

Literaturstudie

Direkter und indirekter Einfluß von Makrophyten auf den Planktongehalt von Fließgewässern

Autor: **Michael Böhme**
Mädewalder Weg 18
D - 12621 Berlin
Tel. 030 / 567 51 61
boehme@gmx.de

im Auftrag der: **Bundesanstalt für Gewässerkunde**
Kaiserin-Augusta-Anlagen 15-17, PF 309
D - 56003 Koblenz
Tel. 0261 / 1306-0, Fax -302

Berlin, den 30.11.1998

Gliederung

1 Einführung	3
2 Definitionen	4
2.1 Makrophyten	4
2.2 Phytoplankton, POM, Seston, Detritus	4
2.3 Fließgewässer	4
3 Wechselbeziehungen zwischen Plankton und Makrophyten in Flachgewässern	5
4 Beispiele für den Einfluß von Makrophyten auf den Planktongehalt in Fließgewässern	13
4.1 Abnahme von Seston bei Passage von Makrophytenbeständen	13
4.1.1 Jännickengraben	13
4.1.2 Löcknitz, Maxsee-Ausfluß	13
4.2 Abnahme von Phytoplankton bei Passage von Makrophytenbeständen	16
4.2.1 Abfluß des Lunzer Untersees (Seegraben)	16
4.2.2 Rice Creek	17
4.2.3 Huron River	17
4.2.4 Bessey Creek	20
4.2.5 Maple River	21
4.2.6 Abfluß des Lake Tineo	22
4.2.7 Andere Beispiele	24
5 Einzelprozesse	27
5.1 Sedimentation	28
5.2 Vergrößerung der biologisch aktiven Oberfläche	34
5.2.1 Struktur und Wirkung des Biofilms	34
5.2.2 Spezifische Oberfläche von Makrophyten	41
5.3 Beschattung	43
5.4 Nährstoffkonkurrenz, Nährstoffrückhalt, Denitrifikation	46
5.4.3 Akkumulation von Nährstoffen in der Makrophytenbiomasse	47
5.4.4 Akkumulation von Nährstoffen im Sediment unter Makrophytenbeständen	51
5.4.5 Denitrifikation	53
5.4.6 Nährstoff-Freisetzung	55
5.5 Zooplanktongrazing	56
5.6 Grazing von Zoobenthos	57
5.7 Allelopathie	58
5.8 Flockung	60
6 Modellierung, Quantifizierung von Parametern	61
6.1 Modellierung des Makrophytenwachstums	61
6.2 Modellierung von Zusammenhängen zwischen Wasserpflanzen und Wasserqualität	64
6.3 Ansatz für eine einfache empirische Modellbildung	66
7 Zusammenfassung	69
8 Literatur	70
Abbildungsverzeichnis	81
Tabellenverzeichnis	83

1 Einführung

Bei der Gewässergüte-Modellierung von freifließenden, mit Makrophyten bestandenen Gewässerstrecken wie Wiltinger Bogen an der Saar und Moselle Sauvage an der französischen Mosel hat sich gezeigt, daß der Einfluß von Wasserpflanzen auf den Planktongehalt des durchfließenden Wassers nicht ausreichend bekannt ist. In dieser Literaturstudie sollen Kenntnisse, die als Grundlage für eine mögliche Verbesserung des Modells geeignet sind, zusammengestellt werden.

Schon SCHORLER (1895) und LIEBMANN (1939/40) erkannten die besondere Rolle der Makrophyten bei der "Selbstreinigung" in Fließgewässern. HAMM (in MELZER & HAMM 1984) stellt fest, daß in den untersuchten Bayrischen Fließ- und Standgewässern die Konzentration von Nährstoffen wie N und P durch Makrophyten allenfalls geringfügig beeinflußt wurden, daß jedoch "eine Ausfilterung des Phytoplanktons im Makrophytenbestand ... eindeutig nachgewiesen werden (konnte), wobei dem Aufwuchs auf den Wasserpflanzen eine bedeutende Rolle zukommt." Eigene Messungen in verschiedenen makrophytenreichen Fließgewässern im Spreegebiet zeigen, daß bis zu 97 % des partikulär gebundenen Phosphors oder über 50 % des Phytoplanktons innerhalb weniger Kilometer Fließstrecke aus dem Freiwasser eliminiert werden können (KOZERSKI et al. 1991, BÖHME 1996c).

In einer Mitteilung des DVWK (1990) sind unter der Überschrift "Die Retentionseigenschaften submerser Makrophyten" bereits Beispiele für wesentliche Aspekte der Wirkung von Makrophyten auf Seston bzw. Phytoplankton zusammengefaßt worden.

Zitat: "Die Tatsache, daß vom Wasser transportierte Partikel durch Wasserpflanzen zurückgehalten werden können, wird von vielen Autoren (KUCKLENTZ 1985, POPP 1985, WESTLAKE 1975, BRINKMANN 1980, JORGA et al. 1982) erwähnt. So kann nach WESTLAKE (1975) ein indirekter Effekt von Wasserpflanzen auf verschmutzte Flüsse aus der Akkumulation von organischen sauerstoffverbrauchenden Schwebstoffen in den Pflanzenbetten entstehen. Nach BRINKMANN (1980) wirken die dichten Makrophytenbestände als Sedimentfallen, wobei der Filtereffekt erhöht wird, wenn die Pflanzen mit Aufwuchs besetzt sind. Makrophyten sind nach JORGA et al. (1982) 'Biofilter der Wasserreinigung'.

Die Effektivität der Filtration in Makrophytenbeständen ist an der Abnahme des Sestons (Gesamtmenge der schwebenden Organismen und der nicht lebenden Schwebstoffe) in einer pflanzenreichen Gewässerstrecke zu erkennen. ... LIEBMANN (1939/40) konnte seine Untersuchungen in der stark durch häusliche und gewerbliche Abwässer belasteten Saale in einer Art Parallelversuch durchführen. Er entdeckte, daß in Wasserpflanzenbeständen der Schwebstoffgehalt im Wasser geringer ist, die dort auftretenden Organismen einer niederen Saprobienstufe angehören und der CSB (KMnO_4 -Verbrauch) geringer ist als im parallel fließenden freien Wasser. So hatte sich nach einer Fließstrecke von 2000 m der CSB im Pflanzenbereich von 20 mg/l O_2 auf ca. 9 mg/l O_2 verringert, während er im parallel liegenden pflanzenfreien Bereich noch ca. 17 mg/l O_2 betrug. Nach Meinung des Autors kommt es durch Festhalten der Schlammflocken zu einem natürlichen Belebtschlammverfahren" (S. 108-109 in DVWK 1990).

Nach der Klärung wichtiger Begriffe (Abschnitt 2) werden im Abschnitt 3 grundlegende Wechselbeziehungen zwischen Makrophyten und Phytoplankton qualitativ dargestellt. In Abschnitt 4 werden Beispiele vorgestellt, aus denen deutlich wird, welche quantitative Wirkung dichte Makrophytenbestände auf Seston bzw. Phytoplankton in Fließgewässern haben können. In Abschnitt 5 werden einzelne Prozesse, die an der Wirkung von Makrophyten auf Phytoplankton beteiligt sind, mit einigen beispielhaften Untersuchungsergebnissen qualitativ und quantitativ vorgestellt. Abschnitt 6 schließlich zeigt, welche Möglichkeiten der Modellierung oben genannter Zusammenhänge bestehen.

2 Definitionen

2.1 Makrophyten

Zu den Makrophyten zählen hier krautige höhere Wasserpflanzen, Wassermoose und sessile Makroalgen. Soweit nicht näher beschrieben, handelt es sich dabei zuerst um **submerse Makrophyten**. In unseren Fließgewässern findet man häufig Vertreter der Gattungen *Callitriche*, *Potamogeton*, *Ranunculus*, *Sagittaria* und *Sparganium*, in langsamfließenden Abschnitten auch *Myriophyllum* und Wasserschweber wie *Ceratophyllum* oder *Spirodela*. Dichte Bestände submerser Makrophyten bieten eine sehr große Kontaktfläche zu Freiwasser und sind oft gut durchströmt.

Eine weitere wichtige Gruppe sind die **emersen Makrophyten**. Bei ihnen ragen signifikante Teile der Pflanze über die Wasseroberfläche hinaus. Größere Bestände bilden oft Vertreter der Gattungen *Sagittaria*, *Glyceria*, *Phalaris*, *Phragmites*, *Typha* oder *Carex*. Emerse Makrophytenbestände werden manchmal gut durchströmt. Landeinwärts stehende Bestände haben jedoch selten Kontakt zum Freiwasser (z.B. oft nur bei Hochwasser). Oft treten emerse Makrophyten jedoch auf großen Flächen oder langen Uferstrecken mit hoher Biomasse auf, so daß trotz geringerem Kontakt mit dem Freiwasser in der Summe eine erhebliche Wirkung auf die Wasserqualität möglich ist.

Desweiteren kommen **Schwimblattpflanzen**, wie *Nuphar* und *Nymphaea* vor. **Schwimmpflanzen** wie *Lemna* und andere Wasserlinsen, seltener *Salvinia*, *Stratiotes*, und *Trapa* können in langsamströmenden Fließgewässern nahezu geschlossene Schwimmdecken ausbilden, die dann eine erhebliche Wirkung auf die Wasserqualität im allgemeinen und, vor allem durch die Abschattung, die Lebensbedingungen des Phytoplanktons im besonderen haben.

2.2 Phytoplankton, POM, Seston, Detritus

Phytoplankton umfaßt in Fließgewässern alle schwebenden Mikroalgen und Cyanobakterien (Blaualgen), inklusive der Drift aus losgelösten benthischen Mikroalgen. Phytoplankton ist Teil des **POMs**, der partikulären organischen Substanz im Gewässer. **POM** umfaßt neben dem Phytoplankton auch andere lebende Plankter, aber auch tote organische Substanz (und nicht nur schwebend im Freiwasser, sondern auch am Bodengrund und großpartikulär, theoretisch bis zum Baumstamm). **Seston** bezeichnet alle im Gewässer längere Zeit in Schwebelage gehaltenen Partikel, darunter fein verteilte POM (incl. Phytoplankton) und anorganische Partikel geringer Korngrößen (z.B. Tonpartikel). **Detritus** ist schließlich tote partikuläre organische Substanz (real ist Detritus jedoch fast immer auch von lebenden Organismen wie Bakterien und/oder Pilzen bewachsen).

2.3 Fließgewässer

Zu den Fließgewässern zählen wir hier alle Bäche und Flüsse, aber auch durchströmte Kanäle. Flache, besonnte Fließgewässer mit klarem Wasser weisen oft eine signifikante Besiedlung mit submersen Makrophyten auf.

Eine Extremform der Fließgewässer sind **durchströmte Wetlands** (Feuchtgebiete, Sümpfe): sehr makrophytenreiche Biotope, die i.d.R. **flach** durchströmt werden und damit maximalen Kontakt zwischen Wasserkörper und Makrophyten ermöglichen. Sie sind besonders wirksam bei der Retention von Wasser und Wasserinhaltsstoffen. Wechselwirkungen zwischen Makrophyten und Phytoplankton lassen sich in Wetlands am ehesten nachweisen.

Flachlandfließgewässer sind im natürlichen Zustand i.d.R. gesäumt von einem manchmal sehr breiten Streifen Feuchtgebiet, das je nach Wasserstand mehr oder weniger stark durch- bzw. überströmt wird. In der Kulturlandschaft sind Feuchtgebiete in großem Ausmaß melioriert und damit zerstört worden.

Der US Fish and Wildlife Service definiert Wetlands als Flächen, wo die Wassersättigung der dominierende Faktor für die Entstehung und Entwicklung der Böden und für die Tier- und Pflanzengemeinschaften ist, die im Boden und auf seiner Oberfläche leben. Wetlands umfassen Böden mit hoher Wassersättigung auf der Landseite und schließen den Litoralbereich der Gewässer ein. Zumeist meint Wetlands jedoch Flächen, die von emersen Wasserpflanzen oder Auwäldern besiedelt sind. Auwälder fallen jedoch nicht unter die Makrophyten-Definition und müßten hier eigentlich unbeachtet bleiben.

3 Wechselbeziehungen zwischen Plankton und Makrophyten in Flachgewässern

Gewässer bis zu 10 m Tiefe sind als Flachgewässer definiert (WETZEL 1990)¹. Damit fallen fast alle unsere Fließgewässer in die Kategorie Flachgewässer. Obwohl die folgenden Erläuterungen zunächst nur mit Blick auf Standgewässer formuliert wurden, haben sie insbesondere in Flachland-Fließgewässern, und in anderen eutrophen und langsamfließenden Fließgewässern prinzipielle Bedeutung. Die eutrophen und langsamfließenden Fließgewässer sind genau diejenigen, in denen eine nennenswerte Phytoplanktonkonzentration auftreten kann und in denen ein direkter und indirekter Einfluß von Makrophyten auf den Planktongehalt möglich ist. Während in Fließgewässern des Hochgebirges, aber auch der Mittelgebirge abiotische Faktoren wie z.B. sehr starke Durchflußänderungen, wechselnder, oft starker Sedimenttransport u.a. die Lebensbedingungen der Zönosen überwiegend bestimmen, nimmt im Flachland die Bedeutung biotischer Einflüsse zu. Flache Standgewässer repräsentieren hier somit ein Extrem im Continuum von (Fließ-) Gewässertypen, in dem biotische Wechselbeziehungen besonders ausgeprägt und anschaulich dargestellt werden können. Abschnitt 3 ist in großen Teilen aus REYNOLDS (1995).

REYNOLDS unterscheidet drei Vegetationstypen, die in Flachgewässern dominant auftreten können. Die Vegetation von Flachgewässern kann demnach von Makrophyten dominiert sein, von Cyanobakterien-Blüten, oder von Blüten eukaryoter Phytoplankton-Arten. Diese Vegetationstypen unterscheiden sich gravierend in der Struktur ihres Nahrungsnetzes und in der Regulation des Transfers des photosynthetischen Primärprodukts zu den höheren trophischen Ebenen.

Bisher wurden Cyanobakterien und eukaryote Phytoplankter selten so klar unterschieden. Cyanobakterien sind stammesgeschichtliche ähnlich weit von eukaryoten Algen entfernt wie etwa Pilze oder der Mensch. Etliche Beispiele belegen, daß eutrophe Flachgewässer von einem der drei Vegetationstypen dominiert werden, daß aber bisher weitgehend unverstandene Änderungen im Flachgewässer zu drastischen Wechseln in der Dominanz des einen oder anderen Vegetationstyps führen können (TIMMS & MOSS 1984, BALLS et al. 1989, HOSPER 1989, MOSS 1990, 1994, SCHEFFER et al. 1993b, und IRVINE et al. 1990). Im Extremfall kann es jährliche Wechsel in der Dominanz z.B. von Makrophyten oder Phytoplankton geben (z.B. die Seen Tåkern und Krankesjon, BLIN-

1. MOSS (1995) definiert "flach" solche (Stand-) Gewässer, deren Grund unter natürlicher Nährstoffbelastung ohne menschlichen Einfluß signifikant mit Makrophyten bedeckt wäre. Signifikant bedeutet, daß die Lebensgemeinschaft des Litorals eine für den gesamten See bedeutende Rolle bei der Primärproduktion, im biogeochemischen Stoffkreislauf und in der Bereitstellung von Habitaten spielt.

DOW et al. 1993). Die beiden alternativen Zustände Klarwasser, benthisch dominiert und Trübe, planktisch dominiert können im Bereich von unter 50 bis zu mehreren hundert $\mu\text{gTP/l}$ vorkommen (STEPHEN, MOSS & PHILLIPS 1998). Beide Zustände werden durch mehrere Puffermechanismen stabilisiert, welche erst überwunden werden müssen, um vom einen in den anderen Zustand zu wechseln.

Trotz ähnlicher Belastung mit Pflanzennährstoffen zeigen Flachgewässer mit dichten Makrophytenbeständen oft klareres Wasser als ohne. Im Hinblick auf die Nutzung des Wassers, z.B. zum Baden oder zur Wassergewinnung, wird dieser eine der drei Vegetationstypen gewünscht: die Dominanz von Makrophyten, die verbunden ist mit klarem Wasser trotz hoher Nährstoffkonzentration.

Makrophytenbestände repräsentieren eine sehr viel höhere flächenspezifische Kohlenstoff-Konzentration und sie akkumulieren mehr abgestorbene Reste als Phytoplanktongemeinschaften. Makrophyten entziehen die von ihnen benötigten Nährstoffe zum Teil dem Sediment, aber auch dem Freiwasser, und sie speichern viele dieser Nährstoffe in perennierendem Gewebe.

Wirkungen von Makrophyten auf die Lebensbedingungen von Phytoplankton sind folgende:

- Makrophyten reduzieren die Turbulenz des Wassers innerhalb ihrer Bestände, womit die Sedimentation von Seston verstärkt wird und die Akkumulation von Sedimenten in den Makrophytenbeständen gefördert wird. Lebende wie tote Makrophyten unterliegen ebenfalls der Sedimentation.
- Der Einbau von Nährstoffen in die Pflanzen und die Akkumulation der Sedimente bewirken einen Nährstoffrückhalt in den Makrophytenbeständen, die Rückführung der Nährstoffe zum Phytoplankton wird verringert (MOELLER & WETZEL 1988, VAN DONK et al. 1990, N-Limitation des Phytoplanktons durch die Makrophyten OZIMEK et al. 1990, oder N-Austrag durch periphytische Denitrifikanten).
- Zusätzlich werden Nährstoffe, die vom terrestrischen Umfeld eingetragen werden, durch ufernahe Makrophytenbestände zurückgehalten (WETZEL 1992).
- In Makrophytenbeständen werden Phytoplankter beschattet (NAKANISHI et al. 1989).
- Organische Ausscheidungen von Makrophyten können allelopathische Wirkungen auf Phytoplankton ausüben (WIUM-ANDERSEN 1987, ELANKOVITCH & WOOTEN 1989, WOOTEN & ELANKOVITCH 1991, HOOTSMANS & BLINDOW 1994).
- flockulierende Wirkung von Huminstoffen, die von Makrophyten ausgeschieden werden bzw. bei ihrem Abbau freigesetzt werden, nachgewiesen z.B. für Tonpartikel (ALCHURST & BREEN 1988, BOTO & PATRICK 1979).

Dichte Makrophytenbestände können also an ihrem Standort und darüber hinaus die Primärproduktion, den Kohlenstoffumsatz, den Nährstoffkreislauf, und die Bereitstellung von organischer Substanz für den heterotrophen Teil des Nahrungsnetzes kontrollieren.

Eine wichtige indirekte Wirkung ist die bedeutende Verbesserung der Lebensmöglichkeiten von anderen Organismen. Dazu zählen:

- größeres Angebot unterschiedlicher Kohlenstoffquellen in höherer Konzentration als im Freiwasser,
- Bereitstellung diverser Mikrohabitate,
- verschiedene nutzbare Futterquellen,

- Bereitstellung von Unterschlupfmöglichkeiten für Phytoplanktonkonsumenten (TIMMS & MOSS 1984) und Periphyton-Grazer (LEAH et al. 1978) vor der Nachstellung durch Carnivore, z.B. durch Fische. Neben Daphniden, die das Freiwasser bevorzugen und eher am Rande von Makrophytenbeständen Unterschlupf finden, leben innerhalb der Bestände andere Cladoceren. Davon sind *Eurycercus lamellatus*, *Sida crystallina* und *Simocephalus* sp. genauso groß oder größer als *Daphnia* (MOSS 1995).

Eine Vielzahl von Wirbellosen findet in Makrophytenbeständen ihre Nischen. Einige weiden epiphytische Algen auf der Oberfläche der Makrophyten ab (Schnecken, *Cladocera*), andere zerkleinern pflanzliche Reste von zerfallenen Makrophyten oder organische Reste, die sich im Makrophytenbestand angesammelt haben (*Malacosstraca*, Insektenlarven), wieder andere sammeln oder filtrieren Detritus in fortgeschrittenem Verfall (Zuckmückenlarven, *Lamelibranchiaten*) oder lauern auf bzw. jagen nach den oben genannten Herbivoren und Detrivoren (*Hemiptera*, Wasserkäfer und Libellenlarven).

Cladoceren sind besonders effektive Konsumenten von Phytoplankton. In einem Enclosure-Experiment zeigten SCHRIVER et al. 1995, daß sich da, wo *Potamogeton* und *Callitriche* mehr als 20 % des Wasservolumens einnahmen und der Fraßdruck durch Fische relativ gering blieb ($<2 \text{ fry m}^{-2}$)¹, große Populationen von relativ großen Cladoceren-Exemplaren, nicht nur von *Daphnia* und *Bosmina*, sondern auch von *Ceriodaphnia* und *Chydorus* halten konnten. Die Anzahl der Cladoceren war höher bei höherer Dichte der Makrophytenbestände, aber geringer mit höherer Fischdichte. Es wurde deutlich gezeigt, daß es bei höherer Makrophytendichte einen statistisch geringeren Einfluß des Fischfraßes auf die Cladoceren gab.

Dieses Ergebnis stimmt mit der Vorstellung überein, daß Makrophytenbestände in der Lage sind, eine ausreichende Nahrungsgrundlage für filtrierendes Zooplankton bereitzustellen und gleichzeitig Schutz vor Fischfraß zu bieten.

Vergleicht man die Generationszeiten von Phytoplankton (0.5-5 d) und Makrophyten (mehrere Monate bis Jahre), dann wird klar, daß sich das Zooplankton in Makrophytenbeständen bis zu einem gewissen Grade unabhängig vom Phytoplankton entwickeln kann (Generationszeit von planktischen Crustaceen 10-50 d).

Dagegen sind in einfach strukturierten rein planktischen Systemen große "Lotka-Volterra-Schwankungen" zu erwarten: freißbares Phytoplankton nimmt schnell zu. Wenn es eine ausreichende Dichte für filtrierendes Zooplankton hat, nimmt das Zooplankton, mit geringerer Rate, ebenfalls zu. Das Phytoplankton würde jedoch immer weiter zunehmen, ohne daß, wegen der geringeren Wachstumsrate, das Zooplankton jemals eine Chance hätte, das Phytoplankton zu kontrollieren. Nur durch die Wirkung anderer wachstumslimitierender Faktoren (z.B. Selbstbeschattung, Nährstofflimitation) wird das Wachstum des Phytoplanktons in dieser Phase kontrolliert. Dann, vielleicht zwei, drei Wochen später, hat das Zooplankton die Dichte erreicht, bei der die Biomasse des Phytoplanktons reduziert werden kann. Das Zooplankton wächst weiter, der Rückgang des Phytoplanktons beschleunigt sich und innerhalb weniger Tage ist das Futter aufgebraucht. Wir haben ein typisches Klarwasserstadium. Das Zooplankton hungert, geht zurück und der Prozess beginnt von neuem. So ein einfaches Modell für Standgewässer ohne räumliche Trennung der Prozesse. Bei räumlicher Trennung, z.B. in Fließgewässern oder einer Abwasserteich-Kaskade (UHLMANN 1971), kann man sich Wachstum des Phytoplanktons und des Zooplanktons auch stabil nacheinander geschaltet vorstellen.

Die vom stark schwankenden Phytoplankton als Futtergrundlage weniger abhängige und vor Freißfeinden besser geschützte Entwicklung des Zooplanktons in Makrophytenbe-

1. fry: Jungfische im Schlupfsommer

ständen führt dazu, daß in Makrophytenbeständen oft mehr Zooplankter leben und filtrieren können als ohne Makrophyten, und daß der Fraßdruck, den diese Zooplankter auf das Phytoplankton auch des umgebenden Wassers ausüben, dauerhaft höher sein kann. Umgekehrt verschlechtert der beständigere Grazingdruck die Chancen für eine Zunahme des Phytoplanktons, die im rein planktischen System dann hoch sind, wenn das Zooplankton geringe Abundanzen aufweist. Dieser Mechanismus ist positiv rückgekoppelt und unterstützt dadurch den Erhalt eines gepufferten, über Jahre quasi stabilen Zustands.

Das dieser Mechanismus nicht nur in Standgewässern Bedeutung haben kann, zeigt das Beispiel der Spree. In diesem Flachlandfluß sind, wie in den meisten anderen Fließgewässern auch, im Freiwasser nur wenige und kleine filtrierende Zooplankter zu finden (KÖHLER 1996). Während in den von der Spree durchströmten Seen ein exponentielles Wachstum des Zooplanktons zu beobachten war, nahm die Zooplanktonabundanz auf den darauffolgenden langsamfließenden Abschnitten drastisch ab (z.B. um 70 bis 97 % auf der 21 km langen Fließstrecke zwischen dem Neuendorfer See und Trebatsch).



Abb. 3-1 *Simocephalus serrulatus*
Quelle: <http://www.vvm.com/~jevans/clad30.html> 04.12.1997

Dagegen weisen die gut durchströmten Wurzelbereiche von *Phalaris*-Beständen, welche fast 1/3 der Uferlänge des 22 km langen Abschnitts zwischen Große Tränke und Freienbrink einnehmen (BÖHME 1996a), dichte Populationen der Cladocere *Simocephalus* auf (SCHÖNFELDER, pers. Mitt., Abb. 3-1).

Im Gegensatz zu *Daphnia*, die das Freiwasser bevorzugt (DORGELO & HEYKOOP 1985), hält sich *Simocephalus* bevorzugt an Oberflächen fest. Das verringert die Gefahr, gefressen zu werden, einmal dadurch, daß das Tier innerhalb der *Phalaris*-Wurzeln bleibt und nicht in's Freiwasser rausschwimmt, und zum andern wird es durch's Verharren an einem Ort nicht so leicht von den Fischen erkannt (STANSFIELD et al. 1997). Das Verharren in den Wurzelbereichen von *Phalaris* verringert auch die Gefahr, von der Strömung des Flusses mitgerissen zu werden. Es wäre sicher außerordentlich lohnend, die Ökologie dieser Gattung und ihre Wirkung auf das Phytoplankton in makrophytenreichen Fließgewässern eingehend zu studieren.

REYNOLDS schlußfolgert, daß der Verlust der Makrophyten der Hauptfaktor ist, der zum Zusammenbruch des makrophytendominierten Systems und dem Übergang zum planktondominierten System führt (BLINDOW et al. 1993, SCHEFFER et al. 1993b). Gründe für den Rückgang der Makrophyten können sein: mehrjährige Variabilität (MACAN 1977, ADAMS & PRENTKI 1982, SCHEFFER et al. 1994a), mit oder ohne Beteiligung von Krankheiten oder spontanes Absterben, abrupte Änderungen in der Hydrologie, Wasserstandsschwankungen, oder Gewässerausbau und -unterhaltung. Weil Phytoplankton schneller und oft früher im Jahr hochwächst, kann es dann, wenn die Makrophyten durch obengenannte Gründe nicht zur Dominanz kommen, schnell die dominierende Rolle übernehmen (zumindest zeitweise). Tatsächlich ist es nicht immer klar, daß der Zusammenbruch der Makrophyten der Grund für die starke Zunahme des Phytoplanktons ist. In vielen Fällen nahm das Phytoplankton unabhängig von den Makrophyten durch starken N- und P-Eintrag derart zu, daß die Makrophyten empfindlich beschattet wurden und deren Wachstums- und Konkurrenzfähigkeit schwächten (PHILLIPS et al. 1978, MOSS 1983, 1992, SCHEFFER et al. 1993b, VAN VIERSEN et al. 1994). Die Phytoplanktonkonzentration muß über mehrere Monate im Jahr >100 µg/l Chlorophyll a liegen, um eine ausreichende Wassertrübung für den Dominanzwechsel zu erreichen. Das wiederum erfordert eine verfügbare Gesamt-P-Konzentration in derselben Größenordnung (~ 100 µg/l).

Aber auch dann ist der Wechsel nicht unausweichlich. Viele dänische Seen haben trotz hoher Gesamtphosphatkonzentration einen hohen Makrophytendeckungsgrad und klares Wasser (JEPPESEN et al. 1990). Wenn die Schlußfolgerungen über die Dominanz von Makrophyten und das auf den Makrophyten basierende heterotrophe System richtig sind, dann sollte man erwarten, daß die Algengrazer das System vor der Dominanz des Phytoplanktons bewahren. Nochmal zu den Experimenten von SCHRIVER et al (1995): Hier war das Zooplankton-Biovolumen ohne geringer als mit Anwesenheit von Makrophyten, während das Phytoplankton-Biovolumen viel höher war und solche pennaten Diatomeen und kleine kokkale Grünalgen umfaßte, die ansonsten oft in phytoplanktondominierten Teichen und kleinen Seen auftreten. Mit höherer Fischdichte wurde die Individuengröße und die Gesamtbioasse der Cladoceren verringert, der Anteil der Cyclopoiden nahm zu. Das Phytoplankton nahm unter diesen Umständen stark zu und wurde von Cyanobakterien und Dinoflagellaten dominiert. Also, wenn die Zooplanktonabundanz der Faktor ist, der die Dominanz des Phytoplanktons bei Anwesenheit von Makrophyten begrenzt, erfolgt der kritische Wechsel, der das System zu seinem alternativen, trüben, nährstoffreichen steady state planktischer Monokultur treibt, wegen einer entscheidenden Veränderung der Wechselbeziehung zwischen dem Zooplankton und seinen planktivoren Predatoren. Tatsächlich gehen die Interaktionen zwischen Fisch und Makrophyten weit über den indirekten Einfluß auf das Zooplankton hinaus. Fische fressen Makrophyten direkt, entfernen periphytonfressende Schnecken, und verursachen Bioturbation (DE NIE & BACKX 1994). Fische sind bedeutsam für den Wechsel zwischen den steady states. REYNOLDS betont, daß der Verlust der Wasserpflanzen und des klaren Wassers von relativ geringen Änderungen der Anzahl, der Altersstruktur und der Artzusammensetzung der Fische induziert werden kann. Andersherum kann die Restaurierung eines makrophytendominierten Klarwassersystems durch die (zeitweilige) Entfernung der planktivoren Fische und dem gleichzeitigen Einsatz von Makrophyten initiiert werden (MOSS 1992). Die Nährstoffretention wird verstärkt, die Nahrungsnischen und Schutzräume werden wiederhergestellt, die Produktion von organischem Detritus erneuert und die Artendiversität erhöht.

Funktionelle Unterschiede von Lebensgemeinschaften der alternativen Vegetationstypen werden im folgenden beschrieben.

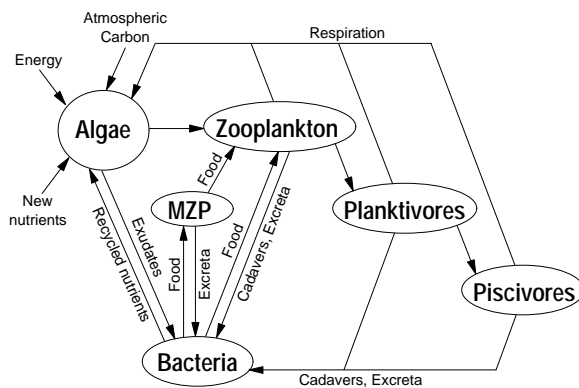


Abb. 3-2 The traditional food chain of the pelagic

(relating piscivores to planktivores, zooplankton and the base of primary production), embracing current understanding of material re-cycles and the significance of the microbial loop, which routes primarily fixed carbon from algae, through bacteria and microzooplankton (MPZ; heterotrophic nanoflagellates and microciliates) to zooplankton.

(aus REYNOLDS 1995, gering verändert)

Das Größenspektrum von planktischen Organismen ist begrenzt. Auch die Größten müssen von den Bewegungen des Freiwassers in Schwebelage gehalten werden. Die phylogenetische Diversität und die Artenzahl ist hoch. Die funktionelle Variabilität ist dagegen relativ gering (Abb. 3-2). Die Primärproduzenten (photoautotrophe Algen, Cyanobakterien und Photobakterien) synthetisieren organischen Kohlenstoff, der in zwei, drei, manchmal vier und selten fünf trophischen Ebenen genutzt wird. Die signifikante Beteiligung von Bakterien und Mikroheterotrophen (microbial loop) ist typisch, wogegen die Bedeutung der oft untersuchte Beteiligung der herbivoren Daphniden an der Nahrungskette eher geringer geschätzt werden sollte.

Gewässer, die von ihren littoralen oder benthischen Lebensgemeinschaften beeinflusst werden, enthalten zusätzliche Organismenarten, Ökosystemfunktionen und -strukturen. Das ist besonders ausgeprägt beim Vorhandensein von Makrophytenbeständen. Sie repräsentieren mehr unterschiedliche trophic pathways und eine größere funktionale Diversität. In Abb. 3-3a bis e werden einige Beispiele dieser trophic pathways von ganz unterschiedlichen Gewässern dargestellt.

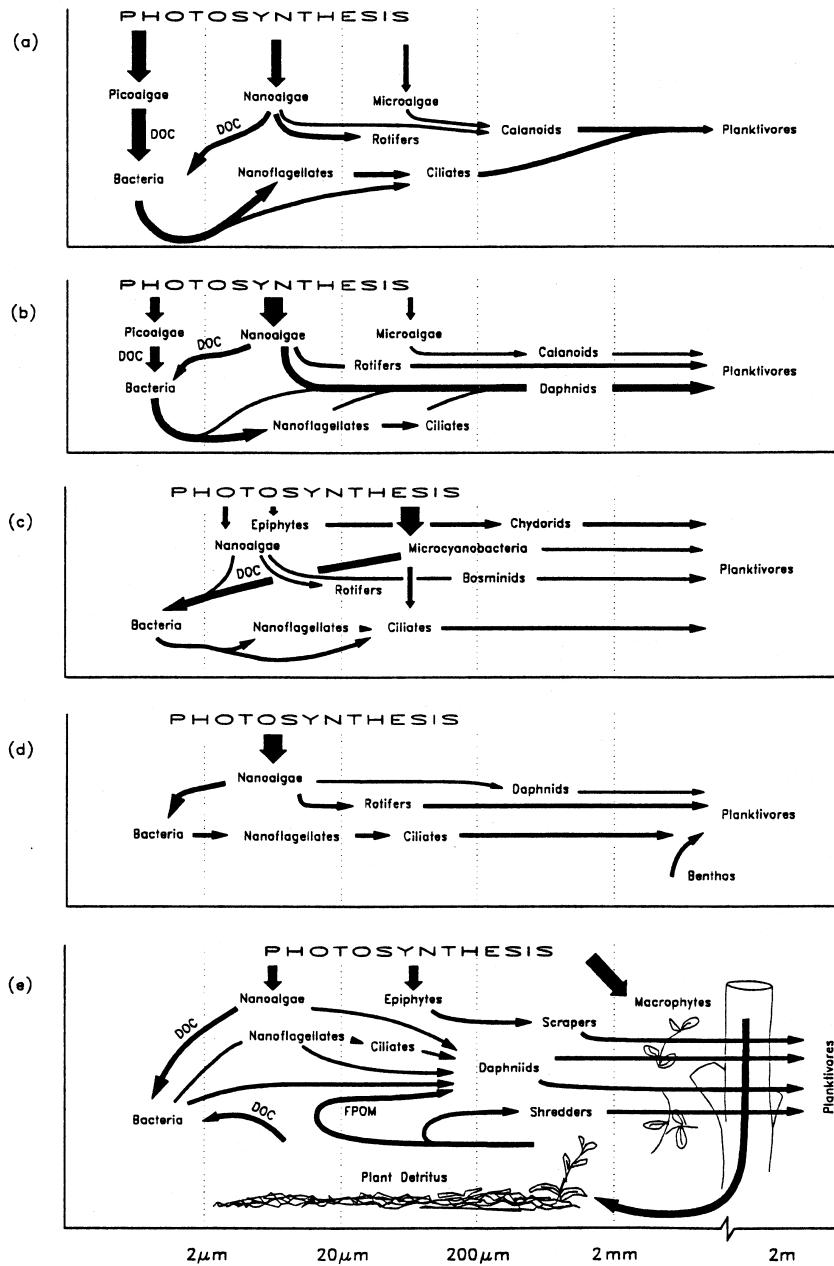


Abb. 3-3 Summary schemes of carbon transport by alternative vegetation types:

(a) Oligotrophic lake, dominated by picoalgae and cycling via the microbial loop; (b) mesotrophic lake dominated by nanoalgal production adequate to sustain *Daphnia* as principal consumer of primary products; (c) eutrophic lake, dominated by cyanobacteria and yielding poor direct flow to higher trophic levels; (d) hypertrophic pond, dominated by littoral but one devoid of macrophytes; (e) productive pond, dominated by littoral zone with intense macrophyte development exerting an additional control of planktonic producers. For full explanation, see text. Thickness of arrows is intended to indicate relative importance of the link-, the horizontal scale refers to the typical size range of the organisms named

(Figure 2 aus REYNOLDS 1995)

An einem Ende des Bereiches möglicher Zustände steht das Schema für den oligotrophen See. Hier werden vom Phytoplankton, dessen Biomasse selbst im Sommer kaum 0.2 mgC/l übersteigt, 1.2 mgC/(l·d) fixiert und hauptsächlich über Bakterien und Mikroheterotrophe in die oberen Ebenen des Nahrungsnetzes transferiert (Abb. 3-3a).

Ein Mittelding ist der Daphnien-vermittelte Transfer, der seinen Kohlenstoff hauptsächlich von Nanoalgen (zwischen 0.2 und 1 mgC/l) bezieht, deren Produktion bis zu 2.5 mgC/(l·d) beträgt (Abb. 3-3b).

Als anderes Extrem transferiert das Cyanobakterien-dominierte Mikroplankton (bis zu 4-5 mgC/l) sehr wenig von seinem täglich fixierten Kohlenstoff (<1 mgC/(l·d)) in die Nahrungskette (Abb. 3-3c).

Die letzten zwei Beispiele beziehen sich auf Flachgewässer und basieren auf Beobachtungen von BERNINGER et al. (1993) an einem kleinen, im wesentlichen makrophytenfreien Teich (Abb. 3-3d), und einem makrophytendominierten Flachgewässer (Abb.

3-3e: BLINDOW et al. 1993). Neben den dominierenden Primärproduzenten liegt der wichtigste Unterschied in der Rolle der Daphniden.

Auszug aus PERROW et al. 1997, S. 360-361: "Mechanisms responsible for clear water amongst macrophytes

Detailed knowledge of the mechanisms responsible for maintaining clear water and low algal populations in lakes dominated by macrophytes is critical if restoration of shallow lakes, is to be achieved in a predictable and cost-effective manner (SHAPIRO 1990). Several stabilising mechanisms perpetuating the macrophyte dominated state have been suggested. Whilst all may exist, we were interested in pooling knowledge on which mechanism(s) were generally thought to be of most importance and therefore should be the focus of future research.

Turbidity may be created by phytoplankton or suspended solids. In the case of the latter macrophytes may increase sedimentation through calming of the water column (JAMES & BARKO 1990). However, this is likely to have most effect in large very shallow lakes (e.g. many Dutch lakes), where wind and waves and/or a high biomass of benthivorous fish create high resuspension (COOPS & DOEF 1996). Where benthivorous fish are the problem, increased macrophyte coverage may simply limit access to the sediments. Increased sinking of algae may be an important mechanism on a local scale. For example, in Lakes Wolderwijd and Veluwe where clear water occurs over dense *Chara* beds, but is turbid with open-water phytoplankton in the majority of the lake (SCHEFFER et al. 1994b). In macrophyte-dominated lakes, sinking of algae is not thought to be an important mechanism as a shift to slow-sinking taxa which are better adapted to the quiescent waters in macrophyte beds is to be expected (JEPPESEN, pers comm.).

Macrophytes may compete with phytoplankton for available resources particularly light and nutrients. Competition for N, with macrophytes maintaining a competitive advantage over algae through: luxury uptake (BALLS et al. 1989); acting as a sink for available nutrients (in both water column and sediments) (OZIMEK et al. 1990, VAN DONK et al. 1993); creating anaerobic conditions or acting as a substrate for denitrification (DENNY 1987); have been the focus of attention in recent years.

Allelopathy, the production of compounds limiting algal growth by the macrophytes themselves, has been proven in laboratory studies (WIUM-ANDERSON et al. 1982), but requires testing in the field situation. It is possible that the production of inhibiting compounds may have evolved in response to epiphytic rather than planktonic algae and is thus of limited value for water transparency (a similar conclusion may be reached for the macrophyte-mollusc interaction above, which also focuses on control of epiphyte loads). Further, allelopathy may be limited to a few taxa e.g. charophytes, and may thus only be of importance where charophytes are an integral part of the macrophyte community. Combined with the possibility that the fine structure and dense growth form of charophytes enhances algal sedimentation (see above), and with the observation of few cladoceran grazers associating with *Chara* beds (MEIJER & HOSPER 1997), it is possible that the driving mechanisms responsible for clear water in charophyte beds are different from those in other types of macrophyte.

The provision of refuges for grazing zooplankton amongst macrophytes has recently received much attention (TIMMS & MOSS 1984, PHILLIPS et al. 1996, STANSFIELD et al. 1997). Part of the appeal lies with the ability of *Daphnia* spp. to undertake diel migrations from refuges to feed in open water (TIMMS & MOSS 1984, LAURIDSEN et al. 1996), illustrating potential to promote water clarity in the open water surrounding macrophyte stands. There has been some debate as to the suitability of macrophytes as refuges for *Daphnia* spp. (PENNAK 1973, DORGELO & HEYKOOP 1985). Recent experiments indicate that *Daphnia* spp. overcome the repellency for macrophytes in the presence of fish (LAURIDSEN & LODGE 1996). The response of *Daphnia* is presumably through olfactory cues, although whether fish odour alone or the scent of crushed *Daphnia* consumed by the fish, indicative of actual predation risk, is used under natural conditions is untested.

In the field, a variety of grazing cladocerans including *Daphnia* spp. have been shown to use refuges (SCHRIVER et al. 1995, STANSFIELD et al. 1997). However, the ability of *Daphnia* spp. to use refuges over time is in question, as they seem to have to migrate out of refuges at night to forage in open water (STANSFIELD et al. 1997) where they suffer at least some predation. With increasing macrophyte cover, *Daphnia* spp. are replaced by other species such as *Ceriodaphnia* spp., *Simocephalus* spp. and *Sida* spp. (STANSFIELD et al. 1997). The ability of these species in grazing out algal populations is relatively unknown but seems promising (TURNER & MITTELBACH 1992).

Overall, macrophytes clearly act as refuges for zooplankton, and this seems to knock-on to reduced algal populations, although more field studies are required to further elucidate the interactions between different zooplankton and fish species with differential foraging abilities, within structurally variable habitats. It is also likely that many of the important fish-zooplankton interactions may occur at night, when *Daphnia* spp. in particular emerge from refuges to feed, and this should also be a target for future research.

An increase in macrophyte cover is known to increase the abundance of piscivores (DE NIE 1987). This is due to improved spawning and foraging (clear water with ambush sites) conditions. Alternatively, an increase in the proportion of piscivores may also be due to a reduction of the relative proportion of zooplanktivores as a result of increased structural complexity changing foraging success (WINFIELD 1986).

Direct predation by piscivores may reduce the biomass of prey fish (SPENCER & KING 1984, GRIMM & BACKX 1990) or the age structure in favour of large individuals (BRONMARK et al. 1995). The latter illustrates the potential gape-limitation of predators. The mere presence of piscivores may also impose a perceived risk of predation, which may significantly change the distribution of prey populations in time and space (GLIWICZ & JACHNER 1992, WERNER et al. 1983, PERSSON & EKLOV 1995), which may knock on to enhanced populations of zooplankton grazers (HAMBRIGHT et al. 1986, TURNER & MITTELBACH 1992) or simply allow zooplankton to utilise particular habitats (JACOBSEN et al. 1997).

However, whether control of the production of zooplanktivorous and/or benthivorous fish by piscivores is a general mechanism applicable in a variety of lake types and across a range of different fish communities is still under discussion. This is because natural populations may be limited in time and space and preferences for particular prey species (MAUCK & COBLE 1973, EKLOV & HAMRIN 1989) or sizes (HART & HAMRIN 1988, VAN DENSEN 1994) may be exhibited."

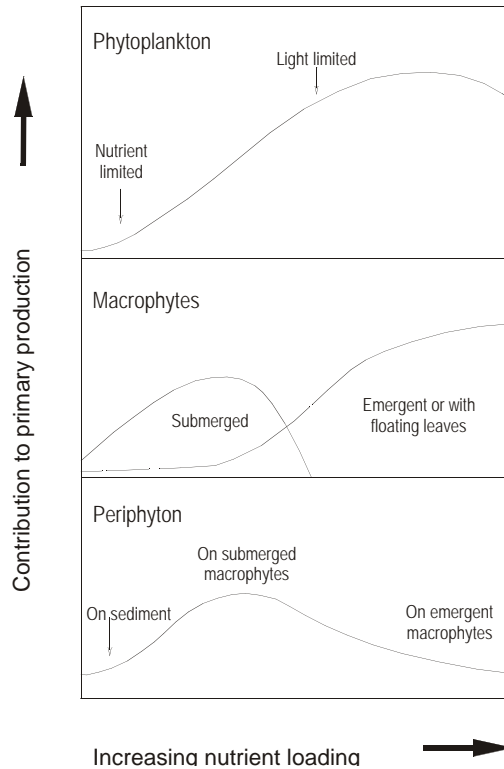


Abb. 3-4 General trends in primary productivity of phytoplankton, macrophytes and attached algae with increasing nutrient loading of relatively small and shallow temperate lakes. (aus SAND-JENSEN & BORUM 1991)

Tab. 3-1 Mechanisms by which macrophytes can reduce or promote phytoplankton development (Tab. 4 aus SAND-JENSEN & BORUM 1991)

Phytoplankton reduction	Phytoplankton promotion
Nutrient uptake from sediment reducing release to the water	Nutrient uptake from sediment and decomposition in water
Nutrient uptake from water	
Oxidation of surface sediments	Reduced conditions in dense stands
Shading of phytoplankton	
DIC uptake and O ₂ -release to water	
Release of allelopathic substances	
Shelter for zooplankton	
Filtrators in macrophyte stands	
Shelter for piscivorous fish	Shelter for planktivorous fish

4 Beispiele für den Einfluß von Makrophyten auf den Planktongehalt in Fließgewässern

Vollständig dokumentierte Untersuchungen zur Wirkung von Makrophyten auf das Phytoplankton in Fließgewässern waren nicht zu finden. Wenige Arbeiten vermitteln einen Eindruck von der Wirkung von Makrophyten, die Phytoplanktonkonzentration in Fließgewässern zu vermindern. Es wurde keine Arbeit gefunden, welche eine die Phytoplankton-Konzentration in Fließgewässern erhöhende Wirkung von Makrophyten beschreibt.

4.1 Abnahme von Seston bei Passage von Makrophytenbeständen

Phytoplankton ist eine Teilmenge des Sestons. Neben dem Phytoplankton zählen zum Seston auch alle weiteren lebenden Planktonorganismen (Zooplankton, Bakterien und Pilze) sowie unbelebte überwiegend organische Schwebstoffe (feine Detritusteilchen und kolloidale organische Substanz). In langsamfließenden nährstoffreichen Fließgewässern vor allem des Flachlandes stellt das lebende Phytoplankton sowie seine toten Reste oft einen bedeutenden Teil des Sestonvolumens.

Die folgenden Beispiele zeigen, daß in makrophytenreichen Fließgewässern ein zum Teil drastischer Rückgang der Sestonkonzentration bei Vorhandensein von dichten Makrophytenbeständen möglich ist.

4.1.1 Jännickengraben

Der Jännickengraben war das erste Beispiel, das bei eigenen Untersuchungen den hohen Stoffrückhalt, der in makrophytenreichen Fließgewässern möglich ist, deutlich machte (KOZERSKI, BÖHME & BUNGARTZ 1991).

Er zweigt im Unterspreewald (Land Brandenburg) von der Spree ab und fließt ihr nach ca. 10 km wieder zu. Er führt zumindest am Beginn seiner Fließstrecke oft phytoplanktonreiches Spreewasser. Das Gefälle ist gering, das Profil ist die ersten vier Kilometer trapezförmig ausgebaut. Von da an wechseln vertiefte, aber relativ naturähnliche Abschnitte mit ausgebauten Abschnitten, die aber im Unterschied zum Beginn der Fließstrecke zum Teil dicht mit Makrophyten bewachsen sind. Auf diesen Abschnitten ist eine starke Abnahme von partikulären Wasserinhaltsstoffen meßbar.

4.1.2 Löcknitz, Maxsee-Ausfluß

Ein starker Rückhalt von planktonbürtigem Seston ist im Maxsee-Abfluß und in der Löcknitz zu beobachten, die beide dicht von submersen Makrophyten bewachsen sind (BÖHME 1996c). Der Maxsee-Abfluß ist ein vor 60 Jahren stark begradigtes und vertieftes Gerinne mit gleichförmiger Morphologie. Es durchschneidet ein Niedermoor, ist 5 - 8

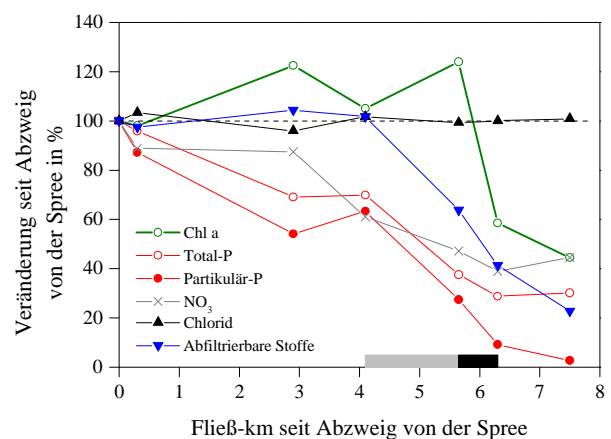


Abb. 4-1 Veränderung der Konzentration ausgewählter Gewässergüteparameter im Jännickengraben.

Chl a, zumindest am Beginn der Fließstrecke überwiegend von Phytoplankton aus der Spree, wurde fluorometrisch bestimmt und nimmt auf 45 % der Ausgangskonzentration ab. Partikulärer Phosphor ist am Ende nur noch zu 3 % seiner Ausgangskonzentration enthalten. Der graue Balken unten markiert dichte Bestände submerser Makrophyten, der schwarze Balken einen völlig mit Röhrichten zugewachsenen Abschnitt.

m breit, 0.5 m tief, gering beschattet, und hocheutroph. Die Fließgeschwindigkeit beträgt 5 - 7 cm/s. Das Gerinne ist fast auf seiner gesamten Länge dicht mit Makrophyten bewachsen. Aus dem Maxsee werden große Mengen Phytoplankton bzw. planktonbürtiges Seston eingetragen.

Die Löcknitz wird aus drei Hauptquellen zu je etwa einem Drittel gespeist: (1) durch die das Rote Luch entwässernde Stobberow, (2) durch den Abfluß des Liebenberger Sees, und (3) des Maxsees (Abb. 4-2, Ausführliches zu Einzugsgebiet und Hydrologie siehe DRIESCHER 1996). Im unbeschatteten Oberlauf ist die Löcknitz stellenweise extrem dicht von Makrophyten besiedelt, aber auch in den anderen, zumeist nicht vollständig beschatteten Abschnitten sind submers Makrophyten häufig (BÖHME 1996b).

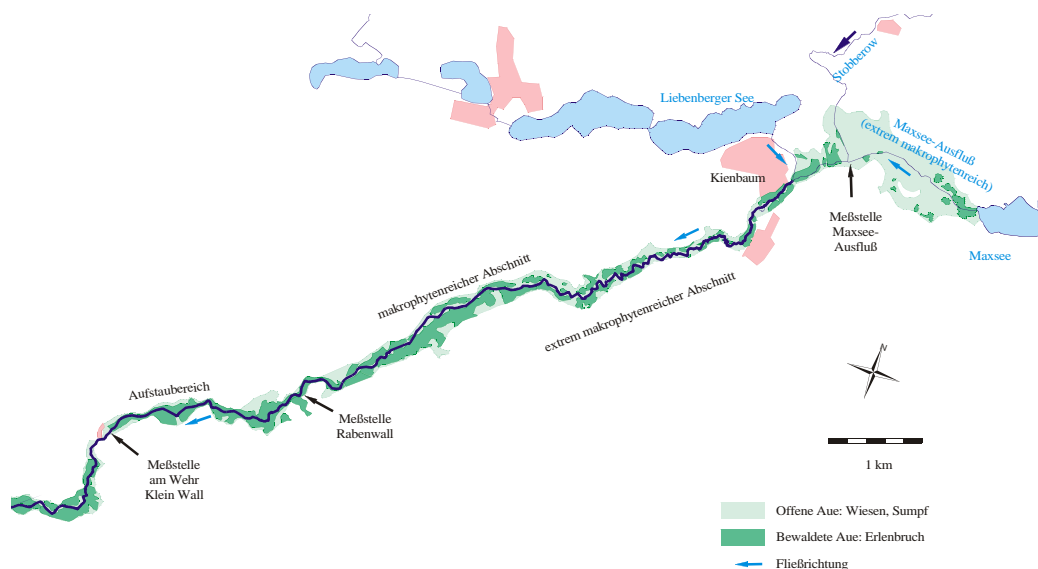


Abb. 4-2 Lage der Meßstationen an der Löcknitz und am Maxsee-Abfluß

Die Löcknitz ist ein makrophytenreicher Flachlandfluß im Land Brandenburg, der auf großen Teilstrecken ein naturnahes Erscheinungsbild aufweist. Sie ist repräsentativ für eine Anzahl ähnlicher Fließgewässer in den von der Weichsel-Eiszeit geprägten Tieflandgebieten Norddeutschlands, Polens und des Baltikums. Typisch für diese gefällearmen Fließgewässer sind große Mengen organischer Substanz im Gewässer, wie Phytoplankton im Freiwasser, submers und emerse Wasserpflanzen und ihre Reste, Baumwurzeln, Totholz, Fallaub, Torf und Schlammablagerungen am Grund und an den Ufern. Alle benetzten Oberflächen sind von einem Biofilm aus Bakterien, Pilze und Algen überzogen. Viele Kleintiere und Mikroorganismen verwerten die organische Substanz des (algenbürtigen) Sestons, das ihnen mit der fließenden Welle zuge- tragen wird, oder des Substrats, auf dem sie leben.

Die Löcknitz hat einen mittleren Abfluß von 0.6 m³/s am Pegel Kienbaum und ist im untersuchten Teilbereich von Kienbaum bis zum staubeeinfluften Bereich oberhalb des Rabenwalls frei mäandrierend. Das durchschnittliche Gefälle beträgt etwa 0.02 %. Das Wasser ist reich an Pflanzennährstoffen (GELBRECHT & DRIESCHER 1996).

Seston-Reduktion:

Das aus dem Liebenberger See und besonders aus dem Maxsee eingetragene Phytoplankton wurde während der Passage der dichten Makrophytenbestände wirkungsvoll eliminiert. Die Seston-Konzentration lag im Maxsee um 15 mg/l TM und nahm während der Wochen der dichten und vitalen Makrophytenbesiedlung auf der Fließstrecke bis zur ersten Station nach 1.6 km durchschnittlich um 89 % ab. In den Monaten vor dem Wachstum der Makrophyten bzw. nach dem Niedergang der Makrophyten während der Hitzeperiode betrug der Sestonrückhalt auf dieser Fließstrecke nur um 50 % (Abb. 4-3).

Hauptbestandteil des Sestons sind die planktischen Blaualgen *Limnothrix redekei* und *Planktothrix aghardii* (BEHRENDT et al. 1996).

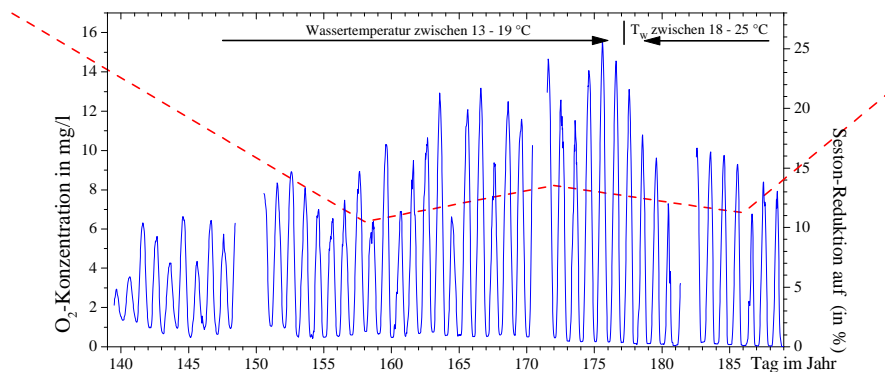


Abb. 4-3 Sauerstoff-Konzentration (blau) und Seston-Rückhalt (rot) im Maxsee-Abfluß
Vom 19. Mai (Tag 139) bis zum 24. Juni 1994 (Tag 175) stieg parallel zur Zunahme der Makrophyten biomasse die Tagesschwankung der O₂-Konzentration von 2 auf 16 mg/l. Dominante Makrophyte waren *Ceratophyllum demersum* (90 %), *Potamogeton pectinatus* und *Hydrocharis morsus-ranae*. Die Makrophytenbiomasse nahm im Verlauf der Vegetationsperiode von 0,5 (19.5.1994) auf 5 kg (24.6.1994) FM/m² zu. Fünf kg Frischmasse von *Ceratophyllum demersum* entsprechen etwa 350 g Trockenmasse.

Auf dem weiteren Verlauf der Fließstrecke, nach dem Zusammenfluß mit der Stobber und dem Abfluß des Liebenberger Sees, wurde weiter effektiv Seston zurückgehalten. Beim Rabenwall, also nach 10 km Fließstrecke und nach Passage der dichten Makrophytenbestände im Oberlauf der Löcknitz, war das Wasser so klar, daß während des Sommers 1993 ständig 6 bis 8 m horizontale Sichtweite festgestellt wurden. Erst im Oktober, mit Verminderung von Vitalität und Biomasse der submersen Makrophyten, erhöhte sich die Wassertrübung, so daß die Sichtweite unter 1 m fiel.

Nach den bisherigen Untersuchungen ergibt sich folgendes Bild: Aus den eutrophierten Seen wird viel Phytoplankton in das Fließgewässer eingetragen. Im Maxsee-Abfluß wird ein Großteil des eingetragenen Sestons eliminiert. Die dichte Makrophytenbesiedlung verstärkt drastisch den Rückhalt des eingetragenen Sestons. Der Sauerstoff-Haushalt ist auf den ersten ein bis zwei Kilometern extrem angespannt. Trotz hoher Primärproduktion und damit Sauerstoff-Freisetzung durch die Wasserpflanzen am Tage sinkt die O₂-Konzentration in der Nacht schnell auf Werte nahe 0. Die zeitweise niedrigen O₂-Konzentrationen und die große Menge organischer Substanz im Maxseeausfluß bewirken eine hohe Saprobie und eine geringe Artenzahl bei Massenentwicklung weniger Arten, z.B. der Schleischnecke *Bithynia tentaculata*, welche einen Teil des abgelagerten Sestons verwertet. Zeitweise treten H₂S-Bildung, Verminderung der Vitalität der Makrophyten und ihrer Biomasse, und letztlich auch ein "Durchschlagen" der Seetrübe auf stromab liegende Fließgewässerabschnitte ein. Solche Bedingungen sind über längere Fließstrecken kaum tolerierbar.

Aber schon nach wenigen Kilometern Makrophytenpassage, im Oberlauf der Löcknitz, ist bereits ein Großteil der Sestonfracht zurückgehalten, so daß sich, gemessen an den eutrophen Bedingungen, eine artenreiche, große Bestände bildende Makrophytenbesiedlung ausbilden und halten kann, darunter solche Arten wie *Potamogeton alpinus*, *Najas marina*, *Myriophyllum verticillatum* oder *Calla palustris*. Das Wasser klart weiter auf, und es stellt sich der wünschenswerte Zustand eines gebietstypisch eutrophen, aber makrophytendominierten Klarwassers ein (im Gegensatz zum derzeit weit verbreiteten Zustand vieler Gewässer: eutroph und plankton-dominiert trübe). Der Sauerstoff-Haushalt ist ausgeglichener, d.h. die Tagesschwankungen sind geringer und die Minima unterschreiten nur selten kritische Mindestkonzentrationen. Im Mittel liegt die O₂-Konzentration deutlich unter der Sättigungskonzentration.

4.2 Abnahme von Phytoplankton bei Passage von Makrophytenbeständen

Die folgenden Beispiele sind zunächst ausschließlich Situationen, bei denen Plankton aus Seen, also aus Standgewässern, in Fließgewässer eingetragen wird und dort in seiner Anzahl bzw. Biomasse reduziert wird. Natürlich muß man annehmen, daß Plankton aus Standgewässern in Fließgewässern keine geeigneten Lebensbedingungen vorfindet, abstirbt, und also keine besonderen Bedingungen nötig sind, einen Rückgang des Phytoplanktons zu bewirken. Die oft sehr hohen Abnahmeraten und das Fehlen eines überproportionalen Anteils seneszenten Zellen und Zellreste im Freiwasser deutet aber auf Retentionsprozesse hin, deren Wirkung weit stärker ist als der Rückgang der Planktonzahlen durch physiologische Verluste erklärt werden könnte.

4.2.1 Abfluß des Lunzer Untersees (Seegraben)

RUTTNER (1956) untersuchte den Abfluß des Lunzer Ober- und des Untersees und stellt hier drastische Abnahmen der Planktonzahlen fest. Zwar sind "alle oberirdischen Bachstrecken (des Obersee-Abflusses) dicht mit Wassermoosen bewachsen", aber es gibt nicht viel davon, der Bach fließt zumeist unterirdisch in Schotterbetten oder Karsthöhlen.

Wir sehen hier nur auf den Abfluß des Untersees. Er ist ca. 30 m breit, "stürzt zunächst über eine durch Felsstufen gebildete moosbewachsene Kaskade von insgesamt 8 m Höhe und fließt sodann in ruhigerem Lauf, der nur bei der Badeanstalt durch eine kleine Stufe unterbrochen wird, der 1100 m entfernten Ybbs zu. ... Der Verlust betrug (am 7.7.1954) beim Phytoplankton insgesamt 60 % (38 – 69 % bei den einzelnen Arten). Noch auffallender war die Abnahme beim Zooplankton. Der Verlust betrug bei den Rädertieren (weitaus überwiegend *Anura cochlearis*) 95 %, bei den Nauplien von *Cyclops* und *Diatomus* schon bei der Probenahmestelle III 100 %.

Am 16.2.1955, der See war eisbedeckt, waren die Planktonverluste noch ausgeprägter. Das Phytoplankton nahm um 95 % ab (29 – 100 % bei den einzelnen Arten). "Schon die nur 50 m vom Ausrinn entfernte Probenahmestelle am unteren Ende der Kaskade zeigte eine Abnahme bis zu 78 % bei den Massenformen."

RUTTNER sucht nach Erklärungen für die Planktonverluste. "Eine normale Sedimentierung ist insbesondere bei den winzigen Formen des Nannoplanktons nach so kurzer Zeit und bei der hohen Turbulenz des rasch strömenden Wassers ausgeschlossen. Eine etwaige Zerstörung durch Absterben scheidet als alleinige Ursache ebenfalls aus, weil die Abnahme sowohl die nackten Formen des Nannoplanktons (z.B. *Rhodomonas*, *Chrysidialis*, *Chromulina*) als auch – allerdings in geringerem Ausmaß – die starkumhüllten, deren Hüllen beim Absterben erhalten bleiben (z.B. *Protococcalen*, *Diatomeen*), erfaßt.

Es muß sich also um eine Filter- bzw. Oberflächenwirkung handeln, welche die Suspensionen zurückhält. Wenn das Wasser in nicht zu dicker Schicht über eine große, vielfach gegliederte Oberfläche fließt, geraten schwebende Teilchen früher oder später in die nahezu ruhende, adhäsiv festgehaltene, die Oberflächen überziehende Wasserhaut und werden dort festgehalten. Ganz besonders ist dies dort zu erwarten, wo der Untergrund von submersen Wassermoosen gebildet wird, welche die Oberfläche gewaltig vergrößern und gewissermaßen filtrierend wirken; aber die Abnahme ist auch dort festzustellen, wo Wassermoose nur in geringer Menge vorhanden sind, wie im Unterseeabfluß auf der Strecke unterhalb der Kaskade bis zur Mündung in die Ybbs. Hier kommt in erster Linie die oben beschriebene Oberflächenwirkung in Betracht. Wenn diese Annahme

zutrifft, müßte zu jener Zeit, wo der Abfluß Hochwasser führt, und der Bodenbewuchs durch eine Wasserschicht von bedeutender Mächtigkeit überflutet wird, der oben beschriebene Effekt ausbleiben oder doch verringert werden.“ Im Mai 1955 untersuchte RUTNER den Unterseeabfluß bei Hochwasser und fand, bei starken Fluktuationen, tatsächlich keine Abnahme des Planktons aus dem See an der Mündung in die Ybbs.

4.2.2 Rice Creek

REIF (1939) untersuchte vier Fließgewässer in Minnesota, die jeweils aus eutrophen Seen abfließen. Die Seen waren glazialen Ursprungs und wiesen viel Plankton auf. REIF machte Planktonzählungen (Doppelbestimmungen von 100-l-Netzproben) vom Seeausfluß und an mehreren aufeinanderfolgenden Stationen stromab. Außerdem schätzte er Durchfluß und Fließgeschwindigkeit an den verschiedenen Probenahmepunkten. Alle Fließgewässer hatten ein verglichen mit unseren glazial geprägten Gebieten relativ hohes Gefälle. Die Fließzeit bis zum jeweils vom See entferntesten Probenahmepunkt betrug nie mehr als drei Stunden.

In allen drei Fließgewässern nahm der Planktongehalt im Fließverlauf ab, und zwar um so stärker, je geringer der Durchfluß war.

Im Snake River schreibt REIF den großen und zahlreichen Netzen von *Hydropsyche* eine wichtige Rolle bei der Elimination des Planktons zu. Makrophyten waren selten. Im Purgatory River nahm das Plankton im Verlauf der Fließstrecke nur geringfügig ab. Der Grund war sandig bis kiesig, 15 – 30 cm tief und war nicht von Makrophyten bewachsen. Im kleinen, schnell strömenden, kalten Sawbill Creek, 1 – 2 m breit, dominierte Geröll den Grund, das zum Teil von benthischen Algen besiedelt war. Hier verschwand im Juli mehr als die Hälfte des vom See eingetragenen Planktons bereits auf den ersten 200 yards.

Im Rice Creek fand REIF im Frühjahr, wie in den anderen Flüssen auch, über eine Strecke von 2½ Meilen (4 km) und einem Gefälle von 0.5 % nur eine geringe Abnahme des Planktons. Im Herbst wurde dagegen eine starke Abnahme von Plankton auf der Fließstrecke festgestellt. Den stärksten Abfall gab es auf der ersten halben Meile (0.8 km), die zu dieser Jahreszeit von dichten Beständen submerser Makrophyten bewachsen war. Dominante Plankton-Art war *Aphanizomenon flos-aque*, die fast ¾ der Gesamtzahl ausmachte. *Keratella cochlearis*, *Chydorus sphaericus*, *Ceratium hirundinella*, *Peridinium tabulatum* und *Bosmina longispina* waren ebenfalls präsent. Das Phytoplankton “travelled farther downstream” als das Zooplankton, was zum einen heißen kann, daß das Zooplankton mit höherer Rate abnahm, oder es kann einfach bedeuten, daß bei Abnahme mit gleicher Rate am Ende der Fließstrecke kein Zooplankton mehr gefunden wurde, aber noch Phytoplankton, welches ja mit wesentlich höherer Zellzahl an den Start ging (=den See verließ).

4.2.3 Huron River

Von Juni 1930 bis Frühjahr 1934 untersuchte CHANDLER (1937) drei Fließgewässer, die von Seen gespeist werden. Die Untersuchungsergebnisse sind umfassend dokumentiert, sogar die Gewässermorphologie, -hydrologie und -sedimente wurden ausreichend beschrieben. Neben Planktonzählungen wurden zahlreiche Beprobungen und Untersuchungen der submersen Makrophyten, des Bodenschlammes, des Sediments und verschiedener organischer Reste (debris) durchgeführt.

Zwei Abschnitte kleiner Fließgewässer wurden experimentell entkrautet, so daß durch den Vergleich der Plankton-Retention vor und nach Entkrautung auf den Effekt der Makrophyten geschlossen werden kann. Einzig die Makrophytenbiomassen sind nicht

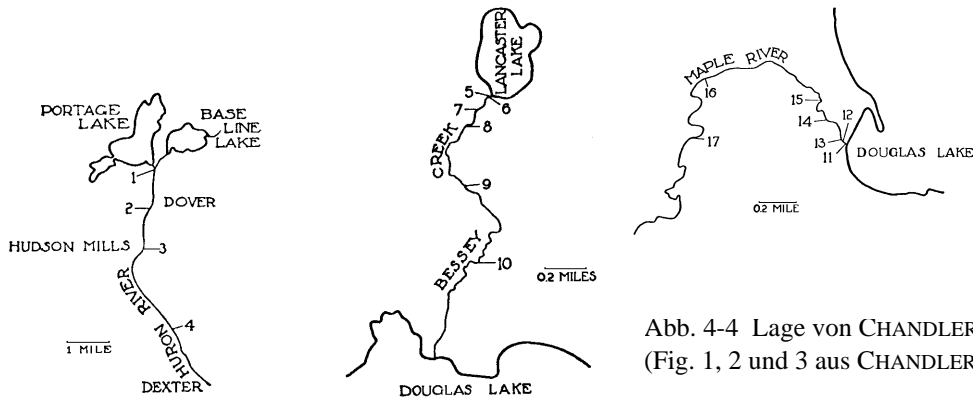


Abb. 4-4 Lage von CHANDLERS Stationen (Fig. 1, 2 und 3 aus CHANDLER 1937)

bestimmt worden. Dennoch kann man anhand CHANDLERS Daten erste Abschätzungen für makrophytenbezogene Verlusten von Phytoplankton errechnen.

Bei Ann Arbor, Michigan, fließen die Abflüsse von Base Line Lake und Portage Lake kurz nach Verlassen der Seen zusammen und bilden einen Abschnitt des Huron Rivers. Diese Seen und die ersten 5 Meilen des Huron Rivers wurden über 18 Monate 26 mal untersucht (2 – 3 Planktonproben jeden Monat, Σ 400 Planktonproben). Lage und Stationierung siehe Abb. 4-4. Der untersuchte Abschnitt ist gestreckt und hat eine gleichbleibende Morphologie, ohne ausgeprägte Schnellen oder Altwässer. Der Flußabschnitt ist frei von Abwassereinleitungen und hat keine Nebenflüsse. Die mittlere Fließgeschwindigkeit beträgt 0.4 Meilen pro Stunde (0.18 m/s) und variiert kaum innerhalb des gesamten Abschnitts. Die Flußbreite liegt zwischen 25 und 50 m und beträgt meistens 35 m. Die mittlere Tiefe beträgt rund 1.5 m. Der Grund besteht aus Schlamm, Sand und Kies. Nur in den 'Riffeln' dominieren Steine. In Ufernähe, in vielen Fällen auch über das gesamte Flußbett, wachsen reichlich Makrophyten.

Tab. 4-1 Mittlere Planktonzusammensetzung im Huron River (aus CHANDLER 1937)

Organisms	Stations			
	1	2	3	4
Phytoplankton				
Myxophyceae ¹	10.00	11.20	15.17	17.36
Bacillariales ²	75.00	70.00	71.00	71.00
Chlorophyceae	2.00	6.65	4.21	.94
Total	87.00	87.85	90.38	89.30
Zooplankton				
Protozoa	11.00	10.75	8.26	9.23
Rotifera	1.50	1.17	1.19	1.25
Crustacea	.50	.23	.17	.22
Total	13.00	12.15	9.62	10.70
Grand Total	100.00	100.00	100.00	100.00

¹ Cyanobakterien, ² Diatomeen

Der natürliche Charakter des Flusses wird in CHANDLERS Beschreibung der Stationen deutlich. An Station 1, 50 m unterhalb des Zusammenflusses der beiden Seenausflüsse, war das Gewässer etwa 40 m breit, 1 m tief, und floß etwa mit 0.18 m/s. Das Substrat bestand aus Sand, kleinen Steinen und zahlreichen Muschelschalen, die mit Mergel bedeckt waren. Die spärliche Unterwasservegetation bestand aus *Chara* sp., *Elo-dea canadensis*, *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton pectinatus*, *P. americanus*, *P. amplifolius*, *P. angustifolius*, *P. zosterifolius*, *P. richardsonii*, *Vallisneria spiralis*. Station 2 lag etwa 1.6 km unterhalb Station 1. Hier war das Wasser nicht tiefer als 0.5 m, die Fließgeschwindigkeit betrug 0.18 m/s. Der Grund bestand hauptsächlich aus kleinen Steinen und Sand und war spärlich mit Makrophyten besiedelt.

Station 3 lag 1.6 km unterhalb von Station 2. Das Bett war etwa 1 m tief, die Fließgeschwindigkeit betrug an dieser Stelle 0.36 m/s. Dieser relativ schnellfließende Abschnitt war nur ein paar Meter lang und frei von Makrophyten. Oberhalb und unterhalb der Station wuchsen aber dichte Makrophytenbestände. Station 4 lag 4 km unterhalb Station 3. Das Wasser war gleichmäßig tief, etwa 1.3 m, und floß mit 0.13 m/s. Über etwa einen halben km oberhalb und unterhalb der Station bestand das Substrat aus Sand und Schlamm und war dicht mit Wasserpflanzen bewachsen, besonders im Spätsommer.

Zusatzinformation aus heutiger Zeit:

Das EZG des Huron Rivers bei Dexter, dem Endpunkt des 8 km-Abschnitts beträgt 1352 km².

MARANGELO, P., 1996: The Zebra Mussel (*Dreissena polymorpha*) Invasion of the Huron River in Southeast Michigan: Patterns of Unionid Fouling, University of Michigan.

Auszug aus Abstract from The Sixth International Zebra Mussel and Other Aquatic Nuisance Species Conference, Dearborn, Michigan, March 1996.

”... This river segment (exakt derselbe Abschnitt wie bei CHANDLER 1937) is mesotrophic, thermally buffered by groundwater inputs, and of high alkalinity. It is considered the least degraded stretch of river in southeast Michigan and harbors a unionid fauna of 14 species. Unionids found in 1995 surveys at five sites in the reach include the state endangered *Epioblasma triquetra* (Snuffbox), the state threatened *Lampsilis fasciola* (Wavy-rayed Lamp Mussel) and a state species of special concern, *Cyclonaias tuberculata* (Purple Warty-back). The latter two species comprise between 11 - 30% and 36 - 67% of unionids respectively at four out of five survey sites in this reach. Unionid densities ranged between 2.7 - 1.5 unionids/m² at all five sites. Unionids adjacent to the lake outlet were the most severely fouled (mean = 6.8 mussels/unionid, SD= 7.72; n=75). ...”

CHANDLER fand 115 Plankton-Arten aus 96 Gattungen. Durch Vergleich mit Seeproben schätzt er den Anteil des See-Planktons im Flußwasser auf 95 %, 5 % stammen aus dem Fluß selbst. Tab. 4-1 zeigt die mittleren Anteile der verschiedenen Planktongruppen im Verlauf der Fließstrecke.

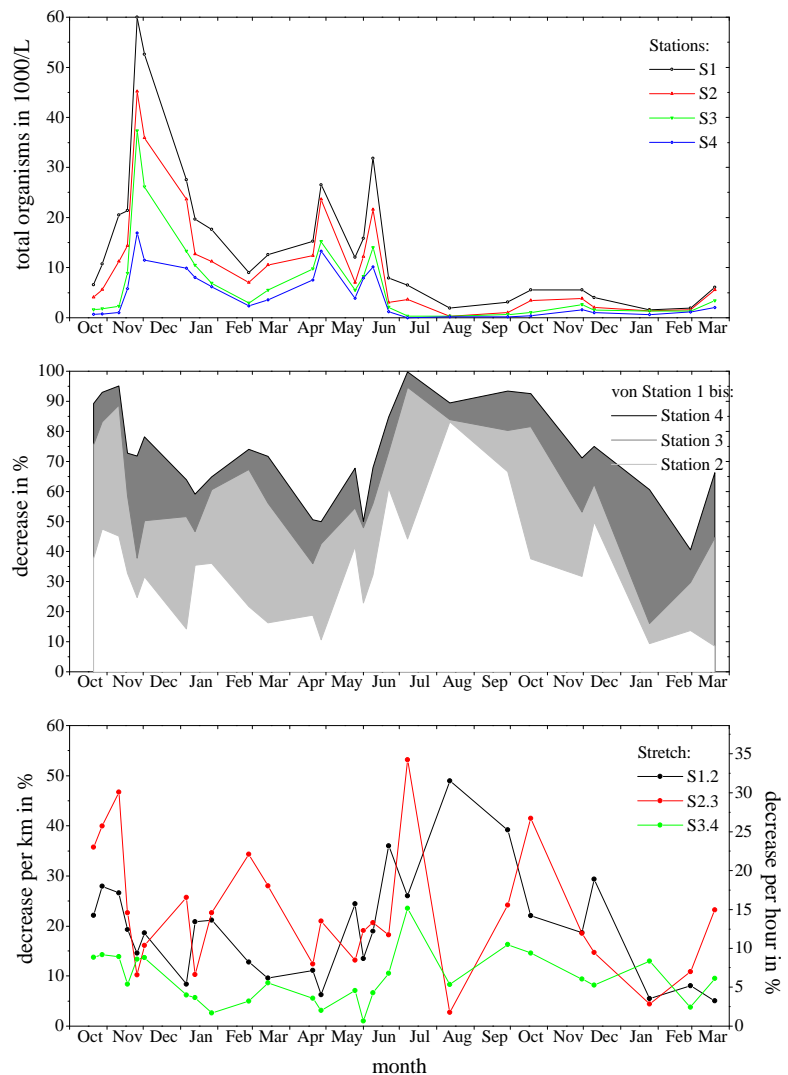


Abb. 4-5 Planktonzahl, Abnahme und Abnahmeraten im Huron River. Daten aus CHANDLER (1937), Tab. 2

CHANDLER hebt hervor, daß die Anteile der verschiedenen Planktongruppen im Verlauf der Fließstrecke praktisch gleichbleiben. Dagegen nimmt die Anzahl der Plankter bei allen Probenahmen von Station zu Station immer ab. Über die gesamte Fließstrecke betrug die Abnahme nie weniger als 40 %. Von Station 1 bis 2, auf nur einer Meile, erfolgte eine sehr gleichmäßige Abnahme, die manchmal 50 %, maximal 83 % erreichte. Im Mittel betrug die Abnahme auf dem ersten Teilstück 25 % (darin zwei Winter, ein Sommer). Die höchste Abnahme des Planktons im Juli 1932 betrug 99 % über die gesamte Fließstrecke (8 km), die geringste im Februar 1933 war 41 %.

4.2.4 Bessey Creek

CHANDLERS (1937) zweites Fließgewässer, Bessey Creek, entspringt im Lancaster Lake (Σ 75 Planktonproben) und wurde in den Sommern 1930, 1932 und 1933 untersucht. Lage und Stationierung siehe Abb. 4-4. Er fließt südwärts und entwässert nach 2.6 km in den Douglas Lake. Die Breite des Baches variiert zwischen 3 und 5 m, die Tiefe von 15 bis 18 cm in Riffles bis etwa 1.5 m in Pools. Die Fließgeschwindigkeit beträgt etwa 0.3 Meilen pro Stunde (0.13 m/s). Es gibt keine Abwassereinleitungen oder Nebenflüsse.

Tab. 4-2 Total plankton organisms per 1000/liter in Bessey Creek (Tab. 4 aus CHANDLER 1937)

Date	Station					
	5	6	7	8	9	10
22.08.32		4.159		1.313	0.704	
23.08.32		4.064		1.031	0.708	
25.08.32		2.174		0.914	0.704	0.302
26.08.32		2.712		0.615	0.510	
05.07.33		3.251	2.025			
10.07.33		2.117	1.149			
12.07.33	2.092	1.732	1.196	0.484	0.103	0.003
17.07.33	0.508	0.244	0.217			
21.07.33	0.661	0.441		0.016		
26.07.33		0.168	0.100	0.015	0.004	
31.07.33	0.383	0.221				
09.08.33	0.259	0.119				
11.08.33	0.431	0.340	0.134	0.032	0.003	
14.08.33	0.401	0.398	0.151	0.016	0.002	
18.08.33	1.845	1.942				
04.11.33	4.651	4.347	1.902	1.258	0.431	

Die Stationen sind in CHANDLER'S Arbeit über alle drei untersuchte Flüsse durchgehend nummeriert, so daß die erste Station am Bessey Creek mit Nummer 5 bezeichnet ist. Sie lag nahe am Austritt des Baches aus dem Lancaster Lake. Der Bach war dort 3.5 m breit und in der Mitte etwa 1 m tief. Das Substrat bestand aus einer alten bog mat (vielleicht einer Torfschicht oder ein Geflecht von Rhizomen, z.B. von Schilf), auf der große Mengen flockiger Sedimente, Schlamm akkumuliert lagen. Die Wasserpflanzen bildeten im Spätsommer einen durchgehenden Bestand von dieser Station zur nächsten. Zur Zeit der größten Biomasseentwicklung wurde der Bach fast vollständig ‚verstopft‘ von Wasserpflanzen: *Najas flexilis*, *Nymphaea advena*, verschiedenen *Potamogeton*-Arten und einer sehr üppigen Entwicklung von *Lyngbya*. *Lyngbya*, eine benthische Cyanobakterie, bedeckte den Bachquerschnitt mit einer fast lückenlosen Schicht. Die Fließgeschwindigkeit betrug an dieser wie an der folgenden Station etwa 0.13 m/s. Station 6 lag 15 m unterhalb Station 5 am unteren Ende des dichten Makrophytenbestandes, der bei Station 5 begann. Station 7 lag 0.16 km unterhalb Station 6. Das Wasser floß hier langsam, war 3 m breit und 12 cm tief. Das Substrat bestand aus Sand, der mit braunem, flockigem Sediment bedeckt war. Wasserpflanzen wuchsen nur in Ufernähe. Die Fließgeschwindigkeit hier und an den folgenden drei Stationen betrug etwa 0.09 m/s. Station 8 lag 0.16 km unterhalb Station 7 und 0.32 km unterhalb des Lancaster Lake. Das Gewässer war hier 2.5 m breit und nicht mehr als 13 cm tief. Ober- und unterhalb der Station gab es keine Wasserpflanzen, aber auf dem Grund lag eine Schicht akkumulierter Blätter und Zweige, besonders ausgeprägt im Spätsommer. An mehreren Stellen waren Bäume ins Wasser gefallen und verursachten teilweise stauwirksame Hindernisse (dams). Station 9 lag 0.6 km unterhalb Station 8. Das Wasser floß hier durch ein enges Bett

mit einer Breite von 1.5 m und einer Tiefe von 13 cm. Einige große Steine auf dem Grund waren mit Algen und debris bedeckt. Es gab hier keine Makrophyten, aber gleich ober- und unterhalb der Station erstreckten sich wieder dichte Bestände. Station 10 lag 0.8 km unterhalb Station 9. Dieser Abschnitt floß träge wegen zahlreichen Pools mit dichten Makrophytenbeständen. Das Substrat bestand wie in den anderen Abschnitten aus Schlamm und Sand, die mit einer Schicht flockigen Sedimentes bedeckt war.

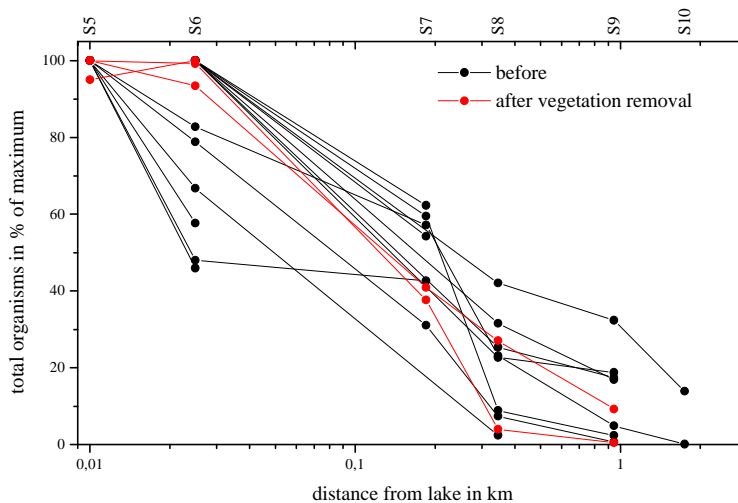


Abb. 4-6 Abnahme der Planktonzahl im Bessey Creek.

Berechnet aus Daten von CHANDLER (1937). Die Wasserpflanzen wurden nur im Abschnitt zwischen S5 und S6 entfernt.

4.2.5 Maple River

CHANDLER'S (1937) drittes Fließgewässer, Maple River, entspringt im Douglas Lake (Σ 125 Planktonproben) und wurde in den Sommern 1930, 1932 und 1933 untersucht. Maple River wurde zusätzlich Ende Oktober 1932 und im November 1933 beprobt. Lage und Stationierung siehe Abb. 4-4. Untersucht wurde eine Strecke von 2.6 km Länge. Die Breite beträgt beim Austritt aus dem Douglas Lake etwa 3 m, die Tiefe ca. 25 cm. Es gibt keine Abwassereinleitungen oder Nebenflüsse.

Die Stationen 11, CHANDLER'S erste Station am Maple River, und die Stationen 12 und 13 lagen nahe am Ausfluß des Douglas Lake. Der Bach wies während des Frühsommers eine Breite von 3 m und eine Tiefe von 20 cm auf. Im Spätsommer betrug die Breite 2 m und die Tiefe 10 cm. Die Fließgeschwindigkeit betrug 0.18 m/s. Das Substrat bestand aus flockigen ‚marl‘-Partikeln (marl: eigentlich Mergel, hier vielleicht so was wie Seekreide, biogen ausgefällter Kalk, Definition in WETZEL 1983), die aus dem See ausgetragen wurden und ein weiches schlammiges Bett mit einer Tiefe von 1 m und mehr bildete.

Dieses Material würde durch die Wasserströmung ständig in Suspension gebracht, sank aber in ufernahen Bereichen schnell wieder aus. Von Station 11 bis 13 wuchs ein dichter Bestand submerser Makrophyten. Dominant waren *Najas flexilis*, *Potamogeton heterophyllus*, *P. natans*, *Scirpus validus* und *Chara* sp.. Die Stationen 12 und 13 lagen 10 bzw. 20 m unterhalb von Station 11. Station 14 lag 0.25 km unterhalb von

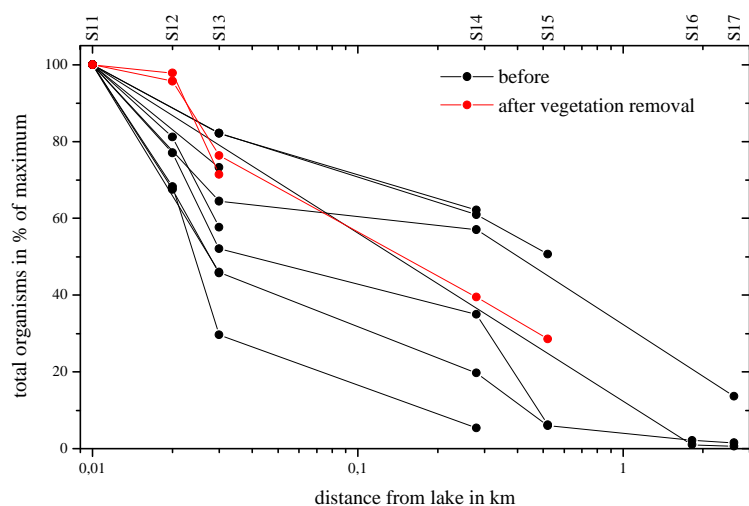


Abb. 4-7 Abnahme der Planktonzahl im Maple River.

Berechnet aus Daten von CHANDLER (1937). Die Wasserpflanzen wurden nur im Abschnitt zwischen S11 und S12 entfernt.

Station 13. Das Wasser, etwa 3.5 m breit und 25 cm tief, floß mit einer Geschwindigkeit von 0.13 cm/s über einen uniformen Sandgrund ohne Makrophyten (mit Ausnahme der ufernahen Bereiche). Auch ober- und unterhalb der Station gab es für einige Meter keine Vegetation, dafür aber im Spätsommer ausgeprägte Akkumulationen toter Blätter und debris. Station 15 lag 0.24 km unterhalb Station 14 und etwa 0.5 km unterhalb des Sees. Der Bach, rund 5 m breit und 20 cm tief, floß mit einer Fließgeschwindigkeit von 0.18 m/s. Das sandige Substrat war außer in Ufernähe unbewachsen und akkumulierte im Spätsommer Falllaub. Station 16 lag 1.3 km weiter und etwa 1.8 km entfernt vom See. Station 17 lag 0.8 km unterhalb Station 16, 2.6 km vom See. An beiden Stationen war das Gewässer 3 m breit, 25 cm tief und floß mit 0.13 m/s. Die Abschnitte waren teilweise bedeckt mit Fallaubakkumulationen und debris, aber nur gering (Station 16) bzw. gar nicht (Station 17) mit Makrophyten bewachsen.

Tab. 4-3 Total plankton organisms per 1000/liter in Maple River (Tab.6 aus CHANDLER 1937)

Date	Station						
	11	12	13	14	15	16	17
22.08.32						0.307	0.093
24.08.32	8.172					0.084	0.052
26.08.32						0.078	0.063
27.08.32	4.721		2.169	0.931	0.284	0.101	0.075
27.10.32	24.051	16.417	7.138	1.311			
28.10.32	34.081	26.264	17.759	11.936	2.121		
26.06.33	3.026		2.486	1.881			
28.06.33	5.617		4.114				
08.07.33	4.721		3.881	2.877	2.393		
04.08.33	3.017		1.945	1.722			0.412
17.08.33	5.331	4.328	3.077				
28.08.33	12.696	8.578	5.808				
28.08.33	10.496	10.270	7.493				
04.11.33	42.300	40.500	32.300	16.700	12.100		

4.2.6 Abfluß des Lake Tineo

HAMILTON et al. (1990) untersuchten hauptsächlich das Zooplankton in zeitweise von Orinoco-Wasser durchströmten Floodplain-Lakes. Während der Passage eines dichten Makrophytenbestandes in einem Verbindungskanal zwischen zwei Seen wurden hohe Zooplanktonverluste gemessen. Auch der partikuläre Kohlenstoff, hauptsächlich Phytoplankton, nahm stark ab, während das gesamte partikuläre Material, hauptsächlich bestehend aus sehr feinen Tonpartikeln, nicht abnahm.

Der Verbindungskanal zwischen den zwei Seen Lake Tineo und Lake Aguilera (Abb. 4-8) ist 1.6 km lang und die Fließzeit, berechnet aus Schätzungen von Durchfluß und Volumen, ist kurz (1 – 2 h). Nur der Beginn des Verbindungskanals am Lake Tineo war von einem großen Bestand *Paspulum repens* dicht bewachsen (regelrecht "verstopft"). *Paspulum repens* ist ein Gras, das ähnlich wie *Phalaris arundinacea* in der Spree, Schwimmende Wiesen (floating meadows) bildet (Abb. 4-9).

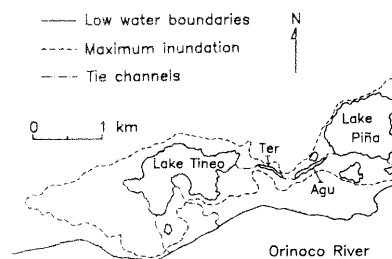


Abb. 4-8 Map of the study site.
Ter = Lake Terecaya,
Agu = Lake Aguilera

Retention in diesem Makrophytenbestand wurde von den Autoren als wahrscheinlichster Grund für die hohen Planktonverluste im Verbindungskanal erkannt. Als Mechanismus wird nicht ein "Aussieben" des Sestons angenommen, da ein weites Größenspektrum von Zoo- wie Phytoplankton zurückgehalten wurde, d.h. die Retention ist nicht sehr größenselektiv. Größenselektion müßte man aber beim Mechanismus "Aussieben" von Seston annehmen.



Abb. 4-9 Floating meadows in Amazonien (Fig. 18.12 aus SIOLI 1975)

Die Autoren gehen davon aus, daß eine Adhäsion an submerse Oberflächen und filter-feeding von Kleintieren innerhalb des Makrophytenbestandes die entscheidenden Retentionsmechanismen sind. Sie halten diese Mechanismen für geeignet, organische Partikel zurückzuhalten, während suspendierte Tonpartikel passieren können. Im Abfluß des Lake Tineo verringerte sich die Planktondichte drastisch, während anorganische Partikel nicht beeinflusst wurden (Abb. 4-10).

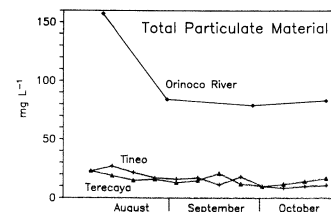
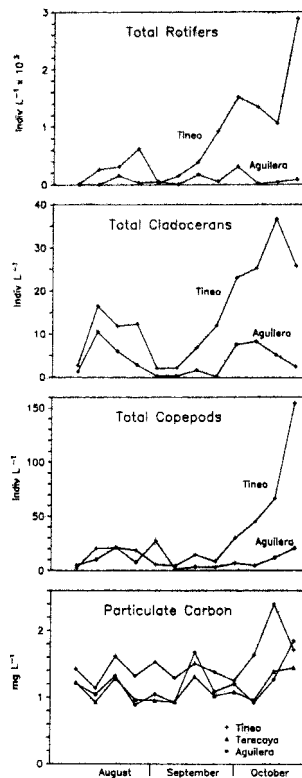


Abb. 4-10 (oben) Comparison of concentrations of total particulate material in the river, Lake Tineo, and the outflow from Tineo (Lake Terecaya) during the period of substantial flow from Lake Tineo through Lake Aguilera

(links) Zooplankton densities and concentration of particulate carbon in the two Lakes during the period of substantial flow from Lake Tineo through Lake Aguilera. Data for particulate carbon in Lake Terecaya are also included as a measure of phytoplankton biomass (aus HAMILTON et al. 1990)

Der Rückhalt von POC von August bis Oktober 1984 betrug 37 t, das entspricht etwa 74 t POM (berechnet aus Durchfluß und Konzentrationsänderung während der Passage des Makrophytenbestandes).

Leider fehlen in dieser Arbeit wieder genaue Angaben zur Morphologie, zum Durchfluß, und zur Verteilung und Biomasse der Makrophyten.

Zur Illustration des Makrophytenbestandes wird hier noch der Abschnitt 18.86 Floating Meadows aus SIOLI (1975) wiedergegeben:

Schwimmende Wiesen, „Floating Meadows“ aus höheren Wasserpflanzen, sind in den Tropen und speziell im Amazonas-System mindestens so bedeutend für die aquatische Primärproduktion wie das Phytoplankton.

Schwimmende Wiesen meint hier nicht die losen, wenn auch oftmals lückenlosen Ansammlungen von Schwimmblattpflanzen, sondern im Wurzelbereich verflochtene, somit zusammenhängende Schwimmende Wiesen von zumeist grasartigen Wasserpflanzen, z.B. an der Spree die *Phalaris*-Bestände entlang der Ufer, im Donaudelta die Plaur (schwimmende, auf großen Wasserflächen umhertreibende Schilfbestände), oder hier in Südamerika die Floating Meadows.

An ruhigen Abschnitten entlang der Ufer des Amazonas und anderer Weißwasser-Flüsse, auf Seitenarmen und Uferbuchten, in den Sedimentationszonen der großen und mehr oder weniger neutralen Klarwasser-Flüsse, können einige Grasarten, vor allem der Gattungen *Paspalum*, *Echinochloa*, *Leersia* und/oder Schwimmpflanzen wie *Eichhornia*, *Pistia*, *Salvinia* und viele andere, manchmal ausgedehnte Wasserflächen mit Tiefen bis über vier Meter bedecken. In Schwarzwassergebieten, wie dem Rio Negro, und in saueren Klarwassergebieten ($\text{pH} < 5$), fehlen diese Schwimmenden Wiesen.

Zwischen den frei im Wasser hängenden Wurzeln, sich verzweigend an jedem Knoten, und wo die Wurzeln nicht zu sehr durch Sedimente bedeckt werden wie in den Weißwassergebieten, da findet man die nach taxonomischen Gruppen und Individuenzahlen zahlreichste und mannigfachste Fauna. Dieses Phänomen gab den ersten Hinweis auf die Bedeutung der Schwimmenden Wiesen für die Produktivität der Gewässer Amazoniens. MARLIER (1965) schätzte die Nettoproduktion von Schwimmenden Wiesen von *Paspalum repens* in Lago Redondo, einem Varzea-See mit nur geringen jahreszeitlichen Schwankungen des Wasserspiegels, auf 50 kg DW/m²a, bei Annahme einer über das Jahr gleichhohen Produktivität. JUNK (1970) fand in einem großen Sedimentationsgebiet entlang des Amazonas mit hohen Wasserstandsschwankungen viel geringere Werte, nur 3-5 kg DW/m²a als tatsächlichen Zuwachs.

JUNK (1970) unterscheidet drei Typen von Schwimmenden Wiesen. Diese Typen unterscheiden sich stark in der tierischen Besiedlung:

- Typ der Fließgewässer mit viel suspendierten Partikeln, z.B. direkt auf dem Amazonas. Hier findet man eine Besiedlung mit aquatischen Kleintieren von etwa 50 000 Ind./m² (max. 100 000) mit Trockenmassen von 0.3 bis 4.2 g DW/m².
- Seeentyp A mit absedimentiertem Weißwasser in Varzea-Seen, in Form von losen Matten und damit genügender Sauerstoffversorgung auch in den inneren Bereichen des Bestandes. Dieser Typ ist am reichsten mit aquatischen Kleintieren besiedelt. Im Mittel findet man 10 000 – 300 000 Tiere mit Maxima von über 700 000 Ind./m² und Biomassen von 2.5 bis 11.6 g DW/m².
- Seeentyp B, auch mit absedimentiertem Weißwasser in Varzea-Seen, aber mit einer dichten, kompakten Struktur in den inneren Bereichen und damit Sauerstoffmangel, manchmal sogar H₂S-Bildung. Dieser Typ wird repräsentiert von den richtigen schwimmenden Inseln, auf denen sogar Bäume wachsen, und die durch Wind auf dem See herumgetrieben werden können. Dieser Typ ist nur gering oder in seinen inneren Zonen gar nicht von tierischen Organismen besiedelt.

4.2.7 Andere Beispiele

Beach (1960) untersuchte planktische Rotatorien im Längsschnitt des Ocucoec Rivers und fand erhebliche Abnahmeraten von aus durchflossenen Seen in das Fließgewässer eingetragenen Planktern. Phytoplankton "was somewhat more successful in survival, especially *Synura* and *Dinobryon* ...". Die Planktonabnahme war abhängig von der Länge des Flußsegments, der Strömung, der Wassertiefe, der Turbulenz, und der Menge an Wasserpflanzen und anderen ‚Objekten‘ im Flußbett, auf denen sich benthische

Algenrasen ausbilden konnten. Wasserpflanzen und Periphyton zeigten einen ausgeprägten Filtereffekt.

JORGA & WEISE (1979) untersuchten die Wassergüte in einem streckenweise dicht von Makrophyten bestandenen Abschnitt der Kleinen Elster. "Im krautreichen Flußbereich ... fällt mit zunehmender pflanzlicher Biomasse kontinuierlich der Gehalt des Wassers an abfiltrierbaren Stoffen. ... Im Unterlauf der Kleinen Elster kann in der Vegetationsperiode eine Eliminierung abfiltrierbarer Stoffe bis zu 80% und damit eine Verbesserung des Wassergütezustandes um eine Bewertungsklasse erzielt werden" (S.69, Abb. 4-11).

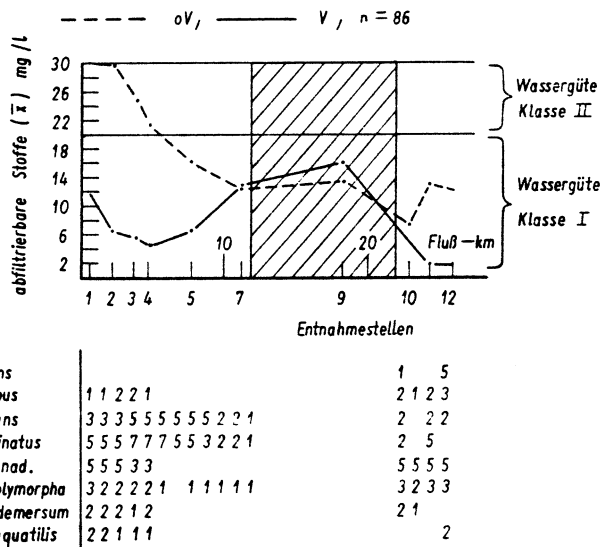


Abb. 4-11 Abfiltrierbare Stoffe und artspezifische Biomasseentwicklung der Makrophyten (komb. Abundanz-Dominanz-Schätzung) im Längsschnitt der Kleinen Elster während der Vegetationsperiode und von Oktober bis März. (schraffierter Bereich: Verödungszone ohne submers Makrophyten wegen kommunaler und industrieller Abwassereinleitung; oV: ohne Vegetation Oktober - März, V: mit Vegetation April - September) (Abb. 24 aus JORGA & WEISE 1979)

Im tidebeeinflussten Potomac River wurde ein Beispiel untersucht, daß von den vorherigen insofern abweicht, als daß keine definierte Durchströmung der Wasserpflanzenbestände besteht. JONES (1990) untersuchte neben anderen Parametern die Phytoplanktonkonzentration (Chl-a) in dichten Beständen submerser Makrophyten in Flachwasserbereichen des Potomac Rivers und verglich die Ergebnisse mit denen von makrophytenfreiem Freiwasser. In dichten *Hydrilla*-Beständen war die planktische Chlorophyll-Konzentration am geringsten, während sie in lockeren Mischbeständen verschiedener Makrophytenarten ähnlich hoch wie im makrophytenfreien Freiwasser war. Dieser Unterschied war im Sommer stärker ausgeprägt als im Herbst. Die Durchströmung der Makrophytenbestände war wegen tidebedingter Wasserstandsschwankungen um 1 m und bei einer Wassertiefe von 2 - 3 m relativ hoch.

Der in Abb. 4-12 dargestellte Standort von *Hydrilla verticillata* (HYD) hatte Ende August eine mittlere Biomasse von 466 g DW/m². Der gemischte Bestand (MIX) hatte 223 gDW/m² und bestand aus *Vallisneria americana* (63%), *Hydrilla verticillata* (22%), *Heteranthera dubia* (8%), und *Myriophyllum spicatum* (7%).

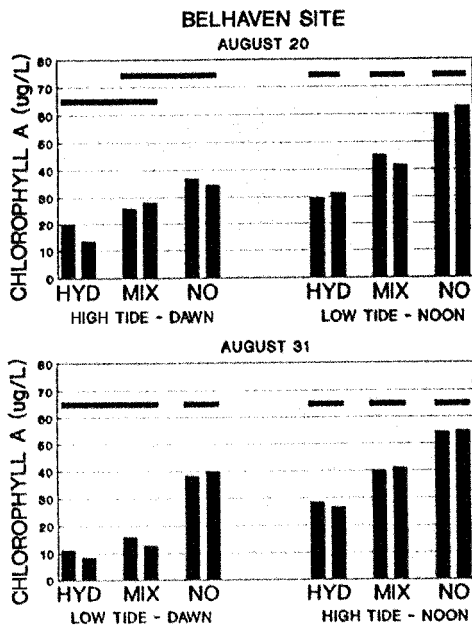


Abb. 4-12 Phytoplankton chlorophyll a (µg/l) at the Belhaven site, 3 km downstream Washington, D.C., during summer.

The paired vertical bars represent measurements at two stations within each treatment area. Treatments connected by horizontal lines are not significantly different using Tukey's LSD test ($p < 0.05$). HYD= high density Hydrilla bed; MIX= medium density mixed macrophyte; NO= no macrophytes (aus Fig. 1 aus JONES 1990)

KALBE (1986) untersuchte verschiedene Wassergüte-Parameter in der Nuthe westlich von Berlin. Der Flachlandfluß fließt wegen konsequenter Begradigung relativ rasch (0.5 - 1 m/s, MQ ca. 10, MNQ ca. 3 m³/s). Im hier interessierenden Unterlauf ist wegen starker Wassertrübe durch hohen Phytoplanktoneintrag keine nennenswerte Entwicklung submerser Makrophyten zu beobachten. Die Ufer sind dagegen von emersen Makrophyten gesäumt. Die Zellzahl des Phytoplanktons geht nach Eintrag aus hypertrophen Seen in die Nuthe nach 5 km auf 49 %, nach 15 km auf 26 % des Ausgangswertes zurück (Tab. 4-4).

Tab. 4-4 Zellzahlen des Phytoplanktons im Unterlauf der Nuthe (Zellen/ml; n=6, Tab.4 aus KALBE 1986)

Meßstelle	Gesamtzahl	Cyanophyceen	Diatomeen	and. Gruppen
Trebbin	730	0	365	365
Kleinbeuthen	390	0	80	310
Gröben	44110	28020	15280	810
Saarmund	21490	9360	11540	590
Babelsberg	11250	2940	7610	700

"Nicht einfach ist die Interpretation der Zellzahlen des Phytoplanktons. Der Anstieg nach Einmündung der Nieplitz ist erheblich, aber gegenüber dem Seston und den Chlorophyllwerten sinken die Zellzahlen wesentlich schneller. Dabei fällt auf, daß vor allem Cyanophyceen einer nahezu 90 %igen Reduzierung unterworfen sind; offensichtlich werden auftriebende Blaualgen in den Uferpflanzenbeständen sehr gut zurückgehalten. Die Abnahme der Zellzahlen der Diatomeen entspricht der des Sestons. Die ohnehin nur in geringer Abundanz auftretenden Phytoplankter anderer Gruppen lassen keinen deutlichen Trend erkennen" (S. 41).

5 Einzelprozesse

Zu Einzelprozessen ist viel Literatur verfügbar. Es wird deutlich, dass eine Vielzahl verschiedener Prozesse Einfluß auf Wirkungen von Makrophyten auf Phytoplankton haben. Die Einzelprozesse werden mit einer jeweils begrenzten Zahl von Referenzen dargestellt.

Einen Einstieg in die Wirkung von Einzelprozessen bietet die Arbeit von GREGG & ROSE (1982): "The effects of aquatic macrophytes on the stream microenvironment". Sie untersuchten die Strömungsverteilung in Makrophytenbeständen, vermaßen die Kontaktflächen von Freiwasser mit Bodengrund und mit Pflanzen (wichtig für Aufwuchs und Stoffrückhalt), die Akkumulation von feinen Sedimenten, Detritus und Aufwuchsdiatomeen. Die wichtigsten Ergebnisse aus drei Experimenten sind in Tab. 5-1 wiedergegeben.

Tab. 5-1 Mean conditions of surface area of substrate, fine particle sediments, detritus and attached diatoms found in substrate trays in three experiments. Significance indicates a difference from control (Table V aus GREGG & ROSE 1982)

Factor	Control	Ranunculus	Rorippa
Experiment I. Fall 1979; current velocity regime 30 – 50 cm/s			
Surface area	$1.06 \times 10^3 \text{ cm}^2$	$1.70 \times 10^4 \text{ cm}^2$	$1.20 \times 10^4 \text{ cm}^2$
Fine particle sediments	–	–	–
Detritus	0.27 g	2.57 g***	4.44 g***
Attached diatoms	154.75 mg/m ² (16.36 mg/tray)	49.30 mg/m ² ** (83.93 mg/tray)	5.34 mg/m ² ** (6.44 mg/tray)
Experiment II. Fall 1979; current velocity regime 10 – 30 cm/s			
Surface area	676 cm ²	$4.37 \times 10^3 \text{ cm}^2$	$1.03 \times 10^4 \text{ cm}^2$
Fine particle sediments	1020.4 g	1716.5 g***	896.9 g
Detritus	0.41 g	3.03 g**	2.73 g*
Attached diatoms	Few	49.30 mg/m ² (21.54 mg/tray)	5.34 mg/m ² (5.53 mg/tray)
Experiment III. Spring 1980; current velocity regime 30 – 50 cm/s			
Surface area	$1.06 \times 10^3 \text{ cm}^2$	$1.16 \times 10^4 \text{ cm}^2$	–
Fine particle sediments	893.2 g	1780.8 g*	–
Detritus	0.81 g	9.66 g**	–
Attached diatoms	29.18 mg/m ² (3.09 mg/tray)	2.56 mg/m ² ** (2.97 mg/tray)	0.90 mg/m ² ** –

* = P < 0.05

** = P < 0.01

*** = P < 0.001

Notes: (1) Analysis of fine particle sediments was not made in Experiment I.
(2) Rorippa was washed out of all trays in Experiment III.

Makrophyten verringern innerhalb ihrer Bestände die Strömungsgeschwindigkeit (dagegen kann sie oberhalb des Bestandes gegenüber der Kontrolle erhöht sein, Abb. 5-1). Dadurch können Partikel innerhalb von Makrophytenbeständen besser sedimentieren. GREGG & ROSE fanden bei Anwesenheit von Makrophyten zumeist deutlich mehr feinkörnige Sedimente als auf den Kontrollen und 6 bis 16

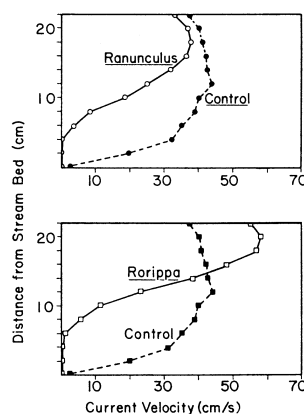


Abb. 5-1 Mean current velocities at 2 cm intervals over substrate trays from the stream bed to the surface:

(a) comparison of current velocities in and over *Ranunculus aquatilis* trays to those over control trays; (b) comparison of current velocities in and over *Rorippa nasturtium-aquaticum* trays to those over control trays. (Fig. 2 aus GREGG & ROSE 1982)

mal mehr Detritus. Makrophyten bieten eine im Vergleich zur besiedelten Bodengrundfläche erheblich größere Oberfläche, die von Aufwuchs besiedelt werden kann (ob mit oder ohne Aufwuchs: immer erheblich vergrößerte biologisch aktive Oberfläche, im obigen Beispiel 1 bis 2 Größenordnungen mehr).

Im folgenden weitere Details zu Einzelprozessen.

5.1 Sedimentation

Phytoplankton sedimentiert in ruhigem Wasser, wenn es nicht gegensteuert, z.B. durch Erniedrigung der spezifischen Dichte auf unter 1 g/ml oder durch Eigenbewegung. In Fließgewässern ist die Turbulenz des Wassers jedoch so hoch, daß Phytoplankton kaum sedimentiert. Nur wenn die Wasserbewegung örtlich oder zeitlich gegenüber Bereichen mit mittlerer bis starker Strömung verringert ist, können Sestonpartikel sedimentieren. Phytoplankton-Einzellen sind davon jedoch nur gering betroffen.

Makrophyten verringern die Fließgeschwindigkeit des Wassers und fördern dadurch die Sedimentation von Schwebstoffen und von Partikeln, die sich in Bodennähe 'hoppelnd' fortbewegen (bedload).

MADSEN & WARNCKE (1983) maßen die Fließgeschwindigkeit in Patches von *Callitriche stagnalis* über die Auflösungsgeschwindigkeit von Salzttabletten (NaCl, Tab. 5-2).

Tab. 5-2 Rates of flow of current around and within weedbeds of *Callitriche stagnalis* Scop. Means of three measurements presented. S.E. 3-7 %. Transects A+ B: positioned at right angles to the direction of the main current. Transects C + D: positioned streamlined to the direction of the main current (Tab.1 aus MADSEN & WARNCKE 1983).

transect	depth (cm)	rate of flow in mm/s -----				
		open water	0	5	10	15
A	1,5	38	24	3	5	3
	5,0	60	19	10	12	10
B	1,5	50	17	10	9	8
	5,0	80	19	8	11	9
C	1,5	40	30	15	3	13
	5,0	50	25	12	10	9
D	1,5	60	35	25	17	17
	5,0	60	40	34	20	12

Sie stellten fest, daß eine ausgeprägte Reduzierung der Strömungsgeschwindigkeit vor allem an den Rändern der *Callitriche*-Bestände auftrat. Die Fließgeschwindigkeit am Rande und in den ersten 5 cm innerhalb der Bestände wurde, verglichen mit der Fließgeschwindigkeit im Freiwasser, um 25-75 bzw. 58-92 % reduziert. Innerhalb der Bestände variierte die Fließgeschwindigkeit zwischen 5 und 34 mm/s. Innerhalb der Bestände war dann keine weitere Verminderung der Fließgeschwindigkeit erkennbar, z.B. wenn man sich von der Peripherie (5 cm) in das Innere eines Bestandes bewegt.

Örtlich hochaufgelöste Messungen der Fließgeschwindigkeit in und um Makrophytenbestände von SAND-JENSEN & MEBUS (1996) ergaben deutliche Unterschiede entsprechend dem unterschiedlichen Bau verschiedener Wasserpflanzen. Die Fließgeschwindigkeit nahm direkt über Wasserpflanzenbeständen schnell ab. Pflanzen mit feingliedrigem Bau und entsprechend viel Blattfläche pro Volumeneinheit Wuchsraum, wie *Callitriche* oder *Elodea*, verringerten die Fließgeschwindigkeit deutlich stärker als Pflanzen mit stromlinienförmigen, einfach gestalteten Blättern, wie z.B. *Sparganium emersum* (Abb. 5-2).

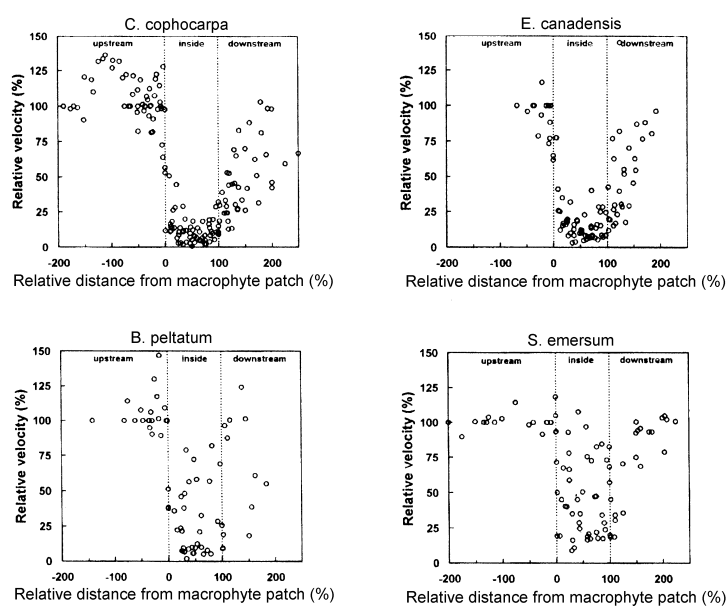


Abb. 5-2 Mean velocity measured in longitudinal streamlines located along the mid-axis and the mean canopy height through patches of four macrophyte species.

Velocity was normalized to the velocity measured at 20 - 80 cm distance upstream of each patch and longitudinal distance was normalized to the length of each patch. Each figure represents measurements on 6 - 13 patches for each macrophyte species. Individual patch length ranged from 20 to 250 cm with 90% of the patches measuring between 60 and 200 cm. Number and distance to measurement points upstream and downstream of the patches were planned to avoid the confounding influence of neighbour patches. (Fig. 6 aus SAND-JENSEN & MEBUS 1996)

Zur Abhängigkeit der Sedimentation von der Fließgeschwindigkeit können folgende Zahlenwerte Anhaltspunkte für die Parameter in Makrophytenbeständen bieten (Tab. 5-3, 5-4).

Tab. 5-3 Velocity gradients (cm/s per cm distance) across the surface and 5 cm into the macrophyte patches and up to 3 cm above the sediment bed were measured on 3 - 5 repeated points located 1 - 2 cm distance between each other. One longitudinal gradient was measured for each patch along the mid-axis at half of the mean canopy height in downstream direction. Three to four vertical gradients were measured across the canopy surface of each patch. One or two vertical gradients above the sediment bed were measured at 50 to 100 cm distance upstream of each patch. Mean \pm SD, ranges in parantheses (Tab.1 aus SAND-JENSEN & MEBUS 1996).

	<i>Callitriche cophocarpa</i>	<i>Elodea canadensis</i>	<i>Batrachium peltatum</i>	<i>Sparganium emersum</i>
Longitudinal gradient across plant surface	5,55 \pm 2,96 (1,45 - 10,0)	1,67 \pm 0,49 (1,00 - 2,20)	2,56 \pm 1,90 (0,50 - 6,30)	0,46 \pm 0,39 (0,10 - 1,30)
Vertical gradient across plant surface	11,2 \pm 5,64 (0,90 - 24,3)	6,60 \pm 2,30 (4,34 - 14,2)	7,16 \pm 2,43 (4,66 - 14,2)	3,18 \pm 3,07 (0,79 - 8,35)
Vertical gradient above the sediment upstream patches	5,42 \pm 4,96 (1,54 - 15,6)	3,06 \pm 6,54 (0,45 - 11,9)	6,36 \pm 9,47 (3,17 - 15,7)	2,54 \pm 8,45 (1,01 - 18,2)
No. of patches	13	7	7	6

In Kürze wird wahrscheinlich folgender Beitrag die Feinstruktur der Strömung in und um Pflanzenbestände in Fließgewässern beleuchten: SAND-JENSEN & PEDERSEN: Velocity gradients and turbulence around macrophyte patches in streams. Submitted to Limnology and Oceanography.

Abstract: Our objective was to determine the hydrodynamics of flow in the vicinity and within the patches of four macrophyte species of different morphology in small lowland streams. Water velocity was often relatively constant with depth in the water outside and inside the plant patches, but the velocity declined steeply immediately above the unvegetated stream bed. Steep vertical velocity profiles were also observed above the patch surface of three of the plant species forming a dense shielding canopy of high plant biomass at the surface. Less steep vertical profiles were observed at the open canopy surface of the fourth plant species, growing from a basal meristem and having the biomass more homogeneously distributed over

Tab. 5-4 Velocity measured at one to two-thirds of patch length into the patches at half of the mean height of the canopy and expressed relative to the velocity measured along the same streamline at 20 to 80 cm distance upstream the patches. Plant biomass as dry wight within patches is expressed per unit of colonized sediment area and water volume and the percentage within the upper 20 % of the stem length is calculated. Plant density is finally expressed as the mean leaf surface area relative to the plant-filled water volume within the patches. Median values are given with 1st and 3rd quartiles of the measurement in parantheses (Tab.2 aus SAND-JENSEN & MEBUS 1996).

	<i>Callitriche cophocarpa</i>	<i>Elodea canadensis</i>	<i>Batrachium peltatum</i>	<i>Sparganium emersum</i>
Velocity (% of upstream velocity)	10,9 (6,46 – 14,9)	14,3 (8,28 – 24,6)	23,6 (8,57 – 46,4)	46,4 (21,0 – 74,8)
Biomass (mgDW/cm ² of bottom)	18,3 (14,9 – 21,0)	23,5 (22,2 – 31,0)	23,8 (21,6 – 82,8)	15,5 (12,7 – 21,4)
Biomass (mgDW/cm ³ of water)	2,29 (1,94 – 3,31)	2,05 (1,52 – 3,58)	2,92 (1,70 – 5,08)	0,29 (0,18 – 0,52)
Biomass distribution (% in the upper 20 % of the stem)	34,2 (28,5 – 37,0)	26,5 (23,4 – 29,9)	17,5 (14,3 – 19,0)	18,1 (14,5 – 19,5)
Leaf area (cm ² /cm ³ of water)	1,41 (1,2 – 2,04)	0,29 (0,21 – 0,50)	0,81 (0,47 – 1,40)	0,11 (0,07 – 0,19)

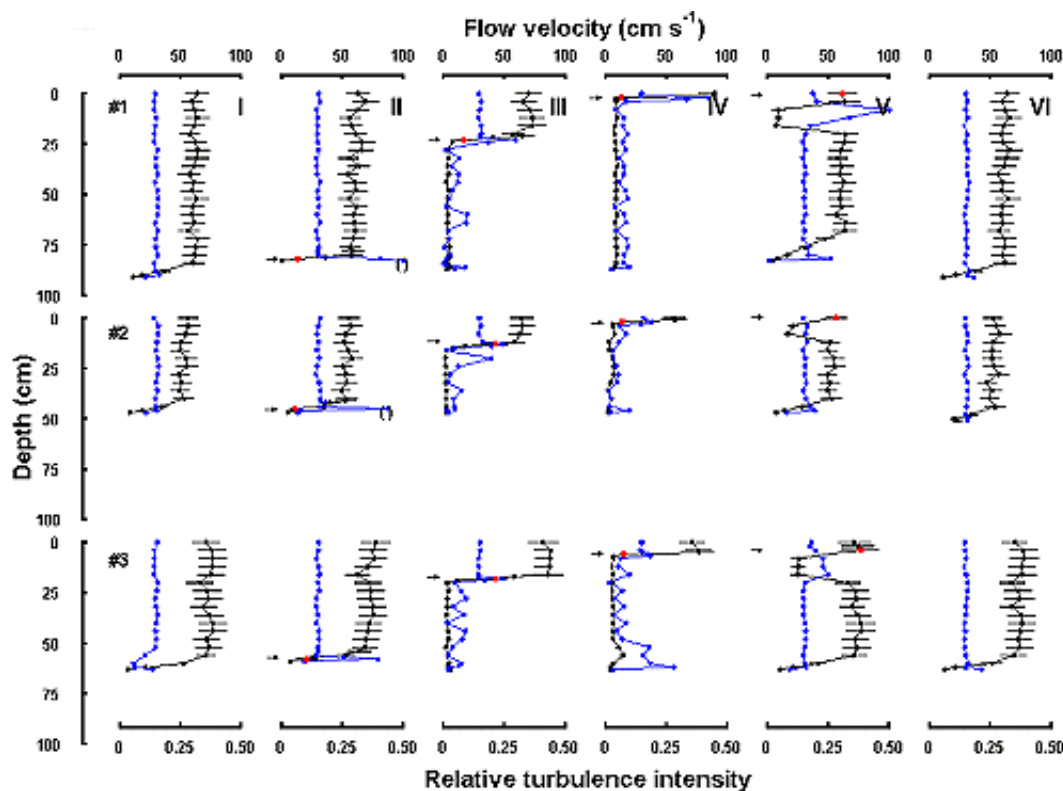


Abb. 5-3 Flow patterns around and within macrophyte patches in streams.

Vertical profiles of mean velocity (black lines) and relative turbulence intensity (CV=SD/mean, blue lines) in 6 positions along the centreline of 3 macrophyte patches of *Batrachium peltatum*.

Bars represent the standard deviation (SD) of velocity fluctuations about the mean. The vertical profiles were positioned from upstream of the patches (I), 1-2 cm inside the upstream patch front (II), one-third of patch length into the patches (III), two-thirds of the patch length into the patches (IV), 1-2 cm inside the downstream patch front (V), to downstream of the patches (VI). The surface of the canopy is indicated by the arrow, the sediment surface is located 1 cm below the deepest point of measurement. The length of the 3 patches was 100 cm (patch 1), 110 cm (patch 2), and 250 cm (patch 3).

depth (wahrscheinlich *Sparganium emersum*). The complex distribution of hydraulic roughness between the stream bed, the banks and the plants resulted in velocity profiles which often fitted better to a linear than a logarithmic function of distance above the sediment and canopy surfaces. The intensity of turbulence increased in proportion to the mean flow velocity, but the slope of the relationships differed in a predictable manner among the positions outside and inside the canopies of the different species. This suggests that morphology and movements of the plants influenced the intensity of turbulence. Continued turbulence was maintained in the attenuated flow inside the plant canopies, despite estimates of low Reynolds numbers, demonstrating that reliable evaluations of flow patterns require direct measurements. Mean velocity inside plant patches mostly exceeded 2 cm s^{-1} and turbulence intensity remained above 0.2 cm s^{-1} which should be sufficient to prevent carbon limitation of photosynthesis, while plant growth may benefit from the reduced physical disturbance and the retention of nutrient-rich sediment particles. We propose that plant patches are suitable functional units for analysing the regulating role of submerged macrophytes for the flow pattern, the retention of particles and the biological communities in lowland streams (Abb. 5-3).

In kleinen bis mittelgroßen Fließgewässern kann die mittlere Fließgeschwindigkeit durch Makrophyten im gesamten Gerinne signifikant vermindert sein. Da der Durchfluß im Vergleich zum unbewachsenen Zustand i.d.R. gleichbleibt, muß die Fläche des Querprofils und damit der Wasserstand steigen. SAND-JENSEN et al. (1989) fanden im Fluß Suså bei sommerlichen Durchflüssen zwischen 0.4 und $1.8 \text{ m}^3/\text{s}$ und um die 5 m Breite eine Reduktion der Fließgeschwindigkeit durch Makrophyten auf 30 bis 65 % des Wertes, der ohne Makrophyten zu erwarten wäre (Tab. 5-5).

Tab. 5-5 Effect of macrophytes on mean water velocities during summer at reaches at Pindso and Vetterlev. The mean and ranges of measured water velocities ($n=4-7$) are compared with estimated water velocities in the absence of macrophytes (Tab. 2 aus SAND-JENSEN et al. 1989).

Station	Period	Water velocity (cm/s)		Biomass (gDW/m ²)
		Measured	Estimated	
Pindso	7.7.-1.8.1980	6.4 (5.8-7.0)	21.0 (20.0-22.0)	120-133
	10.8.-27.8.1981	14.4 (10.5-18.4)	33.5 (31.0-36.0)	170-207
Vetterlev	29.6.-17.8.1981	18.9 (13.1-24.7)	28.8 (24.5-33.0)	60-220

Dominierende Wasserpflanzen waren die auch bei uns häufigen Arten *Potamogeton pectinatus* und *Sparganium emersum*.

Indirekte Wirkungen der durch Makrophyten verstärkten Sedimentation:

Makrophyten können die Flußmorphologie entscheidend mitbestimmen (KOPECKY 1965), und zwar um so mehr, je kleiner der Fluß, je geringer die Strömungsgeschwindigkeit im Fluß und je gleichmäßiger der Durchfluß ausfällt, also i.d.R. kleine bis mittelgroße Flachlandfließgewässer mit geringem Gefälle und hohem Wasserrückhalt im EZG. Während man für ein vegetationsloses Flußbett

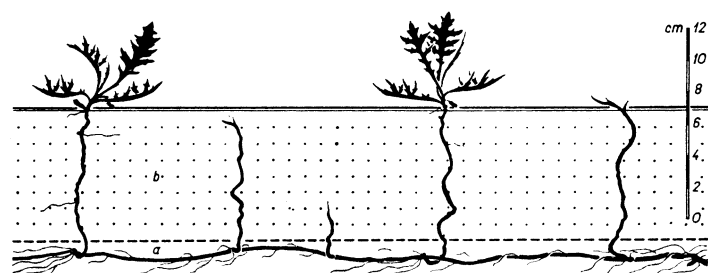


Abb. 5-4 Sprosse von *Rorippa silvestris*, entstehend an der horizontalen Wurzel der Mutterpflanzen, durchwachsen eine neu abgelagerte Sedimentschicht und werden allmählich selbständig.

- a: Oberfläche der Flußbaue anfangs März 1962, b: in der Zeit der erhöhten Wasserführung im März und April 1962 abgesetzte Sedimentschicht. (Berounka bei Srbsko, Mittelböhmen, Mai 1962). (Abb. 10 aus KOPECKY 1965)

mit starker Sedimentumlagerung von einem breiten, flachen Flußbett mit hoher Kontaktfläche zwischen Freiwasser und Benthos und damit gering entwickeltem Phytoplankton ausgehen kann, wird durch (emerse) Wasserpflanzen eine Veränderung des Profils in Richtung eines tiefen, schmalen Kastenprofils (z.B. Löcknitz bei Berlin) mit geringer Kontaktfläche zwischen Freiwasser und Benthos und damit besseren Entwicklungsmöglichkeiten für Phytoplankton bewirkt (gleichzeitig schlechtere Entwicklungsmöglichkeiten für submerse Makrophyten, damit weiter verringerter Kontakt zum Benthos). Die für das Wachstum des Phytoplanktons negative Wirkung des durch das tiefe Profil verringerten Lichtangebots ist auf jeden Fall quantitativ geringer einzuschätzen als die ‚positive‘ Wirkung des geringeren Verlusts am Benthos (für große, tiefe Ströme mit Lichtlimitation des Phytoplanktons gilt der obige Zusammenhang von vorneherein nicht, denn hier sind die emersen Makrophyten bei der Gestaltung der Flußmorphologie von untergeordneter Bedeutung).

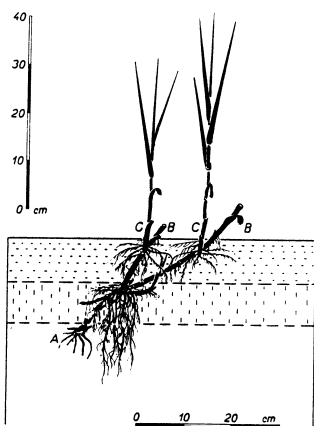


Abb. 5-5 „Schichtenweises Wachsen“ von *Phalaris arundinacea*, das durch Sedimentation und damit bewirkte Erhöhung der Anschwemmung verursacht wurde.

- A: Oberfläche der Anschwemmung in der zweiten Hälfte der Vegetationsperiode 1957 mit einem Rest des Wurzelsystems von Glanzgras (A), b: Schicht der während des Winters 1957-1958 und im Frühjahr 1958 abgelagerten Sedimente, c: Schicht der Sedimente, welche während des sommerlichen Hochwassers 1958 abgelagert wurde. - B: Reste von abgeblühten Glanzgras-Ausläufern, die im Frühjahr 1958 entstanden und in der Schicht b wurzeln, C: sekundäre Ausläufer, die sich in der zweiten Hälfte der Vegetationsperiode im Jahre 1958 bilden, mit einem selbständigen Wurzelsystem.

(Abb. 11 aus KOPECKY 1965)

Das Lichtangebot wird dagegen durch folgenden Zusammenhang von Makrophyten so beeinflusst, daß das Wachstum des Phytoplanktons gefördert wird. Die durch Makrophyten geförderte Sedimentation größerer und/oder schwerer, überwiegend mineralischer Partikel führt dazu, daß die Lichtdurchlässigkeit des Wassers ansteigt und damit die Energieversorgung für das Phytoplankton verbessert wird. In vielen Ländern trüben zum Beispiel durch Erosion aus dem EZG eingeschwemmte Tonpartikel das Wasser der Flüsse häufig derartig stark, daß Photosynthese unter der Wasseroberfläche unmöglich ist. Wenn solches Wasser große, dichte, notwendigerweise zunächst emerse Makrophytenbestände (oder Auwälder) durchfließt, kann es aufklaren und stromab dem Phytoplankton Entwicklungsmöglichkeiten bieten. Die Akkumulationsraten solcher in Wetlands eingeschwemmten mineralischen Partikel schwanken zwischen 50 und 7840 g/(m²a) und sind kleinräumig sehr variabel. Mehr als der Charakter des Feuchtgebiets bestimmt der Gehalt an suspendierten Stoffen die Sedimentationsraten (JOHNSTON 1991).

Im Gegensatz zu mineralischen Sedimenten, die immer von außen in das Feuchtgebiet eingetragen werden, hängt die Akkumulation organischer Stoffe vor allem von der Produktion und dem Abbau im Feuchtgebiet selbst ab. Die für das Pflanzenwachstum nötigen Nährstoffe werden dagegen wiederum zumeist von außen eingetragen (siehe 4.3.3). Die Akkumulationsrate organischer Böden in Feuchtgebieten beträgt im Mittel 96 g/(m²a). Das ist eine Größenordnung weniger als die mittlere Akkumulationsrate mineralischer Sedimente (JOHNSTON 1991). Umfangreiche Daten zum Stoffrückhalt emerser Makrophyten in Feuchtgebieten sind auch bei ZAUKE et al. (1984) zu finden.

KRAUSCH (1976) stellt für die mittlere Saale zwischen Eichicht und Maua fest: “Die Kolonien von *Ranunculus fluitans* wirken in besonderem Maße als Schlammfänger. Die vom Flußwasser mitgeführten Schwebstoffe, vor allem auch die feine, besonders im Frühjahr nach der Schneeschmelze auftretende Tontrübe, werden durch die dichten Sprosse gerade dieser Art herausgefiltert und sedimentieren am Grunde der Pflanzenpolster, wo sie alsbald von dem Wurzelsystem durchzogen und festgehalten werden. Im April 1972 konnten wir diese Sedimentationsvorgänge an allen Untersuchungstellen in markanter Weise feststellen.” (S. 60).

DAWSON (1978) fand signifikante Mengen von Schlammablagerungen in Beständen von *Ranunculus penicillatus* var. *calcareus* in Hartwasserbächen mit ansonsten festem Untergrund.

Die maximale Menge der innerhalb einer Vegetationsperiode akkumulierten organischen Substanz (Schlammauflage auf mineralischen Untergrund, die im Winter vollständig resuspendiert wird) betrug im Fluß Suså 700 bis 900 gDW/m², 10 mal mehr als die maximale Wasserpflanzenbiomasse (SAND-JENSEN et al. 1989).

KAIRESALO & MATILAINEN (1994) fanden Netto-Akkumulation von Sedimenten und Phosphor in den inneren Bereichen eines Bestandes von *Equisetum fluviatile* L. (Wasserschachtelhalm).

Auszug aus Sand-Jensen (1998):

Tab. 5-6 The mean net accumulation of sediment, organic matter and nutrients within the six patches of each of four species during mid-summer calculated by comparing sediment topography and composition averaged over the patch area to values upstream of the patches (Table 2 aus SAND-JENSEN 1998)

Parameter	<i>C. cophocarpa</i>	<i>E. canadensis</i>	<i>B. peltatum</i>	<i>S. emersum</i>
Sediment (cm)	5.64	2.42	1.43	0.80
Organic matter (g DW m ⁻² plant cover)	780	390	295	150
Phosphorus (g P m ⁻² plant cover)	24.5	10.4	6.1	3.4
Nitrogen (g N m ⁻² plant cover)	29.7	14.2	10.1	6.6

Sediment enrichment and plant growth

The sediment was enriched with organic matter, N and P, particularly within patches of *C. cophocarpa* and *E. canadensis*, as a consequence of the physical environment generated by these species. Nutrient retention within plant beds can be estimated as the nutrient content of the sediment layers that have accumulated during patch expansion, assuming that the sediment level upstream of the patches represents a trustworthy reference point. Surface sediments being eroded downstream in *R. peltatus* patches (Abb. 5-4) can be assumed to have had nutrient concentrations similar to those found in the sediments upstream of the patches. Given these assumptions, the mean net retention per m² of sediments within plant beds in Danish streams ranged from 780 g organic dry matter, 30 g nitrogen and 25 g phosphorus for *C. cophocarpa* to 150 g organic matter, 6.6 g nitrogen and 3.4 g phosphorus for *S. emersum* (Tab. 5-6). Studies in other Danish streams with abundant plant growth have shown a net retention during summer of 870-1300 g organic matter, 2545 g N m⁻² and 20-30 g P m⁻² averaged for long stream sections (SVENDSEN & KRONVANG 1993).

These results illustrate the fact that retention of organic matter and nutrients in sediments within beds of macrophytes in Danish streams greatly exceeds that contained in the plant biomass, particularly in the case of phosphorus. Maximum plant biomass during summer in Danish streams usually ranges from 150 to 400 g organic matter m^{-2} , and the biomass contains about 3-12 g N m^{-2} and 0.3-1.2 g P m^{-2} (KERN-HANSEN & DAWSON, 1978; JORGENSEN, 1990). The extensive self-enrichment of the sediment generated by the presence of the plants has the potential to alleviate nutrient limitation of plant growth, although no study has yet determined the extent to which these nutrients are bio-available. Nutrient stimulation is most likely to take place in streams with nutrient-poor coarse sediments and low concentrations of inorganic nutrients dissolved in the water (e.g. $< 300 \mu g N L^{-1}$ and $10 \mu g P L^{-1}$), which are rare in cultivated lowland regions but common in catchments with low population density and low agricultural activity elsewhere (KRISTENSEN & HANSEN, 1994). Most Danish streams have fine-textured sediments, nutrient-rich waters (typically $1-10 mg N L^{-1}$ and $50-300 \mu g P L^{-1}$), and nutrient-rich plant tissues with concentrations exceeding the standard levels believed to limit plant growth (KERN-HANSEN & DAWSON, 1978). Extensive studies in Canadian streams have shown that the sediments are important to the nutrition of the stream plants (CHAMBERS et al., 1989). The Canadian studies have also confirmed that coarse-textured sediments contain much lower concentrations of nitrogen and phosphorus than fine-textured sediments (CHAMBERS, PREPAS & GIBSON, 1992), and that the sediments are enriched within macrophyte beds because of the retention of fine mineral and organic particles (CHAMBERS & PREPAS, 1994). Plant growth is, therefore, stimulated in nutrient-poor Canadian streams by the input of dissolved and particulate nutrients in sewage effluents from towns located along the streams (CHARLTON, HAMILTON & CROSS, 1986) and by the enrichment of sediments in controlled field experiments (CHAMBERS et al., 1991).

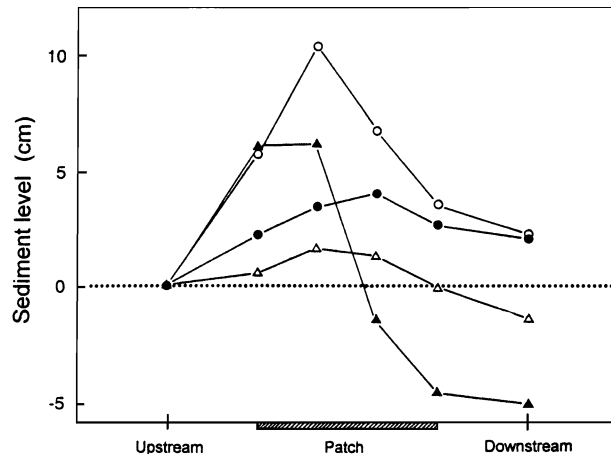


Abb. 5-6 Topography of the sediment surface measured along the centre-line through patches of four plant species:

Callitriche cophocarpa (open circles), *Elodea canadensis* (closed circles), *Ranunculus peltatus* (closed triangles) and *Sparganium emersum* (open triangles). Patterns are averages for at least six beds of each species. Measurements were expressed relative to the level of the sediment upstream of the patches. The hatched bar on the x-axis shows the relative length of the patches. (Fig. 3 aus SAND-JENSEN 1998)

5.2 Vergrößerung der biologisch aktiven Oberfläche

Die Vergrößerung der biologisch aktiven Kontaktzone zwischen Freiwasser und Benthos ist die wichtigste Basis für die Wirkung von Makrophyten auf Phytoplankton. Schon LIEBMANN (1939/40) stellt fest, daß die Wasserpflanzen "durch ihre große Oberfläche vielen Organismen Anzatzmöglichkeiten" bieten. Im ersten Unterabschnitt werden die Struktur des Biofilms erläutert und Wirkungsmechanismen angeschnitten, im zweiten Angaben zur spezifischen Oberfläche von Makrophyten zusammengestellt.

5.2.1 Struktur und Wirkung des Biofilms

Der Hauptgrund dafür, daß sich Detritus und Phytoplankton am Gewässergrund und den Blattflächen der Makrophyten ansammelt, ist nicht die physikalische Sedimentation, sondern eher ein Haftenbleiben der Partikel bei Kontakt mit von Aufwuchs bewachsenen, angeströmten Oberflächen. Die Wirkung des zunächst relativ einfachen Maßes Vergrößerung der benetzten Oberfläche auf die Retention von Phytoplankton beruht zum einen auf der Verlangsamung der Wasserbewegung bei Annäherung an Oberflächen und der Ausbildung einer viskosen Unterschicht, in der Seston bzw. Phytoplankton gefangen

werden kann (Abb. 5-7), und vor allem auf der Wirkung des Aufwuchses, der "gefangene" Partikel in seine Matrix einbaut und zum Teil verstoffwechseln kann.

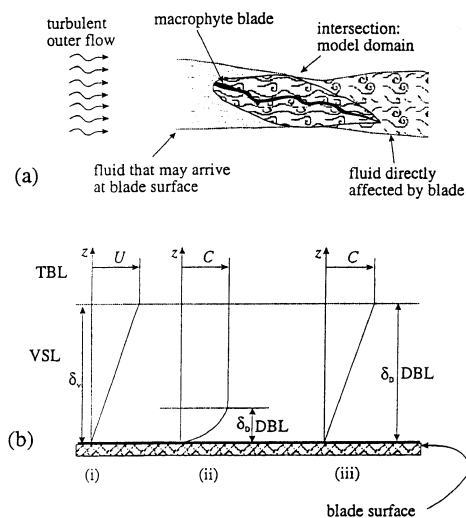


Abb. 5-7 Stylized sketch of the flow regions around a *Macrocystis integrifolia* blade (a).

As the macrophyte blades align themselves in no particular way in the water column this sketch does not necessarily represent a planview or elevation. (b) Schematic of the steady-state one dimensional momentum and diffusion boundary-layers within the VBL formed by averaging the intersection model domain of (a) over the blade surface. The regions shown include (i) the velocity profile of the viscosity-dominated viscous sub-layer (VSL), (ii) the nutrient concentration profile in a diffusion boundary-layer (DBL) where sideways advection of mass balances vertical diffusion, and (iii) the concentration profile for a zero-advection equilibrium DBL extending the full width of the VSL. (Fig. 2 aus STEVENS & HURD 1997)

Auszug aus STEVENS & HURD (1997):

The model domain is conceived as the intersection of two volumes: the volume of fluid that contains all material that will eventually arrive at the plant surface, and the fluid surrounding the macrophyte that has been affected by the macrophyte in a physical sense (Fig. 5-7a). The size of this domain of intersecting volumes is a function of background velocity and macrophyte morphology and orientation.

The volume of intersection contains three regions which are each delineated by three separate coefficients of diffusion, which themselves are orders of magnitude apart. As the coastal ocean is typically turbulent, the outer domain will most probably be formed by a turbulent boundary-layer (hereinafter TBL, Figure 5-7b), where turbulent transport dominates. This turbulent transport can be defined in such a way that it may be regarded as being approximately a diffusion process (TRITTON 1988 § 19.3) with its own coefficient of turbulent diffusion, DT . Quantitative values for DT are of limited use for comparing transport around macrophyte blades as DT is a function of the hydrodynamics and not the fluid. Here, the TBL is defined to include separated flow and associated vortices (regions of 'backflow'). It is possible to show that under almost any field conditions the pressure gradients at salient (leading) edges will be sufficient to cause separation (e.g. TRITTON 1988 § 12.4). For example, Figure 3 recorded in the experimental facility described in HURD et al. (1994), illustrates such a separated TBL. Here we shall denote the 'thickness' (spatial scale normal to the average blade surface) of the TBL as δ^* . A number of studies (e.g. PATTERSON 1992) show that transport rates in the TBL are sufficiently rapid that it creates no limit to nutrient transport.

The second region, lying within the TBL adjacent the macrophyte surface, is that dominated by molecular diffusion of momentum. This region is created by a combination of the viscous 'stickiness' of the fluid and the fact that, in an observational frame moving with the macrophyte, the fluid at the macrophyte surface must be stationary (i.e. no-slip). This region is labelled the viscous sublayer (hereinafter VSL, Fig. 2b-i) and its thickness is defined as the distance normal from the macrophyte surface where the effect of inertia is around 10 times that of viscosity (TRITTON 1988 §21.5). Thus, the Reynolds number for the VSL, which compares inertial forces to viscous forces, Re ca. 10, allows the VSL thickness to be calculated, knowing the friction velocity, u , and the kinematic viscosity of water. The friction velocity u^* is a velocity scale related to surface shear stress and is ..."

Neue Ergebnisse zur oberflächennahen Strömung werden demnächst veröffentlicht von PEDERSEN O, SAND-JENSEN K, GUNDERSEN JK & REVSBECH NP. Water flow in boundary layers of epiphyte communities on aquatic leaves studied by a novel flow micro-sensor. For submission to Plant, Cell and Environment.

LOCK (1993): "However, I am unaware of any major evaluation of its (=POM) potential in biofilm metabolism. ... Given the aggregative properties of microbial consortia it is

likely that FPOM in suspension will tend to adhere to biofilms or other attached microbial communities and to influence them on a local scale." Die Partikel haften auf einer Matrix aus extrazellulären Polysacchariden, in die Zellen von Aufwuchsalgen, Pilzen und heterotrophen Einzellern eingebettet sind (LOCK et al. 1984). Phytoplankton kann in dieser Schicht festgehalten werden (JOHNSON 1978) und dann zum Teil inkorporiert und verwertet werden (z.B. gefressen).

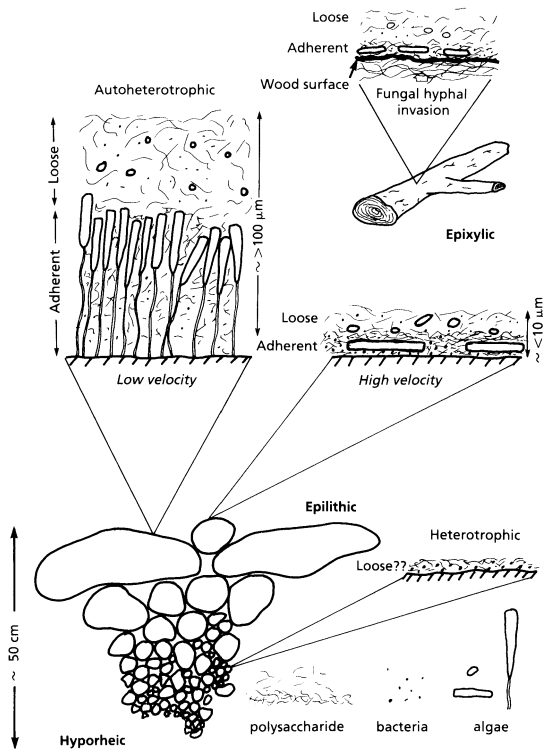


Abb. 5-8 Some biofilms from surfaces in rivers. The upper surfaces of stones tend to have algae and bacteria present (autoheterotrophic) while biofilms from within the stream bed (hyporheic) will be predominantly heterotrophic. The thickness of the biofilm is related to current velocity, with thick films being associated with low velocities and thin films with high velocities. The biofilms are also likely to be made up of an adherent layer overlain by a loosely attached layer. The biofilms associated with wood are anticipated to exhibit similar composition and structure to epilithic biofilms with the addition that the products from surface and subsurface fungal hydrolysis of wood may act as an additional source of organic matter/energy. A similar phenomenon may be occurring in biofilms growing on river macrophytes and mosses with photosynthate from the plant being utilised within an epiphytic biofilm. (Fig 6.2 aus LOCK 1993)

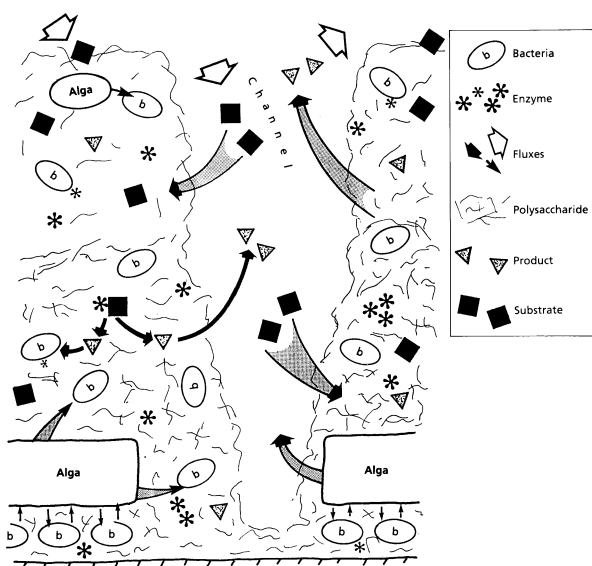


Abb. 5-9 A synthesis of biofilm structure and functioning. Biofilms may now be seen to consist of microbes supported by a polysaccharide matrix potentially permeated by channels. These channels could act as conduits for organic and inorganic nutrients with diffusion processes being augmented by possible pumping of the biofilm through stream-water surging. Algae release photosynthate which may be taken up directly by bacteria or may leak from the biofilm into the overlying water. Bacteria secrete enzymes which may persist in the biofilms for an as yet undetermined period after the death of the secreting cell. The enzymes may hydrolyze substrates released from the algae or DOM and POM trapped from the overlying water. The products from an enzymatic hydrolysis may then be taken up by microbial cells, sequestered by the polysaccharide matrix or diffuse out into the overlying stream water. (Fig 6.4 aus LOCK 1993)

Auszug aus LOCK (1993), S. 116-117:

„6.2 Biofilm structure

Over the last few years a considerable amount of research has emerged on this topic. The agents which hold the living components of the biofilm together are the extracellular polysaccharides or exopolymers (LEPPARD 1986). The first studies of this material were limited to analytical chemistry (FAZIO et al. 1982). However, LOW & WHITE (1989) described a variety of non-destructive and destructive techniques, some of which were then in an early stage of development. It is now possible to monitor conformational changes in the molecular architecture of exopolymers of living biofilms and to follow the activity of specific genes involved in the adhesion processes in real time. However, detailed descriptions of such techniques are beyond the scope of this chapter and interested readers are directed to that review.

6.2.1 Microscopic architecture

The distribution of microorganisms in a biofilm was originally presented as a generally uniform assemblage (LOCK et al. 1984), It is now apparent that this was a rather simplistic conception. Several studies have shown the existence of a rather loosely attached assemblage of microorganisms overlying a more firmly attached component. In addition, the firmly attached component is not homogeneous but may have a complex and varied structure (STOCK & WARD 1989).

The investigation of biofilm structure has commonly been through the use of scanning and, to a much lesser degree, transmission electron microscopy (TEM). Recently, low-temperature scanning electron microscopy (LTSEM) has been used to demonstrate the existence of an extremely loose outer surface of organisms in an Antarctic lake biofilm (OPPENHEIM & PATERSON 1990). The samples were immediately frozen after collection and then transferred to the specially modified cooled stage of a scanning electron microscope. A comparison of normally freeze-dried SEM material with LTSEM-prepared material indicated that normal freeze-drying resulted in biofilm compaction in three dimensions. The LTSEM technique clearly showed that the upper surface was of a very loose nature, bound together with "copious amounts of mucilage." This in itself posed a problem, making identification of the cells extremely difficult. However, this difficulty was overcome by progressively etching away the mucilage (polysaccharide matrix) by fast-particle etching, permitting a controlled exposure of the underlying material. Even so, the study of this loosely attached layer remains problematic since the very act of sample collection may remove a portion of that component. OPPENHEIM & PATERSON (1990) conclude that in order to fully quantify it, freezing techniques are likely to prove necessary. While river biofilms are unlikely to develop as extensive a loose outer layer as those in lakes, it is reasonable to assume some development takes place (PAUL & DUTHIE 1989). From a functional standpoint the loosely attached biofilm components have been shown to be a site of high microbial activity and also to act as an inhibitor of microbial activity in the underlying storeys (PAUL & DUTHIE 1989; BURKHOLDER et al. 1990). Thus, this aspect of biofilm structure requires serious consideration and requires a reevaluation of biofilm sampling techniques. Most recently LAWRENCE et al. (1991) and D.E. CALDWELL (personal communication, 1992) have used the technique of laser scanning confocal microscopy to show that "channels" can be present within a fully hydrated biofilm which extend to the surface. If this proves to be a general feature of biofilms, reevaluation of the mode of entry of both organic and inorganic substrates, and the release of products (photosynthate, enzymatic hydrolysates) will be necessary. Instead of the possible modification of solute movement by close proximity to the anionic polysaccharide matrix, their movement in the open „channels“ could be more governed by diffusion. In biofilms from fast-flowing turbulent water there is the additional possibility that advective solute movement might take place through a physical pumping action of the biofilm matrix from water repeatedly surging against the biofilm. Such a phenomenon might explain some of the observations of higher metabolic activities associated with biofilms from swiftly flowing water (LOCK & JOHN 1979).

Below the loosely attached biofilm component the more adherent microbial population may have a complex, three-dimensional structure at one extreme or be effectively almost a monolayer of microorganisms at the other. The factor most likely to influence such community types is water velocity, with high velocities associated with monolayers and low velocities with complex structures (LUTTENTON et al. 1986; LAMB & LOWE 1987). The development of two such extremes of architecture was diagrammatically represented by KORTE & BLINN (1983). The contribution of extracellular polysaccharide to the formation of three-dimensional diatom assemblages was discussed by ROEMER et al. (1984). Based upon their analysis it would appear that:

1 it allows cell-substratum adhesion;

- 2 mucilagenous diatom stalks provide increased surface area for attachment of other autotrophic and heterotrophic microbial cells;
- 3 dense canopies of stalked diatoms trap suspended microorganisms;
- 4 binding of nonliving organic or inorganic matter;
- 5 permits the formation of multitiered microbial assemblages at certain times of the year.

However, the formation of substantial three-dimensional assemblages is not restricted to stalked diatoms but also includes bacteria and amorphous detritus (ROUNIK & WINTERBOURN 1983). STOCK & WARD (1989) reported filamentous green-algae and cyanobacteria forming multitiered assemblages on freshly exposed and weathered rock surfaces. These authors found that the initial colonizers were bacteria, which were rapidly followed by a monolayer of adnate diatoms. Subsequent bacterial growth between the diatoms was thought to be dependent upon formation of refugia between diatom cells and on the extent of mucilage and photosynthate production by the diatoms. Final colonization by the filamentous forms was thought to have been facilitated by the "burying" of the adnate diatom monolayer by bacteria and associated mucilage."

Teile des Aufwuchses werden durch mechanischen Störungen regelmäßig abgelöst und können wegen der Größe und hohen Dichte der Flocken gut sedimentieren (beobachtet z.B. von CHANDLER, 1937, an den Bachabschnitten kurz unter dem Seeausfluß, wo die höchsten Abnahmeraten für Plankton gemessen wurden). Die hohe Dichte erklärt sich zum einen wegen der darin auch eingeschlossenen mineralischen Partikel, andererseits ist Periphyton im Gegensatz zum Plankton nicht auf Schweben selektiert.

In Gewässern mit hartem Wasser bilden sich regelmäßig Krusten auf den photosynthetisch aktiven Teilen von vielen Wasserpflanzenarten, in die Aufwuchs und sedimentiertes Material eingebettet sind, und die teilweise in großen, gut sedimentierenden Flocken abfallen (das ist genau der ‚marl‘ aus Abschnitt 4.2.5).

Beispielsweise beobachtete BRAMMER (1978) eine größere Kalziumkarbonatdeposition auf Flächen, die dicht von *Stratiotes aloides* (Krebschere) besiedelt waren im Vergleich zu nichtbewachsenen Flächen. Intensive Photosynthese vermindert die Konzentration von freiem CO₂ und verschiebt den pH in den basischen Bereich, womit die Karbonatausfällung gefördert wird. Zusammen mit dem Karbonat können andere gelöste Stoffe mit ausgefällt werden, z.B. Magnesium, Eisen, Mangan, Zink (BOROWITZKA 1987), aber auch Phosphate und Vitamin B₁₂ (OTZUKI & WETZEL 1972). Zu den Gattungen, bei denen auch oft Karbonatausfällungen beobachtet werden, zählen *Potamogeton* und *Chara*.

JOHNSON (1978) zeigt für das Wassermoos *Fontinalis dalecarlica*, wie sich in Abhängigkeit von der Wasserströmung im Fluß im Strömungsschatten zwischen den kleinen Einzelblättern des Moores Detritus sammelt und eine Aufwuchsgemeinschaft anwächst (Abb. 5-10).

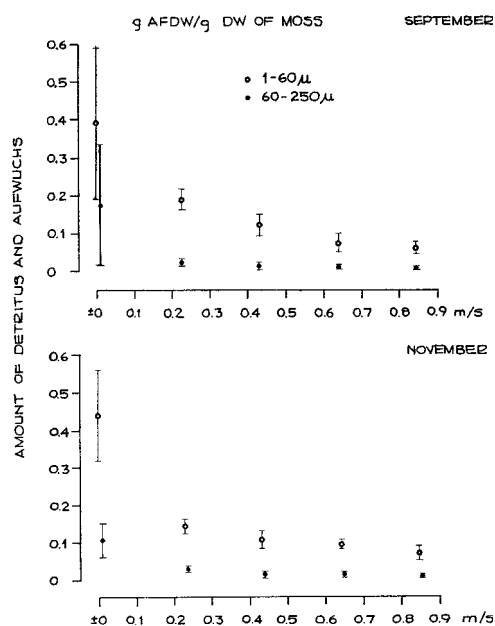


Abb. 5-10 Amount of accumulated detritus and aufwuchs in moss tufts growing at different water velocities ($\bar{x} \pm SD$, n=4). (Fig. 5 aus JOHNSON 1978)

Ältere Sproßabschnitte waren vollständig mit Pilzhypen überzogen, durchsetzt mit Partikeln (Aufwuchsalgen und Detritus, Abb. 5-11).

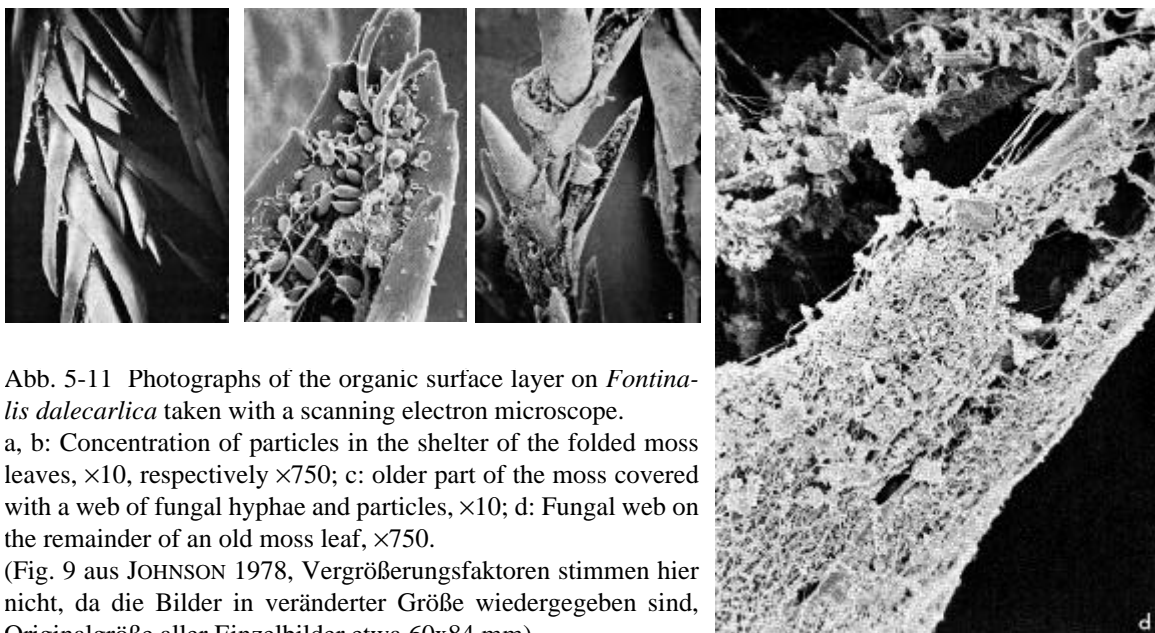


Abb. 5-11 Photographs of the organic surface layer on *Fontinalis dalecarlica* taken with a scanning electron microscope. a, b: Concentration of particles in the shelter of the folded moss leaves, $\times 10$, respectively $\times 750$; c: older part of the moss covered with a web of fungal hyphae and particles, $\times 10$; d: Fungal web on the remainder of an old moss leaf, $\times 750$.

(Fig. 9 aus JOHNSON 1978, Vergrößerungsfaktoren stimmen hier nicht, da die Bilder in veränderter Größe wiedergegeben sind, Originalgröße aller Einzelbilder etwa 60x84 mm)

Tab. 5-7 Compilation of literature about epiphytic bacteria (aus KÖRNER 1996)

Species	total bacteria	nitrite bacteria	nitrate bacteria	denitrifiers	reference
6 common species		$10^5 - 10^6$ MPN/ml	$10^3 - 10^6$ MPN/ml	$10^5 - 10^7$ MPN/ml	KÖRNER 1996
<i>Nasturtium officinale</i>	$1.8-4.7 \cdot 10^7$ /cm ²				FRY et al. 1985
<i>Apium nodiflorum</i>	$1.5-5.3 \cdot 10^7$ /cm ²				
<i>Callitriche</i> sp.	$0.34-0.83 \cdot 10^7$ /cm ²				
<i>Ranunculus penicillatus</i>	$2.6 \cdot 10^7$ /cm ²				HOSSEL & BAKER 1979a
<i>Lemma minor</i>	$3.7 \cdot 10^7$ /cm ²				HOSSEL & BAKER 1979b
<i>Nasturtium officinale</i>	$2.3 \cdot 10^7$ /cm ²				HOSSEL & BAKER 1979c
<i>Zostera marina</i>	$2 \cdot 10^7$ /cm ² - $7 \cdot 10^9$ /cm ²				NEWELL 1981
<i>Berula erecta</i>	$5 \cdot 10^3$ /cm ² · 10^5	not found	not found	$10^2 - 10^3$ MPN/cm ²	WOLF 1983
<i>Potamogeton coloratus</i>	MPN/cm ²				
<i>Ceratophyllum demersum</i>	$2.2 \cdot 10^5$ /cm ²				ANTIPCHUK (in WOLF 1983)
<i>Potamogeton natans</i>	$4 \cdot 10^5$ /cm ² - $4 \cdot 10^7$ /cm ²				FRY & HUMPHREY 1978
<i>Potamoget. crispus</i>	10^2 /cm ² - 10^6	not found	not found	not found	ZELTNER et al. 1977
<i>Potamogeton lucens</i>	MPN/cm ²				
bacteria on artificial substratum		$2 \cdot 10^3$ - $4.5 \cdot 10^6$ MPN/cm ²	$2 \cdot 10^2$ - $1.6 \cdot 10^6$ MPN/cm ²	$2.3 \cdot 10^5$ - $2.2 \cdot 10^7$ MPN/cm ²	NAKAJIMA 1979
bacteria associated with algae		$3.1 \cdot 10^4$ - $4.68 \cdot 10^6$ MPN/g	$4 \cdot 10^2$ - $1.36 \cdot 10^5$ MPN/g		MATULEWICH & FINDSTEIN 1978
bacteria on submerged macrophytes		$1.9 \cdot 10^3$ - $6.1 \cdot 10^7$ MPN/g	$8.5 \cdot 10^2$ - $1.2 \cdot 10^7$ MPN/g		
<i>Ceratophyllum demersum</i>		$1.8 \cdot 10^6$ MPN/g	$1.8 \cdot 10^6$ MPN/g		

Die Besiedlung der submersen Makrophyten-Oberflächen mit Aufwuchs ist abhängig von der Zeit, die für die Besiedlung der Oberfläche (z.B. eines Blattabschnittes) zur Verfügung stand, der Textur der Oberflächen, der Lage in der Strömung, davon, ob sich Blätter aneinander oder am Untergrund reiben (und damit möglichen Bewuchs immer wieder abscheuern), von Substanzen, die allelopathisch auf Aufwuchs wirken (beschrieben für Characeen von WIUM-ANDERSON et al. 1982), von der Wasserhärte, der Menge und der Zusammensetzung des Sestons und und und...

So vermerkt WESTLAKE (1975), daß *Potamogeton pectinatus* häufig in verschmutzten Flüssen zu finden ist, weil seine Blätter "keine Epiphyten und Sedimente akkumulieren". WIUM-ANDERSEN (1987) zählt eine Reihe von Gattungen auf, die in Dänischen Gewässern fast frei von Epiphyten bleiben, z.B. Arten von *Chara*, *Nitella*, *Batrachium*, *Stratiotes*, *Elodea*, *Berula* und *Ceratophyllum*. Er vermutet die Ausscheidung allelopathisch wirkender Stoffe durch diese Pflanzen. Eigenen Beobachtungen zeigen, daß in der Spree die häufig miteinander vergesellschafteten und morphologisch sehr ähnlichen Unterwasserblätter der Arten *Sparganium emersum* und *Sagittaria sagittifolia* ganz unterschiedlich mit Aufwuchs bewachsen sind. Während *Sparganium* meist lange Zeit hell und sauber bleibt, sind die Blätter von *Sagittaria* schon von weitem an der dunklen Schicht Aufwuchs zu erkennen.

Sand-Jensen, Borg & Jeppesen (1989) untersuchten Epiphyten auf der in unseren Fließgewässern häufigen submersen *Potamogeton pectinatus*. Hauptsächlich durch das verfügbare Lichtangebot gesteuert, waren die Wasserpflanzen im Frühjahr mit einer dicken Schicht Epiphyten bedeckt, die von Microalgen dominiert war. Im Sommer war die Schichtdicke geringer, die Häufigkeit von Organismen betrug nur 1 - 10 % der Frühjahrswerte, und dominant waren Heterotrophe, wahrscheinlich Bakterien. Der Chlorophyll-a-Gehalt der Aufwuchsschicht betrug Anfang Mai 2.5 - 2.9 %, Juli bis Oktober nur noch 0.1 - 0.7 % der organischen Trockenmasse.

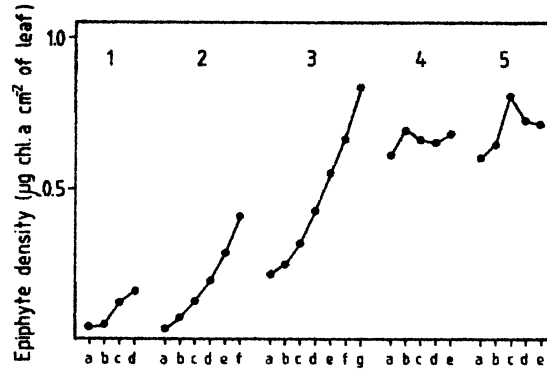
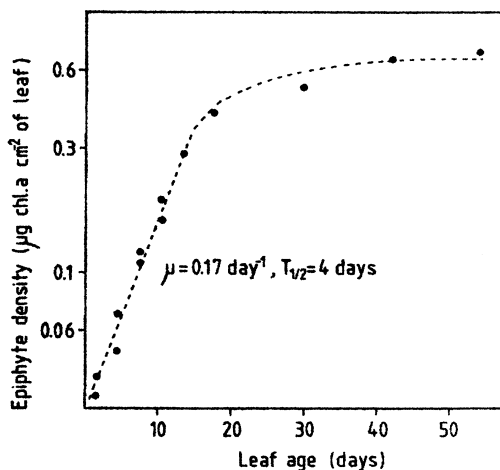


Abb. 5-12 above: The distribution of biomass of epiphytic algae within eelgrass turions (Roskilde Fjord, June 1981).

The eelgrass turions were divided into leaves of increasing ages from 1 to 5, and each leaf was sectioned into 5 cm segments starting from the youngest part proximal to the sheath and ending at the tip (a to g).

below: The development of epiphyte density versus leaf age of eelgrass, calculated from the above data and from the rate of leaf growth and leaf renewal time in the preceding period. The exponential increase in epiphyte density during the first 14 days corresponds to a specific increase in biomass of 0.17 day⁻¹ (μ) and a doubling time of biomass of 4 days ($T_{1/2}$).

(BORUM, unpubl. data cit. in SAND-JENSEN 1983)



BAUER (1985) stellt fest, daß tatsächlich Phytoplankton vom Aufwuchs festgehalten wird. "Die Untersuchung von Makrophytensprossen aus dem Kanal ... ergab, daß auf aufwuchsfreien Makrophytensprossen Phytoplankton fehlte, auf Algenbewuchs tragenden Makrophyten wurden planktische Formen - *Asterionella formosa*, *Synedra*, *Dinobryon*, *Cyclotella comta* - in z.T. beachtlicher Häufigkeit registriert. Auch im Aufwuchs auf den Folien der Pflanzenattrappen ... waren die genannten Formen enthalten. Da sich im Kanalwasser eine Verminderung des Phytoplanktons, des Chlorophylls sowie des in diesem Fall im wesentlichen durch das Phytoplankton beeinflussten BSB ergab, kann gesagt werden, daß Phytoplankton durch Makrophyten zurückgehalten wird, wobei dem Aufwuchs eine wesentliche Bedeutung zukommt" (S. 447).

5.2.2 Spezifische Oberfläche von Makrophyten

Eine erste Zusammenstellung zur spezifischen Oberfläche submerser Wasserpflanzen (Tab. 5-8) findet man in DVWK (1990): Abhängigkeit der Selbstreinigung von der Naturnähe der Gewässer. Hier sind auch viele andere für die Modellierung von Makrophyten in Fließgewässern notwendige Daten wiedergegeben.

Tab. 5-8 Die spezifische Oberfläche submerser Makrophyten (Tab. 13 aus DVWK 1990)

Pflanzenart	spez. Oberfläche cm ² /gDW	Blattbreite mm*	Bemerkungen	Autor
<i>Myriophyllum exalbescens</i>	761	0.1 - 0.3	Pflanzen im See	GERRISH & BRISTOW 1979
<i>Potamogeton richardsonii</i>	546	15		
<i>Vallisneria americana</i>	1417	5 - 25		
4 verschied. Pflanzenarten	1000			EDWARDS & OWENS 1965
<i>Ranunculus aquatilis</i> (Herbst)	453	1	umgerechnet: aschefr.	GREGG & ROSE 1982
(Frühjahr)	693		DW/0.85=DW	
<i>Rorippa nasturtium-aquaticum</i>	645	15	Herbst	
(Frühjahr)	360			
<i>Sparganium angustifolium</i>	707	0.5 - 2.0		BOERGER et al. 1982
<i>Potamogeton richardsonii</i>	1028	15		
<i>Hippuris vulgaris</i>	2549	2		
Moos (hs. <i>Dreplanocladus revolvens</i>)	1526			
<i>Potamogeton pectinatus</i>	710	0.25 - 0.5	Pflanzen im See	PIP & STE- WARD 1976
<i>Potamogeton richardsonii</i>	590	15		
<i>Myriophyllum spicatum</i>	760	0.1 - 0.3	Pflanzen im See	CATTANEO & KALFF 1980
<i>Potamogeton richardsonii</i>	770	15		
<i>Nasturtium officinale</i>	474 (101)	15	Mittelwert u.	RIMES & GOULDER 1987
<i>Apium nodiflorum</i>	734 (186)	15	Standabw. n=7	
<i>Glyceria fluitans</i>	549 (95)	5 - 10	Feb - Jun	

*Angaben nach CASPER & KRAUSCH (1981, 1982) und SPENCE & DALE (1978)

Weiter aus DVWK (1990): "Eine morphologische Variabilität ist bei Wasserpflanzen häufig anzutreffen, wobei die aktuelle Ausprägung der Morphologie als Reaktion auf Umweltfaktoren verstanden wird, wie z.B. Heterophyllie (verschiedengestaltete Laubblätter) bei *Ranunculus*. SPENCE & CRYSTAL (1970; zit. nach SPENCE et al. 1973) weisen deutlich den Lichteinfluß nach, indem sie die spez. Blattoberfläche von Sonnen- und Schattenstandorten vergleichen (Tab. 5-9).

Tab. 5-9 Beispiel für spezifische Blattoberflächen unter verschiedenen Lichtbedingungen

Art	spez. Blattoberfläche (cm ² /gDW)		Faktor
	sonnig	schattig	
<i>Pot. obtusifolius</i>	1600	2050	1.3
<i>Pot. polygonifolius</i>	380	1460	3.8

Diese Differenzen zwischen "Sonnen-" und "Schattenblättern" werden sich auch deutlich auf die spezif. Oberfläche der gesamten Pflanze auswirken und zumindest teilweise die festgestellte Variabilität erklären. Die spezifische Oberfläche der verschiedenen Pflanzenarten liegt größenordnungsmäßig zwischen 500 und 1500 cm²/gDW, wobei die Variabilität innerhalb einer Art ähnlich groß ist wie die Variabilität zwischen den Arten. Ein Zusammenhang zwischen der Wuchsform und der spezifischen Oberfläche ist nicht zu erkennen, d.h. feinblättrige Arten (*Myriophyllum*) haben keine größere spez. Oberfläche als breitblättrige Arten (*Vallisneria*, *Rorippa*).

HANNAN & DORRIS (1970) errechneten für einen Gewässerabschnitt aus einem Literaturwert (1000 cm²/g DW) und aus der von ihnen bestimmten Pflanzenbiomasse einen Oberflächenquotienten von Pflanzenoberfläche zu Gewässerfläche von 29:1. Aus der Literaturzusammenstellung ... ergibt sich für einen gut entwickelten Pflanzenbestand (250 gDW/m²) bei mittlerer spez. Pflanzenoberfläche (700 cm²/gDW) für den Oberflächenquotienten ein Wert von ca. 20:1 (Pflanzenoberfläche/Gewässerfläche). In dem von RIMES & GOULDER (1987) untersuchten Bestand submerser Pflanzen betrug der Oberflächenquotient 11,6:1. FONTAINE & NIGH (1983) ermittelten für einen Bestand aus *Mayaca* und *Utricularia* einen Quotienten von 3,8:1. Diese Werte verdeutlichen die Probleme, den Pflanzeneinfluß mathematisch zu erfassen" (S. 103-104).

PEREYRA-RAMOS (1981) setzt für *Chara rudis*, die vor allem in klaren Hartwasserseen vorkommt, folgende Werte: mittlere biomassespezifische Pflanzenoberfläche 170 cm²/gDW (116 bis 236), daraus folgen im Mittel 7.28 m² *Chara*-Oberfläche auf 1 m² Bodengrund (minimal 0.02 bis maximal 27.86).

KÖRNER & KÜHL (1996): Die innere Oberfläche (mögliche Aufwuchsflächen) des dicht von Makrophyten bestandenen Klärwerksableiters Wuhle (Berlin) wurde durch die submersen Wasserpflanzen 25 bis 75 fach erhöht. Auf 17 km Fließstrecke wurden im August 1994 allein durch 57 t Makrophyten 2.9 bis 8.5 km² mehr mögliche Aufwuchsfläche geboten, das sind bis zu 75 mal mehr als ohne Makrophyten.

Tab. 5-10 Benetzte Oberfläche (Blätter und Stengel) und Anteil des Stengels an der Oberfläche bzw. an der Biomasse verschiedener submersen Wasserpflanzen in cm² pro Gramm Trockenmasse (nach Daten aus SHER-KAUL et al. 1995)

Art	Oberfläche	Anteil des Stengels (in %) an der	
		Oberfläche	Biomasse
<i>Elodea canadensis</i>	1255	14	37
<i>Myriophyllum spicatum</i>	1205	16	48
<i>Potamogeton lucens</i>	653	17	40
<i>Potamogeton pectinatus</i>	500	41	21
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	762	16	41
<i>Nitellopsis obtusa</i>	560	50	38

GREGG & ROSE (1982) geben folgende Regressionsbeziehungen für das Verhältnis von Blattoberfläche zu Pflanzenbiomasse für zwei Arten submerser Makrophyten an (y = Oberfläche in cm^2 , x = Biomasse g aschefreie Trockenmasse, $p < 0.001$, $n = 6$):

Ranunculus aquatilis:

Herbst 1979 $y = 532.6 x + 10.27$, $r^2 = 0.987$, S.E. = 27.75, $t = 17.44$

Frühjahr 1980 $y = 814.8 x - 25.05$, $r^2 = 0.976$, S.E. = 36.08, $t = 12.71$

Rorippa nasturtium-aquaticum:

Herbst 1979 $y = 758.5 x + 47.36$, $r^2 = 0.993$, S.E. = 42.18, $t = 23.55$

Frühjahr 1980 $y = 422.6 x + 47.73$, $r^2 = 0.988$, S.E. = 25.17, $t = 17.85$

WATALA & WATALA (1994) benutzten zur Messung der Blattoberflächen von Wasserpflanzen einen Farbstoff (Coomassie Brilliant Blue G-250), der von den Pflanzenoberflächen adsorbiert wird (Tab. 5-11).

Tab. 5-11 The ratios of the plant 'adsorption' surface area to wet weight (cm^2/mg) calculated for leaves and whole plant fragments of four plant species. Significance of differences (P_{group}) between leaves and plant fragments within a given plant species calculated by Student's t -test. For the calculations of the plant surface area the slope of the 'total' regression curve was used. Mean \pm SD; number of specimen given in parenthesis (Tab. 3 aus WATALA & WATALA 1994)

Species	Plant fragment	Surface area / wet weight		
			(cm^2/mg)	P_{group}
<i>Elodea canadensis</i>	(12) Leaves	A	1.112 ± 0.082	
	(20) Whole plants	B	$0.00292 \pm 0.00011^*$	0.0001
<i>Nuphar lutea</i>	(18) Leaves	C	$0.680 \pm 0.151^{**}$	
	(7) Whole plants	D	0.377 ± 0.032	0.001
<i>Potamogeton sp.</i>	(27) Leaves	E	1.121 ± 0.065	
	(10) Whole plants	F	0.390 ± 0.071	0.0001
<i>Rorippa amphibia</i>	(27) Leaves	G	$0.302 \pm 0.103^{***}$	
	(10) Whole plants	H	$0.084 \pm 0.016^{****}$	0.0001

* $P < 0.001$ v D and F; ** $P < 0.001$ v A and E; *** $P < 0.001$ v A, C and E; **** $P < 0.001$ v B, D and F

5.3 Beschattung

Das dem Phytoplankton (und den submersen Makrophyten) für Photosynthese zur Verfügung stehende Lichtangebot im Wasserkörper wird nach Einstrahlung durch die Wasseroberfläche durch Streuung und Absorption geschwächt. Die Schwächung entspricht einer exponentiellen Abklingkurve $I = I_0 e^{(-e z)}$ mit I Lichtintensität in Tiefe z , I_0 Lichtintensität unter der Wasseroberfläche, und e dem Extinktionskoeffizienten.

Im Freiwasser der Flüsse hängt die Extinktion vor allem von der Wasserfärbung und der Trübung durch Schwebstoffe ab. Die Extinktionskoeffizienten liegen zumeist im Bereich von $0.2 - 10 \text{ m}^{-1}$.

In Makrophytenbeständen wird das von der Oberfläche einfallende Licht von den Blättern zum Teil absorbiert. Damit steht dem Phytoplankton weniger Licht zur Verfügung als ohne Vorhandensein von Makrophyten. Die Extinktion kann in Anlehnung an obige Gleichung mit $I = I_0 e^{(-e_s z c)}$ beschrieben werden (WESTLAKE 1975). e_s ist ein biomasse-spezifischer Extinktionskoeffizient und c ist die Konzentration von Wasserpflanzenbiomasse in $\text{kg DW}/\text{m}^3$. Für grasartige emerse Wasserpflanzen wie *Glyceria maxima* und

Phragmites communis beträgt es etwa 3. Submerse Wasserpflanzen haben e_s -Werte zwischen 10 und 50 (WESTLAKE 1964, Abb. 5-13).

SAND-JENSEN, MØLLER & OLESEN (1988) ermittelten den Extinktionskoeffizienten von *Potamogeton pectinatus*. Er war über das Jahr weitgehend konstant und betrug $0.024 \pm 0.03 \text{ m}^2\text{g}^{-1} \text{ DW}$ ($x \pm \text{SD}$ von Messungen an 8 Tagen, $I_z = 0.9 I_0 e^{-k_1 z - k_2 B}$ mit k_1 Extinktionskoeffizient von Wasser in \ln/m , B Biomasse in gDW/m^2). Unter durchschnittlichen Beständen von *Potamogeton pectinatus* mit etwa $100 \text{ gDW}/\text{m}^2$ kamen nur etwa 11 % des Oberflächenlichtes an, wobei die Extinktion des hier relativ trüben Wassers selbst nicht mit eingerechnet wurde.

Zusätzlich muß berücksichtigt werden, wie die Makrophytenbiomasse vertikal und horizontal unterschiedlich verteilt ist. Eine Extremsituation ist die Ausbildung geschlossener Schwimmdecken von Schwimmpflanzen. Hier ist die gesamte Makrophytenbiomasse an der Wasseroberfläche konzentriert. GESSNER (1955) maß z.B. direkt unter einer Decke von *Lemna minor* noch 7 %, unter *Spirodela polyrrhiza* noch 5 % des von oben einfallenden Tageslichtes. Unter *Nymphaea*-Blättern fand er 3.3 bis 5.2 % des einfallenden Tageslichtes. GIORGI & MALACALZA (1994) berichten, daß dicke Schwimmdecken von *Lemna gibba* das einfallende Licht um bis zu 99 % reduzierten.

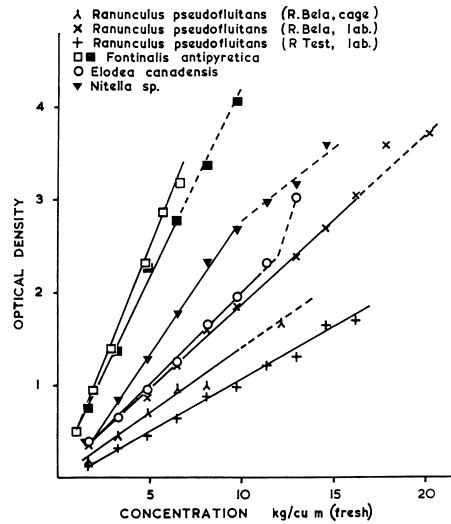


Abb. 5-13 Concentration of waterweed and optical density. All optical densities calculated for a depth of 30 cm. Broken lines show readings were less than 1 % of full scale deflection. (Fig. 1 aus WESTLAKE 1964). Optische Dichte (D_T) ist definiert: $D_T = \log_{10}(I_0/I)$

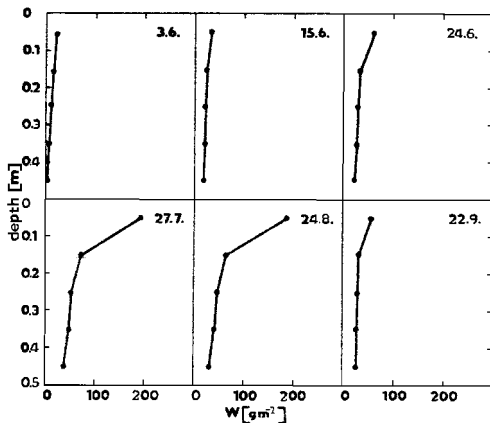


Abb. 5-14 Vertical distribution of the stand biomass on selected days. W = dry mass. Dates are indicated in the top right-hand corner. (Fig. 8 aus POKORNY et al. 1984).

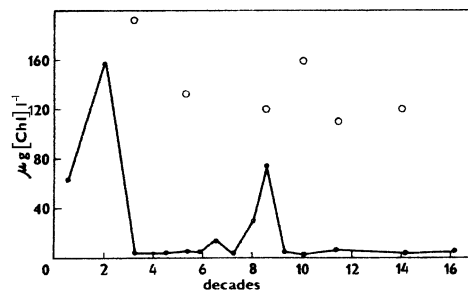


Abb. 5-15 Chlorophyll content in water inside the stand (—●—) and in the open water (o) during the vegetation season. Decades = 10-day intervals. (Fig. 10 aus POKORNY et al. 1984).

POKORNY et al. (1984) bestimmten mit Kenntnis von biomassespezifischen Extinktionswerten die vertikale Verteilung der Makrophyten-Biomasse in einem *Elodea*-Bestand aus vertikalen Unterschieden in der Extinktion des Lichtes im Bestand (Abb. 5-14). In den extrem dichten Beständen von *Elodea canadensis* war im übrigen die Phytoplanktonkonzentration gegenüber Freiwasser neben den Makrophytenbeständen (in einem

Fischteich) stark vermindert (Abb. 5-15). Die Autoren nehmen als Grund für diese Differenz allelopathische Effekte von *Elodea* auf andere Wasserorganismen an.

Emerse Makrophyten reduzieren die photosynthetisch aktive Strahlung (PAR) im Wasser um 50 bis 95 % (ONDOK 1973a,b, STRASKRABA & PIEZYNSKA 1970).

GRIMSHAW et al. (1997) bestimmten die Netto-Primärproduktion (NPP) von Periphyton in den Everglades, Florida, und verglichen sie mit der NPP von Periphyton ohne Beschattung. Die PAR wurde in Beständen von *Cladium mariscus* (Schneidriet) um 35% vermindert, in Beständen von *Typha domingensis* (ein Rohrkolben) um 85 %. Die NPP des Periphytons war in *Cladium*-Beständen um 30, in *Typha*-Beständen um 80 % gegenüber unbeschattetem Periphyton vermindert.

ADRIAN BURD (<http://www-ocean.tamu.edu/~ecomodel/ASLO/node6.html>, 16.08.1997), untersuchte mit Hilfe eines mathematischen Modells u.a., wie sich die Beschattung durch Blätter eines Seegrasbestandes auf die Primärproduktion desselben auswirkt (hier Selbstbeschattung, wirkt aber prinzipiell genauso auf die Produktion von Phytoplankton, daß sich innerhalb dieses Makrophytenbestandes aufhält (innerhalb, nicht darüber).

Die Beschattung war in der Mitte des Vormittags und des Nachmittags am bedeutendsten. Mittags hatte sie keinen Effekt (weil die einfachen, geraden Blätter von Seegras senkrecht in die Höhe stehen und damit steil stehender Sonne nur geringe Flächen entgegenhalten, Abb. 5-16).

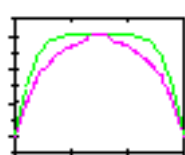
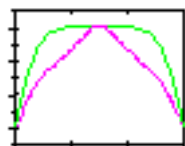
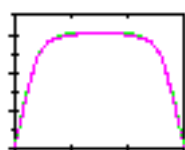


Abb. 5-16 **oben:** A comparison of hourly production without self shading (green line) and with self shading (red line) for *Halodule wrightii*.

The simulation was run for June 21st with a water column attenuation coefficient $k=0.5$ and the top of the seagrass canopy at 1.8 m. The shoot density was 10,000 m^{-2} . Without self shading, the total daily production was 2.8 $g\ C\ m^{-2}\ d$ and with self-shading it was 1.9 $g\ C\ m^{-2}\ d$. The time is local solar time. Measured shoot densities in Laguna Madre vary between 10,000 and 2,000 m^{-2} [DUNTON, K. H., (1996) Estuaries 19 436-447], the smaller values occurring during lower light levels (e.g. brown tide). Effect of self shading varies with shoot density: For shoot densities of 10,000 m^{-2} , self shading reduces daily production by approximately 1/3 (2.8 to 1.9 $g\ C\ m^{-2}\ d$). For shoot densities of 20,000 m^{-2} , self shading reduces daily production by almost 1/2 (2.8 to 1.5 $g\ C\ m^{-2}\ d$) (mitte). For shoot densities of 1,000 m^{-2} , self shading is negligible (unten). Changes in areal density proved an effective response to low light levels.



mitte: A comparison of hourly production for *Halodule* seagrass beds with (red) and without (green) self-shading. All parameters are the same as for (oben) except that shoot densities are 20,000 m^{-2} .



unten: A comparison of hourly production for *Halodule* seagrass beds with (red) and without (green) self-shading. All parameters are the same as for (oben) except that shoot densities are 1,000 m^{-2} .

NAKANISHI, SARACENI & KURATA (1989) untersuchten einen ausgedehnten und dichten Bestand von *Egeria densa* (Abb. 5-17) im Litoral des Lake Biwa. Die Pflanzen wuchsen vom Ufer in einem bis zu 800 m breiten Streifen in den See bis in etwa 4 m Tiefe. Die Höhe des Pflanzenrasens betrug im Winter unter 0.5 m, im Sommer betrug sie stellenweise mehr als 1.5 m und erreichte an den ufernahen 100 m die Wasseroberfläche. Dann erreichten nur noch 0.2 - 4.0 % des Oberflächenlichtes den Grund in 2 m Tiefe.

Die Phytoplanktondichte nahm in Zeiten intensiven Makrophytenwachstums vom Freiwasser zum Ufer hin ab. Die Primärproduktion des Phytoplanktons nahm im dichten Makrophytenbestand stark ab. Die Autoren führen dies zum einen auf das geringe Licht-

angebot im Makrophytenbestand, zum anderen, gestützt auf eine geringere lichtspezifische Produktionsrate, auf Hemmstoffe zurück, die von den Wasserpflanzen ausgeschieden werden könnten.



Abb. 5-17 *Egeria densa*.
Quelle: <http://piopio.school.nz/edensa.htm>: Images provided by IFAS, Center for Aquatic Plants, University of Florida, Gainesville, 1990, Stand 22.09.1998

5.4 Nährstoffkonkurrenz, Nährstoffrückhalt, Denitrifikation

Makrophytenbestände können durch Einbau von Nährstoffen in die eigene Biomasse, durch Festlegung von partikulär gebundenen Nährstoffen durch verstärkte Sedimentation innerhalb der Makrophytenbestände (vgl. 5.1), und durch verstärkte Nitrifikation/Denitrifikation die für das Wachstum des Phytoplanktons nutzbare Nährstoffmenge reduzieren (REDDY, PATRICK & LINDAU 1989, MEIJER et al. 1994). Die Rückführung der Nährstoffe zum Phytoplankton kann verringert werden (MOELLER & WETZEL 1988, VAN DONK et al. 1990), und Phytoplankton kann durch N-Austrag durch mit Makrophyten assoziierte Denitrifikanten N-limitiert werden (OZIMEK, GULATI & VAN DONK 1990). Insbesondere werden Nährstoffe, die vom terrestrischen Umfeld eingetragen werden, in ufernahen Makrophytenbeständen zurückgehalten (WETZEL 1992).

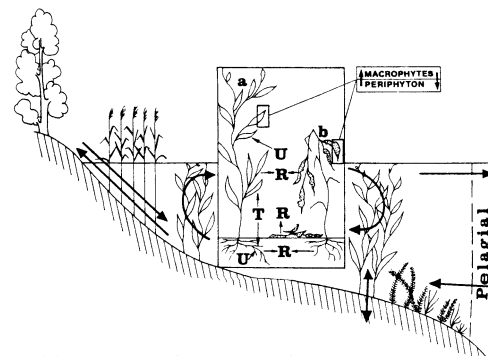


Abb. 5-18 Diagrammatic representation of the main processes controlling the role of lake macrophytes in nutrient cycling. U - uptake, R - release, T - translocation, a - healthy plant, b - senescent plant (Fig. 3 aus PIECZYNSKA 1993)

Ab hier aus STEPHEN, MOSS & PHILLIPS 1997, S. 27-28:

Wurzeln Makrophyten beeinflussen ihre unmittelbare Umgebung auf verschiedenen Wegen, von denen einige einen potentiellen Einfluß auf die Nährstoff-Freisetzung aus dem Sediment haben. Die erhöhte Sedimentation in Makrophytenbeständen führt zur Akkumulation organischer Stoffe (CARPENTER 1981). Die Mineralisation dieser organischen Substanz kann durch die über Aerenchym in Stengeln und Wurzeln verbesserte Sauerstoffversorgung des Sediments beschleunigt werden (CARPENTER et al. 1983, WIUM-ANDERSEN & ANDERSEN 1972, DACEY 1981: Abb. 5-19). Durch das geringe Redoxpotential der Sedimentoberfläche (GAMBRELL & PATRICK 1978) und/oder erhöh-

ten pH-Wert (RORSLETT et al. 1985) in Pflanzenbeständen kann die Nährstoff-Freisetzung beschleunigt sein. Zusätzlich kann Bioturbation durch Invertebraten die Freisetzung erhöhen (PHILLIPS et al. 1994).

Dagegen kann in besonderen Fällen alles verfügbare Ortho-Phosphat von Blättern und Wurzeln der Makrophyten aufgenommen werden (CARIGNAN & KALFF 1980, DENNY 1972), oder in Hartwasserseen mit Carbonat ausgefällt werden (auf den photosynthetisch aktiven Pflanzenteilen).

5.4.3 Akkumulation von Nährstoffen in der Makrophytenbiomasse

Es gibt eine relative große Zahl von Veröffentlichungen zur Aufnahme gelöster Nährstoffe, dem Nährstoffgehalt und der Nährstofffreisetzung durch lebende Makrophyten (z.B. SCHWOERBEL & TILLMANN 1964, CARIGNAN & KALFF 1979, BARKO & SMART 1980, PEVERLY 1985, MADSEN & ADAMS 1988, KÖRNER 1996). Aus diesen und anderen Arbeiten wird deutlich, daß Makrophyten in Fließgewässern nur zeitweise einen begrenzten Rückhalt gelöster Nährstoffe bewirken können. Die absterbende Pflanzenmasse setzt während ihres Abbaus, z.B. verstärkt im Herbst, nahezu die gesamte während der Vegetationsperiode aufgenommenen N- und P-Verbindungen innerhalb sehr kurzer Zeit wieder frei (z.B. BOYD 1970, GODSHALK & WETZEL 1978), wenn die Biomasse nicht vorher aus dem Gewässer entfernt wird (JORGA & WEISE 1979).

Nur in Gebieten mit wachsenden Moorböden (Moore, naturbelassene Auen der Flachlandflüsse, Schwemmland in Flußdeltas) findet eine Nettoakkumulation von Nährstoffen über eine Vegetationsperiode hinaus statt, die Nährstoffe werden hier für sehr lange Zeit aus dem Kreislauf genommen.

Nährstoffe sind in Makrophytengewebe gegenüber dem Freiwasser etwa um den Faktor $10^3 - 10^4$ angereichert. Die Nährstoffkonzentration in den oberirdischen Teilen emerser Makrophyten ist i.d.R. zu Beginn der Vegetationsperiode am höchsten und sinkt bereits in der "Reifezeit" (mit steigendem Anteil von Stützgewebe) und natürlich in der Seneszenz ab. Wenn die Biomasse im Jahresverlauf am höchsten ist, beträgt die mittlere Konzentration an N und P 1.9 bzw. 0.2 % der Trockenmasse (DW).

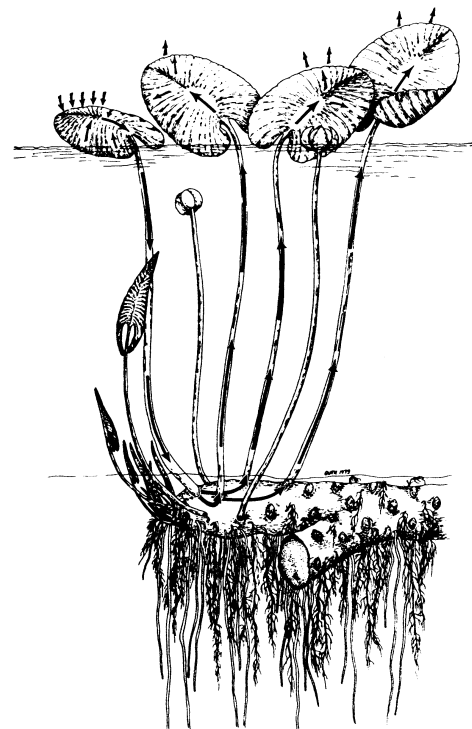


Abb. 5-19 Flowthrough ventilation in *Nuphar luteum*.

Air enters the youngest emergent leaves, passes down their petioles to the rhizome, and up the petioles of the older emergent leaves to the atmosphere. (Fig. 1 aus DACEY 1981)

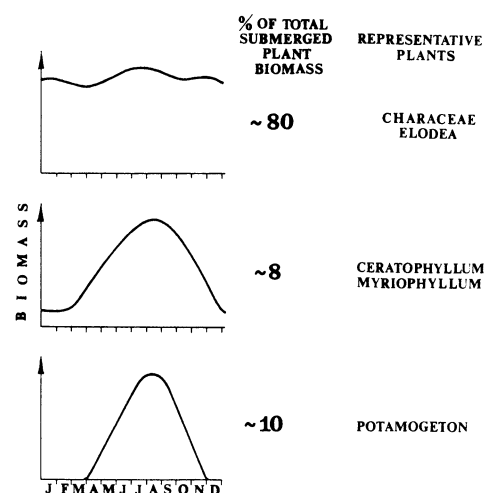


Abb. 5-20 Seasonal changes of biomass of macrophytes of the main phenological types and phosphorus and nitrogen accumulation in macrophytes of lake Majcz Wielki.

(Fig. 3 aus PIECZYNSKA 1993)

Der Wertebereich der meisten Studien liegt für N zwischen 1 und 3 % DW (Maximum 6.5 % in der Wuhle) und für P zwischen 0.1 und 0.3 % DW (Maximum 2 % im Klärwerksableiter Wuhle). In submersen Wasserpflanzen ist die Konzentration wegen des Fehlens von nährstoffarmem Stützgewebe etwas höher. Schwimmpflanzen enthielten im Mittel 3.1 % N und 0.5 % P bezogen auf die Trockenmasse (JOHNSTON 1991: hier umfangreiche Tabellen mit Nährstoffgehalten von Wasser- und Sumpfpflanzen und von wetland soils). KERN-HANSEN & DAWSON (1978) ermittelten eine Nährstoffaufnahme von 4.7 bis 12 gN/(m²a) und 0.57 bis 2.3 gP/(m²a) in der Biomasse von submersen Makrophyten in Abschnitten mit einer Biomasse von 300 gDW/m².

WRIGHT & MCDONNELL (1986a) untersuchten u.a. die Nährstoffkonzentration in Wasserpflanzengeweben aus Bachabschnitten mit natürlichen und aus solchen mit anthropogen erhöhten Nährstoffkonzentrationen. Das Wasser kam aus kalkreichem EZG und war hart und alkalisch. Im naturbelassenen Abschnitt betrug die P-Konzentration im Wasser 4 - 6 µg/l gelöstes Ortho-Phosphat und 17 - 22 mg/l Gesamt-P. Die N-Konzentration lag um 3 mg/l. Die drei vorkommenden Arten submerse Makrophyten (*Potamogeton crispus*, *P. foliosus* und *Elodea canadensis*, enthielten alle zwischen 0.12 und 0.3 %P sowie zwischen 1.8 und 3.3 %N in der Trockenmasse. P wurde als limitierender Nährstoff angesehen. Dagegen enthielten dieselben Arten im nährstoffangereicherten Abschnitt (640 µg/l Orthophosphat-P und 1340 µg/l Gesamt-P im Wasser) zwischen 0.3 - 0.8 %P und 0.2 - 0.5 %N in der Trockenmasse. Nährstoffkonzentrationen

MADSEN & ADAMS (1988) fanden 4.16 % N und 0.723 % P in der Trockenmasse von *Potamogeton pectinatus* und schlußfolgerten, daß die Inkorporation von Nährstoffen in der Makrophytenbiomasse keinen (< 1 %) signifikanten Einfluß auf die Nährstoffkonzentration im Flußwasser hat. Der Fluß war durch Abwässer nährstoffangereichert. Die maximalen Nährstoffmengen, die in der Pflanzenbiomasse gespeichert wurden, betragen im Hochsommer 28.3 gN/m² und 5.3 gP/m².

KÖRNER 1996 (Diss S.33): In der Biomasse der submersen Makrophyten im Klärwerksableiter Wuhle waren bei einem mittleren N-Gehalt von 5 % der Trockenmasse (TS) 1750 kg (1993) bzw. 2850 kg (1994) Stickstoff enthalten. Der P-Gehalt betrug bei 0.9% Anteil an der TS 315 (1993) bzw. 510 (1994) kg Phosphor in der Biomasse. Die tägliche Fracht an diesen beiden Nährstoffen betrug in diesem zum überwiegenden Teil gereinigtes Abwasser führenden Vorfluter 3000 kg N und 100 kg P. Der Anteil der in der Makrophytenbiomasse gebundenen Nährstoff war also außerordentlich gering und für Gesamtbilanzen vernachlässigbar.

Gedankenexperiment: Wenn man einmal annimmt, daß die Wuhle nicht von geklärtem Abwasser, sondern von der gleichen Menge (eutrophem) Spreewasser durchflossen wäre, wenn man weiter annimmt, daß Makrophytendichte und Nährstoffgehalt der Makrophyten gleich wären, dann würde die in den Makrophyten gebundene Nährstoffmenge mehr als dem 6-fachen der N- und dem 27-fachen der täglichen P-Fracht entsprechen (TP 0.15 mg/l, N 3 mg/l im Spreewasser). Zumindest in der Zeit intensiven Makrophytenwachstums im Frühsommer könnte also eine dichte Makrophytenbesiedlung schon einen bedeutenden Teil der Nährstofffracht inkorporieren und damit dem Zugriff des Phytoplanktons entziehen. MELZER, HARLACHER & VOGT (1984) fanden im Jahresverlauf die höchsten in submersen Makrophyten inkorporierten Nährstoffgehalte im Oktober, wenn hohe spezifische N- und P-Konzentration und noch hohe Biomasse zusammentreffen. Die absterbende Pflanzenmasse setzt während ihres Abbaus, z.B. verstärkt im Herbst, einen Teil der während der Vegetationsperiode aufgenommenen N- und P-Verbindungen innerhalb kurzer Zeit wieder frei (BOYD 1970, GODSHALK & WETZEL 1978). Aber schon der zeitweilige Rückhalt der Nährstoffe in der Makrophytenbiomasse kann positive Wirkung auf die Wasserqualität haben. So werden hier die Nährstoffe genau dann inkorporiert, wenn Sommerblüten des Phytoplanktons erwartet werden können, die Freisetzung im Herbst ist dagegen im Fließgewässer kaum von Nachteil, da das Wachstum der meisten Phytoplanktonarten bald Licht- (und Temperatur-) limitiert ist.

In natürlichen Gewässern mit geringer Nährstoffkonzentration und dichten Beständen submerser Makrophyten können die Wasserpflanzen tatsächlich eine bedeutende Rolle im Nährstoffhaushalt spielen (BRINK & WIDELL 1967, STAKE 1967, 1968, PEVERLY 1985).

BRINK & WIDELL (1967) und STAKE (1967, 1968) untersuchten einen kleinen schwedischen Bach mit mäßiger Belastung durch kommunales Abwasser im Oberlauf. Der Bach wies sehr starke Durchflußschwankungen auf. Bei sommerlichem Niedrigwasser schwankten die Abflüsse im Unterlauf (9 km uh der Abwassereinleitungen im Oberlauf) von 4 bis 12 l/s, zur Zeit der Schneeschmelze und nach Regenereignissen während gefülltem Bodenspeicher (vor allem im Herbst) lagen die Durchflüsse längere Zeit (Tage bis mehrere Wochen) über 50, in Spitzen über 300 l/s. Der Lauf war über 8 km dicht mit Makrophyten bewachsen (Deckung zumeist 60 bis 100 %). Die häufigsten der 19 Arten waren *Sparganium erectum* L., *Sparganium emersum* REHMANN und *Butomus umbellatus* L. und bedeckten etwa 90 % der besiedelten Fläche. Für 12 Monate wurde folgende Bilanz berechnet (Tab. 5-12):

Tab. 5-12 Nährstofffracht und Nährstoffaufnahme und -abgabe durch submerse Makrophyten im Lillån

Specification	Nitrogen	Phosphorus
Inflow through water (1.12.63 - 30.11.64)	>4440	>314
Uptake in vegetation (5.5. - 27.8.64)	185	39
Discharge from vegetation (27.8. - 1.11.64)	165	39

Über den gesamten Jahresverlauf gesehen sind diese Aufnahmen, sie entsprechen 4 bzw. 13 % der Gesamtfracht, nach Ansicht der Autoren gering. Der überwiegende Teil der Gesamtfracht wurde jedoch während der Schneeschmelze und nach Herbstregen abgeführt. Betrachtet man nur den Zeitraum 5.5. - 27.8.64, so wurde zweifellos ein großer Anteil an der Fracht, die zu dieser Zeit den Bach abfloß, in Makrophyten inkorporiert. In STAKE (1967, 1968) findet man die entsprechenden Werte: 20 % des anorganisch N bzw. 15 % der Gesamt-N-Fracht und 67 % der Gesamt-P-Fracht wurden in Makrophyten inkorporiert.

PEVERLY (1985) untersuchte einen typischen Flachlandfluß (sommerliche Abflüsse 0.13 bis 3.3 m³/s, im Winter bis 14.2 m³/s, Gefälle 0.2 m/km), der im Oberlauf durch landwirtschaftlich erhöhte Nährstoffeinträge belastet ist und dann über 25 km durch Naturreserve mäandriert. Die Makrophytenbiomasse erreichte stellenweise 600 gDW/m². Im Juli waren im Jahresverlauf die höchsten Nährstoffmengen in Makrophyten inkorporiert. "The total quantity of nutrients contained in submersed plant tissues is > 25 % of total stream load when discharge is low and standing crops are at the maximum (late summer), and so submersed plants may contribute to stream loading as they senesce in the fall" (S. 143).

VINCENT & DOWNES (1980) untersuchten einen kleinen Bach, der im Oberlauf ein überwiegend weidewirtschaftlich genutztes EZG entwässert. Sie fanden im Unterlauf (Länge 3.5 km, breite 1.8 m, Durchfluß 0.07 m³/s), der durch ein Naturreferat ohne Beweidung fließt, eine sehr deutliche Verringerung besonders der Stickstoffkonzentration im Flußwasser und führen diese auf die Aktivität der dominanten Makrophyte *Nasturtium officinale* zurück. Abstract:

Large seasonal variation was observed in the removal of nitrate, phosphate and ammonium from a small stream (flow rate: 0.071-0.108 m³/s) entering Lake Taupo in North Island, New Zealand. Loss of all three nutrients was greatest between mid-November and mid-February, the time of maximum growth of watercress (*Nasturtium officinale* R. Br.). Nitrate loss varied markedly throughout the day and night, with maxi-

imum removal occurring at midday and minimum removal at midnight. The diel variation in nitrate loss was closely correlated with changes in dissolved oxygen concentration in the stream, but with a lag of 4h. There was no pronounced diel change in rates of ammonium or phosphate removal.

In-situ root incubations with watercress demonstrated that the plant is capable of removing nitrate and phosphate at rates that can account for most of the loss of stream nutrients. The diel pattern of nitrate uptake by the adventitious roots paralleled that of nitrate loss from the stream. There was no diel change in the rate of phosphate uptake. As a measure of the assimilation capacity of watercress for nitrate-nitrogen, the levels of nitrate reductase in root, stem and leaf tissue were monitored. Enzyme activity was greatest in the leaves and varied throughout the day and night. The implications of the large-scale nutrient removal by watercress are discussed in relation to nutrient loading budgets.

Der Gewässergrund war im Winter zur Hälfte, im Sommer zu 2/3 mit Wasserpflanzen bedeckt. Beispielsweise sanken die Nährstoffkonzentrationen an einem Sommertag (17.2.1975) im Unterlauf für NO₃-N um 35%, NH₄-N um -100% (d.h. ein Konzentrationsanstieg, aber bei geringen Werten), PO₄-P um 10%, und organisch gebundener Phosphor um 3%. Bei 24-h-Untersuchungen wurden im Sommer z.T. noch höhere Konzentrationsabnahmen gefunden (Tab. 5-13).

Tab. 5-13 Average nutrient values (± 95% confidence limits) over a 24-h sampling cycle on three dates. (Site No. 2 is the upstream station 3.5 km above Site No. 1)

Date	Site No.	Nutrient levels (µg/l)		
		NO ₄ -N	NH ₄ -N	PO ₄ -P
1 - 2 Feb 1979	2	376 ± 10	10 ± 2	45 ± 2
	1	5 ± 2	6 ± 2	13 ± 1
5 - 6 Mar 1975	2	472 ± 11	31 ± 11	78 ± 7
	1	349 ± 22	20 ± 3	58 ± 4
16 - 17 Jul 1979	2	801 ± 7	9 ± 1	82 ± 2
	1	800 ± 5	19 ± 2	87 ± 5

Eine lange Liste mit Phosphor-Konzentrationen in Makrophyten mit Literaturwerten von 1850 bis 1966 findet man in STAKE (1968, Abb. 5-21).

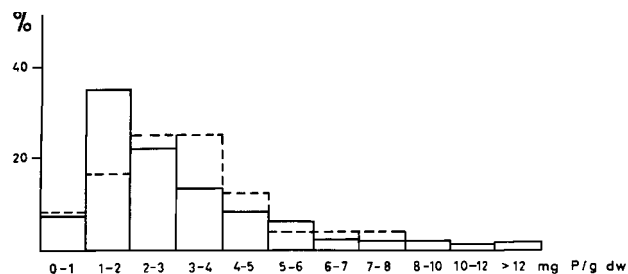


Abb. 5-21 Anteil des Phosphors an Makrophyten-Trockenmasse. Relative Häufigkeit verschieden breiter Klassen ——— 405 Literaturwerte, ----- 25 Werte vom Lillån (Fig. 6 aus STAKE 1968)

BRAMMER (1979): Exclusion of phytoplankton in the proximity of dominant water-soldier (*Stratiotes aloides*)

Abstract:

Profuse growth of the submerged macrophyte, *Stratiotes aloides*, in 2 similar locations, one in central Sweden and one in the Masurian lake district of north-eastern Poland, exerted a negative influence upon contiguous populations of phytoplankton. The Polish location offered an additional possibility to investigate chemical and biological gradients between the littoral community of *S. aloides* and the prevailing limnetic population of cyanophytes (mainly *Anabaena planctonica* and *Oscillatoria* spp.). A considerable decline in planktonic chlorophyll was accompanied by decreases in electrolytic conductivity, carbonate alkalinity and contents of calcium, potassium and sodium. Low concentrations of molybdate-reactive P in the water of the *Stratiotes* community was credited to co-precipitation with calcium carbonate on the leaf surfaces of the submerged plants. Thus, rather than allelopathy, competition for essential nutrients together with changes in the ionic composition of the water seemed to be a more likely explanation for the decline in phytoplankton.

5.4.4 Akkumulation von Nährstoffen im Sediment unter Makrophytenbeständen

Wichtiger als die Akkumulation im Wasser gelöster Nährstoffe in der eigenen Biomasse kann die Akkumulation von an Seston gebundenen Nährstoffen im Sediment zwischen den Makrophyten sein. SVENDSEN & KRONVANG (1993) fanden nach intensiver Beprobung von mehreren Abschnitten des Flachlandflusses Gjærn Å und seines Zuflusses Gelbæk, daß während zwei Sommern in Abschnitten, die von ca. 50 gDW/m² submersen Makrophyten besiedelt waren, 25 – 40 gN/m² und 20 – 30 gP/m² akkumuliert wurden. Dagegen wurden in sandigen oder kiesigen Abschnitten nur 10 – 15 gN und P/m² zurückgehalten.

Die Inkorporation von N und P in der Biomasse der submersen Makrophyten berechneten sie auf mindestens eine Größenordnung geringer als die Sedimentation dieser Nährstoffe in den makrophytenbewachsenen Abschnitten.

Bei herbstlichen Hochwasserereignissen wurde der größte Teil der während der sommerlichen Niedrigwasserphase akkumulierten Nährstoffe resuspendiert und aus dem Flußbett ausgeschwemmt, d.h. es gab keine Netto-Retention über den Jahresverlauf (ähnlich auch bei JEPPESEN et al. 1987: N in dänischen und BERNDTSSON 1990: P in schwedischen Flachlandflüssen). "Nevertheless, trapping of nutrients during the period of active growth (summer) may considerable contribute to reduce downstream production. The proportion of nutrients retained in this form amounted to 10 - 20 % of the total downstream transport of N and P during the summer" (SAND-JENSEN et al. 1989 für den Fluß Suså mit mittlerer P-Konzentration zwischen 0.14 - 0.5 mgPO₄-P/l und 5.6 - 7.7 mgNO₃-N/l, Gesamt-P und -N waren nicht angegeben, vgl. Tab. 5-6).

In Uferzonen mit emersen Makrophyten war der Rückhalt größer als bei submersen Makrophyten. Die Brutto-Retention überstieg die Netto-Retention um einen Faktor zwei bis drei.

Während also submerse Makrophyten zumeist nur einen begrenzten Einfluß auf die Nährstoffkonzentration im Flußwasser haben, können große Bestände emerser Makrophyten den Eintrag von Nährstoffen aus dem EZG in das Gewässer wirkungsvoll reduzieren und/oder bei Durchströmung mit Flußwasser, z.B. bei Überschwemmungen, vor allem den partikulären Anteil der Nährstofffracht zurückhalten. Viele der eingetragenen Nährstoffe werden in wachsenden (Moor-) Böden akkumuliert und damit für sehr lange Zeit dem Fließgewässer entzogen.

In den Boden gelangen die Nährstoffe während der Ablagerung von organischen Stoffen und mineralischen Sedimenten, und durch Sorption. Der Nährstoff-Eintrag ist besonders groß in Feuchtgebiete mit mineralischen Böden, im Mittel 15 gN/(m²a) und 1.5 gP/(m²a), (JOHNSTON 1991). Der größte Teil wird von Überschwemmungen eingetragen. Dabei ist die Nährstoffdeposition in der Nähe des Flusses höher als in den weiter vom Ufer entfernt liegenden Teilen der Aue (deshalb in naturbelassenen Auen klare Vegetationszonierung, z.B. Biebrza, Polen: ufernah eutrophe *Phragmites*-Röhrichte, uferfern mesotrophe *Carex*-Bestände). Die Nährstoffakkumulation in organischen (Moor-) Böden ist etwa eine Größenordnung geringer, im Mittel 1.6 gN/(m²a) und 0.26 gP/(m²a), schon weil der Nährstoffeintrag auf die Moorflächen viel geringer ist.

Input-Output-Studien, bei denen der Netto-Effekt von **von Fließgewässern durchströmten Feuchtgebieten** gemessen wurde, sind selten. Hier werden zwei Beispiele vorgestellt: ein natürliches Sumpfgebiet, Okefenokee, und eine künstlich angelegte Retentionsfläche zum Schutz des Kis-Balaton.

Das detailliert untersuchte Okefenokee-Sumpfgebiet (Abb. 5-22) hielt 98 % des durch einen Bach eingetragenen NO_3 und 96 % des NH_4 zurück, und gab 9 % mehr organisch gebundenen N ab, als im zufließenden Bachwasser vorhanden waren. Die Netto-N-Retention wird mit $0.68 \text{ g}/(\text{m}^2\text{a})$ bzw. 39 % des Eintrags angegeben (BLOOD 1981 in JOHNSTON 1991). Der P-Rückhalt betrug $0.43 \text{ g}/(\text{m}^2\text{a})$ bzw. 75 % des Eintrags. $\text{PO}_4\text{-P}$ wurde zu 93% zurückgehalten ($0.04 \text{ g}/(\text{m}^2\text{a})$) und DOP-P zu 73 % ($0.388 \text{ g}/(\text{m}^2\text{a})$).



Abb. 5-22 Suwannee River im Okefenokee-Swamp.

Quelle: <http://www.yup.com/daniel/canoeing/okefenokee-97.html>

Ein *Swamp* ist ein mit Bäumen bestandenes Sumpfgebiet und fällt daher aus dem Definitionsbereich Makrophyten. Nur über- bzw. durchströmte *Marshes* sind die offenen Sumpfflächen, die hier wegen ihrer dichten Besiedlung mit emersen Makrophyten interessieren.

Im Jahre 1985 wurde das 18 km^2 große Hidveg Reservoir in Betrieb genommen (SZILAGYI, SOMLYODY & KONCSOS 1990, Tab. 5-14). Es hat die Aufgabe, Nährstoffe aus dem Wasser des Flusses Zala, der Hauptbelastungsquelle des Balatons, zurückzuhalten.

Tab. 5-14 Characteristics of the Kis-Balaton reservoir system

	Reservoirs	
	Hidvegi	Feneki
Water level (meter above Baltic sea level)	106.5	105.8
Surface area (km^2)	18	51
Average depth (m)	1.14	1.2
Volume (10^6 m^3)	20	64
Detention time (year)	0.12	0.24
Inflow (m^3/s)	6	8
Total-P load ($\text{g}/(\text{m}^2\text{a})$)	5.28	approx. 0.98

Es wurde das gesamte Wasser der Zala durch das künstliche Feuchtgebiet geleitet. Die Aufenthaltszeit lag zwischen 2 und 50 Tagen. Die Nährstoffkonzentration im Flußwasser lagen im Mittel bei $6 \text{ mg}/\text{l}$ TN und 0.1 bis $2 \text{ mg}/\text{l}$ TP, davon viel SRP ($0.05 - 0.5 \text{ mg}/\text{l}$). Chl-a lag unter $20 \mu\text{g}/\text{l}$. Im oberen Teil des Reservoirs wurden die Nährstoff- und Chl-a-Konzentration direkt von der Konzentration im zufließenden Zala-Wasser bestimmt.

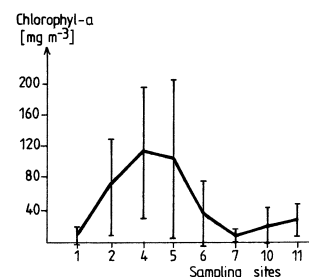


Abb. 5-23 Annual mean values and standard deviations of variables along the flow direction of the Hidvegi reservoir 1986 (aus Fig.5 aus SZILAGYI, SOMLYODY & KONCSOS 1990)

Im mittleren Teil wurden geringe Nährstoffkonzentrationen und eine intensive Sommerblüte von Blaualgen (*Anabaena flos-aque*, *Microcystis aeruginosa*, *M. flos-aque*) mit Chl-a-Maxima von bis zu $400 \mu\text{g}/\text{l}$ registriert (Stationen 2 bis 4 in Abb. 5-23). Die Nährstoffe wurden von den Blaualgen inkorporiert. Im unteren Teil des Reservoirs dominier-

ten Makrophyten, vor allem *Ceratophyllum submersum* und *Polygonum amphibium*. Der Deckungsgrad erreichte 1986 50 % bezogen auf das gesamte Reservoir, mit einer Biomasse von 3.3 kgFW/m². Hier wurde die Blaualgen-Dichte stark verringert, "presumable due to the competing effect of macrophytes" (S. 304, Stationen 5 bis 7 in Abb. 5-23).

Als vorgesehene Rückhaltemechanismen werden genannt: Sedimentation, Adsorption und Nährstoffaufnahme durch Algen und Wasserpflanzen. Die Autoren beschrieben die Ergebnisse der ersten zwei Betriebsjahre (Tab. 5-15).

Tab. 5-15 Input Load and mean removal efficiency (n %) of the Hidveg reservoir

	Flow 10 ⁶ m ³	susp. solids mg/a	TP mg/a	SRP mg/a	TN mg/a	NO ₃ -N mg/a
1986						
Input load	214	12552	92	46	1097	531
n %		70	51	61	16	59
1987 I-IX						
Input load	224	34599	104	52	1071	536
n %		84	37	53	26	55

Leider wurden keine weiteren Ergebnisse nach Langzeitbeobachtungen an diesem interessanten Experiment gefunden. Funktioniert es heute noch wie erwartet? Falls es auch noch nach jetzt vielen Jahren gut funktioniert, wäre das ein schönes Modell für das Studium von Wechselwirkungen zwischen Makrophyten und Phytoplankton(-blüte) bei Durchströmung mit Flußwasser. Möglicherweise existieren auch schon detaillierte Berichte, aus denen genaue quantitative Angaben für Modellierung abgeleitet werden können.

5.4.5 Denitrifikation

Wasserpflanzen können die Denitrifikation und damit den Stickstoffverlust in Sedimenten bedeutend beschleunigen und damit letztendlich das vom Phytoplankton nutzbare Angebot an Stickstoffverbindungen auch im Freiwasser vermindern.

Die Denitrifikation im Sediment steht am Ende einer Kette von Stoffumsetzungen: Mineralisation organisch gebundenen Stickstoffs zu NH₄ (Ammonifikation), Nitrifikation über NO₂ zu NO₃, gefolgt von Denitrifikation zu N₂. Wegen der schnellen Denitrifikation und der relativ geringen Nitrifikationsrate ist die Nitratkonzentration in Sedimenten im allgemeinen niedrig. Die Nitrifikation findet vor allem in drei Kompartimenten statt: im Freiwasser, in der aeroben Sediment-Freiwasser-Kontaktzone, und in der aeroben Rhizosphäre (im Wurzelbereich der Wasserpflanzen). In allen Kompartimenten sind zwei Transportraten wichtig: der O₂-Nachschub in die Zone, in der Nitrifikation stattfindet, und der NH₄-Nachschub durch Mineralisation von organisch gebundenem Stickstoff oder Eintrag von anorganisch gebundenem Stickstoff von außen.

Zur Besiedlung von Makrophytenoberflächen mit Nitrifikanten gibt es gegensätzliche Befunde. WOLF (1983) und ZELTNER, OTTOW & KOHLER (1977) konnten keine Nitrifikanten im Aufwuchs von submersen Makrophyten finden. MATULEWICH & FINSTEIN (1978) fanden dagegen Nitrifikanten im Aufwuchs von Steinen, Sedimenten und submersen Makrophyten. Im extrem stickstoffreichen Klärwerksableiter Wuhle in Berlin fand KÖRNER (1996) signifikante Mengen aller Hauptgruppen stickstoffumsetzender Bakterien (Tab. 5-16). Diese Zahlen sind als Obergrenze möglichen Vorkommens auf Makrophyten zu werten. Die Anzahl der N-umsetzenden Bakterien nahm in der fließenden Welle über 17 km um 1 bis 3 Größenordnungen ab. KÖRNER (1996) versuchte auch, den Anteil des Aufwuchses auf submersen Makrophyten an der Gesamt-Nitrifikation im

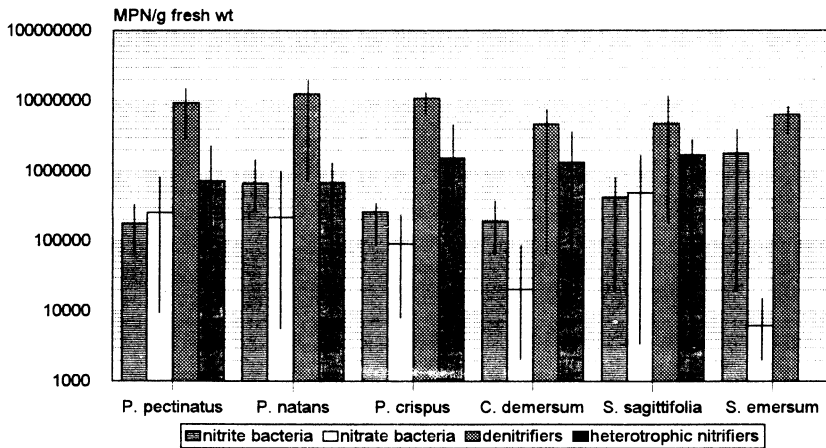


Abb. 5-24 Number of nitrite bacteria, nitrate bacteria, denitrifiers and heterotrophic nitrifiers in the epiphytic communities of the submerged macrophytes of the Wuhle treated sewage channel (average, minimum and maximum during the investigated period (KÖRNER 1996).

Vergleich zu der der Sedimente abzuschätzen. Unter Verwendung einer Umsatzrate von $0.98 \text{ mgN} \cdot \text{mgDW}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ und einer Trockenmasse (DW) von 10^{-12} g pro Zelle kommt sie auf etwa gleiche Anteile von Nitrifikanten im Sediment und im Wasserpflanzenaufwuchs am Gesamtumsatz. Der Anteil suspendierter Nitrifikanten war im Fall der Wuhle vernachlässigbar.

Tab. 5-16 Anzahl autotropher und heterotropher Nitrifikanten und Denitrifikanten im Aufwuchs von sessilen Fadenalgen und höheren Makrophyten (Mittel von 6 Arten, nach Daten aus KÖRNER 1996)

	auf <i>Cladophora</i>	auf höheren Unterwasserpflanzen	
	MPN/gFW	MPN/gFW	MPN/(cm ² Blattfläche)
Nitritbakterien	$6.6 \cdot 10^5$	$5.9 \cdot 10^5$	$5 \cdot 10^3 - 15 \cdot 10^3$
Nitratbakterien	$3.8 \cdot 10^5$	$1.8 \cdot 10^5$	$1.5 \cdot 10^3 - 4.5 \cdot 10^3$
Denitrifikanten	$31 \cdot 10^6$	$8.1 \cdot 10^6$	$6.8 \cdot 10^4 - 2 \cdot 10^5$
heterotrophe Nitrifikanten	$5 \cdot 10^6$	$1.2 \cdot 10^6$	$1 \cdot 10^4 - 3 \cdot 10^4$

In Sedimenten, die von Makrophyten durchwurzelt werden, wird der Stickstoffumsatz entscheidend von der Nachlieferung von O_2 durch das Aerenchym von Stengeln und Wurzeln in die Rhizosphäre bestimmt. Untersucht wurde dieser Prozess bereits an mehreren emersen Wasser- und Sumpfpflanzen, z.B. an *Cladium mariscus*, *Juncus effusus* L., *Litorea uniform*, *Nymphoides peltata*, *Oryza sativa* L. (Reis), *Pontederia cordata* L., *Spartina alterniflora* J., und *Zostera maxima*. Der Gasaustausch in der Rhizosphäre kann zu etwa 90 % über das Aerenchym, nur zu 10 % über die Sediment-Freiwasser-Kontaktfläche erfolgen.

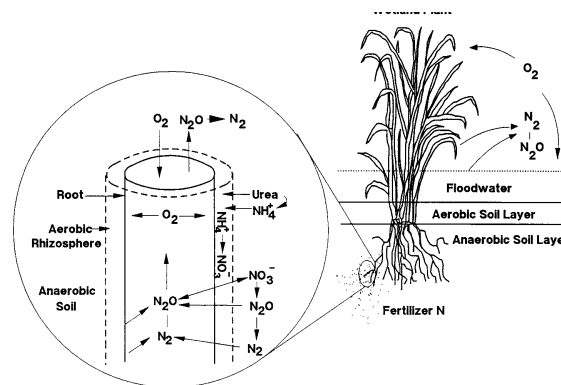


Abb. 5-25 Schematic presentation of nitrification-denitrification in the root zone of rice and other aquatic macrophytes. (Fig.1 aus REDDY, PATRICK & LINDAU 1989).

Der Stickstoffverlust war auf Flächen, die mit Reis bewachsen waren, 6 bis 9 mal höher als bei unbewachsenen Kontrollflächen (REDDY, PATRICK & LINDAU 1989). Die selben

Autoren maßen auf Flächen, die mit *Pontederia cordata* L. bzw. *Juncus effusus* L. bewachsen waren, 6 bis 12 mal höhere Stickstoffverluste im Vergleich zu unbewachsenen Kontrollsedimenten. Die NH_4 -Konzentration im Wurzelbereich war jedoch höher als unter natürlichen Bedingungen.

SVENDSEN & KRONVANG (1993) schätzen, daß die Denitrifikation über das Jahr im Gjærn Å-Gewässersystem die N-Sedimentation um das 2 – 3 fache übersteigt. Rund 50 % der jährlichen Denitrifikation findet im Sommer statt. Im Zufluß Gelbæk betrug die Denitrifikation 2 – 70 $\text{gN}/(\text{m}^2\text{a})$. Die geringsten Werte wurden in kiesigen Substraten gefunden. Auf Abschnitten mit Makrophyten wurden rund 25 $\text{gN}/(\text{m}^2\text{a})$ gemessen (CHRISTENSEN & SØRENSEN 1988, SØRENSEN et al. 1988, CHRISTENSEN et al. 1990).

BRÜSCH & NILSSON (1993) fanden in der Literatur Denitrifikationsraten im Bereich von 20 bis 1600 $\text{kgN}/(\text{ha}\cdot\text{a})$.

5.4.6 Nährstoff-Freisetzung

Von vielen Makrophytenarten wird der Hauptteil der für das Wachstum benötigten Nährstoffe nicht dem umströmendem Freiwasser, sondern dem Untergrund entnommen. Beim Absterben können sie inkorporierte Nährstoffe dann an das Freiwasser abgeben. So könnten Makrophyten das Phytoplanktonwachstum prinzipiell auch fördern (BARKO & SMART 1980). Lebende Makrophyten schieden in ihren Untersuchungen nur geringe P-Mengen in das Freiwasser aus.

STEPHEN, MOSS & PHILLIPS (1997) stellen fest, daß die P-Freisetzungsraten in ihrer Studie von mehreren Faktoren beeinflusst waren. Wenn Makrophyten überhaupt einen signifikanten Einfluß auf die P-Freisetzung haben, dann aber tatsächlich einen "positiven", d.h. die Freisetzung fördernden. "However the large variability between replicates highlights the logistical difficulties in running such experiments" (S. 27).

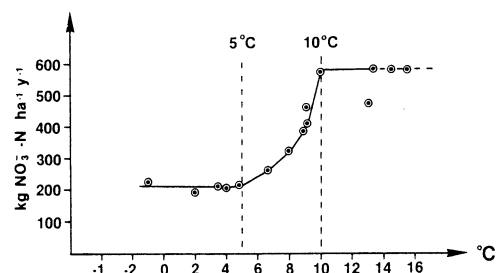


Abb. 5-26 NO_3 transformation capacity and daily mean temperature (an der flach von landseitig einfließendem NO_3 -reichen Grundwasser überströmten Oberfläche eines flußbegleitenden Moores) (Fig. 8 aus BRÜSCH & NILSSON 1993).

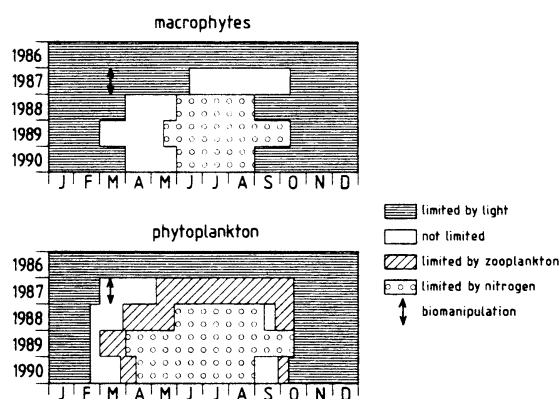


Abb. 5-27 Annual and seasonal changes in the factors limiting the macrophyte and phytoplankton growth in Lake Zwemlust before (1986) and after (1987, 1988, 1989 and 1990) biomanipulation.

(Fig. 4 aus VAN DONK et al. 1993)

Das Bild macht deutlich, daß nach Eintreten des makrophytendominierten Klarwassers große Zeiträume in der Vegetationsperiode von Stickstoffmangel geprägt sind, ein Mangel, der vor Etablierung der dichten Besiedlung mit Makrophyten trotz gleichbleibender externer Belastung nicht auftrat.

5.5 Zooplanktongrazing

Makrophyten bieten Zooplankton Schutz vor Nachstellung durch Fische. Mehr Zooplankton reduziert die Phytoplanktonkonzentration (vgl. Abschnitt 3). STANSFIELD et al. (1997) verglichen die Filtrieraten von Cladoceren in Makrophytenbeständen mit denen in offenem Wasser (Tab. 5-17). Abstract:

The provision of a refuge from fish predation for large-bodied Cladocera among stands of submerged macrophytes is thought to be an important stabilising mechanism against nutrient-induced phytoplankton increases in clear water shallow lakes. The occurrence of any refuge effect in relation to the seasonal impact of both macrophyte development and recruitment of zooplanktivorous fish was monitored over the summer months (May to September) in three lakes (Cromes Broad, Hoveton Little Broad/Pound End, and Upton Broad) of variable trophic status, fish community structure and nature and extent of macrophyte cover, in the Norfolk Broads in Eastern England. At all sites, *Daphnia* spp. exhibited a early summer peak of abundance but had declined rapidly by July probably as a result of predation from underyearling fish. In extensive macrophyte stands (Cromes Broad) *Daphnia* spp. persisted after its elimination in open water, indicating some refuge effect. At sites with macrophyte cover and/or low fish predation pressure, *Daphnia* spp. was replaced by *Ceriodaphnia* spp., both with and without *Simocephalus* sp., thus maintaining large populations of grazing Cladocera, apparently capable of exerting a high grazing pressure on phytoplankton. This occurred, even under high predation pressure from a relatively high density of zooplanktivorous 0+ fish (Cromes Broad), consistent with the refuge hypothesis. In addition, at this site, significant positive associations of cladoceran abundance with increasing macrophyte cover were apparent throughout the summer. From information on the distribution of fish it is suggested that dense macrophytes offer the most suitable refuge through provision of predator-free space.

Tab. 5-17 Relative filtering rate (ml per mean number of animals l⁻¹) of different cladocerans in open water and amongst submerged macrophytes in Cromes and Upton Broads. (aus STANSFIELD et al. 1997)

	May		June		July		August		September	
	open	macro.	open	macro.	open	macro.	open	macro.	open	macro.
Cromes										
<i>Daphnia</i> sp.	56.3	27.7	-	143.1	-	-	-	-	-	-
<i>Ceriodaphnia</i> spp.	-	-	-	201.8	-	119.2	-	77.2	-	49.7
<i>Simocephalus</i> sp.	-	57.0	-	633.4	-	421.8	-	468.1	-	158.1
Total	56.3	84.7		978.3		541.3		545.3		207.8
Upton										
<i>Daphnia</i> sp.	372.0	-	254.1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ceriodaphnia</i> spp.	-	-	-	-	54.8	67.4	51.2	61.2	98.0	65.7
Total	372.0		254.1		54.8	67.4	51.2	61.2	98.0	65.7

MOSS, KORNIJOW & MEASEY (1998) fanden in enclosures mit unterschiedlich dichten Makrophytenbeständen (*Nuphar lutea*) eine enge Beziehung zwischen der Anzahl von *Nuphar*-Blättern und der Chlorophyll-a-Konzentration, und wie zu erwarten, zwischen der Häufigkeit von *Daphnia* und der Chlorophyll-a-Konzentration, beides aber nur bei Anwesenheit von jungen Barschen in den enclosures. Ohne Fische betrug die Regressionskoeffizienten $r = 0.28$ bzw. 0.21 , die Irrtumswahrscheinlichkeit für den statistischen Zusammenhang über 25 %, mit Fisch $r = 0.74$ bzw. 0.91 , $P < 0.05$ bzw. 0.0005 .

The nature of the refuge mechanism is not revealed by the experiment. It clearly did not involve repulsion of the fish by chemical secretions of the plants, for the fish could not escape and survival of fish was high. Fish are clearly not generally excluded from plant beds (KILLGORE, MORGAN & RYBICKI 1989) and indeed may use them as refuges from their own predators (ROZAS & ODUM 1988; PERSSON 1991). Nor was it a function of deoxygenation in the beds, for there were no significant differences in oxygen concentrations related to plant density.

Differential light intensity may have been involved but there was sufficient light at depth, even in the highest density stands, to allow growth of submerged leaves and hence probably enough for visual predation. In dense plant beds, pH may be increased through photosynthetic activity. Experiments with changed pH in polyethylene bags in Little Mere have shown that pH 10.0 is sufficient to inhibit the feeding of perch without killing them (BEKLIOGLU & MOSS 1995) and such pH values are not unknown in plant beds. It is possible that such a pH was attained in the lily beds but the simple effect of physical obstruction cannot be eliminated. Perch have been shown to hunt more effectively among structures (WINFIELD 1986; DIEHL 1988) than some cyprinid fish so it may be expected that the refuge will operate even more effectively with fish such as roach and bream.

Tab. 5-18 Effects of the presence or absence of a bed of *Potamogeton berchtoldii* on the phytoplankton chlorophyll a ($\mu\text{g/l}$) and population density of *Cladocera* spp in the presence of increasing densities of perch in enclosures in Little Mere, UK. Values along a line sharing a superscript are not significantly different at $P=0.05$. (BEKLIOGLU & MOSS aus MOSS 1995)

	No plants			With plants		
	0	2	4	0	2	4
Number of fish						
Chlorophyll a	5 ^a	54 ^b	57 ^b	6 ^a	7 ^a	23
Daphnia hyalina	85 ^a	4 ^b	4 ^b	57 ^a	24	8 ^b
Eurycerus lamellatus	7 ^a	6 ^a	1 ^b	5 ^a	9 ^a	13 ^a
Simocephalus spp	0.2 ^a	3 ^a	0 ^a	12 ^b	6 ^b	6 ^b
Sida crystallina	0.1 ^a	0.2 ^a	0.2 ^a	3 ^b	5 ^b	7 ^b

5.6 Grazing von Zoobenthos

Makrophyten können große Aufwuchsflächen und geeignete räumliche Strukturen für die Besiedlung mit Zoobenthos bereitstellen. Mit Makrophyten bewachsenen Flächen weisen im allgemeinen immer eine höhere Artenvielfalt und höhere Biomasse des Zoobenthos auf als unbewachsenen Flächen (KRECKER 1939, DVORAK & BEST 1982, GREGG & ROSE 1985. Ein Beispiel ist in Abb. 5-28 wiedergegeben.

Zoobenthos nimmt die Nahrung auf verschiedene Weise auf. Neben aktiven und passiven Filtrierern, welche direkt Phytoplankton aus dem Freiwasser konsumieren, unterscheidet man z.B. Weidegänger, Zerkleinerer und Sedimentfresser. Häufige Filtrierer sind in Fließgewässern neben *Porifera* (Schwämme) und *Bryozoa* (Moostierchen) Insektenlarven der Gattungen *Hydropsyche*, *Rheotanytarsus* (eine Chironomide) oder *Simulium*. Auf *Potamogeton pectinatus* fanden SAND-JENSEN, BORG & JEPPESEN (1989) im Sommer hohe Siedlungsdichten von Simuliiden und Chironomiden (ca. 1 Larve pro 10 mm²).

Abstract GREGG & ROSE 1985:

The aquatic macrophytes *Ranunculus aquatilis* and *Rorippa nasturtium-aquaticum* were transplanted into substrate trays and placed in a stream alongside unvegetated substrate. Significantly higher taxa richness and community abundances were associated with macrophytes. Significantly higher abundances of shredder, scraper, and predator guilds were associated with macrophytes in fall, and all guilds had higher abundances in macrophytes in spring. However, guild frequency distributions did not differ among habitats except in spring. *Enallagma*, *Gammarus*, *Gyraulus*, *Physa*, and *Psidium* exhibited a strong association

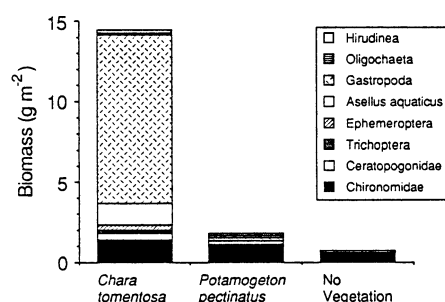


Abb. 5-28 Macroinvertebrate biomass (gDW/m²) in submerged vegetation consisting of *Chara tomentosa* and *Potamogeton pectinatus*, and in a habitat free from vegetation in Lake Krankesjön 1985-1987. Means for the samples taken in February, May, July and September. (Fig. 2 aus HARGEBY et al. 1994)

with macrophytes, while *Hydropsyche*, *Simulium*, *Baetis tricaudatus*, *Glossosoma velona*, and *Helicopsyche borealis* appeared to avoid them. A strong correlation appeared to exist between current velocity preferences of these taxa and their selection or avoidance of vegetated habitat. Thus, the effect of macrophytes in reducing current velocities appeared to be the most important influence on invertebrate microdistribution.

5.7 Allelopathie

Seit den 20er Jahren wurden zahlreiche Studien veröffentlicht, die allelopathische Effekte zwischen Phytoplankton und Makrophyten vermuten lassen. Schon SCHREITER (1928) und HASLER & JONES (1949) stellten fest, daß die Anwesenheit und intensives Wachstum von *Elodea canadensis* einen Einfluß auf die Zusammensetzung des Phytoplanktons hat und sein Wachstum hemmt. Weitere Arbeiten (HOGETSU et al. 1960, KOGAN et al. 1972, DOKULIL 1973, BRAMMER 1979, WIUM-ANDERSEN et al. 1982) kommen zu dem Schluß, daß neben Nährstoffkonkurrenz und Beschattung die Sekretion von hemmenden organischen Substanzen Grund für den hemmenden Einfluß der Makrophyten auf das Phytoplanktonwachstum ist.

WIUM-ANDERSEN (1987) zählt eine Reihe von Gattungen auf, die in Dänischen Gewässern fast frei von Epiphyten bleiben und für die er die Ausscheidung allelopathisch wirkender Stoffe vermutet, z.B. Arten von *Chara*, *Nitella*, *Batrachium*, *Stratiotes*, *Elodea*, *Berula* und *Ceratophyllum*. ELANKOVITCH & WOOTEN (1989), WOOTEN & ELANKOVITCH (1991) berichten über das allelopathische Potential von weiteren Wasser- und Sumpfpflanzen.

Eine aktuelle Arbeit zu dieser Thematik, bei der ohne brachiale Extraktionen, also relativ naturnah vorgegangen wurde, zeigt, wie verschieden einzelne systematische Gruppen des Phytoplanktons auf Kontakt (Zusammensein im selben Wasser) mit verschiedenen Makrophytenarten reagieren (Abb. 5-29).

JASSER, I. (1995): The influence of macrophytes on a phytoplankton community in experimental conditions. *Hydrobiologia* 306: 21-32

Abstract

The impact of submerged macrophytes or their extracts on planktonic algae was studied under experimental conditions. Live *Ceratophyllum demersum* L., its extract, and extracts of four other plant species induced modifications in the phytoplankton dominance structure. These modifications were: a decline in the number of *Oscillatoria limnetica* Lemm., which was the most numerous cyanobacterial species, and a decline in biomass and percentage contribution of all cyanobacteria to total algal biomass. This was accompanied by an increase in biomass and percentage contribution of green algae, especially *Chlorella* sp. and *Chlamydomonas* sp. Also, there was an increase in biomass and percentage contribution of nanoplankton (under 50 µm) to total phytoplankton biomass.

Field experiment	CONTRIBUTION TO TOTAL PHYTOPLANKTON BIOMASS			TOTAL BIOMASS
	CYANO-BACTERIA	GREEN ALGAE	NANO-PLANKTON	
	↓	↑	↑	no changes
EXTRACTS OF: S E R I E S I				
C. demersum	↓	↑	↑	no changes
M. spicatum	↓	↑	↑	no changes
P. lucens	↓	↑	↑	↓
S. oloides	↓	↑	↑	no changes
Ch. fragilis	↓	↑	↑	↑
EXTRACTS OF: S E R I E S II				
C. demersum	↓	↑	↑	↓
M. spicatum	↓	↑	↑	↓
P. lucens	↓	↑	↑	↓
S. oloides	↓	↑	↑	↑
In dialysis bags	↑	no changes	↑	no changes
In aquaria	↓	↑	↓	no changes

Abb. 5-29 Schematic diagram of phytoplankton modifications caused by presence of macrophytes or extracts of them. Arrows direction indicate the rise or decline of particular value in relation to the control. The width of arrows indicate the magnitude of modifications. (Fig. 7 aus JASSER 1995)

The isolation of planktonic algae from direct influence of *C. demersum* by means of dialysis membranes caused an increase in number, biomass and percentage contribution of cyanobacteria. Release of organic compounds of over 3000 daltons by macrophytes apparently contributed to a decline of cyanobacteria by changing the phytoplankton dominance structure.

Auszug aus der Diskussion:

The present study showed that whenever any phytoplankton community had a direct contact with macrophytes, it would become significantly different from the phytoplankton community found in the macrophyte-free control. Differences in the composition of the phytoplankton community in each of the experiments showed in a patterned replacement of dominant taxa. And so, cyanobacteria (mainly *O. limnetica*, *A. flos-aquae* and *L. vacuolifera*) dominated in the macrophyte-free control but their biomass and percentage contribution in the presence of macrophytes were in almost all cases significantly lower (Abb. 5-29).

This regularity is consistent with the results of HASLER & JONES (1949) who, however, did not carry out a detailed analysis of that particular phytoplankton group. But KOGAN et al. (1972), analysing the influence of *C. demersum* and *Myriophyllum spicatum* on pure cultures of *Anabaena* sp. and *Microcystis aeruginosa* Kütz, recorded an almost 90% drop in their quantity. In the present study, no proportional relationship between the degree of cyanobacterial limitation and the biomass of macrophytes or concentration of extracts was detected. But in the field experiment and experiments with extracts, a lower quantity of cyanobacteria in the presence of macrophytes was accompanied by a considerably higher quantity and contribution of green algae - mainly nanoplankton genera: *Chlamydomonas*, *Chlorella*, and *Scenedesmus*. Such results correspond to those of KOGAN et al. (1972) which were obtained on pure cultures of cyanobacteria and green algae.

According to the present study, green algae (*Chlorella* and *Scenedesmus*) did not change in quantity under the influence of *C. demersum* and *M. spicatum*, while cyanobacteria showed considerable sensitivity to them. As was the case with cyanobacteria, no proportional relation between biomass of green algae and biomass of macrophytes was noticed. What is more significant, even a small biomass or extract concentration produced changes in the structure of the phytoplankton community. In the presence of macrophytes or macrophyte extracts neither diatoms nor other algae groups showed any particular reaction.

There was a higher percentage contribution of nanoplankton to total phytoplankton biomass in the presence of macrophytes or their extracts than in the control (Abb. 5-29). As was the case with cyanobacteria and green algae, there was no distinct relationship between nanoplankton contribution and small or large macrophyte biomass or an increasing concentration of extract. It seems that macrophytes can have a restricting influence on the amount and composition of the phytoplankton community, in line with the 'all or nothing' principle. This means that, even the smallest amount of macrophytes would not allow a large phytoplankton biomass to develop and curb growth of certain phytoplankton groups. It is possible that even the small biomass of macrophytes and the small concentration of extracts used in the experiments were higher than the threshold biomass of macrophytes sufficient to cause changes in the phytoplankton community's structure. Contrary to some earlier papers (DOKULIL 1973, GIBBS 1973, BRAMMER 1979, RORSLETT 1986) this work did not establish a clear relation between total phytoplankton biomass and the presence of macrophytes or their extracts. However, it showed that there was a tendency for phytoplankton biomass to be limited by macrophytes. Small differences in phytoplankton biomass were caused by the replacement of dominant phytoplankton groups under the influence of macrophytes.

One hypothesis explaining how macrophytes affect phytoplankton suggests that macrophytes have a competitive edge in nutrient utilization (BRAMMER 1979). This study does not rule out such a possibility, but implies another mechanism is possible. An inhibiting influence of macrophyte extract on cyanobacteria and the lack of this influence in the case of green algae supports this suggestion. The use of macrophyte extracts (also used by KLEIVEN & SZCZEPARISKA 1988 to examine allelopathic relations between macrophytes) prevented utilization of nutrients by macrophytes. It is possible that the presence of macrophyte extracts could have fertilized the water with suspended organic matter which would quickly decompose (SAUNDERS 1980). Therefore, extracts could cause a development of phytoplankton biomass proportional to the fertilization by decomposing organic matter. With the exception of the series containing *Chara fragilis*, such a phenomenon was not observed. This suggests that some other substances, e.g. allelopathic, restricting cyanobacteria growth, were present in the extracts. Obviously the influence of these substances was stronger than trophic stimulation.

Such allelopathic substances inhibiting phytoplankton growth in laboratory conditions were isolated from *Charales* by WIUM-ANDERSEN et al. (1982). In this study, in the presence of the small concentration of *Chara* extracts there was no significant difference in phytoplankton biomass as compared with the control, and there was only a small growth of cyanobacteria. Higher phytoplankton biomass in the presence of two other concentrations of *Chara* extracts indicated that fertilization in this case was stronger than allelopathic influence on phytoplankton. On the other hand, it should be also noticed that FORSBERG et al. (1990) in their comparable field studies did not find any allelopathic effect of *Chara* on phytoplankton biomass.

A completely different situation occurred in experiments with dialysis bags where phytoplankton did not have direct contact with macrophytes. In bags placed in aquaria containing macrophytes, there was a significantly higher number of the dominant species (*O. limnetica*) and a higher percentage contribution of cyanobacteria (Abb. 5-29) than in the bags placed in the macrophyte-free aquarium. It was also stated that there was a lower contribution of green algae and nanoplankton to total phytoplankton biomass in bags from aquaria with macrophytes than in the water of the aquaria themselves. The phytoplankton community's structure in dialysis bags from aquaria containing macrophytes confirmed the existence of macrophyte produced allelopathic substances which restrict growth of phytoplankton, especially cyanobacteria. Other papers (HASLER & JONES 1949, BRAMMER 1979; WIUM-ANDERSEN et al. 1982) indicate that the growth of the whole phytoplankton community in the presence of macrophytes was restricted. It is possible that more extensive experiments would confirm this statement. However, the present results clearly indicate that cyanobacteria are more sensitive to macrophyte produced allelopathic substances than green algae.

5.8 Flockung

Tonpartikel können durch hochmolekulare Huminsäuren, wie sie in Sümpfen, also extrem makrophytenreichen Flachgewässern, durch die typische Braunfärbung erkennbar sind, ausgeflockt werden (ALCHURST & BREEN 1988, BOTO & PATRICK 1979).

Die Huminstoffe bewirken selbst eine Verminderung des Lichtangebots, aber erhöhen das Lichtangebot im Wasser durch das Ausflocken der Tonpartikel: Nettoeffekt ganz unterschiedlich je nach Tonpartikelmenge und Sedimentationsmöglichkeiten.

6 Modellierung, Quantifizierung von Parametern

Die Wechselwirkungen zwischen Makrophyten und Phytoplankton werden von einer Vielzahl komplex zusammenspielender Einzelprozesse bestimmt, die sich in ihrer qualitativen und quantitativen Ausprägung noch dazu von Fall zu Fall stark unterscheiden.

In der Literatur wurde keinerlei Ansatz gefunden, die (Gesamt-) Wirkung von Makrophyten auf Phytoplankton quantitativ zu beschreiben. Gefunden wurden Modelle, die die Biomasseentwicklung von Makrophyten beschreiben, z.B. im Verlauf einer Vegetationsperiode, und Modelle, die Wirkungen von Makrophyten auf wenige wasserchemische Parameter (O_2 , Nährstoffe) beschreiben.

Für das BfG-Modell dürfte vorerst nur die Modellierung einer summarischen Wirkung von Makrophyten auf Phytoplankton interessant sein. Die nötigen Parameter können wahrscheinlich nur aus Untersuchungen abgeleitet werden, wie sie in Abschnitt 4 dargestellt sind. Leider sind mir nur sehr wenige derartige Untersuchungen bekannt geworden, und bei den meisten der Gefundenen fehlen entscheidende Maße, wie z.B. Makrophytenbiomassen, Phytoplanktonmenge und -zusammensetzung, oder Angaben zu Morphometrie und Hydrologie (bes. Durchfluß).

6.1 Modellierung des Makrophytenwachstums

Für die Modellierung einer Wirkung von Makrophyten auf Phytoplankton muß zunächst die Fläche bekannt sein, auf der Makrophyten wachsen, sowie deren benetzte (Blatt-) Oberfläche der Makrophyten (pro Flächeneinheit oder Flußmeter). Oft wird die Blattoberfläche über die Biomasse errechnet. Die Bestimmung von Artenzusammensetzung und Biomasse submerser Makrophyten ist immer mit hohem Kartieraufwand am Gewässer und im Labor verbunden.

Zur Einarbeitung in Modellierung von Wachstum und Primärproduktion von Makrophyten ist folgender Review zu empfehlen: CARR et al. (1997): Models of aquatic plant productivity: a review of the factors that influence growth. Abstract:

Models that simulate production of rooted macrophytes and macroalgae in aquatic systems aid in developing hypotheses about the feedback mechanisms that influence plant growth and allow water resource managers to predict how plants will respond to changes in water quality management regimes. Light availability, water temperature, water velocity, and phosphorus, nitrogen and dissolved inorganic carbon concentrations are the environmental factors most often modelled to influence plant photosynthesis, respiration, washout and decay. The algorithms used to describe these relationships are reviewed, with emphasis placed on aquatic plants in freshwater ecosystems. The factors influencing photosynthesis in aquatic plants have been well-described with mechanistic or theoretical equations. However, research is needed to better describe mathematically the mechanisms involved in plant respiration, washout and decay. Due to the complexity of the interaction of environmental factors influencing plant growth, empirical relationships are unavoidable in productivity models and they can provide useful insight into ecosystem dynamics. However, the robustness of macrophyte simulation models is largely dependent on the rigour with which they are calibrated and verified against natural data representing a broad range of environmental conditions.

CARR et al. (1997) untersuchen die in Tab. 6-1 aufgelisteten Makrophytenmodelle. Die eher deterministischen Modelle sind gewöhnlich dynamisch, beschreiben die Produktion über ein oder mehrere Tage, eine Vegetationsperiode oder mehrere Jahre.

Tab. 6-1 Summary of aquatic plant simulation models (Tab. 1 aus Carr et al 1997)

Reference	Model description
SCHEFFER et al. 1993a	MEGAPLANT: Model evaluating general aquatic plant laws and new theories; submerged macrophytes in lakes
COLLINS & WLOSINSKI 1989	CE-QUAL-R1: General macrophyte submodel for reservoirs
DAVIS & MCDONNELL 1997	Species-specific, partitioned biomass model for rooted macrophytes in streams
WRIGHT & MCDONNELL 1986a, 1986b	Submerged vegetation in Pennsylvania streams
TITUS et al. 1975	WEED: <i>Myriophyllum spicatum</i> production model for Lake Wingra, WI
BEST 1981	<i>Ceratophyllum demersum</i> growth model in Lake Vechten, the Netherlands
HOOTSMANS 1994	SAGA 1: <i>Potamogeton pectinatus</i> growth model for shallow eutrophic lakes
TOERIEN et al. 1983	<i>Salvinia molesta</i> phosphorus, nitrogen and temperature growth model for fish ponds
WETZEL & NECKLES 1986	<i>Zostera marina</i> growth model for lower Chesapeake Bay
GORDON & MCCOMB 1989	Growth model of <i>Cladophora montagneana</i> in a eutrophic Australian estuary
CANALE & AUER 1982a, 1982b	General <i>Cladophora</i> biomass model for Great Lakes
PAINTER & JACKSON 1989	Internal phosphorus <i>Cladophora</i> model for Great Lakes

Die Modellierung von Makrophyten-Biomassen scheint nur für den Vergleich von Szenarien sinnvoll, z.B. Phytoplanktonentwicklung mit und ohne Anwesenheit von Makrophyten im Jahresverlauf. Für Läufe über wenige Tage (Fließzeit der modellierten Fließgewässer) braucht man Änderungen der Biomasse von Makrophyten wegen der relativ langen Generationszeit nicht nachzubilden, da setzt man einfach fixe Werte aus Kartierungen oder für Variantenrechnungen Werte aus der Literatur. Für das Maß, auf das es m.E. entscheidend ankommt, nämlich die benetzte Pflanzenoberfläche, eignen sich z.B. Werte aus Abschnitt 5.2, für Biomassen die Tab. 12 aus DVWK (1990).

WRIGHT & MCDONNELL (1986b) und COLLINS & WLOSINSKI (1989) beschreiben **nicht artspezifische** Modelle für die Biomasseentwicklung von Makrophyten. Da aber verschiedene Wasserpflanzenarten ganz unterschiedliche Biomasseentwicklung im Jahresverlauf zeigen können (z.B. STEINBRECHER, WEISS & MELZER 1984, MELZER, HARLACHER & VOGT 1984, WIEGLEB, HERR & TODESKINO 1989 oder auch Abb. 5-20)¹, sollten die Biomassen artspezifisch modelliert werden. Ein gut beschriebenes Beispiel zeigen DAVIS & MCDONNELL (1997) für die auch bei uns häufigen Arten *Elodea canadensis* und *Potamogeton crispus* (Abb. 6-1).

Hier wird beispielhaft die Modellbeschreibung von DAVIS & MCDONNELL (1997) wiedergegeben: "WESTLAKE (1969) illustrated the stages of development and metabolism for rooted macrophytes during an annual cycle. These stages included growth following germination, maturation as flowers and fruits are produced, senescence as the plants begin to die and decay, and dormancy for plants which persist through the winter. The model presented in this paper partitions the biomass for each macrophyte species into distinct stages for growth (Bg), maturation (Bm), senescence (Bs), and dormancy (Bd) as shown in Fig. 6-1. Functions for plant photosynthesis, respiration, and decay may be programmed for each stage. The model transfers biomass from one stage to another at assigned transfer rates to simulate the observed development of individual macrophyte species. Transfer of biomass for a given species is regulated in the model according to environmental conditions such as water temperature (SAND-JENSEN 1989). The mathematical structure of the model is discussed below.

1. WIEGLEB, HERR & TODESKINO (1989) beobachteten z.B. an norddeutschen Flüssen, daß *Elodea canadensis* zwischen Februar und Mai dominant war, während später *Sparganium emersum* und *Ranunculus peltatus* oder *Callitriche hamulata* dominierten. *Ranunculus peltatus* und *Callitriche hamulata* erreichten höchste Biomassen erst im Spätherbst, als *Sparganium* schon zerfallen war.

2.1 Growth

The growth stage of plant development starts following germination or dormancy and continues until maturation, senescence, or dormancy occurs. The growth stage of the model accounts for the production of plant biomass. Eq. (1) shows the finite-difference form of a first-order growth function used in this model:

$$B_{g_t} = B_{g_o} + B_{g_o}(p - r)dt \quad (1)$$

where B_{g_t} is biomass in the growth stage at the end of time interval dt (gDW/m²), B_{g_o} is biomass in the growth stage at the start of the time interval, p is plant specific photosynthetic rate (day⁻¹), and r is plant specific respiration rate (day⁻¹). Relationships for photosynthetic and respiration rates can be programmed into the model as functions of light, nutrients, and water temperature similar to models by WRIGHT & MCDONNELL (1986b), COLLINS & WLOSINSKI (1989), and SCHEFFER et al. (1993a). Parameter values for these functions may be calibrated for each species.

2.2. Maturation

Many plant species produce flowers and fruits at the terminal ends of their shoots as they mature. As suggested by WESTLAKE (1969), the model sets the respiration rates equal to the photosynthetic rates for mature plants which results in net growth rates of zero. Plant biomass may transfer into the mature stage from the growth stage, but not all species exhibit the mature stage of development. The model allows biomass to remain in the mature stage for a predetermined time before transferring into the senescent stage.

2.3. Senescence

Plants transfer into the senescent stage as they begin to die and decay. The model uses a decay function to simulate the loss of senescent biomass (WESTLAKE 1969). Transfer of biomass into this stage follows maturation or may occur directly from the growth stage under severe environmental conditions.

2.4. Dormancy

The shoots of some species persist over winter in a dormant stage (WESTLAKE 1969). The model sets photosynthetic and respiration rates to zero for dormant biomass. Dormant biomass may transfer into the growth stage during the spring as environmental conditions become suitable for growth.

2.5. Advective transport

In addition to the metabolic processes discussed for each stage, an advective transport function (f_t) may be added to each stage to account for the loss or gain of biomass due to the transport of biomass by water currents. Since advective transport may not be significant for some ecosystems, the inclusion of an advective transport function is left as an option to the modeler.

2.6. Transfer functions

The equations used in the model to simulate the growth, accumulation, transfer, and loss of biomass each stage of plant development over a time interval are given as

$$B_{g_t} = B_{g_o} + B_{g_o}(p - r - k_{gm} - k_{gs} - k_{gd} - f_{lg})dt \quad (2)$$

$$B_{m_t} = B_{m_o} + (B_{g_o}k_{gm} - B_{m_o}k_{ms} - f_{lm}B_{m_o})dt \quad (3)$$

$$B_{s_t} = B_{s_o} + (B_{g_o}k_{gs} + B_{m_o}k_{ms} - f_{ls}B_{s_o} - f_d B_{s_o})dt \quad (4)$$

$$B_{d_t} = B_{d_o} + (B_{g_o}k_{gd} - f_{ld}B_{d_o})dt \quad (5)$$

where k_{xy} is the transfer rate from stage x to stage y (day⁻¹), f_d is the decay rate for senescence (day⁻¹), and f_{lx} is the biomass loss rate due to washout of biomass in stage x (day⁻¹). Values for the transfer may set to occur at a predetermined time during the simulation or may be triggered by environmental conditions such as water temperature" (S. 266-268).

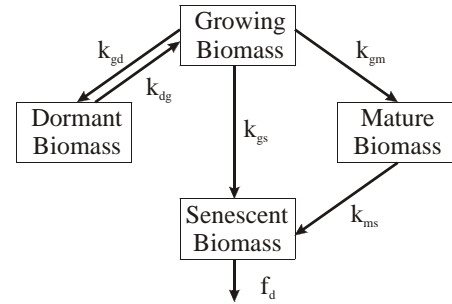


Abb. 6-1 Illustration of the partitioned-biomass model to describe the annual cycle of macrophyte growth.

Transfer rates are designated as k_{xy} to represent the transfer of biomass from stage x to stage y . The decay rate of senescent biomass is represented as f_d (Fig. 1 aus DAVIS & MCDONNELL 1997)

Anschließend zeigen DAVIES & MCDONNELL (1997) eine Anwendung des Modells am Beispiel einer Simulation von Wachstum und Entwicklung von *Elodea canadensis* und *Potamogeton crispus* in Fließgewässern (Abb. 6-2).

Tatsächlich ist eine Vorhersage der Makrophytenentwicklung in Fließgewässern nur in engen Grenzen und ohne Anspruch auf hohe Vorhersagesicherheit möglich. Dazu das Abstract von WIEGLEB, HERR & TODESKINO (1989), einer Arbeit, die auf sehr umfangreichen Langzeitstudien von Artenzusammensetzung und Häufigkeit von Makrophyten in hiesigen Fließgewässern beruht und die Bedeutung der Vorgeschichte auf die Wasserpflanzenbesiedlung deutlich macht:

The vegetation dynamics in six permanent plots in two lowland rivulets of the FRG were analyzed. The year-to-year change in species cover is displayed by means of tables. In each site there are core species (both hydrophytes and helophytes) which have been able to successfully reproduce within the sampling plots over the total observation period. There are also transient hydrophytes which regularly become washed in from the upper course, and transient helophytes growing permanently into the river from the banks. A numerical analysis of the performance of the 12 most frequent and abundant hydrophytes in relation

to various independent variables was carried out using canonical correspondence analysis. There is no directional temporal variation within the vegetation data set. The hydrochemical variables were almost constant within the observation period. Rainfall in summer has some influence via discharge and turbidity. Most of the variance in the data set is explained by the position of the sites along the rivers. Most of the residual variance can be explained by a binary disturbance variable. The processes observed can mostly be explained from life history characteristics of the dominant species, particularly *Sparganium emersum*, *Ranunculus peltatus* and *Potamogeton natans*. The spatial scale of the study site was relatively adequate. A smaller size would have produced noisy data (suggesting erratic change), while a greater size would have produced no change at all. The adequate temporal scale for observation is the comparison of the yearly maxima because of the seasonality of most of the species. An exact prediction of dominance and species composition of the following year is impossible.

BARRAT-SEGRETAIN (1996) hat in einem Review Vermehrungs-, Ausbreitungs- und Wettbewerbsstrategien von submersen Makrophyten zusammengestellt.

6.2 Modellierung von Zusammenhängen zwischen Wasserpflanzen und Wasserqualität

Nachdem in Abschnitt 6.1 Modelle benannt wurden, mit denen die Biomasse der Makrophyten im Jahresverlauf wiedergegeben werden sollte, soll in diesem Abschnitt angeschnitten werden, was bisher betreffs des Einflusses von Wasserpflanzen auf die Wasserqualität modelliert wurde. Es gibt nur wenige Modelle, die Einflüsse von Wasserpflanzen auf die Wasserqualität versuchen zu beschreiben. Dazu aus PARK & UCHRIN (1997):

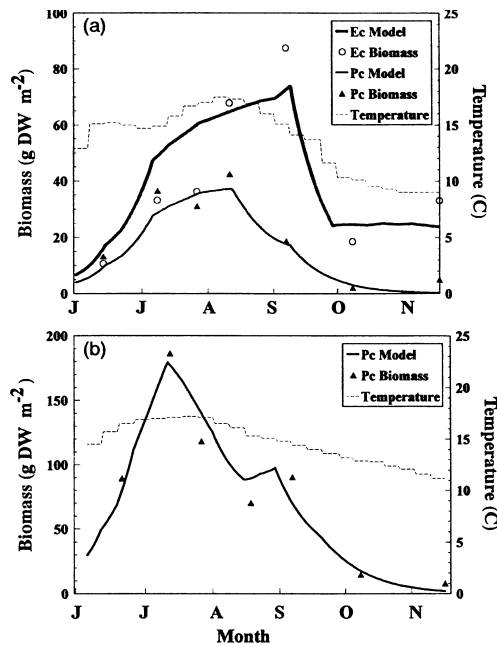


Abb. 6-2 Comparison of predicted versus measured biomass for: (a) Upper Spring Creek; (b) Slab Cabin Run.

Elodea canadensis did not grow in Slab Cabin Run during 1983.

Elodea canadensis: Ec

Potamogeton crispus: Pc

(Fig. 4 aus DAVIS & MCDONNELL 1997)

"There are a few models available which include macrophytes in water quality interactions, such as CLEAN (PARK et al. 1974), CLEANER (PARK et al. 1975), MS.CLEANER. (PARK et al. 1980), and HSPF (JOHANSON et al. 1980). All of these models express macrophytes as dry weight biomass, which is then related to other water quality constituents including oxygen and nutrients through stoichiometric relationships which give the ratios of each water quality to the biomass. The biomass can also be converted to chlorophyll a or carbon by the stoichiometric ratios. These models require the quantification of macrophytes as biomass, chlorophyll a, or carbon. DIURNAL, which was developed by O'CONNOR & DiTORO (1970) can include oxygen dynamics driven by macrophytes without such quantification. The model, however, does not have provisions for other water quality constituents affected by macrophytes" (S.166).

Ein weiteres Beispiel ist das BfG-Gütemodell zur Simulation und Prognose des Stoffhaushalts von Fließgewässern. Darin sind Makrophyten bisher nach WOLF (1974) als Träger für bakteriellen Aufwuchs (Nitrifikanten und C-Abbauer) berücksichtigt. Diese Aufwuchsorganismen wirken auf gelöste Wasserinhaltsstoffe wie z.B. DOC oder N-Verbindungen.

Das Beispiel PARK & UCHRIN (1997) wird hier vorgestellt. Das Abstract macht zunächst Hoffnung, entscheidende Hinweise zum Thema Wirkung von Makrophyten auf Phytoplankton zu finden:

A computer model, SIREM1, which incorporates water quality interactions of aquatic plants including planktonic algae, periphyton, and macrophytes is presented in this paper. In this model, the total amount of aquatic plants is represented dynamically as an oxygen equivalent, dependent upon available solar radiation. Through the stoichiometric relationship between plant protoplasm and processes including photosynthesis, respiration, and death, nutrients and autochthonous organic matter are computed based on simulated oxygen equivalents. The model was applied to an impounded stream where macrophytes played an important role in water quality dynamics. There was good comparison between model prediction and actual observations. The results indicate that the time variable oxygen equivalent concept for aquatic plants could be a useful approach for simulating the function of aquatic plants in diurnal dissolved oxygen variations, nutrient uptake/recycle, and the generation of autochthonous organic matter.

Ihr Ansatz wurde folgendermaßen erläutert:

"In this paper, we quantified the total mass of aquatic plants including macrophytes as a time variable oxygen equivalent in a manner similar to O'CONNOR & DiTORO (1970), and include the macrophytic contributions in a water quality model through stoichiometric relationships between oxygen (not biomass) and other water quality constituents. ... SIREM1 (Shallow Impounded River Eutrophication Model, version 1) ... incorporates the water quality interactions of macrophytes and simulates diurnal dissolved oxygen. The model application study was performed in a shallow impounded river dominated by macrophytes. ...

The model assumes the system as a one-dimensional and non-dispersive river. As shown in Fig. 1 (Abb.6-3), the quantity of all aquatic plants which include planktonic algae, periphyton, and macrophytes, is represented as a time variable oxygen equivalent in a stoichiometric relationship between the plant protoplasm and physiological processes which include photosynthesis, respiration, and death. Through the stoichiometric relationship, nutrients are utilized during photosynthesis and regenerated during respiration.

...

Based on the stoichiometric relationship (Redfield ratio) and preference ratio, aquatic plants are interactive with dissolved oxygen, nutrients, and biochemical oxygen demand." (S. 166).

Die Modellgleichungen werden von PARK & UCHRIN (1997) detailliert vorgestellt, Zahlenwerte für Parameter etc. jedoch nicht. Tatsächlich sind also nur Teile des Teilaspekts 'Nährstoffe' aus dem Wirkungsgefüge Makrophyten ↔ Phytoplankton beschrieben worden (Abb. 6-3).

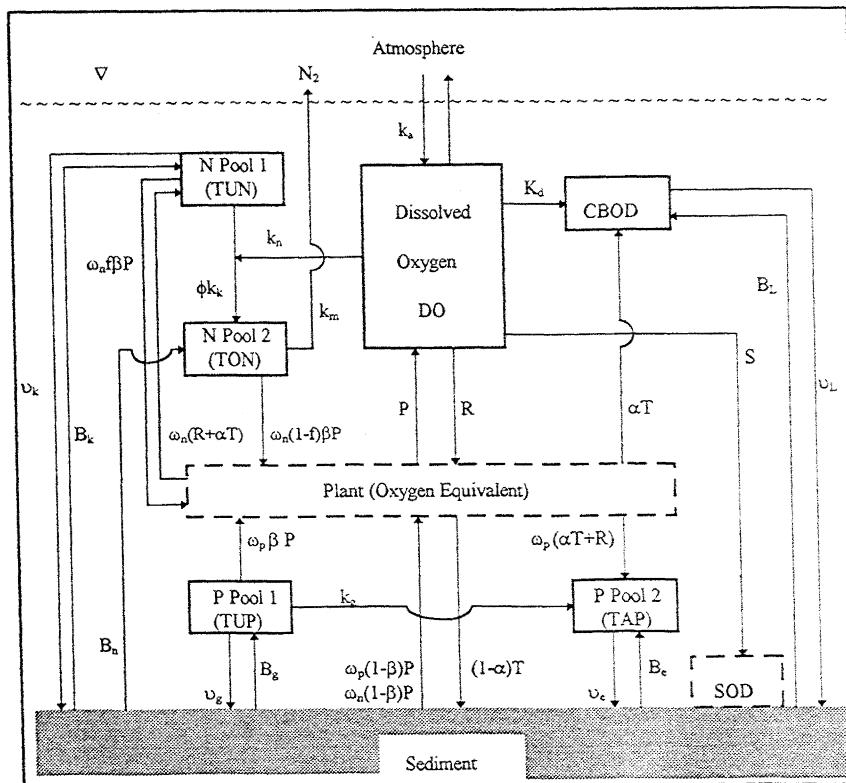


Abb. 6-3 Water quality interactions in SIREM1 (Fig. 1 aus PARK & UCHRIN 1997)

6.3 Ansatz für eine einfache empirische Modellbildung

Ohne vor allem quantitativ genauere Kenntnisse der in Abschnitt 5 erläuterten Einzelprozesse kann keine weitgehend deterministische Modellierung der Wirkung von Makrophyten auf Phytoplankton vorgenommen werden.

Hier soll nun ansatzweise untersucht werden, ob wenigstens eine einfache empirische Beziehung zur Beschreibung der Makrophytenwirkung ausreichen kann. Aus den Arbeiten in Abschnitt 4 oder gezielten zukünftigen Untersuchungen könnte ein empirischer Zusammenhang ermittelt werden, der bezogen auf

- die zusätzlich durch Makrophyten bereitgestellten Aufwuchsfläche, und
- die Fließzeit im Makrophytenbestand

die Elimination von Sestonpartikeln oder Phytoplankton beschreibt. Zunächst wäre davon auszugehen, daß die Makrophyten-Artenzusammensetzung eine relativ geringe Bedeutung für die zu findenden Parameter hat. Mehr Einfluß hat wahrscheinlich die Herkunft und Zusammensetzung des Phytoplanktons/Sestons (Stand- oder Fließgewässer, dominierende Algengruppen).

Die Abnahme der Phytoplanktonkonzentration in einem einheitlich bewachsenen Flußabschnitt könnte zunächst als exponentielle Funktion beschrieben werden. Anhand der Daten von CHANDLER (1937) für Bessey Creek und Maple River, und BÖHME (1996c) für den Maxsee-Abfluss wird das im folgenden demonstriert.

Unter der Annahme von einer biomassespezifischen Oberfläche von $700 \text{ cm}^2/\text{gDW}$ ergeben sich über Zwischenschritte folgende Abnahmeraten (Tab. 6-2):

Tab. 6-2 Erste Überlegung zur Quantifizierung der makrophytenbedingten Abnahmeraten für Plankton/Seston

		Bessey Creek	Maple River	Maple River	Maxsee
		Seeausfluß	Seeausfluß	die ersten 257 m	
Länge	m	15	10	257	1600
Breite	m	3,5	3	3,5	5
Tiefe	m	1	0,2	0,25	0,5
Fließ-v	m/s	0,134	0,1788	0,134	0,05
Q	m ³ /s	0,469	0,10728	0,11725	0,125
Q korr	m ³ /s	0,1	0,1	0,1	0,125
mittl. Fließ-v nach Qkorr	m/s	0,0286	0,17	0,11	0,05
mittl. Fließzeit nach Qkorr	s/m	35	6	8,75	20
mittl. Fließzeit nach Qkorr	h	0,146	0,017	0,626	8,889
Siedlungsdichte	gDW/m ²	500	400	200	200
Pflanzenmasse je Fließ-Meter	gDW/m	1750	1200	700	1000
Pflanzenoberfläche	m ² /m	122,5	84	49	70
Grundfläche Kas- tenprofil	m ² /m	5,5	3,4	4	6
Faktor Erhöhung der Gesamtfläche	m ² /m ²	23	26	13	13
Abnahmerate	m ⁻¹	0,044	0,039	0,002	0,0014
Abnahmerate je m ² Blattfläche und m Fließstrecke	% je m ² /m	0,0359	0,0464	0,0041	0,0020

Zur Erläuterung der Tabelle:

Flußlängen, -tiefen, -breiten und Fließgeschwindigkeiten sind von den jeweiligen Autoren angegeben worden. Der Durchfluß (Q) wurde nach $Q = \text{Länge} \times \text{Breite} \times \text{Fließgeschwindigkeit}$ berechnet. Da angenommen wird, daß Chandler die höchste Fließgeschwindigkeit im Stromstrich seiner durch Makrophyten 'verstopften' Bachabschnitte angab, wird Q etwas gesenkt auf Q korr. Für Bessey Creek wird Q korr weiter gesenkt, da an einem kurz darauf folgenden Meßpunkt nur noch ca. 0.1 m³/s Durchfluß ermittelt wurde. Die Siedlungsdichte submerser Makrophyten wurde von Chandler (1937) nicht angegeben. Es wurden sehr hohe Werte eingesetzt. Auch Böhme (1996c) hatte nur eine Messung der Biomasse am Ende der Meßstrecke vorgenommen und konnte kein Mittel über den gesamten Abschnitt angeben. Die biomasse-spezifische Oberfläche von 700 cm²/gDW wurde frei gesetzt.

Die Abnahmerate pro Fließmeter liegt zwischen 0.002 und 0.05 % Abnahme der Phytoplanktonkonzentration je m² Blattfläche im Fließmeter und schwankt damit beträchtlich. Dabei sind die unterschiedlichen Kontaktzeiten noch nicht berücksichtigt. Mit Berücksichtigung der Kontaktzeiten würden die Raten noch weiter auseinanderliegen. Man sieht, daß doch sehr große Variationen des quantitativen Zusammenhangs möglich sind entsprechend lokaler Unterschiede der Einzelfaktoren (und vielleicht stark an der Wirklichkeit vorbeigehender Art der Beschreibung des Zusammenhangs).

Weitere Überlegungen zu einer einfachen empirischen Modellierung sollten folgende Punkte mit berücksichtigen:

- Fließgeschwindigkeit ist wichtig! Wahrscheinlich gibt es irgendwo im langsamfließenden Bereich ein Optimum, ober- und unterhalb dessen die das Phytoplankton reduzierende Wirkung gemindert wird.
- Seston/Phytoplanktonkonzentration ist wichtig. Die Abnahme durch Kontakt mit Pflanzenoberfläche kann nicht über alle Konzentrationsbereiche gleichbleiben. Über unbekanntes Grenzkonzentrationen müßte die blattflächenspezifische Abnahme geringer werden.
- bestimmte Restkonzentrationen werden nicht unterschritten (das ergibt sich aber wohl automatisch, wenn Planktonproduktion, (Re-) Suspension benthischer oder sedimentierter Algen, und laufender Import entlang der Fließstrecke modelliert werden).

Ein detailliertes deterministisches Modell im Gegensatz zu dem einfachen oben beschriebenen empirischen Zusammenhang könnte nur auf Basis detaillierter zukünftiger Untersuchungen zu den tatsächlichen Anteilen der verschiedenen Einzelprozesse an der Gesamtwirkung der Makrophyten auf das Phytoplankton aufgebaut werden. Zwar ließen sich einzelne Aspekte, wie z.B. die Veränderung der Fließgeschwindigkeit oder des Lichteinfalls in den Makrophytenbeständen schon genügend genau beschreiben, aber ganz wichtige Aspekte wie Phytoplanktonverluste durch Aggregation an (mit Aufwuchs bedeckten) Makrophytenoberflächen oder durch makrophytenassoziiertes Zooplankton-Grazing sind quantitativ nicht einmal ansatzweise abzuschätzen. Der Schwerpunkt diesbezüglicher Arbeiten könnte zunächst auf Untersuchung und Modellierung des Haftens und der Verwertung von Planktonzellen am Biofilm gesetzt werden.

7 Zusammenfassung

In dieser Literaturstudie wurden Kenntnisse zusammengestellt, die den Einfluß von Wasserpflanzenbeständen auf den Planktongehalt von durchfließendem Wasser betreffen und als Grundlage für eine mögliche Erweiterung des BfG-Fließgewässergütemodells geeignet sind.

Einige wenige Beispiele zeigen, daß bei Anwesenheit dichter Makrophytenbestände eine starke Verminderung der Phytoplanktonkonzentration im Wasser von Fließgewässern möglich ist. Gelöste und partikuläre Wasserinhaltsstoffe können vor allem im Land-Wasser-Übergangsbereich, in emersen Makrophytenbeständen wirkungsvoll zurückgehalten werden. Im Freiwasser können unter bestimmten Bedingungen Sestonkomponenten, darunter Plankton, durch das Zusammenwirken von Makrophyten und anderen Kompartimenten der Zönose in Fließgewässern weitgehend reduziert werden. Das betrifft das Phytoplankton direkt, aber auch indirekt, z.B. durch Rückhalt zunächst partikulär gebundener Nährstoffe oder die Beeinflussung des Lichtklimas durch Makrophyten. Die dafür nötigen Bedingungen sind quantitativ noch weitgehend unbekannt.

Wichtigste Ursache für Verluste des Phytoplanktons bzw. der Abnahme der Sestonkonzentration bei Passage von Makrophytenbeständen in Fließgewässern sind Prozesse an der **Grenzfläche zwischen Freiwasser und Pflanzenoberfläche**. Natürlich wirken diese Prozesse ebenso an anderen festen Oberflächen, wie Bodengrund, Sedimenten, tierischer, pilzlicher und bakterieller Besiedlung und Holz bzw. Baumwurzeln. Makrophyten können jedoch die "innere Oberfläche" von Gewässern vielfach vergrößern (bis zu 75 fach).

Prozesse, die das Plankton in Fließgewässern beeinflussen und die durch submerse Makrophyten verursacht bzw. verstärkt werden, werden mit ausgewählten Beispielen vorgestellt. Die erhöhte Sedimentation in Makrophytenbeständen ist sicher belegt und hat vor allem indirekte Wirkungen. Ein Aussieben von Sestonbestandteilen wird mehrfach vermutet. Makrophyten bieten große zusätzliche Flächen für Aufwuchsorganismen, unter denen einige Plankton aus der fließenden Welle oder die auf den Oberflächen festgehaltenen Sestonbestandteile konsumieren. Eine Ausscheidungen von Flockungshilfsmitteln (Huminstoffen) und anderen, allelopatisch wirkenden Substanzen durch Makrophyten ist prinzipiell belegt, jedoch ist die Wirkung auf das Phytoplankton noch nicht überzeugend nachgewiesen. Zumindest wird die Artenzusammensetzung der Planktonzönose bei genügend langem Aufenthalt durch Ausscheidungen der Wasserpflanzen beeinflußt. In nährstoffarmen Gewässern kann auch eine Wirkung der Makrophyten auf das Phytoplankton durch Nährstoffkonkurrenz durch Akkumulation von Nährstoffen wie P und N in der Biomasse der Makrophyten, Nährstoffrückhalt in den Sedimenten und Denitrifikation Bedeutung erlangen.

In den Modellen stand bisher die Beschreibung von Primärproduktion und Wachstum der Makrophyten im Vordergrund. Wenige Modelle enthalten Wirkungsbeziehungen zu Parametern der Wasserqualität, wie Sauerstoff- oder Nährstoffhaushalt.

Die hohen Phytoplanktonverluste in makrophytenreichen Fließgewässern können diese Modelle aber nicht einmal ansatzweise erklären. Die in der Literatur gefundenen Beispiele sind jeweils nicht umfassend genug dokumentiert, um daraus auch nur einfache empirische Zusammenhänge abzuleiten. So kann nur empfohlen werden, in zukünftigen komplexen Untersuchungen an geeigneten Beispielgewässern alle in Frage kommenden Einzelprozesse im Zusammenhang zu studieren.

8 Literatur

- Adams, M.S. & Prentki, R.T. (1982):** Biology, metabolism and functions of littoral submersed weedbeds of Lake Wingra, Wisconsin, USA: A summary and review. Arch. Hydrobiol. (Suppl.). 62(3/4), 333-409.
- Alchurst, E.G.J. & Breen, C.M. (1988):** Ionic content as a factor influencing turbidity in two floodplain lakes after a flood. Hydrobiologia 160, 19.
- Balls, H.; Moss, B. & Irvine, K. (1989):** The loss of submerged plants with eutrophication I. Experimental design, water chemistry, aquatic plant and phytoplankton biomass in experiments carried out in ponds in the Norfolk Broadland. Freshwat. Biol. 22, 71-87.
- Barko, J.W. & Smart, R.M. (1980):** Mobilization of sediment phosphorus by submersed freshwater macrophytes. Freshwat. Biol. 10, 229-238.
- Barrat-Segretain, M.H. (1996):** Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: a review. Vegetatio 123(1), 13-37.
- Bauer, J. (1985):** Limnologische Untersuchungen über die Bedeutung von Makrophyten für die Selbstreinigung und den Stoffhaushalt in stehenden Gewässern. Münch. Beitr. Abwasser-Fisch.-Flussbiol. 39, 431-464.
- Beach, N. (1960):** A study of the planktonic rotifers of the Ocqueoc River system, Presque Isle County, Michigan. Ecol. Monogr. 30, 339-357.
- Behrendt, H.; Böhme, M.; Driescher, E.; Gelbrecht, J.; Hoeg, S. & Krockner, M. (1996):** Wasserbeschaffenheit, Plankton und Makrophyten einiger Seen im Einzugsgebiet der Löcknitz. Beitr. angew. Gewässerökol. Norddeutschl. 3 (Die Löcknitz und ihr Einzugsgebiet), 31-51.
- Beklioglu, M. & Moss, B. (1995):** The impact of pH on interactions among phytoplankton algae, zooplankton and perch (*Perca fluviatilis*) in a shallow, fertile lake. Freshwat. Biol. 33, 497-509.
- Berndtsson, R. (1990):** Transport and sedimentation of pollutants in a river reach: A chemical mass balance approach. Wat. Resour. Res. 26, 1549-1558.
- Berninger, U.-G.; Wickham, S.A. & Finlay, B.J. (1993):** Trophic coupling within the microbial food web: a study with fine temporal resolution in a eutrophic freshwater ecosystem. Freshwat. Biol. 30, 419-432.
- Best, E.P.H. (1981):** A preliminary model for growth of *Ceratophyllum demersum* L. Verh. Internat. Verein. Limnol. 21, 1484-1491.
- Blindow, I.; Anderson, G.; Hargeby, A. & Johansson, S. (1993):** Long-term pattern of alternative stable states in two shallow eutrophic lakes. Freshwat. Biol. 30, 159-167.
- Blood, E.R. (1981):** Environmental impact of upland streams on the Okefenokee swamp. (Rep. No. ERC 06-81) University of Georgia, Institute of Ecology, Athens, GA.
- Böhme, M. (1996a):** Makrophyten, Substrate für Aufwuchs. Kap. 3.7. In: Stoffeinträge in Oberflächengewässer und Stoffumsetzungsprozesse in Fließgewässern im Einzugsgebiet der Unteren Spree als Grundlage für Sanierungskonzepte. (Hrsg: Gelbrecht, J. & Driescher, E.) (Berichte des IGB, 2.) Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei im Forschungsverbund Berlin e.V., Berlin, S. 80-84.
- Böhme, M. (1996b):** Makrophytenbestand der Löcknitz. Beitr. angew. Gewässerökol. Norddeutschl. 3 (Die Löcknitz und ihr Einzugsgebiet), 52-59.
- Böhme, M. (1996c):** Sauerstoffhaushalt, Sestonrückhalt und die Bedeutung von Makrophyten in einem naturnahen Flachlandfluß (Löcknitz). Beitr. angew. Gewässerökol. Norddeutschl. 3 (Die Löcknitz und ihr Einzugsgebiet), 60-68.
- Boerger, H.J.; Clifford, H.F. & Davies, R.W. (1982):** Density and microdistribution of chironomid larvae in an Alberta brown-water stream. Can. J. Zool. 60(5), 913-920.
- Borowitzka, M.A. (1987):** Calcification in algae: mechanisms and the role of metabolism. CRC Critical Reviews in Plant Sciences, Boca Raton 6, 1-45.
- Boto, K.G. & Patrick, W.H., Jr. (1979):** Role of wetlands in the removal of suspended sediments. In: Wetland Functions and Values: The State of Our Understanding. (Hrsg: Greeson, P.E.; Clark, J.R. & Clark, J.E.) American Water Resources Association, Minneapolis, S. 479.
- Boyd, C.E. (1970):** Losses of mineral nutrients during decomposition of *Typha latifolia*. Arch. Hydrobiol. 66(4), 511-517.
- Brammer, E. (1978):** Phytogenic precipitation of calcium carbonate as a source of sedimentation. Polsk. Arch. Hydrobiol. 25(1-2), 49-59.
- Brammer, E.S. (1979):** Exclusion of phytoplankton in the proximity of dominant water-soldier (*Stratiotes aloides*). Freshwat. Biol. 9(3), 233-249.
- Brink, N. & Widell, A. (1967):** Eutrophication in a small stream in central Sweden. Schweiz. Z. Hydrol. 29(2), 333-360.
- Brinkmann, W.L.F. (1980):** Zur Bedeutung von Makrophyten in Fließgewässern. Wasserkalender 1981, 60-83.

- Bronmark, C.; Paszkowski, C.A.; Tonn, W.M. & Hargeby, A. (1995):** Predation as a determinant of size structure in populations of crucian carp (*Carassius carassius*) and tench (*Tinca tinca*). *Ecol. Freshwat. Fish* 4, 85-91.
- Brüsch, W. & Nilsson, B. (1993):** Nitrate transformation and water movement in a wetland area. *Hydrobiologia* 251, 103-111.
- Burkholder, J.M.; Wetzel, R.G. & Klomparens, K.L. (1990):** Direct comparison of phosphate uptake by adnate and loosely attached microalgae within an intact biofilm matrix. *Appl. Environ. Microbiol.* 56, 2882-2890.
- Canale, R.P. & Auer, M.T. (1982a):** Ecological studies and mathematical modelling of *Cladophora* in Lake Huron: V. Model development and calibration. *J. Great Lakes Res.* 8, 112-125.
- Canale, R.P. & Auer, M.T. (1982b):** Ecological studies and mathematical modelling of *Cladophora* in Lake Huron: VII. Model verification and system response. *J. Great Lakes Res.* 8, 134-143.
- Carignan, R. & Kalff, J. (1979):** Quantification of the sediment phosphorus available to aquatic macrophytes. *Can. J. Fisheries Aquat. Sci.* 36, 1002-1005.
- Carignan, R. & Kalff, J. (1980):** Phosphorus sources for aquatic weeds: water or sediments ? *Science* 207(29 Feb), 987-989.
- Carpenter, S.R. (1981):** Submerged vegetation: an internal factor in lake ecosystem succession. *Amer. Naturalist* 118, 372-383.
- Carpenter, S.R.; Elser, J.J. & Olson, K.M. (1983):** Effects of roots of *Myriophyllum verticillatum* L. on sediment redox conditions. *Aquat. Bot.* 17, 243-249.
- Carr, G.M.; Duthie, H.C. & Taylor, W.D. (1997):** Models of aquatic plant productivity: a review of the factors that influence growth. *Aquat. Bot.* 59, 195-215.
- Casper, S.J. & Krausch, H.D. (1981/1982):** Pteridophyta und Anthophyta. (Ser. Hrsg: Ettl, H.; Gerloff, J. & Heynig, H. Süßwasserflora von Mitteleuropa, 23/24.) VEB Gustav Fischer Verlag, Jena. 942 S.
- Cattaneo, A. & Kalff, J. (1980):** The relative contribution of aquatic macrophytes and their epiphytes to the production of macrophyte beds. *Limnol. Oceanogr.* 25, 280-289.
- Chambers, P.A. & Prepas, E.E. (1994):** Nutrient dynamics in riverbeds - the impact of sewage effluent and aquatic macrophytes. *Water Res* 28(2), 453-464.
- Chambers, P.A.; Prepas, E.E. & Gibson, K. (1992):** Temporal and spatial dynamics in riverbed chemistry - The influence of flow and sediment composition. *Can. J. Fisheries Aquat. Sci.* 49(10, Oct), 2128-2140.
- Chambers, P.A.; Prepas, E.E.; Bothwell, M.L. & Hamilton, H.R. (1989):** Roots versus shoots in nutrient uptake by aquatic macrophytes in flowing waters. *Can. J. Fisheries Aquat. Sci.* 46(3), 435-439.
- Chambers, P.A.; Prepas, E.E.; Hamilton, H.R. & Bothwell, M.L. (1991):** Current velocity and its effect on aquatic macrophytes in flowing waters. *Ecological Applications* 1(3), 249-257.
- Chandler, D.C. (1937):** Fate of typical lake plankton in streams. *Ecol. Monogr.* 7, 446-479.
- Charlton, S.E.D.; Hamilton, H.R. & Cross, P.M. (1986):** The Limnological Characteristics of the Bow, Oldman and South Saskatchewan Rivers (1979-1982). Part II. The Primary Producers. Alberta Environment, Water Quality Control Branch, Alberta, Canada.
- Christensen, P.B. & Sørensen, J. (1988):** Denitrification in sediment of lowland streams: Regional and seasonal variation in Gelbæk and Rabis Bæk, Denmark. *FEMS. Microbiol. Ecol.* 53, 335-344.
- Christensen, P.B.; Nielsen, L.P.; Sørensen, J. & Revsbech, N.P. (1990):** Denitrification in nitrate-rich streams: Diurnal and seasonal variation related to benthic oxygen metabolism. *Limnol. Oceanogr.* 35(3), 640-651.
- Collins, C.D. & Wlosinski, J.H. (1989):** A macrophyte submodel for aquatic ecosystems. *Aquat. Bot.* 33, 191-206.
- Coops, H. & Doef, R.W. (1996):** Submerged vegetation development in two shallow, eutrophic lakes. *Hydrobiologia* 340, 115-120.
- Dacey, J.W.H. (1981):** Pressurized ventilation in the yellow waterlily. *Ecology* 62(5), 1137-1147.
- Davis, J.F. & McDonnell, A.J. (1997):** Development of a partitioned-biomass model for rooted macrophyte growth. *Aquat. Bot.* 56, 265-276.
- Dawson, F.H. (1978):** The seasonal effects of aquatic plant growth on the flow of water in a stream. In: Proceedings 5th International Symposium on Aquatic Weeds of the European Weed Research Society (EWRS). S. 71-78.
- de Nie, A.W. (1987):** The decrease in aquatic vegetation in Europe and its consequences for fish populations. EIFAC Occasional Paper 19, FAO, Rome, 99 p
- de Nie, H.W. & Backx, J.J.G.M. (1994):** Interactions between aquatic macrophytes and fish in Lake Veluwe, direct and indirect effects. In: Lake Veluwe, a Macrophyte-dominated System under Eutrophication Stress. (Hrsg: van Vierssen, W.; Hootsman, M. & Vermaat, J.) Kluwer, Dordrecht, S. 287-295.
- Denny, P. (1972):** Sites of nutrient absorption in aquatic macrophytes. *J. Ecol.* 60, 819-829.
- Denny, P. (1987):** Mineral cycling by wetland plants - a review. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 27, 1-25.
- Diehl, S. (1988):** Foraging efficiency of three freshwater fishes: effects of structural complexity and light. *Oikos* 53, 207-214.

- Dokulil, M. (1973):** Planktonic primary production within the *Phragmites community* of Lake Neusiedlersee (Austria). Pol. Arch. Hydrobiol. 20, 175-180.
- Dorgelo, J. & Heykoop, M. (1985):** Avoidance of macrophytes by *Daphnia longispina*. Verh. Intern. Verein. Limnol. 22, 3369-3372.
- Driescher, E. (1996):** Die Löcknitz und ihr Einzugsgebiet - Lage, Morphologie, Geo- und Hydrogeologie sowie Hydrologie des Flußgebietes. Beitr. angew. Gewässerökol. Norddeutshl. Löcknitz-Sonderheft, 6-14.
- Dvorak, J. & Best, E.P.H. (1982):** Macroinvertebrate communities associated with the macrophytes of Lake Vechten: structural and functional relationships. Hydrobiologia 95, 115-126.
- DVWK (Hrsg) (1990):** Abhängigkeit der Selbstreinigung von der Naturnähe der Gewässer. Band 6. (Mitteilungen, 21.) Deutscher Verband für Wasserwirtschaft und Kulturbau, Bonn. 154 S.
- Edwards, R.W. & Owens, M. (1965):** The oxygen balance of streams. In: Ecology and the Industrial Society. (Hrsg: Goodman, G.T.; Edwards, R.W. & Lambert, J.M.) Blackwell, Oxford, S. 149-172. (Symp.Br.Ecol.Soc.5)
- Eklov, P. & Hamrin, S.F. (1989):** Predatory efficiency and prey selection: interactions between pike *Esox lucius*, perch *Perca fluviatilis*, and rudd *Scardinius erythrophthalmus*. Oikos 56, 149-156.
- Elankovitch, S.D. & Wooten, J.W. (1989):** Allelopathic potential of sixteen aquatic and wetland plants. J. Aquat. Plant Manage. 27, 78-84.
- Fazio, S.A.; Uhlinger, D.J.; Parker, J.H. & White, D.C. (1982):** Estimations of uronic acids as quantitative measures of extracellular and cell wall polysaccharide polymers from environmental samples. Appl. Environ. Microbiol. 43, 1151-1159.
- Fontaine, ThD. & Nigh, D.G. (1983):** Characteristics of epiphyte communities on natural and artificial submersed lotic plants: Substrate effects. Arch. Hydrobiol. 96(3), 293-301.
- Forsberg, C.; Kleiven, S. & Willen, T. (1990):** Absence of allelopathic effects of *Chara* on phytoplankton in situ. Aquat. Bot. 38, 289-294.
- Fry, J.C.; Goulder, R. & Rimes, C.A. (1985):** A note on the efficiency of stomaching for the quantitative removal of epiphyte bacteria from submerged aquatic plants. J. Appl. Bacteriol. 58, 113-115.
- Fry, J.C. & Humphrey, N.C.B. (1978):** Techniques for the study of bacteria epiphytic on aquatic macrophytes. In: Techniques for the study of mixed populations. (Hrsg: Lovelock, D.W. & Davies, R.) Academic Press, London, S. 1-29.
- Gambrell, R.P. & Patrick Jr., W.H. (1978):** Chemical and microbiological properties of anaerobic soils and sediments. In: Plant Life in Anaerobic Environments. (Hrsg: Hook, D.D. & Crawford, R.M.M.) Ann Arbor Science, Ann Arbor, S. 375-423.
- Gelbrecht, J. & Driescher, E. (1996):** Die Wasserbeschaffenheit der Löcknitz und ihrer Zuflüsse. Beitr. angew. Gewässerökol. Norddeutshl. Löcknitz-Sonderheft, 23-30.
- Gerrish, M. & Bristow, J.N. (1979):** Macroinvertebrate associations with aquatic macrophytes and artificial substrates. J. Great Lakes Res. 5, 69-72.
- Gessner, F. (1955):** Hydrobotanik. Die physiologischen Grundlagen der Pflanzenverbreitung im Wasser. I. Energiehaushalt. (Ser. Hrsg: Borris, H. & Gersch, M. Hochschulbücher für Biologie, 3.) VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin. 517 S. (291 Abb., 8 Farbtafeln)
- Gibbs, G.W. (1973):** Cycles of macrophytes and phytoplankton in Pukepuke lagoon following a severe drought. Proc. N. Z. Ecol. Soc. 20, 13-20.
- Giorgi, A. & Malacalza, L. (1994):** Biomass variation of microphytobenthos in a plain stream. Verh. Internat. Verein. Limnol. 25, 1883-1887.
- Gliwicz, Z.M. & Jachner, A. (1992):** Diel migrations of juvenile fish: a ghost of predation past or present? Arch. Hydrobiol. 124, 385-410.
- Godshalk, G.L. & Wetzel, R.G. (1978a):** Decomposition of aquatic angiosperms. I.Dissolved components. Aquat. Bot. 5, 281-300.
- Godshalk, G.L. & Wetzel, R.G. (1978b):** Decomposition of aquatic angiosperms. II.Particulate components. Aquat. Bot. 5, 301-327.
- Godshalk, G.L. & Wetzel, R.G. (1978c):** Decomposition of aquatic angiosperms. III.*Zostera marina* L. and a conceptual model of decomposition. Aquat. Bot. 5, 329-354.
- Gordon, D.M. & McComb, A.J. (1989):** Growth and production of the green alga *Cladophora montagneana* in a eutrophic Australian estuary and its interpretation using a computer program. Water Res 23, 633-645.
- Gregg, W.W. & Rose, F.L. (1982):** The effects of aquatic macrophytes on the stream microenvironment. Aquat. Bot. 14(4), 309-324.
- Gregg, W.W. & Rose, F.L. (1985):** Influences of aquatic macrophytes on invertebrate community structure, guild structure, and microdistribution in streams. Hydrobiologia 128(1), 45-56.
- Grimm, M.P. & Backx, J.J.G.M. (1990):** The restoration of shallow eutrophic lakes, and the role of northern pike, aquatic vegetation and nutrient concentration. Hydrobiologia 200/201, 557-566.

- Grimshaw, H.J.; Wetzel, R.G.; Brandenburg, M.; Segerblom, K.; Wenkert, L.J.; Marsh, G.A.; Charnetzky, W.; Haky, J.E. & Carraher, C. (1997): Shading of periphyton communities by wetland emergent macrophytes: Decoupling of algal photosynthesis from microbial nutrient retention. *Arch. Hydrobiol.* 139(1), 17-27.
- Hambright, K.D.; Trebatoski, R.J. & Drenner, R.W. (1986): Experimental study of the impacts of Bluegill (*Lepomis macrochirus*) and Largemouth Bass (*Micropterus salmoides*) on pond community structure. *Can. J. Fisheries Aquat. Sci.* 43, 1171-1176.
- Hamilton, S.K.; Sippel, S.J.; Lewis, W.M., Jr. & Saunders, J.F., III (1990): Zooplankton abundance and evidence for its reduction by macrophyte mats in two Orinoco floodplain lakes. *J. Plankton Res.* 12(2), 345-363.
- Hannan, H.H. & Dorris, T.C. (1970): Succession of a macrophyte community in a constant temperature river. *Limnol. Oceanogr.* 15, 442-453.
- Hargeby, A.; Andersson, G.; Blindow, I. & Johansson, S. (1994): Trophic web structure in a shallow eutrophic lake during a dominance shift from phytoplankton to submerged macrophytes. *Hydrobiologia* 280, 83-90.
- Hart, P. & Hamrin, S.F. (1988): Pike as a selective predator. Effects of prey size, availability, cover and pike jaw dimensions. *Oikos* 51, 220-226.
- Hasler, A.D. & Jones, E. (1949): Demonstration of the antagonistic action of large aquatic plants on algae and rotifers. *Ecology* 30, 359-364.
- Hogetsu, K.M.; Okanishi, Y. & Sugawara, H. (1960): Studies on the antagonistic relationship between phytoplankton and rooted aquatic plants. *Jpn. J. Limnol.* 21, 124-130.
- Hootsmans, M.J.M. (1994): A growth analysis model for *Potamogeton pectinatus* L. In: Lake Veluwe, A Macrophyte-dominated System under Eutrophication Stress. (Hrsg: van Vierssen, W.; Hootsmans, M. & Vermaat, J.) (Geobotany, 21.) Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, S. 250-286.
- Hootsmans, M.J.M. & Blindow, I. (1994): Allelopathic limitation of algal growth by macrophytes. *Geobotany* 21(Hrsg: van Vierssen, W.; Hootsmans, M.J.M. & Vermaat, J.), 175-192.
- Hosper, S.H. (1989): Biomanipulation - new perspectives for restoration of shallow eutrophic lakes in The Netherlands. *Hydrobiol. Bull.* 23, 5-11.
- Hossell, J.C. & Baker, J.H. (1979a): Epiphytic bacteria of the freshwater plant *Ranunculus penicillatus*: enumeration, distribution and identification. *Arch. Hydrobiol.* 86(3), 322-337.
- Hossell, J.C. & Baker, J.H. (1979b): Estimation of the growth rates of epiphytic bacteria and *Lemma minor* in a river. *Freshwat. Biol.* 9, 319-327.
- Hossell, J.C. & Baker, J.H. (1979c): A note on the enumeration of epiphytic bacteria by microscopic methods with particular reference to two freshwater plants. *J. Appl. Bacteriol.* 46, 87-92.
- Hurd, C.L.; Quick, M.; Stevens, C.; Laval, B.E.; Harrison, P.J. & Dreuhl, L.D. (1994): A low-volume flow tank for measuring nutrient uptake by large macrophytes. *J. Phycol.* 30, 892-896.
- Irvine, K.; Balls, H. & Moss, B. (1990): The Entomostracan and Rotifer communities associated with submerged plants in the Norfolk Broadland - Effects of plant biomass and species composition. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 75(2), 121-141.
- Irvine, K.; Moss, B. & Stansfield, J. (1990): The potential of artificial refugia for maintaining a community of large-bodied Cladocera against fish predation in a shallow eutrophic lake. *Hydrobiologia* 200/201, 379-389.
- Jacobsen, L.; Perrow, M.R.; Landkildehus, F.; Hjerne, M. & Lau-ridsen, T.L. (1997): Interactions between piscivores, zooplanktivores and zooplankton in submerged macrophytes: preliminary observations from enclosure and pond experiments. *Hydrobiologia* 342/343, 197-205.
- James, W.F. & Barko, J.W. (1990): Macrophyte influences on the zonation of sediment accretion and composition in a north-temperate reservoir. *Arch. Hydrobiol.* 120(2), 129-142.
- Jasser, I. (1995): The influence of macrophytes on a phytoplankton community in experimental conditions. *Hydrobiologia* 306(1), 21-32.
- Jeppesen, E.; Sondergaard, M. & Christoffersen, K. (Hrsg) (1997): The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes. (Ser. Hrsg: Lange, O.L.; Mooney, H.A.; Caldwell, M.M.; Heldmaier, G.; Sommer, U. & Schulze, E.-D. Ecological Studies, 131.) Springer, Heidelberg/New York. 432 S.
- Jeppesen, E.; Thyssen, N.; Prahl, C.; Hansen, C.; Jensen, K.S. & Iversen, T.M. (1987): Kvælstofakkumulering og omsætning i vandløb med udgangspunkt i undersøgelser i Suså og Grade Å. *Vand og Miljø* 3, 123-129.
- Jeppesen, E.; Sondergaard, M.; Mortensen, E.; Kristensen, P.; Riemamm, B.; Jensen, H.J.; Müller, J.P.; Sortkjaer, O.; Jensen, L.; Christoffersen, K.; Bosselmann, S. & Dall, E. (1990): Fish manipulation as a lake restoration tool in shallow, eutrophic temperate lakes. 1: Cross-analysis of three Danish case studies. *Hydrobiologia* 200/201, 205-218.
- Johanson, R.C.; Imhoff, J.C. & Davis, H.H. (1980): User's Manual for Hydrological Simulation Program - Fortran (HSPF). USEPA, Athens, GA.
- Johnson, T. (1978): Aquatic Mosses and Stream Metabolism in a North Swedish River. *Verh. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.* 20(3), 1471-1477.

- Johnston, C.A. (1991):** Sediment and nutrient retention by freshwater wetlands -Effects on surface water quality. Crit. Rev. Environ. Contr. 21(5-6), 491-565.
- Jones, R.C. (1990):** The effect of submersed aquatic vegetation on phytoplankton and water quality in the tidal freshwater Potomac River. J. Freshwater Ecol. 5(3), 279-288.
- Jorga, W.; Heym, Wolf-D. & Weise, G. (1982):** Shading as a measure to prevent mass development of submersed macrophytes. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 67(2), 271-281.
- Jorga, W.; Ludwig, K. & Weise, G. (1982):** Möglichkeiten eines gezielten Einsatzes von Wasserpflanzen zur Verbesserung der Wassergüte unter dem Aspekt des ingenieurbioologischen Wasserbaues. Limnologica 14(1), 167-181.
- Jorga, W. & Weise, G. (1979):** Zum Bioindikationswert submerser Makrophyten und zur Rückhaltung von Wasserinhaltsstoffen durch Unterwasserpflanzen in langsam fließenden Gewässern. Acta hydrochim. hydrobiol. 7(1), 43-76.
- Jorgensen, F.M. (1990):** Selvskygning og maksimal biomasse hos submerse makrofyter. MSc-Thesis, Botanical Institute, University of Aarhus.
- Junk, W.J. (1970):** Investigations on the ecology and production biology of the floating meadows (*Paspalo-Echinochloetum*) on the middle Amazon Part 1: The floating vegetation and its ecology. Amazoniana 2, 449-495.
- Kairesalo, T. & Matilainen, T. (1994):** Phosphorus fluctuation in water and deposition into sediment within an emergent macrophyte stand. Hydrobiologia 275/276, 285-292.
- Kalbe, L. (1986):** Zur Wirkung eingetragener Phytoplanktonbiomasse auf die Wasserbeschaffenheit eines schnell fließenden Tieflandgewässers. Acta hydrochim. hydrobiol. 14(1), 37-46.
- Kern-Hansen, A. & Dawson, F.H. (1978):** The standing crop of aquatic plants of lowland streams in Denmark and the inter-relationships of nutrients in plant, sediment and water. In: Proceedings of the 5th International Symposium on Aquatic Weeds of the European Weed Research Society (EWRS). European Weed Research Society (EWRS), Amsterdam, S. 143-150.
- Killgore, K.J.; Morgan, R.P. & Rybicki, N.B. (1989):** Distribution and abundance of fishes associated with submersed aquatic plants in the Potomac River. N. Am. J. Fish. Management 9, 101-111.
- Kleiven, S. & Szczepanska, W. (1988):** The effects of extracts from *Chara tomentosa* and two other aquatic macrophytes on seed germination. Aquat. Bot. 32(1-2), 193-198.
- Köhler, J. (1996):** Stoffumsetzungen in der Unteren Spree. In: Untersuchungen zu Stoffeinträgen in Oberflächengewässer sowie zu Stoffumsetzungsprozessen in Fließgewässern im Einzugsgebiet der Unteren Spree als Grundlage für Sanierungskonzepte. BMBF-Abschlußbericht. Aufl. (Hrsg: Gelbrecht, J. & Driescher, E.) Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei, Berlin, S. 70-86.
- Körner, S. (1996):** Selbstreinigungsprozesse im Klärwerksableiter Wuhle unter besonderer Berücksichtigung der Makrophyten. Dissertation, FU Berlin. 122 S.
- Körner, S. & Kühn, H. (1996):** Development of submerged macrophytes in the treated sewage channel Wuhle (Berlin, Germany). Int. Rev. Gesamten. Hydrobiol. 81(3), 385-397.
- Kogan, S.I.; Chinnova, G.A. & Kravchenko, M.E. (1972):** The effect of macrophytes on certain algae in joint cultivation. Izv. Akad. Nauk Turkm. SSR Ser. Biol. Nauk. 3: 3-8 (zit. in Jasser 1995)
- Kopecky, K. (1965):** Einfluß der Ufer- und Wassermakrophytenvegetation auf die Morphologie des Flußbettes einiger tschechoslowakischer Flüsse. Arch. Hydrobiol. 61, 137-160.
- Korte, V.L. & Blinn, D.W. (1983):** Diatom colonisation on artificial substrata in pool and riffle zones studied by light and scanning electron microscopy. J. Phycol. 19, 332-341.
- Kozerski, H.-P. & Böhme, M. (1990):** Gewässerinterne Eliminierung von Phosphaten und Schwebstoffen in einem langsamfließenden Arm der Spree (Sawaller Altarm). DGL - Erw. Zusammenfass. 6, 88-92.
- Kozerski, H.-P.; Böhme, M. & Bungartz, H. (1991):** Möglichkeiten des Rückhalts von Schwebstoffen im Grabensystem des Gebietes Pretschener Spree. Institut für Geographie und Geoökologie, Berlin-Friedrichshagen. (Schlußbericht)
- Krausch, Heinz-D. (1976):** Die Makrophyten der mittleren Saale und ihre Biomasse. Limnologica 10(1), 57-72.
- Krecker, F.H. (1939):** A comparative study of the animal populations of certain submerged aquatic plants. Ecology 20, 553-562.
- Kristensen, P. & Hansen, H.O. (Hrsg) (1994):** European Rivers and Lakes. Assessment of their Environmental State. (EEA Environmental Monographs, 1.) European Environment Agency, Copenhagen.
- Kucklantz, V. (1985):** Limnologische Untersuchungen zur Bedeutung der Makrophyten für die Selbstreinigung fließender Gewässer. Münch. Beitr. Abwasser-Fisch.-Flussbiol. 39, 465-474.
- Lamb, M.A. & Lowe, R.L. (1987):** Effects of current velocity on the physical structuring of diatom (Bacillariophyceae) communities. Ohio J. Sci. 87, 72-78.
- Lassen, C.; Revsbech, N.P. & Pedersen, O. (1997):** Macrophyte development and resuspension regulate the photosynthesis and production of benthic microalgae. Hydrobiologia 350(15 Aug), 1-11.

- Lauridsen, T.L. & Lodge, D.M. (1996):** Avoidance by *Daphnia magna* of fish and macrophytes: chemical cues and predator-mediated use of macrophyte habitat. *Limnol. Oceanogr.* 22, 805-810.
- Lauridsen, T.L.; Pedersen, L.J.; Jeppesen, E. & Soendergaard, M. (1996):** The importance of macrophyte bed size for cladoceran composition and horizontal migration in a shallow lake. *J. Plankton Res.* 18(12), 2283-2294.
- Lawrence, J.R.; Korber, D.R.; Hoyle, B.D.; Costerton, J.W. & Caldwell, D.E. (1991):** Optical sectioning of microbial biofilms. *J. Bact.* 173, 6558-6567.
- Leah, R.T.; Moss, B. & Forrest, D.E. (1978):** Experiments with large enclosures in a fertile, shallow, brackish lake, Hickling Broad, UK. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 63, 291-310.
- Leppard, G.G. (1986):** The fibrillar matrix component of lacustrine biofilms. *Water Res* 20, 697-702.
- Liebmann, H. (1939/40):** Über den Einfluß der Verkräutung auf den Selbstreinigungsvorgang in der Saale unterhalb von Hof. *Vom Wasser* 14, 92-112.
- Lock, M.A. (1993):** Attached microbial communities in rivers. In: *Aquatic microbiology*. (Hrsg: Ford, T.E.) Blackwell, S. 113-138.
- Lock, M.A. & John, P.H. (1979):** The effect of flow patterns on uptake of phosphorus by river periphyton. *Limnol. Oceanogr.* 24, 376-383.
- Lock, M.A.; Wallace, R.R.; Costerton, J.W.; Ventullo, R.M. & Charlton, S.E. (1984):** River epilithon: towards a structural- functional model. *Oikos* 42, 10-22.
- Low, C.F.S. & White, D.C. (1989):** Regulation of external polymer production in benthic microbial communities. In: *Microbial Mats - Physiological Ecology of Benthic Microbial Communities*. (Hrsg: Cohen, Y. & Rosenberg, E.) American Society of Microbiology, Washington DC, S. .
- Luttenton, M.L.; Vansteenberg, J.B. & Rada, R.G. (1986):** Phycoperiphyton in selected reaches of the upper Mississippi River: community composition, architecture and productivity. *Hydrobiologia* 136, 31-46.
- Macan, T.T. (1977):** Changes in the vegetation of a moorland fishpond in twenty-one years. *J. Ecol.* 65, 95-106.
- Madsen, J.D. & Adams, M.S. (1988):** The nutrient dynamics of a submersed macrophyte community in a stream ecosystem dominated by *Potamogeton pectinatus* L. *J. Freshwater Ecol.* 4(4), 541-550.
- Madsen, T.V. & Warncke, E. (1983):** Velocities of currents around and within submerged aquatic vegetation. *Arch. Hydrobiol.* 97(3), 389-394.
- Matulewich, V.A. & Finstein, M.S. (1978):** Distribution of autotrophic nitrifying bacteria in a polluted river (the Pasaic). *Appl. Environ. Microbiol.* 35, 67-71.
- Mauck, W.L. & Coble, D.W. (1973):** Vulnerability of some fishes to northern pike (*Esox lucius*) predation. *J. Fish. Res. Board Can.* 28, 957-969.
- Meijer, M.-L. & Hoesper, H. (1997):** Effects of biomanipulation in the large and shallow Lake Wolderwijd, The Netherlands. *Hydrobiologia* 342/343, 335-349.
- Meijer, M.L.; Jeppesen, E.; van Donk, E.; Moss, B.; Scheffer, M.; Lammens, E.; van Nes, E.; van Berkum, J.A.; de Jong, G.J.; Faafeng, B.A. & Jensen, J.P. (1994):** Long-term responses to fish-stock reduction in small shallow lakes: interpretation of five-year results of four biomanipulation cases in The Netherlands and Denmark. *Hydrobiologia* 276, 457-466.
- Melzer, A. & Hamm, A. (Hrsg) (1984):** Die Bedeutung von Makrophyten für die Gewässerökologie. Vegetationsentwicklung, Einflüsse auf den Stoffhaushalt in Gewässern, Badebelastung. Gemeinsamer Bericht des Instituts für Botanik und Mikrobiologie der TU München und der Bayerischen Landesanstalt für Wasserforschung, München, Wielenbach. 345 S.
- Melzer, A.; Harlacher, R. & Vogt, E. (1984):** Vegetationsentwicklung makrophytischer Wasserpflanzen in der Alz und Veränderungen des Gesamt-N, -C- und -P-Gehaltes. In: *Die Bedeutung von Makrophyten für die Gewässerökologie*. (Hrsg: Melzer, A. & Hamm, A.) Gemeinsamer Bericht des Instituts für Botanik und Mikrobiologie der TU München und der Bayerischen Landesanstalt für Wasserforschung, München, Wielenbach, S. 305-312.
- Moeller, R.E. & Wetzel, R.G. (1988):** Littoral vs profundal components of sediment accumulation: contrasting roles as phosphorus sinks. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23, 386-393.
- Moss, B. (1983):** The Norfolk Broadland: experiments in the restoration of a complex wetland. *Biol. Rev.* 58, 521-561.
- Moss, B. (1990):** Engineering and biological approaches to the restoration from eutrophication of shallow lakes in which aquatic plant communities are important components. *Hydrobiologia* 200, 367-377.
- Moss, B. (1992):** The scope for biomanipulation for improving water quality. In: *Eutrophication - Research and Application to Water Supply*. (Hrsg: Sutcliffe, D.W. & Jones, J.G.) Freshwater Biological Association, Ambleside, S. 73-81.
- Moss, B. (1994):** Brackish and freshwater shallow lakes - different systems or variations on the same theme. *Hydrobiologia* 276, 1-14.

- Moss, B. (1995):** The microwaterscape - A four-dimensional view of interactions among water chemistry, phytoplankton, periphyton, macrophytes, animals and ourselves. *Wat. Sci. Tech.* 32(4), 105-116.
- Moss, B.; Kornijow, R. & Measey, G.J. (1998):** The effects of nymphaeid (*Nuphar lutea*) density and predation by perch (*Perca fluviatilis*) on the zooplankton communities in a shallow lake. *Freshwat. Biol.* 39, 689-697.
- Nakajima, T. (1979):** Denitrification by the sessile microbial community of a polluted river. *Hydrobiologia* 66(1), 57-64.
- Nakanishi, C.S.; Saraceni, C. & Kurata, A. (1989):** Comparison of some limnological variables in the waters between the upper and the lower areas within an *Egeria* stand. *Arch. Hydrobiol.* 116(3), 313-331.
- Newell, S.Y. (1981):** Fungi and bacteria in or on leaves of eelgrass (*Zostera marina* L.) from Chesapeake Bay. *Appl. Environ. Microbiol.* 41, 1219-1224.
- O'Connor, D.J. & DiToro, D.M. (1970):** Photosynthesis and oxygen balance in streams. *J. Sanit. Engng. Div. ASCE* 96(SA2), S47-S71.
- Ondok, J.P. (1973a):** Photosynthetically active radiation in a stand of *Phragmites communis* Trin. I. Distribution of irradiance and foliage structure. *Photosynthetica* 7, 8-11.
- Ondok, J.P. (1973b):** Photosynthetically active radiation in a stand of *Phragmites communis* Trin. II. Distribution of irradiance on sunlit foliage area. *Photosynthetica* 7, 311-319.
- Oppenheim, D.R. & Paterson, D.M. (1990):** The fine structure of an algal mat from a freshwater maritime Antarctic lake. *Can. J. Bot.* 68, 174-183.
- Otsuki, A. & Wetzel, R.G. (1972):** Coprecipitation of phosphate with carbonates in a marl lake. *Limnol. Oceanogr.* 17, 763-767.
- Ozimek, T.; Gulati, R.D. & van Donk, E. (1990):** Can macrophytes be useful in biomanipulation of lakes - The Lake Zwemlust example. *Hydrobiologia* 200, 399-407.
- Painter, D.S. & Jackson, M.B. (1989):** *Cladophora* internal phosphorus modelling: verification. *J. Great Lakes Res.* 15, 700-708.
- Park, R.A.; Seavia, D. & Clesceri, N.L. (1975):** CLEANER, The Lake George Model. In: *Ecological Modeling in a Resource Management Framework*. (Hrsg: Russell, C.S.) Resources for the Future, Washington, DC, S. 49-82.
- Park, R.A.; O'Neill, R.V.; Bloomfield, J.A.; Shugart, H.H., Jr.; Booth, R.S.; Goldstein, R.A.; Mankin, J.B.; Koonce, J.F.; Scavia, D.; Adams, M.S.; Clesceri, L.S.; Colon, E.M.; Dettmann, E.H.; Hoopes, J.A.; Huff, D.D.; Katz, S.; Kitchell, J.F.; Kohberger, R.C.; LaRow, E.J.; McNaught, D.C.; Peterson, J.L.; Titus, J.E.; Weiler, P.R.; Wilkinson, J.W. & Zahorcak, C.S. (1974):** A generalized model for simulating lake ecosystems. *Simulation* 23(2), 33-50.
- Park, R.A.; Collins, C.D.; Connolly, C.I.; Albanese, J.R. & MacLeod, B.B. (1980):** Documentation of the Aquatic Ecosystem Model MS.CLEANER. USEPA, Athens, GA.
- Park, S.S. & Uchirin, C.G. (1997):** A stoichiometric model for water quality interactions in macrophyte dominated water bodies. *Ecol. Model.* 96(1-3), 165-174.
- Patterson, M.R. (1992):** A chemical engineering view of cnidarian symbiosis. *American Zoologist* 32, 566-582.
- Paul, B.J. & Duthie, H.C. (1989):** Nutrient cycling in the epilithon of running waters. *Can. J. Bot.* 67, 2302-2309.
- Pennak, R.W. (1973):** Some evidence for aquatic macrophytes as repellents for a limnetic species of *Daphnia*. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 58, 569-576.
- Pereyra-Ramos, E. (1981):** The ecological role of Characeae in the lake littoral. *Ekol. Polska* 29(2), 167-209.
- Perrow, M.R.; Meijer, M.-L.; Dawidowicz, P. & Coops, H. (1997):** Biomanipulation in shallow lakes: state of the art. *Hydrobiologia* 342/343, 355-365.
- Persson, L. (1991):** Behavioural response to predators reverses the outcome of competition between prey species. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28, 101-105.
- Persson, L. & Eklov, P. (1995):** Prey refuges affecting interactions between piscivorous perch and juvenile perch and roach. *Ecology* 76, 70-81.
- Peverly, J.H. (1985):** Element accumulation and release by macrophyte in a wetland stream. *J. Environ. Qual.* 14(1), 137-143.
- Phillips, G.L.; Eminson, D. & Moss, B. (1978):** A mechanism to account for macrophyte decline in progressively eutrophicated freshwaters. *Aquat. Bot.* 4(2), 103-126.
- Phillips, G.L.; Perrow, M.R. & Stansfield, J.H. (1996):** Manipulating the fish-zooplankton interaction in shallow lakes: a tool for restoration. In: *Aquatic Predators and Their Prey*. (Hrsg: Greenstreet, S.P.R. & Tasker, M.L.) Blackwell Scientific Publications Ltd., Oxford, S. 174-183.
- Phillips, G.; Jackson, R.; Bennett, C. & Chilvers, A. (1994):** The importance of sediment phosphorus release in the restoration of very shallow lakes (The Norfolk Broads, England) and implications for biomanipulation. *Hydrobiologia* 275/276, 445-456.
- Pieczynska, E. (1993):** Detritus and nutrient dynamics in the shore zone of lakes: a review. *Hydrobiologia* 251, 49-58.
- Pip, E. & Stuart, J.M. (1976):** The dynamics of two aquatic plant-snail associations. *Can. J. Zool.* 54, 1192-1205.

- Pokorny, J.; Kvet, J.; Ondok, J.P.; Toul, Z. & Ostry, I. (1984):** Production-ecological analysis of a plant community dominated by *Elodea canadensis* Michx. Aquat. Bot. 19, 263-292.
- Popp, W. (1985):** Die Rolle der Makrophyten in Gewässern aus bakteriologischer Sicht. Münch. Beitr. Abwasser-Fisch.-Flussbiol. 39, 475-498.
- Reddy, K.R.; Patrick, J.W.H. & Lindau, C.W. (1989):** Nitrification-denitrification at the plant root-sediment interface in wetlands. Limnol. Oceanogr. 34, 1004-1013.
- Reif, C.B. (1939):** The effect of stream conditions on lake plankton. Trans. Amer. Micros. Soc. 58, 398-403.
- Reynolds, C.S. (1995):** Structural, dynamic and energetic differences among biotic communities dominated by macrophytes, planktonic algae and cyanobacteria. Wat. Sci. Tech. 32(4), 1-23.
- Rimes, C.A. & Goulder, R. (1987):** Relations between suspended bacteria, epiphytic bacteria and submerged vegetation over the spring growing season in a calcareous headstream. Freshwat. Biol. 17, 291-305.
- Roemer, S.C.; Hoagland, K.D. & Rosowski, J.R. (1984):** Development of a freshwater periphyton community as influenced by diatom mucilages. Can. J. Bot. 62, 1779-1813.
- Rorslett, B.; Berge, D. & Johansen, S.W. (1986):** Lake enrichment by submersed macrophytes: A Norwegian whole-lake experience with *Elodea canadensis*. Aquat. Bot. 26(3-4), 325-340.
- Rorslett, B.; Berge, D. & Johansen, S.W. (1985):** Mass invasion of *Elodea canadensis* in a mesotrophic, South Norwegian lake - impact on water quality. Verh. Internat. Verein. Limnol. 22, 2920-2926.
- Rounik, J. & Winterbourn, M.J. (1983):** Formation structure and utilisation of stone surface organic layers in 2 New Zealand streams. Freshwat. Biol. 13, 57-72.
- Rozas, L.P. & Odum, W.E. (1988):** Occupation of submerged aquatic vegetation by fishes: testing the roles of food and refuge. Oecologia 77, 101-106.
- Ruttner, F. (1956):** Einige Beobachtungen über das Verhalten des Planktons in Seeabflüssen. Österr. Botan. Zeitschr. 103(1), 98-109.
- Sand-Jensen, K. (1983):** Physical and chemical parameters regulating growth of periphytic communities. Kap. 10. In: Periphyton of Freshwater Ecosystems. (Hrsg: Wetzel, R.G.) Dr. W. Junk Publishers, The Hague, S. 63-71.
- Sand-Jensen, K. (1989):** Environmental variables and their effect on photosynthesis of aquatic plant communities. Aquat. Bot. 34(1-3), 5-25.
- Sand-Jensen, K. (1998):** Influence of submerged macrophytes on sediment composition and near-bed flow in lowland streams. Freshwat. Biol. 39, 663-679.
- Sand-Jensen, K.; Borg, D. & Jeppesen, E. (1989):** Biomass and oxygen dynamics of the epiphyte community in a Danish lowland stream. Freshwat. Biol. 22(3), 431-443.
- Sand-Jensen, K. & Borum, J. (1991):** Interactions among phytoplankton, periphyton, and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. Aquat. Bot. 41(1-3), 137-175.
- Sand-Jensen, K. & Mebus, J.R. (1996):** Fine-scale patterns of water velocity within macrophyte patches in streams. Oikos 76(1), 169-180.
- Sand-Jensen, K.; Moeller, J. & Olesen, B.H. (1988):** Biomass regulation of microbenthic algae in Danish lowland streams. Oikos 53, 332-340.
- Sand-Jensen, K.; Jeppesen, E.; Nielsen, K.; van der Bijl, L.; Hjermand, L.; Wiggers Nielsen, L. & Iversen, T.M. (1989):** Growth of macrophytes and ecosystem consequences in a lowland Danish stream. Freshwat. Biol. 22(1), 15-32.
- Saunders, G.W. (1980):** Organic matter and decomposers. In: The Functioning of Freshwater Ecosystems. Bd. IBR 22. (Hrsg: le Cren, E.D. & McConnel, R.H.) Cambridge University Press, Cambridge, S. 341-392.
- Scheffer, M.; Bakema, A.H. & Wortelboer, F.G. (1993a):** MEGAPLANT: a simulation model of the dynamics of submerged plants. Aquat. Bot. 45, 341-356.
- Scheffer, M.; Houser, S.H.; Meijer, M.L.; Moss, B. & Jeppesen, E. (1993b):** Alternative equilibria in shallow lakes. Trends in Ecology & Evolution 8(8), 275-279.
- Scheffer, M.; Drost, H.; de Redelijkheid, M.R. & Nopper, F. (1994a):** Twenty years of dynamics and distribution of *Potamogeton pectinatus* L. in Lake Veluwe. In: Lake Veluwe, a Macrophyte-dominated System under Eutrophication Stress. (Hrsg: VanVierssen, W.; Hootsman, M. & Vermaat, J.) Kluwer, Dordrecht, S. 20-25.
- Scheffer, M.; van der Berg, M.; Breukelaar, A.; Breukers, C.; Coops, H.; Doef, R. & Meijer, M.-L. (1994b):** Vegetated areas with clear water in turbid shallow lakes. Aquat. Bot. 49, 193-196.
- Schorler, B. (1895):** Die Bedeutung der Vegetation für die Selbstreinigung der Flüsse. Ges. Isis Dresden 7, .
- Schreiter, T. (1928):** Untersuchungen über den Einfluß einer Helodea-Wucherung auf das Netzplankton des Hirschberger Großteiches in Böhmen in den Jahren 1921 bis 1925 incl. Sb. vyzk. Ust. Zemed. R. C. S., 98 pp. (zit. in Jasser 1995)
- Schriver, P.; Bogestrand, J.; Jeppesen, E. & Sondergaard, M. (1995):** Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton-phytoplankton interactions: large-scale enclosure experiments in a shallow eutrophic lake. Freshwat. Biol. 33(2), 255-270.

- Schwoerbel, J. & Tillmanns, G.C. (1964):** Untersuchungen über die Stoffwechselfeldynamik in Fließgewässern. I. Die Rolle höherer Wasserpflanzen: *Callitriche hamulata* Kütz. Arch. Hydrobiol. 28(2/3, Suppl.), 245-258.
- Shapiro, J. (1990):** Biomanipulation: the next phase - making it stable. Hydrobiologia 200/201, 13-27.
- Sher-Kaul, S.; Oertli, B.; Castella, E. & Lachavanne, Jean-B. (1995):** Relationship between biomass and surface area of six submerged aquatic plant species. Aquat. Bot. 51, 147-154.
- Sioli, H. (1975):** Tropical river: The Amazon. Kap. 18. In: River Ecology. (Hrsg: Whitton, B.A.) Blackwell Scientific Publications, Oxford, S. 461-488.
- Sørensen, J.; Jørgensen, T. & Brandt, S. (1988):** Denitrification in streams epilithon. Seasonal variations in Gelbæk and Rabis Bæk, Denmark. FEMS Microbiology Ecology 53, 345-354.
- Spence, D.H.N.; Campbell, R.M. & Crystal, J. (1973):** Specific leaf areas and zonation of freshwater macrophytes. J. Ecol. 61, 317-328.
- Spence, D.H.N. & Crystal, J. (1970):** Photosynthesis and zonation of freshwater macrophytes. II. Adaptability of species of deep and shallow water. New Phytol. 69, 217-227.
- Spence, D.H.N. & Dale, H.M. (1978):** Variations in the shallow water form of *Potamogeton richardsonii* induced by some environmental factors. Freshwat. Biol. 8, 251-268.
- Spencer, C.N. & King, D.L. (1984):** Role of fish in regulation of plant und animal communities in eutrophic ponds. Can. J. Fisheries Aquat. Sci. 41, 1851-1855.
- Stake, E. (1967):** Higher vegetation and nitrogen in a rivulet in central Sweden. Schweiz. Z. Hydrol. 29(1), 107-124.
- Stake, E. (1968):** Higher vegetation and phosphorus in a small stream in central Sweden. Schweiz. Z. Hydrol. 30(2), 353-373.
- Stansfield, J.H.; Perrow, M.R.; Tench, L.D.; Jowitt, A.J.D. & Taylor, A.A.L. (1997):** Submerged macrophytes as refuges for grazing Cladocera against fish predation: observations on seasonal changes in relation to macrophyte cover and predation pressure. Hydrobiologia 342/343, 229-240.
- Steinbrecher, R.; Weiß, K. & Melzer, A. (1984):** Aquatische Makrophyten und ihre jahreszeitliche Vegetation-entwicklung in Fohn- und Lustsee. In: Die Bedeutung von Makrophyten für die Gewässerökologie. (Hrsg: Melzer, A. & Hamm, A.) Gemeinsamer Bericht des Instituts für Botanik und Mikrobiologie der TU München und der Bayrischen Landesanstalt für Wasserforschung, München, Wielenbach, S. 91-124.
- Stephen, D.; Moss, B. & Phillips, G. (1997):** Do rooted macrophytes increase sediment phosphorus release? Hydrobiologia 342(17 Jan), 27-34.
- Stephen, D.; Moss, B. & Phillips, G. (1998):** The relative importance of top-down and bottom-up control of phytoplankton in a shallow macrophyte-dominated lake. Freshwat. Biol. 39, 699-713.
- Stevens, C.L. & Hurd, C.L. (1997):** Boundary-layers around bladed aquatic macrophytes. Hydrobiologia 346, 119-128.
- Stock, M.S. & Ward, A.K. (1989):** Establishment of a bed-rock epilithic community in a small stream: microbial algal and bacterial metabolism and physical structure. Can. J. Fisheries Aquat. Sci. 46, 1874-1883.
- Straskraba, M. & Piezynska, E. (1970):** Field experiments on shading effect by emergents on littoral phytoplankton and periphyton production. Rosprawy Ceskosl. Akad. Ved., Rada Matem, Prir. Ved 80, 7-32.
- Svendsen, L.M. & Kronvang, B. (1993):** Retention of nitrogen and phosphorus in a Danish lowland river system: implications for the export from the watershed. Hydrobiologia 251(1-3, Hrsg: Hillbricht-Ilkowska & Pieczyńska), 123-135.
- Szilagyi, F.; Somlyódy, L. & Koncsos, L. (1990):** Operation of the Kis-Balaton reservoir: Evaluation of nutrient removal rates. Biro, P.; Talling, J.F. eds. 191, 297-306. (Int. Symp. on Trophic Relationships in Inland Waters, Tihany (Hungary), 1-4 Sep 1987; TROPHIC RELATIONSHIPS IN INLAND WATERS.)
- Timms, R.M. & Moss, B. (1984):** Prevention of growth of potentially dense phytoplankton populations by zooplankton grazing in the presence of zooplanktivorous fish in a shallow wetland ecosystem. Limnol. Oceanogr. 29, 472-486.
- Titus, J.; Goldstein, R.A.; Adams, M.S.; Mankin, J.B.; O'Neill, R.V., Jr.; Weiler, P.R., Jr.; Shugart, H.H. & Booth, R.S. (1975):** A production model for *Myriophyllum spicatum* L. Ecology 56, 1129-1138.
- Toerien, D.F.; Cary, P.R.; Finlayson, C.M.; Mitchell, D.S. & Weerts, P.G.J. (1983):** Growth models for *Salvinia molesta*. Aquat. Bot. 16, 173-179.
- Tritton, D.J. (1988):** Physical Fluid Dynamics. Oxford Univ. Press, Oxford. 519 S.
- Turner, A.M. & Mittelbach, G.G. (1992):** Effects of grazer community composition and fish on algal dynamics. Can. J. Fisheries Aquat. Sci. 49(9, Sep), 1908-1915.
- Uhlmann, D. (1971):** Influence of dilution, sinking and grazing rate on phytoplankton populations of hyperfertilized ponds and micro-ecosystems. Mitt. Intern. Verein. Limnol. 19, 100-124.
- van Densen, W.L.T. (1994):** Predator enhancement in freshwater fish communities. In: Rehabilitation of Freshwater Fisheries. (Hrsg: Cowx, I.G.) (Fishing News Books.) Blackwell Scientific Publications Ltd., Oxford, S. .

- van Donk, E.; Grimm, M.P.; Gulati, R.D. & Klein Breteler, J.P.G. (1990):** Whole-lake food-web manipulation as a means to study community interactions in a small ecosystem. *Hydrobiologia* 200/201, 275-289.
- van Donk, E.; Gulati, R.D.; Iedema, A. & Meuleinans, J.T. (1993):** Macrophyte-related shifts in the nitrogen and phosphorus contents of the different trophic levels in a biomanipulated shallow lake. *Hydrobiologia* 251, 19-26.
- van Vierssen, W.; Hootsman, M.J.M. & Vermaat, J.E. (Hrsg) (1994):** Lake Veluwe, a Macrophyte-dominated System under Eutrophication Stress. Kluwer, Dordrecht.
- Vincent, W.F. & Downs, M.T. (1980):** Variation in nutrient removal from a stream by watercress (*Nasturtium officinale* R. Br.). *Aquat. Bot.* 9, 221-235.
- Watala, K.B. & Watala, C. (1994):** A photometric technique for the measurement of plant surface area: the adsorption of Brilliant Blue dye onto plant surfaces. *Freshwat. Biol.* 31, 175-181.
- Werner, E.E.; Gilliam, J.F.; Hall, D.J. & Mittelbach, G.G. (1983):** An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* 64, 1540-1548.
- Westlake, D.F. (1964):** Light extinction, standing crop and photosynthesis within weed beds. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 15, 415-425.
- Westlake, D.F. (1969):** Some basic data for investigations of the productivity of aquatic macrophytes. In: *Primary Productivity in Aquatic Environments*. (Hrsg: Goldman, C.R.) (Memorie Instituto Italiano di Idrobiologia, 18. suppl.) University of California Press, Berkeley, S. 229-248.
- Westlake, D.F. (1973):** Aquatic macrophytes in rivers. A review. *Polsk. Arch. Hydrobiol.* 20, 31-40.
- Westlake, D.F. (1975):** Macrophytes. Kap. 4. In: *River Ecology*. (Hrsg: Whitton, B.A.) Blackwell Scientific Publications, Oxford, S. 106-128.
- Wetzel, R.G. (1983):** *Limnology*. 2 Aufl. Saunders, Philadelphia, Pennsylvania.
- Wetzel, R.G. (1990):** Land-water interfaces: Metabolic and limnological regulators. *Verh. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.* 24, 6-24.
- Wetzel, R.G. (1992):** Wetlands as metabolic gates. *J. Great Lakes Res.* 18, 529-532.
- Wetzel, R.L. & Neckles, H.A. (1986):** A model of *Zostera marina* L. photosynthesis and growth: simulated effects of selected physical-chemical variables and biological interactions. *Aquat. Bot.* 26, 307-323.
- Wiegleb, G.; Herr, W. & Todeskino, D. (1989):** Ten years of vegetation dynamics in two rivulets in lower Saxony (FRG). *Vegetatio* 82(2), 163-178.
- Winfield, I.J. (1986):** The influence of simulated aquatic macrophytes on the zooplankton consumption rate of juvenile roach, *Rutilus rutilus*, rudd, *Scardinius erythrophthalmus*, and perch, *Perca fluviatilis*. *Freshwat. Biol.* 29, 37-48.
- Wium-Andersen, S. (1987):** Allelopathy among aquatic plants. *Ergeb. Limnol., Archiv Hydrobiol. Beih.* 27, 167-172.
- Wium-Andersen, S. & Andersen, J.M. (1972):** The influence of vegetation on the redox profile of the sediment of Grane Langso, a Danish *Lobelia* lake. *Limnol. Oceanogr.* 17, 948-952.
- Wium-Andersen, S.; Anthoni, U.; Christophersen, C. & Houen, G. (1982):** Allelopathic effect on phytoplankton by substances isolated from aquatic macrophytes (Charales). *Oikos* 39(2), 187-190.
- Wolf, K. (1983):** Quantitative und qualitative Verbreitung von Bakterien in der fließenden Welle, im Sediment und auf den Blättern submerser Makrophyten aus unterschiedlich belasteten Zonen eines Fließgewässers (Friedberger Au). Dissertation, Universität Hohenheim.
- Wolf, P. (1974):** Simulation des Sauerstoffhaushaltes in Fließgewässern. (Stuttgarter Berichte zur Siedlungswasserwirtschaft, 53.) Oldenbourg Verlag, München. 150 S.
- Wooten, J.W. & Elankovich, S.D. (1991):** Comparisons of potential allelopathy of seven freshwater species of spikerushes (*Eleocharis*). *J. Aquat. Plant Manage.* 29, 12-15.
- Wright, R.M. & McDonnell, A.J. (1986a):** Macrophyte growth in shallow streams: field investigations. *J. Environ. Engng. ASCE* 112(5), 953-966.
- Wright, R.M. & McDonnell, A.J. (1986b):** Macrophyte growth in shallow streams: biomass model. *J. Environ. Engng. ASCE* 112(5), 967-982.
- Zauke, G.-P.; Höpner, T.; Thierfeld, D.; Hüsing, A. & Kiesewetter, K. (1984):** Freilanduntersuchungen über die Rolle emerser Makrophyten bei der Elimination anorganischer Nährstoffe und organischer Kohlenstoffverbindungen in kleinen Fließgewässern (Biologische Fließgewässer-Versuchsstrecke Oldenburg). Bundesministerium für Forschung und Technologie, Vertrieb: Fachinformationszentrum Energie, Physik, Mathematik GmbH, Karlsruhe, 7514 Eggenstein-Leopoldshafen 2. 150 S. (Forschungsbericht T 84-083, Technologische Forschung und Entwicklung)
- Zeltner, G.-H.; Ottow, J. & Kohler, A. (1977):** Der Bakterienaufwuchs auf submersen Makrophyten in Abhängigkeit von der Nährstoffbelastung. *Verh. Ges. Ökologie* 1977, 257-260.

Abbildungsverzeichnis

Abb. 3-1	<i>Simocephalus serrulatus</i>	8
Abb. 3-2	The traditional food chain of the pelagic	9
Abb. 3-3	Summary schemes of carbon transport by alternative vegetation types	10
Abb. 3-4	General trends in primary productivity of phytoplankton, macrophytes and attached algae with increasing nutrient loading of relatively small and shallow temperate lakes.	12
Abb. 4-1	Veränderung der Konzentration ausgewählter Gewässergüteparameter im Jännickengraben	13
Abb. 4-2	Lage der Meßstationen an der Löcknitz und am Maxsee-Abfluß	14
Abb. 4-3	Sauerstoff-Konzentration und Seston-Rückhalt im Maxsee-Abfluß	15
Abb. 4-4	Lage von CHANDLERS Stationen	18
Abb. 4-5	Planktonzahl, Abnahme und Abnahmeraten im Huron River	19
Abb. 4-6	Abnahme der Planktonzahl im Bessey Creek	21
Abb. 4-7	Abnahme der Planktonzahl im Maple River	21
Abb. 4-8	Map of the study site of HAMILTON et al. 1990	22
Abb. 4-9	Floating meadows in Amazonien	23
Abb. 4-10	Comparison of concentrations of total particulate material in the river, Lake Tineo, and the outflow from Tineo (Lake Terecaya) during the period of substantial flow from Lake Tineo through Lake Aguilera	23
Abb. 4-11	Abfiltrierbare Stoffe und artspezifische Biomasseentwicklung der Makrophyten im Längsschnitt der Kleinen Elster während der Vegetationsperiode und von Oktober bis März	25
Abb. 4-12	Phytoplankton chlorophyll a at the Belhaven site, 3 km downstream Washington, D.C., during summer.	26
Abb. 5-1	Mean current velocities at 2 cm intervals over substrate trays from the stream bed to the surface	27
Abb. 5-2	Mean velocity measured in longitudinal streamlines located along the mid-axis and the mean canopy height through patches of four macrophyte species	29
Abb. 5-3	Flow patterns around and within macrophyte patches in streams	30
Abb. 5-4	Sprosse von <i>Rorippa silvestris</i> , entstehend an der horizontalen Wurzel der Mutterpflanzen, durchwachsen eine neu abgelagerte Sedimentschicht und werden allmählich selbständig	31
Abb. 5-5	„Schichtenweises Wachsen“ von <i>Phalaris arundinacea</i> , das durch Sedimentation und damit bewirkte Erhöhung der Anschwemmung verursacht wurde	32
Abb. 5-6	Topography of the sediment surface measured along the centre-line through patches of four plant species	34
Abb. 5-7	Stylized sketch of the flow regions around a <i>Macrocystis integrifolia</i> blade	35
Abb. 5-8	Some biofilms from surfaces in rivers	36

Abb. 5-9	A synthesis of biofilm structure and functioning	36
Abb. 5-10	Amount of accumulated detritus and aufwuchs in moss tufts growing at different water velocities	38
Abb. 5-11	Photographs of the organic surface layer on <i>Fontinalis dalecarlica</i> taken with a scanning electron microscope	39
Abb. 5-12	The distribution of biomass of epiphytic algae within eelgrass turions	40
Abb. 5-13	Concentration of waterweed and optical density	44
Abb. 5-14	Vertical distribution of the stand biomass on selected days	44
Abb. 5-15	Chlorophyll content in water inside the stand and in the open water during the vegetation season	44
Abb. 5-16	A comparison of hourly production without self shading and with self shading for <i>Halodule wrightii</i> .	45
Abb. 5-17	<i>Egeria densa</i>	46
Abb. 5-18	Diagrammatic representation of the main processes controlling the role of lake macrophytes in nutrient cycling	46
Abb. 5-19	Flowthrough ventilation in <i>Nuphar luteum</i>	47
Abb. 5-20	Seasonal changes of biomass of macrophytes of the main phenological types and phosphorus and nitrogen accumulation in macrophytes of lake Majcz Wielki	47
Abb. 5-21	Anteil des Phosphors an Makrophyten-Trockenmasse	50
Abb. 5-22	Suwannee River im Okefenokee-Swamp	52
Abb. 5-23	Annual mean values and standard deviations of variables along the flow direction of the Hidvegi reservoir 1986	52
Abb. 5-24	Number of nitrite bacteria, nitrate bacteria, denitrifiers and heterotrophic nitrifiers in the epiphytic communities of the submerged macrophytes of the Wuhle treated sewage channel	54
Abb. 5-25	Schematic presentation of nitrification-denitrification in the root zone of rice and other aquatic macrophytes	54
Abb. 5-26	NO ₃ transformation capacity and daily mean temperature	55
Abb. 5-27	Annual and seasonal changes in the factors limiting the macrophyte and phytoplankton growth in Lake Zwemlust before (1986) and after (1987, 1988, 1989 and 1990) biomanipulation	55
Abb. 5-28	Macroinvertebrate biomass in submerged vegetation consisting of <i>Chara tomentosa</i> and <i>Potamogeton pectinatus</i> , and in a habitat free from vegetation in Lake Krankesjön 1985-1987	57
Abb. 5-29	Schematic diagram of phytoplankton modifications caused by presence of macrophytes or extracts of them	58
Abb. 6-1	Illustration of the partitioned-biomass model to describe the annual cycle of macrophyte growth	63
Abb. 6-2	Comparison of predicted versus measured biomass	64
Abb. 6-3	Water quality interactions in SIREM1	66

Tabellenverzeichnis

Tab. 3-1	Mechanisms by which macrophytes can reduce or promote phytoplankton development	12
Tab. 4-1	Mittlere Planktonzusammensetzung im Huron River	18
Tab. 4-2	Total plankton organisms per 1000/liter in Bessey Creek	20
Tab. 4-3	Total plankton organisms per 1000/liter in Maple River	21
Tab. 4-4	Zellzahlen des Phytoplanktons im Unterlauf der Nuthe	26
Tab. 5-1	Mean conditions of surface area of substrate, fine particle sediments, detritus and attached diatoms found in substrate trays in three experiments	27
Tab. 5-2	Flow of current around and within weedbeds of <i>Callitriche stagnalis</i>	28
Tab. 5-3	Velocity gradients across the surface and 5 cm into macrophyte patches	29
Tab. 5-4	Velocity in and around macrophyte patches	30
Tab. 5-5	Effect of macrophytes on mean water velocities	31
Tab. 5-6	The mean net accumulation of sediment, organic matter and nutrients within the six patches of each of four species during mid-summer calculated by comparing sediment topography and composition averaged over the patch area to values upstream of the patches	33
Tab. 5-7	Compilation of literature about epiphytic bacteria	39
Tab. 5-8	Die spezifische Oberfläche submerser Makrophyten	41
Tab. 5-9	Spezifische Blattoberflächen unter verschiedenen Lichtbedingungen	42
Tab. 5-10	Benetzte Oberfläche und Anteil des Stengels an der Oberfläche bzw. an der Biomasse verschiedener submersen Wasserpflanzen	42
Tab. 5-11	The ratios of the plant 'adsorption' surface area to wet weight calculated for leaves and whole plant fragments of four plant species	43
Tab. 5-12	Nährstofffracht und Nährstoffaufnahme und -abgabe durch submerse Makrophyten im Lillån	49
Tab. 5-13	Average nutrient values over a 24-h sampling cycle on three dates	50
Tab. 5-14	Characteristics of the Kis-Balaton reservoir system	52
Tab. 5-15	Input Load and mean removal efficiency of the Hidveg reservoir	53
Tab. 5-16	Anzahl autotropher und heterotropher Nitrifikanten und Denitrifikanten im Aufwuchs von sessilen Fadenalgen und höheren Makrophyten	54
Tab. 5-17	Relative filtering rate of different cladocerans in open water and amongst submerged macrophytes in Cromes and Upton Broads	56
Tab. 5-18	Effects of the presence or absence of a bed of <i>Potamogeton berchtoldii</i> on the phytoplankton chlorophyll a and population density of <i>Cladocera</i> spp in the presence of increasing densities of perch in enclosures	57
Tab. 6-1	Summary of aquatic plant simulation models	62
Tab. 6-2	Erste Überlegung zur Quantifizierung der makrophytenbedingten Abnahmeraten für Plankton/Seston	67