

**Primärproduktion von Phytoplankton und Periphyton sowie
Nährstofflimitation und –konkurrenz mit aquatischen Makrophyten im
Pantanal, Mato Grosso (Brasilien)**

DISSERTATION

zur Erlangung des akademischen Grades

doctor rerum naturalium

(Dr. rer. nat.)

eingereicht an dem

Fachbereich Biologie der Universität Hamburg

von

Diplom-Biologin Maren Adler

geb. am 31.07.19971 in Bremen

Präsident der Universität Hamburg

Prof. Dr. Jürgen Lüthje

Dekan der Fakultät

Prof. Dr. Udo Wienand

Gutachter: 1. Prof. Dr. Wolfgang J. Junk

2. Prof. Dr. Hartmut Kausch

Genehmigt vom
Fachbereich Biologie der
Universität Hamburg
auf Antrag von Herrn Professor Dr. W. J. JUNK

Weitere Gutachter der Dissertation:
Herr Professor Dr. H. Kausch

Tag der Disputation: 21. Juni 2002

Hamburg, den 07. Juni 2002



Udo Wienand

Professor Dr. U. Wienand
Dekan

Inhalt

1	Einleitung	4
2	Beschreibung des Untersuchungsgebiets	5
2.1	Lage	5
2.2	Klima	9
2.3	Hydrologie	11
3	Untersuchungsgewässer	14
3.1	„Tümpel“	14
3.2	Baía Piuval	14
3.3	Überschwemmungsfläche	15
3.4	Vergleichsgewässer	15
4	Material und Methoden	20
4.1	Abiotische Parameter	24
4.2	Nährstoffe und Kohlenstoff	25
4.3	Chlorophyll-a	27
4.3.1	Phytoplankton	27
4.3.2	Periphyton	28
4.3.3	Metaphyton	30
4.4	Primärproduktion	31
4.4.1	Phytoplankton	31
4.4.2	Periphyton	34
4.4.3	Metaphyton	35
4.5	Bestimmung der Algengruppen	36
4.6	Versuchsbeschreibungen	36
4.6.1	Tank-Experiment	37
4.6.2	Enclosure-Experiment	40
5	Ergebnisse	42
5.1	Untersuchungsgewässer	42
5.1.1	Abiotische Parameter	42
5.1.2	Nährstoffverhältnisse	51
5.1.3	TN:TP-Verhältniss	54
5.1.4	Chlorophyll-a und Primärproduktion des Phytoplanktons im Jahresverlauf	55
5.1.5	Chlorophyll-a und Primärproduktion des Peri- und Metaphytens	57
5.1.6	Tagesgang von Licht und Primärproduktion	61
5.1.7	Korrelationen zwischen Chlorophyll-a und Nährstoffen	62
5.1.8	Primärproduktionsmessungen unter Nährstoffdüngung	67
5.1.9	Jahreszeitliche Sukzession der dominierenden Algengruppen	69
5.1.10	Ergebnisse der Vergleichsgewässer	69
5.2	Tank-Experimente	72
5.2.1	Abiotische Parameter	72
5.2.2	Nährstoffverhältnisse	79

5.2.3	Primärproduktion und Chlorophyll-a.....	83
5.2.4	Algen- und Makrophytenentwicklung	89
5.2.5	Veränderung des Versuchansatzes Dez99 bis Mrz00 nach 12 Wochen	94
5.3	Enclosure-Experiment	97
5.3.1	Abiotische Parameter	97
5.3.2	Nährstoffverhältnisse.....	98
5.3.3	Chlorophyll-a.....	99
5.3.4	Trockengewichte der Makrophyten am Ende des Versuchs	100
6	Diskussion	101
6.1	Das Wachstum von Algen und Makrophyten beeinflussende Faktoren.....	101
6.1.1	Einfluss limitierender Faktoren auf das Algenwachstum.....	101
6.1.2	Einfluss von Makrophyten auf das Algenwachstum.....	103
6.1.3	Einfluss von Algen auf das Makrophytenwachstum.....	106
6.2	Jahreszeitlicher Verlauf der Umweltfaktoren in den Untersuchungsgewässern im Vergleich zu bisherigen Untersuchungen in Zentral Amazonien und im Pantanal	107
6.2.1	Abiotische Faktoren.....	109
6.2.2	Nährstoffe	114
6.2.3	Welche Faktoren limitieren die Biomasse und die Primärproduktion der Algen?.....	116
6.2.4	Algenzusammensetzung	125
6.3	Tank-Experimente	130
6.3.1	Unter welchen Bedingungen dominierten die Makrophyten, unter welchen die Algen?.....	130
6.3.2	Lässt sich das Wachstum von Makrophyten und Algen ‚umschalten‘?.....	133
6.4	Enclosure-Experimente	134
7	Zusammenfassung	134
8	Literaturverzeichnis.....	138
9	Danksagungen.....	151
10	Lebenslauf.....	152
11	Publikationen und Beiträge zu wissenschaftlichen Tagungen.....	153

1 Einleitung

Studienobjekt der vorliegenden Arbeit ist das Pantanal, eines der weltweit größten Überschwemmungsgebiete, dessen große Teile sich über den Nordwesten Brasiliens erstrecken. Ziel dieser Arbeit ist es festzustellen, welchen Einfluss der Flutpuls – die periodische Überflutung – und die damit einhergehenden wechselnden Nährstoffbedingungen auf die Primärproduktion des Phytoplanktons und Periphytons im Pantanal haben und welche Auswirkung dieser jahreszeitlich bedingte Wechsel auf das Konkurrenzverhalten zwischen Makrophyten und Phytoplankton ausübt.

Die Studie soll mit Hilfe von Freilandstudien und Experimenten zur Kenntnis der Primärproduktion des Pantanal-Ökosystems beitragen, wobei den Freilandstudien ein größeres Gewicht zukommt. Die Bestimmung der Algenbiozönosen auf Artebene bildet keinen Schwerpunkt der Arbeit, die wichtigsten Gruppen werden jedoch erfasst. Das Metaphyton wird in dieser Arbeit ebenfalls untersucht, um dessen Bedeutung für das Pantanal-Ökosystem ermessen zu können. Zur besseren Einschätzung der Ergebnisse werden diese mit denen von Untersuchungen der zentralamazonischen Überschwemmungsflächen der nährstoffreichen Weißwasserflüsse (*várzeas*) und der nährstoffarmen Schwarzwasserflüsse (*igapos*) verglichen, über die schon zahlreiche Arbeiten vorliegen (z.B. SCHMIDT, 1973a, 1976, 1982; RAI & HILL, 1984; SETARO & MELACK, 1984).

Es liegen bisher wenige Arbeiten über die Auswirkungen des Flutpulses auf die Nährstoffbedingungen, Algenzusammensetzung, Primärproduktion und die Makrophyten im Pantanal vor.

Die Arbeiten von DE-LAMONICA-FREIRE et al. (1992), DE-LAMONICA-FREIRE & HECKMAN (1996), HECKMAN (1996) und OLIVEIRA & CALHEIROS (2000) liefern Ergebnisse über die Phytoplanktonzusammensetzung im Pantanal.

Limnologische Arbeiten im nördlichen Pantanal wurden von PINTO-SILVA (1980), PINTO-SILVA et al. (1984), SAIJO (1987), DA-SILVA & PINTO-SILVA (1989), DA SILVA (1990), PINTO-SILVA (1991), HECKMAN (1994) und FINCK (1997) durchgeführt. Für das südliche Pantanal liegen für Seen einige gewässerchemische Untersuchungen von CUNHA (1943), BRUM & SOUZA (1985) und MOURÃO (1989) vor, die POR (1995) zu einer hydrochemischen Charakterisierung heranzieht. HAMILTON et al. (1995) führten wasseranalytische Untersuchungen im Zusammenhang mit Überflutungsmustern am Rio Taquari und am Rio Paraguay durch.

Die Nährstoffverhältnisse in den Böden des Pantanals untersuchten DYNIA & CUNHA, (1984), Wachstums-Analysen von Makrophyten führten PENHA et al. (1998) durch, Studien über das Zooplankton liegen von ROCHA et al. (1995) und HECKMAN (1998b) vor, die chemische Komposition von Makrophyten wurde von DA SILVA & PINTO-SILVA (1989) analysiert und das

Verhältnis von Vegetation und Umweltbedingungen stellt die Arbeit von ZEILHOFER & SCHESSL (1999) vor.

Trotz vieler Forschungsarbeiten, die den Einfluss verschiedener Bedingungen und deren Interaktionen auf das Wachstum von Makrophyten und Phytoplanktern untersuchen (z.B. KUFEL & OZIMEK; 1994, GROSS, 1995; O`DELL et al., 1995; VAN DONK & GULATI, 1995; GROSS et al., 1996; WIUM-ANDERSEN, 1987; SØNDERGAARD & MOSS, 1998) herrschen noch erhebliche Defizite, die zur vollständigen Klärung dieser komplexen Zusammenhänge führen. Insbesondere im Pantanal besteht großer Bedarf über die Aufklärung der Bedingungen, die zu erhöhtem Makrophyten- oder Phytoplanktonwachstum führen. Die Makrophyten sind als Nährstoffreservoir sehr bedeutend. Sie fixieren die im Wasser gelösten Nährstoffe, verhindern den Austrag mit der fließenden Welle und erhalten damit die Fertilität des Ökosystems (z.B. HOWARD-WILLIAMS & JUNK, 1977; JUNK, 1980; JUNK et al., 1989; HECKMAN, 1994).

Folgende Fragen sollen im Rahmen dieser Arbeit beantwortet werden:

- Welche Faktoren beeinflussen die Primärproduktion und das Wachstum des Phytoplanktons im Jahresverlauf?
- Wie hoch ist die Primärproduktion des Phytoplanktons und des Periphytons in verschiedenen Habitaten des Pantanals?
- Gibt es saisonale Unterschiede in der Primärproduktion?
- Ist die Produktion des Pantanal-Ökosystems in der aquatischen Phase nährstofflimitiert?
- Wirkt sich eine Düngung des Systems produktionssteigernd auf das Phytoplankton aus?
- Unter welchen (Nährstoff-)Bedingungen wechselt das natürliche System von einem Makrophyten dominierten zu einem Phytoplankton dominierten System ?

2 Beschreibung des Untersuchungsgebiets

2.1 Lage

Das Pantanal ist eines der größten Feuchtgebiete der Erde und liegt in der Tiefebene des Rio Paraguay, die sich zwischen dem archaischen brasilianischen Schild und den Anden gebildet hat. Der Großteil des Überschwemmungsgebietes befindet sich zwischen 16 ° und 21 ° südlicher Breite und 55 ° und 58 ° westlicher Länge und teilt sich damit auf die beiden brasilianischen Bundesstaaten Mato Grosso und Mato Grosso do Sul auf. Kleinere Teile des Pantanals liegen in Bolivien und Paraguay. Die Ausdehnung des Pantanals auf

brasilianischer Seite wird mit einer Nord-Süd-Ausdehnung von ca. 450 km und einer Ost-West-Ausdehnung von 300 km auf 137.000 km² geschätzt (HAMILTON et al., 1996; POR, 1995). Im Nordosten wird das Pantanalbecken durch eine scharfe Bruchkante von der ca. 600 m höher liegenden *Chapada dos Guimarães* abgegrenzt (Abb. 2-1).

Die Untersuchungen dieser Arbeit wurden in einer naturräumlichen Untereinheit (nach ADAMOLI, 1982), dem Pantanal von Poconé vorgenommen, ca. 100 km entfernt von Cuiabá, der Hauptstadt Mato Grossos. Ausgangspunkt für die Felduntersuchungen war die Fazenda Ipiranga, die sich 10 km südlich von Poconé befindet. Diese ist über die Schotter-Piste, die Transpantaneira (MT 060), die Poconé und Porto Jofre (ca. 145 km entfernt) verbindet, erreichbar (Abb. 2-2)

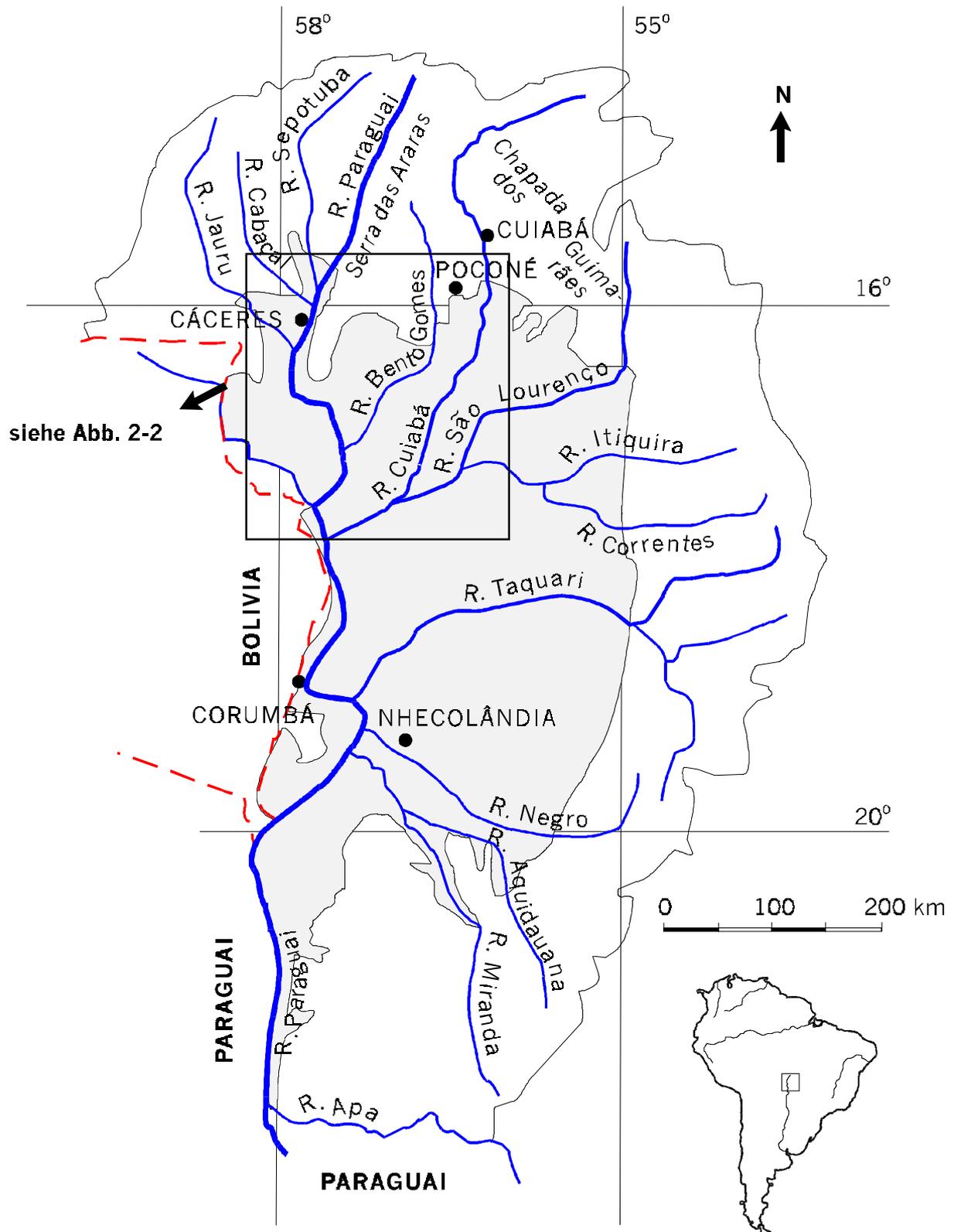


Abb. 2-1
Die Lage des Pantanals (brasilianischer Teil) in Südamerika. Quelle: E. Bustorf (Max-Planck-Institut, Plön).



Abb. 2-2
Ausschnitt des nördlichen Pantanals. Quelle: E. Bustorf (Max-Planck-Institut, Plön).

2.2 Klima

Das Klima der Untersuchungsregion wird einerseits durch ihre Lage am Südrand der Innertropen und andererseits durch ihre Beckenlage zwischen den westlich gelegenen Anden und den östlich gelegenen zentralbrasilianischen Mittelgebirgen bestimmt (TARIFA, 1986).

Nach der Klassifikation von Köppen gehört das Klima des Pantanals zu den tropischen Regenwaldklimaten in der Ausprägung des Savannenklimas, mit extremer Trockenzeit im Winter und weitgehend gleichbleibenden Temperaturen über das ganze Jahr (BLÜTHGEN, 1966).

In den Sommermonaten, Dezember bis März, sorgen konvergierende feucht-heiße Luftmassen aus äquatorialer Richtung für heftige Niederschläge, die aber i.d.R. nur von kurzer Dauer sind (FRANCO & PINHEIRO, 1982).

In den Wintermonaten, Juni bis September, gerät das Pantanal in den Einfluss trockener Luftmassen aus südöstlicher und westlicher Richtung (LOUREIRO et al., 1982). So werden in den Wintermonate ähnlich hohe Maximaltemperaturen wie im Sommer erreicht (ZEILHOFER, 1996). Im Winter kann das Pantanal allerdings zuweilen in den Einflussbereich von antarktischen Polarfront-Ausläufern kommen, die zu Kälteeinbrüchen (sogenannten *frigens*) führen.

Temperatur

Die Temperaturen sind in Cuiabá mit durchschnittlich zwischen 24 und 28 °C über das ganze Jahr ausgeglichen hoch. Höchsttemperaturen von 40 bis 45 °C werden in Cuiabá an einzelnen Tagen in den Monaten September und Oktober erreicht, während die niedrigsten Temperaturen von 6-8 °C in den Monat Juli fallen (vgl. auch Abb. 23). Die mittlere tägliche Temperaturschwankung im langjährigen Mittel beträgt in Cuiabá um die 4 °C (ZEILHOFER, 1996). Während der kurzzeitigen Kälteeinbrüche im Winter können tageszeitliche Temperaturunterschiede von über 15 °C auftreten. Dabei kann die Temperatur für mehrere Tage auf unter 10 °C absinken, selten auch auf Minimaltemperaturen von bis zu 1 °C.

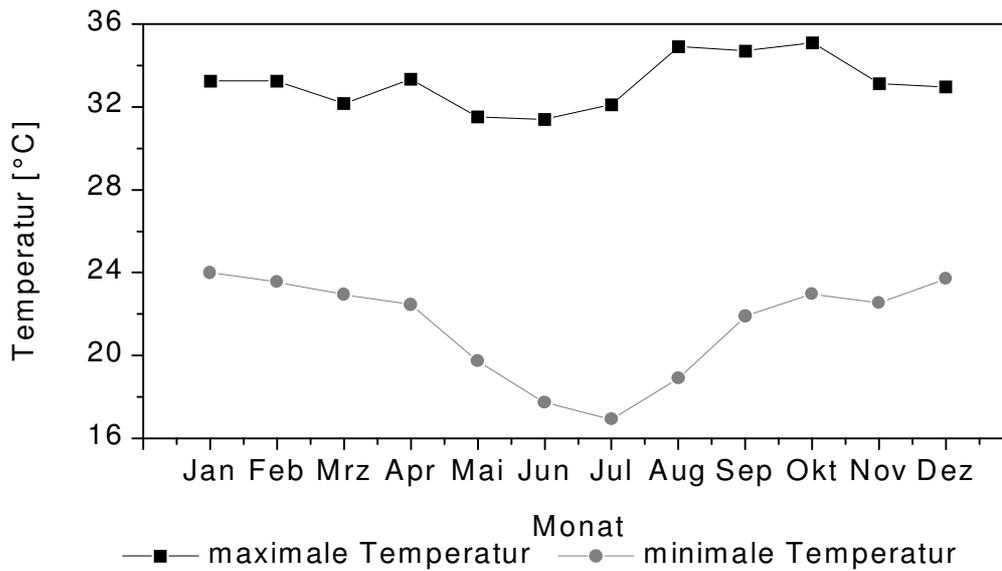


Abb. 2-3

Monatliche mittlere nächtliche Tiefst- und monatliche mittlere Tageshöchsttemperaturen (°C) in Cuiabá in dem Zeitraum von 1999 bis 2001. Die Daten stammen von der meteorologischen Station in Varzêa Grande/Cuiabá.

Niederschlag

Gegenüber den wenig schwankenden, hohen Durchschnittstemperaturen weisen die Niederschläge eine ausgeprägte periodische Verteilung auf, mit einer Regenzeit von Oktober bis April und einer Trockenzeit von Mai bis September, wobei diese jährlich sehr variabel auftreten kann. Die Monate November und März sind mit über 200 mm Niederschlag i.d.R. die regenreichsten Monate. Die Monate Juni, Juli und August sind bis auf wenige Regenereignisse mit weniger als 10 mm Niederschlag die niederschlagärmsten Monate. Während der Sommermonate November bis April fallen etwa 60 – 70 % der gesamten Niederschlagsmenge des Jahres. Im Jahr 2000 belief sich das Jahresmittel in Cuiabá auf 1127 mm.

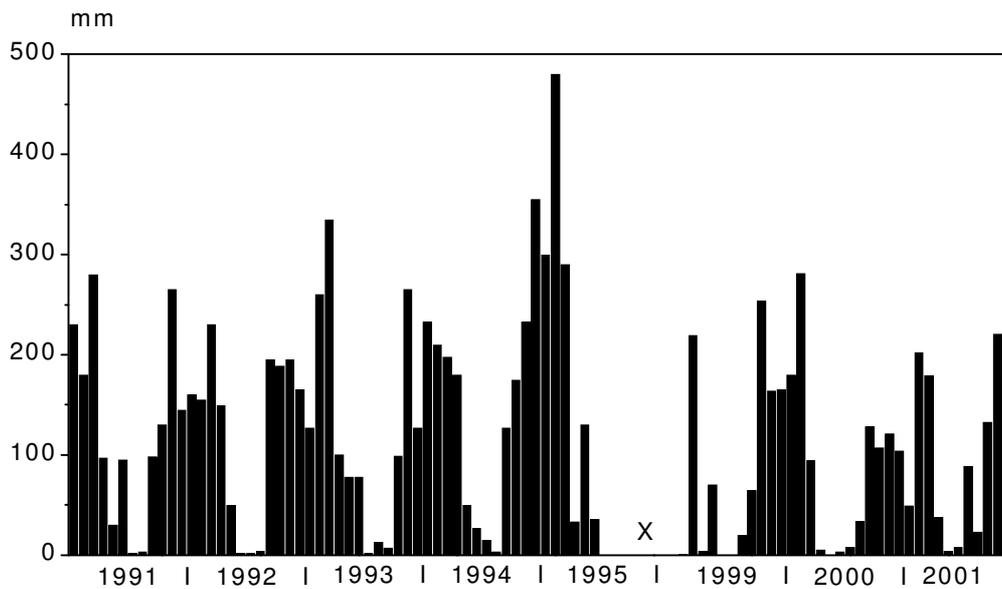


Abb. 2-4

Monatlicher Niederschlag, aufgenommen an der meteorologischen Station in Varzea Grande. Daten von Januar 1991 bis Juni 1995 aus HECKMAN (1998a). Daten von März 1999 bis November 2001 aus dem Internet (www.wetteronline.de). Für den mit x gekennzeichneten Zeitraum waren keine Daten verfügbar.

Relative Luftfeuchtigkeit und Evapotranspiration

Werte der Relativen Luftfeuchte der letzten Jahre liegen von der Wetterstation in Cuiabá nicht vor, so muss auf ältere Erhebungen zurück gegriffen werden.

Die Relative Luftfeuchte lag an der Fazenda Ipiranga in den Jahren 1992/1993 (PEP, Projeto Ecologia do Gran Pantanal) im Monatsmittel fast über die ganze Zeit hinweg über 85 % und war mit Werten zwischen 83,9 und 89,6 % im Jahresverlauf sehr konstant.

PONCE (1995) errechnete für das nördliche Pantanal einen Abflusskoeffizienten von 0,22 und für das gesamte Pantanal 0,08, d.h. im Mittel fließen im nördlichen Pantanal 22 % des Niederschlagswassers ab, während es für das gesamte Pantanal nur 8 % sind. Unter Berücksichtigung des Grundwasserabflusses wird die Evapotranspiration auf 88-90 % geschätzt (PONCE, 1995).

2.3 Hydrologie

Das Pantanal wird nur zu geringen Teilen vom Grundwasser gespeist und ist größtenteils von den jahreszeitlich und lokal sehr unterschiedlich starken Regenfällen beeinflusst. Das Wasser gelangt hauptsächlich über eine große Anzahl von Flüssen in das Pantanal. Die meisten von ihnen entstehen in dem Hochplateau, das das Pantanal umgibt. Die Hauptflüsse, die aus dem Norden in das Pantanal fließen sind der Obere Rio Paraguay, der Rio Cuiabá und deren viele Nebenflüsse. Südlich des Rio Cuiabá fließen noch einige andere

Flüsse vom Osten in Richtung Rio Paraguay. Eine kleinere Anzahl von Flüssen aus Bolivien und Paraguay stellen ein weiteres Verbindungsglied zwischen Osten und Westen her (Abb. 2-1).

Das Wasser des Pantanals entfließt hauptsächlich durch den Unteren Rio Paraguay, eines Nebenflusses des Rio Paraná. Das Wasser erreicht den Atlantischen Ozean durch den Rio de la Plata zwischen Argentinien und Uruguay .

Es liegen bisher nur wenige Daten über die Wasserbewegungen im Pantanal selbst vor. Es gibt jedoch regelmäßige Aufzeichnungen an einigen Stellen des Rio Paraguay und des Rio Cuiabá seit den frühen 1970ern, die einige Informationen über den Wasserfluss in das und aus dem Pantanal heraus liefern.

Die Wasserstandmaxima im Rio Cuiabá bilden sich immer einige Monate vor denen im Rio Paraguay aus (HECKMAN, 1998a). Cuiabá ist stark von den Regenfällen in dem höhergelegenen Umland beeinflusst, in dem sich durch seine Lage stärkere Regenfälle ereignen als im Pantanal selbst. Tägliche Wasserstandsschwankungen sind im Rio Cuiabá sehr hoch, und können durch einzelne Regenereignisse sogar bis zu zwei Metern betragen. Die höchsten Wasserstände werden i.d.R. gegen Ende der Regenzeit erreicht. Nachdem die Regenfälle aussetzen, fällt der Wasserstand sehr schnell ab. Im Rio Paraguay dagegen betragen die Wasserstandsschwankungen an einem Tag nur wenige Zentimeter. Diese Gegebenheiten spiegeln den Flut-Rückhalte-Effekt des Pantanals auf das Fluss-System wider.

Aufgrund der leichten Neigung des Überschwemmungsgebietes und der Blockierung durch Sedimente ist der Abfluss durch das Pantanal von Nord nach Süd nur recht langsam (VALVERDE, 1972; ALVARENGA et al., 1984). Das Ergebnis ist ein sehr viel späterer Anstieg des Wasserspiegels in Corumbá als in Cuiabá und ein kontinuierlicher Anstieg des Wasser nach Einsetzen der Trockenzeit. So wird auch der höchste Wasserstand im Pantanal von Mato Grosso do Sul erst mit einer vier monatlichen Verzögerung erreicht, während der Höchststand im Pantanal von Mato Grosso mehr oder weniger zeitgleich mit den Perioden der stärksten Regenereignisse fällt.

Das Pantanal kann also als eine Art natürliches Flut-Rückhaltebecken bezeichnet werden, das den Flutpuls aus den es in der Regenzeit speisenden Flüssen auffängt. Das Wasser fließt dann verzögert in den Rio Paraguay, und lässt dessen Wasserstandsschwankungen sehr viel regelmäßiger erscheinen.

Durch die über das Jahr unterschiedlich hohen Regenfälle und deren Auswirkung auf den Wasserstand im Pantanal ergeben sich für dieses vier unterschiedliche Jahreszeiten, die nach ihren portugiesischen Worten benannt werden:

Während der *enchente* (steigender Wasserstand) überfluten die Graslandschaften der Trockenzeit mit einsetzender Regenzeit i.d.R. zwischen September und November. Sie

können jedoch schnell wieder trocken fallen, sobald der erste Regen nachlässt. Die länger anhaltende Überschwemmung beginnt erst, wenn das Wasser der Flüsse des höher liegenden Einzugsgebiets zu steigen beginnt und über die Ufer tritt (HECKMAN, 1998a). Ein schneller Wechsel der physikalischen und chemischen Bedingungen ist für die *enchente* charakteristisch.

Während der *cheia* (Hochwasserstand) ist der Großteil des Pantanal überschwemmt und der Wasserstand erreicht mit einer Höhe zwischen 0,5 und 2 m sein Maximum i.d.R. im Januar. Die einzigen nicht überschwemmten Gebiete stellen die sogenannten Capões und Cordilheiras dar, Landhügel, die etwas erhöht wie Inseln aus der Überschwemmungsfläche herausragen.

Während der *vazante* (fallender Wasserstand) beginnt der Wasserspiegel wegen des nachlassenden Regens wieder zu sinken bis terrestrische Graslandschaften die Flächen nach Trockenfallen in der *seca* (Trockenphase) wieder erobern. Die Landschaften werden zum großen Teil als Weideland für Rinder genutzt.

Von Jahr zu Jahr kann es aufgrund von sehr trockenen bzw. sehr regenreiche Perioden zu hohen Schwankungen des hydrologischen Kreislaufes kommen.

Der Wechsel von aquatischer und terrestrischer Phase führt zu einem extremen Wechsel insbesondere von Krautpflanzen und ist für die Nährstoffsituation des Pantanal einer der wichtigsten Faktoren (PRADO et al., 1994).

3 Untersuchungsgewässer

3.1 ‚Tümpel‘

Die im folgenden als ‚Tümpel‘ (Nr. 2 in Abb. 3-2) bezeichnete Wasserstelle, ist eine künstlich ausgehobene tiefere Stelle (20 x 10 m), die fast das gesamte Jahr über mit Wasser gefüllt ist und während der Trockenzeit als Viehtränke dient. Sie liegt ca. 800 m in nördlicher Richtung von der Fazenda Ipiranga (Nr.1 in Abb. 3-2) entfernt. Während der Überschwemmungsphase steht das Wasser des ‚Tümpels‘ mit dem der Überschwemmungsfläche in Verbindung. Der Wasserstand des ‚Tümpels‘ kann während der Regenzeit auf 2,5 m ansteigen, nur während extremer Trockenzeit trocknet der ‚Tümpel‘ ganz aus. Während des Hochwasserstandes ist das Wasser transparent und die Oberfläche größtenteils von den Schwimmblättern der Seerose *Nymphaea amazonum* bedeckt. Während des Niedrigwasserstandes ist das Wasser von Algen dominiert, trüb und grün. Die Probestelle, die mit einem Holzgerüst vor auf der Überschwemmungsfläche weidenden Rindern geschützt wurde, befand sich in der Mitte des ‚Tümpels‘.

3.2 Baía Piuval

Die Baía Piuval (Nr. 3 in Abb. 3-2) ist ein durchflossener See, der permanent Wasser führt. Er befindet sich ca. 5 km östlich der Fazenda Ipiranga und wird vom Rio Bento Gomes durchflossen, der in Ausnahmefällen trocken fallen kann. Das Einzugsgebiet des Bento Gomes liegt vorwiegend im Kristallin, weshalb er relativ sedimentarm ist. Das mitgeführte Sediment wird annähernd vollständig in der Baía Piuval abgelagert (ZEILHOFER, 1996), was dem Wasser eine transparente leicht bräunliche Färbung verleiht.

Die wurzelnde und sich über Ausläufer vegetativ vermehrende Makrophyte *Eichhornia azurea* wird an tieferen Stellen von der frei schwimmenden Form *Eichhornia crassipes* ersetzt, die sich während der Trockenzeit besonders stark vermehrt und schließlich große Teile der Oberfläche einnehmen kann. Es kommt zu der Ausbildung, schwimmender Eichhornia-Verbände - sogenannter *batumes*.

Der Wasserstand der Baía schwankt zwischen ca. 3 m während der Hochwasserphase und ca. 30 cm zu Niedrigwasserzeiten.

Die Probestellen sind über die von der Fazenda Ipiranga angelegten Stege mit einem Boot zu erreichen und befinden sich ca. 50 m vom Ufer entfernt.

3.3 Überschwemmungsfläche

Als Überschwemmungsfläche wird die Fläche bezeichnet, die während der Regenzeit überflutet und während der Trockenzeit austrocknet. Während der Trockenzeit dominieren terrestrische Graslandschaften, die als Weideland für Rindvieh genutzt werden. Zu Hochwasserzeiten ist das Wasser sehr klar und wird von aquatischen Makrophyten dominiert. Der Wasserstand unterliegt großen jährlichen Schwankungen und kann an tiefliegenden Stellen eine Höhe von bis zu 2 Metern annehmen. Als Probestelle wurde die Überschwemmungsfläche direkt vor der Fazenda (nördliche Richtung) gewählt. Diese Probestelle wurde mit einem Stacheldrahtzaun vor den weidenden Rindern geschützt.

3.4 Vergleichsgewässer

Am 28.09.2000 und 05.10.2000 (während der Trockenzeit) wurden vergleichsweise noch zwei Wasserstellen und zwei Gewässer untersucht. Die beiden Wasserstellen befinden sich an der Transpantaneira (WS1) und an der Zufahrt zur Fazenda Ipiranga (WS2) (Abb. 3-2). Die beiden Gewässer liegen in der Nähe der Feldstationen Fazenda Retiro Novo und Fazenda Retiro Carvoã bei Pirizal (vgl. Abb. 2-2). Es handelt es sich um die Baía Coqueiro (WS3) und die Baía das Pedras (WS4) (Abb. 3-3).

WS1 und WS2 sind kleine Wassertümpel, die während der Trockenzeit nicht ganz austrocknen und von Algen grün getrübt sind. Die Baía Coqueiro ist durch zwei Kanäle (*Corixinho* und *Corixão*) mit dem Rio Piraim, mit einem temporär austrocknenden Kanal (*Landi*) und einer Überschwemmungsfläche (*Brejo*) verbunden und ist jahreszeitlichen Wasserstandschwankungen ausgesetzt. Die Wasserhöhe schwankt zwischen 90 cm in der Trockenzeit und 1,8 m in der Überschwemmungsphase (PINTO-SILVA, 1980; DA SILVA, 1990). Auch die Baía das Pedras trocknet während der Trockenzeit nicht aus, sie steht über den durch die Baía Coqueiro führenden *Landi* mit dieser in Verbindung. Der Wasserstand schwankt zwischen 2,5 und 4 m.

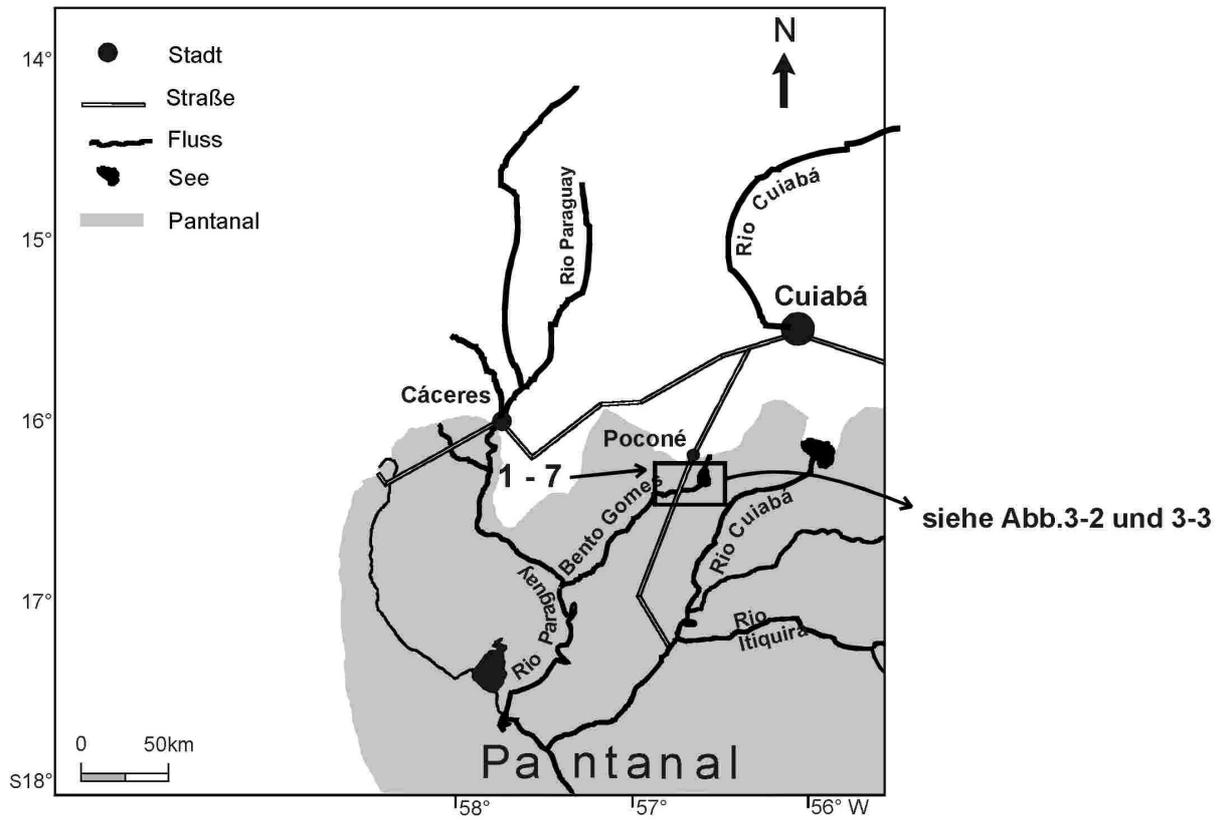


Abb. 3-1

Das Untersuchungsgebiet: das Pantanal von Poconé. Quelle: E. Bustorf (Max-Planck-Institut, Plön).

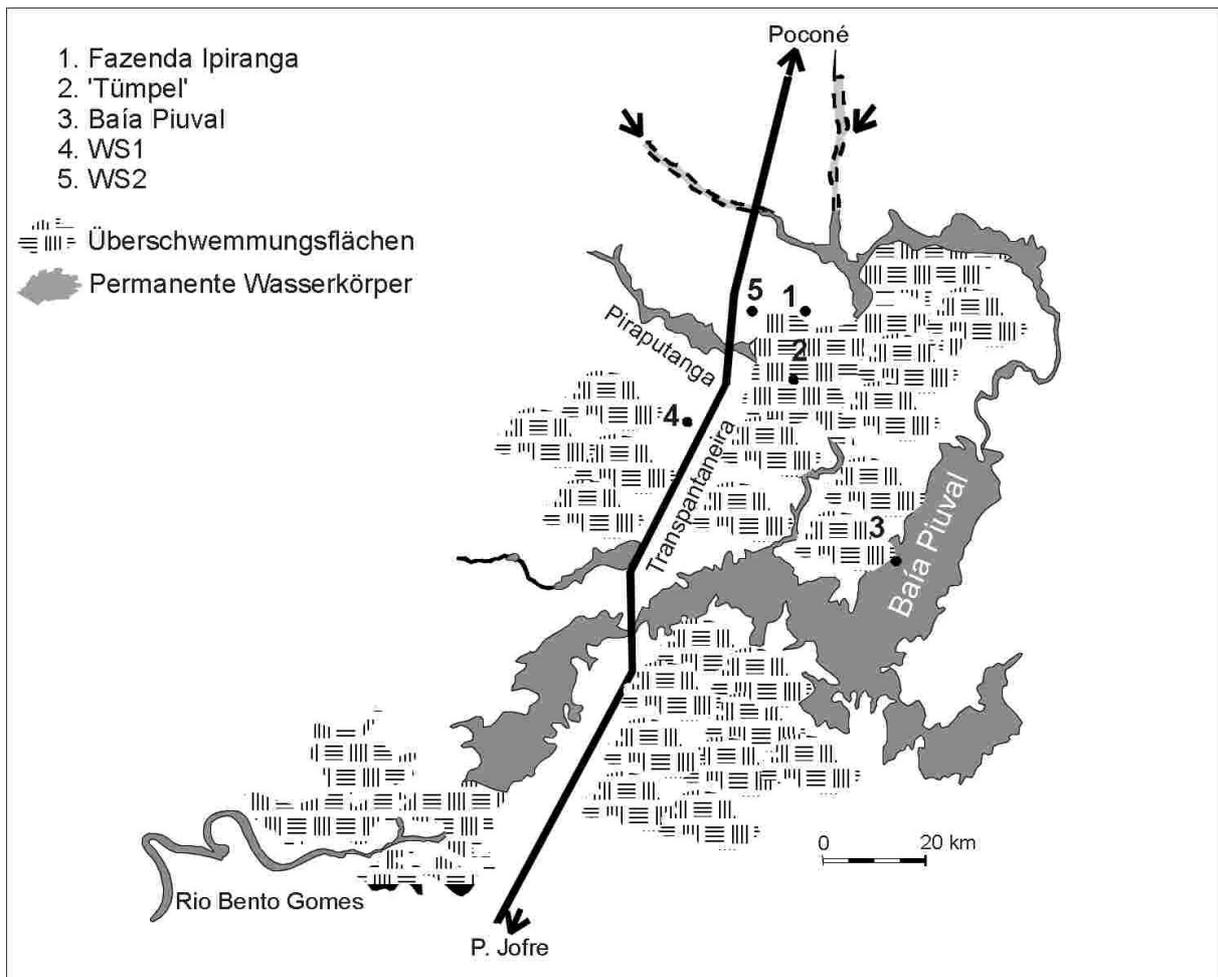


Abb. 3-2
 Ausschnitt aus dem Pantanal von Poconé mit eingezeichneten Probenahmestellen. Quelle: E. Bustorf (Max-Planck-Institut, Plön).

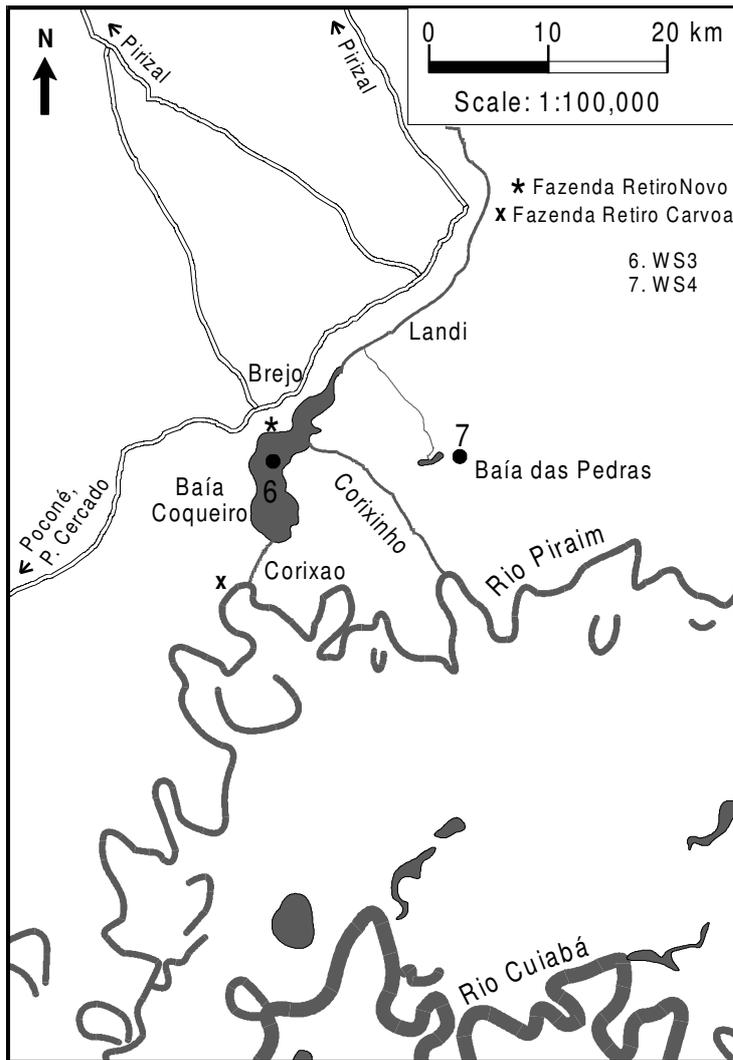


Abb. 3-3
 Ausschnitt des Pantanals in der Nähe der Feldstationen Pirizal mit eingezeichneten Probenahmestellen der zwei Vergleichsgewässer. Quelle: E. Bustorf (Max-Planck-Institut, Plön).

CHEIA

SECA

‚Tümpel‘



Baía Piuval



Überschwemmungsfläche



Abb. 3-4

Fotos des ‚Tümpels‘, der Baía und der Überschwemmungsfläche während der *cheia* und *seca*.

4 Material und Methoden

Der ‚Tümpel‘, die Baía Piuval und die Überschwemmungsfläche wurden von März 1999 bis Dezember 2000 in regelmäßigen Abständen beprobt. Dabei wurden folgende Parameter während der verschiedenen Überschwemmungsphasen aufgenommen:

- abiotische Parameter (pH, Leitfähigkeit, Sauerstoff, Temperatur und Licht)
- Konzentrationen des gelösten anorganischen Kohlenstoffs (DIC)
- Nährstoffkonzentrationen (Ammonium, Nitrit, Nitrat, Gesamtstickstoff, Phosphat und Gesamtphosphor)
- Chlorophyll-a Gehalt von Phytoplankton, Periphyton und Metaphyton
- C-Aufnahmerate von Phytoplankton, Periphyton und Metaphyton sowie deren Zusammensetzung

Der Zeitpunkt der Probenahme und der Messung der abiotischen Parameter variierte aus logistischen Gründen, wurde aber i.d.R. in den frühen Morgenstunden zwischen 7 und 9 Uhr durchgeführt.

Die Aufnahme der abiotischen Parameter und die Probenahme für die Nährstoff- und Chlorophyll-a Analyse und die Zusammensetzung des Phytoplanktons erfolgte in den einzelnen Gewässern ein bis vier mal pro Monat, während die C-Aufnahmerate des Phytoplanktons nur ein mal pro Monat und Gewässer aufgenommen wurde (Termine der Probenahme und der Primärproduktions-Messungen siehe Tab. 4-1 und Tab- 4-2).

Da die Gewässer im Tagesverlauf gemischt wurden, wurden die Proben für die Nährstoff- und Chlorophyll-a Analyse, die Messung der C-Aufnahmerate und die Bestimmung des Phytoplanktons dem Gewässer als Mischprobe der obersten 50 cm entnommen (bzw. wenn der Wasserstand geringer als 50 cm war, als Mischprobe der gesamten Wassertiefe). Nur an einzelnen Tagen, an denen die C-Aufnahmerate in zwei Tiefen gemessen wurde, wurde auch die Chlorophyll-a Konzentration für zwei Tiefen getrennt ermittelt. Die DIC Konzentration wurde nur für die Tage analysiert, an denen auch Messungen der C-Aufnahmeraten durchgeführt wurden. Die Zusammensetzung des Phytoplanktons wurde nur für einige ausgewählte Tage während der jeweiligen Überschwemmungsphase ausgewertet. Die Messung der C-Aufnahmerate, die Analyse des Chlorophyll-a Gehalts und die Probenahme für die Zusammensetzung des Periphytons und Metaphytens während der jeweiligen Expositionszeiten (vgl. Tab. 4-3 und Tab. 4-4) erfolgte in ein- bis zweiwöchentlichem Abstand. Die Unregelmäßigkeiten bei der Probenahme sind darauf zurück zu führen, dass die Probestellen in den Übergangszeiten teilweise nicht zugänglich waren.

Am 28.09.2000 und 05.10.2000 erfolgte vergleichsweise in vier weiteren Gewässern (vgl. 3.4) die Aufnahme der abiotischen Parameter, die Messung der C-Aufnahmerate des Phytoplanktons (ohne Nährstoffdüngung) und die Probenahme für die Analyse von Chlorophyll-a und Nährstoffen.

Tab. 4-1

Termine der *in situ* Messung der abiotischen Parameter und der Probenahme für die Nährstoff- und Chlorophyll-a Analysen und die Zusammensetzung des Phytoplanktons in den drei Gewässern.

„Tümpel“	Baía	Ü-Fläche
15.04.99*	11.05.99	26.03.99
11.05.99	26.06.99°	31.03.99
26.05.99°	15.06.99	05.04.99
07.06.99	05.10.99	08.04.99°
05.07.99*	16.11.99	09.04.99°
05.10.99*	22.11.99*	10.04.99
10.11.99	30.11.99	13.04.99°
16.11.99	06.12.99	14.04.99
22.11.99	13.12.99	15.04.99°
30.11.99	10.01.00	16.04.99°
06.12.99	17.01.00	20.04.99
13.12.99	24.01.00	22.04.99°
10.01.00*	31.01.00	27.04.99°
17.01.00	07.02.00	23.11.99°
24.01.00	15.02.00	30.11.99°
31.01.00	21.02.00	07.12.99°
07.02.00	28.02.00	14.12.99°
15.02.00	09.03.00	18.01.00°
21.02.00	15.03.00	25.01.00°
28.02.00	21.03.00	01.02.00°
09.03.00	04.04.00	07.02.00°
15.03.00	10.04.00	15.02.00°
21.03.00	17.04.00	22.02.00°
04.04.00	25.04.00	09.03.00
10.04.00	04.05.00	21.03.00
17.04.00	07.05.00	04.04.00
25.04.00	22.05.00	10.04.00
04.05.00	06.06.00	17.04.00
07.05.00	13.06.00	25.04.00
22.05.00	21.06.00°	04.05.00
28.05.00*	26.06.00	07.05.00
06.06.00	09.07.00	
20.06.00*	03.10.00°	
04.07.00	13.11.00	
19.07.00	21.11.00	
10.10.00*		
07.11.00*		
21.11.00°		
05.12.00		

* keine Abiotik

° nur Abiotik

• keine Nährstoffanalyse

Tab. 4-2

Termine der Primärproduktionsmessungen des Phytoplanktons mit und ohne Nährstoffzugabe in den drei Gewässern. (o): Messung nur in 10 cm Tiefe; (o/u): Messung in 10 cm und in einem Meter Tiefe.

„Tümpel“	Baía	Überschwemmungs- fläche
mit Nährstoffzugabe:		
15.04.99 (o/u)	15.06.99 (o/u)	06.04.99 (o)
11.05.99 (o/u)	18.01.00 (o)	10.03.00 (o)
07.06.99 (o/u)	22.02.00 (o)	11.04.00 (o)
11.01.00 (o)	22.03.00 (o/u)	07.05.00 (o)
16.02.00 (o)	04.05.00 (o)	
15.03.00 (o/u)	16.06.00 (o)	
26.04.00 (o/u)		
22.05.00 (o/u)		
20.06.00 (o)		
19.07.00 (o)		
ohne Nährstoffzugabe:		
05.10.99 (o)	05.10.99 (o)	
10.10.00 (o)	03.10.00 (o)	
07.11.00 (o)	21.11.00 (o)	
05.12.00 (o)		

Tab. 4-3

Expositionszeiträume der Elektrophorese-Streifen und Termine der Probenahme für die Chlorophyll-a Analyse und die Primärproduktionsmessung des Periphytons in den verschiedenen Gewässern. (o): Aushang der Streifen nur in 10 cm Tiefe (o/u): Aushang der Streifen in 10 cm und in einem Meter Tiefe.

„Tümpel“	Baía	Überschwemmungsfläche
Expositionszeitraum: 23.03.99-21-04.99 (o/u)		23.03.99-21-04.99 (o)
Probenahme:		
Woche	Woche	Woche
31.03.99 1		31.03.99 1
08.04.99 2		08.04.99 2
14.04.99 3		14.04.99 3
21.04.99 4		21.04.99 4
Expositionszeitraum: 10.05.99-08.06.99 (o/u)	10.05.99-25.05.99 (o/u)	
Probenahme:		
Woche	Woche	
18.05.99 1	18.05.99 1	
25.05.99 2	25.05.99 2	
01.06.99 3		
08.06.99 4		
Expositionszeitraum: 17.11.99-28.12.00 (o)	30.11.99-25.01.00 (o)	
Probenahme:		
Woche	Woche	
23.11.99 1	07.12.99 1	
30.11.99 2	14.12.99 2	
07.12.99 3	11.01.00 6	
14.12.99 4	18.01.00 7	
21.12.99 5	25.01.00 10	
28.12.99 6		
Expositionszeitraum: 04.04.00-29.05.00 (o/u)	04.04.00-07.06.00 (o/u)	04.04.00-04.05.00 (o)
Probenahme:		
Woche	Woche	Woche
11.04.00 1	11.04.00 1	11.04.00 1
25.04.00 3	25.04.00 3	19.04.00 2
09.05.00 5	09.05.00 5	25.04.00 3
29.05.00 8	07.06.00 8	04.05.00 4

Tab. 4-4

Expositionszeiträume der Schwämme und Termine der Probenahme für die Chlorophyll-a Analyse und die Primärproduktion des Metaphytons in den verschiedenen Gewässern. Der Aushang der Schwämme erfolgte nur in 10 cm Tiefe.

Tank	Baía	Überschwemmungs-fläche
Expositionszeitraum:		
19.01.00-10.03.00	19.01.00-10.03.00	
Probenahme:		
Woche	Woche	
01.02.00	2	01.02.00 2
29.02.00	6	29.02.00 6
10.03.00	7	10.03.00 7
15.03.00	8	
Expositionszeitraum:		
12.04.00-07.06.00	12.04.00-23.05.00	12.04.00-09.05.00
Probenahme:		
Woche	Woche	Woche
18.04.00	1	18.04.00 1
09.05.00	4	04.05.00 3
23.05.00	6	09.05.00 4
07.06.00	8	23.05.00 6 (bereits trocken)

4.1 Abiotische Parameter

Die Aufnahme der abiotischen Parameter pH, Leitfähigkeit, Sauerstoff und Temperatur erfolgte mit Hilfe von WTW-Sonden *in situ* in den einzelnen Gewässern und in den Versuchsansätzen. Mit Ausnahme des pH-Wertes wurden die abiotischen Parameter in den Gewässern im Tiefenprofil aufgenommen (10 cm Abstand). Das Wasser der Versuchsansätze wurde vor der Messung durchmischt.

pH: pH 330i, Messbereich $-2,000$ bis $19,999 \pm 0,005$ pH (Das Gerät eignete sich nicht für die Messung in höheren Wassertiefen. Der pH-Wert wurde deshalb in den Gewässern in einer Mischprobe der obersten 50 cm gemessen.)

Leitfähigkeit: Cond 330i, Messbereich $0,0 \mu\text{S}/\text{cm}$ bis $500 \text{ mS}/\text{cm} \pm 0,5$ % des Wertes

Sauerstoff: Oxi 330i, Messbereich $0,00$ bis $90,0 \text{ mg}/\text{l}$ bzw. $0,0$ bis 600 % Sättigung $\pm 0,5$ % des Wertes

Temperatur: Cond 330i, Messbereich $-5,0$ bis $105,0 \text{ }^\circ\text{C} \pm 0,1 \text{ K}$

Lichtklima:

Unterwasserlichtintensität:

Die Messung der Photonenflussdichte der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR, 400 nm bis 700 nm) erfolgte mit Hilfe eines Lichtsensors sphaerisch in verschiedenen Tiefen des Wassers. LI-COR, Model LI-250 Light Meter, Messbereich $0,01$ bis $19999 \mu\text{mol}/\text{s m}^2 \pm 0,5$ % des Wertes (bei 0 bis $50 \text{ }^\circ\text{C}$).

Sichttiefe (SD):

Die Sichttiefe wurde mit einer Secchi-Scheibe (weiß, 33 cm Durchmesser) bestimmt.

Euphotische Tiefe (Zeu):

Als euphotische Tiefe wird die Zone bezeichnet, in die noch 1 % der PAR (photosynthetically active radiation) der Oberfläche dringt, und in der eine positive Energiebilanz aus der Photosynthese möglich ist (LAMPERT & SOMMER, 1993).

Die abiotischen Parameter konnten aus logistischen und organisatorischen Gründen nicht immer zur selben Tageszeit aufgenommen werden. Da aber insbesondere der Sauerstoff- und DIC-Gehalt sowie der pH-Wert stark tageszeitabhängig waren (vgl. Abb. 5-7 bis Abb. 5-10), ist die Vergleichbarkeit der dargestellten abiotischen Parameter mitunter etwas problematisch. Aufgrund der geringen Ionenkonzentration im Wasser des Pantanals, insbesondere während der Hochwasserphasen, war es schwierig den genauen pH-Wert festzustellen, es dauerte sehr lange bis sich der Wert stabilisierte.

4.2 Nährstoffe und Kohlenstoff

Die Mischproben der obersten 50 cm wurden in einer dunklen Polyethylen-Flasche (5 l) bis zum Feldlabor transportiert. Für die Bestimmung der Parameter $\text{PO}_4\text{-P}$, $\text{NH}_4\text{-N}$, $\text{NO}_3\text{-N}$, $\text{NO}_2\text{-N}$ und DIC wurde die Wasserprobe filtriert. Die Filtration erfolgte direkt nach der Probenahme im Feldlabor an der Fazenda Ipiranga über Cellulose Acetat-Filter (Sartorius, Porenweite $0.45\ \mu\text{m}$, $\varnothing\ 50\ \text{mm}$). Die filtrierten Proben für die Bestimmung von $\text{PO}_4\text{-P}$, $\text{NH}_4\text{-N}$, $\text{NO}_3\text{-N}$ und $\text{NO}_2\text{-N}$ und die unfiltrierten Proben für die TN- und TP-Bestimmung wurden je in eine 120 ml Polyethylen-Flasche gefüllt. Die Proben für $\text{NO}_3\text{-N}$, $\text{NO}_2\text{-N}$, TN- und TP wurden mit zwei Tropfen 0,1 molarer HCl-Lösung angesäuert. Für die DIC-Bestimmung wurde ein Standard-Vial (6 ml) bis zum Rand mit der filtrierten Wasserprobe gefüllt und luftdicht verschlossen. Alle Proben wurden bis zur weiteren Analyse im Labor der Universidade Federal de Mato Grosso (UFMT) in Cuiabá bei einer Temperatur von -20°C eingefroren.

Folgende Methoden wurden angewandt (NWG = Nachweisgrenze):

$\text{NH}_4\text{-N}$ (Ammoniumstickstoff)

Für die Doppelbestimmung wurden je 40 ml des Filtrats mit 4 ml Salicylsäure und 4 ml eines Ammoniumreagenz (NaOH + Dichlorisocyanursäure) versetzt und auf 50 ml aufgefüllt. Die Farbintensität des dabei entstehenden Indophenolblau ist dem Ammoniumgehalt der Messlösung proportional und kann photometrisch gemessen werden (AURAND et al., 1991). Die Bestimmung erfolgte mit dem Spektralphotometer (Spektralphotometer, Spectronic Genesis 5/Milton Roy) in einer 1 cm-Küvette bei der Wellenlänge von 665 nm nach dem Verfahren DIN 38 406-E5, NWG 0,005 mg/l.

NO₂-N (Nitritstickstoff)

Für die Doppelbestimmung wurden je 40 ml des Filtrats mit 1 ml Sulfanilamidlösung versetzt und auf 50 ml aufgefüllt. Die Farbintensität des dabei entstehenden Diazonkomplex ist dem Nitritgehalt der Messlösung proportional und kann photometrisch gemessen werden (AURAND et al., 1991).

Die Bestimmung erfolgte mit dem Spektralphotometer (Spektralphotometer, Spectronic Genesis 5/Milton Roy) in einer 1 cm-Küvette bei der Wellenlänge von 540 nm nach dem Verfahren DIN EN 26777-D10, NWG 0,005 mg/l.

NO₃-N (Nitratstickstoff)

Für die Doppelbestimmung wurden je 50 ml des Filtrats mit 2 ml Ammoniumchloridlösung versetzt und über eine Kadmiump-Kupfer-Säule gegeben, die Nitrat zu Nitrit reduziert. Anschließend wurden 25 ml der Probe mit 1 ml Sulfanilamidlösung versetzt und auf 50 ml aufgefüllt. Die Farbintensität des dabei entstehenden Diazonkomplex ist dem Nitritgehalt der Messlösung proportional und kann photometrisch gemessen werden. Die Differenz des Nitritgehaltes der reduzierten und der nicht reduzierten Probe, gibt den Nitrat-Gehalt der Probe an (AURAND et al., 1991).

Die Bestimmung erfolgte mit dem Spektralphotometer (Spektralphotometer, Spectronic Genesis 5/Milton Roy) in einer 1 cm-Küvette bei der Wellenlänge von 540 nm nach dem Verfahren DIN 38 405-D9, NWG 0,005 mg/l.

TN (Gesamtstickstoff)

Die Messung der TN-Konzentration (Dreifachbestimmung) erfolgte durch Phosphorsäureaufschluss am Multi N/C[®] 3000 (Analytik Jena) nach DIN 38 409-H27, Messbereich 0,05 – 5000 mg/l.

PO₄-P (Ortho-Phosphat)

Für die Doppelbestimmung wurden je 40 ml des Filtrats mit 1 ml Ascorbinsäure und 2 ml Schwefelmolybdänsäure versetzt und auf 50 ml aufgefüllt. Die Farbintensität des dabei entstehenden reduzierten Phosphormolybdänblaus ist dem Orthophosphatgehalt der Messlösung proportional und kann photometrisch gemessen werden (AURAND et al., 1991).

Die Bestimmung erfolgte mit dem Spektralphotometer (Spektralphotometer, Spectronic Genesis 5/Milton Roy) in einer 1 cm-Küvette bei er Wellenlänge von 880 nm nach dem Verfahren DIN 38 405-D11-1, NWG 0,005 mg/l.

TP (Gesamtphosphor)

Für die Bestimmung des Gesamtphosphorgehaltes (Doppelbestimmung) wurden pro Probe 50 ml der unfiltrierten Probe mit 4 ml Kaliumperoxodisulfat-Lösung versetzt und eine Stunde bei 105 °C gekocht. Durch diesen Aufschluss werden sämtliche Phosphorverbindungen in die gelöste Form umgewandelt und können anschließend nach der Zugabe von 1 ml Ascorbinsäure und 2 ml Schwefelmolybdänsäure am Spektralphotometer (Spektralphotometer, Spectronic Genesis 5/Milton Roy), bestimmt werden (AURAND et al., 1991).

Die Bestimmung erfolgte mit dem Spektralphotometer (Spektralphotometer, Spectronic Genesis 5/Milton Roy) in einer 1 cm-Küvette bei einer Wellenlänge von 880 nm nach dem Verfahren DIN 38 405-D11-4, NWG 0,005 mg/l.

DIC (Gelöster anorganischer Kohlenstoff)

Die Messung der DIC Konzentration erfolgte als Dreifachbestimmung durch einen Phosphorsäureaufschluss am Multi N/C[®] 3000 (Analytik Jena). Erfasst wurde der im Wasser gelöste Gehalt des Kohlenstoffs von HCO³⁻ und CO₃²⁻. Das Verfahren erfolgte nach DIN 38 409-H27, Messbereich 0,05 – 5000 mg/l.

4.3 Chlorophyll-a

4.3.1 Phytoplankton

Das Probenwasser wurde nach der Entnahme aus dem Gewässer (Mischprobe der obersten 50 cm) in einer dunklen Polyethylen-Flasche (5 l) aufbewahrt und zum Feldlabor transportiert. Für die Doppelbestimmung wurden je zwischen 20 und 2000 ml der jeweiligen Probe (abhängig von der Algendichte im Wasser) über Glasfaser-Mikrofilter (Whatman[®] GF/C, Rückhaltevermögen 1,3 µm, Ø 50 mm) bei einem Druck von ca. 660 mbar filtriert. Der Raum war währenddessen leicht abgedunkelt. Die in Filterpapier und Aluminiumfolie eingewickelten Filter lagerten bis zur Extraktion im Labor der UFMT in Cuiabá bei einer Temperatur von -20 °C.

Für die Extraktion wurden die Filter in einem abgedunkeltem Raum in Aceton (100 %) zermörsert, der Extrakt in Zentrifugengläser überführt (≤ 10 ml) und für 15 Minuten bei einer Umdrehung von 3000 pro Minute zentrifugiert (*Heraeus* Zentrifuge). Anschließend wurden die Proben dekantiert und in 10 ml Kolben gefüllt (ggf. bis zur Marke mit Aceton aufgefüllt). Die Bestimmung der Chlorophyll-a Konzentration erfolgte photometrisch (Spektralphotometer, Spectronic Genesis 5/Milton Roy). Die Extinktion des Filtrats wurde je nach Algenkonzentration in 5 oder 1 cm Küvetten bei einer Wellenlänge von 663 nm gemessen. Parallel dazu erfolgte die Bestimmung der Korrekturwerte für die Trübung bei 750

nm. Nach Ansäuerung der Proben mit 2N HCl (Endmolarität: 6 mmol/l HCl) wurde nach 15 bis 30 Minuten erneut die Extinktion bei 663 nm und 750 nm gemessen.

Vor der Ansäuerung wurde die Extinktion von Chlorophyll-a und den Phaeopigmenten aufgenommen. Das HCl wandelt das Chlorophyll-a in Phaeopigment um. Anschließend wurde nur noch die Phaeopigmentfraktion erfasst. Die Bestimmung erfolgte nach dem Verfahren DIN 38412-L16 (verändert; siehe auch VOLLENWEILER, 1969; LORENZEN, 1967; VERNON, 1960).

Die Umrechnung der Extinktion in Konzentrationen von Chlorophyll-a und Phaeopigmenten erfolgte nach folgender Formel (VOLLENWEIDER, 1969):

$$\beta_c = ((A_v - A_n) \cdot R \cdot V_e \cdot 10^3) / ((R-1) \cdot V_p \cdot d \cdot \alpha)$$

Hierin bedeuten:

β_c = Massenkonzentration des Chlorophyll-a [$\mu\text{g/l}$]

A_v = Extinktion des Extrakts vor Ansäuerung, gemessen bei 663 nm

A_n = Extinktion des Extrakts nach Ansäuerung, gemessen bei 663 nm (ggf. Trübungskorrektur beider Extinktionswerte bei 750)

R = Verhältnis von $A_v:A_n$ für reines Chlorophyll-a (' Säurequotient')

V_e = Volumen des Extraktes [ml]

V_p = Volumen der filtrierten Wasserprobe [l]

d = Schichtdicke der Küvette [cm]

α = spezifischer Absorptionskoeffizient für Chlorophyll-a [$l/(\mu\text{g} \cdot \text{cm})$]

10^3 = Korrekturwert

Wenn der spezifische Absorptionskoeffizient α für Chlorophyll-a in Aceton (100%) für die Wellenlänge 664-663 nm zu 92,6 (VERNON, 1960) und der Quotient R für reines Chlorophyll-a zu 1,7 angenommen wird, lautet die Gleichung:

$$\beta_c = (26,2 \cdot (A_v - A_n) \cdot V_e) / (V_p \cdot d)$$

4.3.2 Periphyton

Das Periphyton bezeichnet den Aufwuchs von Mikroalgen an submersen Oberflächen (LAMPERT & SOMMER, 1993), die sowohl Steine als auch pflanzliches Material wie Blätter und Stengel darstellen können.

Für die Besiedlung von Periphyton wurden Elektrophorese-Streifen aus Cellulose-Acetat (Schleicher & Schnell, 5 x 15 cm) verwendet. Die Streifen wurden in der Mitte längs eingeschnitten, so dass der obere Rand von 5 cm noch zusammenhielt (vgl. Abb. 4-1A). Zehn so eingeschnittener Streifen wurden zu Beginn jeder Expositionszeit vertikal an einem

Draht befestigt (vgl. Abb. 4-1B). Um die Streifen vor Fraß von Fischen zu schützen, wurde der Draht ab dem 10.05.1999 mit den aufgehängten Streifen in einer Rolle aus Maschendraht eingehängt. Diese Rolle wurde für mehrere Wochen (vgl. Tab. 4-3) in einer Wassertiefe von 10 cm – oberer Rand der Streifen - exponiert, um das Periphytonwachstum anhand der Chlorophyll-a Konzentration während der Expositionszeit quantifizieren zu können. Teilweise wurden die Streifen auch in einem Meter Tiefe (vgl. Tab. 4-3) exponiert. An jedem Probenahmetag (vgl. Tab. 4-3) wurden zwei Streifen (2,5 cm x 10 cm) für die Chlorophyll-a Bestimmung entnommen und vorsichtig mit über GF/C-Filter (Whatman®, Rückhaltevermögen 1,3 µm, Ø 50 mm) filtriertem Seewasser abgespült. Die Streifen wurden in Filterpapier und Aluminiumfolie eingewickelt und bei einer Temperatur von -20 °C eingefroren. Die weitere Behandlung der Proben erfolgte wie unter 4.3.1 beschrieben. Die Berechnung erfolgte mit der gleichen Formel, die Werte wurden dabei auf die Fläche des Substrates (Elektrophorese-Streifen) umgerechnet:

$$\beta_c = ((A_v - A_n) \cdot R \cdot V_e \cdot 10^4) / ((R-1) \cdot F_p \cdot d \cdot \alpha)$$

Hierin bedeuten:

β_c = Massenkonzentration des Chlorophyll-a [mg/m²]

A_v = Extinktion des Extrakts vor Ansäuerung, gemessen bei 663 nm

A_n = Extinktion des Extrakts nach Ansäuerung, gemessen bei 663 nm (ggf. Trübungskorrektur beider Extinktionswerte bei 750)

R = Verhältnis von $A_v:A_n$ für reines Chlorophyll-a (' Säurequotient')

V_e = Volumen des Extraktes [ml]

F_p = Fläche des eingesetzten Streifens [cm²]

d = Schichtdicke der Küvette [cm]

α = spezifischer Absorptionskoeffizient für Chlorophyll-a [l/(µg • cm)]

10^4 = Korrekturwert

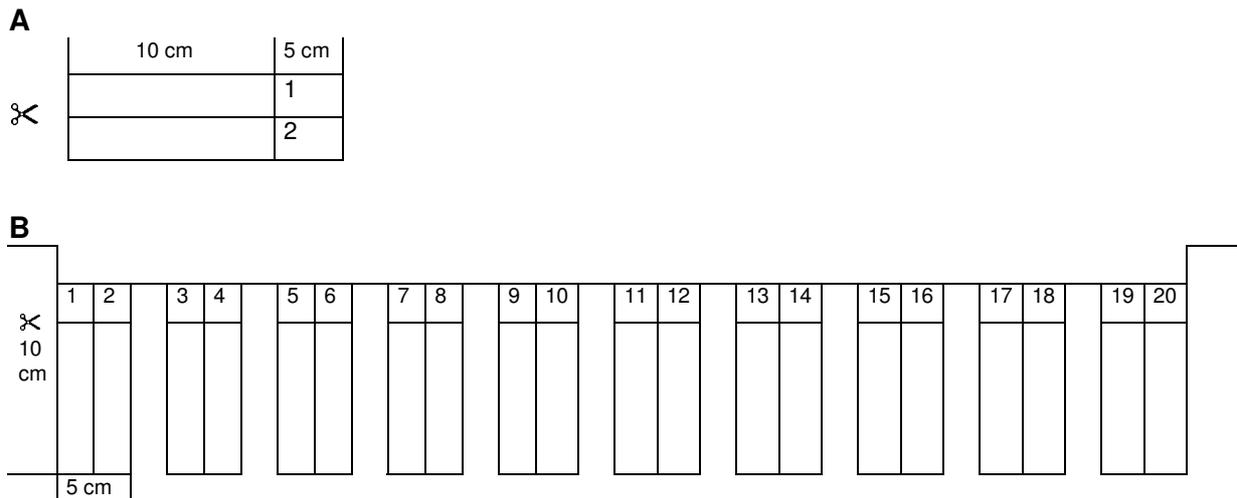


Abb. 4-1

Design für die Exposition der Elektrophorese-Streifen für die Besiedlung von Periphyton. A: Jeder Streifen wird in der Mitte längs eingeschnitten. B: Die so angeschnittenen Streifen werden an einem Draht befestigt, in einer Rolle aus Maschendraht eingehängt und im Wasser exponiert.

4.3.3 Metaphyton

Als Metaphyton wird nach BEHRE (1956) die Gesamtheit der in den Watten der größeren Algen oder zwischen den Blättern der höheren Pflanzen lebenden Kleinformen von Algen bezeichnet. Meta bedeutet ‚zwischen‘, Metaphyton also ‚Zwischenpflanzen‘. Der Hauptunterschied zum Periphyton ist, dass das Metaphyton weniger fest haftet (es ist kein ‚Bewuchs‘). Im Pantanal sind insbesondere in der Überschwemmungsfläche auf der Wasseroberfläche schwimmende Flocken zu beobachten, die sich aus Detritus und Algenmaterial zusammensetzen. Die Bedeutung dieser Flocken für das Ökosystem wurde bislang nicht untersucht. Die im folgenden beschriebene Methode ist ein Versuch das Metaphyton standardisiert zu erfassen. Es ist allerdings nicht auszuschließen, dass dabei auch Algen des Periphytons und des Phytoplanktons mit erfasst wurden.

Um die Chlorophyll-a Konzentration des Metaphytens bestimmen zu können, wurden in der Zeit zwischen Februar und Juni 2000 Filterschwämme (Juwel[®] Filter System, Standard H, grob) von 39 cm³ (während des ersten Expositionszeitraums) bzw. 20 cm³ Volumen in den drei Gewässern für mehrere Wochen in 10 cm Wassertiefe aufgehängt (vgl. Tab. 4-4).

Von den exponierten Schwämmen wurden an jedem Probenahmetag (vgl. Tab. 4-4) zwei für die Chlorophyll-a Bestimmung entnommen. Das Metaphyton wurde mit über GF/C-Filter (Whatman[®], Rückhaltevermögen 1,3 µm, Ø 50 mm) filtriertem Seewasser aus den Schwämmen gespült und anschließend über GF/C-Filter filtriert. Die Filter wurden bis zur weiteren Analyse (siehe 4.3.1) in Aluminiumfolie eingewickelt bei Temperaturen von -20 °C eingefroren. Die Berechnung erfolgte mit der gleichen Formel, die Werte wurden jedoch auf das Volumen des Substrates (Filterschwämme) bezogen:

$$\beta_c = ((A_v - A_n) \cdot R \cdot V_e \cdot 10^4) / ((R-1) \cdot V_p \cdot d \cdot \alpha)$$

Hierin bedeuten:

β_c = Massenkonzentration des Chlorophyll-a [$\mu\text{g}/\text{cm}^3$]

A_v = Extinktion des Extrakts vor Ansäuerung, gemessen bei 663 nm

A_n = Extinktion des Extrakts nach Ansäuerung, gemessen bei 663 nm (ggf. Trübungskorrektur beider Extinktionswerte bei 750)

R = Verhältnis von $A_v:A_n$ für reines Chlorophyll-a (' Säurequotient')

V_e = Volumen des Extraktes [ml]

V_p = Volumen des eingesetzten Schwammes [cm^3]

d = Schichtdicke der Küvette [cm]

α = spezifischer Absorptionskoeffizient für Chlorophyll-a [$l/(\mu\text{g} \cdot \text{cm})$]

10^3 = Korrekturwert

4.4 Primärproduktion

Die C-Aufnahmerate des Phytoplanktons, Periphytons und Metaphytons wurde mit der Radiocarbon-Methode nach STEEMANN-NIELSEN (1952) bestimmt.

4.4.1 Phytoplankton

Die Proben für die Primärproduktionsmessungen wurden den drei Gewässern teilweise schon am Vorabend (nach Sonnenuntergang) entnommen und bis zur Inkubation dunkel aufbewahrt. Die Proben wurden dem Wasser als Mischprobe der obersten 50 cm entnommen und für die Tiefenmessung aus 1-2 m Tiefe (mit einem 1m langem Ruttner-Schöpfer; Termine vgl. Tab. 4-2).

An jedem Messtag wurde in je zwei helle und eine dunkle (mit schwarzem Gewebeklebeband umklebte) 120 ml Wincklerflasche nach der Zugabe von 190 μl $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ (aus einer 1-ml-Ampulle, die 10 μCurie enthielt) eine Nährlösung aus einem entsprechenden Salz bzw. entsprechenden Salzen (KH_2PO_4 , NH_4Cl , KNO_3 , $\text{KH}_2\text{PO}_4 + \text{NH}_4\text{Cl}$, $\text{KH}_2\text{PO}_4 + \text{KNO}_3$) und dem Wasser des Gewässers bis zum Rand gefüllt und luftdicht verschlossen. Die spezifische Radioaktivität wies in jeder Probenflasche 1,9 μCurie auf (vorausgesetzt, dass durch das Überlaufen des Wassers und das Pipettieren keine Radioaktivität verloren ging). Die Konzentration des jeweiligen Nährstoffs ($\text{PO}_4\text{-P}$, $\text{NH}_4\text{-N}$, $\text{NO}_3\text{-N}$) in der Flasche wurde auf 10 $\mu\text{mol/l}$ (in Anlehnung an SETARO & MELACK, 1984) angesetzt, bei einer hypothetischen Ausgangskonzentration von null. Zusätzlich wurden je zwei Hellflaschen und eine Dunkelflasche als Kontrolle und Blindprobe ohne Nährstoffzugabe angesetzt (vgl. Abb. 4-2). In die Blindprobe wurde zunächst das entsprechende Probenwasser gefüllt und einige

Tropfen konzentrierten Formols gegeben, um die Algen abzutöten. Nach 5 bis 10 Minuten erfolgte die Zugabe der Radioaktivität, die Flasche wurde aufgefüllt und luftdicht verschlossen.

Die Flaschen wurden an Metallkonstruktionen befestigt, so dass sie horizontal zu liegen kamen und sich nicht gegenseitig beschatteten. Wenn der Wasserstand es zuließ, wurden die Flaschen in zwei Tiefen (10 cm und 1 m Tiefe) inkubiert (vgl. Tab. 4-2). An den Metallkonstruktionen wurden Styropor-Schwimmer befestigt, um sie an der Wasseroberfläche zu halten und ein Anker angebunden, um sie an einer Stelle zu fixieren. Die Inkubation erfolgte über 24 Stunden, exponiert wurden die Proben vor Sonnenaufgang (vgl. Anmerkung zur Inkubationszeit am Ende dieses Abschnitts).

Hellflaschen:

10 cm (+ 1 m Tiefe)	1 NH ₄	2 NO ₃	3 PO ₄	4 NH ₄ /PO ₄	5 NO ₃ /PO ₄	6 Kontrolle	7 Blind
	8 NH ₄	9 NO ₃	10 PO ₄	11 NH ₄ /PO ₄	12 NO ₃ /PO ₄	13 Kontrolle	14 Blind

Dunkelflaschen:

10 cm Tiefe	15 NH ₄	16 NO ₃	17 PO ₄	18 NH ₄ /PO ₄	19 NO ₃ /PO ₄	20 Kontrolle	21 Blind
-------------	-----------------------	-----------------------	-----------------------	--	--	-----------------	-------------

Abb. 4-2

Schema der Exposition der verschieden gedüngten Hell- und Dunkelflaschen für die Primärproduktionsmessung des Phytoplanktons in 10 cm und 1 m Wassertiefe.

In den Hellflaschen wurde die Kohlenstoffaufnahme, in den Dunkelflaschen die Dunkelfixierung bzw. Atmung gemessen. Die Subtraktion des Dunkelwertes von dem Hellwert ergibt die Nettoproduktion, in der der Verlust durch Atmung bereits enthalten ist. Nach der Inkubationszeit wurden die Flaschen aus dem Wasser genommen und mit einem schwarzen Tuch bedeckt bis zum Feldlabor gebracht. Aus jeder Flasche wurden zwischen 5 und 50 ml (je nach Algendichte) über Cellulose-Nitrat-Filter (Porenweite: 0,2 µm; Ø 25 cm) in einem Filtertopf (Millipore) filtriert. Die Filtration fand in einem leicht abgedunkeltem Raum statt. Nach der Filtration wurden die Filter mit destilliertem Wasser gespült, auf jeden Filter ein Tropfen HCl (0,1 molar) gegeben und die Filter in Pico Prais Vials (2 ml) bis zur weiteren Analyse tiefgefroren aufbewahrt. Vor der Messung der Proben im Scintillizer (Packard 1900 CA, Tri Carb Liquid Scintillation Analyser) wurden die Filter in den Vials mit 5 ml Filter-Count (von Packard Instrument Co., Nr. 6013149) versetzt, in dem sich die Filter lösten, und 24 Stunden stehen gelassen. Vor der ersten Messung wurde eine Quench-Korrektur vorgenommen. Jede Probe wurde maximal 10 Minuten gemessen. Die Messung erfolgte

zum Teil am Max-Planck-Institut für Limnologie in Plön und zum Teil an der Universidade Federal de São Carlos (UFSCAR) im Staat São Paulo.

Die Berechnung der Kohlenstoff-Aufnahmerate erfolgte nach folgender Formel (RAI, 1982; WETZEL & LIKENS, 1991):

$$^{12}\text{C Aufnahmerate} = (^{14}\text{C}(\text{ass.}) \cdot ^{12}\text{C}(\text{verfügbar}) \cdot F1 \cdot F2 \cdot F3) / ^{14}\text{C}(\text{zugegeben})$$

wobei:

^{12}C Aufnahmerate = insgesamt aufgenommener Kohlenstoff [$\text{mg}/\text{m}^3 \text{ h}$]

^{14}C zugegeben = zugegebene Radioaktivität [DPM^*/ml]

^{14}C assimiliert = (Radioaktivität des Filters der Hellflasche – Radioaktivität des Filters der Dunkelflasche [DPM/ml]) – Radioaktivität der Blindprobe [DPM/ml]

^{12}C verfügbar = Gelöster anorganischer Kohlenstoff [mg/l]

F1 = Umrechnungsfaktor, um mg/l in mg/m^3 (=1000) umzurechnen

F2 = Zeitfaktor (1/Inkubationszeit in Stunden)

F3 = Isotopenfaktor (=1.06), berücksichtigt die unterschiedliche Aufnahme von ^{12}C und ^{14}C

* 1 μCurie entspricht $2,2 \cdot 10^6$ DPM

In der Ergebnis-Darstellung wird die C-Aufnahme stets auf einen Tag (24 h) bezogen. Das Volumen der Flaschen betrug nicht immer exakt 120 ml. Das tatsächliche Volumen wurde in die Formel eingesetzt und der Wert somit korrigiert.

Am 28.04.00 wurde die Primärproduktion des Phytoplanktons ohne Nährstoffdüngung in der Überschwemmungsfläche (10 cm Tiefe) innerhalb von 24 Stunden in mehreren Intervallen (06:00 bis 10:00 Uhr, 10:00 bis 14:00 Uhr, 14:00 bis 18:00 Uhr, 18:00 bis 06:00) gemessen. Parallel dazu erfolgte die Messung von 06:00 (28.04.00) bis 06:00 Uhr (29.04.00). Mit den Proben wurde wie oben beschrieben verfahren.

Anmerkung zur Inkubationszeit:

Laut SCHMIDT (1973b) gibt eine Expositionszeit von 24 Stunden realistischere Ergebnisse über die tatsächliche Produktion an einem Tag wieder, als die Inkubationszeit von nur 6 Stunden, obwohl auch hier einige Fehler auftreten können. Die Biomasse kann sich während der Versuchszeit erhöhen, die Nährstoffe können verbraucht werden und die Algen können sedimentieren. Der Wascheffekt (OHLE, 1961), bei dem durch die Turbulenz des Wassers die Algenexkrete von der Zellmembran entfernt werden, die Diffusionsprozesse erleichtert und zugleich neue Nährstoffe einschließlich Kohlendioxid zugeführt werden, wird durch den langen Aufenthalt der Algen in den Flaschen verhindert. Obgleich diese Fehler während kurzer Expositionszeiten geringer sind, scheinen sie jedoch bei langer Exposition konstanter

und weniger problematisch zu sein als die Umrechnung der Produktion von wenigen Stunden auf einen ganzen Tag. Die beste Methode wäre die Addition von Ergebnissen, die bei Messungen von mehreren kürzeren Expositionszeiten an einem Tag erzielt werden, wie das von VOLLENWEIDER & NAUWERCK (1961) zum ersten mal durchgeführt wurde. Während Inkubationen von wenigen Stunden während des Tageslichts die Brutto-Produktion widerspiegeln, geben Inkubationen über 24 Stunden die Netto-Produktion (inklusive Aufnahme und Verluste) wieder (BUCKINGHAM et al., 1975; DRING & JEWSON, 1982; LI & HARRISON 1982). Viele Autoren berichten von Tagesschwankungen der Photosyntheseaktivität (z.B. OHLE, 1961; FALKOWSKI, 1980; PRÉZLIN & MATLICK, 1980; VANDEVELDE et al., 1989), die es schwierig machen, die Tagesproduktion mittels einer Inkubationszeit von nur einigen Stunden auf den Tag umzurechnen (HARDING et al., 1982; VANDEVELDE et al., 1989). OHLE (1958) stellte fest, dass die Photosynthese des Phytoplanktons sowohl in den Flaschen als auch unter natürlichen Bedingungen in den Vormittagsstunden intensiver verläuft als am Nachmittag.

Nach MINGELBIER et al. (1994) ändert sich der Verlust der Menge des markierten CO_2 und der organischen Bestandteile während der Dunkelstunden in Abhängigkeit von der Inkubations-Start-Zeit. Experimentelle und simulierte Untersuchungen ergaben, dass bei einer Inkubationszeit von Morgendämmerung zu Morgendämmerung (also vor Sonnenaufgang) die geringsten ^{14}C -Akkumulationen auftreten, während es zu erhöhten Anreicherungen kommt, wenn die Inkubation von Abenddämmerung zu Abenddämmerung erfolgt.

4.4.2 Periphyton

An jedem Probenahmetag (vgl. Tab. 4-3) wurden sechs der exponierten bewachsenen Streifen (2,5 cm x 10 cm; vgl. 4.3.2) aus der jeweiligen Wassertiefe entnommen (vgl. Abb. 4-1), vorsichtig mit über GF/C-Filter (Whatman®, Rückhaltevermögen 1,3 μm , Ø 50 mm) filtriertem Seewasser ab gespült und in drei helle und drei dunkle 75 ml Winckler-Flaschen (mit breitem Hals) gegeben. In eine Hell- und eine Dunkelflasche wurden einige Milliliter filtriertes Seewasser und einigen Tropfen konzentriertes Formol gegeben (Blindprobe). Alle Flaschen wurden nach 5 bis 10 Minuten mit 190 μl $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ (aus einer 1-ml-Ampulle, die 10 μCurie enthielt) versetzt und mit über GF/C-Filter filtriertem Wasser des entsprechenden Gewässers bis zum Rand gefüllt und luftdicht verschlossen. Die Flaschen wurden für 24 Stunden an einer Metallkonstruktion (vgl. 4.4.1) in der entsprechenden Wassertiefe exponiert. Nach der Inkubation wurden die Flaschen aus dem Wasser entnommen, mit einem dunklen Tuch abgedeckt und in das Feldlabor transportiert. Die Streifen wurden vorsichtig aus den Flaschen entnommen, mit filtriertem Seewasser ab gespült, mit einem Tropfen HCl (0,1 molar) versehen und in Pico Prais Vials (2 ml) bis zur weiteren Analyse bei

einer Temperatur von -20°C aufbewahrt. Die weitere Behandlung der Proben erfolgte wie unter 4.4.1 beschrieben. Die Elektrophoresfolien lösten sich im Filter-Count. Die Berechnung erfolgte mit der gleichen Formel, die Werte wurden dabei auf die Fläche des Substrates (Elektrophorese-Streifen) bezogen. Dabei muss berücksichtigt werden, dass beide Seiten der Streifen besiedelt wurden, sich die eingesetzte Fläche also verdoppelt.

$$^{12}\text{C} \text{ Aufnahmerate} = (^{14}\text{C}(\text{ass.}) \cdot ^{12}\text{C}(\text{verfügbar}) \cdot F1 \cdot F2 \cdot F3) / ^{14}\text{C} (\text{zugegeben}) \cdot A$$

wobei:

^{12}C Aufnahmerate = insgesamt aufgenommener Kohlenstoff [$\text{g}/\text{m}^2 \text{ h}$]

^{14}C zugegeben = zugegebene Radioaktivität [DPM]

^{14}C assimiliert = (Radioaktivität des Streifens der Hellflasche – Radioaktivität des Streifens der Dunkelflasche [DPM]) – Radioaktivität der Blindprobe [DPM]

^{12}C verfügbar = gelöster anorganischer Kohlenstoff [mg]

A = Fläche des ausgesetzten Streifens [cm^2]

F1 = Umrechnungsfaktor, um mg/cm^2 in g/m^2 (=10) umzurechnen

F2 = Zeitfaktor (1/Inkubationszeit in Stunden)

F3 = Isotopenfaktor (=1.06), berücksichtigt die unterschiedliche Aufnahme von ^{12}C und ^{14}C

4.4.3 Metaphyton

An jedem Probenahmetag (vgl. Tab. 4-4) wurden 6 der exponierten Schwämme entnommen und das sich in den Poren jedes Schwammes angesammelte Metaphyton mit über GF/C-Filter (Whatman®, Rückhaltevermögen 1,3 μm , Ø 50 mm) filtriertem Wasser in 3 helle und 3 dunkle 75 ml Winckler-Flaschen (mit breitem Hals) ausgespült. Eine Hell- und eine Dunkelflasche wurde mit einigen Tropfen konzentriertem Formol versehen (Blindprobe). Die Flaschen wurden nach 5 bis 10 Minuten mit 190 μl $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ versetzt (aus einer 1-ml-Ampulle, die 10 μCurie enthielt) aufgefüllt, luftdicht verschlossen und für 24 Stunden an einer Metallkonstruktion (vgl. 4.4.1) im Wasser (10 cm Tiefe) exponiert. Nach der Inkubation wurden die Flaschen aus dem Wasser genommen und mit einem dunklen Tuch bedeckt zum Feldlabor transportiert. Aus jeder Flasche wurden zwischen 5 und 10 ml über Cellulose-Nitrat-Filter (Porenweite: 0,2 μm ; Ø 25 cm) in einem Filtertopf (Millipore) filtriert. Nach der Filtration wurden die Filter mit destilliertem Wasser gespült, auf jeden Filter ein Tropfen HCl (0,1 molar) gegeben und die Filter in Pico Prais Vials (2 ml) bis zur weiteren Analyse tiefgefroren aufbewahrt. Die Messung der Proben erfolgte wie unter 4.4.1 beschrieben. Für die Berechnung wurde die gleiche Formel verwendet, die Werte dabei aber auf das eingesetzte Volumen der Schwämme bezogen (berücksichtigt werden muss auch das Filtrationsvolumen). Dabei wurde davon ausgegangen, dass das Metaphyton gleichmäßig im Schwamm verteilt war.

$$^{12}\text{C} \text{ Aufnahmerate} = (^{14}\text{C}(\text{ass.}) \cdot ^{12}\text{C}(\text{verfügbar}) \cdot F1 \cdot F2 \cdot F3) / ^{14}\text{C} (\text{zugegeben}) \cdot V$$

wobei:

^{12}C Aufnahmerate = insgesamt aufgenommener Kohlenstoff [$\text{g}/\text{m}^2 \text{ h}$]

^{14}C zugegeben = zugegebene Radioaktivität [DPM]

^{14}C assimiliert = (Radioaktivität des Filters der Hellflasche – Radioaktivität des Filters der Dunkelflasche [DPM]) – Radioaktivität der Blindprobe [DPM]

^{12}C verfügbar = Gelöster anorganischer Kohlenstoff [mg]

V = eingesetztes Schwammvolumen [cm^3]

F1 = Umrechnungsfaktor, um mg/cm^3 in $\mu\text{g}/\text{cm}^3$ (=1000) umzurechnen

F2 = Zeitfaktor (1/Inkubationszeit in Stunden)

F3 = Isotopenfaktor (=1.06), berücksichtigt die unterschiedliche Aufnahme von ^{12}C und ^{14}C

4.5 Bestimmung der Algengruppen

Es wurden 100 ml der Wasserprobe (Mischprobe der obersten 50 cm) mit einigen Tropfen konzentrierter Lugol'scher Lösung und ggf. 50 ml Netzprobe (10 μm Maschenweite) mit Formol (0,1 molar) fixiert und konserviert.

Auserwählte fixierte Phytoplanktonproben wurden mit Hilfe eines Umkehrmikroskops Olympus CK2 im Hellfeld und im Interferenzkontrastverfahren bei 100-, 200- und 400-facher Vergrößerung betrachtet.

Es erfolgte die Bestimmung der wichtigsten Algengruppen mit Hilfe von folgender Literatur: GEITLER (1932), HUBER-PESTALOZZI (1938, 1968), STARMACH (1974, 1985), KOMÁREK & FOTT (1983) und BELLINGER (1992).

4.6 Versuchsbeschreibungen

Um die Reaktion des natürlichen Phytoplanktons, des Periphytons und der Makrophyten auf unterschiedliche Nährstoffsituationen zu testen, wurden Enclosure- und Tankexperimente (nutrient enrichment experiments) angesetzt.

Bei den Experimenten dieser Arbeit handelte es sich nach der Einteilung von ELSEY et al. (1990) um experimentelle Studien, für deren Durchführung keine Algenkulturen, sondern die natürlich vorkommende Algenpopulation eingesetzt wurde. Zwar ist durch den Einsatz von Algenkulturen ein höheres Maß an Wiederholbarkeit und experimenteller Kontrolle möglich, diese Versuche werden aber nicht der Komplexität der Reaktion der natürlichen Population auf wechselnde Nährstoffbedingungen gerecht. Da die Versuche nicht im Labor, sondern in der natürlichen Umgebung der eingesetzten Populationen stattfanden, waren

Interpretationen aufgrund nicht konstanter Bedingungen schwieriger. Verschiedene Parameter wie z.B. die Interaktion zwischen Sediment und Wasser, die Samenbank im Sediment, die Qualität der Sedimentsoden und eventuelle allelopathische Reaktionen zwischen Makrophyten und Algen konnten nicht überprüft bzw. quantifiziert werden. Trotz dieser Vielzahl von Unwägbarkeiten haben diese Experimente den Vorteil größerer Naturnähe. Es lassen sich damit besser Rückschlüsse auf die natürlichen Gegebenheiten ziehen, als dies bei Laborexperimenten der Fall gewesen wäre.

Während es sich bei den Primärproduktionsmessungen unter verschiedenen Nährstoffbedingungen (vgl. 4.4.1) um sogenannte ‚short-term‘ Experimente handelte, hatten die Populationen in den ‚long-term‘ Experimenten wie den Enclosure- und Tankversuchen mehr Zeit sich auf die wechselnden Bedingungen einzustellen.

Bei physiologischen Studien, in denen metabolische Symptome für Nährstoffmangel geprüft, Protein/Kohlenhydrat Verhältnisse und Alkin Phosphatase-Aktivität als Indikator für P-Limitation untersucht werden, handelt es sich um sehr sensible Methoden. Sie lassen jedoch nicht unbedingt Rückschlüsse auf die natürliche Gemeinschaft zu und sind schwierig zu vergleichen, da es noch keine einheitlichen Methoden gibt.

Eine noch naturnähere Untersuchung wäre die sogenannte ‚Ökosystem-Studie‘, bei der Nährstoffzugaben zu ganzen Seen vorgenommen werden. Solche Studien maximalisieren die natürlichen Gegebenheiten, sind jedoch schwierig zu interpretieren, da viele Faktoren Einfluss nehmen, die nicht interpretiert werden können. Ein weiteres Problem dieser Art von Experimenten ist deren Nicht-Wiederholbarkeit.

4.6.1 Tank-Experiment

Während der Trockenzeit im Dezember 1999 wurden in der Nähe der Fazenda Ipiranga an sechs verschiedenen Stellen 10 cm dicke Bodensoden ausgestochen und zu gleichen Teilen auf fünf Wassertanks (Höhe: 55 cm; oberer Ø ca. 100 cm; unterer Ø ca. 90 cm; Fassungsvermögen: 500 l) verteilt, so dass der Boden jedes Tanks gleichmäßig mit Soden der verschiedenen Stellen bedeckt war. Die Bodensoden sollten über ein möglichst breites Spektrum an Dauerstadien aquatischer Makrophyten verfügen. Die Böden in allen fünf Tanks wurden zunächst für 2 Wochen mit Wasser aus einem nährstoffarmen Fluss (Bento Gomes) angefeuchtet, um den Beginn der Regenzeit zu simulieren. Anschließend wurden die Tanks mit 480 l Wasser desselben Flusses aufgefüllt und unterschiedlich gedüngt, wobei jeweils von einer hypothetischen Ausgangskonzentration von null des jeweiligen Nährstoffs im Wasser ausgegangen wurde:

Tank 1: keine Nährstoffzugabe (Kontrolle)

Tank 2: Ammonium (7,27 g NH_4Cl , Endkonzentration von 4 mg/l $\text{NH}_4\text{-N}$)

Tank 3: Phosphat (2,11 g KH_2PO_4 , Endkonzentration von 1 mg/l $\text{PO}_4\text{-P}$)

Tank 4: Ammonium und Phosphat (7,27 g NH_4Cl + 2,11 g KH_2PO_4 , Endkonzentration von 4 mg/l $\text{NH}_4\text{-N}$ und 1 mg/l $\text{PO}_4\text{-P}$)

Tank 5: Knoop-Nährstoff-Lösung mit Spuren von ($\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, MgSO_4 , KH_2PO_4 , KNO_3 , FeSO_4) (in Anlehnung an STRASBURGER, 1999; ohne Spurenelemente)

Die Düngung wurde über die Experimentdauer von Dezember 1999 bis März 2000 (vgl. Tab. 4-5) wöchentlich wiederholt. Auch bei der Nachdüngung wurde die tatsächliche Konzentration des entsprechenden Nährstoffs im Wasser unberücksichtigt gelassen und mit der gleichen Menge nachgedüngt. In alle fünf Tanks wurden 20 Elektrophoresefolie-Streifen (1,25 x 10 cm; vgl. Abb. 4-1) für den Bewuchs von Periphyton gehängt und nach drei Wochen in zweiwöchentlichem Abstand für die Messung von Chlorophyll-a, C-Aufnahmerate und die Bestimmung der Periphyton-Zusammensetzung entnommen (vgl. Tab. 4-5, 4.3.2 und 4.4.2).

In wöchentlichen Abständen erfolgte die Aufnahme der abiotischen Faktoren (Sauerstoff, Leitfähigkeit, Temperatur, pH und Licht) und die Entnahme von Proben für die Chlorophyll-a und Nährstoff Analyse und die Phytoplanktonbestimmung. Vor der Messung der abiotischen Parameter und der Entnahme der Proben wurde das Wasser jedes Tanks durchmischt. Die Behandlung der Proben für die Nährstoff- und Chlorophyll-a Analyse erfolgte wie unter 4.2 und 4.3.1 beschrieben. Die Messung der C-Aufnahmerate des Phytoplanktons erfolgte in den Tanks zweiwöchentlich (alternativ zu den Messungen des Periphytons, vgl. Tab. 4-5) ohne Nährstoffzugabe. An jedem Messtag wurden je zwei helle und zwei dunkle 120 ml-Wincklerflaschen nach der Zugabe von $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ (vgl. 4.4.1) mit dem Wasser des jeweiligen Tanks bis zum Rand aufgefüllt und luftdicht verschlossen. Pro Tank wurde je eine weitere Hell- und eine Dunkelflasche mit dem entsprechendem Tankwasser gefüllt und vor der Zugabe der Radioaktivität mit einigen Tropfen konzentrierten Formols versehen, um die Algen abzutöten (Blindprobe). Die Flaschen wurden an einer Metallkonstruktion horizontal befestigt und diese in dem jeweiligen Tank in 10 cm Tiefe mit Hilfe eines festen Drahtes eingehängt. Die Inkubation erfolgte über 24 Stunden. Die weitere Behandlung der Proben erfolgte wie unter 4.4.1 beschrieben. Die Auswertung der Proben für die Algen-Zusammensetzung erfolgte lediglich für auserwählte Tage des Experiments. Die Bestimmung von DIC erfolgte nur an den Tagen, an denen auch die Primärproduktion gemessen wurde.

Nach 12 Wochen wurde Tank 4 wöchentlich (7 Wochen lang) nur noch mit Ammonium gedüngt, um zu testen, ob sich durch die Umdüngung die Algen bevorzugt entwickeln würden. T1 diente nach wie vor als Kontrolle, während in Tank 2 ca. hundert 30 cm lange

Pflanzen der submersen Makrophyten *Cabomba haynesii* Wiersema und *Cabomba furcata* gesetzt wurden.

Eine Wiederholung der Experimente mit jeweils drei Parallelen erfolgte von Juni bis Juli 2000 und von November bis Dezember 2000, jeweils über einen Zeitraum von zwei Monaten (vgl. Tab. 4-5). Die Primärproduktions-, Chlorophyll-a- und Nährstoffmessungen (mit Ausnahme von TN) erfolgten aus Aufwandsgründen nur in jeweils einer Parallele der unterschiedlich gedüngten Tanks. Die Aufnahme der Abiotik wurde in allen Parallelen durchgeführt. Die aquatischen Makrophyten aus den Wiederholungsversuchen wurden am Ende des Versuchs entnommen, getrocknet und gewogen. Einzelne Exemplare wurden gepresst und anschließend mit Hilfe von POTT & POTT (2000) bestimmt. In die Tanks des Versuchs von November bis Dezember 2000 wurden keine Periphytonstreifen gehängt. Da die Beschaffung des Wassers aus dem Rio Bento Gomes aus logistischen Gründen schwierig zu realisieren war, wurde bei den Wiederholungsansätzen Grundwasser nahe der Fazenda Ipiranga hochgepumpt und in die Tanks gefüllt.

Die Wiederholung der Versuche stellte ein Problem dar, da der eingesetzte trockene Pantanalboden zu jedem Zeitpunkt eine unterschiedliche Zusammensetzung der Samen enthalten kann und auch die Algenpopulationen in dem verwendeten Wasser variabel sein können. Diese Tatsache erschwert die Vergleichbarkeit der einzelnen Versuchsansätze von Dezember bis März 1999, Juni bis Juli 2000 und November bis Dezember 2000 untereinander.

Tab. 4-5

Termine der Messungen der abiotischen Parameter und der Probenahmen für die Nährstoff- und Chlorophyll-a Analysen und die Zusammensetzung des Phytoplanktons während der verschiedenen Versuchsansätze. (ph): außerdem Primärproduktionsmessung des Phytoplanktons und Probenahme für DIC; (pe): außerdem Primärproduktionsmessung und Probenahme für die Analyse des Chlorophyll-a Gehalts und die Zusammensetzung des Periphytons und DIC.

Versuchsansatz:							
15.12.99-10.03.00 (5 Tanks)	15.03.00-04.05.00 (5 Tanks, „Umdüngung“)	23.05.00-19.07.00 (15 Tanks, je 3 Parallele)	24.10.00-12.12.00* (15 Tanks, je 3 Parallele)				
Probenahme:							
Woche	Woche	Woche	Woche				
20.12.99	1	14.03.00	13	06.06.00 (pe)	2	01.11.00	1
11.01.00 (ph)	4	21.03.00 (pe)	14	13.06.00 (ph)	3	07.11.00 (ph)	2
17.01.00 (pe)	5	28.03.00	15	20.06.00 (pe)	4	13.11.00	3
24.01.00 (ph)	6	04.04.00 (ph)	16	26.06.2000 (ph)	5	20.11.00 (ph)	4
31.01.00 (pe)	7	10.04.00 (pe)	17	05.07.00 (pe)	6	27.11.00	5
07.02.00 (ph)	8	18.04.00 (ph)	18	09.07.2000 (ph)	7	03.12.00 (ph)	6
15.02.00 (pe)	9	24.04.00 (pe)	19	18.07.00 (pe)	8	10.12.00 (ph)	7
22.02.00 (ph)	10	03.05.00 (ph)	20				
28.02.00 (pe)	11						
09.03.00 (ph)	12						

* die Nährstoffe wurden erst ab der 2. Woche bestimmt



Abb. 4-3

Foto des Tank-Experiment Aufbaus.

4.6.2 Enclosure-Experiment

Während der Überschwemmungszeit im März/April 1999 wurde folgender Enclosure-Versuch angesetzt:

Acht transparente Plastiksäcke mit einem Fassungsvermögen von 50 l wurden mit dem Wasser der Überschwemmungsfläche fast bis zum Rand gefüllt und in einem Metall-Gestell in der Überschwemmungsfläche ausgesetzt. Der Wasserstand in den Säcken betrug ca. 80 bis 90 cm. An dem Metallgestell wurden Styropor-Schwimmer befestigt, um es an der Wasseroberfläche zu halten (vgl. Abb. 4-3). Vier Plastiksäcke wurden mit den submersen Makrophytenarten *Cabomba haynesii* Wiersema und *Cabomba furcata* bestückt (E1-E4).

Die Makrophyten wurden in gleicher Länge (30 cm) in Plastik-Blumentöpfe mit ausgewaschenem Sand des Pantanalbodens gepflanzt und mit Bleifolie beschwert. In jedem der vier Säcke befanden sich 6 kleine Plastik-Blumentöpfe mit je 3 Cabomba-Pflanzen. Die restlichen vier Plastiksäcke blieben makrophyten-frei (E5-E6). Das Wasser der Enclosures wurde wie folgt gedüngt:

E1 und E5: keine Nährstoffdüngung (Kontrolle)

E2 und E6: Phosphat (68 mg KH_2PO_4 , Endkonzentration von 10 μmolar $\text{PO}_4\text{-P}$)

E3 und E7: Ammonium (267 mg NH_4Cl , Endkonzentration von 10 μmolar $\text{NH}_4\text{-N}$)

E4 und E8: Phosphat und Ammonium (68 mg KH_2PO_4 + 267 mg NH_4Cl , Endkonzentration beider Nährstoffe von 10 μmolar)

Die Laufzeit des Versuches betrug 30 Tage. Jeden fünften Tag (vgl. Tab. 4-6) wurden die Enclosures mit der selben Menge des entsprechenden Nährstoffs nachgedüngt, Sauerstoff, Temperatur, Leitfähigkeit und pH bestimmt, sowie Proben für die Bestimmung des Chlorophyll-a Gehalts und der Nährstoffe ($\text{PO}_4\text{-P}$, $\text{NH}_4\text{-N}$, $\text{NO}_2\text{-N}$, $\text{NO}_3\text{-N}$, TP und TN) genommen. Des weiteren erfolgte die Probenahme für die Bestimmung des Phytoplanktons. Vor der Entnahme der Proben und der Messung der abiotischen Parameter wurde das Wasser jedes Enclosures durchmischt. Die Behandlung der Proben für die Nährstoff- und Chlorophyll-a Analyse erfolgte wie unter 4.2 und 4.3.1 beschrieben. Am Ende des Versuchs wurden aus E1-E4 die Makrophyten entnommen und deren Trockengewicht ermittelt.

Tab. 4-6

Zeitraum des Enclosure Versuches mit den Terminen der Probenahme.

Versuchsansatz vom 21.03.99 - 20.04.99
26.03.99
31.03.99
05.04.99
10.04.99
14.04.99
20.04.99



Abb. 4-4

Foto des Enclosure-Experiment Aufbaus.

5 Ergebnisse

5.1 Untersuchungsgewässer

In den folgenden Darstellungen werden die Monate, für die keine Werte vorlagen, mit einem x gekennzeichnet. In diesen Monaten waren die Gewässer entweder trocken gefallen (Überschwemmungsfläche: Ende Mai bis Ende Oktober; Tümpel: Anfang August bis Ende September) oder die Probestellen waren während der Übergangszeiten nicht zugänglich (vgl. auch die Probenahmetermine in Tab. 4-1 bis Tab. 4-4). Das Fehlen einiger Werte der abiotischen Messungen, ist auf das Ausfallen der Messgeräte zurück zu führen.

Die Einteilung in die verschiedenen Überschwemmungsphasen *vazante* (*vaz*), *seca*, *enchente* (*ench*) und *cheia* erfolgte anhand der monatlichen Niederschlagsmengen in den Jahren 1999 und 2000 (vgl. Abb. 2-4) und des Wasserstandes in den Gewässern (vgl. Abb. 5-11).

5.1.1 Abiotische Parameter

Die Werte der im Tiefenprofil aufgenommenen abiotischen Parameter Leitfähigkeit, Sauerstoff und Temperatur wurden pro Gewässer und Messtag gemittelt. Der pH-Wert wurde nur in einer Mischprobe der obersten 50 cm gemessen (vgl. 4.1). Für die Darstellung der DIC Konzentration wurden die Ergebnisse der Dreifachbestimmungen gemittelt. Dargestellt sind jeweils die Mittelwerte des jeweiligen Kalendermonats. Standardabweichungen wurden nur berechnet, wenn mehr als zwei Werte zur Verfügung standen.

pH und gelöster anorganischer Kohlenstoff (DIC)

Der pH-Wert lag in allen drei untersuchten Gewässern die meiste Zeit über im neutralen Bereich, es kam jedoch zu Verschiebungen in den leicht sauren oder alkalischen Bereich (Abb.5-1). Der niedrigste monatliche Mittelwert des gelösten anorganischen Kohlenstoffs lag bei 0,07 mg/l in der Überschwemmungsfläche während der *cheia*, der höchste Wert bei 10,95 mg/l in der Baía während der *seca* (Abb. 5-2).

Sauerstoff

Die Sauerstoffkonzentration nahm im ‚Tümpel‘ und in der Baía während der *seca* 2000 den höchsten monatlichen Mittelwert von 13,73 mg/l bzw. 8,96 mg/l an (Abb. 5-4). Der höchste Wert von 6,2 mg/l wurde in der Überschwemmungsfläche in der *cheia* erreicht. Die niedrigsten Werte betragen im ‚Tümpel‘ 0,44 mg/l, in der Baía 2,29 mg/l und in der Überschwemmungsfläche 1,58 mg/l (Abb. 5-4; vgl. auch die Tagesgänge in Abb. 5-7 bis 5-10).

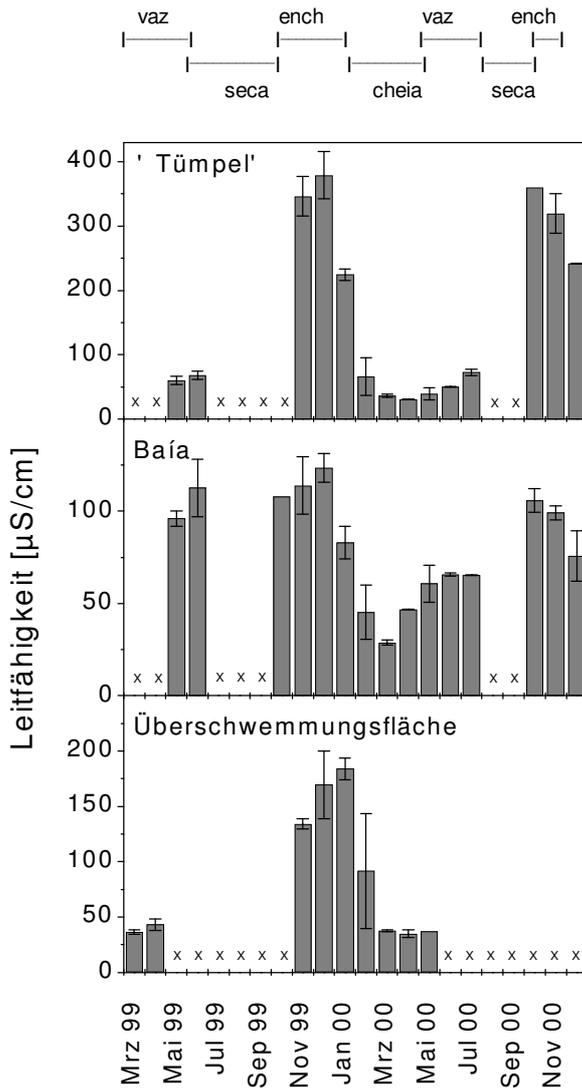


Abb. 5-3 Leitfähigkeit [$\mu\text{S/cm}$] im Jahresverlauf (monatliche Mittelwerte mit Standardabweichung) im ‚Tümpel‘, in der Baía und in der Überschwemmungsfläche. Für die mit x gekennzeichneten Monate keine Werte vor.

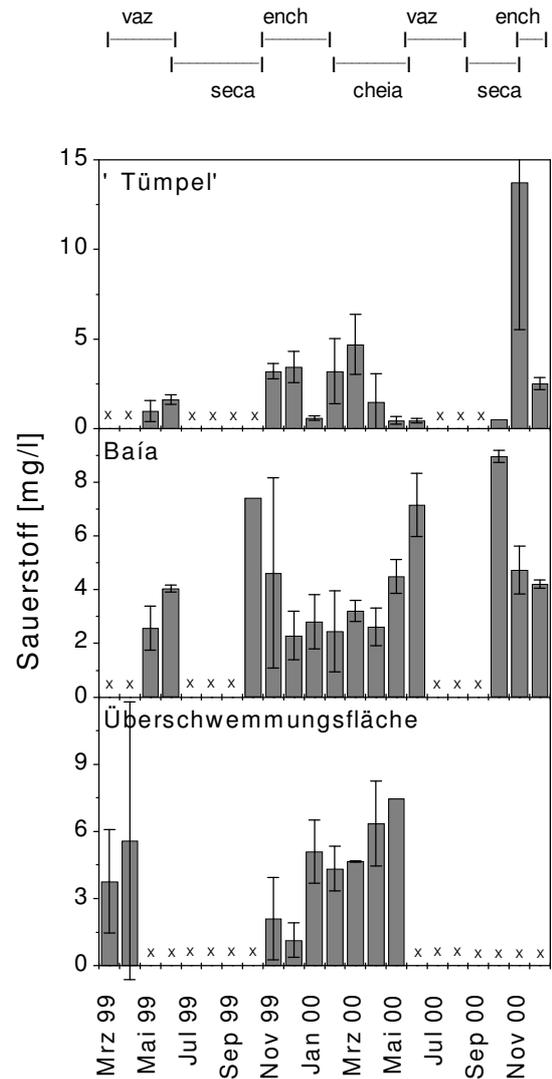


Abb. 5-4 Sauerstoff [mg/l] im Jahresverlauf (monatliche Mittelwerte mit Standardabweichung) im ‚Tümpel‘, in der Baía und in der Überschwemmungsfläche. Für die mit x gekennzeichneten Monate liegen keine Werte vor.

Temperatur

Die Wassertemperaturen lagen im jährlichen Mittel zwischen 28 und 31 °C. In dem Wasser der Überschwemmungsfläche stiegen die Temperaturen auf bis zu über 40 °C an, wenn der Wasserstand in der auf- und ablaufenden Phase nur wenige Zentimeter betrug. Zu verhältnismäßig geringen Temperaturen von 15-20 °C kam es nur während der Wintermonate Juli und August (Abb. 5-5).

Licht

In allen Gewässern reichte die euphotische Schicht das ganze Jahr über bis zum Grund, mit Ausnahme weniger Messtage, an denen die Photosynthetisch Aktive Strahlung (PAR) während der Trockenzeit schon in wenigen Zentimetern Tiefe weniger als 1% der Oberflächenstrahlung erreichte. Die gemessenen Lichtintensitäten wurden für die Darstellung in Prozent umgerechnet (Oberfläche = 100%), und logarithmisch (\log_{10}) über die Wassertiefe aufgetragen (Abb. 5-6). An der Wasseroberfläche wurde an wolkenfreien Tagen eine Lichtstrahlung von bis zu 2000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ erreicht (Abb. 5-22).

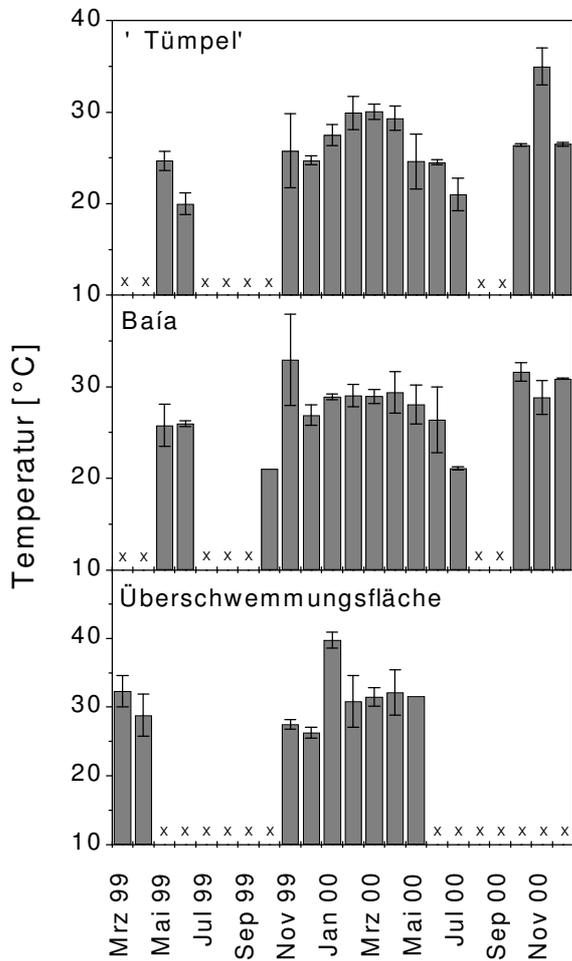
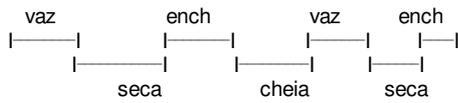


Abb. 5-5 Temperatur [°C] im Jahresverlauf (monatliche Mittelwerte mit Standardabweichung) im 'Tümpel', in der Baía und in der Überschwemmungsfläche. Für die mit x gekennzeichneten Monate liegen keine Werte vor.

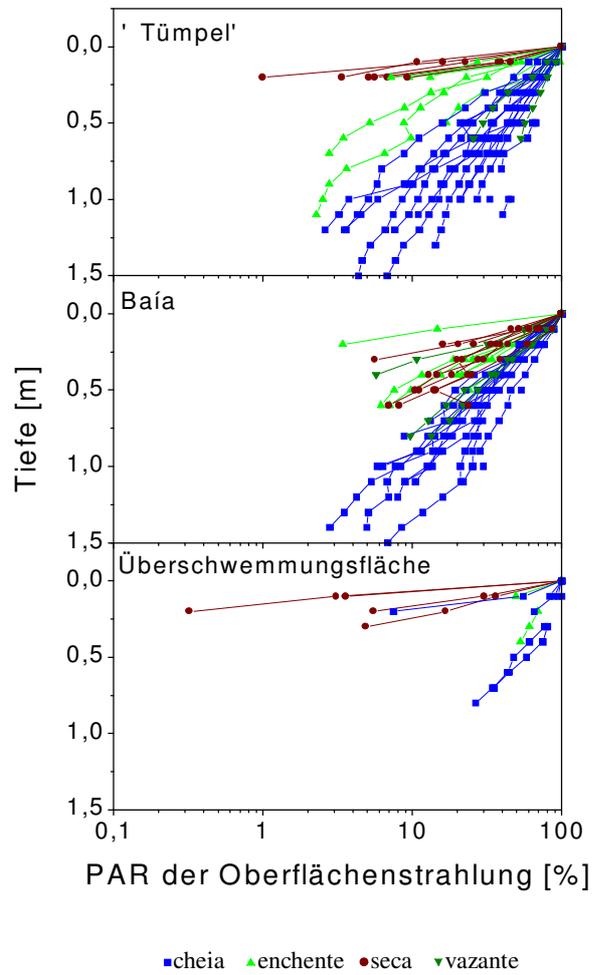


Abb. 5-6 Tiefenprofil der PAR [% der Oberflächenstrahlung] im Jahresverlauf (Einzelwerte) im 'Tümpel', in der Baía und in der Überschwemmungsfläche.

Die Tagesgänge in Abb. 5-7 zeigen, dass das flache Wasser der Überschwemmungsfläche im Laufe des Tages eine Schichtung von Temperatur und Sauerstoff aufbaute, die in den Abend- und frühen Morgenstunden wieder aufgehoben wurde.

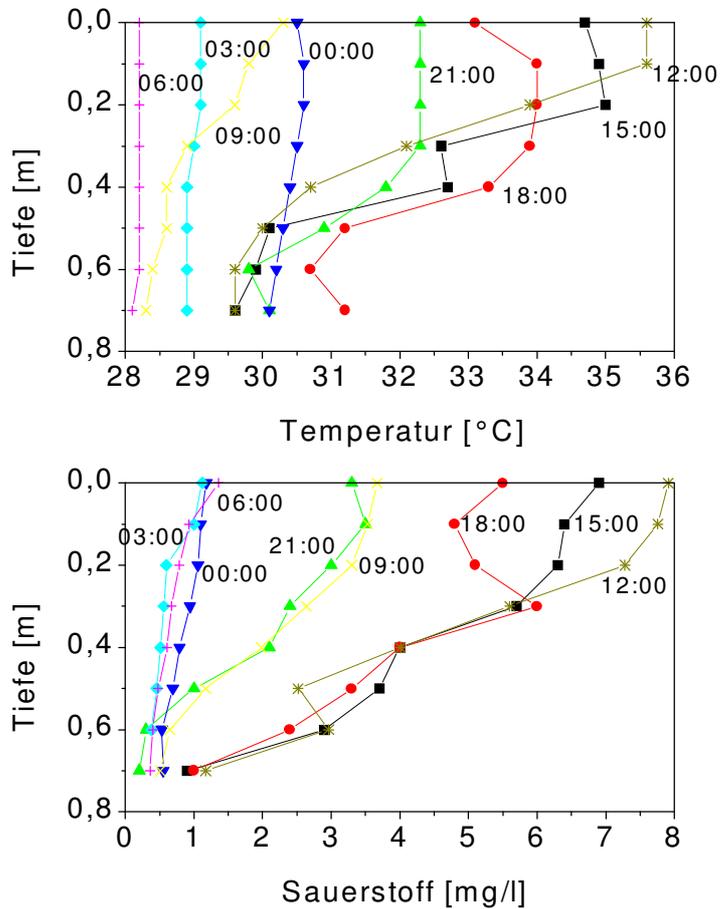


Abb. 5-7
Tagesgänge von Temperatur [°C] und Sauerstoff [mg/l] in der Überschwemmungsfläche am 19./20.03.1999 während der *cheia*. Bei den Werten handelt es sich um Einzelwerte.

Abb. 5-8 zeigt, dass der pH-Wert nur in den nächtlichen Stunden abnahm (4,47), während der restlichen Zeit aber nur wenig variierte (5,79 - 6,61). Die Sauerstoffkonzentration hatte ihre höchsten Konzentrationen zwischen 12:00 und 15:00 (6,17 – 7,33 mg/l) Uhr und nahm in der Nacht auf 0,7 mg/l ab. Die höchste Tagestemperatur von 35,83 °C wurde um 15:00 erreicht, in der Nacht nahm sie auf 26,67 °C ab.

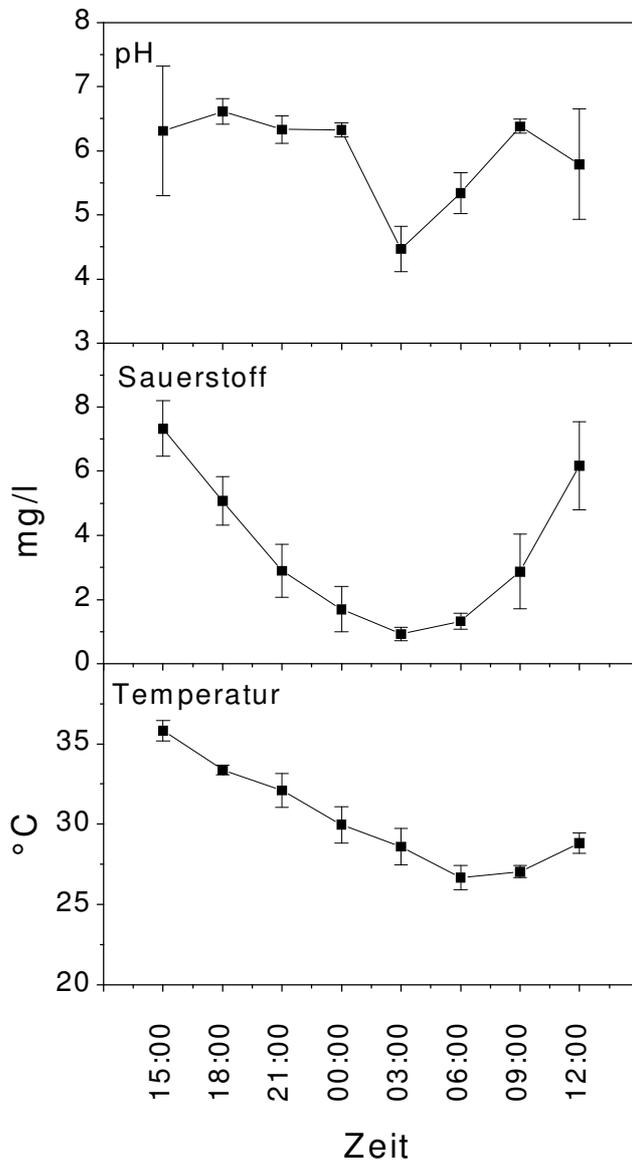


Abb. 5-8

Tagesgang von pH-Wert, Sauerstoff [mg/l] und Temperatur [°C] am 26./27.04.1999 während der *cheia* an der Wasseroberfläche der Überschwemmungsfläche. Bei den Werten handelt es sich um Mittelwerte von 3 Messstellen mit Standardabweichung.

Abb. 5-9 und Abb. 5-10 zeigen den Tagesverlauf von pH-Wert, Temperatur und der Konzentrationen von DIC und Sauerstoff während zweier Messtage während der *seca* 2000 im ‚Tümpel‘ und in der Baía. Der ‚Tümpel‘ war zu diesem Zeitpunkt nur 30 cm tief, es gab kaum Unterschiede der Werte in der Tiefenverteilung. Die Wassertiefe betrug in der Baía an dem Messtag 60 cm und auch hier gab es keine Unterschiede der Werte im Tiefenprofil. Im ‚Tümpel‘ nahmen sowohl der pH-Wert als auch die Sauerstoffkonzentration und die Temperatur im Laufe des Tages stark zu, während die DIC Konzentration abnahm. In der Baía stiegen die Werte des pH-Wertes, der Sauerstoffkonzentration und der Temperatur von 6:00 bis 14:00 auch an, der Anstieg war jedoch sehr viel flacher als im ‚Tümpel‘. Die Leitfähigkeit lag an diesem Tag in dem ‚Tümpel‘ bei 350 $\mu\text{S}/\text{cm}$ und in der Baía bei 100 $\mu\text{S}/\text{cm}$.

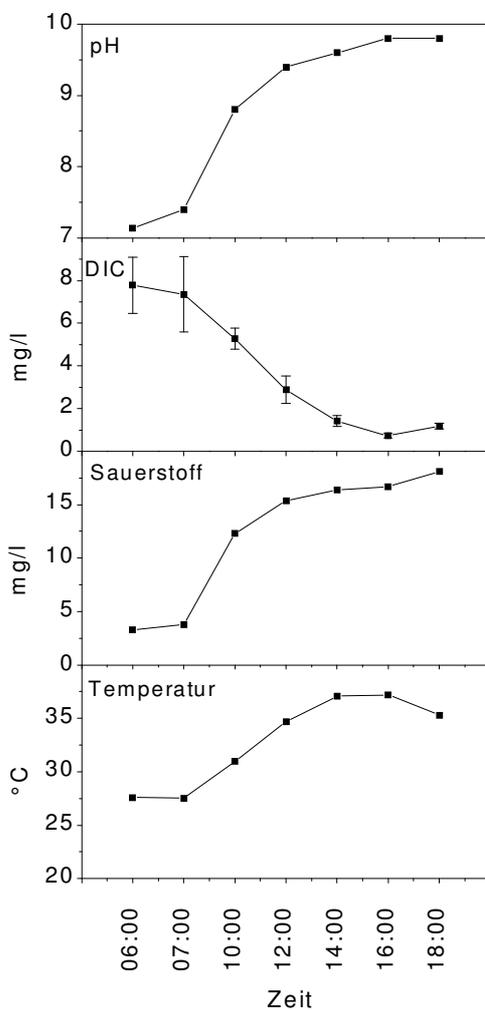


Abb. 5-9 Tagesgang (12 Stunden) von pH-Wert, DIC [mg/l], Sauerstoff [mg/l] und Temperatur [°C] am 07.11.2000 während der *seca* an der Wasseroberfläche des ‚Tümpels‘. Bei den Werten handelt es sich um Einzelwerte mit Ausnahme von DIC: Mittelwerte von 3 Meßstellen und Dreifachbestimmungen mit Standardabweichung.

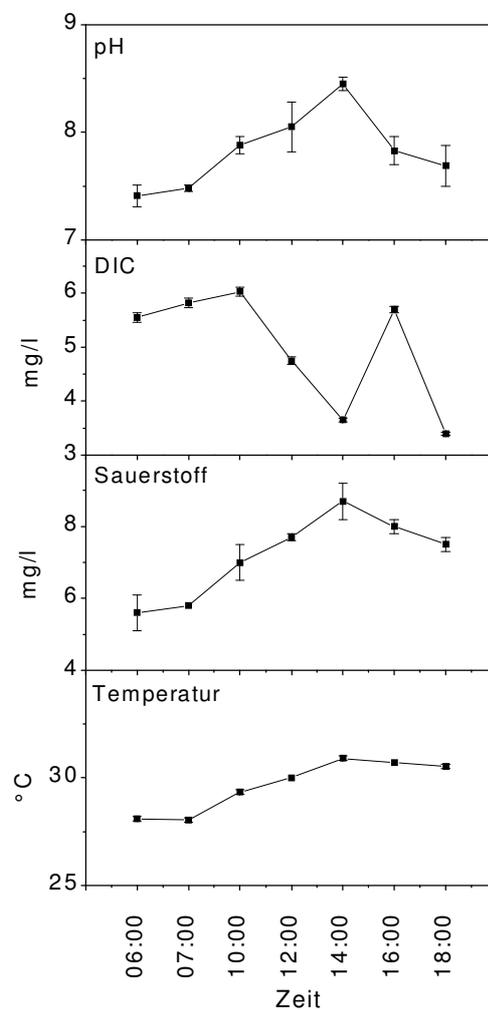


Abb. 5-10 Tagesgang (12 Stunden) von pH-Wert, DIC [mg/l], Sauerstoff [mg/l] und Temperatur [°C] am 03.10.2000 während der *seca* an der Wasseroberfläche der Baía. Bei den Werten handelt es sich um Mittelwerte von 3 Messstellen mit Standardabweichung. Bei DIC außerdem Mittelwerte von Dreifachbestimmungen.

Sichttiefe

In den Phasen des Hochwassers von 1-1,5 m reichte die Sichttiefe im 'Tümpel' bis zum Grund, während sie diesen in den Niedrigwasserphasen nicht erreichte, obwohl die Wassertiefe nur wenige Zentimeter betrug.

In der Baía reichte die Sichttiefe nur selten bis auf den Grund, die höchste Sichttiefe von 1,2 m wurde während der Hochwasserphase im Mai 2000 erreicht.

In dem bis zu einem Meter ansteigenden Wasser der Überschwemmungsfläche gelangte die Sichttiefe bis auf zwei Ausnahmen bis auf den Grund (Abb. 5-11).

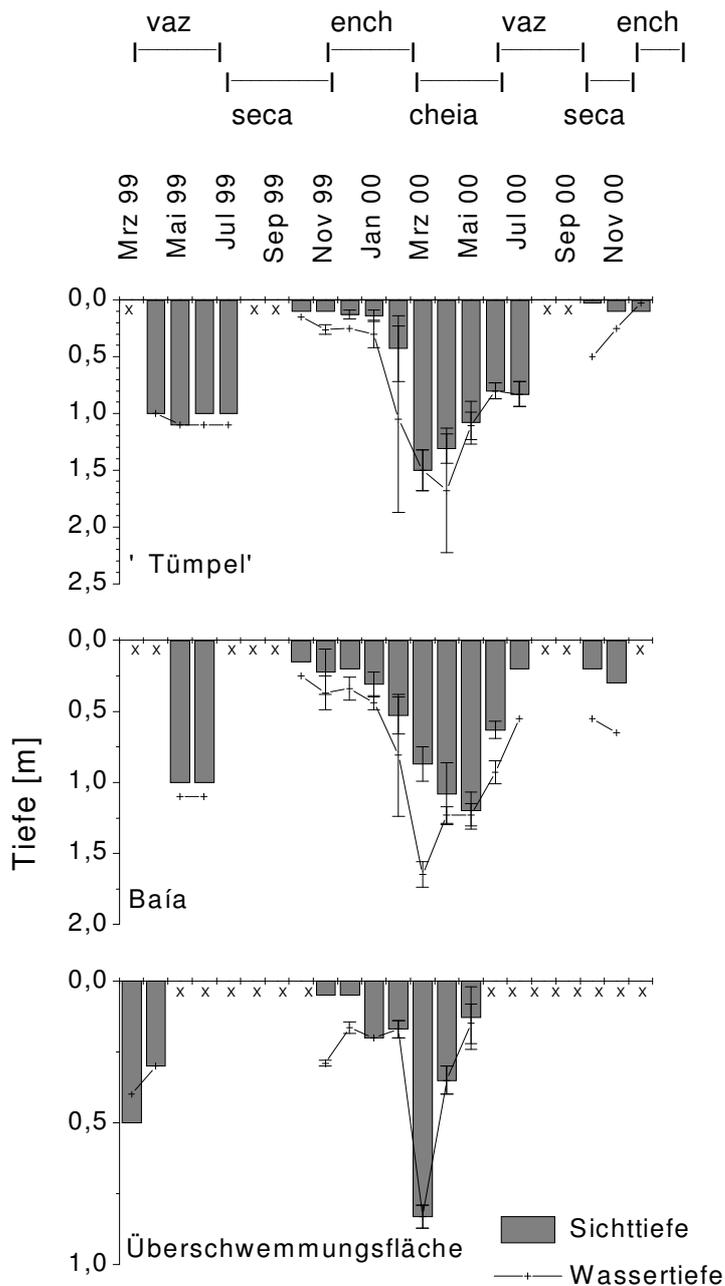


Abb. 5-11

Sichttiefe [m] und Wasserstand [m] im Jahresverlauf (monatliche Mittelwerte mit Standardabweichung) im 'Tümpel', in der Baía und in der Überschwemmungsfläche. Für die mit x gekennzeichneten Monate liegen keine Werte vor.

5.1.2 Nährstoffverhältnisse

Für die Darstellung der Nährstoffkonzentrationen über den Jahresverlauf wurden zunächst die Ergebnisse der Doppelbestimmungen und anschließend die für einen Kalendermonat vorhandenen Werte gemittelt. Nitrit wurde auch gemessen, aber hier nicht dargestellt, da die Konzentrationen fast immer im Bereich oder unter der Nachweisgrenze von 0,005 mg/l lagen, an einigen Tagen erreichten die Konzentrationen Werte von 0,01 mg/l. Eine Ausnahme bildete der Wert während der Trockenzeit im ‚Tümpel‘, dort erreichte die Nitritkonzentration im Juli 2000 0,28 mg/l.

Während der Überschwemmungsphase lagen die Konzentrationen von Ammonium ($\text{NH}_4\text{-N}$), Nitrat ($\text{NO}_3\text{-N}$), Phosphat ($\text{PO}_4\text{-P}$) und Gesamtphosphor (TP) in allen drei Gewässern unter 0,1 mg/l, die Werte für Gesamtstickstoff (TN) unter 1 mg/l.

Die höchsten Nährstoffkonzentrationen wurden im ‚Tümpel‘ erreicht, in dem das Wasser während der auf- und ablaufenden Wasserphasen nur einige Zentimeter tief war. Die TN-Konzentration stieg im während der *seca* auf bis zu 4 mg/l an, die TP-Konzentration auf bis zu 2,5 mg/l (Abb. 5-12 bis Abb. 5-14).

„Tümpel“

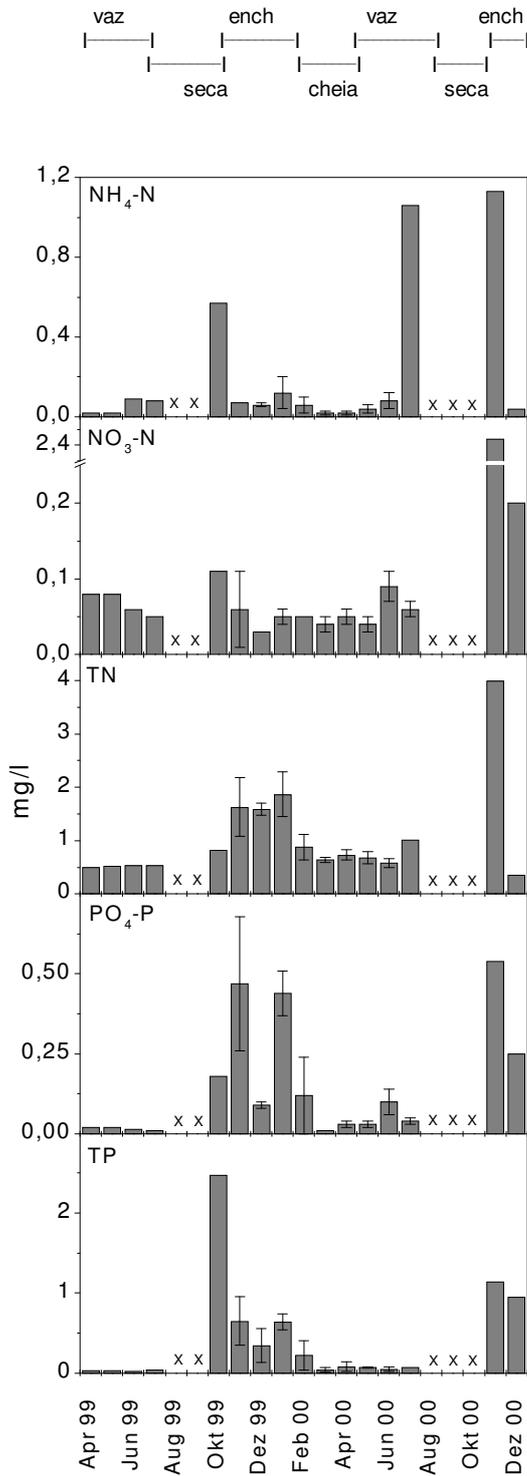


Abb. 5-12
 Konzentrationen von NH₄-N [mg/l], NO₃-N [mg/l], TN [mg/l], PO₄-P [mg/l] und TP [mg/l] im 'Tümpel' im Jahresverlauf (monatliche Mittelwerte mit Standardabweichung). Für die mit x gekennzeichneten Monate liegen keine Werte vor.

Baía

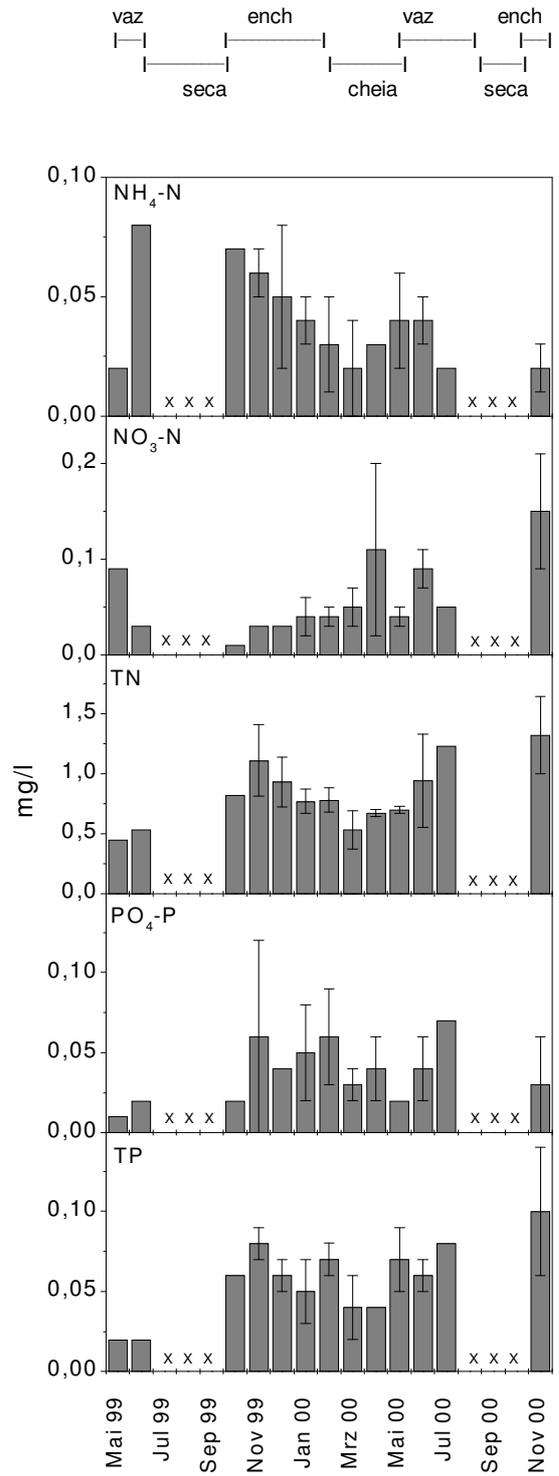


Abb. 5-13
 Konzentrationen von NH₄-N [mg/l], NO₃-N [mg/l], TN [mg/l], PO₄-P [mg/l] und TP [mg/l] in der Baía im Jahresverlauf (monatliche Mittelwerte mit Standardabweichung). Für die mit x gekennzeichneten Monate liegen keine Werte vor.

Überschwemmungsfläche

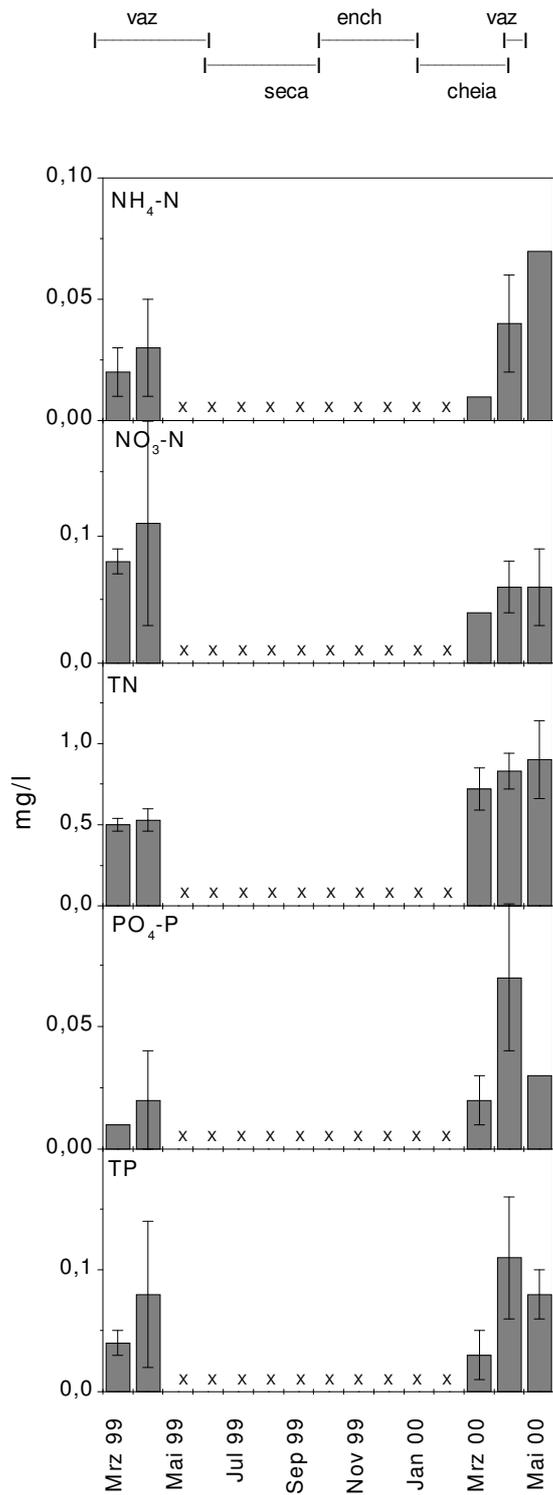


Abb. 5-14
 Konzentrationen von NH₄-N [mg/l], NO₃-N [mg/l], TN [mg/l], PO₄-P [mg/l] und TP [mg/l] in der Überschwemmungsfläche im Jahresverlauf (monatliche Mittelwerte mit Standardabweichung). Für die mit x gekennzeichneten Monate liegen keine Werte vor.

5.1.3 TN:TP-Verhältniss

Das Verhältnis von TN zu TP variierte im Jahresverlauf am stärksten im ‚Tümpel‘, wobei das Verhältnis während der *enchente* die geringsten Werte annahm. Die Monatsmittel lagen im ‚Tümpel‘ zwischen 0,3 und 27, während sie in der Baía zwischen 11,4 und 22,6 schwankten. In der Überschwemmungsfläche betrug das TN:TP-Verhältnis Werte zwischen 8,4 und 24,7 (Abb. 5-15).

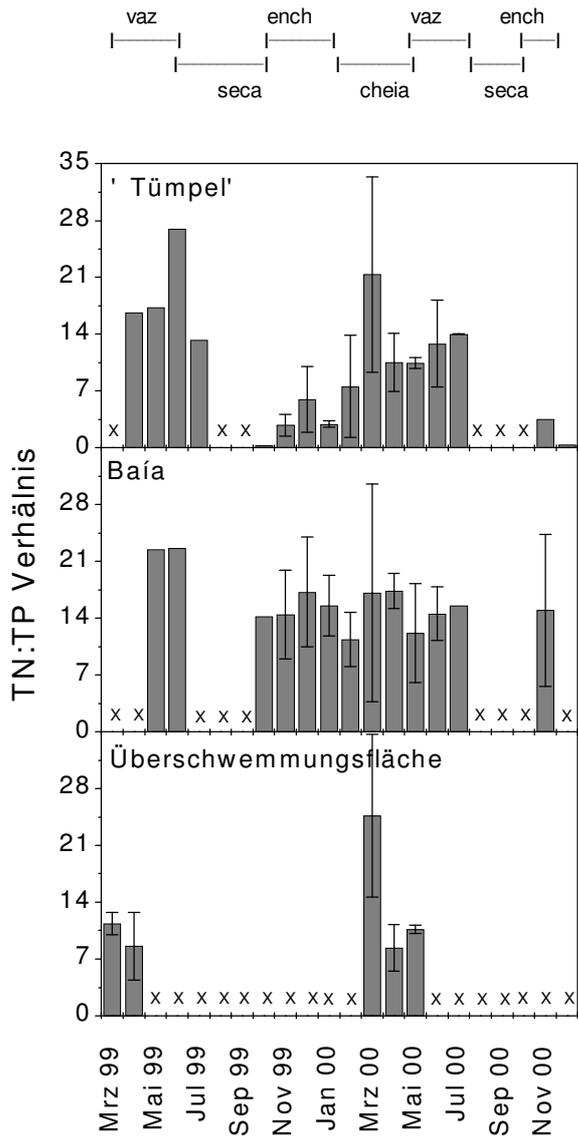


Abb. 5-15
Verhältnis von TN zu TP im ‚Tümpel‘, in der Baía und in der Überschwemmungsfläche im Jahresverlauf (monatliche Mittelwerte mit Standardabweichung). Für die mit x gekennzeichneten Monate liegen keine Werte vor.

5.1.4 Chlorophyll-a und Primärproduktion des Phytoplanktons im Jahresverlauf

Für die Darstellung der Chlorophyll-a Konzentrationen in Abb. 5-16 A wurden zunächst die Werte der Doppelbestimmungen und anschließend die für einen Kalendermonat vorhandenen Werte gemittelt (vgl. Tab. 4-1). Bei den in Abb. 5-16 B dargestellten C-Aufnahmeraten handelt es sich jeweils um Mittelwerte der zwei Parallelproben eines Messtages. In der Grafik sind außerdem die Chlorophyll-a Konzentrationen dieser Messtage dargestellt, in diesem Fall handelt es sich um die Mittelwerte der Doppelbestimmungen. Sowohl die Chlorophyll-a Konzentration als auch die C-Aufnahmerate bezieht sich in Abb. 5-16 auf Probenwasser der obersten 50 cm (Flaschen für die Primärproduktion in 10 cm Tiefe ausgehängt), während Abb. 5-17 einen Tiefenvergleich der Ergebnisse für die Messtage zeigt, an denen die C-Aufnahmerate und die Chlorophyll-a Konzentration für zwei Tiefen aufgenommen wurden.

Die C-Aufnahmerate und die Chlorophyll-a Konzentration waren in allen Gewässern in der Zeit des Niedrigwassers höher, als während der Hochwasserphasen. Die höchste Chlorophyll-a Konzentration ($3176,75 \mu\text{g/l}$) und die höchste C-Aufnahmerate ($2190,68 \text{ mg/m}^3 \text{ Tag}$) wurde im 'Tümpel' während der *seca* erreicht. Während der Hochwasserphasen waren die Konzentrationen von Chlorophyll-a mit unter $4 \mu\text{g/l}$ gering. Die Werte der C-Aufnahmerate betragen während des Hochwassers im 'Tümpel' bis $9 \text{ mg/m}^3 \text{ Tag}$, in der Baía bis $80 \text{ mg/m}^3 \text{ Tag}$ und in der Überschwemmungsfläche bis zu $40 \text{ mg/m}^3 \text{ Tag}$ (Abb. 5.16).

Im 'Tümpel' erreichte die C-Aufnahmerate im Mai und im Juni in einem Meter Tiefe höhere Werte als in 10 cm Tiefe – auch wenn die Chlorophyll-a Konzentration in 10 cm Tiefe höher war. In der Baía war die C-Aufnahmerate in 10 cm Tiefe höher als in einem Meter Tiefe (Abb. 5-17).

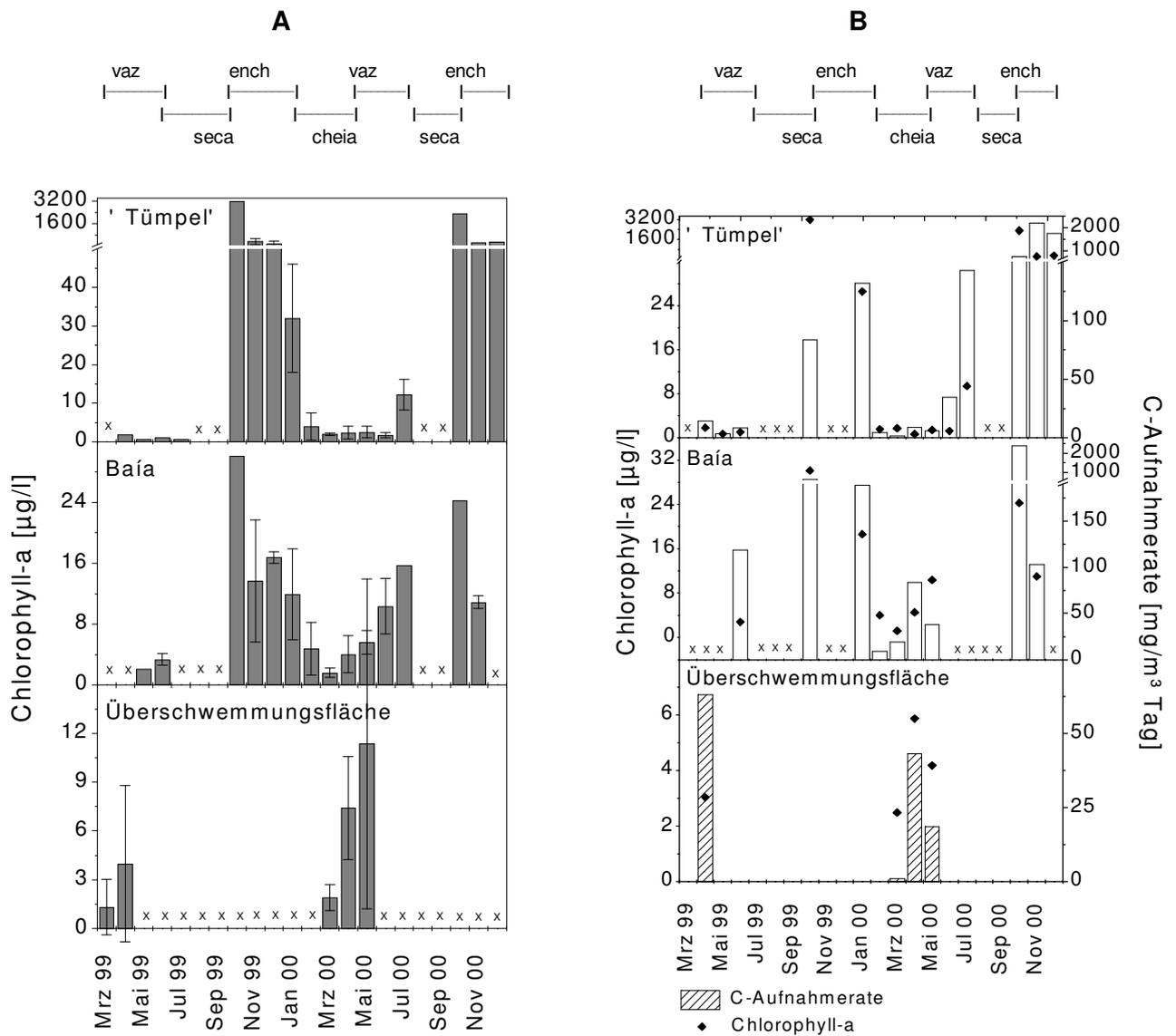


Abb. 5-16

C-Aufnahmerate [$\text{mg/m}^3\text{Tag}$] und Chlorophyll-a [$\mu\text{g/l}$] des Phytoplanktons im Jahresverlauf im 'Tümpel', in der Baía und in der Überschwemmungsfläche. A: monatliche Mittelwerte des Chlorophyll-a mit Standardabweichung. B: Einzelwerte (Chlorophyll-a: Mittelwerte von Doppelbestimmungen; C-Aufnahmerate: Mittelwerte von zwei Parallelen) von C-Aufnahmerate und Chlorophyll-a an den Tagen der Primärproduktionsmessung. Für die mit x gekennzeichneten Monate liegen keine Werte vor.

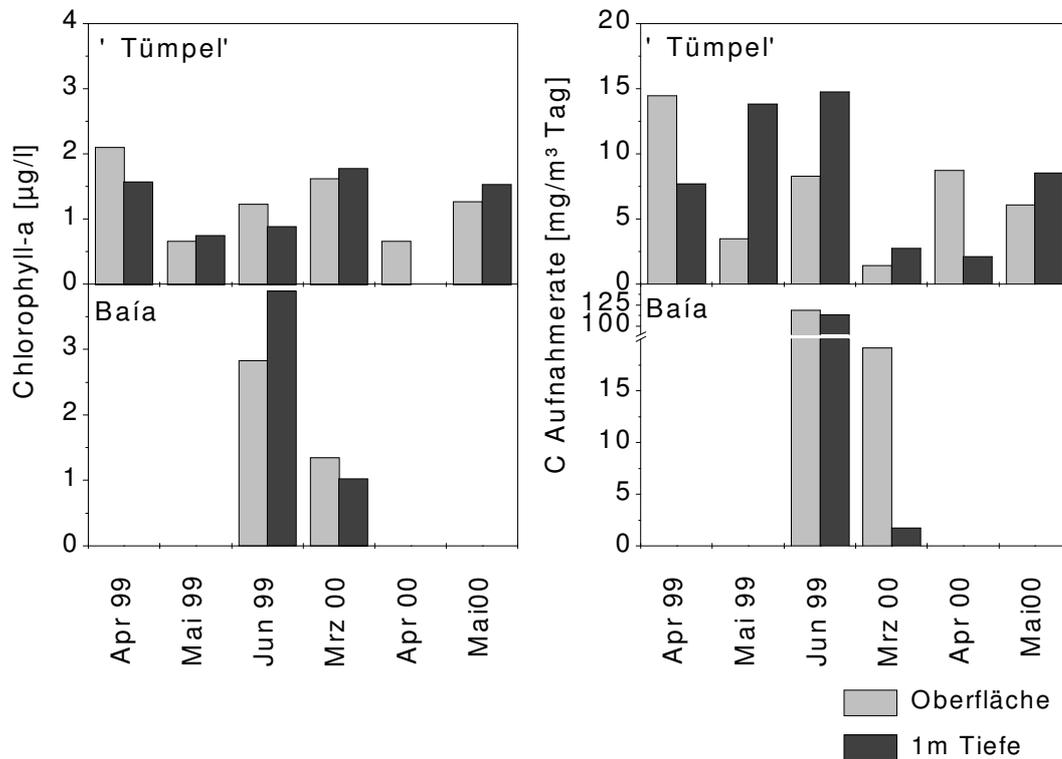


Abb. 5-17

Chlorophyll-a [$\mu\text{g/l}$] und C-Aufnahmerate [$\text{mg/m}^3 \text{ Tag}$] des Phytoplanktons im 'Tümpel' und in der Baía im Tiefenvergleich während der *cheia*. Bei den Werten handelt es sich um Einzelwerte (Chlorophyll-a: Mittelwerte von Doppelbestimmungen; C-Aufnahmerate: Mittelwerte von zwei Parallelen).

5.1.5 Chlorophyll-a und Primärproduktion des Peri- und Metaphytons

Periphyton

Die Chlorophyll-a Konzentration und die C-Aufnahmerate des Periphytons erreichten im 'Tümpel' die höchsten Werte, beide nahmen im Laufe der Exposition (zwischen 4-8 Wochen) zu, wobei die höchsten Konzentrationen nach vier Wochen während der Exposition von März bis April 1999 und der Exposition von Mai bis Juni 1999 auftraten. Die Konzentrationen des Chlorophyll-a Gehalts lagen zwischen 0,2 und 10 mg/m^2 und die der C-Aufnahmerate zwischen 0,4 und 46 $\text{g/m}^2 \text{ Tag}$.

Auch in der Baía nahm die Chlorophyll-a Konzentration im Laufe der Expositionszeiten zu, die Konzentrationen lagen jedoch mit Werten von 0,08 bis 8 mg/m^2 unter denen im 'Tümpel'. Die Werte für die C-Aufnahmerate schwankten in dem Zeitraum der Expositionen zwischen 0,01 und 12,2 $\text{g/m}^2 \text{ Tag}$.

Die Daten sind teilweise unvollständig, da es während der Versuchszeiten zu Verlusten der ausgehängten Streifen durch Wind und vermutlich durch Fraß von kleinen Fischen kam. In einigen Fällen wurden die exponierten Flaschen durch den Einfluss von starken

Windereignissen von schwimmenden Makrophyten-Verbänden verdeckt, die Ergebnisse dieser Messungen wurden nicht mit einbezogen.

In der Überschwemmungsfläche, in der nur zwei mal Streifen für die Periphytonbesiedlung ausgesetzt wurden, unterschieden sich die Konzentrationen des Chlorophyll-a und der C-Aufnahmerate im Laufe der Expositionszeit von vier Wochen nur wenig. Die Konzentrationen für Chlorophyll-a lagen zwischen 0,6 und 5,2 g/m² und die der C-Aufnahmerate zwischen 4 und 26 mg/m² Tag.

Die Werte des Chlorophyll-a Gehalts und der C-Aufnahmerate lagen sowohl im 'Tümpel' als auch in der Baía an den meisten Messtagen in 10 cm Tiefe höher als in einem Meter Tiefe (Abb. 5-18 bis Abb. 5-20).

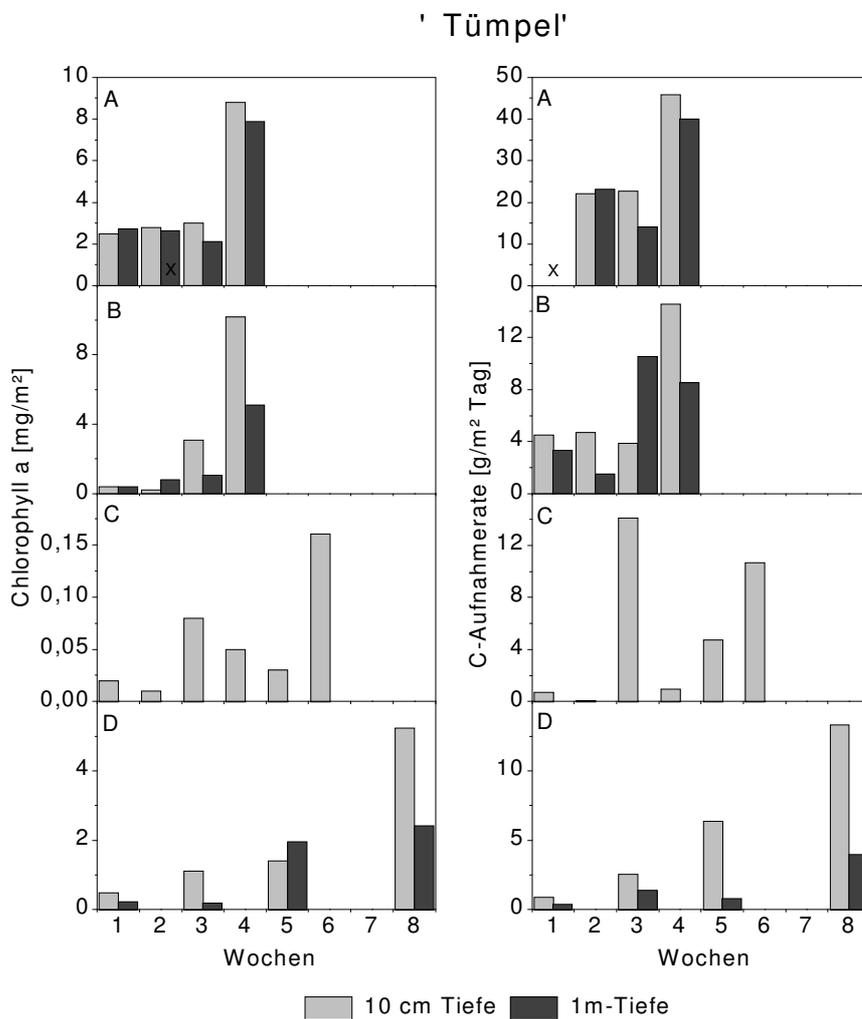


Abb. 5-18

Chlorophyll-a [mg/m²] und C-Aufnahmerate [g/m² Tag] des Periphytons über die Expositionszeit in 10 cm und in einem Meter Tiefe des 'Tümpels' während unterschiedlicher Ansätze. A: März – April 1999 (*vazante*); B: Mai – Juni 1999 (*vazante*); C: November 1999 – Januar 2000 (*enchente*); D: April bis Mai (*cheia*) 2000. Bei den Werten handelt es sich um Einzelwerte (Mittelwerte von zwei Parallelen). Für den mit X gekennzeichneten Tag liegt aufgrund eines fehlenden DIC-Wertes kein Ergebnis vor.

Baía

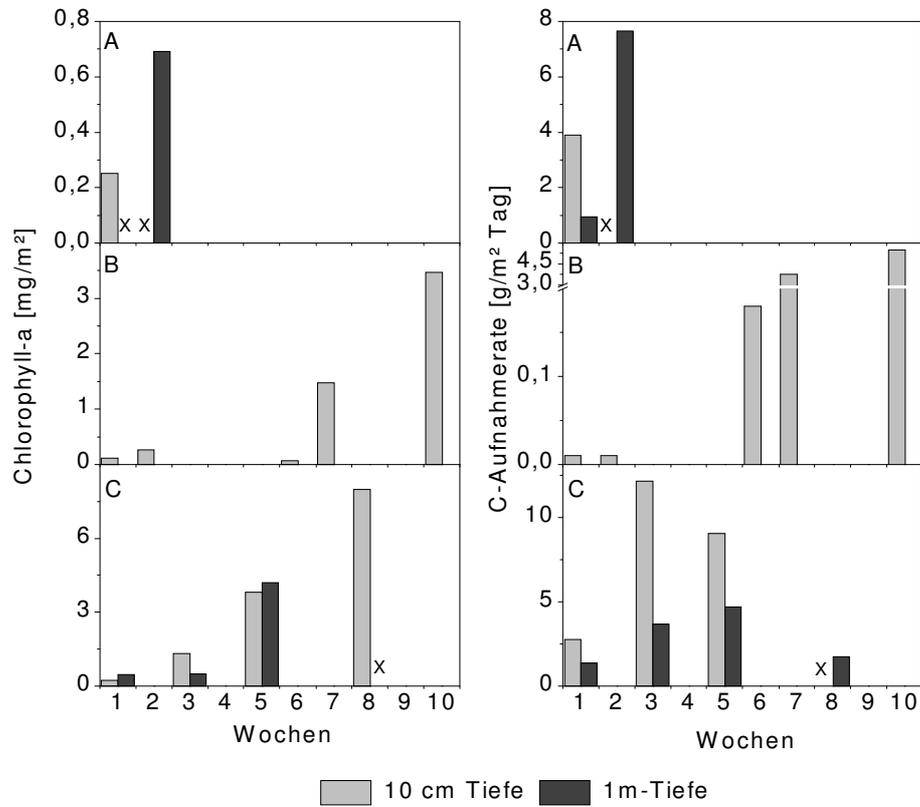


Abb. 5-19

Chlorophyll-a [mg/m²] und C-Aufnahmerate [g/m² Tag] des Periphytons über die Expositionszeit in 10 cm und in einem Meter Tiefe der Baía während unterschiedlicher Ansätze. A: Mai – Juni 1999 (*vazante*); B: November 1999 – Januar 2000 (*enchente*); C: April bis Mai 2000 (*cheia*). Bei den Werten handelt es sich um Einzelwerte (Mittelwerte von zwei Parallelen). Für die mit X gekennzeichneten Tage liegen keine Daten vor.

Überschwemmungsfläche

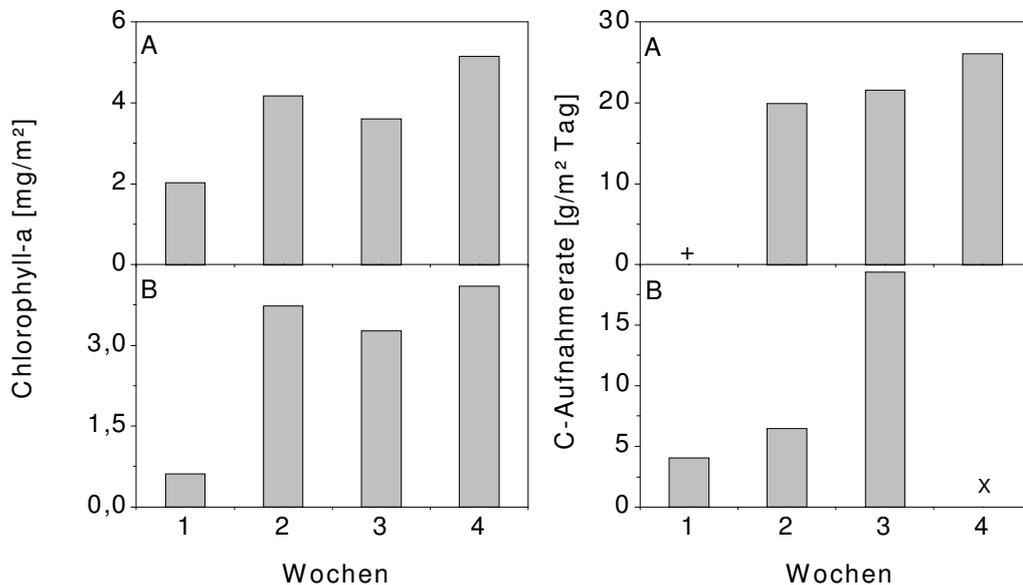


Abb. 5-20

Chlorophyll-a [mg/m^2] und C-Aufnahmerate [$\text{g}/\text{m}^2 \text{Tag}$] des Periphytons über die Expositionszeit in 10 cm Tiefe der Überschwemmungsfläche während unterschiedlicher Ansätze. A: Mai – Juni 1999 (*vazante*); B: April bis Mai 2000 (*cheia*). Bei den Werten handelt es sich um Einzelwerte (Mittelwerte von zwei Parallelen). +: kein Ergebnis aufgrund eines fehlenden DIC-Wertes, x: Verlust des Elektrophoresestreifens.

Metaphyton

Die während der einzelnen Expositionszeiten verwendeten unterschiedlich großen Schwämme wirkten sich nicht auf die Besiedlung des Metaphytens aus. Sowohl die Chlorophyll-a Konzentration als auch die C-Aufnahmerate kann für das Metaphyton nur auf das eingesetzte Volumen von cm^3 angegeben werden. Eine Umrechnung auf m^3 erscheint nicht sinnvoll, da das Metaphyton nicht einheitlich verteilt, sondern in Flocken akkumuliert vorkommt.

Die höchsten Chlorophyll-a Werte wurden in der Überschwemmungsfläche beobachtet, während die höchsten C-Aufnahmeraten in der Baía gemessen wurden.

Im 'Tümpel' blieben die Chlorophyll-a Konzentrationen über die Zeit von acht Wochen während der Exposition von Januar bis März 2000 annähernd gleich niedrig zwischen $0,18$ und $0,27 \mu\text{g}/\text{cm}^3$, während der Exposition von April bis Mai 2000 erreichten sie nach sechs Wochen ein leichtes Maximum von $0,5 \mu\text{g}/\text{cm}^3$. Die Werte der Exposition von April bis Mai 2000 lagen über denen der Exposition von Januar bis März 2000. Die C-Aufnahmerate erreichte ihren höchsten Wert von $1700 \mu\text{g}/\text{cm}^3 \text{Tag}$ während der Exposition von Januar bis März nach zwei Wochen und sank dann auf $60 \mu\text{g}/\text{cm}^3 \text{Tag}$ ab. Während der Exposition von April bis Mai stieg sie innerhalb der 8 Wochen auf $780 \mu\text{g}/\text{cm}^3 \text{Tag}$ an.

In der Baía lagen die Chlorophyll-a Konzentrationen der beiden Expositionen zwischen 0,21 und 0,62 $\mu\text{g}/\text{cm}^3$. Die C-Aufnahmerate erreichte im April bis Mai nach sechs Wochen ihren höchsten Wert von 7400 $\mu\text{g}/\text{cm}^3$ Tag, an den restlichen Messtagen lagen die Werte zwischen 25 und 720 $\mu\text{g}/\text{cm}^3$ Tag.

In der Überschwemmungsfläche bildeten im April bis Mai sowohl die Chlorophyll-a Konzentration als auch die C-Aufnahmerate nach drei Wochen ein Maximum aus. Der Chlorophyll-a Gehalt stieg bis auf 0,8 $\mu\text{g}/\text{cm}^3$, die C-Aufnahmerate auf 1700 $\mu\text{g}/\text{cm}^3$ Tag an. (Abb. 2-1).

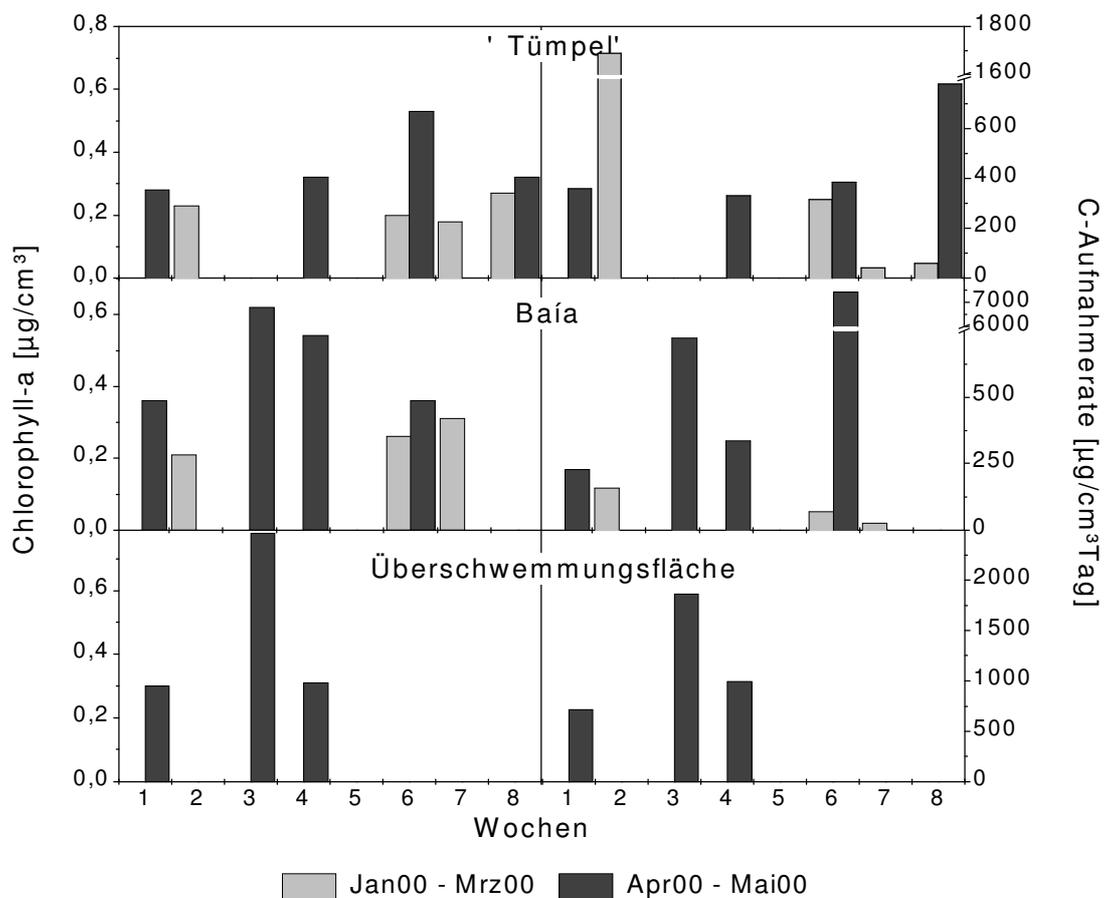


Abb. 5-21

Chlorophyll-a [$\mu\text{g}/\text{m}^3$] und C-Aufnahmerate [$\mu\text{g}/\text{cm}^3$ Tag] des Metaphytens im 'Tümpel', in der Baía und in der Überschwemmungsfläche über die Expositionszeit. Bei den Werten handelt es sich um Einzelwerte (Mittelwerte von zwei Parallelen).

5.1.6 Tagesgang von Licht und Primärproduktion

Abbildung Abb. 5-22 zeigt, dass in der Zeit der höchsten Lichtintensität (10:00-14:00) die C-Aufnahmerate in 10 cm Tiefe geringer war als zu Zeiten niedrigerer Lichtintensitäten (6:00-10:00 und 14:00-18:00). Während der Dunkelstunden war die C-Aufnahmerate mit 0,03 mg/m^3 h sehr gering. Die 24-Stundenmessung stellt die Netto-Photosyntheserate während

eines Tages dar, während die vierstündigen Messungen die Brutto-Produktion während eines Tagesabschnitts widerspiegeln.

Durchschnittlich war die C-Aufnahmerate in kürzeren Tagesabschnitten gemessen höher als während der 24-Stunden-Messung,

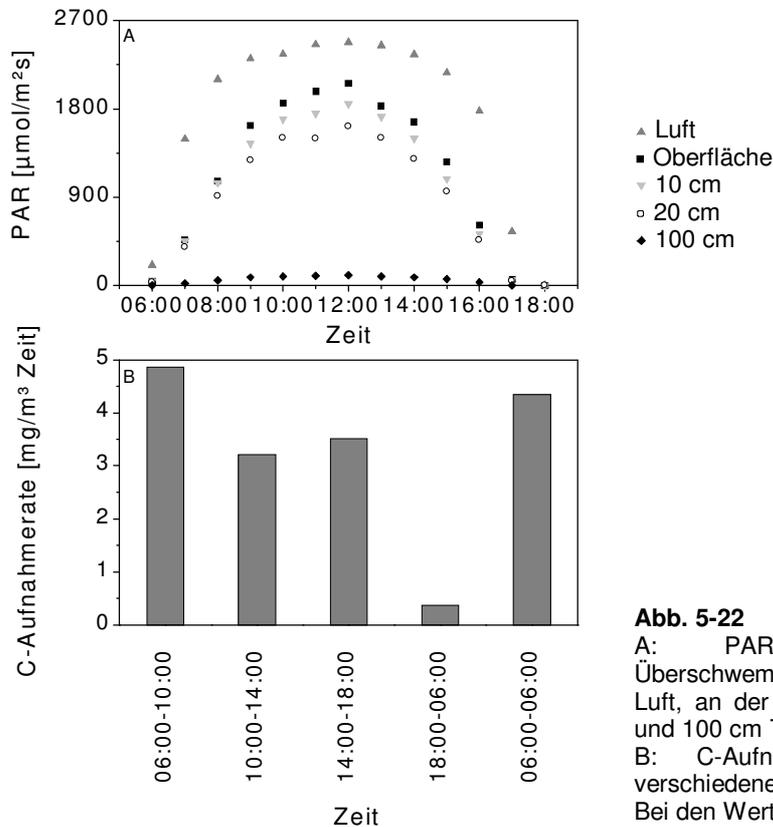


Abb. 5-22
 A: PAR [$\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$] in der Überschwemmungsfläche am 28.04.00 an der Luft, an der Wasseroberfläche und in 10, 20 und 100 cm Tiefe.
 B: C-Aufnahmerate [$\text{mg}/\text{m}^3 \text{Zeit}$] an verschiedenen Tagesabschnitten des 28.04.00. Bei den Werten handelt es sich um Einzelwerte (Mittelwerte von zwei Parallelen).

5.1.7 Korrelationen zwischen Chlorophyll-a und Nährstoffen

Abb. 5-23 und Abb. 5-24 stellen die Korrelationen der Chlorophyll-a Werte mit den TN- und TP Werten für die *vazante/enchente* und *cheia* im ‚Tümpel‘ und in der Baía dar. Am höchsten korrelierte der TN Gehalt im ‚Tümpel‘ während der *cheia*. Der Chlorophyll-a Gehalt und die im Wasser frei verfügbaren Nährstoffen ergaben keine eindeutigen Korrelationen (Abb. 5-25). Die höchste Korrelation bestand hier zwischen der Konzentration des Ammoniums und des Chlorophyll-a in der Überschwemmungsfläche.

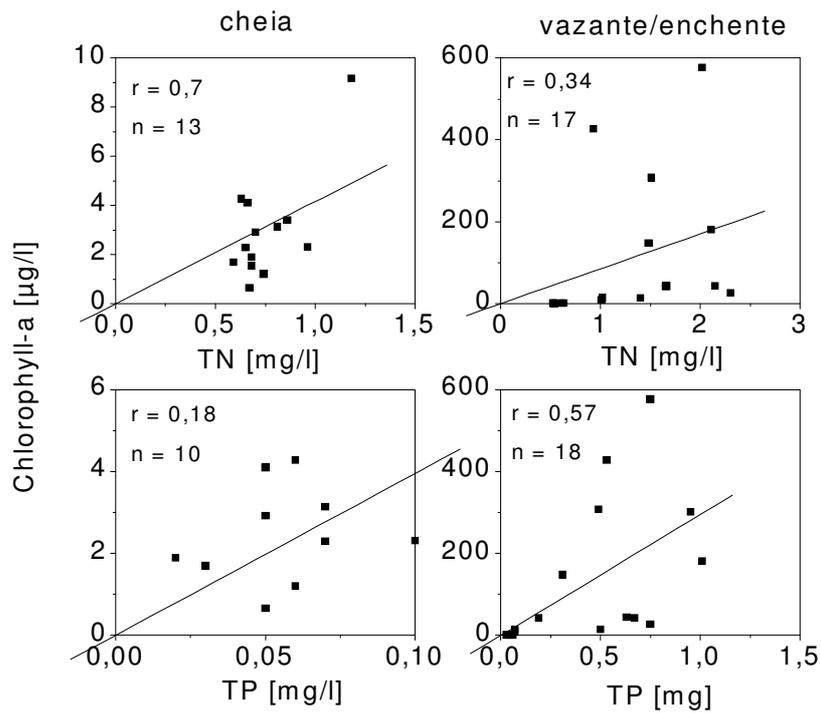


Abb. 5-23

Korrelationen zwischen der Chlorophyll-a Konzentration [µg/l] des Phytoplanktons und der TN- und TP Konzentration [mg/l] im 'Tümpel' während der *cheia* und *vazante/enchente*. Bei den Werten handelt es sich um Einzelwerte (Mittelwerte von Doppelbestimmungen). Für die *seca* lagen nicht genug Werte vor.

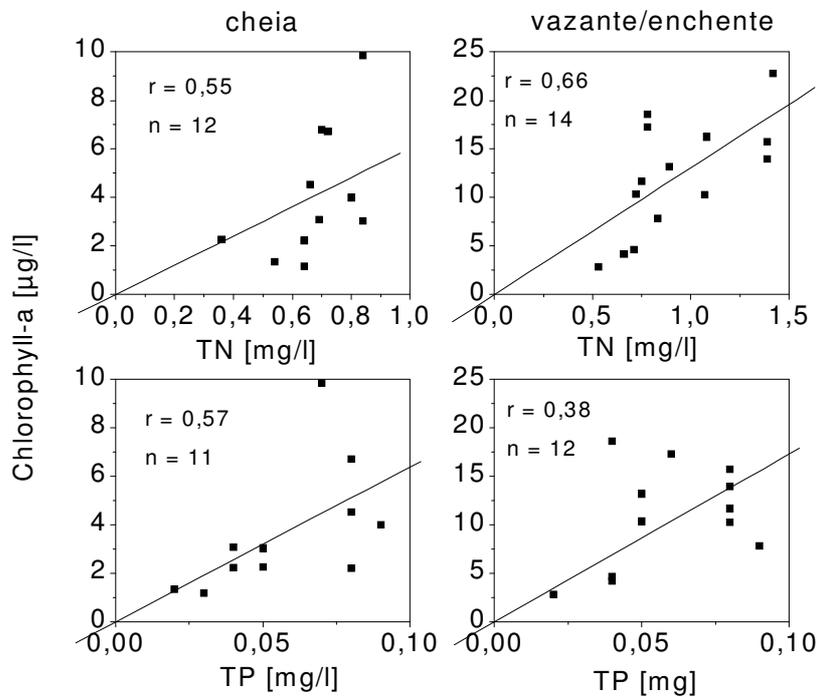


Abb. 5-24

Korrelationen zwischen der Chlorophyll-a Konzentration [µg/l] des Phytoplanktons und der TN- und TP Konzentration [mg/l] in der Baía während der *cheia* und *vazante/enchente*. Bei den Werten handelt es sich um Einzelwerte (Mittelwerte von Doppelbestimmungen). Für die *seca* lagen nicht genug Werte vor.

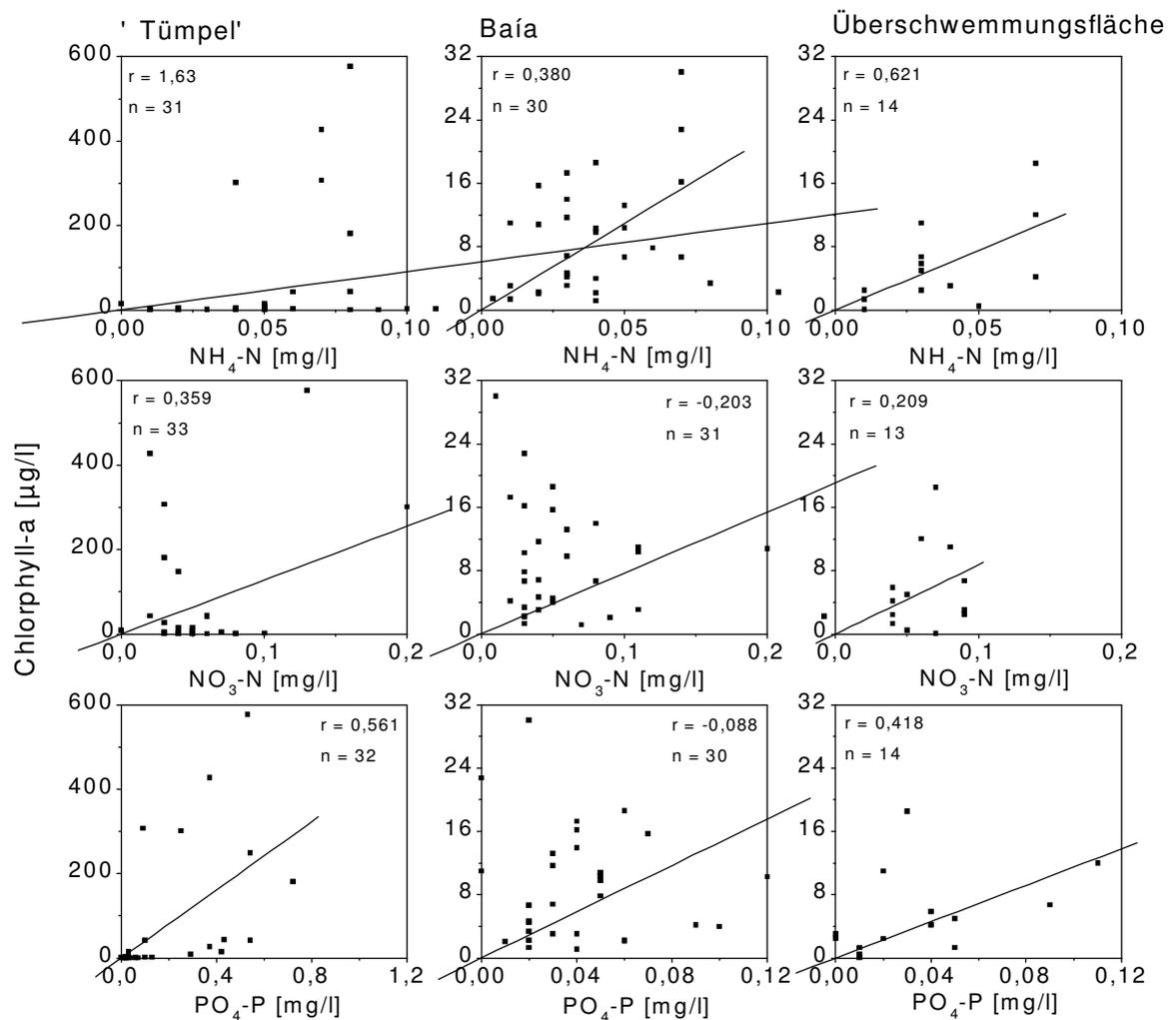


Abb. 5-25

Korrelationen zwischen der Chlorophyll-a Konzentration [µg/l] des Phytoplanktons und der im Wasser gelösten Nährsalze NH₄-N [mg/l], NO₃-N [mg/l] und PO₃-P [mg/l] im 'Tümpel', in der Baía und in der Überschwemmungsfläche. Bei den Werten handelt es sich um Einzelwerte (Mittelwerte von Doppelbestimmungen).

Tab. 5-1 bis Tab. 5-3 zeigen zusammenfassend die Werte der abiotischen Parameter, der gelösten Nährstoff- und Chlorophyll-a Konzentrationen und der C-Aufnahmerate in den drei Gewässern.

Tab. 5-1

Mittelwerte (mean), Standardabweichung (SD) und Spannbreite (range) der gemessenen Werte der abiotischen Parameter, der gelösten Nährstoff- und Chlorophyll-a Konzentration und der C-Aufnahmerate im ‚Tümpel‘ während der Zeit von März 1999 bis Dezember 2001.

	n	mean	SD	range
Abiotik				
pH	33	7	0,92	5,6 - 9,85
DIC [mg/l]	40	3,686	2,759	0,25 - 13,8
Leitfähigkeit [μ S/cm]	222	65,9	73,6	10 - 405
Sauerstoff [mg/l]	129	2,64	3,11	0,1 - 18,2
Temperatur [°C]	179	27,5	3,8	15,1 - 36,4
Nährstoffe				
NH ₄ -N [mg/l]	34	0,135	0,262	0,011 - 1,126
NO ₃ -N [mg/l]	35	0,126	0,405	0,022 - 2,444
TN [mg/l]	35	1,087	0,738	0,35 - 3,997
PO ₄ -P [mg/l]	35	0,167	0,2	0,01 - 0,723
TP [mg/l]	35	0,351	0,492	0,02 - 2,467
Chlorophyll-a				
Phytoplankton [μ g/l]	37	214,39	636,68	0,66 - 3176,75
Periphyton [mg/m ²]	25	2,66	2,76	0,17 - 10,2
Metaphyton [μ g/cm ³]	8	0,29	0,11	0,18 - 0,53
C-Aufnahmerate				
Phytoplankton [mg/m ³ Tag]	14	368,51	714,75	1,44 – 2190,68
Periphyton [g/m ² Tag]	26	10,76	11,8	0,39 - 45,83
Metaphyton [μ g/cm ³ Tag]	8	496,43	533,18	42,97 - 1689,5

Tab. 5-2

Mittelwerte (mean), Standardabweichung (SD) und Spannweite (range) der abiotischen Parameter, der gelösten Nährstoff- und Chlorophyll-a Konzentration und der C-Aufnahmerate in der Baía während der Zeit von März 1999 bis Dezember 2001.

	n	mean	SD	range
Abiotik				
pH	33	6,83	0,51	6,14 - 8,44
DIC [mg/l]	28	3,589	3,177	0,083 - 10,947
Leitfähigkeit [μ S/cm]	229	61,1	26,2	26,6 - 129
Sauerstoff [mg/l]	196	4,08	2,14	0,1 - 9,4
Temperatur [$^{\circ}$ C]	207	28,4	3,1	19,4 - 36,8
Nährstoffe				
NH ₄ -N [mg/l]	32	0,038	0,019	0,006 - 0,08
NO ₃ -N [mg/l]	32	0,061	0,05	0,005 - 0,241
TN [mg/l]	32	0,818	0,276	0,357 - 1,543
PO ₄ -P [mg/l]	32	0,04	0,026	0,005 - 0,116
TP [mg/l]	32	0,059	0,024	0,017 - 0,131
Chlorophyll-a				
Phytoplankton [μ g/l]	33	9,27	7,35	1,18 - 30,08
Periphyton [mg/m ²]	14	1,78	2,3	0,07 - 7,98
Metaphyton [μ g/cm ³]	6	0,35	0,14	0,21 - 0,62
C-Aufnahmerate				
Phytoplankton [mg/m ³ Tag]	9	399,25	771,08	8,89 - 2388,81
Periphyton [g/m ² Tag]	6	3,35	2,56	0,95 - 7,65
Metaphyton [μ g/cm ³ Tag]	7	1282,88	2726,65	25,6 - 7443,97

Tab. 5-3

Mittelwerte (mean), Standardabweichung (SD) und Spannweite (range) der abiotischen Parameter, der gelösten Nährstoff- und Chlorophyll-a Konzentration und der C-Aufnahmerate in der Überschwemmungsfläche während der Zeit von März 1999 bis Dezember 2001.

	n	mean	SD	range
Abiotik				
pH	40	6,97	0,6	4,8 - 8,01
DIC [mg/l]	7	2,02	0,919	0,073 - 2,71
Leitfähigkeit [μ S/cm]	90	49,8	34,5	31,3 - 191,
Sauerstoff [mg/l]	72	4,92	4,05	0,2 - 27,7
Temperatur [$^{\circ}$ C]	92	30,6	3,4	22,7 - 40,6
Nährstoffe				
NH ₄ -N [mg/l]	14	0,035	0,023	0,009 - 0,072
NO ₃ -N [mg/l]	14	0,074	0,047	0,035 - 0,22
TN [mg/l]	14	0,69	0,193	0,43 - 1,067
PO ₄ -P [mg/l]	14	0,035	0,031	0,005 - 0,106
TP [mg/l]	14	0,079	0,049	0,02 - 0,189
Chlorophyll-a				
Phytoplankton [μ g/l]	14	5,34	5,26	0,1 - 18,55
Periphyton [mg/m ²]	8	3,33	1,41	0,61 - 5,16
Metaphyton [μ g/cm ³]	3	0,46	0,27	0,30 - 0,78
C-Aufnahmerate				
Phytoplankton [mg/m ³ Tag]	4	31,45	27,35	0,89 - 63,11
Periphyton [g/m ² Tag]	4	12,45	8,37	4,03 - 26,08
Metaphyton [μ g/cm ³ Tag]	3	1189,61	600,13	711,98 - 1863,23

5.1.8 Primärproduktionsmessungen unter Nährstoffdüngung

Wie schon oben beschrieben variierten die Werte der C-Aufnahmerate und des Chlorophyll-a sowohl im Jahresverlauf als auch in den einzelnen Gewässern stark, die Höhe der C-Aufnahmerate zeigte an den einzelnen Messtagen in den unterschiedlich gedüngten Flaschen jedoch keine großen Unterschiede. Es konnte keine eindeutige Antwort des Phytoplanktons auf die Verfügbarkeit eines bestimmten Nährstoffs beobachtet werden (Abb. 5-26).

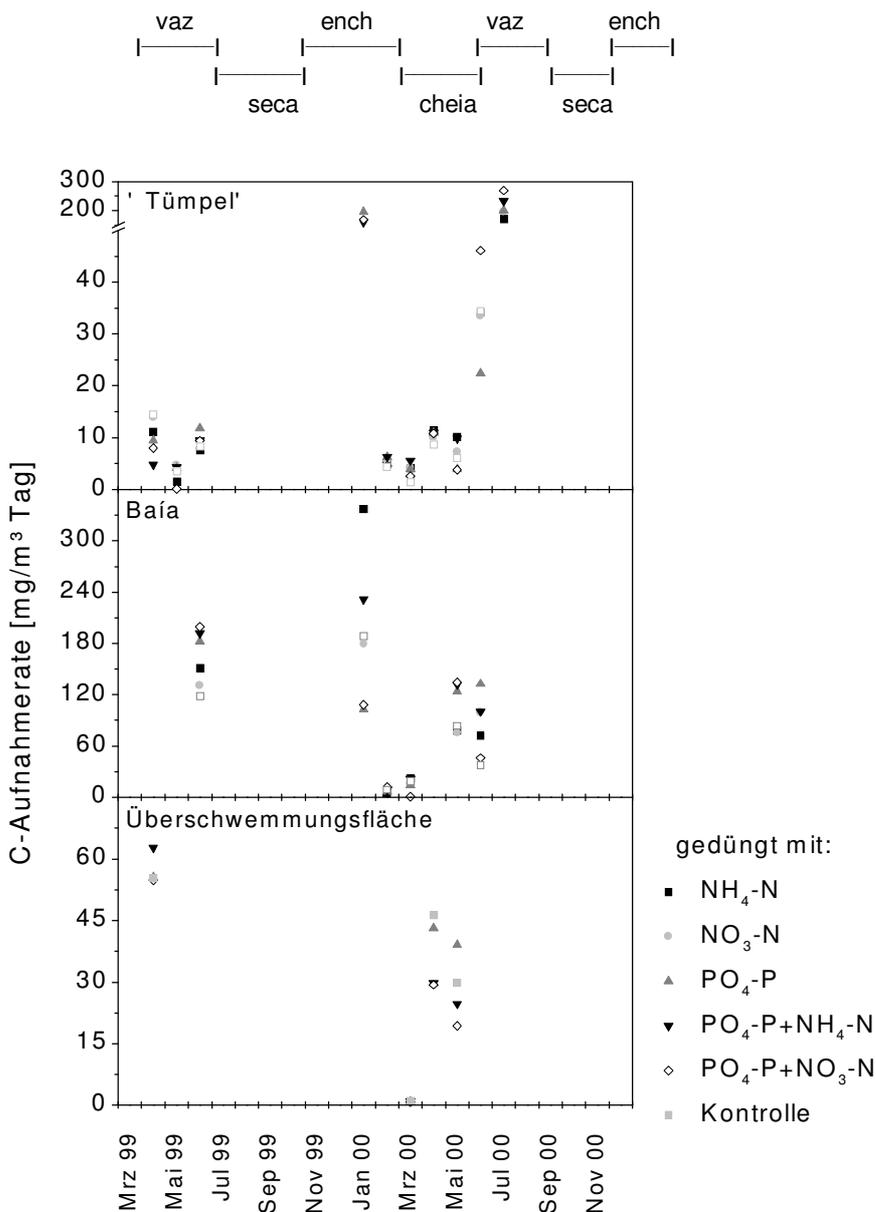


Abb. 5-26

C-Aufnahmerate [mg/m³ Tag] des Phytoplanktons im 'Tümpel', in der Baía und in der Überschwemmungsfläche unter Nährstoffdüngung. Bei den Werten handelt es sich um Einzelwerte (Mittelwerte von zwei Parallelen).

Die C-Aufnahmerate unter Düngung mit einem Nährstoff wich nur gering von der der Kontrolle ab. Abbildung Abb. 5-27 zeigt das Verhältnis der C-Aufnahmerate der einzelnen Nährstoffdüngungen zu der Kontrolle des jeweiligen Messtages im 'Tümpel' und in der Baía.

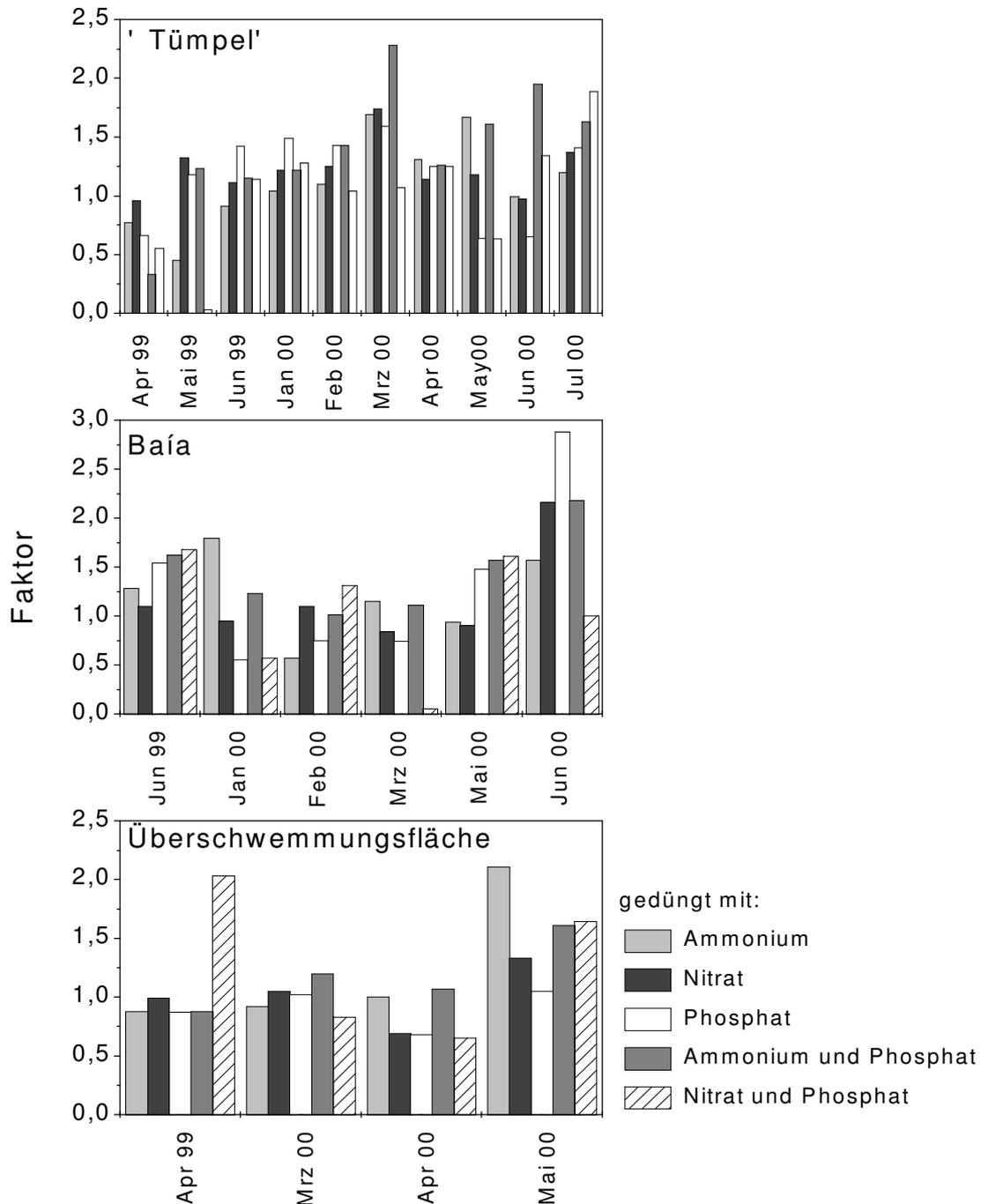


Abb. 5-27

Verhältnis der C-Aufnahmerate [mg/m³ Tag] der einzelnen Nährstoffdüngungen zu der Kontrolle des jeweiligen Messtages im 'Tümpel', in der Baía und in der Überschwemmungsfläche. Bei den Werten handelt es sich um Einzelwerte (Mittelwerte von zwei Parallelen).

5.1.9 Jahreszeitliche Sukzession der dominierenden Algengruppen

Während der *cheia* war die Algendichte in allen drei Gewässern sehr gering, es dominierten Gattungen der Chlorophyta und hier insbesondere die Desmidiacea-Gattungen *Micrasterias* und *Straustraum*. In sehr geringer Dichte waren des weiteren Kieselalgen, Cryptophyceae und Euglenophyta vertreten. Die *vazante* zeichnete sich in allen Gewässern durch hohe Diversität und höhere Algendichte aus. Auch hier dominierten die Chlorophyta, wobei die höchste Diversität in der Überschwemmungsfläche beobachtet wurde. Die am häufigsten vorkommenden Desmidiacea-Gattungen waren: *Cosmarium*, *Micrasterias*, *Straustraum* und *Staurodesmus*.

In der *seca* war insbesondere im 'Tümpel' und in der Überschwemmungsfläche ein höheres Aufkommen an Cyanophyta (*Anabaena sp.*, *Merismopedia sp.*, *Microcystis flos-aque* und *Oscillatora sp.*) und Cryptophyceae (*Cryptomonas sp.*) zu beobachten.

Während der *enchente* überwogen wieder Gattungen der Chlorophyta wie *Scenedesmus* und *Pediastrum* sowie Kieselalgen.

Insgesamt stellte das Phytoplankton der *vazante* und *enchente* eine Mischung gegenüber den Algenarten der *seca* und *cheia* dar.

Die Algen des Periphytons setzten sich hauptsächlich aus Kieselalgen zusammen, es wurden aber insbesondere im 'Tümpel' auch einige Desmidiacea-Gattungen gefunden: *Micrasterias*, *Straustraum*, *Staurodesmus*. Die höchste Diversität wurde im 'Tümpel' beobachtet.

Das Metaphyton bestand in seiner Hauptmenge aus Desmidiacea und einer großen Anzahl von Kieselalgen. Vereinzelt traten auch Chroococcale und nicht lagerbildene fädige Blaualgen auf. In der Hauptsache waren es Formen mit sehr geringer oder gar keiner Eigenbewegung, die im wesentlichen durch Wasserströmung bewegt werden.

5.1.10 Ergebnisse der Vergleichsgewässer

Während der Trockenzeit wurden einige Wassertümpel zusätzlich untersucht, um die Ergebnisse mit denen der Baía und dem 'Tümpel' zu vergleichen (vgl. 3.4). Abb. 5-28 zeigt die abiotischen Faktoren (pH, Leitfähigkeit, Sauerstoff, Temperatur), Abb. 5-29 die Konzentrationen der Nährstoffe (NH₄-N, NO₃-N, TN, PO₄-P und TP) und Abb. 5-30 die Chlorophyll-a Konzentration und die C-Aufnahmerate der 4 Wasserstellen im Vergleich zu denen im 'Tümpel' und in der Baía an den selben Messtagen. Im Vergleich zu den Nährstoffwerten in der Baía, lagen die Konzentrationen der anderen Gewässer höher. Die Ammonium-, Nitrat- und TP-Konzentrationen waren im 'Tümpel' am höchsten, während die höchsten TN- und Phosphatkonzentrationen in dem flachen Wassertümpel an der Zufahrt zur Fazenda Ipiranga (WS2) gemessen wurden.

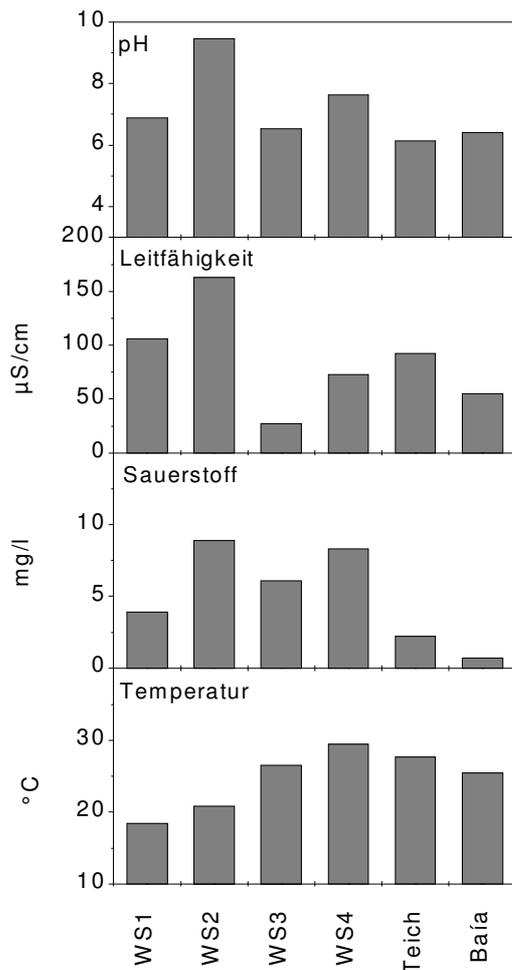


Abb. 5-28

pH, Leitfähigkeit [$\mu\text{S}/\text{cm}$], Sauerstoff [mg/l] und Temperatur [$^{\circ}\text{C}$] während der *seca* am 28.09.99 und 05.10.99 in den 4 Vergleichsgewässern WS1, WS2, WS3 und WS4, im 'Tümpel' und in der Baía. Bei den Werten handelt es sich um Einzelwerte.

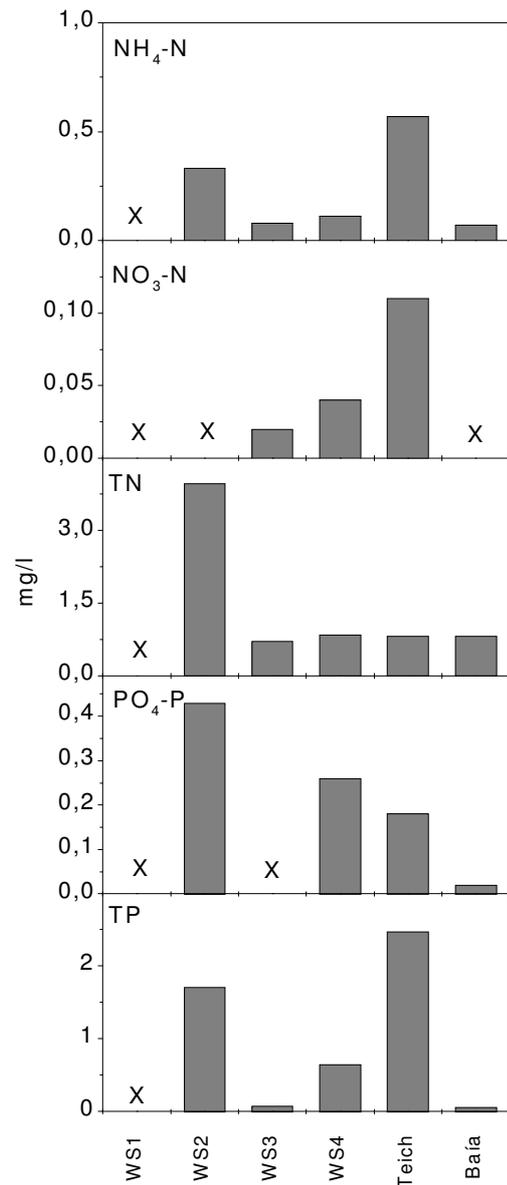


Abb. 5-29

Konzentrationen von $\text{NH}_4\text{-N}$, $\text{NO}_3\text{-N}$, TN, $\text{PO}_4\text{-N}$ und TP [mg/l] während der *seca* am 28.09.99 und 05.10.99 in den 4 Vergleichsgewässern WS1, WS2, WS3 und WS4, im 'Tümpel' und in der Baía. Bei den Werten handelt es sich um Einzelwerte (Mittelwerte von Doppelbestimmungen). Für das mit x gekennzeichnete Gewässer liegt kein Wert vor. Für WS1 konnte aufgrund der hohen Algenbiomasse nicht genügend Wasser für die Nährstoffanalyse filtriert werden.

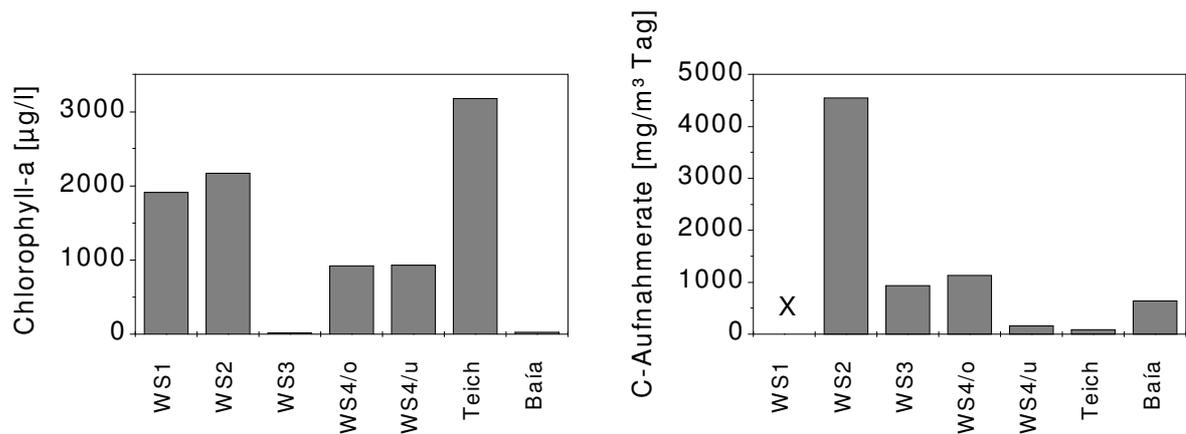


Abb. 5-30

Chlorophyll-a [$\mu\text{g/l}$] und C-Aufnahmerate [$\text{mg/m}^3 \text{ Tag}$] während der *seca* am 28.09.99 und 05.10.99 in den vier Vergleichsgewässern: WS1, WS2, WS3, WS4/o (10 cm Tiefe) und WS4/u (am Grund), im 'Tümpel' und in der Baía. Bei den Werten handelt es sich um Einzelwerte (Chlorophyll-a: Mittelwerte von Doppelbestimmungen; C-Aufnahmerate: Mittelwerte von zwei Parallelen). Für die mit x gekennzeichneten Gewässer liegen keine Werte vor. Das Wasser von WS1 konnte aufgrund der hohen Algenbiomasse nicht filtriert werden.

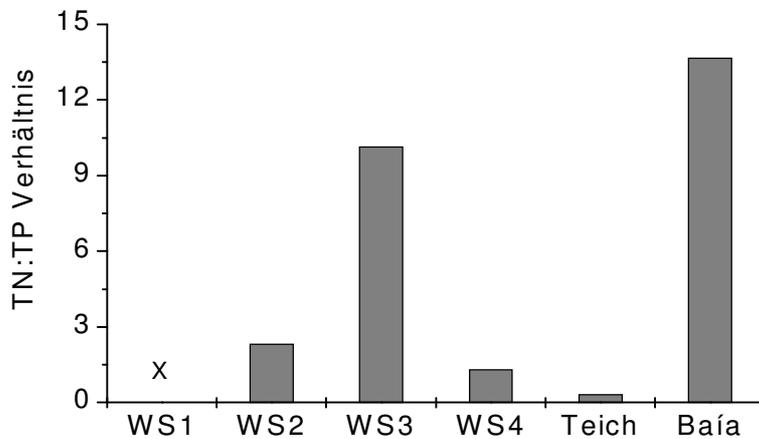


Abb. 5-31

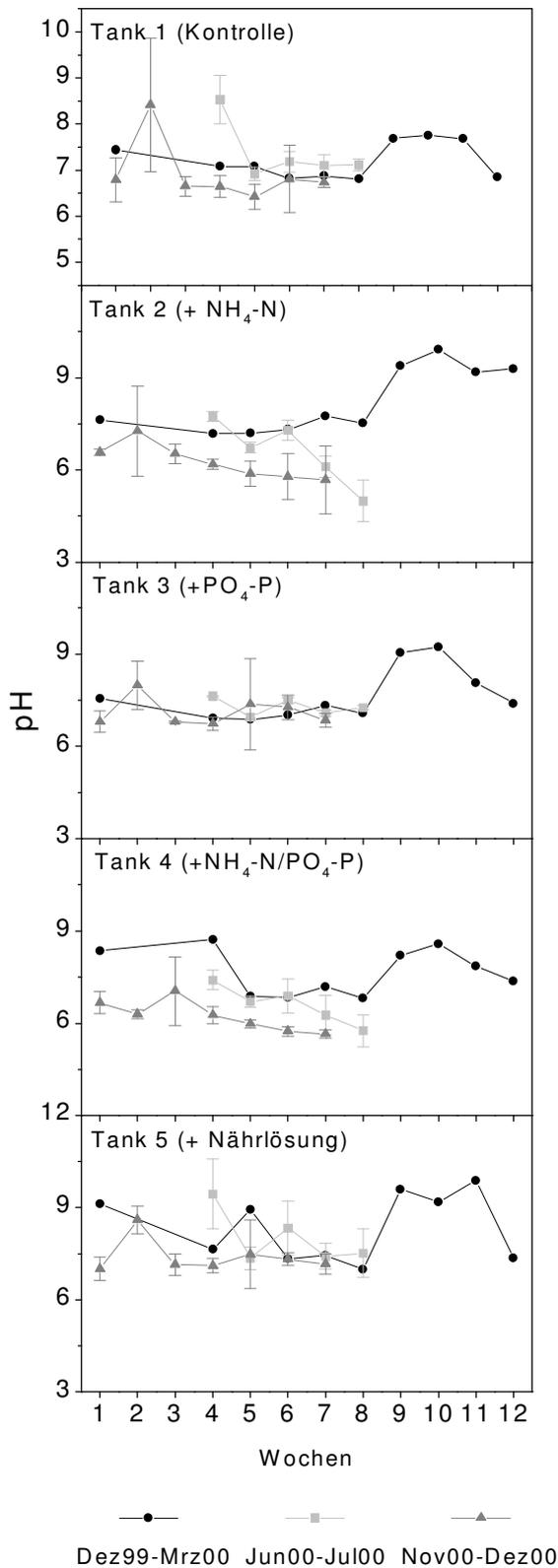
TN:TP Verhältnis der am 28.09.99 und 05.10.1999 während der *seca* untersuchten 4 Vergleichsgewässern WS1, WS2, WS3 und WS4, des 'Tümpels' und der Baía. Bei den Werten handelt es sich um Einzelwerte (Mittelwerte von Doppelbestimmungen). Für das mit x gekennzeichnete Gewässer liegt kein Wert vor.

5.2 Tank-Experimente

5.2.1 Abiotische Parameter

Dargestellt sind je die Einzelwerte des Versuchsansatzes von Dez99 bis Mrz00, und je die Mittelwerte der drei Parallelen der Versuchsansätze Jun00 bis Jul00 und Nov00 bis Dez00 mit Standardabweichung. Für den anorganischen Kohlenstoff (DIC) wurde während der Versuchszeiten Jun00 bis Jul00 und Nov00 bis Dez00 nur eine Parallele beprobt (nur die Tanks, in denen auch die Primärproduktion gemessen wurde). Diese Werte sind Mittelwerte von Dreifachbestimmungen.

pH und gelöster anorganischer Kohlenstoff (DIC)



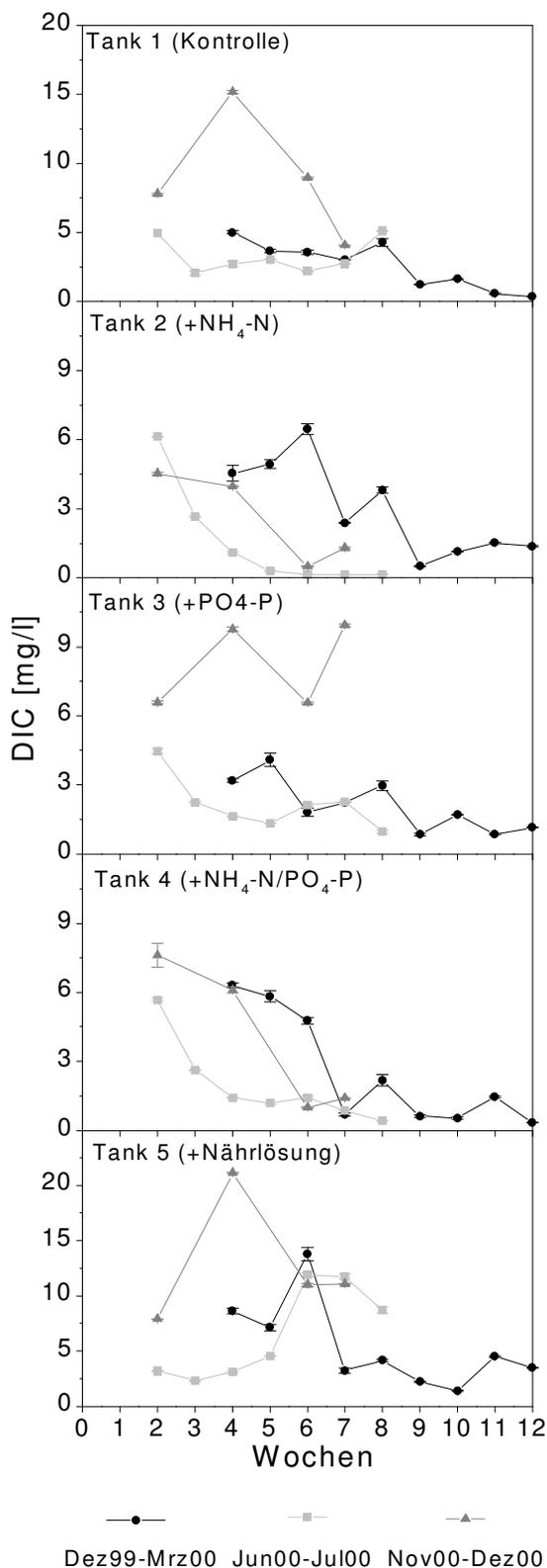
In allen fünf Tanks stieg der pH-Wert in dem Versuchsansatz von Dez99 bis Mrz00 nach acht Wochen vom neutralen in den alkalischen Bereich an, und sank mit Ausnahme von Tank 2 ab der zehnten Woche wieder in den neutralen Bereich.

Während des Versuchsansatzes von Jun00 bis Jul00 sank der pH-Wert in Tank 2 nach sechs Wochen in den sauren Bereich, während er sich in den anderen Tanks im neutralen Bereich bewegte.

Während der Versuchszeit von Nov00 bis Dez00 sank der pH-Wert in Tank 4 nach vier Wochen vom neutralen in den leicht sauren Bereich. In den restlichen Tanks bewegte sich der pH-Wert im neutralen Bereich, wobei der Wert insgesamt etwas über dem der anderen beiden Versuchszeiten lag (Abb. 5-32).

Abb. 5-32

pH-Wert während dreier Versuchsansätze (Dez99-Mrz00, Jun-Jul00, Nov-Dez00) in verschieden gedüngten Tanks: Tank 1- Kontrolle, Tank 2 – Ammonium, Tank 3 – Phosphat, Tank 4 – Phosphat und Ammonium und Tank 5 – Nährlösung. Die Werte der Versuchsansätze Jun00 – Jul00 und Nov00 – Dez00 sind Mittelwerte der 3 Parallelen mit Standardabweichung. Fehlende Werte sind auf den Ausfall des Messgerätes zurück zu führen.



Die DIC Konzentration sank in allen Tanks des Versuchsansatzes von Dez99 bis Mrz00 nach acht Wochen auf eine Konzentration zwischen 0,51 und 2,22 mg/l ab. In der Versuchszeit von Jun00 bis Jul00 schwankte die DIC Konzentration in Tank 1 zwischen Werten von 2,2 und 5,1 mg/l. In Tank 2, 3 und 4 nahm die Konzentration innerhalb der acht Wochen kontinuierlich von ca. 5 auf ca. 0,5 mg/l ab, während sie in Tank 5 nach fünf Wochen ein Maximum von 11,9 mg/l erreichte. Während der Versuchszeit von Nov00 bis Dez00 erreichten die Werte der DIC Konzentration in Tank 1 nach vier Wochen ein Maximum von 15,2 und in Tank 5 von 21,1 mg/l, in Tank 2 und 4 nahmen sie nach vier Wochen stark ab. In Tank 3 schwankten die Werte zwischen 6,6 und 9,9 mg/l (Abb. 5-33).

Abb. 5-33
DIC [mg/l] während dreier Versuchsansätze (Dez99-Mrz00, Jun-Jul00, Nov-Dez00) in verschieden gedüngten Tanks: Tank 1- Kontrolle, Tank 2 – Ammonium, Tank 3 – Phosphat, Tank 4 – Phosphat und Ammonium und Tank 5 – Nährlösung. Bei den Werten handelt es sich um Einzelmessungen (Mittelwerte von Dreifachbestimmungen mit Standardabweichung). Die Messung von DIC erfolgte nur an den Tagen, an denen auch die Primärproduktion gemessen wurde (vgl. Tab. 4-5).

Leitfähigkeit

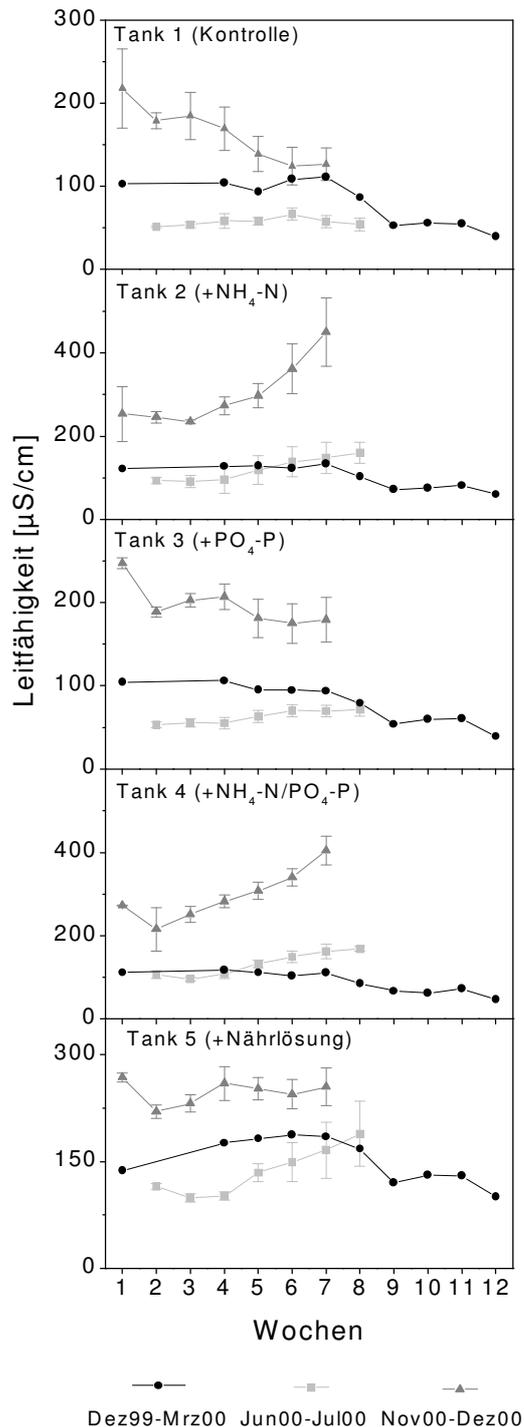


Abb. 5-34

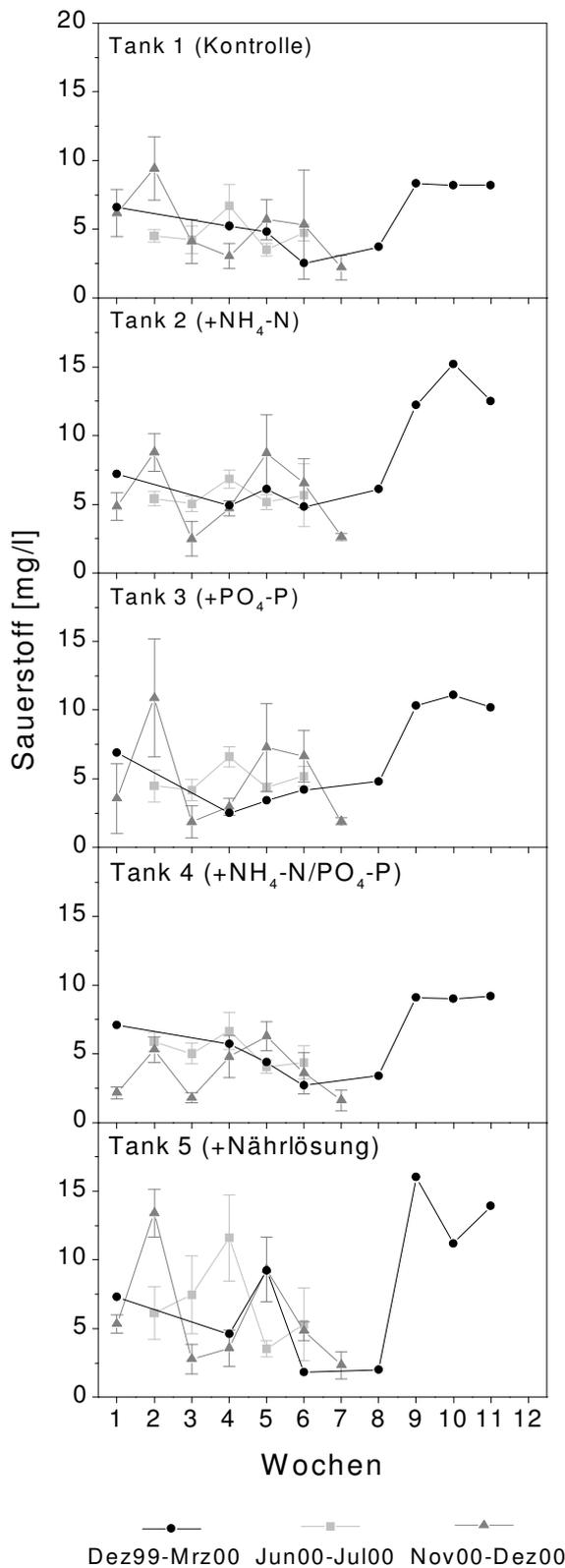
Leitfähigkeit [$\mu\text{S}/\text{cm}$] während dreier Versuchsansätze (Dez99-Mrz00, Jun-Jul00, Nov-Dez00) in verschiedenen gedüngten Tanks: Tank 1- Kontrolle, Tank 2 – Ammonium, Tank 3 – Phosphat, Tank 4 – Phosphat und Ammonium und Tank 5 – Nährlösung. Die Werte der Versuchsansätze Jun00 – Jul00 und Nov00 – Dez00 sind Mittelwerte der 3 Parallelen mit Standardabweichung.

Während der Versuchszeit von Dez99 bis Mrz00 nahm die Leitfähigkeit in allen Tanks ab der achten Woche ab. Die höchste Leitfähigkeit von $187 \mu\text{S}/\text{cm}$ wurde in dem mit der Nährlösung gedüngten Tank 5 erreicht, in den anderen vier Tanks waren die Unterschiede in der Leitfähigkeit nur gering, die Werte reichten von 40 bis $133 \mu\text{S}/\text{cm}$.

Von Jun00 bis Jul00 blieb die Leitfähigkeit in Tank 1 im Laufe der Versuchszeit weitestgehend gleich bei einem mittleren Wert von $57 \mu\text{S}/\text{cm}$. In den anderen vier Tanks stieg die Leitfähigkeit leicht bzw. in Tank 5 stark an, wobei die Werte in Tank 3 am niedrigsten waren. In Tank 5 stieg die Leitfähigkeit auf einen Wert von $170 \mu\text{S}/\text{cm}$ an.

Die Leitfähigkeit lag während des Versuchsansatzes von Nov00 bis Dez00 im Vergleich zu den anderen beiden um ein vielfaches höher. In Tank 2 und 4 stiegen die Werte im Laufe der Versuchszeit bei einem Anfangswert von 200 - $250 \mu\text{S}/\text{cm}$ auf bis zu $500 \mu\text{S}/\text{cm}$ an. In Tank 1 und 3 nahmen die Werte leicht ab und in Tank 5 schwankten sie zwischen 211 und $280 \mu\text{S}/\text{cm}$ (Abb. 5-34).

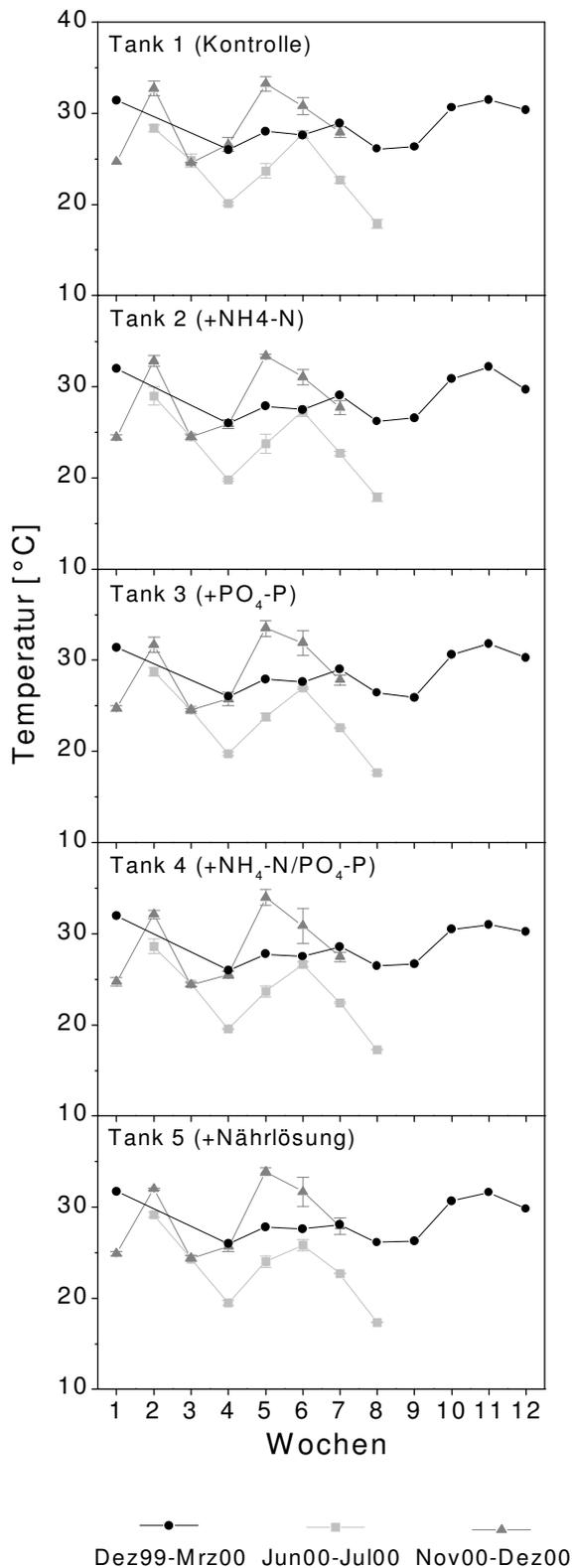
Sauerstoff



In dem Versuchsansatz von Dez99 bis Mrz00 stieg die Sauerstoffkonzentration in allen fünf Tanks nach acht Wochen an und erreichte ihr Maximum nach 10 Wochen bei Werten zwischen 11 und 15 mg/l. Während der anderen beiden Versuchsansätze schwankten die Sauerstoffwerte im Laufe der Versuchszeit stark, wobei die Unterschiede des Verlaufs in den einzelnen Tanks gering waren. Die höchsten Werte von 15 mg/l wurden in Tank 3 und 5 beobachtet (Abb. 5-35).

Abb. 5-35
Sauerstoff [mg/l] während dreier Versuchsansätze (Dez99-Mrz00, Jun-Jul00, Nov-Dez00) in verschieden gedüngten Tanks: Tank 1 - Kontrolle, Tank 2 - Ammonium, Tank 3 - Phosphat, Tank 4 - Phosphat und Ammonium und Tank 5 - Nährlösung. Die Werte der Versuchsansätze Jun00 - Jul00 und Nov00 - Dez00 sind Mittelwerte der 3 Parallelen mit Standardabweichung. Fehlende Werte sind auf den Ausfall des Messgerätes zurück zu führen.

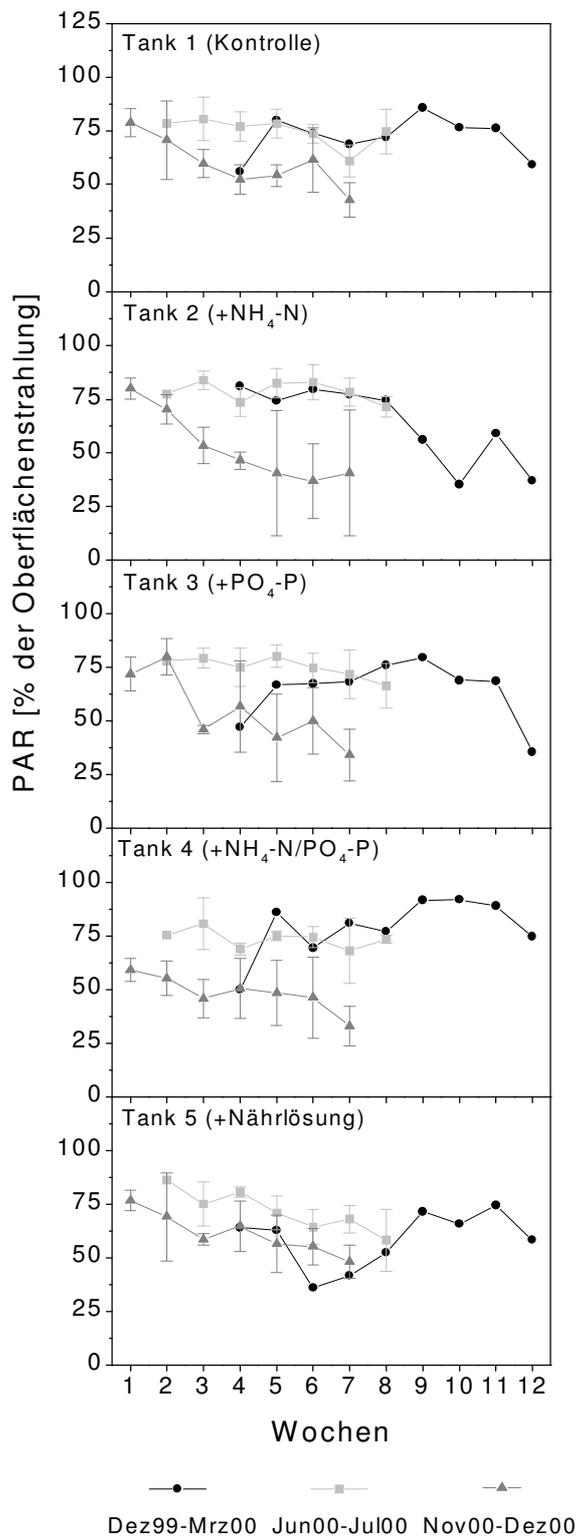
Temperatur



Temperaturen von 17-20 °C wurden nur während des Versuchansatzes von Jun 00 bis Jul00 erreicht. An allen anderen Messtagen betrug die Temperatur in allen Tanks Werte zwischen 24 und 34 °C. Es kam zu keinen Unterschieden der Temperatur in den einzelnen Tanks während der verschiedenen Versuchsansätze (Abb. 5-36).

Abb. 5-36
Temperatur [°C] während dreier Versuchsansätze (Dez99-Mrz00, Jun-Jul00, Nov-Dez00) in verschieden gedüngten Tanks: Tank 1- Kontrolle, Tank 2 – Ammonium, Tank 3 – Phosphat, Tank 4 – Phosphat und Ammonium und Tank 5 – Nährlösung. Die Werte der Versuchsansätze Jun00 – Jul00 und Nov00 – Dez00 sind Mittelwerte der 3 Parallelen mit Standardabweichung.

Licht



Während des Versuchsansatzes von Dez99 bis Mrz00 nahm der prozentuale Anteil der Oberflächenstrahlung bis in die Tiefe von 10 cm - der Tiefe, in der die C-Aufnahmerate gemessen wurde - in Tank 2 nach acht und in Tank 5 nach fünf Wochen von 75 auf 35 % ab. In Tank 5 stieg der Wert nach sechs Wochen wieder an. Das Wasser in Tank 1 und 4 war während der gesamten Untersuchungszeit sehr klar, der prozentuale Lichtanteil betrug in 10 cm Tiefe zwischen 60 und 85 %. Das Wasser in Tank 3 war während der ganzen Zeit getrübt, in 10 cm gelangten im Mittel 60 % der Oberflächenstrahlung.

Während der Versuchszeit von Jun00 bis Jul00 nahm die PAR nur in Tank 5 bis in die Tiefe von 10 cm im Laufe der Zeit ab, in den anderen Tanks blieben die Lichtbedingungen weitestgehend konstant mit einem prozentualen Lichtanteil von 70-75 % in 10 cm Tiefe.

Abb. 5-37

PAR [% der Oberflächenstrahlung] in 10 cm Tiefe während dreier Versuchsansätze (Dez99-Mrz00, Jun-Jul00, Nov-Dez00) in verschieden gedüngten Tanks: Tank 1- Kontrolle, Tank 2 - Ammonium, Tank 3 - Phosphat, Tank 4 - Phosphat und Ammonium und Tank 5 - Nährlösung. Die Werte der Versuchsansätze Jun00 - Jul00 und Nov00 - Dez00 sind Mittelwerte der 3 Parallelen mit Standardabweichung. Die Lichtmessung wurde im Ansatz von Dez99-Mrz00 erst in der 4. Woche aufgenommen.

In der Versuchszeit von Nov00 bis Dez00 war das Wasser in allen Tanks trüber als während der anderen beiden Versuchansätze. In Tank 2, 3 und 4 sank der prozentuale Anteil der Oberflächenstrahlung in 10 cm Tiefe nach vier Wochen auf 25 %. Die Werte der Parallelen in den beiden Versuchansätzen Jun00 bis Jul00 und Nov00 bis Dez 00 wichen sehr weit auseinander (Abb. 5-37).

5.2.2 Nährstoffverhältnisse

Für die Nährstoffe Ammonium, Nitrat, Phosphat und Gesamtphosphor wurde auch während der Versuchzeiten Jun00 bis Jul00 und Nov00 bis Dez00 nur eine Parallele beprobt. Dargestellt sind jeweils die Mittelwerte von Doppelbestimmungen. Die Proben für den Gesamtstickstoff wurden in allen Parallelen genommen. Dargestellt sind hier die Mittelwerte der Parallelen, die ihrerseits Mittelwerte von Dreifachbestimmungen sind.

Nitrit wurde zwar gemessen, aber hier nicht dargestellt, da die Werte meist im Bereich oder unter der Nachweisgrenze von 0,005 mg/l lagen. Ausnahmen bildeten Tank 2 und Tank 4 der Versuchansätze Dez99 bis Mrz00 und Jun00 bis Jul00, in denen die Nitritkonzentration teilweise Werte von bis zu 0,35 mg/l erreichte.

In dem Versuchsansatz von Dez99 bis Mrz00 wurden in den mit Stickstoff gedüngten Tanks (Tank 2 und Tank 4) höhere Ammonium- und Nitratkonzentrationen gemessen als in den anderen Tanks. Sie erreichten Werte von bis zu 2,5 mg/l, während sie in Tank 1, 3 und 5 zwischen 0,02 und 0,15 mg/l schwankten. Die TN Konzentration erreichte ihren höchsten Wert von 6,3 mg/l in Tank 2, während er in Tank 1 und 4 zwischen 1 und 1,5 mg/l schwankte, in Tank 3 auf 2,5 mg/l und in Tank 5 auf 3,7 mg/l anstieg.

In Tank 3 und 4, die mit Phosphor gedüngt wurden, waren höhere Phosphat und Gesamt-Phosphorkonzentrationen nachweisbar als in den anderen drei Tanks. Die Phosphatkonzentration erreichte Werte von 0,9 mg/l, während in Tank 1 und 2 nur Werte von 0,04 mg/l erreicht wurden. Die Gesamt-Phosphatkonzentration betrug in Tank 3 und 4 Werte von bis zu 1,8 mg/l, in Tank 1 und 2 nur bis zu 0,18 mg/l. Tank 5 nahm hinsichtlich seiner P-Konzentrationen eine Zwischenstellung ein.

Die Nährstoffkonzentrationen des Versuchsansatzes von Jun00 bis Jul00 lagen bis auf wenige Ausnahmen über denen des Versuchsansatzes von Dez99 bis Mrz00.

Die Stickstoffkonzentrationen fielen auch hier in Tank 2 und 4 (mit einzelnen Ausnahmen) höher aus als in den anderen Tanks. In Tank 2 und 4 stieg die TN Konzentration während der Versuchszeit kontinuierlich an und erreichte Werte von bis zu 28 mg/l.

Die höchsten P-Werte wurde auch in diesem Versuchsansatz in Tank 3, 4 und 5 erreicht. Die höchste Phosphatkonzentration lag mit 3,5 mg/l in Tank 5, in der sie kontinuierlich zunahm. Während des Versuchansatzes von Nov00 bis Dez00 erreichte die Ammoniumkonzentration zwar auch in Tank 2 und 4 höhere Konzentrationen, die Nitratkonzentration war jedoch in

allen Tanks über die gesamte Versuchszeit mit Werten zwischen 0,02 und 0,1 mg/l sehr gering. Die TN Konzentration erreichte ebenfalls in Tank 2 und 4 in einem kontinuierlichen Anstieg ihre maximalen Werte von 30 mg/l. Die P-Konzentrationen lagen in den meisten Fällen zwischen denen der anderen beiden Versuchsansätze und hatten ihre höchsten Werte in Tank 3, 4 und 5 (Abb. 5-38 – Abb. 5-42).

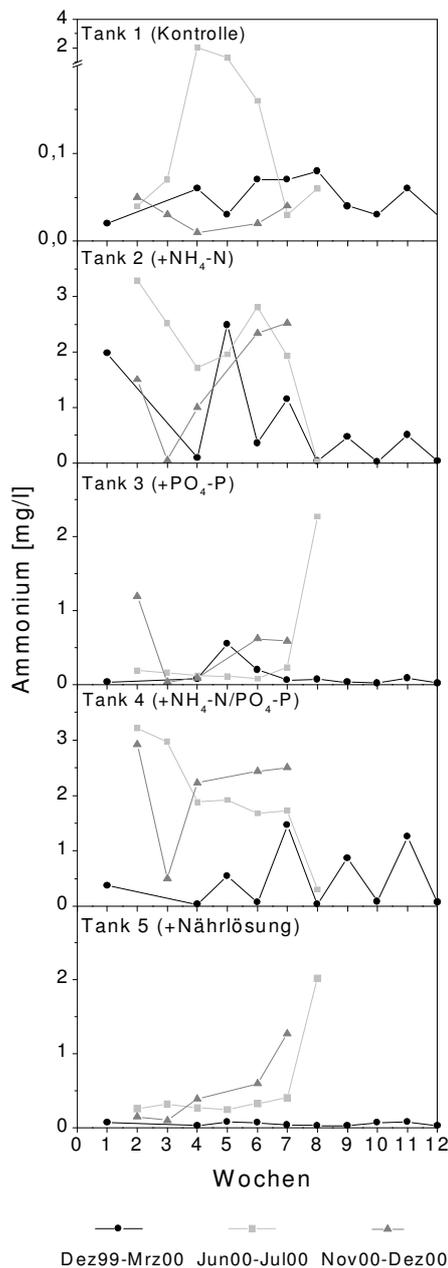


Abb. 5-38 Ammonium [mg/l] während dreier Versuchsansätze (Dez99-Mrz00, Jun-Jul00, Nov-Dez00) in verschiedenen gedüngten Tanks: Tank 1- Kontrolle, Tank 2 – Ammonium, Tank 3 – Phosphat, Tank 4 – Phosphat und Ammonium und Tank 5 – Nährlösung. Bei den Werten handelt es sich um Einzelmessungen (Mittelwerte von Doppelbestimmungen).

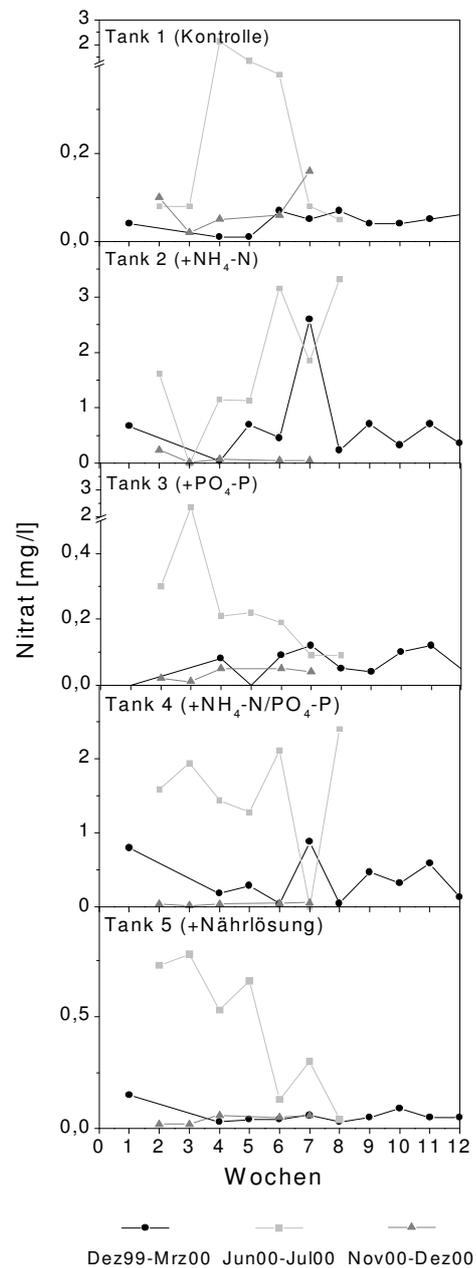


Abb. 5-39 Nitrat [mg/l] während dreier Versuchsansätze (Dez99-Mrz00, Jun-Jul00, Nov-Dez00) in verschiedenen gedüngten Tanks: Tank 1- Kontrolle, Tank 2 – Ammonium, Tank 3 – Phosphat, Tank 4 – Phosphat und Ammonium und Tank 5 – Nährlösung. Bei den Werten handelt es sich um Einzelmessungen (Mittelwerte von Doppelbestimmungen).

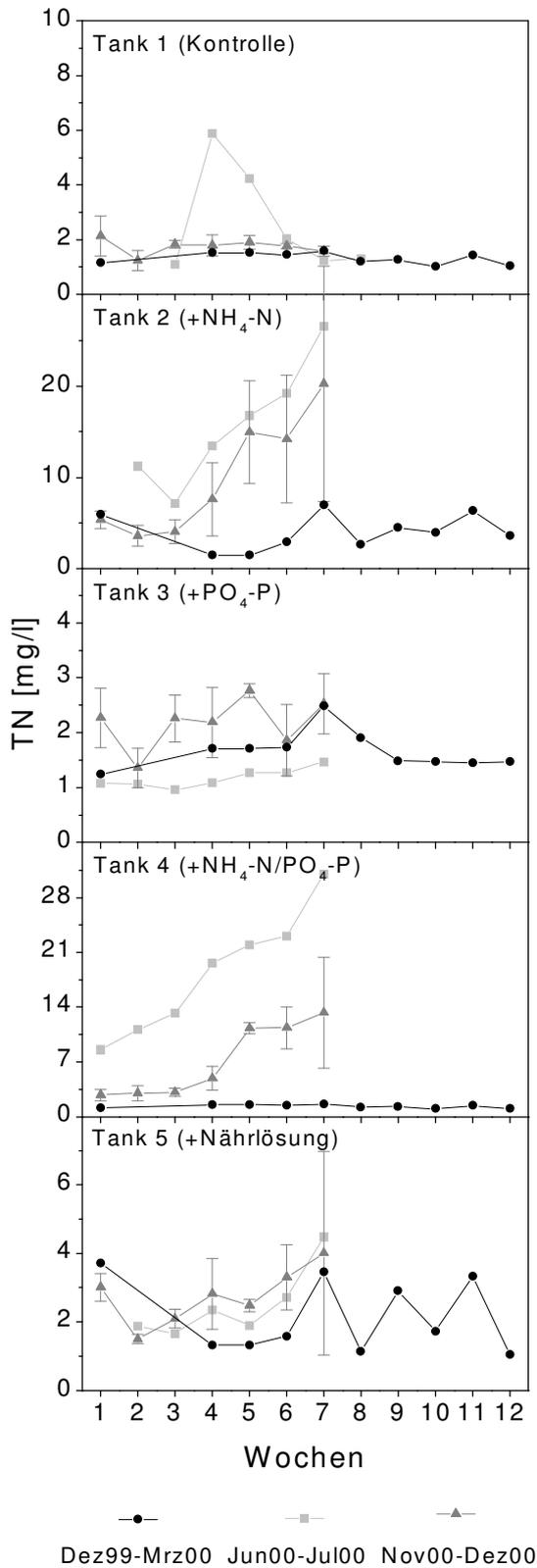


Abb. 5-40
 Gesamt-Stickstoff [mg/l] während dreier
 Versuchsansätze (Dez99-Mrz00, Jun-Jul00, Nov-
 Dez00) in verschieden gedüngten Tanks: Tank 1-
 Kontrolle, Tank 2 – Ammonium, Tank 3 –
 Phosphat, Tank 4 – Phosphat und Ammonium
 und Tank 5 – Nährlösung. Die Werte des
 Versuchsansatzes Nov00 – Dez00 sind
 Mittelwerte der 3 Parallelen mit
 Standardabweichung.

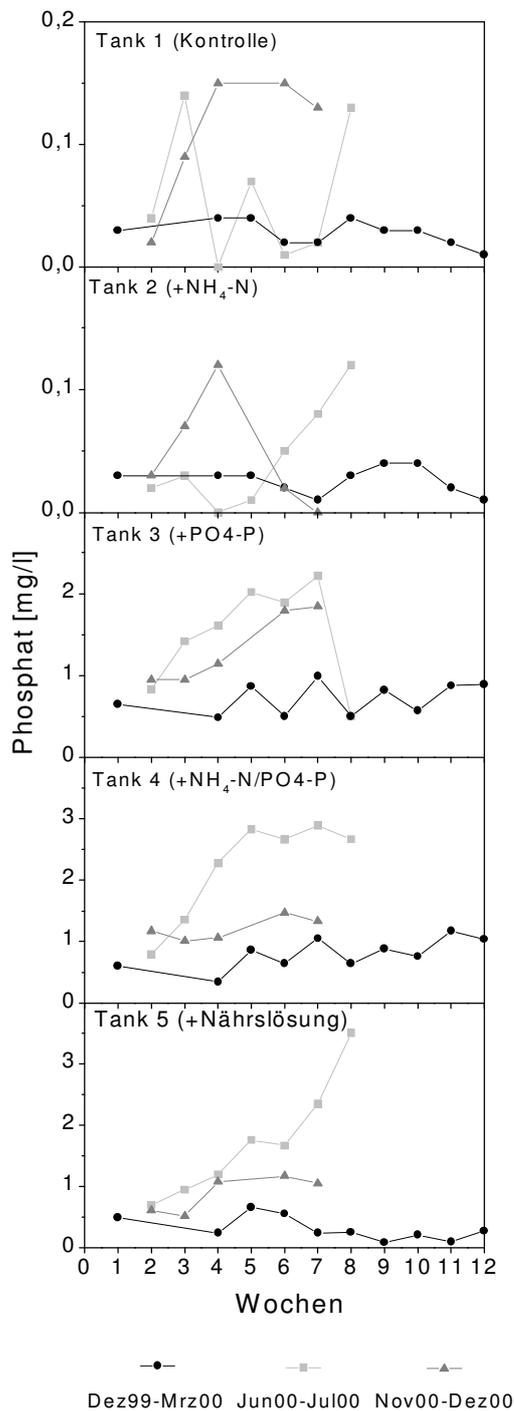


Abb. 5-41

Phosphat [mg/l] während dreier Versuchsansätze (Dez99-Mrz00, Jun-Jul00, Nov-Dez00) in verschiedenen gedüngten Tanks: Tank 1- Kontrolle, Tank 2 – Ammonium, Tank 3 – Phosphat, Tank 4 – Phosphat und Ammonium und Tank 5 – Nährlösung. Bei den Werten handelt es sich um Einzelmessungen (Mittelwerte von Doppelbestimmungen).

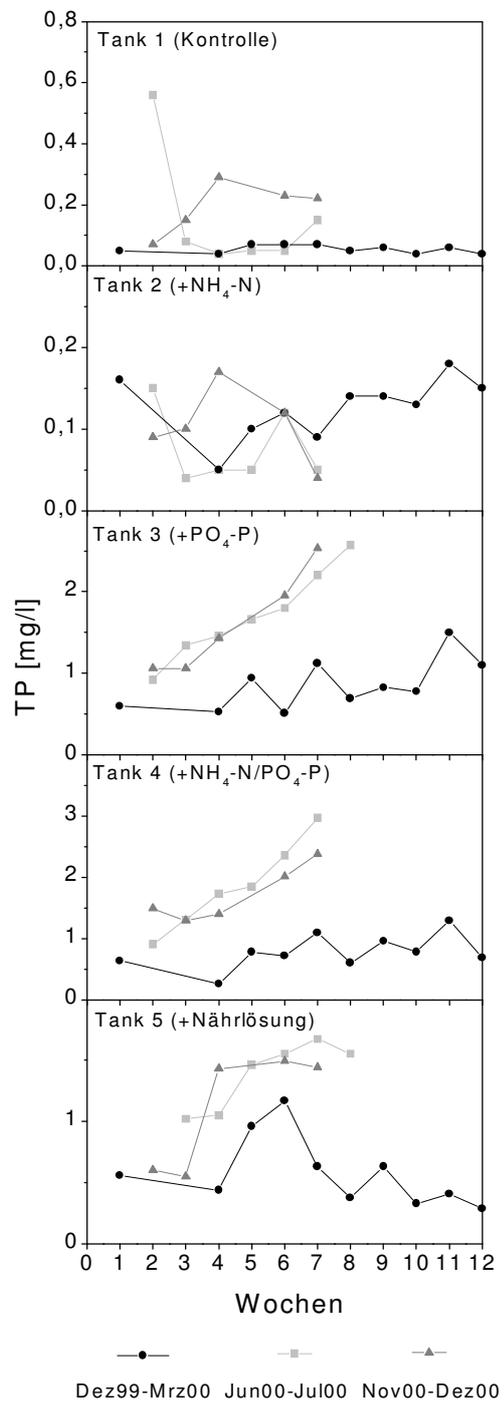


Abb. 5-42

Gesamt-Phosphor [mg/l] während dreier Versuchsansätze (Dez99-Mrz00, Jun-Jul00, Nov-Dez00) in verschiedenen gedüngten Tanks: Tank 1- Kontrolle, Tank 2 – Ammonium, Tank 3 – Phosphat, Tank 4 – Phosphat und Ammonium und Tank 5 – Nährlösung. Bei den Werten handelt es sich um Einzelmessungen (Mittelwerte von Doppelbestimmungen).

5.2.3 Primärproduktion und Chlorophyll-a

Phytoplankton

Gemessen wurde die C-Aufnahmerate und der Chlorophyll-a Gehalt des Phytoplanktons auch während der Versuchsansätze von Jun00 bis Jul00 und Nov00 bis Dez00 nur in einer Parallele. Bei den Chlorophyll-a Konzentrationen handelt es sich um Mittelwerte von Doppelproben, bei der C-Aufnahmerate um Mittelwerte von zwei Parallelen.

Die höchsten Chlorophyll-a und C-Aufnahme Werte wurden während des Versuchsansatzes von Dez99 bis Mrz00 in Tank 2 und Tank 5 erreicht. In Tank 2 nahm die Chlorophyll-a Konzentration nach der sechsten Wochen kontinuierlich zu, bis sie nach 10 Wochen 150 µg/l erreichte, in Tank 5 erhielt sie nach sechs Wochen ein Maximum von 200 µg/l. Auch in Tank 3 wurde nach sechs Wochen ein Maximum erreicht, der Höchstwert betrug jedoch nur 80 µg/l. In Tank 1 und 4 lag die Chlorophyll-a Konzentration während der gesamten Versuchszeit zwischen 4 und 16 µg/l. Die C-Aufnahmerate zeigte einen ähnlichen Verlauf. Die höchsten Werte von 1000 mg/m³ Tag wurden nach fünf bis sechs Wochen in Tank 2 und 5 erlangt. Der maximale Wert lag in Tank 3 bei 650 mg/m³ Tag und in Tank 1 und 4 schwankten die Werte von 9 bis 70 mg/m³ Tag.

In dem Versuchsansatz von Jun00 bis Jul00 waren zwar auch in Tank 2 und 5 die höchsten Chlorophyll-a Konzentrationen zu verzeichnen gewesen, die Werte lagen jedoch mit 20 µg/l weit unter denen des Versuchsansatzes von Dez99 bis Mrz00. Die C-Aufnahmerate erreichte ihren höchsten Wert von 70 mg/m³ Tag nach zwei Wochen in Tank 2. In Tank 1 blieb sowohl die Chlorophyll-a Konzentration als auch die C-Aufnahmerate über den Versuchszeitraum konstant niedrig, während sich in den anderen Tanks einzelne Maxima ausbildeten.

In dem Versuchsansatz von Nov00 bis Dez00 bildete sich in allen Tanks nach drei bis fünf Wochen ein Maximum der Chlorophyll-a Konzentration aus, welche ihren höchsten Wert von 40 µg/l in Tank 4 erhielt. Die C-Aufnahmerate verfolgte die Kurve der Chlorophyll-a Konzentration in den einzelnen Tanks weitestgehend und verzeichnete ihren höchsten Wert von 90 mg/m³ Tag in Tank 4 (Abb. 5-43 bis Abb. 5-45).

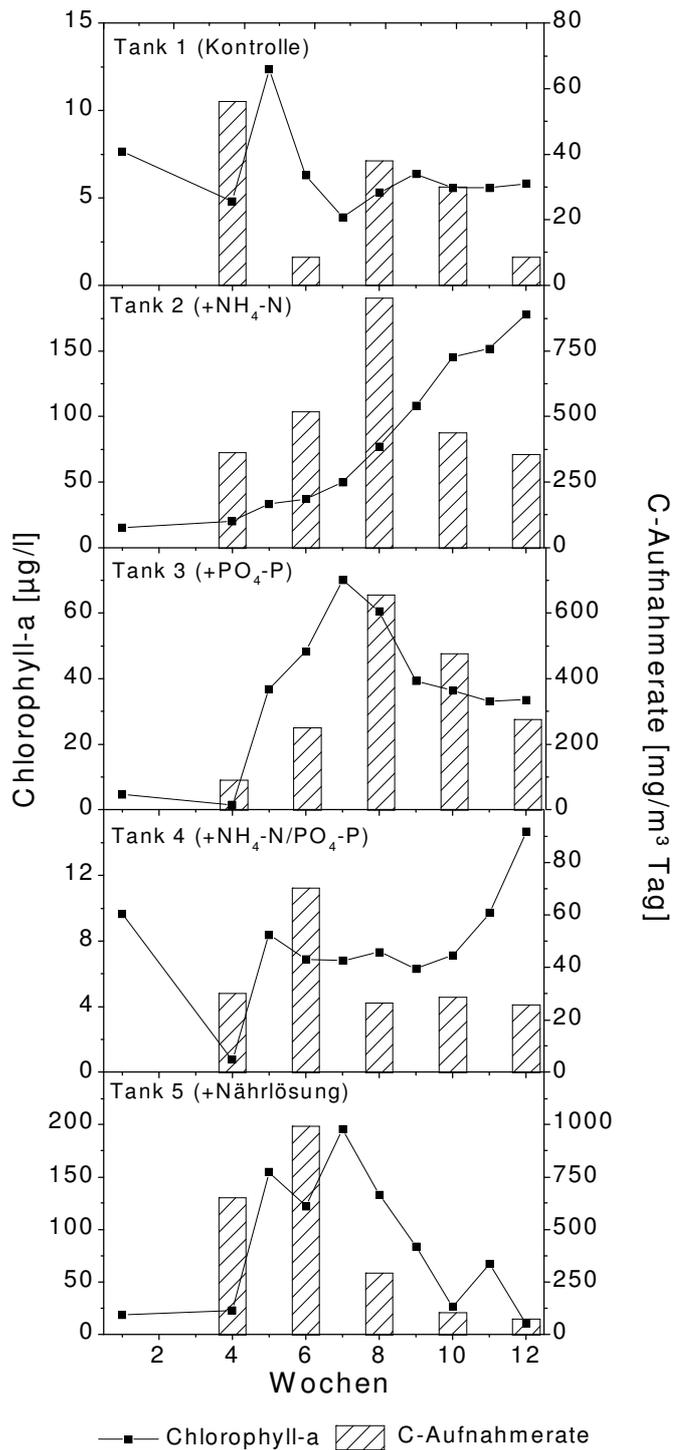


Abb. 5-43 Chlorophyll-a [$\mu\text{g/l}$] und C-Aufnahmerate [$\text{mg/m}^3 \text{Tag}$] während des Versuchsansatzes Dez99-Mrz00 in den verschieden gedüngten Tanks: Tank 1- Kontrolle, Tank 2 – Ammonium, Tank 3 – Phosphat, Tank 4 – Phosphat und Ammonium und Tank 5 – Nährlösung. Bei den Werten handelt es sich um Einzelwerte (Chlorophyll-a: Mittelwerte von Doppelbestimmungen; C-Aufnahmerate: Mittelwerte von zwei Parallelen).

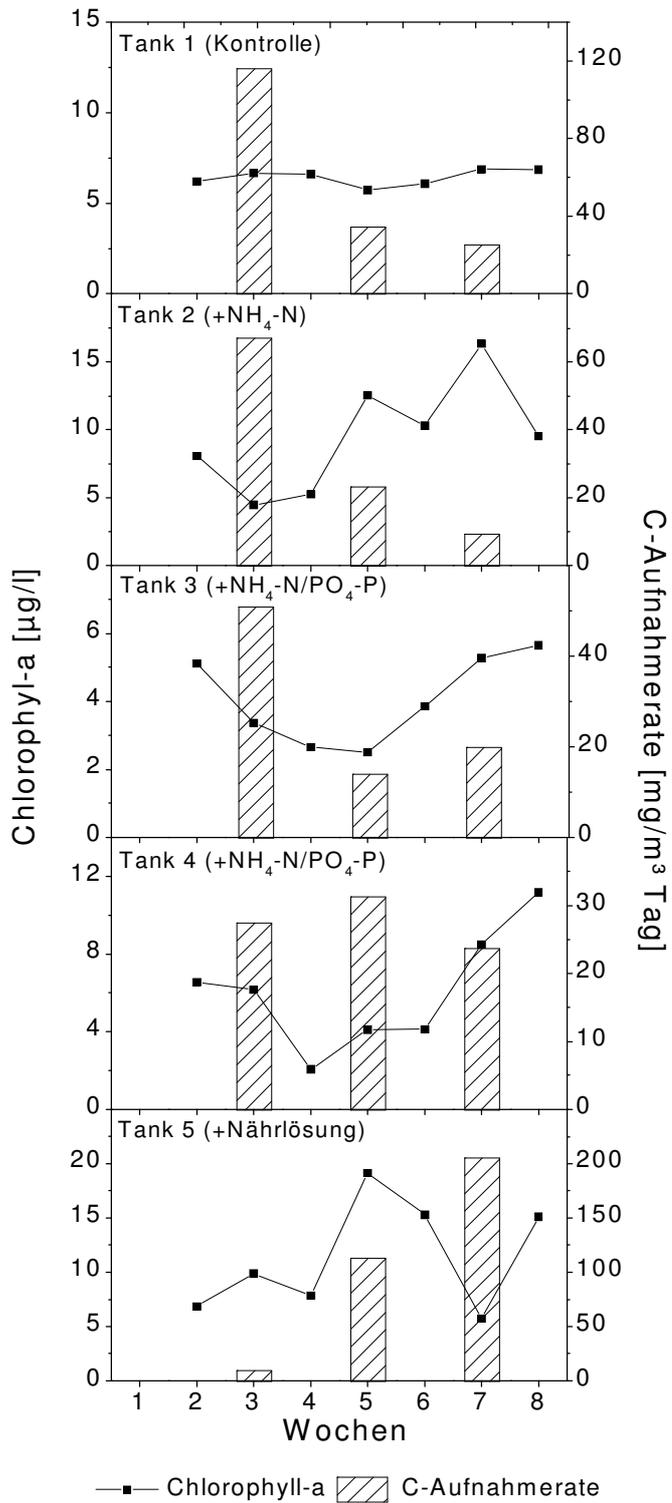


Abb. 5-44

Chlorophyll-a [$\mu\text{g/l}$] und C-Aufnahmerate [$\text{mg/m}^3\text{Tag}$] während des Versuchsansatzes Jun00-Jul00 in den verschieden gedüngten Tanks: Tank 1- Kontrolle, Tank 2 – Ammonium, Tank 3 – Phosphat, Tank 4 – Phosphat und Ammonium und Tank 5 – Nährlösung. Bei den Werten handelt es sich um Einzelwerte (Chlorophyll-a: Mittelwerte von Doppelbestimmungen; C-Aufnahmerate: Mittelwerte von zwei Parallelen).

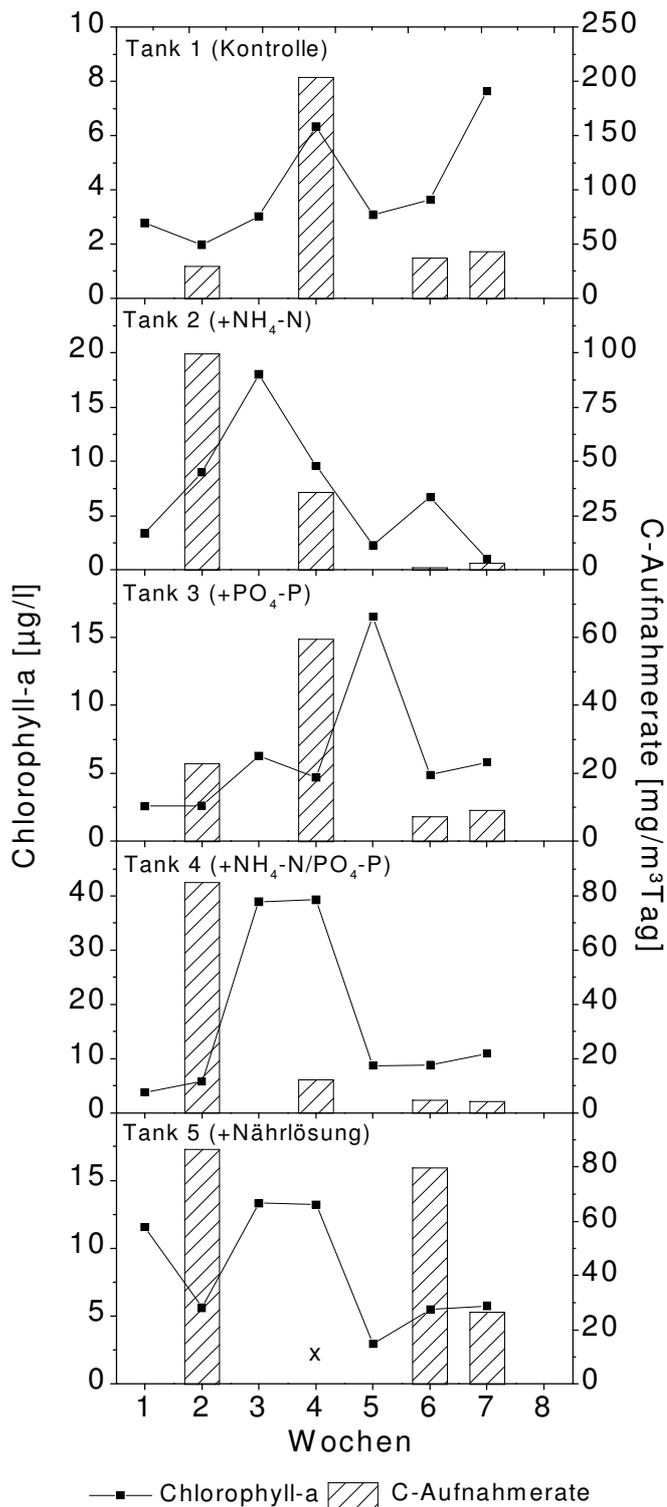


Abb. 5-45
 Chlorophyll-a [µg/l] und C-Aufnahmerate [mg/m³Tag] während des Versuchsansatzes Nov00-Dez00 in den verschiedenen gedüngten Tanks: Tank 1- Kontrolle, Tank 2 – Ammonium, Tank 3 – Phosphat, Tank 4 – Phosphat und Ammonium und Tank 5 – Nährlösung. Bei den Werten handelt es sich um Einzelwerte (Chlorophyll-a: Mittelwerte von Doppelbestimmungen; C-Aufnahmerate: Mittelwerte von zwei Parallelen). X: Messung ergab unrealistisch hohen Wert.

Periphyton

Gemessen wurde die C-Aufnahmerate und der Chlorophyll-a Gehalt des Periphytons auch während der Versuchsansätze von Jun00 bis Jul00 und Nov00 bis Dez00 nur in einer Parallele. Dargestellt sind die Mittelwerte von Doppelbestimmungen.

Die Chlorophyll-a Konzentration und die C-Aufnahmerate des Periphytons erreichten in den beiden Versuchsansätzen Dez99 bis Mrz00 und Jun00 bis Jul00 - im Nov00 bis Dez00 wurden keine Streifen für die Periphytonbesiedlung ausgesetzt - in dem mit der Algenlösung gedüngten Tank 5 die höchsten Konzentrationen von 12 mg/m² und 60 g/m²Tag. Die Chlorophyll-a Konzentration des Versuchsansatzes von Jun00 bis Jul00 lag mit einer Ausnahme über der des Versuchsansatzes von Dez99 bis Mrz00. Die C-Aufnahmerate war zum Teil im Versuchsansatz von Dez99 bis Mrz00 höher als in dem von Jun00 bis Jul00. Im Verlauf der jeweiligen Versuchszeit war nur teilweise eine Erhöhung der Chlorophyll-a Konzentration und der C-Aufnahmerate zu beobachten (Abb. 5-46).

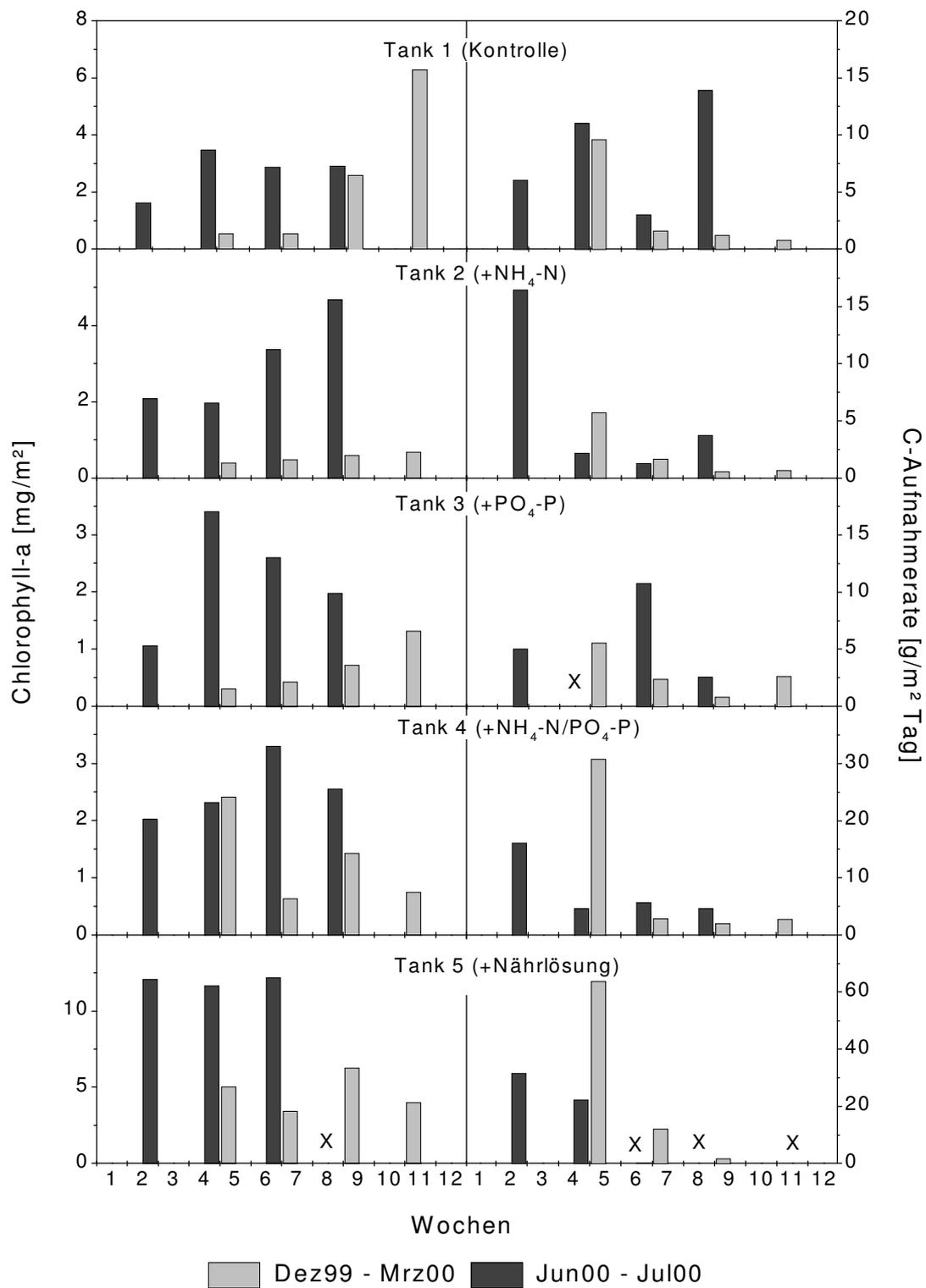


Abb. 5-46

Chlorophyll-a [mg/m²] und C-Aufnahmerate des Periphytons [g/m²Tag] während dreier Versuchsansätze (Dez99-Mrz00, Jun-Jul00, Nov-Dez00) in verschiedenen gedüngten Tanks: Tank 1- Kontrolle, Tank 2 – Ammonium, Tank 3 – Phosphat, Tank 4 – Phosphat und Ammonium und Tank 5 – Nährlösung. Bei den Werten handelt es sich um Einzelwerte (Mittelwerte von zwei Parallelen). X: Ergebnisse fehlen in Tank 5 aufgrund von nicht mehr vollständig vorhandenen Streifen und in Tank 3 aufgrund eines unrealistisch hohen Wertes.

5.2.4 Algen- und Makrophytenentwicklung

Die Entwicklung der aquatischen Makrophyten war in den verschiedenen gedüngten Tanks und während der einzelnen Versuchsansätze sehr unterschiedlich.

In dem Versuchsansatz von Dez99 bis Mrz00 war die höchste Diversität und Dichte von aquatischen Makrophyten in dem mit Ammonium und Phosphat gedüngten Tank zu beobachten. Zu den vorkommenden Makrophytenarten zählten: *Bacopa arenaria* (Scrophulariaceae), *Ceratophyllum submersum* (Ceratophyllaceae), *Marsilea deflexa* (Marsileaceae), *Nymphaea amazonum* (Nymphaeaceae), *Pontederia lanceolata* (Pontederiaceae), *Sagittaria guayanensis* (Alismataceae) und *Utricularia sp.* (Lentibulariaceae). Das Wasser war über den gesamten Zeitraum sehr klar und algenarm bei relativ hoher Diversität. Die vorkommenden Algengruppen waren Bacillariophyceae, Chlorococcales (*Ankyra sp.*, *Dictosphaerum sp.*, *Monoraphidium sp.*, *Oocystis sp.* und *Pediastrum sp.*), Chroococcales (*Chroococcus sp.*), Cryptophyceae (*Cryptomonas sp.*) und Oscillatoria (*Oscillatoria sp.*), wobei die Chlorococcales in ihrer Anzahl dominierten.

In dem mit Ammonium angereicherten Tank bildeten sich während der gesamten Versuchszeit keine Makrophyten aus. Das Wasser war schon nach wenigen Wochen aufgrund hoher Algenentwicklung grün getrübt. Zu den vorkommenden Algengruppen zählten vor allen Dingen Chroococcales (*Croococcus sp.*, *Merismopedia sp.* und *Microcystis flos-aque*) und Cryptophyceae (*Cryptomonas sp.* und *Rhodomonas sp.*).

In dem Kontrolltank war das Wasser die meiste Zeit über sehr klar. Es dominierten Makrophyten wie *Nymphaea amazonum*, *Pontederia lanceolata* und *Sagittaria guayanensis*. Zu den vorwiegend vorkommenden Algengruppen zählten Bacillariophyceae, Chlorococcales (*Oocystis sp.*, *Scenedesmus sp.*), Closteriaceae (*Closterium sp.*) und Cryptophyceae (*Cryptomonas sp.*, *Rhodomonas sp.*). Der mit Phosphat gedüngte Tank nahm eine Zwischenstellung ein, es konnten sich einige wenige Makrophyten wie *Nymphaea amazonum*, *Pontederia lanceolata* und *Sagittaria guayensis* entwickeln. Die Diversität der Algenpopulation war höher als in dem Kontrolltank. Es etablierten sich vorwiegend Chlorococcales (*Ankistrodesmus sp.*, *Ankyra sp.*, *Monoraphidium sp.*, *Tetraedon sp.*, *Scenedesmus sp.*). Des weiteren kamen Chroococcales (*Microcystis flos-aque*) und Closteriaceae (*Closterium sp.*) vor.

In dem mit der Knoop'schen Nährlösung versetzten Tank kam es zunächst zu erhöhtem Phytoplanktonwachstum und zum Vorkommen der emersen Makrophyte *Pontederia lanceolata*. Nach sieben Wochen erlangten vermehrt die Schwimmblätter von *Nymphaea amazonum* und *Sagittaria guayanensis* die Wasseroberfläche und das Wasser wurde klarer. Die Algen setzten sich hauptsächlich aus Chlorococcales (*Ankistrodesmus sp.*, *Monoraphidium sp.*, *Scenedesmus sp.*), Chroococcales (*Chroococcus sp.*) und Closteriaceae (*Closterium sp.*) zusammen.

Die Algen des Periphytons setzten sich hauptsächlich aus Cryptomonaden und Diatomeen zusammen und unterschieden sich in den einzelnen Tanks kaum. Die Abb. 5-47 zeigt den Verlauf der Makrophytenentwicklung in Zusammenhang mit der Lichtstrahlung der Oberfläche, die in die Tiefe von 10 cm gelangte (in dieser Tiefe wurde auch die C-Aufnahmerate des Phytoplanktons gemessen) und Abb. 5-48 Fotos der fünf Tanks in der 9. Versuchswoche.

In der Versuchszeit von Jun00 bis Jul00 wurden pro Düngung drei parallele Tanks angesetzt, die sich nur zum Teil gleich entwickelten. Die Kontrolltanks waren über die gesamte Versuchszeit relativ klar mit anfänglichem grünen Algenfilm auf der Wasseroberfläche. Der Bewuchs von Makrophyten bestand aus *Ceratophyllum submersum* (Ceratophyllaceae), *Nitella furcata* (Characeae), *Ereocharis minima* (Cyperaceae), *Murdannia sp.* (Commelinaceae), *Pontederia lanceolata* (Pontederiaceae) und *Sagittaria guayanensis* (Alismataceae). In den mit Ammonium, Phosphat und Ammonium und Phosphat gedüngten Tanks war das Wasser je einer Parallele relativ klar, während die anderen beiden getrübt waren. So konnte in den getrühten Tanks nach wenigen Wochen kaum noch Makrophytenbewuchs erkannt werden. Zu den vorkommenden Arten zählte zusätzlich zu den in den Kontrolltanks vorkommenden Arten *Bacopa myriophylloides* (Scrophulariaceae), die meisten kamen nur submers vor.

In den mit der Knoop'schen Algenlösung gedüngten Tanks, war das Wasser während der Versuchszeit sehr klar, an der Oberfläche kam es zur Ausbildung eines grünen Algenfilms. Submers kamen die beiden Arten *Murdannia sp.* (Comelinaceae) und *Ereocharis minima* (Cyperaceae) vor.

Tab. 5-4 gibt die Trockengewichte der am Ende der Versuchszeit dominierenden Makrophyten in Tank 1 bis 10 wieder.

In dem Versuchsansatz von Nov00 bis Dez00 war das Wasser aller Tanks zunächst klar und von einem dünnen Algenfilm überzogen. Mit Ausnahme der Kontrolltanks nahm das Wasser der Tanks im Laufe der Zeit eine bräunliche Färbung an und war zeitweilig getrübt. Es trat vereinzelt *Pontederia lanceolata* auf, mit Ausnahme der Tanks 7, 12 und 13 entwickelten sich jedoch in allen Tanks bevorzugt die beiden Makrophytenarten *Nymphaea amazonum* und *Sagittaria guayanensis*, deren Schwimmblätter in den Kontrollen und in den mit der Knoop'schen Lösung gedüngten Tanks bis zum Versuchsende 80 – 100 % der Wasseroberfläche einnahmen. Tab. 5-5 zeigt die Trockengewichte der am Ende der Versuchszeit Nov00 bis Dez00 dominierenden Makrophyten in Tank 1 bis 10.

Die Wände der Tanks wurden im Laufe der Versuchszeit von einer schleimigen bräunlichen Schicht bedeckt, die aber nicht näher untersucht wurde. Da sie nicht grün gefärbt war, ist

davon auszugehen, dass diese Schicht nicht von lebenden Algen besiedelt war, sondern es sich um totes organisches Material handelte.

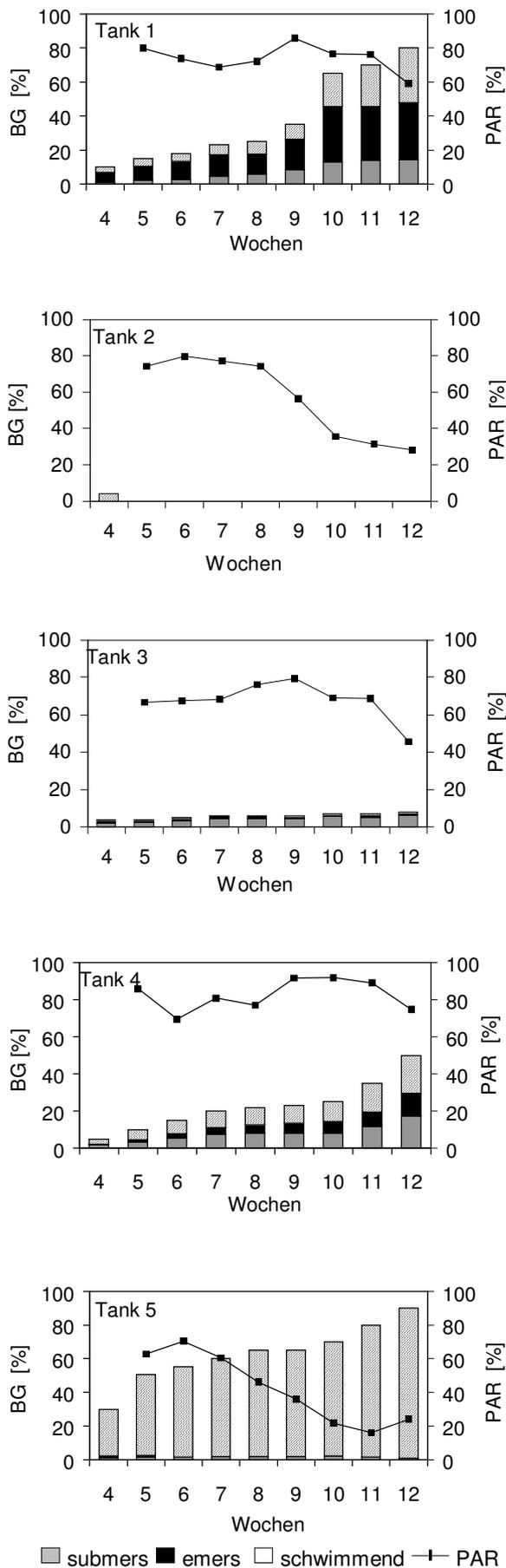


Abb. 5-47 Bedeckungsgrad (BG) [%] der Wasseroberfläche mit Makrophyten und Anteil der PAR der Oberfläche, der noch in 10 cm Wassertiefe gelangt [%] während des Versuchsansatzes Dez99-Jan00 in den verschiedenen gedüngten Tanks: Tank 1- Kontrolle, Tank 2 – Ammonium, Tank 3 – Phosphat, Tank 4 – Phosphat und Ammonium und Tank 5 – Nährlösung. Bei den Werten des Bedeckungsgrades handelt es sich um Schätzwerte.

Tank 1 (Kontrolle)



Tank 2 (+NH₄-N)



Tank 3 (+PO₄-P)



Tank 4 (+NH₄-N/PO₄-P)



Tank 5 (+Nährlösung)



Abb. 5-48

Fotos der verschieden gedüngten Tanks während des Versuchsansatzes Dez99-Jan00 nach 9 Wochen: Tank 1-Kontrolle, Tank 2 – Ammonium, Tank 3 – Phosphat, Tank 4 – Phosphat und Ammonium und Tank 5 – Nährlösung.

Tab. 5-4

Trockengewichte [g] der am Ende der Versuchszeit des Versuchansatzes von Jun00 bis Jul00 in den Tanks 1 bis 10 vorkommenden Makrophyten.

	Kontrolle		Ammonium		Phosphat		Ammonium + Phosphat		Knoop'sche Lsg.	
	T1	T6	T2	T7	T3	T8	T4	T9	T5	T10
Nitella furcata	3,5		2,5	5,0	3,1	3,6	5,2	3,9		
Murdannia sp.	2,6	4,8	3,6	2,7	4,4	2,5	3,7	3,2	0,3	3,5
Ereocharis minima		1,5	2,4		0,9		0,9		0,4	
Ceratophyllum submersum		0,4			0,5					
Sagittaria guayanensis	0,2						0,5			
Pontederia lanceolata	1,5	1,2	1,0				0,5			
Baopa myriophylloides					0,7	0,6				
Summe	7,8	7,9	9,5	7,7	9,6	6,7	10,8	7,1	0,7	3,5

Tab. 5-5

Trockengewichte [g] der am Ende der Versuchszeit des Versuchansatzes von Nov00 bis Dez00 in den Tanks 1 bis 15 vorkommenden Makrophyten.

	Kontrolle			Ammonium			Phosphat			Ammonium + Phosphat			Knoop'sche Lsg.		
	T1	T6	T11	T2	T7	T12	T3	T8	T13	T4	T9	T14	T5	T10	T15
Sagittaria guayanensis	7,6	23,2		27,1			27,2	15,2		55,8	17,4	67,6	49,4	29,3	16,4
Nymphaea amazonum		7,4	42,2						24,5		27,6				
Pontederia lanceolata	30,1		8,5	81,9			5,6			1,1	6,1	2,8	0,7	1,6	
Summe	37,7	30,6	50,7	109,0	0	0	32,8	15,2	24,5	56,9	51,0	70,4	50,1	30,9	16,4

5.2.5 Veränderung des Versuchansatzes Dez99 bis Mrz00 nach 12 Wochen

Nach 12 Wochen wurde Tank 4 wöchentlich (8 Wochen lang) anstatt mit Ammonium und Phosphat nur noch mit Ammonium gedüngt, um zu testen, ob sich durch die Umdüngung die Algen bevorzugt entwickeln würden. Tank 1 diente nach wie vor als Kontrolle, während in Tank 4 ca. 100 Cabomba-Pflanzen (30 cm lang) gesetzt und die Düngung abgebrochen wurde. Die Abb. 5-49 bis Abb. 5-51 zeigen die Entwicklung der abiotischen Faktoren, der Nährstoffe sowie der Chlorophyll-a Konzentration und der C-Aufnahmerate vor und nach der Umdüngung.

In Tank 4 zeigte sich eine deutliche Antwort auf die Umdüngung. Die Chlorophyll-a Konzentration stieg nach 13 Wochen an und erreichte ihr Maximum von 50 µg/l nach 15 Wochen. Auch die Produktivität des Phytoplanktons, die Ammonium-, Nitrat- und TN-Konzentrationen und die Leitfähigkeit zeigten einen Anstieg ihrer Werte nach 12 Wochen, während die Phosphat- und Gesamtphosphorkonzentrationen nach 12 Wochen abnahmen. Die Lichtintensität nahm nach 12 Wochen in der Tiefe von 10 cm von 80 auf 40 % der Oberflächenstrahlung ab. Sauerstoff, pH und Temperatur zeigten sich von der Umdüngung

unbeeinflusst. Nach vorübergehender Trübung des Wassers nach der Umdüngung, wurde das Wasser wieder klar und es wurde zusätzlich zu den schon vor der Umdüngung im Tank vorhandenen Makrophytenarten das Wachstum von *Bacopa myriophylloides* (Scrophulariaceae), *Murdannia sp.* (Commelinaceae), *Nitella furcata* (Characeae) und einer anderen *Utricularia sp.* (Lentibulariaceae) beobachtet.

In Tank 2 ging die Chlorophyll-a Konzentration nach 12 Wochen leicht zurück, stieg dann aber nach der 16. Woche wieder an. Die C-Aufnahmerate war nach 12 Wochen auch leicht erhöht, während die Nährstoffkonzentrationen sanken oder auf niedrigem Niveau blieben. Der prozentuale Anteil der photosynthetisch aktiven Strahlung, der in die Tiefe von 10 cm gelangte, erhöhte sich nach 12 Wochen von 40 auf 90 %. Die Konzentration des Sauerstoffs, der pH-Wert und die Temperatur änderten sich nicht. Zwar wurde das Wasser nach dem Einsatz der Cabomba-Pflanzen vorübergehend klarer, es wurde aber dennoch neben den eingesetzten Pflanzen kein Makrophytenwachstum beobachtet.

Im Kontroll-Tank war nach 12 Wochen keine Änderungen der Nährstoffkonzentrationen, der abiotischen Faktoren, der Biomasse, C-Aufnahmerate und der Makrophytenentwicklung zu verzeichnen.

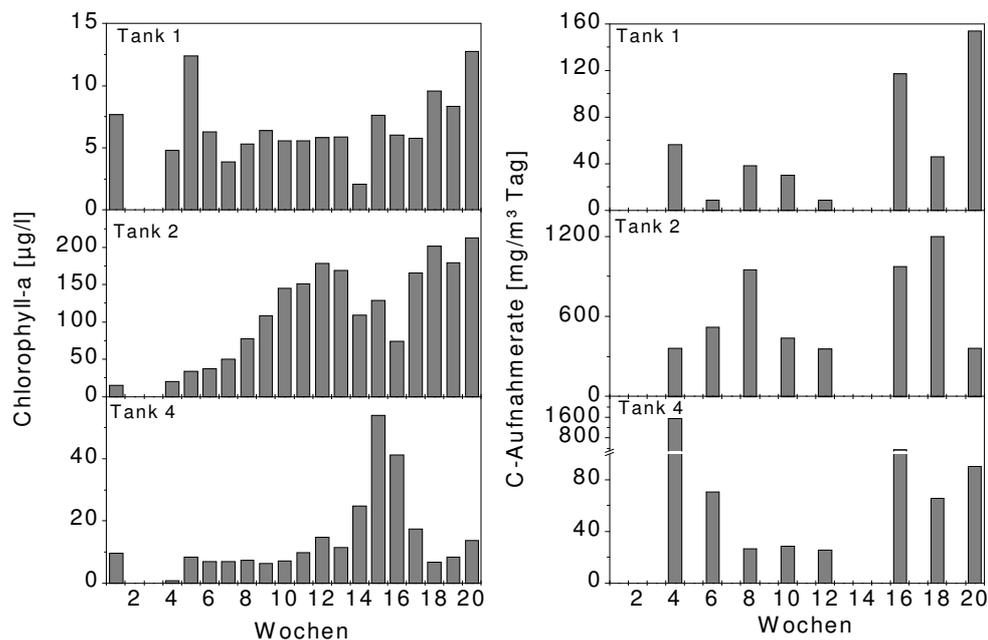


Abb. 5-49

Chlorophyll-a [µg/l] und C-Aufnahmerate [mg/m³Tag] in den unterschiedlich gedüngten Tanks: Tank 1- Kontrolle , Tank 2 – Ammonium und Tank 4 – Phosphat und Ammonium. Nach 12 Wochen erfolgte in Tank 4 eine Umdüngung von Ammonium und Phosphat auf Ammonium. In Tank 2 wurden Cabomba-Pflanzen gesetzt, die Düngung wurde abgebrochen. Tank 1 diente weiterhin als Kontrolle. Bei den Werten handelt es sich um Einzelwerte (Chlorophyll-a: Mittelwerte von Doppelbestimmungen; C-Aufnahmerate: Mittelwerte von zwei Parallelen).

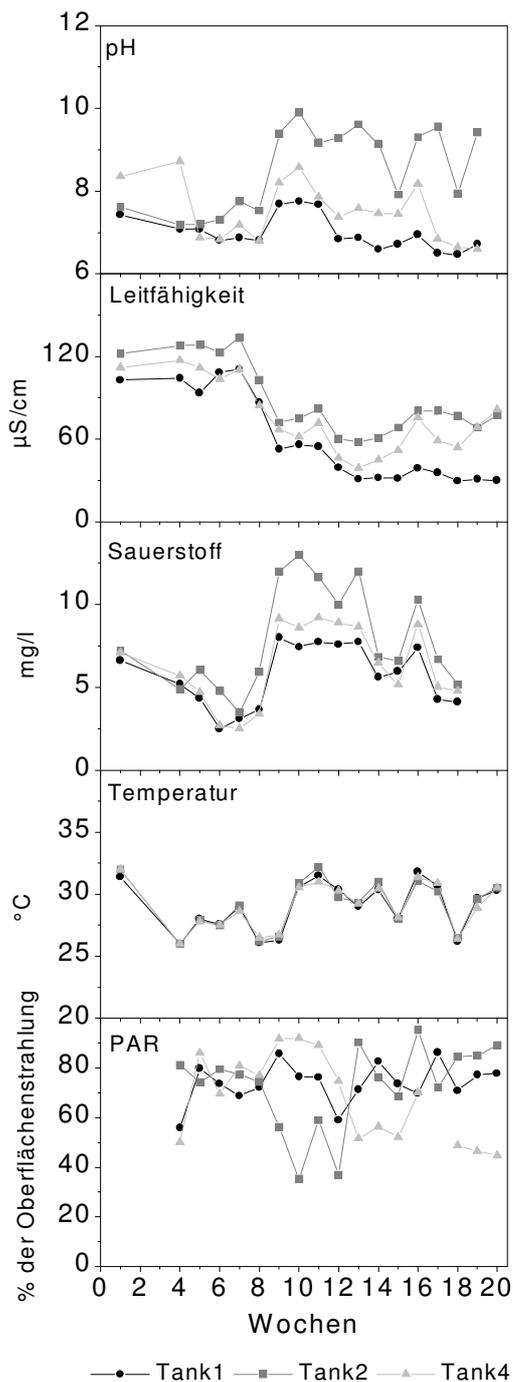


Abb. 5-50

Leitfähigkeit [$\mu\text{S}/\text{cm}$], pH, Temperatur [$^{\circ}\text{C}$], Sauerstoff [mg/l] und PAR [% der Oberflächenstrahlung] in den unterschiedlich gedüngten Tanks: Tank 1- Kontrolle, Tank 2 – Ammonium und Tank 4 – Phosphat und Ammonium. Nach 12 Wochen erfolgte in Tank 4 eine Umdüngung von Ammonium und Phosphat auf Ammonium. In Tank 2 wurden Cabomba-Pflanzen gesetzt, die Düngung wurde abgebrochen. Tank 1 diente weiterhin als Kontrolle. Bei den Werten handelt es sich um Einzelwerte (Mittelwerte von Doppelbestimmungen).

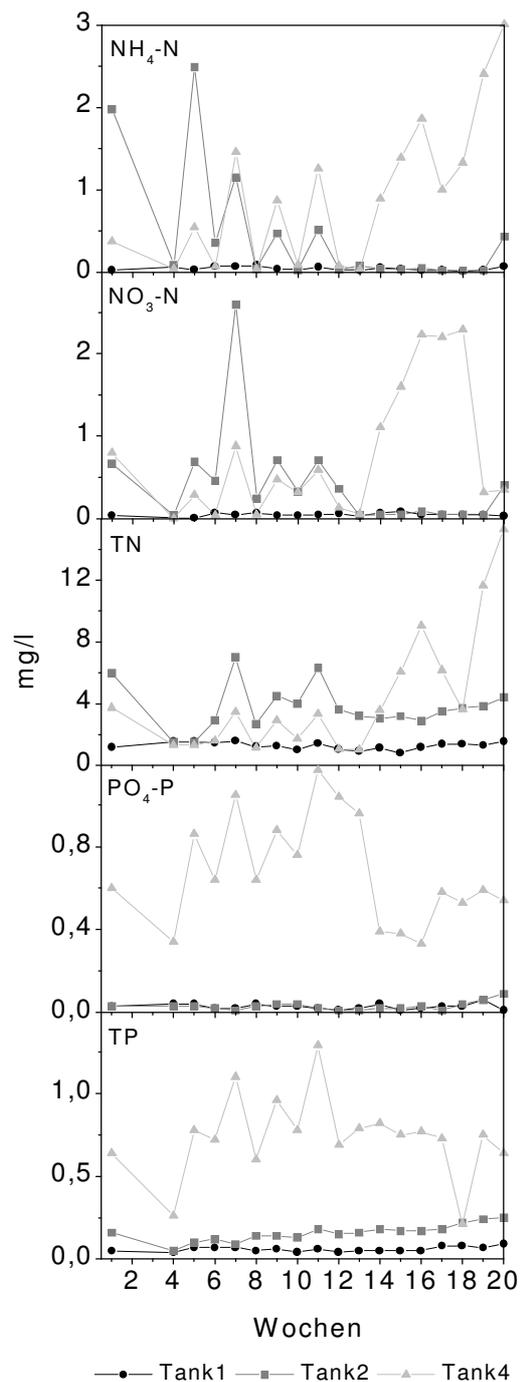


Abb. 5-51

$\text{NH}_4\text{-N}$ [mg/l], $\text{NO}_3\text{-N}$ [mg/l], TN [mg/l], $\text{PO}_4\text{-P}$ [mg/l] und TP [mg/l] in den unterschiedlich gedüngten Tanks: Tank 1- Kontrolle, Tank 2 – Ammonium und Tank 4 – Phosphat und Ammonium. Nach 12 Wochen erfolgte in Tank 4 eine Umdüngung von Ammonium und Phosphat auf Ammonium. In Tank 2 wurden Cabomba-Pflanzen gesetzt, die Düngung wurde abgebrochen. Tank 1 diente weiterhin als Kontrolle. Bei den Werten handelt es sich um Einzelwerte (Mittelwerte von Doppelbestimmungen).

5.3 Enclosure-Experiment

5.3.1 Abiotische Parameter

Die Leitfähigkeit lag in allen Enclosures zwischen 33 und 40 $\mu\text{S}/\text{cm}$. In E2 lag sie mit 37 – 40 $\mu\text{S}/\text{cm}$ über die gesamte Versuchszeit etwas höher als in den anderen Enclosures. In E6 und E8 nahm die Leitfähigkeit innerhalb der Versuchszeit von 34 auf 39 $\mu\text{S}/\text{cm}$ zu.

Der pH-Wert lag in allen Enclosures zwischen 7 und 8,5.

Die Temperatur war in allen Enclosures über die Versuchsdauer annähernd gleich. Sie sank innerhalb der Versuchszeit von sechs Wochen von 33°C auf 25°C.

Die Sauerstoffkonzentration war in den Enclosures ohne Makrophyten etwas geringer (5,2-6,8 mg/l) als in den Enclosures mit Makrophyten (4,1-8,2 mg/l) und nahm im Laufe der Versuchszeit leicht ab (Abb. 5-52). Das Wasser war nur in den ersten drei Wochen in den Enclosures mit Makrophyten sauerstoffgesättigt.

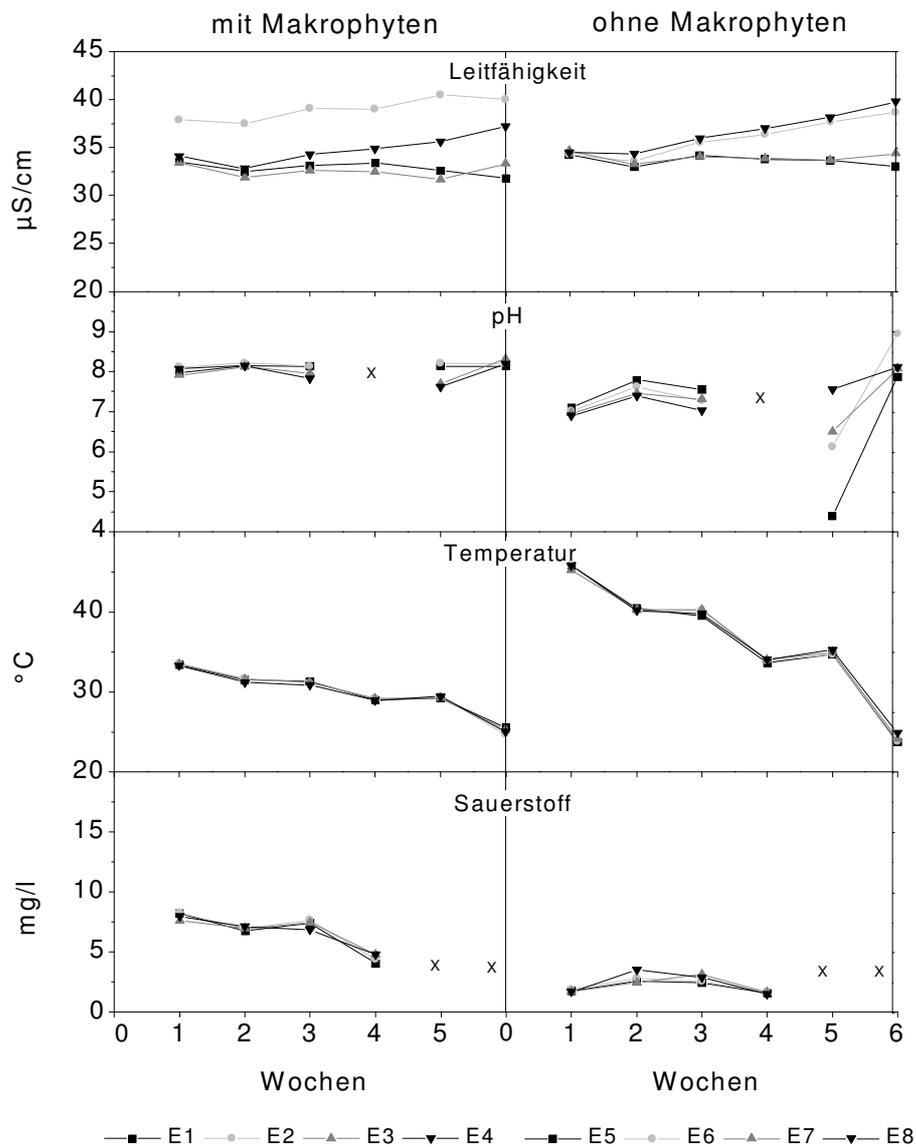


Abb. 5-52

Leitfähigkeit [$\mu\text{S}/\text{cm}$], pH, Temperatur [$^{\circ}\text{C}$] und Sauerstoff [mg/l] in den vier Enclosures mit und ohne Makrophytenbestückung. Die Enclosures wurden folgendermaßen gedüngt: E1, E5 – Kontrolle; E2, E6 – Phosphat; E3, E7 – Ammonium; E4, E8 – Ammonium und Phosphat. Bei den Werten handelt es sich um Einzelwerte. An den mit x gekennzeichneten Tagen, fiel das Messgerät aus.

5.3.2 Nährstoffverhältnisse

Die Ammoniumkonzentration erreichte in E2, E3, E5 und E8 in der vierten Woche ein Maximum von 0,2 mg/l, die übrige Zeit betrug sie Werte von 0,05 mg/l. Die Nitratkonzentration wies nur zu Beginn des Versuches in E7 höhere Werte von 0,3 mg/l auf, ansonsten lagen die Konzentrationen bei 0,1 mg/l oder darunter.

Die Werte für die TN- und TP Konzentration lagen nur für die Messtage der zweiten, sechsten und siebten Woche vor (nicht abgebildet). Die TN Konzentration lag in allen Tanks zwischen 0,5 und 0,6 mg/l. Die TP und Phosphatkonzentration stieg in den mit Phosphat

gedüngten Tanks (E2, E4, E6 und E8) im Laufe der Versuchszeit an. Der TP Gehalt erreichte Werte von 0,8 bis 1 mg/l, in den restlichen Enclosures blieb er mit Konzentrationen von 0,03-0,15 mg/l gering. Die Phosphatkonzentration stieg auf Werte von 0,75 mg/l in den Enclosures mit Makrophyten (E2 und E4) und auf 1,5 mg/l in den Enclosures ohne Makrophyten (E6 und E8) an (Abb. 5-53). Nitrit wurde zwar auch gemessen, lag aber immer unter der Nachweisgrenze von 0,005 mg/l.

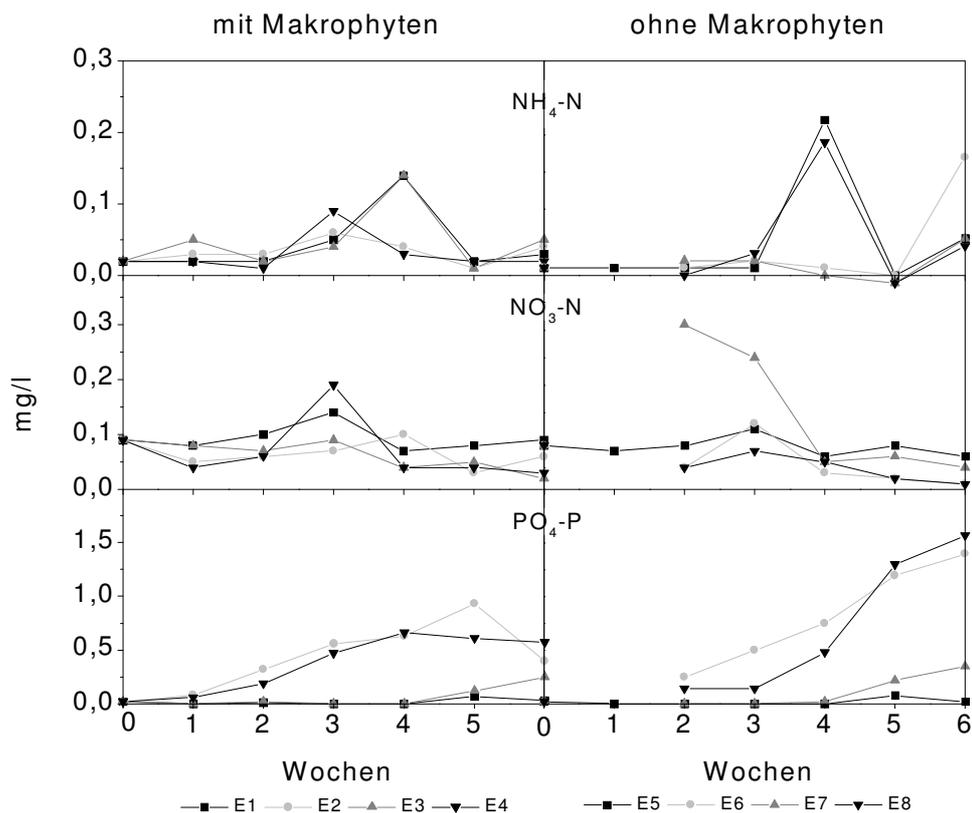


Abb. 5-53

$\text{NH}_4\text{-N}$ [mg/l], $\text{NO}_3\text{-N}$ [mg/l], TN [mg/l], $\text{PO}_4\text{-P}$ [mg/l] und TP [mg/l] in den vier Enclosures mit und ohne Makrophytenbestückung. Die Enclosures wurden folgendermaßen gedüngt: E1, E5 – Kontrolle; E2, E6 – Phosphat; E3, E7 – Ammonium; E4, E8 – Ammonium und Phosphat. Bei den Werten handelt es sich um Einzelwerte (Mittelwerte von Doppelbestimmungen).

5.3.3 Chlorophyll-a

Die Chlorophyll-a Konzentration variierte zwischen den einzelnen Tanks, ob mit oder ohne Makrophyten, innerhalb der Versuchszeit nur geringfügig. Die Werte lagen zwischen 0,9 und 5,5 $\mu\text{g/l}$ (Abb. 5-54).

Die Wände der Plastiksäcke waren nach einigen Tagen von einer schleimigen bräunlichen Schicht bedeckt. Da diese nicht grün gefärbt war, ist davon auszugehen, dass diese Schicht nicht von lebenden Algen besiedelt war, sondern es sich um totes organisches Material handelte.

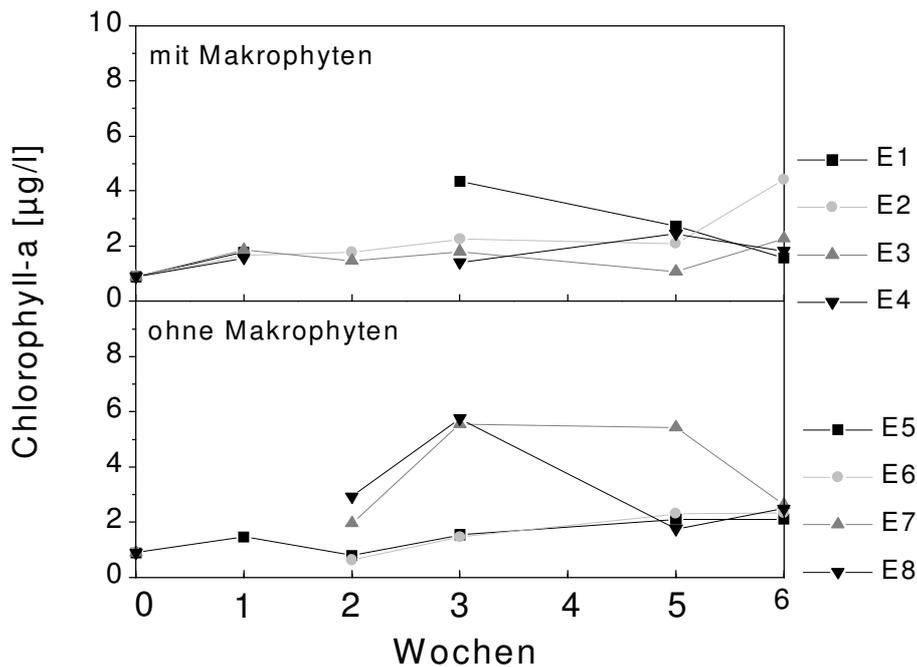


Abb. 5-54

Chlorophyll-a [$\mu\text{g/l}$] in den vier Enclosures mit (A) und ohne (B) Makrophytenbestückung. Die Enclosures wurden folgendermaßen gedüngt: E1, E5 – Kontrolle; E2, E6 – Phosphat; E3, E7 – Ammonium; E4, E8 – Ammonium und Phosphat. Bei den Werten handelt es sich um Einzelwerte (Mittelwerte von Doppelbestimmungen). Die Ergebnisse der vierten Woche fehlen.

5.3.4 Trockengewichte der Makrophyten am Ende des Versuchs

Das durchschnittliche Anfangstrockengewicht von einzelnen Cabomba-Pflanzen acht (Anzahl derer, die pro Enclosure zu Beginn eingesetzt wurden) betrug zu Versuchsbeginn 4,41 g. Nach der Versuchszeit von sechs Wochen betrug das Trockengewicht der in E1 vorhandenen Pflanzen 4,61 g (+0,2), in E2 5,49 g (+1,08), in E3 5,92 g (+1,51) und in E4 4,69 (0,28) g. Damit war das Makrophytenwachstum in dem mit Ammonium gedüngten Enclosure am größten, gefolgt von dem mit Phosphat gedüngten. Am geringsten war der Zuwachs in der Kontrolle, der Unterschied des Zuwachses in dem mit Ammonium und Phosphat gedüngten Enclosure war nur sehr gering.

6 Diskussion

6.1 Das Wachstum von Algen und Makrophyten beeinflussende Faktoren

Bevor die Ergebnisse der Untersuchungen dieser Arbeit im Vergleich zu den bisherigen Untersuchungen im Pantanal und Amazonien betrachtet werden, erfolgt zunächst eine kurze Darstellung über die das Wachstum von Algen und Makrophyten beeinflussenden Faktoren.

6.1.1 Einfluss limitierender Faktoren auf das Algenwachstum

Nährstoffe

Von den Faktoren, die dafür bekannt sind, die Primärproduktion des Phytoplanktons zu beeinflussen, gehören Phosphor und Stickstoff zu den am häufigsten nachgewiesenen (ELSER et al. 1990). Während es als bewiesen gilt, dass P einen großen Stellenwert als limitierender Faktor in Süßgewässern der gemäßigten Breite einnimmt (THORNTON & WAMSLEY, 1982; WURTSBAUGH et al., 1985; RAST & SMITH, 1989; ALDERIDGE et al., 1995), zeigen viele Studien, dass in vielen tropischen und marinen Gewässern die N-Limitation eine dominierende Rolle einnimmt (ALDRIDGE et al., 1995; DAVALOS et al., 1989; DIERBERG et al., 1988; HENRY et al., 1985; LEWIS, 1978; MELACK et al., 1982). N kann sowohl als primärer limitierender Faktor (GOLDMAN, 1981), als auch als sekundärer im Zusammenwirken mit P auftreten. Häufig kann bei der Zugabe von N und P ein Synergismus beobachtet werden (ELSER & KIMMEL, 1985).

Licht

Licht kann ebenfalls einen limitierenden Einfluss auf die Primärproduktion ausüben. Ein hoher Anteil an suspendierenden Sedimentpartikeln im Wasser (DAVALOS et al., 1989; ALDERIDGE et al., 1995), die Selbstbeschattung durch Algen (STRASKABA, 1980; AGUSTI et al., 1990), die Beschattung durch Makrophyten und sehr hohe Lichtintensitäten an der Wasseroberfläche, wie sie in den Tropen vorkommen (FORSBERG et al., 1991), können die Lichtbedingungen im Wasser für die Produktion verschlechtern und sich hemmend auf das Algenwachstum auswirken.

Temperatur

Für jede Algenpopulation gibt es eine optimale Temperatur, die höchste Wachstumsraten gewährleistet. Die Algen sind zwar in der Lage sich an Temperaturveränderungen anzupassen (MORRIS & FARRELL, 1971), indem sie die Konzentration ihrer Enzyme erhöhen (JØRGENSEN, 1968), aber ein schneller und häufiger Wechsel der Temperatur kann sich limitierend auf das Algenwachstum auswirken.

RHEE and GOTHAM (1981) untersuchten die limitierende Wirkung der Temperatur auf nährstofflimitierte Algenpopulationen. Sie fanden heraus, dass der gleichzeitige Stress von Nährstofflimitation und nicht optimalen Temperaturverhältnissen sich stärker auf das Algenwachstum auswirkt als die Summe der einzelnen Effekte.

Kohlenstoff

Auch wenn der Bedeutung von Licht, Temperatur und Nährstoffen als limitierende Faktoren bisher mehr Achtung geschenkt wurde, kann das Algen- und Makrophytenwachstum und die Photosynthese auch C-limitiert sein.

Gelöster anorganischer Kohlenstoff liegt in Abhängigkeit vom pH-Wert des Wassers in drei verschiedenen Formen vor: CO_2 , HCO_3^- und CO_3^{2-} . Alle Pflanzen können CO_2 verwerten. Wenn das CO_2 vollständig aufgebraucht ist, wie es in schwach gepufferten Gewässern schnell der Fall ist, steigt der pH-Wert auf 9 an. Das dann fast ausschließlich vorhandene HCO_3^- kann nur von den Pflanzen verwertet werden, die über das Enzym Carbonanhydrase verfügen (vgl. auch NIMER et al., 1997; NIMER et al., 1999). Dazu zählen unter den Makrophyten vor allen Dingen die Gattungen *Myriophyllum* und *Elodea* (BOWERS, 1987). Arten, die diesen beiden Gattungen nah verwandt sind und im Pantanal vorkommen sind z.B. *Bacopa myriophylloides* und *Egeria najas* Planch (POTT & POTT, 2000). Laut RUTTNER (1947) sind zudem wahrscheinlich alle submersen Blütenpflanzen in der Lage HCO_3^- zu verwerten. Unter den Algen sind insbesondere die Arten der Gattung *Scenedesmus* als HCO_3^- -Verwerter bekannt (RUTTNER, 1947, ÖSTERLIND, 1950), ob alle Grünalgen dazu befähigt sind, ist noch unbekannt. Im Pantanal sind die Chlorophyta die am stärksten vertretene Algenfamilie, darunter kommen auch einige *Scenedesmus*-Arten wie z.B. *Scenedesmus acuminatus*, *Scenedesmus intermedius* und *Scenedesmus quadricauda* vor. Wird auch das HCO_3^- vollständig aufgezehrt, steigt der pH-Wert bis 11 an. Zur vollständigen Zehrung von CO_2 kann es außerdem in dichten Makrophytenbeständen kommen, da die Diffusion von CO_2 aus der Luft sehr langsam und der turbulente Austausch von Wasser in den Pflanzenbeständen stark eingeschränkt ist. Algen, die nicht mit dem Enzym Carbonanhydrase ausgestattet sind, sind dafür meist effektiver in der Verwertung besonders niedriger CO_2 -Konzentrationen (SAND-JENSEN, 1987). Auch HCO_3^- -Verwerter nehmen bevorzugt CO_2 auf, sie können allerdings noch bis pH 11 Photosynthese betreiben, während obligate CO_2 -Verwerter dies nur bis ca. pH 9 können. Die Algen, die in der Lage sind HCO_3^- direkt aus dem Wasser aufzunehmen sind also im Falle einer C-Limitation denen überlegen, die dies nicht können.

6.1.2 Einfluss von Makrophyten auf das Algenwachstum

Durch den Wechsel der Nährstoffsituation von nährstoffarmem zu nährstoffreichem Wasser wird das Phytoplanktonwachstum stimuliert. Dieser Wechsel tritt im Pantanal vom Übergang der *cheia* zur *vazante* auf. Diese Situation ist zum Teil vergleichbar mit den Verhältnissen, die in eutrophen bzw. oligotrophen Gewässern der gemäßigten Breiten herrschen (siehe auch HECKMAN, 1994).

Viele Mechanismen tragen zu einem geringen Auftreten von Phytoplanktern in Gegenwart von Makrophyten bei. Dazu gehören sowohl direkte Mechanismen, die auf die Makrophyten selbst zurück zu führen sind, wie die Bildung von ruhigem Wasser innerhalb des Makrohytenbewuchses, geringe Lichtintensitäten und die Freisetzung allelopathischer Substanzen, als auch Mechanismen, die indirekt mit den Makrophyten in Zusammenhang zu bringen sind, wie die Veränderung der Nährstoffverhältnisse oder die Beschaffung günstiger Lebensbedingungen für Grazer. Diese Mechanismen sind wiederum beeinflusst von Mechanismen einer weiteren Ebene, wie dem Fraßdruck von Fischen auf die Zooplankter, Nährstoffeinträgen aus der Umgebung und hydrologischen Bedingungen, die den Grad der Strömung determinieren. All diese Mechanismen interagieren (SØNDERGAARD & MOSS, 1998). Im folgenden werden einige der wirksamen Mechanismen kurz skizziert:

Grazing

Von Bedeutung ist der Fraßdruck des sich zwischen den Makrophyten bevorzugt aufhaltenden Zooplanktons auf das Phytoplankton. Innerhalb der Makrophyten herrscht ein höherer Fraßdruck auf das Phytoplankton als außerhalb.

Das Grazing pelagialer Zooplankter wird noch durch das Grazing von pflanzenassoziierten Zooplanktern und Invertebraten wie Insektenlarven und Schnecken verstärkt.

Nährstoffkreislauf

Die Anwesenheit von Makrophyten beeinflusst den Nährstoffkreislauf in vielerlei Hinsicht und damit auch die Biomasse des Phytoplanktons sowie das Wachstum und die Konkurrenz unter verschiedenen Phytoplanktern. Es werden insbesondere die verminderte Verfügbarkeit von Stickstoff und selten auch von Phosphor beobachtet. Makrophyten, und mit ihnen assoziierte Epiphyten, nehmen Nährstoffe auf und speichern sie, so dass sie für das Phytoplankton nicht mehr verfügbar sind (KUFEL & OZIMEK, 1994; O' DELL et al., 1995). Viele Makronährstoffe wie z.B. Stickstoff, Phosphor und Eisen werden von submersen Makrophyten über die Wurzeln aufgenommen (BEST & MANTAI, 1978; CARRIGNAN & KALFF, 1980). Obwohl der Bedarf an N und P allein durch die Wurzelaufnahme gedeckt werden könnte, nehmen die Makrophyten z.T. beträchtliche Mengen dieser Makronährstoffe über die

Sprosse aus dem Wasser auf und entziehen sie damit der Verfügbarkeit für das Phytoplankton (OZIMEK et al., 1990; VAN DONK et al., 1993). Lebende Makrophyten geben nur geringe Mengen dieser Hauptnährstoffe an den Aufwuchs ab (CARIGNAN & KALFF, 1982). Änderungen der Stickstoffkonkurrenz zwischen Phytoplanktern und sedimentassoziierten Bakterien können von Bedeutung sein: Wenn die Biomasse des Phytoplanktons gering ist (in Anwesenheit von Makrophyten), ist die Nitrataufnahme durch Bakterien im Sediment und die daraus resultierende Denitrifikation zu N_2 relativ hoch - verglichen mit der Situation unter hoher Phytoplanktonbiomasse (wenn Makrophyten abwesend sind), in der mehr Nitrat von Phytoplanktern aufgenommen und als organischer Stickstoff gespeichert wird. Die gesamte Stickstoffabnahme ist deshalb höher, wenn Makrophyten anwesend sind.

Bezüglich der Phosphorverfügbarkeit sind die Mechanismen anders und das Ergebnis komplizierter. Ein sehr dichter Makrophytenbewuchs kann zu einer Zunahme der Verfügbarkeit von Phosphor führen (STEPHEN et al., 1997). Bei schwach wurzelnden Arten herrschen in den unteren Schichten mehr oder weniger anoxische Bedingungen (POKORNY et al., 1984; MOSS et al., 1986), die zu der Freisetzung von Phosphor aus dem Sediment führen.

Wenig dichter Makrophytenbewuchs und Makrophyten, die über ein ausgeprägteres Wurzelsystem verfügen, oxidieren die Sedimentoberfläche (ANDERSON & OLSEN, 1994; FLESSA, 1994), wodurch die Phosphorfreilassung reduziert wird. So ist die Verfügbarkeit von Phosphor abhängig von den Makrophytenarten und deren Dichte. Makrophyten können also als Phosphorsenke während ihres Wachstums und als potentielle Phosphorquelle während der relativ kurzen Zeit ihrer Seneszenz betrachtet werden (CARPENTER & LODGE, 1986; RØRSLETT et al., 1986; JONES, 1990).

Allelopathie

Im Sinne der ursprünglichen Definition von Allelopathie nach MOLISCH (1937) sind sowohl stimulierende als auch inhibitorische Interaktionen möglich. Unter dem Gesichtspunkt der starken Konkurrenzsituation, die zwischen zahlreichen Makrophyten und anderen autotrophen Organismen in aquatischen Systemen herrscht, beschäftigen sich die meisten Arbeiten zur Allelopathie bei Makrophyten hauptsächlich mit den inhibitorischen Effekten (WIUM-ANDERSEN, 1987; GOPAL & GOEL, 1993).

Zahlreiche Arbeiten berichten von der Freisetzung organischer Verbindungen von Makrophyten mit allelopathischen Effekten in Bezug auf die Reduktion der Algenbiomasse (WIUM-ANDERSEN et al., 1982; GROSS, 1995; VAN DONK & GULATI, 1995, GROSS et al., 1996) oder deren Artenzusammensetzung (JASSER, 1995). Auch während der Keimung spielt die Freisetzung von allelopathischen Substanzen eine große Rolle (LATTO & WRIGHT, 1995). Der Nachweis inhibierender Inhaltsstoffe ist bei verschiedenen aquatischen Makrophyten

erbracht worden: *Typha latifolia* (SZCZEPANSKA, 1987), *Myriophyllum spicatum* (PLANAS, 1981), *Ceratophyllum demersum* (WIUM-ANDERSEN et al., 1983), Lemnaceae, Nymphaeaceae u.v.a. (Übersichten siehe ELACOVICH & WOOTEN, 1989; GOPAL & GOEL, 1993). Zu den in der Literatur genannten und auch im Pantanal vorkommenden Makrophyten gehören insbesondere Arten der Gattungen *Chara*, *Nitella* und *Ceratophyllum*.

WIUM-ANDERSEN (1987) hat intensive Studien zur Aufklärung allelopathisch wirksamer Substanzen bei verschiedenen Makrophyten durchgeführt. Dazu zählen die Entdeckung labiler, elementaren Schwefel freisetzender Substanzen in *Ceratophyllum demersum* L. (WIUM-ANDERSEN et al., 1983), der Nachweis der algiziden Wirkung von Polyacetylenen aus *Berula erecta* (HUDS.) COV. (*Sium erectum* HUDS., WIUM-ANDERSEN et al., 1987) und die Strukturaufklärung der algiziden Dithiolane und Trithiane (ANTHONI et al., 1980) sowie des antibiotisch wirksamen Charamin bei Characeen (ANTHONI et al., 1987).

Sedimentation

Makrophyten reduzieren die Turbulenz des Wassers innerhalb ihrer Bestände, wodurch die Sedimentation von Seston verstärkt wird und die Akkumulation von Sedimenten in den Makrophytenbeständen gefördert wird. Die Akkumulation der Sedimente bewirkt einen Nährstoffrückhalt in den Makrophytenbeständen, und verringert die Rückführung der Nährstoffe zum Phytoplankton. Es kann zu N-Limitation des Phytoplanktons durch die Makrophyten und N-Austrag durch periphytische Denitrifikation kommen (BARKO & JAMES, 1998; BÖHME, 1998).

Lichtverhältnisse

Die Makrophyten beschatten die Phytoplankter und können dadurch deren Biomasse verringern (SAND-JENSEN, 1989; OZIMEK et al., 1990). Der Einfluss der Beschattung ist abhängig von der Biomasse und der Artenzusammensetzung der Makrophyten.

Threshold-Effekt

Als Threshold-Effekt wird der Aspekt bezeichnet, dass die Makrophyten erst eine bestimmte Dichte erreichen müssen um überhaupt Einfluss auf das Phytoplankton ausüben zu können (CANFIELD et al., 1984).

Der Einfluss von Makrophyten wirkt sich nicht nur auf die Biomasse des Phytoplanktons aus, sondern auch auf die Artenzusammensetzung und die Größe der Zellen. Bei zunehmenden Nährstoffkonzentrationen besteht das Phytoplankton hauptsächlich aus großen Zellen oder Kolonien während bei der Gegenwart von dichten Makrophytenbeständen kleine Flagellaten dominieren, da große Zellen unter diesen Umständen schnell sedimentieren.

Fische üben durch ihren Fraßdruck auf das Zooplankton Einfluss sowohl auf die Biomasse des Phytoplanktons als auch auf deren Zusammensetzung aus. Das Verhalten von Fischen und Zooplankton und ihre Interaktionen sind maßgeblich von der Dichte des Makrophytenbewuchses abhängig.

6.1.3 Einfluss von Algen auf das Makrophytenwachstum

Eine hohe Phytoplanktondichte des Gewässers führt zu einer drastischen Reduktion des Lichts für submerse Makrophyten und damit zu deren Wachstumshemmung (JUPP & SPENCE, 1977; CHAMBERS & PREPAS, 1988; BLINDOW, 1992). Viele submerse Makrophyten sind jedoch morphologisch und physiologisch an Schwachlichtbedingungen adaptiert (SPENCE, 1982; NICHOLS & SHAW, 1986). Dazu zählen u.a. die Ausbildung filigraner, verzweigter Blätter, eine dünne Cuticula und eine Ansammlung von Chloroplasten in der Epidermis (HUTCHINSON, 1975; WETZEL, 1983). Einige Theorien gehen davon aus, dass die verstärkte Entwicklung von Periphyton den Makrophytenwuchs negativ beeinflusst (PHILLIPS et al., 1978; BRÖNMARK & WEISNER, 1992; VAN VIERSEN et al., 1994). Aufgrund der Beschattung durch das Periphyton sowie die Konkurrenz um Nährstoffe kann es zu einem teilweisen Rückgang der submersen Makrophyten kommen, wodurch sich der negative Einfluss der submersen Makrophyten auf das Phytoplanktonwachstum verringert (BEKLIOGLU & MOSS, 1996; SØNDERGAARD & MOSS, 1998). Die Folgen sind Algenblüten, die die Trübung des Wassers verstärken und den Rückgang der submersen Makrophyten vorantreiben (VAN VIERSEN et al., 1994). In der Folge kann es zu einem völligem Verschwinden der Unterwasserpflanzen aus dem System kommen. Die Stabilisierung des Sediments durch die Vegetation geht verloren und resuspendiertes Material trägt zur weiteren Trübung des Wassers bei (VAN VIERSEN et al., 1994).

Gegen den Bewuchs von Periphyton können Abwehrmechanismen der Makrophyten wirken. Kräftig wachsende Makrophyten zeigen keinen oder nur einen geringen Bewuchs von Periphyton. Diese treten nur auf seneszenten Blättern auf bzw. auf schlecht wachsenden oder absterbenden Pflanzen. Es liegen Untersuchungen vor, die zeigen, dass auch Planktonalgen allelopathische Substanzen ausscheiden können (VAN VIERSEN & PRINS, 1985; SHARMA, 1985; OZIMEK et al., 1991). SHARMA (1985) berichtet, dass das Wachstum von *Eichhornia crassipes* gehemmt wird, wenn planktische Algen wie *Scenedesmus bijugatus*, *Chlorella pyrenoidosa* und Arten der Gattungen *Aphanothece*, *Euglena*, *Merismopedia* und *Coelastrum* im Wasser vorkommen. Sowohl *Eichhornia crassipes* als auch die genannten Algen sind typische Vertreter im Pantanal.

Ein weiterer Faktor, der die Ausbreitung submerser Makrophyten beeinflussen kann, sind Sedimente mit hohem Gehalt an organischer Substanz. In experimentellen Untersuchungen

wurde deren negativer Einfluss auf das Wachstum von Makrophyten nachgewiesen (BARKO & SMART, 1986; VAN WIJK et al., 1992).

6.2 Jahreszeitlicher Verlauf der Umweltfaktoren in den Untersuchungsgewässern im Vergleich zu bisherigen Untersuchungen in Zentral Amazonien und im Pantanal

Der Vergleich der Ergebnisse aus Untersuchungen, die bereits in zentralamazonischen Gewässern erzielt wurden, mit denen aus dem Pantanal, soll der Einordnung bzw. Abgrenzung der in dieser Studie untersuchten Gewässern dienen.

Die Überschwemmungsflächen beider Gebiete sind durch vorhersagbare, monomodale Flutpulse gekennzeichnet. Insofern sind die abiotischen und biotischen Prozesse bezüglich der terrestrischen und aquatischen Phase ähnlich. Ökologische Unterschiede der beiden Systeme resultieren aus deren unterschiedlichen hydrologischen, hydrochemischen, klimatischen und paleoklimatischen Parametern (JUNK & DA SILVA, 1995). Die meisten Sedimente der Überschwemmungsgebiete Amazoniens sind rezenter Ursprungs, die Sedimente des Pantanals sind zum großen Teil alte konsolidierte Sande, Arenite und Laterite.

Die Flüsse Amazoniens haben einen stärkeren hydrochemischen und hydrodynamischen Einfluss auf ihre Überschwemmungsgebiete als die Flüsse des Pantanals. Große Teile des Pantanals sind maßgeblich vom Regenwasser beeinflusst. Während die Überflutungsamplitude in Amazonien sehr groß ist, sind für das Pantanal kleine Überflutungsamplituden charakteristisch (JUNK & FURCH, 1993; JUNK, 1997b). Die jährliche Amplitude des Amazonas beträgt 5 bis 15 m, während die des Rio Paraguay nur 3 bis 6 m beträgt (vgl. Abb. 6-1).

Diese Abweichungen in der Amplitude wirken sich auf die Anpassungsformen der in den entsprechenden Gebieten lebenden Organismen aus (vgl. JUNK & DA SILVA, 1995; JUNK, 1993). Die flachen überfluteten Flächen des Pantanals weisen eine reiche submerse Flora aquatischer Makrophyten auf, während in den tiefen überfluteten Flächen Amazoniens aufgrund des geringeren Lichtangebots ausschließlich emerse, freischwimmende und Makrophyten mit Schwimmblättern vorkommen.

Aufgrund der ausgeprägten Trockenzeit im Pantanal, kommt es dort nicht zur Ausbildung eines dichten Waldes, mit Ausnahme einiger Galleriewälder, die entlang von permanent wasserführenden Gewässern vorkommen (JUNK, 1993).

In Zentralamazonien gibt es zwei Haupttypen von Überschwemmungsgebieten: die Várzea, Überschwemmungsflächen von Weißwasserflüssen (Rio Solimões) und den Igapó, Überschwemmungsflächen, die von Schwarzwasserflüssen (Rio Negro) überflutet werden.

Die Weißwasserflüsse sind reich an suspendierten und gelösten Partikeln, haben neutrale pH-Werte und sind sehr fruchtbar. Schwarzwasserflüsse sind arm an anorganischem Material, sauer und haben aufgrund ihrer hohen Konzentrationen an Huminsäuren eine bräunliche Färbung (FURCH & JUNK, 1997b). Sie sind nur wenig fruchtbar. Des Weiteren kommen in Zentralamazonien Klarwasser vor, die in Gebieten entstehen, in denen Erosion eine geringe Rolle spielt. Sie nehmen eine Zwischenstellung zwischen den Weiß- und Schwarzwässern ein. Das Wasser ist transparent, teilweise leicht grünlich. Der pH-Wert schwankt in Abhängigkeit von der Umgebung zwischen sauer und neutral. Der Gehalt an gelösten Mineralien ist gering bis mittel. Die Fruchtbarkeit der Klarwasser ist variabel, aber geringer als in den Weißwässern.

Zu den im folgenden erwähnten Gewässern, die mit dem Rio Solimões (Weißwasser) in Verbindung stehen zählen: Lago Camaleão, Lago do Castanho, Lago Jacaretinga, Lago Janauarí und Lago Janauacá.

Zu den mit dem Rio Negro (Schwarzwasser) verbundenen Gewässern zählen: Tarumã-Mirím, Lago Tupé und Lago Cristalino.

Zu den in der Region zwischen dem Rio Solimões und dem Rio Negro liegenden Gewässern gehören: Lago Catalão.

Bei dem Rio Tapajóz handelt es sich um einen Klarwasserfluss.

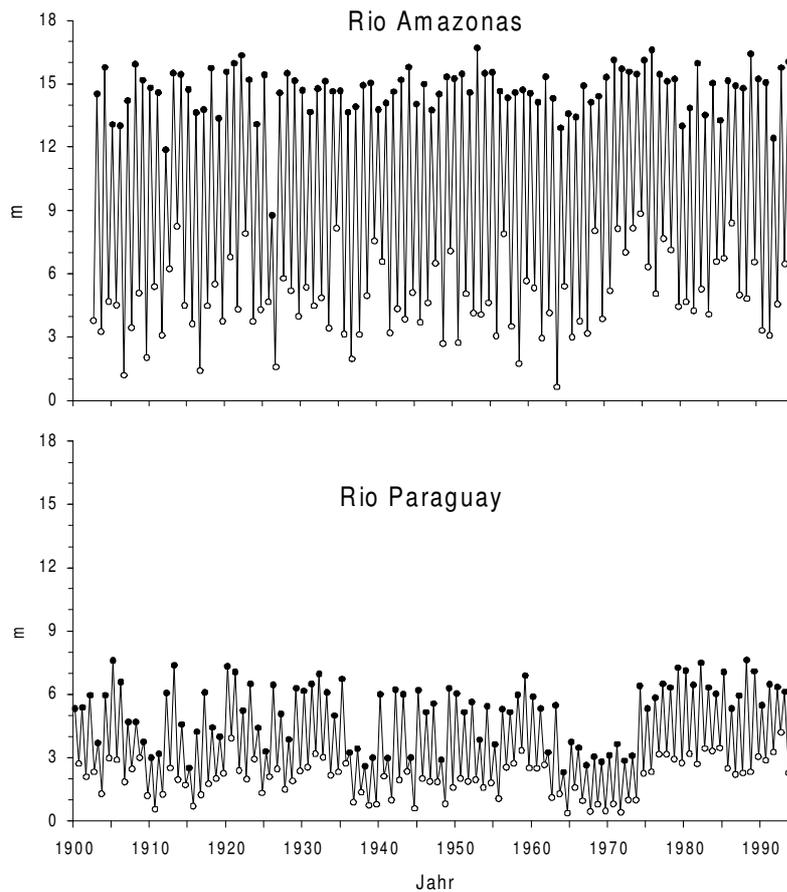


Abb. 6-1

Jährliche Höchst- und Mindestwasserstände im Rio Amazonas bei Manaus (Amazonien) und im Rio Paraguay bei Ladário (Pantanal) in den Jahren von 1900 bis 1990.

6.2.1 Abiotische Faktoren

pH und gelöster anorganischer Kohlenstoff (DIC)

Gelöster anorganischer Kohlenstoff kann im Wasser als Kohlendioxid oder Hydrogencarbonation vorliegen ($\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \leftrightarrow \text{H}_2\text{CO}_3 \leftrightarrow \text{H}^+ + \text{HCO}_3^- \leftrightarrow 2\text{H}^+ + \text{CO}_3^{2-}$). Aufgrund von Atmungsprozessen kann es zu einer Verschiebung des Gleichgewichts in Richtung Kohlendioxid kommen und damit zu einer Erniedrigung des pH-Wertes. Photosyntheseprozesse können das Gleichgewicht in Richtung Hydrogencarbonat verschieben und auf diese Weise zu einer Erhöhung des pH-Wertes führen.

In schwach gepufferten Systemen schlägt sich der Entzug von CO_2 schnell in dem Wechsel des pH-Wertes nieder. Das Ansteigen des pH-Wertes begleitet von einem Anstieg der Sauerstoffkonzentration in Abb. 5-8 bis Abb. 5-10 weist auf die Kopplung von Photosynthese und pH-Wert infolge geringer Pufferkapazität hin. In der Nacht nahmen der pH-Wert und die Sauerstoffkonzentration durch fehlende photosynthetische und ablaufende respiratorische Prozesse ab, während sie am Tag zunahmen. Höchste pH-Werte und

Sauerstoffwerte wurden durch photosynthetische Prozesse während des Tages und am frühen Nachmittag erreicht.

Die geringe Pufferkapazität des Wassers zeigt, dass das Wasser des Pantanal sehr carbonatarm ist. In den in das Pantanal fließenden Flüssen wird ebenfalls nur eine geringe Pufferkapazität beobachtet (HECKMAN, 1995). Die Carbonathärte ist mit Werten zwischen 0,2 und 0,8 mmol/l im Vergleich zu Gewässern der gemäßigten Breiten sehr niedrig. Die maximalen Werte treten in der *seca* auf, während die geringsten in der *cheia* zu verzeichnen sind. Die Carbonathärte liegt damit im Bereich von Regenwasser (vgl. HECKMAN, 1995).

Die Konzentrationen des gelösten anorganischen Kohlenstoffs (DIC) wiesen in den hier untersuchten Gewässern während der *enchente* und der *seca* die höchsten Konzentrationen von 7 bis 11 mg/l auf und lagen in der *cheia* bei Werten von 0,7 bis 3 mg/l. Im Vergleich dazu liegen die DIC Konzentrationen in alkalischen harten Gewässern zwischen 12-120 mg/l und bei weniger als 0,1 mg/l in sauren Moorgewässern (TALLING, 1985).

OLIVEIRA & CALHEIROS (2000) ermittelten für das südliche Pantanal pH-Werte zwischen 6,3 und 7,1, während HECKMAN (1998a) höchste Tageswerte von 11,5 während der *seca* und niedrigste nächtliche Mindestwerte von 5,8 beobachtete. Diese Werte liegen damit im Bereich derer, die hier gemessen wurden.

Die amazonischen Weißwasser sind sehr carbonatreich (FURCH, 1982, 1984b). HCO_3^- zählt im Rio Solimões zu den dominanten Anionen, im Schwarzwasser des Rio Negro liegt es wegen des niedrigen pH-Wertes nicht oder nahe der Nachweisgrenze im Wasser gelöst vor (RAI, 1981; STALLARD & EDMOND; FURCH, 1987). In den amazonischen Weißwassern liegt der pH-Wert im neutralen Bereich (6,2-7,9) (ANONYMOUS, 1972; FURCH, 1984b; STALLARD & EDMOND, 1983; PUTZ, 1997), während die Seen und Flüsse mit Schwarzwasser aufgrund ihres hohen Gehaltes an Huminsäuren im sauren Bereich liegen (3,8– 6,2) (SCHMIDT, 1972; SCHMIDT, 1976; STALLARD & EDMOND, 1983; FURCH, 1984b; PUTZ, 1997). Die Pufferkapazität der Weißwasser ist hoch, während die der Schwarzwasser sehr gering ist.

Leitfähigkeit

Die Leitfähigkeit gibt Aufschluss über den Ionen-Gehalt im Wasser. Während der Hochwasserphasen wurden in den in dieser Studie untersuchten Gewässern sehr geringe Leitfähigkeiten von 30 $\mu\text{S}/\text{cm}$ beobachtet. Auch HECKMAN (1998a) ermittelte für die *cheia* sehr geringe Leitfähigkeiten von 30 $\mu\text{S}/\text{cm}$. Diese geringen Leitfähigkeiten während der *cheia* sind auf die Verdünnung des Wassers mit zunehmendem Wasserstand zurück zu führen. In einigen Flüssen die in das Pantanal fließen, werden sogar Leitfähigkeitswerte von nur 2 - 5 $\mu\text{S}/\text{cm}$ gemessen (WANTZEN, 1997). Gewässer mit ähnlich niedrigen Leitfähigkeitswerten wurden von PETR (1983) in Neu Guinea gefunden.

Die höchsten Leitfähigkeiten wurden in den hier untersuchten Gewässern während der Niedrigwasserphasen beobachtet, wenn auch die Nährstoffe ihre höchsten Konzentrationen aufwiesen. In einem Tümpel an der Zufahrt zur Fazenda Ipiranga (WS2) wurde während der *seca* eine Leitfähigkeit von 160 $\mu\text{S}/\text{cm}$ erreicht, die höchste Leitfähigkeit von 350 $\mu\text{S}/\text{cm}$ wurde im ‚Tümpel‘ beobachtet. Es ist aber möglich, dass weitaus höhere Werte während der *seca* erreicht werden. Während der Trockenzeit evaporiert ein großer Teil des Wassers über den Überschwemmungsflächen, so dass die Ionen im Wasser konzentriert werden. Die Evaporation wird durch die Transpiration emerser aquatischer Makrophyten noch erhöht. Des weiteren spielen die Bioturbation und die Exkremate von Rindern, Fischen, Krokodilen, Vögeln und Wasserschweinen, die sich in den Restgewässern während der *seca* bevorzugt aufhalten, eine große Rolle für die Nährstoffanreicherung und damit den Anstieg der Leitfähigkeit. HECKMAN (1998a) beobachtete den Anstieg der Leitfähigkeit auf Werte von bis zu 664 $\mu\text{S}/\text{cm}$. Dieser Unterschied in der Leitfähigkeit zwischen den einzelnen Jahreszeiten ist typisch für wechselfeuchte Klimazonen. In Afrika werden während der Trockenzeit höchste Leitfähigkeitswerte von 12000 $\mu\text{S}/\text{cm}$ gefunden (MCLACHLAN, 1979). In Amazonien kann die Leitfähigkeit der Überschwemmungsflächen auf bis zu 400 $\mu\text{S}/\text{cm}$ ansteigen (ANONYMOUS, 1972; FURCH, 1984b; STALLARD & EDMOND, 1983; PUTZ, 1997). Ein wesentlicher Faktor dafür stellt der Eintritt von ionenreichem Grundwasser dar (BRINKMANN, 1983; LESACK, 1988; FURCH & JUNK, 1992). Die Leitfähigkeit der Flüsse, die entlang der Transamazonica fließen, liegen unter den Weltmittelwerten (FURCH, 1985). Die niedrigsten Werte der Leitfähigkeit in den Flüssen des Pantanals liegen sogar noch unter denen der Flüsse, die in den Rio Negro in Amazonien fließen.

Sauerstoff

Die gelöste Sauerstoffkonzentration gibt Aufschluss über die im Wasser ablaufenden biotischen Prozesse und kann starken tageszeitlichen Schwankungen unterliegen. In der Nacht nimmt die Sauerstoffkonzentration aufgrund von Atmungsprozessen ab, während sie im Laufe des Tages wegen der ablaufenden Photosyntheseprozesse zunimmt (vgl. Abb. 5-8). Während der Hochwasserphasen sind die täglichen Unterschiede oftmals geringer, da hier die C-Aufnahmeraten des Phytoplanktons und der Abbau organischen Materials geringer sind, als bei Niedrigwasser. Allerdings kommt es darauf an, ob das Wasser hauptsächlich von emersen oder submersen Makrophyten besiedelt wird. Auch die submersen Makrophyten sorgen für eine erhöhte Sauerstoffabgabe am Tage während der *cheia*. Während der Überschwemmungszeit führen auch heftige Regenfälle und Wind zu einem erhöhten Sauerstoffeintrag in das Wasser. Wenn keine 24 Stunden-Messungen vorliegen, kann von der Tageszeit auf die Dynamik der aquatischen Gesellschaften geschlossen werden. Die Werte kurz vor Sonnenaufgang sind im allgemeinen die niedrigsten, es sei denn

es hat zuvor ein Regenereignis gegeben. Die maximalen Werte sind i.d.R. am frühen Nachmittag zu beobachten.

Der Gasaustausch submerser aquatischer Pflanzen findet im Wasser statt, während er bei emersen Pflanzen direkt über die Luft erfolgt. Ein Teil des Sauerstoffs kann über die Gewebe der Pflanzen an die Wurzeln weitergeleitet und von dort an das Wasser abgegeben werden (JEDICKE et al. 1989).

Anoxische Bedingungen in Tiefen über 6 bis 7 m wie sie in den amazonischen Flachseen Lago do Castanho, Lago Tupé und Lago Janauarí während der Hochwasserphasen vorkommen (RAI & HILL, 1984), konnten in den im Pantanal untersuchten flachen Gewässern nur selten festgestellt werden. Im ‚Tümpel‘ und in der Überschwemmungsfläche kam es am Grund während der Niedrigwasserphasen nur an einigen Messtagen zu geringen Sauerstoffkonzentrationen von 0,3 bis 0,8 mg/l (3-10% Sättigung). In der Baía betrug die Sauerstoffkonzentration am Grund über den gesamten Messzeitraum 60 bis 100% der Konzentration an der Oberfläche. Die untersuchten Gewässer wurden während der Niedrigwasserzeiten aufgrund ihrer geringen Tiefe im Laufe eines Tages meist durchmischt (vgl. Abb. 5-7). Da das Wasser in mehrere Richtungen fließt, es transparent und frei von organischem Material ist, werden Schichtungen im Pantanal nur sehr selten beobachtet, auch wenn das Wasser während der *cheia* höhere Tiefen annimmt. HECKMAN (1998a) ermittelte Sauerstoffkonzentrationen von bis zu 25 mg/l (400% Sättigung) an der Oberfläche. Die höchste Sauerstoffkonzentration lag im ‚Tümpel‘ während der Niedrigwasserphase an der Wasseroberfläche bei 9,9 mg/l (150% Sättigung). Auch in zwei der Vergleichsgewässern (WS2 und WS4) wurden während der *seca* hohe Sauerstoffsättigungen von 8-9 mg/l erreicht. Diese hohen Sättigungen werden u.a. aufgrund der hohen Wassertemperaturen erreicht. Während in 35 °C warmem Wasser bereits bei einer Sauerstoffkonzentration von ca. 6 mg/l eine Sättigung eintritt, wird diese in 4 °C kaltem Wasser erst bei ca. 16 mg/l Sauerstoff erreicht.

Die höchsten Sauerstoffkonzentrationen fielen in den meisten Fällen mit den höchsten pH-Werten zusammen (Abb. 5-9 und Abb. 5-10). Im südlichen Pantanal wurden von OLIVEIRA & CALHEIROS (2000) in der Überschwemmungsfläche Sauerstoffkonzentrationen von 0,6 mg/l (5,4 % Sättigung) bis 5,8 mg/l (62,1 % Sättigung) und im Rio Paraguay von 1,7 mg/l (22,5 % Sättigung) bis 5,4 mg/l (70,6 %) festgestellt, die damit in den Bereich der hier ermittelten Werte fallen.

Temperatur

Die Temperaturen lagen in den hier untersuchten Gewässern im jährlichen Mittel bei ca. 30 °C, Temperaturen von über 40 °C kamen nur in dem flachen Wasser der

Überschwemmungsfläche während der Niedrigwasserphasen vor. Für relativ geringe Temperaturen von 15 – 20 ° waren antarktische Polarfront-Ausläufer verantwortlich, die in den Wintermonaten für einige Tage andauernde Kälteeinbrüche sorgten. Die Temperaturen des Wassers unterliegen den in diesen Phasen starken Schwankungen der Lufttemperatur. Auch Regen- und Windereignisse können für einen relativ schnellen Wechsel der Temperaturen in den flachen Gewässern sorgen. In der Baía wurden nach solchen Ereignissen in höheren Tiefen höhere Temperaturen als an der Oberfläche beobachtet. In Amazonien sind die Temperaturen aufgrund der Äquatornähe über das Jahr gleichmäßiger verteilt. Die mittlere jährliche Höchsttemperatur liegt in Manaus im Mittel bei 32 °C, die mittlere jährliche Tiefsttemperatur beträgt 23 °C (SALATI & MARQUES, 1984).

Licht

Das Lichtregime der Gewässer ist von dem Gehalt des gelösten und partikulären organischen Materials und von den anorganischen Stoffen abhängig (KIRK, 1983). Das Wasser im Pantanal ist bis auf die Phasen am Ende der Trockenzeit und zu Beginn der auflaufenden Wasserphase sehr transparent, so dass die Sichttiefe während der Hochwasserphasen in allen untersuchten Gewässern, deren Tiefe und Anteil an suspendierendem Material gering war, bis auf den Grund reichte. Das bestätigen auch Untersuchungen von DA SILVA & PINTO-SILVA (1989). Die Transparenz des Wassers in amazonischen Weiß- und Schwarzwässern ist dagegen sehr gering. Im Amazonas beträgt die Secchi Sichttiefe zwischen 30 bis 50 cm, während sie im Rio Negro ca. 2 m beträgt. Wenn während der Regenzeit das Wasser des Amazonas die Wälder überflutet, kann die Sichttiefe in den Überschwemmungsflächen bis zu 2,5 m betragen. Während der Trockenzeit, in der die Wassertiefe der Seen teilweise auf 4 m sinkt, kann das Sediment durch Windereignisse aufgewühlt werden, die Folge sind Sichttiefen von nur etwa 10 cm. Die euphotische Tiefe in den amazonischen Gewässern gelangt oftmals nur bis in die Tiefe von wenigen Zentimetern oder einem Meter (FURCH et al., 1985). Aus diesem Grund kommen in der Várzea und im Igapó mit Ausnahme einiger unter der Wasseroberfläche schwimmenden submersen Pflanzen, nur emerse und Schwimmblattpflanzen vor. Da die euphotische Tiefe der Gewässer im Pantanal bis auf wenige Ausnahmen während der Trockenzeit bis auf den Grund reichen (vgl. Abb. 5-6), können hier auch im Boden verwurzelte submerse aquatische Makrophyten wie z.B. *Cabomba* Arten wachsen. Im ‚Tümpel‘ kam es im Laufe der *cheia* zu einem starken Bewuchs der aquatischen Makrophyte *Nymphaea amazonum*, die durch ihre Schwimmblätter die Lichtverhältnisse in höherer Tiefe verschlechterte.

In den Untersuchungen dieser Arbeit wurden höchste Lichtintensitäten von 2000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \text{ s}$ an der Wasseroberfläche von sehr transparentem Wasser und von 3300 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \text{ s}$ an der

Luft gemessen. Lichtintensitäten dieser Höhe werden in den gemäßigten Breiten nur im Sommer erreicht (JUNK & KRAMBECK, 2000).

6.2.2 Nährstoffe

Stickstoff

Der Stickstoffzyklus im Wasser des Pantanals ist stark von den Jahreszeiten abhängig. Freier Stickstoff kommt in den Phasen der *seca*, *enchente* und *vazante* hauptsächlich in der Form von gelöstem Ammonium im Wasser vor. Hohe Ammoniumkonzentrationen werden während der *vazante* ins Wasser entlassen, wenn aquatische Tiere und Pflanzen aufgrund der zunehmenden Austrocknung absterben. Das zeigen auch die Ergebnisse von Abbauversuchen von FURCH & JUNK (1992) in Amazonien, in denen schon nach wenigen Wochen hohe Konzentrationen Ammoniums ins Wasser entlassen wurden. Des Weiteren sorgen die Exkremente von terrestrischen Tieren, die sich vermehrt an Tümpeln aufhalten, für einen Ammoniumeintrag in die austrocknenden Gewässer. Die höchste Ammoniumkonzentration von 1,1 mg/l wurde im ‚Tümpel‘ zu Beginn der *enchente* beobachtet als das Wasser nur wenige Zentimeter tief und von Algen grün gefärbt war. Die höchsten von HECKMAN (1998a; HECKMAN et al., 1993) gemessenen Konzentrationen lagen zwischen 2 und 4 mg/l. Er führt sie auf hohes Fischsterben und Blaualgenblüten zurück. OLIVEIRA & CALHEIROS (2000) ermittelten höchste Ammoniumkonzentrationen von bis zu 6,7 mg/l.

Gelöstes Nitrat ist im Wasser des Pantanals nur in geringen Konzentrationen nachweisbar. Während der Untersuchungen dieser Arbeit wurde nur an einem Messtag zu Beginn der *enchente* eine hohe Nitratkonzentration von 2,4 mg/l gemessen. Zu diesem Zeitpunkt zeigten auch die anderen Nährstoffkonzentrationen und das Chlorophyll-a hohe Konzentrationen. Ansonsten lag die Nitratkonzentration bei Werten zwischen 0,03 und 0,11 mg/l. HECKMAN (1998a) fand höchste Nitratkonzentrationen von 0,44 mg/l zu Beginn der *seca* in der Baía Piuval. OLIVEIRA & CALHEIROS (2000) bestimmten höhere Nitratwerte von bis zu 2,6 mg/l im Südpantanal.

Die Makrophyten scheinen das Ammonium, das in größeren Mengen während der *enchente* gelöst im Wasser vorlag, schnell absorbiert und in ihren Geweben gespeichert zu haben, so dass in der *cheia* kaum Ammonium im Wasser vorlag, das in Nitrat umgewandelt werden konnte. Da selbst wenn Ammonium in Zeiten des Niedrigwassers in höheren Konzentrationen vorlag, die Nitratkonzentration gering blieb, ist davon auszugehen, dass die Affinität der Pflanzen gegenüber Nitrat so hoch war, dass es, sobald es frei im Wasser vorlag, sofort absorbiert wurde. Arbeiten von DA SILVA (2000) zeigen, dass die im Pantanal häufig vorkommende aquatische Makrophyte *Nymphaea amazonum* den höchsten N Trockengewichtsanteil von 5,5 % aufweist.

Über Stickstoffverluste durch denitrifizierende und Stickstoffgewinnung durch stickstofffixierende Prozesse liegen im Pantanal keine Untersuchungen vor. KERN et al. (1996) zeigen, dass im Lago Camaleão in Amazonien insbesondere zu Beginn der *seca* viel Nitrat durch Denitrifikation an die Atmosphäre verloren geht.

Die Stickstoffkonzentrationen sind in zentralamazonischen Weißwassern höher als in Schwarzwassern. Die Werte der im Pantanal gemessenen Stickstoffkonzentrationen erreichten im ‚Tümpel‘ in der Trockenzeit höhere Werte als in den Weißwasserseen Amazoniens (SCHMIDT, 1972; SCHMIDT, 1973a; FORSBERG, 1984; STALLARD & EDMOND, 1983; FURCH, 1984b; vgl. auch Abb. 6-2).

Phosphor

Die Phosphorkonzentrationen im Pantanal verhalten sich ähnlich wie die des Stickstoffs. Sie erhöhen sich stark während der *vazante*, wenn Phosphorverbindungen von absterbenden Pflanzen und Tieren ins Wasser entlassen werden. Phosphatquellen können außerdem die Fezes von Vögeln und Kaimanen sein, die sich insbesondere in den Niedrigwasserzeiten an den Wasserstellen im Pantanal aufhalten. Ein weiterer Eintrag von Phosphor kann über starke Regenfälle erfolgen, insbesondere in der Trockenzeit, in der die Luft aufgrund von weitflächigen Bränden mit Phosphor angereichert sein kann. Diese Brände können auf der anderen Seite aufgrund von Zerstörungen der Vegetation aber auch zu einem Verlust von Phosphor aus dem Pantanal führen HECKMAN (1998a).

Im ‚Tümpel‘ wurden während der Niedrigwasserphasen höchste Phosphatkonzentrationen von 0,72 mg/l beobachtet. Höchste Phosphatkonzentrationen, die von HECKMAN (1998a) im Pantanal ermittelt wurden, liegen bei Werten zwischen 1 und 2 mg/l. OLIVERA & CALHEIROS (2000) ermittelten für das südliche Pantanal höchste Phosphatkonzentrationen von 0,018 und niedrigste von 0,006 mg/l. Die Algen sind nur in der Lage die hohe Phosphatkonzentration während einer kurzen Zeit in der *seca* zu nutzen, bevor sie in der *cheia* durch die hohe Verdünnung des auflaufenden Wassers stark abnimmt und die Nährstoffe von den Makrophyten absorbiert und festgehalten werden (DA SILVA, 1990). Wenn das Nährstoffangebot während der *cheia* geringer ist, sind wurzelnde Makrophyten den Algen gegenüber im Konkurrenzvorteil, da sie auch auf die Nährstoffe im Boden zurückgreifen können. DA SILVA (2000) untersuchte den Nährstoffgehalt einiger im Pantanal dominierend vorkommender emerser aquatischer Makrophytenarten wie *Eichhornia crassipes*, *Eichhornia azurea*, *Nymphaea amazonum* und *Pontederia lanceolata*. Die höchsten Gehalte an P-Trockengewicht wiesen *Eichhornia azurea* und *Nymphaea amazonum* mit 0, 2 % auf. Der Nährstoffanteil in aquatischen Makrophyten ist in hohem Maße von dem Angebot der Nährstoffe im Wasser abhängig (TUCKER, 1981; MORRIS, 1982; JUNK & NUNES DE MELLO, 1987). Das bestätigen auch Untersuchungen von DA SILVA (1990) und DA SILVA (2000) im

Pantanal. Die Nährstoffanteile können in den unterschiedlichen Pflanzengeweben innerhalb einer Pflanzen stark variieren (ESTEVEZ & BARBIERI, 1983; CAMARGO ESTEVES &, 1995; NOGUEIRA, 1989; DA SILVA 1990; ESTEVES & NOGUEIRA, 1990). FINCK (1997) fand jedoch keine Korrelation zwischen dem Nährstoffgehalt der Wasserpflanzen und dem Flutpuls.

Phosphoreinträge über das Grundwasser oder die Sedimente sind im Pantanal kaum nachweisbar (HECKMAN, 1995). DYNIA & CUNHA (1984) untersuchten 14 verschiedene Böden des Pantanals, die repräsentativ für die sechs im Pantanal von Mato Grosso vorkommenden Hauptgruppen sind. In allen Böden konnten nur sehr geringe Phosphorkonzentrationen nachgewiesen werden, die als limitierend für die Produktion der im Versuch eingesetzten Testpflanze *Brachiaria humidicola* eingeschätzt wurden.

Die Phosphorkonzentrationen der hier untersuchten Gewässer lagen während der Niedrigwasserzeiten zum Teil über denen der Weiß- und Schwarzwasserseen Amazoniens, wobei die Werte der Weißwasser meist über denen der Schwarzwasser lagen (SCHMIDT, 1972; SCHMIDT, 1973a; FORSBERG, 1984; STALLARD & EDMOND, 1983; FURCH, 1984b; vgl. auch Abb. 6-2).

6.2.3 Welche Faktoren limitieren die Biomasse und die Primärproduktion der Algen?

Phytoplankton

Der Höchstwert der Chlorophyll-a Konzentration lag in allen hier untersuchten Gewässern in den Niedrigwasserzeiten vor, wobei die Werte im ‚Tümpel‘ die höchsten Konzentrationen (3200 µg/l) erreichten (Abb. 5-16). Zu diesem Zeitpunkt war das Wasser nur wenige Zentimeter tief und Algen bildeten eine sehr dichte Schicht, die das Wasser grün erscheinen ließ. In der *cheia* waren die Chlorophyll-a Werte mit Konzentrationen von 0,5 bis 2,5 µg/l gering. DA SILVA & PINTO-SILVA (1989) ermittelten für den Rio Cuiabá Chlorophyll-a Konzentrationen zwischen 0,74 und 58 µg/l, während die Chlorophyll-a Werte in einem kleinen See in der Nähe von Porto Jofre Konzentrationen zwischen 1,8 und 9,0 µg/l aufwiesen (SAIJO et al., 1987).

Die Chlorophyll-a Konzentration in zentralamazonischen Gewässern ist im allgemeinen in den Weißwasserflüssen am höchsten (\bar{x} =28µg/l), mittlere Konzentrationen werden in gemischten Gewässern gefunden (\bar{x} =13µg/l) und die niedrigsten in Schwarzwasserseen (\bar{x} =5µg/l) (RAI & HILL, 1980) beobachtet (vgl. auch FISHER, 1979; MELACK & FISHER, 1990). In dem Weißwassersee Lago do Castanho lagen die höchsten Chlorophyll-a Konzentrationen dann vor, wenn auch die NO₃ Konzentrationen am höchsten waren (RAI & HILL, 1984). Ähnliche Ergebnisse wurden von VASSALO & KIEFFER (1984) im Rio Paraná erzielt. Sie konnten nachweisen, dass Nitrat das Pflanzenwachstum in den Perioden limitierte, in denen

Nitrat kaum im Wasser verfügbar war. Dieser Sachverhalt kann für die hier untersuchten Gewässer nicht bestätigt werden (vgl. Abb. 5-25).

Die Chlorophyll-a Werte der im Pantanal untersuchten Gewässer lagen in der *seca* teilweise über den Höchstwerten der Weißwasser, während sie in der *cheia* niedrigere Werte erreichten und damit eher im Bereich der Schwarzwasser lagen.

Ammonium und Phosphat waren insbesondere im ‚Tümpel‘ während der *seca* und zu Beginn der *enchente* und *vazante* in höheren Konzentrationen im Wasser vertreten, während sie anschließend wieder abnahmen. Es ist davon auszugehen, dass für die hohe Biomasseentwicklung in den Niedrigwasserphasen der erhöhte Gehalt von verfügbaren Nährstoffen verantwortlich war, die nach Ausbildung hoher Algenbiomassen fast vollständig assimiliert wurden.

Das Verhältnis von TN zu TP unterschied sich im ‚Tümpel‘ sehr viel stärker in den einzelnen Überschwemmungsphasen als in der Baía. Die niedrigsten Werte von 0,33 bis 7,57 traten im ‚Tümpel‘ während der Übergangszeit von der *seca* zur *enchente* und in der *enchente* auf. Laut McCauley et al. (1989) ist das Algenwachstum weniger von Stickstoff beeinflusst je höher das TN:TP Verhältnis ist und weniger von Phosphor beeinflusst je niedriger das TN:TP-Verhältnis ist. Elser et al. (1990) postulieren bei hohem pH-Wert und niedrigem N:P Verhältnis für nordamerikanische Gewässer eine N-Limitation. Demnach unterläge das Algenwachstum während der *seca* und zu Beginn der *enchente* eher dem Einfluss des Stickstoffs, während es während der *cheia* eher dem des Phosphors unterläge, was sich für den ‚Tümpel‘ und die Baía mit den Korrelationen in Abb. 5-23 und Abb. 5-24 nicht eindeutig bestätigen lässt. In die Grafiken gehen allerdings alle Werte der *enchente* und *vazante* ein, sie berücksichtigen nicht die Unterschiede der Konzentrationen zu Beginn und am Ende der jeweiligen Überschwemmungsphase. Wahrscheinlich ist jedoch, dass das Wachstum des Phytoplanktons in der *seca* und in der Übergangszeit von der *seca* zur *enchente*, wenn sowohl hohe TN- als auch hohe TP Konzentrationen nachweisbar waren, nicht nährstofflimitiert war, sondern das Licht den limitierenden Faktor darstellte.

In Schwarzwässern Amazoniens ist das TN:TP-Verhältnis mit Werten zwischen 23 und 32 relativ hoch, während es im Weißwasser mit Werten von 4 bis 8 relativ gering ist (Furch, 1984b).

Die höchsten C-Aufnahmeraten der Gewässer im Pantanal wurden während der *seca*, die niedrigsten in der *cheia* erreicht. Primärproduktionsdaten liegen für das nördliche Pantanal bisher noch nicht publiziert vor. Perotti de Jordá (1984) untersuchte die Primärproduktion im Rio Paraná in Argentinien. Die Unterschiede in der Tagesprimärproduktion in den verschiedenen Jahreszeiten zeigten auch dort große Unterschiede. Zu den höchsten C-

Aufnahmeraten kam es zu Beginn der *enchente* (0,8 g/m² Tag), zu den niedrigsten während der *cheia* (0,001 g/m² Tag).

Viele Untersuchungen in Amazonien ergaben, dass die Produktivität des Phytoplanktons in Weißwassern höher ist als in Schwarzwassern, in denen die Lichteinstrahlung aufgrund der hohen Konzentration an Huminsäuren reduziert ist und die Nährstoffgehalte niedrig sind (SIOLI, 1968; SCHMIDT, 1976; RAI & HILL, 1980). Die höchsten C-Aufnahmeraten wurden während der Niedrigwasserzeiten gemessen, was typisch für die amazonischen Gewässer ist (SCHMIDT, 1973b; RAI, 1978a,b; FISHER, 1979; RAI & HILL, 1982). Die Algenproduktivität von amazonischen Schwarzwasserhabitaten korrespondiert mit der von oligotrophen und mesotrophen Seen gemäßigter Breiten, während die Produktivität von Várzea Seen denen von eutrophen Seen gemäßigter Breiten gleichkommt (RAI & HILL, 1984; WETZEL, 1975).

Die C-Aufnahmeraten der im Pantanal untersuchten Gewässer lag zwischen den in amazonischen Schwarz- und Weißwasserflüssen beobachteten. Die Höchstwerte der Baía lagen während der *seca* im Bereich der Höchstwerte der Weißwasser, während die Werte der *cheia* niedriger waren (vgl. Abb. 6-2).

Die C-Aufnahmeraten im ‚Tümpel‘ und der Überschwemmungsfläche waren etwas geringer als die der Schwarzwasser. HECKMAN (1998a) führt die verminderte Produktivität im Pantanal während der *cheia* auf die Nährstoffarmut im Wasser zurück. Er berichtet von relativ hohen Phosphatkonzentrationen im Wasser, während Nitrat und Ammonium kaum verfügbar waren. Am gleichen Ort kann es zu P-Limitation während einer Jahreszeit kommen, während zu einer anderen Jahreszeit N der limitierende Faktor sein kann.

Die Primärproduktion des Phytoplanktons ist in den amazonischen Gewässern von komplexen Interaktionen von Licht- und Nährstoffbedingungen kontrolliert, die wiederum von dem Wasserstand abhängig sind (SCHMIDT, 1973b; SCHMIDT, 1976; FORSBERG, 1984; RAI & HILL (1984); SETARO & MELACK, 1984; MELACK & FISHER, 1990; RODRIGUES (1994). Die für das Algenwachstum in den verschiedenen amazonischen Gewässern postulierten limitierenden Faktoren sind Tab. 6-1 zu entnehmen.

Tab. 6-1

Limitierende Faktoren für das Algenwachstum in amazonischen Gewässern.

Autor	Gewässer	Limitierender Faktor
SCHMIDT (1973b)	Lago Castanho	Licht
GROBBELAAR (1983)	,turbid waters'	N
FORSBERG (1984)	Lago Cristalino	P
FORSBERG (1984)	Lago Jacaretinga	N
RAI & HILL (1984)	Lago Janauari	N
RAI & HILL (1984)	Lago Tupé	N (P)
SETARO & MELACK (1984)	Lago Calado	N (vazante, seca), P (enchente, cheia)
MELACK & FISHER (1990)	Lago Calado	N (vazante, seca), P (enchente, cheia)
RODRIGUES (1994)	Lago Camaleao	Licht und N

Auch im Pantanal spielt das Licht als limitierender Faktor eine Rolle, auch wenn die Algen fast zu jedem Zeitpunkt und in jeder Tiefe mit mindestens 1 % der Oberflächenstrahlung versorgt waren. Sie lebten somit fast ausschließlich in der euphotischen Zone. Zu Beeinträchtigungen der Lichtbedingungen, kam es jedoch in der *seca* durch sehr hohe Algenbiomassen und in der *cheia* durch die Beschattung der aquatischen Makrophyten, insbesondere derer mit Schwimmblättern, die große Teile der Wasseroberfläche bedeckten. In der Baía war *Eichhornia crassipes* die dominant vorkommende Makrophyte, in der Überschwemmungsfläche *Pontederia lanceolata* und *Eichhornia crassipes* und im ‚Tümpel‘ *Nymphaea amazonum*.

Es kann postuliert werden, dass während der *cheia*, in der das Wasser sehr transparent war, die Primärproduktion der Algen an der Oberfläche aufgrund von sehr hohen Lichtintensitäten inhibiert wurde. Auch in den amazonischen Seen wurde während der Hochwasserphase Lichtinhibition der Primärproduktion bei sehr hohen Lichtintensitäten an der Wasseroberfläche beobachtet (FORSBERG et al., 1991). Abb. 5-17 zeigt, dass die C-Aufnahmerate der Algen im ‚Tümpel‘ während der Hochwasserphase in einem Meter Tiefe höhere Werte erreichte als in 10 cm Tiefe – auch wenn die Chlorophyll-a Konzentration in 10 cm Tiefe höher war. In der Baía war die C-Aufnahmerate in 10 cm Tiefe höher als in einem Meter Tiefe, da das Wasser durch Huminstoffe leicht getrübt und bräunlich war, so dass die Lichtintensität in höheren Tiefen schneller abnahm. Des weiteren war die Baía in der Trockenzeit zunehmend von schwimmenden *Eichhornia*-Verbänden besiedelt, die den Lichteinfall in höhere Wassertiefen nicht zuließen. Auch Abb. 5-22 spricht für diese Hypothese. Die Grafik zeigt, dass in der Zeit der höchsten Lichtintensität (10:00-14:00) die C-Aufnahmerate in 10 cm Tiefe geringer war als zu Zeiten niedrigerer Lichtintensitäten (6:00-10:00 und 14:00-18:00). Die geringe C-Aufnahmerate des Phytoplanktons während der Dunkelstunden weist darauf hin, dass der C-Aufnahme durch Bakterien keine große Rolle zuzuordnen war. Durchschnittlich war die C-Aufnahmerate in kürzeren Tagesabschnitten gemessen höher als während der 24-Stunden-Messung, was vermutlich auf den Verbrauch

der Nährstoffe während der relativ langen Inkubationszeit und den Flascheneffekt zurück zu führen ist (vgl. Anmerkung über die Inkubationszeit in 4.4.1).

Die erhöhte C-Aufnahmerate in den Trocken- und Niedrigwasserphasen war auf die erhöhte Biomasse zurück zu führen, die sich ihrerseits aus der erhöhten Verfügbarkeit der Nährstoffe im Wasser herleitet. Das bedeutet jedoch nicht, dass die C-Aufnahmerate als solche nährstofflimitiert war. Mit Hilfe der Nährstoffdüngung in die Flaschen konnte keine eindeutige Nährstofflimitation der C-Aufnahmerate nachgewiesen werden. Es zeigte sich, dass die Höhe der C-Aufnahmerate sowohl über das Jahr hinweg als auch in den drei Gewässern stark variierte, die Konzentration an den einzelnen Messtagen in den unterschiedlich gedüngten Flaschen aber keine großen Unterschiede aufwies (Abb. 5-26). ELSER et al. (1990) errechneten einen Grad für die Antwort des Phytoplanktons auf die Nährstoffverfügbarkeit in verschieden gedüngten Versuchsansätzen, indem sie jeweils die C-Aufnahmerate in dem gedüngten Wasser in das Verhältnis zu der in der ungedüngten Kontrolle setzten. Sie werteten die Antwort als signifikant, wenn das Verhältnis größer als 1,25 war. Dieses Verhältnis wurde auch für die in dieser Studie durchgeführten Versuche errechnet und in Abb. 5-27 dargestellt. Es zeigt sich, dass das Verhältnis in allen drei Gewässern nur in einzelnen Fällen höhere Werte als 1,25 annahm. Dabei kann keine Tendenz erkannt werden, die eine Aussage darüber zuließe, zu welcher Jahreszeit die Produktivität der Algen in den einzelnen Gewässern von welchem Nährstoff limitiert würde. Eine mögliche Erklärung für die geringe Antwort der Algen auf die Nährstoffdüngungen könnte die folgende sein: In den Flaschen, in denen die Algenbiomasse sehr gering war (während der *cheia*), konnte auch eine Düngung zu keiner nachweisbaren Erhöhung der C-Aufnahmerate führen. In den Flaschen aber, in denen die Algenbiomasse und auch die natürliche Nährstoffkonzentration schon hoch war (während der Niedrigwasserphasen), machte sich eine Düngung nicht bemerkbar, da die Algen offensichtlich nicht nährstofflimitiert waren. So konnte auch hier die Düngung zu keiner weiteren Erhöhung der C-Aufnahmerate führen.

Auch SCHMIDT (1973b) beobachtete bei der Düngung mit N und P direkt in die exponierten Flaschen im Lago de Castanho verglichen mit Messungen im Rio Negro nur unerhebliche Änderungen in der Aufnahmerate von ^{14}C . Bei Düngungsversuchen mit Wasser des Lago Jacaretinga wurde nach Zugabe von Nitrat eine signifikante Zunahme sowohl der Biomasse als auch der C-Aufnahmerate des Phytoplanktons beobachtet (HENRY et al., 1985), wobei die Höhe der Nitratkonzentration den im Rio Solimões vorkommenden Werten gleichkam.

Aufrund der geringen C-Verfügbarkeit in den Gewässern des Pantanals, insbesondere während der *cheia*, ist eine C-Limitation der Algenproduktivität in Betracht zu ziehen. Da der pH-Wert der Gewässer tagsüber fast immer im neutralen oder alkalischen Bereich lag, stand den Pflanzen hauptsächlich HCO_3^- als Kohlenstoffquelle für Photosyntheseprozesse zur

Verfügung. Wie schon in 6.1.1 bemerkt, sind nicht alle Pflanzen in der Lage HCO_3^- aufzunehmen. Bevorteilt sind unter diesen Bedingungen emerse Makrophyten, die ihren CO_2 -Bedarf aus der Luft decken können. Aber auch solche, die in der Lage sind CO_2 aus dem Interstitial des Sediments aufzunehmen oder einen C^4 -Stoffwechsel zu betreiben, um die photosynthetische Lichtreaktion von der Dunkelreaktion zu entkoppeln. Damit ist es ihnen möglich, CO_2 nachts zu fixieren, wenn anderen Organismen es nicht benötigen, sondern durch die Respiration freisetzen (BOWERS, 1987).

Die meisten Algen nehmen den Kohlenstoff in gelöster Form aus dem Wasser auf. Nur wenige Algen wie z.B. die Euglenophyta sind in der Lage Kohlenstoff auch aus der Luft aufzunehmen, wenn sie sich an der Grenzschicht von Wasser zu Luft aufhalten (HECKMAN, 1998a).

Abb. 6-2 gibt einen Überblick über die Einordnung der in dieser Studie im Pantanal untersuchten Gewässer mit den Weiß- und Schwarzwässern Amazoniens. Übersichten über sämtliche in den amazonischen Gewässern gemessene Parameter liefert JUNK (1997a).

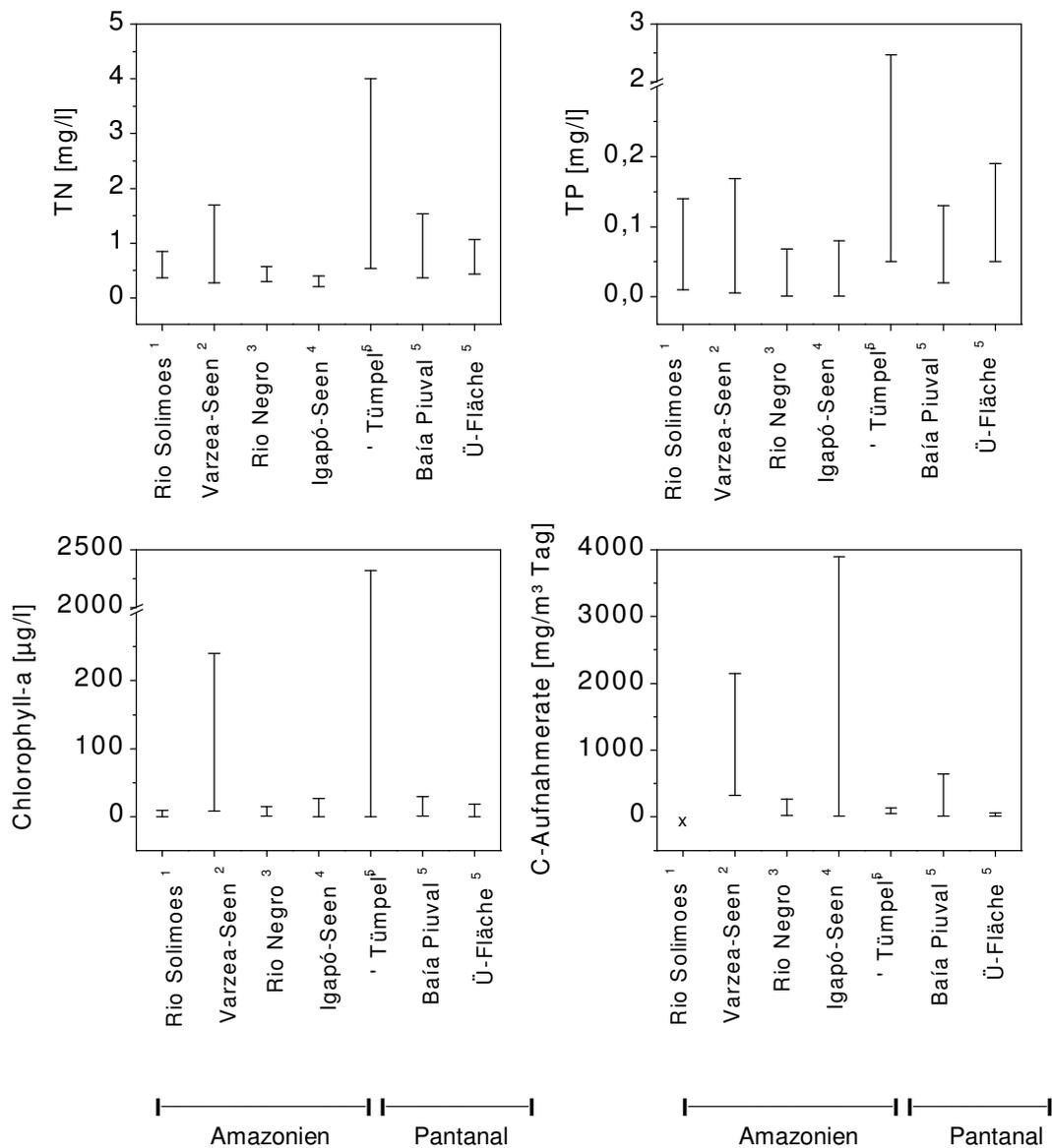


Abb. 6-2

Minimale und maximale Konzentrationen von TN [mg/l], TP [mg/l] und Chlorophyll-a [$\mu\text{g/l}$] und C-Aufnahmeraten [$\text{g/m}^3 \text{ Tag}$] des Phytoplanktons in den verschiedenen Wassertypen Amazoniens und dem Pantanal.

x: es liegen keine Werte vor

1: SCHMIDT (1972), FURCH (1984b), STALLARD & EDMOND (1983)

2: SCHMIDT (1973a; Lago do Castanho), FORSBERG (1984; Lago Jacaretinga)

3: ANONYMOUS (1972), FURCH (1984b), STALLARD & EDMOND (1983); SCHMIDT (1976)

4: RAI (1978, 1981; Lago Tupé), FURCH (1984b; Lago Taruma Mirím), RAI & HILL (1984; Lago Cristalino)

5: Ergebnisse dieser Untersuchungen

Periphyton

Bisher liegen noch keine Arbeiten über Untersuchungen des Periphytons im Pantanal vor. Auch gibt es nur wenige Arbeiten, in denen das Periphyton der amazonischen Gewässer untersucht wurde (RAI & HILL, 1984; ENGLE & MELACK, 1990; PUTZ, 1997). Diverse Arbeiten belegen die Tatsache, dass es nur geringe Unterschiede der Besiedlung künstlicher Substrate von Periphyton im Vergleich zum natürlichen Substrat gibt (PUTZ, 1997; HOOPER; ROBINSON, 1976; CATTANEO & KALFF, 1979). BURKHOLDER & WETZEL (1990) beobachteten allerdings niedrigeren Periphytenbewuchs auf natürlichen Makrophyten im Vergleich zu dem auf künstlichen Substraten und deutete dies auf die Absonderung von das Wachstum des Periphytons inhibierenden Substanzen von den Blättern der Makrophyten.

Die Untersuchungen von PUTZ (1997) in amazonischen Weiß- und Schwarzwassern ergaben, dass die höchste Biomasse und Produktivität des Periphytons in Zonen vorkam, in denen Schwarz- und Weißwasser gemischt waren (Lago Catalão). Die höchste Chlorophyll-a Konzentration lag nach zwei Wochen Expositionszeit während der Hochwasserphase bei 41,6 mg/m², die höchste C-Aufnahmerate betrug 6,2 g/m² Tag. Die Produktivität war im Schwarzwasser meist höher als im Weißwasser, während die Chlorophyll-a Konzentrationen im Weißwasser teilweise höhere Werte annahmen. RAI & HILL (1984) ermittelten nach einer Expositionszeit von 15 Tagen im Lago Cristalino C-Aufnahmeraten von 0,01 bis 4,6 g/m² Tag. ALVES (1993) fand nur geringe Unterschiede der Produktivität in verschiedenen Tiefen des Lago Calado. Die Chlorophyll-a Konzentrationen variierten während der unterschiedlichen Jahreszeiten. Sie lagen zwischen 5 und 21 mg/m² während der Trockenzeit und 4 bis 12 mg/m² während der Regenzeit. ALVES (1993) leitet eine Änderung des physiologischen Zustands des Periphytons von lichtadaptierten (Regenzeit) hin zu weniger lichtadaptierten (Trockenzeit) Gesellschaften her.

Im Pantanal wurde die höchste Chlorophyll-a Konzentration (9 mg/m²) und die höchste C-Aufnahmerate (45 g/m² Tag) nach 4 Wochen Exposition während der *vazante* im 'Tümpel' erreicht. Damit lag die C-Aufnahmerate um ein Vielfaches über den in Amazonien gemessenen Raten. Während der *cheia* waren sowohl die Chlorophyll-a Werte als auch die C-Aufnahmeraten geringer als während der *enchente* und *vazante*. Es wurden insbesondere in der Expositionszeit während der *enchente* im Vergleich zu den Untersuchungen in Amazonien bei niedrigerer Biomasse höhere C-Aufnahmeraten erreicht. Laut PUTZ (1997) kann es zu fälschlicherweise erhöhten C-Aufnahmeraten kommen, wenn sich nicht assimiliertes ¹⁴C in der schleimigen Schicht festsetzt und hinterher nicht sauber von dem zu untersuchenden Substrat abgespült und mitgemessen wurde. GOULD & GALLAGHER (1990) erklären dagegen reduzierte C-Aufnahmeraten trotz hoher Biomasse von benthischen marinen Diatomeen mit verringerten Diffusionsraten, die auf in der Grenzschicht angereicherte schleimige Exkretionsprodukte zurück zu führen waren. Diese Tatsache kann

entscheidend für den Austausch von Sauerstoff, Nährstoffen und Kohlendioxid sein. Das hohe Vorkommen von Periphyton in dem sehr nährstoffarmen Schwarzwasser könnte auf einen erhöhten Austausch von Nährstoffen zwischen der Makrophyte und den Periphytonalgen zustande kommen, was Untersuchungen von WETZEL & ALLEN (1972) und RIBER & WETZEL (1987) ergaben.

Im Rio Solimões spielt das Periphyton nur eine untergeordnete Rolle, die hohe Trübung des Wassers durch suspendiertes Material führt zu einer schnellen Lichtabnahme der PAR. Freischwimmende und emerse im Boden wurzelnde aquatische Makrophyten oder Bäume in Überschwemmungswäldern Amazoniens bieten zwar eine große Oberfläche für Periphytonbewuchs, die C-Aufnahmerate ist jedoch aufgrund der reduzierten Lichtbedingungen, die in diesen Habitaten herrschen, vermindert. Alle Autoren erwähnen Licht als limitierenden Faktor für die Primärproduktion des Periphytons in Várzea Seen. Zusätzlich zum Licht sind die Nährstoffe als limitierende Faktoren zu betrachten. Die Produktion des Periphytons erreicht in Schwarzwässern 30 % der Werte, die für Várzea Seen ermittelt wurden (PUTZ, 1997).

Sowohl die Chlorophyll-a Konzentration als auch die C-Aufnahmerate des Periphytons nahm in den im Pantanal untersuchten Gewässern während jeder Expositionszeit im ‚Tümpel‘ höhere Werte als in der Baía an. Das könnte auf die besseren Lichtbedingungen im ‚Tümpel‘ zu führen sein. Auch die Werte in der Überschwemmungsfläche lagen zum Teil über denen der Baía. Auch hier war das Wasser die meiste Zeit über sehr transparent. Im Gegensatz zu den Überschwemmungswäldern Amazoniens sind die Lichtbedingungen in den Überschwemmungsflächen des Pantanals nicht durch suspendiertes Material reduziert. Das geringere Periphytonvorkommen während der *cheia*, kann auf das geringere Nährstoffangebot zurück zu führen sein. Die aquatischen Makrophyten bieten während der Hochwasserphase zwar eine große Oberfläche für Aufwuchsalgen, nach Aussagen von JUNK (pers. Mitteilung) ist auf Blättern der intakten Makrophyten während der *cheia* jedoch kaum Periphytonbewuchs zu beobachten. Da es nicht zu einem fleckenhaften Auftreten des Aufwuchses kommt, scheint das Periphyton nicht abgefressen worden zu sein, sondern die Blätter eventuell durch makrophyteneigene Abwehr gar nicht erst besiedelt zu haben. Die Chlorophyll-a Konzentrationen und C-Aufnahmeraten von den ausgesetzten Streifen können deshalb nicht automatisch auf den Bewuchs der Blätter umgerechnet werden.

Viele der aquatischen Makrophyten im Pantanal sind an den Wechsel von der aquatischen zur terrestrischen Phase angepasst, indem sie, wenn sie in einem Jahr geblüht und gefruchtet haben, in das Seneszenzstadium übergehen. In diesem Zustand sind sie angreifbarer, um von Aufwuchsalgen besiedelt zu werden.

Metaphyton

Eine wichtige Rolle scheint im Pantanal das Metaphyton zu spielen, das kein festes Substrat braucht, sondern sich in Flocken sammelt und teilweise an den Pflanzen festhängt. Diese Flocken bilden ein Konglomerat aus Detritus, Bakterien, Algen (Metaphyton) und Pflanzenteilen. Der Detritus schafft vermutlich günstige Bedingungen für das Metaphyton, da die freigesetzten Nährstoffe direkt von den Algen aufgenommen werden können, was ihnen in dem nährstoffarmen Wasser der Überschwemmungsphase einen Vorteil gegenüber dem Phytoplankton verschafft. Der Vergleich der Chlorophyll-a Konzentration und der C-Aufnahmerate des Metaphytions mit den Werten des Phytoplanktons und Periphytons ist problematisch, da die Konzentrationen aufgrund der ungleichen Verteilung des Metaphytions im Wasser nicht auf m³ umgerechnet werden können. Sie geben jedoch einen Anhaltspunkt für den in diesen Flocken vorkommenden Anteil lebender Algen und deren C-Aufnahmeraten (Abb. 5-21). Wahrscheinlich ist, dass das Metaphyton als Nahrung für Phytoplankton- und Detritus fressende Fischarten bedeutungsvoll ist.

Untersuchungen mit stabilen Isotopen von BAYLEY (1989) in Amazonien weisen darauf hin, dass die Nahrungskette in erheblichem Maße auf Algen aufbaut. Die Primärproduktionsraten von Phytoplankton und Periphyton sind allerdings zu gering, um die hohen Werte in den Fischen zu erklären. Möglicherweise kommt auch in amazonischen Gewässern dem Metaphyton eine höhere Bedeutung zu, Untersuchungen liegen darüber jedoch nicht vor.

6.2.4 Algenzusammensetzung

Phytoplankton

Der Flutpuls ist der die Gesellschaft des Phytoplanktons von Überschwemmungsflächen am stärksten beeinflussende Faktor (BAYLEY, 1991; JUNK & DA SILVA, 1995; JUNK et al., 1989). Die Zusammensetzung und das Vorkommen des Phytoplanktons ändern sich in Abhängigkeit von der Dauer und der Intensität der sich ändernden chemischen und hydrologischen Bedingungen. Diese Tatsache wurde bereits in dem Überschwemmungsgebiet des Rio Paraná in Brasilien und Argentinien (GARCIA DE EMILIANI, 1990; TRAIN & RODRIGUES, 1997), in dem Becken des Rio Orinoco in Venezuela (HAMILTON & LEWIS, 1987) und im Amazonasgebiet in Brasilien (ENGLE & MELACK, 1993; FISHER & PARSLEY, 1979) beobachtet.

Trotz der großen Ausdehnung des Pantanals und seiner vielfältigen Habitate ist bisher wenig über die Taxonomie und Ökologie der Phytoplankter bekannt. Veröffentlichungen mit Artenlisten für das nördliche Pantanal liegen von DE-LAMONICA FREIRE (1985, 1989a,b, 1992), DE-LAMONICA FREIRE et al. (1992), DE-LAMONICA FREIRE & HECKMAN (1996), DIAS (1989), MENEZES & FERNANDES (1987, 1989), LIMA (1990) und FIGUEIREDO (1991) vor.

OLIVEIRA DE & CALHEIROS (2000) untersuchten den Einfluss des Flutpulses auf das Phytoplankton in den Überschwemmungsflächen des südlichen Pantanal.

Bei den im Pantanal vorkommenden Arten handelt es sich vorwiegend um kosmopolitische Arten. Von DE-LAMONICA-FREIRE & HECKMAN (1996) wurden für das nördliche Pantanal 337 Arten beschrieben.

Die von DE-LAMONICA-FREIRE & HECKMAN (1996) beschriebene jährliche Sukzession des Phytoplanktons, der auch die Ergebnisse dieser Untersuchung weitestgehend entsprechen, kann folgendermaßen zusammengefasst werden:

Zu Beginn der *enchente* kommt es aufgrund der Verfügbarkeit von gelösten Nährstoffen im Wasser zu einem starken Anstieg der Algendichte. Das Wasser wird von Algen dominiert, die die Trockenzeit überlebt haben oder durch solche, die als Dormanzstadien überdauern konnten. Dazu gehören Gattungen der Cyanophyta (z.B. *Microcystis*, *Oscillatoria*, *Spirulina*, *Anabaena*), Euglenophyta (z.B. *Euglena*, *Phacus*, *Trachelomonas*) und Chlorophyta (z.B. *Ankistrodesmus*, *Closterium*, *Scenedesmus*, *Zygnema*).

Während der *cheia* liegen die Nährstoffe zum größten Teil in den Makrophyten inkorporiert vor. Die Algenarten der Trockenzeit verschwinden und es sind fast nur noch Desmidiacea (z.B. *Cosmarium*, *Micrasterias*, *Staurastrum*, *Staurodesmus*) vorherrschend, die für ihr Vorkommen in nährstoffarmen Gewässern charakteristisch sind. Das freie Wasser ist weitestgehend frei von Algen. Diese halten sich vorwiegend zwischen den dominierenden Makrophyten auf. Es herrscht hohe Diversität bei geringer Abundanz der Algen.

Während der *vazante* sinkt der Wasserspiegel und die Konzentration der im Wasser gelösten Nährstoffe nimmt zu. Die Desmidiacea sind unter den Algen weiterhin dominant, aber es treten mit zunehmendem Nährstoffangebot auch Gattungen aus der Trockenzeit auf. Die Anzahl der Algenarten nimmt bis auf ein Minimum ab.

Die Algendichte nimmt in der *seca* aufgrund der erhöhten Verfügbarkeit von Nährstoffen und dem niedrigen Wasserstand zu, während die Diversität relativ gering ist. Es kann zur Ausbildung von Algenblüten von Arten kommen, die charakteristisch für eutrophe Gewässer sind wie z.B. die Cyanophyta *Microcystis flos-aquae* und *Euglena sanguinea*. Die Desmidiacea verschwinden weitestgehend, während andere Chlorophyceae, Euglenophyceae und Cyanophyceae auftreten. Die während der *seca* vorkommenden Algentaxa müssen dem schnellen Wechsel der Lebensbedingungen und hoher Temperaturen gegenüber tolerant sein.

Der größte Unterschied in der Algenzusammensetzung besteht zwischen der *seca* und der *cheia*, während die *vazante* und *enchente* von einer Algenflora geprägt ist, die sich aus den in der *cheia* und *seca* vorkommenden Algen zusammensetzt.

Aufgrund der Verschiedenartigkeit der im Pantanal vorkommenden Habitats und der jährlichen Schwankungen der lokalen Wetter- und hydrologischen Bedingungen ist es jedoch schwierig die Sukzession der Algen im Jahresverlauf zu verallgemeinern.

Das Zooplankton spielt bezüglich des Fraßdruckes auf das Phytoplankton im Pantanal nur eine untergeordnete Rolle. Es tritt fast das ganze Jahr über gar nicht oder nur in sehr geringen Abundanzen auf (HECKMAN, 1998b). Die geringen Nährstoffkonzentrationen während der *cheia* und die damit einhergehenden geringen Algenbiomassen sowie der große Fraßdruck der vielen im Pantanal vorkommenden kleinen Fische, lassen keine hohen Zooplanktonbiomassen zu. Nur während einer kurzen Periode in der Trockenzeit, kommt das Zooplankton in höherer Menge vor, wenn die Biomasse der Algen größer und der Fraßdruck der Fische geringer ist. Die Mortalität der Fische wächst aufgrund der austrocknenden Gewässer, des weiteren fallen sie den Wasservögeln zum Opfer, die sich vermehrt an den noch bestehenden Wasserstellen aufhalten. Viele Zooplanktonvertreter, die für das Klarwasserstadium der mittleren Breiten typisch sind (Cladoceren), werden in den Gewässern des Pantanals gar nicht beobachtet, was vermutlich auf die hohen Wassertemperaturen zurück zu führen ist (HECKMAN, 1998b). Zu den vorwiegend auftretenden Zooplanktonen zählt die Rotatorie *Asplanchna sieboldi*, die für das Vorkommen in warmen Habitats typisch ist (KRETZSCHMAR et al., 1993).

Über die Artenzusammensetzung des Phytoplanktons amazonischer Gewässer liegen diverse Arbeiten vor (CONFORTI, 1993; RODRIGUES, 1994; THOMASSON, 1971; UHERKOVICH, 1976, 1981, 1984; UHERKOVICH & RAI, 1979; UHERKOVICH & SCHMIDT, 1974).

Nach Untersuchungen von UHERKOVICH (1984) ist die größte Zahl der in amazonischen Gewässern vorkommenden Algentaxa kosmopolitisch. Für Amazonien wurden bislang 389 Arten beschrieben, davon gehören 313 zu den Desmidiaceae, 43 zu den Diatomeae und 33 zu anderen Gruppen. Die Desmidiaceae sind typische Vertreter für saure und nährstoffarme Habitats und sind aus diesem Grund insbesondere in den Schwarzwässern stark vertreten. Die Artendiversität innerhalb der Desmidiaceae korrespondiert jedoch nicht mit der Abundanz der Individuen, numerisch dominieren die Desmidiaceae nur in wenigen Fällen. Hohe Artenzahlen werden für Diatomeae angegeben, die ebenfalls saure und oligotrophe Gewässer bevorzugen. Die taxonomischen Studien geben nur geringen Aufschluss über die Verteilung und Änderung der Artenzusammensetzung entlang der verschiedenen Habitats. Studien, die gleichzeitig die Algentaxonomie und die hydrologischen Bedingungen beschreiben, sind selten. Die erste umfangreiche Untersuchung der Phytoplanktongesellschaft erfolgte im Lago Castanho von UHERKOVICH & SCHMIDT (1974). Nach dieser Untersuchung herrscht die größte Diversität während der fallenden und

Niedrigwasserperioden. Im Lago Camaeão wurden von RODRIGUES (1994) 262 Algentaxa beschrieben, deren Anteil an Euglenophyta verglichen mit den Ergebnissen von UHERKOVICH & SCHMIDT (1974) höher ist. CONFORTI (1993) beschreibt 43 Arten der Gattung *Trachelomonas*.

Tab. 6-1 und Tab. 6-3 geben einen Überblick über die in Amazonien und im Pantanal vorkommenden Algentaxa.

Tab. 6-2

Anzahl der Algentaxa im Pantanal nach DE-LAMONICA-FREIRE & HECKMAN (1996)

		enchente	cheia	vazante	seca
Cyanophyta	(17)	7	0	6	9
Euglenophyta	(56)	30	11	17	44
Pyrrophyta	(2)	1	0	0	2
Chlorophyta	(226)	127	124	82	77
Desmidiacea	(138)	(78)	(92)	(61)	(30)
Chrysophyta	(7)	3	1	3	7
Bacillariophyta	(28)	11	8	18	21
Charophyta	(1)	0	0	1	0
Total	(337)	179	144	127	160

Tab. 6-3

Anzahl der Algentaxa von zwei amazonischen Várzea Seen Lago Castanho (Uherkovich & Schmidt, 1974) und Lago Camaeão (Rodrigues, 1994), nach PUTZ & JUNK (1997b).

Autor	Uherkovich & Schmidt	Rodrigues
Klasse	Anzahl der Arten	
Cyanophyta	19	9
Euglenophyta	58	185
Pyrrophyta	1	-
Chlorophyta	108	38
Chrysophyta		
Crysophyceae	9	3
Bacillariophyceae	14	13
Dinophyceae	-	1
Zygnemaphyceae	-	11
Cryptophyceae	-	2
Total	209	262

Periphyton

Untersuchungen über die Zusammensetzung des Periphytons im Pantanal liegen bislang nicht vor. Auch über Artenzahlen und die Zusammensetzung der periphytischen Algen in amazonischen Gewässern liegen bisher erst wenige Arbeiten vor (UHERKOVICH & FRANKEN, 1980; PUTZ, 1997). UHERKOVICH & FRANKEN (1980) untersuchten sieben amazonische

Flüsse, in denen sie insgesamt 329 Algentaxa fanden, deren Verteilung auf die einzelnen Klassen der Tab. 6-4 zu entnehmen ist.

Laut PUTZ (1997) dominierten in den Schwarzwässern die Diatomeae (motile und sessile Formen) als Periphytonalgen mit 95 % der gesamten anhaftenden Algenpopulation. Die Diatomeae sind säureresistenter und haben deshalb bessere Chancen in dem sauren Schwarzwasser zu überleben. Im Mikrohabitat von Periphyton und Blatt kann es außerdem durch Photosyntheseaktivitäten der Blätter und höherer nächtlicher Abgabe von CO₂ zu niedrigeren pH-Werten kommen. Diatomeae scheinen einer P-Abwesenheit gegenüber toleranter zu sein. Periphytische Diatomeae sind nur einem geringen Fraßdruck durch Invertebraten (PUTZ, 1992) ausgesetzt.

Grün- und Blaualgen spielten nur eine untergeordnete Rolle. Es gab geringe Unterschiede in der Zusammensetzung der Algen hin zu mehr Grün- und Blaualgen, wenn das Substrat natürliche Blätter waren, in der Biomasse ließen sich jedoch keine Unterschiede nachweisen. Die Zusammensetzung des Periphytons im Weißwasser war im Vergleich zu der im Schwarzwasser ganz unterschiedlich. Während der Hochwasserphase dominierten Grünalgen mit bis zu 80 %, während auf- und ablaufender Wasserphasen machte ihr Anteil noch 50 % aus. Blaualgen erreichten nie über 20 % der gesamten Periphytonpopulation.

In den Mischgewässern waren während der Niedrigwasserphasen die Cyanobakterien mit bis zu 80 % dominierend und während der auf- und ablaufenden Wasserphase waren die Grünalgen Hauptvertreter der Periphytongesellschaft.

Die Hauptgruppe, der die Algen des Periphytons in den hier untersuchten Gewässern angehörten, waren Diatomeae. Um genauere Aussagen über die Sukzession der Algenbesiedlung auf den ausgesetzten Streifen innerhalb der Expositionszeiträume machen zu können, müssten noch mehr der Proben auf ihre Algenzusammensetzung hin untersucht werden. Grazer wurden auf den Streifen jedoch nicht beobachtet.

Tab. 6-4
Anzahl der Algenarten des Periphytons in sieben amazonischen Flüssen nach UHERKOVICH & FRANKEN (1980).

Klasse	Anzahl der Arten
Cyanophyta	37
Euglenophyta	7
Pyrrophyta	2
Chlorophyta	23
Chrysophyta	6
Bacillariophyceae	146
Conjugatophyceae	105
Rhodophyta	3
Total	329

6.3 Tank-Experimente

6.3.1 Unter welchen Bedingungen dominierten die Makrophyten, unter welchen die Algen?

Die Ergebnisse der Wiederholungsexperimente von Juni bis Juli 2000 und November bis Dezember 2000 wichen teilweise erheblich von denen des von Dezember 1999 bis März 2000 durchgeführten Versuches ab. Dieser Unterschied ist wahrscheinlich insbesondere auf den Einsatz von anderem Wasser für die Versuche zurück zu führen. Während für den ersten Versuch Wasser aus dem Rio Bento Gomes in die Tanks gefüllt wurde, wurde für die Wiederholungsexperimente aus logistischen Gründen Grundwasser benutzt. Da der Rio Bento Gomes mit der Baía Piuval und damit auch mit der hier untersuchten Überschwemmungsfläche direkt in Verbindung steht, wird dieser Versuchsansatz in der folgenden Diskussion mehr gewichtet und detaillierter besprochen als die Wiederholungsexperimente.

Versuchsansatz von Dezember 1999 bis März 2000

In dem Kontrolltank (Tank 1) waren die Bedingungen ähnlich denen der Überschwemmungsfläche während der *cheia*. Geringe Nährstoffkonzentrationen ließen kein hohes Algenwachstum zu, so dass das Wasser fast über den gesamten Versuchszeitraum relativ klar blieb. Die Makrophyten waren in der Lage den geringen Gehalt an gelösten Nährstoffen zu absorbieren und dominierten. Aufgrund der geringen Algenbiomasse (5 – 12,5 µg/l) war auch die C-Aufnahmerate des Phytoplanktons (0,010 - 0,055 g/m³ Tag) und die TN Konzentration (1-1,6 mg/l) gering. Die Leitfähigkeit lag mit 50 – 100 µS/cm im Bereich der natürlichen Gewässer während der *cheia*. Die Makrophyten waren hauptsächlich durch die emerse Art *Pontederia lanceolata* und die Schwimmblattpflanzen *Nymphaea amazonum* und *Sagittaria guayanensis* vertreten, die in der Lage waren ihren Gasaustausch auch über die Luft zu leisten. Die Biomasse des Periphytons nahm in dem Kontrolltank im Laufe der Versuchszeit auf 6 mg/m² zu, in der Überschwemmungsfläche wurden nach 7 Wochen Expositionszeit vergleichbare Chlorophyll-a Konzentrationen des Periphytons an der Wasseroberfläche erreicht. Die C-Aufnahmerate des Periphytons nahm jedoch innerhalb der Versuchszeit ab, was auf die etwas schlechter werdenden Lichtbedingungen durch zunehmende Beschattung durch die Makrophyten zurück zu führen sein könnte.

In dem mit Ammonium gedüngten Tank (Tank 2) war das Phytoplankton in der Lage die hohe Ammoniumkonzentration in eine hohe Biomasse umzuwandeln. Aufgrund der hohen Biomasse herrschten schlechte Lichtbedingungen für das Wachstum von Makrophyten, die sich in diesem Tank nicht etablieren konnten. Die Vertreter der Algen (Chroococcales: *Croococcus* sp. *Merismopedia* sp. *Microcystis flos-aque*; Cryptophyceae: *Cryptomonas* sp.

und *Rhodomonas sp.*) sind typisch für das Vorkommen in eutrophen Gewässern. Die Biomasse (0,4 – 0,68 g/m² Tag) und C-Aufnahmerate (0,57 – 5,72 mg/m²) des Periphytons waren die gesamte Versuchsdauer über sehr niedrig, was wahrscheinlich auf die schlechten Lichtbedingungen zurück zu führen war. Der pH-Wert stieg aufgrund der hohen Photosyntheseaktivität der Algen im Wasser nach acht Wochen auf über 9 an. Aufgrund des geringen Elektrolytgehalts des Wassers, änderte sich die Leitfähigkeit im Laufe der Versuchszeit kaum. Die Chlorophyll-a und TN Werte waren vergleichbar mit denen im ‚Tümpel‘ während der *seca*, während die C-Aufnahmeraten weitestgehend den Werten in der Baía während der *seca* entsprachen. Der pH-Wert erreichte unter natürlichen Bedingungen nur im ‚Tümpel‘ während der *seca* Werte von über 9.

In dem mit Phosphat gedüngten Tank (Tank 3) waren die Algen in der Lage den erhöhten Phosphatgehalt in eine hohe Biomasse umzuwandeln. Die geringe Verfügbarkeit von Ammonium erlaubte den Algen jedoch keinen so hohen Anstieg der Biomasse wie in dem Ammoniumansatz. Da es zu keiner wesentlichen Einschränkung der Lichtverhältnisse durch die Algenbiomasse kam, konnten sich aquatische Makrophyten entwickeln. Nach der siebten Woche war aufgrund von erhöhten Photosyntheseaktivitäten im Wasser ein Anstieg des pH-Wertes (9) und der Sauerstoffsättigung (120 %) zu verzeichnen, anschließend nahmen die Werte wieder ab.

Die aquatischen Makrophyten etablierten sich in dem mit Ammonium und Phosphat gedüngten Tank (Tank 4) am besten, wobei sie sich hauptsächlich aus submersen Arten zusammensetzten. Die Algen, deren Wachstum offensichtlich mehr vom Stickstoff abhängig war, konnten die vergleichsweise hohen Phosphatkonzentrationen (0,6 – 1,2 mg/l) nicht nutzen, um ihre Biomasse zu erhöhen. Das Wasser blieb während der gesamten Versuchszeit sehr transparent, so dass optimale Lichtbedingungen für das Wachstum von submersen Makrophyten herrschten. Der Chlorophyll-a Gehalt des Phytoplanktons lag die meiste Zeit über bei Konzentrationen zwischen 6 und 8 µg/l und entsprach damit den Werten der natürlichen Gewässer während der *cheia* bzw. *vazante*. Da die submersen Makrophyten ihre Photosynthese hauptsächlich im Wasser ablaufen lassen, stieg der pH-Wert im Laufe der Versuchszeit auf einen Wert bis zu 9 an, das Wasser erreichte nach der siebten Woche Sauerstoffsättigung bis zu 130 %.

In dem mit der Knoop'schen Nährlösung gedüngten Tank (Tank 5) waren bis zu der siebten Woche die Phytoplankter dominierend. Die Blätter der Schwimmblattpflanzen erreichten ab der fünften Woche die Wasseroberfläche und bedeckten sie bis zum Versuchsende bis zu 80%, so dass sich die Lichtbedingungen für die Algen zunehmend verschlechterten und der

Chlorophyll-a Gehalt nach der siebten Wochen auf 50 µg/l abnahm. Durch die zeitweilig erhöhte Photosynthesaktivität der Algen erreichte die Sauerstoffkonzentration bis zu 13 mg/l (185 % Sättigung) und der pH-Wert stieg auf Werte bis zu 9,8 an. Vergleichbar hohe TP- (1,2 mg/l) und Phosphatkonzentrationen (0,7 mg/l) wurden in den natürlichen Gewässern nur während der *seca* im ‚Tümpel‘ erreicht. Während der Stickstoff vollständig von den im Wasser vorkommenden Algen und Makrophyten absorbiert wurde, konnte sich das Phosphat im Wasser anreichern. Das würde für eine Stickstoffabhängigkeit des Algenwachstums in diesem Tank sprechen. Die hohe Leitfähigkeit von 190 µS/cm spricht dafür, dass ein Großteil der in der Nährlösung enthaltenen Salze nicht von den Pflanzen absorbiert wurde.

Die Konkurrenz zwischen Makrophyten und Algen scheint in diesem Experiment maßgeblich von den Licht- und Nährstoffbedingungen beeinflusst gewesen zu sein. Mit Ausnahme des Ammoniumansatzes waren die Makrophyten dem Phytoplankton überlegen, Ammonium scheint also verantwortlich für die hohe Biomasse des Phytoplanktons gewesen zu sein. In dem Fall des Knoop-Ansatzes konnten die Makrophyten die Konkurrenz gewinnen, da die Beschattung ihrer Schwimmblätter das Wachstum der Algen im Verlaufe des Versuches einschränkte. In dem Fall des Ammoniumansatzes konnte sich das Phytoplankton etablieren, da sich die Lichtbedingungen für die Makrophyten aufgrund der hohen Algenbiomasse verschlechterte.

Wiederholungsexperimente

Wie schon erwähnt, ergaben die Ergebnisse der Wiederholungsexperimente andere Ergebnisse.

Die drei Parallelen der jeweiligen Tanks des Versuchsansatzes von Juni bis Juli 2000 unterschieden sich zum Teil relativ stark. Während von je zwei der Parallelen von Tank 2, 3 und 4 das Wasser sehr trüb wurde, blieb es in den anderen recht klar. In dem trüben Wasser konnten sich weder Algen noch Makrophyten gut entwickeln. In den anderen entwickelte sich zwar zunächst ein Algenfilm auf der Oberfläche des Wassers, insbesondere submerse Makrophyten konnten sich jedoch stärker entwickeln und entzogen den Algen die Nährstoffe aus dem Wasser. Die Ammonium- und Nitratkonzentrationen erreichten in allen Tanks zeitweilig hohe Konzentrationen von bis zu 2-3 mg/l, die Phosphatkonzentrationen erreichten nur in den mit P gedüngten Tanks hohe Werte von bis zu 1,2 mg/l. Offensichtlich konnten die wenigen Algen im Wasser dieses Nährstoffangebot nicht nutzen, um es in eine höhere Biomasse umzuwandeln, nachdem die Makrophyten sich zu Beginn des Versuches hatten etablieren können. Das Chlorophyll-a des Periphytons erreichte jedoch in diesem Versuchsansatz an den meisten Messtagen höhere Konzentrationen als in dem Versuchsansatz von Dezember 1999 bis März 2000. In Tank 5 wurden Konzentrationen von

bis zu 12 mg/m² erreicht, in den anderen Tanks lagen die Konzentrationen zwischen 1 und 3 mg/m², die C-Aufnahmeraten waren aber vergleichsweise gering.

Der Grund für die geringe Biomasseentwicklung in dem Ansatz von November bis Dezember 2000 lag vermutlich in der zunehmenden Braunfärbung des Wassers, die für schlechte Lichtbedingungen für Phytoplankter und submerse Makrophyten sorgte. Es konnten sich nur Schwimmblattpflanzen wie *Nymphaea amazonum* und *Sagittaria guayanensis* und die emerse Makrophyte *Pontederia lanceolate* entwickeln. Die hohe Leitfähigkeit, die in den Tanks des Versuchansatzes von November bis Dezember 2000 gemessen wurde, ist nur teilweise auf die gelösten Konzentrationen von Phosphat und Ammonium zurück zu führen. Nitrat wies nur sehr geringe Konzentrationen auf, Ammonium war in den mit N gedüngten Tanks zeitweilig mit relativ hohen Konzentrationen von bis zu 2,5 mg/l nachweisbar, während Phosphat in den mit P gedüngten Tanks mit Konzentrationen von bis zu 2,5 mg/l verfügbar war. Da das Wasser jedoch schon zu Beginn eine Leitfähigkeit von über 200 µS/cm hatte, ist davon auszugehen, dass in dem Wasser andere Elektrolyte gelöst waren, die zu dieser hohen Leitfähigkeit und eventuell zu der Braunfärbung des Wassers führten.

6.3.2 Lässt sich das Wachstum von Makrophyten und Algen ‚umschalten‘?

Mit der Umdüngung des zunächst mit Ammonium und Phosphat gedüngten Tanks und dem Einsetzen der submersen Makrophyten *Cabomba haynesii* Wieresea und *Cabomba furcata* in den zuvor mit Ammonium gedüngten Tank, sollte beobachtet werden, ob sich die bis zur zwölften Woche stattgefunden Entwicklung des Phytoplanktons und der Makrophyten umkehren ließ.

Der Einsatz der aquatischen Makrophyten in Tank 2 führte nur kurzweilig zu einer Abnahme der Algenpopulation. Anschließend stieg die Chlorophyll-a Konzentration auf etwas höhere Werte als vor dem Einsatz der Makrophyten an. Die Makrophyten hatten aufgrund der schlechten Lichtbedingungen keine Chance sich zu etablieren. Die Konzentration des im Wasser verfügbaren Ammoniums nahm nach Abbrechen der Düngung ab und wurde von den Pflanzen absorbiert.

In Tank 4 waren die Algen kurzweilig in der Lage das Angebot an Ammonium in eine höhere Biomasse umzuwandeln. Die vor der Umdüngung im Wasser lebende Algenpopulation war aber zu klein, um das Nährstoffangebot vollständig nutzen zu können. Die Makrophyten blieben nach acht (bzw. 20) Wochen nach wie vor dominierend.

Die Startsituation scheint entscheidend für die weitere Entwicklung des Experiments gewesen zu sein: wenn sich eine Gruppe (Makrophyten oder Algen) zu Beginn des Versuchs etablieren konnte, so hatte sie eine bessere Chance später zu dominieren. Entscheidend ist außerdem die Zeit, die eine Population hat, sich auf verändernde Bedingungen einzustellen.

6.4 Enclosure-Experimente

Die Antwort des Phytoplanktons und der Makrophyten auf das unterschiedliche Nährstoffangebot war relativ gering. Die höchsten Chlorophyll-a Konzentrationen von 5,5 µg/l wurden nach drei Wochen Versuchszeit in dem Kontroll-Enclosure mit Makrophyten und in den N gedüngten Tanks (E7 und E8) ohne Makrophyten erreicht. Damit lagen die Chlorophyll-a Konzentrationen im Bereich derer der natürlichen Gewässer während der *cheia*.

In den mit Phosphat gedüngten Enclosures stieg dessen Konzentration im Laufe der Versuchszeit an, in den Ansätzen ohne Makrophyten stärker (auf 1,5 mg/l) als in denen mit Makrophyten (auf 0,75 – 1 mg/l). In diesen Tanks nahm auch die Leitfähigkeit am stärksten zu und lag mit 40 µS/cm im Bereich der Leitfähigkeit, die in den natürlichen Gewässern in der Übergangszeit von der *cheia* zur *vazante* gemessen wurde. Das zur Verfügung stehende Phosphat wurde weder von den Makrophyten noch von den Algen vollständig aufgenommen und reicherte sich an. Gelöstes N in Form von Nitrat und Ammonium war dagegen nur in geringen Konzentrationen im Wasser verfügbar (0,02 – 0,2 mg/l). In den Enclosures ohne Makrophyten konnten die Algen das Stickstoffangebot nutzen, um ihre Biomasse zu erhöhen. In den makrophytenbestückten Enclosures wurde der Stickstoff wahrscheinlich von den Cabombapflanzen aufgenommen und stand den Algen nicht mehr zur Verfügung. Da sich das Phosphat in den Enclosures ohne Makrophyten stärker anreicherte, hatten die Makrophyten offensichtlich eine stärkere Affinität gegenüber dem Phosphat als die Algen. Die Biomasse der Makrophyten erhöhte sich nach den sechs Wochen Versuchszeit nur minimal. Stärker war der Zuwachs jedoch in den mit Ammonium gedüngten Enclosures.

Der pH-Wert stieg in keinem der Enclosures in den alkalischen Bereich und die Sauerstoffkonzentration nahm im Laufe des Versuchs auf 4 mg/l ab. Daraus ist zu schließen, dass nur geringe Photosyntheseaktivitäten im Wasser abgelaufen sind.

Unter Anwesenheit der Makrophyten herrschten für die Algen schlechtere Bedingungen sich zu etablieren als bei ihrer Abwesenheit. Das Wachstum der Algen scheint N-limitiert gewesen zu sein. Da aber zu Beginn des Versuchs nur eine kleine Algenpopulation im Wasser lebte, reichte die Zeit von sechs Wochen wahrscheinlich nicht aus, um noch höhere Biomassen auszubilden.

7 Zusammenfassung

Ziel dieser Arbeit ist es festzustellen, welchen Einfluss der Flutpuls - der alljährliche Wechsel von Überflutung und Austrocknung – und die damit einhergehenden wechselnden Nährstoffbedingungen auf die Primärproduktion des Phytoplanktons und Periphytons im

Pantanal haben und welche Auswirkung dieser jahreszeitlich bedingte Wechsel auf das Konkurrenzverhalten zwischen Makrophyten und Phytoplankton hat.

Die Graslandschaften der Trockenzeit fangen mit einsetzender Regenzeit an zu überfluten. Ein schneller Wechsel der physikalischen und chemischen Bedingungen ist für die *enchente* charakteristisch. Der Detritus, der sich durch abgestorbenes Tier- und Pflanzenmaterial während der Trockenzeit angesammelt hat, wird während der *enchente* schnell abgebaut. Es kommt zur Freisetzung und Anreicherung von gelösten anorganischen Nährstoffen im Wasser, sowie zu einem Anstieg der Leitfähigkeit und Algenbiomasse. Das Wasser wird von Algen dominiert, die die Trockenzeit überlebt haben oder als Dormanzstadien überdauern konnten. Sie sind in der Lage die im Wasser verfügbaren Nährstoffe schnell zu assimilieren. Mit steigendem Wasser sinkt der Nährstoffgehalt durch Verdünnung und Aufnahme der Nährstoffe durch Algen und Makrophyten. Die Algendichte nimmt aufgrund der Verdünnung und Ausschwemmung ebenfalls ab, während die Transparenz des Wassers und das Wachstum von emersen und submersen aquatischen Makrophyten zunimmt.

Während der *cheia* ist der Großteil des Pantanals überschwemmt. Das Wasser ist weitestgehend transparent und frei von Algen. Im Boden wurzelnde Makrophyten sind in der Lage, die aufgrund der Verdünnung des Wassers in geringen Konzentrationen im Wasser verfügbaren Nährstoffe zu assimilieren und festzuhalten, da sie auch auf Nährstoffe im Boden zurück greifen können. Diese Situation spiegelt auch der geringe Ionengehalt des Wassers wider. Das Fehlen von verfügbaren Phosphor- und Stickstoffverbindungen wirkt sich nachteilig auf das Algenwachstum aus. Algen der Trockenzeit wie z.B. *Microcystis flos-aquae*, *Oscillatoria limosa* und *Euglena sanguinea* verschwinden und es sind fast nur noch Desmidiaceae vorherrschend, die für ihr Vorkommen in nährstoffarmen Gewässern charakteristisch sind.

Während der *vazante* beginnt der Wasserspiegel wegen des nachlassenden Regens wieder zu sinken. Das Wasser ist während dieser Phase durch ansteigende Nährstoffkonzentrationen und hohe Leitfähigkeiten gekennzeichnet. Diese Situation entsteht durch das Absterben der aquatischen Flora und Fauna aufgrund der zunehmenden Austrocknung des Wasserkörpers. Große Mengen an Fischen und Invertebraten werden Beute von Wasservögeln und Reptilien, deren Exkremente das Wasser weiter mit Nährstoffen anreichern. Die Desmidiaceae sind unter den Algen weiterhin dominant, aber es treten mit zunehmendem Nährstoffangebot auch aus der Trockenzeit auf, zu denen insbesondere Arten der Cyanophyta und Euglenophyta gehören.

Nach Trockenfallen während der *seca* erobern terrestrische Graslandschaften die Flächen. Sie nutzen die Nährstoffe, die bei der Zersetzung der abgestorbenen aquatischen

Makrophyten frei werden. Die Desmidiacea in den verbleibenden Gewässern verschwinden weitestgehend, während andere Grünalgen, Euglenophyceen und Blaualgen auftreten.

Der Flutpuls ermöglicht die alternierende Dominanz von Phytoplankton und aquatischen Makrophyten innerhalb eines Jahres. Wie die Versuche zeigen, bleibt eine Gruppe dominant, wenn sie die Möglichkeit hatte sich etablieren zu können. Dabei konkurrieren die Makrophyten und Algen um die im Wasser verfügbaren Nährstoffe und das Licht. Eine kurzfristige Nährstoffreduktion allein reicht nicht aus, um von einem Phytoplankton dominierten Zustand in einen Makrophyten dominierten zu wechseln und umgekehrt. Die Verdünnung des Wassers und die damit verbundene Verbesserung des Lichtklimas während der *cheia* ist für den Wechsel des Systems von einem Algen dominierten zu einem Makrophyten dominierten Zustand verantwortlich.

Die erhöhte Biomasseentwicklung und die höheren Primärproduktionsraten des Phytoplanktons sind während der Niedrigwasserphasen auf das größere Angebot der Nährstoffe zurück zu führen. Das kann anhand der Tankversuche bestätigt werden, in denen insbesondere nach der Düngung mit Ammonium die Algenbiomasse stark anstieg. Nährstoffdüngungen direkt in die exponierten Flaschen der Primärproduktionsmessung wiesen jedoch nicht auf eine N- oder P-Limitierung der C-Aufnahmerate hin. Während der *cheia* wirken hohe Lichtintensitäten inhibierend auf die Primärproduktion des Phytoplanktons. Das Algenwachstum scheint insbesondere in der *seca* und in der Übergangszeit zur *enchente* nicht nährstofflimitiert gewesen zu sein. Zu diesem Zeitpunkt scheint dem Licht als limitierender Faktor mehr Bedeutung zu zukommen.

Aufgrund der sehr niedrigen gelösten anorganischen Kohlenstoffkonzentration im Wasser ist eine C-Limitierung, insbesondere während der *cheia*, wahrscheinlich.

Die Bedeutung des Periphytons ist während der *cheia* gering, nimmt aber in der *vazante* zu, da die Makrophyten aufgrund von Seneszenz angreifbarer zu sein scheinen.

Das Metaphyton, das sich in Flocken aus Detritus und Pflanzenresten sammelt und kein festes Substrat benötigt, scheint dagegen während der *cheia* eine wichtigere Rolle zu spielen. Abbauprozesse, die innerhalb des Konglomerats stattfinden, schaffen günstige Bedingungen für das Metaphyton, die ihm Konkurrenzvorteile verschafft.

Die Gewässer des Pantanals sind bezüglich ihrer abiotischen Parameter (mit Ausnahme der Wasserfärbung), Nährstoffverhältnisse, Algenbiomassen und C-Aufnahmeraten des Phytoplanktons zwischen den Amazonischen Schwarz- und Weißwassern einzuordnen. Die Nährstoffsituation während der Hochwasserphasen spiegelt eher die Bedingungen der

Schwarzwasser wider, während die Situation in der Trockenzeit den Bedingungen in den Weißwassern näher kommt. In der Baía Piuval als permanentes Gewässer, sind die Unterschiede zwischen den Jahreszeiten geringer ausgeprägt als in dem ‚Tümpel‘, der während der Trockenzeit ganz austrocknen kann.

Der größte Unterschied zwischen den Gewässern des Pantanals und Amazoniens liegt in der unterschiedlichen Amplitude des Flutpulses begründet. In Amazonien werden submerse Makrophyten nur selten beobachtet, da aufgrund des trüben Wassers und der hohen Flutamplitude die Lichtbedingungen für deren Wachstum stark eingeschränkt sind. Ihr periodisch häufiges und artenreiches Auftreten und ihre vielfältigen Interaktionen mit den Algen des Phytoplanktons, Periphytons und Metaphytons sind im Pantanal entscheidend für die Komplexität der Verhältnisse der verschiedenen Primärproduzenten untereinander.

8 Literaturverzeichnis

- Adámoli J (1982): O Pantanal e suas relações fitogeográficas com os Cerrados. Discussão sobre o conceito de ' Complexo do Pantanal' . In: Sociedade Brasileira de Botânica., 109:19pp.
- Agusti S, Duarte C, Canfield Jr. DE (1990): Phytoplankton abundance in Florida lakes: evidence for the frequent lack of nutrient limitation. *Limnol.Oceanogr.* 35:181-188.
- Aldridge FJ, Philips EJ, Schelske CL (1995): The use of nutrient enrichment bioassays to test for spatial and temporal distribution of limiting factors affecting phytoplankton dynamics in Lake Okeechobee, Florida. *Arch.Hydrobiol.Beih.Ergebn.Limnol.* 45:177-190.
- Alvarenga AM, Brasil AE, Pinheiro R, Kux HJH (1984): Estudo geomorfológico aplicado à bacia do Alto Rio Paraguai e Pantaneis Matogrossense. *Bol.Tec.RADAM/BRASIL, Ser.Geomorfologia, Salvador* 187:89-183.
- Alves LF (1993): The fate of streamwater nitrate entering littoral areas of an Amazonian floodplain lake: the role of plankton, periphyton, inundated soils, and sediments. PhD Thesis, University of Maryland-CEES, College Park.
- Anonymous (1972): Die Ionenfracht des Rio Negro, Staat Amazonas, Brasilien, nach Untersuchungen von Dr. Harald Ungemach. *Amazoniana* 3:175-185.
- Anthoni U, Christoffersen C, Øgard Madsen J, Wium -Andersen S, Jacobsen N (1980): Biologically active sulphur compounds from the green alga *Chara globularis*. *Phytochemistry* 19:1228-1229.
- Anthoni U, Nielsen PH, Smith-Hansen L, Wium-Andersen S, Christoffersen C (1987): Charamin, a quaternary ammonium ion antibiotic from the green alga *Chara globularis*. *Journal of Organic Chemistry* 52:694-695.
- Aurand K, Hässelbarth U, Lange-Aschefeld H, Steuer W (1991): Die Trinkwasserverordnung. Erich Schmidt Verlag, Berlin.
- Barko JW, Smart RM (1986): Sedimental-related mechanisms of growth limitation in submerged macrophytes. *Ecology* 67:1328-1340.
- Barko JW, James WF (1998): Effects of submerged aquatic macrophytes on nutrient dynamics, sedimentation and resuspension. In: *The structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes.* M Søndergaard, M Søndergaard, E Jeppesen, K Christoffersen, eds. Springer, 197-214pp.
- Bayley PB (1989): Aquatic environments in the Amazon basin, with an analysis of carbon sources, fish production, and yield. *Can.Spec.Publ.Aquat.Sci.* 106:399-408.
- Behre v. K (1956): Die Algenbesiedlung einiger Seen um Bremen und Bremerhaven. In: *Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven.* Kommissionsverlag Franz Leuwer, Bremen, 221-383pp.
- Beklioglu M, Moss B (1996): Mesocosm experiments on the interaction of sediment influence, fish predation, and aquatic plants with the structure of phytoplankton and zooplankton communities. *Freshwater Biology* 36:315-325.
- Bellinger EG (1992): A key to common algae. The Institution of Water and Environmental Management, London.
- Best MD, Mantai KE (1978): Growth of *Myriophyllum*: sediment or lake water as the source of nitrogen and phosphorus. *Ecology* 59:1075-1080.

- Blindow I (1992): Long- and short-term dynamics of submersed macrophytes in two shallow eutrophic lakes. *Freshwater Biology* 28:15-27.
- Blüthgen J (1966): Lehrbuch der allgemeinen Geographie. Band II: Allgemeine Klimageographie. De Gruyter, Berlin.
- Bowers G (1987): Aquatic plant photosynthesis: strategies that enhance carbon gain. In: Plant life in aquatic and amphibian habitats. RM Crawford, ed. Blackwell, Oxford, 79p.
- Böhme M (1998): Direkter und indirekter Einfluß von Makrophyten auf den Planktongehalt von Fließgewässern (Literaturstudie). Bundesanstalt für Gewässerkunde, Koblenz.
- Brinkmann WLF (1983): Hydrogeochemistry of groundwater resources in Central Amazonia. In: Groundwater in water resources planning. Proc. Int. Symp. convened by UNESCO in cooperation with the National Committee FRG for the international hydrological programme. Koblenz, 18 Aug-3 Sept 1983, 67-83pp.
- Brönmark C, Weisner SEB (1992): Indirect effects of fish community structure on submerged vegetation in shallow, eutrophic lakes: an alternative mechanism. *Hydrobiologia* 243/244:293-301.
- Brum de PAR, Souza de JC (1985): Níveis de nutrientes minerais para gado, em lagoas (' baías' e ' salinas') no Pantanal Mato-grossense. *Pesq.Agro.Bras.* 20:1451-1454.
- Buckingham S, Walters CJ, Kleiber P (1975): A procedure for estimating gross production, net production, and algal carbon content using ^{14}C . *Verh.Internat.Verein.Limnol.* 19:32-38.
- Burkholder J, Wetzel RG (1990): Epiphytic alkaline phosphatase on natural and artificial plants in an oligotrophic lake: re-evaluation of the role of macrophytes as a phosphorus source for epiphytes. *Limnol.Oceanogr.* 35:736-747.
- Camargo AFM, Esteves FA (1995): Influence of water level variation on biomass and chemical composition of the aquatic macrophyte *Eichhornia azurea* (Kunth) in an oxbow lake of the Rio Mogi-Guaçu (São Paulo, Brazil). *Hydrobiologia* 135:423-432.
- Canfield DE, Shireman JW, Colle DE, Haller WT, Watkins CE, Maceina MJ (1984): Prediction of chlorophyll *a* concentrations in Florida lakes: importance of aquatic makrophytes. *Can.J.Fish.Aquat.Sc.* 41:497-501.
- Carignan R, Kalff J (1980): Phosphorus sources for aquatic weeds: water or sediments? *Science* 207:987-989.
- Carignan R, Kalff J (1982): Phosphorus release by submerged macrophytes: significance to epiphyton and phytoplankton. *Limnol.Oceanogr.* 27:419-427.
- Carlson RE (1977): A trophic state index for lakes. *Limnol.Oceanogr.* 22:361-369.
- Carpenter SR, Lodge DM (1986): Effects of submerged macrophytes on ecosystem processes. *Aquat.Bot.* 16:341-370.
- Cattaneo A, Kalff J (1979): Primary production of algae growing on natural and artificial plants: a study of interactions between epiphytes and their substrate. *Limnol.Oceanogr.* 24:1031-1037.
- Chambers PA, Prepas EE (1988): Underwater spectral attenuation and its effect on the maximum depth of angiosperm colonisation. *Can.J.Fish.Aquat.Sc.* 42:1010-1017.
- Conforti V (1993): Study of the Euglenophyta from Camaleão Lake (Manaus-Brazil). *Rev.Hydrobiol.Trop.* 26:3-18.
- Cunha J (1943): Análise química das águas. Cobre do Jauru: lagoas alcalinas do Pantanal. *Boletim do Laboratório de Produção Mineira* 6:18-19.

- Da Silva CJ, Pinto-Silva V (1989): Aquatic macrophytes and the physical chemical conditions of the algados corixos and rivers in the Transpantaneira Road Pantanal Mato-Grossense Poconé Mato Grosso Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 49:691-698.
- Da Silva CJ (1990): Influência da variação do nível da água sobre a estrutura e funcionamento de uma área alagável do Pantanal Mato Grossense (Pantanal de Barão de Melgaço, Município de Santo Antônio de Leverger e Barão de Melgaço– MT). PhD Thesis, Universidade Federal de São Carlos - São Paulo.
- Da Silva CJ (2000): Ecological basis for the management of the Pantanal - Upper Paraguay River basin. In: *New approaches to river management*. AJM Smits, PH Nienhuis, RSEW Leuven, eds. Backhuys Publishers, Leiden, 97-117pp.
- Davalos L, Lind OT, Doyle RD (1989): Evaluation of phytoplankton-limiting factors in Lake Chapala, Mexico: turbidity and the spatial and temporal variation in algae assay response. *Lake Reserv.Managem.* 5:99-104.
- De-Lamonica-Freire EM (1985): Desmídióflórula da estação ecológica da Ilha Taiamã, Município de Cáceres, Mato Grosso. PhD Thesis, Instituto de Biociências, USP, São Paulo.
- De-Lamonica-Freire EM (1989a): Catálogo das algas referidas para o Estado de Mato Grosso, Brasil, 1. *Rev.Brasil.Biol.* 49:671-677.
- De-Lamonica-Freire EM (1989b): Catálogo das algas referidas para o Estado de Mato Grosso, Brasil, 2. *Rev.Brasil.Biol.* 49:679-689.
- De-Lamonica-Freire EM, Bicudo CEM, De Castro AAJ (1992): Algal flora of the Poconé Pantanal, State of Mato Grosso, Brazil: 1. Euglenaceae. *Revista Brasileira de Biologia* 52:141-149.
- De-Lamonica-Freire EM, Heckmann CW (1996): The seasonal succession of biotic communities in wetlands of the tropical wet-and-dry climatic zone: III. The algal communities in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil, with a comprehensive list of the known species and revision of two Desmid taxa. *Int.Revue ges.Hydrobiol.* 81:253-280.
- Dias ICA (1989): Chlorophyta filamentosas do Município de Cáceres e arredores, Mato Grosso, Brasil. *Acta.Bot.Brasil.* 3:3-12.
- Dierberg F, Williams VP, Schneider WH (1988): Evaluating water quality effects of lake management in Florida. *Lake Reserv.Managem.* 4:101-111.
- DIN (1983-1993): *Deutsche Einheitsverfahren zur Wasser-, Abwasser-, und Schlammuntersuchung*. Verlag Chemie, Weinheim.
- Dring MJ, Jewson DH (1982): What does ¹⁴C uptake by phytoplankton really measure? A theoretical modelling approach. *Proc.R.Soc.Lond.* 214:351-368.
- Dynia JF, Cunha da NG (1984): Identificação de deficiências de nutrientes em solos do Pantanal Mato-Grossense. *Pesq.Agro.Bras.* 19:1449-1455.
- Elakovich SD, Wooten JW (1989): Allelopathic potential of sixteen aquatic and wetland plants. *Journal of Aquatic Plant Management* 27:78-84.
- Elser JJ, Kimmel BL (1985): Nutrient availability for phytoplankton production in a multiple-impoundment series. *Can.Spec.Publ.Aquat.Sci.* 42:1359-1370.
- Elser JJ, Marzolf ER, Goldman CR (1990): Phosphorus and nitrogen limitation of phytoplankton growth in the freshwater of North America: a review and critique of experimental enrichments. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 47:1468-1477.
- Engle DL, Melack JM (1990): Floating meadow epiphyton: biological and chemical features of epiphytic material in an Amazon floodplain lake. *Freshwater Biology* 22:479-494.

- Engle DL, Melack JM (1993): Consequences of riverine flooding for seston and the periphyton of floating meadows in an Amazon floodplain lake. *Limnol.Oceanogr.* 38:1500-1520.
- Esteves FA, Barbieri R (1983): Dry weight and chemical changes during decomposition of tropical macrophytes in Lobo Reservoir - São Paulo. *Aquat.Bot.* 16:285-295.
- Esteves FA, Nogueira F (1990): Principais componentes químicos e conteúdo energético da macrófita aquática *Nymphaea ampla* D.C., em função de seu estágio fenológico. *Ci.e Cult.* 42:1187-1191.
- Falkowski PG (1980): Light and shade adaptation in marine phytoplankton. In: Primary production of the sea. PG Falkowski, ed. Plenum Press, New York, 99-119pp.
- Figueiredo DM (1991): Levantamento taxonômico da família Eunotiaceae (Bacillariophyceae) do Pantanal de Poconé, Município de Poconé, Mato Grosso, Brasil. PhD Thesis, Instituto de Biociências, UFMT, Cuiabá.
- Finck M (1997): Der Einfluss des Flutpulses auf die Nährstoffgehalte in Gewässern, Böden und Pflanzen im Pantanal von Mato Grosso (Brasilien). Diplom., Fakultät für Biologie der Albert-Ludwigs-Universität Freiburg im Breisgau.
- Fisher T.R., Parsley PE (1979): Amazon lakes: water storage and nutrient stripping by algae. *Limnol.Oceanogr.* 24:547-553.
- Fisher T.R. (1979): Plankton and primary production in aquatic systems of the Central Amazon basin. *Comp.Biochem.Physiol.* 62A:31-38.
- Flessa H (1994): Plant-induced changes in the redox potential of the rhizospheres of the submerged vascular macrophytes *Myriophyllum verticillatum* L. and *Ranunculus circinatus* L. *Aquat.Bot.* 47:119-129.
- Forsberg BR (1984): Nutrient processing in Amazon floodplain lakes. *Verh.Internat.Verein.Limnol.* 22:1294-1298.
- Forsberg BR, Pimentel TP, Nobre AD (1991): Photosynthetic parameters for phytoplankton in Amazon floodplain lakes, May 1987. *Verh.Internat.Verein.Limnol.* 24:1188-1191.
- Franco MSM, Pinheiro R (1982): Geomorfologia. In: Brasil. Ministério das Minas e Energia, Rio de Janeiro - RJ, 161-224pp.
- Furch B, Correa AFF, Mello JASN, Otto K (1985): Lichtklimadaten in drei aquatischen Ökosystemen verschiedener physikalisch-chemischer Beschaffenheit. I. Abschwächung, Rückstreuung, und Vergleich zwischen Einstrahlung, Rückstrahlung und sphärisch gemessener Quantenstromdichte (PAR). *Amazoniana* 9:411-430.
- Furch K (1982): Seasonal variation of water chemistry of the middle Amazon várzea-lake Lago Calado. *Arch.Hydrobiol.* 95:47-67.
- Furch K (1984a): Interanuelle Variation hydrochemischer Parameter auf der Ilha de Marchantaria. *Biogeographica* 19:47-67.
- Furch K (1984b): Water chemistry of the Amazon basin: the distribution of chemical elements among freshwaters. In: The Amazon: Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin. H Sioli, ed. Junk, Dordrecht, 167-200pp.
- Furch K (1985): Hydrogeochemie von Fließgewässern im Bereich der Transamazônica (Nordbrasilien). *Amazoniana* 9:371-409.

- Furch K (1987): Amazonian rivers: their chemistry and transport of dissolved solids through their basins. Mitt.Geol.Palänt.Inst.Univ.Hamburg, SCOPE-UNEP Sonderb. 64:311-323.
- Furch K, Junk W J (1992): Nutrient dynamics of submersed decomposing Amazonian herbaceous plant species *Paspalum fasciculatum* and *Echinochloa polystachya* (1). Rev.Hydrobiol.trop. 25:75-85.
- Furch K, Junk W J (1997): Physicochemical conditions in the floodplains. In: The Central Amazon Floodplain. W J Junk, ed. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 69-108pp.
- Garcia de Emiliani MO (1990): Phytoplankton ecology of middle Paraná River. Acta.Limnol.Brasil 3:392-417.
- Geitler L (1932): Cyanophyceae. Akademische Verlagsgesellschaft m.b.H. Leipzig.
- Goldman CR (1981): Lake Tahoe: two decades of change in a nitrogen-deficient oligotrophic lake. Verh.Internat.Verein.Limnol. 21:45-70.
- Gopal B, Goel U (1993): Competition and allelopathy on aquatic plant communities. Botanical Review 59:155-210.
- Gould DM, Gallagher ED (1990): Field measurement of specific growth rate, biomass and primary production of benthic diatoms in Savin Hill Cove, Boston. Limnol.Oceanogr. 35:1757-1770.
- Grobbelaar JU (1983): Availability to algae of nitrogen and phosphorus on suspended solids in turbid waters of the Amazon river, South America. Arch.Hydrobiol. 96:302-316.
- Gross EM (1995): Allelopathische Interaktionen zwischen Makrophyten und Epiphyten: Die Rolle hydrolysierbarer Polyphenole aus *Myriophyllum spicatum*. PhD Thesis, Universität Kiel.
- Gross EM, Meyer H, Schilling G (1996): Release and ecological impact of algicidal hydrolyzable polyphenols in *Myriophyllum spicatum*. Phytochemistry 41:133-138.
- Hamilton SK, Sippel SJ, Melack JM (1995): Oxygen depletion and carbon dioxide and methane production in waters of the Pantanal wetland of Brazil. Biogeochemistry 30:115-141.
- Hamilton SK, Sippel SJ, Melack JM (1996): Inundation patterns in the Pantanal wetland of South America determined from passive microwave remote sensing. Arch.Hydrobiol. 137:1-23.
- Hamilton SK, Lewis Jr. WM (1987): Causes of seasonality in the chemistry of a lake on the Orinoco River floodplain, Venezuela. Limnol.Oceanogr. 32:1277-1290.
- Hardin G (1960): The competitive exclusion principle. Science 131:1292-1297.
- Heckman CW, Hardoim EL, Ferreira S, Kretzschmar AU (1993): Preliminary observations on some cosmopolitan algae in ephemeral water bodies of the Pantanal, Mato Grosso, Brazil. In: Wetlands and Ecotones - Studies on Land-Water-Interactions. B Gopal, A Hillbricht-Ilkowska, RG Wetzel, eds. Internat. Sci. Publ., New Delhi, 279-292pp.
- Heckman CW (1994): The seasonal succession of biotic communities in wetlands of the tropical wet-and-dry climatic zone: I. Physical and chemical causes and biological effects in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. Int.Revue ges.Hydrobiol. 79:397-421.
- Heckman CW (1995): The chemistry of headwater streams in the Rio das Mortes system and its effect on the structure of the biotic community. In: Chemistry of the Amazon. PR Seil, OR Gottlieb, MAC Kaplan, eds. Amer. Chem. Soc., Washington, 248-264pp.
- Heckman CW (1998a): The Pantanal of Poconé. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London.

- Heckman CW (1998b): The seasonal succession of biotic communities in wetlands of the tropical wet-and-dry climatic zone: V. Aquatic invertebrate communities in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Int.Revue ges.Hydrobiol.* 83:31-63.
- Henry R, Tundisi JG, Ribeiro JSB (1995): Responses of phytoplankton in Lake Jacaretinga to enrichment with nitrogen and phosphorus in concentrations similar to those of the River Solimões (Amazon, Brazil). *Arch.Hydrobiol.* 103:453-477.
- Hooper NM, Robinson GGC (1976): Primary production of epipellic algae in a marsh pond. *Can.J.Bot.* 54:1810-1815.
- Howard-Williams C, Junk W J (1977): The chemical composition of Central Amazonian aquatic macrophytes with special reference to their role in the ecosystem. *Arch.Hydrobiol.* 79:446-464.
- Huber-Pestalozzi G (1938): *Das Phytoplankton des Süßwassers 1. Teil: Allgemeiner Teil, Blaualgen, Bakterien, Pilze.* E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchgesellschaft, Stuttgart.
- Huber-Pestalozzi G (1968): *Das Phytoplankton des Süßwassers 3. Teil: Cryptophyceae, Chloromonadophyceae, Dinophyceae.* E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Hutchinson GE (1975): A treatise on Limnology. In: *Limnological Botany. Vol III.* John Wiley & Sons, ed. New York, London.
- Jasser I. (1995): The influence of macrophytes on a phytoplankton community in experimental conditions. *Hydrobiologia* 306:21-32.
- Jedicke A, Furch B, Saint-Paul U, Schlüter B (1989): Increase in the oxygen concentration in Amazon waters resulting from the root exudation of two notorious water plants, *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae) and *Pistia stratiotes* (Araceae). *Amazoniana* 11:53-69.
- Jones RC (1990): The effect of submersed aquatic vegetation on phytoplankton and water quality in the tidal freshwater Potomac River. *J.Freshwat.Ecol.* 5:279-288.
- Jørgensen EG (1968): The adaptation of plankton algae. 2. Aspects of the temperature adaptation of *Skeletonema costatum*. *Phyiol.Plant.* 21:423-427.
- Junk W J (1980): Die Bedeutung der Wasserstandsschwankungen für die Ökologie von Überschwemmungsgebieten, dargestellt an der Várzea des mittleren Amazonas. *Amazoniana* 7 (1):19-29.
- Junk W J, Nunes de Mello JA (1987): Impactos ecológicos das represas hidroelétricas na bacia amazônica brasileira. *Cubinger Geograph.Stud.* 95:367-385.
- Junk W J, Furch K (1993): A General review of tropical South American floodplains. *Wetlands Ecology and Management* 2:231-238.
- Junk W J (1993): Wetlands of tropical South America. In: *Wetlands of the world.* DF Whigham, S Hejny, D Dykyjova, eds. IC.Kluwer, Dordrecht, 679-739pp.
- Junk WJ, Bayley PB, Sparks RE (1989): The flood pulse concept in river-floodplain systems. DP Dodge, ed.
- Junk WJ, Da Silva C (1995): Neotropical floodplains: a comparison between the Pantanal of Mato Grosso and the large Amazonian river floodplains. In: *Limnology in Brazil.* JG Tundisi, CEM Bicudo, TM Tundisi, eds. Rio de Janeiro, 195-217pp.
- Junk WJ (1997a): *The Central Amazon Floodplain.* Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Junk WJ (1997b): General aspects of floodplain ecology with special reference to Amazonian floodplains. In: *The Central Amazon Floodplain.* Junk W J, ed. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 4p.

- Junk WJ, Krambeck H-J (2000): Climate and hydrology. In: The Central Amazon Floodplain: Actual use and options for a sustainable management. WJ Junk, JJ Ohly, MTF Piedade, MGM Soares, eds. Backhuys Publishers, Leiden, 95-108pp.
- Jupp BP, Spence DHW (1977): Limitations on macrophytes in a eutrophic lake, Loch Leven. I. Effects of Phytoplankton. J.Ecol. 65:175-186.
- Kern J, Darwich A, Furch K, Junk WJ (1996): Seasonal denitrification in flooded and exposed sediments from the Amazon floodplain at Lago Camaleão. Microb.Ecol 32:47-57.
- Kirk JTO (1983): Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge.
- Komárek J, Fott B (1983): Das Phytoplankton des Süßwassers 7. Teil: Chlorophyceae (Grünalgen) Ordnung: Chlorococcales. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Kratzer CR, Brezonik PL (1981): A Carlson-type trophic state index for nitrogen in Florida lakes. Water Resour.Bull. 17:713-715.
- Kretzschmar AU, Ferreira EL, Hardoim EL, Heckmann CW (1993): Peak of the *Asplanchna sieboldi* (Leydig, 1854) rotifer aggregation in relation to the seasonal wet and dry cycle in the Pantanal, Mato Grosso, Brazil. In: Wetlands and Ecotones - Studies on Land-Water Interactions. B Gopal, A Hillbricht-Ilkowska, RG Wetzel, eds. Internat. Sci. Publ., New Delhi, 293-301pp.
- Kufel L, Ozimek T (1994): Can *Chara* control phosphorus cycling in Lake Lukajno (Poland)? Hydrobiologia 275/276:277-283.
- Lampert.W, Sommer U (1993): Limnoökologie. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- Latto J, Wright H (1995): Allelopathy in seeds. Journal of Biological Education 2:123-128.
- Lesack LFW (1988): Mass balance of nutrients, major solutes, and water in an Amazon floodplain lake and biogeochemical implications for the Amazon basin. PhD Thesis, University of Alabama, Santa Barbara.
- Lewis WMJ (1978): Dynamics and succession of the phytoplankton in tropical Lake Lanao, The Philippines. J.Ecol. 66:849-880.
- Li WKW, Harrison WC (1982): Carbon flow into the endproduct of photosynthesis in short and long incubations on a natural phytoplankton population. Mar.Biol.175-182.
- Lima D (1990): Diatomáceas (Bacillariophyceae, Centrales) do Pantanal de Poconé, Estado de Mato Grosso, Brasil: contribuição ao seu conhecimento. PhD Thesis, Instituto de Biociências, UFMT, Cuiabá.
- Lorenzen C.J. (1967): Determination of chlorophyll and pheo-pigments: spectrophotometric equations. Limnol.Oceanogr. 12:343-346.
- Loureiro RL, Lima JPS, Fonzar PC (1982): Vegetação. As regiões fitológicas, sua natureza e seus recursos econômicos. In: Brasil. Ministério das Minas e Energia, Rio de Janeiro - RJ, 329-372pp.
- McCauley E., Downing J.A., Watson S. (1989): Sigmoid relationships between nutrients and chlorophyll among lakes. Can.J.Fish.Aquat.Sc. 46:1171-1175.
- McLachlan AJ (1979): The aquatic environment: I. Chemical and physical characteristics of Lake Chilwa. In: Lake Chilwa. AJ Kalk, AJ McLachlan, C Howard-Williams, eds. W. Junk, The Hague, 59-78pp.
- Melack JM, Fisher T.R. (1990): Comparative limnology of tropical floodplain lakes with an emphasis on the Central Amazon. Amazon.Acta.Limnol.Brasil 3:1-48.

- Melack JM, Kilham P, Fisher T.R. (1982): Responses of phytoplankton to experimental fertilization with ammonium and phosphate in an African soda lake. *Oecologia* 52:326.
- Menezes M, Fernandes VO (1987): Euglenaceae pigmentadas do Município de Cáceres e arredores, Mato Grosso, Brasil: uma contribuição ao seu conhecimento. *Rickia* 14:53-71.
- Menezes M, Fernandes VO (1989): Euglenaceae pigmentadas do noroeste do Estado de Mato Grosso, Brasil: Municípios de Barra do Bugres, de Cáceres, Juína e Porto Espiridião. *Hoehnea* 16:35-55.
- Mingelbier M, Klein B, Claereboudt MR, Legendre L (1994): Measurement of daily primary production using 24 h incubations with the ^{14}C method: a caveat. *Marine Ecology Progress Series* 113:301-309.
- Molisch H (1937): *Der Einfluß einer Pflanze auf die andere - Allelopathie*. Fischer, Jena.
- Morris I, Farrell K (1971): Photosynthetic rates, gross patterns of carbon dioxide assimilation and activities of Ribulose Diphosphate Carboxylase in marine algae grown at different temperatures. *Phyiol.Plant.* 25:372-377.
- Morris J (1982): A model of growth responses by *Spartina alterniflora* to nitrogen limitation. *J.Ecol.* 70:24-42.
- Moss B, Balls HR, Irvine K, Stansfield J (1986): Restoration of two lowland lakes by isolation from nutrient-rich water sources with and without removal of sediment. *J.Appl.Ecol.* 23:391-414.
- Mourão de GD (1989): *Limnologia comparativa de três lagoas (duas 'baías' e uma 'salina') do Pantanal da Nhecolândia, MS*. PhD Thesis, Universidade Federal de São Carlos - São Paulo.
- Nichols SA, Shaw BH (1986): Ecological life histories of the three aquatic nuisance plants *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton crispus* and *Elodea canadensis*. *Hydrobiologia* 131:3-21.
- Nimer NA, Iglesias-Rodriguez MD, Merrett MJ (1997): Bicarbonate utilization by marine phytoplankton species. *Journal of Phycologie* 33:625-631.
- Nimer NA, Ling MX, Brownlee C, Merrett MJ (1999): Inorganic carbon limitation, exofacial Carbonic Anhydrase activity, and plasma membrane redox activity in marine phytoplankton species. *Journal of Phycologie* 35:1200-1205.
- Nogueira F (1989): *Importância das macrófitas aquáticas Eichhornia azurea Kunth e Scirpus cubensis na ciclagem de nutrientes e nas principais características limnológicas da Lagoa do Infernã (SP)*. PhD Thesis, Universidade Federal de São Carlos - São Paulo.
- O' Dell KM, VanArman J, Welch BH, Hill SD (1995): Changes in water chemistry in a makrophyte-dominated lake before herbicide treatment. *Lake Reserv Manage.* 11:311-316.
- Ohle W (1958): Diurnal production and destruction rates of phytoplankton in lakes. *Cons.Internat.Explor.Mer, Rapp.et Proc.-Verb.* 144:129-131.
- Ohle W (1961): Tagesrhythmen der Photosynthese von Planktonbiocoenen. *Verh.Internat.Verein.Limnol.* 14:113-119.
- Oliveira de MD, Calheiros FD (2000): Flood pulse influence on phytoplankton communities of the South Pantanal floodplain, Brazil. *Hydrobiologia* 427:101-112.
- Ozimek T, Van Donk E, Gulati RD (1990): Can makrophytes be useful in the biomanipulation of lakes? The Zwemlust example. *Hydrobiologia* 200/201:399-409.
- Ozimek T, Pieczynska E, Hankiewicz A (1991): Effects of filamentous algae on submerged macrophyte growth: a laboratory experiment. *Aquat.Bot.* 41:309-315.
- Österlind S (1950): Inorganic carbon sources of green algae. I. *Phyiol.Plant.* 3:353-360.

- Penha JM, Da Silva CJ, Bianchini JI (1998): Growth analysis of aquatic macrophyte *Pontederia Lanceolata* on floodplains of the Pantanal Mato-Grossense, Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 58:287-300.
- Perotti de Jorda NMP (1984): Estudios limnológicos en una sección transversal del tramo medio del Rio Paraná. *Rev.Cinec.Nat.Lit.* 15:117-133.
- Petr T (1983): Limnology of the Purari basin. Part 1. The catchment above the delta. In: *The Purari - tropical environment of a high rainfall river basin*. T Petr, ed. W. Junk, The Hague, 141-177pp.
- Phillips GL, Eminson D, Moss B (1978): A mechanism to account for macrophyte decline in progressively eutrophicated freshwaters. *Aquat.Bot.* 4:103-126.
- Pinto-Silva V (1980): Variações diurnas de fatores ecológicos em quatro lagos naturais do ' Pantanal Mato Grossense' e seu estudo comparativo com dois lagos da Amazônia Central e um lago artificial. PhD Thesis, Universidade Federal de São Carlos - São Paulo.
- Pinto-Silva V, Rezende E, Lima D (1984): Distribuição de oxigênio dissolvido, temperatura, pH e penetração de luz no Lago Recreio, Pantanal Mato Grossense, Barão de Melgaço - MT. *Seminário Regional de Ecologia, São Carlos.*
- Pinto-Silva V (1991): Variação diurnos principais parâmetros limnológicos nos lagos Recreio e Burotizal – Pantanal Mato Grossense, Barão de Melgaço – MT. PhD Thesis, Universidade Federal de São Carlos - São Paulo.
- Planas D, Sarhan F, Dube L, Godmaire H, Cadieux C (1981): Ecological significance of phenolic compounds of *Myriophyllum spicatum*. *Verh.Internat.Verein.Limnol.* 21:1492-1496.
- Pokorny J, Kvet, Ondok JP, Toul Z, Ostry I (1984): Production-ecological analysis of a plant community dominated by *Elodea canadensis* Michx. *Aquat.Bot.* 19:263-292.
- Ponce VM (1995): Management of droughts and floods in the semiarid Brazilian Northeast - the case for conversation. *Journal of soil and water conservation*422-431.
- Por FD (1995): *The Pantanal of Mato Grosso (Brazil)*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht/Boston/London.
- Pott VJ, Pott A (2000): *Plantas aquáticas do Pantanal*. Embrapa, Brasília.
- Prado do A.L., Heckman CW, Martins FR (1994): The seasonal succession of biotic communities in wetlands of the tropical wet-and-dry climatic zone: II. The aquatic macrophyte vegetation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Int.Revue.ges.Hydrobiol.* 79:569-589.
- Prézelin BB, Matlick HA (1980): Time course of photoadaptation in the photosynthesis-irradiance relationship of dinoflagellate exhibiting photosynthetic periodicity. *Mar.Biol.* 58:85-96.
- Putz R (1992): *Aufwuchsdiatomeen im Rhein und in der Rheinaue bei Rastatt: Sukzession, Biomasse und Produktivität*. PhD Thesis, Universität Freiburg.
- Putz R (1997): Periphyton communities in Amazonian black- and whitewater habitats: community structure, biomass and productivity. *Aquatic Sciences* 59:74-93.
- Rai H (1978a): Distribution of carbon, chlorophyll-a and pheo-pigments in the blackwater lake ecosystem of Central Amazon region. *Arch.Hydrobiol.* 682:74-87.
- Rai H (1978b): Chlorophyll pigments in the Central Amazon lakes ecosystem. *Verh.Internat.Verein.Limnol.* 20:1192-1197.
- Rai H, Hill G (1980): Classification of Central Amazon lakes on the basis of their microbiological and physico-chemical characteristics. *Hydrobiologia* 72:85-99.

- Rai H (1981): Physical and chemical studies of Lago Tupé; a Central Amazonian black water ' Ria Lake' Int.Revue ges.Hydrobiol. 66:37-82.
- Rai H (1982): Primary production of varies size fractions of natural phytoplankton communities in a North German lake. Arch.Hydrobiol. 95:412.
- Rai H, Hill G (1982): Establishing the pattern of heterotrophic bacterial activity in three Central Amazonian lakes. Hydrobiologia 86:121-126.
- Rai H, Hill G (1984): Primary production in the Amazonian aquatic ecosystem. In: The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin. H Sioli, ed. Junk, W, Dordrecht, 311-335pp.
- Rast W, Smith VH (1989): Characteristics of eutrophication. In: The control of eutrophication of lakes and reservoirs. SO Ryding, W Rast, eds. UNESCO, Paris, 37-63pp.
- Rhee GY, Gotham IJ (1981): The effect of environmental factors on phytoplankton growth: temperature and the interactions of temperature with nutrient limitation. Limnol.Oceanogr. 26:635-648.
- Riber HH, Wetzel RG (1987): Boundary-layer and internal diffusion effects on phosphorus fluxes in lake periphyton. Limnol.Oceanogr. 32:1181-1194.
- Rocha O, Tundisi TM, Tundisi JG (1995): Latitudinal trends of zooplankton diversity in the neotropical region: present knowledge and future needs. Anais da Academia Brasileira de Ciencias41-46.
- Rodrigues MS (1994): Biomassa e produção fitoplantônica do Lago Camaleão (Ilha de Marchantaria, Amazonas). PhD Thesis, INPA/FUA Manaus.
- Rørslett B, Berge D, Johansen SW (1986): Lake enrichment by submersed macrophytes: a Norwegian whole-lake-experiment with *Elodea canadensis*. Aquat.Bot. 26:325-340.
- Ruttner F (1947): Zur Frage der Karbonassimilation der Wasserpflanzen. I. Die beiden Haupttypen der Kohlenstoffaufnahme. Österr.bot.Z. 94:265-284.
- Saijo Y, Mitamura O, Hino K, Ijusima I, Tundisi JG, Matsumura-Tundisi T, Sunaga T, Nakamoto N, Fukuhara H, Barbosa FAR, Henry.R, Silva VP (1987): Physiochemical features of rivers and lakes in Pantanal Wetland. Jpn.J.Limnol. 58:69-82.
- Salati E, Marques J (1984): Climatology of the Amazon region. In: The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin. H Sioli, ed. Junk, W., Dordrecht, 85-126pp.
- Sand-Jensen K (1987): Environmental control of bicarbonate use among freshwater and marine macrophytes. In: Plant life in aquatic and amphibious habitats. RM Crawford, ed. Blackwell, Oxford, 99p.
- Sand-Jensen K (1989): Environmental variables and their effect on photosynthesis of aquatic plant communities. Aquat.Bot. 32:5-25.
- Schmidt GW (1972): Seasonal changes in water chemistry of a tropical lake (Lago do Castanho, Amazonia, South America). Verh.Internat.Verein.Limnol. 18:631-621.
- Schmidt GW (1973a): Primary production of phytoplankton in the three types of Amazonian waters.II. The limnology of a tropical flood-plain lake in Central Amazonia (Lago de Castanho). Amazoniana 2:139-203.
- Schmidt GW (1973b): Primary production of phytoplankton in three types of Amazonian waters. III. Primary productivity of phytoplankton in a tropical flood-plain lake of Central Amazonia, Lago do Castanho, Amazonas. Amazoniana 4:379-404.

Schmidt GW (1976): Primary production of phytoplankton in the three types of Amazonian waters. IV. On the primary productivity of phytoplankton in a bay of the lower Rio Negro (Amazonas, Brazil). *Amazoniana* 4:517-528.

Setaro FV, Melack JM (1984): Responses of phytoplankton to experimental nutrient enrichment in an Amazon Floodplain lake. *Limnol.Oceanogr.* 29:972-984.

Sharma KP (1985): Allelopathic influence of algae on the growth of *Eichhornia crassipes* (MART) SOLMS. *Aquat.Bot.* 22:71-78.

Sioli H (1968): Hydrochemistry and geology in the Brazilian Amazon region. *Amazoniana* 1:267-277.

Søndergaard M, Moss B (1998): Impact of submerged macrophytes on phytoplankton in shallow freshwater lakes. In: *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. E Jeppesen, M Søndergaard, M Søndergaard, K Christofferen, eds. Springer Verlag, New York, 115-132pp.

Spence D.H.N. (1982): The zonation of plants in freshwater lakes. *Advances in Ecological Research* 12:37-125.

Stallard RF, Edmond JM (1983): Geochemistry of the Amazon.2. The influence of geology and weathering environment on the dissolved load. *J.Geophys.Res.* 88:9671-9688.

Starmach K (1974): *Cryptophyceae - Krptofity, Dinophyceae - Dinofity, Raphidophyceae - Radidofity*. Panstwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.

Starmach K (1985): *Chryophyceae und Haptophyceae*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

Steemann-Nielsen, E. (1952): The use of radioactive carbon (^{14}C) for measuring of organic production in the sea. *J.Con.Int.Explor.Mer.* 18:117-140.

Stephen D, Moss B, Phillips GL (1997): Do rooted macrophytes increase sediment phosphorus release? *Hydrobiologia* 342/343:27-34.

Strasburger E (1999): *Physiologie des Stoff- und Energiwechsels. 2. Verfügbarkeit der Nährelemente*. In: *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen*. E Strasburger, ed. G. Fischer, Stuttgart, 318p.

Straskaba M (1980): The effect of physical variables on freshwater production: analysis based on models. In: *The functioning of freshwater ecosystems*. ED Lecren, Lowe-McConnell, eds. Cambridge University Press, 13-84pp.

Szczepanska W (1987): Allelopathy in helophytes. *Arch.Hydrobiol.Beih.Ergebn.Limnol.* 27:173-179.

Talling JF (1985): Inorganic carbon reserves of natural waters and ecophysiological consequences of their photosynthetic depletion: microalgae. In: *Inorganic carbon uptake by aquatic photosynthetic organisms*. WJ Lucas, JA Berry, eds. 403-420pp.

Tarifa JR (1986): O sistema climático do Pantanal: da compreensão do sistema à definição de prioridades de pesquisa climatológica. 1º Simpósio sobre recursos naturais e sócio-econômicos do Pantanal, Corumbá. *Anais.*, Brasília-DF.

Thomasson K (1971): Amazon algae. *Mem.Inst.R.Sci.Nat.Belg.Ser.* 86:1-57.

Thornton J, Wamsley R (1982): Applicability of phosphorus budget models to Southern African man-made lakes. *Hydrobiologia* 89:237-245.

Train S, Rodrigues LC (1997): Distribuição espaço-temporal da comunidade fitoplanctonica. In: *A planície de inundação do Alto Rio Parana: Aspectos físicos biológicos e socioeconômicos*. AEAM Vazzoler, AA Agostinho, NS Hahn, eds. EDUEM, Maringá, 105-115pp.

- Tucker CS (1981): The effect of ionic form and level of nutrients on the growth and composition of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms. *Hydrobiologia* 83:517-522.
- Uherkovich G, Schmidt GW (1974): Phytoplanktontaxa in dem zentralamazonischen Schwemmlandsee Lago do Castanho. *Amazoniana* 5:243-283.
- Uherkovich G (1976): Algen aus den Flüssen Rio Negro und Rio Tapajós. *Amazoniana* 5:465-515.
- Uherkovich G, Rai H (1979): Algen aus dem Rio Negro und seinen Nebenflüssen. *Amazoniana* 6:638.
- Uherkovich G, Franken M (1980): Aufwuchsalgen aus zentralamazonischen Regenwaldbächen. *Amazoniana* 7:49-79.
- Uherkovich G (1981): Algen aus einigen Gewässern Amazoniens. *Amazoniana* 7:191-219.
- Uherkovich G (1984): Phytoplankton. In: *The Amazon: Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. H Sioli, ed. Junk, Dordrecht, 295-310pp.
- Valverde D (1972): Fundamentos geograficos de planejamento rural do Município de Corumbá. *Rev.Bras.Geogr.* 34:49-144.
- Van Donk E, Gulati RD, Iedema A, Meulemans JT (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 Donk E, Gulati RD (1995): Transition of a lake to turbid state six years after biomanipulation: mechanism and pathways. *Wat.Sci.Techn.*-197.
- Van Wijk, De Groot C-J, Grillas P (1992): The effect of anaerobic sediment on the growth of *Potamogeton pectinatus* L.: the role of organic matter, sulphide and ferrous iron. *Aquat.Bot.* 31:211-258.
- Vandevelde T, Legendre L, Demers S, Therriault J-C (1989): Circadian variations in photosynthetic assimilation and estimation of daily phytoplankton production. *Mar.Biol.* 100:525-531.
- VanVierssen W, Prins TC (1985): On the relationship between the growth of algae and aquatic macrophytes in brackish water. *Aquat.Bot.* 21:165-179.
- Van Vierssen W, Hootsmans MJM, Vermaat JE (1994): *Lake Veluwe, a macrophyte-dominated system under eutrophication stress*. Kluwer, Dordrecht.
- Vassalo MCM, Kieffer LA (1984): Estudios limnológicos en una sección transversal del tramo medio del Río Paraná. VII. Química del agua. *Rev.Asoc.Cien.Nat.Litoral* 15:97-108.
- Vernon L.P. (1960): Spectrophotometric determination of chlorophylls and phaeophytins in plant extracts. *Analytical Chem.* 32:1144-1150.
- Vollenweiler RA, Nauwerck A (1961): Some observations on the C¹⁴-method for measuring primary production in aquatic environments. *Verh.Internat.Verein.Limnol.* 14:134-139.
- Vollenweiler RA (1969): *A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments*. International Biological programme.
- Wantzen M (1997): Einfluß anthropogen bedingter Versandung auf Habitatstruktur und Lebensgemeinschaften von Cerrado-Bächen in Mato Grosso, Brasilien. Herbert Utz Verlag, München.
- Wetzel RG, Allen HL (1972): Functions and interactions of dissolved organic matter and the littoral zone in lake metabolism and eutrophication. In: *Productivity problems of freshwater*. Z Kajak, A Illbricht-Ilkowska, eds. *Pol.Sci.Publ.*, New York, 333-347pp.

Wetzel RG (1975): Primary production. In: River Ecology. BA Whitton, ed. Uni. of California Press., Berkeley, Los Angeles, 230-247pp.

Wetzel RG (1983): Limnology. Saunders, Fothh Worth.

Wetzel RG, Likens G E (1991): Primary production of phytoplankton. In: Limnological Analyses. 207-226pp.

Wium-Andersen S, Anthoni U, Christophersen C, Houen G (1982): Allelopathic effects on phytoplankton by substances isolated from aquatic macrophytes (Charales). *Oikos* 39:187-190.

Wium-Andersen S, Anthoni U, Houen G (1983): Elemental sulphur, a possible allelopathic compound from *Ceratophyllum demersum*. *Phytochemistry* 26:13.

Wium-Andersen S, Haahr Jorgensen K, Christoffersen C, Anthoni U (1987): Algal growth inhibitors in *Sium erectum* HUDS. *Arch. Hydrobiol.* 111:317-320.

Wium-Andersen S (1987): Allelopathy among aquatic plants. *Ergebnisse der Limnologie.*

Wurtsbaugh W, Vincent W, Alfaro-Tapia R, Vincent C, Richerson P (1985): Nutrient limitation of algal growth and nitrogen fixation in a tropical lake, Lake Titicaca (Peru/Bolivia). *Freshwater Biology* 15:185-195.

Zeilhofer P (1996): Geoökologische Charakterisierung des nördlichen Pantanal von Mato Grosso, Brasilien, anhand multitemporaler Landsat Thematic Mapper-Daten. Utz-Verlag, München.

9 Danksagungen

Die vorliegende Arbeit ist in das Pantanal-Ökologie-Projekt (Projeto Ecologia do Gran Pantanal, PEP) eingebunden, einer Kooperation zwischen der staatlichen Universität von Mato Grosso in Cuiabá (Brasilien) und dem Max-Planck-Institut für Limnologie in Plön (Deutschland). Das Projekt gliedert sich in das Ende der 80er Jahre ins Leben gerufene Kooperationsprogramm „Studies on Human Impact on Forests and Floodplains in the Tropics“ (SHIFT) ein. Es wurde von der brasilianischen Umweltbehörde (IBAMA) und dem Wissenschaftsministerium (CNPq) mit dem deutschen Bundesministerium für Forschung und Technologie (BMFT) gegründet. Es setzt sich aufgrund der immer größeren Zerstörung der Ökosysteme die nachhaltige Nutzung und den Schutz von Wäldern und Überschwemmungsgebieten zum Ziel. Ein Schwerpunkt liegt in der Untersuchung des Pantanals von Mato Grosso.

Für die Überlassung des interessanten Dissertationsthemas und die fachliche Betreuung danke ich Herrn Prof. Dr. W.J. Junk.

Herrn Prof. Dr. H. Kausch danke ich für die Übernahme des Zweitgutachtens der Dissertation seitens der Universität Hamburg.

Bei Herrn Dr. M. Wantzen möchte ich mich für die vielfache Unterstützung in Brasilien bedanken.

Frau E. Bustorf gilt mein herzlicher Dank für die Übernahme eines Großteils der Messungen am Scintillizer und der DIC-Proben am Max-Planck-Institut für Limnologie in Plön.

Herrn A. H. Vieira möchte ich für die Möglichkeit der Nutzung des Scintillizers für die Probenmessung an der Universidade Federal de São Carlos (UFSCAR) danken.

Bei der Einarbeitung in das Chemielabor in Cuiabá waren mir M. Fink, M. Abdo und Rose eine sehr große Hilfe, auch bei ihnen möchte ich mich ganz herzlich bedanken.

Herrn A. Rai bin ich sehr dankbar für die hilfreichen Ratschläge zur Primärproduktionsmessung und das kritische Lesen des Manuskriptes.

Bei Frau C. Fellerhoff und K. Strobel bedanke ich mich sehr herzlich für ihre tatkräftige Unterstützung bei der Feldarbeit und im Labor.

Allen MitarbeiterInnen des Projeto Ecologia do Gran Pantanal danke ich für ihre zahlreichen Unterstützungen.

Und nicht zuletzt danke ich Herrn J. L. Campos Souza für die Möglichkeit auf dem Gelände seiner Fazenda Ipiranga die Freilandarbeiten durchgeführt haben zu können und die zahlreichen Hilfeleistungen seiner Mitarbeiter.

10 Lebenslauf

Name	Maren Adler
Geburtstag	31.07.1971
Geburtsort	Bremen
Schulbildung	
1977 - 1981	Grundschule in Bremen und Lilienthal (Niedersachsen)
1981 - 1983	Orientierungsstufe in Falkenberg (Niedersachsen)
1983 - 1990	Gymnasium in Lilienthal
05/1990	Abschluss: Abitur
Hochschulstudium	
10/1991	Aufnahme des Biologiestudiums an der Freien Universität Berlin
01/1994	Diplom-Vorprüfung (Note: sehr gut)
02/1996	Diplom-Hauptprüfung; Prüfungsfächer: Ökologie (Limnologie), Pflanzenphysiologie und Zellbiologie
02/1996 - 05/1997	Diplomarbeit am Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei (IGB) in Berlin: Artenzusammensetzung des Phytoplanktons in tiefen Chlorophyll-Maxima mesotropher Seen Brandenburgs.
05/1997	Abschluss: Dipl. Biologin (Note: gut)
Promotion	
seit 08/1998	Doktorarbeit bei Prof. Dr. Junk: Primärproduktion von Phytoplankton und Periphyton sowie Nährstofflimitation und –konkurrenz mit aquatischen Makrophyten im Pantanal, Mato Grosso (Brasilien).
Tätigkeiten	
01/1995 - 03/1995	Praktikum im Umweltbundesamt (Berlin) im Bereich Ökotoxikologie und Meeresumweltschutz
05/1995 - 06/1995	Praktikum am IGB: Freiland- und Laboruntersuchungen
06/1995 - 06/1998	Tätigkeit als studentische und wissenschaftliche Hilfskraft am IGB: Betreuung von und Versuche mit Algenkulturen
06/1998 - 08/1998	Tätigkeit als wissenschaftliche Hilfskraft im Fachbereich Technischer Umweltschutz der TU Berlin: Algenbestimmungen
08/1998 - 12/2001	Wissenschaftliche Mitarbeiterin am Max-Planck-Institut für Limnologie in Plön (AG Tropenökologie)

11 Publikationen und Beiträge zu wissenschaftlichen Tagungen

Publikationen

Adler, M., Gervais, F. and Siedel, U. (2000). Arch. Hydrbiol. Spec. Issues. Advan. Limnol. 55: 513-530. Phytoplankton species composition in the chemocline of mesotrophic lakes.

Vorträge

Gervais, F. & Adler, M. (1998). 27th Congress of the International Association of Theoretical and Applied Limnology, Dublin, Ireland. The deep chlorophyll maximum – a general phenomenon in mesotrophic lakes?

Gervais, F. & Adler, M. (1998). Kinneret Symposium on Limnology and Lake Management 2000+, Kinneret Limnological Laboratory, Israel. The ecology of metalimnetic phytoplankton.

Adler, M. & Junk, W.J. (2001). SIL (Societas Internationalis Limnologiae) Kongress, Melbourne, Australien. Responses of phytoplankton and aquatic macrophytes to experimental nutrient enrichment in the Pantanal, Mato Grosso, Brazil.

Adler, M. & Junk, W.J. (2001). DGL (Deutsche Gesellschaft für Limnologie), Jahrestagung, Kiel. Primärproduktion des Phytoplanktons unter verschiedenen Nährstoffbedingungen in unterschiedlichen Gewässern des Pantanals (Mato Grosso, Brasilien).

Poster

Adler, M. & Junk, W.J. (2000). German Brazilian Workshop on Neotropical Ecosystems, Hamburg. Responses of phytoplankton, periphyton and submerged aquatic macrophytes to experimental nutrient enrichment in the Pantanal.