

## Inhaltsverzeichnis

**Vorwort** *xv*

**Danksagungen** *xvii*

**Einführung** *1*

**1 Verbreitung, Entstehung und Typisierung von Seen** *3*

1.1 Zahl und Größe der Seen *3*

1.1.1 Seen weltweit *3*

1.1.2 Seen in Deutschland *4*

1.1.3 Seen in Österreich und der Schweiz *7*

1.2 Seentypen nach der Entstehungsart *8*

1.2.1 Tertiäre und tektonische Seen *8*

1.2.2 Glaziale Seen *8*

1.2.3 Vulkanische Seen *11*

1.2.4 Karst- und Solutionsseen *13*

1.2.5 Fluviale Seen *15*

1.2.6 Künstliche Seen *16*

1.2.6.1 Talsperren und Stauseen *16*

1.2.6.2 Kiesbaggerseen *16*

1.2.6.3 Braunkohletagebauseen *17*

1.3 Morphometrische Kenngrößen von Seen *18*

**2 Physikalische Eigenschaften von Seen** *21*

2.1 Anomalien des Wassers *21*

2.2 Thermische Eigenschaften des Wassers *21*

2.3 Jahreszeitliche Temperaturentwicklung in Seen *21*

2.3.1 Wärmeeintrag in den geschichteten See *21*

2.3.2 Regionale Kohärenz des saisonalen Verhaltens von Seen *22*

2.4 Schichtung und Mischungsverhalten *23*

2.5 Wärme, Dichte und Schichtung – Berechnungsgrundlagen *28*

2.5.1 Wärmeinhalt und Wärmebudget *28*

2.5.2	Dichteberechnung aus Temperatur und Salzgehalt	29
2.5.3	Stabilität der Schichtung	31
2.5.4	Polymiktische Flachseen und thermisch geschichtete, tiefe Seen	33
2.5.5	Seiches: Stehende Wellen an Seeoberfläche und Sprungschicht	35
2.6	Lichtverteilung im Wasser	37
<b>3</b>	<b>Chemische Eigenschaften von Seen</b>	<b>43</b>
3.1	Herkunft und chemische Klassifizierungsmerkmale von Seewasser	43
3.2	Gelöste Gase im Wasser	47
3.3	Einbindung in das hydrologische System	49
3.4	Anthropogene Einflüsse	50
3.4.1	Suspendierte Partikel	52
3.4.2	Pflanzennährstoffe	52
3.4.3	Salze	52
3.4.4	Säuren	52
3.4.5	Toxische und biologisch aktive Substanzen	54
3.4.6	Eingriffe in die Hydrologie	54
3.4.7	Landnutzung und Erosion	55
3.4.8	Organische Substanzen	56
<b>4</b>	<b>Lebensräume im See</b>	<b>57</b>
4.1	Funktionelle Strukturierung	57
4.1.1	Funktionelle Strukturierung durch Licht	57
4.1.2	Zonierung durch Dichteschichtung	59
4.1.3	Bedeutung der Sedimentation und Resuspension	61
4.2	Stoffumsatzprozesse im räumlich gegliederten See	62
4.2.1	Photosynthese und Aufbau von Biomasse	62
4.2.2	Mikrobieller Umsatz organischer Substanz	64
4.2.3	Respiration und Sauerstoffzehrung	64
4.2.4	Redoxprozesse in der anoxischen Zone	66
4.3	Sauerstoffbilanz als Maß der Primärproduktion und der Respiration	70
<b>5</b>	<b>Seentypen, Trophie, tiefe und flache Seen</b>	<b>73</b>
5.1	Grundtypen der Seen	73
5.1.1	Vereinfachende Ansätze zur Trophie-Klassifizierung	73
5.1.2	Trophie-Kriterien Primärproduktion, Chlorophyll und Phosphor	73
5.1.3	Trophie-Kriterium: Hypolimnische Sauerstoffzehrung	74
5.1.4	Erweiterte Trophiebewertung	75
5.2	Anthropogene Eutrophierung der Seen im 20. Jahrhundert	76
5.2.1	Limitierende Nährstoffe	76
5.3	Flachseen und Litoralzone	81
5.3.1	Biomasse und Produktion in Litoral und Pelagial	81

5.3.2	Bistabilität in Flachseen: Makrophyten und Phytoplanktondominanz	83
5.3.3	Sanierung und Restaurierung	86
<b>6</b>	<b>Organismen des Ökosystems See: taxonomische Diversität</b>	<b>89</b>
6.1	Verbreitung und Zahl der Arten (Diversität im engeren Sinn)	90
6.1.1	Gesamtbestand der eukaryotischen Arten in einem Kleinsee (Priest Pot)	90
6.1.2	Grenzen der Erfassung von Mikroorganismen	93
6.1.3	Diversität von Phytoplanktongemeinschaften	93
6.1.4	Diversität von Zooplanktongemeinschaften	94
6.1.5	Diversität von Makroorganismen	95
6.1.6	Fische	95
6.1.7	Makrozoobenthos	98
6.1.8	Makrophyten	99
6.1.9	Litorales Epi- und Periphyton	102
6.1.10	Daten aus Monitoringprogrammen nach der EU-WRRL	102
6.2	Gewichtung der Artenzahlen nach der Populationsdichte	104
6.2.1	Diversitätsindex	104
6.2.2	Häufigkeits-Rangfolgen	105
6.2.2.1	Ciliaten	105
6.2.2.2	Phytoplankton	105
6.2.2.3	Bakterien	105
6.2.2.4	Zooplankton	105
6.2.2.5	Fische	106
6.3	Diversität und Produktivität	106
6.4	Diversität und Gewässerversauerung	111
<b>7</b>	<b>Autökologie: Temperaturnischen</b>	<b>113</b>
7.1	Einfluss der Temperatur auf Wachstum, Körpergröße und Lebensdauer	113
7.1.1	Temperaturabhängigkeit der Prozessraten	114
7.1.2	Temperatur und Körpergröße	114
7.2	Taxonspezifische Temperaturnischen	117
7.2.1	Grundlagen und Begriffe	117
7.2.2	Präferenztemperaturen: Diurnale Vertikalwanderung (DVM)	120
7.2.2.1	DVM von Fischen	120
7.2.2.2	DVM von Mesoplankton-Crustaceen	121
7.2.2.3	DVM und die Temperatur-Sauerstoff-Nische von <i>Mysis relicta</i>	122
7.2.2.4	DVM von Chaoborus-Larven	123
7.2.2.5	DVM von Gammariden im Baikalsee und im Biwa-See	124
7.2.3	Präferenztemperaturen im Jahresverlauf und in der Ontogenie von Fischen	125
7.3	Temperatur-Kompensation	126
7.3.1	Anpassungen an Temperaturwechsel und an Klimazonen	126
7.3.2	Anpassungen durch temperaturspezifische Isoenzyme	127

- 7.3.3 Temperaturanpassungen bei aquatischen Insekten 127
- 7.4 Zielbereiche von Temperaturanpassungen 129
  
- 8 Sauerstoffnische und das Sulfid-Methan-Habitat 131**
  - 8.1 Physikalische Grundlagen für die Sauerstoffverfügbarkeit im Wasser 131
  - 8.2 Quantifizierung der Anoxie und Hypoxie in Seen 132
  - 8.3 Sauerstoff als Ressource und begrenzender Faktor 134
    - 8.3.1 Sauerstoffbedarf und physiologische Leistung 134
    - 8.3.2 Kritische Grenzkonzentrationen 135
  - 8.4 Adaptations- und Kompensationsmechanismen bei Hypoxie 138
    - 8.4.1 Prinzipielle Mechanismen 138
    - 8.4.2 Anpassung durch Verhalten und Kiemenflächenvergrößerung 139
    - 8.4.3 Anpassungen durch Modifikation des Hämoglobins 141
      - 8.4.3.1 Induktion des Hämoglobins 141
      - 8.4.3.2 Komponenten und Zusammensetzung des Hämoglobins 142
      - 8.4.3.3 Leistungssteigerung durch Hämoglobin bei Hypoxie 143
    - 8.4.4 Umstellung vom aeroben zum anaeroben Stoffwechsel der Energiegewinnung (ATP) 144
  - 8.5 Photo- und chemoautotrophe Schwefelbakterien, Methan und Schwefel oxidierende Bakterien als Nahrungsquellen 148
    - 8.5.1 Vorkommen anoxischer Zonen in Seen 148
    - 8.5.2 Bakterienaggregate in Konsortien 149
    - 8.5.3 Phototrophe Schwefelbakterien als Primärproduzenten und Nahrungsquelle 151
    - 8.5.4 Methan oxidierende Bakterien als Primärproduzenten und Nahrungsquelle 153
      - 8.5.4.1 Tiefe meromiktische Seen 153
      - 8.5.4.2 MOB in der benthischen Nahrungskette holomiktischer Seen 153
      - 8.5.4.3 MOB in der pelagischen Nahrungskette kleiner holo- und meromiktischer Seen 155
  - 8.6 Hypoxische Zonen als Refugien 157
    - 8.6.1 Hypoxische Refugien für Daphnien 158
    - 8.6.2 Hypoxische Refugien für Chaoborus-Larven 159
    - 8.6.3 Hypoxische Refugien im Makrophytengürtel des Litorals 160
  
- 9 Populationsökologie – Allometrie von Größe, Dichte und Wachstum 161**
  - 9.1 Individuenzahl und Körpergröße 162
  - 9.2 Licht und Populationsdichte 164
  - 9.3 Populationsdichte, Körpergröße und Position in der Nahrungskette 166
  - 9.4 Populationsdichte und Fortpflanzungserfolg bei sessilem Makrozoobenthos 167
  - 9.5 Körpergröße, Wachstum und Produktion 167
    - 9.5.1 Wachstumsraten im Verhältnis zum Körpergewicht 168

- 9.5.2 Ableitung der Allometriebeziehung aus physiologischen Prozessen 170
- 9.5.3 Aktivitätsniveaus von Metabolismus und Wachstumseffizienz 171
- 9.5.4 Wachstumsraten innerhalb taxonomischer Gruppen 173
- 9.5.5 Wachstum und Mortalität von Phytoplankton 174

## **10 Phyto- und Bakterioplankton, Primärproduktion, Populationswachstum und Mortalität 175**

- 10.1 Messung der Primärproduktion des Phytoplanktons 175
  - 10.1.1 Mitotischer Index und Wachstum in Verdünnungsserien 176
  - 10.1.2 Messung der Primärproduktion durch <sup>14</sup>C-Inkorporation und O<sub>2</sub>-Bilanz 177
- 10.2 Wachstum des Planktons in saisonalen Phasen 180
  - 10.2.1 Nachwinterlicher Populationsaufbau (Frühjahrsblüte) 180
  - 10.2.2 Wachstum im Fließgleichgewicht (Klarwasserstadium und Sommer) 183
- 10.3 Mortalität des Phytoplanktons 183
  - 10.3.1 Verluste durch Grazing 183
  - 10.3.2 Verluste durch Sedimentation 184
  - 10.3.3 Infektion mit parasitischen Pilzen (Chytridien) 186
  - 10.3.4 Infektion eukaryotischer Zellen mit Viren 187
- 10.4 Bakterienproduktion und Verluste 187
  - 10.4.1 Verluste durch Bakterivorie 188
  - 10.4.2 Verluste durch Bakteriophagen 190
- 10.5 Photosynthetische Produktion von extrazellulären organischen Substanzen 191
  - 10.5.1 Anteile des exsudierten DOC im Gewässer und deren biologische Verwertbarkeit 192
  - 10.5.2 Extrazelluläre Strukturen und abiotische Prozesse 194

## **11 Populationsökologie aquatischer Metazoen 195**

- 11.1 Geburtenraten, Sterberaten und Nettowachstumsraten 195
- 11.2 Lebensstrategien: Wachstumsraten, Gleichgewichtspopulationen, Risikomanagement 197
  - 11.2.1 Populationsdichten und deren Schwankungsbreiten 198
- 11.3 Das ontogenetische Wachstum 199
  - 11.4 Wachstum als Funktion der Körpergröße 203
    - 11.4.1 Längen-Gewichts-Relationen 203
    - 11.4.2 Körpergröße und normalisierte Wachstumsrate mit  $b = 0,75$  205
  - 11.5 Determiniertes und undeterminiertes Wachstum 207
    - 11.5.1 Determiniertes Wachstum bei Rotatorien, Copepoden und aquatischen Insekten 208
    - 11.5.2 Undeterminiertes Wachstum bei Fischen, Crustaceen und Mollusken 210
    - 11.5.3 Anteil des Exoskeletts an der Produktion der Entwicklungsstadien 215
  - 11.6 Wachstum als Funktion der Temperatur 216

- 11.6.1 Temperatur und Lebensdauer 216
- 11.6.2 Temperatur und Wachstumsrate 216
- 11.7 Differenzierung der Wachstumsrate und Formenvielfalt 219
  
- 12 Kohortenentwicklung und Überlebenskurven 223**
- 12.1 Kohortenentwicklung bei Fischen 224
- 12.2 Kohortenentwicklung bei Makrozoobenthos 225
- 12.3 Kohorten mit multivoltiner und kontinuierlicher Generationenfolge 228
- 12.4 Kohorten im Jahresverlauf mit unterschiedlichem Erfolg 231
- 12.5 Kohorten des Makrozooplankters *Mysis relicta* 233
- 12.6 Biomasseproduktion von Kohorten 235
  
- 13 Reproduktion und Lebensstrategien: Zahl, Größe und Mortalität der Nachkommen 237**
- 13.1 Steuernde Faktoren für Ei- und Gelegegrößen: Nahrungsangebot, Räuberdruck, Brutpflege 239
- 13.1.1 Zahl und Größe der Eier bei Zooplankton 240
- 13.1.2 Zahl und Größe der Eier bei Fischen 242
- 13.2 Größe von Räuber und Beute, Filtrierer und Beutegreifer 243
- 13.2.1 Planktivore Fische als Filtrierer 246
- 13.2.2 Invertebraten als Beutegreifer 247
- 13.3 Brutfürsorge bei Fischen und Crustaceen 247
- 13.4 Fitness als Maß für den Erfolg von Lebensstrategien 251
  
- 14 Synökologie von Gemeinschaften – Makrophyten 253**
- 14.1 Artenzahlen und Diversität der aquatischen Makrophyten 254
- 14.2 Zonierung der Makrophyten im Litoral 254
- 14.3 Lebensformtypen (Wuchsformen) 255
- 14.4 Pflanzengesellschaften 258
- 14.5 Quantifizierung und Bewertung von Makrophytenbeständen 259
- 14.6 Makrophytenvorkommen und Umweltfaktoren 260
- 14.6.1 Wassertiefe und Licht 262
- 14.6.2 Ionengehalt, Kalkgehalt und Phosphor 268
- 14.7 Indirekte Wirkungen auf Makrophyten 269
- 14.8 Herbivorie gegenüber Makrophyten 270
- 14.8.1 Herbivore Fische 271
- 14.8.2 Herbivore Insekten 272
- 14.8.3 Rolle von Gastropoden und Decapoden 272
- 14.8.4 Rolle der Wasservögel 273

- 15 Zoobenthosgemeinschaften 277**
- 15.1 Artenzahlen und Zoobenthosgemeinschaften 277
  - 15.2 Tiefenverteilung der Zoobenthosbesiedlung 278
  - 15.3 Besiedlung verschiedener Substrate 281
  - 15.4 Makrophyten als Strukturbildner für das Makrozoobenthos 284
  - 15.5 Makrozoobenthos in oligotrophen und eutrophen Seen 285
  - 15.6 Funktionelle Gruppen 288
  - 15.7 Trophische Positionen von Makrozoobenthos 289
  - 15.8 Meiobenthos 292
- 16 Fischgemeinschaften 295**
- 16.1 Artenbestand und Typisierung der Fischgemeinschaften 295
  - 16.2 Funktionelle Gruppen (Gilden) in der Fischgemeinschaft 299
  - 16.3 Habitate und Variationen der Coregonen 300
  - 16.4 Nahrungsgilden und Verschiebung des Nahrungsspektrums mit dem Wachstum 301
    - 16.4.1 Piscivore Fische 302
    - 16.4.2 Zooplanktivore Fische 302
    - 16.4.3 Herbivore Fische 303
  - 16.5 Nutzung litoraler und profundaler Nahrung durch Fische 305
- 17 Protisten und Mixotrophie 309**
- 17.1 Gemeinschaften des Protistenplanktons 309
  - 17.2 Mixotrophie und deren ökologische Rolle 313
    - 17.2.1 Mixo-Phagotrophie bei autotrophen Organismen 313
    - 17.2.2 Mixo-Autotrophie bei phagotrophen Organismen 317
    - 17.2.3 Osmotrophie bei autotrophen Organismen 320
    - 17.2.4 Auxotrophie 320
    - 17.2.5 Mixotrophie bei Bakterien 321
  - 17.3 Gemeinschaften der Eukaryoten nach RNA-Sequenzierung 321
- 18 Gemeinschaften des Phytoplanktons 325**
- 18.1 Jahreszeitliche Sukzession des Phytoplanktons 329
  - 18.2 Phytoplanktongruppen nach den Pigmenten des Antennenkomplexes 330
  - 18.3 Artenzahl, Diversität und limitierende Faktoren 331
  - 18.4 Phytosoziologische Gruppen im Phytoplankton 335
  - 18.5 Aggregierung von Gruppen nach funktionellen Eigenschaften 338
    - 18.5.1 Funktionelle Gruppierung nach morphologischen Eigenschaften 339
    - 18.5.2 Wachstum und Substrat-Affinität 340
    - 18.5.3 Verluste durch Sedimentation 340
    - 18.5.4 Verluste durch Grazing 342

18.6	Modellierung der Phytoplankton-Entwicklung	344
18.7	Phytoplankton und Bewertung von Seen	346
<b>19</b>	<b>Gemeinschaften des Zooplanktons</b>	<b>347</b>
19.1	Heterotrophe Flagellaten des Planktons	348
19.2	Ciliaten des Planktons	350
19.3	Rotatorien des Planktons	353
19.3.1	Funktionelle Typen von Rotatorien	353
19.3.2	Gilden und Funktionelle Gruppen des Rotatorienplanktons	357
19.3.3	Jahreszeitliche Sukzession der Rotatorien	358
19.3.4	Zuordnung der Rotatorien zur Trophie	360
19.4	Cladoceren und Copepoden	363
19.4.1	Artenzahlen in einzelnen Seen und in Regionen	363
19.4.2	Crustaceenarten und Trophie der Seen	364
19.4.3	Artenzahlen im Tiefland, montaner Höhenstufe und im Hochgebirge	364
19.4.4	Mono- und Bifunktionalität der Mund- und Rumpfgliedmaßen und des Filterapparates	367
19.5	Größe der Konsumenten und das Spektrum der Futterpartikel	372
19.6	Filterwiderstand und Energiebudget bei Filtrierern	375
19.7	Zoosoziologische Gemeinschaften als Arten-Cluster	376
19.7.1	Ciliaten und Rotatorien	376
19.7.2	Crustaceen	377
19.7.3	Jahreszeitliche Sukzession der Zooplanktongruppen	377
<b>20</b>	<b>Nahrungsketten und Nahrungsnetze</b>	<b>381</b>
20.1	Sukzessions- und Gleichgewichts-Systeme	381
20.2	Verhältnis von Primärproduzenten, Bakterien und Konsumenten	384
20.3	Klassische Nahrungskette, Detritus-Nahrungskette und Nahrungsnetze	385
20.3.1	Pelagische Nahrungsketten in temperierten und tropischen Seen	386
20.3.1.1	Temperierte Seen: Bodensee, Baikalsee	386
20.3.1.2	Tropische Seen: Victoriasee und Nakuru	387
20.4	Klassische Nahrungskette, Detritus-Nahrungskette und trophische Pyramide	389
20.5	Stabile Isotope als ökologische Tracer	393
20.5.1	Postglaziale Seen	394
20.5.2	Tertiäre Seen	394
20.6	Nahrungsnetze des Litorals	398
20.7	Gelöste und partikuläre organische Substanz als Basis der Detritus-Nahrungskette	398
20.8	Alternative Nahrungsgrundlagen, Omnivorie und Mixotrophie	401
20.8.1	Verkürzung der Nahrungskette durch Mikro-Filtrierer: <i>Daphnia</i> als Schlüsselart	401



20.8.2	Verlängerung der Nahrungskette durch zooplanktivore Coregonen und piscivore Salmoniden	402
20.9	Schlussfolgerungen zur Struktur von Nahrungsnetzen in Seen	404
20.10	Zielgrößen in der Entwicklung von See-Ökosystemen	405
<b>21</b>	<b>Invasive Arten im Seeökosystem</b>	<b>409</b>
21.1	Anthropogene Verbreitung von Fischen	411
21.2	Makrozooplankton und glaziale Reliktfauna	413
21.3	Einwanderer aus benachbarten Regionen	415
21.4	Wirkung von neuen Arten auf das Nahrungsnetz	416
21.4.1	Mysis	416
21.4.2	Bythotrephes	417
21.4.3	Dreissena	418
21.5	Perspektiven zur Veränderung der Nahrungsnetze durch invasive Arten	419
	<b>Literatur Gesamtliste</b>	<b>421</b>
	<b>Sachverzeichnis</b>	<b>509</b>
	<b>Verzeichnis der Seen</b>	<b>515</b>
	<b>Verzeichnis der Organismen</b>	<b>519</b>

