

Wilfried Schönborn
Ute Risse-Buhl

2. vollständig
überarbeitete Auflage

Lehrbuch der Limnologie



Schweizerbart · Stuttgart

Wilfried Schönborn & Ute Risse-Buhl
Lehrbuch der Limnologie

Wilfried Schönborn
Ute Risse-Buhl

Lehrbuch der Limnologie

2. vollständig überarbeitete Auflage

Mit 323 Abbildungen und 72 Tabellen



Schweizerbart · Stuttgart 2013

Dr. Wilfried Schönborn
Schützenhofstr. 9
07743 Jena

Dr. Ute Risse-Buhl
Lehrstuhl Gewässerschutz
Brandenburgische Technische Universität Cottbus
Seestr. 45
15526 Bad Saarow

In Memoriam
Ilse Schönborn
(1935–2009)

Umschlagfoto: Elbe HB Überschwemmung 2001 (Photo: Ute Risse-Buhl)

ISBN ebook (pdf) 978-3-510-65474-1
ISBN 978-3-510-65275-4

Information on this title: www.schweizerbart.de/9783510652754

2. Auflage 2013
1. Auflage 2003 (Schönborn)

© 2013 E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller), Stuttgart, Germany

Das Werk einschließlich aller seiner Teile ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung des Verlages unzulässig und strafbar. Das gilt besonders für Vervielfältigungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

Publisher: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller)
Johannesstr. 3A, 70176 Stuttgart, Germany
www.schweizerbart.de
mail@schweizerbart.de

⊗ Gedruckt auf alterungsbeständigem Papier nach ISO 9706-1994

Satz: Satzpunkt Ursula Ewert GmbH, Bayreuth
Printed by Strauss GmbH, Mörlenbach
Printed in Germany.

Vorwort zur 2. Auflage

In den neun Jahren nach dem Erscheinen des Lehrbuches haben sich die limnologischen Erkenntnisse zwar nicht grundsätzlich verändert, aber neuere Untersuchungen verbesserten unser Verständnis der ökosystemaren Zusammenhänge der limnischen Systeme. In der Neuauflage sind zahlreiche moderne Gesichtspunkte ergänzt und eine strenge Auswahl der neuerschienenen limnologischen Literatur (ca. 250 Zitate) berücksichtigt worden. Auf die Flut der Veröffentlichungen, die durch die EU-Wasserrahmenrichtlinie (2000) ausgelöst wurde, wird ebenso eingegangen, wie auf die limnologischen Nachweise des gegenwärtigen Klimawandels. Dabei waren wir bestrebt, das Lehrbuch nicht zu umfangreich zu gestalten. Auf alte und ältere grundsätzliche Erkenntnisse konnte jedoch nicht verzichtet werden und sie bleiben auch weiterhin das Kernstück des Buches.

Neu im Lehrbuch aufgenommen ist das Glossar, das von vielen Benutzern des Lehrbuches gewünscht wurde. Das Glossar ist umfangreicher als man dies aus bisherigen Fachbüchern kennt, da auch Begriffe aus angrenzenden Bereichen, wie der Ökologie, der Geomorphologie und der Technik erklärt werden. Auch die in der Limnologie verwendeten zahlreichen Abkürzungen sind nun aufgelistet. Glossar und Abkürzungsverzeichnis berücksichtigen sowohl die Theoretische als auch die Angewandte Limnologie.

Zahlreiche Anregungen und Tipps haben zur besseren Verständlichkeit und Aktualität des Lehrbuches, in welchem das gesamte Spektrum der Limnologie zusammengefasst ist, beigetragen. Wir danken Dr. A. Kolbe (OMPG Rudolstadt-Schwarza) für die Überprüfung der chemischen Angaben und Dr. M. Pirrung (FSU Jena) für die kritische Beurteilung der Ausführungen über die geologischen Grundlagen der Gewässerformen sowie die sprachliche Durchsicht des Manuskriptes. Anregungen, die Grundlagen der Limnologie betreffend, kamen aus dem Lehrstuhl für Gewässerschutz der BTU Cottbus von Prof. Dr. B. Nixdorf, Dr. M. Mutz, Dr. B. Grüneberg, Dr. J. Schlieff, M. Knie und L. Federlein. Für weitere Anregungen im Bereich der Fließgewässerbiologie sowie kritische Korrekturen danken wir Dr. H. Norf (UFZ Magdeburg), Dr. F. Wagner (IGF Jena) und Dr. J. Arle (UBA Dessau) gaben neue Hinweise zur Angewandten Limnologie. K. Risse (formation Erfurt) hat uns bei der Erstellung von neuen Abbildungen mit Rat und Tat zur Seite gestanden. Speziell ich (U. Risse-Buhl) möchte mich auch bei meiner Familie bedanken, die viel Verständnis für die zusätzliche Zeit aufbrachte, die ich für die Bearbeitung der Neuauflage des Lehrbuches benötigte.

Jena und Bad Saarow, Winter 2012

Wilfried Schönborn und Ute Risse-Buhl

Vorwort zur 1. Auflage

Das „Lehrbuch der Limnologie“ geht auf eine Anregung von Frau Dr. J. Schlüter, der ehemaligen Leiterin des Gustav-Fischer-Verlages Jena, zurück. Inzwischen hat sich die Situation des Verlages derart geändert, dass ein Erscheinen des Buches dort nicht mehr möglich ist, und so fand es eine neue verlegerische Betreuung in einem Verlag, der schon die Klassiker der Limnologie begleitete.

Das Lehrbuch basiert auf entsprechenden Vorlesungen, die an der Friedrich-Schiller-Universität in Jena in den Jahren 1992–1999 gehalten wurden. Der Stoff wurde in Seminaren, Praktika und auf Exkursionen mit den Studenten diskutiert und auch den Nebenfächern angepasst. Im Vordergrund stehen die Interdisziplinarität der Limnologie, die systematische Behandlung der limnischen Lebensräume der Erde, d. h. ihre Eigenheiten und globale Bedeutung sowie die vielfältigen Anwendungen der Limnologie in Wirtschaft und Umweltschutz. Die mannigfachen ökologischen Zusammenhänge innerhalb der Limnologie werden im Text durch Querverweise unterstrichen und durch entsprechende Erläuterungen vertieft. Trotzdem muss ein gewisses Maß an ökologischen Grundkenntnissen vorausgesetzt werden. Der Student, vor allem auch der Nebenfächler, kann sicherlich über manche Einzelheiten und auch Organismennamen hinweglesen und sich nur die Quintessenz daraus merken.

Die moderne, verlagsgerechte Ausführung des geschriebenen Textes übernahm meine Frau, unterstützt von meiner Schwiegertochter Frau Dr. Ch. Schönborn. Den größten Teil der Abbildungen fertigte Frau Dr. K. Ramm, Thalbürgel, an. Ihnen allen sei nochmals herzlich gedankt.

Jena, Herbst 2002

Wilfried Schönborn

Abkürzungsverzeichnis

| | |
|----------------|--|
| A | Assimilation |
| ABAG | allgemeine Bodenabtragungsgleichung |
| A/C | Verhältnis von Assimilation zu Konsumption, Assimilationsquotient |
| AFG | aschefreies Gewicht |
| APP | autotrophes Pikoplankton (engl. <i>autotrophic picoplankton</i>) |
| ATP | Adenosintriphosphat (wichtiger Energiespeicher und -überträger) |
| B | Biomasse (engl. <i>biomass</i>) |
| BPP | Bruttoprimärproduktion |
| BSB | biochemischer Sauerstoffbedarf (nach DIN über 5 Tage gemessen, = BSB ₅) |
| C | Konsumption (engl. <i>consumption</i>) |
| Chl <i>a</i> | Chlorophyll <i>a</i> |
| C/N | Kohlenstoff-Stickstoff-Verhältnis |
| C/P | Kohlenstoff-Phosphor -Verhältnis |
| CKN | Chlorierte Kohlenwasserstoffe |
| CMC | Kriterium der maximalen Konzentration (engl. <i>Criterion maximum Concentration</i>) |
| CPOM | grobpartikuläres organisches Material (engl. <i>coarse particulate organic matter</i>), → POM. |
| CSD | chemischer Sauerstoffbedarf |
| D _L | Uferentwicklung eines Sees |
| D _V | Volumenentwicklung eines Sees |
| DIC | gelöster anorganischer Kohlenstoff (engl. <i>dissolved inorganic carbon</i>) |
| DOC | gelöster organischer Kohlenstoff (engl. <i>dissolved organic carbon</i>) |
| DOM | gelöstes organisches Material (Stoff) (engl. <i>dissolved organic matter</i>) |
| E | Einwohner |
| EDTA | Ethylendiamintetraessigsäure (in Waschmitteln als Phosphorersatz) |
| EGW | Einwohnergleichwert |
| EPS | Matrix aus exopolymeren Substanzen (Biofilm) |
| F | Defaekation |
| f _n | Umgebungsfaktor in der Morphometrie der Seen, gibt das Verhältnis der Größe des Einzugsgebietes zur Seeoberfläche an |
| FG | Frischgewicht |
| FPOM | Feinpartikuläres organisches Material → POM |
| FPZ | funktionelle Prozesszonen (engl. <i>functional process zones</i>) |
| FS | Feuchtsubstanz |
| GC | Grenzkonzentration (bei Biotestverfahren) |
| H | Halobienindex |
| HQ | Hochwasser |
| HHQ | extremes Hochwasser |
| HNF | heterotrophe Nanoflagellaten |
| IR-Licht | infrarotes Licht, langwelliges Licht |

VIII

Abkürzungsverzeichnis

| | |
|--------------------|---|
| LAS | Lineare Alkylbenzolsulfonate (Tensid bei Waschmitteln) |
| LC ₅₀ | Angabe, bei welcher Konzentration eines giftigen Stoffes 50% der Individuen absterben |
| LD | letale Dosis |
| LF | Leitfähigkeit |
| LHF | große heterotrophe Flagellaten (engl. <i>large heterotrophic flagellates</i>) |
| LT ₅₀ | Angabe, bei welcher Temperatur 50% der untersuchten Tiere absterben |
| MEI | Morpho-Edaphischer Index (aus Salzgehalt und mittlerer Tiefe des Standgewässers) |
| MHQ | Mittleres Hochwasser |
| MNQ | Mittleres Niedrigwasser |
| MQ | Mittelwasser |
| μ | Wachstumsrate |
| NNQ | Extremes Niedrigwasser |
| NQ | Niedrigwasser |
| P | Produktion |
| PAK | polyzyklische aromatische Kohlenwasserstoffe |
| PAR | photosynthetisch aktive Strahlung (engl. <i>photosynthetic active radiation</i>), der von den Pflanzen genutzte Bereich des sichtbaren Lichtes (400–700 nm) |
| P/A | Verhältnis von Produktion zu Assimilation |
| P/B | Verhältnis von Produktion zur durchschnittlichen Biomasse |
| P/C | Verhältnis von Produktion zu Konsumption |
| PCB | polychlorierte Biphenyle |
| PCDD | polychlorierte Dibenzo-p-dioxine |
| POC | partikulärer organischer Kohlenstoff (engl. <i>particulate organic carbon</i>) |
| P(O ₂) | Sauerstoffproduktion der grünen Pflanzen. |
| POM | partikuläres organisches Material (der Anteil des toten POM wird auch als Detritus bezeichnet) (engl. <i>particulate organic matter</i>) |
| PP | Primärproduktion |
| P/R | Verhältnis von Produktion zur Respiration |
| PUFA | mehrfach ungesättigte Fettsäuren (engl. <i>polyunsaturated fatty acids</i>) |
| Q | Abfluss |
| R | Respiration |
| RCC | River Continuum Concept |
| Re | Reynolds'sche Zahl |
| S | Saprobienindex |
| SC | Schwellenkonzentration (bei Biotestverfahren) |
| SD | Standartabweichung des Mittelwertes |
| SE | Standardfehler des Mittelwertes |
| Si/P | Verhältnis von Silizium zu Phosphor |
| SP | Nettosekundärproduktion |
| SRP | in Bezug auf Nährstoffe: gelöster reaktiver Phosphor (engl. <i>soluble reactive phosphorus</i>), in Bezug auf die Belastung der Gewässer: Selbstreinigungspotenz |

| | |
|------------------|---|
| SRSi | gelöstes reaktives Silizium (engl. <i>soluble reactive silicium</i>) |
| T | Temperatur |
| TG | Trockengewicht |
| TM | Trockenmasse |
| TN | Gesamtstickstoff (engl. <i>total nitrogen</i>) |
| TOC | gesamter organischer Kohlenstoff (engl. <i>total organic carbon</i>) |
| TOM | gesamtes organisches Material (engl. <i>total organic matter</i>) |
| TP | Gesamtphosphor (engl. <i>total phosphor</i>) |
| TS | Trockensubstanz |
| TWA | Trockenwetterabfluss |
| U | Exkretion |
| UV-Licht | ultraviolettes Licht, kurzwelliges Licht |
| VPOM | ultrafeinpartikuläres organisches Material (engl. <i>very fine particulate matter</i>) |
| Z_{\max} | maximale Tiefe eines Sees |
| \bar{z} | mittlere Tiefe eines Sees |
| Z_r | relative Tiefe eines Sees (%) |
| Z_{mix} | Durchmischungstiefe eines Sees |
| Z_{eu} | Tiefe der euphotischen Zone eines Sees |
| Z_s | Secchi-Tiefe eines Sees |
| ZZ | Zusätzliche Zehrung |

Inhalt

| | |
|----------------------------------|-----|
| Vorwort zur 2. Auflage | V |
| Vorwort zur 1. Auflage | VI |
| Abkürzungsverzeichnis | VII |

Teil I Theoretische Limnologie **(Grundlagen der Limnologie)**

| | |
|--|-----------|
| 1. Zur Geschichte der Limnologie | 1 |
| 2. Gliederung der Limnologie | 7 |
| 3. Die limnischen Lebensräume als Ökosysteme | 8 |
| 4. Der Wasserkreislauf | 11 |
| 5. Das Grundwasser | 17 |
| 5.1. Definition und Bildung | 17 |
| 5.2. Struktur der Grundwasser-Räume | 18 |
| 5.3. Physikalische und chemische Besonderheiten | 22 |
| 5.4. Lebensbedingungen im Grundwasser | 24 |
| 5.5. Organismen des Grundwassers | 25 |
| 5.6. Herkunft der Grundwassertiere und die Zeit ihrer Einwanderung | 34 |
| 5.7. Stoffhaushalt und Energiefluss in Grundwasser-Ökosystemen | 36 |
| 5.8. Belastung des Grundwassers | 39 |
| 6. Die Quellen | 41 |
| 6.1. Definition, geologischer Aufbau und geohydrologische Klassifikation | 41 |
| 6.2. Physikalische und chemische Klassifikation | 43 |
| 6.3. Chemische Besonderheiten der Akrotopen | 44 |
| 6.4. Limnologische Klassifikation | 47 |
| 6.5. Lebensbedingungen in den Quellen | 49 |
| 6.6. Organismen der Quellen | 50 |
| 6.7. Anpassungen der Organismen an die Quellbedingungen | 52 |
| 6.8. Herkunft der Quellbewohner | 54 |
| 6.9. Stoffhaushalt und Energiefluss | 54 |
| 6.10. Thermalquellen | 57 |
| 6.11. Verbauung und Belastung, Renaturierung und Wiederbesiedlung der Quellen | 59 |
| 7. Die Fließgewässer | 63 |
| 7.1. Definition und Besonderheiten | 63 |
| 7.2. Physikalische und chemische Besonderheiten im Fließgewässer | 65 |

| | | |
|-----------|--|-----|
| 7.2.1. | Hydrodynamik | 65 |
| 7.2.2. | Einzugsgebiet und Abflussdynamik. | 76 |
| 7.2.3. | Licht | 80 |
| 7.2.4. | Temperatur. | 83 |
| 7.2.5. | Gelöste und Feststofffracht | 85 |
| 7.3. | Ökologisch relevante geomorphologische Prozesse der Fließ- gewässergenese | 87 |
| 7.3.1. | Sedimentbewegung und Strukturbildung im Fließgewässer | 89 |
| 7.3.2. | Genese und Topographie der Fließgewässer | 97 |
| 7.3.3. | Die Fließgewässer und ihre Täler | 105 |
| 7.4. | Biologie der Fließgewässer | 106 |
| 7.4.1. | Biozönotische Längszonierung | 106 |
| 7.4.2. | Querprofile | 112 |
| 7.4.3. | Plankton | 113 |
| 7.4.4. | Hyporheal. | 117 |
| 7.4.5. | Biofilm | 125 |
| 7.4.6. | Morphologische Anpassungen an die Strömung | 130 |
| 7.4.7. | Verhalten als Anpassung | 132 |
| 7.4.8. | Tierische Ernährungstypen und ihre Verteilung | 133 |
| 7.4.9. | Instabilität der Habitate durch Störung und die Besiedlungsdynamik | 136 |
| 7.4.10. | Wiederbesiedlung der Fließgewässer nach Störungen | 144 |
| 7.4.10.1. | Organismische Drift und Gegenstrombewegung | 144 |
| 7.4.10.2. | Überdauerungsstrategien in temporären Fließgewässern | 147 |
| 7.4.10.3. | Wiederbesiedlungspfade nach einer Störung | 148 |
| 7.4.11. | Flussmündungen | 148 |
| 7.4.12. | Aue. | 153 |
| 7.5. | Stoffhaushalt der Fließgewässer | 162 |
| 7.5.1. | Trophie und Saprobie. | 162 |
| 7.5.2. | Sauerstoffhaushalt. | 167 |
| 7.5.2.1. | Sauerstoffeintrag | 167 |
| 7.5.2.2. | Sauerstoffverbrauch | 170 |
| 7.5.2.3. | Sauerstoffhaushalt und Sauerstoffbilanz. | 171 |
| 7.5.3. | Kohlenstoffhaushalt. | 173 |
| 7.5.4. | Stickstoffhaushalt | 175 |
| 7.5.5. | Phosphorhaushalt | 177 |
| 7.5.6. | Schwefelhaushalt. | 178 |
| 7.5.7. | Transport und biogene Retention gelöster und partikulärer Stoffe | 179 |
| 7.5.8. | Allochthoner Eintrag und Abbau partikulärer organischer Substanz | 181 |
| 7.5.9. | Eintrag und Abbau von gelöstem organischen Material | 189 |
| 7.6. | Produktionsbiologie der Fließgewässer. | 194 |
| 7.6.1. | Primärproduktion (PP) (s. I. 7.5.1.) | 195 |
| 7.6.2. | Sekundärproduktion (SP). | 197 |
| 7.6.3. | Stoffspiralen und Energiefluss | 198 |
| 7.7. | Allgemeine Aspekte der Fließgewässerbiologie und Zusammen- fassung | 203 |
| 7.7.1. | Einheit des Fließgewässerökosystems | 203 |
| 7.7.2. | Funktionen der Fließgewässer im globalen Wasser- und Stoffhaushalt | 207 |

| | | |
|-------------|--|-----|
| 8. | Die Standgewässer | 209 |
| 8.1. | Geschichtete Seen. | 209 |
| 8.1.1. | Definition, allgemeine Charakterisierung | 209 |
| 8.1.2. | Entstehung der Seen (geomorphologische Prozesse) | 210 |
| 8.1.2.1. | Seen vulkanischen Ursprungs. | 210 |
| 8.1.2.2. | Seen tektonischen Ursprungs. | 213 |
| 8.1.2.3. | Dammseen | 213 |
| 8.1.2.4. | Seen glazialen Ursprungs | 214 |
| 8.1.2.5. | Karstseen. | 215 |
| 8.1.2.6. | Besondere Entstehungsweisen von Seen. | 217 |
| 8.1.3. | Wasserhaushalt und Wasserbilanz der Seen. | 217 |
| 8.1.4. | Morphometrie der Seen. | 220 |
| 8.1.5. | Geomorphologisch-ökosystemare Relation | 222 |
| 8.1.6. | Einzugsgebiet der Seen | 224 |
| 8.1.7. | Verbreitung der Seen auf der Erde. | 225 |
| 8.1.8. | Seenalterung und Aufbau der Seen. | 226 |
| 8.1.9. | Physikalische und chemische Faktoren. | 230 |
| 8.1.9.1. | Temperatur und Durchmischung. | 230 |
| 8.1.9.2. | Wasserbewegungen | 237 |
| 8.1.9.3. | Licht (Strahlungsklima) | 241 |
| 8.1.9.4. | Sauerstoff und Kohlendioxid. | 243 |
| 8.1.9.5. | Gasförmige Stickstoff-, Schwefel- und Wasserstoffverbindungen im Gewässer. | 248 |
| 8.1.9.6. | Kreisläufe der Elemente Stickstoff, Phosphor und Schwefel | 251 |
| 8.1.9.6.1. | Stickstoff | 251 |
| 8.1.9.6.2. | Phosphor. | 252 |
| 8.1.9.6.3. | Schwefel | 256 |
| 8.1.9.7. | Calcium, Magnesium, Natrium, Kalium und ihre Salze | 258 |
| 8.1.9.8. | Eisen, Mangan und Silizium | 259 |
| 8.1.9.9. | Organische Verbindungen im See. | 261 |
| 8.1.10. | Lebensgemeinschaft des Pelagials | 266 |
| 8.1.10.1. | Organismen und ihre Anpassungen | 269 |
| 8.1.10.2. | Vertikalwanderung. | 274 |
| 8.1.10.3. | Phytoplankton (Cyanobakterien und Algen) | 275 |
| 8.1.10.3.1. | Wichtige Phytoplanktongruppen. | 275 |
| 8.1.10.3.2. | Nährstoffe | 277 |
| 8.1.10.3.3. | Photosynthese und Primärproduktion des Phytoplanktons | 281 |
| 8.1.10.3.4. | Phytoplankton im Zusammenhang mit der pelagischen Umgebung | 288 |
| 8.1.10.4. | Bakterio- und Mykoplankton (mit Ausnahme der Cyanobakterien) | 291 |
| 8.1.10.5. | Zooplankton | 292 |
| 8.1.10.5.1. | Wichtige Zooplanktongruppen | 292 |
| 8.1.10.5.2. | Ernährung des Zooplanktons | 295 |
| 8.1.10.5.3. | Produktion des Zooplanktons. | 301 |
| 8.1.10.6. | Fische | 304 |
| 8.1.10.6.1. | Einteilung der Seen nach Leitfischen | 304 |
| 8.1.10.6.2. | Ernährung | 305 |
| 8.1.10.6.3. | Produktion der Fische | 306 |
| 8.1.10.7. | Piscivore und benthivore Vögel und Säugetiere | 308 |

| | | |
|-------------|---|------------|
| 8.1.10.8. | Biozönotische Beziehungen im Pelagial | 308 |
| 8.1.10.9. | Interaktionen zwischen Pelagial und Benthos (Benthopelagische Kopplung). | 319 |
| 8.1.11. | Lebensgemeinschaften des Benthos | 324 |
| 8.1.11.1. | Litoral. | 324 |
| 8.1.11.1.1. | Litoraler Pflanzengürtel | 324 |
| 8.1.11.1.2. | Algenaufwuchs | 329 |
| 8.1.11.1.3. | Nährstoffhaushalt und Primärproduktion im Litoral | 332 |
| 8.1.11.1.4. | Bakterien | 337 |
| 8.1.11.1.5. | Zoobenthos | 337 |
| 8.1.11.1.6. | Lebensraum Litoral | 344 |
| 8.1.11.2. | Profundal | 349 |
| 8.1.11.2.1. | Allgemeine Lebensbedingungen | 349 |
| 8.1.11.2.2. | Bakterien | 355 |
| 8.1.11.2.3. | Zoobenthos | 355 |
| 8.1.11.2.4. | Bedeutung des Profundals in der klassischen Limnologie | 360 |
| 8.1.12. | Paläolimnologie der Seen | 362 |
| 8.2. | Flachgewässer | 371 |
| 8.2.1. | Allgemeine Charakteristik | 371 |
| 8.2.2. | Abiotische Besonderheiten | 372 |
| 8.2.3. | Plankton und Makrophyten | 374 |
| 8.2.4. | Produktion | 375 |
| 8.2.5. | Typische Besiedler von Flachgewässern | 375 |
| 8.2.6. | Sölle | 376 |
| 8.3. | Moore | 377 |
| 8.3.1. | Entstehung und Charakterisierung der Moore | 378 |
| 8.3.2. | Moortypen | 380 |
| 8.3.3. | Flora und Fauna der Moore | 383 |
| 8.3.4. | Alter der Moore | 384 |
| 8.3.5. | Bedeutung der Moore für den Wasserhaushalt | 385 |
| 8.3.6. | Nutzung und Schutz der Moore | 386 |
| 8.4. | Kleingewässer | 387 |
| 8.4.1. | Tümpel | 389 |
| 8.4.2. | Pfützen | 395 |
| 8.4.3. | Phytotelmen | 397 |
| 8.4.4. | Lithotelmen | 401 |
| 8.4.5. | Bedeutung der Culiciden (Stechmücken) in Kleingewässern | 402 |
| 8.5. | Organismen des Schnees und der Gletscher | 404 |
| 8.5.1. | Kryoflora | 404 |
| 8.5.2. | Kryofauna und ökosystemare Beziehungen | 405 |
| 9. | Geographische Aspekte der Limnologie und die Verbreitung limnischer Organismen | 406 |
| 9.1. | Fließgewässer | 407 |
| 9.2. | Seen | 410 |
| 9.3. | Geographische Aspekte der Verbreitung limnischer Organismen | 416 |
| 9.4. | Neophyten und Neozoen | 417 |
| 10. | Abwehrreaktionen der Gewässer auf allochthone Einflussfaktoren | 419 |

Teil II Angewandte Limnologie

| | | |
|-----------|--|-----|
| 1. | Ziele der Angewandten Limnologie | 424 |
| 2. | Grenzwerte und wichtige Rechtsgrundlagen | 428 |
| 3. | Anthropogen bedingte Belastungen der Gewässer und Gewässergüteindikation | 430 |
| 4. | Herkunft und Reinigung des Abwassers | 443 |
| 4.1. | Wasserentnahme | 444 |
| 4.2. | Wasseraufbereitung | 446 |
| 4.3. | Wassertransport zu den Nutzern | 450 |
| 4.4. | Nutzung des Wassers und Charakterisierung des Abwassers | 450 |
| 4.5. | Transport des Abwassers zur Kläranlage | 453 |
| 4.6. | Technische Kläranlagen | 454 |
| 4.6.1. | Mechanische Reinigungsstufe | 454 |
| 4.6.2. | Biologische Reinigungsstufe | 454 |
| 4.6.2.1. | Belebtschlammanlage | 454 |
| 4.6.2.2. | Tropfkörperanlagen | 458 |
| 4.6.2.3. | Vergleich zwischen Belebtschlamm- und Tropfkörperverfahren | 460 |
| 4.6.2.4. | Dritte Reinigungsstufe | 461 |
| 4.6.2.5. | Stickstoffeliminierung | 462 |
| 4.6.2.6. | Phosphateliminierung | 462 |
| 4.6.2.7. | Schlammbehandlung | 465 |
| 4.7. | Naturnahe Kläranlagen und -verfahren | 467 |
| 5. | Biologie der anorganischen und toxischen anthropogenen Belastungen der Gewässer | 470 |
| 5.1. | Schwermetalle | 471 |
| 5.1.1. | Natürliches Vorkommen und Toxizität | 471 |
| 5.1.2. | Bioakkumulation von Schwermetallen | 474 |
| 5.2. | Synthetische Wasch- und Spülmittel (Detergentien) | 476 |
| 5.3. | Pestizide | 478 |
| 5.4. | Versauerung | 484 |
| 5.5. | Radioaktivität | 487 |
| 5.6. | Versalzung | 489 |
| 5.7. | Häufige Xenobiotika im Gewässer (ausgenommen Pestizide und Detergentien) | 494 |
| 5.8. | Thermische Belastungen | 499 |
| 5.9. | Biotestverfahren | 501 |
| 6. | Grenzwerte und Monitoring | 506 |
| 7. | Renaturierung geschädigter Gewässer (Gewässertherapie) | 514 |
| 7.1. | Renaturierung von Fließgewässern und ihrer Auen | 514 |

| | | |
|--|--|------------|
| 7.1.1. | Nutzung und Ausbau der Fließgewässer | 516 |
| 7.1.2. | Naturnaher und ingenieurbioologischer Ausbau der Fließgewässer . . | 524 |
| 7.1.3. | Renaturierungsmaßnahmen im Fließgewässer | 531 |
| 7.1.4. | Renaturierungsmaßnahmen angrenzender Uferbereiche und der Aue | 534 |
| 7.1.5. | Erfolg der Renaturierungsmaßnahmen | 537 |
| 7.2. | Renaturierung von Seen und deren Einzugsgebiete | 538 |
| 7.2.1. | Therapieansätze bei Seen | 538 |
| 7.2.2. | Reaktionsverzögerung von See-Ökosystemen bei Nährstoff- drosselung | 539 |
| 7.2.3. | Wichtige Restaurierungsmaßnahmen | 539 |
| 7.2.4. | Sanierung des Einzugsgebietes. | 544 |
| 7.2.5. | Kalkung versauerter Gewässer | 545 |
| 7.2.6. | Schädigung der Seeufer und Schilfbestände | 545 |
| 7.2.7. | Maßnahmen zur Renaturierung geschädigter Seeufer und Schilf- bestände | 546 |
| 8. | Künstliche Seen | 547 |
| 8.1. | Talsperren und Stauseen | 547 |
| 8.1.1. | Geschichte der Talsperren | 547 |
| 8.1.2. | Unterschiede zum natürlichen See | 548 |
| 8.1.3. | Aufgaben und Bewirtschaftung der Talsperren | 549 |
| 8.1.4. | Aufbau von Talsperren | 550 |
| 8.1.5. | Erzeugung von Elektrizität durch Talsperren | 552 |
| 8.1.6. | Hochwasserschutz. | 553 |
| 8.1.7. | Schichtung und Einschichtung in Talsperren. | 554 |
| 8.1.8. | Sedimentation in Talsperren | 555 |
| 8.1.9. | Stoffhaushalt und Klärfunktion von Talsperren | 556 |
| 8.1.10. | Biologie der Stauseen | 558 |
| 8.1.11. | Limnologie des Fließgewässers unterhalb der Sperrmauer. | 559 |
| 8.1.12. | Nutzung der Reinigungsleistung von Talsperren | 562 |
| 8.1.13. | Restaurierung von Talsperren | 562 |
| 8.1.14. | Vor- und Nachteile von Stauseen | 563 |
| 8.2. | Baggerseen | 563 |
| 8.3. | Tagebaurestseen | 564 |
| 9. | Voraussage des Trophiegrades, der Wassergüte und des Verhaltens von limnischen Ökosystem-kompartimenten | 567 |
| 9.1. | Chlorophyllgehalt und Nährstoffkonzentration | 568 |
| 9.2. | Voraussage der Trophie von Stauseen | 569 |
| 9.3. | Voraussage des Sauerstoffgehaltes (vgl. I. 7.5.2.) | 570 |
| 9.4. | Voraussage des Verhaltens von Ökosystem-Kompartimenten | 572 |
| Literaturverzeichnis | | 574 |
| Glossar | | 631 |
| Sachverzeichnis. | | 649 |
| Organismenverzeichnis | | 661 |

Theoretische Limnologie (Grundlagen der Limnologie)

1. Zur Geschichte der Limnologie

Spezielle Untersuchungen zu Wasserorganismen wurden bereits im 17. Jahrhundert durchgeführt, doch meist konzentrierten sich die wissenschaftlichen Arbeiten auf die Beschreibung der Arten und die Beziehung zu den Umweltfaktoren blieb unberücksichtigt. Als Begründer der Limnologie gilt der Schweizer Gelehrte F.A. FOREL (1841*–1912†). In den Jahren 1892–1895 schrieb er ein dreibändiges Werk über den Genfer See (Lac Léman). Der Titel des in französischer Sprache erschienenen Werkes lautete „Le Léman. Monographie limnologique“. Im Jahre 1901 erschien von ihm ein weiteres Werk, diesmal in deutscher Sprache mit dem Titel „Handbuch der Seenkunde. Allgemeine Limnologie“. In diesen Werken tritt der Begriff „Limnologie“ zum ersten Mal auf. Er leitet sich von dem griechischen Wort *limne* ab, was so viel wie stehendes Gewässer bedeutet. Die Seenkunde stand also im Mittelpunkt der ersten limnologischen Untersuchungen. Schon in den beiden ersten Veröffentlichungen war die Limnologie interdisziplinär angelegt. FOREL's Handbuch bestand zu 70 % aus Physik, Hydrographie und Geographie der Seen und nur zu etwa 30 % aus Biologie.

Als ein weiterer Mitbegründer der Limnologie ist der Amerikaner S.A. FORBES (1844*–1930†) anzusehen. Er veröffentlichte 1887 eine Arbeit mit dem Titel „The lake as a microcosm“. Diese programmatische Schrift enthält erstaunliche Erkenntnisse, die zum klassischen Wissensschatz der Limnologie gehören. Es wurden Stoffkreisläufe und biologische Interaktionen (z. B. Räuber-Beute-Verhältnisse) beschrieben. Auch FOREL zitiert diese Schrift und übernimmt aus ihr die ganzheitlichen Ansätze für eine Gewässeranalyse.

Wie so oft in der Wissenschaft, gibt es neben den offiziellen Begründern einer Disziplin noch einen unbekannteren Vorbegründer, der auch häufig noch ein Laie ist. In der Limnologie war es der Dorfschullehrer F. JUNGE (1832*–1905†) aus Kiel. Er veröffentlichte 1885 eine Schrift mit dem Titel „Der Dorfteich als Lebensgemeinschaft“. Der Titel hört sich so modern an, dass er aus unserer Zeit stammen könnte. Wie FORBES, so fasste auch JUNGE das Gewässer als eine Lebensgemeinschaft und somit als Ganzheit auf.

Die Arbeiten von FOREL intensivierten die Forschungen an Seen in Europa und Nordamerika und führten zur Bildung der ersten limnologischen Stationen. Die wichtigsten sind bzw. waren die limnologische Station in Plön (Deutschland, von 1891 bis 2006), die limnologische Station der TU München in Iffeldorf (Deutschland, begründet 1986), am

Lunzer See (Österreich, begründet 1905, seit 2007 WasserCluster Lunz), in Kirchberg (Schweiz, Institut der Universität Zürich, begründet 1977) und am Lake Mendota in Wisconsin (USA, begründet 1982, setzt sich zusammen aus dem Hasler Laboratory for Limnology und der Trout Lake Station). Kennzeichnend für diese klassische Zeit der Limnologie war die Auffassung des Gewässers als eine individuelle Einheit. Verallgemeinerungen und Voraussagen, wie sie eine entwickelte Wissenschaft auszeichnen, gab es kaum.

Als weitere Klassiker aus dieser Zeit sollen nur F. RUTTNER (1882*–1961†) (Lunz) und W. HALBFASS (1856*–1938†) (Jena) genannt werden. Seit 1914 untersuchte RUTTNER die Physik und Chemie der Seen. Schwerpunkte seiner Arbeiten waren das Leitvermögen des Wassers der Seen, die Kohlenstoffassimilation der Wasserpflanzen und der Kohlensäurekreislauf sowie die Besonderheiten tropischer Seen. Sein Hauptwerk „Grundriß der Limnologie“ erschien 1940 (die 3. Auflage von 1962 ist immer noch ein Standardwerk). HALBFASS war Geograph und vervollständigte die Untersuchungen zu Geographie, Morphologie und Hydrographie der Seen in seinem Hauptwerk „Grundzüge der vergleichenden Seenkunde“ (1923). In ihm werden viele Seen morphometrisch, hydrographisch, einschließlich ihrer chemischen Inhaltsstoffe, oft nach geographischen Gesichtspunkten, verglichen.

Vergleichende Aspekte finden sich nicht nur bei HALBFASS, sondern auch schon bei FOREL. Dieser deutete Stoffkreisläufe an, stellte thermisch-geographische Seentypen auf, beschrieb morphodynamische Vorgänge und beispielsweise auch die Wirkung des Windes auf die Seen und die Folgen für den Stoffhaushalt. Trotzdem kam es noch nicht zur Ableitung von verifizierbaren Gesetzmäßigkeiten. Damit stoßen wir an ein Dilemma, nicht nur der Limnologie, sondern der Ökologie überhaupt. Die Limnologie hat bis heute ein großes Wissen mit faszinierenden und teils generalisierbaren Erkenntnissen angehäuft. Limnologische Untersuchungen beginnen stets mit der Erhebung physikalischer, chemischer und geomorphologischer Parameter, bevor die Biozönose an sich betrachtet werden kann. Ein Physiker oder Chemiker hat dies bei seinen Objekten nicht nötig. Der freie Fall ist auf der Erde überall gleich, die Gesetze der Atomphysik sind generell und das Massenwirkungsgesetz gilt für alle chemischen Reaktionen. Trotz generalisierbarer Erkenntnisse behält jedes Gewässer seine individuellen Züge, da es sich um nichtlineare (ökologische) Systeme handelt. Dies mag immer wieder ein stimulierender Forschungsreiz für den Ökologen sein, für Vertreter der sogenannten „harten Wissenschaft“ (Physik und Chemie) ist es jedoch ein Vorwurf. Die mit den individuellen Merkmalen und deren Variabilität verbundene Nicht-Verifizierbarkeit von Ergebnissen stempelt die Limnologie / Limnoökologie zu einer „weichen“ Wissenschaft. Erst die immer bedrohlicher werdende Umweltkrise sowie der Klimawandel verhalfen der Ökologie und somit auch der Limnologie zu dem heutigen verbesserten Ansehen.

Der hier angedeutete Konflikt ist schon sehr alt und geht auf M. HARTMANN (1876*–1962†) zurück, der sich weigerte, in seinem damals angesehenen Hauptwerk „Allgemeine Biologie“ (1924) die Ökologie aufzunehmen. A. THIENEMANN, ein in dieser Zeit führender Limnologe, widersprach (zusammen mit einigen anderen Wissenschaftlern) auf das Heftigste. Dieser Streit wurde sogar verglichen mit dem zwischen GOETHE und NEWTON, was allerdings übertrieben erscheint und in diesem Fall nicht den Kern der Auseinandersetzung trifft. Diese Missachtung der Ökologie ist zwar heute entschärft, aber nicht überwunden. Heutzutage ist bekannt, dass sich Ökosysteme wie nichtlinearer

Systeme verhalten und ihre Prozesse nicht exakt voraussagbar sind. So kann beispielsweise nach einem winterlichen oder verregneten April in gemäßigten Breiten die Lebensgemeinschaft eines Gewässers ganz anders zusammengesetzt sein, als nach einem sonnigen Frühling. Der Verlauf der Besiedlung in mehreren Wasserbecken, die unter gleichen Bedingungen inkubiert wurden, erfolgt sehr unterschiedlich und ist nicht vorhersagbar.

Nichtlineare, stochastische Modelle spiegeln das Verhalten von Systemen wieder. Sie können aber nicht die empirische Forschung ersetzen. Um die Natur richtig beschreiben zu können, muss auch ein relativer Exaktheitsgrad akzeptiert werden. Der Begriff Verifizierbarkeit ist in diesem Zusammenhang nicht mehr nützlich. Die Bildung des Methans in der Bakterienzelle lässt sich beispielsweise exakt beschreiben und verifizieren. Verlässt das Methan die Zelle und dringt in das Gewässer ein, ist seine Wirkung und Rolle mit dem intrazellulären Exaktheitsgrad nicht mehr zu erfassen. Bekannt ist aber, dass es eine bedeutende Rolle in den Gewässern spielt und schließlich als Treibhausgas lebensbedrohend werden kann.

Man kann sagen, dass die Gewässer lange Zeit als individuelle Einheiten betrachtet wurden. Erst zum Beginn des 20. Jahrhunderts wurden Ansätze zur Ableitung von übergeordneten Gesetzmäßigkeiten der Standgewässer ausgehend von drei Forschungsstandorten entwickelt.

Im Jahre 1911 veröffentlichten E.A. BIRGE (1851*–1950†) und C. JUDAY (1871*–1944†) ihre Ergebnisse, die sie an nordamerikanischen Seen gewonnen hatten. Sie untersuchten die Tiefenverteilung des Sauerstoffgehaltes des Wassers und fanden, dass man die Seen in zwei Typen einteilen kann: Seen, deren Tiefenwasser stets sauerstoffreich und solche, deren Tiefenwasser (im Sommer) sauerstoffarm ist. In letzteren kommen im Sediment besonders häufig die Mückenlarve *Chironomus* und der Schlammröhrenwurm *Tubifex* vor. Der Sauerstoffschwund in den Seen soll dadurch zustande kommen, dass die absinkenden organischen Reste oxidativ abgebaut werden. BIRGE und JUDAY konnten sich bereits auf einen Vorgänger berufen. Im Jahre 1895 fand F. HOPPE-SEYLER (1825*–1895†) im Bodensee einen Rückgang des Sauerstoffs im Tiefenwasser und deutete diese Erscheinung als Indikator für den biogenen Stoffumsatz.

In Deutschland war es A. THIENEMANN (1882*–1960†), dem aufgefallen war, dass sich die Seen Norddeutschlands gegenüber denen des Voralpengebietes in der Fischfauna, der Zusammensetzung des Planktons und der Tiefenfauna unterschieden. In den Seen Norddeutschlands kamen in der Tiefe die Mückenlarven *Chironomus* und *Chaoborus* (= *Corethra*) vor und in den Voralpenseen die Mückengattung *Tanytarsus*. THIENEMANN sprach von einem baltischen und von einem subalpinen Seentyp. Er glaubte zunächst, dass es sich um ein tiergeographisches Problem handelte. Doch als er 1915 die Eifelmaare untersuchte, fand er beide Seentypen räumlich eng nebeneinander (eutrophes Schalkenmerener Maar und oligotrophes Weinfelder Maar). Nun erst folgerte er, dass es sich um zwei ökologisch definierbare Seentypen handeln müsse und nicht um ein tiergeographisches Problem. Daher nannte er nun den baltischen Seentyp den *Chironomus*-See, den subalpinen den *Tanytarsus*-See. Er untersuchte beide Seentypen näher und fand ebenfalls wie BIRGE und JUDAY, dass der wichtigste ökologisch wirksame Faktor der Sauerstoffgehalt des Tiefenwassers ist. Das Tiefenwasser im *Tanytarsus*-See ist stets sauerstoffreich, im *Chironomus*-See (in den Sommermonaten) sauerstoffarm.

Der dritte Initiator war E.C.L. NAUMANN (1891*–1934†) in Schweden. Er ging von einer ganz anderen Basis als BIRGE, JUDAY und THIENEMANN aus, nämlich vom Planktongehalt der Seen. Seine Arbeiten fokussierten auf den pflanzlichen Anteil des Planktons, den Algen, die man als Phytoplankton bezeichnet. Es gibt phytoplanktonreiche und -arme Seen. NAUMANN folgerte 1918, dass die phytoplanktonreichen Seen auch viele Pflanzennährstoffe, im Wesentlichen Phosphor- und Stickstoffverbindungen, beinhalten. Für den nährstoffarmen See übernimmt NAUMANN aus der Moorforschung den Begriff **oligotroph**, für den nährstoffreichen den Begriff **eutroph**. Der Bereich zwischen Oligo- und Eutrophie wird als **mesotroph** bezeichnet. Das Kennzeichen der Seentypen ist also nach NAUMANN nicht der Sauerstoffgehalt des Tiefenwassers, sondern der Nährstoffgehalt oder Trophiegrad des Oberflächenwassers. Jedoch wurde erst im Jahr 1958 mit den Arbeiten von H.-J. ELSTER (1908*–2001†) der Begriff Trophie definiert.

Im Jahre 1920 vereinigt THIENEMANN sein System (inkl. der Ergebnisse von BIRGE und JUDAY) mit dem von NAUMANN und begründete das **Klassische Seentypensystem**.

- Subalpiner Seentyp = *Tanytarsus*-See = oligotroph.
Wichtige Merkmale: geringe Nährstoffkonzentrationen; wenig Phytoplankton; organischer Gehalt der Sedimente gering, schlammig, jedoch kein Faulschlamm; keine oder nur eine unwesentliche Sauerstoffabnahme im Vertikalprofil; Kalkgehalt variabel; typischer bodenfaunistischer Indikator ist die *Tanytarsus*-Gruppe, besonders die Art *Lauterbornia coracina*; kein oder nur gering ausgebildeter Pflanzengürtel am Ufer; hohe Sichttiefe; Wasserfarbe oft seeblau; Tiefe > 18–20 m.
- Baltischer Seentyp = *Chironomus*-See = eutroph.
Wichtige Merkmale: nährstoffreich; hohe Phytoplanktondichten; organischer Gehalt der Sedimente sehr hoch, Faulschlamm; im Sommer (auch im Winter unter Eis) oft starke Sauerstoffabnahme im Tiefenwasser bis zum völligen Sauerstoffschwund; mittlerer bis hoher Kalkgehalt; typische bodenfaunistische Indikatoren sind die Gattungen *Chironomus* (besonders die Arten *Ch. plumosus* und *Ch. anthracinus*), *Chaoborus* und *Tubifex*, alle Indikatorarten zeigen Anpassungen an die Sauerstoffarmut; gut ausgebildeter Pflanzengürtel am Ufer; geringe Sichttiefe; Wasserfarbe oft gelblich-trüb; Tiefe < 18 m.
- Braunwasser-Seen = para-oligotropher See NAUMANNS = dystropher Typ THIENEMANN'S.
Wichtige Merkmale: hoher Anteil von Huminstoffe, die von außen in das Gewässer gelangen – somit stehen die Seen abseits der autochthonen Reihe Oligotrophie – Eutrophie; ausgeflockte Humuskolloide bilden den Schlamm des Sees (= **Dy**); Sauerstoffabnahme in der Tiefe im Sommer und im Winter unter Eis.

Damit war eine Exaktheit erreicht, wie sie in der Ökologie als beispielgebend bezeichnet werden kann. Aufgrund der Ermittlung eines Faktors, wie z. B. Seentiefe, Sauerstoffgehalt des Tiefenwassers, Sichttiefe oder Bodenfauna, ließen sich eine Anzahl von Vorausagen machen. Dieses klassische Seentypensystem war der Ursprung der Limnologie als eigenständiger Wissenschaftszweig. Die Abb. 1 stellt die Geschichte der Seenkunde schematisch dar.

In der Folge wurde allerdings das Seentypensystem mehr oder weniger unterwandert, so dass es seine hohe Wertschätzung verlor. Dies führte zu einer Krise der theoretischen Limnologie. Schon 20 Jahre nach Aufstellung des Seentypensystems wurden in der eu-

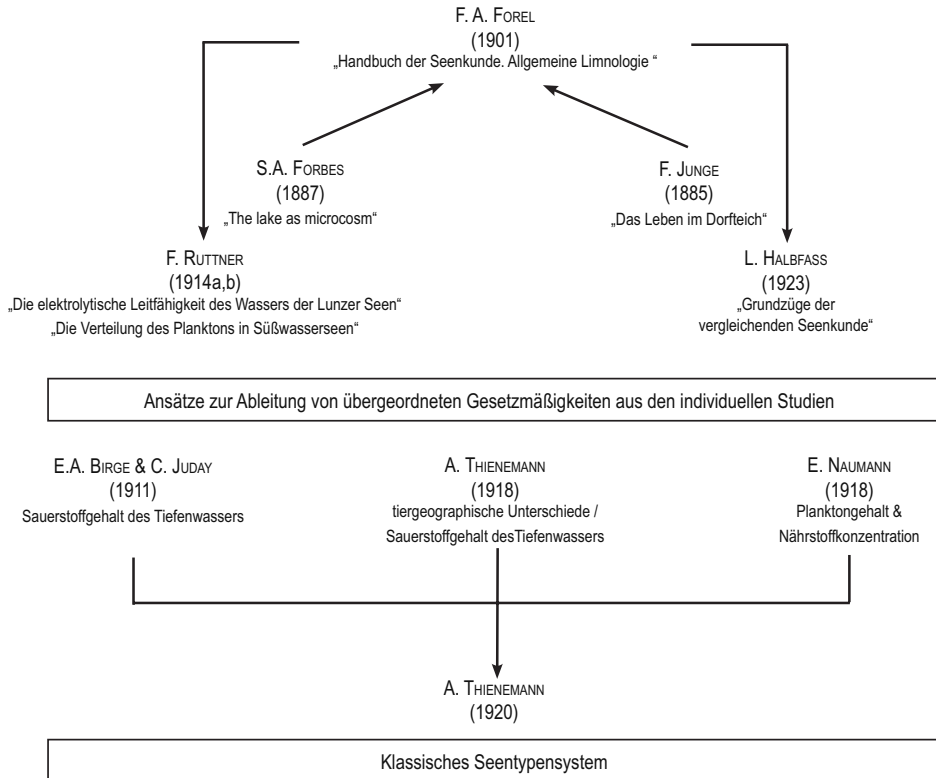


Abb. 1. Schema zur zeitlichen Entstehung des Hauptwerkes einiger wichtiger Begründer der Limnologie. Im oberen Teil der Graphik sind die wichtigsten Fachbücher und das Jahr ihrer Veröffentlichung und im unteren Teil die Klassifizierungskriterien der Seentypen angegeben.

ropäischen Literatur bereits 60 verschiedene Seentypen bzw. Untertypen gezählt (LANG 1939). Dies desavouiert die Limnologie aber nicht, sondern zeigt einen Teil der Diversität der Realität dieser Welt auf. Heutzutage werden die statistische Datenauswertung und mathematische Modellierung herangezogen, um den Einfluss interferierender Umweltfaktoren auf die Biozönosen zu untersuchen. Modelle werden genutzt, um z. B. die Entwicklung der Gewässergüte von Seen und Talsperren zu untersuchen. Quantitative Voraussagen sind jedoch nur in seltenen Fällen möglich.

An der Entwicklung der Seenkunde waren noch weitere hervorragende Forscher beteiligt, die aus Platzgründen hier keine Erwähnung finden. Zusammenfassende historische Darstellungen zur Entwicklung der Limnologie finden sich auch in THIENEMANN (1925), LAMPERT (1928), ELSTER (1958, 1974), STELEANU (1989) und SCHWOERBEL & BRENDLBERGER (2005). Zu erwähnen ist in diesem Zusammenhang auch noch UTERMÖHL (1931, 1958), der durch die Erfindung des Umkehrmikroskopes erst eine exakte quantitative Planktonforschung ermöglichte. Die hierdurch gewonnenen Erkenntnisse über die jahreszeitliche Sukzession der Phyto- und Zooplanktongemeinschaften in Abhängigkeit von der Nährstoffverfügbarkeit, Prädation und Konkurrenz gelten als Grundlage für das

Konzept der Plankton Ecology Group (PEG) zur Planktondynamik in Seen (SOMMER et al. 1986, SOMMER et al. 2012).

Im Jahre 1922 wurde die „**Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie (IVL)**“ (heute „International Society of Limnology“) in Kiel gegründet. Die Vereinigung verdeutlichte, dass der Wasserkreislauf in der Natur nicht nur Seen entstehen lässt, sondern gleichermaßen auch Grundwasser, Quellen, Fließgewässer und kleine Standgewässer. Seitdem ist die Limnologie nicht mehr ausschließlich Seenkunde, sondern Binnengewässerkunde. Der Begriff **Binnengewässer** umfasst alle Gewässer, einschließlich der Moore, Sümpfe und Kleingewässer, des Festlandes. Im Zentrum stand der Stoff- und Energiehaushalt der limnischen Lebensräume, ganz im Sinne von HAECKEL, der die Ökologie als Lehre vom Haushalt der Natur definierte. Im Weiteren soll die Geschichte der Fließgewässerforschung näher beleuchtet werden.

Ein Vorbegründer der Fließgewässerforschung ist J.H. DIELHELM (1702*–1784†), der 1743 ein hydrographisches Wörterbuch herausgab. Darin sind der Verlauf, Wasserbeschaffenheit, Flora, Fauna, Schiffbarkeit und Wasserbauten von etwa 1000 deutschen Fließgewässern beschrieben. Das Buch hätte schon im 18. Jahrhundert die Basis einer gezielten Fließgewässerforschung sein können (ECKHOLDT 1964). Im Jahre 1800 bespricht J.F.W. Otto (1743*–1814†), ein Altmeister der Fließgewässerforschung, ausführlich die Hydrographie der Flüsse. Er kommt zu dem Schluss, dass Fließgewässer von größerer Bedeutung für die Erde sind als Standgewässer, die nur eine ergänzende Funktion im Wasserhaushalt haben. Im Gegensatz zu den Seen lässt sich die Hydrodynamik der Fließgewässer berechnen, so dass die Fließgewässer vom Menschen maximal genutzt werden können (SCHWARZ 2003).

Wissenschaftliche Schwerpunkte der Fließgewässerforschung waren zunächst die Längszonierung, Wirkung der Strömung und die organische Belastung. Die Flussfischerei kam schon sehr früh aus praktischen Gründen zu einer **Längszonierung** der Fließgewässer nach Leitfischen (FRITSCH 1872, SMOLIAN 1920). Wissenschaftlich aufgegriffen wurde dies durch Arbeiten von STEINMANN (1915) und THIENEMANN (1925).

Auch die Suche nach Glazialrelikten in den kalten Gebirgsbächen, also nach Arten, die aus der Eiszeit erhalten geblieben sind, führte zu einer Intensivierung der Fließgewässerforschung. Sie führte Anfang des 20. Jahrhunderts auch zu der Erkenntnis, dass die **Strömung** als der wichtigste ökologische Faktor in diesem Lebensraum anzusehen ist (STEINMANN 1907).

Ein weiterer wichtiger Grund, sich mit Fließgewässern zu befassen, war ihre zunehmende **Verschmutzung** und ihre Ausnutzung als „Vorfluter“ (KOLKWITZ & MARSSON 1908/1909, THIENEMANN 1911, STEINMANN & SURBECK 1918). KOLKWITZ & MARSSON entwickelten schließlich 1908/09 das **Saprobien-system**, die Gütebeurteilung abwasserbelasteter Fließgewässer, das sich zu einem Grundinstrument der Abwasserbiologie entwickelte. Mit der Revision des Saprobien-systems durch LIEBMANN (1960/62) wurde dieses Thema in der Forschung wieder aufgegriffen. Die zunehmende Belastung der Gewässer durch anthropogene Verunreinigungen intensivierte generell die limnologische Forschung. So wird die Fließgewässerbiologie zu Beginn der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts zur Abwasserbiologie. Auch die Wasserqualität der Seen verschlechterte sich zusehends, was schließlich zur Entwicklung der **Angewandten Limnologie** oder Technischen Hydrobiologie führte.

Mit der Entdeckung der Selbstreinigung der Gewässer sah man in Deutschland zunächst keinen Anlass, Abwasser zu reinigen, bevor es in das Gewässer gelangt (PETTENKOFER 1891a, b). In dieser Zeit war bereits schon in England durch HASSAL (1850) die biologische Wasser- und Abwasseranalyse begründet. Im Besonderen wurde der Ausbruch der Cholera mit dem Abwasser in Verbindung gebracht. Ein Überblick über die Geschichte der Abwasserforschung findet sich bei MAUCH (1999) und MOOG (1991).

Weitere Eingriffe in den Wasserhaushalt der Fließgewässer, wie die **Verbauung** als Maßnahme für Hochwasserschutz, Land- und Energiegewinnung und zur Gewährleistung der Schifffahrt, mit ihren vielfältigen, teils unbeabsichtigten Folgen, erforderten immer wieder limnologische Begleitforschung. So kam es schon zu Beginn des 20. Jahrhunderts zu monographischen Bearbeitungen von großen Flüssen: Weser (LEMMERMANN 1907), Rhein (LAUTERBORN 1916/18), Elbe (HENTSCHEL 1923) und Wolga (BEHNING 1928). Auch für Bäche gibt es schon sehr früh vergleichbare monographische Abhandlungen: Gebirgsbäche (STEINMANN 1907), Bäche des Sauerlandes (Deutschland; THIENEMANN 1912) und von Rügen (Deutschland; THIENEMANN 1926). Der Mensch manipuliert die Flüsse zu seinem Nutzen und erfährt die Folgen in Form von lokal begrenzten Überschwemmungen und Trockenperioden (SCHWARZ 2003). Auch in Folge des globalen Klimawandels ist die Zahl der Unwetterereignisse pro Jahr gestiegen.

2. Gliederung der Limnologie

Zusammenfassende limnologische Literatur: HUTCHINSON (1957–1993), WETZEL (2001), BOHLE (1995), POURRIOT & MEYBECK (1995), LAMPERT & SOMMER (1999), SCHWOERBEL (1994, 1999), UHLMANN & HORN (2001), SCHWOERBEL & BRENDLBERGER (2005).

Übersichtsliteratur: WESENBERG-LUND (1939), GESSNER (1955, 1959), VOLLENWEIDER (1969), ILLIES (1978), KOHL & NICKLISCH (1988), OVERBECK & CHROST (1990), CHROST (1991), RHEINHEIMER (1991), FORD (1993), DOKULIL et al. (2001), JUNGWIRTH et al. (2003), DHEVENDARAN (2008), POLUNIN (2008).

Seit ihrer Gründerzeit wird die Limnologie in **Theoretische** und **Angewandte** Limnologie eingeteilt. Aus dem Lehrbuch wird hervorgehen, dass Grundlagen- und angewandte Forschung in der Limnologie so eng verzahnt sind, dass eine betonte Trennung beider Richtungen nur bedingt möglich ist. Ohne Grundlagenforschung ist die Angewandte Limnologie nicht entwicklungsfähig, wie auch umgekehrt die Theoretische Limnologie viele Anregungen und Forderungen aus dem angewandten Bereich erhält und umsetzt.

Die Theoretische Limnologie wird in **Allgemeine** und **Spezielle Limnologie** untergliedert. Die Allgemeine Limnologie behandelt die übergreifenden Themen der Gewässerökologie: ökologisch relevante Eigenschaften des Wassers, physiologische Ökologie der Süßwasserorganismen, limnische Populationsökologie (einschließlich Räuber-Beute-Verhältnisse und Konkurrenzprobleme), Grundlagen des Stoffhaushaltes und der Produktionsbiologie, sowie des Stoffabbaus und der Stoffkreisläufe der Binnengewässer, Charakterisierung der Belastungszustände, der Trophie und Saprobie. Die **Spezielle**

Limnologie geht von den limnischen Lebensräumen Grundwasser, Quellen, Fließgewässer und Standgewässer aus. Sie behandelt die Besonderheiten dieser Ökosysteme. Die Erkenntnisse der Allgemeinen Limnologie finden in der Speziellen Limnologie ihre Anwendung. Dieser Disziplin kommt eine besondere Bedeutung für den **Naturschutz** zu, was für ihre besondere Förderung spricht.

In diesem Lehrbuch stehen Spezielle und Angewandte Limnologie im Vordergrund. Die Allgemeine Limnologie ist, soweit notwendig und möglich, in die Behandlung der limnischen Lebensräume integriert. In der neueren deutschen Literatur wird die Allgemeine Limnologie in den Werken von LAMPERT & SOMMER (1999), UHLMANN & HORN (2001) und SCHWOERBEL & BRENDENBERGER (2005) behandelt. Der Allgemeinen Limnologie ist in der französischen Literatur („Limnologie générale“ von POURRIOT & MEYBECK 1995), in der spanischen Literatur („Limnología“ von MARGALEF 1993) und der englischen Literatur („Limnology“ von WETZEL 2001) jeweils ein eigenes Lehrbuch gewidmet.

3. Die limnischen Lebensräume als Ökosysteme

Ein **Ökosystem** umfasst das Wirkungsgefüge der Organismen untereinander und zu ihrer abiotischen Umwelt, welches offen und bis zu einem gewissen Grad zur Selbstregulation befähigt ist. Der Lebensraum wird zumeist physiographisch und topographisch als definierbar angenommen. Im Allgemeinen gelten folgende Merkmale für ein Ökosystem:

- (1) Nahrungsnetz bestehend aus den trophischen Ebenen Produzenten, Konsumenten und Destruenten; Aufnahme von Lichtenergie durch Autotrophe und Energieabgabe als Wärme durch Heterotrophe stehen im Gleichgewicht.
- (2) Stoffkreislauf und Energiefluss.
- (3) Artendiversität und Ausprägung von Lebensformen mit spezifischen Anpassungen an den gegebenen Lebensraum.
- (4) Interaktionen zwischen Organismen (Räuber-Beute-Beziehungen, Konkurrenz).
- (5) Interaktion zwischen abiotischen Faktoren und der Biozönose. Die Lebensräume und ihre Biozönosen sind von spezifischen Umweltfaktoren geprägt. Allerdings gibt es keine Vorherrschaft eines abiotischen Faktors, der ausschließlich die Biozönose prägt.
- (6) Möglichkeit der Selbstregulation des Systems, d. h., dass es nicht völlig abhängig von anderen Systemen sein darf.

Da die meisten Systeme die Möglichkeit zu einer Entwicklung oder zumindest Vervollständigung besitzen, wird dies auch von der Definition der Ökosysteme berücksichtigt, um die Veränderungen der Ökosysteme mit zu erfassen.

Die Gewässer-Ökosysteme erhalten ihr Hauptmedium, das Wasser, aus den **Niederschlägen**. Die Niederschläge können direkt (Himmelsseen, -weiher und episodische Flüsse), über den oberirdischen und/oder unterirdischen Abfluss die Gewässer speisen. Viele der kleinen Standgewässer erhalten ausschließlich durch den oberirdischen Ab-

fluss ihr Wasser. Ein häufiger Weg der Wasserspeisung der Gewässer verläuft jedoch unterirdisch. Das Niederschlagswasser dringt in den Boden ein, verbleibt dort kapillar gebunden oder versickert tiefer bis zu einer wasserstauenden Schicht und bildet das Ökosystem **Grundwasser**. Austretendes Grundwasser bildet das Ökosystem der **Quellen**. Abfließendes Quellwasser lässt einen Quellbach und im weiteren Verlauf ein **Fließgewässer** entstehen. Kleine Fließgewässer fließen zu größeren zusammen und lassen Flüsse und Ströme entstehen. Die meisten von ihnen münden in das Meer oder, um in unserer Kausalkette zu bleiben, in ein **Standgewässer** (See oder auch Weiher). Über Verdunstung und Niederschläge ist dieser Bildungsweg der Binnengewässer ein Teil des **Wasserkreislaufes**.

Vergleicht man nun die limnischen Lebensräume mit Hilfe der genannten Kriterien, so kommt man zu einer erstaunlichen Feststellung. Es lässt sich eine Parallelisierung des Grades der Erfüllung dieser Kriterien mit der Reihenfolge der Lebensräume im Bildungsweg des Wasserkreislaufes vornehmen.

Grundwasser:

- (1) Trophische Ebenen. Nicht alle vertreten, da fast keine Produzenten vorkommen.
- (2) Stoffkreislauf und Energiefluss. Bedingt erfüllt, da kaum Primärproduktion stattfindet. Nur gering ausgebildeter Energiefluss, welcher von Detritus und Bakterien meist nicht über niedere Metazoa, z. B. Turbellaria und Crustacea, hinausreicht.
- (3) Artendiversität. Vorkommen zahlreicher Arten mit spezifischen Anpassungen.
- (4) Interaktionen zwischen Organismen. Bedingt erfüllt, aufgrund geringer Individuendichten und wenig Prädatoren. Besiedler haben „Notstandsstrategien“ entwickelt.
- (5) Interaktionen zwischen Organismen und abiotischen Faktoren. Erfüllt. Aber Dominanz mehrerer abiotischer Faktoren, wie Dunkelheit, niedrige Temperaturen, Sauerstoffarmut, hohe CO₂-Konzentrationen, Nahrungsarmut und geringe Raumverfügbarkeit.
- (6) Selbstregulation. Vermutlich nicht erfüllt, da das Grundwasser ein stark von oberirdischen Ökosystemen abhängiger Lebensraum ist.

Abgrenzung: Aufgrund intensiver Austauschprozesse ist die Abgrenzung zum terrestrischen System und Quellen nicht eindeutig.

Quellen:

- (1) Trophische Ebenen. Alle vertreten, aber aufgrund des noch relativ hohen Eintrags allochthonen Materials (Laub, Totholz) dominieren die Konsumenten und Destruenten.
- (2) Stoffkreislauf und Energiefluss. Vermutlich nur bedingt erfüllt.
- (3) Artendiversität. Erfüllt.
- (4) Interaktionen zwischen Organismen. Erfüllt.
- (5) Interaktionen zwischen Organismen und abiotischen Faktoren. Erfüllt. Aber auch hier wirken dominante abiotische Faktoren, wie turbulente Strömung, niedrige Temperaturen, begrenzte Raumverfügbarkeit und insuläre Verteilung.
- (6) Selbstregulation. Bedingt erfüllt, da die Quellen direkt vom Grundwasser und vom allochthonen Stoffeintrag abhängig sind.

Abgrenzung: Topographisch eindeutig, allerdings teilweise mit schwer abgrenzbaren Übergängen zu Quellbach und terrestrischen Räumen.

Fließgewässer:

- (1) Trophische Ebenen. Alle vertreten. Die Dominanz der Prozesse ändert sich im Fließverlauf und dementsprechend ändern sich die Nahrungsbeziehungen.
- (2) Stoffkreislauf und Energiefluss. Bedingt erfüllt. Die Stoffkreisläufe finden sich hauptsächlich in Assoziation mit Habitatoberflächen (= Grenzflächen) im Biofilm und Hyporheal. Strömungsbedingt sind die Stoffkreisläufe spiralförmig auseinandergezogen.
- (3) Artendiversität. Erfüllt.
- (4) Interaktionen zwischen Organismen. Erfüllt.
- (5) Interaktionen zwischen Organismen und abiotischen Faktoren. Erfüllt. Hier wirkt ein dominierender abiotische Faktor, die Strömung. Das Gefälle und damit Strömung und Abfluss haben eine prägende Wirkung auf die Geomorphologie und Ökologie der Fließgewässer. Daneben spielen noch Licht, Nähr- und Kohlenstoffe eine wichtige Rolle.
- (6) Selbstregulation. Prinzipiell erfüllt, besonders in Sohlennähe und auf den Habitatoberflächen. Das Ökosystem wird aber durch ein inhärentes Störregime (Abflussschwankungen, Schadstofftransport) beeinflusst und über spezifische Pfade wiederbesiedelt.

Abgrenzung: Topographisch eindeutig, aber infolge des schwankenden Abflusses mit pulsierenden ober- und unterirdischen Grenzen. Die langen Ufer bewirken im Verhältnis zur geringen Größe des Wasserkörpers eine starke allochthone Beeinflussung der Fließgewässer, die allerdings flussabwärts abnimmt.

Standgewässer (Seen):

Alle 6 Kriterien sind erfüllt. Ihr Stoffhaushalt ist autochthon geprägt. Das Absinken der schwebenden Planktonorganismen aufgrund der Schwerkraftwirkung ist der bestimmende abiotische Faktor in Standgewässern, dessen Auswirkung jedoch meist die der Strömung im Fließgewässer nicht erreicht. Es sind die limnischen Ökosysteme, die den höchsten Grad an Vollständigkeit haben.

Abgrenzung: Topographisch eindeutig. Von allen Lebensräumen sind die Seen am vollständigsten abgeschlossene Systeme. Je kleiner Standgewässer sind (Tümpel, Kleinstgewässer), umso weniger erfüllen sie die Ökosystemkriterien.

Grundwasser, Quellen und auch noch Fließgewässer wurden vermutlich von der Oberfläche (Grundwasser) bzw. von Standgewässern aus besiedelt. Die Organismen mussten sich den jeweiligen Bedingungen der Ökosysteme anpassen und beeinflussen hier Stoffkreislauf und Energiefluss sowie die intra- und interspezifischen Interaktionen als auch die Interaktion mit der abiotischen Umwelt. Nicht nur die Entwicklung der Organismen wird von ihrer abiotischen Umwelt geprägt. Auch die Organismen können z. B. geomorphologische Prozesse beeinflussen und die Landschaft der Erde prägen.

Das System der limnischen Lebensräume ist durch den Wasserkreislauf begründet. In der Reihenfolge der Lebensräume, vom Grundwasser über Quellen und Fließgewässer bis hin zu den Seen, kommt es zu einer zunehmenden Komplettierung des Ökosystems. Der Wasserkreislauf schafft diese Lebensräume und gibt ihnen auch die Grundlage für die Besiedlung mit Organismen. Die limnologischen Betrachtungen beginnen daher mit dem Wasserkreislauf.

4. Der Wasserkreislauf

Übersichtsliteratur: BAUMGARTNER & REICHEL (1974), BAUMGARTNER & LIEBSCHER (1990), KORZUN et al. (1974), LVOVIČ (1974), MARCINEK & ROSENKRANZ (1996), OKI & KANAE (2006).

Die Wassermengen der Erde sind gewaltig und werden auf über 1,4 Milliarden km³ geschätzt (Tab. 1). Die Speicherung des Wassers im und auf dem Festland beträgt nur etwa 5 % der gesamten Wassermenge der Erde. Die Wassermenge des Süßwassers ist mit 35 Millionen km³ relativ gering. Dennoch ist die Bedeutung des Süßwassers enorm, da es nicht nur auf die Menge an Wasser ankommt, sondern auch auf die Verteilung. Das Süßwasser ist im Gegensatz zum Meer diffus verteilt und erreicht somit alle Gebiete des Festlandes.

Tabelle 1. Die Wassermengen der Erde. * Tiefe des Wasserkörpers bei gleichmäßiger Verteilung über einen eingeebneten Erdkörper. # vgl. Tab. 2. (Zusammengestellt nach Angaben von KORZUN et al. 1974, LVOVIČ 1974 aus BAUMGARTNER & LIEBSCHER 1990, OKI & KANAE 2006).

| | Wassermenge [km ³] | Anteil % | Tiefe* [m] | Wasser- verweilzeit |
|--|-----------------------------------|-------------|---------------|------------------------|
| Gesamtwassermenge der Erde | 1 385 984 610 ~1 400 000 000 | ~100 | 2 718 | 2 800 a |
| Wasser im Meer | 1 338 000 000 | 96,5 | 2 623 | 3 150 a |
| Süßwasser | 35 029 210 | 2,5 | 68 | # |
| Wasser in Gletschern und Schnee | 24 364 000 | 1,7 | 47,2 | 1 600 a |
| Grundwasser | 23 400 000 | 1,7 | | # |
| Oberflächenwasser der Binnen- gewässer (einschl. Sümpfe, Moore) | 189 990 | 0,01 | 0,4 | # |
| Bodenfeuchte | 16 500 | 0,001 | 0,3 | 1 a |
| Wasser in der Atmosphäre | 12 900 | 0,001 | 0,02 | 9 d |
| Wasser in den Lebewesen | 1 120 | 0,0001 | 0,002 | 1 d |
| Permafrost / Bodeneis | 300 000 | 0,02 | – | 10 000 a |

Tabelle 2. Verteilung des Wassers der Gletscher und Binnengewässer auf der Erde. (Zusammengestellt nach Angaben von KORZUN et al. 1974, LVOVIC 1974 aus BAUMGARTNER & LIEBSCHER 1990, OKI & KANAE 2006).

| | Wassermenge [km ³] | Anteil % | Wasserverweil- zeit |
|---------------------------------|-----------------------------------|----------|------------------------|
| Wasser in Gletschern und Schnee | 24 364 000 | 68,7 | 1 600 a |
| Grundwasser bis 800 m Tiefe | 4 200 000 | 12,0 | 1 400 a |
| Grundwasser > 800 m Tiefe | 4 200 000 | 12,0 | 300 a |
| Grundwasser in der Antarktis | 1 000 000 | 2,9 | – |
| Süßwasserseen | 125 000 | 0,34 | 17 a |
| Salzwasserseen | 104 000 | 0,28 | – |
| Fließgewässer | 1 250 | 0,003 | 16 d |
| Sümpfe, Moore | 11 470 | 0,03 | 5 a |

Der **Wasserkreislauf** bezieht sich aber nicht nur auf die **Speicherung** von Wasser, sondern auch auf den **Transport** des Wassers über die Erde. Nur etwa 6 % des Wasservorrates der Erde nehmen ständig am Wasserkreislauf teil. Die Verweildauer des Wassers ist im Meer, Grundwasser und in den Gletschern am längsten, in den Flüssen am geringsten (Tab. 1 und 2).

Der globale Wasserkreislauf mit dem entsprechenden **Wassermengentransport** ist in Abb. 2 graphisch dargestellt. Infolge der Wärmestrahlung der Sonne verdunstet (Übergang in die gasförmige Phase) ein relativ geringer Teil der Wasservorräte. Der größte Teil der **Verdunstung** findet über dem Meer statt. Die Atmosphäre enthält durch die Verdunstung ständig Wasserdampf (0,05 %). Innerhalb von etwa 10 Tagen wird der Wasserdampf der Atmosphäre (**Luftfeuchtigkeit**) ausgetauscht und geht in den Niederschlag ein. Der aufsteigende Wasserdampf bildet bei Abkühlung meist in der Troposphäre, zum Teil auch in der Strato- und Mesosphäre Wolken. Die Kondensierung des Wasserdampfes zu Wolken (flüssige Phase) ist ein komplexer Vorgang, der an das Vorhandensein von Kondensationskeimen gebunden ist. Die Wolken bestehen aus schwebefähigen Wassertropfen oder Eiskristallen. Die sich über dem Meer gebildeten Wolken werden teils bis zum Festland verfrachtet. Aber auch hier kommt es zu Wolkenbildung. Verschmelzen die kleinen Tropfen zu größeren, dann fallen sie als **Niederschlag** in Form von Regen oder Schnee zur Erde. Der größte Teil der marinen Verdunstung fällt als Niederschlag auf das Meer zurück. Nur etwa 10 % der marinen Verdunstung wird als Wasserdampf zum Festland verfrachtet und fällt dort als Niederschlag, so dass 36 % der festländischen Niederschläge Fremdzufuhr darstellen.

Wichtig für die Limnologie sind die auf das Festland fallenden Niederschläge. Trifft der Niederschlag zunächst auf die Bodenoberfläche verdunstet er, fließt oberflächlich ab oder versickert. Der Teil der unmittelbar verdunstet heißt Evaporation. Das von den Pflanzen aufgenommene Wasser wird als Transpiration wieder an die Atmosphäre abgegeben.

Evaporation + Transpiration = Evapotranspiration
(festländische Wasserverdunstung)

Die Größenordnung des **Oberflächenabflusses** ist abhängig von der Bodenbeschaffenheit und der Vegetation. Bei naturnaher Vegetation fließen etwa 15 % der Niederschläge oberflächlich ab. Das übrige Wasser dringt in den Boden ein (**Infiltration**) und wird als **effektiver Niederschlag** bezeichnet. Davon wird ein Teil an den Boden gebunden (**Bodenwasser**). Dies geschieht als

- hyroskopisches Wasser, das an die Bodenteilchen adsorbiert ist;
- Häutchenwasser, das über dem hyroskopischen Wasser einen weiteren Wassermantel bildet (hyroskopisches + Häutchenwasser = Haftwasser);
- Porenwinkelwasser, füllt die Winkel von unregelmäßig gestalteten Poren im Boden aus und ist mit einem Unterdruck gebunden, bildet also ein Porensystem aus;
- Porensaug- oder Kapillarwasser steigt gegen die Schwerkraft in dem Porensystem (bei Bodenpartikeln mit ≤ 5 mm Korngröße) nach oben auf und verbindet Boden und Grundwasser. Kapillarwasser, das keine Verbindung zum Grundwasser hat, heißt schwebendes Kapillarwasser.

Ein Teil des versickernden Wassers wurde im Laufe der Erdgeschichte an Gesteine gebunden. Geochemische Prozesse, wie die Verwitterung des Anhydrits zu Gips, verbrauchen Wasser, so dass der Wassergehalt der Lithosphäre (= **Bergfeuchte**) schwanken kann. Der Wassergehalt der Lithosphäre macht immerhin etwa 38 % des gesamten Wasservorrates der Erde aus. Dieses Wasser steht dem Kreislauf nicht zur Verfügung und erscheint auch nicht in den Bilanzen.

Dieses Bodenwassersystem stellt noch keinen limnischen Lebensraum dar, steht aber dennoch biologisch mit aquatischen Lebensräumen in Verbindung. Bei der evolutiv erfolgten Besiedlung des Landes durch Wasserorganismen war der Boden mit seinem Bodenwasser eine wichtige Primär- und Übergangsstation. Noch heute leben echte Wassertiere, wie viele Protozoen und niedere Metazoen (z. B. Rotatorien), im Boden. Die großen Poren des Bodens sind gesättigt mit Wasserdampf, so dass die Austrocknungsgefahr gemindert ist. Ist der Boden wassergesättigt, so dringen die Niederschläge über die Bodenwasserzone hinaus tiefer in das Erdreich ein, bis sie auf eine wasserundurchlässige Schicht stoßen. So entsteht das **Grundwasser**. Es ist im Gegensatz zum Bodenwasser ein zusammenhängender Wasserkörper, der tropfbar ist und der Schwerkraft folgt. Die Grundwasserbildung findet fast immer über der Bodenwasserzone statt, wobei die Struktur der Bodenoberfläche, die Bodenart und das Bodenwasser die wichtigsten Steuerelemente sind.

Da die wasserstauenden Schichten selten parallel zur Erdoberfläche verlaufen, ist Grundwasser meistens fließend. Grundwasserströme können unterirdisch Flüsse, Seen und auch die Meere erreichen, wie auch umgekehrt Grundwasser durch Versickerungen der Fließgewässer in den Untergrund entstehen kann (Abb. 3). Wasser versickerte in früheren geologischen Perioden bis zu 800 m tief und bildet das noch heute vorhandene **Tiefengrundwasser** (= fossiles Grundwasser). Die tiefsten Wasserstände stehen bis zu 2000 m und mehr unter der Erdoberfläche. So liegen unter der Sahara große Areale ($2 \cdot 10^6$ km²) mit $\sim 75 \cdot 10^3$ km³ fossilem Grundwasser aus dem Pleistozän (ge-