

Wie Nährstoffe und Weidegänger gemeinsam die Eutrophierung in Fließgewässern steuern

Alessandra Iannino (Köln), Markus Weitere und Patrick Fink (Magdeburg)

Zusammenfassung

Eutrophierung, d. h. die erhöhte Produktion von meist einzelligen Algen, ist nach wie vor ein ernstes Problem in vielen Gewässern, welches signifikant zu dem Verfehlen von Qualitätszielen, z. B. der EU-Wasserrahmenrichtlinie, beiträgt. Während Eutrophierung in Seen vor allem durch planktische Algen getrieben wird, sind es in kleinen und mittelgroßen Fließgewässern insbesondere die benthischen Algen (auch „Periphyton“ oder „autotrophe Biofilme“ genannt), welche die Eutrophierung treiben. Als Hauptursache gilt die erhöhte Konzentration von Nährstoffen. Jedoch können auch andere Faktoren, z. B. die Beweidung durch wirbellose Tiere, maßgeblich die Eutrophierung steuern und so die negativen Effekte der Nährstoffbelastung für das Ökosystem zum Teil kompensieren – man spricht von „Top-down-Kontrolle“. Während diese Möglichkeit der Wissenschaft länger bekannt ist, stellt sich für die wasserwirtschaftliche Praxis die entscheidende Frage, wie die Top-down Kontrolle gesteuert wird und so potenziell im Gewässermanagement genutzt werden könnte. Unter welchen Bedingungen versagt diese Kontrolle und was kann getan werden, um diese natürlichen Gegenspieler der Eutrophierung zu fördern? Vor diesem Hintergrund war das Ziel dieses Vorhabens, die Rolle der Nährstoffe für die Steuerung der Top-down-Kontrolle zu analysieren. Dabei konnte in Experimenten gezeigt werden, dass Nährstoffe nicht nur zu einer erhöhten Algenbiomasse (und damit zu mehr Nahrung für die Weidegänger) führen, sondern auch die Qualität der Nahrung verändern. Kurzzeitig kommt es zu einer Erhöhung der Nahrungsqualität durch Eutrophierung (indem das Nährstoff- zu Kohlenstoffverhältnis der Algen steigt), während längerfristig eine sinkende Qualität festgestellt wurde (da es zu einer Verschiebung der Algengemeinschaft hin zu weniger geeigneten Blaualgen kommt).

Schlagwörter: Blaualgen, Eutrophierung, Nährstoffe, Algen, Ökosystem, Gewässermanagement

DOI: 10.3243/kwe2021.04.002

Abstract

How nutrients and grazers together control watercourse eutrophication

Eutrophication, i.e. the excessive production of mostly unicellular algae, continues to be a serious problem in many water bodies, significantly contributing to the failure to meet water quality objectives, such as those set out in the EU Water Framework Directive. While eutrophication in lakes is mainly driven by planktonic algae, benthic algae (also referred to as „periphyton“ or „autotrophic biofilms“) chiefly fuel eutrophication in small and medium-sized watercourses. Increased concentration of nutrients is considered to be the primary cause. However, other factors, e.g. grazing by invertebrates, can also significantly control eutrophication, partially offsetting the adverse effects of nutrient loading on the ecosystem (referred to as „top-down control“). While scientists have known of this possibility for some time, the crucial question for water management is how top-down control is determined and, therefore, how it could potentially be used in water body management. Under which conditions does this control fail, and what can be done to promote these natural counterparts of eutrophication? With this in mind, the project set a goal of analysing the role of nutrients in determining top-down control. In experiments, we found that nutrients not only lead to increased algal biomass (and thus to more food available for grazers) but also change periphyton nutritional quality. In the short term, eutrophication improves food quality by increasing the nutrient to carbon ratio of the algae. However, we observed a decrease in quality in the longer term as the algal community shifted towards less nutritious blue-green algae.

Key Words: blue-green algae, eutrophication, nutrients, algae, ecosystem, water management

Einleitung

Die Konzentration von Nährstoffen in unseren Gewässern, insbesondere aus der Landwirtschaft und urbanen Räumen, ist auf anhaltend hohem Niveau [1]. Während Nährstoffe wie Phosphor (P) und Stickstoff (N) für die Aufrechterhaltung des Lebens unerlässlich sind, kann ein erhöhter Eintrag in die Gewässer schädliche Folgen für Ökosystemstrukturen und Nah-

rungsnetze haben. Insbesondere führt die Nährstoffzufuhr in aquatische Ökosysteme häufig zu einem übermäßigen Algenwachstum, einem Phänomen, das als Eutrophierung bekannt ist [1]. Die Eutrophierungsforschung hat ihren Schwerpunkt lange auf stehende Gewässer gelegt. Weniger Aufmerksamkeit wurde den Folgen der Nährstoffbelastung auf benthische Öko-

systeme, insbesondere in fließenden Gewässern, gewidmet ([2] sowie weitere Artikel im Sonderband Korrespondenz Wasserwirtschaft 8 (4) von 2015). Das ist erstaunlich, da Eutrophierung eine verbreitete Ursache von Defiziten des ökologischen Zustandes in Fließgewässern ist [3].

Bäche und Flüsse werden stark von benthischen Lebensräumen dominiert [4]. Benthische Algen sind dominante Bestandteile des Periphytons (Synonym: Biofilme), d. h. der komplexen Ansammlung oberflächengebundener Mikroorganismen und ihrer extrazellulären Substanzen, die in der Regel die Grundlage der Nahrungsnetze von Fließgewässern bilden [5]. Das Wachstum und die Struktur periphytischer Algen wird sowohl durch die Verfügbarkeit von Ressourcen (Bottom-up-Kontrolle) als auch durch die Beweidung durch pflanzenfressende („herbivore“) Tiere (Top-down-Kontrolle) gesteuert (Abbildung 1). Es ist bekannt, dass Nährstoffeinträge die periphytische Algenbiomasse in Fließgewässern erhöhen, während die Beweidung der Biofilme durch Wirbellose das Potenzial hat, die Auswirkungen der Nährstoffbelastung auf die Eutrophierung zu begrenzen [3, 6]. In der wasserwirtschaftlichen Praxis werden Nährstoffbelastung und Eutrophierung oft gleichgesetzt. Aufgrund von alternativen Kontrollmechanismen wie der Top-down-Kontrolle kann eine gegebene Nährstoffbelastung aber zu sehr unterschiedlichen Ausprägungen in der realisierten Eutrophierung führen [7]. Das Phänomen ist bekannt. Unbekannt ist aber weitestgehend, wie die Intensität der Top-down-Kontrolle von Periphyton ihrerseits gesteuert wird. Damit kann der Mechanismus aktuell nicht zur Eutrophierungskontrolle in der Praxis genutzt werden.

Mögliche Ansätze dies zu ändern, liegen in der Beobachtung, dass eine Nährstoffanreicherung nicht nur die Quantität,

sondern auch die Qualität des Periphytons als Nahrung für Weidegänger verändert. Dies kann wiederum das Verhalten der Weidegänger und damit die Stärke der Top-down-Kontrolle beeinflussen. Die Nahrungsqualität des Periphytons für Pflanzenfresser hängt stark von der Stöchiometrie der mineralischen Makroelemente Phosphor (P) und Stickstoff (N) im Verhältnis zum Kohlenstoff (C) ab, d. h. vom C:P- und C:N-Verhältnis des Periphytons [8]. Hohe C:P- und C:N-Verhältnisse der Algen, d. h. ein niedriger P- und N-Gehalt der Algen im Verhältnis zu C, schränken nachweislich das Wachstum und die Fruchtbarkeit einer Vielzahl von aquatischen Pflanzenfressern ein, darunter Schnecken [9], Zooplankton [10] und Eintagsfliegenlarven [11]. Neben den mineralischen Nährstoffen wird die Nahrungsqualität der Algen für Pflanzenfresser durch den relativen Gehalt an bestimmten biochemischen Verbindungen bestimmt, insbesondere an essentiellen, mehrfach ungesättigten Fettsäuren (kurz: PUFAs, [12]).

Der relative Gehalt an mineralischen und biochemischen Verbindungen im Periphyton hängt häufig von abiotischen Faktoren ab, insbesondere von der Verfügbarkeit von Licht und Nährstoffen [13]. Niedrige P- und N-Konzentrationen in der Wassersäule führen zu hohen C:P- und C:N-Verhältnissen in den Algen [13] sowie zu einem niedrigen PUFA-Gehalt, da die Nährstoffe für die Synthese von PUFA-reichen Phospholipiden und Galaktolipiden in den Algen benötigt werden [13]. Um mit einem Nährstoffmangel in ihrer Nahrung fertig zu werden, können Pflanzenfresser ihr Verhalten anpassen, um ihre Aufnahme von limitierenden Nährstoffen zu erhöhen. In einem Szenario, in dem es keine Auswahl an Nahrung gibt, können die Weidegänger zum Beispiel den Verzehr nährstoffarmer Nahrung erhöhen, um ihre Nährstoffaufnahme zu maximieren – ein Verhalten, das als kompensatorisches Fressen bezeichnet wird [9].

Wie kann also die Verfügbarkeit von Nährstoffen und Licht die Stärke der Top-down-Kontrolle der Periphytonbiomasse beeinflussen? Im ersten Experiment wurde die Hypothese untersucht, dass wirbellose Weidegänger eine höhere Konsumptionsrate von nährstoffarmem als von nährstoffreichem Periphyton aufweisen (kompensatorisches Fressen), was zu einer Reduktion der Top-down-Kontrolle der Periphyton-Biomasse in einer nährstoffbelasteten Umgebung führen würde (Abbildung 1). Das erste Experiment konzentriert sich somit hauptsächlich auf die kurzfristigen Auswirkungen der Phosphoranreicherung auf das Periphyton und das Fressverhalten der Weidegänger. Die Nährstoffanreicherung von Fließgewässerbiofilmen kann jedoch langfristig zusätzliche Folgen haben und nicht nur die Stöchiometrie des Periphytons verändern. Solche langfristigen Effekte können komplexere Auswirkungen auf die Nahrungsqualität des Periphytons für Weidegänger und damit auf die Stärke der Top-down-Kontrolle haben. Eine häufige langfristige Folge der Nährstoffanreicherung ist zum Beispiel eine Veränderung der taxonomischen Zusammensetzung des Periphytons [14]. Oligotrophe Fließgewässer werden in der Regel von Kieselalgen dominiert, während der Anteil an periphytischen Grünalgen und Cyanobakterien („Blaualgen“) mit der Phosphoranreicherung oft zunimmt [15, 16]. Die verschiedenen taxonomischen Gruppen von Algen unterscheiden sich jedoch erheblich in ihrer Ernährungsqualität für Pflanzenfresser, vor allem in ihrer PUFA-Zusammensetzung [17]. PUFAs sind ein wesentlicher Bestandteil der Tiernahrung, da sie die Fluidität der Zellmembranen regulieren, und langkettige PUFAs sind Vorstu-

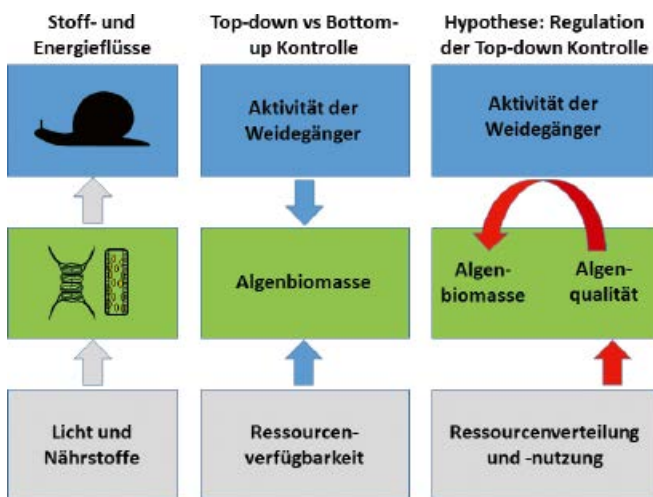


Abb. 1: Wie die Eutrophierungskontrolle indirekt von der Nahrungsqualität und der damit verbundenen Aktivität der Weidegänger abhängt: Schematische Skizze der untersuchten Hypothese: Algenbiomasse (und damit Eutrophierung) ist nicht nur direkt Bottom-up (durch Ressourcenverfügbarkeit) und Top-down (durch Weidegänger) kontrolliert. Die Ressourcen modulieren vielmehr auch die Nahrungsqualität der Algen für die Weidegänger, was sich auf das Fraßverhalten und die Fitness der Weidegänger auswirkt und somit indirekt wiederum die Stärke der Top-down Kontrolle der Algenbiomasse durch die Weidegänger moduliert (Algenskizzen: Maja Ilić, Schnecke: phylopic.org).



Abb. 2: Mobile Mesokosmenanlage MOBICOS: Das Helmholtz-Zentrum für Umweltforschung – UFZ betreibt an mehreren Standorten in Mitteldeutschland diese container-basierte Forschungsinfrastruktur zur Untersuchung funktioneller Zusammenhänge in Fließgewässern unter naturnahen Bedingungen. Natürliches Flusswasser wird im am Gewässerrand aufgestellten Container durch fragestellungsspezifisch anpassbare Versuchsansätze (z. B. Fließrinnen) gepumpt, was die experimentelle Manipulation von natürlichen und anthropogen geprägten Umweltfaktoren in replizierbaren Versuchsansätzen erlaubt. Eine detaillierte Beschreibung der Mesokosmen-Infrastruktur geben Fink et al. [24]. Weitere Informationen unter <https://www.ufz.de/index.php?de=42379> (Foto: André Künzelmann, UFZ).

fen von Eicosanoiden, einer Klasse von Signalmolekülen, die eine Vielzahl physiologischer Funktionen erfüllen [18]. Aquatische Pflanzenfresser, die sich von PUFA-armen Algen ernähren, weisen ein verringertes Wachstum oder eine verringerte Reproduktion auf [19, 20]. Die hauptsächlich von Kieselalgen (Diatomeen) gebildete Eicosapentaensäure (EPA) scheint hierbei einer der wichtigsten Faktoren für die Nahrungsqualität aquatischer Tiere zu sein [20, 21]. Cyanobakterien („Blaualgen“) hingegen gelten als minderwertige Nahrungsquelle, da sie normalerweise keine PUFAs und Sterole enthalten [22]. Darüber hinaus können verschiedene Algengruppen unterschiedliche Nährstoffstöchiometrien (molare C:P- und C:N-Verhältnisse) aufweisen, selbst wenn sie unter denselben Bedingungen wachsen [23], so dass die C:N:P-Stöchiometrie des Periphytons möglicherweise nicht stark mit der Nährstoffbelastung korreliert, wenn es in der Algengemeinschaft zu einer taxonomischen Verschiebung kommt. Im zweiten Experiment untersuchten wir daher die Hypothese, dass eine langfristige Phosphoranreicherung zu einer Zunahme des Anteils von Grünalgen und Cyanobakterien gegenüber Kieselalgen im Biofilm führt, was in einem geringeren relativen Gehalt an essentiellen langkettigen PUFAs in der periphytischen Gemeinschaft resultiert.

Es ist darüber hinaus zu erwarten, dass die Nahrungsqualität des Biofilms auch die Mobilität und das Futtersuchverhalten der Weidegänger beeinflusst und damit auch die Verteilung auf der Fläche. Diese Hypothese untersuchten wir im dritten Experiment unter naturnahen Bedingungen in der mobilen Mesokosmenanlage des Helmholtz-Zentrums für Umweltforschung – MOBICOS (Abbildung 2, [24]). Hier wurden kleine Digitalkameras über den Rinnen installiert, die in regelmäßigen Intervallen Fotos von der Rinne speicherten. Über die Auswertung dieser Fotoserien ließen sich anschließend Bewegungsmuster, Bewegungsgeschwindigkeiten und die von den Schnecken beweidete Biofilm-Fläche quantifizieren (Experiment 3).

Methoden

Zur Untersuchung der in Abbildung 1 dargestellten Hypothesen wurden insgesamt drei Experimente in Fließrinnen durchgeführt, welche mit gelöstem Phosphat gedüngt wurden. Experiment 1 und 2 erfolgten in kleinen, kreisförmigen Rinnen im Labor [25, 26], während Experiment 3 in einem naturnahen Szenario in der mobilen Mesokosmenanlage des Helmholtz-Zentrums für Umweltforschung – MOBICOS durchgeführt wurde (Abbildung 2, [24]). Alle drei Experimente wurden mit der Flussnapfschnecke *Ancylus fluviatilis* als Modellorganismus durchgeführt, da diese ein weit verbreiteter Weidegänger in europäischen Fließgewässern ist und sich hauptsächlich von Periphyton ernährt [27].

In dem ersten Experiment wurden Gruppen ähnlich großer *A. fluviatilis* Individuen in Rinnen platziert, die entweder mit phosphorarmem oder mit phosphorangereichertem natürlichem Periphyton bestückt waren. Nach einem Monat wurden die Periphytonkonsumptionsraten gemessen und zwischen den unterschiedlich gedüngten Versuchsansätzen verglichen. Eine detaillierte Methodenbeschreibung findet sich in [25].

In dem zweiten Experiment wurde natürliches Periphyton in Laborrinnen bei fünf ansteigenden Konzentrationen von gelöstem Phosphor gezüchtet, was einem trophischen Gradienten von hoch oligotroph bis hypereutroph entspricht. Nach einem Monat wurden aus jeder Rinne Periphytonproben entnommen und ihre taxonomische Zusammensetzung, Biomasse, C:P-Stöchiometrie und Fettsäurezusammensetzung gemessen. Eine detaillierte Methodenbeschreibung zu Experiment 2 findet sich in Iannino et al. [26].

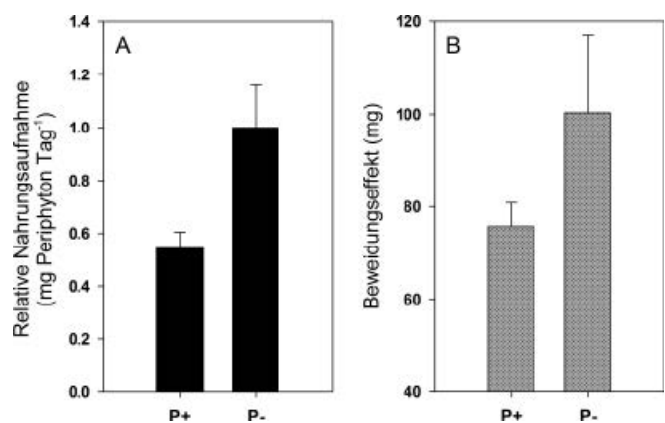


Abb. 3: Weidegänger fressen mehr, wenn die Algen nährstoffverarmt sind: Wenn benthische Weidegänger (hier die Flussnapfschnecke *Ancylus fluviatilis*) mit nährstoffverarmter Nahrung (Algenbiofilme) konfrontiert sind (Ansatz P- im Gegensatz zu dem Phosphat-angereicherten Ansatz P+), erhöhen sie ihre spezifische Fraßaktivität (sog. „kompensatorisches Fressen“), um auch auf nährstoffarmer Nahrung eine ausreichende Aufnahme des limitierenden Nährstoffs (hier Phosphor) zu gewährleisten. A) Auf die Schneckenbiomasse normalisierte Fraßrate als Algen-Trockenmasse pro Tag, sowie B) Differenz der Algenbiomasse zwischen Versuchsansätzen mit und ohne Weidegänger („Beweidungseffekt“ als Stärke der Top-down Kontrolle der Algenbiomasse durch Beweidung) als Differenz zwischen beweidetem und nicht-beweidetem Periphyton. Der Beweidungsdruck steigt mit abnehmender P-Verfügbarkeit.

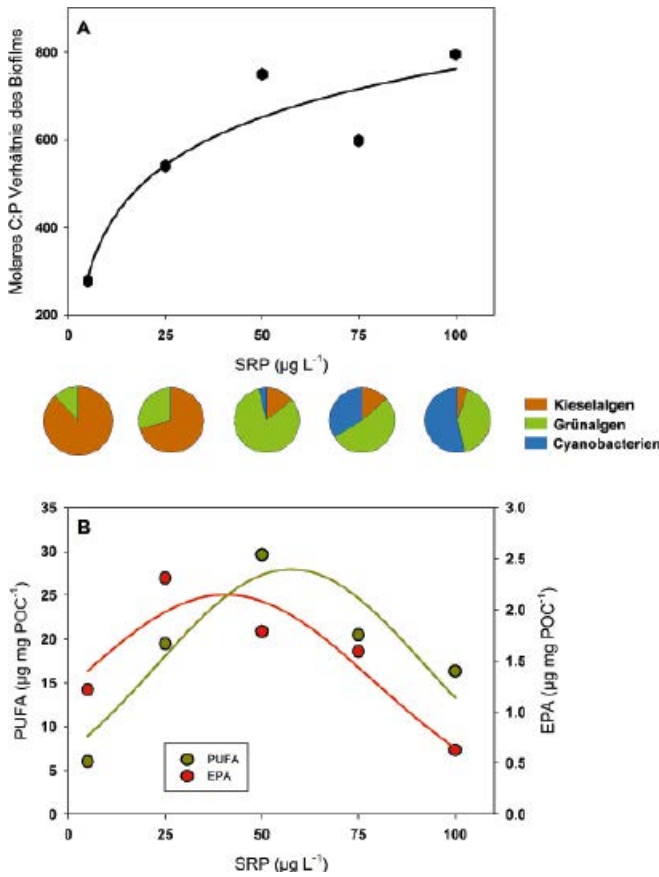


Abb. 4: Phosphorverfügbarkeit verändert die Biofilmgemeinschaft hin zu blaualgendominierten Gemeinschaften von schlechter Nahrungsqualität: Entlang eines experimentellen Gradienten gelösten Phosphors (5 Konzentrationsstufen gelösten reaktiven Phosphors (SRP) von 0-100 $\mu\text{g P/L}$) veränderten sich sowohl der relative (auf Kohlenstoff (C) bezogene) Phosphorgehalt der Algen (A), die taxonomische Zusammensetzung der Algengemeinschaft (Mitte) sowie der Gehalt des Algenbiofilms an essentiellen mehrfach ungesättigten Fettsäuren (PUFA) und der ernährungsphysiologisch besonders wertvollen PUFA EPA (B). Entgegen der intuitiven Erwartung sinkt der relative P-Gehalt der Algen bei höherer Verfügbarkeit gelösten Phosphors (C:P, oben), was vermutlich durch eine gleichzeitige Verschiebung der Artengemeinschaften von sehr effizient P nutzenden Kieselalgen hin zu weniger effizienten P-Nutzern wie Cyanobakterien („Blualgen“) erklärt werden kann. Auch der PUFA- bzw. EPA-Gehalt des Biofilms spiegelt diese Gemeinschaftsverschiebung von PUFA- und EPA-reichen Kieselalgen über Grünalgen (bei mittleren P-Konzentrationen) hin zu PUFA-armen Cyanobakterien wieder.

In dem dritten Experiment wurden Fließrinnen in der MOBICOS Mesokosmenanlage ([24] Abbildung 2) installiert. In einem zweifaktoriellen Experiment wurden die Nährstoffmengen (natürliche Konzentration in dem Fluss Holtemme von ca. $3 \mu\text{g SRP L}^{-1}$ plus Addition von SRP in einer Konzentration von ca. $60 \mu\text{g L}^{-1}$) manipuliert. Es etablierte sich die natürlichen Periphytongemeinschaften aus dem Fließgewässer und allen Rinnen wurden zudem *Ancylus fluviatilis* in natürlichen Dichten zugesetzt. Die durch die Schnecken beweidete Biofilmbereich wurden über die Analyse der Bilddateien ausgewertet (Iannino et al., unpublizierte Studie).

Ergebnisse

In dem ersten Experiment (Test der kurzfristigen Effekte) konnte der Nachweis erbracht werden, dass die Nahrungsqualität tatsächlich die Stärke der Top-down-Kontrolle beeinflusst: Hier war die biomassespezifische Nahrungsaufnahmerate der Flussnapfschnecke *A. fluviatilis* auf P-verarmtem Periphyton signifikant höher als auf P-gedüngtem Periphyton (Abbildung 3). Dadurch wurde die Periphytonbiomasse in den ungedüngten Ansätzen durch den Weidegänger überproportional stark reduziert im Vergleich zu den gedüngten Ansätzen (Abbildung 3).

Im zweiten Versuch (Langzeiteffekte) führte die P-Verfügbarkeit zu einer starken Änderung der taxonomischen Zusammensetzung des Periphytons (Abbildung 4). Hochwertige (in Bezug auf Nahrungsqualität) Kieselalgen waren bei 5 und 25 $\mu\text{g/L P}$ die vorherrschende Algengruppe in den Ansätzen. Die Kieselalgenhäufigkeit nahm mit zunehmender P-Verfügbarkeit ab, während die Häufigkeit der Grünalgen (Chlorophyten) bei 50 $\mu\text{g/L P}$ ihren Höhepunkt erreichte. Der Anteil der in Bezug auf Nahrungsqualität minderwertigen Cyanobakterien („Blualgen“) nahm mit der P-Verfügbarkeit stark zu (Abbildung 4). Überraschenderweise war das C:P-Verhältnis des Periphytons bei der geringsten Zugabe gelösten Phosphats am niedrigsten (d. h. der P-Gehalt war hier am höchsten) und stieg mit der P-

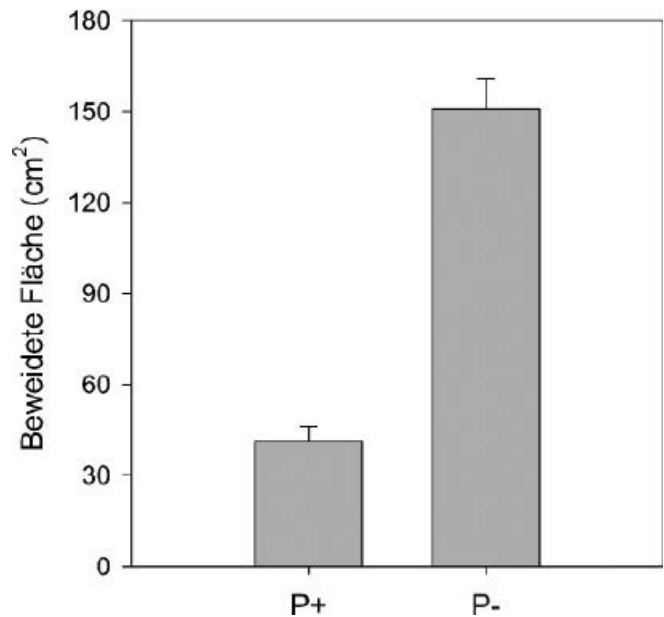


Abb. 5: Weidegänger erhöhen Mobilität und Aktionsradius auf nährstoffverarmten Algenbiofilmen und beweideten dadurch mehr Fläche: Bei geringer Verfügbarkeit gelöster Nährstoffe (hier Phosphor) sinkt sowohl die Algenbiomasse pro Fläche (Nahrungsquantität) als auch der spezifische Nahrungsgehalt dieser Algen (Nahrungsqualität). Zusammen verstärken sich diese beiden Faktoren zu einer massiven Erhöhung des Bewegungsradius und der Fraßaktivität der Weidegänger (*Ancylus fluviatilis*). Dies verstärkt in Summe die Top-down Kontrolle der nährstoffverarmten Biofilme durch Beweidung. Umgekehrt bedeutet das aber auch eine verringerte Top-down Kontrolle (und damit letztlich Eutrophierungskontrolle) der Biofilme unter Bedingungen höherer Nährstoffeinträge ins aquatische System. Gezeigt ist die Fläche der in 14 Tagen durch acht Schnecken mindestens einmal beweideten Fläche (Gesamtfläche: 167 cm^2).

Verfügbarkeit an (Abbildung 4). Der biomassespezifische PUFA-Gehalt des Periphytons war bei $50 \mu\text{g/L P}$ maximal. Die für Tiere ernährungsphysiologisch besonders wichtige Fettsäure EPA erreichte ihr Maximum bei $25 \mu\text{g/L P}$ (Abbildung 4).

Im dritten Experiment konnte gezeigt werden, dass die Nahrungsqualität des Biofilms auch die Mobilität und den Aktionsradius der Weidegänger beeinflusst. Bei nährstoffarmen Algenbiofilmen (die auch in geringerer Biomasse pro Fläche aufwachsen) deckte die Bewegungs- und Fraßaktivität der Schnecken eine wesentlich größere Fläche ab als auf nährstoffreichen Biofilmen (Abbildung 5).

Diskussion

Diese Studie verdeutlicht unterschiedliche Mechanismen, wie eine Nährstoffanreicherung zu einer schwächeren Top-down-Kontrolle des Periphytons führen kann. Es ist nicht nur bekannt, dass eine Nährstoffanreicherung in Fließgewässern die Biomasse des Periphytons erhöht (der Effekt der Eutrophierung) sondern auch, dass dieser Effekt häufig durch die Aktivität von Weidegängern ausgeglichen wird [6]. Wachstum und Verhalten der Weidegänger können jedoch stark vom relativen Nährstoffgehalt des Periphytons beeinflusst werden. Wenn der Nährstoffgehalt des Periphytons zu niedrig ist, um den Bedarf

der Weidegänger zu decken, können diese ihre Nahrungsaufnahme über das für den Energieerhalt nötige Niveau erhöhen, um so die Nährstoffaufnahme zu verbessern (kompensatorisches Fressen). Hier zeigen wir, dass eine Nährstoffanreicherung nicht nur direkt, sondern auch indirekt zu einer höheren Periphyton-Biomasse führen kann, indem sie die Fraßrate der Weidegänger und damit die Stärke der Top-down-Kontrolle verringert. Erhöhtes Wachstum und verringerte Kontrolle durch Weidegänger wirken also zusammen – es kommt zu einer Verstärkung der Eutrophierung.

Obwohl das kompensatorische Fressen den Weidegängern helfen kann, geringe Mengen an essentiellen Bestandteilen der Nahrung auszugleichen, kann eine solche Verhaltensreaktion mit energetischen Kosten verbunden sein. Sie kann daher bei einigen Weidegängern zu geringeren Wachstumsraten und einer geringeren Überlebensrate führen [28]. Ist der Anteil essentieller Bestandteile an der Nahrung gering, muss durch das kompensatorische Fressen deutlich mehr Nahrung und damit Kohlenstoff aufgenommen werden, um ausreichend essentielle Bestandteile zu erhalten. Die Aufnahme übermäßiger Kohlenstoffmengen erfordert jedoch kostspielige Mechanismen zu ihrer Beseitigung, wie z. B. eine erhöhte Kohlenstoffabgabe durch Ausscheidung oder Atmung [29]. Während kompensatorisches Fressen kurzfristig zu einem starken Fraßdruck auf das Periphyton führen kann, limitiert ein längerfristiger Nährstoffmangel Wachstum und Überleben der Weidegänger, was die Top-down Kontrolle über längere Zeiträume verringern sollte. Hier kommt allerdings ein zweiter Mechanismus ins Spiel: Nährstoffeinträge können langfristige Auswirkungen auf die Struktur der Periphytongemeinschaft und deren Nahrungsqualität haben, was sich wiederum auf das Wachstum und das Verhalten der Weidegänger und damit auf die Stärke der Top-down-Kontrolle auswirkt.

Genau dies wurden in dem zweiten Experiment untersucht: Hier wirkte sich die langfristige Phosphoranreicherung erheblich auf die taxonomische Zusammensetzung des Periphytons aus. Kieselalgen dominierten die Algengemeinschaft bei niedrigem Phosphorgehalt und wurden entlang des Phosphorgradienten allmählich ersetzt; zunächst durch Grünalgen, deren Häufigkeit bei mittlerer Phosphorverfügbarkeit ihren Höhepunkt erreichte, und dann durch Cyanobakterien („Blaualgen“) unter eutrophen Bedingungen. Eine solche Verschiebung in der taxonomischen Zusammensetzung führte zu starken und manchmal überraschenden Veränderungen der Nahrungsqualität. Der relative Gehalt der Algen an essentiellen Fettsäuren nimmt typischerweise mit höheren Phosphatkonzentrationen zu [13]. Daher stieg der relative PUFA-Gehalt im Periphyton zunächst mit der Phosphorverfügbarkeit an, erreichte einen Spitzenwert bei mittleren Phosphorwerten und nahm wieder ab, als der Anteil der Cyanobakterien zunahm. Andererseits erreichte der relative Gehalt an EPA bei einer relativ geringen Phosphorverfügbarkeit seinen Höhepunkt, was mit einem hohen Kieselalgenanteil zusammenfiel und den Nachweis stützt, dass EPA hauptsächlich in Kieselalgen vorkommt [30]. Diese Ergebnisse zeigen, dass die beste Periphyton-Nahrungsqualität für Pflanzenfresser in Bezug auf die Fettsäurezusammensetzung bei geringer bis mittlerer Phosphorverfügbarkeit zu finden war, was auf eine Wechselwirkung zwischen taxonomischen (Verschiebung der Gemeinschaftsstruktur) und nährstoffbezogenen (direkte Effekte von Phosphat auf die biochemische Zusammensetzung der Algen) Effekten zurückzuführen

Anzeige

Unser Expertentipp



Seminar

Bauen mit dem Fluss – Instream River Training
20. September 2022
in Karlsruhe
470,00 €/**390,00 €***

WebSeminar

Umsetzung der „Schonenden Gewässerunterhaltung“
3. Mai 2022
Online
165,00 €/**140,00 €***

Fachbuch

Fließgewässer-Renaturierung heute und morgen
Limnologie aktuell, Band 13
2011, 279 Seiten, Sonderformat
E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung
99,99 €

*1) für fördernde DWA-Mitglieder
**1) für DWA-Mitglieder

ist. Auch in natürlichen Plankton- und Fischgemeinschaften wurde gezeigt, dass der PUFA Gehalt, vermutlich aufgrund taxonomischer Unterschiede im Phytoplankton, mit der Trophie des Sees korreliert ist [31, 32]. Unsere Daten aus benthischen Algengemeinschaften unterstützen diese Befunde aus Freiwassergemeinschaften.

Das überraschendste Ergebnis des zweiten Experiments war jedoch die beobachtete Beziehung zwischen gelöstem Phosphor und dem C:P-Verhältnis des Periphytons. Das C:P-Verhältnis der Algen nimmt in der Regel ab, wenn die Phosphorverfügbarkeit steigt [13]. Hier wurde der gegenteilige Trend beobachtet, da das C:P-Verhältnis des Periphytons in der stark oligotrophen Behandlung am niedrigsten war und mit der Phosphorverfügbarkeit anstieg. Die wahrscheinlichste Erklärung für dieses Ergebnis ist, dass Kieselalgen möglicherweise weniger Biomasse pro Einheit assimilierten Phosphors aufbauen als Chlorophyten und Cyanobakterien, was selbst in einer oligotrophen Umgebung zu mäßig niedrigen C:P-Verhältnissen führt. Laborstudien haben in der Tat gezeigt, dass Kieselalgen unter den gleichen Bedingungen ein niedrigeres C:P-Verhältnis aufweisen als Chlorophyten [23]. Darüber hinaus wurde zwar noch nie eine negative Beziehung zwischen der Phosphorverfügbarkeit und dem Phosphorgehalt im Periphyton beobachtet, aber in mehreren Feldstudien in Fließgewässern wurde keine starke positive Beziehung zwischen den beiden Variablen gefunden [33; 34]. Daher deuten unsere Ergebnisse darauf hin, dass bei einer taxonomischen Verschiebung von Kieselalgen zu Chlorophyten und/oder Cyanobakterien ein steigender Phosphoreintrag den relativen Phosphorgehalt einer Algengemeinschaft verringern kann, anstatt ihn zu erhöhen. Da ein niedriger Algennährstoffgehalt die Fitness von Pflanzenfressern erheblich einschränkt [8], kann die Eutrophierung von Fließgewässern die Nahrungsqualität des Periphytons nicht nur im Hinblick auf die Fettsäurezusammensetzung, sondern auch auf die Nährstoffstöchiometrie verringern. Langfristig können Weidegänger dadurch geschädigt werden, was wiederum die Eutrophierung begünstigen könnte.

Das dritte Experiment zeigte, dass nicht nur die Fraßmenge, sondern auch das Bewegungsverhalten und die beweidete Fläche stark von der Nahrungsqualität der Biofilme moduliert werden. Letztendlich bestimmt die Nährstoffverfügbarkeit für die Algen, ob nahezu die gesamte Fläche des Periphytons von den Weidegängern kontrolliert wurde oder große Flächenanteile schlicht nicht beweidet werden. Sowohl die beweidete Fläche als auch die gefressene Menge an Biofilm wird somit dynamisch durch nahrungsqualitätsabhängige Verhaltensanpassungen der Weidegänger moduliert. Dies wirkt sich nicht nur direkt auf die Stärke der Top-down Kontrolle der Biofilme durch Beweidung aus, sondern erhöht zusätzlich die räumliche Heterogenität des Biofilm-Aufwuchses am Gewässergrund.

Schlussfolgerung

Eine zunehmende Zahl von Studien zeigt, dass es nicht nur die Nährstoffe sind, welche über das Ausmaß von Eutrophierung entscheiden. Vielmehr wirken eine Fülle weiterer Faktoren auf die Eutrophierung, d. h. auf die Dichte und Produktion von einzelligen Algen. Die Kontrolle durch Weidegänger ist dabei ein wichtiger Faktor, wobei bisher weitestgehend unbekannt war, wie die Stärke dieser Kontrolle gesteuert wird. Mit den hier vorgestellten Studien sind wir nun einen Schritt weitergekom-

men: Die Nahrungsqualität selber steuert maßgeblich, wie viel von den Algen gefressen wird. Kurzfristig verringert ein hohes Nährstoffangebot im Wasser den Beweidungsdruck, indem es zu einer besseren Nahrungsqualität und damit zu weniger Bedarf der Weidegänger führt. Eutrophierung wird so verstärkt. Langfristig wirken andere Mechanismen, die aber zu einem ähnlichen Effekt führen könnten: Überschreitet die Eutrophierung eine gewisse Grenze, nehmen schlecht fressbare Algen überhand. Das waren in unserem Experiment die Cyanobakterien mit einer sehr schlechten Nahrungsqualität. Oft werden in Fließgewässern aber auch Massenentwicklungen filamentöser Algen z. B. des Typs „Cladophora“ beobachtet, die ebenfalls nur schlecht gefressen werden können. Treten solch schlecht fressbare Formen auf, werden die Weidegänger vermutlich längerfristig geschädigt. Auch so könnte dann die Eutrophierung verstärkt werden. Solche langfristigen Effekte müssen aber noch detaillierter untersucht werden. Perspektivisch ist das Wissen über die Steuerung der Top-down-Kontrolle wichtig, um (i) alternative Strategien zum Umgang mit Eutrophierung zu erarbeiten und (ii) Schwellenwerte für ökologisch vertretbare Nährstoffbelastungen anzupassen.

Dank

Alexander Vossage hat maßgeblich die Mesokosmenexperimente (Experiment 3) umgesetzt. Herzlichen Dank auch an Maja Ilić, Leo Leson, Anna Herzog, Patrick Aurich (alle Uni Köln) und Suzette Soule (Univ. North Carolina) für die Unterstützung bei der Durchführung der Experimente und an Helmut Fischer (BfG) für hilfreiche Hinweise. Wir bedanken uns bei der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) für die finanzielle Förderung unter den Förderkennzahlen FI 1548/7-1 und WE 3545/9-1. Dieser Artikel basiert auf den im Literaturverzeichnis enthaltenen Originalbeiträgen [25, 26, 35, 36] sowie einem weiteren, bisher unpublizierten Datensatz zu Experiment 3.

Literatur

- [1] Wurtsbaugh, W.A., Paerl, H.W. & Dodds, W.K. (2019) Nutrients, eutrophication and harmful algal blooms along the freshwater to marine continuum. *WIREs Water*, 6: e1373.
- [2] Scharf, W. (2015) Ursachen und Folgen der Fließgewässereutrophierung mit Blick auf die Umsetzung der WRRL. *KW Korrespondenz Wasserwirtschaft*, 8: 219–224.
- [3] Scharf, W. (2011) Eutrophierungserscheinungen als Ursache von Defiziten des ökologischen Zustands der Mittelgebirgsfließgewässer? *WasserWirtschaft*, 101: 61–66.
- [4] Dodds, W.K. & Smith, V.H. (2016) Nitrogen, phosphorus, and eutrophication in streams. *Inland Waters*, 6: 155–164.
- [5] Weitere, M., Erken, M., Majdi, N., Arndt, H., Norf, H., Reinshagen, M., Traunspurger, W., Walterscheid, A. & Wey, J. K. (2018) The food web perspective on aquatic biofilms. *Ecological Monographs*, 88 (4): 543–559.
- [6] Hillebrand, H. (2002) Top-down versus bottom-up control of autotrophic biomass – a meta-analysis on experiments with periphyton. *Journal of the North American Benthological Society*, 21 (3): 349–369.
- [7] Scharf, W. & Völker, J. (2012) Einflussfaktoren und Bedeutung der Eutrophierungsprozesse in rithralen Fließgewässern. *KW Korrespondenz Wasserwirtschaft*, 5: 528–530.
- [8] Elser, J.J., Fagan, W.F., Denno, R.F., Dobberfuhl, D.R., Folarin, A., Huberty, A., Interland, S., Kilham, S.S., McCauley, E., Schulz, K.L., Sie-

- mann, E.H. & Sterner, R. (2000) Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 408: 578–580.
- [9] Fink, P. & Von, Elert E. (2006) Physiological responses to stoichiometric constraints: nutrient limitation and compensatory feeding in a freshwater snail. *Oikos*, 115: 484–494.
- [10] Hessen, D.O., Faerovig, P.J. & Andersen, T. (2002) Light, nutrients, and P:C ratios in algae: Grazer performance related to food quality and quantity. *Ecology*, 83: 1886–1898.
- [11] Peckarsky, B.L., McIntosh, A.R., Álvarez, M. & Moslemi, J.M. (2013) Nutrient limitation controls the strength of behavioural trophic cascades in high elevation streams. *Ecosphere*, 4 (9): 1–17.
- [12] Guo, F., Kainz, M.J., Sheldon, F. & Bunn, S.E. (2016) The importance of high-quality algal food sources in stream food webs – current status and future perspectives. *Freshwater Biology*, 61: 815–831.
- [13] Hill, W.R., Rinchar, J. & Czesny, S. (2011) Light, nutrients and the fatty acid composition of stream periphyton. *Freshwater Biology*, 56: 1825–1836.
- [14] Smith, V.H. (2003) Eutrophication of freshwater and marine ecosystems: a global problem. *Environmental Science and Pollution Research*, 10: 126–139.
- [15] Leland, H.V. & Porter, S.D. (2000) Distribution of benthic algae in the upper Illinois River basin in relation to geology and land use. *Freshwater Biology*, 44: 279–301.
- [16] McCall, S.J., Hale, M.S., Smith, J.T., Read, D.S. & Bowes, M.J. (2017) Impacts of phosphorus concentration and light intensity on river periphyton biomass and community structure. *Hydrobiologia*, 792: 315–330.
- [17] Taipale, S.J., Strandberg, U., Peltomaa, E., Galloway, A.W.E., Ojala, A. & Brett, M.T. (2013) Fatty acid composition as biomarkers of freshwater microalgae: analysis of 37 strains of microalgae in 22 genera and in seven classes. *Aquatic Microbial Ecology*, 71: 165–178.
- [18] Torres-Ruiz, M., Wehr, J.D. & Perrone, A.A. (2007) Trophic relations in a stream food web: importance of fatty acids for macroinvertebrate consumers. *Journal of the North American Benthological Society*, 26 (3): 509–522.
- [19] Wacker, A. & von Elert, E. (2004) Food quality controls egg quality of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*: The role of fatty acids. *Limnology & Oceanography*, 49 (5): 1794–1801.
- [20] Windisch, H.S. & Fink, P. (2018) The molecular basis of essential fatty acid limitation in *Daphnia magna*: A transcriptomic approach. *Molecular Biology*, 27: 871–885.
- [21] Kainz, M. Arts, M.T. & Mazumder, A. (2004) Essential fatty acids in the planktonic food web and their ecological role for higher trophic levels. *Limnology and Oceanography* 49: 1784–1793.
- [22] Von Elert, E., Martin-Creuzburg, D. & Le Coz, J.R. (2003) *Absence of sterols constrains carbon transfer between cyanobacteria and a freshwater herbivore* (*Daphnia galeata*). Proceedings of the Royal Society of London – Series B: Biological Sciences 270: 1209–1214.
- [23] Quigg, A., Finkel, Z.V., Irwin, A.J., Rosenthal, Y., Ho, T.Y., Reinfelder, J.R., Schofield, O., Morel, F.M.M. & Falkowski, P.G. (2003) The evolutionary inheritance of elemental stoichiometry in marine phytoplankton. *Nature*, 425: 291–294.
- [24] Fink, P., Norf, H., Anlander, C., Brauns, M., Kamjunke, N., Risse-Buhl, U., Schmitt-Jansen, M., Weitere, M. & Borchardt, D. (2020) Streamside mobile mesocosms (MOBICOS): A new modular research infrastructure for hydro-ecological process studies across catchment-scale gradients. *International Review of Hydrobiology* 105 (3-4): 63–73.
- [25] Iannino, A., Vosshage, A.T.L., Weitere, M. & Fink, P. (2019) High nutrient availability leads to weaker Top-down control of stream periphyton: Compensatory feeding in *Ancylus fluviatilis*. *Freshwater Biology*, 64: 37–45.
- [26] Iannino, A., Vosshage, A.T.L., Weitere, M. & Fink, P. (2020) Taxonomic shift over a phosphorus gradient affects the stoichiometry and fatty acid composition of stream periphyton. *Journal of Phycology*, 56 (6): 1687–1695.
- [27] Schössow, M., Arndt, M. & Becker, G. (2016) Response of gastropod grazers to food conditions, current velocity, and substratum roughness. *Limnologia*, 58: 49–58.
- [28] Darchambeau, F., Faerovig, P.J. & Hessen, D.O. (2003) How *Daphnia* copes with excess carbon in its food. *Oecologia*, 136: 336–346.
- [29] Hessen, D.O. & Anderson, T.R. (2008) Excess carbon in aquatic organisms and ecosystems: Physiological, ecological, and evolutionary implications. *Limnology and Oceanography*, 53 (4): 1685–1696.
- [30] Lang, I., Hodac, L., Friedl, T. & Feussner, I. (2011) Fatty acid profiles and their distribution patterns in microalgae: a comprehensive analysis of more than 2000 strains from the SAG culture collection. *BMC Plant Biology*, 11: 124.
- [31] Müller-Navarra, D.C., Brett, M.T., Park, S., Chandra, S., Ballantyne, A.P., Zorita, E. & Goldman, C.R. (2004) Unsaturated fatty acid content in seston and tropho-dynamic coupling in lakes. *Nature*, 427: 69–72.
- [32] Taipale, S.J., Vuorio, K., Strandberg, U., Kahilainen, K.K., Järvinen, M., Hiltunen, M., Peltomaa, E. & Kankaala, P. (2016) Lake eutrophication and brownification downgrade availability and transfer of essential fatty acids for human consumption. *Environment International*, 96: 156–166.
- [33] Fanta, S.E., Hill, W.R., Smith, T.B. & Roberts, B.J. (2010) Applying the light : nutrient hypothesis to stream periphyton. *Freshwater Biology*, 55: 931–940.
- [34] Hiatt, D.L., Back, J.A. & King, R.S. (2019) Effects of stream velocity and phosphorus concentrations on alkaline phosphatase activity and carbon:phosphorus ratios in periphyton. *Hydrobiologia*, 826: 173–182.
- [35] Iannino, A., Vosshage, A.T.L., Weitere, M. & Fink, P. (2021) Effects of phosphorus enrichment on the spatial heterogeneity of stream periphyton under uneven light conditions. *Hydrobiologia* 848: 2721–2729.
- [36] Iannino, A., Fink, P. & Weitere, M. (2021) Feedback between bottom-up and Top-down control of stream biofilm mediated through eutrophication effects on grazer growth. *Scientific Reports*, 11: 21621.

Autor*innen

Dr. Alessandra Iannino
 Zoologisches Institut der Universität Köln
 Zülpicherstrasse 47b
 50674 Köln
 und
 Department Fließgewässerökologie
 Helmholtz-Zentrum für Umweltforschung GmbH UFZ
 Brückstraße 3a
 39114 Magdeburg

E-Mail: alessandra.iannino@ufz.de

Prof. Dr. Markus Weitere
 Department Fließgewässerökologie
 Helmholtz-Zentrum für Umweltforschung GmbH UFZ
 Brückstraße 3a
 39114 Magdeburg

PD Dr. Patrick Fink
 Department Fließgewässerökologie und
 Department Aquatische Ökosystemanalyse
 Helmholtz-Zentrum für Umweltforschung GmbH UFZ
 Brückstraße 3a
 39114 Magdeburg

