

Copyright ©

Es gilt deutsches Urheberrecht.

Die Schrift darf zum eigenen Gebrauch kostenfrei heruntergeladen, konsumiert, gespeichert oder ausgedruckt, aber nicht im Internet bereitgestellt oder an Außenstehende weitergegeben werden ohne die schriftliche Einwilligung des Urheberrechtinhabers. Es ist nicht gestattet, Kopien oder gedruckte Fassungen der freien Onlineversion zu veräußern.

German copyright law applies.

The work or content may be downloaded, consumed, stored or printed for your own use but it may not be distributed via the internet or passed on to external parties without the formal permission of the copyright holders. It is prohibited to take money for copies or printed versions of the free online version.

Aus der Hydrobiologischen Anstalt der Max-Planck-Gesellschaft, Plön/Holstein

Der Stoffhaushalt der Seen als Grundlage einer allgemeinen Stoffwechselfynamik der Gewässer

VON WALDEMAR OHLE

Zusammenfassung: Biotop und Biocoenose der Seen werden als Einheit physiologisch untersucht und neben den wichtigsten Nährstoffkomponenten insbesondere der Kohlenstoffkreislauf in den Aufbau- und Abbauprozessen verfolgt. Die Bioaktivität der Gewässer wird, getrennt nach Primärproduktion und biogener Dynamik aller Folge- und Mineralisationsvorgänge, in energetischer Fassung als Grundlage einer allgemeinen Stoffwechselfynamik dargestellt.

Metabolism of lakes as basis of a general concept of metabolism-dynamics in water bodies (Summary): Biotope and biocoenose of lakes as unity are physiologically investigated. The metabolic cycle of carbon involved in production and destruction processes as well as the main nutrient compounds are followed. Bioactivity of lakes based on primary production and biogenic dynamics of all secondary and mineralisation processes are suggested to be the main features of a general energetical conception of metabolism-dynamics in water bodies.

Die wissenschaftlichen Beziehungen zwischen der Meeres- und Binnengewässerforschung haben im Laufe von nahezu einem Jahrhundert in wechselseitigen Anregungen und neuen gemeinsamen Aufgaben immer wieder zu allgemeinen, für beide Forschungsgebiete gültigen Ergebnissen geführt. Häufig genug nur aus technischen oder organisatorischen Gründen voneinander getrennt, nämlich ausgerichtet nach den unterschiedlichen Untersuchungsobjekten, zeichnen sich diese Schwesterwissenschaften durch viel mehr Gemeinsames aus, als bei oberflächlicher Betrachtung der einzelnen Arbeiten erkennbar wäre. Auf Grund dieser Einsicht wurde in USA die „American Society of Limnology and Oceanography“ gegründet, die den Gedankenaustausch der Wissenschaftler beider Disziplinen miteinander außerordentlich fördert, wie es auch in der Zeitschrift „Limnology and Oceanography“ zum Ausdruck kommt. Und ähnlich, wenn auch nicht direkt in einer rechtlichen Organisation, aber in um so engerer, sachlich und persönlich verankerter Verbundenheit, streben an der Universität Kiel Meeresforscher und Limnologen in engem Kontakt mit den übrigen Naturwissenschaftlern verwandten Zielen zu.

Diese Wissenschaftsbeziehungen, die schon mit der Verfeinerung und Komplizierung der Untersuchungsmethoden erforderlich wurden und schließlich zu unmittelbarer Gemeinschaftsarbeit von Forschergruppen führen, entfalten sich in neuerer Zeit, seit dem verstärkten Interesse der marinen Biologie für den biogenen Stoffhaushalt der Gewässer auf breiter Basis. Die Limnologie kann hierzu vornehmlich auf Grund der vergleichenden und experimentellen Forschungen an Seen, also weitgehender „geschlossenen“ Biosystemen, als es große Wasserkörper der Ozeane darstellen, Grundlagen und Schlußfolgerungen für eine wirkliche Bilanz des biogenen Stoffkreislaufes im Meere liefern.

Ausgehend von rein hydrobiologischen Beschreibungen und Vergleichen verschiedenster Binnengewässer miteinander entwickelte sich die Limnologie zu einer Komplexwissenschaft, die sich mit den Wechselwirkungen zwischen Lebensgemeinschaft und Lebensraum befaßt (THIENEMANN 1918). Ohne hier im einzelnen auf die weiteren Gesichtspunkte einzugehen, obgleich sie in der Limnologie bedeutende Forschungs-

stadien darstellten, befassen wir uns mit dem durch einen geringen Wasserwechsel charakterisierten, tiefen See, also dem Forschungsobjekt, das den Nährstoffverbrauch der Organismen und andererseits ihre Rückwirkung durch Stoffwechsel- und Mineralisationsprodukte auf den Biotop verfolgen läßt. Auch kleinere und kleinste Gewässer — und diese bei bestimmter Zielsetzung der Arbeiten sogar noch günstiger — eignen sich für die Stoffwechseluntersuchungen sehr gut, wie OVERBECK (1962) an Hand seiner planktologischen und biochemischen Beobachtungen eines kleinen Beckenteiches in überzeugender Weise zeigen konnte.

Wenngleich die Seen als „geschlossenes Biosystem“ im Laufe der Wissenschaftsentwicklung, in der Limnologie gleichsam in begeisterter Überbetonung der erlangten neuen Erkenntnisse, eine Zeitlang als non plus ultra eines von der übrigen Natur scheinbar isolierten, allerdings durch die Sonnenstrahlung in Betrieb gesetzten Stoffhaushaltes im Sinne eines Mikrokosmos angesehen wurden, offenbarten sich bei Berücksichtigung der naturgemäß offenen Zu- und Abgänge von Stoff und Energie nach wie vor wertvolle Einblicke in die biogenen Umsetzungen. Als Grundtendenz dieser Arbeiten sollten nicht nur die vergleichenden Gewässerbeobachtungen erfolgen, sondern zugleich physiologische Experimentaluntersuchungen durchgeführt werden. Auf die eine Richtung kann man ebenso wenig wie auf die andere verzichten. Es bleibt dennoch das Hauptziel, das Zusammenwirken der nahezu unendlich vielen Faktoren und Teilprozesse des Stoffhaushaltes und ihre in Überlagerung entstehenden neuen Gesetzmäßigkeiten zu erkennen.

Stoffhaushalt und Gewässerphysiologie

In Abstraktion auf ein — wie wir wissen, idealisiertes — für sich beständiges, durch die Sonnenstrahlung mit kinetischer Energie versorgtes Biosystem, das MAUCHA (1942) sinnvoll als Resonanzsystem bezeichnet hat, unterliegt der See einem energetischen und stofflichen Grundumsatz, der unter gewissen Voraussetzungen mit dem Gesamtstoffwechsel eines tierischen Lebewesens vergleichbar ist.

Die Lebensvorgänge dieses „heterotrophen Organismus“ setzen sich aus aeroben und anaeroben Abbauvorgängen zusammen, wobei die Betriebsenergie den organischen Komponenten entnommen wird. Als charakteristische Endprodukte treten bei diesem Umsatz Kohlendioxyd und Wasser auf. Das Gesetz von der Erhaltung der Energie hat auch für den Organismus Gültigkeit und genauso für die gesamte Population des Sees. Als Energieträger dienen die Stoffgruppen der Kohlenhydrate, Fette und Eiweißsubstanzen, die vom Tier aufgenommen werden und bei ihrer Verbrennung im Körper Wärme erzeugen. Sie dient im physiologischen Experiment zur Messung des Energieumsatzes, kann jedoch im freien Gewässer infolge der dort herrschenden Wärmeableitung nicht festgestellt werden. Der Energieumsatz, der sich aus dem Grundumsatz und dem Leistungsumsatz zusammensetzt, ist auf Grund des Gaswechsels, d. h. an Hand des Sauerstoffverbrauches und der Kohlendioxydbildung, zu ermitteln. Das Volumenverhältnis dieser beiden Gase, der Respiratorische Quotient, beträgt bei Wasserorganismen im Mittel $R.Q. = 0,85$ und zeigt an, daß ebenso wie im Grundumsatz des Menschen Fette und Kohlenhydrate etwa zu gleichen Teilen verbrannt werden. Die erste Anwendung dieser Relation auf Gewässer unternahm HOPPE-SEYLER (1895), SCHULZ (1923) für die Ostsee und SCHÄPERCLAUS (1926) wiederum bei Binnengewässern. Ähnlich wie in der Humanphysiologie wurde der Energieumsatz auch in der Binnengewässerforschung meistens in vereinfachter Form mit Hilfe des Sauerstoffdefizites gemessen.

Im Anschluß an die anfänglich ohne genaue Berücksichtigung des Zeitfaktors erfolgten, dennoch zu bahnbrechenden Entdeckungen geführten Berechnungen der Sauerstoff-

zehrung des Hypolimnions hat HUTCHINSON (1938) das „hypolimnische Areal-Sauerstoffdefizit“ als wichtige Größe zur Charakterisierung des Stoffhaushaltes der Seen entwickelt.

Bislang liegen nur wenige Untersuchungen über die Beziehungen der an diesen Abbauprozessen beteiligten Bakterien zur Sauerstoffzehrung vor. Aufbauend auf den insbesondere von KUSNETZOW (1959) zusammengefaßten Ergebnissen sind qualitativ und quantitative mikrobiologische Arbeiten auf dem Gebiet der Binnengewässerforschung und in ähnlicher Weise wohl auch der Meeresforschung äußerst dringlich geworden.

Aus dem Respirationsquotienten, der in den Gewässern einen durchschnittlichen Wert von 0,85 erreicht, läßt sich ohne große Schwierigkeiten auf die qualitative Beteiligung von Kohlenhydraten und Fetten schließen. Für letzere beträgt R.Q. 0,71. Die Eiweißanteile ergeben sich aus der Menge an stickstoffhaltigen Exkreten, vor allem aus der Abgabe von Ammoniumionen an das Wasser.

An Hand der hypolimnischen Sauerstoffzehrung können also, vergleichbar mit der in vitro erfolgenden Bestimmung des Biologischen Sauerstoff-Bedarfes (BSB), die aeroben und unter Hinzuziehung der Kohlendioxyd-Akkumulation auch die anaeroben Prozesse eines in der Sommerstagnationsperiode befindlichen Sees verfolgt werden. Darüber hinaus wird auf diese Weise die epilimnische Biomasse indikatorisch bestimmt, vorausgesetzt, daß die Prämissen der Abgeschlossenheit dieses Gewässers erhalten bleiben. Damit aber sind die Anwendungsmöglichkeiten erschöpft. Es entspricht den ursprünglichen, statischen Auffassungen der Limnologie, daß es bei dieser Feststellung belassen wurde. Die biogene Dynamik des Gewässers folgt jedoch nicht diesem statischen Schema. Vielmehr setzen auch in der mit Licht versorgten Oberschicht, dem Epilimnion, ständige Abbauprozesse ein, die mit dem Aufbau der Organismen im „kurzgeschlossenen Stoffkreislauf“ wechselseitig eng verbunden sind. Experimentalserien unter Anwendung der ^{14}C -Markierung und Verfolgung der P- und N-Komponenten haben den direkten Nachweis dafür erbracht (OHLE 1958).

Bereits auf Grund der hypolimnischen CO_2 -Akkumulation, die über die Anwendbarkeit des O_2 -Defizites hinausgehend nicht nur die aeroben, sondern auch die anaeroben Vorgänge erfaßt, wurde gefunden, daß sich verschiedene Seen gleicher Klimaregionen in der Intensität der Mineralisation wesentlich voneinander unterscheiden (OHLE 1952). An sich ist diese Tatsache seit langem bekannt, seitdem HUTCHINSON (1938) in weiterer Verfolgung der Gedankengänge von STRØM (1931) die Sauerstoffzehrung auf das Areal des Hypolimnions projizierte. Neu aber war das Resultat, daß dieses Sauerstoffdefizit bzw. die Kohlendioxyd-Akkumulation nicht einen einfachen Parameter der epilimnischen Biomasse darstellt, sondern zu der Wassermasse des gesamten Gewässers, unabhängig von thermischen Schichtungen in definierter Relation steht. Mit anderen Worten, ein bestimmter prozentualer, für jedes Gewässer individueller Anteil der Biomasse wird mineralisiert und demgemäß ein bestimmter Restteil als Dauersediment abgelagert. Es war dabei auffällig, daß diese Beziehung eindeutig auch zur mittleren Tiefe, also zu der Relation Seevolumen: Seearéal besteht und zwar nach folgender Gleichung:

$$21 = \frac{V}{A} = \frac{C_s \cdot 100}{C_p}$$

Darin bedeutet $\frac{V}{A}$ die mittlere Tiefe (T_m), C_s das permanente organische Sediment auf Kohlenstoffbasis und C_p die autochthone Produktion, gleichfalls auf Kohlenstoffbasis. Der Summand 21 besagt, daß die Größe der relativen Sedimentmenge einen Grenzwert Null erreicht, der die totale Mineralisation anzeigt und in anderen Klimabereichen

vermutlich keine Gültigkeit hat. Groß-regionale Vergleiche dieser Art sind leider noch nicht möglich geworden.

Ohne hier weiter auf diese Schlußfolgerungen eingehen zu können — es muß auf die entsprechende Veröffentlichung (OHLE 1956) verwiesen werden —, mögen als Beispiele für drei holsteinische Seen folgende Angaben über die aus der hypolimnischen CO₂-Akkumulation abgeleitete relative Sedimentationsintensität gemacht werden (Durchschnitt):

	$\frac{C_s \cdot 100}{C_p}$
Schluensee	3,9
Schöhsee	11,0
Plußsee	11,7

Gemäß diesen Werten wurden also 96,1% bzw. 89,0 bzw. 88,3% der Biomasse mineralisiert, bevor die organischen Restsubstanzen dem „permanenten“ Sediment einverleibt worden sind. Die tatsächlichen Mengen dieser Substanzen sind erst zu erkennen, wenn die Prozentzahlen auf die Primärproduktion dieser Seen bezogen werden.

Primärproduktion

In erster Linie ist es das Phytoplankton, das im Meere und meistens auch in Binnengewässern die für das Biosystem notwendige potentielle Energie zur Verfügung stellt. Allochthone organische Substanzen, deren Aufbau auf photosynthetischem Wege in der Gewässerumgebung erfolgte, können, sofern sie durch Organismen ausnutzbar sind, in manchen Gewässern, u. a. im Plußsee, gleichfalls eine wichtige Rolle spielen. Submerse Hydrophyten haben nur in flachen Gewässern wesentlichen Anteil am Aufbau organischer Stoffe.

Infolgedessen ist es ohne große Bedenken bei den hier behandelten Seen möglich, die photosynthetische Leistung des Phytoplanktons als Grundlage der Stoff- und Energiebilanz zu verwenden. Die Bestimmungen der Primärproduktion erfolgten seit ein paar Jahren mit Hilfe der Flaschenmethode unter Markierung des photosynthetischen Umsatzes mit radioaktivem Natriumbicarbonat. Die Exposition der Proben erfolgte 24 h lang „in vitro et loco“ in der gleichen Gewässertiefe, aus der sie entnommen waren. Die angewandte Methodik folgt im wesentlichen den Vorschriften von STEEMANN NIELSEN (1952), allerdings ohne Behandlung der Filtrationsrückstände mit Salzsäure. Es wird angenommen, daß die durch ¹⁴C-Markierung gewonnenen Werte der Netto-Produktion des Phytoplanktons, also nach den durch gleichzeitige Respiration und Exkretbildung bedingten Verlusten, entspricht. Die Meinungen der Fachleute stimmen in diesem Punkt nicht überein; aber unsere Experimentaluntersuchungen sprechen für die genannte Auffassung.

Außerdem wurden analoge Proben unter konstanten Bedingungen, einschließlich der Wasserturbulenz, stets gleichzeitig mit den „in situ“-Expositionen im Rotationslichtthermostaten angesetzt, jedoch mit vier-stündiger Expositionsdauer. Eine Diskussion über die Frage, ob die Produktionswerte des ¹⁴C-Verfahrens repräsentativ für das wirkliche biogene Geschehen in den Gewässern ist, soll hier nicht geführt, vielmehr, auf meine entsprechenden Veröffentlichungen (1958, 1961) hingewiesen werden. Es ist jedenfalls sicher, daß die „in situ et loco“ erhaltenen Produktionswerte infolge der in den Flaschen bestehenden unnatürlichen Verhältnisse Mindestgrößen darstellen.

Die genannten drei Seen wiesen in den Monaten Mai bis Dezember 1960 folgende Produktionsleistungen auf (Durchschnitt):

Tabelle 1

	g C/m ² · 24 h	
	Durchschnitt	Bereich
Schöhsee	0,332	0,187—0,779
Schluensee	0,323	0,149—0,537
Plußsee	1,050	0,157—2,243

Wie der Tabelle zu entnehmen ist, ähneln sich die Planktonproduktionen des Schöhsees und des Schluensees weitgehend, während der Plußsee bei weitem größere Werte erreicht. Im September liegen jedoch die Assimilationsleistungen der drei Gewässer nahe beieinander (vergl. nächste Tabelle). Die Plankton- und Produktionsdichte der drei Gewässer sind völlig verschieden voneinander und zwar fast das ganze Jahr hindurch. Dabei steht die Licht-Selbstabsorption des Phytoplanktons als regulierender Faktor im Vordergrund. Im Plußsee kommt hinzu, daß die epilimnische Produktionszone bereits in 5 m Tiefe, an der Grenzschicht des sauerstoff-freien Tiefenwassers, radikal abgeschnürt wird, wie aus folgender Tabelle ersichtlich ist:

Tabelle 2

	Produktionstiefe m	g C/m ² · 24 h	mg C/m ³ · 24 h	Sichttiefe m
Schöhsee	13,5	0,224	16,6	6,2
Schluensee	17	0,299	17,6	5,9
Plußsee	5	0,286	57,2	5,0

Demgemäß ragt der Plußsee durch seine bedeutende Produktionsdichte hervor, ebenso wie das Gewässer ständig große Planktonmengen aufweist. Die verhältnismäßig geringen Produktionswerte, die sich auch im Plußsee während des Monats September zeigten, können nur als Folge des Nährstoffmangels, insbesondere der Phosphaterschöpfung im Epilimnion gedeutet werden. Der Plußsee erhält seine Nährstoffzufuhr im wesentlichen durch Fall-Laub des angrenzenden Waldes. Der Schöhsee ist der nährstoffärmste der drei Gewässer und liegt mit seiner Photosyntheseleistung bei weitem am tiefsten unter allen holsteinischen Gewässern, mit Ausnahme einzelner *Lobelia-Isoëtis*-Seen (OHLE 1959). Die Nährstoffdepression des Schöhsees beruht nicht nur auf der Abwesenheit von ständigen Zuflüssen und seinem kleinen Einzugsgebiet der atmosphärischen Niederschläge, sondern ist vor allem durch eine Anreicherung mit eisenreichem Ton bedingt, die von einer langjährigen Dammschüttung stammt.

Nährstoffhaushalt

Die Nährstoffkonzentrationen und Schichtungsverhältnisse der drei Seen weisen große Unterschiede auf, wie in den Tabellen 3 bis 5 niedergelegt ist. Es besteht kein Zweifel darüber, daß der Nährstoffgehalt des Wassers in diesen Seen, insbesondere die Phosphatkonzentration, wesentlich die Intensität der Planktonproduktion bestimmt.

Die im Rotations-Lichtthermostaten unter konstanten Experimentalbedingungen ermittelten Produktionsgrößen lassen entscheiden, in welchem Umfang die Biomassen des Phytoplanktons bzw. ihre Chlorophyllmengen oder der natürliche Beleuchtungsabfall in den Gewässern für die ermittelte Photosynthese bedeutsam waren (Tab. 6).

Tabelle 3

Schöhsee (5. XII. 60), Nährstoffuntersuchungen

Sichttiefe: 1,8 o. R. / 2,0 m. R.

Wetter: Stürmisch, bedeckt. Wind: W 4 böig

m	t°C	pH	mval/l SBV	mg/l O ₂	μS ₂₀	γ/l			
						PO ₄ P	NH ₄ N	NO ₂ N	NO ₃ N
0,5	6,8	8,80	1,98	11,59	265	7	26	3	36
2	6,8	8,80	1,98	11,56	264	7	26	5	25
3	6,8	8,90	1,98	11,56	265	7	26	5	25
4,5	6,8	9,00	1,98	11,55	266	7	26	7	22
15	6,8	9,00	1,98	11,64	266	7	22	7	26
22,5	6,8	9,05	1,98	11,59	270	8	22	7	25

Tabelle 4

Schluensee (12. XII. 60), Nährstoffuntersuchungen

Sichttiefe: 3,0 o. R. / 3,5 m. R.

Wetter: Neblig, sehr trübe. Wind: E 1

m	t°C	pH	mval/l SBV	mg/l O ₂	μS ₂₀	γ/l			
						PO ₄ P	NH ₄ N	NO ₂ N	NO ₃ N
0,5	5,7	7,85	2,47	5,20	358	8	10	1	78
2	5,7	7,90	2,47	5,18	358	8	10	1	80
4	5,7	7,90	2,47	5,18	355	8	10	1	85
6	5,7	8,00	2,47	5,18	355	9	11	1	90
15	5,7	7,90	2,47	5,18	358	8	19	1	93
25	5,7	7,95	2,47	5,10	358	8	22	1	95
43	5,7	7,90	2,47	5,13	360	9	26	1	65

Tabelle 5

Plußsee (28. XI. 60), Nährstoffuntersuchungen

Sichttiefe: 1,9 o. R. / 2,0 m. R.

Wetter: Wolkig bis heiter, kühl. Wind: NW 2

m	t°C	pH	mval/l SBV	mg/l O ₂	μS ₂₀	γ/l			
						PO ₄ P	NH ₄ N	NO ₂ N	NO ₃ N
0,5	6,6	7,68	1,58	8,04	222	18	99	2	0
2	6,6	7,69	1,58	8,01	223	18	98	2	0
3,5	6,6	7,80	1,58	8,00	203	18	98	2	0
4,5	6,6	7,80	1,58	8,07	224	20	96	2	0
11	6,6	7,80	1,58	6,75	225	29	95	2	3
13	5,5	7,50	1,72	0,0	234	185	552	2	2
15	5,1	7,49	1,72	0,0	236	223	727	2	2
20	4,9	7,45	1,80	0,0	242	235	1463	2	4
27	4,8	7,50	1,84	0,0	245	285	1859	1	6

Die chemischen Schichtungsbilder (Abb. 1—3) der drei Seen weisen ebenso charakteristische Unterschiede auf wie die Produktionsleistungen. Am Ende der Sommerstagnation haben sich im Hypolimnion des Schöhsees nur verhältnismäßig geringe Mengen von Phosphat- und Ammonium-Ionen angereichert. Die Relationen dieser beiden Komponenten entsprechen etwa noch der ursprünglichen Planktonzusammensetzung bei geringer Abnahme des N-Anteiles. Der metalimnische Sauerstoffabfall ist

deutlich ausgeprägt; aber auch im bodennahen Wasser findet sich noch eine Spur Sauerstoff. Demgemäß hat die Tätigkeit der denitrifizierenden Bakterien noch nicht das ganze Tiefenwasser erfaßt. Größere Ausmaße dagegen erreichte bereits die Ammonifikation. Die im Epilimnion erfolgte biogene Kalkung zeigt sich deutlich in der hypolimnischen Bicarbonat-Anreicherung, die in den Abbildungen und Tabellen als Säurebindungsvermögen (SBV) bezeichnet worden ist.

In dem bedeutend tieferen Schluensee fällt der Sauerstoffgehalt des Wassers nur in der bodennahen Schicht auf weniger als 1 mg O₂/l ab. Noch ist das für mesoproductive Seen typische metalimnische Sauerstoffminimum ausgeprägt. Die Denitrifikationsprozesse und auch die Ammonifikation erstrecken sich vorwiegend auf die unterste Wasserzone, erreichen hier aber recht starke Entfaltung. Die Nitrifikation ist im Epilimnion bereits völlig verbraucht; dagegen stehen Ammoniumionen und auch Phosphate den Algen noch in ausreichender Menge zur Verfügung. Die schwache Akkumulation von Phosphationen im Tiefenwasser bezeugt, daß die Eisenphosphatfestlegung infolge restlichen Sauerstoffes in der Kontaktzone Schlamm-Wasser noch nicht gelöst ist.

Völlig anders sieht die Vertikalverteilung der chemischen Komponenten im Plußsee aus. Trotz üppiger Photosynthese ist der gelöste Sauerstoff schon im Metalimnion verschwunden. Die Anreicherung mit Kohlendioxyd ist andererseits gewaltig und verhindert

Tabelle 6
Produktionsmessungen (mit ¹⁴C)

1. Schöhsee:

Exposition: in situ: 5. XII. 60, 11.05 h / 6. XII. 60, 11.05 h = 24 h
im Rolitherm: 5. XII. 60, 12.40 h / 16.40 h = 4 h
Volles Licht, 6,0—6,8°C, 8 U/min.

m	in situ		im Rolitherm		
	γ C/l · 24 h	γ/l Chloroph.	γ C/l · 4 h	γ C/l · h	γ/l Chloroph.
0,5	58,1	6	63,3	15,8	6
2	48,8	7	43,7	10,9	6
3	37,1	6	21,3	5,3	6
4,5	18,2	8	7,9	2,0	7

2. Schluensee:

Exposition: in situ: 24. XI. 60, 10.40 h / 25. XI. 60, 10.40 h = 24 h
im Rolitherm: 24. XI. 60, 12.35 h / 16.35 h = 4 h

m	in situ		im Rolitherm		
	γ C/l · 24 h	γ/l Chloroph.	γ C/l · 4 h	γ C/l · h	γ/l Chloroph.
0,5	40,9	2	36,4	9,1	3
2	16,7	3	32,7	8,2	3
4	7,3	5	30,9	7,8	6
6	10,0	5	39,7	9,9	5

3. Plußsee:

Exposition: in situ: 28. XI. 60, 10.45 h / 29. XI. 60, 10.45 h = 24 h
im Rolitherm: 28. XI. 60, 12.20 h / 16.20 h = 4 h
Volles Licht, 6,5—6,2°C; 8 U/min.

m	in situ		im Rolitherm		
	γ C/l · 24 h	γ/l Chloroph.	γ C/l · 4 h	γ C/l · h	γ/l Chloroph.
0,5	176,4	30	99,1	23,8	29
2	50,1	32	105,0	26,2	25
3,5	10,5	29	88,1	22,0	25
4,5	6,9	29	96,2	24,1	25

sogar eine entsprechende HCO_3^- -Akkumulation. Der biogen ausgefüllte Kalk wird bereits im Metalimnion wieder gelöst. Phosphationen befinden sich in diesem See während des ganzen Jahres in ständiger Mobilisation. Ammonifikationsprozesse versorgen das Hypolimnion des Sees bis hinaus zur 15 m-Schicht und höher mit riesigen Mengen von Ammoniumionen. Die Denitrifikation ist in auffälliger Weise beschränkt auf den Gewässerbereich zwischen 13 und 17 m Tiefe. Es ist kein Phosphat im Epilimnion nachweisbar und kein Nitrat. NH_4^+ -Ionen dagegen finden sich wie in allen Gewässern mit starken Abbauprozessen auch hier stets. Die in den Abbildungen nicht wiedergegebenen Konzentrationen an Ges.N und Ges.P sind sehr groß und entsprechen der riesigen Biomasse.

Zu einem Stillstand der Primärproduktion kommt es trotz des scheinbaren Mangels an Phosphat- und Nitrat-Ionen keineswegs. Hier handelt es sich um ein typisches Beispiel des „kurzgeschlossenen Stoffkreislaufes“ (OHLÉ 1952). Die durch die Exkrete der Zooplankter sowohl wie durch Autolyse und bakterielle Mineralisation der abgestorbenen Phytoplankter freiwerdenden PO_4^- -Ionen werden sofort wieder von den nächsten, in Exponentialentwicklung befindlichen Planktonorganismen aufgenommen, so daß ein chemischer Nachweis nicht möglich ist. Aufbau und Abbau, Produktion und Mineralisation sind in diesem Gewässer in höchster Dynamik eng miteinander verkoppelt.

In der Kontaktzone zwischen Metalimnion und Epilimnion ist überdies ein starker Nährstoffaustausch gewährleistet. Außerdem herrscht in diesem Gewässer eine lebhafte Schlammgärung, verbunden mit ständiger Ausscheidung von Schlammgasen, die vorwiegend aus Methan bestehen. Die aufsteigenden Gasblasen reißen nährstoff-reiches Wasser mit sich und rufen auf diese Weise die als Methan-Konvektion bezeichnete Wirkung hervor, die zu einer internen Düngung führt.

Auch im Winter ist der Plußsee planktonreich. In keinem anderen See habe ich eine derartig kräftige Cyanophyceen-Entwicklung gesehen wie dort, und zwar handelt es sich um die rötlich gefärbte *Oscillatoria prolifica*, deren genaue Artbestimmung ich Herrn Kollegen Dr. G. H. SCHWABE verdanke. Schon unter der Eisdecke des Sees schwebten zottenförmige Zusammenballungen dieser Blaualge, überall rötliche Flecken hervorruhend; sie entwickelte sich auch bei Temperaturen von 1 bis 3° C gut und war andererseits sogar im Sommer noch vorhanden.

Sedimentation organischer Stoffe

Wie aus den Messungen der Primärproduktion und den Beobachtungen der Nährstoffkonzentrationen zu schließen ist, müßte es im Plußsee nur zu einer relativ schwachen Sedimentbildung kommen. Wie aber steht es mit dem Abbau der gewaltigen, wenigstens in jedem Herbst in das Gewässer gelangenden Laubmassen?

Um diese und ähnliche Probleme im Plußsee sowohl wie in einer Reihe von weiteren Gewässern näher zu untersuchen, wurden aus Kunststoff bestehende Sinkstoffsammler in verschiedenen Gewässertiefen für eine Zeit von drei bis vier Wochen ausgehängt. Die Gefäße besitzen eine obere Öffnung von 100 cm² und sind unten mit einem Zentrifugengefäß versehen. Eine solche Methodik wandten frühzeitig SCOTT und MINER (1936) an, später GRIM (1950) und JÄRNEFELT (1951); aber es gibt noch ältere Vorläufer, auf die bei anderer Gelegenheit zurückgekommen werden soll.

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 1)

Abb. 1—3: Chemische und physikalische Eigenschaften (Sept. 1960) sowie die Primärproduktion des Phytoplanktons im Schöhsee, Schluensee und Plußsee.

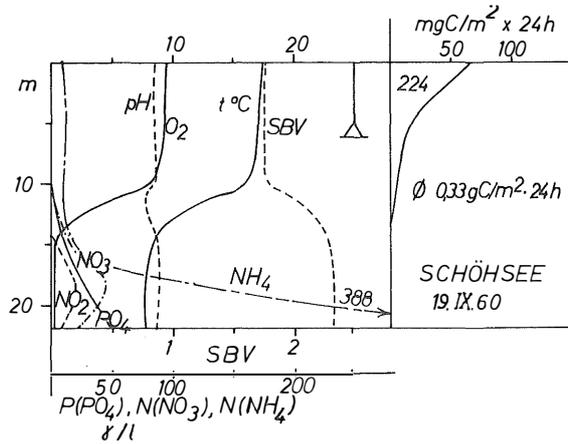


Abb. 1

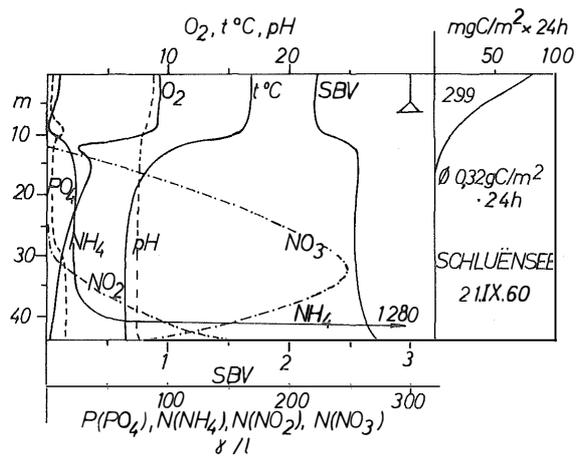


Abb. 2

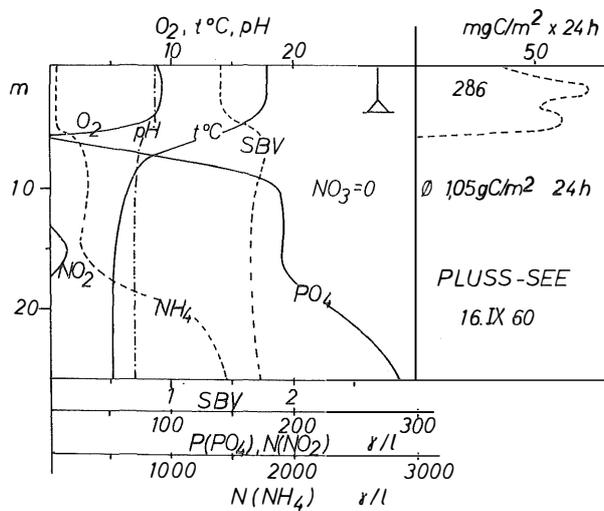


Abb. 3

Tafel 1 (zu W. Ohle)

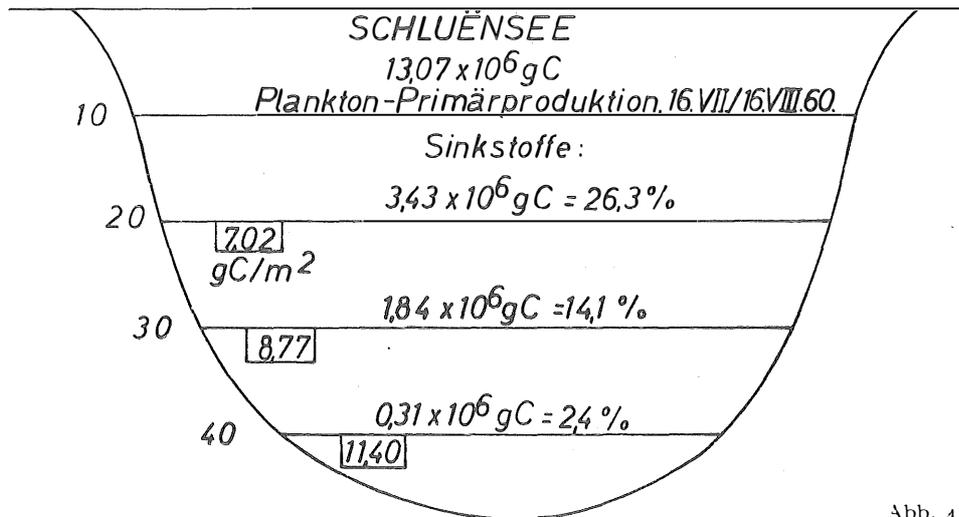


Abb. 4

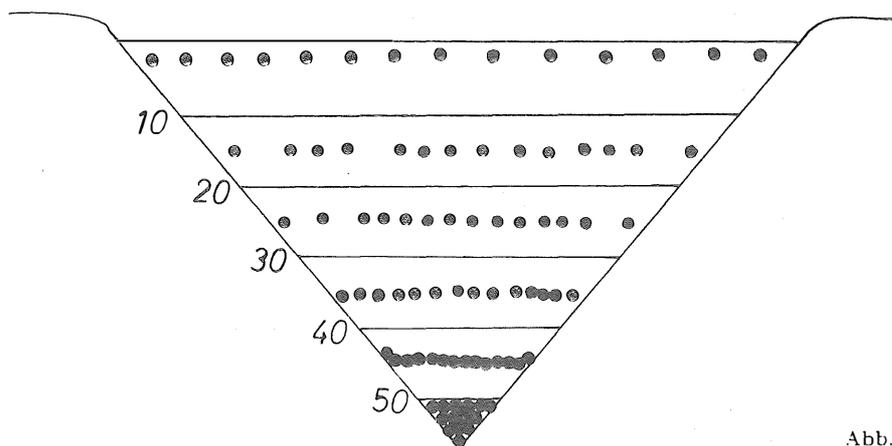


Abb. 5

Ein umfangreiches, in Beziehung zu den übrigen Gewässeruntersuchungen gesammeltes Probenmaterial hat in Bezug auf eine Anzahl von Komponenten zu aufschlußreichen Ergebnissen geführt. Im Rahmen der vorliegenden Behandlung dieser Arbeiten wollen wir uns allein mit dem organischen Kohlenstoff befassen und seine Mengen auf die der Primärproduktion beziehen.

Zunächst soll auf eine besondere Erscheinung eingegangen werden, die vielleicht einer Erklärung bedarf. In den Sinkstoffsammlern, die in unteren Wasserschichten exponiert waren, fanden sich stets größere Mengen an Substanz als in den oberen, obgleich man das Gegenteil hätte erwarten können, da ja beim Niedersinken der Partikel eine bakterielle und autolytische Auflösung erfolgen kann. Beim Schlüensee waren es in der Zeit vom 16. 7. bis 16. 8. 1960 in 20 m Tiefe 7,02 g C/m² (berechnet aus den 100 cm²-Auffangflächen), in 30 m schon 8,77 und in 40 m Tiefe sogar 11,40 g C/m² (vgl. Abb. 4). Diese Werte mögen als Beispiel genügen. Von der Wiedergabe der übrigen Daten wurde abgesehen, da im folgenden die Umrechnungen auf das Seearéal angewandt werden. Aber die Tatsache als solche, daß je 100 cm² Öffnung der Sinkstoffsammler regelmäßig mehr Schlamm in 30 oder 40 m Tiefe als in 20 m aufgefangen wird, bedarf einer Erklärung. Ich habe diese Erscheinung als „Trichtereffekt“ bezeichnet und will damit sagen, daß die niedersinkenden, aus der autochthonen Produktion stammenden oder auch eingeschwemmte Partikel in Gewässerbecken nach unten wie in einem Trichter zusammengedrängt werden (Abb. 5). Sie sinken nicht senkrecht, sondern in „schräger“ Richtung auf Grund des Zusammenwirkens der Erdanziehung und schwacher, im Epilimnion bestehender Wasserströmungen ab.

Tabelle 7
Schlüensee
Primärproduktion und % Mineralisation / Primärproduktion

Sinkstoffsammler Exposition		Primär- produktion 10 ⁶ gC	Sinkstoffe 10 ⁶ gC	Mineralisation %	
Zeit 1960	Tiefe m			je Areal	Gesamt
9. 6.—	20	11,30	4,65	58,8	97,3
6. 7.	30		0,87	33,5	
	40		0,30	5,0	
6. 7.—	20	13,07	3,43	73,7	97,6
16. 8.	30		1,84	12,2	
	40		0,31	11,7	
16. 8.—	20	10,10	2,26	77,6	98,5
7. 9.	30		1,27	9,8	
	40		0,15	1,5	
7. 9.—	20	14,40	1,76	87,8	98,8
5. 10.	30		1,15	4,2	
	40		0,17	6,8	
Ø 98,1%					

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 2)

Abb. 4: Schematische Darstellung der Beziehungen zwischen Primärproduktion und organischen Sinkstoffen im Schlüensee (Juli/August 1960).

Abb. 5: Schematische Darstellung des „Trichter-Effektes“ (Erklärung im Text).

Die Relation Produktion: Mineralisation

Zur unmittelbaren Gegenüberstellung mit den Werten der Primärproduktion wird der organische Kohlenstoffgehalt der Sinkstoffe gleichfalls auf das gesamte Seareal berechnet. Dabei wäre ansich zu berücksichtigen, daß ein Teil der Sinkstoffe bereits an den Schräghängen des Gewässerbeckens abgesetzt wurde und somit nicht berücksichtigt wird. Jedoch ist der damit eingegangene Fehler gering, da diese Schrägflächen im Vergleich mit dem Seareal klein sind. Überdies ergibt sich ein Beweis aus der Tatsache, daß der bei weitem größte Anteil der Nettoproduktion des Phytoplanktons, sowie auch allochthoner organischer Stoffe im Plußsee, bereits in 5 bzw. 10 bzw. 20 m Tiefe abgebaut ist, während in das Hypolimnion hier wie bei den meisten Seen nur recht geringe Sinkstoffmengen gelangen. Damit wird zugleich ein Befund von KLEEREKOPER (1957) bestätigt.

Wie KUSNETZOW (1959), KRISS (1961) und andere Autoren aussagen, finden sich die größten Bakterienmengen dort, wo auch die Planktonorganismen ihr Maximum besitzen, nämlich in der euphotischen Gewässerzone; ein zweites Bakterienmaximum soll sich, wie es auch verständlich ist, in der bodennahen Wasserzone anhäufen. Ich würde allerdings erwarten, daß auch in der Stauzone des Metalimnions, direkt im Bereich der Thermokline vor allem, neben den dorthin verfrachteten Planktonrückständen reichlich Bakterien anzutreffen seien.

Im Schluensee wurden etwa 59 bis nahezu 88 % der autotrophen Primärproduktion bis 20 m Tiefe mineralisiert bzw. in Lösung überführt. Im Schöhsee sind es nur 8,8 bis 75,3 % des Primärproduktes; jedoch streuen die Werte hier im Laufe des Jahres stark. Im Plußsee sind bereits in 5 m Tiefe, der scharfen Grenzzone der Chemo- und Thermokline, 70 bis 93,1 % der Primärproduktion nicht mehr vorhanden. Gerade in diesem Gewässer, daß die bei weitem höchste Photosyntheseintensität unter den ausgewählten Seen aufweist und der außerdem noch mit großen Mengen von Fall-Laub beladen wird,

Tabelle 8
Schöhsee
Primärproduktion und % Mineralisation / Primärproduktion

Sinkstoffsammler Exposition		Primär- produktion 10 ⁶ gC	Sinkstoffe 10 ⁶ gC	Mineralisation %	
Zeit 1960	Tiefe m			je Areal	Gesamt
11. 4.—	10	9,89	4,67	52,8	
18. 5.	20		1,63	30,7	83,5
18. 5.—	10	12,48	3,10	75,1	
4. 7.	20		1,00	16,9	92,0
4. 7.—	10	7,46	5,46	26,8	
10. 8.	20		1,43	54,0	80,8
10. 8.—	10	11,06	2,73	75,3	
5. 9.	20		0,65	18,8	94,1
5. 9.—	10	10,42	8,63	17,2	
10. 10.	20		0,58	77,2	94,4
10. 10.—	10	6,38	5,55	12,9	
17. 11.	20		0,41	80,7	93,6
17. 11.—	10	3,31	3,02	8,8	
5. 12.	20		0,56	74,3	83,1
				Ø 88,8%	

erfolgt eine derartig starke Zersetzung der organischen Substanzen. Die biogene Dynamik ist hier noch viel intensiver als die Photosynthese ausgeprägt.

Vergleichen wir diese Resultate mit meinen früheren, aus der CO₂-Akkumulation der Seen erhaltenen, so ergibt sich eine recht gute Übereinstimmung. Es wurde auf eine dreifache „Inkarnation“ des Kohlenstoffes vom anorganischen in den organischen Zustand vor dessen Auftreten im Hypolimnion geschlossen. Beim Plußsee ist dieser „Umsatz“ bzw. der „kurzgeschlossene Stoffkreislauf“ noch weit größer und zwar im Verhältnis 1 : 10. So ist es auch erklärlich, daß in diesem Falle der aus der CO₂-Akkumulation errechnete Wert von 88,3% am meisten von dem tatsächlichen (99,4%) abweicht, während das Verhältnis beim Schöhsee 89,0 zu 88,8 und beim Schluensee 96,1 zu 98,1

Tabelle 9
Plußsee
Primärproduktion und % Mineralisation / Primärproduktion

Sinkstoffsammler Exposition		Primär- produktion 10 ⁶ gC	Sinkstoffe 10 ⁶ gC	Mineralisation %	
Zeit 1960	Tiefe m			je Areal	Gesamt
11. 5.—	5	3,26	0,226	93,1	98,9
30. 5.	15		0,063	5,0	
	25		0,036	0,9	
30. 5.—	5	6,77	0,635	90,6	99,5
23. 6.	15		0,123	7,6	
	25		0,034	1,3	
23. 6.—	5	7,58	0,776	89,8	99,7
8. 8.	15		0,088	9,1	
	25		0,021	0,9	
8. 8.—	5	4,18	0,683	83,7	99,7
16. 9.	15		0,121	13,5	
	25		0,014	2,6	
16. 9.—	5	2,89	0,836	70,0	99,1
4. 11.	15		0,100	26,5	
	25		0,027	2,5	
Ø 99,4%					

beträgt (vgl. p 110). Am auffälligsten ist die starke Mineralisation im Plußsee, wo sie unmittelbar am Ort des Entstehens der Primärprodukte riesige Ausmaße erreicht.

So finden die Untersuchungsbefunde meines Schülers Dr. HARALD UNGEMACH (1961) über die relative Armut an organischem Kohlenstoff im Tiefenschlamm des Plußsees ihre Erklärung. Der Plußsee ist, beurteilt nach seiner Primärproduktion sowohl wie nach dem Nährstoffhaushalt und nicht zuletzt auf Grund der Sinkstoffuntersuchungen ein Gewässer mit größter Bio-Aktivität. Er ist euproduktiv sowohl wie eudynamisch.

Der hohe Nährstoffstandard des Plußsees verbürgt nicht nur die stetige Planktonmassierung, sondern auch die hohen Abbauintensitäten. Ich vermute, daß neben den Nährstoffen freie Enzyme und Aminosäuren im Wasser und zwar dort in größerer Konzentration als in anderen Gewässern vorhanden sind. Auf diese Weise wäre es um so verständlicher, daß die Respirations- und Destruktionsprozesse gleichsam in einer Verschmelzung von Biotop und Biocoenose ineinander übergehen und um so gewaltigere Leistungen vollbringen.

Ein anderes Extrem stellt die Abbaudynamik beim Schöhsee dar und teilweise auch beim Schluensee. Hier werden die organischen Substanzen von tonigen, in die Gewässer eingeschwemmten, von Dammschüttungen oder Kieswäschereien stammenden Partikeln umhüllt, und kolloidchemische Festlegungen von Nährstoffen erfolgen gleichfalls an diesen Teilchen. Es sind daher oligo- bis mesodynamische Gewässer.

Nicht nur die autotrophe Primärproduktion, sondern auch die Umbau- und Abbauprozesse sind in den Gewässern gleicher klimatischer Bedingungen von den Nährstoffkonzentrationen des Wassers in hohem Grade abhängig. Produktion und biogene Dynamik, beide sind wesentliche Charakteristika der Bioaktivität eines Gewässers. Sie umfaßt den ganzen Energiefluß durch das Biosystem und kann schließlich nicht mehr organismisch erkannt, d. h. nicht mit den Augen gesehen werden. Selbstverständlich aber — und das bindet uns glücklicherweise noch an die Formen der Flora und Fauna — stellen die freien Enzyme und Aminosäuren biogene Abkömmlinge dar, die nur vorübergehend ihr „Eigenleben“, d. h. ihre biochemische Aktivität beibehalten können.

Es wird uns in weiteren Untersuchungen beschäftigen müssen, ob zwischen der Produktionsintensität oder auch der Biomasse des Planktons und andererseits der biogenen Dynamik eine signifikante Beziehung besteht. Sie kann zumindest nicht unter allen klimatischen Bedingungen konstant sein; denn die Respiration ist in weit stärkerem Maße als die Photosynthese von der VANT'HOFF'schen RGT-Regel abhängig.

Die Stoffwechselfynamik des Plußsee trägt sehr weitgehend die Merkmale eines Klimax-Stadiums, mit nahezu vollständiger Rückführung der täglich biogen angereicherten potentiellen Energie in kinetische, so daß die vorhandene organische Substanz, in Gestalt lebender Organismen, zwar ständig den Träger wechselnd, beständig bleibt. Diese Gesetzmäßigkeiten sind unter den hier vorherrschenden Klimabedingungen nicht ganz erfüllbar und nicht konstant, wohl aber in den Tropen, wie Gebrüder ODUM (1955) aufgezeigt haben. Indessen erfüllt der Plußsee im Laufe des Sommers nahezu die Klimax-Gesetzmäßigkeit. Das Klimax-Stadium ist offenbar an eine maximale Biomasse gebunden (vgl. ODUM und PINKERTON 1955; BROWN 1957) und endet im limnischen Lebensraum aller Wahrscheinlichkeit nach mit der Vorherrschaft der Bakterien vor den übrigen Sekundärprozenten.

Selbst die großen, im Plußsee ermittelten Abbauintensitäten des Planktons stellen nur einen Teilbereich der tatsächlichen biogenen Dynamik dar. Nicht nur die gleichzeitige Mineralisation der allochthonen organischen, aus dem Fall-Laub stammenden Substanzen, sondern auch die Intensität des „kurzgeschlossenen Stoffkreislaufes“ in der euphotischen Oberschicht, d. h. die Mineralisation und biogene Neuverwendung der Stoffe, sind analytisch nicht vollständig erfaßbar. Es handelt sich jedoch nicht in allen Fällen um eine wirkliche Mineralisation der organischen Substanzen. Zieht man allein die organischen Exkrete der Phytoplankter und Zooplankter heran, so wird klar, daß auch darin noch wesentliche Mengen von Kohlenstoff und anderen an der Photosynthese beteiligten Elementen enthalten sind. Diese Mengen widersetzen sich bei der angewandten Methodik der Erfassung. Es wird die Aufgabe weiterer Experimentaluntersuchungen sein, diese komplizierten, ineinander verzahnten Exkretions- und Mineralisationsprozesse voneinander zu trennen und quantitativ zu bestimmen.

Produktion und Mineralisation sind unter den hier beschriebenen Voraussetzungen als Bilanz der organischen und anorganischen Kohlenstoffverbindungen bestimmbar. Mit ihrer Hilfe ist die biogene Stoffwechselfynamik in ihren jeweiligen Endphasen, bezogen auf die einzelnen, weit auseinander gezogenen, stark differenzierten Wasserzonen thermisch geschichteter Seen, zu ermitteln. Die quantitativen Relationen sind trotz des großen Interesses für die Formerfüllung und Ökivalenzen der beteiligten Organismen schließlich nur in Energiewerten, z. B. in Kalorien, auszudrücken.

Die Nützlichkeit einer bestimmten Organismenentwicklung für eine andere kann zwar in praktischer Hinsicht, z. B. für die Fischereiwirtschaft, außerordentlich bedeutsam sein; im Sinne einer allgemeinen Stoffwechselform müssen wir uns von diesen zweckbestimmten Beurteilungen lösen. Die „Überproduktion“, ein von mir für das Übermaß der Primärproduktion gegenüber dem Fischzuwachs aufgestellter Begriff (OHLE 1959), hat nur dann seine Berechtigung, wenn das Fischwachstum als höchste Phase der Organismenentwicklung in Gewässern angesehen wird, der sich alle anderen Zwischenphasen der pflanzlichen und tierischen Produktion unterordnen. In diesem Sinne zeichnet sich der Plußsee ebenso wie die meisten stark gedüngten Gewässer, vor allem auch Fischteiche, durch eine starke Überproduktion aus. Andererseits steuert gerade ein solches Gewässer dem „idealen“ Gleichgewichtszustand der Stoffwechselform, dem Klimax-Stadium zu.

Diskussion

ELSTER (Freiburg):

1. Die Abgabe radioaktiver Assimilationsprodukte wurde auch bei unseren ^{14}C -Versuchen schon bald nach Versuchsbeginn beobachtet. Sie stellt einen Teil des scheinbaren Hemmungseffektes bei längerer Versuchsdauer dar. Ferner befinden sich die Algen in den Versuchsflaschen in mehrfacher Hinsicht in einer abnormen Situation, u. a. auch, weil sich die Algen in der durchmischten trophogenen Zone meist nicht längere Zeit in der gleichen Tiefenstufe aufhalten, Versuche über die Auswirkungen dieser experimentellen Bedingungen sind bei uns begonnen.

2. Eutrophe Seen produzieren oft nicht nur relativ mehr, sondern oft auch als Nahrung ungeeignete Algen, wie z. B. Cyanophyceen, von denen vor allem die fädigen Formen solange sie noch intakt sind, die Fangapparate verstopfen können. Viele dieser Formen werden erst nach ihrem Tod verwendet.

OHLE (Plön):

1. Über die im Verlauf der Photosynthese von Planktonalgen erfolgende Abgabe eines Teils der erst kurz vorher unter Einbau von ^{14}C gebildeten Komponenten an das Kulturmilieu habe ich 1961 in einer Veröffentlichung näher berichtet, desgleichen über die experimentell bedingten Hemmwirkungen auf die in Flaschen verlaufende Photosynthese in einer anderen Arbeit (1958).

2. Zu dem zweiten Punkt der Diskussion wäre zu bemerken, daß die intrabiocoenotischen Beziehungen der Fauna und Flora gesondert von den hier behandelten Bilanzuntersuchungen des limnischen Stoffhaushaltes zu bearbeiten sind und diesen Übergängen von den Primärproduzenten zu den tierischen Organismen im Rahmen des Nahrungskreislaufes (vgl. THIENEMANN, 1926) besondere Beachtung verliehen werden muß.

Literaturverzeichnis

- BROWN, H., 1957: The Carbon Cycle in Nature. Fortschr. Chem. organ. Naturstoffe (Wien) **14**: 317—333. — GRIM, J., 1950: Versuche zur Ermittlung der Produktionskoeffizienten einiger Planktophyten in einem flachen See. Biolog. Zentralbl. **69**: 147—174. — HOPPE-SEYLER, F., 1895: Über die Verteilung absorbierter Gase im Wasser des Bodensees und ihre Beziehungen zu den in ihm lebenden Tieren und Pflanzen. Schriften d. Vereins f. Geschichte des Bodensees u. s. Umgebung **H. 24**: 29—48. — HUTCHINSON, G. E., 1938: On the relation between the oxygen deficit and the productivity and typology of lakes. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. **36**: 336—355. — JÄRNEFELT, H., 1955: Über die Sedimentation des Sestons. Verhandl. internat. Ver. Limnol. **12**: 144—158. — KLEEREKOPER, H., 1957: Une Étude Limnologique de la Chimie des Sédiments de Fond des Lacs de L'Ontario Meridional Canada. Den Haag. Uitgeverij Excelsior: 1—205. — KRISS, A. E., 1961: Meeresmikrobiologie. Tiefseeforschungen. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena: 1—570. — KUSNETZOW, S. I., 1959: Die Rolle der Mikroorganismen im Stoffkreislauf der Seen. VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin: 1—301. — LEHNARTZ, E. u. FLASCHENTRÄGER, B., 1957: Physiologische Chemie. Ein Lehr- und Handbuch. Berlin—Göttingen—Heidelberg. — MAUCHA, A., 1942: Das Gleichgewicht des limnischen Lebensraumes. (Ein Versuch, das Holocoen als Schwingungssystem darzustellen.) Arch. Hydrobiol. **39**: 24—62.
- ODUM, H. T., PINKERTON, R. C., 1955: Time's Speed Regulator: The Optimum Efficiency for Maximum Power Output in Physical and Biological Systems. American Scientist **43**, No. 2: 331—343. — ODUM, H. T. and ODUM, E. P., 1955: Trophic Structure and Productivity of a Windward Coral Reef Community on Eniwetock Atoll. Ecological Monographs **25**: 291—320. — OHLE, W., 1952: Die hypolimnische Kohlendioxyd-Akkumulation als produktionsbiologischer Indikator. Arch. Hydrobiol. **46**: 153—285. — OHLE, W., 1956: Bioactivity, Production and Energy Utilization of Lakes. Limnology and Oceanography **1**, No. 3: 139—149. — OHLE, W., 1958: Diurnal Production and Destruction Rates of Phytoplankton in Lakes. Rapp. et Proc.-Verb. **144**, Cons. Internat. Explor. de la Mer: 129—131. — OHLE, W., 1959: Die Seen Schleswig-Holsteins, ein Überblick nach regionalen, zivilisatorischen und produktionsbiologischen Gesichtspunkten. Vom Wasser **26**: 16—41. — OHLE, W., 1961: Tagesrhythmen der Photosynthese von Planktonbiocoenosen. Verh. Internat. Verein. Limnol. **14**: 113—119. — OVERBECK, J., 1962: Untersuchungen zum Phosphathaushalt von Grünalgen. II. Die Verwertung von Pyrophosphat und organisch gebundenen Phosphaten und ihre Beziehung zu den Phosphatasen von *Scenedesmus quadricauda* (Turp. Bréb. Arch. Hydrobiol. **58**: 281—308. — SCHÄPERCLAUS, W., 1926: Neuere Anschauungen über die Gasstoffwechselanalyse natürlicher Gewässer und ihre fischereiliche Bedeutung. Arch. Hydrobiol. **17**, 405—420. — SCHULZ, B., 1923: Hydrographische Untersuchungen besonders über den Durchlüftungszustand in der Ostsee im Jahre 1922. Arch. Dtsch. Seewarte **41**, Nr. 1: 1—45. — SCOTT, W. and MINER, D. H., 1936: Sedimentation in Winona Lake and Tip-Peacanoe Lake, Kosciusko County, Indiana, July 31, 1930, to July 30, 1935. Proc. Indiana Acad. Science **45**: 275—286. — STEEMANN NIELSEN, E., 1952: The use of radio-active carbon (¹⁴C) for measuring organic production in the sea. J. Cons. Intern. P'Expl. Mer **18**: 117—140. — STRØM, K. M., 1931: Norwegische Binnenseen. Die Naturwiss. **19**: 354—359. — THIENEMANN, A., 1918: Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Naturwiss. Wochenschrift N.F. **17**: 281—290, 297—303. — THIENEMANN, A., 1926: Der Nahrungskreislauf im Wasser. Verhandl. Dtsch. Zoolog. Gesellsch. 31. Jahresversammlung zu Kiel: 29—79. — UNGEMACH, H., 1961: Sedimentchemismus und seine Beziehungen zum Stoffhaushalt in 40 europäischen Seen. 420 Schreibmaschinenseiten, Dissertation Kiel.