

Carinthia II	Sonderheft 31 Festschrift Findenegg	S. 9—21	Klagenfurt 1971
--------------	----------------------------------------	---------	-----------------

Das bisherige Werk Ingo Findeneggs als Beitrag zur Geschichte der theoretischen und angewandten Limnologie

Von Hans-Joachim ELSTER, Falkau und Konstanz

Wenn wir das Werk Ingo FINDENEKGS und seine Bedeutung für die Entwicklung der Limnologie würdigen und verstehen wollen, müssen wir uns zunächst in die Situation um 1932 versetzen, als FINDENEKGS erste Arbeiten erschienen.

Limnologie ist die damals noch recht junge Wissenschaft von den Binnengewässern. Jede Wissenschaft muß mit der beschreibenden Analyse und Ordnung ihrer Objekte beginnen.

In der Seenkunde hatte schon FOREL um die Jahrhundertwende ein thermisches Seentypensystem aufgestellt: Da das Dichtemaximum des Wassers bei 4° C liegt, lagert im Sommer wärmeres leichteres Wasser über dem kalten Tiefenwasser und riegelt es dadurch in der Sommerstagnation ab, während im Winter kälteres und leichteres Wasser, schließlich eine Eiskecke das Tiefenwasser in der Winterstagnation ebenfalls gewissermaßen isoliert. Nur in den Übergangsstadien der Homothermie, also im Herbst und im Frühjahr, können Vollzirkulationen stattfinden, wobei man häufig den Konvektions-, also Dichteausgleichsströmungen, die Hauptrolle zuschob. Dieser Jahreszyklus: zweimal Vollzirkulations- und zweimal Stagnationsperioden, charakterisiert den See der gemäßigten Zone.

Daneben unterschied FOREL den warmen oder tropischen Seetypus, dessen Wassertemperaturen nicht unter 4° C sinken und der daher nur in der kältesten Jahreszeit eine Vollzirkulation aufweist, und den kalten oder polaren Seetypus, der nie wärmer als 4° wird und daher nur in der warmen Jahreszeit eine Zirkulationsperiode haben kann.

Inzwischen hatten BIRGE und JUDAY (1911) in den USA und THIENEMANN in Europa seit 1909 entdeckt, daß sich die Seen im

Sauerstoffhaushalt des Tiefenwassers, im Charakter des Sedimentes und in der Zusammensetzung der Bodenfauna unterschieden. THIENEMANN fand, daß in der Bodenfauna der baltischen Seen *Corethra* (= *Chaoborus*) und *Chironomus*, in den subalpinen Seen dagegen die Gattung *Tanytarsus* dominiert, und daß diese Seen auch Unterschiede im Sauerstoffhaushalt aufweisen: Der baltische *Chironomus*-See hat am Ende der Sommerstagnation im isolierten Tiefenwasser wenig Sauerstoff und ein an organischer Substanz reiches Sediment, während der subalpine *Tanytarsus*-See zu jeder Zeit auch in der Tiefe sauerstoffreich ist, aber wenig organische Stoffe in seinem Sediment besitzt.

Schließlich unterschied Einar NAUMANN (ab 1917) nährstoffreiche und nährstoffarme Seen, charakterisiert durch die Höhe der Phytoplanktonproduktion, und führte für diese beiden Seetypen die aus der Moorforschung stammenden Begriffe eutroph und oligotroph ein, d. h. gut oder schlecht nährend (NAUMANN 1931).

THIENEMANN vereinigte bald darauf sein System mit dem Einar NAUMANNs, indem er subalpin = oligotroph und baltisch = eutroph setzte. Er wies ferner auf den Einfluß der Beckenmorphologie hin, vor allem der mittleren Tiefe und des Verhältnisses Volumen Epilimnion zu Volumen Hypolimnion. Dadurch wurden in diesen beiden Haupt-Seetypen u. a. folgende Merkmale kombiniert, soweit es Mitteleuropa betraf:

oligotroph:

Mittlere Tiefe $\overset{>}{=} 20$ m, Vol. $\frac{E}{H} \overset{<}{=} 1$, Sauerstoffsättigung im

Herbst $\overset{>}{=} 50$ %, Nährstoffkonzentration sehr gering, vor allem P und N (für die damals noch konkrete Werte fehlten), schwache Phytoplankton-Entwicklung, Bodenfauna individuenarm, artenreich, *Tanytarsus*-Typ.

eutroph:

Mittlere Tiefe $\overset{<}{=} 20$ m, Vol. $\frac{E}{H} \overset{>}{=} 1$, Sauerstoffsättigung im

Herbst $\overset{<}{=} 50$ %, Nährstoffe, besonders N und P, reichlich vorhanden, reiche Phytoplanktonentwicklung mit länger anhaltenden Wasserblüten, individuenreiche (solange noch Sauerstoffreste vorhanden), aber artenarme Bodenfauna, *Chironomus*- und *Chaoborus*-Typ.

Diese Einteilung und Merkmalskombination galt für die normalen Klarwasserseen, denen der dystrophe, durch Moorwässer gefärbte Braunwassersee mit geringer Phytoplanktonproduktion, aber hohem Sauerstoffschwund in der Tiefe gegenübergestellt wurde.

In der folgenden Zeit hat man meist angenommen, daß alle mitteleuropäischen Seen mit Ausnahme der größten und tiefsten Alpenrandseen dem „gemäßigten Typus“ FORELS angehören, also

etwa gleich lange Stagnationsperioden haben und mit vollem Schichtungsausgleich in die Sommerstagnation eintreten. Denn was die Initiatoren dieses Seetypensystems mehr als qualitative Charakterisierung zusammengestellt hatten, wurde bald als quantitativer Maßstab benutzt: So wurde das hypolimnische Sauerstoffdefizit als Maß der epilimnischen Primärproduktion und des Trophiegrades benützt, und die Form der spätsommerlichen bzw. frühherbstlichen Sauerstoff-Vertikalschichtung galt als Trophie-Indikator. Es war üblich geworden, von einer „oligotrophen“ oder „eutrophen“ Sauerstoffkurve zu sprechen.

Der weitere Ausbau dieses zentralen klassischen limnologischen Seetypensystems war in vollem Fluß, als zwei Beiträge aus Österreich neue Akzente setzten:

Franz RUTTNER veröffentlichte von Lunz aus die chemischen Ergebnisse der mit THIENEMANN gemeinsam durchgeführten limnologischen Sunda-Expedition: Es zeigte sich, daß infolge der hohen Tiefentemperaturen und vermutlich unterschiedlicher Stagnationszeiten auch solche Gewässer eine „eutrophe“ Sauerstoffkurve, d. h. Sauerstoffarmut im Hypolimnion, aufwiesen, die ein offenbar plankton- und nährstoffarmes Epilimnion bzw. eine entsprechende trophogene Zone aufwiesen. Damit wurde die Dynamik des Produktions- und somit auch des Trophiebegriffes in den Vordergrund gerückt: Nicht nur die Biomasse, sondern auch ihr Umsatz, nicht nur das Sauerstoffdefizit, sondern auch die Zehrungsrate mußten berücksichtigt werden. Was heute selbstverständlich erscheint, wurde damals heftig diskutiert, als FINDENEKG mit seinen ersten Arbeiten hervortrat und das klassische limnologische Seetypensystem durch seine vorbildlichen Studien an den Kärntner Seen stark erschütterte und modifizierte.

Als erste größere Arbeit FINDENEKGS erschien 1933 ein Sonderheft der „Carinthia II“: „Zur Naturgeschichte des Wörthersees“ In diesem See hatte RICHTER 1899 die thermische Sprungschicht entdeckt, d. h. die Grenzschicht zwischen warmem Oberflächen- und kaltem Tiefenwasser. Sie ist im Wörthersee besonders ausgeprägt und liegt relativ hoch. Das darüberliegende Epilimnion erwärmt sich im Frühjahr sehr schnell und erreicht im Sommer hohe Badetemperaturen bis 25° C und darüber. BRÜCKNER und HASSLER hatten diese Temperaturverhältnisse des Wörthersees vor allem auf die geringe Durchflutung zurückgeführt, die in anderen Seen das warme Oberflächenwasser absaugt und durch kälteres ersetzt. FINDENEKG weist nun überzeugend nach, daß die Besonderheiten der Wörthersee-Temperaturen in erster Linie durch das windarme Klima im Frühjahr bedingt sind: Es fehlt mit stärkeren Winden die Antriebskraft, welche das erwärmte Oberflächenwasser tiefer hinunterdrückt, durchwirbelt und vermischt. Da sich nun im Kärntner Becken während des Winters die

von den umgebenden Bergen herabströmenden kalten Luftmassen sammeln und einen Kaltluftsee bilden, der monatelang die unter ihm liegenden Gebiete, also auch den Wörthersee, vor stärkeren Winden schützt, so fehlt auch während der herbstlichen Homothermie-Periode, die immerhin mehrere Wochen dauern kann, und im Frühjahr nach dem Eisbruch der Antrieb des Windes für eine Vollzirkulation. Die Konvektionsströme reichen für eine volle Durchmischung des Sees nicht aus. FINDENEGG konnte zeigen, daß der bis zu 86 m tiefe Wörthersee im Herbst nur bis 40—50 m, im Frühjahr nur bis etwa 20 m durchmischt wird. Er zeigt an den verschiedenen Becken des Wörthersees und hat es dann später durch vergleichende Untersuchungen an den übrigen Kärntner Seen, im Salzkammergut und in der Ostschweiz in Übereinstimmung mit W. SCHMIDT an einem sehr großen Material immer wieder bestätigt gefunden: Intensität und Tiefe der Durchmischung sind eine Funktion der Windstärke und der Größe der Angriffsfläche, d. h. des Seearcals, hängen aber auch von der Gliederung des Seebeckens ab, welche die Windwirkung unterbrechen oder verringern kann.

Das Tiefenwasser des Wörthersees unterhalb 50—60 m wird also niemals, wenigstens über viele Jahre hinweg nicht, umgeschichtet. Dieser Tiefenbereich mit Dauerstagnation liegt als Monimolimnion unter dem Mixolimnion, der Schicht mit regelmäßiger oder gelegentlicher Durchmischung.

Mit diesem Ergebnis, das sich dann mit einigen Variationen am Weißensee, am Klopeiner See und am Längsee bestätigte, waren zunächst die FOREL'schen thermischen Seetypen, die ja in Wirklichkeit Zirkulationstypen sind, durchbrochen: Sie waren nur auf Seen mit Vollzirkulation, auf holomiktische Seen anwendbar, denen FINDENEGG die meromiktischen Seen, welche nur Teilzirkulationen, aber keine Vollzirkulation haben, gegenüberstellte.

Es sei daran erinnert, daß das thermische bzw. auf den Umschichtungsverhältnissen aufbauende Seetypenschema später wiederum unter entscheidender österreichischer Beteiligung, nämlich von LÖFFLER und HUTCHINSON, zu einem globalen System erweitert wurde.

Aber auch für das Trophieschema, also für die klassische Seetypenlehre, waren FINDENEGGs Ergebnisse von großer Bedeutung, und FINDENEGG selbst zog sofort die richtigen Konsequenzen daraus: In meromiktischen Seen verliert die Sauerstoffkurve völlig ihren Wert als Trophie-Indikator, und auch bei holomiktischen Seen ist sie unzuverlässig, wenn die Stagnationsdauer unterschiedlich ist. Er schlug daher zunächst für die meromiktischen Seen den Terminus „pseudoeutropher Seetypus“ vor.

Die folgenden Arbeiten FINDENEGGs haben diese ersten Ergebnisse dann differenziert und erweitert: Schon bei den ersten Untersuchungen war aufgefallen, daß die Tiefentemperatur der mero-

miktischen Kärntner Seen etwas über 4° C betrug, also oberhalb des physikalischen Dichtemaximums lag, während das tatsächliche Temperaturminimum im See zu Beginn der Sommerstagnation dicht oberhalb des Monimolimnions lag und dort eine „mittlere Kaltwasserschicht“ bildete. Eine solche Temperaturinversion ist nur stabil, wenn die thermische Dichtedifferenz durch eine Erhöhung der Salzkonzentration, also durch chemisch bedingte Differenzen, ausgeglichen oder überkompensiert wird. Unter Berücksichtigung zahlreicher inzwischen veröffentlichter Befunde aus Europa und besonders Japan teilte FINDENEGG (1937) die Ursachen für Meromixis in zwei Gruppen ein:

1. Statische Ursachen. „Der See setzt sich aus zwei verschiedenen Wasserkörpern zusammen, die sich schon primär durch ihr spezifisches Gewicht infolge verschiedenen Salzgehaltes unterscheiden. Der Grund dieser Verschiedenheit liegt in geologischen Eigenheiten des Seegebietes.“

2. Dynamische Ursachen. Das Seewasser ist primär homogen, doch ist die von der bewegten Luft auf die Seefläche übertragene Energie zu klein, im gesamten Wasserkörper Strömungen hervorzurufen, die zu einer völligen Durchmischung führen. Der Grund hierfür kann sowohl klimatischer als auch morphologischer Art sein.

„In beiden Fällen wird sich mit der Zeit eine biogene Konzentrationsschichtung einstellen, die im ersten Falle die schon vorhandenen Unterschiede verstärkt, im zweiten Falle erst solche schafft.“

Die Kärntner Seen gehören, soweit sie meromiktisch sind, in die zweite Kategorie. Je länger sie stagnieren, um so stabiler wird ihre Meromixis.

Die soeben erwähnte „mittlere Kaltwasserschicht“ wird während der Sommerstagnation allmählich aufgesaugt, und zwar durch allmähliche Vermischung mit Wasser der benachbarten Schichten. Dadurch erhält auch das Monimolimnion eine gewisse Sauerstoffzufuhr, und die aktuelle Sauerstoffkonzentration in einer bestimmten Tiefe auch im Bereich des Monimolimnions erweist sich als ein Bilanzwert aus Sauerstoffzufuhr und Sauerstoffzehrung. Da nun der vertikale Austausch zwischen übereinanderliegenden Wasserschichten bei größeren Seen wegen der größeren Angriffsfläche für den Wind größer ist als in kleineren Seen, ist die Stagnation des Monimolimnions um so vollkommener, je kleiner die Seefläche im Verhältnis zum Volumen ist. Die pseudoeutrophe Schichtung ist daher bei größeren Seen trotz der bedeutenden Tiefe schwächer entwickelt, weil sich die für den Stoffhaushalt des Sees verlorene abgesunkene organische Substanz auf ein viel mächtigeres Monimolimnion verteilt, andererseits weil dieses in windigen Frühjahren stärker vom Austausch — oft erst nach Beginn der Sommerstagnation — erfaßt wird. Kärnten bietet eine Skala von Seen dar: Der Millstätter See bildet den Übergang. Er ist in manchen Jahren holomiktisch, in anderen meromiktisch. Der Ossiacher

See ist holomiktisch und war zu Beginn der FINDENEGG'schen Arbeiten schwach eutroph.

Mit den Schichtungs-, Austausch- und Zirkulationsverhältnissen hängen nun auch die Zusammensetzung, die Mengenentwicklung und der Jahreszyklus des Phytoplanktons eng zusammen: FINDENEGG fand zunächst die allgemeine Regel bestätigt: Wenn das Epilimnion bzw. die trophogene Zone im Frühjahr durch Teil- oder Vollzirkulation mit neuen Nährstoffmengen aus dem Tiefenwasser „gedüngt“ ist, folgt nach Beginn der Sommerstagnation eine starke Phytoplanktonentfaltung, die nach Aufzehrung der Nährstoffvorräte wieder abnimmt.

Die sehr gründlichen und detaillierten Vergleichsuntersuchungen, die den Zoologen FINDENEGG als ausgezeichneten Algenkenner ausweisen, führten ihn zu einigen interessanten Schlußfolgerungen: Die Kärntner Seen unter sich sowie die windgeschützten Kärntner Seen als Ganzes, die nordalpinen Salzkammergutseen und die ostschweizerischen Seen lassen sich in eine Reihenfolge steigenden Austausches, steigender Turbulenz bringen, die folgendes zeigen:

1. Je isolierter und flacher das Epilimnion durch eine hochliegende scharfe Sprungschicht ist, wie in den Kärntner Seen, um so schneller werden die Nährstoffe hier verbraucht; je intensiver der vertikale Austausch mit den tieferen Schichten ist, um so mehr Nährstoffe werden dem Epilimnion von unten zugeführt, um so langsamer ebbt das Frühjahrsmaximum ab. In den Kärntner Seen, besonders in den meromiktischen, ist die Nährstoffzufuhr sowohl von unten durch die scharfe Sprungschicht als auch von außen wegen der geringen Zuflüsse schwach, die epilimnische Phytoplankton-Produktion hat daher in den meisten Fällen einen oligotrophen Charakter. Reicht ausnahmsweise durch stärkere Windeinwirkung die Durchmischung eines meromiktischen Sees tiefer als normal hinunter, so folgt nach der dadurch bedingten stärkeren Nährstoffzufuhr auch eine höhere Phytoplankton-Entfaltung.

2. Die allbekanntesten größeren Diatomeen, wie *Melosira*, *Fragilaria*, *Tabellaria*, *Cymatopleura* u. a., brauchen ein gewisses Turbulenzminimum, um schweben zu können, und kommen daher nur in den größeren windexponierten Seen vor, während sie in den kleinen und windgeschützten Seen durch andere, kleinere oder leichtere Formen ersetzt werden, was in den verschiedenen Abschnitten von FINDENEGGS bisherigem Lebenswerk immer wieder an neuen Beispielen gezeigt wird.

3. In der trophogenen Zone kommen zwei Planktontypen vor: a) Wärmeliebende Arten, die auch im Sommer im Epilimnion bleiben, und b) kaltstenotherme (kälteliebende) Arten, die im Sommer verschwinden oder im Metalimnion bzw. im obersten Hypolimnion eine Schattenflora bilden. Der bekannteste Vertreter dieser Gruppe ist

die Burgunderblutalge *Oscillatoria rubescens*, die in FINDENEGBS Arbeiten eine wichtige Rolle spielt. Wo *Oscillatoria*, wie im Wörthersee seit 1909/10, das Epilimnion stark besiedelt und sich dann mit steigender Erwärmung in das Metalimnion zurückzieht, trägt sie entscheidend zur Abnahme der Nährstoffe im Epilimnion bei und verhindert daher eine nachfolgende Algen-Wasserblüte im Wörthersee während der Badesaison! So wird diese sonst überall als Verschmutzungsindikator gefürchtete Alge bei FINDENEGB zum Wohltäter der Fremdensaison in den von ihr besiedelten Kärntner Seen.

Nicht nur die physikalisch-chemischen, auch die biologischen Befunde mußten FINDENEGB zu einer umfassenden Kritik des klassischen Seetypensystems führen. Schon 1940 stellte er einen Vergleich der Planktonproduktion im oligotrophen und im eutrophen See am Beispiel des Wörthersees und des Ossiacher Sees an. Obwohl der Wörthersee mit einer mittleren Tiefe von 42 m und nach seinem epilimnischen Phytoplankton-Charakter überwiegend oligotrophe Eigenschaften hat, während der Ossiacher See mit 19 m mittlerer Tiefe sowie nach Sichttiefe und epilimnischem Plankton mäßig eutroph ist, besitzt der Wörthersee im Durchschnitt von fünf Jahren ein größeres Phytoplankton-Volumen als der Ossiacher See. Die Ursache liegt in der Lichtfilterwirkung des dichteren Planktonbestandes im Ossiacher See, welche die Tiefe der trophogenen Schicht vermindert, während im Wörthersee die geringe epilimnische Planktondichte soviel Licht hindurchläßt, daß *Oscillatoria* noch die reichen Nährstoffvorräte im Metalimnion bzw. obersten Hypolimnion zu einer Massenentfaltung ausnützen kann. Der vorwiegend oligo- oder eutrophe Habitus eines Sees sagt also nichts aus über die Gesamtmenge der pelagischen Primärproduktion.

1955 schlägt FINDENEGB daher in einer umfassenden Kritik des klassischen Seetypensystems vor:

1. Unter Trophie nur jene Eigenschaften des Wassers zu verstehen, die die stoffliche Grundlage der Ernährung seiner Organismenwelt bilden.

2. Trophie ist ein Zustand und muß daher von der Produktion unterschieden werden.

Das war ein Jahr vor dem Limnologenkongreß in Helsinki, wo das Seetypensystem und die Produktions- und Trophiebegriffe heiß diskutiert wurden. FINDENEGB wiederholte mit zahlreichen eindrucksvollen Untersuchungsbefunden seine Thesen von 1955 und definierte in Übereinstimmung mit RUTTNER (1952) Produktion als die unter der Flächeneinheit jeweils vorhandene pflanzliche Biomasse, während er den viel weiter gespannten dynamischen Produktionsbegriff THIENEMANN'S (1931) ein schönes Arbeitsprogramm für die Zukunft nannte. Unmittelbar vorher hatte W. RODHE seine ersten Messungen der Primärproduktion mit der C¹⁴-Methode vor-

getragen und die Intensität der (dynamischen) Primärproduktion als Maßstab für den Trophiegrad eines Gewässers vorgeschlagen. Der Verfasser dieser Zeilen hatte auf Grund historischer und theoretischer Überlegungen den gleichen Vorschlag gemacht, mit dem Zusatz, weitere quantifizierbare Eigenschaften der Seen als zusätzliche Skalen mit der Trophieskala als Grundlage zu einem mehrdimensionalen System zu vereinigen.

Man einigte sich in Helsinki, die unfruchtbaren Diskussionen zurückzustellen, bis möglichst viele Seen auf das Verhältnis der Primärproduktion zu den althergebrachten Kriterien des Trophiezustandes untersucht seien.

In der Folgezeit ist es neben RODHE und seinen Schülern vor allem FINDENEGG gewesen, der das reichhaltigste Material zu dieser Frage von Lunz aus beigebracht hat. Bevor wir aber diese neue Periode in seinem Schaffen würdigen, sei noch ein spätes Wort zu den Diskussionen von Helsinki nachgetragen: Zwar hat sich inzwischen, soweit ich sehe, die Waagschale sehr zu Gunsten des dynamischen Produktions- und Trophiebegriffes geneigt. Aber es hat sich auch gezeigt, daß FINDENEGGS damalige Gedanken auch heute noch wichtig sind und in etwas modifizierter Form praktiziert werden: Zwar nicht die durchschnittliche, aber die Konzentration der Nährstoffe in den Zirkulationsperioden ist ein wichtiges Maß der Eutrophierung geworden, und in der umfassenden Eutrophierungsstudie der OECD von R. VOLLENWEIDER wird den Nährstofffrachten, die einem See aus seinem Einzugsgebiet zugeführt werden, entscheidende Bedeutung für die Eutrophierungsgefahr beigegeben. Mancher von FINDENEGG früher geäußerte und in Helsinki zu wenig anerkannte Gedanke hat sich somit als wertvolle Anregung erwiesen.

Freilich muß hier auf eine offene und aktuelle Frage hingewiesen werden: Wir wissen nie genau, welcher Nährstoff im konkreten Einzelfall die Rolle des Minimumfaktors spielt. Wir schauen heute besonders auf das Phosphat. FINDENEGG hat gezeigt, daß in Kärnten auch der Stickstoff als Grenzfaktor in Frage kommt. Und niemand weiß mit Sicherheit, ob nicht bei genügender Zufuhr von Phosphor und Stickstoff ein anderer Stoff, etwa ein Spurenelement, oder in sehr kalkarmen Gewässern sogar der assimilierbare Kohlenstoff, ins Minimum gerät und dann als Maßstab benutzt werden müßte.

Bald nach dem Helsinki-Kongreß wurde FINDENEGG nach Lunz berufen, und nun begann eine Zeit besonders intensiver Forschungen, die sich vor allem mit der Primärproduktion in verschiedenen Seetypen befaßten. Er benützte dazu die C^{14} -Methode von STEEMANN-NIELSEN, bei welcher die geschöpften Planktonproben mit einer geringen Menge C^{14} -Bikarbonat versetzt und wieder im See exponiert werden. Danach mißt man die durch das Phytoplankton fixierte C^{14} -Menge, bestimmt die gesamte assimilierbare C-Konzentration in

der Probe und berechnet daraus, wieviel Kohlenstoff insgesamt pro Volumen und Zeiteinheit fixiert wurde. Auf die vielen methodischen Probleme, die dieses Verfahren aufwirft, kann ich hier nicht eingehen, doch ist es auf diese Weise möglich, wenigstens annähernd die Primärproduktionsrate in den verschiedenen Tiefen eines Sees zu bestimmen.

Die an elf österreichischen Seen, aus Kärnten, dem Salzkammergut und dem Lunzer Untersee, gewonnenen ersten Ergebnisse bestätigten FINDENEGGS frühere Befunde und Schlußfolgerungen weitgehend, gestatteten aber eine viel detailliertere Analyse. Zwar zeigte sich im allgemeinen eine gewisse Übereinstimmung zwischen der Biomasse der Algen und der Gesamtproduktion unter 1 m² der Seeoberfläche, doch war in den meisten Fällen während der Sommerstagnation die Form der Vertikalkurven der Assimilationstätigkeit viel charakteristischer für den Seetypus. So zeigt der nährstoffreiche eutrophe See ein starkes Assimilations-Maximum in 1—2 m Tiefe und einen raschen Abfall nach der Tiefe zu, der meist unterhalb des Assimilations-Maximums etwa der Abnahme der Lichtenergie parallel ging. Oligotrophe nährstoffarme Seen ließen das epilimnische Assimilationsmaximum meist vermissen oder hatten nur ein schwaches Maximum und produzierten in der noch genügend durchleuchteten Zone pro Wasser-Volumeneinheit zwar relativ geringe, aber in der ganzen trophogenen Zone etwa gleiche Mengen. Begrenzender Faktor ist hier innerhalb der trophogenen Zone offenbar weniger Licht als vielmehr das Nährstoffangebot.

Ein dritter Kurventyp mit einem metalimnischen Assimilations-Maximum, welches ein etwa vorhandenes epilimnisches noch übertreffen konnte, ergab sich bei solchen Seen, die ein Phytoplankton-Maximum an der unteren Grenze der trophogenen Zone im nährstoffreichen Gebiet des Metalimnions oder des oberen Hypolimnions besaßen. In den Seen, die *Oscillatoria rubescens* enthielten, war dieser Kurventyp im Sommer besonders ausgeprägt.

In den oligotrophen und eutrophen Seen schwankten die Biomassen und Primärproduktionen des Phytoplanktons während des Jahres beträchtlich, während die Produktion in den Seen mit Kurventyp III konstanter verlief. Kurz nach der Frühjahrszirkulation konnten auch die oligotrophen Seen ein mehr oder minder ausgeprägtes epilimnisches Assimilations-Maximum zeigen, das jedoch nach Eintritt der Sommerschichtung mehr oder weniger schnell abgebaut wurde.

Im folgenden Jahr 1965 veröffentlichte FINDENEGG noch Vergleichsuntersuchungen an den Seen der Nordostschweiz und faßte dann auf dem I.B.P.-Symposion in Pallanza (1965) einen Teil seiner Ergebnisse über die Primärproduktion zusammen. Zunächst betonte er mit vollem Recht, daß trotz der eleganten C¹⁴- oder anderer sum-

marischer Methoden die zeitraubenden qualitativen Zählungen notwendig bleiben, wenn man zu einem wirklichen biologischen Verständnis des Primärproduktionsproblems kommen will. Von den vielen Einzelergebnissen sei hier nur folgendes angedeutet:

Je größer die Planktondichte ist, um so geringer ist die Assimilationsrate pro Algenvolumen-Einheit. Nannoplankton-Formen haben im Durchschnitt eine höhere Assimilationsrate als größere Formen. Da sie jedoch kurzlebiger sein dürften, kommt es bei ihnen nicht zu so hohen Biomassenbildungen wie bei dem Netzplankton, das zudem vom Zooplankton durch Fraß weniger dezimiert wird. Und da FINDENEGG in oligotrophen Seen relativ mehr kleine Formen fand, z. B. *Cyclotella*-Arten und Chryomonaden, werden diese Seen ihre Algenbiomasse schneller erneuern als eutrophe Seen.

Ein Rätsel hat den Limnologen seit längerer Zeit die sogenannte „Oberflächenhemmung“ der Assimilation aufgegeben, d. h. die Tatsache, daß das Maximum der Assimilationsrate fast immer in 1—2 m Tiefe liegt, während an der Oberfläche oft viel geringere Werte gemessen werden. Da das Phänomen sowohl bei hellem Sonnenlicht als auch bei trübem Wetter und zu allen Jahreszeiten auftritt, wenn auch nicht immer, so kann nicht die absolute Helligkeit schuld sein. Man vermutete eine spezielle Wirkung der UV-Strahlen, zumal der Freiburger Forstzoologe MERKER 1931 in Lunz nachgewiesen hatte, daß die durchsichtigen und relativ schlecht geschützten Planktonorganismen auf UV-Strahlen sehr empfindlich reagieren, daß aber die UV-Strahlen um so schneller absorbiert werden, je reicher das betreffende Gewässer belebt ist.

FINDENEGG veröffentlichte 1966 das Ergebnis von C^{14} -Parallelversuchen mit Kolben aus Quarz, Jenaer Glas und gewöhnlichem Flaschenglas. Tatsächlich war die C^{14} -Fixierung durch das Phytoplankton im Wörthersee in den Quarzkolben an der Oberfläche um 65%, in 0,5 m um 27% und in 1 m um 7% geringer als in den Jenaer Glaskolben. Unterhalb 1 m waren die Werte in den Quarzkolben dagegen höher als beim Jenaer Glas. Bei bedecktem Himmel waren die Unterschiede an der Oberfläche gering, und in eutrophen Seen sowie im Winter war keine UV-Wirkung durch diese Vergleichsmethode nachzuweisen. Da aber die „Oberflächenhemmung“ viel häufiger auftritt und auch tiefer hinabreicht, kann eine Algenschädigung durch UV-Strahlen nicht der einzige Grund sein.

Der Vorschlag FINDENEGGS, nicht nur die Gesamtproduktion/ m^2 , auch nicht nur das jeweilige Assimilations-Maximum, d. h. die höchste Assimilationsrate/ m^3 , sondern vor allem die gesamte Form der Assimilationskurve im Vertikalprofil als Trophie-Indikator zu benutzen, hat sich wohl allgemein durchgesetzt. Die FINDENEGG'schen Assimilations-Typen-Kurven gehören heute zum selbstverständlichen Requisit jeder limnologischen Grundvorlesung.

Die Form der Assimilationskurve hat sich auch bei der Untersuchung der künstlichen Eutrophierung als Indikator bewährt. Mit diesem Fundamentalproblem der modernen angewandten Seenkunde hat sich FINDENEKG schon in seinen ersten Arbeiten beschäftigt und hat vor allem in den letzten Jahren besonders interessante Beiträge geliefert. Es können hier nur einige Ergebnisse und Gedanken FINDENEKGS angedeutet werden.

Seit der als Musterbeispiel immer wieder zitierten Eutrophierung des Zürichsees erwartet man vielfach die gleiche Algensukzession wie dort bei allen gefährdeten Seen. FINDENEKGS Untersuchungen ergeben ein viel differenzierteres und vielseitigeres Bild:

Zunächst ist die Wirkung der Abwasser- und Nährstoffzufuhr abhängig vom Grad der Verdünnung im See, und diese ist nicht nur von der Größe des Sees, sondern auch von der Tiefe der durchmischten Zone abhängig. Beide Faktoren sind, wie schon erwähnt, miteinander korreliert und ihrerseits von vielen anderen Faktoren (z. B. Lokalklima, Durchstrom, Morphologie) abhängig. Die in niederschlagsreichem, kühlem und windarmem Klima gelegenen größeren Nordalpenseen haben einen intensiveren vertikalen Austausch. Dadurch ist der Verdünnungsfaktor für allochthone Zufuhren in ihnen relativ stärker, andererseits auch die Zufuhr von Nährstoffen aus dem Tiefenwasser größer, was z. B. die Wasserblüten im Zeller See begünstigt hat. Die höhere Turbulenz ermöglicht größeren Planktonformen die Schweb- und Existenzmöglichkeit, und da diese Formen, wie etwa *Melosira* und *Tabellaria*, als Eutrophierungsindikatoren gelten, kann der Eindruck entstehen, diese Seen seien stärker eutrophiert als Seen, in denen diese Formen aus physikalischen Gründen nicht existenzfähig sind.

Ein Gegenbeispiel bilden die Kärntner Seen: Die stabile Schichtung und die hochliegende Temperatur-Sprungschicht bewirken eine geringere Verdünnung der allochthonen Zufuhren, riegeln aber das Epilimnion stärker von jeder Stoffzufuhr aus der Tiefe ab. Da die größeren Netzplanktonformen hier nicht schwebefähig sind, treten kleine Nannoplanktonarten oder Cyanophyceen mit Gasvakuolen auf. Unter ihnen ist die wichtigste die schon erwähnte Burgunderblutalge *Oscillatoria rubescens*, die ein Temperaturoptimum von 5 bis 10° C hat und nach dem Eisbruch in großen Massen auch im Epilimnion vorkommt, einen Großteil der Nährstoffe aufzehrt und sich mit steigender Erwärmung in das Metalimnion zurückzieht. So dient sie selbst gewissermaßen als Fällungsmittel, das Monimolimnion der meromiktischen Seen aber als Nährstoff-Falle. Nur durch diesen „Selbstreinigungsmechanismus“ ist es nach FINDENEKG zu verstehen, daß der knapp 20 km² große Wörthersee bis 1963 die ungereinigten Abwässer aus dem Einzugsgebiet und der 2,5 Millionen Fremdenübernachtungen „verdaut“ hat, ohne seinen Reiz als Badesee einzu-

büßen. Die Meromixis erweist sich so als „Eutrophierungsbremse“, deren Funktion aber gefährdet wird, wenn die Nährstoffzufuhr größer wird als die biogenen Abgänge aus dem Epilimnion, da dann die steigende Planktonproduktion durch Verringerung der Transparenz die Existenz der metalimnischen Oscillatorien gefährden würde.

Eine Stufe weiter ist der ebenfalls meromiktische Klopeiner See auf der Eutrophierungsskala fortgeschritten: In ihn ist *Oscillatoria* 1961/62 eingewandert. Die Algenmasse im Epilimnion hat sich nicht wesentlich vergrößert, aber im Gegensatz zum Wörthersee bleibt der sommerliche Abfall der Planktonmengen aus, da der Abwasserzufluß die Nährstoffzehrung durch die Algen kompensiert. Die C¹⁴-(Assimilations-)Werte sind seit 1958 um 215% gestiegen, und die Form der C¹⁴-Fixierungskurve hat sich durch die Ausbildung eines epilimnischen Maximums in 1—2 m und eines zweiten in 20 m Tiefe wesentlich verändert. Die Sauerstoff-Springschicht lag 1935 im Klopeiner See zwischen 20—35 m, 1963/64 zwischen 10—25 m. Die Differenz entspricht einem Sauerstoffverlust von ca. 60.000 kg. Der Anstieg der organischen Produktion ist größer, da mindestens die Hälfte schon im Epilimnion abgebaut wurde.

Der holomiktische Ossiacher See schließlich hat einen viel größeren Austausch, und die Planktonentwicklung im Epilimnion steigt vom Frühjahr bis zum Herbst erheblich an. Er ist der einzige Kärntner See, der in seinem Winterplankton *Melosira granulata* enthält, die nur bei stärkerem Austausch schweben kann.

Noch zwei interessante Eutrophierungsabläufe seien aus den FINDENEKG'schen Arbeiten kurz erwähnt: Der Mondsee zeigte schon seit 1958 Zeichen der Eutrophierung. Durch den Autobahnbau gelangten große Mengen toniger Trübungsstoffe in den See, der hiebei durch Ausfällung von Nährstoffen vorübergehend wieder oligotrophe Züge gewann. Um 1965 begann bei zunächst gleichbleibender Algenbiomasse die Primärproduktion anzusteigen, da jetzt Nannoplankton mit höherem Umsatz das Übergewicht gewann, bis dann im Sommer 1968 ein akuter Schub der Eutrophierung mit Wasserblüten von *Ceratium* und *Tabellaria* einsetzte, denen noch im Herbst des gleichen Jahres *Oscillatoria rubescens* folgte, die wahrscheinlich von der „Mondseer Bucht“ aus in den offenen See vorgedrungen ist.

Der Zeller See schließlich, der bereits von EINSELE und später von LIEPOLT untersucht wurde, zeigt seit 1961 eine gewisse Zunahme des Sauerstoffgehaltes vor allem in den Tiefen unterhalb 40 m, die eine Folge der Sammelkanalisierung der Stadt Zell am See ist, welche einen großen Teil der städtischen Abwässer dem See fernhält, aber wenigstens für 1966 sind die verbesserten Sauerstoffverhältnisse in der Tiefe auch durch die Katastrophenhochwässer 1965 und 1966 mitbedingt. Diese haben nicht nur das alte nährstoff- und planktonreiche Seewasser weitgehend verdünnt und ausgespült, sondern auch

durch Sedimentierung der mitgebrachten mineralischen Trübungsstoffe den Seegrund mit einer etwa zentimeterdicken Schicht zugedeckt und damit den Kontakt des Seewassers mit dem nährstoffreichen Faulschlamm unterbunden.

Auch der Traunsee — wie übrigens nach deutschen Untersuchungen (LEHN) auch der Bodensee — werden durch besonders starke Hochwasserwellen vorübergehend etwas „verdünnt“ und damit vorübergehend saniert.

Damit wären wir bei den Sanierungsmaßnahmen. FINDENEGG hat sich hier unter Hinweis auf die Zuständigkeit der entsprechenden Institute und Techniker zurückgehalten, bedauerte aber doch, daß der vor dem ersten Weltkrieg diskutierte Plan einer Einleitung von Drauwasser bei Velden in den Wörthersee und Ableitung durch einen Stollen in das Rosental nicht verwirklicht wurde und diskutiert die Möglichkeiten und Vorteile einer künstlichen Durchspülung auch für andere Seen, z. B. den Millstätter See. Doch sind wir uns alle einig, daß Abwasserbeseitigung, eventuell dritte Reinigungsstufe und wohl auch Abwasserringleitungen unsere Haupt Sorgen für die Sanierung unserer gefährdeten Seen sein müssen.