

Nationalpark Unteres Odertal (Hrsg.)

BEITRÄGE AUS DEM NATIONALPARK UNTERES ODERTAL - BAND 1/2016

**Daten vom Fluss: Wissenschaftliche Untersuchungen
und aktuelle Anwendungsaspekte in Auenlandschaften**

Unter der Schirmherrschaft der Ministerin für Wissenschaft, Forschung und Kultur des Landes Brandenburg, Frau Dr. Münch

Nationalpark
Unteres Odertal



INHALTSVERZEICHNIS

1	Internationale Auentagung im Nationalpark Unteres Odertal "Daten vom Fluss".....	1
	<i>Jana Chmielecki</i>	
2	Renaturierung des Wasserhaushalts im Nationalpark Unteres Odertal.....	3
	<i>Michael Tautenhahn, Michael Voigt</i>	
3	Zur Eiszeitlichen und Nacheiszeitlichen Genese des Unteren Odertals zwischen Hohensaaten und Gartz	11
	<i>Olaf Juschus</i>	
4	Deutsch-polnische Zusammenarbeit.....	15
	<i>Jana Chmielecki, Jens Meisel</i>	
5	Versuch der naturschutzfachlichen Bewertung von Fließgewässern mittels eines einfachen Verfahrens.....	19
	<i>Andrzej Jermaczek</i>	
6	Auveg - eine bundesweite Datenbank der Vegetation von Flussauen.....	26
	<i>Peter J. Horchler</i>	
7	Erfassungsmethoden für sich schnell ändernde Systeme - der "dynamische Methodenmix".....	32
	<i>Peter Fischer</i>	
8	Auenböden in Brandenburg.....	37
	<i>Beate Gall, Niko Roßkopf, Albrecht Bauriegel, Dieter Kühn</i>	
9	Spuremetalle in Auensedimenten des mittleren Abschnitts des Flusses Oder.....	42
	<i>Aleksandra Ibragimow, Barbara Walna, Marcin Siepak</i>	
10	Daten vom Fluss - Grenzen und Möglichkeiten einer Stickstoff- und Phosphorretentionsmodellierung in Auen auf Landschaftsebene.....	47
	<i>Stephanie Natho</i>	
11	Protection of alluvial wetlands in the mouth of the Warta river valley.....	53
	<i>Lesław Wolejko</i>	
12	Fledermäuse im Nationalpark Unteres Odertal.....	59
	<i>Jörn Horn</i>	
13	Ökosystemare Umweltbeobachtung in den Gewässern des Biosphärenreservates "Flusslandschaft Elbe - Brandenburg".....	63
	<i>Timm Kabus</i>	

14	Vegetationsentwicklung in der Aue des Nationalparks Unteres Odertal.....	67
	<i>Ninett Hirsch, Philipp Kohler, Jana Chmielecki</i>	
15	Lebensstrategien seltener Strompflanzen.....	74
	<i>Katja Geißler, Axel Gzik</i>	
16	Dynamische Graslandbiozönosen an der Elbe.....	79
	<i>Thomas Lüdicke, Oliver Brauner, Robert Probst, Vera Luthardt</i>	
17	Das Dynamische Grünlandmanagement im Nationalpark Unteres Odertal.....	85
	<i>Nanett Nahs</i>	
18	Master Plan Ems 2050.....	91
	<i>Peter Pauschert</i>	
19	Auwaldentwicklung im Deichvorland der Oder.....	96
	<i>Jens Thormann</i>	
20	Primärsukzessin und Initialbodenbildung.....	101
	<i>Marius Stapelfeldt</i>	
21	Analyse der Einnischung der Hohen Weide (<i>Salix rubens</i>) in den hydrologischen Gradienten an der Unteren Mittelelbe.....	107
	<i>Julia Stäps, Peter Horchler</i>	
22	Die Entwicklung der Ufervegetation an Bundeswasserstraßen nach Einstellung anthropogener Aktivitäten.....	112
	<i>Sarah Harvolk-Schöning, Lisa Hauer</i>	
23	Was die Aue für uns leistet.....	118
	<i>Inga Willecke</i>	
24	Wetland products: Nachhaltiges Baumaterial aus Schilf und Rohrkolben.....	123
	<i>Aldert van Weeren</i>	
25	Einfluss der Landbedeckung auf die hydromorphologische Qualität ausgewählter Fließgewässer des Hügellandes in Polen.....	127
	<i>Rafał Kozłowski, Joanna Przybylska</i>	
26	Verbesserung des Auenwasserhaushaltes am Beispiel der Lippeaue im Kreis Soest.....	132
	<i>Joachim Drüke, Birgit Beckers, Roland Loerbrocks</i>	

10 Daten vom Fluss:

Grenzen und Möglichkeiten einer Stickstoff- und Phosphorretentionsmodellierung in Auen auf Landschaftsebene

Stephanie Natho

Zusammenfassung

Diese Arbeit präsentiert eine Methode, die es ermöglicht, auf Landschaftsebene die Nährstoffretention in der Aue abhängig vom aktuellen Abfluss zu berechnen. Die bei einem Hochwasserereignis überflutete Auenfläche und die einströmende Nährstofffracht sind die wichtigsten Parameter zur Modellierung der Nährstoffretention auf Landschaftsebene und waren bislang noch nicht quantifizierbar. Erarbeitet wurde der Ansatz anhand der unterschiedlich stark beeinträchtigten Auen der Flüsse Elbe, Rhein und Main und nun erstmals auf die Auen der Weser übertragen. Im Hochwasserfall - hier jeder Abfluss größer als der langjährige Mittlere (MQ), der zu einer Überflutung der Aue führt - wird der Großteil der Jahresnährstofffracht transportiert (an der Elbe bis zu 86 % für Stickstoff und 62 % für Phosphor) und kann durch verschiedene Retentionsprozesse (hauptsächlich Denitrifikation und Sedimentation) in überfluteten Auen zurückgehalten werden. Hierfür sind insbesondere kleine und häufige Hochwasser in gut an das Gerinnebett angebondenen Auen von Bedeutung. An der Elbe führt deren vergleichsweise gute Anbindung zu monatlichen Retentionswerten von bis zu 12 % für Stickstoff (N) und 10 % für Phosphor (P), während insbesondere an Main und Weser die Auenretention weniger als 1 % der Jahresfracht ausmacht. Die Rheinauen sind sehr unterschiedlich in ihrer Anbindung an das Überflutungsregime. Aufgrund der prinzipiell hohen Fließgeschwindigkeit des Rheins ist der Anteil der einströmenden Fracht allerdings geringer als bei den anderen Flüssen, so dass auch in hochwasserreichen Jahren eine maximale Jahresretention von 1 % nicht überschritten wird.

Keywords: Nährstoffretention, Auen, Modellierung, Landschaftsebene

Einleitung

Der Nährstoffrückhalt ist eine bedeutende unter den vielen Ökosystemfunktion von Auen. Schon 1995 bezeichnete Mitsch Auen als „Nieren der Landschaft“ (Mitsch 1995). Ihr Potenzial Stickstoff und Phosphor zurückzuhalten, wurde als Äquivalent der Vermeidungskosten durch den Einsatz von Kläranlagen, für Deutschland berechnet und mit etwa 500 Mio. € angegeben (Scholz et al. 2012). Allerdings bezieht sich die Berechnung des Potenzials auf eine Auenfläche, welche statistisch einmal in 100 Jahren überflutet wird (HQ100). Wie hoch ist aber die Nährstoffrückhaltfunktion bezogen auf das aktuelle Überflutungsregime innerhalb eines Jahres einzuschätzen?

Zu Beginn des Projektes im Jahre 2010 war gerade der Auenzustandsbericht erschienen (BMU & BfN 2009), welcher den Auen einen Verlust von bis zu 90 % Auenfläche an großen Flüssen und den ver-

bliebenen Auenresten einen schlechten Zustand bescheinigte. Zeitgleich wurde von Schulz-Zunkel et al. (2012) der erwähnte Ansatz zur Berechnung der Nährstoffrückhaltfunktion auf der Basis der Auenkulisse des Auenzustandes entwickelt (Natho



Abbildung 1: Unterschiedlich ausgebaute Flussläufe mit ihren Auen. Fotos: Stephanie Natho

et al. 2013). Bis dato war der Nährstoffrückhalt in deutschen Auen auf Landschaftsebene noch nicht untersucht, so dass mit dem vorliegenden Projekt Neuland beschränkt wurde. Während der Projektlaufzeit konnten die entscheidenden Parameter zur Modellierung der Nährstoffretention identifiziert, durch Messdaten abgeleitet und mit verschiedenen empirischen Retentionsmodellen gekoppelt werden (Natho & Venohr 2012, Natho et al. 2013). Dabei bildeten nicht Messdaten des Nährstoffrückhaltes in den unterschiedlich stark degradierten Auen von Rhein, Main und Elbe (Abbildung 1) die Grundlage, sondern hauptsächlich Messdaten vom Fluss, da es in Deutschland kein repräsentatives Auenmonitoring bezüglich Nährstoffen gibt. Die wichtigsten Ergebnisse und methodischen Aspekte, die gleichzeitig Grenzen und Möglichkeiten aufzeigen, wie auch der erstmalige Transfer der Ansätze auf die Weser mittels Hochwassergefahrenkarten werden im Folgenden dargestellt.

Methoden

Für die Modellierung der Nährstoffretention sind das Wissen um Transportmechanismen und Re-

tentionsprozesse durch theoretisches Wissen, aber auch um die Flussfracht (jährliche Berechnungsmethode nach OSPAR (2008)) über aktuelle Pegel- und Gütemessstationen essentiell. Mit der Software FLYS der BfG (FLYS 2.1.3, BfG (2009)) visualisierte Überflutungsflächen und -tiefen wurden für knapp 1070 Flusskilometer von Rhein, Main und Elbe (für Details siehe bspw. in Natho et al. 2013) herangezogen, um diese Angaben bezogen auf statistische Überflutungshäufigkeiten mit aktuellen Pegel- und Gütemessstationen zu koppeln (Abbildung 2). Hierdurch ist es möglich, die einströmende Nährstofffracht sowie eine vom Abfluss abhängige Überflutungsfläche für den betreffenden Auenabschnitt (als % der HQ100-Aue) abzuleiten (Natho & Venohr 2012, Natho & Venohr 2014). Der Abfluss ist hier als relatives Maß durch das Verhältnis aus langjährigem Abflussmittel (MQ) und aktuellem Abfluss (Q) dargestellt. Es konnten Fluss- bzw. Flussabschnittsspezifische Funktionen abgeleitet werden, die die Anbindung der Auen an den Fluss widerspiegeln. Innerhalb der vorhandenen Deichgrenzen wird die Anbindung einzig über die durch FLYS visualisierten Überflutungsflächen-

größe zu verschiedenen Abflüssen definiert. Da FLYS auf Rechenergebnissen von hydraulischen 1D-Modellen basiert (BfG 2009), sind Informationen über die Topographie sowie evtl. Sommerdeiche berücksichtigt, Kenntnisse hierüber fließen aber in die weitere Modellierung nicht ein. Letztendlich bedeutet dies: eine gute Auenanbindung bedeutet, dass bereits kleine Hochwasser für die Überflutung der Aue ausreichen. Dargestellt ist dies in Abbildung 2, unten rechts: je besser die Anbindung desto steiler die Kurve. An Elbe und weiten Stellen des Rheins zeigt sich die relativ gute Anbindung, am Main hingegen fließt

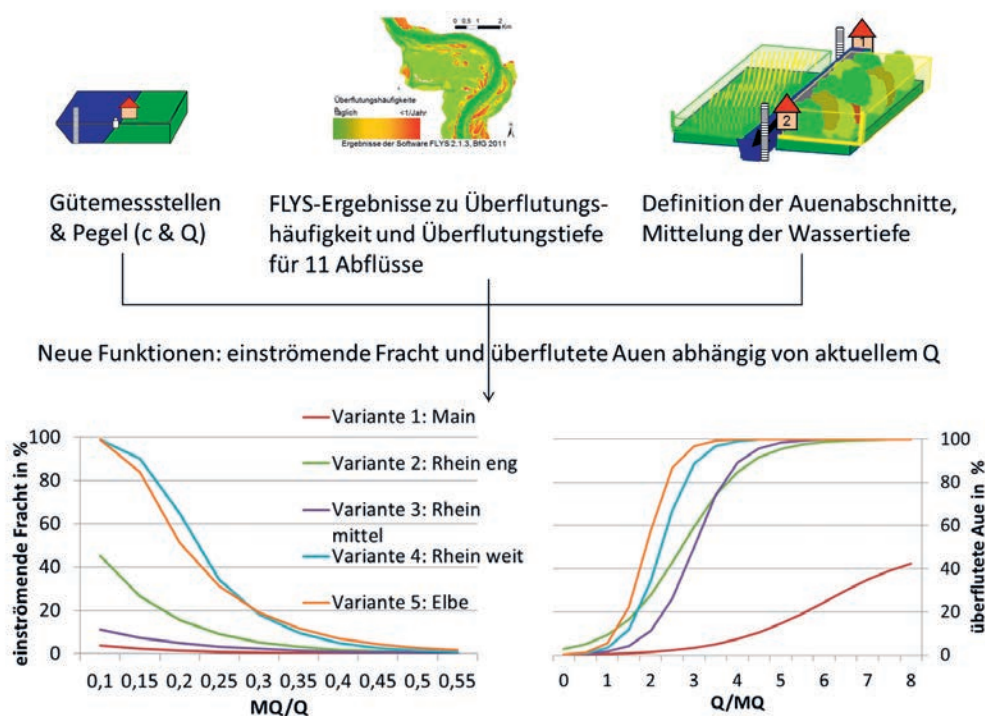


Abbildung 2: Methodenbeschreibung; Zusammenführung von Messdaten, Modellergebnissen und empirischen Retentionsmodellen. Einströmende Nährstofffracht und überflutete Auenfläche werden in Abhängigkeit von aktuellen Abflüssen (Q) und langjährigem Abflussmitteln (MQ) berechnet. Darstellung der für die Weser verwendeten Varianten von Rhein, Main und Elbe.

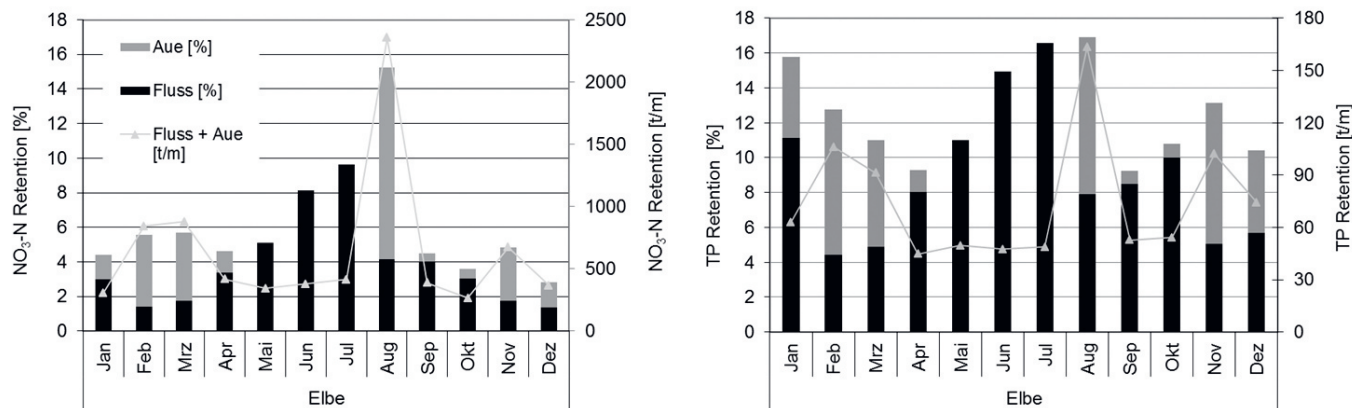


Abbildung 3: Prozentualer Stickstoff- und Phosphorrückhalt bezogen auf die transportierte Fracht auf monatlicher Basis für das Jahr 2002 an der Elbe differenziert in Fluss- und Auenretention. Als Vergleich ebenfalls aufgetragen die Summe der Retention von Aue und Fluss in t/m.

nur wenig Wasser und damit wenig Fracht in einen sehr kleinen Bereich. Der Transfer auf die Weserauen wurde auf der Basis der Hochwassergefahrenkarten (ebenfalls HQ100-Aue) und der aus Rhein, Main und Elbe abgeleiteten Funktionen (fünf Varianten) berechnet (Abbildung 2).

Die für die Fließgewässer relevantesten Nährstoffe sind Nitrat und partikulärer Phosphor, welche in Abhängigkeit von Abfluss und Jahreszeit auf unterschiedliche Art und Weise vermehrt ins Gewässer eingetragen und transportiert werden. Um diesen charakteristischen Unterschieden gerecht zu werden, wurden monatliche Ansätze verwendet, bzw. von täglichen Eingangsdaten abgeleitet und mit Retentionsmodellen gekoppelt.

Nach einem Vergleich verschiedener Retentionsansätze (Natho et al. 2013, Natho & Venohr 2012) werden in dieser Arbeit die empirisch abgeleiteten Retentionsansätze des Nährstoffeintragsmodells MONERIS (Venohr et al. 2011) verwendet. Diese berücksichtigen den gelösten anorganischen Stickstoff, der hauptsächlich als Nitrat transportiert und durch die Denitrifikation (abhängig von Aufenthaltszeit als hydraulische Last, Temperatur und biologischer Transformation ausgedrückt durch die Globalstrahlung) in Luftstickstoff umgewandelt werden kann, sowie den partikulären Phosphor, der durch Sedimentation, ebenfalls bedingt durch die hydraulische Last, zurückgehalten werden kann.

Ergebnisse

Kenntnisse der verschiedenen Parameter Abfluss, abflussabhängige Überflutungsfläche, Überflutungshäufigkeit, Überflutungsdauer, Nährstoffkonzentration und schlussendlich einströmende Nährstofffracht fließen in das Modell ein, um einen Retentionsprozess auf einer definierten aber variablen Fläche, einer definierten aber variablen Fracht in einer definierten aber variablen Zeit – auf Tagesbasis aggregiert zu Monatswerten – abzubilden.

Die Flüsse Rhein, Main und Elbe unterscheiden sich bezüglich des Flussausbaus und damit der Auenendegradation, wie auch im Abfluss, der Nährstoffkonzentration und der transportierten Fracht.

Der Vergleich der berechneten Nährstoffretention an Elbe, Main und Rhein in $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$ für die Jahre 1997-2004 zeigt, dass die berechneten Werte zwischen 60 und maximal $400 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$ sehr gut mit den in der Literatur berichteten Werten aus Fallstudien von $60\text{-}300 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$ (Kronvang et al. 1999, Piña-Ochoa & Álvarez-Cobelas 2006) übereinstimmen. An der Elbe werden im hochwasserreichen Jahr 2002 die höchsten Werte erreicht, am Main kann aufgrund der niedrigen Fließgeschwindigkeit Nährstofffracht in die Aue gelangen und es so zu vergleichbaren Retentionswerten kommen. Allerdings ist in absoluten Werten die Retention in den schlecht angebundenen Mainauen sehr gering.

Betrachtet man die Retention monatlich, lassen sich die Ergebnisse und die hinter der Retention liegenden Prozesse besser verstehen. Aus diesem Grund wird die Retention des Jahres 2002 an der Elbe differenziert in Flussretention und Auenretention genauer untersucht (Abbildung 3). Im Fluss findet aufgrund der ständigen Überflutung das ganze Jahr über Retention statt. Die Retention in % der Flussfracht in der Aue spiegelt das Hochwassergeschehen wieder: die Aue hält dann Nährstoffe zurück, wenn die transportierten Frachten hoch sind. Im Schnitt werden während der Hochwasserphasen 70 % der Nährstoffe transportiert. An der Elbe sind es sogar bis zu 86 % des Nitratstickstoffes. Demnach ergibt eine prozentuale Retention von 6 % für N bzw. 11 % für P im Hochwasserfall mit einer absoluten Retention von 800 t N bzw. 90 t P im März 2002 absolut mehr, als in einem Niedrigwassermonat mit beispielsweise 250 t N bzw. 40 t P im Mai 2002 (Abbildung 2).

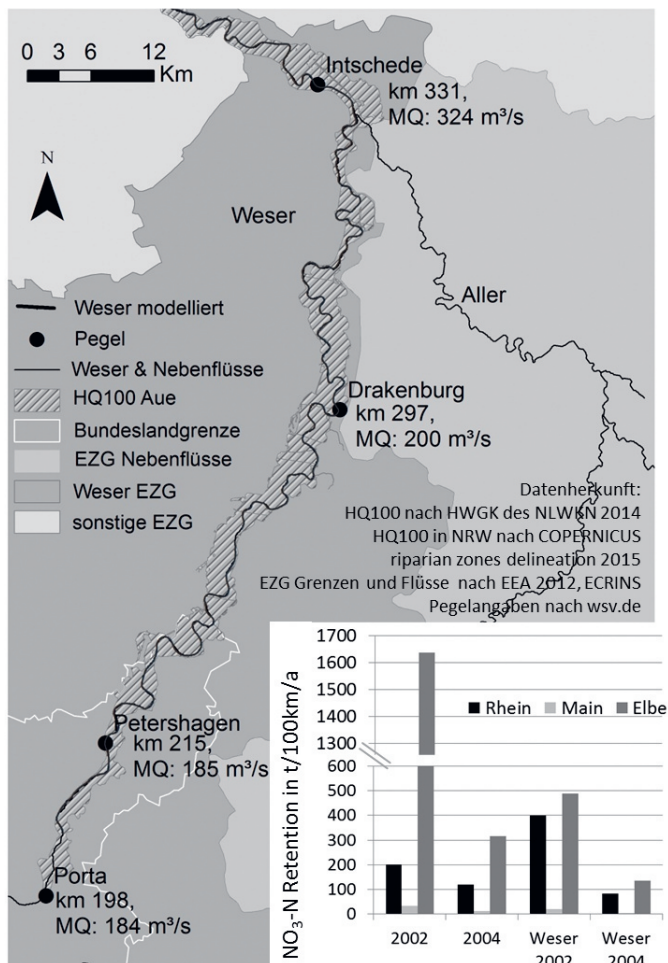


Abbildung 4: Transfer der Variantenberechnungen auf die Weser mit ihrer rezenten Aue nach Hochwassergefahrenkarten des Landes Niedersachsen im Vergleich mit der berechneten Retention in Elbe, Rhein und Main für die Jahre 2002 und 2004.

Sommerhochwasser ermöglichen aufgrund der höheren Wassertemperaturen höhere Stickstoffretention als vergleichbare Hochwasser in Wintermonaten. Trotzdem, denitrifizierende Bakterien sind auch bei niedrigen Temperaturen in der Lage, Nitratstickstoff in Luftstickstoff umzubauen und somit komplett aus dem Gewässersystem zu entfernen. Für Phosphor ergibt sich dieser jahreszeitliche Rhythmus nicht, da die Sedimentation ein rein physikalischer Prozess ist.

An der Weser wurden fünf Varianten zur Berechnung der überfluteten Auenfläche und der einströmenden Nährstofffracht durchgeführt. Allerdings ähnelt die Aue der Weser bezogen auf Landnutzung (66 % werden als Acker genutzt), rezenter Aue (bei einem HQ100 sind die Auen auf jeder Uferseite nur ca. 65-80 m breit, während an der Elbe die Aue bei einem HQ5 bereits um das Zehnfache breiter ist), Stauregulierung und damit Hochwasserhäufigkeit den Mainauen, so dass Ergebnisse dieser Variante am plausibelsten sind. Um die Einmündung der Aller bei Intschede, welche eine gesonderte Retentionsberechnung notwendig macht, nicht zu vernachlässigen, wurde nur die berechnete Retention bis Drakenburg betrachtet.

Ein exemplarischer Vergleich der NO₃-N Retention bezogen auf 100 km Fließlänge pro Jahr für die Jahre 2002 (hochwasserreich) und 2004 (trocken) (Abbildung 4) an Rhein, Main und Elbe bzw. anhand der Main-, Elbe- und maximalen Rheinvariante an der Weser zeigt eine besonders geringe Retentionsrate mit der plausibelsten Variante des Mains. Die Hydrologie bedingt starke Unterschiede zwischen 2002 und 2004 für alle Varianten. Mit knapp 20 t bzw. 4 t NO₃-N t⁻¹·100 km⁻¹·a⁻¹ Rückhalt an der Weser ist diese aber aufgrund der geringen Hochwasser sogar deutlich geringer als am Main selbst.

Diskussion

Aus den Annahmen dieses Retentionsansatzes ergeben sich Möglichkeiten, aber auch Grenzen der Retentionsmodellierung. Auf Landschaftsebene muss eine Vereinfachung der der Nährstoffretentionsmodellierung zugrunde liegenden Prozesse und landschaftlichen Gegebenheiten erfolgen. Der Grad der Vereinfachung ist abhängig von der Fra-

gestellung. Dieser Ansatz erlaubt es, auf Landschaftsebene das aktuelle Abflussgeschehen zur Berechnung der Nährstoffretention einzubeziehen und zeitlich die inner- wie auch interjährlichen Unterschiede aufzuzeigen. Die räumliche Betrachtungsebene weist jedem Auenabschnitt einen Pegel an einem modellhaften Ein- und Auslass der Aue zu. Diese Abschnitte sind homogen bezüglich Wassertiefe, Verteilung der Fracht, Vorgang der Überflutung. Damit können einzelne Abschnitte unterschieden werden, aber nicht innerhalb eines Abschnittes spezifischere Angaben getroffen werden, als es ein Downscaling erlauben würde. An den Überflutungsdaten der Auen von Elbe, Rhein und Main ist zu erkennen, dass in den meisten Auenbereichen eine Überflutung der rezenten Aue bereits vor einem HQ100 stattfindet. Dies unterstreicht die Bedeutung von kleinen Hochwässern für die dortige Nährstoffretention. Eine Nährstoffretention in der Aue wird nur berechnet, wenn der Abfluss größer als der langjährige Abflussmittel ist – eine überflutete Aue kann aufgrund des langsam zurückfließenden Wassers in den Fluss nach einem Hochwasser also nicht berücksichtigt werden, so dass Überflutungsdauern und auch die Retention womöglich unterschätzt werden.

Die HQ100-Auenfläche aus Hochwassergefahrenkarten kann sehr gut in die bestehenden Ansätze eingebunden werden. Allerdings kann mit Hilfe der Landnutzungsdaten in der Aue nur abgeschätzt werden, welche der Varianten am realistischsten ist, da nicht bekannt ist, wie sich die Auenanbindung bei häufigen und damit niedrigen Hochwassern verhält. Die Variantenberechnungen für die Weser zeigen mit der Mainvariante von daher die realistischste Retention. Da die Weser in dem betrachteten Abschnitt gestaut und zudem ein Flachlandfluss ist, sind Hochwasserspitzen stark gedämpft. Hier wäre es besonders wichtig, eine gute Konnektivität bereits bei niedrigen Hochwassern zu ermöglichen, um die Nährstoffrückhaltefunktion als eine von vielen anderen Ökosystemfunktionen zu erhöhen.

Für die allgemeine Validierung des Retentionsansatzes ist es dringend erforderlich, ein Messnetz in Flussauen zu installieren, um den Retentionsprozess verlässlich zu monitoren und schließlich zu modellieren.

Danksagung

Die Autorin bedankt sich bei dem FLYS-Team der BfG, namentlich N. Busch, M. Hatz, J. Graf, M. Hammer und D. Meißner für die Unterstützung bei der umfangreichen Anwendung der Software sowie für die Bereitstellung des Dienstes und der Daten.

Literatur

BfG (2009): Wasserstandsinformationsdienste der BfG für Bundeswasserstraßen. Bundesanstalt für Gewässerkunde. Kolloquium am 24. März 2009, Koblenz.

BMU & BfN (2009): Auenzustandsbericht. Flussauen in Deutschland.

Kronvang, B., Hoffmann, C.C., Svendsen, L.M., Windolf, J., Jensen, J.P. & Dørga, J. (1999): Retention of nutrients in river basins. *Aquatic Ecology*, 33, 29-40.

Mitsch, W.J. (1995): Restoration of our lakes and rivers with wetlands – An important application of ecological engineering. *Water Science and Technology*, 31, 167-177.

Natho, S. & Venohr, M. (2012): Nutrient retention in riparian floodplains on landscape scale, the necessity for a monthly retention approach. *Water Science and Technology*, 66, 2800-2807.

Natho, S. & Venohr, M. (2014): Active versus potential floodplains—the effect of small flood events on nutrient retention along the river Elbe corridor (Germany). *Aquatic Sciences*, 76, 633-642.

Natho, S., Venohr, M., Henle, K. & Schulz-Zunkel, C. (2013): Modelling nitrogen retention in floodplains with different degrees of degradation for three large rivers in Germany. *Journal of Environmental Management*, 122, 47-55.

OSPAR (2008): Comprehensive Study on Nutrient Input and Direct Dischargers (RID): Presentation and Assessment of the OSPAR Contracting Parties. Publication Number 376/2008. ISBN 978-1-906840-17-4. London: OSPAR Commission.

Piña-Ochoa, E. & Álvarez-Cobelas, M. (2006): Denitrification in Aquatic Environments: A Cross-system Analysis. *Biogeochemistry*, 81, 111-130.

Scholz, M., Mehl, D., Schulz-Zunkel, C., Kasperidus, H.D., Born, W. & Henle, K. (2012): Ökosystemfunktionen von Flussauen - Analyse und Bewertung von Hochwasserretention, Nährstoffrückhalt, Kohlenstoff, Treibhausgasemissionen und Habitatfunktion. In Naturschutz und Biologische Vielfalt Heft 124. Bonn - Bad Godesberg.

Schulz-Zunkel, C., Scholz, M., Kasperidus, H.D., Krüger, F., Natho, S. & Venohr, M. (2012): Nährstoffrückhalt. In: Ökosystemfunktionen von Flussauen, eds. M. Scholz, D. Mehl, C. Schulz-Zunkel, H. D. Kasperidus, W. Born & K. Henle, 48-72. In Naturschutz und Biologische Vielfalt 124. Bonn - Bad Godesberg: Bundesamt für Naturschutz.

Venohr, M., Hirt, U., Hofmann, J., Opitz, D., Gericke, A., Wetzig, A., Natho, S., Neumann, F., Hürdler, J., Matrangola, M., Mahnkopf, J., Gadegast, M. & Behrendt, H. (2011): Modelling of Nutrient Emissions in River Systems – MONERIS – Methods and Background. International Review of Hydrobiology, 96, 435-483.