

Die Bestimmung der Tagesraten der planktischen Primärproduktion – Modelle und In-situ-Messungen

VON RENÉ GÄCHTER

Eidg. Anstalt für Wasserversorgung, Abwasserreinigung und Gewässerschutz (EAWAG); Annex-
anstalt der Eidg. Technischen Hochschule Zürich

Manuskript eingegangen am 13. Dezember 1972

INHALTSVERZEICHNIS

1. Einleitung	212
2. Methodik	213
2.1 <i>Messung der Primärproduktion</i>	213
2.2 <i>Lichtmessungen</i>	214
2.3 <i>Verwendete Symbole</i>	215
3. Resultate	216
3.1 <i>Abhängigkeit der Primärproduktion von der Tiefe und der Lichtintensität</i>	216
3.2 <i>Abhängigkeit der Primärproduktion von der Tageszeit</i>	220
3.3 <i>Der Wirkungsgrad der Primärproduktion</i>	221
4. Modelle zur Abschätzung der Tagesproduktion bei homogener Planktonverteilung innerhalb der trophogenen Schicht	223
4.1 <i>Symmetrische Ansätze</i>	223
4.11 <i>Ansätze zur Beschreibung der momentanen flächenspezifischen Primärproduktion</i>	224
4.12 <i>Die Kurzzeitmethode</i>	227
4.13 <i>Die Referenzintegralmethode</i>	230
4.14 <i>Die numerische Bestimmung der Tagesproduktion mit Hilfe des Computers</i>	231
4.2 <i>Ansätze, die eine Abhängigkeit der P-I-Beziehung von der Tageszeit berücksichtigen</i>	236
4.21 <i>Die Nährstoffverarmung im Verlauf des Tages als Ursache der Asymmetrie</i>	236
4.22 <i>Die Strahlung als Ursache der Asymmetrie</i>	238
4.23 <i>Empirische Beschreibung der Abhängigkeit des Photosynthesewirkungsgrades von der Tageszeit</i>	238
5. Diskussion	240
6. Zusammenfassung, Summary, Résumé	242
Literaturverzeichnis	243

ABSTRACT

The daily primary production in lake Lucerne (47° n latitude) was determined at different depths at approximately monthly intervals between 22 July 1969 and 8 May 1970, by summing up series of short term measurements made during each day, using the C_{14} method. Simultaneously irradiant energy and attenuation of light in the water was measured. It is shown that, considering the photosynthesis-light response the trophogenic layer of the lake can be assumed as homogeneous only from mid October to the end of March. Different known models to estimate daily surface production rates are compared with direct measurements and a new numerical model is described which allows daily production as a function of depth to be calculated. A method is presented which converts the production rate per unit of surface area measured during a standard exposure time to the daily production rate.

1. Einleitung

Seit der Einführung der C_{14} -Methode zur Messung der Primärproduktion durch STEEMANN NIELSEN [18] hat die Produktionsforschung in der Limnologie eine beachtliche Bedeutung erlangt.

Die unterschiedlichen Arten der In-situ-Expositionen, was Dauer und Tageszeit anbelangt, machen es aber oft beinahe unmöglich, Resultate verschiedener Autoren miteinander zu vergleichen. Es wäre wünschenswert, wenn die gemessenen mittleren Produktionsraten durch Daten über die Exponierungsdauer, die eingestrahlte photosynthetisch wirksame Energie und den vertikalen Extinktionskoeffizienten des photosynthetisch aktiven Spektralanteils in Abhängigkeit von der Tiefe ergänzt würden.

Oft interessiert weniger die Produktionsrate während eines bestimmten Tagesabschnitts als jene grösserer Zeitintervalle (Tag, Stagnationsperiode, Jahr). Um Artefakte zu vermeiden, sollte aber die Expositionsdauer wenige Stunden nicht überschreiten [24]. Die Primärproduktionsleistung einer Planktonpopulation während eines grösseren Zeitabschnitts kann daher nur durch Summierung der direkt gemessenen Produktionsleistungen kleinerer Zeitabschnitte bestimmt werden. Diese Methode hat den Nachteil, dass sie sehr zeitraubend und arbeitsintensiv ist. In der Literatur vorgeschlagene Umrechnungsoperationen [21, 25], die es erlauben, aufgrund von Kurzzeitmessungen auf die Produktionsleistungen längerer Zeitabschnitte zu extrapolieren, sind nur anwendbar, wenn während des zu untersuchenden Zeitraums

- das Phytoplankton homogen über die trophogene Schicht verteilt ist und sich weder qualitativ noch quantitativ verändert,
- die Temperatur, der vertikale Extinktionskoeffizient des photosynthetisch aktiven Spektrums, die Nährstoffkonzentration usw. von der Zeit und der Tiefe unabhängig sind, das heisst, wenn die Primärproduktion unter den gegebenen konstanten Bedingungen nur von der variablen Lichtintensität beeinflusst wird.

Ein Ziel dieser Arbeit ist es, zu verschiedenen Jahreszeiten zu prüfen, wieweit Abweichungen von den obenerwähnten Bedingungen, die z.T. schon rein theoretisch begründet sind, vernachlässigt werden können, d. h., wieweit die Primärproduktion innerhalb gewisser Toleranzen tatsächlich nur von der variablen Lichtintensität beeinflusst wird. Im weiteren soll der Wirkungsgrad der planktischen Photosynthese in Abhängigkeit von der Tages- und der Jahreszeit abgeschätzt und die gemessenen Photosyntheseraten mit den aufgrund verschiedener Modelle berechneten Werten verglichen werden.

Diese Arbeit wurde am Seenforschungslaboratorium der EAWAG in Kastanienbaum ausgeführt. Ich danke Herrn M. Egger für die Mithilfe bei den Produktionsmessungen und den Mitarbeitern der Radiologischen Abteilung der EAWAG für die stets prompte und zuverlässige Aktivitätsbestimmung der C_{14} -Proben. Herrn H. Bühler danke ich für die Entwicklung des Computerprogramms. Besonderer Dank gebührt Herrn Dr. D. Imboden für die kritische Durchsicht des Manuskripts und die vielen Anregungen und Hinweise, die sich aus zahlreichen Diskussionen mit ihm ergaben.

2. Methodik

In den Jahren 1969/70 wurde an der in Abb. 1 bezeichneten Stelle zu verschiedenen Jahreszeiten die planktische Primärproduktion in verschiedenen Tiefen in Abhängigkeit von der Tageszeit mit der C_{14} -Methode gemessen.

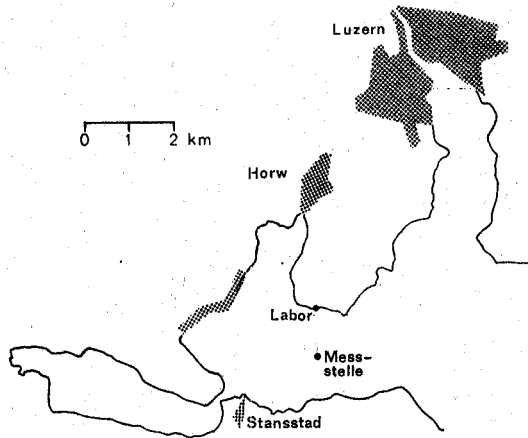


Abb. 1. Lage der Probenahmestelle.

Fig. 1. Location of sampling spot.

2.1 Messung der Primärproduktion

Zur Messung der Primärproduktion wurden die Proben mit C_{14} versetzt (etwa $8 \mu C/100$ ml Probe) und während 1,5 bis 3 Stunden in situ exponiert. Die erste Probenserie wurde in der Regel kurz vor Sonnenaufgang, die letzte bis nach Sonnenuntergang exponiert.

Die Aktivität der zugegebenen C_{14} -Lösung wurde nach der Bariumkarbonatmethode von VOLLENWEIDER [26, S. 59] bestimmt.

Die Konzentration an anorganischem Gesamtkohlenstoff wurde aus der Alkalinität (etwa 2 mval/l) und dem pH-Wert (etwa pH 8–9) mit Hilfe von tabellierten Faktoren [13] berechnet.

Nach der Exposition wurden 25 ml der Proben durch ein Sartorius-Membranfilter SM 11307 (Porengrösse $0,2 \mu$, Durchmesser 25 mm) filtriert und die Filter mit «Rubber Cement» in ein Aluminiumschälchen geklebt. Um anorganisches C_{14} auszutreiben, wurden die Zählchälchen während 20 Minuten über rauchender Salzsäure exponiert

und bis zur Messung im Methandurchflusszähler (Frieseke & Höpfner FH 407) über Blaugel aufbewahrt.

Bei der Berechnung der Assimilationsraten wurde ein Korrekturfaktor von 1,06 für den Isotopeneffekt berücksichtigt. Eine Korrektur zur Kompensation von Filtrationsverlusten, wie sie ARTHUR [2] und SCHINDLER [12] vorschlugen, wurde nicht berücksichtigt. Diesbezügliche Untersuchungen haben ergeben, dass für das Vierwaldstätterseeplankton während des ganzen Jahres nicht mit Filtrationsverlusten zu rechnen ist. Von den Assimilationswerten in den Hellflaschen wurde die Dunkelassimilation subtrahiert.

2.2 Lichtmessungen

Die auf eine horizontale Fläche auftreffende Globalstrahlung (Sonnenstrahlung plus Himmelsstrahlung) wurde mit einem Schwarzflächenpyranometer (Solarimeter der Firma Kipp & Zonen, Delft, Holland) gemessen. Unter der Annahme, dass nur der Spektralanteil von 400 bis 700 nm photosynthetisch aktiv sei [26], wurden die gemessenen Werte der Globalstrahlung wie folgt korrigiert:

Bewölkungs- grad	Energieanteil des Spektralbereichs von 400 bis 700 nm an der gemessenen Gesamtstrahlung
$\frac{0}{10}$	43,8%
$\frac{10}{10}$	52,9% (berechnet nach [11])

Bei Bewölkungsgraden von $\frac{1}{10}$ bis $\frac{9}{10}$ wurde der prozentuale Energieanteil des Spektralbereichs von 400 bis 700 nm an der Gesamtstrahlung durch lineare Interpolation abgeschätzt. Durch den Sonnenstand bedingte Verschiebungen in der spektralen Energieverteilung des Tageslichts wurden vernachlässigt [20]. SMITH [15] schlägt vor, im Zusammenhang mit Photosynthesemessungen den Energieanteil des Spektrums von 350 bis 700 nm in Rechnung zu stellen. Dadurch würden jedoch die von uns berechneten Werte des Energieflusses in den verschiedenen Seetiefen nur unbedeutend grösser ausfallen.

Die zu erwartenden Reflexionsverluste R wurden in Abhängigkeit von Sonnenstand und Bewölkungsgrad mit Hilfe der von SAUBERER [11] gegebenen Tabellen abgeschätzt, so dass sich die effektiv ins Wasser eingestrahelte photosynthetisch aktive Energie nach folgender Formel berechnen liess:

$$E_{400-700 \text{ nm}} = (E_{300-3000 \text{ nm}} - R) \cdot (0,44-0,53).$$

Zur Messung der Extinktion verschiedener Spektralbereiche im Wasser diente ein Unterwasserphotometer nach ECKEL [4] in Kombination mit Farbfiltern der Firma Schott.

Der Energiefluss in der trophogenen Schicht wurde anfänglich nach den von SAUBERER [11] gegebenen Empfehlungen planimetrisch bestimmt. Es zeigte sich aber, dass nach der von ÅBERG [1] und VOLLENWEIDER [23] gegebenen Formel praktisch dieselben Resultate erhalten wurden. Nach diesem Verfahren lässt sich die Transmission einer z Meter mächtigen Wasserschicht für den Spektralbereich von 400 bis 700 nm abschätzen nach der Gleichung

$$I_z^{400-700 \text{ nm}} (\%) = \frac{I_z^{400-700 \text{ nm}}}{I_0^{400-700 \text{ nm}}} \cdot 100 = \frac{T_z^{RG^2} + T_z^{VG^9} + T_z^{BG^{12}}}{3},$$

wobei $T_z^{RG^2}$, $T_z^{VG^9}$, $T_z^{BG^{12}}$ die Transmissionen für rotes, grünes und blaues Licht bedeuten.

Für den Spektralbereich 400–700 nm liess sich daher der Energiefluss

$\left(\frac{\text{Energie}}{\text{Fläche} \cdot \text{Zeit}} = \text{Intensität} = I \right)$ in der Tiefe z nach der folgenden Formel abschätzen

$$I_z^{400-700 \text{ nm}} = \frac{(I_0^{300-3000 \text{ nm}} - R) \cdot (0,44-0,53) \cdot (T_z^{RG^2} + T_z^{VG^9} + T_z^{BG^{12}})}{3 \cdot 100}$$

2.3 Verwendete Symbole

$E^{(\lambda_1-\lambda_2)}$	Energieinhalt des durch die Wellenlängen λ_1 und λ_2 begrenzten Spektralbereichs	mcal
E'	Eingestrahlte photosynthetisch aktive Energie	mcal/cm ²
$F(I'_0)$	Funktion, welche die Abhängigkeit der flächenspezifischen Primärproduktion von der Lichtintensität I'_0 beschreibt.	
$G(I, t)$	Funktion, welche die Abhängigkeit der P - I -Funktion von der Tageszeit und der Lichtintensität beschreibt	
I'_0	Intensität 5 cm unter der Seeoberfläche	mcal/cm ² min
I_z	Intensität in der Tiefe z	mcal/cm ² min
I_K	Lichtintensität, bei der die Nullpunktstangente der P - I -Kurve das Niveau P_{\max} schneidet	mcal/cm ² min
I'_K	Lichtintensität, bei der die Nullpunktstangente der P - I -Kurve das Niveau P_{opt} schneidet	mcal/cm ² min
K_S	Konzentration eines Nährstoffs, bei der seine Aufnahmegeschwindigkeit $\mu_{\max}/2$ beträgt	µg/l
P	Photosynthese, Produktion	mg C/m ³ h
P_{\max}	Maximale Produktion	mg C/m ³ h
P_{opt}	Optimale Produktion	mg C/m ³ h
$\Sigma P_z(t)$	Momentane flächenspezifische Produktion im Zeitpunkt t	mg C/m ² h
ΣP_z	Flächenspezifische Produktion im Zeitabschnitt t_1 bis t_2	mg C/m ²
$P(z, t_1-t_2)$	Produktion in der Tiefe z im Zeitabschnitt t_1 bis t_2	mgC/m ³
q	Verhältnis von I'_K/I_K oder P_{opt}/P_{\max} .	
R	Reflexion an der Wasseroberfläche	mcal/cm ² min
$[S]$	Konzentration eines wachstumsbegrenzenden Nährlements	µg/l
t	Zeit	
T_z	Transmission einer z Meter mächtigen Wasserschicht	
W	Wirkungsgrad	
α, n	Koeffizienten, welche die Photosynthesehemmung durch zu hohe Lichtintensitäten beschreiben	
λ	Tageslänge	Stunden
$-\lambda/2$	Zeitpunkt des Sonnenaufgangs	
$+\lambda/2$	Zeitpunkt des Sonnenuntergangs	

$\mu_{\max.}$	Maximale Aufnahmegeschwindigkeit von S	$\mu\text{g/l} \cdot \text{h}$
γ	Nährstoffverarmungskoeffizient	h^{-1}
$\pi(z, t)$	Funktion, welche die vertikale Planktonverteilung innerhalb der trophogenen Schicht beschreibt	
ε^λ	Vertikaler Extinktionskoeffizient für monochromatisches Licht der Wellenlänge λ	m^{-1}
$\bar{\varepsilon}$	Mittlerer vertikaler Extinktionskoeffizient des photosynthetisch aktiven Spektrums in der trophogenen Schicht	m^{-1}

3. Resultate

3.1 Abhängigkeit der Primärproduktion von der Tiefe und der Lichtintensität

Ein Ziel dieser Untersuchung war es, festzustellen, wie weit die Photosyntheseraten in den verschiedenen Seetiefen nur vom Licht abhängig sind und mögliche Abweichungen von dieser für die Anwendbarkeit der Photosynthesemodelle (siehe Abschnitt 1) notwendigen Voraussetzung soweit wie möglich zu erklären.

Zu diesem Zweck wurden die im Verlaufe eines Tages in den verschiedenen Seetiefen gemessenen Lichtintensitäten und Photosyntheseraten in ein Photosynthese-Lichtintensitäts-Diagramm (*P-I*-Diagramm) eingetragen (Abb. 2). Untersuchungen unter natürlichen Bedingungen haben den Nachteil, dass sich während der Expositions-dauer der Proben je nach Tageszeit und Witterung die Lichtintensität und damit möglicherweise auch die momentane Photosyntheseleistung des Phytoplanktons mehr oder weniger stark verändert. Da die Primärproduktion aber nur über die Expositionszeit integriert gemessen werden kann, mussten wir diese mittlere Photosyntheseleistung der mittleren Lichtintensität während der Expositions-dauer gegenüberstellen. Um die am Vormittag gewonnenen Resultate von jenen des Nachmittags unterscheiden zu können, wurden jeweils bis zum Erreichen der maximalen Lichtintensität ausgefüllte und nach dem Überschreiten des Intensitätsmaximums leere Zeichen verwendet. Der doppeltlogarithmische Maßstab wurde gewählt, um Einzelwerte, die sich um 2–3 Zehnerpotenzen voneinander unterscheiden, übersichtlich in ein und derselben Darstellung eintragen zu können.

Wird die Primärproduktion nur von der Lichtintensität beeinflusst, so sind bei gleichen Intensitäten unabhängig von der Tiefe gleiche Photosyntheseraten zu erwarten. Die *P-I*-Kurven verschiedener Tiefen müssen daher in den sich überlappenden Bereichen identisch sein und sich im Gesamt-*P-I*-Diagramm zu einer einzigen Kurve zusammenfügen. Ist diese Voraussetzung nicht erfüllt, so ergibt sich im Extremfall für jede Seetiefe eine andere *P-I*-Abhängigkeit und im Gesamt-*P-I*-Diagramm eine Kurvenschar.

Betrachtet man die Abb. 2 nach diesem Gesichtspunkt, so fällt auf, dass die Primärproduktion in den verschiedenen Tiefenstufen der trophogenen Schicht während der Monate Oktober bis April (Zirkulationsperiode) praktisch nur vom Licht, während der Monate Mai bis September (Sommerstagnation) aber auch noch von andern Faktoren abhängig war. Dabei fielen die Photosyntheseraten in den tieferen Wasserschichten stets höher aus, als es aufgrund des *P-I*-Diagramms oberflächennaher Schichten zu erwarten gewesen wäre. Dies mag verschiedene Ursachen haben, z. B.:

1. Größere Planktondichte in tieferen Wasserschichten, verursacht durch
 - passive Anreicherung von sedimentiertem Plankton,
 - bessere Wachstumsbedingungen als in oberflächennahen Schichten (z.B. bessere Nährstoffversorgung, keine Depression der Primärproduktion durch zu hohe Lichtintensitäten).

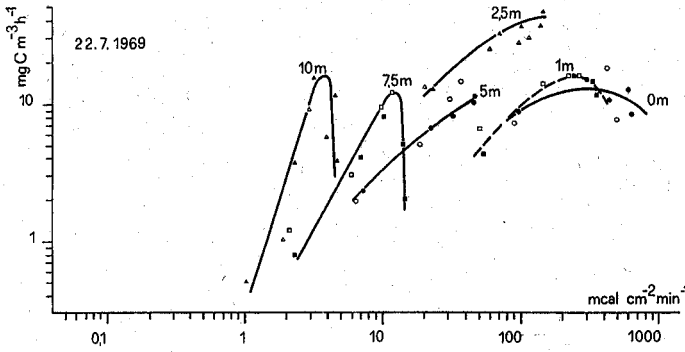


Abb. 2/1

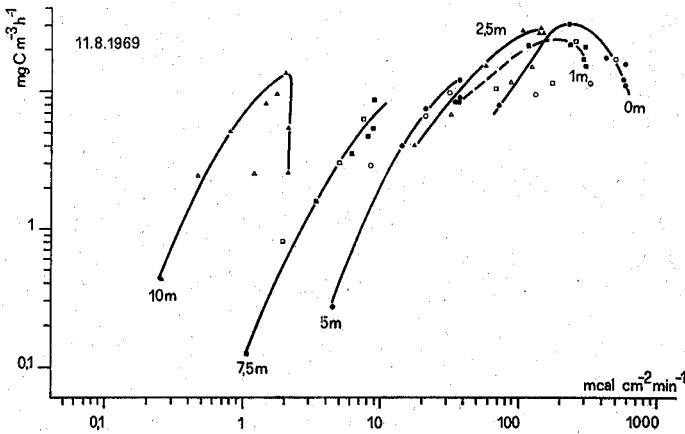


Abb. 2/2

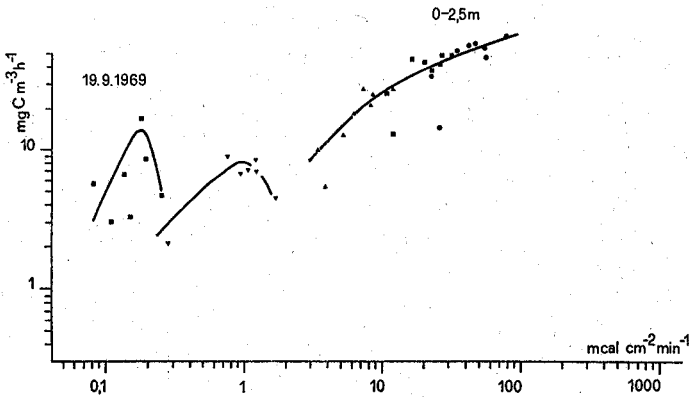


Abb. 2/3

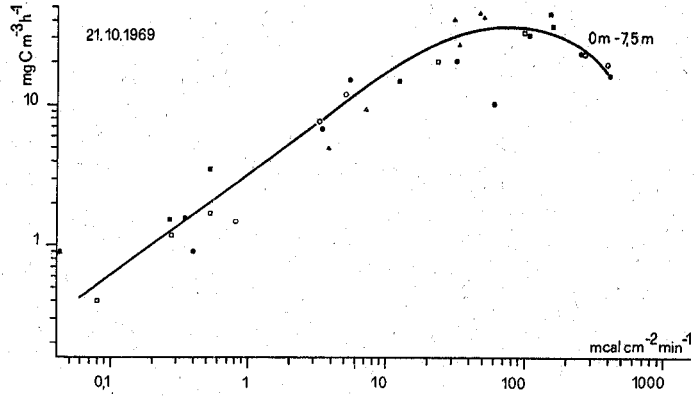


Abb. 2/4

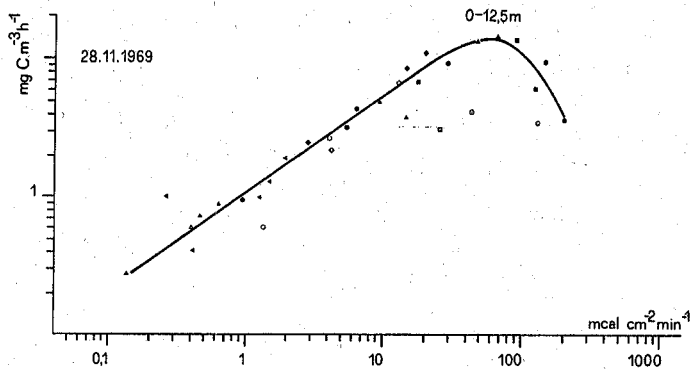


Abb. 2/5

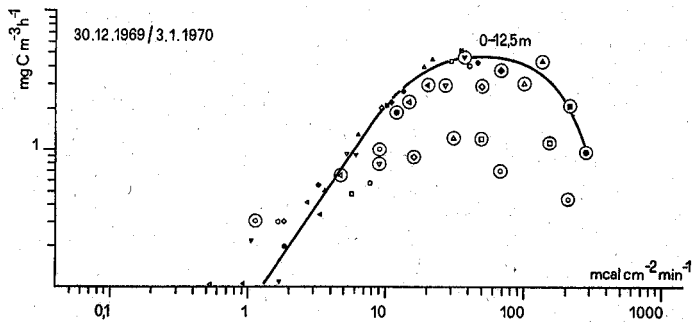


Abb. 2/6

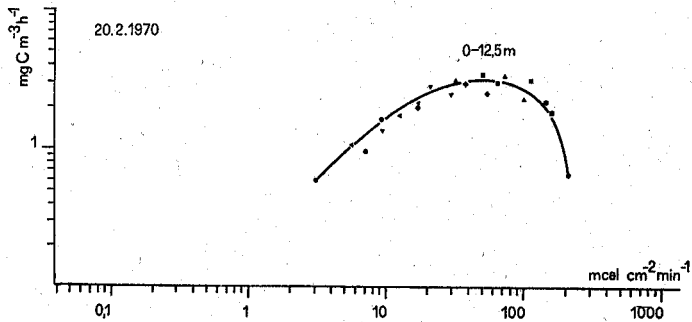


Abb. 2/7

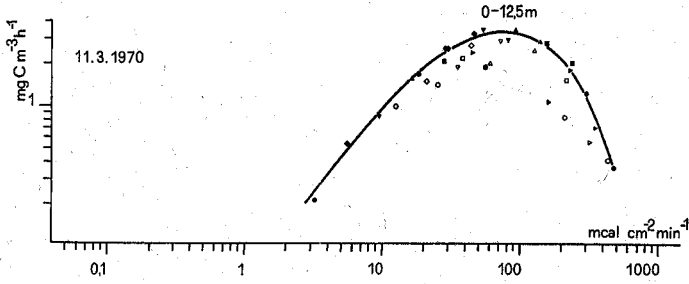


Abb. 2/8

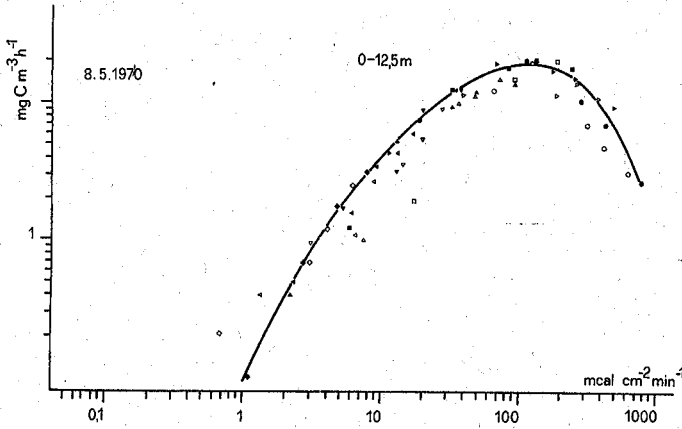


Abb. 2/9

Abb. 2. $P-I$ -Beziehung in verschiedenen Seetiefen. Die ausgefüllten Symbole bezeichnen Messungen, die am Vormittag, die leeren Symbole solche, die am Nachmittag ausgeführt wurden. Die eingekreisten Symbole markieren die Messungen vom 3. Januar 1970.

Fig. 2. P/I relation in various lake depths. Measurements carried out in the morning are represented by solid symbols; those made in the afternoon by open symbols. The encircled symbols indicate measurements made on 3 January 1970.

2. Qualitative Unterschiede im Plankton der verschiedenen Tiefenstufen:

- Adaptation des morphologisch gleichen Planktons an die niedrigeren Lichtintensitäten,
- andere Artenzusammensetzung im Plankton der verschiedenen Tiefen.

Ein rein quantitativer Unterschied in der Planktondichte zweier Wasserschichten bewirkt unter sonst konstanten Bedingungen (Nährstoffversorgung/Zelle, Temperatur usw.), dass sich die Produktionsraten der beiden Wasserschichten bei gleichen Lichtintensitäten um einen konstanten Faktor unterscheiden. Wenn sich daher im doppeltlogarithmischen Maßstab zwei Kurven des $P-I$ -Diagramms durch eine vertikale Parallelverschiebung zur Deckung bringen lassen oder nach der Verschiebung kontinuierlich ineinander übergehen, so darf angenommen werden, dass die unterschiedlichen Produktionsleistungen der beiden Wasserschichten zur Hauptsache durch quantitative Unterschiede in der Planktondichte bedingt wurden.

Dies traf z. B. in folgenden Fällen zu:

Tabelle 1. Tiefen mit quantitativ unterschiedlichem, aber qualitativ ähnlichem Plankton.
 Table 1. Depths with quantitatively variable but qualitatively similar planktons.

Datum				
22. 7. 1969	1,0 m	2,5 m	5,0 m	
11. 8. 1969	1,0 m	2,5 m	5,0 m	7,5 m

Von diesen Kurven unterscheiden sich deutlich diejenigen vom 22. Juli 1969 für 7,5 m und 10,0 m Tiefe, vom 11. August 1969 für 10 m Tiefe und vom 19. September 1969 für 5,0 m und 7,5 m Tiefe. Hier wurden die maximalen Kohlenstoff-Fixierungsraten bei viel niedrigeren Lichtintensitäten erreicht und überschritten als in oberflächennahen Schichten. Es handelt sich dabei um jene Tiefen, in welchen sich im Vierwaldstättersee während der Sommerstagnation die oligophote Blaualge *Oscillatoria rubescens* einschichtet [27].

Aufgrund des vorhandenen Zahlenmaterials muss vermutet werden, dass während der Sommerstagnation in der trophogenen Schicht das Plankton mit zunehmender Tiefe quantitativ zunahm und sich spätestens mit dem Erreichen der *Oscillatoria*-schicht auch qualitativ veränderte.

3.2 Abhängigkeit der Primärproduktion von der Tageszeit

Es wurde schon verschiedentlich beobachtet, dass die Kohlenstoff-Fixierungsraten am Nachmittag niedriger ausfielen als bei den gleichen Lichtintensitäten am Vormittag [z. B. 3, 8, 24].

Die Faktoren, die diesen asymmetrischen Verlauf der Tagesgangkurve der Primärproduktion bewirken, sind generell nicht bekannt und möglicherweise von Fall zu Fall verschieden. Als mögliche Ursachen wurden diskutiert: Anhäufung von Assimilationsprodukten oder Erschöpfung des Nährstoffvorrats mit zunehmender Belichtungsdauer [25], Synchronisation des Algenwachstums [16], tagesperiodische, aktive Vertikalwanderung des Phytoplanktons [1, 17].

Beim Zeichnen der in Abb. 2 wiedergegebenen Kurven wurden jeweils nur die am Vormittag gemessenen Punkte berücksichtigt (schwarze, ausgefüllte Zeichen). Waren die Kohlenstoff-Fixierungsraten von der Zeit unabhängig (symmetrische Tagesgangkurven), so streuten die am Nachmittag bestimmten Werte (leere Zeichen) analog der am Morgen gemessenen Punkte wahllos um die gezeichneten Kurven. Bei einer Depression der Assimilationsraten am Nachmittag lagen dagegen die Punkte deutlich unterhalb der Kurven.

Tabelle 2 und Abb. 2 zeigen, dass in der Regel die Assimilationsraten am Nachmittag deutlich niedriger ausfielen als bei gleicher Lichtintensität I_z am Vormittag. Eine gesicherte Abhängigkeit des Asymmetriegrads von der Tiefe lässt sich anhand der wenigen Messungen nicht ableiten. Immerhin scheint bei einigemmassen schöner Witterung die nachmittägliche Photosynthesedepression im Winter und Frühjahr generell grösser zu sein als während des Sommers. (Am 30. Dezember 1969 war der Himmel sehr stark bedeckt und die Einstrahlung anomal niedrig.)

Da die Nährstoffversorgung der trophogenen Schicht während der Wintermonate (Zirkulation) aber besser gewährleistet ist als während der Sommerstagnation, neh-

Tabelle 2. Mittlere Assimilationsraten am Nachmittag. Kohlenstoff-Fixierungsraten am Vormittag bei gleicher Intensität $I_z = 1$.

Table 2. Mean assimilation rates in the afternoon. Carbon fixation rates in the morning with a constant intensity $I_z = 1$.

Datum	Tiefe				
	0,0 m	1,0 m	2,5 m	5,0 m	7,5 m
22. 7. 1969	0,95	1,12	0,84	1,15	1,29
11. 8. 1969	0,63	1,10	0,60	1,23	1,20
21. 10. 1969	0,76	1,01	0,76	0,87	0,82
28. 11. 1969	0,38	0,28	0,52	0,82	0,68
30. 12. 1969	0,60	0,73	1,05	1,35	1,90
3. 1. 1970	0,18	0,31	0,50	0,44	0,56
11. 3. 1970	0,66	0,50	0,72	0,72	0,78
8. 5. 1970	0,62	0,53	0,98	0,76	0,70

men wir an, dass nicht die schlechtere Nährstoffversorgung des Planktons während der Nachmittagsstunden die allein entscheidende Ursache der nachmittäglichen Photosynthesedepression sei.

Während der Zirkulationsperiode wird das Plankton durch turbulente Strömung über grössere Wassertiefen verfrachtet. Dadurch wird der tägliche Belichtungszyklus der einzelnen Alge unkontrolliert beeinflusst und eine synchrone Entwicklung der gesamten Population oder eine zielgerichtete aktive Vertikalwanderung des Planktons praktisch verunmöglicht.

Somit kann die nachmittägliche Depression der Primärproduktion nur noch mit der Anhäufung von Assimilationsprodukten in den Algen oder aber mit einer eigentlichen Hemmung der Kohlenstoff-Fixierung durch zu hohe Lichtintensitäten erklärt werden.

STEEMANN NIELSEN [19] zeigte experimentell, dass bei 3 Klx kultivierte Chlorellen, bei 30 Klx exponiert, bereits nach wenigen Minuten mit einer leichten Depression der Photosynthese reagierten. Wurden die Algen während dreier Stunden bei 30 Klx oder während einer Stunde bei 100 Klx exponiert, so sank die Photosyntheseleistung auf 45% bzw. unter 10% des Ausgangswerts ab.

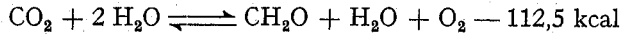
Um die Ursachen der Abnahme des Photosynthesewirkungsgrads im Verlaufe des Tages ergründen zu können, sind gezielte, physiologische Untersuchungen nötig. Feststeht, dass in der Regel die Inaktivierung eines oder mehrerer Teile des Photosyntheseapparats rascher erfolgt als die Reaktivierung. Die stärkere Asymmetrie im Winter ist möglicherweise damit zu erklären, dass die Reaktionsgeschwindigkeit der Inaktivierungsprozesse, die zumindest teilweise photochemischer Natur sind, durch die niedrigere Temperatur weniger stark verlangsamt wird als diejenige der Reaktivierungsmechanismen.

3.3 Der Wirkungsgrad der Primärproduktion

Der Wirkungsgrad der Photosynthese ist definiert als

$$\text{Wirkungsgrad (\%)} = \frac{\text{fixierte Energie} \cdot 100}{\text{eingestrahelte photosynthetisch aktive Energie}}$$

Bei der Umrechnung von assimiliertem Kohlenstoff in Energie-Äquivalente wurde nach der Reaktionsgleichung



angenommen, dass zur Assimilation von einem Milligramm Kohlenstoff 9,4 cal benötigt werden.

Bei homogener Verteilung des Planktons und genügender Mächtigkeit der trophogenen Schicht ist zu erwarten, dass bei niedrigen Lichtintensitäten die flächenspezifische Primärproduktion ($\text{mg C}_{\text{ass.}}/\text{m}^2$) der Intensität angenähert proportional ist und sich bei hohen Lichtintensitäten (zunehmender Photosynthesehemmung in oberflächennahen Schichten) asymptotisch einem Maximalwert nähert. Der Wirkungsgrad ist daher im Schwachlichtbereich auf einem maximalen Wert angenähert konstant. Bei zunehmender Lichtintensität wird er stets kleiner und nähert sich asymptotisch dem Nullwert (Abb. 3 a).

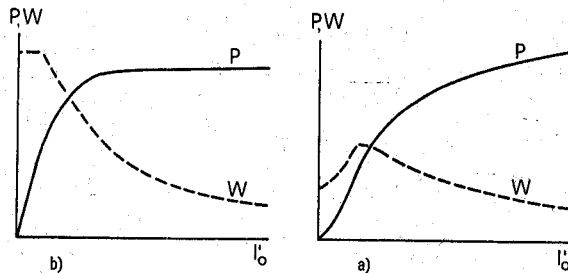


Abb. 3. Schematische Darstellung der Abhängigkeit der flächenspezifischen Primärproduktion und des Photosynthesewirkungsgrades von I_0 ; a) bei homogener Planktonverteilung und b) bei inhomogener Planktonverteilung. Erklärungen im Text.

Fig. 3. Schematic representation of the dependence of primary production of a specific surface and photosynthetic efficiency of I_0 ; a) with homogeneous and b) with inhomogeneous plankton distribution (see text).

Sind dagegen die oberflächennahen Schichten an Plankton verarmt, so wird das Sättigungsplateau erst bei höheren Intensitäten erreicht, und im Schwachlichtbereich nimmt die flächenspezifische Produktion progressiv mit der Lichtintensität zu. Die Effektivität erreicht erst bei höheren Intensitäten maximalen Wert (Abb. 3 b).

In Abb. 4 wurden die gemessenen Effektivitätswerte in Abhängigkeit von der relativen Tageszeit aufgetragen. Die Nulllinie gibt die lokale Mittagszeit an. Sonnenaufgang und Sonnenuntergang finden zum Zeitpunkt $-\lambda/2$ bzw. $+\lambda/2$ statt.

Im allgemeinen folgen die Werte dem Kurventyp in Abb. 3 a, d.h. der Wirkungsgrad der Photosynthese wird im Verlaufe des Vormittags mit zunehmender Lichtintensität stets kleiner. Wenn sich im Einzelfall die eingestrahelte Energie auch selten symmetrisch zur Mittagslinie veränderte, so zeigt die Gesamtheit aller Messungen doch, dass generell mit einer leichten Asymmetrie der planktischen Photosynthese bezüglich der Mittagslinie zu rechnen ist.

Entsprechend der mit zunehmender Tiefe grösser werdenden Planktondichte folgen die Messungen der Monate Juli, August, September eher dem Kurventyp der Abb. 3 b, d.h. das Effektivitätsmaximum wird erst im Verlaufe des Vormittags

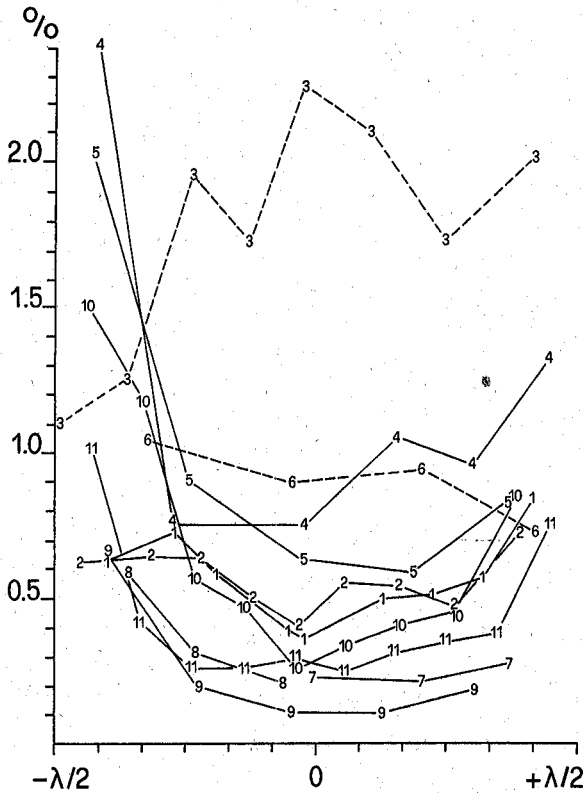


Abb. 4. Photosynthesewirkungsgrad in Abhängigkeit von der Tageszeit. 1: 22. 7. 69 / 2: 23. 8. 69 / 3: 19. 9. 69 / 4: 21. 10. 69 / 5: 28. 11. 69 / 6: 30. 12. 69 / 7: 3. 1. 70 / 8: 20. 2. 70 / 9: 11. 3. 70 / 10: 8. 5. 70 / 11: 28. 5. 70.

Fig. 4. Photosynthetic efficiency dependent upon the time of day.

erreicht. Bei der Interpretation der Resultate der Messung vom September muss zudem berücksichtigt werden, dass extrem schlechte Witterung herrschte und das Intensitätsmaximum von nur $73 \text{ mcal/cm}^2\text{min}$ bereits am Morgen um 8 Uhr erreicht wurde. Auch während der Messung vom 30. Dezember 1969 wurden $45 \text{ mcal/cm}^2\text{min}$ nie überschritten.

Abgesehen von den Tagesrandstunden und extrem schlechten Witterungsbedingungen liegt der Grossteil der gemessenen Effektivitätswerte im Bereich von 0,2 bis 0,6%. Im Tagesmittel dürfte der Wirkungsgrad der planktischen Photosynthese in der Grössenordnung von 0,3% bis 0,8% liegen (siehe Tab. 3).

4. Modelle zur Abschätzung der Tagesproduktion bei homogener Planktonverteilung innerhalb der trophogenen Schicht

4.1 Symmetrische Ansätze

Einem symmetrischen Ansatz liegt eine von der Tageszeit unabhängige $P-I$ -Beziehung zugrunde. Da die Lichtintensität bei gleichbleibender Wetterlage eine

Tabelle 3. Mittlerer Photosynthesewirkungsgrad während eines Tages.
Table 3. Mean photosynthetic efficiency during one day.

Datum	Eingestrahlte Energie 10 ⁷ mcal/m ² · Tag	Fixierte Energie 10 ⁷ mcal/m ² · Tag	Wirkungsgrad %
22. 7. 1969	290	1,51	0,5
11. 8. 1969	285	1,56	0,5
19. 9. 1969	32	0,57	1,8
21. 10. 1969	145	1,38	0,9
28. 11. 1969	62	0,50	0,8
30. 12. 1969	13	0,12	0,9
11. 3. 1970	145	0,27	0,2
8. 5. 1970	265	1,19	0,4

zum lokalen Mittag symmetrische Funktion darstellt, verläuft unter dieser Voraussetzung die Produktion ebenfalls symmetrisch zum Mittag.

4.11 Ansätze zur Beschreibung der momentanen flächenspezifischen Primärproduktion

Bedeutet $P(z, t)$ die Produktionsrate in der Tiefe z zur Zeit t , so ergibt sich die momentane Produktion pro Flächeneinheit zu diesem Zeitpunkt als

$$\Sigma P_z(t) = \int_0^{\infty} P(z, t) dz. \quad (1)$$

Gleichung (1) kann unter der Annahme homogener Bedingungen in der trophogenen Schicht in ein Integral über die Lichtintensität verwandelt werden. Die Lichtintensität in der Tiefe z ist

$$I(z) = I_0' e^{-\varepsilon(\lambda) z}, \quad (2)$$

wobei I_0' die Intensität unmittelbar unter der Wasseroberfläche und $\varepsilon(\lambda)$ den vertikalen Extinktionskoeffizienten in Abhängigkeit von der Wellenlänge bedeutet. Da das Wasser als selektives Filter die spektrale Zusammensetzung der eindringenden Strahlung verändert, ist der vertikale Extinktionskoeffizient des photosynthetisch aktiven Spektrums ($\lambda = 400-700$ nm) keine von der Tiefe unabhängige Konstante. Ersetzt man jedoch in Gleichung (2) $\varepsilon(\lambda)$ in erster Näherung durch $\bar{\varepsilon}$, den mittleren vertikalen Extinktionskoeffizienten dieses Spektralbereichs innerhalb der trophogenen Schicht,

$$I(z)^{400-700 \text{ nm}} = I_0'^{400-700 \text{ nm}} e^{-\bar{\varepsilon} z}, \quad (2a)$$

so gilt

$$P(z, t) = P[I(z, t)] = P[I_0'(t) \cdot e^{-\bar{\varepsilon} z}]. \quad (3)$$

Substituiert man in (1) die Variable z durch $I(z)$, so ergibt sich

$$\Sigma P(t) = \frac{1}{\bar{\varepsilon}} \int_0^{I_0'} P(I) \frac{1}{I} dI. \quad (4)$$

VOLLENWEIDER [25] machte für die P - I -Beziehung einen allgemeinen Ansatz, der die vier Parameter $P_{\max.}$, I_K , n und α enthält:

$$P(I) = P_{\max.} \frac{I/I_K}{\{[1 + (I/I_K)^2][1 + (\alpha I/I_K)^2]^n\}^{1/2}} \quad (5)$$

Für den Fall, wo α oder $n = 0$, geht (5) über in die von SMITH [14] eingeführte Beziehung

$$P(I) = P_{\max.} \frac{I/I_K}{[1 + (I/I_K)^2]^{1/2}} \quad (6)$$

Für $I \rightarrow \infty$ nähert sich P asymptotisch dem Sättigungswert $P_{\max.}$ (Abb. 5).

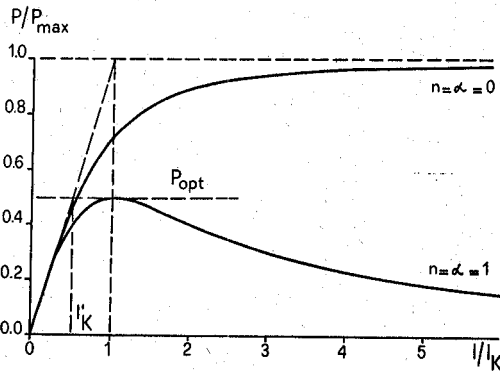


Abb. 5. Graphische Darstellung der Gleichung (6) für zwei ausgewählte Wertepaare α und n .

Fig. 5. Graphic representation of equation (6) for two selected pairs of values α and μ .

Ist weder α noch n gleich null, so durchläuft $P(I)$ ein Optimum $P_{\text{opt.}} < P_{\max.}$ und fällt dann für $I \rightarrow \infty$ asymptotisch gegen null. Der Ansatz (5) erlaubt es im Gegensatz zur Smithschen Gleichung, eine Hemmung der Photosynthese durch zu hohe Lichtintensitäten zu beschreiben.

Für ein gegebenes Parameterpaar (α, n) lässt sich die optimale Produktion $P_{\text{opt.}}$ berechnen und in der Form

$$P_{\text{opt.}} = q P_{\max.} \quad (7)$$

darstellen, wobei $q \leq 1$ ist und das Gleichheitszeichen nur für den Fall gilt, dass mindestens einer der beiden Parameter α und n null ist. So ist z.B. für $\alpha = n = 1$, d.h.

$$P(I) = P_{\max.} \frac{I/I_K}{1 + (I/I_K)^2} \quad (8)$$

$$P_{\text{opt.}} = 0,5 P_{\max.}$$

Alle Kurven der durch die Gleichung (5) gegebenen Schar wachsen im Nullpunkt linear mit der Steigung $P_{\max.}/I_K$ (Abb. 5). Im Spezialfall der Smithschen Gleichung schneidet die Kurventangente im Nullpunkt das Niveau $P = P_{\max.}$ bei der Lichtintensität I_K . Da im allgemeinen Fall α und n nicht gleich null sind, lassen sich $P_{\max.}$ und I_K experimentell nicht bestimmen. Bestimmen lässt sich lediglich $P_{\text{opt.}}$

und I'_K , wobei sich das letztere aus dem Schnittpunkt der Tangente im Nullpunkt mit dem Niveau $P = P_{\text{opt.}}$ ergibt (Abb. 5).

Aus dem Strahlensatz folgt:

$$\frac{I'_K}{I_K} = \frac{P_{\text{opt.}}}{P_{\text{max.}}} = q. \quad (9)$$

Ersetzt man in (5) $P_{\text{max.}}$ durch $P_{\text{opt.}}/q$ und I_K durch I'_K/q und setzt diese allgemeine P - I -Funktion in Gleichung (4) ein, so nimmt die Flächenproduktion die von TALLING [21] und VOLLENWEIDER [22] angegebene Form an:

$$\Sigma P(t) = \frac{P_{\text{opt.}} \cdot F(I'_0)}{\bar{\varepsilon}} \quad (10)$$

mit

$$F(I'_0) = \int_0^{I'_0} \frac{1/I'_K}{\{ [1 + (q I/I'_K)^2] [1 + (\alpha q I/I'_K)^2]^n \}^{1/2}} dI. \quad (11)$$

Bei bekanntem α und n lässt sich q durch Einsetzen der beiden Parameter in (5) berechnen. q ist also kein zusätzlicher Parameter der Kurvenschar.

Das Integral $F(I'_0)$ kann nur für gewisse Parameterwerte analytisch dargestellt werden; in den meisten Fällen ist seine Berechnung nur numerisch möglich. Für die Smith-Gleichung (6) (α oder n gleich null; $q = 1$ und $I'_K = I_K$) ist

$$F(I'_0) = \ln \left\{ \frac{I'_0}{I'_K} + \sqrt{1 + \left(\frac{I'_0}{I'_K} \right)^2} \right\} = \text{arsinh} \left(\frac{I'_0}{I'_K} \right). \quad (12)$$

$F(I'_0)$ und damit die Flächenproduktion $\Sigma P(t)$ steigt ständig mit wachsendem I'_0 .

Wählt man eine P - I -Beziehung, die eine Hemmung der Photosynthese bei hohen Lichtintensitäten berücksichtigt, so strebt die Flächenproduktion im Gegensatz zu Gleichung (12) einem Grenzwert zu. Ist z.B. $\alpha = n = 1$, so ist $q = 0,5$ und

$$F(I'_0) = 2 \arctg \left(\frac{I'_0}{2 I'_K} \right). \quad (13)$$

Da $\arctg \left[\frac{I'_0}{2 I'_K} \right]$ bei wachsendem I'_0 dem Grenzwert $\pi/2$ zustrebt, nähert sich die Flächenproduktion bei steigender Intensität dem Grenzwert $\Sigma P(t) = \frac{P_{\text{opt.}} \cdot \pi}{\bar{\varepsilon}}$.

Anstatt $F(I'_0)$ durch die Wahl der Parameter α und n in Gleichung (5) zu definieren, kann man sich von den Resultaten (12) und (13) leiten lassen und direkte Ansätze für $F(I'_0)$ machen. VOLLENWEIDER [25] diskutierte zusätzlich die folgenden Gleichungen:

$$F(I'_0) = \ln \left(1 + \frac{I'_0}{I'_K} \right) \quad (14)$$

$$F(I'_0) = \ln \left(\frac{2 I'_0}{I'_K} \right) \quad (15)$$

$$F(I'_0) = \ln \left(1 + \frac{2 I'_0}{I'_K} \right) \quad (16)$$

$$F(I'_0) = \frac{I'_0/I'_K}{\sqrt{1 + (I'_0/2,6 I'_K)^2}} \quad (17)$$

In den Gleichungen (14, 15, 16) wächst $F(I'_0)$ mit zunehmendem I'_0 ständig; in Gleichung (17) nähert sich $F(I'_0)$ mit wachsendem I'_0 dem Wert 2,6. Gleichung (17) ist die Lösung von (11) für $\alpha = 1$, $n = 2$, $q = 1/2,6$. Der Ansatz (15) hat den offensichtlichen Nachteil, dass $F(I'_0)$ für $I'_0 < I'_K/2$ negative Werte liefert.

Die momentanen flächenspezifischen Photosyntheseraten lassen sich in situ nicht messen, da sich unter natürlichen Bedingungen I'_0 und damit $F(I'_0)$ ständig verändert, selbst dann, wenn angenommen wird, dass $F(I'_0)$ nicht gleichzeitig auch noch von der Tageszeit abhängig sei. Soll die Produktion während eines grösseren Zeitabschnitts berechnet werden, so ist I'_0 in $F(I'_0)$ durch eine Funktion der Zeit zu ersetzen und die Gleichung (10) über den gewünschten Zeitabschnitt zu integrieren. Diese Integrale sind selbst dann nicht mehr elementar integrierbar, wenn $I'_0(t)$ idealisiert als eine Cosinusfunktion

$$I'_0(t) = I'_0(\text{max.})^{1/2} \left[1 + \cos \left(\frac{2\pi t}{\lambda} \right) \right] = I'_0(\text{max.}) \cos^2 \left(\frac{\pi t}{\lambda} \right) \quad (18)$$

beschrieben wird [25]. Dabei ist λ die Dauer von Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang, t läuft von $-\lambda/2$ (Morgen) bis $+\lambda/2$ (Abend) und ist am Mittag gleich null. Diese Funktion beschreibt zwar die tageszeitliche Intensitätsveränderung bei konstanter Wetterlage gut, kann aber an Tagen mit wechselnder Bewölkung nicht angewendet werden.

4.12 Die Kurzzeitmethode

Unser praktisch orientiertes Problem bestand darin, aufgrund der während maximal vier Stunden Expositionsdauer in verschiedenen Seetiefen in situ gemessenen Produktionsraten die Tagesproduktion möglichst genau abzuschätzen. Um die analytische Formulierung $I'_0(t)$ und die Integration von $F(I'_0)$ über die Zeit umgehen zu können, wurde das folgende Verfahren getestet:

Wir wählten ein über Mittag aufgenommenes In-situ-Profil als Referenzprofil, da zu dieser Tageszeit (dI'_0/dt) im allgemeinen am kleinsten ist und sich daher die gemessenen Produktionsraten $P(z)$ am ehesten den gleichzeitig gemessenen mittleren Intensitäten $I(z)$ zuordnen liessen. Trägt man die gemessenen Produktionsraten im halblogarithmischen Maßstab gegen die Tiefe auf, so ergeben sich daraus $P_{\text{opt.}}$, I'_0/I'_K und \bar{e} (siehe Abb. 6).

In einem ersten Ansatz wurde die mittlere flächenspezifische Primärproduktion kurzer Zeitabschnitte von etwa 1,5 bis 2,5 Stunden Dauer nach einem zu Gleichung (10) analogen Ansatz bestimmt, wobei sich $F(I'_0)$ durch Einsetzen von $\bar{I}'_0(t_1-t_2)$ in den Gleichungen (12 bis 17) ergab. Durch Summierung dieser flächenspezifischen Produktionsraten kurzer Zeitabschnitte ergab sich die gesuchte Tagesproduktion.

Tabelle 4 zeigt, dass sie sich mit Hilfe dieser «Kurzzeitmethode» und den Integralen

$$F(I'_0) = \ln(1 + 2I'_0/I'_K), \operatorname{arsinh}(I'_0/I'_K), 2\operatorname{arctg}\left(\frac{I'_0}{2I'_K}\right) \text{ und } \frac{I'_0/I'_K}{\sqrt{1 + [I'_0/2,6 I'_K]^2}} \text{ mit}$$

guter Genauigkeit abschätzen lässt, obwohl diesen Integralen unterschiedliche Annahmen über die Abhängigkeit der Assimilationsraten von der Lichtintensität

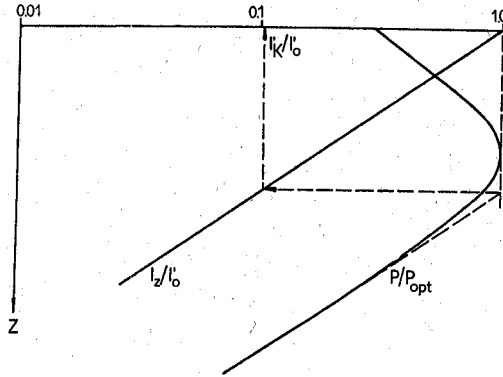


Abb. 6. Relative Photosyntheseraten und relative Intensität der photosynthetisch aktiven Strahlung im halblogarithmischen Maßstab gegen die Tiefe aufgetragen. Da im Schwachlichtbereich $P = K \cdot I$ ist, müssen hier die Produktionskurve und die Gerade für die relative Lichtintensität parallel verlaufen. Bei gegebener Produktionskurve und bekanntem I'_0 ergibt sich aus dieser Art der Darstellung direkt $\bar{\epsilon} = dI/dz \cdot 1/I$ und I'_K .

Fig. 6. Relative photosynthetic rates and relative intensity of the photosynthetic active radiation represented on a semilogarithmic scale and plotted against the depth. Since $P = K \times I$ in a weak light zone, the production curve and the straight line for relative light intensity must run parallel, $\bar{\epsilon} = dI/dz \times 1/I$ and I'_K are the direct results of such a graphic representation where the production curve is given and I'_0 is known.

Tabelle 4. Vergleiche zwischen gemessenen und nach der Kurzzeitmethode berechneten Produktionsraten.

Table 4. Comparisons between measured production rates and rates calculated according to the short-time method.

Zeit	I'_0	I'_0/I'_K	$\sum P_z$ <small>gemessen</small>	$\ln(1+I'_0/I'_K)$	$\ln(2I'_0/I'_K)$	$\ln(1+2I'_0/I'_K)$	$\operatorname{arsinh}(I'_0/I'_K)$	$\frac{I'_0/I'_K}{\sqrt{1+(I'_0/I'_K)^2}}$	$2 \operatorname{arctg} \left[\frac{I'_0}{2I'_K} \right]$
21.10.1969									
0700-0830	31,0	0,61	70,6	44,9	30,6	78,5	56,1	65,3	66,3
0800-1100	260,0	5,15	313,5	306,0	396,0	413,0	396,0	405,0	407,0
1100-1300*	402,0	7,96	358,0	294,0	368,0	376,0	368,0	332,0	355,0
1300-1430	378,0	7,48	261,0	218,0	274,0	282,0	274,0	252,0	268,0
1430-1600	244,0	4,83	208,0	178,0	231,0	242,0	231,0	238,0	240,0
1600-1730	57,0	1,13	74,0	74,5	71,4	117,0	99,0	105,0	106,0
0700-1730			1285,1	1115,4	1371,0	1458,5	1424,1	1397,3	1442,3
28.11.1969									
0730-0900	28,0	0,66	52,8	28,0	16,7	46,6	34,0	40,6	43,0
0900-1100	141,0	3,32	169,0	116,0	150,5	162,0	152,0	160,0	164,0
1100-1300*	196,0	4,60	167,9	135,0	177,0	185,0	177,0	183,0	185,0
1300-1500	126,0	2,97	110,0	109,0	141,0	153,0	143,0	150,0	157,0
1500-1630	42,0	0,98	34,1	41,2	39,4	62,8	51,3	56,0	58,5
0730-1630			533,8	429,2	524,6	609,4	557,3	589,6	607,5

Tabelle 4 (Fortsetzung).

Zeit	I'_0	I'_0/I'_K	$\sum_{t_1, t_2} P_z$ gemessen	$\ln(1 + I'_0/I'_K)$	$\ln(2I'_0/I'_K)$	$\ln(1 + 2I'_0/I'_K)$	$\operatorname{arsinh}(I'_0/I'_K)$	I'_0/I'_K $\sqrt{1 + (I'_0/I'_K)^2}$	$2 \operatorname{arctg} \left[\frac{I'_0}{2I'_K} \right]$
30.12.1969									
0820-1100	13,6	0,68	23,3	18,5	12,1	30,2	21,8	26,4	27,8
1100-1310*	41,6	2,33	57,0	36,1	46,5	53,0	48,0	50,3	52,7
1315-1500	40,6	2,03	43,7	27,2	28,2	39,8	35,6	37,3	39,4
1510-1700	7,7	0,39	6,6	8,6	-	14,7	9,8	11,6	11,4
0820-1700			130,6	90,4	-	137,7	115,2	125,6	131,3
20.2.1970									
0815-0930	64,0	2,54	31,5	17,2	22,2	24,9	23,1	24,0	25,2
0930-1100	143,0	5,68	46,1	31,4	40,3	44,5	40,5	40,6	39,8
1100-1255*	202,0	8,00	59,5	46,8	58,6	60,0	58,7	52,8	56,4
0815-1255			137,1	95,4	121,1	129,4	122,3	117,4	121,4
11.3.1970									
0700-0900	37,0	1,15	31,2	21,0	24,6	33,2	27,8	28,8	31,4
0900-1100	256,0	8,00	75,2	63,5	79,4	81,4	79,6	71,5	76,4
1100-1300*	407,0	12,80	79,2	75,8	93,5	94,6	93,5	73,4	81,3
1300-1500	346,0	10,80	55,4	71,3	88,0	89,6	88,5	72,7	79,6
1500-1700	161,0	5,04	45,6	51,6	66,6	69,5	66,6	68,4	68,8
0700-1700			286,6	283,2	352,1	368,3	356,0	314,8	337,5
8.5.1970									
0450-0630	18,0	0,12	29,2	13,9	-	30,0	17,3	19,6	16,2
0630-0800	107,0	0,70	121,5	56,0	37,5	87,5	62,5	75,0	77,0
0800-0930	269,0	1,75	148,0	102,0	128,0	153,0	136,0	144,0	150,0
0930-1100	407,0	2,65	191,0	132,0	172,0	190,0	176,0	185,0	192,0
1100-1230*	760,0	4,96	201,5	185,0	239,0	249,0	238,0	246,0	246,0
1230-1400	592,0	3,86	204,9	163,0	211,0	225,0	214,0	223,0	228,0
1400-1530	396,0	2,59	108,2	129,0	170,0	187,0	174,0	182,0	190,0
1530-1710	298,0	1,95	149,1	121,0	157,0	182,0	161,0	171,0	176,0
1710-1850	63,0	0,41	49,8	35,5	-	61,5	42,8	48,0	49,0
0450-1850			1263,2	937,4	-	1365,0	1221,6	1293,6	1324,2
30.5.1956 ¹⁾	**	**							
0145-0530	58,0	0,72	76,0	42,8	35,9	74,4	54,6	62,4	62,4
0530-0930	346,0	4,30	309,0	149,5	195,0	207,0	197,0	204,1	207,0
0930-1330*	575,0	7,14	261,0	190,5	241,0	338,0	241,0	225,0	229,0
1330-1730	398,0	4,93	205,0	161,2	208,5	217,5	210,0	215,0	215,0
1730-2100	69,0	0,86	67,0	47,8	45,4	77,4	61,3	67,0	71,8
0145-2100			916,0	591,8	725,8	914,3	763,9	773,5	785,2
1.7.1956 ¹⁾	**	**							
0230-0700	14,6	1,77	110,0	92,0	111,2	132,9	118,2	125,8	131,2
0700-1000	403,0	4,91	155,0	106,0	136,8	143,8	137,0	141,1	142,1
1000-1300*	542,0	6,58	161,0	121,5	153,4	158,8	153,8	148,5	154,9
1300-1600	258,0	3,14	97,0	84,2	109,5	118,5	111,2	117,1	121,0
1600-2030	17,6	2,14	104,0	100,5	130,5	147,2	134,8	142,2	147,8
0230-2030			627,0	504,2	641,4	701,2	655,0	674,7	697,0

¹⁾ Erkensee [24]; * Referenzprofil; ** I_0 resp. I_0/I'_K .

zugrunde liegen. Im allgemeinen werden bei Anwendung dieser Methode am Vormittag die Produktionsraten unterschätzt, am Nachmittag dagegen meist überschätzt. Wenn es sich nur darum handelt, die flächenspezifische Tagesproduktion abzuschätzen, so leisten die angeführten $F(I'_0)$ gute Dienste, ohne in jedem Fall analytisch gesehen effektive Integrale der Photosynthese-Tiefen-Kurven zu sein.

4.13 Referenzintegralmethode

Die von VOLLENWEIDER [25] eingeführte Referenzintegralmethode unterscheidet sich von der oben beschriebenen Kurzzeitmethode dadurch, dass die Zeitintervalle Δt unendlich klein gewählt werden und $I'_0(t)$ durch die bekannte Cosinusfunktion (18) beschrieben wird:

$$\text{Produktion/Tag} = \frac{P_{\text{opt.}}}{\varepsilon} \int_{-\lambda/2}^{+\lambda/2} F[I'_0(t)] dt. \quad (19)$$

Mit der Substitution $x = 2t/\lambda$ ergeben sich für die verschiedenen Ansätze von $F(I'_0)$

$$\frac{P_{\text{opt.}}}{\varepsilon} \int_{-\lambda/2}^{+\lambda/2} \text{arsinh}[I'_0(t)/I'_K] dt = \frac{P_{\text{opt.}} \cdot \lambda}{\varepsilon} \int_0^1 \ln \left\{ \frac{I'_0(x)}{I'_K} + \sqrt{1 + \left[\frac{I'_0(x)}{I'_K} \right]^2} \right\} dx, \quad (20)$$

$$\frac{P_{\text{opt.}}}{\varepsilon} \int_{-\lambda/2}^{+\lambda/2} 2 \text{arctg} [I'_0(t)/2 I'_K] dt = \frac{2 P_{\text{opt.}} \cdot \lambda}{\varepsilon} \int_0^1 \text{arctg} \left[\frac{I'_0(x)}{2 I'_K} \right] dx, \quad (21)$$

$$\frac{P_{\text{opt.}}}{\varepsilon} \int_{-\lambda/2}^{+\lambda/2} \frac{I'_0(t)/I'_K}{\sqrt{1 + [I'_0(t)/2,6 I'_K]^2}} dt = \frac{P_{\text{opt.}} \cdot \lambda}{\varepsilon} \int_0^1 \frac{I'_0(x)/I'_K}{\sqrt{1 + [I'_0(x)/2,6 I'_K]^2}} dx. \quad (22)$$

Die Tagesproduktion lässt sich also als ein Produkt von $P_{\text{opt.}} \cdot \lambda/\varepsilon$ und einem definierten Integral, das nur von $I'_0(\text{max.})/I'_K$ abhängig ist, ausdrücken. FEE [5] hat diese Referenzintegrale numerisch berechnet (siehe Tab. 5).

Da sich die während eines Tages eingestrahlte Energie E'_0 aus Gleichung (18) zu

$$E'_0 = I'_0(\text{max.}) \int_{-\lambda/2}^{+\lambda/2} \cos^2 \left[\frac{\pi t}{\lambda} \right] dt = \frac{1}{2} I'_0(\text{max.}) \cdot \lambda \quad (23)$$

ergibt, wurde zur praktischen Überprüfung der Referenzintegralmethode $I'_0(\text{max.})$ nach der Gleichung

$$I'_0(\text{max.}) = \frac{2E'_0}{\lambda} \quad (24)$$

berechnet, wobei E'_0 mit dem Solarimeter gemessen wurde. Referenzintegrale für in der Tabelle 5 nicht aufgeführte Werte von $I'_0(\text{max.})/I'_K$ wurden durch lineare Interpolation ermittelt.

Tabelle 5. Tabellierte Referenzintegrale der Gleichungen (20) bis (22) für verschiedene $I'_0(\text{max.})/I'_K$.
 Table 5. Tabulated reference integrals of the equations (21)–(23) for different $I'_0(\text{max.})/I'_K$.

$I'_0(\text{max.})/I'_K$	(20)	(21)	(22)
1	0,460	0,477	0,479
2	0,799	0,854	0,861
3	1,050	1,213	1,135
4	1,247	1,332	1,328
5	1,410	1,487	1,470
6	1,547	1,610	1,576
7	1,667	1,709	1,660
8	1,773	1,792	1,727
9	1,868	1,862	1,782
10	1,955	1,922	1,829
15	2,296	2,133	1,982
20	2,545	2,263	2,071
25	2,743	2,353	2,130
30	2,906	2,420	2,173
40	3,167	2,515	2,233
50	3,372	2,580	2,273
70	3,685	2,666	2,325
90	3,921	2,722	2,358
100	4,020	2,743	2,370

Tabelle 6 zeigt, dass sich vor allem mit Hilfe der beiden Referenzintegrale (21 und 22), die die Hemmung der Photosynthese bei hohen Lichtintensitäten berücksichtigen, die Tagesproduktion mit erstaunlicher Präzision abschätzen lässt.

Tabelle 6. Gemessene und nach der Referenzintegralmethode berechnete Tagesproduktion.
 Table 6. Daily production measured and calculated according to the reference integral method.

Datum	$I'_0(\text{max.})$ (mcal/ cm ² min)	I_0 (max.)/ I'_K	$\bar{\epsilon}$ (m ⁻¹)	$P_{\text{opt.}}$ (mgC/ m ² h)	λ (Stun- den)	Gemes- sene Tages- produktion (mgC/ m ² Tag)	Tagesproduktion, berechnet nach (20)	(21)	(22)
21. 10. 1969	480,5	9,5	0,641	43,6	10,5	1285	1360	1350	1275
28. 11. 1969	231,0	5,4	0,357	14,2	9,0	534	524	548	540
30. 12. 1969	50,4	2,5	0,368	5,2	8,7	131	114	127	123
11. 3. 1970	500,0	15,6	0,222	3,2	11,0	287	369	341	316
8. 5. 1970	633,0	4,1	0,262	18,2	14,0	1263	1230	1310	1308
30. 5. 1956 ¹⁾	605,0	7,5	0,755	17,2	19,0	916	745	758	731
1. 7. 1956 ¹⁾	565,0	6,9	0,605	12,0	18,0	627	609	623	608

¹⁾ Erkensee [24].

4.14 Die numerische Bestimmung der Tagesproduktion mit Hilfe des Computers

Interessiert neben der Produktion pro Flächeneinheit auch deren vertikale Verteilung, so muss die der Funktion $F(I'_0)$ zugrunde liegende P - I -Beziehung bekannt sein. Der von VOLLENWEIDER [25] eingeführte allgemeine Ansatz, Gleichung (5), vermag zwar die Resultate von Messungen gut zu beschreiben, erkaufte aber seine

Anpassungsfähigkeit mit vier Parametern (I_K , $P_{\max.}$, α und n), die experimentell nicht direkt und eindeutig bestimmt werden können. Zudem sind die zugehörigen $P(I)$ im allgemeinen nicht analytisch integrierbar.

FEF [5] untersuchte den Zusammenhang zwischen $P_{\max.}$, I_K und den experimentell bestimmbaren Parametern $P_{\text{opt.}}$ und I'_K und erarbeitete die mathematischen Grundlagen und Computerprogramme zur optimalen Abschätzung von α und n sowie der numerischen Integration der Gleichung (5) über die Tiefe und die Zeit. Diese Arbeit wird dann besonders wertvoll, wenn es gelingt, die Bedeutung der Parameter α und n physiologisch zu erklären und ihre Abhängigkeit von andern Grössen, wie z.B. der Tageszeit oder der Lichtintensität, zu beschreiben. Solange jedoch in Ermangelung dieser Kenntnisse noch angenommen wird, dass α , n , I'_K und $P_{\text{opt.}}$ über den ganzen Tag konstant sind, ist es auch möglich, die Tagesproduktion mit wesentlich geringerm mathematischem Aufwand abzuschätzen.

Das in Abb. 7 illustrierte Verfahren basiert auf folgenden Grundlagen: In Abb. 7a ist die Lichtintensität I'_0 (400–700 nm) gegen die Tageszeit t aufgetragen. Bei bekannter gemessener Transmission für den Spektralbereich von 400 bis 700 nm in Abhängigkeit der Tiefe z (siehe S. 214) folgt daraus durch einfache Parallelverschiebung der Kurve um den entsprechenden Betrag sofort $I_z(t)$. In Abb. 7b ist die im Referenz-(in-situ)-Profil gemessene P - I -Beziehung dargestellt. Dadurch ist es möglich, auf graphischem Weg jedes beliebige $P(z, t)$ zu bestimmen und in Abb. 7c zu übertragen. Durch Planimetrieren der Fläche unter der Kurve $P(z, t)$ in Abb. 7c innerhalb der Grenzen $-\lambda/2$ und $+\lambda/2$ ergibt sich die gesuchte Tagesproduktion des Planktons in der Tiefe z . Die derart bestimmten Tagesproduktionsraten werden ins Produktions-Tiefen-Diagramm (Abb. 7d) übertragen. Daraus lässt sich planimetrisch die flächenspezifische Tagesproduktion ermitteln.

Auf diesem Verfahren basierend wurde ein Computerprogramm in FORTRAN-Sprache geschrieben, das folgendes leistet:

- Punktweises Einlesen von $I'_0(t)$,
- punktweises Einlesen von $P(I)$,
- Einlesen der relativen Lichtintensitäten I_z ($I'_0 = 1$) für den Spektralbereich 400–700 nm und die Tiefen 0, 1, 2, 3, 4, ... m Meter,
- punktweises Abschätzen der Momentanwerte $P[I(z)]$ in den Tiefen 1, 2, 3, 4, 5 ... m Metern durch log-Interpolation von I und lin-Interpolation von P in der eingelesenen P - I -Beziehung,
- Berechnung des arithmetischen Mittels $\overline{P(z)}_{t_1, t_2}$ für den Zeitabschnitt t_1 bis t_2 (Δt),
- Berechnung der Primärproduktion in der Tiefe z im Zeitabschnitt t_1 bis t_2 nach

$$P(z, t_1-t_2) = \Delta t \cdot \overline{P(z)}_{t_1, t_2},$$

- Ausdrucken der Werte $P(z, t_1-t_2)$ für die Tiefen 0, 1, 2, 3 ... m Meter,
- Berechnen der flächenspezifischen Produktion nach der Beziehung

$$\int_0^m P(z, t_1-t_2) dz \cong \frac{m \sum_{z=0}^m [P(z, t_1-t_2)]}{m+1},$$

- Ausdrucken der flächenspezifischen Produktion im Zeitabschnitt t_1 bis t_2 .

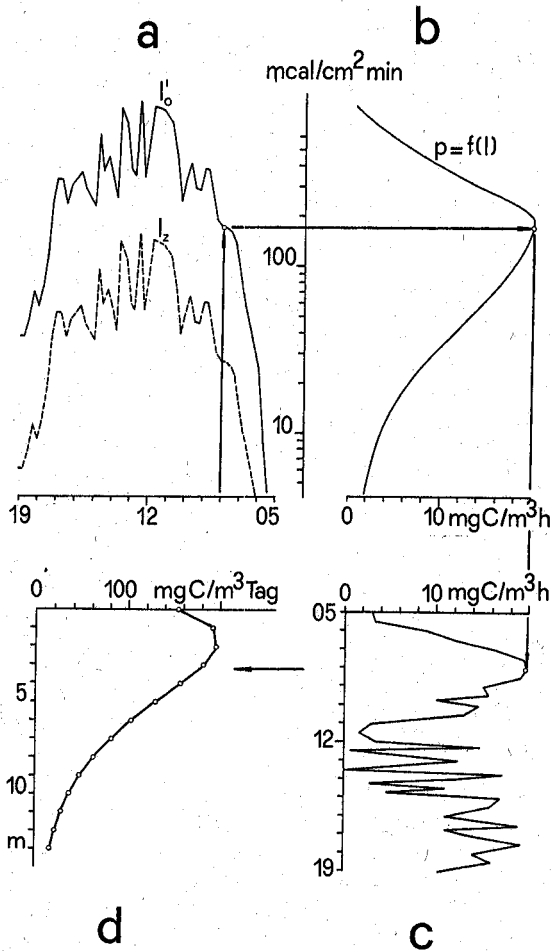


Abb. 7. Prinzip des numerischen Rechenverfahrens; a) $I(z, t)$, b) $P(I)$, c) $P(z, t)$, d) $P(z, -\lambda/2 - +\lambda/2)$.

Fig. 7. Basic numerical method of calculation.

Dieses Verfahren hat gegenüber dem Ansatz (10, 11) den Vorteil, dass sich alle benötigten Größen experimentell einfach bestimmen lassen und man nicht mit einem konstanten mittleren vertikalen Extinktionskoeffizienten für das photosynthetisch aktive Spektrum zu rechnen braucht.

Tabelle 7 zeigt, dass die nach dieser Methode berechneten Produktionsraten etwas zu hoch ausfallen, und Abb. 8 lässt vermuten, dass mit diesem Verfahren in oberflächennahen Schichten die Produktion stärker überschätzt wird als in tieferen Regionen. Immerhin stimmt der generelle Verlauf der berechneten Photosynthese-Tiefen-Kurven bemerkenswert gut mit den gemessenen Werten überein, obwohl vereinfachend angenommen wurde, dass

- die Photosyntheseraten bei einer gegebenen Lichtintensität von der Tageszeit unabhängig immer gleich gross seien,

Tabelle 7. Vergleich zwischen gemessenen und mit dem Modell berechneten Produktionsraten.
 Table 7. Comparison between measured production rates and those calculated according to the model.

Datum	Berücksichtigte Wasserschicht	Expositionszeit	A gemessene Produktions- raten mg $C_{\text{ass.}}$ /m ²	B berechnete Produktions- raten mg $C_{\text{ass.}}$ /m ²	B/A
21.10.1969	0–10 m	0700–1730	1270	1480	1,16
28.11.1969	0–13 m	0700–1630	519	596	1,15
30.12.1969	0–13 m	0820–1700	131	137	1,04
20. 2.1970	0–13 m	0815–1255	129	132	0,95
11. 3.1970	0–13 m	0700–1700	255	290	1,13
8. 5.1970	0–13 m	0450–1850	1183	1313	1,11

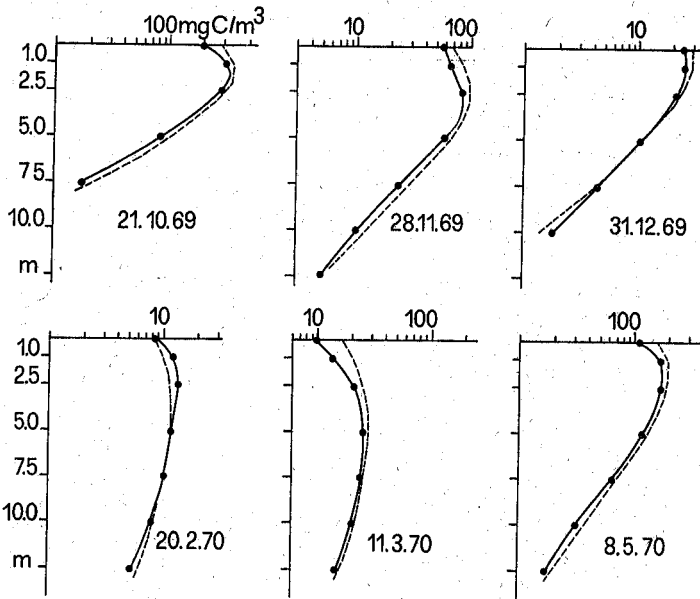


Abb. 8. Vergleich von gemessenen ----- und mit dem numerischen Rechenverfahren berechneten ———-Werten.

Fig. 8. Comparison of measured ——— and calculated ----- values according to the numerical method of calculation.

- die Photosynthese nur von der Gesamtintensität des Spektralbereichs von 400 bis 700 nm, nicht aber von der spektralen Zusammensetzung des Lichts in diesem Bereich abhängig sei,
- die im Referenzprofil gemessenen *mittleren* Produktionsraten und Lichtintensitäten tatsächlich zusammengehörende Wertepaare sind, die die wahre Abhängigkeit der Photosyntheseleistung des Planktons von der Lichtintensität beschreiben.

Dass die erste Annahme in der Praxis meist nicht zutrifft, wurde verschiedentlich gezeigt und auch durch diese Arbeit wieder bestätigt (siehe Abschnitt 3.3 und Abb. 2). Solange die Charakteristik der zeitlichen Veränderung der Photosyntheseraten bei konstanter Lichtintensität (isophote Produktion) nicht bekannt ist, kann die Auswirkung dieser Annahme quantitativ nicht abschliessend beurteilt werden. Die Wahrscheinlichkeit, dass die berechneten Produktionsraten zu hoch ausfallen, ist um so grösser, je früher im Verlaufe des Tages die Referenz-*P-I*-Beziehung gemessen wird. Da die Referenzmessungen stets etwas vor dem lokalen Mittag ausgeführt wurden (siehe Tab. 4), trägt diese Annahme möglicherweise mit dazu bei, dass die Tagesproduktionsraten generell etwas überschätzt wurden.

Die Annahme, dass die Photosyntheseleistung natürlicher Algenpopulationen nur von der Intensität innerhalb des sichtbaren Spektrums, nicht aber von der Qualität des Lichts beeinflusst werde, kann physiologisch kaum generell begründet werden, selbst wenn auch die von den Karotinoiden und Phycobilinen absorbierte Energie photosynthetisch genutzt werden kann [10]. SMITH [15] zeigte anhand der Arbeiten von PICKET und MYER [9] und HAXO [6], dass das photosynthetische Aktionsspektrum von der Lichtintensität abhängig ist. Während bei niedrigen Intensitäten rotes und blaues Licht besser ausgenützt wird als grünes, scheint die Photosyntheseleistung im Bereich der Lichtsättigung von der Wellenlänge unabhängig zu sein. Leider liegen keine Untersuchungsergebnisse über die Abhängigkeit der Photosynthese von der spektralen Zusammensetzung des Lichts bei sehr hohen Intensitäten vor. Es ist jedoch zu vermuten, dass in den von den Chlorophyllen stärker absorbierten Spektralbereichen Rot und Blau die photische Hemmung der Kohlenstoffassimilation bereits bei niedrigeren Intensitäten auftritt als im grünen Spektralbereich.

Im Vierwaldstättersee gilt generell

$$\varepsilon^{VG^9} < (\varepsilon^{BG^{12}} \leq \varepsilon^{RG^2}),$$

d. h., dass mit zunehmender Tiefe der relative Anteil des grünen Spektralbereichs am Gesamtenergieflux (400–700 nm) zunimmt. Am Vormittag und Nachmittag ist daher der relative Rot-Blau-Anteil bei gleicher Gesamtintensität stets grösser als über Mittag.

In Abb. 2 ist oft zu beobachten, dass in grösseren Tiefen bei niedrigen Lichtintensitäten die Photosyntheseraten nicht nur proportional, sondern progressiv mit der Intensität zunehmen [$\Delta \log P / \Delta \log I > 1$]. Dies könnte nach SMITH [15] damit erklärt werden, dass mit zunehmender Intensität das Aktionsspektrum der Photosynthese von der Wellenlänge unabhängig und dadurch der grüne Teil des Spektrums in verstärkter Masse ausgenützt wird.

Überträgt man die Schlussfolgerungen von Smith auf unser Modell, so bedeutet das, dass aufgrund der Referenzmessung am Mittag, am Vormittag und Nachmittag die Produktionsraten im Bereich der photischen Assimilationshemmung überschätzt, im Bereich der photischen Begrenzung aber unterschätzt werden.

Da unter natürlichen Bedingungen die Lichtintensität $I_z(t)$ nicht konstant ist, lässt sich die im Zeitabschnitt t_1-t_2 gemessene Produktionsrate keinem definierten I_z zuordnen. Die getroffene Annahme, dass die mittlere Intensität $\overline{I_z(t_1-t_2)}$ und $P(z, t_1-t_2)$ ein zusammengehörendes Wertepaar seien, ist nur bei schwachen Lichtintensitäten im Bereich der photischen Assimilationsbegrenzung, wo $P(z) = k \cdot I(z)$ ist, richtig.

Durch diese Annahme wird in der Referenz- P - I -Beziehung die Produktion im Bereich der Lichtsättigung unterschätzt, im Bereich der photischen Hemmung dagegen überschätzt. Die Abweichung der derart gemessenen Punkte von der effektiven P - I -Charakteristik des Planktons ist um so grösser, je grösser die Krümmung der Kurve ist und je stärker die Lichtintensität während der Expositionsdauer um den berechneten Mittelwert schwankte.

4.2 Ansätze, die eine Abhängigkeit der P - I -Beziehung von der Tageszeit berücksichtigen

In allen bis dahin beschriebenen Rechenverfahren wurde vereinfachend angenommen, dass $P(I)$ von der Tageszeit unabhängig sei. Eine Abhängigkeit der Primärproduktion von der Tageszeit kann in einem Modell prinzipiell auf zwei Arten eingeführt werden, indem man entweder annimmt, dass die Asymmetriefunktion G entweder nur von t oder auch von I abhängig ist:

$$P(z, t) = P_{\max.} \cdot f[I(z, t)] \cdot G(t) \quad (25)$$

$$P(z, t) = P_{\max.} \cdot f[I(z, t)] \cdot G(I, t). \quad (26)$$

Im ersten Fall ist die Asymmetrie der Photosynthese mit Bezug auf die Mittagslinie eine reine Zeitfunktion und die relative Photosynthesedepression im Verlaufe des Tages von der Lichtintensität und damit von der Tiefe unabhängig, d.h. in (5) sind α , n und I'_K im Verlaufe des Tages konstant. Im Falle der Gleichung (26) können eine oder mehrere dieser Grössen von der Tageszeit abhängig sein. Die Abnahme des Wirkungsgrads der Photosynthese wird sowohl durch die Zeit als auch durch die Lichtintensität beeinflusst und ist damit neben der Zeit auch noch von der Tiefe abhängig.

4.21 Die Nährstoffverarmung im Verlaufe des Tages als Ursache der Asymmetrie

VOLLENWEIDER [25] setzte in (25) für $P_{\max.}(t)$

$$P(z, t) = P_{\max.} \cdot e^{-\nu \cdot t} \cdot f(I). \quad (27)$$

Die Korrekturfunktion $e^{-\nu \cdot t}$ hat folgenden physiologischen Hintergrund: Ist die Aufnahmegeschwindigkeit eines wachstumsbegrenzenden Nährstoffs S proportional zu seiner Konzentration $[S]$, d.h.

$$-\frac{d[S]}{dt} = A \cdot [S] \cdot f(I), \quad (28)$$

so wird $[S]$ mit wachsender Zeit exponentiell kleiner, falls die Lichtintensität I konstant ist und kein Nährstoff S nachgeliefert wird:

$$[S(t)] = [S]_0 \cdot e^{-A \cdot f(I) \cdot t}. \quad (29)$$

Ist die Kohlenstoffassimilationsrate $P(t)$ zur Aufnahmegeschwindigkeit von S proportional (konstante Stöchiometrie der Biomasse), so gilt für eine konstante Lichtintensität

$$P(t) = K \cdot \frac{dS}{dt} = K \cdot A \cdot f(I) \cdot [S]_0 \cdot e^{-A \cdot f(I) \cdot t}. \quad (30)$$

Vergleicht man die Gleichung (27) mit (30), so erhält man

$$P_{\max.} = K \cdot A \cdot [S]_0 \text{ und } \nu = A \cdot f(I). \quad (31)$$

Daraus geht hervor, dass ν von I abhängig ist und somit die Nährstoffverarmung der trophogenen Schicht im Verlaufe eines Tages nicht mit einem einzigen konstant

gehaltenen ν beschrieben werden kann (27). Für eine variable Lichtintensität $I(t)$ lautet die Lösung von (28)

$$[S(t)] = [S]_0 \exp \left\{ -A \int_0^t f[I(t')] dt' \right\}, \quad (32)$$

und die Produktion $P(t)$ ist

$$P(t) = P_{\max.} \cdot f(I) \exp \left\{ -A \cdot \int_0^t f[I(t')] dt' \right\}, \quad (33)$$

wobei $P_{\max.}$ in (31) definiert ist. Die Nährstoffverarmung der trophogenen Schicht führt also zu einer von der Zeit und der Lichtintensität abhängigen Produktionsasymmetrie, wie sie in Gleichung (26) dargestellt worden ist.

$$G(I, t) = \exp \left\{ -A \cdot \int_0^t f[I(t')] dt' \right\}. \quad (34)$$

Das Integral in (34) ist der Produktion im Zeitabschnitt 0 bis t proportional, weil

$$\int_0^t P(t') dt' = P_{\max.} \cdot \int_0^t f[I(t')] dt'. \quad (35)$$

Die Produktionsasymmetrie ist also in der Schicht grösster Tagesproduktion am grössten.

Anstelle von (28) kann die Abhängigkeit der Nährstoffassimilationsrate von der Lichtintensität und der Substratkonzentration auch allgemeiner formuliert werden:

$$\frac{-d[S]}{dt} = \frac{\mu_{\max.} \cdot [S]}{K_S + [S]} \cdot f[I(t)]. \quad (36)$$

Nach (36) wird bei hohen Konzentrationen von S die Aufnahmegeschwindigkeit ($\mu_{\max.}$) von $[S]$ nahezu unabhängig. Für $[S] \ll K_S$ geht (36) in (28) über.

Analog zu (30) lässt sich die Produktion $P(t)$ für eine gegebene Tiefe z berechnen nach

$$P(t) = K \frac{\mu_{\max.} \cdot [S]}{K_S + [S]} \cdot f[I(t)]. \quad (37)$$

Die Lösung der Differentialgleichung (36), aus welcher sich dann mit (37) $P(z, t)$ berechnen lässt, ist für ein beliebiges $I(t)$ im allgemeinen nur numerisch möglich. Abb. 9

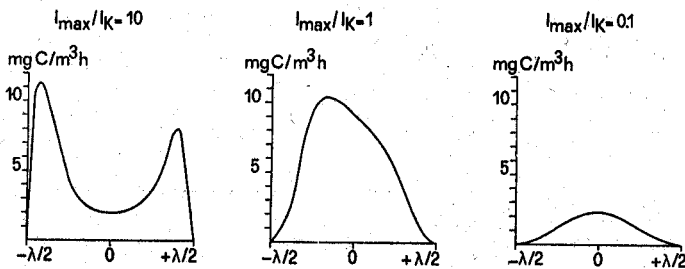


Abb. 9. Nährstoffbedingte Asymmetrie der Kohlenstoffassimilation bei verschiedenen $I_{\max.}/I_K$ unter der Annahme, dass $[S]_0 = 1$; $K_S = 1$; $\mu_{\max.} = 0,5$; $K = 100$; $I(t)$ durch Gleichung (18) und $P(I)$ durch (8) gegeben ist.

Fig. 9. An asymmetrical pattern of carbon assimilation due to nutrient depletion for different $I_{\max.}/I_K$ assuming that $[S]_0 = 1$, $K_S = 1$, $\mu_{\max.} = 0,5$; $K = 100$; $I(t)$ is given by the equation (18) and $P(I)$ by (8).

zeigt, dass die Asymmetrie in Schichten hoher Tagesproduktion gross wird und im Schwachlichtbereich der trophogenen Schicht kaum mehr in Erscheinung tritt.

Die Anwendung von Ansatz (36, 37) zur Beschreibung der Produktionsasymmetrie dürfte in der Praxis schwierig sein, da unter natürlichen Bedingungen das Wachstum der Algen oft gleichzeitig durch mehrere Nährstoffe begrenzt wird. Beziehen sich die Grössen K , $\mu_{\max.}$, K_S und $[S]$ aber nicht auf einen einzigen definierten Nährstoff, so lassen sie sich experimentell nicht bestimmen. Zudem dürfte die Annahme, dass während des Lichttags der Nährstoffnachschub völlig unterbunden sei, wohl kaum generell richtig sein.

4.22 Die Strahlung als Ursache der Asymmetrie

Im Abschnitt 3.2 wurde vermutet, dass die Photosynthesedepression im Verlaufe des Tages um so stärker ins Gewicht falle, je länger das Plankton zu hohen Lichtintensitäten ausgesetzt sei und je stärker die kritische Intensitätsschwelle I_S überschritten werde. Diese Vorstellung liesse sich mathematisch leicht formulieren und behandeln

$$P(z, t) = P_{\max.} \cdot f[I(z, t)] \cdot \frac{1}{1 + A \int_{-\lambda/2}^t [I(z, t) > I_S] dt} \quad (38)$$

Sie enthält auch nur noch zwei Parameter, die aber, zumindest solange ihre physiologische Bedeutung nicht klar ist, experimentell nicht einfach zu bestimmen sind.

4.23 Empirische Beschreibung der Abhängigkeit des Photosynthesewirkungsgrades von der Tageszeit

Da die physiologischen Ursachen der Asymmetrie der Photosynthese mit Bezug auf die Mittagslinie nicht generell bekannt sind und sich die nötigen Parameter zur Überprüfung der hypothetischen Modelle im jetzigen Zeitpunkt kaum experimentell bestimmen lassen, begnügten wir uns damit, anhand der ausgeführten Messungen die Abhängigkeit der flächenspezifischen Photosyntheseraten von der Lichtintensität und der Tageszeit empirisch zu beschreiben. In Abb. 10 wurde $I'_0(t)$ schematisch nach (18) aufgetragen und $I'_0(\max.) = 1$ gesetzt. Für die geographische Breite von Luzern variiert die Tageslänge λ in Abhängigkeit von der Jahreszeit zwischen etwa 500 und 960 Minuten. Gleichzeitig wurden alle gemessenen relativen Wirkungsgradwerte (minimale Effektivität im Verlaufe des Tages = 1) in Abhängigkeit von der relativen Tageszeit aufgetragen und durch diese Punkteschar eine Kurve gelegt. Aus der Multiplikation dieser beiden Kurven ergab sich die dritte Kurve $P_{\text{rel.}}(t)$, die die Abhängigkeit der relativen Produktion von der Tageszeit beschreibt. Sie zeigt eine leichte Asymmetrie bezüglich der lokalen Mittagslinie. Am Morgen werden im Mittel an einem Normalsonnentag etwa 52,5 %, am Nachmittag noch etwa 47,5 % der täglich fixierten Kohlenstoffmenge assimiliert. Ist die Tageslänge λ und die Verschiebung des lokalen Mittags gegenüber 12 Uhr MEZ bekannt, so kann die Tagesproduktion durch einfachen Flächenvergleich nach folgendem Ansatz abgeschätzt werden:

$$\text{Tagesproduktion/m}^2 = \sum P(z, t_1 - t_2) \frac{\int_{t_1}^{+\lambda/2} P_{\text{rel.}}(t) dt}{\int_{t_1}^{-\lambda/2} P_{\text{rel.}}(t) dt} \quad (39)$$

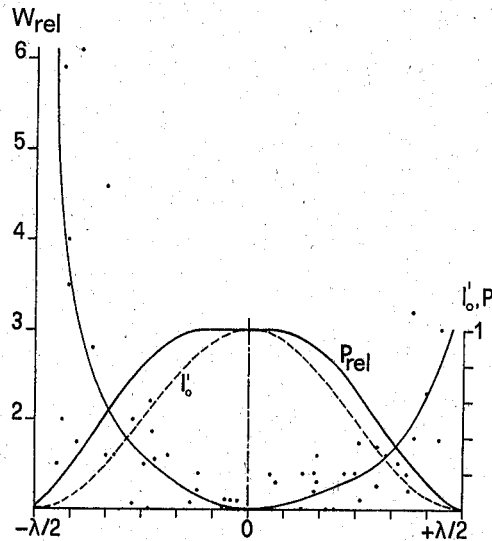


Abb. 10. Flächenspezifische Primärproduktion und Photosynthesewirkungsgrad in Abhängigkeit von der Tageszeit, wenn $I'_0(t)$ durch (18) beschrieben wird. Erklärungen im Text.

Fig. 10. Primary production of a specific surface and photosynthetic efficiency are dependent on the time of day if $I'_0(t)$ is described by (18) (see text).

Tabelle 8 zeigt, dass es diese Methode bei mehr oder weniger homogener Planktonverteilung erlaubt, die flächenspezifische Tagesproduktion anhand einer Kurzzeit-in-situ-Messung relativ genau abzuschätzen. Der Fehler dürfte in der Regel weniger als 10% betragen. Die Methode hat zudem den Vorteil, dass weder die eingestrahlte Energie noch die Extinktion des photosynthetisch aktiven Spektrums experimentell bestimmt werden muss.

Setzt man die Tagesproduktion = 100%, so kann anhand des Ansatzes (39) der relative Anteil der während der Standardexpositionsdauer (10 bis 14 Uhr) gemessenen

Tabelle 8. Gegenüberstellung von gemessenen und nach dem Ansatz (39) berechneten Tagesproduktionsraten.

Table 8. Comparison of measured daily production rates and those calculated according to statement (39).

Datum	Expositionszeit t_1 bis t_2	mg $C_{ass.}/m^2$ t_1 bis t_2 gemessen	Prozentualer Anteil der Produktion im Intervall t_1 bis t_2 an der Tages- produktion gemäß Abb. 10	Tagesproduktion mg C/m^2 Tag	
				berechnet	gemessen
21.10.1969	1100-1430	619,0	53,0%	1167,9	1285,1
28.11.1969	1100-1500	277,9	51,8%	536,5	533,8
30.12.1969	1100-1310	57,0	46,6%	122,3	130,6
11. 3.1970	1000-1300	79,2	28,4%	278,9	286,6
8. 5.1970	0930-1400	597,4	49,5%	1206,9	1263,2

Produktion an der Gesamttagproduktion (in Abhängigkeit von der Jahreszeit) abgeschätzt werden (Abb. 11). Während der Standardexpositionszeit werden demnach je nach Jahreszeit zwischen etwa 40 und 75 % der Tagesproduktion erfasst.

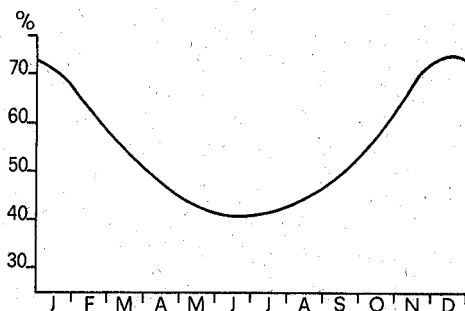


Abb. 11. Prozentualer Produktionsanteil während der Standardexpositionszeit (10 bis 14 Uhr) an der Gesamttagproduktion im Vierwaldstättersee (47° nördl. Breite).

Fig. 11. Production percentage during the standard time of exposure (10 to 14 hours) of the total daily production in Lake Lucerne (47° northern latitude).

VOLLENWEIDER [25] empfiehlt, den Tag (Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang) in fünf gleich grosse Intervalle zu teilen und die Produktion im zweiten Intervall in situ zu messen. Nach seinen Angaben werden in diesem Zeitabschnitt 25 bis 30 % der Tagesrate assimiliert. Nach dem oben skizzierten Ansatz werden in diesem Zeitabschnitt, in ausgezeichneter Übereinstimmung mit Vollenweider, etwa 28 % der während des ganzen Tages assimilierten Kohlenstoffmenge fixiert.

5. Diskussion

Ein gutes, praktisch brauchbares Modell zur Abschätzung der Tagesproduktionsraten soll die Abhängigkeit der Photosyntheseraten von der Lichtintensität, der Tiefe und der Tageszeit mit Hilfe von möglichst wenigen, experimentell einfach und schnell zu bestimmenden Parametern möglichst exakt beschreiben. Alle im Abschnitt 4 beschriebenen Rechenverfahren nehmen vereinfachend an, dass die trophogene Schicht in jeder Hinsicht ideal durchmischt sei. Dadurch beschränkt sich die Anwendungsmöglichkeit der behandelten Modelle für kleinere Binnengewässer zum vorneherein auf die Zirkulationsperiode. In Tabelle 9 sind die mit den verschiedenen Rechenverfahren ermittelten Resultate und die zu bestimmenden Parameter zusammengestellt. Interessiert nur die flächenspezifische Tagesproduktion, so lieferte die Referenzintegralmethode mit den beiden Ansätzen, die eine Hemmung der Primärproduktion in oberflächennahen Schichten berücksichtigen (Gleichung 11: $\alpha = n = 1$, $q = 0,5$ und $\alpha = 1$, $n = 2$, $q = 1/2,6$), und das neu entwickelte empirische Umrechnungsverfahren (Gleichung 39) bei relativ kleinem experimentellem und rechnerischem Aufwand die besten Resultate. Letzteres bietet zudem den Vorteil, dass weder die eingestrahelte Energie noch ein Extinktionskoeffizient experimentell bestimmt werden muss. Die numerische Berechnung der Tagesproduktion mit Hilfe des Computers hat gegenüber den anderen Verfahren den Vorteil, dass nicht nur die flächenspezifische Tagesproduktion,

Tabelle 9. Zusammenfassender Vergleich von gemessenen und berechneten Tagesproduktionsraten:

Mittelwert \bar{X} und Standardabweichung $S = \sqrt{\frac{\sum(X_t - \bar{X})^2}{n}}$ aller Quotienten $X_t = \frac{\text{gemessene Produktionsraten}}{\text{berechnete Produktionsraten}}$

Table 9. Summarized comparison of measured and calculated daily production rates.

Rechenverfahren	Experimentell zu bestimmende Grössen	$F(I'_0)$	\bar{X}	S	n
1. Kurzzeitmethode (siehe Abschnitt 4.12)	$I'_0(t), I'_K, P_{opt.}$	$\ln(1 + I'_0/I'_K)$	0,79	0,10	7
		$\ln(2I'_0/I'_K)$	(nur anwendbar, wenn $I'_0 > I'_K/2$)		
		$\ln(1 + 2I'_0/I'_K)$	1,11	0,08	7
		$\text{arsinh}(I'_0/I'_K)$	1,01	0,09	7
		$2 \arctg(I'_0/2I'_K)$	1,06	0,10	7
2. Referenzintegral- methode (siehe Abschnitt 4.13)	$I'_0(\text{max.}), I'_K, P_{opt.}$	I'_0/I'_K	1,03	0,09	7
		$\sqrt{1 + [I'_0/2,6I'_K]^2}$			
		$\text{arsinh}(I'_0/I'_K)$	0,99	0,14	7
		$2 \arctg(I'_0/2I'_K)$	1,01	0,10	7
		I'_0/I'_K	0,98	0,08	7
3. Empirisches Umrechnungsverfahren (siehe Abschnitt 4.23)	ΣP_z t_1, t_2		1,01	0,06	5
4. Numerische Berechnung mit Hilfe des Computers (siehe Abschnitt 4.14)	$I'_0(t), P(z), I(z)$		1,09	0,07	6

sondern auch die Produktion in den einzelnen Tiefenstufen relativ genau abgeschätzt werden kann.

In Abschnitt 3.1 wurde gezeigt, dass während der Sommerstagnation das Phytoplankton oft nicht homogen über die gesamte trophogene Schicht verteilt ist. Unterscheidet es sich in den einzelnen Tiefenstufen nur quantitativ, so ist es möglich, durch Einführung einer einfachen, die Planktondichte beschreibenden Funktion $\pi(z)$ das im Abschnitt 4.14 behandelte Modell zu verallgemeinern. $\pi(z)$ könnte aus der vertikalen Verteilung des Pigmentgehalts, des partikulären Stickstoffs oder Phosphors oder aus der ATP-Konzentrationsverteilung bestimmt werden. Dieser allgemeine Ansatz würde lauten:

$$P(z, t) = P_{\max.} \cdot f[I(z, t)] \cdot G[z, I(t)] \cdot \pi(z, t). \quad (40)$$

P - I -Beziehung bei Sonnenaufgang Asymmetrie-funktion Plankton-dichte-funktion

Nimmt man in erster Näherung an, dass die Planktondichte in den einzelnen Tiefenstufen im Verlaufe des Tages konstant sei, so kann (40) folgendermassen behandelt werden: Mit Hilfe der gemessenen Beziehung $\pi(z)$ wird das gemessene Referenzproduktionsprofil auf einen bestimmten Wert von π normiert und mit Hilfe von $G[z, I(t)]$ die normierte P - I -Beziehung bei Sonnenaufgang $P[I, t = -\lambda/2]$ ermittelt.

Durch die Unterteilung der trophogenen Schicht in mehrere Subsysteme ist es prinzipiell möglich, in einem Modell auch eine trophogene Schicht zu behandeln, in der sich das Plankton der einzelnen Tiefenstufen nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ unterscheidet. Allerdings dürfte hier sehr rasch jener Punkt erreicht sein, wo sich die Tagesproduktion mit gleichem oder kleinerem experimentellem Aufwand auch direkt bestimmen lässt.

6. Zusammenfassung

Das Ziel dieser Arbeit war es, ein Verfahren zu finden, das es erlaubt, bei homogener vertikaler Verteilung des Planktons die Tagesrate der planktischen Primärproduktion mit möglichst kleinem experimentellem und rechnerischem Aufwand möglichst exakt abzuschätzen.

Zu diesem Zweck wurden die Produktionsraten zu verschiedenen Jahreszeiten in Abhängigkeit von der Tiefe und der Tageszeit mit der C_{14} -Methode in situ gemessen und zur Lichtintensität in Beziehung gesetzt. Es zeigte sich, dass eine homogene vertikale Planktonverteilung in einem See von der Grösse des Vierwaldstättersees nur während der Zirkulationsperiode angenommen werden kann (siehe Abb. 2).

Der Wirkungsgrad der Photosynthese ist von der Lichtintensität und der Tageszeit abhängig (siehe Abb. 4 und 10). Wird von extrem schlechten Witterungsbedingungen mit anomal niedriger Einstrahlung abgesehen, so lag der Wirkungsgrad im gewogenen Tagesmittel in der Grössenordnung von 0,3 bis 0,8 % (siehe Tab. 3). Bei gleicher Lichtintensität fiel er am Nachmittag etwas niedriger aus als am Vormittag.

Die gemessenen Tagesproduktionsraten (Summe von Kurzzeitmessungen) wurden mit den nach verschiedenen Modellen berechneten Werten verglichen und die Resultate in Tabelle 9 zusammengefasst. Die meisten bekannten Modelle lieferten recht gute Ergebnisse. Ein neu entwickeltes empirisches Umrechnungsverfahren erlaubt es, die flächenspezifische Tagesproduktion mit minimalem experimentellem und rechnerischem Aufwand mit hoher Genauigkeit abzuschätzen (siehe Tab. 8). Ist nicht nur die flächenspezifische Tagesproduktion, sondern auch ihre vertikale Verteilung von Interesse, so leistet die numerische Berechnung mit Hilfe des Computers gute Dienste (siehe Abb. 8 und Tab. 7).

Es werden die Auswirkungen der getroffenen vereinfachenden Annahmen diskutiert und erste mögliche Ansätze zur Verbesserung und Verallgemeinerung der Modelle gemacht.

RÉSUMÉ

Le but de ce travail est de trouver un procédé qui permet d'estimer le taux journalier de production primaire avec une grande précision et un minimum d'efforts.

Pour cela, le taux de production a été mesuré en utilisant la méthode ^{14}C , plusieurs fois pendant la journée, à plusieurs profondeurs et pendant différentes saisons. On a étudié la relation entre la production primaire et l'intensité de la lumière. Les résultats montrent qu'une distribution verticale homogène du plancton, dans un lac de la grandeur de celui des Quatre-Cantons, ne peut avoir lieu que pendant la période de circulation.

Apparemment, le rendement de la photosynthèse dépend de l'heure et de l'intensité de la lumière (fig. 4 et 10). Si l'on ne tient pas compte des jours de très mauvais temps à très faible irradiation, le rendement journalier moyen est de l'ordre de 0,3 à 0,8 % (tableau 3).

A intensité lumineuse égale, le rendement est un peu plus faible l'après-midi que le matin. Le taux de la production journalière (la somme des mesures de courte durée) a été comparé avec

les valeurs calculées d'après différents modèles. Ces résultats sont réunis dans le tableau 9. La plupart des méthodes connues ont fourni des résultats satisfaisants. Une nouvelle méthode empirique de conversion permet d'évaluer la production journalière par unité de surface avec une grande précision et un minimum d'efforts (tableau 8).

Si on ne s'intéresse non seulement à la production en surface, mais encore à la distribution verticale, l'application de la méthode numérique présentée dans ce travail est avantageuse à condition que l'on dispose d'un ordinateur (fig. 8 et tableau 7).

Pour utiliser la méthode proposée, on doit disposer des données suivantes:

- a) Variation journalière de l'intensité de la lumière I'_0 .
- b) Atténuation du spectre actif de la photosynthèse, en fonction de la profondeur.
- c) Résultats d'un profil de la photosynthèse mesurée in situ, à midi, pour évaluer la relation entre la photosynthèse et la lumière.

Dans le modèle, on suppose que la distribution du plancton soit homogène dans la zone trophogénique, que la relation entre la photosynthèse et l'intensité de la lumière soit constante pendant une journée et qu'elle ne soit pas influencée par la qualité de la lumière. Les conséquences de ces suppositions sont discutées. Des propositions sont faites afin d'améliorer et de généraliser le modèle.

SUMMARY

The objective of this paper was to find a procedure, given the homogeneous vertical plankton distribution, which would permit the estimation of daily rates of primary production with high accuracy and which would require the least experimental and analytical effort. For this purpose, using the ^{14}C method, production rates were measured several times during the day at various depths in different seasons, and their relationship to light intensity was studied. It was found that homogeneous vertical plankton distribution in a lake at the size of Lake Lucerne might occur during the overturn period only (Fig. 2).

It appeared that the efficiency of photosynthesis depended on light intensity and the time of day (see Fig. 4 and 10). If we ignore extremely bad weather with low radiation input, then the mean daily efficiency was of the order of magnitude of 0.3 to 0.8% (see Table 3). For equal light intensities the efficiency was lower in the afternoon than in the morning.

The measured daily production rates (sum of short interval measurements) were compared with the values calculated according to various models, and the results are compiled in Table 9. Most of the models known from the literature gave reasonably good results. A newly developed empirical conversion procedure makes it possible to estimate the daily production per unit of lake surface area with high accuracy and a minimum experimental and analytical effort (see Table 8).

If the vertical distribution is of interest as well as the areal production, then the application of a new numerical model presented here is useful, provided computer facilities are available. The proposed model needs the following inputs:

- Diurnal variation of light intensity I'_0 ,
- attenuation of the photosynthetic active spectrum as a function of depth,
- results of one photosynthesis-depth profile measured at noon to estimate the photosynthesis-light relationship.

The model assumes that plankton is distributed homogeneously in the trophogenic layer and that the photosynthesis-light response does not exhibit variations within a day nor is influenced by light quality. The effects of these assumptions are discussed and proposals are made for the improvement and generalization of the model.

LITERATURVERZEICHNIS

- [1] ABERG, B., *Physiologische und ökologische Studien über die pflanzliche Photomorphose*, Symb. Bot. Upsal. 8, 1-189 (1943).
- [2] ARTHUR, C. R., und RIGLER, F. H., *A Possible Source of Error in the C_{14} Method of Measuring Primary Productivity*, Limnol. Oceanogr. 12, 121-124 (1967).
- [3] DOTY, M. S., und OGURI, M., *Evidence for Photosynthetic Daily Periodicity*, Limnol. Oceanogr. 2, 37-40 (1957).

- [4] ECKEL, O., *Strahlungsuntersuchungen in einigen österreichischen Seen*, Sber. Akad. Wiss. Wien (IIa) 144, 85–109 (1935).
- [5] FEE, E. F., *A Numerical Model for the Estimation of Integral Primary Production and its Application to Lake Michigan*, Dissertation, University of Wisconsin, 169 p. (1971).
- [6] HAXO, F. T., *The Wavelength Dependence of Photosynthesis and the Role of Accessory Pigments*, in: *Comparative Bio-chemistry of Photoreactive System*, S. 339–360 (Ed. Allen M. B., Acad. Press, New York 1960).
- [7] NAUWERCK, A., *Die Beziehung zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken*, Symb. Bot. Upsal 17, 1–163 (1963).
- [8] OHLE, W., *Tagesrhythmen der Photosynthese von Planktonbiozönosen*, Verh. Int. Ver. Limnol. 14, 113–119 (1961).
- [9] PICKETT, J. M., und MYERS, J., *Monochromatic Light Saturation Curves for Photosynthesis in Chlorella*, Pl. Physiol. 41, 90–98 (1966).
- [10] ROUND, F. E., *Biologie der Algen*, Georg-Thieme-Verlag (Stuttgart 1968).
- [11] SAUBERER, F., *Empfehlungen für die Durchführung von Strahlungsmessungen an und in Gewässern*, Mitt. int. Ver. Limnol. 11, 1–77 (1962).
- [12] SCHINDLER, D. W., und HOLMGREN, S. K., *Primary Production and Phytoplankton in the Experimental Lakes Area, Northwestern Ontario, and other Low-carbonate Waters, and a Liquid Scintillation Method for Determining C_{14} Activity in Photosynthesis*, J. Fish. Res. Bd. Canada 28, 189–201 (1971).
- [13] SCHWOERBEL, J., *Methoden der Hydrobiologie*, Kosmos (Franckh'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart 1966).
- [14] SMITH, E. L., *Photosynthesis in Relation to Light and Carbon Dioxide*, Proc. Nat. Acad. Sci. Wash. 22, 504 (1936).
- [15] SMITH, R. C., *The Optical Characterization of Natural Waters by Means of an 'Extinction Coefficient'*, Limnol. Oceanogr. 13, 423–429 (1968).
- [16] SOEDER, C. J., *Some Aspects of Phytoplankton Growth and Activity*, Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 18, Suppl., S. 47–59 (1965).
- [17] SOEDER, C. J., *Tagesperiodische Vertikalwanderung bei begeißelten Planktonalgen*, Umschau 12, 338 (1967).
- [18] STEEMANN NIELSEN, E., *The Use of Radioactive Carbon (C_{14}) for Measuring Organic Production in the Sea*, J. Cons. int. Explor. Mer 18, 117–140 (1952).
- [19] STEEMANN NIELSEN, E., *Chlorophyll Concentration and Rate of Photosynthesis in Chlorella vulgaris*, Physiologia Plantarum 14, 868–876 (1961).
- [20] SZEICZ, G., *Field Measurements of Energy in the 0.4–0.7 Micron Range. Light as an Ecological Factor* (Ed. R. Bainbridge et al.), Symp. Brit. Ecol. Soc. 6, 41–51 (Blackwell Scientific Publications, Oxford 1966).
- [21] TALLING, J. F., *The Phytoplankton Population as a Compound Photosynthetic System*, The New Phytologist 56, 133–149 (1957).
- [22] VOLLENWEIDER, R. A., *Beiträge zur Kenntnis optischer Eigenschaften der Gewässer und Primärproduktion*, Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 12, 201–244 (1960).
- [23] VOLLENWEIDER, R. A., *Photometric Studies in Inland Waters. I. Relations Existing in the Spectral Extinction of Light in Water.*, Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 13, 87–113 (1961).
- [24] VOLLENWEIDER, R. A., und NAUWERCK, A., *Some Observations on the C_{14} Method for Measuring Primary Production*, Verh. Int. Ver. Limnol. 14, 134–139 (1961).
- [25] VOLLENWEIDER, R. A., *Calculation Models of Photosynthesis-depth Curves and some Implications Regarding Day Rate Estimates in Primary Production Measurements*, Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 18, Suppl., S. 425–457 (1965).
- [26] VOLLENWEIDER, R. A., *A Manual on Methods for Measuring Primary Production in Aquatic Environments*, IBP Handbook 12 (Oxford and Edinburgh 1969).
- [27] ZIMMERMANN, U., *Ökologische und physiologische Untersuchungen an der planktischen Blaualge Oscillatoria rubescens D. C. unter besonderer Berücksichtigung von Licht und Temperatur*, Schweiz. Z. Hydrol. 31, 1–58 (1969).

Anschrift des Autors: Dr. R. Gächter, Hydrobiologisches Laboratorium der EAWAG-ETH, CH-6047 Kastanienbaum (Schweiz).