

Häufigkeit und Intensität sind entscheidend – Wie Extremereignisse die Funktion des Phytoplanktons beeinflussen

Anika Happe (Oldenburg), Silke Langenheder (Uppsala, Schweden), Maren Striebel (Oldenburg)

Zusammenfassung

Extremereignisse wie Hitzewellen, Stürme und intensiver Starkregen treten infolge des Klimawandels weltweit häufiger, länger und mit größerer Intensität auf. Diese Ereignisse verändern die abiotischen Bedingungen in Seen abrupt und beeinflussen die Zusammensetzung und Funktion aquatischer Gemeinschaften. Anhand einer Mesokosmos-Studie zeigen wir, exemplarisch für Regenereignisse verschiedener Intensität und Chronologie, dass sich die Biomasse des Phytoplanktons nach kurzer Zeit vollständig erholen kann, die Stöchiometrie (das heißt die zelluläre Zusammensetzung und somit Nahrungsqualität für Primärkonsumenten) jedoch langfristig verschoben wurde. Da sich die Effekte von Extremereignissen auf die Nahrungsquantität (Biomasse) und -qualität (Stöchiometrie) stark unterscheiden, ist es also wichtig beide Antwortvariablen zu berücksichtigen, um potenzielle Effekte für Zooplankton abzuschätzen. In der Diskussion setzen wir unsere Ergebnisse in Bezug zu anderen Extremereignissen, stellen Forschungslücken (insbesondere in Bezug auf Stöchiometrie) heraus und diskutieren Maßnahmen und Prozesse, die die Erholungsphase von Seen nach Extremereignissen beeinflussen.

Schlagwörter: Extremereignisse, Phytoplankton, Stöchiometrie, Hitzewellen, Starkregen, Seenökologie, Nährstoffeinträge, Aquatische Nahrungsnetze, Mesokosmos-Experimente, Resilienz von Ökosystemen

DOI: 10.3243/kwe2026.04.002

Abstract:

Frequency and intensity matter – how extreme events affect phytoplankton functioning

Extreme events such as heatwaves, storms and intense heavy rainfall are occurring more frequently, for longer periods and with greater intensity worldwide as a consequence of climate change. These events abruptly alter the abiotic conditions in lakes and affect the composition and functioning of aquatic communities. Using a mesocosm study, we demonstrate, using rain events of differing intensity and timing as an example, that while phytoplankton biomass can fully recover within a short period, stoichiometry (that is, cellular composition and thus food quality for primary consumers) was permanently shifted. Because the effects of extreme rainfall events on food quantity (biomass) and food quality (stoichiometry) differ markedly, it is essential to consider both response variables when assessing potential impacts on zooplankton. In the discussion, we relate our findings to other types of extreme events, highlight research gaps (particularly with regard to stoichiometry), and examine measures and processes that influence the recovery phase of lakes following extreme events.

Keywords: Extreme events, phytoplankton, stoichiometry, heatwaves, heavy rainfall, lake ecology, nutrient inputs, aquatic food webs, mesocosm experiments, ecosystem resilience

1 Einführung

Extremereignisse wie Hitzewellen, Stürme und Starkregen nehmen weltweit als direkte Folge des Klimawandels in Häufigkeit, Intensität und Dauer zu [1]. Dabei steigt seit den 1980er Jahren sowohl die Intensität von Hitzewellen in Seen (um 0,15 °C pro Jahrzehnt) als auch ihre Dauer und Häufigkeit [2, 3]. Ebenso werden starke Stürme durch höhere Temperaturen intensiver und häufiger, wobei ihre Entstehungswahrscheinlichkeit pro Grad Erwärmung um 5–20 % zunimmt [4]. Gleichzeitig führt die Erwärmung auch zu einer verstärkten Häufigkeit von extremen Regenereignissen, die oft in Verbindung mit starken Stürmen – aber auch unabhängig – auftreten [5, 6].

Extremereignisse verändern die abiotischen Bedingungen in Seen abrupt und wirken sich direkt auf die dort lebenden Organismen aus. Während Hitzewellen, beispielsweise, kann die Biomasse von Phytoplankton kurzfristig ansteigen [7, 8] und die Zusammensetzung der Artengemeinschaft verändert werden [9, 10], wobei häufig Arten, die schädliche Algenblüten verursachen, profitieren [11–13]. Gleichzeitig intensivieren Hitzewellen die thermische

Schichtung in Seen und verringern somit den Nährstofftransport aus tieferen Wasserschichten [14]. Im Gegensatz dazu führen starke Stürme zu einer erhöhten Durchmischung von Seen, wobei Phytoplankton physisch umverteilt [15, 16], Sedimente resuspendiert [17] und die Trübung erhöht werden. Zudem führt Extremregen zu plötzlichen Einträgen großer Mengen von terrestrischen Nährstoffen und gefärbten gelösten organischen Substanzen (cDOM) in Seen, vor allem durch den verstärkten Abfluss von landwirtschaftlichen Flächen über Flüsse und Bäche [18–20].

Diese abiotischen Veränderungen können aquatische Gemeinschaften erheblich beeinträchtigen. Während bisher oft ein Fokus auf langfristige, graduelle Veränderungen von Umweltparametern gelegt wurde, nimmt die Beachtung von Extremereignissen inzwischen stetig zu. Dabei stehen vor allem langfristige Effekte wie die Regenerationsdauer von Lebensgemeinschaften sowie die Abhängigkeit von Intensität und Häufigkeit der Extremereignisse im Vordergrund.

Phytoplankton – als Basis des aquatischen Nahrungsnetzes und wichtigster aquatischer Primärproduzent – reagiert stark auf

Veränderungen in Temperatur und im Nährstoffhaushalt [8, 21, 22] und ist daher von besonderer Relevanz. Der Energietransfer von Primärproduzenten (wie Phytoplankton) zu Primärkonsumenten (wie Zooplankton) hängt sowohl von der verfügbaren Biomasse als auch von deren Qualität als Nahrung ab [23]. Diese besteht aus der Stöchiometrie sowie der Zusammensetzung von Fettsäuren im Phytoplankton [24]. Die Stöchiometrie des Phytoplanktons beschreibt dabei die elementare Zusammensetzung von Kohlenstoff, Stickstoff und Phosphor in der Zelle [25, 26]. Diese Verhältnisse (üblicherweise dargestellt als C:N:P, C:P, C:N Verhältnisse) sind im Phytoplankton variabel und verändern sich mit den Umweltbedingungen [27], während Konsumenten eher konstante elementare Zusammensetzungen aufweisen. Da Zooplankton jedoch auf die Aufnahme von Nahrung mit variabler Stöchiometrie angewiesen ist, können elementare Ungleichgewichte zwischen den Konsumenten und der vorhandenen Nahrung auftreten [23, 28, 29]. Beispielsweise kann ein niedriges C:Nährstoff Verhältnis in der Nahrung zu einer Limitation an Energie (Kohlenstoff) führen, wohingegen ein hohes Verhältnis eine Nährstofflimitierung verursacht [23]. Veränderungen im Wachstum, der Leistung oder der Zusammensetzung der Primärkonsumentengemeinschaft wirken sich wiederum auf die Sekundärkonsumenten aus [30, 31]. Somit können Extremereignisse kaskadenartige Effekte im gesamten Nahrungsnetz auslösen.

Bisher gibt es nur wenige Studien darüber, wie die Stöchiometrie von Phytoplanktongemeinschaften auf Extremereignisse reagiert, da entweder graduelle Veränderungen untersucht werden oder die Stöchiometrie nicht als gemessene Variable berücksichtigt wird. Als Beispiel für ein Extremereignis untersuchten wir experimentell, wie sich extreme Niederschläge und dadurch verbunden Nährstoffeinträge auf die Stöchiometrie und Biomasse einer natürlichen Planktongemeinschaft auswirken. In der Diskussion setzen wir unsere Ergebnisse in Bezug zu anderen Extremereignissen und diskutieren Prozesse, die die Länge der Erholungsphase beeinflussen.

2 Methoden

2.1 In-situ Mesokosmos-Experiment

Das Mesokosmos-Experiment wurde am See "Erken" in Schweden (59°50'N, 18°38'E) durchgeführt, der Teil des schwedischen Netzwerks für Ökosystemforschung „SITES AquaNet“ ist [32]. Der Erken ist ein großer mesotropher bis eutropher See mit einer durchschnittlichen Tiefe von 9 m [32] einer Trübung von 0,98 NTU und Konzentrationen von 141,64 $\mu\text{g L}^{-1}$ $\text{NO}_3\text{-N}$, 1,3 $\mu\text{g L}^{-1}$ $\text{PO}_4\text{-P}$, 20,4 $\mu\text{g L}^{-1}$ TP sowie 10,3 mg L^{-1} DOC zu Beginn des Experimentes am 7. Juli 2022. Ein Nährstofflimitierungsbioassay hat gezeigt, dass POC (< 105 μm) im Zeitraum des Experimentes im See nicht nährstoff-limitiert war, nach Zugabe aller Nährstoffpulse allerdings eine N-P Co-Limitation vorlag [33].

Zum Start des Experimentes wurde ungefiltertes Seewasser in 16 Polyethylen-Mesokosmen (550 L) gepumpt und begonnen drei verschiedene Niederschlagsszenarien mit der gleichen Gesamtmenge an Nitrat, Phosphat und cDOM zu simulieren. Die Szenarien bildeten unterschiedliche Frequenzen und Chronologien von Regenfällen (und zugehörigem Nährstoffabfluss) über eine simulierte Regenfallperiode von 20 Tagen ab, gefolgt von einer 17-tägigen Erholungsphase (Abbildung 1). Dabei umfassten die Szenarien mehrere kleine und regelmäßige tägliche Zugaben („täglich“), unterschiedlich starke und unregelmäßige Pulse („mittel“), einen ex-

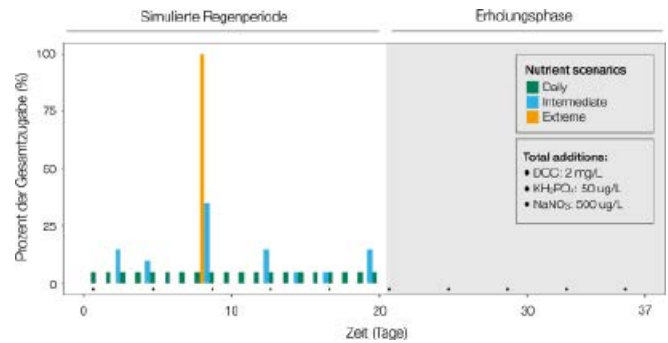


Abb. 1: Experimentelle Nährstoff- und cDOM-Zugaben und Zeitplan des Experiments. Gesamtzugaben (100 %) beziehen sich auf 2 mg L^{-1} gefärbte gelöste organische Substanz (cDOM), 50 $\mu\text{g L}^{-1}$ Phosphor, der hauptsächlich als KH_2PO_4 zugegeben wurde, und 500 $\mu\text{g L}^{-1}$ Stickstoff, der hauptsächlich als NaNO_3 zugegeben wurde. Das Experiment endete nach 37 Tagen. Die Punkte entlang der Zeitreihe markieren die Probenahmen für stöchiometrische Messungen. Die Zeitreihe der gelösten Nährstoffe ist in der ergänzenden Information Abbildung S1 in [33] zu finden. Die Abbildung wurde nach [33] modifiziert.

tremen Puls („extrem“) sowie eine Kontrolle ohne Zugaben („Kontrolle“). Da jedes Szenario viermal repliziert wurde, ergab dies insgesamt 16 Versuchseinheiten. Mehr Informationen zu den Niederschlagsszenarien finden sich in Abbildung 1 und [33].

Dieser Artikel konzentriert sich auf die Stöchiometrie des Sestons, das heißt der im Wasser suspendierten organischen (Plankton) und anorganischen Schwebstoffe (Detritus), während zusätzliche Informationen zur Wassertemperatur, Konzentration von gelöstem Sauerstoff (GS), photosynthetisch aktiver Strahlung und gelösten Nährstoffen in [33] vorliegen.

2.2 Stöchiometrische Analysen

Für die Untersuchung der Stöchiometrie wurde zwischen Seston kleiner als 105 μm („Phytoplankton“) und Seston größer als 105 μm („Mesozooplankton“) unterschieden. Die ursprünglich starke Dominanz der Diatomeen in der Phytoplanktongemeinschaft der kleinen Sestonfraktion nahm in allen simulierten Szenarien (PERMANOVA, $p > 0.05$) zugunsten von Grünalgen und Cyanobakterien zum Ende des Experimentes ab (Happe et al. *i. Vorb.*). Die Wasserproben wurden alle vier Tage aus den Mesokosmen entnommen und zunächst über ein 105 μm Netz gefiltert, wobei das Filtrat separat aufgefangen wurde. Die Partikel auf dem Netz (> 105 μm) wurden in einen Messzylinder zurückgespült, und jeweils die Hälfte des homogenisierten Volumens wurde auf zwei vorgeglühte und säuregespülte Glasfaserfilter (WHATMAN, GF/C-Filter) für partikulären organischen Kohlenstoff und Stickstoff (POC, PON) und für partikulären organischen Phosphor (POP) filtriert. Nach derselben Methodik wurde das zuvor aufgefangene Filtrat für POC/PON und POP für die kleine Größenfraktion (105–0,45 μm) filtriert. Alle Filter wurden bei -20°C eingefroren. Die anschließende Laboranalyse von POC, PON und POP wird ausführlich in [33] beschrieben.

Da zu Beginn des Experimentes eine starke Blüte des Cyanobakteriums *Gloeotrichia echinulata* auftrat, welche die große Sestonfraktion dominierte, wurden einzelne Wasserflöhe (Cladocera) und Ruderfußkrebse (Copepoda) zu Beginn, in der Mitte und am Ende des Experiments per Hand unter Verwendung eines Stereomikroskops (STEMI II, Zeiss) gepickt, um zwischen Mesozoo-

plankton und der verbleibenden großen Sestonfraktion zu unterscheiden. Je nach Verfügbarkeit der Individuen wurden jeweils 5–10 Wasserflöhe und 10 Ruderfußkrebse in vorgewogene Zinnkapseln für die stöchiometrischen Analyse gegeben, bei -20°C eingefroren und anschließend wie in [33] beschrieben im Labor auf POC/PON und POP analysiert. Zusätzlich wurde die Abundanz von Wasserflöhen und Ruderfußkrebsen für dieselben Zeitpunkte quantifiziert, indem konzentrierte (Teil-)Proben unter einem Stereomikroskop mithilfe einer Zählkammer ausgezählt wurden.

2.3 Statistische Auswertung

Die Abundanz des gepickten Zooplanktons wurde verwendet, um den POC-, PON- und POP-Gehalt des Zooplanktons hochzurechnen und ihren Gesamtnährstoffgehalt von der großen Sestonfraktion abzuziehen. Für jeden Zeitpunkt wurden die partikulären molaren Verhältnisse von C:N, C:P und N:P für die kleine Sestonfraktion, sowie das C:N-Verhältnis für die große Sestonfraktion, das Gesamtzooplankton und die Wasserflöhe und Ruderfußkrebse separat berechnet.

Um die Szenario-Effekte mit der Kontrolle in Beziehung zu setzen, wurden für jeden Mesokosmos und Tag Log-Response-Ratios (LRRs, zu deutsch: Logarithmische Antwortverhältnisse) berechnet, das heißt der natürliche Logarithmus jedes Szenarios geteilt durch den Mittelwert der Kontrollen. Die Variabilität innerhalb der Kontrollen wurde berechnet, indem jede Kontrollereinheit durch den Kontrollmittelwert dividiert wurde [34].

Um langfristige Effekte der Szenarien zu vergleichen, wurde die Erholung beziehungsweise Rückkehr zu Kontrollbedingungen als LRR des letzten Probenahmetages [35] für alle vorliegenden stöchiometrischen Verhältnisse und die Biomasse der Größenfraktionen berechnet. Dabei kann ein Wert von 0 als vollständige Erholung interpretiert werden. Die Werte der Erholung wurden vor der Verwendung in statistischen Analysen auf absolute Werte standardisiert [35]. Zusätzliche Stabilitätsberechnungen finden sich in [33].

Signifikante Unterschiede der Langzeiteffekte auf die funktionelle Stabilität (Erholung von Biomasse und stöchiometrischen Verhältnissen) zwischen den Szenarien wurden in Kruskal-Wallis einfaktoriellen ANOVAs unter Verwendung der „kruskal_test“-Funktion im „rstatix“-Paket [36] mit anschließenden Conover-Iman Mehrfachvergleichstests anhand der „ConoverTest“-Funktion im „DescTools“-Paket [37] identifiziert. Um Unterschiede in der Biomasse und den C:N-Verhältnissen zwischen den beiden Zooplanktongruppen und Szenarien zu identifizieren, wurden nicht-parametrische zweifaktorielle Varianzanalysen (Scheirer-Ray-Hare-Erweiterung des Kruskal-Wallis-Tests) mithilfe der „scheirerRayHare“-Funktion im „rcompanion“-Paket [38] durchgeführt.

Alle statistischen Ergebnisse wurden als signifikant für ein Signifikanzlevel von $\alpha = 0,05$ interpretiert und unter Verwendung der R Version 4.2.3 [39] durchgeführt. Alle Abbildungen wurden mit dem „ggplot2“-Paket [40] erstellt.

2.4 Einordnung der Ergebnisse des Experiments

Unsere Ergebnisse der gelösten Sauerstoffkonzentration (GS) und des POC der kleinen Sestonfraktion zeigen, dass sich das mittlere und tägliche Szenario im zeitlichen Verlauf kaum unterschieden, jedoch nach einem initialen, graduellen Anstieg konstant höhere Werte als die Kontrolle aufwiesen. Im Gegensatz dazu führte das

extreme Regenereignis an Tag 8 zu einem kurzfristigen, aber deutlichen Anstieg wonach eine schnelle und vollständige Rückkehr zu Kontrollwerten erfolgte. Die maximalen POC-Werte fielen im Vergleich zur GS niedriger aus, was auf die geringere zeitliche Auflösung der Messungen zurückzuführen ist.

Insgesamt folgt daraus eine hohe Stabilität der Biomasse nach dem Extremregenereignis, die in Abbildung 2 als vollständige Erholung zu erkennen ist. Die Mehrfachpuls-Szenarien (täglich und mittel) wichen hingegen deutlich von den Kontrollbedingungen ab und zeigten daher keine Erholung am Ende des Experiments.

Das C:N-Verhältnis zeigte ein ähnliches Muster mit einer vollständigen Erholung nach dem Extremereignis und einer leichten Auslenkung zu niedrigeren Werten in den Mehrfachpuls-Szenarien.

Die Verhältnisse mit P hingegen zeigten einen umgekehrten Effekt: Infolge des Extremereignisses nahm der Anteil von P im Verhältnis zu C und N zu und erholte sich bis zum Ende des Experiments nicht. Dies deutet auf einen P-getriebenen Luxuskonsum hin [41, 42] und bedeutet, dass die Zellen mehr Phosphor aufnahmen, als sie unmittelbar für ihr Wachstum benötigten, und somit einen Überschuss für Zeiten der Knappheit oder Limitation speicherten. Damit konnten sie sich Phosphorreserven anlegen, während ihre Biomasse gleichzeitig unverändert blieb.

Bei den Mehrfachpuls-Szenarien nahmen sowohl P als auch N im Verhältnis zu C leicht zu, blieben jedoch im Gleichgewicht zueinander. Dies deutet – zusammen mit der Biomassezunahme – auf eine höhere Effizienz der Ressourcennutzung hin [42]. Somit wandelten die Gemeinschaften Nährstoffe effektiver in Biomasse um, was sich in einem höheren Biomasseanstieg pro Einheit N oder P widerspiegelte.

Vergleicht man diese Biomasse-Ergebnisse nun mit den Effekten auf *Gloeo-trichia* und dem Mesozooplankton (Abbildung 3), zeigt sich ein signifikanter Unterschied zwischen den Organismengruppen ($H = 14,95$; $p < 0.001$). Während *Gloeo-trichia* im Vergleich zur Kontrolle insgesamt eine starke Zunahme erfährt, zeigt die Mesozooplankton-Biomasse eine leichte Abnahme. Mit Blick auf die Szenarien zeigt sich die ausgeprägte *Gloeo-trichia*-Blüte jedoch ausschließlich infolge der Mehrfachpulse, nicht nach dem Extremereignis. Vermutlich wurden die Rekrutierungsphase und die pelagische Teilung zu Beginn einer potenziellen Blüte durch das Extremereignis gestört [43], da dies durch einen starken Puls von farbigem gelöstem organischem Material mit einer plötzlichen Lichtreduktion einher ging [33]. Vorausgegangene Studien zeigten bereits, dass stickstofffixierende Cyanobakterien (wie *Gloeo-trichia*) unter lichtlimitierten Bedingungen infolge zunehmender Braunfärbung von Seen zurückgehen [44], weshalb auch hier die Lichtverfügbarkeit eine entscheidende Rolle gespielt haben kann.

Während die Zooplanktonbiomasse insgesamt abnahm, stieg das C:N-Verhältnis leicht an, was auf einen geringeren Kohlenstoffanteil relativ zu Stickstoff hindeutet. Eine Differenzierung zeigt, dass die Biomasse der Ruderfußkrebse (Copepoda) stärker abnahm als die der Wasserflöhe (Cladocera) mit der Folge einer Dominanzverschiebung von Ruderfußkrebsen zu Wasserflöhen [33] ausgelöst durch die Regenfall-Szenarien. Zwischen den Szenarien zeigte sich jedoch kein signifikanter Effekt ($H = 0,28$; $p = 0.87$), wobei das Extremereignis stets zu geringsten Biomassewerten tendierte. Der Wettbewerbsvorteil der Wasserflöhe lässt sich durch ihre niedrigeren spezifischen N:P-Verhältnisse [45, 46] und den Rückgang der C:P und N:P-Verhältnisse im Phytoplankton erklären, wodurch P-reicheres Phytoplankton den Wasserflöhen eine qualitativ hochwertige Nährstoffzusammensetzung bot.

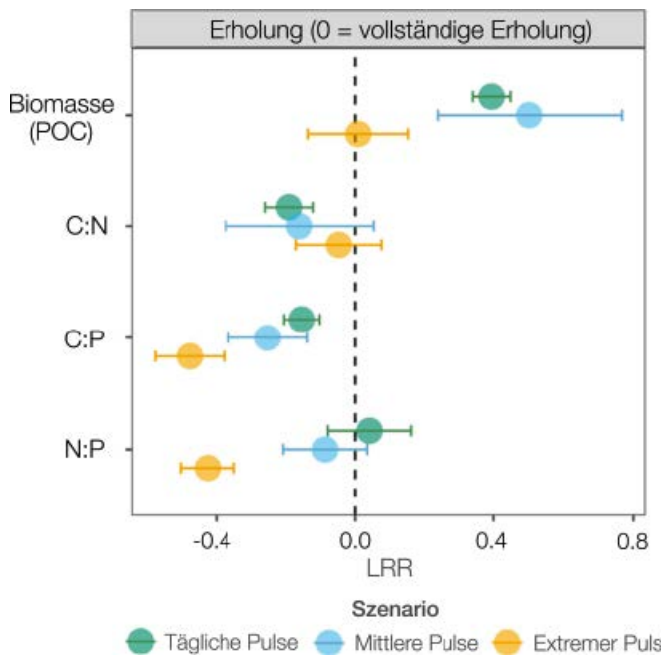


Abb. 2: Erholung als Maße für die funktionelle Stabilität des kleinen Sestons (<105 µm), das heißt der Biomasse (POC) und aller stöchiometrischen Verhältnisse (als Molverhältnisse). Ein Erholungswert von 0 bedeutet eine vollständige Erholung. Die Fehlerbalken stellen Standardabweichungen dar. Die Zeitreihe der logarithmischen Reaktionsverhältnisse (LRRs) und weitere Stabilitätsmaße sind in [33] zu finden.

2.5 Gemeinschafts-Stöchiometrie in anderen Extremereignissen

Auf der Gemeinschaftsebene gibt es zu den Effekten von Extremereignissen auf die Stöchiometrie von Phytoplankton bisher nur wenige Studien. Kürzlich hat zum Beispiel eine neue Studie den Effekt von Hitzewellen auf die Stöchiometrie von Süßwasserphytoplanktongemeinschaften experimentell untersucht [47], wobei Zooplankton, dem eine natürliche Phytoplanktongemeinschaft unter Hitzewelleneinfluss gefüttert wurde, eine geringere Gemeinschaftsbiomasse erreichte als unter konstanter Erwärmung und Kontrollbedingungen. Zusammen mit den Ergebnissen aus unserer Studie verdeutlicht dies, dass die Art und Weise, wie Energie oder Ressourcen in aquatische Systeme eingetragen werden, entscheidende Auswirkungen auf die Kopplung zwischen Phytoplankton und Zooplankton und somit auf Ökosystemfunktionen hat.

Eine zentrale Frage in Bezug auf Extremereignisse ist auch, wie lange eine Rückkehr (Erholung) zurück zu Ausgangsbedingungen dauert. In unserer Studie war die Stöchiometrie des Phytoplanktons einen Monat nach dem extremen Regenereignis noch verschoben, während sich die Biomasse bereits nach einer Woche erholt hatte. Also ist auch die betrachtete Antwortvariable entscheidend: Zieht man ausschließlich Biomasse (Nahrungsquantität) als Phytoplanktonantwort heran, würde man die Effekte auf Zooplankton als Primärkonsumenten unterschätzen, da die Stöchiometrie (Nahrungsqualität) längerfristig verändert bleibt. Generell hängt die Erholung nach Extremereignissen von der Intensität und Dauer ab [17], wobei es bei starken oder langanhaltenden Ereignissen auch zu langfristigen Verschiebungen des Regimes kommen kann, deren Erholung mehrere Jahre oder länger dauert [2]. Beispielsweise zeigte eine Langzeitstudie am einem kleinen, fla-

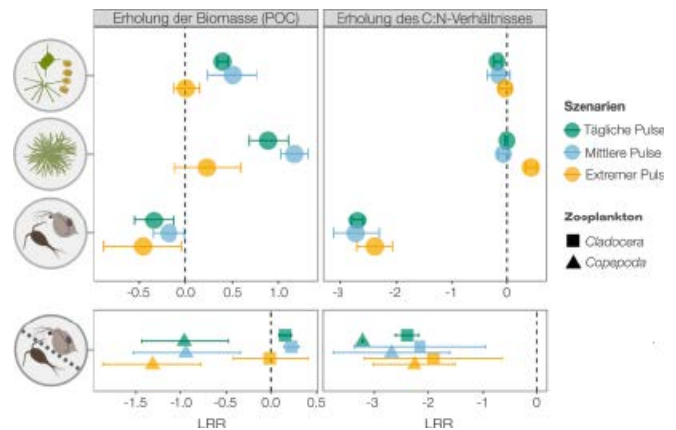


Abb 3: Erholung der Biomasse und der C:N-Verhältnisse in der kleinen Sestonfraktion, großen Sestonfraktion, im gesamten Zooplankton, sowie aufgeteilt in Copepoda und Cladocera (von oben nach unten). Ein Wert von 0 bedeutet eine vollständige Wiederherstellung. Die Fehlerbalken zeigen die Standardabweichungen. Die Abbildung wurde nach [33] modifiziert.

chen See in Deutschland nach einem extremen Bräunungsereignis (das heißt eine Braunfärbung des Wassers durch einen erhöhten Eintrag von gefärbtem, gelöstem, organischen Material (cDOM) und Nährstoffen infolge einer Überflutung) noch sieben Jahre später 1,5 bis 2-fach erhöhte Werte an gelöstem organischen Kohlenstoff und Gesamtphosphor [48]. Eine langfristige Veränderung dieser spezifischen Umweltparameter impliziert auch eine veränderte Phytoplanktonstöchiometrie.

2.6 Welche Prozesse bestimmen die Erholungszeit?

Sowohl bei extremen Niederschlägen als auch bei anderen Arten von Extremereignissen hängt die Dauer des Erholungsprozesses zunächst von der Intensität und Dauer der Störung ab [2, 49]. Häufig gilt: Je intensiver und langanhaltender ein Ereignis, desto länger der Erholungsprozess [17]. Zusätzlich können spezifische Eigenschaften eines Sees die Erholung nach Extremereignissen beeinflussen. Beispielsweise erholen sich Seen mit größeren Einzugsgebieten, Verbindungen zu ganzjährig wasserführenden Flüssen und mit kurzer Verweildauer des Wassers schneller als isolierte Seen [50]. Auch die Anpassungen und Reaktionen der Biota können die Erholungszeit beeinflussen, wobei eine hohe Diversität mit einer höheren Stabilität einher geht [51, 52].

Zusätzlich gibt es eine Reihe an Maßnahmen, die die Erholung von Seen nach Extremereignissen beschleunigen oder ihre Anfälligkeit verringern können [2]. Zunächst ist ein Verständnis der ökologischen Mechanismen der Erholung und der Stabilität von Systemen eine wichtige Grundlage, um Maßnahmen zu formulieren. Für extreme Niederschlagsereignisse, die typischerweise zu erhöhten Nährstoffeinträgen oft verbunden mit einem Anstieg an Huminstoffen und einer Verringerung der Lichtverfügbarkeit im Wasser führen [18, 48], sind die wirksamsten Maßnahmen die Verringerung der Einträge durch eine Steuerung der Düngung, sowie durch Erosionsschutz und der Anlage von Pufferzonen entlang zufließender Flüsse und Uferbereiche [2, 53, 54]. Je nach Fall können auch in-situ Maßnahmen wie die Verringerung interner Nährstofffreisetzung („Sediment Capping“), die Förderung der ökologischen Resilienz durch Fischbestandsmanagement oder der Ansiedlung submerser Makrophyten sinnvolle Maßnahmen sein [2, 55, 56].

3 Fazit

Die Ergebnisse unserer Mesokosmos-Studie zeigen, dass das Verständnis der Erholung des Phytoplanktons nach einem Extremereignis durch die alleinige Betrachtung der Biomasse, welche die Nahrungsmenge für höhere trophische Ebenen bestimmt, nicht ausreichend ist. Um potenzielle Effekte von Extremereignissen auf der Ebene der Primärkonsumenten (zum Beispiel Zooplankton) einordnen zu können, muss auch die Stöchiometrie (als Nahrungsqualität) berücksichtigt werden. Die Stöchiometrie des Phytoplanktons findet jedoch gerade im Hinblick auf Extremereignisse noch wenig Beachtung und sollte daher bei zukünftigen Studien berücksichtigt werden, um bessere Vorhersagen zu ermöglichen. Eine Aufnahme dieses Parameters in bestehende Monitoring-Programme würde zudem zu zusätzlichen, wertvollen Daten für Beobachtungszeitreihen liefern.

In der Forschung zu Extremereignissen ist es der nächste Schritt, zu berücksichtigen, dass diese Ereignisse häufig nicht isoliert, sondern gleichzeitig oder nacheinander auftreten [2]. So treten beispielsweise extreme Niederschläge und Stürme häufig gemeinsam auf und Hitzewellen werden oft von einzelnen Starkniederschlägen begleitet [57].

Um die ökologische Resilienz von Seen gegenüber zukünftigen Extremereignissen nachhaltig zu erhöhen, benötigen wir ein tieferes Verständnis der ökologischen Mechanismen, welche die Erholung und Stabilität von Systemen beeinflussen. Dabei können sowohl experimentelle Forschung als auch gezieltes Monitoring eine wichtige Rolle spielen, um die Formulierung von Maßnahmen zu unterstützen.

Dank

Wir möchten uns bei allen bedanken, die am Mesokosmos-Experiment teilgenommen haben: Nils Kreuter, William Colom, Dolly

Anzeige

TIPPS ZUM THEMA



Tagung

RegenwasserTage
23./24. Juni 2026
Leipzig
930,00 € / 775,00 €***



Kurs

DWA-geprüfte
Fachplaner*innen
Starkregenvorsorge
31.08. – 18.09.2026
Kassel
1.980,00 € / 1.650,00 €**



DWA-M 606

Grundlagen und
Maßnahmen der
Seentherapie
August 2024
155 Seiten, A4
Print 214,00 €*
E-Book 186,00 €*
Kombi 270,00 €*

* Fördernde Mitglieder erhalten 20% Rabatt
** Mitgliederpreis

Kothawala, Berenike Bick, Bence Buttyán, Bence Gergác, Congcong Jiao, Gabriela Agreda López, Don Pierson, Jorrit Mesman, Katerina Symiakaki, Jimmy Clifford Oppong, Nusret Karakaya, Pelin Ertürk Ari und Akif Ari. Diese Studie wurde ermöglicht durch die schwedische Infrastruktur für Ökosystemforschung, in diesem Fall im Erken-Labor, und das EU-Projekt H2020-INFRAIA (Nr. 871081) AQUACOSM-plus Network of Leading Ecosystem Experimental AQUATIC MesoCOSM Facilities Connecting Rivers, Lakes, Estuaries, and Oceans in Europe and beyond – finanziert von der Europäischen Kommission. Die schwedische Infrastruktur für Ökosystemforschung wird durch den schwedischen Forschungsrat unter der Fördernummer 2017-00635 finanziert. A.H. wurde durch ein Forschungsstipendium des Deutschen Akademischer Austauschdienstes (DAAD) für Doktoranden (Nr. 57556281) unterstützt.

Literatur

- [1] IPCC, Climate change 2023. Synthesis report. Summary for policy-makers., 2023.
- [2] Woolway, R.I. et al. (2025) Extreme and compound events in lakes. *Nature Reviews Earth & Environment* 6 (9), 593–611.
- [3] Oliver, E.C.J. et al. (2021) Marine Heatwaves. *Annual Review of Marine Science*, Vol 13, 2021 13, 313–342.
- [4] Lepore, C. et al. (2021) Future Global Convective Environments in CMIP6 Models. *Earths Future* 9 (12).
- [5] Kotz, M. et al. (2024) Constraining the Pattern and Magnitude of Projected Extreme Precipitation Change in a Multimodel Ensemble. *Journal of Climate* 37 (1), 97–111.
- [6] Ali, H. et al. (2021) Global Scaling of Rainfall With Dewpoint Temperature Reveals Considerable Ocean-Land Difference. *Geophysical Research Letters* 48 (15).
- [7] Szydlowski, D.K. et al. (2025) Aquatic heatwaves increase surface chlorophyll concentrations in experimental and reference lakes. *Limnology and Oceanography Letters* 10 (4), 453–463.
- [8] Jeppesen, E. et al. (2021) Nutrient Loading, Temperature and Heat Wave Effects on Nutrients, Oxygen and Metabolism in Shallow Lake Mesocosms Pre-Adapted for 11 Years. *Water* 13 (2).
- [9] Soulié, T. et al. (2022) Functional stability of a coastal Mediterranean plankton community during an experimental marine heatwave. *Front. Mar. Sci.* 9, 831496.
- [10] Jiang, L. et al. (2025) Sustained Heatwaves Reshape the Phytoplankton-Zooplankton Community Structure in Freshwater Ecosystems: A Case Study of Shengjin Lake. *Ecol Evol* 15 (11), e72460.
- [11] Li, N. et al. (2023) The unprecedented 2022 extreme summer heatwaves increased harmful cyanobacteria blooms. *Science of the Total Environment* 896.
- [12] Johnk, K.D. et al. (2008) Summer heatwaves promote blooms of harmful cyanobacteria. *Global Change Biology* 14 (3), 495–512.
- [13] Bartosiewicz, M. et al. (2019) Effects of climate change and episodic heat events on cyanobacteria in a eutrophic polymictic lake. *Science of the Total Environment* 693.
- [14] Woolway, R.I. and Merchant, C.J. (2019) Worldwide alteration of lake mixing regimes in response to climate change. *Nature Geoscience* 12 (4), 271–276.
- [15] Huisman, J. et al. (2004) Changes in turbulent mixing shift competition for light between phytoplankton species. *Ecology* 85 (11), 2960–2970.
- [16] Stockwell, J.D. et al. (2020) Storm impacts on phytoplankton community dynamics in lakes. *Global Change Biology* 26 (5), 2756–2784.
- [17] Jennings, E. et al. (2012) Effects of weather-related episodic events in lakes: an analysis based on high-frequency data. *Freshwater Biology* 57 (3), 589–601.
- [18] Roulet, N. and Moore, T.R. (2006) Browning the waters. *Nature* 444, 283–284.
- [19] Hinton, M.J. et al. (1997) The Significance of Storms for the Concentration and Export of Dissolved Organic Carbon from Two Precambrian Shield Catchments. *Biogeochemistry* 36 (1), 67–88.
- [20] Jeppesen, E. et al. (2009) Climate change effects on runoff, catchment phosphorus loading and lake ecological state, and potential adaptations. *J Environ Qual* 38 (5), 1930–41.

- [21] Gerhard, M. et al. (2019) Phytoplankton community responses to temperature fluctuations under different nutrient concentrations and stoichiometry. *Ecology* 100(11), e02834.
- [22] Heinrichs, A.L. et al. (2025) Temperature-dependent responses to light and nutrients in phytoplankton. *Ecology* 106 (3), e70027.
- [23] Frost, P.C. et al. (2006) Threshold elemental ratios of carbon and phosphorus in aquatic consumers. *Ecology Letters* 9 (7), 774–779.
- [24] Thomas, P.K. et al. (2022) Elemental and biochemical nutrient limitation of zooplankton: A meta-analysis. *Ecology Letters* 25 (12), 2776–2792.
- [25] Geider, R. and La Roche, J. (2002) Redfield revisited: variability of C:N:P in marine microalgae and its biochemical basis. *Eur. J. Phycol.* 37 (1), 1–17.
- [26] Hessen, D.O. et al. (2013) Ecological stoichiometry: An elementary approach using basic principles. *Limnol. Oceanogr.* 58 (6), 2219–2236.
- [27] Tanioka, T. and Matsumoto, K. (2020) A meta-analysis on environmental drivers of marine phytoplankton C:N:P. *Biogeosciences* 17 (11), 2939–2954.
- [28] Urabe, J. and Sterner, R.W. (1996) Regulation of herbivore growth by the balance of light and nutrients. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 93, 9465–9469.
- [29] Elser, J.J. et al. (2001) Nutrient limitation reduces food quality for zooplankton: Daphnia response to seston phosphorus enrichment. *Ecology* 82 (3), 898–903.
- [30] Urabe, J. et al. (2003) Stoichiometric impacts of increased carbon dioxide on a planktonic herbivore. *Global Change Biology* 9 (6), 818–825.
- [31] van de Waal, D.B. et al. (2010) Climate-driven changes in the ecological stoichiometry of aquatic ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 8 (3), 145–152.
- [32] Urrutia-Cordero, P. et al. (2021) SITES AquaNet: An open infrastructure for mesocosm experiments with high frequency sensor monitoring across lakes. *Limnology and Oceanography: Methods* 19 (6), 385–400.
- [33] Happe, A. et al. (2025) Nutrient pulse scenarios drive contrasting patterns in the functional stability of freshwater phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 70: 99–112.
- [34] Urrutia-Cordero, P. et al. (2021) Integrating multiple dimensions of ecological stability into a vulnerability framework. *Journal of Ecology* 110, 374–386.
- [35] Hillebrand, H. et al. (2018) Decomposing multiple dimensions of stability in global change experiments. *Ecology Letters* 21 (1), 21–30.
- [36] Kassambara, A. (2023) `rstatix`: Pipe-Friendly Framework for Basic Statistical Tests. R package version 0.7.2, <https://CRAN.R-project.org/package=rstatix>.
- [37] Signorell, A. et al. (2022) DescTools: Tools for descriptive statistics. R package version 0.99.47.
- [38] Mangiafico, S.S. (2023) `rcompanion`: Functions to Support Extension Education Program Evaluation. version 2.4.34. Rutgers Cooperative Extension. New Brunswick, New Jersey. <https://CRAN.R-project.org/package=rcompanion>.
- [39] R Core Team, R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>, 2023.
- [40] Wickham, H., `ggplot2`: elegant graphics for data analysis. Springer-Verlag New York., 2016.
- [41] Sterner, R.W. and Elser, J.J. (2002) Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere., Princeton University Press.
- [42] Hodapp, D. et al. (2019) “Unifying” the concept of resource use efficiency in ecology. *Frontiers in Ecology and Evolution* 6.
- [43] Barbiero, R.P. (1993) A contribution to the life history of the planktonic cyanophyte *Gloeotrichia echinulata*. *Arch. Hydrobiol.* 127, 87–100.
- [44] Lyche Solheim, A. et al. (2024) Lake browning counteracts cyanobacteria responses to nutrients: Evidence from phytoplankton dynamics in large enclosure experiments and comprehensive observational data. *Glob Chang Biol* 30 (1), e17013.
- [45] Andersen, T. and Hessen, D.O. (1991) Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton. *Limnology and Oceanography* 36 (4), 807–814.
- [46] Schatz, G.S. and McCauley, E. (2007) Foraging behavior by *Daphnia* in stoichiometric gradients of food quality. *Oecologia* 153 (4), 1021–30.
- [47] Kim, J.O. et al. (2024) Heatwave-mediated decreases in phytoplankton quality negatively affect zooplankton productivity. *Functional Ecology* 38 (4), 778–791.
- [48] Kazanjian, G. et al. (2021) Incomplete recovery of a shallow lake from a natural browning event. *Freshwater Biology* 66 (6), 1089–1100.
- [49] Thayne, M.W. et al. (2022) Antecedent lake conditions shape resilience and resilience of a shallow lake ecosystem following extreme wind storms. *Limnology and Oceanography* 67, S101–S120.
- [50] Olsson, F. et al. (2022) Can reductions in water residence time be used to disrupt seasonal stratification and control internal loading in a eutrophic monomictic lake? *Journal of Environmental Management* 304.
- [51] Yachi, S. and Loreau, M. (1999) Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96 (4), 1463–1468.
- [52] Loreau, M. et al. (2021) Biodiversity as insurance: from concept to measurement and application. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 96 (5), 2333–2354.
- [53] Petersen, R.J. et al. (2021) Three decades of regulation of agricultural nitrogen losses: Experiences from the Danish Agricultural Monitoring Program. *Science of the Total Environment* 787.
- [54] Jeppesen, E. et al. (1999) Lake and catchment management in Denmark. *Hydrobiologia* 395, 419–432.
- [55] Hilt, S. et al. (2006) Restoration of submerged vegetation in shallow eutrophic lakes - : A guideline and state of the art in Germany. *Limnologia* 36 (3), 155–171.
- [56] Hupfer, M. et al. (2016) Long-term efficiency of lake restoration by chemical phosphorus precipitation: Scenario analysis with a phosphorus balance model. *Water Research* 97, 153–161.
- [57] Sauter, C. et al. (2023) Temporally compounding heatwave-heavy rainfall events in Australia. *International Journal of Climatology* 43 (2), 1050–1061.

Autorinnen

Anika Happe

Institute for Chemistry and Biology of the Marine Environment (ICBM)

Carl von Ossietzky Universität Oldenburg
Schleusenstraße 1
26382 Wilhelmshaven

E-Mail: anika.happe@uni-oldenburg.de

Silke Langenheder

Department of Ecology and Genetics/Limnology, Uppsala University
Norbyvägen 18 D
752 36 Uppsala
Schweden

E-Mail: silke.langenheder@ebc.uu.se

Maren Striebel

Institute for Chemistry and Biology of the Marine Environment (ICBM)

Carl von Ossietzky Universität Oldenburg
Schleusenstraße 1
26382 Wilhelmshaven

E-Mail: maren.striebel@uni-oldenburg.de

KW