung siehe Abbildung 7

1997 wurde die Belüfungsanlage am 13.Mai in Betrieb genommen; wegen einer anfänglichen Schieflage konnte sie jedoch erst am 16.Juli planmäßig arbeiten. Am 13.November wurde sie schließlich ausgeschaltet und 1998 vom 2.April bis 7.Oktober, 1999 vom 13.April bis 12.Oktober betrieben.

1.8.2 Enclosure Versuchsanlage als experimentelle Grundlage

Die Encosure Versuche sollten Aufschluß über die biologische Wirkung der geplanten Belüftung geben, um das Risiko des Auftretens von unerwünschten Nebeneffekten im Großversuch zu minimieren und die Effektivität des geplanten Wirkprinzipes zu demonstrieren.
Anfang Mai 1994 wurde die Enclosure Versuchsanlage in der Bleiloch-Talsperre in der Nähe der Station Saalburg (Probenahmeort Slip-Anlage) in Betrieb genommen. Sie bestand aus 3 Kompartimenten mit jeweils sechseckigem Grundriß und 10m Durchmesser, die Seitenbegrenzung reichte von der Oberfläche bis in 20m Tiefe und umschloß demnach jeweils ein Volumen von 1300m³. Entsprechend den theoretischen Überlegungen zu der Konzeption einer partiellen Zwangsumwälzung wurde eine Umwälzzeit von 5 Tagen (bei einer Tiefe von 20m) angestrebt.
Anders als die später verwirklichte Belüftung arbeitete der **Enclosure 1** nach dem Mammut-Pumpen Prinzip: durch einen Tellerbelüfter in 18,5m Tiefe wurde Luft eingebracht, die Blasen stiegen in einem Steigrohr nach oben. Zunächst wurde die Belüftung permanent betrieben, dann durch eine Zeitschaltuhr intermittierend, um eine ähnliche Fördermenge wie der Umpump-Enclosure zu erreichen. Die theoretische Verweilzeit lag etwa bei 1 Tag, ab dem 15.6.94 bei 3-4 Tagen, 1995 ergaben sich bei der Belüftung starke Schwankungen, wobei die Umwälzzeiten im Schnitt schneller als die des Enclosures 2 waren.
Im **Enclosure 2** wurde algenreiches Oberflächenwasser in eine Tiefe von 16m (1995: 19m) gepumpt, wo es in tangentialen Ausströmrohren freigesetzt wurde. Nach der Menge des beförderten Wassers wurde eine theoretische Verweilzeit von 5-7 Tagen berechnet.
Der **3. Enclosure** wurde nicht durchmischt und diente neben dem Freiwasser als Referenz.
Alle Enclosures wurden eingehend nach physikalischen, chemischen und biologischen Parametern untersucht. Die Temperaturprofile zeigen, daß nur im Druckluftencosure eine vollständige Durchmischung der Wassersäule (außer bei zu starker Sonneneinstrahlung) möglich war, während im Umpumpenclosure zwar eine geringere, aber immer noch ausgeprägte Oberflächenlamelle vorhanden war. Referenz-Enclosure und Freiwasser unterschieden sich nicht bezüglich der Temperaturschichtung. Je nach Intensität der Durchmischung änderte sich auch die Zusammensetzung des Phytoplanktons: 1994 traten im Druckluft -Enclosure vor allem bewegliche Formen, Cryptomonaden und Chlamydomonaden, auf, während bei gleichmäßiger, langsamerer Durchmischung im Umpump-Enclosure pennate Diatomeen begünstigt wurden. Gegenüber dem Freiwasser, wo bis zum Anfang des Sommers verschiedene cyclische Diatomeen vorherrschten, war diese Gruppe im Referenz-Enclosure von kleineren Arten bestimmt und insgesamt schwächer vertreten. Wegen der verminderten Turbulenz fehlten im Referenzenclosure im allgemeinen große, unbewegliche Formen.
1995 dominierten im Umpump-Enclosure bewegliche Arten, während im Druckluft-Enclosure Diatomeenanteile von bis über 50% gefunden wurden. Wie im Vorjahr traten 1995 im Referenz-Enclosure kaum größere, unbewegliche Arten auf, eine Ausnahme bildete jedoch eine Massenentwickung von *Asterionella formosa* in der 2.Augusthälfte.
Die Chlorophyll a Gehalte waren, mit Ausnahme des Septembers 1994, im Referenz-Enclosure am niedrigsten. An 5 von 7 Tagen fand sich im Freiwasser mehr Chlorophyll a als in den umgewälzten Enclosures, an 3 Tagen war im Druckluft-Enclosure mehr als im Umpump-Enclosure zu finden (umgekehrt: 2 Tage). 1995 wurden während des Sommers (nach dem Neutstart des Ver-

suches) im Druckluft-Enclosure die niedrigsten Chlorophyll a Werte gefunden, während der Umpump- und Referenz-Enclosure die Werte des Freiwassers noch übertrafen.
Das Zooplankton entwickelte sich im Freiwasser i.A. stärker als in den Enclosures, wobei insgesamt keine eindeutigen Aussagen bezüglich der Wirkung verschiedener Durchmischungsintensitäten möglich sind.
Eine Vielzahl von Problemen war mit den Enclosure Experimenten verbunden: neben technischen Schwierigkeiten (der Druckluftstrom war nicht konstant, Stromausfälle) zeigte sich im Referenz-Enclosure wegen fehlender Turbulenzen eine größere Sedimentation als im Freiwasser. Die längere Verweilzeit des Wassers führte zu niedrigeren Gelbstoffgehalten in allen Enclosures, was eine größere Transparenz und somit größere Sichttiefe zur Folge hatte. Außerdem verfälschte starker Aufwuchs auf den Seitenwänden die Chlorophyll a Werte.
Loth et al (1995) ziehen aus den Enclosure-Versuchen die Schlußfolgerung, daß es prinzipiell möglich ist, das Algenwachstum durch eine Umwälzung des Wassers zu vermindern. Als Voraussetzung muß jedoch eine Zirkulation des gesamten zu durchmischenden Wasserkörpers gewährleistet sein. Eine Verschiebung des Artenspektrums hin zu höheren Cryptomonaden bzw. Bacillariophyceen-Anteilen darf bei einer Destratifikation erwartet werden.

1.8.3 Prognosen für das Groß-Experiment, die partielle Belüftung der Bleiloch Talsperre

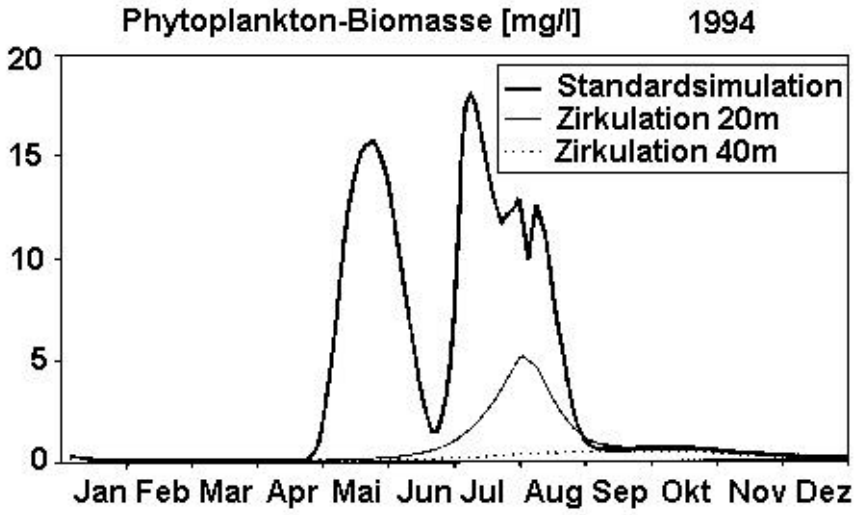


Abbildung 6: Berechnung des Jahresverlaufes der Phytoplanktonentwicklung in der Bleiloch Talsperre bei variierter Durchmischungstiefe nach SALMO (Loth, 1996)

Mit Hilfe eines dynamisch ökologischen Modelles (SALMO), von der TU Dresden entwickelt (Benndorf und Recknagel 1980, Benndorf 1985), wurde anhand der Daten eines Untersuchungsjahres (1994) eine Simulation des gleichen Jahres bei verschieden tiefer Durchmischung errechnet (Herschel, 1996, Abbildung 6). Bei Durchmischung bis 20m Tiefe bleibt anhand dieses Modelles das Frühjahrsmaximum der Phytoplanktonentwicklung aus, das Sommermaximum sinkt auf 30%, obwohl die SRP-Konzentrationen in der durchmischten Schicht steigen. Bei 40m tiefer Durchmischung würde das Phytoplanktonwachstum faktisch komplett unterdrückt.
Der theoretische Hintergrund und die Vorstellung über die Wirkmechanismen, die zu einer Verminderung der Phytoplankton-Biomasse sowie einem selektiven Unterdrücken von Cyanobakterien führen sollen, wurden oben (Kapitel 1.8.5) diskutiert. Sie liegen auch SALMO zugrunde und haben implizit zur Voraussetzung, daß tatsächlich eine komplette Durchmischung der Wassersäule erreicht wird. Die Enclosure-Experimente deuten an, daß bei starker Sonneneinstrahlung und / oder Problemen mit der Belüftungsanlage auch bei Lufteinblasung Gradienten auftreten können. Gleichzeitig erlauben sie keine Aussage über die Reichweite der geplanten partiellen Belüftungsanlage und den Einfluß der komplexen Morphologie des Gewässers. Deshalb wurde

aus den Experimenten lediglich die vorsichtige Schlußfolgerung gezogen, daß sie einer Wirksamkeit der geplanten Maßnahme prinzipiell nicht widersprechen. Der Erfolg der Umwälzung hängt jedoch davon ab, inwiefern die gesamte zu durchmischende Lamelle in die Zirkulation einbezogen werden kann, denn nur dann ist mit einer Veringerung der Phytoplanktonbiomasse zu rechnen (Loth et al, 1995). Das zeigen die Enclosure Experimente (bei allen Schwierigkeiten) sehr deutlich.

Schladow und Fisher (1995) zeigen die Auswirkungen der Belüftung am Beispiel des "Lake Nepean" (Australien), der wie die Bleilochtalsperre ein Rinnenstausee mit einer linienförmigen Belüftungsanlage in der Nähe der Staumauer ist. Auch sein Alter und seine Tiefe sind ähnlich, während das Wasservolumen nur ca. ein Drittel beträgt. Insbesondere wird der Einfluß der Anlage auf die Temperaturprofile mit wachsendem Abstand dokumentiert.

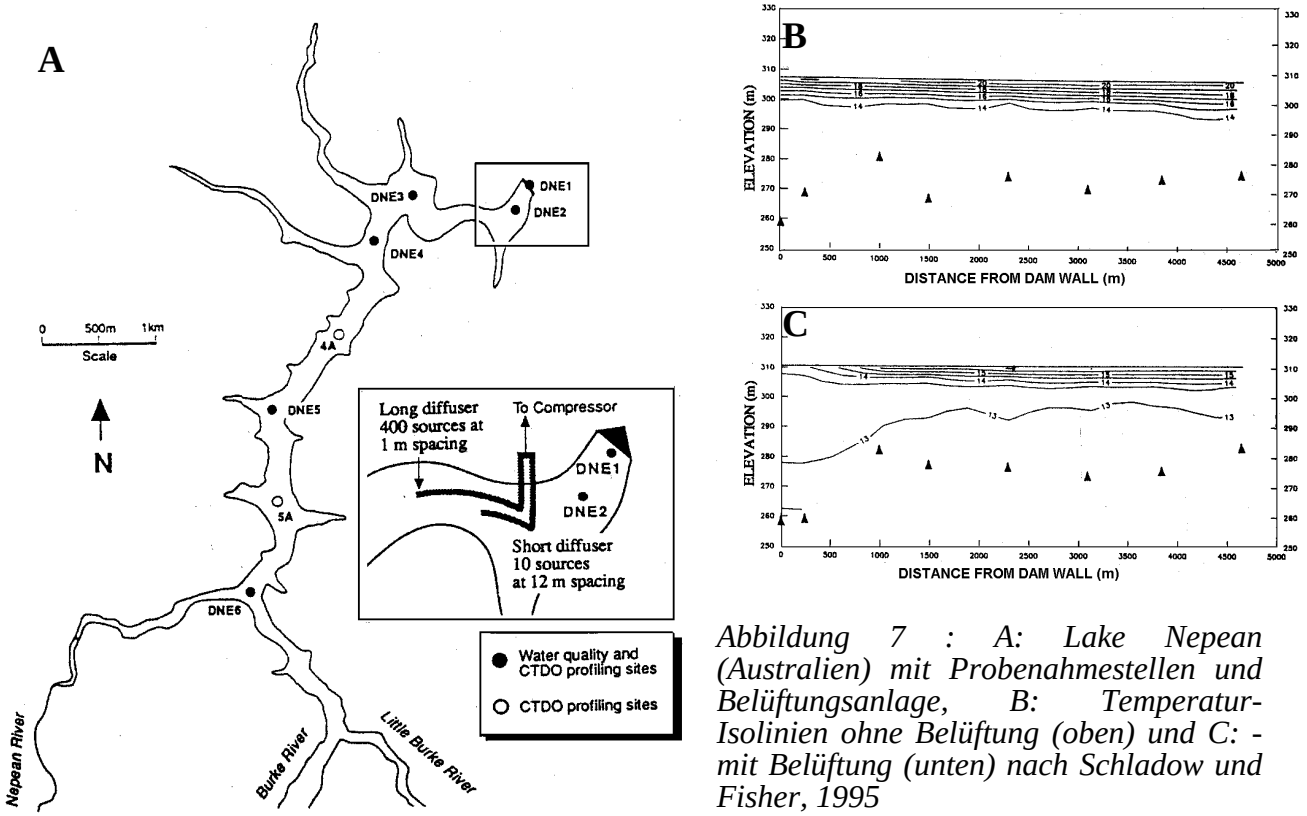


Abbildung 7 : A: Lake Nepean (Australien) mit Probenahmestellen und Belüftungsanlage, B: Temperatur-Isolinien ohne Belüftung (oben) und C: - mit Belüftung (unten) nach Schladow und Fisher, 1995

Die Abbildung 7B zeigt die Temperaturschichtung vor Inbetriebnahme der Belüftung und C danach (eingeblasene Luftmenge ca. 900m³/h durch 10 Düsen in 12m Abstand). Es wird deutlich, daß der Temperaturgradient mit wachsender Entfernung zur Belüftung immer weniger beeinflußt wird. Sicherlich ist die Situation am Lake Nepean der an der Bleiloch Talsperre nicht unmittelbar vergleichbar, aber es deutet sich an, daß die Vollständigkeit der Durchmischung ein wesentliches Problem darstellen könnte.

Schladow (1993) zeigt eine eine Entwurfs-Methode für Belüftungen von Seen, in dem er auch ein Modell zum Errechnen von Temperaturprofilen benutzt, das gute Übereinstimmungen mit den tatsächlich gemessenen Werten liefert. Wegen der komplexen Situation an der Bleiloch Talsperre (warmer Zulauf, Morphologie) bleibt es jedoch fraglich, ob dieses Modell auch hier gute Werte liefern könnte.

1.8.4 Wasserlinsen Monitoring

Im Rahmen des BMBF Projektes wurden Versuche mit Schwimmkampen (1x1m große schwimmende Holzrahmen mit Maschenabdeckung) und Laborversuche mit *Lemna minor* und *Spirodela polyrhiza* durchgeführt. Dabei zeigte sich, daß beide Arten im Stauwurzelbereich wesentlich besser wachsen als im Hauptbecken. Wasserlinsen bevorzugen eher flache, nährstoffreiche, windgeschützte Gewässer.
Eine Abhängigkeit des Wachstums von der Temperatur zeigte sich sowohl im Labor als auch im Freiland deutlich: *Lema minor* gedeiht schon bei 16°C gut, *Spirodela polyrhizza* erst ab 20°C. Im Labor wurde unter sterilen Bedingungen ein wesentlich besseres Wachstum bei pH 6 gegenüber pH 8 gefunden, diese Tendenz konnte jedoch im Freiland nicht bestätigt werden. Eindeutig war das Ergebnis jedoch beim DOC, ein hoher Wert fördert hier das Wachstum. Möglicherweise könnten auch der Kalium- und Phosphorgehalt das Wasserlinsenwachstum limitieren. In der Bleiloch-Talsperre hängt die P-Konzentration pro Wasserlinsenbiovolumen offenbar unmittelbar vom P Gehalt des Saalewassers ab. Bei geringen Konzentrationen wachsen die Linsen nicht so schnell und sind eher blaß gelb statt grasgrün (Loth et al, 1995, Liebert, 1998).
In den Untersuchungen sollten die möglichen Ursachen bzw. die Gefahr einer erneuten Massenentwicklung, wie sie 1991 auftrat, abgeschätzt werden (Liebert et al, 2000).

1.9 Der Arendsee

Zusätzlich zu den Bleiloch-Talsperren Proben wurden 18 integrierende Proben aus dem Arendsee in der Altmark (Sachsen-Anhalt) untersucht. Sein Phytoplankton wird aufgrund hoher Phosphorgehalte relativ zum zur Verfügung stehenden Stickstoff von Cyanobakterien, insbesondere diazotrophen, also Stickstoff fixierenden Arten, dominiert. In der Vergangenheit war es deshalb häufiger durch das „Aufrahmen“ von Cyanobakterien, vor allem *Anabaena spiroides f. crassa*, zu Nutzungsbeeinträchtigungen gekommen. 1995 wurde versucht, die zur Verfügung stehenden Nährstoffe durch eine Seekreideaufschwemmung zu binden, um die Wasserqualität zu verbessern (Rönicke et al, 1998). In den folgenden Jahren wurden sowohl Phytoplankton, Zooplankton und Wasserchemie eingehend untersucht, weshalb die 18 pigmentanalytisch untersuchten Proben gut mit anderen Ergebnissen vergleichbar sind. Hierbei standen auch methodische Fragen im Vordergrund: wie gut bewährt sich die HPLC-gestützte Methode bei hohen Cyanobakterienanteilen wechselnder Artenzusammensetzung? Welche Trennungsprobleme können auftreten, und kann ihnen bei der Datenauswertung entgegengetreten werden? Kann ein Zusammenhang zwischen Pigment- und Biovolumendaten hergestellt werden?

1.10 Fragestellungen der vorliegenden Arbeit

Methodische Aspekte

Da in der Natur die Stöchiometrien der Pigmente variieren, ergeben sich zwangsläufig Unsicherheiten bei der Ermittlung der Phytoplanktonzusammensetzung aus Pigmentdaten. Modellrechnungen sollen den Einfluß systematischer und zufälliger Schwankungen in solchen Datensätzen simulieren, um eine Abschätzung von Fehlern bei der Auswertung zu ermöglichen. Versuche mit der Fraktionierung von Laborkulturen bzw. Freilandproben sollen klären, ob anhand der so gewonnen Daten ebenfalls auf die Algenzusammensetzung geschlossen werden kann.

Außerdem sollen verschiedene (statistische) Verfahren zur Daten-Auswertung und -Darstellung verglichen werden. Ziel ist es letztlich, Strategien zur Auswertung zu entwickeln, die eine sinnvolle, möglichst sichere Interpretation der Daten erlauben.

Die Durchflußzytometrie bietet eine alternative Methode der Phytoplanktonerfassung. Da sie auf Messungen einzelner Zellen beruht, werden Auswertungsprobleme wie bei Pigmentanalysen vermieden. Ob sie jedoch auch brauchbare Biomasse-Parameter liefert, die wichtigsten Gruppen des Planktons anhand der natürlich vorkommenden Fluoreszenzen unterschieden werden können und unter praktischen Gesichtspunkten Vorteile zu anderen Verfahren bietet, soll erprobt werden.

Untersuchung und Bewertung der Bleilochtalsperre

Neben den methodischen Fragen ergibt sich bezüglich der in der Einleitung dargestellten Bleiloch Talsperren Problematik ein weites Spektrum von Fragestellungen:

- Welche wasserchemischen, physikalischen und biologischen Gradienten sind in der Talsperre zu beobachten und in welchem Zusammenhang stehen sie mit der Maßnahme?
- Welche zeitliche und räumliche Dynamik des Phytoplanktons kann beobachtet werden?
- Welche Einflüsse ergeben sich durch das Wetter, den Zulauf und den Wasserstand?
- Wie wird die üblicherweise gefundene jahreszeitliche Saisonalität des Planktons von der Destratifikation beeinflußt, verändert sich die Zusammensetzung und Menge und falls ja, wie läßt sich das erklären?
- Lassen die verwendeten Methoden Schlüsse auf den physiologischen Zustand bzw. die Produktivität des Phytoplanktons zu?
- Gibt es einfache Modelle, die die beobachteten Zusammenhänge beschreiben bzw. die Variationen einzelner Faktoren simulieren können?

Die Beantwortung all dieser Fragen sollte schließlich eine Bewertung der Effektivität und Wirksamkeit der Restaurierungsmaßnahme ermöglichen.

2. Material und Methoden

2.1 Wasserchemie und Multisonden-Messungen an der Bleiloch-Talsperre

Von einem Boot des Saalburger Stützpunktes der Thüringer Landesanstalt für Umwelt (TLU) wurden Multisonden-Messungen sowie spektral aufgelöste Lichtmessungen durchgeführt. Außerdem wurde die Sichttiefe mit einer Secchi-Scheibe bestimmt und Proben zu wasserchemischen Analysen genommen.
Die Proben wurden an Bord in Flaschen gefüllt und dann zum TLU-Labor in Schwarza gebracht, wo sie bis zur Analyse gekühlt gelagert wurden. Die verwendeten Verfahren sind in Tabelle 1 zusammengefaßt.

TP (Gesamtphosphor)	Nach Peroxodisulfat-Aufschluß (Mikrowelle) als Molybdänblau-Komplex
NO_3-N	Mit Natriumsalicylat entsprechend „Ausgewählte Methoden der Wasserchemie“, Band 1
NO_2-N	DIN 38 405 D 10
NH_4+-N	DIN 38 406 E 5
SiO_2, gelöste Kieselsäure	Als Silicomalybdänblau entsprechend „Ausgewählte Methoden der Wasserchemie“, Band 1
S^{2-}, gelöstes Sulfit	Photometrisch nach DIN 38 405, Teil 26
Spektraler Extinktionskoeffizient εw	Mittelwert für 400-700 nm, angelehnt an DIN 38 407, Teil 1
PH-Wert	Elektrochemisch nach DIN 38 404
Sauerstoffkonzentration	nach Winkler DIN EN 25 813
Wassertemperatur	Elektrochemisch nach DIN
Sichttiefe (Secchi-Scheibe)	DIN EN 27 027
Chlorophyll a	Heißextraktion nach DIN 38 412 T 16

Tabelle 1: von der TLU verwandte wasserchemische Analysemethoden (Deutsche Einheitsverfahren, 1994) der wichtigsten Parameter

Die Wetterdaten wurden auf einer Wetterstation, die sich auf einer schwimmenden Plattform an der Probenahmestelle Mauer in der Nähe der Belüftung befindet, mit Data-Loggern in 30 minütigen Intervallen aufgezeichnet. Wassertemperaturen aus 0, 2 und 4m Tiefe wurden stündlich an den Probenahmestellen Anleger, Totenfels und Saaldorf registriert (ebenfalls mit Dataloggern). Sämtliche wasserchemische und Wetter-Daten wurden von der TLU erhoben und von Dr. A. Herschel den ProjektpartnerInnen und zur Verfügung gestellt.

folgende Seite:
Abbildung 8: Bleiloch Talsperre mit Probenahmeorten, den Hintergrund liefert die Topographische Karte Schleiz (1:50000, L 55 36, Schummerungsausgabe 1967, Bayrisches Landesvermessungsamt München), die hier jedoch verkeinert dargestellt wurde; Abkürzungen der Probenahmeorte: RB: Remptendorfer Bucht, Ma: Mauer, ZB: Zentralbecken, SA: Slip-Anlage, TB: Tiefenwasserbelüftung (Saalburg), PB: Pößnigsbucht, Pi: Piere, To: Totenfels, Hs: Heinrichstein, Sd: Saaldorf, Mb: Mühlberg, Ha: Harra, Blankenstein, vgl. auch Einzugsgebiet der Bleiloch Talsperre in Abbildung 1

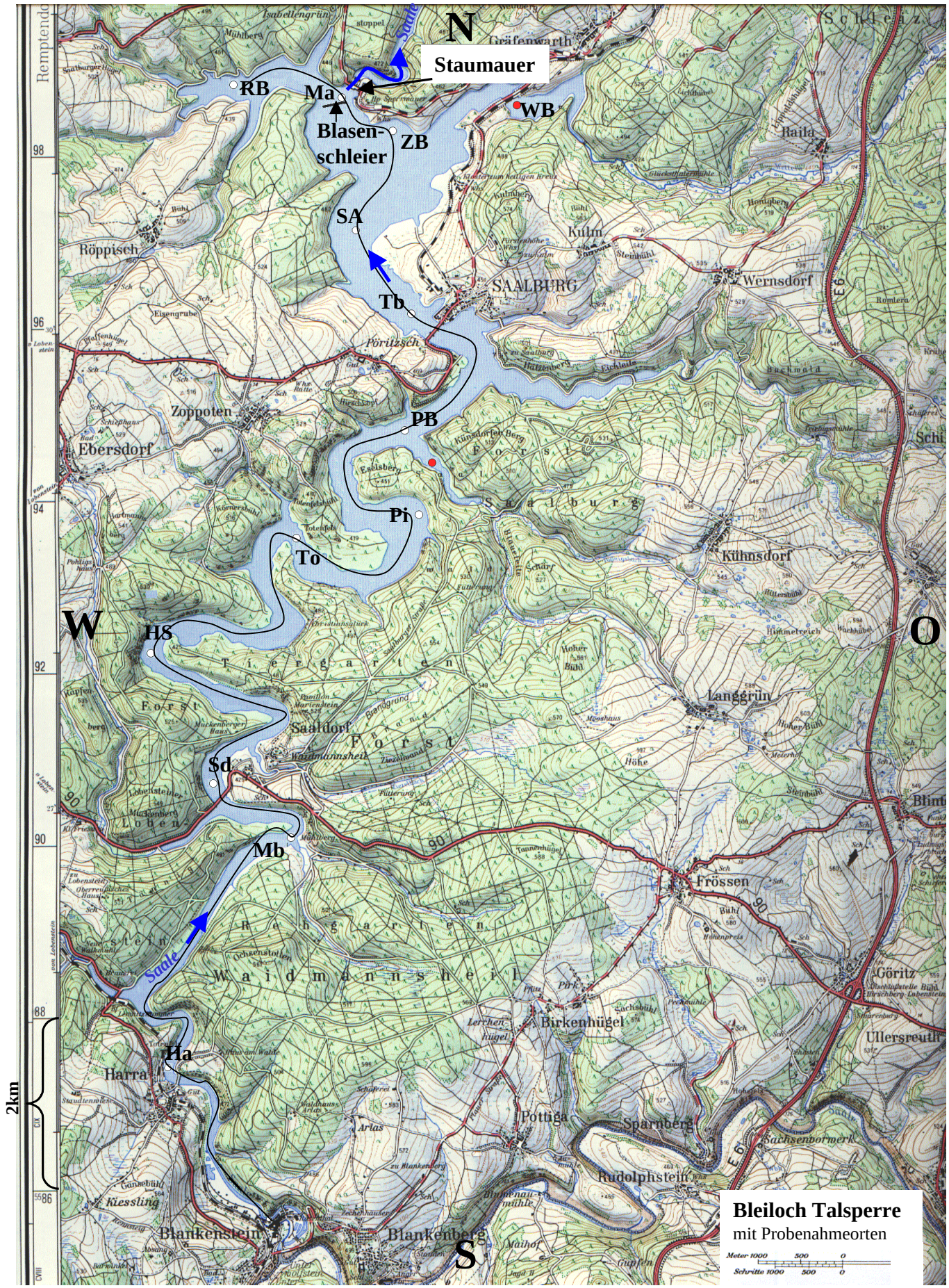

N
Staumauer
RB
Ma
Blasen-
schleier
ZB
WB
SA
Tb
PB
Pi
To
W
HS
Sd
Mb
Ha
S
O
Saale
SAALBURG
Kulm
Wernsdorf
Röppisch
Zoppoten
Ebersdorf
Pöritzsch
Saalburg
Kühnsdorf
Langgrün
Saaldorf
Frössen
Birkenhügel
Harra
Pottiga
Sparnberg
Rudolphstein
Kiessling
Blankenstein
Blankenberg
Göritz
Ullersreuth
Tiergarten
Forst
Lobenstein
Reh garten
Waidmannsheil
2km
Bleiloch Talsperre
mit Probenahmeorten

Abbildung 9 (vorige Seite): A: verschieden alte Kulturen dreier Cyanobakterien (links: Pseudanabaena (enthält nur Phycocyanin), mitte: Synechocystis (enthält Phycocyanin und Phycoerythrin), rechts: bras. Oscillatoria (enthält ebenfalls beides, aber wesentlich mehr Phycoerythrin), je weiter hinten die Kulturen stehen, umso älter sind sie); B: zur Probenahme verwendetes Boot der TLU; C: genutzte Waters HPLC-Anlage; D: Wetterstation auf der Bleiloch Talsperre (Probenahmeort Mauer); E: von A.. Domin verwendetes PAM-Fluorometer; F: Mulitsonde vor Einsatz in Bleiloch Talsperre; G: verwendetes Durchflußzytometer

2.2 HPLC Pigment-Analyse

2.2.1 Probennahme des Phytoplanktons

An der Bleilochtalsperre erfolgten Probennahme und Filtration sowie Kryo-Konservierung auf einem Boot des Saalburger Stützpunktes der Thüringer Landesanstalt für Umwelt. Die Freilandproben wurden entweder mit einem Plastikeimer (0m Proben), einem Ruttner Schöpfer in den gewünschten Tiefen oder mit einem Schröder Schöpfer (0-20m summierende Probe) genommen. In Meßzylindern (100, 500, 100 ml) wurde ein definiertes Volumen über GF6 Glasfaser Papiere (Schleicher & Schuell, Durchmesser 4,5cm) gefiltert, letztere wurden in Kryoröhrchen sofort in flüssigem Stickstoff tiefgefroren.
Von Laborkulturen wurden mit Meßzylindern oder Pipetten abgemessene Flüssigkeitsmengen auf die gleichen Filter gezogen und ebenfalls in Kryoröhrchen in flüssigem Stickstoff fixiert.
Um Fraktionen zu erzeugen standen Gazen (rund, 5cm Durchmesser) verschiedener Maschenweiten (5, 10, 15, 20 30, 40, 50, 100, 200µm) sowie eine Vielzahl von Papierfiltern (Whatman CAT No. 1003047: Grade 3 (6µm), CAT No. 1002047: Grade 2 (8µm), CAT No. 1001047: Grade1 (11µm), CAT No. 1004047: Grade 4 (20-25µm)) sowie Watte und Membranfilter (0,2 und 12µm) zur Verfügung. Die Probe wurde über eines dieser Medien gegeben, das Filtrat wurde auf GF6 Glasfaser Papiere (s.o.) gesaugt, das Filtrierte wurde abgespült und anschließend auf GF Filter übertragen. Wenn dies nicht möglich war, wurden die Medien direkt zur Probenaufbereitung genutzt (Papierfilter, Watte).

2.2.2 Proben-Fixierung und -Lagerung

Die in flüssigem Stickstoff gefrorenen Filter wurden dort während des Transportes und bis zur Gefriertrocknung im Labor aufbewahrt, wobei die geöffneten Probenröhrchen in mit flüssigem Stickstoff gekühlte Rundkolben gegeben wurden und mit 0,37mbar bei –54° Kühlung ca. 12 Stunden an einem Christ alpha 1-4, loc1m Gefriertrockner (Braun, Biotech international, Melsungen) gefriegetrocknet wurden. Anschließend konnten die Proben wieder verschlossen und in einer –80°C Gefriertruhe bis zu der Druchführung der Analysen gelagert werden.

2.2.3 Probenaufbereitung zur HPLC Analyse

Zur Pigmentextraktion wurden die gefriergetrockneten Filter in einem Lösungsmittelgemisch (0.5 M Ammoniumacetat/Methanol : H_2O : Ethylacetat [v:v:v]: 77:14:9, davon 2-6 ml je nach Filtergröße verwendet) mit einer Mischung von Glasperlen (0.25-0.3 mm : 1.00-1.05 mm [v:v]: 1:3; Volumen der Glasperlen (1-2ml)) 30 Sekunden unter Trockeneiskühlung in einem Zellhomogenisierer (Braun, Melsungen, BRD) zerkleinert. Die unlöslichen Zell- und Filterbestandteile sowie die Glasperlen wurden anschließend durch Zentrifugation (10000/min≈5000g, 30 s) entfernt. Diese Prozedur wurde so oft durchgeführt, bis der Überstand klar war und direkt zur HPLC Analyse verwendet werden konnte. Das Injektionsvolumen betrug – je nach Pigmentkonzentration des Extraktes – zwischen 30 und 300 µl.

2.2.4 Verwendete HPLC Anlage, Gradient und Eichung

Die verwendete Methode der quantitativen HPLC Pigmentanalyse, sowie der Pigment-Präparationen und der Eichung werden in Wilhelm et al (1995) und Lohmann (1996) sowie Volkmar (1999) ausführlich beschrieben. Für nicht geeichte Pigmente wurden wie unten beschrieben Eichfaktoren errechnet, sie sind inclusive der verwendeten Extinktionskoeffizienten in (Anhang) aufgeführt.

Die HPLC Analysen wurden mit einer Waters HPLC Anlage (Waters 600-MS Pumpen- und Kontrolleinheit, Waters 996 Photodioden Array Detektor, Waters 717 Autosampler, PC mit Millenium Software 2100, Version 2.0) durchgeführt. Die Trennung erfolgte in einem sogenannten "reversed phase" System, bei dem eine Nucleosil wide pore C18-5µ, 300A (250x6x4mm) Säule (100m²/g C, ODS 6% C, „non-endcapped" (Machery and Nagel, Düren, BRD) benutzt wurde. Der verwendete ternäre Gradient basierte auf den Eluenten A (0.5 M Ammoniumacetat/Methanol : H_2O [v:v]: 85:15), B (Acetonitril : H_2O [v:v]: 90:10) und C (100% Ethylacetat). Die Laufzeit betrug 32 Minuten, bei 0.8 ml/min Fluß wurde der Gradient folgendermaßen (linear) gemischt: 0 min: 60%A, 40%B, 2 min: 100%B, 7 min: 80%B, 20%C, 17 min: 50%B, 50%C, 21 min: 30%B, 70%C, 29.5 min: 30%B, 70%C, danach erfolgte wieder eine schrittweise Äquilibrierung auf das Ausgangsgemisch: 31 min: 30%A, 70%B, 32 min:60%A, 40%B, nach ca. 40 Minuten wurde der Ausgangsdruck erreicht und die nächste Injektion konnte erfolgen.

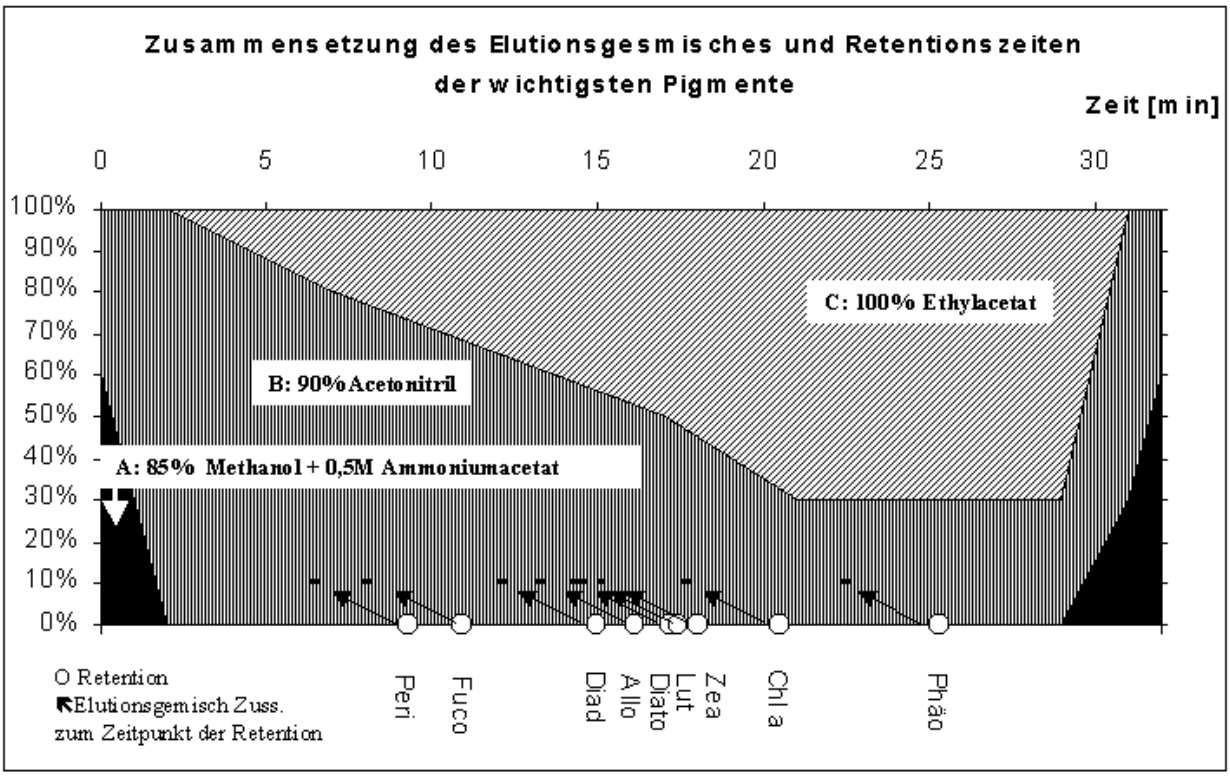


Abbildung 10: Zusammensetzung des Lösungsmittelgemisches (nach Programmierung derMischventile, also vor Säule) im verwendeten HPLC-Gradienten, Retentionszeiten der Pigmente am Detektor, Pfeile geben die Zusammensetzung des Lösungsmittelgemisches an, die zum Zeitpunkt der Elution hinter der Säule vorgelegen haben muß

Der Anfangsdurck lag zwischen 1600 und 1850psi, wobei die höchsten Werte beim Ausgangsgemisch (60% Eluent A, 40% B), die niedrigsten bei 100% Eluent B (90% Acetonitril) auftraten. Um Defekte bzw. eventuelle Luftblasen im System erfassen zu können, wurde der Druckverlauf in der Regel aufgezeichnet und so die Sicherheit der Analyse kontrolliert. Die Säulentemperatur wurde durch ein Wasserbad bei 18-20°C konstant gehalten, um reproduzierbare Retentionszeiten

zu erreichen. Als Detektionswellenlänge für Carotinoide und Chlorophylle wurden 440nm verwendet, das Chlorophyll a und seine Abbauprodukte Phäophytin und Phäophorbid wurde außerdem bei 670nm erfaßt. Zusätzlich wurde nach der Injektion 30 Minuten lang jede Sekunde ein inline Absorptionsspektrum (350-750nm, Auflösung 1,2nm) erfaßt.
Die Pigment Identifikation erfolgte anhand der online-Spektren und Retentionszeiten, insbesondere im Vergleich mit Referenzen von Labor-Reinkulturen mit bekannten Pigmentvorkommen (vgl. Anhang Tabelle 39: Retentionszeiten und Vorkommen der identifizierten Pigmente, Abbildung 151 + Abbildung 152: online-Spektren des verwendeten Trennsystems (nach Lohmann, 1996) und Abbildung 153: Beispiel-Chromatogramme von Bleiloch Talsperren Proben). Außerdem wurden zur Kontrolle Literaturdaten zu Absorptions-, Löslichkeits- und strukturellen Eigenschaften der einzelnen Pigmente sowie deren Vorkommen in einzelnen Gruppen bzw. Spezies verglichen.

2.2.4 Quantifizierung nicht geeichter Pigmente über das Verhältnis der Extinktionskoeffizienten im Vergleich mit den geeichten Pigmenten

Aus dem Verhältnis des injizierten -, des filtrierten - und des Extrakt-Volumens konnte die Pigment-Konzentration der Proben leicht aus der Area der Peaks errechnet werden (Dreisatz), wobei die in Wilhelm et al (1995) und Lohmann (1998) beschriebene Eichung benutzt wurde. Um nicht geeichte Pigmente zu quantifizieren, kann auf verschiedene Art und Weise vorgegangen werden. Voraussetzung ist jedoch immer, daß für die interessierenden Pigmente Extinktionskoeffizienten, (online-) Spektren und zur Kontrolle am besten auch Molekulargewichte bekannt sind.

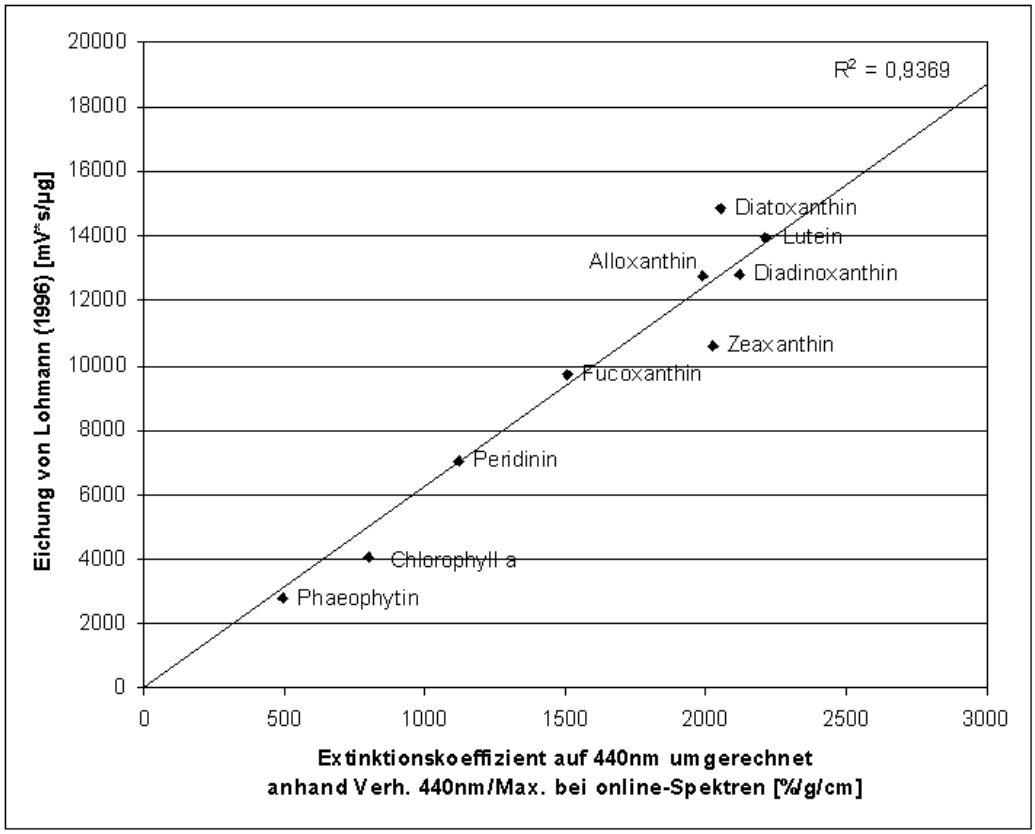


Abbildung 11: Eichfaktoren(Eichung) und Extinktionskoeffizienten (Ext.k440nm) nach HPLC online-Spektren auf 440nm = Integrationswellenlänge umgerechnet

1. Weg:

Aus den Extinktionskoeffizienten, die jeweils für das Absorptionsmaximum angegeben werden, kann anhand des Spektrums aus dem Absorptionsverhältnis von Maximum zur Integrationswellenlänge (hier i.A. 440nm oder 670nm) ein Integrationswellenlängen-spezifischer Extinktionskoeffizient errechnet werden.

Eine Regression dieses modifizierten Koeffizienten mit den Eichfaktoren kann als rechnerische Grundlage dienen, aus den Extinktionskoeffizienten nicht geeichter Pigmente „Eichfaktoren" zu errechnen. Wie Abbildung 11 zeigt, ergibt sich bei dem Plot von Eichfaktoren und Integrationswellenlängen-spezifischer Extinktionskoeffizienten eine gewisse Streuung.

Die Regression des modifizierten Extintionskoeffizienten gegen die Eichfaktoren ergibt eine Steigung von 0,16 (r^2=0,9369). Bei dem genannten Vorgehen wurde stillschweigend vorausgesetzt, daß sich die Form der Spektren und die Extinktionskoeffizienten im Lösungsmittelgemisch des Gradienten nicht erheblich von denen der Referenz-Lösungsmittel, für die die Koeffizienten ermittelt wurden, unterscheiden. Eine einfache Wellenlängen-Verschiebung des gesamten Spektrums aufgrund der unterschiedlichen Lösungsmittel würde hier allerdings nicht ins Gewicht fallen, da zur Ermittlung der Integrationswellenlängen-spezifischen Extinktionskoeffizienten die online-Spektren zugrunde gelegt wurden. Die Streuung in Abbildung 11 kann also durchaus auf die Einflüsse der Lösungsmittelzusammensetzung zurückzuführen sein. Die Reinheit der bei der Eichung verwendeten Pigmente und andere Fehlerquellen können prinzipiell jedoch auch einen Einfluß auf die Güte der Eichung haben. Zunächst muß also unklar bleiben, ob die Ursache der Abweichungen lediglich auf die Lösungsmittelzusammensetzung oder nicht auch auf Fehler bei der Eichung zurückzuführen sind.

Zeaxanthin, Diatoxanthin und Alloxanthin besitzen den gleichen Chromophor, strukturell (Britton 1995) steht Diatoxanthin (1 Dreifachbindung) zwischen Zeaxanthin (keine Dreifachbindung) und Alloxanthin (2 Dreifachbindungen), und wie Abbildung 10 zeigt, eluieren die drei Pigmente dicht hintereinander (16,1 Allo, 17,2 Diato, 18 min Zea). Deshalb ist das eluierende Lösungsmittelgemisch sehr ähnlich, und Abweichungen, wie sie in Abbildung 11 deutlich werden, bei denen die Reihenfolge zudem nicht mit der strukturellen Reihe übereinstimmt, deuten eher auf Fehlerquellen bei der Eichung bzw. bei der Bestimmung der Extinktionskoeffizienten hin.

2. Weg:

Einen anderen Weg zur Ermittlung und Kontrolle von „Eichfaktoren" bietet der Ansatzpunkt über die Molekulargewichte. Hierbei können Pigmente mit gleichen Chromophoren, aber unterschiedlicher chemischer Struktur miteinander verglichen werden. Dieses Vorgehen ist besonders deshalb interessant, da sich in der Literatur (vgl. Tabelle 40 im Anhang) für das gleiche Pigment häufig eine Vielzahl von Extinktionskoeffizienten findet, die selbst für das gleiche Lösungsmittel nicht besonders gut übereinstimmen (sieh Rowan, 1989). Bei dem bisherigen Vorgehen stimmt die Logik der Eichung – selbst wenn ein „falscher" Extinktionskoeffizient ausgewählt wurde – solange, wie für die Eichung und die Umrechnung des Koeffizienten die gleichen Zahlen verwendet wurden. Ein Vergleich der anhand der Regression errechneten Eichfaktoren mit den laut gleicher Chromophoren anhand der Molekulargewichte errechneten, läßt auf eine gute Kohärenz der Daten schließen (Abbildung 11). Nur für Violaxanthin und Neoxanthin ergibt sich bei gleichen Molekulargewichten und Spektren sowie ähnlichen Retentionszeiten eine deutliche Abweichung, die auch schon beim unmittelbaren Vergleich der molaren Extiktionskoeffizienten deutlich wird. Der Unterschied, der bei Chlorophyllid auffällt, rührt von den leichten Unterschieden in den Spektren der beiden Pigmente her: im Blauen ist die Absorption des Chlorophyllid etwas geringer als die des Chlorophyll a.

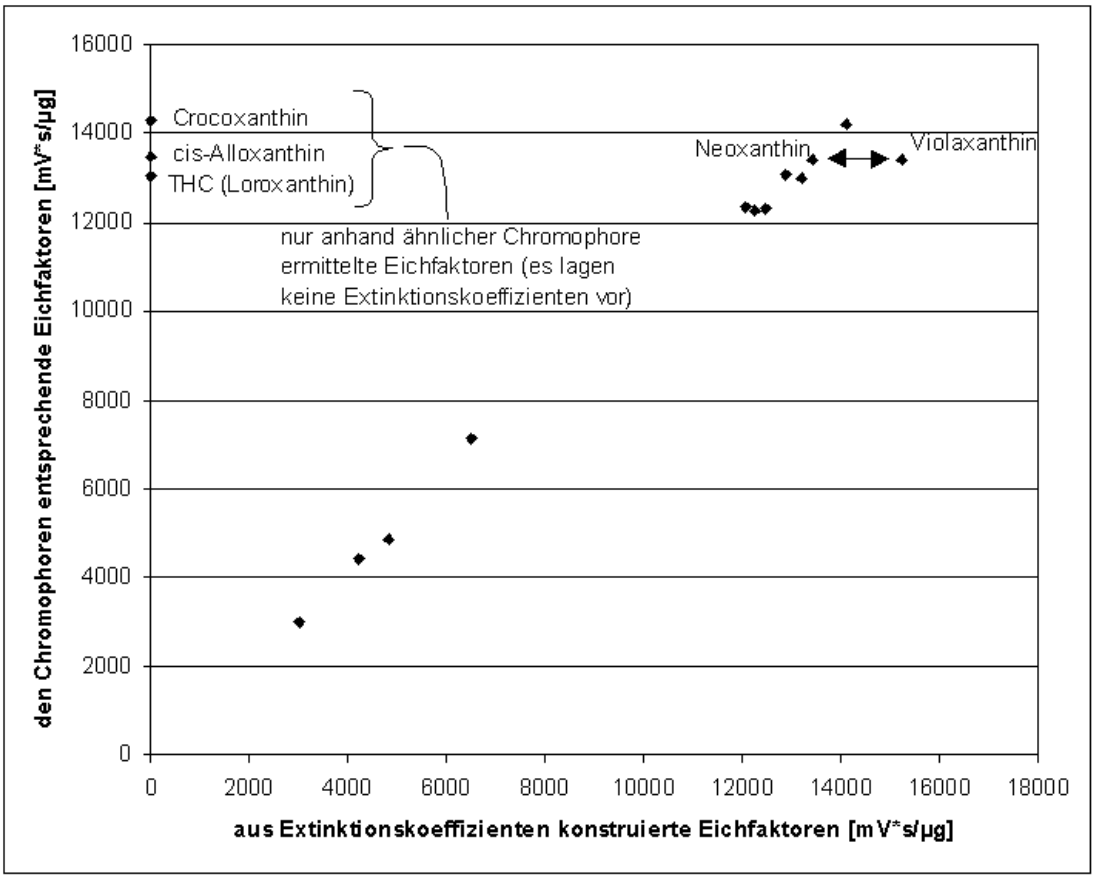


Abbildung 12 : nach dem 2. Weg errechnete Eichkoeffizienten (gleiche Chromophoren, y-Achse) im Vergleich zu den nach dem 1. Weg errechneten Eichfaktoren (x-Achse)

Die Extinktionskoeffizienten beziehen sich auf das Rot-Maximum und sind laut Scheer (1991) für Chlorophyll a und Chlorophyllid molar fast identisch. Bei der hier verwendeten Vorgehensweise ergibt sich dann ein Unterschied, wenn die 440 nm Integrationswellenlänge gewählt wird. Da die Auswertung der Chlorophyll-Abbauprodukte jedoch bei 670nm erfolgte, spielt dieser Unterschied bei den Auswertungen keine Rolle. Für Phäophytin und Phäophorbid wurde generell die Integrationswellenlänge von 670nm gewählt, da beide Pigmente bei 440nm fast nicht absorbieren.
Für einige Pigmente lagen lediglich Molekulargewichte aber keine Extinktionskoeffizienten vor (α-THC, cis-Alloxanthin, Crocoxanthin), sie besitzen aber den gleichen Chromophor wie geeichte Pigmente. In diesen Fällen wurden die Eichfaktoren auf dem 2. Weg ermittelt. Ansonsten wurden aus den in Tabelle 40 aufgeführten Extinktionskoeffizienten Eichfaktoren nach dem 1. Weg berechnet. Für die geeichten Pigmente wurde die Eichung von Lohmann (1996) eingesetzt und nicht die auf dem 1. Weg errechneten Koeffizienten.

2.3 Phytoplankton Laborkulturen

Die folgenden uni-algalen Phytoplankton Laborkulturen wurden in batch Kulturen in 500ml Erlenmeyer-Kolben mit Wattestopfen auf Schüttlern (120/min) oder als Standkultur bei Lichtintensitäten von 20-40 µE und Licht : Dunkel Rhythmen von 16 : 8 Stunden bei kostanter Temperatur von 20°C angezogen .
Repräsentativ für die **Dinophyceae** wurde *Amphidinium klebsii* (Göttingen (44), Stamm B36.80, Schlösser, 1994), für die **Cryptophyceae** *Cryptomonas ovata* (Göttingen, Stamm 979-3) verwendet. *Cyclotella meneghiniana* (Göttingen, strain 1020-1a) und *Phaeodactylum tricornutum* vertraten die **Bacillariophyceae**, während *Chlorella fusca* (Göttingen, strain C.1.1.1.10), *Selen-*

astrum spec., µ-Alge (*Choricystis minor*, Stamm KR 19, IGB Neuglobso (Lohmann, 1996)), *Chlamydomonas reihardtii*, *Pediastrum boryanum*, ein eigenes Isolat (bras. Grünalge, vgl. *Chlorella spec*.) als **Chlorophyceae** benutzt wurden. Acht verschiedene Arten von **Cyanobacteria** wurden insgesamt verwendet: *Oscillatoria spec.* (selbst isoliert aus einer brasilianischen *Süßwassertalsperre 1995)*, *Microcystis aeruginosa (strain SAG 17.85)*, *Anacystis nidulans* (Syn.: *Synechococcus leopoliensis*, Wildtyp Stamm SAG 6310), *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis spec.* (austral. Isolat), *Pseudanabaena galeata* (1967/2), *Synechococcus spec.* (1972/5) und *Synechocystis spec.* (1969/16) wurden freundlicherweise von Dr. J. Clasen, Wahnbachtalsperrenverband in Siegburg, zur Verfügung gestellt. Weitere Gruppen an Algen wurden durch *Mantoniella squamata* (**Prasinophyceae**) und *Prymnesium parvum* (**Haptophyceae**=Prymnesiophyceae) repräsentiert.
Die Cyanobakterien wurden in Basal 1 Medium, Chlorophyceae in N5B Medium (Strotmann, 1966), Bacillariophyceae und Dinophyceae in Bristol Medium (Bold, 1949) und *Cryptomonas ovata* in Desmediaceen Medium angezogen. Die meisten Analysen wurden mit exponentiell wachsenden Kulturen durchgeführt (Kulturalter werden jeweils angegeben).

2.4 Phytoplankton und Zooplankton Bestimmung

Die Zähl- und Biovolumen-Daten von Bleiloch-Talsperren Proben wurden von Dr. A. Herschel (TLU) bearbeitet und freundlicherweise zur Verfügung gestellt. Zur Phytoplanktonzählung wurden Oberflächenproben mit Lugol fixiert und nach der Utermöhl-Methode am Umkehrmikroskop ausgewertet (Utermöhl, 1958). Die Zooplanktonproben wurden am Lichtmikroskop untersucht, wobei zur Biovolumenbestimmung bei den Crustaceen in 50µm Intervallen Größenklassen verwendet wurden. Das Vorgehen entsprach dem von Botrell et al (1976), Horn (1978) und Hornig (1983). Die Zooplanktonproben wurden mit einem 100µm Netz in einem vertikalen Zug von 20-0m gewonnen.

2.4.1 Mikroskopische Phytoplanktonanalyse als Referenz zu Durchflußzytometer Analysen

Lebende oder in Lugol´scher Lösung fixierte Proben wurden am Umkehr-Lichtmikroskop mit Hilfe eines Okularmikrometers untersucht, das mit einem Objektmikrometer geeicht wurde. Freilandproben und Labor-Mischproben wurden nach der Uthermöhl-Methode in Sedimentationskammern am Umkehrmikroskop bearbeitet (Uthermöhl, 1958, Bestimmungsliteratur: Strebele & Krauter, 1988, Huber-Pestalozzi, 1941, 1942, 1955, 1961+1968). Für einige Versuche wurden Fotos des Objekt Mikrometers und der Proben aufgenommen, um die Genauigkeit der Messungen kleiner Zellen zu verbessern. Die Biovolumina einzelner Zellen bzw. Kolonien wurden über die gemessenen Durchmesser und Längen errechnet (für einzelne Spezies bei Durchflußzytometer Messungen: n=50). Dabei wurden vor die mathematischen Formeln zur Berechnung von Kugel-, Zylinder und (Rotations-)Ellipsoid-Volumen (bw. Oberfläche) verwendet (Sieber, 1988).

2.5 Durchflußzytometer Analysen

2.5.1 verwendete Proben

Es wurden sowohl Labor-Reinkulturen (s.o.) als auch Freilandproben (Bleilochtalsperre, verschiedene Tümpel in Gatersleben) in vivo analysiert. Die Laborkulturen wurden gekühlt in kleinen verschließbaren Gefäßen von Mainz (Standort der Kulturen) nach Gatersleben (Standort des Durchflußzytometers) gebracht und dort mindestens 1 Stunde vor der Analyse an Licht und 20°C Raumtemperatur akklimatisiert, nachdem sie geschüttelt und zum Gasaustausch geöffnet wurden. Kleine Spezies mußten vor der Analyse gelegentlich mit Kulturmedium verdünnt werden, da die Zellzahl sonst zu hoch gewesen wäre. Mischungen von Labor-Reinkulturen wurden so

angesetzt, daß ähnliche Zellzahlen in der Mischprobe zu erwarten waren. Um das zu gewährleisten, wurden vorher die Raten (Partikel pro Sekunde) der einzelnen Kulturen bestimmt.
Bei der Probennahme an der Bleiloch Talsperre wurde Oberflächenwasser durch 50µm Gaze filtriert, um Zooplankton zu entfernen. Danach wurden die Proben lediglich gekühlt gelagert und mindestens 1 Stunde vor den Messungen an 20°C und Licht akklimatisiert.

2.5.2 Fluorometer Messungen als Grundlage

Bei verschiedenen Einstellungen wurden mit einem Hitachi F-3000 Fluorometer bei Raumtemperatur in vivo Fluoreszenz Emissions- und Excitationsspektren aufgenommen. Die Fluoreszenz Emissionsspektren bei 514 nm Anregungswellenlänge (10nm bandpass, response 2s, 240nm/min), von 550-800 nm aufgenommen (10 nm bandpass), dienten als Grundlage für die für die Konfiguration der zu messenden Fluoreszenzemissionsbereiche am Zytometer.
Die unialgalen Laborkulturen wurden aus den sterilen Kulturgefäßen entnommen und bei Raumtemperatur in 1cm Küvetten analysiert. Häufig mußten sie mit Kulturmedium vorher verdünnt werden, um eine Verfälschung des Emissionsspektrums durch Reabsorption der Fluoreszenz zu verhindern. Parallel wurden häufig auch einfache Absorptionsmessungen am Photometer durchgeführt, die wegen der starken Brechung und relativ geringen Absorption jedoch nur zu eingeschränkt brauchbaren Ergebnissen führten. Um die Fluoreszenzeigenschaften der Phycobiline zu erfassen wurden außerdem wässrige Extrakte von unialgalen Cyanobakterien und *Cryptomonas ovata* hergestellt (in 0,4M Phosphatpuffer, pH7,1). Gefriergetrocknete Filter wurden dabei entweder in Phosphatpuffer Gefrier-Tau-Zyklen ausgesetzt, oder unter Zugabe eines Glasperlengemisches (vgl. 2.2.3) in 4-8 ml Phosphatpuffer in einem Zellhomogenisator unter leichter Trockeneiskühlung aufgeschlossen und anschließend zentrifugiert (vgl. Wyman, 1992). Die Absoptions- sowie Fluoreszenzspektren wurden von diesen Extrakten gewonnen. Dabei wurden auch Verdünnungen hergestellt und der Einfluß der Zugabe von Glycerin untersucht.

2.5.3 Durchflußzytometer Messungen

Das benutzte Durchflußzytometer war ein FACStar Plus Sorting Cytometer (Becton Dickinson, San Jose, CA, schematische Anordnung der Filter vgl. Abbildung 13) mit Sort Enhancement Module (SEM), das von einem Macintosh Komputer mit Lysys II Software gesteuert wurde. Der Argon-Ionen Laser (IN NOVA 90-5 Coherent) lieferte eine Meß-Intensität von 500mW bei 514nm (2µs pro Tröpfchen), wobei die stärkste Linie des Lasers mit 2W bei 514,5nm liegt. Weitere Anregungswellenlängen (488nm (500mW), 476,5nm (500mW), 360nm (100mW)) wurden zwar getestet, erwiesen sich jedoch nicht als so vorteilhaft, weshalb die Ergebnisse dieser Messungen hier nicht dargestellt werden. Die verwendete Laser-Intensität wurde mit einem integrierten Meßgerät bestimmt. Das FACSFlow sheath fluid (Becton Dickinson) wurde bei einem Druck von 9 psi durch eine Düse von 100µm Duchmesser gedückt.
Bei 514nm Anregungswellenlänge wurden für jeden Partikel die Signal-Höhe der Vorwärts-Streuung (forward scatter, FSC) und der Fuoreszenzen von Chlorophyll a (680nm, 10nm bandpass), Phycocyanin (650nm, 10nm bandpass), Phycoerythrin der Cyanobakterien (580nm, 10nm bandpass) und Phycoerythrin von *Cryptomonas ovata* (620nm, 10nm bandpass (BP)) in logarithmischem Maßstab aufgezeichnet. Zusätzlich wurden die Area der Signale der Fluoreszenzen (außer der des Phycocyanins) im linearen Maßstab erfaßt.
Sortiert wurde bei einer Frequenz von 15000/s im normalen r Sortiermodus entsprechend der im dot plot definierten Regionen (sogenannten „gates“). Eine Mischung von *Microcystis aeruginosa* und *Chlorella fusca* wurde so 1 Stunde lang sortiert, die aufgefangenen Zellen wurden für eine anschließende HPLC Analyse verwendet. Ansonsten wurde das Sortieren von Gates hauptsächlich für die Identifikation von Partikeln in Freilandproben verwendet, die am Durchlichtmikro-

skop erfolgte. Deshalb waren nur sehr geringe Zellzahlen und entsprechend ein geringer zeitlicher Sortier-Aufwand erforderlich.

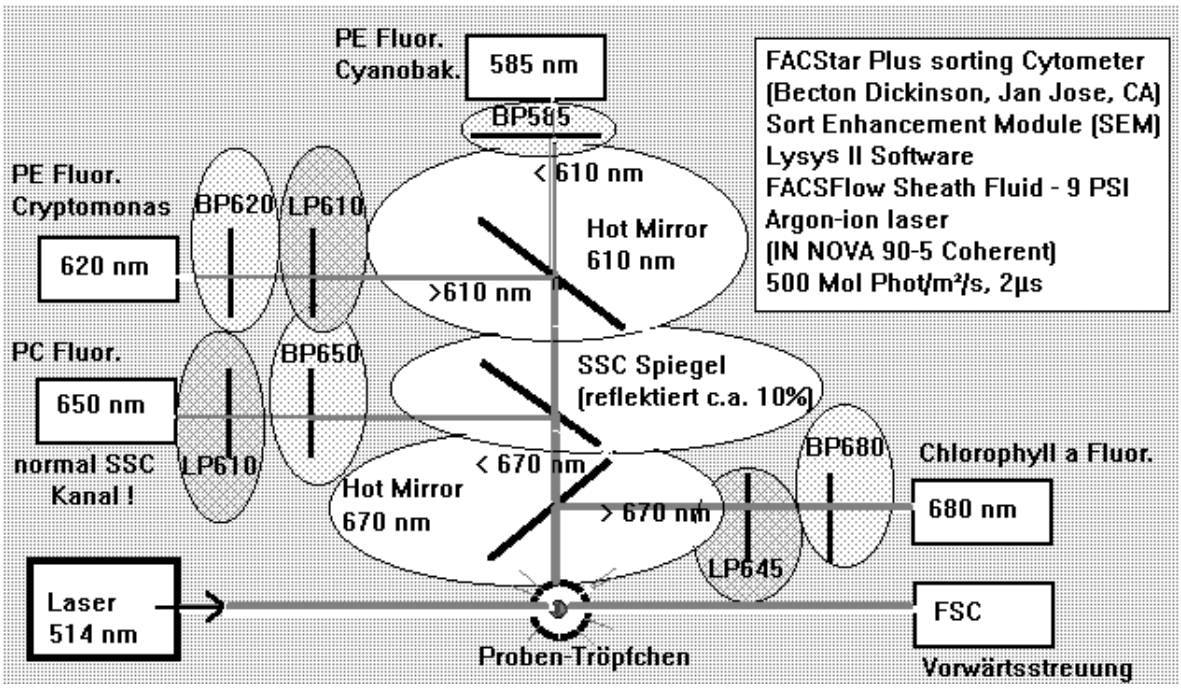


Abbildung 13: schematische Anordung der Filter des verwendeten Durchflußzytometers, FSC: forward scatter (Vorwärtsstreuung), SSC: sideward scatter (Seitwärtsstreuung); BP: bandpass Filter, LP: longpass Filter

2.5.4 Auswertung der Daten aus Durchflußzytometer Messungen

Zur Auswertung mußten die Daten zunächst in das ASCI-Format umgewandelt werden, wofür von Herrn Dr. A. Meister ein Q-Basic Programm (FSCREAD, von ihm selbst geschrieben) freundlicherweise zur Verfügung gestellt wurde. Anschließend konnten die Dateien in Microsoft Excel und SPSS weiter bearbeitet werden (Komputer und Programm-Versionen siehe Kapitel 2.7). Für einige Berechnungen wurden die Original-Meßwerte in Excel in die lineare Form umgerechnet (”lin”=10^(”log”/256). Bei SPSS erwiesen sich vor allem die grafischen Möglichkeiten von xy-Plots (interaktive Grafiken (ab Version 7.0), verschiedenfarbige Darstellung anhand von Gruppenvariablen) sowie die Diskriminanzanalyse als hilfreich.

Die Diskriminanzanalyse kann anhand einer sogenannten Lernstichprobe, einem Datensatz mit einzelnen Fällen, die bestimmten Gruppen zugeordnet sind, Klassifizierungskriterien errechnen. Mit diesen können auch die Fälle eines anderen, unklassifizierten Datensatzes den gleichen Gruppen zugeordnet werden. In dem konkreten Fall heißt das, daß anhand von Durchflußzytometer Daten von Labor-Reinkulturen Klassifizierungskriterien errechnet werden konnten, die auch bei einer Mischprobe bzw. einer Freilandprobe eine Zuordnung einzelner Partikel zu bestimmten Spezies erlaubten.

In Excel wurden Partikel anhand von 10 Kriterien klassifiziert, wobei die Kriterien nach grafischer Darstellung der Meßwerte der Referenzen gewählt und anschließend logisch verknüpft wurden. Die so gewonnene Klassifizierung beruht u.a. auf Fluoreszenzverhältnissen, die aus theoretischen Erwägungen heraus Gruppen von Phytoplankton abgrenzen können (z.B. Cyanobakterien) und deshalb auch bei Mischproben mit Partikeln, die nicht den Referenzen entsprechen, zu sinnvoll interpretierbaren Ergebnissen führt.

2.6 Hintergrund der Berechnungen mit Pigmentdaten

Eukaryotisches Phytoplankton und Cyanobakterien enthalten Chlorophyll a, während andere Pigmente, insbesondere die Markerpigmente, nur in bestimmten Gruppen vorkommen. Eine Mischung von Spezies mit verschiedenen Markerpigmenten und **bekannten** Verhältnissen der Marker zum Chlorophyll a kann anhand der folgenden Gleichung beschrieben werden:

Summe Chlorophyll = Marker 1*Koeff. 1 + Marker 2*Koeff. 2+ (..) +Marker n*Koeff. N

Gleichung 2: Bedeutung der Markerpigment-Koeffizienten

Die Anteile einzelner Algengruppen am Chlorophyll a in dieser Mischprobe ergeben sich aus dem Produkt des jeweiligen Markers mit seinem Koeffizienten geteilt durch die Summe des Chlorophylls:

$$\text{Anteil Gruppe 1} = \frac{\text{Marker 1*Koeff.1}}{\text{Summe Chlorophyll}}$$

(für übrige Gruppen entsprechend)

Gleichung 3: Berechnung der Algengruppenanteile

Sollen die Anteile der einzelnen Phytoplanktongruppen einer Probe unbekannter Zusammensetzung anhand von **angenommenen** Chlorophyll/Marker-Verhältnissen bestimmt werden, so werden die in einer Probe gemessenen Markerkonzentrationen mit den entsprechenden Koeffizienten multipliziert, anschließend wird über alle Gruppen die Summe dieser Produkte gebildet. Der erhaltene Modell Chlorophyll a Wert ist in der Regel **nicht** mit dem tatsächlich gemessenen Chlorophyll a identisch. Anhand von Laborversuchen können mehr oder weniger repräsentative Pigmentstöchiometrien für einzelne Algengruppen ermittelt werden und anhand von Gleichung 3 zur Berechnung von Algengruppenanteilen dienen. Die dabei von Wilhelm et al (1991a+b, vgl. auch Mann, 1991) verwendeten Pigmentstöchiometrien (siehe Tabelle 15) werden in dieser Arbeit – im Vergleich zu angepaßten Verfahren – verwendet und als „**Mainzer Modell**“ bezeichnet.

Prozentuale Anteile beziehen sich sinnvoller Weise zunächst auf die Summe der Modell Chlorophyll a-Werte (damit in der Summe 100% erreicht werden). Zur Interpretation der Daten werden schließlich die so errechneten Algengruppen-Prozente auf die Menge des gemessenen Chlorophyll a bezogen. Zur Kontrolle sollte gleichzeitig der errechnete Summen Modell-Chlorophyll a Wert mit dem in der Probe tatsächlich gemessenen Chlorophyll a verglichen werden. Weichen beide Werte stark voneinander ab, ist das ein sicherer Hinweis auf Unzulänglichkeiten des Modelles. Der Koeffizient aus Modell und gemessenem Chlorophyll a (im folgenden auch als "**Kontrollwert**" (abgekürzt: "KW") bezeichnet, nach Becker, 1994) kann — genau wie die Differenz von beiden — zur Bewertung von Modellen herangezogen werden. Im **einzelnen Fall** können sich Abweichungen bei verschiedenen Koeffizienten auch gegenseitig kompensieren, d.h. selbst eine genaue Übereinstimmung von Modell und gemessenem Chlorophyll a läßt keineswegs die Schlußfolgerung zu, daß das Modell zutrifft, es widerspricht ihm lediglich nicht. Gleichzeitig fehlt jeder Hinweis darauf, welche Koeffizienten in welcher Richtung abweichen könnten. Bei einer **größeren Anzahl** von Proben, bei denen von ähnlichen Pigmentstöchiometrien ausgegangen werden kann und deren Algengruppenzusammensetzung deutlich variiert, kann aus dem Verhältnis (KW) oder der Differenz von Modell und gemessenem Chlorophyll a sehr wohl auf die Modellgüte und Abweichungen bestimmter Koeffizienten geschlossen werden (s.u.: iteratives Verfahren).

Stehen **k** Proben unterschiedlicher Zusammensetzung zur Verfügung, in denen **n** Gruppen des Phytoplanktons mit jeweils spezifischen Markern vorkommen, so kann das folgende Gleichungssystem aufgestellt werden:

Summe Chlorophyll1 = Marker 1.1*Koeff. 1 + Marker 2.1*Koeff. 2+ (...) +Marker n.1*Koeff. n
Summe Chlorophyll2 = Marker 1.2*Koeff. 1 + Marker 2.2*Koeff. 2+ (...) +Marker n.2*Koeff. n
Summe Chlorophyll3 = Marker 1.3*Koeff. 1 + Marker 2.3*Koeff. 2+ (...) +Marker n.3*Koeff. n
Summe Chlorophyll4 = Marker 1.4*Koeff. 1 + Marker 2.4*Koeff. 2+ (...) +Marker n.4*Koeff. n
(....)
Summe Chlorophyll.k = Marker 1.k*Koeff. 1 + Marker 2.k*Koeff. 2+ (...) +Marker n.k*Koeff. n

Gleichung 4: Gleichungssystem zur Berechnung von Koeffizienten

$$\begin{pmatrix} C_1 \\ C_2 \\ C_3 \\ \vdots \\ C_K \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} M_{1.1} & M_{2.1} & M_{3.1} & \dots & M_{n.1} \\ M_{1.2} & M_{2.2} & M_{3.2} & \dots & M_{n.2} \\ M_{1.3} & M_{2.3} & M_{3.3} & \dots & M_{n.3} \\ \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots \\ M_{1.n} & M_{2.n} & M_{3.n} & \dots & M_{n.k} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} K_1 \\ K_2 \\ K_3 \\ \vdots \\ K_n \end{pmatrix}$$

Die Zahl hinter dem Punkt bezeichnet jeweils den Fall (= die Probe). Ein solches Gleichungssystem kann auch als Matrize begriffen werden (links):

mit: n: Zahl der Marker, k: Zahl der Fälle,
C k: Chlorophyll in Fall k, M n.k:Marker n in Fall k, K n: Koeffizienten für Marker n

Gleichung 5: Matrix zur Berechnung von Koeffizienten

Für **n>k** , also eine größere Zahl an Markern als an Fällen bleibt zur Auswertung lediglich die Möglichkeit, angenommene Koeffizienten einzusetzen und die Summen der Modell Chlorophylle mit den gemessenen Chlorophyllen zu vergleichen. Bei gleicher Anzahl von Fällen und Koeffizienten (**n=k**) können letztere auch aus den Konzentrationen des Chlorophylls und der Marker ausgerechnet werden, indem das Gleichungssystem aufgelöst wird (k=n Gleichungen, n Unbekannte (=Koeffizienten). Nicht in jedem Falle muß es jedoch eine eindeutige Lösung existieren. Auf dem Papier ist das Lösen von Gleichungssystemen bei 2 Gleichungen beschwerlich, bei dreien wird es bereits unübersichtlich, mit vieren ist es kaum mehr zu überschauen (mit fünfen habe ich es nicht mehr versucht). Eine Alternative bietet die Matrizen-Rechnung eines Rechenprogrammes (z.B. das zu diesem Zwecke hier verwendete Mathcad 8), die in Gleichung 5 gezeigte Matritze kann dort berechnet werden.
Die Lösungen von solchen Gleichungssystemen sind sehr empfindlich gegen kleine Schwankungen oder zufällige Fehler, wie sie bei Meßdaten zwangsläufig auftreten. Mit Daten aus Reinkultur-Mischungen und konstruierten Daten aus Reinkulturen wurde dies belegt. Aus Platzgründen soll jedoch an dieser Stelle auf eine Darstellung derselben verzichtet werden. Um die Sicherheit der Berechnungen zu erhöhen, ist es in jedem Falle sinnvoll, größere Fallzahlen zu verwenden, also mit überbestimmten Gleichungssystemen zu arbeiten (**n<k**). Im Gegensatz zum eindeutig bestimmten Gleichungssystem (n=k) ergeben sich bei n<k wegen der Fehlerstreuungen meistens keine eindeutigen Lösungen, weshalb andere, statistische oder iterative, Verfahren zur Ermittlung der Koeffizienten unabdingbar sind.

2.6.1 Multivariate lineare Regression (MLR)

Als statistisches Verfahren bietet sich die multivariate lineare Regression an (vgl. auch Soma, 1993), bei der, um bei obigem Beispiel zu bleiben, das Chlorophyll als abhängige Variable, die jeweiligen Marker als unabhängige Variablen (M_1(...)M_n) und die einzelnen Proben als Fälle eingegeben werden (hier mit SPSS 8.0 durchgeführt). Aus theoretischen Überlegungen, aber

auch aus der praktischen Erfahrung, heraus bietet es sich an, keine Konstante in das Modell aufzunehmen[18]. Es können in einem vergleichbaren Modell an Stelle des Chlorophyll a auch andere Pigmente als abhängige Variable verwendet werden (etwa Chlorophyll c, β-Carotin oder Diadinoxanthin), wenn diese in mehreren Gruppen des Phytoplanktons vorkommen und deshalb ihr Vorkommen theoretisch mit Hilfe der Marker erklärt werden kann. Für solche Pigmente, die nur in einer Gruppe vorkommen, reicht eine einfache lineare Regression mit dem Markern, um ihre Stöchiometrien (und Variabilität) abzuschätzen.
Die beschriebenen Verfahren zur Bestimmung von Chlorophyll a/Marker-Verhältnissen aus Datensätzen können auch variiert werden, wobei es auch möglich ist, andere Meßparameter mit einzubeziehen. Bestimmt werden können also:

- Koeffizienten (Chlorophyll a/Markerpigment) für die einzelnen Algengruppen; unabhängige Variable: Chlorophyll a, abhängige Variablen: jeweilige Markerpigmente; so können Algengruppen-Anteile bestimmt werden;
- Koeffizienten verschiedener anderer Pigmente (= jeweils eine abhängige Variable pro Modell) mit Markerpigmenten als unabhängigen Variablen; es lassen sich so Pigmentmuster einzelner Algengruppen errechnen, wenn die Koeffizienten der jeweiligen Modelle kombiniert werden;
- Liegen Daten zu den Biovolumina vor, lassen sich Zusammenhänge zwischen einzelnen Algengruppen und den entsprechenden Markerpigmenten untersuchen; wie im Falle der Arendseeproben demonstriert wird, ist es prinzipiell sogar möglich, Pigmentmuster einzelner Arten, sogar aus der gleichen Algengruppe, zu errechnen, wenn sie zeitweise hohe Anteile am Chlorophyll a ausmachten; dabei wird nacheinander jedes einzelne Pigment als abhängige Variable, die Biovolumina der Arten als unabhängige Variablen eingesetzt;

Als Variante des Verfahrens kann die multivariate lineare Regression mit einem normierten Datensatz betrachtet werden (erhältlich durch Dividieren aller Pigmentkonzentrationen mit dem Chlorophyll a Wert). Dabei werden alle Fälle gleich gewichtet, gleichzeitg aber auch Fehler bei Fällen mit geringen Pigmentkonzentrationen überproportional „vergrößert“ (siehe auch unten: iteratives Modell). Als Voraussetzungen für die statistischen Modelle müssen beachtet werden:

Voraussetzungen	Probleme bei MLR mit Pigmentdaten
der Zusammenhang zwischen abhängiger Variable und den unabhängigen soll linear sein	es ist tatsächlich theoretisch am ehesten mit einem linearen Zusammenhang zu rechnen, wobei variierende Pigmentverhältnisse generell zu Problemen führen können
unabhängige Variablen dürfen nicht korrelieren	das kann bei äußeren Einflüssen, die auf verschiedene Gruppen in ähnlicher Weise wirken, durchaus vorkommen, denkbar z.B. bei Temperaturschichtung, Zooplanktonfraß oder Wetter
unabhängige Variablen müssen tatsächlich unabhängig voneinander sein	Aus statistischer Sicht entspricht dieser Punkt eigentlich dem ersten, aus biologischer Sicht ergibt sich ein zusätzlicher Aspekt: Marker einer Gruppe dürfen nicht auch in anderen Gruppen vorkommen
Fehler sind zufällig und deshalb normalverteilt	Wegen der vielseitigen (kausalen!) Wechselwirkungen sind die Abweichungen keineswegs notgedrungen statistisch verteilt; dies wäre nur dann zu erwarten, wenn so viele zufällige Einflüsse wirken würden, daß ihr systematischer Einfluß zufällig erscheint

[18] Eine Konstante ist nicht sinnvoll interpretierbar und zumindest bei guten Modellen in der Regel nicht signifikant.

die Verhältnisse zwischen der abhängigen und den unabhängigen Variablen müssen im gesamten Datensatz konstant sein	da Datensätze in der Regel mehrschichtig heterogen sind (verschiedene beprobte Tiefen, Probenahmeorte, Jahre, Jahreszeiten, Wetterbedingungen, Artenzusammensetzung etc.) und Laborversuche den Einfluß von Wachstumsphase, Nährstoffen und Licht auf die Pigmentstöchiometrien klar gezeigt haben, ist diese Voraussetzung von vorne herein kaum zu garantieren
die Varianz der Verteilung der abhängigen Variablen sollte für alle Werte der unabhängigen Variablen konstant sein, außerdem sollten alle Beobachtungen unabhängig sein	Auch diese statistischen Voraussetzungen sind nur schwer zu erfüllen

Tabelle 2: statistische Voraussetzungen und Probleme bei einem Pigment-Datensatz

Während bei experimentellen Untersuchungen im Labor von der Konzeption her schon versucht werden kann, den analytischen Erfordernissen Rechnung zu tragen, ist der Umgang mit Freilanddaten wesentlich schwieriger. Hier ist der Einfluß auf die Beschaffenheit der Datenmatrix viel geringer, da zufällige und nicht vorhersagbare Effekte (Wetter, komplexe biologische Wechselwirkungen) eine große Rolle spielen. Die Gefahr von Nonsens- bzw. Scheinkorrelationen (Hartung, 1999) besteht bei Freilandproben in besonderem Maße. Aus diesem Grunde ist es im streng mathematisch bzw. statistischen Sinne eigentlich häufig zunächst nicht möglich, Analysen zu betreiben. Mögliche Strategien, um trotzdem zu Aussagen gelangen zu können, werden im Abschnitt "Vorversuche" theoretisch diskutiert und durch praktische Anwendung erprobt. Hier nur ein kurzer Überblick über die Möglichkeiten:

-Modellrechnungen

- Modellrechnungen können die Frage beantworten, wann welche Änderungen von Pigmentstöchiometrien welche Fehlschlüsse verursachen;
- eine Ablösung von 2 Populationen bei sich ändernden Pigmentstöchiometrien, Folgen mehrerer Populationen (imaginärer Jahresgang) und der Einfluß von Korrelationen theoretisch unabhängiger Pigmente werden betrachtet;

Die Schwankungen der Pigmentstöchiometrien dürften im Freiland vermutlich neben „zufälligen“ auch von systematischen Effekten abhängen. Diese werden gegenüber Laborkulturen jedoch durch eine Vielzahl von Wechselwirkungen (Wetter, Zooplankton, Nährstoffe, Schichtung, große Zahl von Spezies, ...) und durch eine große Dynamik überlagert.
Trotzdem ist davon auszugehen, daß sich auch im Freiland bei zusammenbrechenden Populationen die Pigmentmuster, ähnlich alternden Kulturen im Labor, ändern, und daß es auch dort zu Lichtanpassungen kommt. Durch das Zusammentreffen von sich ändernden Stöchiometrien und wechselnden Populationen kann die Berechnung von Algengruppenanteilen beeinflußt werden. In einem vereinfachten Modell soll zunächst versucht werden, den Effekt sich ablösender Populationen bei gleichzeitig variierenden Pigmentmustern zu demonstrieren. Für die Interpretation der für Freilandproben berechneten Koeffizienten ist ein solches Verständnis der Zusammenhänge höchst hilfreich, da so von der Qualität der Daten auf mögliche Fehler in den Berechnungen geschlossen werden kann (siehe Kapitel 3.1-3.4).

- Fraktionierung

● Fraktionierung ermöglicht neben Aussagen über die Größenverteilung des Phytoplanktons (vgl. Lohmann, 1996, Fiala et al, 1998 und Jiao & Ni, 1997) durch die zusätzlichen Informationen unter günstigen Umständen, Pigmentstöchiometrien der in der Probe vertretenen Arten zu errechnen;

● Laborversuche mit einer Vielzahl von Reinkulturen liefern das Datenmaterial, um mit entsprechenden Modellen zu zeigen, welche Möglichkeiten und Grenzen die Fraktionierung bietet und welche Effekte Schwankungen der Markerpigment/Chlorophyll a Verhältnisse auf die Berechnung von Koeffizienten haben;

● Die Daten von Fraktionen, die durch Filtration der Proben durch Gaze verschiedener Maschenweite bzw. verschiedene Filterarten erzeugt werden, können im Vergleich mit den Modellen für nicht fraktionierte Proben eine Abschätzung möglicher Fehler liefern;

● Anhand von Kulturverläufen von Rein- und Mischkulturen kann die Anwendung der Fraktionierung getestet werden;

● Die Eignung verschiedener Pigmente als Marker kann aufgrund der Datenbasis der Laborproben von Kulturverläufen verglichen und diskutiert werden;

Eine andere Strategie ist die Fraktionierung einer einzigen Freilandprobe in "Unterproben", die sich z.B. durch ihre Partikelgröße unterscheiden. Im Idealfall können so reine Fraktionen einzelner Arten erreicht werden, meistens wird jedoch nur eine gewisse Variation in der Zusammensetzung einzelner Phytoplanktongruppen zu beobachten sein. Größenfraktionierung kann Aufschluß über das Größenspektrum der Algengruppen liefern, die im Zusammenhang mit ökologischen Fragestellungen durchaus von Bedeutung ist. Außerdem bietet sich hierdurch die Chance, Schlüsse auf Pigmentstöchiometrien verschiedener Populationen zu ziehen, wobei auch hier die multivariate lineare Regression oder andere iterative Verfahren angewandt werden können. Finden sich in der zu fraktionierenden Probe Algen einer Gruppe, die verschiedene Größen besitzen und gleichzeitig deutliche Unterschiede in ihrer Pigmentzusammensetzung aufweisen, kann es auch bei der Berechnung von Pigmentstöchiometrien aus Fraktionsdaten zu systematischen Fehlern kommen. Besonders wahrscheinlich ist dieser Fall, wenn sich verschiedene Arten einer Algengruppe in der Probe finden.

Die Fraktionierung bietet durch die zusätzlichen Informationen über eine einzige Probe prinzipiell die Möglichkeit, Variationen von Pigmentstöchiometrien zu dokumentieren. Da automatisch jedoch auch eine wesentlich größere Probenzahl zu bearbeiten ist, kann dieser Aufwand nicht für jede einzelne Probe betrieben werden. Außerdem hängt der Erfolg der Fraktionierung stark von der Größenzusammensetzung des Phytoplanktons ab. Während Trichom-bildende Spezies der Cyanobakterien, aber auch *Microcystis*-Kolonien leicht vom restlichen Plankton abgetrennt werden können, kann es bei kleinen Partikelgrößen häufig zu einem großen Artenspektrum kommen. Um die bisherigen Überlegungen auf eine fundiertere Basis zu stellen und die möglichen Fehlerquellen bei der Berechnung von Chlorophyll a/Markerpigment Koeffizienten einschätzen zu können, wurden 21 Spezies aus Labor-Reinkulturen fraktioniert (siehe Kapitel 3.2). In diesem Experiment ging es weniger darum, reproduzierbare Fraktionen oder repräsentative Pigmentstöchiometrien für einzelne Arten zu erhalten, als vielmehr, die Effekte variierender Pigementstöchiometrien zu studieren. Ein weiteres Ziel war, mögliche Kriterien zu finden, die auch bei Proben unbekannter Zusammensetzung auf mögliche rechnerische Probleme hinweisen. Um die Fraktionierung auch praktisch zu erproben, werden die Ergebnisse der Fraktionierung von Labormischkulturen (Kapitel 3.3) und einigen Freilandproben (Kapitel 3.4) vorgestellt.

Im folgenden wurde versucht, in Modellen die Art und Weise, wie sich systematisch variierende Pigmentstöchiometrien (wie sie bei zusammenbrechenden Populationen auftreten) und Korrelationen von Markerpigmenten auf die rechnerischen Modelle auswirken, zu studieren.
Experimente mit jeweils 2 leicht fraktionierbaren Laboralgenspezies (*Aphanizomenon* und *Microcystis* bzw. *Selenastrum* bzw. *Choricystis*, die als µ-Alge bezeichnet wird) sollten sowohl Aufschluß über die Anwendbarkeit der Fraktionierung als auch über die Variationen der Pigmentzusammensetzung im Kulturverlauf im Vergleich von Reinkulturen und Mischkultur geben.

- Definition und Ausschluß von „Ausreißern“

Ausreißer können einen starken Einfluß auf das Ergebnis der Berechnung von Koeffizienten haben. Werden absolute Daten verwendet, können extrem hohe Konzentrationen einzelner Proben fast das gesamte Ergebnis der Regression bestimmen, da das Anpassungskriterium der quadrierte Abstand der Punkte von der Regressionsgeraden ist. Bei anderen Verfahren, deren Grundlage normierte Daten bilden, können starke relative Abweichungen einen ähnlichen Effekt haben. Es ist sinnvoll Ausreißer auszuschließen, wenn das Ziel der Regression ein passendes Modell für die Mehrzahl der Proben ist. Die Anzahl auszuschließender Fälle hängt sicherlich von der Streuung der Daten und der Form ihrer Verteilung ab. Es ist deshalb nicht leicht objektivierbar, wie hier vorgegangen werden sollte. Als denkbare Möglichkeiten bieten sich: ein fester Prozentsatz der Fälle wird — von beiden Seiten — eliminiert, es wird die Größe standardisierter Residuen genutzt oder es wird nach Maxima bzw. Minima in der 2.Ableitung der Verteilungskurve gesucht. Es totz der Kriteriensuche ist es ein Stück weit subjektiv, welcher Anteil von Ausreißern eliminiert wird. Sobald verschiedene Kriterien und verschieden viele eliminierte Fälle zu sehr ähnlichen Modellen führen, kann diese Frage jedoch hinten angestellt werden. Gerade bei sehr heterogenen Datensätzen, wie sie bei Freiland-Proben auftreten, ist die Ausreißer-Frage wichtig, während sie für die Modellrechnungen als solche weniger interessant ist. Anhand der Bleiloch Talsperren-Daten soll der Einfluß bereinigter bzw. nicht bereinigter Daten gezeigt werden (siehe Abbildung 31 + Tabelle 19).

- Datenaufteilung

Freilandproben werden an verschiedenen Tagen und / oder verschiedenen Probenahmeorten sowie Tiefen genommen, so daß jede einzelne Probe im Prinzip aus verschiedenen Umweltbedingungen stammt. Die Umweltbedingungen beeinflussen wiederum die Pigmentstöchiometrien, wie aus zahlreichen Laborexperimenten bekannt ist (siehe Kapitel 1.5.4 und 4.1.7).
Durch eine Aufteilung der Daten (nach Jahren, Tiefen, Orten, Daten) können die Modelle zur Ermittlung von Chlorophyll a/Markerpigment Koeffizienten überprüft werden: ergeben sich sehr unterschiedliche Modell-Werte, ist dies ein Hinweis auf eine problematisch große Inhomogenität der Daten bzw. auf systematische Unterschiede den unterschiedenen Gruppen. Nicht in jedem Fall wird es möglich sein, tatsächlich auch realistische Pigmentstöchiometrien für die einzelnen Unter-Datensätze zu ermitteln, da mit dem Grad der Aufteilung auch die Fallzahlen stark sinken. Schließlich müßte theoretisch (fast) jede einzelne Probe eine eigene Gruppe bilden, was aber die Berechnung von Koeffizienten unmöglich machte. Verschiedene Effekte (z.B. verschiedene Jahre und Tiefen) können sich zudem überlagern. Liegt nicht für jede Untergruppe ein vergleichbar zusammengesetzter Datensatz vor (z.B. in einem Jahr weniger Proben aus großen Tiefen) kann hierin die Ursache für scheinbare Unterschiede zwischen den Jahren liegen.
Anhand der Modelle für den Bleiloch Talsperren Datensatz soll die Datenaufteilung untersucht werden.

2.6.2 Iteratives Modell

Es wurde ein eigenes, einfaches und anschauliches iteratives Verfahren entwickelt, um ausgehend von Laborreferenzen eine Anpassung der Koeffizienten zu ermöglichen. Es handelt sich dabei um ein graphisches Vorgehen: in einem Diagramm werden die mittels des Modelles errechneten Anteile der einzelnen Algengruppen am Chlorophyll (y-Achse) gegen das Verhältnis des Modelles zu dem gemessenen Chlorophyll a aufgetragen (x-Achse). Dabei ergeben sich also Datenreihen für jede Algengruppe, die einen Punkt pro Fall enthalten. Die x-Werte jedes Falles sind in allen Datenreihen gleich. Regressionsgeraden, die durch die jeweiligen Datenreihen gelegt werden und für die sowohl die Steigung als auch das r^2 angezeigt wird, bieten eine Orientierung, welcher Koeffizient am ehesten in welcher Richtung verändert werden muß (vgl. Abbildung 31). Eine positive Steigung deutet darauf hin, daß der zu dieser Datenreihe gehörige Koeffizient im Verhältnis zu denen der anderen Datenreihen zu hoch ist, eine negative Steigung deutet entsprechend auf relativ zu niedrige Koeffizienten hin. Die im Modell eingesetzten Koeffizienten sind so mit den Daten und der Grafik verknüpft, daß eine Änderung der Werte unmittelbar zum Aktualisieren der Grafik führt. Die Anpassung des Modelles erfolgt, indem immer der Koeffizient mit dem höchsten r^2 in die entsprechende Richtung geändert wird. Dabei wird der Wert so lange variiert, bis die Steigung der entsprechenden Geraden mehr oder weniger 0 ist. Diese Prozedur wird für die verschiedenen Datenreihen so lange immer wieder durchgeführt, bis die r^2 für die quantitativ bedeutsamen Gruppen kleiner 0,01 sind. Da für sehr selten und dann nur in geringen Anteilen vorkommende Gruppen keine Anpassung möglich ist, sollten für sie einfach die Labor-Werte beibehalten werden. Zusätzlich ist es sinnvoll, von vorne herein der Variabilität der Pigmentverhältnisse gewisse Grenzen zu setzen, um klar unphysiologische Werte zu vermeiden. Korrelierende Variablen können auch bei dieser Form der Modellfindung zu Fehlern führen, weshalb es vermieden werden sollte, die Koeffizienten verschiedener Gruppen immer wieder abwechsend in die jeweils gleiche Richtung zu ändern. In einem solchen Fall sollte eher auf das Verhältnis der entsprechenden Koeffizienten bei Laborreferenzen zurückgegriffen werden.

Sind die Koeffizienten relativ zueinander in sinnvoller Weise angepaßt, kann das Niveau des Verhältnisses zwischen Modell und abhänger Variable (Chlorophyll a) trotzdem variieren. Um auch das anzupassen, wird der durchschnittliche Wert dieses Verhältnisses bestimmt. Anschließend werden alle Koeffizienten durch diesen Durchschnitt dividiert.

Bei dem hier beschriebenen iterativen Modell werden die Fälle – unabhängig von dem quantitativen Chlorophyll Gehalt der Probe – gleich gewichtet. Dieses Vorgehen ist vor allem dann sinnvoll, wenn alle quantitativ bedeutenden Markerpigmente starke Korrelationen mit dem Chlorophyll a aufweisen und die Spanne der Chlorophyll a Konzentrationen sehr groß ist.

Bei der Interpretation von HPLC Pigmentdaten werden die errechneten Algengruppenanteile auf die gemessenen Chlorophyll a Werte bezogen und nicht auf die Modell Chlorophyll a-Werte. Eine Normierung bei der Modellfindung wirkt sich demzufolge nicht auf die Größe aus, auf die die ermittelten Algengruppen-Anteile übertragen werden. Oder anders ausgedrückt: da sowieso nur die prozentualen Anteile weiter verwendet werden, kann es durchaus sinnvoll sein, alle Proben durch Normierung gleich zu gewichten (zu Problemen der Normierung siehe Kapitel 4.1.2).

Bei nicht normierten Daten kann eine absolut gesehen große Abweichung zwischen gemessenem Chlorophyll a und dem Modell–Wert (die prozentual gesehen jedoch nicht viel ausmacht) die Modellfindung für Proben mit kleinen Chlorophyll a-Gehalten erheblich beeinflussen.

Der Vorteil des hier vorgestellten iterativen Verfahrens liegt in erster Linie in seiner unmittelbaren Nachvollziehbarkeit und Einfachheit, was allerdings auf Kosten der Präzision und Reproduzierbarkeit geht. Andere Verfahren sind sicherlich präziser, aber sie erfordern mehr Voraussetzungen (entsprechende Programme, etc.) und sind für Menschen, die sie nicht selbst geschrieben haben, nicht so leicht zu durchblicken. In dieser Arbeit wurde das iterative Verfahren nur parallel

zu anderen Vorgehensweisen angewendet. Ausreißer können auch hier das Ergebnis beeinflussen, weshalb die Daten vorher hieraufhin bereinigt werden sollten.

2.6.3 Chemtax

In der Literatur finden sich verschiedene iterative Ansätze, um die Modell-Pigmentstöchiometrien anzupassen (z.B. Everitt, 1990, Letelier et al, 1993). Chemtax, ein in Mathlab laufendes, relativ komplexes Programm, ist eine jüngere Entwicklung von Mackey, Mackey, Higgins und Wright (1996) (vgl. auch Wright et al, 1996, Pinchney et al, 1998). Es liefert ein (iteratives) Verfahren zur Auswertung von HPLC Pigmentdaten bietet und ist über die Autoren erhältlich [19]. Es soll hier – exemplarisch – kurz beschrieben werden. Ausgehend von einer Datenmatrix mit Pigmentstöchiometrien einzelner Algengruppen wird mit Faktoranalyse und einem speziellen Algorithmus (steepest decent algorithm) eine optimale Anpassung der Modell Pigmentstöchiometrien gefunden. Chemtax erlaubt es, die Modellanpassung der eingesetzten Werte auf ein bestimmtes Intervall zu beschränken (max. Faktor 5 bzw. 1/5). So kann erreicht werden, daß sich keine unsinnigen Werte ergeben können, gleichzeitig wird durch die wählbaren Intervallgrenzen und die Vorgaben der Ausgangsmatrix der „subjektive“ Einfluß auf die Ergebnisse deutlich, auch wenn das Anpassungsverfahren an sich sehr reproduzierbar ist. Die Daten müssen zunächst auf die gesamt-Pigmentmenge normalisiert werden, weshalb es sich hier – wie beim oben beschriebenen iterativen Modell – nicht um ein Anpassungsverfahren für absolute Werte handelt.

Chemtax setzt (notgedrungen) ebenfalls voraus, daß die Pigmentverhältnisse im Datensatz nicht variieren, weshalb sie von der gleichen Phytoplanktongemeinschaft stammen und auch den gleichen physiologischen Zustand aufweisen sollen. Deshalb empfehlen die Autoren, Datensätze entsprechend aufzuteilen, etwa nach Tiefen. Da für jede Algengruppe – optimal – 2-3 charakteristische Pigmente eingesetzt werden, muß auch vorausgesetzt werden, daß all diese Pigmente in konstanten Verhältnissen vorkommen. Pigmente, die am Xanthophyllcyclus beteiligt sind oder die in verschiedenen Spezies einer Gruppe in sehr unterschiedlichen Anteilen vorkommen, können die Berechnungen deshalb negativ beeinflussen. Ebenso sind Pigmente, die in fast allen Gruppen vorkommen, wenig hilfreich.

Durch Modellrechnungen wurde Chemtax auf seine Robustheit gegenüber zufälligen Fehlern überprüft. Das Programm scheint bei synthetischen (d.h. konstruierten) Datensätzen mit normalverteilten, nicht systematischen Abweichungen bis 25% gute Werte zu liefern, bei 50% jedoch kommt es zu Problemen.

Angeblich kann Chemtax mit der Korrelation verschiedener Gruppen umgehen, es wurden von Mackey et al (1996) jedoch keine Modellrechnungen präsentiert, die dies belegen könnten.

Der Vorteil von Chemtax ist, daß in diesem Programm auch Gruppen unterschieden werden können, die keine eigenen Marker besitzen, dafür aber eine charakteristische Zusammensetzung von Pigmenten. So könnten z.B. konstante Zeaxanthinvorkommen bei Grünalgen von vorne herein kompensiert werden (Diskussion dieses Vorgehens siehe auch Kapitel 3.2.1).

Wie Wright et al (1996) zeigen, kann Chemtax die Entscheidung, ob eine Gruppe vorkommt oder nicht (z.B. Cyanobakterien, Zeaxanthin) auch nicht abschließend beantworten, hier wird mit der Vorgabe in der Ausgangs-Datenmatrix darüber entschieden. Probleme bei der Berechnung, wie sie bei Verwendung der mulitvariaten linearen Regression auftreten, können durch Chemtax in Grenzen gewiesen, aber nicht gelöst werden. Systematische Abweichungen der Pigment Stöchiometrien, wie sie vermutlich in der Natur nicht selten vorkommen, können außerdem die gleichen Probleme verursachen, wie bei anderen Rechenverfahren auch. Die komplexen Iteratio-

[19] D.J. Mackey, University Chemical Laboratory, Lensfield Rd, Cambridge CB2 1EW, United Kingdom, Mail: denis.mackey@ml.csiro.au

nen von Chemtax können stundenlange Rechenzeiten in Anspruch nehmen. Aufgrund diserer prinzipiellen Überlegungen und der Erfahrungen von Volkmar (1999) wurde auf eine Anwendung von Chemtax verzichtet. Da es jedoch einen wichtigen Beitrag zur Auswertung von Pigmentdaten liefert, muß es an dieser Stelle erwähnt werden.

2.7 Verwendete Komputer und Programme

Es standen im Laufe der Zeit die verschiedensten Komputer zur Datenauswertung und Texterstellung zur Verfügung, von einem 3-86er PC mit Windows 3.1.1 (Word 6.0, Excel 5.0, SPSS 6.1), über einem Pentium 2 (60MHz), AMD2 K6 (450MHz, 128MB RAM) bis hin zu einem Pentium 3 mit 600 MHz (64MB RAM) und Windows 98 (Word 2000), in dem der vorliegende Text erstellt wurde. Vom Zentrum für Datenverarbeitung und im Netzwerk der Allgemeinen Botanik wurden jeweils die aktuellesten Software Versionen (bis Windows 2000, bis Office 2000, bis SPSS 8.0) genutzt. Die älteren Rechner mit den Excel Versionen bis 6.0 waren nicht geeinet, Durchflußzytometer-Daten auszuwerten. Sie waren sowohl zu langsam, verfügten nicht über genug Arbeitsspeicher und die Software begrenzte die Datenmengen (Excel 6.0 Tabellenblatt ist auf 26000 Zeilen begrenzt). Die SPSS Versionen ab 7.0 boten schließlich mit den interaktiven Grafiken neue Darstellungsmöglichkeiten. Unter den Office Programmen wurden neben Word (Texterstellung) und Excel (Datenauswertung, Grafiken) vor allem Power Point (Zusammenstellen von Grafiken), Paint (Bearbeiten von Grafiken) und Access (Literaturverwaltung und Zusammenführen von Datensätzen) genutzt, Mathcad 6.0 und Corel Draw 8 wurden nur für einige spezielle Zwecke verwendet. Die Microsoft Programme erwiesen sich häufig als problematisch, insbesondere was das Einbinden bzw. Verknüpfen von Grafiken mit Text betrifft, aber auch beim Erstellen und Formatieren von Grafiken in Excel.[20]

[20] Manche Programmfehler persistieren durch alle Programm-Versionen. Leider reichte die Zeit nicht, um ernsthaft Software-Alternativen zu testen und umzusteigen. Es muß dringend davon abgeraten werden, einen 400 Seiten langen Text mit vielen Grafiken, Querverweisen und Verknüpfungen in Word zu erstellen, insbesondere wenn er am Ende lesbar und vollständig ausgedruckt werden soll.

3. Vorversuche

3.1 Modellberechnungen: systematische Variationen der Pigmentstöchiometrien

Anhand von konstruierten Modell-Datensätzen, die mit multivariater linearer Regression ausgewertet wurden, soll die Auswirkung von systematischen Variationen der Pigmentverhältnisse simuliert werden. Dabei soll zunächst von zwei sich ablösenden Populationen ausgegangen werden, wobei die Pigmentstöchiometrien auf verschiedene Art und Weise variiert werden. Die Grafiken zeigen jeweils die eingesetzten Werte und die nach multivariater Regression errechneten Anteile sowie das Verhältnis von Modell zu eingesetztem Chlorophyll (abgekürzt: KW für Kontrollwert, nach Becker, 1994).

Sinkt das Verhältnis Chlorophyll a/Markerpigment bei beiden Algen gleichermaßen und kontinuierlich im Laufe der Zeit, während sich die Populationen ablösen, so wird die Alge mit dem hohen Anteil zu Beginn im Modell insgesamt höher bewertet (Abbildung 14, Modellrechnung 1). Im umgekehrten Fall, wenn das Chlorophyll a/Markerpigment-Verhältnis beider gleichsinnig steigt, wird für die Alge mit wachsendem Chlorophyll a Anteil ein höherer Prozentsatz errechnet (Modellrechnung 2). Sinkt das Chlorophyll a/Markerpigment Verhältnis von Alge 1, während ihr Anteil zurückgeht und steigt das von Alge 2, während sie zunimmt, ergibt sich insgesamt jeweils lediglich eine Unterbewertung der maximalen Anteile (Modellrechnung 3). Bei genau umgekehrten Pigmentvariationen werden die maximalen Anteile jeweils stärker bewertet Modellrechnung 4). Insgesamt sind die Abweichungen der Modelle vom eingesetzten Chlorophyll a um so geringer, je schwächer die Pigmentvariationen ausfallen. Es spielt außerdem eine große Rolle, wie stark die Anteile der beiden Modellalgen im Datensatz variieren (bzw. korrelieren). Bei den bisher aufgeführten Beispielen wurden „ideale“ Daten, mit Anteilen von 0-100% verwendet. Im folgenden soll ein weniger idealer Datensatz mit Anteilen zwischen 33-66% eingesetzt werden (Abbildung 15, Modellrechnung 6+7). Obwohl bei Modellrechnung 6 (Anteile 33-66%) gleich hohe Schwankungen der Pigmentstöchiometrien wie bei Modellrechnung 5 (Anteile 0-100%) eingesetzt werden, weicht das Modell hier sehr deutlich ab: eine der beiden Algen bleibt im Modell komplett unberücksichtigt, weil die Abnahme des Chlorophyll a/Markerpigment Verhältnisses der einen Alge genau von wachsenden Anteilen der anderen aufgewogen wird. Wird die Abnahme der Pigmentstöchiometrien halbiert, ist der Fehler des Modelles immer noch deutlich, geht jedoch stark zurück (Modellrechnung 7). In allen drei Fällen liegt der Kontrollwert jedoch die ganze Zeit bei 1, das heißt die Modellwerte und die eingesetzten Werte stimmen genau überein, auch wenn die Anteile der beiden Algen zum Teil grob falsch bestimmt wurden.

Es ist zu erwarten, daß bei wesentlich geringeren Chlorophyll a-Anteilen einer Alge der Effekt, den Schwankungen der Pigmentstöchiometrien der Alge mit den größeren Anteilen hervorrufen können, noch stärker ausgeprägt ist. In den Modellrechnungen 1-7 wurden jeweils gleiche Anteile beider Algen eingesetzt. Ändern sich die Pigmentverhältnisse bei gleichzeitig hoch bleibenden Anteilen einer Alge, ist ebenfalls mit stärkeren Auswirkungen zu rechnen. In diesen Fällen werden vor allem die Koeffizienten „seltenerer“ Algen stärker betroffen sein.

Insgesamt zeichnet es sich also ab, daß es nicht nur auf die Größe der Schwankungen in den Pigmentstöchiometrien ankommt, sondern auch auf die Unterschiedlichkeit der Anteile von Gruppen im Datensatz. Bei ähnlicher Zusammensetzung können auch schon geringe Schwankungen zu relativ großen Fehlern führen.

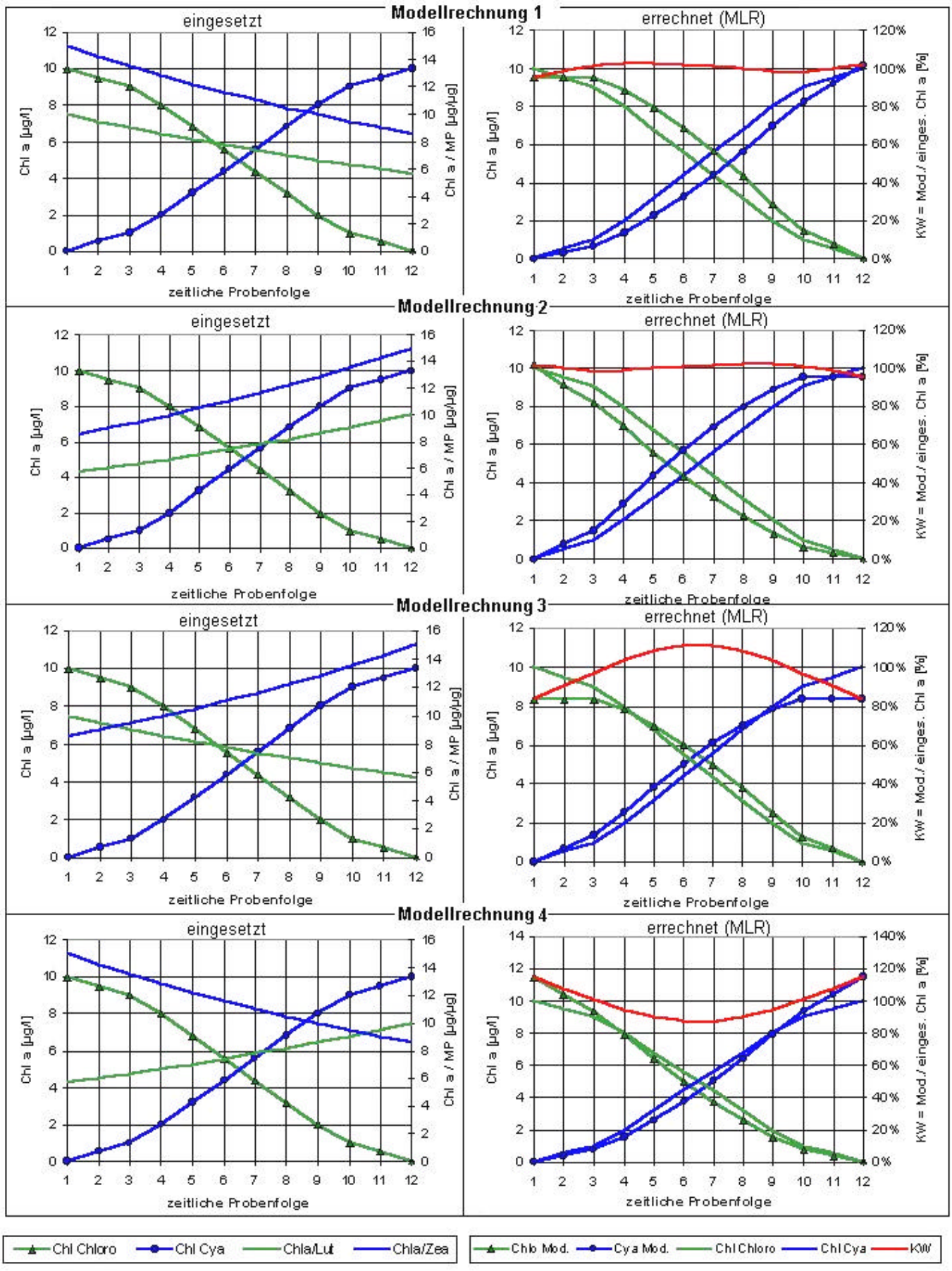


Abbildung 14: Modelldaten und Ergebnisse multivariater linearer Regression: eingesetzte systematische Abweichungen in linker Spalte, Ergebnis der Regression (Modell) im Vergleich rechts; ChlCya /-Chlo: eingesetzte Menge Chl a für Cyanobakterien bzw. Chlorophyceen,

Chl/Zea bzw. Chl/Lut: eingesetzte Pigmentstöchiometrien (variieren in Zeitverlauf), ChloM / CyaM: Modell Chl a Werte nach multivariater linearer Regression; KW: Verhältnis Modell/gemessenes Chl a

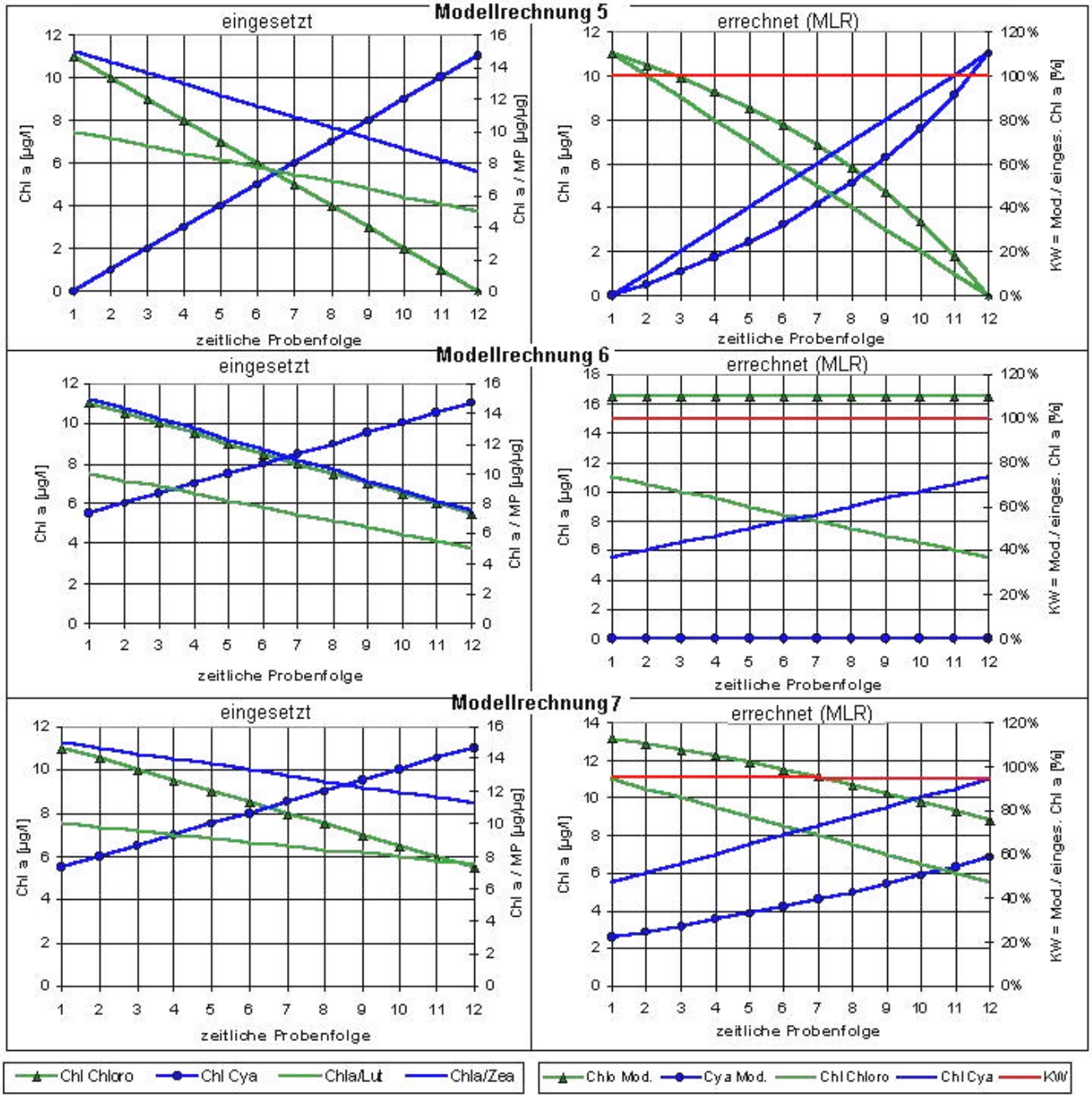


Abbildung 15: Modelldaten und die Ergebnisse mit mulitvariater linearer Regression, links: eingesetzte Daten, rechts: Vergleich eingesetzte und Modell-Werte; ChlCya /-Chlo: eingesetzte Menge Chl a für Cyanobakterien bzw. Chlorophyceen, Chl/Zea bzw. Chl/Lut: eingesetzte Pigmentstöchiometrien (variieren in Zeitverlauf), ChloM / CyaM: Modell Chl a Werte nach multivariater linearer Regression; KW: Verhältnis Modell/gemessenes Chl a

3.1.1 Korrelationen von Markerpigmenten

Der Effekt der Korrelation von Markerpigmenten ist unabhängig von Schwankungen der Pigmentstöchiometrien schwierig zu modellieren. Werden Daten eingesetzt, bei denen auf diese Schwankungen verzichtet wird, so wird so lange ein eindeutiges („richtiges“) Ergebnis erhalten, wie die Korrelation zwischen 2 Marken nicht gleich 1 ist. Es soll deshalb im Folgenden von 2 distinkten Algenpopulationen mit sinkendem Verhältnis von Chlorophyll a zu Markerpigment ausgegangen werden, während die jeweilige Population zusammenbricht. Ausgehend von distinkten Populationen werden sie sich in den verschiedenen Modellen immer weiter überschneiden lassen (Abbildung 16 A: distinkte Populationen, B: nur an jeweils 7 von 35 Tagen überschneiden sich die Populationen nicht). Neben den Koeffizienten der multivariaten linearen Regression werden in Tabelle 3 für jedes Modell in die Korrelationen der Pigmente und die partielle Korrelation der Markerpigmente (ohne Chlorophyll-Einfluß) sowie statistische Parameter r^2 und F angegeben. Es wird deutlich, daß sich der Fehler-verursachende Einfluß variierender Pigmentstöchiometrien mit zunehmender Überschneidung der Populationen verstärkt. Die statistischen Parameter der Regression sind wenig hilfreich, systematische Fehler aufzuspüren, die Korrelationen hingegen bieten gute Hinweise. Eine zunehmende Korrelation zweier Marker weist darauf hin, daß bei den Koeffizienten Anteile des Chlorophyll a Beitrages der einen Alge auf den Koeffizienten der anderen Alge „übertragen“ werden. Die Richtung der Übertragung hängt von systematischen Schwankungen der Pigmentstöchiometrien ab (siehe vorangegangener Abschnitt).

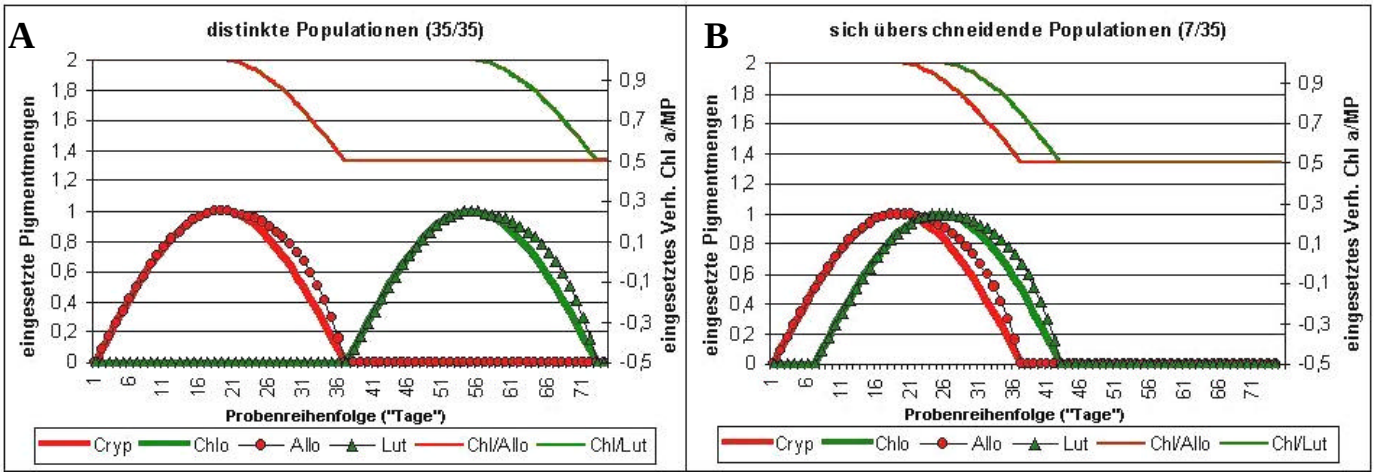


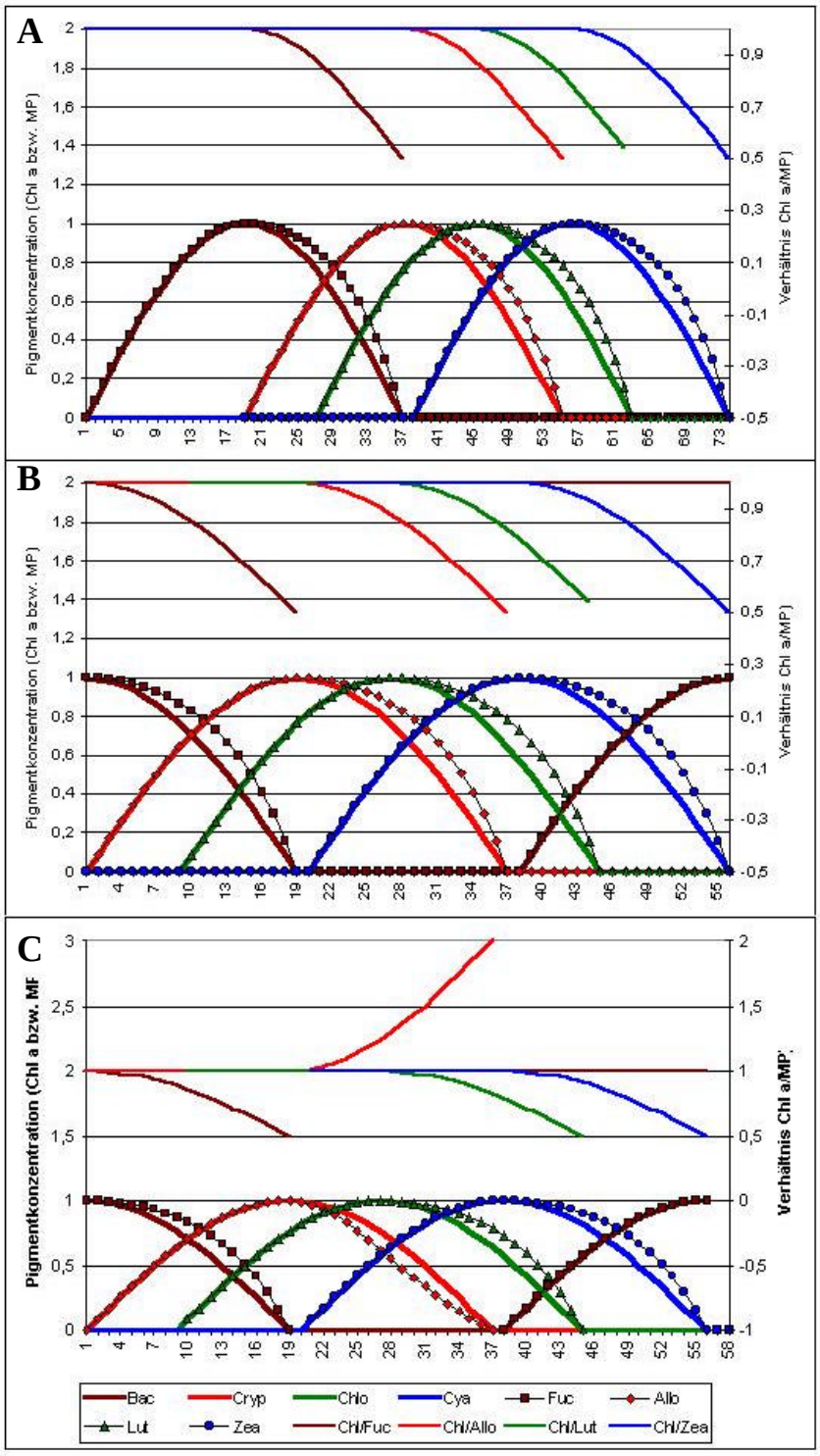
Abbildung 16 : Modellierung des Einflusses der Korrelation A: distinkte Populationen, B: nur an jeweils 7 von 35 Tagen überschneiden sich die Populationen nicht, x-Achse: Probenreihenfolge

	Zeit ohne Überschneidung / Zeit des gesamten Populationsverlaufes					
	distinkt					gleichzeitig
	35/35	18/35	7/35	3/35	1/35	0/35
Korrelation A./L	-0,69	-0,2	0,741	0,944	0,993	1
Korrelation A./Chl.	0,386	0,74	0,958	0,994	0,996	0,993
Korrelation L./Chl.	0,386	0,653	0,899	0,965	0,986	0,993
part.Korr. A./L.	-0,9866	-0,988	-0,957	-0,5379	0,7389	1
r^2	0,991	0,997	0,958	0,997	0,996	0,991
F	4117,5	13597,5	19683,4	10850,997	8652,8	8349,283
Chl. a / Allox.	0,947	0,995	1,154	1,441	2,347	raus
Chl. a / Lutein	0,947	0,881	0,741	0,454	-0,452	1,895

Tabelle 3 : Modellierung des Einflusses der Korrelation auf die Ergebnisse multivariater Regression (vgl. Abbildung oben) ; während des Zusammenbruchs der Population variieren die Pigmentstöchiometrien; x/35: von 35 Tagen überschneiden sich die Populationen an x Tagen

3.1.2 Modellierungen des Effektes von Schwankungen der Stöchiometrien auf einen imaginären Jahresverlauf

Es stellt sich die Frage, wie sich die in den vorigen Abschnitten beschriebenen Effekte im Jahresverlauf auswirken, wo (typische) Abfolgen einer Vielzahl von Populationen zu erwarten sind, die systematische Fehler verursachen könnten. Zunächst soll ein Modell einer Abfolge von vier Populationen betrachtet werden, wobei die Verhältnisse Chlorophyll/Markerpigment jeweils gleichsinnig für alle Gruppen parallel zum Zusammenbruch der Population abnehmen.



A

"offen": einfache Abfolge von Popul.

Chl a/	MW	Koeff.
Fuc	0,946	0,987
Allo	0,946	0,864
Lut	0,946	1,1
Zea	0,946	**0,782**
r^2	0,999	
F	20629	

Pearson	Fuc	Allo	Lut	Zea
Allo	-0,11			
Lut	0,55	0,677		
Zea	-0,69	-0,16	0,457	
Chla	-0,15	0,803	0,868	0,265

B

"geschlossen": erste Population überschneidet sich auch mit letzter

Chl a/	MW	Koeff.
Fuc	0,946	0,964
Allo	0,946	0,907
Lut	0,946	1,044
Zea	0,946	0,819
r^2	0,999	
F	17118	

Pearson	Fuc	Allo	Lut	Zea
Allo	-0,45			
Lut	-0,96	0,581		
Zea	-0,45	-0,5	0,296	
Chla	-0,87	0,696	0,921	0,245

C

"geschlossene" Abfolge, ein Koeffizient schwankt genau entgegengesetzt

Chl a/	MW	Koeff.
Fuc	0,946	0,996
Allo	1,176	**0,779**
Lut	0,946	**1,304**
Zea	0,946	**0,767**
r^2	0,998	
F	6455	

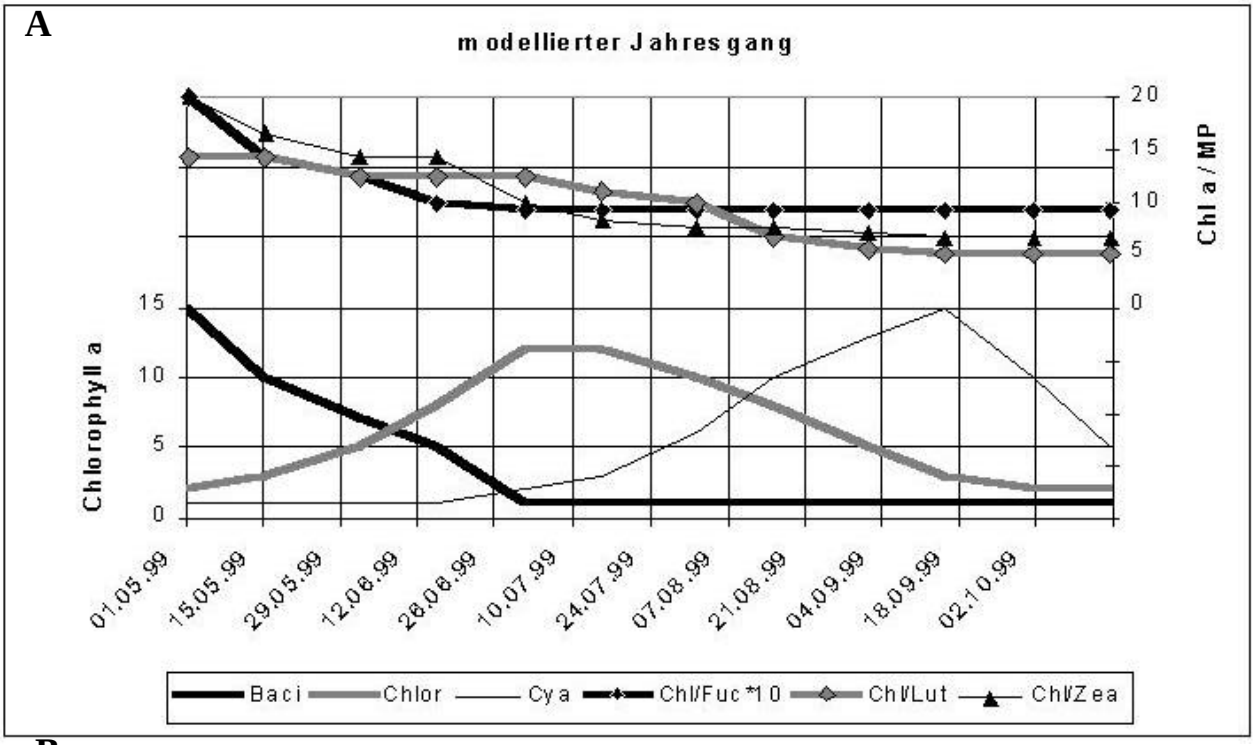
Pearson	Fuc	Allo	Lut	Zea
Allo	-0,3			
Lut	-0,96	0,414		
Zea	-0,45	-0,64	0,296	
Chla	-0,87	0,512	0,921	0,245

Tabelle 4: Kennwerte der Regressionen für in nebenstehenden Grafiken abgebildete Modelle (siehe Text)

Abbildung 17: Modellrechn. mit der Abfolge von verschiedenen Spezies; A: einfache Abfolge mit versch. Abstand; B: geschloss. Abfolge C: geschl. Abfolge, eine Spezies mit umgek. Alterstrend

Wie die Abbildung 17+ Tabelle 4 zeigen, können Effekte wie bei der Abfolge zweier Populationen beobachtet werden: nimmt eine Population zu, während sich bei einer anderen das Verhältnis Chl/MP erniedrigt, werden für die erstere zu niedrige Koeffizienten errechnet. Dieser Einfluß ist um so größer, desto stärker die Pigmente miteinander korreliert sind (oder hier: je näher die Modellpopulationen aneinander rücken). Bei der Abfolge von Population können jedoch zusätzliche Wechselwirkungen auftreten, die das einfache 2 Populationen-Schema übersteigen. Insbesondere scheint die Korrelation zwischen Markerpigment und Chlorophyll a eine Rolle zu spielen, wie die Kreuztabellen mit den Pearson-Korrelationen nahelegen.
Eine Abfolge von Populationen, die „geschlossen" angelegt ist, d.h. die erste Population überschneidet sich wieder mit der letzten (entspräche dem Vorkommen von Bacillariophyceen im Frühjahr und Herbst), führt zu besseren Ergebnissen, als wenn die Überschneidung der ersten und letzten Population wegfällt.
Besonders große Abweichungen treten dann auf, wenn eine Population sich genau umgekehrt verhält als die restlichen (Abbildung 17C): bei Abnahme der Population steigt das Chlorophyll/Markerpigment Verhältnis in diesem Modell bei Cryptomonaden an, während es bei anderen Gruppen sinkt. Dieser Effekt führt dazu, daß den Cryptomonaden in diesem Falle zu niedrige, der folgenden Alge jedoch zu hohe Koeffizienten zugeordnet werden.

A



B

Chl/LP	eingesetzt			errechnet		
[µg/µg]	min	max	gewVerh	SPSS	iterat.	proz. gew Verh
Fuc	0,91	2,00	1,45	1,76	1,8	1,41
Lut	5,00	14,29	9,08	10,75	11,6	10,26
Zea	6,67	20,00	7,38	**4,30**	**4,3**	**7,72**
r^2				0,991		

Abbildung 18 : A: modellierter Jahresgang mit im Frühjahr dominierenden Bacillariophyceen, die im Sommer von Chlorophyceen und gegen Herbst hin schließlich von Cyanobakterien abgelöst werde; B: Regressions-Kennwerte: Chl/MP: Chlorophyll a pro Markerpigment, (proz.)gew.Verh: (prozentual) gewichtetes Verhältnis der eingesetzten Pigmentstöchiometrien; SPSS: multivariate Regression; iterat.: iteratives Modell; proz gew.: iteratives Modell mit normierten Daten

Abschließend wird ein schematischer Jahresgang angenommen, bei dem zunächst Bacillariophyceen im Frühjahr dominieren, diese im Sommer von Grünalgen abgelöst werden, während im Herbst langsam Cyanobakterien ihre Stelle einnehmen. Durch die Annahme, daß sich die Pigmentstöchiometrien im Jahresverlauf zuungunsten des Chlorophyll a verschieben und durch die gegebene Abfolge ergibt sich sowohl bei dem SPSS Modell mit MRL als auch bei dem verwendeten iterativen Verfahren ein zu niedriger Zeaxanthin-Koeffizient. Dieses konstruierte Beispiel soll lediglich zeigen, daß es prinzipiell durchaus möglich ist, daß systematische Fehler weder durch die Regressionsanalyse noch durch iterative Verfahren erkannt werden können. Mit normierten Daten wurde in diesem Fall kein wesentlich besseres Ergebnis erreicht. Falls sich jedoch größere Unterschiede zwischen Modellen mit absoluten und mit normierten Daten ergeben, könnte dies jedoch ein Hinweis auf Probleme sein.
Es sollte festgehalten werden: die **Logik der Daten** kann aufgrund einer Korrelation der gesamt-Abweichungen mit dem Auftreten einer bestimmten Algengruppe so beeinflußt werden, daß sich ein gutes Modell ergibt, das aber mindestens für eine Gruppe falsche Koeffizienten liefert. Laborversuche sprechen dafür, daß sich die Pigmentstöchiometrien jeweils beim Zusammenbrechen der Populationen zuungungsten des Chlorophyll a verschieben. Gleichzeitig werden Cyanobakterien häufig erst am Ende der Vegetationsperiode in größeren Anteilen beobachtet werden. Falls diese Aussagen zutreffen, geben die Modellrechnungen Grund zu der Befürchtung, daß das **Vorkommen von Cyanobakterien am ehesten unterschätzt** wird, ein Interpretationsfehler, der besonders schwer wiegen würde.

3.2 Ergebnisse der Fraktionierung von Phytoplankton-Reinkulturen

Ziel der Fraktionierung mit Phytoplankton-Reinkulturen ist es, eine Datengrundlage für Modellberechnungen zu schaffen. Diese Modelle sollen die Möglichkeiten und Fehler bei der Ermittlung von Algengruppenanteilen aus Fraktionen einzelner Proben abschätzen helfen. Mit dem vorliegenden Datensatz sollen keineswegs allgemein repräsentative Daten für die verwendeten Spezies – sowohl in Bezug auf die Pigmentstöchiometrien als auch auf die Fraktionierbarkeit – gewonnen werden (ein solches Ziel wäre ohnehin nicht realisierbar). Vielmehr soll exemplarisch gezeigt werden, welche Möglichkeiten und Grenzen eine Fraktionierung von Proben bietet, um bei der Interpretation von Freilanddaten einen entsprechenden theoretischen Hintergrund zu haben. Zunächst werden deshalb Reinkulturen fraktioniert, deren Daten werden anschließend zu rechnerischen Mischungen (die Pigmentkonzentrationen der jeweiligen Fraktionen werden addiert) verarbeitet, mit denen multivariate lineare Regressionen durchgeführt werden.
Die Partikelgröße der Laborkulturen liegt – zumindest bei der untersuchten Stichprobe – im Vergleich zu dem möglichen Freiland-Größenspektrum eher im unteren Bereich. Wie Tabelle 5A zeigt, findet sich die größte Fraktion bei 13 der 21 untersuchten Arten im Filtrat der 5µm Gaze. Die fädigen Cyanobakterien werden schon bei großen Maschenweiten (100-20µm) abgefangen, von den Vertreterinnen der übrigen Algengruppen weisen lediglich *Pediastrum* und *Cyclotella* schwerpunktmäßig Partikel größer 20µm auf.
Die Verhältnisse der verschiedenen Pigmente zum Chlorophyll a unterscheiden sich innerhalb einer Algengruppe mitunter erheblich (Tabelle 5B). Da von verschiedenen Pigmentstöchiometrien bei einzelnen Arten eine wesentliche Fehlerquelle bei den Berechnungen von Algengruppenanteilen ausgehen kann, ist es wichtig dies hervorzuheben. Im Kapitel 4.1.7 und 4.1.5 wird auf die in der Literatur beschriebene Variabilität der Pigmentstöchiometrien eingegangen, Ursachen und Auswirkungen auf die Berechnungen von Algengruppenanteilen werden dort diskutiert.
Da u.a. das Alter einer Kultur eine mögliche Ursache für abweichende Pigmentstöchiometrien sein kann, wird es in Tabelle 42A (Anhang) für alle verwendeteten Spezies angegeben.

Wie ein Blick auf die in Tabelle 5C dargestellten Regressionen verschiedener Pigmente im Verhältnis zum Chlorophyll a zeigt, ist die Pigmentzusammensetzung unterschiedlicher Fraktionen ein und derselben Spezies sehr ähnlich. Dies ist ebenfalls wichtig festzustellen, da hierin ein potentieller Fehler bei der Fraktionierung liegen kann.

A

%Chl an Fraktion		Cyanophyceen				Chlorophyceen			Cryptoph.	Fuc-haltige		Dino	andere
		Anab.	*Oscil.*	*Apha.*	br.*Osc.*	*Pedi.*				*Cyclo.*			
große Partikel (>20µm)	100µFl	98%	21%	69%	0%	0%				0%			
	50µFl	0%	23%	16%	0%	6%				0%			
	20µFl	0%	21%	9%	16%	92%				87%			
	5µFl	0%	10%	0%	1%	1%				10%			
	5µFA	2%	25%	6%	82%	1%				4%			
						Scen.	br.Gr.						*Pleu.*
mittlere Partikel (5-20µm)	100µFl					0%	0%						0%
	50µFl					0%	0%						0%
	20µFl					0%	0%						19%
	5µFl					97%	56%						79%
	5µFA					3%	44%						2%
		Syn.coc.	*Microc.*	*Pseudan.*	*Syn.cy.*	µ-Alge	*Sele.*	*Chlam.*	*Cryp.*	*Phaeo.*	*Prym.*	*Amphi.*	*Mant.*
kleine Partikel (<5µm)	100µFl	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%
	50µFl	0%	0%	1%	0%	0%	0%	0%	2%	0%	0%	0%	0%
	20µFl	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	4%	0%	0%	1%	1%
	5µFl	0%	0%	3%	14%	0%	9%	14%	3%	0%	1%	15%	0%
	5µFA	100%	100%	96%	86%	100%	91%	86%	90%	100%	98%	84%	99%

B

	Amph.	**Cryp.**	**Prym.**	**Phae.**	**Cycl.**	**Ps.an.**	**Sy.co.**	**Micr.**	**br.Os.**	**Sy.cy.**	**Apha.**	**Anab.**	**Osci.**	**µ-Alg.**	**Sele.**	**Chlam.**	**Mant.**	**Pleu.**	**br.Gr.**	**Scen.**	**Pedi.**
Amph.	1	0,994	0,987	0,985	0,379	0,981	0,992	0,985	0,979	0,998	0,481	0,327	0,760	0,991	0,994	0,981	0,993	0,615	0,754	0,455	0,425
Cryp.	0,994	1	0,994	0,993	0,404	0,988	0,999	0,993	0,992	0,992	0,496	0,337	0,771	0,998	0,994	0,976	0,999	0,564	0,677	0,368	0,455
Prym.	0,987	0,994	1	1,000	0,325	0,999	0,997	1,000	0,989	0,979	0,431	0,289	0,701	0,998	0,998	0,949	0,992	0,487	0,668	0,309	0,373
Phae.	0,985	0,993	1,000	1	0,318	0,999	0,996	1,000	0,988	0,976	0,427	0,286	0,695	0,998	0,997	0,945	0,991	0,475	0,660	0,297	0,365
Cycl.	0,379	0,404	0,325	0,318	1	0,286	0,375	0,319	0,456	0,418	0,459	0,276	0,685	0,361	0,326	0,490	0,407	0,637	0,183	0,357	0,991
Ps.an.	0,981	0,988	0,999	0,999	0,286	1	0,991	0,999	0,983	0,970	0,392	0,255	0,665	0,994	0,996	0,934	0,984	0,452	0,667	0,286	0,332
Sy.co.	0,992	0,999	0,997	0,996	0,375	0,991	1	0,996	0,991	0,990	0,492	0,340	0,757	1,000	0,996	0,970	0,999	0,542	0,669	0,349	0,427
Micr.	0,985	0,993	1,000	1,000	0,319	0,999	0,996	1	0,988	0,977	0,428	0,287	0,696	0,998	0,997	0,946	0,991	0,476	0,660	0,298	0,366
br.Os.	0,979	0,992	0,989	0,988	0,456	0,983	0,991	0,988	1	0,975	0,449	0,290	0,741	0,991	0,985	0,955	0,990	0,524	0,637	0,311	0,496
Sy.cy.	0,998	0,992	0,979	0,976	0,418	0,970	0,990	0,977	0,975	1	0,531	0,371	0,803	0,987	0,987	0,992	0,993	0,653	0,745	0,478	0,468
Apha.	0,481	0,496	0,431	0,427	0,459	0,392	0,492	0,428	0,449	0,531	1	0,949	0,847	0,476	0,430	0,614	0,523	0,614	0,191	0,367	0,545
Anab.	0,327	0,337	0,289	0,286	0,276	0,255	0,340	0,287	0,290	0,371	0,949	1	0,652	0,327	0,287	0,441	0,365	0,448	0,092	0,260	0,346
Osci.	0,760	0,771	0,701	0,695	0,685	0,665	0,757	0,696	0,741	0,803	0,847	0,652	1	0,742	0,707	0,871	0,786	0,814	0,472	0,541	0,761
µ-Alg.	0,991	0,998	0,998	0,998	0,361	0,994	1,000	0,998	0,991	0,987	0,476	0,327	0,742	1	0,997	0,965	0,998	0,525	0,667	0,336	0,412
Sele.	0,994	0,994	0,998	0,997	0,326	0,996	0,996	0,997	0,985	0,987	0,430	0,287	0,707	0,997	1	0,958	0,992	0,529	0,715	0,368	0,371
Chlam.	0,981	0,976	0,949	0,945	0,490	0,934	0,970	0,946	0,955	0,992	0,614	0,441	0,871	0,965	0,958	1	0,980	0,723	0,728	0,529	0,545
Mant.	0,993	0,999	0,992	0,991	0,407	0,984	0,999	0,991	0,990	0,993	0,523	0,365	0,786	0,998	0,992	0,980	1	0,574	0,671	0,373	0,460
Pleu.	0,615	0,564	0,487	0,475	0,637	0,452	0,542	0,476	0,524	0,653	0,614	0,448	0,814	0,525	0,529	0,723	0,574	1	0,743	0,918	0,662
br.Gr.	0,754	0,677	0,668	0,660	0,183	0,667	0,669	0,660	0,637	0,745	0,191	0,092	0,472	0,667	0,715	0,728	0,671	0,743	1	0,831	0,179
Scen.	0,455	0,368	0,309	0,297	0,357	0,286	0,349	0,298	0,311	0,478	0,367	0,260	0,541	0,336	0,368	0,529	0,373	0,918	0,831	1	0,357
Pedi.	0,425	0,455	0,373	0,365	0,991	0,332	0,427	0,366	0,496	0,468	0,545	0,346	0,761	0,412	0,371	0,545	0,460	0,662	0,179	0,357	1

C

auf µg bezogene Ergebnisse der Regression von Pigmenten und Chlorophyll a in Fraktionen

Chl. a / Pigm.	Zeax.	B-Car.	Canth.	Myx.	Oscix.	Chl. b	Lut.	Chl. c	Diad.	Fuc.	Chl. c3	Allo.	Croc.	Peri.	Vau.	Pras.
Anabaena			41,61	24,65												
Aphanizom.		11,85	22,03	12,93												
Oscillatoria	10,93	11,58		7,72	12,36											
bras. *Oscillat.*	5,57	12,20														
Synechocystis	5,88	7,88														
Pseudanabaena	10,21	14,89														
Synechococcus	5,17	13,53														
Microcystis	9,72	9,79														
Pediastrum						2,82	6,32									
Scenedesmus						2,42	2,66									
Chlamydomonas						2,58	15,46									
Selenastrum						2,55	6,47									
µ-Alge						7,28	5,84									
Cyclotella								11,73	7,90	2,33						
Prymnesium								9,68	10,83	1,60	2,05					
Phaeodactylum								9,64	7,65	1,85						
Cryptomonas								9,01				4,29	20,25			
Amphidinuim								2,47	4,91					1,44		
Pleurochloris									6,81						3,93	
bras.*Grünalge*						0,79	10,46									
Mantoniella						0,47										1,79

Tabelle 5: A: Größe der Fraktionen von Laborreinkulturen; B: Pearson-Korrelationen für die einzelnen Spezies anhand ihrer Fraktionierbarkeit; Farben: bedingte Formatierung: je stärker Korrelation, um so dunkler, Farbe gibt Zugehörigkeit zu Gruppe in Spalte an (rot: Dinophyta, orange; Cryptophyceae, braun: Fucoxanthin-haltige, blau: Cyanobakterien, grün: Chlorophyta); C: Pigmentverhältnisse bei den verwendeten Laborkukturen (aus Fraktionsdaten der Reinkulturen mit Regression bestimmt, die entsprechenden r^2 sind in Tabelle 41 nachzulesen)

Die in Tabelle 5B dargestellten Korrelationen der Fraktionen (für alle Kombinationen von jeweils zwei Spezies) können als Kriterium herangezogen werden, wie unterschiedlich die Paare sich fraktionieren lassen und wie groß umgekehrt die Chance ist, aus Fraktionsdaten Pigmentstöchiometrien errechnen zu können. Da hierbei die Auflösung im Bereich relativ starker Korrelationen für die Vorhersagekraft der weiteren Bereichnungen relativ gering ist, wurde versucht, weitere Kriterien zur Bewertung der Fraktionierbarkeit heranzuziehen.
Hierbei spielen die Anzahl der Fraktionen größer Null, die Anzahl gemeinsamer bzw. einzelner Fraktionen und der Unterschied im Anteil an Fraktion eine Rolle. Als einfaches Maß für die Ähnlichkeit der Fraktionen wurden die Differenzen der Chlorophyll a Beiträge beider Spezies in den einzelnen Fraktionen addiert („Differenz“). Eine noch größere Auflösung wird erreicht, wenn die Differenzen der Chlorophyll a Beiträge einzelner Fraktionen jeweils ins Verhältnis zur entsprechenden Summe des Chlorophyll a gesetzt werden („Relation“), bevor über die Fraktionen addiert wird (siehe Tabelle 6 sowie **Tabelle 41** im Anhang).

3.2.1 Fraktionierung und das Errechnen von Pigmentstöchiometrien: Modellrechnungen

Modellierte Fraktionierung von jeweils zwei Spezies

Wird von den anhand der Pigmente unterscheidbaren Gruppen jeweils eine Vertreterin rechnerisch mit einer anderen „gemischt und fraktioniert“, so entscheidet vor allem die Güte der Trennung durch Fraktionierung über den Erfolg der Berechnungen (Tabelle 6). Bei den sich von den

Fraktionen her kaum unterscheidenden Paaren kommt es erwartungsgemäß zu Problemen, wenn Pigmentstöchiometrien bzw.Anteile errechnet werden sollen. Die statistischen Kenngrößen (r^2 bzw. F) bieten hier offensichtlich keinen Hinweis auf mögliche Abweichungen des Modelles. Gelegentlich deuten sie in Fällen, in denen die Abweichungen der errechneten Koeffizienten von den eingesetzten Werten groß sind, auf vergleichsweise gute Modelle hin.

Alge1	Alge2	Pearson	Differenz	Relation	Frak.ges	Frak.zus	%A1	%A2	r^2	F
br.Gr.	*Anab.*	0,092	2,367	4,169	4	2	17%	-9%	0,994	464
br.Gr.	*Apha.*	0,191	2,423	4,975	5	2	-6%	15%	0,994	477
Scen.	*Ana.*	0,260	1,957	2,179	4	1	-2%	1%	1,000	15816
br.Gr.	*Osci.*	0,472	1,790	4,079	3	3	23%	-14%	0,994	530
Scen.	*Osci.*	0,541	1,811	4,689	5	2	-4%	2%	1,000	33380
Osci.	*Anab.*	0,652	1,610	4,589	5	2	-2%	2%	1,000	48235
Osci.	*Cryp.*	0,771	1,377	3,898	5	4	13%	-12%	0,999	4913
Osci.	*Apha.*	0,847	1,009	2,812	5	4	1%	5%	0,999	4937
Chlam.	*Prym.*	0,949	0,768	1,909	3	2	16%	-19%	1,000	43026
µ-Alg.	*Phaeo.*	0,998	0,133	1,003	2**	1	16%	-17%	---	---
µ-Alg.	*Prym.*	0,998	0,165	2,018	3	1	-22%	15%	0,999	4368
Mic.	*Prym.*	1,000	0,036	1,728	3	2	-22%	15%	0,999	3860
µ-Alg.	*Synco.*	1,000	0,000	0,000	1*	1*	100%	-100%	---	---

Tabelle 6:Modellrechnungen mit Paaren von Laboralgen,es wurden die in Tabelle 5A aufgeführten Fraktionen verwendet; Pearson, Differenz, Relation, Frak.ges (Anzahl der Fraktionen insgesamt) und Frak.zus (Anzahl der Fraktionen, in denen beide vorkommen) dienen als Kennwerte für die Güte der Fraktionierung (siehe Text); %A1 bzw. %A2: prozentuale Abweichung des errechneten Koeffizienten gegenüber dem Chlorphyll/Marker Verhältnis in reiner Probe für Alge 1 bzw. 2; r^2 und F: Kennwerte der Güte der mulivariaten linearen Regression;: das Modell ist unterbestimmt (weniger Fraktionen als Algen); **: Modell hat eine genaue Lösung, keine statistische Aussage möglich; br.Gr.: brasilianisches Grünalgen-Isolat (Chlorella spec.?), Anab.: Anabaena, Apha: Aphanizomenon, Osci: Oscillatoria, Cryp: Cryptomonas, Chlam: Chlamydomonas, Mic: Microcystis, Prym: Prymnesium, Synco: Synechococcus, µ-Alg: Choricystis minor*

Modellierte Fraktionierung von drei und mehr Spezies sowie alternative Marker

In Tabelle 7 sind die Spezies-Zusammensetzungen einer Reihe konstruierter „Mischungen"(kurz als „Mix" bezeichnet) mit 3 und mehr Spezies angegeben, die alle jeweils gleich gewichtet wurden (in der Summe aller Fraktionen wurden gleiche Chlorophyll a Mengen eingesetzt). Abbildung 19 zeigt die errechneten Pigment-Zusammensetzungen der Fraktionen der Beispiele (Mix) 1-5. Mix 1 entspricht einem „Idealbeispiel", da pro Algengruppe nur jeweils eine Spezies vorkommt und diese sich bei der Fraktionierung sehr unterschiedlich verhalten.

Zusammensetzung der rechnerischen Mischungen

Spezies	MP	Mix 1	Mix 2	Mix 3	Mix 4	Mix 5
Oscillatoria	Zeax.	X	X	X	X	X
bras.*Oscillatoria*	(ß-Car)				X	X
Synechocystis					X	X
Pediastrum	Lutein	X	X	X	X	X
Scenedesmus	(Chl b)		X			X
Chlamydomonas			X			X
µ-Alge			X			X
Cyclotella	Fucox.	X	X	X	X	X
Phaeodactylum	(Chl c)			X		X

Tabelle 7: Zusammensetzung der rechnerischen Mischungen der fraktionierten Labor-Reinkulturen inAbbildung 19; MP: Markerpigment für die Gruppe (Modell1), in Klammern: alternativer Marker(Modell 2), siehe Text

Die Lage wird wesentlich komplizierter, wenn verschiedene Spezies einer Algengruppe, die sowohl Unterschiede in ihren Pigmentstöchiometrien als auch in ihrer Fraktionierbarkeit aufweisen, mit Vertre-

terinnen anderer Gruppen gemischt werden. In Mix 2 wurden zusätzlich zu den in Mix 1 verwendeten Spezies drei weitere Chlorophyceen eingesetzt, in Mix 3 eine weitere Kieselalge, in Mix 4 zwei weitere Cyanobakterien, in Mix 5 wurden schließlich alle in Mix 2-4 jeweils zusätzlich verwendeten Spezies einbezogen (siehe Tabelle 7).
Abbildung 19 sowie die dazugehörige Tabelle 41 (Anhang) zeigen die Ergebnisse der Modellberechnungen. Der erste Balken entspricht jeweils der Algengruppenzusammensetzung laut Konstruktion. Für den zweiten Balken wurden jeweils die Modellwerte, die sich für die üblicherweise verwendeten Markerpigmente ergaben, eingesetzt (Modell 1), während für das Modell des dritten Balkens alternative Marker (Modell 2: ß-Carotin für Cyanobakterien, Chlorophyll c für Bacillariophyceen, Chlorophyll b für Chlorophyceen) verwendet wurden. Sicherlich wäre es sinnvoll, jeweils schrittweise nur einzelne Markerpigmente durch alternative zu ersetzen, was aber zu einer unüberschaubaren Zahl von Modellen führen würde. Da in den Mischungen 2-4 in zwei der drei Algengruppen nur eine Spezies vorkommt, sollte es für diese kaum einen Unterschied ergeben, wenn ein anderer Marker verwendet wird. Für Mix 2 liefert das alternative Modell 2 eine wesentlich bessere Übereinstimmung mit den eingesetzten Werten, bei Mix 3 schneidet jedoch Modell 1 besser ab. An Mix 4 versagen beide Modelle: für Bacillariophyceen liefern sie gleichermaßen negative Werte, während Chlorophyceen deutlich überbewertet werden. Obwohl in Mix 5 neun verschiedene Spezies rechnerisch gemischt wurden, sind beide Modelle hier nicht schlechter als bei den Mischungen 2-4, wo es lediglich 4-6 Arten waren.
Je nachdem, welche Pigmente als Marker eingesetzt werden, können die durch multivariate Regression ermittelten Koeffizienten also durchaus zu verschieden guten Modellen führen, wobei als Maß der Güte die Übereinstimmung mit den eingesetzten Stöchiometrien verwendet wird. Je nach Zusammensetzung der Probe kann es günstiger sein, etwa Chlorophyll b statt Lutein oder Chlorophyll c (oder Diadinoxanthin) statt Fucoxanthin als Marker zu nehmen. Die Artenzusammensetzung unter den Chlorophyceen entscheidet, ob das Verhältnis von Lutein zu Chlorophyll a (µ-Alge, *Selenastrum, Pediastrum*) oder das von Chlorophyll b zu a (*Scenedesmus, Chlamydomonas, Pediastrum, Selenastrum*) ähnlicher ist. Unter den verwendeten Chlorophyceen waren beide Verhältnisse nur für 2 der verwendeten Spezies vergleichbar (*Selenastrum* + *Pediastrum*). *Cyclotella* und *Phaeodactylum* zeigen auch gewisse Unterschiede im Verhältnis von Fucoxanthin zu Chlorophyll a. Es kann deshalb sein, daß die Pigmentstöchiometrien von Chlorophyll c oder Diadinoxanthin ähnlicher sind. Die Brauchbarkeit der alternativen Marker hängt allerdings stark von der gleichzeitigen Abwesenheit anderer Chlorophyll c- und / oder Diadinoxanthin-haltiger Algengruppen sowie von den Lichtbedingungen (Xanthophyllzyklus: bei Starklicht wird Diadino- in Diatoxanthin umgebaut) ab.
Die berechneten Beispiele mit verschieden gut fraktionierbaren und verschieden vielen Algengruppen zeigen, daß schwankende Pigment-Stöchiometrien bei einer Art eine um so größere Rolle spielen, je kleiner die Fraktionsunterschiede der verschiedenen Arten sind. Ein weiterer Unsicherheitsfaktor ist die Anzahl zur Verfügung stehender Fraktionen im Verhältnis zur Anzahl der verschiedenen Spezies, die gemischt wurden. Ist dieses Verhältnis 1, existiert genau eine Lösung (Gleichungssystem mit x Gleichungen und x Unbekannten, siehe Kapitel 2.6), die allerdings extrem empfindlich gegen kleine Schwankungen ist.

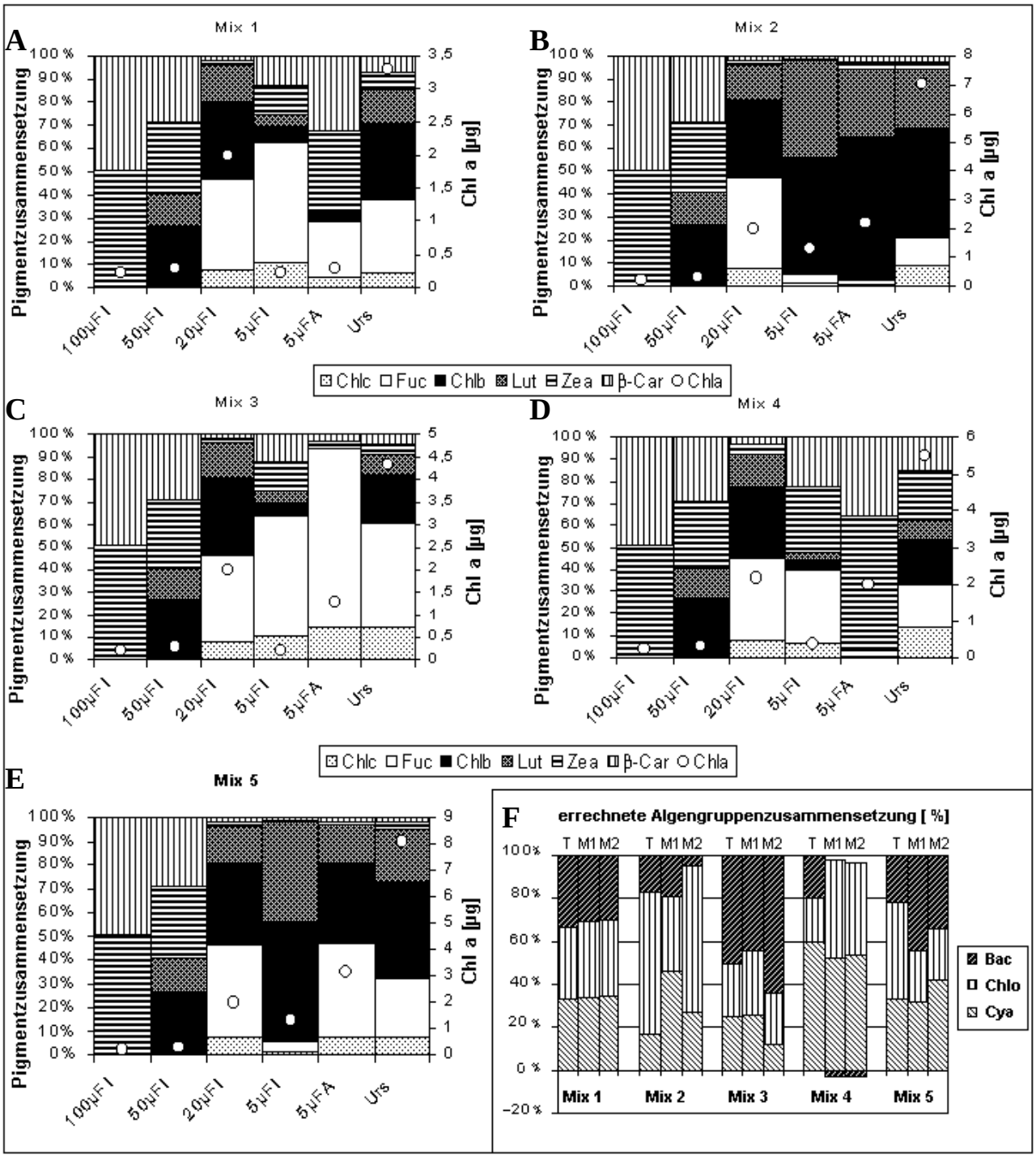


Abbildung 19 : grafische Darstellung der rechnerischen Fraktionierung von Laborkulturmischungen, A-E: Pigmentzusammensetzung der einzelnen Fraktionen der 5 Mischungen, F: aus Fraktionen durch multivariate Regression errechnete Algengruppenanteile, 1. Balken: tatsächliche Anteile laut Konstruktion (T); 2. Balken: laut Modell 1 (Zea, Lut, Fuc, M1); 3. Balken: laut Modell 2 (ß-Car, Chl b, Chl c, M2), Spezieszusammensetzung siehe Tabelle 7; Ergebnisse der Regressionen siehe Tabelle 41 (Anhang)

Partielle Datenaufteilung

Für den Fall, daß bekannt ist, daß in bestimmten Größenfraktionen nur eine Art einer Gruppe vorkommt, während in den restlichen eine andere der gleichen Gruppe dominiert, gibt es noch einen „Trick“: das entsprechende Markerpigment kann (trotz Idendität des Pigmentes) mit zwei Variablen in die Analyse gegeben werden und führt so zu wesentlich besseren Modellen. Um

dies zu demonstrieren wurden zwei Grünalgen mit einer (Mix I) bzw. zwei (Mix II) anderen Spezies „gemischt“ (Tabelle 8), für die Regressionen wurde jeweils entweder das Lutein in allen Fraktionen (Modell 1, s.o.) oder – als 2 Variablen – das Lutein der ersten drei (100-20µm Filtriertes, nur *Pediastrum*) bzw. der beiden kleinsten Fraktionen (5µm Filtrietes und –Filtrat, nur *Scenedesmus*) verwendet (Modell 3).
Das Ergebnis zeigt sehr anschaulich, daß für Mix I und Mix II auf die zuletzt genannte Art und Weise wesentlich bessere Modelle zu erreichen sind. Problematisch ist ein solches Vorgehen allerdings immer dann, wenn die Spezies-Zusammensetzung der einzelnen Fraktionen nicht bekannt ist. Im Prinzip ist es möglich, auf diese Art und Weise eine **partielle Aufteilung eines beliebigen Datensatzes** durchzuführen, falls sie sich mit der Artenzusammensetzung rechtfertigen läßt. Bei Daten eines Jahresganges könnten so etwa zwei Gruppen von Bacillariophyceen unterschieden werden (z.B. Frühjahr und Sommer), während bei den Cyanobakterien Proben bis zur Mitte des Sommers eine Gruppe, eine andere die des Spätsommers umfassen, während für die restlichen Algengruppen durchgängig eine Gruppe angenommen wird. Da bei Freilandproben im Prinzip in jeder Probe andere Arten bzw. Zusammensetzungen von Arten einer Gruppe vorkommen können, würde dieses Verfahren konsequent weitergedacht zu einer wesentlich größeren Anzahl unabhängiger Faktoren führen. Im Extremfall würde jeder Gruppe in jeder Probe eine eigene Variable zugeordnet, was eine Lösung der Regression wegen Unterbestimmtheit unmöglich machte, denn es müssen dabei immer mindestens so viele Fälle wie unabhängige Variablen zur Verfügung stehen. Das Verfahren der Aufteilung einer Variable sollte daher auf gut begründete Ausnahmefälle beschränkt werden.

Pig.Verh. [µg/µg]	*Pediastr.* Chl a/Lut	*Scened.* Chl a/Lut	*Cryptom.* Chl a/Allo	*Cyclotella* Chl a/Fuc
eingesetzt	6,32	2,66	4,29	2,33
Mix I	X	X	X	---
- Mod. 1	4,39		3,14	
- Mod. 3	6,31	2,65	4,34	
Mix II	X	X	X	X
- Mod. 1	2,50		4,24	3,80
- Mod. 3	6,06	2,65	4,33	2,41

Tabelle 8: Modellrechnung mit Daten aus fraktionierten Reinkulturen: Mix I und II: X: Zusammensetzung der „Mischung“; Mod.1: „normale“ Berechnung mit üblichen Markern; Mod.3: das Lutein der 20-100µmFiltierten-Fraktionen und das Lutein der 5µm Filtrierten- sowie 5µm Filtrat-Fraktion wurden jeweils in
einer separaten unabhängigen Variablen erfaßt, so daß sich auch zwei Lutein-Koeffizienten ergeben, zur Größe der Fraktionen vgl. Tabelle 5A

3.2.2 Abschätzung des Fehlers, der durch das Vorkommen von Zeaxanthin bei andere Algengruppen entstehen kann

Eine bisher nicht berücksichtigte Frage ist, inwiefern dasVorkommen der als unabhängig bezeichneten Pigmente tatsächlich unabhängig ist; mit anderen Worten: ob die Marker spezifisch für die Gruppe, also ausschließlich dort zu finden sind. Es ist z.B. bekannt, daß Zeaxanthin neben den Cyanobakterien auch in anderen Algengruppen, v.a. jedoch in Chlorophyceen vorkommt, wo es im Xanthophyllzyklus unter Lichtstreß als Schutzpigment (aus Violaxanthin über den Zwischenschritt Antheraxanthin unter Deepoxidierung) gebildet werden kann. Canthaxanthin und ß-Carotin können ebenfalls in anderen Gruppen, v.a. jedoch in Chlorophyceen auftreten (vgl. Tabelle 37+Tabelle 38).

In Tabelle 5C werden exemplarisch die Pigmentstöchiometrien einer Auswahl von Laborkulturen gezeigt, um eine Abschätzung dieses Fehlers vorzunehmen. Das Folgende bezieht sich lediglich auf diesen Datensatz, Änderungen der Pigmentstöchiometrien aufgrund von Lichtanpassungen oder im Kulturverlauf (vor allem jedoch bei seneszentem Plankton), können hier nicht berücksichtigt werden.
Die verwendeten Kulturen wurden unter Schwachlichtbedingungen angezogen, es war deshalb nicht mit größeren Anteilen deepoxidierter Xanthophyllzykluspigmente zu rechnen. Aus der Menge des vorhandenen Violaxanthin wurde über das Verhältnis der Molekulargewichte die potentielle Menge an Zeaxanthin, die daraus gebildet werden könnte, errechnet. Bei einer reinen Schwachtlicht-Chlorophyceen Probe errechnet sich (fälschlicherweise) maximal ein Cyanobakterienanteil von 6,5-13% (je nach dem, welches Zeaxanthin/Chlorophyll a Verhältnis eingesetzt wird, minimal jedoch nur 0%), wenn das vorkommende von Zeaxanthin ausschließlich den Cyanobakterien zugeschrieben wird. Wird jedoch das potentiell aus dem vorhandenen Violaxanthin zu bildende Zeaxanthin berücksichtigt, liegt dieser Anteil bei maximal 23-40%, minimal 15-27% am Modell Chlorophyll a (das gleichzeitig gegenüber dem gemessenen Chlorophyll a um den gleichen Prozentsatz abweichen muß).

Pig./Chl.a [µg/µg]	Lutein	Fucoxan-thin	Peridinin	Alloxan-thin	Neoxan-thin	α-THC	Violaxan-thin	β-Carotin	Zeaxan-thin	Potentiell. Zeaxant.	Cantha-xanthin	Chloro-phyll b	%β-Car / MP	%Zeax. / MP	%pot.Zea / MP	%Canth. / MP
Scen.	0,381				0,100	0,053	0,057	0,006	0,004	0,059	0,000	0,41	2%	1%	15%	
Sele.	0,154				0,049	0,026	0,040	0,010	0,008	0,046	0,000	0,39	6%	5%	30%	
Pedi.	0,160				0,045	0,016	0,035	0,023	0,000	0,033	0,016	0,36	15%	0%	21%	10%
µ-Alg.	0,173				0,050	0,000	0,035	0,020	0,013	0,047	0,000	0,14	11%	8%	27%	
Chlam.	0,063				0,047	0,074	0,034	0,009	0,003	0,036	0,000	0,39	14%	5%	57%	
br.Gr.	0,080				0,065	0,091	0,057	0,004	0,000	0,054	0,000	0,44	5%	0%	67%	
Prym.		0,693						0,005					1%			
Cyc.		0,433						0,022					5%			
Phae.		0,640						0,002					0%			
Amph.			0,635					0,014					2%			
Cryp.				0,241				0,009					4%			
Anab.								0,023			0,045		51%			100%
Apha.								0,084			0,024		351%			100%
Osci.								0,086	0,091				94%	100%		
br.*Osc.*								0,082	0,179				46%	100%		
Sycy.								0,127	0,170				75%	100%		
Ps.an.								0,067	0,098				69%	100%		
Syco.								0,074	0,193				38%	100%		
Mic.								0,102	0,103				99%	100%		

Tabelle 9: Pigmentstöchiometrien von einigen Labor-Reinkulturen, insbesondere Chlorophyceen und Cyanobakterien, grau: Markerpigment; Xanthophyllzykluspigmente und die daraus errechneten potentiellen Zeaxanthinanteile sowie b-Carotin Vorkommen werden angegeben, siehe Diskussion Kapitel 3.2.1; Zeaxanthin potentiell: Zeaxanthinmenge, die molar dem vorhandenen Violaxanthin enspricht (bei Starklicht Umwandlung im Xanthophyllzyklus) plus vorhandenes Zeaxanthin

Für **â-Carotin**, das eventuell auch als Marker für Cyanobakterien genutzt werden kann, würden sowohl für Chlorophyll c-haltige Algen als auch für Chlorophyceen irrtümlicherweise maximale Cyanobakterienanteile von 13-25% errechnet (min 2-5%). Dieses Ergebnis deutet darauf hin, daß bei einem Datensatz, in dem wahrscheinlich **Starklicht-Anpassungen** bei Chlorophyceen vor-

kommen, der minimale Fehler komplett aus Violaxanthin zu bildenden Zeaxanthins den maximalen Fehler, der bei der Verwendung von ß-Carotin als Marker gemacht werden kann, noch überschreitet. Unter solchen Umständen bietet sich also â-Carotin vor Zeaxanthin als Marker an. Einen Hinweis auf aktiven Xanthophyllzyklus kann eine relativ geringe Violaxanthinmenge bieten. **Bei errechneten Cyanobakterienanteilen unter 15% ist – unabhängig davon, welches Markerpigment genutzt wird – besondere Vorsicht geboten, diese Anteile errechnen sich eventuell aus anderen Algengruppen aufgrund der fehlenden Spezifität der Cynanophyceenmarker.**

Wie bereits mehrfach gezeigt, kommt es bei der mulitvariaten linearen Regression stark auf die Zusammensetzung des Datensatzes an. Werden Proben gleicher Lichtintensitäten zusammengefaßt, bei denen von einem ähnlichen Zustand des Xanthophyllzyklus ausgegangen werden kann, während keine Cyanobakterien vorkommen, so dürfte durch die Korrelation von Zeaxanthin (bzw. â-Carotin) mit Lutein (bzw. Lutein und Fucoxanthin) die Gruppe der Cyanobakterien automatisch ausgeschlossen werden. Kommen im gleichen Datensatz gleichzeitig Cyanobakterien vor, kann es zu einer Beeinflussung der Koeffizienten beider Algengruppen kommen. In dem folgenden Modell-Beispiel (Tabelle 10) wird wie in Tabelle 3 (bzw. Abbildung 16) vorgegangen. Statt Alloxanthin wird hier Zeaxanthin als erstes Markerpigment gewählt, außerdem wurde zum Zeaxanthin aller Proben jeweils ein Fünftel der Luteinmenge addiert. Bei distinkten Populationen (35/35) führt dies zu einer völlig richtigen Bestimmung des Zeaxanthin-Koeffizienten (Tabelle 10), während der von Lutein genau um ein Fünftel herabgesetzt ist. Rücken die beiden Populationen dichter zusammen, bleibt dieser Effekt erhalten und führt zu einem noch stärkeren Fehler der Koeffizienten. Bei kleinen Cyanobakterien-Anteilen kann die Korrelation von Zeaxanthin mit anderen Markerpigmenten die des Cyanobakterien-Zeaxanthins mit Chlorophyll a überwiegen, und so zu einer Nichtberücksichtigung des Cyanobakterienanteiles führen, falls Zeaxanthin eliminiert wird.

	Zeit ohne Überschneidung / Zeit des gesamten Populationsverlaufes					
	distinkt					gleichzeitig
	35/35	18/35	7/35	3/35	1/35	0/35
Korrelation Z*/L	-0,562	0,105	0,859	0,998	0,995	1
Korrelation Z*/Chl	0,53	0,837	0,989	0,997	0,996	0,993
Korrelation L/Chl	0,386	0,626	0,918	0,996	0,986	0,993
part.Korr. Z*/L	-0,9792	-0,9795	-0,8546	-0,0649	0,8575	1
r^2	0,998	0,997	0,991	0,997	0,996	0,991
F	4117,4	11867,9	16824,3	10851	8652,8	8349,3
Chl a / Z*	0,947	0,987	1,192	1,441	2,347	1,579
Chl a / L	0,758	0,689	0,465	0,166	-0,922	raus

*zum Zeaxanthin wurde jeweils ein Fünftel der Luteinmenge hinzuaddiert

Tabelle 10: : vgl. Tabelle 3, hier wurde statt dem Pigment A („Alloxanthin“) das Pigment Z („Zeaxanthin“) verwendet; L : „Lutein“; Modellierung des Einflusses der Korrelation auf die Ergebnisse multivariater Regression; während des Zusammenbruchs der Population variieren die Pigmentstöchiometrien; zusätzlich wurde zum Zeaxanthin jeweils ein Fünftel der Lutein-Menge hinzu addiert (Modellierung des Effektes nicht ganz spezifischer Marker)

Ein weiterer Effekt, der sich kaum modellieren läßt, der aber aller Wahrscheinlichkeit nach im Freiland eine große Rolle spielen könnte: wegen verschiedener Lichtbedingungen müssen die Verhältnisse des „Fremd“-Zeaxanthins zu den Markerpigmenten seiner Gruppe im Blick auf den gesamten Datensatz „zufällig“ erscheinen, zumindest sind sie noch weniger konstant als das Verhältnis der Markerpigmente zum Chlorophyll a. Gesetzt den Fall, daß in einigen Proben große Fremd-Zeaxanthin-Mengen vorkommen, während Cyanobakterien fehlen, in anderen

Proben jedoch das Umgekehrte der Fall ist, so führt das zu einem uneindeutigen Zusammenhang zwischen Zeaxanthin und Chlorophyll a.
â-Carotin kommt – wie Zeaxanthin – prinzipiell auch bei anderen Algengruppen vor, ist jedoch nicht am Xanthophyllzyklus beteiligt. Eine starke Erhöhung des Verhältnisses von Zeaxanthin zu â-Carotin könnte als Indiz für einen lichtbedingten Zeaxanthinanteil anderer Algengruppen gelten, vor allem wenn gleichzeitig ein hohes Diato-Diadinoxanthin-Verhältnis gefunden wird (nur bei gleichzeitigem Vorkommen von Arten, die einen Diadino- Diatoxanthin-Xanthophyllzyklus aufweisen). Sich ändernde Pigmentstöchiometrien in der Wassersäule sind ebenfalls eine gute Kontrollmöglichkeit. Falls Lichtmessungen vorliegen können auch diese zu einer Aufteilung der Daten herangezogen werden. Wie in Kapitel 4.1.5 diskutiert wird, kann es während der Probennahme bzw. Filtration der Proben zu erheblichen Aktivitäten des Xanthophyllzyklus kommen, wenn sich die Lichtintensität dabei von der im Gewässer unterscheidet. Solcherlei Artefakte sind schwer zu vermeiden und schmälern die Aussagekraft der Pigmentdaten. Andere Verfahren zur qualitativen Phytoplanktonanalytik (insbesondere Mikroskopie oder Durchflußzytometrie) sollten im Zweifelsfall zur Prüfung des Vorkommens von Cyanobakterien herangezogen werden.
Ein gleichzeitiges Vorkommen von Lutein und Zeaxanthin in relativ konstanten Stöchiometrien – ob aufgrund zufällig gleichzeitigen Vorkommens von Cyanobakterien und Chlorophyceen oder aufgrund des Zeaxanthingehaltes der Chlorophyceen spielt keine Rolle – führt hauptsächlich zu einer Korrelation der beiden Marker, die bei der multivariaten linearen Regression im Extremfall in der Eliminierung einer der beiden Variablen endet oder – je nach Fehlerlage – in einer teilweisen „Übernahme“ des Koeffizienten (vgl. Tabelle 10). Im günstigsten Falle wird dabei – um bei dem Beispiel zu bleiben – das Zeaxanthin aufgrund der Korrelation mit Lutein eliminiert. Bei gleichzeitigem Vorkommen von beiden Pigmenten in Chlorophyceen und fehlenden Cyanobakterien (die Voraussetzungen für das statistische Modell wären eigentlich verletzt, die unabhängigen Variablen nicht unabhängig) würde der ausgegebene Koeffizient die falsche Annahme so faktisch „korrigieren“. Es kann aber genauso gut sein, daß Lutein eliminiert wird, während Zeaxanthin seine Chlorophyll-Anteile übernimmt. In diesem Falle wäre Zeaxanthin zum Marker der Chlorophyceen geworden. Um den Einfluß von Korrelationen der Markerpigmente abschätzen zu können, sind partielle Korrelationen mit Chlorophyll a als Kontrollvariable, aber auch solche mit den einzelnen (oder allen anderen) Markern als Kontrollvariablen und einer unabhängigen mit der abhängigen Variable hilfreich.
Das genannte Beispiel wirft die Frage nach einer „**Korrektur**“ für Fremd-Zeaxanthin auf, um diese Probleme zu vermeiden. Tatsächlich kann bei der Ermittlung der Algengruppenanteile kann leicht berücksichtigt werden, daß ein Marker auch noch ein anderen Algengruppe in einem bestimmten prozentualen Anteil vorkommt (z.B. daß bei Chlorophyceen pro 1 µg Lutein gleichzeitig 0,1µg Zeaxanthin zu finden ist), indem der gemessene Zeaxanthin-Gehalt um die angenommene Menge des Fremd-Zeaxanthins vermindert wird, bevor weitere Berechnungen erfolgen. In der Literatur sind dieses bzw. ähnliche Vorgehen tatsächlich häufiger zu finden (Wilhelm et al, 1991, Mackey et al, 1996). Ob dabei allerdings auch bessere Ergebnisse zu erwarten sind, hängt davon ab, wie realistisch die getroffene Annahme tatsächlich ist. Schwankt das Verhältnis des Lutein zu Zeaxanthin bei den Grünalgen stark, schadet eine solche Korrektur eventuell mehr als daß sie nützt. Wird überkompensiert, können zu geringe bzw. gar negative Werte für Cyanobakterien auftreten. Bei Starklicht ist mit einem hohen Zeaxanthin-Lutein-Verhältnis zu rechnen, die Korrektur dürfte hier also häufig nicht ausreichen, was zu relativ hohen scheinbaren Cyanobakterien-Zeaxanthin-Konzentrationen führt. Da keine entsprechende Chlorophyll a Menge zur Verfügung steht, kann eine Erniedrigung des Zeaxanthin-Koeffizienten bzw. ein uneindeutigerer Zusammenhang zwischen Zeaxanthin und Chlorophyll a die Folge sein. Dieses Problem tritt

selbstverständlich auch bei nicht-korrigierten Daten auf (s.o.), wirkt sich dort erfahrungsgemäß aber weniger dramatisch aus.
Eine Korrektur, die ein unspezifisches Vorkommen eines Markers kompensieren soll, kann nicht generell empfohlen werden, da sie möglicherweise Artefakte erzeugt. Es kommt stark auf die Homogenität des Datensatzes und die Güte der Korrektur an, ob ein so erhaltenes Modell sowohl im statistischen Sinne als auch im Sinne einer angemessenen Interpretation der Daten besser ist.
Wenn â-Carotin als Marker verwendet werden soll, kann eine entsprechende Korrektur der zu erwartenden â-Carotin-Beiträge anderer Algenklassen erfolgen. Dies dürfte aber nur dann unumgänglich sein, wenn der Cyanobakterienanteil gering ist oder ungewöhnlich hohe â-Carotin Gehalte bei anderen Gruppen gefunden werden. Ein bisher nicht erwähntes Problem bei der Verwendung von â-Carotin als Cyanobakterien-Marker könnte in der Tatsache liegen, daß es bei verwendeten Extraktionsmethode nicht ganz quantitativ (aber möglicherweise trotzdem einigermaßen reproduzierbar) gelöst wird.
Zeaxanthin kommt bei einigen Arten von Cyanobakterien, z.B. bei der auch im Freiland häufigen *Aphanizomenon flos-aquae*, nicht vor. Wie Messungen mit Labor-Reinkulturen zeigen, enthält eben diese Spezies jedoch Canthaxanthin, allerdings quantitativ nur in geringem Verhältnis zu Chlorophyll a, und â-Carotin (in ausreichendem quantitativem Verhältnis zu Chlorophyll a, siehe Kapitel 3.5.5 und 4.1.7.1).
Je nach Datensatz können möglicherweise auch noch weitere Markerpigmente für Cyanobakterien gefunden werden (z.B. Echinenon, Oscillaxanthin, Myxoxanthophyll), die zusammen mit Lutein als unabhängiger Variablen eine gute Regression mit Zeaxanthin als abhängiger Variable (oder direkt mit Chlorophyll a) ergeben (vgl. Kapitel 4.1.4).

3.3 Versuche mit Labormischkulturen: erlaubt die Fraktionierung, variierende Pigmentstöchiometrien im Kulturverlauf zu erfassen?

Es wurden Kulturversuche mit Laboralgenspezies durchgeführt, um zum einen die Veränderung der Pigmentstöchiometrien während des Kulturverlaufes zu verfolgen, zum anderen aber auch durch Fraktionierung von Labormischkulturen eine Möglichkeit zur Kontrolle der Pigmentstöchiometrien in Mischproben zu testen.

3.3.1 Mischkultur von *Microcystis* und *Aphanizomenon*

Unialgale Kulturen von *Microcystis aeruginosa* und *Aphanizomenon flos-aquae* wurden in batch-Kulturen überimpft, eine weitere Kultur wurde mit beiden Spezies angesetzt. Neben den Inokuli wurden von allen drei Ansätzen nach 9, 20, 27, 44 und 71 Tagen Proben genommen. Die Mischkultur wurde über 5µ-Gaze fraktioniert, um eine Trennung der kleinen kokkalen Microcystis-Zellen (*Microcysts aeruginosa* bildet in Kultur keine Kolonien) von den fädigen *Aphanizomenon*-Trichomen zu erreichen.
Microcystis enthält das als Markerpigment für Cyanobakterien üblicherweise verwendete Zeaxanthin. In *Aphanizomenon* kommt kein Zeaxanthin vor, statt dessen wird Canthaxanthin gefunden. Spektral unterscheiden sich diese Pigmente deutlich, wegen ihrer sehr ähnlichen Retentionszeit kann es bei der Quantifizierung jedoch zu Problemen kommen, wenn nicht zusätzliche Integrationswellenlängen verwendet werden. Anhand von reinen Peaks unialgaler Proben konnte der lineare Zusammenhang zwischen den Peak-Flächen bei 440 und 515 nm bzw. 440 und 525 nm bestimmt werden. Er diente als Grundlage, um anhand der folgenden Formel aus den Area-Verhältnissen von Mischproben (Mix) auf die beiden Pigmentanteile im Canthaxanthin-Zeaxanthin Mischpeak zu schließen (siehe auch Kapitel 3.6.1).

$$440Canth = \frac{515Mix-(440Mix*(515/440ZeaB)}{515/440Canth-515/440Zea}$$

mit 440Canth: Area bei 440nm, die Canthaxanthin entspricht
515/440Canth bzw. -Zea: Area-Verhältnis der Reinpigmente bei 515nm gegenüber 440nm Integrationswellenlänge
515- bzw. 440Mix: Area des ges. Mischpeaks bei der entspr. Integrationswellenlänge

Gleichung 6: Berechnung der Area von Canthaxantin und Zeaxanthin aus Chromatogrammen verschiedener Integrationswellenlängen

Für Proben des gesamten untersuchten Kulturverlaufes korrelieren die als Marker verwendeten Pigmente Zeaxantin (für *Microcystis*) und Canthaxanthin (für *Aphanizomenon*) am besten mit dem Chlorophyll a (Tabelle 11). In der Mischkultur ist der lineare Zusammenhang der in beiden Spezies vorkommenden Carotinoiden mit Chlorophyll a bei Echinenon am besten, die Korrelation mit Zeaxanthin ist insgesamt trotzdem noch stärker. Werden die Proben aus der stationären bzw. poststationären Phase (>40d) ausgeschlossen, ergibt sich ein anderes Bild: sowohl für Echinenon als auch für ß-Carotin zeigen sich sehr gute Korrelationen, die prinzipiell eine Brauchbarkeit als Marker denkbar machen. Myxoxanthophyll hingegen variiert stärker und muß deshalb als zu diesem Zwecke eher ungeeignet gelten. Ein Blick auf die Fraktionierungsdaten bestätigt die prinzipielle Eignung von ß-Carotin (Echinenon wurde bei Fraktionsdaten nicht ausgewertet).

	alle Proben der jeweiligen Kulturen			nur Proben jünger als 40 Tage		
Pearson mit Chlorophyll a	*Aphanizomenon*	*Microcystis*	Mischkultur beider	*Aphanizomenon*	*Microcystis*	Mischkultur beider
Echinenon	0,971	0,861	**0,969**	0,999	0,994	**0,99**
Myxoxanthophyll	0,956	0,859	0,816	0,996	0,964	0,968
Zeaxanthin	---	**0,991**	0,976	---	**1**	0,973
â-Carotin	0,976	0,853	0,92	0,997	0,999	**0,992**
Canthaxanthin	**0,995**	---	0,942	**0,997**	---	0,942

Tabelle 11: Pearson-Korrelationen von Chlorophyll a mit Carotinoiden der Aphanizomenon und Microcystis Rein- bzw. Mischkulturen

Das Verhältnis von Zeaxanthin zu Chlorophyll a variiert dort stärker als das von â-Carotin zu Chlorophyll a, zusätzlich können Canthaxanthin-haltige Spezies mit â-Carotin ebenfalls erfaßt werden. Der große Nachteil von Canthaxanthin als Marker liegt in seinem extrem geringen quantitativen Vorkommen (*Aphanizomenon*: 40 Chla/Canth [µg/µg] bei Reinkulturfraktionierung), während sich das Verhältnis zu â-Carotin um rund einen Faktor 4 günstiger darstellt. Bei relativ geringem Vorkommen mit Canthaxanthin nachgewiesener Spezies können demnach Nachweisprobleme auftreten, insbesondere sei auf die schwierige Trennung von Zeaxanthin und Canthaxanthin hingewiesen. â-Carotin kann als Marker für Cyanobakterien – zumindest bei hohen Anteilen dieser Algengruppe – als relativ unproblematisch gelten. Da â-Carotin in fast allen anderen Gruppen auch vorkommt (wenngleich zu geringen Anteilen), können sich hieraus Probleme ergeben (siehe vorangegangener Abschnitt). Es muß sich deshalb von Fall zu Fall erweisen, welche Markerpigmente am geeignetsten erscheinen. Eine Pearson-Kreuztabelle bzw. eine Regression mit â-Carotin als abhängiger und den üblichen Markern als unabhängigen Pigmenten erlaubt eine schnelle Einschätzung der Datenlage.
Aus den Regressionen der Fraktionen wurden für 3 Tage Pigmentstöchiometrien für die einzelnen Spezies der Mischkultur errechnet (Tabelle 13). Dabei zeigte sich, daß Schwankungen der Pigmentstöchiometrien durch Fraktionierung gut nachweisbar sind. Ein Vergleich mit den aus

den unfraktionierten Proben errechneten Pigmentverhältnissen ergibt jedoch für die Interpretation der Anteile der einzelnen Spezies keine großen Unterschiede.

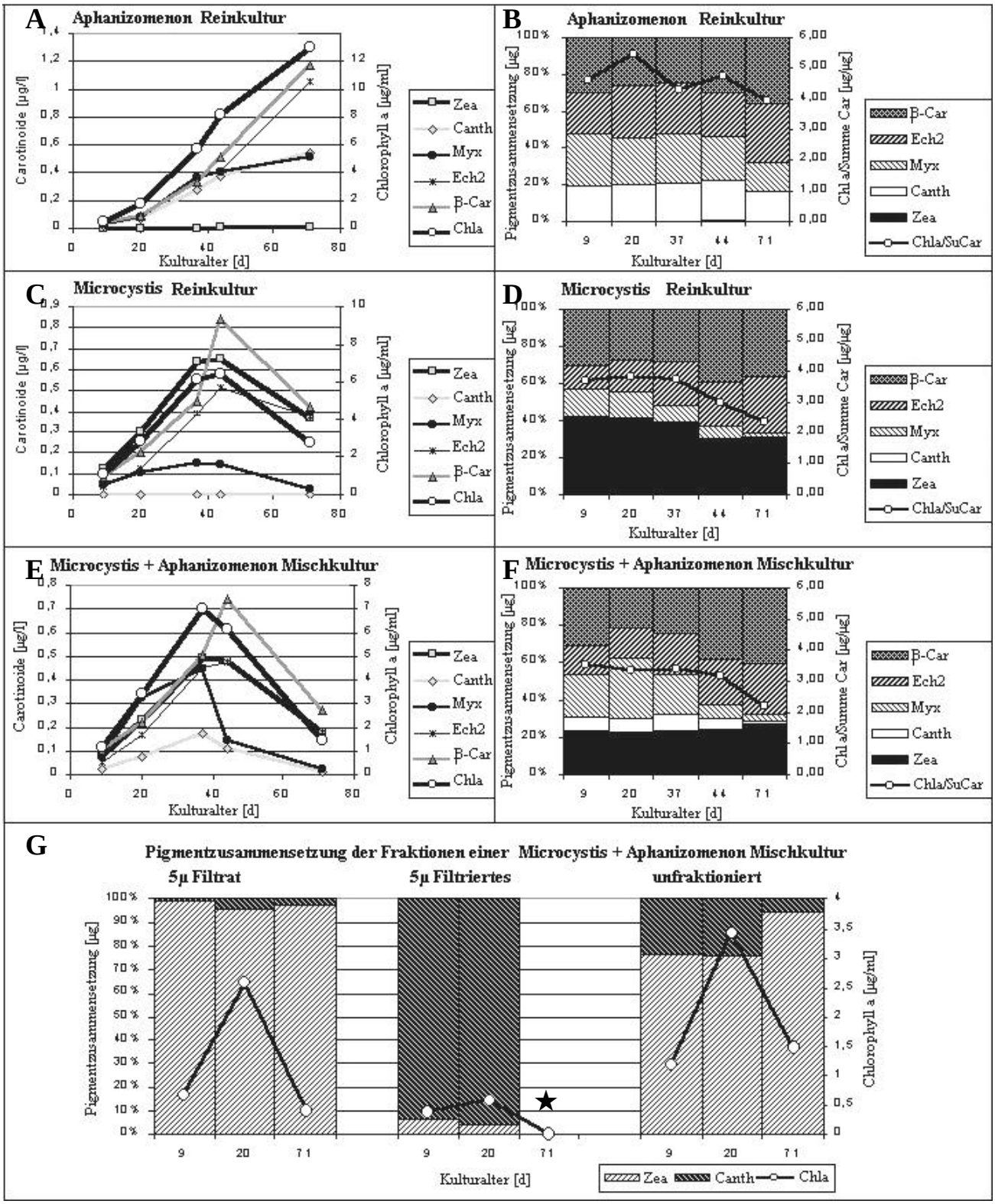


Abbildung 20: Laborkultur-Experiment mit Microcystis aeruginosa und Aphanozomenon flos-aquae in batch-Reinkultur; Kulturverlauf Aphanizomon: A: absolute Pigmentkonzentation, B: relative Pigment-Zusammensetzung; Kulturverlauf Microcystis: C: wie A; D: wie B; Kulturverlauf Mischkultur: E: wie A; F: wie B; G: Pigmentzusammensetzung der Fraktionen der Mischkultur; ★: in der Probe war die Nachweisgrenze der HPLC Methode erreicht, nur Zeaxanthin konnte integriert werden

Koeffizienten aus Regression mit den Fraktionen der jew. Proben						
	Mischkultur Aphanizomenon + Microcystis				Reinkulturen Microcys.	Aphaniz.
Kultalter [d]	Chl a /Zea	Chl a /Canth	r²	F	Chl a/Zea	Chl a/Canth
9	8,414	21,495	1	9209,6	8,78	23,85
20	8,374	19,262	1	2070,0	9,26	27,5
37					9,55	20,85
44					9,88	21,89
71	7,457	10,543	1	34000000,0	7	24,13
Regression mit unfraktionierten Proben aller Tage	8,557	17,098	0,998	880,1	rel. Abw. (min/max) 0,77	rel. Abw. (min/max) 0,76
Reg. nur 5µFA	8,254	***23,182***	0,999	943,8		
Reg. nur 5µFI	***7,975***	21,512	1	27431,1		
alle Proben incl. Fraktionen	***8,4***	17,69	0,998	2821,8		

Tabelle 12: Fraktionierung von Microcystis und Aphanizomenon Mischkultur: aus Fraktionen errechnete Chlorophyll a / Markerpigmentverhältnisse im Vergleich zu denen der unfraktionierten Proben des Kulturverlaufes; rel.Abw.: relative Abweichung; Reg.. Regression

Bei den bisherigen Modellrechnungen wurde immer von einer Ablösung einer Spezies durch eine andere ausgegangen, wie sie vermutlich im Freiland auch häufiger vorkommt. In Kultur ist ein solcher Vorgang praktisch jedoch nicht so leicht zu realisieren. Theoretisch können jedoch Reinkultur-Verläufe sehr leicht addiert werden, was eine Verbindung zwischen den rein theoretischen Modellrechnungen und den tatsächlich gemessenen Kulturverläufen herstellt. Die gemessenen Daten werden dabei auf entsprechende Art und Weise wie in Abbildung 16 + Tabelle 3 (Kapitel 3.1.1) modelliert. Einander entsprechende Pigmente der Kulturverläufe werden für jeden Modelldatensatz jeweils addiert, wobei beide Verläufe zunächst komplett übereinandergelegt werden und dann in 4 Schritten immer weiter gegeneinander verschoben werden, so daß *Aphanizomenon* schließlich erst aufkommt, wenn *Microcystis* bereits die (post-)stationäre Phase erreicht hat. Im letzten Modell überschneiden sich die Populationen schließlich nicht mehr, weshalb hier die Werte der Reinkulturen erreicht werden.
Für jedes der so entstandenen Modelle werden die Koeffizienten mit linearer Regression ermittelt und verglichen (Tabelle 13). Es wird dabei deutlich, daß bei den hier eingesetzten Kulturverläufen die beobachteten Schwankungen in keinem Falle zu deutlichen Abweichungen der Koeffizienten führen. Dabei ist allerdings auch zu bemerken, daß sich – im Gegensatz zu den Modellrechnungen in Abbildung 16 + Tabelle 3 – der Verlauf der Chlorophyll a Entwicklung bei beiden Spezies stark unterschied.

Koeffizienten aus MLR	Chla/ Zea	Chla/ Canth	r²	F
Aph. Reinkultur		22,89	0,996	1113,8
Mic. Reinkultur	9,403		0,994	693,2
Reinkult. „zeitgleich“ addiert	9,063	22,89	0,998	4900,5
um 1 Probe versetzt	9,11	22,80	0,997	584,4
um 2 Probe versetzt	9,456	22,56	0,994	445,9
um 3 Probe versetzt	9,521	22,81	0,997	1022,4
um 4 Probe versetzt	9,411	22,86	0,996	867,9
nebeneinander	9,403	22,89	0,996	964,8

Tabelle 13: Modellierung mit gemessenen Reinkultur-Verläufen von Microcystis und Aphanizomenon: zunächst werden die sich jeweils entsprechenden Pigmente der entsprechenden Probenahmetage einfach addiert und eine Regression berechnet, bei dem nächsten Modell wird Apha. um einen Probenahmetag nach hinten verschoben und so weiter, bis schließlich Apha. erst mit dem Kulturverlauf beginnt, wenn Mic.seinen schon beendet hat („nebeneinander“), weitere Erläuterungen siehe Text

3.3.2 Versuch mit Mischkulturen von *Aphanizomenon* und *Selenastrum* bzw. der µ-Alge *Choricystis minor* unter verschiedenen Nährstoffbedingungen

In der Literatur wird der Zusammenhang zwischen zur Verfügung stehenden Nährstoffen und der Konkurrenzfähigkeit von verschiedenen Algengruppen bzw. einzelnen Spezies häufig untersucht (vgl. Kapitel 4.1.7.2). Da die Pigmentzusammensetzung in Abhängigkeit der Nährstoffbedingungen ebenfalls unterschiedlich sein kann, bot es sich an, Versuche mit Cyanobakterien (bevorzugen in der Regel höhere Phosphoranteile) und Chlorophyceen (schnelleres Wachstum, verschiedene Speicherstrategien) durchzuführen. Ziel war es dabei, den Einfluß verschiedener Konkurrenzsituationen auf die Pigmentzusammensetzung und den Anteil am Chlorophyll zu untersuchen.

Es wurden neben den Misch-Kulturen von *Aphanizomenon* und *Selenastrum* bzw. *Aphanizomenon* und der µ-Alge jeweils das Basal 1 Medium sowie das Basal 1 Medium mit doppelter Phosphormenge bzw. dreifacher Stickstoffmenge verwendet.

Für die verschiedenen Ansätze zeigt die Abbildung 21A die Pigmentzusammensetzung während des Kulturverlaufes. Wird die Pigmentstöchiometrie des Inokulums eingesetzt, ergibt sich die in Abbildung 21B dargestellte Verteilung der Spezies, die gemessenen und mit den Inokulum-Modell errecheten Chlorophyll a Konzentrationen werden als Linien abgebildet. Gegen Ende des erfaßten Kulturverlaufes weichen der gemessene Chlorophyll a Gehalt und der nach dem Modell errechnete immer stärker voneinander ab.

Während sich *Aphanizomenon* gegen die µ-Alge unter allen gewählten Medien-Bedingungen durchzusetzten scheint, ist *Selenastrum* im mit Stickstoff angereicherten Medium *Aphanizomenon* überlegen, in den beiden anderen Medien ist ein relativ ausgewogenes Verhältnis beider zu erkennen.

Es wurden von den einzelnen Proben auch Fraktionen erzeugt, wobei die leichte Fraktionierbarkeit von *Aphanizomenon* genutzt wurde. Die **Abbildung 154** (Anhang) zeigt die Pigmentzusammensetzung in den Fraktionen der Basalmedium-Kulturen und deren Zusammensetzung, wenn von dem oben genannten Inokulum-Modell ausgegangen wird. Die Filtrate enthalten jeweils einen höheren Anteil der Grünalge als die mit 5µm Gaze herausgefilterten Teilproben.

Aus den Fraktionsdaten konnte für jede Probe der Koeffizient Chlorophyll a/Markerpigment sowie der Anteil der beiden Arten errechnet werden, beide werden in der Abbildung 22 für die Mischkultur von *Aphanizomenon* und *Selenastrum* gezeigt. Es wird deutlich, daß sich die Koeffizienten von beiden Spezies im Kulturverlauf verändern, wobei sich derjenige der anteilmäßig zurückgehenden Spezies offensichtlich stärker erniedrigt. Im großen und ganzen wirkt sich der relative Fehler nicht dramatisch aus, auch wenn mit Hilfe der Fraktionsdaten deutlich wird, daß die Abweichungen der Inokulum-Modell-Werte von den gemessenen des Chlorophyll a in stärkerem Maße auf einen sich erniedrigenden Koeffizienten von Selenastrum zurückzuführen sind. Letztlich führt dies am Ende des Versuches zu einem größeren Cyanobakterienanteil, als das Modell mit festen Koeffizienten dies vorhersagen kann (vgl. Abbildung 21).

Bedenkenswert ist an diesen Ergebnissen im Hinblick auf die Modellierung von Effekten der sich ändernden Pigmentstöchiometrien bei multivariaten Regressionsmodellen, daß sich das Verhältnis von Chlorophyll zu Markerpigmenten auch bei hohen Chlorophyll a Anteilen z.T. um mehr als einen Faktor 2 ändert (Chlorophyll a/Lutein), während die gesamt-Chlorophyll-Menge noch deutlich ansteigt. In den Modellrechnungen in Kapitel 3.2 wurde davon ausgegangen, daß es erst beim Zusammenbrechen der Populationen zu deutlichen Schwankungen der Pigmentverhältnisse kommt, was ein geringeres Fehlerpotential verursacht.

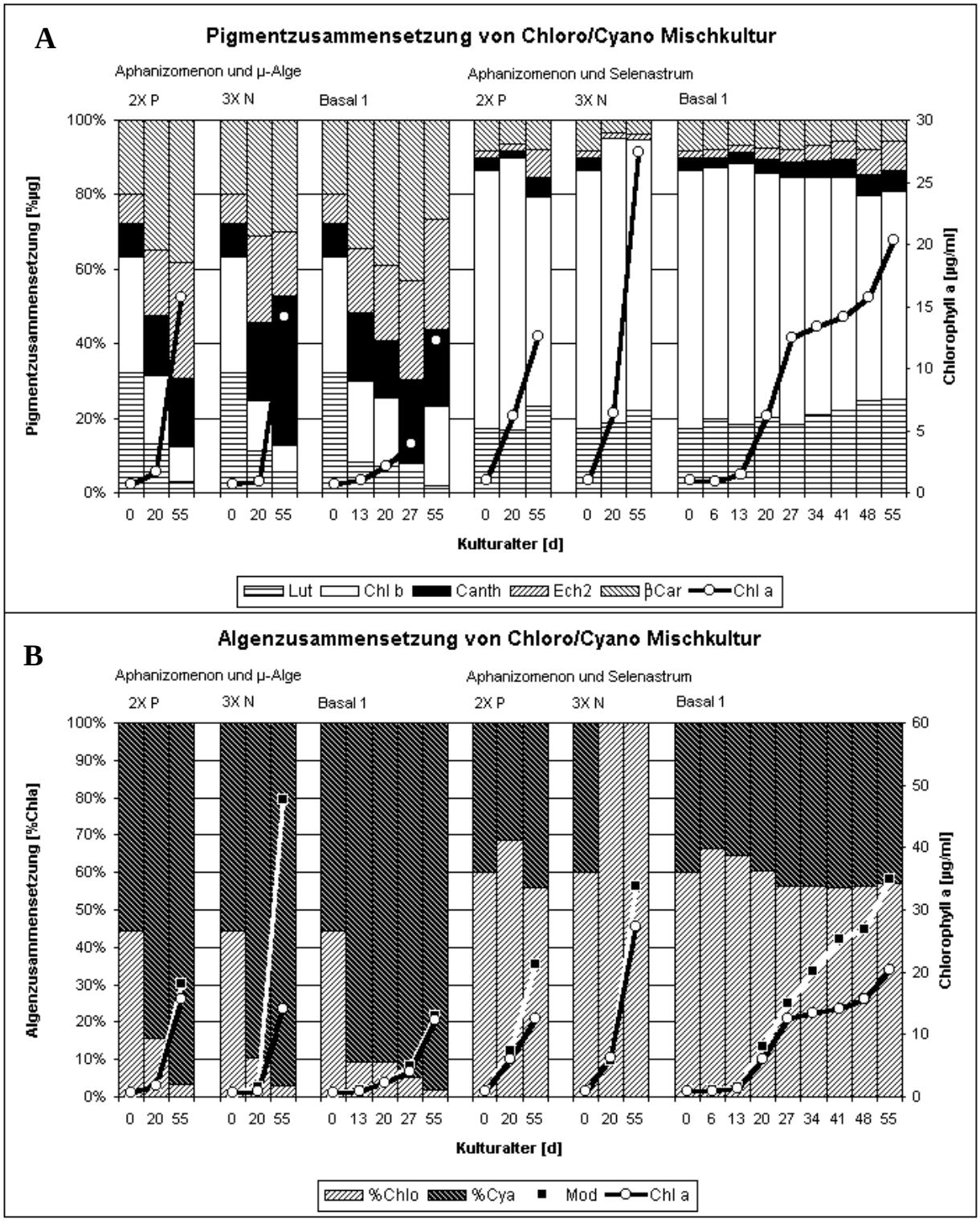


Abbildung 21 : Experiment mit Mischkulturen einer Chlorophycee und eines Cyanobacterium in batch-Kultur A: Pigmentzusammensetzung im Kulturverlauf in den jeweiligen Anätzen; B prozentuale Anteile der Gruppen im Kulturverlauf (ins Modell wurden die Pigmentstöchiometrien beim Beimpfen eingesetzt)

Am Versuchsende (55 Tage) wurde ein höherer *Aphanizomenon*-Anteil in der mit Phosphor angereicherten Mischkultur mit *Selenastrum* gefunden, während der Canthaxanthin-Koeffizienten relativ konstant blieb (Abbildung 22). Dies entspricht der Erwartung, daß Cyano-bakterien unter Phosphor-Anreicherung besser gedeihen. Umgekehrt kann das sich Durchsetzen der Grünalge in der mit Stickstoff angereicherten Kultur bei gleichzeitigem relativ konstanten

Lutein-Koeffizienten für eine bessere Anpassung an dieses Medium gewertet werden. Hat sich eine Alge durchgesetzt, sinkt der Koeffizient der anderen deutlich. Die mit multivariater Regression aus den jeweiligen Fraktionen der Mischkultur *Aphanizomenon+Selenastrum* ermittelten Koeffizienten können entsprechend der Chlorophyll a Gehalte der Proben gewichtet werden und mit demjenigen Koeffizienten verglichen werden, der sich für die Gesamtheit der unfraktionierten Proben ergibt. Dabei fällt bei letzteren eine deutlich schwächere Bewertung des Canthaxanthins auf (Tabelle 14), was für die Proben der Basalmedium Kultur alleine, in verstärktem Maße aber für alle Kulturen der beiden Spezies zusammen gilt: der Lutein Koeffizient wird stark auf Kosten des Canthaxanthin-Koeffizienten erhöht. Da sich die Zusammensetzung der Proben während der Kulturverläufe nicht so stark unterscheidet, sind die Modelle für den Datensatz ohne die Fraktionsdaten zwar signifikant, aber den statistischen Kenngrößen zufolge vergleichsweise schlecht (vgl. Abbildung 154 im Anhang).

Mischkultur *Aphanizomenon & Selenastrum*		ausFraktionen errechnete durchschnittliche Koeffizienten (gewichtet nach Chlorophyll a)				nur aus unfraktionierten Proben errechnete Koeffizienten	
Chl a/Marker [µg/µg]	Inokulum	nur Basalmedium	Basal / 3xN	Basal / 2xP	alle Medien	nur Basalmedium	alle Medien
Canth. (*Apha.*)	30,98	24,21	17,51	26,19	**24,43**	18,3	**9,3**
Lut. (*Selena.*)	8,77	5,14	7,56	5,28	6,13	5,4	7,26

Tabelle 14: Aphanizomenon und Selenastrum Mischkultur: Vergleich der Regressionsergebnisse für unfraktionierte bzw. fraktionierte Proben

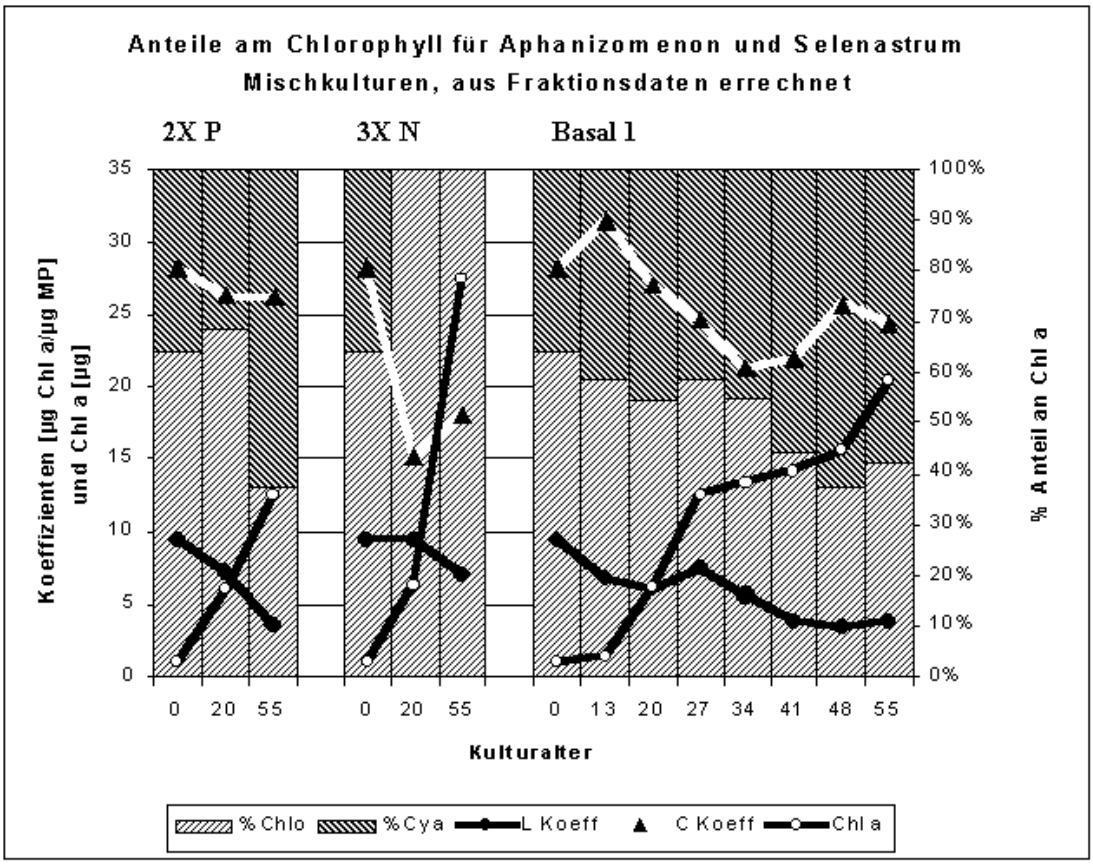


Abbildung 22: Kulturverläufe von Aphanizomenon und Selenastrum Mischkultur (vgl. Abbildung 21B), aus Fraktionsdaten errechnete Chlorophyll a/Markerpigment Stöchiometrien sowie Anteile an Chlorophyll a; L Koeff: Verhältnis Chlorophyll a zu Lutein [µg/µg], Marker für Selenastrum;, C Koeff: ensprechend für Canthaxanthin, Marker für Aphanizomenon

Zusammenfassend läßt sich festhalten, daß die Versuche mit den Mischkulturen deutlich machen konnten, daß durch die Fraktionierung zusätzliche physiologische Informationen gewonnen werden können. Gleichzeitig werden mögliche Fehler bei der Regression mit unfraktionierten Daten vermieden. Sicherlich waren die Bedingungen hier optimal gewählt (leicht fraktionierbare Spezies, nur zwei Arten). Inwiefern sich die Fraktionierung auch bei den im allgemeinen wesentlich komplexeren Freilandproben erfolgreich anwenden läßt, soll im folgenden Abschnitt exemplarisch untersucht werden.

3.4 Bewährt sich die Fraktionierung auch bei Freilandproben?

Die statistischen bzw. iterativen Verfahren zur Auswertung von Pigmentdaten setzen eine vielzahl von Proben voraus. Liegt jedoch lediglich eine bzw. wenige Proben vor, muß zur Auswertung zwangsläufig auf bekannte Pigmentstöchiometrien zurückgegriffen werden, da keine Anpassung bzw. Berechnung dieser Werte möglich ist. Dabei ergeben sich allerdings häufig mehr oder weniger deutliche Abweichungen der Modell-Chlorophyll a Werte gegenüber den gemessenen, was das Vertrauen in die errechnete Zusammensetzung stark mindert. Die Fraktionierung einer Probe könnte hier einen Ausweg bieten, da sie im Prinzip auch eine Berechnung von Pigmentstöchiometrien aus einer einzigen Probe erlauben kann.
Proben verschiedener Klein-Gewässer auf dem Campus der Universität Mainz wurden faktioniert. Die aus den Fraktionen errechneten Algengruppenanteile wurden mit den Ergebnissen verglichen, die eine Verwendung von Labor-Pigmentstöchiometrien (Abbildung 23A +Tabelle 15) liefern. Wie die Grafik zeigt, liefert das „Mainzer Modell“ sehr unterschiedliche Zusammensetzungen für die Proben. Es werden gleichzeitig erhebliche Abweichungen zwischen Modell – und gemessenem Chlorophyll a – von einem Viertel (Krötenloch) bis zum Fünffachen (Reaktorteich) – deutlich. Die Pigmentzusammensetzung der Fraktionen der Freilandproben wird in Abbildung 23C dargestellt. Dabei fällt insbesondere auf, daß Proben mit hohen Zeaxanthin-Anteilen häufig sehr hohe Kontrollwerte erreichen, während die Fraktionen des Krötenloches mit ihren extrem niedrigen Verhältnissen von Modell Chlorophyll a zu gemessenem Chlorophyll a ungewöhnlich hohe Violaxanthin-Anteile aufweisen. Wie die Abbildungen zeigen, wurden von den einzelnen Gewässern verschieden viele Fraktionen gewonnen, die sich auch nicht immer deutlich in ihrer Pigmentzusammensetzung unterscheiden. Die xy-Diagramme in Abbildung 23D und E zeigen die Streuung der Modell-gemessenen-Chlorophyll a Werte für die Fraktionen der einzelnen Proben, wenn das Mainzer Modell verwendet wird. Meistens liegen die Fraktionen einer Probe mehr oder weniger auf einer Linie.

Chlorophyll a / MP [µg/µg]	KW	Peri	Fuc	Allo	Lut	Zea	Vio	n	F
„Mainzer Modell“		1,49	1,60	4,02	10,61	13,43			
Reaktor-Teich 16.7.96	491%				4,37	1,96		6	11259,6
Krötenloch Bot.G. 15.7.96	23%						4,12	8	3920,4
Fischteich Bot.G. 16.7.96	264%					8,26		5	1061,8
Medizi. Gart. Teich 17.7.96	53%	2,73						6	151,7
Bot.Garten Becken 21.3.96	354%			3,10	3,20			11	8959,7
Birkenteich Gatersl. 17.6.96	86%		2,35					12	148232,2

Tabelle 15 : Ergebnisse der Regressionen mit Freiland-Proben Fraktionen, die Proben wurden in kleineren Gewässern auf dem Gelände der Universität Mainz gewonnen, nur die Birkenteich Probe stammt aus Gatersleben, „Mainzer Modell“: Pigmentstöchiometrien nach Wilhelm et al, 1991; KW: „Kontrollwert“:= Verhältnis von Modell Chlorophyll a zu gemessenem Chlorophyll a, hier wenn „Mainzer Modell“ eingesetzt wird; n: Zahl der gewonnenen Fraktionen;

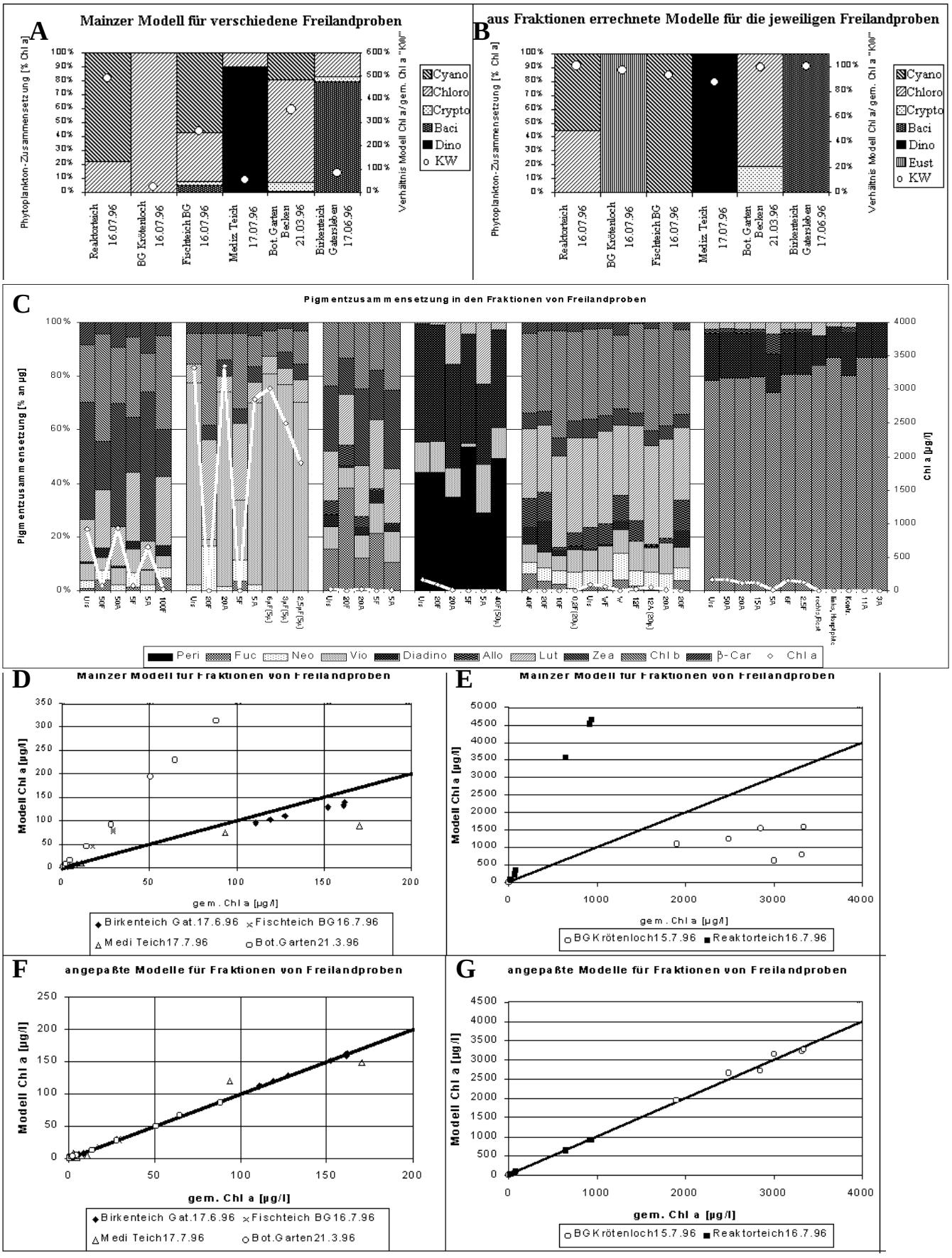


Abbildung 23: Fraktionierung von Freiland-Proben: A: Algengruppenanteile nach "Mainzer Modell"; B: nach aus Fraktionen errechneten Modellen; C: Pigmentzusammensetzung in Fraktionen; D und E: Modell und gemessene Chlorophyll a Werte nach „Mainzer Modell"; F + G: - nach angepaßten, aus Fraktionen errechneten, Modellen für die jeweiligen Proben

Wird anhand der Fraktionsdaten versucht, mit multivariater linearer Regression Koeffizienten für die einzelnen Pigmente zu errechnen (ohne Konstante, rückwärts Eliminationsverfahren), ergeben sich die in Abbildung 23B gezeigten Zusammensetzungen. Die entsprechenden x-y-plots zeigen eine wesentlich bessere Anpassung von Modell und gemessenem Chlorophyll a, in Tabelle 15 werden die ermittelten Koeffizienten mit denen des Mainzer Modelles verglichen. Die Anzahl und die Pigmentzusammensetzung der einzelnen Fraktionen läßt die mit Regression errechneten Koeffizienten als verständlich erscheinen: in Proben, deren quantitativ bedeutsame Fraktionen alle fast ausschließlich aus einer Algengruppe bestehen (Birkenteich, Medizin. Teich, Krötenloch), kann nur ein einziger Koeffizient signifikant werden, die restlichen werden aus der Analyse ausgeschlossen. Die beste Fraktionierung konnte bei der Probe des Reaktorteiches erreicht werden, in dem offensichtlich Cyanobakterien und Chlorophyceen dominierten. Bei der Probe aus dem botanischen Garten (21.3.96) dürfte die Regression ebenfalls sinnvolle Anteile liefern, auch wenn dort Bacillariophyceen und Cyanobakterien eliminiert wurden (sie dürften wohl kaum mehr als 5% Anteil am Chlorophyll a erreicht haben). Die größten Probleme traten bei der Probe des Fischteiches auf, bei der eine heterogene Zusammensetzung mit einer geringen Fraktionszahl zusammenkam, so daß auch hier schließlich nur eine einzige Variable übrigblieb.
Die Krötenloch Probe zeigt, daß es durchaus möglich und sinnvoll ist, auch andere als die üblicherweise verwendeten Marker einzusetzen, um Pigmentstöchiometrien und Algengruppenanteile zu errechnen. Ein Hinweis auf im verwendeten Modell nicht berücksichtigte Algen, die zum Chlorophyll a beitragen, kann in dem extrem niedrigen Verhältnis Modell Chlorophyll/gemessenes Chlorophyll gesehen werden. Werden sämtliche Peaks ausgewertet, kann eine Korrelation mit Chlorophyll a Aufschluß darüber geben, ob es ein weiteres in Frage kommendes „Markerpigment“ für diese Probe gibt. Das Pigmentmuster der Krötenloch-Probe (Vorkommen von Vaucheriaxanthin(-ester) und große Mengen Violaxanthin) deutete darauf hin, daß es sich hier bei der dominierenden Phytoplanktongruppe um Eustigmatophyceen gehandelt haben muß.
Ein Vergleich der errechneten Koeffizienten mit denen der Laborkulturen zeigt durchaus Unterschiede, sie bewegen sich jedoch immer noch im Rahmen der in der Literatur bereits beschriebenen Werte (vgl. Kapitel 4.1.6). Der extrem geringe Koeffizient für Zeaxanthin in der Reaktorteich Probe fällt besonders auf, er kann als ein weiteres Indiz dafür gelten, daß gerade bei den Cyanobakterien mit einer hohen Variabilität gerechnet werden muß.
Drei Fraktionen der Birkenteich Probe aus Gatersleben wurden mit dem Durchflußzytometergewonnen, wobei zwei Proben durch Sortieren (2 Stunden, jeweils 1.2 Millionen Partikel, getrennt in Hauptpunktehaufen und Rest) , während die dritte ohne Sortieren (als Test, inwiefern das Passieren des Durchflußzytometers alleine die Pigmentstöchiometrie beeinflußt) erzeugt wurde. Es konnten bei diesen Proben keine ungewöhnlichen Veränderungen der Pigmentstöchiometrien beobachtet werden. Für den Hauptpunktehaufen wurden insgesamt in den 2 Stunden Sortierzeit 0,97 µg Chlorophyll a erreicht, die eine durchschnittliche Chlorophyllmenge von 0,81µg/Millionen Partikel errechnen lassen.

3.5 Arendsee Proben

3.5.1 Trennungsprobleme durch mit Markern koeluierende Cyanobakterien-Pigmente und ihre integrative Lösung

Während bei dem verwendeten Gradienten in der Regel keine größeren Probleme bei der Trennung der Pigmente, insbesondere der für die Quantifizierung von Algengruppenanteilen herangezogenen sogenannten Markerpigmente auftraten, wurde bei den Arendsee Proben schnell deutlich, daß die hohen Cyanobakterienanteile einen größeren Aufwand bei der Auswertung der Chromatogramme unumgänglich machten. Fucoxanthin, Alloxanthin und Zeaxanthin wurden jeweils durch andere Carotinoide überlagert, die sich jedoch spektral deutlich unterschieden. Es

bot sich deshalb die Möglichkeit, durch Integration bei zusätzlichen Wellenlängen (neben 440 und 670 nm auch 515 oder 525 nm) und Verrechnung der hierbei erhaltenen Area-Verhältnisse anhand von reinen Peaks (sowohl der interessierenden Markerpigmente als auch der als „Verunreinigungen“ auftretenden Substanzen) auf die Areas der unvollständig getrennten Carotinoide zu schließen.

Fucoxanthin koeluierte mit Oscillaxanthin, Myxoxanthophyll mit Alloxanthin, Canthaxanthin mit Zeaxanthin. Wegen der sehr hohen Cyanobakterien-Anteile in den Arendsee-Proben kamen die überlagernden, sonst eher in geringen Anteilen auftretenden Blaualgen-Pigmente häufig und in quantitativ bedeutsamen Mengen vor. Es wurden zunächst Chromatogramme von Reinkulturen bei 515, 525 und 440nm integriert. Für die interessierenden Peaks wurde schließlich das Verhältnis der Flächen bei den verschiedenen Integrationswellenlängen ermittelt. Online-Spektren der jeweiligen Rein-Pigmente führten bezüglich der Absorptionen bei verschiedenen Wellenlängen zu einem vergleichbaren Verhältnis wie das der Area bei den entsprechenden Integrationswellenlängen. Da bei Mischproben kleine Unterschiede in den Retentionszeiten der sich überlagernden Pigmente auftraten, die zu verschiedenen Spektren im Mischpeak führten, wurde das Area-Verhältnis zur Berechnung der Pigmentkonzentration der einzelnen Komponenten herangezogen. Bei 525nm Integrationswellenlänge ließe sich theoretisch eine noch bessere Unterscheidung der Pigmente als bei 515nm erhalten, da hier die absoluten Werte jedoch sehr gering werden, wurde die 515nm Integration nach einigen Auswerte-Versuchen als zuverlässiger erachtet und weiterhin verwendet.

Zum Errechnen der jeweiligen Area aus den Mischpeaks wurde schließlich folgende Formel verwendet:

$$440\text{Pig.A} = \frac{515\text{Mix} - (440\text{Mix} * (515/440\text{PigB})}{515/440\text{PigA} - 515/440\text{PigB}}$$

Gleichung 7: Berechnung der Area von koeluierenden Pigmenten aus Chromatogrammen verschiedener Integrationswellenlängen

mit:

440PigA: Area bei 440nm, die Pigment A entspricht 515/440PigA bzw.-B: Area-Verhältnis der Reinpigmente bei 515nm gegenüber 440nm Integrationswellenlänge

515- bzw. 440Mix: Area des gesamten Mischpeaks bei der entsprechenden Integrationswellenlänge

Während für Fucoxanthin und Oscillaxanthin keine Berechnungen nötig waren, da sich die Spektren der beiden Pigmente praktisch nicht überschneiden, wurden für die übrigen Pigment-Paare die in Tabelle 16 aufgeführten Verhältnisse benutzt, die jeweils aus Regressionen (durch Null) der Area bei 515 und 440nm von Reinkultur-Chromatogrammen ermittelt wurden (r^2 jeweils >0.95, n>=3).

Verhältnis Area 515nm/ Area 440nm	
Alloxanthin Myxoxanthophyll	0,073 1,327
Zeaxanthin Canthaxanthin	0,119 0,635

Tabelle 16 : Area-Verhältnis von 515 zu 440nm Integrationswellenlänge für koeluierende Pigmente

Die so ermittelten Area der einzelnen Pigmente wurden durch die Eichfaktoren in µg-bezogene Konzentrationen umgerechnet. Dabei zeigte sich, daß die Mengen an Oscillaxanthin und Myxoxanthophyll häufig sogar die der eigentlich an dieser Stelle erwartenden Pigmente übertrafen, was die Wichtigkeit der Kontrolle der online-Spektren unterstreicht. Canthaxanthin trat hingegen in deutlich geringeren Mengen als Zeaxanthin auf. Da sein Verhältnis zum Chlorophyll a jedoch in der Regel noch deutlich unter dem des Zeaxanthins liegt, sollte daraus zunächst nicht vorschnell auf eine geringe Bedeutung dieses Markers geschlossen werden.

3.5.2 Biovolumina und Pigmentzusammensetzung des Phytoplanktons

Abbildung 24 A zeigt die 1996 für Arendsee-Proben gefundenen Pigmentkonzentrationen. Da die Proben nicht unmittelbar vergleichbar waren (summierende Proben von 0-8 bis 0-20 m Tiefe), wurden die absoluten Werte entsprechend verrechnet. Dabei wurde die Annahme getroffen, daß sich in größeren Tiefe keine nennenswerten Chlorophyllkonzentrationen mehr finden. Die Werte von 0-8 m summierenden Proben (16.07. - 11.09.1996) wurden dem zufolge mit dem Faktor 8/20 multipliziert. Für die Auswertung der HPLC-Pigmentdaten mußte auf Laborreferenzen zurückgegriffen werden, da eine Anpassung des Auswertungsmodelles aufgrund der geringen Probenzahl und der offensichtlichen Heterogenität des Datensatzes keine sinnvollen Ergebnisse möglich gewesen wären. In Abbildung 24 B werden die aus den Markerpigmenten errechneten Algengruppenaufkommen mit dem tatsächlich gemessenen Chlorophyllkonzentrationen verglichen. Die obere Kante des Flächendiagrammes kann als Summe der Modell-Chlorophyll a Konzentrationen mit dem gemessenen Chlorophyll a Gehalt verglichen werden. Während die Modell-Werte im Frühjahr etwas unter den gemessenen Chlorophyll a Konzentrationen liegen, übersteigen sie diese im Herbst. Innerhalb der Cyanobakterien gab es im Jahresverlauf mehrere große Umstrukturierungen in der Artenzusammensetzung (Abbildung 25 A), die sich in den Pigmentmustern von ausschließlich bei Cyanobakterien

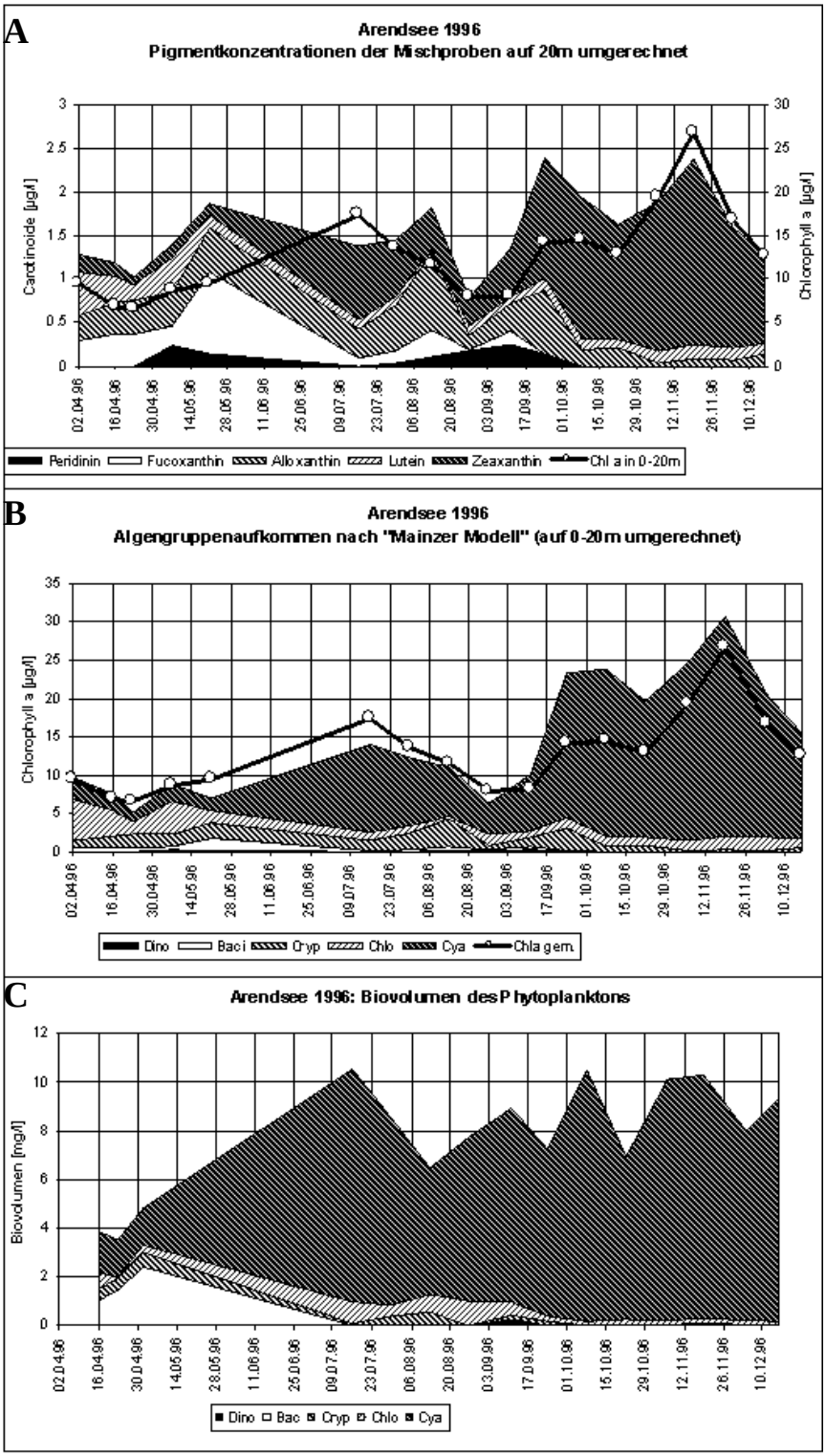


Abbildung 24 : Arendsee HPLC-Probe 1996: A: Markerpigmentkonzentrationen und Chlorophyll a, B: daraus nach "Mainzer Modell" errechnete Algengruppenverteilung, C: mikroskopisch ermitteltes Biovolumen der Algengruppen

gefundenen Carotinoiden niederschlagen (Abbildung 25 B). Dabei spielt vor allem auch das Verhältnis der Carotinoide zum Chlorophyll a eine Rolle.

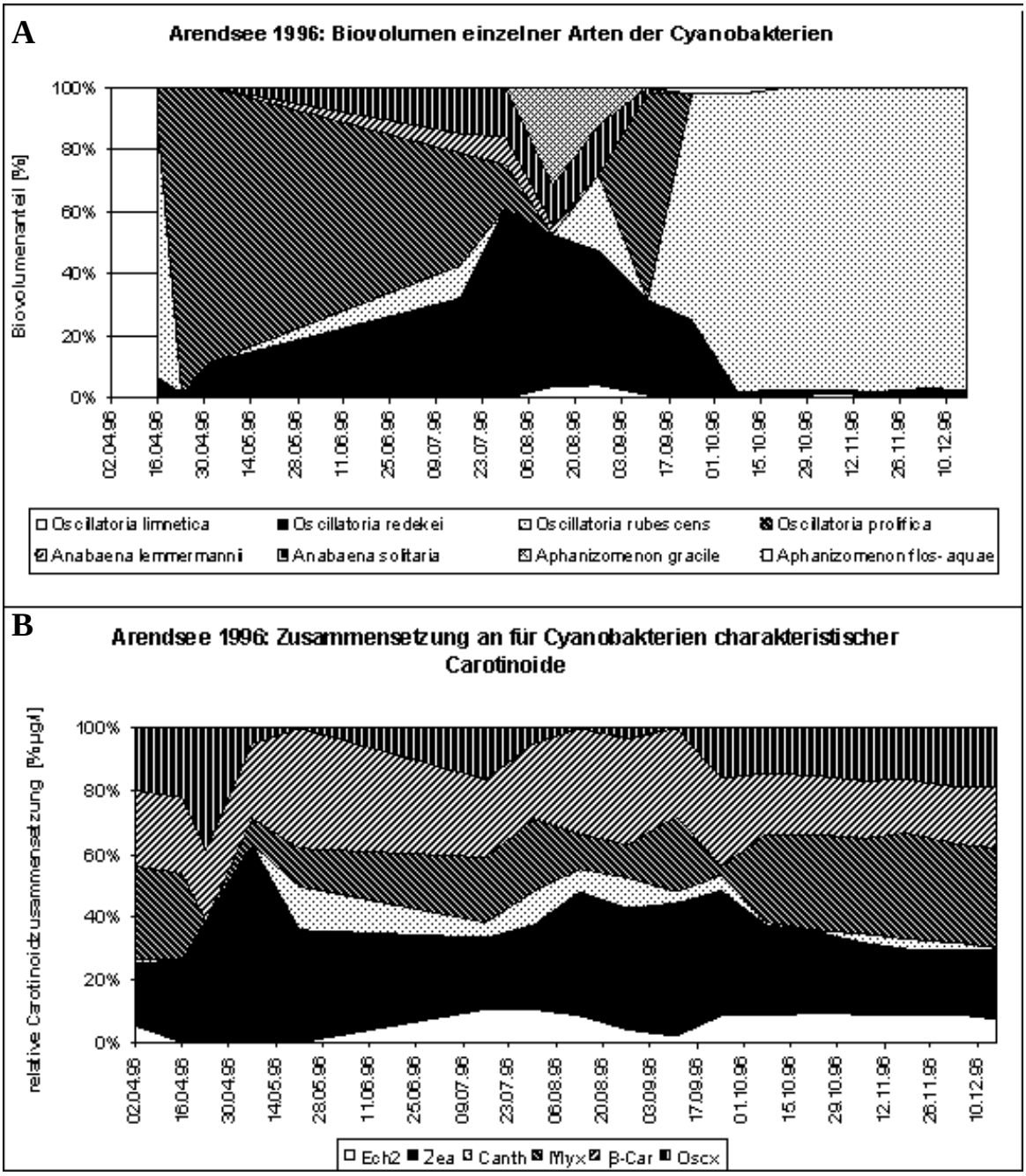


Abbildung 25 : A: Biovolumina einzelner Cyanobakterien-Spezies im Arendsee 1996; B:Zusammensetzung der Cyanobakterien-Pigmente

Wie anhand der Zähldaten deutlich wird (Abbildung 24 C + Abbildung 25 A), dominierte von Oktober bis zum Jahresende 1996 mit *Oscillatoria rubescens* nur eine einzige Art das Phytoplankton. Die bis Dezember auftretenden Veränderungen in der Pigmentzusammensetzung sollten deshalb auf die in der Natur aufgetretenen Schwankungen der Pigmentstöchiometrie einer einzigen Spezies schließen lassen. *Oscillatoria prolifica*, die im Frühjahr die Cyanobakterien-Population dominierte und Mitte September wiederum hohe Anteile erreichte, scheint kein Myxoxanthophyll, Echinenon oder Oscillaxanthin zu bilden und im übrigen geringere Carotinoid-

Chlorophyll Verhältnisse aufzuweisen als *Oscillatoria rubescens*. Das Vorkommen von *Oscillatoria redekii* geht mit leicht gestiegenen Canthaxanthin-Anteilen einher.

3.5.3 Versuch einer Modellierung

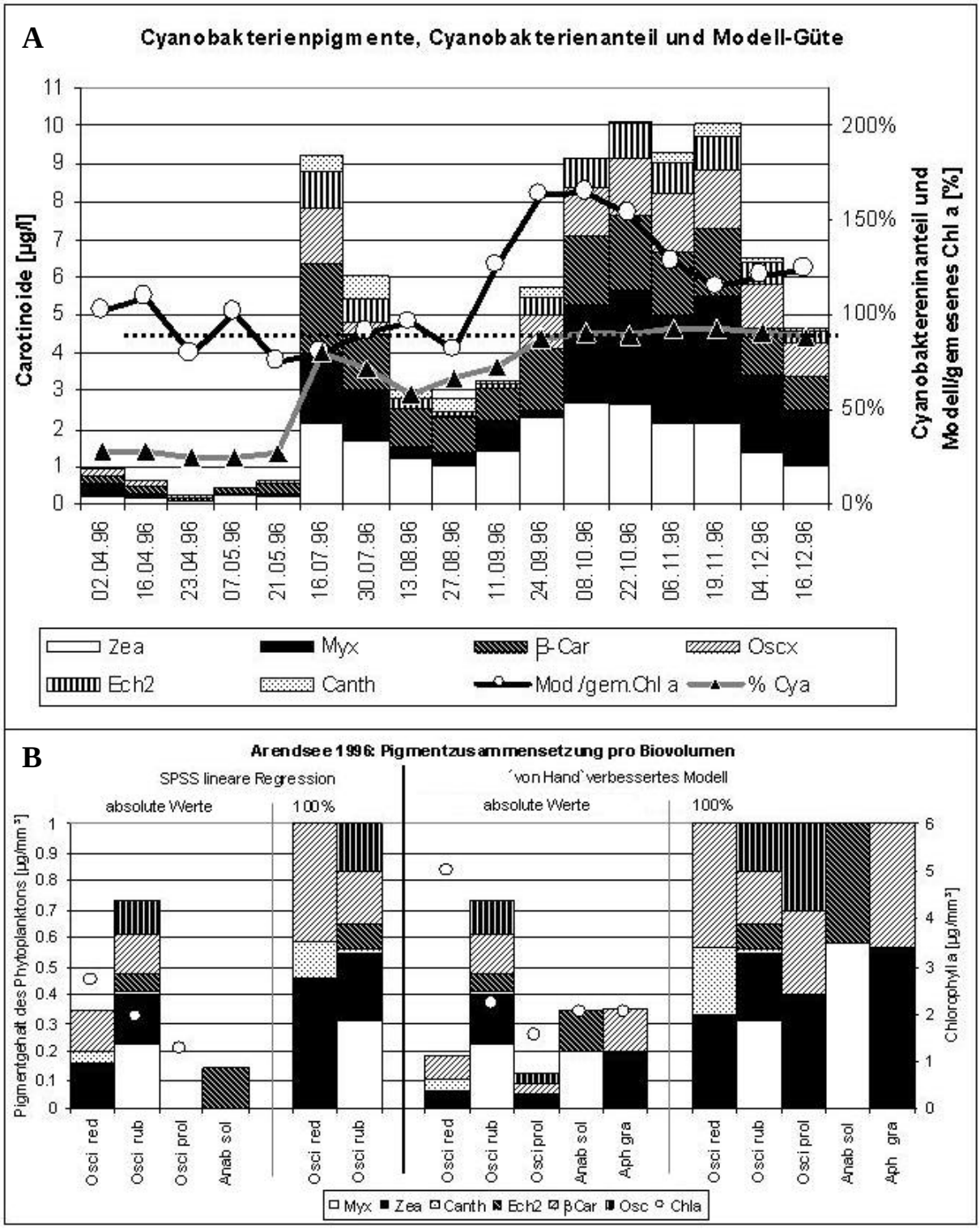


Abbildung 26 : Modellierung des Zusammenhanges zwischen Biovolumen und Pigmentgehalten bei Cyanobakterien im Arendsee 1996; A: Absolute Pigmentkonzentrationen, wie sie aus den Biovolumina nach dem Modell errechnet wurden; B: Modell-Pigmentgehalte für einzelne Spezies; es werden jeweils erst die absoluten Werte, danach die auf 100% gesetzte Carotinoid-Zusammensetzung gezeigt

Aus dem obigen Abschnitt geht schon hervor, daß es möglich ist, die Pigmentmuster und die vorkommenden Spezies in Zusammenhang zu bringen. Hierzu können die Biovolumina bzw. relative Biovolumen-Anteile mit den Carotinoidkonzentrationen bzw. den relativen Carotinoidanteilen verrechnet werden. Zu diesem Zweck wurde zunächst lineare Regressionen der Biovolumina mit jedem einzelnen Cyanobakterien-Carotinoid durchgeführt. Die dabei

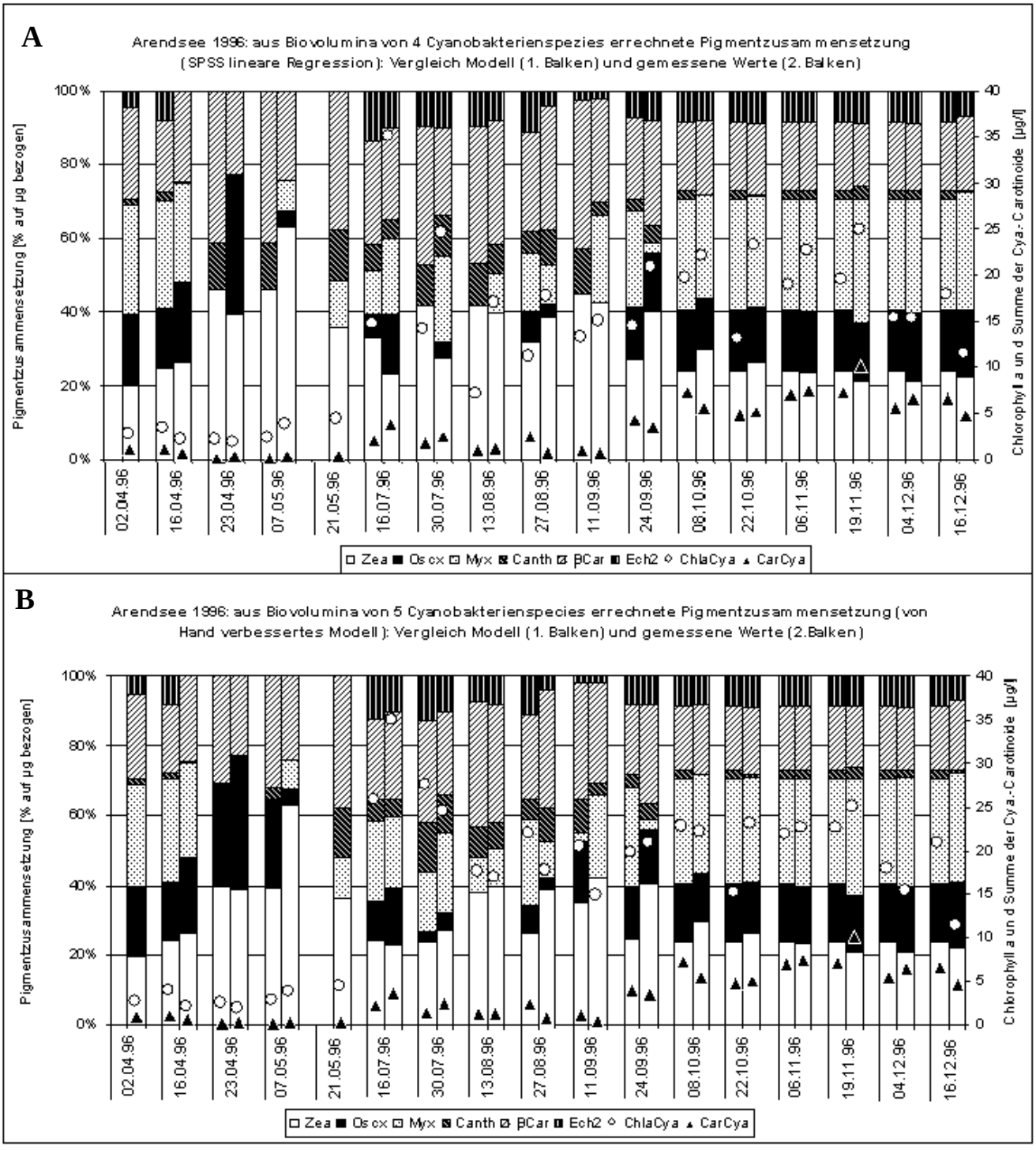


Abbildung 27 : Vergleich der durch Modelle aus Biovolumina errechneten Pigmentmuster mit den tatsächlich gefundenen A: SPSS Modell B: "von Hand" verbessertes Modell

erhaltenen Koeffizienten geben die Pigmentmenge [µg/mm³] für die jeweilige Art an (Abbildung 26 B). Arten, die nur selten und dann in geringen Biovolumenanteilen vorkamen, mußten aus den Analysen ausgeschlossen werden.
Die Güte des erhaltenen Modelles kann durch den Vergleich der durch das Modell aus den Biovolumina errechneten Pigmentkonzentrationen mit den jeweils tatsächlich gemessenen beurteilt werden (Abbildung 26 A + Abbildung 27 A+B). Dabei zeigt sich bei dem mit SPSS errechneten Modell, daß die Anpassung bei geringen Pigmentkonzentrationen zu größeren relativen Abweichungen kommt. Es wurde deshalb versucht, auch eine Reihe anderer Kriterien zur Optimierung der Modellierung heranzuziehen (z.B. durch Normieren der Daten) und durch Annahmen der Pigmentzusammensetzung für seltener vorkommende Spezies zu ergänzen. Auf diese Art und Weise ist es durchaus möglich, bessere Modelle zu erhalten, nur sind die Güte-Kriterien dabei nicht so leicht objektivierbar. Da der hier zur Verfügung stehende Datensatz nur eine relativ kleine Probenzahl beinhaltet, sollten die hier angewendeten statistischen Verfahren hauptsächlich exemplarisch verwendet werden, um die Möglichkeiten von Analysen aufzuzeigen.

3.5.4 Die Clusteranalyse bietet neben Korrelationen eine weitere Möglichkeit, Zusammenhänge zwischen Pigmenten darzustellen und zu untersuchen

Eine einfache bivariate Korrelation der Pigmente liefert eine Kreuztabelle mit Pearson-Korrelationskoeffizienten und ihren jeweiligen Signifikanzen (Tabelle 44B und C im Anhang). Dabei sind häufig die meisten Pigmente mehr oder weniger stark miteinander korreliert, was hauptsächlich auf die stark unterschiedlichen gesamt-Pigmentgehalte zurückzuführen ist. Insbesondere sind die Markerpigmente, die quantitativ eine Rolle spielen, mit Chlorophyll a korreliert. Im Falle der Arendsee-Proben, bei denen Cyanobakterien die größte Rolle spielten, beschränkt sich dieser Effekt auf Zeaxanthin. Um die Korrelationen zwischen den Markerpigmenten unverfälscht beurteilen zu können, bietet die partielle Korrelation, bei der der Einfluß des gesamt-Chlorophyll a Gehaltes herausgerechnet wurde, die besten Vorraussetzungen. Eine solche partielle Korrelation liefert das gleiche Ergebnis, wie wenn mit auf Chlorophyll a normierten Daten eine bivariate Korrelation durchgeführt wird. Da das Lesen einer Kreuztabelle zwar sehr informativ, aber zeitaufwendig und wenig anschaulich ist, wurde versucht, eine graphische Darstellung der Zusammenhänge zu finden. Hierfür bietet sich die hierarchische Clusteranalyse an, bei der als Kriterium hier die Pearson Korrelation und als Methode „nearest neighbour“ gewählt wurde (Tabelle 44A). Bei der Clusteranalyse muß die große Zahl möglicher Einstellungen und demzufolge variierender Ergebnisse berücksichtigt werden. Sie ist in der Lage, die Zusammenhänge zwischen den Pigmenten optisch darzustellen, ein einfaches und im Ergebnis der partiellen Korrelation in jeder Hinsicht vergleichbares Verfahren müßte jedoch noch gefunden werden.

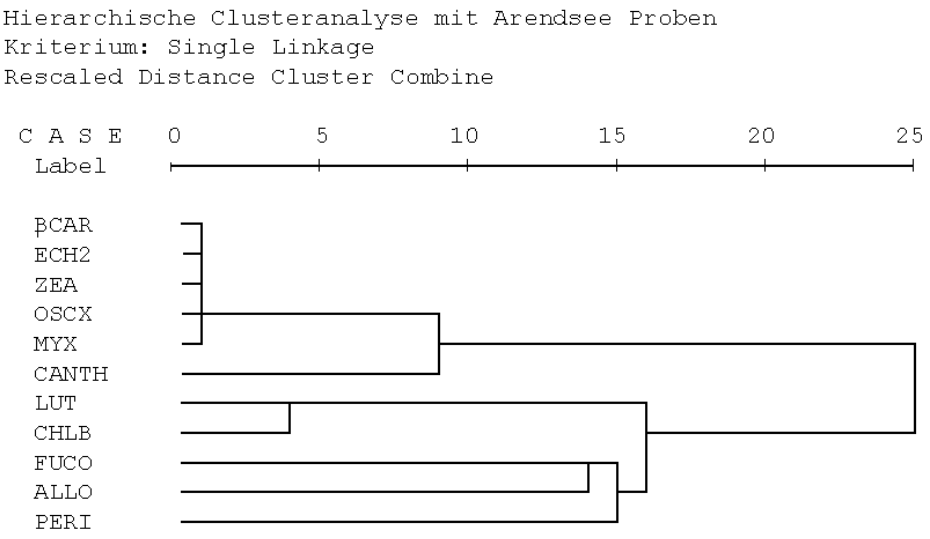


Abbildung 28: Ergebnisse der Clusteranalyse mit Arendsee-Daten

3.5.5 Eignung verschiedener Cyanobakterien-Pigmente als Marker

Wichtige Kriterien für die Qualität von Markerpigmenten sind neben der Stetigkeit des Vorkommens in den Spezies der zu vertretenden Gruppe (und der Spezifität für die Gruppe, siehe Kapitel 4.1.7) eine ausreichende Quantität des Pigmentes im Verhältnis zu Chlorophyll a und eine gute und einfache Idendifizierbarkeit und Integrierbarkeit. Diesen Anforderungen entspricht neben Zeaxanthin in dem vorliegenden Datensatz allenfalls noch â-Carotin. Myxoxanthophyll erreicht zwar durchaus ausreichende quantitative Anteile, seine Stetigkeit und seine Trennung bzw. Integration sind jedoch problematisch. Oscillaxanthin, Canthaxanthin und Echinenon erreichen keine so hohen quantitativen Anteile, außerdem kommen sie auch nicht so stetig vor und Trennungs- bzw. Integrationsprobleme können auftreten.

Die starke Korrelation zwischen Zeaxanthin und â-Carotin deutet darauf hin, daß letzteres auch anstatt des Zeaxanthins Verwendung finden könnte. Gerade bei einzelnen Proben, die wegen zu erwartender hoher Zeaxanthinanteile durch andere Algengruppen (wegen starker Sonneneinstrahlung bei Probennahme und deshalb zu erwartender Xanthophyllzyklus-Aktivität) Cyanobakterienanteile vortäuschen könnten, kann die Auswertung von ß-Carotin hilfreich sein (s.o.).

4 Ergebnisse & Diskussion

4.1 Methodisches zur Auswertung der Bleiloch Talsperren Daten: Pigmentdaten liefern bei unterschiedlichen Auswertmodellen valide Daten für die Phytoplanktonpopulationsstruktur, die auch mit Pigmentmustern von unilagalen Laborkulturen vergleichbar sind

4.1.1 Vorgehensweise bei der Auswertung

Die Pigmentkonzentrationen wurden anhand der im Methodenteil beschriebenen Eichung aus den Flächen der jeweiligen Pigmente errechnet (siehe Tabelle 39).
Die unvermeidliche Annahme von konstanten Markerpigment-Chlorophyll a Stöchiometrien innerhalb des Datensatzes kann – wie anhand der Modellrechnungen gezeigt – bei der Auswertung zu Problemen führen. Im Methoden-Teil wurden verschiedene Strategien vorgestellt, um diesen zu begegnen. Sie wurden auf den Bleiloch Talsperre-Datensatz angewandt: Zunächst werden das Ausschließen von Ausreißern, Korrelationen, die Aufteilung der Daten und schließlich die Fraktionierung betrachtet. Außerdem wird das im Methodenteil beschriebene einfache iterative Verfahren der Anpassung des Modelles verwendet, das auf normierten Daten basiert. Um die Vor- und Nachteile der Normierung der Daten und insbesondere das iterative Modell mit dem mulitvariaten Verfahren besser vergleichen zu können, wurden bei letzteren auch normierte Daten benutzt.
Neben einer Diskussion der Auswertungsmethoden sollen am Schluß des Kapitels auch die übrigen mit der HPLC Methode erfaßten Pigmente ausgewertet werden: ihre Korrelationen mit den Markerpigmenten, eine Analyse der Pigment-Cluster und die mit multivariater Regression berechneten Pigmentmuster der Algengruppen in der Bleiloch Talsperre werden dargestellt.
Ein Vergleich der Koeffizienten mit Literaturdaten und eine Diskussion der Auswertung im Lichte theoretischer Überlegungen schließen den methodischen Teil ab.

4.1.1.1 Ausreißer und Korrelationen

Ausreißer

Wenn Ausreißer vorkommen, können diese die Ergebnisse von Regressionen und iterativen Anpassungsmodellen stark beeinflussen, so daß es nötig ist, sie von den Berechnungen auszuschließen. Statistische Verfahren erfordern häufig eine Normalverteilung der Daten und zufällige Abweichungen oder Fehler, die bei Freiland-Proben zunächst nicht gegeben sein müssen. Durch das Ausschließen von Ausreißern kann den Erfordernissen der Analysen stärker Rechnung getragen werden. Da die Werte der abhängigen Variablen bei der multivariaten linearen Regression verantwortlich für das Gewicht eines Falles bei der Bestimmung der Koeffizienten sind, sollten sehr hohe Werte ausgeschlossen werden. Zur Identifikation der Ausreißer wurde zunächst eine Regression mit allen Werten (der einzelnen Jahre) errechnet, wobei die standardisierten Residuen als Variable gespeichert wurden. Anschließend wurde die Residuen-Variable als Filter genutzt, um Ausreißer herauszufiltern, indem Fälle mit standardisierten Residuen größer 1 und kleiner –1 ausgeschlossen wurden (1 entspr. der Standardabweichung, zur Zahl der Fälle bzw. Ausreißer siehe Tabelle 19). Die so Ausreißer-bereinigten Daten lassen bei einer erneuten Regression zwar schon annähernde Normalverteilungen erkennen, insgesamt weicht die Verteilung jedoch in ihrer Form ab: in der Mitte ist sie steiler und am Rand flacher, was bei dem pp-Diagramm eine geschwungene Kurve ergibt.
Es ist auch möglich, die multivariate Regression mit einem normierten Datensatz durchzuführen, auf eine Konstante muß in diesem Falle jedoch zwangsläufig verzichtet werden. Zur Normierung

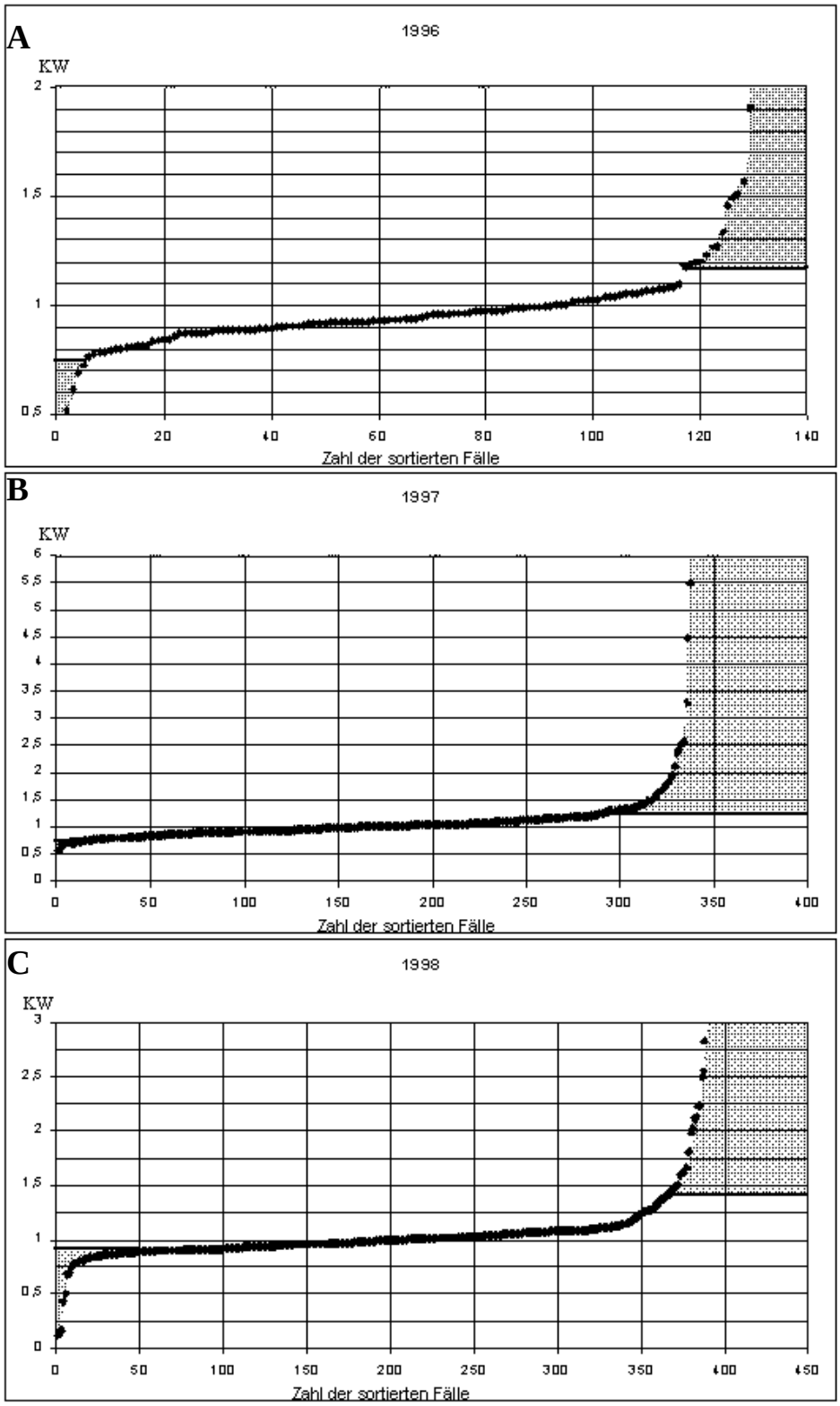


Abbildung 29: Verteilung des Verhältnisses von Modell- und gemessenem Chlorophyll a (KW= Kontrollwert) für die einzelnen Probenahmejahre (A: 1996, B: 1997, C: 1998), Ergebnisse des iterativen Modelles mit allen Daten, Ausreißer können hier definiert und bei weiteren Analysen ausgeschlossen werden (Fälle vor grau hinterlegtem Bereich)

der Daten werden alle Pigmentkonzentrationen einer Probe durch die Konzentration des Chlorophyll a dividiert. Ein Vorteil dieses Vorgehens ist, daß so jeder Fall gleich gewichtet wird, weshalb das so erzeugte Modell eher der Mehrheit der Proben enspricht und nicht hauptsächlich den Proben mit hohen Pigmentkonzentrationen. Gleichzeitig werden aber auch die Fehler unpropor-

tional verzerrt: Bei Proben mit sehr kleinen Werten führen Fehler, die im Bereich der Meßgenauigkeit liegen, beim Normieren zu relativ hohen absoluten Fehlern, die dann gegenüber anderen Proben unverhältnismäßig hoch gewichtet sind. Deshalb erhöht sich oft das „Rauschen“, was letztlich zu statistisch gesehen schlechteren Modellanpassungen führt. Um ein sinnvolles Modell zu erhalten sollten allerdings auch hier Ausreißer ausgeschlossen werden, wobei genau wie mit den ursprünglichen Daten vorgegangen werden kann.

Beim iterativen Verfahren kann der Kontrollwert (KW), der sich nach einer ersten iterativen Anpassung ergibt, als Kriterium zur Identifikation von Ausreißern genutzt werden. Offensichtlich außerhalb der Hauptstreuung liegenden Fälle werden so identifiziert (für 1996: <0,75, >1,18, 1997: <0,75, >1,25, 1998: <0,85, >1,4, siehe Verteilungskurve der KWs der jeweiligen Jahre, Abbildung 29 sowie Abbildung 31C).

Erst nach Ausschluß der Ausreißer werden bei allen Modellen die endgültigen Anpassungen bzw. Berechnungen vorgenommen.

In Abbildung 30 werden die Verteilungen der Kontrollwerte der drei verschiedenen Ausreißer-bereinigten Modelle für die Daten aller drei Jahre (inclusive der Ausreißer) dargestellt. Dabei schneidet das iterative Modell im Vergleich zu den Regressions-Modellen sehr gut ab: während im Bereich der 10% KW-Abweichung bei dem Regressionsmodell mit absoluten Werten und dem iterativen Modell etwa gleich viele Fälle liegen (64 bzw.63%, bei Regressionsmodell mit normierten Werten lediglich 61%), schneiden das iterative Modell und das Regressionsmodell mit normierten Werten im Bereich der 20% KW-Abweichungen mit 84% der Werte besser als das Regressionsmodell mit absoluten Werten (80%der Fälle) ab. Wird das Intervall der KW Abweichung auf +/- ein Drittel erhöht, finden sich nach dem iterativen Modell hier 95% der Werte, bei den Regressionsmodellen lediglich 92 bzw. 93%. Das iterative Modell liefert dem zu Folge also gute Werte für einen großen Teil der Fälle. Da beim Regressionsmodell die relative Abweichung bei der Eliminierung von Ausreißern keine Rolle spielte, sondern absolute „Fehler“ das Kriterium waren, ist mit einem Unterschied in der Verteilung gegenüber den beiden anderen auf normierten Daten beruhenden Verfahren zu rechnen.

Zur Beurteilung der Güte der Modelle sollte auch die absolute Regression der gemessenen Werte und der Modell-Werte betrachtet werden. Schließlich wird dieses Kriterium bei der Anpassung des Modelles bei der mulitvariaten linearen Regression mit absoluten Daten verwendet. Die

Abbildung 30 B-E zeigt das Ergebnis der Ausreißer-bereinigten Modelle, hier wurden das entsprechende Modell jedoch auf den gesamten Datensatz, incl. Ausreißer, angewandt. Für jedes Jahr wurden eigene angepaßte Modelle verwendet, die Ergebnisse aller Jahre jedoch in einer Grafik zusammengefaßt. Die schlechteste Regression (r^2=0.964) und die größte Abweichung in der Steigung der Geraden (1.54) ergibt sich für das „Mainzer Modell“, das allerdings auch nicht auf den Datensatz angepaßt wurde, sondern auf Laborreferenzen beruht. Die Regression mit normierten Daten führte bei der Regression mit absoluten Werte zu einer Steigung von 1.003 und einem r^2 von 0.966, das iterative Modell zeigte eine Steigung von 1.02 und ein r^2 von 0.977, erwartungsgemäß erreichte das Regressionsmodell mit absoluten Daten mit einem r^2 von 0.986 und einer Steigung von 1.02 die beste Anpassung. Die beiden angepaßten Modelle, die auf normierten Daten beruhen, führen also auch bei Einsetzen von absoluten Werten zu guten Regressions-Ergebnissen, obwohl die Ausreißer aufgrund der relativen Abweichungen eliminiert wurden und die Anpassung keinen absoluten Kriterien entsprach.

Zur Erläuterung der Erstellung des iterativen Modelles zeigt die Abbildung 31 die dabei verwendeten grafischen Darstellung, wie sie sich beim Anpassen der Koeffizienten ergeben. Wird zunächst von Labor-Referenzen ausgegangen, liegt eine ähnliche Situation vor wie in Abbildung 31A, wo das Mainzer Modell auf Bleiloch-Talsperren Daten angewandt wurde.

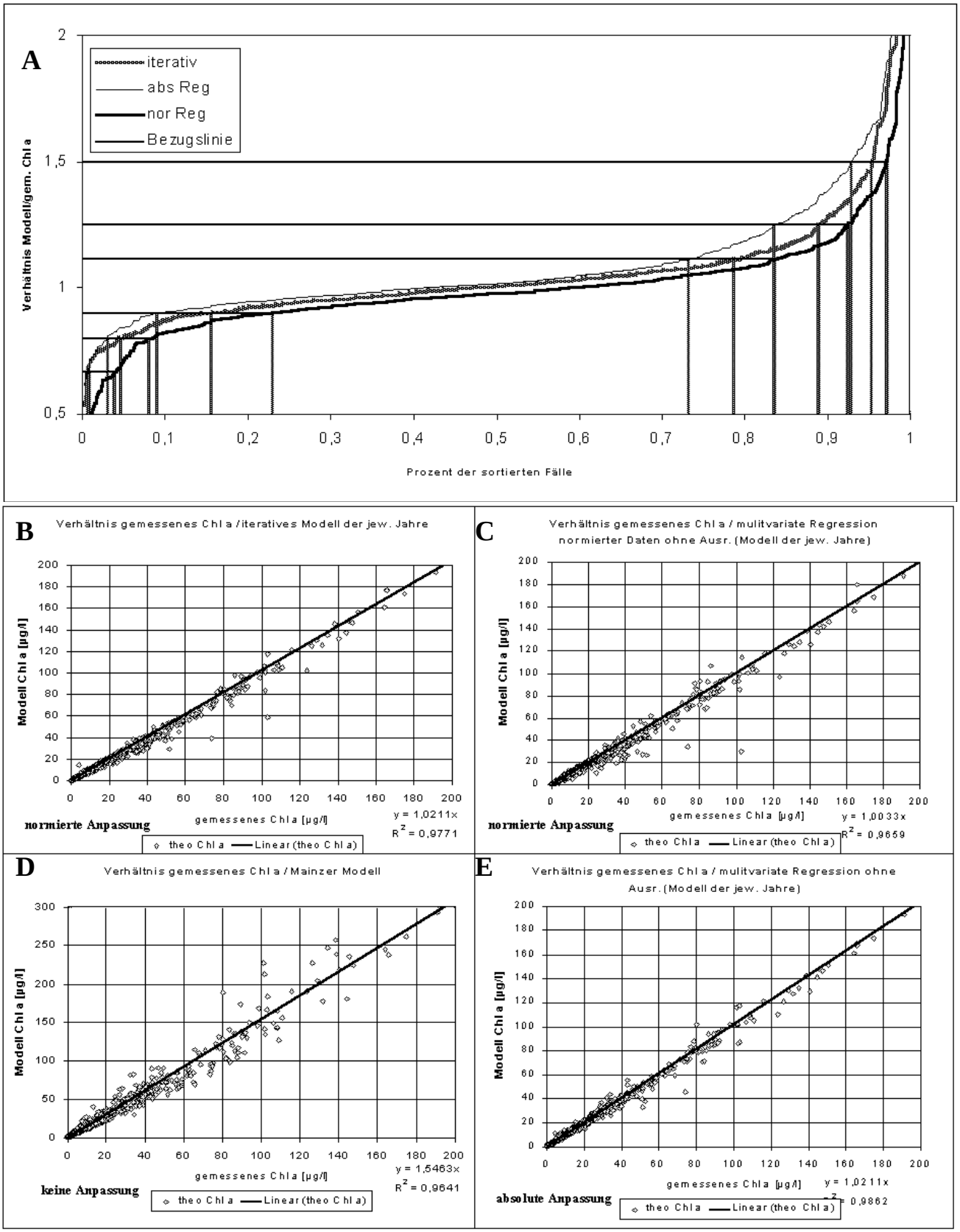
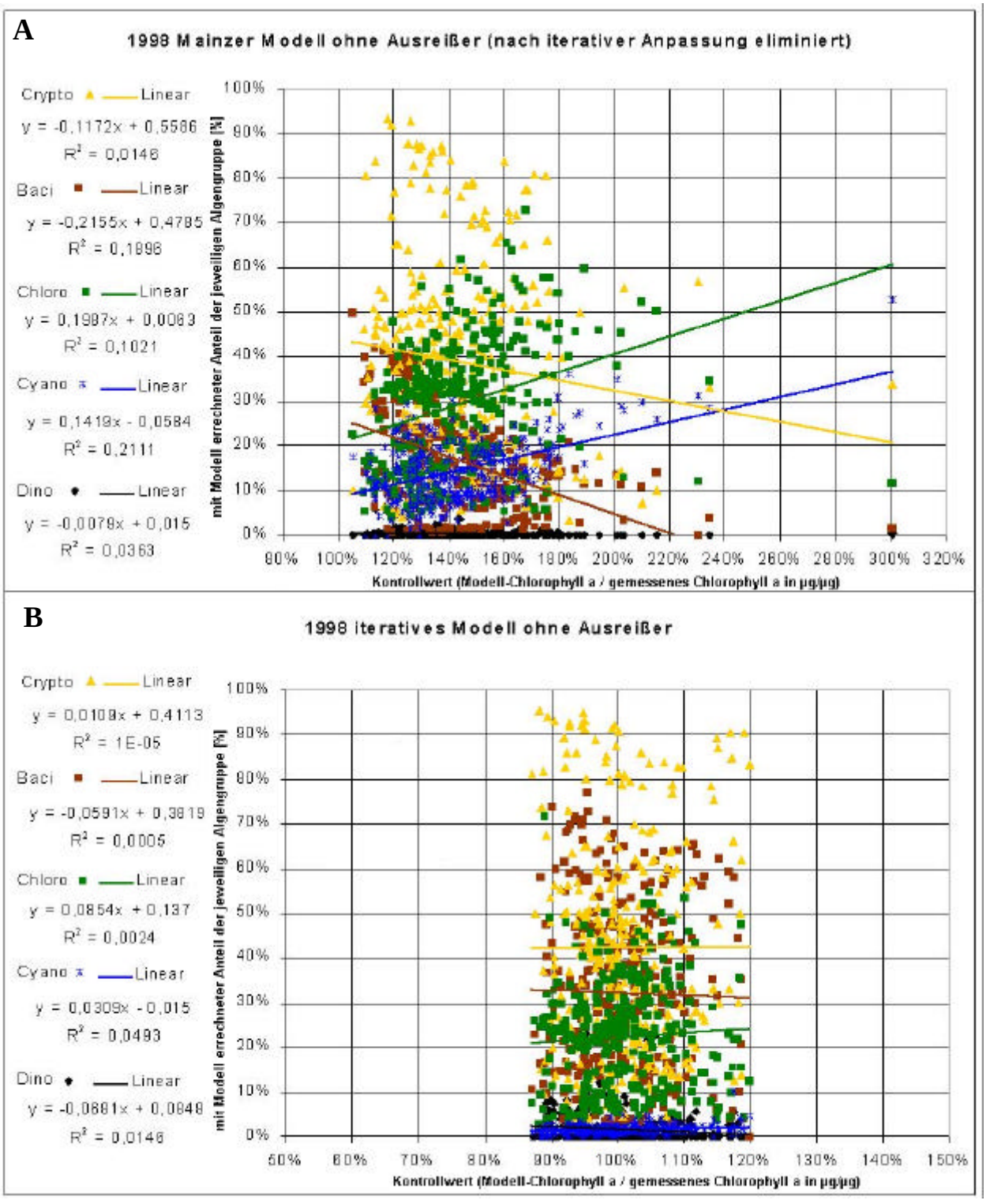


Abbildung 30: A: Verteilung des Verhältnisses der Modell-Werte zu den gemessenen Werten (KW:=Kontrollwert) für verschiedene Modelle der Datenauswertung; B: absolute Regression des iterativen Modelles; B: – des Regressionsmodelles mit normierten Daten; C: – des "Mainzer Modelles", d.h. Modell mit Laborreferenzen, keine Anpassung; D: – des Regressionsmodelles mit absoluten Daten; es wurden jeweils die Bleiloch Talsperren Daten von 1996, 1997 und 1998 eingesetzt, wobei für jedes Jahr ein separates Modell verwendet wurde

Auf der x-Achse ist das Verhältnis des Modell-Chlorophyll a Wertes zu dem gemessenen Chlorophyll a aufgetragen (KW), auf der y- Achse der im Modell angenommene Algengruppenanteil, wobei jeder Gruppe eine eigene Datenreihe (farblich abgesetzt) entspricht. Die farblich entsprechenden Linien sind Regressionsgeraden, deren Steigung und r² links neben der y-Achse angegeben sind. Je größer das r² und je deutlicher die Steigung von der waagerechten abweicht, um so eher sollte der Koeffizient der enstprechenden Gruppe angepaßt werden, um ein besseres Modell zu erzeugen (Steigung positv: Koeffizient Chlorophyll a/Markerpigment sollte erniedrigt werden, Steigung negativ: Erhöhen des betreffenden Koeffizienten. Es wird immer der Koeffizient mit dem höchsten r² leicht verändert, was die Steigung aller Regressionsgeraden beeinflußt



C

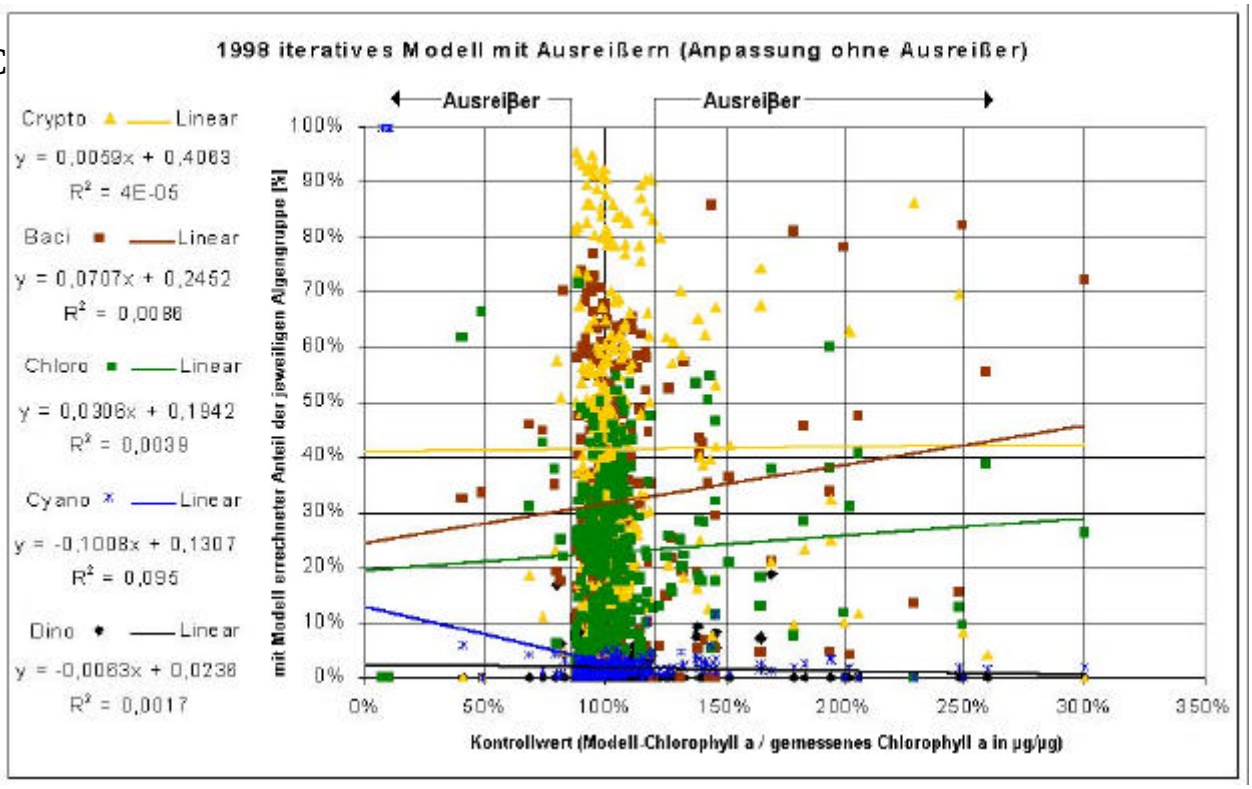


Abbildung 31: grafische Darstellung, wie sie zur Anpassung des itrativen Modelles verwendet wurde; A: Mainzer-Modell Werte wurden eingesetzt; B: iteratives Modell (ohne Ausreißer); C: iteratives Modell wie in B, Ausreißer wurden bei Darstellung aber mit einbezogen

und so einen Hinweis gibt, ob die Veränderung zu schwach oder zu stark war und welcher weitere Koeffizient als nächstes angepaßt werden sollte. In Abbildung 31A ist die Ausgangssituation vor der iterativen Anpassung dargestellt: als Koeffizienten wurden zunächst Werte von Laborkulturen eingesetzt, Ausreißer wurden bereits eliminiert. Der Anpassungsprozeß des iterativen Modelles führt zunächst zu einer allmählichen Annäherung aller Regressionsgeraden an die Waagerechte, wodurch das Verhältnis der Koeffizienten zueinander optimiert wird. Erst zum Schluß wird der durchschnittliche Kontrollwert ermittelt, durch den alle Koeffizienten geteilt werden, um das absolute Niveau des Modelles anzupassen. Die folgende Grafik (Abbildung 31B) zeigt eine erfolgreiche iterative Anpassung: die Regressionsgeraden sind annähernd waagerecht, die r^2 fast Null, die Punkte streuen um den Wert 1 auf der x-Achse. Gegenüber Abbildung 31A, wo die gleichen Daten mit dem Mainzer Modell ausgewertet wurden, fällt auch die in B wesentlich geringere Streuung auf (iterat.: KW 0.85-1.25, Mainzer Modell: Haupt-Punktewolke KW 1.1-1.8). Wird das gleiche iterative Modell verwendet, die Ausreißer jedoch in die Darstellung einbezogen, ergeben sich stark abweichende Regressionen, wie die Abbildung 31C verdeutlicht. Es spielt also eine entscheidende Rolle, vor der iterativen Anpassung die Ausreißer zu eliminieren, da sie – wie anhand der Grafiken unmittelbar plausibel erscheinen muß – die Regression erheblich beeinflussen.

Korrelationen

Eine Voraussetzung der Interpretation von Ergebnissen der multivariaten linearen Regression oder iterativer Verfahren ist die Kenntnis der Korrelationen zwischen den theoretisch unabhängigen Variablen. Schon hier ist es sinnvoll, Ausreißer auszuschließen und den Datensatz gegebenenfalls sinnvoll aufzuteilen.

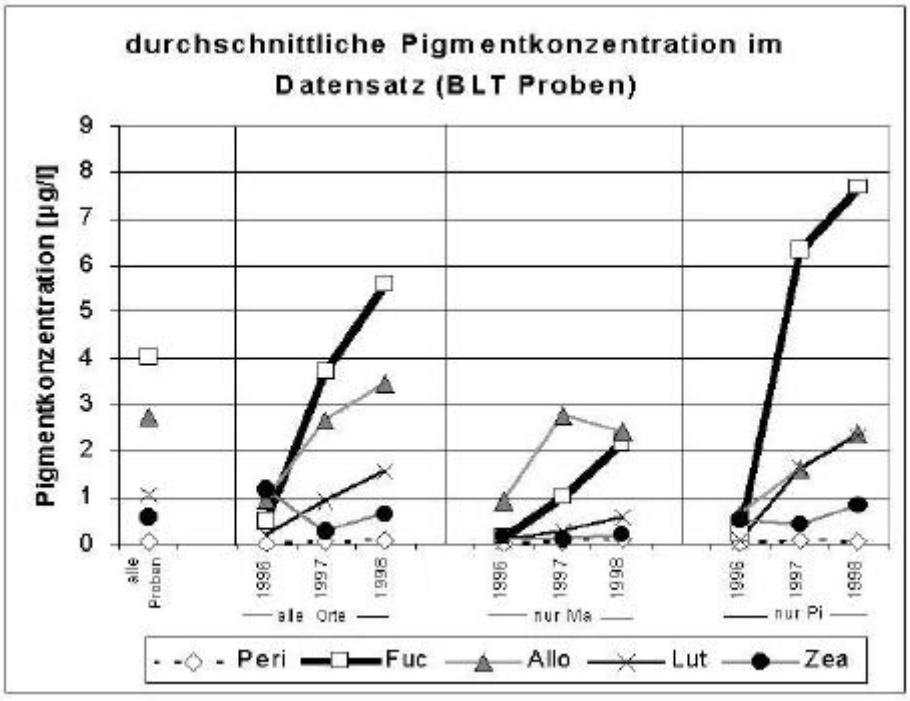


Abbildung 32: durchschnittliche Pigmentkonzentrationen im verwendeten Datensatz, Bleiloch Talsperre 1996-1998

Im verwendeten Datensatz kommen die einzelnen Pigmente in sehr unterschiedlichen Mengen – auch in Abhängigkeit der Jahre – vor. Die Abbildung 32 soll dies verdeutlichen. Pigmente, die nur sehr selten und in geringen Mengen auftreten, eignen sich weniger gut, um Koeffizienten zu errechnen. Werden unterschiedliche Datensätze zu einem vereinigt, haben diejenigen Daten mit den meisten Fällen und höchsten Werten der abhängigen Variablen den stärksten Einfluß auf das Ergebnis der Berechnung.

Ein sehr einfacher Hinweis auf mögliche Probleme bei den folgenden Analysen ist eine höhere bivariate Korrelation eines Markers mit einem anderen als mit dem Chlorophyll a. Die Tabelle 17 A (vgl. auch Tabelle 45 und Tabelle 47 im Anhang mit Original-SPSS-Ausgaben) zeigt die bivariaten Korrelationen der Markerpigmente und des Chlorophyll a für die einzelnen Jahre und für den gesamten Datensatz. Die meisten Marker korrelieren in allen Jahren relativ stark mit Chlorophyll a. Nur Peridinin zeigt keinen starken Zusammenhang, 1997 ist seine Korrelation mit einem Pearson-Koeffizienten von 0,21 immerhin signifikant, während für den gesamten Datensatz lediglich ein Wert von 0,136 (signifikant) erreicht wird und 1998 gar nur einer von 0,053 (nicht signifikant!). Wegen des offensichtlich geringen Beitrags Peridinin-haltiger Organismen zum Chlorophyll a ist bei den folgenden Analysen damit zu rechnen, daß Peridinin aus der Analyse ausgeschlossen wird, weil sein Beitrag zum Modell trotz weitgehend fehlender Korrelationen mit anderen Markern nicht signifikant ist. Wenn Schwankungen der Pigmentstöchiometrien häufiger Algengruppen auftreten, die gegenüber der Konzentration der Dinophyceen groß sind, können sie sich stark auf den Peridinin-Koeffizienten auswirken.

Um die Korrelationen der Markerpigmente untereinander abzuschätzen ist es wegen der insgesamt starken Korrelationen mit Chlorophyll a nötig, seinen Einfluß zu Partialisieren, d.h. praktitsch „herauszurechnen“, was einer Normierung der Proben entspricht (Tabelle 17B und Tabelle 48 im Anhang mit Original-SPSS-Ausgabe). Im Jahr 1996 ergibt sich dabei eine starke Korrelation von Fucoxanthin mit Lutein (Pearson 0,8772), während 1997 Zeaxanthin und Lutein mit einem Wert von 0,7301 am stärksten korrelieren.

A bivariate Korrelationen – Pearson

1996	Chl a	Peri	Fuco	Allo	Lut	Zea	n
Chl a	1		0,727	0,765	0,788	0,79	110
Peri		n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	
Fuco	0,727	n.d.	1	0,454	0,944	0,484	
Allo	0,765	n.d.	0,454	1	0,512	0,267	
Lut	0,788	n.d.	0,944	0,512	1	0,557	
Zea	0,79	n.d.	0,484	0,267	0,557	1	
1997	Chl a	Peri	Fuco	Allo	Lut	Zea	n
Chl a	1	0,21	0,743	0,725	0,746	0,78	277
Peri	0,21	1	*0,1*	0,182	*0,088*	*0,073*	
Fuco	0,743	*0,1*	1	0,137	0,666	0,766	
Allo	0,725	0,182	0,137	1	0,239	0,291	
Lut	0,746	*0,088*	0,666	0,239	1	0,886	
Zea	0,78	*0,073*	0,766	0,291	0,886	1	
1998	Chl a	Peri	Fuco	Allo	Lut	Zea	n
Chl a	1	*0,053*	0,904	0,744	0,884	0,871	280
Peri	*0,053*	*1*	*-0,012*	*0,025*	*0,051*	*0,007*	
Fuco	0,904	*-0,012*	1	0,431	0,809	0,853	
Allo	0,744	*0,025*	0,431	1	0,486	0,464	
Lut	0,884	*0,051*	0,809	0,486	1	0,904	
Zea	0,871	*0,007*	0,853	0,464	0,904	1	
1996-98	Chl a	Peri	Fuco	Allo	Lut	Zea	n
Chl a	1	*0,136*	0,822	0,732	0,855	0,807	667
Peri	*0,136*	*1*	*0,066*	*0,115*	*0,094*	*0,033*	
Fuco	0,822	*0,066*	1	0,319	0,742	0,706	
Allo	0,732	*0,115*	0,319	1	0,417	0,771	
Lut	0,855	*0,094*	0,742	0,417	1	0,838	
Zea	0,807	*0,033*	0,706	0,771	0,838	1	

B partielle Korrelationen – Pearson

1996	Peri	Fuco	Allo	Lut	Zea	n
Peri	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	107
Fuco	n.d.	1	*-0,232*	**0,877**	-0,213	
Allo	n.d.	*-0,232*	1	*-0,23*	-0,856	
Lut	n.d.	**0,877**	*-0,23*	1	*-0,175*	
Zea	n.d.	*-0,213*	-0,856	*-0,175*	1	

1997	Peri	Fuco	Allo	Lut	Zea	n
Peri	1	*-0,086*	*0,044*	*-0,106*	*-0,148*	274
Fuco	*-0,086*	1	-0,868	0,253	0,446	
Allo	*0,044*	-0,868	1	-0,657	-0,636	
Lut	*-0,106*	0,253	-0,657	1	**0,731**	
Zea	*-0,148*	0,446	-0,636	**0,731**	1	

1998	Peri	Fuco	Allo	Lut	Zea	n
Peri	1	*-0,138*	*-0,021*	*0,009*	*-0,078*	277
Fuco	*-0,138*	1	*-0,841*	*0,0483*	*0,314*	
Allo	*-0,021*	*-0,841*	1	-0,548	-0,558	
Lut	*0,009*	*0,0483*	-0,548	1	**0,585**	
Zea	*-0,078*	*0,314*	-0,558	**0,585**	1	

1996-98	Peri	Fuco	Allo	Lut	Zea	n
Peri	1	*-0,082*	*0,022*	*-0,044*	-0,131	664
Fuco	*-0,082*	1	-0,731	0,133	0,127	
Allo	*0,022*	-0,731	1	-0,588	-0,543	
Lut	*-0,044*	0,133	-0,588	1	**0,485**	
Zea	*-0,131*	0,127	-0,543	**0,485**	1	

Tabelle 17: Pearson Werte für bivariate (A) und partielle Korrelationen (B, unter Partialisierung von Chlorophyll a) der Markerpigmente in Bleiloch Talsperren Daten; n: berücksichtigte Fallzahl; nur die kursiven Pearson Korrelationskoeffizienten sind nicht signifikant zum 5% Niveau; n.d.: nicht detektiert

partielle Korrelationen einzelner Markerpigmente mit Chlorophyll a
(Kontrollvariablen sind jeweils alle anderen Markerpigmente)

	Ausreißer	Peri	Fuc	Allo	Lut	Zea
1996	mit		**0,248**	0,769	**0,232**	0,997
	ohne		**0,510**	0,975	**0,176**	0,975
1997	mit	**0,097**	0,899	0,943	0,815	**-0,233**
	ohne	**0,364**	0,971	0,991	0,898	**-0,278**
1998	mit	**0,333**	0,976	0,976	0,915	**0,042**
	ohne	**0,710**	0,992	0,995	0,959	**0,109**
alle	mit	**0,205**	0,840	0,890	0,698	0,961
	ohne	**0,294**	0,895	0,956	0,698	0,587

Tabelle 18: Partielle Korreationen der Marker mit Chlorophyll a unter Partialisierung der Einflüsse der 4 jeweils übrigen Marker

Auch 1998 wird die stärkste Korrelation bei Zeaxanthin und Lutein gefunden, allerdings nur mit einem Pearson von 0,5846. Beim gesamten Datensatz werden die geringsten partiellen Korrelationen gefunden (max.: wiederum Lut und Zea mit 0,4851). Bei korrelierenden unabhängigen Variablen ist – in Abhängigkeit der Stärke der Korrelation und der auftretenden Variationen der Pigmentstöchiometrien (=Fehler) – mit Problemen zu rechnen, wie sie in Kapitel 3.1 und 3.2.2 beschrieben wurden:

1. eine der beiden Variablen wird aus der Analyse ausgeschlossen, die andere übernimmt ihren Chlorophyll a Beitrag (erhält einen entsprechend erhöhten Koeffizienten)
2. einer Variablen werden unsinnig hohe, der anderen unsinnig niedrige (häufig negative) Koeffizienten zugewiesen; mit diesem „Aufschaukeln“ werden Variationen der Pigmentstöchiometrien kompensiert, die größer sind als die Variationen der Anteile der beiden Gruppen zueinander oder größer als der Anteil der kleinsten Gruppe;

Für Phytoplanktongruppen mit einem geringen Beitrag zum Chlorophyll a ist es generell am schwierigsten, zuverlässige Koeffizienten zu bestimmen. Eine weitere Möglichkeit, den Beitrag einer einzelnen unabhängigen Variablen zum Modell der abhängigen abzuschätzen , bieten partielle Korrelationen dieser beiden mit allen anderen unabhängigen Variablen als Kontrollvariablen. Interessiert z.B. ausschließlich die Korrelation von Zeaxanthin und Chlorophyll a, wird für beiden eine partielle Korrelation mit Peridinin, Fucoxanthin, Alloxanthin und Lutein als Kontrollvariablen durchgeführt. Die Ergebnisse entsprechend berechneter Korrelationen für alle Marker mit Chlorophyll a zeigt Tabelle 18 für die einzelnen Jahre des Bleiloch-Datensatzes (jeweils mit und ohne Ausreißer). Dabei wird sehr deutlich, welche Pigmente alleine keinen starken Beitrag zum Chlorophyll a lieferten: 1996 fällt in erster Linie Lutein (gefolgt von Fucoxanthin) auf, 1997 und 1998 Zeaxanthin (gefolgt von Peridinin). Bei Zeaxanthin kommt als Ursache seine partielle Korrelation mit Lutein und Fucoxanthin in Betracht (Tabelle 17). Bei den bivariaten Korrelationen zeigte Zeaxanthin 1997 noch die stärkste Korrelation aller Pigmente mit Chlorophyll a (0,79), 1998 korrelierte es mit 0,871 ebenfalls deutlich.

4.1.1.2 Multivariate Regressionen und iterative Modelle

Die Tabelle 19 gibt einen Überblick über die Koeffizienten für die einzelnen Jahre und für verschiedene Modelle: multivariate Regression mit absoluten und normierten Werten sowie das iterative Annäherungsverfahren. Bei den Regressionen wurden die Ausreißer einmal ausgeschlossen und einmal nicht.

Für die Daten aller Jahre sind exemplarisch auch Regressionen unter Einschluß einer Konstanten wiedergegeben. Dabei fällt auf, daß die Konstante sehr klein und in einem Fall auch nicht signifikant ist. Für die Daten der jeweiligen Jahre ergeben sich als Kostanten für 1996: 0,05 (n.s.), 1997: –0,45 und 1998: –0,35 (Daten nicht abgebildet). Die Koeffizienten der Modelle mit bzw. ohne Konstante unterscheiden sich in allen Fällen kaum. Da eine Konstante aus theoretischen Überlegungen heraus nicht sinnvoll interpretiert werden kann, wird im folgenden auf ihren Einschluß verzichtet.

Für die iterativen Modelle (ohne Ausreißer) werden die r^2 und Steigungen der Regression des gemessenen Chlorophyll a gegen das (absolute) Modell-Chlorophyll a angegeben. Obwohl sich bei diesem Verfahren das Kriterium der Anpassung nicht auf absolute Werte bezog, ergeben sich hier gute Zusammenhänge, die auch dem Vergleich mit den strengeren, statistischen Verfahren standhalten. Die r^2 der Regression mit den normierten Daten beziehen sich auf die normierten Daten, sind also nicht unmittelbar mit denen des iterativen Modelles zu vergleichen.

Abbildung 30B-E zeigte bereits die Regressionen der gemessenen mit den errechneten Chlorophyll Werten für alle Daten (incl. Ausreißer), um einen optischen Eindruck von der Güte der verschiedenen Modelle zu vermitteln. Die bei der Modellanpassung ausgeschlossenen Fälle werden schließlich auch mit dem Modell, das ohne sie gewonnen wurde, ausgewertet. Außerdem war die Anzahl der Ausreißer jeweils sehr verschieden. Je mehr Fälle aber ausgeschlossen werden, um so einfacher ist es, ein gutes Modell zu erreichen. Während alle angepaßten Modelle annähernd eine Steigung von 1 erreichen, ergibt sich für das „Mainzer Modell“ eine Steigung von 1,5. Die Laborreferenzen liefern für die Pigmente Alloxanthin, Lutein und Zeaxanthin zu hohe Koeffizienten, das ergibt sich bei der Gegenüberstellung mit den aus den Bleiloch-Talsperren-Daten errechneten Werten. Der deutlichste Unterschied zeigt sich hier bei Lutein (mind. Faktor 2), für die beiden anderen muß lediglich etwa ein Viertel abgezogen werden. Für Fucoxanthin stimmen die errechneten Modelle und die Labor-Werte zum Teil gut überein, einige liegen jedoch deutlich höher, sind jedoch mit den für *Cyclotella* beobachteten Verhältnissen (siehe Fraktionierung mit Laboralgenkulturen, siehe Kapitel 3.2) vergleichbar. Für *Cyclotella* wurde 2,3 (µg Chlorophyll a/µg Fucoxanthin), für *Prymnesium* 1,6 bestimmt, die Fucoxanthin-Koeffizienten der Modelle in Tabelle 19 reichen von 1,37 bis 2,48. Da Fucoxanthin häufig mit Lutein und letzteres ebenfalls häufig mit Zeaxanthin korreliert, wird bei manchen Modellen eine der beiden Variablen eleminiert (1996: Lutein, 1997/98: Zeaxanthin).

Peridinin erhält bei allen Modellen durchweg höhere Koeffizienten als die Laborreferenz, wegen des seltenen Vorkommens dieses Markers sollte dieser Befund jedoch nicht überbewertet werden.

Regressionen mit Chlorophyll a als abhängiger und den Markerpigmenten als unabhängigen Variablen ergeben gewisse Unterschiede, wenn die Jahre einzeln betrachtet werden. 1998 ergibt sich für Fucoxanthin ein deutlich höherer Koeffizient als in den beiden anderen Jahren. In den Jahren 1997 und 1998 wurde relativ wenig Zeaxanthin gefunden, das außerdem noch relativ stark mit anderen Markerpigmenten korrelierte, was zu niedrigen Koeffizienten führte. Ein Teil des Zeaxanthins mag tatsächlich von anderen Algengruppen stammen, in einzelnen Proben dürfte der Cyanobakterienanteil jedoch auch durch diesen niedrigen Koeffizienten unterschätzt werden.

	Art des Mod.	Ausr.	Peri	Fuc	Allo	Lut	Zea	n bzw. Ausr.	r^2	F	Steigung
Daten 1996-98	Mai.Mo.	+	1,49	1,60	4,02	10,61	13,43	n: 775	0,964		1,546
	Mai.Mo.2	+	1,49	1,60	4,02	5,31	13,43	n: 775	0,956		1,313
	Reg.abs.Konst.	+	6,93	**1,66**	3,04	**4,07**	7,99	n: 775	0,980	7386	Konst.: ns.0,094
	Reg.abs.Konst.	---	4,92	**1,55**	3,22	**4,57**	7,19	Ausr.: 109	0,985	8601	Konst.: -0,343
	Reg. abs.	+	7,01	**1,66**	3,05	**4,07**	8,00	n: 775	0,986	11009	
	″ ″	---	4,63	**1,55**	3,18	**4,58**	7,09	Ausr.: 108	0,990	13437	
	Reg.norm.	+	6,88	**2,19**	2,49	**0,00**	6,50	n: 775	0,894	1624	
	″ ″	---	7,59	**2,08**	2,97	**0,00**	7,85	Ausr.: 126	0,973	5705	
	iterativ	---	5,75	1,83	2,97	1,80	9,30	Ausr.: 83	0,971		0,959
	″	+							0,956		0,972
Daten 1996	Reg. abs.	+	---	**2,11**	3,43	**0,00**	8,20	n: 124	0,996	9749	
	″ ″	---	---	**1,50**	3,16	**1,35**	9,60	Ausr.: 14	0,994	4789	
	Reg.norm.	+	---	**1,15**	2,79	**0,00**	9,35	n: 124	0,997	16309	
	″ ″	---	---	**0,98**	3,19	**0,00**	10,37	Ausr.: 29	0,991	3399	
	iterativ	---	---	1,09	3,05	3,94	9,94	Ausr.: 36	0,995		1,027
	″	+							0,993		1,213
Daten 1997	Reg. abs.	+	2,99	1,43	3,16	**5,57**	**0,00**	n: 318	0,983	4580	
	″ ″	---	3,81	1,37	3,20	**5,70**	**0,00**	Ausr.: 41	0,996	1848	
	Reg.norm.	+	---	**2,39**	2,26	**1,13**	**0,00**	n: 318	0,895	898	
	″ ″	---	---	**2,05**	3,21	**1,00**	**0,00**	Ausr.: 91	0,985	4750	
	iterativ	---	5,53	1,67	3,07	3,42	0,00	Ausr.: 38	0,979		0,979
	″	+							0,960		0,960
Daten 1998	Reg. abs.	+	4,71	**2,42**	3,14	**5,25**	**0,00**	n: 333	0,998	32520	
	″ ″	---	5,14	**2,44**	3,17	**5,15**	**0,00**	Ausr.: 53	0,999	89782	
	Reg.norm.	+	5,42	2,48	2,83	**4,30**	**0,00**	n: 333	0,974	3110	
	″	---	5,46	2,38	3,08	**5,00**	**0,00**	Ausr.: 58	0,996	18159	
	iterativ	---	4,95	2,24	3,08	5,54	1,01	Ausr.: 32	0,995		0,995
	″	+							0,995		0,993

Tabelle 19: Ergebnisse der mit verschiedenen Modellen erhaltenen Markerpigment-Koeffizienten für Bleiloch Talsperren Proben der Jahre 1996, 1997 und 1998; MaiMo.: "Mainzer Modell", Modell mit Labor-Referenzen (Wilhelm et al, 1991) als Koeffizienten; MaiMo2: gegenüber MaiMo wurde Lutein-Koeffizient halbiert; Reg.abs.: Modell mit mulivariater Regression (absolute Daten); Reg. norm: – (normierte Daten); iterativ: iteratives Modell; Konst.: Einschluß einer Konstanten bei Regression (nur mit absoluten Daten möglich); n: Anzahl der Fälle; Ausr.: +: Ausreißer eingeschlossen, --- ausgeschlossen; Steigung: für iteratives und Mainzer Modell, die nicht auf die Steigung von absoluten Modell / gemessenen Chlorophyll a Werten; fett: Korrelation der jew. Pigmente

4.1.1.3 Datenaufteilung: Tiefen, Talsperrenbereiche, Jahreszeiten in den einzelnen Jahren

Zur Datenaufteilung wurde das multivariate Regressionsverfahren mit absoluten Daten verwendet, da sich die Aufteilung im verwendeten Statistikprogramm einfach durchführen läßt und Regressionsanalysen automatisch für die einzelnen Gruppen wiederholt werden. Das im vorangeganenen Kapitel verwendete iterative Modell ist weniger anfällig gegen Artefakte, wie sie bei der multivariaten linearen Regression auftreten, der Genauigkeit und Praktikabilität halber (auch wegen der Reporduzierbarkeit) wurden die aufgeteilten Daten jedoch lediglich multivariaten Analysen unterzogen. Die Tabelle 20 und Abbildung 155+Abbildung 156 im Anhang zeigen die Ergebnisse.

Es ergeben sich bei der Datenaufteilung durchaus **Unterschiede, insbesondere zwischen den einzelnen Jahren**. Die Koeffizienten für Fucoxanthin und Lutein scheinen hier in besonderem Maße betroffen zu sein. In den vorangegangenen Kapiteln wurde eine diesbezügliche Aufteilung der Daten bereits vorgenommen und die Unterschiede der Modelle wurden beschrieben. Eine weitere Aufteilung erfolgt innerhalb der Datensätze der jeweiligen Jahre.

Während sich für Peridinin und Alloxanthin keine klaren **tiefenabhängigen Tendenzen** erkennen lassen, sinkt der Lutein-Koeffizient 1998 in aphotischen Tiefen etwa um ein Drittel ab (Abbildung 156A). Für Fucoxanthin ist 1997 eher eine Zunahme mit der Tiefe zu erkennen, 1998 bleibt er relativ konstant. Der Zeaxanthin Koeffizient nimmt 1996 in größeren Tiefen bis um ein Drittel zu.

Es wurden drei **Talsperrenbereiche** definiert, um die Daten der 0m Proben aufzuteilen (Abbildung 156B): der erste umfaßt die Probenahmestellen Remptendorfer Bucht, Mauer und Hauptbecken, die am stärksten von der Belüftung betroffen sind (unter HB für Hauptbecken zusammengefaßt). Der zweite Bereich steht für die mittlere Talsperre mit den Orten Slip-Anlage, Tiefenwasserbelüftung (Saalburg) und Pößnigsbucht (Mi für Mitte). Die Orte Piere, Totenfels und Heinrichstein werden unter SW (Stauwurzel) zusammengefaßt. Für Peridinin, Fucoxanthin und Alloxanthin zeigen sich keine klaren Unterschiede in den Koeffizienten, während Lutein im Hauptbecken 1997 ein niedrigerer Werte zugeordnet wird. Für Zeaxanthin wird 1996 der höchste Koeffizient für die Mitte bestimmt, für das Hauptbecken der niedrigste.

Eine weitere Möglichkeit der Datenaufteilung bieten die **Jahreszeiten** (Abbildung 155). Für Fucoxanthin ergeben sich klare Unterschiede zwischen Frühjahr und Sommer: 1996 und 1997 sinkt der Koeffizient, während er 1998 zunimmt. Alloxanthin erhält 1997 und 1998 zum Herbst hin etwas höhere Werte, während 1996 die höchsten im Frühjahr errechnet werden. Der höchste Koeffizient wurde für Lutein 1997 im Sommmer, 1998 im Frühjahr bestimmt.

Insgesamt weichen die Koeffizienten für aufgeteilte Daten maximal etwa um ein Drittel ab. Eine Ausnahme bildet das Lutein 1997 im Hauptbecken.

Da in den verschiedenen Modellen nicht immer die gleiche Anzahl von Koeffizienten vorkommt (aufgrund von Korrelationen werden Variablen ausgeschlossen), muß beim Vergleich der Modelle vorsichtig vorgegangen werden. Insbesondere sollten Abweichungen bei Untermodellen mit relativ geringen Fallzahlen bzw. für Variablen mit geringem Chlorophyll a Anteil nicht überbewertet werden (vgl.Tabelle 20).

Bei einer weiteren Aufteilung der Daten sinkt die Sicherheit der sich ergebenden Modelle aufgrund der geringeren Fallzahlen. Die Schwankungen der Lutein- und Fucoxanthin-Koeffizienten können aber auch zumindest z.T. auch durch Korrelationen dieser beiden Pigmente bedingt sein. Andererseits muß es auch als sehr wahrscheinlich gelten, daß im Laufe der Zeit tatsächlich unterschiedliche Werte vorkamen, alleine weil sich das Artenspektrum dieser beiden Gruppen häufig grundlegend änderte (siehe Kapitel 4.1.3 und 4.2.5.1).

Datenaufteil.	Kategorie	Jahr	Peri	Fuc	Allo	Lut	Zea	n	F	r²
alle Proben		alle	4,63	1,55	3,18	4,58	7,09	667	13437	0,99
alle Proben der Jahre		96		1,5	3,16	1,35	9,6	110	4789	1
		97	3,81	1,37	3,2	5,7		277	1848	1
		98	5,14	2,44	3,17	5,15		280	89782	0,990
Tiefen in den einzelnen Jahren	0m	96		1,75	3,29		9,48	61	370,5	1
	>0-2m	96		2,03	3,03		9,88	18	995,4	1
	>2-5m	96		1,6	2,31	1,69	10,3	26	1564	0,99
	>5-10m	96				**30,4**	9,16	4	90,1	0,93
	"	"					12,7	4	38,1	1
	0m	97	4,26	1,41	3,23	6,55	**-3,04**	126	9994	1
	"	"	5,07	1,37	3,2	5,59		126	11852	1
	>0-2m	97		1,42	3,4	6,69	**-4,55**	29	2855	1
	"	"		1,31	3,36	6,11		29	3346	0,99
	>2-5m	97	3,33	1,61	3,22	6,89	**-13,7**	26	724,8	0,99
	"	"	3,93	1,67	3,07	4		26	687,9	0,99
	>5-10m	97		2,4	2,64	**-7,02**	**26**	21	323	0,98
	"	"		2,51	2,91			21	591,8	1
	>10-20m	97		2	3,5			20	2362	1
	Su	97	7,03	1,47	3,01	6,5	**-5,93**	55	1880	0,99
	"	"	6,14	1,44	3,01	4,82		55	1955	1
	0m	98	5	2,45	3,17	5,21		97	31489	1
	>0-2m	98	6,62	2,43	3,13	5,17		71	36609	1
	>2-5m	98	5,41	2,11	3,2	5,3		16	1980	1
	>5-10m	98		2,77	3,28	8,17	**-16**	14	485,5	1
	"	"	6,23	2,2	3,35	3,9		14	467,3	1
	>10-20m	98	**14,9**	2,19	3,78	1,35		16	1685	1
	"	"		2,02	3,86	3,17		16	850,2	1
	Su	98	3,82	2,43	3,14	5,65	**-1**	66	4767	1
	"	"	3,9	2,31	3,18	5,15		66	5629	1
0m Proben in Talsperrenbereichen	HB	96		6,62	3,94	**-34,6**	13,9	11	1187	1
	"	"			3,36		7,88	11	11847	1
	Mi	96		1,97	3,05		9,85	11	2247	0,99
	SW	96		1,81	3,41		9,1	38	2106	1
	HB	97	5,35	1,65	3,47	1,64		25	2668	1
	Mi	97	**25,8**	1,35	3,03	5,67		17	2410	1
	"	"		1,46	2,96	5,63		17	2684	1
	SW	97		1,3	3,28	6,3		26	3795	1
	HB	98	4,66	2,39	3,41	5,18	**-1,99**	41	12556	1
	"	"	4,92	2,38	3,34	4,68		41	14496	1
	Mi	98		2,49	3,1	5,21		20	21529	1
	SW	98	**12,4**	2,63	3,32	4,08		23	3226	1
	"	"		2,41	3,16	5,5		23	2013	1
0m Proben in Jahreszeiten	Frj	96			3,34	22,6	**-11,8**	18	2526	1
	"	"		2,77	3,59			18	2376	1
	So	96		2,39	2,98		8,64	12	1071	1
	He	96			3,13	6,83	9,7	31	10803	1
	Frj	97	5,63	2,08	2,84	4,76		32	2801	1
	So	97	**12,8**	1,36	3,22	5,78		58	6718	1
	"	"		1,36	3,21	6,06		58	8288	0,99
	He	97		4,44	3,77	**-12,9**	35,6	36	1181	0,99
	"	"			4,03	3,27		36	1572	1
	Frj	98	3,53	2,16	2,98	7,68		32	5631	1
	So	98		2,43	3,19	4,74	**0,93**	54	3719	1
	"	"		2,48	3,17	5,1		54	44656	1
	He	98			3,55	**-8,05**	12	11	7270	1
	"	"			3,49			11	15073	

Für Alloxanthin, das Markerpigment der häufigen Cryptomonaden, deren Artenzusammensetzung nicht so stark schwankte, werden fast immer relativ ähnliche Chlorophyll a Äquivalentente ermittelt.

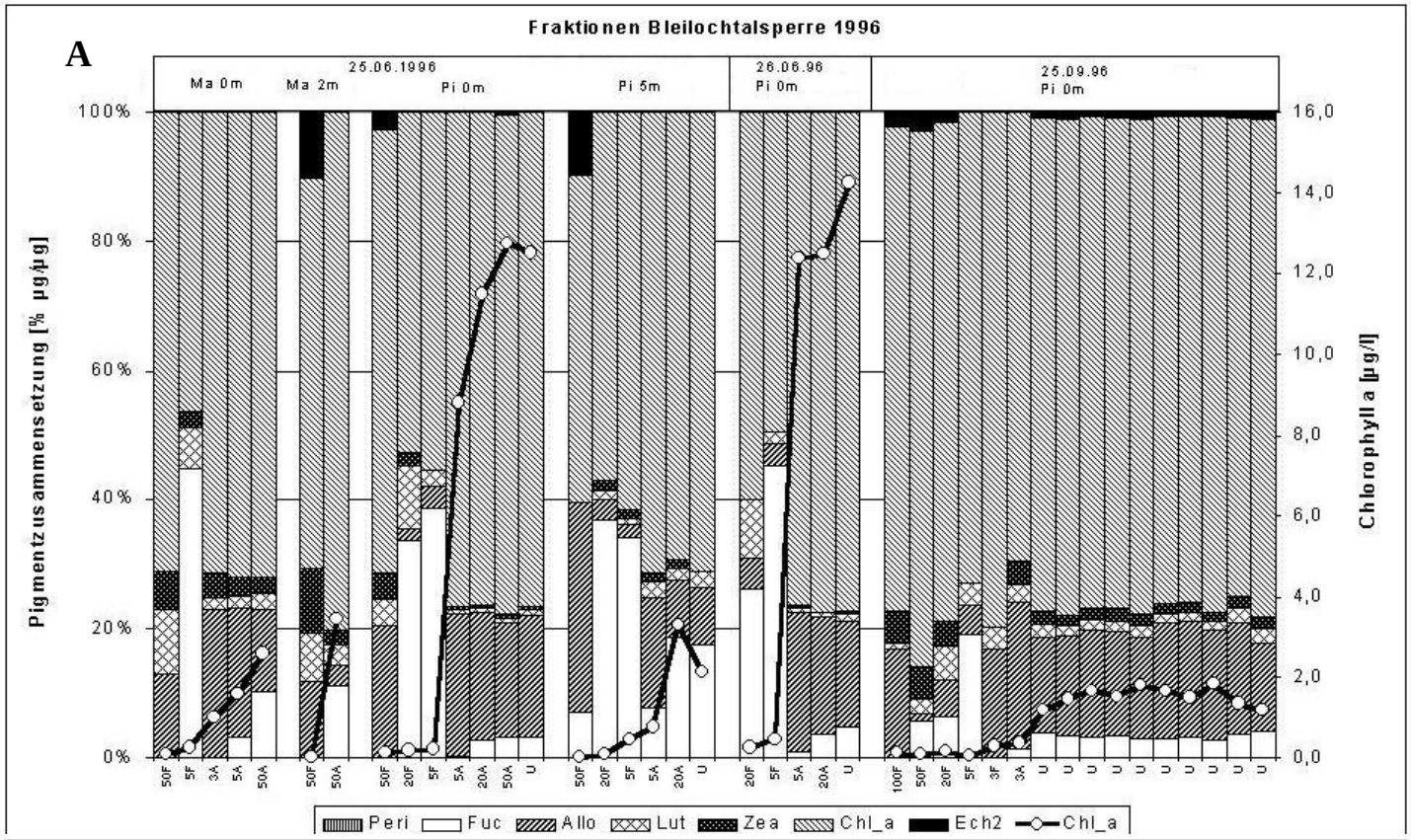
Zur Interpretation der Bleiloch Talsperre-Daten wurden die Modelle der einzelnen Jahre gewählt, da sie aufgrund der Fallzahlen eine relativ große Sicherheit gewährleisten. Die Abweichungen der Koeffizienten in den Untermodellen sind quantitativ gesehen nicht so dramatisch (max. ca. ein Drittel, außer bei sehr seltenen Pigmenten) und betreffen oft quantitativ nicht so bedeutende Gruppen.

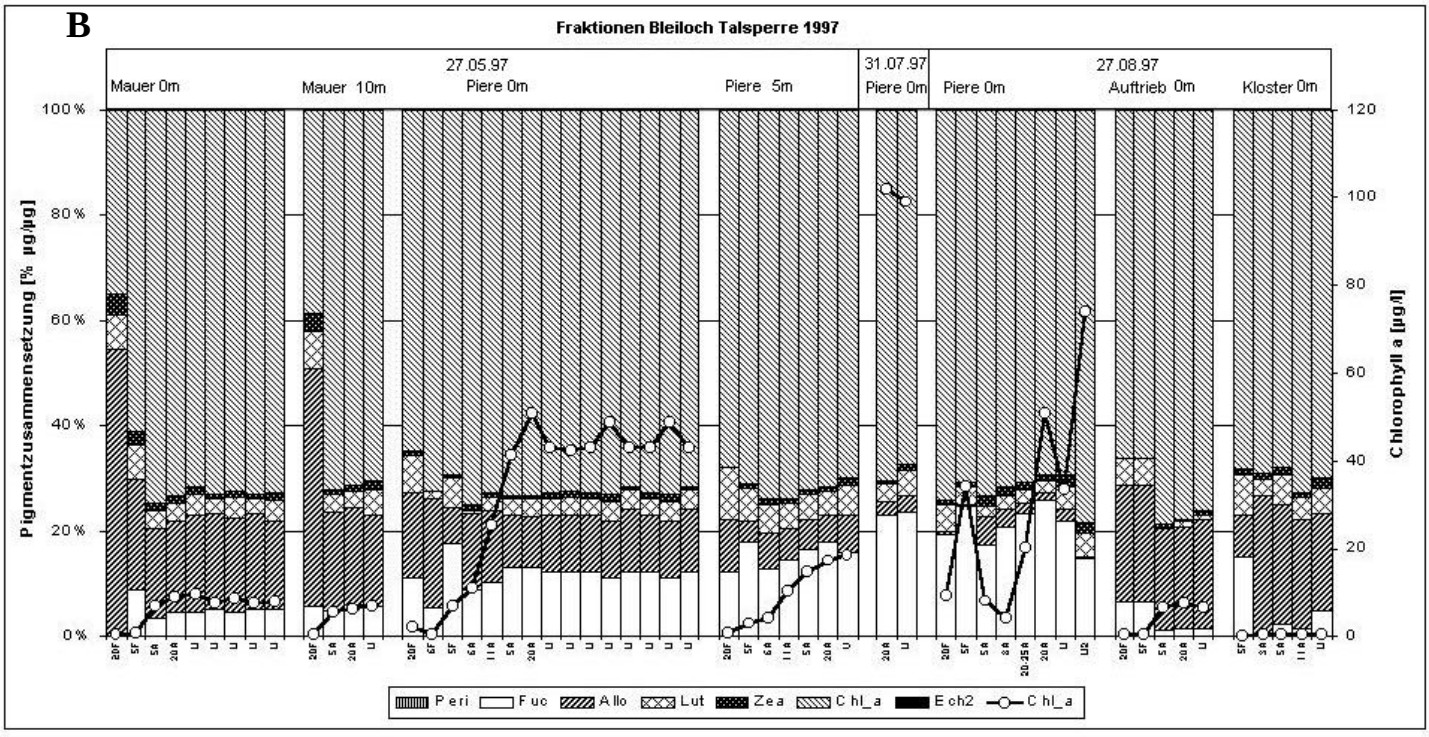
Wegen der Vielschichtigkeit der Daten ist es nicht zu erwarten, daß sich bei der hier verwendeten Aufteilung in Untergruppen Variationen der Koeffizienten klar zeigen. Eigentlich müsste nach allen Gruppenkriterien gleichzeitig unterteilt werden, um das „Rauschen“ zu minimieren, was aber zu zu geringen Fallzahlen führen würde.

Tabelle 20: Koeffizienten [µgChla/MP] bei MLR mit Datenaufteilung; Kategorie: Kriterium der Dateaufteilung:
***Tiefen:** 0m, >0-2m, etc.: Proben aus betreffendenTiefenstufen, SU: summierende Proben (0-20m);*
***Talsperrenbereiche:** HB: nur Probenahmeorte im Bereich des Hauptbeckens; Mi: mittlerer Talsperrenbereich (Slip-Anlage bis Pößnigsbucht); SW: Stauwurzel, Orte von der Piere flußaufwärts;*
***Jahreszeiten:** Frj: nur Proben des Frühjahres (bis Mai), So: Sommer (Juni-August), He: Herbst (ab September);*
fett: offensichtlich unsinnige Koeffizienten, die „von Hand“ eliminiert wurden (verbessertes Modell: nächste Zeile);
n: Zahl der Fälle; r² und F: stat. Kenngrößen zur Modellgüte

4.1.1.4 Fraktionierung von Bleiloch Talsperren Proben

Die im Kapitel 3.3 und 3.4 angestellten Überlegungen und Experimente zur Fraktionierung wurden genutzt, um Bleiloch Talsperren Proben zu untersuchen. Ziel dieses Vorgehens war es, die aus dem Datensatz der nicht fraktionierten Proben errechneten Pigmentstöchiometrien mit solchen aus Fraktionen zu vergleichen, um die Stimmigkeit der Berechnungen zu überprüfen.





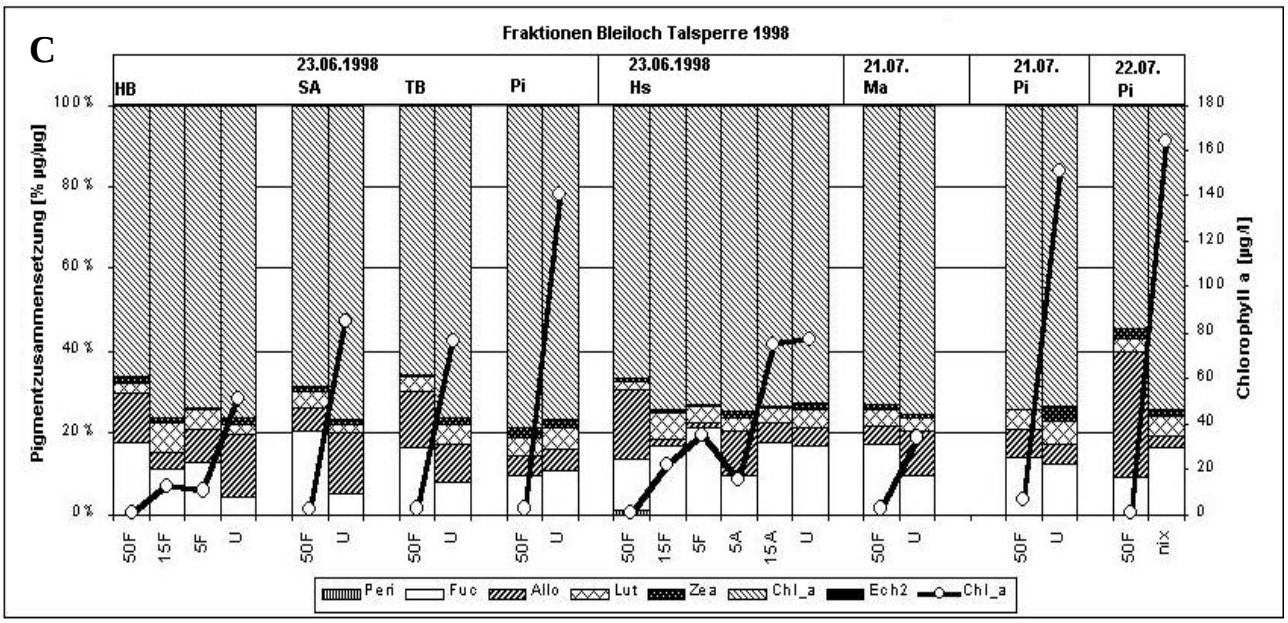


Abbildung 33: Pigmentzusammensetzung der aus Bleiloch Talsperren Proben gewonnenen Fraktionen, A: 1996, B: 1997, C: 1998, bei gleicher Maschenweite wird immer erst das Filtrierte, dann das Filtrat angegeben; Zahlen in Datenbeschriftung Maschenweite in µm an, F: Filtriertes, A: Filtrat; U: unfraktionierte Probe

Grundlage hierfür war die Annahme, daß systematische Fehler, wie sie bei einem Datensatz mit Proben verschiedener Zeiträume, Orte und Tiefen auftreten können, wahrscheinlich nicht die gleichen sind, wie sie eventuell durch Fraktionierung hervorgerufen werden können. Vergleichbare Ergebnisse beider Verfahren wären demzufolge ein Hinweis darauf, daß keine gravierenden Fehler bei der Interpretation der Daten gemacht wurden.
Die Abbildung 33 A-C zeigt die Pigmentmuster der von Bleilochtalsperren-Proben gewonnenen Fraktionen in den einzelnen Jahren. Die Auswahl der Proben und Fraktionen richtete sich stark nach pragmatischen Gesichtspunkten, weshalb nicht immer genau die gleichen Fraktionen vorliegen. Häufig ließen sich keine nachweisbaren Fraktionen gewinnen, was zu einem Verzicht auf die Probe führte. Insgesamt ist zu erkennen, daß Fucoxanthin anteilsmäßig in der 20 µm und noch deutlicher in der 5µm „Filtrierten“ Fraktion (kurz 20 bzw. 5 F) höhere prozentuale Anteile erreicht. Lutein erreicht seine höchsten Prozentwerte oft in der 20 F Fraktion, während in der 50 F Fraktion 1996 Echinenon verstärkt auftritt. Ansonsten finden sich in letzterer Fraktion im Mai 1997 vor allem an der Mauer sehr hohe Alloxanthin-Anteile im Verhältnis zum Chlorophyll a. 1998 wurde der Schwerpunkt der Fraktionierung hauptsächlich auf die Menge der optisch zwar z.T. sichtbaren, aber pigmentanalytisch nicht stark ins Gewicht fallenden größeren *Microcystis*-Kolonien gelegt (50µ Filtiriertes). Wie sich zeigt, sind in dieser Fraktion weder dominante Zeaxanthin-Anteile noch bedeutende Chlorophyll a Mengen zu finden. Weitere Interpretationsmöglichkeiten der Fraktionsdaten werden in Kapitel 4.2.4.4 vorgestellt.
Insgesamt erwies sich die Fraktionierung der Bleiloch Talsperren Proben eher als schwierig, weil der Schwerpunkt in der Größenverteilung des Phytoplanktons sehr häufig unter 5µm lag. Verschiedene Filterpapiere, aber auch Membranfilter können zwar prinzipiell auch in diesem Größenbereich zu einer weiteren Fraktionierung verwendet werden, es ist jedoch meistens schwierig, auf dieser Materialen ausreichende Mengen des Talsperrenwassers zu filtrieren, ohne lange Wartezeiten in Kauf zu nehmen und auf hohen Unterdruck angewiesen zu sein. Die Ursache hierfür kann (u.a) in dem hohen Schwebstoff-Gehalt liegen, der in der Bleiloch Talsperre zweifelsfrei zu finden ist. Außerdem kann es mit solchen Filtern Probleme bei der Probenaufbereitung (oder der

Übertragung des Filtrierten auf GFF-Filter) geben. Die hohe Artenzahl ist zudem mit einer stärkeren Streuung einzelner Algengruppen in verschiedene Fraktionen verbunden, was bei unterschiedlichen Pigmentverhältnissen in den einzelnen Größenklassen zu erheblichen Fehlern führen kann. Insgesamt wurden selten so deutliche Unterschiede in den Pigmentmustern der Fraktionen wie in den Beispielen mit Laborkulturen gefunden.

A

Ort	Tiefe [m]	Datum	Peri.	Fuc.	Allo.	Lut.	Zea.	n	signifik. bivariate Korrelation*
Mauer	0	25.06.96		2,08	3,50			5	Allo+Zea
Piere	0	25.06.96		3,70	3,46			7	Allo+Lut.+Zea
Piere	5	25.06.96		0,84		20,99	10,92	6	Fuc+Lut, Lut+Allo
Piere	0	26.06.96			3,12	22,70		5	
Piere	0	25.09.96			2,40	13,40		7	Allo+Zea, Lut+Allo
Mauer	0	27.05.97			4,16			5	alle mit allen
Piere	0	27.05.97		3,22	2,71	0,00	5,37	10	alle mit allen, nur Fuc+Zea n.s.
Piere	5	27.05.97		2,93		4,46		7	alle mit allen, nur Fuc+Zea n.s.
Piere	0	27.08.97		2,25		5,02		7	Lut+Allo
Auftrieb	0	27.08.97		42,01	3,44	-56,60	-5,34	5	Fuc+Lut, Allo+Zea
Kloster	0	25.09.97		3,38	2,87			5	Lut+Zea
Hauptb.	0	23.06.98		2,98			47,00	4	
Heinrichst.	0	23.06.98	-20,90	2,27	3,20	5,06		6	Fuc+Lut

*: signifikante bivariate Korrelationen (zum 1% Niveau) mit Pearson Korrelationskoeffizienten >0,9
n: Zahl der Fraktionen

B

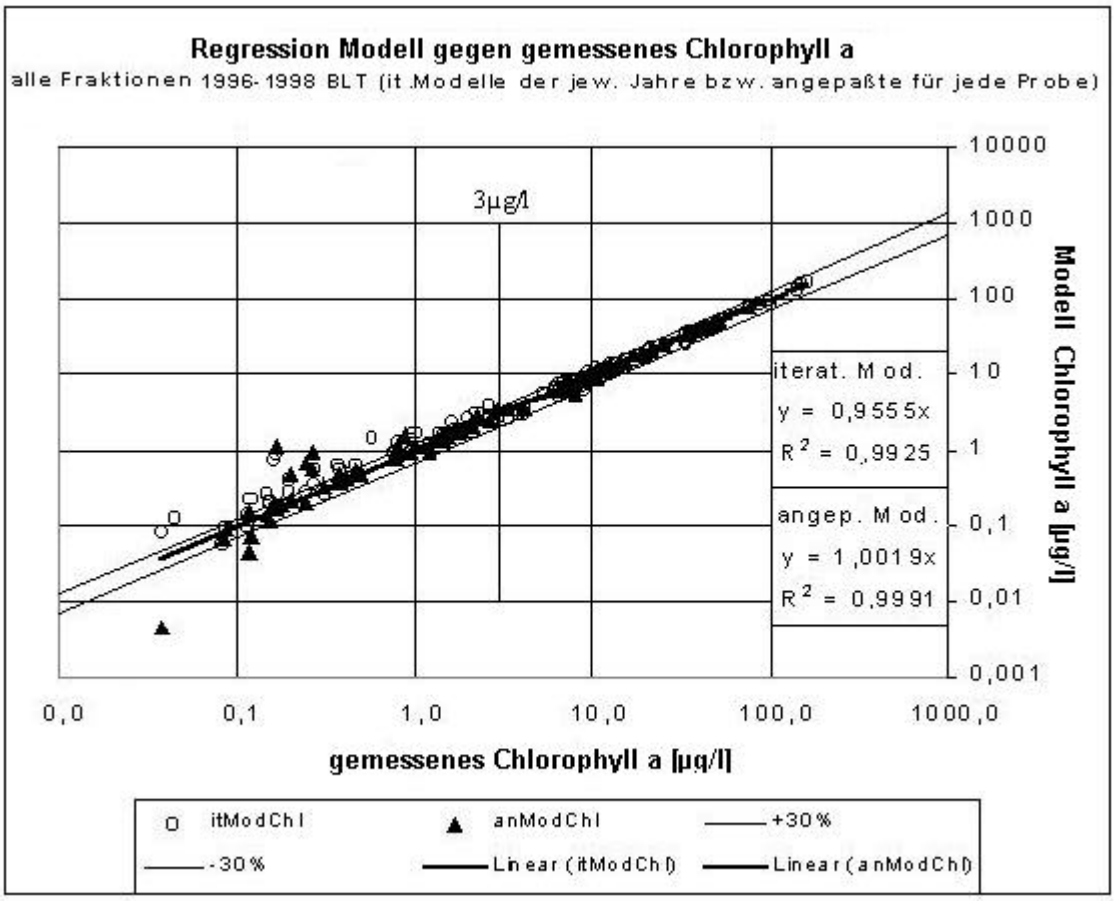


Abbildung 34: A: Tabelle mit den Koeffizienten der aus Fraktionen errechneten Modelle für die Jahre 1996-1998; B: Vergleich der Modellgüten von iterativen Modellen der jeweiligen Jahre (itMod) bzw. Modellen, die aus Fraktionen errechnet wurden (anMod)

Werden aus den Fraktionsdaten Regressionen für jede einzelne fraktionierte Probe errechnet, müssen die Erkenntnisse aus den Modellrechnungen und der Fraktionierung von Laborkulturen beachtet werden. Deshalb werden in Abbildung 157 ff (jeweils in A) zunächst die Ergebnisse der Regression dargestellt. Werden die Daten der Fraktionen mit den iterativen Modellen, die zur Ermittlung der Phytoplanktonanteile für die jeweiligen Jahre gefunden wurden, ausgewertet, so ergeben sich die in Abbildung 157ff (jeweils in B) gezeigten Grafiken (Anhang). Neben der Pigmentzusammensetzung sind auf der sekundären Größenachse das mit dem Modell errechnete Chlorophyll a (theo. Chl.), das gemessene Chlorophyll a und das Verhältnis der beiden (sogenannter Kontrollwert, kurz KW) abgebildet. Die größeren Partikel zeigen die stärksten relativen Abweichungen des Kontrollwertes: hier sind die Modell-Werte bis auf eine Ausnahme (27.08.97 Pi) höher als die gemessenen Chlorophyll a Konzentrationen. Die Ursache für diesen Effekt könnte u.a. der in großen Größenklassen – zumindest in einigen Proben – relativ hohe Anteil an Zooplankton sein (mikroskopisch / direkt in der Probe zu erkennen).

Die Korrelationen in Abbildung 34A (Tabelle mit Koeffizienten) können als Erklärung für die Abweichungen zwischen den Modellen aus den Fraktionen und dem iterativen Modell des jeweiligen Jahres herangezogen werden. Starke Korrelationen mehrerer theoretisch voneinander unabhängiger Pigmente führen zu einer verminderten Zahl von Koeffizienten, die dann jeweils stellvertretend für die Chlorophyll Anteile aller in dem „Cluster“ korrelierenden „unabhängigen“ Variablen führen. Es kann aber auch der Fall eintreten, daß korrelierende Variablen nicht ausgeschlossen werden, sondern der Koeffizient der einen negative Werte annimmt, während der der anderen entsprechend höher wird, so daß in der Summe der Anteil beider Gruppen erreicht wird. Die Anzahl quantitativ einigermaßen bedeutender Fraktionen war bei den Bleiloch Talsperre Proben wegen der ungünstigen Größenverteilung des Phytoplanktons eher gering. Deshalb war es in den meisten Fällen nicht möglich, für alle bedeutenden Algengruppen sinnvolle Koeffizienten zu bestimmen.

Die Abbildung 34B zeigt die Regression aller Fraktions-Modell-Chlorophyll a Werte mit den entsprechenden gemessenen Chlorophyll a Werten. Um die stärkere Streuung bei geringeren Werten (vor allem in eine Richtung!) deutlich zu machen, wurde die Darstellung logarithmiert und Linien der +/- 30% Abweichung von der Regressionsgeraden eingezeichnet. Die iterativen Modelle der jeweiligen Jahre, als zweite Datenreihe in der gleichen Grafik abgebildet, passen gleich gut auf fraktionierte Proben wie auf den übrigen Datensatz. Lediglich bei Proben mit extrem geringen Pigmentgehalten sind die prozentualen „Fehler“ des iterativen Modelles größer, wobei die Modellwerte fast alle deutlich über den gemessenen liegen.

Es kann prinzipiell davon ausgegangen werden, daß das absolute Minimum an Fraktionen für eine Berechnung von Algengruppenanteilen die Zahl vertretener Gruppen plus 1 ausmachen muß, am besten sollten mindesten doppelt so viele Fraktionen vorliegen, die sowohl quantitativ als auch qualitativ geeignet sind. Insgesamt scheint es eher problematisch, Koeffizienten aus einzelnen Freilandproben auszurechnen, wenn die Anzahl vorliegender Fraktionen so gering ist und der Einfluß von Störgrößen (Zooplankton / Deteritus: verfälscht u.U. Pigmentmuster stark) und bzw. oder verschiedener Artenzusammensetzung groß ist.

Umgekehrt ergibt sich kein relevanter Widerspruch, wenn die iterativen Modelle für die jeweiligen Jahre zur Auswertung der Fraktionsdaten herangezogen werden. Ihre Güte ist der der aus Fraktionen errechneten Modellen vergleichbar. Hierin liegt ein wesentlicher Unterschied zu den Ergebnissen der Fraktionierung von Freilandproben, die alternativ mit dem Mainzer Modell ausgewertet wurden (vgl. Kapitel 3.4).

Insgesamt kann aus den Fraktionierungen der Bleiloch Talsperren Proben geschlossen werden, daß sich keine deutlichen Widersprüche zu den für die jeweiligen Jahren verwendeten iterativen Modellen ergeben haben. Die Anwendung der im Abschnitt „Vorversuche“ geschilderten Erfah-

rungen bei Modellrechnungen und Fraktionierungen mit Laboralgen ermöglicht ein Verständnis der Probleme, die bei der Auswertung der Fraktionsdaten auftreten und bewahrt so vor falschen Interpretationen.

Partielle Datenaufteilung für 1999er Fraktionen liefert die besten Modelle

1999 wurde an einem Tag in der Nähe des Ufers ein räumlich begrenze *Microcystis*-Blüte gefunden, die in Fraktionen zerlegt wurde. Wie die Abbildung 35 zeigt, waren die Zeaxanthin-Gehalte in allen anderen Proben des Tages unbedeutend, die übrigen Markerpigmente kamen in der auffälligen Probe in ähnlichen Konzentrationen wie an benachbarten Probenahmestellen vor. Auch von den übrigen Proben wurden Fraktionen erzeugt, die jedoch auch im Filtrierten keine wesentlich erhöhten Zeaxanthin-Gehalte aufwiesen (nicht abgebildet). Aus den Fraktionen konnte ein Zeaxanthin-Koeffizient ermittelt werden, der praktisch mit dem von 1996 identisch war (Abbildung 36D). Im iterativen Modell für alle übrigen Proben des Jahres kam Zeaxanthin nicht vor, was u.a. mit der schwachen partiellen Korrelation des Chlororphyll a mit Zeaxanthin erklärt werden kann. Unter Partialisierung von Peridinin, Fucoxanthin, Alloxanthin und Lutein wurde für Zeaxanthin und Chlorophyll a lediglich ein Korrelationskoeffizient von 0.1238 gefunden (Zahl der Fälle: 108, P=0,198), was auf einen fehlenden statistischen Zusammenhang hindeutet.

In Abbildung 36 sind verschiedene Auswertemodelle für die in Abbildung 35 gezeigten Proben dargestellt. Das Modell 1 liefert das beste Ergebnis. Hier wurde für das Zeaxanthin der Piere Ufer Ost-Probe und ihre Fraktionen eine eigene Variable eingerichtet („Zeaxanthin2“), für die ein Koeffizient ermittelt wurde (vgl. Kapitel 3.2.1). Für die übrigen Proben wurden wegen der Korrelation von Lutein und Zeaxanthin keine Cyanobakterien-Anteile berücksichtigt. Würde dieses Modell auch auf die auffällige Probe angewandt, so ergäbe sich ein extem niedriger Kontrollwert (Abbildung 36B).

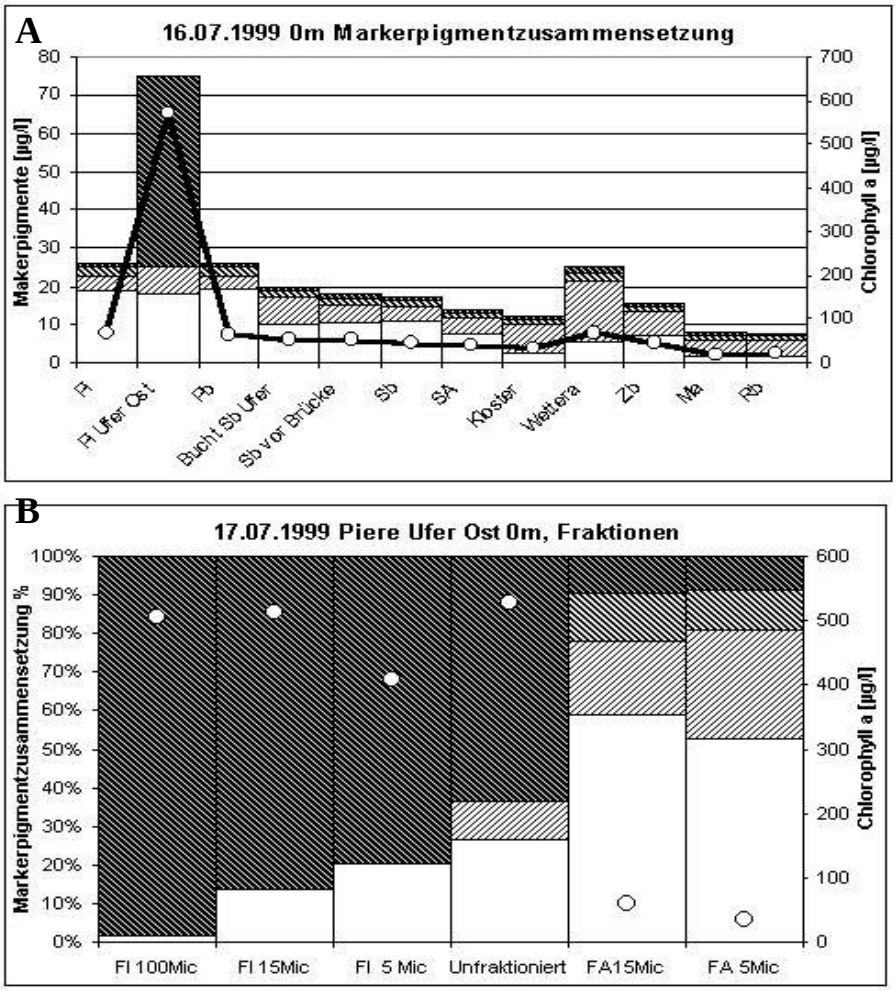
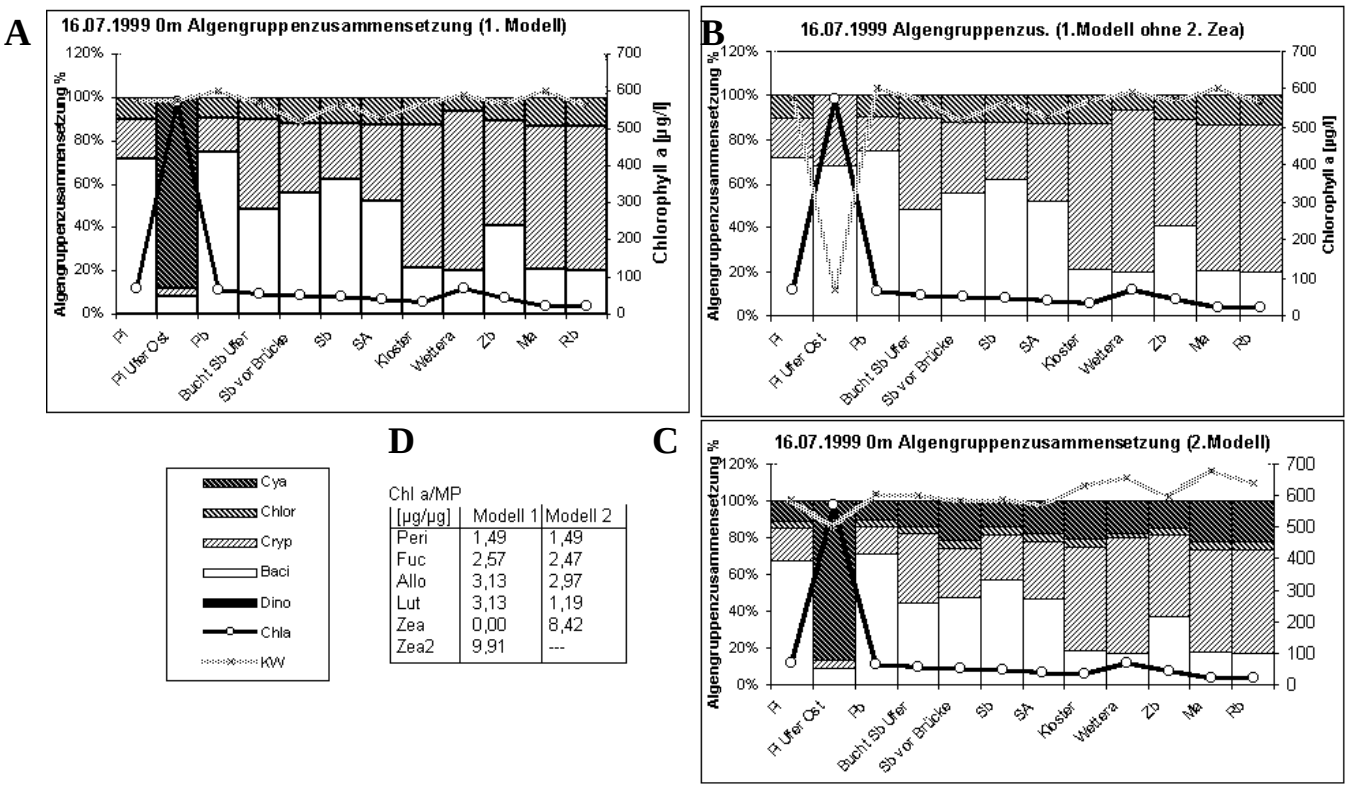


Abbildung 35 (links): A: Pigmentzusammensetzung verschiedener Proben vom 17.07.1999, die Probe vom Piere Ufer Ost fällt wegen ihres erhöhten Zeaxanthingehaltes auf; B: Fraktionen dieser auffälligen Probe zeigen eindeutig den Chlorophyll a Beitrag der Cyanobakterien, die schon mit 100µm Gaze fast quantitativ herausgefiltert werden können; Legende siehe Abbildung 36 (unten)



D

Chl a/MP

[µg/µg]	Modell 1	Modell 2
Peri	1,49	1,49
Fuc	2,57	2,47
Allo	3,13	2,97
Lut	3,13	1,19
Zea	0,00	8,42
Zea2	9,91	---

Abbildung 36: Anwendung verschiedener Auswertemodelle auf die in gezeigten Proben vom 16.07.1999; A: für die Datenauswertung wurde ein ergänztes Modell benutzt, bei dem für die Piere Ufer Ost Probe und ihre Fraktionen eine eigene Variable für das dort vorkommende Zeaxanthin benutzt wurde; B: Auswertung mit dem iterativen Modell für das Jahr (für alle Proben außer der auffälligen) führt bei der Piere Ufer Ost Probe zu einem extrem geringen Kontrollwert, da Zeaxanthin nicht als unabhängige Variable vorgesehen ist; C: wird bei der Modellbildung die Piere Ufer Ost Probe ganz normal einbezogen, ergibt sich insgesamt ein schlechteres Modell für alle Proben, das Zeaxanthin generell als unabhängige Variable einschließt; D: Tabelle mit in den Abbildungen eingesetzten Koeffizienten

Wenn die Piere Ufer Ost Probe hingegen ganz normal in den Datensatz aufgenommen wird (nur 1 Zeaxanthin-Variable), so ergibt sich für alle Proben ein schlechteres Modell, das jedoch generell einen Cyanobakterien-Anteil berücksichtigt (Abbildung 36C). Dabei weichen die Kontrollwerte um so stärker nach oben hin ab, je höher der Chlorophyceen-Anteil ist, um so stärker jedoch nach unten, um so höher der der Cyanobakterien. Ein Vergleich der Abbildung 36A+B zeigt, daß der Cyanobakterienanteil in der auffälligen Probe ziemlich genau der Abweichung des Kontrollwertes bei nicht eingeschlossenem Zeaxanthin entspricht und insofern eine gute Abschätzung des Fehlers liefert, den der Ausschluß dieser Variablen verursacht haben könnte (für SB vor Brücke und SA ca. 10%).

Die Ergebnisse der Fraktionierung der 1999er Piere Ufer Ost Probe zeigen, daß es gerade bei dem Vorkommen einer *Microcystis*-Blüte mittels der HPLC-Pigmentanalyse durch Fraktionierung sehr einfach möglich ist, den Chlorophyll a Beitrag dieser Spezies zu bestimmen. Bei der Modell-Bildung werden die besten Ergebnisse erreicht, wenn auffällige Proben gesondert berücksichtigt werden. In diesem Falle reichte es aus, lediglich für ein Markerpigment eine zusätzliche Variable einzusetzen. Wären die Daten komplett aufgeteilt worden, hätte sich das Problem ergeben, daß es aufgrund der geringen Zahl *Microcystis*-haltiger Proben (lediglich 6 Fraktionen standen zur Verfügung) kaum möglich gewesen wäre, für alle in dieser Probe vorhandenen Algengruppen realistische Koeffizienten zu errechnen.

4.1.2 Diskussion und Vorschläge zur Auswertung von Pigmentdaten

Um zu einer sicheren Dateninterpretation zu kommen empfiehlt es sich, nicht nur ein einziges Verfahren der Auswertung bzw. Datenanpassung anzuwenden. So kann neben der multivariaten Regression (mit normierten bzw. absoluten Daten) ein iteratives Verfahren und / oder eines, das auf Laborreferenzen beruht, verwendet werden. Sobald die bei der Auswertung zu verwendenden Pigmentstöchiometrien dem Datensatz angepasst werden sollen, empfehlen sich die folgenden Strategien, unabhängig vom eigentlichen Anpassungsverfahren. Zur Diskussion des Einflusses von zufälligen bzw. systematischen Schwankungen der Pigmentstöchiometrien auf die Auswertung vgl. auch Kapitel 4.1.7.3-5.

Vorschläge zum Vorgehen bei der HPLC-Datenanalyse

(eingerückt: Diskussion des jeweiligen Punktes):

Zunächst sollten auf jeden Fall die Korrelationen der Pigmente untereinander und der Streuung des Datenbereiches genauer betrachtet werden. Um den Einfluß von **Ausreißern** zu minimieren, ist es sinnvoll, Kriterien zu finden, um diese von der Modellfindung auszuschließen. Auch die Normierung der Daten kann bei großen Konzentrationsunterschieden angebracht sein, um ein Modell zu finden, das alle Proben gleichermaßen gewichtet. Alternativ ist es auch möglich, die Daten anhand der Pigmentkonzentrationen in Gruppen einzuteilen.

Die **Korrelationsanalyse** aller Pigmente kann von vorne herein Hinweise darauf geben, welche Pigmentcluster auftreten und ob es neben den routinemäßig in Frage kommenden Markern weitere Pigmente gibt, die unabhängig von anderen mit Chlorophyll a korrelieren und sich deshalb in der Regressionsanalyse als Marker bewähren könnten. Gleichzeitig kann so geklärt werden, ob die üblicherweise als Marker verwendeten Pigmente als unabhängig betrachtet werden können. Neben einer bivariaten bietet sich zu diesem Zwecke auch eine partielle Korrelation an (unter Partialisierung von Chlorophyll a), die die Zusammenhänge zwischen den als unabhängig in Frage kommenden Markern stärker hervorhebt.

> Je stärker die Korrelationen der als unabhängige Variablen verwendeten Pigmente ausfallen, um so eher ist mit Effekten zu rechnen, wie sie bei den Modellrechnungen aufgezeigt wurden: der Übernahme der Chlorophyll a Anteile eines Koeffizienten durch einen anderen oder auch ein „Aufschaukeln“, indem einer unsinnig hohe, der andere negative Werte annimmt. Bei im ganzen Datensatz stark korrelierenden Variablen kann ein sinnvolles Modell deshalb unter Umständen den Chlorophyll a Anteil mehrerer Gruppen nur zusammengefaßt (durch einen einzigen Marker vertreten) angeben. Um diese Gruppen zu trennen, kann lediglich auf Annahmen anhand von Referenzen zurückgegriffen werden. Für die Bleiloch Talsperre wurde 1996 eine starke Korrelation von Lutein und Fucoxanthin gefunden, 1997 und 1998 korrelierten Zeaxanthin und Lutein, was bei der multivariaten linearen Regression meistens zu einer Eliminierung einer der beiden Variablen führte. Zur Interpretation der Daten wurde u.a. aus diesem Grund das iterative Modell eingesetzt, das in einem solchen Falle auf Laborreferenzen zurückgreift.

Je nach Beschaffenheit des Datensatzes ist eine **Aufteilung in Gruppen** angebracht. Dabei können verschiedene Jahre, aber auch Tiefen, Probenahmestellen, Jahreszeiten, Biomasse-Mengen und Artenzusammensetzung, Lichtklimata und andere Umweltbedingungen berücksichtigt werden. Bei der Datenaufteilung muß aus pragmatischen Gründen jedoch darauf geachtet werden, daß die Fallzahlen der Gruppen ausreichend groß sind, um Modellanpassungen zu ermöglichen. Deshalb müssen in der Regel Kompromisse zuungunsten der Genauigkeit eingegangen werden:

nur eine begrenzte Zahl verschiedener Kriterien kann gleichzeitig zur Gruppenbildung herangezogen werden, ähnliche Fälle werden zusammengefaßt. [21]

Bei der Interpretation können einander überlagernde Abweichungen (Tiefen, Jahreszeiten) zu Schwierigkeiten führen, weshalb nach Möglichkeit versucht werden sollte, nach mehreren Kriterien gleichzeitig zu gruppieren oder zumindest homogene Daten einzusetzen (das gleiche Verhältnis von Proben verschiedener Tiefen in den Jahreszeiten bzw. gleiche Zeiträume für Proben verschiedener Tiefen). Zeigen sich bei der Gruppeneinteilung deutliche und nicht auf Artefakten beruhende Abweichungen der jeweiligen Untermodelle, so sollten letztere bei der Auswertung der Daten verwendet werden.

In begründeten Fällen kann die **Aufteilung der Daten** auch **partiell** erfolgen (vgl. Kapitel 3.2 und 4.1.1.4), was prinzipiell für verschiedene Algengruppen auch verschiedene Kriterien zur Aufteilung erlaubt. Ein solches Verfahren kann sehr elegant sein, mit wachsender Komplexität der Modelle sind potentielle Wechselwirkungen und Fehler jedoch nur noch schwer überschaubar.

Im Falle der Fraktionen des Jahres 1999 (Bleiloch Talsperren Daten) erwies sich die partielle Datenaufteilung als das Verfahren der Wahl.

Gerade bei in einem (Unter-)Datensatz **selten vorkommenden Algengruppen** sollten Abweichungen jedoch nicht überbewertet werden, da hier die Schwankungen der Pigmentstöchiometrien besonders zu Buche schlagen.

Wie mit den Modellrechnungen gezeigt werden konnte, hängt von der Größe der Fehlerschwankungen im Verhältnis zu der Verschiedenheit der Algengruppenzusammensetzung die Güte des Modelles ab. Es kann davon ausgegangen werden, daß Pigmentstöchiometrien mindestens um +/- 20% schwanken können (vgl. Kapitel 4.1.4, dieser Wert ist eher sehr niedrig veranschlagt). Bei seltenen, geringen Anteilen einer Gruppe am Chlorophyll a ist die Wahrscheinlichkeit groß, daß (zufällige oder systematische) Schwankungen in den Pigmentverhältnissen anderer Algengruppen ein so großes „Rauschen“ erzeugen, daß ihr Koeffizient nicht berücksichtigt wird bzw. nicht zuverlässig bestimmt werden kann (BLT: Zeaxanthin 1998, Peridinin alle Jahre). Ein ähnlicher Effekt tritt auf, wenn sich die Phytoplanktonzusammensetzung der Proben einer Datengruppe nur unwesentlich unterscheidet, was z.B. bei Proben aus einem engen Zeitfenster leicht passieren kann (BLT: 0m Frühjahr 96 und Herbst 98).

Falls sich eine ausreichende Anzahl quantitativ bedeutsamer, unterschiedlich zusammengesetzter **Fraktionen** gewinnen läßt (was sowohl von der Zusammensetzung als auch von den zur Verfügung stehenden Verfahren abhängt), besteht die Chance, Pigmentstöchiometrien aus einzelnen Proben zu errechnen. Je mehr unterschiedliche Arten einer Algengruppe vorkommen, um so eher kann es sein, daß sie aufgrund verschiedener Markerpigment/Chlorophyll a Verhältnisse die Modellbildung stören.

Bei den Bleiloch Talsperren Proben konnten durch Fraktionierung meistens nicht ausreichend viele sowohl unterschiedlich zusammengesetzte als auch quantitativ bedeutsame Fraktionen erhalten werden, um die in der Regel mindestens 3 relativ bedeutsamen Algengruppen modellieren zu können. Außerdem führten vermutlich die relativ hohen Zooplankton – und Detritus Konzentrationen zu Fehlern.

Bei einer *Microcystis*-dominierten Probe aus dem Jahre 1999 konnte der Cyanobakterien-Anteil durch Fraktionierung genau bestimmt werden. *Microcystis* ließ sich schon mit einer 100µm Gaze fast quantitativ vom übrigen Phytoplankton abtrennen. Bei der Auswertung der übrigen Proben des Jahres kamen keine Cyanobakterien vor. Durch partielle Datenaufteilung

[21] Die einzig völlig korrekte Gruppenaufteilung wäre im Prinzip die, daß jede Probe eine eigene Gruppe bildet, was weitere statistische Analysen jedoch ad absurdum führen würde.

(nur Zeaxanthin wurde getrennt berücksichtigt) wurde ein befriedigendes Modell für alle Proben erreicht.

Bei kleineren Gewässern war ein Errechnen von Pigmentstöchiometrien durchaus erfolgreich, hier kamen weniger Spezies bzw. weniger bedeutende Gruppen vor. Im Vergleich mit Laborreferenzen zeigte sich, daß in den meisten Fällen eine ähnliche Zusammensetzung wie anhand des Modelles mit der multivariaten linearen Regression ermittelt wurde (bei besserer Berücksichtigung relativ seltener Spezies), das Verhältnis zwischen den Modell-Chlorophyll a Werten und den gemessenen Chlorophyll a Werten wich für die Laborreferenzen jedoch fast immer deutlich ab (es lag zwischen einem Drittel und dem Fünffachen).

Könnte die Einbeziehung von Phäopigmenten die Modelle verbessern?

Bei der HPLC gestützten Pigmentanalyse werden auch Daten zu dem Phäopigmentgehalt erhoben. Abweichungen zwischen Modell - und gemessenem Chlorophyll a können deshalb auch in Zusammenhang mit den Gehalten an Chlorophyll a Abbauprodukten gestellt werden. Würde Chlorophyll a schneller abgebaut als die Markerpigmente, wäre hier mit einem Zusammenhang zu rechnen (Volkmar, 1999). Die Abbildung 37A+B zeigen, daß sich im Bleiloch Talsperren Datensatz bei den absoluten Abweichungen zwischen Modell Chlorophyll a und gemessenem kein Zusammenhang mit den absoluten Abbauprodukt Konzentrationen erkennen läßt.

Bei den entsprechenden relativen Werten (Abbildung 37C+D) ist zumindest bei Proben aus Tiefen zwischen 10 und 20m eine lineare Tendenz zu erkennen (r^2=0,639). Bei Proben aus 0-5m wird ein solcher Zusammenhang allenfalls bei sehr hohen Anteilen von Chlorophyll a Abbauprodukten deutlich (gleich große und größere molare Mengen wie Chlorophyll a).

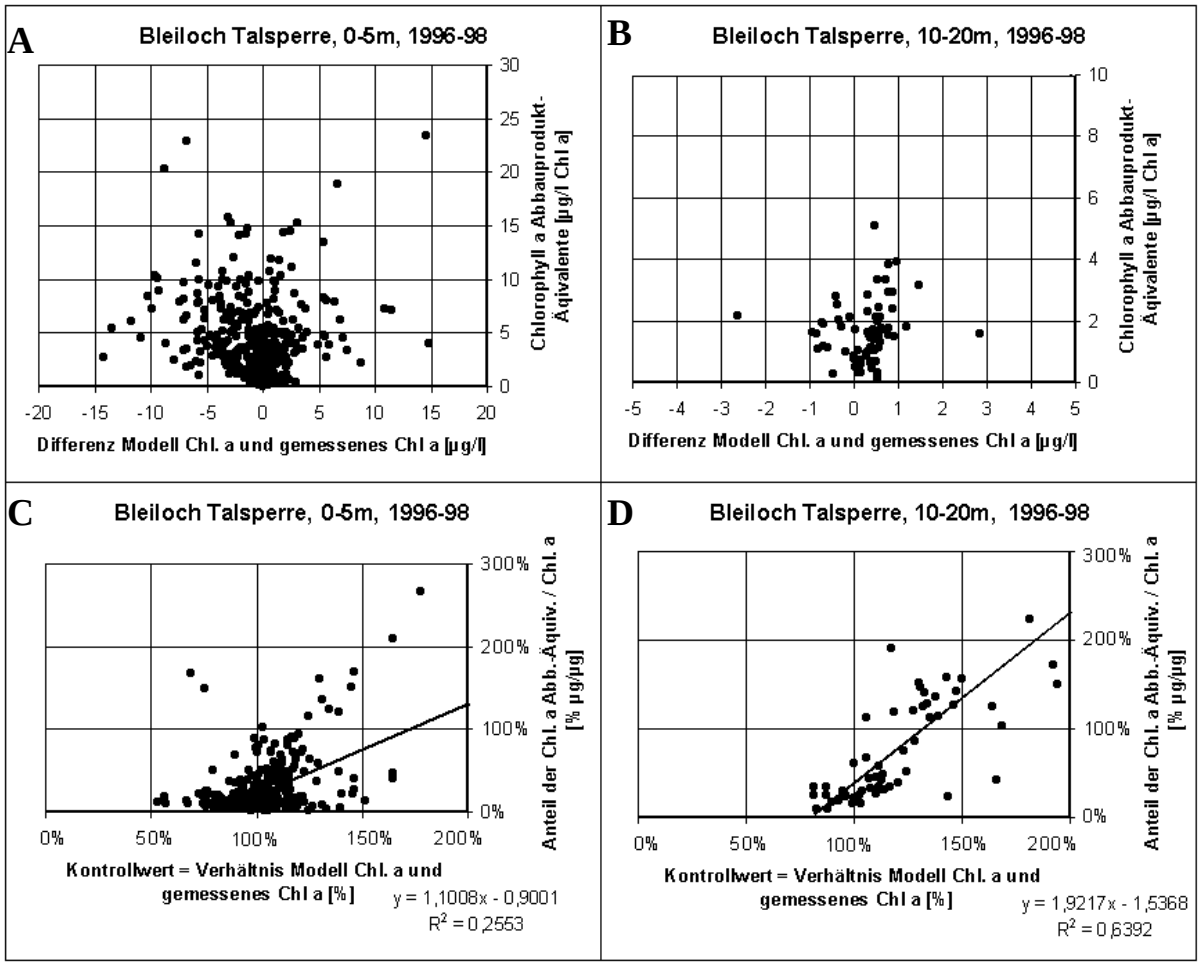


Abbildung 37: Chlorophyll a Abbauuprodukte und Modell-Chlorophyll a (aus iterativen Modellen der jeweiligen Jahre) in ihrem Verhältnis zu gemessenem Chlorophyll a; absolute Konzentration der Abbauprodukte gegenüber Differenz von Modell zu gemessenem Chlorophyll a: A: 0-5m Proben, B: 10-20m Proben; relative Abbauprodukt-Anteile (im Verhältnis zum Chlorophyll a) und Kontrollwert (:= Verhältnis des Modell Chlorophyll a zum gemessenen): C: 0-5m Proben, D: 10-20m Proben

Volkmar (1999) fand für Bleiloch Talsperren Daten (1994-95, Enclosure-Experimente, siehe Kapitel 1.8.2) eine insgesamt ähnlich schwache Korrelation zwischen Kontrollwert und Anteil an Abbauprodukten (r^2=0,3122). Da Proben mit einem hohen Kontrollwert bei der Modellierung mit normierten Daten mit hoher Wahrscheinlichkeit als Ausreißer eliminiert werden, können sie die Modellgüte nicht negativ beeinflussen. Wenn als abhängige Variable Chlorophyll a inclusive seiner Abbauprodukte eingesetzt wird und die Ausreißer nicht eliminiert werden, ist allenfalls für diese wenigen Proben mit besseren Modellen zu rechnen, während sich für die große Zahl von Proben eine stärkere Streuung ergibt. Tatsächlich konnte unter Einbeziehung der Abbauprodukte mit Bleiloch Talsperre Proben nie (weder mit absoluten noch mit normierten Daten) ein insgesamt besseres Modell erreicht werden, weshalb hier auf die Darstellung der Berechnungen verzichtet wird.

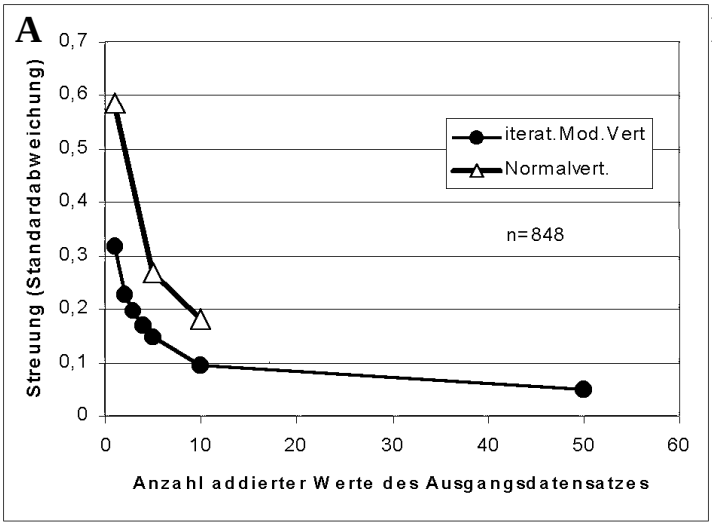
Wie aussagekräftig ist der Kontrollwert für Mischproben? Theoretische Überlegungen zeigen, in welchem Ausmaß sich zufällige „Fehler“ um so stärker kompensieren, je mehr Gruppen bzw. Spezies beteiligt sind.

Wie schon in der Einleitung erwähnt, kann ein Vergleich der Modellwerte mit den gemessenen Chlorophyll a Werten (Kontrollwert) den Gesamt-Fehler des Modelles nur nach unten hin abschätzen: nur wenn sich die Abweichungen einzelner Algengruppen addieren, liefert der Summenwert eine realistische Schätzung. Wahrscheinlicher ist, daß sich die Fehler in einem Teil der Fälle gegenseitig aufheben. So lange dies **zufällig** erfolgt, kann eine Datenaufteilung oder Fraktionierung der Proben helfen, realistischere Modelle zu finden. Treten im ganzen Datensatz **systematische** Zusammenhänge zwischen sich gegenseitig aufhebenden „Fehlern“ auf, muß jedes Anpassungsmodell und jede Strategie zur sicheren Datenauswertung scheitern.

Der Effekt, wie stark sich unabhängige zufällige Fehler bei den Pigmentstöchiometrien einzelner Gruppen auf die Summe der Chlorophyll a Modell Werte auswirken, kann einfach modelliert werden: eine normalverteilte Streuung wird durch Zufallszahlen erzeugt, indem eine bestimmte Anzahl (k) derselben (zwischen 0 und 1) addiert wird. Nach z-Transformation der so erhaltenen Daten kann der Kurvenverlauf der Wahrscheinlichkeitsdichte für verschiedene Anzahlen von addierten Werten verglichen werden. Dabei zeigt sich, daß sowohl der Mittelwert der nicht normierten Daten als auch der z-transformierte Kurvenverlauf gleich sind, lediglich die Streuung S (Standardabweichung der Werte v. Mittelwert) wird mit zunehmender Zahl addierter Zahlen geringer (k=1: S=0.59, k=5: S=0.26, k=10: S=0,18, mit n=848 und Excel-Zufallszahlen, siehe auch Abbildung 38A+B). Auf das hier interessierende Problem übertragen hieße das, daß bei 5 Algengruppen, die gleich häufig vorkommen und jeweils zufällige, normalverteilte Pigmentschwankungen aufwiesen, in der Summe die Streuung der Modell/gemessenes Chlorophyll a Verhältnisse (maximal) ca. halb so groß wäre wie die Streuungen bei den einzelnen Algengruppen. Bei weniger vorkommenden Gruppen ist dieser Effekt schwächer, bei mehr entsprechend stärker ausgeprägt, entsprechende Überlegungen gelten auch für verschiedene Anteile einzelner Gruppen. Da die im Freiland beobachteten Streuungen von Modell/gem.Chlorophyll a keineswegs einer Normalverteilung entsprechen, wurde die Wahrscheinlichkeitsdichte-Kurve für das iterative Modell als Ausgangpunkt gewählt. Aus 2, 3, 4, 5 sowie 10 und 50 zufällig ausgewählten Werten wurde der Mittelwert gebildet (insgesamt 848 mal), nach z-Transformation wurden die

aus den Mittelwerten erhaltenen Dichtekurven und die Streuungen verglichen (Abbildung 38). Je mehr Werte addiert werden, um so eher ähnelt die Kurve der Normalverteilung, gleichzeitig nimmt die Streuung ähnlich den Modellrechnungen mit normalverteilten Daten ab.

A



B

Streuung (Stabw.) der Verteilung		
k	Vert.itr. Mod.	normal-Vert.
1	0,318	0,586
2	0,227	
3	0,198	
4	0,168	
5	0,148	0,267
10	0,097	0,181
50	0,050	

Abbildung 38: A: Streuung der Summen von n zufällig streuenden Werten; B: Tabelle mit entspr. Werten; k: Anzahl addierter Zufallszahlen (siehe Text)

Innerhalb einer Pigment-Gruppe kommen im Freiland häufig auch eine ganze Reihe von Arten vor. Wenn die Marker/Chlorophyll a Verhältnisse zwischen einzelnen Spezies streuen, kann eine hohe Artenzahl zu einem relativ stabilen Mittelwert führen. Dies gilt insbesondere dann, wenn die Unterschiede in den Pigmentstöchiometrien der einzelnen Spezies z.T. auch auf physiologischen Ursachen beruhen, die verschiedene Arten zeitlich versetzt betreffen, sich im Prinzip aber in die gleiche Richtung hin auswirken (denkbar beim Ablösen von Populationen verschiedener Spezies einer Algengruppe).Das Abweichen der Verteilungskurve der Modell/gem.Chlorophyll a Werte von der Normalverteilung ist in einer starken Streuung an den Rändern (bei den Extrema), insbesondere nach oben hin, begründet. Im relativ großen mittleren Bereich sind die Daten fast gleichmäßig verteilt. Es ist denkbar, daß verschieden viele Phytoplanktongruppen und / oder Spezies in den Proben zu einer mehr oder weniger guten „Pufferung“ der Modell Chlorophyll a Werte geführt haben. Nach dieser Logik könnte die Form der Datenverteilungskurve die Folge der Addition zahlreicher normalverteilter Datensätze sein, wobei einem großen Teil der Daten komplex zusammengesetzte Phytoplankton Populationen zugrunde lagen, selten jedoch nur wenige Arten vorkamen und so die Streuung auch größer war (während die Streuung der einzelnen Werte im Ausgangsdatensatz bei diesen theoretischen Überlegungen jeweils als gleich betrachtet wird!).

Gerade bei extremen klimatischen Bedingungen ist es allerdings auch denkbar, daß alle Spezies einer Gruppe oder gar mehrere Gruppen ähnliche physiologische Veränderungen erfahren, so daß ein abweichendes Verhältnis Modell/gemessenes Chlorophyll a Hinweise hierauf geben kann. Dabei würde es sich allerdings um eine systematische Abweichung handeln (vgl. Kapitel 4.1.7.2), die mit den bisher an dieser Stelle diskutierten Zufälligen nichts zu tun hat.

Statistik und Determinismus sind insofern vereinbar, als daß eine sehr große Menge deterministisch wirkender Einflußgrößen in ihrer Summe schließlich zu einem scheinbar zufälligen Phänomen führen[22]. Dieser Blickwinkel kann die Probleme bei der statistischen Datenanalyse in ein positives Licht rücken: vielleicht ist eine Nicht-Normalverteilung ein Hinweis darauf, daß die Zusammenhänge nicht zu komplex sind. Es könnte deshalb also möglich sein, sie zu modellieren.

[22] Deterministisch gesehen (auch wenn der Determinismus philosophisch gesehen nicht mehr aktuell ist) aber nur aus mehr oder weniger praktischen Gründen, da es zu kompliziert wäre, alle Einflüsse zu berücksichtigen, während von einer prinzipiellen kausalen Erklärbarkeit ausgegangen wird.

4.1.3 Phytoplanktonzählungen im Vergleich mit HPLC-Daten: gab es systematische Unterschiede zwischen Biovolumen und Chlorophyll a? Wie viele Arten kamen vor und inwiefern wechselten sie im Zeitverlauf?

Für die zu erwartende Güte der Modelle zur Berechnung der Algengruppenanteile aus Pigmentdaten ist es von Bedeutung, wie viele Arten, insbesondere Arten einer Algengruppe, im Datensatz wie stark vertreten sind. Hierüber können die Zähldaten Aufschluß geben (von A. Herschel, TLU zur Verfügung gestellt), auch wenn die Tage der Datenerhebung nicht immer genau mit denen der HPLC-Probennahmen übereinstimmten. In Tabelle 22 sind die insgesamt registrierten Artenzahlen, die quantitative Bedeutung einzelner Gruppen und die quantitative Bedeutung einzelner Spezies angegeben. Die Abbildung 39 stellt den Biovolumenanteil in Abhängigkeit der Artenzahl dar. Dabei wird von der Summe des im jeweiligen Jahr gefundenen Biovolumens ausgegangen.

Es wird deutlich, daß die insgesamt gefundene **Artenzahl** (49-74) wenig über deren quantitative Bedeutung aussagt. Alleine die fünf häufigsten Spezies machten 1996 97%, 1997 74%, 1998 immer noch 68% und 1999 86% des im Jahr gefundenen Biovolumens aus, wobei 1996 2 (4), 1997 2(4), 1998 3(5) und 1999 2(3) Arten Anteile größer als 10% (5%) des gesamten Biovolumens erreichten (eine nach quantitativer Bedeutung sortierte Artenliste befindet sich im Anhang in Tabelle 52). Innerhalb der Algengruppen sind meistens lediglich 1-4 Arten für die Summe des Biovolumens im Jahr tatsächlich von größerer Bedeutung. Diese wechseln durchaus zwischen den Jahren, wobei *Cryptomonas* noch die größte Stetigkeit erreicht. Insofern können die in den Jahren verschiedenen Koeffizienten für das gleiche Markerpigment durchaus mit der unterschiedlichen Artenzusammensetzung zusammenhängen. Wie in dem Kapitel 4.2.4.4 gezeigt wird, kommt es auch während des Jahresverlaufes zu Wechseln der häufigsten Arten einer Gruppe, was ebenfalls einen Einfluß auf die Berechnungen mit Pigmentdaten haben kann.

Die Zeitverläufe des gesamt Phytoplankton-Biovolumens sowie die Chlorophyll a Konzentrationen der entsprechenden Proben (größtenteils von der TLU photometrisch bestimmt) sind in Abbildung 39C+D für die Probenahmestellen Mauer und Piere dargestellt. Es ergeben sich insgesamt relativ ähnliche Zeitverläufe beider Parameter. 1998 und 1999 wird an der Piere jedoch ungewöhnlich viel Chlorophyll a pro Biovolumen nachgewiesen. Es ist von besonderem Interesse, ob diese Unterschiede auf bestimmte Algengruppen zurückgeführt werden können.

Ein direkter **Vergleich der Biovolumina einzelner Algengruppen mit den nach den HPLC-Daten errechneten Chlorophyll a Mengen einzelner Gruppen** ist anhand der zur Verfügung stehenden Datensätze nur mit Einschränkungen möglich, da nur wenige Proben an den gleichen Tagen und Orten genommen wurden. Die Abbildung 39B+C zeigt die Algengruppenanteile für die Proben des Jahres 1998 und 1999 (für die übrigen Jahre liegen fast keine einander entsprechenden Daten vor). Auf der x-Achse ist der aus den Pigmentdaten errechnete Anteil dargestellt, während auf der y-Achse die mikroskopisch ermittelten Biovolumen-Prozente aufgetragen sind. Punkte, die etwa in der Winkelhalbierenden liegen, entsprechen ähnlichen Anteilen. Es fällt auf, daß 1998 für Chlorophyceen generell niedrigere Chlorophyll a- als Biovolumen-Anteile errechnet wurden, während sie 1999 eher insgesamt höher lagen. Die absoluten Werte, also Konzentrationen von Chlorophyll a und Biovolumen bzw. Markerpigment und Biovolumen der jeweiligen Gruppen werden in Abbildung 163 im Anhang gezeigt.

Dabei fällt auf, daß die Unterschiede zwischen Biovolumen und Pigmentgehalten noch ausgeprägter sind als die der Pigmentstöchiometrien (Abbildung 39). 1998 wurde für Chlorophyceen ein wesentlich höheres Chlorophyll-Biovolumen Verhältnis gefunden als 1999, bei den Fucoxanthin-haltigen verhielt es sich genau umgekehrt (Abbildung 39B+C sowie Abbildung 163 im Anhang). Die hohen Chlorophyll a- Biovolumen Verhältnisse 1998+1999 lassen sich also mögli-

cherweise in den verschiedenen Jahren auf unterschiedliche Ursachen zurückführen, wobei hier die Artenzusammensetzung eine entscheidende Rolle gespielt haben dürfte (s.u.).
Schmid et al (1998) vergleichen die Ergebnisse von HPLC Pigmentanalysen mit Biovolumina und zeigen für ihren Datensatz, daß die Menge an Markerpigmenten und die Menge an Biovolumen der entsprechenden Gruppe gut korrelieren ($r^2>0,9$), besser als das Chlorophyll a. Sie schlagen vor, die Markerpigmente direkt als Biomassemarker einzusetzen. Wie die Abbildung 118A+B (Biovolumen+Markerpigmente) gegenüber C+D (Biovolumen+Chlorophyll) zeigt, kann im Bleiloch Talsperren Datensatz keine ähnlich gute (oder deutlich bessere) Korrelation des Biovolumens mit den Markerpigmenten (im Vergleich zur Chlorophyll a) beobachtet werden.
In der Abbildung 163 (Anhang) werden die gesamt-Konzentrationen von Chlorophyll a und Biovolumen mit in der Literatur gefundenen Verhältnissen verglichen. Dabei zeigt sich, daß der überwiegende Teil der Proben tatsächlich in einem mit der Literatur vergleichbaren Bereich liegt. Das Verhältnis des Chlorophyll a zum Biovolumen scheint insgesamt jedoch noch variabler zu sein als sein Verhältnis zu den Markerpigmenten.
Für quantitativ bedeutsame Gruppen kann prinzipiell ein linearer Zusammenhang zwischen Biovolumen und Chlorophyll a bzw. Markerpigment konstruiert werden, in dem vorliegenden Datensatz ergibt sich jedoch eine relativ große Streuung. Insbesondere korreliert das Cyanobakterien-Biovolumen weder mit Zeaxanthin noch mit dem Modell Chlorophyll a Gehalt. Bei bei den zur Verfügung stehenden Proben der Jahre 1998 und 1999 wurden allerdings auch nur marginale Vorkommen von Cyanobakterien nachgewiesen (nach beiden Methoden max. 2%), außerdem können auch andere Gruppen von Algen zum Zeaxanthin beigetragen haben.
Da die Biovolumina sicherlich fehlerbelastet sind (keine großen Individuenzahlen, meistens wurden auch keine Größenverteilungen berücksichtigt) und die Proben häufig mindestens aus unterschiedlichen Schöpfgängen stammten, wenn nicht sogar mit gewisser zeitlicher Differenz genommen wurden, soll die Auswertung des Methodenvergleiches hierbei belassen werden.
Es war von vorne herein kein Schwerpunkt der Arbeit, einen direkten Vergleich der Methoden durchzuführen, sonst wäre die Probennahme entsprechend organisiert worden.

Die Artenzusammensetzung im zeitlichen Verlauf

Wie die Zähldaten der entsprechenden Zeiträume belegen, wurden bei den **Cryptomonaden** sowohl in den verschiedenen Jahren als auch im Jahresverlauf relativ ähnliche Zusammensetzungen gefunden (Details und Abbildungen vgl. Kapitel 4.2.5), wobei *Cryptomonas* meistens dominant war. Ab und zu kamen auch höhere *Rhodomonas*-Anteile vor, dann aber eher bei relativ geringem Biovolumen. Die Spezies-Zusammensetzung der **Chlorophyceen** (Chlor.) und **Bacillariophyceen** (Bac.) zeigte einen starken jahreszeitlichen Wechsel. Manche Gattungen traten vor allem in der ersten Hälfte des Jahres (z.B. Chlor.: *Chlamydomonas* (1996-1998) gefolgt von *Ankristodesmus* (v.a. 1999), Bac./Chrysophyceen: *Chrysococcus* (1996-1998) bzw. *Melosira (*1999), andere (z.B. Bac.: *Stephanodiscus*, später *Cyclotella*, Chlor.: *Eudorina und Scenedesmus*, später z.B. *Pediastrum*) hauptsächlich in der zweiten auf. Dabei lösten sich die dominanten Spezies bei den Bacillariophyceen häufig ab, während bei den Chlorophyceen im Sommer (v.a. 1997-99) eine große Vielfalt von Arten vorkam. Die quantitativ bedeutsamen Spezies waren während der HPLC Probenahmen (1996 erst ab August) verschieden: während bei den Chlorophyceen 1996 *Eudorina*, 1997 *Chlamydomonas*, 1998 das vielfältige Sommerplankton und 1999 neben typischen Sommerplanktern auch *Chlorogonium* und *Tribonema* (letztere wird anhand des Markers Lutein nicht erfaßt) bedeutend waren, dominierten bei den Bacillariophyceen 1996 *Asterionella*, 1997 *Chrysococcus* und *Stephanodiscus*, 1998 neben den beiden letztgenannten *Synedra, Nitschia* und *Cyclotella* und 1999 *Melosira* und *Stephanodiscus*.

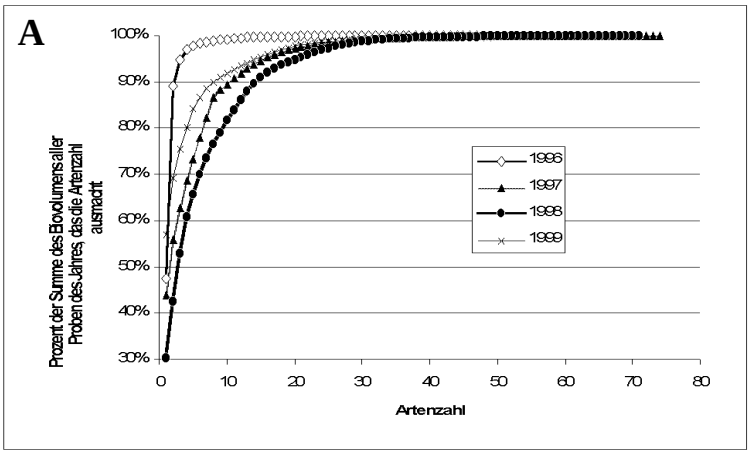
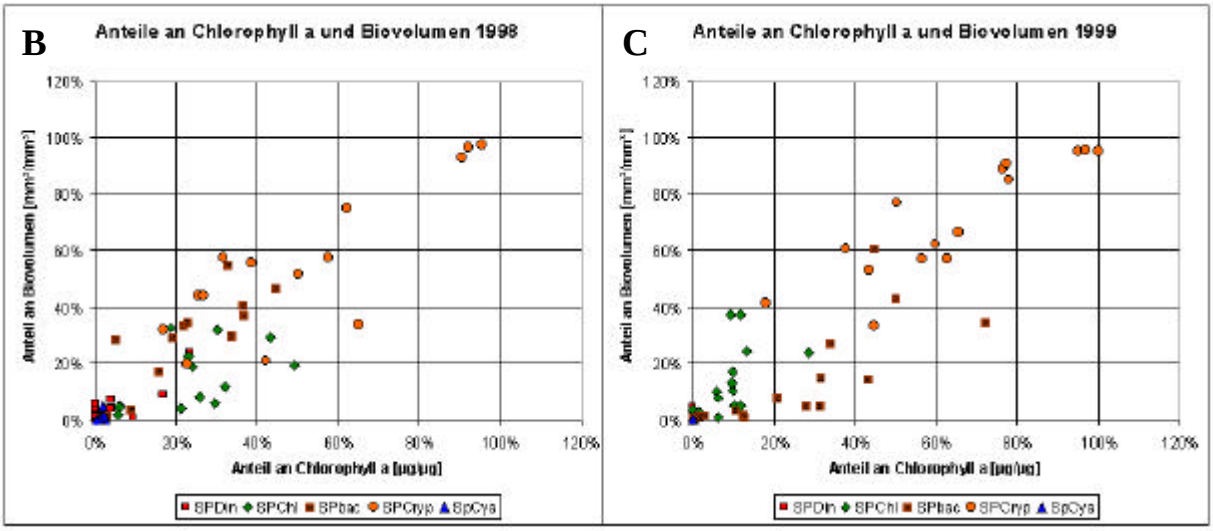
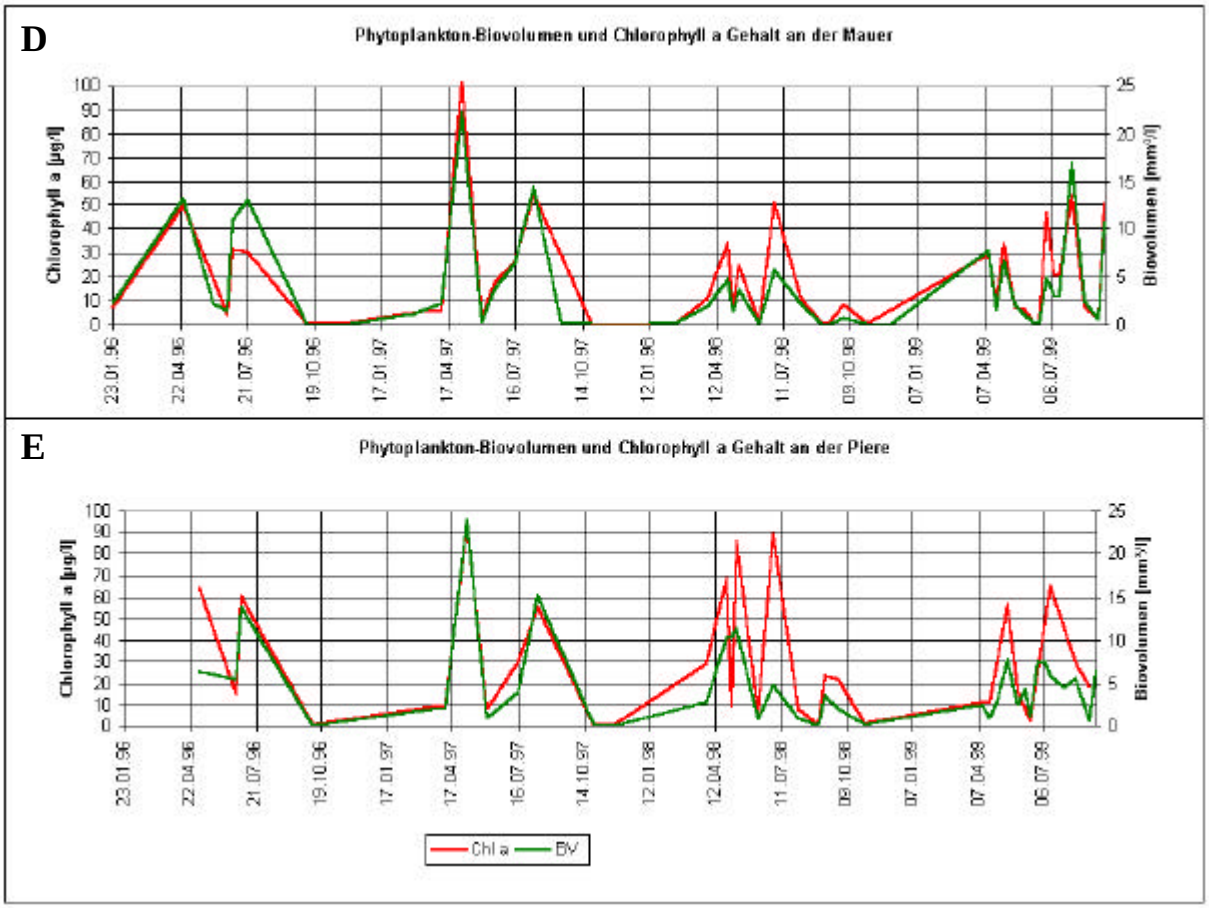


Abbildung 39: A: Verteilungskurve von Artenzahl gegen Biovolumenanteil (bezogen auf Jahressumme); B: Algengruppenanteil ermittelt durch mikroskopische Biovolumenbestimmung bzw. HPLC Pigmentanalysen 1998 und 1999(C); D: Gesamt-Biovolumen und Chlorophyll a an der Mauer in 0m 1996-1999; E: wie C nur Piere





Wegen der verschiedenen Artenzusammensetzungen ist es nicht verwunderlich, daß sich die Koeffizienten der Modelle einzelner Jahre für Lutein und Fucoxanthin unterscheiden.
1999 spielten *Chlorogonium* und *Tribonema* (**Xanthophyceae**) neben einer Vielzahl verschiedener Spezies eine ungewöhnlich große Rolle im Sommerplankton der Chlorophyceen. Obwohl *Tribonema* zu den Xanthophyceen zählt, wird sie in Kapitel 4.2.5 (Abbildung 74) in die Darstellung der Zusammensetzung der Chlorophyceen einbezogen. Ihr Vorkommen kann prinzipiell zu Problemen in der Pigmentanalyse führen, da sie mit den üblichen Markern nicht erfaßt wird. Am 08.07.99 erreichte sie ihr größtes Biovolumen und den größten Anteil (0,54mm³/l, 43% der Chlorophyceen, 18% des gesamt-Biovolumens). An diesem Tag wurde jedoch keine Pigment analyse durchgeführt. An anderen Tagen erreichte *Tribonema* höchstens 11% des Biovolumens der Chlorophyceen und 5% des gesamt-Biovolumens.
Euglenophyceen werden ebenfalls nicht mit den üblichen Markern erfaßt. Ihr Anteil lag nur in 4 von 105 Proben über 10% des Gesamt-Biovolumens (max. 16% am 2.11.98 an der Mauer), in 93% der Proben lag er unter 3%, wobei ein maximales Biovolumen von lediglich 0,04mm³/l erreicht wurde.
Die Zähldaten sprechen dafür, daß Arten, die mit Sicherheit zu Problemen bei der Auswertung von Pigmentdaten führen, im untersuchten Probenahmezeitraum in der Bleiloch Talsperre keine große Rolle spielten. Da sich die Probenahmezeitpunkte für beide Methoden nur selten genau deckten, kann jedoch leider nicht prinzipiell ausgeschlossen werden, daß in nicht mikroskopisch aber pigmentanalytisch untersuchten Proben bedeutendere Mengen von Xantho- oder Euglenophyceen (oder weiterer problematischer Gruppen) vorkamen.
Die **quantitativ bedeutsamen Spezies** waren während der HPLC Probenahmen der einzelnen Jahre (1996 erst ab August) verschieden: während bei den Chlorophyceen 1996 *Eudorina*, 1997 *Chlamydomonas*, 1998 das vielfältige Sommerplankton und 1999 *Chlorogonium* und *Tribonema* neben einer Vielzahl von Sommerplanktern bedeutend waren, dominierten bei den Bacillariophyceen 1996 *Asterionella*, 1997 *Chrysococcus* und *Stephanodiscus*, 1998 neben den beiden letztgenannten *Synedra*, *Nitschia* und *Cyclotella* und 1999 *Melosira* und *Stephanodiscus* (vgl. Tabelle 21). Wegen der verschiedenen Zusammensetzungen ist es nicht verwunderlich, daß die Pigmentstöchiometrien der Modelle für die einzelnen Jahre nicht gleich sind.
Prinzipiell sollte festgehalten werden, daß bei starken Wechseln in der Artenzusammensetzung einzelner Gruppen bei der Modellfindung zur Auswertung von HPLC Pigmentdaten mit großer Umsicht vorgegangen werden muß. Die Modellrechnungen haben gezeigt, daß gerade bei dem Vorkommen verschiedener Arten (die zu den auch schon alleine problematischen Wechseln in den Pigmentstöchiometrien aufgrund von Wachstumsverläufen oder Anpassungsmechnismen kommen) die Logik der Daten bei Annahme konstanter Pigmentstöchiometrien zu unsinnigen Interpretationen führen kann. Eine (partielle) Aufteilung der Daten nach verschiedenen Kriterien kann jedoch Hinweise auf solche mehr oder weniger zufälligen Effekte geben, muß jedoch je nach Probenzahl der Untergruppen nicht in allen Fällen zu brauchbaren Modellen führen, wie in Kapitel 4.1.1.3 gezeigt wurde.
Ein weiterer Aspekt wird in Kapitel 4.1.2 bzw. 4.1.7.3 diskutiert: eine große Zahl von Arten kann die Modelle auch „stabilisieren“, wenn die Abweichungen der Pigmentstöchiometrien einzelner Arten (scheinbar) zufällig variieren.

A

Artenzahl	1996	1997	1998	1999
Dino.	3	3	3	3
Chloro.	27	43	39	34
Baci.	9	15	14	12
Chrys.	1	1	1	1
Crypto.	4	4	4	4
Eugl.	2	3	4	2
Cya.	3	4	5	5
Summe	49	74	71	61

B

BV	1996	1997	1998	1999
Dinophyceen	0%	2%	3%	1%
Chlorophyceen	4%	10%	15%	10%
Bacillariophyceen	48%	17%	31%	13%
Chrysococcus spec,	0%	6%	2%	0,4%
Crypto.	48%	63%	48%	76%
Eugl.	<0,5%	0%	1%	<0,5%
Cya.	<0,5%	2%	<0,5%	<0,5%

C

		Zahl Arten in % des Biov. der Gruppe			
	Anteil	50%	75%	90%	häufigste Spezies:
Fucoxanthin-Haltige	1996	1	1	1	*Cyclotella spec.*
	1997	2	4	5	*Chrysococcus spec., Stephanodiscus hantzschii*
	1998	2	4	5	*Synedra acus , Nitzschia spec.*
	1999	2	3	6	*Melosira* (50µm dünn)*, Stephanodiscus hantzschii, Synedra acus*
Chlorophyceen	1996	1	2	5	*Eudorina spec.*
	1997	2	4	8	*Ancristodesmus angustus, Chlamydom. spec. (*klein)
	1998	3	4	9	*Chlamydom. spec*. (groß), *Scened. quadric*., *S. acuminatus*
	1999	3	6	9	*Eudorina / Pandorina, Chlamydomonas spec.* (groß), *Tribonema spec.*
Cryptomonaden	1996	1	1	2	*Cryptomonas spec.* (>20µm)
	1997	1	1	3	*Cryptomonas spec.* (>20µm)
	1998	1	2	3	*Cryptomonas spec*. (>20µm)
	1999	1	1	2	*Cryptomonas spec*. (>20µm)
Cyanobakterien	1996	1	1	2	*Anabaena spec., Microcystis aeruginosa*
	1997	1	1	2	*Microcystis aeruginosa, Oscillatoria spec.*
	1998	1	1	2	*Anabaena spec., Oscillatoria spec.*
	1999	1	3	4	*Anabaena spec.?, Oscillatoria spec. (50µm)*
Dinophyta	1996	1	2	2	*Gymnodinium helveticum*
	1997	1	2	3	*Peridinium spec.*
	1998	2	2	3	*Peridinium spec.*
	1999	1	1	2	*Gymnodinium spec.*
alle Gruppen					Biovolumenanteil der 5 absolut häufigsten Spezies (s.u.)
	1996	1	2	3	98%
	1997	2	6	11	73%
	1998	3	8	14	66%
	1999	1	3	8	86%

die 5 quantitativ insgesamt bedeutsamsten Spezies waren:
(Reihenfolge entspricht abnehmendem Biovolumenanteil);

1996: *Cyclotella spec., Cryptomonas spec. (*>20µm), *Cr. spec.* (<20µm), *Eudorina spec., Rhodomonas minuta*

1997: *Cryptomonas spec. (*>20µm)*, Cr. spec.* (<20µm)*, Rhodomonas minuta, Chrysococcus spec., Stephanodiscus spec.*

1998: *Cryptomonas spec*. (>20µm)*, Cr. spec.* (<20µm)*, Synedra acus, Nitzschia spec., Stephanodiscus spec.*

1999: *Cryptomonas spec*. (>20µm)*, Cr. spec.* (<20µm)*, Rhodomonas minuta, Melosira spec*. (50µ dünn), *Stephanod. hantzschii, Eudorina/ Pandorina,*

Tabelle 21 : Artenzahl in den Jahren 1996,1997 und 1998 in Bleiloch Talsperren Zählproben; A: Artenzahl pro Algengruppe; B: Biovolumen der Algengruppen (Summe aller Proben des Jahres; C: Biovolumenanteil der Arten innerhalb einer Gruppe sowie häufigste Arten

4.1.4 Regressionen mit anderen Pigmenten als abhängigen Variablen – Pigmentmuster der Gruppen

Neben den Markerpigmenten wurde eine große Anzahl weiterer Pigmente bei der HPLC-Analyse bestimmt. Es ist sinnvoll und möglich, diese mit den vorkommenden Gruppen an Phytoplanktern in Zusammenhang zu bringen. Dabei bietet es sich an, zunächst die Korrelationen der Markerpigmente mit den weiteren Pigmenten zu betrachten (Anhang Tabelle 46). Es ergeben sich verschiedene Gruppen von Pigmenten, die miteinander stark korrelieren.
1996 wurden wegen des hohen Cyanobakterienanteiles Cyanobakterien-spezifische Pigmente ausgewertet (ß-Car, Echinenon), in den anderen Jahren traten diese nicht in gut nachweisbaren Konzentrationen auf. Umgekehrt wurden 1997 und 1998 Chlorophyceen Pigmente bestimmt (Neoxanthin, Violoxanthin), die 1996 keine Rolle spielten. Aber auch bei den übrigen Pigmenten treten durchaus auch gewisse Unterschiede zwischen den Jahren auf.

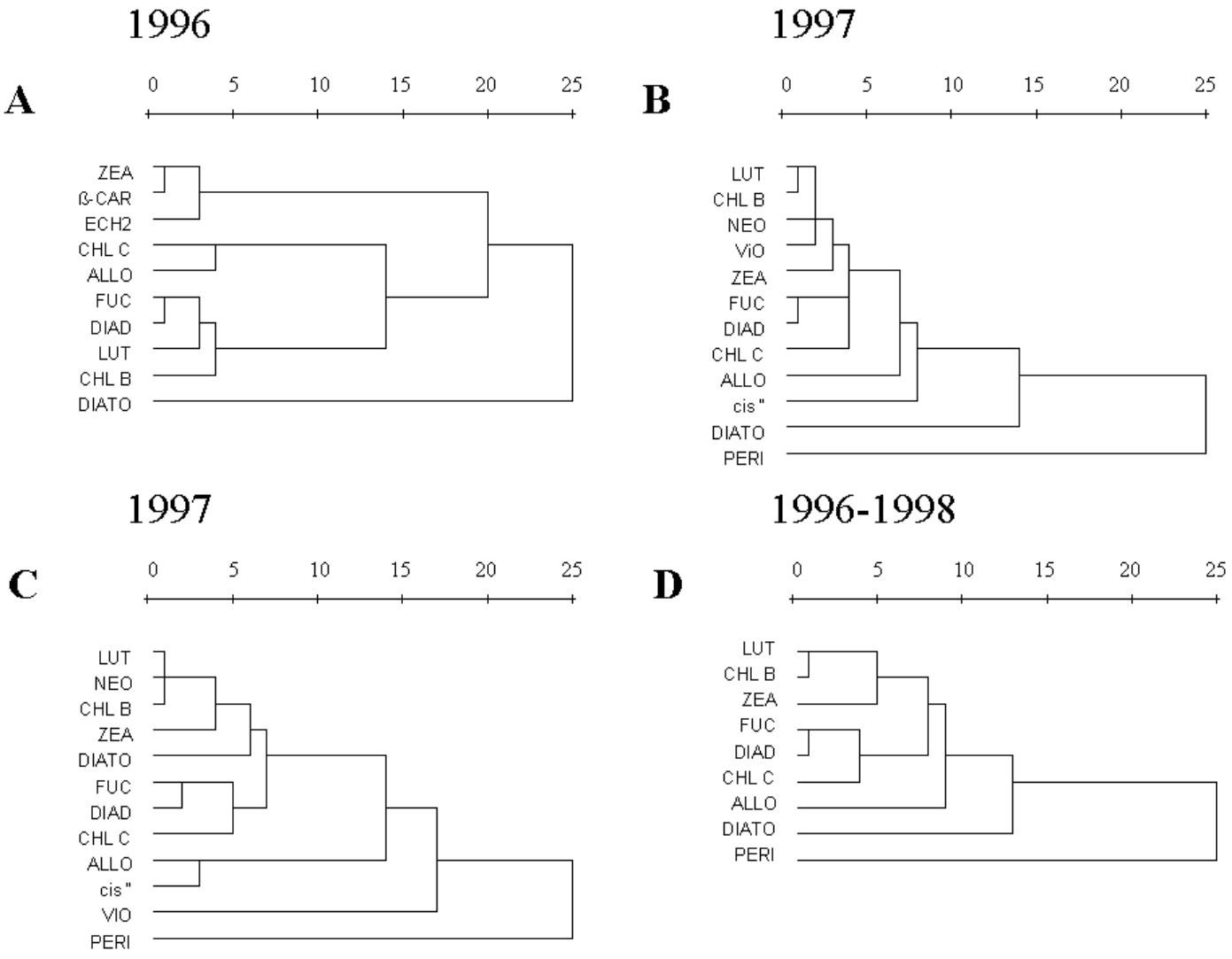


Tabelle 22: Ergebnisse der hierarchischen Clusteranalyse (Methode: „Single Linkage“) mit Pigmentdaten der Bleiloch Talsperre 1996, 1997, 1998 und in dem zusammengefaßten Datensatz 1996-1998

Eine hierarchische Clusteranalyse bietet einen optischen Eindruck von den korrelierenden Pigmentclustern, der alleine anhand der Kreuztabellen nur mühsam zu gewinnen ist. Die verwendete Methode zur Clusterbildung benutzte als Kriterium die Pearson-Korrelationskoeffizienten und

als Verfahren „nearest neighbour“ (dabei wird versucht, die Cluster so zu legen, daß zwischen den benachbarten Variablen eine möglichst große Ähnlichkeit besteht). Andere Verfahren (z.B. „within group“ oder „single linkage“) führen auch zu anderen Ergebnissen. Eine Unabhängigkeit der als Marker verwendeten Pigmente kann sich hierbei insofern bestätigen, daß die einzelnen Marker jeweils in eigenen Ästen des Baumes ihren Platz finden. Die Marker Lutein und Zeaxanthin (1997+98) sowie Fucoxanthin und Lutein (1996) werden relativ nah zueinander angeordnet, was auf die schon in vorigen Abschnitten besprochenen Probleme bei der Mulitvariaten Analyse hinweist.

Während sich einige der zusätzlichen Pigmente einem Markerpigment-Cluster zuordnen lassen (Lutein+Chl b+Neo (1997+98), Fuc.+Diad., Zea+ß-Car+Ech (1996)) fallen Diatoxanthin, Chlorophyll c und Violaxanthin nicht eindeutig in Cluster mit einem Markerpigment. Einige der analysierten Pigmente kommen bekannter Weise in verschiedenen Gruppen des Phytoplanktons vor, was – je nach Zusammensetzung des Datensatzes – zu einer uneindeutigen Cluster-Zugehörigkeit führen kann. Mit den auch für die Bestimmung der Algengruppenanteile benutzten Markern können neben den Regressionen mit Chlorophyll a als abhängiger Variable auch andere Pigmente als abhängige Variablen verwendet werden. In den Fällen, in denen diese Pigmente bei mehreren Algengruppen (und in relativ konstanten Stöchiometrien) vorkommen, kann so das Verhältnis der entsprechenden Marker zu diesem Pigment bestimmt werden. Um nicht zu viele theoretische Vorgaben zu machen, wurden zunächst alle Marker mit jeweils einem zusätzlichen Pigment (getrennt für die jeweiligen Jahre) in einer mulitvariaten Regression untersucht (Tabelle 23 und Tabelle 49 im Anhang). Dabei ergibt sich, daß Pigmente, die aus theoretischen Erwägungen nicht in einer Gruppe vorkommen sollten, auch keine signifikanten bzw. sehr kleine Koeffizienten erhalten, während sich für die übrigen Pigmentstöchiometrien ergeben, die insgesamt zu einem signifikanten Modell (meistens $r^2>0.9$) führen. Diatoxanthin (1997) und Zeaxanthin (1997+98) führen zu schlechteren Modellen, da sie jedoch wegen ihrer Rolle als Xanthophyllzykluspigmente aus theoretischen Erwägungen heraus nicht in konstanten Verhältnissen zu den Markern vorkommen müssen, entspricht dieses Ergebnis auch den Erwartungen.

Die Abbildung 40A+B zeigt die errechneten Pigmentstöchiometrien für die einzelnen Algengruppen und Jahre in einem Vergleich mit denen von Laborkulturen verschiedener Spezies (siehe Kapitel 3.2). Für die Darstellung wurden nur diejenigen Koeffizienten berücksichtigt, die theoretisch auch den jeweiligen Gruppen zugeordnet werden können (alle Werte: Tabelle 23 + Tabelle 49 im Anhang).

Insgesamt sind die für die Bleiloch Talsperre errechneten Pigmentmuster mit denen von unialgalen Laborkulturen vergleichbar. Die augenfälligsten Unterschiede ergeben sich für Chlorophyceen 1996 (deutlich höherer Lutein-Wert in BLT) und für Dinophyceen 1997+98 (deutlich geringere Peridinin Verhältnisse in Talsperre). In allen drei Fällen spielten die betroffenen Gruppen dabei quantitativ jeweils eine geringe Rolle. Da nicht alle Pigmente in allen Jahren ausgewertet wurden (1997 kein ß-Carotin, 1996 kein Viola- und Neoxanthin, 1996+97 kein Crocoxanthin), sind in der normierten Darstellung in Abbildung 40 nicht alle Pigmentstöchiometrien unmittelbar vergleichbar.

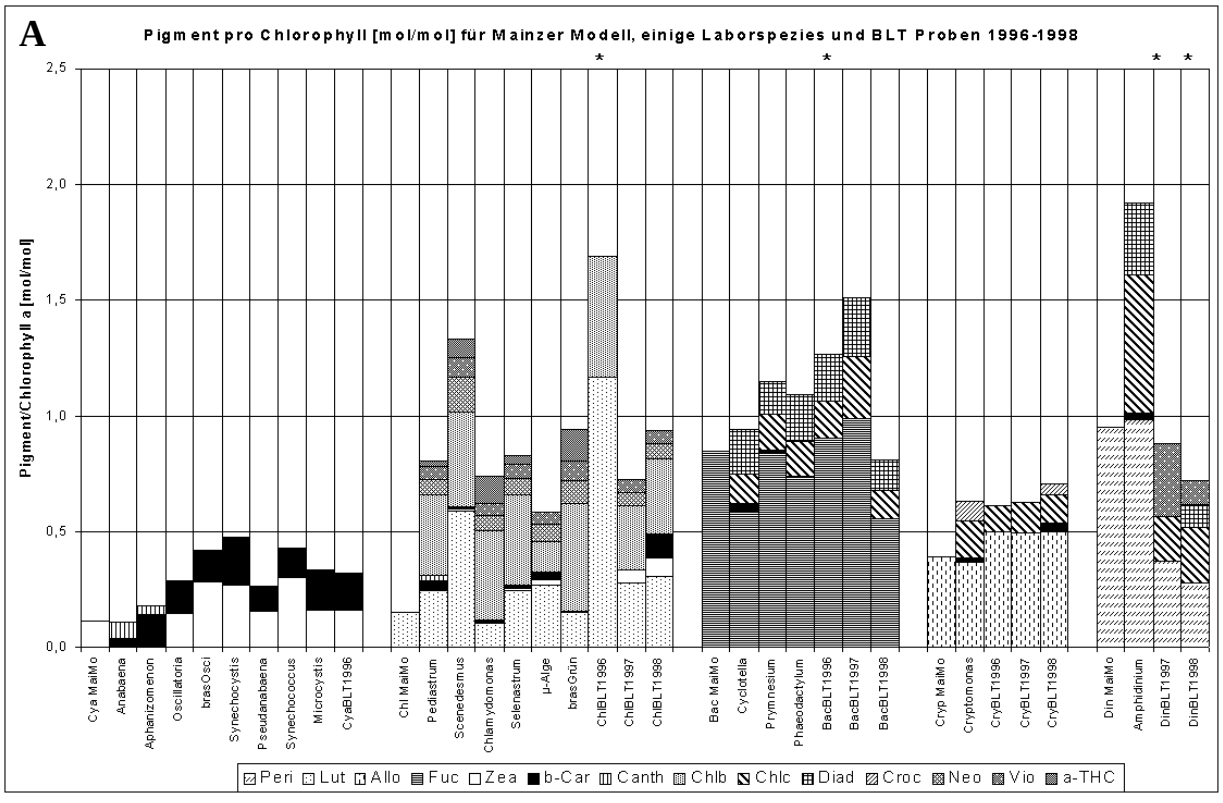
Die Verhältnisse von Diadinoxanthin, Chlorophyll c und Fucoxanthin sind bei allen Laborspezies und den Modellen für die Bleiloch Talsperre sehr ähnlich, während das Verhältnis der Summe der charakteristischen Pigmente gegenüber Chlorophyll a durchaus unterschiedlich sein kann (Faktor 1,8, vgl. Tabelle 49 im Anhang). Für Alloxanthin und ihm zugeordnetes Chlorophyll c wurde in allen Jahren in der BLT ein sehr ähnliches Verhältnisse zum Chlorophyll gefunden, während die Labor-Referenzen rund ein Fünftel weniger Alloxanthin aufwiesen. Das Verhältnis von Zeaxanthin und ß-Carotin zu Chlorophyll a entspricht 1996 in der BLT genau dem der Laboralge *Microcystis aeruginosa*.

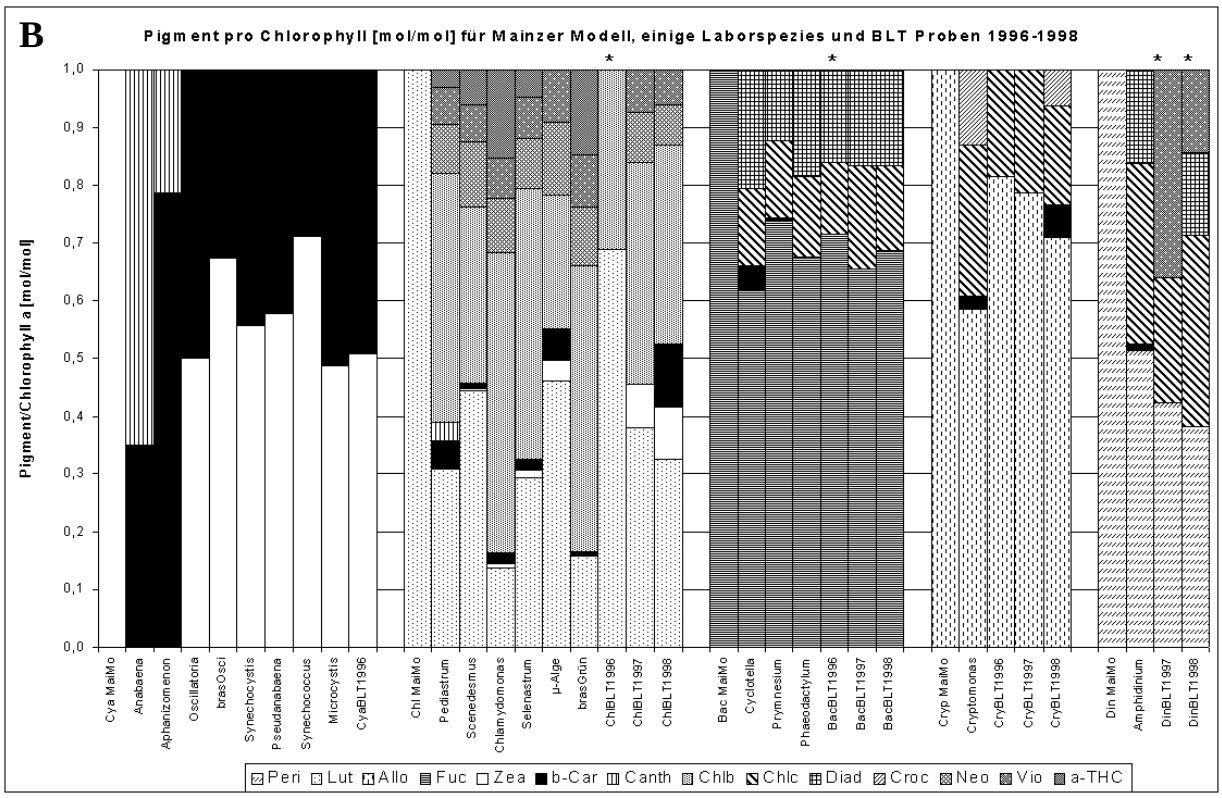
Jahr	unabhängige → Variablen ↓ abhängige Variablen	Koeffizienten abh./unabh.Var [µg/µg] Peridinin	Fucoxanth.	Alloxanth.	Lutein	Zeaxanthin	r^2
1996	Chl. a		1,5	3,16	1,35	9,596	0,994
	Chl. b		*0,053*	*0,021*	0,283	*0,045*	0,922
	Chl. c		0,226	0,25	**-0,21**		0,992
			0,161	0,245			0,99
	Diad.		0,198	*0,01*			0,969
	b-Car.		*0,04*	*0,03*		0,909	0,992
	Ech.		*-0,02*	*-0,007*	*-0,06*	0,43	0,968
1997	Chl a.	3,811	1,372	3,2	5,697		0,996
	Chl. b	0,104	*-0,01*	*-0,01*	0,633		0,949
	Chl. c	0,491	0,252	*0,29*	*-0,06*		0,992
	Diad.		0,223				0,879
	Neo.		*0,006*	*-0,003*	0,237		0,976
	Vio.	0,81	*0,007*		0,211		0,498
	Zea.		*0,01*	*0,01*	0,2		0,892
	cis-Allo.			*0,192*			0,886
	Diato.		*0,02*	*0,01*	*0,05*		0,708
1998	Chl. a	5,14	2,439	3,171	5,148		0,999
	Chl. b	*0,076*			0,66		0,993
	Chl. c	0,833	0,2	0,258			0,997
	Diad.	0,346	0,213	*0,01*	*0,08*		0,973
	Neo.		*0,02*		0,224		0,959
	Vio.	0,355	*0,01*	*0,005*	0,201		0,951
	Zea.		*0,04*		0,276		0,892

Tabelle 23:Ergebnisse der Berechnung der Pigmentmuster der einzelnen Algengruppen, Koeffizienten [µg/µg]

Pigmente, die nur in einer Algengruppe vorkommen und gute Korrelationen mit den Markerpigmenten aufweisen, können prinzipiell auch an deren Stelle als Marker verwendet werden.
Die errechneten Pigmentmuster können dazu beitragen, die Absorptionseigenschaften einzelner Gruppen des Phytoplanktons im Gewässer zu bestimmen. Es handelt sich dabei allerdings immer um potentiell Fehler-belastete, durchschnittliche Werte.

*Abbildung 40: durch multivariate Regression errechnete Pigmentstöchiometrien von einzelnen Algengruppen in der Bleiloch Talsperre im Vergleich mit Labor-Spezies der gleichen Gruppen; A: absolute Werte; B: relative Zusammensetzung; *: Gruppen, die im jeweiligen Jahr nur sehr geringe Anteile erreichten, Lutein und Fucoxanthin korrelierten 1996, Peridinin wurde nur in wenigen Proben überhaupt nachgewiesen*





Bei ensprechend ausgewählten Datensätzen kann so prinzipiell auch auf typische Anpassungszustände einzelner Algengruppen geschlossen werden, wenn einige Pigmente in mehreren Gruppen vorkommen (Chlorophyll c, Zea-, Diadino- und Violaxanthin). Das verwendete Vorgehen, das ausgehend von Korrelationen und Clustern die Strukturen des Datensatzes beleuchtet, ist prinzipiell auch so flexibel, daß z.B. bei Vorkommen ungewöhnlicher Algengruppen (z.B. Eustigmatophyceen) andere Pigmente als zusätzliche Marker verwendet werden können, gleichzeitig können die diesem Marker zugeordneten Stöchiometrien anderer Pigmente ermittelt werden, so daß ein ganzes Pigmentmuster schließlich mit Referenz-Daten verglichen werden kann, um eine Zuordnung zu einer Gruppe zu erleichtern.

4.1.5 Geben die Xanthophyllzyklus Pigmente Aufschluß über möglichen Streß des Phytoplanktons bei hohen Lichtintensitäten?

Wie in der Einleitung beschrieben, deepoxidieren mache Algen bei Starklicht bestimmte Pigmente, um sich vor den negativen Auswirkungen intensiver Strahlung besser zu schützen (Hager & Stransky, 1970, Demmig-Adams & Adams Lii, 1992 + 1993, Olaizola & Yamamoto, 1994). Entweder wandeln sie Violaxanthin über Antheraxanthin in Zeaxanthin um (z.B. Chlorophyceen) oder Diadinoxanthin in Diatoxanthin (z.B. Bacillariophyceen, vgl. Abbildung 148 im Anhang). Es wäre also theoretisch zu erwarten, daß sich die deepoxidierten Pigmente im Verhältnis zu anderen Pigmenten der jeweiligen Algengruppen bei hohen Lichtintensitäten anreichern. Außerdem soll sich bei Starklicht die Menge an Diadino- plus Diatoxanthin im Verhältnis zu den übrigen Pigmenten erhöhen (im folgenden als relative „Poolgröße“ der Xanthophyllzykluspigmente bezeichnet), was als Steigerung des Schutzpotentials interpretiert wird (Brunet et al, 1993, Müller & Wilhelm, 1997, Willemoes & Monas, 1991, Arsalene et al, 1994). Im wesentlichen ergeben sich vier verschiedene Fragen, denen in diesem Kapitel nachgegangen wird:

1. Ist im Bleiloch Talsperren Datensatz ein Zusammenhang zwischen Lichtintensität und Deepoxidierungsgrad der Xanthophyllzykluspigmente erkennbar (sowohl zeitlich als auch im Tiefengradienten, (vgl. Abbildung 41, Abbildung 42A, Abbildung 43A+C+E+G)?

2. Besteht ein Zusammenhang zwischen der Lichtintensität und der relativen Menge an Xanthophyllzykluspigmenten im Verhältnis zu den Markerpigmenten (sowohl zeitlich als auch im Tiefengradienten, vgl. Abbildung 41, Abbildung 42A, Abbildung 43 B+D+F+H)?
3. Verhalten sich Poolgröße und Deepoxidierungsgrad bei einem Xanthophyllzyklus ähnlich (vgl. Abbildung 42B)?
4. Verhält sich die Poolgröße bzw. der Deepoxidierungsgrad im Vergleich zwischen den verschiedenen Xanthophylzyklen ähnlich (vgl. Abbildung 42C)?

Um die relative Poolgröße der Xanthophyllzykluspigmente zu ermitteln kann deren Summe einfach mit Lutein bzw. der Summe von Peridinin und Fucoxanthin (Marker der Gruppen, die die entsprechenden Xanthophyllzyklus Pigmente besitzen) ins Verhältnis gesetzt werden. Euglenophyceen enthalten ebenfalls Diadino- und Diatoxanthin, werden jedoch mit keinem der verwendeten Marker erfaßt und weisen keinen aktiven Xanthophyllzyklus auf, weshalb ihr Vorkommen die Interpretierbarkeit der Pigmentdaten erschweren kann.

Bei dem Xanthophyllzyklus-Pigmenten der Grünalgen kann es ebenfalls zu Interpretationsschwierigkeiten kommen, da Violaxanthin auch in Eustigmato- bzw. Xanthophyceen und Zeaxanthin u.a. insbesondere in Cyanobakterien nachgewiesen wird (Britton et al, 1995). Den Zähldaten zu Folge (vgl. Kapitel 4.2.5) spielten weder Euglenophyceen noch Eustigmato-, Xanthophyceen oder Cyanobakterien 1998 in der Bleiloch Talsperre eine bedeutende Rolle, ihr Vorkommen kann u.a. wegen Unsicherheiten bei der Bestimmung jedoch nicht ganz ausgeschlossen werden.

Zunächst soll das **Verhältnis der deepoxidierten zu den epoxidierten Xanthophyllzykluspigmenten im Zeitverlauf (Oberflächenproben)** betrachtet werden, anschließend gilt das Augenmerk der Verteilung in der Wassersäule.

In Abbildung 41 werden – mangels direkten Messungen der Lichtintensität bei der Probennahme – die Tagesmittelwerte der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) und die Verhältnisse von Diatoxanthin zu Diadinoxanthin bzw. Zeaxanthin zu Violaxanthin bzw. Lutein gegen die Zeitachse (1998) aufgetragen. Zusätzlich werden die relativen Poolgrößen der (epoxidierten plus deepoxidierten) Xanthophyllzykluspigmente im Verhältnis zu den Markerpigmenten dargestellt. Dabei zeigt sich, daß an der Probenahmestelle Piere die größten Ähnlichkeiten zwischen den Kurven des Zeaxanthin(+Violaxanthin)/Lutein Verhältnisses und der der Lichtintensität bestehen. Zeaxanthin selbst zeigt in seinem Verhältnis zu Violaxanthin nicht den erwarteten Verlauf, das gleiche gilt auch für Diatoxanthin und Diadinoxanthin bzw. ihre relative Poolgröße. Die Prozentsätze der deepoxidierten Pigmente, aber auch ihre relativen Poolgrößen, ähneln sich für die verschiedenen Xanthophyllzyklen kaum (Abbildung 42C).

Der Zusammenhang zwischen Lichtintensität (hier Tagesmittelwert PAR) und den Stöchiometrien der Xanthophyllzykluspigmente scheint nach Abbildung 42A keinen klaren linearen Zusammenhang aufzuweisen, was aber teilweise auch auf die Schwankungen der Lichtintensität im Tagesverlauf zurückgeführt werden kann. Die schnelle Deepoxidierung im Licht sollte bezüglich dieses Fehlers (aktuelle Lichtintensität bei Probennahme und Tagesmittelwert müssen nicht linear zusammenhängen) allerdings wesentlich empfindlicher reagieren als die relative Poolgröße. Letztere kann nur relativ langsam wachsen, da hierfür eine Synthese – und nicht nur enzymatische Umwandlungen vorhandener Pigmente – nötig ist. Trotzdem sind in Abbildung 42A einige Tendenzen erkennbar: bei PAR-Tagesmittelwerten unter 300µE/m²/s finden sich – abgesehen vom 29.09., an dem die Vollzirkulation bereits eingesetzt hatte – keine hohen Verhältnisse von deepoxidierten zu epoxidierten Pigmenten, die bei höheren Lichtintensitäten allerdings häufiger vorkommen. Eine Ursache der relativ großen Streuung bei höheren Lichtintensitäten kann in den Schwankungen der Lichtintensitäten im Tagesverlauf, insbesondere dem Unterschied zwischen der bei der Probennahme und dem Tagesmittelwert, liegen.

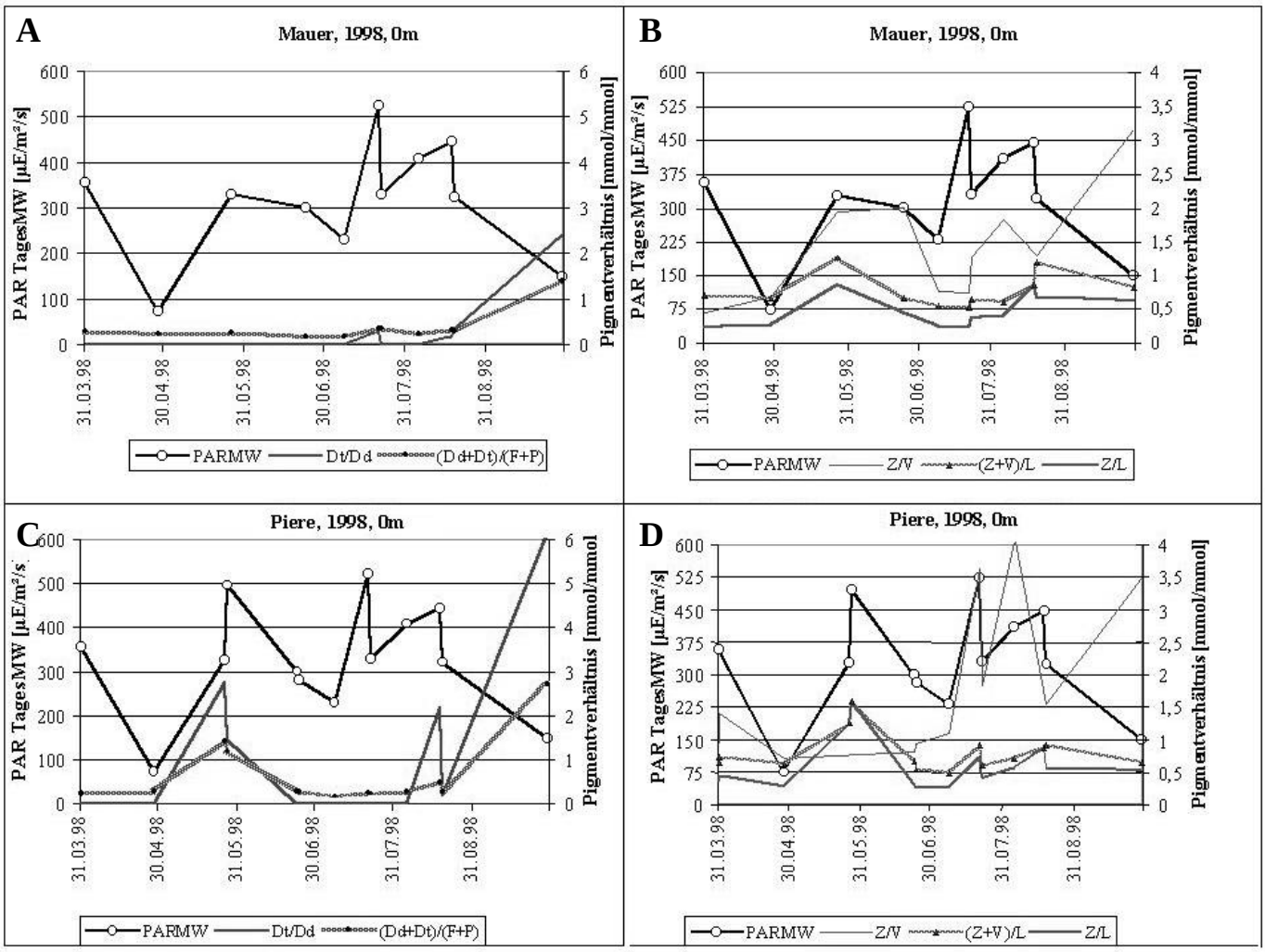


Abbildung 41: Photosynthetisch aktive Strahlung (Tagesmittelwert) und Verhältnisse der Xanthophyllzykluspigmente [mmol/mmol] mit Dt: Diatoxanthin, Dd: Diadinoxanthin, Z: Zeaxanthin, V: Violaxanthin, F: Fucoxanthin, P: Peridinin ; an Mauer(A: Diadino-, Diato-, Fucoxanthin + Peridinin, B: Zeaxa-, Violaxanthin, Lutein) und Piere (C: wie A, D: wie B) in Oberfächenproben 1998

Am 29.09. war die Algenpopulation am Zusammenbrechen, der Temperaturgradient war bereits aufgehoben. Da in der Literatur nicht nur bei Starklicht, sondern auch bei Seneszenz (Klein, 1988) bzw. Nährstoffmangel (Brunet et al, 1993) höhere Diatoxanthin Anteile beschrieben werden, könnte ein schlechter physiologischer Zustand des Phytoplanktons die Beobachtungen am 29.09.1998 erklären.

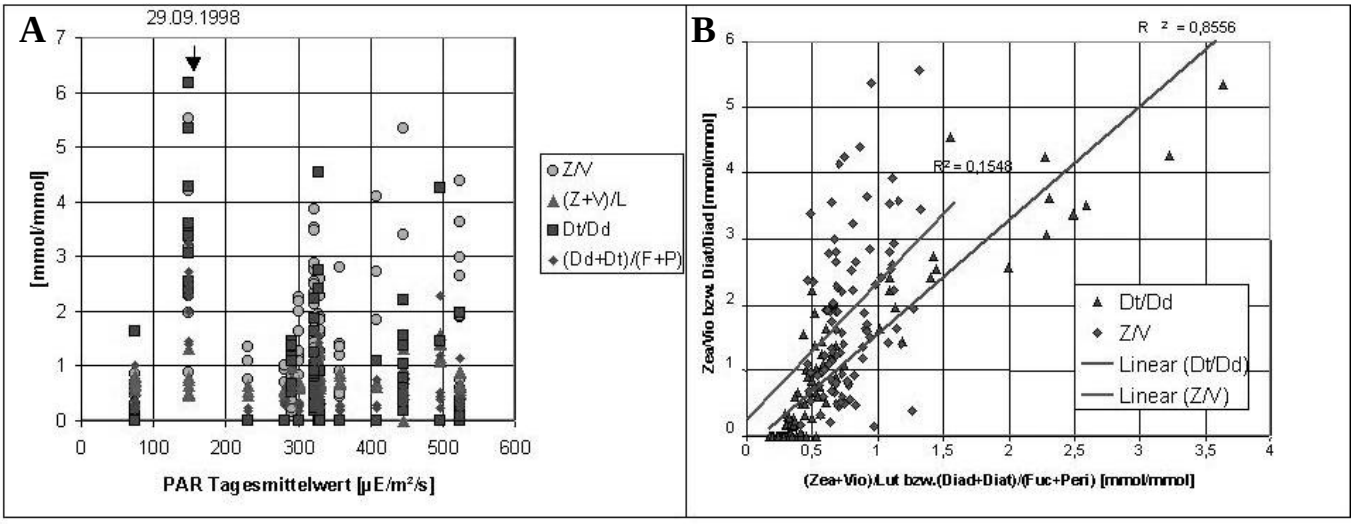
Das Verhältnis der relativen Poolgröße der Xanthophyllzykluspigmente und der Anteil deepoxidierter Pigmente scheint zumindest bei den Bacillariophyceen (als Hauptgruppe mit dem entsprechenden Xanthophyllzyklus) deutlich zu korrelieren (Abbildung 42B, r^2=0,8556). Bei Chlorophyceen hingegen ergibt sich kein signifikanter linearer Zusammenhang. Hier gehen sehr geringe Poolgrößen pro Marker (unter 0,8) jedoch mit einem Schwerpunkt der Verteilung der Zeaxanthin/Violaxanthin-Verhältnisse um 1 einher, bei größeren Pools liegen fast alle Werte des entsprechenden Verhältnisses über 1.

Es muß bedacht werden, daß es durch die Filtration der Proben an Bord des Bootes aus praktischen Gründen häufig nicht ganz zu vermeiden war, daß die Probe höheren Lichtintensitäten, teilweise sogar direktem Sonnenlicht ausgesetzt war. Da die Deepoxidation ein relativ schneller Prozeß ist (Lohr & Wilhelm, 1999, s.u.), kann deshalb nicht ausgeschlossen werden, daß es dabei zu einer quantitativ bedeutsamen Deepoxidierung des Violaxanthins bzw. Diadinoxanthins kommen konnte. Für Proben aus 0m, auf die sich die bisherigen Ergebnisse dieses Abschnittes stützten, dürften die Unterschiede der Lichtintensitäten in der Talsperre und während der Filtration allerdings nicht so groß gewesen sein. Probleme sind am ehesten für Proben aus aphotischen Tiefen zu erwarten, in den im folgenden Abschitt behandelten Tiefenprofilen vorkommen.

Mit der **Wassertiefe** geht zwangsläufig ein ausgeprägter Lichtgradient einher, weshalb zu erwarten ist, daß in Oberfächenproben höhere Anteile deepoxidierter Pigmente auftreten als in Tiefen mit relativ geringer Lichtintensität (Hager & Stransky, 1970). Ein Blick auf die Abbildung 43 läßt schnell deutlich werden, daß die eigentlich erwarteten Tiefenverläufe eher die Ausnahme waren. Hohe Anteile deepoxidierter Pigmente in großen Tiefen können sowohl durch Artefakte als auch durch den extremen physiologischen Zustand des Pytoplanktons erklärt werden: Dunkel-adaptierte Zellen sind möglicherweise besonders empfindlich bei plötzlicher Starklichtbestrahlung während der Filtration, höhere Diatoxanthin-Verhältnisse können jedoch auch auf Seneszenz oder Nährstoffmangel hinweisen (Literatur s.o., letzteres ist in der Bleiloch Talsperre allerdings eher unwahrscheinlich). Jakob et al (1998) zeigen, daß das Verhältnis von Diatoxanthin zu Diadinoxanthin bei *Phaeodactylum tricornutum* im Laborexperiment auch bei verlängerter Dunkelzeit deutlich ansteigt, parall dazu sinkt die Quantenausbeute bei der fluorometrisch bestimmten Aktivitätsmessung (mit PAM, vgl. Kapitel 4.5).

Tiefenprofile einer Probenahmestelle, die insgesamt einen hohen Prozentsatz deepoxidierter Pigmente aufweisen, lassen entweder einen Einfluß hoher Lichtintensitäten während der Filtration oder – wie am 29.09.1998 – auf einen insgesamt ungünstigen physiologischen Zustand, hier wegen des Einsetzens der Vollzirkulation, als wahrscheinlich erscheinen.

Es darf außerdem nicht vergessen werden, daß Cyanobakterien auch Zeaxanthin bzw. Euglenophyceen auch Diadinoxanthin enthalten. Auch wenn diese Gruppen in den HPLC-Auswertemodellen nicht vorkommen und mikroskopisch kaum nachgewiesen wurden, so kann dennoch nicht sicher ausgeschlossen werden, daß in einzelnen Proben gewisse Anteile vorkamen.



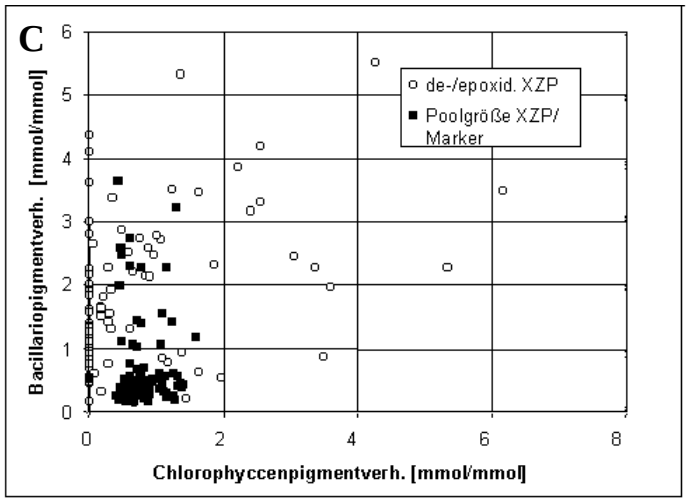


Abbildung 42: Verhältnisse der Xantho-phyllzykluspigmente (XZP) in der Bleiloch Talsperre, 1998, Oberflächen-proben; Z bzw. Zea: Zeaxanthin, V bzw. Vio: Violaxanthin, L bzw. Lut: Lutein, Dt bzw. Diato: Diatoxantin, Dd bzw. Diad: Diadi-noxanthin, F bzw. Fuc: Fucoxanthin, P bzw. Peri: Peridinin: A: Verhältnisse der Pigmente in Abhängigkeit von dem Tagesmittelwert der Lichteinstrahlung; B: Verhältnis von Poolgröße zu Deepoxi-dierungsgrad bei dem jeweiligen Xantho-phyllzyklus; C: Verhältnisse der Deepoxidierungsgrade bzw. der Poolgrößen der Xanthophyll-zykluspigmente zwischen den beiden Xanthophyllzyklen

Unter der Annahme, daß keine bedeutenden Mengen der Xanthophyllzykluspigmente von Algengruppen stammen, die den entsprechenden Zyklus nicht besitzen (z.B. Cyanobakterien oder Euglenophyceen), deuten hohe Anteile deepoxidierter Pigmente auf ungünstige Bedingungen hin, entweder:

1. auf Lichtstreß nahe der Oberfläche
2. auf Lichtstreß bei der Probenfiltration (v.a. große Empfindlichkeit gegen Licht bei Dunkeladaptierten Zellen)
3. oder einen ungünstigen physiologischen Zustand bzw. Seneszenz (Klein, 1988, Brunet et al, 1993, Moline, 1998), etwa aufgrund langer Dunkelheit, denen das Phytoplankton ausgesetzt war (wegen Verdriftung in aphotische durchmischte Schicht oder bei Vollzirkulation allgemein geringer Lichtgenuß).

Mit dem Vorkommen von Phäopigmenten bzw. den Chlorophyll a Konzentrationen konnten Variationen der Anteile von deeopoxidierten Pigmenten nicht in Zusammenhang gebracht werden.

Die Frage, welche Rolle filtrationsbedingte Artefakte spielen, kann anhand der vorliegenden Daten nicht endgültig beantwortet werden. Jedenfalls entsprechen die gefundenen Verhältnisse nicht immer den theoretischen Erwartungen, was allerdings auch an der mangelhaften zeitlichen Auflösung der verwendeten Lichtdaten liegen kann.

Zusammenfassung, Diskussion der Fehlerquellen und Empfehlungen

Die deutlichsten Zusammenhänge zwischen Lichtintensität (Tagesmittelwert) und Deepoxidierungsgrad bzw. Poolgröße wurden für Grünalgen in Oberflächenproben an der Piere gefunden. Da nur die Tagesmittelwerte der Lichtintensität und nicht die aktuelle Lichtintensität bei der Probennahme vorlagen, fehlt die korrekte Referenz, mit der der Deepoxidierungsgrad eigentlich in Zusammenhang gestellt werden müßte.

Latasa (1995) fand maximale molare Diadino- + Diatoxanthin zu Markerpigment-Verhältnisse von 0,9 (Dinophyceen) bzw. 0,75 (Bacillariophyceen). Lohmann (1996) wies in Freilandproben Verhältnisse zwischen 0,2 und 0,4 (Extrema ca. 0,1-1,2) nach. Die überwiegende Zahl der in der Bleiloch Talsperre gefundenen Verhältnisse bewegt sich im gleichen Bereich wie die Literaturwerte, es kommen allerdings in einigen Proben (v.a. am 29.09.1998) auch wesentlich höhere Verhältnisse vor. Ob dies auf extreme physiologische Bedingungen oder auf das Vorkommen von Euglenophyceen hindeutet, kann nur schwer entschieden werden. Der für Diadino- und Diatoxanthin-haltige Algen gefundene lineare Zusamenhang zwischen dem Deepoxidierungsgrad und der relativen Poolgröße der Xanthophyllzykluspigmente (r^2=0,86) beruht allerdings auf diesen im Literaturvergleich als Ausreißer erscheinenden Proben. Für relative Poolgrö-

ßen unter 0,75 ergibt sich für 0m Proben lediglich ein r^2 von 0,38. Dieser Befund wirft einige Fragen auf, die letztlich aber nur durch weiterführende Untersuchungen geklärt werden können.

Mit multivariater linearer Regression errechnete Pigmentmuster der Bleiloch Talsperre Proben werden in Abbildung 40 mit denen von Laborkulturen verglichen. Dabei ergeben sich in der Regel mehr oder weniger ähnliche Muster, auch in Bezug auf die Xanthophyllzykluspigmente. Bei errechneten Pigmentstöchiometrien ist jedoch keine Aussage über die Varianzbreite der Verhältnisse möglich.

Die Proben vom 29.09.1998 fallen durch ihre hohen Anteile an deepoxidierten Pigmenten und große Poolgrößen von Diadino- + Diatoxanthin auf. Die Lichtintensität war an diesem Tag jedoch gering, dafür hatte die Vollzirkulation schon eingesetzt, was sich auf den physiologischen Zustand des Phytoplanktons negativ ausgewirkt haben dürfte. Der Zustand der Xanthophyllzykluspigmente scheint also in der Bleiloch Talsperre nicht nur von der Lichtintensität beeinflußt worden zu sein.

Bei den **Tiefenprofilen** entsprechen die Ergebnisse nicht den Erwartungen, als Ursache kommt neben Artefakten durch Belichtung bei Filtration auch der schlechte physiologische Zustand der Algen in der Tiefe in Frage. Um Probleme in der Interpretation der Pigmentanalysen hinsichtlich des physiologischen Zustandes zu vermeiden, wie sie sich für den Bleiloch Talsperren Datensatz ergeben, empfiehlt es sich:

1. detaillierte Lichtmessungen durchzuführen (um den lang- und kurzfristigen Anpassungszustand beurteilen zu können);
2. dafür zu sorgen, daß die Filtration schnell und unter ähnlichen Lichtbedigungen wie in der Probetiefe durchgeführt wird (was häufig praktisch schwierig sein dürfte).
3. detaillierte mikroskopische Daten zu erheben, um das Vorkommen störender Algengruppen zu erfassen bzw. auszuschließen und Informationen über wechsende Artenzusammensetzungen zu sammeln

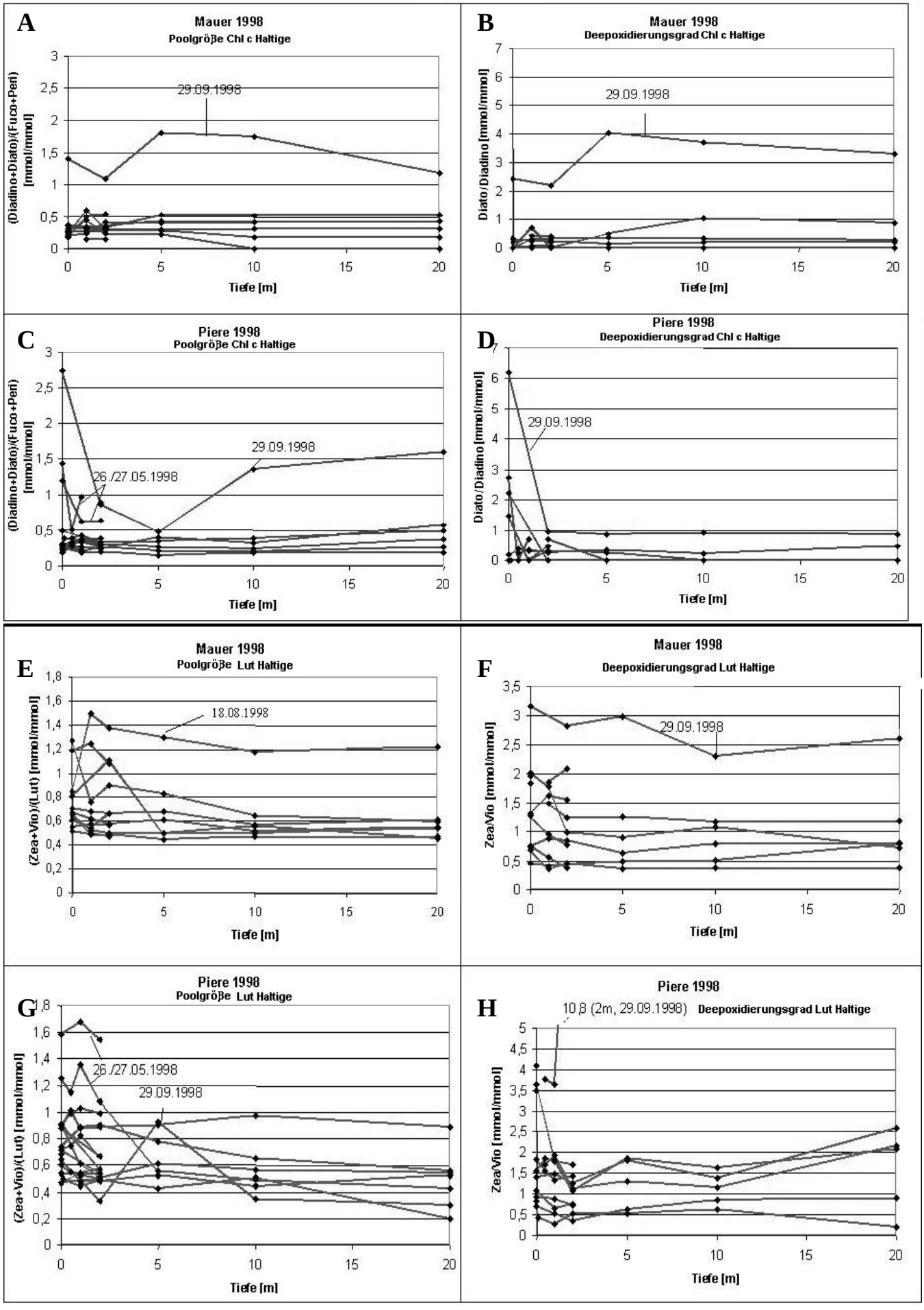
Eine generelle Abdunklung während der Filtration kann für Oberfächenproben auch zu Artefakten führen, wenngleich in geringerem Ausmaß als die Belichtung von Proben aus aphotischen Tiefen. Nach Lohr & Wilhelm (1999) kann bei Kulturen von *Phaeodactylum tricornutum* schon nach ca. 12 Minuten 50% des Diatoxanthin wieder epoxidiert sein (beim Übergang von 700 zu 40µE/m²/s), die Deepoxidation verläuft bei dieser Alge jedoch noch wesentlich schneller und führt innerhalb von ca. 2 Minuten zu einer 50%igen Umsetzung.

Die gleichen Autoren weisen darauf hin, daß Diadinoxanthin in vitro von einer Violaxanthin-Deepoxidase (aus Lattich) doppelt so schnell deepoxidiert wird wie Violaxanthin. Daraus schließen sie, daß das gleiche Enzym prinzipiell beide Substrate umsetzt, die höhere Geschwindigkeit bei Diadinoxanthin könnte auf eine schnellere Regulationsmöglichkeit hindeuten.

In Algen mit dem Diadino- und Diatoxanthin-Zyklus wurden bei schnell wachsenden Kulturen auch die Pigmente des Viola-, Anthera- und Zeaxantinzyklus nachgewiesen, sie zeigten ebenfalls einen aktiven Xanthophyllzyklus (Lohr & Wilhelm, 1999). Eine schnellere Regulation des Diadino- und Diatoxanthin-Zyklus wäre ein Argument dafür, daß diese Algen den physiologisch offensichtlich auch möglichen Violaxanthin-Xanthophyllzyklus ersetzt haben. Letzterer spielt bei ihnen (normalerweise) keine quantitativ bedeutsame Rolle mehr. Falls tatsächlich Unterschiede in der Regulationsgeschwindigkeit zur Entstehung des Diadinoxanthin-Zyklus geführt haben sollten, wäre auch zu erwarten, daß sich die unter gleichen Bedingungen gefundenen Anteile an deepoxidierten Pigmenten zwischen beiden Zyklen unterscheiden.

Nächste Seite:

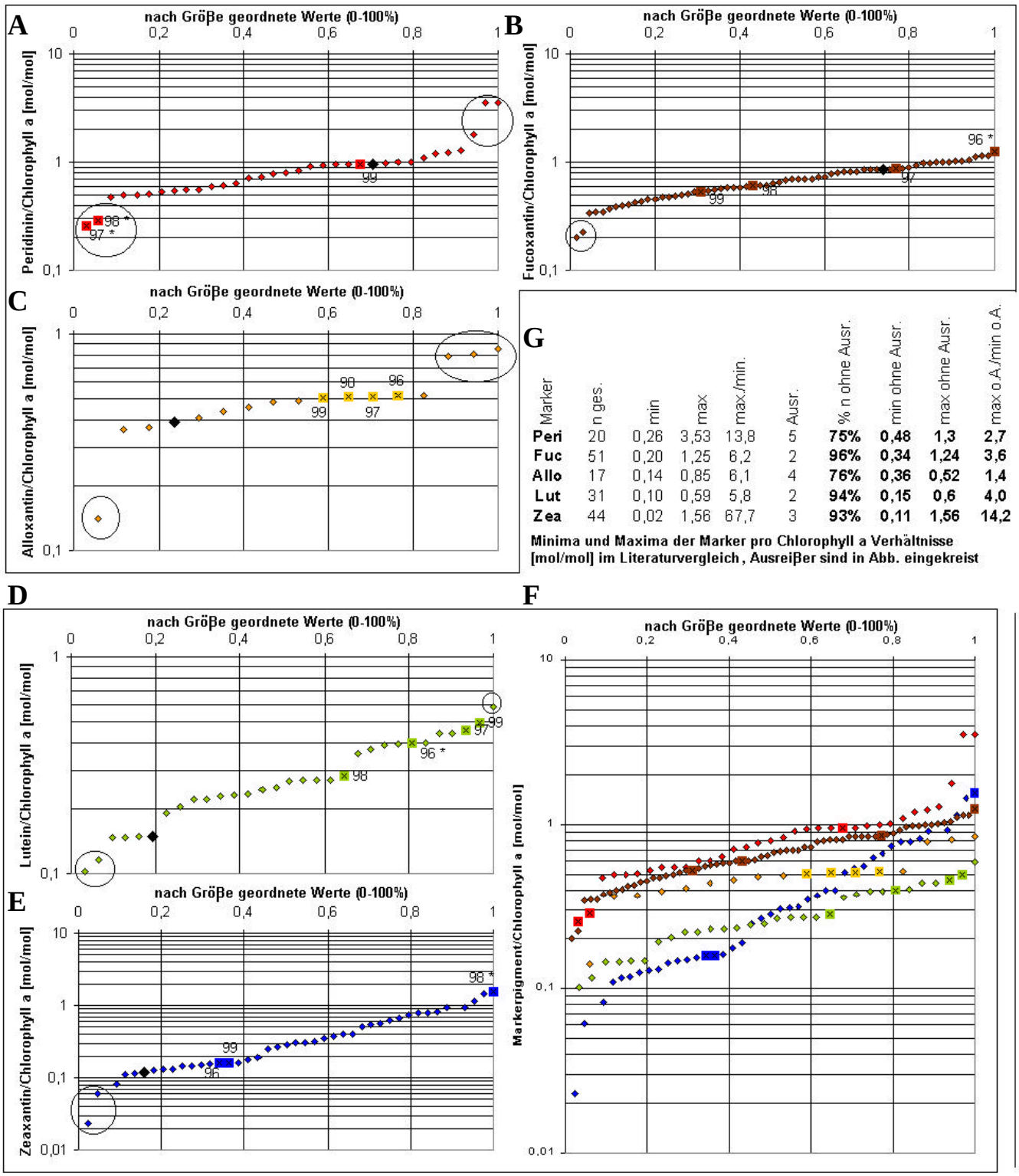
Abbildung 43: Verhältnisse von Diato- zu Diadino(xanthin) (B: Mauer; D: Piere) sowie ihrer Summe zu Fuco(xanthin) + Peri(dinin) (= rel. Poolgröße) (A: Mauer; C: Piere) in Tiefenprofilen der Bleiloch Talsperre 1998; Verhältnisse von Zea(xanthin) zu Viola(xanthin) (F: Mauer; H: Piere) sowie ihrer Summe zu Lutein (E: Mauer; G: Piere) ebenda


A
Mauer 1998
Poolgröβe Chl c Haltige
(Diadino+Diato)/(Fuco+Peri) [mmol/mmol]
29.09.1998
Tiefe [m]
B
Mauer 1998
Deepoxidierungsgrad Chl c Haltige
Diato/Diadino [mmol/mmol]
29.09.1998
Tiefe [m]
C
Piere 1998
Poolgröβe Chl c Haltige
(Diadino+Diato)/(Fuco+Peri) [mmol/mmol]
29.09.1998
26./27.05.1998
Tiefe [m]
D
Piere 1998
Deepoxidierungsgrad Chl c Haltige
Diato/Diadino [mmol/mmol]
29.09.1998
Tiefe [m]
E
Mauer 1998
Poolgröβe Lut Haltige
(Zea+Vio)/(Lut) [mmol/mmol]
18.08.1998
Tiefe [m]
F
Mauer 1998
Deepoxidierungsgrad Lut Haltige
Zea/Vio [mmol/mmol]
29.09.1998
Tiefe [m]
G
Piere 1998
Poolgröβe Lut Haltige
(Zea+Vio)/(Lut) [mmol/mmol]
26./27.05.1998
29.09.1998
Tiefe [m]
H
Piere 1998
10 β (2m, 29.09.1998)
Deepoxidierungsgrad Lut Haltige
Zea/Vio [mmol/mmol]
Tiefe [m]

Ein Vergleich zwischen den beiden Xanthophyllzyklen ließ bei den vorgestellten Bleiloch Talsperre Daten des Jahres 1998 keine Gemeinsamkeiten (in Deepoxidierungsgrad und relativer Poolgröße) erkennen, was prinzipiell entweder auf eine unterschiedliche (bzw. verschieden schnelle) Regulation oder unterschiedliche Störgößen zurückgeführt werden kann.
Versuche mit unialgalen Kulturen oder Mischungen mit einer bekannten Zusammensetzung sind sicherlich geeigneter, diese relativ komplexen Zusammenhänge zu untersuchen, da dabei im Gegensatz zu Freilandproben die Fehler- bzw. Varianzquellen (störende Algengruppen, variierende Spezieszusammensetzung innerhalb der Gruppen) eingegrenzt werden können.

4.1.6 Die Einordnung der in der Bleiloch Talsperre gefundenen Markerpigment-Chlorophyll a Stöchiometrien in Angaben aus der Literatur zeigt, daß sie im bereits gefundenen Rahmen liegen

Wie die Abbildung 44 zeigt, liegen die für die einzelnen Jahre bestimmten Pigmentstöchiometrien für die Bleiloch Talsperre durchaus in dem Bereich, der in der Literatur zu finden ist. Es wurden hierbei die von Lohmann (1996) und Volkmar (1999) aufgeführten Zusammenfassungen verwendet (siehe Literaturliste im Anhang). Die y-Achse, auf der das Verhältnis von Marker zu Chlorophyll aufgetragen ist, wurde in logarithmischer Skalierung dargestellt, um eine Verzerrung aufgrund der „Richtung“ der Verhältnisbildung zu vermeiden: so ergibt sich grafisch der gleiche Abstand zweier Fälle, wenn z.B. das doppelte oder das halbe Verhältnis vorliegt, oder aber der Kehrwert aller Verhältnisse gebildet wird (Chlorophyll a / Markerpigment).
Nur die Koeffizienten für Peridinin (97 und 98), Fucoxanthin (96) und Zeaxanthin (98) liegen am Rand der Verteilung, in allen vier Fällen kamen diese Pigmente in dem jeweiligen Datensatz jedoch nur in sehr geringen Mengen, im Falle von Peridinin zudem selten, vor. Fucoxanthin und Zeaxanthin korrelierten mit anderen Markern. Die Dateninterpretation dürfte wegen der jeweils geringen relativen Markerpigmentanteile kaum beeinflußt worden sein. Diese im Literaturvergleich etwas herausfallenden Pigmentverhältnisse sollten wegen ihrer geringen Bedeutung im jeweiligen Datensatz und der sich daraus ergebenden Unsicherheit der Werte nicht überinterpretiert werden.
Die für die Bleiloch Talsperre bestimmten Lutein-Chlorophyll a Verhältnisse liegen im Literaturvergleich eher in der oberen Hälfte der Streuung, die für Fucoxanthin streuen im Mittelfeld, auch die Koeffizienten für Alloxanthin und Zeaxanthin liegen mitten in der Spanne der Literaturwerte.
Werden jeweils einige wenige Ausreißer ausgeschlossen (siehe Tabelle Abbildung 44G), ergibt sich eine fast gleichmäßige Verteilung der Pigmentstöchiometrien in einem Intervall, das jedoch je nach Marker sehr verschiedene Spannweiten umfaßt: das Verhältnis der oberen zur unteren Grenze dieses Intervalles liegt für Alloxanthin mit 1,4 deutlich am niedrigsten, für Peridinin ergibt sich bereits 2,7, für Fucoxanthin 3,6 und für Lutein 4. Für Cyanobakterien, durch Zeaxanthin vertreten, wird mit 14,2 die bei weitem größte Spannweite zwischen Markerpigment pro Chlorophyll bestimmt.
Absolut gesehen gleichen sich die Bereiche der Intervalle der Markerpigment zu Chlorophyll Werte für Peridinin und Fucoxanthin, während der des Alloxanthins nur die untere Hälfte der Streuung einnimmt. Die Intervalle für Lutein und Zeaxanthin beginnen bei deutlich geringeren Werten, für Zeaxanthin liegt etwa die Hälfte, für Lutein liegen fast alle Werte unterhalb des Bereiches der übrigen Marker. Die Streuung des Zeaxanthin-Chlorophyll a Verhältnisses geht so hoch, daß sie auch die gesamten Intervalle aller anderen Marker einschließt.
Bei dem Vergleich der selbst erhobenen Daten mit den Literaturwerten sollte beachtet werden, daß letztere sehr wahrscheinlich keinen repräsentativen Querschnitt aller möglicher Pigmentstöchiometrien darstellen, sie wurden mehr oder weniger willkürlich ausgewählt (abhängig von der



G

Marker	n ges.	min	max	max./min.	Ausr.	% n ohne Ausr.	min ohne Ausr.	max ohne Ausr.	max o.A./min o.A.
Peri	20	0,26	3,53	13,8	5	**75%**	**0,48**	**1,3**	**2,7**
Fuc	51	0,20	1,25	6,2	2	**96%**	**0,34**	**1,24**	**3,6**
Allo	17	0,14	0,85	6,1	4	**76%**	**0,36**	**0,52**	**1,4**
Lut	31	0,10	0,59	5,8	2	**94%**	**0,15**	**0,6**	**4,0**
Zea	44	0,02	1,56	67,7	3	**93%**	**0,11**	**1,56**	**14,2**

Minima und Maxima der Marker pro Chlorophyll a Verhältnisse [mol/mol] im Literaturvergleich, Ausreißer sind in Abb. eingekreist

*Abbildung 44: Einordnung der für die Bleiloch Talsperre errechneten Markerpigment-Chlorophyll a Stöchiometrien im Literaturvergleich, fettes Quadrat mit Kreuz: Bleiloch Daten (iteratives Modell des jew. Jahres), schwarze Raute: „Mainzer Modell“, Rudolph, 1989; x-Achse: Verteilung der Werte, nach der Größe geordnet (0-100%), *: dieser Marker spielte in dem jeweiligen Datensatz quantitativ keine Rolle und kam außerdem selten vor bzw. korrelierte mit anderen Markern; A: Peridinin: n=20, B: Fucoxanthin: n=51, C: Alloxanthin: n=17, D: Lutein: n=31; E: Zeaxanthin: n=44; F: Verteilung für alle Markerpigmente; G: Tabelle mit Minima und Maxima der jew. Stöchiometrien, n: Zahl der Angaben, werden Ausreißer ausgeschlossen, so daß sich eine mehr oder weniger gleichmäßige Verteilung der Werte ergibt, sind die Verhältnisse der minmal bzw. maximal gefundenen Werte wesentlich geringer*

Verfügbarkeit der Literatur, der Wahl des Untersuchungsobjektes anderer ForscherInnen etc.) und z.T. unter Labor-Bedingungen, die denen in der Natur eher fremd sind, ermittelt. Bei den Literaturreferenzen aus Freiland-Untersuchungen herrschten Ergebnisse aus marinen Ökosystemen vor, bei Laboruntersuchungen wurden sicherlich z.T. auch im Süßwasser bedeutsame Spezies untersucht, es handelt sich aber gemessen an der im Freiland gefundenen Vielfalt um vergleichbar wenige Arten. Häufig ergeben sich dabei für die gleiche Alge deutlich verschiedene Angaben, was sicherlich auch auf die unterschiedlichen Versuchs-Bedingungen zurückgeführt werden kann.

Bei dem Vergleich der selbst erhobenen Daten mit den Literaturwerten sollte beachtet werden, daß letztere sehr wahrscheinlich keinen repräsentativen Querschnitt aller möglicher Pigmentstöchiometrien darstellen, sie wurden mehr oder weniger willkürlich ausgewählt (abhängig von der Verfügbarkeit der Literatur, der Wahl des Untersuchungsobjektes anderer Forscher etc.) und z.T. unter Labor-Bedingungen, die denen in der Natur eher fremd sind, ermittelt. Bei den Literaturreferenzen aus Freiland-Untersuchungen herrschten Ergebnisse aus marinen Ökosystemen vor, bei Laboruntersuchungen wurden sicherlich z.T. auch im Süßwasser bedeutsame Spezies untersucht, es handelt sich aber gemessen an der im Freiland gefundenen Vielfalt um vergleichbar wenige Arten. Häufig ergeben sich dabei für die gleiche Alge deutlich verschiedene Angaben, was sicherlich auch auf die unterschiedlichen Versuchs-Bedingungen zurückgeführt werden kann.

4.1.7 Konstanz und Variabilität von Pigmentstöchiometrien: Theorie und Praxis – unter Einbeziehung der Literatur

4.1.7.1 Die Markerpigmente werden bei den verschiedenen Gruppen unterschiedlich lokalisiert

Vier von den fünf als Marker verwendeten Xanthophyllen, nämlich Fucoxanthin, Peridinin, Alloxanthin und Lutein, kommen in den Lichtsammelkomplexen vor (die ersten drei sogar als Hauptantennenpigment[23]. Deshalb wäre auch zu erwarten, daß die in einem Protein gebundenen Pigmente **erstens** ähnlichen Regulationsprozessen unterliegen und **zweitens** deren Stöchiometrie – aufgrund des mehr oder weniger konservativen Aufbaus der Proteine innerhalb einer Verwandtschaftsgruppe – ähnlich sein sollte. Da ein hoher Prozentsatz des Chlorophylls und der Carotinoide in den Lichtsammelkomplexen lokalisiert sind, kann angenommen werden, daß die vier genannten Pigmente in mehr oder weniger festgelegten Verhältnissen zum Chlorophyll a vorkommen (Wilhelm et al, 1987+1991).

Die Spezifität der Marker spielt in dieser Argumentationsweise sicherlich auch eine Rolle (vgl. Anhang Tabelle 37): während Alloxanthin und Peridinin tatsächlich nur in einem Verwandtschaftskreis bekannt sind, kommt Lutein zumindest bei Chlorophyceen und Prasinophyceen vor, während Fucoxanthin sowohl bei Bacillariophyceen, Chrysophyceen, Phaeophyceen und einigen Dinophyceen nachgewiesen wurde. Je verwandtschaftlich heterogener die Gruppen, in denen das gleiche Pigment vorkommt, um so eher ist mit möglichen Schwankungen der Stöchiometrien zu rechnen. Dem entsprächen die in Abbildung 44 deutlich werdenden Unterschiede in der Weite der Streuung. Um diese Hypothese zu bestätigen, müßten die verwendeten Literaturdaten jedoch eingehend daraufhin geprüft werden, ob die Schwankungen tatsächlich mit dem Vorkommen in verschiedenen Gruppen in Zusammenhang gebracht werden können. Außerdem muß die Verwandtschaft der Chloroplasten nicht mit der der sie tragenden Zellen übereinstimmen (Endosymbiontentheorie, van den Hoek, 1993). Die Systematik der Algen wird zur Zeit durch molekulare Methoden erforscht, die Ergebnisse bestätigen die auf morphologischen und physiologischen

[23] siehe Siefermann-Harms, 1985, Lichtlé et al, 1987, Brown, 1988, Wilhelm, 1990, Jovine, 1992, Green & Durnford, 1996

Kriterien beruhende Ordung nicht immer bzw. ergänzen sie. Deshalb kann die Frage der verwandtschaftlichen Heterogenitäten innerhalb einzelner Gruppen noch keineswegs als hinreichend geklärt angesehen werden.

Zeaxanthin, das 5. als Marker verwendete Xanthophyll, kommt bei Cyanobakterien sowohl in der Thylakoidmembran als auch in der Cytoplasmamembran vor (Omata & Murata, 1983), wo es nach Kana und Glibert (1988) vor allem als Schutzpigment (vor UV-Strahlung laut Siefermann-Harms, 1985) dient. Seine Regulation scheint von der des Chlorophyll a weitgehend unabhängig zu sein (Rücker, 1995). Zudem kommt Zeaxanthin bei einer ganzen Reihe im Süßwasser bedeutender Arten nicht vor (einige Arten der Gattungen *Anabaena, Oscillatoria* und *Aphanizomenon*, Healy, 1968, Hertzberg & Liaaen-Jensen, 1966+1971), weist also nicht die erwünschte Stetigkeit des Vorkommens auf. Gleichzeitig läßt die Spezifität des Zeaxanthins zu wünschen übrig, da es in fast allen Phytoplanktongruppen in mehr oder weniger geringen Konzentrationen bereits nachgewiesen wurde (Britton &Young, 1993, vgl. Tabelle 37). Besonders unvorteilhaft kann sich für die Berechnung von Pigmentstöchiometrien der Umstand auswirken, daß Chlorophyceen im Xanthophyllzyklus aus Violaxanthin Zeaxanthin bilden (Demmig-Adams & Adams, 1993), das als Lichtschutzpigment fungiert. Deshalb kann – bei homogenen Daten muß dies jedoch nicht sein – die in Chlorophyceen vorkommende Zeaxanthinmenge erheblich schwanken, was eine rechnerische Kompensierung (eine zum Lutein konstante Zeaxanthin-Menge wird den Chlorophyceen zugeschrieben, z.B. Renner et al, 1992, Mackey et al, 1996) problematisch macht. Im Bleiloch Talsperren Datensatz führte ein solches Vorgehen nicht zu besseren Modellen, die Modellrechnungen (Kapitel 3.2.1) zeigen zudem, daß so auch leicht Artefakte erzeugt werden können.

Es sprechen also viele Argumente gegen Zeaxanthin als geeigneten Marker. Die Schwankungen in seinem Verhältnis zum Chlorophyll a (Abbildung 44F,G+H) übertreffen tatsächlich die aller in Lichtsammelkomplexen vorkommenden Marker bei weitem. Da Zeaxanthin in Cyanobakterien auch in der Cytoplasmamembran nachgewiesen wurde, wo es unabhängig vom Zustand des Photosyntheseapparates vorkommen kann, ist die Schwankungsbreite nicht verwunderlich.

Gibt es bessere Marker, insbesondere für Cyanobakterien?

Hier stellt sich zwangsläufig die Frage, ob nicht andere, geeignertere Marker für Cyanobakterien in Frage kommen könnten. Auch bei anderen Phytoplanktongruppen sind eventuell andere bzw. je nach Datenlage bessere Marker denkbar. Im Kapitel 3.3 und 3.5 wurde anhand von Laborkulturen und anhand von Arendsee Freiland-Proben diesen Fragen nachgegangen. Das Ergebnis der Überlegungen war, daß keines der gefundenen Pigmente generell einen geeigneteren Marker für Cyanobakterien abgibt. Andere Autorinnen und Autoren kommen zu einer ähnlichen Schlußfolgerung bzw. dokumentieren, daß die in Frage kommenden Pigmente nur in einem Teil der Gattungen bzw. Spezies vorkommen oder starken Schwankungen unterliegen (Hertzberg & Liaaen-Jensen, 1971, Rücker, 1992, Rücker & Kohl, 1995, Lohmann, 1996, Volkmar, 1999). Die gleichen Gründe, aus denen Zeaxanthin ungeeignet erscheint, treffen auf andere Carotinoide also noch in verstärktem Maße zu, nämlich fehlende Stetigkeit (vgl. Hertzberg & Liaaen-Jensen, 1971), Spezifität (s.u.) und Konstanz in der Stöchiometrie (siehe auch Tabelle 37).

Es können jedoch durchaus Pigmente als (zusätzliche) Marker für Cyanobakterien-Spezies, die kein Zeaxanthin besitzen, gefunden werden. Bei den Versuchen mit Laborkulturen wurde zu diesem Zwecke insbesondere Canthaxanthin verwendet.

Je nach Datensatz ist es auch denkbar, daß sich andere Carotinoide, z.B. ß-Carotin, Echinenon (Woitke et al, 1996), Oscillaxanthin oder Myxoxanthophyll als Cyanobakterien Marker eignen. Dabei spielt auch eine entscheidende Rolle, inwiefern andere Phytoplankton-Gruppen den potentiellen Marker in quantitativ bedeutenden Mengen enthalten; prinzipiell denkbar ist dies jedoch

neben Zeaxanthin auch für ß-Carotin, Echinenon und Canthaxanthin (Pennington et al, 1988, Britton & Young, 1993, Grung et al, 1994, Chaumont & Thépenier, 1995, Bjørnland & Liaaen-Jensen, 1989). Andererseits kommt es auf die Konstanz der Pigmentstöchiometrien innerhalb der Cyanobakterien an, die sowohl vom physiologischem Zustand (Rücker & Kohl, 1995) als auch von der Artenzusammensetzung beeinflußt wird. Es wäre z.B. denkbar, daß mit Zeaxanthin und Canthaxanthin gleichzeitig zwei Cyanobakterien-Marker verwendet werden, oder daß im gleichen Datensatz ß-Carotin beide Gruppen (sowohl für Zeaxanthin- als auch für Canthaxanthin-haltige Cyanobakterien) repräsentiert. Leider kann also keine generelle Empfehlung gegeben werden, welche Carotinoide sich am besten eignen, sondern es muß vom zu bearbeitenden Datensatz abhängig gemacht werden.
Es wäre auch denkbar, die Konzentrationen der hydrophilen Phycobiliproteine (die in separaten Verfahren extrahiert und bestimmt werden müßten) neben denen der lipophilen Pigmente in die rechnerischen Analysen einzubeziehen. Die Probleme, die bei der Extraktion und Konzentrationsbestimmung auftreten, werden in Kapitel 4.6.1 angerissen. Außer Cyanobakterien enthalten im Phytoplankton des Süßwassers lediglich Cryptomonaden ebenfalls Phycobiline, wobei hier bereits 7 verschiedene dieser Pigmente nachgewiesen wurden (Wedemeyer et al, 1996). Die in Kapitel 4.6.1 dokumentierten Versuche mit verschieden alten Cyanobakterien-Laborkulturen deuten jedoch darauf hin, daß die Verhältnisse des Phycocyanin bzw. Phycoerythrin zum Chlorophyll a im Kulturverlauf wesentlich dramatischeren Schwankungen unterliegen als die des Zeaxanthins. In die gleiche Richtung deuten die Ergebnisse von Gombos et al (1987) und Riethmann et al (1988), während Otsuki et al (1994) in einem hoch eutrophen See eine Korrelation zwischen fluorometrisch bestimmtem Phycocyanin und der Cyanobakterien-Biomasse fanden. Die Phycobiline der Cryptomonaden scheinen wie die der Cyanobakterien bei Stickstoffmangel im Verhältnis zu den anderen Pigmenten besonders stark abgebaut zu werden (Lewitus & Caron, 1990).

Wie können „bessere“ oder zusätzliche Marker in einem Datensatz identifiziert werden?

Prinzipiell können alle Pigmente, die im Datensatz in einem Cluster (siehe Kapitel 3.5.4 und 4.1.4) vorkommen, als Marker für die jeweilige Gruppe verwendet werden. Die Clusteranalyse kann außerdem helfen, beim Vorkommen „seltener“ Gruppen potentielle zusätzliche Marker zu identifizieren (z.B. bei Eustigmatophyceen: Violaxanthin, vgl. Kapitel 3.4 und Lohmann, 1996; bei Xanthophyceen: Heteroxanthin oder Vaucheriaxanthin, bei Haptophyceen: Hexanoylfucoxanthin oder Phytol c, Lohmann, 1996). Erfahrungsgemäß liefern die routinemäßig verwendeten Xanthophylle (s.o.) bei den Gruppen, die sie vertreten, meistens die besten Modelle, was aber nicht zwangsläufig sein muß (Probieren verschiedener potentieller Marker ist deshalb durchaus sinnvoll). Eine in Kapitel 3.3 dokumentierte Ausnahme stellt das Chlorophyll b dar, das an Stelle von Lutein – je nach Datensatz – zu besseren Modellen führte. Als Ursache hierfür kommen einerseits verschiedene Lutein-Chlorophyll b-Chlorophyll a Verhältnisse bei den einzelnen Spezies in Betracht, so daß im Datensatz entweder das eine oder das andere Verhältnis konstanter sein kann (siehe Kapitel 3.2 und 4.1.4). Auch Claustre (1994), Suzuki & Handa (1997) und Peeken (1997) verwenden Chlorophyll b als Marker für Chlorophyceen. Im Gegensatz zu Lutein werden durch Chlorophyll b nicht die Xanthophyceen, sondern die Euglenophyceen, für die sonst kein spezifischer Marker zur Verfügung steht, und die Prochlorophyceen miterfaßt (vgl. Rjikeboer et al, 1992, Britton & Young, 1993 sowie Tabelle 37). Bei hohen Anteilen der von einem Marker jeweils miterfaßten Gruppen kann sich ein besseres Modell ergeben, wenn sie sonst nicht berücksichtigt würden. Bei der Interpretation sollte allerdings berücksichtigt werden, welche Gruppen durch ein Pigment zusammengefaßt werden, eventuell können das Vorkommen weiterer Pigmente (Euglenophyceen: Diadinoxanthin, Prochlorophyceen: Zeaxanthin, Xantho-

phyceen: Heteroxanthin, Vaucheriaxanthin) oder mikroskopische Analysen hier Klarheit verschaffen.

4.1.7.2 Systematische Variationen der Pigmentstöchiometrien

Wie schon in der Einleitung erwähnt, werden in der Literatur (mindestens) zwei verschiedene Ursachen für schwankende Pigmentstöchiometrien angedeutet: **erstens** spielen Anpassungen an die Umweltbedingungen, insbesondere an Lichtintensitäten (und –qualitäten) sowie Nährstoffmangel eine große Rolle, **zweitens** werden Unterschiede zwischen Spezies einer Gruppe dokumentiert. Die Unterschiede zwischen Arten können schwerlich von denen unter verschiedenen Wachstumsbedingungen getrennt werden, da die meisten bekannten Spezies ihre Pigmentstöchiometrie anpassen können und die Autorinnen und Autoren i.A. verschiedene Versuchsansätze bzw. Probenahmegewässer wählen. Außerdem sind genaue Daten zur Pigmentstöchiometrie, geschweige denn zu deren Anpassung, nur für einen Bruchteil der im Freiland vorkommenden Arten bekannt. Die in der Abbildung 44 verwendeten Literaturdaten können trotzdem als grober Rahmen der bei verschiedenen Spezies vorkommenden Pigmentstöchiometrien betrachtet werden.

Es gibt eine große Fülle von Arbeiten, die sich mit dem Einfluß verschiedenster Faktoren auf die Pigmentstöchiometrien beschäftigen. Der Übersichtlichkeit und Kürze halber sollen hier lediglich einige häufig beobachtete Trends beschrieben werden:

Unter schlechten Lichtbedingungen („low light“ = LL) werden bei Bacillariophyceen und Dinophyceen höhere Markerxanthophyll / Chlorophyll a Stöchiometrien gefunden (Latasa, 1995, Jovine et al, 1992, Johnson et al, 1994, Johnson & Sakshaug, 1993), was als Steigerung der Lichtsammelkapazität interpretiert wird (Zunahme der Carotinoide bei gleichbleibendem Chlorophyll a / Zelle, Wilhelm, 1990). Während der Seneszenz erhöhen Bacillariophyceen und Dinophyceen das Verhältnis Marker zu Chlorophyll – was im übrigen auch für Cyanobakterien und Chlorophyceen beschrieben wird. Diese Verhältnis-Verschiebung ist hauptsächlich auf den relativ schnellen Abbau des Chlorophyll a zurückzuführen, während sich die Carotinoide pro Zelle kaum verändern.

Algen können unter starker Lichteinstrahlung neben einer Verkleinerung der Antennen auch die Zahl der Photosysteme reduzieren bzw. das Verhältnis von Photosystem I zu II erhöhen, um die Bildung freier Sauerstoffradikale an letzterem zu senken (Falkowsky & LaRoche, 1991, Schubert et al, 1995, Singh & Verma,1995), was vor allem bei Cyanobakterien beobachtet wurde.

Cyanobakterien und Chlorophyceen weisen bei hohen Lichtintensitäten – im Gegensatz zu Bacillariophyceen und Dinophyceen – in der Regel ein gesteigertes Markerpigment-Chlorophyll a Verhältnis auf (Masamoto & Furukawa, 1997). Seneszenz, Nährstoffmangel bzw. ungünstig tiefe Temperaturen verstärken diesen Effekt (Foy & Gibbson, 1982, Kana & Glibert, 1988, Moore et al, 1995, Zhuang et al, 1993, Wilhelm & Manns, 1991, Rücker & Kohl, 1995, Maxwell, 1995, Lohmann, 1996). Fluktuationen der Lichtintensität, wie sie in der Natur z.B. bei Bewölkung beobachtet werden, und die Länge der täglichen Lichteinstrahlung haben ebenfalls einen Einfluß auf die Pigmentstöchiometrien, die von Nicklisch & Woitke (1999) dargestellten Untersuchungen für 6 Spezies lassen allerdings keine so dramatischen Unterschiede erkennen.

Über die Variabilität der Pigmentstöchiometrien von Cryptophyceen stehen nur wenige Literaturstellen zur Verfügung. Manns (1990) findet bei *Cryptomonas* Hinweise auf eine leichte Erhöhung des Alloxanthin-Chlorophyll a Verhältnisses bei hohen Lichtintensitäten. Mit steigenden Alter verstärkt sich dieser Effekt, da das Chlorophyll a schneller abgebaut wird als die Carotinoide (Wilhelm & Manns, 1991). Lewitus & Caron (1990) beziehen sich bei ihren Untersuchungen lediglich auf das Verhältnis von Phycoerythrin und Chlorophyll a von *Pyrenomonas salina*

und stellen fest, daß dieser unter Nährstoff-, insbesondere aber Stickstoffmangel, um 95% zurückgehen kann.
Deventer & Heckman (1996) zeigen, daß sich zwei Chlorophyceen und zwei Bacillariophyceen ähnlich verhalten, wenn sie für 5 Tage in absoluter Dunkelheit kultiviert werden: ihre Chlorophyll a Gehalte bleiben konstant, während die Markerpigmente abnehmen. Falls Phytoplankter aufgrund einer künstlichen Durchmischung in aphotische Tiefen geraten, können sie auch längeren Dunkelperioden ausgesetzt sein. Solche Experimente geben insofern Hinweise auf mögliche systematische Veränderungen der Pigmentstöchiometrien, wie sie in der Bleiloch Talsperre unter dem Einfluß der Destratifikationsmaßnahme aufgetreten sein könnten. Die gleichen Autoren weisen aber darauf hin, daß Nährstoffmangel genau zu der entgegengesetzten Verschiebung des Verhältnisses führt, was prinzipiell auch auf in Dunkelheit gehaltene Kulturen zutrifft.

4.1.7.3 Auswirkung zufällig wirkender Abweichungen auf die Auswertung eines Mischproben-Datensatzes

In Kapitel 4.1.4 wurde die Pigmentzusammensetzung einiger Laboralgen Spezies mit denen aus Bleiloch Talsperren Proben (für die Jahre 1996-1998) errechneten verglichen. Die Grundlage dafür, daß sich Koeffizienten, ja ganze Pigmentmuster, aus einem Freiland-Datensatz überhaupt bestimmen lassen (die sogar durchaus mit denen von unialgalen Referenzen vergleichbar sind), muß in der insgesamt beschränkten Variabilität der Stöchiometrien liegen. Das heißt aber nicht zwangsläufig, daß die errechneten Muster auf jede einzelne Population einer Spezies, die in den Proben vorgekommen ist, zutreffen muß. Wie unter 4.1.2 gezeigt, sinkt bei der Addition von 5 normalverteilten Zufallszahlen die Standardabweichung der Summe etwa auf die Hälfte. Auf das konkrete Problem übertragen hieße das, daß eine Vielzahl von Arten in einer Gruppe (bzw. insgesamt in der Probe) zu einer Pufferung der Schwankungen führen. Solange Unterschiede zwischen Arten vorhanden sind ergibt sich in der Summe zwangsläufig eine Abschwächung. Wie stark sie ausgeprägt ist hängt natürlich von dem konkreten Fall ab. Nach dieser Logik sollten – bei sonst gleichen Bedingungen – in artenreichen Gewässern bei der Auswertung von Pigmentdaten demnach geringere Probleme auftreten, als wenn jeweils nur eine oder wenige Spezies (pro Gruppe) gleichzeitig vorkommen. Umgekehrt wären bei Reinkulturen stärkere Unterschiede in den Stöchiometrien zu erwarten als bei Misch- bzw. Freiland-Proben.

4.1.7.4 Mögliche systematische Abweichungen bei der Auswertung von Mischproben-Datensätzen

Gerade wenn Anpassungen an die gleichen Bedingungen (z.B. hohe Lichtintensität oder Nährstoffmangel) bei der einen Gruppe zu einer Steigerung des Markerpigment-Chlorophyll a Verhältnisses führen, während sie sich bei der anderen genau umgekehrt auswirken (Lichtanpassung Bacillariophyceen/Dinophyceen gegenüber Chlorophyceen/Cyanobakterien) kann es systematisch zu einer Höherbewertung bestimmter Gruppen unter bestimmten Bedingungen kommen (von Chlorophyceen und Cyanobakterien unter hohen Lichtintensitäten), ohne daß sich dies auf die Modellgüte niederschlägt (vgl. Modellrechnungen Kapitel 3.1-3.3). Wie bei den Modellberechnungen ebenfalls gezeigt wurde, kann ein ähnlicher Effekt auftreten, wenn sich Spezies ablösen, die jeweils während dem Zusammenbrechen der Populationen deutliche Veränderungen in den Pigmentstöchiometrien erfahren. Dabei spielt es eine Rolle, ob die so entstehenden „Fehler“ mit den Wechseln der Populationen korrelieren. Wenn sich Populationen ablösen, die während ihres Rückganges höhere Marker/Chlorophyll Raten aufweisen, so errechnet sich für die letzte Population in der Reihe ein zu geringer Anteil (siehe Kapitel 3.1.1).
Diese systematischen Fehler können von der Logik des Ansatzes her nicht erkannt werden, deshalb kann auch kein noch so ausgefeiltes statistisches oder iteratives Verfahren sie verhindern.

Eine Zerlegung der Probe (z.B. durch ein Durchflußzytometer oder durch Fraktionierung mit Gazen bzw. Filtern) kann hier jedoch eine größere Sicherheit bieten.

4.1.7.5 Fazit

Das Dilemma der Anpassung von Pigmentstöchiometrien, um Algengruppenanteile am Chlorophyll a zu berechnen, wird hier deutlich: einerseits ist sie sinnvoll und notwendig (siehe Kapitel , wo anhand von fraktionierten Freilandproben Modelle mit Laborreferenzen angepaßten Modellen gegenübergestellt werden), andererseits streng genommen gar nicht möglich, zumindest nicht ohne die Gefahr von Fehlinterpretationen.
Inwiefern die möglichen systematischen Wechselwirkungen sich in der Praxis tatsächlich auswirken, kommt sicherlich auf den jeweiligen Fall und auf die Sorgfalt bei der Auswertung an. Nach eigener Einschätzung müssen schon eine ganze Reihe ungünstiger Zufälle zusammenkommen, daß schwerwiegende Fehlinterpretationen nicht verhindert werden können. Eine absolute Sicherheit der Interpretation kann es kaum geben, aber diese ist in der Praxis normalerweise auch nicht wirklich notwendig. In der Regel sollte es möglich sein, eine hinreichende Genauigkeit zu erreichen. Bei den Modellrechnungen zeigte sich häufig ein recht gutes „Puffervermögen“ des mulitvariaten linearen Ansatzes, d.h. die Fehler des Modelles bzw. der Koeffizienten waren deutlich geringer als die eingesetzten Schwankungen in den Pigmentstöchiometrien.
Das vergleichsweise simple „Mainzer Modell“, das konstante Markerpigment-Verhältnisse annimmt, weicht nach eigenen Erfahrungen bezüglich des Verhältnisse von Modell zum gemessenen Chlorophyll a stärker von angepaßten Modellen ab, als bezüglich der Algengruppenanteile (Freilandproben, Kapitel 3.4, Bleiloch Talsperren Proben, Kapitel 4.1.1.2). Wenn die ungefähre Zusammensetzung einer Probe schon eine ausreichende Information liefert oder wenn nur wenige bzw. extrem heterogene Proben zur Verfügung stehen, bietet sich die Auswertung mit einem solchen Modell an. Das iterative Verfahren, das in dieser Arbeit verwendet wurde, ist einfach (optisch orientiert), für die AnwenderInnen durchschaubar und erfordert lediglich ein Tabellenkalkulationsprogramm. Es kann als Anleitung zur Selbsthilfe verstanden werden: es regt ohne mathematischen Ballast zum Verständnis der Zusammenhänge und spielerischen Umgang mit den Daten an – und liefert angepaßte Modelle. Deren Qualität kann sich im Vergleich mit anderen Verfahren durchaus sehen lassen, allerdings sind die iterativen Modelle nach dem hier verwendeten Verfahren nicht so exakt zu reproduzieren, wie die ausgearbeiteter Programme. Es bleibt allerdings zu bedenken, daß die Genauigkeit aller Anpassungen, ob statistisch oder iterativ, ohnehin nur eine scheinbare Sicherheit bietet, weil mögliche systematische Fehler sich in den Gütekriterien nicht niederschlagen müssen.

4.2 Die Zusammensetzung des Phytoplanktons vor dem Maßnahmenbeginn unterscheidet sich deutlich von der danach; dabei hat die Dynamik in der Abfolge von Maxima und Minima – wie die Menge an Chlorophyll a – eher zugenommen. Es treten in allen Jahren deutliche horizontale und vertikale Gradienten auf.

Zunächst eine kurze Vorbemerkung zur Datenlage: In den Jahren 1996, 1997 und 1998 wurde eine große Zahl verschiedener Probenahmepunkte untersucht, um die räumliche Wirkung der Belüftung abschätzen zu können. Da sich die Datensätze der einzelnen Jahre unterscheiden, soll zunächst geklärt werden, wie es dazu kam und welche Daten vorliegen.
1996, dem Referenzjahr vor Belüftungsbeginn, wurden ab August (Beginn des Projektes leider erst zu spät für Frühjahrsbeprobung) an 5 Terminen an bis zu 9 Orten Proben in 0m, dreimal auch in 2, 5, 10 und 20m Tiefe genommen. Da sich während des Betriebes der Belüftungsanlage 1997 herausstellte, daß der Vergleich von 0-20m summierenden Proben und 0m Proben diagnostisch wertvoll ist, wurden ab Juli 1997 bis Herbst 1999 beide an allen Orten (1997: 8, ab 1998: 9) und über den gesamten Probenahmezeitraum hinweg bestimmt, während für das Frühjahr 1997 nur summierende Proben vorliegen. 1997 und 1998 wurden an der Mauer und der Piere zusätzlich Proben in 2, 5, 10, 15 und 20m Tiefe gewonnen. Da die Algengruppenverteilung im Tiefenprofil fast durchweg sehr ähnlich war und Multisonden Daten (inclusive Temperatur- und Chlorophyll a-Profilen) ohnehin vorgesehen waren, wurde 1999 (dem Verlängerungs-Jahr) aus rationellen Gründen auf diese Proben verzichtet. Während 1996 die der Stauwurzel nächsten Probenahmepunkte Mühlberg und Saaldorf waren, konnten diese wegen des geringeren Wasserstandes ab 1997 nicht beibehalten werden, statt dessen wurde der Heinrichstein hinzugenommen. Die Probenahmestelle Pößnigsbucht war 1996 in der Mitte der Bucht gelegen, während sie in den folgenden Jahren in den ehemaligen Saale-Lauf auf die Höhe der Bucht verlegt wurde, da sich die Interpretation der Daten sonst als schwierig gestaltete (zu geringe Tiefe für 0-20m summierende Probe, andere Bedingungen in der Bucht, u.a. Zulauf eines kleinen Baches). Da sich bei kleinräumigen Profilen 1997 herausstellte, daß die Probenahmestelle Mauer kaum als repräsentativ für den Hauptwasserkörper gelten kann, wurde ab 1998 die Probenahmestelle Zentralbecken, zwischen Mauer und Slip-Anlage gelegen, ins Probenahmeschema aufgenommen. Zusätzlich zu diesen planmäßigen Proben liegen eine Reihe von Messungen vor, die kleinräumige Quer- und Längsprofile, Proben an aufeinanderfolgenden Tagen(Kapitel 4.2.3), Referenzen zu Produktionsmessungen (Kapitel 4.5) und Fraktionen einzelner Proben (Kapitel 4.1.1.4) darstellen. Insgesamt wurden für 1996 124, 1997 315, 1998 332 und 1999 147 Bleiloch Talsperren Proben Pigment-analytisch untersucht.

4.2.1 Die langfristige Chlorophyll a Entwicklung und die Sichttiefe zeigen, daß sich trotz partieller Destratifikation im Sommer zeitweise Zustände extrem geringer Sichttiefen mit sehr hohen Phytoplanktondichten etablieren konnten

Chlorophyll a-Gehalte werden in der Routine-Gewässerüberwachung eingesetzt und geben einen guten Eindruck von der Menge des vorkommenden Phytoplanktons, auch die Secchi-Sichttiefe wird zu diesem Zwecke verwendet und kann schon vor Ort zu einer Abschätzung des Algenvorkommens verwendet werden. Die Abbildung 45 stellt den in der Bleilochtalsperre gefundenen Zusammenhang zwischen der Secchi-Sichttiefe (Transparenz des Wassers) und dem Chlorophyll a Gehalt dar. Trübung durch organische oder anorganische Partikel sowie Eigenfärbung des Wassers können einen erheblichen Einfluß auf dieses Verhältnis haben. Bei der Bleiloch Talsperre spielt insbesondere die Färbung des Wassers durch Lingninsulfonsäuren eine Rolle, die unmittelbar mit der Zusammensetzung der Abwässer der Papierfabrik in Blankenstein zusammenhängt.

Die Verteilung des Chlorophyll a (Partikelgröße, Packung, Verteilung im Tiefenprofil) können

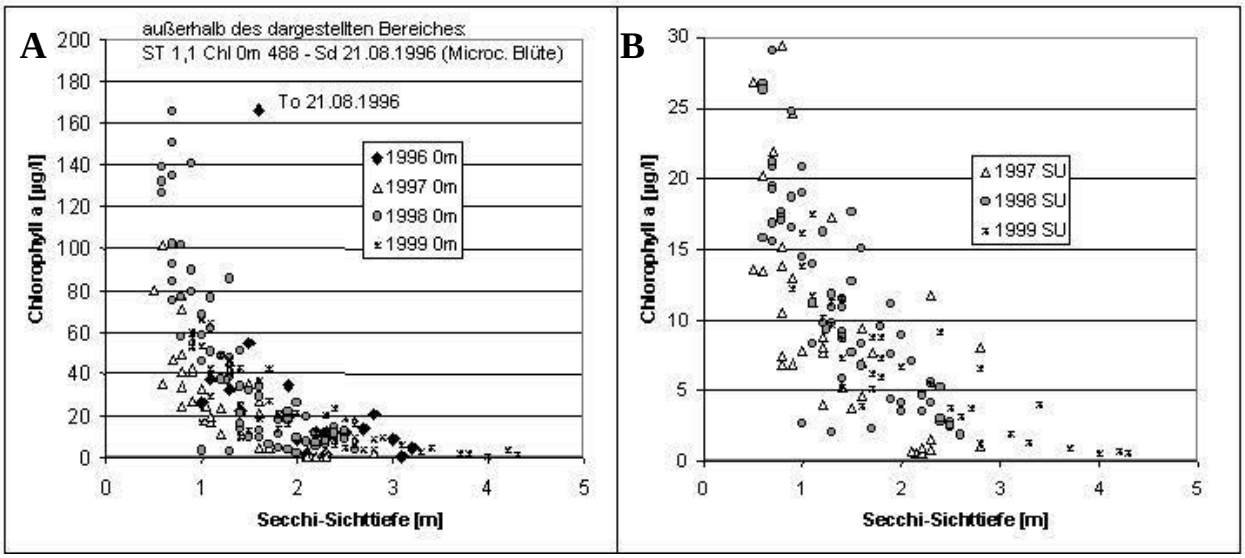


Abbildung 45: Sichttiefe (ST) und Chlorophyll a in der Bleiloch Talsperre 1996-1999; A.: ST und 0m Proben; B: ST und SU Proben

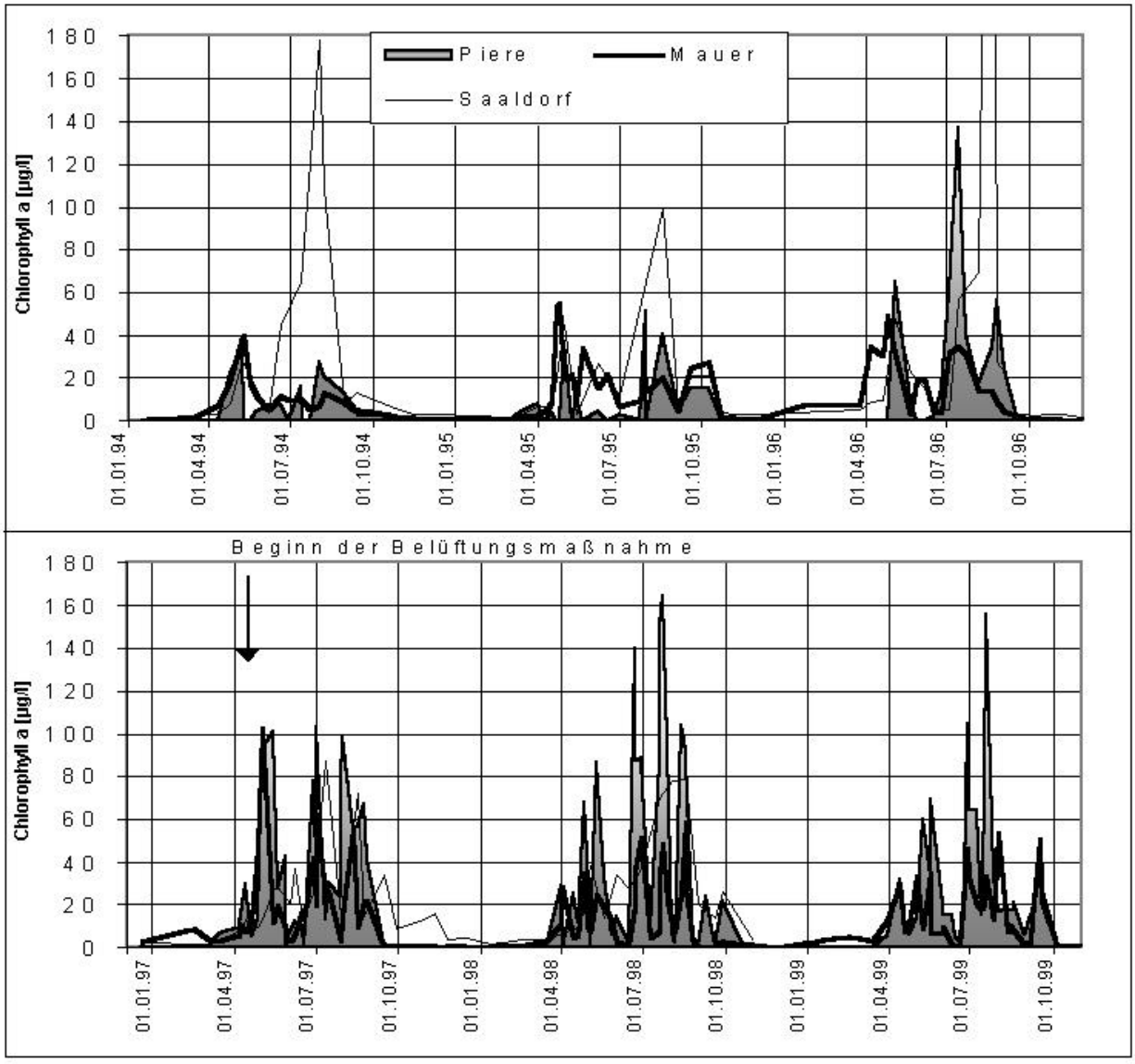
ebenfalls zu einer Schwankung im Verhältnis dieser beiden Parameter führen. Im Jahr 1996 fallen zwei Ausreißer auf, bei denen extrem hohe Chlorophyll a Konzentrationen bei verhältnismäßig großen Sichttiefen auftreten. Wie die Abbildung 45A zeigt, stammen beide Ausreißer vom 21.08.1996, an dem eine *Microcystis*-Blüte an den Probenahmestandorten Saaldorf und Totenfels gefunden wurde. Solche Blüten entstehen durch die Umverteilung von Kolonien, die sich aus tieferen Wasserschichten an der Oberfläche ansammeln und sich gleichzeitig durch große Kolonie-Aggregate auszeichnen. Wahrscheinlich kann das ungewöhnliche Sichttiefe/Chlorophyll a Verhältnis also mit einer extremen Verteilung des Chlorophyll a und mit den durchschnittlich sicherlich ungewöhnlich großen Partikeldurchmesser erklärt werden. Im Vergleich der Jahre 1997 und 1998 fällt auf, daß die Sichttiefen 1997 bei gleichen Chlorophyll a Gehalten eher geringer waren.

Mit den Chlorophyll a Gehalten bzw. der Sichttiefe hängt auch das Lichtklima in der Talsperre zusammen, das die Mächtigkeit der euphotischen Schicht und somit auch das räumliche Produktivitätspotential bestimmt (siehe Kapitel 4.3.2.5 und 4.5).

Aus den Jahren vor Maßnahmebeginn liegen keine so detaillierten Daten zum Phytoplanktonvorkommen vor wie aus den folgenden, es wurden von der TLU jedoch mindestens seit 1994 in ca. 2 wöchigem Rhytmus an mindestens 2 Probenahmestellen Chlorophyll a Bestimmungen durchgeführt. Die Abbildung 46A ermöglicht eine Einordnung der während der 3 Maßnahmejahre gefundenen Chlorophyll a Konzentratrionen an drei Probenahmestellen (0m) im Vergleich mit den drei Vorjahren (1994-96). Der Beginn der Vegetationsperioden war in allen Jahren Anfang April, das Ende im September. Es zeigt sich, daß die Dynamik, in der sich Chlorophyll a Minima und Maxima ablösten, seit der Inbetriebnahme der Belüftungsanlage im Jahre 1997 eher zunahm. Die an den beiden Probenahmeorten Mauer und Piere gefundenen Spitzenwerte überschritten dabei nach Maßnahmenbeginn die der Vorjahre, während im Stauwurzelbereich (Saaldorf) in den Jahren vor 1997 häufiger hohe Chlorophyllgehalte gefunden wurden. Bei diesem Befund ist jedoch zu beachten, daß durch den niedrigeren Wasserstand gerade hier die Bedingungen in den Jahren 1997 und 1998 gegenüber den Vorjahren sehr unterschiedlich waren. Welche Rolle die sicherlich geringere Probenahmefrequenz in den Jahren 1994-1996 gespielt haben könnte, ist ebenfalls schwer zu beurteilen.

Für den Zeitraum seit Maßnahmenbeginn kann die Einbeziehung von anderen Parametern weiteren Aufschluß geben (Kapitel 4.3). Der quantitative Aspekt des Phytoplanktonvorkommens wird noch in anderen Kapiteln ausführlich behandelt (4.2.3 und 4.3.2), im folgenden liegt der Schwerpunkt auf der Zusammensetzung der Algen liegen.

A



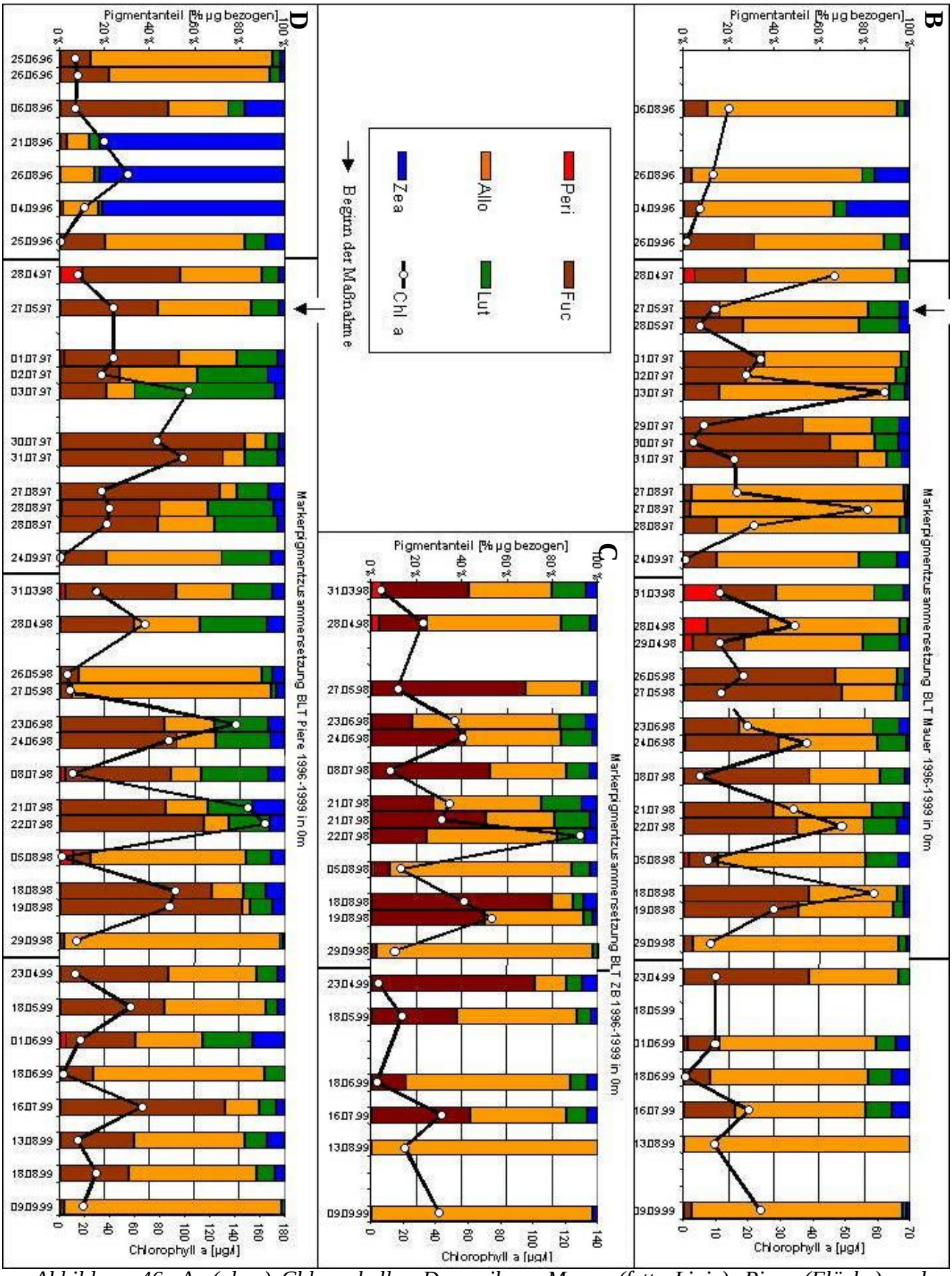


Abbildung 46: A: (oben) Chlorophyll a Dynamik an Mauer (fette Linie), Piere (Fläche) und Saaldorf (dünne Linie), echte Zeitachse von 1994 bis 1999; B-D (nächste Seite): Markerpigmentzusammensetzung (µg-bezogen) an drei Probenahmeorten in der Bleilochtalsperre von 1996 bis 1999 (0m Proben), x-Achse in Kategorien, benachbarte Balken stehen für aufeinanderfolgende Tage; B: Mauer; C: Zentralbecken; D: Piere

4.2.2 Pigment-Daten der Bleilochtalsperre: ein Überblick über die zeitliche Entwicklung läßt neben der hohen quantitativen auch eine hohe qualitative Dynamik erkennen, beide stellen die Repräsentativität der Proben in Frage. Cyanobakterien zeigten nach Beginn der Destratifikation keine relevanten Vorkommen mehr, während sie vorher häufig dominierten.

Zunächst wird die zeitliche Entwicklung der Markerpigmentzusammensetzung an drei Probenahmestellen (Mauer, Zentralbecken (ab 1998) und Piere) über den **Zeitverlauf** der vier Probenahmejahre dargestellt (Abbildung 46B-D). So soll ein direkter Vergleich der Rohdaten ermöglicht werden, während im Folgenden ausgewertete Daten (für jedes Jahr ein eigenes angepaßtes Modell, siehe voriges Kapitel) verwendet werden.

4.2.2.1 Zeaxanthin, das als Markerpigment für Cyanobakterien verwendet wird, erreichte nur vor Maßnahmenbeginn sehr hohe Anteile an der Summe aller Marker

Im Gegensatz zu Abbildung 46A werden in den Balkendiagrammen in den Teilabbildungen B-D keine echten Zeitachsen sondern Kategorien verwendet, wobei benachbarte Balken (ohne Lücke) für aufeinanderfolgende Tage stehen, ansonsten ist der Abstand zwischen den Probenahmen unregelmäßig. Im Verlauf der Probenahmen von 1996 bis 1999 wechselte die Markerpigmentzusammensetzung an den beiden Orten häufiger. Das Jahr 1996, das – noch vor Inbetriebnahme der partiellen Belüftungsanlage – als Referenzjahr dient, weist im Vergleich mit den beiden folgenden Jahren vor allem an der Piere wesentlich höhere Zeaxanthin Gehalte auf. Seit 1997 wurden den dem enstsprechend auch anhand der Auswertemodelle der jeweiligen Jahre keine bedeutenden Cyanobakterien-Anteile mehr errechnet. **Die Daten sprechen also klar dafür, daß Cyanobakterien nach 1996 also keine Wasserqualitäts-bestimmende Rolle mehr spielten.**

4.2.2.2 Es ist eine große zeitliche Dynamik der Phytoplanktonpopulationen erkennbar, die sich sowohl quantitativ als auch qualitativ niederschlägt.

Wie im vorigen Abschnitt schon gezeigt, treten im Laufe der Vegetationsperioden häufiger große Unterschiede im Chlorophyll a Gehalt auf. Eine veränderte Zusammensetzung der Pigmente an aufeinanderfolgenden Probenahmetagen geht häufig – aber nicht zwangsläufig – mit deutlichen Unterschieden im Chlorophyll a Gehalt einher. Im Vergleich der drei Probenahmeorte zeigen sich generelle Unterschiede in der Pigmentzusammensetzung und der Chlorophyll a Menge. An der Mauer findet sich meistens ein geringerer Chlorophyll a Gehalt, während dort die Anteile des Alloxanthins in der Regel höher als an der Piere sind. Im Kapitel 4.2.3 wird auf den Gradienten in der Talsperre noch einmal gesondert und detailliert eingegangen.

4.2.2.3 Ein besonders drastischer Fall zeitlicher Dynamik läßt sich mit einem Abstauereignis in Zusammenhang bringen

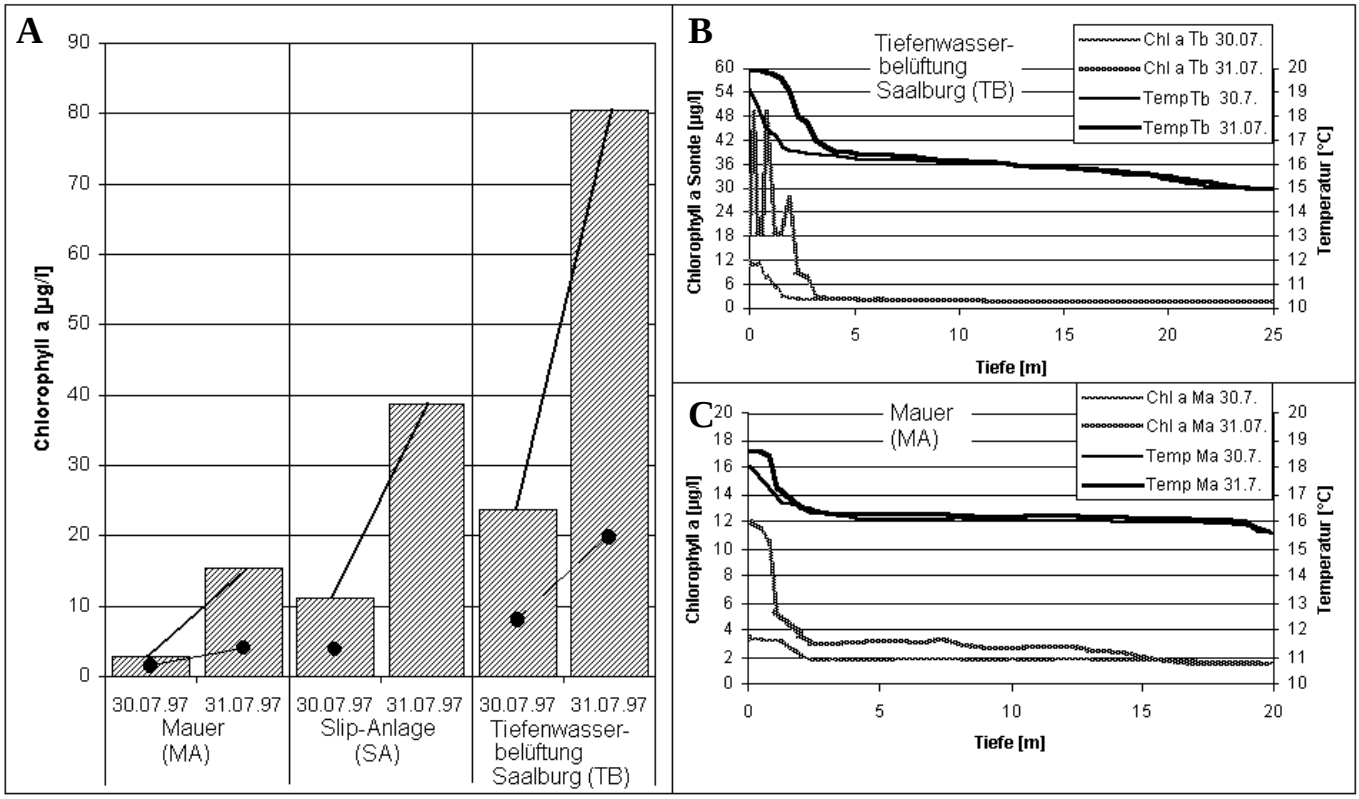


Abbildung 47: Chlorophyll a Konzentrationen (HPLC) an Mauer, Slip-Anlage und Tiefenwasser Belüftung (Saalburg) am 30. und 31.07.1997 in 0m (Balken) und 0-20m summierender Probe (Punkte); B: Multisonden Profile von Temperatur und Chlorophyll a an der Tiefenwasserbelüftung (Saalburg); C: wie B nur für Mauer

Um die Menge des zugeströmten Planktons bilanzieren zu können, wurde zunächst die Differenz der Chlorophyllgehalte zwischen beiden Tagen ermittelt.

Unterschiede zwischen 30./31.07.1997

mg Chl a/m^2	Mauer	Saalburg
Diff 0-20m	26.9	62.8
Diff 0-2.5m	12.8	55.4
Diff 2.5-20m	14.1	7.4

Tabelle 24: aus Multisonden-Profilen errechnete Änderungen in der Chlorophyll a Menge pro m² vom 30. auf den 31.07.1997

Die Zahlen in Tabelle 24 machen deutlich, daß die Zunahme an Chlorophyll a an der Mauer über die Wassersäule integriert mit 26.9 mg/m^2 wesentlich geringer ausfiel als in Saalburg (62.8mg/m^2). Gleichzeitig wurde jedoch an der Mauer mehr als die Hälfte des neuen Planktons in aphotischen Tiefen (2.5-20m) gefunden. In Saalburg ließen sich hingegen fast 90% der vermutlich zugeströmten Algen in der durchlichteten, wärmeren Wasserschicht ausmachen (vgl. Abbildung 47B+C). Die Effektivität der Durchmischung scheint dem zu Folge an der Mauer wesentlich ausgeprägter zu sein als in Saalburg.

Von einem Tag auf den anderen kann es zu dramatischen Änderungen der Algenkonzentrationen kommen, wobei in der Nähe der Belüftungsanlage oberflächlich zuströmendes, phytoplanktonreiches Wasser verstärkt auch in aphotische Tiefen eingemischt wird.

4.2.2.4 Die Zooplanktonentwicklung kann zur Erklärung der zeitlichen Dynamik des Chlorophyll a beitragen

Die Abbildung 48 zeigt für die Mauer (für andere Probenahmestellen wurden keine Zooplanktondaten erhoben) das quantitative Vorkommen des Zooplanktons im Vergleich zur Chlorophyll a Entwicklung. Häufig wird dabei folgendes jahreszeitliche Schema beobachtet: am im Frühjahr kommt es zunächst zu einer relativ starken Chlorophyll Entwicklung, mit gewisser Verzögerung folgt ihr ein erstes Maximum des Zooplanktons, das schnell zu einem Zusammenbruch der Phytoplanktonpopulation führt, woraufhin auch das Zooplankton wieder zurückgeht (Nahrungsmangel), noch bevor es zu einem erneuten Algenwachstum kommt. Es kann also prinzipiell von alternierenden Maxima der Beute- und der Räuber-Populationen ausgegangen werden. Daß dies den Jahren vor Maßnahmenbeginn nicht so deutlich wird, kann durchaus an der relativ geringen Probendichte liegen, vermutlich wurden die Maxima und Minima nicht immer erfaßt.

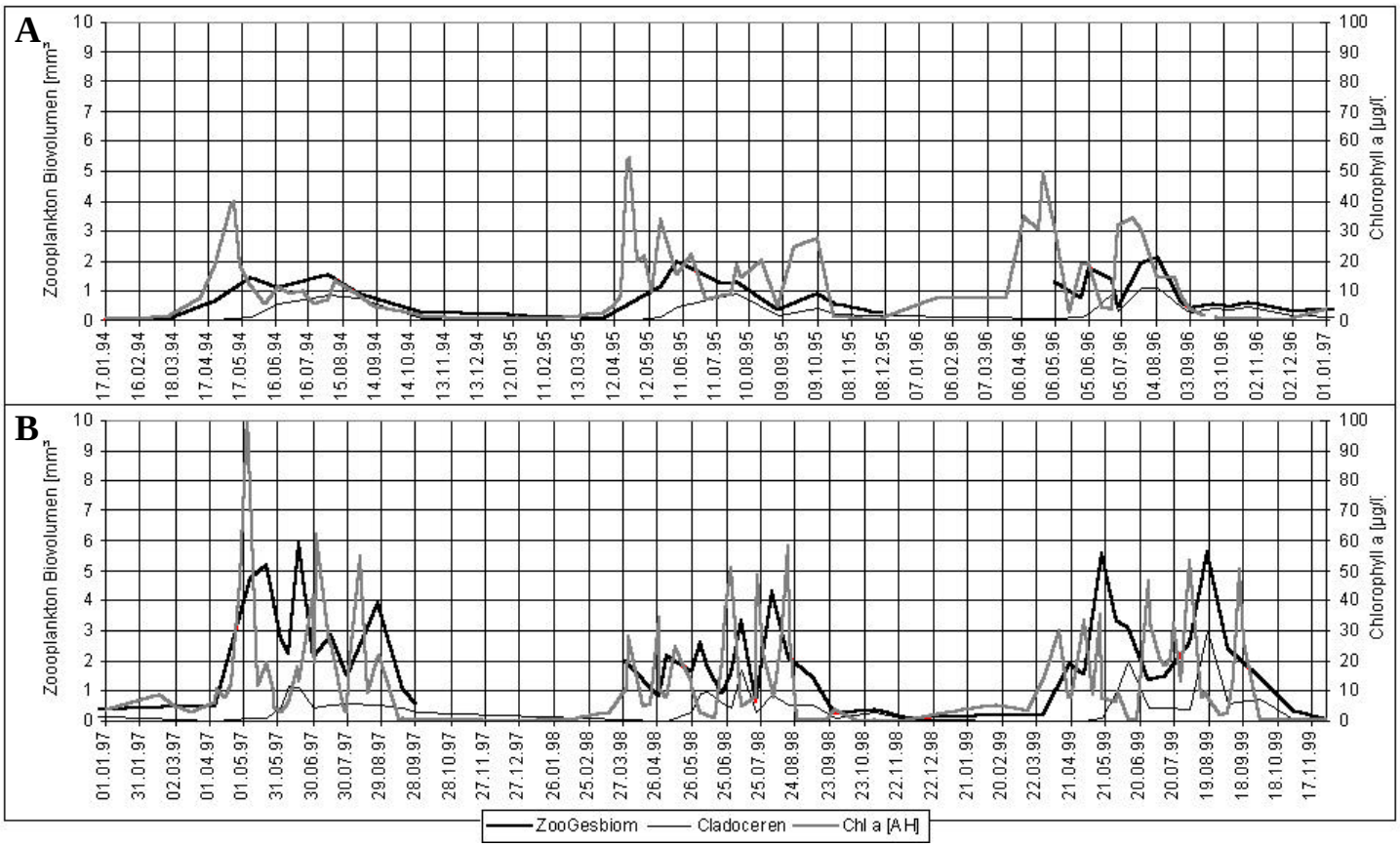


Abbildung 48: Zooplankton-Biomasse und Chlorophyll a Gehalt von 1994-1999 in der Bleilochtalsperre (von Projektpartner Dr.A.Herschel/TLU mikroskop. bzw. photometrisch bestimmt und mit eigenen Chl a Werten ergänzt), Probenahmeort Mauer

Die Zooplanktonzusammensetzung von 1994-1996 zeigt ein deutliches jahreszeitliches Muster (Abbildung 70C, Kapitel 4.2.4.2): im Frühjahr erreicht *Cyclops* den größten Anteil bei kontinuierlich wachsender Biomasse, sein Vorkommen geht nach Zusammenbruch des Frühjahrs-Phytoplankton-Maximums zurück und er wird schließlich von *Daphnia* als bedeutendster Gattung abgelöst, auch *Eudiaptomus* erreicht höhere Anteile. Gegen Ende August nimmt die Zooplanktonbiomasse deutlich ab.

1997 wurde im Vergleich zu den Vorjahren mehr als doppelt so viel Zooplankton gefunden, was hauptsächlich auf die größeren Biomassen an *Cyclops* zurückzuführen war. Im Gegensatz zu 1994-1996 konnte diese Gattung ihre – erhöhten – Frühjahrs-Biomassen, wenn auch bei starken Schwankungen, bis in den August hinein aufrecht erhalten.
1998 erreichte das Zooplankton nicht ganz das Niveau von 1997, aber auch hier war *Cyclops* bis später ins Jahr hinein mit hohen Biomassen vertreten, während Daphnia ab Juni wieder höhere Zooplanktonanteile als 1997 auf sich verbuchen konnte. Die genaue Zooplanktonzusammensetzung ist Tabelle 51 im Anhang aufgeführt.
Seit Maßnahmenbeginn 1997 scheint die Menge des Zooplanktons eher zugenommen zu haben, insbesondere tritt *Cyclops* länger im Jahr mit hohen Biomassen auf. Auf den ersten Blick scheinen außerdem die Abundanz-Schwankungen seit Beginn der Belüftung eher größer geworden zu sein. Dieser Eindruck könnte aber auch von der höheren Probendichte herrühren. Da der Probenahmeort Mauer außerdem an der Grenze des Nahbereiches des Blasenschleiers, und deshalb oft mehrfach täglich wechselnd entweder in der inneren Walze oder dem Bereich mit einer Oberflächenlamelle liegt (wobei dazwischen der Auftrieb liegt, in dem sich besonders viel Detritus ansammelt), können die Zooplanktonwerte an dieser Stelle möglicherweise noch stärker als andernorts variieren.
Wegen der relativ großen Schwankungen der Zooplankton-Biomassen ist es schwer, einen realistischen Jahresmittelwert anzugeben, um die einzelnen Jahre zu vergleichen. Zu diesem Zweck wäre eine größere, in allen Jahren vergleichbare Probenzahl sinnvoll und nötig gewesen.
Für das Vorkommen des Zooplanktons spielt nicht nur das Phytoplankton eine Rolle, das als Nahrungsgrundlage angesehen werden kann und so einen Zuwachs ermöglicht. Die Verlustrate, die wesentlich vom vorhandenen Fischbestand abhängt, spielt eine ähnlich große Rolle. Nach Herrschel (2000) kam es laut Angaben des Fischereipächters Posselt durch den Betrieb der Destratifikationsanlage nicht zur Beeinträchtigung des Fischbestandes. Das verbesserte Sauerstoffklima vergrößerte den Lebensraum auch für empfindlichere Arten. Die oberflächlich verringerten Wassertemperaturen stellten für die natürliche Reproduktion der Fische ein wesentlich geringeres Problem dar als die durch den Betrieb des Kraftwerkes in der Staumauer verursachten Stauspiegelschwankungen. Weißfische und Flußbarsche vermehrten sich seit Maßnahmenbeginn dem deutlich, was möglicherweise auf die höhere Zooplanktonbiomasse zurückzuführen ist. Trotzdem scheint der Fraßduck der Fische nicht extrem groß geworden zu sein, da im Vergleich zu den Vorjahren immer noch größere Zooplankton-Biovolumina auftraten.

4.2.3 Die Phytoplanktondynamik in der BLT ist auch räumlich komplex, es treten sowohl längs als auch quer zur Flußrichtung und im Tiefenprofil deutliche Gradienten auf

4.2.3.1 Der Gradient der Phytoplanktonverteilung über den Verlauf der Talsperre hinweg (von Mauer bis Stauwurzel) läßt typische Muster erkennen

Die folgenden Abbildungen stellen die Ergebnisse der jeweiligen Probenahmetage dar. Zunächst soll der Schwerpunkt der Betrachtung bei der **relativen Zusammensetzung des Phytoplanktons** liegen, danach wird eingehender auf quantitative Aspekte eingegangen, insbesondere auch im Zusammenhang mit den beobachteten vertikalen Temperaturgradienten.

1996: Am 6.August und 4.September wurden an 9 Orten über die Talsperre hinweg jeweils Proben in 0m, z.T. auch in 2 und 5 bzw. 10 und 15m Tiefe genommen (Abbildung 49). Die Zusammensetzung des Phytoplanktons, die aufgrund der HPLC-Analysen errechnet wurde (iteratives Modell des Jahres 1996) zeigt in allen Tiefen große Ähnlichkeit: am 6.August dominierten Cryptomonaden den unteren Bereich der Talsperre (Mauer und Hauptbecken bis Saalburg), wiesen jedoch nur mäßige Chlorophyll a Konzentrationen auf. Im mittleren Bereich gewinnen Cyanobakterien zunehmend an Bedeutung. An der Stauwurzel werden die höchsten Chlorophyll a Werte bestimmt, wobei sich hier die Zusammensetzung wieder zugunsten der Cryptomonaden verschob, aber auch Chlorophyceen und Bacillariophyceen erreichten hier ihre größten Chlorophyll a Konzentrationen, mit den höchsten Anteilen in 5m Tiefe. Am 21. August wurden lediglich 4 Proben aus 0m genommen, wobei hier am Totenfels und in Saaldorf extrem hohe Cyanobakterienkonzentrationen gefunden wurden. Auch am 26. August dominierten die Cyanobakterien an Piere und in Saaldorf, während an der Mauer Cryptomonaden den größten Anteil erreichten. Am Ende der Vegetationsperiode zeigten sich bei den Proben vom 24.09., die sowohl an der Piere als auch in Saaldorf weniger als 3µg Chl a/l aufwiesen, relativ große Cyanobakterien- und Cryptomonaden-Anteile.

1997: Hier lag der Schwerpunkt der Probenahmen zunächst auf Längsprofilen summierender Proben, ab Ende Juli wurden die entsprechenden 0m Proben generell hinzugenommen (Abbildung 50). Von Mai bis August fand sich typischerweise ein Gradient in der Zusammensetzung des Phytoplanktons, bei dem Cryptomonaden ihre höchsten Anteile im Bereich der Mauer und des Hauptbeckens bis hin zu Saalburg aufwiesen. In Richtung Stauwurzel nahmen zunächst die Anteile der Bacillariophyceen und schließlich auch die der Chlorophyceen stark zu. Im April und September waren, wahrscheinlich wegen instabiler Temperaturschichtung des Wassers, kaum Gradienten ausgebildet. Am 30. Juli dominierten Bacillariophyceen die gesamte Talsperre. Die Zusammensetzung der summierenden Proben und die der Oberflächenproben war in der Regel sehr ähnlich, Unterschiede können vor allem am 30.Juli beobachtet werden, wo im mittleren Talsperrenbereich in 0m höhere Anteile von Bacillariophyceen auftraten.

1998: Am 28. April, 23. Juni, 21. Juli und 18. August wurden im Prinzip ähnliche typische Gradienten in der Phytoplanktonzusammensetzung gefunden wie im Jahr zuvor (Abbildung 51+ Abbildung 52), wobei der relativ hohe Cryptomonadenanteil in der Nähe der Staumauer Richtung Stauwurzel abnahm, während Chlorophyceen und Bacillariophyceen an Bedeutung gewannen. Im Mai kehrte sich der Gradient jedoch glattweg um: die höchsten Cryptomonaden-Anteile treten an der Stauwurzel auf, allerdings bei sehr niedrigen Gesamt-Chlorophyll a Gehalten. Im März, vor Inbetriebnahme der Belüftungsanlage, traten vor allem im Mauer-Bereich Dinophyceen auf, die jedoch im April schon wieder stark zurückgingen und in der Folge keine Rolle mehr spielten. Am 29.September war die Vegetationsperiode vorüber, bei Chlorophyllgehalten unter 15µg/l dominierten in der ganzen Talsperre ganz klar die Cryptomonaden. Ein Vergleich

der 0m mit den summierenden Proben ergab – ähnlich dem Vorjahr – keine gravierenden Unterschiede in der Zusammensetzung, lediglich am 26./27.Mai wurden im mittleren Talsperrenbereich in den summierenden Proben höhere Bacillariophyceenanteile gefunden.

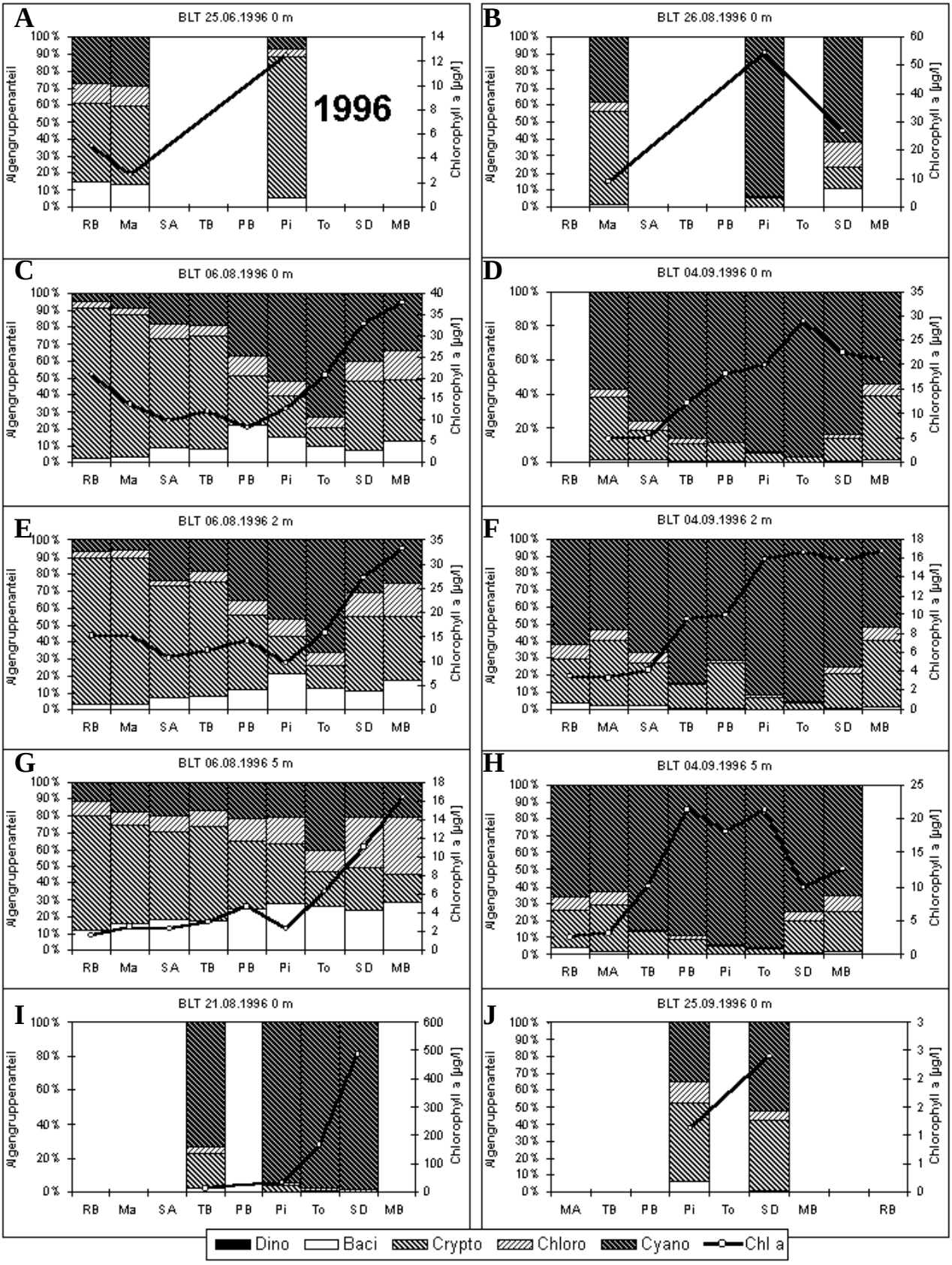


Abbildung 49: Bleiloch Talsperre 1996: Längsgradient der Phytoplanktonanteile sowie Tiefengradienten

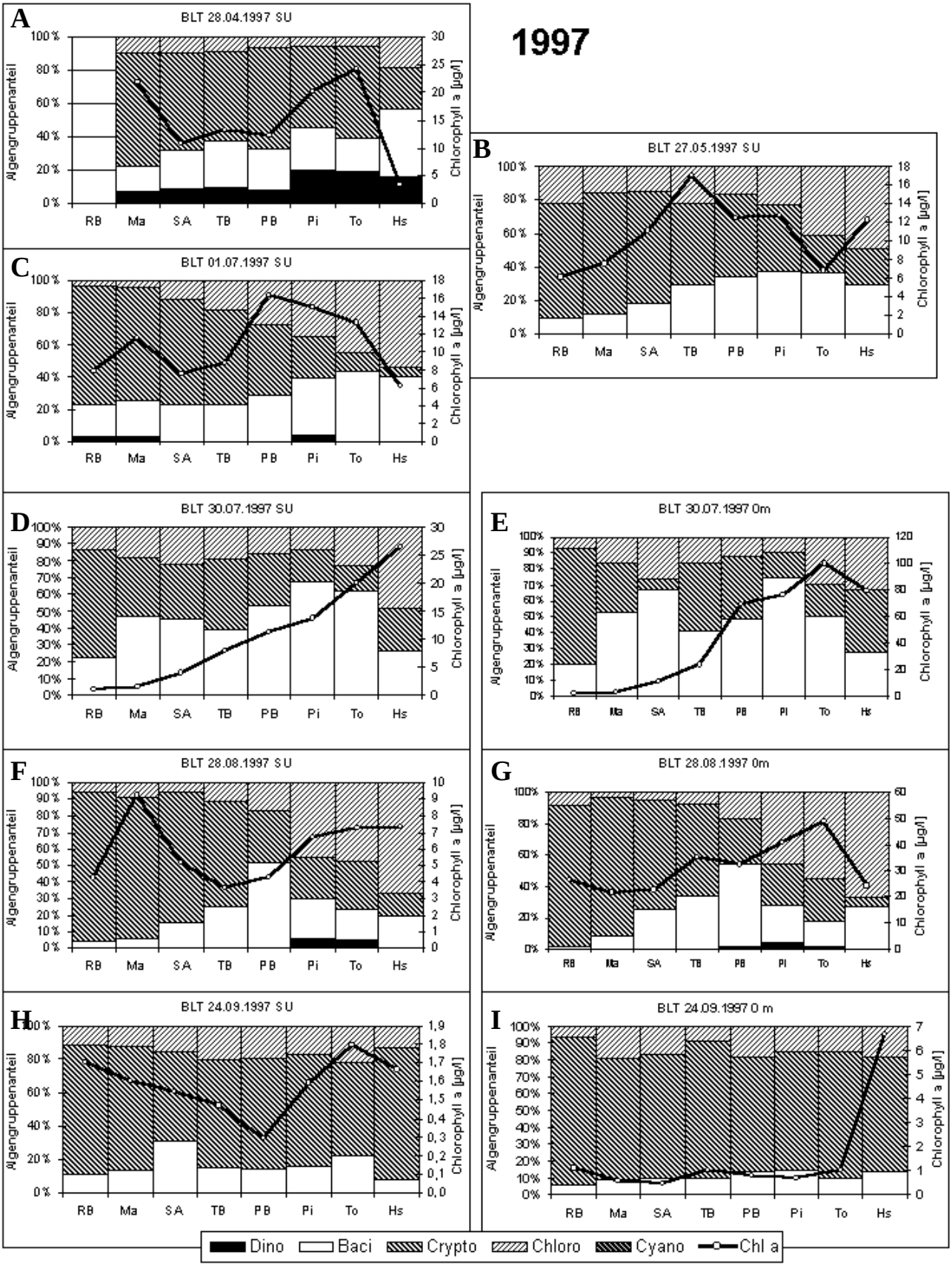


Abbildung 50: Bleiloch Talsperre 1997: Längsgradient der Phytoplanktonanteile in 0m und summierenden Proben

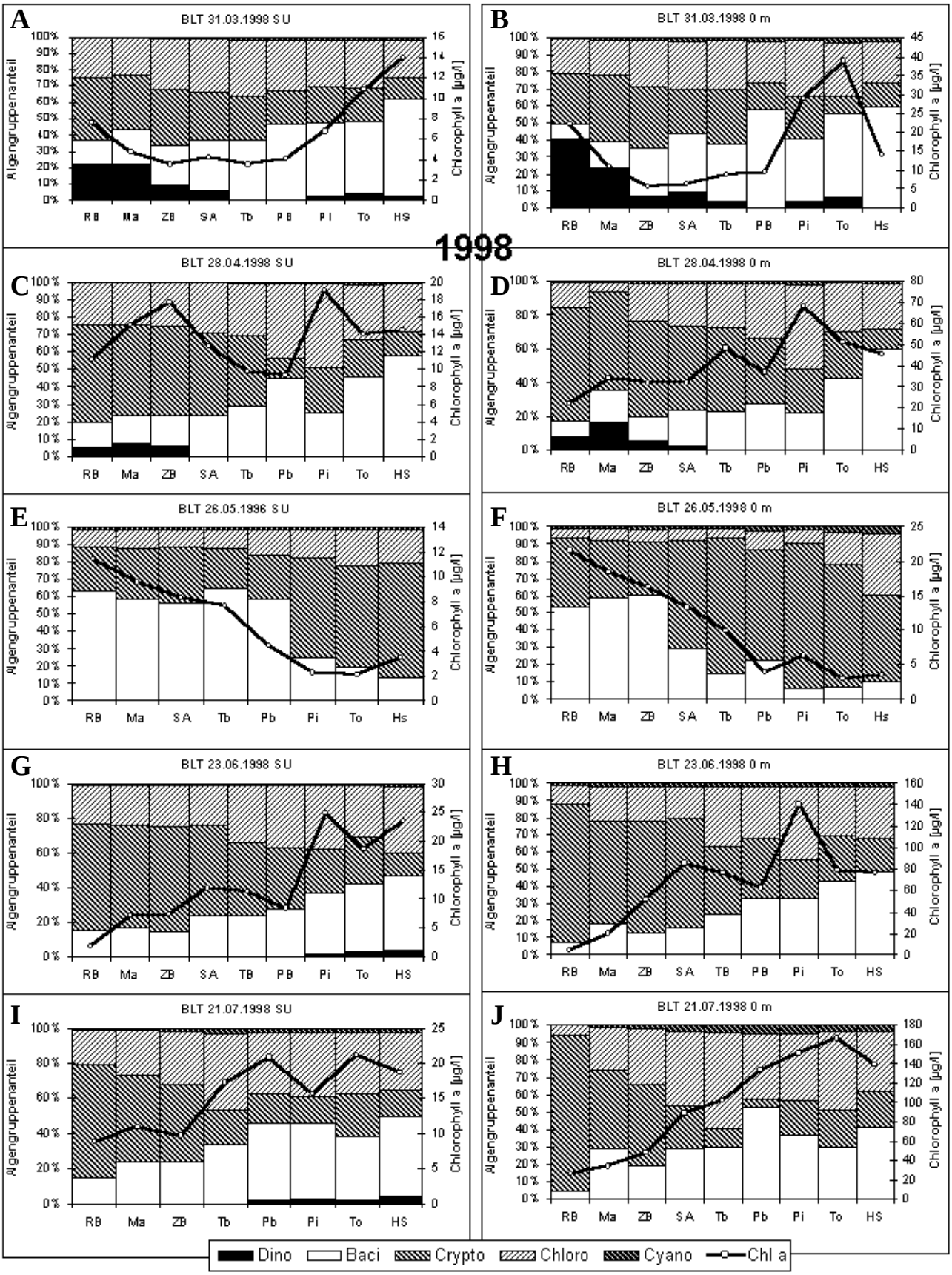


Abbildung 51: Bleiloch Talsperre 1998 (bis 21.07.1999): Längsgradient der Phytoplanktonanteile in 0m und summierenden Proben

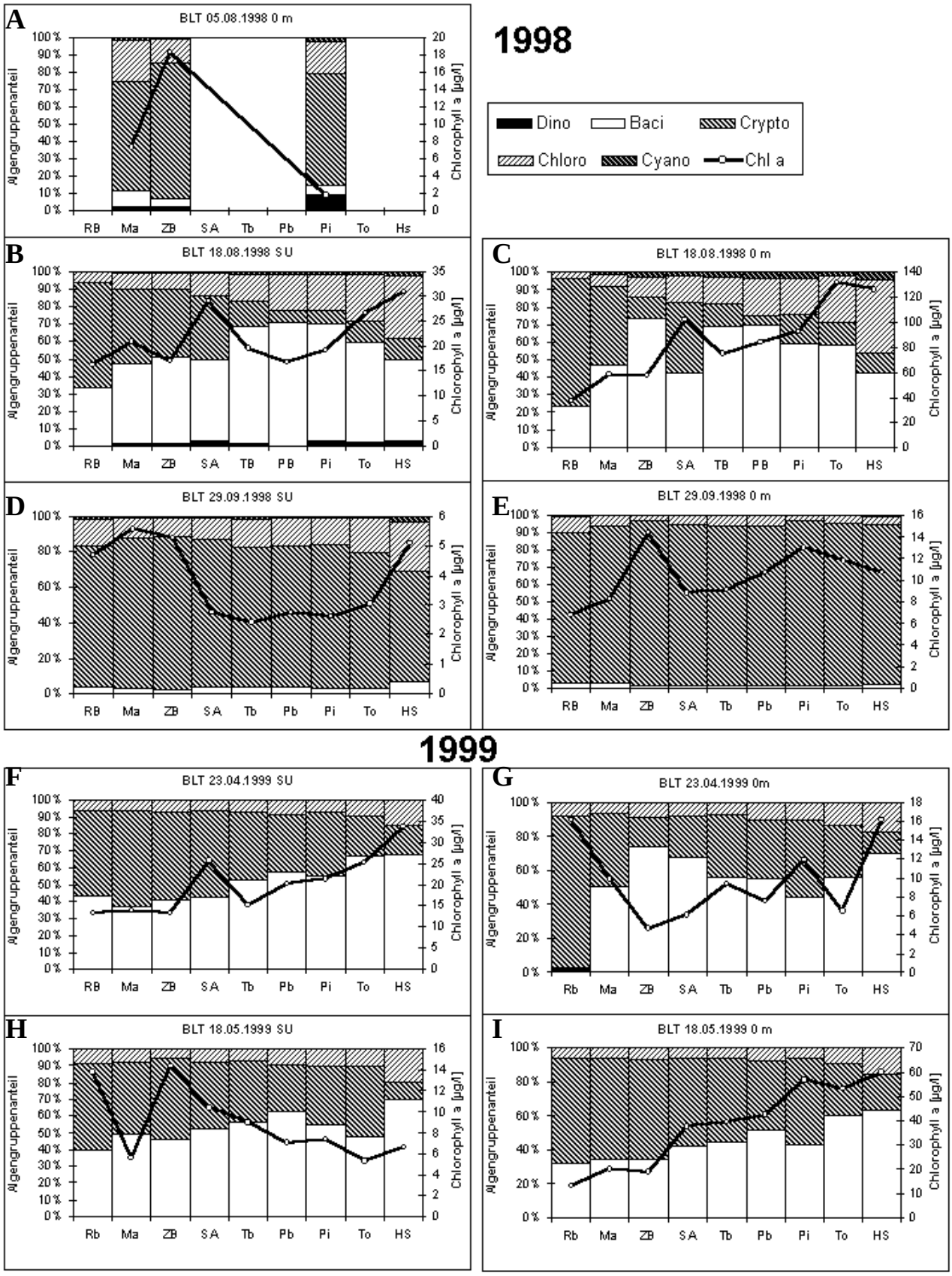


Abbildung 52: Bleiloch Talsperre 05.08.1998-18.05.1999: Längsgradient der Phytoplanktonanteile in 0m und summierenden Proben

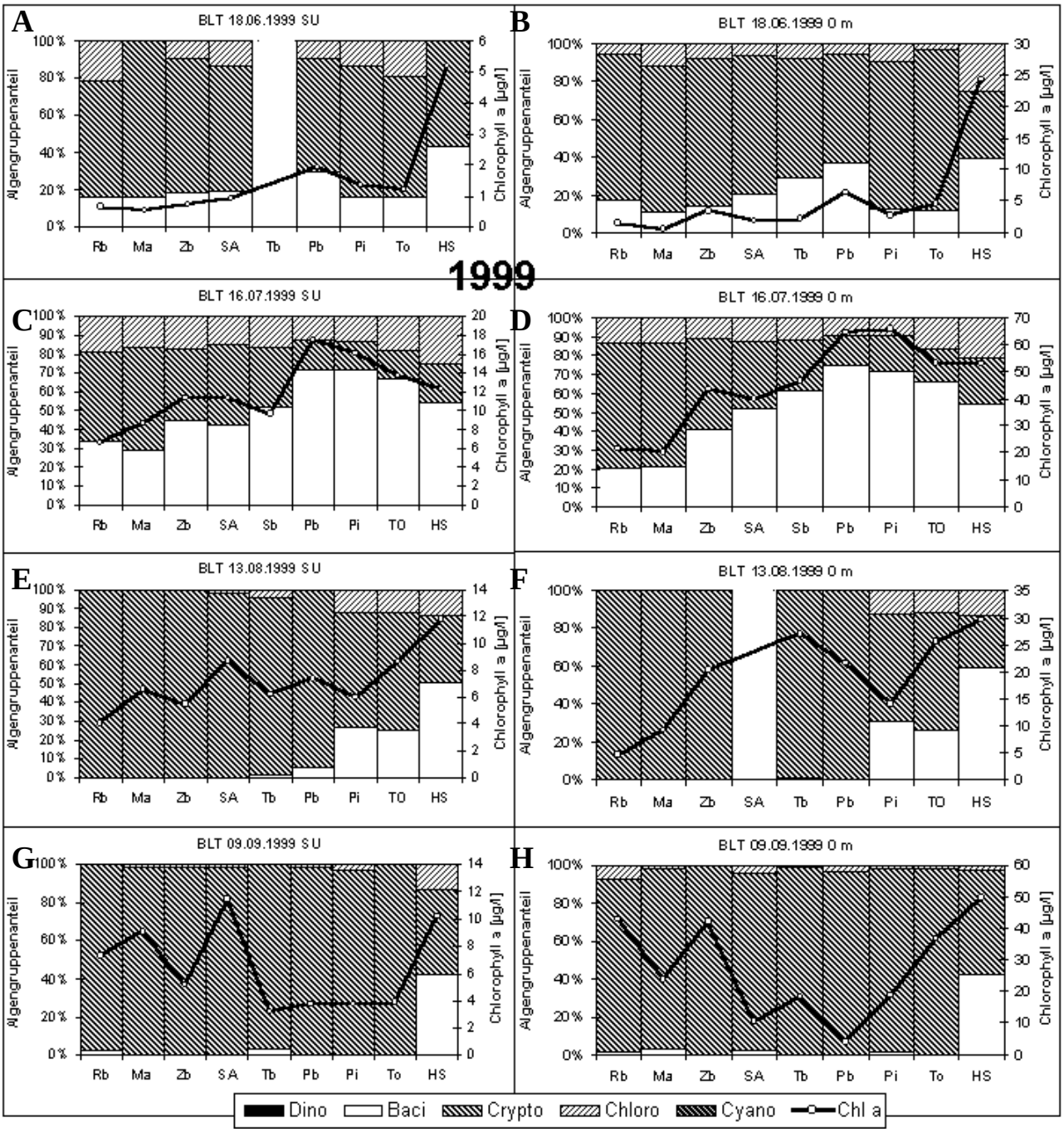


Abbildung 53: Bleiloch Talsperre 1999 (ab 18.06.1999): Längsgradient der Phytoplanktonanteile in 0m und summierenden Proben, Legende siehe Abbildung 51

1999: Die longitudinalen Gradienten der Phytoplanktonverteilung ähneln 1999 denen der Vorjahre seit Belüftungsbeginn (Abbildung 52+ Abbildung 53): Cryptomonaden waren an der Mauer und in der Remptendorfer Bucht am häufigsten. Richtung Stauwurzel nahmen v.a. Bacillariophyceen zu. Dinophyceen und Cyanobakterien spielten fast keine Rolle, Chlorophyceen kamen regelmäßig, aber in relativ geringen Anteilen vor. Die Zusammensetzung in Oberflächenproben glich der von summierenden Proben (0-20m), während die Chlorophyll a Gehalte bei beiden durchaus unterschiedliche Verläufe nehmen konnten.

Das **quantitative Vorkommen** einzelner Algengruppen im Längsgradienten kann gegenüber der relativen Verteilung neue Aspekte zeigen:

1996: Wie die Abbildung 54A-D zeigt, wurden Bacillariophyceen und Chlorophyceen vor allem im Stauwurzelbereich (bis mittleren Bereich) gefunden. Cryptomonaden zeigten 2 Verbreitungsschwerpunkte an beiden Enden der Talsperre, **während Cyanobakterien praktisch invers zu den Cyptomonaden** ihre größten Chlorophyll a Konzentrationen in der Mitte der Talsperre (Piere, Totenfels) erreichten. Ein „Ausreißer" wurde mit der Cyanobakterienblüte am 21.8. in Saaldorf gefunden.

1997: Die Bacillariophyceen erreichten ihre höchsten Konzentrationen im mittleren Talsperrenbereich, vor allem am 30.Juli. Chlorophyceen waren an den der Stauwurzel nächsten Probenahmeorten quantitativ am bedeutsamsten und nahmen kontinuierlich Richtung Mauer ab. Keinen eingängigen Trend in Bezug auf das Vorkommen im Längsgradienten zeigen Cryptomonaden, was darauf hindeutet, daß ihr Anteil Richtung Mauer nur deshalb steigt, weil andere Gruppen dort kaum mehr vertreten sind (Abbildung 54E-H).

1998: Im mittleren Bereich der Talsperre kommen Bacillariophyceen und auch Chlorophyceen in hohen Konzentrationen vor, erst ab Saalburg (ca, 5km von RB) nehmen ihre Konzentrationen deutlich ab (Abbildung 55A-D). Cryptomonaden erreichen im hinteren Talsperrenbereich (Richtung Stauwurzel) mitunter beachtliche Konzentrationen, an der Pößnigsbucht (ca. 7km von RB) tritt häufig ein Minimum auf, während sie an der Slip Anlage wiederum ein weiteres Maximum erreichen. An der Mauer und im Zentralbecken ergeben sich häufig starke Sprünge der Cryptomonaden-Konzentrationen, diese Gruppe erreicht als einzige auch in der Remptendorfer Bucht noch beachtliche Vorkommen. Während für die Aufgrund von Korrelationen der Markerpigmente Zeaxanthin und Lutein wurde 1998 für Cyanobakterien ein relativ geringer Koeffizient errechnet. Die Abbildung 55B+D verdeutlich, daß der Verlauf des Cyanobakterien Modell-Chlorophyll a (außer am 21.Juli) große Ähnlichkeiten mit dem der Chlorophyceen aufweist. Am 21.Juli hingegen wird ganz klar ein Maximum in mittleren Talsperrenbereich deutlich, das nicht unmittelbar mit einer anderen Algengruppe korreliert. Da Dinophyceen 1998 – wie 1997 – nur selten vorkamen, wird auf eine Interpretation der wenigen Daten verzichtet.

1999: In diesem Jahr werden nur an 2 der 7 Probenahmetage bedeutende Mengen an Bacillariophyceen nachgewiesen, wobei ihr Maximum am 18.05. im Stauwurzelbereich und am 16.07. im mittleren Talsperrenbereich auftritt (Abbildung 55E). An den gleichen Tagen werden auch die größten Chlorophyceen-Vorkommen gefunden; deren Konzentration nehmen von der Stauwurzel Richtung Mauer immer ab, nur am 09.09. wird die höchste Menge in der Remptendorfer Bucht gemessen. Ebenfalls am 09.09. werden die bedeutendsten Cryptomonaden Vorkommen in der Remptendorfer Bucht bzw. dem Hauptbecken festgestellt, während im mittleren Talsperrenbereich nur sehr geringe Mengen vorkommen. An den anderen Probenahmetagen zeigen Cryptophyceen häufiger ihre größten Vorkommen im mittleren Talsperrenbereich bis hin zur Slip-Anlage. Die Verteilungen im Längsgradienten sind jedoch an den einzelnen Tagen insgesamt sehr unterschiedlich.

Cyanobakterien wurden im Auswertungsmodell dieses Jahres nicht berücksichtigt (geringe Konzentrationen und Korrelation mit Chlorophyceen). Peridinin, das Markerpigment der Dinophyceen, wurde nur einmal am 23.04. in der Remptendorfer Bucht nachgewiesen, die Konzentration war jedoch gering und lieferte lediglich 0,3µg Chlorophyll a für diese Gruppe.

Die Betrachtung der absoluten Vorkommen einzelner Gruppen zeigt, daß Cryptomonaden zwar Richtung Stauwurzel i.A. in geringerern Anteilen vorkommen, aber dort häufig quantitativ ähnlich bedeutende Vorkommen aufweisen wie im Hauptbecken. Chlorophyceen und Bacillariophyceen nehmen Richtung Stauwurzel jedoch sowohl relativ als auch absolut gesehen ab. 1996, dem

einzigen Jahr, in dem Cyanobakterien eine gößere Rolle spielten, dominierten diese vor allem im mittleren Talsperrenbereich, während Cryptomonaden an der Stauwurzel und im Hauptbecken ihre größten Vorkommen erreichten und in auffälliger Art und Weise regelrecht invers im Längsgradienten verteilt waren.

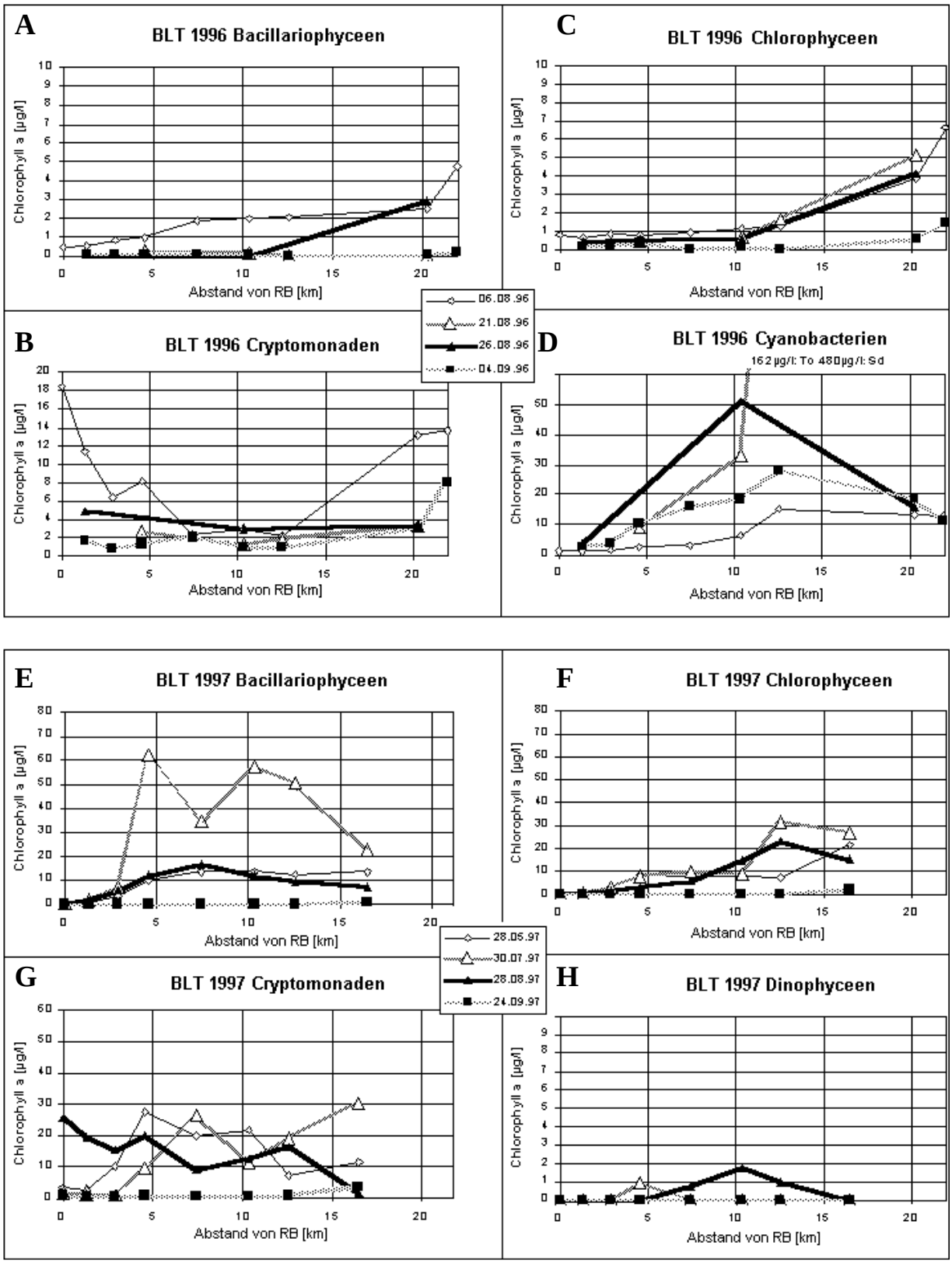


Abbildung 54: Quantitatives Vorkommen einzelner Algengruppen im Längsgradienten 1996 (A-D) und 1997 (E-F), die y-Achsen Skalierung ist bei den einzelnen Grafiken unterschiedlich, auf der x-Achse wird jeweils der Abstand der einzelnen Probenahmeorte angegeben (im gebogenen Talsperrenverlauf gemessen)

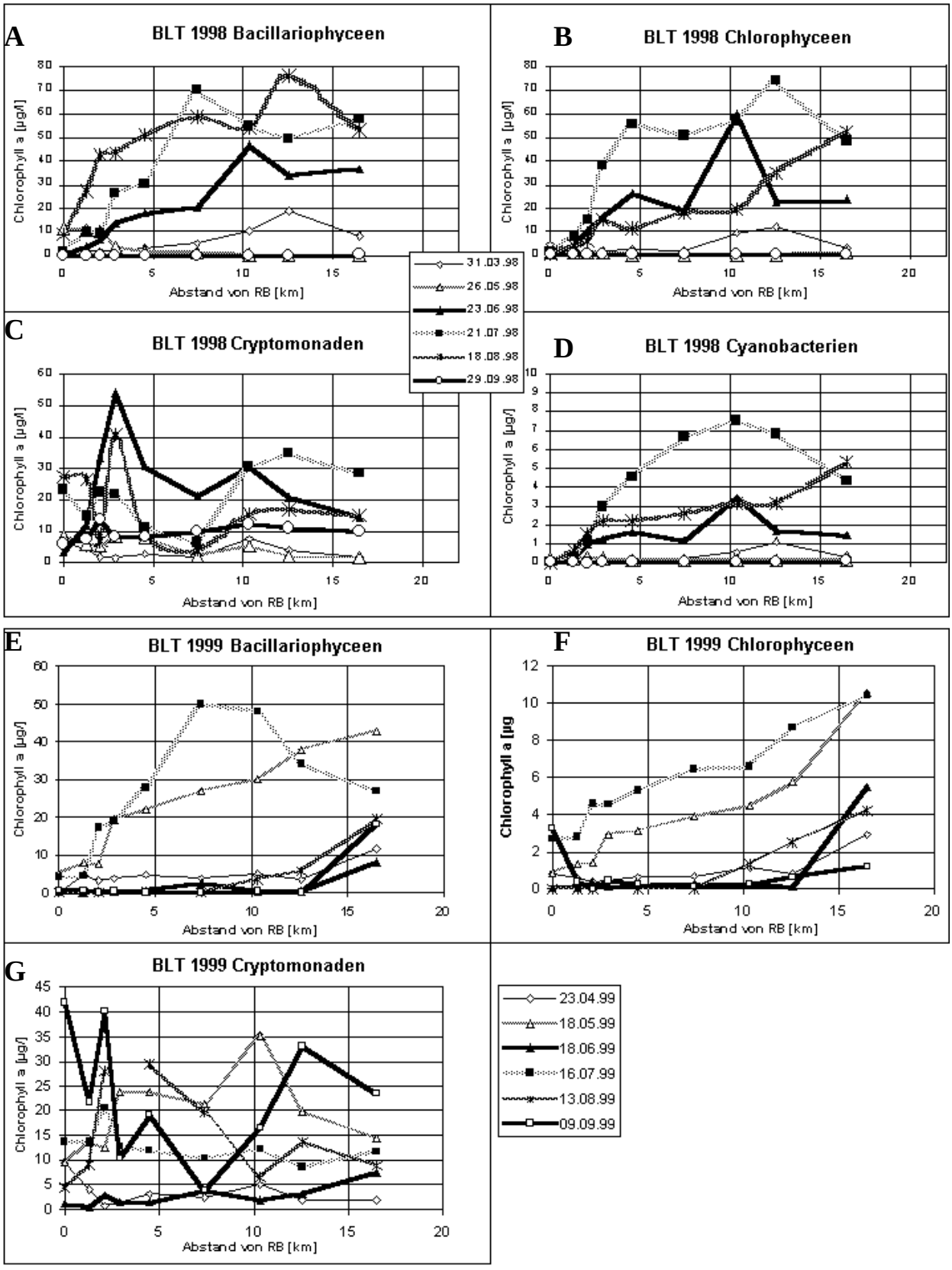


Abbildung 55: Quantitatives Vorkommen einzelner Algengruppen im Längsgradienten 1998 (A-D) und 1999 (E-F), die y-Achsen Skalierung ist bei den einzelnen Grafiken unterschiedlich, auf der x-Achse wird jeweils der Abstand der einzelnen Probenahmeorte angegeben (im gebogenen Talsperrenverlauf gemessen)

4.2.3.2 Querprofile zeigen starke kleinräumige Hetrogenitäten in der Phytoplanktonverteilung, wodurch die Repräsentativität der Proben erneut in Frage gestellt wird.

Im Jahre **1996** stellte sich zunächst die Frage, wie groß die zu erwarteten Heterogenitäten und Gradienten in der Bleilochtalsperre tatsächlich etwa sein würden, um im folgenden bei der Probennahme adäquat zu verfahren. Zunächst wurden zu diesem Zweck zwischen den routinemäßig beprobten Orten Saalburg und Pößnigsbucht eine Anzahl zusätzlicher Stellen beprobt (Abbildung 56). Es zeigte sich, daß durchaus nicht mit einem linearen Verlauf des –Chlorophyll Gehaltes zwischen beprobten Orten gerechnet werden kann. Da – jahreszeitlich bedingt – die an dem Probenahmetag zur Verfügung stehende Phytoplanktonpopulation sehr klein war (1,2-2,7µg/l), sind die erhaltenen Daten möglicherweise nicht so repräsentativ.
Außerdem wurde der Frage nachgegangen, wie reproduzierbar die Bestimmung des Chlorophyll a Gehaltes und der Phytoplanktonzusammensetzung sind, wenn an einer Stelle hintereinander getrennte Schöpfgänge für jede Probe durchgeführt werden (von der Reproduzierbarkeit der Methode selbst kann ausgegangen werden). Es wurden insgesamt 10 Proben gewonnen, deren Zusammensetzung und Chlorophyll a Gehalte durchaus gewisse Unterschiede aufweisen, wie die Abbildung 56B verdeutlicht (Min 1,2, Max 1,8µg/l Chl a). Während der Probennahme trieb das Boot durch den Wind immer weiter Richtung Ufer ab und mußte von Zeit zu Zeit wieder in Position gebracht werden. Es entstand bei der Auswertung der Proben der Eindruck, daß der Chlorophyll a Gehalt zunahm, je näher das Boot dem Ufer kam. Da dieser Zusammenhang aber nicht mehr genau rekonstruiert werden konnte und somit ein Hinweis auf laterale Heterogenitäten gegeben war, wurden 1997 und 1998 exemplarisch einige relativ kleinräumige Quer- (und Längs-) Profile von 0m Proben genommen.

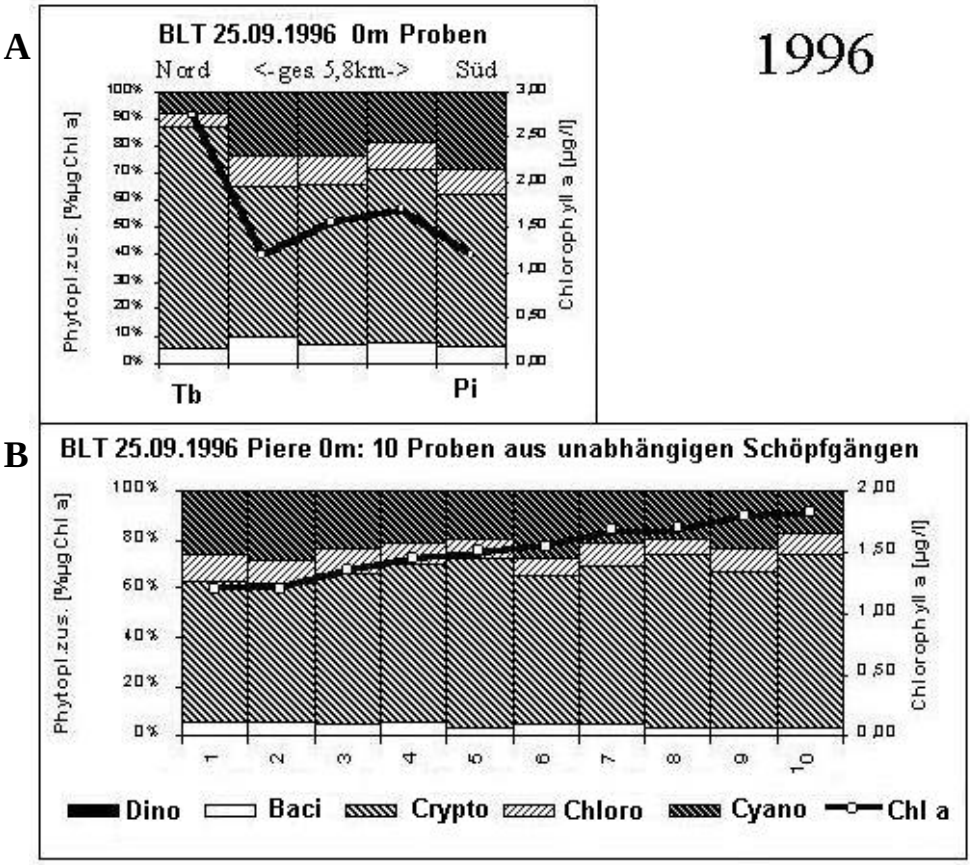


Abbildung 56: A: engeres Längsprofil 26.08.1996; B: 10 unabhängige Schöpfgänge an der Piere zur Prüfung der Reproduzierbarkeit, während der Probennahme trieb das Boot Richtung Ufer ab

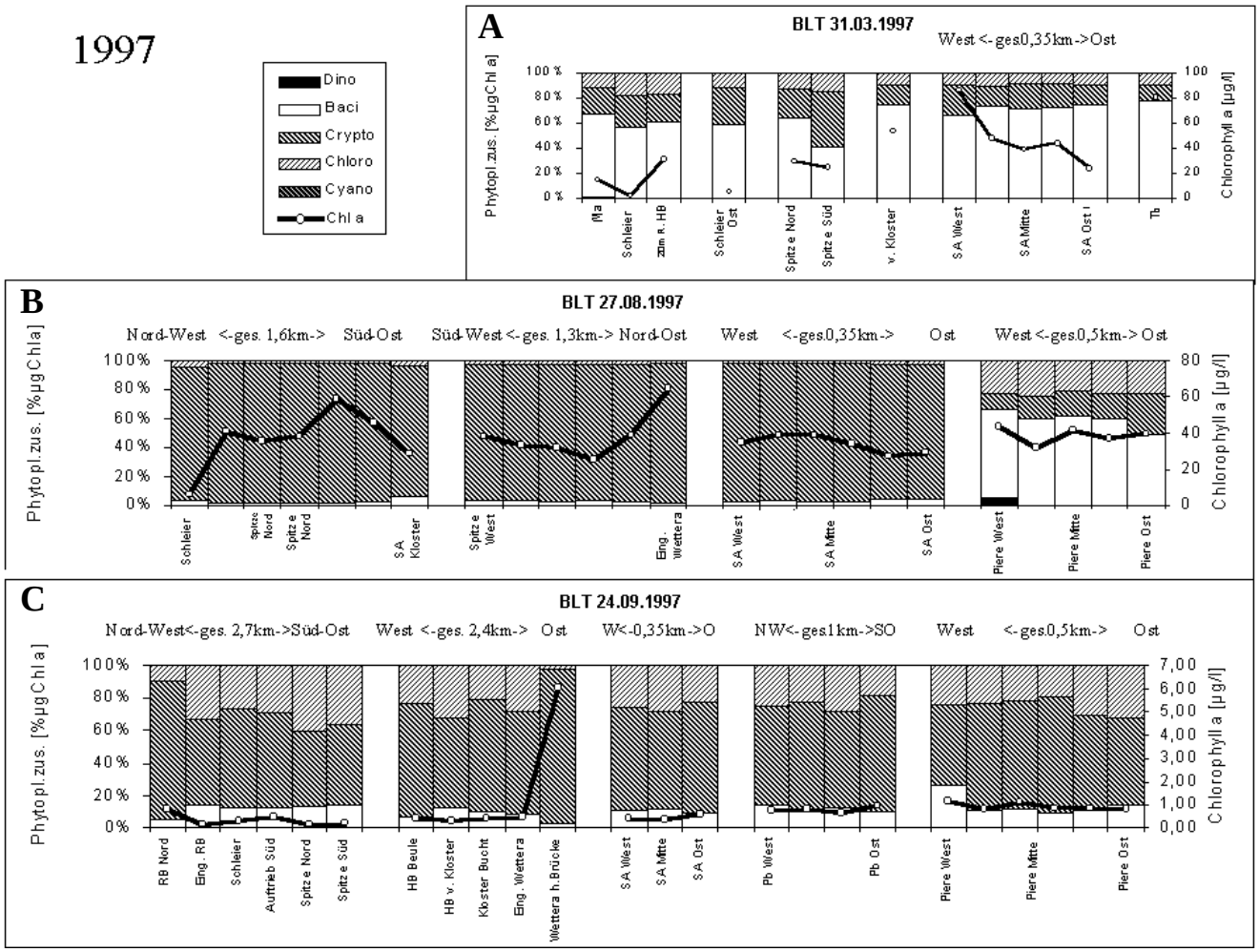
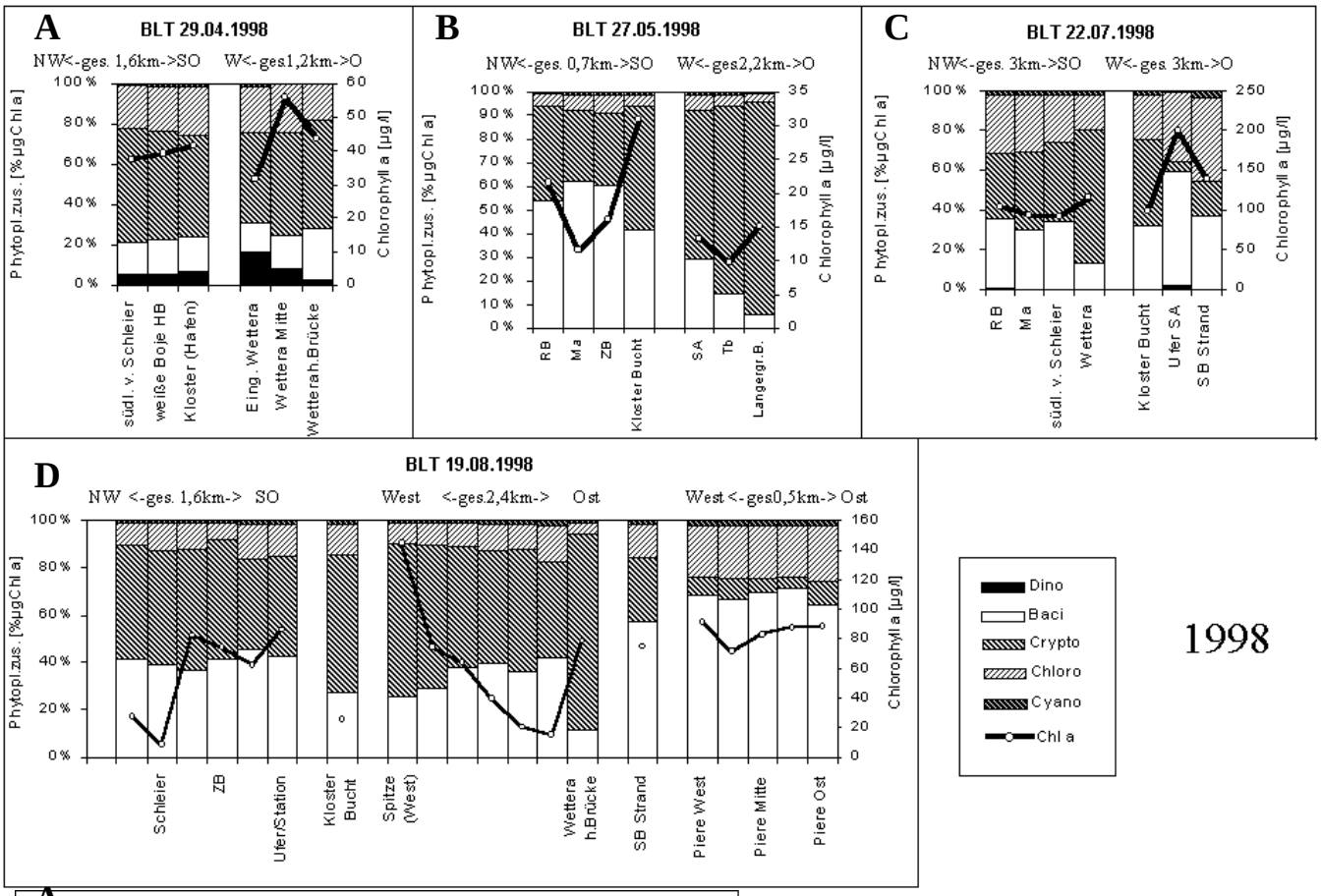


Abbildung 57:Querprofile 1997: A: 31.07. zusätzliche Proben im Hauptbecken sowie Querprofil an der Slip-Anlage; B: 27.08. Querprofile im Hauptbecken (2x), an der Slip-Anlage und der Piere; C:24.09. Querprofile im Hauptbecken (2x), an der Slip-Anlage, der Pößnigsbucht und der Piere

1997: In diesem Jahr erschien es wegen der Inbetriebnahme der Belüftungsanlage besonders interessant, wie sich die Heterogenitäten im Zentralbecken der Talsperre und in der Nähe der Belüftung darstellen würden. Am 31.Juli wurden deshalb die in Abbildung 57 gezeigten 0m Proben genommen. Hier wird deutlich, daß die Algenkonzentration im Blasenschleier mit 2,7µg/l viel geringer war als an der Probenahmestelle Mauer (ca. 50m nördlich davon, 15,4µg/l), und erst recht wesentlich geringer als 20m südlich davon Richtung Hauptbecken (31µg/l). Der Hauptwasserkörper wird im östlichen Bereich durch eine Landzunge (als „Spitze“ bezeichnet) geteilt. Am 31.Juli wurden auf beiden Seiten dieser natürlichen Barriere für eventuelle Strömungen bei gewisser Abweichung der Phytoplanktonzusammensetzung ähnliche Chlorophyll Konzentrationen bestimmt (29,4 und 24,8µg/l), während in der Bucht vor Kloster mit 53,8 µg/l etwa doppelt so hohe Werte auftraten. Ein Querprofil auf Höhe der Probenahmestelle Slip-Anlage läßt einen starken Gradienten in der Phytoplankonverteilung erkennen (Min SA Ost 24,2µg/l), wobei die maximale, am westlichen Ufer gemessene Chlorophyll a Konzentration von 86,1µg/l und die Zusammensetzung ähnlich der an der Tiefenwasserbelüftung in Saalburg (80,6µg/l) sind. **Insgesamt überwiegen die quantitativen Unterschiede die prozentualen in der Zusammensetzung der Algen bei weitem.**



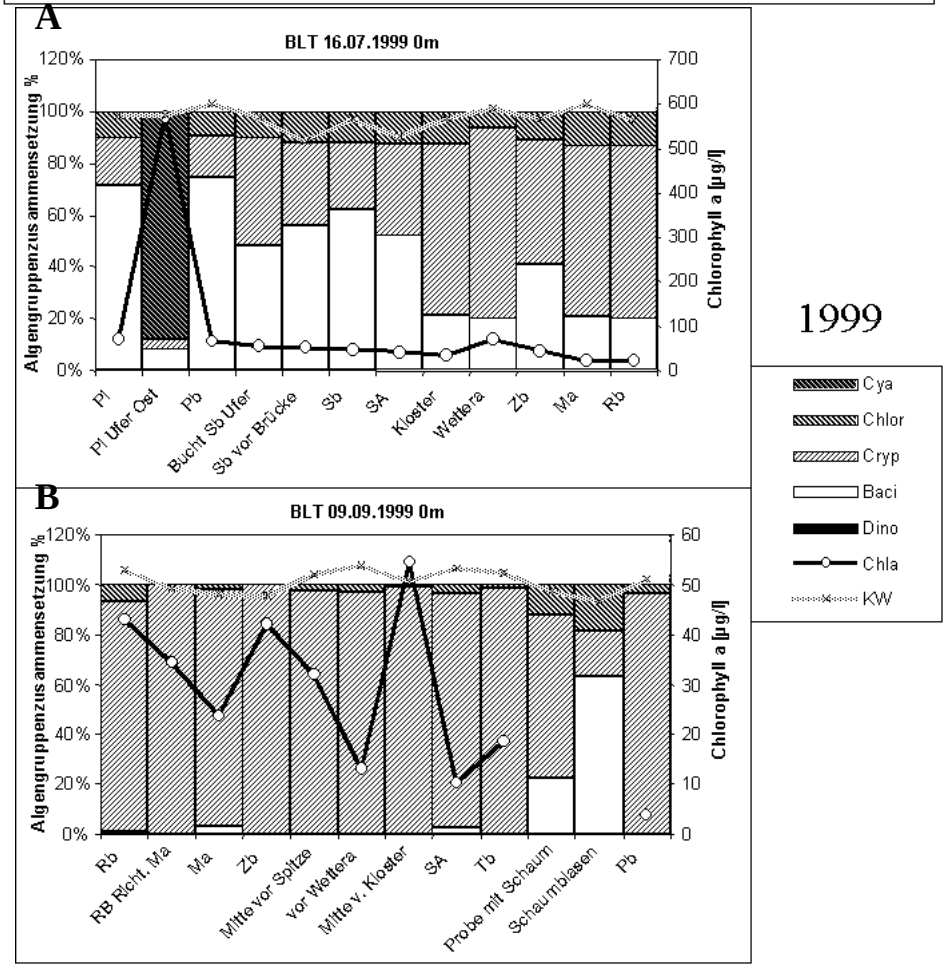


Abbildung 58 (oben): Querprofile 1998; A: 28.04.; B:27.06.; C:22.07.; D:18.08.

Abbildung 59 (links): Querprofile 1999; A: 16.07. Längsprofil sowie zusätzliche Proben (Algengruppenanteile), wobei für die Piere Ufer Ost Probe ein eigenes Modell verwendet wird, das Zeaxanthin einschließt (siehe Kapitel 4.1.1.4 – partielle Datenaufteilung)

Drei kleinräumige 0m Profile wurden am 27.August im Bereich des Hauptbeckens und eines an der Piere beprobt. Wieder zeigte sich der große Unterschied zwischen dem Blasenschleier (6,5µg/l) und einer benachbarten Stelle Richtung Hauptbecken (41,4µg/l). Vor und hinter der Landzunge traten ähnliche Konzentrationen auf (35,8 / 38,4µg/l), weiter Richtung Süden stiegen sie jedoch mit 59µg/l deutlich an, um zum Ufer hin wieder auf 45,9µg/l abzufallen. Ein Querprofil von der Landzunge ausgehend Richtung Wetterabucht zeigt zunächst von 38,5 auf 25µg/l leicht abfallende Chlorophyll a Konzentrationen, die am Eingang der Bucht (einstiger Prallhang des alten Saale-Bettes) mit 85,1µg/l auf mehr als den doppelten Wert ansteigen. Im Gegensatz zu den Ergebnissen des 31.Juli wurde am 27. August im Querprofil auf Höhe der Slip-Anlage kein so großer Gradient gefunden (29,1-39µg/l), ähnlich sieht das Ergebnis – bei anderer Phytoplanktonzusammensetzung – an der Piere aus (32,2-44µg/l).

Am 24.September war die Vegetationsperiode bereits mehr oder weniger abgeschlossen. Trotzdem treten noch gewisse Gradienten auf, wobei das Chlorophyll a Niveau mit 0,16-0,8µg/l sehr niedrig liegt. Die einzige Probenahmestelle, bei der mit 6µg/l noch deutliche Phytoplanktonmengen gefunden wurden, lag in der Wetterabucht: dort traten an der Oberfläche hauptsächlich Cryptomonaden auf.

1998: Ende April wurde im Hauptbecken zwischen einer südlich des Blasenschleiers gelegenen Probennahmestelle und Kloster mit 37-41µg/lfast keine Gradienten festgestellt, während in der Wetterabucht deutliche Gradienten auftraten (31, 55, 43µg/l) des Chlorophyll zu verzeichnen war. Am 27. Mai wurde an der Mauer (11µg/l) wesentlich weniger Chlorophyll als in der Remptendorfer Bucht (21,5µg) und im Hauptbecken (16,2µg/l) gefunden, vor Kloster wurden sogar 30,9 µg/l gemessen.

Zwischen der Phytoplanktonzusammensetzung im Zentralbecken und der an der Slip-Anlage und Saale-aufwärts Richtung Saalburg gibt es deutliche Unterschiede: Es treten immer weniger Bacillariophyceen auf, gleichzeitig sind die Chlorophyll a Konzentrationen vergleichsweise niedrig. Am Vortag wurde bereits ein untypischer Längsgradient mit wenig Chlorophyll a an der Piere bei hohen Cryptomonadenanteilen und relativ hohen Werten an der Mauer bei Bacillariophyceendominanz gefunden, der vermutlich auf die von der Stauwurzel her fortschreitende Sedimentation der Bacillariophyceen zurückzuführen war.

Im Hauptbecken selbst wurde am 22.Juli kein starker Gradient deutlich, wobei mit Chlorophyll a Mengen von 91-103µg/l ein hohes Niveau erreicht wurde. Richtung Wettera Bucht stieg der Chlorophyll a Gehalt auf 115,7µg/l etwas an, während sich die Zusammensetzung deutlich zugunsten der Cryptomonden verschob. Am Ufer der Slip-Anlage wurden gegenüber dem Hauptbecken und der Bucht bei Kloster mit 200,3µg/l doppelt so viel Chlorophyll a gemessen, was vor allem auf den wesentlich höheren Anteil an Bacillariophyceen zurückzuführen war, am Strandbad in Saalburg wurden bei 138,6µg/l die höchsten Chlorophyceenanteile bestimmt.

Die meisten Profile wurden am 19.August genommen. Hier fällt der schon mehrfach beschriebene Unterschied zwischen der Probennahmestelle Mauer (27,8µg/l), dem Blasenschleier (8,1µg/l) und dem Hauptbecken (82,2µg/l) auf: während die Zusammensetzung sehr ähnlich ist, ergeben sich dramatische quantitative Unterschiede. Die Achse südlich des Schleiers bis zum südlichen Ufer stellt sich jedoch als vergleichsweise homogen dar (61,7-86,2µg/l). Unweit dieser Linie, in der Bucht vor dem Campingplatz in Kloster, wurde jedoch mit 25,8µg/l nur halb so viel Chlorophyll a gefunden.

Ein Querprofil von der Landzunge im Westen (144µg/l) bis in die Wetterabucht hinein zeigt im Hauptbecken bei ähnlicher Phytoplanktonzusammensetzung eine Abnahme des Chlorophyll a Gehaltes auf 15µg/l, also fast um einen Faktor 10. Hinten in der Wetterabucht nahm dann der Cryptomonadenanteil deutlich zu, auch die Chlorophyll a Menge stieg auf 78,5µg/l an. Im Quer-

profil an der Piere wird am gleichen Tag ein vergleichsweise schwacher Gradient gefunden (71,6-91,3µg/l, siehe auch Kapitel 4.7.4)

1999 wurden an zwei Probenahmetagen zusätzliche Proben genommen. Dabei bestand jeweils ein besonderer Anlaß: am 16. Juli wurden besonders an der Piere im Uferbereich vom Wind zusammengetriebene *Microcystis*-Vorkommen beobachtet (Konzentration der Probe über 500µg Chlorophyll a/l mit Zeaxanthin als herausragendem Markerpigment, Abbildung 59A). Quantitativ dürfte dieses lokal stark begrenzte Auftreten keine große Rolle gespielt haben, trotzdem kann hierin ein Hinweis auf ein gewisses Entwicklungspotential gesehen werden.

Am gleichen Tag wurde eine Anzahl von zusätzlichen Proben in östlicher Ufernähe genommen, um weitere eventuell vom Wind zusammengetriebene *Microcystis*-Vorkommen zu erfassen. Dabei zeigte sich jedoch, daß hier keine deutlich erhöhten Zeaxanthin Gehalte nachgewiesen werden konnten. Insgesamt kamen am 16. Juli im Hauptbecken ungewöhnlich hohe Bacillariophyceenanteile vor. Die höchsten Cryptomonaden Anteile wurden vor Kloster, an der Mauer, in der Remptendorfer- und Wettera Bucht bestimmt. Die Chlorophyll a Gehalte nehmen von der Pößnigsbucht Richtung Remptendorfer Bucht fast kontinuierlich ab, einzige Ausnahme ist die deutlich höhere Konzentration in der Wettera Bucht.

Am 09.September wurde fast im gesamten Wasserkörper, insbesondere aber südlich von Saalburg, aufsteigende (geruchlose) Gasblasen beobachtet, die zu schaumigen Schlieren auf der Wasseroberfläche führten. Dieses Phänomen war auf lokale Flecken begrenzt, die aber relativ häufig vorkamen. Mit den (N_2?) Gasblasen stiegen – vermutlich organische – Partikel auf, die sich an der Wasseroberfläche ansammelten. Es wurde eine Probe des schaumigen Wassers und eine des zusammengetriebenen reinen Schaumes genommen. Während in allen anderen Proben des Tages Cryptomonaden dominierten (> 90%, nur Heinrichsstein 40% Bacis), fanden sich im Schaum hauptsächlich Bacillariophyceen, aber auch Chlorophyceen. Obwohl dieses Phytoplankton vorher vermutlich schon unbestimmte Zeit in aphotischen Tiefen verbracht hatte, fanden sich keine erhöhten Mengen von Chlorophyll a Abbauprodukten und das Verhältnis von Markerpigmenten zum Chlorophyll a entsprach auch durchaus dem der übrigen Proben des Jahres (Abb.11, die Datenreihe KW gibt das Verhältnis der Modell Chl a Werte zu den gemessenen Chl a Werten an). Die Chlorophyll a Gehalte des schaumigen Wassers waren allerdings gering (ca. 3 µg/l), während im Schaum selbst (schwer zu quantifizieren) in einem Volumen von ca. 50ml schon 4 µg Chlorophyll a gefunden wurden.

Am gleichen Tag wurden auch noch zusätzliche Proben im Bereich des Hauptbeckens genommen, die – ähnlich den Ergebnissen der Vorjahre – auf relativ große räumliche Heterogenität der quantitativen Phytoplanktonverteilung schließen lassen, während immer Cryptomonaden dominierten (Abbildung 59C).

Die Quer- und kleinräumigen Längsprofile zeigen häufig hohe Konzentrationsunterschiede in kleinen Distanzen. Gerade innerhalb des Hauptbeckens scheint es nördlich (RB, Ma) und südlich des Blasenschleiers (ZB, SA), insbesondere in unmittelbarer Nähe des Blasenschleiers, deutliche Gradienten zu geben. Hieraus folgt, daß die Mauer i.A. nicht repräsentativ für das Zentralbecken sein dürfte, zumal sie jenseits des Blasenschleiers liegt und von dem von der Stauwurzel einströmenden algenreichen Oberflächenlamellen-Wasser nur indirekt getroffen wird. Die kleinräumigen Profile zeigen außerdem, daß es sowohl längs- als auch quer zur Strömungsrichtung mitunter drastische Konzentrationsunterschiede gibt. In der Nähe des Ufers steigt die Algenkonzentration generell eher an.

Zusammen mit den erheblichen zeitlichen Schwankungen stellt sich hier die Frage, inwiefern es überhaupt möglich ist, repräsentative Proben zu erheben.

4.2.3.3 Fast immer und überall wird im Tiefenprofil eine ähnliche Algengruppen-Zusammensetzung beobachtet; der vertikale Gradient der Phytoplanktonverteilung wird mit der Entfernung von der Belüftung steiler.

Eine Veränderung der Zusammensetzung im Tiefenprofil weist auf verschiedene quantitative Verteilung der unterschiedenen Gruppen in der Wassersäule hin. Höhere Anteile in der Tiefe sind ein Hinweis auf größere Sedimentationsverluste. Ändert sich die Zusammensetzung allerdings nur bei extrem großer Chlorophyll a Variabilität, ist dies ein Hinweis auf eine sehr ähnliche Fähigkeit, sich in der euphotischen Schicht zu halten. Zunächst wäre also die Frage zu klären, welche Tendenzen in der **relativen Verteilung** der Phytoplanktongruppen gibt, anschließend sollen die absoluten Konzentrationen in der Tiefe verglichen werden, um die relativen Ergebnisse auch quantitativ ins rechte Licht zu rücken.

1996: In diesem Jahr wurden an der Mauer an 3, an der Piere an 4 Tagen Tiefenprofile der Phytoplanktonverteilung erfaßt (Abbildung 60A).

Am 6. August konnten sich an der Piere Cyanobakterien, an der Mauer Cryptomonaden wohl etwas besser als Bacillariophyceen in der euphotischen Schicht halten. Die Zusammensetzung der Proben verschiedener Tiefen zeigt an der Mauer und an der Piere nur dann gewisse prozentuale Veränderungen, wenn auch größere Unterschiede im Chlorophyll a Gehalt der Proben auftreten. Das heißt mit anderen Worten, daß die Verteilung der einzelnen Algengruppen auf die Tiefen im Großen und ganzen sehr ähnlich ist.

1997: Am 28.April, vor dem Einschalten der Belüftung, war an der Mauer ein bis 5m reichendes, von Cryptomonaden dominiertes Epilimnion zu finden (Abbildung 60B). Die begeißelten Formen, Cryptomonaden und Dinophyceen, waren in den euphotischen Tiefen prozentual häufiger als Chlorophyceen und Bacillariophyceen.

Kein deutlicher Gradient zeigte sich an der Mauer am 27. und 28.Mai, während an der Piere in 5m Tiefe, an der unteren Kante des Epilimnions, Bacillariophyceen an beiden Tagen etwas höhere Anteile als in 0m aufweisen. Noch tiefer sind Chlorophyceen am 27.Mai – bei geringen Chlorophyll a Werten – häufiger, ein Trend, der auch an weiteren Tagen (30.+31. Juli und 24. September) zu beobachten war.

Im Folgenden wurden an der Mauer im Tiefenprofil immer sehr ähnliche Phytoplanktonzusammensetzungen gefunden, auch wenn es in Bezug auf Chlorophyll a bis Ende August immer einen mehr oder weniger deutlichen Gradienten gab.

Eine relative Veränderung der Phytoplanktonzusammensetzung zeigt sich an der Piere (Abbildung 60C) hauptsächlich als Verschiebung der Chlorophyceen- bzw. Bacillariophyceenanteile, wobei an den meisten Probenahmetagen der Chlorophyceen-Anteil in der Tiefe zunimmt, während Bacillariophyceen in der euphotischen Schicht, insbesondere an der unteren Kante derselben, zu ihren höchsten Prozentsätzen gelangen. Eine Ausnahme stellt hier der 3. Juli dar, an dem genau die umgekehrte Tendenz zu erkennen war: Chlorophyceen traten verstärkt an der Oberfläche auf.

Außer am 3. und 31.Juli wurden an der Piere kaum größere Veränderungen der Phytoplanktonzusammensetzung mit der Tiefe beobachtet, wenn sich nicht gleichzeitig die Chlorophyll a Konzentration wesentlich drastischer änderte. Wegen der großen Variabilität der Tiefenprofile im Vergleich der aufeinanderfolgenden Probenahmetage vom 1.-3. sowie 29.-31. Juli wird dieser Aspekt mit einigen zusätzlichen Grafiken (Abbildung 63, s.u.) näher beleuchtet.

1998: Im wesentlichen bestätigen sich die Ergebnisse des Vorjahres: an der Mauer (Abbildung 60D) sind kaum Gradienten in der Phytoplanktonzusammensetzung zu finden, während Chlorophyll a Gradienten die Regel sind. An der Piere (Abbildung 60F) treten dann Unterschiede der Zusammensetzung des Phytoplanktons auf, wenn es zu sehr großen Chlorophyll Gradienten kommt.

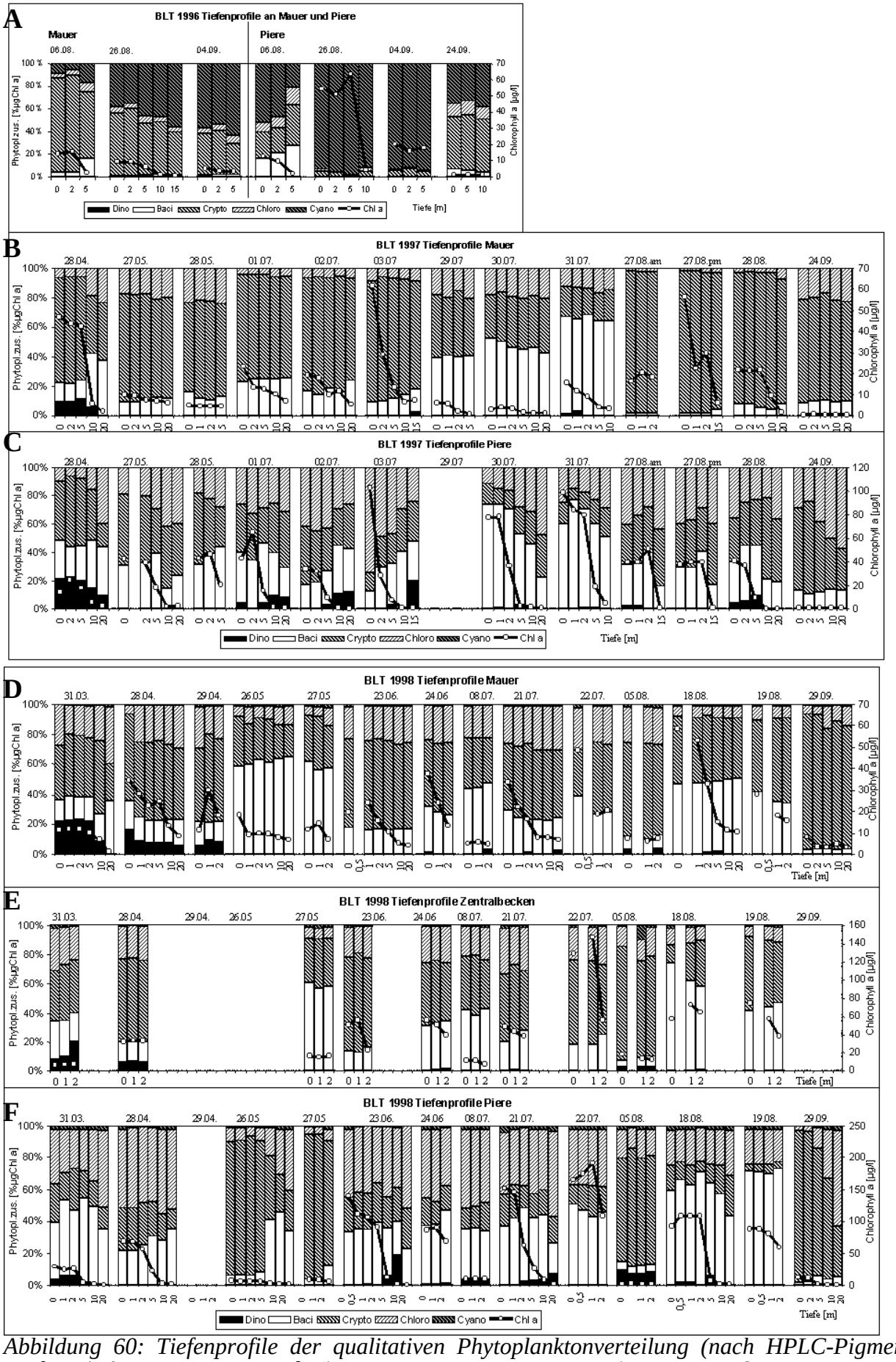


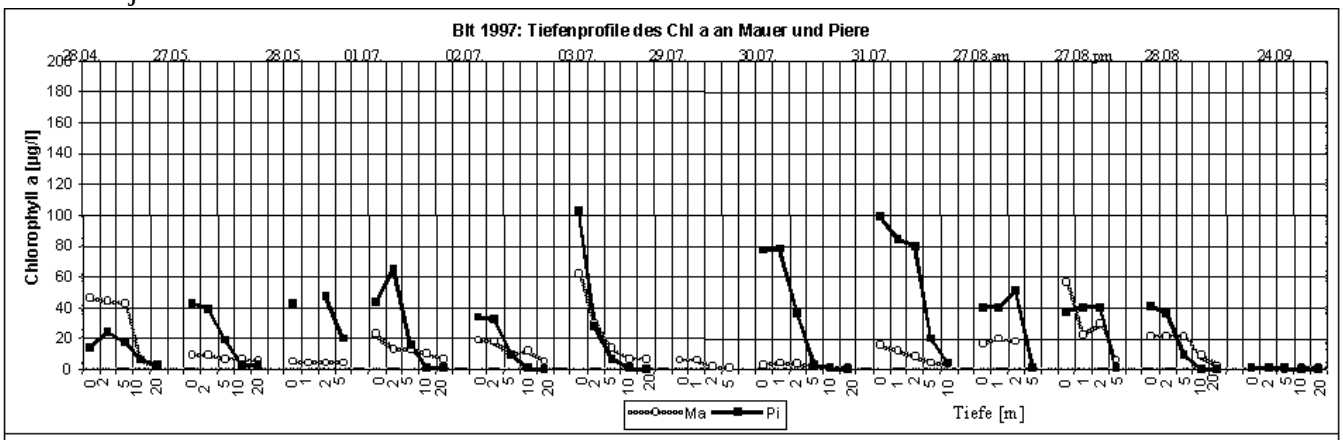
Abbildung 60: Tiefenprofile der qualitativen Phytoplanktonverteilung (nach HPLC-Pigment-analysen) A: 1996 Mauer und Piere; B: 1997 Mauer; 1997 Piere; D: 1998 Mauer; E: 1998 Zentralbecken; F: 1998 Piere, Probennahme ab 1997 in 0m, (0,5m,) 1m, 2m, 5m 10m und 20m

Quantitative Verteilung in der Tiefe

●Vergleich der Phytoplankton-Anreicherung des Epilimnions an Mauer und Piere

Die wenigen Daten, die für das Jahr 1996 vorliegen weisen darauf hin, daß die Chlorophyll a Anreicherung nahe der Oberfläche an der Piere auch vor Inbetriebnahme der Belüftung höher war als an der Mauer, wobei sich die Verläufe des Tiefenprofils eher glichen als in den Maßnahmejahren.

A



B

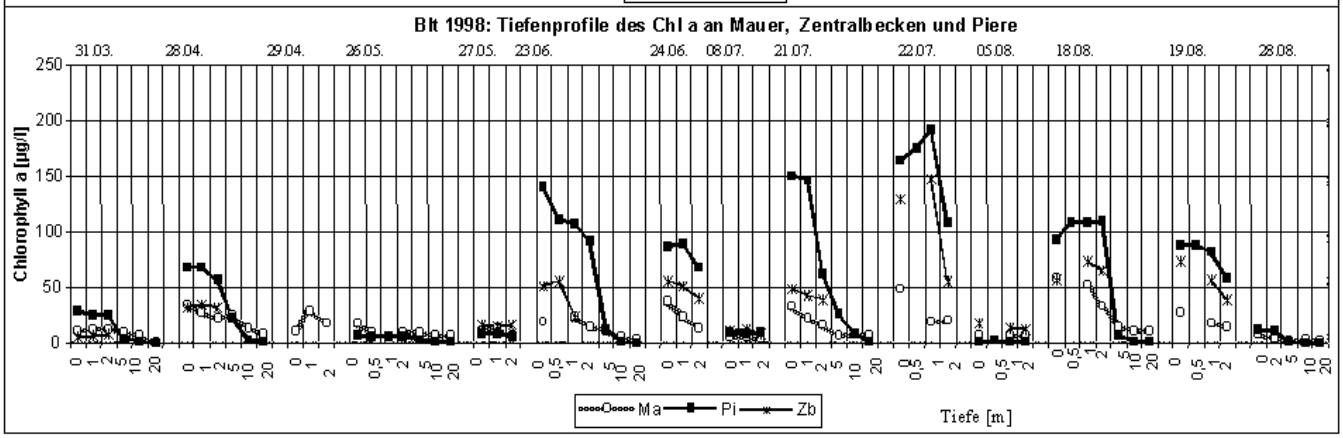


Abbildung 61: Chlorophyll a Tiefenprofile im Vergleich der Probenahmestellen; A: 1997; B: 1998

Der Vergleich von Mauer, Zentralbecken (nur 1998) und Piere (Abbildung 61) ergibt in den Maßnahmen-Jahren 1997 und 1998 eine in der Regel deutlich höhere Konzentration an der Piere, wo das Epilimion außerdem mächtiger und die Abnahme mit der Tiefe steiler ist. Es fällt außerdem auf, daß in 10 und 20m Tiefe an der Mauer häufig höhere Chlorophyll a Konzentrationen als an der Piere gefunden werden. Hier ist ein Zusammenhang mit dem Betrieb der Belüftungsanlage wahrscheinlich, durch den Plankter wie geplant in aphotische Tiefen verteilt werden. Auf die prinzipiell verschiedene Zusammensetzung an beiden Orten wurde bereits eingegangen.

Es liegen zusätzlich zu den selbst erhobenen Daten Chlorophyll Bestimmungen der TLU seit 1994 vor, außerdem gibt es für die Jahre 1996-1998 eine große Zahl von Multisondenmessungen (incl. Chlorophyll a Sonden Werte und Temperatur), die weiteren Aufschluß über die quantitativen Aspekte der Tiefenprofile ermöglichen (siehe Kapitel 4.3).

1996: Am 6. August wurden an beiden Orten in 0m (ca. 13µg/l) ähnlich hohe Chlorophyllkonzentrationen bestimmt, in 2m wurden an der Mauer sogar 15,4, an der Piere lediglich 9,6µg/l erreicht, während die 5m offensichtlich schon außerhalb des algenreichen Epilimnions lagen (2,5/2,3µg/l, Abbildung 60A). An diesem Tag wurden leichte Unterschiede in der tiefenabhängigen Verteilung einzelner Algengruppen deutlich, insbesondere konnten sich die Cyanobakterien an der Piere etwas besser in der eupotischen Schicht halten. Im Folgenden wurden 1996 keine

deutlichen tiefenabhängigen Unterschiede in der Zusammensetzung des Phytoplanktons festgestellt, was allerdings auch an der relativ geringen Probenzahl und der z.T. fehlenden Beprobung größerer Tiefen liegen kann.

Am 26.August reicht das Epilimnion an beiden Orten bis in 5m Tiefe, wobei sich an der Piere sechs mal höhere Chlorophyll a Konzentrationen finden als an der Mauer (0m: Ma 8,9, Pi 54,7µg/l). Auch am folgenden Probenahmetag, dem 4.September, wurden an der Mauer lediglich etwa ein viertel des Chlorophylls der Piere gefunden (0m: Ma 4,8 Pi 19,8µg/l), während die beprobten Tiefen 0, 2 und 5m an beiden Orten keinen großen Gradienten erkennen ließen. Am 24.September war die Phytoplanktonpopulation an der Piere bei 1µg/l Chlorophyll a mehr oder weniger zusammengebrochen, wobei selbst bis in 10m Tiefe kaum ein Gradient zu erkennen ist.

1997: Am 28.April wurden mit 46µg/l Chl a an der Mauer gegenüber der Piere (13,9µg/l) in 0m deutlich höhere Werte erreicht. Zum Zeitpunkt dieser Probenahme war die Belüftungsanlage noch nicht in Betrieb (Abbildung 61A).

Kein deutlicher Gradient zeigte sich an der Mauer am Ende Mai, am 29. und 30. Juli sowie Ende September, an den übrigen Tagen wurde eine relativ steil abfallende Anreicherung des Phytoplanktons an der Oberfläche gefunden. Nur Ende August konnte eine mehrere Meter mächtige algenreiche Oberflächenlamelle beobachtet werden, wie sie für die Piere bis auf den 24.September immer nachgewiesen wurde.

1998: Werden die Tiefenprofile des Chlorophyll a an den drei beprobten Orten verglichen (Abbildung 61B), fällt der große Unterschied in den maximal erreichten Konzentrationen (Ende Juni, -Juli, und -August) an Mauer bzw. Piere auf, wobei das Zentralbecken hier jeweils zwischen diesen beiden Extrema liegt. Ende Mai, Anfang Juli und August hingegen wurden sehr geringe Chlorophyll a Konzentrationen an der Piere bestimmt, so daß die Chlorophyll a Gehalte an der Mauer und / oder im Zentralbecken z.T. höher waren.

Trotz der größeren Nähe zur Mauer (nur 0,8 km, Pi: ca. 8km) ähneln sich die Tiefenprofile von Zentralbecken und Piere am 22. Juli und 18./19. August stark. An anderen Tagen wird zumindestens deutlich, daß die Mauer nicht als repräsentativ für das Hauptbecken gelten kann, was im Hinblick auf die Interpretation der Daten der Vorjahre (keine Probenahmestelle im Zentralbecken) von Bedeutung ist. Die Querprofile im Hauptbecken geben weiteren Aufschluß über die Heterogenitäten (Kapitel 4.2.3.2).

●Schnelle zeitliche Variabilität und Verteilung einzelner Gruppen

Ein Vergleich der Chlorophyllverteilung an aufeinanderfolgenden Tagen (Abbildung 62+Abbildung 63) zeigt an beiden Orten häufig eine große zeitliche Variabilität:

1997: An der Piere reichte das Epilimnion am 1. und 2. Juli 1997 bis in 2m Tiefe, in 5m wurde schon wesentlich weniger Chlorophyll a gefunden. Ein Vergleich der absoluten Mengen des Phytoplankton dieser beiden Tage zeigt, daß am 2.7. deutlich weniger Bacillariophyceen in der euphotischen Schicht zu finden sind. Am folgenden Tag, dem 3.7., treten an der Oberfläche im Vergleich zum 2.7. wieder doppelt so viele Bacillariophyceen (12,4µg/l), und fünfeinhalb mal so viele Chlorophyceen (76,8µg/l) auf. An der Mauer wurden am gleichen Tag (3.7.) gegenüber dem Vortag an der Oberfläche auch eine Konzentrierung des Phytoplanktons um das dreifache (auf 50,9µg/l) beobachtet, wobei für diese Steigerung fast ausschließlich Cryptomonaden verantwortlich waren.

Auch vom 30. auf den 31. Juli 1997 verstärkte sich der Gradient, vor allem an der Mauer. Dort waren es hauptsächlich Bacillariophyceen, die in 0m von 1,5 auf 10,16µg/l zunahmen.

Am Nachmittag des 27. August 1997 wurde im Vergleich zum Vormittag nur an der Mauer eine starke Anreicherung des Phytoplanktons an der Oberfäche gefunden, die wie Abbildung 60B zeigt ausschließlich auf eine Konzentrierung der Cryptomonaden auf den dreifachen Wert des

Vormittags zurückzuführen war. Ein solcher Befund relativiert die zeitliche Aussagekraft der Proben insgesamt und weist noch einmal auf die enorme Variabilität hin.
Die Zunahme der Phytoplanktonkonzentration von einem Tag auf den anderen entsteht hauptsächlich durch die Steigerung der Konzentration einer einzigen Gruppe an der Oberfläche, was mit ihrem höheren Anteil einhergeht.
Solch schnelle Veränderungen in der Phytoplanktonkonzentration können kaum mit Wachstumsprozessen erklärt werden. Vielmehr sind Umverteilungen aufgrund der Temperaturschichtung, der Eigenbeweglichkeit des Phytoplanktons und horizontaler Strömungen wahrscheinlich. Multisonden-Messungen können zusätzlich einen Eindruck vermitteln, ob die Chlorophyll-Verteilung in der Wassersäule durch die wenigen Meßtiefen realistisch erfaßt wurde, oder ob es eventuell zu Maxi- oder Minima kam, die zwischen den distinkten Probenahmetiefen lagen und so Unterschiede zwischen den Tagen durch vertikale Verlagerungen erklären könnten. Gerade für die Steigerung der Chlorophyll a Gehalte an der Mauer (und im ganzen Hauptbecken) vom 30. auf den 31. Juli 1997 (Abbildung 63A) zeigen diese Profile jedoch, daß eine Umverteilung im Profil keine Erklärung für die Steigerung abgeben kann (vgl. Kapitel 4.2.2.3).

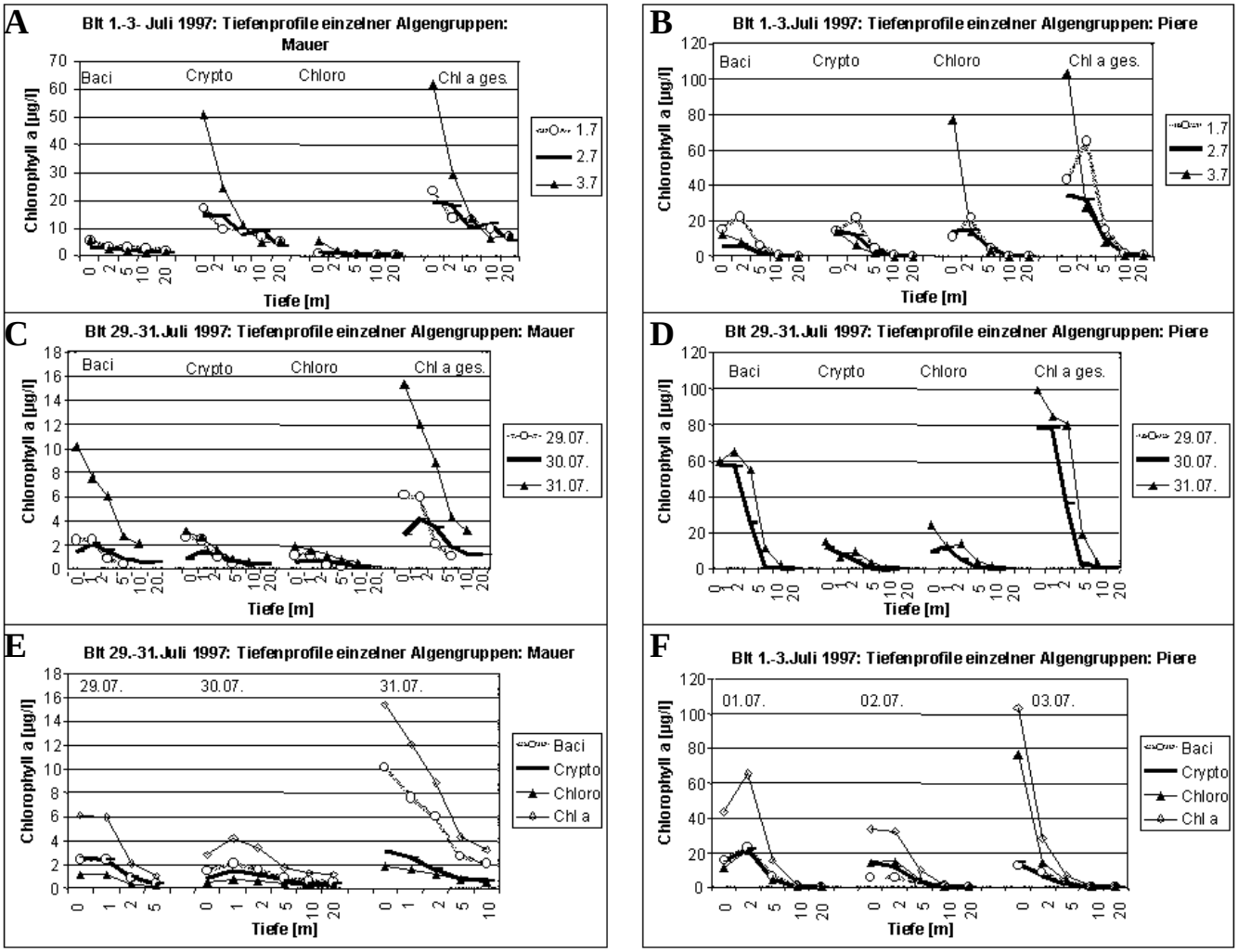


Abbildung 62: Tiefenprofile einzelner Phytoplanktongruppen an aufeinanderfolgenden Tagen 1997; A: Mauer 1.-3.Juli; B: Piere 1.-3.Juli, C: Mauer 29.-31.Juli; D: Piere 29.-31.Juli; E: wie B nur Daten anders angeordnet; F: wie B nur Daten anders angeordnet

Abgesehen vom 3. und 31. Juli 1997 ähnelt sich die quantitative Verteilung der verschiedenen Phytoplanktongruppen im Tiefenprofil auffallend (Abbildung 60B+C) – sowohl an Mauer wie

Piere. Dieser Effekt wird besonders deutlich, wenn aufeinanderfolgende Tage verglichen werden, an denen sich die Verteilung des Phytoplanktons insgesamt durchaus veränderte. Verschiedene Phytoplanktongruppen scheinen durch noch näher zu untersuchende „äußere Bedingungen" also häufig in ähnlicher Weise beeinflußt zu werden.
Vom 21. auf den 22.Juli wurden an der neu eingerichteten Probenahmestelle Zentralbecken eine Steigerung der Chlorophyll a Konzentrationen von 43,2 (0m) auf 147,5 (1m) beobachtet. Diese Beobachtung kann mit den Ergebnissen des Vorjahres, in dem häufiger extreme Unterschiede an aufeinanderfolgenden Tagen beobachtet wurden, in eine Reihe gestellt werden.

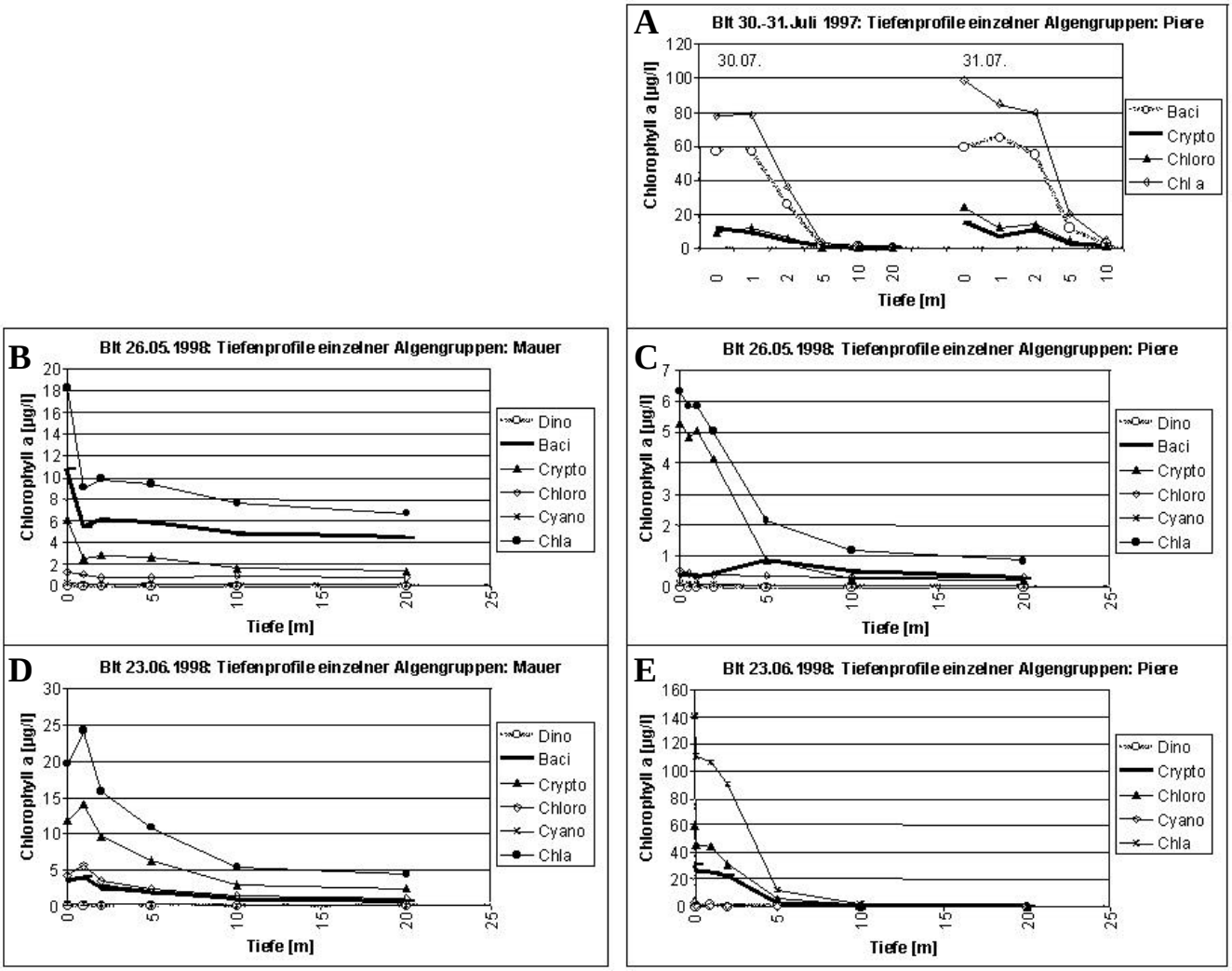


Abbildung 63: Tiefenprofile einzelner Phytoplanktongruppen 1997 und 1998; A: Piere 30./31.07. 1997; B: 26.08.1998 Mauer; C: 26.08.1998 Piere; D: 23.06.1998 Mauer; E: 23.06.1998 Piere

1998: Die Abbildung 63B-E zeigt für den 26. Mai und den 23. Juni die quantitativen Verteilungen des Phytoplanktons auf die Tiefen. Quantitativ bedeutsame Vorkommen einzelner Gruppen zeigen eine sehr ähnliche Verteilung mit der Tiefe.
Am 26. Mai wurde ein sehr ungewöhnlicher Längsgradient in der Talsperre gefunden, der die üblicherweise gefundenen Verhältnisse sowohl quantitativ als auch qualitativ einfach umkehrte. An der Piere zeigt die Abbildung 63C, daß das Maximum der Kieselalgen unterhalb des Epilimnions liegt, während an der Mauer alle Gruppen des Phytoplanktons sich ähnlich auf die Tiefen verteilen. Wie auch schon aus dem Vergleich der Zusammensetzung der 0m und summierenden Proben hervorging, wurden zwischen Piere und Zentralbecken deutliche Unterschiede in der Zusammensetzung gefunden, die auf eine von der Stauwurzel Richtung Mauer fortschreitende

selektive Sedimentation der Bacillariophyceen in aphotische Tiefen schließen lassen kann. Zur gleichen Zeit war der Temperaturgradient ausgepägt. An der Piere dürfte diese konstatierte Sedimentation schon weitgehend abgeschlossen gewesen sein, was an der geringen Chlorophyll a Konzentration und des geringen Anteils dieser Gruppe festgemacht werden kann. In diesem Zusammenhang kann die Lage des Bacillariophyceen Maximums im Tiefenprofil eine weitere Bestätigung für die Sedimentations-Vermutung liefern.

4.2.4 Chlorophyll a Abbauprodukte: Gibt es Zusammenhänge zwischen ihrem Vorkommen und dem des Phyto- bzw. Zooplanktons?

4.2.4.1 Prozentuale Anteile der Chlorophyll a Abbauprodukte steigen in den Tiefenprofilen und im Zeitverlauf jeweils bei geringen Chlorophyll a Konzentrationen. Ein Einfluß des Zooplanktons erscheint wahrscheinlich.

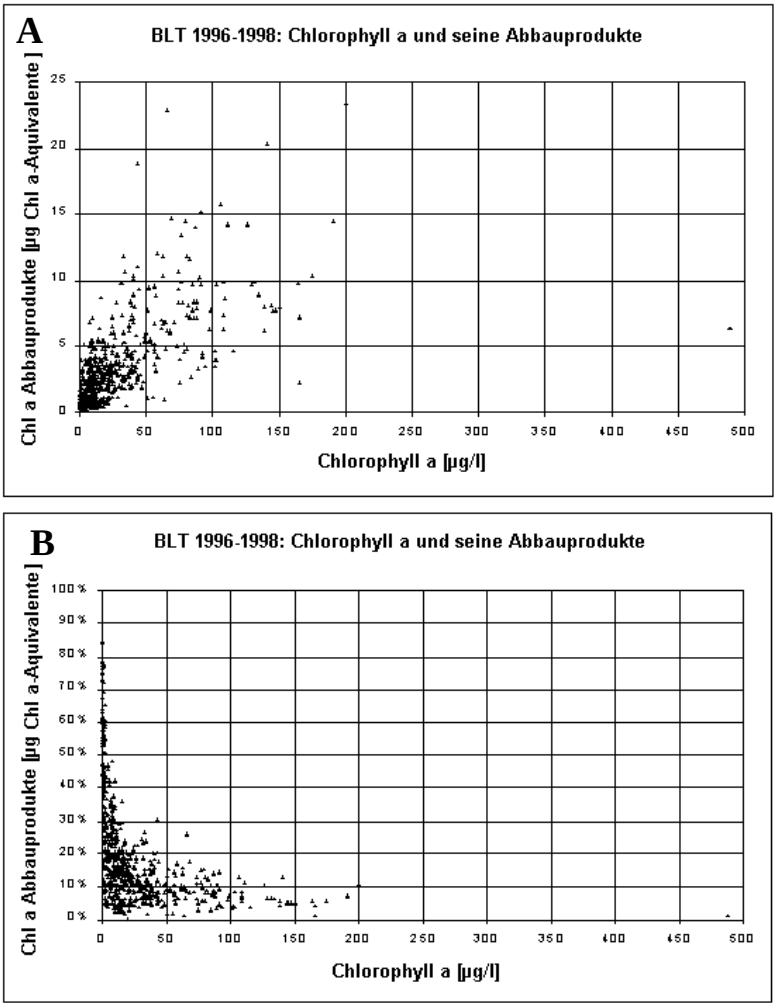
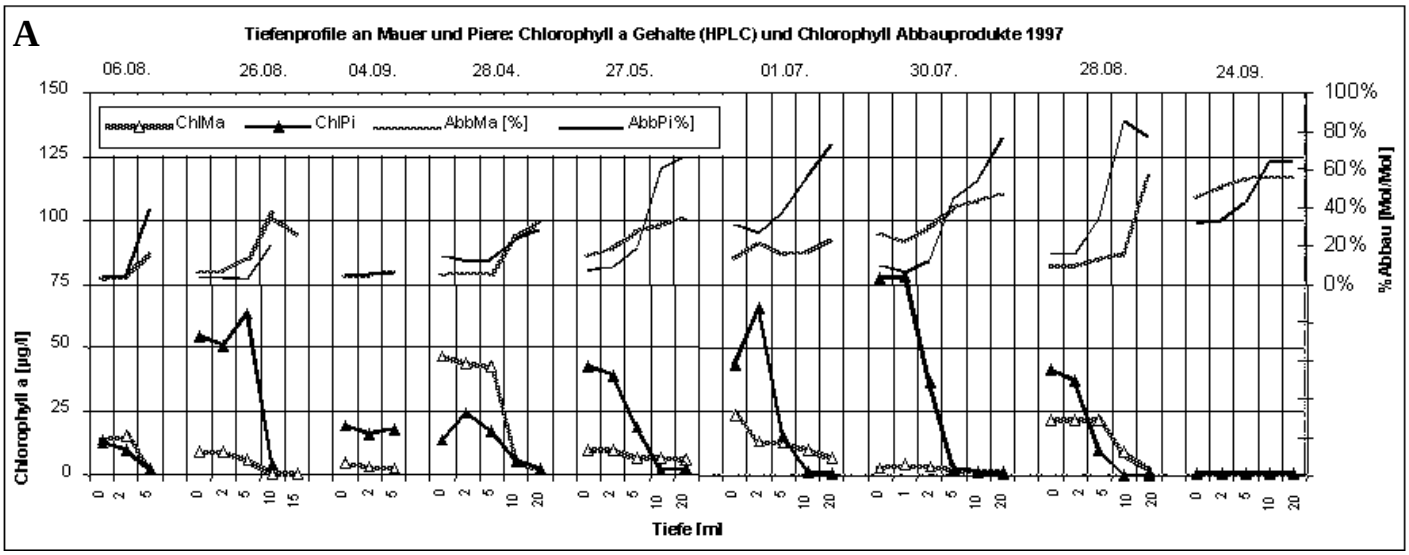
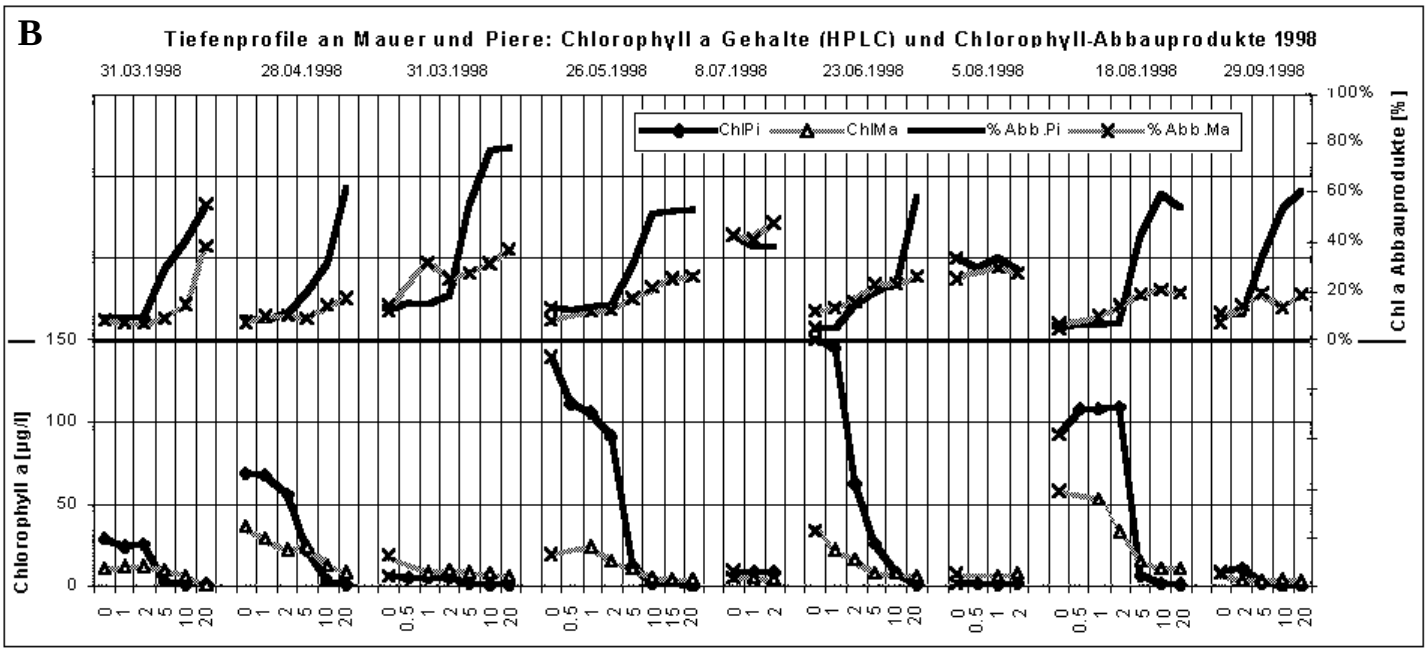


Abbildung 64: Chlorophyll a und seine Abbauprodukte in Bleiloch Talsperren Proben; A: xy-Plot der absoluten Konzentrationen; B: prozentualer Anteil der Abbauprodukte (molar an Summe von Chlorophyll a + Abbauprodukten) gegen den Chlorophyll a Gehalt [µg/l] aufgetragen

Insgesamt korreliert die Chlorophyll a Konzentration nicht gut mit dem Abbauprodukt-Gehalt. Es fällt allerdings auf, daß bei geringen Chlorophyll a Konzentrationen die prozentualen Anteile an Abbauprodukten deutlich höher sind (Abbildung 64). **Mit der Tiefe** nimmt der Chlorophyll a Gehalt ab, während der relative Anteil an Abbauprodukten steigt (Abbildung 65 + Abbildung 66), absolut gesehen jedoch in der Regel nicht zunimmt. An der Piere sind beide Gradienten durchweg steiler als an der Mauer. Ende September, als die Vegetationsperiode durch die Vollzirkulation des Wassers bereits abgeschlossen war, wurden 1996 und 1997 sehr niedrige Chlorophyll a Gehalte bei hohen Phäopigment-Anteilen gefunden. 1998 ist dieser Effekt jedoch nicht ausgeprägt, dafür treten am 8.Juli und am 5.August vergleichbar niedrige Chlorophyll a Gehalte bei gleichzeitig hohen Abbauprodukt-Anteilen auf.

Im **zeitlichen Verlauf** (Abbildung 66) werden – genau wie bei den Tiefenprofilen – auch immer dann prozentual höhere Abbauprodukt-Anteile gefunden, wenn die Chlorophyll a Konzentration niedrig ist. Dies gilt insbesondere für die 0m Proben (Abbildung 66), bei den summierenden Proben (geringere Anzahl, nicht abgebildet) ist dieses Phänomen weniger ausgeprägt.
Deshalb soll zunächst geklärt werden, ob beide Trends (Tiefe, Zeit) gleich ausgeprägt sind, oder ob sie sich gegenseitig verstärken (was auf verschiedene Ursachen deutete). In Abbildung 67 werden die Streuungen der Abbauprodukte für Proben mit ähnlichen Chlorophyll a Gehalten, aber aus verschiedenen Tiefen-stufen, verglichen. Die betrachteten Gruppen weisen tatsächlich sehr ähnliche Mittelwerte und Streuungen der Chlorophyll a Konzentrationen auf (nicht abgebildet). Es wird deutlich, daß die Abbauprodukt-Gehalte in der euphotischen Schicht bei gleichen Chlorophyll a Konzentrationen im Schnitt niedriger sind als in größeren Tiefen, die Streuungen überschneiden sich jedoch stark. Gleichzeitig zeigt sich bei dieser Darstellung, daß die höheren Anteile an Abbauprodukten in größeren Tiefen bzw. bei geringen Chlorophyll Gehalten keineswegs auf höhere absolute Mengen schließen lassen, vielmehr werden die höchsten Derivat-Konzentrationen auch bei hohem Chlorophyll a gefunden.





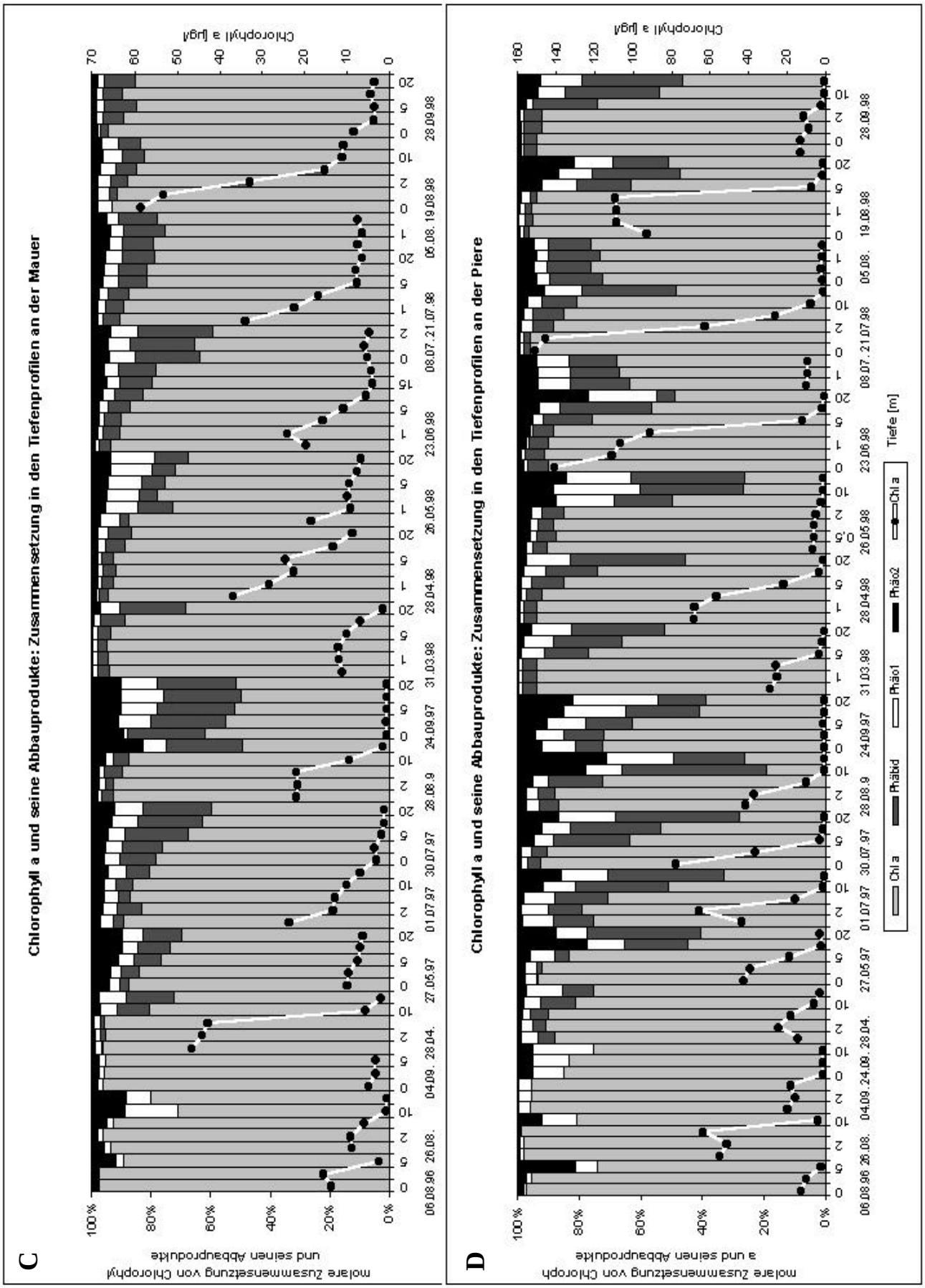


Abbildung 65: Chlorophyll a und seine Abbauprodukte in den Tiefenprofilen an Mauer und Piere; A: 1997; B 1998; C: 1996-1998: Zusammensetzung der Chlorophyllderivate in Tiefenprofilen an der Mauer; D: wie C nur Piere

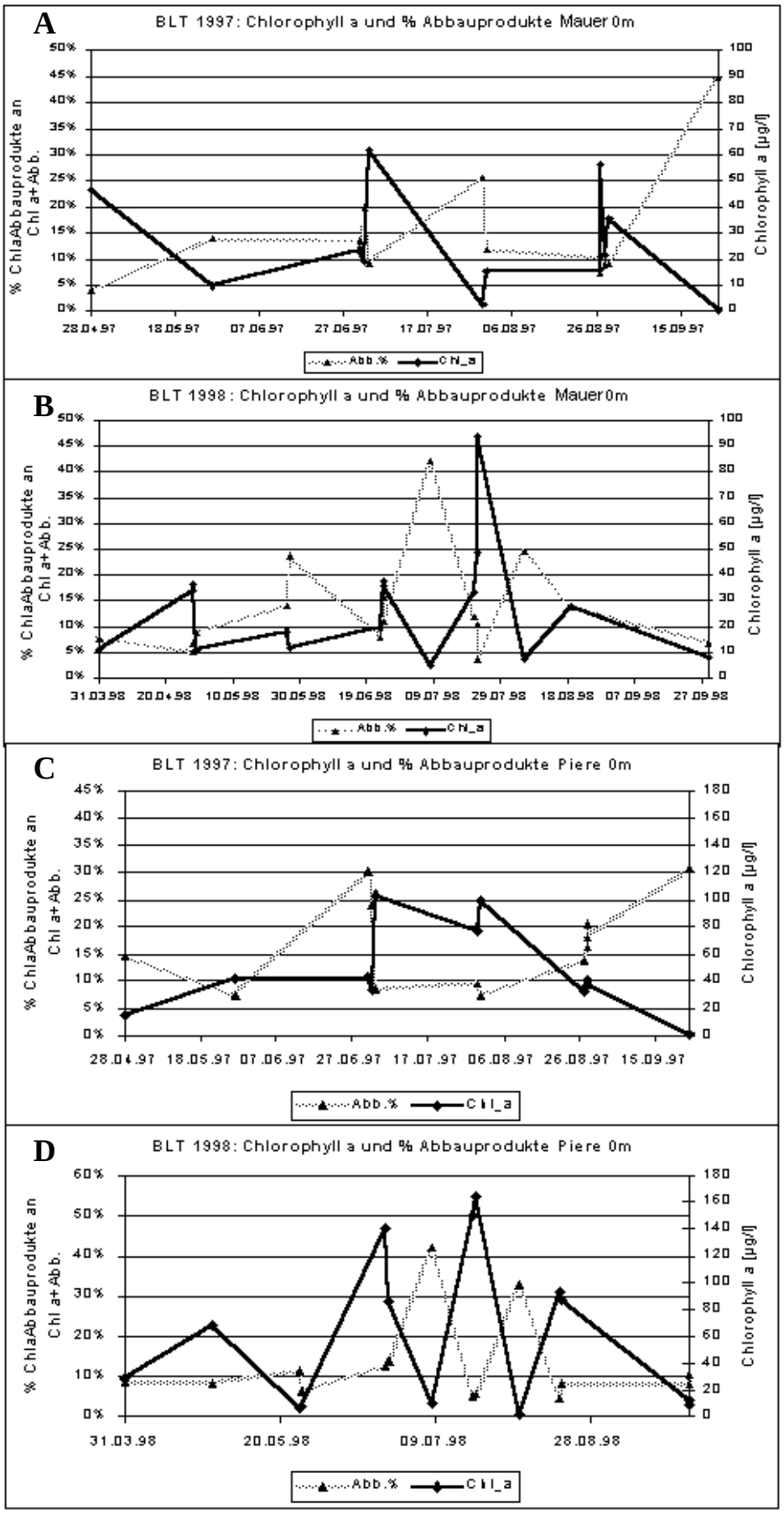


Abbildung 66: Chlorophyll a Gehalt in 0m und Anteil an Chlorophyll a Abbauprodukten; A: Mauer 1997; B: Mauer 1998; C:Piere 1997; D: Piere 1998

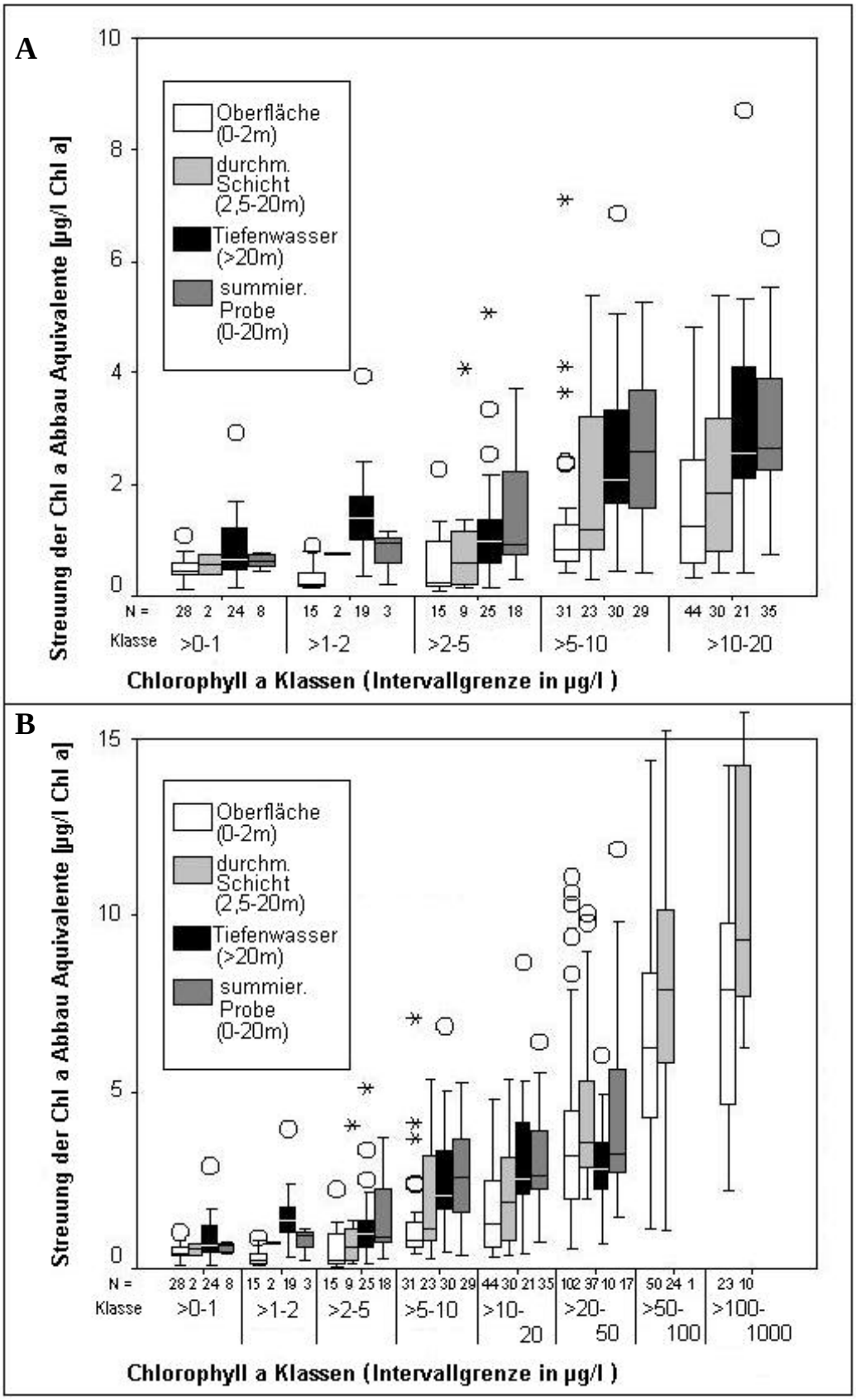


Abbildung 67: Phäopigmente in verschiedenen Tiefen und bei verschiedenen Chlorophyll a Konzentrationen; A: bei Chlorophyll a Konzentrationen bis 20µg/l; B: bis 200µg/lGruppeneinteilung bzgl. Chlorophyll a jeweils bis zu dem x-Wert (1: 0-1µg/l, 2:1-2µg/l, ...), bzgl. Tiefen: 0: Proben aus euphotischer Schicht, 1: Proben aus durchmischter Schicht, 2: Proben aus Tiefen unter 20m, 3: summierende Proben 0-20m

Anteile an Abbauprodukten in den verschiedenen Probenahmejahren

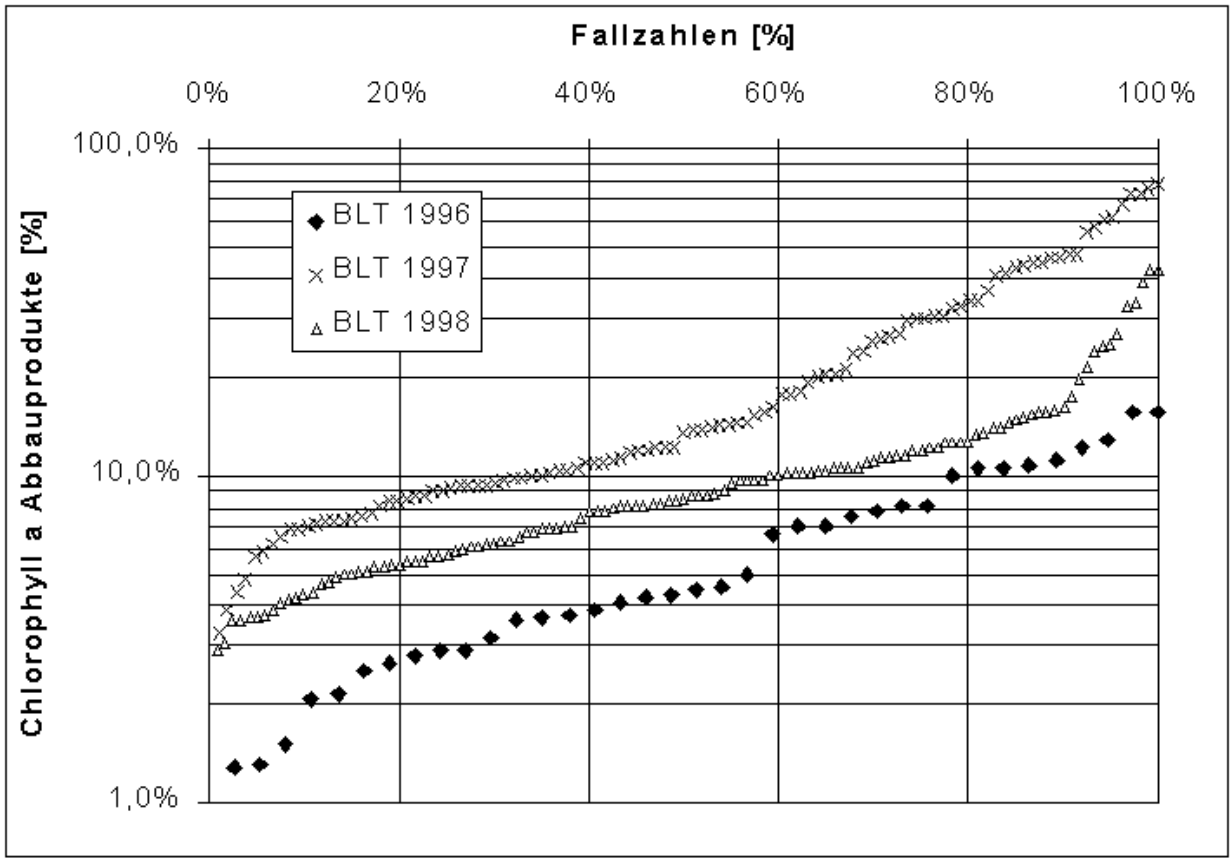


Abbildung 68: Verteilungsdichte der prozentualen Chlorophyll a Abbauprodukt-Anteile (in % der Summe der molaren Chlorophyll a- und Abbauprodukt-Mengen) in Oberflächenproben aus der Bleiloch Talsperre 1996-1998

Zwischen den Probenahmejahren zeigt sich durchaus eine unterschiedliche Verteilung der Anteile von Chlorophyll a Abbauprodukten in Oberflächenproben aus der Bleiloch Talsperre (Abbildung 68). Die niedrigsten Anteile fanden sich 1996, die höchsten 1997. Seit Betrieb der Belüftung wurden nie weniger als 3% und maximal ca. 80% Abbauprodukte gefunden. Während 1998 90% aller Oberflächenproben unter 20% Abbauprodukten blieben (1996: 100%!), waren es 1997 nur ca. 65%. Die Unterschiede zwischen 1996 und den folgenden Jahren sind fast ausschließlich auf das Fehlen von Phäophorbid 1996 zurückzuführen (machte später ca. 50% der Abbauprodukte aus).
Für das Jahr 1998 belegen die Grafiken in Abbildung 70A+B, daß die absoluten Konzentrationen des Chlorophyll a und seiner Abbauprodukte in Oberflächenproben einen ähnlichen zeitlichen Verlauf zeigen. Die prozentualen Anteile an Chlorophyll a Abbauprodukten verhalten sich jedoch, wie die Abbildung 66 bereits gezeigt hat, invers. Ihre zeitliche Entwicklung ähnelt 1998 der des Zooplanktonbiovolumens (Abbildung 70C+D).
Dieser Befund spricht dafür, daß die absoluten Mengen an Phäopigmenten wenig über die Zooplanktondichte aussagen. Ob die Chlorophyll a Spitzen aufgrund des Zooplankton-Fraßdruckes oder aufgrund der wetterbedingten geringen Stabilität der Wassersäule zusammengebrochen sind, läßt sich schwer entscheiden (siehe Kapitel 4.3.2.4 und 4.7.4). Hohe prozentuale Anteile an Chlorophyll a Abbauprodukten sprechen in jedem Falle für eine zurückgehende Population. Stehen dem Zooplankton pro Biovolumen nur relativ geringe Phytoplanktondichten als Futter zur Verfügung, ergibt sich ein starker Fraßdruck, der sich wiederum in hohen Anteilen von Phä-

opigmenten niederschlagen kann. Da die Abbauprodukte sowohl auf Zooplanktonfraß als auch auf seneszentes Plankton zurückgeführt werden können (Carpenter & Bergquist, 1985, Le Rouzic et al, 1995), lassen sich anhand der zur Verfügung stehenden Daten beide Einflüsse nicht unterscheiden. Sie können auch durch eine ganze Reihe von Wechselwirkungen miteinander verwoben sein, etwa durch den Einfluß des Temperaturgradienten auf das Zooplankton oder geringer Gradienten-bedingter Algendichten auf das Zooplankton.
Im folgenden Kapitel wird untersucht, ob die Zusammensetzung der Phäopigmente weiteren Aufschluß geben kann.

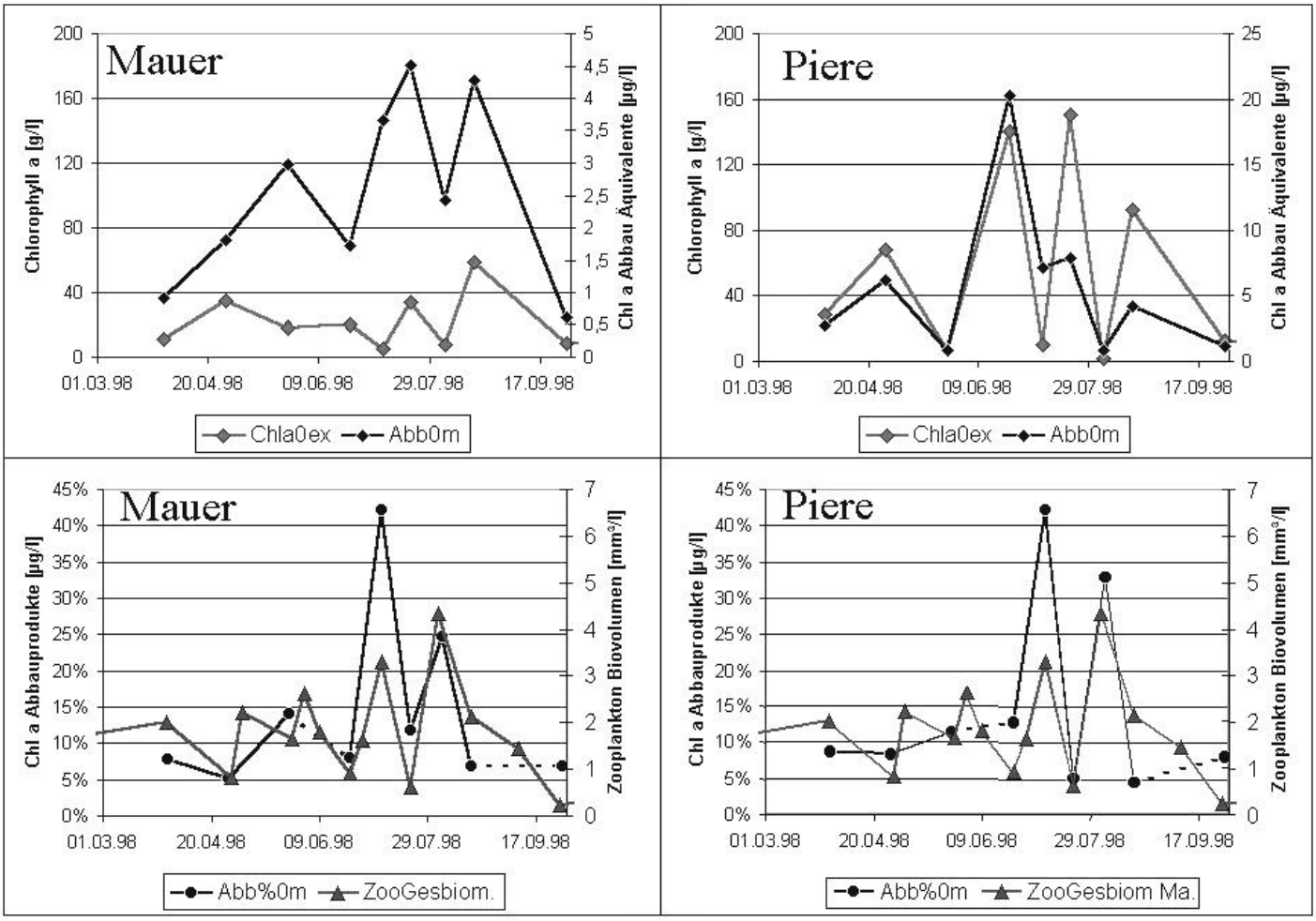


Abbildung 69: Bleiloch Talsperre 1998, 0m Proben: Chlorophyll a und seine Abbauprodukte: A: absolute Konzentrationen an der Mauer; B: - an der Piere; C: relative Abbauproduktanteile und Zooplanktonbiovolumen an der Mauer; D: - an der Piere

4.2.4.2 Gibt es Zusammenhänge zwischen der Zusammensetzung der Phäopigmente und der des Zoo- und Phytoplanktons? Die Bleiloch Talsperren Daten werden zusammen mit Hinweisen aus der Literatur diskutiert.

Zunächst soll die Bedeutung der einzelnen Derivate in der Bleiloch Talsperre kurz aufgezeigt werden (vgl. auch Abbildung 67 + Abbildung 70 + Abbildung 71):
Chlorophyllid zeigte nur im Jahr 1997 merkliche Vorkommen, wobei es auf die euphotische Schicht beschränkt war. Da Chlorophyllid auch als Vorstufe der Chlorophyllsynthese vorkommt, kann dieser Befund eher als Hinweis auf aktives Plankton als auf seneszentes gedeutet werden (Lohmann, 1997, Volkmar, 1999). Insgesamt erreicht Chlorophyllid als Chlorophyll a Derivat in der Bleiloch Talsperre keine große Bedeutung.

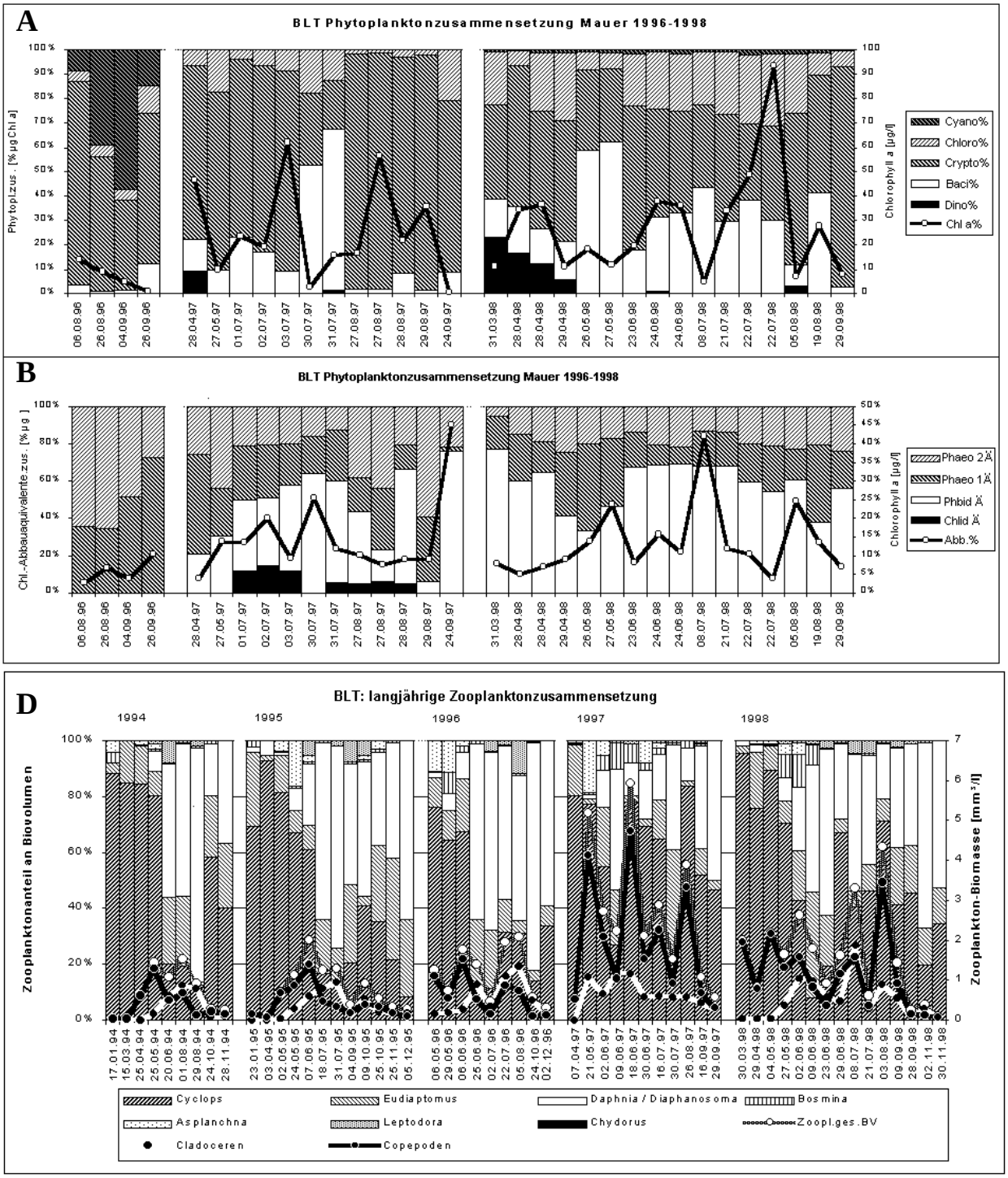


Abbildung 70: Zeitverlauf der Algengruppenzusammensetzung (A), der Phäopigmentzusammensetzung in 0m Proben von 1996-98 (B) und der Zooplanktonzusammensetzung und -Vorkommen (C) an der Mauer 1994-98

Phäophorbid hingegen, das aus einer ganzen Anzahl verschiedenster Peaks gleichen Spektrums bei 670nm Integrationswellenlänge aufsummiert wurde, ist quantitativ das häufigste Phäopigment. Gelegentlich wurde der Phäophobidanteil an den Phäopigmenten in großen Tiefen geringer, aber dieser Trend fand sich nicht durchgängig, in einigen Fällen nahm er auch mit der Tiefe zu. Während das Phäophorbid 1996 unter der Nachweisgrenze lag, machte es in den folgenden Jahren rund die Hälfte der molaren Abbauprodukte aus.

Phäophytin trat jeweils in 2 Derivaten auf, die hier entsprechend ihres Elutuionsverhaltens als Phäo1 bzw. Phäo 2 bezeichnet werden. Die beiden Peaks wurden getrennt ausgewertet, weil

deutliche Unterschiede in ihren Verhältnissen auffielen, die möglicherweise eine systematische Ursache haben könnten: an der Mauer war der zweite Phäo-Peak in der Regel größer als der erste, an der Piere eher umgekehrt.

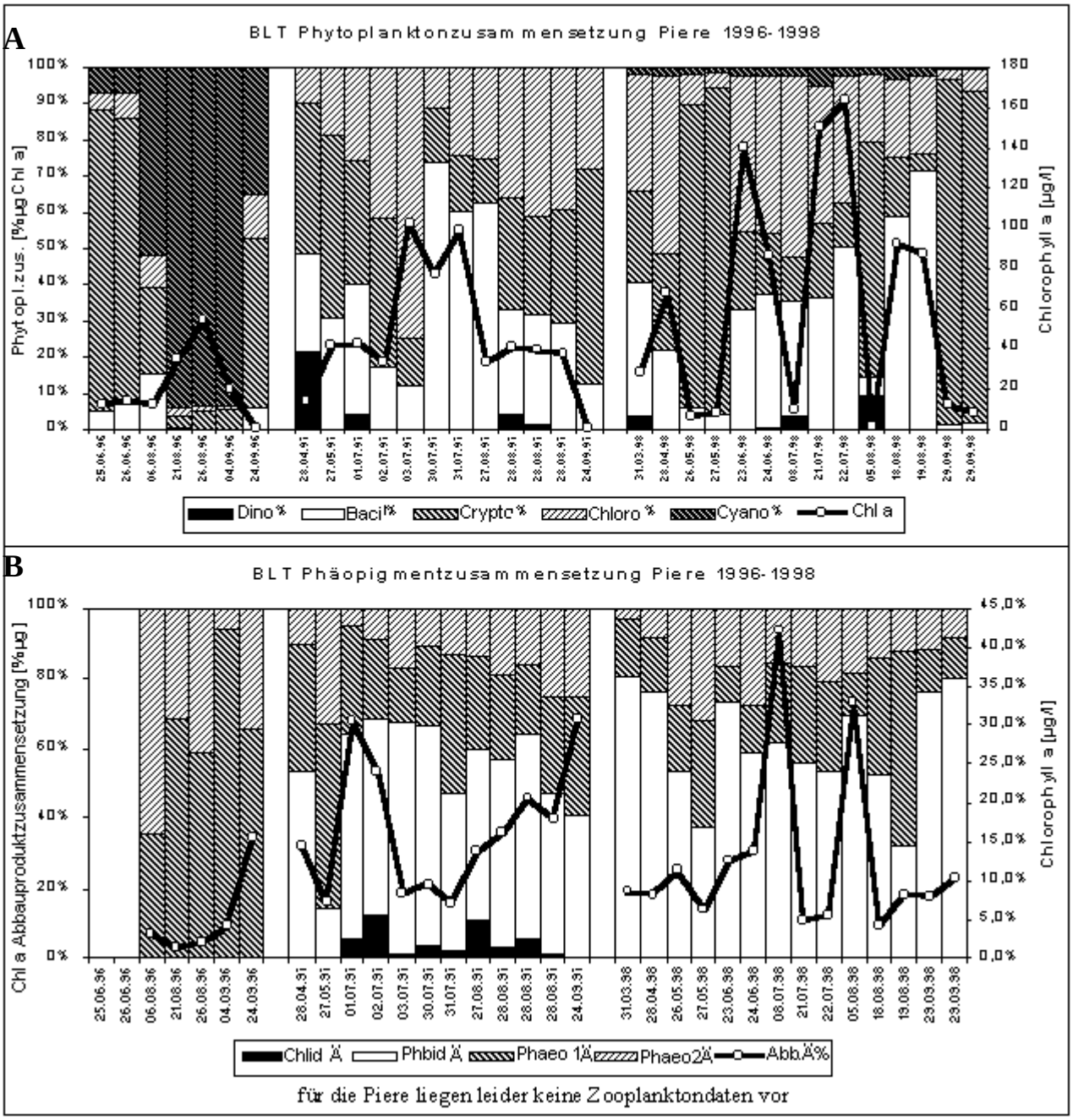


Abbildung 71: Zeitverlauf der Algengruppenzusammensetzung (A) und der Phäopigment-zusammensetzung (B) in 0m Proben an der Piere 1996-1998

Nach Carpenter & Bergquist (1985) hängt die Zusammensetzung der Phäopigmente von der Zusammensetzung des Zoo- und Phytoplanktons ab. Die Abbildung 70 + Abbildung 71 geben Aufschluß über den zeitlichen Verlauf der Zusammensetzung der Phäopigmente (Oberflächen-proben), wobei dem jeweils die Algengruppenzusammensetzung und für die Mauer auch die Zooplanktonzusammensetzung dem gegenübergestellt wird.

An Mauer und Piere ändern sich die Anteile der unterschiedenen Abbauprodukte, es werden aber auch Unterschiede zwischen den Probenahmestellen deutlich.

Seit Betrieb der Belüftung stieg an der Mauer der Cryptophyceen-Anteil, gleichzeitig traten deutlich größere Mengen an Copepoden bis zum Ende des Sommers hin auf und der Phäophor-

bidanteil stieg deutlich an. Um den möglichen Zusammenhang zwischen Algengruppen- und Abbauprodukt-Zusammensetzung systematisch zu untersuchen, werden im folgenden Abschnitt deren Korrelationen betrachtet. Da die Zooplanktonproben i.A. nicht an den gleichen Tagen wie die Pigmentproben gewonnen wurden, ist ein entsprechender direkter Vergleich leider nicht möglich.

4.2.4.3 Partielle Korrelationen der Phäopigmente mit den Markerpigmenten

Die Tabelle 25 zeigt – unter Paritialisierung des Chlorophyll a – die Korrelationen der Markerpigmente mit den Chlorophyll a Abbauprodukten.
Im Jahr 1996 fällt auf, daß Zeaxanthin mit den beiden Phäophytinen stark negativ korreliert, während die anderen Marker mehr oder weniger starke positive Korrelationen aufweisen.

A: 1996, vor Maßnahmebeginn

n=53	Peridinin	Fucoxanthin	Alloxanthin	Lutein	Zeaxanthin
Phäophytin 1		0,6903	0,3139	0,8040	-0,4648
		P=,000	P=,020	P=,000	P=,000
Phäophytin 2		**0,7947**	**0,7362**	**0,8402**	**-0,8245**
		P=,000	P=,000	P=,000	P=,000

1996 wurde kein Phäophorbid bestimmt!

B: 1997, erstes Jahr nach Maßnahmebeginn:

n=109	Peridinin	Fucoxanthin	Alloxanthin	Lutein	Zeaxanthin
Chorophyllid	0,2395	0,0481	0,0035	-0,0986	0,0003
	P=,011	P=,616	P=,971	P=,303	P=,998
Phäophorbid	**0,6549**	0,0006	-0,1188	0,2248	-,0213
	P=,000	P=,995	P=,214	P=,018	P=0,824
Phäophytin 1	**0,6090**	0,1453	-0,1776	0,1904	,0096
	P=,000	P=,128	P=,062	P=,045	P=0,920
Phäophytin 2	0,2407	**-0,5186**	0,3457	-0,1274	-0,4260
	P=,011	P=,000	P=,000	P=,183	P=,000

C: 1998, zweites Jahr nach Maßnahmebeginn:

n=143	Peridinin	Fucoxanthin	Alloxanthin	Lutein	Zeaxanthin
Phäophorbid	0,0105	-0,0959	0,0089	0,1147	-0,3292
	P=,900	P=,251	P=,916	P=,170	P=,000
Phäophytin 1	-0,0178	**0,6386**	-0,3829	-0,2136	-0,3234
	P=,832	P=,000	P=,000	P=,010	P=,000
Phäophytin 2	-0,1228	-0,0347	-0,0525	0,0637	-0,0830
	P=,141	P=,678	P=,531	P=,446	P=,321

Tabelle 25: partielle Korrelationen der Markerpigmente mit den Chlorophyll a Abbauprodukten unter Partialisierung des Einflusses von Chlorophyll a (alle Oberflächenproben aus der Bleiloch Talsperre), A: 1996; B:1997; C: 1998; P: Irrtumswahrscheinlichkeit; grau: signifikant zu 5% Niveau, fett: Korrelationskoeffizient größer bzw. kleiner als 0,5 bzw. –0,5

1997 und 1998 werden zwar signifikante partielle Korrelationen zwischen Markerpigmenten und Chlorophyll a Abbauprodukten deutlich, der Zusammenhang ist aber in den meisten Fällen nicht so stark (Pearson kleiner 0,5). 1997 werden die stärktsten Korrelationen für Peridinin gefunden, das jedoch im Datensatz keine große Bedeutung erlangt (vgl. Abbildung 32 + Tabelle 18).
In den beiden Maßnahmejahren korreliert Fucoxanthin am ehesten mit Phäophytin 1, während es mit dem Phäophytin 2 eher negativ zusammenhängt. Für die übrigen Pigmente werden keine so

eindeutigen Tendenzen gefunden, außer daß Alloxanthin eher negativ mit Phaeophytin 1 korreliert (genau umgekehrt wie Fucoxanthin) und Zeaxanthin – wenn überhaupt – eher wie 1996 negative Korrelationen mit allen Abbauprodukten aufweist. Die Ergebnisse der Korrelationen von Markerpigmenten mit Abbauprodukten werden in Kapitel 4.2.4.5 in Zusammenhang mit Befunden aus der Literatur gestellt.

4.2.4.4 Phäopigmente in 50µm Fraktionen: Pigmentanalyse mit Zooplankton

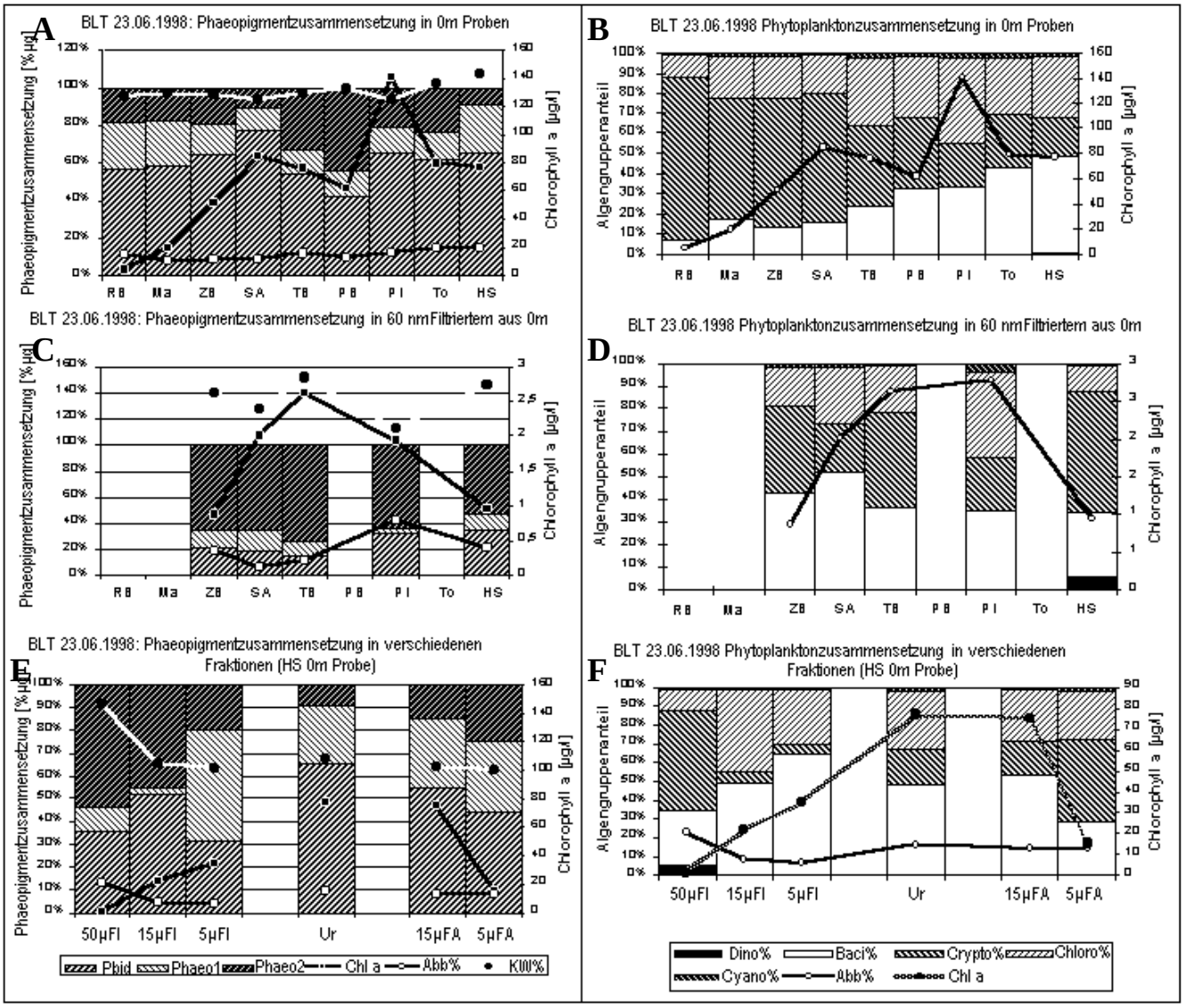


Abbildung 72: Algengruppen- und Phäopigmentzusammensetzung bei Fraktionen vom 23.06.1998; A: Phäopigmentzusammensetzung in Oberflächen über den Längsgradienten hinweg; B: wie A nur mit 50µ Gaze Filtriertes aus den gleichen Proben; C: Algengruppenzusammensetzung der unfraktionierten Proben, Legende siehe F; D: wie C nur 50µmFiltriertes; E: Phäopigmentzusammensetzung Heinrichstein (23.06.1998, 0m) in 5 verschiedenen Fraktionen; FI: Filtriertes, das was von Gaze der entsprechenden Maschenweite zurückgehalten wird; FA: Filtrat, Partikel, die durch die entsprechende Gaze dringen; Ur: ursprüngliche, unfraktionierte Probe; F: wie E nur Algengruppenzusammensetzung

Am 23.06.1998 wurden über den Talsperrenverlauf hinweg neben den 0m Proben auch jeweils Partikel größer als 50µm (fast ausschließlich große Zooplankter) pigmentanalytisch untersucht. Dabei zeigte sich, daß in dieser Größenfraktion wesentlich höhere Phäophytin2 Anteile auftreten als in der gesamten Probe. Außerdem ist das Verhältnis von berechnetem zu gemessenem Chlorophyll a (=Kontrollwert) um 20-40% höher, der Anteil an Chlorophyll Abbauprodukten jedoch

nicht im gleichen Ausmaß größer. Eine Ausnahme bildet hier jedoch die Piere, wo kaum ein erhöhter Kontrollwert, dafür aber deutlich höhere Phäopigmentanteile gefunden wurden.
Dieser Befund deutet darauf hin, daß das Chlorophyll in den extrahierten Zooplanktern in der Regel schneller abgebaut wurde als die Markerpigmente, wobei es nicht hauptsächlich in Phäopigmente, sondern vor allem in farblose Substanzen umgewandelt worden sein muß.
Es stellt sich jedoch die Frage, inwiefern die hier untersuchten Extrakte aus den Zooplanktern auch für verschiedene (unterschiedlich große) Spezies charakteristisch sind und ob sich im Faeces eine ähnliche Zusammensetzung wie in den Tieren selbst findet. Interessant wäre ebenfalls, ob die gefundenen Markerpigmentanteile dem Nahrungsspektrum der herausgefilterten Zooplankter entsprechen, oder ob durch einen selektiven Pigment-Abbau eine Verschiebung in den Anteilen auftritt.
Während sich die Algengruppenzusammensetzung in den 0m Proben von der Remptendorfer Bucht (ca. 80% Cryptomonaden) Richtung Stauwurzel kontinuierlich zugunsten der Bacillariophyceen (ca. 50%) und Chlorophyceen (ca. 30%) verschiebt, sind die Anteile im 50µm Filtrierten ähnlicher. Im Hauptbecken treten gegenüber den unfraktionierten Proben deutlich höhere Bacillariophyceen Anteile auf, am Heinrichstein relativ mehr Cryptomonaden.
Am gleichen Tag wurde eine Probe des Heinrichsteins in eine ganze Reihe weiterer Fraktionen zerlegt (Abbildung 72D+E). Die größten Cryptomonaden-Anteile werden in der größten (ganz links, 50µm Filtriertes) und in der kleinsten Größenklasse (ganz rechts, 5µm Filtrat) gefunden, die größten Anteile an Phäophytin2 in den beiden größten (50µm und 15µmFiltiertes). Der Kontrollwert ist nur in der 50µm Fraktion deutlich, der Abbauproduktanteil leicht höher als in den übrigen Fraktionen.

4.2.4.5 Diskussion der Bedeutung der Chlorophyll a Abbauprodukte als Marker für Zooplanktonfraß sowie ökologische Schlußfolgerungen

In der Literatur wird häufig diskutiert, inwiefern einzelne Phäopgigmente als Hinweise auf physiologische Zustände bzw. Zooplanktonfraß verwendet werden können. Die Ergebnisse aus den Bleiloch Talsperren Proben sollen in diesem Lichte betrachtet werden:
Chlorophyllid wird in einigen Publikationen mit seneszentem Phytoplankton in Verbindung gebracht (Hallegraeff & Jeffrey, 1985, Le Rouzic et al, 1995), in anderen wurde es beim Abbau von Phytoplankton jedoch nicht nachgewiesen (Carpenter & Bergquist, 1985). Das Enzym Chlorophyllase wandelt Chlorophyll a bei Zerstörung der Zellstruktur in Chlorophyllid um. Insofern kommt eine mechanische Schädigung, ob durch Zooplanktonfraß oder bei der Probenaufbereitung, als Ursache hoher Chlorophyllid-Gehalte in Frage.
Da sie Probleme bei Pigment Untersuchungen aufgrund der Chlorophyllase befürchteten, untersuchten Jeffrey & Hallegraeff (1987) eine große Zahl von Spezies auf die Aktivität dieses Enzymes hin. Bei einem Drittel der 68 untersuchten Bacillariophyceen-Spezies fanden sie hohe Chlorophyllase-Aktivitäten, auch bei Chlorophyceen und Chrysophyceen wurde gelegentlich eine hohe Aktivität dieses Enzymes gefunden, nicht jedoch bei den übrigen untersuchten Gruppen. Bei dem in dieser Arbeit verwendeten Extrationsverfahren mit gefriergetrockneten Proben kann ein Artefakt durch Bildung von Chlorophyllid während der Probenaufbereitung allerdings weitestehend ausgeschlossen werden (Lohmann, 1997, Volkmar, 1999). Es darf jedoch bezweifelt werden, daß dies auch auf alle in der Literatur zu findenden Untersuchungen zutrifft.
Andererseits tritt Chlorophyllid auch bei der Chlorophyll-Biosynthese als Zwischenprodukt auf (Strasburger, 1991). Lohmann (1997) und Volkmar (1999) fanden es in Freilandproben hauptsächlich in wachsenden Populationen an Wasseroberfläche. Auch in der Bleiloch Talsperre, wo dieses Pigment keine große Rolle spielte, trat es ebenfalls hauptsächlich an der Oberfläche auf, ganz im Gegensatz zu den Phäopigmenten.

Phäophytin gilt als Marker für Seneszenz (Carpenter & Bergquist, 1985, Hallegraeff & Jeffrey, 1985), aber auch für Zooplanktonfraß (Le Rouzic et al, 1995). Das zentrale Magnesium-Atom des Chlorophyll a geht bei der Bildung von Phäophytin entweder enzymatisch (Roy, 1989) oder im Sauren (Richter, 1998), z.B. auch bei Lysis der Zellstruktur durch Verdauung, verloren.
Durch Photodegradation kann Phäophytin (ähnlich Phäophorbid) zu farblosen Substanzen abgebaut werden (Carpenter et al, 1986).
In Photosystem II sind jeweils 2 Moleküle Phäophytin vorhanden, sie fungieren dort als primäre Elektronen-Akzeptoren (Richter, 1998). Nach Wilhelm et al (1995) ergibt sich für *Chlorella* ein „funktionales" Verhältnis von 250 Molekülen Chlorophyll a pro Phäophytin, Gantt (1981) fand bei Cyanobakterien ein Verhältnis von 150:1. Daraus folgt, daß etwa mit einem nativen Phäophytin-Anteil von 0,5% des Chlorophyll a gerechnet werden muß. Tatsächlich wurden in der Bleiloch Talsperre nie weniger als 1% Phäophytin gefunden.
Phäophorbid wird von vielen Autoren als „Grazing"-Marker gewertet (Carpenter & Bergquist, 1985, Fundel et al, 1998, Le Rouzic et al, 1995), denn es wurde in Zooplanktern und in ihren Kotballen nachgewiesen. Carpenter & Bergquist (19985) vermuten, daß Zooplanktonfraß die einzige Quelle für die Bildung von Phäophorbid ist. Nach Head & Harris (1996) wird es u.a. durch Verdauungsenzyme des Zooplanktons gebildet, ist aber auch in seneszentem Phytoplankton nachzuweisen (siehe auch Le Rouzic et al, 1995). Head et al (1994) zeigen außerdem Hinweise darauf, daß je nach Herkunft verschiedene Derivate des Phäophorbids gebildet werden.
Phäophorbid entsteht allerdings nicht proportional zum Phytoplanktonfraß, denn die **Effektivität des Abbaues** von Chlorophyll a zu Phäophorbid kann extrem schwanken (ca. 0-50% nach Carpenter & Bergquist, 1985 und Fundel et al, 1998, im Meer nach Shuman & Lorenzen, 1975 fast 100%). Im Bodensee wurde bei Daphnia-Dichten unter 5000/m³ ein linearer Zusammenhang zwischen ihrer Dichte und dem prozentualen Phäophorbidanteil gefunden (Fundel et al, 1998), bei höheren Dichten traten geringere Abbauproduktanteile auf, was auf eine effektivere Verwertung des Futters bei hohem Fraßdruck zurückgeführt wird.
Die **Spezieszusammensetzung von Phyto- und Zooplanktern** hat einen Einfluß auf die Zusammensetzung der Phäopigmente. So konnten Carpenter & Bergquist (1985) in ihren Mesokosmos-Experimenten bei Einsatz von **Rotatorien** höhere Phäophorbid Anteile bei den Abbauprodukten finden, bei **Daphnien** hingegen relativ mehr Phäophytin. Le Rouzic et al (1995) finden in Laborexperimenten bei **Copepoden** unter den Chlorophyll-Abbauprodukten mehr Phäophytin als Phäophorbid. Eine hohe Chlorophyllase-Aktivität, die v.a. bei Bacillariophyceen häufig ist, soll dazu führen, daß eher Phäophorbid als Phäophytin gefunden wird (Head & Harris, 1996).
Phäophorbid spielte in der Bleiloch Talsperre nach 1997 eine große Rolle, während es 1996 unter der Nachweisschwelle lag. Die HPLC Probenahme wurde 1996 erst im August aufgenommen, als die im Frühjahr dominante Gattung *Cyclops* bereits von *Daphnia* abgelöst worden waren. In den folgenden Maßnahmejahren verlangsamte sich die Periodizität des Phyto- und Zooplanktons, so daß *Cyclops* bis zum Ende des Sommers hohe Anteile behielt (vgl. Kapitel 4.7). Außerdem fehlten die noch 1996 im Spätsommer häufigen Cyanobakterien.
Cyanobakterien wie *Microcystis* schützen sich durch die Bildung **großer Kolonien** vor Zooplanktonfraß. *Microcystis*, die gelegentlich auch in einzelnen Zellen auftritt, soll laut Sommer (1994) außerdem **unverdaulich** sein. Sie kann zwar gefressen werden, übersteht die Darmpassage jedoch häufig unversehrt und wird dabei auch noch mit Phosphat und Ammonium gedüngt. Copepoden können **Toxin**-haltige Cyanobakterien (zu denen *Microcystis* ebenfalls zählt) aktiv **meiden**, da sie ihre Beute einzeln ergreifen. Filtrierer hingegen können höchstens vor Ansammlungen derselben **fliehen** (Sommer, 1994, Berthon & Brousse, 1995). Alle drei Mechanismen deuten in die gleiche Richtung wie die beobachteten geringeren *Cyclops*-Biovolumina während

der *Microcystis*-Massenentwicklung 1996. Die negativen Korrelationen des Cyanobakterien-spezifischen Zeaxanthin mit sämtlichen Abbauprodukten stehen damit ebenfalls im Einklang.
Die übrigen Korrelationen, die zwischen Phäopigmenten und Markern in Bleiloch Talsperren Proben gefunden wurden, lassen sich nicht so leicht mit Literatur-Befunden in Einklang bringen, da sie hauptsächlich auf der Differenzierung zwischen den beiden **Phäophytin-Derivate** beruhen. Roy (1989) unterscheidet auch zwei Phäophytin-Derivate, die als -a und -a´ bezeichnet werden. Das letztere wird als weniger polar bezeichnet und entspricht deshalb am ehesten dem hier als Phäophytin2 bezeichneten Peak, Phäophytin1 ließe sich Roy zu Folge dem mit Standards übereinstimmenden Phäophytin a zuordnen. An der Oberfläche tritt bei der von Roy (1989) untersuchten Frühjahrsblüte im Bedford Basin (Kanada) fast ausschließlich Phäophytin a auf , in großen Tiefen erreicht sein Derivat jedoch ähnlich hohe Konzentrationen. Es ist schwer zu entscheiden, ob es sich in der Bleiloch Talsperre um die gleichen Derivate handelt, zumindest wurden auch hier systematische Unterschiede in den Anteilen verschiedener Phäophytin-artiger Pigmente gefunden.
Das Verhältnis dieser beiden Derivate scheint sich in der Bleiloch Talsperre vor allem bei Bacillariophyceen (v.a. Phäophytin1) und Cryptomonaden zu unterscheiden. In Pigmentextrakten aus 50µm Filtriertem (fast ausschließlich Zooplankton) dominierte das später eluierende Phäophytin-Derivat.
Als Phäophorbid wurde in dieser Arbeit die Summe einer ganzen Reihe von Peaks bezeichnet, die spektral sehr ähnlich waren und deutlich vor Chlorophyll a eluierten (Abbildung 153E+H). Sowohl Roy (1989) als auch Head et al (1994) unterscheiden verschiedene **Phäophorbid-artige Peaks**, die verschiedene Anteile aufweisen und möglicherweise auch Rückschlüsse auf die Herkunft (aus Grazing bzw. durch absterbende Algen) zulassen. Wegen der Vielzahl an Phäophytin-artigen Peaks wurde auf eine getrennte Auswertung verzichtet, es wurden allerdings, anders als bei den beiden Phäophytin-Derivaten, auch keine offensichtlichen Tendenzen erkannt. Eine genauere Untersuchung könnte jedoch interessant sein.
Photodegradation und Sinkgeschwindigkeit bestimmen mit darüber, wie viele Abbauprodukte in der euphotischen Schicht detektiert werden können (Fundel et al, 1998, Barlow et al, 1993). Bei schlechtem Wetter, was i.A. sowohl mit geringeren Lichtintensitäten als auch mit einer größeren Turbulenz einhergeht, sollten alleine deshalb schon höhere Phäopigmentmengen zu erwarten sein. Neben der Bildungsrate spielt also auch die Verlustrate der Chlorophyll a Abbauprodukte eine entscheidende Rolle.
Bei schlechten Lichtbedingungen können in der Bleiloch Talsperre aus dreierlei Gründen höhere Anteile an Chlorophyll a Abbauprodukten erwartet werden:

1. verminderte Photodegradation der Phäopigmente
2. ein schlechterer physiologischer Zustand des Phytoplanktons
3. wegen der geringeren Chlorophyll a Konzentrationen (im Tiefenprofil bzw. bei Abschwächung des Temperaturgradienten, vgl. Kapitel 4.3.2.3) ergibt sich ein relativ starker Zooplankton-Fraßdruck

Im Prinzip können alle drei Gründe sowohl auf Tiefenprofile als auch auf die zeitliche Variabilität bezogen werden. Die Beobachtung, daß sich in beiden Fällen eine negative Korrelation zwischen Chlorophyll a Konzentration und Abbauprodukt-Anteil ergeben hat, läßt sich also möglicherweise zumindest teilweise auf ähnliche Ursachen zurückführen. In der Tiefe ist die Strahlung immer geringer als an der Oberfäche, von daher verwundert es nicht, daß in größeren Tiefen bei gleichen Chlorophyll a Gehalten höhere Phäopigment-Anteile vorkommen. Hinzu kommen jedoch noch Einflüsse durch Sedimentation von Detritus bzw. Phytoplankton.

4.2.5 Die mikroskopische Phytoplanktonanalyse zeigt variable Artenzusammensetzungen innerhalb der einzelnen Phytoplankton-Gruppen. Dabei ergeben sich sowohl ähnliche saisonale Trends als auch Unterschiede zwischen den Jahren

Die Zähldaten, die allesamt von A. Herschel (TLU) im Rahmen des gemeinsamen BMBF Projektes erhoben wurden, erfassen häufig nicht die gleichen Probenahmetage wie die Pigmentanalysen, weshalb ein direkter Vergleich beider Methoden nur begrenzt möglich ist (vgl. Kapitel 4.1.3). Trotzdem können die mikroskopischen Analysen ein gutes Bild von der wechselnden Arten-Zusammensetzung im Laufe der Vegetationsperioden geben. Ein Teil der Proben wurde quantitativ (Biovolumenbestimmung), ein anderer Teil semiquantitativ (Häufigfkeitsklassen 1-4) ausgewertet. Beim semiquantitativen Verfahren erfolgt eine wesentlich gröbere Erfassung des Algenvorkommens, bei der kleine Arten systematisch stärker betont werden als bei der Biovolumen-Bestimmung. Deshalb sind die Ergebnisse beider Methoden nicht unmittelbar vergleichbar.

Die Abbildung 164 + Abbildung 165 (Anhang) zeigen – getrennt – jeweils die Zusammensetzung des Biovolumens bzw. die der semiquantitativen Zählergebnisse sowohl für die Mauer als auch für die Piere, wobei die Balken die Abfolge der Proben wiedergeben und nicht gleichmäßigen Abständen entsprechen. In der Abbildung 73 wird die Zusammensetzung der semiquantitativen und die der quantitativen Proben in eine einzige Darstellung integriert (der rote Balken gibt an, welche Proben wie ausgewertet wurden), wobei eine echte Zeitskala verwendet wird. Als quantitative Größe wird außerdem der Chlorophyll a Gehalt angegeben, der im Gegensatz zum Biovolumen auch von den semiquantitativen Proben bekannt ist. Gesamt-Biovolumen und -Chlorophyll a werden auch in Abbildung 39D+E für die Mauer und die Piere im zeitlichen Verlauf dargestellt (Kapitel 4.1.3).

Auch wenn die semiquantitativen und quantitativen Daten nicht vergleichbar sind, wird bei der gemeinsamen Darstellung in einer Grafik (Abbildung 73) wesentlich leichter ein Überblick über die zeitliche Entwicklung der Zusammensetzung ermöglicht, als wenn beide Darstellungen jeweils getrennt betrachtet werden (Abbildung 164 + Abbildung 165 im Anhang). Bei allen genannten Abbildungen werden 10 größere Gruppen des Phytoplanktons berücksichtigt, also doppelt so viele, wie bei der HPLC-Pigmentanalyse unterschieden werden können.

Bei den Biovolumina wechselten sich in allen Jahren hauptsächlich größere Anteile an Bacillariophyceen, Chlorophyceen und Cryptophyceen ab. Die 1996 häufigen Cyanobakterien wurden hauptsächlich mit der semiquantitativen Analyse erfaßt und traten vor allem an der Piere auf. Das Vorkommen von Dinoflagellaten war fast ausschließlich auf das Frühjahr beschränkt und quantitativ nur von untergeordneter Bedeutung. Ein Vergleich der durch Mikroskopie bzw. HPLC-Pigmentanalyse ermittelten Algengruppenanteile wurde – so weit möglich – bereits in Kapitel 4.1.3 diskutiert (Abbildung 39B+C sowie Abbildung 164 Anhang).

4.2.5.1 Jahreszeitliche Trends in der Zusammensetzung des Phytoplanktons

Die Spezies-Zusammensetzung der Chlorophyceen und Bacillariophyceen (Abbildung 74) zeigte einen starken jahreszeitlichen Wechsel. Manche Gattungen traten vor allem in der ersten Hälfte des Jahres (z.B. *Chlamydomonas, Chrysococcus*), andere (z.B. *Cyclotella, Melosira, Pediastrum, Eudorina*) hauptsächlich in der zweiten auf. Dabei lösten sich die dominanten Spezies bei den Bacillariophyceen häufig ab, während bei den Chlorophyceen im Sommer (v.a. 1997+98+99) eine große Vielfalt von Arten vorkam. Bei den Cryptomonaden waren keine ausgepägten Wechsel in der Artenstruktur zu beobachten, drei Spezies kamen in mehr oder weniger ähnlichen Anteilen vor.

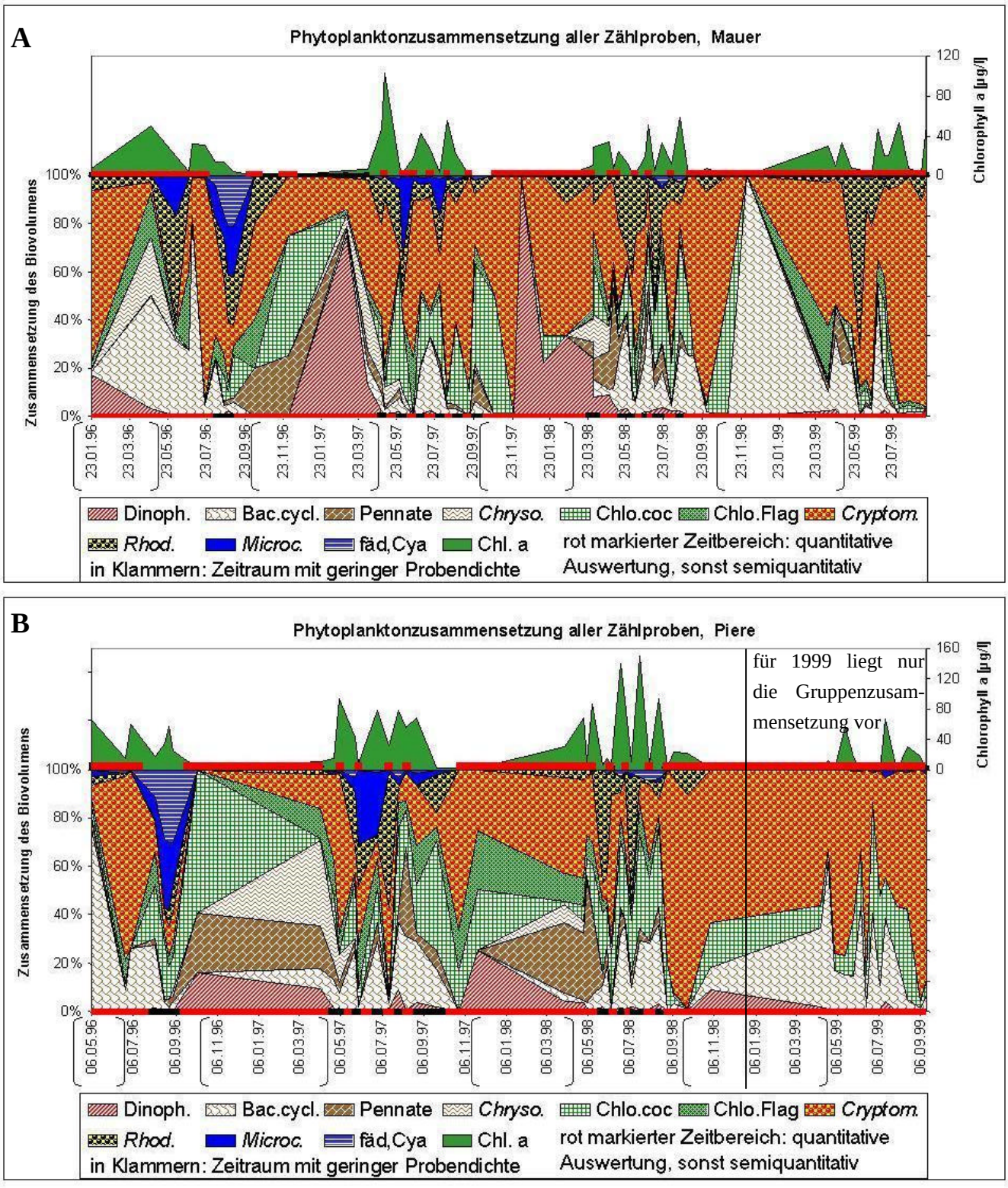
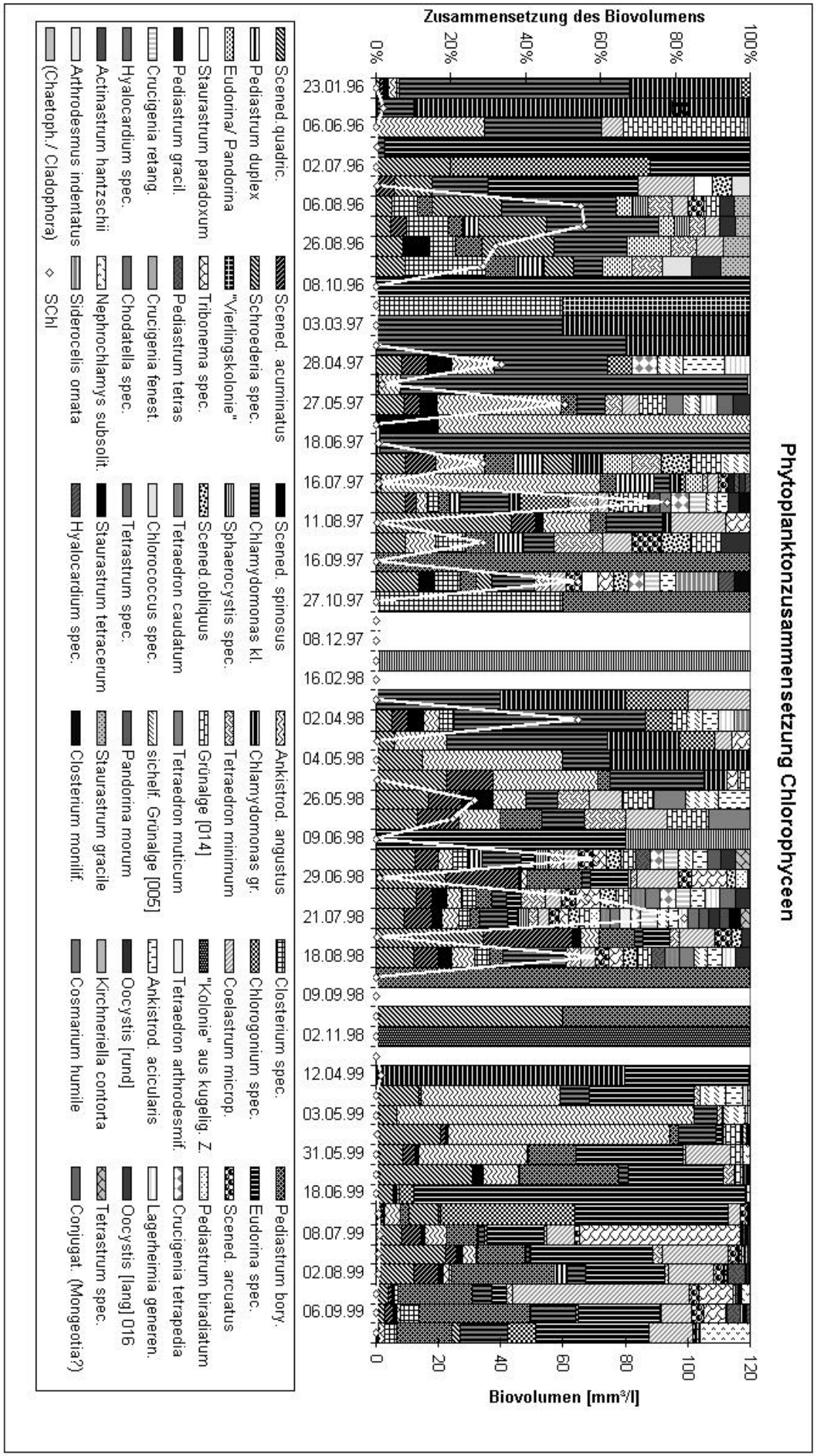


Abbildung 73: Phytoplankton-Zusammensetzung anhand von mikroskopischer Analyse von Oberflächenproben; A: Mauer; B: Piere (für 1999 liegen hier nur die Gruppen-Zusammensetzungen vor, Cyanobakterien werden unter Microc., Bacillariophyceen unter Bac. cycl., Chlorophyceen unter Chlo.coc. und Cryptomonaden unter Cryptomonas zusammengefaßt); Dinoph.: Dinophyceen, Bac.cycl.: zyklische Bacillariophyceen, Chryso: Chrysococcus spec., Chlo.coc: kokkale Chloropyhceen, Cryptom.: Cryptomonas spec., Rhod.: Rhodomonas spec., Microc.: Microcystis aeruginosa, fäd.Cya: fädige Cyanobakterien; rot markierte Zeitbereiche entsprechen quantitativer Auswertung, übrige wurden semiquantitativ ausgewertet; die semiquantitativen Häufigkeitsklassen von 1-4 wurden zur Darstellung exponentiell gewichtet (e^(Klasse)), was für Klasse 1 zu einem relativen Wert von 2.7, für 2 von 7.4, für 3 von 20 und für Klasse 4 von 54,6 führte;

auf Anteile zwischen 30 und 40%. Bei den Dinophyceen kamen drei Arten vor, wobei *Peridinium* bei den größten Abundanzen dieser Gruppe die wichtigste Rolle spielte. Unter den Cyanobakterien waren *Microcystis aeruginosa* und *Oscillatoria spec.* in den Jahren 1996 und 1997 am häufigsten vertreten, während 1998 + 1999 verstärkt *Anabaena spec.* beobachtet wurde.
Bei den Fucoxanthin-haltigen Algen treten im Frühjahr relativ hohe Anteile an Asterionella, zu Beginn der Massenentwicklung v.a. *Chrysococcus*, 1998 auch *Nitschia sigmoidea* sowie *Synedra acus* und 1999 *Melosira* auf. Sie werden von *Stephanodiscus hantzschii* und schließlich von *Cyclotella* abgelöst, nach Ende des Sommers wechselt die dominierende Art wieder.
Der Zusammenbruch der Frühjahrspopulation Anfang Juni führte in allen vier Jahren zu einer veränderten Artenstruktur, wobei sich sowohl ähnliche Abfolgen als auch Unterschiede zwischen den Jahren bemerkbar machten. Als typischer Wechsel (in allen 4 Jahren in Varianten beobachtet) kann bei den Chlorophyceen nach einer Frühjahres-Entwicklung kleiner und großer Chlamydomonaden ein verstärktes Auftreten von Ankristodesmus (v.a. 1999), gefolgt bzw. begleitet von steigenden Anteilen von *Scenedesmus*-Arten sowie verschiedener chlorococcaler Spezies und/oder (wie v.a. 1996 + 1999) *Eudorina. Pediastrum boryanum* ersetzte 1997+98 gegen Ende August das vielfältige Sommerplankton der Grünalgen.

4.2.5.2 Unterschiede der Zusammensetzung zwischen den Jahren

1996 traten wie 1998 im Frühjahr v.a. große *Chlamydomonaden* auf, während die 1997 gefundene Spezies der gleichen Gattung deutlich kleiner war, Anfang Mai sowie Mitte Juni eine große Biomasse hervorbrachten und bis in den Sommer hinein relativ hohe Anteile behielt. 1998 und 1999 spielte *Ankristodesmus* schon im Frühjahr eine größere Rolle. Außerdem waren 1998 *Scenedesmen* stärker als in anderen Jahren vertreten. 1996 erreichten die Chlorophyceen im Sommer nur sehr geringe Biovolumina, wobei sich die Zusammensetzung mit *Eudorina*, kleinen *Chlamydomonaden, Schroederia* und *Oocystis* von der der folgenden Jahre unterschied und weniger Arten umfaßte. 1999 spielten *Chlorogonium* und *Tribonema* (Xanthophyceae) neben einer Vielzahl verschiedener Spezies eine ungewöhnlich große Rolle im Sommerplankton der Chlorophyceen. Obwohl *Tribonema* zu den Xanthophyceen zählt, wurde sie in die Darstellung der Chlorophyceen einbezogen. Ihr Vorkommen kann prinzipiell zu Problemen in der Pigmentanalyse führen, da sie mit den üblichen Markern nicht erfaßt wird. Am 08.07.99 erreichte sie ihr größtes Biovolumen und den größten Anteil (0,54mm³/l, 43% der Chlorophycceen, 18% des Gesamt-Biovolumens). An diesem Tag wurde jedoch keine Pigmentanalyse durchgeführt. An anderen Tagen erreichte *Tribonema* höchstens 11% des Biovolumens der Chlorophyceen und 5% des gesamt-Biovolumens (vgl. Kapitel 4.1.3).
Nach dem Zusammenbruch der Frühjahrespopulation von *Chrysococcus* und *Stephanodiscus hantzschii* Anfang Juni 1996 setzte sich *Cyclotella* durch und hielt sich den ganzen Sommer lang, erst ab Ende August kamen deutliche Anteile anderer Arten wie *Asterionella formosa* zum tragen. 1997 wurden bis Anfang Juni hohe Anteile an *Chrysococcus* gefunden, *Stephanodiscus* kam erst danach zu einer deutlichen Entwicklung und hielt sich bis Mitte August. *Cyclotella* erreichte 1997 bei weitem nicht die Bedeutung wie im Vorjahr, *Stephanodiscus* wurde eher direkt von *Asterionella* abgelöst. 1998 schoben sich zwischen die *Chrysococcus* und *Stephanodiscus*-Entwicklung *Nitzschia spec*. und *Synedra acus*, so daß *Stephanodiscus hantzschii* erst ab Mitte Mai, aber wie im Vorjahr bis Mitte August das Fucoxanthin-haltige Plankton prägte. *Cyclotella* und *Asterionella* kamen zeitweise auch in hohen Anteilen vor, ab Anfang August setzten sich allerdings andere Arten durch und im September dominierte *Melosira* deutlich. 1999 wurde der Frühjahres-Peak von einer kleinen *Melosira*-Spezies dominiert (1999).


Phytoplanktonzusammensetzung Chlorophyceen
Zusammensetzung des Biovolumens
0%
20%
40%
60%
80%
100%
23.01.96
06.06.96
02.07.96
06.08.96
26.08.96
08.10.96
03.03.97
28.04.97
27.05.97
18.06.97
16.07.97
11.08.97
16.09.97
27.10.97
08.12.97
16.02.98
02.04.98
04.05.98
26.05.98
09.06.98
29.06.98
21.07.98
18.08.98
09.09.98
02.11.98
12.04.99
03.05.99
31.05.99
18.06.99
08.07.99
02.08.99
06.09.99
0
20
40
60
80
100
120
Biovolumen [mm³/l]
Scened.quadric.
Pediastrum duplex
Eudorina/ Pandorina
Staurastrum paradoxum
Pediastrum gracil.
Crucigenia retang.
Hyalocardium spec.
Actinastrum hantzschii
Arthrodesmus indentatus
(Chaetoph./ Cladophora)
Scened. acuminatus
Schroederia spec.
"Vierlingskolonie"
Tribonema spec.
Pediastrum tetras
Crucigenia fenest.
Choodatella spec.
Nephrochlamys subsolit.
Sideroc elis ornata
SChl
Scened. spinosus
Chlamydomonas kl.
Sphaerocystis spec.
Scened.obliquus
Tetraedron caudatum
Chlorococcus spec.
Tetrastrum spec.
Staurastrum tetracerum
Hyalocardium spec.
Ankistrod. angustus
Chlamydomonas gr.
Tetraedron minimum
Grünalge [014]
Tetraedron muticum
sichelf. Grünalge [005]
Pandorina morum
Staurastrum gracile
Closterium monilif.
Closterium spec.
Chlorogonium spec.
Coelastrum microp.
"Kolonie" aus kugelig. Z.
Tetraedron arthrodesmif.
Ankistrod. acicularis
Oocystis [rund]
Kirchneriella contorta
Cosmarium humile
Pediastrum bory.
Eudorina spec.
Scened. arcuatus
Pediastrum biradiatum
Crucigenia tetrapedia
Lagerheimia generen.
Oocystis [lang] 016
Tetrastrum spec.
Conjugat. (Mongeotia?)

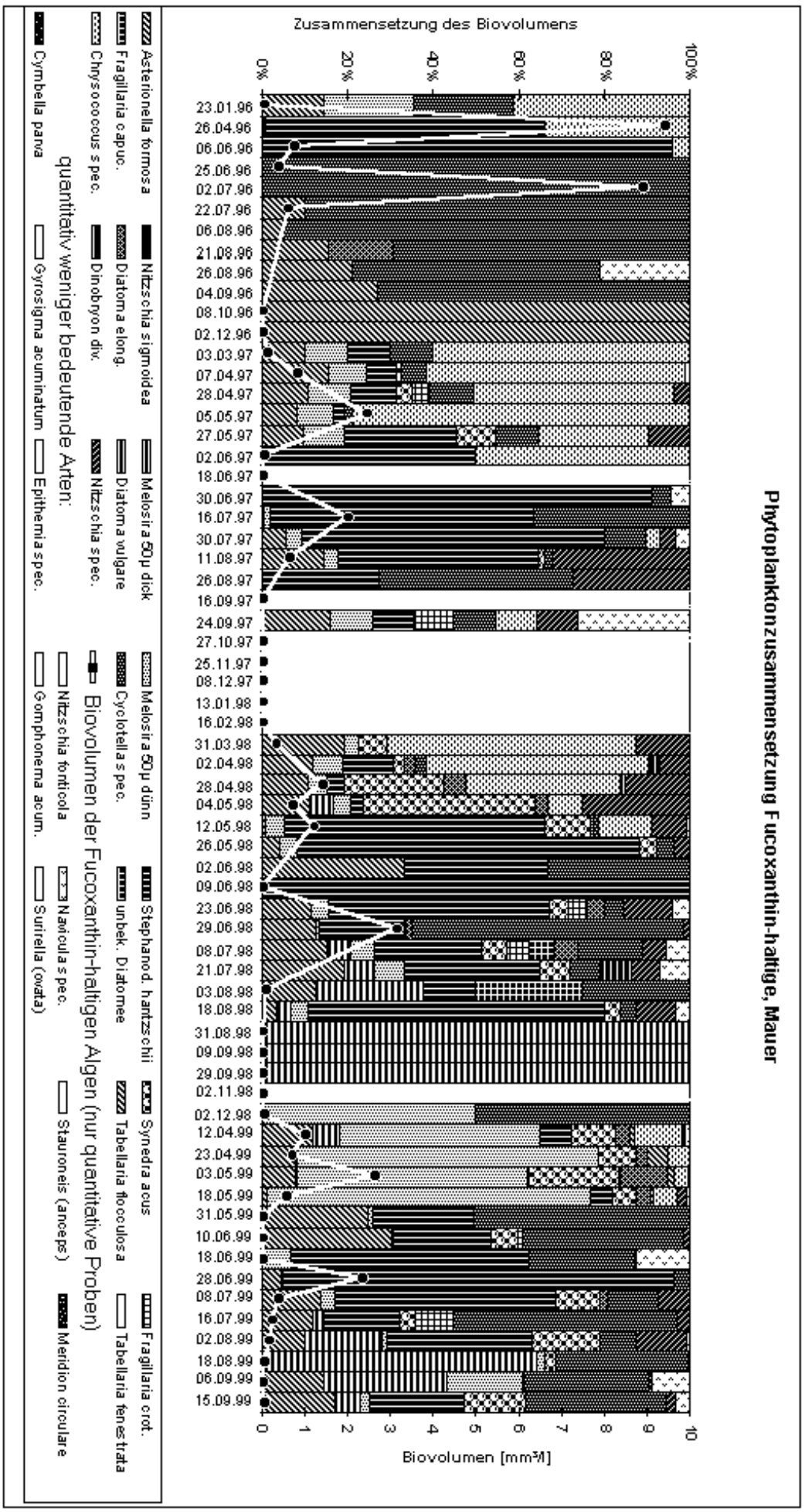


Abbildung 74: Spezies-Zusammensetzung der Chlorophyceen (A) und Fucoxanthin-haltigen Algen (B) für quantitative und semiquantitative Mauer-Proben (quantitative Proben sind durch den Datenpunkt in Biovolumen Datenreihe erkennbar, Gewichtung der semiquantiativen Häufigkeitsklassen siehe Legende Abbildung 73); häufige Spezies werden mit auffälligen Mustern dargestellt, die übrigen Spezies (unten in Legende) treten nicht in quantitativ bedeutsamen Mengen auf, ihre Färbung läßt sich in der Grafik deshalb nicht finden

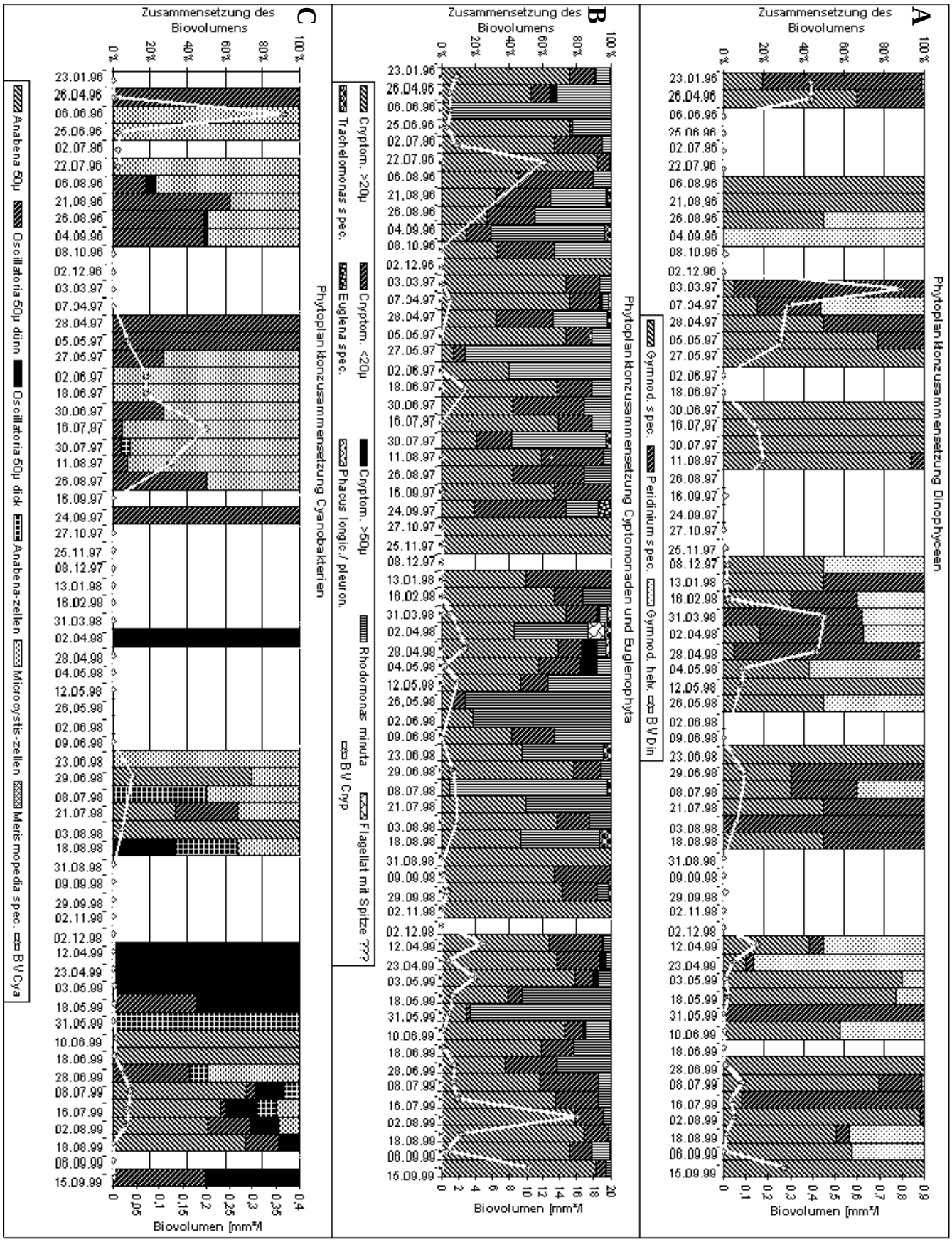


Abbildung 75: Spezies-Zusammensetzung der Cyanobakterien (A), Cryptomonaden und Euglenophyta (B) und Dinophyceen (C) für quantitative und semiquantitative Mauer-Proben (vgl. vorangegangene Abb.)

4.2.5.3 Gibt es auch im Längsgradienten der Talsperre Unterschiede in der Artenzusammensetzung einzelner Gruppen?

Anhand der pigmentanalytischen Daten wurden bereits die Gradienten der Phytoplanktonzusammensetzung beschrieben. Die Abbildung 73 zeigt für Mauer und Piere ebenfalls unterschiedliche Zusammensetzungen des Biovolumens. Von diesem Befund weitgehend unabhängig ist jedoch die Frage, ob sich die Artenstruktur innerhalb der einzelnen Gruppen an den Probenahmestellen unterschied. Beim Vergleich der Artenzusammensetzung zeigen sich gewisse Unterschiede zwischen den Probenahmestellen Mauer und Piere (1996-1998), im großen und ganzen sind die Entwicklungen der Artenzusammensetzung einzelner Gruppen aber ähnlich, oder z.T. zeitlich leicht versetzt. Die deutlichsten Unterschiede treten 1998 bei den Fucoxanthin-haltigen auf (Mauer: mehr *Chrysococcus*, dafür an der Piere mehr *Nitzschia* spec.). Auf die Darstellung der Daten wird hier verzichtet, da der Informationsgewinn in keinem sinnvollen Verhältnis zum nötigen Umfang der Darstellung stünde.

4.2.5.4 Die Größenverteilung des Phytoplanktons in der Bleiloch Talsperre

Die Größe der Plankter kann eine ökologische Rolle spielen, da von ihr die Freßbarkeit durch Zooplankton und die Wachstumsgeschwindigkeit bzw. Speicherfähigkeit abhängen (Duarte & Canfield, 1990, Havens, 1998).

Es treten in allen Jahren, deren Daten nach diesem Gesichtspunkt ausgewertet wurden (1996-1998), erhebliche Schwankungen in der Größenverteilung des Phytoplanktons einzelner Gruppen auf (Abbildung 77). Trotzdem zeigt die Abbildung 76, daß in der Summe aller Proben des jeweiligen Jahres die Biovolumenanteile verschiedener Phytoplanktongrößen hauptsächlich Unterschiede zwischen dem Jahr 1996 und den beiden Maßnahmejahren bestehen. 1996 war ein höherer Prozentsatz des insgesamt analysierten Biovolumens unter 200µm³ groß. 1996 waren ab Juni sowohl bei den Fucoxanthin-haltigen Algen als auch bei den Chlorophyceen größere Arten dominant (Abbildung 77), 1997 und 1998 nahmen diese erst ab August zu, was erneut für eine Verlangsamung des saisonalen Wechsels spricht.

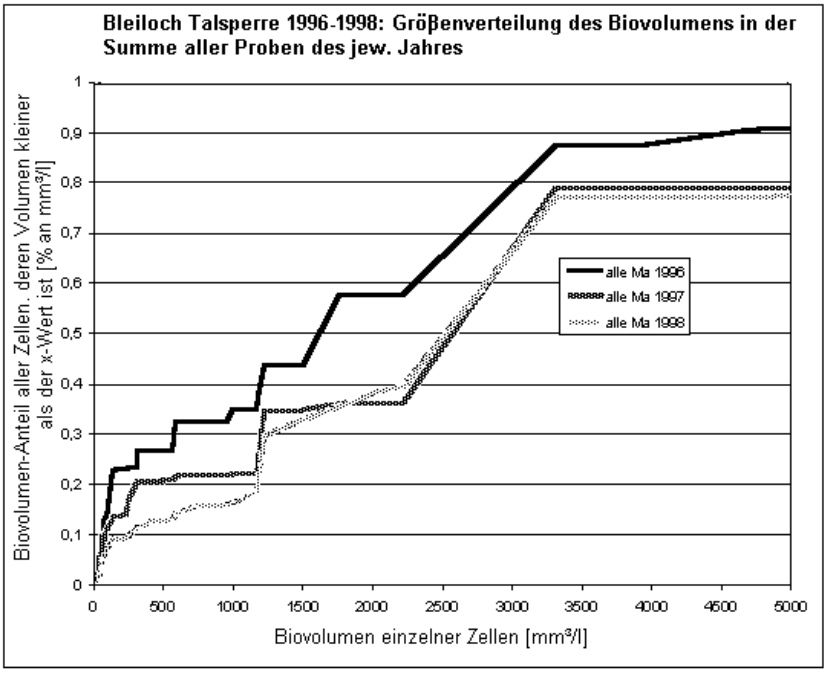


Abbildung 76: Größenverteilung des analysierten Biovolumens an Phytoplankton in den Jahren 1996-1998

Da bei den Cryptomonaden relativ wenige Arten in relativ stabilen Anteilen vorkommen, verwundert es nicht, daß hier auch die Anteile verschieden großer Zellen im Zeitverlauf ähnlich sind. Da in allen Jahren das Problem der Repräsentativität der Proben besteht (nur die Probenahmestelle Mauer wurde hier ausgewertet, da andere Probenahmestellen seltener und unregelmäßiger untersucht wurden) und außerdem nicht immer genau die gleichen Zeiträume beprobt wurden, sollte dieses Ergebnis nur mit Vorsicht interpretiert werden. Zumindest kann ausgeschlossen werden, daß sich die Größenverteilung nach Maßnahmenbeginn dramatisch von der im

Jahre 1996 unterscheidet. Da auch für das Jahr 1999 keine wesentlich aufschlußreicheren Ergebnisse hinsichtlich der Größenverteilung zu erwarten waren, wurde auf die entsprechende Auswertung verzichtet.

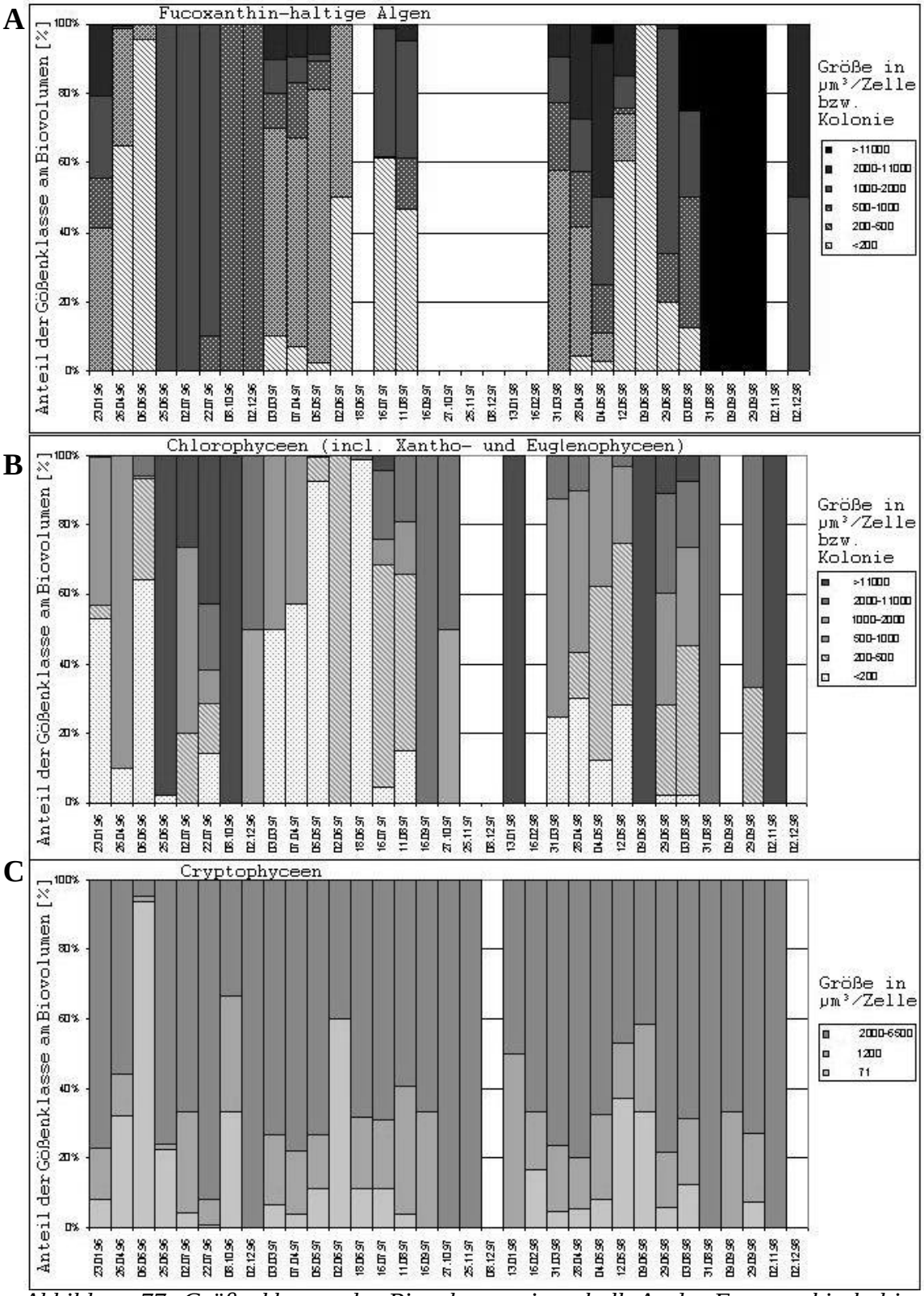


Abbildung 77: Größenklassen des Biovolumens innerhalb A: der Fucoxanthin-haltigen Spezies; B: der Chlorophyceen; C: der Cryptomonaden an der Mauer in den Jahren 1996-1998

4.2.5.5 Zeigerwerte der häufigsten Spezies

Strebele & Krauter (1988) geben Zeigerwerte für Phytoplankter an, wobei manche Spezies keine klaren Präferenzen bezüglich der Trophiestufe zeigen, andere ihren Verbreitungsschwerpunkt in einer Stufe haben, wieder andere sogar als Leitarten dafür gelten.
In der Tabelle 26 werden Zeigerwerte von in der Bleiloch Talsperre häufigen Spezies zusammengestellt. Die sehr häufig vorkommenden Cryptomonaden sind als Zeiger wenig geeignet, da sie keine Leitarten aufweisen. Bei vielen weiteren Gattungen konnte die Spezies nicht bestimmt werden, was zu einer gewissen Unsicherheit bei der Zuordnung der Zeigerwerte führt. Im großen und ganzen kann trotzdem davon ausgegangen werden, daß sich diese im Mittel zwischen 2 und 3 bewegen. Zur Bewertung eines Gewässers wird der Häufigkeits-gewichtete Mittelwert aus den Indizes aller Arten gebildet. Werte zwischen 1,8-2,3 führen zu einer Klassifizierung des Gewässers in die eutrophe, von 2,3-2,7 in die stark eutrophe und von 2,7-3,2 in die hocheutrophe Stufe. Die Bleiloch Talsperre wäre demnach nach der Zugehörigkeit ihrer häufigsten Spezies am ehesten in die stark eutrophe Stufe einzuordnen. Die Indizes sind in allen Jahren ähnlich, auch wenn nicht die gleichen Arten dominierten. Diese grobe Einordnung anhand der bedeutendsten Phytoplanktonspezies steht mit der Klassifizierung anhand der wasserchemischen Parameter in Einklang (Kapitel 4.4.2).

Art	1996	Art	1997	Art	1998	Art	1999
Cyclotella	?+bms2	*Cryptom.*	?(ams3-	*Cryptom.*	?(ams3-	*Cryptom.*	?(ams3-
Eudorina	+bms2	(2Arten)	bms2)	*(2Arten)*	bms2)	(2Arten)	bms2)
Cryptom.	?(ams3-	*Rhodom.*		*Synedra*	?+bms2	*Rhodom.*	
(2Arten)	bms2)	*Chrysococc.*	?bms2	*Nizschia*	?+ams-bms2-3	*Melosira*	?+bms2
Rhodom.		*Stephanodisc.*	?+ams3	*Stephanodisc.*	?+ams3	*Stephanodisc.*	?+ams3
Microcyst.	+bms2	*Ankristodesm.*	?+bms2	*Chlamydom.*	?+ams3	*Eudorina*	+bms2
Oscillator.	+ams3			*Scened.*	?+bms2	*Chlamydom.*	?+ams3

Tabelle 26: Zeigerwerte für Phytoplankter, die in der Bleiloch Talsperre in den jeweiligen Jahren häufig waren (nach Strebele & Krauter, 1988); bms: ß-mesosaprob, ams: alpha-mesosaprob, Indizes (Zahlen dahinter): geben die Trophiestufe an, für die die Arten charakteristisch sind; + davor: Leitorganismus, in Klammer: kein Leitorganismus, aber Verbreitungsschwerpunkt in der Trophiestufe; ?: da die genaue Art nicht bestimmt werden konnte, kann auch nur wahrscheinlicher Zeigerwert angegeben werden;zur Häufigkeit einzelner Spezies vgl. Kapitel 4.1.3

4.3 Für die Phytoplankton-Massenentwicklungen seit 1997 ist die Mächtigkeit der Oberflächenlamelle, die nur wenig (oder gar nicht?) an der Durchmischung teilhat, von entscheidender Bedeutung

Um eine Grundlage für die Zusammenhänge zwischen thermischen, chemischen und biologischen Gradienten zu bieten, sollen zunächst die Temperaturmessungen vorgestellt werden. Hierbei wurde auf dreierlei Datensätze zurückgegriffen, die jeder für sich Vorteile bieten:

1. Es liegen für alle untersuchten Jahre in regelmäßigen Abständen Temperaturmessungen in ca. 6 distikten Tiefen vor; dieser Datensatz umfaßt die den ganzen Jahresverlauf und gewährleistet auch Vergleiche mit dem Jahr vor Maßnahmenbeginn.
2. Multisondenmessungen wurden nur an einer begrenzten Zahl von Tagen durchgeführt, erlauben jedoch eine sehr genaue Tiefenauflösung.
3. Dataloggermessungen sind zeitlich am besten aufgelöst (Originaldaten wurden alle 2min. aufgezeichnet), wurden jedoch nicht über den ganzen Untersuchungszeitraum erhoben und beschränken sich auf 3 distinkte Tiefen.

Die primären Meßwerte von Datalogger und Mulitsonde sind unhandlich und schwer untereinander bzw. mit anderen Parametern vergleichbar. Sie können deshalb nicht umfassend dargestellt und ausgewertet werden. Vielmehr soll – je nach Problemstellung – auf einen Ausschnitt der Daten bzw. auf Kennwerte (z.B. Tagesmittelwerte, Schichtdicken, maximale Temperaturdifferenzen) zurückgegriffen werden.

Da die Wassertemperaturen in unmittelbarem Zusammenhang zu den Lufttemperaturen stehen, die ebenfalls auf der Talsperre in einer Wetterstation registriert wurden, sollen diese Werte hier auch mit berücksichtigt werden. Die Temperaturgradienten können von vorne herein als Marker betrachtet werden, denn mit ihnen ändern sich auch chemische und biologische Gradienten. Da Temperaturmessungen im Gegensatz zu anderen Analysen sehr einfach sind, können sie schließlich helfen, die Datenlücken, die kompliziertere und deshalb auch seltener durchgeführte Analysen zwangsläufig offen lassen, mit Hilfe von Modellen zu schließen.

4.3.1 Temperaturprofile in der Bleiloch Talsperre belegen die Auswirkungen der partiellen Destratifikation bis in 21km Entfernung (bzw. zum Beginn des Aufstaues). Die homotherme durchmischte Schicht erreicht allerdings während des Sommers – außerhalb des Nahbereiches des Blasenschleiers – fast nie die Oberfäche

Die relativ detaillierte Darstellung der Wassertemperaturen wird hier – des Umfanges wegen – zunächst auf das Jahr 1998 beschränkt. Abbildung 78 zeigt exemplarisch einige Temperatur-Tiefenprofile, wie sie mit der Multisonde gemessen wurden. Profile des gleichen Tages weisen typischerweise während des gesamten Maßnahmenzeitraumes sehr ähnliche Temperaturen in der durchmischten Schicht (ca. 3-20m Tiefe) auf, während die Ausprägung einer wärmeren Oberflächenlamelle stark mit dem Abstand von der Belüftung zunimmt (A+B). An der gleichen Probenahmestelle wird an den einzelnen Tagen des Jahres (C+D) durchaus auch eine verschieden starke Erwärung der Oberflächeschicht relativ zur durchmischten Schicht festgestellt. Bis zum Ende des Sommers erwärmt sich die durchmischte Schicht kontinuierlich, an der Mauer (D) werden gelegentlich auch Wasserschichten unterhalb der Belüftung (ca. 20m) in die homotherme Schicht einbezogen.
Es wird deutlich, daß der Belüftungsbetrieb nicht in der Lage war, wie beabsichtigt, die obersten 20m der Wassersäule in einen homothermen Zustand zu bringen. Statt dessen wurden fast immer und überall eine mehr oder weniger ausgeprägte erwärmte Oberflächenlamelle gefunden, die teils relativ kontinuierlich, teils aber auch ausgeprägt sprunghaft in die durchmischte Schicht überging.

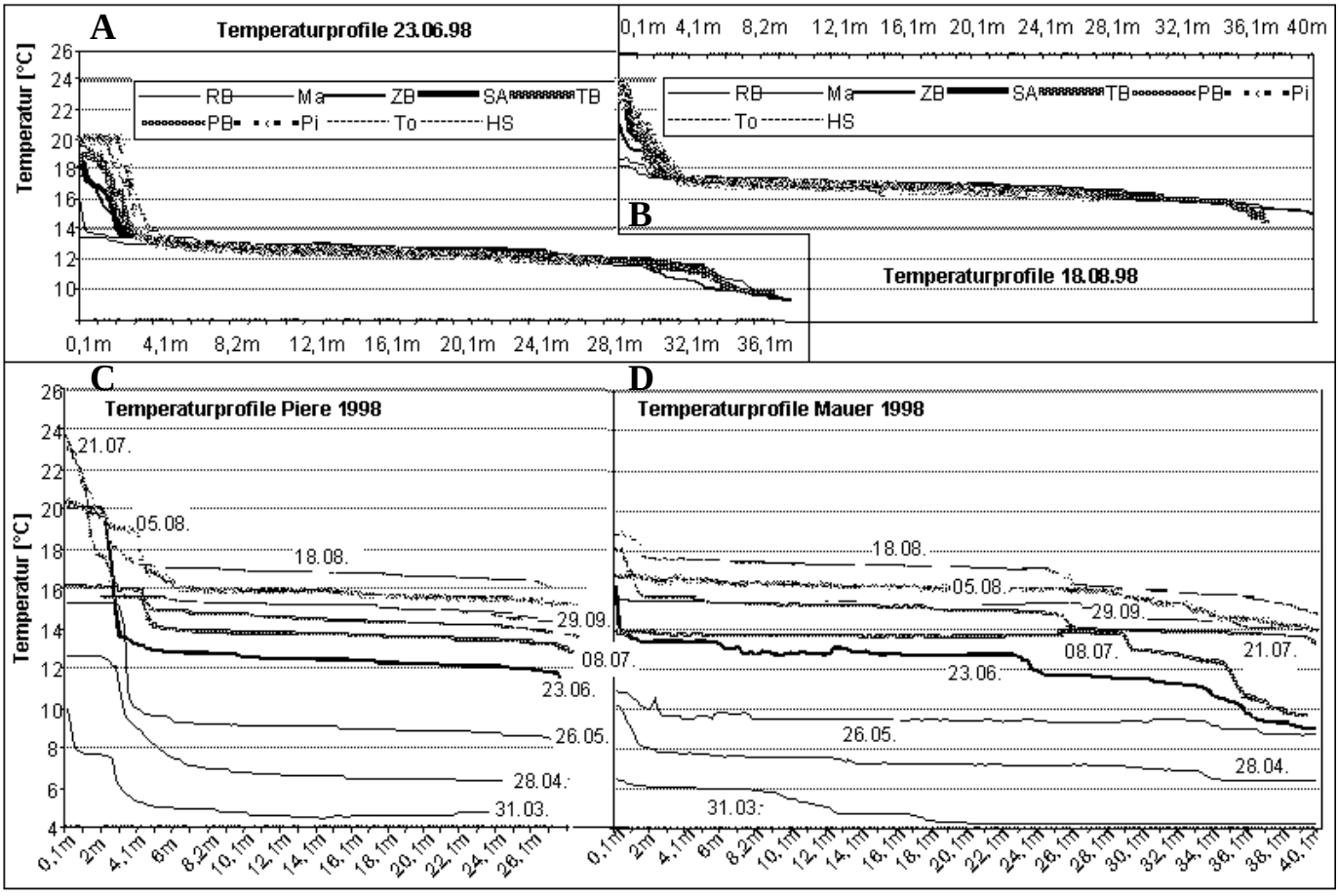


Abbildung 78: exemplarische Darstellung einiger Multisonden-Temperaturprofile; A: Tiefenprofile an allen Probenahmeorte am 23.06.98; B: wie A nur 18.08.98; C Tiefenprofile der Piere über das Jahr 1998; D: wie C nur Mauer

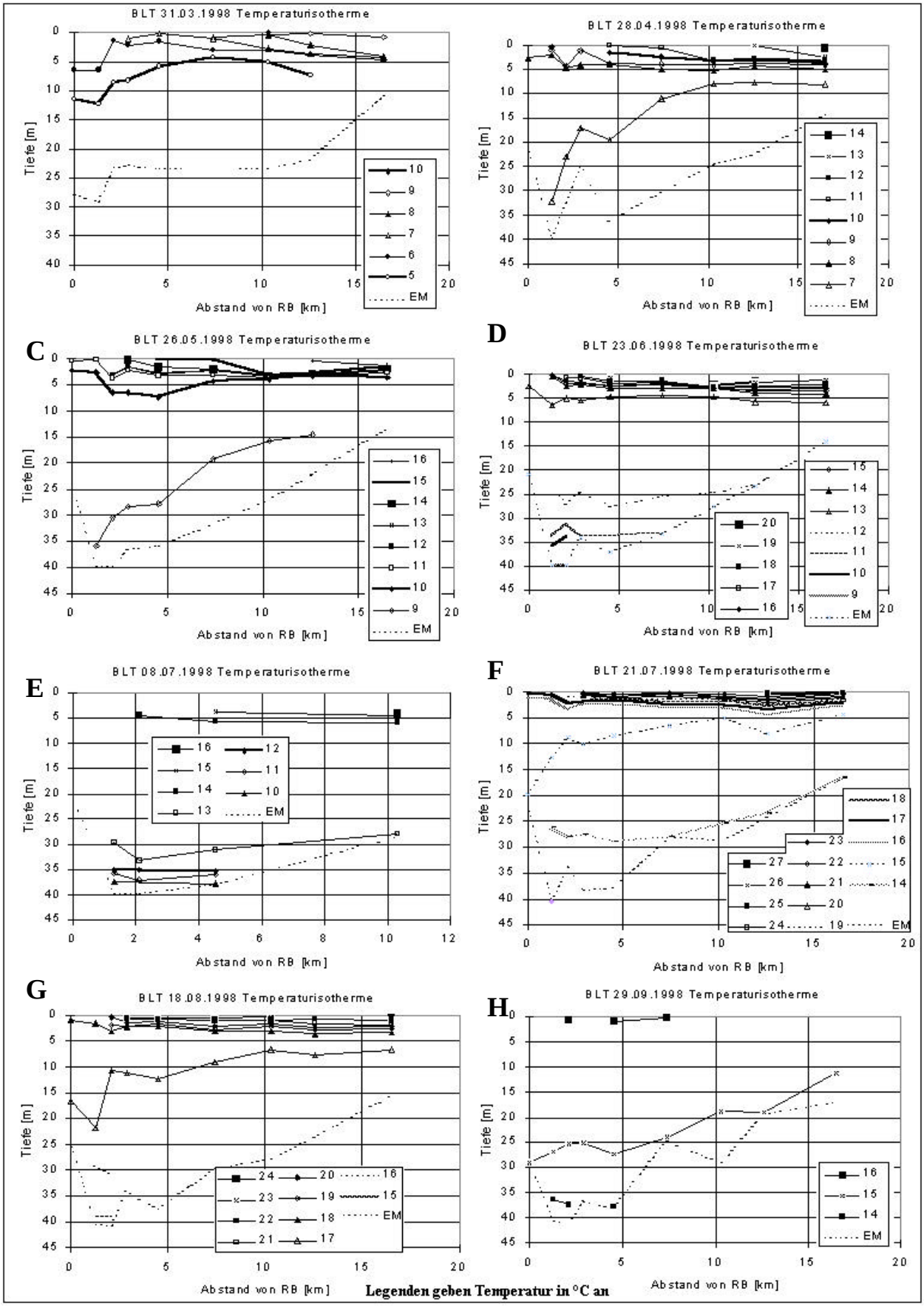


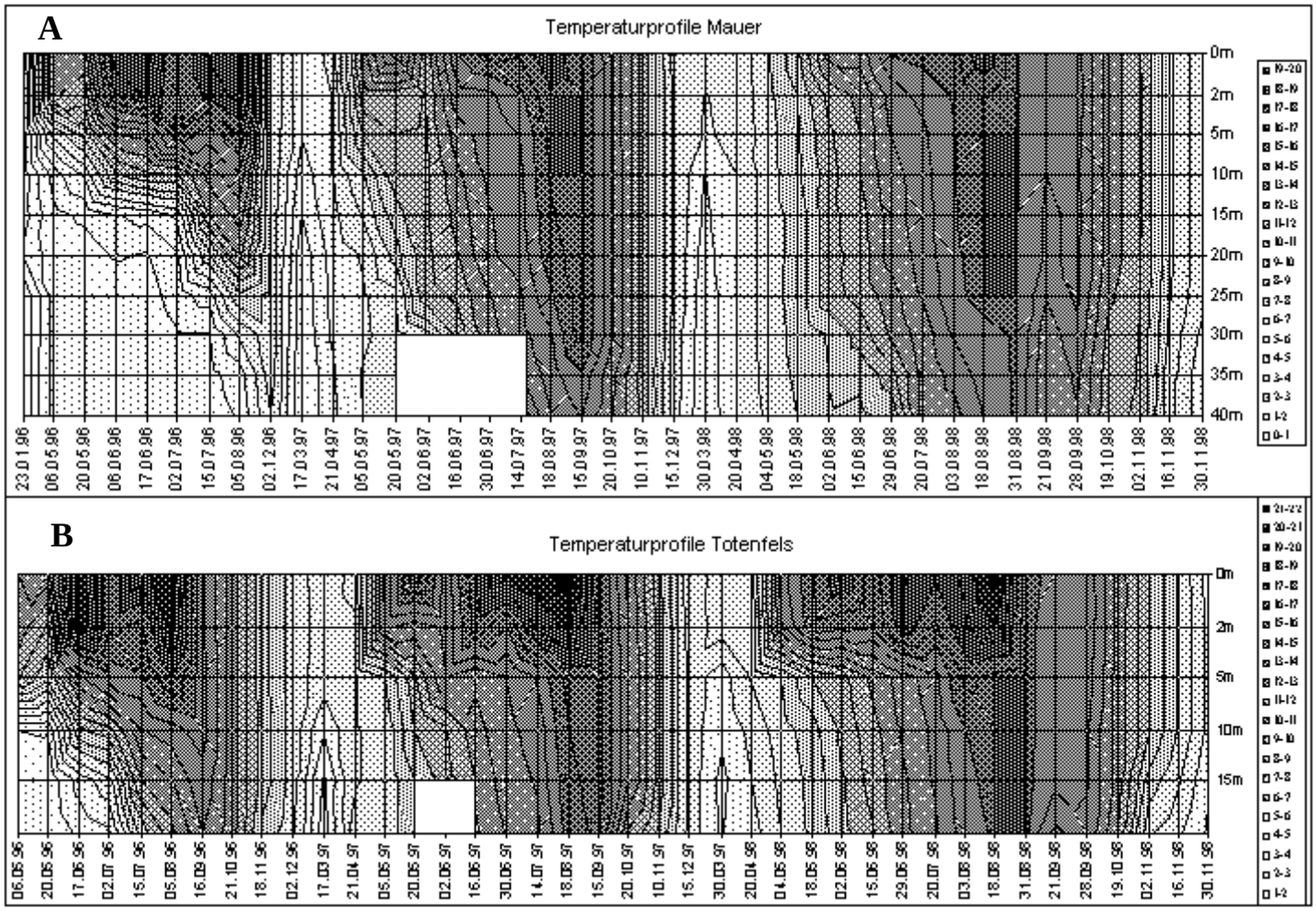
Abbildung 79: Temperatur-Isolinien für die Probenahmetage des Jahres 1998 an der Bleiloch Talsperre, Gradienten in Tiefe und Talsperrenverlauf; A: 31.03.; B: 29.04.; C: 26.05.; D: 23.06.; E: 09.07.; F: 21.07.; G: 18.08.; H: 29.09.1998; x-Achse: Abstand von Remptendorfer Bucht [0-18km], links ist also die Mauer, rechts die Stauwurzel; y-Achse: Tiefe 0-45m; Isolinien geben jew. ganze Gradzahlen an, unterste gestrichelte Linie zeigt Ende der Messung an

Aus den **Multisonden-Profilen**, die mit einem Meßwert pro 30cm eine relativ hohe Auflösung besitzen, wurden Isolinien-Grafiken (für die tiefenabhängige Wassertemperatur im Längsgradienten im Jahr 1998, Abbildung 79) erstellt. Sie bieten einen besseren optischen Eindruck von der Temperaturverteilung in der Talsperre, wobei die Daten jedoch gleichzeitig vereinfacht werden.

Am 31.03.1998 war die Belüftungsanlage noch nicht eingeschaltet, es ist trotz der frühen Zeit im Jahr schon eine schwache Schichtung des Wasserkörpers zu erkennen. An allen folgenden Meßtagen war die Belüftungsanlage in Betrieb, trotzdem findet sich schon in der Nähe der Mauer (2,1km von Rempendorfer Bucht), die nur ca. 50m vom Blasenschleier entfernt liegt, eine schwache Erwärmung an der Oberfläche, die in Richtung Stauwurzel sehr schnell zunimmt. Während des Sommers 1998 wird nur am 08.07. in der ganzen Talsperre ein sehr schwacher Temperaturgradient festgestellt. Gegen Ende der Vegetationsperiode, im September, hatte die Vollzirkulation bereits eingesetzt, weshalb im gesamten Wasserkörper nahezu isotherme Bedingungen vorgefunden wurden.

Im Prinzip wurden in den übrigen Belüftungsjahren ähnliche Temperaturverteilungen gefunden, weshalb auf eine detaillierte Darstellung verzichtet wird. Statt dessen sollen beim Vergleich mit anderen Datensätzen vor allem Kennwerte, die die Temperaturverläufe charakterisieren, verwendet werden.

Um die zeitliche Entwicklung in den Jahren vergleichen zu können, muß auf Temperaturmessungen bei den Probenahmen zur Wasserchemie zurückgegriffen werden, die sich auf 0, 2, 5, 10, 15, 20 und 25m Tiefe beschränkten.



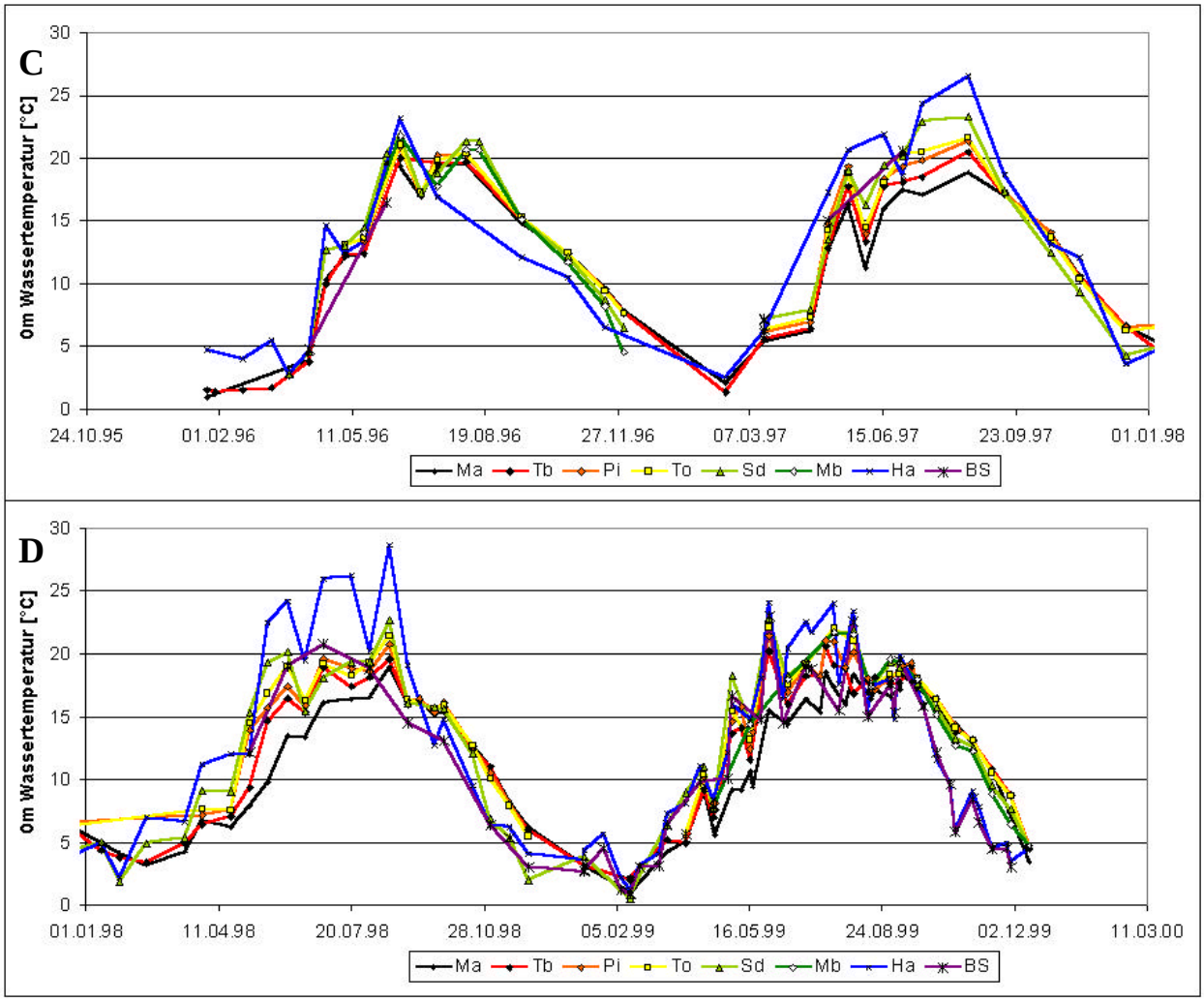


Abbildung 80: zeitliche Entwicklung (kategoriale x-Achse!) der Wassertemperatur im Tiefengradient an Mauer (A) und Piere (B), sowie 0m Wassertemperaturen an allen Probenahmeorten im Zeitverlauf: C: 1996-1997; D: 1998-1999; Reihenfolge der Orte in Legende entspricht Lage: Ma: Mauer, Tb: Tiefenwasserbelüftung (Saalburg), Pi: Piere, Sd: Saaldorf, Mb: Mühlbach, Ha: Harra, BS: Blankenstein vor Zellulosefabrik (Anfang August 1999 wurde Betrieb der Fabrik zeitweise eingestellt, was unmittelbar zur Deckung der Kurven von Blankenstein und Harra führt, die sonst wegen warmer Abwässer stark abweichen)

Die Abbildung 80A+B zeigt diese für die Probenahmestellen Mauer und Totenfels für den Zeitraum von 1996 bis 1998 (die 1999er Daten wurden nachträglich nicht in alle Darstellungen mit einbezogen). Dabei wird deutlich, daß sich das Wasser seit Maßnahmenbeginn wegen der isothermen durchmischten Schicht auch in größeren Tiefen deutlich schneller erwärmt. An der Mauer wirkt sich dieser Effekt bis 40m Tiefe aus, während 1996 nur bis 20m eine Temperaturzunahme festgestellt werden konnte. Am Totenfels wurde die Wassertemperatur an der Oberfläche durch die Maßnahme nicht abgesenkt, der Verlauf der Schichtung war jedoch wesentlich steiler als im Referenzjahr 1996.

Werden die 0m Wassertemperaturen an verschiedenen Probenahmestellen verglichen (Abbildung 80C+D+Abbildung 81), zeigt sich neben der typischen Erwärmung im Jahresverlauf seit 1997 (Maßnahmenbeginn) ein Temperaturgradient: zwischen Stauwurzel und Mauer fällt die Oberflächentemperatur deutlich ab. 1996 hingegen wurden von Mauer bis Saaldorf fast identische 0m Wassertemperaturen gemessen.

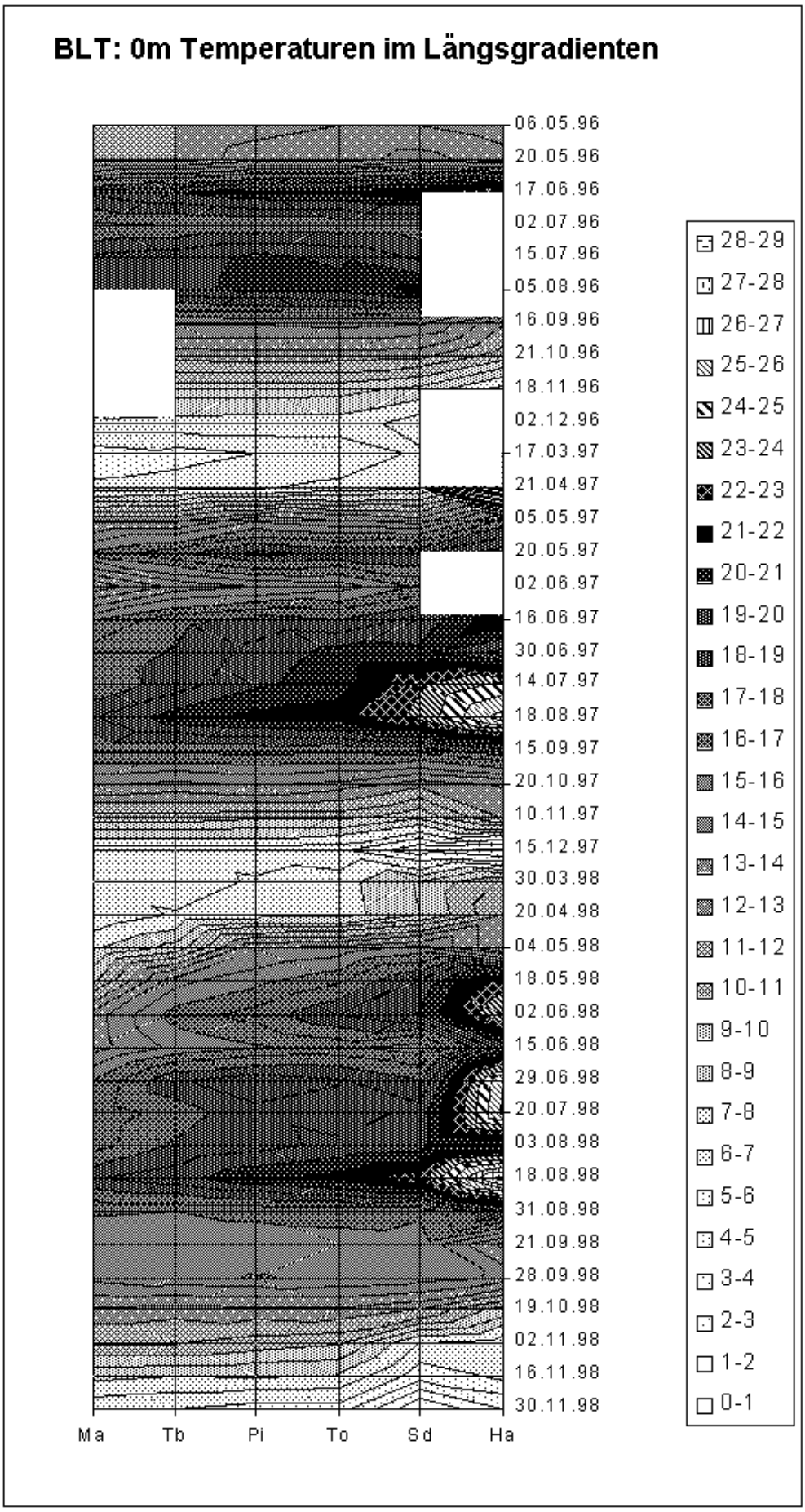


Abbildung 81: 0m Wassertemperaturen im Längsgradienten der Bleiloch Talsperre (1996-1998)

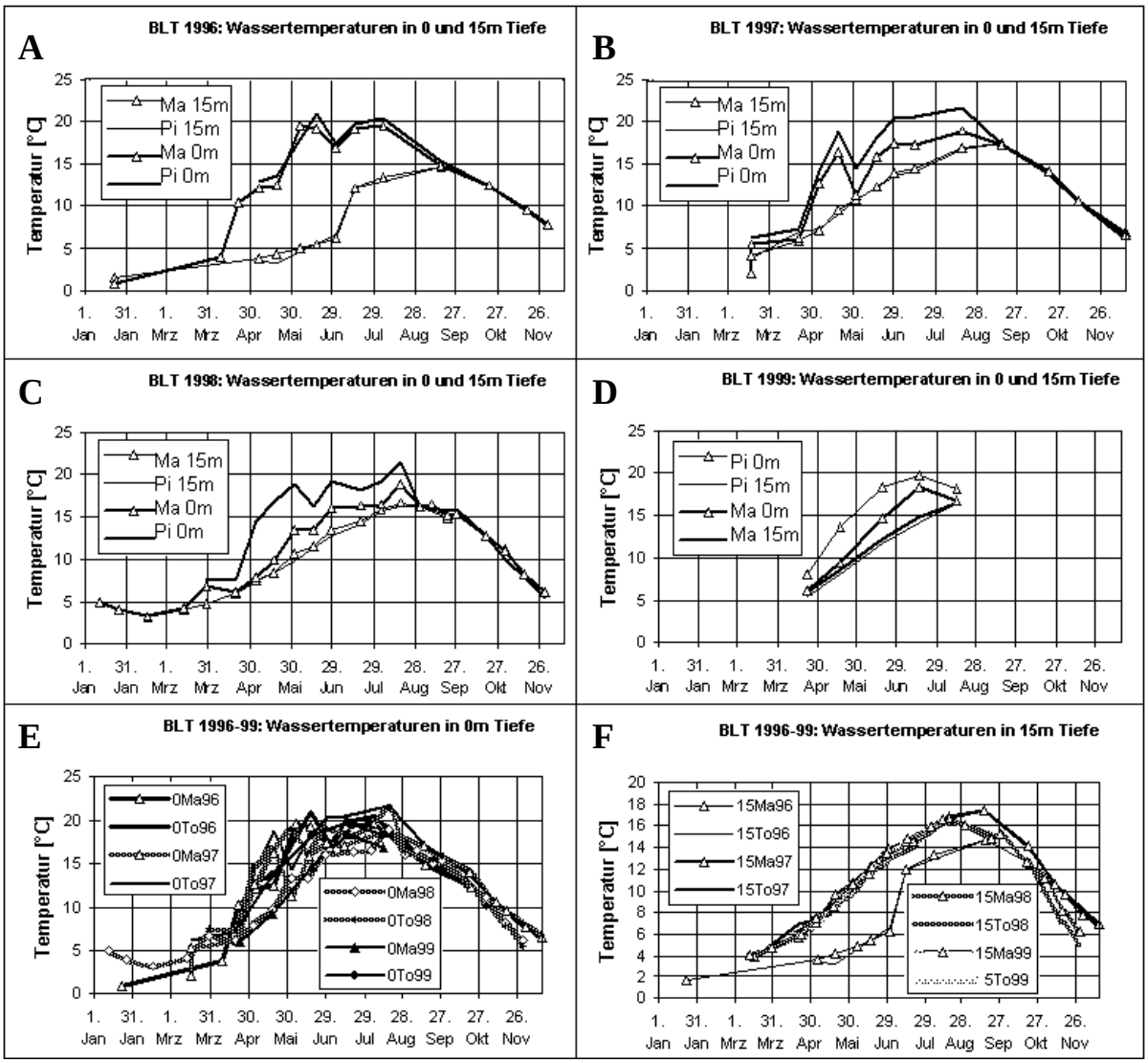


Abbildung 82 A-F: Temperaturen in 0 und 15m Wassertiefe an Mauer (Nähe Belüftung) und Totenfels (in 12,6km Entfernung "saaleaufwärts") in den einzelnen Probenahmejahren (A: 1996 vor Maßnahmenbeginn, B: 1997 erstes Maßnahmenjahr, C: 1998 zweites Maßnahmenjahr, D: 1999 drittes Maßnahmejahr, E: alle 0m Temperaturverläufe, F: alle 15m Temperaturverläufe)

1999 war der Temperaturgradient weniger ausgeprägt als in den beiden Vorjahren (Abbildung 80D). Gegen Anfang August wurde der Betrieb der Zellulosefabrik in Blankenstein wegen einer Produktionsumstellung zeitweise eingestellt. Die sonst zu beobachtende Temperaturdifferenz zwischen den Probenahmestellen Blankenstein (vor Fabrik) und Harra bricht wegen der „fehlenden" Einleitung warmer Abwässer unmittelbar zusammen. Vermutlich hätte dies auch zu einem früheren Zusammenbrechen des vertikalen Temperaturgradienten in der gesamten Talsperre geführt, wäre dieser zu dem Zeitpunkt nicht ohnehin schon im Abbau begriffen gewesen (vgl. entsprechende Kurvenverläufe des Vorjahres).

Einen Vergleich der Temperaturentwicklung des Oberflächenwassers und in 15m Tiefe zeigt die Abbildung 82 A-F. Hier werden im Vergleich der Jahre 1997 bis 1999 mit 1996 auch die nach Belüftungsbeginn stärkeren 0m Temperaturunterschiede zwischen den Probenahmeorten deutlich. In 15m Tiefe finden sich seit 1997 jedoch weder zwischen den Jahren noch zwischen den Orten große Differenzen, während die Temperaturen 1996 im Frühjahr und Sommer deutlich niedriger lagen. Anhand der vorliegenden Daten kann jedoch nicht geschlossen werden, daß sich die Temperaturen des Oberflächenwassers deswegen generell deutlich erniedrigt hätten. Hier

kann selbstverständlich auch das Wetter eine Rolle gespielt haben, am Totenfels waren die Wassertemperaturen 1996 bis 1999 jedenfalls relativ ähnlich, während sie an der Mauer im Frühjahr 1996 eher höher, im Herbst jedoch eher niedriger als in den folgenden Jahren waren.
Die zunehmende Erwärmung während des Sommers wurde gelegentlich (durch Witterungseinflüsse) unterbrochen, was 1997 im Juni und 1998 Mitte Juni und Anfang August auch zu einem deutlichen zusammenbrechen des Temperatur-Gradienten führte.
Die partielle Destratifikation führt zu einer Umverteilung der eingestrahlten Sonnenenergie in tiefere Wasserschichten. Als unmittelbare Folge einer effektiven Destratifikation kann also eine erniedrigte Temperatur an der Wasseroberfläche und ein erhöhte Temperatur in tieferen durchmischten Schichten erwartet werden. Wird die Wärmeenergie auf ein größeres Wasservolumen verteilt, kann außerdem erwartet werden, daß die Summe der gespeicherten Energie zunimmt (Wärmefalle) und die Trägheit bei ihrer Abgabe ebenso. Inwiefern sich hierbei der Abstand von der Anlage auf ihre Effektivität auswirkt, konnte nicht sicher vorhergesagt werden. Die Temperaturgradienten bei den 0m Proben lassen auf einen mit dem Abstand abnehmenden Einfluß der Belüftungsanlage und / oder des warmen Zuflusses schließen. In 15m Tiefe waren die Wassertemperaturen jedoch in allen Maßnahmejahren an allen Orten ähnlich. Daraus drängt sich der Schluß auf, daß entweder die Effektivität der Durchmischung vergleichbar gewesen sein muß und / oder ein Austausch von Wasser der durchmischten Schicht zwischen verschiedenen Talsperrenbereichen stattgefunden hat.
Neben den schon vorgestellten Temperaturmessungen sollen für das Jahr 1998 auch Ausschnitte der **Datalogger-Daten** vorgestellt werden (sie liegen auch für 1997 und für 1999 vor). An 2 bwz. 3 Stellen wurden während der Vegetationsperiode mindestens jede Stunde (Originaldaten: z.T. Messung alle 2 Minuten!) in 0, 2 und 4 m Tiefe die Wassertemperaturen bestimmt, was auch Rückschlüsse auf Tagesgänge erlaubt (Abbildung 83+Abbildung 84).
Zusätzlich stehen für den gleichen Zeitraum automatisch aufgezeichnete Daten der Wetterstation auf der Talsperre (Nähe Staumauer) zur Verfügung (Halbstunden- bzw. Stunden-Mittelwerte), sie umfassen neben der Lufttemperatur die Windrichtung und -Intensität, die Global- und die photosynthetisch aktive Strahlung (PAR). In Abbildung 83 + Abbildung 84 wird der Tagesgang der Lufttemperaturen ebenfalls abgebildet.
An den exemplarisch gezeigten Daten wird allerdings deutlich, daß sich die täglichen Schwankungen der Lufttemperatur nur gedämpft in der Oberflächen-Wassertemperatur niederschlagen (an der Mauer auch das kaum) und in 2m Tiefe fast keinen Einfluß mehr haben. An der Mauer kam es zu einem völligen Zusammenbrechen des Temperaturgradienten, als die Tagesmittelwerte im Mai deutlich unter die Temperatur der durchmischten Schicht sanken.
Da die original Datalogger-Daten eher unübersichtlich sind, wurden charakteristische Kennwerte (Tages-Mittlewerte, -Standardabweichung) errechnet, u.a. um sie untereinander und mit anderen Parametern vergleichen zu können. In der Abbildung 170 im Anhang werden die Wassertemperaturen (Tagesmittelwerte) der Datalogger-Messungen des Jahres 1998 abgebildet (3 Orte, versch. Tiefen). Die Abbildung 85 zeigt den kompletten Jahresgang der Wasser- bzw. Lufttemperaturen für 1998, wobei in A die Tagesmittelwerte sowie die Minima und Maxima der Tagestemperatur als Fehlerbalken dargestellt sind. In B werden lediglich die Mittelwerte der Oberflächen-Wassertemperaturen an den drei verschiedenen Meßstationen (y-Achse) sowie auf der sekundären y-Achse die der Lufttemperaturen jeweils zusammen mit der (interpolierten) 15m Wassertemperatur dargestellt. Als KritMa bzw. KritPi wird in beiden Teilabbildungen der Zeitraum markiert, in dem der Mittelwert der Tagestemperatur unter dem der Wassertemperatur in 15m Tiefe an den jeweiligen Probenahmestellen liegt. Unter dieser Bedingung kann davon ausgegangen werden, daß sich – früher oder später – der Temperaturgradient in der Wassersäule aufheben müßte.

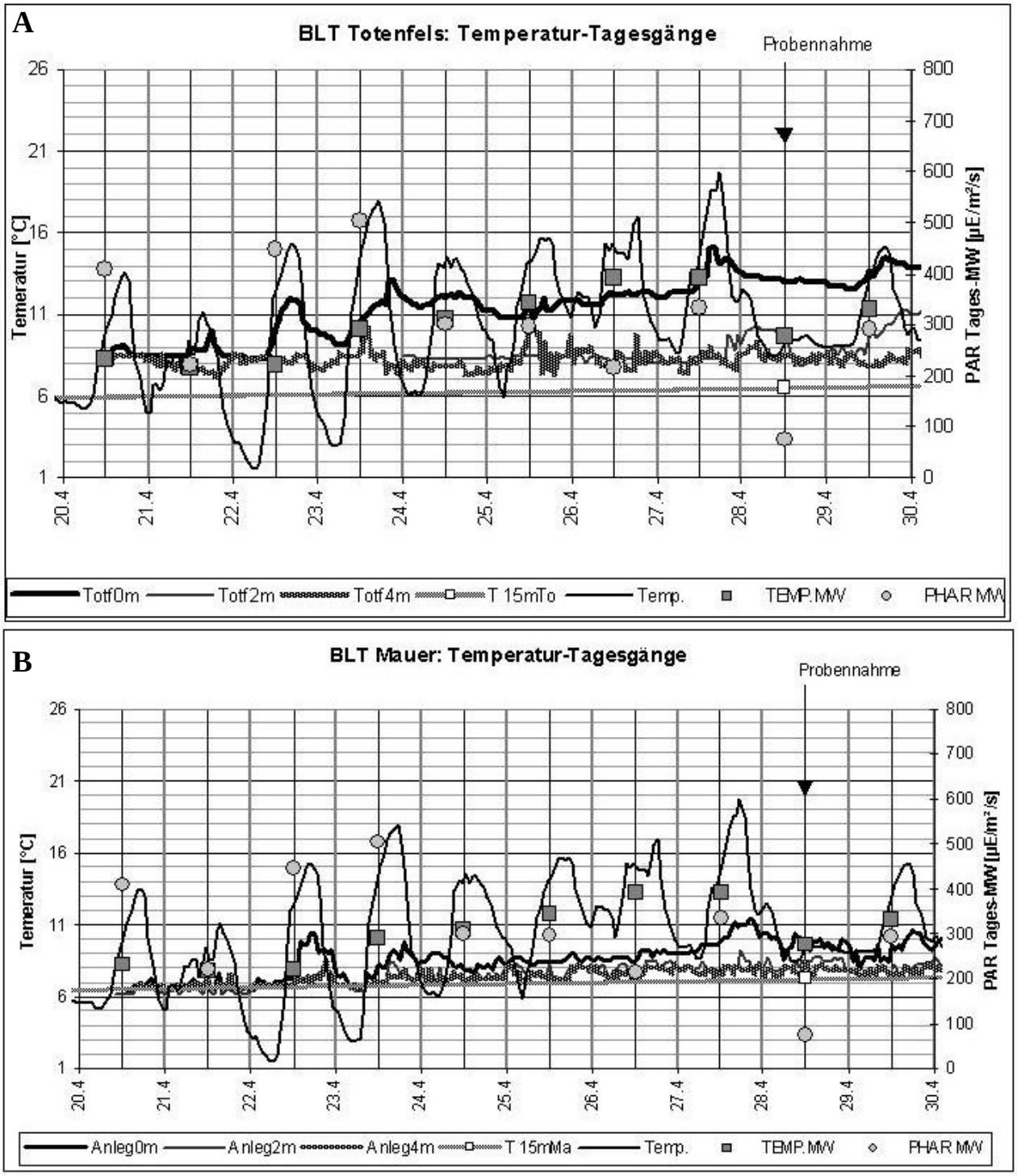


Abbildung 83: exemplarische Tagesgänge von Luftemperatur und Wassertemperaturen in verschiedenen Tiefen 20.04.-30.04.1998; A: Totenfels (12 km von Belüftung), B: Anlegestelle (Nähe Staumauer & Belüftung); Temp.: Lufttemperatur-Verlauf, Temp.MW.: Mittelwert der 0m Wassertemperatur, Anleg/Totf xm: Wassertemperatur in xm Tiefe an Anlegestelle (A) bzw. Totenfels (B); PHAR MW.: Tages-Mittelwert der photosynthetisch aktiven Strahlung

Der **Zusammenhang zwischen Luft- und Wassertemperatur** erscheint soll im folgenden genauer betrachtet werden. Regressionen der täglichen Temperatur-Standardabweichungen (also der diurnalen Temperaturschwankungen) von Luft- und Wassertemperaturen zeigen, daß 1998 nur am Totenfels und dort nur in 0m ein klarer Zusammenhang zu beobachten ist (r^2=0,527,

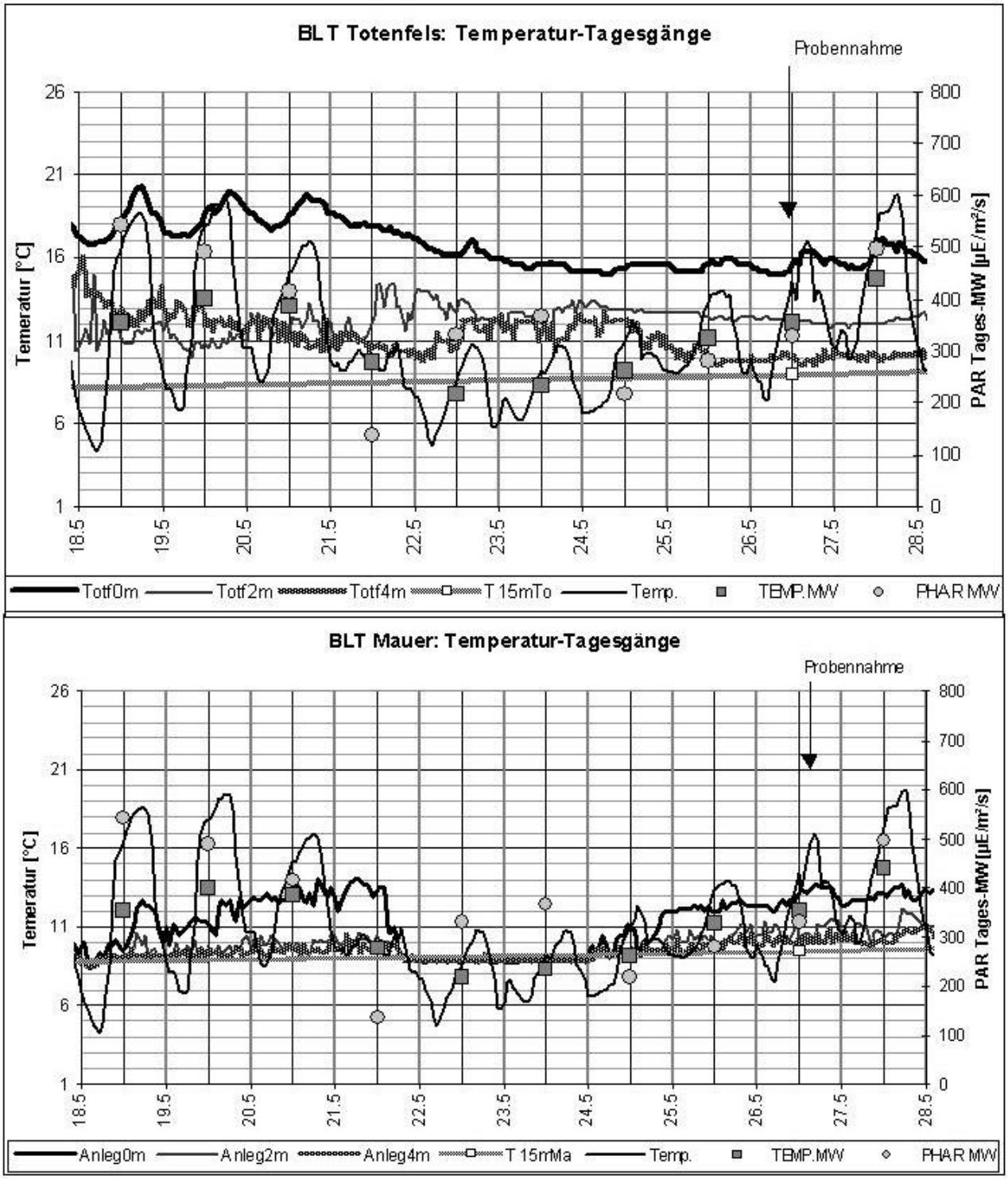


Abbildung 84 : examplarische Tagesgänge der Wassertemperaturen 18.05.-28.05.1998 (Näheres siehe vorangegangene Abb.)

Steigung 0,22). Ansonsten lagen die höchsten r^2 bei Saalburg (0m) mit 0,29 und Anlegestelle (0m) mit 0,17 (ß=0,1 bei beiden) (Daten nicht abgebildet). Tagesgänge sind an der Luft prinzipiell wesentlich ausgeprägter als im Wasser, in der Nähe der Belüftung verwischen sie allerdings besonders stark.

Die 0m Wassertemperaturen vom Totenfels korrelieren deutlich mit denen der Tiefenwasserbelüftung (r^2=0,95, Steigung=0,71, Konstante=4,52), mit denen der Anlegestelle jedoch viel weniger (r^2=0,60, dieser Zusammenhang wurde nicht abgebildet).

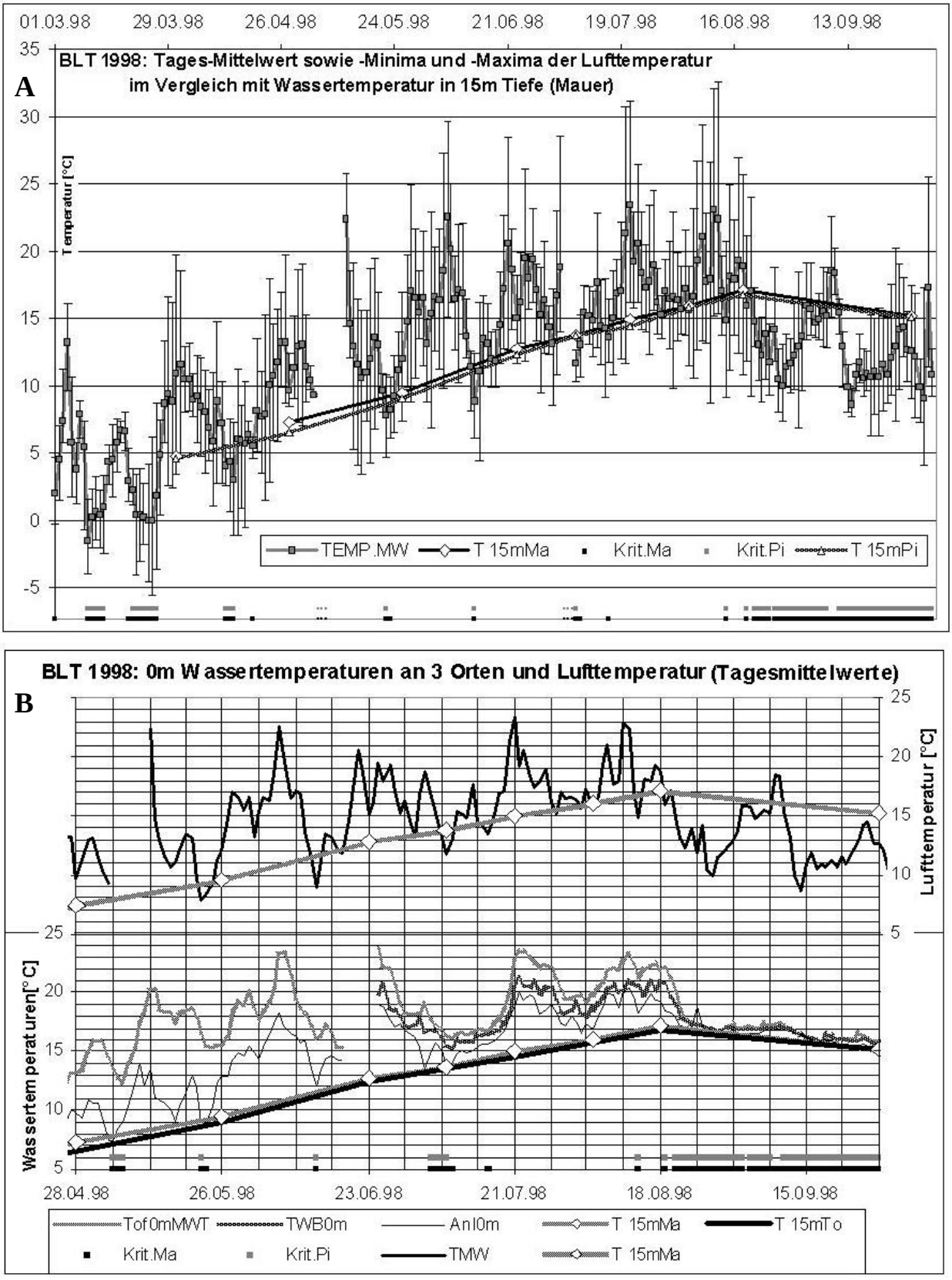


Abbildung 85 A: Lufttemperatur-Tagesmittelwerte und Standardabweichung im Vergleich mit 15m Wassertemp. (interpoliert); markierte Zeiträume: Tagesmittel unter 15m Temmperatur; B: 0m Wassertemperaturen an drei Orten im Jahresverlauf (Tagesmittelwerte), Tof: Totenfels, TWB: Tiefenwasserbelüftung, Anl.: Anlegestelle Nähe Mauer; im Vergleich: Tagesmittelwerte der Lufttemperatur und Wassertemperatur in 15m

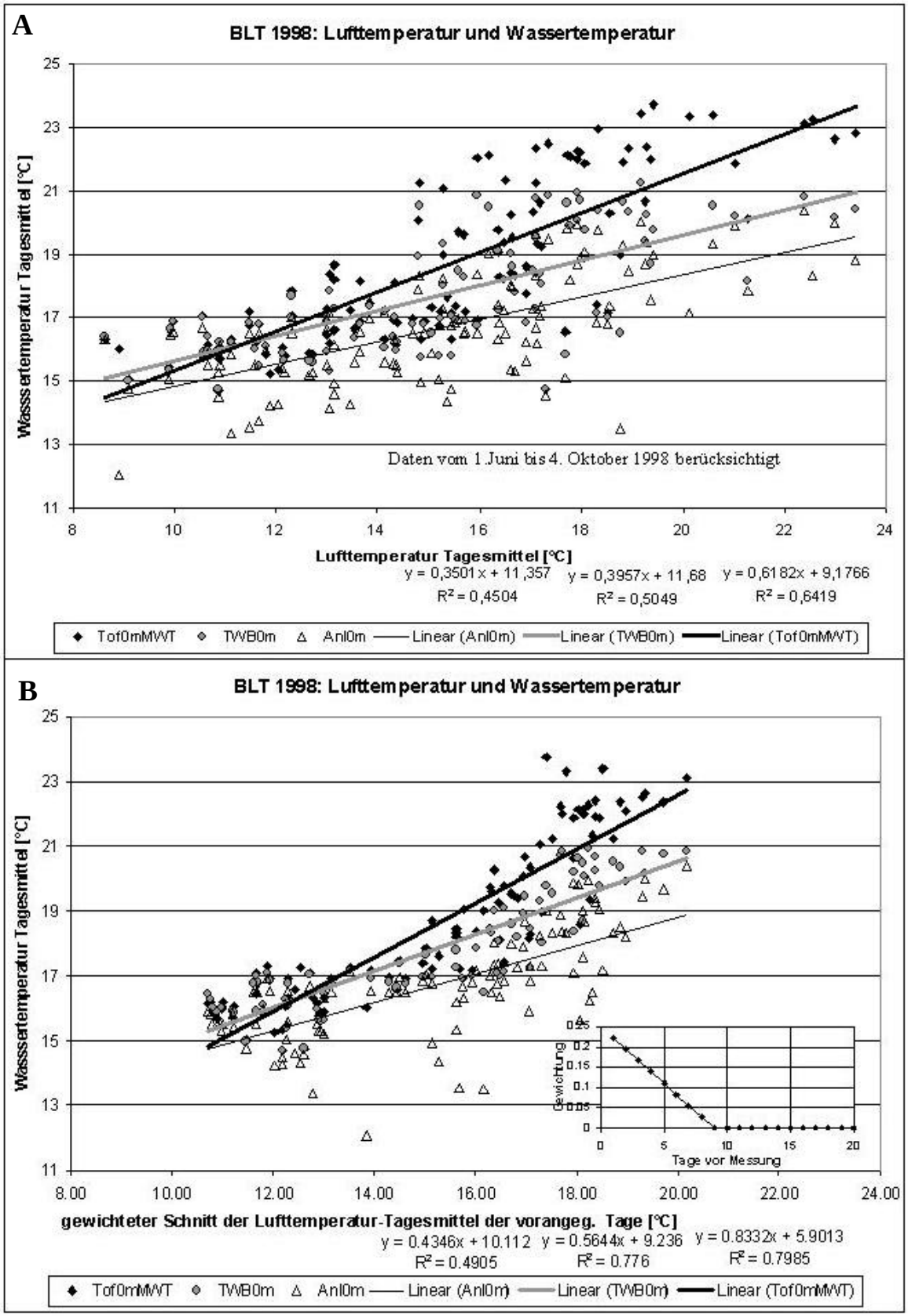


Abbildung 86 : A: Tagesmittelwerte der Lufttemperatur und der Wassertemperaturen an den verschiedenen Meßstationen; B: wie A, statt einfachen Tagesmittelwerten der Lufttemperatur wurden die Temperaturen der vorangegangenen Tage mit abnehmender Gewichtung berücksichtigt (siehe kleine Grafik); Tof: Totenfels, TWB: Tiefenwasserbelüftung, Anl.: Anlegestelle

Der Zusammenhang zwischen Tagesmittelwert der Luft- und 0m Wasser-Temperatur läßt sich auch als xy-Diagramm darstellen (Abbildung 86). Die Streuung der Punkte kann deutlich vermindert werden, wenn als x-Wert ein gewichteter Luft-Temperatur-Wert (unter Einbeziehung vorangegangener Tage) statt dem einfachen Wert des jeweiligen Tages verwendet wird. Damit wird der Trägheit bei der Erwärmung bzw. Abkühlung des Wassers Rechnung getragen. Der statistisch beste Zusammenhang ergibt sich für die Meßstelle Totenfels, die am weitesten von der Belüftung entfernt ist.

Bei eingehender Betrachtung der Abbildung 85 und Abbildung 86 fällt auf, daß die Wassertemperaturen an allen Orten an der Oberfläche (bis auf wenige Ausnahmen) über den Tagesmittelwerten der Lufttemperatur lagen. Die Ursache hierfür kann in einer effektiven Wärmespeicherung der Sonnenenergie, aber auch in der relativ hohen Zulauftemperatur liegen, die auch von den warmen Abwässern der Zellstoffabrik in Blankenstein beeinflußt wird.

Neben den genannten Einflußgrößen können auch die Windgeschwindigkeit, die Zufluß- und Abflußmengen die Erwärmung des Wassers beeinflussen. Wie Abbildung 87 zeigt, sind die Unterschiede zwischen gewichtetem Tagesmittel und 0m Wassertemperatur immer dann besonders groß, wenn es relativ warm ist.

Nach Zusammenbruch des Temperaturgradienten Ende August sieht der Zusammenhang anders aus: hier ist die Differenz dann besonders groß, wenn die Lufttemperaturen besonders niedrig waren (Wärmespeicherung durch das Wasser). Wegen der Gewichtung der substrahierten Lufttemperaturen ergibt sich hier eine gewisse zeitliche Verzögerung. Ein durch das Wetter erwärmter Zufluß kann durchaus eine Erklärung für die vor allem im Stauwurzelbereich erhöhten Wassertemperaturen sein. Durch die verwendete Auswertungsstratiegien kann jedoch kein klarer Hinweis auf einen kontinuierlichen Einfluß erwärmter Abwässer aufgezeigt werden.

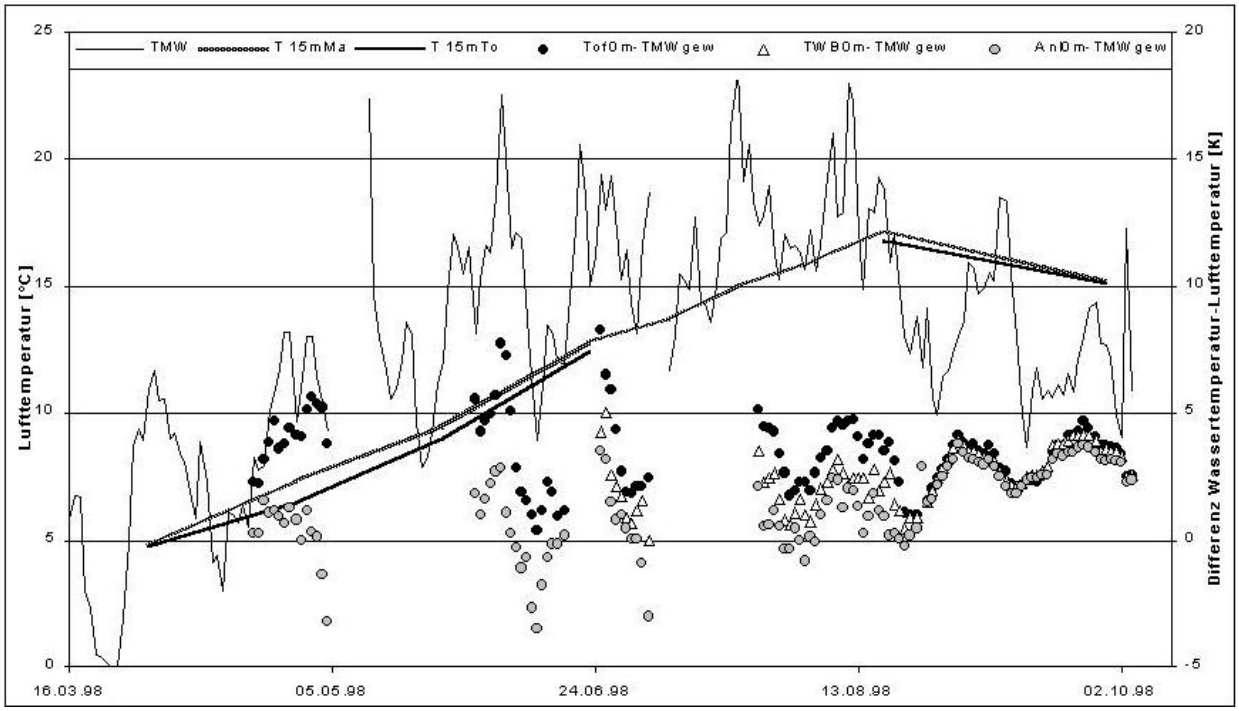


Abbildung 87: Differenzen der Wassertemperaturen zur Lufttemperatur (Tagesmittelwerte, Lufttemperatur wie in vorangegangener Grafik gewichtet)

4.3.2 Es kann ein Zusammenhang zwischen Temperatur-Schichtung und Konzentration des Phytoplanktons beschrieben werden

4.3.2.1 Kennwerte der Schichtung ermöglichen Vergleich mit Chlorophyll a Vorkommen

Eine systematische Untersuchung des Zusammenhanges zwischen der Schichtung und dem Phytoplankton-Vorkommen erfordert eine Vereinfachung der komplexen Information der Multisonden-Tiefenprofile. Außerdem müssen alle Daten in einer Datei vereinigt werden. Deshalb wurden aus den Profilen Kennwerte extrahiert, die ihre Charakteristika gut beschreiben. Dabei handelte es sich um die Wassertemperatur (Tmax(=0m)) an der Oberfläche und in 15m Tiefe (T15m) sowie die Differenz aus diesen beiden Werten (dT0-15m). Außerdem wurde der maximale pH- und Chlorophyll a Wert (pHmax, Chlmax) sowie letzterer auch in 0m (Chl0m) bestimmt. Aus den grafischen Verläufen der Profile wurden ihre Form durch die Mächtigkeit einer mehr oder weniger homogenen Oberflächenlamelle (DT, DChl) und die Ausdehnung der Übergangsschicht zwischen ihrer Unterkante und dem durchmischten Wasserkörper (Überg.), abgeschätzt. Dabei ergaben sich gelegentlich auch Verläufe, die nicht in dieses Schema paßten, ihnen wurde durch Bemerkungen Rechnung getragen. Um unabhängig von den Verläufen der Profile ein Maß für die Erwärmung der gesamten oberen Wasserschichten im Vergleich mit der durchmischten Schicht zu haben, wurde die mittlere Differenz aller Meßwerte oberhalb 15m zu dem in 15m gebildet (enpricht anschaulich gesprochen dem Integral der Temperaturdifferenz geteilt durch die Meter, abgekürzt deshalb TInt).

Um die Stärke der Schichtung in einem „integrierenden“ Wert zu erfassen, wurde die durchschnittliche Temperaturdifferenz und Chlorophyll a Anreicherung der Wassersäule bis 15m pro Meter errechnet (Werte in verschiedenen Tiefen minus der Temperatur in 15m). Für die Profile von 1998 wurden dabei die genauen Profilverläufe berücksichtigt (dabei ergaben sich die Parameter „Intergral Temperatur“, IT und „Integral Chlorophyll“, IC). Für alle Profile wurde für die durchschnittliche Temperaturdifferenz eine vereinfachte Form der Berechnung verwendet, in die die oben genannten Kenngrößen Mächtigkeit der Oberflächenschicht, Mächtigkeit des Übergangsbereiches und maximale Temperaturdifferenz 0-15m einfließen (Rechenweg: (DT+Überg*0,5)*(Tmax-T15m)/15).

Die Chlorophyll a Werte der Mulitsonde müssen noch mit einem (experimentell ermittelten) Faktor multipliziert werden, um mit den aus Extrakten photometrisch bzw. per HPLC bestimmten Werten übereinzustimmen. Häufig wurde an der Oberfläche mit der Sonde eine verminderte Chlorophyll a Konzentrationen ermittelt, während die Extrakte keine entsprechende Abnahme zeigten. Ursache hierfür dürfte die wegen Photoinhibition erniedrigte Chlorophyll-Fluoreszenz sein.

Die Kennwerte der Profile wurden durch die per HPLC ermittelten Chlorophyll a Konzentrationen ergänzt (0m und summierende Probe), außerdem wurde die errechnete Algengruppenzusammensetzung dem Datensatz hinzugefügt.

Im Anhang befinden sich die Tabelle 53 und die Tabelle 54 mit den Kenngrößen der Temperaturprofile inclusive der an den gleichen Tagen bestimmten Chlorophyll a Werte. Die wichtigsten Ergebnisse der Analysen mit den Kennwerten zeigen die Abbildung 89 bis Abbildung 92 sowie im Anhang Abbildung 166, Abbildung 168+Abbildung 169.

Zunächst soll der Chlorophyll a Gehalt in Oberflächenproben (Abbildung 88, in summierenden Proben vgl. Abbildung 169) und die maximale Temperaturdifferenz zwischen 0 und 15m Wassertiefe im Gradienten der Talsperre betrachtet werden. Es zeigt sich bei beiden Parametern ein deutlicher Abfall der Werte in Richtung Staumauer.

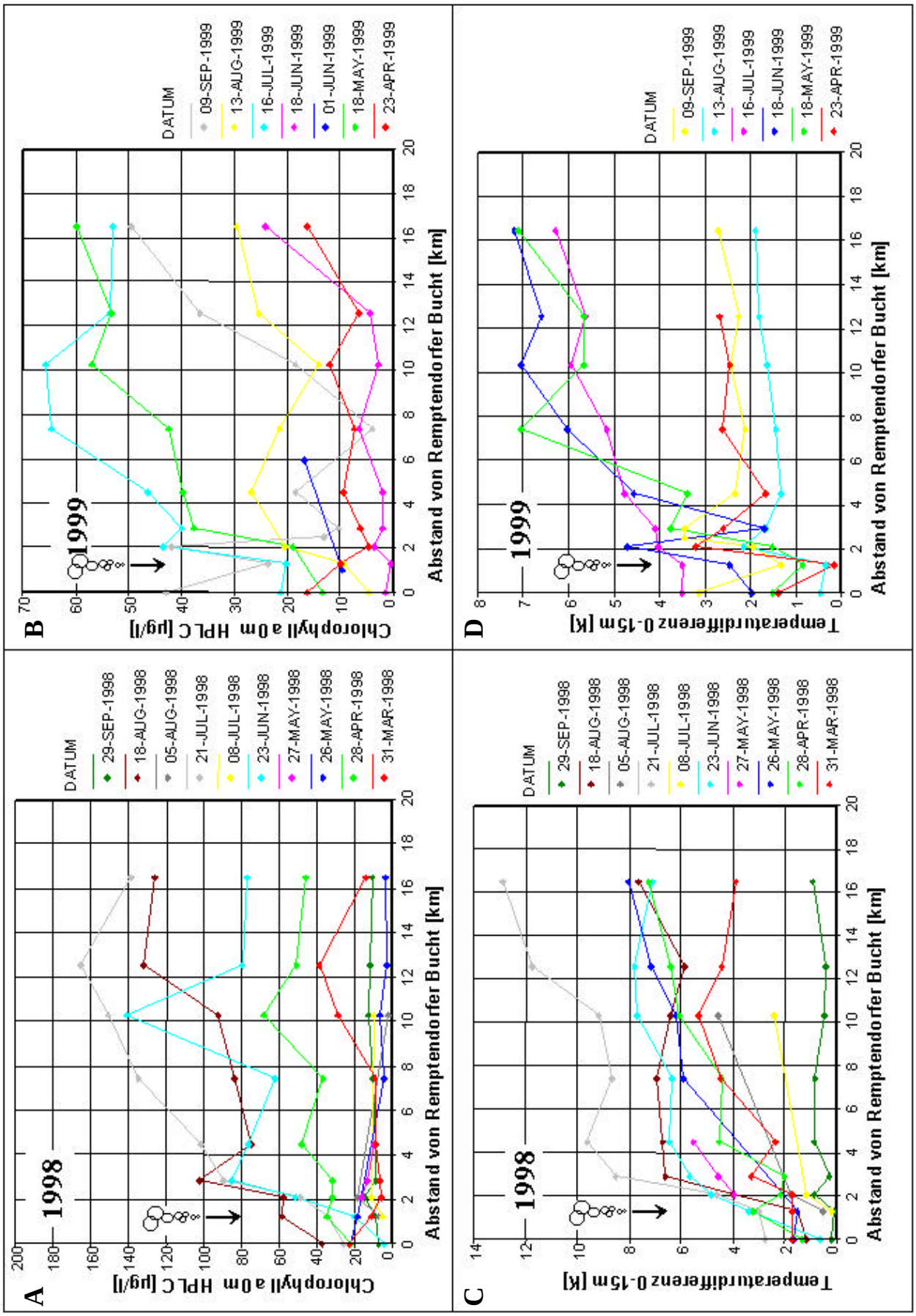


Abbildung 88: Kennwerte des Gradienten in der Bleiloch Talsperre: A: Chlorophyll a 0 im Längsgradienten 1998; B: wie A nur 1999; Temperaturdifferenz 0-15m gegen 0m Chlorophyll a 1998; D: wie C nur 1999;

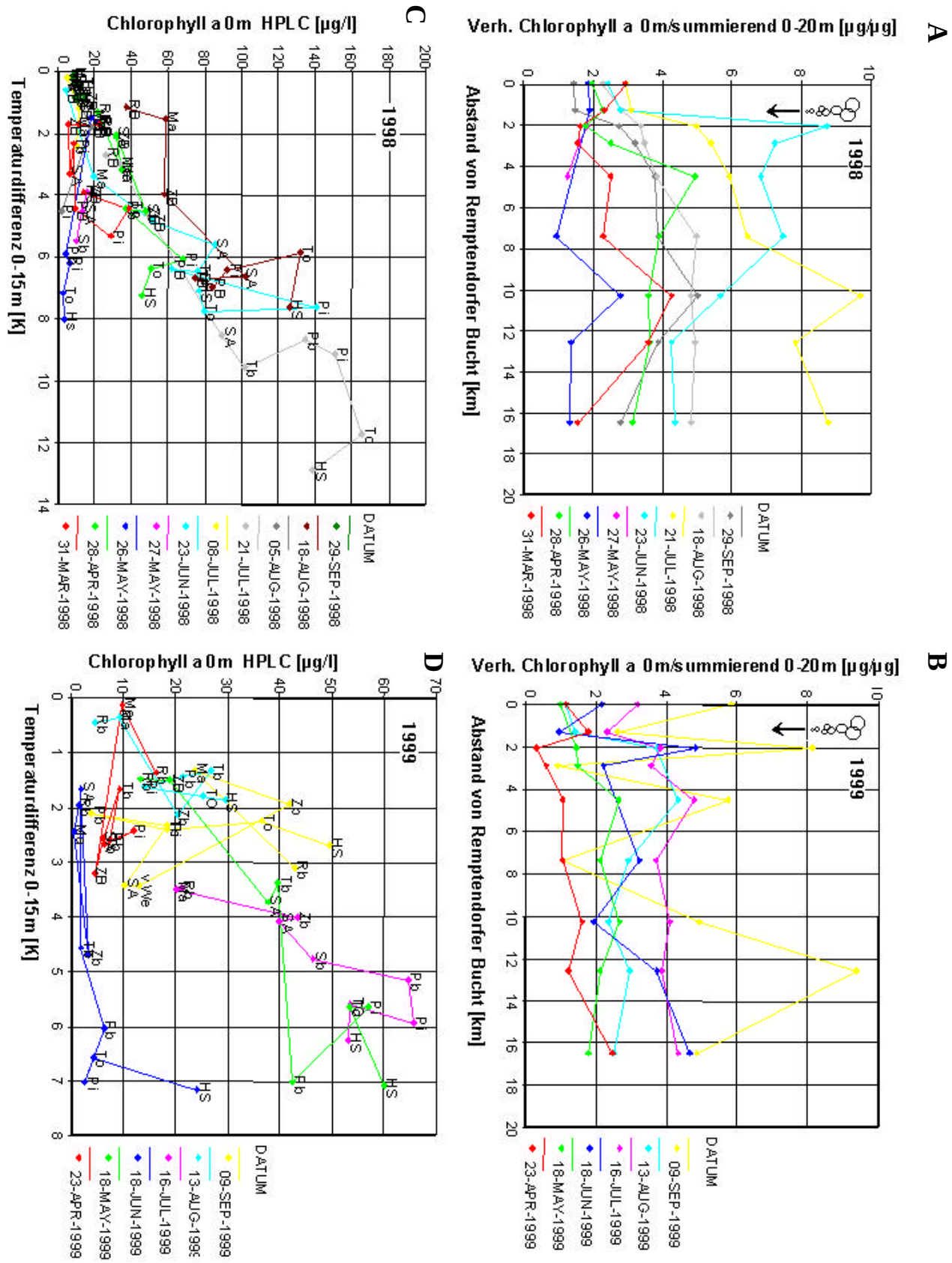
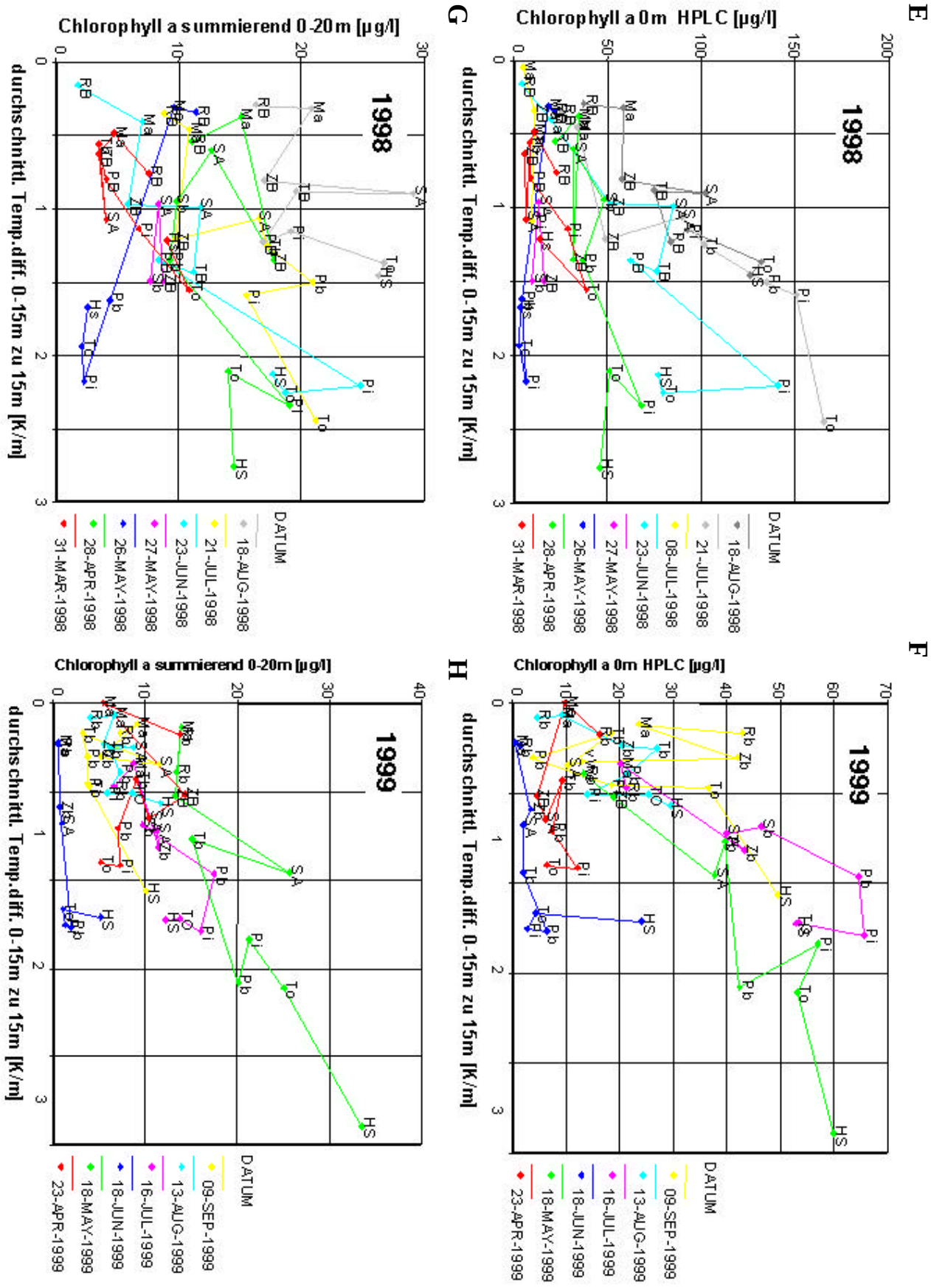
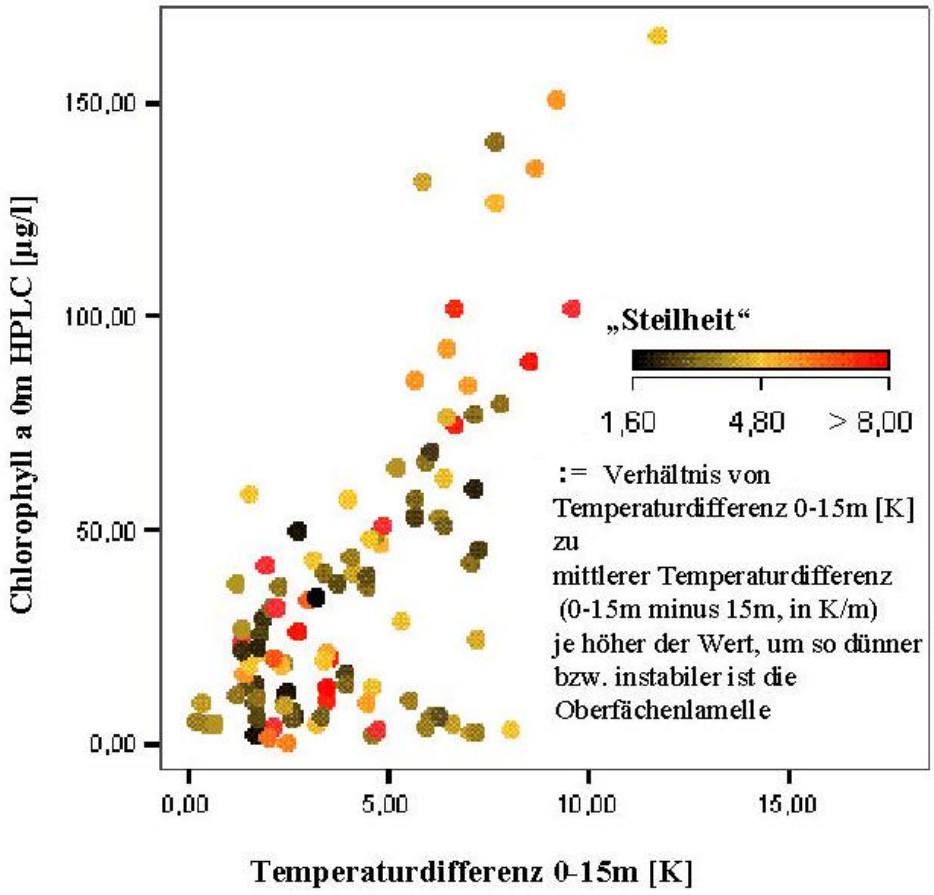


Abbildung 89: Kennwerte des Gradienten in der Bleiloch Talsperre: A: Verhältnis Chlorophyll a 0m/summierende Probe Abstand von Remptendorfer Bucht aufgetragen 1998; B: wie A nur 1999; C: Temperaturdifferenz 0-15m gegen 0m Chlorophyll a 1998; D: wie C nur 1999; nächste Seite: E: durchschnittliche Temperaturdifferenz 0-15m (proportional zu „Integral“) und 0m Chlorophyll a 1998; F: wie E nur 1999; G: durchschnittl. Temperaturdifferenz 0-15m und Chlorophyll a der sum. Proben 1998; H: wie G nur 1999; Datenpunktbeschrift. geben Orte an


E
Chlorophyll a 0m HPLC [µg/l]
1998
durchschnittl. Temp.diff. 0-15m zu 15m [K/m]
DATUM
18-AUG-1998
21-JUL-1998
08-JUL-1998
23-JUN-1998
27-MAY-1998
26-MAY-1998
28-APR-1998
31-MAR-1998
F
Chlorophyll a 0m HPLC [µg/l]
1999
durchschnittl. Temp.diff. 0-15m zu 15m [K/m]
DATUM
09-SEP-1999
13-AUG-1999
16-JUL-1999
18-JUN-1999
18-MAY-1999
23-APR-1999
G
Chlorophyll a summierend 0-20m [µg/l]
1998
durchschnittl. Temp.diff. 0-15m zu 15m [K/m]
DATUM
18-AUG-1998
21-JUL-1998
23-JUN-1998
27-MAY-1998
26-MAY-1998
28-APR-1998
31-MAR-1998
H
Chlorophyll a summierend 0-20m [µg/l]
1999
durchschnittl. Temp.diff. 0-15m zu 15m [K/m]
DATUM
09-SEP-1999
13-AUG-1999
16-JUL-1999
18-JUN-1999
18-MAY-1999
23-APR-1999



Als einfaches Maß für die Wirksamkeit der Belüftungsanlage auf die Verteilung des Phytoplanktons kann das Maß der Anreicherung des Chlorophyll a an der Oberfäche im Vergleich zu dem durchschnittlichen Gehalt in der Wassersäule bis 20m Tiefe betrachtet werden.

Abbildung 90: Temperaturdifferenz 0-15 und Chlorophyll a in 0m sowie "Steilheit" des Temperaturgradienten – interaktives SPSS Streudiagramm, Bleiloch Talsperre 1997+98

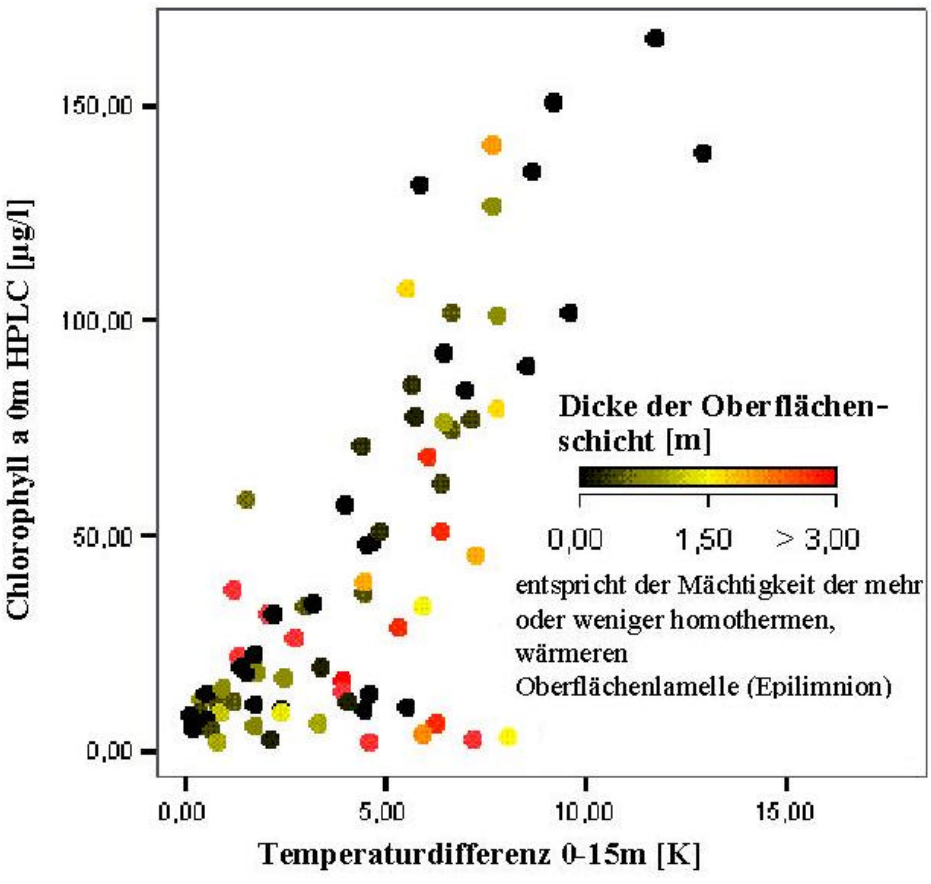


Abbildung 91: Temperaturdifferenz 0-15 und Chlorophyll a in 0m sowie Dicke der Oberfächenschicht – interaktives SPSS Streudiagramm, Bleiloch Talsperre 1997+98

In Abbildung 89 A+B werden die Verhältnisse des Chlorophyll a in 0m zu dem in 0-20m summierenden Proben gegen den Abstand von der Remptendorfer Bucht aufgetragen. Dabei ergibt sich an der Mauer (1,29 km Abstand von Remptendorfer Bucht, der Probenahmestelle in unmittelbarer Nachbarschaft zur Belüftungs-

anlage) bzw. in der Remptendorfer Bucht häufig das niedrigste Verhältnis (i.A. immer noch über 2, d.h. daß auch hier keine gleichmäßige Verteilung der Phytoplanktons vorgelegen haben kann). An den Probenahmestellen weiter Richtung Stauwurzel wird schon im Hauptbecken – nur 800m von der Mauer entfernt – eine starke Anreicherung des Phytoplanktons an der Oberfläche deutlich (bis Faktor >8). In Abbildung 168 (und Tabelle 53 sowie Tabelle 54 im Anhang) wird der Zusammenhang zwischen (mittlerer) Temperaturdifferenz, Chlorophyll a in 0m und summierenden Proben gegen die Lage im Längsgradienten der Talsperre gezeigt.

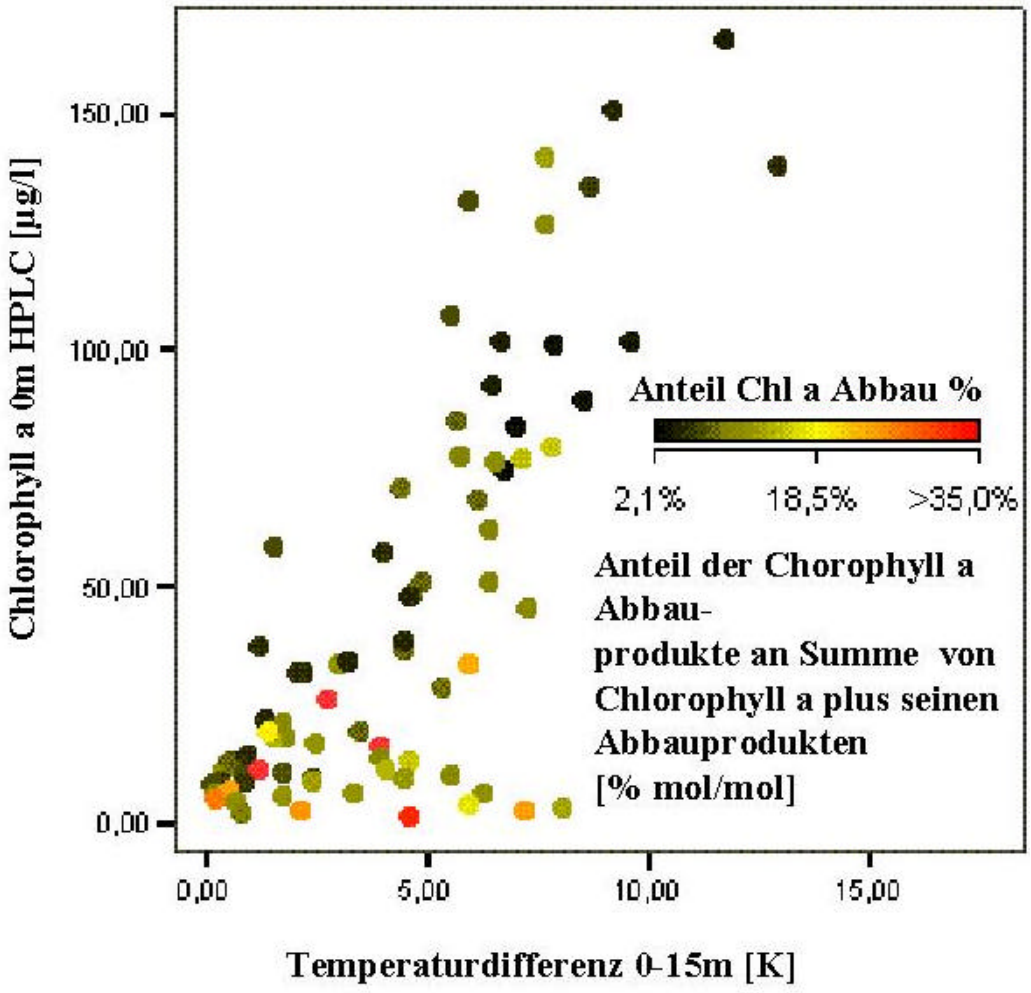


Abbildung 92: Temperaturdifferenz 0-15 und Chlorophyll a in 0m sowie prozentualer Anteil an Chlorophyll a Abbauprodukten (molar an Summe von Chlorophyll a und seinen Abbauprodukten) – interaktives SPSS Streudiagramm, Bleiloch Talsperre 1997+98

Da – unabhängig von der Lage der Probenahmestelle – eine höhere Konzentration des Phytoplanktons bei stärker ausgebildetem Gradienten bzw. ein Rückgang beim Zusammenbruch des Gradienten beobachtet wurde, lag es nahe, diesen Zusammenhang auch grafisch darzustellen (Abbildung 89 C+H). Dabei kann für die Ausprägung des Temperaturgrandienten entweder die Temperaturdifferenz 0-15m (C+D) oder, unter Einbeziehung der Mächtigkeit der Oberflächenschicht, die durchschnittliche Temperaturdifferenz 0-15m (E-H) verwendet werden. Außerdem wird entweder die Chlorophyll a Konzentration an der Oberfläche (C-F) oder die in den summierenden Proben (G+H) eingesetzt. Es zeigt sich, daß der Temperaturgradient durchaus die Chlorophyll a Konzentration an der Oberfäche zu limitieren scheint. Umgekehrt geht ein ausgeprägter Temperaturgradient jedoch nicht notwendigerweise mit hohen Chlorophyll Werten einher, wahrscheinlich weil hier andere Faktoren ebensfalls eine Rolle spielen (Zooplanktonfraß, Nährstoffe, etc.). Die Temperatudifferenz 0-15m und die rechnerisch aufwendiger zu bestimmende mittlere Temperaturdifferenz 0-15m zeigen einen ähnlichen Zusammenhang mit der Chlorophyll a Konzentration an der Oberfäche. Das Chlorophyll a in den summierenden Proben zeigt jedoch weder mit der mittleren (G+H) noch mit der einfachen Temperaturdifferenz (nicht abgebildet) einen deutlichen Zusammenhang. Die Beziehung zwischen Temperaturdifferenz 0-15m und Chlorophyll a an der Oberfläche wird in den interaktiven

SPSS Grafiken der Abbildung 90 bis Abbildung 92 näher betrachtet (hier wurden 1999er Daten nicht einbezogen, da die Tiefenprofile des Aufwandes wegen nicht so detailiert ausgewertet wurden), vgl. auch Abbildung 166C und Abbildung 167 im Anhang. Bei dieser Darstellungsform ist es möglich, die Färbung der Punkte eins xy-Diagrammes von einer dritten metrischen Variablen abhängig zu machen. Die Steilheit des Temperaturgradienten scheint nach Abbildung 90 keinen Einfluß auf den Zusammenhang zwischen Chlorophyll a und Temperaturgradient 0-15m zu haben. Relativ geringe Chlorophyll a Konzentrationen an der Oberfläche gingen häufig mit relativ großen Dicken der homogenen Oberflächenschicht (Abbildung 91) einher, was auf eine verstärkte Sedimentation oder ungünstige Lichtbedingungen innerhalb der Oberflächenschicht zurückzuführen sein könnte. In Abbildung 92 wird der Anteil an Chlorophyll a Abbauprodukten farblich hervorgehoben. **Dabei zeigt sich, daß sich in Proben mit relativ geringen Chlorophyll a Konzentrationen (im Verhältnis zur Temperaturdifferenz) ein deutlich größerer Anteil an Phäopigmenten finden läßt.** Dieser Befund ist sehr interessant, zumal er nahelegt, daß die niedrigen Chlorophyll a Konzentrationen in diesen Fällen tatsächlich auf einen ungünstigen physiologischen Zustand des Phytoplanktons oder auf Zooplanktonfraß hindeuten.

4.3.2.2 Gibt es Unterschiede im Vorkommen verschiedener Algengruppen in Abhängigkeit des Temperaturgradienten?

Offensichtlich kom-men Bacillariophyceen und Chlorophyceen nur bei ausgeprägtem Temperaturgradienten in größeren Mengen vor, während Crypto-monaden auch noch bei relativ instabiler Schichtung verhältnis-mäßig große Konzen-trationen an Chloro-phyll a erreichen (Abbildung 93A). Bei Temperaturdifferenzen von über 4 bzw. 5K erreichen Bacillariophyceen bzw. Chlorophyceen wesentlich höhere Konzentrationen als bei geringeren Gradienten. Cryptomonaden scheint schon 1K zur Ausbildung relativ großer Populationen zu genügen, Steigerungen der Temperaturdifferenz lassen keine deutliche Zunahme ihres Vorkommens erkennen.
Bezüglich der relativen Anteile der einzelnen Gruppen wird deutlich, daß der Anteil der Cryptomonaden bei geringer Stabilität der Wassersäule (dT <1K) fast immer sehr hoch ist (Abbildung 93B). Die Anteile der übrigen Gruppen steigen mit zunehmender Temperaturdifferenz. Trotz der erheblichen Streuung der Punkte erscheint eine unterschiedliche Toleranz verschiedener Algengruppen gegenüber dem Temperaturgradienten wahrscheinlich. Der beobachtete Längsgradient in der Phytoplanktonverteilung könnte insofern als Folge des Temperaturgradienten gewertet werden. Für diese Interpretation spricht, daß an Probenahmeorten, die typischerweise starke Gradienten und relativ geringe Cryptomonaden-Anteile aufweisen, nach Zusammenbruch der Temperaturschichtung Cryptomonaden zunehmen. Dieser Effekt wurde in allen Maßnahmejahren am Ende der Vegetationsperiode beobachtet (vgl. Abbildung 46), aber auch am 26.5.1998, als der Temperaturgradient zusammengebrochen war (vgl. Abbildung 51).
Als es 1996 zu Cyanobakterien-Massenentwicklungen kam, war die Stabilität der Wassersäule gegenüber den Maßnahmejahren um einen Faktor 3 höher (Jerzykowsky und Witter, 1998).
Das weitgehende Fehlen der Cyanobakterien nach Maßnahmebeginn kann theoretisch mit der geringeren Stabilität der Wassersäule in Zusammenhang gebracht werden (vgl. Kapitel 4.7). In den Maßnahmejahren führt der direkte Vergleich zwischen Temperaturgradient und Cyanobakterien-Vorkommen nicht weit, weil nur sehr geringe Vorkommen dieser Gruppe erfaßt wurden. Da die Stabilität der Wassersäule insgesamt jedoch deutlich herabgesetzt war, läßt sich daraus nicht ableiten, daß es keinen Zusammenhang zwischen Temperaturgradient und Cyanobakterien-Vorkommen gibt. Vom Jahr 1996 liegen nur wenige Temperaturmessungen vor, deren Kennwerte sind wegen der sehr unterschiedlichen Formen der Profile nicht unmittelbar mit denen der Maßnahmejahre vergleichbar.

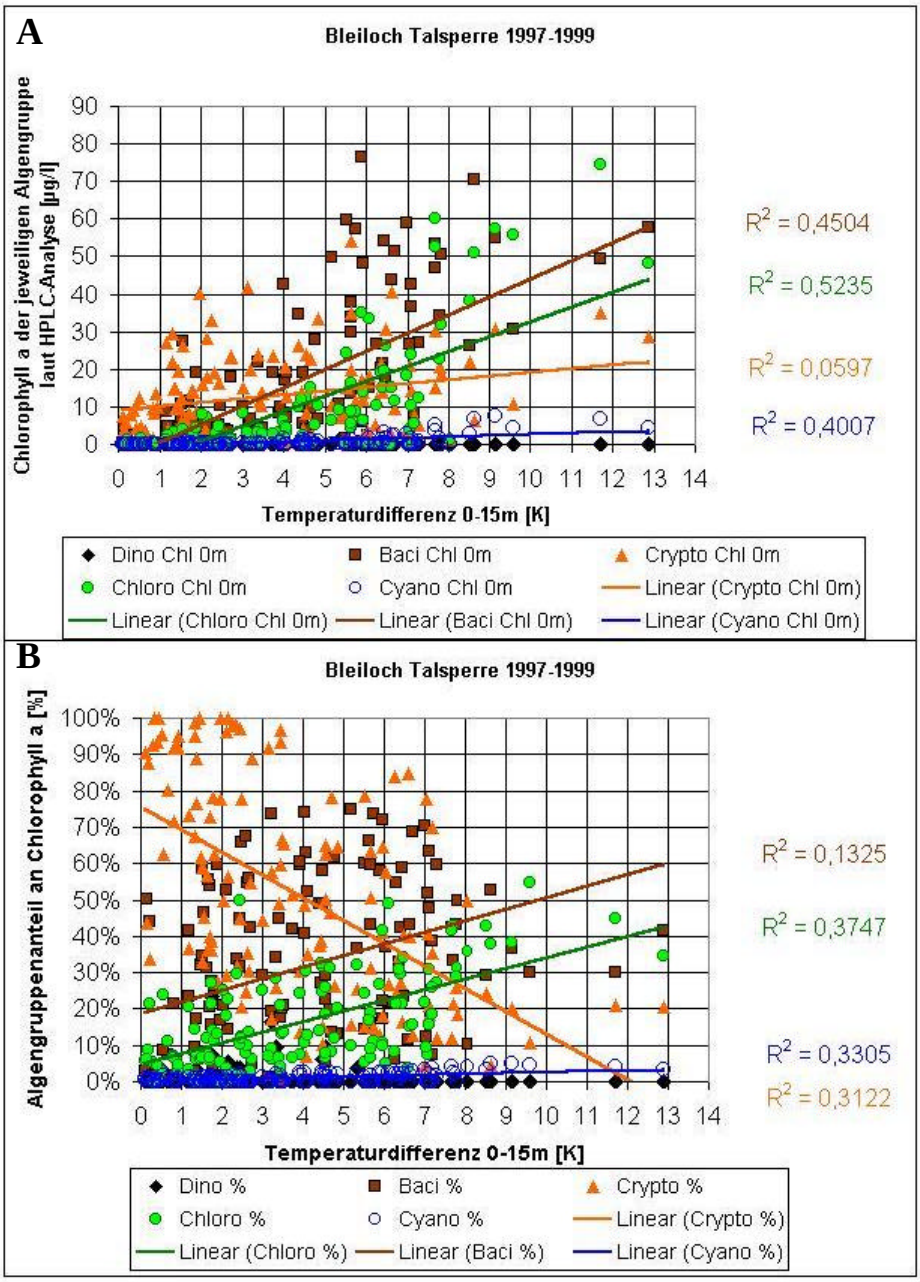


Abbildung 93: Zusammenhang zwischen Algengruppen-Vorkommen und Temperaturgradienten; A: absolute Konzentrationen; B: relative Anteile an Chlorophyll a; auf der x-Achse ist jeweils die Temperaturdifferenz zwischen 0 und 15m Tiefe aufgetragen, auf der y-Achse das Chlorophyll a der jeweiligen Gruppe (nach iterativem Modell aus HPLC Daten errechnet)

4.3.2.3 Modellierung des quantitativen Zusammenhanges zwischen Temperaturdifferenz 0-15m und Chlorophyllkonzentration an der Oberfläche

Für das Jahr 1998 wurde anhand des in Abbildung 94A gezeigten Zusammenhanges zwischen Temperaturdifferenz 0-15m und Chlorophyll a in 0m (Linie) eine Modell-Annahme des maximal zu erwartenden Chlorophyll a getroffen. Dieses Modell wurde schließlich auf Datalogger-Daten, die praktisch kontinuierlich erhoben wurden (Original-Messung alle 2 Minuten, ausgewertet wurden jeweils die Tagesmittelwerte), angewandt.

Ziel des Vorgehens war, die Datenlücke zwischen zwei Probenahmen einschätzen zu können: waren in der Zwischenzeit aufgrund von Veränderungen des Temperatugradienten zusätzliche Maxima bzw. Minima möglich, oder sind die Werte der Meßtage wahrscheinlich repräsentativ für den zeitlichen Verlauf des Chlorophyll a?

In Abbildung 94B wird das Ergebnis der Modellrechnung für zwei Meßstationen mit den tatsächlich gemessenen Chlorophyll a Werten verglichen. Wie schon in Abbildung 94A, in der die Modellannahme den tatsächlich gemessenen Werten gegenübergestellt ist, deutlich wird, ist bei

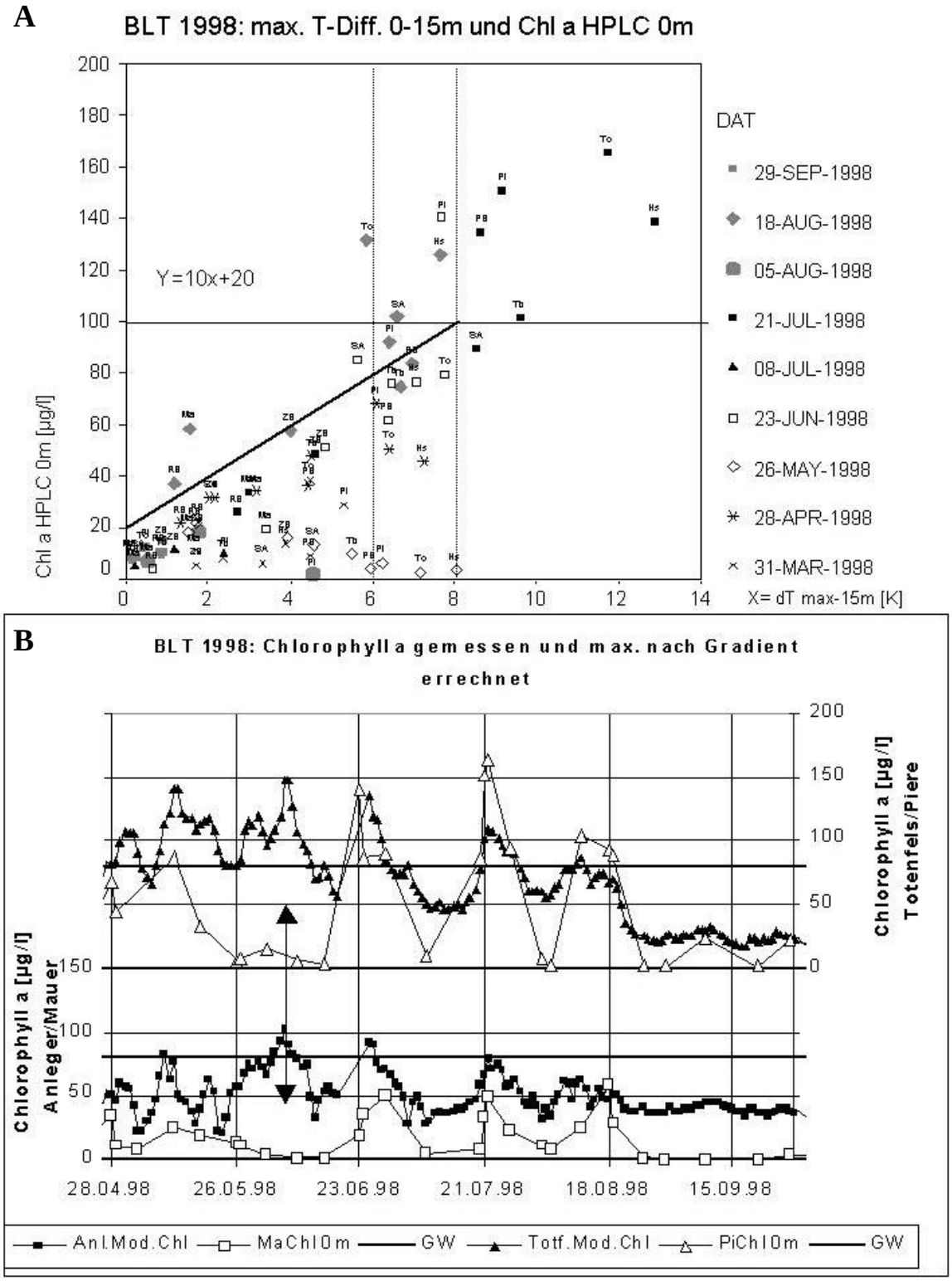


Abbildung 94: A: dem Modell zwischen Wassertemperatur Differenz 0-15 und maximalem Chlorophyll a Gehalt in 0m zugrunde liegender beob achteter Zusammenhang 1998 (Linie: Modellannahme); B: anhand von Tagesmittelwerten der Dataloggerdaten (Wassertemperatur in 0m und interpolierter 15m Wassertemperatur) errechnete maximale Chlorophyll a Konzentration, wobei der in A gezeigte Zusammenhang eingesetzt wurde, zusätzlich werden die tatsächlich gemessenen Chloropyll a Konzentrationen abgebildet

einer Temperaturdifferenz über 6 K nicht mehr mit einem linearen Zusammenhang zu rechnen, vielmehr können auch deutlich höhere Chlorophyll a Konzentrationen auftreten. Durch zusätzliche Proben während des Sommers (14-tägiger Rhythmus) und eine günstige Lage der Proben-

nahmetermine stimmen die gemessenen Chlorophyll a Werte einigermaßen gut mit dem modellierten Verlauf der Chlorophyll a Entwicklung im Jahresgang überein. Größere Unterschiede zwischen maximal zu erwartendem Chlorophyll a und gemessenem Chlorophyll a traten vor allem Ende Mai bis Mitte Juni auf. Bei den Mininima wurde auch jeweils weniger Chlorophyll a gemessen, als das Modell erlaubt hätte. Als weiterer Faktor sollte auch das Vorkommen des Zooplanktons berücksichtigt werden, da dies der wichtigste Freßfeind des Phytoplanktons ist und sein Vorkommen dramatisch reduzieren kann.

4.3.2.4 Die Einbeziehung des Zooplankton könnte die Modellierung noch verbessern

Wie die Abbildung 95 zeigt, trifft es durchaus zu, daß Zooplankton-Maxima, insbesondere solche der Cladoceren, dann auftraten, wenn der Unterschied zwischen Modell-Chlorophyll a und gemessenem besonders hoch war. Der Unterschied Ende Mai bzw. Anfang Juni scheint trotzdem ausgeprägter, als diejeigen während des Sommers, als insgesamt größere Zooplanktonvorkommen registriert wurden. Möglicherweise spielten hier weitere Faktoren eine Rolle, etwa die Sedimentation der Bacillariophyceen, die aufgrund der HPLC-Daten als wahrscheinlich gelten kann (siehe Kapitel 4.2.1).

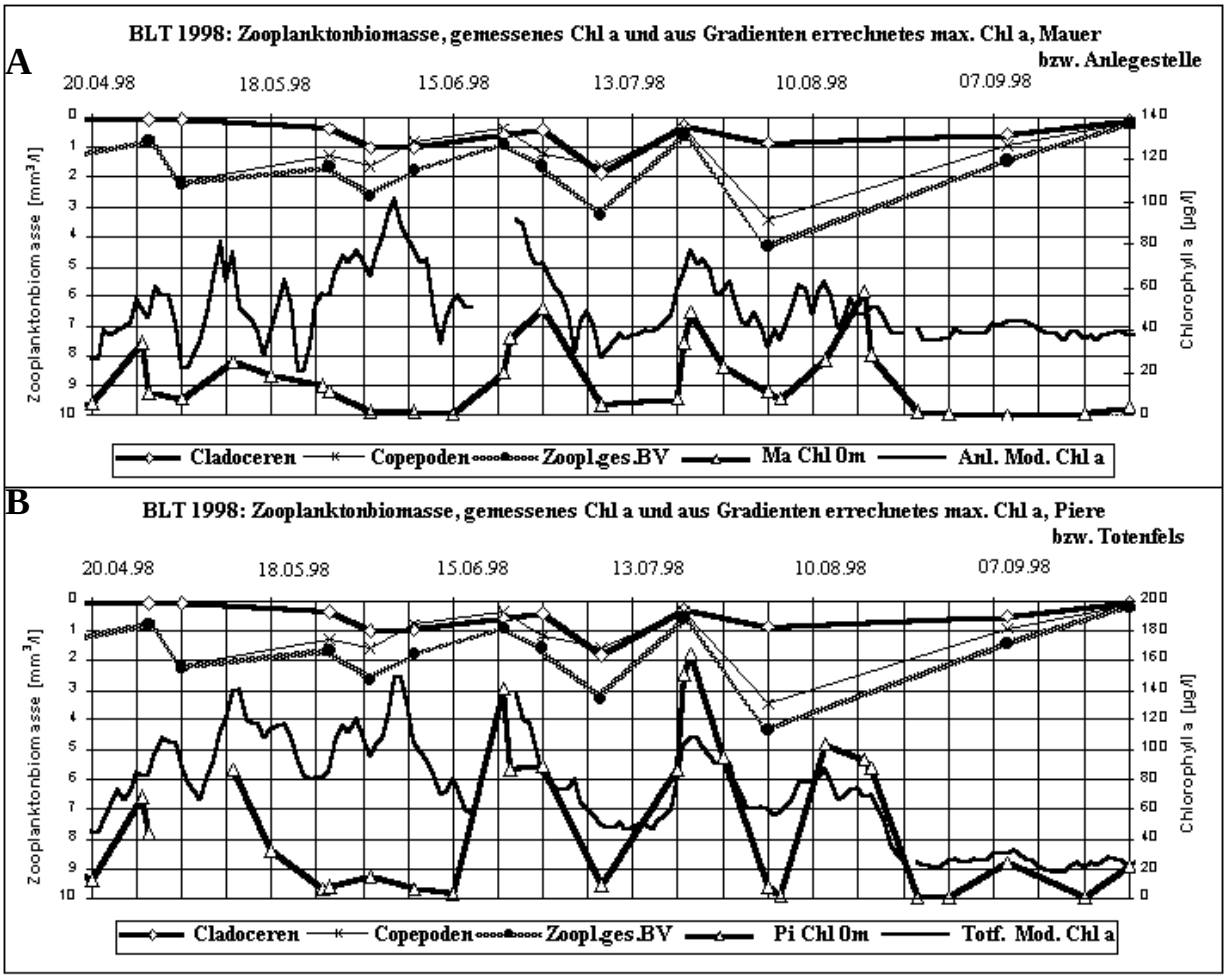


Abbildung 95: anhand von Tagesmittelwerten der Dataloggerdaten (Wassertemperatur in 0m und interpolierter 15m Wassertemperatur) errechnete maximale Chlorophyll a Konzentration 1998; zusätzlich werden die tatsächlich gemessenen Chloropyll a – und Zooplankton-Konzentrationen abgebildet; A: Modell- und gemessene Chlorophyll a Werte für Anlegestelle bzw. Mauer und Zooplankton Mauer; B: wie A nur Totenfels bzw. Piere, Zooplankton Mauer (nur dort wurde Zooplankton bestimmt)

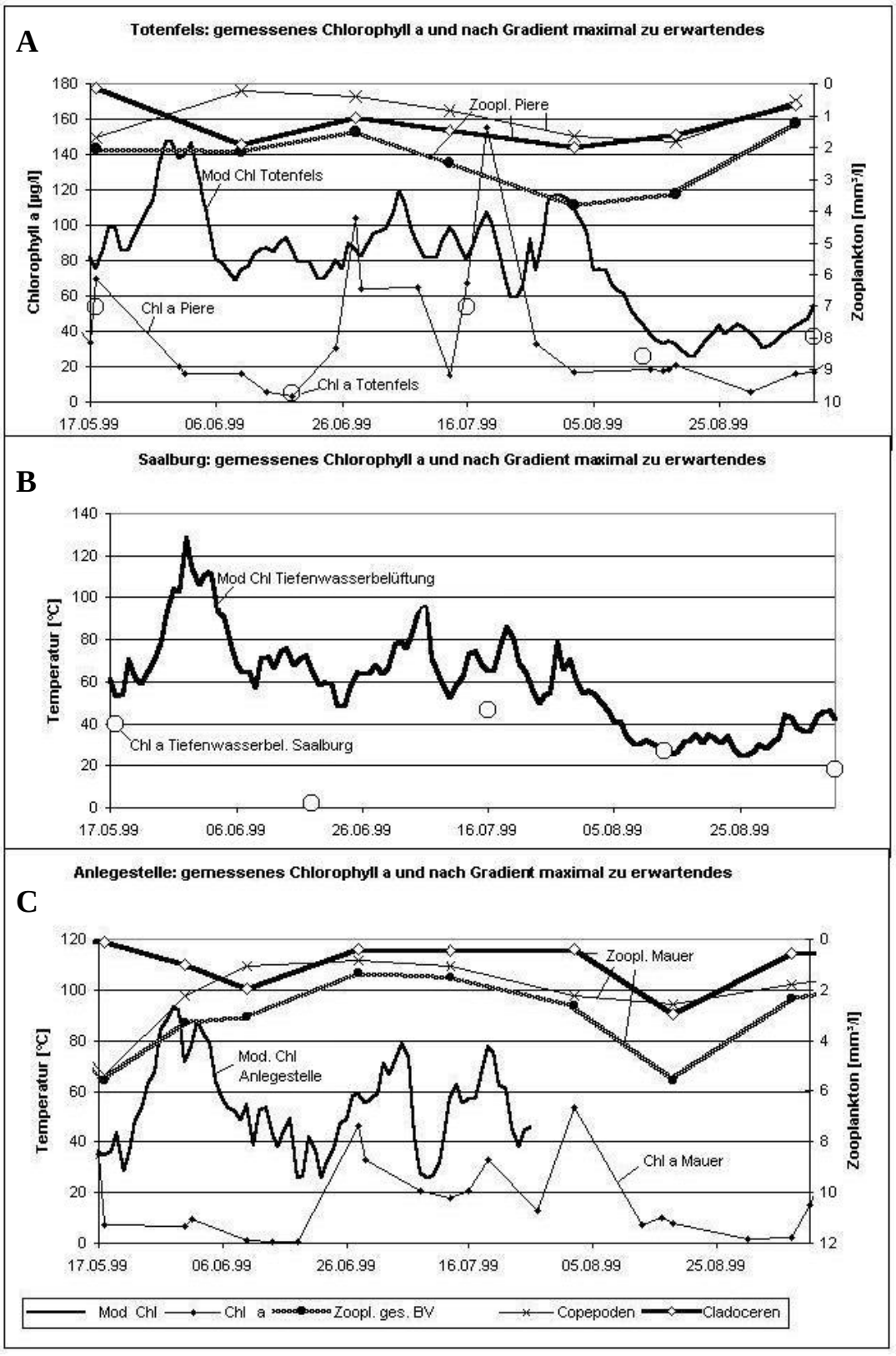


Abbildung 96: anhand von Tagesmittelwerten der Dataloggerdaten (Wassertemperatur in 0m und interpolierter 15m Wassertemperatur) errechnete maximale Chlorophyll a Konzentration 1999; zusätzlich werden die tatsächlich gemessenen Chloropyll a – und Zooplankton-Konzentrationen abgebildet; A: Modell- und gemessene Chlorophyll a Werte für Anlegestelle bzw. Mauer und Zooplankton Mauer; B: Modell- und gemessene Chlorophyll a Werte für Saalburg (keine Zooplankton-Daten); C: wie A nur Totenfels bzw. Piere, Zooplankton Mauer (nur dort wurde Zooplankton bestimmt)

Aufgrund der relativ seltenen Zooplankton-Erhebungen, die zudem zeitlich häufig nicht genau mit den Tagen der Chlorophyll a Messungen übereinstimmten, wurde darauf verzichtet, den Einfluß des Zooplanktons rechnerisch in das Modell zu integrieren. Mit Hilfe von Interpolationen wäre dies sicherlich relativ einfach möglich, aber kaum als seriöses Vorgehen zu betrachten. Statt dessen soll die bloße Gegenüberstellung der Daten genügen.
Für das Jahr 1997 war die Datenlage ungünstiger, so daß kein entprechendes Modell erstellt werden konnte, für 1999 hingegen wurde das gleiche Modell angewandt, die Ergebnisse sind in Abbildung 96 abgebildet. Das Modell spricht dafür, daß die tatsächliche Chlorophyll a Entwicklung 1999 vermutlich nicht dem einfachen, interpolierten Verlauf der Messungen an den Probenahmetagen ensprach. Vermutlich gabe es Anfang Juli ein Chlorophyll a Maximum, das nicht erfasst wurde (Pfeil). Dieser Fall zeigt, daß die Modell-Überlegungen sinnvoll und notwendig sind, um den Chlorophyll a Verlauf im Jahresgang beurteilen zu können.

4.3.2.5 Mächtigkeit der Oberflächenschicht und Lichtattenuation: der Attenuationskoeffizient ist mitbestimmend für das Primärproduktions-Potential

Die extrem hohe Hintergrundattenuation in der Bleiloch Talsperre sorgt nicht nur für eine extrem kleine euphotische Schicht, sondern verursacht auch spektrale Verschiebungen mit der Tiefe. Auch ohne nennenswerte Chlorophyll a Konzentrationen werden in der Bleiloch Talsperre in den in dieser Arbeit untersuchten Jahren ca. 95% des eingestrahlten Lichtes schon in den ersten 2m absorbiert (vgl. Abbildung 97, dieser Wert variiert allerdings mit schwankenden Extinktionskoeffizienten aufgrund der Gelbstoffkonzentrationen). Das außergewöhnliche Bleiloch Talsperren-Lichtklima soll im folgenden genauer charakterisiert werden.
In unbelasteten Gewässern dringt blaues Licht i.A. am weitesten in die Tiefe. Wegen der Eigenfärbung des Bleiloch Talsperren-Wassers wird hier jedoch kurzwelliges (blaues) Licht schnell völlig absorbiert (schon in ca. 2m, Abbildung 97B+D), während gelbes am weitesten transmittiert. Wie die Abbildung 97C zeigt, werden verschiedene Wellenlängen unterschiedlich stark absorbiert, in der Summe wird die 1% Lichtintensität am 18.12.96 in Saalburg (fast kein Chlorophyll a) bei ca. 4m Tiefe erreicht. Während die Absorption einzelner Wellenlängen bei homogener Verteilung der absobierenden Stoffe bzw. Partikel einer exponentiellen Kurve folgt, weicht die Summe davon ab, sobald einzelne Wellenlängen ganz absorbiert sind. Die Abweichung vom exponentiellen Verlauf spielt allerdings erst bei sehr geringen Lichtintensitäten eine Rolle. Deshalb ist der Fehler, der sich bei Annahme eines insgesamt exponentiellen Verlaufes ergibt, quantitativ unerheblich, wenn die gesamte Wassersäule betrachtet wird. Die Abweichung ist außerdem systematisch – Lichtintensitäten in größeren Tiefen werden unterschätzt. Bei gleichbleibendem Spektrum könnte also auch eine angepaßte Kurve ermittelt werden.
Wie die Abbildung 97A zeigt, hat sich der mittlere Attenuationskoeffizient der Bleiloch Talsperre seit 1989 stark verändert. Neben z.T. erheblichen Schwankungen im Jahresverlauf ist das Niveau seit ca. 1993 wesentlich niedriger (Bereich zwischen 1 und 0,5/m), während bis 1990 Werte über 2 (bis max. 3,6/m) vorherrschten. Unabhängig von anderen absorbierenden Partikeln – etwa Phytoplanktern – beeinflußt der Hintergrund-Absorptionskoeffizient in erheblichem Maße die Mächtigkeit der euphotischen Schicht und die dort zur Verfügung stehende Lichtmenge, sowohl quantitativ als auch qualitativ. Hierin muß eine wichtiger ökologischer Faktor gesehen werden, denn die primäre Produktivität des Gewässers hängt in erster Linie vom zur Verfügung stehenden Licht ab, inwiefern Nährstoffe in der Bleiloch Talsperre eine Begrenzung des Wachstums bewirkt haben könnten, wird im folgenden Kapitel abgehandelt.
Eine Halbierung des Gesamt-Extinktionskoeffizienten bewirkt eine Verdopplung des in der Wassersäule zur Verfügung stehenden Lichtes, gleichzeitig wird die euphotische Schicht doppelt so mächtig (siehe Kapitel 4.5.4). Das hieße auch, wenn die Absorption des Phytoplanktons zu-

nächst vernachlässigt wird (vgl. *Abbildung 98* +Tabelle 27), daß allein aufgrund des verbesserten Lichtklimas (ca. Faktor 5 beim Attenuationskoeffizienten) seit 1993 gegenüber den Jahren bis 1990 etwa die fünffache Primärproduktion möglich wäre.

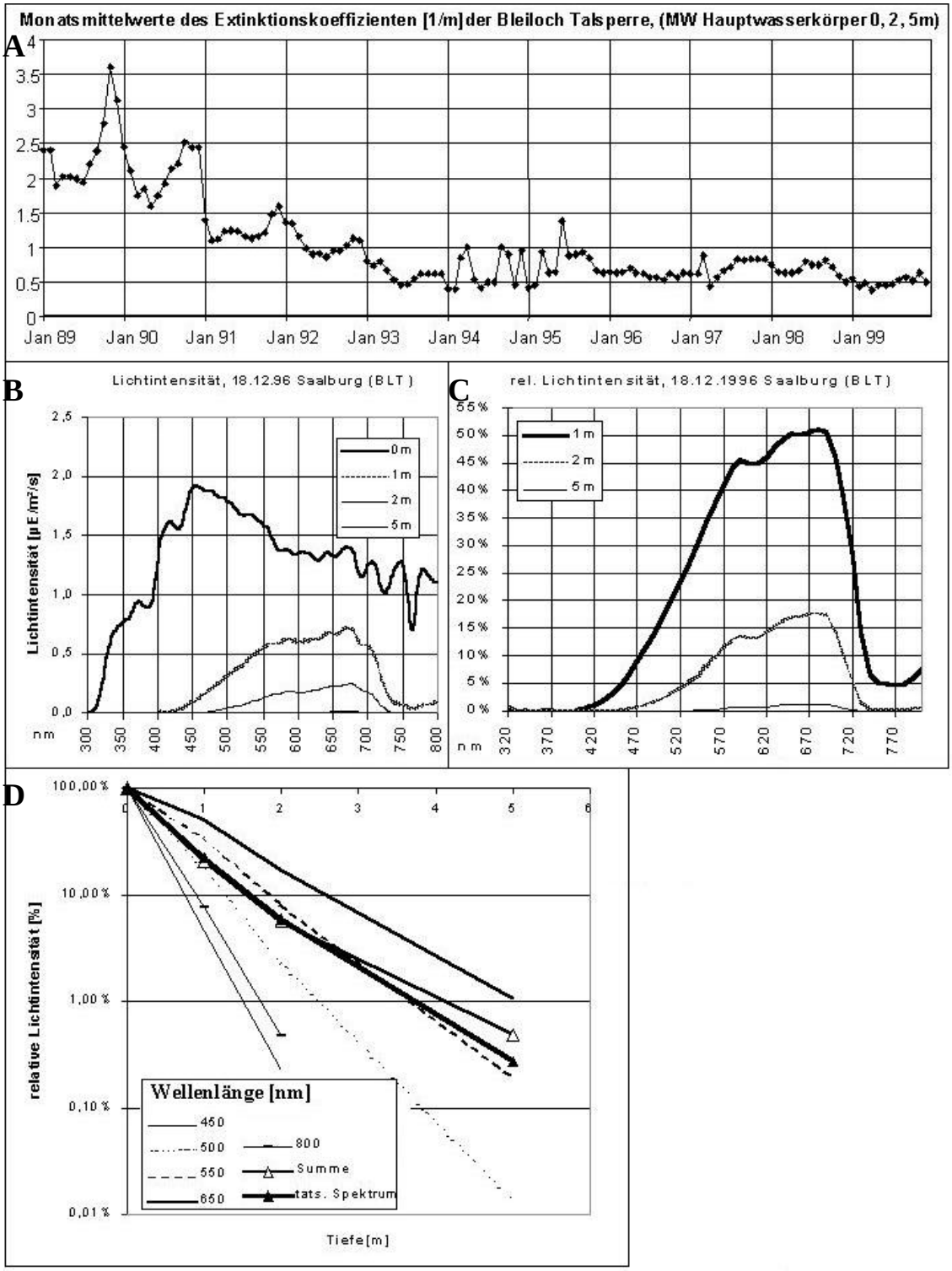


Abbildung 97: Hintergrundattenuation in der Bleiloch Talsperre, von Ligninsulfonsäuren aus der Papierproduktion geprägt; A: Entwicklung des Attenuationskoeffizienten von 1989-1999,.filtrierte Proben ; B: spektrale Eigenschaften des Wassers (praktisch ohne Phytoplankton, Bleilochtalsperre Saalburg. 18.12.96), gemessene absolute Lichtintensitäten in verschiedenen Tiefen C: wie B nur relative Lichtintensität in verschiedenen Tiefen; D: Abnahme der Lichtintensität verschiedener Wellenlängen mit der Tiefe, für das eingestrahlte Sonnenlicht (tats. Spektrum, siehe C, 0m) ergibt sich wie für die Summe aller Wellenlängen (Intensität bei 0m für alle nm gleich) im Gegensatz zu einzelnen Wellenlängen kein exakter exponentieller Zusammenhang

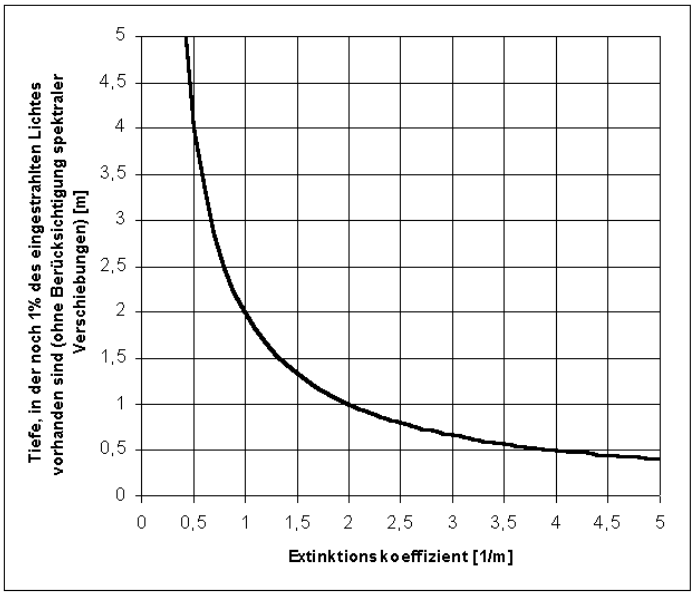


Abbildung 98 (links): Zusammenhang zwischen Attenuationskoeffizienten und Tiefe mit 1% Licht

Bei einer relativ hohen Algenkonzentration von 50µg Chlorophyll a/l entfielen bei einer Hintergrundattenuation von 2,5 (wie 1989 häufig) 13% der Gesamtattenuation auf die Algen, bei einem Hintergrundattenuationskoeffizienten von 0,5 (wie 1999 häufig) bereits 42% (*Abbildung 98*).

Daraus läßt sich errechnen, daß sich das Lichtklima lediglich um einen Faktor 3,3 verbessert hätte, ohne Phytoplankton jedoch um den Faktor 5 (weiter Zahlenbeispiele sieheTabelle 27). Die Produktivität der Bleiloch Talsperre kann durch die Belüftungs-Maßnahme nur dann vermindert worden sein, wenn ein erheblicher Teil des eingestrahlten Lichtes wegen der Verdriftung des Phytoplanktons in aphotische Tiefen nicht von diesem absorbiert werden konnte. Hierbei spielt die Mächtigkeit und Stabilität der Oberflächenlamelle sicherlich eine entscheidende Rolle. Deren Ausprägung begrenzt – aus physikalischen Gründen (siehe Kapitel 4.3.2.1)– die Menge des Phytoplanktons, das sich in der durchlichteten Schicht aufhalten kann. Je größer die Transparenz, um so eher kann eine verminderte Mächtigkeit der Oberflächenlamelle zu einer Senkung der Produktivität führen. Bei einem Extinktionskoeffizienten von 2 müßte das Epilimnion schon extrem dünn sein, um die Produktivität quantitativ spürbar zu vermindern, denn schon in 1m Tiefe wird 1% der Oberflächen-Lichtintensität erreicht (Abbildung 98), bei einem Extinktionskoeffizienten von 0,5 reicht die euphotische Schicht schon bis in 4m Tiefe. Im Kapitel 4.5 wird noch genauer auf den Zusammenhang zwischen Schichtdicke, Attenuation und Produktivität eingegangen.

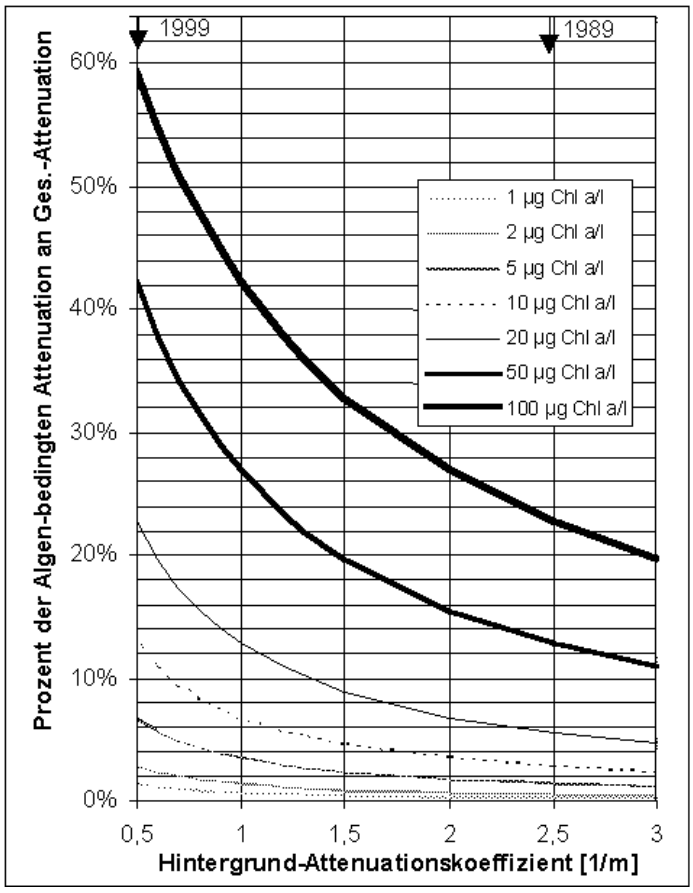


Abbildung 99(links): Prozente der Algen-bedingten Attenuation an Gesamt-Attenuation bei verschiedenen Hintergrund-Attenuationskoeffizienten und verschiedenen Algenkonzentrationen (Bereich, der von 1989-1999 in der Bleiloch Talsperre gefunden wurde), der Abbildung liegt die Annahme eines Chlorophyll a-spezifischen Absorptionskoeffizienten von 0,007352m²/mgChl a zugrunde

Im Längsgradienten der Bleiloch Talsperre wird in allen Jahren eine Abnahme des Hintergrund-Attenuationskoeffizienten gefunden, da die Gelbstoffe zunehmend abgebaut werden (Herrschel, 2000).Dabei spielt die Einwirkung des Lichtes an der Oberfäche eine wesentliche Rolle, da es eine Photodegradation der Ligninsulfonsäuren bewirkt (de Haan, 1993), die als Voraussetzung für einen weiteren mikrobiellen Abbau gesehen werden kann. In Saaldorf wurden in den Jahren 1996-1999 etwa doppelt so hohe Hintergrund-Attenuationen als im Hauptwasserkörper gefunden. Für filtrierte Wasserproben wird für das Jahr 1999 an der Mauer eine mittlere Hintergrundattenuation von 0,44, an der Piere von 0,63 und in Saaldorf von 0,96/m angegeben (nur Proben vor Umstellung des Betriebes in der Papierfabrik Ende Juli, Herrschel, 2000). In nicht filtrierten Proben ist jedoch mit einer stärkeren Attenuation zu rechnen, da auch kleine Partikel zur Absorption beitragen. Aus den Unterwasser-Lichtspektren und den Chlorophyll a Gehalten errechnet Herrschel (2000) für 1999 eine gesamt-Hintergrundattenuation von 1,16/m (Standardabweichung 0,11) und eine Chlorophyll a–spezifische Attenuation von 0,016 $m^3/m/mgChla$ (Standardabweichung 0,004), wobei das r^2 der zugrundeliegenden Regression lediglich 0,58 beträgt und unklar bleibt, welche Daten eingeflossen sind.
In Kapitel 4.5.4.2 wird für 2 Probenahmetage und den Probeort Piere anhand von direkten Messungen eine Chlorophyll a spezifische Attenuation ermittelt (Daten von Domin, 2000), die einen mittleren Wert von 0,0074 $m^3/m/mgChla$ ergibt. Parallele Unterwasser-Lichtspektren lassen nach Abzug der für den gleichen Tag ermittelten Chlorophyll-bedingten Absorption auf eine Hintergrundattenuation von 0,755/m schließen. Dieser Wert liegt etwas höher als die durchschnittliche Attenuation der filtrierten Proben der Piere (0,63/m nach Herrschel, 2000), kann jedoch durchaus als realistische Schätzung für die mittlere Hintergrundattenuation an der Piere gelten.

Hintergrund-Attenuations-Koeffizient	Annahme: 1989:2,5/m 1999: 0,5/m	ges. -Attenuat. Koeff. bei versch. Phytopl.Konz.							
		Chl a➔ [µg/l]	1	2	5	10	20	50	100
Verhältnis 1989/1999	5		4,9	4,89	4,73	4,49	4,09	3,31	2,62

Tabelle 27: Verhältnis der Gesamt-Attenuationen unter Verwendung typischer Hintergrund-Attenuationskoeffizienten von 1989 und 1999 (vgl. Abbildung 98*) bei verschiedenen Chlorophyll a Konzentrationen*

4.4 War das Phytoplankton durch Nährstoffe limitiert, oder gab es wegen des Überangebotes überhaupt keine Konkurrenz?

4.4.1 Das Nährstoffangebot in den verschiedenen Jahren und Tiefen: liegt eine veränderte Verteilung der Nährstoffe nach Maßnahmenbeginn vor?

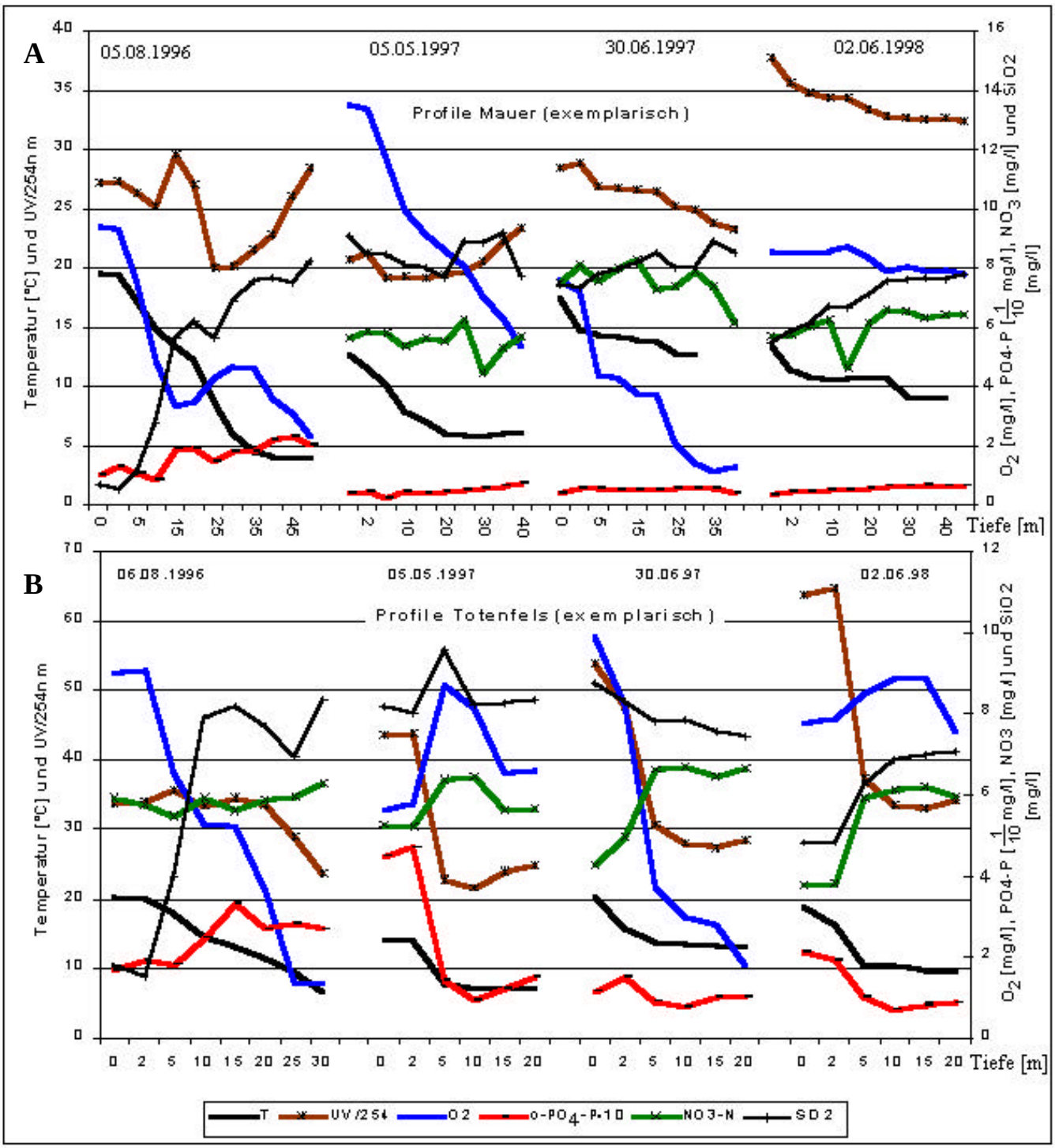


Abbildung 100: typische Tiefen-Gradienten der Temperatur, des Sauerstoffs, der ortho-Phosphat-, Nitrat- und Siliciumoxid-Konzentration an 4 ausgewählten Tagen (06.08.96, 05.05.97, 30.06.97 und 02.06.98), x-Achse: Tiefe [m], kategoriale Einheiten: jeweils 0, 2, 5m, danach in 5m Stufen weiter ; A: Mauer; B: Totenfels

Von der Verteilung der Nährstoffe im Tiefenprofil hängt ab, welche Konzentrationen dem Phytoplankton allgemein bzw. bestimmten spezialisierten Arten zur Verfügung stehen. Hohe Konzentrationen in der euphotischen Schicht lassen auf eine insgesamt gute Versorgung schließen, während niedrige Konzentrationen zu Limitierungen und Konkurrenz führen. Treten gleichzeitig steile Gradienten auf, können Arten, die in der Lage sind, ihre Position in der Wassersäule zu verändern (durch Schwimmen oder Dichteregulation), davon eventuell profitieren. Starke Konzentrationsunterschiede deuten außerdem darauf hin, daß kein intensiver Austausch zwischen den entsprechenden Wasserschichten stattfindet. Ähnliche Konzentrationen hingegen können auch aus anderen (+/- zufälligen) Gründen auftreten, bei Vermischung sind sie jedoch zwangsläufig. Für die Interpretation des Einflusses der Destratifikation auf die hydrologischen Verhältnisse in der Bleiloch Talsperre sind die chemischen Tiefen-Gradienten deshalb von großer Bedeutung.

1996, vor Maßnahmenbeginn, waren die Unterschiede in den Tiefenverläufen aller wasserchemischer Parameter ausgeprägt. Insbesondere nahmen die Silicium- und Phosphorkonzentrationen mit der Tiefe deutlich zu (Abbildung 102). Am Totenfels, in 12 km Abstand zur Belüftung, waren die Tiefenprofile 1996 vom Verlauf her ähnlich denen an der Mauer. In den oberen 15m fanden sich an beiden Stellen ab August (= Beginn der Phytoplanktonunteruchungen) keine starken Unterschiede in der kurzwelligen Absorption (UV (254nm)-Wert, korreliert mit organischer Belastung), ähnlich verhält sich am Totenfels auch das Nitrat.

Wie die Abbildung 100 + Abbildung 100 + Abbildung 102 zeigen, ergab sich an der Mauer während der Belüftungszeiträume 1997 + 1998 durchaus eine Verflachung der chemischen Gradienten im Tiefenprofil. Der Temperaturgradient und die Sauerstoffkonzentation erwiesen sich immer noch als steiler als die Nitrat- Phospat- Silicium- und UV (254nm)-Werte. Am Totenfels hingegen traten andere Gradienten auf: die durchmischte Schicht (5-20m) zeigte sich weitgehend homogen, während in der Oberflächenlamelle Temperatur, Phosphat-, vor allem aber UV (254nm) höher sind. Gleichzeitig war hier jedoch die Nitratkonzentration deutlich niedriger.

Sauerstoff- und Siliciumwerte unterschieden sich zwischen Oberlfächenlamelle und durchmischter Schicht ebenfalls, es gab aber keinen eindeutigen Trend in welcher Richtung. Silicium fällt in den Maßnahmejahren in der Oberflächenlamelle allerdings nie so weit ab wie 1996 (Minima: 1996: 0,67 mg/l, 1997: 6,66 mg/l, 1998: 2,86 mg/l).

Insgesamt entsteht jedoch der Eindruck, daß sich die Wasserchemie der stabilen Oberflächenlamelle trotz Durchmischungsanlage von der der durchmischten Schicht deutlich unterscheidet, was auf einen relativ geringen Austausch zwischen beiden Wasserkörpern schließen läßt. An der Mauer hingegen scheinen die chemischen Gradienten durch die Belüftung weitgehend aufgehoben, während sich physikalische (Temperatur) und die Sauerstoff-Gradienten davon unabhängig ausbilden. Der Zusammenhang zwischen chemischen und physikalischen Gradienten wird in Kapitel 4.4.3 noch einmal genauer beleuchtet.

Im Gradienten über die Talsperre hinweg zeigen sich in 0m Proben 1996 folgende Trends: die Konzentrationen von Silicium, Phosphat und UV (254nm) bzw. DOC (letztere Parameter sind stark korelliert, vgl. Tabelle 50 im Anhang) nehmen von der Stauwurzel zur Mauer hin ab, während Stickstoff (Nitrat und Gesamt-N) zunehmen. In den Jahren 1997 und 1998 zeigen sich im Prinzip jeweils ähnliche Verläufe (Abbildung 103 + Abbildung 104).

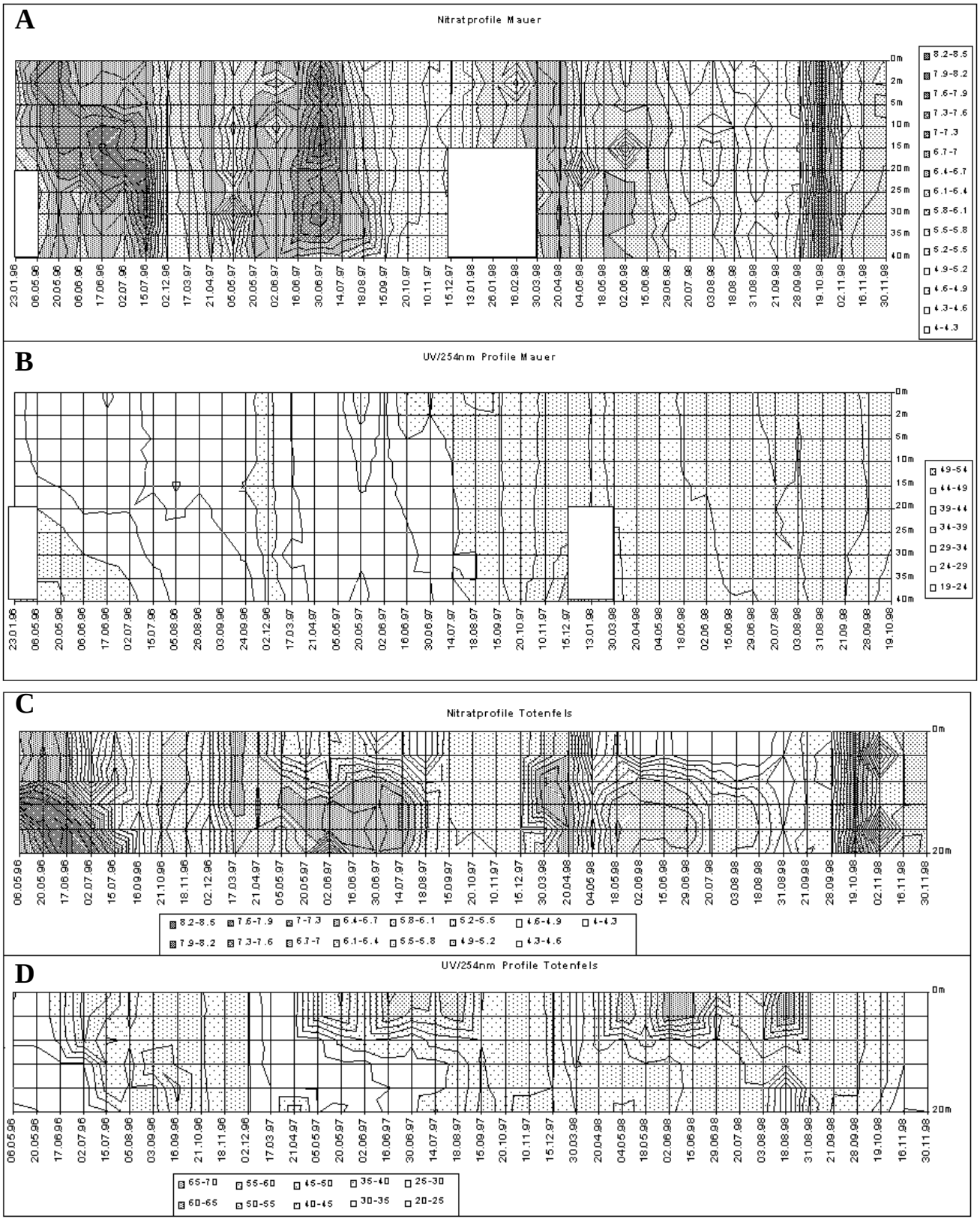


Abbildung 101: kurzwellige Absorption (UV 254nm, korreliert mit organ. Belastung) und Nitrat im Tiefengradienten über den Zeitverlauf an Mauer (A+B) und Totenfels (C+D)

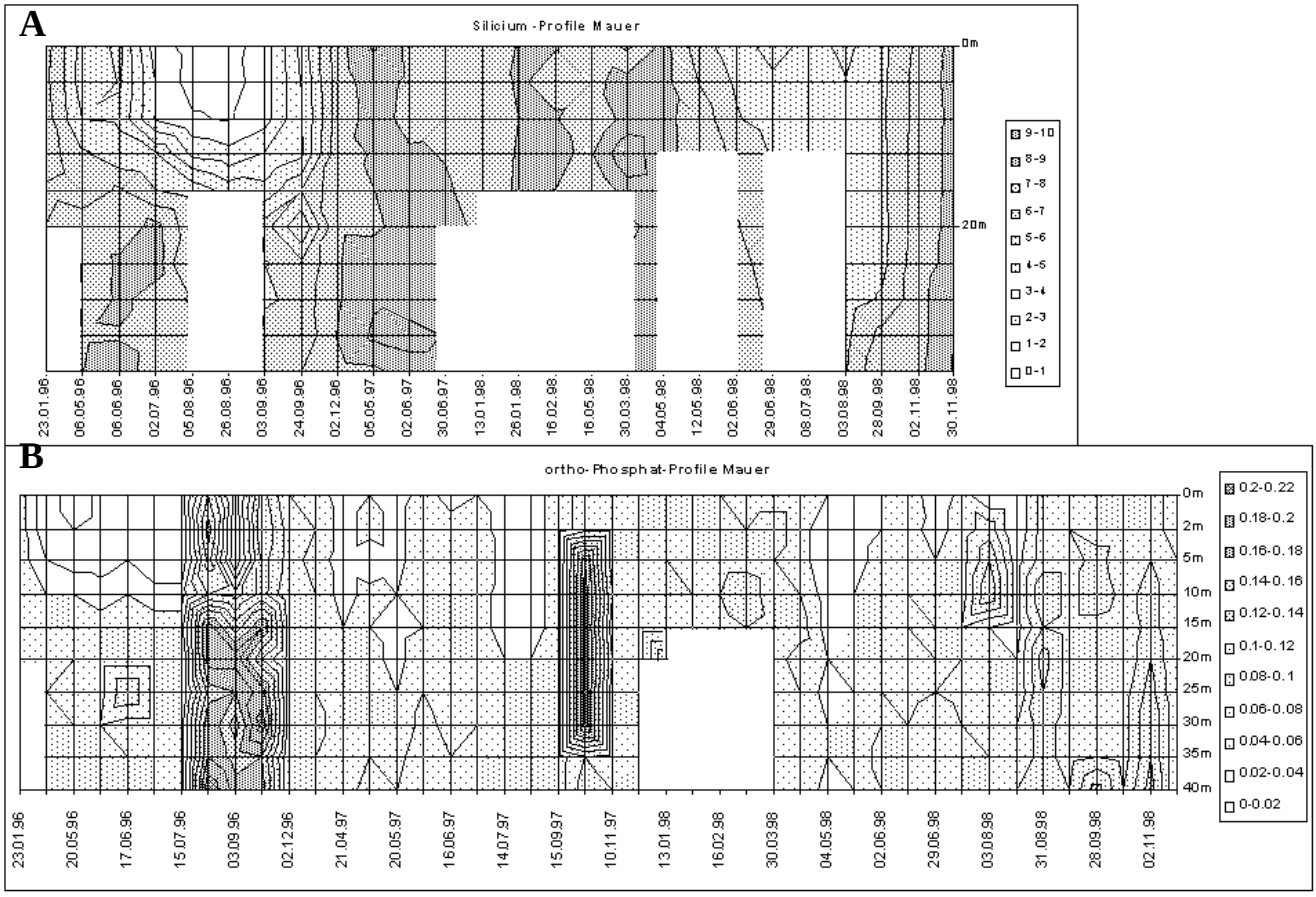


Abbildung 102: Tiefenprofile an der Mauer 1996-1998; A: Silicium; B: ortho-Phosphat; für den Totenfels lagen nur relativ wenige Meßwerte vor, weshalb auf die Darstellung verzichtet wird

Die Gradienten in den Nährstoffen und dem DOC (bzw. UV 254nm) der 0m Proben können als Hinweis auf die Selbstreinigungskraft der Talsperre interpretiert werden. Erstaunlich bleibt allerdings, daß der Stickstoffgehalt in Richtung Staumauer zunimmt (Ges.N und Nitrat), wobei zunächst keine Hinweise darauf vorliegen, daß im Verlauf der Talsperre starke selektive Stickstoffeinträge stattfinden. Vor allem in den Jahren 1997 und 1998 erscheint es wahrscheinlich, daß hier eine verstärkte Einmischung der tieferen Wasserschichten (höherer N-Gehalt, siehe Abbildung 100) in der Nähe der Belüftung stattgefunden hat.
Bei sorgfältiger Betrachtung der Datenlage fällt auf, daß die Längsgradienten der anderen Parameter in den Jahren 1997 und 1998 ebenfalls mit einer zunehmenden Vermischung von Oberflächenlamelle und der durchmischten Schicht mit größerer Nähe zur Belüftung erklärt werden könnten. Gegen diese Erklärung spricht jedoch, daß 1996 ähnliche Längsgradienten gefunden wurden, obwohl die Belüftungsanlage zu diesem Zeitpunkt noch gar nicht in Betrieb war.
Tatsächlich wurden 1996 im Hauptbecken ausgeprägte Tiefen-Gradienten vorgefunden, außerdem waren Phosphor und Silicium in gößeren Tiefen konzentrierter, Richtung Staumauer nahm ihre Oberfächen-Konzentration jedoch ab.
Wie die Zunahme von Stickstoff im Talsperrenverlauf im Jahre 1996 erklärt werden könnte, bleibt zunächst offen (vgl. auch Kapitel 4.4.4). Die Annahme einer zunehmenden Vermischung von Oberflächenlamelle und durchmischter Schicht in den Jahren 1997 und 1998 sollte nicht als alleinige Ursache erwogen werden. Durch die Zehrung des Phytoplanktons könnten ähnliche Gradienten entstehen, und diese wurden auch schon vor Maßnahmenbeginn beobachtet.

vor Maßnahmenbeginn 1996 ↓ **nach Maßnahmenbeginn 1997 ↓**

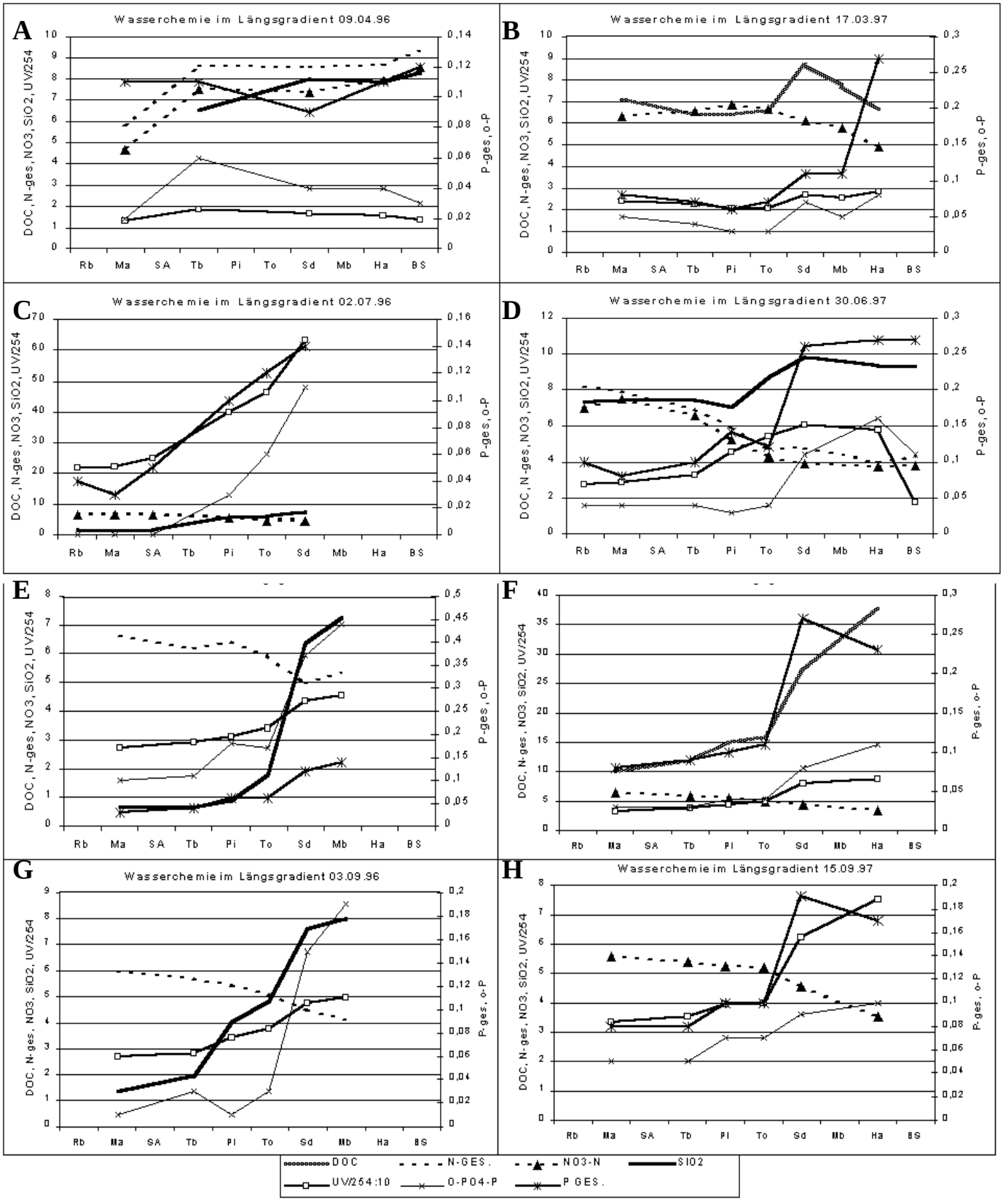


Abbildung 103: Wasserchemie im Längsgradienten der Bleiloch-Talsperre (Oberfächenproben), linke Spalte: 1996, rechte Spalte: 1997, es werden jeweils ähnliche Daten einander gegenübergestellt

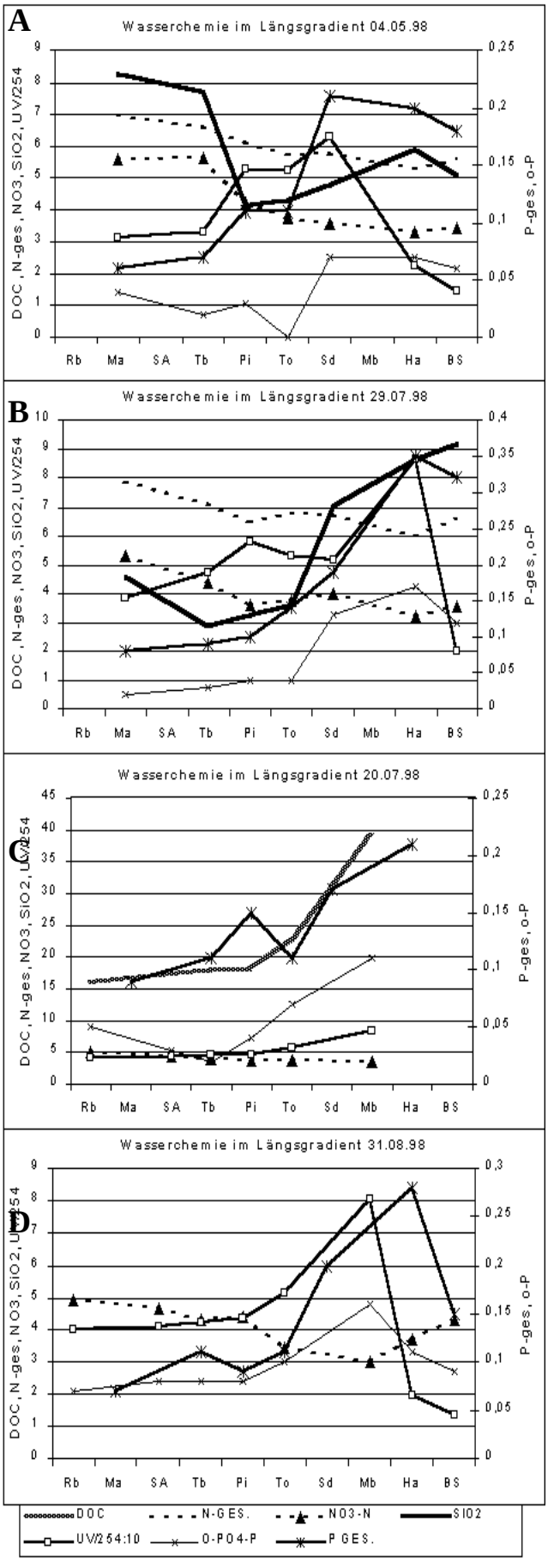


Abbildung 104: Wasserchemie im Längsgradienten der Bleiloch-Talsperre (Oberfächenproben), 1998

Zusammenfassend läßt sich festhalten, daß es ausgeprägte und charakteristische Tiefen- und Längsgradienten in der Verteilung der Nährstoffe gibt.

Im folgenden Abschnitt soll geklärt werden, ob die gleichzeitig gefundenen Gradienten in der Phytoplanktonverteilung damit in Zusammenhang stehen könnten. Dabei kommen zweierlei Wechselwirkungen in Betracht: durch die Konzentrationen der Nährstoffe könnte die Menge und die Zusammensetzungs der Algen beeinflußt worden sein, andererseits ist es auch möglich, daß Nährstoffkonzentrationen in der Oberflächenlamelle durch die Zehrung des Phytoplanktons und seine anschließende Sedimentation abgenommen haben.

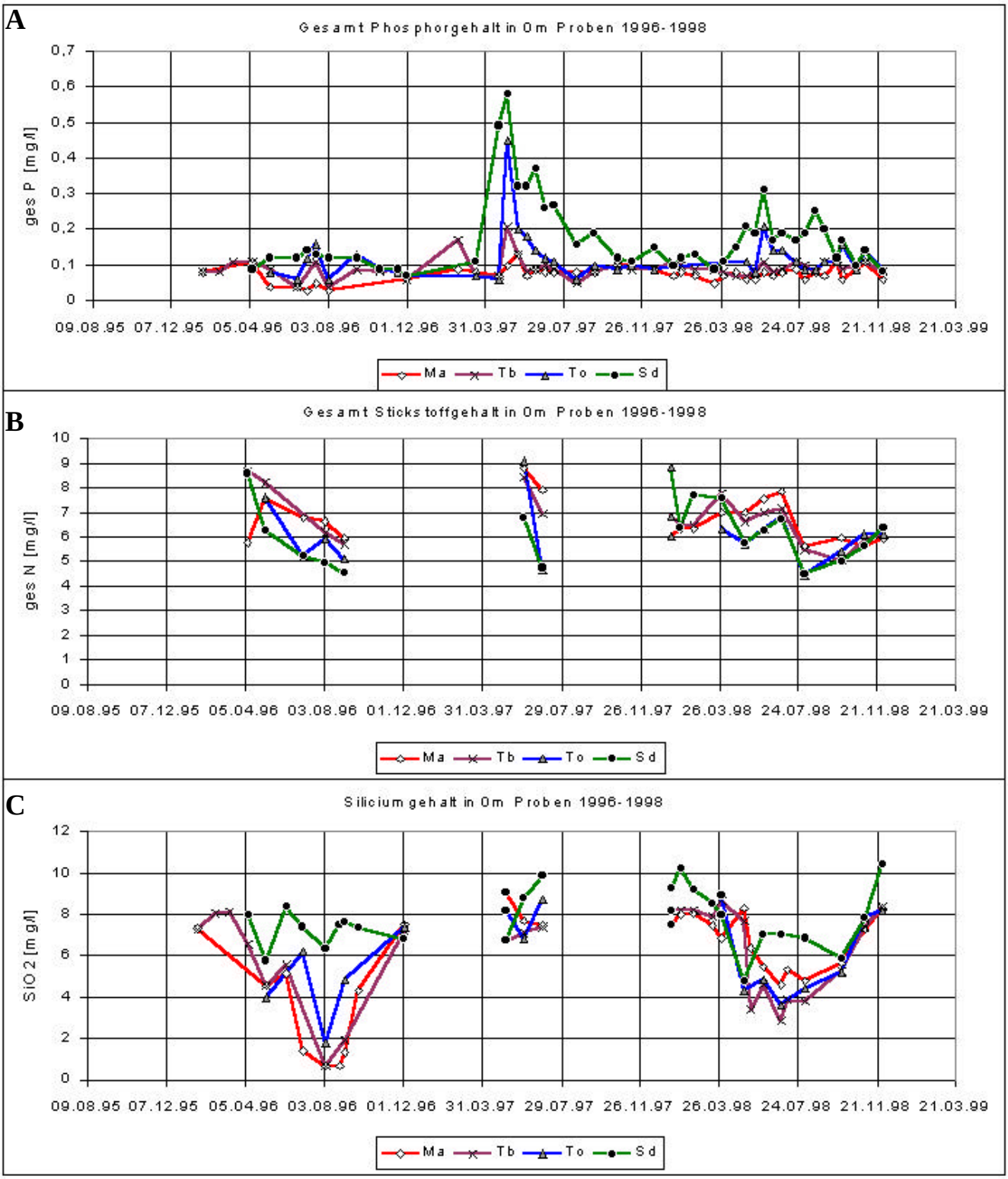


Abbildung 105: Wasserchemische Parameter an verschiedenen Orten im Zeitverlauf (Oberflächen-proben); A : Gesamt-Stickstoff; B: Gesamt-Phosphor; C: Silicium

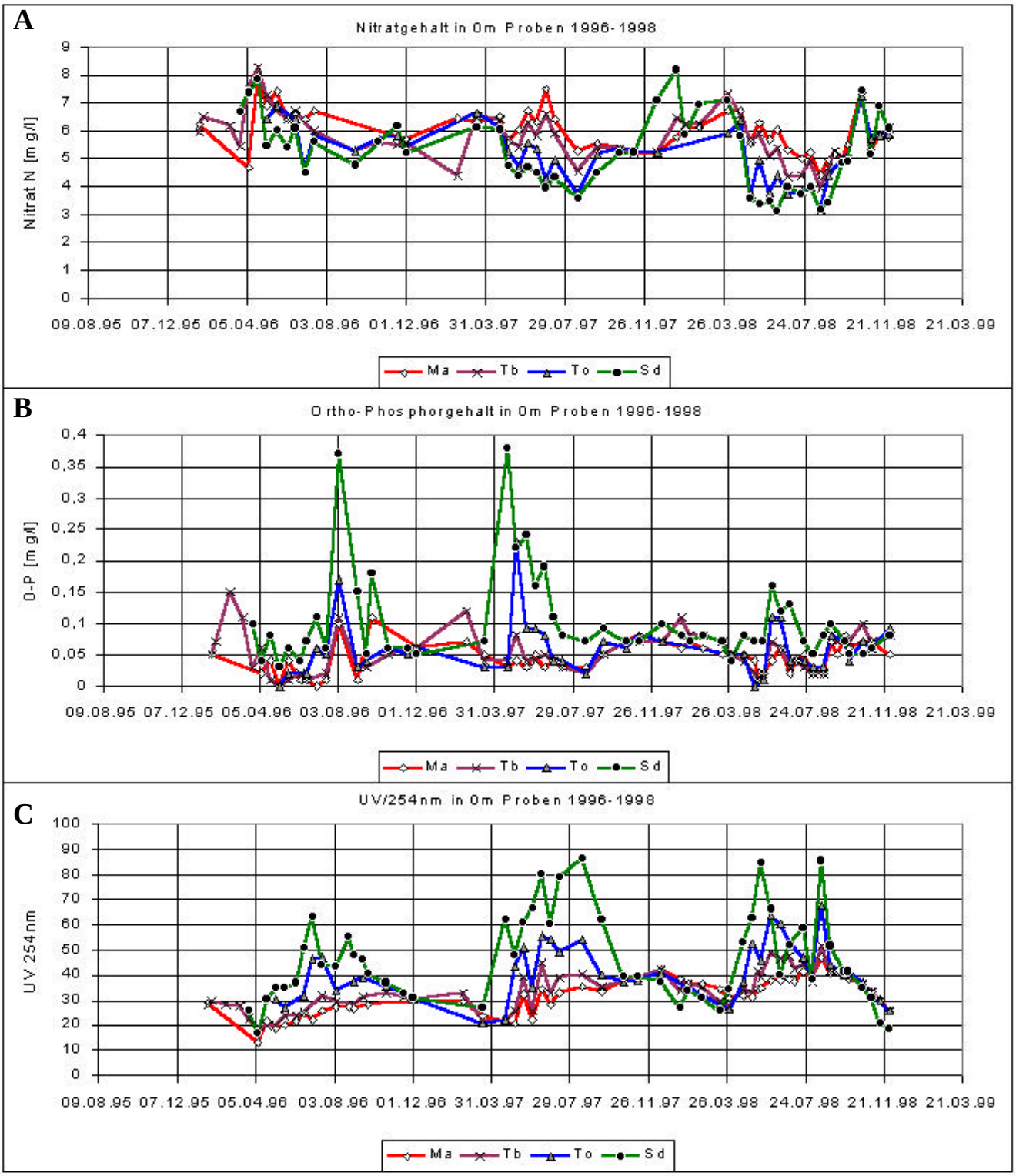


Abbildung 106: Wasserchemische Parameter an verschiedenen Orten im Zeitverlauf (Oberflächen-proben); A : Nitrat; B: ortho-Phosphat; C: UV254nm

4.4.2 Bewertung des Nährstoffniveaus der einzelnen Jahre hinsichtlich seiner Bedeutung für das Phytoplanktonwachstum

Die Abnahme des Phosphor und Silicium in den Oberflächenproben im Verlauf der Talsperre kann durchaus mit einer Zehrung durch Phytoplankton erklärt werden. Insbesondere ist bekannt, daß die Siliciumkonzentration und das Vorkommen von Bacillariophyceen in Zusammenhang stehen: diese Algengruppe benötigt das Silicium zum Aufbau ihrer Kieselschalen. Bacillariophy-

ceen kommen deshalb nur bei ausreichenden Konzentrationen dieses Elementes vor, gleichzeitig vermindern sie seine (lösliche) Konzentration durch Aufnahme und Einbau erheblich. Nach Sommer (1994) bricht die Frühjahres Massenentwicklung an Bacillariophyceen, wie sie häufig in Gewässern mittlerer Breiten gefunden wird, häufig aufgrund eines – von den gleichen Arten selbst induzierten – Silicium-Mangels zusammen. Es wäre also die Frage, ob die gefundenen Minima an Silicium (1996: einige Proben unter 1 mg/l SiO_2, 1997-99: kaum länger Konzentrationen unter 2mg/l) tatsächlich das Wachstum der Bacillariophyceen beeinträchtigt haben können.
Sommer (1994) gibt einen Überblick über k_s-Werte, die bei Phytoplankton häufig gefunden wurden, sowie über die Extrema (Tabelle 28). Sind die löslichen Konzentrationen der jeweiligen Elemente höher, muß eine **Limitierung des Wachstums** als unwahrscheinlich gelten.

K_s [µg/l] für Phyto-plankton	häufig	Extrema	gemessene Konz. [µg/l] Ort:	**Minimum** der Konzentration in der Bleiloch Talsperre, 0berfächenproben			
				1996	1997	1998	1999
Phosphor	0,64-6,4	0,096-58,56	Mauer	2	27	6,8	6*
			Piere	2	19	12,6	5*
Stickstoff	4,2-42	0,504-162,4	Mauer	**4670**	**5120**	**4410**	**3070**
			Piere	**3210**	**3250**	**4010**	**5420**
Silicium	56-140	24,6-540,4	Mauer	312	**3469**	**2140**	**2036**
			Piere	422	**3138**	**843**	**1320**

*Tabelle 28: Wachstums-limitierende Nährstoffkonzentrationen (nach Sommer, 1994), alle Angaben der Konzentrationen in µg/l; häufig: in Literatur häufig zu findende Bereiche von ks Werten, Extrema: Spanne der in der Literatur zu findenden ks Werte; * Werte liegen am Rande des Intervalles, für das Limitierung in Frage kommt, es fiel in dem Jahr an dem Ort jedoch nur 1 Wert in den Bereich, grau: Werte außerhalb desselben Bereiches, fett: auch außerhalb des Bereiches der Extrema*

Die an Mauer und Piere gefundenen Minima der Nährstoffkonzentrationen (Tabelle 28) deuten darauf hin, daß Stickstoff nie und Silicium allerhöchstens in einigen Proben 1996 zu einer Wachsstumsbeschränkung geführt haben könnte.
Beim Phosphor muß 1996 eine Limitierung in einigen Oberfächenproben jedoch als wahrscheinlich erscheinen. In den folgenden Jahren hingegen dürfte seine Konzentration – wenn überhaupt – nur selten zur Wachstumslimitierung geführt haben könnte.
Auch die übrigen Nährstoffkonzentrationen waren an allen Probenahmestellen so hoch, daß in der Regel keine Limitierung vorgelegen haben dürfte. Einzige Ausnahmen könnten einige wenige 0m Proben aus dem Jahre 1996 hinsichtlich Phosphor (Minimum Mauer: 2 µg/l ortho-Phosphat und 33 µg/l Ges.P) bilden. Ausgeprägter, dauerhafter Nährstoffmangel dürfte jedoch auch 1996 in der euphotischen Schicht kaum vorgelegen haben. In
Abbildung 107 wird die Verteilung der Meßwerte für Ortho-Phosphat, Gesamt-Phosphor, Nitrat und Siliciumoxid aller 0m Proben der jeweiligen Jahre dargestellt. Die Bereiche, in denen Nährstoffe limitieren könnten, sind farblich hervorgehoben, für die gesamt-Konzentrationen werden außerdem die Konzentrationsbereiche angegeben, die laut OECD-Studie bei als eutroph klassifizierten Gewässern gefunden wurden (Vollenweider & Kerekes, 1992).

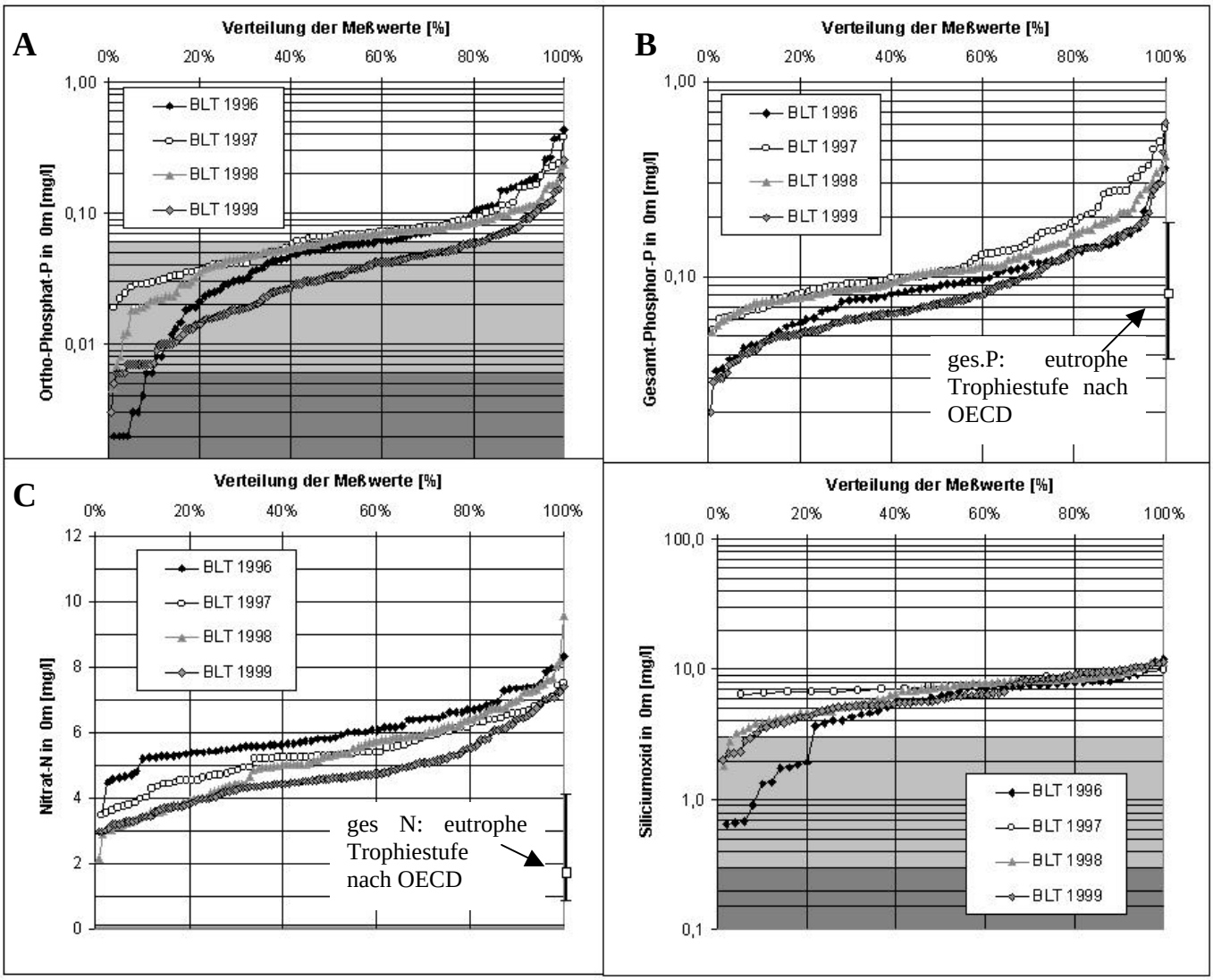


Abbildung 107: Verteilung der wichtigsten wasserchemischen Parameter in 0m Proben aus der Bleiloch Talsperre (Remptendorfer Bucht bis Harra) in den Jahren 1996-1999, bitte logarithmische y-Achsen-Skalierung (außer C) beachten; A: Orthophosphat; B: Gesamt-Phosphor; C: Nitrat; D: Silicium; dunkelgrau: Bereich, in dem Ks-Werte von Algen häufig gefunden werden (Sommer, 1994); hellgrau:Bereich, in dem Extrema dieser Werte liegen (vgl. Tabelle 28), für Gesamt-P wurden keine Bereiche eingezeichnet, da sich die Angaben auf lösliche Konzentrationen stützen, bei Nitrat liegen beide Bereiche sehr nahe der x-Achse; offenes Quadrat mit Fehlerbalken (ganz rechts) gibt Mittelwert und Standardabweichung der gesamt-N bzw. P Konzentrationen an, die laut OECD-Studie (Vollenweider & Kerekes, 1982) in der eutrophen Trophiestufe gefunden wurden

Das **Nährstoffniveau** unterschied sich zwischen den Jahren durchaus. 1996 fand sich in 0m Proben durchschnittlich deutlich weniger Phosphor und Silicium als 1997 und 1998, auch die Stickstoffmengen waren 1996 eher geringer (Abbildung 160 im Anhang). Hier dürfte die Stauspiegel-Absenkung eine Rolle gespielt haben, wegen der 1997-1998 der sowohl mit Nährstoffen als auch mit organischen Substanzen belastete Zulauf in einem geringeren Volumen verdünnt wurde. 1999 sanken die Konzentrationen deutlich, was hauptsächlich auf den höheren Füllstand der Talsperre, aber auch eine zeitweise Unterbrechung des Betriebes der Papier- und Zellstofffabrik in Blankenstein (Ende Juli) zurückzuführen ist.
Die mindestens seit 1997 praktisch fehlende Nährstofflimitierung wirft einige Fragen hinsichtlich der Populationsdynamik in der Talsperre auf. Im Prinzip widerspricht sie der üblichen Annahme von Konkurrenz um Nährstoffe. Dem Licht, der Stabilität der Wassersäule, der Freßbar-

keit durch Zooplankton, der Sedimentationsrate bzw. Bewegungsfähigkeit und der Wachstumsrate fällt jedoch eine größere, weil allein entscheidende Rolle zu. Die typischen Längsgradienten in der Verteilung des Phytoplanktons könnten demzufolge auch unabhängig von wasserchemischen Konzentrationen durch andere Faktoren hervorgerufen worden sein. Für die Zusammensetzung des Phytoplanktons wären dann hauptsächlich die weiteren, Wachstum (verschiedene Raten) und Verlust (Sedimentation, Zooplanktonfraß) bestimmenden, Faktoren entscheidend.
Die wasserchemischen Längsgradienten selbst wurden wahrscheinlich – zumindest z.T. – durch Algenwachstum und anschließende Sedimentation hervorgerufen.
In Kapitel 4.7 wird die ökologische Situation in der Bleiloch Talsperre ausführlich diskutiert.

4.4.3 Zusammenhang zwischen Temperatur- und chemischen Gradienten: findet ein Austausch zwischen Oberflächenlamelle und durchmischter Schicht statt?

Die Abbildung 108 und Abbildung 109 zeigen, daß auch während des Betriebes der Belüftungsanlage die chemischen Gradienten und die Temperaturschichtung in Zusammenhang gebracht werden können. Es wurde jeweils die Temperaturdifferenz zwischen Oberfläche und 15m Tiefe gegen den Unterschied in der Konzentration der chemischen Parameter in den gleichen Tiefen aufgetragen.
Die deutlichste Korrelation mit der Temperaturdifferenz findet sich bezüglich der Differenzen in der Absorption bei 254nm und denen des Nitrats (Abbildung 108A) an Probenahmestellen ab der Piere stromaufwärts. Orte näher an der Mauer zeigen bei gleichen Temperaturdifferenzen eher geringere Unterschiede in den chemischen Konzentrationen (Abbildung 108B). Für Silicium, Sulfat und die Leitfähigkeit (
Abbildung 107D+E) ergibt sich auch der Eindruck, daß um so größere Konzentrationsunterschiede zwischen der Oberfläche und 15m Tiefe auftreten können, je ausgeprägter der Temperaturgradient ist. Die ortho-Phosphat und Gesamt-Phosphor Differenzen zeigen ebenfalls einen gewissen Zusammenhang mit dem Temperaturgradienten, wobei nicht immer in der gleichen Tiefe die höchste Konzentration erreicht wird. Es fällt jedoch auf, daß die ortho-Phosphat Differenzen häufiger im negativen Bereich liegen, während die des Gesamt-Phosphors eher positiv sind. Ursache hierfür könnte die Zehrung des löslichen Phosphors durch das Phytoplankton sein, das sich in der euphotischen Schicht aufhält und dort auch zum Gesamt-Phosphor beiträgt.
Der pH-Wert sowie die Sauerstoff- und Kohlendioxid-Konzentration zeigen keine so ausgeprägte Abhängigkeit vom Temperaturgradienten. Diese Parameter ändern sich bei Licht-Einstrahlung schnell, wenn Phytoplankter an der Oberfäche vorhanden sind, die CO_2 fixieren (was auch zu einer Alkalisierung des Wassers führt) und Sauerstoff produzieren. In der aphotischen Tiefe von 15m findet mit der Atmung genau der umgekehrte Prozeß statt: heterotorphe Organismen bauen die vorhandenen organischen Substanzen aerob ab, wobei Sauerstoff verbraucht und CO_2 freigesetzt wird, was gleichzeitig zu einer Ansäuerung führt. Die gelösten Gase dürften außerdem relativ schnell diffundieren und im Austausch mit der Atmosphäre stehen.
Ein weiterer Aspekt, der die Temperatur und chemische Gradienten betrifft, ist der Sauerstoffgradient. Die Löslichkeit der Gase hängt von der Temperatur ab, bei hohen Temperaturen kommt es durch den Abbau organischer Substanzen außerdem zu einer stärkeren Sauerstoff-Zehrung. Durch den Betrieb der Belüftungsanlage erhöht sich einerseits die Temperatur der durchmischten aphotischen Schicht, andererseits wird durch den Blasenschleier auch – direkt oder indirekt – für einen Sauerstoff-Eintrag gesorgt. Die Abbildung 162 (Anhang) zeigt xy-Diagramme der Sauerstoffgehalte in verschiedenen Wassertiefen gegen die Temperatur aufgetragen. Die Maßnahme scheint den Sauerstoffgehalt des Wassers in der durchmischten Schicht und darunter durchaus positiv beeinflußt zu haben. Zu diesem Schluß kommt auch Herschel (2000), der den Einfluß der Belüftungsanlage zu quantitativ hochrechnet.

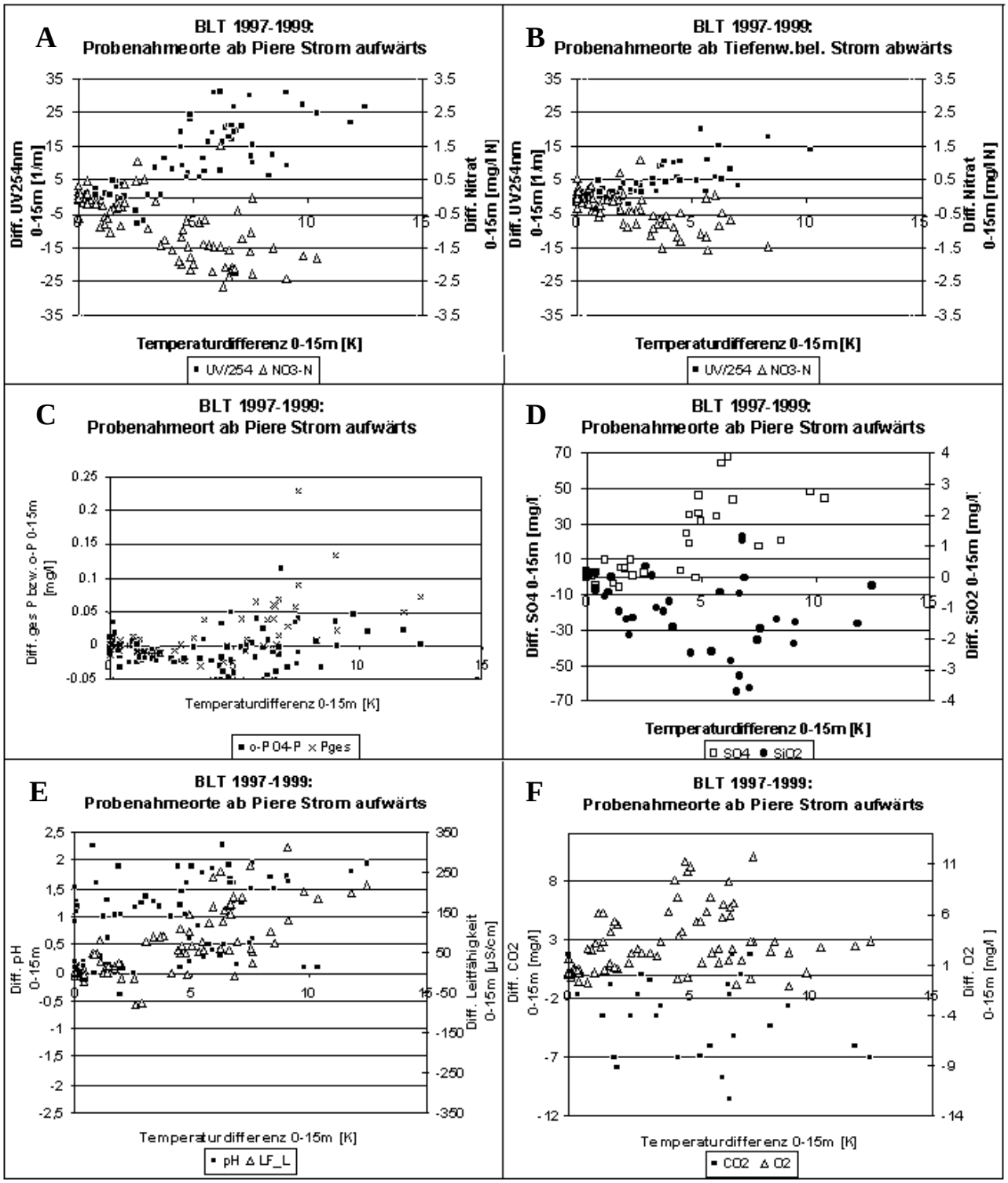


Abbildung 108: Zusammenhang zwischen Temperaturdifferenz und Konzentrationsunterschieden der chemischen Parameter in 0-15m Tiefe, auf der x-Achse ist jeweils die Temperaturdifferenz aufgetragen; negative y Werte bedeuten, daß an der Oberfäche geringere Konzentrationen der jeweiligen Substanz vorlagen, positive das Gegenteil; A: Diff. UV-Absorption und Nitrat an Orten ab Piere Strom aufwärts; B: wie A nur Orte ab Tiefenwasserbelüftung Strom abwärts (v.a. Hauptbecken Nähe Belüftung); C: Diff. ortho-Phosphat und gesamt-P Orte Piere aufwärts; D: wie C nur SO4 und SiO4; E: wie C nur pH und Leitfähigkeit; F: wie C nur CO2 und O2

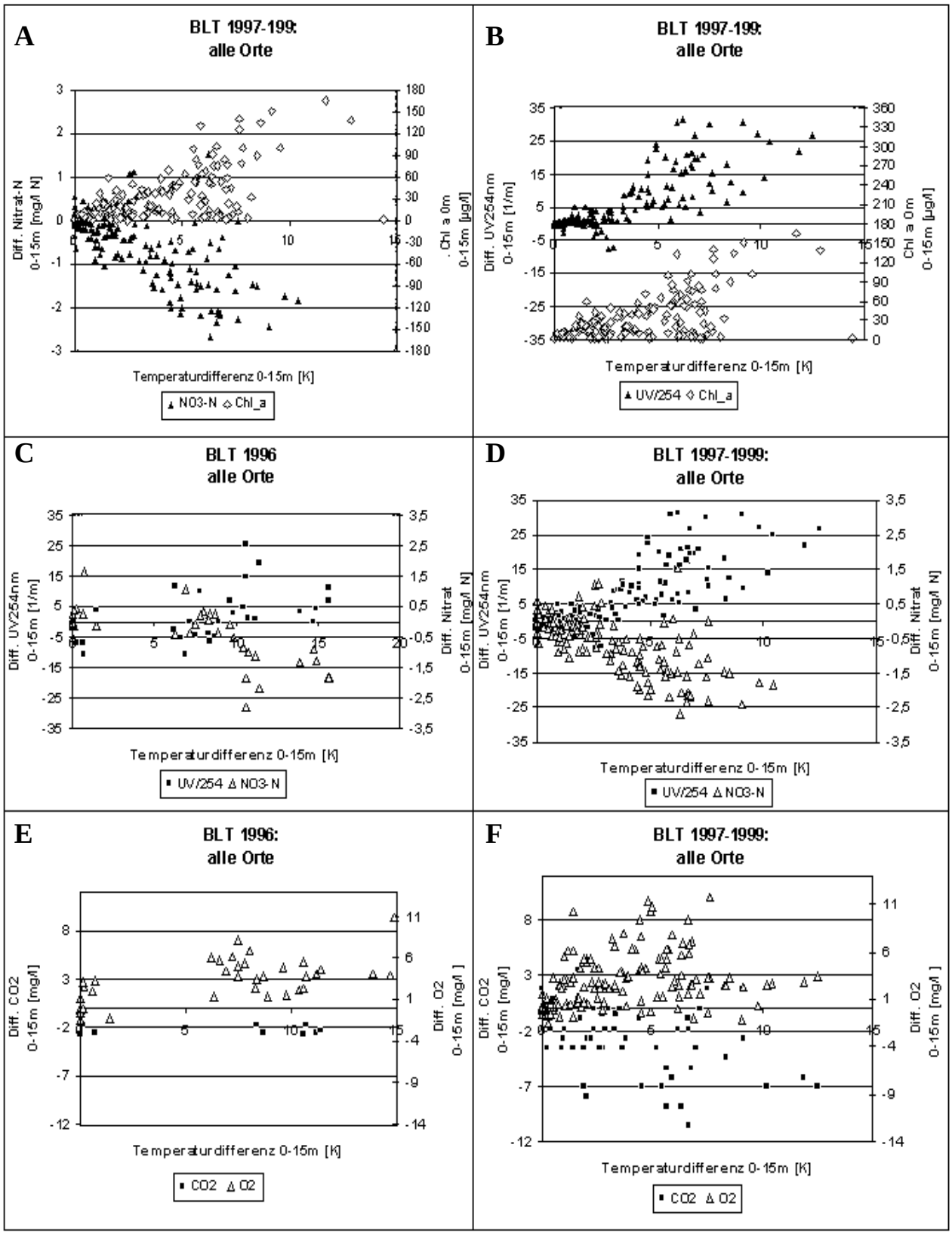


Abbildung 109: Zusammenhang zwischen Temperaturdifferenz und Konzentrationsunterschieden der chemischen Parameter in 0-15m Tiefe, auf der x-Achse ist jeweils die Temperaturdifferenz aufgetragen; negative y Werte bedeuten, daß an der Oberfäche geringere Konzentrationen der jeweiligen Substanz vorlagen, positive das Gegenteil; A: Chlorophyll a in 0m und Nitratdifferenz, B: Chlorophyll a in 0m und Differenz der UV Absorption; C+D: Diff. UV-Absorption und Nitrat an allen Probenahmeorten 1996 und 1997-1999; E+F: wie C+D nur Diff. CO2 und O2

Nach Jerykowsky & Witter (1998) schichtet sich der Zulauf aufgrund seiner relativ hohen Temperaturen (v.a. wegen Abwärme der Papierfabrik in Blankenstein) in der Oberflächenlamelle ein. Das einströmende Wasser fließt, praktisch von der Belüftung angetrieben, Richtung Staumauer und wird dort mit der durchmischten Schicht vermengt. Auf dem Weg Richtung Mauer vermindert sich die Stabilität der Oberflächenlamelle kontinuierlich, was sich sowohl in dem abnehmenden Temperaturgradienten als auch geringeren chemischen Gradienten niederschlägt. Wegen des „Durchflusses" des Zulaufes dürfte die Retentionszeit des Oberflächenlamelle gegenüber der rechnerischen Retentionszeit des gesamten Wasserkörpers (ca. 1 Jahr) wesentlich geringer sein. Den Temperatur- und chemischen Profilen zufolge war dieses Verhalten des Zulaufes vor Maßnahmenbeginn 1996 nicht zu beoabachten. Eine längere Retentionszeit des Oberflächenwassers und die stabile Schichtung ermöglichten 1996 die Ausbildung eines mit Nährstoffen verarmten Epilimnions, weil genügend Zeit für biologische Produktion und Sedimentation vorhanden war. Seit 1997 sanken die Phosphor und Siliciumgehalte in der Oberflächenlamelle nicht mehr so stark ab, häufig lagen sie sogar deutlich über denen der durchmischten Schicht. Die Ursache hierfür kann sowohl in dem Einschichten des Zulaufes in der Oberflächenlamelle als auch in der kürzeren Retentionszeit gesehen werden.

4.4.4 Organische Substanzen und Stickstoff verhalten sich in den Gradienten invers. Wie kann dieser Zusammenhang erklärt werden?

Die Parameter, die mit der organischen Belastung des Gewässers in Zusammenhang stehen (DOC, CSV, UV 254nm, CSB, alle hoch signifikant korelliert, siehe Tabelle 50 im Anhang), und die Nitrat- bzw. gesamt Stickstoffkonzentrationen weisen eine signifikante negative Korrelation auf (r^2 = ca. 0,6). Bei Nitratkonzentrationen unter 5 mg/l liegt der DOC über15 mg/l, bei einem DOC unter 20 mg/l liegt die Nitratkonzentration über 5 mg/l. Da wesentlich mehr UV (254nm) Daten als DOC-Messungen vorliegen und diese beiden Parameter stark korrelieren (1996: r^2=0,87, 1998: r^2=0,976), werden in Abbildung 161 B, D+F die UV-Messwerte gegen die Nitrat-Konzentration aufgetragen.

Es stellt sich die Frage, worauf ein solch deutlicher Zusammehang zurückgeführt werden kann. Die Nitratkonzentration steigt im Längsgradienten Richtung Mauer an, wobei aber unwahrscheinlich ist, daß diese einseitige Zunahme durch Einträge erklärt werden könnte.

Als Alternative wäre auch ein systematischer Einfluß bei den Analysen denkbar: möglicherweise binden oder adsorbieren die organischen Substanzen Nitrat und verhindern so seinen Nachweis, oder es kommt zu Stickstoffverlusten in der Zeit bis zur Analyse, da Abbauprozesse in der Probe (um so stärker je mehr organische Substanz) zur Stickstofffreisetzung – etwa durch Nitratatmung – führen. Da die wasserchemischen Analysen nicht selbst sondern von den Projektpartnern von der TLU durchgeführt wurden, konnte diese Frage nicht experimentell beantwortet weden. Nach Rücksprache mit dem Labor der TLU in Schwarza wurde jedoch deutlich, daß es bei den Stickstoff-Analysen durchaus zu Problemen kam und ein solcher Zusammenhang durchaus in Frage kommt. Die Zunahme des Nitrats in Richtung Mauer könnte dem zu Folge also auch ein Artefakt sein und mit der gleichzeitig geringeren organischen Belastung in Zusammenhang stehen, die zu einer geringeren „Maskierung" des Stickstoffs führt.

4.4.5 Zusammenfassung der wasserchemischen Ergebnisse

Drei Unterschiede in den **Tiefenprofilen** vor Maßnahmenbeginn, 1996, und danach fallen besonders auf:

1. während 1996 Phosphor mit der Tiefe meistens zunahm, wurde er in den folgenden Jahren in der Oberflächenlamelle häufig in höheren oder ähnlichen Konzentrationen wie in der durchmischten Schicht gefunden
2. UV (254nm) und Stickstoff wiesen 1996 ab August bis 15m Tiefe keinen deutlichen Trend auf (ähnliche Konzentrationen), während 1997 und 1998 im ganzen Sommer in der Oberflächenlamelle deutlich höhere UV (254nm) Werte, aber geringere Stickstoffkonzentrationen bestimmt wurden (ähnlich auch bis Juli 1996)
3. an der Mauer, in unmittelbarer Nähe der Belüftungsanlage, waren die chemischen Gradienten während der Maßnahme praktisch aufgehoben, am Totenfels, in 12 km Entfernung, fanden sich jedoch ausgeprägte Unterschiede zwischen Oberflächenlamelle und durchmischter Schicht.

Wie Abbildung 108 und Abbildung 109 zeigen, kann seit 1997 von einem Zusammenhang zwischen der Stabilität der Temperaturschichtung und dem wasserchemischen Gradienten ausgegangen werden, der darauf beruht, daß sich die Oberflächenlamelle und die durchmsichte Schicht zunächst mehr oder weniger getrennte Wasserkörper darstellen, die erst allmählich und mit größerer Nähe zur Belüftungsanlage in Austausch treten; dafür spricht insbesondere die Verteilung der gelösten Substanzen, die weder photochemisch abgebaut noch in größerem Umfange als Nährstoffe genutzt werden (SO_4, Na).

Die **Längsgradienten** sprechen wegen der Abnahme der Phosphor-, DOC und Silicium-Gehalte für eine typischerweise in Fließgewässern und auch Talsperren zu beobachtende biologische Selbstreinigung des Wassers. Die in allen Jahren beobachtete Zunahme an Stickstoff widerspricht jedoch diesem Trend, wobei drei völlig verschiedene Ursachen denkbar sind:

1. analytische Probleme (siehe Kapitel 4.4.4., Wechselwirkung mit organischen Substanzen)
2. selektive Einträge von Stickstoff
3. in den Jahren seit Maßnahmenbeginn eine zunehmende Vermischung von Oberflächenlamelle und durchmischter Schicht mit Nähe zur Belüftungsanlage, die in diesen Jahren auch die Längsgradienten anderer wasserchemischer Parameter erklären könnte

Das gesamte **Nährstoffniveau** ist in allen Jahren so hoch, daß nur in wenigen Fällen (in Oberflächenproben 1996) von der Möglichkeit einer Nährstofflimitierung ausgegangen werden kann. Im wesentlichen dürfte das Phytoplanktonaufkommen von anderen Faktoren (Licht, Zooplanktonfraß, thermische Stabilität der Wassersäule, Bewegungsfähigkeit, spezifische Dichte und Form, Wachstumsrate) bestimmt worden sein. Sterner et al (1997) weisen auf die Bedeutung des Verhältnisses von zur Verfügung stehendem Licht und Phosphor hin. Bei niedrigem Licht- und hohem Phosphorangebot findet sich in der Biomasse ein relativer Mangel an Kohlenhydraten, der sich durch mehrere trophische Ebenen hindurch fortsetzen kann. In der Bleiloch Talsperre dürfte genau dies aufgrund des steilen Lichtgradienten und der guten Phosphorversorgung der Fall gewesen sein.

Der Zusammenhang zwischen Temperaturgradient und chemischen Gradienten deutet darauf hin, daß sich die Oberfläche und die durchmischte Schicht nur in einem sehr begrenzten Stoffaustausch befinden. Je stärker der Temperaturgradient, um so unterschiedlicher kann auch die wasserchemische Zusammensetzung sein. Im Gegensatz zu 1996 kann die unterschiedliche Zusammensetzung der Oberflächenlamelle allerdings nicht mit einer Verarmung von Nährstoffen aufgrund von biologischer Produktion erklärt werden. Der Zulauf schichtete sich aufgrund seiner hohen Temperatur seit 1997 in der Oberflächenlamelle ein bzw. bildete diese. Richtung Mauer fließend wurde der relativ steile Gradient (Temperatur und Wasserchemie) zwischen Oberflächenschicht und durchmischter Schicht nur langsam flacher, wobei der Abbau der

Schichtung von unten erfolgte. Erst im Nahbereich des Blasenschleiers wurden die Gradienten völlig aufgelöst und das Oberflächenwasser in gößere Tiefen eingemischt (Witter, 1999).

Das Wetter spielt eine wesentliche Rolle für die Stabilität der Wassersäule. Sonnenintensität, Wind und Regen (zufließende Wassermenge) können das einfache schemenhafte Bild, das im vorigen Abschnitt gezeichet wurde, stören. Wurden die Gradienten erst einmal aufgrund geringer Sonneneinstrahlung oder Windes aufgehoben, konnte sich anschließend zwar wieder ein Temperaturgradient bilden, die chemischen Substanzen bleiben jedoch zunächst gleichmäßig verteilt. Eine solche Situation ergab sich am ehesten an der Mauer.

Die Geschwindigkeit des Durchfließens des Zulaufes hängt auch von der Menge des abgelassenen Wassers ab, diese schwankt je nach Betrieb des Wasserkraftwerkes in der Staumauer sehr stark. Vom 30. auf den 31.7.1997 sank der Wasserspiegel um ganze 15cm, gleichzeitig wurde im Hauptbecken eine Vervierfachung des Chlorophyllgehaltes und ein deutlicher Temperaturanstieg – sowohl in der Oberflächenschicht als auch in der durchmischten Schicht – beobachtet (siehe Kapitel 4.2.2.3).

Die Konzentrationen chemischer Substanzen im zulaufenden Wasser schwanken im Zeitverlauf erheblich, eine **„Welle“** mit hoher Nährstoffkonzentration kommt erst mit zeitlicher Verzögerung an flußabwärts gelegenen Meßstellen an, während sich flußaufwärts die Situation wieder normalisiert haben kann. Solche Wellen können zu einem untypischen Verlauf der Konzentrationen von chemischen Parametern im Längsgradienten führen.

4.5 Produktionsmessungen liefern Einblicke in die Zusammenhänge zwischen Lichtintensität und Photosyntheseaktivität, die bei der Interpretation von Phytoplanktondaten beachtet werden sollten

Im Rahmen des BMBF Projektes, in dem auch die HPLC Analysen an der Bleiloch Talsperre erhoben wurden, war das Ziel, die Phytoplanktonaktivität quasi-konitnuierlich und flächendeckend zu erfassen. Zu diesem Zwecke wurden von A. Domin parallel zu den HPLC Messungen zahlreiche Produktionsmessungen durchgeführt, deren Ergebnisse hier kurz vorgestellt werden, um schließlich durch Modellrechungen eine Verbindung zu den bereits vorgestellten Ergebnissen zur Phytoplanktondynamik herzustellen. Die Daten zu den Produktionsmessungen werden in der Dissertation von Domin (2000) ausführlich dargestellt (vgl. auch Gilbert et al, 2000).

4.5.1 Das Meßprinzip der Fluoreszenz-gestützten Produktionsbestimmung

Messungen mit impuls-modulierter Fluoreszenz (mit Hilfe eines sogenannten Xenon-PAM) geben zunächst Aufschluß über die relative Photosyntheseaktivität des Phytoplanktons (Schreiber, 1986, Moldaenke, 1995). Bei dieser Methode kann die variable Fluoreszenz des Chlorophyll a unabhängig von der absoluten Chlorophyll a Fluoreszenz betrachtet werden. Zur Bestimmung der variablen Fluoreszenz wird die Fluoreszenz zunächst lediglich unter Gabe eines gepulsten Meßlichtes gemessen, dessen Impulse zu kurz sind, um in Photosystem II (PSII) einen Elektronentransport auszulösen (F_0). Die so gemessene Fluoreszenz wird der Antenne des PSII zugeschrieben und ist proportional zu deren Größe. Anschließend wird die Probe einem sättigenden Lichtblitz ausgesetzt. Die danach mit dem Meßlicht erzielte Fluoreszenz (F_{max}) liegt sehr viel höher und wird hauptsächlich „reduzierten“ (=“geschlossenen“) Photosystemen II zugeschrieben. Sie sind nicht zur erneuten Aufnahme von Photonen, sprich zur photochemischen Arbeit, bereit. Als variable Fluoreszenz (F_v) wird die Differenz von F_{max} und F_0 bezeichnet. Das Verhältnis der variablen Fluoreszenz zur maximalen Fluoreszenz kann als Maß dafür gelten, wie viele Photosystem II Reaktionszentren „geöffnet“ sind, d.h. im oxidierten Zustand vorliegen und bereit wären, absorbierte Quanten in photochemischen Elektronentransport umzusetzen. F_v / F_{max} wird auch als maximale Quantenausbeute (ϕ) bezeichnet (Müller, 1991+1995, Kaiser, 1995, Domin, 2000).

Wird die variable Fluoreszenz bei der Einwirkung verschiedener Lichtintensitäten bestimmt, kann aus den jeweiligen Quantenausbeuten ϕ(PAR) die relative Elektronentransportrate (ETR%=ϕ(PAR)*PAR) errechnet werden, woraus sich eine Lichtsättigungskurve erstellen läßt. Bei sehr niedrigen Lichtintensitäten hängt der Elektronentransport annähernd linear von der Lichtintensität ab (ϕ(PAR) fast konstant, auch als α-slope bezeichnet), bei höheren Intensitäten wird schließlich eine Sättigung (P_{max}) erreicht. Als eine Ursache für die Sättigung gilt, daß prinzipiell nicht mehr photochemische Arbeit verrichtet werden kann, als Reaktionszentren zur Verfügung stehen. Diese benötigen jeweils eine gewisse Zeit, um nach einer Ladungstrennung wieder den oxidierten, arbeitsbereiten Zustand zu erreichen. Währenddessen werden ankommende Quanten als Fluoreszenz abgegeben (F_{max} bei sättigemdem Lichtblitz, ϕ(PAR) wird kleiner bei steigender Lichtintensität).

Wirken relativ hohe Lichtintensitäten länger ein, kommt es zu dem sogenannten “nicht photochemischen Quench“. Dabei wird die am PAM gemessene Fluoreszenzintensität (sowohl variable als auch maximale Fluoreszenz) wird nicht nur durch photochemische Arbeit herabgesetzt („quench“= engl. auslöschen), sondern die überschüssigen Quanten werden verstärkt durch Umwandlung in Wärme unschädlich gemacht (zur Rolle der Carotinoide dabei siehe Kapitel 1.5.4). Trotz dieser Fluoreszenz-Löschung kann die Quantenausbeute auch in solchen Fällen als Verhältnis von variabler zu maximaler Fluoreszenz bestimmt werden.

Zusätzlich limitiert die Geschwindigkeit der nachgeordneten Dunkelreaktionen die photosynthetische Leistung: stehen aufgrund schnellerer Produktion in der Lichtreaktion als Verbrauch bei der Fixierung von CO_2 etwa keine oxidierten Reduktionsäquivalente (ADP, NADP+) zur Verfügung, kann der Elektronentransport zum Erliegen kommen, die Quantenausbeute sinkt dementsprechend.
Falls die Konzentrationen zur Photosynthese benötigter Stoffe (primär: CO_2, sekundär: Nährstoffe wie N, P, Spurenelemente) im Medium zu gering sind, kann es – auch unabhängig von der Lichtintensität – ebenfalls zum „Elektronenstau“ kommen. Genau wie unter Einfluß von Hemmstoffen kommt es unter solchen Umständen also zu geringen Photosyntheseleistungen, die mit Hilfe des PAM erfaßt werden können.
Bei extrem hohen Lichtintensitäten werden Schädigungen der Zellen beobachtet (v.a. am D1 Protein), die eine Abnahme der Photosyntheseleistung nach sich ziehen, da funktionelle Komponenten ausfallen und erst wieder ersetzt werden müssen (Richter, 1998, vgl. Kapitel 1.5.4).
Die Form der Lichtsättigungskurve (v.a. charakterisiert durch α slope und P_{max}) gibt Aufschluß über Lichtadaptationszustände und die Empfindlichkeit gegenüber hoher Strahlung. Die Dauer der Einwirkung von hohen Lichtintensitäten spielt dabei mit Sicherheit eine enscheidende Rolle, da die meisten der genannten Mechanismen, die zu einer herabgesetzten Produktivität führen, erst bei ausreichend langer Bestrahlung zum Tragen kommen (Ferris & Christian, 1991, Mallin & Pearl, 1992). Außerdem ist damit zu rechnen, daß die verminderte photosynthetische Leistung auch noch eine Zeit lang anhält, wenn die hohe Lichtintensität bereits durch eine schwächere ersetzt wurde (sogenanntes „recovery“ (=engl. Erholung), Müller, 1995, Kaiser, 1995). Dabei werden eine schnelle Phase (ca. 15 min), in der der Xanthophyllzykluspigmente wieder epoxidieren und eine langsame (Stunden), in der lichtinduzierte Schäden an beteiligten Komplexen (v.a. dem D1 Protein im Reaktionszentrum von Photosystem II) und Enzymen repariert werden, beobachtet (Krause & Weis, 1991). Es kommt also bei der Reaktion auf hohe Lichtintensitäten zu einer gewissen zeitlichen Verschiebung. Bei längerfristigen Anpassungsmechanismen des photosynthetischen Apparates, die sich ebenfalls in der Lichtsättigungskurve niederschlagen, ist ebenfalls eine gewisse Trägheit gegenüber sich ändernden Bedingungen zu erwarten. Es kann deshalb im in Tagesgängen zu einer typischen Veränderung der Photosyntheseaktivität kommen (Prézelin, 1992). Dabei kommt es bei antarktischen Diatomeen auf die Lichtintensität an, ob sich im Tagesverlauf eine Ab- oder Zunahme der Produktivität zeigt. Schubert & Forster (1997) finden in Freilandproben des Darss-Zingst Estuars nur bei hohen Lichtintensitäten einen Aktivitätsverlust im Tagesgang. Cullen & Lewis (1988), Patterson (1991), Kamamykowski et al, 1996, Geider et al (1997+1998) und Lizon et al (1998) entwickeln Modelle, die die Primärproduktion von Algen in einem durchmischten Wasserkörper unter Berücksichtigung der Lichtanpassungszustände berechnen.
Walsh & Legendre (1983) untersuchen sogar den Einfluß von fluktuierendem Licht, wie ihn Wellen auf dem Wasser erzeugen.

4.5.2 Ergebnisse der PAM-Messungen an der Bleiloch Talsperre

4.5.2.1 Nur 1997 wurde an Mauer und Piere eine unterschiedliche Aktivität des Phytoplanktons gefunden

1997 wurden an der Bleilochtalsperre an 9 Tagen PAM Messungen durchgeführt, wobei hier die Probenahmestellen Mauer und Piere beprobt wurden. Dabei lagen die maximalen relativen Elektronentransportraten in Oberflächenproben an der Mauer (MW 1,12, n=6) jeweils um einen Faktor 2 unter denen der Piere (MW 1,98, n=6), auch der α-slope lag mit 0,47 an der Mauer unter dem der Piere (0,58). Im folgenden Jahr hingegen wurden an Mauer, Piere und der

zusätzlich gewählten Probenahmestelle Zentralbecken in 0m Proben der gleiche á-slope von 0,61 (n=10 pro Stelle) und P_{max} Mittelwerte von 2-2,09 gemessen, es ergab sich also kein Unterschied in der Photosyntheseaktivität (Tabelle 29 und Abbildung 110 A). Die Abbildung 110 B zeigt die Lichtsättigungskurven für Oberflächenproben der Bleilochtalsperre im Jahr 1998, wobei zwischen den Probenahmeorten kein deutlicher Unterschied gefunden wurde.

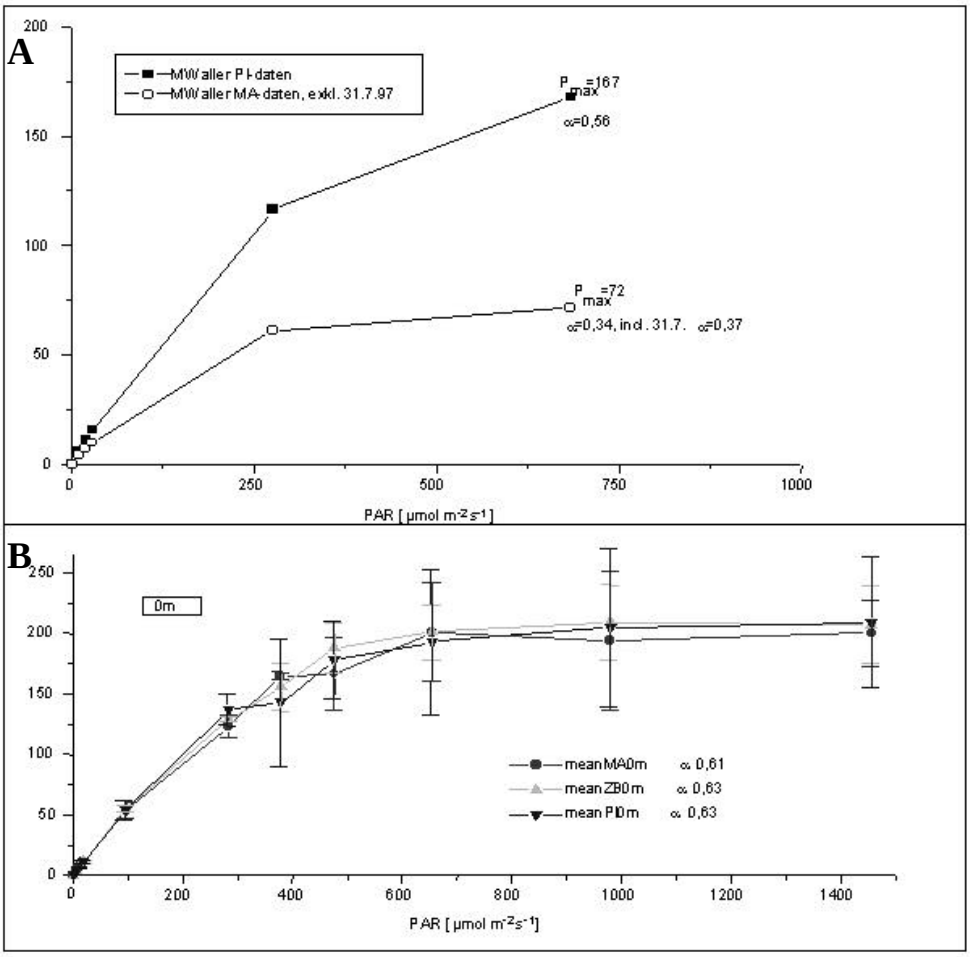


Abbildung 110 : PAM Messungen an der Bleilochtalsperre; A: 1997 Probenahmestellen Mauer(MA) und Piere (PI), 0m; B: 1998 Probenahmestellen Mauer, Zentralbecken (ZB) und Piere, 0m; nach Wilhelm, Gilbert, Becker & Domin, (1997+1998)

	1997, n=6			1998, n=10		
Tiefe [m]	0	1	2	0	1	2
Chla ± Stabw. [µg l^{-1}]						
Mauer	21 ±24	7 ±4	11 ±12	28 ±17	21 ±13	16 ±8
Zentralbecken	-	-	-	48 ±36	47 ±43	30 ±20
Piere	64 ±32	62 ±23	32 ±4	77 ±59	76 ±61	54 ±39
α (n=4; 0-18µE m^{-2} s^{-1})						
Mauer	0,47	0,47	0,47	0,61	0,61	0,63
Zentralbecken	-	-	-	0,61	0,63	0,67
Piere	0,58	0,57	0,57	0,61	0,63	0,63
Pmax ± Stabw.						
Mauer	112 ±58	162 ±118	159 ±89	200 ±27	236 ±67	264 ±68
Zentralbecken	-	-	-	207 ±32	208 ±59	209 ±25
Piere	198 ±32	182 ±9	185 ±19	209 ±54	204 ±56	208 ±58

Tabelle 29: Ergebnisse der PAM-Messungen 1997 und 1998 an der Bleiloch Talsperre, nach Wilhelm, Gilbert, Becker und Domin, (1998)

4.5.2.2 Im Tiefenprofil werden durch PAM Messungen verschiedene Aktivitäten des Phytoplanktons deutlich

Im Hauptbecken und an der Piere (1997+1998) konnten bei Proben in 1 und 2m Tiefe keine Aktivitäts-Unterschiede zu Oberflächenproben festgestellt werden, an der Mauer hingegen war der P_{max} MW in beiden Jahren in größeren Tiefen um max. 50% höher (Tabelle 29). 1999 wurden lediglich Proben der Piere untersucht, wobei 5 Tiefen bis 2m beprobt wurden. Der α-slope lag an den beiden Probenahmetagen in einer dem Vorjahr vergleichbaren Größenordung, wobei sich durchaus Unterschiede zwischen den Tiefen ergaben: während am sehr strahlungsreichen 1.Juni 1999 P_{max} (Faktor 0.5) und α slope (Faktor 0,9) an der Oberfläche (und in 2m Tiefe) erniedrigt waren, wurde am 18.August der niedrigste α slope (Faktor 0,9) in 0,5m und das niedrigste P_{max} (Faktor 0.7) in 1m Tiefe bestimmt (Tabelle 30).

Datum	Tiefe [m]→	0	0,2	0,5	0,8	1	1,3	1,6	2
01.06.99 12h	PAR	1396	690	360	238	126	82	62	28
01.06.99,15h	PAR	530	368	340	168	114	62	24	17
18.08.99 12h	PAR	1070	542	436	204	124	133	83	37
18.08.99 15h	PAR	311	160	100	63	50	38	22	12
01.06.99 12h	P_{max}	12	17	17	28	28	23	23	18
01.06.99 15h	P_{max}	7	16	12	11	25	23	22	18
18.08.99 12h	P_{max}	26	22	22	17	17	28	28	30
18.08.99 15h	P_{max}	21	28	24	29	24	35	28	36
01.06.99 12h	á	0,56	0,63	0,63	0,60	0,60	0,59	0,59	0,54
01.06.99 15h	á	0,39	0,65	0,63	0,45	0,54	0,56	0,56	0,58
18.08.99 12h	á	0,62	0,56	0,56	0,64	0,64	0,64	0,64	0,63
18.08.99 15h	á	0,44	0,55	0,57	0,57	0,49	0,61	0,63	0,65

Tabelle 30: Ergebnisse PAM Messungen 1999 (nach Domin, 2000), die 15Uhr („post", 12Uhr: „ante") Werte wurden aus Proben bestimmt, die zwischenzeitl. 3 Stunden in der Talsperre in entsprechenden Tiefen in Flaschen exponiert wurden, wobei die mittlere Strahlungsintensität während dieses Zeitintervalles an der Oberfläche am 01.06. bei 1839, am 18.08. bei 1051 µE/m²/s lag; PAR: photosynthetisch aktive Strahlung [µE/m³/s]; Pmax: max. Photosyntheserate [µmol /m³/s]; á: transportierte Elektronen / absorbiertem Photon, dimensionslos

Bei den zur Messung eingesetzten Lichtintensitäten (max. 1500µE/s/m²) wurde außer in einigen Proben 1999 keine Photoinhibition beobachtet, im Freiland muß jedoch mit Intensitäten deutlich über 2000µE/s/m² gerechnet werden. Das am 1.Juni 1999 an der Oberfläche stark herabgesetzte P_{max} kann sicherlich mit der starken Strahlung in Zusammenhang gebracht werden (bei Probennahme 1396, Stundenmittelwert über 1600 µE/m²/s). Für die Berechnung von Produktionen pro Quadratmeter spielt der α-slope in größeren Tiefen (bei geringer Lichtintensität) eine größere Rolle, während für Oberflächenproben eher P_{max}, bei sehr hohen Lichtintensitäten aber auch die Empfindlichkeit gegen Photoinhibition, entscheidend sein dürfte.

4.5.3 Verschiedene Ansätze zur Produktionsbestimmung, PAM und ^{14}C Messungen, liefern auch partiell verschiedene Ergebnisse und geben so Einblick in die Empfindlichkeiten der Methoden

Die Produktivität von Phytoplankton wird traditionell mit ^{14}C Expositionen bestimmt (Taylor et al, 1983, Legendre et al., 1983, Mallin & Pearl, 1992, Nixdorf et al, 1992, Gervais et al., 1997, Aalderink & Jovin, 1997, Petersen et al, 1998). Dabei wird radioaktiv markiertes Carbonat einer in einem Reaktionsgefäß dem Licht ausgesetzten Probe zugegeben. Nach definierter Zeit wird

der Versuch abgebrochen, die Probe filtriert und die Verteilung der radioaktiven Substanz in Filtrat (DC, dissolved carbon) bzw. Filtriertem (POC, particulate organic carbon) bestimmt. Aus dem gelösten Kohlenstoff kann durch Austreibung des gelösten anorganischen CO_2 (IC, inorganic carbon) über eine Absenkung des pH der DOC (dissolved organic carbon) bestimmt werden (McKinley et al, 1976). Der Kohlenstoff in der POC und DOC Fraktion kann als fixierter Kohlenstoff betrachtet werden. Bei ^{14}C Messungen werden bis zu einem gewissen Grade, insbesondere aber bei längerer Versuchsdauer, Netto-Produktionen gemessen, d.h. während des Versuches fixierter, radioaktiv markierter Kohlenstoff kann prinzipiell auch wieder freigesetzt werden und erscheint dann nicht in der Bilanz.
Eine Produktionsbestimmung mit ^{14}C setzt zwingender Weise eine Exposition in geschlossenen Gefäßen voraus und liefert einen, über die Exposisitionsdauer integrierenden, Wert. Die Bedingungen in den Gefäßen verändern sich im Verlauf des Versuches, je höher die Lichtintensität, je mehr Chlorophyll a vorhanden und je länger die Versuchsdauer, um so stärker tritt ein Ansteigen des pH, eine Verarmung an CO_2 und Übersättigung an O_2 auf, was zu einer verminderten Produktivität führt. Gleichzeitig ist die Turbulenz im Vergleich zum Freiwasser stark herabgesetzt, was eine Sedimentation und Verklumpung der Algen zur Folge hat (Gervais et al., 1997). Die genannten, auf den Einschluß in Reaktionsgefäße zurückführbaren Artefakte, werden auch als Flascheneffekte bezeichnet und als Fehlerquellen der Methode diskutiert (Taylor et al, 1983, Pamatmat, 1997). Legendre et al. (1983) weisen außerdem darauf hin, daß eine Korrektur der Werte durch den Einsatz einer Dunkelflasche zurecht umstritten ist, da es im Dunkel zu einer aktiven CO_2 Aufnahme kommen kann, die sich allerdings durch DCMU-Zugabe verhindern läßt.
Die unter natürlichen Bedingungen häufig vorkommende Durchmischung innerhalb des Epilimnions gewährleistet, daß Algen nicht zu lange zu hohen Lichtintensitäten ausgesetzt sind, wodurch Photoinhibition deutlich vermindert wird (Gervais et al., 1997, Petersen et al, 1998, Mallin & Pearl, 1992, Nixdorf et al, 1992). Werden die Expositionsgefäße in einer Tiefe fixiert, kann es zu stärkeren Photoinhibierung als im Freiwasser kommen, wodurch die Produktion pro Quadratmeter deutlich unterbestimmt werden kann.
Da im Umgang mit radioaktiven Substanzen – zum Schutz von Mensch und Natur – gesetzliche Bestimmungen eingehalten werden müssen, ist der Aufwand insgesamt groß, während gleichzeitig zwangsläufig Artefakte die Ergebnisse in Frage stellen. Deshalb erscheint es wünschenswert, alternative Methoden der Produktivitätsbestimmung zu erproben. Die auf Impuls-modulierter Fluoreszenz gestützte Methode liefert zunächst nur relative Werte (siehe vorangegangenes Kapitel), sie können jedoch mit Hilfe von Licht und Absorptions-Messungen in absolute Elektronentransportraten umgerechnet werden. Hieraus läßt sich aufgrund theoretischer Erwägungen auf eine Netto-Sauerstoff-Produktion schließen. Sogenannte bio-optische Modelle (Wilhelm et al, 1998, Domin, 2000) fassen diese Berechnungen zusammen. Weitere theoretische bzw. empirische Betrachtungen können auch zu Brutto-Werten bzw. Kohlenstoff-bezogenen Produktionen führen, wobei hier die Zahl der nötigen Annahmen wesentlich steigt und damit die Sicherheit der Aussagen sinkt.

4.5.3.1 Umrechnung der PAM Ergebnisse in Netto Sauerstoff Produktion

Die minimal erreichbare Grund-Fluoreszenz F_0 liegt empirisch bei 20% der maximalen Fluoreszenz (F_{max}), weshalb maximal eine Quantenausbeute von 80% erreicht werden kann. Anhand der zur Zeit anerkannten Theorien zum Ablauf der Photosynthese werden rein rechnerisch 8 von den Photosystemen absorbierte Quanten benötigt, um schließlich 4 Elektronen nicht-zyklisch zu transportieren, was die Freisetzung eines Moleküles O_2 erlaubt. Unter Einbeziehung der maximalen Quantenausbeute von 80% (s.o.) sind theoretisch demnach mindestens 10 absorbierte Quanten nötig, um ein Sauerstoff-Molekül zu erzeugen.

Wird die per PAM bestimmte Quantenausbeute mit der von den Organismen der Probe absorbierten Strahlung (Q_{phar}) multipliziert, ergibt sich die Menge an transportierten Elektronen. Durch anschließende Division durch 8 (bzw. 10, s.o.) kann hieraus auf die theoretisch (brutto) produzierte Sauerstoffmenge geschlossen werden.
Zur genauen Bestimmung von Q_{phar} im Freiland müssen zweierlei Dinge bekannt sein: 1. die – spektral aufgelösten – Lichtintensitäten in der jeweiligen Tiefe und 2. die – spektral aufgelösten – Absorptionseigenschaften des Phytoplanktons der jeweiligen Tiefe, aus der Multiplikation der beiden (jeweils entsprechende nm Werte) ergibt sich die absorbierte Lichtmenge.
Während sich erstere relativ einfach mit einem Unterwasser-Spektroradiometer bestimmen lassen, stellen zweitere ein gewisses Problem dar: die Probe muß in der Regel aufkonzentriert werden, bevor sie am Photometer untersucht werden kann, was zu Verlusten bzw. Artefakten führen kann. Werden statt dessen HPLC-Pigmentanalysen durchgeführt, fehlen die Informationen über den Packungseffekt bzw. hydrophile Pigmente. Relative Fluoreszenz-Excitationsspektren wiederum sind schwer zu normieren und zeigen starke systematische Abweichungen von anderen Spektren, weshalb deren Interpretation problematisch erscheinen muß (Domin, 2000).

4.5.3.2 Vergleich paralleler PAM und ^{14}C Messungen: Abweichungen aufgrund verschiedener methodischer Voraussetzungen und Artefakte

PAM Messungen vor der Exposition („ante“) und solche aus Proben, die wie die zur ^{14}C Messung 3 Stunden in Flaschen exponiert wurden („post“), zeigen v.a. nahe der Oberfläche große Aktivitätsunterschiede, wie 1998 (an 1 Termin) und 1999 (an 2 Terminen, siehe Tabelle 30 und Abbildung 111B) demonstriert werden konnte. Am strahlungsreichen 1.6.1999 war das P_{max} an der Oberfläche nach 3 Stunden auf 57% des Ausgangswertes gesunken, der α-slope war auf 70% reduziert. An den beiden anderen Terminen war dieser Effekt nicht ganz so ausgeprägt (P_{max}: 1998 nach 3h noch 66%, am 18.08.1999 84% und α-slope 72%), schon in 0,2-0,8 m Tiefe war der Aktivitätsverlust nicht mehr bzw. nur noch in abgeschwächter Form sichtbar.
Die Abbildung 111C zeigt neben dem gesamten fixierten organischen Kohlenstoff (TOC=DOC+POC) auch die gelösten (DOC) bzw. die partikulären (POC) Anteile. An der Oberfläche wird eine – gegenüber den folgenden Tiefenstufen – deutlich erniedrigte Kohlenstoffixierung gefunden, obwohl hier die größte Lichtmenge zur Verfügung steht (A). Am 18.08.99 ist die gelöste Fraktion (DOC, an der Oberfläche maximal: 38% von TOC) größer als am 01.06.99 (max. 33% ebenfalls an Oberfläche). An beiden Tagen sinkt der Anteil des fixierten Kohlenstoffs in der gelösten Fraktion mit der Tiefe, am 1.6. bis auf 0, am 18.08. lediglich bis auf 20%. Nach Watt (1966) nimmt der prozentuale Anteil des DOC am TOC sowohl bei photoinhibierenden Lichtintensitäten als auch mit wachsender Tiefe (bzw. in Dunkelheit) zu und erreicht maximal ca. 30%. Die in der Bleiloch Talsperre gefundenen höheren Oberflächenwerte könnten demnach auf Photoinhibition zurückgeführt werden, sie liegen jedoch insgesamt relativ hoch. Es wurde keine Zunahme des DOC Anteiles bei geringen Lichtintensitäten gefunden, auch die Unterschiede zwischen den beiden Probenahmetagen entsprechen Watts Erwartungen nicht. Im Prinzip können auch methodische Probleme die Ursache für die relativ hohen DOC Werte sein (etwa ein unvollständiges Austreiben des anorganischen Kohlenstoffes, McKinley et al, 1976). Es ist jedoch unbestritten, daß Algenzellen z.T. beträchtliche Mengen gelöster organischer Substanzen ausscheiden (Fogg, 1971, Mague et al, 1980, Cole et al, 1982, Bjørnsen, 1988, Babenzien & Babenzien, 1989). Einen denkbaren Grund für diese „Energieverschwendung“ zeigt Murray (1995), er argumentiert, daß Algen durch die DOC-Abgabe mittelbar profitieren, weil so Bakterien gefördert werden, die wiederum für Algen gefährliche Viren dezimieren.
Die 1999 während der 3 Stunden Expositionszeit erhaltenen Kohlenstoff-Fixierungen werden in in Abbildung 111D den aus den PAM-Werten errechneten Brutto-Sauerstoff-Produktionen (B)

gegenübergestellt (s.o., ante- und post-Aktivitäten (B) sowie Lichtintensitäten (A) zum Zeitpunkt der Messungen bzw. Mittelwert aus Expositionszeit). An der Oberfläche zeigt sich bei beiden Methoden eine verminderte Produktion, die molaren Mengen der Kohlenstoff-Fixierung liegen jedoch fast immer unter den errechneten Sauerstoff-Produktionen. Da sich die Lichtintensitäten, die den verschiedenen Kurven in Abbildung 111 D zugrunde liegen, unterscheiden, wird in Abbildung 112 ein direkter Vergleich der Produktion in Abhängigkeit von der Lichtintensität ermöglicht. Die Verläufe der errechneten ante-Sauerstoff-Produktion ähneln sich an beiden Tagen, der Kurvenverlauf der C-Fixierung ist zumindest am 1.6. ebenfalls ähnlich. Das Niveau der Kohlenstoff-Fixierung liegt am 18.08. deutlich niedriger als am 1.6.1999. Die post-Werte vom 18.08. weichen relativ stark von den ante-Sauerstoffproduktionen ab und sind so den C-Fixierungen des Tages zumindest bei Lichtintensitäten zwischen 400 und 600nm wesentlich ähnlicher.

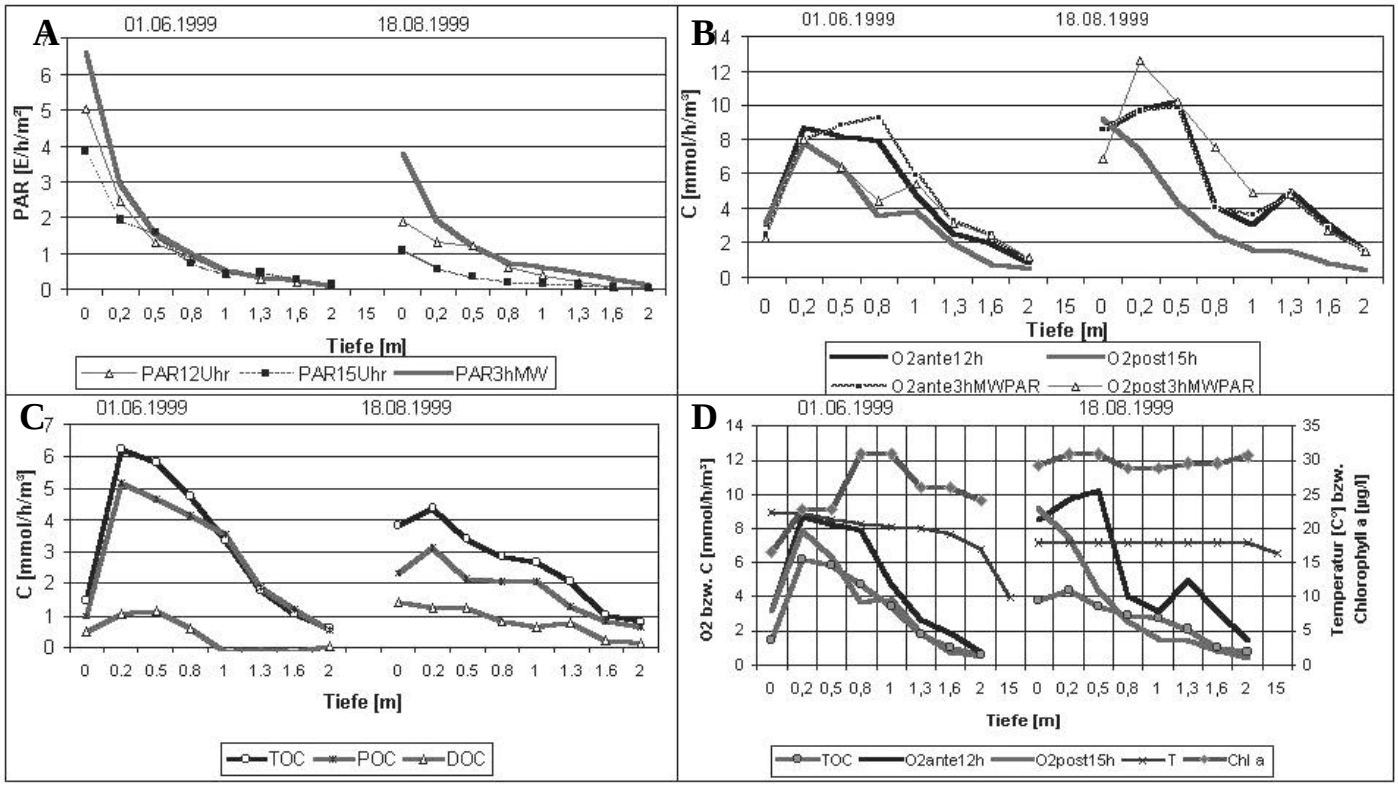


Abbildung 111 : Tiefenprofile der aus PAM-Daten berechneten Sauerstoff- sowie C-Produktion (14C-Methode); A: Lichtgradient in Wassersäule sowie Chlorophyll a Verteilung; B: PAM Ergebnisse in Sauerstoff-Produktion umgerechnet; C: Kohlenstoff-Fixierung;D: Vergleich O2- und C-Produktion

Es ist problematisch, in den errechneten Sauerstoffproduktionen eine Referenz für den fixierten Kohlenstoff (oder umgekehrt) zu sehen: in den Flaschen hat sich die Aktivität im Laufe der Exposition offensichtlich geändert, es ist jedoch unklar, wie der Verlauf der Änderung war, da nur die Anfangs- und End-Werte bekannt sind. Im günstigsten Falle lag der Schnitt zwischen dem ante- und post Wert.

Am 01.06. wurden an der Bleiloch Talsperre extrem hohe Strahlungsdosen gefunden, die den im Jahresverlauf maximalen mit Sicherheit sehr nahe kommen. Die ermittelten Produktivitäten decken deshalb den Bereich der möglichen Intensitäten besser ab als die Daten des 18.08.. Der 3h-Mittelwert der Strahlung liegt jedoch an beiden Tagen deutlich über den Werten zum Zeitpunkt der ante- und post-Messungen, außerdem erreicht die Lichtsättigungskurve am 01.06.1999

bei weitem nicht die Werte der eingestrahlten Strahlung (Stundenmittelwerte bis 2200 µE/m²/s, 3h MW 1839, ante 1396, post 1070, Lichtsättigungskurve bis 1500 µE/m²/s). Wie sollte unter dieser Voraussetzung also ein Urteil über die Produktivität in dem Zeitintervall während der Exposition getroffen werden, wenn keine Informationen über die Aktivität bei hohen Lichtintensitäten vorliegen?
Die relativ detaillierten Lichtmessungen und die vorliegenden Daten müssen also durch Annahmen bezüglich der Quantenausbeuten bei extremem Starklicht ergänzt werden.

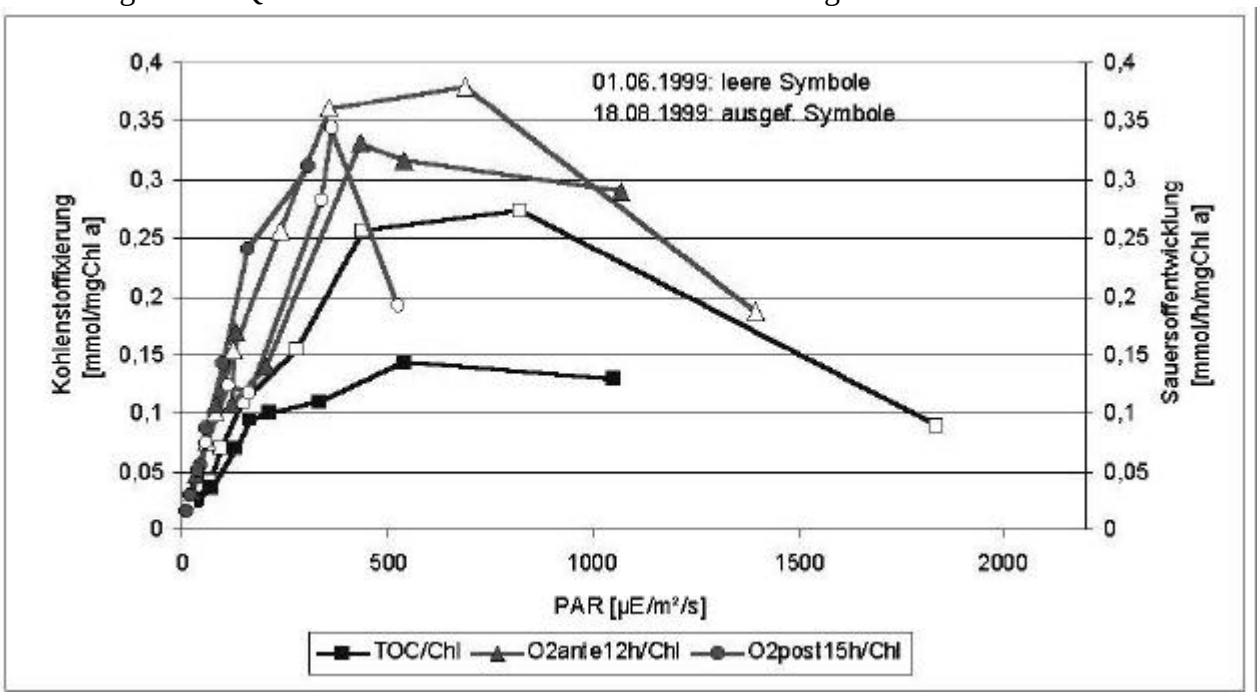


Abbildung 112: Produktionsmessungen an der Bleiloch Talsperre 1999: Lichtintensität und Sauerstoffentwicklung bzw. Kohlenstofffixierung in Abhängigkeit der Lichtintensität (Angaben pro Chlorophyll a), leere Symbole: 01.06.1999, gefüllte Symbole: 18.08.1999, bei den PAM-Messungen wurde jeweils die Lichtintensität bei der Probennahme eingesetzt, für die ^{14}C Messungen der (3Std.) MW für die Expositionszeit

In Untersuchungen von Schubert & Forster (1997) nahm das Verhältnis von variabler zu maximaler Fluoreszenz im Tagesverlauf (26. Juni in Zingst, fast höchster Sonnenstand, wolkenlos, max. 800W/m²) von 6:00-17:00 Uhr kontinuierlich von ca. 0,37 auf 0,25 ab (Zeit-verzögerte Reaktion, siehe Kapitel 4.5.1). Danach stieg es bis 21:00 Uhr wieder steil auf ca. 0,43 („recovery“, siehe Kapitel 4.5.1). An wolkigen Tagen wurde jedoch im Tagesverlauf keine Veränderung dieses Parameters festgestellt. Würde die Quantenausbeute bei höchstem Sonnenstand eingesetzt, ergäbe sich an wolkenfreien Tagen für den Morgen eine zu geringe Photosyntheseaktivität, für den Mittag hingegen eine zu hohe, insgesamt sollten sich diese beiden Fehler zumindest in dem Datensatz von Schubert & Forster (1997) ausgleichen. An bewölkten Tagen wäre die Mittags-Quantenausbeute wegen fehlender Variation im Tagesverlauf ebenfalls repräsentativ. Diese Überlegungen sprechen dafür, Modellrechnungen (Kapitel 4.5.4) die PAM Messungen von 12 Uhr zugrunde zu legen. Nixdorf et al (1991) zeigen durch Expositionen mit bewegten Flaschen, daß bei Durchmischen des Wasserkörpers eine wesentlich höhere Produktion erfolgen kann, da die Photoinhibition verhindert wird.
Die Abbildung 113 zeigt, daß sich das Verhältnis zwischen errechneter brutto Sauerstoffproduktion (mit 3h Mittelwerten, nach Domin, 2000) und gemessener Kohlenstoff-Fixierung an den beiden Probenahmetagen unterscheidet. Am 18.08. wird bei relativ hohen Lichtintensitäten deutlich mehr produzierter Sauerstoff pro fixiertem Kohlenstoff errechnet (18.08.199: ante 2,1

(r^2=0,75) post 2,4 (r^2=0,81); 01.06.1999: ante 1,46 (r^2=0,95), post 1,6 (r^2=0,87)). Theoretisch kann das molare Verhältnis von fixiertem Kohlenstoff zu brutto erzeugtem Sauerstoff maximal 1 betragen, und das nur, wenn ausschließlich Kohlenhydrate synthetisiert werden (Fraga et al, 1998). Für Proteine und Phorphor-haltige Stoffe (C:N: ca. 3,7) sind beim Abbau ca. 1,58 Mol O_2 pro Mol C erforderlich, für Lipide 1,36. Dabei wird der Sauerstoffverbrauch pro N mit 5,8 angegeben. Nach Fraga et al (1998) konstatierte Redfield bei der Synthese von Biomasse ein O_2:C:N:P-Verhältnis von 138: 106:16:1.

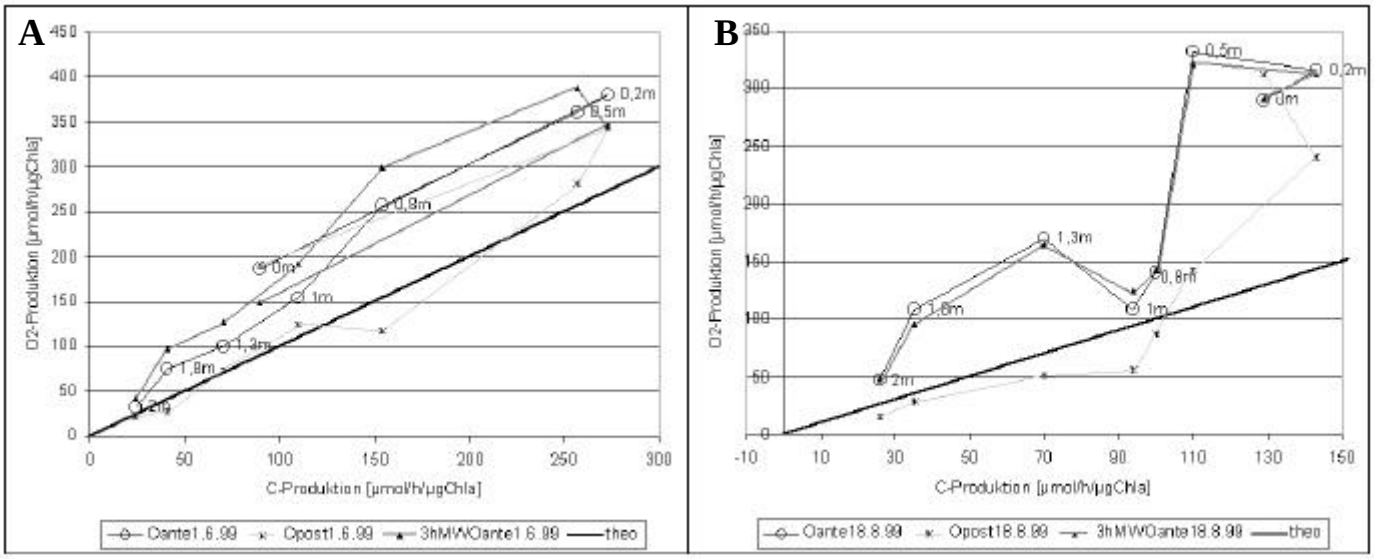


Abbildung 113 : Verhältnis von Sauerstoffproduktion (PAM) und C-Fixierung bei Freilandexperimenten BLT 1999; A: 1.6.1999; B: 18.8.1999

Es kann gleichzeitig als Vor- und Nachteil der ^{14}C gestützten Produktionsbestimmung angesehen werden, daß ihre zeitlichen Ausflösung beschränkt ist. Zum einen kann so ein Mittelwert über ein Zeitintervall erreicht werden, während bei PAM Messungen lediglich Zeitpunkte erfaßt werden – die möglicherweise wenig repräsentativ sind – und gleichzeitig keine Aussage über die Kohlenstoffixierung erlauben.

Andererseits besteht bei der Exposition in Flaschen eine hohe Wahrscheinlichkeit, daß Versuchsbedingte Artefakte zu geringe Produktionen bei hohen Lichtintensitäten vortäuschen. Die aus PAM Messungen errechneten post-Sauerstoff-Produktionen liegen (3h MW eingesetzt) bei hohen Lichtintensitäten in der Hälfte der Fälle deutlich unter den ante-Werten. Leider kann in den hier untersuchten Fällen jedoch der Effekt, den das Einschließen in der Flasche selbst verursacht, nicht von der langen, hohen Strahlungseinwirkung während der Exposition getrennt werden. Auch unter natürlichen Bedingungen, die z.B. den Stoffaustausch mit der Umgebung erlauben, kann es bei langer Starklichteinwirkung zur Photoinhibition kommen, die auch noch bei anschließendem schwächeren Licht Auswirkungen zeigt. Solche Problemstellungen lassen sich prinzipiell jedoch mit PAM Messungen bearbeiten. Zeitlich besser aufgelöste bzw. nachgewiesenermaßen repräsentative PAM Messungen können durchaus eine gute Näherung für die Produktivität für ein Zeitintervall liefern (siehe Einwand oben), gleichzeitig werden so wesentlich detailliertere Informationen als bei zwangsläufig Zeit-integrierenden ^{14}C Messungen erhalten. Eine höhere zeitliche Auflösung bietet überhaupt erst die Möglichkeit, die Dynamik zu erfassen und zu modellieren.

Die aus PAM-Messungen errechneten Sauerstoffproduktionen stellen zunächst Brutto-Werte dar, die ^{14}C Messungen hingegen liefern eine Mischung aus Brutto- und Netto-Produktion, je nach dem, in welchem Ausmaß einmal fixierter Kohlenstoff während der Versuchsdauer durch At-

mung wieder abgebaut wird. Direkte Sauerstoffmessungen (etwa mit Sauerstoffoptoden, Wilherlm et al, 2000, sie konnten bei den vorgestellten Untersuchungen wegen methodischer Probleme leider noch nicht erfolgreich angewendet werden) erlauben hingegen eine echte Netto-Bilanz, die bei Freiland-Messungen jedoch auch durch die Aktivität der heterotrophen Organismen (Bakterien, Zooplankton) beeinflußt. Um die Sauerstoffproduktion vor Ort messen zu können, müssen – ähnlich wie bei ^{14}C Messungen – Reaktionsgefäße exponiert werden, um den Gasaustausch zu verhindern. Prinzipiell kann es bei dieser Methode also auch zu Flascheneffekten kommen. Mit Hilfe von Dunkelflaschen kann die gesamt-Respiration durch Sauerstoffmessung abgeschätzt werden, bei Anwesenheit von Heterotrophen ist allerdings kein Urteil über die Bilanz des Phytoplanktons alleine möglich.
Die Diskussion der verschiedenen Methoden zur Produktionsbestimmung kann hier sicherlich nicht erschöpfend behandelt werden (siehe Domin, 2000). Da die Sauerstoffproduktion bzw. Kohlenstofffixierung nicht einfach linear ineinander umgerechnet werden können, wird es immer auch von der Fragestellung abhängen, welche Methode angemessen erscheint. Es spricht jedoch einiges für die weitere Erprobung der PAM Methode mit dem Ziel, ^{14}C Messungen in vielen Fällen zu ersetzen und die Möglichkeiten von Produktionsmessungen (zeitliche Auflösung, Probenmenge) zu erweitern.

4.5.4 Modellrechnungen zur Produktivität mit Bleiloch-Talsperre Daten helfen, den Einfluß wichtiger Größen abzuschätzen und auf Freilandbedingungen (Tiefenprofil, Jahresverlauf) anzuwenden.

Bevor auf die Beschreibung des Modelles eingegangen werden kann muß die Frage geklärt werden, ob die mit dem PAM aufgenommenen Lichtsättigungskurven des Phytoplanktons einer bestimmten Tiefe repräsentativ für den ganzen Tag sind, oder ob die Produktivität eher von der längerfristig eingestrahlten Lichtintensität abhängt.
Unter der Annahme, daß die PAM-Lichtsättigungskurven (12 Uhr) für Proben aus der entsprechenden Wassertiefe für den gesamten Tagesgang repräsentativ sind, wäre an der Oberfläche auch bei geringen Lichtintensitäten eine stark verminderte Produktivität zu erwarten. Gleichzeitig müßten Proben aus größeren Tiefen auch bei sehr hohen Lichtintensitäten sehr hohe Quantenausbeuten aufweisen, ohne daß Inhibition auftritt (vgl. Tabelle 30).
Die an der Oberfläche herabgesetzte Aktivität (sowohl á-slope als auch P_{max}) steht sehr wahrscheinlich jedoch in Zusammenhang mit der bereits länger eingewirkten hohe Strahlung. Auch bei Proben aus größeren Tiefen wäre bei langer Einwirkung hoher Intensitäten zu erwarten, daß sich die Aktivität vermindert (Literatur hierzu siehe Kapitel 4.5.1). Im Prinzip ergibt sich also das Problem, daß die von der Lichtintensität abhängige Funktion „PAM-Lichtsättigungskurve“ als Ganzes wiederum von der längerfristig eingestrahlten Lichtintensität abhängt, da von letzterer der physiologische Zustand des Phytoplanktons beeinflußt wird. Erstere liefern für die gemessenen Proben bei mehr oder weniger kurzfristigen Lichtintensitäts-Änderungen sicherlich eine zuverlässige Einschätzung der Produktion. Würden die PAM Lichtsättigungskurven jedoch auf den ganzen Tagesgang bezogen, würde der physiologische Zustand in einer bestimmten Tiefe implizit als konstant angenommen, sie sind jedoch nicht von den verschiedenen Lichtintensitäten ebenda zu trennen. Es handelt sich also um verschiedene zeitliche Dimensionen der Reaktion auf die Lichtintensität, die sich überlagern.
Im Kapitel 4.5.1 wurde schon eine Vielzahl von Autorinnen und Autoren zu der zeitlichen Komponente der Reaktion der Algen auf Lichtintensitäten zitiert. Dabei zeichnete sich ab, daß die Photoinhibition vor allem bei längerer Exposition und hohen Lichtintensitäten zum Tragen kommt (z.B. Mallin & Pearl, 1992). Eine Durchmischung der Oberflächenlamelle kann für die

einzelnen Algen auch zu einem dynamischen Lichtklima führen, das die Produktivität steigert, da Photoinhibition vermindert wird (siehe Kapitel 4.5.1). Da bei den Messungen im Freiwasser der Bleiloch Talsperre 1999 deutliche Unterschiede zwischen den Aktivitäten in verschiedenen Tiefen der Oberflächenlamelle nachgewiesen wurden, scheint eine solche Durchmischung trotz geringer Temperaturdifferenzen in dieser Schicht relativ langsam. Inwiefern ein dynamisches Lichtklima (Wolken etc.) die Produktivität – bei gleichem Stundenmittelwert – gegenüber konstanter Strahlung beeinflußt, kann aufgrund der relativ geringen zeitlichen Auflösung der in der Bleiloch Talsperre erhobenen Licht- und Produktivitätsdaten ohnehin nicht modelliert werden.
Im Tagesgang ändert sich die Strahlungsintensität – zumindest bei klarem Wetter- eher langsam, so daß physiologische Reaktionen eine produktionsbestimmende Rolle spielen dürften. Schubert & Forster (1997) fanden in Freilandproben des Darss-Zingst Estuars (keine Exposition) bei starker Sonneneinstrahlung und wolkenfreiem Himmel eine fast kontinuierliche Abnahme der Quantenausbeute (6-17 Uhr) und danach eine schnelle Erholung, was auf eine zeitliche Verschiebung der Wirkung höherer Lichtintensitäten hindeutet. Die Quantenausbeuten, wie sie zum Sonnenhöchststand ermittelt werden, würden hier – auf den ganzen Tagesgang angewandt – zu einer realistischen durchschnittlichen Produktivität führen, da sich die Abweichungen nach oben (Morgen) und nach unten (Nachmittag) kompensieren. Da nicht geklärt ist, wie repräsentativ die Messungen von Schubert & Forster (1997) tatsächlich sind und da das Wetter innerhalb eines Tages deutlich wechseln kann, muß die Annahme der Repräsentativität der Mittags-Quantenausbeute mit Vorsicht getroffen werden, sie läßt sich jedoch – vorläufig – begründen.
Für die folgenden Berechnungen wird davon ausgegangen, daß die gemessenen Freiland-Quantenausbeuten als – mehr oder weniger langfristige – Anpassung an die zur Zeit der Probenahme herrschenden Lichtintensitäten angesehen werden können, sie ergeben bei einer Untersuchung verschiedener Probenahmetiefen ebenfalls eine Art Lichtsättigungskurve (Abbildung 118) der Freiland-Aktivität, die sich zumindest bei hohen Lichtintensitäten in ihrer Form deutlich von PAM-Lichtsättigungskurven einzelner Proben unterscheidet: bei ersteren spielt die Inhibition eine entscheidende, bei zweiteren fast keine Rolle. Um die quantitative Bedeutung der Inhibition abzuschätzen, wurden in den eigenen Modellrechnungen jeweils zwei Kurven eingesetzt: eine, die der Freiland-Aktivität entspricht und eine, bei der statt der Inhibition eine Sättigung angenommen wird (vgl. Kapitel 4.5.4.2, Abbildung 118).
Die hier verwendeten Modelle setzen also voraus, daß sich das Phytoplankton bei gleichen Lichtintensitäten im Tagesgang physiologisch ähnlich verhält wie bei entsprechenden Lichtintensitäten im Tiefen-Gradienten. Zeitlich aufgelöste PAM Messungen wie die von Schubert & Forster (1997) können bei dieser Frage sicherlich zu ausgearbeiteteren Modellen führen, die sowohl schnellen als auch langsamen Reaktionen auf ein verändertes Lichtklima Rechnung tragen und Modellberechnungen auf eine weniger spekulative Basis stellen.

4.5.4.1 Anwendung des Walsby-Modelles

Von Walsby wurde 1997 ein Modell entwickelt, das die Produktion in der Wassersäule aus eingegebenen Lichtsättigungskurven, der Phytoplanktonverteilung sowie Lichtdaten (zeitlicher Verlauf, Attenuation mit der Tiefe) errechnet. Dabei werden auch der Temperaturgradient, Windgeschwindigkeiten (und die daraus abgeleitete Rauhigkeit des Wassers) sowie Sonnenstandswinkel (in Abhängigkeit von geographischer Lage, Jahres- und Tageszeit) berücksichtigt. Das im Internet frei verfügbare Excel Tabellenblatt des Autors (http://www.bio.brisc.ac.uk/research/walsby/integral.htm) erlaubt das Einsetzen von eigenen Daten und wurde auch von Domin (2000) genutzt, um die Produktivität in der Bleiloch Talsperre abzuschätzen.

Um die eingesetzten Daten der Lichtsättigungskurve zu interpolieren, verwendet Walsby (1997) die folgende Gleichung:

$$P = Pmax(1-exp(-\alpha I/Pm)+R+\beta I$$

Gleichung 8: Regressionsgleichung von Walsby (1997) für Lichtsättigungskurve

mit:
P(max): (maximale) Photosynthese-aktivität [µmol/mg/h]
α: Steilheit [µmol/mg/h/(µmol/m^2/ s)]
β: Inhibitionsfaktor [" "]
I: Lichtintensität [µmol /m^2/ s]
R: Respirationsrate [µmol/mg Chl a/h]

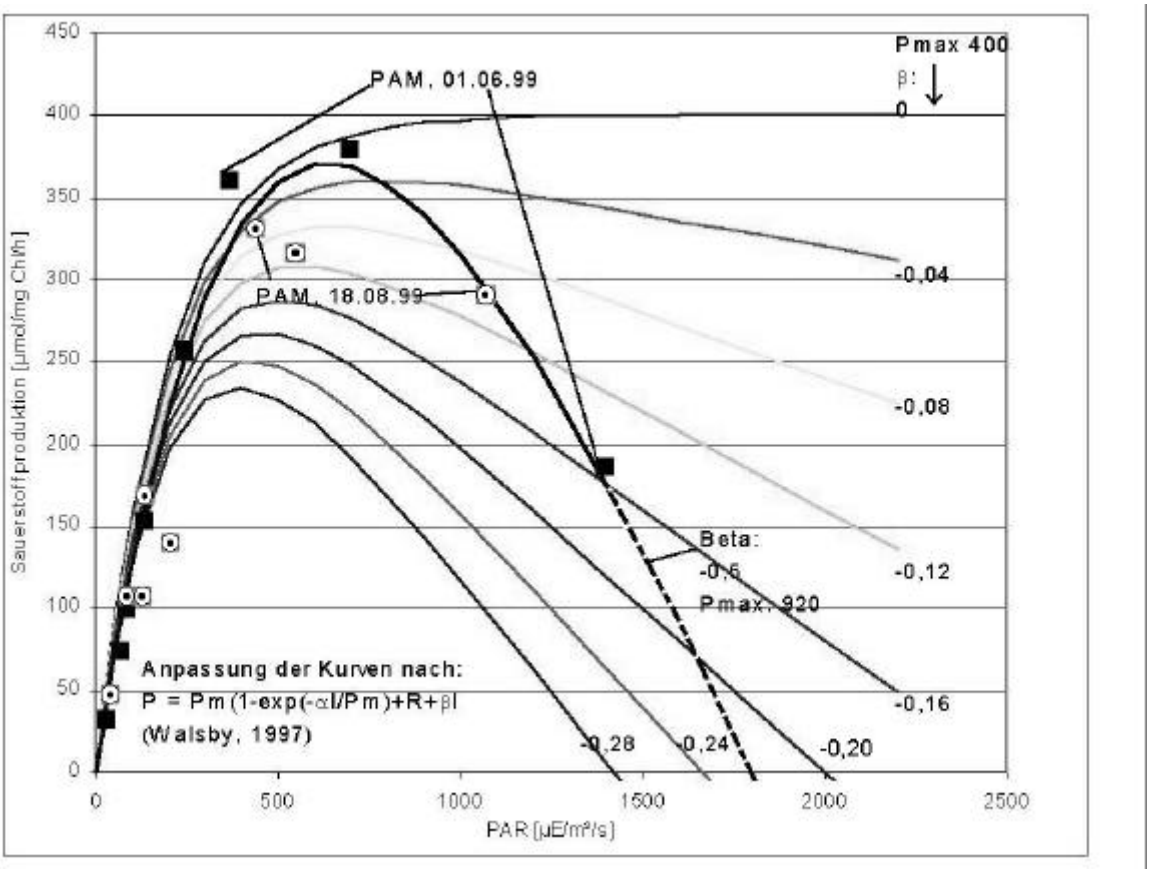


Abbildung 114: Produktion laut PAM-Messungen an der Bleiloch Talsperre 1999 (12 Uhr) und Anpassung der Lichtsättigungskurve nach dem Walsby-Modell; steiler geneigte Kurven ergeben sich, wenn lediglich das b (Inhibitionsfaktor) vermindert wird, dabei sinkt aber auch das P_{max}; bei starker Inhibition wie am 01.06.99 ergeben sich deshalb Probleme

Bei einem Inhibitionsfaktor β von 0 nähert sich die Lichtsättigungskurve dem Maximalwert (P_{max}), mit steigendem Faktor fällt sie nicht nur im hinteren Bereich stärker ab, sondern die maximale Photosyntheserate sinkt ebenfalls (Abbildung 114). Eine Anpassung an Werte, wie sie bei den PAM Messungen am 01.06.99 gemessen wurden, führt wegen der Stärke der Inhibition bei hohen Lichtintensitäten zu Problemen, da die vorgegebene Form der Lichtsättigungskurve nicht ohne weiteres angepaßt werden kann.
In Abbildung 115 werden sowohl für die PAM- als auch für die ^{14}C Messungen an der Bleiloch Talsperre 1999 die nach Walsby (1997, Gleichung 8) angepaßten Kurven gezeigt. Um den Einfluß der Form der Kurve auf die Berechnung der Produktivität im Tagesgang zu zeigen, wurden neben der von Domin (2000) verwendeten, flachsten Kurve auch die steilste (PAM-Messungen vom 01.6.99) in das Modell eingesetzt.
Die Abbildung 116 zeigt die angenommenen Chlorophyll a Verteilungen und die Steilheit des Lichtgradienten sowie die prozentuale Aktivität, wie sie von dem Temperaturgradienten

beeinflußt wird (Q10 Wert 2, die Oberflächentemperatur betrug 18°C) Die Respirationsrate wurde von Laborversuchen mit *Chlorella vulgaris* (14,3µmol O_2/h/mg Chl a, Domin, 2000) übernommen.

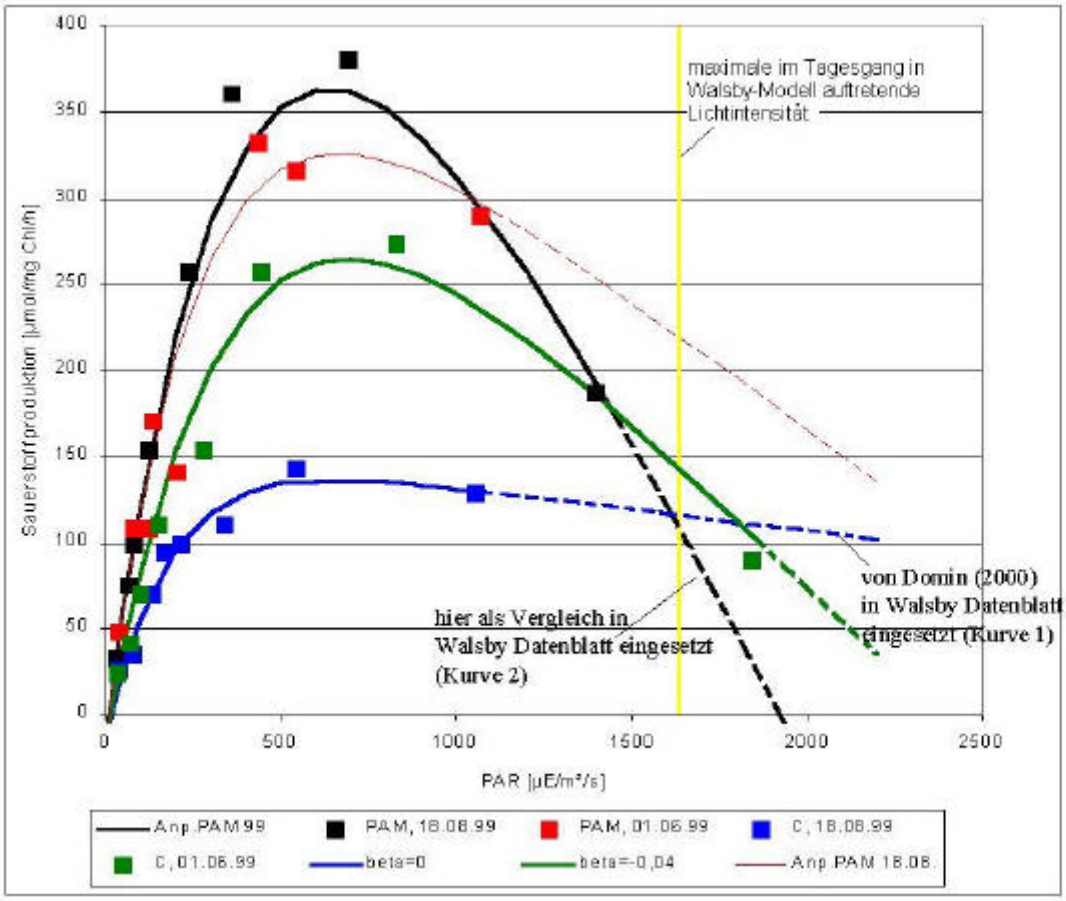


Abbildung 115: Produktionsmessungen an der Bleiloch Talsperre 1999 und die nach dem Walsby Modell angepaßten Lichtsättigungskurven; gestrichelt: die Regression wird über den Wertebereich der Daten hinaus verlängert (eigentlich unzulässig)

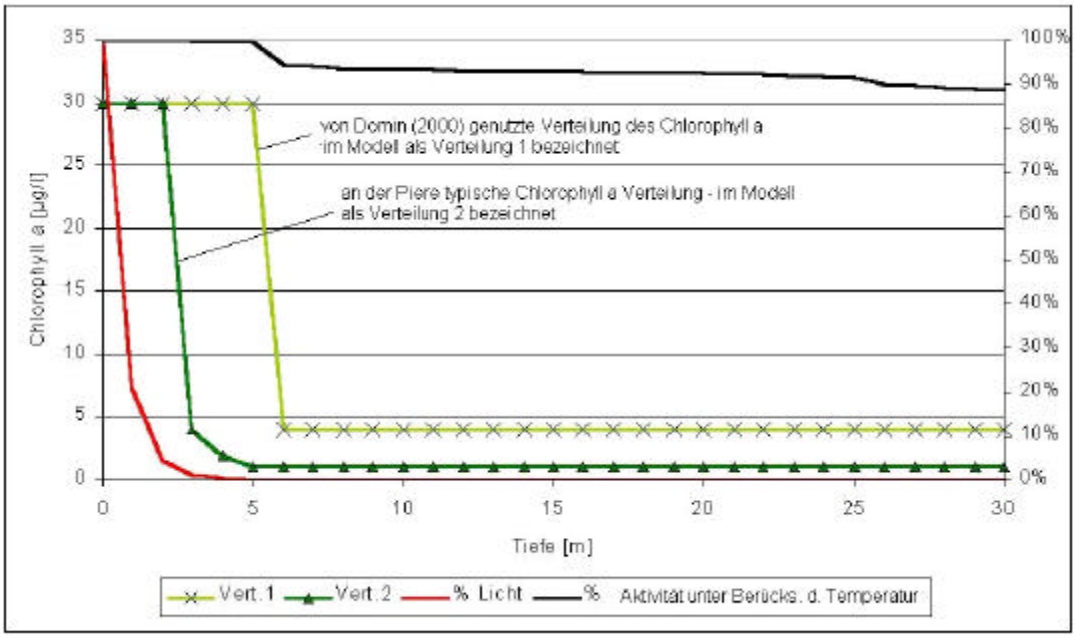


Abbildung 116: in Walsby-Modell eingesetzte Chlorophyll a Verteilungen sowie Lichtgradient und Aktivität aufgrund des Temperaturgradienten

In Tabelle 31 werden die Bilanzen, die sich nach dem Walsby-Modell für einen Muster-Tagesgang des Lichtes (vgl.Abbildung 117, nach Domin (2000): Wetterstationsmessungen vom 8.10.97 in Zingst) ergeben, mit einigen zusätzlichen Schichtdicken und den einer für die Piere typischen Chlorophyll a Verteilung bzw. einer anderen Lichtsättigungskurve (PAM, 01.06.99) ergänzt.

Tages-Produktion [mmol O2/m²]			Schichtdicke [m]					
Kurve	Verteilung	Zeitraum	0-1	0-2	0-5	0-10	0-21	0-30
*1	*1	SA-SU	47,3	70,76	67,96	*51,08	*36,5	*24,79
*1	2	SA-SU	47,3	70,76	73,82	72,26	70	68,18
*1	*1	24 h	43,61	63,36	53,11	*27,45	*5,713	***-11,74**
*1	2	24 h	43,61	63,36	63,67	61,30	57,867	55,11
2	*1	SA-SU	103,84	160,74	167,41	150,95	136,37	124,66
2	2	SA-SU	103,84	160,74	170,83	169,31	167,05	165,23
2	*1	24 h	100,2	153,38	152,6	127,36	105,62	88,17
2	2	24 h	100,2	153,38	160,72	158,39	154,96	152,2

*Tabelle 31: Ergebnisse der Anwendung des Walsby-Modelles (eingesetzte Bedingungen siehe Text bzw. Abbildung 115+Abbildung 116); *: nach Domin (2000); Kurve: Lichtsättigungskurve, 1: von 14C Messungen an Bleiloch Talsperre am 18.08.99; 2: von PAM-Messungen am 01.06.99; Verteilung: Verteilung des Chlorphyll a, 1: nach Domin (2000), 2: typische Verteilung für Bleiloch Talsperre (siehe Abbildung 116); SA-SU: Bilanz Sonnenaufgang bis –untergang, 24h: Tagesbilanz*

Das Verhältnis des Chlorophyll a in der euphotischen Schicht zur Summe des Chlorophyll a in der gesamten Wassersäule spielt eine entscheidende Rolle bei den Bilanzen. Bei der Verteilung 1, wie sie von Domin (2000) eingesetzt wurde, befinden sich selbst um die Mittagszeit 57% des Phytoplanktons unterhalb der euphotischen Schicht, bei Verteilung 2 sind es lediglich 23%. Am 18.08.99 (Verteilung 1) war der Temperaturgradient an der Piere kurz vor dem Zusammenbruch, deshalb befanden sich untypisch große Mengen an Algen in aphotischen Tiefen und die Chlorophyll a Menge insgesamt war gegenüber der Temperaturdifferenz 0-15m eher groß. Dabei handelt es sich jedoch um eine Ausnahmesituation, die für das Ende der Vegetationsperiode typisch sein dürfte, während die Verteilung 2 eine typische Situation im Sommer wiedergibt.
Die Bilanz von Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang fällt zwangsläufig günstiger aus als die des gesamten Tages, da bei letzterer die Respiration während der Nacht berücksichtigt wird.
Wird die Lichtsättigungskurve 2 eingesetzt, ergibt sich das in Abbildung 117 gezeigte Bild: während der Mittagszeit liegt der Bereich mit der höchsten Produktivität um 1m Tiefe, die Photoinhibition an der Oberfläche ist relativ ausgeprägt.
Die von Domin (2000) eingesetzte Lichtsättigungskurve liefert durchweg wesentlich geringere Produktivitäten als die alternativ eingesetzte. Da in allen Fällen die gleiche Respiration eingesetzt wurde, spielt ihr Verhältnis zur (maximalen) Produktivität eine wichtige Rolle für die Bilanz.
Da in weiten Teilen der Bleiloch Talsperre nur ein sehr eingeschränkter Austausch zwischen Oberflächenschicht und durchmischter Schicht stattgefunden haben dürfte, stellt sich die Frage, ob eine Bilanz, die das Epilimnion überschreitet, sinnvoll interpretiert werden kann. Für das Wachstum des Phytoplanktons kann eine Bilanz nur dann von Bedeutung sein, wenn die dabei

eingesetzten Werte für Produktion und Respiration tatsächlich auch die gleiche Population (bzw. die gleichen Individuen) betreffen. Sommer (1994) definiert eine Population (pragmatisch) als „die Gesamtheit der Individuen einer Art innerhalb eines Gewässers oder innerhalb eines Wasserkörpers, der sich nur wenig mit anderen Wasserkörpern mischt“. Eine Reihe von Ergebnissen sprechen jedoch dafür, daß Oberfächenlamelle und durchmischte Schicht über weite Bereiche der Talsperre kaum bzw. nur eingeschränkt in Austausch stehen (vgl. Kapitel 4.4.3). Eine negative Bilanz für die gesamte Wassersäule sagt deshalb für das Phytoplankton-Wachstumspotential in der Bleiloch Talsperre nichts aus. Erfahrungsgemäß wachsen die Algen hier nachweislich sehr gut (siehe Kapitel 4.2.2).

Für das Ökosystem als Ganzes könnte eine solche Bilanz allerdings von Interesse sein, wenn es darum geht, den Sauerstoffhaushalt zu untersuchen. Hier dürften die Zehrungen, die durch den anthropogen bedingten Gehalt an organischen Substanzen hervorgerufen werden, jedoch eine ganz erhebliche Rolle spielen. Herschel (2000) überschlägt den Sauerstoffeintrag durch die Belüftung, der in einer solchen Gesamt Bilanz auch nicht vernachlässigt werden kann. Außerdem liegen Sauerstoff-Messungen vor, die belegen, daß sich seit 97 keine kritischen Sauerstoffsituationen ergaben (Sättigung in der Regel > 30%, siehe Abbildung 162).

Im Hinblick auf diese Diskussion wurden den Ergebnissen von Domin (2000) zusätzliche Werte für Bilanzen von 0-5m, 0-2m und 0-1m hinzugefügt. Die Unterschiede, die sich für verschiedene Schichtdicken, aber auch verschiedene Chlorophyll a Verteilungen bzw. Lichtsättigungskurven ergeben, sind sehr groß (max: 171, min; –12 mmolO2/m²/d, Tabelle 31) und verweisen so auf die entscheidende Bedeutung dieser Parameter.

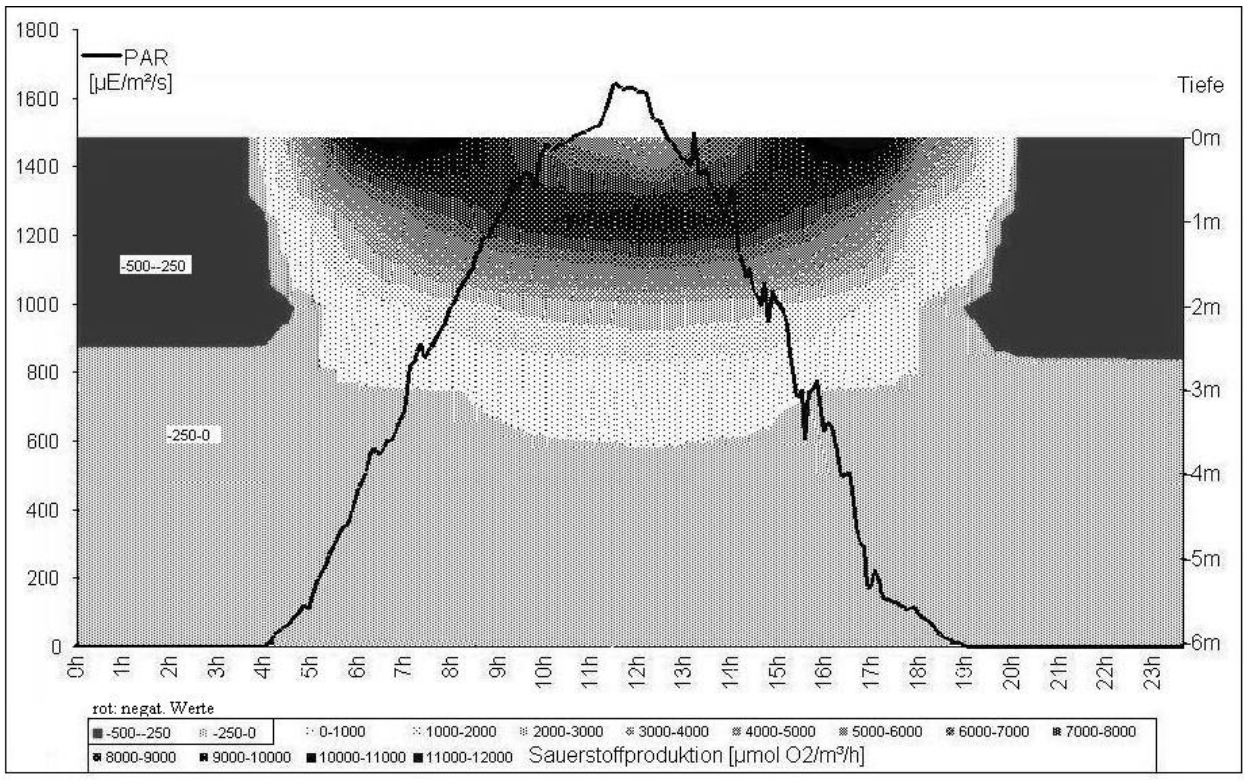


Abbildung 117: : Produktivität [µmol O_2/m³/h] in der Tiefe in einem Tagesgang nach dem Walsby-Modell mit Lichtsättigungskurve 2 und Verteilung 2 sowie im Modell einge-setzte Lichtinten-ität im Tages-gang; im negativen Bereich wird eine andere Skalierung der Farblegende verwendet als im positiven

Gründe für die Entwicklung eines eigenen Modelles

Im Walsby-Modell werden die Produktivitäten für distinkte Tiefen berechnet, die entsprechend gewichtet einen Wert für die interessierende Wassersäule ergeben. Wegen der Steilheit des Lichtgradienten in der Bleiloch Talsperre kann es deshalb schnell zu einer mangelhaften Auflösung des schrittweise errechneten Tiefenintegrales kommen, insbesondere wenn der Hintergrund-Attenuationskoeffizient weiter nach oben modelliert werden soll (etwa um die Situation 1989 nachzuempfinden). Sehr kleine Intervalle führen hingegen zu einem großen Rechenaufwand, der schnell die Kapazitätsgrenzen eines Rechners überschreitet, insbesondere wenn – wie gewünscht – ein ganzer Jahresgang mit Stundenmittelwerten der Lichtintensität verarbeitet werden soll.

Um das Problem der Tiefen-Intervalle prinzipiell zu lösen, wurde ein eigenes, vereinfachtes Modell entwickelt, das auf **echten (beliebig wählbaren) Tiefen-Integralen** beruht (Einzelheiten siehe folgendes Kapitel). Es ist auf die spezielle Problemstellung an der Bleiloch Talsperre zugeschnitten (steiler Lichtgradient, Mächtigkeit der relativ homogenen Oberflächenschicht entscheidend) und auch bei großen Datenmengen einfach zu handhaben.

Die vorhandenen Daten erlauben eigentlich keine Aussage über das Verhalten des Phytoplanktons bei sehr hohen Lichtintensitäten, da die Meßwerte nicht das gesamte Spektum vorkommender Strahlungsintensitäten abdecken (Regression über Wertebereich hinaus). Es wurden im eigenen Modell deshalb zwei extrem verlaufende, bis P_{max} identische, Lichtsättigungskurven jeweils gleichzeitig eingesetzt, um den quantitativen Effekt der Inhibition in beide Richtungen abschätzen zu können. Für die Anpassung der inhibierten Lichtsättigungskurve an die PAM Daten vom 01.06.99 wurde zudem eine anderer mathematischer Ansatz als der von Walsby (1997, s.o.) gewählt, um den Abfall bei hohen Lichtintensitäten weniger dramatisch zu gestalten (wäre nach dem Walsby-Modell schon bei 1900µE/m²/s unter 0 (Abbildung 115), was offensichtlich wenig sinnvoll ist).

4.5.4.2 Beschreibung des eigenen Modells zur Modellierung der Produktivität

Berechnung der Attenuation

Eine Regression zwischen dem Chlorophyll a Gehalt mal dem in der Tiefe gemessenen Licht (12h und 15h) mit der (unter Berücksichtigung spektraler Eigenschaften berechneten) von Algen absorbierten Strahlung (Q_{phar} , absoluter Wert unter Expositionsbedingungen), liefert für alle drei von Domin (2000) verwendeten Verfahren einen sehr guten linearen Zusammenhang (Abbildung 119C):

Q_{phar} [E/m³/h]=b [m²/mg]*Chl a [mg/m³]*PAR [E/m²/h]

aus HPLC Analysen rekonstruierte Spektren: **b=0,0074**, r^2=0,973, n=32
aus am Photometer gemessenen in vivo Spektren: b=0,0067, r^2=0,986, n=32
aus Excitationsspektren rekonstruiert: b=0,0046, r^2=0,986, n=32

*Gleichung 9: Regression Qpar und Chl*Licht*

Der Unterschied des Koeffizienten b beträgt bei den beiden ersten Verfahren lediglich ca. 10%. Da die am Photometer gemessenen Spektren wegen der nötigen Aufkonzentrierung der Proben tendenziell eher zu einer Unterschätzung der Chlorophyll a-spezifischen Absorption geführt haben dürften, wurde der Wert für rekonstruierte Spektren übernommen. Dieser vernachlässigt den Packungseffekt, es fehlt allerdings gleichzeitig die Absorption der Phycobiline, diese beiden Fehler sollten sich zumindest teilweise kompensieren.

Aus dem Produkt der Lichtintensität mit dem Chlorophyll a Gehalt kann durch Multiplikation mit b=0,0074 auf die von Phytoplankton absorbierte Strahlung (Q_{phar}) geschlossen werden. Der beschriebene Zusammenhang wird im Modell in erster Linie zur Berechnung der Transparenz des Wassers in Abhängigkeit des Chlorophyllgehaltes genutzt.

Näherungsweise kann die **gesamt-Attenuation** des Wassers mit einer exponentiellen Funktion beschrieben werden (vgl. Abbildung 119A). Der gesamt-Attenuations-Koeffizient ergibt sich einfach aus der Summe des Hintergrund-Attenuations-Koeffizienten (Annahme: 1999 an der Piere im Mittel 0,755/m, siehe Kapitel 4.3.2.5) mit dem Produkt aus Chlorophyll a spezifischem Attenuations-Koeffizienten (b) und Chlorophyll a Konzentration (vgl. auch Herschel, 2000). Um Verwirrungen zu vermeiden, soll hier klargestellt werden, daß die eigene Angabe der Attenuationskoeffizienten dem negativen dekadischen Logarithmus entspricht, während Walsby (1997) den natürlichen Logarithmus verwendet (Umrechnung: eigene Angabe mal ln(10)/ ln(e)=ln(10)=2,303, für Umrechnung zu Log. zu Basis 2: mal ln(10)/ln(2)=3,22).

Anhand der Messungen vom 1.6. und 18.8.99 ergibt sich eine mittlere gesamt-Attenuation von 0,9/m (Abbildung 119A), was einer Halbierung der Strahlungsintensität in 33cm Wassertiefe entspricht. Zu einem ähnlichen Ergebnis kommen Untersuchungen der TLU für das Mittel des Jahres 1999. Die Chlorophyll a Gehalte waren an den beiden Versuchstagen relativ ähnlich, so daß sich auch ein vergleichbarer Hintergrund-Attenuationskoeffizient ergibt. Da die Chlorophyll-spezifische Absorption an den Versuchstagen jeweils nur einen verhältnismäßig geringen Anteil der Gesamt-Attenuation (s.u.) ausmachte (ca. 16%), dürfte eine leichte Inhomogenität in der Verteilung in der euphotischen Schicht keine große Rolle gespielt haben. Im Mittel wird hier für 1999 von einem Hintergrund-Attenuationskoeffizienten (gesamt-Att. minus Chlorophyll-spezif. Att.) von 0,755/m ausgegangen.

Lichtsättigungskurven

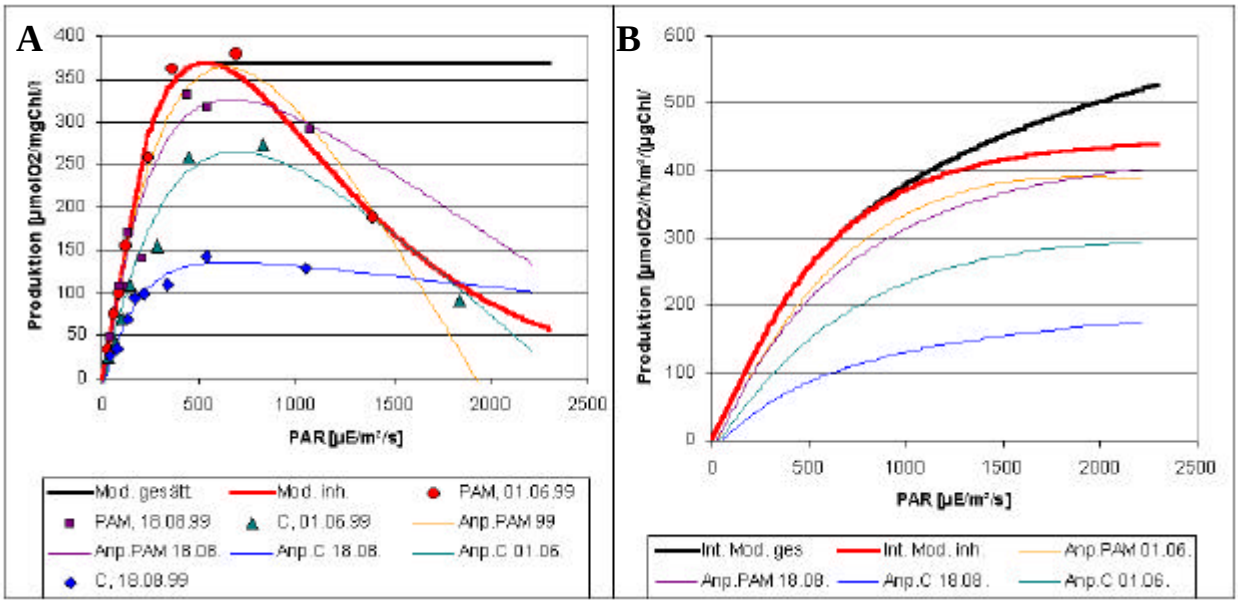


Abbildung 118A: in verschiedenen Modellen eingesetzter Zusammenhang zwischen Lichtintensität und Sauerstoffproduktion, Anp.: nach Walsby angepaßte Kurven, Mod.inh: eigene Anpassung, die bei Inhibition bei hohen Lichtintensitäten weniger steil verläuft, Mod.gesät.: eigene Kurve, bei der keine Inhibition vorkommt, sondern lediglich Sättigung eintritt; Symbole: Meßwerte der PAM bzw. 14C Produkionsmessungen 1.6.+18.8.1999; B: Integrale der Produktion über die Wassersäule bei einer angenommenen gesamt-Attenuation von 0,9/m für die in A gezeigten Kurven, bei Walsby-Kurven wurde die untere Intregrationsgrenze bei 10µE/m²/s gewählt (Produktivität etwa 0), bei eigenen Kurven eine von 0,0078µE/m²/s;während sich das Niveau der verschiedenen Kurven deutlich unterscheidet, ähnelt sich die Form wesentlich stärker als bei den Lichtsättigungskurven.

Die Abbildung 118 zeigt die Lichtsättigungskurven, die im Modell eingesetzt wurden(fett rot und schwarz), sowie die Datenpunkte der PAM- und ^{14}C-Meßwerte (Bleilochtalsperre 1999). Zum Vergleich werden die nach der von Walsby (1997) verwendeten Regression errechneten Kurven abgebildet.
Mathematisch ausgedrückt wurde für die Lichtsättigungskurven des eigenen Modelles die folgende Funktion verwendet:

linearer Bereich^{x}, I<I lin: P(I)=PAR*1,2
nicht-linearer Bereich, I≥I lin: $P(I)= PAR*1,2*\mathbf{0,5}^{(0,65*(I-I\ lin)/PAR)}$
nur für „gesättigtes“ Modell: I> Iges: P(I)=369 µmol O_2/mgChl/h

mit P(I): Produktion [µmol O_2/mgChl/h] in Abhängigkeit der Lichtintensität I [µE/m²/s];
I lin=240µE/m²/s=0,864E/m²/h ; Iges=533µE/m²/s

Gleichung 10 : Lichtsättigungskurve des „inhibierten“ und des „gesättigten“ Modelles, $^{x:}$die Herleitung des Faktors zur Berechnung der Steigung wird im nächsten Abschnitt erläutert

Um für den linearen Bereich (PAR<240 µE/m²/s) den Zusammenhang zwischen Lichtintensität und Produktion zu ermitteln, wurden für die entsprechenden Meßwerte (unter Ausschluß von 2 Ausreißern, n= 15) Regressionen zwischen PAR*Chlorophyll a zu absorbierter Strahlung (Q_{phar}), zwischen Q_{phar} und Sauerstoffproduktion bzw. direkt zwischen PAR und Sauerstoffproduktion pro Chlorophyll a berechnet. In dem Bereich geringer Lichtintensitäten ist das Verhältnis von PAR*Chlorophyll a zur Q_{phar} mit 0,0055 m²/mg (r^2=0,9703) um 25% geringer als das des gesamten Datensatzes, was mit dem verschobenen Lichtspektrum erklärt werden kann. Diese Abweichung macht bei der Bestimmung der Absorption jedoch keinen großen quantitativen Unterschied aus. Zwischen Sauerstoffproduktion und Q_{phar} ergibt sich im linearen Bereich ein Verhältnis von 0,06034 (r^2=0,9629) [mmol/mol]. Der theoretisch maximal mögliche Wert des Koeffizienten wäre 0,1 (10 absorbierte Photonen/O_2), d.h. daß die Effektivität der Photosynthese hier mit 60% der möglichen veranschlagt wird. In der Diskussion um die Variabilität der eingesetzten Werte (Kapitel 4.5.4.4) spielt dieser Werte eine Rolle. Werden die beiden Regressionen zusammen genommen, ergibt sich für den Zusammenhang zwischen PAR [µE/m²/s] und Sauerstoffproduktion/Chlorophyll a [µmol/h/mg] ein Faktor von 1,229 [m²/mg]. Die direkte Regression liefert eine Steigung von 1,231 (r^2=0,94591) (vgl. Abbildung 119).
In der Konzeption des Modelles wird zunächst eine homogene Verteilung des Chlorophyll a in der Oberflächenschicht angenommen, die in der Bleiloch Talsperre tatsächlich relativ häufig (zumindest annähernd) vorgefunden wurde. Komplexere Verteilungen lassen sich aus dieser Annahme ableiten und werden später betrachtet.
Nachdem die zunächst einzusetzenden Attenuations-Koeffizienten und Lichtsättigungskurven feststehen (können im Modell jederzeit variiert werden), wird zunächst die Tiefe errechnet, in der die I lin herrscht, falls I>I lin. Diese Tiefe wird auch als x bezeichnet und ergibt sich aus

x[m]=-log(I/I lin)/(Att.k.Hintergr. [1/m] +Att.k.Chl a [m²/mg]* Chl a [mg/m³])

Gleichung 11: Berechnung der Tiefe, in der I lin (vgl. Gleichung 10, Abbildung 118A und Abbildung 120) herrscht; Att.k.: Attenuationskoeffiziet [1/m], Hintergr.: Hintergrund, Chl a: Chlorophyll a-spezifischer Attenuationskoeffizient

Ist I=I lin, so errechnet sich x=0, was anschaulich gesehen einleuchtet.
Die Strahlung, die in der Wassersäule zur Verfügung steht, hängt linear mit der Produktion zusammen, falls (I(0m) I lin (und Chlorophyll a homogen verteilt).

Allgemein kann das Integral der Exponentialfunktion des in der Wassersäule zur Verfügung stehende Lichtmenge folgendermaßen errechnet werden:

$$\int_i^k 10^{(-Ak_{ges.}*x)} = \frac{10^{(-Ak_{ges.}*k)} - 10^{(-Ak_{ges.}*i)}}{\ln(10)*(-Ak_{ges.})}$$

mit:
Ak_{ges}= gesamt Attenuations-Koeffizient
i und k: Integrationsgrenzen
Integral nicht linearer Bereich(I>I lin):
i=0m, k=x
Integral linearer Bereich(I<I lin):
i=x, k

wobei das Gesamtintegral mit i=0m und k gegen $\frac{1}{(\ln(10)*Att.k._{ges})}$ geht.

Gleichung 12 : Tiefen-Integralberechn. beim Produktivitäts-Modell (Licht), vgl. Abbildung 120

Als untere Integrationsgrenze kann bei den hier in Frage kommenden Attenuationen mit ausreichender Genauigkeit auch 5m gewählt werden, da bei einer Gesamt-Attenuation von 0,9 in dieser Tiefe nur noch knapp 0,3% des Lichtes ankommen, tiefer liegende Wasserschichten spielen quantitativ also keine Rolle.
Für I<I lin, also im Integral des linearen Bereiches der Produktivität (Abbildung 120, Fläche A), läßt sich die Produktivität eines Abschnittes der Wassersäule berechnen, indem das nach Gleichung 12 errechnete Integral in Gleichung 10 eingesetzt wird (Multiplikation mit 1,2). Für den nicht-linearen Bereich muß eine Funktion ermittelt werden, die das Tiefen-bezogene Integral der verwendeten Kurve liefert. In 0,4µE/m²/s Schritten wurde eine Näherung dieses Integrales errechnet, wobei eine Gesamt-Attenuation von 0,9/m angenommen wurde (vgl. Abbildung 120). Anschließend wurde für den erhaltenen Zusammenhang zwischen Integral und Oberflächen-Lichtintensität eine polynomische Regression (4. bzw. 5. Ordnung) ermittelt:

Für I>240µE/m²/s: mit i =0m, k=x m
inhibierte Lichtsättigungskurve: (r^2 = 0,999965568353961)

$$_i^k P(I) = -0{,}000000000027287\, I^4 + 0{,}000000198902008\, I^3 - 0{,}000570493894839\, I^2 + 0{,}790902174477928\, I - 19{,}622503181440000$$

gesättigte Lichtsättigungskurve: (r^2=0,999995561975411)

$$_i^k P(I) = 0{,}000000000000020\, I^5 - 0{,}000000000155968\, I^4 + 0{,}000000503412564\, I^3 - 0{,}000857799386325\, I^2 + 0{,}907079396873920\, I - 36{,}140651735385900$$

Gleichung 13: Integralberechnung nicht linearer Bereich der Produktion, vgl. Abbildung 119A; $_i^k P$ *: Produktion in [µmol/m²/h/mgChl] in Schicht zwischen i und k=x [m], I: Lichtintensität [µE/m²/s], x entspricht der Tiefe, in der I lin (hier =240µE/m²/s] herrscht;*

Um bei den weiteren Berechnungen auch verschiedene Attenuations-Koeffizienten einsetzen zu können, wurde der Faktor 0,9/$Att.k._{ges\ h}$hinzugefügt (vgl. Kapitel 4.3.2.5).
Die Abbildung 120 zeigt die Strahlungsintensität im Tiefengradienten, die bläulich eingefärbten Flächen unter der Licht-Kurve entsprechen den oben genannten Integralen: Fläche A+B= Gesamtintegral, A: linearer Bereich, B: nicht linearer Bereich. Bei einer gegebenen Lichtintensität (z.B. 1000µE) kann anhand der Grafik die „relative“ Tiefe (bezieht sich auf x, die Tiefe mit I lin) bestimmt werden.

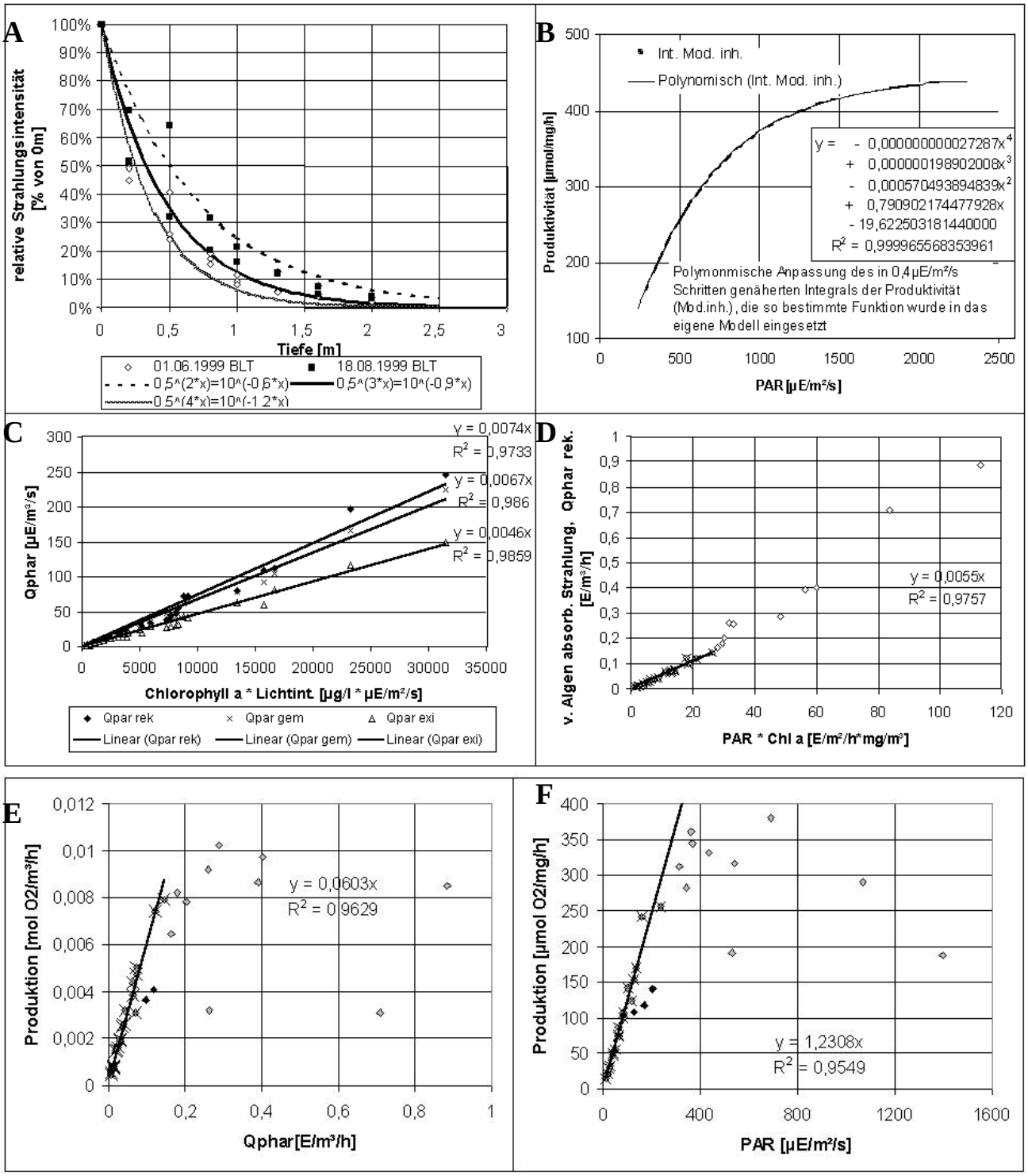


*Abbildung 119 : Regressionen, die dem Produktions-Modell zugrunde liegen; A: Lichtattenuation im Tiefenprofil; B: Zusammenhang Chlorophyll*Lichtinensität und von Algen absorbierter Strahlung (Q_{phar}); C: Regression für Integral des inh.Mod. (bis 0,0078µE/m²/s); D: Zusammenhang PAR* Chl und Qphar rek (PAR < 240µE/m²/s); E: Regression Qphar rek und Sauerstoffproduktion; F:Regression PAR und Sauerstoffprod./Chl (PAR < 240µE/m²/s); C-E: schwarze Rauten: Ausreißer, graue Rauten: alle Meßwerte*

Falls die Phytoplankton-haltige Schicht, wie in der Bleiloch Talsperre häufig vorgefunden, relativ dünn ist, können die Modell-Berechnungen zunächst wie für eine „unendlich tiefe“ Wassersäule wie beschrieben durchgeführt werden. Gleichzeitig wird die Lichtintensität I(u) errechnet, die an der Unterkante der Phytoplankton-haltigen Schicht (u [m]) vorliegt:

$I(u)=10^{(-Att.k_{ges}*u)}*I(0m)$ *Gleichung 14 : Berechnung der Produktivität bei unterschiedlich mächtiger Oberflächenlamelle*

Diese errechnete Lichtintensität wird wie die Oberflächen-Lichtintensität in das Modell eingesetzt, die für I(u) erhaltene Sauerstoffproduktion wird von derjenigen bei voller Lichtintensität abgezogen. Diese Berechnung erfolgt automatisch in der gleichen Excel-Arbeitsmappe. Wenn für verschiedene Tiefenstufen verschiedene Phytoplanktonkonzentrationen eingesetzt werden sollen, kann analog vorgegangen werden.
Das Modell liefert gleichzeitig die Produktion für beide Lichtsättigungskurven (mit und ohne Inhibition).

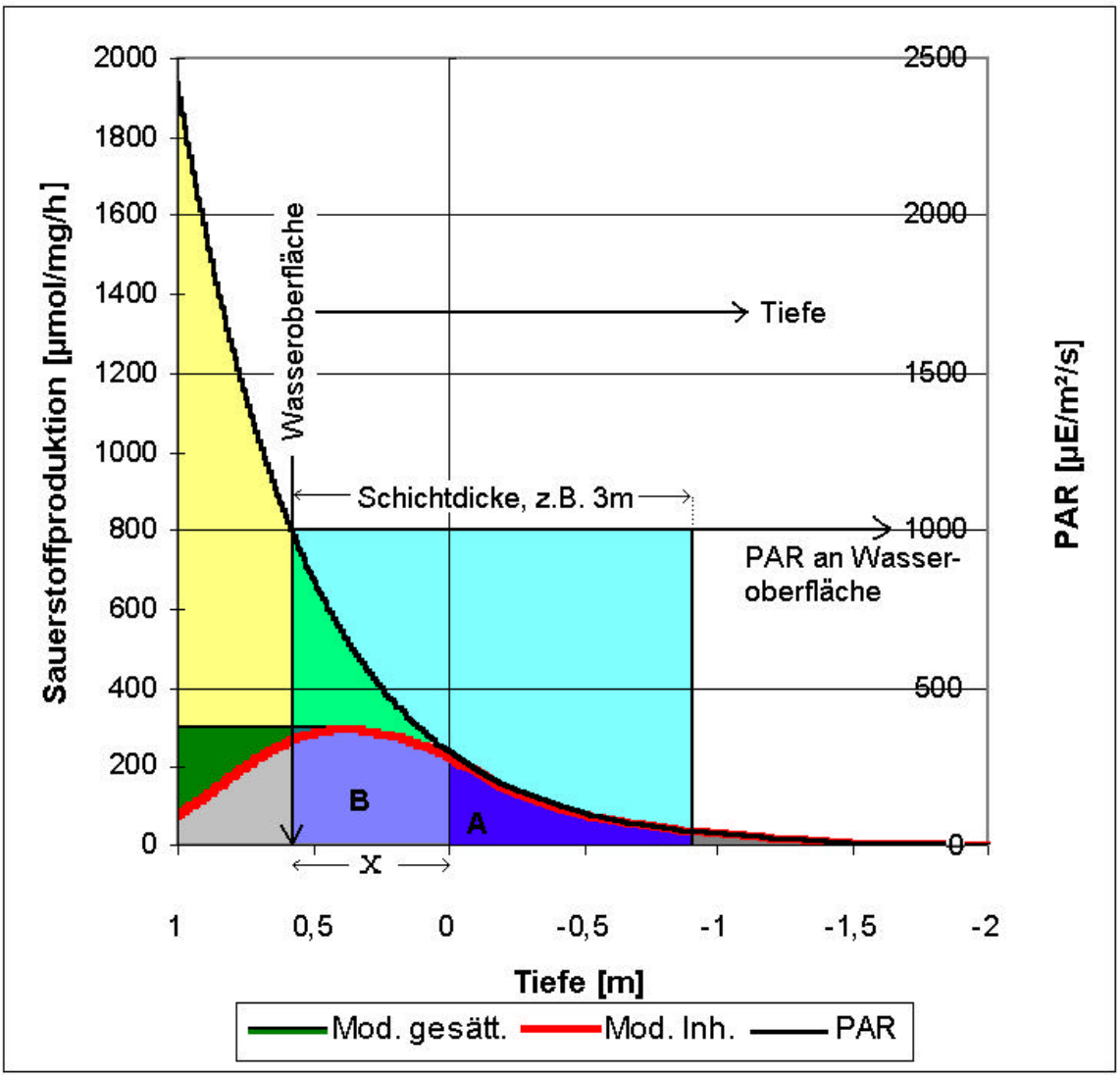


Abbildung 120 : Tiefengradient von Lichtintensität und im Modell verwendeter Produktivität; blau: Integral der Produktivität im linearen Bereich; graublau: Integral der Produktivität im nicht linearen und inhibierten Bereich; dunkelgrün: Unterschied in Produktivität zu nicht-inhibierter Kurve (nur Lichtsättigung)

Weitere Faktoren

Die **Respiration** wird in dem eigenen Modell ebenfalls berücksichtigt, wobei der von Domin (2000) eingesetzte Wert von 14,3 µMol/mgChl/h übernommen wurde. Bei der Berechnung des Jahresganges an der Bleiloch Talsperre wurde außerdem die von Walsby (1997) vorgeschlagene **Temperatur-Korrektur** (Q10=2, d.h. bei 10K geringerer Temperatur halbiert sich Produktion) vorgenommen. Als Wassertemperaturen wurde auf die zur Verfügung stehenden Datalogger-Messungen zurückgegriffen. Die eingesetzten Lichtintensitäten wurden an der Wetterstation auf der Talsperre bestimmt, es handelt sich um Stunden-Mittelwerte (integrierende Messungen).
Die Netto-Bilanzen beziehen sich im eigenen Modell aus bereits diskutierten Gründen zunächst immer nur auf die Oberflächenlamelle. Es ist prinzipiell jedoch sehr einfach, die **Respiration** dort und in tieferen Wasserschichten nachträglich einzubeziehen: pro mg Chlorophyll a /m² in aphotischen Schichten (hier sind Annahmen unvermeidlich) wird die angenommene Respirationsrate eingesetzt (vgl.
Abbildung 122 Aund B). Eine Temperaturkorrektur der Respiration (es liegen fundierte Meßwerte zur Temperaturentwicklung in der relativ homothermen durchmischten Schicht vor) kann analog zu der der Produktion erfolgen.
Walsby (1997) verwendet in seinem Modell eine Korrektur, die den **Sonnenwinkel** (abhängig von geographischer Lage und Tageszeit) und die Rauhigkeit des Wassers (bei Wellen) berücksichtigt. Nach seinen eigenen Angaben wird die Produktion ohne diese Korrektur aufgrund des Sonnenwinkels (erhöhte Reflektion bei flachem Winkel) im Tagesgang um höchstens 5% überschätzt. Wellen relativieren den Einfluß eines flachen Sonnenwinkels, so daß sich dieser Fehler verringert.
Die Tabelle 32 zeigt die Ergebnisse der Regression zwischen gemessener und Reflektionskorrigierter Lichtintensität (idealer Sinus-förmiger Tagesgang) nach Walsby (2000), Abbildung 121 zeigt für den 1.7. den Tagesgang der (korrigierten) Lichtintensität, den Anteil reflektierten Lichtes sowie die Differenz (mit bzw. ohne Korrektur).

Datum	Steig.	r²
01.03.	0,8854	0,9897
01.04.	0,9382	0,9935
01.07.	0,962	0,9953
18.08.	0,9542	0,9948
01.09.	0,9473	0,9943
01.10.	0,9139	0,9917
01.01.	0,6709	0,9796
01.07.		
Wind [m/s]	Steig.	r²
0	0,962	0,9953
1	0,9659	0,9974
2	0,9674	0,998
5	0,9697	0,9988
10	0,9714	0,9992
20	0,9728	0,9995

Tabelle 32: Korrelation von Lichtintensität an Oberfläche und nach Walsby (1997) korrigiertem Wert für einen Tagesgang (Lichtintensität vgl. Abbildung 121)

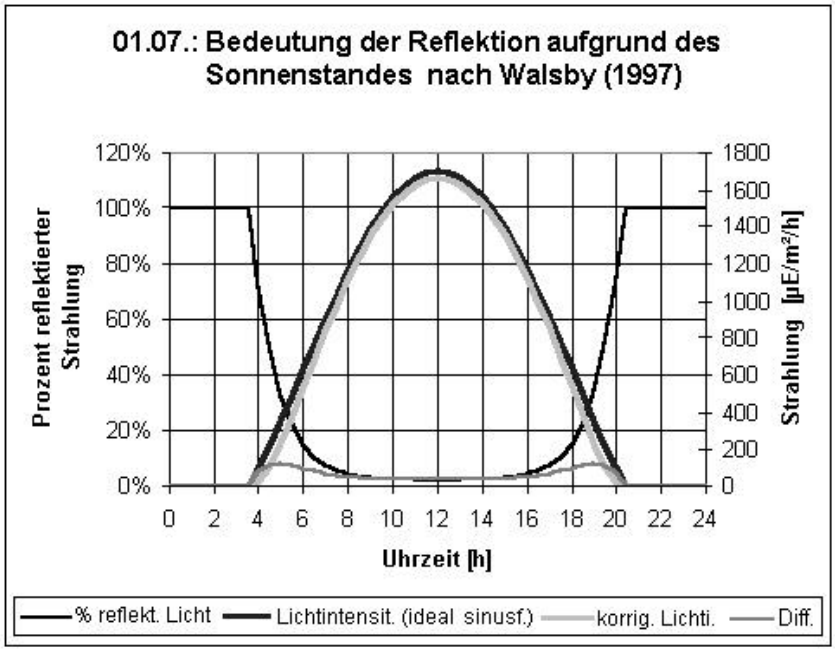


Abbildung 121: Korrektur des Sonnenwinkels im Walsby-Modell für 1.7., 54,43 Längengrad, idealer sinusförmiger Verlauf der Lichtintensität

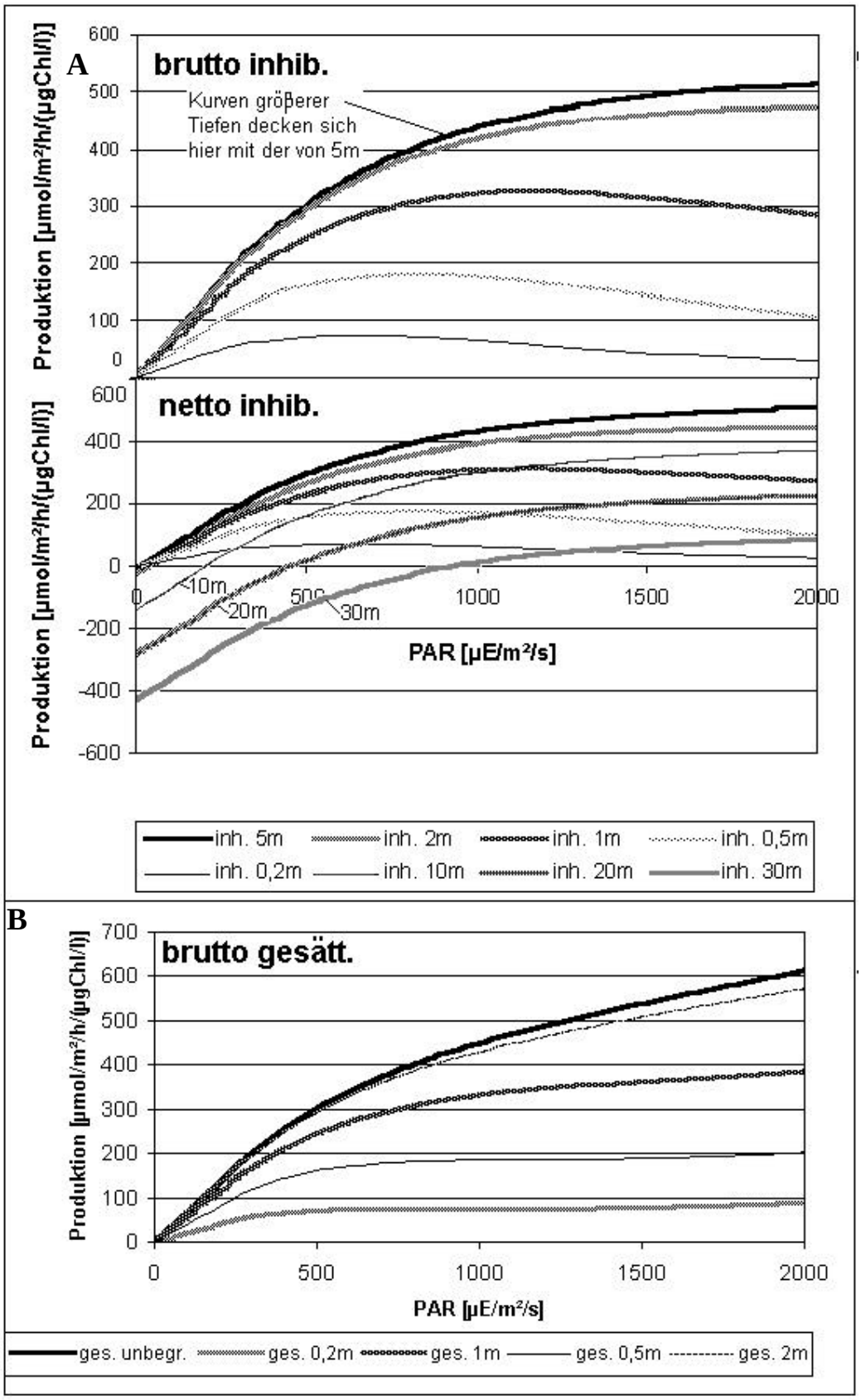


Abbildung 122: im Modell verwendeter Zusammenhang zwischen Lichtintensität an der Oberfläche und brutto-Produktivität in der Wassersäule bei verschiedenen Mächtigkeiten der Oberflächenlamelle (bei Gesamt-Attenuationskoeffizienten von 0.9); A: inhibiertes Modell, brutto-Werte (oben), netto-Werte (unten); B: gesättigtes Modell, brutto (vgl.Abbildung 118A)

Da sich die Abweichung zwischen Winkel-korrigierter Lichtintensität und gemessener Lichtintensität vor allem in dem für Produktivitätsberechnungen interessantesten Zeitraum zwischen April und September quantitativ nicht dramatisch auswirkt (max. 6% im Tagesmittelwert, min. 4% bei Sonnenhöchststand), wurde auf eine entsprechende Korrektur im eigenen Modell verzichtet. Die hier gezeigten Zusammenhänge können jedoch zu einer einfachen Abschätzung dieses in Kauf genommenen Fehlers verwendet werden. Bei anderen im Modell eingesetzten Parametern (etwa bei der als konstant angenommenen Lichtsättigungskurve) dürfte der potentielle Fehler wesentlich größer sein.
Es sei dahin gestellt, ob die Bleiloch Talsperre mit ihrer starken Färbung nicht eventuell andere Reflektionseigenschaften aufweist als im Walsby-Modell berücksichtigt, dem Anschein nach reflektiert ihr Wasser das Licht jedenfalls relativ stark.
In
Abbildung 122 wird die im Modell errechnete Produktivität pro Stunde in Abhängigkeit von der Lichtintensität dargestellt. Je geringer die **Mächtigkeit der Oberflächenlamelle**, um so stärker ähnelt die Form der Kurve des Integrals derjenigen der Lichtsättigungskurve (vgl. Abbildung 118A). Gleichzeitig sinkt die Produktivität insgesamt, denn ein Teil des Lichtes wird in der Oberflächenschicht nicht absorbiert und dringt in dem Modell nicht berücksichtigte durchmischte Schicht vor. An der Piere kann während des Sommers von einer mittleren Schichtdicke von 2 m ausgegangen werden, Richtung Belüftung nimmt sie jedoch ab und erreicht an der Mauer zwischen 0 und 1m (im Mittel ca. 0,5m).
Durch das Einbeziehen der Respiration ergibt sich für große Schichtdicken schnell eine negative Bilanz, wie
Abbildung 122B deutlich macht.

4.5.4.3 Die Anwendung des Modelles auf die verfügbaren Bleiloch Talsperre Daten zeigt, wie die Produktivität von der Mächtigkeit der Oberflächenlamelle und dem Extinktionskoeffizienten beeinflußt wird

exemplarische Tagesgänge

Anhand der Strahlungs-Stundenmittelwerte (von der Wetterstation an der Probenahmestelle Mauer aufgezeichnet) wurde bei einer angenommenen mittleren Gesamt-Attenuation von 0,9 die Produktion in der Wassersäule pro mg Chlorophyll a/m³ errechnet. Die A zeigt exemplarisch 4 Tagesgänge (aus Bleiloch Talsperren Datensatz), wobei verschiedene Mächtigkeiten der Phytoplankton-reichen Oberflächenlamelle eingesetzt wurden. Dabei zeigt sich, daß die Inhibition um die Mittagszeit um so deutlicher wird, je dünner die Oberflächenlamelle ist. Bei einer Mächtigkeit von 5m ergibt sich während des Tages eine ähnlich hohe Produktion wie bei 2m, in der Nacht ist jedoch die Respiration wesentlich höher. In B wurden die Chlorophyllkonzentrationen von Mauer und Piere (Hintergrundattenuation 0,755) sowie die dort häufigen Schichtdicken (0,5 und 2m) und Chlorophyll a Gehalte eingesetzt. Für die Mauer ergibt sich dabei eine wesentlich geringere Produktivität als an der Piere, was sowohl auf die geringeren Chlorophyll a Gehalte als auch auf die dünnere Oberflächenlamelle zurückgeführt werden kann. Die geringere gesamt-Attenuation (aufgrund des geringeren Chlorophyll a Gehaltes) wirkt allerdings in die entgegengesetzte Richtung, spielt aber nicht die bestimmende Rolle.
Eine weitere interessante Frage ist, inwiefern sich die Inhibition der Lichtsättigungskurve quantitativ im Tagesgang bemerkbar macht. Das entwickelte Modell verwendet automatisch beide entwickelten Lichtsättigungskurven (s.o.), die Ergebnisse werden in C einander gegenübergestellt. Die übrigen Bedingungen wurden wie bei der Kurve für die Piere (B) gewählt.

Eine Variation des Hintergrund-Attenuationskoeffizienten (in der gleichen Abbildung berücksichtigt) verändert das Lichtklima, was ebenfalls einen starken Einfluß auf die Produktivität hat. Eine Verdopplung des gesamt-Attenuationskoeffizienten bewirkt die Halbierung des Licht-Integrals in der Wassersäule (vgl. Kapitel 4.3.2.5) und somit potentiell auch eine Halbierung der Produktivität. Da in dem verwendeten Beispiel die Mächtigkeit der Oberflächenlamelle begrenzt ist, bewirkt eine Verminderung der Hintergrundattenuation eine stärkere Transmission, was relativ zum Lichtklima zu einer verminderten Produktivität führt.
Würde sich die Mächtigkeit der Oberflächenlamelle im gleichen Maße wie sich das Lichtklima verändern (d.h. bis zur gleichen Lichtintensität reichen), so wäre bei der Hintergrundattenuation von 2,5/m lediglich mit 40% der Produktion (gegenüber 0,755/m, ein angenommener Durchschnitt des Jahres 1999) zu rechnen, bei 0,3/m hingegen mit dem 3,3-fachen Wert.

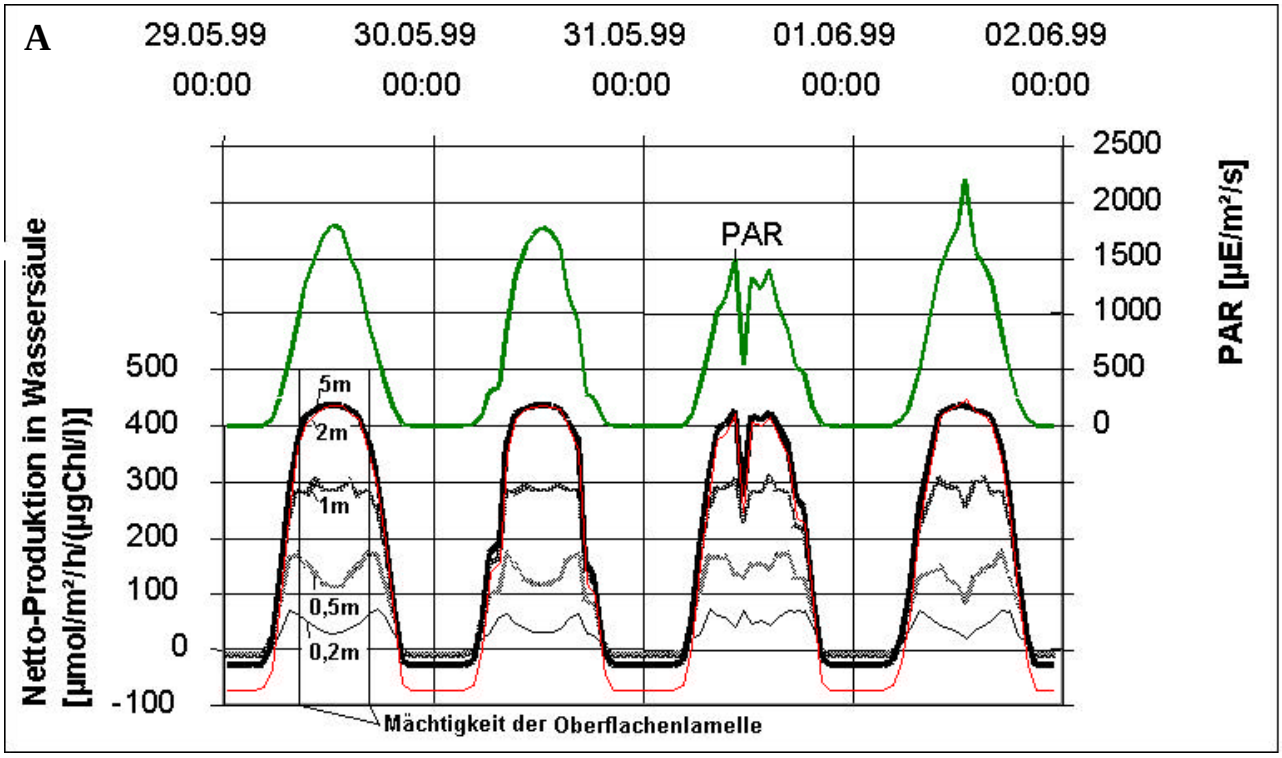
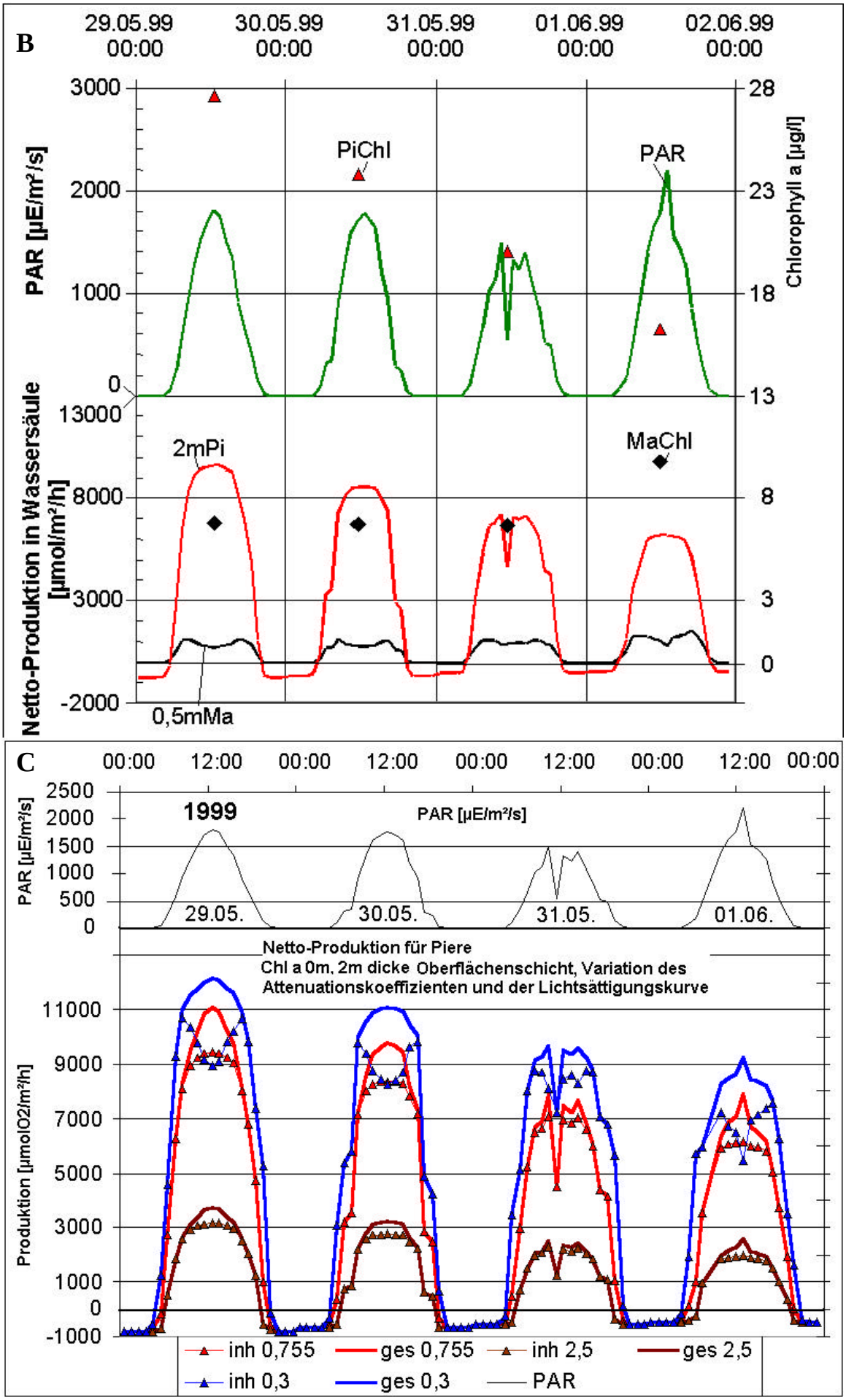


Abbildung 123 : modellierte Tagesgänge der Produktivität (exemplarisch); A(oben): Licht und Produktivität pro Chlorophyll a (inhibierte Lichtsättigungskurve) bei verschiedenen Schichtdicken der Oberflächenlamelle; B(nächste Seite): entsprechende Berechnung der Produktiviät für die Bedingungen an Mauer und Piere, wobei die an den Tagen vorgefundenen bzw. interpolierten Chlorophyll a Gehalte eingesetzt wurden, Mächtigkeit der Oberflächeschicht: für Mauer 0,5m, für Piere 2m; C: für Piere errechnete Produktivität, gleiche Bedingungen wie in B (Piere), der Attenuationskoeffizient [1/m] wird zwischen 0,3 (deutliche Reduktion der Gelbstoffkonzentration), 0,755 (Situation 1999) und 2,5 (Situation 1989) variiert (Zahl in Datenreihenbeschriftung), außerdem wurde neben der Lichtsättigungskurve mit Inhibition (inh.) auch die gesättigte Kurve (ges) eingesetzt;

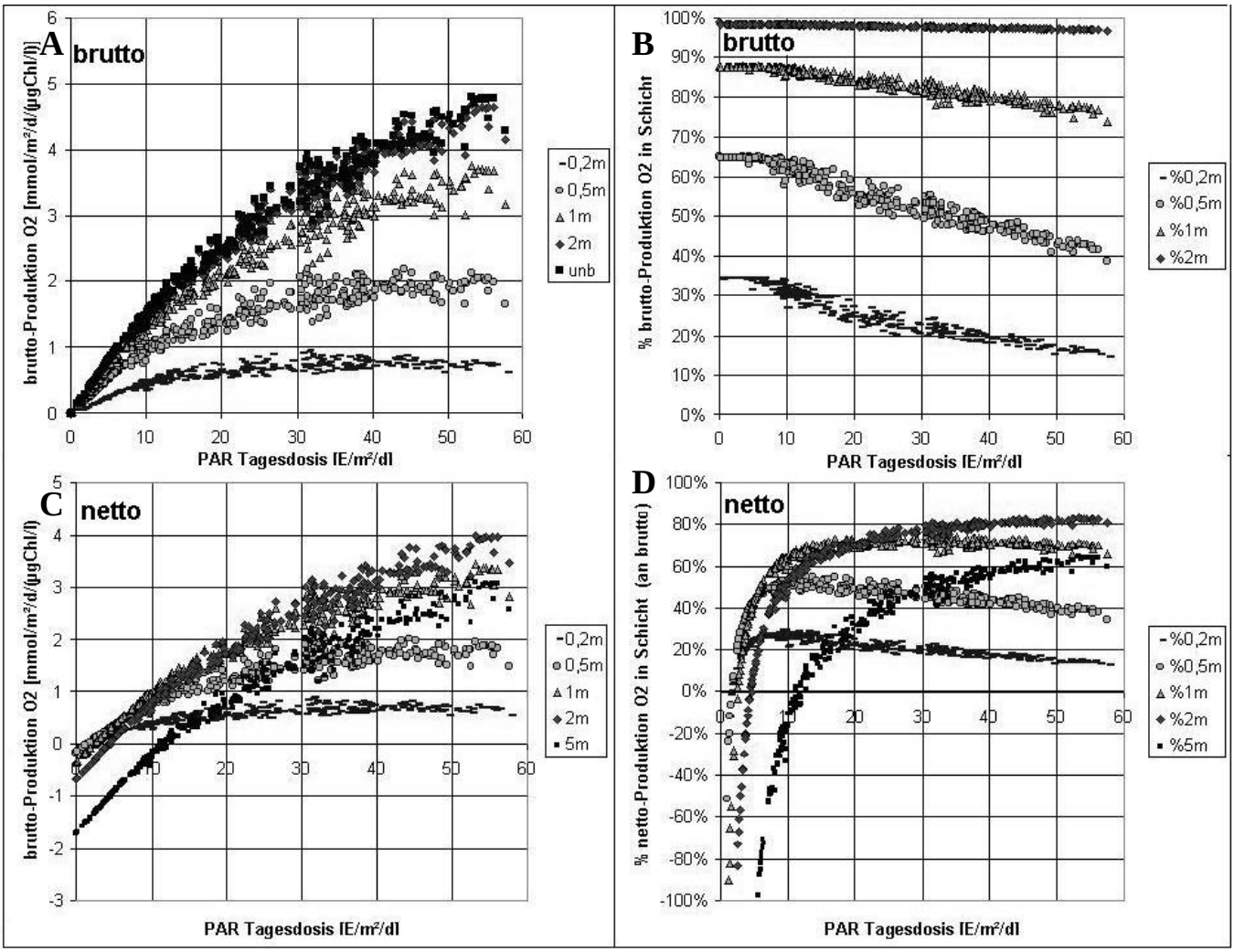

B
29.05.99 00:00
30.05.99 00:00
31.05.99 00:00
01.06.99 00:00
02.06.99 00:00
PAR [µE/m²/s]
Chlorophyll a [µg/l]
PiChl
PAR
Netto-Produktion in Wassersäule [µmol/m²/h]
2mPi
MaChl
0,5mMa
C
00:00
12:00
1999
PAR [µE/m²/s]
29.05.
30.05.
31.05.
01.06.
Netto-Produktion für Piere
Chl a 0m, 2m dicke Oberflächenschicht, Variation des Attenuationskoeffizienten und der Lichtsättigungskurve
Produktion [µmolO2/m²/h]
inh 0,755
ges 0,755
inh 2,5
ges 2,5
inh 0,3
ges 0,3
PAR

Tagesmittelwerte

Aus den Summen der Produktion der einzelnen Stunden wurde für alle Tage des Jahres 1999 jeweils die Tages-Produktion pro Chlorophyll a errechnet (gesamt-Attenuation 0,9). Diese wird in Abbildung 124 für alle Tage des Jahres in mmol Sauerstoff/m²/(mgChla/m³) in Abhängigkeit der Tagesdosis des eingestrahlten Lichtes – für verschiedenen Schichtdicken – dargestellt, wobei in A+B die Brutto, in C+D die Netto Werte gezeigt werden. Die Streuung innerhalb der Datenreihen kann mit den Unterschieden in den Tagesgängen erklärt werden (Abbildung 124E). Bei dieser Darstellung wurde keine Temperatur-Korrektur vorgenommen, um den Effekt der Verteilung des Lichtes und der Mächtigkeit der Oberflächenlamelle nicht durch die Variation einer weiteren Variable zu verwischen.

Es wird deutlich, daß die Produktion bei hohen Tagesdosen des Lichtes immer stärker von einem linearen Zusammenhang abweicht. Die Sättigung und Inhibition werden jedoch durch den Tagesgang (es kommen zwangsläufig immer auch geringe Lichtintensitäten vor, vgl. Abbildung 122) und den Lichtgradienten im Tiefenprofil abgemildert. Der Unterschied zwischen **brutto- und netto-Primärproduktion** fällt insbesondere bei mächtigen Oberflächenschichten ins Gewicht (dort ist ein hoher Prozentsatz des Phytoplanktons fast immer im Dunkeln und respiriert), aber auch bei insgesamt geringen Lichtdosen während des Tages. Zwischen 1 und 2 m Schichtdicke des Epilimnions ergibt sich bei Tagesdosen von ca. 15-30E/m² fast kein Unterschied in der Netto-Produktion. Sowohl dünnere als auch dickere Oberflächenlamellen führen hier zu geringeren Werten, die Mächtigkeiten in der Bleiloch Talsperre liegen also schwerpunktmäßig in dem für die Produktivität optimalen Bereich.

In der Abbildung 125 wird der Einfluß des **Attenuationskoeffizienten** auf die Produktivität modelliert, wobei eine Oberflächenschicht von 2m und 1µg Chlorophyll a pro Liter angenommen werden. Außerdem werden hier auch beide Lichtsättigungskurven eingesetzt (mit und ohne Inhibition). Variationen im Attenuationskoeffizienten beeinflussen die Produktivität, wie zu erwarten war, stark. Im Tageswert der Produktivität fällt der Unterschied durch das Einsetzen der **verschiedenen Lichtsättigungskurven** schwächer aus, als zunächst nach deren Verlauf vermutet würde (vgl. Abbildung 118A und Abbildung 125B). Hier spielt zum einen die relativ steile Attenuation in der Wassersäule und zum anderen die relativ kurze Einwirkdauer hoher Lichtintensitäten im Tagesgang die entscheidende Rolle. Bei den verwendeten Tagesgängen lag die Produktivität nach dem Modell mit Inhibition zwischen 100% und 80% der des Modelles ohne Inhibition, die Korrelation der beiden lieferte für eine Attenuation von 0,9/m eine Steigung von 0,947 (r^2=0,996, bei anderen Attenuationen sehr ähnliche Werte), und das obwohl hier absichtlich zwei extrem unterschiedliche Kurvenverläufe eingesetzt wurden. Dieser Befund relativiert die Diskussion um die Wichtigkeit der Inhibition für die Bilanz eines Gewässers.



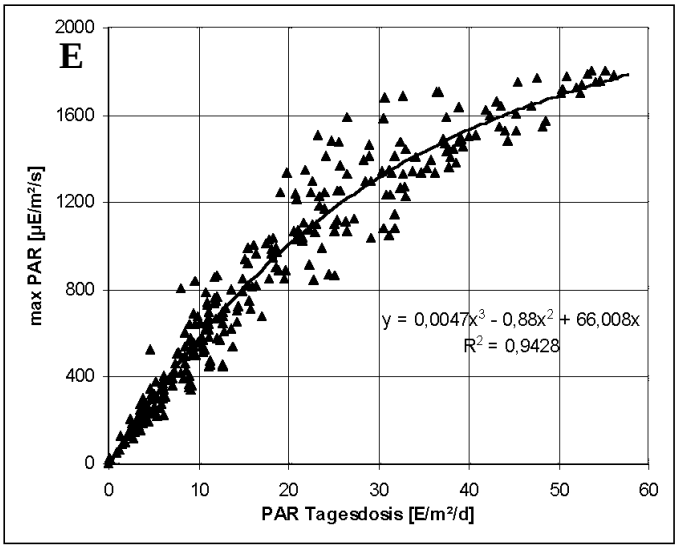


Abbildung 124 : Zusammenhang zwischen der am Tag eingestrahlten Lichtmenge und der Produktivität (Lichtdaten: Bleiloch Talsperre 1999, Stundenmittelwerte); A+B: Produktion und Lichtdosis (Tagessummen) bei verschiedenen angenommenen Schichtdicken (pro Chl a, in A absolute, in B relative brutto-Werte; in C absolute, in D relative netto-Werte E: Tagesdosis der Strahlung und maximale Lichtintensität des Tages (aus Stundenmittelwerten ermittelt);

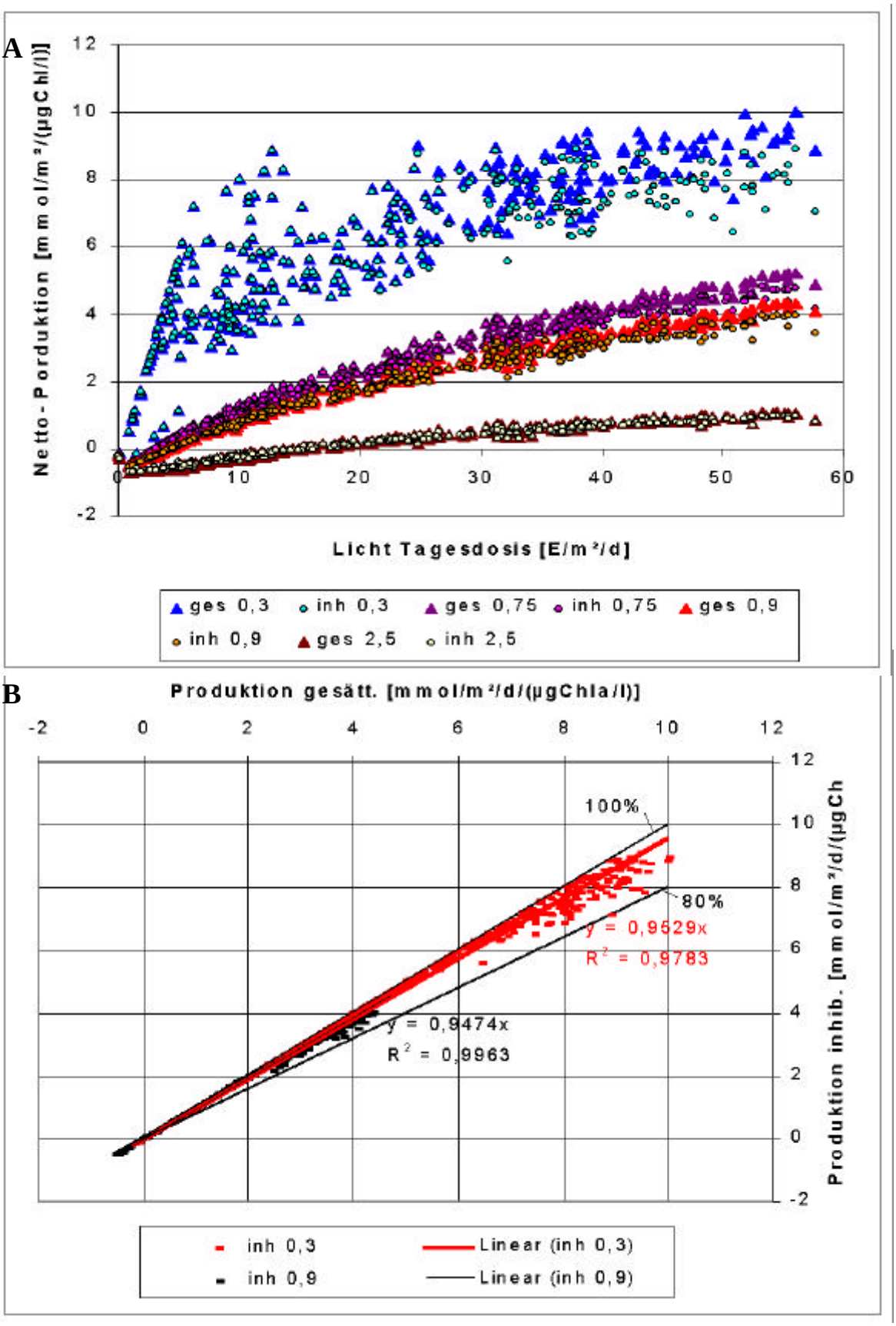


Abbildung 125: A: Netto-Tagesproduktion und Licht-Tagesdosis bei verschiedenen Attenuationen des Wassers (in Datenreihenbeschriftung als 1/m angegeben) bei 2m Oberflächenschichtdicke und 1 µgChl a/l für beide Lichtsättigungskurven; B: Produktion nach inhibiter bzw. gesättigter Kurve

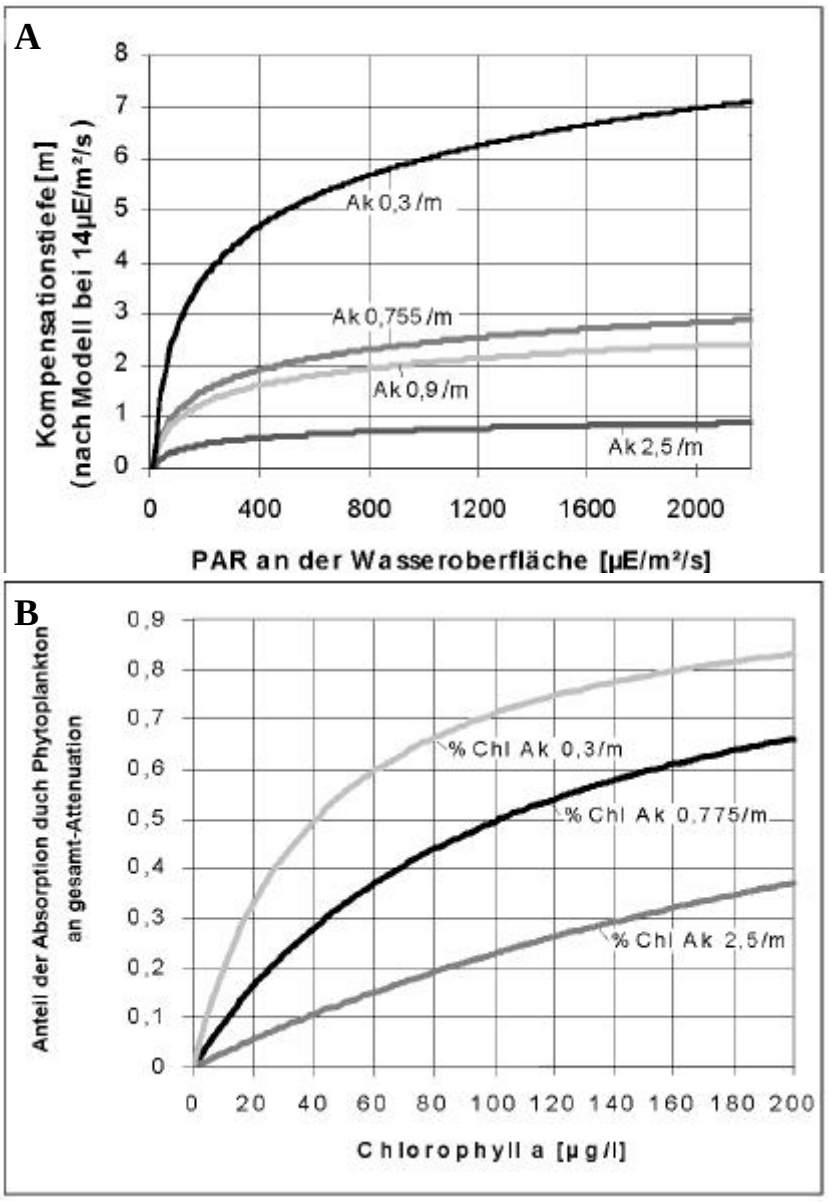


Abbildung 126: A: Zusammenhang zwischen eingestrahlter Lichtintensität und Kompensationstiefe in Abhängigkeit des Attenuationskoeffizienten (Ak); B: Anteil des Phytoplanktons an Gesamtattenuation bei versch. Hintergrundattenuation und versch. Chlorophyll a Gehalten

Da sich abzeichnet, daß das Verhältnis der Schichtdicke der Oberflächenlamelle zu dem Lichtgradienten eine entscheidende Rolle spielt, zeigt die Abbildung 126 den Zusammenhang zwischen Kompensationstiefe (Tiefe mit Lichtintensität, die Netto zu einer ausgeglichenen Bilanz führt) und Lichtintensität bei verschiedenen Hintergrund-Transparenzen des Wassers.
Dabei zeigt sich, daß bei Bedingungen, wie sie in der Bleiloch Talsperre gefunden wurden (Hintergrundattenuation 1999 im Mittel 0,755/m, bei 30µg Chlorophyll a/l ergibt sich eine gesamt-Attenuation von 0,9/m), selbst bei extrem hohen Lichtintensitäten unter 3m Tiefe nie eine positive Photosynthesebilanz möglich war. Unter den Bedingungen, wie sie 1989 geherrscht haben (Att.k. bis 2.5/m, entspräche bei Hintergrundattenuation von 0,775/m 239µg Chl a/l), lag die Kompensationstiefe immer unter 1m. Bei einem Attenuationskoeffizienten von 0,3/m kann sie jedoch bei Starklicht sogar die 7m Grenze unterschreiten.
In der Abbildung 127 wird ein Vergleich zwischen der Lichtsättigungskurve (inhibiert) und der mittleren sowie maximalen Lichtintensität eines Tagesganges zur Tagesproduktionen hergestellt. Im Tagesgang ergibt sich eine gewisse Streuung, außerdem ist die Kurve wesentlich flacher (Skalen entsprechen einander nicht, der Unterschied ist in Wirklichkeit wesentlich ausgeprägter als es in der Grafik erscheint). Zur groben Abschätzung der Produktion kann die maximale Lichtintensität eines Tages (z.B. 12 Uhr Lichtintensität, einfacher zu bestimmen als gesamter Tagesgang) herangezogen werden: hier zeigt sich – trotz deutlicher Streuung – ein linearer Zusammenhang zur Produktion (r^2=0,91). Erreicht das Tagesmaximum der Lichtintensität nicht ca. 200µE/m²/s, so ergibt sich bei 2m Oberflächenlamelle im Tagesgang eine negative Bilanz. Wird die homogene, Chlorophyll a-reiche Schicht mit 20m veranschlagt (Abbildung 127B), ergibt sich für keinen Tag des Jahres 1999 eine positive Bilanz. Eine solche Situation hätte sich beim Einschalten der Blüftungsanlage ergeben, wenn die Wassersäule komplett durchmischt worden wäre und entspricht den bei der Planung angenommenen Verhältnissen.

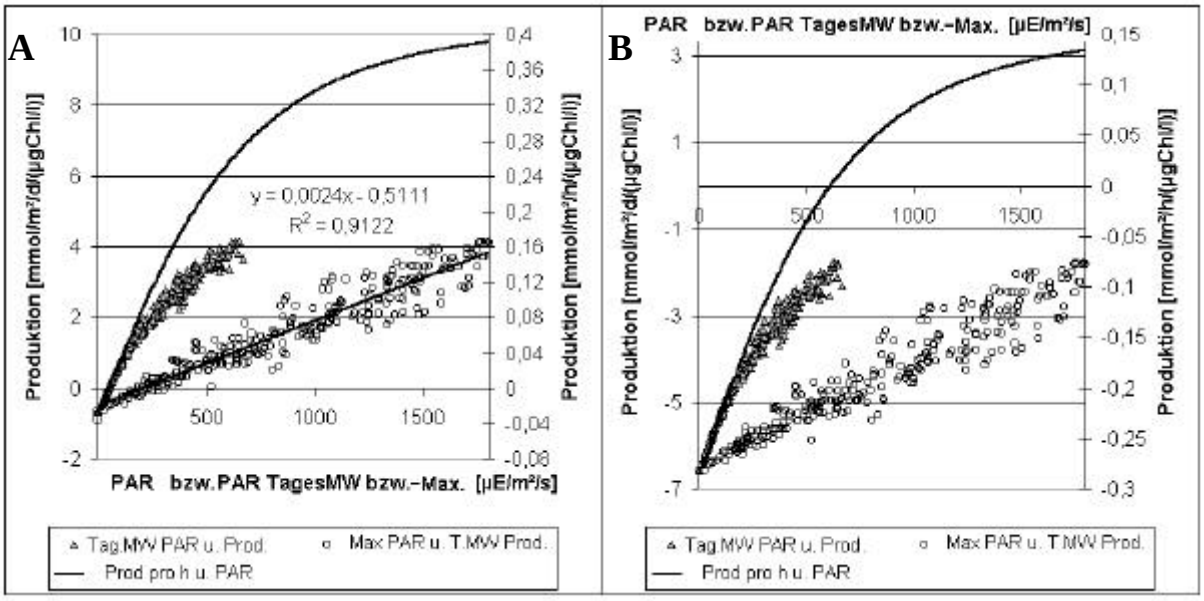


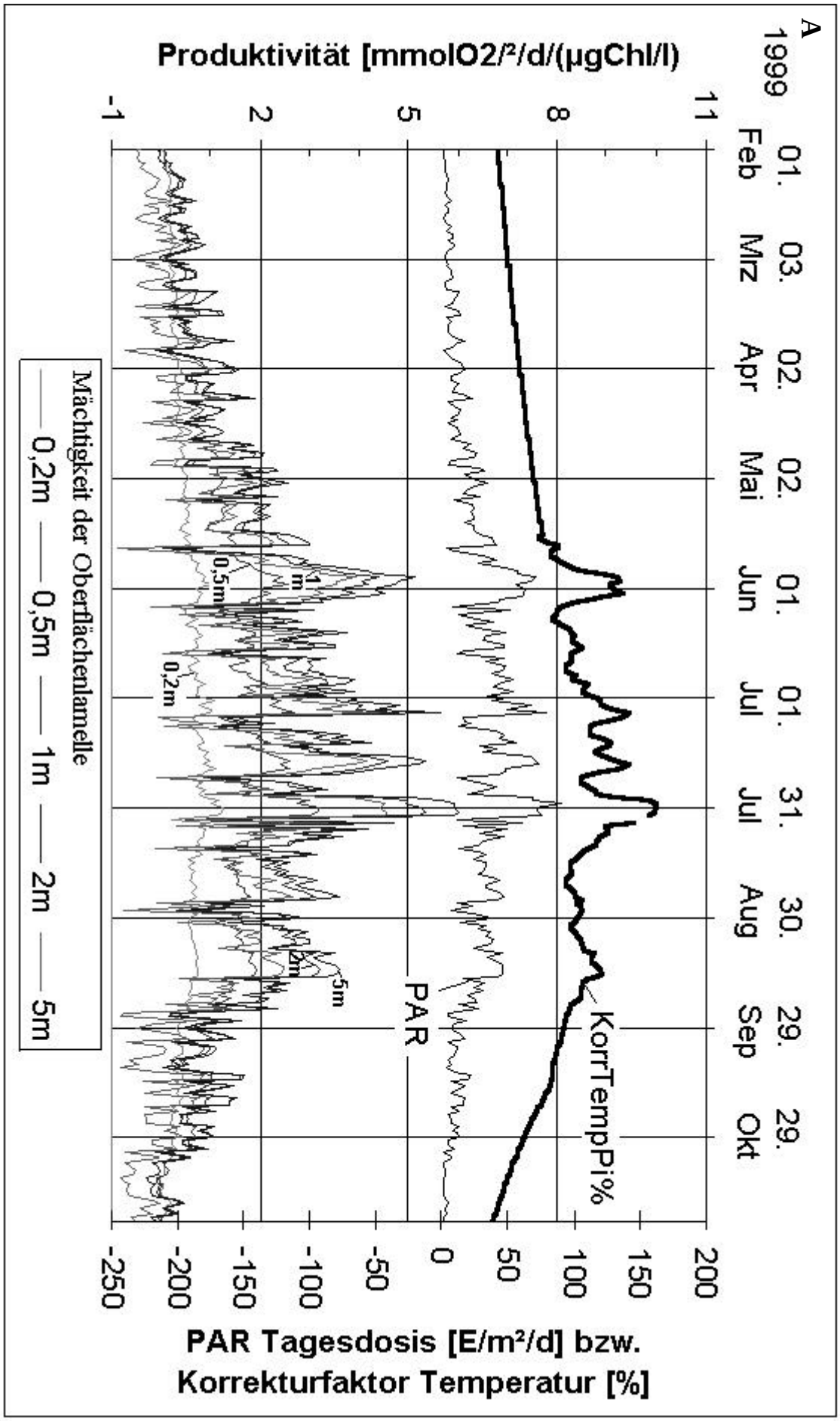
Abbildung 127: Vergleich zwischen Lichtsättigungskurve und Tagesmittelwerten (bzw. –maxima) der Lichtintensität bzw. der Produktivität bei 2m (A) bzw. 20m (B) mächtiger Oberflächenlamelle

Jahresgang 1999

Das Ziel der Modellrechnungen kann **nicht** eine genaue Modellierung der tatsächlichen Produktion in der Talsperre sein, denn hierfür liegen bei weitem ungenügend Daten vor. Vielmehr soll in erster Linie der Einfluß verschiedener Parameter deutlich gemacht werden. Trotzdem kann die Produktion anhand der vorhandenen Strahlungs- und Chlorophyll a Werte sowie angenommener durchschnittlicher Schichtdicken und einer (an einem Tag) gemessenen Lichtsättigungskurve überschlagen werden. **Die so erhaltenen Werte sind nur vor dem Hintergrund der dabei getroffenen Annahmen zu sehen und sollen lediglich einen Anhaltspunkt für die Größenordnung der Produktion liefern.** Werden einzelne Parameter variiert, kann der so verursachte Einfluß anhand der obigen Modellrechnungen und Abbildungen abgeschätzt werden (vgl. folgenden Abschnitt).

Die Abbildung 128 A-C zeigt den Jahresverlauf der Tagesdosen der eingestrahlten Lichtmenge, die daraus für verschiedenen Schichtdicken errechneten Sauerstoffproduktionen pro Chlorophyll a und schließlich die Produktionen an Mauer und Piere, die sich anhand der interpolierten Chlorophyll a Konzentrationen (0m) bei angenommenen mittleren Schichtdicken von 0,5 bzw. 2m ergeben. Bei dem Jahresverlauf für die Produktion pro Chlorophyll wurde eine gesamt-Attenuation von 0,9/m eingesetzt, bei den Daten für Mauer und Piere eine Hintergrundattenuation von 0,755/m. Die Attenuation durch Algen wurde wie in Gleichung 9 beschrieben berücksichtigt. Datalogger-Messungen der Wassertemperaturen (0m Totenfels für Piere bzw. 0m Anlegestelle für Mauer) erlaubten eine Korrektur der im Jahresverlauf erheblich schwankenden Wassertemperaturen. Wie von Walsby (1997) vorgeschlagen, wurde dabei ein Q10 Wert von 2 verwendet.

Maximal wurde mit den eingesetzten Annahmen für die Piere (2m Schichtdicke) eine Tages-Sauerstoffproduktion von 12,2 (19.07.99), für die Mauer (0,5m Schichtdicke) von 2,4 g/m²/d (02.08.99) errechnet. Die Summe über das Jahr (11.1.-23.09.99) ergibt für die Mauer 126,1, für die Piere 413 g/m², dem entsprächen auf die Fläche der Talsperre (9.18km²) hochgerechnet 2913 Tonnen, wenn die Produktivität der Mauer für 2/3, die der Piere für 1/3 der Fläche eingesetzt wird.


A
1999
Produktivität [mmolO2/²/d/(µgChl/l)
01. Feb
03. Mrz
02. Apr
02. Mai
01. Jun
01. Jul
31. Jul
30. Aug
29. Sep
29. Okt
KorrTempPi%
PAR
0,5m
1m
0,2m
2m
5m
Mächtigkeit der Oberflächenlamelle
0,2m
0,5m
1m
2m
5m
PAR Tagesdosis [E/m²/d] bzw.
Korrekturfaktor Temperatur [%]

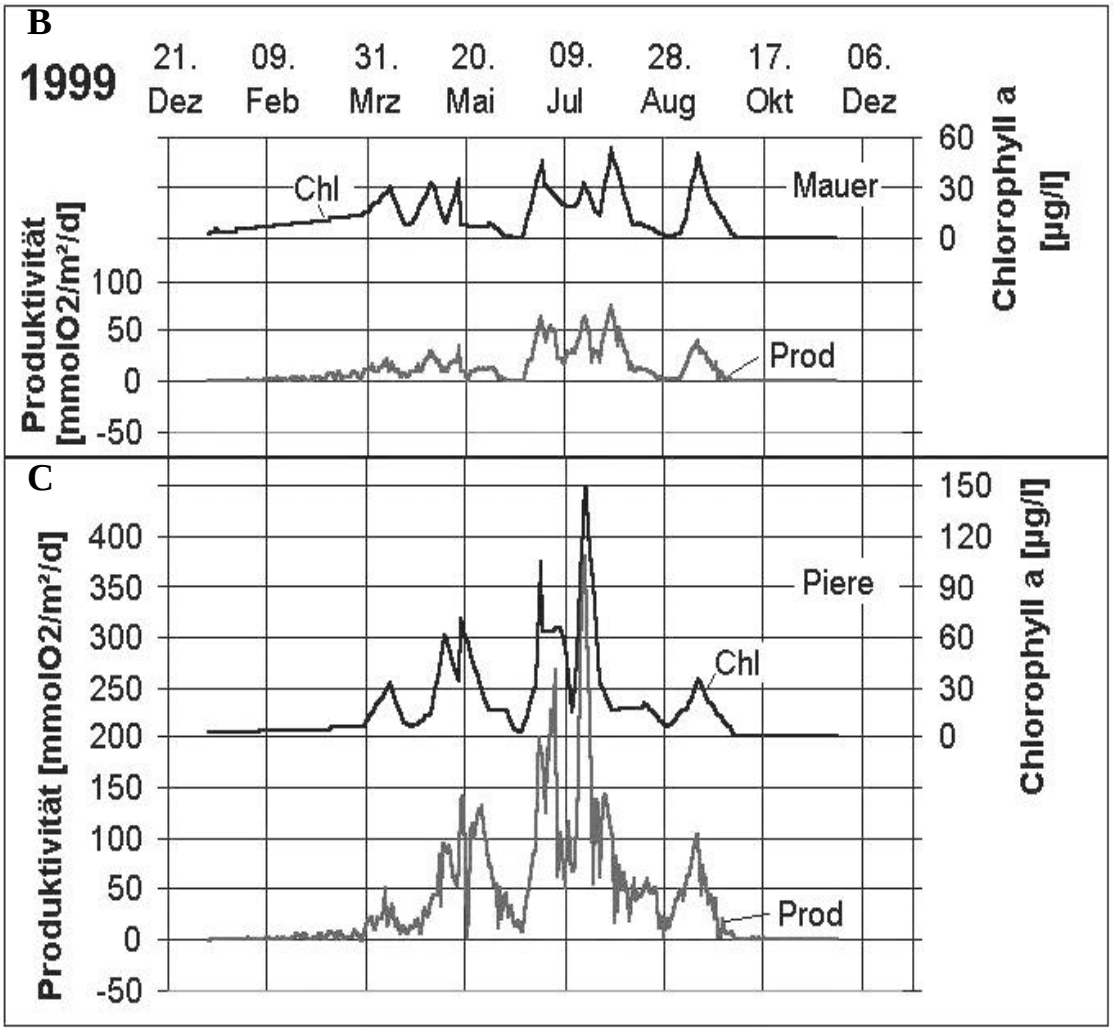


Abbildung 128 : Jahresgang der eingestrahlten Tages-Lichtdosis und der Produktivität; A: Tages-Lichtdosen BLT 1999 und modellierte Produktivität pro Chl a bei verschiedenen Schichtdicken; B: modellierte Produktivität für Probenahmeort Mauer; C: modellierte Produktivität für Piere

Dem steht eine Jahresfracht von 5960t an CSV (chemischer Sauerstoffverbrauch, 1998) gegenüber. Wie viel Prozent davon in der Bleiloch Talsperre abgebaut werden, ist die Frage. Es wäre aber durchaus denkbar, daß die Talsperre als Ganzes wegen der hohen organischen Fracht eine negative Sauerstoffbilanz aufweist, da mehr veratmet wird als von Algen produziert werden kann..

Wenn Licht zur Produktion in einem Gewässer genutzt werden soll, muß es zunächst von Algen absorbiert werden. Hier spielt das Verhältnis der in Algen aborbierten Strahlung zu der Hintergrundattenuation eine entscheidende Rolle (vgl. Abbildung 126B), erst danach kommt die Effektivität der Photosynthese – in Abhängigkeit der absorbierten Strahlung – ins Spiel.

Könnte die gesamte im Jahr eingestrahlte Strahlung komplett von photoautotrophen Organismen absorbiert und anschließend optimal durch Photosynthese genutzt werden (10Quanten=1O_2, dabei wird berücksichtigt, daß der rein theoretische Wert von 8 Quanten pro O_2 in Messungen nie erreicht wird, siehe Kapitel 4.5.1), so würden 208850 t Sauerstoff produziert, die für die Talsperre errechnete Jahresproduktion läge demnach lediglich bei 1,39% der theoretisch möglichen Sauerstoffausbeute. Energetisch gesehen ergibt sich hieraus ein Wirkungsgrad von 0,3%, mit Extrema zwischen 2,15 und 0,0021% und Mittelwerten für die Mauer von 0,13 und für die Piere von 0,46% (unter der Annahme von 468KJ pro mol C (bzw.O_2) und 218kJ pro mol Quan-

ten (550nm), wie von Sommer (1994) vorgeschlagen). Im transparenteren Bodensee schwankt die Energienutzung im Jahresverlauf dem gleichen Autor zufolge zwischen 0,16 und 1,65%, wobei sich für dieses Gewässer im Schnitt wahrscheinlich ein höherer Mittelwert als für die Bleiloch Talsperre ergäbe. Nõges & Nõges (1998) fanden im Võrtsjärv See mit ^{14}C Messungen eine energetische Ausbeute von 0,27% (max. 0,6-1%, monatliche Messungen). Diese Werten stimmen mit Gewässern ähnlicher Breiten angeblich gut überein, aus der Literatur zitieren die Autoren allerdings Angaben bis 5%.

4.5.4.4 Grenzen des Modelles und eine Abschätzung seiner Fehler (jedes Modell ist nur so gut wie die ihm zurunde liegenden Annahmen):

Wie bereits mehrfach angedeutet, erheben die hier durchführten Modellrechnungen keineswegs den Anspruch, eine realistische Produktion für die Bleiloch Talsperre im Jahre 1999 zu errechnen, da hierfür viel zu wenig Daten (Tagesgänge der Quantenausbeute, Verteilung des Chlorophyll a in Tiefe, in Talsperrenverlauf und in der Zeit) vorliegen. Anhand der zur Verfügung stehenden Daten sollte lediglich versucht werden, den Einfluß einzelner, im Falle der Bleiloch Talsperre wichtiger Faktoren zu simulieren, während die restlichen Faktoren zunächst jeweils als konstant angenommen wurden. In der Natur kann es jedoch auf den verschiedensten Ebenen zu erheblichen Schwankungen kommen, und um eben deren mögliches Ausmaß abzuschätzen und die Vereinfachungen des Modelles aufzuzeigen, soll der folgende Abschnitt dienen:
Wegen der großen zeitlichen und räumlichen Heterogenität der Gradienten des Phytoplanktons liefern die zur Verfügung stehenden Chlorophyll a Werte sicherlich nur ein grobes Bild. Dennoch sind die konkret gemessenen Werte denen der berechneten, „kontinuierlichen“ Modelle (Chlorophyll a in Abhängigkeit von Temperaturgradienten und Zooplanktonaufkommen, siehe Kapitel 4.3.2.3) hier vorgezogen worden, da sonst die Summe der Annahmen und möglichen Fehler zu unübersichtlich würde. Die Mächtigkeit der Phytoplankton-haltigen Lamelle bzw. verschiedene Phytoplankton-Konzentrationen in verschiedenen Tiefenstufen sowie Schwankungen des Hintergrund Attenuationskoeffizienten wurden nicht berücksichtigt (was prinzipiell aber relativ einfach möglich wäre, hierzu wären allerdings zusätzliche Messungen nötig).
Statt dessen wurden anhand der zur Verfügung stehenden Daten vereinfachte, mittlere Werte verwendet. Schwankungen des Chlorophyll a–spezifischen Attenuationskoeffizienten, der Quantenausbeuten, der maximalen Photosyntheseleistung sowie der Respirationsrate wurden nicht berücksichtigt, vielmehr wurden diese Parameter als konstant angenommen. In der Natur dürften sie allerdings sowohl von der Spezieszusammensetzung als auch den Umweltbedingungen beeinflußt werden. Die Photorespiration, die auch Sauerstoff verbraucht, wurde im Modell nicht berücksichtigt. Zeitlich verzögerte Effekte (recovery-Zeiten etc.) in der Anpassung an Lichtintensitäten konnten ebenfalls nicht einfließen. Welchen Einfluß die Veränderung der Quantenausbeute im Tagesgang haben könnte wurde schon in Kapitel 4.3.2.5 zusammen mit entsprechender Literatur diskutiert, insbesondere inwiefern der 12Uhr Wert als repräsentativ betrachtet werden kann.
Die maximale Quantenausbeute (im Modell hier 0,6) könnte theoretisch höchstens um einen Faktor 4/3 höher sein (max. 0,125 molO_2/molQuanten nach Sommer, 1994) als die im Modell eingesetzte. Nach unten kann allerdings keine theoretische Grenze angegeben werden (Faktor x). Hier spielen sehr wahrscheinlich auch Unterschiede zwischen den einzelnen Spezies eine Rolle.
Der Chlorophyll-spezifische Attenuationskoeffizient, der hier verwendet wurde, könnte im Vergleich mit Literaturangaben nach unten um einen Faktor 2, nach oben um einen Faktor 3 variieren (Domin, 2000, Herschel, 2000). Beide Parameter stehen in linearem Zusammenhang mit der Produktion, so daß die Produktion anhand des verwendeten Modelles theoretisch maximal um einen Faktor 4 unter- und um einen Faktor 4/3*x überschätzt worden sein könnte. Die Form der

Lichtsättigungskurve wird auch von der maximalen Photosyntheserate beeinflußt, die sich sehr stark in den berechneten Produktivitäten niederschlägt. Außerdem ist es von Bedeutung, wann die Sättigung erreicht wird. Der Steigung im linearen Bereich (α-slope) kommt eine um so größere Rolle zu, desto größer der lineare Bereich und desto mehr Lichtintensitäten des Datensatzes hier einzuordnen sind (das hängt sowohl von der Steigung als auch von der Lage des P_{max} ab sowie vom Datensatz selbst). Bei angenommenen 2m Schichtdicke (und 1µg Chl a /l, ges.Att. 0,9/m) entfielen im Jahresgang an der Bleiloch Talsperre 38% (24%) der brutto-(netto-)Produktion auf den linearen Bereich. Bei der Form der Lichtsättigungskurve ist ebenfalls mit Spezies-spezifischen Unterschieden zu rechnen, außerdem können Anpassungen auftreten, so daß z.B. in verschiedenen Tiefen verschiedene Kurven erreicht werden.

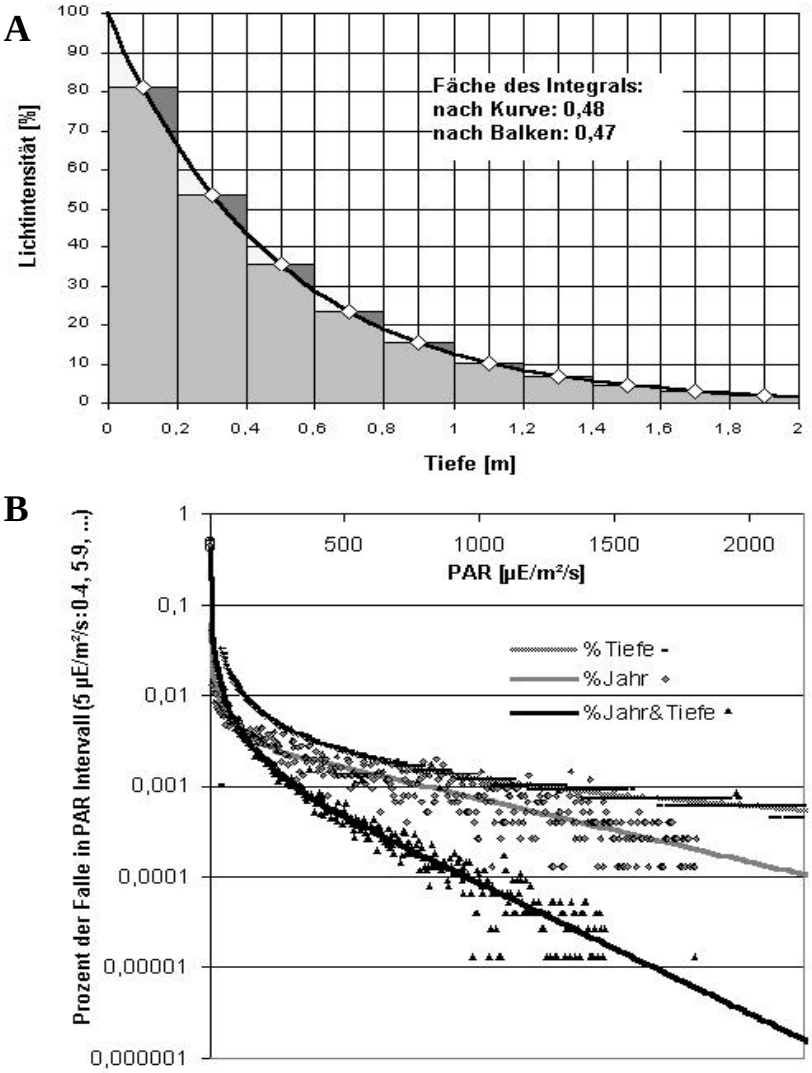


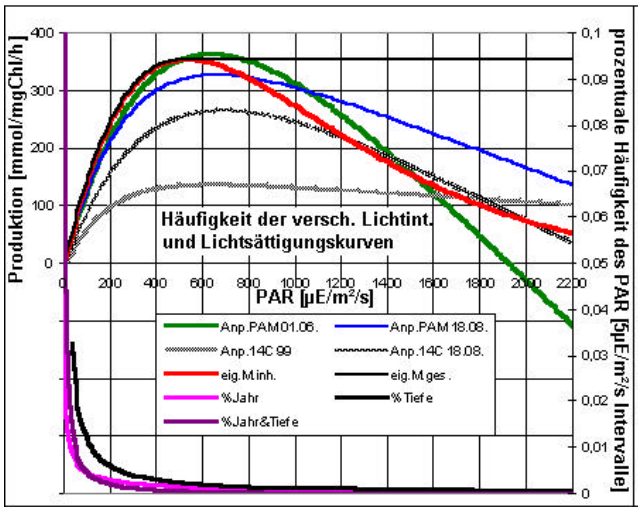
Abbildung 129: A: Tiefengradient des Lichtes und Intervalle, die zur Berechnung der Häufigkeiten der Lichtintensitäten im Jahresverlauf und Tiefe bis 2m verwendet wurden (für jeden Stundenmittelwert wurden 10 Tiefen-Werte ermittelt) ; B: Häufigkeit der Lichtintensitäten in 5µE/m²/s-Intervallen für Tiefe (2200µE/m²/s, Attenuationskoeff. 0,9), Jahresgang (11.1.-23.11.99, Stundenmittelwerte 0m) und entspr. Tiefen im Jahresgang, logarithmische Skalierung!, verwendete Regressionen haben jeweils r²>0,999

Um den Effekt verschiedener Lichtsättigungskurven auf die Produktivität im Tiefengradienten bzw. im Jahresverlauf abzuschätzen, kann auch folgendermaßen vorgegangen werden: die gemessenen Lichtintensitäten werden in gleichmäßigen Intervallen (in Tiefen z.B. 20cm Abstand, siehe Abbildung 129 (bis 2m, hier n=10), bzw. in Zeit z.B. Stundenmittelwerte (hier 11.1-23.11.99, n=7567 bzw. in Zeit und Tiefen gleichzeitig (hier n=75.670)) erfaßt, anschließend wird mit diesen repräsentativen Werten ein Histogramm erstellt (hier allerdings der Übersicht halber als Punkte dargestellt). Dabei ergeben sich die (relativen) Häufigkeiten der einzelnen Lichtintensitäten im interessierenden Datensatz (z.B. 5µE/m²/s Intervallgröße, siehe). Wird die so erhaltene Kurve mit den in Frage kommenden Lichtsättigungskurven multipliziert, ergeben sich die in Abbildung 130 gezeigten Kurven. So wird deutlich, bei welcher Lichtintensität im Datensatz die größte Produktion stattfindet, Änderungen der Lichtsättigungskurve in diesem Bereich wirken sich am drastischsten aus. Durch das systematische Ordnen der Meßwerte ist es extrem einfach, die Produktion in einem bestimmten Zeitintervall bzw. in der Tiefe bei verschiedenen Lichtsättigungskurven abzuschätzen, ohne komplizierte Berechnungen vorzunehmen (einfache Multipli-

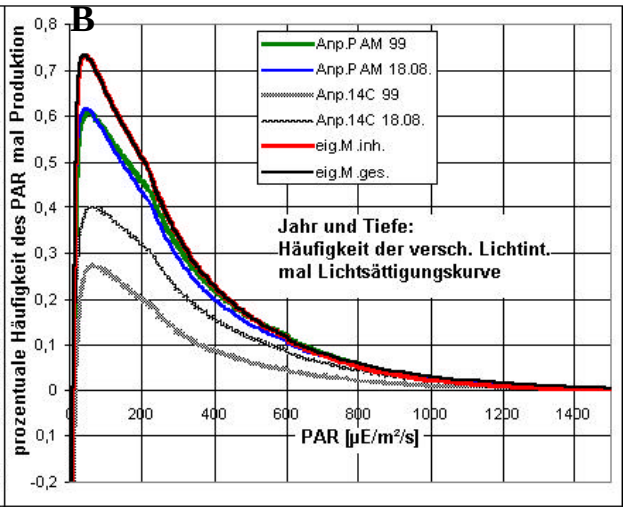
kation zweier Zahlenkolonnen, anschließend Summenbildung). Um Temperaturen, Chlorophyll a Gehalte, verschiedene Mächtigkeiten der Oberflächenlamelle etc. zu berücksichtigen, ist ein komplexeres Modell jedoch unvermeidbar.

Die Inhibition hat bei den betrachteten Datensätzen quantitativ nur eine geringe Bedeutung, weil hohe Lichtintensitäten relativ selten vorkommen. Die Lichtsättigungskurven des eigenen Modelles, die diesbezüglich extrem unterschiedlich sind (Abbildung 130A), ergeben unter Berücksichtigung der Häufigkeiten der im Jahresverlauf und in den Tiefen vorkommenden Lichtintensität relativ ähnliche mittlere Produktionen (46,1 bzw. 47,4 µmol/mgChl/h, siehe Abbildung 130E), während die Unterschiede nur bei Berücksichtigung der 0m Lichtintensitäten oder nur der Lichtintensitäten im Tiefenprofil noch deutlicher sind.

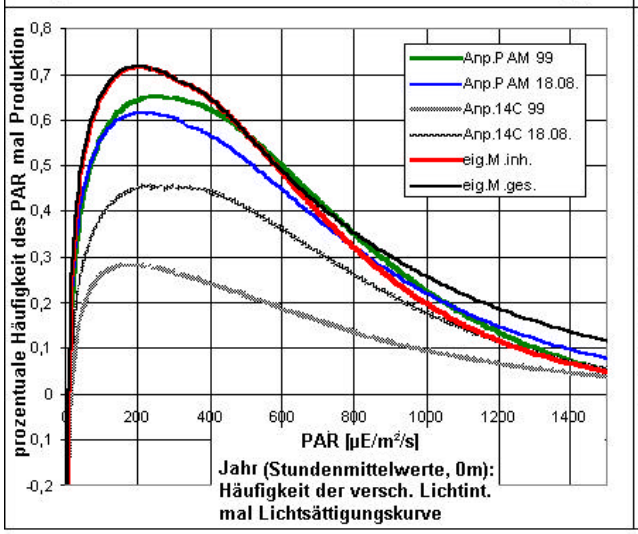
A



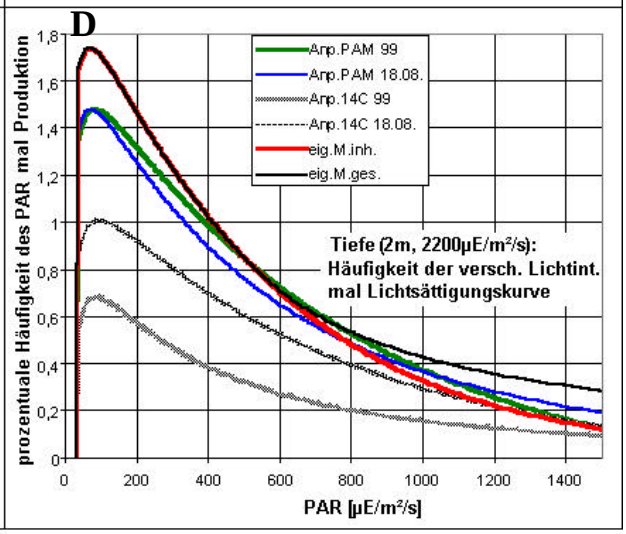
B



C



D



E

Fläche (=mittlere Netto-Produktivität in µmolO2/mgChl/h)	W.PAM 01.06.99	W. PAM 18.08.99	W.14C 01.06.99	W.14C 18.08.99	eig.Mod. inh.	eig.Mod. ges.
Jahr (StundenMW 11.1-23.11.99)	105,0	103,7	42,3	76,8	108,3	124,7
Tiefe (2200µE/m²/s in 0m, Ak 0,9)	196,8	203,9	92,5	151,1	208,1	250,3
Jahr & Tiefe	41,4	39,4	12,5	26,1	46,1	47,4

Abbildung 130: A: (Netto-)Lichtsättigungskurven nach PAM bzw. ^{14}C Daten vom 1.6. bzw. 18.08.99 (Anp.: Anpassung nach Walsby (W), 1997, eig.M: eigenes Modell, ges.: gesättigt, inh.: inhibiert,(s.o.) sowie Häufigkeit der Lichtintensitäten im Datensatz des Jahres (in Tiefe bis 2m bei 2200µE/m²/s, im Jahresverlauf (Stundenmittelwerte) bzw. im Jahresverlauf in der Tiefe bis 2m; B: Multiplikation der Lichtsättigungskurven mit der Häufigkeit der Lichtintens. in Jahr und Tiefe (bis 2m), andere x-Achsen-Skala als in A!; C: wie B nur Häufigk. im Jahresverlauf (0m); D: wie B nur Häufigk. in Tiefe; E: Tabelle mit Integralen der Multiplikat. der Lichtsättigungskurven mit der Häufigkeitsverteil. der Lichtintens. (entspr. durchschnittl. Produktivität)

4.5.4.6 Zusammenfassung der Ergebnisse der Modellrechnungen zur Produktivität

Auch wenn eine Vielzahl von Parametern variabel sein können (s.o.), sollte die Abhängigkeit zwischen Produktion bzw. Respiration und Mächtigkeit der Phytoplankton-haltigen Schicht in ähnlicher Weise zu tragen kommen. Wird die Produktivität über die gesamte Wassersäule integriert, verwischt sich der Einfluß verschieden geformter Lichtsättigungskurven relativ stark. In der Summe des Tagesganges relativiert sich der Einfluß von Inhibition wiederum deutlich.
Durch die Modellrechnungen kann der große Einfluß der Mächtigkeit der Phytoplankton-reichen Oberfächenschicht für die Primärproduktion in der Wassersäule gut abgeschätzt werden. Die im mittleren Talsperrenbereich schwerpunktmäßig gefundenen Schichtdicken der Oberfächenlamelle (1,5-3m) dürften nach den getroffenen Annahmen in der Oberflächenschicht in der Regel eine optimale Bilanz der Photosynthese ermöglicht haben.
Das Verhältnis des Lichtgradienten zur Mächtigkeit der Phytoplankton-haltigen Oberflächenlamelle spielt eine entscheidende Rolle für die Netto-Bilanz. Als einfacher Kennwert kann hier die Kompensationstiefe dienen. Transmittiert ein erheblicher Teil des Lichtes das Epilimnion, geht ein hohes Produktions-Potential ungenutzt verloren. Überschreitet die Oberflächenschicht die Kompensationstiefe deutlich, kommt es zu „unnötigen“ Respirationsverlusten. Insbesondere konnte gezeigt werden, daß bei einer homogenen Verteilung des Phytoplanktons zwischen 0 und 20m unter den ansonsten angenommenen Bedingungen keine positive Sauerstoffbilanz möglich wäre. Dieser Befund spricht durchaus für das geplante Wirkprinzip der Destratifikationsanlage.
Die Berechnungen zu einer variierenden Hintergrundattenuation des Wassers können relativ leicht auch auf andere Bedingungen übertragen werden. Sie bieten ein einfaches Modell, das eine Bewertung von Veränderungen des Lichtklimas auf die Produktivität ermöglicht. In der Bleilochtalsperre hat sich die Ligninsulfonsäure-Belastung langfristig gesehen wesentlich geändert, auch in Zukunft ist durchaus mit Veränderungen zu rechnen, da sie unmittelbar vom Betrieb der Zellulosefabrik in Blankenstein abhängt. Zeitweise Stillegungen bzw. Umstellungen in der Fertigung können sich schnell durchgreifend auf die Talsperre auswirken, vor allem wenn sich der erwärmte Zulauf, wie in den Maßnahmejahren beobachtet, im Epilimnion einschichtet (was faktisch zu stark verkürzten Verweilzeit des Oberflächenwassers führt). Allein aus diesem Grund kann es sinnvoll sein, im Voraus Szenarien zu entwerfen bzw. Prognosen zu treffen.
Die absoluten Werte des Modelles sollten höchstens zur Abschätzung der Größenordnung der Produktion dienen, insbesondere im Vergleich zu der organischen Belastung. Dabei ergab sich – auf das Jahr bezogen – gegenüber dem chemischen Sauerstoff-Verbrauch (einem Maß für organische Belastung) eine nur halb so große Sauerstoffproduktion.
Um genaue Aussagen zu treffen, wäre ein erheblich größerer Meßaufwand unvermeidlich. Inwiefern ein solcher gesteigerter Aufwand in einem sinnvollen Verhältnis zu der Verbesserung der praktisch relevanten Aussage stehen würde, sei dahingestellt. Für wissenschaftliche Zwecke ergibt sich hier jedoch ein weites Feld interessanter Fragestellungen.

4.5.4.7 Diskussion des Zusammenhanges zwischen Stabilität der Oberflächenlamelle (Verlustpotential) und Produktivität (Wachstumspotential), die beide vom Wetter abhängen

Während des Sommers spielt das Verhältnis der Produktivität (oder Wachstumsrate) gegenüber der Verlustrate (aufgrund der Stabilität der Oberflächenlamelle und des Zooplanktonfraßes) im Epilimnion die entscheidende Rolle für die Konzentration des Phytoplanktons in der euphotischen Schicht. Das in Kapitel 4.3.2.3/4 entwickelte deskriptive Modell zwischen der Stabilität

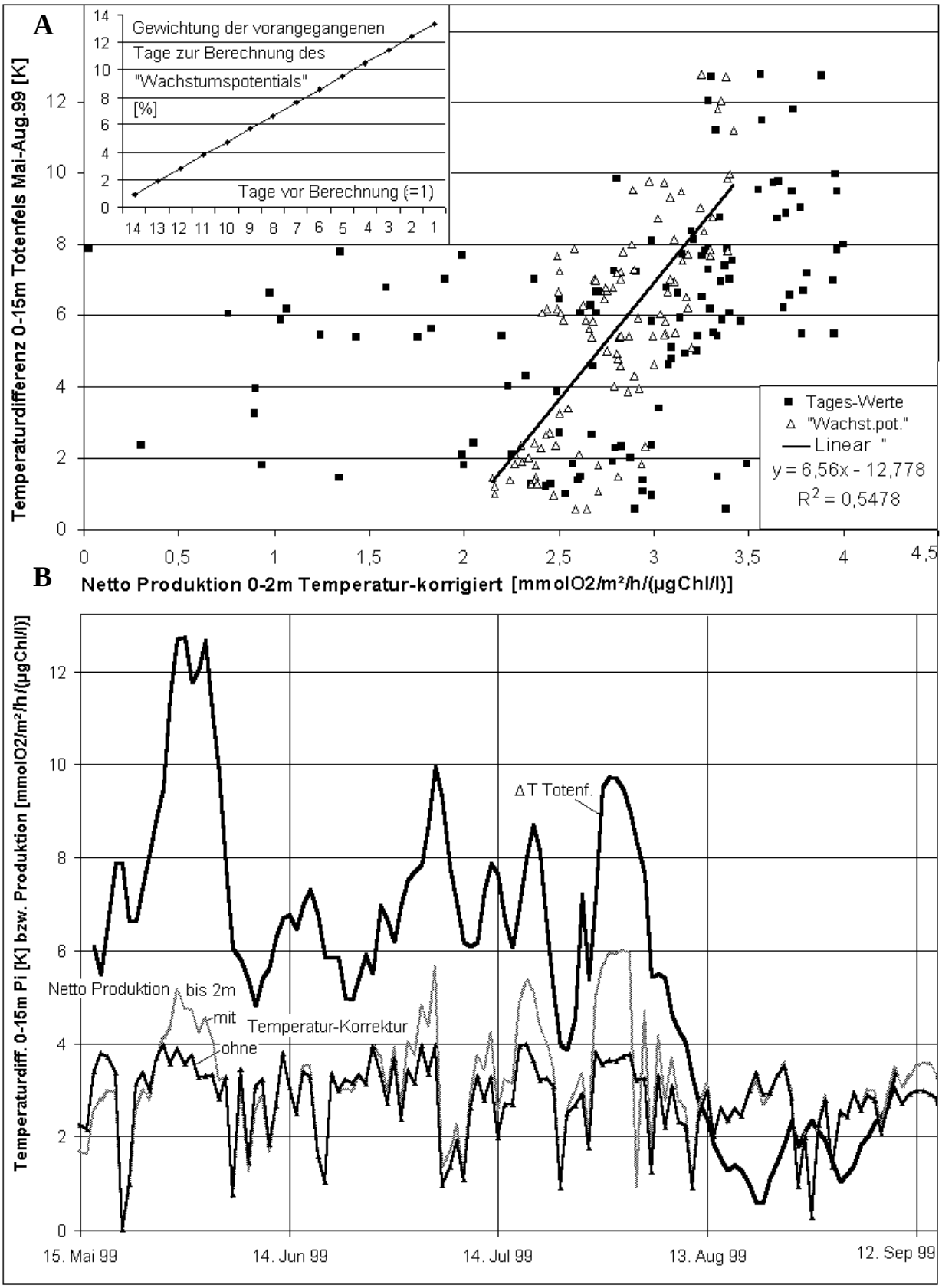


Abbildung 131: Zusammenhang zwischen Temperaturgradient und Produktivität: A: nach PAR errechnete Produktivität bei 2m Oberflächen-schichtdicke und 1µg Chl a/l und Attk. 0,9 gegen die Temperaturdiff. 0-15m Totenfels aufgetragen (1999), B: zeitlicher Verlauf von Temperaturdiff. und Produktivität

der Oberflächenlamelle und der Chlorophyll a Konzentration in der Bleiloch Talsperre beruht (indirekt) auf diesem Zusammenhang.
Die Respiration führt bei den beobachteten Mächtigkeiten der Oberflächenlamelle nur bei extrem geringen Lichtintensitäten (Tages-Maximum unter ca. 200µE/m²/s) zu einer negativen Tagesbilanz. Gleichzeitig treten so geringe Lichtintensitäten (und geringe Chlorophyll a Konzentrationen) auch nur bei relativ geringen Lufttemperaturen auf, was wiederum zu einer verminderten Stabilität der Oberflächenlamelle führt, wodurch die Verlustrate steigt.
Das Wetter beeinflußt also sowohl das Wachstum – was generell so sein dürfte – als auch die Verlustrate, was wahrscheinlich mit dem Betrieb der Destratifikationsanlage in Zusammenhang steht. Da beide Einflüsse prinzipiell in die gleiche Richtung gehen, ist theoretisch zu erwarten, daß sich die Amplituden der Chlorophyll a Schwankungen durch den Betrieb der Belüftung vergrößern. Wie die Abbildung 131A jedoch zeigt, ist der Zusammenhang zwischen der Temperaturdifferenz in der Wassersäule (was als „Verlustpotential“ begriffen werden kann) und der Produktivität, die letztlich aus der an einem Tag eingestrahlten Lichtmenge errechnet wurde, keineswegs linear. Es ergibt sich eine erhebliche Streuung.
Die Temperatur-Differenz in der Wassersäule hängt nicht nur von dem Wetter des jeweiligen Tages ab, sondern auch von dem der davorliegenden Tage (vgl. Abbildung 86). Um diese Trägheit auch bei den errechneten Produktionen zu simulieren, wurde ein gleitender Durchschnitt gebildet, der jeweils die Werte der vorangegangenen 14 Tage (in abnehmender Gewichtung) mit einbezieht (Abbildung 131B, weiße Dreiecke). Anschaulich gesehen hat dieser Wert den Vorteil, daß er als „Wachstumspotential“ interpretiert werden kann: die Produktion entspricht einer potentiellen Wachstumsrate, war sie in den letzten Tagen im Schnitt hoch, kann von einer wachsenden bzw. großen Population ausgegangen werden.
Wie die erwähnte Abbildung zeigt, ergibt sich durchaus ein – wenn auch schwacher – Zusammenhang zwischen diesem „Wachstumspotential“ und der Temperaturdifferenz zwischen Oberflächenlamelle und durchmischter Schicht, dem „Verlustpotential“ (r^2=0,5, auch ohne Temperatur-Korrektur der Produktion ergibt sich eine ähnlich gute Korrelation). Wenn beide zusammenwirken, können sie sich entweder gegenseitig kompensieren (was der deutlichen Streuung entspricht), in typischen Fällen kann es jedoch auch zur gegenseitigen Verstärkung kommen (das entspricht der Korrelation).
Während für die Modellberechnungen zur Produktivität die Mächtigkeit der Phytoplankton-reichen Oberflächenlamelle von entscheidender Bedeutung ist, spielt bei dem modellierten Zusammenhang zwischen Temperaturschichtung und Chlorphyll a Gehalt an der Oberfläche die Temperatur- Differenz die entscheidende Rolle. Anhand der entsprechend ausgewerteten Multisonden-Profile läßt sich allerdings kein klarer Zusammenhang zwischen der Mächtigkeit der Phytoplankton-reichen Oberflächenschicht und der Temperaturdifferenz zwischen 0-15m erkennen. Eine gewisse Tendenz geht jedoch zu **dünneren** Algen-reichen Schichten, je **größer** der Gradient ist, was die positive Wechselwirkung zwischen Verlust- und Wachstumspotential relativieren würde (vgl. Abbildung 91). In die gleiche Richtung geht der Befund, daß höhere Anteile an Phäopigmenten bei größeren Mächtigkeiten der Oberflächenschicht gefunden wurden.

4.6 Durchflußzytometer Messungen zeigen weitere Möglichkeiten zur Analyse von Phytoplanktonproben

Phytoplanktonproben enthalten neben Carotinoiden und Chlorophyllen auch Phycobiline, die zur Charakterisierung der Zusammensetzung herangezogen werden können. Bei HPLC Analysen werden diese Pigmente nicht erfaßt, da sie zu hydrophile Eigenschaften besitzen, um in den verwendeten Lösungsmitteln erhalten zu bleiben.
Phycobiline kommen außer in Cyanobakterien auch bei Cryptomonaden und Rhodophyceen (planktisch praktisch nicht im Süßwasser vertreten) vor. Cryptomonaden bilden in der Bleilochtalsperre die bedeutendsten Gruppe des Phytoplankons; ansonsten gilt das besondere Interesse dem Vorkommen von Cyanobakterien.

4.6.1 In vivo Fluoreszenz Emissions- und Excitationsspektren zeigen Ansatzpunkte für Durchflußzytometer Analysen mit natürlich vorkommenden Fluoreszenzmarkern

Wie Chlorophyll a zeigen Phycobiline in vivo charakteristische Fluoreszenzen, die eine gute Möglichkeit zur Charakterisierung der Probenzusammensetzung bieten (Yentsch & Phinney, 1984, Kaitala et al., 1994; Wedemayer et al., 1996; Callieri et al., 1996, Seppälä & Balode, 1998). Examplarisch werden in Abbildung 132A **typische Fluoreszenz-Emissionsspektren** bei 514nm Anregung gezeigt. Sie wurden am Hitachi3000 Fluorometer mit lebenden Reinkulturen bei Raumtemperatur aufgenommen und zeigen 4 verschiedene Maxima:

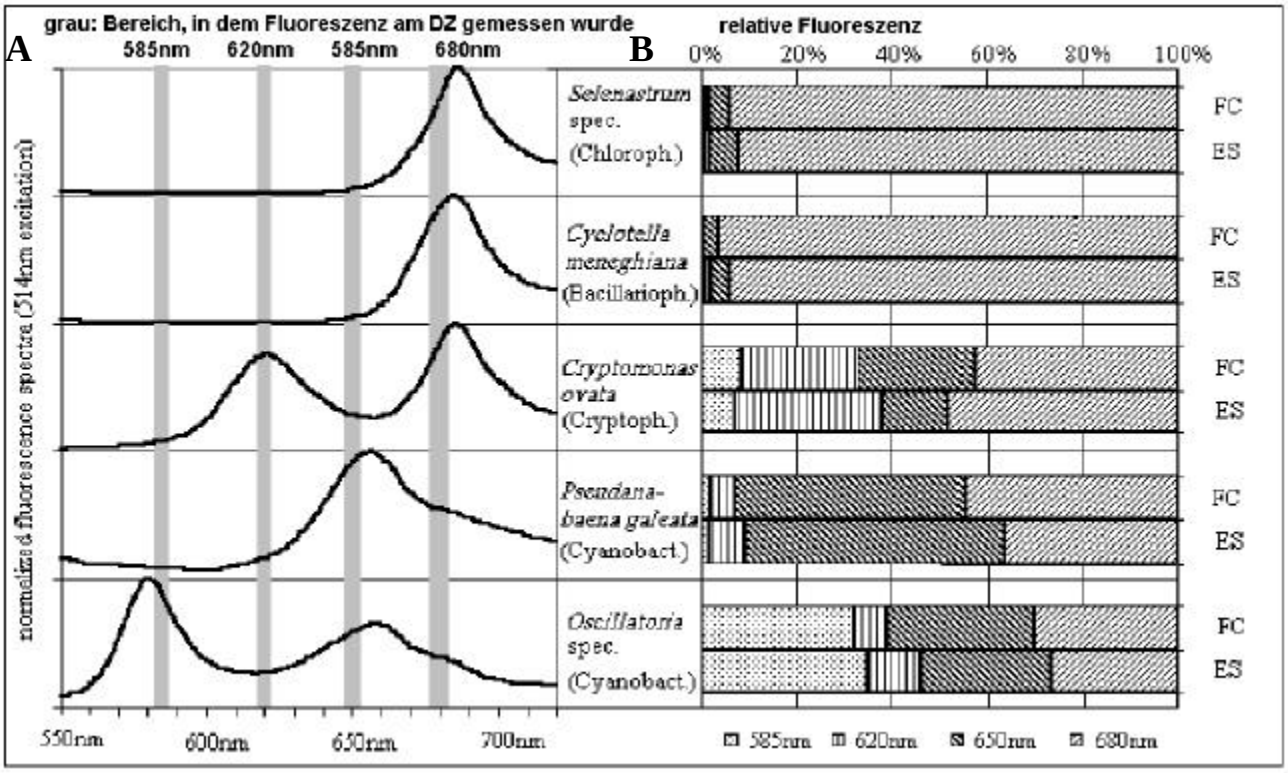


Abbildung 132: Fluoreszenz-Emissionsspektren typischer Vertreterinnen verschiedener Algengruppen bei 514nm Anregung; A: Fluoreszenz-Emissionsspektren, grau unterlegt sind Bereiche, die im Durchflußzytometer (DZ) zur Detektion genutzt wurden; B: Verhältnis der Fluoreszenzen in den grau unterlegten Bereichen (Emissionsspektren) im Vergleich mit entsprechendem Signalverhältnis im Durchflußzytometer

Bei ca. 680 nm zeigt sich die Chlorophyll a Fluoreszenz, sie kommt bei allen untersuchten Spezies vor. Für *Selenastrum* und *Cyclotella*, die stellvertretend für die Phycobin-freien Eukaryoten

stehen, ist dies das einzige Maximum. Das Maximum bei ca. 620nm tritt nur bei *Crytpomonas ovata* auf und kann auf ihr Phycoerythrin "PE 566" (Wedemayer et al, 1996) zurückgeführt werden. Die beiden Cyanobakterien *Pseudanabaena* und *Oscillatoria* spec. zeigen bei ca. 657nm eine deutliche Phycocyanin-Fluoreszenz. Zusätzlich wurde bei Oscillatoria spec. bei ca. 585nm ein für Cyanobacterien typisches Phycoerythrin-Fluoreszenz-Maximum beobachtet. Diese Fluoreszenz trat jedoch nur bei einem Teil der untersuchten Spezies auf und war in ihrem Verhältnis zur Phycocyanin-Fluoreszenz sehr variabel.

Die grau unterlegten Wellenlängenbereiche in Abbildung 132A wurden – bei gleicher Anregungswellenlänge – zur Fluoreszenz-Detektion im Durchflußzytometer genutzt. Die Abbildung 132B zeigt die Verhältnisse der 4 Fluoreszenzen, wie sie sich anhand der Emissionsspektren ergeben (ES) bzw. das durchschnittliche Signalverhältnis im Durchflußzytometer (DZ). Für letzteres mußten die Original-Meßwerte noch rechnerisch bearbeitet werden, da die absoluten Werte aufgrund der Gerätekonfiguration ein verzerrtes Bild ergäben: die Rohdaten wiesen eine relativ geringe 660nm Fluoreszenz-Intensität, dafür aber eine sehr hohe bei 585nm auf, was auf die ungleichmäßige Aufteilung des Fluorszenzlichtes auf die Detektoren zurückgeführt werden kann. Die linearen Original-Meßwerte des Durchflußzytometers wurden deshalb im Falle des Phycocyanins mit 3 multipliziert, die der Cyanobakterien-Phycoerythrin-Fluoreszenz durch 4 geteilt. Wie die Abbildung 132B zeigt, sind die Verhältnisse der Fluoreszenz-Emissionen bei gleicher Anregungswellenlänge im Emissionsspektrum und am Durchflußzytometer ähnlich, die charakteristischen Verhältnisse einzelner Spezies bzw. Klassen können also durchaus zur Unterscheidung herangezogen werden.

Neben den bereits erwähnten typischen Emissionsspektren wurden von einer **Vielzahl von Kulturen** entsprechende Spektren aufgenommen. Sie sind in Abbildung 133A-D dargestellt. Bei den Cyanobakterien zeigten *Microcystis, Synochococcus* und *Aphanizomenon* bei 350nm (Minimum des Aufnahmebereiches) eine ausgeprägte Fluoreszenz, die bis 600nm hin abfällt. Worauf dieses Maximum zurückgeführt werden kann, ist zunächst nicht ganz klar. Es fällt jedoch eine gewisse Ähnlichkeit des Spektrums in diesem Bereich mit dem von organischen Substanzen, wie sie im Medium vorkommen (Erddekokt, Abbildung 133D), auf. Ansonsten erscheinen bei den verschiedensten Spezies eine Vielzahl kleiner Maxima, die möglicherweise u.a. auf Allophycocyanin oder andere Phycobiline zurückgeführt werden können. In *Anabaena* wurde z.B. ein Phycoerythrobilin (Absorptionsmaximum 565nm) nachgewiesen (Richter, 1998).

Von **Allophycocyanin** wird angenommen, daß es in allen Cyanobakterien vorkommt (Absorptionsmaximum ca. 550-560nm, Emissionsmaximum 660-680nm, Rowan, 1989). Bei Cyanobakterien dürfte es demnach schwierig sein, zwischen die Fluoreszenzen des Allophycocyanin und des Chlorophyll a zu trennen. Trotzdem können die in Abbildung 132 dargestellten Verhältnisse der Fluoreszenzen von Phycocyanin, Phycoerythrin und Chlorophyll a bzw. Allophycocyanin sicherlich als quantitativ bedeutend und charakteristisch betrachtet werden.

Bei den Chlorophyceen wurde nur mit der Chlorophyll Fluoreszenz gerechnet, dem entsprechen die Emissionsspektren auch durchweg (Abbildung 133B). Es fällt jedoch auf, daß verschiedene Schultern neben dem Maximum bei ca.680nm beobachtet werden können und die je nach Spezies mehr oder weniger ausgeprägt sind. Die Absorptions- und Emissions-Maxima sind bei den Chlorophyllen je nach ihrer Umgebung (Protein in vivo) häufig unterschiedlich (Meister, 1984). Bei niedrigen Temperaturen (-196°C) werden in Emissionsspektren für das Photosystem II etwa gleich große Maxima von 685 und 695nm gefunden, während Photosystem I hauptsächlich bei 735nm fluoresziert (Richter, 1998).

Die Form des bei allen Spezies maximalen Peaks (ca. 685-690nm) kann auch von den verschiedenen Chlorophyll a Konzentrationen während der Messung beeinträchtigt worden sein (Reabsorption bei zu hohen Konzentrationen, Verschiebung des Maximums ins langwelligere).

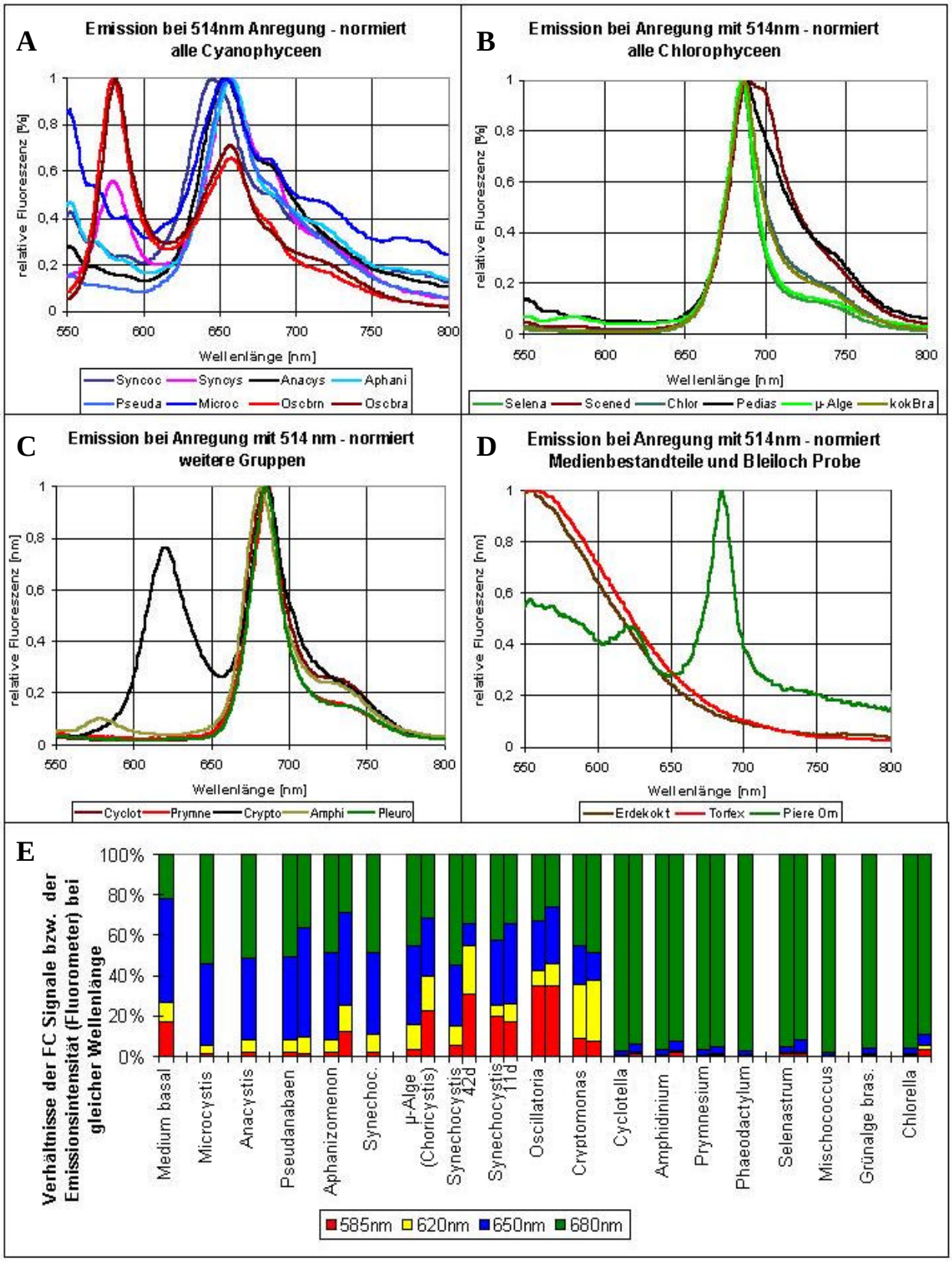


Abbildung 133: Fluoreszenz-Emissionsspektren verschiedener Gruppen von Phytoplankton; A: 8 Spezies der Cyanobakterien; B: 6 Spezies der Chlorophyceen; C: 5 Spezies der Chromophyta, D: organische Medien-Bestandteile, Erddekokt und Torfextrakt, und Freilandprobe aus der Bleiloch-Talsperre (unbehandelt); E: jew. 1. Balken: D urchfluß-Zytometer- und Emissionsspektrums-(jew. 2. Balken), Signalverhältnisse (vgl. Abbildung 132B) der Kulturen aus A-D

Die Schulter bei 735nm ist bei *Pediastrum* besonders ausgeprägt, aber auch bei *Chlorella* und der kokkalen Grünalge (bras. Isolat) deutlich.
Bei den Phycobilin-freien Chromophyta-Spezies in Abbildung 133 (alle außer *Cryptomonas*) finden sich ebenfalls lediglich das Chlorophyll-Maximum (682-687nm) und die 735nm Schulter, nur bei *Amphidinium* findet sich ein schwacher Peak im Bereich der Phycoerythrin-Fluoreszenz, der zunächst nicht erklärt werden kann. In Frage käme neben einer Verunreinigungen bei Messung eine Kontamination der Kultur oder das Signal eines unbekannten Stoffes.
Das Basal1-Medium enthält Erddekokt bzw. das Medium für *Cryptomonas* Torfextrakt, beide Zutaten weisen ähnliche Fluoreszenzspektren mit starker Emission im Kurzwelligen auf (Abbildung 133D, vgl. Carlson & Shapiro, 1981). In der Bleiloch-Talsperre kommen hohe Konzentrationen von organischen Verbindungen, insbesondere Ligninsulfonsäuren aus der Papierproduktion, vor, die chemisch ähnlich sind und auch einen vergleichbaren „Drift“ des Emissionsspektrums zu kürzeren Wellenlängen hin verursachen (Abbildung 133D). Außerdem ist in der Bleiloch Talsperren Probe (nicht angereichert, in vivo), in der Cryptomonaden dominierten, neben der Chlorophyll Fluoreszenz auch die des *Cryptomonas*-Phycoerythrins (620nm) zu erkennen.
Die Abbildung 133 E zeigt für alle verwendeten Kulturen die Signalverhältnisse am Durchflußzytometer und im Emissionsspektrum. Dabei ergeben sich für einige Proben bei den Emissionsspektren deutlich höhere Fluoreszenzen bei 585nm und 620nm als im Durchflußzytometer. Wie vorigen Absatz erwähnt, weisen gelöste bzw. partikuläre huminstoffartige organische Substanzen Fluoreszenzen auf, die von 650 nach 550 nm kontinuierlich ansteigen (Abbildung 133D). Das Medium und verunreinigende Partikel werden bei Messungen im Fluorometer zwangsläufig mit einbezogen. Im Durchflußzytometer können jedoch die interessierenden Partikel einzeln erfaßt werden, während Tröpfchen, die lediglich Medium bzw. organische Verunreinigungen enthalten, von diesen getrennt werden. Hier könnte also ein plausibler Grund für die beobachteten Unterschiede liegen, wobei die Emissionsspektren gleichzeitig als potentiell Fehler-belasteter erscheinen müssen.
Im Kulturverlauf verändern sich die **Verhältnisse von Phycobiliproteinen zu Chlorophyll** a sowohl bei Cyanobakterien als auch bei Cryptomonaden stark (Gombos et al, 1987, und Riethmann et al, 1988, Lewitus & Caron, 1990). Zunächst werden große Mengen an Phycobiliproteinen gebildet, die jedoch sobald ein Mangel an Stickstoff auftritt zu einem hohen Prozentsatz abgebaut werden. Es ist zu erwarten, daß sich die im Kulturverlauf ändernden Stöchiometrien auch auf die Emissionsspektren auswirken. Bei Freilandproben sind auch sehr unterschiedliche physiologische Zustände des Phytoplanktons zu erwarten.
Für einige Phycobilin-haltige Spezies neben den oben gezeigten Emissionsspektren von exponentiell wachsenden Kulturen auch solche von älteren, bis hin zu stark seneszenten Kulturen aufgenommen. Sie wurden jeweils auf die Fluoreszenz bei 685nm normiert, um eine gute Vergleichbarkeit der Formen der Spektren zu erreichen. In Abbildung 134 werden die dabei erhaltenen Ergebnisse jeweils dem Emissionsspektrum einer Grünalge (nur Chlorophyll-Fluoreszenz) gegenübergestellt. Bei *Microcystis* ähneln sich die Spektren der drei verschieden alten Kulturen (14d, 28d, 42d) über weite Bereiche, nur bei der stark seneszenten Kultur ergibt sich eine um ca. 40% herabgesetzte Phycocyanin-Fluoreszenz, der Unterschied gegenüber dem Grünalgen-Spektrum ist aber immer noch sehr deutlich. *Oscillatoria* zeigt in allen drei Kuluraltern relativ ähnliche Spektren, die Fluoreszenz des Phycoerythrins sinkt jedoch bei der stark seneszenten Kultur auf weniger als die Hälfte. Ein ähnliches Bild ergibt sich für *Cryptomonas*. Im Falle von *Synechococcus* zeigt die exponentiell wachsende Kultur das typische Emissionsspektrum ausschließlich Phycocyanin-haltiger Cyanobakterien. Die extrem seneszente Kultur weist nur noch eine insgesamt sehr schwache Fluoreszenz auf, die zu den kürzeren Wellenlängen hin ansteigt.

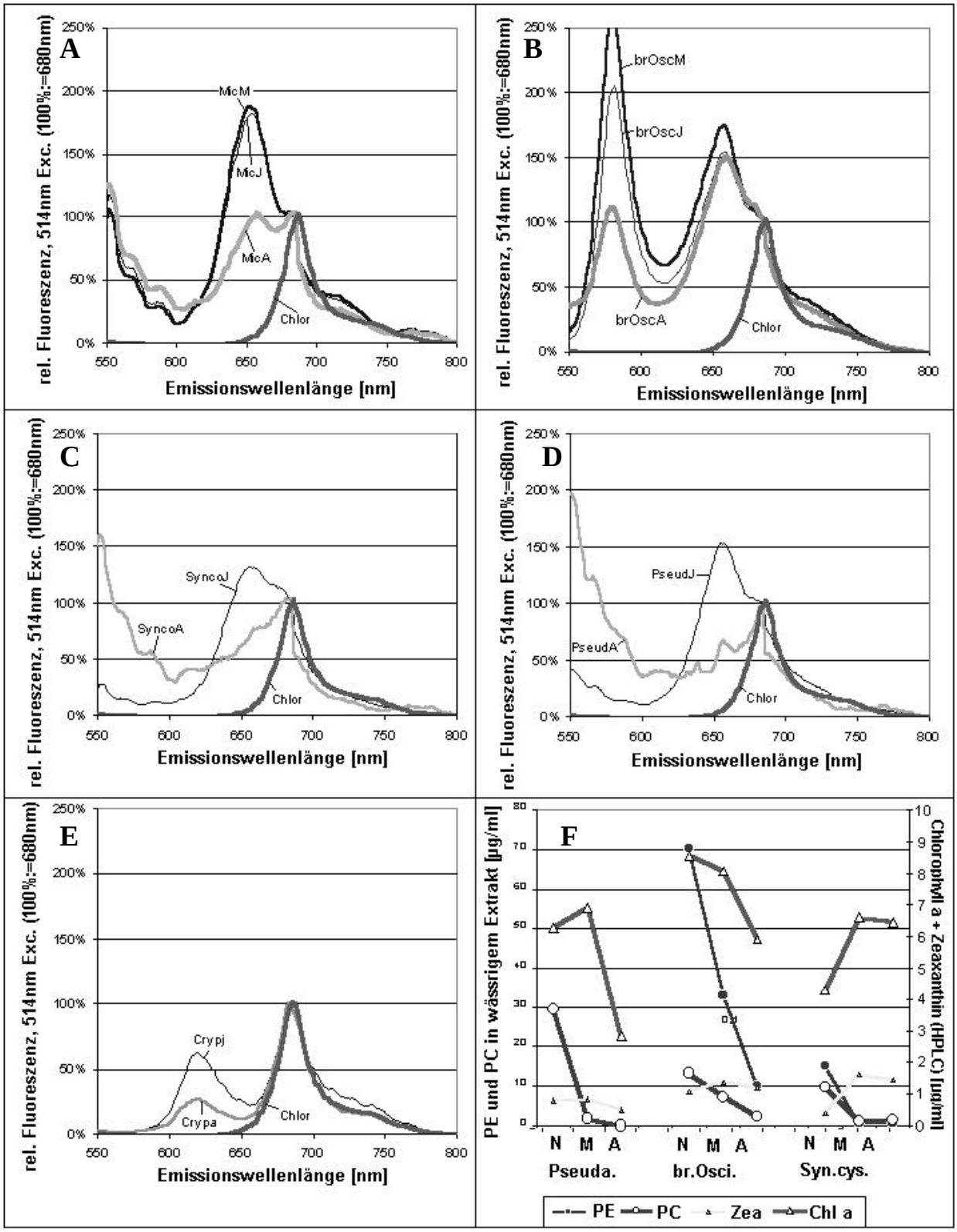


Abbildung 134: Emissionsspektren verschieden alter Kulturen von 4 Phycobilin-haltigen Spezies im Vergleich zu Emissionsspektrum einer Chlorophycee (keine Phycobiline)auf Chlorophyll Fluoreszenz Maximum normiert , ein J hinter dem Namen weist auf 14Tage alte Kultur hin (jung), ein M auf 28d (mittel), A auf 32d alte (alt); A: Microcystis aeruginosa, B: Oscillatoria spec; C: Synochococcus spec.; D: Pseudanabaena spec.; E: Cryptomonas ovata; E: Pseudanabaena spec.; F: Pigmentgehalte von Zeaxanthin u. Chlorophyll a, sowie Absorption des Phycoerythrin und Phycocyanin (wässr. Extrakt, im Max.) bei 3 versch. alten Kulturen (13, 90, 111d) dreier Cyanobakterienspezies

Die Phycocyanin-Fluoreszenz ist gegenüber der bei 680nm um ca. 40% herabgesetzt, trotzdem unterscheidet sich das Spektrum klar von dem der Chlorophycee. Insbesondere ist das Verhältnis von Phycocyanin- zu „Chlorophyll a“ -Fluoreszenz immer noch deutlich über 10. Dieser Wert wird später zur Identifizierung von Cyanobakterien verwendet (s.u.). Bei *Aphanizomenon* wurden bei verschieden alten Kulturen fast identische Emissionsspektren gefunden, die dem der jungen *Microcystis*-Kultur ähnlich waren (nicht abgebildet).

In sensezenten bzw. absterbenden Pflanzenzellen werden sogennante „Polyphenole“ gebildet. Sie zeigen bei Anregung mit 485nm eine typische gelbgrüne Fluoreszenz (von leider kein Spektrum vorliegt), die bei mikroskopischen Untersuchungen genutzt werden kann, um in Geweben intakte Zellen von sterbenden zu unterscheiden. Diese Tatsache wird u.a. bei der Untersuchung der Resistenzbildung bei höheren Pflanzen genutzt (Moch, 2000). Die deutlich erhöhte kurzwellige Fluoreszenz bei seneszentem Phytoplankton ähnelt der der Ligninsulfonsäuren, wie sie im Abwasser der Bleiloch Talsperre vorkommen bzw. der des Erddekoktes bzw. Torfextraktes (enthalten Huminstoffe). Möglicherweise kommen auch bei seneszentem Phytoplankton kurzwellig fluoreszierende Polyphenole vor. Andererseits ist es auch durchaus möglich, daß es sich bei den starken kurzwelligen Fluoreszenzemission alter Kulturen – wie vermutlich bei einigen Spezies in Abbildung 133E – um lösliche oder partikuläre Substanzen handelt, die mit den eigentlichen Algenzellen nichts zu tun haben, sondern sich im Medium befinden (möglicherweise aber von den Algen direkt oder indirekt abgegeben wurden). Im Durchflußzytometer wiesen die als Detritus klassifizierten Partikel (s.u.) auch jeweils relativ hohe kurzwellige Fluoreszenzen auf.

Ein Verfahren zur **photometrischen Quantifizierung von Phycobilinen** nach wässriger Extraktion mit einem Phosphatpuffer wurde nur im Ansatz entwickelt bzw. getestet (es traten Probleme mit der Vollständigkeit der Extraktion, v.a. bei geringen Konzentrationen auf). Erste Experimente gaben jedoch in Übereinstimmung mit Literaturdaten (s.o.) einen Hinweis darauf, daß die Gehalte an Phycobilinen bzw. Chlorophyll im Kulturverlauf wahrscheinlich dramatischeren Änderungen unterworfen sind als die *in vivo* Fluoreszenzen. Da beide Untersuchungen jedoch nicht an den gleichen Kulturen durchgeführt wurden, muß diese Vermutung erst noch bewiesen werden.

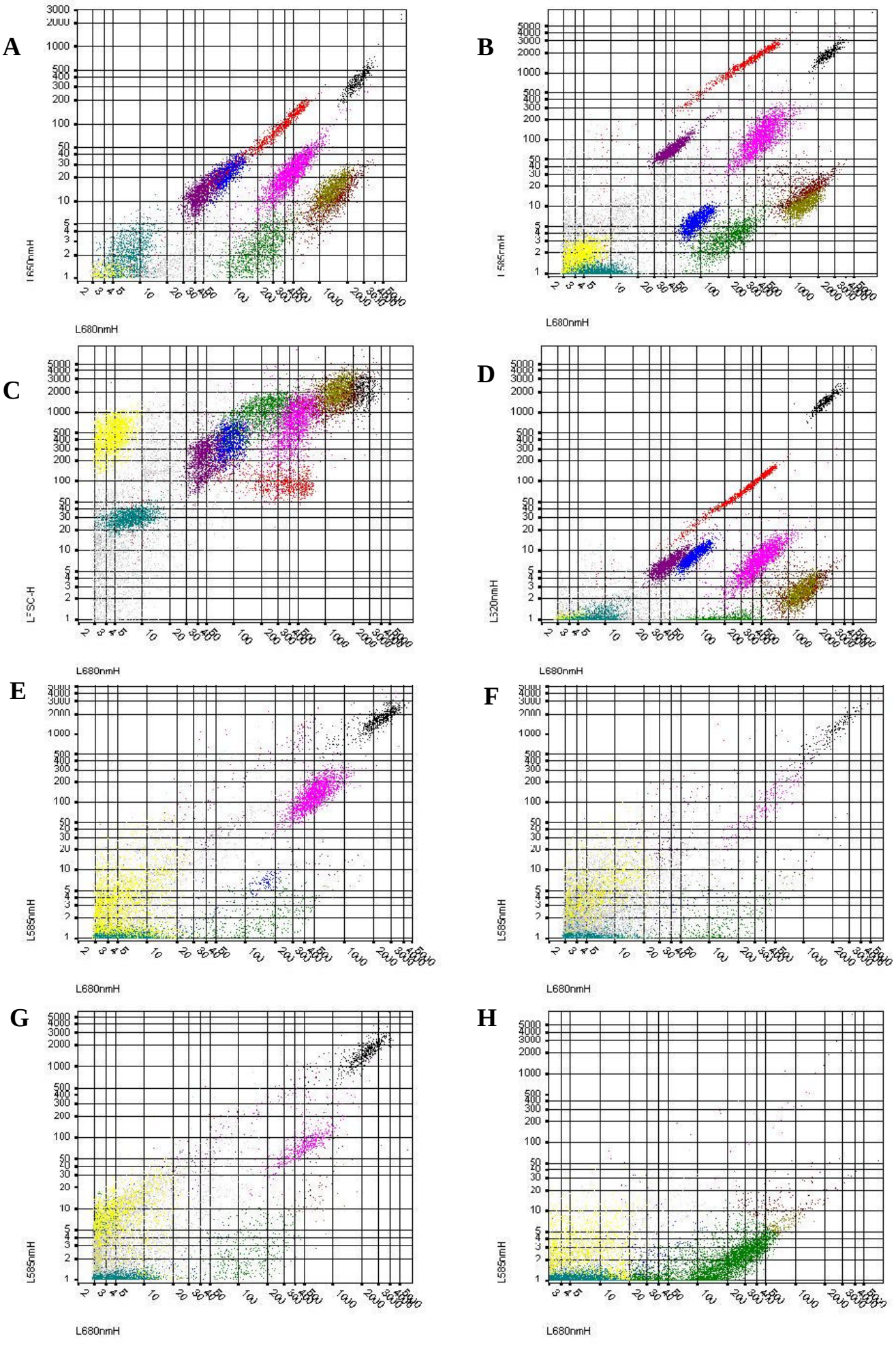
Wie Abbildung 134F zeigt, wurden für 3 Spezies jeweils drei verschieden alte Kulturen mittels HPLC Pigmentanalyse und photometrischer Analyse wässriger, Phycobilin-haltiger Extrakte (aus gefriergetrockneten Proben) untersucht. Zur Berechnung der Phycobilinkonzentrationen wurden Extinktionskoeffizienten aus Rowan (1989) verwendet ($E^{1\%}_{1cm}$: PE: 96,2, PC: 59,2). Die jüngsten batch-Kulturen waren jeweils 13, die mittleren 90 und die ältesten 111 Tage alt. Es zeigt sich eine dramatische Abnahme der Phycobilin-Konzentration mit zunehmendem Alter, während die Chlorophyll a und Zeaxanthin-Gehalte erst später und in geringerem Ausmaß zurückgehen. Minimal unterschied sich das Verhältnis von Chlorophyll a zu Phycobilinen bei einer Spezies um einen Faktor 4, maximal um 165, wobei hier sicherlich auch die Nachweisgrenze des Photometers erreicht wurde.

Bei der Ermittlung von Konzentration der Phycobiline spielt das Extraktionsverfahren eine große Rolle. Gefriergetrocknete Proben zeigten nach Aufschluß im Zellhomogenisator eine bessere Ausbeute als frische bzw. einfach nur gefrorene Zellen. Bei photometrischer Konzentrationsbestimmung ist relativ schnell die Empfindlichkeits-Schwelle erreicht. Außerdem können die Phycoerythrine der Cyanobakterien und von *Cryptomonas* wegen sehr ähnlicher Absorptionseigenschaften nicht unterschieden werden. Bei der fluorometrischen Bestimmung hingegen ist es wesentlich, daß geringe Proben-Konzentrationen eingesetzt werden, um die Reabsorption so gering wie möglich zu halten. Die Empfindlichkeit stellt hingegen kaum ein Problem dar. Insofern wäre die Fluoreszenz sicherlich geeigneter, um die Konzentrationen der Phycobiline aus Freilandproben zu ermitteln. Es treten hier jedoch eine Reihe von Problemen auf, die nicht so

einfach zu lösen sind: wenn Phycoerythrin und Phycocyanin gleichzeitig in variablen Anteilen vorkommen, kann auch bei geringen Probenkonzentrationen kein linearer Zusammehang zwischen Absorption und Fluoreszenz einzelner Phycobiline gefunden werden, da zwischen diesen beiden Pigmenten eine relativ effektive Energieübertragung stattfindet (die von den jeweiligen Anteilen abhängt). Durch Zugabe von Glycerin konnte sowohl die in vivo Fluoreszenz als auch die der Extrakte (in vivo bis zu einem Faktor 20) gesteigert werden.
Bei der verwendeten *Oscillatoria spec.* ergab sich nach Zugabe von Glycerin zur Kultur ein bemerkenswerter Effekt: die vorher deutliche Trübung aufgrund der Brechung an den Trichomen verschwand völlig, gleichzeitig zeigte sich eine mit bloßem Auge leicht erkennbare, leuchtend orange Fluoreszenz. Nach Filtration der so behandelten Probe zeigte sich, daß das Phycoerythrin selektiv und fast quantitativ in Lösung gegangen war. Bei anderen Spezies wurde ein solcher Effekt nicht beobachtet. Dieses Ergebnis spricht jedenfalls dagegen, die Signalintensität der Phycobilinfluoreszenz bei Durchflußzytometer Messungen durch Zugabe von Glycerin zu steigern.
Jeffrey et al (1997) weisen darauf hin, daß es bislang keine ausreichend selektive und empfindliche Methode gibt, um Phycobiline in Freilandproben zu quantifizieren. Die Eigenschaften der Phycobiliproteine ändern sich je nach pH und je nach Konzentration (wenn sich ihr Aggregationszustand ändert, Rowan, 1989). Wahrscheinlich sind die Phycobiline aufgrund ihrer Fluoreszenz am ehesten in der Durchflußzytometrie zu nutzen. Da ihre Stöchiometrien im Verhältnis zu anderen Parametern, insbesondere Chlorophyll a, so extrem variabel sind, dürfte Ihre Konzentration kaum analog der der Carotinoide als Marker Verwendung finden. Trotzdem kann sie eine wichtige ökologische Informationen liefern (Stickstoffmangel, Seneszenz), zumal diese Pigmente auch erheblich zur Absorption des Lichtes beitragen. Auf dem Gebiet der Analyse von Phycobilinen besteht sicherlich noch erheblicher Forschungsbedarf.

4.6.2 Am Durchflußzytometer bietet die Vorwärtsstreuung einen zusätzlichen Parameter, der zusammen mit den Fluoreszenz-Intensitäten einzelner Partikel gegenüber Emissionsspektren einen qualitativ neuen Aspekt einbringt

Mit einem Durchflußzytometer werden die absoluten Fluoreszenz- und Streuungssignale einzelner Partikel (Zellen oder Kolonien) erfaßt, woraus Aussagen über die Größe und Pigmentierungsintensität der Partikel abgeleitet werden können. Die so erhaltene Information geht also wesentlich stärker ins Detail als die des Fluorometer, das pro Probe ein Spektrum, das allerdings von den Wellenlängen her wesentlich besser aufgelöst ist, liefert. In Abbildung 135C-F werden die verschiedenen, mit dem Zytometer bestimmten Parameter von 11 Spezies jeweils gegen die Chlorophyll Fluoreszenz (680nm, x-Achse) aufgetragen. Die Messungen wurden – bei gleichen Geräteeinstellungen – jeweils mit einzelnen Spezies durchgeführt. Anschließend wurden die Ergebnisse in einer Grafik dargestellt (farbliche Unterscheidung). Insbesondere fällt auf, daß alle 5 verwendeten Cyanobakterien im Plot der Phycocyanin-Fluoreszenz (Abbildung 135) auf einer Linie liegen, also ähnliche Fluoreszenz-Verhältnisse aufweisen. Die beiden Phycoerythrin-Fluoreszenzen liefern eine sehr gute Differenzierung zwischen Spezies mit verschieden hohen Phycoerythrin-Gehalten. Insbesondere kann die Phycoerythrin-Fluoreszenz von *Cryptomonas* von der des Phycoerythrins der Cyanobakterien unterschieden werden. *Rhodomonas* zeigt hingegen eine Phycoerythrinfluoreszenz, die der der Cyanobakterien ähnelt.
SPSS bietet mit den sogenannten interaktiven Grafiken eine gute Möglichkeit, mehr als 2 dimensionale Daten darzustellen. Bei den xy-Plots können zusätzlich zu den beiden Achsen weitere metrische Variablen für die Darstellung der Färbung der Punkte und für deren Größe sowie eine weitere kategoriale für die Symbolform gewählt werden.


A
B
C
D
E
F
G
H
L680nmH
L585nmH
L650nmH
L520nmH
L'SC-H

I

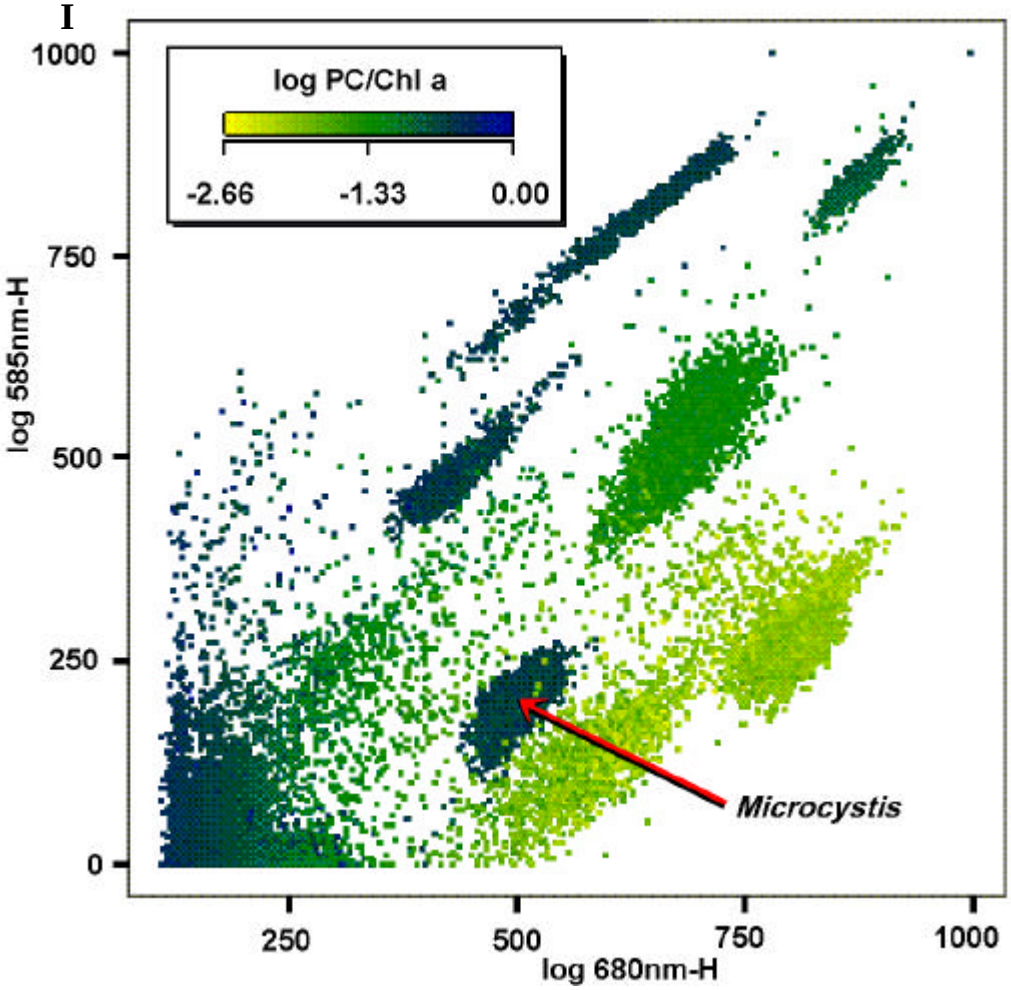


Abbildung 135: A-D: Durchflußzytometer Messungen von 10 Spezies aus Laborkulturen und einer Freiland-Referenz (Rhodomonas spec., aus Bleiloch Talsperre); die Proben wurden einzeln gemessen und die Daten anschliessend in einer Grafik dargestellt; x-Achse: jeweils Chlorophyll a Fluoreszenz; y-Achse: A: Phycocyanin (650nm); B: Phycoery-thrin der Cyanobakterien (585nm), C: Vorwärtsstreuung (FSC-H); D: Phycoerythrin von Cryptomonas; E-F: Bleiloch-Talsperren Proben von 4 Orten (0m, 27.08.1997), dargestellt ist jeweils auf der x-Achse 680nm, auf der y-Achse 585nm Fluoreszenz(vgl B für Referenzen), analysierte Partikel: jew. 10000; E: Wettera-Bucht; F: Blasenschleier; G: Mauer; H: Piere; die Farben stehen für folgende Spezies: rot Oscillatoria spec., dunkelblau: Microcystis aeruginosa, lila: Synechocystis spec. (11d), gelb: Synechocystis spec. (42d), türkis: Anacystis nidulans, schwarz: Cryptomonas ovata, pink: Rhodomonas spec. (Freiland-Referenz), ocker: Amphidinium klebsii, rotbraun: Cyclotella meneghiniana, grün: Chlorella fusca, grau: Detritus; I (unten, nächste Seite): interaktiver xy-Plot (SPSS), Skalen und Daten vgl. B (Erklärung im Text)

Die Abbildung 135 I vereinigt die Informationen der Teilabbildungen A und B: während beide Achsen mit B übereinstimmen[24], stellt die Farbe das (logarithmisierte) Verhältnis der Phycocyanin zur Chlorophyll a Fluoreszenz (vgl. A) dar.
Es wird deutlich, daß sich so die relativ hohe Fluoreszenz des Phycocyanins bei gleichzeitig geringem Signal des Phycoerythrins für *Micocystis* gut darstellen läßt.
So können Cyanobakterien von Phycobilin-freien Eukaryoten (hellgrün) auch in Proben unbekannter Zusammensetzung schon optisch gut unterschieden werden, ohne daß eine weitere Bearbeitung der Daten nötig ist.

[24] die Achsenbeschriftung ist hier lediglich anders, weil die logarithmisierten Originaldaten verwendet wurden, da sich mit dem Programm bei diesem Grafiktyp keine logarithmische Darstellung der Achsen wählen ließ

4.6.3 Laborreinkulturen können im Durchflußzytometer gut unterschieden werden, wenn sie unterschiedliche Fluoreszenzmuster und / oder unterschiedliche Vorwärtsstreuung bzw. Signalintensitäten aufweisen

Sollen Proben unbekannter Zusammensetzung am Durchflußzytometer charakterisiert werden ist es sinnvoll, Ähnlichkeiten der analysierten Partikel mit Referenzen (hier Meßdaten von unialgalen Reinkulturen) zu identifizieren. Zu diesem Zwecke können z.B. charakteristische Fluoreszenz-Verhältnisse verwendet werden. Durch Kombination solcher Verhältnisse unter Berücksichtigung von Signalintensitäten kann für alle verwendeten Referenz-Spezies eine Zuordnung (=Klassifizierung) gefunden werden (Tabelle 33). Als Grundlage für das Erstellen der Kriterien wurden x-y-Grafiken der verschiedenen Parameter verwendet (vgl. Abbildung 136), in denen die Daten der Reinkulturmessungen abgebildet waren. Den Kriterien entsprechen logische Kombinationen aus der Lage der Datenpunkte einzelner Spezies zu den verschiedenen Geraden.

Kriterium Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		Kriterium Nr.	
Detritus	+											1:	(A:)680F<50 und ((B:)FSC<10 oder
Cryptomonas	---	+											((C:)620F/650F>1.2 und (D:)620F+FSC<100))
Anacystis	---	---	+	+	+							2 :	620F*2>650F
Syne-choc.senesz.	---	---	+	+	---							3:	650F*10>680F
Oscillatoria	---	---	+	---	---	+						4:	100/650F>680F
Microcystis	---	---	+	---	---	---	+					5:	FSC<100
Synechoc.exp.	---	---	+	---	---	---	---					6:	585F*0.3>680F
Rhodomonas	---	---	---					+				7:	650F/585F>1
Chlorella	---	---	---					---	+			8:	680F/10<585F
Amphidinium	---	---	---					---	---	+		9:	3000/585F>680F
Cyclotella	---	---	---					---	---	---		10:	(620F-1)/3.3+7.5>585F
+: Kriterium erfüllt						---: Gegenteil des Kriteriums erf.							

Tabelle 33: Kriterien zur Klassifizierung der Laborkulturen anhand von Durchflußzytometer Signalen; die Grundlage hierzu boten xy-Plots; 680nmF:680nm Fluoreszenz, für andere Wellenlängen entsprechend

Insbesondere können Cyanobakterien aufgrund des Verhältnisses der Phycocyanin- zur Chlorophyll Fluoreszenz (Kriterium 3) gut erkannt werden. Für die Unterscheidung der Phycoerythrinhaltigen Spezies konnten jeweils Verhältnisse von Fluoreszenzen gefunden werden. Nur für die Spezies ohne Phycobiline (*Chlorella, Amphidinium, Cyclotella*) beruht die Unterscheidung auf minimalen Unterschieden in den Fluoreszenzmustern, hauptsächlich wird der Unterschied in der absoluten Chlorophyll Fluoreszenz genutzt (zumindest zur Identifizierung von *Chlorella*). Neben der Klassifizierung anhand von Formeln (Tabelle 33) bietet sich die Diskriminanzanalye als statistisches Verfahren an, wenn es gilt, Fälle anhand von Referenzen Gruppen zuzuordnen.
Dabei errechnet das Statistikprogramm (hier SPSS) anhand einer sogenannten Lernstichprobe (entspricht hier Reinkultur-Messungen) eine Zuordnungsvorschrift, anhand der auch unbekannte Fälle in die bei der Lernstichprobe eingeführten Gruppen eingeordnet werden können. Das Verfahren wurde unter Material und Methoden (Kapitel 2.5.4) beschrieben. Wie die Tabelle 34 zeigt, lassen sich die als Referenzen genutzten Spezies sowohl durch die entwickelten Kriterien als auch durch Diskriminanzanalyse sehr gut klassifizieren. Die grau unterlegte Diagonale enthält die Prozent der Partikel einer Gruppe, die durch die Zuordnung wiederum der gleichen Gruppe zugeordnet wurden. Die größten Fehler zeigen sich bei der Unterscheidung von

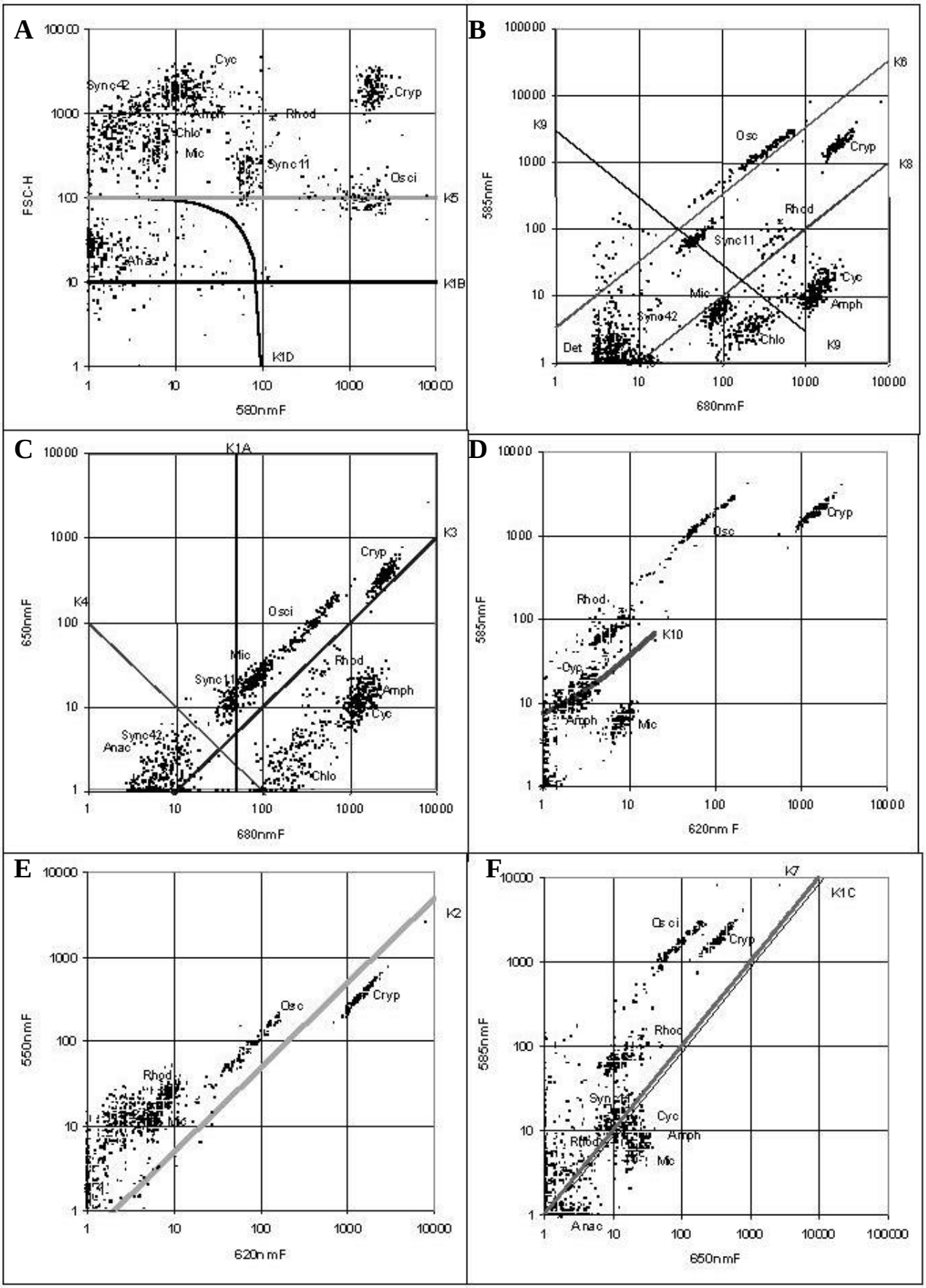


Abbildung 136 : grafische Darstellung der zur Unterscheidung der Referenz-Spezies benutzten Kriterien (K 1-10: Kriterium Nr.1-10, vgl. Tabelle 33), es wurden jeweils nur 150 Partikel jeder Gruppe dargestellt, um die Streuung der Werte anzudeuten

A	→ Klassifizierung durch Kriterien (Tabelle 33) [% der Spezies klassifiziert als]										
↓ echte Identität	Cryp.	Chlor.	Amph.	Cyc.	Anac.	*SC*. 42d	Osci.	*SC*. 11d	Mic.	Rhod.	detritus
Cryp.	99.7										0.3
Chlor.		96.3	0.86	2.72							0.1
Amph.		0.24	84.3	15.5							
Cyc.		0.78	14.9	84.3							0.1
Anac.					96.3	0.1					3.5
SC. 42d						100.0					
Osci.		0.2			1.1	0.5	98.5				1.1
SC. 11d					0.1	1.2	0.06	97.6			0.1
Mic.									100.0		
Rhod.										99.7	0.3
Detritus		4.1	0.3	3.13	7.3	6.0		0.71	0.3	1.9	76.3

B	→ Klassifizierung durch Diskriminanzanalyse [% der Spezies klassifiziert als]										
↓ echte Identität	Cryp.	Chlor.	Amph.	Cyc.	Anac.	*SC*. 42d	Osci.	*SC*. 11d	Mic.	Rhod.	detritus
Cryp.	100.0										
Chlor.		95.0	2.9	2.0		0.1					
Amph.		0.7	88.0	11.4							
Cyc.		2.7	16.0	80.1				0.1		0.7	
Anac.					99.1	0.1			0.1		0.8
SC. 42d						100.0					
Osci.							93.5	6.5			
SC. 11d							0.1	99.9			
Mic.									100.0		
Rhod.		0.6					0.8	0.9	0.4	96.8	0.2
Detritus		5.3		2.4	13.5	6.1	0.0	4.1	0.2	1.1	68.4

Tabelle 34: Klassifizierung von 11 Laborkulturen sowie Rhodomonas spec. durch die in Tabelle 33 aufgeführten Kriterien; ein Datensatz mit Partikeln bekannter Idendität (auf Messungen mit reinen Spezies beruhend) wurde klassifiziert, in der Tabelle ist die Original-Idendität dem Klassifizie-ungsergebnis gegenübergestellt; A: Formel-Kriterien (Tabelle 33); B: Diskriminanzanalyse

Cyclotella und *Amphidinium*, hier wurden jeweils rund 15% der Zellen der jeweils anderen Gruppe zugeschlagen. Die „interaktive“ SPSS-Grafik in Abbildung 137 zeigt, eine Möglichkeit , wie die Kreuztabellen optisch dargestellt werden können: die einzelnen xy-Plots entsprechen der eingesetzten Original-Identität der Partikel, die farbliche Unterscheidung der Zuordnung dieser Partikel durch die Klassifikation.

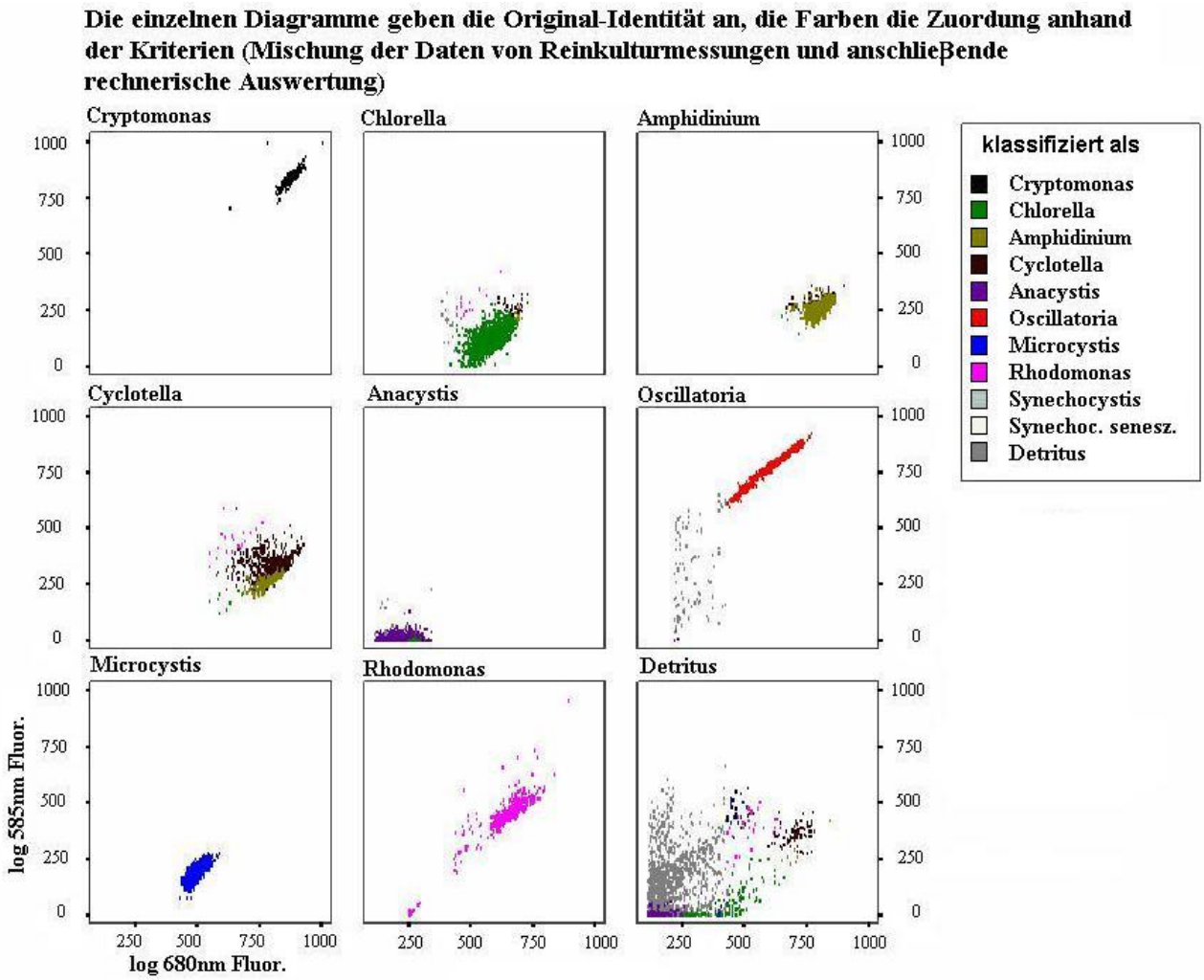


Abbildung 137: ein Klassifizierungsergebnis mit Referenzspezies (vgl. Tabelle 34) wird beispielhaft grafisch anhand einer „interaktiven" SPSS Grafik dargestellt: Zuordnung der jeweiligen Spezies (einzelne Plots entsprechen Zeilen in Kreuztabelle) zu Gruppen (Datenreihen mit farblicher Unterscheidung, entsprechen Spalten in Kreuztabelle), im Gegensatz zur Kreuztabelle wird nicht deutlich, wie viel Prozent richtig klassifiziert wurden, aber es zeigt sich, in welchem Datenbereich die falsch klassifizierten Datenpunkte liegen

4.6.4 Mikroskopisch bestimmte Merkmale und Vorwärtsstreuung: kann das Biovolumen aus Zytometer-Signalen errechnet werden?

Das Signal der Vorwärts-Streuung kann als Information über die Partikelgröße aufgefaßt werden (vgl. Dubelaar & Rejden, 1995, Jonker et al., 1995) und bietet so prinzipiell die Möglichkeit, auf das Biovolumen zu schließen. Anhand der Laborkultur-Referenzen kann jedoch gezeigt werden, daß der Zusammenhang zwischen diesem beiden Parametern auch von der Partikel-Form abhängt (Abbildung 138A). Am Mikroskop wurden Zellen bzw. Trichome der einzelnen Spezies vermessen. Die Streuung der so erhaltenen Längen, Breiten, Volumina und Oberfächen wurde mit der Streuung der am Durchflußzytometer gemessenen Vorwärts-Streuungs-Werte verglichen. Dabei wurden jeweils die oberen und die unteren 10% der Werte ausgeschlossen, um den Einfluß von Ausreißern zu vermeiden. Der FSC Wert scheint die beste Korrelation mit dem Durchmesser aufzuweisen (Abbildung 138B, Mediane einzelner Spezies aufgetragen). Auch die Meßwerte der einzelnen Zellen führen zu einer guten Regression (r^2=0,938, n=448, FSC-H=-287+259,6*Durchmesser[µm], 11 Spezies berücksichtigt). Die FSC Werte sind in dem Maße immer weniger „proportional" zu dem Biovolumen (relativ zu klein), wie die Form des Partikels

von einer Kugel abweicht. Kommen in einer Probe nur gleich geformte Partikel vor, sollten höhere Streuungs-Werte zumindest für höhere Biovolumina stehen.

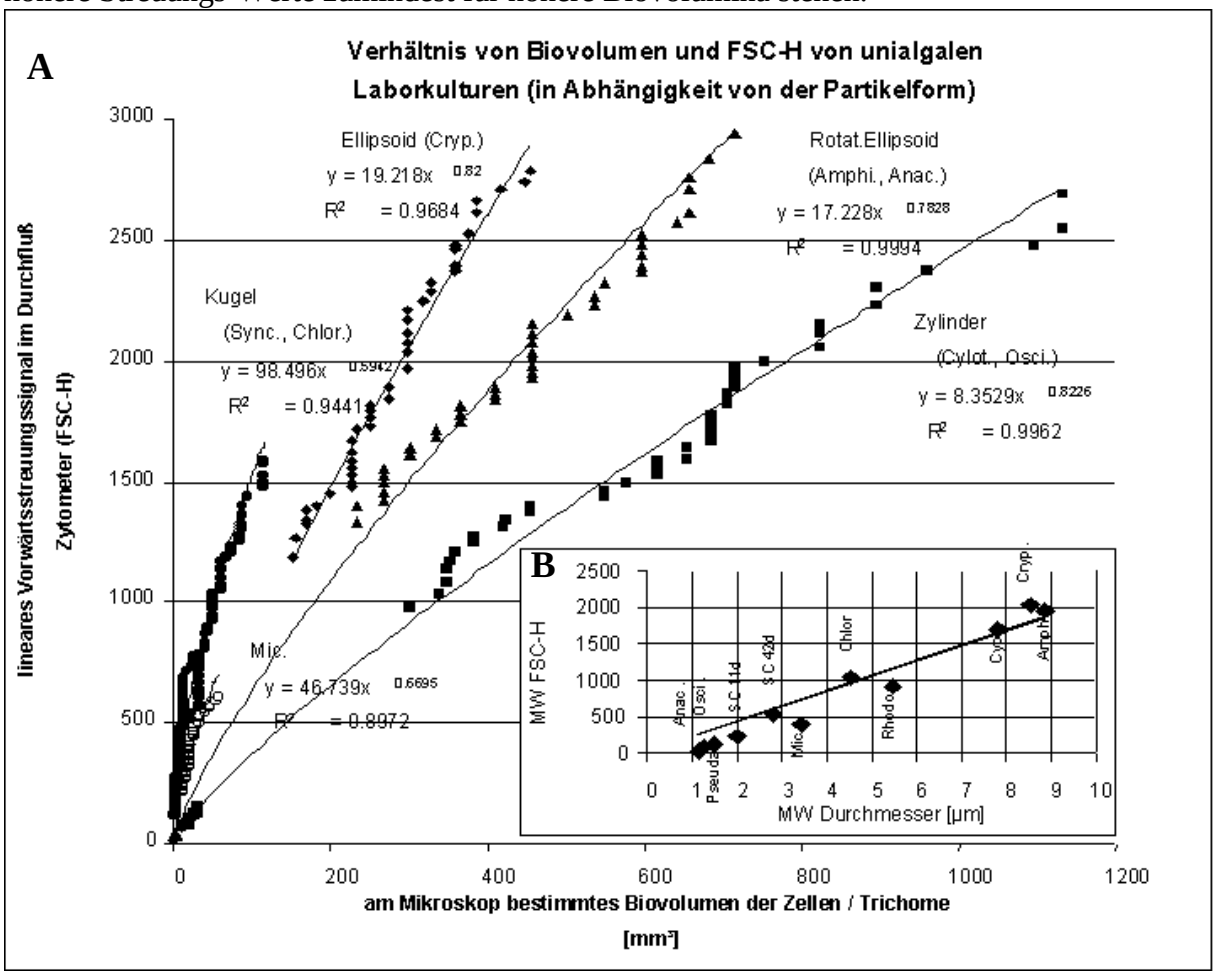


Abbildung 138: A: Verhältnis des Biovolumens und der Vorwärtsstreuung in Abhängigkeit der Partikelform (Spezies wie in Abbildung 135); die dargestellten Zusammenhänge sollten als rein deskriptiv aufgefaßt werden; B: mittlerer Durchmesser und mittleres Vorwärtsstreuungs-Signal (FSC-H) der gleichen Spezies

Umgekehrt können die FSC Werte aufgrund des beobachteten Zusammenhanges zwischen Durchmesser und Vorwärtsstreuung in Biovolumina umgerechnet werden, wenn die Formen der jeweiligen Partikel bekannt sind. Diese können bei Freilandproben jedoch nur durch Sortieren der jeweiligen Punktehaufen bestimmt werden, da die Kriterien der Klassifizierung am Durchflußzytometer unabhängig von der Partikelform sind. In den unterscheidbaren Gruppen können jeweils eine ganze Reihe verschieden geformter Spezies vorkommen. Durch Sortieren ist es auch möglich, einen unmittelbaren Vergleich zwischen FSC-Werten und Biovolumen zu erhalten. Sie kann für die jeweilige Spezies als „Eichung" benutzt werden, die neben der Form auch die spezifischen Brechungseigenschaften berücksichtigt. Um für die Bleiloch Talsperren Proben aus den Vorwärtsstreuungen Biovolumina zu berechnen, wurde für die häufigsten Spezies eben so vorgegangen, während für die übrigen die ihren Formen entsprechenden Regressionen eingesetzt wurden.

Simon et al. (1994) beschreiben für 23 marine Phytoplankton Spezies auch einen linearen Zusammenhang (r^2=0,85) zwischen Zelldurchmesser und Vorwärtsstreuung (Callieri et al., 1996, vgl. auch Koch et al, 1996). Auch wenn die Regression in der Praxis durchaus als hinreichend genau betrachtet werden kann, fallen einige systematische Abweichungen auf: *Microcystis aeruginosa* zeigt ein vergleichsweise geringes Verhältnis von Durchmesser zu Vorwärtsstreuung,

Chlorella fusca ein relativ hohes. Mehr oder weniger systematische Fehler der mikroskopischen Biovolumen-Bestimmung lassen sich nicht ganz ausschließen, zumal die Proben vorher fixiert werden mußten.
Das Streuungssignal hängt allerdings nicht nur von der Partikelgröße und -Form, sondern auch vom Brechungsindex der Zelle relativ zum Medium ab (Dubelaar & Reijden, 1995; Jonker et al., 1995). Abweichungen von der Regression könnten also auch hierin begründet sein.
Dubelaar und van der Reijden (1995) weisen darauf hin, daß der Einfluß des Brechungsindex bei kleinen Zellen viel ausgepägter ist. Zellen mit einem Durchmesser größer als 50µm werden eher dem ”shadow type“ zugeordnet, bei dem die Brechung sehr stark nach vorne orientiert ist und deshalb weniger vom Brechungsindex beeinflußt wird. *Microcystis aeruginosa* hat wegen ihrer intrazellulären Gasvakuolen einen geringeren Brechungsindex (Dubelaar & v.d. Reijden, 1995).

4.6.5 Klassifizierungsverfahren und Sortieren als Grundlage für die Analyse von Freilandproben

Die unter 4.6.2 beschriebenen Klassifizierungsverfahren lassen sich auch auf Freiland-Proben anwenden und liefern hier die Zuordnung der Referenzen zu Partikeln mit ähnlichen Signal-Eigenschaften. Da prinzipiell jedoch andere Spezies vorkommen können, kann das Klassifizierungsverfahren nicht die mikroskopische Bestimmung von Spezies ersetzen.
Die Diskriminanzanalyse sollte nur dann angewandt werden, wenn für alle in der Freilandprobe vorkommenden Spezies Referenzen vorliegen, die genau die gleichen Signaleigenschaften besitzen. Variationen in den Signal-Verhältnissen bzw. Intensitäten führen bei diesem Klassifizierungsverfahren sonst schnell zu schwer interpretierbaren Zuordnungen. Bei der Formel-Klassifizierung hingegen wurde in den Kriterien festgelegt, welche Eigenschaften zu welcher Zuordnung führen. Hier wurde darauf geachtet, daß sich wichtige Unterteilungen wie die Identifikation von Cyanobakterien ausschließlich an sehr typischen Fluoreszenz-Verhältnissen orientieren, die bei allen analysierten Spezies (auch verschieden alten) gefunden wurden und von denen deshalb auch erwartet werden kann, daß sie für viele Freiland-Spezies eine richtige Klassifizierung dieser wichtigen Gruppen gewährleisten. In der Literatur werden auch Klassifizierungsverfahren mit künstlichen neuralen Netzwerken (Culverhouse et al, 1996, Frankel et al, 1996), die Spezies oder Gruppen flexibel erkennen, bzw. quadratischer Diskriminanzanalyse und canonischer Varianzanalyse (Carr et al, 1996) beschrieben.
Mit der auch für die Labor-Referenzen benutzten Durchflußzytometer Methode wurden 4 Proben aus der Bleiloch Talsperre analysiert (vom 27.08.1999, Oberflächenproben an 4 verschiedenen Orten). Die Probennahme erfolgte am Vortag; nach Filtration durch eine 100µm Gaze (Abtrennen von Zooplankton) wurden die Proben lediglich kühl gelagert und konnten dann direkt zur Messung verwendet werden. Es waren also keine weiteren Verarbeitungs-, Konservierungs-, Konzentrierungs- oder Färbungsschritte notwendig. Die Messungen dauerten zwischen 2 und 7 Minuten (für jeweils 10000 Partikel), bei Chlorophyll a Konzentrationen zwischen 6 und 65 µg/l.
DieAbbildung 135E-H zeigt die Ergebnisse der Messungen mit Bleiloch-Talsperren Proben. In der Wettera Bucht (Abbildung 135E) fällt eine relativ große Population von *Rhodomonas* (pink) auf, aber auch *Cryptomonas* (schwarz) ist gut zu erkennen. Eine deutliche wenn auch geringe *Microcystis*-Population (blau) wurde ebenfalls identifiziert. Im Blasenschleier (Abbildung 135F) und an der Mauer (Abbildung 135G) sind beide Cryptomonaden ebenfalls vertreten, hier treten jedoch sehr kleine Partikel, die als Detritus (grau) oder sehr kleine (seneszente) Cyanobakterien klassifiert wurden (gelb), stärker hervor. An der Piere (Abbildung 135H) fehlen die Cryptomonaden fast völlig, statt dessen dominieren die Phycobilin-freien Partikel, die als *Chlorella, Amphidinium* bzw. *Cyclotella* klassifiziert werden.
Die Zuordnung der Partikel zu den Referenz-Spezies beruht zunächst lediglich auf ähnlichen

Signal-Eigenschaften. Durch Sortieren (vgl. Reckermann, 2000) von distinkten Punktehaufen konnten die Zuordnungen von *Cryptomonas*, *Rhodomonas* und *Microcystis* bestätigt werden, während die Klassifizierung der Phycobilin-freien Partikel – erwartungsgemäß – zu Fehlern führte. Die Größenverteilung enspricht im Freiland nicht derjenigen der Referenzen. Da diese ähnliche Fluoreszenz-Verhältnisse aufweisen, ist keine Unterscheidung systematischer Gruppen möglich, sondern höchstens eine Größen-Klassifizierung. An Stelle der klassifizierten *Amphidinium*, *Cyclotella* und *Chlorella* wurde jeweils eine Mischung entsprechend großer Chloro- und Bacillariophyceen gefunden. Dabei dominierte eine kleine cyclische Diatomee, deren Schwerpunkt in der Größenverteilung dem von *Chlorella* ähnlich war.

4.6.6 Sind Zellzahlen und Biovolumina aus der mikroskopischen Analyse und Ergebnisse der Pigmentanalysen mit denen des Durchflußzytometers vegleichbar? Dieser Frage wird anhand von Freilandproben aus der Bleiloch Talsperre und Laborkultur-Mischungen nachgegangen.

Zunächst war es eine essentielle Aufgabe bei der Auswertung der Durchflußzytometer Daten, den Detritus von den interessierenden Phytoplanktern zu unterscheiden, zumal dessen counts sehr hohe Prozentsätze der analysierten Partikel ausmachten (Abbildung 139A). Die Summen der Vorwärtsstreuung und der Chlorophyll Fluoreszenz der klassifizierten Daten (Abbildung 139B+G) zeigen eindrucksvoll, daß die als Detritus klassifizierten Partikel hier keine bedeutenden Anteile erreichen, dem zu Folge auch deren Ausschluß aus der weiteren Betrachtung (beim Vergleich mit mikroskopischer Analyse, Abbildung 139B-H) kaum zu größeren Fehlern geführt haben kann.

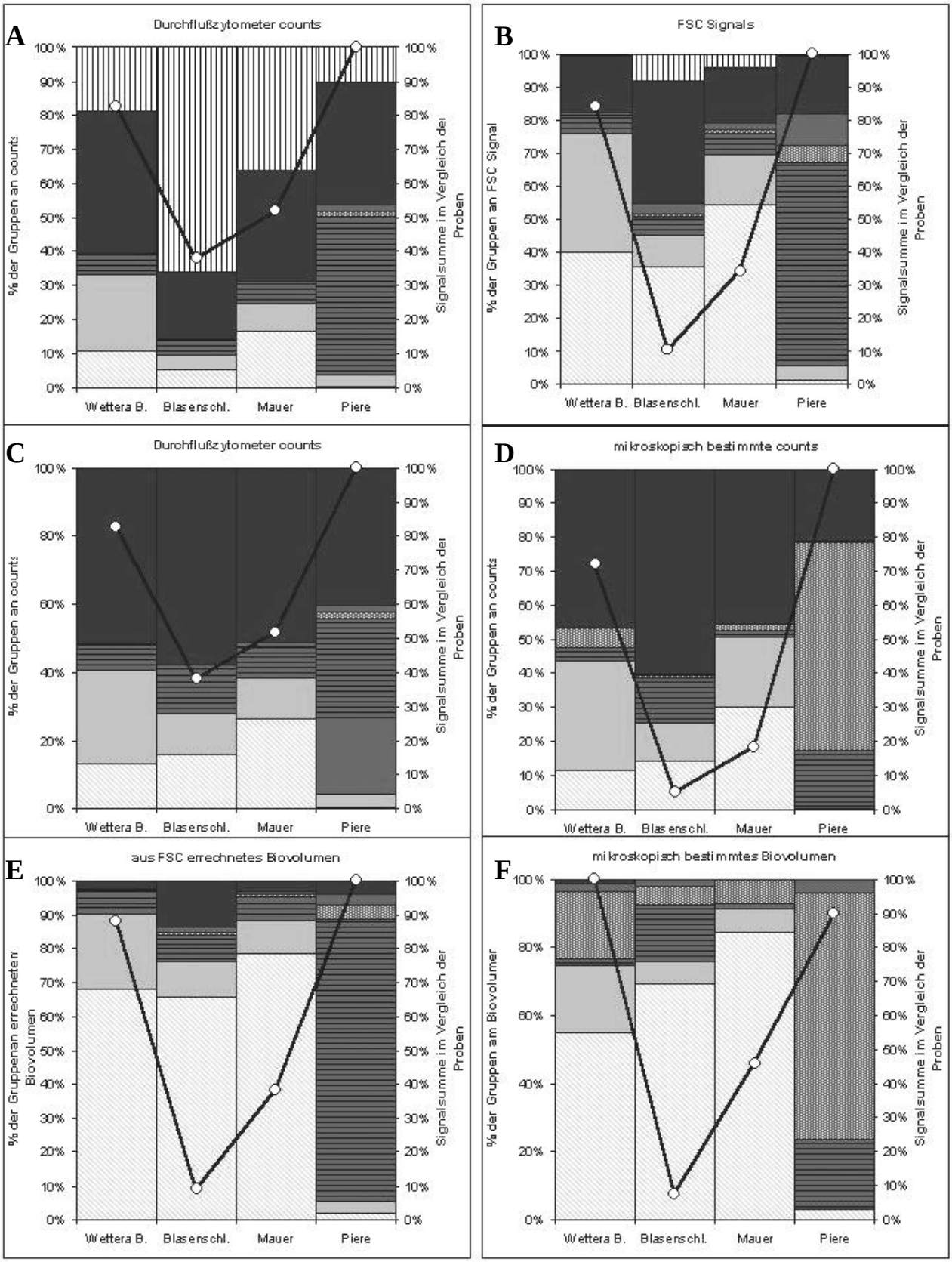
In der Abbildung 139B+C werden die **counts** des Durchflußzytometers (ohne Detritus) und die der mikroskopischen Analyse einander gegenübergestellt. Da das Durchflußzytometer nicht quantitativ geeicht war, kann nur der relative Vergleich zwischen den Bleiloch Talsperren Proben, die exakt mit den gleichen Geräteeinstellungen gemessen wurden, herangezogen werden. Dabei wurde die Probe mit der höchsten Rate auf 100% gesetzt. Es zeigt sich, daß die Zellzahlen beider Methoden für gut unterscheidbare Phycobinin-haltige Gruppen vergleichbar sind, während die Klassifizierung innerhalb der Phycobilin-freien Zellen offensichtlich nicht mit systematischen Kategorien übereinstimmt (s.o.), ihre Summe hingegen entspricht durchaus den mikroskopischen Ergebnissen. Auch Perry & Porter (1989) schlossen bei ihren Untersuchungen auf eine Vergleichbarkeit mikroskopisch und per Durchfluß Zytometer ermittelter Zellzahlen.

Trotzdem wurden einige Unterschiede beobachtet: so waren die Cyanobakterien-Zellzahlen an der Piere am Durchflußzytometer höher als am Mikroskop, an der Mauer wurde mikroskopisch mehr *Rhodomonas* spec. gezählt. Dieser Unterschied könnte z.T. mit Zuordnungsproblemen bei der Identifizierung am Mikroskop erklärt werden. Tatsächlich war es häufig schwierig, zu entscheiden, ob es sich bei sehr kleinen Zellen um Cyanobakterien oder um Detritus bzw. andere Bakterien handelte. Außerdem kamen kleine begeißelte, längliche Zellen vor, deren Zugehörigkeit zu den Cryptophyceen oder Chlorophyceen nicht eindeutig geklärt werden konnte. In diesen Fällen dürfte der Klassifizierung am Durchflußzytometer zuverlässiger sein als die mikroskopische Analyse.

Das **Biovolumen**, das mikroskopisch bestimmt wurde, kann mit dem aus der Vorwärtsstreuung errechneten verglichen werden (Abbildung 139E+F). Dabei ergibt sich bei letzterem insgesamt eine höhere Biomasse für Cyanobakterien, während sich die gesamt-Biomasse der einzelnen Proben durchaus ähnelt. Wie Abbildung 139B im Vergleich zeigt, betonen die Summen der Vorwärtsstreuung den Cyanobakterien-Anteil noch stärker als das daraus errechnete Biovolumen.

Chlorophyll a Fluoreszenz und Chlorophyll a Gehalt (mit HPLC gemessen) werden in

Abbildung 138G+H einander gegenübergestellt. Im Hauptbecken werden den Cryptomonaden (*Cryptomonas* und *Rhodomonas*) bei beiden Methoden mehr als 90% des Chlorophyll a zugeschrieben. Die Piere Probe erreicht gegenüber den Proben aus dem Hauptbecken beim Chlorophyll eine geringere Signalsumme als beim Biovolumen (Piere % von Wettera: Biovolumen 89%,Chlorophyll a HPLC: 67%), für die entsprechenden Durchflußzytometer Signale kann ein ähnlicher Trend beobachtet werden. Cryptomonaden erreichen bezüglich des Chlorophyll a höhere Anteile als bezüglich des Biovolumens.



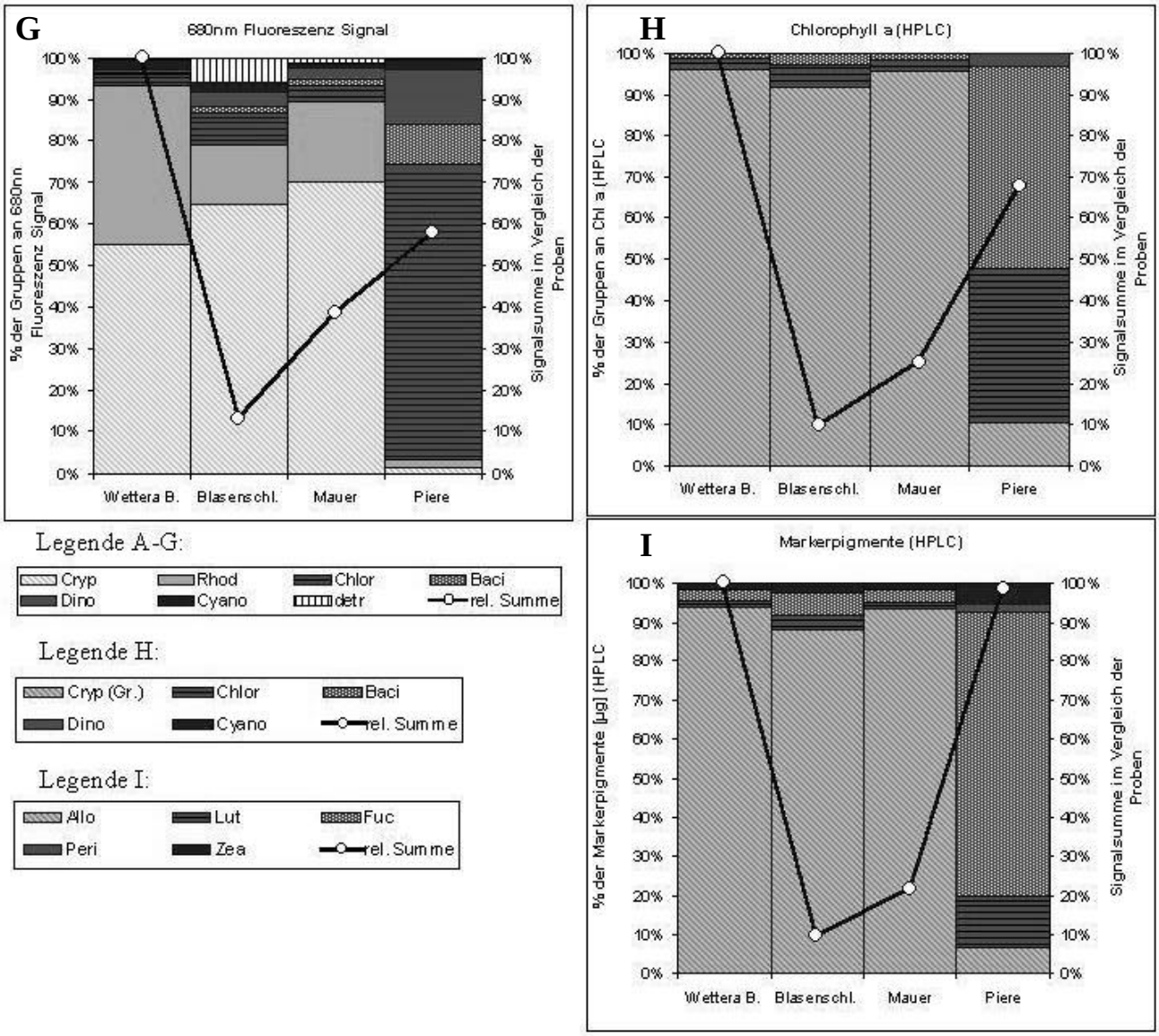


Abbildung 139: Vergleich der Durchfluß-Zytometer Messungen, der mikroskopischen Untersuchung und der Pigmentanalyse von 4 Bleiloch-Talsperren Proben; die verschiedenen Farben entsprechen den Anteilen der Spezies bzw. Gruppen an dem Parameter; bei Durchfluß-Zytometer Messungen wird die anhand der Formel-Methode erhaltene Gruppenzugehörigkeit der Partikel angegeben; A: Durchflußzytometer (DZ) counts inklusive Detritus; B: DZ Vorwärtsstreuung (FSC); C: DZ counts ohne Detritus; D: mikroskopisch bestimmte counts; E: DZ aus FSC errechnetes Biovolumen; F: mikroskopisch bestimmtes Biovolumen; G: DZ Chlorophyll a Fluoreszenz bei 680nm; H: aus Pigmentdaten errechente Algengruppenanteile; I: Markerpigmentzusammensetzung

Ein direkter Vergleich des aus der Vorwärtsstreuung errechneten Biovolumens mit der Chlorophyll-Fluoreszenz ergibt für *Rhodomonas* das höchste Verhältnis (ChlF*0.275=BV; ChlF: Chlorophyll-Fluoreszenz, lineare Meßwerte des Gerätes; BV: Biovolumen [µm³]) und das geringste für Phycobilin-freie Eukaryoten (ChlF*1.03=BV), während das für Cryptomonas (ChlF*0,58=BV) zwischen diesen Extremen liegt.

Die Abbildung 140 zeigt das Verhältnis der **Signalsummen** der vier Bleiloch Talsperren Proben, wobei vor allem auffällt, daß die Piere Probe bezüglich des Chlorophyll a Gehaltes und der Chlorophyll a Fluoreszenz im Verhältnis zu den übrigen Proben geringere Anteile erreicht als bezüglich der des Biovolumens und der counts. Während sich die Anteile der einzelnen im Durchflußzytometer unterscheidbaren Gruppen deutlich verschieben, wenn deren Vor-

wärtsstreuungs-Summen mit den daraus errechneten Biovolumina verglichen werden, ergibt sich durch die Umrechnung im quantitativen Vergleich der Proben untereinander kein Unterschied.

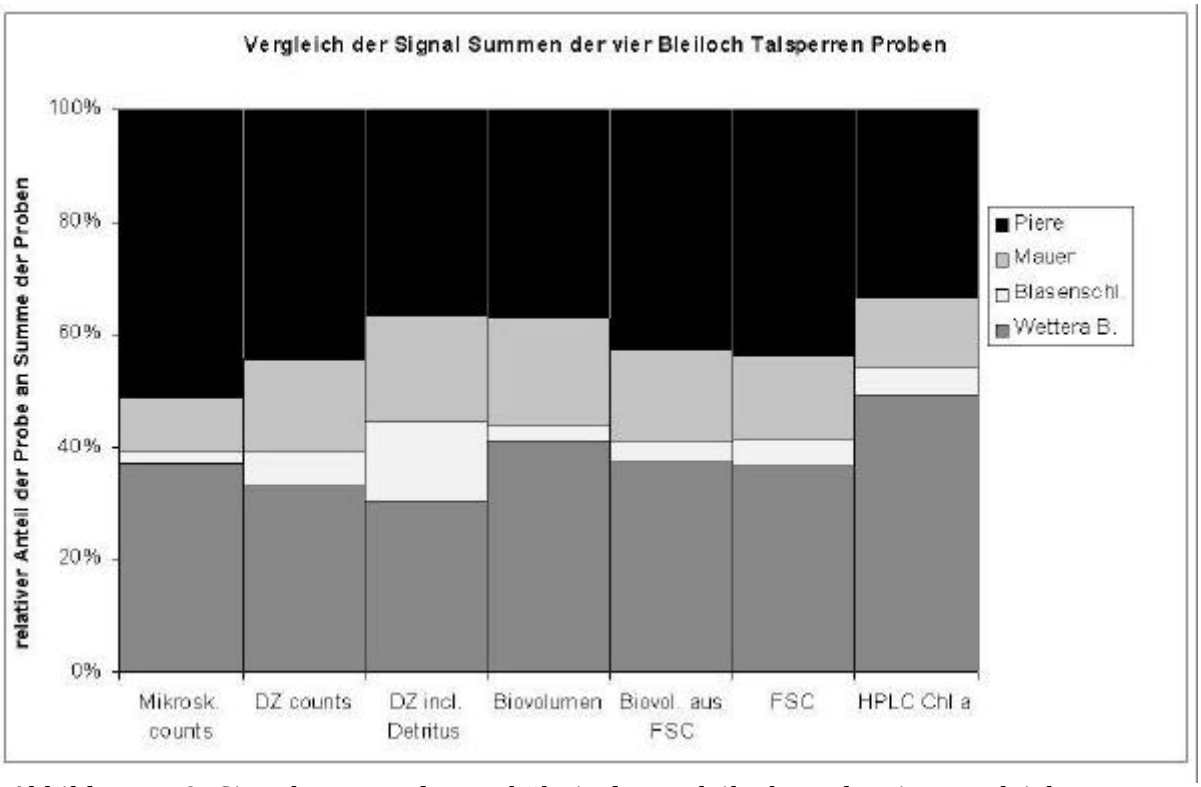


Abbildung 140: Signalsummen des Verhältnis der 4 Bleiloch-Proben im Vergleich

Um den Zusammenhang zwischen Chlorophyll a Fluorsezenz und –Gehalt näher zu beleuchten, wurde eine definierte **Mischprobe aus 7 Laborreinkulturen** (*Cryptomonas ovata* / Cryptophyceae, *Chlorella fusca* / Chlorophyceae, *Amphidinium klebsii* /Dinophyceae, *Cyclotella meneghiniana* / Bacillariophyceae und den Cyanobakterien *Anacystis nidulans, Microcystis aeruginosa, Oscillatoria spec.*) hergestellt, wobei sowohl von den reinen Komponenten als auch von der Mischung HPLC Proben genommen wurden. Um gute Durchflußzytometer-Ergebnisse zu erhalten, wurde bei der Mischung darauf geachtet, daß sich für die einzelnen Spezies ähnliche counts ergaben. Alle eingesetzten Spezies können durch die Formel-Klassifikation gut unterschieden werden (vgl. Tabelle 34), so daß es möglich ist, die Signalsummen für die einzelnen Gruppen mit den HPLC-Pigmentanalyse-Ergebnissen zu vergleichen (Abbildung 141).
Interessanterweise ähneln die Anteile der Spezies an der Chlorophyll a Fluoreszenz weniger den Chlorophyll a Anteilen, die laut Mischung und laut HPLC Analyse aus der Mischprobe errechnet werden konnten, sondern vielmehr den relativen molaren Mengen an Markerpigment (vgl. Sosik et al, 1989). Für *Cryptomonas ovata* und die drei Cyanobakterien-Spezies, die Phycobiline enthalten (die bei der HPLC Analyse nicht in Erscheinung treten) werden bei den Verhältnissen der Markerpigmente geringere Anteile gefunden. Dieser Befund spricht stark dafür, daß die Absorption bei der Anregungswellenlänge (hier 514nm) – wie zu erwarten – eine entscheidende Rolle für die Chlorophyll-Fluoreszenz im Verhältnis zum Chlorophyll Gehalt spielt, da Chlorophyll a bei der verwendeten Wellenlänge nur indirekt angeregt wird. Wie Neale et al (1989) zeigen, entspricht die am Durchflußzytometer gemessene Fluorsezenz einem Zwischending aus maximaler Fluoreszenz (Fmax) und und Grundfluoreszenz (F0), wie sie am PAM gemessen werden (vgl. Kapitel 4.5.1). Die Effektivität der Weiterleitung kann demnach auch einen wesentlichen Einfluß haben, was im folgenden an einem Beispiel betrachtet werden soll.
Eine seneszente Kultur von *Synechocystis* wurde mit einer exponentiell wachsenden verglichen, um weitere Hinweise über die Variationsbreite des Verhältnisses von Pigmentgehalten und Fluo-

reszenzen **bei verschiedenen physiologischen Zuständen** zu erhalten. Die Abbildung 142A-D zeigt Durchflußzytometer Messungen einer Mischung. Dabei wurden beide Kulturen so gemischt und verdünnt, daß sich gleiche counts ergaben. Die ältere zeichnet sich vor allem durch insgesamt viel geringere Fluoreszenzen aus, besitzt dafür aber eine deutlich höhere Vorwärtsstreuung. In Abbildung 142E wird das Verhältnis der Durchflußzytometer Signale (einmal incl. Vorwärtsstreuung, einmal nur Fluoreszenzen) dem der Fluoreszenz-Emissionsspektren (vgl. Abbildung 133E) und dem der Pigmentkonzentrationen (HPLC) gegenübergestellt, die Meßwerte werden auch in der Tabelle rechts der Abbildung angegeben.

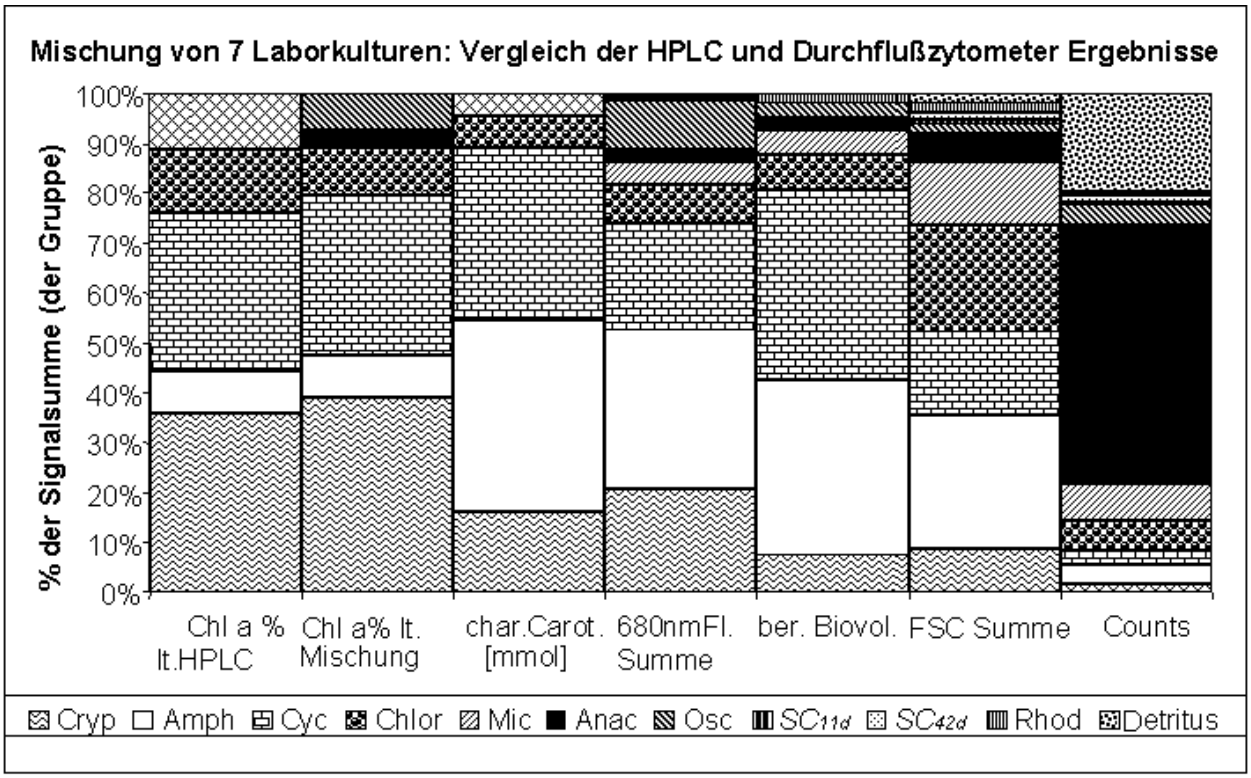
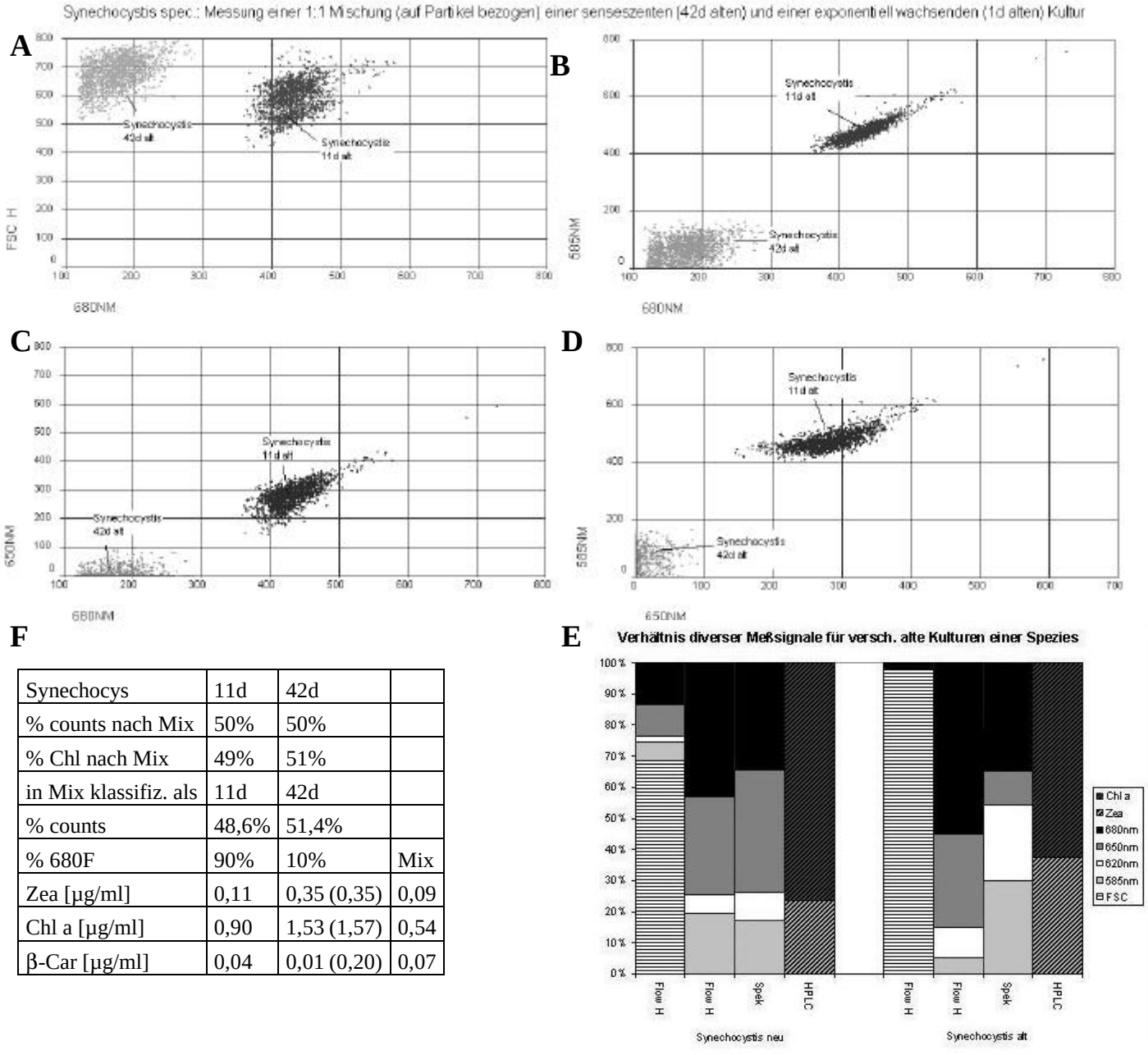


Abbildung 141: Mischung aus 7 Reinkukturen: Ergebnisse der Pigmentanalyse und der Durchflußzytometer Messungen; in Mischprobe enthalten: Cryptomonas ovata, Amphidinium clebsii, Cyclotella mereghiana, Chlorella fusca, Microcystis aeruginosa, Anacystis nidulans, Oscillatoria spec. (die restlichen Gruppen waren lediglich in der Klassifizierung vorgesehen)

Während in der Mischprobe die Zahl der Partikel beider Kulturen und auch die Chlorophyll a Gehalte gleich sind, entfallen nur 10% der Chlorophyll-Fluoreszenz auf die seneszente Kultur, das Verhältnis von Chlorophyll a- Fluoreszenz zu Gehalt ist somit auf ein Zehntel vermindert. Trotzdem weist diese ein doppelt so hohes Verhältnis des Markerpigmentes Zeaxanthin zu Chlorophyll a auf. Gleichzeitig wurde in der 42 Tage alten Kultur eine sehr hohe β-Carotin Konzentration gefunden, dieses Pigment ließ sich jedoch mit dem üblicherweise verwendeten Extraktionsverfahren nicht in Lösung bringen (Pellet deutlich orange, was ungewöhnlich ist). Deshalb wurde eine weitere Extraktion mit einem lipophileren Lösungsmittel (Ethylacetat) durchgeführt, das Ergebnis der anschließenden Analyse ist ebenfalls in der Tabelle neben Abbildung 133E aufgeführt. Während sich die Konzentrationen von Zeaxanthin und Chlorophyll a bei beiden Proben kaum unterscheiden, ist die des β-Carotin nach Reextraktion 20 mal höher.
Die Verhältnisse der Fluoreszenzen am Durchflußzytometer entsprechen bei der exponentiell wachsenden Kultur denen der Emissionsspektren. Im Durchflußzytometer ähnelt das Fluoreszenz-Muster (Abbildung 142E) der seneszenten Kultur durchaus dem der jüngeren. Bei der kürzesten Wellenlänge (585nm) wird jedoch eine deutlich höhere Fluoreszenz des Emissionsspekt-

rums beobachtet. Von höheren Pflanzen ist bekannt, daß bei degenerierenden Zellen grün fluoreszierende Polyphenole auftreten, was bei der mikroskopischen Analyse von Geweben genutzt wird, um seneszente Zellen zu identifizieren (Moch, 2000). Die erhöhte Fluoreszenz bei dieser Wellenlänge könnte bei der älteren *Synechocystis*-Kultur möglicherweise auch auf solche Stoffe zurückgeführt werden, zumindest ist eine Zunahme der Phycoerythrin-Konzentration, für die diese Fluoreszenzwellenlänge eigentlich benutzt wurde, eher unwahrscheinlich. Der Unterschied zwischen dem Emissionsspektrum und der Durchflußzytometer Messung deutet jedoch darauf hin, daß es sich möglicherweise um eine im Medium gelöste Komponente handelt.



F

Synechocys	11d	42d	
% counts nach Mix	50%	50%	
% Chl nach Mix	49%	51%	
in Mix klassifiz. als	11d	42d	
% counts	48,6%	51,4%	
% 680F	90%	10%	Mix
Zea [µg/ml]	0,11	0,35 (0,35)	0,09
Chl a [µg/ml]	0,90	1,53 (1,57)	0,54
β-Car [µg/ml]	0,04	0,01 (0,20)	0,07

Abbildung 142: verschieden alte Kulturen von Synechocystis (11d: exponentiell wachsend, 42d: se-neszent), Ergebnisse der Pigment-analyse und der Durchflußzytometer Messung-en; Streudiagram-me: A: Chlorophyll a Fluoreszenz (x, 680nm) gegen Vorwärtsstreu-ung (y) aufgetragen; B: x: 680nm Fluor., y: 585nm Fluor. (Phycoerythrin Cyanobakteri-en); C: x: 680nm Fluor., y: 650nm Fluor. (Phycocyanin); D: x: 650nm Fluor., y: 585nm Fluor.; E: Signalverhältnisse der Mittelwerte der beiden Kulturen, Flow: Durchflußzytometer Signal incl. bzw. ohne Vorwärtsstreuung, Spekt: entspr. Verhältnisse bei Emissionsspektren, HPLC: Verhältnis Zeaxanthin / Chlorophyll a [µg/ml-bezogen]; F: Tabelle mit den in E abgebildeten Werten

4.6.7 Das Sortieren eröffnet mit der Möglichkeit der Verbindung von Durchflußzytometrie und anderen Analyseverfahren ganz neue Perspektiven bei der Analyse von nicht-reinen Proben

Durch die Sortier-Option des Durchflußzytometers können Partikel mit definierten Signaleigenschaften vom Rest der Probe getrennt werden. Auf diese Art und Weise ist es möglich, die tatsächliche Identität von Partikeln zu klären und so die Klassifizierung anhand ähnlicher Signale zu überprüfen. Am Durchflußzytometer klassifizierte Partikel und Zählungen am Mikroskop liefern – wie im vorangegangenen Abschnitt gezeigt – vergleichbare Zellzahlen für die unterscheidbaren Gruppen bzw. Spezies. Sortieren bietet neben der mikroskopischen Kontrolle der Identität der Partikel die Möglichkeit, auch HPLC-Pigment Analysen mit den sortierten Fraktionen der Probe durchzuführen. Um dies zu demonstrieren wurden zwei Labor-Reinkulturen, *Microcystis aeruginosa* und *Chlorella fusca* gemischt. Von beiden Reinkulturen und der Mischung wurden HPLC-Analysen durchgeführt. Die Mischung wurde eine Stunde lang im Durchflußzytometer sortiert, wobei die durchschnittliche Sortierrate für beide Spezies zwischen 600 und 700 Zellen/s lag. Insgesamt wurden von *Microcystis* 2.5, von *Chlorella* 2.3 Millionen sortierte Zellen aufgefangen. DieTabelle 35A faßt die Ergebnisse des Versuches zusammen, in Abbildung 143A werden die Pigmentmuster dargestellt.

A

Labor-Kulturen		Sortierrate pro Sek.	Sortier-zeit	Anzahl sortierter Partikel	Chl a [µg/ml]	Summe Chl a [µg]	Summe Lut. [µg]	Summe Zeax. [µg]	% des Chl a
Microcystis (1)	rein				8.9		0	0.288	
	sortiert	694	1 h	2.5 Mio		0.73	0	0.017	22%
Chlorella (2)	rein				15.8		0.314	0	
	sortiert	639	1 h	2.3 Mio		1.97	0.038	0	78%
Mischung	gemischt				13.8		0.210	0.108	
vol(1):vol(2)=0.5	Summe Sortierte	1333	1 h			2.69	0.04	0.02	100%

B

BLT Wettera 27.08.97	Rate / s	Sortierzeit/ 1µg Chl a	680 nm Fluor. MW	µg chl a / l
Rhodomonas spec.	10.3	15.3 h	529.1	
Cryptomonas spec.	3.0	11.3 h	2439.2	
ganze Probe	54.05			65.1

Tabelle 35: A: Ergebnisse des Sortierens einer Mischung von Microcystis aeruginosa und Chlorella fusca; B: errechnete Sortierzeiten für die häufigsten Spezies der Bleiloch Talsperren Probe Wettera Bucht vom 27.08.97

Anhand des bei dem obigen Sortierversuch erhaltenen Verhältnisses von Chlorophyll a Fluoreszenz und Chlorophyll a Gehalt wurde errechnet, wie lange Zeit nötig wäre, um aus einer unbehandelten Bleiloch Talsperren Probe 1µg Chlorophyll a einer der beiden häufigsten Spezies herauszusortieren. Dabei wurde die jeweils gemessene Sortierrate eingesetzt. Für *Rhodomonas* ergäbe sich demzufolge eine Sortierzeit von 15.3, für Cryptomonas 11.3 von Stunden. Obwohl die Rate von letzterer Spezies deutlich geringer war (Tabelle 35B), kann sie aufgrund ihrer Grö-

ße schneller zu der gewünschten sortierten Menge führen. Da der allgemeine Zusammenhang zwischen Pigmentgehalt pro Zelle, Sortierrate und angestrebter Menge an sortiertem Chlorophyll a von Interesse ist, wird er in der Abbildung 143 dargestellt. Dabei sind die im Sortierversuch gewonnen Erfahrungswerte als Punkte eingetragen.

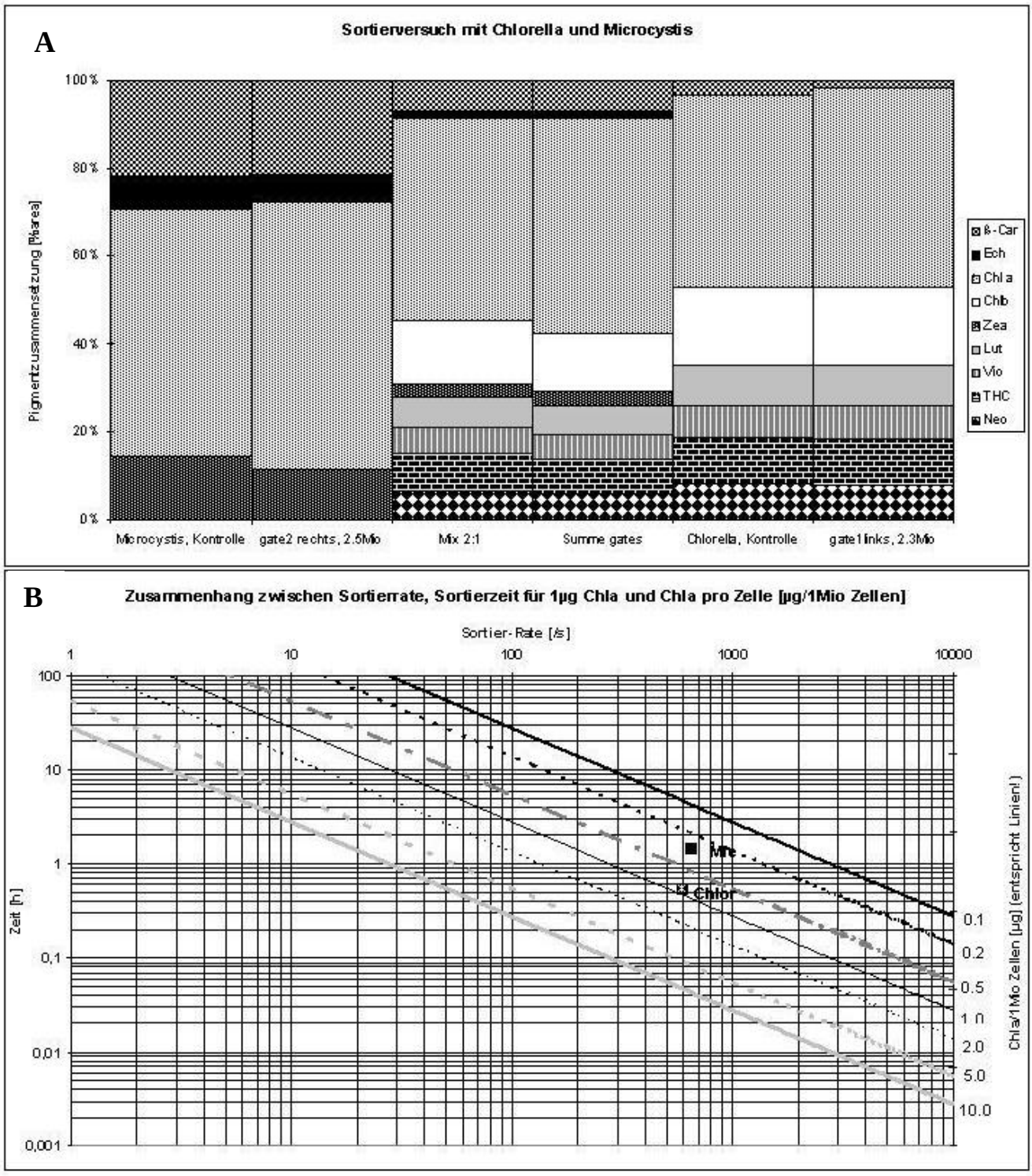


Abbildung 143 : A: Pigmentanalytische Ergebnisse (HPLC) des Sortieren von Microcystis aeruginosa und Chlorella fusca; B: Zusammenhang zwischen Chlorophyll-Gehalt pro Zelle, Sortierrate und benötigter Zeit, um 1µg Chlorophyll a herauszusortieren

4.6.8 Selektivität und Praktikabilität von Durchflußzytometer-, HPLC- und mikroskopischer Analyse

Arten mit Phycobiliproteinen gehören entweder zu den Cyanobakterien oder zu den Cryptophyceen. Sie können durch das Verhältnis der Fluoreszenz von mindestens 3 verschiedenen Phycobilinen sowie der des Chlorophyll a charakterisiert werden. Dabei werden Stöchiometrien von Fluoreszenzen als Marker (ähnlich den Markerpimenten bei der HPLC-Analyse) eingesetzt: Phycocyanin-Fluoreszenz (650nm/680nm, Kriterium 3, Tabelle 33) charkterisiert Cyanobakterien, Cryptomonas zeigt eine hohe 620nm Fluoreszenz (Kriterium 2). Die Phycoerythrin-Fluoreszenz bei 585nm sorgt für die Differzierung von Arten innerhalb der Cyanobakterien (Kriterium 6+7) und ermöglicht die Unterscheidung von Eukaryoten mit Phycoerythrin wie *Rhodomonas spec*. von solchen ohne Phycobilinen (Kriterium 8).

Die Signal-Verhältnisse und Intensitäten von einzelnen Partikeln sind in ihrer Kombination wesentlich charakteristischer als die bloße Konzentration der einzelnen Parameter in der gesamten (Misch-)Probe. So kommt Phycoerythrin in Cyanobakterien in den verschiedensten Stöchiometrien zu Phycocyanin und zu Chlorophyll a vor, sie können jeweils für bestimmte Arten oder Anpassungszustände charakteristisch sein. *Rhodomonas spec*. enthält ebenfalls ein Pycoerythrin mit ähnlichen Fluoreszenz-Eigenschaften, aber kein Pycocyanin. Die Brechung und die Fluoreszenz-Intensität bieten zusätzliche Informationen über die Zellgröße und die relative Pigmentierung.

Im Vergleich zur Pigmentanalyse, bei der in der Regel mehr als 20 Pigmente unterschieden werden können, bietet die hier genutzte Durchflußzytometrie zunächst also weniger Parameter (4 Fluoreszenzen + 1 Streuung) zur Charakterisierung der Probe. Es handelt sich bei den HPLC-Daten jedoch um Summenwerte für die gesamte Probe und nicht um Einzelzellmessungen, was eine Interpretation bei Mischproben bzw. Freilandproben wesentlich erschwert (siehe Kapitel 4.1.2). Im Gegensatz hierzu können bei Durchflußzytometer Mesungen die Parameter einzelner Spezies unmittelbar verglichen werden, egal ob es sich um reine Proben oder Mischproben handelt.

Für Phytoplankter, die keine Phycobiline enthalten und ähnliche Brechungs- sowie Pigmentierungs-Intensität haben, dürfte die HPLC-Analyse allerdings eine bessere Unterscheidung bieten: 3 der 5 häufig verwendeten Markerpigmente dienen der Erkennung und Quantifikation solcher Gruppen, nämlich der Dinophyceen, Bacillariophyceen und Chlorophyceen.

Die Absorptionsspektren von Chromophyta und Chlorophyta, also eben der Problem-Gruppen bei den Durchflußzytometer Messungen, unterscheiden sich im Bereich von 520-550nm deutlich (Abbildung 144). Ursache hierfür ist die für ein Carotinoid relativ langwellige Absorption des Fucoxanthins (bzw. Peridinins), dem Haupt-Antennenpigment der Bacillariophyceen (bzw. Dinophyceen). Wird die Chlorophyll a Fluoreszenz in diesem Wellenlängenbereich angeregt, so ist bei Bacillariophyceen aufgrund ihrer höheren Absorption gegenüber Chlorophyceen auch mit einer stärkeren Fluoreszenz zu rechnen. Es ist deshalb prinzipiell möglich, durch die Excitation bei 2 verschiedenen Anregungswellenlängen, bei denen jeweils die Chlorophyll a Fluoreszenz gemessen wird, Gruppen mit unterschiedlichen Absorptionsspektren (bzw. Chlorophyll-Excitationsspektren) zu unterscheiden, insbesondere die im Süßwasser besonders bedeutenden Chlorophyceen und Bacillariophyceen (s.o.).

Zu diesem Zwecke wird von einigen Autoren bereits das sogenannte "**CAP**"-Verhältnis benutzt (**C**hlorophyll **A**cessory **P**igment ratio), das die Beziehung der Chlorophyll Fluoreszenz bei 530 zu der bei 450nm beschreibt(Yentsch & Phinney, 1985; Phinney & Cucci, 1989). In der Abbildung 144 sind diese beiden Wellenlängen sowie die in den eigenen Untersuchungen verwendete Anregungswellenlänge von 514nm als senkrechte Striche eingezeichnet. Aufgrund ihres in der Regel geringeren Carotinoid-Gehaltes und dem Fehlen der Chlorophylle b und c unter-

scheiden sich die Spektren der hier verwendeten Cyanobakterien von denen der Eukaryoten im Bereich von 460-500nm. Prinzipiell wäre es denkbar, auch diesen Unterschied zu nutzen, um eine sichere Unterscheidung dieser Gruppen zu erreichen. Steinberg et al (1998) wählen statt der „CAP-ratio“ Anregungswellenlängen von 528 und 628nm, dieses Verhältnis wird auch als **CFR** (**C**hlorophyll **F**luorescence **R**atio) bezeichnet. Als Chlorophyll Fluoreszenz zeichnen die gleichen Autoren die Signale >665nm auf, wobei die Phycocyaninfluoreszenz größtenteils zusammen mit der des Chlorophyll a erfaßt wird. Da Phycocyanin- und Chlorophyll Fluoreszenz dicht zusammenliegen, vertreten Steinberg et al (1998) die Auffassung, daß sie nicht getrennt erfaßt werden können, was in dieser Arbeit jedoch eindeutig wiederlegt wird.

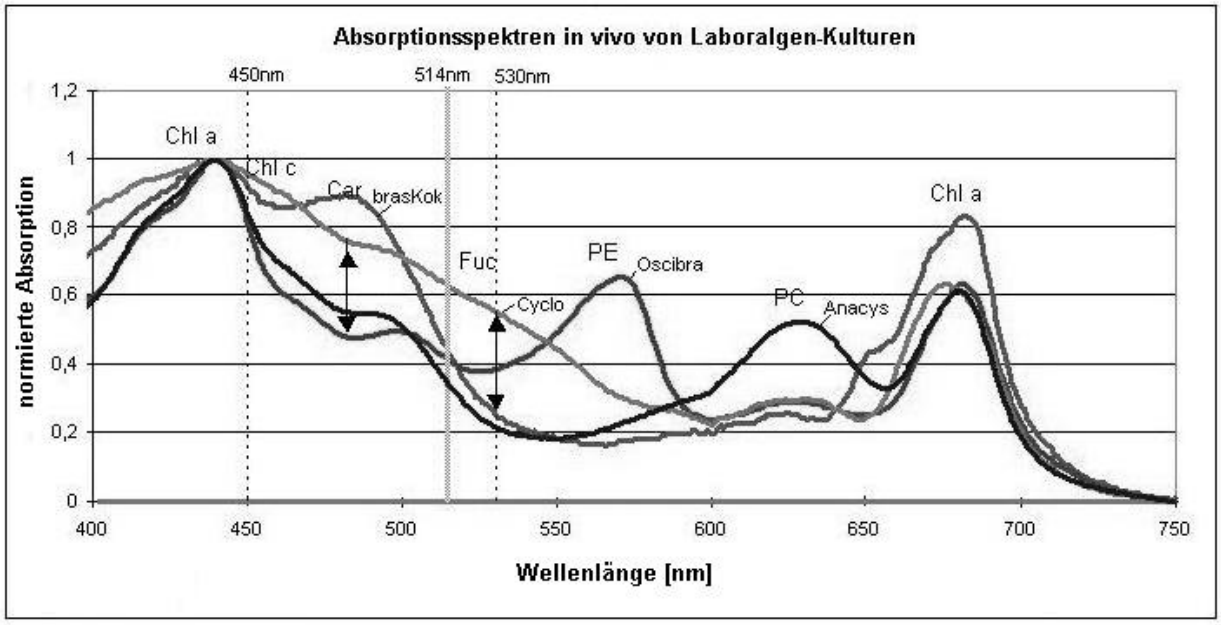


Abbildung 144: Absorptionsspektren einer Chlorophycee, zweier Cyanobakterien und einer Kieselalge

Zusätzliche Anregungswellenlängen stellen an die Geräteausstattung jedoch hohe Ansprüche. Oft steht nur 1 Laser (wie bei dem selbst verwendeten Gerät) oder maximal 2 Laser mit festen Anregungswellenlängen zur Verfügung. Außerdem ist die Zahl der simultan meßbaren Fluoreszenzen durch die Zahl der Detektoren (oft 5) begrenzt.
Eine zusätzliche direkte Anregung des Chlorophyll a, wie sie bei einer 2. Anregungswellenlänge gewählt werden könnte, sollte auch zu einem besseren Trigger führen, also die Unterscheidung von Phytoplankton und Detritus sicherer machen. Je kürzer die Anregungswellenlänge, um so stärker ist die „Hintergrund-Fluoreszenz“, da Humin- bzw. Polyphenol-ähnliche organische Substanzen in diesem Bereich besonders stark absorbieren. Steinberg et al (1998) benutzen u.a. deshalb eine Anregungswellenlänge von 628nm (und 528nm), die Chlorophyll direkt anregt, aber fast keinen Hintergrund erzeugt.
Bei Phycobilin-freien Eukaryoten kann die HPLC Pigment Analyse aber auch innerhalb spektral ähnlicher Arten weiteren Aufschluß geben, etwa wenn Diatomeen und Dinoflagellaten oder Chlorophyceen, Xanthophyceen und Eustigmatophyceen gemischt werden. Diese Gruppen sind jeweils spektral zu ähnlich, um sie anhand von Fluoreszenz-Emissionen bei Anregung bei verschiedenen Wellenlängen zu unterscheiden, besitzen jedoch charakteristische Pigmente. Xanthophyceen und Eustigmatophyceen können gelegentlich jedoch im Süßwasser eine bedeutende Rolle spielen (Wilhelm & Lohmann, 2000).
Die **Empfindlichkeit** der HPLC Pigment-Analyse ist aufgrund der rechnerischen Probleme bei der Auswertung für Gruppen mit einem geringen Beitrag zum Chlorophyll a, vor allem jedoch

für Cyanobakterien, begrenzt. Dabei spielen die Zellgröße bzw. die Zellzahl keine Rolle. Durchflußzytometer- und mikroskopische Analysen hingegen führen bei selten vorkommenden Partikeln aufgrund des relativ geringen Probenvolumens (max. wenige Milliliter) gegenüber der HPLC-Analyse (max. Liter) zu hohen statistischen Fehlern – was im Falle großer Partikel auch quantitativ von Bedeutung sein kann – oder zu sehr langen Meßzeiten bei sehr hohen Gesamt-Partikel-Zahlen. Je größer das Probenvolumen, um so repräsentativer sollte auch die Messung sein. Bei kleinen Probenvolumina, die einem größeren Vorrat entnommen werden, spielen zudem sogenannte „subsampling"-Effekte eine Rolle (Rott, 1981). Müssen die Proben vor der Analyse aufkonzentriert werden, kann es zu (systematischen) Verlusten kommen. Zur Analyse der Bleiloch Talsperren Proben war keine Aufkonzentrierung für die Durchflußzytometer-Messungen nötig. Innerhalb von 2-7 Minuten konnten jeweils 10000 counts erzielt werden, wobei die Chlorophyll a Konzentrationen 6-65µg/l betrugen. Eine HPLC-Messung erforderte 42 Minuten, während für die mikroskopische Untersuchung etwa 2 Stunden pro Probe nötig waren. Die Zeitangaben beinhalten jeweils lediglich die Zeit zur Analyse und nicht diejenige zur Auswertung der Daten.

Während die Proben für die HPLC- und die mikroskopische Analyse direkt bei der Probennahme konserviert wurden, wurde die für die Durchflußzytometrie bis zur Analyse lediglich gekühlt. Die bestechende Einfachheit der Probenaufbereitung hatte hier den gravierenden Nachteil, daß die Analyse so schnell wie möglich erfolgen mußte, um eine mögliche Veränderung der Probe zu minimieren.

Bei sehr kleinen Partikeln handelt es sich häufig um Cyanobakterien, wie die Untersuchung der Bleiloch Talsperren Proben zeigt. Sie werden viel eher in Form von „counts" erfaßt, als durch Pigmentanalyse. Bei der mikroskopischen Analyse verursachen kleine Partikel aufgrund des begrenzten optischen Auflösungsvermögens Probleme. Bei der Durchflußzytometer Analyse besteht hier höchstens die Gefahr der Verwechslung mit Detritus-Partikeln, wenn die Fluoreszenz insgesamt extrem gering ist.

Die Kriterien, die schließlich zu einer Einordnung in eine Algengruppe oder gar der Bestimmung der Art führen, sind bei der mikroskopischen Untersuchung komplex: Formen, Strukturen und Farben, bei lebenden Proben möglicherweise auch das „Verhalten" bei der aktiven Bewegung durch gleiten oder schwimmen. Demzufolge unterscheidet sich die so zu gewinnende Information wesentlich von der einer HPLC-Analyse oder Durchflußzytometer Messung und kann durch diese nicht nicht ersetzt werden. Da Formen auch ökologische Bedeutung haben können und die Zusammensetzung der Spezies eine Rolle bei der Beurteilung der Gewässergüte und der ökologischen Zusammenhänge spielen, dürfte die mikroskopische Methode so schnell und so einfach nicht zu ersetzen sein. Andererseits kommt es beim Bestimmen häufig zu Unsicherheiten in der Zuordnung zu Algengruppen, gerade wenn relativ kleine, wenig charakteristische, z.B. runde, Zellen vorkommen. Für die beiden anderen Methoden spielt es jedoch keine Rolle, ob Form oder Struktur der zu analysierenden Partikel eine Bestimmung erlauben, da hier die vorkommenden Pigmente im Vordergrund stehen.

In den meisten Fällen erlaubt eine mikroskopische Untersuchung zwar einen sehr schnellen Eindruck von dominierenden Spezies bzw. Algengruppen, die komplexe optische Information ist jedoch nur schwer bzw. aufwendig quantitativ auszuwerten. Zellzahlen sind mit der Biomasse bzw. dem Chlorophyll a Gehalt kaum zu vergleichen, da die Zellgrößen sehr unterschiedlich sein können. Die Biovolumenbestimmung wiederum erfordert einen relativ großen Aufwand, zumindest wenn die Fehler gering gehalten werden sollen. Insofern bieten sich qualitative bzw. semiquantitative Verfahren bei der mikroskopischen Analyse eher an, während die HPLC Pigmentanalyse hauptsächlich für quantitative Aspekte geeignet erscheint. Durchflußzytometer Analysen hingegen können – mit Einschränkungen – für beide Zwecke genutzt werden, da sie sowohl

Zellzahlen, Streuungen (aus denen auf Biovolumina geschlossen werden kann) und Chlorophyll a Fluoreszenzen (aus denen auf Chlorophyll a Gehalte geschlossen werden kann) unterscheidbarer Gruppen, eventuell sogar von häufigen Spezies, liefern. Gerade hier erfordert eine sinnvolle Interpretation der Daten jedoch die mikroskopische Untersuchung sortierter Partikel.
Die **Biomasse-Parameter Biovolumen und Chlorophyll a** Gehalt sind nicht äquivalent, im Gegenteil: ihre Kombination kann wichtige Informationen über die Charakteristiken einer Spezies und ihrer Lichtanpassung liefern. Durchfluß-Zytometer Messungen können Parameter liefern, die mit beiden in Zusammenhang stehen, ihnen aber nicht ohne weiteres gleichzusetzten sind.

4.6.9 Fazit und Ausblick

Das Verhältnis von Vorwärtsstreuung und Biovolumen wird durch die Form des Partikels und den Brechungsindex beeinflußt, während Chlorophyll a Gehalt und –Fluoreszenz von der Anregungswellenlänge und dem physiologischen Zustand abhängen.
Reinkulturen oder sortierte Subpopulationen (wie für *Rhodomonas* gezeigt) können als Referenzen verwendet werden, um aus Durchflußzytometer Daten auf das Biovolumen oder Chlorophyll a zu schließen. Die Rohdaten für einzelne Spezies können aber auch schon alleine Aufschluß über Unterschiede unter verschiedenen Bedingungen geben, wenn z.B. Schattenanpassungen stattgefunden haben, sollte sich das Verhältnis von Chlorophyll-Fluoreszenz zu Vorwärtsstreuung erhöhen. In Bleiloch Talsperren Proben konnten keine solchen Anpassungen belegt werden, Unterschiede zwischen den beiden Biomasseparametern konnten vielmehr mit einer unterschiedlichen Artenzusammensetzung erklärt werden.
Neben den hier verwendeten natürlich vorkommenden Fluoreszenzen können bei Durchflußzytometer Messungen auch eine ganze Reihe von Verfahren und Farbstoffen angewendet werden, die zu einer weiteren Differenzierung von Spezies, aber auch zur Charakterisierung von physiologischen Zuständen genutzt werden können. Neben einfachen Anfärbungen, etwa von Nucleinsäuren oder anderen Inhaltsstoffen (z.B. Proteinen, Steinberg, 1998), stehen auch an Antikörper gekoppelte Farbstoffe zu Verfügung, die u.a. zu systematischen Einordnungen genutzt werden können (Chisholm, 1986, Phinney & Cucci, 1989, Vrieling & Anderson, 1996, Veldhuis et al, 1997), selbst Enzymaktivitäten (Phosphatase) oder Empfindlichkeiten gegenüber Xenobiotica können bestimmt werden (Beisker, Durchflußzytometrie GSF Neuherberg, BRD, (mail Beisker@gsf.de), pers. Mitteilung). Deshalb sind der Phantasie kaum Grenzen gesetzt, was das Entwickeln neuer Durchflußzytometer Verfahren für wissenschaftliche Zwecke und praktische Anwendungen betrifft. Im limnologischen Bereich werden u.a. mit Hilfe des Durchflußzytometers sogenannte Größenspektren aufgenommen, anhand derer Aussagen über die Intaktheit des Ökosystems getroffen werden (Gaedke, 1992, Steinberg et al, 1998). Dusenberry et al (1999) verfolgen anhand der Lichtanpassung von Zellen die Durchmischungsverhältnisse im Ozean.
Die Diskussion der drei Methoden zeigt klar, daß die Kriterien, nach denen Gruppen bzw. Spezies unterschieden werden, sowie ihre Sensitivität und Praktikabilität sehr unterschiedlich sind und alle spezifische Vor- und Nachteile aufweisen. Die maximale Information kann durch die Kombination aller drei erreicht werden, was aufgrund der Sortieroption des Durchflußzytometers möglich ist. Da auf diese Art und Weise das Material zur Verfügung gestellt werden kann, sind Untersuchungen der wichtigsten physiologischen Parameter von Arten unter natürlichen Bedingungen prinzipiell machbar (Produktivität: Li, 1994, Olson et al, 1996, Charpy & Blanchot, 1998, Fluoreszenzspektren: Pfündel & Meister, 1996) – einmal abgesehen von möglichen Artefakten, die durch die Zytometer-Messung hervorgerufen werden könnten und die unvermeidliche zeitliche Verzögerung. Insofern kann der Einsatz eines Durchflußzytometers dazu beitragen, die Lücke zwischen der Ökophysiologie und physiologischen Laboruntersuchungen mit Reinkulturen zu schließen.

4.7 Diskussion der ökologischen Auswirkungen der Belüftungs-Maßnahme an der Bleiloch Talsperre

Ziel des folgenden Kapitels ist es, die Ergebnisse der verschiedenen Untersuchungen zusammenzuführen und ein Gesamtbild zu entwickeln.
Von besonderem Interesse ist, ob die beobachteten Veränderungen in der Phytoplanktonstruktur auf Auswirkungen der partiellen Belüftung zurückgeführt werden können und welche aus der Literatur bekannten Wirkmechanismen dabei in Frage kommen.
Es ist nicht zu vermeiden, zu diesem Zwecke Annahmen zu treffen, die sich aus den Daten selbst nicht zwangsläufig ergeben, aber ein schlüssiges Gesamtbild liefern. Die Interpretation ist deshalb zu einem guten Stück spekulativ und kann nicht den Anspruch erheben, die einzig mögliche und richtige zu sein.

4.7.1 Gemeinsamkeiten und Unterschiede zwischen PEG-Modell der Saisonalität des Phytoplanktons und der Entwicklung in der Bleiloch Talsperre 1996-1999

Als typischer Wechsel (in allen 4 Jahren in Varianten beobachtet) kann bei den **Chlorophyceen** nach einer Frühjahres-Entwicklung kleiner und großer *Chlamydomonaden* ein verstärktes Auftreten von *Ankristodesmus* (v.a. 1999), gefolgt bzw. begleitet von steigenden Anteilen von *Scenedesmus*-Arten sowie verschiedener chlorococcaler Spezies und/oder (wie v.a. 1996 + 1999) *Eudorina. Pediastrum boryanum* ersetzte 1997+98 gegen Ende August das vielfältige Sommerplankton der Grünalgen. Bei den Chlorophyceen treten *Ankristodesmus angustus* und *Scenedesmus quadricauda* sowie *S. acuminatus* in den Jahren nach Maßnahmenbeginn während des Sommers häufiger auf, 1996 herrschte *Eudorina spec.* vor, die 1999 jedoch wiederum eine größere Bedeutung erlangte.
Bei den **Fucoxanthin-haltigen Algen** treten im Frühjahr relativ hohe Anteile an *Asterionella*, zu Beginn der Massenentwicklung v.a. *Chrysococcus*, 1998 auch *Nitschia sigmoidea* sowie *Synedra acus* und 1999 *Melosira* auf. Sie werden von *Stephanodiscus hantzschii* und schließlich *von Cyclotella* abgelöst, nach Ende des Sommers wechselt die dominierende Art wieder. Die Abfolge an Fucoxanthin-haltigen Algen, die 1996 auftritt, konnte im Prinzip auch in den folgenden Jahren beobachtet werden, allerdings zeitlich gespreizt. Insbesondere kommt die 1996 nur bis Anfang Juni bedeutende, kleine *Stephanodiscus hantzschii* 1997, 1998 und 1999 bis Mitte August gut zur Entwicklung.
1996 waren ab Juni sowohl bei den Fucoxanthin-haltigen als auch bei den Chlorophyceen größere Arten dominant, 1997 und 1998 nahmen diese erst ab August zu. Insgesamt kann im untersuchten Zeitraum aber nicht von einer deutlichen Veränderung des Größenspektrums gesprochen werden.

Vergleich mit dem PEG-Modell

Für eutrophe Gewässer beschreibt Sommer (1986, 1994) im Fühjahr das Vorkommen von Bacillariophyceen und / oder Pico- und Nanoplanktern, insbesondere Flagellaten als typisch. In der Bleiloch Talsperre dominieren im Frühjahr in allen Jahren r-Strategen der Gattungen *Cryptomonas, Chlamydomonas* und *Chrysococcus*, neben Kieselalgen, was dem Modell gut entspricht. Nach dem gleichen Autor kommt es typischerweise nach dem Klarwasserstadium, das hauptsächlich auf Zooplanktonfraß zurückzuführen ist, bei ausreichenden Siliciumkonzentrationen zu kurzfristigen Bacillariophyceenmaxima. Diese werden in der Bleilochtalsperre durchaus auch gefunden.
Schließlich setzten sich aufgrund der ausgeprägten Gradienten und des hohen Zooplanktonfraßdruckes große, v.a. bewegliche Arten, insbesondere Dinophyceen und koloniale Cyanobakterien bei hoher Biomassebildung (aber niedrigem turnover) durch. Tatsächlich werden innerhalb der

Chlorophyceen und Bacillariophyceen nach Juni (1996) bzw. August (1997 +98) eher größere Arten gefunden, Cyanobakterien treten allerdings nur 1996 in quantitativ bedeutenden Mengen auf. Dinophyceen kommen insgesamt kaum vor, dafür spielten die leicht freßbaren Cryptomonaden während des ganzen Jahres eine ungewöhnlich große Rolle, die nach Beginn der Belüftungsmaßnahme noch wächst.

Es sind also **sowohl Gemeinsamkeiten als auch Unterschiede** zwischen den im PEG-Modell beschriebenen Abfolgen und der Planktonstruktur in der Bleiloch Talsperre zu beobachten. Das normalerweise gefundene Muster geht im Frühjahr von Bedingungen aus, die r-Strategen fördern, während sich im Sommer mit den sich verstärkenden Gradienten zunehmend k-Strategen durchsetzen. In der Bleiloch Talsperre wirkt dieser Entwicklung jedoch der Betrieb der Belüftungsmaßnahme entgegen, weil sie die Ausbildung der typischen Gradienten verhindert und die Wassersäule insgesamt destabilisiert.

Seit Inbetriebnahme der Belüftung scheint sich die Sukzession verlangsamt zu haben, so kann sich z.B. die kleine *Stephanodiscus hantzschii* (vermutlich auch eine r-Strategin) bis in den August halten, während sie im Referenzjahr 1996 nur bis Juni vorkam. Außerdem treten 1996 nach dem Zusammenbrechen der Bacillariophyceenpopulation Cyanobakterien auf, während in den folgenden Jahren bis zum Zusammenbruch der thermischen Schichtung[25] hohe Kiesel-, aber auch Grünalgen- und Cryptophyceenanteile vorherrschen.

Insgesamt wurden seit Maßnahmebeginn eher größere Zooplanktonmengen bestimmt, was vor allem auf die höheren *Cyclops*-Biovolumina in der zweiten Jahreshälfte zurückzuführen ist. In den Vorjahren konnte sich *Cyclops* nicht so lange halten, was ebenfalls für eine Verlangsamung der Sukzession durch die Belüftungsmaßnahme spricht.

Kleine, leicht freßbare Arten, v.a. Fagellaten, die durch hohe Zooplanktondichten zugunsten großer, fraßresistenter Arten verdrängt werden (Porter, 1973), konnten sich genau wie *Cyclops* länger halten.

4.7.2 Die Belüftung verursacht verschiedene Störungen. Als Reaktion darauf werden r-„Strategen“ gefördert, was zu einer Reversion in der Saisonalität des Phytoplanktons führt: kann so die veränderte Phytoplankton Zusammensetzung erklärt werden?

Nach Sommer (1994, S.211) gibt es 4 verschiedene Zeitgeber für die jährliche Periodizität des Phytoplanktons: den „jahreszeitliche(n) Wechsel der physikalischen Bedingungen, asaisonale Schwankungen der physikalischen Lebensbedingungen, die Zeitskala des Populationswachstums der kurzlebigen Organismen und ontogenetische Zeitgeber.“ Das PEG-Modell der Planktonsukzession (Sommer, 1986, vgl. Kapitel 1.4.2) beschreibt typische, in gemäßigten Breiten häufig beobachtete Muster der Phytoplanktonabfolge, die letztlich auf den hier typischen klimatischen und ökologischen Bedingungen sowie den Eigenschaften der vorkommenden Organismen beruhen. Asaisonale Schwankungen der physikalischen Lebensbedingungen spielen bei den charakteristischen Abfolgen nur eine untergeordnete Rolle.

Durch die Belüftungsmaßnahme an der Bleiloch Talsperre kam es aber zu einer verminderten Stabilität der Schichtung und – zumindest in Teilen der Talsperre –immer wieder zum zeitweisen Zusammenbrechen des Temperaturgradienten (Jerzykowski & Witter, 1998). Die relativ dünne, euphotische Oberflächenlamelle, in die sich der Zulauf einschichtete, floß in Richtung Blasenschleier. Dort wurde sie in der aphotischen, durchmischten Schicht verteilt, die sich Richtung Stauwurzel ausbreitete. Dabei kam es aufgrund von Abstauereignissen zeitweise zu sehr schnel-

[25] der Zusammenbruch der thermischen Schichtung erfolgte aufgrund des Betriebs der Belüftungsanlage in den Maßnahmejahren 1-2 Wochen früher als 1996

len Strömungen (vgl. Kapitel 4.2.2), die erhebliche Mengen an Phytoplanktern in Richtung Staumauer verdriften ließen.
Nach Sommer (1994) kommt es nach kurzzeitigen Störungen, etwa einer episodischen Durchmischung oder der Auswaschung der Oberfächenschicht durch Hochwasser zu einem Zurückspringen der Sukzession auf frühere Stadien, was auch als Reversion bezeichnet wird (vgl. Kapitel 1.4.1 und Reynolds et al, 1984c).
Es kann also durchaus sein, daß die Belüftungsmaßnahme durch zeitweise Störungen zur **Reversionen** geführt hat. Um diesen Vorgang genauer zu verstehen, soll im Folgenden auf die zugrundeliegenden Prozesse und Anpassungen eingegangen werden.
Als **Störung** der „normalen", noch 1996 beobachteten saisonalen Abfolge kommen folgende Auswirkungen der 1997 in Betrieb genommenen Belüftungsanlage in Betracht:
1. Instabilitäten des Temperaturgradienten, v.a. bei schlechtem Wetter und in der Nähe der Belüftung: sie sollten r-Strategen (wie Cryptomonaden) fördern;
2. „Auswaschungen" der Oberflächenlamelle können wegen der Verdünnung der vorhandenen Algen und der erneuten Anreicherung der euphotischen Schicht mit Nährstoffen ebenfalls zu einer Reversion führen (Sommer, 1994): v.a. Bacillariophyceen und Chlorophyceen profitieren, während Cyanophyceen aufgrund fehlenden Nährstoffmangels in der euphotischen Schicht keine Vorteile aus ihrer Beweglichkeit in der Wassersäule ziehen können (Hyenstrand et al, 1998a, vgl. Kapitel 1.4.1).
3. Neben diesen zeitlich begrenzt auftretenden Störungen erlitt das Phytoplankton vor allem in der Nähe der Belüftung zusätzliche, nicht im PEG Modell berücksichtigte Verluste, denn die Oberfächenlamelle war durch den Einfluß der durchmischten Schicht von unten her ständig einem gewissenen Abbau unterworfen (um so stärker, je näher am Blasenschleier, vgl. Kapitel 4.4.3, Temperatur- und chemische Gradienten und Kapitel 4.3.2.3, Modell Temperaturdifferenz und Chlorophyll a). Es wurden dabei außerdem Algengruppen-spezifische Unterschiede gefunden (Kapitel 4.3.2.2): Cryptomonaden kommen auch bei geringen Gradienten in relativ hohen Konzentrationen vor, während Chlorophyceen und Bacillariophyceen erst bei mehr als 4K Temperaturdifferenz zwischen 0 und 15m regelmäßig Konzentrationen über 20µg/l erreichen. Die Abnahme der Chlorophyll a Konzentration und die höheren Cryptomonaden-Anteile Richtung Staumauer (und Belüftung) könnten mit zunehmenden selektiven Verlusten der Bacillariophyceen und Chlorophyceen aus der euphotischen Oberflächenschicht erklärt werden. Die gleiche Argumentation könnte auch genutzt werden, um die Unterschiede der beobachteten Populationsabfolge zum PEG Modell zu begründen. Der Einfluß episodischer Durchmischungsereignisse sollte in die gleiche Richtung wirken (siehe 1.). Reynolds (1992) zeigt, daß die physikalische Stabilität der Wassersäule ein Voraussetzung dafür ist, daß Interaktionen zwischen den Arten auftreten (Einschichten, Konkurrenz etc.). Je geringer die Stabilität, um so mehr bestimmt sie das Geschehen. Die geringe Konkurrenz um Nährstoffe aufgrund der hohen Konzentrationen in der Bleiloch Talsperre sorgt ohnehin für eine ungewöhnlich große Bedeutung physikalischer Parameter.
Die Belüftungsmaßnahme scheint sich dieser Argumentation zufolge hauptsächlich über die veränderte Hydrodynamik auf das Ökosystem der Talsperre auszuwirken. Die Unterschiede gegenüber normalerweise gefundenen Bedingungen lassen sich an in zwei Punkten festmachen:
- Meistens baut sich ein Temperaturgradient eher von oben und nicht von unten her ab. Das Modell zwischen Temperaturdifferenz und maximal möglicher Algenkonzentration (Kapitel 4.3.2.3) versucht diesen Zusammenhang zu beschreiben.
- Der Zulauf schichtet sich, aufgrund seiner hohen Temperatur im Verhältnis zur durchmischten Schicht, an der Oberfäche ein. Dies führt wahrscheinlich zu einer wesentlich kürzeren Verweilzeit des Wassers der euphotischen Schicht, als sich rechnerisch aus dem Quotienten des zulau-

fenden Wassers zum Talsperrenvolumen ergibt. Das oberflächlich zur Staumauer geflossene Wasser wird im Nahbereich des Blasenschleiers in der durchmischten Schicht verteilt und strömt anschließend entweder zum Grundablaß oder langsam Richtung Stauwurzel zurück (Jerzykowski & Witter, 1998). Letztlich wird so eine Nährstoffverarmung in der Oberflächenlamelle verhindert, wodurch die weitere „Sukzession“ in Richtung k-Strategen, insbesondere koloniale Cyanobakterien, unterbunden wird.

4.7.3 Mögliche Gründe für das gestiegene Niveau des Chlorophyll a sowie die gewachsene zeitliche Dynamik – einige Spekulationen

Die **Oberflächenschicht** war im größten Teil der Talsperre während des Sommers fast immer so mächtig, daß dort der überwiegende Teil des Lichtes absorbiert wurde. Die Modellberechnungen sprechen deshalb auch dafür, daß keine wesentliche Reduktion der Produktivität aufgrund eines im Verhältnis zum Lichtgradienten zu dünnen algenreichen Epilimnions auftrat. Gleichzeitig dürfte die Respiration bei den beobachteten Mächtigkeiten der Oberflächenlamelle nur bei extrem geringen Lichtintensitäten (Tages-Maximum unter ca. 200µE/m²/s) zu einer negativen Tagesbilanz geführt haben. Phytoplankter, die in die aphotische durchmischte Schicht verdriftet werden, tragen zwar zur Sauerstoffzehrung bei, beeinflussen wegen des fehlenden (bzw. geringen) Austausches zwischen den beiden Wasserkörpern jedoch nicht (bzw. kaum) die Bilanz der Algen in der euphotischen Schicht. Insofern dürfte das Wachstum der Algen, die sich im Epilimnion halten konnten, durch die Belüftungsmaßnahme nicht stark negativ beeinflußt worden sein. Das heißt aber auch, daß die ursprünglich geplante Wirkweise der Maßnahme bei diesem Phytoplankton nicht zum Tragen kam.

Wie die Abbildung 46 zeigt, wurden in den drei Jahren vor Maßnahmenbeginn an der Stauwurzel in Saaldorf höhere Chlorophyll a Gehalte gefunden, während an der Piere eher geringere Spitzenwerte auftraten. Auch diese Beobachtung läßt sich mit einer möglicheren kürzeren **Verweildauer** des Wassers in der Oberflächenlamelle erklären: während die Produktion bis 1996 vor allem im Stauwurzelbereich stattfand, verlagerte sie sich ab 1997 unter dem Einfluß der neuen hydrodynamischen Bedingungen weiter Richtung Mitte und führte so an der Piere zu höheren Spitzenwerten.

Während des Sommers spielt das Verhältnis der Produktivität (oder **Wachstumsrate**) gegenüber der **Verlustrate** (aufgrund der Stabilität der Oberflächenlamelle und des Zooplanktonfraßes) im Epilimnion die entscheidende Rolle für die Konzentration des Phytoplanktons in der euphotischen Schicht (vgl. Sommern, 1994). Geringe Lufttemperaturen und Lichtintensitäten treten mehr oder weniger gleichzeitig auf, was der alltäglichen Erfahrung entspricht, da der Sonnenschein beides beeinflußt. Niedrigere Temperaturen führen in der belüfteten Bleilochtalsperre zu einer verminderten Mächtigkeit bzw. Stabilität der Oberflächenlamelle, wodurch die Verlustrate steigt. Gleichzeitig treten wegen des geringen Lichtangebotes niedrige Wachstumsraten auf. Die Produktion in der Wassersäule wird also sowohl durch das dünne Epilimnion (vgl. Kapitel 4.5.4.2, Modell Oberflächenschichtdicke und Produktion) als auch durch den relativ geringen Chlorophyll a Gehalt an der Oberfläche eingeschränkt (Kapitel 4.3.2.3, Modell Temperaturdifferenz und Chlorophyll a). Beide Prozesse wirken also potentiell in die gleiche Richtung und verstärken sich gegenseitig (vgl. Abbildung 131). Ein solches Zusammenwirken könnte als Erklärung für **größeren Amplituden** im Chlorophyll a Gehalt dienen (vgl. unten „Verlustrate“). Diese Erklärung erscheint logisch, wenngleich es anhand der zur Verfügung stehenden Daten schwer sein dürfte, sie zu beweisen. Tatsächlich ließ sich kein klarer Zusammenhang zwischen Temperaturdifferenz und Mächtigkeit der Oberfächenlamelle finden (vgl. Abbildung 91): nur unter 3K Temperaturdifferenz wird die Mächtigkeit der Oberfächenlamelle anscheinend begrenzt, während die maximalen Dicken bei stärkeren Gradienten eher wieder abnehmen. Der Einfluß von

(Konvektions-) Strömungen bzw. Wind dürfte hier sicherlich eine Rolle spielen und für die insgesamt sehr große Streuung verantwortlich sein.
Auch die episodisch stärkeren Strömungen der Oberflächenlamelle können ein Grund für eine größere Dynamik sein. Sie führen zu einer **Auswaschung** bestehender großer Populationen. Das dabei zurückbleibende „Inokulum“ und die im einströmenden Wasser befindlichen Algen dürften durch die Zufuhr frischen, nährstoffreichen Wassers günstige Bedingungen zum Auswachsen gefunden haben, was wieder schnell zu hohen Biomassen geführt haben kann.
Wiederholte **Oszillationen von Phyto- und Zooplankton**, wie sie insbesondere im Jahre 1998 in ausgeprägter Form beobachtet wurden, treten nach dem PEG-Modell in den gemäßigten Breiten „normalerweise“ nicht auf. Im allgemeinen setzen sich im Laufe des Sommers zunehmend fraßresistende Arten durch und das Zooplankton wird durch Fischfraß dezimiert (Sommer, U., 1994). Wird die Sukzession jedoch gestört, können durchaus weitere, alternierende Maxima folgen. Diese zusätzlichen Oszillationen aufgrund von biologischen Interaktionen wären ein weiterer Erklärungsansatz für die gestiegene zeitliche Dynamik.
Die Rolle des Zooplanktons wurde bisher nur – unabhängig von der Schichtung – als Verlustfaktor für das Phytoplankton diskutiert. Es fällt jedoch auf, daß die Zooplankter 1998 ihre größten Dichten immer dann erreichen, wenn der Temperaturgradient zusammengebrochen ist und schon deshalb eher weniger Phytoplankter vorhanden sind. Inwiefern es sich hier um eine zufällige „Taktung“ interner und externer Rhythmen handelt, oder ob es ursächliche Zusammenhänge gibt, kann anhand der zur Verfügung stehenden Daten leider nicht beantwortet werden.
Nach Lampert & Sommer (1999) werden tageszeitliche vertikal-Wanderungen des Zooplanktons beobachtet, die zum Teil mit der Flucht vor Räubern erklärt werden. Welchen Einfluß die besonderen hydrodynamischen Bedingungen auf das Verhalten des Zooplanktons gehabt haben könnten, ist mangels detaillierter Daten schwer zu beantworten. Eine entscheidende Frage wäre, dabei, ob es dem Zooplankton gelungen ist, sich zwischen Oberflächenlamelle und durchmischter Schicht frei zu bewegen.

$$P(\text{ges. See}) = \frac{1{,}55(P(\text{ges. Zufluß})/}{(1+(\text{Verweilzeit[Jahren]})^{0{,}5})^{0{,}82}}$$

Gleichung 15: Zusammenhang zwischen Verweilzeit des Wassers und Gesamt-Phosphorgehalt eines Sees (nach Lampert & Sommer, 1999, die sich auf die OECD-Studie (Vollenweider & Kerekes, 1982) berufen)

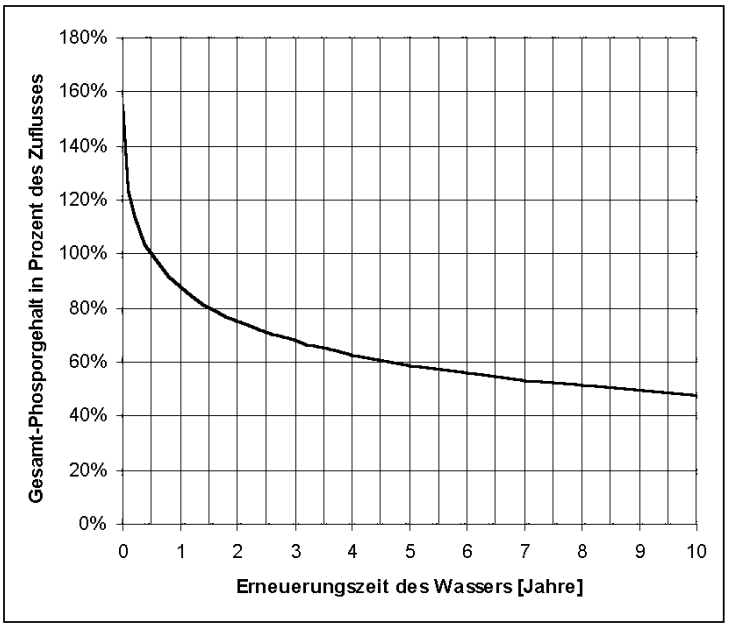


Abbildung 145: Zusammenhang zwischen Erneuerungszeit des Wassers und Abnahme des gesamt-Phosphor Gehaltes im Verhältnis zum Zulauf (nach Lampert & Sommer, 1999)

Laut OECD Studie (diskutiert in Lampert & Sommer, 1999) besteht ein Zusammenhang zwischen der Produktivität eines Gewässers und seiner Tiefe, was auf die **Verweilzeiten** des Wassers zurückgeführt wird. Vollenweider & Kerekes (1982) fanden folgende empirische Beziehung zwischen der $P_{ges.}$ - Konzentration im See und der Verweilzeit:

Je länger die Verweilzeit, umso mehr Phosphor kann zur Sedimentation gelangen und so dem Gewässer entzogen werden, weshalb eine längere Verweilzeit geringere Phorsphor-Konzentrationen zur Folge hat. Die grafische Darstellung des Zusammenhanges zeigt jedoch, daß hier vermutlich der (nicht genannte) Wertebereich der Regression eine Rolle spielt: bei Verweilzeiten unter einem halben Jahr (wie sie für die Oberflächenschicht in Frage kommen), ergeben sich keine sinnvollen Werte (ges.P >100%).

4.7.4 Erklärungsmöglichkeiten für die kleinräumige Heterogenität der Verteilung des Phytoplanktons

Es wurde oben bereits diskutiert, daß der sich in der Oberflächenlamelle einschichtende Zulauf zu einem allmählichen und kontinuierlichen, episodisch aber auch zu einem schnellen Verdriften des Phytoplanktons Richtung Staumauer geführt hat. Es ist bekannt, daß Strömungen nicht gleichmäßig erfolgen, sondern entsprechend des Widerstandes und der Morphologie des Verlaufes (Prallhang, Gleithang) Stömungslinien entstehen. Im Uferbereich ist eher mit geringeren Geschwindigkeiten zu rechnen (außer direkt am Prallhang) und in der Mitte (bzw. in der Strömungslinie) mit hohen. Solche gerichteten horizontalen Strömungen kommen als Ursache für die großen horizontalen Heterogenitäten in der Phytoplanktonverteilung, wie sie vor allem im Hauptbecken gefunden wurden (siehe Kapitel 4.2.3.2), durchaus in Betracht. So kann Phytoplankton-reiches Wasser mit der Stömungslinie der Oberflächenlamelle in das Hauptbecken geflossen sein, was zu räumlich begrenzten Maxima geführt haben kann, je nachdem ob und wie sich dieses Wasser dort verteilte.

Ein Einfluß der durch die Belüftung induzierten Strömungen und des Windes muß ebenfalls als wahrscheinlich gelten: nach Lampert & Sommer (1999) ist im Wasser eine Zufallsverteilung planktischer Organismen, die (definitionsfgemäß) ihren Aufenthaltsort nicht selbst bestimmen können, nur in der Dimension unter einem Meter zu erwarten. Schon im Bereich von einigen Metern können Wasserbewegungen, insbesondere Walzen, zu „Wolken“ planktischer Organismen führen (Reynolds, 1984, Sommer, 1994, Lampert & Sommer, 1999). Dabei sammeln sich Arten mit einem relativ starken Auftrieb bzw. phototaktischen Schwimmvermögen an Stellen mit einer Abwärtsströmung, während solche mit hohem spezifischem Gewicht an Orten mit Aufwärtsströmungen akkumulieren.

Die meisten Zooplankton-Untersuchungen beziehen sich auf den Probenahmeort Mauer in der unmittelbaren Nachbarschaft zur Belüftung. Die Nähe des Blasenschleiers suchten Zooplankter offensichtlich, zumindest waren sie dort in außergewöhnlich hohen Dichten zu beobachten[26].

Das Abtauchen der vom Schleier induzierten (relativ schnellen) primären Wasserwalze könnte auf das relativ gut schwimmfähige Zooplankton auch wie eine Falle gewirkt haben (s.o.). Andererseits könnten die sich dort ansammelnden Organismen, Detritus etc. (es war immer ein Streifen mit Treibgut, oft auch Schaum an dieser Stelle zu erkennen) auch eine gute Nahrungsquelle für Zooplankton und Fische hergegeben haben.

Verschiedene Autoren (z.B. Sommer, 1994) weisen zudem darauf hin, daß Zooplankton häufig in regelrechten Schwärmen auftritt. Die Repräsentativität der Zooplanktonproben in der Nähe der Belüftung dürfte von daher noch fraglicher sein als die der Phytoplanktonproben, bei denen insbesondere im Hauptbecken erhebliche zeitliche, vertikale und horizontale Konzentrationsunterschieden nachgewiesen wurden (Kapitel 4.2.3).

[26] Die Fische traten in der Nähe des Blasenschleiers– vermutlich als Reaktion auf die Häufung des Zooplanktons - häufig in hohen Dichten auf, was die Angler gelegentlich dazu veranlasste, es ihnen gleichzutun (sie verfolgten die Schwärme der Fische im Echolot).

4.7.5 Welche Ursachen könnten für die Verschiebung weg von der sommerlichen Cyanobakterien-Dominanz zu größeren Bacillariophyceen und Chlorophyceen Vorkommen verantwortlich sein?

Zwischen den Probenahmejahren 1996 bis 1999 gab es außer der Inbetriebnahme der Belüftungsanlage (1997) noch weitere Unterschiede. Wegen einer Stauspiegelabsenkung im Winter 1996/97 konnte das zulaufende Wasser nur in einem kleineren Volumen verdünnt werden. Die Hintergrundattenuation war 1997 deshalb gut um ein Drittel höher als 1996 und fiel erst 1999 wieder auf einen vergleichbaren Wert, als sich auch der Wasserstand wieder normalisiert hatte. Wie die Abbildung 160 im Anhang zeigt, kann auch für eine Reihe weiterer chemischer Stoffe (v.a. Phosphor, organische Substanzen) eine ähnliche Entwicklung verzeichnet werden. Wegen der insgesamt hohen Nährstoff-Konzentrationen dürften in der euphotischen Schicht auch 1996 Mangelzustände eher die Ausnahme gewesen sein (vgl. Kapitel 4.4.2, höchstens Silicium-Verarmung an der Oberfläche).

Bei einer **Steigerung der Phosphor- und DOC-Konzentration** sollte eher mit einem erhöhten Cyanobakterien-Wachstum gerechnet werden, und nicht mit deren deutlichem Rückgang (Hyenstrand et al, 1998a). Die gestiegene Hintergrund-Attenuation hingegen sollte das Algenwachstum insgesamt eher behindern. Gegen einen Einfluß des Lichtklimas auf die qualitative Zusammensetzung (weg von den Blaualgen) sprechen die auch schon vor 1996 beobachteten Massenvorkommen der Cyanobakterien, als der Hintergrundattenuationskoeffizient häufig ähnlich hoch und noch höher war als 1997 und 1998 (vgl. Abbildung 97 sowie Loth et al, 1995).

Nach Herschel (2000) hat sich die Sauerstoff-Situation seit Inbetriebnahme der Belüftungsanlage verbessert, insbesondere wurden im Hypolimnion höhere Konzentrationen gefunden. Gleichzeitig kam es im Epilimnion trotz massivem Algenwachstums zu einer geringeren Zehrung der Nährstoffe (höhere Konzentrationen, kürzere Verweilzeit, instabilerer Temperaturgradient, gelegentliche Ausschwemmung). Beide Befunde zielen in die gleiche Richtung: es entstanden **keine ausgeprägten Gradienten**, die aus verschiedenen Gründen die Entwicklung von Cyanobakterien begünstigen (Hyenstrand et al, 1998a). Sommer (1994) kommt zu dem Schluß, daß Cyanobakterien in eutrophen Gewässern deshalb häufig sind, weil es dort eher zu Nährstoffmangel kommt als in weniger belasteten. Der letzte Teil dieser scheinbar widersprüchlichen Aussage wird damit begründet, daß an eutrophe Bedingungen angepaßte Spezies ein schnelles Wachstum zeigen, das zu hohen Populationsdichten und extremer Zehrung führt. Schließlich stehen große Mengen Algen völlig erschöpften Nährstoffen gegenüber. In nährstoffarmen Gewässern kommt es gar nicht zu einem so extremen Wachstum, die Aufnahme- und Vorratsstrategien sind effektiver. Bei Nährstoffmangel im Epilimion können Cyanobakterien ihre Fähigkeit zur Stickstofffixierung bzw. zur Bewegung in der Wassersäule (nutzen von Nährstoffen in der Tiefe, falls Gradienten vorhanden) zum Vorteil gegenüber anderen Algengruppen nutzen.

Die beobachtete **Verlangsamung der saisonalen Entwicklung** (siehe Kapitel 4.7.1-2, dabei spielen die im vorangegangenen Abschnitt beschriebenen Faktoren eine Rolle) und die, aufgrund der vorzeitigen Vollzirkulation des Wassers, kürzere Vegetationsperiode[27] könnten bewirkt haben, daß die Zeit für die Cyanobakterien nach Inbetriebnahme der Belüftung nicht mehr „reif" wurde.

Stellt die Oberflächen-/durchmischte-Schicht Hydrodynamik eine *Microcystis*-Falle dar?

Es stellt sich die Frage, ob *Microcystis aeruginosa* in der Lage war, sich zwischen durchmischter Schicht und Oberflächenlamelle frei zu bewegen. Von dieser Spezies sind diurnale, vertikale Wanderungen bekannt, die einerseits auf ihre Gasvakuolen (Auftrieb) und andererseits auf die sich bei Lichtgenuß ansammelnden Kohlenhydrate (Ballast) zurückgeführt werden (Walsby et al,

[27] Aufgrund der erhöhten Temperatur der durchmischten Schicht kam es in den Maßnahmejahren 1-2 Wochen früher zur Vollzirkulation.

1995, Visser et al, 1995+1996+1997, Klemer & Cullen, 1996, Belov & Giles, 1997, Howard, 1996+97, Wallace & Hamilton, 1999). In tieferen Wasserschichten kann *Microcystis* von den in der Regel höheren Nährstoffkonzentrationen profitieren[28]. Wenn die Vorräte an Kohlenhydraten im Dunkeln schließlich abgebaut sind, gewinnt sie Auftrieb und steigt wieder zur Oberfläche.
Sinkt *Microcystis* jedoch in der Bleiloch Talsperre tiefer als die Oberflächenlamelle, so gelangt sie in die durchmischte Schicht. Um aus dieser wieder zurück in die euphotische Schicht zu gelangen, muß sie wegen der Durchmischungs-Strömungen mit Sicherheit einen außergewöhnlich starken Auftrieb entwickeln, falls es ihr überhaupt gelingt.
Visser et al (1996) zeigen, daß *Microcystis* in der durchmischten De Gijster Talsperrre relativ gleichmäßig in der Wassersäule verteilt wird, wobei die Durchmischungsgeschwindigkeit die maximale Auftriebsgeschwindigkeit von 2,6m/h (Visser et al, 1995, nach anderen Autoren bis 10m/h) überschritten hat.
Das Verhältnis der Geschwindigkeit der Durchmischung, die wahrscheinlich auch vom Abstand zur Belüftung abhängt, zu der des Auftriebes spielte sicherlich auch in der Bleiloch Talsperre die entscheidende Rolle, leider sind beide Größen nicht bekannt. Ist der Auftrieb von *Microcystis* geringer als die Durchmischungsgeschwindigkeit, so hält die durchmischte Schicht alle absinkenden Zellen endgültig aus der euphotischen Schicht fern[29], was ein Wachstum verhindert. Andernfalls erschwert die Durchmischung der aphotischen Schicht den Übergang in die euphotische Oberflächenlamelle, was zu einer längeren Dunkelphase führt und zumindest ein geringeres Wachstum zur Folge hat.
Eine Reihe von Gründen sprechen dafür, daß in der Bleiloch Talsperre einmal in die durchmischte Schicht sedimentierte Algen nicht wieder an die Oberfläche gelangen konnten, letztlich kann dies jedoch nicht bewiesen werden. Noch unwahrscheinlicher muß es erscheinen, daß Spezies ohne Gasvakuolen aus der durchmischten Schicht wieder in euphotische Bereiche gelangen konnten.

[28] In der Bleiloch Talsperre dürfte durch das Absinken bezüglich der Nährstoffe kaum ein Vorteil zu gewinnen sein, da die auch oben schon ausreichend konzentriert sind.

[29] In diesem Falle könnte ein Wachstum dieser Spezies also verhindert worden sein, weil sie nach dem ersten sonnigen Tag (sobald sie einmal ausreichend assimiliert hätte) sofort endgültig aus der euphotischen Schicht ausgeschieden wäre.

4.7.6 Bewertung des Erfolges der Destratifikationsmaßnahme

Im folgenden werden die Punkte zusammengestellt, die zur Beurteilung des Erfolges der Maßnahme ausschlaggebend sind. Ein ⊖ bedeutet eine negative Wertung, O eine neutrale und Å eine positive Wertung.

⊖ Die Maßnahme konnte offensichtlich nicht das selbst gesetzte Ziel erreichen, die Schichtung der gesamten Wassersäule oberhalb der Einblastiefe aufzuheben. Vielmehr wurde fast in der gesamten Talsperre und fast im gesamten Sommer eine mehr oder weniger stabile Oberflächenlamelle gefunden, in der Phytoplankton wegen des Lichtes und der guten Nährstoffversorgung aufgrund der neuen hydrologischen Gegebenheiten ausgesprochen gut gedeihen konnte. Ein positiver Aspekt dabei bleibt: wäre die Destratifikation vollständig gewesen, wären die Badewassertemperaturen sicherlich empfindlicher gefallen.

⊖ Es wurde im Jahresschnitt keine Verminderung des Phytoplanktonaufkommen beobachtet, die Maxima waren eher größer und die Dynamik nahm deutlich zu.

O Das geplante Wirkprinzip, eine Reduktion des Phytoplanktons durch Lichtlimitierung, kam bei unvollständiger Destratifikation nicht zum Tragen. Es ließ sich jedoch mehrfach beobachten, daß das Prinzip gut funktioniert, eben wenn die Destratifikation vollständig ist.

Å Die Zusammensetzung des Phytoplanktons läßt indes auf einen positiven Effekt der Maßnahme schließen, da die vorher häufigen Cyanobakterien kaum mehr in Erscheinung traten. Die Wirkmechanismen, die zu dieser Veränderung führten, hängen wahrscheinlich mit den geringeren Gradienten in der Wassersäule, aber auch mit dem sich in der Oberflächenschicht einschichtenden Zulauf zusammen.

Å Durch das Einblasen von Luft, aber auch durch das Einmischen von sauerstoffreichem Oberflächenwasser stiegen die O_2 Konzentrationen in der durchmischten Schicht gegenüber den entsprechenden Tiefen in den Vorjahren deutlich an. In einem so stark mit organischer Fracht belasteten Gewässer ist dies eine nicht zu unterschätzende Verbesserung.

Wie aus der Aufstellung deutlich wird, sprechen zwei Argumente eher für die Maßnahme, zwei andere eher dagegen. Von der Gewichtung der jeweiligen Punkte hängt die endgültige Bewertung ihres Erfolges ab. Dabei spielt jedoch der Blickwinkel eine entscheidende Rolle, weshalb eine klare Entscheidung in eine Richtung kaum objektiv getroffen werden kann[30]. Ich möchte sie deshalb dem Leser oder der Leserin überlassen.

Während einige geplante, positive Effekte der Belüftung wegen der Unvollkommenheit der Destratifikation der oberen Wasserschicht nicht eintraten, ergaben sich andere, in der Form nicht absehbare, ungeplante Auswirkungen. Sie trugen wahrscheinlich mit dazu bei, daß das Aufkommen von Cyonobakterien reduziert wurde, was eines der wichtigsten Ziele der Maßnahme war. Da die Untersuchungen der Wirkweise der installierten Destratifikationsanlage zu einem nicht unerheblichen Teil unerwartete Ergebnisse zeigten, konnten sie neue Erfahrungen und Erkenntnisse liefern. Dies gilt sowohl im Hinblick auf die Möglichkeiten und Grenzen der partiellen Destratifikation, als auch auf den Einfluß einer solchen Maßnahme auf das Ökosystem. Insofern war das Projekt als Ganzes durchaus erfolgreich.

Es zeigt sich, daß es bei der Destratifikation großer Gewässer schwierig, aber auch entscheidend ist, die Oberflächenschicht in die Zirkulation mit einzubeziehen. Der von den Abwässern der Zellulosfakrik aufgewärmte Zulauf hat dieses Problem an der Bleiloch Talsperre vermutlich noch verschärft.

[30] Ist es etwa schlimmer, 30µg Chlorophyll a/l an Cyanobakterien zu haben, als 100µg Chlorophyll a/l an Bacillariophyceen? War der positive Effekt die Investitions- und Unterhaltskosten der Anlage wert?

4.7.7 Die Eigenfärbung des Wassers beeinflußt nicht nur das Lichtklima

Nürnberg & Shaw (1998) zeigen, daß gefärbte Seen eine höhere Primärproduktion als klare aufweisen, wenn als Bezugsgröße das Volumen des Epilimnions gewählt wird. Auf die Fläche bezogen schneiden sie jedoch aufgrund der starken Lichtattenuation schlechter ab. Das Wachstum der Bakterien ist in DOC-reichen Gewässern deutlich erhöht (siehe auch Balogh &Vörös 1997), was sich auch auf die Nahrungskette auswirkt. Unter Lichteinwirkung werden organische Substanzen photochemisch abgebaut und liefern so Substrat für Bakterien (Lindell et al, 1995). Mixotrophe Algen, zu denen viele phagocytierende Flagellaten (v.a. Dinophyceen, Chrysophyceen, Cryptophyceen und Prymnesiophyceen) gehören, werden in DOC-reichen Gewässern gefördert.

Von einigen Cyanobakterien (aber auch von eukaryotischen Algen) ist bekannt, daß sie auch heterotroph wachsen (Sahu & Adhikary, 1982), indem sie gelöste organische Substanzen aufnehmen. Im Freiland konkurrieren sie dabei allerdings mit Bakterien, die wegen ihres günstigeren Oberflächen-Volumenverhältnisses im Vorteil sind. Das Phagocytieren von Bakterien, Viren, anderen Algen und sogar Protisten bietet Flagellaten den Vorteil, Zeiten mit geringem Lichtangebot zu überbrücken. Manche Arten decken ihren Energiebedarf zumindest zeitweise komplett heterotroph, andere nutzen die Beute hauptsächlich zur Aufnahme essentieller Vitamine (Isaksson, 1998). Von der in der Bleiloch Talsperre häufigen Gattung *Cryptomonas*, die einen mit Trichocysten ausgekleideten Schlund besitzt (von den Hoek, 1993), sind vier Arten bekannt, die Phagocytose betreiben (Isaksson, 1998). Vermutlich tritt Phagocytose bei Cryptomonaden aber nur bei Streß (zu wenig Licht und gelöste organische Substanzen) auf. Da Cryptomonaden häufig bei geringen Lichtintensitäten oder dann, wenn andere Algenpopulationen zusammengebrochen sind, vorkommen, liegt der Verdacht nahe, daß sie ihr Potential zur Phagocytose durchaus nutzen. Es wäre also möglich, daß nicht alle Phytoplankter ausschließlich auf Licht als Energiequelle angewiesen sind, was gerade in der Bleiloch Talsperre mit ihrer hohen organischen Fracht und der extremen Lichtattenuation einen großen Vorteil darstellen könnte. Inwiefern Mixotrophie quantitativ von Bedeutung ist, sei dahingestellt. Die Möglichkeit, daß einige Phytoplankter sich den Zwängen der autotrophen Lebensweise zumindest teilweise entziehen, relativiert jedoch die Bedeutung des Lichtes und damit auch die Argumentationen und Modelle, die darauf beruhen.

5. Zusammenfassung

Diese Arbeit entstand im Rahmen des vom BMBF geförderten Forschungsverbundvorhabens „Maßnahmen zur Beseitigung nutzungseinschränkender Qualitätseigenschaften stehender Gewässer in den neuen Bundesländern“ im Projekt „Quasi-kontinuierliche und flächendeckende Erfassung der Phytoplanktonaktivität mit einer fluoreszenz-gestützten Methode und ausgewählter Produktionsmessungen am Beispiel der Bleiloch Talsperre“.

An der untersuchten, eu- bis hypertrophen Talsperre in Thüringen wurden von 1996 bis 1999 Proben genommen und Messungen durchgeführt. Ziel war dabei, die Auswirkungen der 1997 in Betrieb genommenen Restaurierungsmaßnahme (partielle Destratifikation) zu untersuchen. Durch ein 300 m langes Rohr wurden in der Nähe der Staumauer in 20-25m Tiefe zwischen 1000-1800 m³/h Druckluft durch Düsen eingeblasen. Die so induzierten Strömungen sollten die Temperaturschichtung der Wassersäule verhindern. Es wurde erwartet, daß sich das Phytoplankton gleichmäßig in der durchmischten, größtenteils aphotischen Schicht verteilt und deshalb aufgrund von Lichtlimitierung im Wachstum stark gehemmt würde. Ziel der Restaurierungsmaßnahme war es, die Nutzung des Gewässers zu Bade- und Freizeitzwecken zu gewährleisten. In den Vorjahren war es häufiger durch Cyanobakterien-Blüten bzw. eine Massentwicklung von Wasserlinsen zu Beeinträchtigungen gekommen.

Neben methodischen Schwerpunkten, die zum einen die Auswertung von Pigmentdaten und die Entwicklung einer Durchflußzytometer Methode umfaßten, lag das Ziel dieser Arbeit in der Erfassung und im Verständnis der in der durchmischten Talsperre ablaufenden Prozesse.

Von Bleiloch Talsperren Proben wurden insgesamt ca. 800 Analysen der Pigmentzusammensetzung mit Hilfe einer HPLC Methode durchgeführt, einige Proben wurden zusätzlich am Durchflußzytometer untersucht. Daten zur Wasserchemie, Wassertemperatur und Wetter, mikroskopische Untersuchen von Phyto- und Zooplankton sowie zur Produktion des Phytoplanktons wurden von Projektpartnern erhoben und freundlicherweise zur Auswertung zur Verfügung gestellt. Auf konstruierten Daten beruhende Modellrechnungen zur Auswertung von Pigmentdaten wurden durch die Modellierung der Fraktionierung von Labor-(Misch-)Kulturen und diverser Freilandproben aus Kleingewässern sowie durch Pigmentanalysen des von Cyanobakterien dominierten Arendsee ergänzt.

Anhand von **Modellrechnungen** konnte anschaulich demonstriert werden, wie sich **systematische Abweichungen** der Pigmentstöchiometrien, wie sie im Kulturverlauf bzw. beim Aufkommen und Ablösen von Populationen im Freiland auftreten, auf die Berechnung von Algengruppenanteilen (durch multivariate lineare Regression bzw. iterative Methoden) auswirken.

Wird von **zufälligen Abweichungen** ausgegangen, kommt es auf die Zahl der Gruppen des Phytoplanktons bzw. die Zahl der Spezies innerhalb einer Gruppe an, in welchem Maße sich Fehler gegenseitig aufheben. Das quantitative Ausmaß dieser Kompensation wurde durch Modellrechnungen abgeschätzt.

Ergeben sich bei der **Fraktionierung** einer Probe eine genügende Anzahl unterschiedlich zusammengesetzter, quantitativ bedeutender Fraktionen, so kann aufgrund dieser Daten eine Berechnung der Anteile zumindest der häufigsten Gruppen erfolgen. Dieses Verfahren bietet die Möglichkeit, auch bei einer geringen Probenzahl angepaßte Auswertungen durchzuführen, es kann aber auch als Kontrolle der Schwankungen von Pigmentstöchiometrien in einem größeren Datensatz verwendet werden. Ein Vergleich der Auswertung mit Laborreferenzen bzw. aus Fraktionen berechneten Anteilen für diverse Freilandproben zeigt die Möglichkeiten, aber auch die Probleme dieses Verfahrens auf.

Anhand von **Arendsee**-Proben wurde gezeigt, daß die Datensätze des mikroskopisch bestimmten Biovolumens und der Pigmente zusammengeführt werden können, um Pigmentstöchiometrien

für einzelne Spezies zu ermitteln. Aufgrund der Dominanz der Cyanobakterien sowie der Vielfalt und Variabilität ihrer Pigmente bot sich hier eine gute Gelegenheit, mögliche Marker zu suchen und variierende Pigmentmuster im Jahresgang zu beobachten.

Als **Kriterien für gute Markerpigmente** werden die Stetigkeit und Konstanz des Vorkommens, sowie die Spezifität und Variabilität als entscheidende Faktoren herausgestellt und diskutiert. Für Cyanobakterien ist der Nachweis mit Pigmentanalysen häufig am wichtigsten, aber auch am problematischsten, da die als Marker in Frage kommenden lipophilen Pigmente Zeaxanthin und Canthaxanthin weder in allen Spezies vorkommen (mangelhafte Stetigkeit) noch ausschließlich auf diese Gruppe beschränkt sind (unzureichende Spezifität). Außerdem variiert das Verhältnis von Zeaxanthin zu Chlorophyll a stärker als das von Markern anderer Gruppen.

Anhand der Pigmentmuster von Laborkulturen wurde der Fehler abgeschätzt, der durch das Vorkommen von Cyanobakterien-Markern in anderen Gruppen entstehen kann und welche Möglichkeiten bestehen, ihm zu begegnen.

Als **Strategien zur Auswertung von Pigmentdaten** werden der Ausschluß von Ausreißern, (partielle) Korrelationen zur Prüfung der Unabhängigkeit der Marker, die (partielle) Aufteilung des Datensatzes und die Clusteranalyse zur Identifizierung potentieller (zusätzlicher) Marker empfohlen. Durch die Anwendung verschiedener Verfahren wie iterativen Modellen, multivariater linearer Regression (MLR) und Laborreferenzen kann ebenfalls eine größere Sicherheit erreicht werden. Unterscheiden sich die Proben quantitativ sehr stark, kann in der Normierung der Daten ein Vorteil liegen, dabei ergeben sich jedoch meistens – statistisch gesehen – schlechtere Modelle als mit absoluten Daten, da Fehler unproportional verzerrt werden.

Es hängt letztlich stark vom Datensatz ab, ob Probleme bei der Auswertung von Pigmentdaten auftreten. Prinzipiell ist es nicht möglich, eine 100% sicheres Verfahren zu finden. Praktisch erweist es sich jedoch in der Regel als machbar, mit ausreichender Sicherheit zu einer sinnvollen Auswertung zu kommen, wenn den Empfehlungen gemäß vorgegangen wird.

Die berechneten **Pigmentstöchiometrien in der Bleiloch Talsperre** unterschieden sich hauptsächlich in den einzelnen Probenahmejahren, weshalb jeweils separate Auswertungsmodelle verwendet wurden. Neben den zur Berechnung der Algengruppenanteile nötigen Verhältnissen von Chlorophyll a pro Markerpigment wurden die Pigmentmuster der wichtigsten Gruppen errechnet, indem die übrigen Pigmente nacheinander als abhängige Variable statt dem üblicherweise hier verwendeten Chlorophyll a in die MLR eingesetzt wurden. Im Vergleich mit Literaturdaten bzw. mit Laborkulturen ergab sich im großen und ganzen eine gute Übereinstimmung. Abweichungen traten allenfalls für seltene Gruppen mit geringem Betrag zu Chlorophyll a auf. Für sie muß jede Berechnung jedoch von vorne herein als unsicher gelten.

Das Verhältnis der **Phäopigmente** zum Chlorophyll a stieg in Bleiloch Talsperren Proben bei geringen Chlorophyll a Konzentrationen und mit zunehmender Tiefe an. Es ergibt sich jedoch weder absolut noch relativ gesehen ein klarer Zusammenhang zwischen dem Modell Chlorophyll a und dem gemessenen. Das erklärt, weshalb eine Einbeziehung der Phäopigmente bei der Modellbildung nicht zu besseren Ergebnissen führt. Lediglich für Proben mit extrem hohen Abbauprodukt-Anteilen, die in der Regel geringe Chlorophyll a Konzentrationen aufweisen, läßt sich eine Korrelation zwischen Kontrollwert und Phäopigmentanteil erkennen.

Als Grundlage für die Entwicklung einer **Durchflußzytometer Methode** wurden spektrofluorometrische Messungen von insgesamt 29 Laborreinkulturen verwendet. Bei 514nm Anregungswellenlänge konnten in Emissionsspektren 5 charakteristische Maxima unterschieden werden: ca. 585nm (Phycoerythrin der Cyanobakterien), ca. 620nm (Phycoerythrin von Cryptomonas), ca. 657nm (Pycocyanin der Cyanobakterien) und ca. 680nm (Chlorophyll a aller Gruppen sowie Allophycocyanin der Cyanobakterien). Im Durchflußzytometer wurden die 5 genannten Fluoreszenzen (jeweils im Maximum mit 10nm bandpass Filtern) bei der gleichen Anregungs-

wellenlänge (514nm, Argon-Ionen Laser, 500mW) bestimmt, zusätzlich wurde die Vorwärtsstreuung der Partikel erfaßt. Für 11 unialgale Spezies wurde eine Regression des Vorwärtsstreuungssignals mit dem Biovolumen, dem Durchmesser und der Oberfläche der Zellen bzw. Trichome errechnet. Dabei zeigte sich, daß sich am ehesten ein linearer Zusammenhang zwischen Partikeldurchmesser und Vorwärtsstreuungssignal (FSC) ergibt (r^2=0,983, n=448), das Verhältnis von Biovolumen zu FSC hängt also von der Partikelform ab.

Aufgrund separater Messungen unialgaler Phytoplanktonkulturen wurden zwei verschiedene Methoden zur **Klassifizierung** von Algen aus Proben unbekannter Zusammensetzung entwickelt. Schließlich wurden 4 Proben aus der Bleiloch Talsperre analysiert und klassifiziert, gleichzeitig wurden auch HPLC Pigmentanalysen und mikroskopische Untersuchungen vorgenommen. Zur Kontrolle der Klassifizierung wurde die Sortier-Option des Durchflußzytometers genutzt. *Microcystis, Rhodomonas* und *Cryptomonas* konnten in den Freilandproben gut erkannt werden. Bei Phytoplanktern ohne Phycobiline konnte die entwickelte Methode nur Partikel verschiedener Größe und / oder Pigmentierungsintensität unterscheiden, nicht jedoch die Zugehörigkeit zu Chlorophyceen oder Chromophyta, wie aufgrund der ähnlichen Emissionsspektren dieser Gruppen schon vermutet werden konnte.

Die Ergebnisse der klassifizierten Durchflußzytometer Messungen der Bleiloch Talsperren Proben wurden in Biovolumen umgerechnet und mit dem mikroskopisch bestimmten Biovolumen verglichen. Die Chlorophyll a Fluoreszenz wurde dem per HPLC bestimmten Chlorophyll a der einzelnen Gruppen des Phytoplanktons gegenübergestellt. Das Verhältnis von Chlorophyll a-Gehalt und –Fluoreszenz wurde auch an definierten Mischungen von Laborkulturen (verschiedener Spezies oder unterschiedlichen Alters) verglichen, wobei sich erhebliche Unterschiede in Abhängigkeit des physiologischen Zustandes zeigten.

Die Unterschiede der drei verwendeten Methoden zur Phytoplanktonanalytik **, Mikroskopie, HPLC Pigmentanalyse und Durchflußzytometrie,** wurden u.a. bezüglich ihrer Praktikabilität ((zeitlicher) Aufwand, Probenvolumen) und Selektivität (welche Gruppen können unterschieden werden, wie detailliert ist die erhalte Information) diskutiert. Die maximale Information kann durch die Kombination aller drei Methoden erreicht werden, was aufgrund der Sortieroption des Durchflußzytometers möglich ist.

Durch Sortieren wurden am Durchflußzytometer ausreichende Fraktionen einer Probe erzeugt, um damit Pigmentanalysen durchzuführen. Andere Untersuchungen wichtiger physiologischer Parameter sind ebenfalls denkbar. Auch aus Freilandproben können so einzelne Spezies isoliert werden, was die Messung von natürlichen physiologischen Zuständen ermöglicht. Der Einsatz eines Durchflußzytometers kann so dazu beitragen, die Lücke zwischen der Ökophysiologie und physiologischen Laboruntersuchungen mit Reinkulturen zu schließen.

In der **Bleiloch Talsperre** wurden auch nach Inbetriebnahme der Belüftungsanlage in den Tiefenprofilen und im Längsverlauf **typische Gradienten** gefunden (sowohl bezüglich der Temperatur, der Wasserchemie und der Phytoplanktonverteilung). Die Maßnahme konnte offensichtlich nicht das gesetzte Ziel erreichen, die Schichtung der gesamten Wassersäule oberhalb der Einblastiefe aufzuheben. Vielmehr wurde fast in der gesamten Talsperre und fast im gesamten Sommer eine mehr oder weniger stabile Oberflächenlamelle gefunden, in die sich der warme Zulauf einschichtete. Sie strömte oberflächlich Richtung Mauer und wurde erst am Blasenschleier vollständig in der durchmischten Schicht verteilt. Die Mächtigkeit dieser Schicht nahm zur Belüftung hin ab und die Temperaturdifferenz zur durchmischten Schicht wurde geringer. Parallel dazu zeigten auch die wasserchemischen Parameter eine zunehmende Annäherung der Konzentrationen in beiden Wasserkörpern. In der Oberflächenschicht konnte das Phytoplankton wegen des Lichtes und der guten Nährstoffversorgung gut gedeihen. Mit der Entfernung von der Belüftung stieg die Phytoplanktonkonzentration in der Regel an, wobei sich die Zusammenset-

zung typischerweise von hohen Anteilen der Cryptomonaden zugunsten von Chlorophyceen und Bacillariophyceen verschob. Es konnte ein Zusammenhang zwischen einer maximal zu erwartenden Chlorophyll a Menge und der Temperaturdifferenz von 0-15m, die als Kennwert für die Schichtung verwendet wurde, beschrieben werden. Durch Zooplanktonfraß kam es zu niedrigeren Chlorophyll a Konzentrationen, als diesem Modell entsprechen. Während Cryptomonaden schon bei geringer Stabilität der Wassersäule (Δ Temp. 0-15m >1K) vergleichsweise hohe Chlorophyll a Werte erreichen, scheinen Chlorophyceen und Bacillariophyceen erst bei 4 -5 K zu einer starken Entwicklung zu kommen.

Es wurden nach Maßnahmenbeginn eher größere Maxima des Phytoplanktonaufkommens beobachtet. Gleichzeitig nahm die zeitliche Dynamik deutlich zu und es traten im Hauptwasserkörper extreme, kleinräumige Konzentrationsunterschiede auf. Die Menge des Zooplanktons nahm eher zu, insbesondere trat *Cyclops* länger im Jahr mit hohen Biomassen auf. Die Abundanz-Schwankungen scheinen auch hier seit Beginn der Belüftung eher größer geworden zu sein. Im Sommer 1998 kam es zu drei Oszillationen von Phyto- und Zooplanktons.

Die **Zusammensetzung des Phytoplanktons** läßt im Vergleich mit den Jahren vor Maßnahmenbeginn auf einen positiven Effekt der partiellen Destratifikation schließen, da die vorher häufigen Cyanobakterien kaum mehr in Erscheinung traten. Statt dessen wurden verstärkt Kieselalgen, Grünalgen und Cryptomonaden beobachtet. Die Belüftung verursachte Störungen der üblicherweise zu beobachtenden Saisonalität des Planktons, weil sie eine kürzere Verweilzeit des Wassers in der Oberflächenlamelle verursacht und den thermischen Gradienten destabilisiert. Die Folge sind Reversionen in der Sukzession des Planktons, die insgesamt zu einer Verlangsamung der Abfolge von Arten sowie einer Förderung von r-Strategen führen. Da Cyanobakterien typischerweise erst relativ spät aufkommen, verhinderte die Vollzirkulation, die zudem aufgrund der Belüftung 1-2 Wochen früher einsetzte, ihre Entwicklung.

In der Bleiloch Talsperre waren die **Nährstoffkonzentrationen** insbesondere nach Maßnahmebeginn sehr hoch. Jegliche Nährstofflimitierung muß deshalb als sehr unwahrscheinlich gelten. Während die Konkurrenz um Nährstoffe in der Bleiloch Talsperre in den Hintergrund trat, gewannen die **Wachstumsrate und die Verlustrate**, etwa durch Sedimentation oder Zooplanktonfraß, an Bedeutung. Die Belüftung führte zu (selektiven) Verlusten, indem sie die Oberflächenschicht von unten her langsam abtrug, insbesondere bei schlechtem Wetter und in der Nähe der Einblasstelle. Die wachstums- bzw. produktionsbestimmenden Größen wurden auf Basis der PAM- und ^{14}C-Messungen in der Talsperre modelliert. Dabei wurde der Einfluß der Mächtigkeit der phytoplanktonreichen Oberflächenschicht und der Form der eingesetzten Lichtsättigungskurve abgeschätzt. Da hohe Lichtintensitäten im Tagesverlauf, in der Wassersäule und im Jahresverlauf relativ selten auftreten, spielt die Inhibition keine quantitativ große Rolle. Falls Wachstums- und Verlustrate in die gleiche Richtung wirken, was bei schlechtem Wetter durchaus wahrscheinlich ist, kann darin ein Grund für die größeren Amplituden im Jahresgang gesehen werden. Das geplante Wirkprinzip, eine Reduktion des Phytoplanktons durch Lichtlimitierung, kam bei unvollständiger Destratifikation, wie sie in weiten Teilen der Talsperre über den größten Teil des Sommers zu finden war, nicht zum Tragen. Es ließ sich jedoch beobachten, daß das Prinzip gut funktioniert, wenn die Destratifikation aufgrund günstiger Umstände wie schlechtem Wetter oder dem Einsetzen der Vollzirkulation vollständig war.

Während einige geplante, positive Effekte der Belüftung wegen der Unvollkommenheit der Destratifikation der oberen Wasserschicht nicht eintraten, ergaben sich andere, so nicht absehbare, ungeplante Auswirkungen. Sie trugen wahrscheinlich mit dazu bei, daß das Aufkommen von Cyonobakterien reduziert wurde, was eines der wichtigsten Ziele der Maßnahme war.

6. Literaturverzeichnis

Die mit * gekennzeichneten Artikel bieten die Grundlage zur Einordung der in der Bleiloch Talsperre gefundenen Pigmentstöchiometrien. Die Werte (und z.T. auch die Angaben der Literaturstellen) wurden Lohmann (1996) und Volkmar (1999) entnommen.

AALDERINK, R.H. & JOVIN, R. (1997): Estimation of the photosynthesis/irradience (P/I) curve parameters from light and dark bottle experiments. J. Plankt. Res.19, 1713-1742.

ADAMS, W.W. & DEMMIG-ADAMS, B. (1992): Operation of the xanthophyll cycle in higher plants in response to diurnal changes in incident sunlight. Planta 186, 390 – 398.

AGRAWAL, A.A. (1998): Algal defense, grazers, and their interactions in aquatic trophic cascades. Acta Oecologica19 (4), 331-337.

ANDERSON, G. (1985): The influence of fish in eutrophic lake ecosystems. Int. Congr. on lakes pollution and recovery, Proceedings, Rome50-53.

ARSALENE, W., ROUSSEAU, B. & DUVAL, J.-C. (1994): Influence of the pool size of the xanthophyll cycle on the effects of light stress in a diatom: Competition between photoprotection and photoinhibition. Photochem. Photobiol.60, 3, 237 – 243.

BABENZIEN, C. & BABENZIEN, H.-D. (1989): Bacterial utilization of photosynthetically produced dissolved and particulate organic matter and the role in C-flux of lake Stechlin. Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 33, 225-235.

BANKWITZ, P. & BANKWITZ, E. (1988): Klassische Gebiete in Mitteleuropa – Fundament und Deckgebirge, Exkursionsführer. Akademie der Wissenschaften der DDR, Zentralinstitut für Physik der Erde, Potsdam.

BARBEIRO, R.P., SPEZIALE, B.J. & ASHBY, S.L. (1996): Phytoplankton community succession in a lake subjected to artificial circulation. Hydrobiologia 331, 109-120.

BARICA, J. (1978): Collapses of *Aphanizomenon flos-aquae* blooms resulting in massive fish kills in eutrophic lakes: Effect of weather. Verh. Internat. Verein. Limnol. 20, 208-213.

BARLOW, R.G., CUMMINGS, D.G. & GIBB, S.W. (1997): Improved resolution of mono- and divinyl chlorophylls a and b and zeaxanthin and lutein in phytoplankton extracts using reversed phase C-8 HPLC. Mar. Ecol. Prog. Ser.161, 303-307.

BARLOW, R.G., GOUGH, M.A., MANTOURA, R.F.C. & FILEMAN, T.W. (1993): Pigment signatures of the phytoplankon in the northeastern Atlantic during the 1990 spring bloom. Deep Sea Res.II, 40, 1/2, 459 – 477.*

BARLOW, R.G., MANTOURA, R.F.C., GOUGH, M.A. & FILEMAN, T.W. (1993): Phaeopigment distribution during the 1990 spring bloom in the northeastern Atlantic. Deep Sea Res.I 40 (11/12), 2229 – 2242.

BARLOW, R.G., MANTOURA, R.F.C., GOUGH, M.A. & FILEMAN, T.W. (1995): Pigment signatures of the phytoplankton composition in the northeastern atlantic during the 1990 spring bloom. Deep Sea Res.I 40, 2229-2242.*

BELOV, A.P. & GILES, J.D. (1997): Dynamical model of buoyant cyanobacteria. Hydrobiologia 349, 87-97.

BENNDORF, J. (1987): Food web manipulation without nutrient control: A useful strategy in lake restoration? Schweiz. Z. Hydrol. 49/2, 237- 247.

BENNDORF, J. (1995): Possibilities and limits for controlling eutrophication by biomanipulation. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 80, 519-534.

BENZ, G. & HALLER-BREM, S. (1996): Vergiftungen durch Cyanobakterien – Erklärung für das rätselhafte Sterben von Alprindern. Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich 141, 84-86.

BERMAN, T. & STEINMAN, B. (1998): Phytoplankton development and turbulent mixing in Lake Kinneret (1992-1996). J. Plankt. Res. 20, 709-726.

BERMAN, T., YACOBI, Y.Z. & POLLINGHER. U. (1992): Lake Kinneret phytoplankton: Stability an variability during twenty years (1970-1989). Aquat. Scien. 54, 104-127.

BERNHARDT, H. (1987): Strategies of lake sanitation. Schweiz. Z. Hydrol.49/2, 202 – 219.

BERTHON, J.L. & BROUSSSE, S. (1995): Modification of migratory behavior of planktonic Crustacea in the presence of a bloom of *Microcystis aeruginosa* (Cyanobacteria). Hydrobiologia 300/301, 185-193.

BJÖRK, S. (1985): Lake restauration techniques. Int. Congr. on lakes pollution and recovery, Proceedings, Rome, 202-212.

BJØRNLAND, T. (1990): Chomatographic separation and spectrometric characteriszation of native carotenoids from the marine dinoflagellate *Thoracosphaera heimii*. Biochem. Systematics and Ecol. 18, 307-16.*

BJØRNLAND, T., GUILLARD, R.R.L. & LIAAEN.JENSEN, S. (1988): Phaeocystis sp clone 677-3- a tropical marine planctonic prymnesiophyte with fucoxanthin and 19-Acyclofucoxanthins as chemosystematic carotenoid markers. Biochem. Systematics and Ecol. 16, 445-452.*

BOLD, H.C. (1949): The morphology of *Chlamydomonas chlamydogama* sp. nov. Bull. Torrey Bot. Club 76, 101-108.

BOTTRELL, H.H., DUNCAN, A., GILIWICZ, Z.M., GRYGIERECK, HERZIG, A., HILLBRICHT-ILKOWSKA, A., KURASAWA, H., LARSSON, P. & WEGLENSKA, T. (1976): A review of some problems in zooplankton production studies. Norw. J. Zool.24, 419-456

BRAS, R.L. (1990): Hydrology – An introdiction to Hydrologic science. Addison-Wesely publishing company.

BRAUMANN, T. & GRIMME, L.H. (1981): Reversed-phase high-performance liquid chromatography of chlorophylls and carotinoids. Biochem. Biophys. Acta637, 8 – 17.*

BRITTON, G., LIAAEN-JENSEN, S. & PFADER, H. (1995): Carotenoids. Birkhäuser Verlag, Basel, Boston, Berlin

BROWN, S.B., HOUGHTON, J.D. & HENDRY, G.A.F. (1988): Chlorophyll breakdown. in: Scheer, H. (Editor): Chlorophylls, CRC Press.

BRUNET, C., BRYLINKSI, J.M. & LEMOINE, Y. (1993): In situ variations of the xanthophylls diatoxanthin and diadinoxanthin: Photoadaptation and relationships with a hydrodynamical system in the eastern English Channel. Mar. Ecol. Prog. Ser. 102, 69 - 77

BUMA, A., GIESKES, W.W.C. & THOMSEN, H.A. (1992): Abundance of cryptophyceae and chlorophyll b containing organisms in the Weddell-Scotia confluence area in the spring of 1988. *

CALLIERI, C., AMICUCCI, E., BERTONI, R. & VÖRÖS, L. (1996): Fluorometric characterization of two picocyanobacteria strains from lakes of different underwater light quality. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 81, 13-23

CAMPBELL, L., LIU, H., NOLLA, H.A. & VAULOT, D. (1997): Annual vaiability of phytoplankton and bacteria in the subtropical North Pacific Ocean Station ALOHA during the 1991-1994 ENSO event. Deep Sea Res.I 44, 167-192

CARLSON, R. & SHAPIRO, J. (1981): Dissolved humic substances: A major source of error in fluorometric analysis involving lake waters. Limnol. Oceanogr. 26, 785-790

CARPENTER, S.R. & BERGQUIST, A.M. (1985): Experimental tests of grazing indicators based on chlorophyll-a degradation products. Arch. Hydrobiol.102, 303-317

CARR, M.R., TARRAN, G.A. & BURKILL, P.H. (1996): Discrimination of marine phytoplankton species through the statistical analysis of their flow cytometric signatures. J. Plankt. Res.18, 1225-1238

CHARPY, L. & BLANCHOT, J. (1998): Photosynthetic picoplankton in French Polynesian atoll lagoons: estimation of taxa contribution to biomass and production by flow cytometry. Mar. Ecol. Prog. Ser.162, 57-70

CHAUMONT, D. & THÉPENIER, C. (1995): Carotinoid content in growing cells of *Haematococcus pluvialis* during a sunlight cycle. J. Appl. Phycol. 7, 529 - 537

CHISHOLM, S.W. (1986): The individual cell in phytoplankton ecology: Cell cycles and applications of flow cytometry. In: Platt, T.& Li, W.K.W.: Photosynthetic picoplankton. Teil 2

CHOW, W.S., TELFER, A., CHAPMAN, D.J. & BARBER, J. (1981): State 1-State 2 transition in leaves and its association with ATP-induced chlorophyll fluorecence quenching. Biochem. Biophys. Acta 638, 60-68

CHU, W.-L., PHANG, S.-M. & GOH, S.-H. (1995): Influence of carbon source on growth, biochemical composition and pigmentation of *Ankristodesmus convolutus*. J. Appl. Phycol. 7, 59-64.*

CODD, G.A. (1995): Cyanobacterial toxins: Occurence, properties and biological significance. Wat. Sci. Tech.32, 149-156

CODD, G.S., BELL, S.G., KAYA, K., WARD, C.J., BEATTIE, K.A. & METCALF, J.S. (1999): Cyanobacterial toxins, exposure routes and human health. Eur. J. Phycol.34, 405-415

COLE, J., LIKENS, G.E. & STRAYER, D.E. (1982): Photosynthetically produced dissolved organic carbon: An important carbon source for planktonic bacteria. Limnol. Oceanogr.27, 1080-1090

COLLIER, J.L., HERBERTS, S.K., FORK, D.C. & GROSSMANN, A.R. (1994): Changes in the cyanobacterial photosynthetic apparatus during acclimation to macronutrient deprivation. Photosyn. Res. 42, 173-183.*

CORNEJO, J. & BEALE, S.I. (1997): Phycobilin biosynthetic reactions in extracts of cyanobacteria. Photosynth. Res. 51, 223-230

COX, J.D., PADLEY, M.B. & HANNON, J. (1998): Use of computional dynamics to model reservoir mixing and destratification. Wat. Sci. Tech.37 (2), 227-234

CULLEN, J.J. & LEWIS, M.R. (1988): The kinetics of algal photoadaptation in the context of vertical mixing. J. Plankt. Res.10, 5, 1039 - 1063

CULVERHOUSE, P.F., SIMPSON, R.G., ELLIS, R., LINDLEY, J.A., WILLIAMS, R., PARISINI, T., REGUERA, B., BRAVO, I., ZOPPOLI, R., EARNSHAW, G., MCCALL, H. & SMITH, G. (1996): Automatic classification of field-collected dinoflagellates by artificial neural network. Mar. Ecol. Prog. Ser.139, 281-287

DE HAAN, H. (1993): Solar UV-light penetration and photodegradation of humic substances in peaty lake water. Limnol. Oceanogr. 38, 1072-1076

DE MADARIAGA, I. & JOINT, I. (1992): A comparative study of phytoplankton physiological indicators. J. Exp. Mar. Biol. Ecol.158, 149 - 165.*

DEMMIG-ADAMS, B. & ADAMS LII, W.W. (1992): Photoprotection and other responses of plants to high light stress. Ann. Rev. Plant Physiol. 43, 599 - 626.

DEMMIG-ADAMS, B. & ADAMS LII, W.W. (1993): The xanthophyll cycle. in: Chapman & Hall, A. Young and G. Britton, Carotinoids in Photosynthesis.*

DEMMIG-ADAMS, B. (1990): Carotinoids and photoprotection in plants: A role for the xanthophyll zeaxanthin. Biochem. Biophys. Acta 1020, 1 - 24.

DETMER, A.E. & BATHMANN, U.V. (1997): Distribution patterns of autotrophic pico- and nanoplankton and their relative contribution to algal biomass during spring in the atlantic sector of the Southern Ocean. Deep Sea Res. 44, 299-320.

DEUTSCHE EINHEITSVERFAHREN ZUR WASSER-, ABWASSER- UND SCHLAMMUNTERSUCHUNG (1994): Physikalische, chemische, biologische und bakteriologische Verfahren (DIN 31. Lieferung). VCH und Beuth-Verlag, Band I-IV

DEV (DEUTSCHE EINHEITSVERFAHREN). (1975 - 1987): Zur Wasser-, Abwasser-, Schlammuntersuchung. Verlag Chemie, Weinheim.

DEVENTER, B. & HECKMAN, C.W. (1996): Effects of prolonged darkness on the relative pigment content of cultured diatoms and green algae. Aquatic Sciences 58, 3, 241 - 252.

DEVENTER, B. (1993): Der Einfluß von Aufbereitungsmethoden und Lagerungsbedingungen sowie Licht- und Nährstoffmangel auf die Pigmentzusammensetzung verschiedener Phytoplanktonarten. Dissertation / Univ. Hamburg erschienen Berichte aus dem Zentrum f. Meeres- und Klimaforschung Uni Hamburg / Reihe Hydrobiologie und Fischereiwissenschaft.*

DÖHLER, G. & BUCHMANN, T. (1995): Effects of UV-A und UV-B irradiance on pigments an 15N-Ammonium assimilation of the haptophyceae *Pavlova*. J. Plant Physiol.146, 29 - 34.*

DOMIN, A. (2000): Bestimmung der Phytoplankton Primärproduktion mittels Chlorophyll a in vivo Fluoreszenz. Dissertation, Universität Leipzig.

DROSDOWSKI, G. (Hrsg., Wiss. Rat der DUDEN-Red.) (1986): d. Standardwerk zur dt. Sprache. Band 1: DUDEN „Rechtschreibung der deutschen Sprache und der Fremdwörter“, 19. Auflage, Bibliographisches Institut, Mannheim, Wien, Zürich.

DUARTE, C., AGUSTI, S. & CANFIELD, D.E.JR. (1990): Size plasticity of freshwater phytoplankton: Implikations for community structure. Limnol. Oceanogr. 35, 1846-1851.

DUBELAAR, G.B.J. & VAN DER REIJDEN, C.S. (1995): Size distributions of *Microcystis aeruginosa* colonies: A flow cytometric approach. Wat. Sci. Tech. 32, 171-176.

DUSENBERRY, J.A., OLSON, R.O. & CHISHOLM, S.W. (1999): Frequency distributions of phytoplankton single-cell fluorescence and vertical mixing in the surface ocean. Limnol. Oceanogr. 44, 431-435.

EVERITT, D.A., WRIGHT, S.W., VOLKMAN, J.K., THOMAS, D.P. & LINDSTROM, E.J. (1990): Phytoplankton community compositions in the western equatorial Pacific determined from chlorophyll and carotenoid pigment distributions. Deep Sea Res. 37, 975-997.*

FALKOWSKI, P.G. & LAROCHE, J. (1991): Acclimation to spectral irridiance in algae. J. Phycol. 27, 8 - 14.

FALKOWSKI, P.G. & OWENS, T.G. (1980): Light-shade adaptation. Plant Physiol.66, 592 - 595.

FALKOWSKI, P.G. (1983): Light-shade adaptation and vertical mixing of marine phytoplankton: A comparative field study. J. Mar.Res. 41, 215 - 237.

FALKOWSKY, P.G., DUBINSKY, Z. & WYMAN, K. (1985): Growth-irradiance relationships in phytoplankton. Limnol. Oceanogr. 30, 311-321.

FAST, A.W. & LORENZEN, M. (1978): Effect of areation/mixing on lake biology. in: Mitchell, R. (ed): Water pollution microbiology. Vol. 2, Wiley, New York, Toronto.

FAST, A.W. (1971): The effects of artificial areation on lake ecology. Envir. Prot. Agency, Water Pollut. Contr. Res. Ser. 16010 EXE 12, 470

FERRIS, J.M. & CHRISTIAN, R. (1991): Aquatic primary production in relation to microalgal respiration to changing light: A review. Aquatic Sciences 53/2, 187-217.

FEYERABEND, P.K. (1999): Wider den Methodenzwang. (original: „Against method. Outline of an Anarchistic Theory of Knowledge“, 1975) Suhrkamp, Frankfurt am Main

FIALA, M., KOPZYNSKA, E.E., JEANDEL, C., ORIOL, L. & VETION, G. (1998): Seasonal and interannal variability of size-fractionated phytoplankton biomass and community structure at station Kerfix, off the Kergulen Islands, Antarctica. J. Plankt. Res. 20, 1341-1356.

FLYNN, K., FRANCO, J.M., FERNÁNDEZ, P., REGUERA, B., ZAPATA, M., WOOD, G. & FLYNN, K.J. (1994): Changes in toxin content, biomass and pigments of the dinoflagellate *Alexandrium minutum* during nitrogen refeeding and growth into nitrogen of phosphorus stress. Mar. Ecol. Prog. Ser.111, 99 - 109.*

FOGG, G.E. (1971): Extracellular products of algae in freshwater. Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 5, 1-25.

FOY, R.H. & GIBBSON, C.E. (1982): Photosynthetic characteristics of planctonic blue-green algae, changes in pigmentation of *Oscillatoria redekei* VON GOOR under high and low light. Brit. Phycolog. J.17, 183-193.

FRAGA, F., RÍOS, A.F., PÉREZ, F.F. & FIGUERAS, F.G. (1998): Theoretical limits of oxygen: Carbon and oxygen: Nitrogen ratios during phyotosynthesis and mineralisation of organic matter in the sea. Scientia marina 62, 161-168.

FRANKEL, D.S., FRANKEL, S.L., BINDER, B.J. & VOGT, R.F. (1996): Application of neural networks to Flow Cytometry data analysis and real-time cell classification. Cytometry 23, 290-302.

FUNDEL, B., STICH, H.-B., SCHMID, H. & MAIER, G. (1998): Can phaeopigments be used as markers for *Daphnia* grazing in Lake Constance? J. Plankt. Res.20, 1449-1462.

GAEDTKE, U. (1992): The size distribution of biomass in a large lake and ist seasonal variability. Limnol. Oceanogr. 37, 1202 - 1220.

GARCIA-PICHEL, F. (1994): A model for internal self-shading in planktonic organisms and its implications for the usefulness of ultraviolet sunscreens. Limnol. Oceanogr. 39, 1704-1717.

GEIDER, R.J., LA ROCHE, J., GREENE, R.M. & OLAIZOLA, M. (1993): Response of photosynthetic apparatus of *Phaeodactylum tricornutum* (Bacillariophyceae) to nitrate, phosphate, or iron starvation. J. Phycol.29, 755-766.*

GEIDER, R.J., MACINTYRE, H.L. & KANA, T.M. (1997): Dynamic model of phytoplankton growth and acclimation: Responses of the balanced growth rate and the chlorophyll a: Carbon ratio to light, nutrient-limitation and temperature. Mar. Ecol. Prog. Ser.148, 187-200.

GEIDER, R.J., MACINTYRE, H.L. & KANA, T.M. (1998): A dynamic regulatory model of phytoplanktonic acclimation to light, nutrients and temperature. Limnol. Oceanogr. 43, 679-694.

GERVAIS, F., OPITZ, D. & BEHRENDT, H. (1997): Influence of small-scale turbulance and large-scale mixing on phytoplankton primary production. Hydrobiologia 342/343, 95-105.

GIESKES, W.W. & KRAAY, G.W. (1983a): Unknown chlorophyll a derivates in the North Sea and the tropical Atlantic Ocean revealed by HPLC. Limnol. Oceanogr. 28, 4, 757 - 766.

GIESKES, W.W. & KRAAY, G.W. (1983b): Dominance of Cryptophyceae during the phytoplankton spring bloom in the central North Sea detected by HPLC analysis of pigments. Mar. Biol. 179-185.*

GIESKES, W.W. (1991): Algal pigment fingerprints: Clue to taxon-specific abundance, productivity and degradation of phytoplankton in seas and oceans. in: Demers, S. (ed.): Particle Analysis in Oceanography. Nato ASI Series, Vol. G 27, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 61 - 99

GIESKES, W.W., KRAAY, G.W., NONTJI, A., SETIAPERMANA D., & SUTOMO (1988): Monsoonal alteration of a mixed layered structure in the phytoplankton of the euphotic zone of the banda sea (Indonesia): A mathmematical analysis of algal pigment fingerprints. Netherl. J. Sea Res.22, 123-137.*

GILBERT, M., DOMIN, A., BECKER, A. & WILHELM, C. (2000): Estimation of primary productivity by Chlorophyll a in vivo fluorescence in freshwater phytoplankton. Photosynthetica 38, 111-126.

GILLER, P.S., HILDREW, A.G. & RAFFAELLI, D.G. (Editoren)(1992): Aquatic Ecology – Scale, pattern and process. Brit. Ecol. Soc., Blackwell Science Ltd.

GILSTAD, M., JOHNSON, G. & SAKSHAUG, E. (1993): Photosynthetic parameters, pigment composition and respiration rates of the marine diatom *Skeletonema costatum* grown in continuous light an a 12:12h light-dark cycle. J. Plankt. Res.15, 8, 939 - 951.*

GOERICKE, R. & MONTOYA, J.P. (1998): Estimating the contribution of microalgal taxa to chlorophyll a in the field - variations of pigment ratios under nutrient- and light-limited growth. Mar. Ecol. Prog. Ser.169, 97-112.*

GOERICKE, R. & WELSCHMEYER, N.A. (1992): Pigment turnover in the marine diatom Thalassiosira Weissflogii. I. The 14CO2-labeling inetics of chlorophyll a. .

GOMBOS, Z., SZALONTAI, B., SURANYI, G. & CSATORDAY, K. (1987): Selective alteration of the pigment composition of blue-green alga *Anacystis nidulans*. Photochem. Photobiol. 45(3), 399 - 402.

GOPHEN, M. (1990): Biomanipulation: Retrospective and future development. Hydrobiologia 200/201, 1-11.

GORHAM, P.R. (1964): Toxic Algae. in: Jackson, D. F. (ed.): Algae and man. Plenum Press, New York.

GREEN, B.R. & DURNFORD, D.G. (1996): The chlorophyll-carotinoid proteins of oxygenic photosynthesis. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 47, 685 - 714.

GROMOV, B.V., VEPRITSKY, A.A., MAMKAEVA, K.A. & VOLOSHKO L.N. (1996): A survey of toxicity of cyanobacterial blooms in Lake Lagoda and adjacent water bodies. Hydrobiologia 322, 149-151.

GROßE, N., CLASEN, J., HORN, W., KETELAARS, H.A.M., MÜLLER, U., SCHARF, W., WILLMITZER, H. & BENNDORF, J. (1998): Der Einfluß des Fischbestandes auf die Zooplanktonbesiedlung und die Gewässergüte. Gwf-Wasser/Abwasser Special Talsperren /A 139, 31-35.

GRUNG, M., METZGER, P. & LIAAEN-JENSEN, S. (1994): Algal carotinoids 53; Secondary carotinoids of algae 4; Secondary carotinoids in the green alga *Botryococcus braunii*, race L, new strain. Biochem. Syst. Ecol. 22, 1, 25 - 29.

HAGER, A. & STRANSKY, H. (1970): Das Carotinoidmuster und die Verbreitung des lichtinduzierten Xanthophyllcyclus in verschiedenen Algenklassen III. Grünalgen. Arch. Mikrobiol. 72, 68-83.

HAGER, A. & STRANSKY, H. (1970): Das Carotinoidmuster und die Verbreitung des lichtinduzierten Xanthophyllcyclus in verschiedenen Algenklassen I. Methoden zur Identifizierung der Pigmente. Arch. Mikrobiol. 71, 132-163.*

HAGER, A. & STRANSKY, H. (1970): Das Carotinoidmuster und die Verbreitung des lichtinduzierten Xanthophyllcyclus in verschiedenen Algenklassen. III. Grünalgen. Arch. Mikrobiol. 72, 68-83.*

HAGER, A. & STRANSKY, H. (1970): Das Carotinoidmuster und die Verbreitung des lichtinduzierten Xanthophyllcyclus in verschiedenen Algenklassen IV. Cyanophyceae und Rhodophyceae. Arch. Mikrobiol. 72, 84-96.*

HALBACH, U. (1977): Probleme der Ökosystemforschung am Beispiel der Limnologie. Verh. Dtsch. Zool. Ges.70, 41-66.

HALLEGRAEFF, G.M. & JEFFREY, S.W. (1985): Description of new chlorophyll a alteration products in marine phytoplankton. Deep Sea Res. 32, 6, 697 – 705.

HALLEGRAEFF, G.M. (1993): A review of harmfull algal blooms and their apparent global increase. Phycologia 32 (2), 79-99.

HARJULA, H. (1979): Analysis of errors in estimating phytoplankton. Helsinki Univ., Fak. für Land- und Forstwirtschaft, Dissertation.

HARTUNG, J. (1999): Statistik – Lehr- und Handbuch der angewandten Statistik, 12. Auflage. Oldenbourg, München, Wien.

HAVENS, K.E. (1998): Size structure and energetics in a plankton food web. OIKOS 81, 346-358.

HEAD, E.J.H. & HARRIS, L.R. (1994): Feeding selectivity by copepodes grazing on natural mixtures of phytoplankton determined by HPLC analysis of pigments. Mar. Ecol. Prog. Ser.110, 75 - 83.

HEAD, E.J.H. & HARRIS, L.R. (1996): Chlorophyll destruction by Calanus spp. grazing on phytoplankton: kinetics, effects of ingestion rate ad feeding history and a mechanistic interpretation. Mar. Ecol. Prog. Ser.135, 223-235.

HEAD, E.J.H., HARGRAVE, B.T. & SUBBA RAO, D.V. (1994): Accumulation of pheophorbide a-like pigment in sediment traps during late stages of s spring bloom: a product of dying algae? Limnol. Oceanogr. 39, 176-181.

HEAD, R.M., JONES, R.I., & BAILEY-WATTS, A.E. (1999): Vertical movement by planctonic cyanobacteria and the translocation of phosphorus: Implications for lake restauration. Aquatic Conserv.: Mar. Freshw. Ecosyst. 9, 111-120.

HEALEY, F.P. (1968): The carotinoids of four blue-green algae. J. Phycol. 4, 126 - 129.

HENNIG, M. & KOHL, J.-G. (1981): Toxic blue-green algae water blooms found in some lakes in the German Democratic Republic. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 66, 553-561.

HENNIGSEN, D. & KATZUNG, G. (1998): Einführung in die Geologie Deutschlands, 5. Auflage. Enke, Stuttgart.

HENNING, E. (1986): Bewertung des Zustandes von Seen: Eine Literaturstudie. Landesamt für Wasserhaushalt und Küsten, Schleswig-Holstein, Kiel.

HERSCHEL, A. (1999): Limnologisch-biologische Untersuchungen, Teil 1. in Loth et al (s.u.): Großtechnische Erprobung eines Verfahrens zur Begrenzung der Algenentwicklung durch Lichtlimitierung mittels Zwangsumwälzung am Beispiel der Bleiloch Talsperrre. Berichte für das Jahr1998 im Rahmen des BMBF Forschungsverbundvorhabens "Maßnahmen zur Beseitigung nutzungseinschränkender Qualitätseigenschaften stehender Gewässer in den neuen Bundesländern".

HERSCHEL, A. (2000): Drei Jahre Erfahrung mit einer künstlichen Destratifikation in der Bleiloch Talsperre: Limnologisch-biologische Reaktionen im Gewässer. in: Loth et al (s.u.), Großtechnische Erprobung eines Verfahrens zur Begrenzung der Algenentwicklung durch Lichtlimitierung mittels Zwangsumwälzung am Beispiel der Bleiloch Talsperrre. Bericht für das Jahr 1999 im Rahmen des BMBF Forschungsverbundvorhabens "Maßnahmen zur Beseitigung nutzungseinschränkender Qualitätseigenschaften stehender Gewässer in den neuen Bundesländern".

HERTZBERG, S. & LIAAEN-JENSEN, S. (1966): The carotinoids of blue-green algae. I. The carotinoids of *Oscillatoria rubescens* and *Athrospira* sp. Phytochem. 5, 557 - 563.

HERTZBERG, S., LIAAEN-JENSEN, S. & SIEGELMAN, H.W. (1971): The carotinoids of blue-green algae. Phytochem.10, 3121 - 3127.

HESSEN, D.O., DE LANGE, H.J. & VAN DONK, E. (1997): UV-induced canges in phytoplankton cells and its effects on grazers. Freshwat. Biol. 38, 513-524.

HILL, D.R.A. & ROWAN, K.S. (1989): The biliproteins of the Cryptophyceae. Phycologia 28, 455-463.

HOEPFFNER, N. & SATHYENDRANATH, S. (1991): Effect of pigment composition on absorption properties of phytoplankton. Mar. Ecol. Prog. Ser. 73, 11 - 23.*

HORN, W. (1975): Einfluß der natürlichen und künstlichen Durchmischung des Wasserkörpers auf Massenentwicklungen des Phytoplanktons. Acta hydrochem. hydrobiol. 3, 5/6, 445 - 453.

HORN, W. (1978): Der Anteil des Crustaceenplanktons an der Verringerung des Phytoplanktongehaltes in der Saidenbachtalsperre. Dissertation / TU Dresden, Sektion Wasserwesen.

HORNIG, U. (1983): Analyse der Struktur und Dynamik der wichtigsten Zooplanktonpopulationen in der TS Bautzen in Beziehung zur Änderung der Fischbesiedlung. Diplomarbeit TU Dresden, Sektion Wasserwesen.

HOWARD, A. (1997): Computer simulation modelling of buoyancy in *Microcystis*. Hydrobiologia349, 11-117.

HOWARD, A., IRISH, A.E. & REYNOLDS, C.S. (1996): A new simulation of cyanobacterial underwater movement (SCUM '96). J. Plankt. Res.18, 1375-1385.

HRBÀCEK, J. (1964): Contribution to the ecology of water bloom forming bue-green algae *Aphanizomenon flos-aquae* and *Microcystis aeruginosa*. Verh. Internat. Verein. Limnol. 15, 837-846.

HUBER-PESTALOZZI, G. (1941): Das Phytoplankton des Süßwassers. Allgemeiner Teil. Bakterien, Blaualgen, Pilze. in: Thienemann, A: Die Binnengewässer. Bd. XVI, 1. Teil. 2. unveränderter Nachdruck (1975). E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.

HUBER-PESTALOZZI, G. (1942): Das Phytoplankton des Süßwassers. Diatomeen. in: Thienemann, A: Die Binnengewässer. Bd. XVI, 2. Teil, 2. Hälfte. 2. unveränderter Nachdruck (1975). E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.

HUBER-PESTALOZZI, G. (1955): Das Phytoplankton des Süßwassers. Euglenophyceen. in: Thienemann, A: Die Binnengewässer. Bd. XVI, 4. Teil. 2. unveränderter Nachdruck (1969). E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.

HUBER-PESTALOZZI, G. (1961): Das Phytoplankton des Süßwassers. Volvocales. in: Thienemann, A: Die Binnengewässer. Bd. XVI, 5. Teil. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.

HUBER-PESTALOZZI, G. (1968): Das Phytoplankton des Süßwassers. Cryptophyceen, Chloromonadophyceen, Dinophyceen. in: Thienemann, A: Die Binnengewässer. Bd. XVI, 3. Teil. 2.Auflage. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.

HUISMAN, J. & WEISSING, F.J. (1994): Light-limited growth and competition for light in well-mixed aquatic environments: An elementary model. Ecology 25, 2, 507 - 520.

HUISMAN, J., JONKER, R.R., ZONNEVELD, C. & WEISSING, F.J. (1999): Competition for light between phytoplankton species: Experimental tests of mechanistic theory. Ecology Washington DC 80(1), 211-222.

HURLEY, J.P. & ARMSTRONG, D.E. (1990): Fluxes and transformations of aquatic pigments in Lake Mendota, Wisconsin. Limnol. Oceanogr. 35, 2, 384 - 398.

HURLEY, J.P. & GARRISON, P.J. (1993): Composition and sedimentation of aquatic pigments associated with deep plankton in lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 50, 2713 - 2722.

HUTCHINSON, G.E. (1957): A treatise on limnology. Geography, Physics and Chemistry, Vol.1, John Wiley & Sons, New York.

HYENSTRAND, P., BLOMQUIST, P. & PETTERSON, A. (1998a): Factors determining cyanobacterial success in aquatic systems – a literature review. Arch. Hydobiol. Spec. Issues Advances in Limnology 51, 41-62.

HYENSTRAND, P., NYALL, PETTERSON, A. & BLOMQUIST, P. (1998b): Regulation of non-fixing cyanobacteria by inorganic sources – experiments from Lake Eren. Arch. Hydobiol. Spec. Issues Advances in Limnology 51, 20-40.

IBELINGS, B.W. (1996): Changes in photosynthesis in response to combined irradiance and temperature stress in cyanobacterial surface waterblooms. J. Phycol. 32, 549-557.

ISAKSSON, A. (1998): Phagotrophic phytoflagellates in lakes – a literature review. Arch. Hydobiol. Spec. Issues Advances in Limnology 51, 63-90.

JAKOB, T., GOSS, R., WILHELM, C. (1999): Activation of diadinoxanthin de-epoxidase due to a chlororepiratory proton gradient in the dark in the datom *Phaeodactylum tricornutum*. Plant Biology 1, 76-82.

JEFFREY, S.W, MANTOURA, R.F.C. &WRIGHT, S.W. (1997): Phytoplankton pigments in oceanography: guidelines to modern methods. UNESCO, Paris.

JEFFREY, S.W. & HALLEGRAEFF, G.M. (1987): Chlorophyllase distribution in ten classes of phytoplankton: A problem for chlorophyll analysis. Mar. Ecol. Prog. Ser. 35, 293 - 304.

JEFFREY, S.W. & HUMPHREY, G.F. (1975): New spectrophotometric equitations for determining chlorophylls a, b, c1 und c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. Biochem. Physiol. Pflanzen 167, 191 - 194.

JERZYKOWSKI, K. & WITTER, R. (1998): Hydrodynamische Untersuchungen. in Loth et al.: Großtechnische Erprobung eines Verfahrens zur Begrenzung der Algenentwicklung durch Lichtlimitierung mittels Zwangsumwälzung am Beispiel der Bleiloch Talsperrre. Berichte für das Jahr 1998 im Rahmen des

BMBF Forschungsverbundvorhabens "Maßnahmen zur Beseitigung nutzungseinschränkender Qualitätseigenschaften stehender Gewässer in den neuen Bundesländern".

JIAO, N. & NI, I.-H. (1997): Spatial variations of size-fractionated chlorophyll, Cyanobacteria and heterotrophic bacteria in the central and western pacific. Hydrobiologia 352, 219-230.

JOHNSON, G. & SACKSHAUG, E. (1993): Bio-optical characteristics and photoadaptive responses in the toxic and bloom-forming dinoflagellates *Gyrodinium aureolum, Gyrodinium galtheanum*, and two strains of *Porocentrum minimum*.

JOHNSON, G., SAMSET, O., GRANSKOG, L. & SAKSHAUG, E. (1994): In vivo absorption characteristics in 10 classes of bloom-forming phytoplankton: Taxonomic characteristics and responses to photoadaptation by means of discriminant and HPLC-analysis. Mar. Ecol. Prog. Ser.105, 149 - 157.*

JONES, R.I., YOUNG, J.M., HARTLEY, A.M. & BAILEY-WATTS, A.E. (1996): Light limitation of phytoplankton development in an oligotrophic lake – Loch Ness, Scotland. Freshwat. Biol. 35, 533-543.

JONKER.R.R. & MEULEMANS, J.T. (EDS). (1995): Flow Cytometry: A powerful tool in the analysis of biomass distributions in phytoplankton. Wat. Sci. Tech. 32, 177-182.

JOVINE, R.V.M., TRIPLETT, E.L., NELSON, N.B. & PREZELIN, B.B. (1992): Quantification of chromophore pigments, apoprotein abundance and isoelectric variants of Peridinin-Chlorophyll a-Protein Complexes (PCPs) in the Dinoflagellate Heterocapsa pygmaea grown under variable light conditions. Plant Cell Physiol. 33, 733-741.*

JUBELT, R. & SCHREITER, P. (1980): Gesteine. Enke, Stuttgart.

KAISER, B. (1995): Die Wirkung von UV-B-Strahlung auf die Produktivität der Planktonalge *Phaeodactylum tricornutum* im Vergleich zur Wirkung von starkem Weißlicht: Hemmeffekte auf den Photosyntheseapparat. Dissertation, Universität Mainz.

KAITALA, S. & BABICHENKO, S. (EDS). (1994): Fluorescent analysis of pigment composition of natural phytoplankton. Mar.Techn. Soc. J. FAL 28, 50-58.

KAMYKOWSKI, D., JANOWITZ, G.S., KIRKPATRICK, G.J. & REED, R.E. (1996): A study of time-dependent primary productivity in a natural upper-ocean mixed layer using a biophysical model. J. Plankt. Res.18, 1295-1322.

KANA, T.M. & GILBERT, P.M. (1987): Effect of irradiances up to 2000µEm-2s-1on marine Synechococcus WH7803. 1. Growth, pigmentation and cell composition 2. Photosynthetic responses and mechanisms. Deep Sea Res. 34, 479-495, 497-516.*

KANA, T.M. & GLIBERT, P.M. (1988): Zeaxanthin and ß-Carotene in *Synechococcus* WH7803 respond differently to irradiance. Limnol. Oceanogr. 33, 1623-1627.

KAUSCH, H., LAMPERT, W., SCHARF, B.W. & BJÖRK, S. (EDS). (1992): Advances in Limnology – Limnology of Eifel maar lakes. E.Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.

KIRK, J.T.O. (1994): Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Second Edition, Cambridgs University Press.

KIRKE, B. & EL GEZAWY, A. (1997): Design and model tests for en efficient mechanical circulator / Areator for lakes and reservoirs. Water Research 31, 1283-1290.

KLAPPER, H. (1992): Eutrophierung und Gewässerschutz. 1. Auflage, Fischer, Jena.

KLAPPER, H., KALBE, L., RHODE, E. & VENTZ, D. (1976): Methoden, Tendenzen und Grenzen der Sanierung stehender Gewässer. Information für leitende Kader der Wasserwirtschaft. Hrsg. Institut für Wasserwirtschaft, Berlin Nr.1.

KLEIN, B. & SOURNIA, A. (1987): A daily study of the diatom sprong bloom at Roscoff (France) in 1985. II. Phytoplankton pigment composition studied by HPLC analysis. Mar. Ecol. Prog. Ser. 37, 265 - 275.

KLEIN, B. (1988): Variations of pigment content in two benthic diatoms during growth in batch cultures. J. Mar. Biol. Ecol. 115, 237-248.

KLEMER, A.R. & CULLEN, J.J., MAGEAU, M.T., HANSON, K.M., SUNDELL, R.A. (1996): Cyanobacterial buoyancy regulation: The paradoxical roles of carbon. J. Phycol. 32, 47-53.

KOCH, A.L., ROBERTSON, B.R. & BUTTON, D.K. (1996): Deducation of the cell volume and mass from forward scatter intensity of bacteria analyzed by flow cytometry. J. Microbiol. Methods 27, 49-61.

KRAAY, G.W., ZAPATA, M. & VELDHUIS, M.J.W. (1992): Separation of chlorophylls c1, c2 and c3 of marine phytoplankton by reversed-phase-C18-high-performance liquid chromatography. J. Phycol.28, 708-712.

KRASNOSKÁ, E., MASAROVICOVA, E. & HINDAK, F. (1994): Pigment composition of six xanthophyceaen algae and Scenedesmus quadricauda. Biologia, Bratislava 49/4, 501-509.*

KRAUSE & WEIS (1991): Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 42, 313-349.

KUCKLENTZ, U. & HAMM, A. (1988): Möglichkeiten und Erfolgsausichten der Seenrestaurierung. 2. erweiterte Auflage, Bay. Landesanstalt f. Wasserwirtschaft.

LABAUGH, J.W. (1995): Relation of algal biovolume to chlorophyll a in selected lakes and wetlands in the north-central United States. Can. J. Fish. Aquat. Sci.52, 416 - 424.

LAHTI, K. & RAPALA, J. (EDS). (1997): Persistence of cyanobacterial hepatoxin, Microcystin LR in particulate material and dissolved lake water. Water Research31, 1005-1012.

LAMPERT, W. & SOMMER, U. (1999): Limnoökologie. Thieme Verlag, Stuttgart, New York.

LAMPERT, W. (1983): Biomanipulation – eine neue Chance zur Seesanierung? Biologie in unserer Zeit 13, 79-86.

LATASA, M., BIDIGARE, R.R., ONDRUSEK, M.E. & KENNICUT, M.C. (1996): HPLC analysis of algal pigments: A comparison exercise among laboratories and recommendations for improved analytical performance. Mar. Chem. 51, 315 - 324.*

LATASTA, M. (1995): Pigment composition of heterocapsa sp. and *Thalassiosira weissflogii* growing in batch cultures under different irradiances. Scientia marina 59, 25-37.

LEGENDRE,L., DEMERS, S., YENTSCH, C.M., & YENTSCH, C.S. (1983): The ^{14}C method: patterns of dark CO_2 fixation and DCMU correction to replace the dark bottle. Limnol. Oceanog. 28, 996-1003.

LEROUZIC, B., BERTRU G. & BRIENT, L. (1995): HPLC analysis of chlorophyll a breakdown products to interpret microalgae dynamics in a shallow bay. Hydrobiologia 302, 71-80.

LETELIER, R.M., BIDIGARE, R.R., HEBEL, D.V. & ONDRUSEK, M. (1993): Temporal variability of phytoplankton community structure based on pigment analysis. Limnol. Oceanogr. 38, 1420-1437.*

LEWITUS, A.J. & CARON. (1990): Relative effects of nitrogen or phosphorus depletion and light intensity on the pigmentation, chemical composition and volume of *Pyromonas salina* (Cryptophyceae). Mar. Ecol. Prog. Ser.61, 171-181.

LI, W.K.W. (1994): Primary production of prochlorophytes, cyanobacteria, and eucaryotic ultraphytoplankton. Measurements from flow cytometric sorting. Limnol. Oceanogr. 39, 169-175.

LICHTLÉ, C., ARSALANE, W., DUVAL, J.C. & PASSAQUET, C. (1995): Characterisation of the light harvesting complex of *Giraudyopsis stellifer* (Chrysophyceae) and effects of light stress. J. Phycol. 31, 380-387.*

LICHTLÉ, C., DUVAL, J.C. & LEMOINE, Y. (1987): Comparative biochemical, functional and ultrastructural studies of photosystem particles from a cryptophycea: Cryptomonas *rufescens*; isolation of an active phycoerythrin particle. Biochem. Biophys. Acta 894, 76-90.

LIEBERT, H.-P. & WEIß, J. (1999): Ursachenanalyse zur Bildung von Wasserlinsendecken.in: Loth et al (s.u.): Großtechnische Erprobung eines Verfahrens zur Begrenzung der Algenentwicklung durch Lichtlimitierung mittels Zwangsumwälzung am Beispiel der Bleiloch Talsperrre. Berichte für das Jahr 1998 im Rahmen des BMBF Forschungsverbundvorhabens "Maßnahmen zur Beseitigung nutzungseinschränkender Qualitätseigenschaften stehender Gewässer in den neuen Bundesländern".

LIEBERT, H.P. (1998): Die Auswirkung der Zwangsumwälzung eines stehenden Gewässers auf das Wasserlinsenwachstum, in: Entwicklung von Gewässertechnologien zur Sanierung von Talsperren und Seen. Abschlußbericht 1998: BMBF Verbundvorhaben "Stehende Gewässer"1993-1998, 235-254.

LINDELL, M.J., GRANÉLI, W. & TRANVIK, L.J. (1995): Enhanced bacterial growth in response to photochemical transformation of dissolved organic matter. Limnol. Oceanogr.40, 195-199.

LINDENSCHMIDT, K.-E. & CHORUS, I. (1997): The effect of areation on stratification and phytoplankton populations in Lake Tegel, Berlin. Arch. Hydrobiol.139, 317-346.

LIZON, F., SEURONT, L. & LAGADEUC, Y. (1998): Photoadaptaion and primary production study in tidally mixed coastal waters using a lagrangian model. Mar. Ecol. Prog. Ser.169, 43-54.

LOHMANN, C. (1996): Vergleichende Phytoplankton-Untersuchungen der Trinkwassertalsperren Neunzehnhain und Dröda sowie des schmalen Luzin-Sees anhand der Lichtmikroskopie und HPLC-gestützten Pigmentanalyse – Möglichkeiten und Grenzen der chromatographischen Methode zur quantitativen Phytoplankton-Erfassung unter Berücksichtigung der Gewässertrophie. Dissertation am Fachbereich Biologie, Johannes Gutenberg-Universität Mainz.*****

LOHR, M. & WILHELM, C. (1999): Algae displaying the diadinoxanthin cycle also passess the violaxanthin cycle. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 96, 8784-8789.

LOTH, P., HERSCHEL, A., SCHRÖTER, K. & LIEBERT H.-P. (1995): Massenentwicklung von Algen und Wasserlinsen in der Talsperre Bleiloch (Thüringen) – gegenwärtige Situation, Ursachenanalyse und erste Ergebnisse zu deren Verringerung. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 80, 535-561.

LOTH, P., HERSCHEL, A., WITTER, R., LIEBERT, H.-P-, WEIß., J. (1997-2000): Großtechnische Erprobung eines Verfahrens zur Begrenzung der Algenentwicklung durch Lichtlimitierung mittels Zwangsumwälzung am Beispiel der Bleiloch Talsperrre. Berichte für die Jahre 1996, 1997, 1998 und 1999 im Rahmen des BMBF Forschungsverbundvorhabens "Maßnahmen zur Beseitigung nutzungseinschränkender Qualitätseigenschaften stehender Gewässer in den neuen Bundesländern".

LUND, J.W.G, KIPLING, C. & LE CREN, E.D. (1958): The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimation by counting. Hydrobiologia 11, 143-170.

MACINTYRE, H.L., GEIDER, H.J. & MCKAY, H.M. (1996): Photosynthesis and regulation of rubisco activity in net phytoplankton from delaware bay. J. Phycol. 32, 718-731.*

MACKEY, M.D., MACKEY, D.J., HIGGINS, H.W. & WRIGHT, S.W. (1996): CHEMTAX – a program for estimating class abundances from chemical markers: Application to chemical measurements of phytoplankton. Mar. Ecol. Prog. Ser. 144, 265-283.

MAGUE, T.H., FRIBERG, E, HUGHES, D.J. & MORRIS, I. (1980): Extracellular release of carbon by marine phytoplankton; A physiological appraoch. Limnol. Oceanogr. 25, 262-279.

MALLIN, M.A. & PAERL, H.W. (1992): Effects of variable irradiance on phytoplankton productivity in shallow estuaries. Limnol. Oceanogr.37 , 1, 54 - 62.

MANNS, L. (1991): Untersuchung der relativen Pigmentvariabilität in Abhängigkeit von den Anzuchtbedingungen (Ontogenie und Lichtintensität) bei fünf verschiedenen Mikroalgen. Diplomarbeit, FB Biologie, Johannes Gutenberg-Universität Mainz.

MANTOURA, R.F.C. & LLEWLLYN, C.A. (1983): The rapid determination of algal chlorophyll and carotinoid pigments and their breakdown products in natural waters by Reversed-Phase High-Performance Liquid chromatography. Analytica Chimica Acta 151, 297-314.

MARGALEF, R. (ED). (1994): Limnology Now. A paradigm of planetary problems. Elsevier Science B.V.

MASAMOTO, K. & FURUKAWA, K. (1997): Accumulation of zeaxanthin in cells of the cyanobacterium *Synechococcus sp*. strain PCC 7942 grown under high irradiance. J. Plant Physiol.151, 3, 257-261.

MAXWELL, D.P., FALK, S. & HUNER, N.P.A. (1995): Photosystem II excitation pressure and development of resistence to photoinhibition. Plant Physiol. 107, 687-694.*

MCDOUGALL, T.J. (1978): Bubble plumes in stratified environments. J.Fluid Mechanics 85, 655-672.

MCKINLEY (1977): A method for obtaining more precise measures of excreted organic carbon. Limnol. Oceanogr. 22, 570-573

MEISTER, A. (1984): Estimation of component spectra by the principal components method. Analytica Chemica Acta 161, 149-161.

MILLIE, D.F., PAERL, H.W. & HURLEY, J.P. (1993): Microalgal pigment assessments using high performance liquid chromatography: A synopsis of organismal and ecological applications. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 50, 2513-2527.

MOCH, K. (2000): Wirkmechanismen von Extrakten aus *Reynoutia sachalinensis* (F. SCHMIDT) NAKAI gegen *Blumeria graminis* f.sp. Hardei an Gerste. Diplomarbeit, Fachbereich Biologie, Johannes-Gutenberg Universität Mainz.

MOLDAENKE, C., VANSELOW, K.H. & HANSEN, U.-P. (1995): The 1-Hz fluorometer: A new approach to fast and sensitive long term studies of active chlorophyll and environmental influences. Helgoländer Meeresuntersuchungen 49, 785-796.

MOORE, L.R., GOERICKE, R. & CHRISHOLM, S. (1995): Comparative physiology of *Synechococcus* and *Prochlorococcus*: influence of light and temperature on growth, pigments, fluorescence and absorptive properties. Mar. Ecol. Progr. Ser. 116, 259-275.*

MÖRSCHEL, E. & WEHRMEYER, W. (1975): Cryptomonad Biliprotein: Phycocyanin-645 from a *Chroomonas* species. Arch. Mikrobiol.105, 153-158.

MÜLLER, A.M. & WILHELM, C. (1997): Light adaptation of the phytoplankton diatom *Phaeodactylum tricornutum* under conditions of natural light climate. Int. Rev. ges. Hydrobiol.82, 3, 315 - 328.

MÜLLER, A.M. (1991): Physiologische und feinstrukturelle Untersuchungen zur Regulation des Elektronentransportes in *Mantoniella squamata* (Prasinophyceae). Diplomarbeit, Fachbereich Biologie, Universität Mainz.

MÜLLER, A.M. (1995): Physiologische Charakterisierung der Planktonalge *Phaeodactylum tricornutum* (Bacillariophyceae) unter Labor- und naturnahen Freilandbedingungen. Dissertation, Universität Mainz.

MURRAY, A.G. (1995): Phytoplankton exudation: Exploitation of the microbial loop as a defence against algal viruses. J. Plankt. Res. 5, 1079-1094.

NEALE, P.J., CULLEN, J.J. & YENTSCH, C.M. (1989): Bio-optical inferences from chlorophyll a fluorescence: What kind of fluorescence is meassured in flow-cytometry? Limnol. Oceanogr. 34, 1739-1748.

NICKLISCH, A. & WOITKE, P. (1999): Pigment content of selected planctonic algae in response to simulate natural light fluctuations and a short photoperiod. Int. Rev. ges. Hydrob. 84,479-495.

NICKLISCH A. (1992): The interaction of irradiance and temperature on the growth rate of Limnothrix redekei and its mathematical description. Algol. Studies 63, 1-18.*

NIXDORF, B., PAGENKOPF, W.-G. & BEHRENDT, H. (1992): Diurnal patterns of mixing depth and its influence on primary production in a shallow lake. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 77, 349 - 360.

NOGES, T. & NOGES, P. (1998): Primary production of lake Vortsjärv. Limnologica 28, 29-40.

NONNENGIEßER, K., SCHUSTER, A. & KOENIG, F. (1996): Carotenoids and reaction center II-D1 protein in light regulation of the photosynthetic apparatus in *Aphanocapsa*. Bot. Acta, 109, 115-124.*

NÜRNBERG, G.K. & SHAW, M. (1998): Productivity of clear and humic lakes: Nutrients, phytoplankton, bacteria. Hydrobiologia 382, 97-112.

OECD. (1982): Eutrophication of waters. Monitoring, assessment and control. OECD, Paris1- 154.

ÖGREN, E. & ROSENQVIST, E. (1992): On the significance of photoinhibition of photosynthesis in the field and its generality among species. Photosynth. Res. 33, 63 - 71.

OLAIZOLA, M. & YAMAMOTO, H.Y. (1994): Short-term response of the Diadinoxanthin cycle and fluorescence yield to high irradiance in *Chaetoceros muelleri* (Bacillariophyceae). J. Phycol.30, 606 - 612.*

OLSON, R.J., CHISHOLM, S.W., ZETTLER, E.R., ALTABET M.A. & DUSENBERRY J.A. (1990): Spatial and temporal distributions of prochlorophyte picoplankton in the North Atlantic Ocean. Deep Sea Res.37, 1033-1051.

OLSON, R.J., CHISHOLM, S.W., ZETTLER, E.R., ARMBRUST, E.V. (1988): Analysis of *Synechococcus* pigment types in the sea using single and dual beam flow cytometry. Deep-Sea Research 35, 425-440.

OMATA, T. & MURATA, N. (1984): Isolation and characterization of three types of membranes from cyanobacterium (blue-green alga) *Synechocystis* PCC 6714. Arch. Mikrobiol. 139, 113-116.

ONDRUSEK, M.E., BIDIGARE, R.R., SWEET, S.T., DEFREITAS, D.A. & BROOKS, J.M. (1991): Distribution of phytoplankton pigments in the North Pacific Ocean in relation to physical and optical variability. Deep Sea Res. 38, 2, 243 - 266.*

OTZUKI, A., OMI, T., HASHIMOTO, S., AIZAKI, M. & TAKAMURA, N. (1994): HPLC fluorometric determination of natural phytoplankton phycocyanin and its usefulness as cyanobacterial biomass in highly eutrophic shallow lake. Water, Air and Soil Pollution 76, 383 - 396.

PAMATMAT, M.M. (1997): Non-photosynthetic oxygen production and non-respiratory oxygen uptake in the dark: A theory of oxygen dynamics in plankton communities. Mar. Biol. 129, 735-746.

PATTERSON, J.C. (1991): Modelling effects of motion on primary production in the mixed layer of lakes. Aquatic Sciences 54.

PECHLANER, R. (1975): Eutrophication and Restauration of lakes receiving nutrients from diffuse sources only. Verh. Internat. Verein. Limnol. 19, 1272-1278.

PEEKEN, I. (1997): Photosynthetic pigment fingerprints as indicators of phytoplankton biomass and development in different water masses of the Southern Ocean during austral spring. Deep Sea Res. 44, 261-282.

PENNINGTON, F.C., HAXO, F.T., BORCH, G. & LIAAEN-JENSEN, S. (1988): Carotinoids of cryptophyceae. Biochem. Syst. Ecol. 13, 215 - 219.

PERROW, M.R., MEIJER, M.-L., DAWIDOWICZ, P., COOPS, H. (1997): Biomanipulation in shallow lakes: State of the art. Hydrobiologia 342/343, 355-365.

PERRY, M.J. & PORTER, S.M. (1989): Determination of the cross-section absorption coefficient of individual phytoplankton cells by analytical flow cytometry. Limnol. Oceanogr. 34, 1727-1738.

PETERSEN, J.E., SANFORD, P.S. & KEMP, W.M. (1998): Coastal plankton responses to turbulent mixing in experimental ecosystems. Mar. Ecol. Prog. Ser. 171, 23-41.

PFÜNDEL, E. & MEISTER, A. (1996): Flow cytometry of mesophyll and bundle sheath chloroplast thylakoids of maize (*Zea mays* L.). Cytometry 23, 97-103.

PHINNEY, D.A.& CUCCI, T.L. (1989): Flow Cytometry and phytoplankton. Cytometry 10, 511-521.

PINCKNEY, J.L., PEARL, H.W., HARRINGTON, M.B. & HOWE, K.E. (1998): Annual cycles of phytoplankton community-structure and bloom dynamics in the Neuse River Estuary, North Carolina. Mar. Biol. 131, 2, 371 - 381.

PORTER, K.G. (1973): Selective grazing and differential digestion of algae by zooplankton. Nature 244, 179-180.

PORTER, K.G. (1976): Enhancement of algal growth and productivity by grazing zooplankton. Science 192, 1332-1333.

PRÉZELIN, B.B. (1992): Dial periodicity in phytoplankton productivity. Hydrobiologia238, 1-35.

PRÉZELIN, B.B., TILZER, M.M., SCHOFIELD, O. & HAESE, C. (1991): The control of the production process of phytoplankton by the physical structure of the aquatic environment. Aquatic Sciences 53, 136-186.*

RECKERMANN, M. (2000): Flow sorting in aquatic ecology. Scientia Marina 64, 235-246.

RENNER, W., RUDOLPH, I. & WILHELM, C. (1992): Phytoplankton of Lake Meerfelder Maar in 1989 determined by classical counting technique and a new HPLC-aided method based on pigment analysis. Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 38, 137 - 142.

RENNER,W. (1990): Zur Phytoplanktonpopulationsdynamik des Meerfelder Maares: Vergleichende Untersuchung zwischen mikroskopischer Zähltechnik und HPLC-gestützter Pigmentanalytik. Diplomarbeit Fachbereich Biologie, Johannes Gutenberg-Universität Mainz.

REYNOLDS, C.S, WISEMAN, S.W., CLARKE, J.M.O. (1984): Growth - and loss rate responses of phytoplankton to inermittent aritficial mixing and thei potential application to the control of planctonic algal biomass. J.o.Applied Phycol.21, 11-39.

REYNOLDS, C.S. (1984a): Phytoplankton periodicity: The interactions of form, function and environmental variability. Freshwat. Biol.14, 111- 142.

REYNOLDS, C.S. (1984b): The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge Studies in Ecology, Cambridge Univ. Press.

REYNOLDS, C.S. (1989): Physical determinants of phytoplankton succession. in: Sommer, U.: Plankton Ecology. Springer-Verlag, 9-57.

REYNOLDS, C.S. (1992): Dynamics, selection and composition of phytoplankton in relation to vertical structure in lakes. Arch Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 35, 13-31.

REYNOLDS, C.S. (1994): The long, the short and the stalled: On the attributes of phytoplankton selected by physical mixing in lakes and rivers. Hydrobiologia 289, 9 - 21.

RHIEL, E., MÖRSCHEL, E. & WEHMEYER, W. (1996): Characterization and structural analysis of chlorophyll a/c light harvesting complex and of photosystem I particles isolated from thylakoid membranes of Cryptomonas maculata (Cryptophyceae). Europ. J. Cell Biology 43, 82-92. *.

RICHTER, G. (1998): Stoffwechselphysiologie der Pflanzen. 6.Auflage, Thieme Verlag, Stuttgart, New York.

RIETHMAN, H., BULLERJAHN, G., REDDY, K.J. & SHERMAN, L.A. (1988): Regulation of cyanobacterial pigment-protein composition and organization by environmental factors. Photosynth. Res.18, 133 - 161.

RIJKEBOER, M., DE KLOET, W.A. & GONS, H.J. (1992): Interspecific variation in pigmentation: Implications for production estimates for shallow eutrophic lakes using an incubator. Hydrobiologia 238, 197 - 202.

RÖNICKE, H., BEYER, M., ZIPPEL, B., HERZSPRUNG, P., ELSNER, W. & LUTHER, G. (1998): Steuerung der Phosphordynamik und der Phytoplanktonabundanz durch Aufspülung seeinternen Kalzits, in: Entwicklung von Gewässertechnologien zur Sanierung von Talsperren und Seen. Abschlußbericht 1998: BMBF Verbundvorhaben "Stehende Gewässer"1993-1998101-126.

ROTT, E. (1981): Some results from phytoplankton counting intercalibrations. Schweiz. Z. Hydrobiol.43, 34 - 62.

ROWAN, K.S. (1989): Photosynthetic pigments of algae. Cambridge University Press, Cambridge, New York.

ROY, S. (1988): Effects of changes in physiological condition on HPLC-defined chloropigment composition of *Phaeodactylum tricornutum* (Bohlin) in batch and turbidostat cultures. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 118, 137 - 149.

ROY, S. (1989): HPLC-measured chlorophyll-type pigments during a phytoplankton spring bloom in Bedford Basin (Canada). Mar. Ecol. Prog. Ser. 55, 279 - 290.

ROY, S., CHANUT, J.P., GOSSELIN, M. & SIME-NGANDO, T. (1996): Characterization of phytoplankton communities in the lower St. Lawrence Estuary using HPLC-detected pigments and cell microscopy. Mar. Ecol. Prog. Ser. 142, 1 - 3, 55 - 73.

RÜCKER, J. & KOHL, J.-G. (1995): Responses of carotenoids and chlorophylls on variations of growth-limiting factors in three filamentous blue-green algae. Algological Studies 77, 51-65.

RUDOLPH, I. (1989): HPLC-gestützte Pigmentanalyse zur qualitativen Populationsbestimmung von planktischen Algen. Diplomarbeit FB Biologie, Johannes Gutenberg-Universität Mainz.*

RÜHL, A. (1958): Flora und Waldvegetation der Deutschen Naturräume. Erdkundliches Wissen Band 5/6.

SAHU, J. & ADHIKARY, S.P. (1982): Heterotrophic growth and pigment composition of four filamentous blue-green algae. Arch. Hydrobiol./Suppl. 63/2, 189-199.

SASKHAUG, E., JOHNSON, G., ANDRESEN, K. & VERNET, M. (1991): Modelling of light dependent algal photosynthesis and growth: experiments with the Barents Sea diatoms *Thalossira nordenskioeldii* and *Chaetoceros furcellatus*. Deep Sea Res. 38, 415-430.*

SCHANZ, F. (1988): Algengifte in Gewässern. Wasser, Energie, Luft80, 274-275.

SCHARF, B.W. (1988): Sanierung und Restaurierung von Seen. in: Köhler, A. & Rahmann, H. (Hrsg.): Gefährdung und Schutz von Gewässern – Hohenheimer Arbeiten. Ulmer Verlag, Stuttgart, 259ff

SCHARF, B.W., BERNHARDT, H., EHLSCHEID, T. & LÜSSE, B. (1992): Restoration. Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 38, 307-327.

SCHEER, H. (ED). (1991): Chlorophylls: Structure and occurrence of chlorophylls (p3-30), Molecular orbital theory of monomer pigments (p993-1013). CRC Press Boca Raton.

SCHLADOW, S.G. & FISHER, I.H. (1995): The physical response of temperate lakes to artificial destratification. Limnol. Oceanogr. 40, 359-373.

SCHLADOW, S.G. (1992): Bubble plume dynamics in a stratified medium and the implications for water quality amelioration in lakes. Water Research28, 313-321.

SCHLADOW, S.G. (1993): Lake destratification by bubble-plume systems: Design methodology. J. Hydraulic Engineering 119, 350-368.

SCHLEGEL, H.G. (1992): Allgemeine Mikrobiologie. 7.Auflage, Thieme Verlag, Stuttgart, New York.

SCHLÖSSER, U.G. (1994): SAG-Sammlung von Algenkulturen at the university of Göttingen. Bot.Acta 107, 113-186.

SCHMID, H., BAUER, F. & STICH, H.B. (1998): Determination of algal biomass with HPLC pigment analysis from lakes of different trophic state in comparison to microscopically measured biomass. J. Plankt. Res. 20, 1651-1661.

SCHREIBER, U. (1986): Detection of rapid induction kinetics with a new type of high frequency modulated chlorophyll fluorometer. Photosynthesis Research 9, 261-272.

SCHUBERT, H. & FORSTER, R.M. (1997): Sources of variability in the factoers used for modelling primary productivity in eutrophic waters. Hydrobiologia 349, 75-85.

SCHUBERT, H., FORSTER, R.M. & SAGERT, S. (1995): In situ measurement of state transition in cyanobacterial blooms: Kinetics and extend of the state change in relation to underwater light and vertical mixing. Mar. Ecol. Prog. Ser. 128, 99-108.

SCHWÖRBEL, J. (1986): Methoden der Hydrobiologie, Süßwasserbiologie. 3. neubearbeitete Auflage, Fischer, Stuttgart, New York.

SCHWÖRBEL, J. (1993): Einführung in die Limnologie. 7. vollst. überarbeitete Auflage, G. Fischer, Stuttgart, Jena.

SENGER, H., SCHRADER, E. & BISHOP, N.I. (1993): Changes in the carotinoid pattern during the synchronous life cycle of *Scenedesmus*. Bot. Acta196, 72 - 77.*

SEPPÄLÄ, J. & BALODE, M. (1998): The use of spectral fluorescence methods to detect changes in the phytoplankton community. Hydrobiologia 363, 207-217.

SHAPIRO, J. (1984): Blue green dominance in lakes: The role and management of pH and CO_2. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 69, 765-780.

SHILO, M. (1964): Review on toxigenic algae. Verh. Internat. Verein. Limnol. XV, 782-795.

SHUMAN, F.R. & LORENZEN, C.J. (1975): Quantitative degradation of chlorophyll by a marine herbivore. Limnol. Oceanogr. 20, 580-586.

SIEBER, H. (1988): Mathematische Begriffe und Formeln. Ernst Klett Verlag.

SIEFERMANN-HARMS, D. (1985): Carotinoids in photosynthesis. I. Location in photosynthetic membranes and light-harvesting function. Biochem. Biophys. Acta 811, 325 - 355.

SIMON, N. & BARLOW, R.G. (EDS). (1994): Characterization of oceanic photosynthetic picoeucaryotes by flow cytometry. J. Phycol. 30, 922-935.

SIMON, N., BARLOW, R.G., MARIE, D., PARTENSKY, F. & VAULOT D. (1994): Characterization of oceanic photosynthetic picoeucaryotes by flow cytometry. J. Phycol.30, 922-935.

SIMON, N., BRENNER, J., EDVARDSEN, B. & MEDLIN, L.K. (1997): The identification of *Chrysochromulina* and *Prymnesium* species (Haptophyta, Prymnesiophyceae) using fluorescent or chemiluminescent oligonucleotide probes: A means for improving studies on toxic algae. Eur. J. Phycol.32, 393-401.

SINGH, D.P., & VERMA, K. (1995): Response of the wild-type and high light-tolerant mutant of *Anacystis nidulans* against photooxidative damage: Differential mechanism of high light tolerance. Photochem. Photobiol. 62, 2, 314 - 319.

SMITH, K.C. (ED). (1989): The science of phoptobiology. second edition, Plenum Press, New York, London.

SOKAL, R:R. & JAMES, F.J. (1981): Biometry. second edition. Freeman & Company.

SOMA, Y., IMAIZUMI, T., YAGI, K.I. & KASUGA, S.-I. (1993): Estimation of algal succession in lake water using HPLC analysis of pigments. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 50, 1142-1146.

SOMMARUGA, R. & ROBARTS, R.D. (1997): The significance of autotrophic and heterotrophic picoplancton in hypertrophic ecosystems. FEMS Microbiology Ecology 24, 187-200.

SOMMER, U. (1984): The paradox of the plankton: Fluctuations of phosphorus availability maintain diversity of phytoplankton in flow-through cultures. Limnol. Oceanogr. 29, 633-636.

SOMMER, U. (1988): Some size relationships in phytoplankton motility. Hydrobiologia 161, 125-131.

SOMMER, U. (1989): Plankton Ecology: Succession in Plankton Communities. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.

SOMMER, U. (1994): Planktologie. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.

SOMMER, U., GLIWIC, Z.M., LAMPERT, W. & DUNCAN, A. (1986): The PEG-Model of seasonal succession of planctonic events in freshwaters. Arch. Hydrobiol. 106, 433-471.

SOMMER,U. (1985): Comparison between steady state and non-steady-state competition: Experiments with natural phytoplankton. Limnol. Oceanogr. 30, 335-346.

SOSIK, H.M., CHISHOLM, S.W. & OLSON, R.J. (1989): Chlorophyll fluorescence from single cells: Interpretation of flow cytometric signals. Limnol. Oceanogr. 34, 1749-1761.

STAUBER, J.L. & JEFFREY, S.W. (1988): Photosynthetic pigments in fifty-one species of marine diatoms. J. Phycol. 24, 158-162.*

STEINBERG, C. & ZIMMERMANN, G. (1988): Intermittant destratification a therapy measure agaist cyanobacteria in lakes. Environ. Technol. Lett. 9, 337-350.

STEINBERG, C.E.W., SCHÄFER, J., BEISKER, W. & BRÜFFEMANN, R. (1998): Deriving restoration goals for acified lakes from ataxonomic phytoplankton studies. Restoration Ecology 6, 327-335.

STEINMANN, A.D., HAVENS, K.E., LOUDA, J.W., WINFREE, N.M. & BAKER, E.W. (1998): Characterization of the photoautotrophic algal and bacterial communities in a large, shallow, subtropical lake using HPL-PDA based pigment analysis. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 55, 206-219.

STEINMANN, A.D., MEEKER, R.H. & RODUSKY, A.J. (EDS). (1997): Spatial and temporal distribution of algal biomss in a large, subtropical lake. Arch. Hydrobiol. 139, 29-50.

STERNER, R.F. & ELSER, J.J., FEE, E.J., GUILDFORD, S.J.& CHRZANOWSKY, H. (1997): The light : Nutrient ratio in lakes: The balance of ernergy and materials affects ecosystem structure and process. The American Naturalist 150, 663-684.

STRANSKY, H. & HAGER, A. (1970): Das Carotinoidmuster und die Verbreitung des lichtinduzierten Xanthophyllcyclus in verschiedenen Algenklassen I. Methoden zur Identifizierung der Pigmente III Grünalgen IV Cyanophyceae und Rhodophyceae. Arch. Mikrobiol.72, 84-96.

STRAßBURGER,E., SITTE, P. (1991): Lehrbuch der Botanik, 33. neu bearbeitete Auflage. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York.

STREBLE, H. & KRAUTER, D. (1988): Das Leben im Wassertropfen. Franckh, Stuttgart.

STROTMAN. (1966): Kinetische Untersuchungen am Teilschritten der Nitratreduktion von Chlorella im Licht. Disseration, Frankfurt/Main.

STUMM, W. & MORGAN, J.J. (1996): Aquatic chemistry – Chemical equilibria and rates in natural waters. third edition, Wiley-interscience Publication.

SUZUKI, K. & HANDA, N. (EDS). (1997): Estimation of phytoplankton successioon in a fertilized mesocosm during summer using High-performance liquid chromatographic analysis of pigments. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 214, 1-17.

TAYLOR, C.D., MOLONGOSKI, J.J. & LOHRENZ, S.E. (1983): Instrumentation for the measurement of phytoplankton production. Limnol. Oceanogr. 28, 781-787.

TESTER P.A., GEESY M.E., GUO, C., PAERL H.W. & MILLIE D.F. (1995): Evaluating phytoplankton dynamics in the Newport River estuary (North Carolina, USA) by HPLC-derived pigment profiles. Mar. Ecol. Prog. Ser. 124, 237-245.*

TILMAN, D. (1976): Ecological competition between algae. Experimental confirmation of resource based competition theory. Science 192, 343-465.

TILMAN, D., KILHAM, S.S. & KILHAM, P. (1982): Phytoplankton community ecology: The role of limiting nutrients. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13, 349-372.

TILZER, M.M. (1983): The importance of fractional light absorption by photosynthetic pigments for phytoplankton productivity in Lake Costance. Limnol. Oceanogr. 28, 833-846.

TILZER, M.M. (1988): Sechi disk chlorophyll relationships in a lake with highly variable phytoplankton biomass. Hydrobiologia 162, 163-171.

TISCHLER, W. (1990): Ökologie der Lebensräume. UTB, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena.

TOETZ, D.W. (1981): Effects of whole lake mixing on water qulity and phytoplankton. Water Research 15, 1205-1210.

UHLMANN, D. (1982): Evaluation of strategies for controlling eutrophication of lakes and reservoirs. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 67, 6, 821 - 835.

UHLMANN, D. (1988): Hydrobiologie. G. Fischer, Stuttgart, Jena.

UTERMÖHL, H. (1958): Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplanktonmethodik. Mitt. int. Ver. Limnol. 9, 1 - 39.

UTKILEN, H. & GJØLME, N. (1992): Toxin production by *Microcystis aeruginosa* as a function of light in continuous culture. Appl. Environ. Microbiol.58, 1321-1325.

UTKILEN, H. & GJØLME, N. (1995): Iron stimulated Toxin production in *Microcystis aeruginosa*. Appl. Environ. Microbiol. 61, 797-800.

VAN DEN HOEK, C., JAHNS, H.M. & MANN, D.G. (1993): Algen. 3. Auflage, Thieme Verlag, Stuttgart, New York.

VAN DER VEER, B., KOEDOOD, J. & VISSER, P.M. (1995): Artificial mixing: A therapy measure combating cyanobacteria in Lake Nieuwe Meer. Wat. Sci. Tech. 31, 245-248.

VELDHUIS, M.J.M., CUCCI, T.L. & SIERACKI, M.E. (1997): Cellular DNA content of marine phytoplankton using two new fluorochromes: Taxonomic and ecological implications. J. Phycol. 33, 527-541.

VELDHUIS, M.J.W. & KRAAY, G.W. (1990): Vertical distribution and pigment composition of a picoplanktonic prochlorophyte in the subtropical North Atlantic: A combined study of HPLC-analysis of pigments and flow cytometry. Mar. Ecol. Prog. Ser. 68, 121 - 127.

VESK, M. & JEFFREY, S.W. (1987): Ultrastructure and pigments of two strains of picoplanktonic alga Pelagococcus subviridis (Chrysophyceae). J. Phycol. 23, 322-336.*

VIDUSSI, F., CLAUSTRE, H., BUSTILLOS-GUZMÀN,, CAILLAU, C. & MARTY J.-C. (1996): Determination of chlorophylls and carotenoids of marine phytoplankton: Separation of chlorophyll a from divinyl-chlorophyll a and zeaxanthin from lutein. J. Plankt. Res.18, 2377-2382.

VISSER, P.M., KETELAARS, H.A.M., VAN BREEMEN, W.C.A. & MUR L.R. (1996): Diurnal buoyancy changes of *Microcystis* in an artificially mixed storage reservoir. Hydrobiologia 331, 131-141.

VISSER, P.M., PASSAGE, J. & MUR, L.R. (1997): Modelling vertical migration of the cyanobacterium *Microcystis*. Hydrobiologia 349, 99-109.

VISSER, PM., KETELAARS, H.A.M. & MUR, L.R. (1995): Reduced growth of cyanobacterium *Microcystis* in an artificialy mixed lake and reservoir. Wat. Sci. Tech. 32, 53-54.

VOLKMAR, P. (1993): Auswirkungen einer intermittierenden Belüftung in einem belasteten Badeweiher: Bewertung wasserchemischer Parameter und vergleichende Untersuchung des Phytoplaktons mit mikroskopischer Zähltechnik und HPLC-gestützter Pigmentanalyse. Diplomarbeit FB Biologie, Johannes Gutenberg-Universität Mainz.

VOLKMAR, P. (1999): Differenzierung und Quantifizierung von Algenpopulationen im Freiland mit Hilfe der HPLC-gestützten Phytoplanktonanalyse – Grenzen und Möglichkeiten der Methode unter Berücksichtigung lichtmikroskopischer und wasserchemischer Parameter. Dissertation, Johannes Gutenberg-Universität Mainz.*

VOLLENWEIDER, R. & KEREKES, J. (1982): Eutrophication of waters, monitoring, assessment and control. OECD, Paris.

VON BALOGH, K. & VÖRÖS,L. (1997): High bacterial production in hypertrophic shallow reservoirs rich in humic substances. Hydrobiologia 342/343, 63-70.

VRIELING, E.G. & ANDERSON, D.M. (1996): Immunofluorescence in phytoplankton research: Applications and potential. J. Phycol.32, 1-16.

WALLACE, B.B. & HAMILTON, D.P. (1999): The effect of variations in irradiance on buoyancy regulation in *Microcystis aeruginosa*. Limnol. Oceanogr. 44, 273-281.

WALSBY, A.E. (1997): Numerical integration of phytoplankton photosynthesis through time and depth in a water column. New Phytolog. 136, 189-209.

WALSBY, A.E., HAYES, P.K. & BOJE, R. (1995): The gas vesicles, buoyancy and vertical distribution of cyanobacteria in the Baltic Sea. Eur. J. Phycol .30, 87-94.

WALSH, P. & LEGENDRE, L. (1983): Photosythesis of natural phytoplankton under high frequency light fluctuations simulating those induced by sea surface waves. Limnol. Oceanogr. 28, 688-697.

WALTER, R. (1995): Geologie von Mitteleuropa, 6. Auflage. Schweizerbart, Stuttgart.

WATSON, I. & BURNETT, A.D. (1993): Hydrology – An environmental Approach. Buchanan Books, Cambridge, Ft. Lauderdale.

WATT, W.D. (1966): Release of dissolved organic material from the cells of phytoplankton populations. Proc. Roy. Soc.164, 521-551.

WEDEMAYER, G.J., KIDD, D.G. & GLAZER, A.N. (1996): Cryptomonad biliproteins: Bilin types and locations. Photosynth. Res. 48, 163-170.

WILHELM C. & MANNS, L. (1991a): Changes in pigmentation of phytoplankton during growth and stationary phase. consequences for reliability of pigment based methods of bioomass determination. J. Appl. Phycol. 3, 305-310.*

WILHELM, C. (1990): The biochemistry and physiology of light-harvesting processes in chlorophyll b- and chlorophyll c-containing algae. Plant Physiol. Biochem. 28, 293-306.

WILHELM, C., BECKER, A., LOHMANN, C. & VOLKMAR, P. (1998): Die HPLC-gestützte Pigmentanalyse zur quantitativen Bestimmung der Phytoplanktonzusammensetzung. In: Entwicklung von Gewässertechnologien zur Sanierung von Talsperren und Seen, BMBF Abschlußbericht desForschungsverbundvorhabens "Stehende Gewässer" 1993-1998, 299-331.

WILHELM, C., GILBERT, M., DOMIN, A. & BECKER, A. (1997-2000): Quasi-kontinuierliche und flächendeckende Erfassung der Phytoplanktonaktivität mit einer fluoreszenz-gestützten Methode und ausgewählter Produktionsmessungen am Beispiel der Bleilochtalsperre. Berichte für die Jahre 1996, 1997, 1998 und 1999 im Rahmen des BMBF Forschungsverbundvorhabens "Maßnahmen zur Beseitigung nutzungseinschränkender Qualitätseigenschaften stehender Gewässer in den neuen Bundesländern".

WILHELM, C., KRÄMER, P. & WIEDEMANN, I. (1987): Die Lichtsammelkomplexe der verschiedenen Algenstämme. Biologie in unserer Zeit 5.**

WILHELM, C., RUDOLPH, I. & RENNER, W. (1991b): A quantitative method based on HPLC-aided pigment analysis to monitor structure and dynamics of the phytoplankton assemblage, a study from lake Meerfelder Maar. Arch. Hydrobiol. 123 (1), 21-35.

WILHELM, C., VOLKMAR, P., LOHMANN, C., BECKER, A. & MEYER, M. (1995): The HPLC-aided pigment analysis of phytoplankton cells as a powerful tool in water quality control. J. Water SRT-Aqua 44, 132-141.

WILLEMOES, M. & MONAS, E. (1991): Relationship between growth irradiance and the xanthophyll cycle pool of the diatom *Nitzschia palea*. Physiol. Plant 83, 449 - 456.*

WILLÉN T., MATTSSON, R. (1997): Water-blooming and toxin-producing cyanobacteria in Swedish fresh and brackish waters, 1981-1995. Hydrobiologia 353, 181-192.

WILLIAMS, R. & CLAUSTRE, H. (1991): Photosynthetic pigments as biomarkers of phytoplankton populations and processes involved in the tranformation of particulate organic matter at the biotrans site. Deep Sea Res. 38, 347-355.*

WILLIAMSON, C.E. (1995): What role does UV-B radiation play in freshwater ecosystems? Limnol. Oceanogr. 40, 386-392.

WILLIAMSON, C.E., MORRIS, D.P., PACE, M.L. & OLSON, O.G. (1999): Dissolved Organic Carbon and nutrients as regulators of lake ecosystems: Resurrection of a more intgratied paradigm. Limnol. Oceanogr. 44, 795-803.

WITHERS, N.W:, FIKSDAHL, A., TUTTLE, R.C. & LIAAEN-JENSEN, S. (1981): Carotenoids of the chrysophyceae. Compar. Biochem. Physiol. 68B,345-349.*

WITTER, R. (1999): Hydrodynamische Untersuchungen. In: Loth et al (s.o.): Großtechnische Erprobung eines Verfahrens zur Begrenzung der Algenentwicklung durch Lichtlimitierung mittels Zwangsumwälzung am Beispiel der Bleiloch Talsperrre. Bericht für das Jahr 1998 im Rahmen des BMBF Forschungsverbundvorhabens "Maßnahmen zur Beseitigung nutzungseinschränkender Qualitätseigenschaften stehender Gewässer in den neuen Bundesländern".

WOITKE, P., SCHIWIETZ, T., TEUBNER, K. & KOHL J.G. (1996): Annual profiles of photosynthetic lipophilic pigments in four freshwater lakes in relation to phytoplankton counts as well as to nutrient data. Arch. Hydrobiol.137, 363-384.

WOOD, A.M., HORAN P.K., MUIRHEAD, K., PHINNEY, D.A., YENTSCH, C.M. & WATERBURY, J.B. (1985): Discrimination between types of pigments in marine *Synechococcus* spp by scanning spectroscopy, epifuorescence microscopy, and flow cytometry. Limnol. Oceanogr.30, 1303-1315.

WRIGHT S.W., THOMAS D.P., MARCHANT H.J., HIGGINS H.W., MACKEY M.D. & MACKEY D.J. (1996): Analysis of phytoplankton of the australian sector of the Southern Ocean: Comparisons of microscopy and size frequency data using the 'CHEMTAX' matix factorisation program. Mar. Ecol. Prog. Ser. 144, 285-2898.

WRIGHT, S W., JEFFREY, S.W., MANTOURA, R.F.C., LLEWELLYN, C.A., BJORNLAND, T., REPETA, D. & WELSCHMEYER, N. (1991): Improved HPLC method for the analysis of chlorophylls and carotenoids from marine phytoplankton. Mar. Ecol. Prog. Ser. 27, 183-196.

WRIGHT, S.W. & SHEARER,J.D. (1984): Rapid extraction and high-performance liquid chromatography of chlorophylls and carotenoids from marine phytoplankton. J. Chromatogr. 294, 281-295.

WYMAN, M. (1992): An in vivo method für the estimation of phycoerythrin concentraions in marine cyanobacteria (*Synechococcus* spp.). Limmol. Oceanog.37,1300-1306.

WYMAN, M., GREGORY, R.P.F. & CARR, N.G. (1985): Novel role for Phycoerythrin in a marine cyanobacterium, Synechococcus Strain DC2. Science 230, 818-820.

YACOBI, Y.Z., MANTOURA, R.F.C. & LLEWELLYN, C.A. (1991): The distribution of chlorophylls, carotinoids and their breakdown products in Lake Kinneret (Israel) sediments. Freshwat. Biol. 26, 1 - 10.

YENTSCH, C.S. & PHINNEY, D.A. (1985): Spectral fluorescence: An ataxonomic tool for studying the structure of phytoplankton populations. J. Plankt. Res. 7, 617-632.

YOUNG, A. & BRITTON, G. (1993): Carotenoids in pigment protein complexes. Chapman & Hall, New York, Tokyo, Melbourne, Madras 72-95.

ZBE FERIEN- UND ERHOLUNGSPROJEKT. (kein Jahr angegeben, vor 1990): Broschüre (u.a. über die Geschichte der Bleiloch Talsperre), gedruckt von der Schleizer Alben, Buchbinderei und Druckerei.

ZELLSTOFF- UND PAPIERFABRIK ROSENTAL (HRSG.). (1998): Umweltbericht 1997.

ZHUANG, S., SCHUBERT, H. & SCHIEWER, U. (1993): Influence of irradiance and temperature on the Cyanobacterium *Aphanothece stagnina* SPRENGEL isolated from the Drass-Zingst Estuary (Southern Baltic) under continuous turbidostat culture. Algological Studies70, 51-63.

7. Anhang

7.1 Pigmente: Vorkommen, Strukturen und Methodisches

Algengruppe	Chemische Struktur												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Bacillariophyceae		x			x	x	x	x	x				
Chlorophyceae		x	x	x	x	x					x		x
Cryptophyceae		x		x			x						
Cyanobacteria	x	x	x										
Dinophyceae I		x			x	x	x	x	x		x		
Dinophyceae II		x			x	x	x	x				x	
Euglenophyceae		x	x	x	x	x		x	x		x		
Eustigmatophyceae		x			x	x	?				x		
Phaeophyceae		x			x	x	x		x				
Prasinophyceae		x			x	x			x		x		
Prymnesiophyceae		x			x	x	x	x	x		x		
Raphidophyceae I		x			x	x	x	x		x	x		
Raphidophyceae II		x			x	x	x		x				
Rhodophyceae		x		x									
Xanthophyceae		x			x	x	x	x		x			

Tabelle 36: Vorkommen verschiedener chemischer Strukturen der Carotinoide (vgl. Abbildung 146) in den verschiedenen Algengruppen (nach Britton et al, 1993)

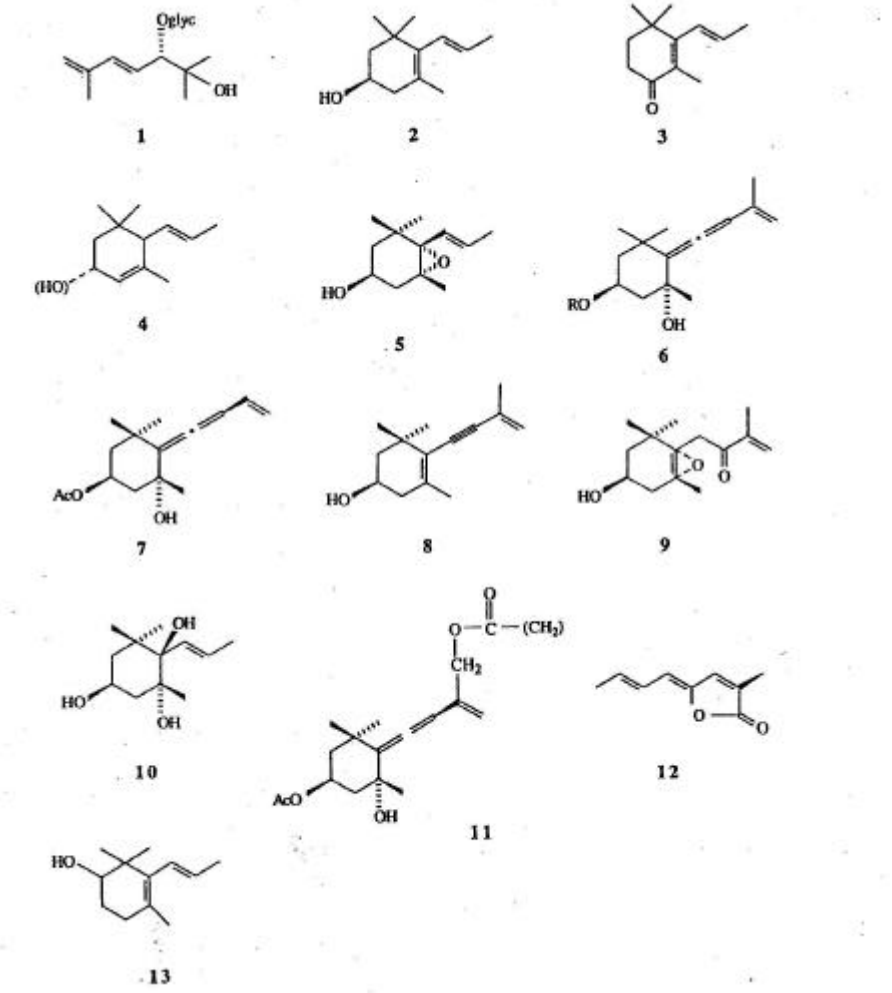


Abbildung 146: chemische Strukturen der Carotinoide, die in bestimmten Phytoplanktongruppen vorkommen (vgl. Tabelle 36), 1: monocyclische Glucoside; 2: dicyclische Xanthophylle; 3:4-Keto-Gruppe; 4: e-Ringe; 5: 5,6-Epoxide; 6: Allen-Gruppe; 7:Acetat-Gruppe; 8: Acetylen-Gruppe; 9: 8-Keto-Gruppe; 10: 5,6-Diol-Gruppen; 11: 19-Acyloxy-Gruppe (n=2,4); C37-Skelett Butenolide; 13. 2-Hydroxy-Gruppe; nach Britton et al (1995)

mit HPLC identifiziert	Vorkommen und Verbreitung der Pigmente in Algengruppen: Carotinoide nach Britton & Young (1993), Chlorophyll nach van den Hoek (1993), Phycobiline nach van den Hoek (1993) und	Prochlorophyceae	Cyanobacteria	Rhodophyceae*	Eustigmatophyceae	Chlorophyceae	Prasinophyceae	Euglenophyceae	Xanthophyceae	Cryptophyceae	Dinophyceae I	Dinophyceae II	Prymnesiophyceae = Haptophyceae	Bacillariophyceae	Phaeophyceae*	Chrysophyceae
	19'-Hexanoyloxyfucoxanthin											1	1			
1	α-Carotin			1		0	0			1		0	0			0
1	Alloxanthin									①						
	Antheraxanthin				1	1	1								0	0
1	β-Carotin	1	1	1	1	1	1		1	1	0	0	1	1	1	1
1	β-Cryptoxanthin	0	1	0	0	0										
	Caloxanthin		1													
1	Canthaxanthin		1			0	0	0			0		0			
	Chlorophyll a	①	①	1	①	①	①	①	①	①	①		①	①	1	①
1	Chlorophyll b					1		1								
	Chlorophyll c*(MgDVPP)					0							1			
1	Chlorophyll c1								0			1	1	1	1	1
1	Chlorophyll c2								0	1	1	1	1	1	1	1
1	Chlorophyll c3													1		0
	Diadinoxanthin							1	1		1	1	1	1	0	0
1	Diatoxanthin							1	1		1	1	1	1	0	0
1	ε-Carotin									1			0	0	0	0
1	Echinenon	0	1			0	0	0			0		0	0		
1	Fucoxanthin											1	①	①	1	①
1	Heteroxanthin							1	1							
1	Lutein			1		①	①									
	Lycopen						0			1						
1	Myxoxanthophyll		1													
	Neoxanthin					1	1	1	0					0	0	0
	Nostoxanthin		1													
1	Oscillaxanthin		1													
1	Peridinin										①					
1	Prasinoxanthin						1									
	Siphonaxanthin					1	1									
	Siphonein					1	1	0								
	Vaucheriaxanthin(di)ester								1							
1	Vaucheriaxanthin-3'-Acetat				1											
1	Violaxanthin				1	1	1								1	0
1	Zeaxanthin	1	①	1	1	1	1			0					0	0
	Phycocyanin		1	1						1						
	Phycoerythrin		1	1						1						
	Allophycocyanin		1	1												
	Phycobiline		1	1												

*Tabelle 37: Vorkommen einzelner Pigmente in den verschiedenen Algengruppen; 1: Hauptpigment, 0: Pigment wurde nachgewiesen; 1 in Spalte "mit HPLC identifiziert": Kreis um 1: wichtiges Vorkommen für Modelle in dieser Arbeit; schwarz unterlegt: Markerpigmente, die routinemäßig verwendet wurden: Alloxanthin für Cryptomonaden, Fucoxanthin für Bacillariophyceen (u.a. Fucoxanthin-haltige), Lutein für Chlorophyceen, Peridinin für Dinophyceen, Zeaxanthin für Cyanobakterien; Chlorophyll a kommt in allen Gruppen vor und wird als Biomasseparameter genutzt, in der mulitvariaten linearen Regression dient es als abhängige Variable; *: Gruppen, die – so weit bekannt – im Phytoplankton des Süßwassers praktisch keine Rolle spielen*

mit HPLC identifiziert	Vorkommen und Verbreitung der Pigmente in Algengruppen: Carotinoide nach Britton & Young (1993), Chlorophyll nach van den Hoek (1993), Phycobiline nach van den Hoek (1993) und	Prochlorophyceae	Cyanobacteria	Rhodophyceae	Eustigmatophyceae	Chlorophyceae	Prasinophyceae	Euglenophyceae	Xanthophyceae	Cryptophyceae	Dinophyceae I	Dinophyceae II	Prymnesiophyceae = Haptophyceae	Bacillariophyceae	Phaeophyceae	Chrysophyceae
	19'-Butanoyloxyfucoxanthin											0	0			
	19'-Butanoyloxyhalocynthiaxanthin-3'-Acetat											0				
	19'-Hexanoyloxyfucoxanthinol												0			
	19'-Hexanoyloxyfucoxanthinol															
	19'-Hexanoyloxyhalocynthiaxanthin-3'-Acetat											0				
	19'-Hexanoyloxyparacentrone-3'-Acetat											0	0			
	2,3 Didehydro-Fritschiellaxanthin					0										
	3,4-Anhydro-Diatoxanthin							0								
	7,8-Didehydroastaxanthin							0								
	α-Cryptoeutreptiellanone							0								0
1	α-Cryptoxanthin			0												
	α-Cryptoxanthin-Epoxid															0
	Alloxanthin-diester							0								
1	Astaxanthin					0	0	0			0					
1	α-THC (Loroxanthin)					0										
	β,β-Carotin-2,2'-diol					0										
	β,ε-Carotin-2-ol					0										
	β-Carotin-Epoxid												0			
	β-Cryptoeutreptiellanone							0								
	β-Cryptoxanthin-5',6'-(di)Epoxid				0				0				0			
1	Chlorophyllid															
1	Crocoxanthin									0						
	Diadinochrome										0	0				
	Dihydrolutein															
1	Dihydro-Prasinoxanthin-epoxid						0									
	Dinoxanthin	0									0		0			
	Fritschiellaxanthin					0										
	Fucoxanthinol												0	0	0	
	γ-Carotin						0				0		0			
	Gyroxanthin-Dieseter											0				
	Halocynthiaxanthin-3'-Acetat											0				
	Hectadehydro-b,b-Carotin-3-ol							0								
	Hexadehydro-b-Carotin-3-ol							0								
1	Lutein-5,6-epoxid						0									
1	Micromonal															
1	Micromonol															
	Monadoxanthin									0						
1	Myxoxanthophyll															
	Pectenolone (-diester)							0								
	Peridininol										0					
	Phäophythin															
	Prasinoxanthin															
	Pyrroxanthin(-ol)										0					
1	Uriolide						0									
1	Vaucheriaxanthin															

Tabelle 38: vgl. Tabelle 37; Pigmente, die quantitativ weniger bedeutend sind, aber in den Gruppen nachgewiesen wurden

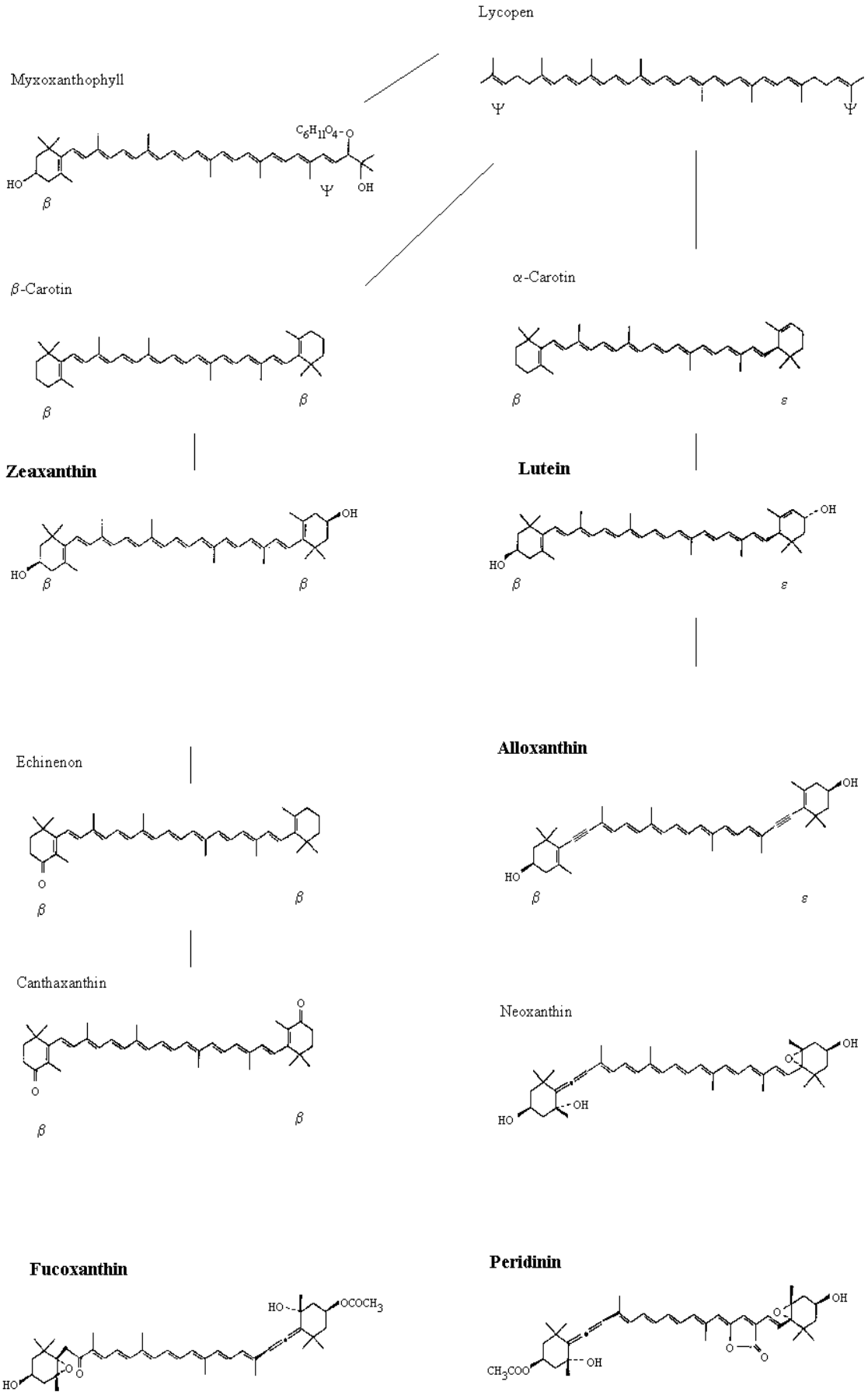


Abbildung 147: Strukturformeln einiger Carotinoide, insbesondere der Markerpigmente (rot gekennzeichnet), nach Britton (1993)

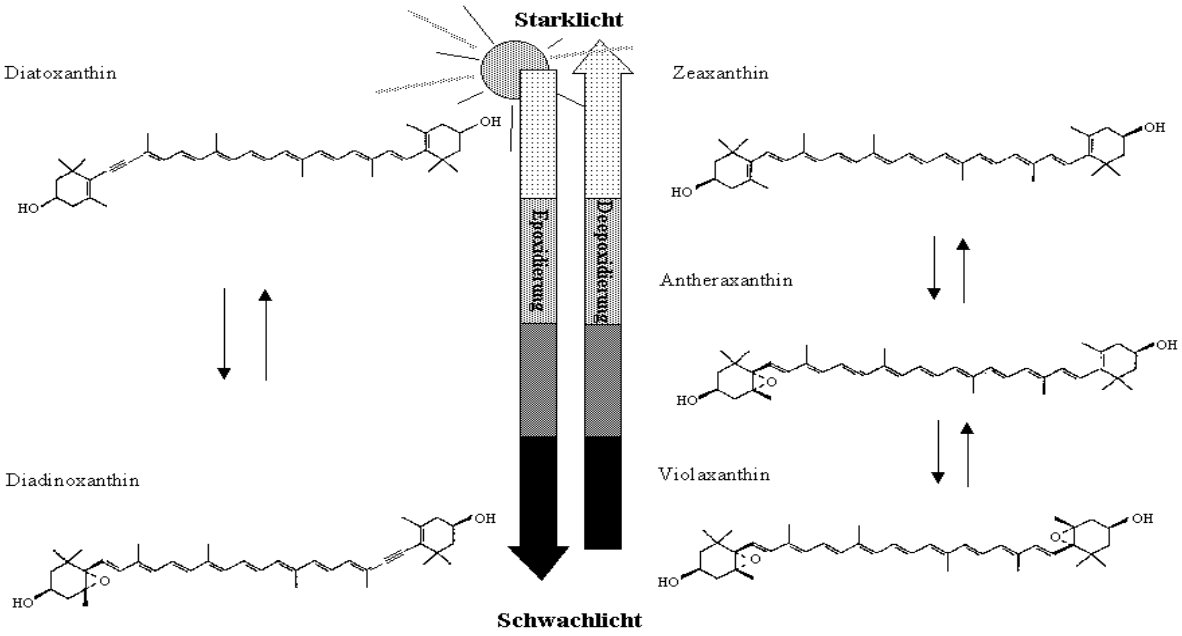
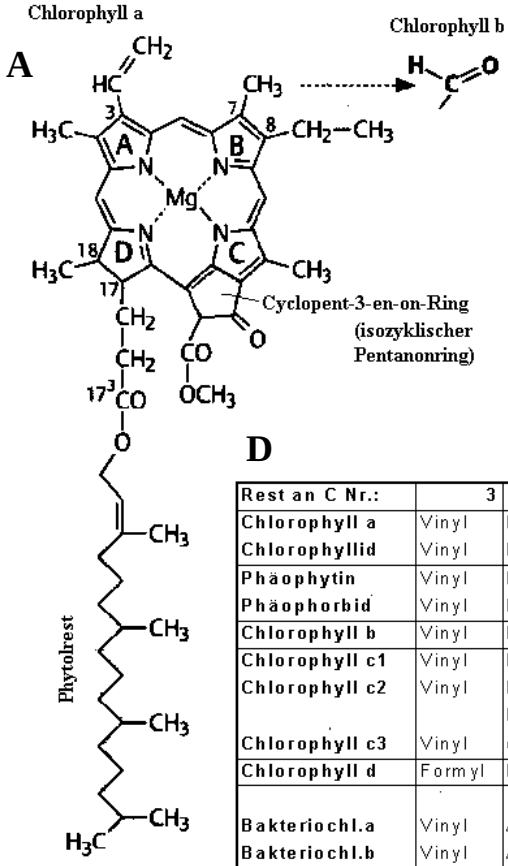
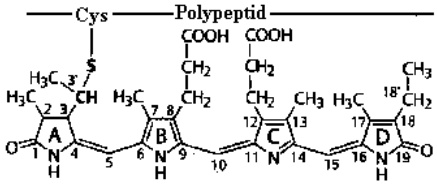
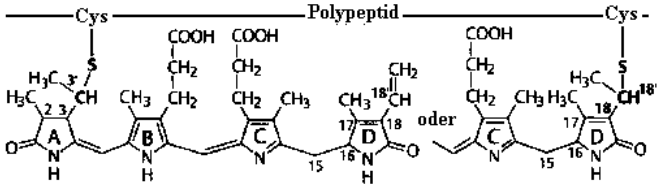


Abbildung 148: Strukturformeln der Xanthophyllzyklus Pigmente nach Britton (1993), die Formeln für Antheraxanthin, Diatoxanthin und Diadinoxanthin wurden berichtigt; links: Diadino-Diatoxanthin Xanthophyllzyklus der Bacillariophyceen, rechts: Viola-Anthera-Zeaxanthin-Zyklus der Chlorophyceen





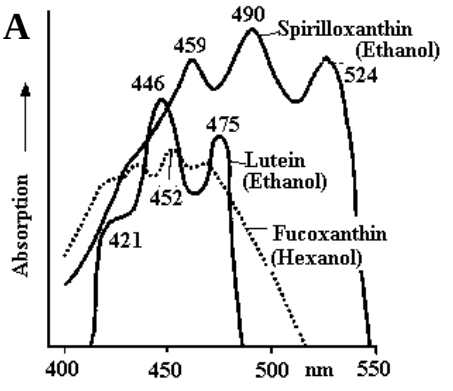


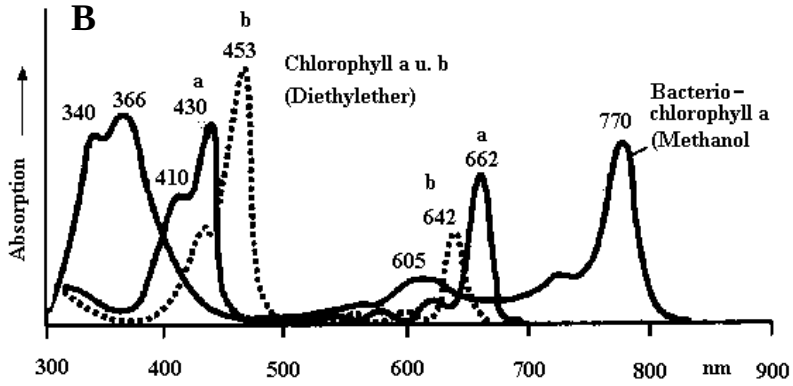
D

Rest an C Nr.:	3	7	8	7,8	7	17 Ester mit	17,18	Zentralatom
Chlorophyll a	Vinyl	Methyl	Ethyl	dehydro	Methyl	Phytol	dihydro	Mg
Chlorophyllid	Vinyl	Methyl	Ethyl	dehydro	Methyl	fehlt	dihydro	Mg
Phäophytin	Vinyl	Methyl	Ethyl	dehydro	Methyl	Phytol	dihydro	fehlt
Phäophorbid	Vinyl	Methyl	Ethyl	dehydro	Methyl	fehlt	dihydro	fehlt
Chlorophyll b	Vinyl	Formyl	Ethyl	dehydro	Methyl	Phytol	dihydro	Mg
Chlorophyll c1	Vinyl	Methyl	Ethyl	dehydro	Methyl	fehlt	dehydro	Mg
Chlorophyll c2	Vinyl	Methyl	Vinyl	dehydro	Methyl	fehlt	dehydro	Mg
Chlorophyll c3	Vinyl	Methoxy-carbonyl	Ethyl	dehydro	Methyl	fehlt	dehydro	Mg
Chlorophyll d	Formyl	Methyl	Ethyl	dehydro	Methyl	Phytol	dihydro	Mg
Bakteriochl.a	Vinyl	Acetyl	Ethyl	dihydro	Methyl	Phytol o. Geranyl-Geraniol	dihydro	Mg
Bakteriochl.b	Vinyl	Acetyl	Ethyliden	dehydro	Methyl	Phytol	dihydro	Mg
Protochlorophyll	Vinyl	Methyl	Ethyl	dehydro	Methyl	Phytol	dehydro	Mg

nach Scheer (1991) und Richter (1998)

Abbildung 149: A: Strukturformel des Chlorophyll a; B: Strukturformel von Phycocyanobilin und C: Pycoerythrobilin (Richter, 1993); D: Tabelle der Reste einer Vielzahl von Chlorophyllen





C

Phocobiline	Cyano-bacteria	Rhodophy-ceae	Crypto-phyceae	Quelle
Cr-Phycoerythrin 545			1	2
Cr-Phycoerythrin 555			1	2
C-Phycoerythrin 560	1			1
R-Phycoerythrin		1		1
B-Phycoerythrin 565		1		1
Cr-Phycoerythrin 566			1	2
C-Phycoerythrocyanin 568	1			1
Cr-Phycocyanin 569			1	2
Cr-Phycocyanin 615			1	2
Cr-Phycocyanin 630			1	2
Cr-Phycocyanin 645			1	2
R-Phycocyanin 552		1		1
C-Phycocyanin 618	1			1
R-Allophycocyanin 650		1		1
C-Allophycocyanin 670	1			1

nach: 1: Richter, 1998; 2: Hill & Rowan, 1989

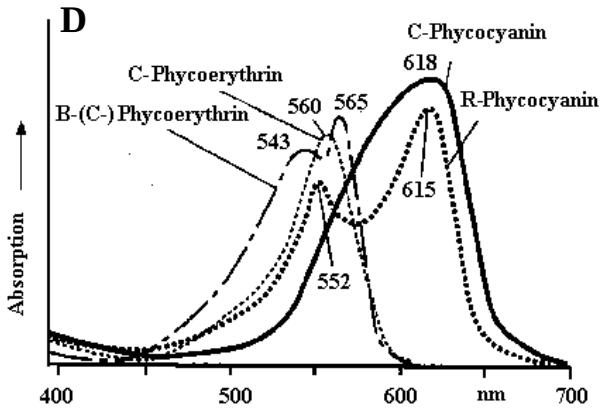


Abbildung 150: Spektren einiger Carotinoide (A), einiger Chlorophylle (B) und einiger Phycobiline (C) aus Richter (1998), leicht verändert; D: Tabelle mit Vorkommen verschiedenener Phycobiline in den Algengruppen; die Zahl hinter dem jew. Phycobilin entspricht dem Absorptionsmaximum; Cr: typisches Vorkommen bei Cryptomonaden; R: - bei Rhodophyceen, B: - bei Bangiales, C: - bei Cyanobakterien; 1: nach Richter (1998), 2: nach Hill &Rowan (1989)

						Cyanophyceen										Chlorophyceen						Xanth			Prasi	Crypto	Dino	Hapto	Baci
RT [min]	Peak identifiziert als	Abs.-Max.	online-Spektrum		Form des online-Spektrums	Anabaena	Anacystis	Aphanizomenon	Aphanothece	bras. Isolat (Osc)	Microcystis	Oscillatoria	Pseudanabaena	Synechococcus	Synechocystis	Chlamydomonas	Pediastrum	Pseudostaurastrum	Scenedesmus	Selenastrum	µ-Alge	Vaucheria	Pleurochloris	Eustgmatophycee	Mantoniella	Cryptomonas	Amphidinium	Prymnesium	Phaeodactylum
4,5			476,4		Peri																						+		
4,7	Chlorophyllid	431,7	618,8	665,2	Chl a														o			o					+		
5,2	Chlorophyll c3	455,8		578,1	Chl c																							+	
5,2		387,1			n.d.																								
5,7		431,7			n.d.										o														
5,8	Chlorophyll c1	442,5	579,7	631	Chl c																							+	
5,7	Chlorophyll c1/c2	445	581	631	Chl c																	+	+						+
5,9	Chlorophyll c2	447,4	582,2	631	Chl c																					+			
6	Chlorophyll c2	447,4	582,2	631	Chl c																						+		
6	Chlorophyll c*(MgDVPP)	440,1	577,3	628,6	Chl c																				+				
7,8		417,2	441,3	470,4	Vio													o						+					
7,8	Peridinin		476,4		Peri																						+		
9,8	Fucoxanthin		448,6		Fuco																							+	+
9,4	Heteroxanthin		448,6	477,6	Lut																	+	+						
10,3	Uriolide		452,2	475,2	Urio																				+				
10,6	Neoxanthin	413,6	437,7	466,7	Neo											+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				
10,5	Oscillaxanthin	469,1	498,2	532,2	Oscx							+																	
11			447,4	475,2	Lut											+	o		+	+									
11,8	Micromonol	429,2	454,6		Lut																				+				
12	Prasinoxanthin		454,6		Echi																				+				
12,5	Violaxanthin	418,4	442,5	471,6	Vio											+	+	+	+	+	+	?	?	+	+		?	?	
13,1		413,6	436,5	465,5	Eust1													o		?	?			+					
13,5		419,6	443,7	472,8	Vio																								
13,6		+/-422	445	474	Eust2																			+					
13,7	Micromonal		454,6		Fuc																				+				
14,1	Diadinoxanthin		448,6	478,8	Lut																	+	+				+	+	+
14,4	Myxoxanthophyll	451	477,6	509,1	Myx																								
	Myxoxanthophyll	451	477,6	509,1	Myx	+		+			+	+			+														
14,7	Vaucheriaxanthinester	+/-420	446,2	474	Eust2																	+	+	+					
15,5	Alloxanthin		454,6	483,7	Zea																					+			
15,9			449,8	478,8	Zea																					+			
16,2	Diatoxanthin		454,6	482,5	Zea																	?	?				?		o
16,8	Lutein		448,6	476,4	Lut											+	+	+	+	+	+								
16,4	Vaucheriaxanthin		446,2	474	Eust2																	+	+	+					
17,3	Dihydrolutein		430,5	455,8	Lut																				+				
17,3	Zeaxanthin		454,6	481,2	Zea		+		+	+	+	+	+	+	+					o	o								
17,5	Canthaxanthin		474		Canth	+		+								o	o		o	o									
18,9		*+/-460	477,6	509,1	Myx																								
18,9	Chlorophyll b	458,2	596,8	645,7	Chl b											+	+	+	+	+	+				+				
19,9	Crocoxanthin		448,6	478,8	Eust2																					+			
20,5	Chlorophyll a	429,2	616,3	661,6	Chl a	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
21,5	Echinenon		457		Echi	+	A	+	o	?	+	+		?															
23,1		454,6			Chl c																							+	
23,3	Xant. X		445	472,8	Lut																				+				
23,9			464,3	494,6																									
24,3		435,3		650	Chl c																								
24,4		419	444	473	Vio																				+				
24,7	α-Carotin		448,6	476,4	Lut											+	o	o		+	o								
24,9			454,6	480																									
24,9	β-Carotin		455,8	482,5	Zea	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	?	?			+			+
25,2			447,4		Zea																					+			
25,6			448,6			+		+			+	+			+														
27,6	Phäophythin	411,2	609	665,2	Phäo																								

Tabelle 39: Retentionszeiten der identifizierte Pigmente am HPLC, Maxima und Form der online-Spektren sowie Vorkommen in den Laboralgen-Spezies, die bei dieser Arbeit zur Verfügung standen; Spektrenform: Ähnlichkeit mit quantitativ bedeutenden, relativ sicher identifizierten Pigmenten (die absolute Lage des Absorptionsspektrums kann dabei durchaus unterschiedlich sein): Peri: Peridinin (fast keine Feinstruktur), Zea: Zeaxanthin (mäßige Feinstruktur), Chl a: Chlorophyll a (typische Form mit rot und blau Maximum); Chl b: Chlorophyll b, gegenüber Chl a beide Maxima Richtung Mitte (grün) verschoben; Chlorophyll c (typische Form mit blau-Maximum); Vio: Violaxanthin (starke Feinstruktur); Fuco: Fucoxanthin (relativ geringe Feinstruktur); Echi: Echinenon (fast keine Feinstruktur); Eust1/2: typische Pigmente der Eu-stigmatophycee; Lut: Lutein relativ ausgeprägte Feinstruktur); Myx: Myxoxanthophyll, ausgeprägte Feinstruktur; Canth: Canthaxanthin, fast keine Feistrukur, Phäo: Phäophytin, gegenüber Chlorophyll a blau-Maximum ins Kürzerwelligere verschoben

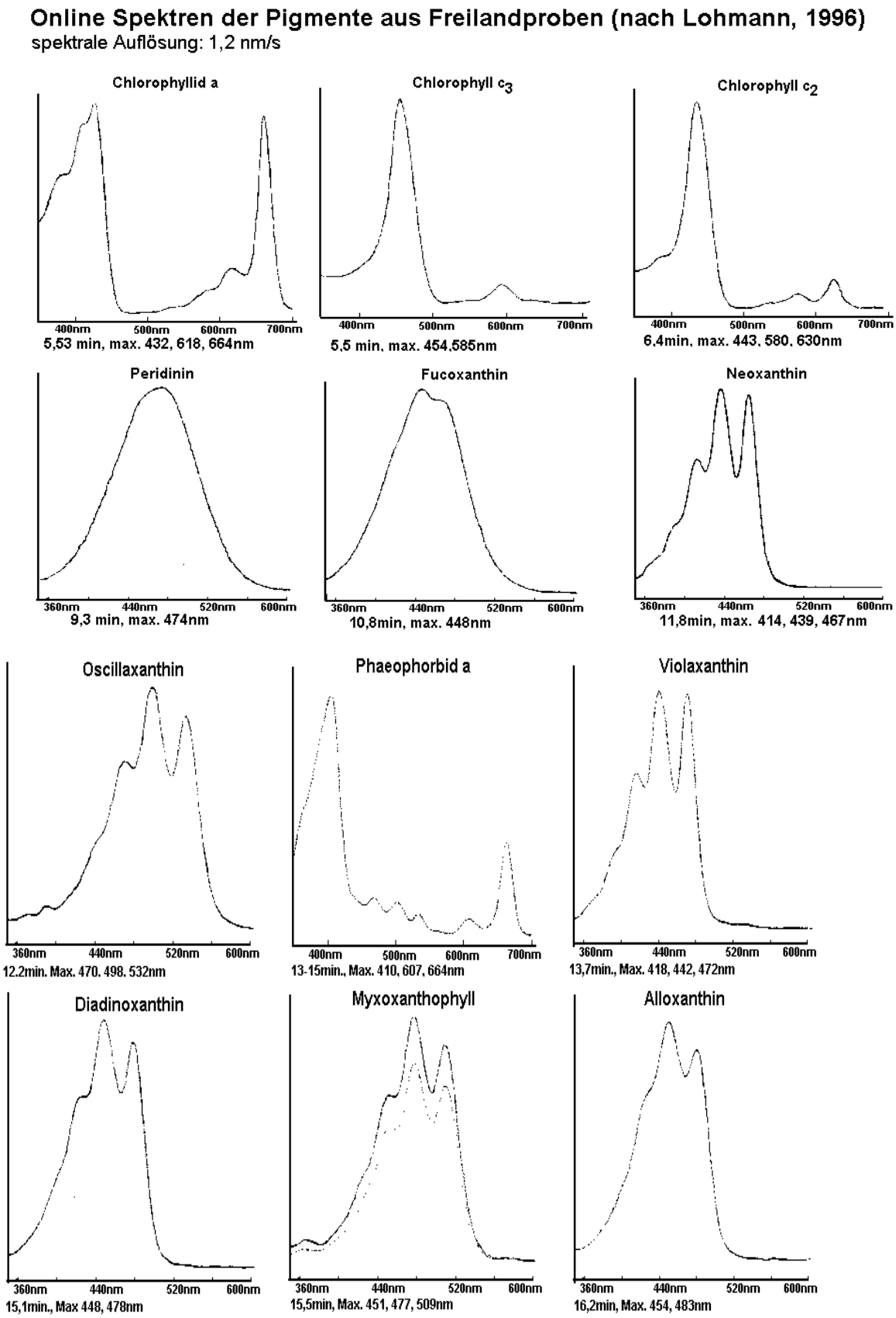
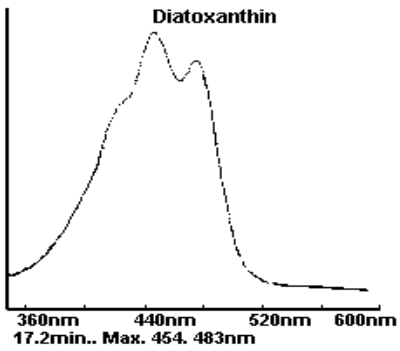
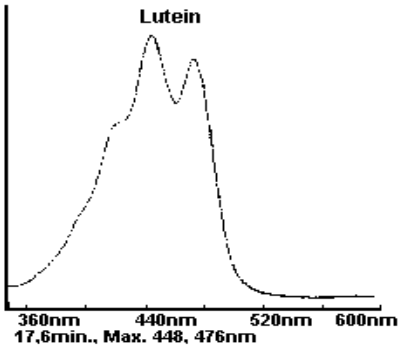
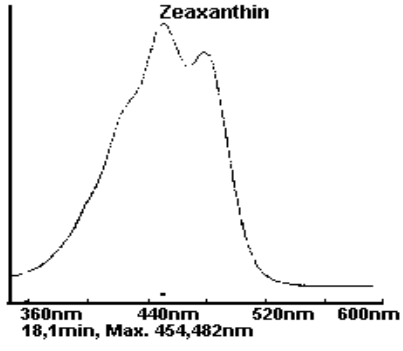


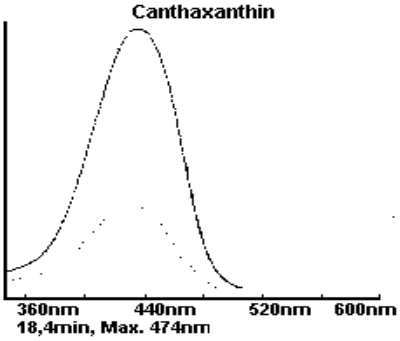
Abbildung 151: Online-Spektren der verwendeten HPLC-Anlage bei dem verwendeten Gradienten, aus Lohmann (1996), 5 bis 16,2 min. Retentionszeit, [min]: Retentionszeit, Max: Maxima [nm]

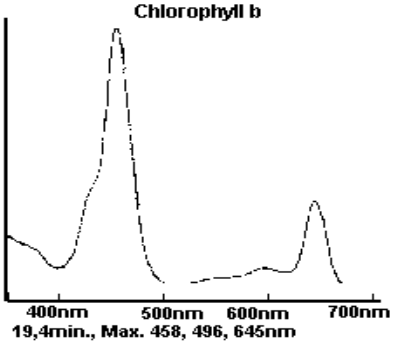
Abbildung 152 (nächste Seite): Online-Spektren der verwendeten HPLC-Anlage bei dem verwendeten Gradienten, aus Lohmann (1996), 17-27 min. Retentionszeit

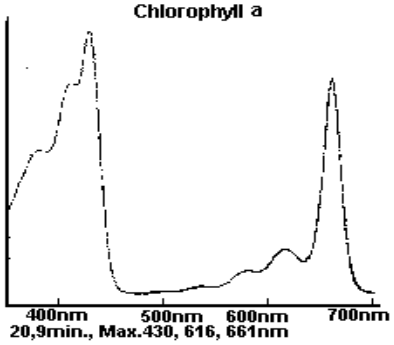

Diatoxanthin
360nm 440nm 520nm 600nm
17.2min.. Max. 454. 483nm

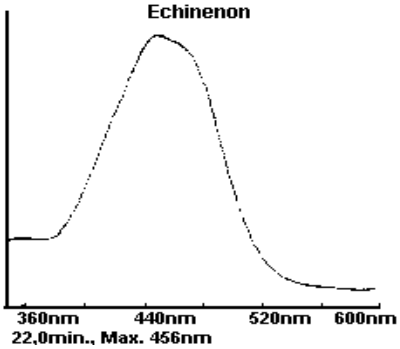

Lutein
360nm 440nm 520nm 600nm
17,6min., Max. 448, 476nm

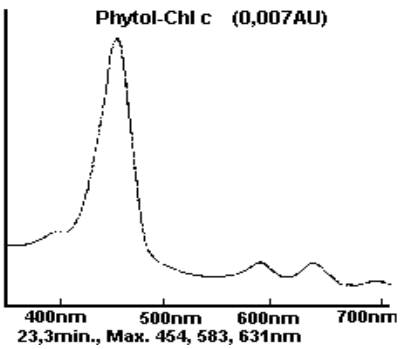

Zeaxanthin
360nm 440nm 520nm 600nm
18,1min, Max. 454,482nm

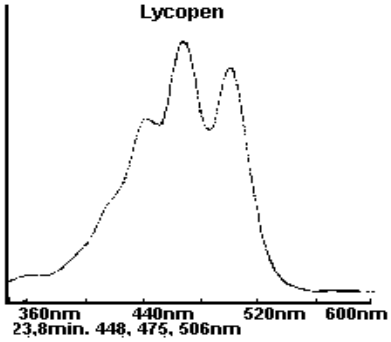

Canthaxanthin
360nm 440nm 520nm 600nm
18,4min, Max. 474nm

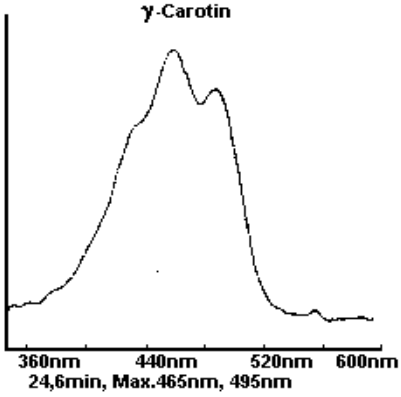

Chlorophyll b
400nm 500nm 600nm 700nm
19,4min., Max. 458, 496, 645nm

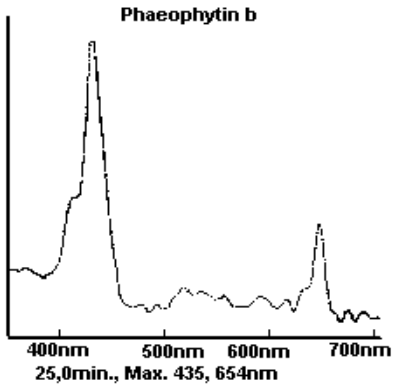

Chlorophyll a
400nm 500nm 600nm 700nm
20,9min., Max.430, 616, 661nm

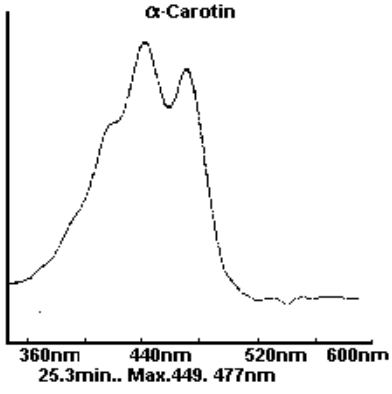

Echinenon
360nm 440nm 520nm 600nm
22,0min., Max. 456nm

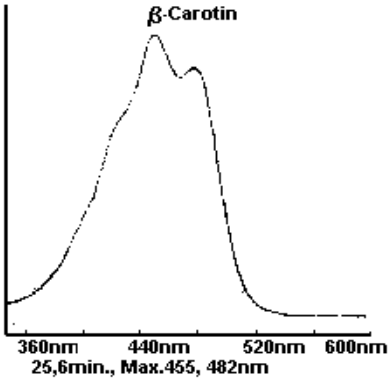

Phytol-Chl c (0,007AU)
400nm 500nm 600nm 700nm
23,3min., Max. 454, 583, 631nm

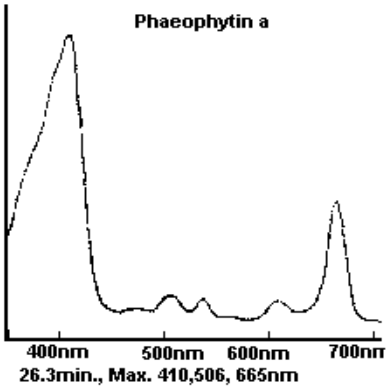

Lycopen
360nm 440nm 520nm 600nm
23,8min. 448, 475, 506nm

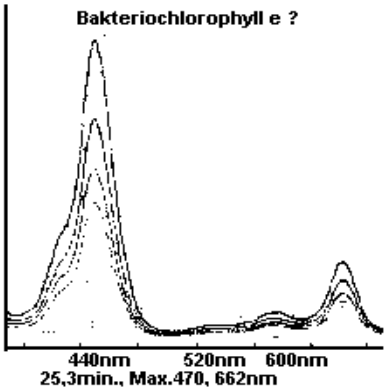

γ-Carotin
360nm 440nm 520nm 600nm
24,6min, Max.465nm, 495nm


Phaeophytin b
400nm 500nm 600nm 700nm
25,0min., Max. 435, 654nm

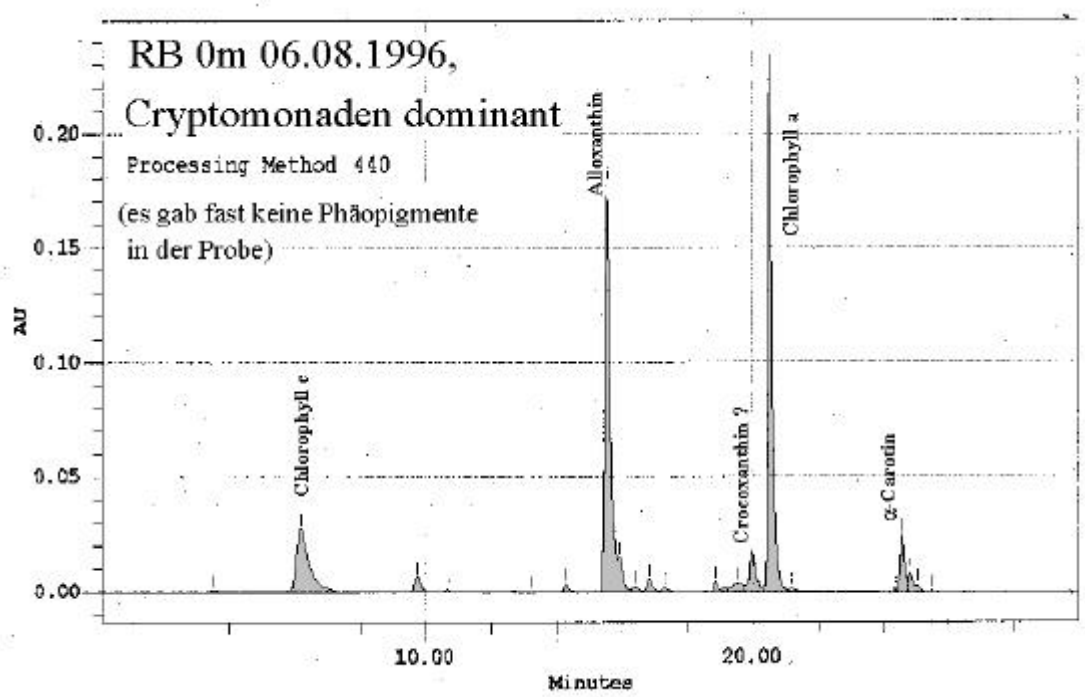

α-Carotin
360nm 440nm 520nm 600nm
25.3min.. Max.449. 477nm


β-Carotin
360nm 440nm 520nm 600nm
25,6min., Max.455, 482nm

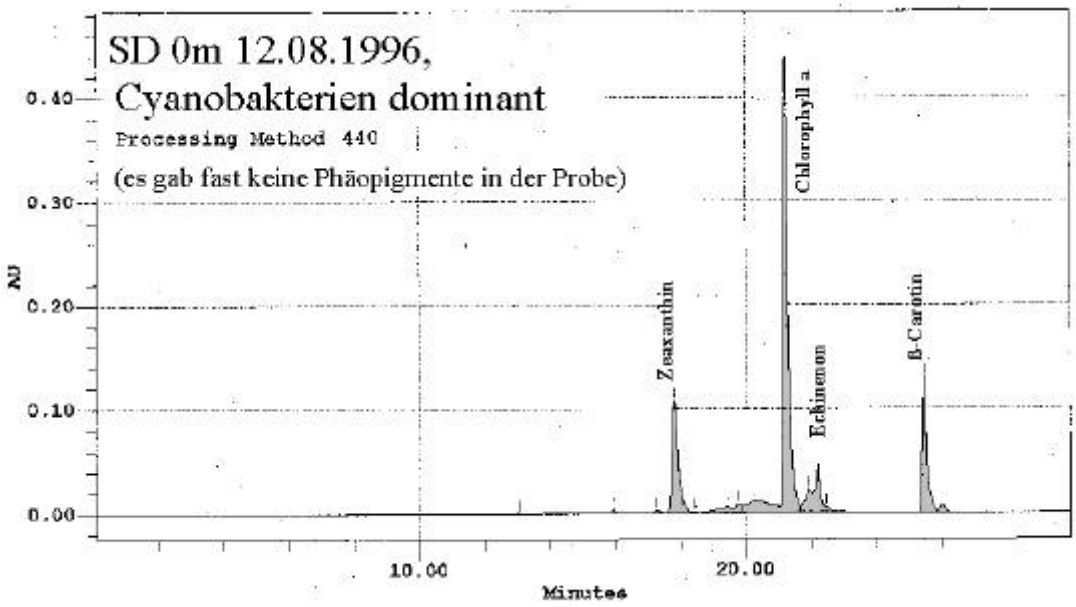

Phaeophytin a
400nm 500nm 600nm 700nm
26.3min., Max. 410,506, 665nm


Bakteriochlorophyll e ?
440nm 520nm 600nm
25,3min., Max.470, 662nm

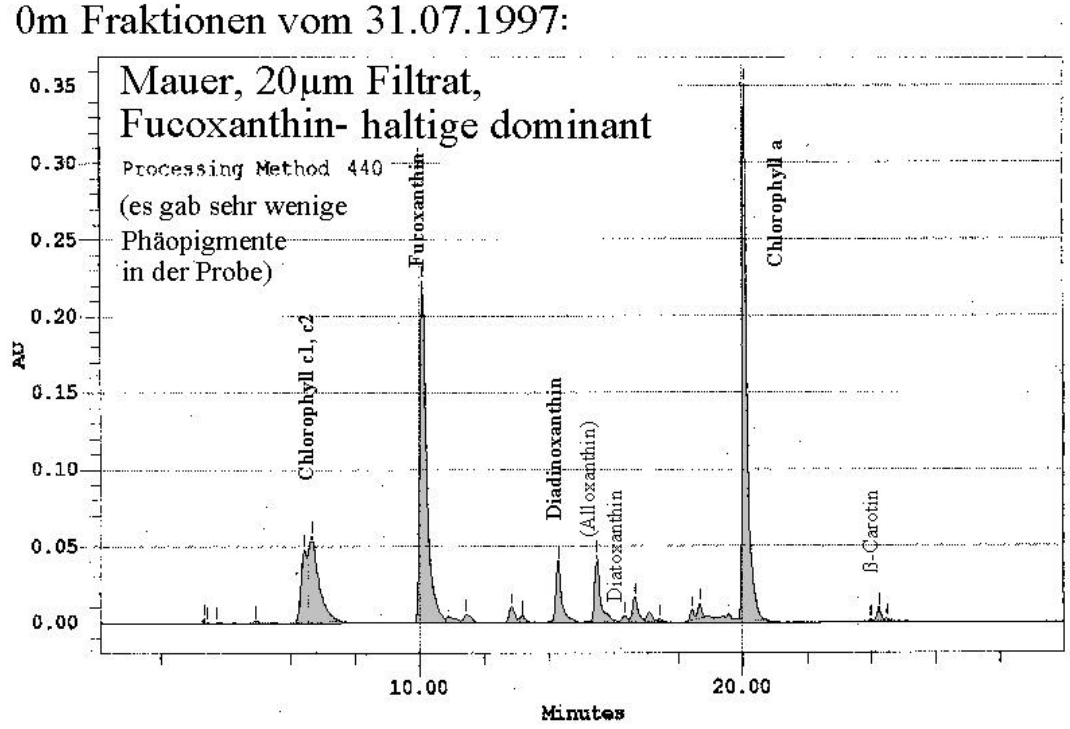
A


RB 0m 06.08.1996,
Cryptomonaden dominant
Processing Method 440
(es gab fast keine Phäopigmente
in der Probe)
Alloxanthin
Chlorophyll a
Chlorophyll c
Crocoxanthin ?
α-Carotin
AU
0.20
0.15
0.10
0.05
0.00
10.00
20.00
Minutes

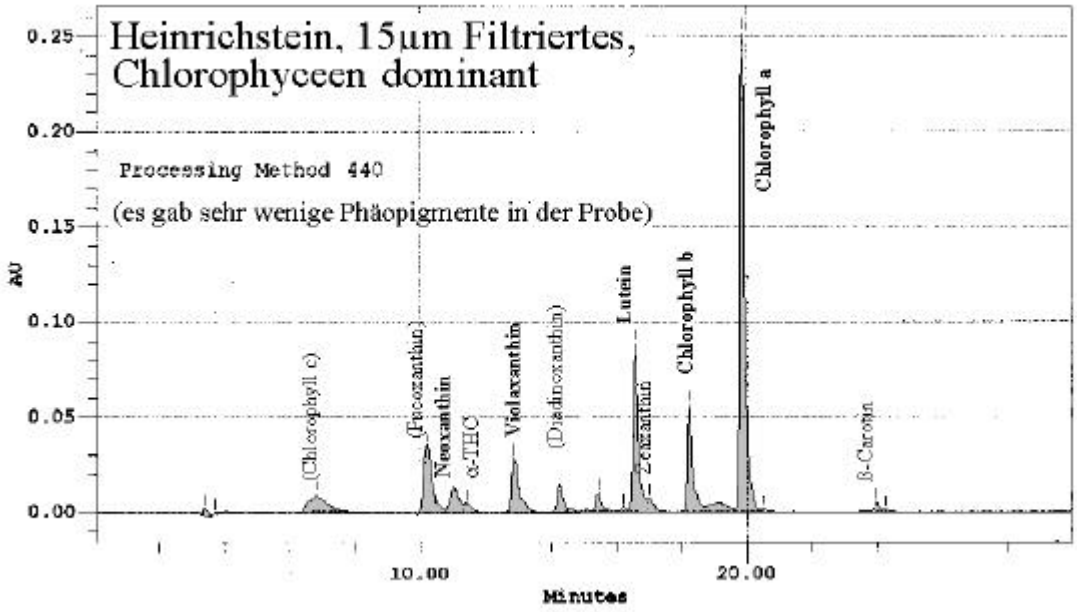
B


SD 0m 12.08.1996,
Cyanobakterien dominant
Processing Method 440
(es gab fast keine Phäopigmente in der Probe)
Chlorophyll a
Zeaxanthin
Echinenon
β-Carotin
AU
0.40
0.30
0.20
0.10
0.00
10.00
20.00
Minutes

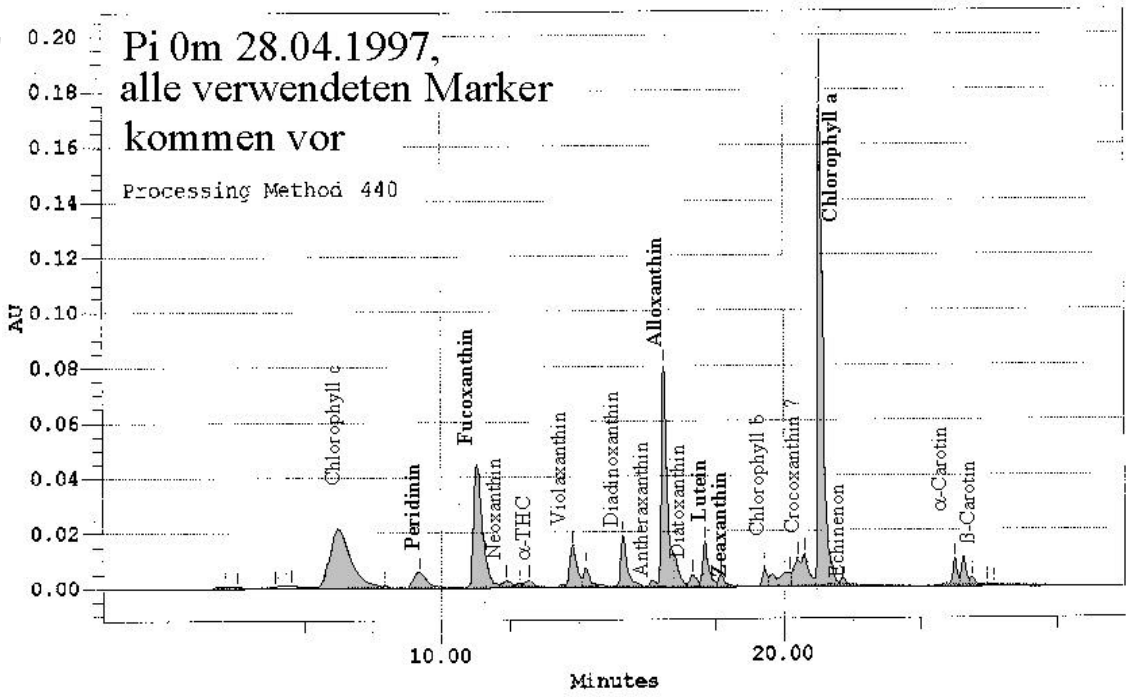
C


0m Fraktionen vom 31.07.1997:
Mauer, 20µm Filtrat,
Fucoxanthin- haltige dominant
Processing Method 440
(es gab sehr wenige
Phäopigmente
in der Probe)
Chlorophyll c1, c2
Fucoxanthin
Diadinoxanthin
(Alloxanthin)
Diatoxanthin
Chlorophyll a
ß-Carotin
AU
0.35
0.30
0.25
0.20
0.15
0.10
0.05
0.00
10.00
20.00
Minutes

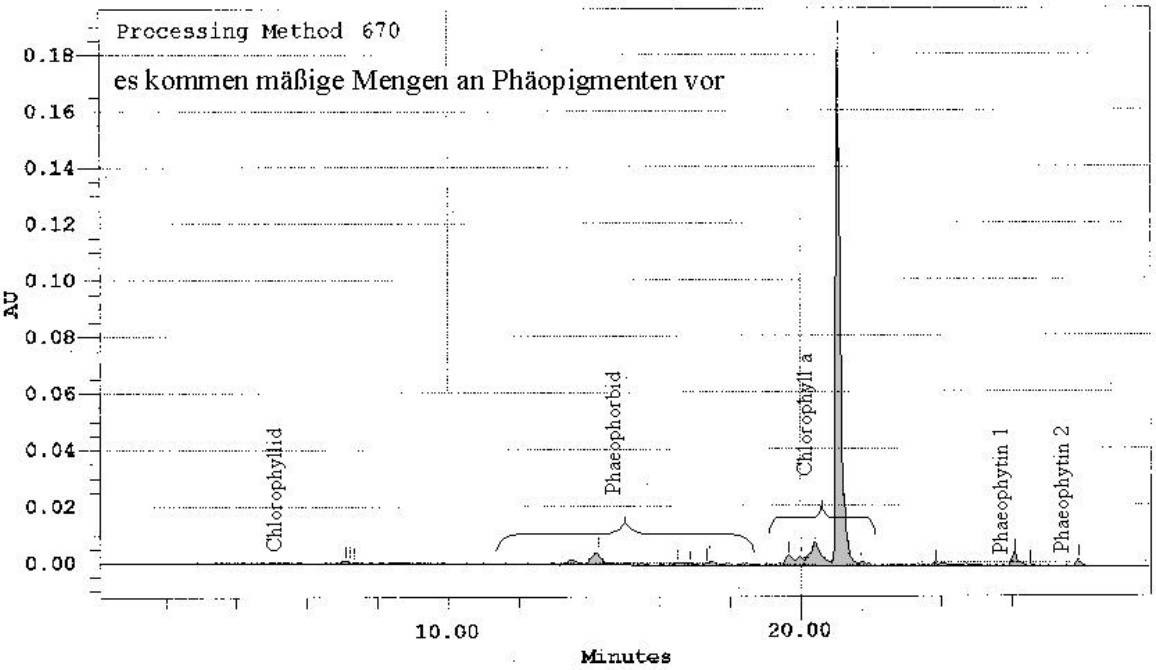
D


Heinrichstein, 15µm Filtriertes,
Chlorophyceen dominant
Processing Method 440
(es gab sehr wenige Phäopigmente in der Probe)
(Chlorophyll c)
(Fucoxanthin)
Neoxanthin
α-THC
Violaxanthin
(Diadinoxanthin)
Lutein
Zeaxanthin
Chlorophyll b
Chlorophyll a
ß-Carotin
AU
0.25
0.20
0.15
0.10
0.05
0.00
10.00
20.00
Minutes

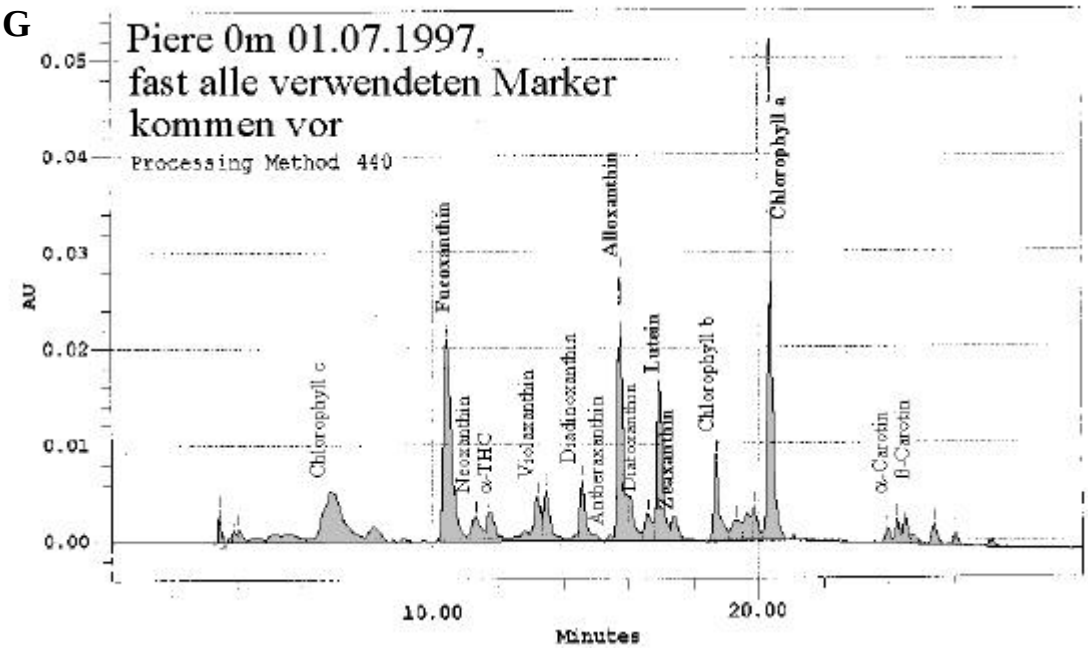
E


Pi 0m 28.04.1997,
alle verwendeten Marker
kommen vor
Processing Method 440
AU
0.20
0.18
0.16
0.14
0.12
0.10
0.08
0.06
0.04
0.02
0.00
Chlorophyll c
Peridinin
Fucoxanthin
Neoxanthin
α-THC
Violaxanthin
Diadinoxanthin
Antheraxanthin
Alloxanthin
Diatoxanthin
Lutein
Zeaxanthin
Chlorophyll b
Crocoxanthin ?
Chlorophyll a
Echinenon
α-Carotin
β-Carotin
10.00
20.00
Minutes

F


Processing Method 670
es kommen mäßige Mengen an Phäopigmenten vor
AU
0.18
0.16
0.14
0.12
0.10
0.08
0.06
0.04
0.02
0.00
Chlorophyllid
Phaeophorbid
Chlorophyll a
Phaeophytin 1
Phaeophytin 2
10.00
20.00
Minutes

G



H

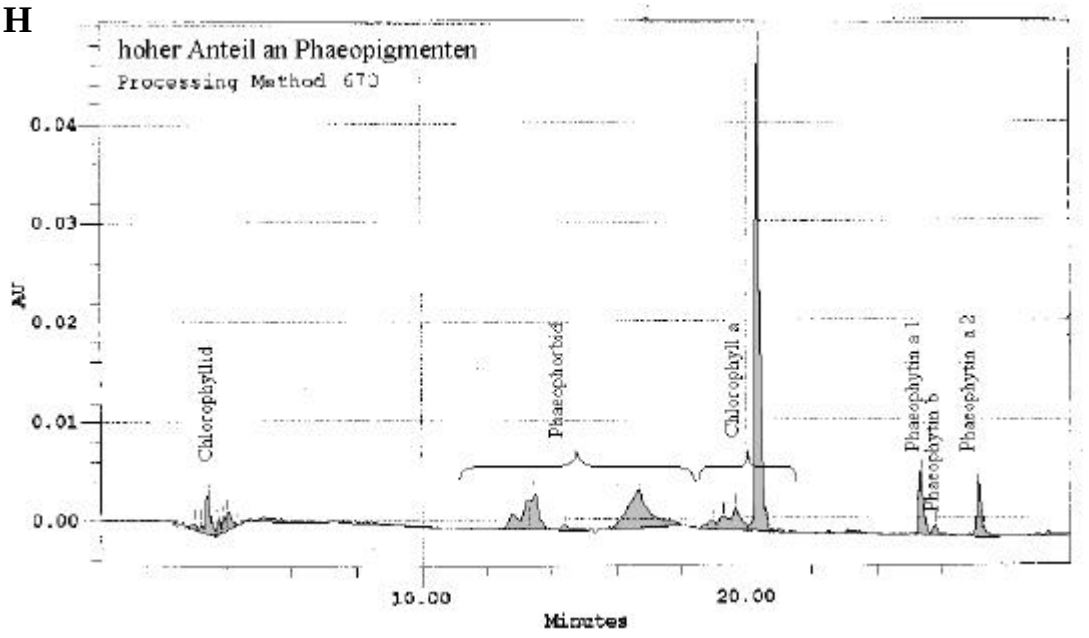


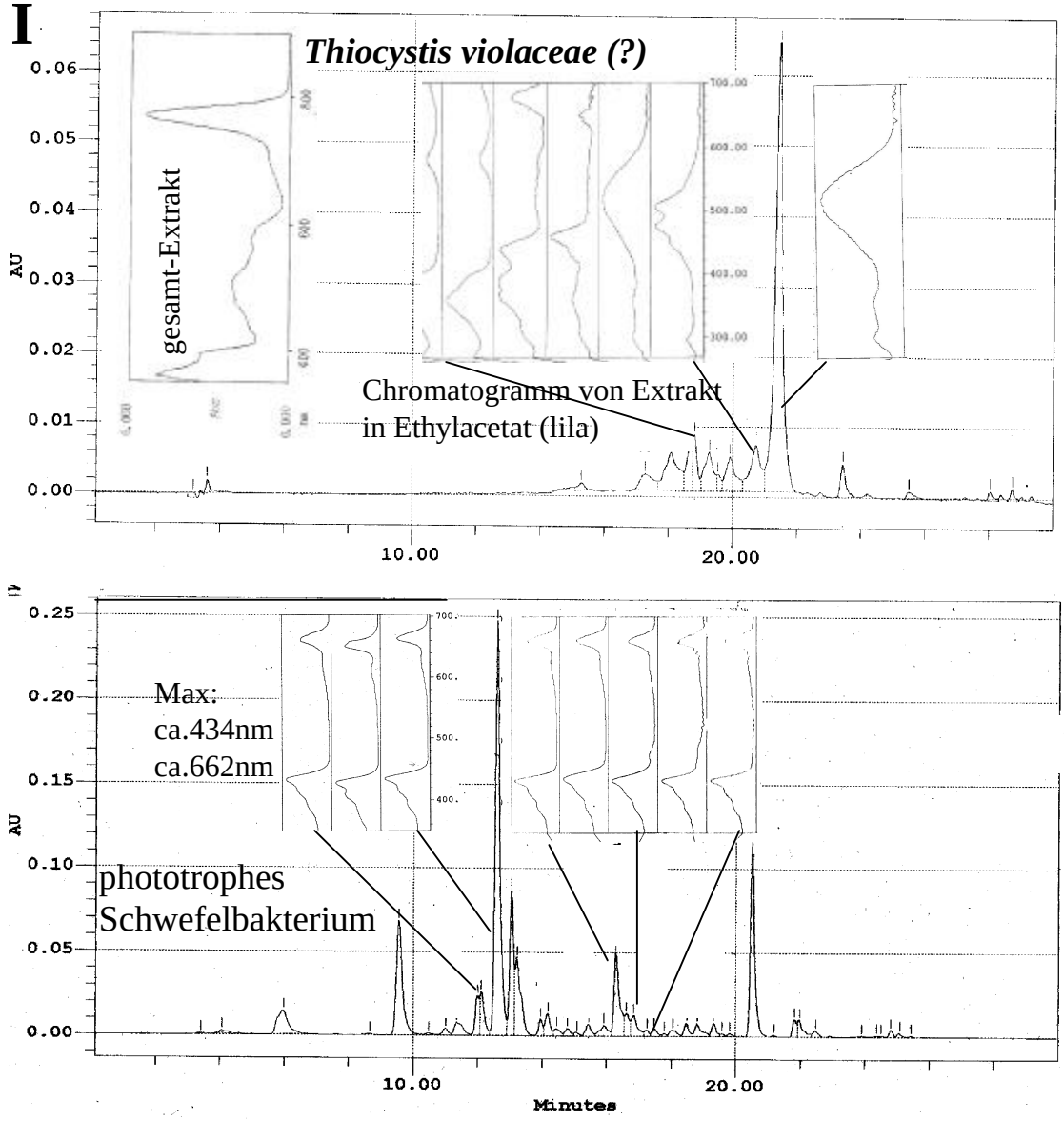
Abbildung 153: Beispiel-Chromatogramme des verwendeten Trennsystems, es handelt sich bei den Proben allesamt um Bleiloch Talsperren Proben, A: 06.08.1996 Remptendorfer Bucht 0m, Cryptomonaden dominant, 440nm Integrationswellenlänge; B: 12.08.1996, Saaldorf 0m, Cyanobakerien dominant, 440nm -; C: 31.03.1997 Mauer 0m, 20µm Gaze Filtrat, Bacillariophyceen dominant, 440nm -; D: 31.07.1997 Heinrichstein 0m, 15µm Gaze Filtriertes, Chlorophyceen dominant, 440nm; E: 28.04.1997 Piere 0m: alle Markerpigmente kommen in einer Probe vor, 440nm -; F: wie E, nur 670nm Integrationswellenlänge mäßige Mengen an Phaeopigmenten)-; G: 01.07.1997 Piere 0m: fast alle Markerpigmente kommen vor, 440nm -; H: wie G, nur 670nm Integrationswellenlänge (hohe Anteile an Phaeopigmenten)

Pigment	%440nm von Max. (nach online-Spektrum)	Extinktionsko-effizient im (Rot-) Max. [1%/cm]	Extk.auf 440nm umgerechnet	Eichung Loh-mann, 1996 [mV*s/µg]	Konstruierte Ei-chung [mV*s/µg]	nach Chromophor konstruierte Ei-chung [mV*s/µg]	verwendete Ei-chung [mV*s/µg]
*Chlorophyllid	100%	1280	1280		7765	**7765**	7765
Chlorophyll c1	98%	*3180*	3109		18863		18863
Chlorophyll c2	84%	*3740*	3144		19076		19076
Peridinin	82%	**1325**	1089	7058	6609		7058
Fucoxanthin	94%	**1600**	1505	9702	9131		9702
Oscillaxanthin	36%	*750*	267		1618		1618
Neoxanthin	99%	**2243**	2210		13406	13406	13406
α-THC (Loroxanthin)	90%					13040	**13040**
Violoxanthin	99%	**2550**	2512		15241	13406	15241
Diadinoxanthin	85%	*2500*	2120	12820	12863	13085	12820
Myxoxanthophyll	53%	**2160**	1152		6989		6989
Alloxanthin	76%	2620	1989	12770	12068	12349	12770
cis-Allo?	84%					13493	**13493**
Diatoxanthin	79%	**2620**	2057	14844	12480	12314	14844
* Phäophorbid	100%	698	698		4234	4416	4234
Lutein	87%	**2550**	2210	13943	13407	**13407**	13943
Zeaxanthin	80%	**2540**	2023	10599	12270	**12270**	10599
Canthaxanthin	73%	**2092**	1519		9213		9213
Chlorophyll b	127%	*513,6*	655		3972		3972
Crocoxanthin	87%					14314	**14314**
Chlorophyll a	110%	*876,7*	962	4034	5833	5280	4034
* Chlorophyll a	100%	*876,7*	877	3719	5319		3719
Echinenon	87%	**2091**	1812		10994		10994
a-Carotin	86%	**2710**	2329		14127	14208	14127
b-Carotin	83%	**2620**	2174		13187	13003	13187
* Phäophytin	100%	495	495	2785	3003	3003	2785
* Oscillax.515	65%	1340	873		4993		4993

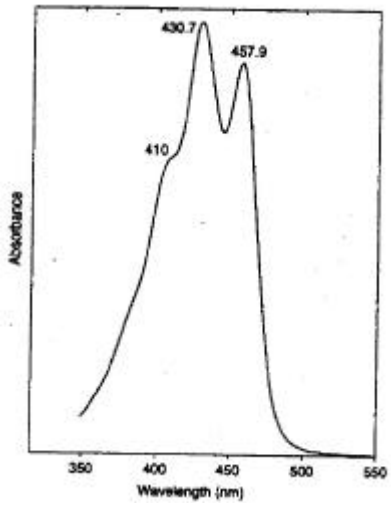
*: Integrationswellenlänge bei 670nm bzw. 515nm für Oscillaxanthin., sonst bei 440nm

Tabelle 40: verwendete Eichfaktoren und deren Herleitung, Spalte Extinkionskoeffizienten: Werte aus Britton et al, 1995 (kursiv), Jeffrey & Humphrey, 1975 (kursiv & unterstrichen), Rowan, 1989 (fett), Bidigare & Kennicut, 1988 (fett & unterstrichen), Lorenzen & Downs, 1986(unterstrichen), grau: beziehen sich auf Rot-Maximum; nach Chromophor konstruierte Eichung: gleiche Muster: es wurde gleiche molare Absorption des jeweils fett gedruckten Pigmentes angenommen; Spalte verwendete Eichung: Rahmen: Eichung nach , Lohmann, 1996; fett: nach Ähnlichkeit der Chromophore (Molekulargewicht berücksichtigt)

I



Diadinochrom in Aceton
nach Jeffrey et al, 1997



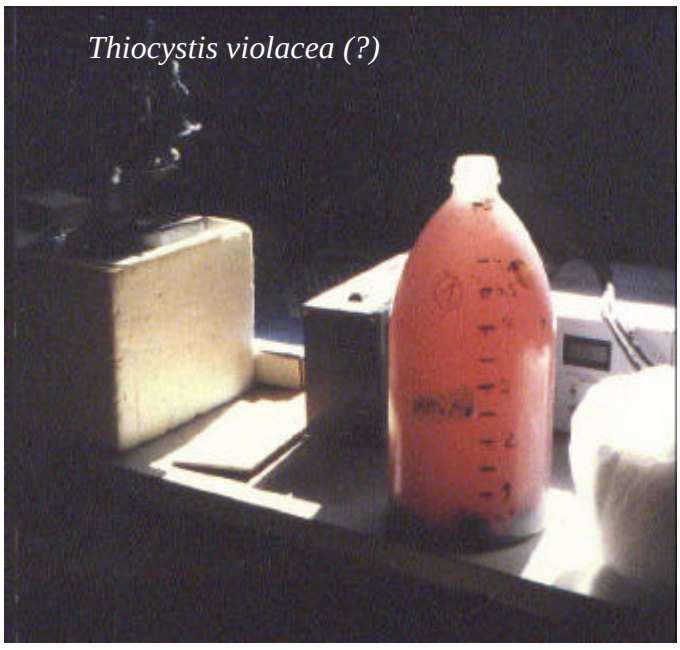


Abbildung 153 I: sonstige Pigmente, die in HPLC Proben gefunden wurden, und potentiell zu Problemen bei der Auswertung führen können, wenn die online-Spektren nicht auf Reinheit überprüft werden: Freilandprobe aus Becken im botanischen Garten Mainz (siehe Foto): wahrscheinlich das phototrophe Bakterium Thiocystis violacea (lila Farbe, auch bei Extrakten in Ethylacetat); Probe aus Schwefelquelle (Bad Weilbach): diverse Bacteriochlorophyll Peaks; Diadinochrom (Spektrum aus Jeffrey et al, 1997) eluiert direkt hinter bzw. mit Diadinoxanthin, entsteht aus Diadinoxanthin bei Abbauprozessen und wurde in Bleiloch Talsperre bei Proben mit hohen Phäopigmentgehalten häufig gefunden

7.2 Vorversuche

A

Fraktionen gesamt	µAlg	Amph	Ana	Apha	brGr	brOs	Chlam	Cryp	Cycl	Mant	Mic	Osci	Pedi	Phaeo	Pleu	Prym	Psan	Scen	Sele	Syco	Sycy
µAlg	1																				
Amph	6	8																			
Ana	5	7	6																		
Apha	7	9	8	10																	
brGr	6	8	7	9	8																
brOs	6	8	7	9	8	8															
Chlam	5	7	6	8	7	7	6														
Cryp	7	9	8	10	9	9	8	10													
Cycl	6	8	7	9	8	8	7	9	8												
Mant	5	7	6	8	7	7	6	8	7	6											
Mic	5	7	6	8	7	7	6	8	7	6	6										
Osci	8	10	9	11	10	10	9	11	10	9	9	12									
Pedi	7	9	8	10	9	9	8	10	9	8	8	11	10								
Phaeo	5	7	6	8	7	7	6	8	7	6	6	9	8	6							
Pleu	6	8	7	9	8	8	7	9	8	7	7	10	9	7	8						
Prym	6	8	7	9	8	8	7	9	8	7	7	10	9	7	8	8					
Psan	6	8	7	9	8	8	7	9	8	7	7	10	9	7	8	8	8				
Scen	5	7	6	8	7	7	6	8	7	6	6	9	8	6	7	7	7	6			
Sele	5	7	6	8	7	7	6	8	7	6	6	9	8	6	7	7	7	6	6		
Syco	4	6	5	7	6	6	5	7	6	5	5	8	7	5	6	6	6	5	5	4	
Sycy	5	7	6	8	7	7	6	8	7	6	6	9	8	6	7	7	7	6	6	5	6

B

Fraktionen zusammen	µAlg	Amph	Ana	Apha	brGr	brOs	Chlam	Cryp	Cycl	Mant	Mic	Osci	Pedi	Phaeo	Pleu	Prym	Psan	Scen	Sele	Syco	Sycy
µAlg	0																				
Amph	4	4																			
Ana	3	5	3																		
Apha	5	6	5	5																	
brGr	4	4	5	6	4																
brOs	4	4	5	6	4	4															
Chlam	3	4	4	6	4	4	3														
Cryp	5	5	6	6	5	5	5	5													
Cycl	4	4	5	6	4	4	4	5	4												
Mant	3	4	4	5	4	4	4	5	4	3											
Mic	3	4	4	6	4	4	3	5	4	4	3										
Osci	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6									
Pedi	5	5	6	6	5	5	5	5	5	5	5	6	5								
Phaeo	3	4	4	6	4	4	3	5	4	4	3	6	5	3							
Pleu	4	4	5	6	4	4	4	5	4	4	4	6	5	4	4						
Prym	4	4	5	6	4	4	4	5	4	4	4	6	5	4	4	4					
Psan	4	5	5	6	5	5	4	5	5	5	4	6	5	4	5	5	4				
Scen	3	4	4	6	4	4	3	5	4	4	3	6	5	3	4	4	4	3			
Sele	3	4	4	6	4	4	3	5	4	4	3	6	5	3	4	4	4	3	3		
Syco	2	4	3	5	4	4	3	5	4	3	3	6	5	3	4	4	4	3	3	2	
Sycy	3	4	4	6	4	4	3	5	4	4	3	6	5	3	4	4	4	3	3	3	3

C Differenz

	µAlg	Amph	Ana	Apha	brGr	brOs	Chlam	Cryp	Cycl	Mant	Mic	Osci	Pedi	Phaeo	Pleu	Prym	Psan	Scen	Sele	Syco	Sycy
µAlg	0,000																				
Amph	0,408	0,000																			
Ana	2,126	2,034	0,000																		
Apha	1,920	1,920	0,702	0,000																	
brGr	1,703	1,310	2,367	2,423	0,000																
brOs	0,553	0,416	1,991	1,876	1,470	0,000															
Chlam	0,671	0,536	2,526	2,320	1,831	0,923	0,000														
Cryp	0,219	0,301	2,097	1,764	1,611	0,409	0,638	0,000													
Cycl	2,109	1,810	1,970	1,901	2,132	1,597	2,317	1,932	0,000												
Mant	0,150	0,525	2,259	2,035	1,835	0,668	0,539	0,334	2,225	0,000											
Mic	0,129	0,343	2,002	1,968	1,574	0,424	0,790	0,280	1,980	0,274	0,000										
Osci	1,596	1,287	1,610	1,009	1,790	1,272	1,787	1,377	1,412	1,711	1,539	0,000									
Pedi	2,043	2,094	2,211	1,793	2,596	1,899	2,294	1,919	0,464	2,035	2,161	1,572	0,000								
Phaeo	0,133	0,346	1,999	1,971	1,570	0,421	0,793	0,283	1,977	0,277	0,004	1,541	2,164	0,000							
Pleu	2,395	2,171	2,566	2,262	1,851	2,247	1,724	2,275	2,011	2,245	2,514	1,901	1,960	2,517	0,000						
Prym	0,165	0,312	2,000	1,962	1,546	0,388	0,768	0,249	1,944	0,289	0,036	1,507	2,135	0,034	2,483	0,000					
Psan	0,315	0,397	2,018	2,045	1,417	0,348	0,844	0,305	1,918	0,447	0,186	1,564	2,218	0,182	2,568	0,159	0,000				
Scen	2,108	1,716	1,957	2,070	1,226	1,943	2,236	2,016	1,760	2,240	1,979	1,811	2,186	1,975	0,983	1,952	1,943	0,000			
Sele	0,350	0,212	1,957	2,013	1,353	0,355	0,659	0,268	1,759	0,483	0,221	1,407	2,186	0,217	2,383	0,194	0,185	1,758	0,000		
Syco	0,046	0,454	2,172	1,966	1,749	0,599	0,625	0,265	2,156	0,104	0,175	1,642	1,996	0,179	2,349	0,211	0,361	2,154	0,396	0,000	
Sycy	0,343	0,195	2,191	1,985	1,490	0,589	0,341	0,310	1,983	0,346	0,462	1,453	1,960	0,465	2,052	0,440	0,516	1,895	0,331	0,297	0,000

D Relation

	µAlg	Amph	Ana	Apha	brGr	brOs	Chlam	Cryp	Cycl	Mant	Mic	Osci	Pedi	Phaeo	Pleu	Prym	Psan	Scen	Sele	Syco	Sycy
µAlg	0,000																				
Amph	2,156	0,000																			
Ana	2,409	4,345	0,000																		
Apha	4,298	5,056	2,655	0,000																	
brGr	2,710	2,046	4,169	4,975	0,000																
brOs	2,178	1,746	4,358	4,537	2,498	0,000															
Chlam	1,123	1,072	3,280	5,171	2,135	1,842	0,000														
Cryp	3,091	2,411	5,367	4,354	3,495	2,019	2,663	0,000													
Cycl	3,377	2,511	3,265	4,069	2,809	2,739	2,416	3,744	0,000												
Mant	1,008	1,197	3,379	4,087	2,599	2,062	2,113	2,745	3,327	0,000											
Mic	1,002	2,125	3,435	5,320	2,723	1,890	1,086	2,942	3,351	2,006	0,000										
Osci	4,940	3,933	4,589	2,812	4,079	3,704	3,922	3,898	3,498	4,835	4,910	0,000									
Pedi	4,394	4,168	4,391	4,046	4,149	3,138	4,115	3,171	2,396	4,350	4,079	4,036	0,000								
Phaeo	1,003	2,121	3,436	5,320	2,722	1,861	1,082	2,926	3,346	2,005	0,055	4,905	4,047	0,000							
Pleu	3,308	2,854	3,021	3,837	2,257	2,299	2,921	3,823	1,672	3,200	3,317	3,738	3,038	3,317	0,000						
Prym	2,018	1,249	4,427	5,215	2,507	1,116	1,909	2,246	3,114	1,346	1,728	4,653	3,489	1,699	3,235	0,000					
Psan	2,042	2,803	4,439	5,156	3,615	2,457	1,742	1,285	3,948	3,033	1,878	4,396	3,411	1,860	4,252	2,334	0,000				
Scen	2,388	3,052	2,179	4,331	2,393	3,302	2,010	4,281	1,910	3,358	2,408	4,689	3,509	2,408	1,259	3,374	3,359	0,000			
Sele	1,089	1,319	3,398	5,277	2,368	1,810	0,243	2,490	2,391	2,079	1,035	3,963	4,140	1,029	3,086	1,789	1,572	2,204	0,000		
Syco	0,000	2,155	2,400	4,290	2,702	2,176	1,122	3,090	3,368	1,008	1,002	4,933	4,386	1,003	3,302	2,018	2,042	2,378	1,088	0,000	
Sycy	1,133	1,058	3,327	5,211	2,160	1,845	0,015	2,676	2,474	2,122	1,098	3,965	4,159	1,094	2,945	1,923	1,758	2,052	0,261	1,132	0,000

Tabelle 41: Kennwerte für die Güte der (rechnerischen) Fraktionierung von Laboralgen-Spezies; A: Anzahl der Fraktionen insgesamt; B: Anzahl der Fraktionen, in denen beide Spezies vorkommen; C: Differenz: über alle Fraktionen wurden die Beträge der Differenz der Chlorophyll a Mengen in einzelnen Fraktionen aufaddiert; D: Relation: über alle Fraktionen wurden die Beträge der Differenz der beiden Algen in einer Fraktion im Verhältnis zur Summe in der Fraktion aufaddiert; alle Werte beziehen sich auf die Chlorophyll a Konzentrationen der Algen in den einzelnen Fraktionen, für jede Alge wurde die Summe aller Fraktionen gleich 1 gesetzt

A

Spezies	µ-Alge	*Amph.*	*Anab.*	*Apha.*	br.*Chl.*	br.*Osc.*	*Chlamy.*	*Cryp.*	*Cyc.*	*Manto.*	*Mic.*
Kulturalter [d]	31	35	31	35	39	14	3	35	35	58	31
Spezies	*Osci.*	*Pedi.*	*Phaeo.*	*Pleu.*	*Prym.*	*Pseuda.*	*Scene.*	*Sele.*	*Syncoc.*	*Syncys.*	
Kulturalter [d]	45	31	63	2	35	14	31	31	14	14	

B

r² Reg.Chla	Zea	ß-Car	Canth	Myx	Osci	Chlb	Lut	Chlc	Diad	Fuc	Chlc3	Allo	Croc	Peri	Vau	Pras
Anabaena			0,997	0,963												
Apha		1	1	1												
Oscillatoria	0,999	1		1	0,999											
brasOsci	0,999	0,994														
Synechocystis	1	1														
Pseudanabaena	1	1														
Synechococcus	1	0,999														
Microcystis	1	0,817														
Pediastrum							1	1								
Scenedesmus							1	1								
Chlamydomonas							1	1								
Selenastrum							1	1								
µ-Alge							1	1								
Cyclo									1	1	1					
Prym									1	1	1	1				
Phaeo									1	1	1					
Cryp									1				1	1		
Amphi									1	1					1	
Pleuro										0,98						0,967
brasGrün						0,988	0,952									
Manto							1									1

Tabelle 42: : A: Kulturalter der zur Fraktionierung benutzten Laborkulturen; B: r² der Regressionen der Pigmentverhältnisse zu Chlorophyll a, wie sie aus Fraktionen von Reinkulturen ermittelt wurden

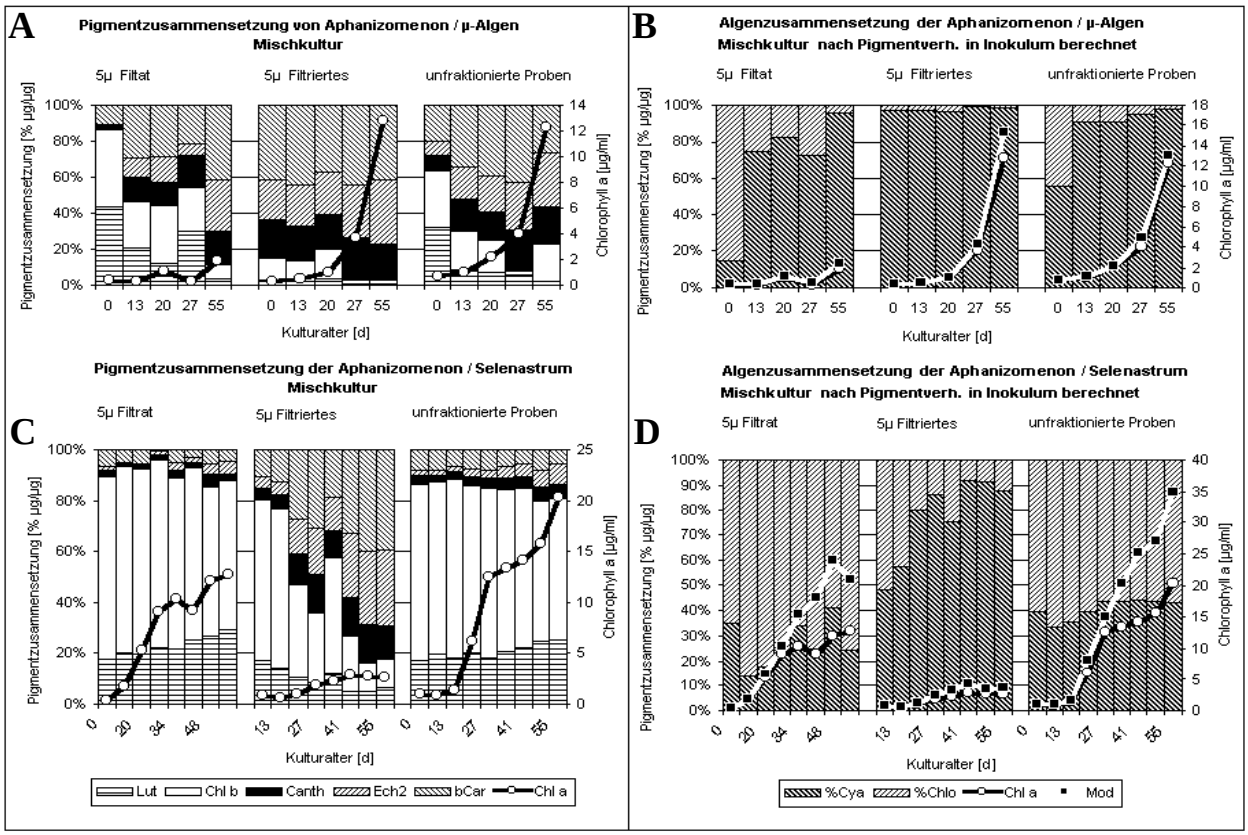
A

Koeff.Reg.Chla	Mix 1	Mix 2	Mix 3	Mix 4	Mix 5	Zea	b-Car	Lut	Chlb	Fuc	Chlc
Oscillatoria	X	X	X	X	X	10,93	11,58				
brasOsci				X	X	5,573	12,2				
Synechocystis				X	X	5,884	7,877				
Pediastrum	X	X	X	X	X			6,316	1,053		
Scenedesmus		X			X			2,664	0,903		
Chlamydomonas		X			X			15,46	0,958		
µ-Alge		X			X			5,839	2,714		
Cyclo	X	X	X	X	X					2,325	11,73
Phaeo			X		X					1,845	9,641

B

	Mix1		Mix 2		Mix 3		Mix 4		Mix 5	
	Reg1:	Reg2:	Reg1:	Reg2:	Reg1:	Reg2:	Reg1:	Reg2:	Reg1:	Reg2:
Zea	11,1		27,93		11,07		6,191		6,619	
b-Car		11,96		14,14		6,488		10,34		14,27
Lut	6,661		3,703		7,498		13,64		3,677	
Chlb		1,14		1,174		1,219		2,199		0,7213
Fuc	2,144		2,444		1,83		-0,26		3,8	
Chlc		10,34		2,542		8,214		-1,68		8,623
r^2	1	1	0,993	0,992	1	0,944	0,999	1	0,998	0,999
F	12619	15895	69,53	125	13094	163,4	1479	4322	469,4	428,5

Tabelle 43: Ergebnisse der Modellrechnungen mit Daten aus Reinkultur-Fraktionierung, es wurden jeweils verschiedene Auswertemodelle angewandt: Mix 1-5: neben den üblicherweise verwendeten Markern wurde für Cyanobakterien auch beta-Carotin und für Chlorophyceen Chlorophyll b verwendet, bei M I und M2 (Mix I und II) wurde eine partielle Datenaufteilung vorgenommen (*), indem für die Fraktionen von 20-100µm und die restlichen zwei verschiedene Luteinvariablen verwendet wurden



E

	Apha. & µ-Alge Inokulum	*Apha.* & *Sele.* Inokulum	berechnete Koeffizienten für *Aphanizomen*. & *Selenastrum* Mischkultur: unfraktionierte Proben nur Basalmed.	unfraktionierte Proben alle Medien	aus jew. Fraktionen errechnete, gewichtete Koeffizienten: nur Basalmed.	alle Medien	3XN	2XP
Canth	29,29	30,98	18,3	9,3	24,21	24,43	17,51	26,187
Lut	6,56	8,77	5,4	7,26	5,14	6,13	7,56	5,28
r^2			0,979	0,82				
F			539,8	960,8				

Abbildung 154 : Fraktionen der Mischkulturen vonGrünalge und Cyanobakterium; A: Aphanizomenon und µ-Alge: zeitliche Entwicklung der Pigmentzusammensetzung der Basalmediums-Kultur und ihrer Fraktionen; B: wie A, nur Spezieszusammensetzung (nach Pigmentzus. in Inokulum, siehe F); C: wie A nur Selenastrum statt µ-Alge; D: wie B mit Selenastrum; E: Anteile an Chlorophyll a, nach Fraktionen errechnet (für Apha. + Selen. in den drei verschiedenen Versuchsansätzen); F: Pigmentstöchiometrien in Inokulum, Mainzer Modell im Vergleich; G: aus Fraktionen errechnete Koeffizienten Chla/MP

A

* * * H I E R A R C H I C A L C L U S T E R A N A L Y S I S * * *

Dendrogram using Single Linkage

Rescaled Distance Cluster Combine

C A S E Label	Num	0	5	10	15	20	25
BCAR	9	-+					
ECH2	10	-+					
ZEA	5	-+					
OSCX	6	-+----------	+				
MYX	7	-+	+----------	----------	----------	----------	+----------
CANTH	8	----------	+				I
LUT	4	-------+	----------	----------	+		I
CHLB	11	-------+			+----------	----------	+----------
FUCO	2	----------	----------	----------	+-+	I	
ALLO	3	----------	----------	----------	+ +-	+	
PERI	1	----------	----------	----------	+		

B

Korrelationen

		PERI	FUCO	ALLO	LUT	ZEA	CHLB	CHLA
PERI	Korrelation nach Pearson							
	Signifikanz (2-seitig)							
	N							
FUCO	Korrelation nach Pearson	.238						
	Signifikanz (2-seitig)	.357						
	N	17						
ALLO	Korrelation nach Pearson	.375	.432					
	Signifikanz (2-seitig)	.138	.084					
	N	17	17					
LUT	Korrelation nach Pearson	-.001	.213	-.148				
	Signifikanz (2-seitig)	.996	.411	.572				
	N	17	17	17				
ZEA	Korrelation nach Pearson	-.399	-.671**	-.433	-.362			
	Signifikanz (2-seitig)	.112	.003	.082	.154			
	N	17	17	17	17			
CHLB	Korrelation nach Pearson	.306	.362	.131	.853**	-.666**		
	Signifikanz (2-seitig)	.232	.154	.616	.000	.003		
	N	17	17	17	17	17		
CHLA	Korrelation nach Pearson	-.433	-.492	-.356	-.264	.879**	-.541*	
	Signifikanz (2-seitig)	.083	.045	.161	.306	.000	.025	
	N	17	17	17	17	17	17	

**: Die Korrelation ist auf dem Niveau von 0,01 (2-seitig) signifikant.
*: Die Korrelation ist auf dem Niveau von 0,05 (2-seitig) signifikant.

C

- - P A R T I A L C O R R E L A T I O N C O E F F I C I E N T S - - -

Controlling for.. CHLA

	ZEA	OSCX	MYX	CANTH	BCAR	ECH2
ZEA	1.0000	.6148	.4730	-.4546	.9299	.7756
	(0)	(14)	(14)	(14)	(14)	(14)
	P= .	P= .011	P= .064	P= .077	P= .000	P= .000
OSCX	.6148	1.0000	.7998	-.6901	.7300	.8574
	(14)	(0)	(14)	(14)	(14)	(14)
	P= .011	P= .	P= .000	P= .003	P= .001	P= .000
MYX	.4730	.7998	1.0000	-.5992	.5336	.8063
	(14)	(14)	(0)	(14)	(14)	(14)
	P= .064	P= .000	P= .	P= .014	P= .033	P= .000
CANTH	-.4546	-.6901	-.5992	1.0000	-.4582	-.5596
	(14)	(14)	(14)	(0)	(14)	(14)
	P= .077	P= .003	P= .014	P= .	P= .074	P= .024
BCAR	.9299	.7300	.5336	-.4582	1.0000	.8399
	(14)	(14)	(14)	(14)	(0)	(14)
	P= .000	P= .001	P= .033	P= .074	P= .	P= .000
ECH2	.7756	.8574	.8063	-.5596	.8399	1.0000
	(14)	(14)	(14)	(14)	(14)	(0)
	P= .000	P= .000	P= .000	P= .024	P= .000	P= .

(Coefficient / (D.F.) / 2-tailed Significance)
" . " is printed if a coefficient cannot be computed

D

- - P A R T I A L C O R R E L A T I O N C O E F F I C I E N T S - - -

Controlling for.. CHLA

	PERI	FUCO	ALLO	LUT	ZEA	CHLB
PERI	1.0000	.0322	.2627	-.1331	-.0439	.0949
	(0)	(14)	(14)	(14)	(14)	(14)
	P= .	P= .906	P= .326	P= .623	P= .872	P= .727
FUCO	.0322	1.0000	.3154	.0995	-.5756	.1305
	(14)	(0)	(14)	(14)	(14)	(14)
	P= .906	P= .	P= .234	P= .714	P= .020	P= .630
ALLO	.2627	.3154	1.0000	-.2680	-.2702	-.0780
	(14)	(14)	(0)	(14)	(14)	(14)
	P= .326	P= .234	P= .	P= .316	P= .312	P= .774
LUT	-.1331	.0995	-.2680	1.0000	-.2817	.8751
	(14)	(14)	(14)	(0)	(14)	(14)
	P= .623	P= .714	P= .316	P= .	P= .291	P= .000
ZEA	-.0439	-.5756	-.2702	-.2817	1.0000	-.4771
	(14)	(14)	(14)	(14)	(0)	(14)
	P= .872	P= .020	P= .312	P= .291	P= .	P= .062
CHLB	.0949	.1305	-.0780	.8751	-.4771	1.0000
	(14)	(14)	(14)	(14)	(14)	(0)
	P= .727	P= .630	P= .774	P= .000	P= .062	P= .

(Coefficient / (D.F.) / 2-tailed Significance)
" . " is printed if a coefficient cannot be computed

Tabelle 44: Arendsee-Daten: Möglichkeiten zur Untersuchungen der Zusammenhänge zwischen verschiedenen Pigmenten A: hierarchische Clusteranalyse, auf Pearson-Werten beruhend, B: bivariate Korrelation, C: partielle Korrelation; alle Darstellungen wurden direkt aus der SPSS-Ausgabe übernommen

7.3 Bleiloch Talsperre: Tabellen zur Auswertung der Pigmentdaten

A

Korrelationen[b]

		CHL_A	PERI	FUC	ALLO	LUT	ZEA
CHL_A	Korrelation nach Pearson						
	Signifikanz (2-seitig)						
	N						
PERI	Korrelation nach Pearson	,[a]					
	Signifikanz (2-seitig)	,					
	N	110					
FUC	Korrelation nach Pearson	,727**	,[a]				
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,				
	N	110	110				
ALLO	Korrelation nach Pearson	,765**	,[a]	,454**			
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,	,000			
	N	110	110	110			
LUT	Korrelation nach Pearson	,788**	,[a]	,944**	,512**		
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,	,000	,000		
	N	110	110	110	110		
ZEA	Korrelation nach Pearson	,790**	,[a]	,484**	,267**	,557**	
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,	,000	,005	,000	
	N	110	110	110	110	110	

**. Die Korrelation ist auf dem Niveau von 0,01 (2-seitig) signifikant.

a. Kann nicht berechnet werden, da mindestens eine der Variablen konstant ist.

b. JAHR = 1996

B

Korrelationen[a]

		CHL_A	PERI	FUC	ALLO	LUT	ZEA
CHL_A	Korrelation nach Pearson						
	Signifikanz (2-seitig)						
	N						
PERI	Korrelation nach Pearson	,210**					
	Signifikanz (2-seitig)	,000					
	N	277					
FUC	Korrelation nach Pearson	,743**	,100				
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,096				
	N	277	277				
ALLO	Korrelation nach Pearson	,725**	,182**	,137*			
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,002	,022			
	N	277	277	277			
LUT	Korrelation nach Pearson	,746**	,088	,666**	,239**		
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,145	,000	,000		
	N	277	277	277	277		
ZEA	Korrelation nach Pearson	,780**	,073	,766**	,291**	,886**	
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,223	,000	,000	,000	
	N	277	277	277	277	277	

**. Die Korrelation ist auf dem Niveau von 0,01 (2-seitig) signifikant.

*. Die Korrelation ist auf dem Niveau von 0,05 (2-seitig) signifikant.

a. JAHR = 1997

Tabelle 45 : A: bivariate Korrelationen der Pigemente in Bleiloch Talsperren Proben 1996; B: 1997

Jahr: 1996 **A**

Korrelationen[b]

		CHL_C	PERI	FUC	DIAD	DIATO	ALLO	CIS	VIO	NEO	LUT	CHL_B	ZEA	ECH2	B_CAR
CHL_C	Korrelation nach Pearson														
	Signifikanz (2-seitig)														
	N														
PERI	Korrelation nach Pearson	.[a]													
	Signifikanz (2-seitig)	.													
	N	110													
FUC	Korrelation nach Pearson	,723**	.[a]												
	Signifikanz (2-seitig)	,000	.												
	N	110	110												
DIAD	Korrelation nach Pearson	,777**	.[a]	,976**											
	Signifikanz (2-seitig)	,000	.	,000											
	N	110	110	110											
DIATO	Korrelation nach Pearson	,609**	.[a]	,613**	,607**										
	Signifikanz (2-seitig)	,000	.	,000	,000										
	N	110	110	110	110										
ALLO	Korrelation nach Pearson	,935**	.[a]	,454**	,534**	,464**									
	Signifikanz (2-seitig)	,000	.	,000	,000	,000									
	N	110	110	110	110	110									
CIS	Korrelation nach Pearson	,284**	.[a]	-,012	,011	,098	,327**								
	Signifikanz (2-seitig)	,003	.	,900	,908	,309	,000								
	N	110	110	110	110	110	110								
VIO	Korrelation nach Pearson	,715**	.[a]	,653**	,586**	,087	,628**	,435*							
	Signifikanz (2-seitig)	,000	.	,000	,002	,671	,001	,026							
	N	26	26	26	26	26	26	26							
NEO	Korrelation nach Pearson	,305	.[a]	,737**	,711**	,358	,185	,294	,652**						
	Signifikanz (2-seitig)	,130	.	,000	,000	,073	,364	,145	,000						
	N	26	26	26	26	26	26	26	26						
LUT	Korrelation nach Pearson	,727**	.[a]	,944**	,934**	,516**	,512**	-,041	,750**	,721**					
	Signifikanz (2-seitig)	,000	.	,000	,000	,000	,000	,668	,000	,000					
	N	110	110	110	110	110	110	110	26	26					
CHL_B	Korrelation nach Pearson	,788**	.[a]	,901**	,907**	,585**	,596**	-,032	,772**	,725**	,928**				
	Signifikanz (2-seitig)	,000	.	,000	,000	,000	,000	,741	,000	,000	,000				
	N	110	110	110	110	110	110	110	26	26	110				
ZEA	Korrelation nach Pearson	,385**	.[a]	,484**	,485**	,322**	,267**	-,147	,391*	,523**	,557**	,596**			
	Signifikanz (2-seitig)	,000	.	,000	,000	,001	,005	,125	,048	,006	,000	,000			
	N	110	110	110	110	110	110	110	26	26	110	110			
ECH2	Korrelation nach Pearson	,179	.[a]	,260**	,251**	,166	,108	-,153	,107	,328	,339**	,355**	,949**		
	Signifikanz (2-seitig)	,061	.	,006	,008	,082	,259	,110	,602	,102	,000	,000	,000		
	N	110	110	110	110	110	110	110	26	26	110	110	110		
B_CAR	Korrelation nach Pearson	,517**	.[a]	,583**	,584**	,378**	,387**	-,082	,814**	,327	,650**	,691**	,982**	,900**	
	Signifikanz (2-seitig)	,000	.	,000	,000	,000	,000	,394	,000	,103	,000	,000	,000	,000	
	N	110	110	110	110	110	110	110	26	26	110	110	110	110	

Jahr: 1997 **B**

		CHL_C	PERI	FUC	DIAD	DIATO	ALLO	CIS	VIO	NEO	LUT	CHL_B	ZEA	ECH2	B_CAR
CHL_C	Korrelation nach Pearson														
	Signifikanz (2-seitig)														
	N														
PERI	Korrelation nach Pearson	,208**													
	Signifikanz (2-seitig)	,000													
	N	277													
FUC	Korrelation nach Pearson	,858**	,100												
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,096												
	N	277	277												
DIAD	Korrelation nach Pearson	,799**	,105	,924**											
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,082	,000											
	N	277	277	277											
DIATO	Korrelation nach Pearson	,720**	,100	,718**	,814**										
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,096	,000	,000										
	N	277	277	277	277										
ALLO	Korrelation nach Pearson	,614**	,182**	,137*	,145*	,333**									
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,002	,022	,016	,000									
	N	277	277	277	277	277									
CIS	Korrelation nach Pearson	,573**	,145*	,135*	,143*	,352**	,912**								
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,016	,024	,017	,000	,000								
	N	277	277	277	277	277	277								
VIO	Korrelation nach Pearson	,440**	,327**	,434**	,386**	,345**	,188**	,142*							
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,000	,000	,000	,000	,002	,019							
	N	274	274	274	274	274	274	274							
NEO	Korrelation nach Pearson	,675**	,088	,738**	,686**	,609**	,197**	,155*	,540**						
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,144	,000	,000	,000	,001	,010	,000						
	N	274	274	274	274	274	274	274	274						
LUT	Korrelation nach Pearson	,637**	,088	,666**	,644**	,618**	,239**	,201**	,545**	,975**					
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,145	,000	,000	,000	,000	,001	,000	,000					
	N	277	277	277	277	277	277	277	274	274					
CHL_B	Korrelation nach Pearson	,523**	,099	,553**	,508**	,502**	,183**	,153*	,498**	,947**	,957**				
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,100	,000	,000	,000	,002	,011	,000	,000	,000				
	N	277	277	277	277	277	277	277	274	274	277				
ZEA	Korrelation nach Pearson	,738**	,073	,766**	,809**	,834**	,291**	,276**	,493**	,858**	,886**	,778**			
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,223	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000			
	N	277	277	277	277	277	277	277	274	274	277	277			
ECH2	Korrelation nach Pearson	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]		
	Signifikanz (2-seitig)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
	N	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
B_CAR	Korrelation nach Pearson	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	
	Signifikanz (2-seitig)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
	N	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

**. Die Korrelation ist auf dem Niveau von 0,01 (2-seitig) signifikant.

*. Die Korrelation ist auf dem Niveau von 0,05 (2-seitig) signifikant.

a. Kann nicht berechnet werden, da mindestens eine der Variablen konstant ist.

b. JAHR = 1997

C

Jahr: 1998

Korrelationen[a]

		CHL_C	PERI	FUC	DIAD	DIATO	ALLO	CIS	VIO	NEO	LUT	CHL_B	ZEA	ECH2	B_CAR
CHL_C	Korrelation nach Pearson														
	Signifikanz (2-seitig)														
	N														
PERI	Korrelation nach Pearson	,089													
	Signifikanz (2-seitig)	,136													
	N	280													
FUC	Korrelation nach Pearson	,884**	-,012												
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,848												
	N	280	280												
DIAD	Korrelation nach Pearson	,888**	,043	,977**											
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,470	,000											
	N	280	280	280											
DIATO	Korrelation nach Pearson	,572**	,040	,498**	,485**										
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,505	,000	,000										
	N	280	280	280	280										
ALLO	Korrelation nach Pearson	,791**	,025	,431**	,463**	,470**									
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,675	,000	,000	,000									
	N	280	280	280	280	280									
CIS	Korrelation nach Pearson	,444**	-,018	,489**	,471**	-,109	,224**								
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,766	,000	,000	,068	,000								
	N	279	279	279	279	279	279								
VIO	Korrelation nach Pearson	,808**	,190**	,817**	,847**	,254**	,489**	,558**							
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,001	,000	,000	,000	,000	,000							
	N	279	279	279	279	279	279	279							
NEO	Korrelation nach Pearson	,827**	,043	,874**	,880**	,266**	,488**	,585**	,948**						
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,479	,000	,000	,000	,000	,000	,000						
	N	279	279	279	279	279	279	279	279						
LUT	Korrelation nach Pearson	,789**	,051	,809**	,829**	,190**	,486**	,706**	,947**	,956**					
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,396	,000	,000	,001	,000	,000	,000	,000					
	N	280	280	280	280	280	280	279	279	279					
CHL_B	Korrelation nach Pearson	,791**	,066	,807**	,828**	,172**	,487**	,688**	,951**	,956**	,995**				
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,269	,000	,000	,004	,000	,000	,000	,000	,000				
	N	280	280	280	280	280	280	279	279	279	280				
ZEA	Korrelation nach Pearson	,802**	,007	,853**	,859**	,363**	,464**	,765**	,827**	,869**	,904**	,884**			
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,901	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000			
	N	280	280	280	280	280	280	279	279	279	280	280			
ECH2	Korrelation nach Pearson	.[b]	.[b]	.[b]	.[b]	.[b]	.[b]	.[b]	.[b]	.[b]	.[b]	.[b]	.[b]		
	Signifikanz (2-seitig)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
	N	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
B_CAR	Korrelation nach Pearson	.[b]	.[b]	.[b]	.[b]	.[b]	.[b]	.[b]	.[b]	.[b]	.[b]	.[b]	.[b]	.[b]	
	Signifikanz (2-seitig)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
	N	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

D

Jahr: 1999

		CHL_C	PERI	FUC	DIAD	DIATO	ALLO	CIS	VIO	NEO	LUT	CHL_B	ZEA	ECH2	B_CAR
CHL_C	Korrelation nach Pearson														
	Signifikanz (2-seitig)														
	N														
PERI	Korrelation nach Pearson	,169**													
	Signifikanz (2-seitig)	,000													
	N	667													
FUC	Korrelation nach Pearson	,873**	,066												
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,087												
	N	667	667												
DIAD	Korrelation nach Pearson	,847**	,099*	,953**											
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,010	,000											
	N	667	667	667											
DIATO	Korrelation nach Pearson	,571**	,079*	,531**	,547**										
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,042	,000	,000										
	N	667	667	667	667										
ALLO	Korrelation nach Pearson	,718**	,115**	,319**	,339**	,421**									
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,003	,000	,000	,000									
	N	667	667	667	667	667									
CIS	Korrelation nach Pearson	,515**	,060	,326**	,318**	,025	,537**								
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,121	,000	,000	,513	,000								
	N	666	666	666	666	666	666								
VIO	Korrelation nach Pearson	,626**	,260**	,633**	,625**	,270**	,356**	,341**							
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000							
	N	579	579	579	579	579	579	579							
NEO	Korrelation nach Pearson	,725**	,077	,786**	,777**	,340**	,391**	,393**	,775**						
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,063	,000	,000	,000	,000	,000	,000						
	N	579	579	579	579	579	579	579	579						
LUT	Korrelation nach Pearson	,712**	,094*	,742**	,747**	,295**	,417**	,502**	,779**	,958**					
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,015	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000					
	N	667	667	667	667	667	667	666	579	579					
CHL_B	Korrelation nach Pearson	,667**	,108**	,698**	,699**	,261**	,401**	,467**	,765**	,956**	,984**				
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,005	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000				
	N	667	667	667	667	667	667	666	579	579	667				
ZEA	Korrelation nach Pearson	,648**	,033	,706**	,720**	,407**	,371**	,501**	,677**	,868**	,838**	,817**			
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,392	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000	,000			
	N	667	667	667	667	667	667	666	579	579	667	667			
ECH2	Korrelation nach Pearson	,179	.[a]	,260**	,251**	,166	,108	-,153	,107	,328	,339**	,355**	,949**		
	Signifikanz (2-seitig)	,061	.	,006	,008	,082	,259	,110	,602	,102	,000	,000	,000		
	N	110	110	110	110	110	110	110	26	26	110	110	110		
B_CAR	Korrelation nach Pearson	,517**	.[a]	,583**	,584**	,378**	,387**	-,082	,814**	,327	,650**	,691**	,982**	,900**	
	Signifikanz (2-seitig)	,000	.	,000	,000	,000	,000	,394	,000	,103	,000	,000	,000	,000	
	N	110	110	110	110	110	110	110	26	26	110	110	110	110	

**. Die Korrelation ist auf dem Niveau von 0,01 (2-seitig) signifikant.

*. Die Korrelation ist auf dem Niveau von 0,05 (2-seitig) signifikant.

a. Kann nicht berechnet werden, da mindestens eine der Variablen konstant ist.

Tabelle 46: Korrelationen der bei der HPLC Analyse ausgewerteten Pigmente in Bleiloch Talsperren Proben A:1996, B:1997, C: 1998 und D: alle Jahre zusammen

A

Korrelationen[a]

		CHL_A	PERI	FUC	ALLO	LUT	ZEA
CHL_A	Korrelation nach Pearson						
	Signifikanz (2-seitig)						
	N						
PERI	Korrelation nach Pearson	,053					
	Signifikanz (2-seitig)	,381					
	N	280					
FUC	Korrelation nach Pearson	,904**	-,012				
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,848				
	N	280	280				
ALLO	Korrelation nach Pearson	,744**	,025	,431**			
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,675	,000			
	N	280	280	280			
LUT	Korrelation nach Pearson	,884**	,051	,809**	,486**		
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,396	,000	,000		
	N	280	280	280	280		
ZEA	Korrelation nach Pearson	,871**	,007	,853**	,464**	,904**	
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,901	,000	,000	,000	
	N	280	280	280	280	280	

**. Die Korrelation ist auf dem Niveau von 0,01 (2-seitig) signifikant.

a. JAHR = 1998

B

Korrelationen

		CHL_A	PERI	FUC	ALLO	LUT	ZEA
CHL_A	Korrelation nach Pearson						
	Signifikanz (2-seitig)						
	N						
PERI	Korrelation nach Pearson	,136**					
	Signifikanz (2-seitig)	,000					
	N	667					
FUC	Korrelation nach Pearson	,822**	,066				
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,087				
	N	667	667				
ALLO	Korrelation nach Pearson	,732**	,115**	,319**			
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,003	,000			
	N	667	667	667			
LUT	Korrelation nach Pearson	,855**	,094*	,742**	,417**		
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,015	,000	,000		
	N	667	667	667	667		
ZEA	Korrelation nach Pearson	,807**	,033	,706**	,371**	,838**	
	Signifikanz (2-seitig)	,000	,392	,000	,000	,000	
	N	667	667	667	667	667	

**. Die Korrelation ist auf dem Niveau von 0,01 (2-seitig) signifikant.

*. Die Korrelation ist auf dem Niveau von 0,05 (2-seitig) signifikant.

Tabelle 47: A: bivariate Korrelationen der Pigmente in Bleiloch Talsperren Proben 1998; B: alle 3 Jahre

A

PARTIAL CORRELATION COEFFICIENTS
Controlling for.. CHL_A
JAHR: 1996

	PERI	FUC	ALLO	LUT	ZEA
PERI	1,0000	,	,	,	,
	(0)	(107)	(107)	(107)	(107)
	P= ,	P= ,	P= ,	P= ,	P= ,
FUC	,	1,0000	-,2317	,8772	-,2133
	(107)	(0)	(107)	(107)	(107)
	P= ,	P= ,	P= ,015	P= ,000	P= ,026
ALLO	,	-,2317	1,0000	-,2302	-,8559
	(107)	(107)	(0)	(107)	(107)
	P= ,	P= ,015	P= ,	P= ,016	P= ,000
LUT	,	,8772	-,2302	1,0000	-,1752
	(107)	(107)	(107)	(0)	(107)
	P= ,	P= ,000	P= ,016	P= ,	P= ,068
ZEA	,	-,2133	-,8559	-,1752	1,0000
	(107)	(107)	(107)	(107)	(0)
	P= ,	P= ,026	P= ,000	P= ,068	P= ,

B

PART. CORRELATION COEFFICIENTS
Controlling for.. CHL_A
JAHR: 1998

	PERI	FUC	ALLO	LUT	ZEA
PERI	1,0000	-,1383	-,0209	,0094	-,0780
	(0)	(277)	(277)	(277)	(277)
	P= ,	P= ,021	P= ,728	P= ,876	P= ,194
FUC	-,1383	1,0000	-,8410	,0483	,3136
	(277)	(0)	(277)	(277)	(277)
	P= ,021	P= ,	P= ,000	P= ,421	P= ,000
ALLO	-,0209	-,8410	1,0000	-,5483	-,5583
	(277)	(277)	(0)	(277)	(277)
	P= ,728	P= ,000	P= ,	P= ,000	P= ,000
LUT	,0094	,0483	-,5483	1,0000	,5846
	(277)	(277)	(277)	(0)	(277)
	P= ,876	P= ,421	P= ,000	P= ,	P= ,000
ZEA	-,0780	,3136	-,5583	,5846	1,0000
	(277)	(277)	(277)	(277)	(0)
	P= ,194	P= ,000	P= ,000	P= ,000	P= ,

C

JAHR: 1997

	PERI	FUC	ALLO	LUT	ZEA
PERI	1,0000	-,0855	,0435	-,1059	-,1482
	(0)	(274)	(274)	(274)	(274)
	P= ,	P= ,157	P= ,472	P= ,079	P= ,014
FUC	-,0855	1,0000	-,8684	,2525	,4459
	(274)	(0)	(274)	(274)	(274)
	P= ,157	P= ,	P= ,000	P= ,000	P= ,000
ALLO	,0435	-,8684	1,0000	-,6567	-,6357
	(274)	(274)	(0)	(274)	(274)
	P= ,472	P= ,000	P= ,	P= ,000	P= ,000
LUT	-,1059	,2525	-,6567	1,0000	,7309
	(274)	(274)	(274)	(0)	(274)
	P= ,079	P= ,000	P= ,000	P= ,	P= ,000
ZEA	-,1482	,4459	-,6357	,7309	1,0000
	(274)	(274)	(274)	(274)	(0)

D

alle Jahre 1996-1998

	PERI	FUC	ALLO	LUT	ZEA
PERI	1,0000	-,0815	,0218	-,0443	-,1312
	(0)	(664)	(664)	(664)	(664)
	P= ,	P= ,035	P= ,574	P= ,253	P= ,001
FUC	-,0815	1,0000	-,7308	,1330	,1274
	(664)	(0)	(664)	(664)	(664)
	P= ,035	P= ,	P= ,000	P= ,001	P= ,001
ALLO	,0218	-,7308	1,0000	-,5883	-,5431
	(664)	(664)	(0)	(664)	(664)
	P= ,574	P= ,000	P= ,	P= ,000	P= ,000
LUT	-,0443	,1330	-,5883	1,0000	,4851
	(664)	(664)	(664)	(0)	(664)
	P= ,253	P= ,001	P= ,000	P= ,	P= ,000
ZEA	-,1312	,1274	-,5431	,4851	1,0000
	(664)	(664)	(664)	(664)	(0)
	P= ,001	P= ,001	P= ,000	P= ,000	P= ,

Tabelle 48: partielle Korrelation der Markerpigmente in den 3 Probenahmejahren; A:1996; B: 1997; C:1998; D: 1996-1998

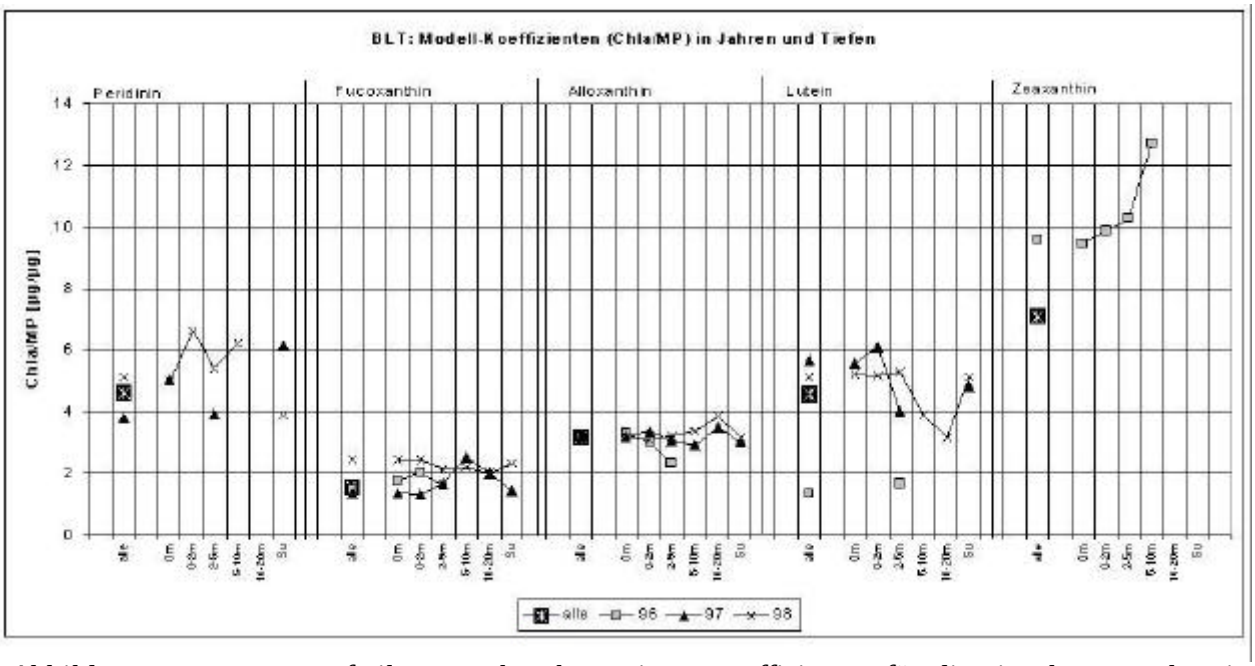
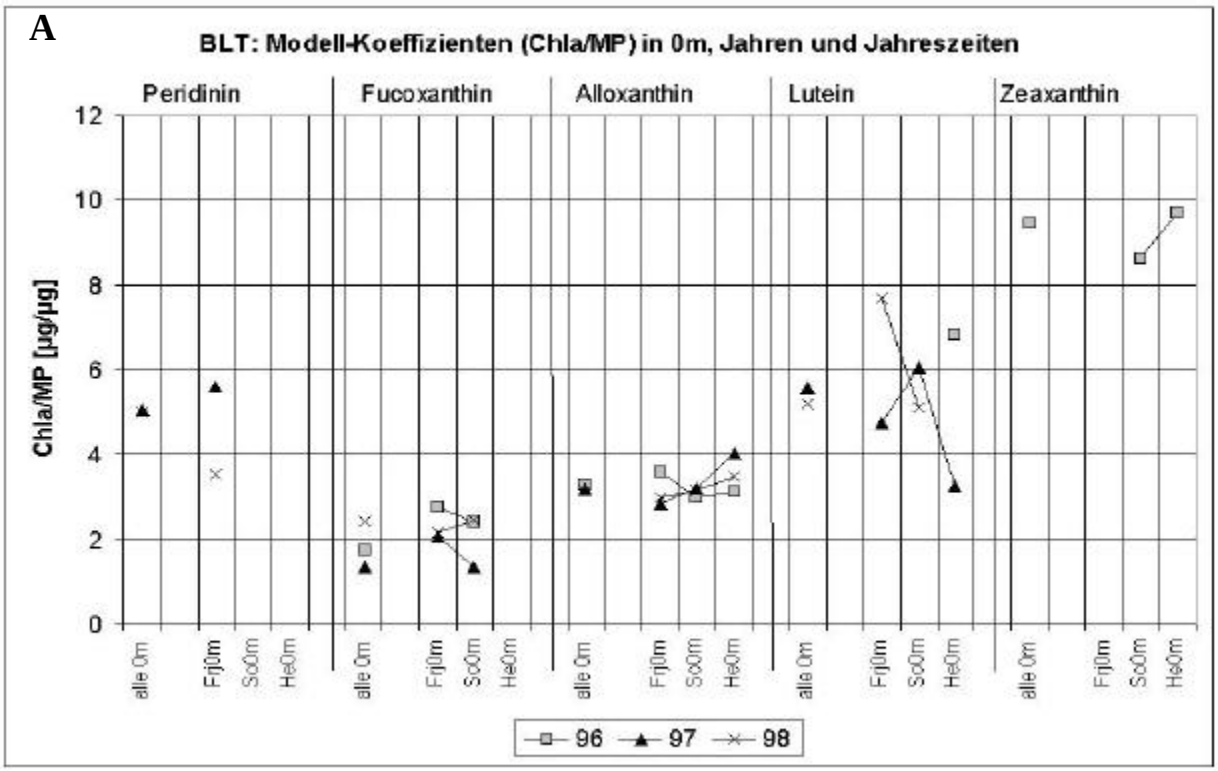


Abbildung 155 : Datenaufteilung nach Jahreszeiten: Koeffizienten für die einzelnen Markerpig. aus multivariater linearer Regression mit absoluten Daten (vgl. auchTabelle 20)



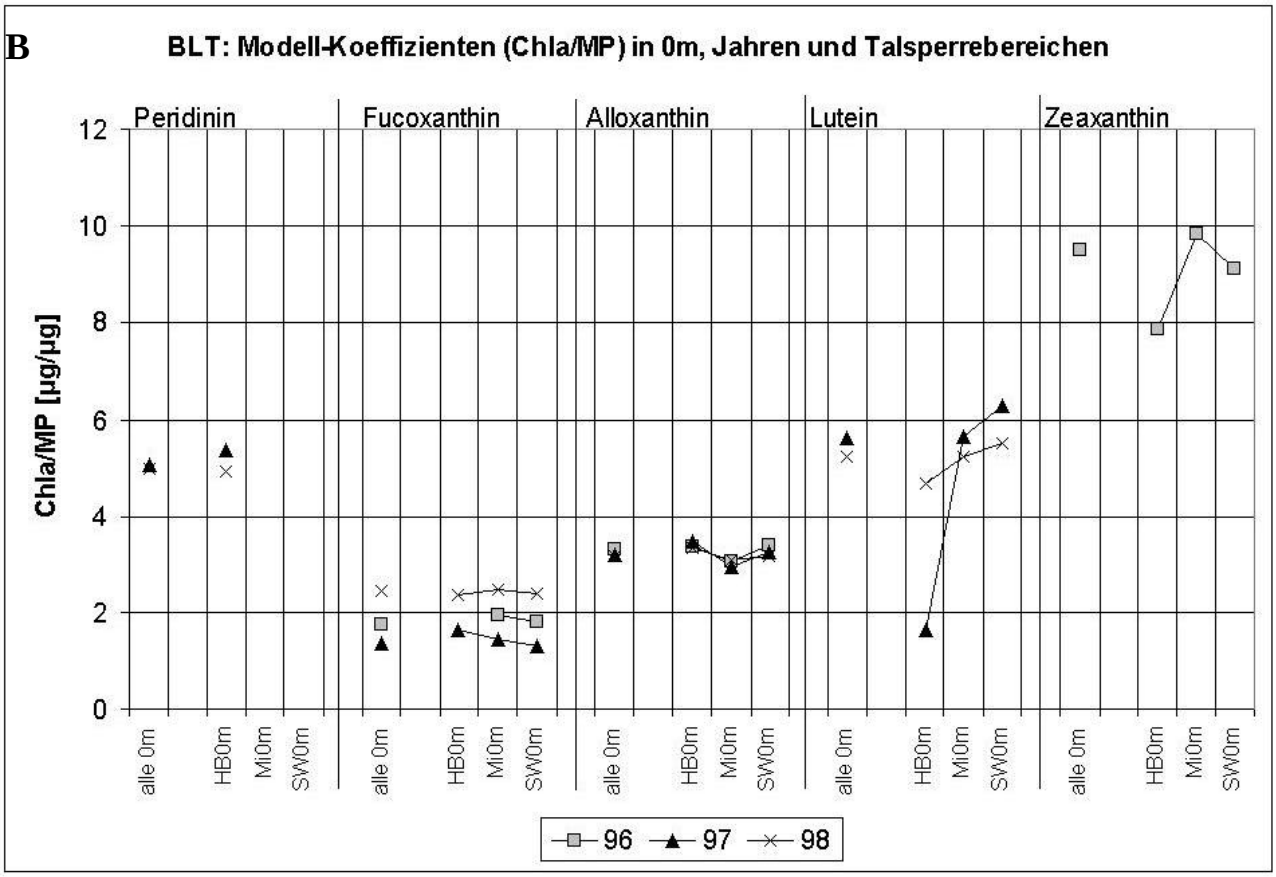


Abbildung 156: Datenaufteilung nach Tiefen (A) und Jahreszeiten (B): Koeffizienten für die einzelnen Markerpigmente aus multivariater linearer Regression mit absoluten Daten (vgl.Tabelle 20)

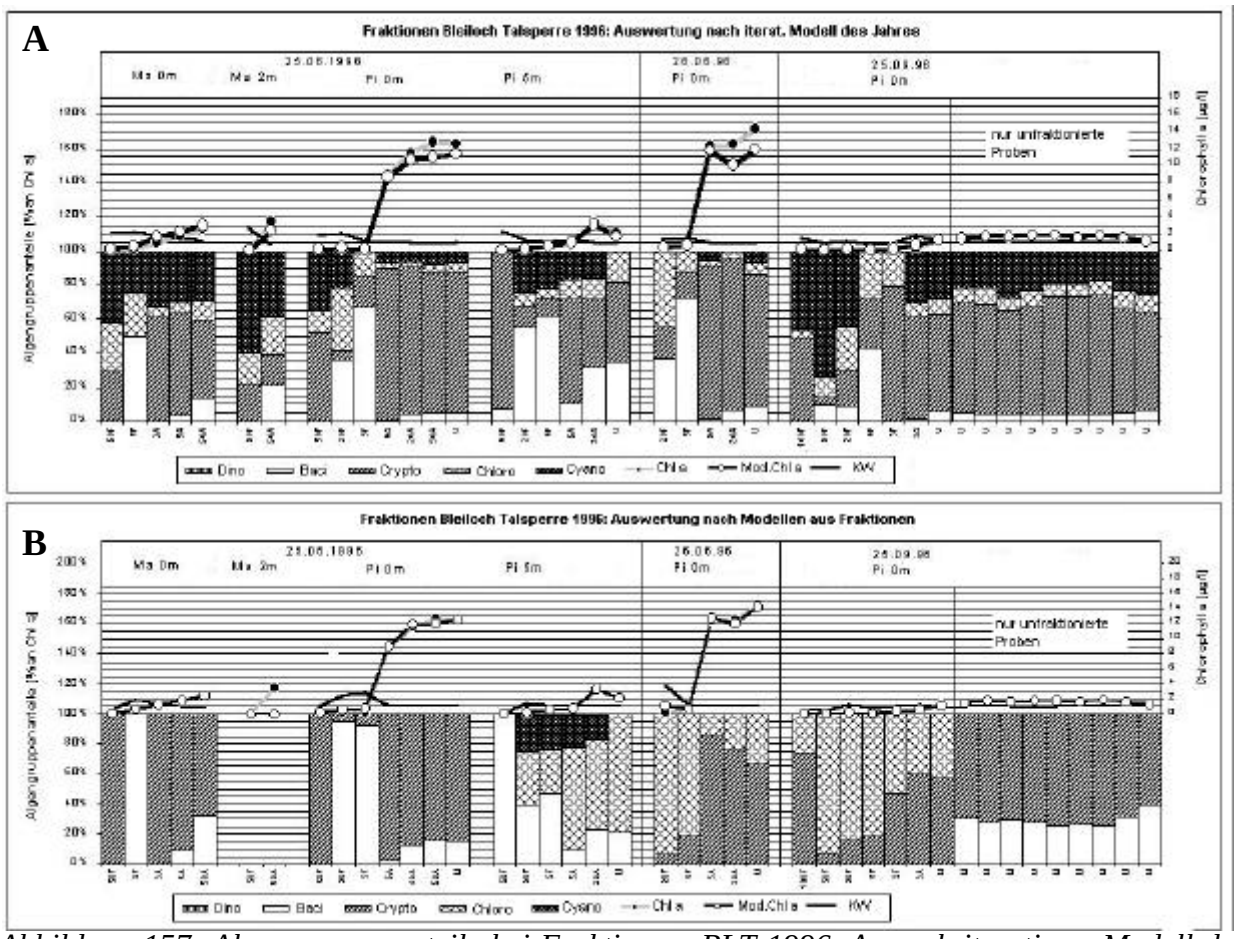


Abbildung 157: Algengruppenanteile bei Fraktionen, BLT 1996, A: nach iterativem Modell des Jahres ausgewertet, B: nach Modellen aus einzelnen Fraktionen berechnet

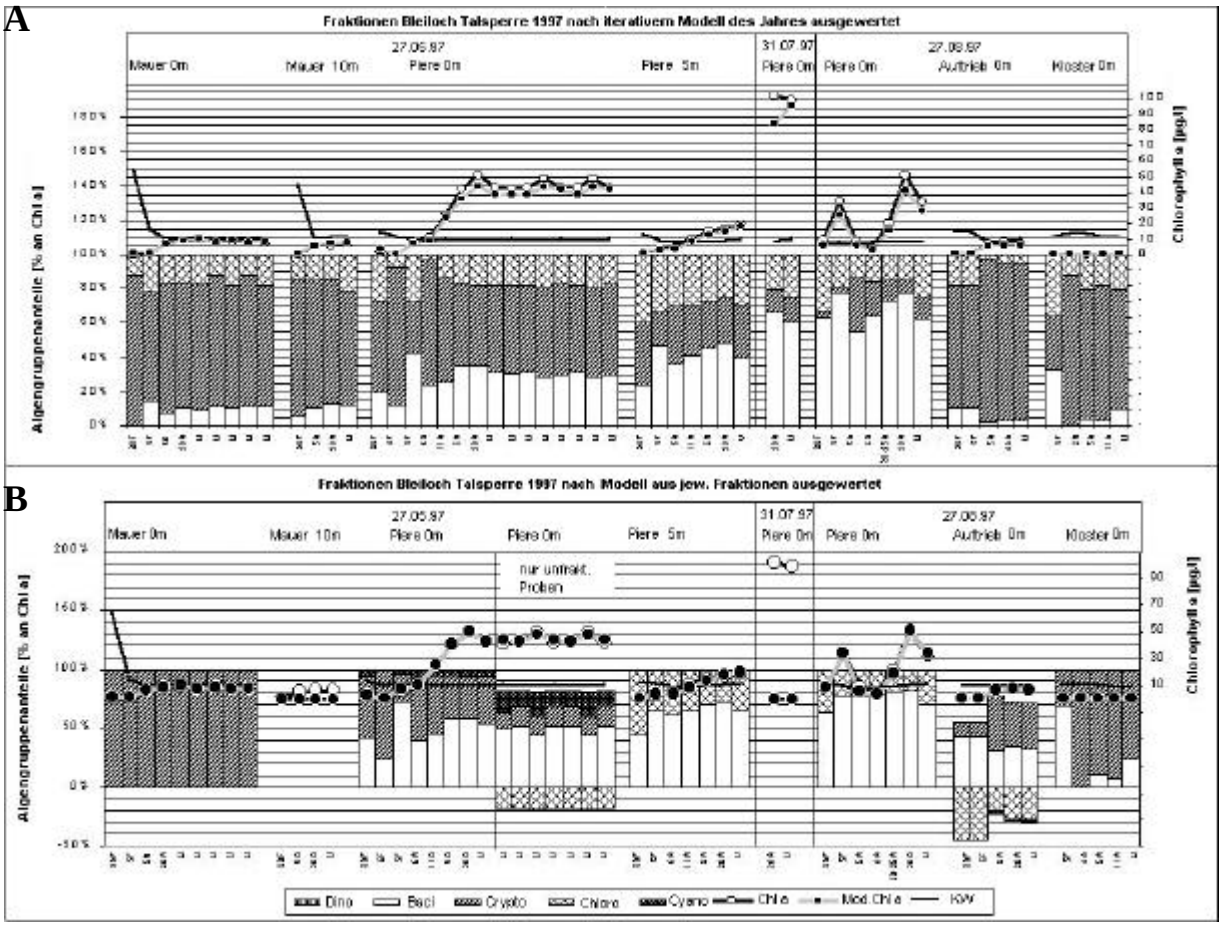


Abbildung 158 (vorige Seite): Algengruppenanteile bei Fraktionen, BLT 1997, A: nach iterativem Modell des Jahres ausgewertet, B: nach Modellen aus einzelnen Fraktionen berechnet

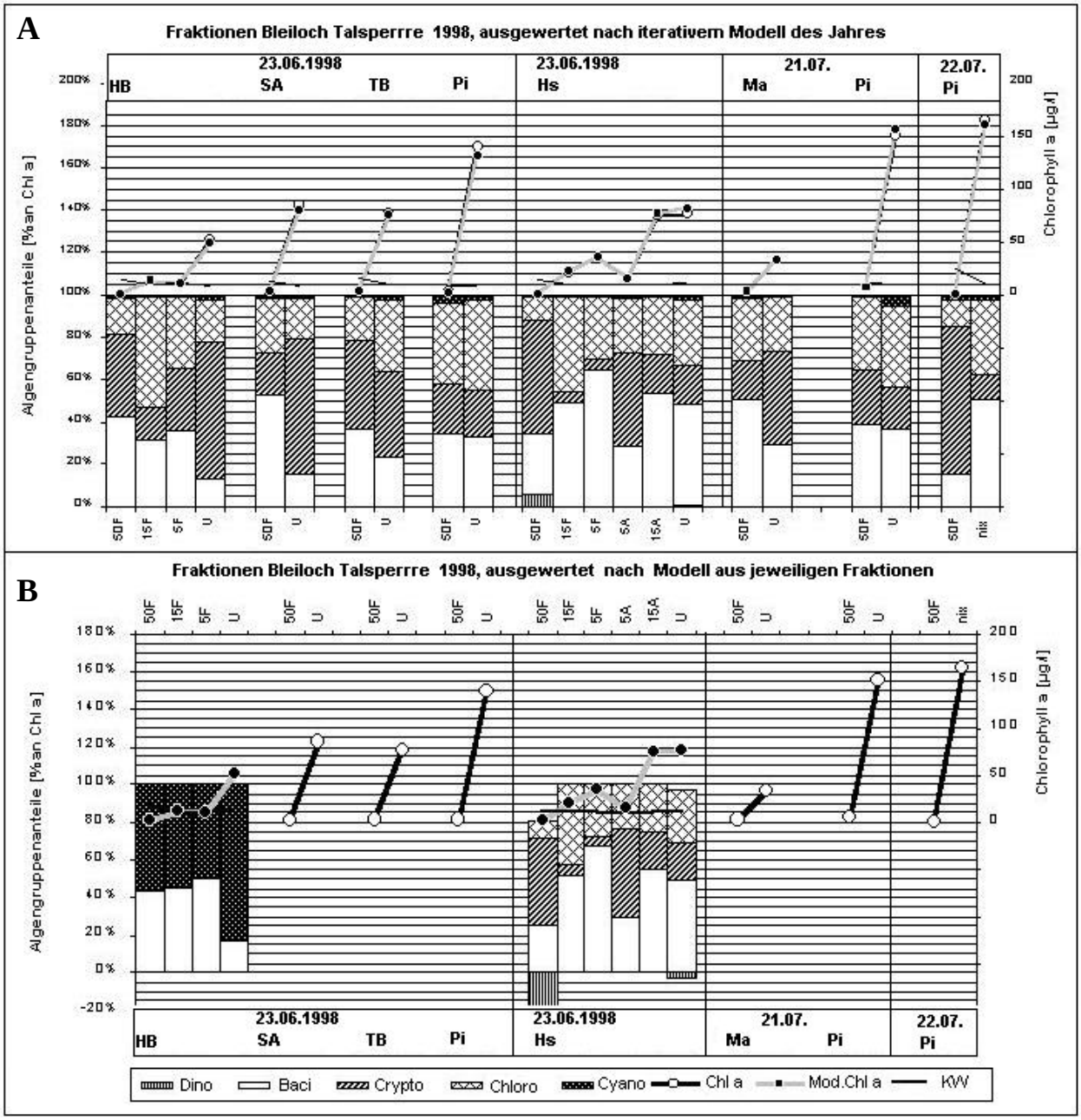


Abbildung 159: Algengruppenanteile bei Fraktionen, Beiloch Talsperre 1998, A: nach iterativem Modell des Jahres ausgewertet, B: nach Modellen aus einzelnen Fraktionen berechnet;

mol/mol Chl a	Cya MaiMo	CyaBLT1996	Chlo MaiMo	ChloBLT1996	ChloBLT1997	ChloBLT1998	Bac MaiMo	BacBLT1996	BacBLT1997	BacBLT1998	Cryp MaiMo	CryBLT1996	CryBLT1997	CryBLT1998	Din MaiMo	DinBLT1997	DinBLT1998
Chlb				1,412	0,749	0,864											
Lut			0,148	1,165	0,276	0,305											
Neo					0,062	0,065											
Vio					0,055	0,058										0,316	0,103
Chlc								0,158	0,271	0,121		0,114	*0,134*	0,120		0,190	0,239
Diad								0,203	0,249	0,134							0,103
Fuc							0,850	0,905	0,989	0,556							
Allo											0,393	0,501	0,494	0,499			
Croc														0,044			
Peri															0,951	0,372	0,276
Zea	0,117	0,164			0,055	0,084											
b-Car		0,158				0,102								0,039			
Ech		0,073															

Tabelle 49 : berechnete Pigmentmuster der Algengruppen (in Bleiloch Talsperre Proben) im Vergleich mit Mainzer Modell (MaiMo, Laborreferenzen)

7.4 Bleiloch Talsperre: Wasserchemie

A

ORT Mauer 0m	1996 n = 18				1997 n = 14				1998 n = 24				1999 n =38			
	MW	Min	Max	Stabw	MW	Min	Max	Stabw	MW	Min	Max	Stabw	MW	Min	Max	Stabw
ST [m]	2,15	1,10	3,00	0,56	1,66	1,10	2,10	0,33	2,04	1,00	3,00	0,55	2,19	1,20	3,50	0,63
O2 [mg/l]	9,71	4,30	13,20	2,70	8,09	3,50	13,50	2,56	8,88	5,00	19,20	3,08	8,97	5,00	12,50	2,55
pH	8,04	7,30	9,09	0,61	7,47	7,10	8,82	0,44	7,74	6,90	9,00	0,56	7,67	7,04	8,86	0,47
Leitf. [µS/cm]	412,29	248,00	470,00	56,24	475,36	341,00	622,00	83,31	541,00	382,00	634,00	79,87	412,65	242,00	508,00	51,23
CSV Mn [mg/l]	11,03	7,04	16,00	2,85	12,38	5,40	17,60	3,66	14,97	9,76	20,16	2,73	10,49	5,76	17,00	2,70
UV 254nm [1/m]	25,25	13,20	32,60	5,09	30,95	20,77	41,90	6,88	36,40	25,91	46,80	4,45	22,53	15,75	28,00	3,01
Trübung [FAU]	5,50	2,60	12,20	3,39	8,14	2,10	17,90	5,50	6,42	1,60	19,30	5,72	3,28	0,78	8,30	2,01
ABF-ST [mg/l]	2,97	0,95	6,88	1,99	3,77	0,68	7,97	2,27	2,52	0,77	8,07	2,03	2,74	0,30	7,00	1,97
Cl [mg/l]	45,17	19,10	54,00	9,52	49,91	39,40	61,70	5,87	62,27	42,00	76,00	8,58	57,22	44,00	72,00	8,77
KH [°dH]	6,55	1,20	46,90	13,40	2,85	1,50	3,80	0,66	3,42	2,00	4,10	0,48	2,63	1,80	3,10	0,38
GH [°dH]	7,04	3,00	8,60	1,79	8,44	4,40	10,80	1,69	9,92	7,70	11,40	0,98	7,67	5,60	9,00	0,97
Ca [mg/l]	24,10	7,80	30,00	6,72	31,59	10,72	42,40	8,17	39,84	32,88	45,50	2,91	33,22	26,44	39,31	3,02
MG [mg/l]	17,21	9,50	24,30	3,81	17,27	13,10	24,29	2,96	16,91	13,01	21,69	2,71	12,07	6,07	19,08	2,92
SO4 [mg/l]	64,77	41,10	82,20	12,11	84,14	50,40	120,00	19,86	90,95	54,82	114,00	19,35	63,18	29,12	80,51	13,88
O-PO4-P [mg/l]	0,04	0,00	0,11	0,03	0,05	0,03	0,08	0,02	0,05	0,01	0,08	0,02	0,03	0,01	0,06	0,02
PGES [mg/l]	3,12	0,03	33,60	10,11	0,09	0,07	0,13	0,02	0,08	0,05	0,11	0,02	0,06	0,02	0,09	0,02
NO3-N [mg/l]	6,36	4,67	7,99	0,83	6,03	5,18	7,49	0,69	5,71	4,41	7,42	0,71	5,31	3,87	7,39	0,96
NO2-N [mg/l]	0,04	0,01	0,08	0,02	0,05	0,01	0,13	0,04	0,02	0,00	0,06	0,01	0,03	0,00	0,08	0,02
NH4-N [mg/l]	0,13	0,01	0,41	0,13	0,32	0,01	1,56	0,44	0,06	0,00	0,16	0,04	0,12	0,00	0,39	0,12
CSB [mg/l]	24,22	14,00	31,00	6,19	31,39	18,00	45,00	8,69	38,18	23,49	53,00	6,66	25,91	16,83	37,00	5,01
SESTON [mg/l]	2,84	1,23	6,05	1,74	4,05	1,09	10,61	2,94	3,20	1,16	9,58	2,47	2,74	0,75	6,54	1,86
TOC [mg/l]	8,95	6,61	10,60	1,64	10,82	7,00	14,00	2,55	14,25	12,00	18,00	2,25	8,25	5,50	13,10	1,82
DOC [mg/l]	8,69	6,00	11,00	2,02	10,22	6,90	14,00	2,22	13,38	11,00	16,00	2,13	7,88	5,50	12,70	1,69
CO2 [mg/l]	5,12	1,80	7,00	1,99	6,60	6,16	7,04	0,62	7,77	6,16	8,80	1,17	5,57	1,76	10,56	2,32
N-GES. [mg/l]	5,47	0,12	7,55	2,70	8,34	7,93	8,76	0,58	6,47	5,60	7,86	0,77	--	--	--	--
SiO2 [mg/l]	3,66	0,67	7,52	2,75	8,08	7,43	9,09	0,89	6,71	4,59	8,31	1,33	6,38	4,36	9,47	1,66
Na [mg/l]	--	--	--	--	46,73	43,90	51,30	3,99	45,13	21,50	54,10	10,02	32,03	28,42	36,80	2,90
K [mg/l]	--	--	--	--	6,18	5,85	6,63	0,40	5,25	0,39	6,42	1,99	4,10	3,32	4,87	0,57
O2 n.48h[mg/l]	1,22	0,20	2,70	0,99	5,56	5,52	5,60	0,06	7,48	6,94	8,22	0,66	--	--	--	--
A400-700nm [1/m]	0,88	0,50	1,50	0,34	1,35	0,55	2,70	0,54	0,86	0,59	1,40	0,29	0,69	0,35	3,70	0,58

B

ORT Pi 0m	1996 n = 14				1997 n = 13				1998 n = 20				1999 n = 36			
	MW	Min	Max	Stabw	MW	Min	Max	Stabw	MW	Min	Max	Stabw	MW	Min	Max	Stabw
ST [m]	1,91	0,90	2,90	0,61	1,57	1,00	2,00	0,39	1,73	0,70	2,50	0,61	1,98	0,80	3,20	0,72
O2 [mg/l]	8,75	4,40	14,40	3,06	7,77	2,30	11,04	2,83	9,21	4,20	18,60	3,62	9,43	4,30	15,30	3,09
PH	8,06	7,20	9,10	0,70	7,59	7,20	8,60	0,42	7,95	6,73	9,20	0,73	8,15	6,80	9,18	0,63
LF_L [µS/cm]	470,60	422,00	510,00	31,71	537,38	378,00	697,00	92,38	574,18	364,00	702,00	95,41	437,82	246,00	520,00	60,05
CSV MN [mg/l]	15,68	9,79	20,80	3,44	15,31	4,40	24,00	5,38	19,87	9,60	40,96	8,35	13,25	5,80	24,00	4,95
UV/254 [1/m]	33,46	26,10	39,80	4,44	38,39	20,30	55,40	9,92	43,54	25,80	62,97	10,81	26,50	15,43	40,37	6,71
TRÜBUNG [FAU]	5,83	1,90	17,40	5,78	7,66	2,80	17,30	5,44	11,23	2,00	35,00	11,81	3,84	1,42	8,10	2,23
ABF-ST [mg/l]	2,99	0,50	7,64	2,84	3,89	0,95	9,25	2,68	3,90	0,94	11,42	3,53	3,77	0,78	17,00	3,97
CL [mg/l]	47,62	22,60	59,00	12,17	55,09	37,00	65,00	8,23	67,79	44,50	88,00	12,30	58,08	44,90	74,00	7,88
KH [°dH]	9,98	2,40	58,20	19,49	3,38	2,00	4,20	0,68	3,69	1,80	4,60	0,76	2,96	1,80	3,90	0,47
GH [°dH]	7,85	3,60	9,40	1,83	9,39	5,10	12,20	1,92	11,01	7,40	13,20	1,52	8,38	6,20	9,90	0,78
CA [mg/l]	27,41	9,00	35,70	8,23	35,92	21,44	41,50	6,83	41,77	31,45	54,32	6,00	35,34	27,87	42,88	3,66
MG [mg/l]	19,58	15,60	27,20	3,50	18,72	15,40	27,80	4,02	19,52	13,01	26,89	4,03	13,77	9,98	19,95	2,50
SO4 [mg/l]	77,95	68,50	89,10	7,51	98,99	55,00	136,60	21,97	107,32	53,10	155,88	25,89	74,14	46,25	95,93	13,29
O-PO4-P [mg/l]	0,07	0,00	0,27	0,08	0,06	0,02	0,15	0,03	0,05	0,01	0,10	0,03	0,03	0,01	0,12	0,03
PGES [mg/l]	6,77	0,05	60,20	20,04	0,12	0,06	0,36	0,08	0,10	0,07	0,15	0,02	0,06	0,03	0,16	0,03
NO3-N [mg/l]	6,00	5,42	7,29	0,62	5,45	4,01	6,84	0,67	4,99	3,25	7,62	1,18	4,57	3,21	6,63	0,80
NO2-N [mg/l]	0,04	0,01	0,07	0,02	0,06	0,01	0,13	0,04	0,03	0,02	0,05	0,01	0,04	0,00	0,09	0,02
NH4-N [mg/l]	0,08	0,01	0,20	0,07	0,74	0,01	4,08	1,17	0,08	0,01	0,16	0,05	0,12	0,00	0,52	0,16
CSB [mg/l]	33,99	15,00	51,00	10,83	38,56	18,00	58,00	11,04	47,51	23,49	75,24	16,07	33,53	18,45	62,00	11,15
SESTON [mg/l]	1,73	1,23	2,35	0,35	3,16	1,42	9,44	2,45	4,56	1,46	11,32	4,12	3,92	1,48	13,28	3,88
TOC [mg/l]	11,10	9,28	15,60	2,36	13,72	6,40	20,00	4,34	17,14	12,00	25,00	4,30	9,43	6,90	18,70	2,99
DOC [mg/l]	10,57	9,00	12,30	1,30	13,08	6,40	19,00	4,35	16,14	12,00	21,00	3,53	8,71	6,90	15,90	2,36
CO2 [mg/l]	7,45	7,00	7,90	0,64	5,50	5,28	5,72	0,31	6,31	0,00	10,56	3,71	4,75	0,00	8,80	2,53
N-GES. [mg/l]	5,00	0,12	7,24	2,81	7,27	5,90	8,64	1,94	5,92	4,44	8,07	1,12	--	--	--	--
SIO2 [mg/l]	4,51	0,91	7,56	2,10	6,84	6,72	7,04	0,17	5,19	1,81	8,91	2,31	5,22	2,83	8,38	1,61
NA [mg/l]	--	--	--	--	45,10	43,80	47,50	2,08	49,36	28,00	58,10	10,12	33,60	28,60	37,59	3,44
K [mg/l]	--	--	--	--	5,98	5,79	6,20	0,21	5,51	0,47	6,84	2,25	4,43	3,58	5,11	0,60
O2N.48H [mg/l]	1,30	0,30	2,30	1,41	6,84	5,99	7,69	1,20	7,75	6,58	9,28	1,39	--	--	--	--
400-700nm [1/m]	1,08	0,63	1,60	0,31	1,51	0,78	2,90	0,58	1,00	0,57	1,40	0,41	0,71	0,37	1,50	0,25

C

ORT Sd 0m	1996 n = 19				1997 n = 13				1998 n = 21				1999 n = 24			
	MW	Min	Max	Stabw	MW	Min	Max	Stabw	MW	Min	Max	Stabw	MW	Min	Max	Stabw
ST [m]	1,62	1,00	2,60	0,58	0,79	0,30	1,50	0,39	1,18	0,20	2,10	0,55	1,34	0,50	2,70	0,65
O2 [mg/l]	9,00	4,90	11,90	2,44	6,77	3,60	11,80	2,72	8,64	5,10	12,30	2,42	10,15	4,90	14,09	2,69
PH	7,93	7,40	9,06	0,53	7,34	6,70	7,90	0,38	7,77	7,00	8,70	0,44	8,10	6,88	9,23	0,71
LF_L [µS/cm]	492,64	320,00	697,00	91,03	663,92	447,00	982,00	164,13	585,67	151,00	980,00	187,63	456,74	310,00	640,00	84,62
CSV MN [mg/l]	16,81	7,62	35,20	7,17	24,89	2,80	44,80	13,06	19,63	6,80	41,90	10,01	15,08	6,40	31,04	7,73
UV/254 [1/m]	39,41	16,60	63,30	11,33	57,49	26,90	86,20	18,25	44,37	18,72	85,60	18,86	29,34	19,06	58,31	10,53
TRÜBUNG [FAU]	16,65	3,00	80,30	26,10	31,95	7,00	87,90	30,20	13,99	4,60	30,50	9,67	10,88	3,00	47,50	13,17
ABF-ST [mg/l]	4,13	1,02	18,11	4,66	13,76	2,59	37,65	10,78	5,98	1,93	30,00	6,16	5,61	1,45	19,00	4,49
CL [mg/l]	52,40	25,20	85,00	14,60	66,84	46,00	93,80	14,97	70,84	24,00	120,00	25,24	59,67	39,80	86,00	10,82
KH [°dH]	8,44	2,00	60,00	17,12	4,22	2,50	6,20	1,11	3,85	0,80	5,40	1,23	3,06	1,80	4,10	0,70
GH [°dH]	8,27	4,80	11,20	1,86	11,05	7,80	14,60	2,38	10,72	4,60	17,30	3,24	8,37	5,60	11,70	1,56
CA [mg/l]	27,85	10,20	38,60	7,89	42,76	28,59	61,50	11,01	40,99	20,01	58,61	10,34	35,67	27,16	45,74	4,44
MG [mg/l]	20,55	13,00	31,50	5,35	22,72	10,30	38,30	8,74	17,94	7,81	31,60	6,14	14,30	7,37	24,72	4,25
SO4 [mg/l]	80,05	41,10	119,90	23,25	130,84	61,20	236,00	49,62	100,13	10,28	214,00	49,37	73,03	28,30	128,48	24,39
O-PO4-P [mg/l]	0,10	0,03	0,37	0,08	0,14	0,07	0,38	0,09	0,08	0,04	0,16	0,03	0,04	0,01	0,15	0,03
PGES [mg/l]	12,04	0,07	119,40	37,72	0,27	0,11	0,58	0,15	0,16	0,08	0,31	0,06	0,09	0,05	0,18	0,04
NO3-N [mg/l]	5,90	4,48	7,85	0,96	4,95	3,60	7,07	0,96	5,05	3,14	8,19	1,63	4,64	3,09	7,24	1,21
NO2-N [mg/l]	0,04	0,02	0,06	0,02	0,07	0,01	0,12	0,03	0,04	0,02	0,09	0,02	0,07	0,01	0,39	0,08
NH4-N [mg/l]	0,28	0,04	0,80	0,24	1,53	0,01	7,35	2,30	0,19	0,01	0,42	0,14	0,21	0,00	0,63	0,21
CSB [mg/l]	37,19	18,70	63,00	12,61	61,22	26,00	101,00	23,62	51,38	17,14	115,00	25,35	35,24	19,40	67,00	14,95
SESTON [mg/l]	6,82	1,22	37,12	11,51	13,16	4,24	31,82	9,85	5,48	2,50	9,32	2,79	7,08	1,82	21,76	5,69
TOC [mg/l]	13,09	8,22	17,61	3,04	20,32	8,90	32,00	8,55	20,35	8,80	35,00	9,65	9,72	6,00	22,30	4,32
DOC [mg/l]	12,29	6,90	17,33	2,89	19,09	8,70	32,00	9,37	20,14	11,00	32,00	7,88	9,09	5,50	21,80	4,32
CO2 [mg/l]	6,14	3,50	11,40	3,22	7,92	7,04	8,80	1,24	9,39	4,40	15,84	3,92	4,47	0,00	12,32	3,94
N-GES. [mg/l]	4,94	0,15	8,56	2,76	5,77	4,77	6,77	1,41	6,43	4,47	8,85	1,26	--	--	--	--
SIO2 [mg/l]	7,24	5,73	8,39	0,82	8,45	6,74	9,86	1,58	7,92	4,77	10,44	1,72	6,69	2,29	10,64	2,83
NA [mg/l]	--	--	--	--	40,67	31,20	46,00	8,22	54,49	26,00	90,30	22,41	36,72	30,20	43,20	3,61
K [mg/l]	--	--	--	--	5,42	4,44	5,99	0,85	6,08	0,52	9,31	2,80	4,82	3,53	6,27	0,86
O2N.48H [mg/l]	1,05	0,50	1,70	0,55	4,26	3,71	4,80	0,77	6,80	4,19	9,27	2,54	--	--	--	--
400-700nm [1/m]	1,41	0,66	2,30	0,49	3,22	1,30	8,60	2,17	0,88	0,44	1,40	0,38	1,15	0,51	6,10	1,11

D

Mittelwerte der wasserchemischen Analysen in 0m Proben n=Anzahl analysierter Proben

1996	EH	RB	n	Ma	n	SA	n	Tb	n	Pi	n	To	n	Sd	n	Hs	n	Ha	n	BS	n	Se	n	Hi	n
O2 RB	mg/l	9	1	10,85	11	9,8	1	10,42	17	8,75	10	8,71	10	9	15	7,91	9	9,74	14	10,25	2			12,8	4
PH		7,87	1	8,22	11	8,12	1	7,83	16	8,06	10	7,99	10	7,93	15	7,9	9	7,7	14	7,87	2			7,82	4
LF_L	µS/cm	391	1	397,73	11	404	1	434,75	16	470,6	10	483,6	10	492,64	14	498,75	8	572,64	14	390	1			566,25	4
KS 4.3	mmol/l	---	0	0,66	4	---	0	0,84	9	1,14	6	1,25	6	1	8	1,27	6	0,97	8	---	0			---	0
KS 8.2	mmol/l	---	0	0,91	5	---	0	0,21	9	0,07	6	0,07	6	0,2	8	0	6	0,19	8	---	0			---	0
CSV MN	mg/l	11,7	1	10,6	10	13,6	1	11,64	16	15,68	8	15,6	9	16,81	13	16,3	7	21,67	14	7,1	2			6,43	4
UV/254	1/m	21,9	1	24,03	14	24,8	1	26,8	18	33,46	13	35,67	11	39,41	17	38,92	9	45,42	14	14,2	2			12,65	4
ABF-ST	mg/l	5,7	1	3,55	10	7,15	1	2,56	16	2,99	9	3,14	9	4,13	13	2,74	7	15,49	14	2,89	2			4,74	4
CL	mg/l	54	1	44,88	10	56	1	46,08	16	47,62	10	50,91	10	52,4	13	49,19	8	69,83	13	51	1			99	4
KH	°dH	2,4	1	7,79	8	2,6	1	7,16	14	9,98	6	10,45	8	8,44	11	14,6	6	6,99	13	1,8	1			2,93	4
CA	mg/l	30	1	23,14	8	31,5	1	26,24	14	27,41	8	27,24	8	27,85	11	25,52	6	31,58	13	30	1			30,38	4
MG	mg/l	16,5	1	16,27	8	16,5	1	17,59	14	19,58	8	21,04	8	20,55	11	22,08	6	21,62	13	13,9	1			15,4	4
SO4	mg/l	68,5	1	60,38	8	72	1	69,51	14	77,95	8	81,39	8	80,05	11	86,2	6	92,51	13	37,7	1			53,53	4
O-PO4-P	mg/l	0	1	0,03	13	0	1	0,05	18	0,07	12	0,05	11	0,1	16	0,12	9	0,12	14	0,04	2			0,08	4
PGES	mg/l	0,04	1	4,25	8	0,05	1	3,19	12	6,77	9	6,27	9	12,04	10	28,48	5	0,2	10	0,12	1			0,15	4
NO3-N	mg/l	6,61	1	6,5	10	6,38	1	6,34	15	6	9	5,83	9	5,9	13	5,49	7	5,75	13	7,4	2			7,29	3
NO2-N	mg/l	0,06	1	0,04	10	0,06	1	0,03	15	0,04	9	0,04	9	0,04	13	0,05	7	0,06	13	0,05	2			0,02	3
NH4-N	mg/l	---	0	0,16	8	---	0	0,14	13	0,08	8	0,09	8	0,28	11	0,17	7	0,28	13	0,16	2			0,25	3
CSB	mg/l	22,6	1	22,4	9	26,3	1	26,12	15	33,99	9	36,34	9	37,19	12	36,14	5	47,08	12	14	1			16,6	3
TOC	mg/l	---	0	8,41	5	---	0	9,62	10	11,1	6	12,3	6	13,09	9	14,42	7	14,04	10	---	0			---	0
DOC	mg/l	---	0	7,82	5	---	0	9,23	10	10,57	6	11,24	6	12,29	9	13,55	7	12,92	10	---	0			---	0
CO2	mg/l	6,2	1	5,12	5	6,2	1	5,13	7	7,45	2	9,2	2	6,14	5	7,9	1	6	6	4,4	2			4,18	4
N-GES.	mg/l	6,95	1	6,54	5	6,79	1	5,77	5	5	5	4,79	5	4,94	6	3,2	3	5,03	3	9,38	1			9,05	1
SIO2	mg/l	1,73	1	3,66	9	1,84	1	5,55	9	4,51	7	4,84	5	7,24	9	8,07	3	9,71	6	8,97	2			10,2	4
NA	mg/l	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0			---	0
K	mg/l	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0			---	0
O2N.48H	mg/l	0,7	1	1,22	5	1,3	1	1,23	6	1,3	2	1,25	2	1,05	4	1	1	1,24	5	1,1	1			1,43	4
400-700nm	1/m	---	0	0,82	9	---	0	1,05	12	1,08	9	1,24	8	1,41	12	1,64	7	1,93	13	0,56	1			---	0
Si gel.	mg/l	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0			---	0
BSB5	mg/l	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0			---	0

E

Mittelwerte der wasserchemischen Analysen in 0m Proben n=Anzahl analysierter Proben

1997	EH	RB	n	Ma	n	SA	n	Tb	n	Pi	n	To	n	Sd	n	Hs	n	Ha	n	BS	n	Se	n	Hi	n
O2	mg/l	7,65	1	8,09	14	8,32	14	7,77	13	7,31	13	6,77	13	11,3	1	9,35	13			9,98	3	9,64	3		
PH		---	0	7,46	14	7,5	14	7,59	13	7,4	13	7,34	13	6,7	1	7,53	10			---	0	---	0		
LF_L	µS/cm	---	0	475,36	14	488,07	14	537,38	13	552,54	13	663,92	13	421	1	752,36	11			412	1	299	1		
KS 4.3	mmol/l	---	0	1,07	11	1,11	11	1,21	10	1,28	10	1,56	10	0,9	1	1,73	10			---	0	---	0		
KS 8.2	mmol/l	---	0	0	11	0,01	11	0,01	10	0	10	0	10	0	1	0,01	10			---	0	---	0		
CSV MN	mg/l	13,28	1	12,38	14	13,1	14	15,31	13	17,81	13	24,89	13	7,87	1	31,67	13			6,88	3	5,36	3		
UV/254	1/m	27,52	1	30,95	14	34,15	14	38,39	13	41,6	13	57,49	13	25,2	1	61,11	13			14,73	3	9,42	3		
ABF-ST	mg/l	4,94	1	3,77	14	4,68	13	3,89	12	4,62	12	13,76	12	7,07	1	9,04	13			7,62	3	3,72	3		
CL	mg/l	52	1	49,91	14	51,61	14	55,09	13	56,78	13	66,84	13	42,4	1	78,23	13			66	3	41,33	3		
KH	°dH	2,2	1	2,85	13	2,99	13	3,38	12	3,52	12	4,22	12	2,8	1	4,62	13			2,97	3	2,37	3		
CA	mg/l	32,16	1	31,59	13	31,68	13	35,92	12	37,62	12	42,76	12	27,2	1	44,74	13			31,04	3	23,59	3		
MG	mg/l	16,91	1	17,27	13	17,63	13	18,72	12	19,19	12	22,72	12	16,5	1	24,2	13			14,75	3	12	3		
SO4	mg/l	68,52	1	84,14	14	84,89	14	98,99	13	102,68	13	130,84	13	66	1	148,7	13			63,95	3	42,82	3		
O-PO4-P	mg/l	0,04	1	0,05	14	0,05	14	0,06	13	0,07	13	0,14	13	0,05	1	0,1	13			0,09	3	0,17	3		
PGES	mg/l	0,1	1	0,09	14	0,1	14	0,12	13	0,14	13	0,27	13	0,11	1	0,18	13			0,17	3	0,21	3		
NO3-N	mg/l	6,94	1	6,03	14	5,63	14	5,45	13	5,21	13	4,95	13	5,75	1	4,65	13			4,89	3	5,57	3		
NO2-N	mg/l	0,04	1	0,05	14	0,06	14	0,06	13	0,06	13	0,07	13	0,06	1	0,03	13			0,03	3	0,07	3		
NH4-N	mg/l	0,08	1	0,32	14	0,58	14	0,74	13	0,91	13	1,53	13	1,3	1	0,2	13			0,06	3	0,21	3		
CSB	mg/l	28,99	1	31,39	14	33,18	14	38,56	13	42,17	13	61,22	13	---	0	72,24	13			17,79	3	10,23	3		
TOC	mg/l	---	0	10,82	10	11,73	10	13,72	9	14,43	9	20,32	9	7,9	1	27,14	9			---	0	---	0		
DOC	mg/l	---	0	10,22	9	10,73	9	13,08	8	13,35	8	19,09	8	7,7	1	25,34	8			---	0	---	0		
CO2	mg/l	---	0	6,6	2	5,94	2	5,5	2	5,28	2	7,92	2	---	0	5,43	3			4,84	3	4,84	3		
N-GES.	mg/l	8,2	1	8,34	2	7,67	2	7,27	2	6,87	2	5,77	2	---	0	4,4	2			5,06	2	5,79	2		
SIO2	mg/l	7,32	1	8,08	3	7,05	3	6,84	3	7,92	3	8,45	3	---	0	8,32	3			7,46	3	10,89	3		
NA	mg/l	---	0	46,73	3	46,13	3	45,1	3	45,03	3	40,67	3	---	0	68,77	3			---	0	---	0		
K	mg/l	---	0	6,18	3	6,08	3	5,98	3	5,9	3	5,42	3	---	0	9,14	3			---	0	---	0		
O2N.48H	mg/l	5,58	1	5,56	2	6,16	2	6,84	2	6,93	2	4,26	2	---	0	7,01	3			8,37	3	9,04	3		
400-700nm	1/m	---	0	1,35	14	2,05	11	1,51	13	1,72	10	3,22	13	1,7	1	2,35	12			0,67	2	---	0		
Si gel.	mg/l	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0		
BSB5	mg/l	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0		

Abbildung 160: Mittelwerte wasserchemischer Parameter in den einzelnen Jahren an den verschiedenen Probenahmestellen in Oberfächenproben (0m), für Mauer (A), Piere (B) und Saalburg (C): Minima, Maxima, Mittelwerte und Standardabweichung der Meßwerte der einzelnen Jahre; D-F: Mittelwerte für max. 12 Orte (Reihenfolge der Probenahmeorte von Remptendorfer Bucht Richtung Stauwurzel bzw. Saale-aufwärts): 1996, B: 1997, C (unten): 1998, D (unten): 1999, ***nur für Mauer und Piere****: eckiger Rahmen: signifikante Zunahme der Konzentration gegenüber Vorjahr, runder Rahmen: signifikante Abnahme -, jew. zum 5% Niveau; RB: Remptendorfer Bucht, Ma: Mauer, SA: Slip-Anlage, Tb: Tiefenwasserbelüftung, Pi: Piere, To: Totenfels, Sd: Saaldorf, Hs: Heinrichstein, Ha: Harra, Se: Selbitz, Hi: Hirschberg,*

vgl. Karte des Einzugsgebietes Kapitel 1.7 bzw. topographische Karte Kapitel 2; O2: Sauerstoff; LF_L: Leitfähigkeit, KS 4.3: Titration mit HCl auf pH 4,3 = Säurebindungsvermögen, KS 8,2: Titration mit NaOH auf pH8,2 = freies CO_2 :, CSVMn: chemischer Sauerstoffverbrauch, UV/254: Absorption bei 254nm, ABF-ST:, CL: Chlor, KH: Karbonathärte, Ca: Calcium, MG: Magnesium, SO4: Sulfat, O-PO4: ortho-Phosphat-Phosphor, PGES: gesamt Phorphor, NO3-N: Nitrat-Stickstoff, NO2-N: Nitrit-Stickstoff, NH4-N: Ammonium-Stickstoff, CSB: chem. Sauerstoffbedarf, TOC: gesamter organischer Kohlenstoff, DOC: gelöster organischer Kohlenstoff, CO2: Kohlendioxid, N-GES.: gesamt-Stickstoff, SIO2: Siliciumoxid, Na: Natrium, K: Kalium, O2N.48H: Sauerstoffverbrauch nach 48h, 400-700nm: Absorption im sichtbaren Bereich, Si gel.: gelöstes Silicium, BSB5: biochemischer Sauerstoffbedarf in 5 Tagen

F

Mittelwerte der wasserchemischen Analysen in 0m Proben n=Anzahl analysierter Proben

1998	EH	RB	n	Ma	n	SA	n	Tb	n	Pi	n	To	n	Sd	n	Hs	n	Ha	n	BS	n	Se	n	Hi	n
O2	mg/l			8,88	22	8,93	22	9,21	18	9,1	17	8,64	21	12,8	1	9,72	20			10,11	6	10	8		
PH				7,74	20	7,89	21	7,95	17	8,15	16	7,77	20	7	1	7,85	13			7,97	1	8,05	1		
LF_L	µS/cm			541	21	551,1	21	574,18	17	580,88	17	585,67	21	358	1	627,27	15			446,5	2	283,5	2		
KS 4.3	mmol/l			1,21	8	1,25	9	1,33	8	1,38	8	1,38	9	0,76	1	1,48	9			---	0	---	0		
KS 8.2	mmol/l			0,01	9	0,04	9	0,1	8	0,1	8	0	9	0	1	0	9			---	0	---	0		
CSV MN	mg/l			14,97	21	15,98	21	19,87	17	19,92	17	19,63	21	6,3	1	23,9	21			7,28	8	4,54	8		
UV/254	1/m			36,4	24	38,17	24	43,54	20	43,73	17	44,37	21	21,5	1	51,14	21			20,63	8	12,18	8		
ABF-ST	mg/l			2,52	21	3,23	21	3,9	17	4,06	17	5,98	20	3,45	1	8,03	21			11,04	8	4,98	8		
CL	mg/l			62,27	20	65,03	20	67,79	16	68,41	16	70,83	20	35,7	1	68,77	20			66,5	8	37,5	8		
KH	°dH			3,42	19	3,41	18	3,69	14	3,87	15	3,85	18	---	0	4,08	19			3,15	8	2,45	8		
CA	mg/l			39,84	19	39,8	19	41,77	15	42,26	15	40,99	19	---	0	42,57	19			29,9	8	23,32	8		
MG	mg/l			16,91	19	17,12	19	19,52	15	19,31	15	17,94	19	---	0	21,12	19			10,73	8	11,49	8		
SO4	mg/l			90,95	20	92,2	20	107,32	16	107,29	16	100,13	20	49,8	1	114,49	20			33,41	8	37,26	8		
O-PO4-P	mg/l			0,05	23	0,06	23	0,05	19	0,05	16	0,08	20	---	0	0,11	20			0,09	8	0,09	8		
PGES	mg/l			0,08	20	0,09	20	0,1	16	0,12	15	0,16	20	---	0	0,2	20			0,21	6	0,17	8		
NO3-N	mg/l			5,71	21	5,58	21	4,99	18	4,89	17	5,05	20	6,73	1	5,26	20			4,55	6	4,53	8		
NO2-N	mg/l			0,02	20	0,03	20	0,03	17	0,04	16	0,04	19	---	0	0,03	19			0,02	6	0,02	8		
NH4-N	mg/l			0,06	18	0,08	15	0,08	13	0,08	14	0,19	18	---	0	0,16	18			0,1	7	0,06	7		
CSB	mg/l			38,18	20	40,24	20	47,51	16	48,76	16	51,38	20	---	0	63,89	20			23,99	8	13,7	8		
TOC	mg/l			14,25	8	14,86	8	17,14	7	17,57	7	20,35	8	---	0	26,29	8			---	0	---	0		
DOC	mg/l			13,38	8	11,66	8	16,14	7	16,86	7	20,14	7	---	0	24,11	8			---	0	---	0		
CO2	mg/l			7,77	6	6,45	6	6,31	6	6,31	6	9,39	6	---	0	7,19	6			5,63	5	5,46	5		
N-GES.	mg/l			6,47	11	6,44	11	5,92	8	5,91	8	6,43	11	---	0	6,29	11			6,01	7	5,47	7		
SIO2	mg/l			6,71	14	6,32	14	5,19	10	5,92	8	7,92	12	---	0	9	12			8,71	7	10,09	7		
NA	mg/l			45,13	8	46,28	8	49,36	7	49,21	7	54,49	8	---	0	62,47	8			11,82	2	11,92	2		
K	mg/l			5,25	8	5,27	8	5,51	7	5,65	7	6,08	8	---	0	6,79	8			0,66	1	0,65	1		
O2N.48H	mg/l			7,48	3	7,48	3	7,75	3	8,36	3	6,8	3	---	0	7,12	3			7,95	3	8,78	3		
400-700nm	1/m			0,86	8	0,93	6	1	4	1,35	2	0,88	7	1,5	1	0,94	8			0,43	1	---	0		
Si gel.	mg/l			---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0			---	0	---	0		
BSB5	mg/l			---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0			---	0	---	0		

G

Mittelwerte der wasserchemischen Analysen in 0m Proben n=Anzahl analysierter Proben

1999	EH	RB	n	Ma	n	SA	n	Tb	n	Pi	n	To	n	Sd	n	Hs	n	Ha	BS	n	Se	n	Hi	n
O2	mg/l			8,97	23	9,31	23	9,43	19	9,48	19	10,15	23	9,8	15	10,07	39		10,43	31	11,37	13	9,81	17
PH				7,67	30	8,07	29	8,15	28	8,18	19	8,1	23	8,22	14	7,6	29		7,61	22	7,81	3	7,47	17
LF_L	µS/cm			412,65	31	424,1	29	437,82	28	439,84	19	456,74	23	460,93	15	472,43	30		434,83	23	284	4	459,71	17
KS 4.3	mmol/l			1	9	1,02	9	1,13	8	1,11	8	1,12	9	1,18	8	1,17	9		1,29	3	1,04	1	---	0
KS 8.2	mmol/l			0	9	0	9	0	9	0,04	8	0	9	0,03	8	0	9		0	3	0	1	---	0
CSV MN	mg/l			10,49	23	12,9	23	13,25	19	13,75	18	15,08	22	14,4	14	13,52	39		6,44	32	3,75	13	6,4	17
UV/254	1/m			22,53	25	23,97	25	26,5	21	27	19	29,34	23	28,41	15	27,33	40		16,95	32	9,06	13	16,76	17
ABF-ST	mg/l			2,74	23	2,93	23	3,77	19	4,05	18	5,61	23	6,73	15	9,64	37		9,08	30	2,95	13	8,19	14
CL	mg/l			57,22	23	56,17	23	58,08	19	57,14	19	59,67	23	59,47	15	61,96	40		67,69	32	41,28	13	62,59	17
KH	°dH			2,63	22	2,71	22	2,96	18	2,99	18	3,06	22	3,3	14	3,33	22		3,22	15	2,4	13	---	0
CA	mg/l			33,22	22	34,12	22	35,34	18	35,52	18	35,67	22	36,53	14	37,85	39		35,51	32	26,61	13	36,69	17
MG	mg/l			12,07	22	12,57	22	13,77	18	14,76	18	14,3	22	13,65	14	13,52	39		10,76	32	8,95	13	11,28	17
SO4	mg/l			63,18	23	68,73	23	74,14	19	75,57	19	73,03	23	70,96	15	66,01	40		47,79	32	36,07	13	45,35	17
O-PO4-P	mg/l			0,03	26	0,03	26	0,03	22	0,03	20	0,04	24	0,03	15	0,08	40		0,06	32	0,09	13	0,04	17
PGES	mg/l			0,06	24	0,08	24	0,06	20	0,07	20	0,09	24	0,1	15	0,15	40		0,13	32	0,12	13	0,13	17
NO3-N	mg/l			5,31	22	5,12	22	4,57	18	4,5	17	4,64	21	4,1	15	4,69	21		5,12	13	4,67	11	---	0
NO2-N	mg/l			0,03	24	0,03	24	0,04	20	0,04	19	0,07	23	0,06	15	0,04	39		0,04	32	0,03	13	0,05	17
NH4-N	mg/l			0,12	23	0,13	23	0,12	19	0,11	19	0,21	23	0,15	15	0,19	39		0,15	32	0,06	13	0,2	17
CSB	mg/l			25,91	22	27,86	22	33,53	18	32,25	17	35,24	21	34,81	13	34,33	38		20,54	31	9,23	13	21,72	17
TOC	mg/l			8,25	17	8,95	17	9,43	15	9,4	15	9,72	17	10,05	15	11,28	34		7,52	26	3,37	7	8	17
DOC	mg/l			7,88	17	8,31	17	8,71	15	8,77	15	9,09	17	9,19	15	10	33		6,31	24	3,09	7	8,1	9
CO2	mg/l			5,57	12	4,31	12	4,75	10	4,93	10	4,47	12	3,96	6	4,8	12		5,04	11	3,87	11	---	0
N-GES.	mg/l			---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	---	0	4,88	17		5,26	17	---	---	0	5,89	17
SIO2	mg/l			6,38	14	6,06	14	5,22	11	5,58	10	6,69	13	4,48	6	9,75	13		9,53	12	10,67	12		0
NA	mg/l			32,03	9	33,11	9	33,6	8	33,99	8	36,72	9	37,7	6	42,92	26		39,75	20	20,45	1	44,65	17
K	mg/l			4,1	9	4,28	9	4,43	8	4,55	8	4,82	9	5,31	6	5,6	26		5,8	20	3,52	1	6,28	17
O2N.48H	mg/l			---	0		0	---	0	---	0	---	---	---	0	---	0		---	0	---	---	0	---	0
400-700nm	1/m			0,69	34	0,71	30	0,71	33	0,88	15	1,15	24	1,37	15	1,19	22		0,73	15	0,53	7	---	0
Si gel.	mg/l			2,73	2	2,62	2	2,6	2	2,62	2	2,6	2	2,66	2	5,16	2		5,53	2	5,76	1	---	0
BSB5	mg/l			---	0	---	0	---	0	---	0	---	---	---	0	2,1	17		1,79	16	---	---	0	2,17	15

A

alle wasserchemischen Daten des Jahres 1996

		PH	CSVMN	UV254	O2	LF_L	O-PO4-P	P GES.	NO3-N	N-GES.	CSB	DOC	SIO2	NA	K
PH	1														
	2														
	3														
CSVMN	1	.151**													
	2	.001													
	3	449													
UV254	1	.133**	.838**												
	2	.003	.000												
	3	495	460												
O2	1	.668**	.030	-.062											
	2	.000	.525	.159											
	3	507	465	511											
LF_L	1	.030	.736**	.711**	-.043										
	2	.504	.000	.000	.336										
	3	499	450	496	501										
O-PO4-P	1	-.111*	.520**	.339**	-.196**	.218**									
	2	.013	.000	.000	.000	.000									
	3	500	465	579	516	501									
P GES.	1	.040	.572**	.631**	.076	.553**	.307**								
	2	.511	.000	.000	.206	.000	.000								
	3	273	232	279	279	275	279								
NO3-N	1	-.115*	-.635**	-.666**	.053	-.290**	-.256**	-.329**							
	2	.015	.000	.000	.256	.000	.000	.000							
	3	445	454	455	460	445	460	223							
N-GES.	1	-.108	-.766**	-.808**	.215**	-.336**	-.401**	-.276**	.953**						
	2	.206	.000	.000	.009	.000	.000	.001	.000						
	3	140	100	189	146	141	189	146	100						
CSB	1	.131	.914**	.932**	-.087	.785**	.536**	.662**	-.615**	-.733**					
	2	.092	.000	.000	.256	.000	.000	.000	.000	.000					
	3	167	170	171	171	169	171	132	162	58					
DOC	1	.050	.903**	.870**	-.486**	.792**	.349**	.420*	-.478**	.[a]	.751**				
	2	.701	.000	.000	.000	.000	.005	.012	.000	.	.000				
	3	62	61	62	62	62	62	35	54	0	59				
SIO2	1	-.511**	.343**	.242**	-.202**	.396**	.276**	.525**	-.260**	.044	.342**	.971**			
	2	.000	.000	.000	.001	.000	.000	.000	.000	.553	.001	.000			
	3	235	206	333	251	236	319	223	195	188	96	8			
NA	1	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]		
	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
K	1	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	.[a]	
	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

B

alle wasserchemischen Daten des Jahres 1998

		PH	CSVMN	UV254	O2	LF_L	O-PO4-P	P GES.	NO3-N	N-GES.	CSB	DOC	SIO2	NA	K
PH	1														
	2														
	3														
CSVMN	1	.316**													
	2	.000													
	3	660													
UV254	1	.315**	.934**												
	2	.000	.000												
	3	650	707												
O2	1	.284**	-.215**	-.233**											
	2	.000	.000	.000											
	3	666	722	715											
LF_L	1	.343**	.676**	.723**	-.177**										
	2	.000	.000	.000	.000										
	3	660	701	685	701										
O-PO4-P	1	-.129**	.259**	.197**	-.271**	.149**									
	2	.001	.000	.000	.000	.000									
	3	622	679	696	687	657									
P GES.	1	.151**	.460**	.468**	-.051	.215**	.508**								
	2	.001	.000	.000	.250	.000	.000								
	3	454	517	514	516	495	517								
NO3-N	1	-.274**	-.618**	-.621**	.194**	-.318**	-.148**	-.464**							
	2	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000							
	3	651	708	701	716	686	673	502							
N-GES.	1	-.290**	-.079	-.194**	.269**	-.010	-.001	-.287**	.635**						
	2	.000	.131	.000	.000	.852	.991	.000	.000						
	3	306	367	367	366	347	367	363	367						
CSB	1	.295**	.897**	.889**	-.049	.649**	.358**	.522**	-.584**	-.040					
	2	.000	.000	.000	.398	.000	.000	.000	.000	.577					
	3	265	300	296	299	284	300	295	285	198					
DOC	1	.270	.946**	.967**	-.022	.915**	.559**	.826**	-.717**	.[a]	.974**				
	2	.073	.000	.000	.884	.000	.000	.000	.000	.	.000				
	3	45	45	45	45	45	45	44	41	0	45				
SIO2	1	-.140*	-.568**	-.596**	.405**	-.214**	.299**	.009	.582**	.214**	-.454**	-.838			
	2	.012	.000	.000	.000	.000	.000	.867	.000	.000	.000	.162			
	3	321	382	406	381	362	406	378	367	367	213	4			
NA	1	.267**	.592**	.619**	-.033	.843**	.015	.158	-.257**	.187	.592**	.855**	.678**		
	2	.000	.000	.000	.615	.000	.816	.100	.000	.658	.000	.000	.000		
	3	238	241	225	241	239	241	109	226	8	82	39	23		
K	1	.147*	.384**	.365**	-.021	.611**	-.091	-.025	-.175**	-.864*	.335**	.909**	.789**	.879**	
	2	.023	.000	.000	.741	.000	.161	.798	.008	.012	.002	.000	.000	.000	
	3	238	240	224	240	238	240	108	225	7	81	39	22	240	

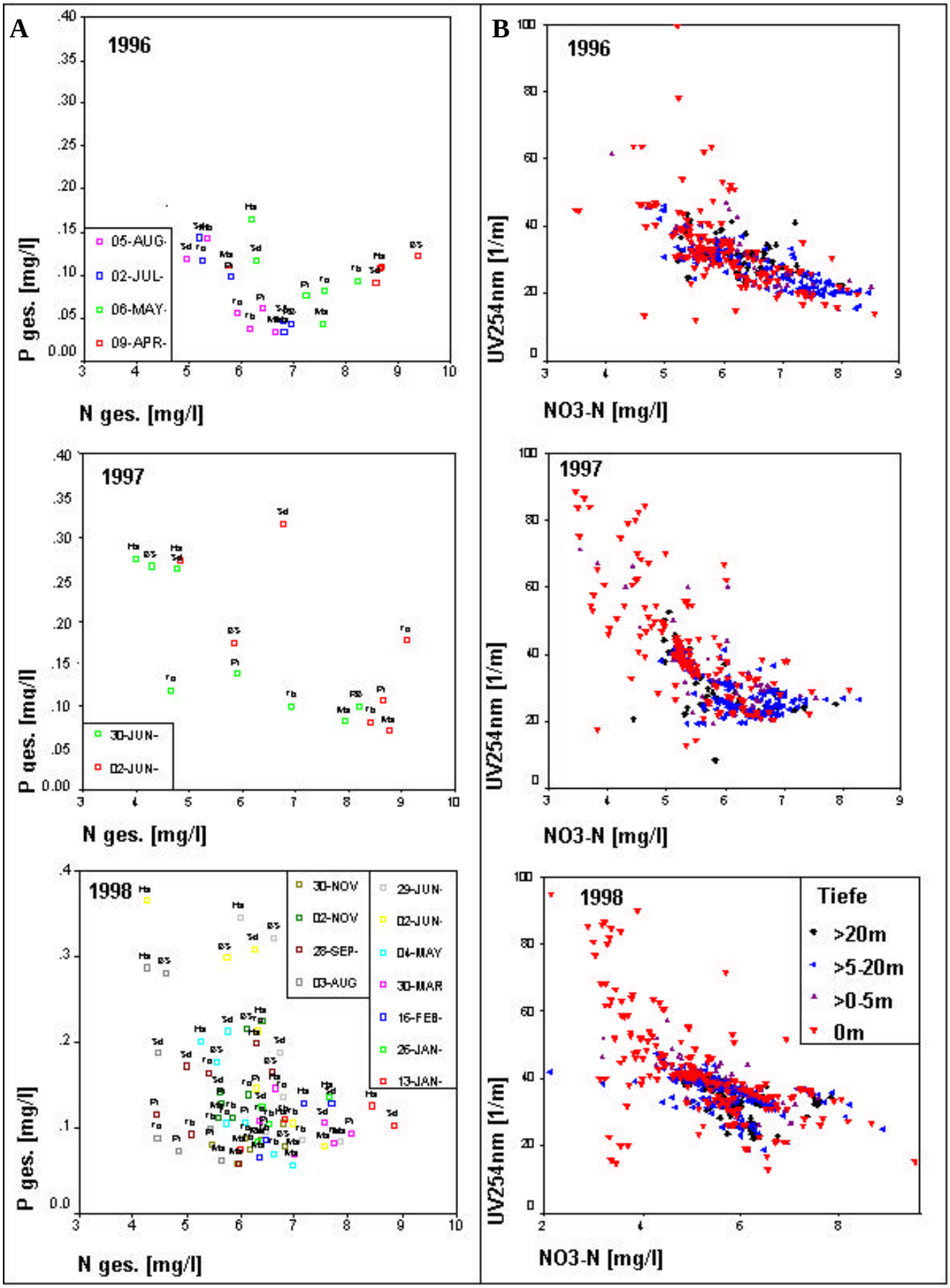
**. Die Korrelation ist auf dem Niveau von 0,01 (2-seitig) signifikant.

*. Die Korrelation ist auf dem Niveau von 0,05 (2-seitig) signifikant.

1 Korrelation nach Pearson
2 Signifikanz (2-seitig)
3 N

a. Kann nicht berechnet werden, da mindestens eine der Variablen konstant ist.

Tabelle 50: Korrelationen der wasserchemischen Parameter (alle Proben, insbesondere alle Tiefen und alle Orte) in den Jahren 1996 (A) und 1998 (B), 1997 gab es zu wenige Daten, um eine entsprechende Tabelle zu erstellen


A
1996
P ges. [mg/l]
N ges. [mg/l]
05-AUG-
02-JUL-
06-MAY-
09-APR-
1997
30-JUN-
02-JUN-
1998
30-NOV
02-NOV
28-SEP-
03-AUG
29-JUN-
02-JUN-
04-MAY
30-MAR
16-FEB-
26-JAN-
13-JAN-
B
1996
UV254nm [1/m]
NO3-N [mg/l]
1997
1998
Tiefe
>20m
>5-20m
>0-5m
0m

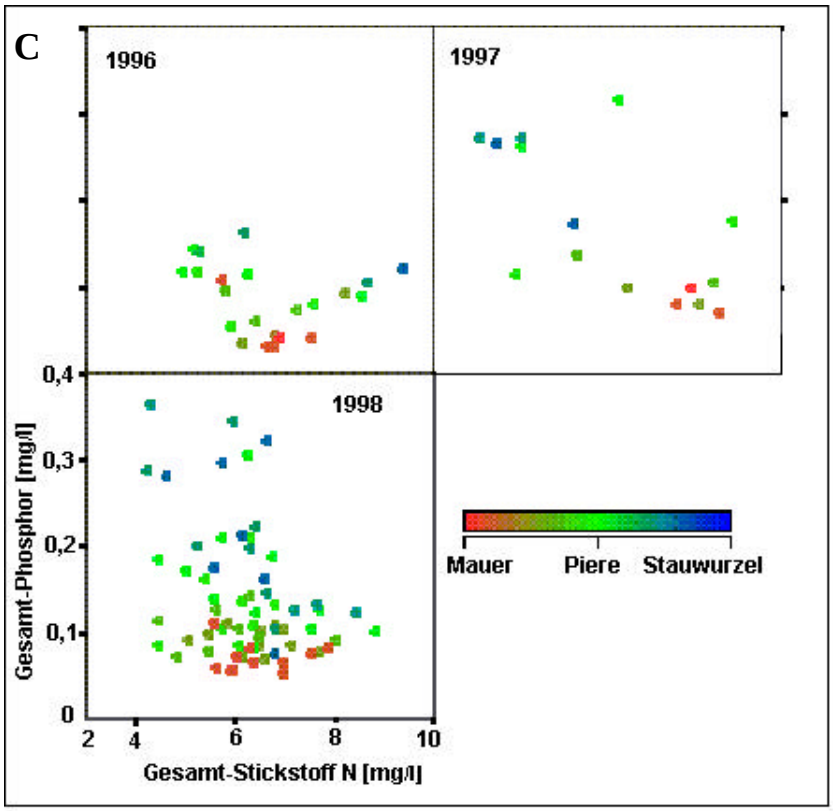
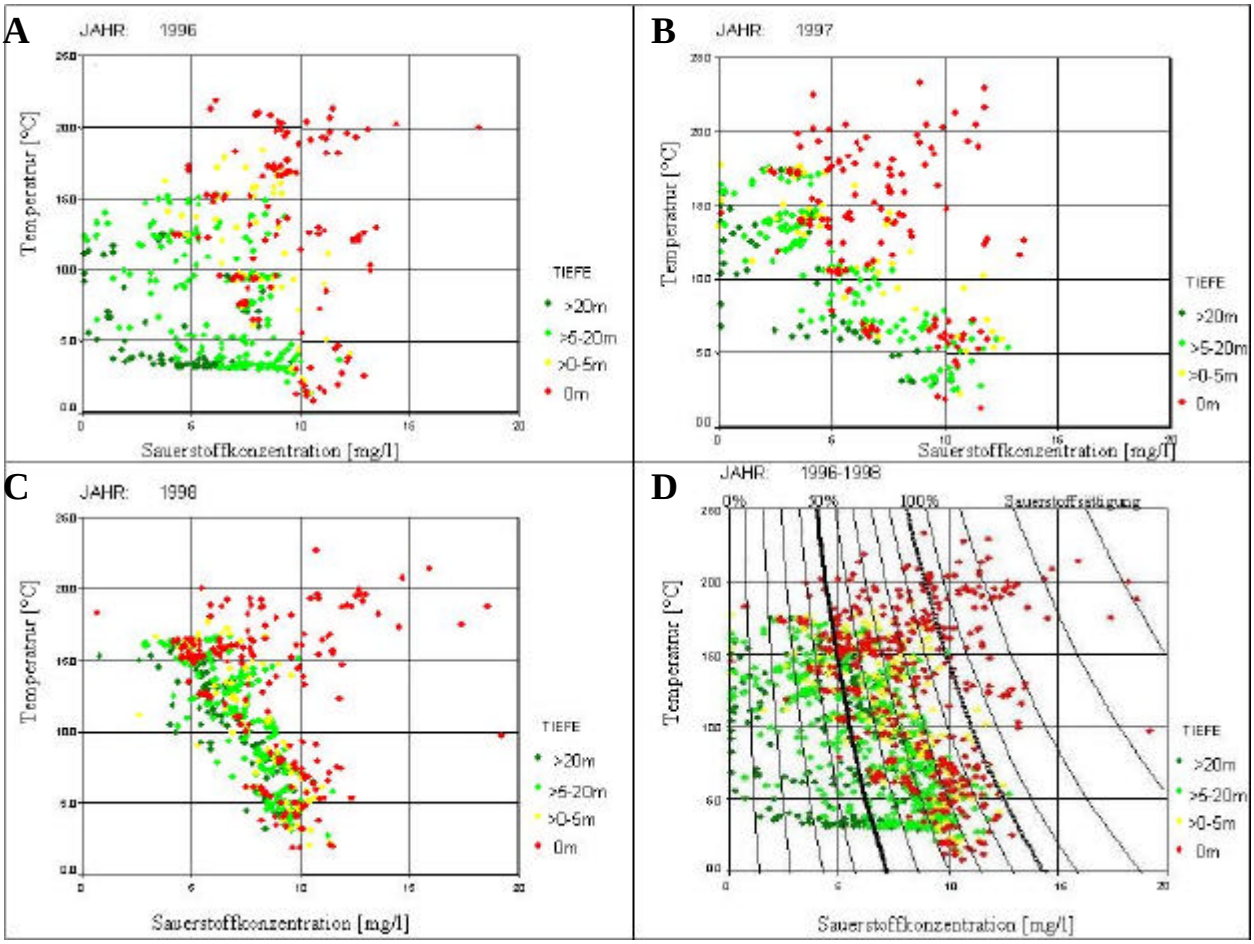


Abbildung 161: A+C Gesamt Stickstoff und Phosphor [mg/l] (Oberflächenproben) sowie UV-Absorption und Nitratgehalt (C) [mg/l] in den Jahren 1996-1998; Tiefklas: Tiefenklassen: 1: Proben aus der euphotischen Schicht; 2: Proben aus der durchmischten Schicht; 3Proben aus Tiefen >20m; 4: summierende Proben (0-20m);

Abbildung 162: (unten): Zusammenhang zwischen Sauerstoffgehalt und Temperatur in der Bleilochtalsperre 1996-1999 in verschiedenen Tiefen; A: 1996; B: 1997; C: 1998; D: 1996-98 mit Linien, die Sauerstoffsättigung in Abhängigkeit von Temperatur angeben; nach 1996 waren die Wassertemperaturen in der Tiefe höher, während gleichzeitig auch eher höhere Sauerstoffkonzentrationen gefunden wurden; Sauerstoffübersättigung trat in Oberflächenproben in allen Jahren auf



7.4 Bleiloch Talsperre: Zooplankton- und Phytoplankton Biovolumen

A

Datum	Probeort	Cyclops	Eudiaptomus	Daphnia, bis 97 incl. Diaphanosoma	Diaphanosoma	Bosmina	Asplanchna	Leptodora	Chydorus	**Gesamt-Biomasse**	Cladoceren	Cyclopide
17.01.94	Ma	0,022	0,001	0	---	0,001	0,001	0	0	**0,025**	0,001	0,023
15.03.94	Ma	0,023	0,004	0	---	0	0	0	0	**0,027**	0	0,027
25.04.94	Ma	0,526	0,084	0	---	0,002	0,008	0	0	**0,62**	0,002	0,61
25.05.94	Ma	1,147	0,126	0,106	---	0,005	0,029	0,013	0	**1,426**	0,111	1,273
20.06.94	Ma	0,214	0,262	0,511	---	0,003	0	0,086	0	**1,076**	0,514	0,476
01.08.94	Ma	0,298	0,389	0,84	---	0,003	0	0,009	0	**1,539**	0,843	0,687
29.08.94	Ma	0,117	0,007	0,769	---	0,009	0	0,016	0	**0,918**	0,778	0,124
24.10.94	Ma	0,156	0,058	0,051	---	0,002	0	0	0	**0,267**	0,053	0,214
28.11.94	Ma	0,098	0,057	0,09	---	0	0	0	0	**0,245**	0,09	0,155
23.01.95	Ma	0,104	0,04	0,003	---	0,003	0	0	0	**0,15**	0,006	0,144
03.04.95	Ma	0,053	0,001	0,003	---	0	0	0	0	**0,057**	0,003	0,054
02.05.95	Ma	0,581	0,093	0,008	---	0,003	0,026	0	0	**0,711**	0,011	0,674
24.05.95	Ma	0,768	0,087	0,089	---	0,01	0,185	0	0	**1,139**	0,099	0,855
07.06.95	Ma	1,225	0,174	0,44	---	0,017	0,045	0,105	0	**2,006**	0,457	1,399
18.07.95	Ma	0,208	0,247	0,792	---	0,006	0	0,002	0	**1,255**	0,798	0,455
31.07.95	Ma	0,175	0,154	0,918	---	0,003	0	0,021	0	**1,271**	0,921	0,329
04.09.95	Ma	0,082	0,112	0,174	---	0,005	0	0,029	0	**0,402**	0,179	0,194
09.10.95	Ma	0,375	0,034	0,438	---	0,009	0,011	0,049	0	**0,916**	0,447	0,409
25.10.95	Ma	0,195	0,15	0,185	---	0,006	0,016	0	0	**0,552**	0,191	0,345
25.11.95	Ma	0,072	0,122	0,138	---	0,001	0	0	0	**0,333**	0,139	0,194
05.12.95	Ma	0,022	0,075	0,17	---	0	0	0	0	**0,267**	0,17	0,097
06.05.96	Ma	0,965	0,133	0,022	---	0,007	0,137	0	0	**1,264**	0,029	1,098
29.05.96	Ma	0,473	0,074	0,046	---	0,054	0,083	0	0	**0,73**	0,1	0,547
06.06.96	Ma	1,2	0,332	0,171	---	0,037	0,031	0	0	**1,771**	0,208	1,532
25.06.96	Ma	0,144	0,367	0,881	---	0,008	0	0,002	0	**1,402**	0,889	0,511
02.07.96	Ma	0,054	0,098	0,303	---	0,001	0	0,017	0	**0,473**	0,304	0,152
22.07.96	Ma	0,614	0,228	1,083	---	0,007	0	0,023	0	**1,955**	1,09	0,842
05.08.96	Ma	0,638	0,104	1,076	---	0,013	0	0,241	0	**2,072**	1,089	0,742
26.08.96	Ma	0,1	0,041	0,501	---	0,005	0	0	0	**0,647**	0,506	0,141
03.09.96	Ma	0,123	0,033	0,25	---	0,002	0	0,015	0	**0,423**	0,252	0,156
24.09.96	Ma	0,094	0,017	0,408	---	0,001	0	0,026	0,002	**0,548**	0,411	0,111
08.10.96	Ma	0,064	0,01	0,387	---	0,001	0	0	0,004	**0,466**	0,392	0,074
24.10.96	Ma	0,082	0,021	0,476	---	0	0	0	0,003	**0,582**	0,479	0,103
02.12.96	Ma	0,107	0,024	0,187	---	0	0	0	0	**0,318**	0,187	0,131
07.04.97	Ma	0,427	0,097	0,002	---	0,002	0,002	0	0	**0,53**	0,004	0,524
06.05.97	Ma	3,643	0,228	0,06	---	0,018	0,804	0,001	0,007	**4,761**	0,085	3,871
21.05.97	Ma	4,033	0,096	0,069	---	0,046	0,954	0	0,009	**5,207**	0,124	4,129
02.06.97	Ma	1,493	0,583	0,356	---	0,133	0,143	0,002	0,002	**2,712**	0,491	2,076
09.06.97	Ma	0,606	0,427	0,964	---	0,212	0	0,011	0,001	**2,221**	1,177	1,033
18.06.97	Ma	4,643	0,109	0,708	---	0,416	0,008	0,038	0,004	**5,926**	1,128	4,752
30.06.97	Ma	1,472	0,062	0,37	---	0,051	0,167	0,002	0	**2,124**	0,421	1,534
16.07.97	Ma	1,858	0,401	0,464	---	0,068	0,057	0,01	0,002	**2,86**	0,534	2,259
30.07.97	Ma	0,349	0,58	0,572	---	0,018	0	0,005	0	**1,524**	0,59	0,929
26.08.97	Ma	3,263	0,065	0,459	---	0,101	0,006	0	0	**3,894**	0,56	3,328
16.09.97	Ma	0,559	0,105	0,396	---	0,008	0,002	0,007	0	**1,077**	0,404	0,664
29.09.97	Ma	0,273	0,021	0,288	---	0,001	0	0	0	**0,583**	0,289	0,294
30.03.98	Ma	1,914	0,057	0,031	---	0,001	0	0	0	**2,003**	0,032	1,971
29.04.98	Ma	0,628	0,168	0,02	---	0,005	0,006	0	0	**0,827**	0,025	0,796
04.05.98	Ma	1,975	0,194	0,008	---	0,008	0,017	0,003	0	**2,202**	0,016	2,169
27.05.98	Ma	1,182	0,135	0,141	0,001	0,14	0,066	0,01	0,001	**1,665**	0,282	1,317
02.06.98	Ma	1,131	0,472	0,593	0,012	0,31	0,113	0,009	0,004	**2,623**	0,907	1,603
09.06.98	Ma	0,141	0,685	0,819	0,017	0,133	0,01	0,014	0,003	1,791	0,955	0,826

B

Datum	Probeort	Cyclops	Eudiapto-mus	Daphnia, bis 97 incl. Diaphano-soma	Diaphano-soma	Bosmina	Asplanchna	Leptodora	Chydorus	**Gesamt-Biomasse**	Cladoceren	Cyclopide
23.06.98	Ma	0,182	0,174	0,566	0,01	0,004	0	0,022	0,002	**0,928**	0,572	0,356
29.06.98	Ma	1,089	0,079	0,439	0,044	0,012	0	0,003	0,001	**1,62**	0,452	1,168
08.07.98	Ma	1,41	0,193	1,689	0,202	0,018	0	0,152	0,003	**3,313**	1,71	1,603
21.07.98	Ma	0,298	0,062	0,252	0,07	0,007	0	0,027	0	**0,619**	0,259	0,36
03.08.98	Ma	3,088	0,369	0,859	0,104	0,018	0	0,011	0	**4,334**	0,877	3,457
18.08.98	Ma	1,545	0,058	0,51	0,022	0,02	0	0,006	0	**2,133**	0,53	1,603
09.09.98	Ma	0,611	0,308	0,522	0,077	0,006	0	0,03	0	**1,447**	0,528	0,919
28.09.98	Ma	0,106	0,04	0,086	0,02	0	0	0,002	0	**0,232**	0,086	0,146
02.11.98	Ma	0,077	0,052	0,259	0,006	0,001	0	0	0	**0,389**	0,26	0,129
30.11.98	Ma	0,036	0,014	0,055	0	0	0	0	0	**0,105**	0,055	0,05
29.03.99	Ma	0,22	0,01	0,001	0	0	0	0	0	**0,231**	0,001	0,23
20.04.99	Ma	1,751	0,103	0,022	0	0,001	0,016	0	0	**1,893**	0,023	1,854
03.05.99	Ma	1,4	0,045	0,014	0	0,002	0,088	0,001	0,001	**1,55**	0,016	1,445
18.05.99	Ma	5,27	0,079	0,085	0	0,006	0,131	0,003	0	**5,574**	0,091	5,349
31.05.99	Ma	2,158	0,083	0,467	0	0,515	0,055	0,031	0,003	**3,309**	0,982	2,241
10.06.99	Ma	0,729	0,347	1,785	0,008	0,165	0,01	0,045	0	**3,089**	1,958	1,076
28.06.99	Ma	0,586	0,229	0,381	0,007	0,031	0	0,097	0	**1,331**	0,419	0,815
13.07.99	Ma	1,023	0,04	0,407	0,009	0,016	0,001	0,012	0	**1,508**	0,432	1,063
02.08.99	Ma	2,234	0,009	0,268	0,005	0,098	0,003	0,002	0	**2,619**	0,371	2,243
18.08.99	Ma	2,487	0,108	2,763	0,044	0,191	0,011	0,009	0	**5,613**	2,998	2,595
06.09.99	Ma	1,219	0,569	0,516	0,061	0,029	0,013	0,003	0	**2,41**	0,606	1,788
04.10.99	Ma	0,52	0,255	0,517	0,136	0,025	0,006	0,003	0	**1,462**	0,678	0,775
01.11.99	Ma	0,208	0,018	0,067	0,005	0,001	0	0	0	**0,299**	0,073	0,226
29.11.99	Ma	0,039	0,007	0,004	0	0	0	0	0	**0,05**	0,004	0,046
18.05.99	Pi	1,603	0,098	0,137	0	0,015	0,173	0,007	0,001	**2,033**	0,152	1,701
10.06.99	Pi	0,133	0,088	1,87	0	0,011	0,008	0,003	0	**2,113**	1,881	0,221
28.06.99	Pi	0,202	0,191	1,067	0,003	0,003	0,009	0,022	0	**1,497**	1,073	0,393
13.07.99	Pi	0,429	0,43	1,433	0,078	0,011	0	0,165	0	**2,546**	1,522	0,859
02.08.99	Pi	1,096	0,537	1,9	0,189	0,087	0	0,194	0	**4,003**	2,176	1,633
18.08.99	Pi	1,559	0,257	1,589	0,072	0,022	0	0,036	0	**3,535**	1,683	1,816
06.09.99	Pi	0,412	0,106	0,661	0,028	0,011	0,01	0,027	0	**1,255**	0,7	0,518
27.02.95	Tb	0,033	0,008	0,006	0	0	0	0	0	**0,047**	0,006	0,041
23.01.96	Tb	0,033	0,023	0,101	0	0,001	0	0	0	**0,158**	0,102	0,056
19.02.96	Tb	0,13	0,038	0,016	0	0,001	0	0	0,001	**0,186**	0,018	0,168
11.03.96	Tb	0,392	0,021	0,042	0	0,001	0	0	0	**0,456**	0,043	0,413
03.04.96	Tb	0,488	0,05	0,005	0	0,004	0	0	0	**0,547**	0,009	0,538
12.02.97	Tb	0,043	0,016	0,012	0	0,001	0	0	0	**0,072**	0,013	0,059
13.01.98	Tb	0,03	0,02	0,026	0	0	0	0	0	**0,102**	0,026	0,05
16.02.98	Tb	0,093	0,007	0,017	0	0	0	0	0	**0,134**	0,017	0,1
16.03.98	Tb	0,095	0,007	0,002	0	0	0	0	0	**0,106**	0,002	0,102
11.01.99	Tb	0,059	0,048	0,011	0	0	0	0	0	**0,118**	0,011	0,107
15.02.99	Tb	0,156	0,025	0	0	0	0	0	0	**0,181**	0	0,181
15.03.99	Tb	0,193	0,023	0	0	0	0	0	0	**0,216**	0	0,216
11.05.94	FW	1,039	0,063	0	0	0,005	0,069	0	0	**1,176**	0,005	1,102
08.06.94	FW	0,784	0,425	0,716	0	0,011	0	0	0	**1,936**	0,727	1,209
13.07.94	FW	0,041	0,179	0,96	0	0,003	0	0,04	0	**1,223**	0,963	0,22
28.06.95	FW	0,074	0,354	0,878	0	0,001	0	0,222	0	**1,529**	0,879	0,428

Tabelle 51: Bleiloch Talsperre 1994-1999: Zooplankton Biovolumina in mm³/l (von A. Herschel mikroskopisch bestimmt); die Proben wurden mit einem 100µm Planktonnetz (vertikaler Zug 20-0m) gewonnen, für andere Orte liegen nur vereinzelte Proben vor; A: 17.1.94-9.6.98 Mauer, B: 23.6.98-29.11.99 Mauer sowie andere Probenahmeorte; Ma: Mauer, Pi: Piere, Tb: Tiefenwasserbelüftung (Saalburg), FW: Freiwasser Hauptbecken

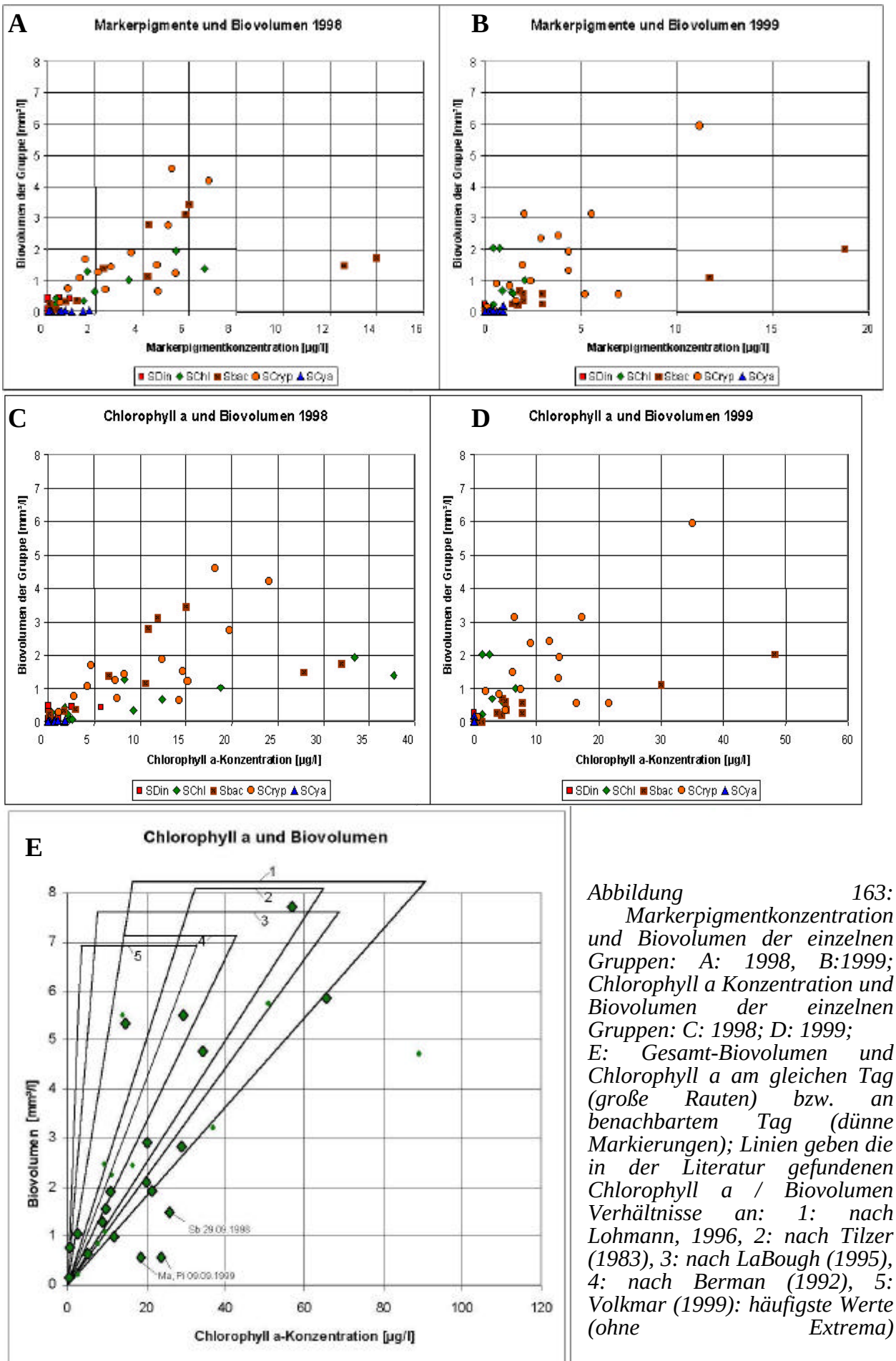
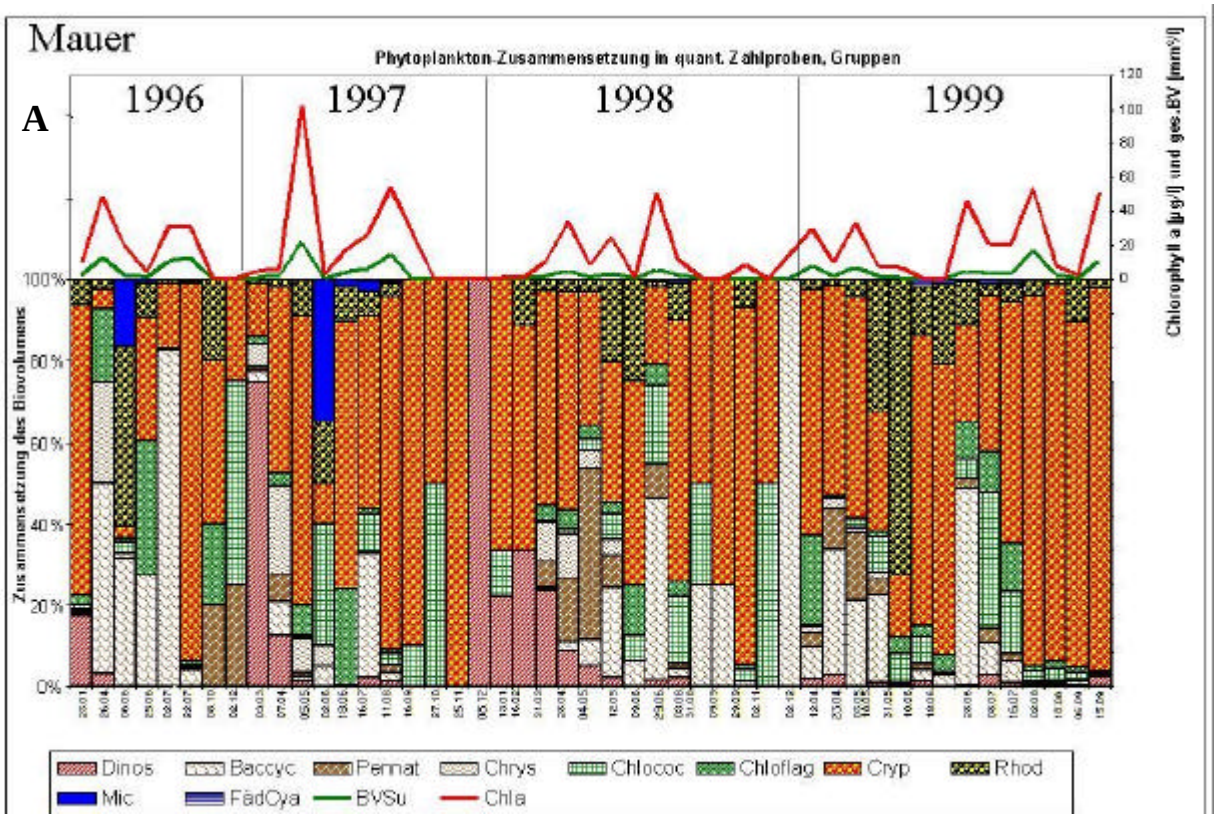


Abbildung 163: Markerpigmentkonzentration und Biovolumen der einzelnen Gruppen: A: 1998, B:1999; Chlorophyll a Konzentration und Biovolumen der einzelnen Gruppen: C: 1998; D: 1999; E: Gesamt-Biovolumen und Chlorophyll a am gleichen Tag (große Rauten) bzw. an benachbartem Tag (dünne Markierungen); Linien geben die in der Literatur gefundenen Chlorophyll a / Biovolumen Verhältnisse an: 1: nach Lohmann, 1996, 2: nach Tilzer (1983), 3: nach LaBough (1995), 4: nach Berman (1992), 5: Volkmar (1999): häufigste Werte (ohne Extrema)



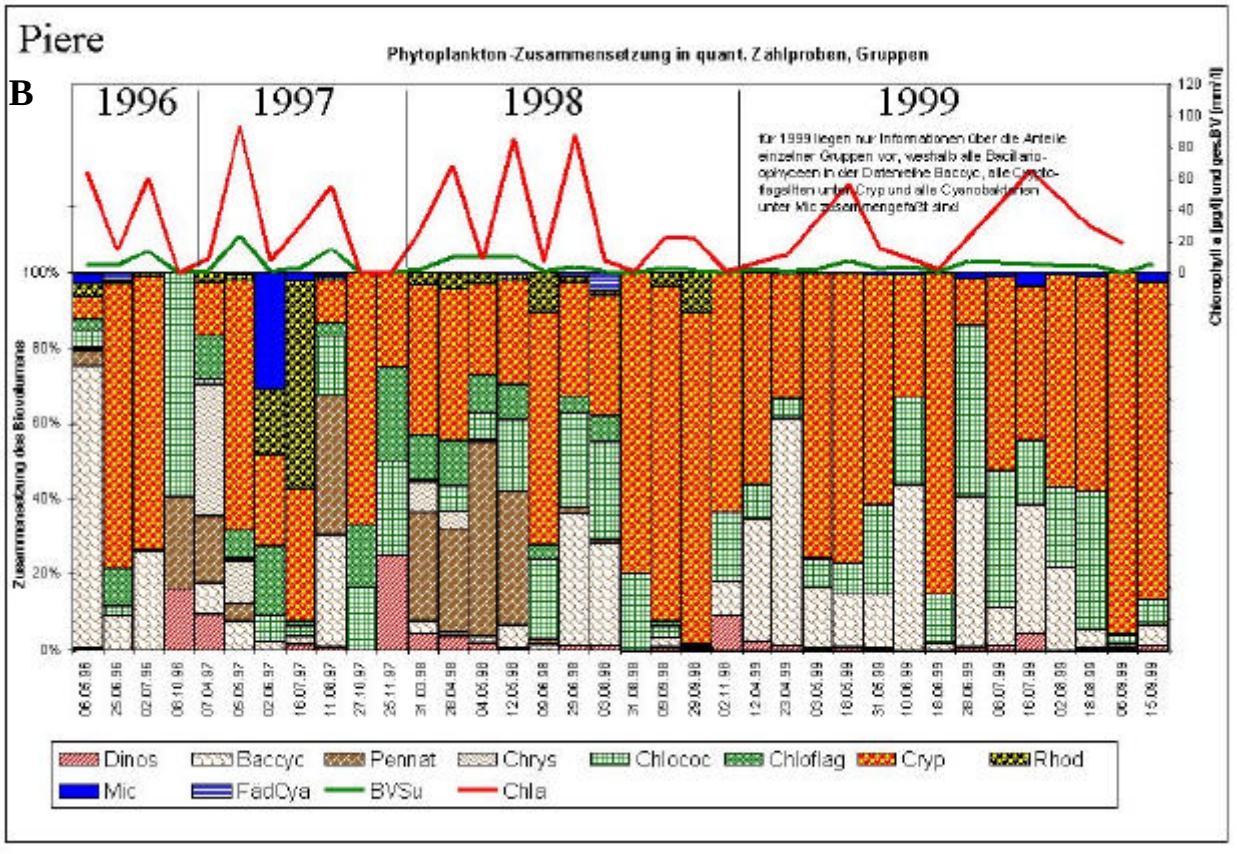


Abbildung 164: Algengruppen bzw. Spezies Zusammensetzung am Biovolumen an Mauer (A) und Piere (B), quantitative Daten für 1996-1999; Baccyc: cyclische Bacillariophyc., Chlococ: Chlorococcale, Chloflag: Chloro-Flagellaten, v.a. Chlamydomonas, FädCya: trichomale Cyanos

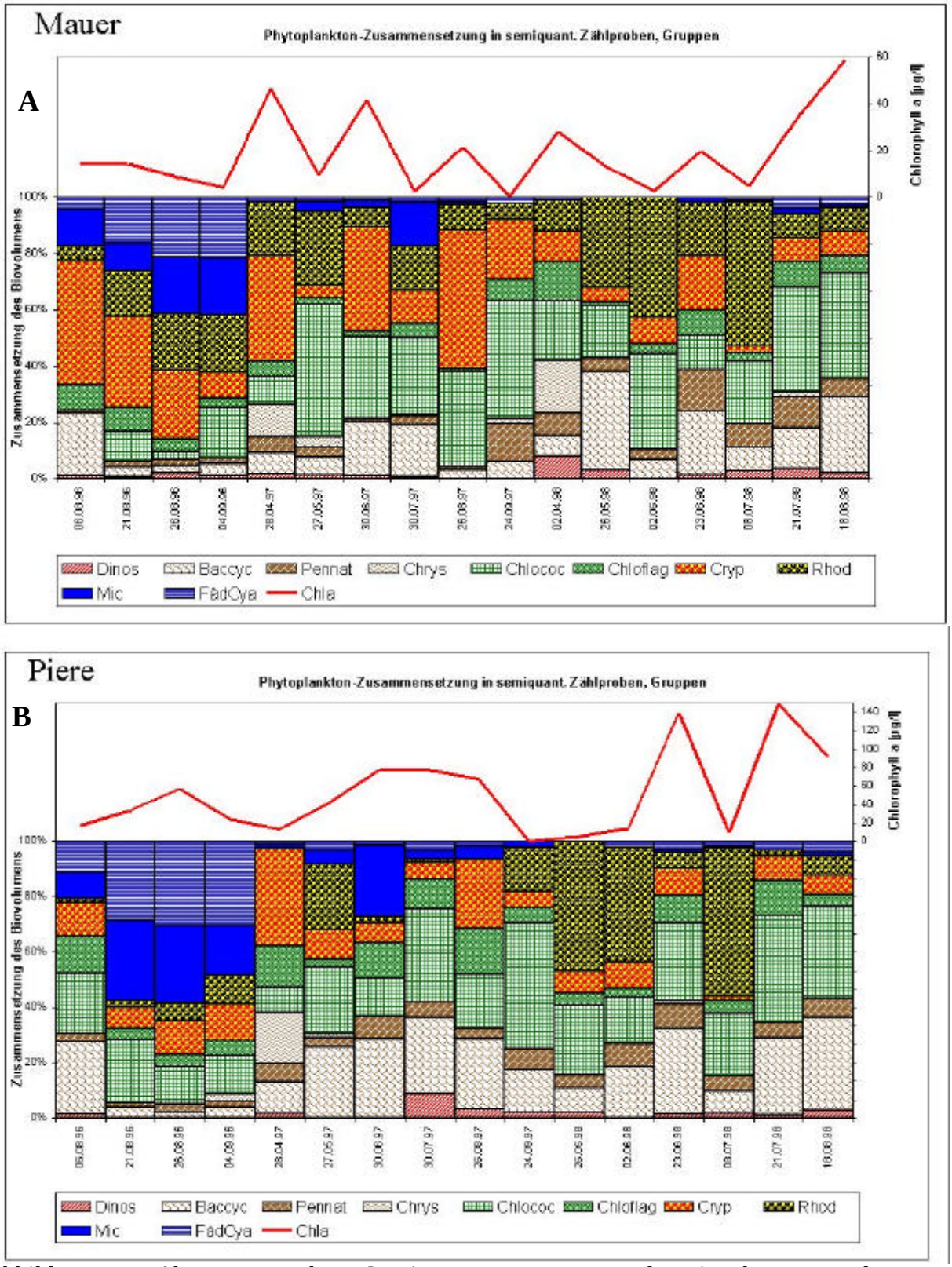


Abbildung 165: Algengruppen bzw. Spezies Zusammensetzung des Biovolumens an der Mauer (A) und der Piere (B), semiquantitative Daten für 1996-1998, die Häufigkeitsklassen von 1-4 wurden exponentiell gewichtet (e^(Klasse)), was für Klasse 1 zu einem relativen Wert von 2.7, für 2 von 7.4, für 3 von 20 und für Klasse 4 von 54,6 führte

Art	MW96	Art	MW97	Art	MW98	Art	MW 99
Cyclotella spec.	1,009	*Cryptom. >20µ*	2,135	*Cryptom. >20µ*	0,880	*Cryptom. >20µ*	2,325
Cryptom. >20µ	0,887	*Cryptom. <20µ*	0,581	*Cryptom. <20µ*	0,356	*Cryptom. <20µ*	0,500
Cryptom. <20µ	0,122	*Rhodomonas minuta*	0,324	*Synedra acus*	0,305	*Rhodomonas minuta*	0,248
Eudorina spec.	0,045	*Chrysococcus spec.*	0,297	*Nitzschia spec.*	0,225	*Melosira 50µ dünn*	0,187
Rhodomonas minuta	0,018	*Stephanod. hantzschii*	0,225	*Stephanod. hantzschii*	0,146	*Stephanod. hantzschii*	0,169
Sphaerocystis spec.	0,012	*unbek. Diatomee*	0,219	*Rhodomonas minuta*	0,128	*Eudorina/ Pandorina*	0,107
Chlorogonium spec.	0,005	*Chlamydomonas kl.*	0,216	*Chlamydomonas gr.*	0,102	*Chlamydomonas gr.*	0,076
Anabena-Zellen	0,005	*Cyclotella spec.*	0,212	*Scened.quadric.*	0,087	*Synedra acus*	0,054
Schroederia spec.	0,004	*Nitzschia spec.*	0,075	*Cyclotella spec.*	0,076	*Asterionella formosa*	0,039
Chlamydomonas kl.	0,003	*Microcystis-zellen*	0,062	*Chrysococcus spec.*	0,072	*Tribonema spec.*	0,037
Asterionella formosa	0,003	*Ankistrod. angustus*	0,059	*Asterionella formosa*	0,068	*Gymnod. spec.*	0,033
Cryptom. >50µ	0,002	*Chlamydomonas gr.*	0,055	*Scened. acuminatus*	0,064	*Ankistrod. angustus*	0,030
Coelastrum microp.	0,002	*Peridinium spec.*	0,051	*Diatoma elong.*	0,051	*Pediastrum bory.*	0,029
Microcystis-zellen	0,001	*Asterionella formosa*	0,048	*Ankistrod. angustus*	0,046	*Coelastrum microp.*	0,026
Gymnod. helv.	0,001	*Scened.quadric.*	0,040	*Peridinium spec.*	0,045	*Diatoma elong.*	0,025
Pediastrum bory.	0,001	*Gymnod. spec.*	0,039	*Gymnod. helv.*	0,029	*Chlorogonium spec.*	0,024
Gymnod. spec.	0,001	*Coelastrum microp.*	0,028	*Pediastrum bory.*	0,024	*Scened.quadric.*	0,024
Scened. acuminatus	0,001	*Melosira 50µ dünn*	0,025	*Chlamydomonas kl.*	0,021	*Cyclotella spec.*	0,018
Closterium spec.	0,001	*Flagellat mit Spitze ???*	0,019	*Cryptom. >50µ*	0,020	*Chrysococcus spec.*	0,018
Scened.obliquus	0,001	*Pediastrum bory.*	0,016	*Gymnod. spec.*	0,019	*Cryptom. >50µ*	0,015
Melosira 50µ dünn	*	*Oscillatoria 50µ dünn*	0,013	*Melosira 50µ dünn*	0,015	*Scened. acuminatus*	0,010
Euglena spec.	*	*Scened. acuminatus*	0,012	*Coelastrum microp.*	0,015	*Gymnod. helv.*	0,008
Staurastrum paradox.	*	*Navicula spec.*	0,012	*Sphaerocystis spec.*	0,014	*Chlamydomonas kl.*	0,008
Stauroneis (anceps)	*	*Tribonema spec.*	0,012	*Eudorina spec.*	0,014	*Melosira 50µ dick*	0,008
"Vierlingskolonie"	*	*Gymnod. helv.*	0,011	*Melosira 50µ dick*	0,014	*Tabellaria flocculosa*	0,006
Chlorococcus spec.	*	*Cryptom. >50µ*	0,008	*Flagellat mit Spitze ???*	0,011	*Schroederia spec.*	0,006
Trachelomonas spec.	*	*Eudorina/ Pandorina*	0,008	*Anabena 50µ*	0,010	*Nitzschia spec.*	0,005
Oocystis [rund]	*	*Chlorogonium spec.*	0,006	*Tribonema spec.*	0,010	*Scened. arcuatus*	0,005
Pediastrum duplex	*	*Stauroneis (anceps)*	0,006	*Chlorogonium spec.*	0,006	*Kugelketten Cyanob. ??*	0,004
Grünalge [014]	*	*Synedra acus*	0,005	*Trachelomonas spec.*	0,005	*Peridinium spec.*	0,004
Chrysococcus spec.	*	*Pediastrum duplex*	0,004	*Scened. arcuatus*	0,005	*Tetraedron minimum*	0,003
Oscillatoria 50µ dünn	*	*Grünalge [014]*	0,004	*Scened.obliquus*	0,003	*Scened. spinosus*	0,003
Nitzschia spec.	*	*Trachelomonas spec.*	0,004	*Tetraedron minimum*	0,003	*Pediastrum tetras*	0,002
Scened. spinosus	*	*Scened. spinosus*	0,004	*Dinobryon div.*	0,003	*Navicula spec.*	0,002
Stephanod. hantzschii	*	*Pediastrum gracil.*	0,003	*Pediastrum biradiatum*	0,002	*Grünalge [014]*	0,002
Peridinium spec.	*	*Scened. arcuatus*	0,002	*Scened. spinosus*	0,002	*Fragillaria crot.*	0,002
Tetraedron minimum	*	*Tetraedron minimum*	0,002	*Grünalge*	0,002	*Staurastrum paradoxx.*	0,001
Scened. arcuatus	*	*Closterium spec.*	0,002	*Oscillatoria 50µ dünn*	0,001	*Pediastrum duplex*	0,001
Navicula spec.	*	*Scened.obliquus*	0,002	*sichelf. Grünalge [005]*	0,001	*Oscillatoria 50µ dünn*	0,001
Synedra acus	*	*Pediastrum tetras*	0,002	*Closterium spec.*	0,001	*Oscillatoria 50µ dick*	0,001
Pediastrum tetras	*	*Hyalocardium spec.*	0,001	*Navicula spec.*	0,001	*Microcystis-Zellen*	0,001
Crucigenia retang.	*	*Diatoma elong.*	0,001	*Oocystis [rund]*	0,001	*sichelf. Grünalge [005]*	0,001
Chlamydomonas gr.	*	*Oocystis [rund]*	0,001	*Ankistrod. acicularis*	0,001	*Oocystis [rund]*	0,001
Chodatella spec.	*	*Chlorococcus spec.*	0,001	*Crucigenia tetrapedia*	0,001	*Closterium spec.*	0,001
Ankistrod. angustus	*	*Crucigenia retang.*	0,001	*Siderocelis ornata*	0,001	*Scened.obliquus*	0,001
Crucigenia tetrapedia	*	*Ankistrod. acicularis*	0,001	*Tetraedron muticum*	0,001	*Crucigenia retang.*	0,001
Fragillaria crot.	*	*Crucigenia tetrapedia*	0,001	*Fragillaria crot.*	*	*Trachelomonas spec.*	0,001
sichelf. Grünalge [	*	*sichelf. Grünalge [005]*	0,001	*Fragillaria capuc.*	*	*Anabena-zellen*	0,001
Ankistrod. acicularis	*	*Sphaerocystis spec.*	0,001	*Crucigenia retang.*	*	*Ankistrod. acicularis*	*
		Nephrochlamys subs.	0,001	*Phacus longic./ pleuron.*	*	*Lagerheimia generen.*	*
		Tetraedron muticum	*	*"Kolonie" , kugelig. Z.*	*	*Tetrastrum spec.*	*
		Dinobryon div.	*	*Staurastrum paradoxum*	*	*Dinobryon div.*	*
		Schroederia spec.	*	*Microcystis-zellen*	*	*Crucigenia tetrapedia*	*
		Lagerheimia generen.	*	*Lagerheimia generen.*	*	*Euglena spec.*	*
		Melosira 50µ dick	*	*Euglena spec.*	*	*Tetraedron muticum*	*
		Euglena spec.	*	*Pandorina morum*	*	*Tetraedron caudatum*	*
		Tetraedron caudatum	*	*Tetraedron caudatum*	*	*Hyalocardium spec.*	*
		Closterium monilif.	*	*Nitzschia sigmoidea*	*	*Actinastrum hantzschii*	*
		Fragillaria crot.	*	*Oscillatoria 50µ dick*	*	*Crucigenia fenestr.*	*
		Anabena-zellen	*	*Tetrastrum spec.*	*	*Siderocelis ornata*	*
		Staurastrum paradox.	*	*Pediastrum tetras*	*	*Chodatella spec.*	*
		"Kolonie" , kugelig. Z.	*	*Tabellaria fenestrata*	*		*
		Pediastrum biradiatum	*	*Hyalocardium spec.*	*		*
		"Vierlingskolonie"	*	*Schroederia spec.*	*		*
		Gyrosigma acuminat.	*	*Pediastrum duplex*	*		*
		Nitzschia fonticola	*	*Crucigenia fenest.*	*		*
		Siderocelis ornata	*	*Anabena-zellen*	*		*
		Chodatella spec.	*	*Actinastrum hantzschii*	*		*
		Tetrastrum spec.	*	*Stauroneis (anceps)*	*		*
		Tetrastrum spec.	*	*Tetraedron arthrodes.*	*		*
		Actinastrum hantzschii	*	*Chodatella spec.*	*		*
		Crucigenia fenest.	*				
		Cymbella parva	*				
		Oscillatoria 50µ dick	*				

*Tabelle 52: Artenliste für die Bleiloch Talsperre 1996-1999, Reihenfolge nach quantitat. Bedeutung, MW Jahr: durchschnitt-liches Biovolumen der Art in allen Proben des Jahres [mm³/l], *: Biovol. MW kleiner 0,0005 mm³/l*

7.6 Bleiloch Talsperre: Temperaturgradient 1996-98

Datum	Ort	Lage [km]	T max	T 15m	dT max-15m [K]	T Su	I T	max Chl Sonde	Chl 0m Sonde	I Chl Sonde	D T	Überg.	D C	Steig. Überg.	pH max	O2%max	ST	Chla 0m HPLC	Chla Su HPLC	Chl 0m/Su	Dino Chl 0m	Baci Chl 0m	Crypto Chl 0m	Chloro Chl 0m	Cyano Chl 0m	KW	Abb%0m	Abb%Su	Amerkungen: max. Chl.Sonde [m]	max. Tiefe der Messung	lokales Chl max. über Grund
06.08.96	RB	0,0	19,5	13,7	5,9	55,0		5,6	5,6		3,8	11,2	3	0,52	8,9	98,3		20,8			0,0	0,5	18,4	0,8	1,0	97%	2,9%				
06.08.96	Ma	1,3	19,6	13,4	6,3	57,1		7,0	5,3		3,2	11,8	1,2	0,53	8,9	98,6		13,8			0,0	0,5	11,5	0,7	1,1	104%	2,7%				
06.08.96	SA	2,9	19,7	17,0	2,7	11,3		4,1	4,1		3,2	2	2,6	1,35	8,7	94,4		9,9			0,0	0,8	6,5	0,9	1,8	105%	4,5%		3,5		
06.08.96	TB	4,5	19,7	13,0	6,7	59,9		4,7	4,3		3	12	3	0,55	8,7	94,4		12,2			0,0	1,0	8,1	0,8	2,3	100%	3,6%				
06.08.96	PB	7,4	19,9	12,5	7,4	69,5		4,5	3,2		3,8	11,2	3,8	0,66	8,7	96,1		8,2			0,0	1,8	2,4	0,9	3,1	94%	4,9%		X	10	
06.08.96	Pi	10,3	20,3	12,7	7,6	70,9		5,7	4,4		3,6	11,4	1	0,67	8,8	98,6		12,7			0,0	1,9	3,0	1,1	6,6	98%	3,2%				12
06.08.96	To	12,6	20,4	12,9	7,6	68,9		4,8	4,7		3,2	11,8	2,8	0,64	8,7	98,4		20,6			0,0	2,0	2,2	1,3	15,1	109%	2,9%				
06.08.96	SD	20,3	21,3	13,1	8,2	70,6		12,8	8,5		2,2	12,8	2,2	0,64	9,1	132,8		32,8			0,0	2,5	13,2	3,9	13,3	117%	7,5%		X	14	
06.08.96	MB	21,9	20,7	15,3	5,4	51,6		13,6	13,1		4	11	3	0,49	8,9	121,3		37,8			0,0	4,7	13,6	6,6	12,8	108%	7,8%			10	
26.08.96	MA	1,3	20,5	13,7	6,8	64,1		4,2	3,3		4	11	3,8	0,61	9,0	101,5		8,9			0,0	0,1	4,9	0,5	3,4	119%	6,6%		X		
26.08.96	Pi	10,3	20,9	14,1	6,8	60,6		5,1	4,6		2,8	12,2	0	0,56	10,1	177		54,7			0,0	0,0	2,9	0,6	51,2	97%	2,1%				18
26.08.96	SD	20,3	21,1	15,0	6,1	54,2		6,7	6,2		2,8	12,2	2,6	0,50	8,4	102,9		26,6			0,0	2,9	3,3	4,1	16,3	104%	10,7%			13	
04.09.96	MA	1,3	18,1	11,3	6,8	71,8		2,1	2,0		6,2	8,8	0	0,77	8,0	85,1		4,8			0,0	0,1	1,8	0,2	2,8	95%	3,7%				16,9
04.09.96	SA	2,9	17,7	0,0	17,7			2,6	2,1						7,9	73,2		4,8			0,0	0,1	0,8	0,3	3,6	107%	3,7%			2,4	
04.09.96	TB	4,5	18,1	14,3	3,8	44,6		2,4	2,3		8,6	6,4	0	0,59	8,2	84,8		12,1			0,0	0,1	1,3	0,3	10,5	97%	4,1%				17,8
04.09.96	Pi	10,3	18,0	14,4	3,6	40,9		3,2	3,0		7,6	7,4	0	0,49	8,6	85,6		19,8			0,0	0,0	1,1	0,1	18,5	92%	4,2%				
04.09.96	SD	20,3	18,0	17,0	1,0	12,5		4,0	3,7		10,3	4,7	0	0,21	7,8	89,4		22,5			0,0	0,1	3,1	0,6	18,8	101%	4,5%			13	
24.09.96	Pi	10,3	14,5	14,5	0,0	0,1		2,1	1,9		0	15	0	0,00	7,9	30,2		1,1			0,0	0,1	0,5	0,1	0,4	102%	15,6%				X
24.09.96	Sd	20,3	14,4	0,0	14,4	172,6		3,3	2,3		9	6	0	2,40	8,0	36		2,4			0,0	0,0	1,0	0,1	1,2	97%	6,9%				
02.07.97	MA	1,3	15,6	14,2	1,4	1,7		0,0	0,0		0	2,5	1	0,55	7,2	83,8		19,3			0,0	3,3	14,8	1,2	0,0	105%	19,9%		X		
02.07.97	Pi	10,3	19,6	13,6	5,9	13,3		15,4	13,8		1,5	1,5	1,5	3,95	8,1	109,4		33,7			0,0	5,8	13,9	14,0	0,0	102%	24,1%				
30.07.97	RB	0,0	16,8	16,0	0,8	1,6		2,2	2,1		1	2	2	0,41	7,6	88,2		2,4	1,0	2,4	0,0	0,5	1,7	0,2	0,0	110%	9,3%	41,6%			
30.07.97	Ma	1,3	18,0	15,9	2,1	3,2		3,4	3,1		0,2	2,6	0,6	0,81	7,6	89,3		2,8	1,5	1,8	0,0	1,5	0,8	0,5	0,0	114%	25,7%	42,7%			
30.07.97	SA	2,9	19,9	15,8	4,1	6,9		12,7	6,5		0,2	3	1,2	1,36	7,9	92,4		11,1	4,0	2,8	0,0	7,0	0,8	3,4	0,0	95%	14,6%	24,2%	X		
30.07.97	PB	7,4	19,9	15,5	4,4	9,6		33,7	32,1		0,3	3,8	1	1,15	7,9	111,8		70,9	11,5	6,2	0,0	34,6	26,5	9,8	0,0	101%	8,7%	17,9%			
30.07.97	Pi	10,3	21,3	15,6	5,7	10,3		48,0	46,6		0,2	3,2	1,7	1,79	8,8	154,2		77,6	13,8	5,6	0,0	57,3	11,6	8,7	0,0	107%	9,6%	14,2%	XX		
30.07.97	To	12,6	23,4	15,6	7,8	18,0		49,8	32,9		0,8	3	2,8	2,60	8,7	173,4		101,4	20,3	5,0	0,0	50,7	18,9	31,8	0,0	102%	3,3%	13,1%	XXXX		
31.07.97	Ma	1,3	18,6	16,1	2,5	4,2		12,0	11,9		0,8	1,8	0,8	1,37	7,4	92,3		17,2			0,2	10,2	3,1	1,9	0,0	101%	11,8%				
31.07.97	Pi	10,3	21,2	15,6	5,5	11,6		46,1	44,9		1,8	0,6	1,8	9,20	9,0	173,3		107,2			0,0	59,6	15,1	24,2	0,0	96%	7,3%		XX		
31.03.98	RB	0,0	7,2	4,8	1,7	7,4	0,8	7,5	7,5	1,9	0	8,5	0	0,20	7,9			22,4	7,6	2,9								12,7%			
31.03.98	Ma	1,3	7,1	4,8	1,7	1,7	0,5	5,6	3,4	1,7	0	2	1,2	0,86	7,5			11,0	4,7	2,3	2,6	1,7	4,3	2,3	0,1	97%	7,7%	15,6%	X		
31.03.98	ZB	2,1	6,8	4,7	1,7	9,9	0,6	4,5	2,6	0,9	0,7	10	2,4	0,17	7,6			5,7	3,5	1,6	0,4	1,6	2,1	1,5	0,1	90%	11,6%	16,4%	X		
31.03.98	SA	2,9	8,2	4,6	3,3	17,4	1,1	5,3	3,2	1,2	1	8,5	1,2	0,39	8,0			6,5	4,2	1,6	0,6	2,2	1,7	1,8	0,1	95%	11,6%	18,1%	XX		
31.03.98	Tb	4,5	7,3	4,6	2,4	4,2	0,6	5,5	5,0	0,7	1,4	***0,8***	1,5	2,95	7,9			8,8	3,5	2,5	0,3	2,9	2,8	2,6	0,1	92%	12,7%	17,9%	X		
31.03.98	PB	7,4	9,0	4,5	4,5	9,8	0,8	6,0	3,7	0,7	0	4,4	1,8	1,02	7,9			9,4	4,1	2,3	0,0	5,5	1,4	2,3	0,2	89%	12,2%	18,4%	X		
31.03.98	Pi	10,3	10,0	4,6	5,3	19,2	1,1	11,8	5,9	2,5	2,8	1,6	2,4	3,33	8,1			28,9	6,8	4,2	1,1	10,6	7,4	9,3	0,6	89%	8,7%	12,6%	X		
31.03.98	To	12,6	9,3	4,7	4,5	17,8	1,6	17,5	9,6	4,7	3,6	0,8	3,6	5,58	8,0			39,0	10,9	3,6	2,4	19,1	4,1	12,3	1,1	94%	4,9%	13,3%	X		
31.03.98	Hs	16,5	9,9	5,7	3,9	19,5	1,2	7,5	3,4	1,6	4	2	4	1,95	8,0			14,0	9,1	1,5	0,0	8,4	1,9	3,4	0,3	91%	10,0%	20,3%	X		
28.04.98	RB	0,0	8,6	7,3	1,3	3,5	0,5	7,7	5,1	2,1	2	1,2	2	1,11	8,4			21,9	11,1	2,0	1,7	2,1	14,8	3,2	0,2	89%	5,0%	13,5%			
28.04.98	Ma	1,3	11,2	7,3	3,2	3,5	0,4	12,6	12,6	0,7	0	2,2	0	1,46	8,2			34,2	15,1	2,3	5,7	6,6	19,7	2,1	0,1	80%	5,1%	9,9%			
28.04.98	ZB	2,1	10,4	7,2	2,2	9,3	1,3	9,9	9,9	4,4	4,2	0,2	4,2	10,80	8,1			31,6	17,7	1,8	1,8	4,5	17,8	7,2	0,3	90%	5,6%	8,8%			
28.04.98	SA	2,9	9,9	7,3	2,0	4,9	0,6	7,6	7,2	1,1	0	4,8	0	0,43	8,4			31,9	12,7	2,5	0,8	6,7	15,9	8,0	0,4	92%	5,3%	13,0%			
28.04.98	Sb	4,5	11,9	7,2	4,6	9,6	0,9	13,9	13,9	1,8	0	4,2	0	1,08	8,0			48,0	9,8	4,9	0,0	10,9	24,1	12,4	0,6	88%	4,7%	22,4%	XX		
28.04.98	Pb	7,4	11,8	6,8	4,4	14,9	1,4	12,0	7,4	1,8	0,5	5,7	0,5	0,78	7,4			36,6	9,3	3,9	0,0	10,0	14,1	11,9	0,6	91%	7,9%	18,1%			
28.04.98	Pi	10,3	12,8	6,5	6,1	26,8	2,3	18,3	18,3	4,0	2,8	3,2	1,6	1,90	8,5			68,3	19,0	3,6	0,0	15,0	18,2	33,5	1,7	90%	8,3%	11,3%			
28.04.98	To	12,6	13,1	6,5	6,4	23,0	2,1	15,9	15,9	3,1	2,8	1,6	0	4,00	8,2			50,8	14,0	3,6	0,0	21,6	13,8	15,0	0,4	95%	9,5%	15,7%	XX		
28.04.98	HS	16,5	14,1	6,7	7,3	32,7	2,8	15,8	15,8	3,7	2	5	1,6	1,45	8,1			45,5	14,5	3,1	0,0	27,1	5,4	12,3	0,7	94%	10,1%	20,8%			
26.05.98	RB	0,0	11,3	9,4	1,7	4,9	0,4	10,2	8,1	1,6	0,7	4,4	0,9	0,39	8,4			21,5	11,5	1,9	0,0	11,6	8,5	1,2	0,2	97%	10,3%	26,4%			
26.05.98	Ma	1,3	11,7	9,5	1,5	2,4	0,3	7,8	7,7	0,7	0	3,2	0	0,47	8,5			18,3	9,6	1,9	0,0	10,7	6,0	1,3	0,2	99%	14,0%	29,6%			
26.05.98	Pb	7,4	15,6	9,1	5,9	21,4	1,6	6,3	2,3	1,2	2,2	2,8	2	2,12	8,3			4,2	4,5	1,0	0,0	0,9	2,5	0,4	0,1	108%	17,4%	45,6%	X		
26.05.98	Pi	10,3	15,9	9,0	6,2	22,4	2,2	4,9	4,6	0,9	3,2	0,8	3	7,79	8,0			6,3	2,3	2,8	0,0	0,4	5,3	0,5	0,1	105%	11,3%	55,0%			
26.05.98	To	12,6	16,5	9,0	7,2	22,9	1,9	4,4	3,3	0,6	2,8	0,8	2,4	8,96	8,2			2,9	2,1	1,4	0,0	0,2	2,0	0,5	0,1	103%	25,5%	60,5%	X		
26.05.98	Hs	16,5	17,3	9,2	8,0	20,9	1,7	7,7	4,8	0,7	1,6	2	0,7	4,02	8,5			3,5	2,6	1,3	0,0	0,4	1,8	1,3	0,2	119%	39,0%	41,9%			
27.05.98	ZB	2,1	14,3	9,5	3,9	14,1	1,5	9,0	6,3	2,0	3	1,2	3	3,27	8,4			16,2	8,8	1,8	0,0	9,8	5,0	1,2	0,3	103%	13,2%	34,2%	X		
27.05.98	SA	2,9	15,1	9,6	4,6	6,6	1,0	7,0	6,2	1,5	0	2,9	0	1,57	7,6			13,2	8,3	1,6	0,0	3,9	8,2	0,9	0,2	103%	15,5%	30,8%	X		
27.05.98	Sb	4,5	15,9	9,5	5,5	9,6	1,5	6,7	4,8	1,0	0	3,5	0	1,57	8,5			9,9	7,7	1,3	0,0	1,4	7,8	0,5	0,1	108%	10,1%	35,2%	X		
23.06.98	RB	0,0	13,5	12,7	0,6	0,9	0,2	2,4	2,4	0,1	0,4	2	0,4	0,32	8,2			4,4	1,8	2,4	0,0	0,3	3,5	0,5	0,0	95%	11,3%	34,4%			
23.06.98	Ma	1,3	20,0	12,8	3,4	4,1	0,4	7,3	7,3	0,5	0,2	2	0,2	1,71	7,8			19,7	7,1	2,8	0,0	3,5	11,7	4,1	0,3	97%	8,0%	14,2%			
23.06.98	ZB	2,1	21,1	12,7	4,9	6,3	1,0	13,9	13,9	1,3	0,3	2	0,3	2,43	9,0			51,3	5,9	8,7	0,0	6,7	33,3	10,4	1,0	95%	8,3%	14,2%			
23.06.98	SA	2,9	20,3	12,7	5,7	4,5	1,0	18,1	17,0	1,5	0,3	1	0,3	5,65	8,6			85,2	11,8	7,2	0,0	13,5	54,1	16,2	1,3	93%	8,3%	16,7%			
23.06.98	TB	4,5	22,0	12,6	6,5	9,7	1,4	18,5	18,5	2,6	1	1	0,8	6,48	8,6			76,4	11,2	6,8	0,0	17,9	30,7	26,1	1,7	97%	11,5%	13,6%			
23.06.98	PB	7,4	20,5	12,5	6,4	8,9	1,4	17,2	11,4	2,1	0,4	2	0,2	3,19	7,3			62,1	8,3	7,5	0,0	20,3	21,4	19,2	1,2	99%	9,7%	13,9%			
23.06.98	Pi	10,3	21,0	12,4	7,7	20,7	2,2	30,2	30,2	6,5	2,1	1,2	1,9	6,39	8,9			140,5	24,8	5,7	0,0	46,9	30,2	59,9	3,4	94%	12,6%	15,2%			
23.06.98	To	12,6	20,7	12,4	7,8	21,8	2,3	41,3	17,8	5,9	1,8	2	1,7	3,89	8,7			79,5	18,7	4,3	0,0	34,2	20,7	22,8	1,7	102%	15,4%	21,1%			
23.06.98	HS	16,5	19,9	12,5	7,1	17,0	2,1	30,7	30,7	5,3	0,4	4	0,1	1,77	8,6			76,8	17,6	4,4	0,5	36,8	14,3	23,8	1,4	107%	14,9%	20,2%			
08.07.98	Ma	1,3	18,2	13,7	0,2	1,6	0,1	3,4	3,3	0,2	0	15	0	0,01	7,8			5,0			0,0	2,2	1,7	1,1	0,0	107%	42,2%				
08.07.98	ZB	2,1	19,2	13,7	1,2	2,0	0,3	5,3	3,6	0,7	0,5	2,4	0,5	0,50	7,9			11,3			0,0	4,7	4,1	2,3	0,2	100%	27,2%				
08.07.98	Pi	10,3	17,1	13,7	2,4	11,9	1,1	4,9	4,8	1,2	4,4	1	4	2,42	8,7			9,8			0,4	3,1	1,2	4,9	0,2	107%	42,1%				
21.07.98	RB	0,0	17,8	14,9	2,7	2,7	0,4	8,5	8,5	0,9	0	2	0	1,37	8,3			26,2	8,9	2,9	0,0	1,3	23,3	1,6	0,1	97%	6,0%	19,9%			
21.07.98	Ma	1,3	20,0	15,0	3,0	3,8	0,5	7,2	5,0	0,4	0,5	1,5	0,5	2,01	8,9			33,7	10,9	3,1	0,0	9,9	15,0	8,5	0,4	98%	11,9%	18,3%			
21.07.98	ZB	2,1	20,5	14,8	4,6	9,3	1,2	16,5	13,0	2,7	0	4	0,8	1,16	8,3			48,4	9,7	5,0	0,0	9,5	22,6	15,1	1,2	105%	8,0%	21,2%	X		
21.07.98	SA	2,9	24,5	14,8	8,5	10,2	1,1	40,6	17,3	3,8	0	2,4	0,7	3,55	9,0			89,3	16,5	5,4	0,0	26,2	21,9	38,3	3,0	108%	3,6%	13,5%	X		
21.07.98	Tb	4,5	25,7	14,7	9,6	10,5	1,3	43,7	16,7	4,6	0	2,2	0,9	4,36	9,1			101,6	17,2	5,9	0,0	30,5	10,9	55,6	4,6	105%	3,7%	11,8%	X		
21.07.98	Pb	7,4	23,9	14,6	8,7	15,6	1,5	41,9	17,5	5,9	0	3,6	1,1	2,41	8,9			134,4	20,9	6,4	0,0	70,6	6,2	51,0	6,6	101%	6,3%	13,5%	X		
21.07.98	Pi	10,3	24,5	14,4	9,2	18,3	1,6	43,3	25,9	6,3	0	4	1,1	2,29	8,9			150,5	15,5	9,7	0,0	55,0	30,5	57,5	7,6	104%	5,0%	14,6%	X		
21.07.98	To	12,6	26,7	14,5	11,7	23,4	2,5	23,2	23,3	4,1	0	4	0	2,93	8,9			165,6	21,2	7,8	0,0	49,6	34,9	74,3	6,8	107%	4,2%	9,4%			
21.07.98	HS	16,5	27,4	14,2	12,9	19,3		44,7	43,0		0	3		4,30	8,6			138,9	15,8	8,8	0,0	57,7	28,6	48,2	4,4	104%	5,4%	18,4%			
05.08.98	Ma	1,3	18,7	16,0	0,6	4,1		3,7	3,6		0	15		0,04	8,3			7,4			0,2	0,6	4,6	1,8	0,1	106%	24,7%				

Tabelle 53: Kennwerte aus Multisonden-Messungen, Bleiloch Talsperre vom 06.08.1996 bis 05.08.1998; Legende siehe Tabelle 54

Datum	Ort	Lage [km]	T max	T 15m	dT max-15m [K]	T Su	I T	max Chl Sonde	Chl Om Sonde	I Chl Sonde	D T	Überg.	D C	Steig. Überg.	pH max	O2%max	ST	Chla 0m HPLC	Chla Su HPLC	Chl Om/Su	Dino Chl 0m	Baci Chl 0m	Crypto Chl 0m	Chloro Chl 0m	Cyano Chl 0m	KW	Abb%0m	Abb%Su	Anmerkungen: max. Chl Sonde [m]	Anmerkungen: max. Tiefe der Messung	Anmerkungen: lokales Chl max über Grund
05.08.98	ZB	2,1	19,5	15,9	1,8	6,7		6,9	5,6		3,5	0,5		3,58	8,3			18,4			0,4	0,9	14,4	2,5	0,2	104%	10,6%				
05.08.98	Pi	10,3	21,3	15,9	4,6	20,5		1,4	1,1		4	1		4,56	7,8			1,8			0,2	0,1	1,2	0,3	0,0	139%	32,8%				
18.08.98	RB	0,0	18,3	17,0	1,2	3,7	0,3	17,7	17,0	2,9	0,8	4,6	0,8	0,26	8,8			37,3	16,3	2,3	0,0	8,8	27,2	1,2	0,0	92%	5,3%	19,2%			
18.08.98	Ma	1,3	21,3	17,1	1,6	1,9	0,3	17,5	17,5	2,3	0,6	1,2	0,6	1,29	8,7			58,5	20,8	2,8	0,0	27,3	26,4	4,2	0,6	95%	6,8%	19,6%			
18.08.98	ZB	2,1	23,1	16,9	4,0	6,4	0,8	30,1	13,5	4,6	0	3,2	0	1,25	9,2			57,5	17,0	3,4	0,0	42,5	7,1	6,4	1,5	90%	5,3%	24,0%			
18.08.98	SA	2,9	24,3	16,9	6,6	9,9	0,9	30,2	29,9	4,7	0,5	**2**	***0,2***	3,32	9,6			101,8	29,1	3,5	0,0	43,8	40,5	15,3	2,2	99%	4,4%	13,0%			
18.08.98	TB	4,5	26,0	16,9	6,7	10,0	0,9	36,6	18,9	4,4	0,5	**2**	**1,8**	3,34	9,6			74,7	19,5	3,8	0,0	51,3	9,6	11,7	2,2	93%	2,9%	18,5%			
18.08.98	PB	7,4	24,5	16,9	7,0	11,2	1,2	35,4	14,0	5,9	0	**3,2**	**2,4**	2,18	9,5			84,1	16,9	5,0	0,0	59,0	3,9	18,5	2,6	83%	3,1%	18,8%	X		
18.08.98	Pi	10,3	23,9	16,8	6,4	12,9	1,2	15,3	9,5	2,5	0	***4***	**1,8**	1,61	9,4			92,5	19,2	4,8	0,0	54,3	15,4	19,7	3,1	94%	4,4%	20,7%	X		
18.08.98	To	12,6	23,3	16,8	5,9	11,8	1,4	43,5	23,9	8,6	0	***4***	**2**	1,47	9,5			131,6	26,7	4,9	0,0	76,5	17,0	35,0	3,1	96%	7,0%	17,4%	X		
18.08.98	HS	16,5	24,4	16,5	7,7	21,4	1,5	45,2	26,5	6,8	0,8	***4***	**2**	1,92	9,0			126,4	26,3	4,8	0,0	53,3	15,1	52,6	5,3	99%	10,1%	24,1%	X		
29.09.98	RB	0,0	15,5	15,2	0,2	0,2		3,6	3,3		0	2		0,10	9,1			6,8	4,7	1,4	0,0	0,2	5,9	0,6	0,1	100%	9,7%	15,9%			
29.09.98	Ma	1,3	16,8	15,2	0,1	0,9		3,2	3,2		0	15		0,01	9,2			8,2	5,6	1,5	0,0	0,2	7,5	0,5	0,1	100%	6,9%	10,9%			
29.09.98	ZB	2,1	17,5	15,2	0,9	1,1		5,4	5,1		0,8	0,8		1,14	9,6			14,4	5,3	2,7	0,0	0,2	13,7	0,5	0,0	95%	5,5%	7,1%			
29.09.98	SA	2,9	16,5	15,2	0,3	0,5		3,9	3,8		0,4	2,4		0,13	9,3			8,8	2,7	3,2	0,0	0,1	8,1	0,5	0,0	93%	6,5%	8,7%			
29.09.98	Tb	4,5	17,4	15,2	0,9	1,4		4,6	4,2		1,2	0,8		1,11	9,5			9,0	2,4	3,8	0,0	0,2	8,3	0,5	0,0	99%	6,1%	23,8%			
29.09.98	Pb	7,4	16,2	15,2	0,8	0,9		4,1	3,6		0,4	1,4		0,59	9,3			10,6	2,7	3,9	0,0	0,2	9,8	0,7	0,0	99%	6,9%	18,2%			
29.09.98	Pi	10,3	16,5	15,1	0,5	3,8		6,3	5,4		0	15		0,03	9,2			13,0	2,6	5,0	0,0	0,2	12,4	0,4	0,0	88%	8,0%	15,3%			
29.09.98	To	12,6	15,7	15,1	0,4	0,4		9,6	3,5		0,8	0,4		1,05	8,7			11,7	3,0	3,9	0,0	0,2	10,9	0,5	0,1	90%	10,4%	20,2%			
29.09.98	HS	16,5	15,5	14,5	0,9	7,1		6,3	4,3		0	15		0,06	9,6			10,7	3,8	2,8	0,0	0,3	9,8	0,5	0,1	93%	19,7%	23,7%			
23.04.99	Rb	0,0	7,4	6,0	1,4		3,6										2,6	16,2			0,3	0,0	9,4	0,8	0,0	65%					
23.04.99	Ma	1,3	6,2	6,0	0,1		0,0	4,3	2,4	-0,2					8,0	71,3	2,6	9,9			0,0	4,6	4,0	0,6	0,0	93%					
23.04.99	ZB	2,1	9,3	6,1	3,2		10,4										2,5	4,6			0,0	3,2	0,7	0,4	0,0	94%					
23.04.99	SA	2,9	8,4	5,8	2,6		13,0										2,6	6,1			0,0	3,8	1,4	0,4	0,0	93%					
23.04.99	Tb	4,5	7,7	6,0	1,7		8,7										2,9	9,4			0,0	4,8	3,2	0,7	0,0	92%					
23.04.99	Pb	7,4	8,3	5,7	2,6		14,2										2,4	7,5			0,0	3,7	2,4	0,7	0,0	91%					
23.04.99	Pi	10,3	8,0	5,6	2,4		18,3	11,9	5,7	1,0					7,8	67,4	2,2	12,0			0,0	5,0	5,0	1,2	0,0	94%					
23.04.99	To	12,6	8,1	5,4	2,7		18,1										2,4	6,5			0,0	3,4	1,9	0,8	0,0	94%					
23.04.99	HS	16,5															1,9	16,2			0,0	11,4	1,9	2,9	0,0	101%					
18.05.99	Rb	0,0	9,8	8,3	1,5		7,9										1,5	13,3			0,0	4,9	9,5	0,9	0,0	115%					
18.05.99	Ma	1,3	9,4	8,5	0,9		2,8	8,8	6,6	0,2					7,9	101,8	1,5														
18.05.99	ZB	2,1	9,7	8,2	1,5		10,5										1,6	18,9			0,0	7,3	12,5	1,4	0,0	112%					
18.05.99	SA	2,9	12,2	8,4	3,7		19,3										1,1	37,6			0,0	19,3	23,6	3,0	0,0	122%					
18.05.99	Tb	4,5	11,6	8,2	3,4		15,4										1,1	39,8			0,0	21,7	23,7	3,1	0,0	122%					
18.05.99	Pb	7,4	15,2	8,2	7,0		31,7										1,1	42,5			0,0	26,8	21,2	3,9	0,0	122%					
18.05.99	Pi	10,3	13,7	8,1	5,7		26,7	19,0	17,9	3,3					9,1	143,4	0,9	56,9			0,0	30,0	35,1	4,5	0,0	122%					
18.05.99	To	12,6	13,7	8,0	5,7		32,3										0,9	53,2			0,0	38,0	19,8	5,8	0,0	119%					
18.05.99	HS	16,5	15,2	8,1	7,1		47,9										0,9	59,9			0,0	42,7	14,3	10,5	0,0	113%					
01.06.99	Ma	1,0															1,4	9,7			0,1	1,2	7,5	1,0	0,0	101%					
01.06.99	Pi	6,0															1	16,6			0,3	5,2	6,1	4,7	0,0	98%					
18.06.99	Rb	0,0	14,1	12,1	2,0		4,7										4,3	1,4	0,6	2,2	0,0	0,2	1,1	0,1	0,0	102%					
18.06.99	Ma	1,3	14,7	12,2	2,5		4,4	1,6	1,4	0,0					7,8	87,3	4	0,5	0,6	1,0	0,0	0,1	0,5	0,1	0,0	130%					
18.06.99	Zb	2,1	16,6	11,9	4,7		11,8										4,2	3,4	0,7	4,8	0,0	0,5	2,9	0,3	0,0	109%					
18.06.99	SA	2,9	13,6	11,9	1,7		13,6										3,7	2,1	0,9	2,2	0,0	0,4	1,5	0,1	0,0	118%					
18.06.99	Tb	4,5	16,5	12,0	4,6		19,0										3,8	2,1			0,0	0,6	1,3	0,2	0,0	102%					
18.06.99	Pb	7,4	17,9	11,9	6,0		25,4										3,1	6,3	1,9	3,3	0,0	2,4	3,7	0,3	0,0	103%					
18.06.99	Pi	10,3	18,8	11,8	7,0		25,2	3,5	2,8	0,3					7,7	76,5	3,3	2,6	1,4	1,9	0,0	0,3	1,8	0,2	0,0	90%					
18.06.99	To	12,6	18,3	11,7	6,6		23,4										2,8	4,4	1,2	3,7	0,0	0,4	3,1	0,1	0,0	83%					
18.06.99	HS	16,5	18,9	11,7	7,2		24,3										1,4	24,2	5,2	4,7	0,0	8,2	7,5	5,5	0,0	88%					
16.07.99	Rb	0,0	18,2	14,7	3,5		9,5										2	21,2	6,7	3,2	0,0	4,2	13,7	2,7	0,0	97%					
16.07.99	Ma	1,3	18,3	14,8	3,5		6,9	6,9	6,8	0,4					8,0	171,1	1,8	20,2	8,7	2,3	0,0	4,4	13,6	2,8	0,0	103%					
16.07.99	Zb	2,1	18,6	14,6	4,0		16,5										1,3	43,5	11,3	3,8	0,0	17,2	20,6	4,6	0,0	98%					
16.07.99	SA	2,9	18,7	14,6	4,1		14,5										1,3	40,0	11,3	3,5	0,0	19,0	12,7	4,5	0,0	91%					
16.07.99	Sb	4,5	19,4	14,6	4,8		13,8										1,3	46,4	9,7	4,8	0,0	27,9	11,9	5,3	0,0	97%					
16.07.99	Pb	7,4	19,5	14,4	5,2		19,4										1,1	64,6	17,4	3,7	0,0	49,9	10,3	6,5	0,0	103%					
16.07.99	Pi	10,3	20,0	14,0	5,9		25,9	13,2	12,2	2,2					8,5	329,5	1	65,6	16,1	4,1	0,0	48,1	12,1	6,6	0,0	102%					
16.07.99	TO	12,6	19,7	14,1	5,6		24,3										1	53,4	13,8	3,9	0,0	34,0	8,7	8,7	0,0	96%					
16.07.99	HS	16,5	20,2	14,0	6,3		24,6										0,9	52,9	12,3	4,3	0,0	26,7	11,8	10,4	0,0	92%					
13.08.99	Rb	0,0	17,0	16,5	0,4		1,7										3,4	4,6	4,0	1,2	0,0	0,0	4,3	0,0	0,0	93%					
13.08.99	Ma	1,3	16,9	16,6	0,3		1,3	3,8	3,7	0,2					7,4	91,3	2,8	9,3	6,6	1,4	0,0	0,0	9,1	0,0	0,0	98%					
13.08.99	Zb	2,1	18,7	16,5	2,1		4,8										2,3	20,4	5,4	3,7	0,0	0,0	28,1	0,0	0,0	138%					
13.08.99	SA	2,9	18,3	16,6	1,7		5,1										1,7		8,7												
13.08.99	Tb	4,5	17,9	16,5	1,3		5,0										1,7	26,9	6,2	4,3	0,0	0,3	29,4	0,0	0,0	110%					
13.08.99	Pb	7,4	17,9	16,5	1,5		7,8										1,8	21,5	7,3	2,9	0,0	0,0	19,6	0,0	0,0	91%					
13.08.99	Pi	10,3	18,1	16,4	1,6		10,1	5,2	4,0	0,8					8,1	122,5	1,8	14,1	6,0	2,4	0,0	3,6	6,5	1,4	0,0	81%					
13.08.99	TO	12,6	18,2	16,4	1,8		10,2										1,4	25,5	8,6	3,0	0,0	5,8	13,8	2,5	0,0	86%					
13.08.99	HS	16,5	18,3	16,4	1,9		11,4										1,1	29,5	11,8	2,5	0,0	19,2	8,9	4,2	0,0	110%					
09.09.99	Rb	0,0	20,0	16,9	3,1		3,4										1,4	42,8	7,3	5,8	0,0	0,5	41,8	3,2	0,0	106%					
09.09.99	Ma	1,3	18,3	17,0	1,3		2,4	10,9	9,9	0,7					7,9	173,4	2,4	23,7	9,1	2,6	0,0	0,7	21,7	0,4	0,0	96%					
09.09.99	Zb	2,1	18,8	16,8	2,0		6,1										1,7	42,0	5,2	8,1	0,0	0,0	40,3	0,0	0,0	96%					
09.09.99	v We	2,5	20,3	16,8	3,4		6,5											13,0			0,0	0,0	13,6	0,4	0,0	**108%**					
09.09.99	SA	2,9	20,3	16,9	3,4		6,9										1,4	10,4	11,5	0,9	0,0	0,3	10,3	0,4	0,0	106%					
09.09.99	Tb	4,5	19,2	16,9	2,3		3,4										2,6	18,4	3,2	5,7	0,0	0,0	19,0	0,3	0,0	105%					
09.09.99	Pb	7,4	18,9	16,8	2,1		6,1										2,7	3,9	3,7	1,1	0,0	0,0	3,9	0,2	0,0	103%					
09.09.99	Pi	10,3	19,1	16,7	2,4		9,2	7,4	4,5	0,6					8,5	177,8	2,5	18,6	3,8	4,9	0,0	0,2	16,4	0,3	0,0	91%					
09.09.99	To	12,6	18,9	16,6	2,3		9,5										1,6	36,6	3,9	9,4	0,0	0,0	32,9	0,6	0,0	92%					
09.09.99	HS	16,5	8,6	5,9	2,7		21,3										1,2	49,6	10,2	4,9	0,0	18,1	23,5	1,2	0,0	86%					

Tabelle 54: Kennwerte aus Multisonden-Messungen, Bleiloch Talsperre vom 05.08.98-09.09.99, Lage: Abstand vonRemptendorfer Bucht [km]; T max: max. Temperatur (=0m) [°C]; T 15m: Temperatur in 15m Tiefe; dT max-15m: Temperaturdifferenz 0m-15m [K]; TSu: Summe der Temperaturdifferenzen, die sich anhand der Kennwerte zwischen 0 und 15m errechnen läßt [K/15m] (siehe 4.3.2.1); IT: aus genauem Verlauf des Tiefenprofils errechnetes Integral der Temperaturdifferenz [K/m in 0-15m]; Chl Sonde: muß noch mit Faktor in µg umgerechnet werden; DT: Dicke der Oberflächenlamelle [m]; DC: Dicke der Phytoplankton-haltigen Lamelle [m]; Überg.: Dicke der Übergangschicht zwischen Oberflächenlamelle und durchmischter

Schicht [m]; IC: vgl. IT, nur Chlorophyll Sonde; Steig. Überg.: Steilheit der Übergangsschicht [K/m]; KW: Verhältnis Modell Chla / gemessenem Chla (HPLC); Chl0m/Su: Verhältnis des per HPLC gemessenen Chl in 0m zu dem der summierenden Probe; Abb%0m, Abb%Su: prozentualer Anteil an Chlorophyll a Abbauprodukten an Summe des Chl a + seiner Abbauprodukte (molar); grau unterlegt: Anmerkungen

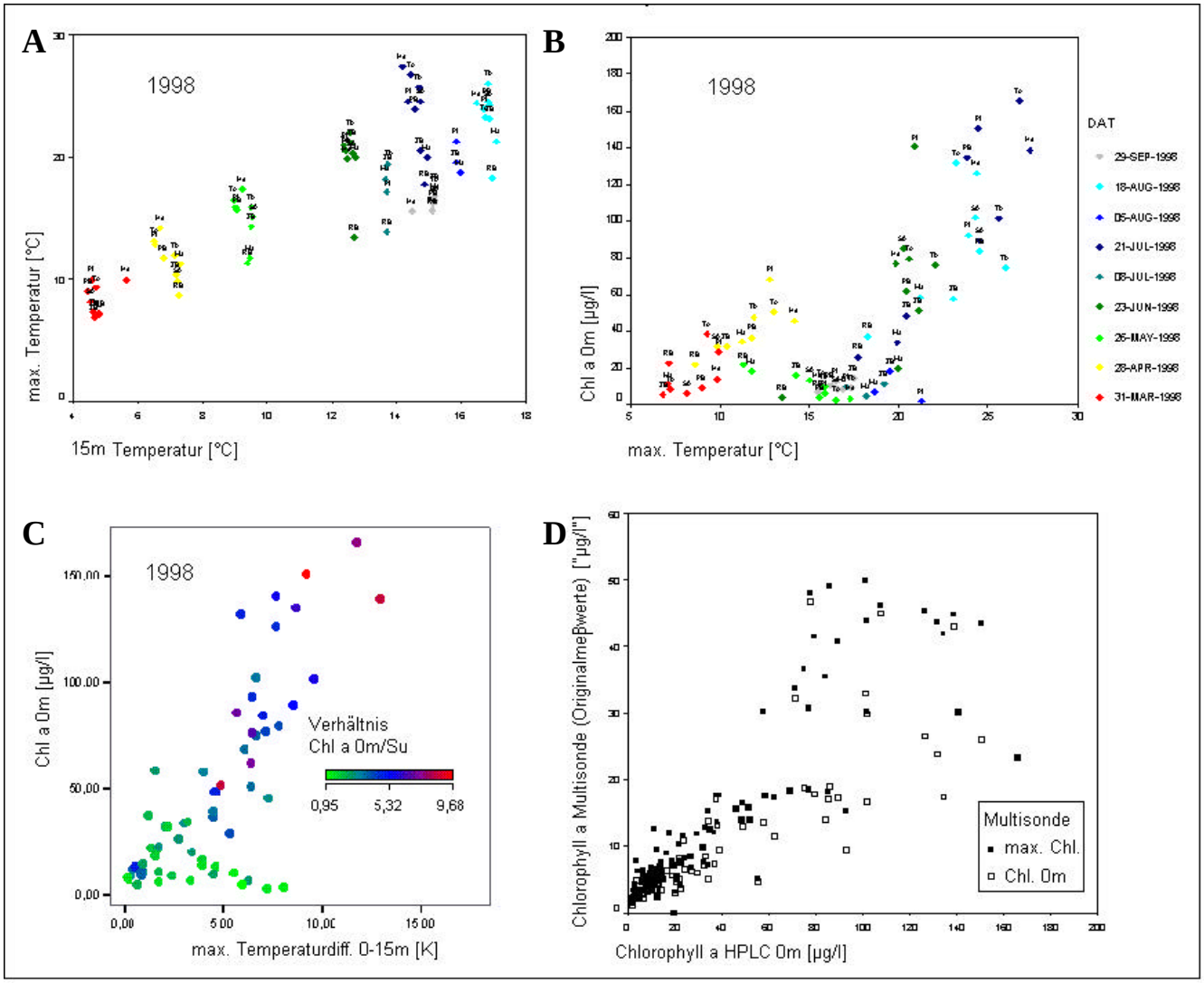
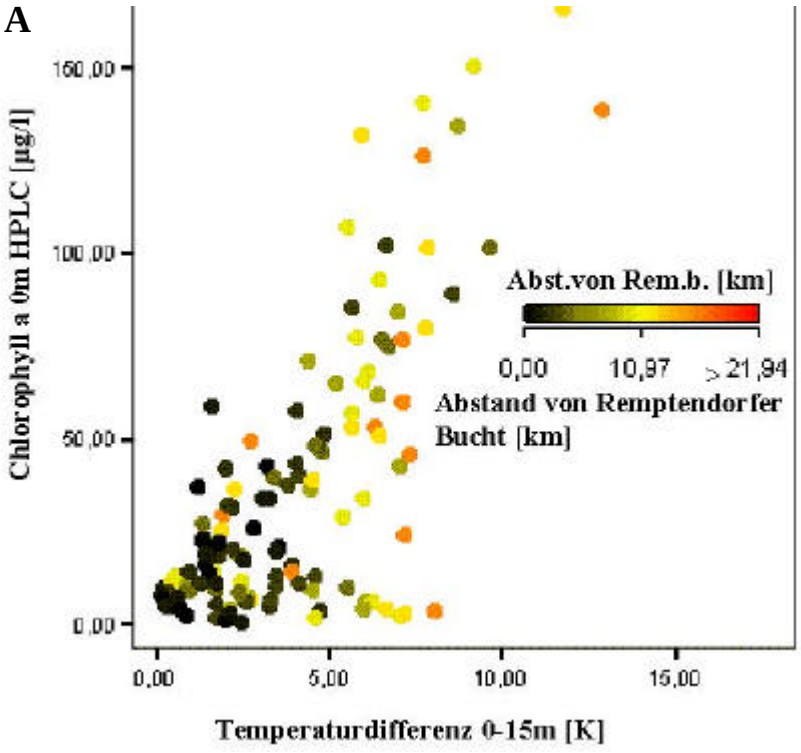


Abbildung 166 (oben): Kennwerte aus Tiefenprofilen für das Jahr 1998, A: 15m Wassertemperatur und max. Temperatur; B: max. Wassertemperatur und Chlorophyll a in 0m; C: max. Temperaturdifferenz 0-15m und Chlorophyll a in 0m; D: Chlorophyll a mit HPLC bestimmt und Originalmeßwerte der Multisonde



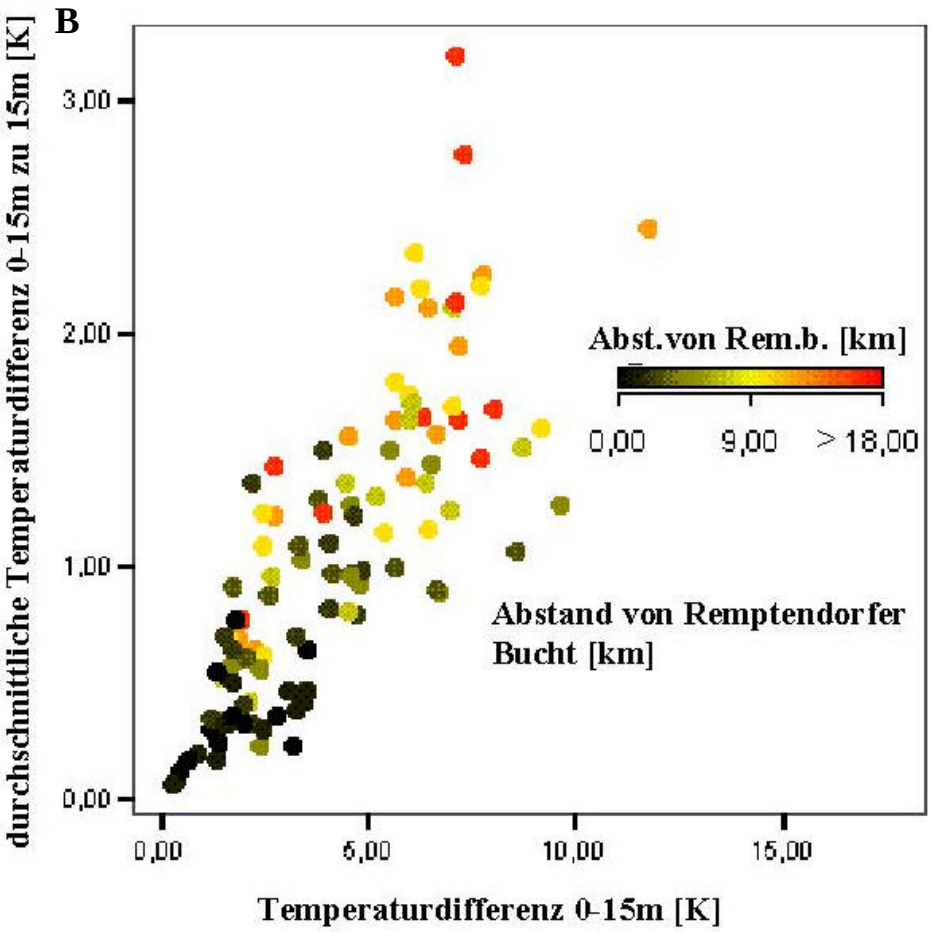


Abbildung 167: interaktive xy-Grafik von A: Temperaturdifferenz0-15m [K] und Chlorophyll a in 0m; B: Temperaturdifferenz 0-15m und entsprechender mittlerer Temperaturdifferenz; C: Chlorophyll a in 0m und summierenden Proben; alle Teilabbildungen mit farblicher Kennzeichnung des Abstandes von der Remptendorfer Bucht (bzw. von Belüftungsanlage), Daten von Bleiloch Talsperre während Belüftung, 1997-1999

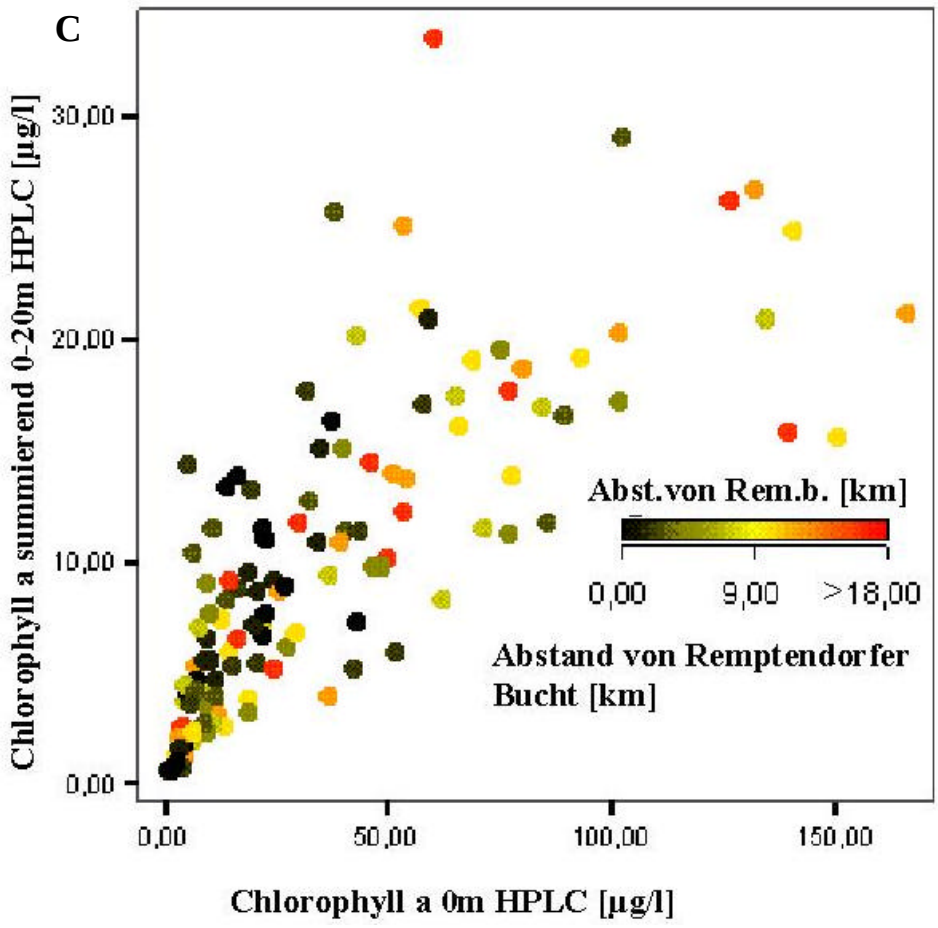


Abbildung 168(nächste Seite): Temperaturgradient bzw. Chlorophyll a (Chl a) im Verlauf der Bleiloch Talsperre (Mauer links, Stauwurzel rechts); A: Chl a 0m 1998; B: Chl a 0m 1999; C: Temperaturdifferenz 0-15m, 1998; D: wie C nur 1999; E: Chl a summierender Proben (0-20m), 1998; F: wie E nur 1999; durchschnittliche Temperaturdifferenz 0-15m (Durchschnitt Temperatur 0-15m minus Temperatur 15m), entspricht anschaulich gesehen „Integral“ bzw. im Gradienten steckender Energie

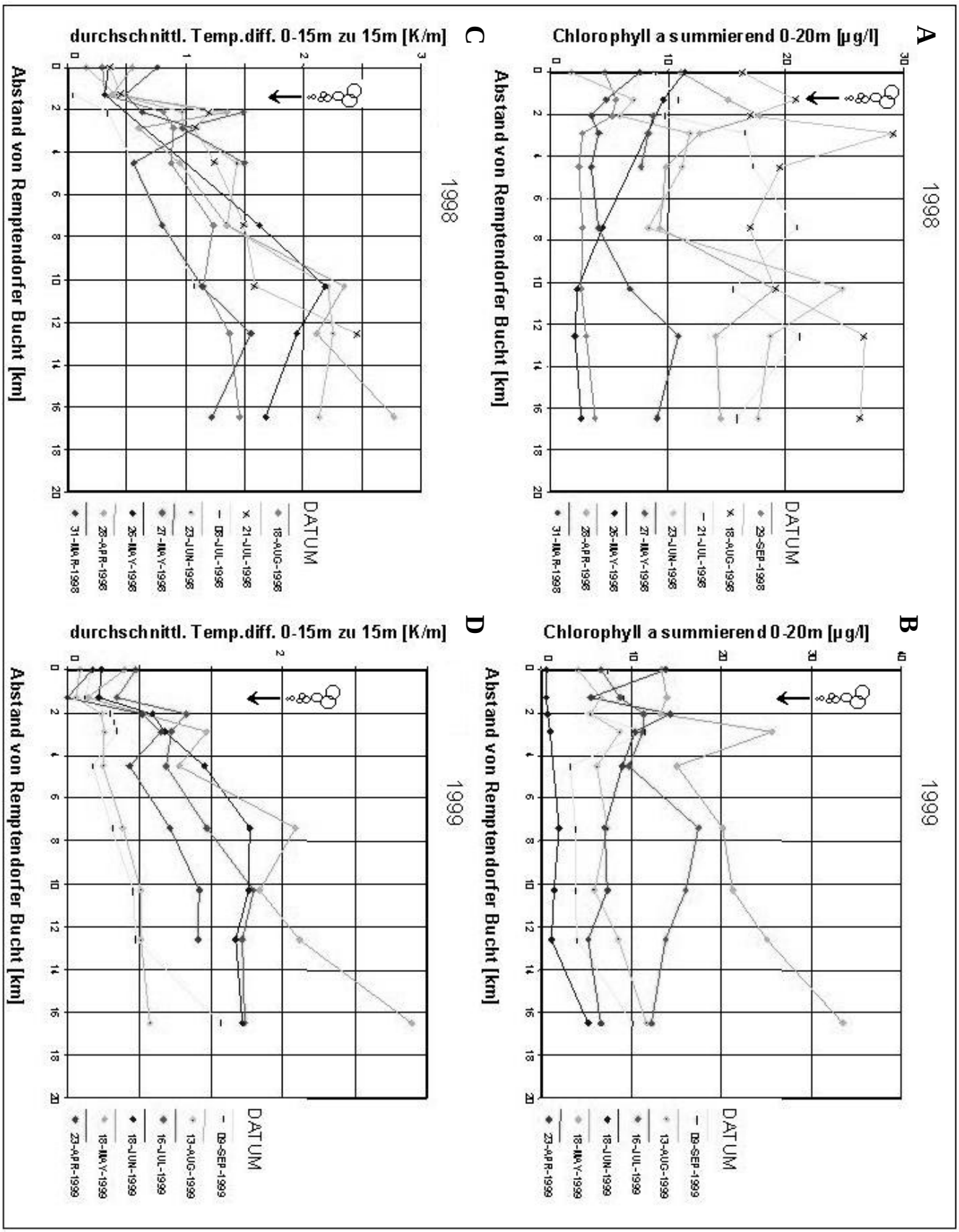


Abbildung 169: Kennwerte der Temperaturprofile: Chlorophyll a summierender Proben (0-20m, A+B) sowie durchschnittliche Temperaturdifferenz von 0-15m (C+D), gegen Lage der Probenahmestellen aufgetragen

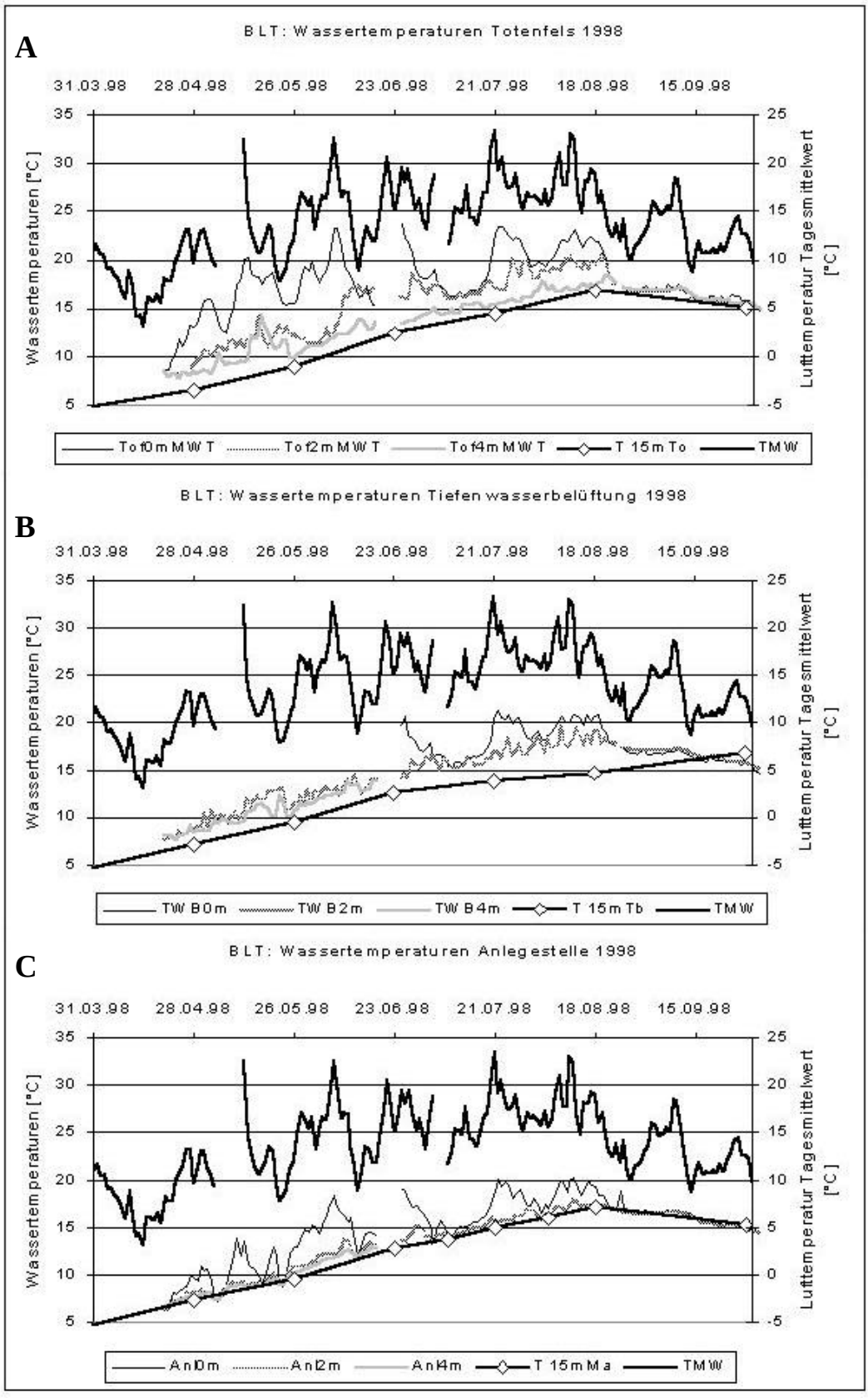


Abbildung 170: Wassertemperaturen aus Dataloggermessungen, 1998, Bleiloch Talsperre; A: Probenahmestelle Totenfels (Tof); B: Tiefenwasserbelüftung (TWB); Anlegestelle (Anl); TMW: Lufttemperatur-Tagesmittelwert: wird auf sekundärer y-Achse aufgetragen, deren Skalierung um 10K verschoben ist (weshalb die Werte der Lufttemperatur über den Wassertemperaturen dargestellt werden; in Wirklichkeit würden sich die Linien häufig überschneiden, was die Darstellung sehr unübersichtlich machte; insgesamt liegt der Tagesmittelwert der Lufttemperatur häufig unter der Wassertemperatur an der Oberfäche)

7.7 Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: grau: Einzugsgebiet der Bleiloch Talsperre (BLT) nach Loth, Herschel, Schröter & Liebert, 1995 (leicht verändert), vgl. auch Karte Abbildung 8 _____ *29*

Abbildung 2: Bilder der Bleiloch Talsperre: A: Landschaft hinter Ablauf (Ausgleichsbecken), Prallhang, Gleithang und die typische Bewaldung sind gut zu erkennen; Probenahmeort Totenfels; C Staumauer; Personenschiffahrt auf dem Hauptbecken; Blasenschleier mit Blick Richtung Hauptbecken (Wettera); Nahaufnahme des Auftriebsbereiches des Blasenschleiers; Belüftungsanlage von Verankerspunkt in der Nähe der Staumauer aus gesehen _____ *30*

Abbildung 3: Strömungen an einem Luftblasenschleier (nach Kranenburg, 1978, aus Jerzykowski & Witter (1998)) *35*

Abbildung 4: Strömungen, die durch einen Luftblasenschleier in einem geschichteten See entstehen können (nach Schladow & Fisher, 1995, leicht verändert); A: nur eine „Intrusion“, d.h. nur in einer Tiefe schiebt sich eine Wasserschicht vom Blasenschleier weg zwischen Epilimion und Hypolimnion; B: es bildet sich eine zweite „Intrusion“ aus („one internal detrainment point“) _____ *36*

Abbildung 5: nach Schröter & Witter, 1998: Aufbau der Belüftungsanlage: Darstellung des Seiltragwerkes einschließlich der Rohraufhängungen, zur Lage der Belüftung siehe Abbildung 7 _____ *36*

Abbildung 6: Berechnung des Jahresverlaufes der Phytoplanktonent-wicklung in der Bleiloch Talsperre bei variierter Durchmischungstiefe nach SALMO (Loth, 1996) _____ *38*

Abbildung 7 : A: Lake Nepean (Australien) mit Probenahmestellen und Belüftungsanlage, B: Temperatur-Isolinien ohne Belüftung (oben) und C: - mit Belüftung (unten) nach Schladow und Fisher, 1995 _____ *39*

Abbildung 8: Bleiloch Talsperre mit Probenahmeorten, den Hintergrund liefert die Topographische Karte Schleiz (1:50000, L 55 36, Schummerungsausgabe 1967, Bayrisches Landesvermessungsamt München), die hier jedoch verkeinert dargestellt wurde; Abkürzungen der Probenahmeorte: RB: Remptendorfer Bucht, Ma: Mauer, ZB: Zentralbecken, SA: Slip-Anlage, TB: Tiefenwasserbelüftung (Saalburg), PB: Pößnigsbucht, Pi: Piere, To: Totenfels, Hs: Heinrichstein, Sd: Saaldorf, Mb: Mühlberg, Ha: Harra, Blankenstein, vgl. auch Einzugsgebiet der Bleiloch Talsperre in Abbildung 1 _____ *42*

Abbildung 9 (vorige Seite): A: verschieden alte Kulturen dreier Cyanobakterien (links: Pseudanabaena (enthält nur Phycocyanin), mitte: Synechocystis (enthält Phycocyanin und Phycoerythrin), rechts: bras. Oscillatoria (enthält ebenfalls beides, aber wesentlich mehr Phycoerythrin), je weiter hinten die Kulturen stehen, umso älter sind sie); B: zur Probenahme verwendetes Boot der TLU; C: genutzte Waters HPLC-Anlage; D: Wetterstation auf der Bleiloch Talsperre (Probenahmeort Mauer); E: von A.. Domin verwendetes PAM-Fluorometer; F: Mulitsonde vor Einsatz in Bleiloch Talsperre; G: verwendetes Durchflußzytometer _____ *44*

Abbildung 10: Zusammensetzung des Lösungsmittelgemisches (nach Programmierung derMischventile, also vor Säule) im verwendeten HPLC-Gradienten, Retentionszeiten der Pigmente am Detektor, Pfeile geben die Zusammensetzung des Lösungsmittelgemisches an, die zum Zeitpunkt der Elution hinter der Säule vorgelegen haben muß _____ *46*

Abbildung 11: Eichfaktoren(Eichung) und Extinktionskoeffizienten (Ext.k440nm) nach HPLC online-Spektren auf 440nm = Integrationswellenlänge umgerechnet _____ *47*

Abbildung 12 : nach dem 2. Weg errechnete Eichkoeffizienten (gleiche Chromophoren, y-Achse) im Vergleich zu den nach dem 1. Weg errechneten Eichfaktoren (x-Achse) _____ *49*

Abbildung 13: schematische Anordung der Filter des verwendeten Durchflußzytometers, FSC: forward scatter (Vorwärtsstreuung), SSC: sideward scatter (Seitwärtsstreuung); BP: bandpass Filter, LP: longpass Filter _____ *52*

Abbildung 14: Modelldaten und Ergebnisse multivariater linearer Regression: eingesetzte systematische Abweichungen in linker Spalte, Ergebnis der Regression (Modell) im Vergleich rechts; ChlCya /-Chlo: eingesetzte Menge Chl a für Cyanobakterien bzw. Chlorophyceen, Chl/Zea bzw. Chl/Lut: eingesetzte Pigmentstöchiometrien (variieren in Zeitverlauf), ChloM / CyaM: Modell Chl a Werte nach multivariater linearer Regression; KW: Verhältnis Modell/gemessenes Chl a _____ *63*

Abbildung 15: Modelldaten und die Ergebnisse mit mulitvariater linearer Regression, links: eingesetzte Daten, rechts: Vergleich eingesetzte und Modell-Werte; ChlCya /-Chlo: eingesetzte Menge Chl a für Cyanobakterien bzw. Chlorophyceen, Chl/Zea bzw. Chl/Lut: eingesetzte Pigmentstöchiometrien (variieren in Zeitverlauf), ChloM / CyaM: Modell Chl a Werte nach multivariater linearer Regression; KW: Verhältnis Modell/gemessenes Chl a __64

Abbildung 16 : Modellierung des Einflusses der Korrelation A: distinkte Populationen, B: nur an jeweils 7 von 35 Tagen überschneiden sich die Populationen nicht, x-Achse: Probenreihenfolge _____65

Abbildung 17: Modellrechn. mit der Abfolge von verschiedenen Spezies; A: einfache Abfolge mit versch. Abstand; B: geschloss. Abfolge C: geschl. Abfolge, eine Spezies mit umgek. Alterstrend _____66

Abbildung 18 : A: modellierter Jahresgang mit im Frühjahr dominierenden Bacillariophy-ceen, die im Sommer von Chlorophyceen und gegen Herbst hin schließlich von Cyanobakterien abgelöst werde; B: Regressions-Kennwerte: Chl/MP: Chlorophyll a pro Markerpigment, (proz.)gew.Verh: (prozentual) gewichtetes Verhältnis der eingesetzten Pigmentstöchiometrien; SPSS: multivariate Regression; iterat.: iteratives Modell; proz gew.: iteratives Modell mit normierten Daten _____67

Abbildung 19 : grafische Darstellung der rechnerischen Fraktionierung von Laborkulturmischungen, A-E: Pigmentzusammensetzung der einzelnen Fraktionen der 5 Mischungen, F: aus Fraktionen durch multivariate Regression errechnete Algengruppenanteile, 1. Balken: tatsächliche Anteile laut Konstruktion (T); 2. Balken: laut Modell 1 (Zea, Lut, Fuc, M1); 3. Balken: laut Modell 2 (ß-Car, Chl b, Chl c, M2), Spezieszusammensetzung siehe Tabelle 7; Ergebnisse der Regressionen siehe Tabelle 41 (Anhang) _____73

Abbildung 20: Laborkultur-Experiment mit Microcystis aeruginosa und Aphanozomenon flos-aquae in batch-Reinkultur; Kulturverlauf Aphanizomon: A: absolute Pigmentkonzentation, B: relative Pigment-Zusammensetzung; Kulturverlauf Microcystis: C: wie A; D: wie B; Kulturverlauf Mischkultur: E: wie A; F: wie B; G: Pigmentzusammensetzung der Fraktionen der Mischkultur; ★: in der Probe war die Nachweisgrenze der HPLC Methode erreicht, nur Zeaxanthin konnte integriert werden _____80

Abbildung 21 : Experiment mit Mischkulturen einer Chlorophycee und eines Cyanobacterium in batch-Kultur A: Pigmentzusammensetzung im Kulturverlauf in den jeweiligen Anätzen; B prozentuale Anteile der Gruppen im Kulturverlauf (ins Modell wurden die Pigmentstöchiometrien beim Beimpfen eingesetzt) _____83

Abbildung 22: Kulturverläufe von Aphanizomenon und Selenastrum Mischkultur (vgl. Abbildung 21B), aus Fraktionsdaten errechnete Chlorophyll a/Markerpigment Stöchiometrien sowie Anteile an Chlorophyll a; L Koeff: Verhältnis Chlorophyll a zu Lutein [µg/µg], Marker für Selenastrum;, C Koeff: ensprechend für Canthaxanthin, Marker für Aphanizomenon _____84

Abbildung 23: Fraktionierung von Freiland-Proben: A: Algengruppenanteile nach "Mainzer Modell"; B: nach aus Fraktionen errechneten Modellen; C: Pigmentzusammensetzung in Fraktionen; D und E: Modell und gemessene Chlorophyll a Werte nach „Mainzer Modell“; F + G: - nach angepaßten, aus Fraktionen errechneten, Modellen für die jeweiligen Proben_____86

Abbildung 24 : Arendsee HPLC-Probe 1996: A: Markerpigmentkonzentrationen und Chlorophyll a, B: daraus nach "Mainzer Modell" errechnete Algengruppenverteilung, C: mikroskopisch ermitteltes Biovolumen der Algengruppen _____89

Abbildung 25 : A: Biovolumina einzelner Cyanobakterien-Spezies im Arendsee 1996; B:Zusammensetzung der Cyanobakterien-Pigmente _____90

Abbildung 26 : Modellierung des Zusammenhanges zwischen Biovolumen und Pigmentgehalten bei Cyanobakterien im Arendsee 1996; A: Absolute Pigmentkonzentrationen, wie sie aus den Biovolumina nach dem Modell errechnet wurden; B: Modell-Pigmentgehalte für einzelne Spezies; es werden jeweils erst die absoluten Werte, danach die auf 100% gesetzte Carotinoid-Zusammensetzung gezeigt _____91

Abbildung 27 : Vergleich der durch Modelle aus Biovolumina errechneten Pigmentmuster mit den tatsächlich gefundenen A: SPSS Modell B: "von Hand" verbessertes Modell _____92

Abbildung 28: Ergebnisse der Clusteranalyse mit Arendsee-Daten _____93

Abbildung 29: Verteilung des Verhältnisses von Modell- und gemessenem Chlorophyll a (KW= Kontrollwert) für die einzelnen Probenahmejahre (A: 1996, B: 1997, C: 1998), Ergebnisse des iterativen Modelles mit allen Daten,

Ausreißer können hier definiert und bei weiteren Analysen ausgeschlossen werden (Fälle vor grau hinterlegtem Bereich) 96

Abbildung 30: A: Verteilung des Verhältnisses der Modell-Werte zu den gemessenen Werten (KW:=Kontrollwert) für verschiedene Modelle der Datenauswertung; B: absolute Regression des iterativen Modelles; B: – des Regressionsmodelles mit normierten Daten; C: – des "Mainzer Modelles", d.h. Modell mit Laborreferenzen, keine Anpassung; D: – des Regressionsmodelles mit absoluten Daten; es wurden jeweils die Bleiloch Talsperren Daten von 1996, 1997 und 1998 eingesetzt, wobei für jedes Jahr ein separates Modell verwendet wurde 98

Abbildung 31: grafische Darstellung, wie sie zur Anpassung des itrativen Modelles verwendet wurde; A: Mainzer-Modell Werte wurden eingesetzt; B: iteratives Modell (ohne Ausreißer); C: iteratives Modell wie in B, Ausreißer wurden bei Darstellung aber mit einbezogen 100

Abbildung 32: durchschnittliche Pigmentkonzentrationen im verwendeten Datensatz, Bleiloch Talsperre 1996-1998 101

Abbildung 33: Pigmentzusammensetzung der aus Bleiloch Talsperren Proben gewonnenen Fraktionen, A: 1996, B: 1997, C: 1998, bei gleicher Maschenweite wird immer erst das Filtrierte, dann das Filtrat angegeben; Zahlen in Datenbeschriftung Maschenweite in µm an, F: Filtriertes, A: Filtrat; U: unfraktionierte Probe 109

Abbildung 34: A: Tabelle mit den Koeffizienten der aus Fraktionen errechneten Modelle für die Jahre 1996-1998; B: Vergleich der Modellgüten von iterativen Modellen der jeweiligen Jahre (itMod) bzw. Modellen, die aus Fraktionen errechnet wurden (anMod) 110

Abbildung 35 (links): A: Pigmentzusammensetzung verschiedener Proben vom 17.07.1999, die Probe vom Piere Ufer Ost fällt wegen ihres erhöhten Zeaxanthingehaltes auf; B: Fraktionen dieser auffälligen Probe zeigen eindeutig den Chlorophyll a Beitrag der Cyanobakterien, die schon mit 100µm Gaze fast quantitativ herausgefiltert werden können; Legende siehe Abbildung 36 (unten) 112

Abbildung 36: Anwendung verschiedener Auswertemodelle auf die in gezeigten Proben vom 16.07.1999; A: für die Datenauswertung wurde ein ergänztes Modell benutzt, bei dem für die Piere Ufer Ost Probe und ihre Fraktionen eine eigene Variable für das dort vorkommende Zeaxanthin benutzt wurde; B: Auswertung mit dem iterativen Modell für das Jahr (für alle Proben außer der auffälligen) führt bei der Piere Ufer Ost Probe zu einem extrem geringen Kontrollwert, da Zeaxanthin nicht als unabhängige Variable vorgesehen ist; C: wird bei der Modellbildung die Piere Ufer Ost Probe ganz normal einbezogen, ergibt sich insgesamt ein schlechteres Modell für alle Proben, das Zeaxanthin generell als unabhängige Variable einschließt; D: Tabelle mit in den Abbildungen eingesetzten Koeffizienten 113

Abbildung 37: Chlorophyll a Abbauuprodukte und Modell-Chlorophyll a (aus iterativen Modellen der jeweiligen Jahre) in ihrem Verhältnis zu gemessenem Chlorophyll a; absolute Konzentration der Abbauprodukte gegenüber Differenz von Modell zu gemessenem Chlorophyll a: A: 0-5m Proben, B: 10-20m Proben; relative Abbauprodukt-Anteile (im Verhältnis zum Chlorophyll a) und Kontrollwert (:= Verhältnis des Modell Chlorophyll a zum gemessenen): C: 0-5m Proben, D: 10-20m Proben 117

Abbildung 38: A: Streuung der Summen von n zufällig streuenden Werten; B: Tabelle mit entspr. Werten; k: Anzahl addierter Zufallszahlen (siehe Text) 118

Abbildung 39: A: Verteilungskurve von Artenzahl gegen Biovolumenanteil (bezogen auf Jahressumme); B: Algengruppenanteil ermittelt durch mikroskopische Biovolumenbestimmung bzw. HPLC Pigmentanalysen 1998 und 1999(C); D: Gesamt-Biovolumen und Chlorophyll a an der Mauer in 0m 1996-1999; E: wie C nur Piere 121

*Abbildung 40: durch multivariate Regression errechnete Pigmentstöchiometrien von einzelnen Algengruppen in der Bleiloch Talsperre im Vergleich mit Labor-Spezies der gleichen Gruppen; A: absolute Werte; B: relative Zusammensetzung; *: Gruppen, die im jeweiligen Jahr nur sehr geringe Anteile erreichten, Lutein und Fucoxanthin korrelierten 1996, Peridinin wurde nur in wenigen Proben überhaupt nachgewiesen* 126

Abbildung 41: Photosynthetisch aktive Strahlung (Tagesmittelwert) und Verhältnisse der Xanthophyllzykluspigmente [mmol/mmol] mit Dt: Diatoxanthin, Dd: Diadinoxanthin, Z: Zeaxanthin, V: Violaxanthin, F: Fucoxanthin, P: Peridinin ; an Mauer(A: Diadino-, Diato-, Fucoxanthin + Peridinin, B: Zeaxa-, Violaxanthin, Lutein) und Piere (C: wie A, D: wie B) in Oberfächenproben 1998 129

Abbildung 42: Verhältnisse der Xantho-phyllzykluspigmente (XZP) in der Bleiloch Talsperre, 1998, Oberflächen-proben; Z bzw. Zea: Zeaxanthin, V bzw. Vio: Violaxanthin, L bzw. Lut: Lutein, Dt bzw. Diato: Diatoxantin, Dd bzw. Diad: Diadi-noxanthin, F bzw. Fuc: Fucoxanthin, P bzw. Peri: Peridinin: A: Verhältnisse der Pigmente in Abhängigkeit von dem Tagesmittelwert der Lichteinstrahlung; B: Verhältnis von Poolgröße zu Deepoxi-dierungsgrad bei dem jeweiligen Xantho-phyllzyklus; C: Verhältnisse der Deepoxidierungsgrade bzw. der Poolgrößen der Xanthophyll-zykluspigmente zwischen den beiden Xanthophyllzyklen 131

Abbildung 43: Verhältnisse von Diato- zu Diadino(xanthin) (B: Mauer; D: Piere) sowie ihrer Summe zu Fuco(xanthin) + Peri(dinin) (= rel. Poolgröße) (A: Mauer; C: Piere) in Tiefenprofilen der Bleiloch Talsperre 1998; Verhältnisse von Zea(xanthin) zu Viola(xanthin) (F: Mauer; H: Piere) sowie ihrer Summe zu Lutein (E: Mauer; G: Piere) ebenda 132

*Abbildung 44: Einordnung der für die Bleiloch Talsperre errechneten Markerpigment-Chlorophyll a Stöchiometrien im Literaturvergleich, fettes Quadrat mit Kreuz: Bleiloch Daten (iteratives Modell des jew. Jahres), schwarze Raute: „Mainzer Modell“, Rudolph, 1989; x-Achse: Verteilung der Werte, nach der Größe geordnet (0-100%), *: dieser Marker spielte in dem jeweiligen Datensatz quantitativ keine Rolle und kam außerdem selten vor bzw. korrelierte mit anderen Markern; A: Peridinin: n=20, B: Fucoxanthin: n=51, C: Alloxanthin: n=17, D: Lutein: n=31; E: Zeaxanthin: n=44; F: Verteilung für alle Markerpigmente; G: Tabelle mit Minima und Maxima der jew. Stöchiometrien, n: Zahl der Angaben, werden Ausreißer ausgeschlossen, so daß sich eine mehr oder weniger gleichmäßige Verteilung der Werte ergibt, sind die Verhältnisse der minmal bzw. maximal gefundenen Werte wesentlich geringer 135*

Abbildung 45: Sichttiefe (ST) und Chlorophyll a in der Bleiloch Talsperre 1996-1999; A.: ST und 0m Proben; B: ST und SU Proben 143

Abbildung 46: A: (oben) Chlorophyll a Dynamik an Mauer (fette Linie), Piere (Fläche) und Saaldorf (dünne Linie), echte Zeitachse von 1994 bis 1999; B-D (nächste Seite): Markerpigmentzusammensetzung (µg-bezogen) an drei Probenahmeorten in der Bleilochtalsperre von 1996 bis 1999 (0m Proben), x-Achse in Kategorien, benachbarte Balken stehen für aufeinanderfolgende Tage; B: Mauer; C: Zentralbecken; D: Piere 145

Abbildung 47: Chlorophyll a Konzentrationen (HPLC) an Mauer, Slip-Anlage und Tiefenwasser Belüftung (Saalburg) am 30. und 31.07.1997 in 0m (Balken) und 0-20m summierender Probe (Punkte); B: Multisonden Profile von Temperatur und Chlorophyll a an der Tiefenwas-serbelüftung (Saalburg); C: wie B nur für Mauer 147

Abbildung 48: Zooplankton-Biomasse und Chlorophyll a Gehalt von 1994-1999 in der Bleilochtalsperre (von Projektpartner Dr.A.Herschel/TLU mikroskop. bzw. photometrisch bestimmt und mit eigenen Chl a Werten ergänzt), Probenahmeort Mauer 148

Abbildung 49: Bleiloch Talsperre 1996: Längsgradient der Phytoplanktonanteile sowie Tiefengradienten 151

Abbildung 50: Bleiloch Talsperre 1997: Längsgradient der Phytoplanktonanteile in 0m und summierenden Proben152

Abbildung 51: Bleiloch Talsperre 1998 (bis 21.07.1999): Längsgradient der Phytoplanktonanteile in 0m und summierenden Proben 153

Abbildung 52: Bleiloch Talsperre 05.08.1998-18.05.1999: Längsgradient der Phytoplanktonanteile in 0m und summierenden Proben 154

Abbildung 53: Bleiloch Talsperre 1999 (ab 18.06.1999): Längsgradient der Phytoplanktonanteile in 0m und summierenden Proben, Legende siehe Abbildung 51 155

Abbildung 54: Quantitatives Vorkommen einzelner Algengruppen im Längsgradienten 1996 (A-D) und 1997 (E-F), die y-Achsen Skalierung ist bei den einzelnen Grafiken unterschiedlich, auf der x-Achse wird jeweils der Abstand der einzelnen Probenahmeorte angegeben (im gebogenen Talsperrenverlauf gemessen) 157

Abbildung 55: Quantitatives Vorkommen einzelner Algengruppen im Längsgradienten 1998 (A-D) und 1999 (E-F), die y-Achsen Skalierung ist bei den einzelnen Grafiken unterschiedlich, auf der x-Achse wird jeweils der Abstand der einzelnen Probenahmeorte angegeben (im gebogenen Talsperrenverlauf gemessen) 158

Abbildung 56: A: engeres Längsprofil 26.08.1996; B: 10 unabhängige Schöpfgänge an der Piere zur Prüfung der Reproduzierbarkeit, während der Probennahme trieb das Boot Richtung Ufer ab 159

Abbildung 57:Querprofile 1997: A: 31.07. zusätzliche Proben im Hauptbecken sowie Querprofil an der Slip-Anlage; B: 27.08. Querprofile im Hauptbecken (2x), an der Slip-Anlage und der Piere; C:24.09. Querprofile im Hauptbecken (2x), an der Slip-Anlage, der Pößnigsbucht und der Piere 160

Abbildung 58 (oben): Querprofile 1998; A: 28.04.; B:27.06.; C:22.07.; D:18.08. 161

Abbildung 59 (links): Querprofile 1999; A: 16.07. Längsprofil sowie zusätzliche Proben (Algengrup-penanteile), wobei für die Piere Ufer Ost Probe ein eigenes Modell verwendet wird, das Zeaxanthin einschließt (siehe Kapitel 4.1.1.4 – partielle Datenauftei-lung) 161

Abbildung 60: Tiefenprofile der qualitativen Phytoplanktonverteilung (nach HPLC-Pigment-analysen) A: 1996 Mauer und Piere; B: 1997 Mauer; 1997 Piere; D: 1998 Mauer; E: 1998 Zentralbecken; F: 1998 Piere, Probennahme ab 1997 in 0m, (0,5m,) 1m, 2m, 5m 10m und 20m 165

Abbildung 61: Chlorophyll a Tiefenprofile im Vergleich der Probenahmestellen; A: 1997; B: 1998 166

Abbildung 62: Tiefenprofile einzelner Phytoplanktongruppen an aufeinanderfolgenden Tagen 1997; A: Mauer 1.-3.Juli; B: Piere 1.-3.Juli, C: Mauer 29.-31.Juli; D: Piere 29.-31.Juli; E: wie B nur Daten anders angeordnet; F: wie B nur Daten anders angeordnet 168

Abbildung 63: Tiefenprofile einzelner Phytoplanktongruppen 1997 und 1998; A: Piere 30./31.07. 1997; B: 26.08.1998 Mauer; C: 26.08.1998 Piere; D: 23.06.1998 Mauer; E: 23.06.1998 Piere 169

Abbildung 64: Chlorophyll a und seine Abbauprodukte in Bleiloch Talsperren Proben; A: xy-Plot der absoluten Konzentrationen; B: prozentualer Anteil der Abbauprodukte (molar an Summe von Chlorophyll a + Abbauprodukten) gegen den Chlorophyll a Gehalt [µg/l] aufgetragen 170

Abbildung 65: Chlorophyll a und seine Abbauprodukte in den Tiefenprofilen an Mauer und Piere; A: 1997; B 1998; C: 1996-1998: Zusammensetzung der Chlorophyllderivate in Tiefenprofilen an der Mauer; D: wie C nur Piere 172

Abbildung 66: Chlorophyll a Gehalt in 0m und Anteil an Chlorophyll a Abbauprodukten; A: Mauer 1997; B: Mauer 1998; C:Piere 1997; D: Piere 1998 173

Abbildung 67: Phäopigmente in verschiedenen Tiefen und bei verschiedenen Chlorophyll a Konzentrationen; A: bei Chlorophyll a Konzentrationen bis 20µg/l; B: bis 200µg/lGruppeneinteilung bzgl. Chlorophyll a jeweils bis zu dem x-Wert (1: 0-1µg/l, 2:1-2µg/l, ...), bzgl. Tiefen: 0: Proben aus euphotischer Schicht, 1: Proben aus durchmischter Schicht, 2: Proben aus Tiefen unter 20m, 3: summierende Proben 0-20m 174

Abbildung 68: Verteilungsdichte der prozentualen Chlorophyll a Abbauprodukt-Anteile (in % der Summe der molaren Chlorophyll a- und Abbauprodukt-Mengen) in Oberflächenproben aus der Bleiloch Talsperre 1996-1998 175

Abbildung 69: Bleiloch Talsperre 1998, 0m Proben: Chlorophyll a und seine Abbauprodukte: A: absolute Konzentrationen an der Mauer; B: - an der Piere; C: relative Abbauproduktanteile und Zooplanktonbiovolumen an der Mauer; D: - an der Piere 176

Abbildung 70: Zeitverlauf der Algengruppenzusammensetzung (A), der Phäopigmentzusammen-setzung in 0m Proben von 1996-98 (B) und der Zooplanktonzusammensetzung und -Vorkommen (C) an der Mauer 1994-98 177

Abbildung 71: Zeitverlauf der Algengruppenzusammensetzung (A) und der Phäopigment-zusammensetzung (B) in 0m Proben an der Piere 1996-1998 178

Abbildung 72: Algengruppen- und Phäopigmentzusammensetzung bei Fraktionen vom 23.06.1998; A: Phäopigmentzusammensetzung in Oberflächen über den Längsgradienten hinweg; B: wie A nur mit 50µ Gaze Filtriertes aus den gleichen Proben; C: Algengruppenzusammensetzung der unfraktionierten Proben, Legende siehe F; D: wie C nur 50µmFiltriertes; E: Phäopigmentzusammensetzung Heinrichstein (23.06.1998, 0m) in 5 verschiedenen Fraktionen; FI: Filtriertes, das was von Gaze der entsprechenden Maschenweite zurückgehalten wird; FA: Filtrat, Partikel, die durch die entsprechende Gaze dringen; Ur: ursprüngliche, unfraktionierte Probe; F: wie E nur Algengruppenzusammensetzung 180

Abbildung 73: Phytoplankton-Zusammensetzung anhand von mikroskopischer Analyse von Oberflächenproben; A: Mauer; B: Piere (für 1999 liegen hier nur die Gruppen-Zusammensetzungen vor, Cyanobakterien werden unter Microc., Bacillariophyceen unter Bac. cycl., Chlorophyceen unter Chlo.coc. und Cryptomonaden unter Cryptomonas zusammengefaßt); Dinoph.: Dinophyceen, Bac.cycl.: zyklische Bacillariophyceen, Chryso: Chrysococcus spec., Chlo.coc: kokkale Chloropyhceen, Cryptom.: Cryptomonas spec., Rhod.: Rhodomonas spec.,

Microc.: Microcystis aeruginosa, fäd.Cya: fädige Cyanobakterien; rot markierte Zeitbereiche entsprechen quantitativer Auswertung, übrige wurden semiquantitativ ausgewertet; die semiquantitativen Häufigkeitsklassen von 1-4 wurden zur Darstellung exponentiell gewichtet (e^(Klasse)), was für Klasse 1 zu einem relativen Wert von 2.7, für 2 von 7.4, für 3 von 20 und für Klasse 4 von 54,6 führte; _____185

Abbildung 74: Spezies-Zusammenset-zung der Chlorophy-ceen (A) und Fucoxanthin-haltigen Algen (B) für quantitative und semiquantita-tive Mauer-Proben (quantitative Proben sind durch den Datenpunkt in Biovolumen Datenreihe erkennbar, Gewichtung der semiquan-tiativen Häu-figkeitsklassen siehe Legende Abbildung 73); häufige Spezies werden mit auffälligen Mustern dargestellt, die übrigen Spezies (unten in Legende) treten nicht in quantitativ bedeutsamen Mengen auf, ihre Färbung läßt sich in der Grafik deshalb nicht finden _____188

Abbildung 75: Spezies-Zusammensetzung der Cyanobakterien (A), Cryptomonaden und Euglenophyta (B) und Dinophyceen (C) für quantitative und semiquantitative Mauer-Proben (vgl. vorangegangene Abb.)_____189

Abbildung 76: Größenverteilung des analysierten Biovolumens an Phytoplankton in den Jahren 1996-1998 _____190

Abbildung 77: Größenklassen des Biovolumens innerhalb A: der Fucoxanthin-haltigen Spezies; B: der Chlorophyceen; C: der Cryptomonaden an der Mauer in den Jahren 1996-1998 _____191

Abbildung 78: exemplarische Darstellung einiger Multisonden-Temperaturprofile; A: Tiefenprofile an allen Probenahmeorte am 23.06.98; B: wie A nur 18.08.98; C Tiefenprofile der Piere über das Jahr 1998; D: wie C nur Mauer_____194

Abbildung 79: Temperatur-Isolinien für die Probenahmetage des Jahres 1998 an der Bleiloch Talsperre, Gradienten in Tiefe und Talsperrenverlauf; A: 31.03.; B: 29.04.; C: 26.05.; D: 23.06.; E: 09.07.; F: 21.07.; G: 18.08.; H: 29.09.1998; x-Achse: Abstand von Remptendorfer Bucht [0-18km], links ist also die Mauer, rechts die Stauwurzel; y-Achse: Tiefe 0-45m; Isolinien geben jew. ganze Gradzahlen an, unterste gestrichelte Linie zeigt Ende der Messung an _____195

Abbildung 80: zeitliche Entwicklung (kategoriale x-Achse!) der Wassertemperatur im Tiefengradient an Mauer (A) und Piere (B), sowie 0m Wassertemperaturen an allen Probenahmeorten im Zeitverlauf: C: 1996-1997; D: 1998-1999; Reihenfolge der Orte in Legende entspricht Lage: Ma: Mauer, Tb: Tiefenwasserbelüftung (Saalburg), Pi: Piere, Sd: Saaldorf, Mb: Mühlbach, Ha: Harra, BS: Blankenstein vor Zellulosefabrik (Anfang August 1999 wurde Betrieb der Fabrik zeitweise eingestellt, was unmittelbar zur Deckung der Kurven von Blankenstein und Harra führt, die sonst wegen warmer Abwässer stark abweichen)_____197

Abbildung 81: 0m Wassertemperaturen im Längsgradienten der Bleiloch Talsperre (1996-1998) _____198

Abbildung 82 A-F: Temperaturen in 0 und 15m Wassertiefe an Mauer (Nähe Belüftung) und _____199

Abbildung 83: exemplarische Tagesgänge von Luftemperatur und Wassertemperaturen in verschiedenen Tiefen 20.04.-30.04.1998; A: Totenfels (12 km von Belüftung), B: Anlegestelle (Nähe Staumauer & Belüftung); Temp.: Lufttemperatur-Verlauf, Temp.MW.: Mittelwert der 0m Wassertemperatur, Anleg/Totf xm: Wassertemperatur in xm Tiefe an Anlegestelle (A) bzw. Totenfels (B); PHAR MW.: Tages-Mittelwert der photosynthetisch aktiven Strahlung _____201

Abbildung 84 : examplarische Tagesgänge der Wassertemperaturen 18.05.-28.05.1998 (Näheres siehe vorangegangene Abb.) _____202

Abbildung 85 A: Lufttemperatur-Tagesmittelwerte und Standardabweichung im Vergleich mit 15m Wassertemp. (interpoliert); markierte Zeiträume: Tagesmittel unter 15m Temmperatur; B: 0m Wassertemperaturen an drei Orten im Jahresverlauf (Tagesmittelwerte), Tof: Totenfels, TWB: Tiefenwasserbelüftung, Anl.: Anlegestelle Nähe Mauer; im Vergleich: Tagesmittelwerte der Lufttemperatur und Wassertemperatur in 15m_____203

Abbildung 86 : A: Tagesmittelwerte der Lufttemperatur und der Wassertemperaturen an den verschiedenen Meßstationen; B: wie A, statt einfachen Tagesmittelwerten der Lufttemperatur wurden die Temperaturen der vorangegangenen Tage mit abnehmender Gewichtung berücksichtigt (siehe kleine Grafik); Tof: Totenfels, TWB: Tiefenwasserbelüftung, Anl.: Anlegestelle _____204

Abbildung 87: Differenzen der Wassertemperaturen zur Lufttemperatur (Tagesmittelwerte, Lufttemperatur wie in vorangegangener Grafik gewichtet)_____205

Abbildung 88: Kennwerte des Gradienten in der Bleiloch Talsperre: A: Chlorophyll a 0 im Längsgradienten 1998; B: wie A nur 1999; Temperaturdifferenz 0-15m gegen 0m Chlorophyll a 1998; D: wie C nur 1999; _____ 207

Abbildung 89: Kennwerte des Gradienten in der Bleiloch Talsperre: A: Verhältnis Chlorophyll a 0m/summierende Probe Abstand von Remptendorfer Bucht aufgetragen 1998; B: wie A nur 1999; C: Temperaturdifferenz 0-15m gegen 0m Chlorophyll a 1998; D: wie C nur 1999; nächste Seite: E: durchschnittliche Temperaturdifferenz 0-15m (proportional zu „Integral“) und 0m Chlorophyll a 1998; F: wie E nur 1999; G: durchschnittl. Temperaturdifferenz 0-15m und Chlorophyll a der sum. Proben 1998; H: wie G nur 1999; Datenpunktbeschrift. geben Orte an _____ 208

Abbildung 90: Temperaturdifferenz 0-15 und Chlorophyll a in 0m sowie "Steilheit" des Temperaturgradienten – interaktives SPSS Streudiagramm, Bleiloch Talsperre 1997+98 _____ 210

Abbildung 91: Temperaturdifferenz 0-15 und Chlorophyll a in 0m sowie Dicke der Oberfächenschicht – interaktives SPSS Streudiagramm, Bleiloch Talsperre 1997+98 _____ 210

Abbildung 92: Temperaturdifferenz 0-15 und Chlorophyll a in 0m sowie prozentualer Anteil an Chlorophyll a Abbauprodukten (molar an Summe von Chlorophyll a und seinen Abbauprodukten) – interaktives SPSS Streudiagramm, Bleiloch Talsperre 1997+98 _____ 211

Abbildung 93: Zusammenhang zwischen Algengrup-pen-Vorkommen und Temperaturgradienten; A: absolute Konzen-trationen; B: relative Anteile an Chlorophyll a; auf der x-Achse ist jeweils die Tempera-turdifferenz zwischen 0 und 15m Tiefe aufgetr-agen, auf der y-Achse das Chlorophyll a der jeweiligen Gruppe (nach iterativem Mo-dell aus HPLC Daten errechnet) _____ 213

Abbildung 94: A: dem Modell zwischen Wassertemperatur Differenz 0-15 und maximalem Chlorophyll a Gehalt in 0m zugrunde liegender beob achteter Zusammenhang 1998 (Linie: Modellannahme); B: anhand von Tagesmittelwerten der Dataloggerdaten (Wassertemperatur in 0m und interpolierter 15m Wassertemperatur) errechnete maximale Chlorophyll a Konzentration, wobei der in A gezeigte Zusammenhang eingesetzt wurde, zusätzlich werden die tatsächlich gemessenen Chloropyll a Konzentrationen abgebildet _____ 214

Abbildung 95: anhand von Tagesmittelwerten der Dataloggerdaten (Wassertemperatur in 0m und interpolierter 15m Wassertemperatur) errechnete maximale Chlorophyll a Konzentration 1998; zusätzlich werden die tatsächlich gemessenen Chloropyll a – und Zooplankton-Konzentrationen abgebildet; A: Modell- und gemessene Chlorophyll a Werte für Anlegestelle bzw. Mauer und Zooplankton Mauer; B: wie A nur Totenfels bzw. Piere, Zooplankton Mauer (nur dort wurde Zooplankton bestimmt) _____ 215

Abbildung 96: anhand von Tagesmittelwerten der Dataloggerdaten (Wassertemperatur in 0m und interpolierter 15m Wassertemperatur) errechnete maximale Chlorophyll a Konzentration 1999; zusätzlich werden die tatsächlich gemessenen Chloropyll a – und Zooplankton-Konzentrationen abgebildet; A: Modell- und gemessene Chlorophyll a Werte für Anlegestelle bzw. Mauer und Zooplankton Mauer; B: Modell- und gemessene Chlorophyll a Werte für Saalburg (keine Zooplankton-Daten); C: wie A nur Totenfels bzw. Piere, Zooplankton Mauer (nur dort wurde Zooplankton bestimmt) _____ 216

Abbildung 97: Hintergrundattenuation in der Bleiloch Talsperre, von Ligninsulfonsäuren aus der Papierproduktion geprägt; A: Entwicklung des Attenuationskoeffizienten von 1989-1999,.filtrierte Proben ; B: spektrale Eigenschaften des Wassers (praktisch ohne Phytoplankton, Bleilochtalsperre Saalburg. 18.12.96), gemessene absolute Lichtintensitäten in verschiedenen Tiefen C: wie B nur relative Lichtintensität in verschiedenen Tiefen; D: Abnahme der Lichtin-tensität verschiedener Wellenlängen mit der Tiefe, für das eingestrahlte Sonnenlicht (tats. Spek-trum, siehe C, 0m) ergibt sich wie für die Summe aller Wellenlängen (Intensität bei 0m für alle nm gleich) im Gegensatz zu einzelnen Wellenlängen kein exakter exponentieller Zusammenhang _____ 218

Abbildung 98 (links): Zusammenhang zwischen Attenuationskoeffizienten und Tiefe mit 1% Licht _____ 219

Abbildung 99(links): Prozente der Algen-bedingten Attenuation an Gesamt-Attenuation bei verschiedenen Hintergrund-Attenuationskoeffizienten und verschiedenen Algenkonzentrationen (Bereich, der von 1989-1999 in der Bleiloch Talsperre gefunden wurde), der Abbildung liegt die Annahme eines Chlorophyll a-spezifischen Absorptionskoeffizienten von 0,007352m²/mgChl a zugrunde _____ 219

Abbildung 100: typische Tiefen-Gradienten der Temperatur, des Sauerstoffs, der ortho-Phosphat-, Nitrat- und Siliciumoxid-Konzentration an 4 ausgewählten Tagen (06.08.96, 05.05.97, 30.06.97 und 02.06.98), x-Achse: Tiefe [m], kategoriale Einheiten: jeweils 0, 2, 5m, danach in 5m Stufen weiter ; A: Mauer; B: Totenfels 221

Abbildung 101: kurzwellige Absorption (UV 254nm, korreliert mit organ. Belastung) und Nitrat im Tiefengradienten über den Zeitverlauf an Mauer (A+B) und Totenfels (C+D) 223

Abbildung 102: Tiefenprofile an der Mauer 1996-1998; A: Silicium; B: ortho-Phosphat; für den Totenfels lagen nur relativ wenige Meßwerte vor, weshalb auf die Darstellung verzichtet wird 224

Abbildung 103: Wasserchemie im Längsgradienten der Bleiloch-Talsperre (Oberfächenproben), linke Spalte: 1996, rechte Spalte: 1997, es werden jeweils ähnliche Daten einander gegen-übergestellt 225

Abbildung 104: Wasserchemie im Längsgradienten der Bleiloch-Talsperre (Oberfächenproben), 1998 226

Abbildung 105: Wasserchemische Parameter an verschiedenen Orten im Zeitverlauf (Oberflächen-proben); A : Gesamt-Stickstoff; B: Gesamt-Phosphor; C: Silicium 227

Abbildung 106: Wasserchemische Parameter an verschiedenen Orten im Zeitverlauf (Oberflächen-proben); A : Nitrat; B: ortho-Phosphat; C: UV254nm 228

Abbildung 107: Verteilung der wichtigsten wasserchemischen Parameter in 0m Proben aus der Bleiloch Talsperre (Remptendorfer Bucht bis Harra) in den Jahren 1996-1999, bitte logarithmische y-Achsen-Skalierung (außer C) beachten; A: Orthophosphat; B: Gesamt-Phosphor; C: Nitrat; D: Silicium; dunkelgrau: Bereich, in dem Ks-Werte von Algen häufig gefunden werden (Sommer, 1994); hellgrau:Bereich, in dem Extrema dieser Werte liegen (vgl. Tabelle 28), für Gesamt-P wurden keine Bereiche eingezeichnet, da sich die Angaben auf lösliche Konzentrationen stützen, bei Nitrat liegen beide Bereiche sehr nahe der x-Achse; offenes Quadrat mit Fehlerbalken (ganz rechts) gibt Mittelwert und Standardabweichung der gesamt-N bzw. P Konzentrationen an, die laut OECD-Studie (Vollenweider & Kerekes, 1982) in der eutrophen Trophiestufe gefunden wurden 230

Abbildung 108: Zusammenhang zwischen Temperaturdifferenz und Konzentrationsunterschieden der chemischen Parameter in 0-15m Tiefe, auf der x-Achse ist jeweils die Temperaturdifferenz aufgetragen; negative y Werte bedeuten, daß an der Oberfäche geringere Konzentrationen der jeweiligen Substanz vorlagen, positive das Gegenteil; A: Diff. UV-Absorption und Nitrat an Orten ab Piere Strom aufwärts; B: wie A nur Orte ab Tiefenwasserbelüftung Strom abwärts (v.a. Hauptbecken Nähe Belüftung); C: Diff. ortho-Phosphat und gesamt-P Orte Piere aufwärts; D: wie C nur SO4 und SiO4; E: wie C nur pH und Leitfähigkeit; F: wie C nur CO2 und O2 232

Abbildung 109: Zusammenhang zwischen Temperaturdifferenz und Konzentrationsunterschieden der chemischen Parameter in 0-15m Tiefe, auf der x-Achse ist jeweils die Temperaturdifferenz aufgetragen; negative y Werte bedeuten, daß an der Oberfäche geringere Konzentrationen der jeweiligen Substanz vorlagen, positive das Gegenteil; A: Chlorophyll a in 0m und Nitratdifferenz, B: Chlorophyll a in 0m und Differenz der UV Absorption; C+D: Diff. UV-Absorption und Nitrat an allen Probenahmeorten 1996 und 1997-1999; E+F: wie C+D nur Diff. CO2 und O2 233

Abbildung 110 : PAM Messungen an der Bleilochtalsperre; A: 1997 Probenahmestellen Mauer(MA) und Piere (PI), 0m; B: 1998 Probenahmestellen Mauer, Zentralbecken (ZB) und Piere, 0m; nach Wilhelm, Gilbert, Becker & Domin, (1997+1998) 239

Abbildung 111 : Tiefenprofile der aus PAM-Daten berechneten Sauerstoff- sowie C-Produktion (14C-Methode); A: Lichtgradient in Wassersäule sowie Chlorophyll a Verteilung; B: PAM Ergebnisse in Sauerstoff-Produktion umgerechnet; C: Kohlenstoff-Fixierung;D: Vergleich O2- und C-Produktion 243

Abbildung 112: Produktionsmessungen an der Bleiloch Talsperre 1999: Lichtintensität und Sauerstoffentwicklung bzw. Kohlenstofffixierung in Abhängigkeit der Lichtintensität (Angaben pro Chlorophyll a), leere Symbole: 01.06.1999, gefüllte Symbole: 18.08.1999, bei den PAM-Messungen wurde jeweils die Lichtintensität bei der Probennahme eingesetzt, für die ^{14}C Messungen der (3Std.) MW für die Expositionszeit 244

Abbildung 113 : Verhältnis von Sauerstoffproduktion (PAM) und C-Fixierung bei Freilandexperimenten BLT 1999; A: 1.6.1999; B: 18.8.1999 245

Abbildung 114: Produktion laut PAM-Messungen an der Bleiloch Talsperre 1999 (12 Uhr) und Anpassung der Lichtsättigungskurve nach dem Walsby-Modell; steiler geneigte Kurven ergeben sich, wenn lediglich das b

(Inhibitionsfaktor) vermindert wird, dabei sinkt aber auch das P_{max}; bei starker Inhibition wie am 01.06.99 ergeben sich deshalb Probleme 248

Abbildung 115: Produktionsmessungen an der Bleiloch Talsperre 1999 und die nach dem Walsby Modell angepaßten Lichtsättigungskurven; gestrichelt: die Regression wird über den Wertebereich der Daten hinaus verlängert (eigentlich unzulässig) 249

Abbildung 116: in Walsby-Modell eingesetzte Chlorophyll a Verteilungen sowie Lichtgradient und Aktivität aufgrund des Temperaturgradienten 249

Abbildung 117: : Produktivität [µmol O_2/m³/h] in der Tiefe in einem Tagesgang nach dem Walsby-Modell mit Lichtsättigungskurve 2 und Verteilung 2 sowie im Modell einge-setzte Lichtinten-ität im Tages-gang; im negativen Bereich wird eine andere Skalierung der Farblegende verwendet als im positiven 251

Abbildung 118A: in verschiedenen Modellen eingesetzter Zusammenhang zwischen Lichtintensität und Sauerstoffproduktion, Anp.: nach Walsby angepaßte Kurven, Mod.inh: eigene Anpassung, die bei Inhibition bei hohen Lichtintensitäten weniger steil verläuft, Mod.gesät.: eigene Kurve, bei der keine Inhibition vorkommt, sondern lediglich Sättigung eintritt; Symbole: Meßwerte der PAM bzw. 14C Produkionsmessungen 1.6.+18.8.1999; B: Integrale der Produktion über die Wassersäule bei einer angenommenen gesamt-Attenuation von 0,9/m für die in A gezeigten Kurven, bei Walsby-Kurven wurde die untere Intregrationsgrenze bei 10µE/m²/s gewählt (Produktivität etwa 0), bei eigenen Kurven eine von 0,0078µE/m²/s;während sich das Niveau der verschiedenen Kurven deutlich unterscheidet, ähnelt sich die Form wesentlich stärker als bei den Lichtsättigungskurven. 253

*Abbildung 119 : Regressionen, die dem Produktions-Modell zugrunde liegen; A: Lichtattenuation im Tiefenprofil; B: Zusammenhang Chlorophyll*Lichtinensität und von Algen absorbierter Strahlung (Q_{phar}); C: Regression für Integral des inh.Mod. (bis 0,0078µE/m²/s); D: Zusammenhang PAR* Chl und Qphar rek (PAR < 240µE/m²/s); E: Regression Qphar rek und Sauerstoffproduktion; F:Regression PAR und Sauerstoffprod./Chl (PAR < 240µE/m²/s); C-E: schwarze Rauten: Ausreißer, graue Rauten: alle Meßwerte* 256

Abbildung 120 : Tiefengradient von Lichtintensität und im Modell verwendeter Produktivität; blau: Integral der Produktivität im linearen Bereich; graublau: Integral der Produktivität im nicht linearen und inhibierten Bereich; dunkelgrün: Unterschied in Produktivität zu nicht-inhibierter Kurve (nur Lichtsättigung) 257

Abbildung 121: Korrektur des Sonnenwinkels im Walsby-Modell für 1.7., 54,43 Längengrad, idealer sinusförmiger Verlauf der Lichtintensität 258

Abbildung 122: im Modell verwendeter Zusammenhang zwischen Lichtintensität an der Oberfläche und brutto-Produktivität in der Wassersäule bei verschiedenen Mächtigkeiten der Oberflächenlamelle (bei Gesamt-Attenuationskoeffizienten von 0.9); A: inhibiertes Modell, brutto-Werte (oben), netto-Werte (unten); B: gesättigtes Modell, brutto (vgl.Abbildung 118A) 259

Abbildung 123 : modellierte Tagesgänge der Produktivität (exemplarisch); A(oben): Licht und Produktivität pro Chlorophyll a (inhibierte Lichtsättigungskurve) bei verschiedenen Schichtdicken der Oberflächenlamelle; B(nächste Seite): entsprechende Berechnung der Produktiviät für die Bedingungen an Mauer und Piere, wobei die an den Tagen vorgefundenen bzw. interpolierten Chlorophyll a Gehalte eingesetzt wurden, Mächtigkeit der Oberflächeschicht: für Mauer 0,5m, für Piere 2m; C: für Piere errechnete Produktivität, gleiche Bedingungen wie in B (Piere), der Attenuationskoeffizient [1/m] wird zwischen 0,3 (deutliche Reduktion der Gelbstoffkonzentration), 0,755 (Situation 1999) und 2,5 (Situation 1989) variiert (Zahl in Datenreihenbeschriftung), außerdem wurde neben der Lichtsättigungskurve mit Inhibition (inh.) auch die gesättigte Kurve (ges) eingesetzt; 261

Abbildung 124 : Zusammenhang zwischen der am Tag eingestrahlten Lichtmenge und der Produktivität (Lichtdaten: Bleiloch Talsperre 1999, Stundenmittelwerte); A+B: Produktion und Lichtdosis (Tagessummen) bei verschiedenen angenommenen Schichtdicken (pro Chl a, in A absolute, in B relative brutto-Werte; in C absolute, in D relative netto-Werte E: Tagesdosis der Strahlung und maximale Lichtintensität des Tages (aus Stundenmittelwerten ermittelt); 264

Abbildung 125: A: Netto-Tagesproduktion und Licht-Tagesdosis bei verschiedenen Attenuationen des Wassers (in Datenreihenbeschriftung als 1/m angegeben) bei 2m Oberflächenschichtdicke und 1 µgChl a/l für beide Lichtsättigungskurven; B: Produktion nach inhibiter bzw. gesättigter Kurve 265

Abbildung 126: A: Zusammen-hang zwischen eingestrahlter Lichtintensität und Kompensa-tionstiefe in Abhängigkeit des Attenuationskoeffizienten (Ak); B: Anteil des Phytoplanktons an Gesamtattenuation bei versch. Hintergrundattenuation und versch. Chlorophyll a Gehalten 266

Abbildung 127: Vergleich zwischen Lichtsättigungskurve und Tagesmittelwerten (bzw. –maxima) der Lichtintensität bzw. der Produktivität bei 2m (A) bzw. 20m (B) mächtiger Oberflächenlamelle 267

Abbildung 128 : Jahresgang der eingestrahlten Tages-Lichtdosis und der Produktivität; A: Tages-Lichtdosen BLT 1999 und modellierte Produktivität pro Chl a bei verschiedenen Schichtdicken; B: modellierte Produktivität für Probenahmeort Mauer; C: modellierte Produktivität für Piere 269

Abbildung 129: A: Tiefengradient des Lichtes und Intervalle, die zur Berechnung der Häufigkeiten der Lichtintensitäten im Jahresverlauf und Tiefe bis 2m verwendet wurden (für jeden Stundenmittelwert wurden 10 Tiefen-Werte ermittelt) ; B: Häufigkeit der Lichtintensitäten in 5µE/m²/s-Intervallen für Tiefe (2200µE/m²/s, Attenuationskoeff. 0,9), Jahresgang (11.1.-23.11.99, Stundenmittelwerte 0m) und entspr. Tiefen im Jahresgang, logarithmische Skalierung!, verwendete Regressionen haben jeweils r²>0,999 271

Abbildung 130: A: (Netto-)Lichtsättigungskurven nach PAM bzw. ^{14}C Daten vom 1.6. bzw. 18.08.99 (Anp.: Anpassung nach Walsby (W), 1997, eig.M: eigenes Modell, ges.: gesättigt, inh.: inhibiert,(s.o.) sowie Häufigkeit der Lichtintensitäten im Datensatz des Jahres (in Tiefe bis 2m bei 2200µE/m²/s, im Jahresverlauf (Stundenmittelwerte) bzw. im Jahresverlauf in der Tiefe bis 2m; B: Multiplikation der Lichtsättigungskurven mit der Häufigkeit der Lichtintens. in Jahr und Tiefe (bis 2m), andere x-Achsen-Skala als in A!; C: wie B nur Häufigk. im Jahresverlauf (0m); D: wie B nur Häufigk. in Tiefe; E: Tabelle mit Integralen der Multiplikat. der Lichtsätti-gungskurven mit der Häufigkeitsverteil. der Lichtintens. (entspr. durchschnittl. Produktivität) 272

Abbildung 131: Zusammenhang zwischen Temperaturgradient und Produktivität: A: nach PAR errechnete Produktivität bei 2m Oberflächen-schichtdicke und 1µg Chl a/l und Attk. 0,9 gegen die Temperaturdiff. 0-15m Totenfels aufgetragen (1999), B: zeitlicher Verlauf von Temperaturdiff. und Produktivität 274

Abbildung 132: Fluoreszenz-Emissionsspektren typischer Vertreterinnen verschiedener Algengruppen bei 514nm Anregung; A: Fluoreszenz-Emissionsspektren, grau unterlegt sind Bereiche, die im Durchflußzytometer (DZ) zur Detektion genutzt wurden; B: Verhältnis der Fluoreszenzen in den grau unterlegten Bereichen (Emissionsspektren) im Vergleich mit entsprechendem Signalverhältnis im Durchflußzytometer 276

Abbildung 133: Fluoreszenz-Emissionsspektren verschiedener Gruppen von Phytoplankton; A: 8 Spezies der Cyanobakterien; B: 6 Spezies der Chlorophyceen; C: 5 Spezies der Chromophyta, D: organische Medien-Bestandteile, Erddekokt und Torfextrakt, und Freilandprobe aus der Bleiloch-Talsperre (unbehandelt); E: jew. 1. Balken: D urchfluß-Zytometer- und Emissionsspek-trums-(jew. 2. Balken), Signalverhältnisse (vgl. Abbildung 132B) der Kulturen aus A-D 278

Abbildung 134: Emissionsspektren verschieden alter Kulturen von 4 Phycobilin-haltigen Spezies im Vergleich zu Emissionsspektrum einer Chlorophycee (keine Phycobiline)auf Chlorophyll Fluoreszenz Maximum normiert , ein J hinter dem Namen weist auf 14Tage alte Kultur hin (jung), ein M auf 28d (mittel), A auf 32d alte (alt); A: Microcystis aeruginosa, B: Oscillatoria spec; C: Synochococcus spec.; D: Pseudanabaena spec.; E: Cryptomonas ovata; E: Pseudanabaena spec.; F: Pigmentgehalte von Zeaxanthin u. Chlorophyll a, sowie Absorption des Phycoerythrin und Phycocyanin (wässr. Extrakt, im Max.) bei 3 versch. alten Kulturen (13, 90, 111d) dreier Cyanobakterienspezies 280

Abbildung 135: A-D: Durchflußzyto-meter Messungen von 10 Spezies aus Laborkulturen und einer Freiland-Referenz (Rhodo-monas spec., aus Bleiloch Talsper-re); die Proben wurden einzeln gemessen und die Daten anschlies-send in einer Grafik dargestellt; x-Achse: jeweils Chlorophyll a Fluoreszenz; y-Achse: A: Phyco-cyanin (650nm); B: Phycoery-thrin der Cyanobak-terien (585nm), C: Vorwärtsstreuung (FSC-H); D: Phycoerythrin von Cryptomonas; E-F: Bleiloch-Talsperren Proben von 4 Orten (0m, 27.08.1997), dargestellt ist jeweils auf der x-Achse 680nm, auf der y-Achse 585nm Fluoreszenz(vgl B für Referenzen), analysierte Partikel: jew. 10000; E: Wettera-Bucht; F: Blasenschleier; G: Mauer; H: Piere; die Farben stehen für folgende Spezies: rot Oscillatoria spec., dunkelblau: Microcystis aeruginosa, lila: Synechocystis spec. (11d), gelb: Synechocystis spec. (42d), türkis: Anacystis nidulans, schwarz: Cryptomonas ovata, pink: Rhodomonas spec. (Freiland-Referenz), ocker: Amphidinium klebsii, rotbraun:

Cyclotella meneghiniana, grün: Chlorella fusca, grau: Detritus; I (unten, nächste Seite): interaktiver xy-Plot (SPSS), Skalen und Daten vgl. B (Erklärung im Text) _____ *284*

Abbildung 136 : grafische Darstellung der zur Unterscheidung der Referenz-Spezies benutzten Kriterien (K 1-10: Kriterium Nr.1-10, vgl. Tabelle 33), es wurden jeweils nur 150 Partikel jeder Gruppe dargestellt, um die Streuung der Werte anzudeuten _____ *286*

Abbildung 137: ein Klassifizierungsergebnis mit Referenzspezies (vgl. Tabelle 34) wird beispielhaft grafisch anhand einer „interaktiven" SPSS Grafik dargestellt: Zuordnung der jeweiligen Spezies (einzelne Plots entsprechen Zeilen in Kreuztabelle) zu Gruppen (Datenreihen mit farblicher Unterscheidung, entsprechen Spalten in Kreuztabelle), im Gegensatz zur Kreuztabelle wird nicht deutlich, wie viel Prozent richtig klassifiziert wurden, aber es zeigt sich, in welchem Datenbereich die falsch klassifizierten Datenpunkte liegen _____ *288*

Abbildung 138: A: Verhältnis des Biovolumens und der Vorwärtsstreuung in Abhängigkeit der Partikelform (Spezies wie in Abbildung 135); die dargestellten Zusammenhänge sollten als rein deskriptiv aufgefaßt werden; B: mittlerer Durchmesser und mittleres Vorwärtsstreuungs-Signal (FSC-H) der gleichen Spezies _____ *289*

Abbildung 139: Vergleich der Durchfluß-Zytometer Messungen, der mikroskopischen Untersuchung und der Pigmentanalyse von 4 Bleiloch-Talsperren Proben; die verschiedenen Farben entsprechen den Anteilen der Spezies bzw. Gruppen an dem Parameter; bei Durchfluß-Zytometer Messungen wird die anhand der Formel-Methode erhaltene Gruppenzugehörigkeit der Partikel angegeben; A: Durchflußzytometer (DZ) counts inklusive Detritus; B: DZ Vorwärtsstreuung (FSC); C: DZ counts ohne Detritus; D: mikroskopisch bestimmte counts; E: DZ aus FSC errechnetes Biovolumen; F: mikroskopisch bestimmtes Biovolumen; G: DZ Chlorophyll a Fluoreszenz bei 680nm; H: aus Pigmentdaten errechente Algengruppenanteile; I: Markerpigmentzusammensetzung _____ *293*

Abbildung 140: Signalsummen des Verhältnis der 4 Bleiloch-Proben im Vergleich _____ *294*

Abbildung 141: Mischung aus 7 Reinkukturen: Ergebnisse der Pigmentanalyse und der Durchflußzytometer Messungen; in Mischprobe enthalten: Cryptomonas ovata, Amphidinium clebsii, Cyclotella mereghiana, Chlorella fusca, Microcystis aeruginosa, Anacystis nidulans, Oscillatoria spec. (die restlichen Gruppen waren lediglich in der Klassifizierung vorgesehen) _____ *295*

Abbildung 142: verschieden alte Kulturen von Synechocystis (11d: exponentiell wachsend, 42d: se-neszent), Ergebnisse der Pigment-analyse und der Durchflußzytometer Messung-en; Streudiagram-me: A: Chlorophyll a Fluoreszenz (x, 680nm) gegen Vorwärtsstreu-ung (y) aufgetragen; B: x: 680nm Fluor., y: 585nm Fluor. (Phycoerythrin Cyanobakteri-en); C: x: 680nm Fluor., y: 650nm Fluor. (Phycocyanin); D: x: 650nm Fluor., y: 585nm Fluor.; E: Sig-nalverhältnisse der Mittelwerte der beiden Kulturen, Flow: Durchflußzytometer Signal incl. bzw. ohne Vorwärtsstreuung, Spekt: entspr. Verhältnisse bei Emissionsspektren, HPLC: Verhältnis Zeaxanthin / Chlorophyll a [µg/ml-bezogen]; F: Tabelle mit den in E abgebildeten Werten _____ *296*

Abbildung 143 : A: Pigmentanalytische Ergebnisse (HPLC) des Sortieren von Microcystis aeruginosa und Chlorella fusca; B: Zusammenhang zwischen Chlorophyll-Gehalt pro Zelle, Sortierrate und benötigter Zeit, um 1µg Chlorophyll a herauszusortieren _____ *298*

Abbildung 144: Absorptionsspektren einer Chlorophycee, zweier Cyanobakterien und einer Kieselalge _____ *300*

Abbildung 145: Zusammenhang zwischen Erneuerungszeit des Wassers und Abnahme des gesamt-Phosphor Gehaltes im Verhältnis zum Zulauf (nach Lampert & Sommer, 1999) _____ *307*

Abbildung 146: chemische Strukturen der Carotinoide, die in bestimmten Phytoplanktongruppen vorkommen (vgl. Tabelle 36), 1: monocyclische Glucoside; 2: dicyclische Xanthophylle; 3:4-Keto-Gruppe; 4: e-Ringe; 5: 5,6-Epoxide; 6: Allen-Gruppe; 7:Acetat-Gruppe; 8: Acetylen-Gruppe; 9: 8-Keto-Gruppe; 10: 5,6-Diol-Gruppen; 11: 19-Acyloxy-Gruppe (n=2,4); C37-Skelett Butenolide; 13. 2-Hydroxy-Gruppe; nach Britton et al (1995) _____ *337*

Abbildung 147: Strukturformeln einiger Carotinoide, insbesondere der Markerpigmente (rot gekennzeichnet), nach Britton (1993) _____ *340*

Abbildung 148: Strukturformeln der Xanthophyllzyklus Pigmente nach Britton (1993), die Formeln für Antheraxanthin, Diatoxanthin und Diadinoxanthin wurden berichtigt; links: Diadino-Diatoxanthin Xanthophyllzyklus der Bacillariophyceen, rechts: Viola-Anthera-Zeaxanthin-Zyklus der Chlorophyceen _____ *341*

Abbildung 149: A: Strukturformel des Chlorophyll a; B: Strukturformel von Phycocyanobilin und C: Pycoerythrobilin (Richter, 1993); D: Tabelle der Reste einer Vielzahl von Chlorophyllen _____ *341*

Abbildung 150: Spektren einiger Carotinoide (A), einiger Chlorophylle (B) und einiger Phycobiline (C) aus Richter (1998), leicht verändert; D: Tabelle mit Vorkommen verschiedenener Phycobiline in den Algengruppen; die Zahl hinter dem jew. Phycobilin entspricht dem Absorptionsmaximum; Cr: typisches Vorkommen bei Cryptomonaden; R: - bei Rhodophyceen, B: - bei Bangiales, C: - bei Cyanobakterien; 1: nach Richter (1998), 2: nach Hill &Rowan (1989) _____ *342*

Abbildung 151: Online-Spektren der verwendeten HPLC-Anlage bei dem verwendeten Gradienten, aus Lohmann (1996), 5 bis 16,2 min. Retentionszeit, [min]: Retentionszeit, Max: Maxima [nm] _____ *344*

Abbildung 152 (nächste Seite): Online-Spektren der verwendeten HPLC-Anlage bei dem verwendeten Gradienten, aus Lohmann (1996), 17-27 min. Retentionszeit _____ *344*

Abbildung 153: Beispiel-Chromatogramme des verwendeten Trennsystems, es handelt sich bei den Proben allesamt um Bleiloch Talsperren Proben, A: 06.08.1996 Remptendorfer Bucht 0m, Cryptomonaden dominant, 440nm Integrationswellenlänge; B: 12.08.1996, Saaldorf 0m, Cyanobakerien dominant, 440nm -; C: 31.03.1997 Mauer 0m, 20µm Gaze Filtrat, Bacillariophyceen dominant, 440nm -; D: 31.07.1997 Heinrichstein 0m, 15µm Gaze Filtriertes, Chlorophyceen dominant, 440nm; E: 28.04.1997 Piere 0m: alle Markerpigmente kommen in einer Probe vor, 440nm -; F: wie E, nur 670nm Integrationswellenlänge mäßige Mengen an Phaeopigmenten)-; G: 01.07.1997 Piere 0m: fast alle Markerpigmente kommen vor, 440nm -; H: wie G, nur 670nm Integrationswellenlänge (hohe Anteile an Phaeopigmenten) _____ *349*

Abbildung 154 : Fraktionen der Mischkulturen vonGrünalge und Cyanobakterium; A: Aphanizomenon und µ-Alge: zeitliche Entwicklung der Pigmentzusammensetzung der Basalmediums-Kultur und ihrer Fraktionen; B: wie A, nur Spezieszusammensetzung (nach Pigmentzus. in Inokulum, siehe F); C: wie A nur Selenastrum statt µ-Alge; D: wie B mit Selenastrum; E: Anteile an Chlorophyll a, nach Fraktionen errechnet (für Apha. + Selen. in den drei verschiedenen Versuchsansätzen); F: Pigmentstöchiometrien in Inokulum, Mainzer Modell im Vergleich; G: aus Fraktionen errechnete Koeffizienten Chla/MP _____ *356*

Abbildung 155 : Datenaufteilung nach Jahreszeiten: Koeffizienten für die einzelnen Markerpig. aus multivariater linearer Regression mit absoluten Daten (vgl. auchTabelle 20) _____ *362*

Abbildung 156: Datenaufteilung nach Tiefen (A) und Jahreszeiten (B): Koeffizienten für die einzelnen Markerpigmente aus multivariater linearer Regression mit absoluten Daten (vgl.Tabelle 20) _____ *363*

Abbildung 157: Algengruppenanteile bei Fraktionen, BLT 1996, A: nach iterativem Modell des Jahres ausgewertet, B: nach Modellen aus einzelnen Fraktionen berechnet _____ *364*

Abbildung 158 (vorige Seite): Algengruppenanteile bei Fraktionen, BLT 1997, A: nach iterativem Modell des Jahres ausgewertet, B: nach Modellen aus einzelnen Fraktionen berechnet _____ *365*

Abbildung 159: Algengruppenanteile bei Fraktionen, Beiloch Talsperre 1998, A: nach iterativem Modell des Jahres ausgewertet, B: nach Modellen aus einzelnen Fraktionen berechnet; _____ *365*

Abbildung 160: Mittelwerte wasserchemischer Parameter in den einzelnen Jahren an den verschiedenen Probenahmestellen in Oberfächenproben (0m), für Mauer (A), Piere (B) und Saalburg (C): Minima, Maxima, Mittelwerte und Standardabweichung der Meßwerte der einzelnen Jahre; D-F: Mittelwerte für max. 12 Orte (Reihenfolge der Probenahmeorte von Remptendorfer Bucht Richtung Stauwurzel bzw. Saale-aufwärts): 1996, B: 1997, C (unten): 1998, D (unten): 1999, ***nur für Mauer und Piere****: eckiger Rahmen: signifikante Zunahme der Konzentration gegenüber Vorjahr, runder Rahmen: signifikante Abnahme -, jew. zum 5% Niveau; RB: Remptendorfer Bucht, Ma: Mauer, SA: Slip-Anlage, Tb: Tiefenwasserbelüftung, Pi: Piere, To: Totenfels, Sd: Saaldorf, Hs: Heinrichstein, Ha: Harra, Se: Selbitz, Hi: Hirschberg, vgl. Karte des Einzugsgebietes Kapitel 1.7 bzw. topographische Karte Kapitel 2; O2: Sauerstoff; LF_L: Leitfähigkeit, KS 4.3: Titration mit HCl auf pH 4,3 = Säurebindungsvermögen, KS 8,2: Titration mit NaOH auf pH8,2 = freies CO_2 :, CSVMn: chemischer Sauerstoffverbrauch, UV/254: Absorption bei 254nm, ABF-ST:, CL: Chlor, KH: Karbonathärte, Ca: Calcium, MG: Magnesium, SO4: Sulfat, O-PO4: ortho-Phosphat-Phosphor, PGES: gesamt Phorphor, NO3-N: Nitrat-Stickstoff, NO2-N: Nitrit-Stickstoff, NH4-N: Ammonium-Stickstoff, CSB: chem. Sauerstoffbedarf, TOC: gesamter organischer*

Kohlenstoff, DOC: gelöster organischer Kohlenstoff, CO2: Kohlendioxid, N-GES.: gesamt-Stickstoff, SIO2: Siliciumoxid, Na: Natrium, K: Kalium, O2N.48H: Sauerstoffverbrauch nach 48h, 400-700nm: Absorption im sichtbaren Bereich, Si gel.: gelöstes Silicium, BSB5: biochemischer Sauerstoffbedarf in 5 Tagen ____ *369*

Abbildung 161: A+C Gesamt Stickstoff und Phosphor [mg/l] (Oberflächenproben) sowie UV-Absorption und Nitratgehalt (C) [mg/l] in den Jahren 1996-1998; Tiefklas: Tiefenklassen: 1: Proben aus der euphotischen Schicht; 2: Proben aus der durchmischten Schicht; 3Proben aus Tiefen >20m; 4: summierende Proben (0-20m); ____ *373*

Abbildung 162: (unten): Zusammenhang zwischen Sauerstoffgehalt und Temperatur in der Bleilochtalsperre 1996-1999 in verschiedenen Tiefen; A: 1996; B: 1997; C: 1998; D: 1996-98 mit Linien, die Sauerstoffsättigung in Abhängigkeit von Temperatur angeben; nach 1996 waren die Wassertemperaturen in der Tiefe höher, während gleichzeitig auch eher höhere Sauerstoffkonzentrationen gefunden wurden; Sauerstoffübersättigung trat in Oberflächenproben in allen Jahren auf ____ *373*

Abbildung 163: Markerpigmentkonzentration und Biovolumen der einzelnen Gruppen: A: 1998, B:1999; Chlorophyll a Konzentration und Biovolumen der einzelnen Gruppen: C: 1998; D: 1999; ____ *376*

Abbildung 164: Algengruppen bzw. Spezies Zusammensetzung am Biovolumen an Mauer (A) und Piere (B), quantitative Daten für 1996-1999; Baccyc: cyclische Bacillariophyc., Chlococ: Chlorococcale, Chloflag: Chloro-Flagellaten, v.a. Chlamydomonas, FädCya: trichomale Cyanos ____ *377*

Abbildung 165: Algengruppen bzw. Spezies Zusammensetzung des Biovolumens an der Mauer (A) und der Piere (B), semiquantitative Daten für 1996-1998, die Häufigkeitsklassen von 1-4 wurden exponentiell gewichtet (e^(Klasse)), was für Klasse 1 zu einem relativen Wert von 2.7, für 2 von 7.4, für 3 von 20 und für Klasse 4 von 54,6 führte __ *378*

Abbildung 166 (oben): Kennwerte aus Tiefenprofilen für das Jahr 1998, A: 15m Wassertemperatur und max. Temperatur; B: max. Wassertemperatur und Chlorophyll a in 0m; C: max. Temperaturdifferenz 0-15m und Chlorophyll a in 0m; D: Chlorophyll a mit HPLC bestimmt und Originalmeßwerte der Multisonde ____ *382*

Abbildung 167: interaktive xy-Grafik von A: Temperatur-differenz0-15m [K] und Chlorophyll a in 0m; B: Temperatur-differenz 0-15m und entsprechender mitt-lerer Temperatur-differenz; C: Chlorophyll a in 0m und summierenden Proben; alle Teilab-bildungen mit farblicher Kenn-zeichnung des Abstandes von der Remptendorfer Bucht (bzw. von Belüf-tungsanlage), Daten von Bleiloch Talsperre während Belüftung, 1997-1999 ____ *383*

Abbildung 168(nächste Seite): Temperaturgradient bzw. Chlorophyll a (Chl a) im Verlauf der Bleiloch Talsperre (Mauer links, Stauwurzel rechts); A: Chl a 0m 1998; B: Chl a 0m 1999; C: Temperatur-differenz 0-15m, 1998; D: wie C nur 1999; E: Chl a summierender Proben (0-20m), 1998; F: wie E nur 1999; durchschnitt-liche Temperatur-differenz 0-15m (Durchschnitt Temperatur 0-15m minus Temperatur 15m), entspricht anschaulich gesehen „Integral“ bzw. im Gradienten steckender Energie ____ *383*

Abbildung 169: Kennwerte der Temperaturprofile: Chlorophyll a summierender Proben (0-20m, A+B) sowie durchschnittliche Temperaturdifferenz von 0-15m (C+D), gegen Lage der Probenahmestellen aufgetragen ____ *384*

Abbildung 170: Wassertemperaturen aus Dataloggermessungen, 1998, Bleiloch Talsperre; A: Probenahmestelle Totenfels (Tof); B: Tiefenwasserbelüftung (TWB); Anlegestelle (Anl); TMW: Lufttemperatur-Tagesmittelwert: wird auf sekundärer y-Achse aufgetragen, deren Skalierung um 10K verschoben ist (weshalb die Werte der Lufttemperatur über den Wassertemperaturen dargestellt werden; in Wirklichkeit würden sich die Linien häufig überschneiden, was die Darstellung sehr unübersichtlich machte; insgesamt liegt der Tagesmittelwert der Lufttemperatur häufig unter der Wassertemperatur an der Oberfäche) ____ *385*

7.8 Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: von der TLU verwandte wasserchemische Analysemethoden (Deutsche Einheitsverfahren, 1994) der wichtigsten Parameter _____ *42*

Tabelle 2: statistische Voraussetzungen und Probleme bei einem Pigment-Datensatz _____ *56*

Tabelle 3 : Modellierung des Einflusses der Korrelation auf die Ergebnisse multivariater Regression (vgl. Abbildung oben) ; während des Zusammenbruchs der Population variieren die Pigmentstöchiometrien; x/35: von 35 Tagen überschneiden sich die Populationen an x Tagen _____ *65*

Tabelle 4: Kennwerte der Regressionen für in neben-stehenden Grafiken abgebildete Modelle (siehe Text) _____ *66*

Tabelle 5: A: Größe der Fraktionen von Laborreinkulturen; B: Pearson-Korrelationen für die einzelnen Spezies anhand ihrer Fraktionierbarkeit; Farben: bedingte Formatierung: je stärker Korrelation, um so dunkler, Farbe gibt Zugehörigkeit zu Gruppe in Spalte an (rot: Dinophyta, orange; Cryptophyceae, braun: Fucoxanthin-haltige, blau: Cyanobakterien, grün: Chlorophyta); C: Pigmentverhältnisse bei den verwendeten Laborkukturen (aus Fraktionsdaten der Reinkulturen mit Regression bestimmt, die entsprechenden r^2 sind in Tabelle 41 nachzulesen) 70

Tabelle 6:Modellrechnungen mit Paaren von Laboralgen,es wurden die in Tabelle 5A aufgeführten Fraktionen verwendet; Pearson, Differenz, Relation, Frak.ges (Anzahl der Fraktionen insgesamt) und Frak.zus (Anzahl der Fraktionen, in denen beide vorkommen) dienen als Kennwerte für die Güte der Fraktionierung (siehe Text); %A1 bzw. %A2: prozentuale Abweichung des errechneten Koeffizienten gegenüber dem Chlorphyll/Marker Verhältnis in reiner Probe für Alge 1 bzw. 2; r^2 und F: Kennwerte der Güte der mulivariaten linearen Regression;: das Modell ist unterbestimmt (weniger Fraktionen als Algen); **: Modell hat eine genaue Lösung, keine statistische Aussage möglich; br.Gr.: brasilianisches Grünalgen-Isolat (Chlorella spec.?), Anab.: Anabaena, Apha: Aphanizomenon, Osci: Oscillatoria, Cryp: Cryptomonas, Chlam: Chlamydomonas, Mic: Microcystis, Prym: Prymnesium, Synco: Synechococcus, µ-Alg: Choricystis minor* _____ *71*

Tabelle 7: Zusammensetzung der rechnerischen Mischungen der fraktionierten Labor-Reinkulturen inAbbildung 19; MP: Markerpigment für die Gruppe (Modell1), in Klammern: alternativer Marker(Modell 2), siehe Text _____ *71*

Tabelle 8: Modellrechnung mit Daten aus fraktionierten Reinkulturen: Mix I und II: X: Zusammensetzung der „Mischung"; Mod.1: „normale" Berechnung mit üblichen Markern; Mod.3: das Lutein der 20-100µmFiltierten-Fraktionen und das Lutein der 5µm Filtrierten- sowie 5µm Filtrat-Fraktion wurden jeweils in _____ *74*

Tabelle 9: Pigmentstöchiometrien von einigen Labor-Reinkulturen, insbesondere Chlorophyceen und Cyanobakterien, grau: Markerpigment; Xanthophyllzykluspigmente und die daraus errechneten potentiellen Zeaxanthinanteile sowie b-Carotin Vorkommen werden angegeben, siehe Diskussion Kapitel 3.2.1; Zeaxanthin potentiell: Zeaxanthinmenge, die molar dem vorhandenen Violaxanthin enspricht (bei Starklicht Umwandlung im Xanthophyllzyklus) plus vorhandenes Zeaxanthin _____ *75*

Tabelle 10: : vgl. Tabelle 3, hier wurde statt dem Pigment A („Alloxanthin") das Pigment Z („Zeaxanthin") verwendet; L : „Lutein"; Modellierung des Einflusses der Korrelation auf die Ergebnisse multivariater Regression; während des Zusammenbruchs der Population variieren die Pigmentstöchiometrien; zusätzlich wurde zum Zeaxanthin jeweils ein Fünftel der Lutein-Menge hinzu addiert (Modellierung des Effektes nicht ganz spezifischer Marker) _____ *76*

Tabelle 11: Pearson-Korrelationen von Chlorophyll a mit Carotinoiden der Aphanizomenon und Microcystis Rein- bzw. Mischkulturen _____ *79*

Tabelle 12: Fraktionierung von Microcystis und Aphanizomenon Mischkultur: aus Fraktionen errechnete Chlorophyll a / Markerpigmentverhältnisse im Vergleich zu denen der unfrak-tionierten Proben des Kulturverlaufes; rel.Abw.: relative Abweichung; Reg.. Regression _____ *81*

Tabelle 13: Modellierung mit gemessenen Reinkultur-Verläufen von Microcystis und Aphanizomenon: zunächst werden die sich jeweils entsprechenden Pigmente der entsprechenden Probenahmetage einfach addiert und eine Regression berechnet, bei dem nächsten Modell wird Apha. um einen Probenahmetag nach hinten verschoben und so weiter, bis schließlich Apha. erst mit dem Kulturverlauf beginnt, wenn Mic.seinen schon beendet hat („nebeneinander"), weitere Erläuterungen siehe Text _____ *81*

Tabelle 14: Aphanizomenon und Selenastrum Mischkultur: Vergleich der Regressionsergebnisse für unfraktionierte bzw. fraktionierte Proben 84

Tabelle 15 : Ergebnisse der Regressionen mit Freiland-Proben Fraktionen, die Proben wurden in kleineren Gewässern auf dem Gelände der Universität Mainz gewonnen, nur die Birkenteich Probe stammt aus Gatersleben, „Mainzer Modell“: Pigmentstöchiometrien nach Wilhelm et al, 1991; KW: „Kontrollwert“:= Verhältnis von Modell Chlorophyll a zu gemessenem Chlorophyll a, hier wenn „Mainzer Modell“ eingesetzt wird; n: Zahl der gewonnenen Fraktionen; 85

Tabelle 16 : Area-Verhältnis von 515 zu 440nm Integrationswellen-länge für koeluierende Pigmente 88

Tabelle 17: Pearson Werte für bivariate (A) und partielle Korrelationen (B, unter Partialisierung von Chlorophyll a) der Markerpigmente in Bleiloch Talsperren Daten; n: berücksichtigte Fallzahl; nur die kursiven Pearson Korrelationskoeffizienten sind nicht signifikant zum 5% Niveau; n.d.: nicht detektiert 102

Tabelle 18: Partielle Korreationen der Marker mit Chlorophyll a unter Partialisierung der Einflüsse der 4 jeweils übrigen Marker 102

Tabelle 19: Ergebnisse der mit verschiedenen Modellen erhaltenen Markerpigment-Koeffizienten für Bleiloch Talsperren Proben der Jahre 1996, 1997 und 1998; MaiMo.: “Mainzer Modell”, Modell mit Labor-Referenzen (Wilhelm et al, 1991) als Koeffizienten; MaiMo2: gegenüber MaiMo wurde Lutein-Koeffizient halbiert; Reg.abs.: Modell mit mulivariater Regression (absolute Daten); Reg. norm: – (normierte Daten); iterativ: iteratives Modell; Konst.: Einschluß einer Konstanten bei Regression (nur mit absoluten Daten möglich); n: Anzahl der Fälle; Ausr.: +: Ausreißer eingeschlossen, --- ausgeschlossen; Steigung: für iteratives und Mainzer Modell, die nicht auf die Steigung von absoluten Modell / gemessenen Chlorophyll a Werten; fett: Korrelation der jew. Pigmente 105

Tabelle 20: Koeffizienten [µgChla/MP] bei MLR mit Datenauf-teilung; Kategorie: Kriterium der Dateaufteilung: 107

Tabelle 21 : Artenzahl in den Jahren 1996,1997 und 1998 in Bleiloch Talsperren Zählproben; A: Artenzahl pro Algengruppe; B: Biovolumen der Algengruppen (Summe aller Proben des Jahres; C: Biovolumenanteil der Arten innerhalb einer Gruppe sowie häufigste Arten 123

Tabelle 22: Ergebnisse der hierarchischen Clusteranalyse (Methode: „Single Linkage“) mit Pigmentdaten der Bleiloch Talsperre 1996, 1997, 1998 und in dem zusammengefaßten Datensatz 1996-1998 124

Tabelle 23:Ergebnisse der Berechnung der Pigmentmuster der einzelnen Algengruppen, Koeffizienten [µg/µg] 126

Tabelle 24: aus Multisonden-Profilen errechnete Änderungen in der Chlorophyll a Menge pro m² vom 30. auf den 31.07.1997 147

Tabelle 25: partielle Korrelationen der Markerpigmente mit den Chlorophyll a Abbauprodukten unter Partialisierung des Einflusses von Chlorophyll a (alle Oberflächenproben aus der Bleiloch Talsperre), A: 1996; B:1997; C: 1998; P: Irrtumswahrscheinlichkeit; grau: signifikant zu 5% Niveau, fett: Korrelationskoeffizient größer bzw. kleiner als 0,5 bzw. –0,5 179

Tabelle 26: Zeigerwerte für Phytoplankter, die in der Bleiloch Talsperre in den jeweiligen Jahren häufig waren (nach Strebele & Krauter, 1988); bms: ß-mesosaprob, ams: alpha-mesosaprob, Indizes (Zahlen dahinter): geben die Trophiestufe an, für die die Arten charakteristisch sind; + davor: Leitorganismus, in Klammer: kein Leitorganismus, aber Verbreitungsschwerpunkt in der Trophiestufe; ?: da die genaue Art nicht bestimmt werden konnte, kann auch nur wahrscheinlicher Zeigerwert angegeben werden;zur Häufigkeit einzelner Spezies vgl. Kapitel 4.1.3 192

Tabelle 27: Verhältnis der Gesamt-Attenuationen unter Verwendung typischer Hintergrund-Attenuationskoeffizienten von 1989 und 1999 (vgl. Abbildung 98) bei verschiedenen Chlorophyll a Konzentrationen 220

*Tabelle 28: Wachstums-limitierende Nährstoffkonzentrationen (nach Sommer, 1994), alle Angaben der Konzentrationen in µg/l; häufig: in Literatur häufig zu findende Bereiche von ks Werten, Extrema: Spanne der in der Literatur zu findenden ks Werte; * Werte liegen am Rande des Intervalles, für das Limitierung in Frage kommt, es fiel in dem Jahr an dem Ort jedoch nur 1 Wert in den Bereich, grau: Werte außerhalb desselben Bereiches, fett: auch außerhalb des Bereiches der Extrema* 229

Tabelle 29: Ergebnisse der PAM-Messungen 1997 und 1998 an der Bleiloch Talsperre, nach Wilhelm, Gilbert, Becker und Domin, (1998) 239

Tabelle 30: Ergebnisse PAM Messungen 1999 (nach Domin, 2000), die 15Uhr („post“, 12Uhr: „ante“) Werte wurden aus Proben bestimmt, die zwischenzeitl. 3 Stunden in der Talsperre in ent-sprechenden Tiefen in Flaschen exponiert wur-den, wobei die mittlere Strahlungsintensität wäh-rend dieses Zeitintervalles an der Oberfläche am 01.06. bei 1839, am 18.08. bei 1051 µE/m²/s lag; PAR: photosynthe-tisch aktive Strahlung [µE/m³/s]; Pmax: max. Photosyntheserate [µmol 240

*Tabelle 31: Ergebnisse der Anwendung des Walsby-Modelles (eingesetzte Bedingungen siehe Text bzw. Abbildung 115+Abbildung 116); *: nach Domin (2000); Kurve: Lichtsättigungskurve, 1: von 14C Messungen an Bleiloch Talsperre am 18.08.99; 2: von PAM-Messungen am 01.06.99; Verteilung: Verteilung des Chlorphyll a, 1: nach Domin (2000), 2: typische Verteilung für Bleiloch Talsperre (siehe Abbildung 116); SA-SU: Bilanz Sonnenaufgang bis –untergang, 24h: Tagesbilanz* 250

Tabelle 32: Korrelation von Lichtintensität an Oberfläche und nach Walsby (1997) korrigiertem Wert für einen Tagesgang (Lichtintensität vgl. Abbildung 121) 258

Tabelle 33: Kriterien zur Klassifizierung der Laborkulturen anhand von Durchflußzytometer Signalen; die Grundlage hierzu boten xy-Plots; 680nmF:680nm Fluoreszenz, für andere Wellenlängen entsprechend 285

Tabelle 34: Klassifizierung von 11 Laborkulturen sowie Rhodomonas spec. durch die in Tabelle 33 aufgeführten Kriterien; ein Datensatz mit Partikeln bekannter Idendität (auf Messungen mit reinen Spezies beruhend) wurde klassifiziert, in der Tabelle ist die Original-Idendität dem Klassifizie-ungsergebnis gegenübergestellt; A: Formel-Kriterien (Tabelle 33); B: Diskriminanzanalyse 287

Tabelle 35: A: Ergebnisse des Sortierens einer Mischung von Microcystis aeruginosa und Chlorella fusca; B: errechnete Sortierzeiten für die häufigsten Spezies der Bleiloch Talsperren Probe Wettera Bucht vom 27.08.97 297

Tabelle 36: Vorkommen verschiedener chemischer Strukturen der Carotinoide (vgl. Abbildung 146) in den verschiedenen Algengruppen (nach Britton et al, 1993) 337

*Tabelle 37: Vorkommen einzelner Pigmente in den verschiedenen Algengruppen; 1: Hauptpigment, 0: Pigment wurde nachgewiesen; 1 in Spalte “mit HPLC identifiziert“: Kreis um 1: wichtiges Vorkommen für Modelle in dieser Arbeit; schwarz unterlegt: Markerpigmente, die routinemäßig verwendet wurden: Alloxanthin für Cryptomonaden, Fucoxanthin für Bacillariophyceen (u.a. Fucoxanthin-haltige), Lutein für Chlorophyceen, Peridinin für Dinophyceen, Zeaxanthin für Cyanobakterien; Chlorophyll a kommt in allen Gruppen vor und wird als Biomasseparameter genutzt, in der mulitvariaten linearen Regression dient es als abhängige Variable; *: Gruppen, die – so weit bekannt – im Phytoplankton des Süßwassers praktisch keine Rolle spielen* 338

Tabelle 38: vgl. Tabelle 37; Pigmente, die quantitativ weniger bedeutend sind, aber in den Gruppen nachgewiesen wurden 339

Tabelle 39: Retentionszeiten der identifizierte Pigmente am HPLC, Maxima und Form der online-Spektren sowie Vorkommen in den Laboralgen-Spezies, die bei dieser Arbeit zur Verfügung standen; Spektrenform: Ähnlichkeit mit quantitativ bedeutenden, relativ sicher identi-fizierten Pigmenten (die absolute Lage des Absorptionsspektrums kann dabei durchaus unter-schiedlich sein): Peri: Peridinin (fast keine Feinstruktur), Zea: Zeaxanthin (mäßige Feinstruk-tur), Chl a: Chlorophyll a (typische Form mit rot und blau Maximum); Chl b: Chlorophyll b, gegenüber Chl a beide Maxima Richtung Mitte (grün) verschoben; Chlorophyll c (typische Form mit blau-Maximum); Vio: Violaxanthin (starke Feinstruktur); Fuco: Fucoxanthin (relativ geringe Feinstruktur); Echi: Echinenon (fast keine Feinstruktur); Eust1/2: typische Pigmente der Eu-stigmatophycee; Lut: Lutein relativ ausgeprägte Feinstruktur); Myx: Myxoxanthophyll, ausgeprägte Feinstruktur; Canth: Canthaxanthin, fast keine Feistrukur, Phäo: Phäophytin, gegenüber Chlorophyll a blau-Maximum ins Kürzerwelligere verschoben 343

Tabelle 40: verwendete Eichfaktoren und deren Herleitung, Spalte Extinkionskoeffizienten: Werte aus Britton et al, 1995 (kursiv), Jeffrey & Humphrey, 1975 (kursiv & unterstrichen), Rowan, 1989 (fett), Bidigare & Kennicut, 1988 (fett & unterstrichen), Lorenzen & Downs, 1986(unterstrichen), grau: beziehen sich auf Rot-Maximum; nach Chromophor konstruierte Eichung: gleiche Muster: es wurde gleiche molare Absorption des jeweils fett gedruckten Pigmentes angenommen; Spalte verwendete Eichung: Rahmen: Eichung nach , Lohmann, 1996; fett: nach Ähnlichkeit der Chromophore (Molekulargewicht berücksichtigt) 350

Tabelle 41: Kennwerte für die Güte der (rechnerischen) Fraktionierung von Laboralgen-Spezies; A: Anzahl der Fraktionen insgesamt; B: Anzahl der Fraktionen, in denen beide Spezies vorkommen; C: Differenz: über alle Fraktionen wurden die Beträge der Differenz der Chlorophyll a Mengen in einzelnen Fraktionen aufaddiert; D: Relation: über alle Fraktionen wurden die Beträge der Differenz der beiden Algen in einer Fraktion im Verhältnis zur Summe in der Fraktion aufaddiert; alle Werte beziehen sich auf die Chlorophyll a Konzentrationen der Algen in den einzelnen Fraktionen, für jede Alge wurde die Summe aller Fraktionen gleich 1 gesetzt 353

Tabelle 42: : A: Kulturalter der zur Fraktionierung benutzten Laborkulturen; B: r² der Regressionen der Pigmentverhältnisse zu Chlorophyll a, wie sie aus Fraktionen von Reinkulturen ermittelt wurden 354

Tabelle 43: Ergebnisse der Modellrechnungen mit Daten aus Reinkultur-Fraktionierung, es wurden jeweils verschiedene Auswertemodelle angewandt: Mix 1-5: neben den üblicherweise verwendeten Markern wurde für Cyanobakterien auch beta-Carotin und für Chlorophyceen Chlorophyll b verwendet, bei M I und M2 (Mix I und II) wurde eine partielle Datenaufteilung vorgenommen (*), indem für die Fraktionen von 20-100µm und die restlichen zwei verschiedene Luteinvariablen verwendet wurden 355

Tabelle 44: Arendsee-Daten: Möglichkeiten zur Untersuchungen der Zusammenhänge zwischen verschiedenen Pigmenten A: hierarchische Clusteranalyse, auf Pearson-Werten beruhend, B: bivariate Korrelation, C: partielle Korrelation; alle Darstellungen wurden direkt aus der SPSS-Ausgabe übernommen 357

Tabelle 45 : A: bivariate Korrelationen der Pigemente in Bleiloch Talsperren Proben 1996; B: 1997 358

Tabelle 46: Korrelationen der bei der HPLC Analyse ausgewerteten Pigmente in Bleiloch Talsperren Proben A:1996, B:1997, C: 1998 und D: alle Jahre zusammen 360

Tabelle 47: A: bivariate Korrelationen der Pigmente in Bleiloch Talsperren Proben 1998; B: alle 3 Jahre 361

Tabelle 48: partielle Korrelation der Markerpigmente in den 3 Probenahmejahren; A:1996; B: 1997; C:1998; D: 1996-1998 362

Tabelle 49 : berechnete Pigmentmuster der Algengruppen (in Bleiloch Talsperre Proben) im Vergleich mit Mainzer Modell (MaiMo, Laborreferenzen) 366

Tabelle 50: Korrelationen der wasserchemischen Parameter (alle Proben, insbesondere alle Tiefen und alle Orte) in den Jahren 1996 (A) und 1998 (B), 1997 gab es zu wenige Daten, um eine entsprechende Tabelle zu erstellen 371

Tabelle 51: Bleiloch Talsperre 1994-1999: Zooplankton Biovolumina in mm³/l (von A. Herschel mikroskopisch bestimmt); die Proben wurden mit einem 100µm Planktonnetz (vertikaler Zug 20-0m) gewonnen, für andere Orte liegen nur vereinzelte Proben vor; A: 17.1.94-9.6.98 Mauer, B: 23.6.98-29.11.99 Mauer sowie andere Probenahmeorte; Ma: Mauer, Pi: Piere, Tb: Tiefenwasserbelüftung (Saalburg), FW: Freiwasser Hauptbecken 375

*Tabelle 52: Artenliste für die Bleiloch Talsperre 1996-1999, Reihenfolge nach quantitat. Bedeutung, MW Jahr: durchschnitt-liches Biovolumen der Art in allen Proben des Jahres [mm³/l], *: Biovol. MW kleiner 0,0005 mm³/l 379*

Tabelle 53: Kennwerte aus Multisonden-Messungen, Bleiloch Talsperre vom 06.08.1996 bis 05.08.1998; Legende siehe Tabelle 54 380

Tabelle 54: Kennwerte aus Multisonden-Messungen, Bleiloch Talsperre vom 05.08.98-09.09.99, Lage: Abstand vonRemptendorfer Bucht [km]; T max: max. Temperatur (=0m) [°C]; T 15m: Temperatur in 15m Tiefe; dT max-15m: Temperaturdifferenz 0m-15m [K]; TSu: Summe der Temperaturdifferenzen, die sich anhand der Kennwerte zwischen 0 und 15m errechnen läßt [K/15m] (siehe 4.3.2.1); IT: aus genauem Verlauf des Tiefenprofils errechnetes Integral der Temperaturdifferenz [K/m in 0-15m]; Chl Sonde: muß noch mit Faktor in µg umgerechnet werden; DT: Dicke der Oberflächenlamelle [m]; DC: Dicke der Phytoplankton-haltigen Lamelle [m]; Überg.: Dicke der Übergangschicht zwischen Oberflächenlamelle und durchmischter Schicht [m]; IC: vgl. IT, nur Chlorophyll Sonde; Steig. Überg.: Steilheit der Übergangsschicht [K/m]; KW: Verhältnis Modell Chla / gemessenem Chla (HPLC); Chl0m/Su: Verhältnis des per HPLC gemessenen Chl in 0m zu dem der summierenden Probe; Abb%0m, Abb%Su: prozentualer Anteil an Chlorophyll a Abbauprodukten an Summe des Chl a + seiner Abbauprodukte (molar); grau unterlegt: Anmerkungen 381

7.9 Gleichungsverzeichnis

Gleichung 1: Zusammenhang zwischen maximal zu erwartender Phytoplanktonbiomasse und Durchmischungstiefe nach Oskam (1978) 34
Gleichung 2: Bedeutung der Markerpigment-Koeffizienten 53
Gleichung 3: Berechnung der Algengruppenanteile 53
Gleichung 4: Gleichungssystem zur Berechnung von Koeffizienten 54
Gleichung 5: Matrix zur Berechnung von Koeffizienten 54
Gleichung 6: Berechnung der Area von Canthaxantin und Zeaxanthin aus Chromatogrammen verschiedener Integrations-wellenlängen 79
Gleichung 7: Berechnung der Area von koeluierenden Pigmenten aus Chromatogrammen verschiedener Integrationswellenlängen 88
Gleichung 8: Regressionsgleichung von Walsby (1997) für Lichtsättigungskurve 248
*Gleichung 9: Regression Qpar und Chl*Licht* 252
Gleichung 10 : Lichtsättigungskurve des „inhibierten“ und des „gesättigten“ Modelles,[xi] die Herleitung des Faktors zur Berechnung der Steigung wird im nächsten Abschnitt erläutert 254
Gleichung 11: Berechnung der Tiefe, in der I lin (vgl. Gleichung 10, Abbildung 118A und Abbildung 120) herrscht; Att.k.: Attenuationskoeffiziet [1/m], Hintergr.: Hintergrund, Chl a: Chlorophyll a-spezifischer Attenuationskoeffizient 254
Gleichung 12 : Tiefen-Integralberechn. beim Produktivitäts-Modell (Licht), vgl. Abbildung 120 255
Gleichung 13: Integralberechnung nicht linearer Bereich der Produktion, vgl. Abbildung 119A; 255
Gleichung 14 : Berechnung der Produktivität bei unterschiedlich mächtiger Oberflächenlamelle 257
Gleichung 15: Zusammenhang zwischen Verweilzeit des Wassers und Gesamt-Phosphorgehalt eines Sees (nach Lampert & Sommer, 1999, die sich auf die OECD-Studie (Vollenweider & Kerekes, 1982) berufen) 307

7.10 Index

1
^{14}C: Meßprinzip 241; Produktionsbestimmung in der Bleiloch Talsperre 240; Vergleich mit PAM Produktionsbestimmung 242; zeitliche Auflösung 245
A
Absorption 2, 3, 19, 20, 23, 48, 51
Arendsee 40, 87, 88, 93; Beschreibung 40; Biovolumina und Pigmentzusammensetzung 89
Artenliste für die Bleiloch Talsperre 140
Artenzahl 110, 118, 119, 123
Attenuation: Berechnung im Modell zur Produktionsberechnung 252
Attenuationskoeffizient 217
Ausschluß von Ausreißern 58, 95, 96, 97, 100, 101, 103, 104, 114, 134, 135, 143, 156; Durchflußzytometer 288
Auswaschung 305
B
Bacillariophyceen *Siehe* Kieselalgen
Bakterien 2, 8, 10, 12, 13
Biomanipulation 9
Biovolumen 50, 55, 92, 93, 119, 120, 184, 186, 288, 289, 290, 291, 292, 293, 294, 302, 304, 135, 136, 138; Arendsee 89; Bestimmung 50; und Vorwärtsstreuung 288; Verhältnis zu Chlorophyll a 137
Bleiloch Talsperre: Beschreibung 28; Durchmischungsanlage 34; durchschnittliche Pigmentkonzentration 101; Enclosure Versuche 33, 37, 38, 117; ökologische Effekte der Restaurierungsmaßnahme 303; Prognosen 38; Wasserqualität 32
C
Carotinoide 3, 20, 21, 23, 24, 26, 27, 47; chemische Struktur 19; chemische Strukturen 98; Funktion 18, 20; Spektren aus Literatur 103; Strukturformeln 101
Chemtax 60
Chlorophyll a Abbauprodukte 116, 117, 127, 170, 171, 175, 179, 183; bessere Modelle durch Einbeziehung? 116; Hinweis auf physiologische Zustände 181; in Zooplankton 180; Marker für Zooplanktonfraß 181; Zusammenhang mit Phyto-bzw. Zooplanktonvorkommen 170
Chlorophylle: chemische Struktur 21; Funktion 20; Spektren aus Literatur 103; Strukturformeln 102; Typen der Pigmentausstattung bei verschiedenen Gruppen 18
Chlorophyllid 21, 48, 176, 181, 111
Chromatogramme 110
Clusteranalyse 93, 95, 124, 138, 118; Arendsee 93; Bleiloch Talsperre 124
Cryptomonas VII, 49, 50, 51, 119, 120, 139, 184, 279, 280, 281, 282, 284, 290, 291, 292, 294, 295, 297, 299, 303
Cyanobakterien 1, 9, 10, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 22, 51, 52, 53, 120, 124; Arendsee 40, 88, 89; Artenzusammensetzung 90; Biovolumen und Pigmente 92; Artenzusammensetzung in Bleiloch Talsperre 186; Bedeutung in Bleiloch Talsperre 146, 157, 182, 304; Blüte 1, 10, 112, 143, 163, 212; Canthaxanthin 78; chemische Strukturen der Carotinoide 20; Durchflußzytometer 278; Empfindlichkeit des Nachweises 301; Fraktionierung 57, 68, 70, 112, 115; Freilandproben 87; Fremd-Zeaxanthin 75, 77; Gründe für Rückgang in Bleiloch Talsperre 309; in vivo Absorptionsspektren 300; Klassifizierung am Durchflußzytometer 285; Konkurrenz mit Grünalgen 82; Kultur 50; Kulturverlauf 78; Markerpigmente 25, 94, 137, 138, 139, 146; ökologische Bedingungen, die ihr Vorkommen begünstigen 15; Phycobiline 22, 23, 25, 276, 103; physiologische Anpassungen 139; Pigmentstöchiometrien 134; Toxine 1, 10, 182; Unterdrückung durch Destratifikation 34
D
Datenaufteilung 58, 73, 106, 107, 112, 114, 115, 117, 123, 124; Ergebnisse mit

Bleiloch Talsperren Daten 107; partiell 73, 112, 115, 116
Destratifikation 1, 5, 9, 34, 41, 143, 146, 194, 200, 222; Effektivität 2, 9, 18, 37, 41, 147, 182, 200, 254, 269, 294; partiell 1, 200
Diatomeen *Siehe* Kieselalgen
Dichteanomalie des Wassers 4
Diskriminanzanalyse 52, 285, 287
Diskussion: Cyanobakterien 16; Durchflußzytometrie, Mikroskopie und HPLC 302; Methoden zur Produkktionsbestimmung 246; Modelle zur Auswertung von HPLC Daten 114; ökologische Auswirkungen der Belüftungsmaßnahme 303; Phaeopigmente 181; Stabilität der Oberflächenlamelle und Produktivität 273; Xanthophyllzykluspigmente 131
DOC 13, 40, 222, 224, *234*, 235, 241, 242, 309, 131; und Bakterienwachstum 312; und Mixotrophie 312
Durchflußzytometrie IV, 27, 50, 51, 52, 87, 141, 276, 277, 279, 281, 282, 284, 285, 288, 289, 291, 292, 293, 294, 295, 296, 297, 299, 301, 302; Anlage 50; Filteranordnung 51; Klassifizierung 52, 192, 285, 287, 289, 290, 291, 295, 297; Meßprinzip 27; Sortieren 27, 51, 87, 289, 290, 291, 297, 298; Zellzahlen und Biovolumen 291
durchmischte Schicht 131, 194, 222, 235, 251, 260, 306, 310
Dynamik: des Chlorophyll a 144, 145; des Phytoplanktons 41; Produktivität 245; Strömungen 307; von Anpassungen 17; Zusammenhang mit Belüftungsmaßnahme 306
E
Eichfaktoren 111
Endosymbiontentheorie 18
Epilimnion 4, 5, 15, 32
eukaryotische Algen 10, 13, 19
euphotische Schicht 3, 5, 16, 17
F
Flagellaten 10, 11, 12, 17
Fluoreszenz 18, 19, 21, 27, 51, 206, 237, 241, 242, 244, 276, 277, 278, 279, 280, 281, 282, 284, 285, 290, 291, 293, 294, 295, 296, 297, 299, 300, 301, 302; Emissionsspektren 18, 51, 276, 277, 278, 279, 280, 282, 295, 296; Fluorometer 51
Fragestellungen der vorliegenden Arbeit 41
Fraktionierung des Phytoplanktons 57, 58, 68, 69, 70, 71, 73, 78, 79, 81, 85, 86, 87, 95, 104, 108, 109, 111, 113, 115, 117, 141, 114, 115, 116; Bleiloch Talsperre Proben 108; Freilandproben 85; Labormischkulturen 78; Reinkulturen 68
G
Gewässergüteklassen 7, 8
Größenverteilung des Phytoplanktons 190
H
Hintergrundattenuation in der Bleiloch Talsperre 218
HPLC 18, 40, 89, 95, 113, 281, 294, 295, 296, 297, 298, 299, 300, 99, 104, 105, 121, 143; Anlage 46; Chromatogramme 110; Eichfaktoren 111; Eichung 46, 47, 48, 49, 95, 289, 111; Material und Methoden 45; Maxima 104; Meßprinzip 21, 26; Modellrechnungen 56; online Spektren 47, 48, 88, 104, 111; Online-Spektren 105; Probenaufbereitung 45; Quantifizierung 46; Retentionszeiten 46, 47, 48, 88, 104; Trennungs- und Integrationsprobleme 78, 87; und Durchflußzytometer 291; Verfahren zur Datenauswertung 53; Vergleich mit Biovolumen 119; Vorschläge zur Datenauswertung 114
Huminstoffe 3, 281
Hypertrophierung 1
I
iteratives Modell 95, 96, 97, 100, 104; Beschreibung 59; grafische Darstellung 98
K
Kieselalgen 11, 13, 14, 17, 34, 37, 169, 300, 303
Klassifizierung: am Durchflußzytometer 52, 285, 287, 289, 291, 295, 297; Diskriminanzanalyse 287; Kriterien 287; Sortieren als Kontrolle 290; der Trophie der Bleiloch Talsperre anhand der

Wasserchemie 229; Lichtmikroskopie 26; von Gewässern 4
Kohlenstoff *Siehe* ^{14}C
Kohlenstofffixierung 246
Komputer: verwendete Hard- und Software 61
Konkurrenz 13
Kontrollwert 97, 113; Definition 53; theoretische Überlegungen zu seiner Aussagekraft 117
Korrelation: bivariat 93, 102, 118, 119, 121; partiell 65, 77, 93, 102, 103, 179, 118, 123; Phaeopigmente und Markerpigmente 179; von Markerpigmenten 95, 101; Wasserchemische Parameter 132
k-Strategen 14
Kulturverlauf 75, 78, 81, 82
L
Laborkulturen: Material und Methoden 49
Lambert-Beersches Gesetz 3
Längsgradient: Phytoplankton 150; Wasserchemie 226
Lebensgemeinschaften 5, 6
Lichtklima 3, 16, 143, 217, 219, 247, 261; in der Bleiloch Talsperre 217; Spektren 218
Lichtlimitierung 1, 34, 312
Lichtsättigungskurven 237, 238, 243, 246, 247, 248, 250, 251, 252, 253, 254, 255, 260, 261, 266, 267, 271; Auswirkung bei Modellierung 263; Einfluß auf Produktivitätsberechnungen 271, 272
Ligninsulfonsäure 32, 218, 273, 281
Limnoökologische Grundlagen 2
Luftblasenschleier 35; Aufbau der Anlage in der Bleiloch Talsperre 36; induzierte Strömungen 35, 36
Lufttemperaturen 193, 200, 205, 273, 275, 306
M
Mainzer Modell 86, 100; Beschreibung 53; Literatur 85; Pigmentverhältnisse 85
Markerpigmente: gibt es bessere? 137; Identifikation von neuen geeigneten 138; in Konkurrenzsituation 82; Konstanz 68, 78, 82, 136, 137; Quantität 94, 137; Spezifität 137; Stetigkeit 68, 94, 137; Stöchiometrien im Literaturvergleich 134; systematische Variationen 62, 109, 115, 117, 118, 119, 139, 140, 178, 206, 242, 289, 290; Variabilität 136; zufällige Fehler 117, 140
Material und Methoden 42
Methodenvergleich: Durchflußzytometrie, HPLC und Mikroskopie 299
Microcystis VII, 10, 15, 16, 25, 50, 51, 57, 58, 78, 79, 81, 109, 112, 113, 115, 125, 143, 163, 182, 186, 277, 279, 280, 284, 285, 289, 290, 291, 294, 295, 297, 298, 309, 310
Mikroskopie 26, 50, 89, 119, 121, 184, 288, 299
Modellierung 82, 93; Ablösen von Populationen 66; Arendsee; Biovolumina und Pigmentmuster 91; Attenuationskoeffizient und Produktivität 266; Dicke der Oberflächenschicht und Produktivität 264; Fehlerabschätzung für Produktivitätsberechnung 270; Fraktionen von Reinkulturen 70; Jahresgang der Produktivität Bleiloch Talsperre 1999 269; Korrelation von Markerpigmenten 65; Produktivität 246, 252; Spezifität der Markerpigmente 73; Tagesgänge der Produktivität 260; Tagesmittelwerte der Produktivität 263; Temperaturdifferenz und Chlorophyllkonzentration an Oberfläche 213
Multisonden-Messungen 42, 193
Multivariate lineare Regression 54, 67, 73, 82, 97, 104, 106, 126; Errechnen von Pigmentmustern 124; verschiedene Modelle 104
N
Nährstoffe 4, 6, 7, 8, 13, 14, 17, 35, 40, 56, 211, 217, 221, 222, 226, 229, 230, 235, 238, 309; im zeitlichen Verlauf und in Tiefen 222; Limitierung 229, 230; Niveau in verschiedenen Jahren 230; Tabellen 128; Tiefengradienten 221; Zeitverlauf an verschiedenen Orten 227; Zusammenfassung der Ergebnisse für die Bleiloch Talsperre 235
Nahrungskette 2, 6, 21
Nitratatmung 32, 163, *234*

Normieren der Daten 55, 58, 59, 67, 68, 93, 95, 97, 104, 105, 114
O
OECD-Studie 7, 229, 230
Ö
Ökologie 5, 13, 99; Bedeutung der Wasserchemie 12; Eigenschaften der verschiedenen Planktonorganismen 9
ökologische Auswirkungen der Belüftungsmaßnahme an der Bleiloch Talsperre 303
ökologische Nischen 3, 13
O
Online-Spektren 88, 105
P
PAM 237, 238, 241, 242, 245, 246, 247; Meßprinzip 237; Produktionsmessungen an Bleiloch Talsperre 238; Vergleich mit ^{14}C Produktionsbestimmung 242
PEG-Modell 7; Beschreibung 16; Vergleich mit Bleiloch Talsperre 303
pH 4, 9, 14, 15, 21, 40, 232, 241
Phaeophorbid 27, 49, 175, 177, 179, 182, 183, 111
Phaeophytin 27, 47, 49, 177, 179, 182, 183, 104, 111
Phosphor 5, 7, 12, 13, 14, 15, 83, 224, 227, 228, 229, 230, 231, *234*, 235, 307, 308, 309, 131, 134
Photochemie 19
Photodegradation: Ligninsulfonsäuren 220; Phaeopigmente 182, 183
Photoinhibition 24, 206, 240, 241, 242, 245, 246, 250; quantitative Bedeutung 272
Photosynthese 1, 7, 10, 12, 14, 15, 17, 18, 20, 21, 34, 241, 269, 273; Anpassungsmechanismen 23; Effektivität 18, 254, 269
Photosynthesemembran 21, 23
Phycobiline 18, 22, 23, 25, 51, 138, 252, 276, 277, 280, 281, 285, 299; Spektren aus Literatur 103; Vorkommen 103
Phycocyanin 22, 51, 138, 277, 279, 280, 282, 284, 285, 296, 299
Phycoerythrin 22, 51, 138, 139, 277, 279, 280, 282, 284, 285, 296, 299
Physiologie 1, 2, 17, 18, 27, 85, 118, 246, 247, 279, 302
Phytoplanktonentwicklung: Dynamik 142, 146; extreme zeitliche Dynamik 147; Gründe für veränderte Zusammensetzung 309; kleinräumige horizontale Gradienten 150, 159
Phytoplanktonzählungen 119; Vergleich mit HPLC-Daten 119
Pigmentmuster 126
Pigmentstöchiometrien 62, 65, 68, 70, 71, 75, 77, 78, 79, 82, 85, 87; Literaturvergleich 134; Modellberechnungen 62, 72; Pigmentmuster 124, 127
Pigmenttypen 19, 25
Primärproduktion 1, 2, 6, 8, 17, 41, 218, 273
Probennahme 45
Produktionsmessungen 142, 237, 246; Vergleich PAM und Radiocarbonmethode 242
Produktivität 217, 219, 240, 241, 245, 246, 255, 257, 260, 267, 273, 274, 275, 306, 307
Q
Quantenausbeute 237, 241, 242, 244, 247, 270
Querprofile 159
R
Radiocarbonmethode *Siehe* ^{14}C
recovery 238, 270
Redfield-Verhältnis 13
Repräsentativität der Proben 146, 159, 190
Respiration 34, 246, 248, 249, 250, 258, 260, 270, 273, 275, 306
Restaurierung 1, 8
Retentionszeiten (HPLC) 104
Reversion 304
r-Strategen 14, 303, 304, 305
S
Saisonalität des Phytoplanktons 4, 7, 16, 41, 184; Bleiloch Talsperre 303; Reversion 304
SALMO 7, 38
Sanierung 1, 8
Secchi Scheibe *Siehe* Sichttiefe
Sichttiefe 3, 34, 38, 42, 143
Silicium 12, 13, 222, 224, 227, 228, 229, 230, 231, 235, 303, 309, 131

Sonne 2; Spektrum 218
SPSS 52, 54, 61, 67, 68, 92, 93, 101, 210, 211, 212, 282, 284, 285, 118
Stabilität der Oberflächenlamelle 219, 306 *Siehe*; als Verlustpotential 273
Stickstoff 7, 12, 13, 15, 19, 23, 40, 45, 82, 83, 222, 224, 227, 229, *234*, 235, 279, 131, 134; Ammonium 15, 35, 182, 131; Nitrat 15, 32, 35, 221, 222, 223, 224, 228, 229, 230, 231, 232, 233, *234*, 131
Strömungen 4, 9, 34, 36, 163, 168, 305, 307, 308; durch Destratifikation induziert 9, 308
T
Temperaturschichtung 1, 3, 4, 5, 9, 35, 37, 39, 55, 150, 168, 193, 212, 231, 235, 275; Dicke der Oberflächenschicht 210; Kennwerte 193, 196, 206, 141, 142; Steilheit 210; und chemische Gradienten 231; und Chlorophyll a Abbauprodukte 211; und Vorkommen verschiedener Algengruppen 212
Tiefenprofile: Phytoplankton 164; Temperatur 194, 206
Toxine: Cyanobakterien 1, 10, 182
Trägheit *Siehe* zeitliche Verzögerung
Trophie 7, 8; Einordung der Bleiloch Talsperre 230
U
Umkehrmikroskop 26, 50
Unterwasser-Spektroradiometer 3, 218
UV-Licht 2
V
Verweilzeit 7, 37, 38
Vorkommen: Pigmente in Algengruppen 20, 99
Vorschlag zum Vorgehen bei der HPLC-Datenanalyse 114
Vorwärtsstreuung 282, 285, 289, 291, 293, 295, 296, 302; und Biovolumen 288
W
Walsby-Modell 247; Korrektur des Sonnenwinkels 258
Wärmefalle 200
Wasserchemie 7, 9, 12, 16, 40, 42, 196, 222, 225, 226, 235, 128; Tabellen 128; und Temperaturschichtung 231
Wasserlinsen 40
Wasserqualität 1, 8, 32, 33, 35, 40
Wassertemperaturen 16, 42, 149, 193, 194, 197, 198, 200, 201, 202, 203, 204, 205, 258, 267, 134, 146
Wetter 13, 17, 41, 42, 55, 56, 183, 200, 205, 236, 247, 273, 275, 305
X
Xanthophyllzyklus 18, 24, 25, 72, 74, 75, 76, 77, 94, 127, 128, 129, 132, 137, 102; Strukturformeln der Pigmente 102
Z
zeitliche Entwicklung: größere Dynamik des Phytoplanktons 306; Laborkulturen 117; Markerpigmentzusammensetzung Bleiloch Talsperre 146; Phaeopigment 171; Phytoplankton Artenzusammensetzung (Biovolumen) 184; Saisonalität des Phytoplanktons (PEG-Modell) 16, 303, 304; Störungen 305; Wassertemperatur 196; Zooplankton und Chlorophyll a 148
zeitliche Verzögerung: der Saisonalität 303; in Ökosystemen 6, 8, 148; Luft- und Wassertemperatur 200, 205, 275; Luft- und Wassertemperaturen 205; physiologische Anpassungen 238; Wasserchemie 236
Zellzahlen 10, 51, 52, 291, 297, 301; Durchflußzytometer 291
Zooplankton 9, 10, 12, 16, 17, 38, 40, 50, 51, 56, 111, 115, 148, 149, 170, 175, 180, 183, 190, 215, 216, 217, 231, 246, 290, 307, 308, 135, 136; Bestimmung 50; diurnale Wanderungen 17, 309; im Modell von Temperaturdifferenz und Chlorophyllkonzentration 215; zeitliche Entwicklung in der Bleiloch Talsperre 148

zur Autorin:

Name: Annette Becker

Geboren: 1969 in Idar-Oberstein

Mail: Annette-Becker@gmx.net

Studium: Biologie Diplom und Promotion
an der Johannes Gutenberg-Universität Mainz

---

bisherige Forschungen: Untersuchungen am Neuhofener Badeweiher (intermittierend belüftet), 3-monatiger Forschungsaufenthalt in Niterói und Rio de Janeiro (Brasilien), Untersuchungen an der Lagoa de Juturnaíba (Trinkwassertalsperre), Biovolumenbestimmungen von Phytoplanktonproben des Schmalen Luzin Sees, Mitarbeiterin in BMBF Projekt Bleilochtalsperre sowie einem Projekt zur Fernerkundung

Mitarbeit in durch Förderpreis des Landes Rheinland-Pfalz unterstützten Fragebogenprojekt: „Wissenschafts- und Selbstverständnis in den Naturwissenschaften“