

Klaus Ockenfeld
Umweltforschungszentrum Magdeburg
Brückstr. 3 a
39114 Magdeburg

Vergleich und Bewertung der planktischen Primärproduktion in Hauptstrom und Bühnenfeldern der Elbe

Einleitung:

Im Rahmen der vom Umweltforschungszentrum Magdeburg durchzuführenden Elbe-Forschungen soll die Rolle von Stillwasserzonen als Quelle und/oder Senke für Wasserinhaltsstoffe des Elbe-Hauptstromes quantifiziert werden. Einen Untersuchungsschwerpunkt stellt hierbei das Phytoplankton dar, dessen Konzentration, Zusammensetzung und Stoffumsatzleistung die Wassergüte in erhebliche Maße beeinflussen kann.

Der vorliegende Bericht befaßt sich mit der Produktionsleistung des Elbe-Phytoplanktons. Ziel der während einer Längsbereisung der Elbe sowie einiger stationär über einen längeren Zeitraum durchgeführter Untersuchungen war es, die planktische Primärproduktion (PP) und Respiration (PR) zwischen den Teilkompartimenten (Bühnenfeld und Hauptstrom) der Elbe zu vergleichen und hinsichtlich des Einflusses der Stillwasserzonen auf den Hauptstrom zu bewerten.

Material und Methoden:

Die zur Angabe von Photosyntheseleistungen wichtigen Kriterien Lichtintensität und Chlorophylla-Gehalt wurden parallel zu den Produktionsmessungen bestimmt. Zur Lichtmessung im Gewässer (UW-Lichtklima) kamen zwei gleichzeitig ins Gewässer eingebrachte sphärische Quantensensoren (LI-COR, Modell SA) zum Einsatz. Die gemessenen Werte wurden mittels Lambert-Beer'schem Gesetz zur Errechnung des vertikalen Extinktionskoeffizienten verwendet. Zur Bestimmung der den Phytoplanktern während der Inubationsversuche zur Verfügung stehenden Photonenflußdichte wurden Globalstrahlungswerte der Messstationen Zehren, Dommitsch, Magdeburg, Cumlosen, Schnackenburg und Geesthacht verwendet. Die mittlere Intensität der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) unter der Wasseroberfläche während der Inkubationszeiten ergab sich nach Multiplikation der mittleren Globalstrahlung (GS) mit dem Faktor 0,48 (50% der GS liegen nicht im PAR-Bereich, weitere 2 % wurden als Reflexionsverlust subtrahiert). Die Errechnung der Tagesproduktion erfolgte mittels Multiplikation mit dem Quotienten aus Tagessumme von GS und Summe der GS während der Inkubationszeit. Durch Berücksichtigung der vertikalen Attenuation wurde die Lichtintensität für jede Wassertiefe ermittelt. Die Analyse der Chlorophylla-Gehalt (Chl_a) erfolgte nach Filtration von 0,5 L Probewasser auf GF/F-Filter (Sartorius) mittels HPLC-Analysetechnik.

Die Aktivität des Phytoplanktons wurde je nach Fragestellung mit unterschiedlichen Methoden ermittelt. Für die Ermittlung wichtiger Kriterien der Photosynthese-Licht-Relationen wurde in allen Fällen das Modell von Webb et al. (1974) verwendet. Dieses Modell (Glei-

chung 1) enthält keinen Photoinhibitionstherm und wurde ausgewählt, um diversen Untersuchungen aus der Vergangenheit Rechnung zu tragen, die Fehlkalkulationen der integralen Produktion bei Berücksichtigung einer Photoinhibition in turbulent durchmischten Systemen beschreiben konnten. Nähere Erläuterungen hierzu finden sich bei Marra (1978), Nixdorf & Behrendt (1991), Gervais et al. (1997), Müller (1997), Ockenfeld (2001).

Für die spezifische Primärproduktion ($P_{\text{spez}}[\text{mgO}_2\text{mgChla}^{-1}\text{h}^{-1}]$) unter gegebenen Lichtbedingungen ($I_{\text{spez}}[\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}]$) gilt:

$$P_{\text{spez}} = P_{\text{max}} (1 - e^{(-I_{\text{spez}} / I_K)}) = (1 - e^{(-\alpha * I_{\text{spez}} / P_{\text{max}})}) \quad (1)$$

P_{max} maximale chlorophylla-spezifische Photosyntheserate ($\text{mgO}_2 \text{ mgChla}^{-1} \text{ h}^{-1}$)

α Anfangsanstieg der Photosynthese-Licht-Relation ($\text{mgO}_2 \text{ mgChla}^{-1} \text{ E}^{-1} \text{ m}^2$)

a) Sauerstoffmethode nach Winkler

Während der fließzeitkonformen Elbbereisung (26.06.- 07.07.2000) wurde die Primärproduktionsleistung von Hauptstrom- und Bühnenfeldwasser an den mittels Pegel-Fließzeit-Funktion vorberechneten Messpunkten unter Verwendung der Hell-Dunkel-Flaschen-Methode nach Winkler bestimmt. Das jeweils aus 0,5 m Tiefe entnommene Wasser wurde in 125 ml Winklerflaschen für 4 Stunden über Mittag (aufgrund der Sommerzeit wurde der Zeitraum zwischen 11:00 und 15:00 gewählt) statisch inkubiert. Ein Teil der in Flußmitte und Bühnenfeldmitte entnommenen Urproben wurden auf je 12 Flaschen verteilt. Je zwei Hellflaschen wurden in 0m, 0,15m, 0,3m, 0,45m und 0,6 m eingebracht, je 2 Dunkelflaschen wurden parallel ins Wasser gehängt (übereinstimmende Umgebungstemperatur). Kompensationstiefe und Kompensationslichtintensität ergaben sich aus den Unterwasserlichtintensitäten, bei welchen die Nettoprimärproduktion den Wert 0 erreichte, Bruttoprimärproduktion und Respiration also gleich hoch waren. Ermittelt wurden diese Meßgrößen aus der linearen Extrapolation der Anfangsanstiege der Photosynthese-Licht-Relationen (P-I-Kurven). Die flächenspezifische Primärproduktion wurde als Integral der P-I-Kurven ausgewertet.

b) ^{14}C -Methode

Im Rahmen ökosystemarer Kohlenstoff-Flux-Untersuchungen wurden vereinzelt C-Assimilationsversuche mittels ^{14}C -Technik (Steemann Nielsen 1952) durchgeführt. Es erfolgte eine statische Inkubation in 0, 0,15, 0,3, 0,45, 0,6, 0,75 und 0,9 m. Wasserproben des Hauptstromes bei Fluß-Km 472,4 (Lüttgenwisch) wurden über Mittag im Gewässer inkubiert und die Aufnahmezeit für ^{14}C bestimmt. Näheres zur methodischen Vorgehensweise findet sich auch in Vollenweider (1969), Köhler et al. (1999) und Ockenfeld (2001). Im Rahmen des vorliegenden Berichtes soll im Ergebnisteil lediglich auf einen Vergleich zwischen Stark- und Schwachlichttag eingegangen werden.

c) PAM-Fluorometrie

Mittels eines PAM-Fluorometers (Firma Walz, Effeltrich) wurde die Chlorophylla-Konzentration und die Aktivität unterschiedlicher Algengruppen (Cyanobakterien, Chlorophyceen, Diatomeen) über die Dauer mehrerer Tage kontinuierlich aufgezeichnet. Die Untersuchungen fanden am Elbe-Km 472,4 statt und dienten dem Vergleich zwischen ufernahem Wasser (Bühnenkopf) und Hauptstromwasser. Diese Messungen wurden im Frühjahr (27.-31.05.2001), im Sommer (23.07.- 25.07.2001) und im Herbst (24.-28.09.2001) durchgeführt.

Ergebnisse:

In Abb. 1 bis 3 werden die Resultate bzgl. des Chla-Gehaltes, des UW-Lichtklimas sowie der integralen PP und PR der fließzeitkonformen Elbbereisung dargestellt. Es wurden die Messstellen Mühlberg (KM 131), Mündung Schwarze Elster (KM 198), Muldemündung (Km 258,8) [nur für Chlorophyll], Magdeburg (KM 317), Ferchland (Km 378), Havelberg (KM 438), Dömitz (KM 504), Barförde (KM 563) und Geesthacht (KM 586) beprobt. Alle Kilometrierungsangaben beziehen sich auf deutsche Fluss-Km, beginnend bei 0 an der deutsch-tschechischen Grenze.

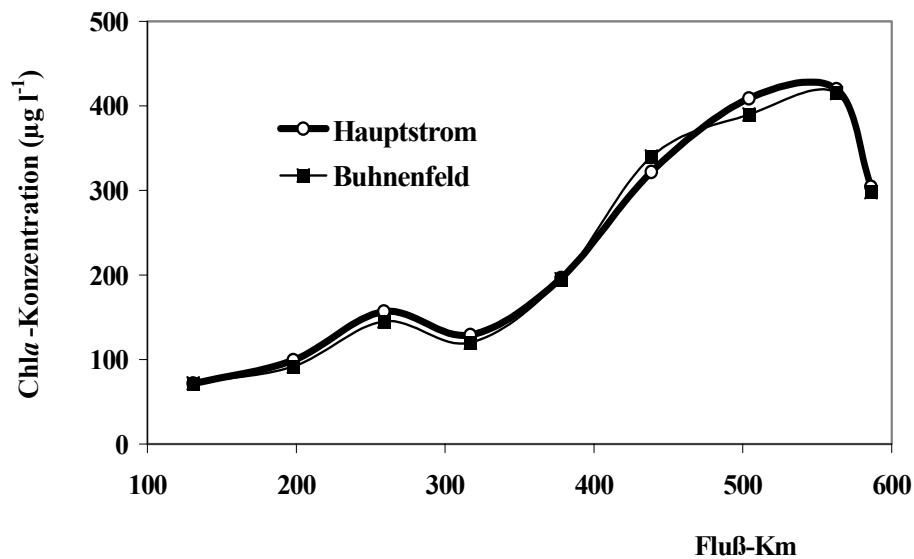


Abb.1: Chlorophylla-Gehalte entlang der fließzeitkonform beprobten Elbe-Fließ-Strecke (gemessen mit HPLC)

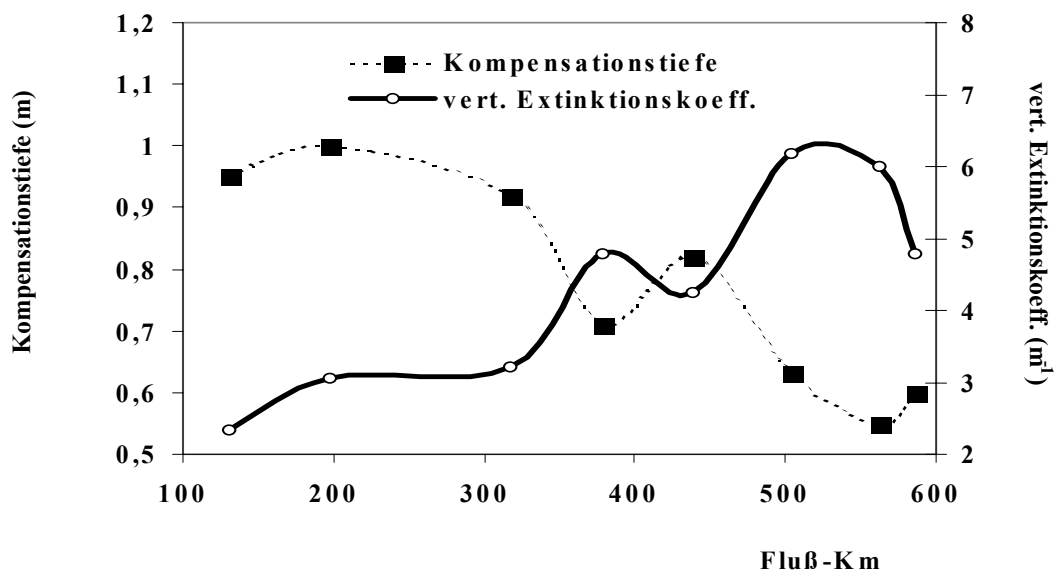


Abb. 2: Vertikale Attenuation an den jeweiligen Inkubationsstandorten entlang der Fließstrecke; die angegebenen Kompensationstiefen waren für die Wasserproben aus Hauptstrom und Buhnenfeld identisch.

Der Verlauf der Chlorophylla-Konzentration zeugt von nahezu kontinuierlich anwachsender Phytoplanktonbiomasse im Verlauf der deutschen Elb-Fließstrecke. Ausnahmen bilden insbesondere ein starker Abfall der Konzentration unterhalb der Muldemündung, sowie eine Reduktion des Chlorophyll-Gehaltes unterhalb Barförde. Systematische Differenzen zwischen den beiden Teilkompartimenten Hauptstrom und Bühnenfeld konnten nicht nachgewiesen werden, mit Maximalwerten um $400 \mu\text{g l}^{-1} \text{Chla}$ gilt die Elbe als hocheutrophes Gewässer. Abb. 2 dokumentiert die Unterwasser-Lichtverhältnisse und in deren Abhängigkeit jene Gewässertiefe, in welcher gerade keine positive Netto-Primärproduktion mehr stattfinden konnte (Kompensationstiefe). Die vertikale Lichtschwächung im Wasserkörper nahm entsprechend des Chlorophylla-Anstieges entlang der Fließstrecke fast stetig zu, war zwischen Hauptstrom und Bühnenfeld jedoch ebenfalls nicht signifikant unterschiedlich. Die Werte für den vertikalen Extinktionskoeffizienten schwankten zwischen $2,3$ und $6,2 \text{ m}^{-1}$, die geringere Lichtschwächung war im oberen Elbabschnitt anzutreffen. Der ϵ -Maximalwert ($6,2 \text{ m}^{-1}$) trat bei Fluß-Km 504 (Dömitz) auf. Die Kompensationstiefe (Nettoproduktion = 0) zeigte ein entgegengesetztes Längsprofil, reduzierte sich folglich entlang der Fließstrecke. Bis Magdeburg war der deutsche Teil der Elbe im oberen ersten Meter der Wassersäule produktiv, flußabwärts nahm die Mächtigkeit der euphotischen Zone ab und sank bis unter $0,6 \text{ m}$ Wassersäule. Die aus den Tiefen der Flascheninkubation, den Attenuationwerten und der Globalstrahlung berechneten Lichtintensitäten bei Erreichen von Kompensationstiefe bzw. Tiefe ohne Brutto-Primärproduktion (ToB) unterlagen weniger deutlichen Schwankungen. Diese nicht dargestellten Werte für Kompensations-Lichtintensität bzw. Lichtintensität bei ToB lagen um $10\text{-}45 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Integrale Primärproduktion und Respiration:

BPP und R werden in Graphik 3 dargestellt. Zu beachten ist hierbei, dass die Gesamtleistung

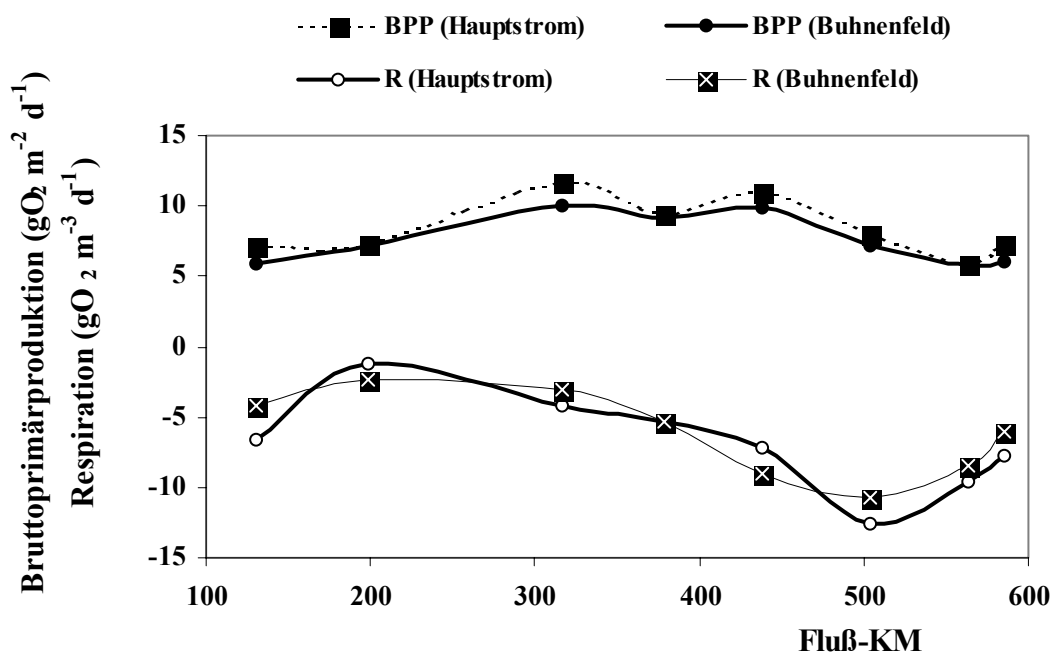


Abb. 3: Integrale BPP und Respiration entlang der Fließstrecke. Beachte: BPP als Produktion pro Fläche, R als Leistung pro Wasservolumen angegeben.

der Brutto-Primärproduktion einen Flächenbezug aufweist, die Respiration hingegen als Leistung pro Wasservolumen angegeben wird. Als Resultat ansteigender Chlorophylla-Konzentrationen und sich hierzu gegenläufig entwickelnden UW-Lichtverhältnissen entlang der Fließstrecke ergibt sich für die integrale Produktion eine weniger ausgeprägte Dynamik. Diese stieg entsprechend der anwachsenden Phytoplanktonbiomasse zunächst entlang der Fließstrecke ebenfalls an, eine kontinuierliche Produktionssteigerung wurde jedoch flussabwärts (Maximalwerte wurden schon im Bereich zwischen Elbe-Km 300 und 450 erreicht) mangels Licht verhindert. Die strahlungsunabhängige Respiration folgte hingegen streng dem standing stock des Chlorophylls ($r^2 = 0,84$ für Bühnenfeld, $r^2 = 0,64$ für Hauptstrom). Es kann davon ausgegangen werden, dass die pelagische Respiration horizontal und vertikal annähernd homogen verteilt war, die BPP hingegen auf die produktive Lamelle beschränkt blieb.

Auch hinsichtlich Primärproduktion und Respiration waren keine systematischen Differenzen zwischen Hauptstrom und Bühnenfeldwasser feststellbar. Es muss jedoch beachtet werden, dass die Respiration als Volumenbezug angegeben wurde; eine bilanzierende Gegenüberstellung von Produktion und Respiration kann nur unter Zuhilfenahme einer Tiefenverteilung im Gewässer vorgenommen werden. Auf diesen noch ausstehenden Teilaspekt soll in der Diskussion vertiefend eingegangen werden.

Ergebnisse zur Produktionsmessung mit ^{14}C sollen an dieser Stelle nur exemplarisch Erwähnung finden. Nachfolgende Graphik 4 zeigt die nach statischer Inkubation gewonnenen Messergebnisse zweier Folgetage. Trotz deutlich unterschiedlicher Lichtverhältnisse an den Versuchstagen stimmt der Verlauf der Photosynthese-Licht-Relationen gut überein. Die wichtigen P-I-Kriterien (Anstieg der Kurve, Photosynthesemaximum und Lichtsättigungswert) lassen sich also für einen begrenzten Zeitraum (wenige Tage) durchaus aus einer Messung unter beliebigen äußeren Umständen ableiten (gilt nur für permanent durchmischte Systeme).

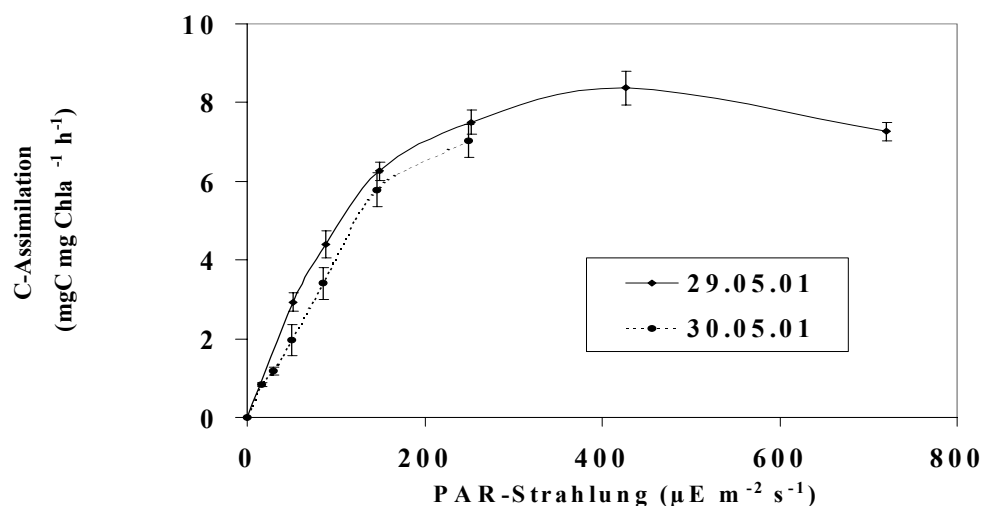


Abb. 4: Vergleich zweier an Folgetagen gemessener ^{14}C -P-I-Kurven. Trotz differierender mittlerer Tages-Lichtintensitäten ergeben sich vergleichbare Kurvenverläufe, eine entsprechende Modellierung kann also in zeitlich begrenztem Rahmen (wenige Tage) unabhängig vom aktuellen Strahlungsgeschehen erfolgen.

Abb.5 zeigt den Verlauf der mittels PAM-Fluorometrie bestimmten Konzentration an Diatomeen-Chlorophylla an einer ufernahen (Buhnenkopf) und einer flussmittigen Messstelle am Elbe-Km 472,4. Die Graphik verdeutlicht, dass die zeitliche Dynamik an beiden Messstellen korreliert, im ufernahen Bereich jedoch kontinuierlich geringere Mengen Diatomeen auffindbar waren als im Hauptstrom. Der Uferbereich beinhaltet vor der Messstelle eine lange Kette von Buhnenfeldern, die Vorgeschichte der beprobten Wassermassen sollte sich also erheblich unterscheiden. Zur beprobten Jahreszeit wirkte diese Buhnenfeldkette offenbar als Senke für

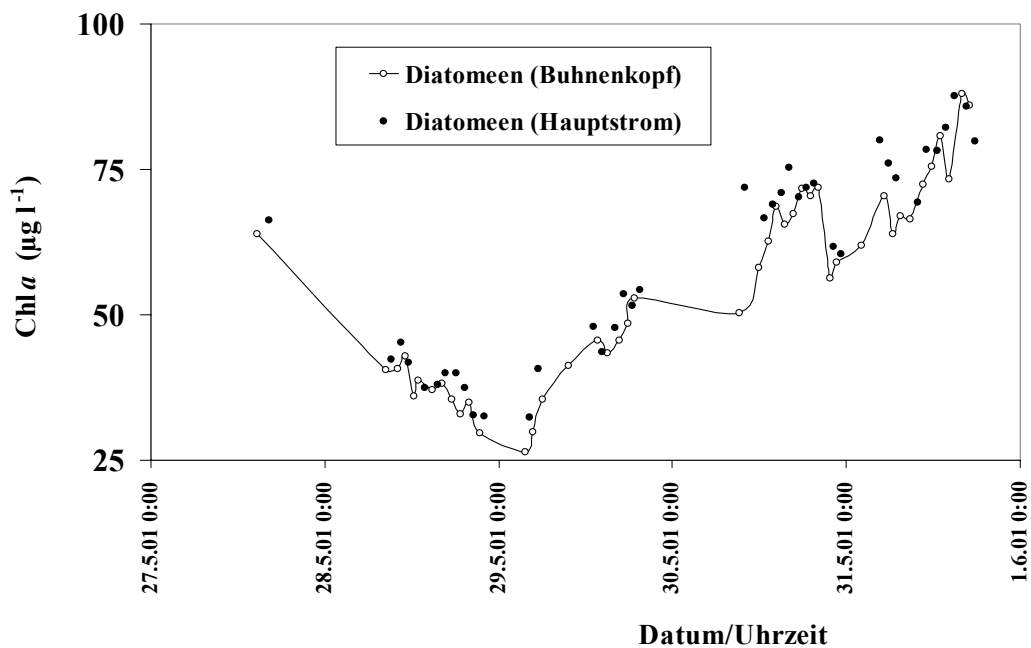


Abb. 5: Zeitlicher Verlauf der Konzentration von Diatomeen-Chlorophylla in ufernahem Wasser (Buhnenkopf) und Hauptstromwasser am Elbe-Km 472,4. Gemessen wurde mit einem PAM-Fluorometer (Fa. Walz, Effeltrich).

das Phytoplankton. Die spezifische Aktivität des Chlorophylls (gemessen als Elektronentransportraten in Abhängigkeit der verfügbaren Lichtintensität) war hingegen nicht nachweisbar verschieden. Die Resultate wurden daher nicht gesondert dargestellt. Dies gilt ebenso für die Konzentrationen und Aktivitäten des Chlorophylls *a* der Chlorophyceen und Cyanobakterien. Deren Biomasse war sehr gering, Unterschiede zwischen Buhnenkopfwasser und Hauptstromwasser waren daher nicht signifikant.

Diskussion

Im Mittelpunkt der Diskussion steht die Frage nach einer Quellen- bzw. Senkenfunktion der Buhnenfelder für den Hauptstrom der Elbe. Hierbei müssen zwei unterschiedliche Ebenen betrachtet werden. Zunächst gilt es, Homogenitäten bzw. Heterogenitäten im aktuellen Verteilungsmuster zwischen Hauptstrom und Buhnenfeld festzustellen und zu bewerten. Erst im zweiten Schritt können mögliche funktionelle Unterschiede (und deren Steuergrößen) zwischen Stillwasserzonen und Hauptstrom diskutiert werden.

Verteilungsanalyse des standing stock

Die Ergebnisse der Elbe-Längsbereisung zeigten, dass sich die longitudinale Veränderung der beprobten Wasserinhaltsstoffe (Chla) bzw. Umsatzraten (PP, BP) zwischen den Teilkompartimenten Bühnenfeld (Stillwasserzone) und Hauptstrom nicht systematisch unterschied. Auffällige Differenzen waren nur dann ersichtlich, wenn die beprobten Wasserkörper von externen Systemen (z.B. grossen Zuflüsse) unterschiedlich stark beeinflusst wurden. Entweder waren die gemessenen Kriterien lateral also tatsächlich zumeist mehr oder minder homogen verteilt, oder die verwendeten Methoden (Chla-Analyse mittels HPLC, PP- und PR-Messung mittels Winkler-Methode) müssen für die Frage nach Verteilungsmustern als unzureichend empfindlich angesehen werden. Da die Aufenthaltszeiten zwischen Freiwasser und Bühnenfeld auf nur wenige Stunden geschätzt werden (Baumert, pers. Mitt.; Kozerski, pers. Mitt.), bleibt für die Geschehnisse innerhalb der Bühnenfelder wenig Zeit. Wahrscheinlich trifft also eine Kombination beider Möglichkeiten zu; hohe Austauschraten sorgen für nahezu gleichförmig verteilte Konzentrationen innerhalb und ausserhalb der Bühnenfelder; durch Bühnenfeldinterne Prozesse auftretende Veränderungen (Konzentrationsänderung via verstärkter Sedimentation und/oder Resuspension, erhöhten Fraßdruck etc) sind nur mittels empfindlicherer Methoden detektierbar. Dabei muss berücksichtigt werden, dass es sich bei den genannten Grössen (Chla, PP, PR) um integrierende Messparameter handelt. Ähnlich hoher Chla-Gehalt kann durchaus von unterschiedlicher Algenzusammensetzung geprägt werden, die spezifische Leistung (PP, PR) evtl. von völlig unterschiedlichen Organismen getragen sein. Es wäre beispielsweise möglich, dass Diatomeen nach Eintritt ins Bühnenfeld verstärkt aussedimentieren, gleichzeitig Chlorophyceen aufgrund der relativ zum Hauptstrom erhöhten Verweilzeit an Biomasse zulegen. Die Bestimmung von Chla-Gehalten, PP und PR könnte dann evtl. für Hauptstrom und Bühnenfeld identische Werte liefern, obwohl Zellzahl, Biomasse und cellspezifische Umsatzraten unterschiedlich sind. Die Suche nach Differenzen muss also mit empfindlicheren Methoden erfolgen, wobei eine Differenzierung auf Gruppen- oder Artniveau (Taxonomie) erfolgen sollte. Ausserdem können die als Quelle oder Senke fungierenden Areale innerhalb eines Bühnenfeldes nur dann mit hinreichender Präzision angegeben werden, wenn eine detaillierte Verteilungsanalyse (hohe Auflösung der Konzentrationsverteilung innerhalb des Bühnenfeldes) erfolgt. Konkret bedeutet dies, dass zu vergleichende Bühnenfelder und Hauptstromabschnitte flächendeckend und zeitlich hochfrequent beprobt werden müssen, um die Zufälligkeit von Stichproben zu unterbinden. Die für eine solche Analyse erforderliche Probenzahl würde sich mit herkömmlichen Methoden (Analyse einzelner Wasserproben) nicht bewältigen lassen. Insbesondere die Aufklärung der Phytoplanktonstruktur wäre mit mikroskopischer Auswertearbeit nur stichprobenartig durchführbar. Hier macht sich also der Einsatz von zeitlich und/oder räumlich hochauflösenden Geräten erforderlich. Wie in Graphik 5 (Entwicklung des Diatomeen-Chlorophylls mittels PAM) ersichtlich, können fluorometrische Methoden durchaus bei der Analyse auch geringer Unterschiede helfen. Das verwendete PAM-Fluorometer ermöglicht einen raschen Probenumsatz und die Analyse zahlreicher Parameter des Phytoplanktons (P-I-Kurven dreier Algengruppen [als Elektronentransportraten], Chla-Gehalt dreier Algengruppen, Aktivität der Algengruppen), kann aber nur stationär verwendet werden. Für die schnelle raumauflösende Analyse (z.B. Chla- oder Tracer-Verteilungsmuster innerhalb eines Bühnenfeldes) müssen hingegen *in situ*- Fluorometer verwendet werden, die vom fahrenden Boot aus hantierbar sind.

Senken- und Quellenfunktion der Bühnenfelder

Die nahezu homogene Verteilung der Wasserinhaltsstoffe und Umsatzprozesse an den untersuchten Flussabschnitten legt zunächst die Vermutung nahe, dass sich Hauptstrom und Bühnenfeld in ihrer Funktionsweise sehr ähnlich sind. Diese Interpretation wäre jedoch falsch, da sich beide Teilsysteme in hydraulischen Eigenschaften wesentlich unterscheiden. Dies betrifft neben der unterschiedlich langen Aufenthaltszeit des Wassers insbesondere auch die mittlere Wassertiefe. Ein gravierendes Beispiel für die Auswirkung solcher Differenzen soll an dieser Stelle geschildert und diskutiert werden. Böhme et al. (2001) stellten während o.g. Elbelängsbereisung fest, dass sich die Amplituden des Sauerstoff-Tagesganges in Bühnenfeldern und Hauptstrom sehr deutlich unterschied. Die Tagesdynamik war in den Bühnenfelder erheblich ausgeprägter. Die entsprechenden Prozesse (Primärproduktion und Respiration) sollten also ebenfalls sehr verschieden gewesen sein, was zunächst im Widerspruch zu den hier vorgestellten Resultaten steht. Diese hatten auch für die Produktions- und Respirationsleistung beider Teilsysteme ähnliche hohe Werte erbracht. Eine Erklärung findet sich aber bei Berücksichtigung der entsprechenden Bezugsgrößen. Während die eigene gemessene Primärproduktion als Sauerstoffentwicklung pro Fläche angegeben wurde, konnte für die Respiration lediglich eine Volumenspezifität benannt werden. Eine Umrechnung in ebenfalls flächenspezifische Respirationsraten wäre nur unter Kenntnis der genauen Tiefenverteilung des Gewässers möglich gewesen. Hierzu müssen also noch morphologische Charakteristika ermittelt werden. Grundsätzlich gilt aber, dass die mittlere Tiefe der Bühnenfelder wesentlich geringer ist als jene des Hauptstromes, unter dem Quadratmeter Wasseroberfläche also auch viel weniger Sauerstoff gezehrt wird. Als logische Konsequenz ergibt sich hieraus, dass bei gleicher Primärproduktion pro Wasseroberfläche sehr viel mehr Respiration im Hauptstrom stattfindet, da das Volumen unter der Wasseroberfläche gegenüber jenem der Bühnenfelder grösser ist. Im Hauptstrom befinden sich die Organismen auch am Tage überwiegend in Dunkelheit (vermehrte Respiration), da die produktive Schicht sehr gering ist (0,6-1,2m), die Tiefe des Hauptstromes hingegen deutlich höher liegt (3-5m). Phytoplankter des Hauptstromes wechseln durchmischungsbedingt also auch am Helltage kontinuierlich zwischen sauerstoffproduzierenden und sauerstoffzehrenden Phasen, während die Algen im Bühnenfeld überwiegend für eine positive Sauerstoff-Bilanz ausreichenden Lichtbedingungen ausgesetzt sind. Da auch die nächtlichen Respirationsraten pro Wasservolumen annähernd gleich verteilt sein sollten, ergibt sich ein Verhältnis zwischen dem Sauerstoffsaldo des Bühnenfeldes und jenem des Hauptstromes von grösser 1. Die gegenüber dem Hauptstrom erhöhte Netto-Produktion im Bühnenfeld sollte sich eigentlich auch in Form erhöhter Algen-Biomasse bemerkbar machen. Offensichtlich führen jedoch hohe Austauschraten zwischen den Wasserkörpern zur raschen Vergleichsmässigung, womit Differenzen im standing stock kaum erfassbar sind.

Das vorgestellte Beispiel belegt einen deutlichen Unterschied in der Funktionsweise von Stillwasserzonen und Hauptstrom. Bezüglich der Photosynthese-Respirations-Bilanz kann festgehalten werden, dass Bühnenfelder vermutlich ganzjährig als Quelle für den Hauptstrom fungieren. Diese Rolle wird dabei natürlich von der Frequenz und Intensität gesteuert, mit der Bühnenfeldwasser und Hauptstromwasser ausgetauscht werden. Die dokumentierte Rolle als Quelle schliesst nicht aus, dass zeitgleich Algen vermehrt im Bühnenfeld „verloren“ gehen (Fraß, Sedimentation), also Quellen- und Senkenfunktion der Stillwasserzonen koexistieren.

Für präzisere Aussagen diesbezüglich sind jedoch weitere Eigenarbeiten sowie Kooperationen mit Sedimentations-, Nahrungsnetz- und Austauschprozessforschern von Nöten.

Literatur

Böhme, M., Eidner, R. Ockenfeld, K. & Guhr, H. (2001): Ergebnisse der fließzeitkonformen Elbe-Längsschnittbereisung 26.06.-07.07.2000. – Berichte der Bundesanstalt für Gewässerkunde Koblenz. BFG –1309

Gervais, F., Opitz, D. & Behrend, H. (1997): Influence of small scale turbulence and large scale mixing on phytoplankton primary production. - *Hydrobiologia* **342/343**: 95-105

Köhler, J., Koschel, R. & Rossberg, R. (1999): Primärproduktionsmessung mit der Radiokohlenstoffmethode. In: Tümpling, W. v. & Friedrich, G. (Eds.) *Biologische Gewässeruntersuchungen*. Gustav Fischer Verlag, Jena: 450-458

Marra, J. (1978): Phytoplankton photosynthetic response to vertical movement in a mixed layer. – *Mar. Biol.* **26**: 203-208

Müller, A. M. (1997): Molekularbiologische Grundlagen und limnologische Bedeutung der Lichthemmung (Photoinhibition) der Photosynthese in Fließgewässern. - Literaturstudie im Auftrag der Bundesanstalt für Gewässerkunde, Koblenz. Nr. 13

Nixdorf, B. & Behrendt, H. (1991): Discrepancies between O₂ and ¹⁴C-method resulting from measurements of primary production under condition of vertical mixing in a shallow eutrophic lake. – *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **24**: 1268-1271

Ockenfeld, K. (2001): Die Bedeutung verminderter Wasserführung für phytoplanktongekoppelte Stoffumsetzungen und den Sauerstoffhaushalt der Krummen Spree. – Dissertation. Brandenburgische Technische Universität Cottbus

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

Vollenweider, R. A. (ed.) (1969): A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. - IBP Handbook No. 12, Blackwell Scientific Publications, Oxford

Webb, W., L., Newton, M. & Starr, D. (1974): Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*: A mathematical model. - *Oecologia* **17**: 281-291