Zeitschrift: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern

Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft in Bern

Band: 38 (1981)

Artikel: Primärproduktion und Phytoplankton im Bielersee : Berechnung der Tagesprimärproduktion aus Kurzzeitmessungen

Autor: Friedli, Peter / Tschumi, Pierre-André

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-318469

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 24.11.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Peter Friedli, Pierre-André Tschumi

Primärproduktion und Phytoplankton im Bielersee: Berechnung der Tagesprimärproduktion aus Kurzzeitmessungen

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung und Problemstellung 87

2. Material und Methoden 90
2.1. Physikalische Parameter 90
2.2. Chemische Parameter 91
2.3. Biologische Parameter 91
2.4. Abkürzungen 93
2.5. Berechnungsweise der PP_{SA-SU} und der PP_{24h} 94
2.5.1. Versuch III 94
2.5.2. Versuche I, II, IV 94

3. Der Bielersee 95

4. Ergebnisse und Diskussion 97
4.1. Thermik 97
4.2. Sichttiefe 98
4.3. Unterwasserlichtverhältnisse 99
4.4. Sauerstoff 99
4.5. Phosphor 100
4.6. Stickstoff 102
4.7. Biomasse der Produzenten 103
4.7.1. Algenfrischgewicht 105
4.7.1.1. Cyanophyceen (Blaualgen) 105
4.7.1.2. Chrysophyceen (Goldalgen) 108
4.7.1.3. Diatomeen (Kieselalgen) 108
4.7.1.4. Dinophyceen (Panzerflagellaten) 108
4.7.1.5. Chlorophyceen (Grünalgen) 109
4.7.1.6. Conjugatae (Joch- oder Zieralgen) 109
4.7.1.7. Euglenophyceen (Augenflagellaten) 109
4.7.1.8. Cryptophyceen 109
4.7.1.9. Cysten 110
4.7.2. Chlorophyll a und Phaeophytin 110

Adresse der Autoren:
Dr. Peter Friedli / Prof. Dr. Pierre-André Tschumi, Abteilung für Ökologie und Umweltbiologie, Zoologisches Institut der Universität Bern, Sahlistrasse 8, CH-3012 Bern

4.8. Die Primärproduktion der Biozönose 112
4.8.1. Charakteristik der Probetage 112
4.8.2. Die flächenspezifische Tagesprimärproduktion (PP_{SA-SU}) und die flächenspezifische Produktion in 24 Stunden (PP_{24h}) 115
4.8.3. Die Variabilität des Unterschätzungsgrades 118
4.8.4. Ursachen für die Unterschätzung der aus dem Standartversuch III berechneten PP_{SA-SU} und PP_{24h} 120
4.8.4.1. Der Wirkungsgrad der Primärproduktion 120
4.8.4.2. Die Oberflächenhemmung der Primärproduktion 121
4.8.4.3. Die Ausdehnung der trophogenen Zone im Tagesverlauf und der V/O-Quotient 122
4.8.4.4. Die Tagesperiodik der Primärproduktion 123
4.8.5. Möglichkeiten zur Berechnung der PP_{SA-SU} und der PP_{24h} aus Kurzzeitversuchen während einer Standardexpositionsperiode 126
4.8.5.1. Die Ermittlung der NP_{SA-SU} aus Kurzzeitmessungen 126
4.8.5.2. Die Ermittlung der BP_{SA-SU} aus Kurzzeitmessungen 129
4.8.5.3. Die Ermittlung der Re_{SA-SU} und der Re_{24h} aus Kurzzeitmessungen 130
4.8.5.4. Die Ermittlung der NP_{24h} aus Kurzzeitmessungen 131
4.8.6. Die Jahresprimärproduktion im Seejahr 1975/76 131
4.9. Die Entwicklung des Bielersees von 1930 bis 1980 132

5. Zusammenfassung 133

6. Résumé 135

7. Summary 136

8. Literaturverzeichnis 137

9. Spezielle Literatur über den Bielersee 142

10. Verdankungen 143

Abstract

In the eutrophic Lake Biel, Switzerland, 3 short period primary production experiments (sunset-sunrise; sunrise-noon; noon-sunset) were carried out at 3 week intervals from March 1975 to March 1976. Daylight production and 24 hour production were estimated by summing the results of the short period experiments. On the same day gross and net primary production and respiration were also measured between 0900–1500 (standard exposure period). Using total incident radiation values and assuming a constant respiration rate the standard production results were extrapolated to the daylight and the 24 hour periods. These values clearly underestimate the values obtained from the short period experiments. Simultaneously to the primary production experiments other important biotic and abiotic parameters were measured – temperature, Secchi disk depth, total incident radiation, vertical transmission, O_2, PO_4-P, NO_3-N, chlorophyll a, algal fresh weight, and phytoplankton succession. In the course of the last 50 years the trophic state of Lake Biel has changed from oligo-mesotrophic to eutrophic conditions due to increasing nutrient inflow. Following the onset of phosphorus elimination in most plants within the drainage area of Lake Biel a marked decrease in its oxygen consumption rates and phosphorus concentrations could be measured.

1. EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG

An vielen Schweizer Seen wurde im Laufe dieses Jahrhunderts eine rasch fortschreitende Eutrophierung (Überdüngung) der Gewässer festgestellt, eine direkte Folge der zunehmenden Besiedlungsdichte und der wirtschaftlichen Aktivität. Als Ursache wurde der erhöhte Nährstoffeintrag ermittelt, wobei insbesondere dem in den meisten Seen für das pflanzliche Wachstum als Minimumfaktor wirkenden Phosphor eine entscheidende Rolle zukommt. Die drei wichtigsten Quellen sind die menschlichen Ausscheidungen, polyphosphathaltige Waschmittel und die Erosion bzw. Auswaschung landwirtschaftlich intensiv genutzter Böden. Der relative Anteil dieser Hauptquellen variiert von Region zu Region beträchtlich und ist vom Reinigungsgrad der Siedlungsabwässer und von der Intensität der landwirtschaftlichen Nutzung des Einzugsgebietes eines Sees abhängig. So stammten 1973/74 im Bielersee 87 % des Phosphors und 45 % des Stickstoffs aus den durch Gewässerschutzmassnahmen relativ gut erfassbaren Siedlungsabwässern und 13 % des Phosphors bzw. 55 % des Stickstoffs aus den mit Kläranlagen nicht erfassbaren landwirtschaftlich genutzten Böden [66].

Die zunehmende Belastung stehender Gewässer mit anorganischen Nährstoffen äussert sich in einer erhöhten Primärproduktion, also in einer starken Vermehrung und einem gesteigerten Wachstum der Algen und submersen Wasserpflanzen. Damit verbunden ist eine ganze Reihe von direkten und indirekten Folgeerscheinungen: Veränderung der Wasserfarbe von blau zu bräunlich-grün, Abnahme der Transparenz,

Auftreten von Algenblüten, sommerlicher Sauerstoffschwund im Tiefenwasser, Faulschlammbildung sowie Freisetzung von Schwefelwasserstoff und Methan am Grund der Gewässer, Rücklösung von Nährstoffen aus dem Seebodenschlamm, qualitative und quantitative Veränderungen beim Phytoplankton, Zooplankton und Fischbestand, Beeinträchtigung der Qualität von Trink- und Gebrauchswasser, Behinderungen des Badebetriebes und der Schiffahrt durch Veralgung und Verkrautung der Seeufer, Gefährdung der Schönheit und des Erholungswertes einer Seenlandschaft.

Der Bielersee wird seit über 20 Jahren vom Kantonalen Laboratorium für Gewässerschutz in Bern regelmässig untersucht. Seit 1972 wird an der Universität Bern zudem ein teilweise vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung finanziertes Projekt bearbeitet, dessen Ziel die Erforschung der Produktionsbiologie und der Chemie des Ökosystems Bielersee ist[1].

Über den trophischen Zustand des Sees vor 1960 sind nur spärliche Angaben vorhanden. Der See muss zu Beginn dieses Jahrhunderts noch oligotroph gewesen sein. So schreibt Schneider [72], dass um 1900 der See eine "tiefblaue Färbung" aufgewiesen und der Schlamm noch "wie blauer Lehm" ausgesehen habe. Heute ist der See häufig bräunlichgrün, und der Schlamm ist schwarz-grau. Der Berner Biologe Louis [41] stellte im Jahre 1920 in der Region zwischen der St. Petersinsel und Ligerz Sichttiefen von 8 m (März) und 12 m (Oktober) fest. In den vergangenen Jahren wurden im Frühjahr und Herbst höchstens noch halb so grosse Werte gemessen. Weitere für eine Beurteilung des Eutrophierungsprozesses äusserst wertvolle Untersuchungen stammen von 1930/31 (Minder [47]), von 1951 (Thomas [85]) und von 1953 bis 1955 (Nydegger [54]). Der Vergleich rezenter Seedaten mit den Messwerten dieser Autoren zeigt, dass der Trophiegrad des Sees in den vergangenen 50 Jahren stark zugenommen hat (vgl. Kapitel 4.9). Wie schnell sich Gewässerschutzmassnahmen auf den Zustand des Bielersees auswirken, kann unser materiell und personell aufwendiges Forschungsprogramm zum Teil abklären. Neben Messungen möglichst vieler für den Trophiegrad relevanter Parameter an einer oder mehreren Probestellen des Sees sind auch regelmässige Untersuchungen an den wichtigsten Zuflüssen und am Abfluss erforderlich. Zahlreiche Probleme methodischer Art mussten vorerst gelöst werden. Aus dem routinemässig durchgeführten Programm seien hier nur einige Parameter und ihre Aussagekraft aufgeführt:

Die Messung der Sichttiefe und der Lichtintensität unter Wasser erlauben Aussagen über die Trübung des Wassers. Vertikale Temperaturprofile geben Auskunft über die Schichtungsverhältnisse im See. Sie erlauben auch Rückschlüsse auf die Einschichtungstiefe der Zuflüsse. Nährstoffprofile helfen mit, die trophischen Bedingungen im See zu charakterisieren. Regelmässig aufgenommene Sauerstoffprofile zeigen den Abbau des anfallenden organischen Materials an. Aus den Chlorophyllkonzentrationen und den unter dem Mikroskop bestimmten, ausgezählten und vermessenen Algen wird die

1 Eine Zusammenstellung verschiedener im Rahmen dieses Projektes entstandener Arbeiten und Publikationen findet sich im Literaturverzeichnis und in der daran anschliessenden Liste.

Biomasse der Primärproduzenten ermittelt. Aus dem ebenfalls mikroskopisch bestimmten und ausgezählten Zooplankton lassen sich die Sekundärproduktion und damit die Nahrungsgrundlage der Fische errechnen. Die Basis aller quantitativen Berechnungen zur Erstellung einer Nahrungspyramide und zur Beurteilung des Trophiegrades eines Sees bilden genaue Messungen der Primärproduktion. Über damit zusammenhängende methodische Untersuchungen und unsere wichtigsten Ergebnisse soll in der folgenden Arbeit berichtet werden.

Primärproduktionsmessungen werden am Bielersee erst seit 1972 durchgeführt. In den Jahren 1972/73 wurden gleichzeitig an bis zu vier Probestellen in monatlichen Abständen die Bruttoproduktion, Nettoproduktion und Respiration der Planktonbiozönose während einer sechsstündigen, mehr oder weniger symmetrisch zum Mittag liegenden Expositionsperiode gemessen [13/58]. Aufgrund der Resultate dieser Messungen wurde die Primärproduktion ab 1974 nur noch an der tiefsten Probestelle vor Tüscherz (Abb. 1) während einer Standardexpositionsperiode von 09.00 bis 15.00 Uhr gemessen [14/87]. Diese Expositionsperiode hat sich für die Verhältnisse am Bielersee und bei Verwendung der von Tschumi et al. [88] modifizierten Sauerstoffmethode nach Gaarder und Gran [15] bewährt. Ein Einfluss versuchsbedingter Artefakte während der Vegetationszeit (z. B. Bakterienwachstum an den Flaschenwänden, Erschöpfung vorhandener Nährstoffe, Hemmung der Assimilation durch Exkretionsprodukte, Verhinderung der Planktonmigration und Wasserzirkulation) konnte nicht nachgewiesen werden, und auch die im Winter gemessenen Produktions- und Respirationswerte erwiesen sich als signifikant.

Je nach Gewässertyp und verwendeter Messmethode haben sich an anderen Seen kürzere, längere oder ähnliche Expositionsperioden als optimal erwiesen (vgl. z. B. Zusammenstellung bei Anderson [2] oder bei Jones und Ilmavirta [31]). Unabhängig von der Dauer der Expositionsperiode müssen derartige Kurzzeitversuche jedoch auf die Tagesprimärproduktion und auf die Primärproduktion in 24 Stunden extrapoliert werden. Zur Extrapolation werden verwendet: Empirisch ermittelte Umrechnungsfaktoren [26], das Verhältnis der Expositionsdauer zur Tageslänge [7], das Verhältnis der Globalstrahlung während des Kurzzeitversuches zur Globalstrahlung des ganzen Tages [z. B. 28/30/34/38/70], die Verdoppelung von Resultaten aus Halbtagesmessungen [23/36/45] und theoretische Modelle [z. B. 11/83/93]. Am genauesten lässt sich die Tagesproduktion durch Aufsummieren von Produktionswerten aufeinanderfolgender Kurzzeitmessungen ermitteln [16/76/86]. Diese aufwendige Methode ist jedoch für regelmässige Routinemessungen kaum anwendbar und muss meist auf wenige, exemplarische Versuchstage pro Jahr beschränkt bleiben [24/26/95].

Am Bielersee wurden die Bruttoproduktion bisher proportional zur Globalstrahlung und die Respiration proportional zur Zeit auf die Tageswerte umgerechnet (Kapitel 2.5.1.). Dabei stellten sich folgende Fragen:

1. Wie gross ist die Produktion und Respiration der Biozönose a) von Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang? b) von Sonnenuntergang bis Sonnenuntergang (24 Stunden)?

2. Unterscheiden sich die aus dem Standardversuch extrapolierten Tageswerte von den effektiv gemessenen Tageswerten?
3. Gibt es Möglichkeiten, die Tageswerte aus den Resultaten des Standardversuches genauer zu berechnen als bisher?

Zur Abklärung dieser Fragen wurden während eines Seejahres von März 1975 bis März 1976 in dreiwöchigem Abstand die Primärproduktion und die wichtigsten produktionsbestimmenden Faktoren an der Probestelle vor Tüscherz (Abb. 1) über jeweils 24 Stunden gemessen.

2. MATERIAL UND METHODEN

2.1. Physikalische Parameter

Die Globalstrahlung wurde mit einem Schwarzflächenpyranometer (Solarimeter CM 6) bei Nidau gemessen und von einem Integrator (CC 1; beide Geräte von Kipp & Zonen, Delft, Holland) aufsummiert und halbstündlich ausgedruckt. Der photosynthetisch aktive Energieanteil der Globalstrahlung (400–700 nm) wurde gleich wie bei Gächter [16] unter Berücksichtigung des vom Sonnenstand und vom Bewölkungsgrad abhängigen Reflexionsverlustes berechnet [67].

Die Extinktions- und Transmissionsmessungen wurden stets zwischen 10 bis 15 Uhr mit einem Unterwasserfotometer der Firma Philipp Schenk, Wien, in Kombination mit Farbfiltern der Firma Schott, Mainz, durchgeführt. Als Messgerät diente ein Multimeter "Model 45 4 Digit" der Firma Data Technology Corporation, Santa Ana, Cal., USA. Die Messungen wurden in Meterabständen bis zu maximal 23 m vorgenommen. Während der Stagnation wurden die prozentualen Transmissionen auf den unmittelbar unter der Wasseroberfläche gemessenen Wert bezogen. Während der Zirkulation beziehen sich die Transmissionswerte dagegen auf einen Oberflächenwert, der durch Regression aus den Messwerten ab 1 m Tiefe ermittelt wurde [97].

Die Sichttiefe wurde mehrmals täglich nach den Empfehlungen von Sauberer [67] mit einer Secchischeibe (Ø 30 cm) und einem ins Wasser getauchten Rohr gemessen.

Die Temperatur des Wassers wurde während der Stagnationsperiode fünfmal und während der Zirkulationsperiode mindestens dreimal in 24 Stunden in den Tiefenstufen 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12,5, 15, 17,5, 20, 25, 30, 35, 40, 45, 50, 55, 60, 65, 70 m und mit zusätzlichen Messungen im Bereich der Sprungschicht gemessen. Die Werte des elektrischen Temperaturmessgerätes wurden mit einem Kippthermometer der Firma Büchi, Bern, in 0 und 70 m geeicht.

Die meteorologischen Daten wurden fünfmal in 24 Stunden nach den Empfehlungen von Sauberer [67] registriert und durch Angaben der Meteorologischen Zentralanstalt (Messstation Biel) ergänzt.

Die hydrologischen Daten wurden uns vom Eidg. Amt für Wasserwirtschaft [9] und von den Bernischen Kraftwerken zur Verfügung gestellt.

2.2. Chemische Parameter

Die Proben für die chemischen Analysen wurden mittels einer PVC-Schöpfflasche des Typs Friedinger aus den Tiefen 0, 1, 2, 3, 5, 10, 15, 20, 25, 30, 40, 50, 60 und 70 m entnommen. Weitere chemische Parameter wurden im gleichen Jahr vom Institut für anorganische Chemie der Universität Bern (unpubl.) und vom Kantonalen Laboratorium für Gewässerschutz, Bern (unpubl.), gemessen.

Die Sauerstoffbestimmung erfolgte mit der nach Tschumi et al. [88] modifizierten Methode von Winkler [99].

Der anorganisch gelöste Phosphatphosphor im filtrierten Probewasser (Millipore HA 0,45 μm) wurde aufgrund der Empfehlungen von Vogler [90] mittels der Methode von Murphy und Riley [51/52] bestimmt. Die Proben wurden auf dem See mit Trockeneis in vorher mit konz. H_2SO_4 und A. bidest. behandelten Polyäthylenflaschen tiefgefroren und im Labor während maximal 10 Tagen bei –20° C aufbewahrt [6/40/71]. Vergleichsmessungen mit nicht gefrorenen Proben ergaben auch nach mehreren Wochen Aufbewahrungszeit nur unwesentliche Verluste, die im Vergleich zu den Verlusten, wie sie sonst in ungefrorenen Proben während eines mehrstündigen Transportes zum Labor entstehen, unbedeutend waren [14].

Die Proben für den Nitratstickstoff wurden stets zur selben Tageszeit (06.00 bis 08.00 Uhr) und zusammen mit denjenigen für den anorganisch gelösten Phosphatphosphor entnommen, gefroren, aufbewahrt und analysiert. Zur Analyse wurde die Methode von Scheringa [50/68/69] verwendet.

2.3. Biologische Parameter

Die Chlorophyll a-Konzentrationen wurden zweimal innerhalb von 24 Stunden (1. Tag: etwa 2 Std. vor Sonnenuntergang = Probe A; 2. Tag: etwa 10 Uhr = Probe M) aus den Tiefen 0, 1, 2, 3, 5, 10 m und in einer integrierenden Schlauchmischprobe [42/59/84] von 0–10 m bestimmt. Die auf dem See filtrierten (Whatman GF/C, 1 ml 2 %-Magnesiumhydroxidcarbonatsuspension, Mehrfachfiltrierapparat der Firma Hölzel, München) Proben wurden sofort mit Trockeneis tiefgefroren und im Labor bei –20° C im Dunkeln aufbewahrt. Der Aufschluss und die Extraktion des Chlorophylls erfolgte während 3 Minuten in 90 % Aceton mit einem Hochgeschwindigkeitshomogenisator (Firma Du Pont/Sorvall, Newtown, Conn., USA) bei 50 000 U/min [21/44]. Zur Berechnung der photometrisch gemessenen Chlorophyll- und Phaeophytinkonzentrationen wurden die Formeln von Golterman et al. [22] verwendet.

Das Phytoplankton wurde gleichzeitig mit den Chlorophyllproben als Schlauchmischproben von 0–10 m entnommen und mit Lugolscher Lösung [94] fixiert. Die Proben wurden am Umkehrmikroskop [42/89] ausgezählt und die Biomasse der einzelnen Arten mittels der berechneten Zellvolumina [14] bestimmt.

Die Primärproduktion wurde mittels der von Pütter [60] und Gaarder und Gran [15] erstmals beschriebenen Sauerstoffmethode gemessen. In allen Tiefenstufen (0, 1, 2, 3, 5, 10 m) wurden Mehrfachmessungen (je 3 Null-, Hell- und Dunkelflaschen; Volumen 120 ml) durchgeführt [13] und alle Schritte von der Wasserentnahme auf dem See bis zur Titration im Labor streng standardisiert [88]. Dabei erhielten wir eine vorwiegend vom Sestongehalt abhängige Methodenstreuung[2] von 0,03 mg O_2/1 im Sommer, von 0,005 mg O_2/1 im Frühjahr und Herbst und von < 0,005 mg O_2/1 im Winter [14]. An den 18 Probetagen des Seejahres 1975/76 wurden je vier Versuche (Tab. 1: I–IV) angesetzt. Die flächenspezifischen Produktions- und Respirationswerte der Biozönose wurden nach der Trapezregel aus den Mittelwerten der einzelnen Tiefenstufen linear interpoliert. Zur Umrechnung des freigesetzten Sauerstoffs in Kohlenstoff wurde der aus der erweiterten Assimilationsgleichung nach Stumm und Morgan [81] berechnete photosynthetische Quotient von 1,3 verwendet.

$$106\ CO_2 + 16\ NO_3^- + HPO_4^{2-} + 122\ H_2O + 18\ H^+ \text{ (+ Spurenelemente; Energie)}$$

$$\underset{R}{\overset{P}{\rightleftharpoons}} \underset{\text{Algenprotoplasma}}{\left\{ C_{106}H_{263}O_{110}N_{16}P_1 \right\}} + 138\ O_2$$

Tabelle 1: Pro Versuchstag ausgeführte Primärproduktionsversuche: Bezeichnung, gemessene Parameter und Expositionszeiten (Abkürzungen vgl. Kapitel 2.4.)

Table 1: Measurements of primary production on each sampling date: Symbol of exposure periods, measured parameters and duration of exposure periods (for abbreviations see chapter 2.4.)

Periode	Parameter	Exp. zt.
I	Re_I	SU–SA
II	BP_{II}, Re_{II}, NP_{II}	SA–12.00
III	BP_{III}, Re_{III}, NP_{III}	09.00–15.00
IV	BP_{IV}, Re_{IV}, NP_{IV}	12.00–SU

2 Methodenstreuung = $s_M = \sqrt{\frac{\Sigma\,(SQ)}{\Sigma\,(F)}}$; SQ = Summe der Abweichungsquadrate; F = Freiheitsgrade

2.4. Abkürzungen / abbreviations

BP	=	Bruttoproduktion / gross primary production
Chl a	=	Chlorophyll a / chlorophyll a
E	=	Globalstrahlung / total incident radiation
Exp.zt.	=	Expositionszeit bzw. Expositionsdauer der PP-Versuche / duration of primary production experiments
FG	=	Frischgewicht des Phytoplanktons / phytoplankton freshweight
NP	=	Nettoproduktion / net primary production
Phaeo	=	Phaeophytin / phaeophytin
PP	=	Primärproduktion / primary production
PQ	=	Photosynthetischer Quotient / photosynthetic quotient
Re	=	Respiration / respiration
SA	=	Sonnenaufgang / sunrise
ST	=	Sichttiefe / Secchi disk depth
SU	=	Sonnenuntergang / sunset
T	=	Tageslänge (SA–SU) / day length (SA–SU)
tr.Z.	=	Trophogene Zone / trophogenic layer
WG	=	Wirkungsgrad der PP / efficiency of primary production
z_{opt}	=	Tiefe der maximalen PP / depth of maximum production rate
24 h	=	Tageslänge (SU–SU) / 24 hour period (SU–SU)
I	=	Expositionsperiode von SU–SA / exposure period from sunset to sunrise
II	=	Expositionsperiode von SA–12.00 / exposure period from sunrise to 12.00
III	=	Standardexpositionsperiode von 09.00–15.00 / standard exposure period from 09.00 to 15.00
IV	=	Expositionsperiode von 12.00–SU / exposure period from 12.00 to sunset

2.5. Berechnungsweise der PP_{SA-SU} und der PP_{24h}

2.5.1. Versuch III

Die PP der Biozönose während der Standardexpositionsperiode III wurde nach (1)–(6) auf die PP_{SA-SU} und die PP_{24h} umgerechnet:

$$BP_{SA-SU} = \frac{BP_{Exp.\ zt.\ (III)}}{E_{Exp.\ zt.\ (III)}} \cdot E_{SA-SU} \qquad (1)$$

$$Re_{SA-SU} = \frac{Re_{Exp.\ zt.\ (III)}}{Exp.\ zt.\ (III)} \cdot T \qquad (2)$$

$$NP_{SA-SU} = BP_{SA-SU} - Re_{SA-SU} \qquad (3)$$

$$BP_{24h} = BP_{SA-SU} \qquad (4)$$

$$Re_{24h} = \frac{Re_{Exp.\ zt.\ (III)}}{Exp.\ zt.\ (III)} \cdot 24h \qquad (5)$$

$$NP_{24h} = BP_{24h} - Re_{24h} \qquad (6)$$

Die nach 2.5.1. erhaltenen Werte werden als "berechnete" Tagesbruttoproduktion (1), Tagesrespiration (2), Tagesnettoproduktion (3) bzw. als "berechnete" Bruttoproduktion in 24 Stunden (4), Respiration in 24 Stunden (5), Nettoproduktion in 24 Stunden (6) bezeichnet und sind direkt mit den in früheren Jahren [58/87] bestimmten Werten vergleichbar.

2.5.2. Versuche I, II, IV

Die mittels der Versuche I, II und IV bestimmte PP_{SA-SU} bzw. PP_{24h} wurde nach (7)–(12) ermittelt:

$$BP_{SA-SU} = BP_{II} + BP_{IV} \qquad (7)$$

$$Re_{SA-SU} = Re_{II} + Re_{IV} \qquad (8)$$

$$NP_{SA-SU} = NP_{II} + NP_{IV} = BP_{SA-SU} - Re_{SA-SU} \qquad (9)$$

$$BP_{24h} = BP_{SA-SU} = BP_{II} + BP_{IV} \qquad (10)$$

$$Re_{24h} = Re_I + Re_{II} + Re_{IV} \quad (11)$$

$$NP_{24h} = BP_{24h} - Re_{24h} = NP_{SA\text{-}SU} - Re_I \quad (12)$$

Die nach 2.5.2. erhaltenen Werte werden als "gemessene" Tagesbruttoproduktion (7), Tagesrespiration (8), Tagesnettoproduktion (9) bzw. als "gemessene" Bruttoproduktion in 24 Stunden (10), Respiration in 24 Stunden (11) und Nettoproduktion in 24 Stunden (12) bezeichnet.

Die Beschränkung auf nur drei Expositionsperioden zur Ermittlung der "gemessenen" PP und auf die wichtigsten produktionsbestimmenden Faktoren stellt einen Kompromiss dar zwischen den wünschbaren Messungen in Form von wenigstündigen, aufsummierten Kurzzeitexperimenten über mindestens 24 Stunden mit möglichst vielen, mehrmals täglich erfassten und für die PP entscheidenden Zusatzparametern einerseits und dem mit den vorhandenen Mitteln realisierbaren Aufwand andererseits.

3. DER BIELERSEE

Der stark windexponierte Bielersee (Abb. 1/Tab. 2) liegt am Südfuss des Juras im Schweizerischen Mittelland. Die St. Petersinsel unterteilt den See in die zwei kleineren Teilbecken von Neuenstadt und Lüscherz und in das Hauptbecken von Tüscherz. Die ursprünglichen natürlichen Zuflüsse sind die Schüss und der Twannbach aus dem Jura, sowie die Zihl aus dem Neuenburgersee. Anlässlich der 1. Juragewässerkorrektion (JGK) wurde im Jahre 1878 die Aare, die vormals direkt von Aarberg nach Büren floss, durch den Aare-Hagneck-Kanal in den See eingeleitet, wodurch die Menge des Zuflusswassers von rund 50 auf 240 m^3/s [9] erhöht wurde. Heute gelangen nach Santschi

Tabelle 2: Charakteristische Daten des Bielersees

Table 2: Characteristics of Lake Biel

Geographische Lage		47°05'N / 7°10'E
Mittlerer Pegel		429 m ü. M.
Oberfläche		39,3 km^2
Uferlänge		46,8 km
Volumen		1,2 km^3
Maximale Länge		15 km
Maximale Breite		4 km
Mittlere Breite		2,6 km
Maximale Tiefe		74 m
Mittlere Tiefe		30 m
Einzugsgebiet		8305 km^2
Einwohner im Einzugsgebiet	ca.	1 Mio.
Mittlere Abflussmenge (1904–1980)		240 m^3/s
Theoretische mittlere Wassererneuerungszeit	ca.	60 Tage

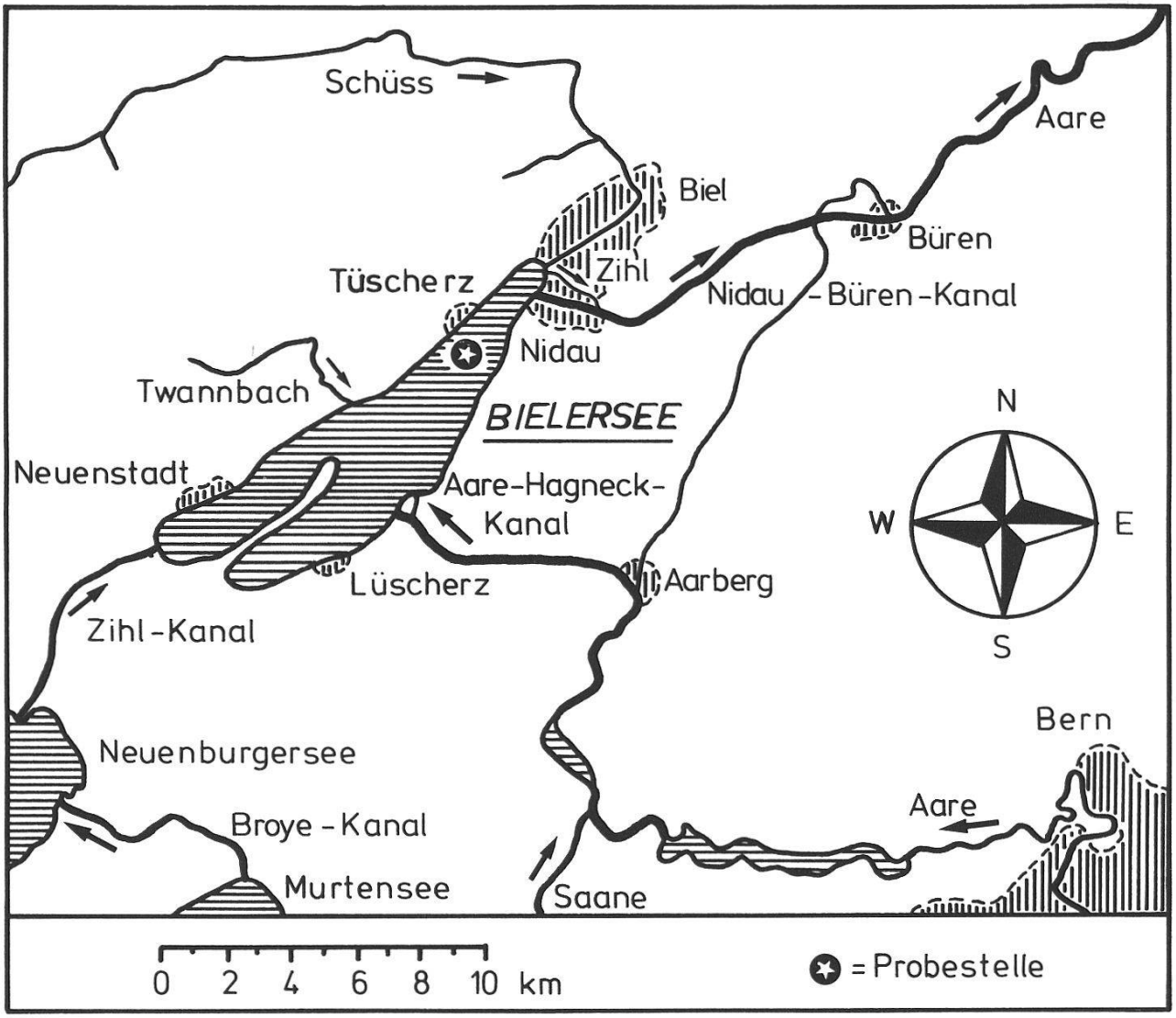


Abb. 1: Der Bielersee mit seinen Zuflüssen, dem Abfluss und der Probestelle

Fig. 1: Lake Biel with its tributaries, the outlet and the sampling station

[65] im langjährigen (1904 bis 1975) Mittel 76,5 % (185 m^3/s) des Zuflusswassers durch den Aare-Hagneck-Kanal, 21,0 % (50 m^3/s) durch den Zihlkanal und 2,5 % (5,7 m^3/s) durch die Schüss in den See. Den Hauptabfluss bildet seit 1878 der Nidau-Büren-Kanal, wodurch der ursprüngliche Ausfluss, die Zihl bei Biel, ihre Bedeutung verlor. Die 1. JGK bewirkte eine Absenkung des mittleren Jahrespegels um 2 bis 3 Meter [47]. Das Einzugsgebiet wurde von 3165 km^2 auf 8305 km^2 vergrössert und umfasst heute 21 % der Gesamtfläche der Schweiz mit 15 % der schweizerischen Wohnbevölkerung. Neben einer Verkürzung der theoretischen mittleren Wassererneuerungszeit von rund 250 auf 60 Tage hatte die Vergrösserung des Einzugsgebietes auch eine ausserordentliche Erhöhung der zivilisatorischen Belastung des Bielersees zur Folge. So gelangten 1973/74 nach Santschi und Schindler [66] pro Jahr rund 1000 t Phosphor (davon 591 t PO_4-P) und rund 6000 t Nitratstickstoff in den See, was eine Flächenbelastung von 25 g $P_{ges.}/m^2 \cdot a$ bzw. 153 g NO_3-$N/m^2 \cdot a$ bewirkte [87]. Konnte

der Bielersee im ersten Drittel dieses Jahrhunderts noch als oligotroph bezeichnet werden [41/47/72], so veränderte er sich in den nachfolgenden Jahrzehnten rasch über den mesotrophen [47/54] zum heutigen eutrophen Zustand [13/54/58/63/65/77/87]. Es ist wohl vor allem der im Vergleich zu anderen Schweizerseen überaus kurzen Verweilzeit des Wassers und der durch die überdurchschnittlich hohe Windaktivität in dieser Region bedingten vollständigen Durchmischung während der Zeit der Zirkulation zu verdanken, dass der trophische Zustand des Sees trotz der sehr hohen Nährstoffbelastung nicht gravierender ausfällt [87].

4. ERGEBNISSE UND DISKUSSION

4.1. Thermik

Der Bielersee ist monomiktisch-holomiktisch und nur ausnahmsweise dimiktisch, da er nur selten teilweise oder ganz zufriert. Letztmals war er im Februar 1972 in den Seebecken von Lüscherz und Neuenstadt [13] und im Januar/Februar 1963 auf der ganzen Oberfläche eisbedeckt.

Im Winter 1974/75 fiel die Temperatur des zirkulierenden Wassers nie unter 5° C, so dass keine Stagnation eintrat. Im Winter 1975/76 kam es dagegen im Februar mit

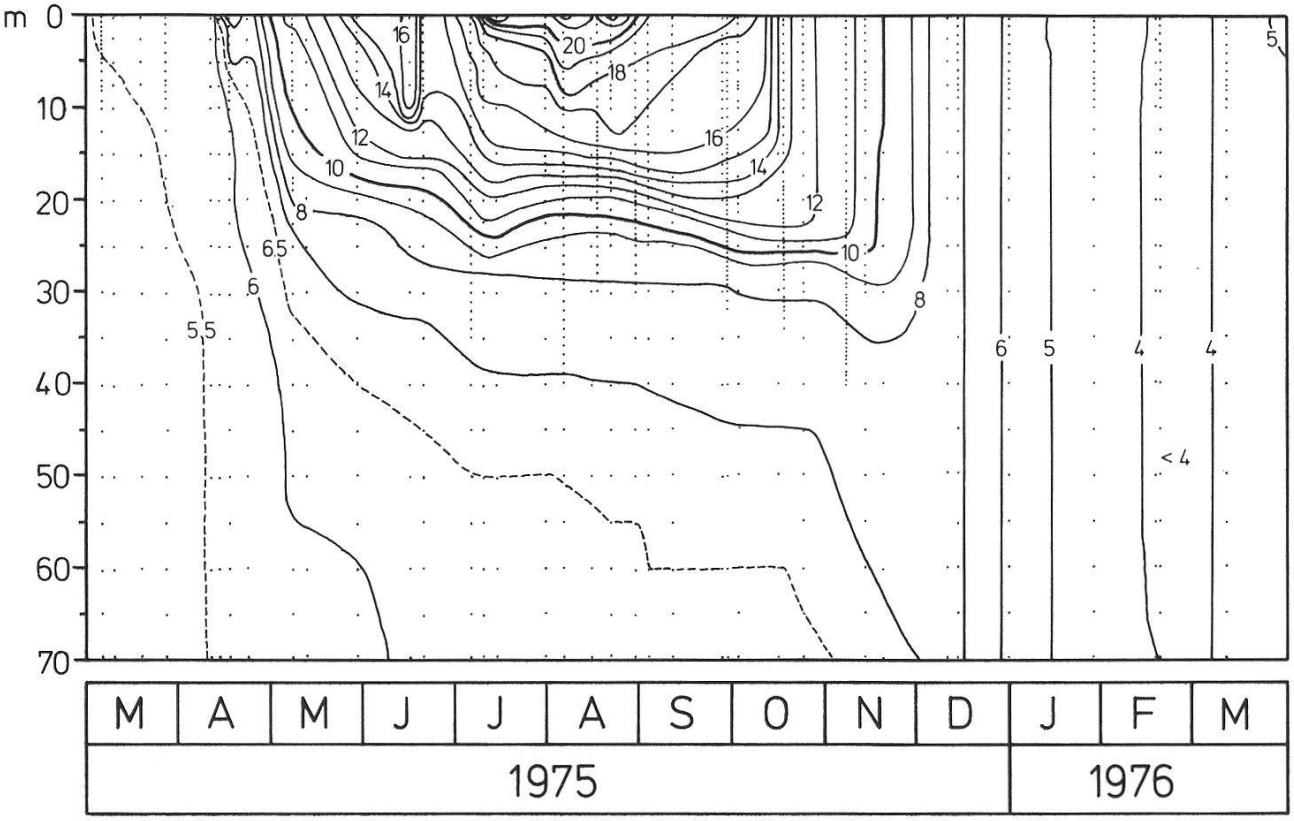


Abb. 2: Bielersee: Isothermen (°C)

Fig. 2: Lake Biel: Isotherms (°C)

Oberflächentemperaturen von weniger als 4° C zu einer kurzen inversen Schichtung (Abb. 2). Die Maximalwerte wurden im Juli und August mit Oberflächentemperaturen von 22° C erreicht. Die Tagesschwankungen sind nur im Sommer und nur in den obersten 3 Metern von Bedeutung (Maximum am 20./21. August 1975: ± 3° C).

Eine ausführlichere Darstellung der Thermik und der die Wärmebilanz des Bielersees beeinflussenden Faktoren finden sich bei v. Orelli [58].

4.2. Sichttiefe

Die Sichttiefenverhältnisse des Jahres 1975/76 (Abb. 3) sind für den Bielersee typisch. Zwischen April und September findet man Sichttiefenwerte von wenigen Metern. Regelmässig im Juni nimmt die ST zu und erreicht oft Werte, wie sie sonst nur im Winter anzutreffen sind, was auf den Zusammenbruch der Frühlings-Phytoplanktonpopulation zurückführbar ist. Das Jahresminimum wird durch die Blaualgenblüte im September verursacht. Im November wird die ST durch die von Hochwässern eingeschwemmten mineralischen Trübstoffe beeinflusst. Die am gleichen Probetag mehrmals gemessenen ST-Werte (Abb. 3: o) weichen während der Vegetationszeit stärker voneinander ab als während der kalten Jahreszeit, wo über 24 Stunden kaum Unterschiede zu finden sind.

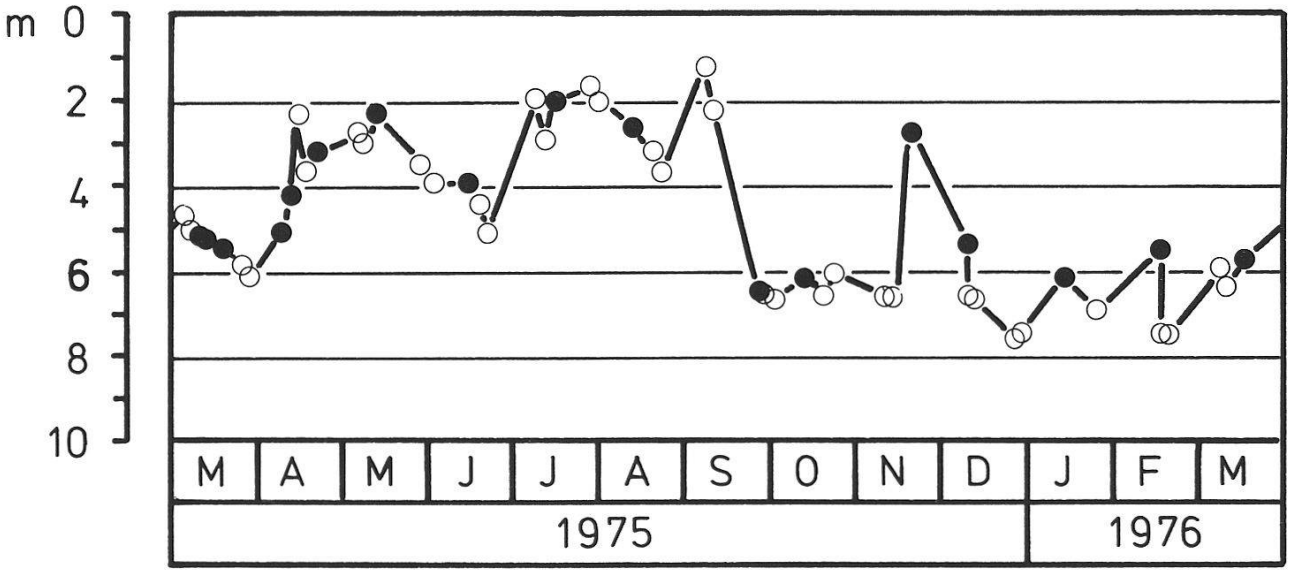


Abb. 3: Bielersee: Sichttiefen

Fig. 3: Lake Biel: Secchi disk depths

4.3. Unterwasserlichtverhältnisse

Die vertikale Transmission nimmt in der Filterreihenfolge BG 18 + OG 2 (587 nm) ≦ VG 9 (529 nm) > RG 2 (654 nm) ≦ BG 12 (445 nm) > RG 5 (723 nm) > BG 18 + UG 1 (375 nm) ab. Die durchschnittliche prozentuale Transmission pro Meter der berücksichtigten Wassersäule von 0–10 m liegt im Seejahr 1975/76 für die wichtigsten Filter zwischen 44 bis 64 % (BG 12), 46 bis 63 % (RG 2), 57 bis 76 % (VG 9) und 58 bis 75 % (BG 18 + OG 2). Ausführlichere Messwerte finden sich bei Friedli [14].

4.4 Sauerstoff

Die Sauerstoffverhältnisse des Bielersees haben sich im Verlauf der letzten Jahrzehnte grundlegend verändert (vgl. Kapitel 4.9.). Minder [47] beschreibt die Verhältnisse für das Jahr 1930 folgendermassen:

> "Der Bielersee ist zu jeder Zeit und in allen Tiefen soweit mit Sauerstoff versorgt, dass der Seestoffwechsel immer und überall aerob verläuft, wobei das Endprodukt eine mehr oder weniger restlose Mineralisierung der organischen Substanzen ist."

Für das Jahr 1954 schrieb Nydegger [54]:

> "Zur Beruhigung sei erwähnt, dass der Bielersee zu jeder Zeit bis in unmittelbare Bodennähe noch ansehnliche Mengen Sauerstoff zeigte . . .".

Bezüglich der Sauerstoffverhältnisse wurde der See deshalb von Minder [47] noch als oligotroph und von Nydegger [54] als mesotroph bezeichnet. Nach den Messergebnissen der Jahre 1971 bis 1976 [13/14/58/65/77/87] ist der Bielersee heute eindeutig eutroph. Das Epilimnion ist während der Vegetationsperiode vom Frühjahr bis zum Herbst mit Werten zwischen 100 bis 180 % stark übersättigt (Abb. 4). Im Unterschied zu den Messungen von Minder [47] und Nydegger [54] tritt heute zudem regelmässig vor Beginn der Herbstzirkulation ein ausgeprägtes metalimnisches Sauerstoffminimum auf. Im Hypolimnion findet eine massive Sauerstoffzehrung statt, so dass am Ende der Stagnation der Sauerstoff über dem Grund stets unter 0,2 mg O_2/l liegt. Die aus Profilen zu Beginn und Ende der Stagnation berechnete minimale Sauerstoffzehrung im Hypolimnion des Bielersees (Tab. 3) gehört zu den höchsten in Schweizerseen vergleichbarer Grösse gemessenen Werten [101]. Ohne die zusätzliche Sauerstoffmenge, die auch während der Stagnation durch Eddydiffusion und durch Zuflusswasser [65] ins Hypolimnion gelangt, wäre sie noch höher. Diese hohe Sauerstoffzehrung ist auch in den übrigen Seebezirken festzustellen [13/58].

Tabelle 3: Bielersee 1930–1981: (a) Sauerstoffzehrungsraten in der tropholytischen Schicht (10–70 m) während der Sommerstagnationsperiode; (b) Phosphat- und (c) Nitratgehalt (0–70 m) bei Vollzirkulation

Table 3: Lake Biel 1930–1981: (a) Oxygen consumption rates in the tropholytic layer (10–70 m) during summer stratification period; concentrations (0–70 m) of (b) phosphate and (c) nitrate during spring circulation period

	a	b	c	Autor / Quelle
Jahr	Sauerstoffzehrung (Frühjahr – Herbst) 10 – 70 m mg $O_2/m^2 \cdot d$	Zirkulationsgehalt ($\bar{x}$ Januar – März) 0 – 70 m mg PO_4–P/m^3	Zirkulationsgehalt ($\bar{x}$ Januar – März) 0 – 70 m mg NO_3–N/m^3	(* = unpublizierte Werte miteinbezogen) Bemerkungen
1930	etwa 1418	–	etwa 1020	[47]
1951	–	0m: 21 (Dez.)	0m: 930 (Dez.)	[85]
1954	etwa 1645	–	–	[54]
1955	–	Z: 20 (Aug.) P: 16 (Aug.)	Z: 360 (Aug.) P: 130 (Aug.)	Z = Zehrschicht P = Prod.schicht
1971	2835	132 (Dez.)	–	[13], [*]
1972	2438	124	1200	[13]
1973	2394	112	1170	[58], [65]
1974	2617	102	1180	[65], [87]
1975	2260	74	1220	[14], [65]
1976	2147	96	1280	[14], [*]
1977	2233	82	1370	[73], [*]
1978	2073	52	1270	[73], [*]
1979	1557	61	1590	[73], [*]
1980	1518	45	1550	[*]
1981	–	45	1460	[*]

4.5. Phosphor

Im Bielersee wird die pflanzliche Produktion während der Vegetationszeit vom anorganisch gelösten Phosphatphosphor limitiert [13/65], der in den obersten Metern des Epilimnions im Sommer praktisch ganz aufgezehrt und im Verlauf der Stagnation im Hypolimnion akkumuliert wird (Abb. 5). Die Zirkulationswerte ($\bar{x}$ Januar bis März; 0–70 m) sind in der Tabelle 3b für die Jahre 1971 bis 1981 zusammengestellt. Die Reduktion des Phosphatphosphors während dieser Jahre auf rund einen Drittel dürfte auf die Inbetriebnahme der 3. Stufe in den grösseren Abwasserreinigungsanlagen im Einzugsgebiet des Bielersees zurückzuführen sein. Trotzdem liegen diese Konzentrationen immer noch beträchtlich über dem von Thomas [85] im Dezember 1951 an der Oberfläche registrierten Wert von 21 mg PO_4-P/m^3 und dem von Nydegger [54] im

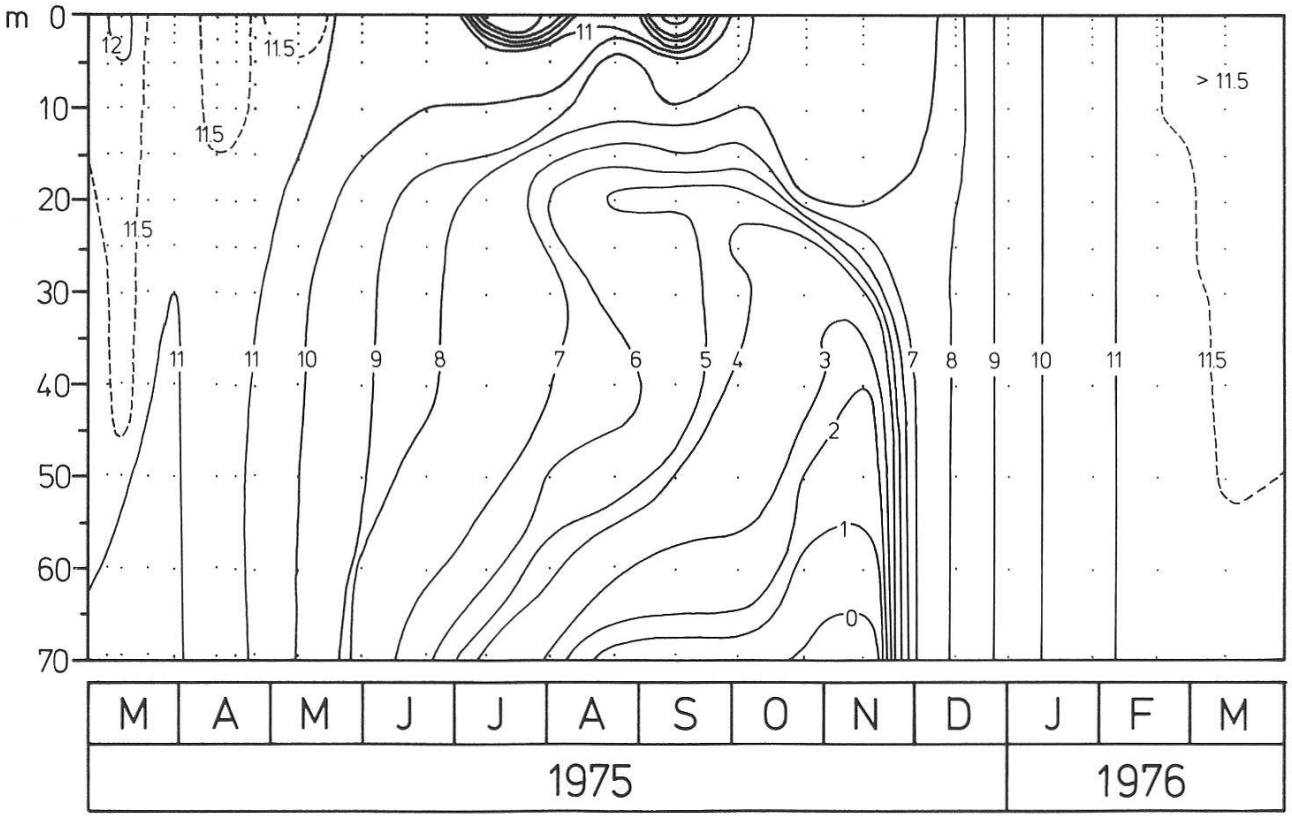


Abb. 4: Bielersee: Sauerstoffisopleten (mg O_2/l); schattiert: Sättigung ⩾ 100 %

Fig. 4: Lake Biel: Oxygen isoplets (mg O_2/l); shaded area: saturation ⩾ 100 %

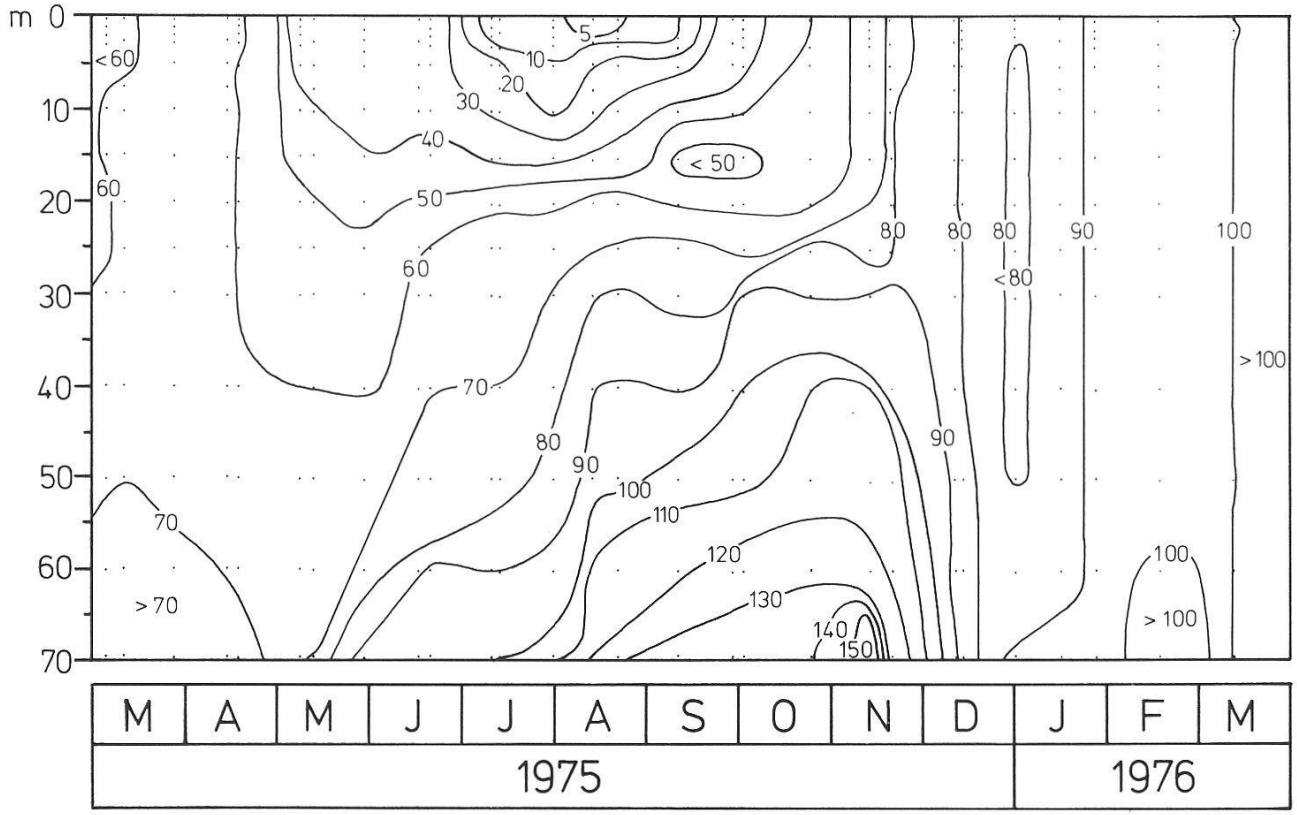


Abb. 5: Bielersee: Orthophosphat-Isopleten (µg PO_4-P/l)

Fig. 5: Lake Biel: Orthophosphate isoplets (µg PO_4-P/l)

August 1955 in der Zehrschicht gemessenen Gehalt von nur 16 mg PO_4-P/m^3 (vgl. auch Kapitel 4.9.).

4.6. Stickstoff

Im Gegensatz zum Phosphor sinkt der Nitratstickstoffgehalt im Oberflächenwasser auch zu Zeiten intensivster Primärproduktion nie unter die Nachweisbarkeitsgrenze ab und steht im Verhältnis zum Verbrauch (P:N = 1:16) dem Phytoplankton stets in ausreichender Menge zur Verfügung (Abb. 6). Anlässlich der ersten Messungen von Minder [47] (14. März 1931: 5–40 m: 1,08 g NO_3-N/m^3) und Thomas [85] (29. Dezember 1951: 0m: 0,93 g NO_3-N/m^3) lag der Nitratgehalt bereits beim für Schweizerseen ausnehmend hohen Wert von 1000 mg NO_3-N/m^3. Heute sind die Zirkulationskonzentrationen noch höher (Tab. 3c). Für die restlichen anorganischen Stickstoffkomponenten ergaben Messungen von Santschi [65] 1975 einen Zirkulationsgehalt von 7,5 mg NO_2-N/m^3 und bei noch nicht ganz zum Grund reichender Zirkulation am 9. Dezember 1974 eine mittlere Konzentration zwischen 0–70 m von 25 mg NH_4-N/m^3.

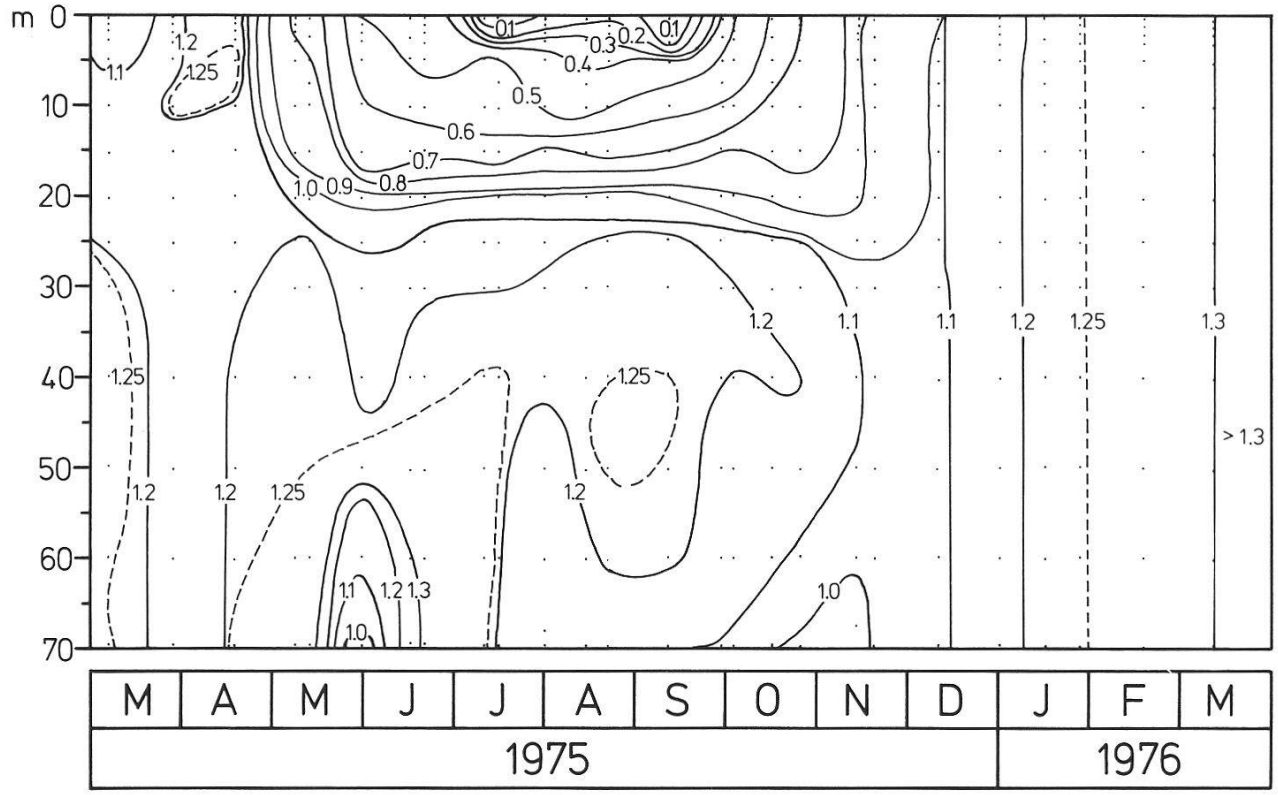
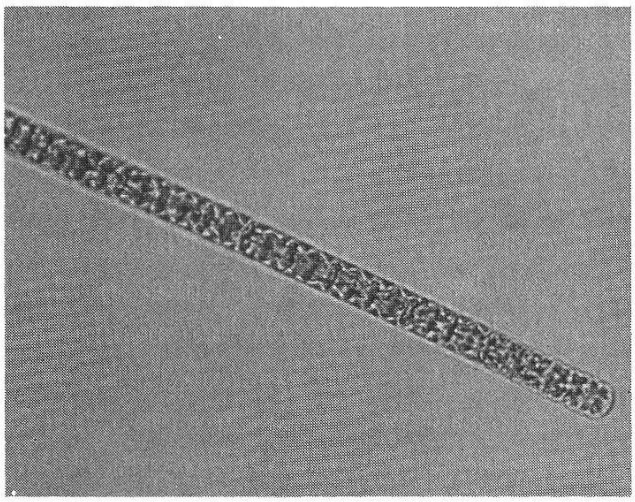


Abb. 6: Bielersee: Nitrat-Isopleten (mg NO_3-N/l)

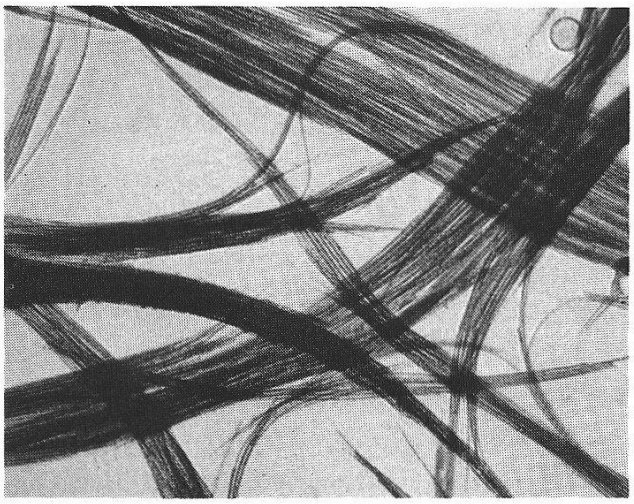
Fig. 6: Lake Biel: Nitrate isoplets (mg NO_3-N/l)

4.7. Biomasse der Produzenten

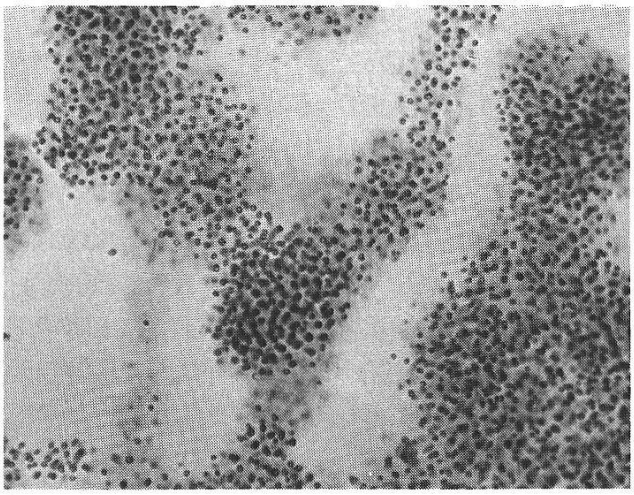
Fototafel: Einige Algen aus dem Pelagial des Bielersees/Some pelagic algae from Lake Biel



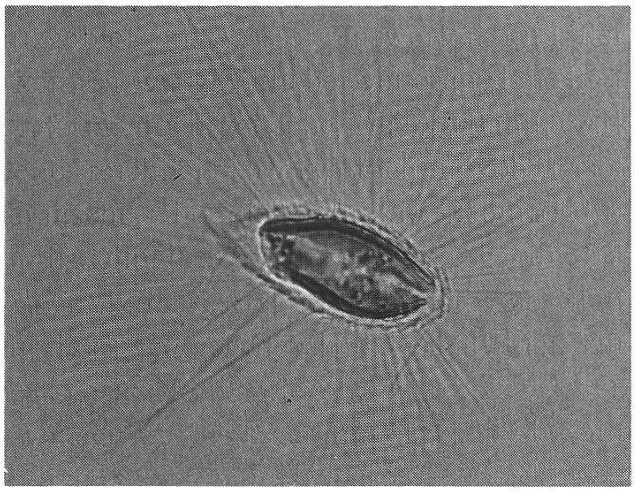
1



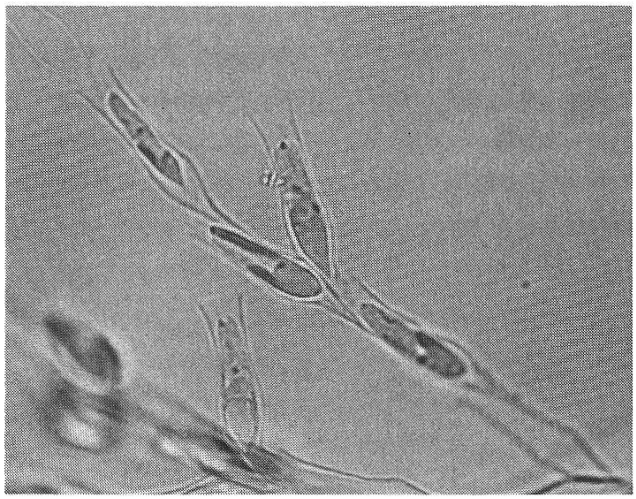
2



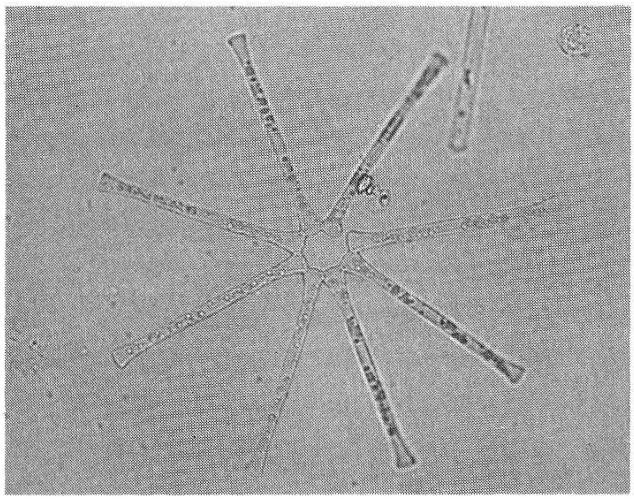
3



4

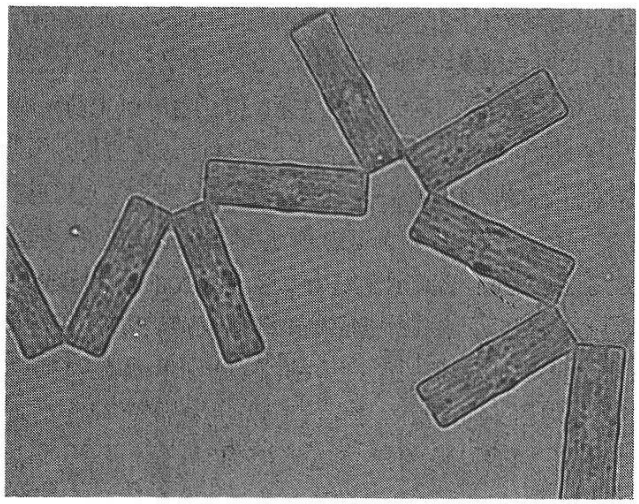


5

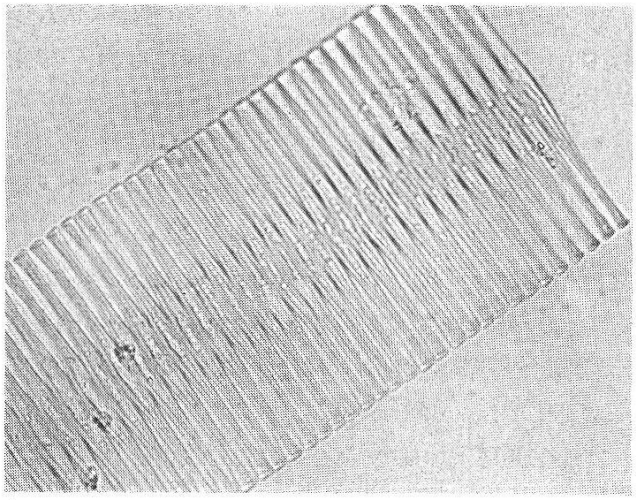


6

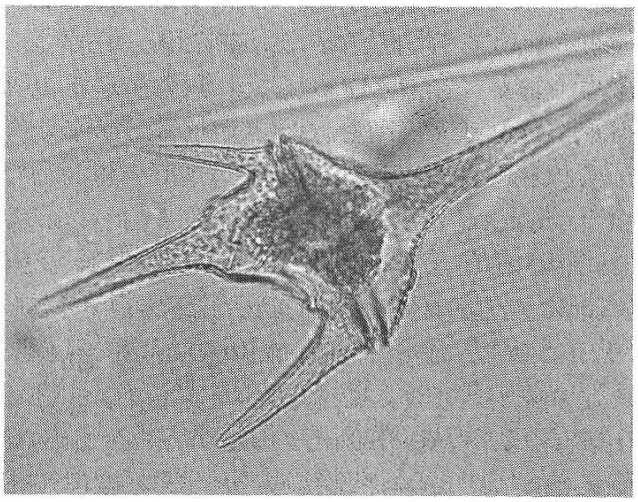
Cyanophyceen: 1) *Oscillatoria rubescens,* 2) *Aphanizomenon flos-aquae,* 3) *Microcystis aeruginosa;* Chrysophyceen: 4) *Mallomonas caudata,* 5) *Dinobryon* sp.; Diatomeen: 6) *Asterionella formosa,*



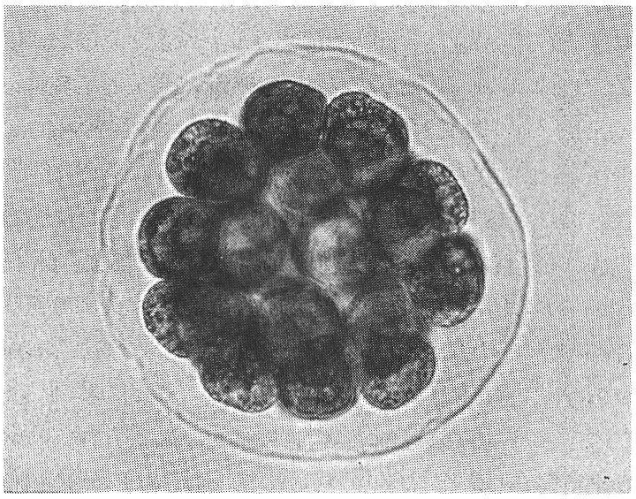
7



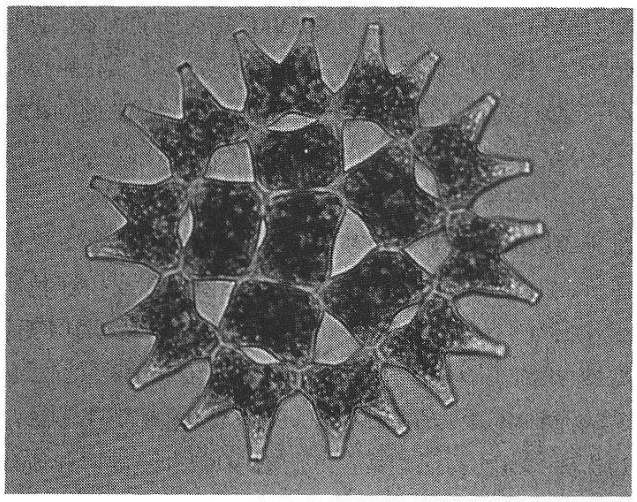
8



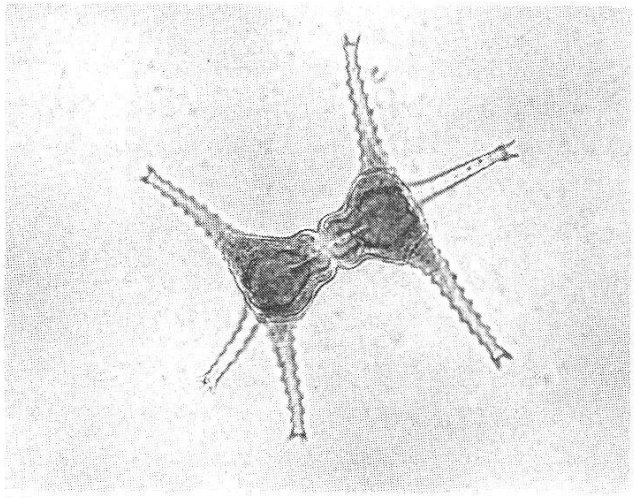
9



10



11



12

7) *Tabellaria fenestrata,* 8) *Fragilaria crotonensis;* Dinophyceen: 9) *Ceratium hirundinella;* Chlorophyceen: 10) *Eudorina elegans,* 11) *Pediastrum duplex;* Conjugatae: 12) *Staurastrum paradoxum.*

(Fotos: P.-A. Tschumi)

4.7.1. Algenfrischgewicht

In den Jahren 1972 bis 1976 wurden im Bielersee bisher rund 200 Algenarten und Varietäten bestimmt [14]. Im Jahresverlauf fanden sich in allen auf die Biomassenentwicklung hin untersuchten Jahren zwei Maxima: Das erste Maximum fällt in den Frühling (März–Mai) und das zweite in den Sommer oder Spätsommer (Juli–August). Die beiden Phytoplanktonmaxima werden getrennt durch ein bisher stets im Juni auftretendes Minimum (Abb. 7), wie es auch z. B. von Lampert und Schober [37] als "Klarwasserstadium" am Bodensee festgestellt werden konnte. Dieser Zusammenbruch der Frühjahrsphytoplanktonpopulation hat ein Absinken der ST-Werte zur Folge (Abb. 3) und ist charakterisiert durch einen vorübergehenden Rückgang des Diatomeenanteils am Phytoplankton (Abb. 7).

Die Zusammensetzung des Bielerseephytoplanktons wird geprägt durch die Diatomeen, die Chrysophyceen und die Cryptophyceen (Abb. 7+8). Die Chlorophyceen sind nur im Sommer und die Cyanophyceen nur im Herbst und zu Beginn des Winters von Bedeutung. Dinoflagellaten und Conjugatae sind lediglich zu Zirkulationsbeginn im Herbst in nennenswerter Menge an der Gesamtbiomasse zwischen 0–10 m vertreten. Andere Algenkategorien (Heterokontae, Euglenophyceae) spielen mengenmässig zu keiner Jahreszeit eine Rolle. Die Algensukzession ist aber von Jahr zu Jahr oft sehr verschieden, und algenblütenbildende Arten können ganz unterschiedlichen Gattungen angehören.

Bei der Interpretation der Biomassenwerte ist stets zu berücksichtigen, dass mit dreiwöchigen Probenahmeabständen die Artenabfolge und die Gesamtbiomasse nur unvollständig erfasst werden können. Erschwerend wirken sich bei Biomassemessungen während der Hauptvegetationszeit zudem die kurze Wassererneuerungszeit des Epilimnions [58/87], der Horizontaltransport von Wasser [55/58a] und biologisch bedingte Tagesschwankungen in der trophogenen Zone aus (vgl. Kapitel 4.8.3.). Währenddem sich die kurz vor SU ermittelte Biomasse (A) während der Zirkulationsphase nie stark von den um 10 Uhr ermittelten flächenspezifischen Biomassenwerten (M) unterscheidet, findet man während der Stagnation zwischen den nur wenige Stunden auseinanderliegenden Werten Unterschiede, welche im Extremfall grösser als 100 % sein können (z. B.: 9./10. Juli 1975; Abb. 7).

4.7.1.1. Cyanophyceen (Blaualgen)

Im Seejahr 1975/76 wurde das Cyanophyceenplankton von *Oscillatoria rubescens* D. C. dominiert, die im September (Abb. 8) anlässlich einer Algenblüte ihre maximale Biomasse erreicht. Die in anderen Jahren vorherrschenden und zeitweise ebenfalls algenblütenbildenden Gattungen *Microcystis, Anabaena* und *Aphanizomenon* spielten im betrachteten Jahr eine eher untergeordnete Rolle.

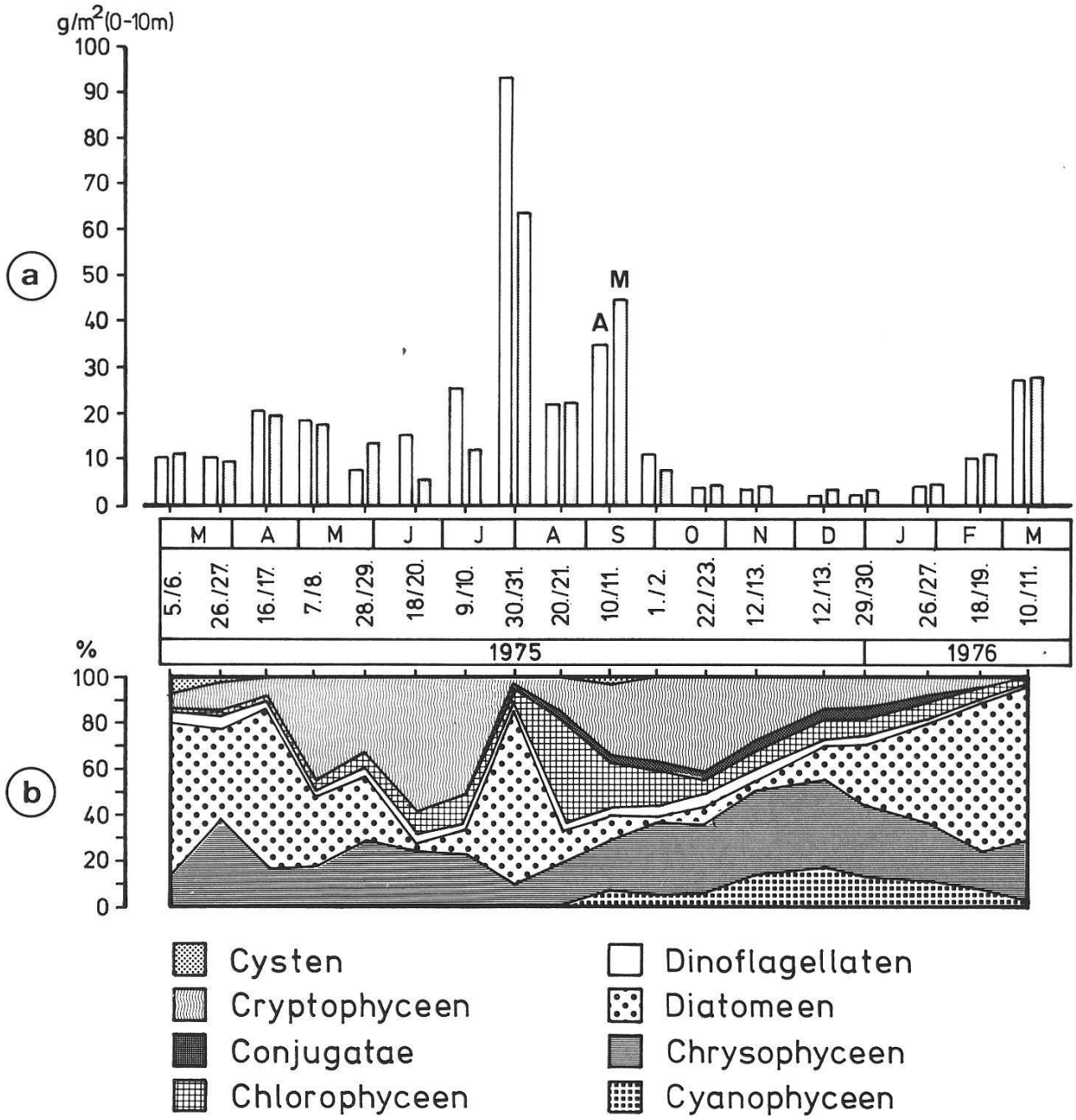


Abb. 7: Bielersee: (a) zeitliche Verteilung der Algenbiomasse und (b) ihre prozentuale Zusammensetzung (Probenahmezeiten: A = 2 Stunden vor Sonnenuntergang; M = 10 Uhr vormittags)

Fig. 7: Lake Biel: (a) Temporal distribution of algal fresh weight and (b) percentage composition (Sampling time: A = 2 hours before sunset; M = 10 a. m.)

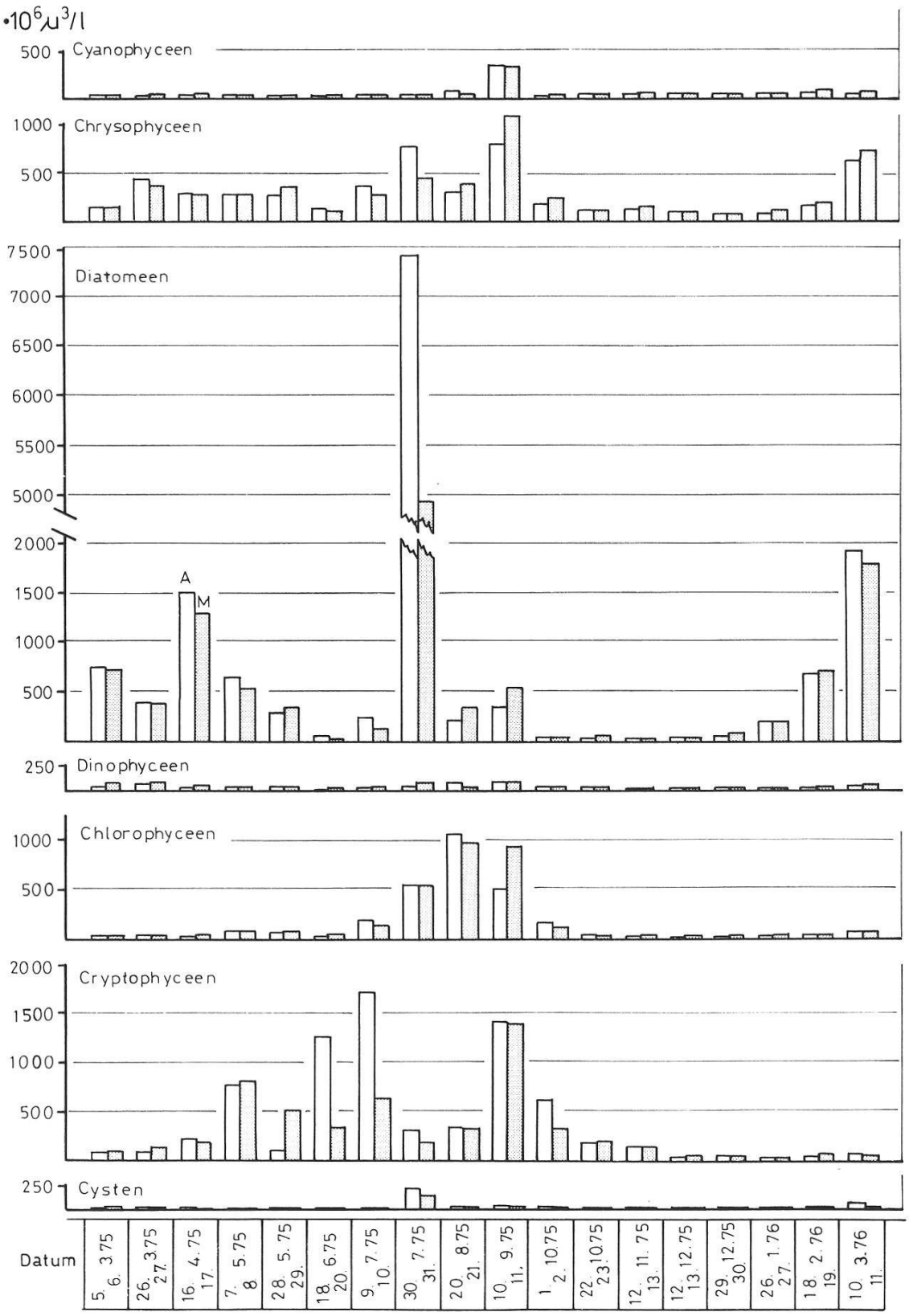


Abb. 8: Bielersee: Zeitliche Verteilung der wichtigsten Phytoplanktongruppen (0–10 m) (A/M: Vgl. Abb. 7)

Fig. 8: Lake Biel: Standing crop of the main phytoplankton groups (0–10 m) (A/M: See Fig. 7)

4.7.1.2. Chrysophyceen (Goldalgen)

Der Anteil der Chrysophyceen am Aufbau der Gesamtbiomasse war das ganze Jahr über sehr bedeutend und lag 1975/76 stets zwischen 8 bis 40 %. Den wichtigsten Beitrag zur Chrysophyceenbiomasse leisten kleinste, nach der Fixierung nicht mehr näher zu bestimmende Flagellaten.[3] Von den auch nach der Fixierung noch bestimmbaren Chrysophyceenarten fällt mit einem Anteil von 1 bis 12 % an der Goldalgenbiomasse nur *Erkenia subaequiciliata* SKUJA ins Gewicht.

4.7.1.3. Diatomeen (Kieselalgen)

Die Diatomeen sind ausser im Juni und zwischen September bis Dezember stets entscheidend am Aufbau der Gesamtbiomasse beteiligt, wobei ihre maximale Entfaltung nicht selten in den Sommer fallen kann (Abb. 8). Die artenmässige Zusammensetzung der dominierenden Diatomeenformen ist, wie im benachbarten Neuenburgersee [100], von Jahr zu Jahr verschieden. Im Seejahr 1975/76 wird das Diatomeenplankton des Frühjahrs durch *Melosira islandica ssp. helvetica* MÜLLER dominiert. Mit der einsetzenden Stagnation wird sie von kleineren Formen der Gattung *Cyclotella* abgelöst, die für das Jahresmaximum der Biomasse am 30./31. Juli 1975 (Abb. 7) verantwortlich sind. Nach dem starken Rückgang des Diatomeenplanktons zu Beginn des Winters, wird das Phytoplankton ab Dezember 1975 bis März 1976 wieder von grösseren Kieselalgen der Art *Stephanodiscus astraea* (EHR.) GRUN. beherrscht. Andere Diatomeenarten sind zwar oft über das Jahr in geringer Zahl vorhanden, ohne aber einen entscheidenden Anteil an der Biomasse auszumachen. Nur gerade in Zeiten, wo jeweils ein Rückgang der drei im Seejahr 1975/76 dominierenden Diatomeengattungen *Melosira, Cyclotella* und *Stephanodiscus* festzustellen ist, können einige andere Arten eine ökologische Nische finden, wie z. B. am 7./8. Mai 1975 *Synedra acus var. angustissima* GRUN. mit 17 %, am 20./21. August 1975 *Fragilaria crotonensis* KITTON mit 27 % und am 22./23. Oktober 1975 *Asterionella formosa* HASSALL mit 45 % Anteil an der Kieselalgenbiomasse.

4.7.1.4. Dinophyceen (Panzerflagellaten)

Die wenigen im Bielersee vorkommenden Dinophyceenarten spielen für die Gesamtbiomasse keine grosse Rolle. Die bedeutendsten Arten im Untersuchungsjahr 1975/76 sind *Gymnodinium helveticum* PENARD und *Gymnodinium Lantzschii* UTERMÖHL, welche zusammen mit Ausnahme der Zeit zwischen Juli bis September stets mindestens 90 % der Panzerflagellatenbiomasse ausmachen. Einzig nach dem Zusammenbruch der Cyclotellapopulation vom Juli findet man vorübergehend zwischen 0–10 m

3 Zur Sammelgruppe der "Flagellaten" zählen wir vorläufig auch kleine Flagellatenformen, deren Zugehörigkeit zu den Chrysophyceen noch nicht zweifelsfrei feststeht.

die beiden Arten *Peridinium Willei* HUIT.-KAAS. und *Ceratium hirundinella* (O. F. MÜLLER) SCHRANK.

4.7.1.5. Chlorophyceen (Grünalgen)

Wie an vielen anderen Seen (z. B. Erken [53]) sind die Grünalgen auch im Bielersee die artenreichste Gruppe. Ihr prozentualer Anteil an der Phytoplanktonbiomasse ist allerdings nur zwischen Juli bis September von Bedeutung, wo sie – wie am Neuenburgersee [100] – zeitweilig mit etwa 60 verschiedenen Arten (*Pediastrum duplex* MEYEN, *Oocystis sp.*, *Eudorina elegans* EHRENB., *Coelastrum microporum* NÄGELI, u. a.) zur dominierenden Algengruppe werden (Abb. 7). Während der restlichen Monate überwiegen kleinste runde oder ovale Einzeller, welche wir zur Sammelgruppe der μ-Algen zählen und die zusammen mit den Gattungen *Chlorella* und *Chlamydomonas* 80 bis 97 % der Grünalgenbiomasse ausmachen.

4.7.1.6. Conjugatae (Joch- oder Zieralgen)

Die Jochalgen erscheinen zusammen mit den Grünalgen im Juli und bleiben bis Jahresende mit einem Anteil von 2 bis 3 % am Algenfrischgewicht beteiligt. Sonst machen sie weniger als 0,1 bis 1 % der Gesamtbiomasse aus. Die erste Jahreshälfte 1975 zeigt eine artenarme Zusammensetzung der Zieralgen bestehend aus 5 verschiedenen *Closterium*-Arten und *Cosmarium depressum* (NÄGELI) LUND. Ende Juli erscheint dann innert weniger Wochen eine Vielzahl verschiedener Conjugatae. Die Arten *Staurastrum gracile* RALFS, *S. paradoxum* MEYEN, *Cosmarium subprotumidum* NORDST. und *C. formulosum* HOFF. sind dabei zeitweise zu je mehr als 10 % am Aufbau der Conjugatenbiomasse beteiligt.

4.7.1.7. Euglenophyceen (Augenflagellaten)

Die Augenflagellaten sind im Epilimnion des Bielerseepelagials unbedeutend und 1975/76 zu nie mehr als 0,04 % an der Gesamtbiomasse beteiligt.

4.7.1.8. Cryptophyceen

Zusammen mit den Diatomeen und Chrysophyceen stellen die eher artenarmen Cryptophyceen im Bielersee die für die Gesamtbiomasse der Produzenten entscheidendste Algengruppe dar. Die wichtigsten Arten sind *Cryptomonas erosa* EHRENB., *C. ovata* EHRENB. und *Rhodomonas minuta* SKUJA. Etwas weniger häufig, aber zumeist immer noch mit mehr als 10 % an der Cryptophyceenbiomasse beteiligt, sind *R. lens* und *R. lacustris* PASCHER et RUTTNER und – allerdings nur während der Zirkulation – *Katablepharis ovalis* SKUJA. Mit nie mehr als 5 % der Cryptophyceen-

biomasse sind beteiligt: *C. reflexa* SKUJA, *C. tetrapyrenïdosa* SKUJA und *R. minuta var. nannoplanctica* SKUJA.

4.7.1.9. Cysten

Unter diesem Sammelbegriff wurden sämtliche Cysten eingereiht, die nicht eindeutig tierischen Ursprungs waren. Sie fallen zu keinem Zeitpunkt des Seejahres 1975/76 bei der Berechnung der Gesamtbiomasse ins Gewicht.

4.7.2. Chlorophyll a und Phaeophytin

Die Vertikalverteilung des Chlorophylls ist stark von den Umgebungsbedingungen, wie z. B. von der thermischen Schichtung, der Lichtintensität und -durchlässigkeit, den Windverhältnissen, der Artenzusammensetzung des Phytoplanktons, usw., abhängig und kann insbesondere während der Vegetationszeit im Verlauf von 24 Stunden beträchtlich schwanken (Abb. 9; A/M). Das Chlorophyllmaximum in der Wassersäule liegt normalerweise in einer Tiefe von 1 bis 2 m und nur in Ausnahmefällen wie anlässlich von Algenblüten (10./11. September 1975) an der Oberfläche. Die Chlorophyllkonzentrationen liegen im Seejahr 1975/76 im Bereich von 0,6 bis 114 mg Chl a/m^3 (12 Dezember 1975; 10 m bzw. 10. September 1975; 0m). Mit Werten zwischen 10 (30. Dezember 1975) und 299 mg Chl a/m^2 (9. Juli 1975) liegen die flächenspezifischen Extremwerte des Bielersees im Bereich der von Sakamoto [64] für eutrophe Seen als typisch ermittelten Konzentrationen von 20 bis 140 mg/m^2 und auffallend genau beim von Steemann-Nielsen [78] angegebenen, unter natürlichen Verhältnissen erreichbaren Maximalwert von 300 mg/m^2. Phaeophytin wurde in der tr.Z. nur ganz selten gemessen; einzig am 31. Juli 1975 erreicht der Phaeophytingehalt unter dem Einfluss der überoptimalen Einstrahlung im Oberflächenwasser einen maximalen Wert von 15 mg/m^3.

Zwischen dem Algenfrischgewicht (y; mg/m^2) und dem Chlorophyllgehalt (x; mg/m^2) der Schicht von 0 bis 10 m besteht am Bielersee für die 18 Wertepaare des Seejahres 1975/76 eine bemerkenswert enge Beziehung ($2p \ll 0{,}1$ %) [14]:

$$\begin{aligned} y &= 169{,}4\,x - 1375{,}6 \\ x &= 0{,}0048\,y - 25{,}7 \end{aligned} \qquad (r = 0{,}90) \qquad (13)$$

Ähnlich wie im ebenfalls eutrophen schwedischen Vombsjön [20] besteht im Bielersee auch zwischen der Sichttiefe und dem mittleren flächenspezifischen Chlorophyllgehalt eine recht enge Abhängigkeit ($2p \ll 0{,}1$ %):

a) ST – Chl a (0–10 m):

$$ST = \frac{1}{0{,}10 \cdot \text{Chl a}^{0{,}44}} \quad (r = -0{,}83;\ N = 35) \qquad (14)$$

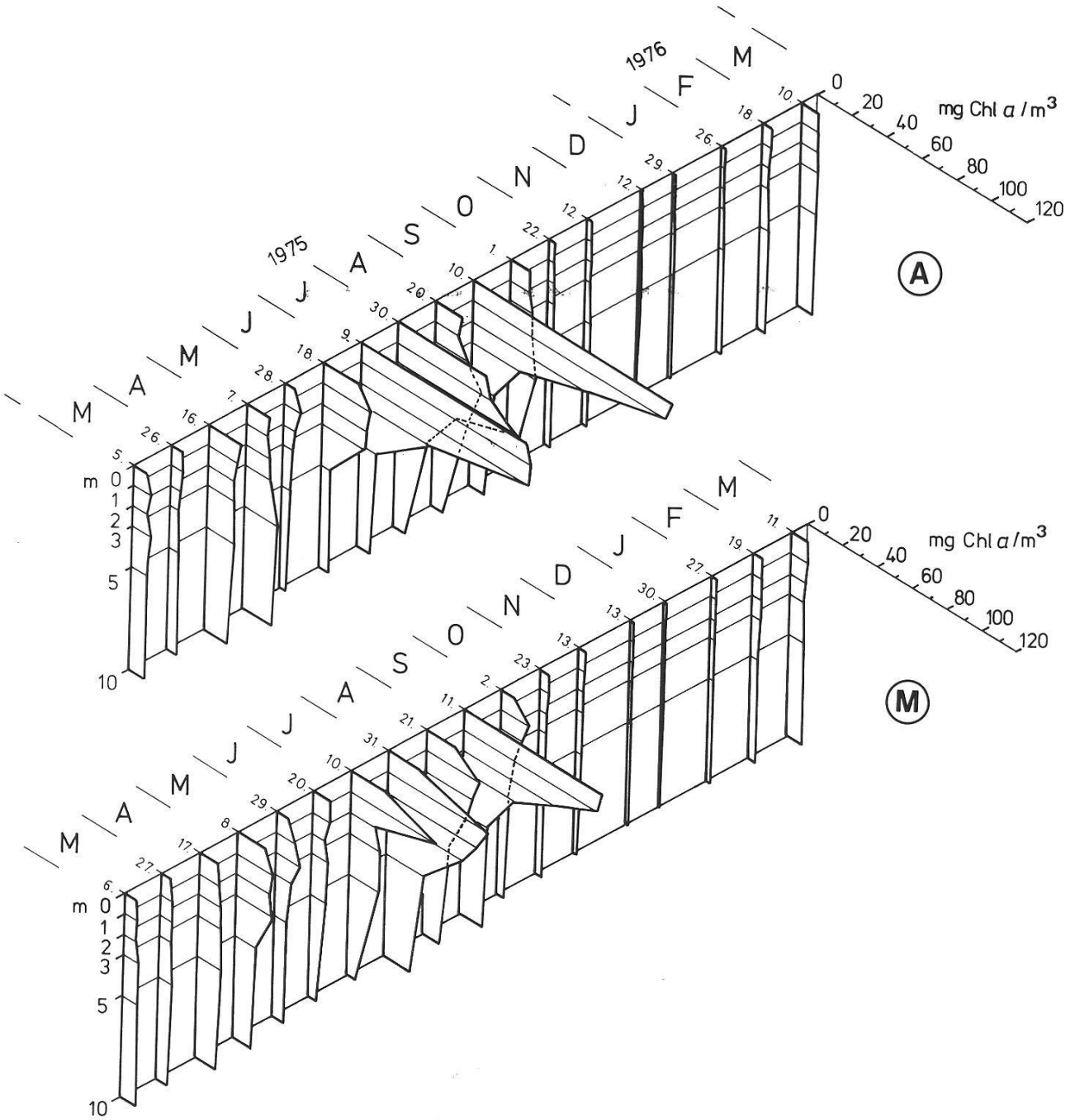


Abb. 9: Bielersee: Chlorophyll a (A/M: Vgl. Abb. 7)

Fig. 9: Lake Biel: Chlorophyll a (A/M: See Fig. 7)

b) ST – Chl a (tr.Z.):

$$ST = \frac{1}{0{,}10 \cdot \text{Chl a}^{0{,}39}} \quad (r = -0{,}88;\ N = 35) \qquad (15)$$

4.8. Die Primärproduktion der Biozönose

Da es unmöglich ist, das autotrophe vom heterotrophen Plankton ganz zu trennen, wird mit der Sauerstoffmethode stets die Produktions- und Respirationsleistung der gesamten Biozönose erfasst [4]. Die BP ergibt mit dieser Methode das zuverlässigste Mass für die PP der Algen [94]. Wegen den in den Versuchsflaschen miteingeschlossenen heterotrophen Organismen fällt die gemessene Re im Vergleich zur Re der Algen höher und die NP der Biozönose im Vergleich zur NP des Phytoplanktons geringer aus [79].

4.8.1. Charakteristik der Probetage

Ein Vergleich der gemessenen physikalischen, chemischen und biologischen Parameter [14] mit den Resultaten früherer Jahre [13/58/77/87] zeigt, dass das Seejahr 1975/76 für den Bielersee typisch ist. Die grundsätzlichen Ergebnisse der vorliegenden Arbeit dürften also auch für vergangene und zukünftige Seejahre gültig sein. Trotzdem mussten an einigen Probetagen produktionsbestimmende Faktoren (Einstrahlung, Temperatur, Zirkulation, Algenblüten, usw.) festgestellt werden, die rückblickend als atypisch bezeichnet werden müssen (Abschnitt c) oder aber nur für kurze Zeit auftretende Ausnahmesituationen darstellen (Abschnitte a+b). An solchen Tagen gemessene PP-Werte stellen zwar einerseits wertvolle Hinweise auf mögliche Extreme dar, dürfen aber andererseits nicht vorbehaltlos auf den ganzen Tag oder gar auf längere Zeiträume vor und nach dem eigentlichen Probetag extrapoliert werden. Die beste Vorbeugung gegen eine Fehlinterpretation der aus atypischen Verhältnissen für die Zeit zwischen zwei Messungen berechneten PP-Werte stellt eine Erhöhung der Probenahmefrequenz dar [36], die die Gewichtung der einzelnen Ursachen (a–c) relativiert:

a) *18./20. Juni 1975:* Die sonst übliche kontinuierliche Exposition der Versuche I–IV musste am Morgen des 19. Juni wegen eines Sturmes für 24 Stunden unterbrochen werden. Die windbedingte Durchmischung der obersten 5 Meter des Epilimnions (Abb. 2, 7, 9) bewirkte stark veränderte Produktionsbedingungen (Temperatur, Biomasse des Phyto- und Zooplanktons). Beim Vergleich der berechneten mit der gemessenen NP_{24h} (Tab. 6) wurde deshalb auf die Resultate dieses Probetages verzichtet.

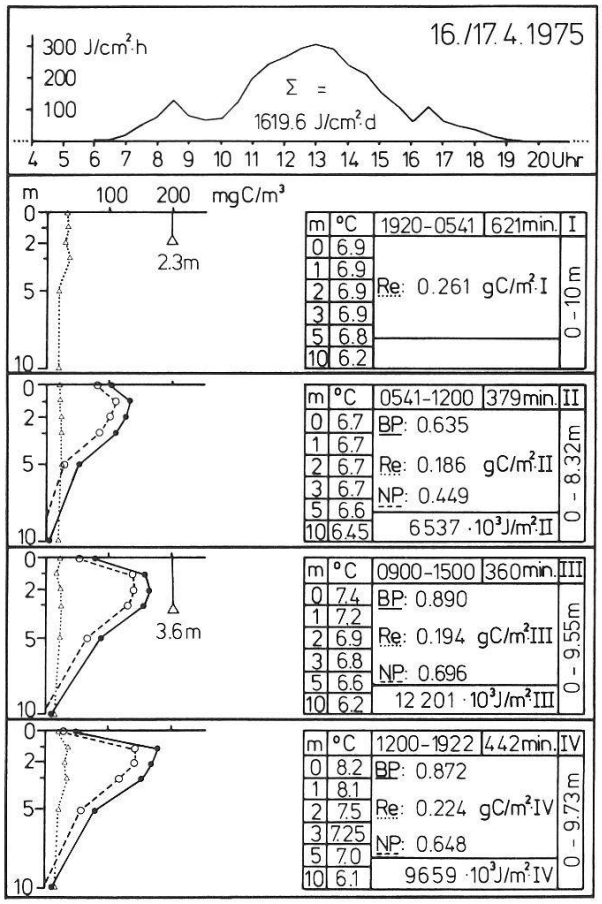
b) *10./11. September 1975:* Im Verlaufe des Versuchstages stiegen Blaualgen *(Oscillatoria rubescens)* aus tieferen Schichten nach und nach bis an die Wasseroberfläche auf, wo sie bereits am Mittag eine Algenblüte bildeten. Die so entstandene Mikroschichtung in den obersten Zentimetern konnte mittels der 33 cm langen Schöpfflasche nicht korrekt erfasst werden, weshalb die während des Versuches IV gemessenen PP-Werte zu tief ausfielen [14]. Bei verschiedenen Berechnungen (Tab. 4, 5, 6, 10; Abb. 13) wurden deshalb die Werte dieses Datums nicht berücksichtigt.

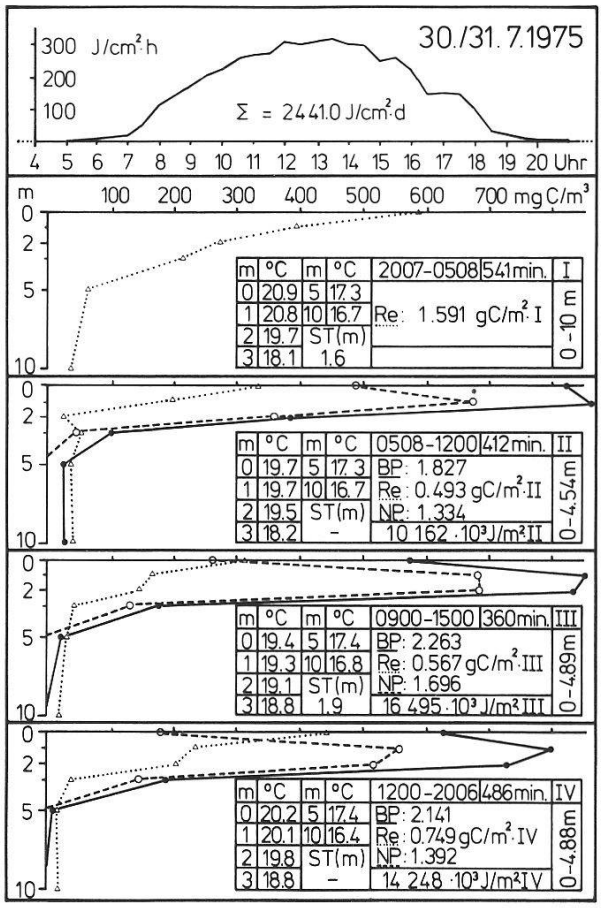
c) *23. Oktober 1975 bis 27. Januar 1976:* Die Globalstrahlungswerte dieser Messtage liegen infolge schlechter Witterungsverhältnisse unglücklicherweise alle weit unter den für die betreffenden Jahreszeiten sonst üblichen Tageswerten (* in Tab. 4). Ähnlich wie bei dem von Gächter [16] am 19. September 1969 am Vierwaldstättersee durchgeführten PP-Versuch hatte dieser unterdurchschnittliche Energieeintrag verhältnismässig hohe Wirkungsgrade zur Folge. Die daraus resultierenden Werte der $PP_{SA\text{-}SU}$ und PP_{24h} sind deshalb für die betreffende Jahreszeit ebenfalls atypisch hoch. Bei der Berechnung der Jahresprimärproduktion ergeben sich Schwierigkeiten infolge dieser atypisch hohen Tagesprimärproduktionen, da diese nicht vorbehaltlos auf die zwischen den einzelnen Probetagen liegenden Wochen extrapoliert werden dürfen [14].

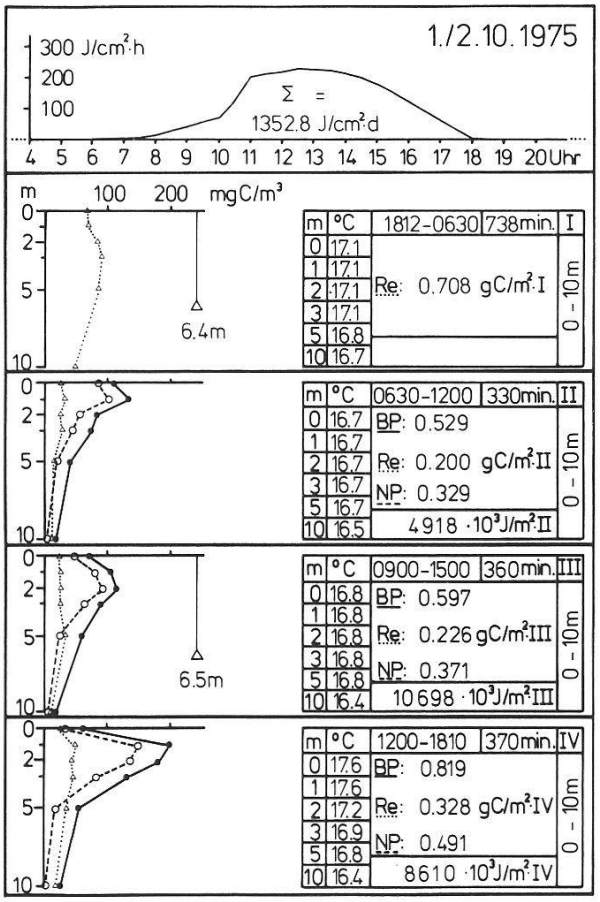
Tabelle 4: Einstrahlung an typischen und atypischen (*) Probetagen (vgl. Kapitel 4.8.1c)

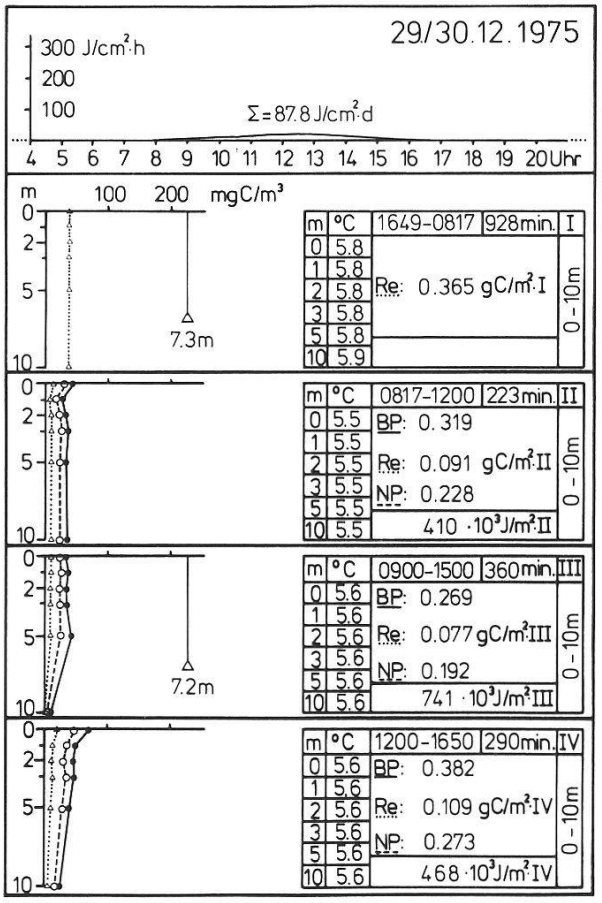
Table 4: Total radiation on typical and atypical (*) sampling dates (see chapter 4.8.1c)

Periode Probetag A – Probetag B	Periodenlänge (d)	mittlere tägliche Einstrahlung ($J/cm^2 \cdot d$) aller Tage von A bis B	(%) der Probetage A und B	Differenz d–c (%)
a	b	c	d	e
6. 3. 1975 – 27. 3. 1975	21	647,6	615,5	– 5,0
27. 3. 1975 – 17. 4. 1975	21	956,7	979,7	+ 2,4
17. 4. 1975 – 8. 5. 1975	21	1651,5	1976,6	+ 19,7
8. 5. 1975 – 29. 5. 1975	21	1724,3	1902,0	+ 10,3
29. 5. 1975 – 20. 6. 1975	22	1600,9	1589,4	– 0,7
20. 6. 1975 – 10. 7. 1975	20	1700,2	1649,7	– 3,0
10. 7. 1975 – 31. 7. 1975	21	1898,5	2016,0	+ 6,2
31. 7. 1975 – 21. 8. 1975	21	1686,8	2271,5	+ 34,7
21. 8. 1975 – 11. 9. 1975	21	1006,0	1239,2	+ 23,2
11. 9. 1975 – 2. 10. 1975	21	970,0	864,0	– 10,9
2. 10. 1975 – 23. 10. 1975	21	639,4	757,5	+ 18,5
23. 10. 1975 – 13. 11. 1975	21	379,5	153,9	– 59,4 *
13. 11. 1975 – 13. 12. 1975	30	252,1	113,2	– 55,1 *
13. 12. 1975 – 30. 12. 1975	17	169,1	84,3	– 50,1 *
30. 12. 1975 – 27. 1. 1976	28	289,3	136,3	– 52,9 *
27. 1. 1976 – 19. 2. 1976	23	355,5	335,3	– 5,7
19. 2. 1976 – 11. 3. 1976	21	933,4	892,7	– 4,4


16./17.4.1975
300 J/cm²·h
200
100
Σ = 1619.6 J/cm²·d
4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 Uhr
m 100 200 mgC/m³
2.3m
m °C 1920-0541 621min. I
0 6.9
1 6.9
2 6.9 Re: 0.261 gC/m²·I
3 6.9
5 6.8
10 6.2
0 - 10 m
m °C 0541-1200 379min. II
0 6.7
1 6.7
2 6.7 BP: 0.635
3 6.7 Re: 0.186 gC/m²·II
5 6.6 NP: 0.449
10 6.45 6537 ·10³J/m²·II
0 - 8.32 m
3.6m
m °C 0900-1500 360min. III
0 7.4
1 7.2
2 6.9 BP: 0.890
3 6.8 Re: 0.194 gC/m²·III
5 6.6 NP: 0.696
10 6.2 12 201 ·10³J/m²·III
0 - 9.55 m
m °C 1200-1922 442min. IV
0 8.2
1 8.1
2 7.5 BP: 0.872
3 7.25 Re: 0.224 gC/m²·IV
5 7.0 NP: 0.648
10 6.1 9659 ·10³J/m²·IV
0 - 9.73 m


30./31.7.1975
300 J/cm²·h
200
100
Σ = 2441.0 J/cm²·d
4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 Uhr
m 100 200 300 400 500 600 700 mgC/m³
m °C m °C 2007-0508 541min. I
0 20.9 5 17.3
1 20.8 10 16.7 Re: 1.591 gC/m²·I
2 19.7 ST(m)
3 18.1 1.6
0 - 10 m
m °C m °C 0508-1200 412min. II
0 19.7 5 17.3 BP: 1.827
1 19.7 10 16.7 Re: 0.493 gC/m²·II
2 19.5 ST(m) NP: 1.334
3 18.2 - 10 162 ·10³J/m²·II
0 - 4.54 m
m °C m °C 0900-1500 360min. III
0 19.4 5 17.4 BP: 2.263
1 19.3 10 16.8 Re: 0.567 gC/m²·III
2 19.1 ST(m) NP: 1.696
3 18.8 1.9 16 495 ·10³ J/m²·III
0 - 4.89 m
m °C m °C 1200-2006 486min. IV
0 20.2 5 17.4 BP: 2.141
1 20.1 10 16.4 Re: 0.749 gC/m²·IV
2 19.8 ST(m) NP: 1.392
3 18.8 - 14 248 ·10³J/m²·IV
0 - 4.88 m


1./2.10.1975
300 J/cm²·h
200
100
Σ = 1352.8 J/cm²·d
4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 Uhr
m 100 200 mgC/m³
6.4m
m °C 1812-0630 738min. I
0 17.1
1 17.1
2 17.1 Re: 0.708 gC/m²·I
3 17.1
5 16.8
10 16.7
0 - 10 m
m °C 0630-1200 330min. II
0 16.7
1 16.7
2 16.7 BP: 0.529
3 16.7 Re: 0.200 gC/m²·II
5 16.7 NP: 0.329
10 16.5 4918 ·10³J/m²·II
0 - 10 m
6.5m
m °C 0900-1500 360min. III
0 16.8
1 16.8
2 16.8 BP: 0.597
3 16.8 Re: 0.226 gC/m²·III
5 16.8 NP: 0.371
10 16.4 10 698 ·10³J/m²·III
0 - 10 m
m °C 1200-1810 370min. IV
0 17.6
1 17.6
2 17.2 BP: 0.819
3 16.9 Re: 0.328 gC/m²·IV
5 16.8 NP: 0.491
10 16.4 8610 ·10³J/m²·IV
0 - 10 m


29/30.12.1975
300 J/cm²·h
200
100
Σ = 87.8 J/cm²·d
4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 Uhr
m 100 200 mgC/m³
7.3m
m °C 1649-0817 928min. I
0 5.8
1 5.8
2 5.8 Re: 0.365 gC/m²·I
3 5.8
5 5.8
10 5.9
0 - 10 m
m °C 0817-1200 223min. II
0 5.5
1 5.5
2 5.5 BP: 0.319
3 5.5 Re: 0.091 gC/m²·II
5 5.5 NP: 0.228
10 5.5 410 ·10³J/m²·II
0 - 10 m
7.2m
m °C 0900-1500 360min. III
0 5.6
1 5.6
2 5.6 BP: 0.269
3 5.6 Re: 0.077 gC/m²·III
5 5.6 NP: 0.192
10 5.6 741 ·10³J/m²·III
0 - 10 m
m °C 1200-1650 290min. IV
0 5.6
1 5.6
2 5.6 BP: 0.382
3 5.6 Re: 0.109 gC/m²·IV
5 5.6 NP: 0.273
10 5.6 468 ·10³J/m²·IV
0 - 10 m

4.8.2. Die flächenspezifische Tagesprimärproduktion ($PP_{SA\text{-}SU}$) und die flächenspezifische Produktion in 24 Stunden (PP_{24h})

Aus den Resultaten des Seejahres 1975/76 wurden in Abbildung 10 vier ausgewählte Probetage zu unterschiedlichen Jahreszeiten zusammengestellt [14]. Die aus den Versuchen I, II und IV nach den Gleichungen (7)–(12) ermittelten BP-, NP- und Re-Werte der Biozönose zwischen SA-SU und in 24 Stunden (Abb. 11) wurden mit den entsprechenden aus dem Standardversuch III mit den Gleichungen (1)–(6) berechneten BP-, NP- und Re-Werten verglichen (Tab. 5–7). Als Mass für den Grad der Über- oder Unterschätzung der nach 2.5.1. berechneten Werte (im Vergleich zu den nach 2.5.2. gemessenen Werten der BP, NP und Re von SA-SU und in 24 h) wurde die prozentuale Abweichung der berechneten Daten von den gemessenen Daten gewählt. Das Jahresmittel dieser prozentualen Abweichungen an den einzelnen Messtagen wurde als arithmetisches Mittel (a. M.) aller berücksichtigten Messwerte und als (mit den BP-, NP- und Re-Werten der Versuche I, II und IV) gewichtetes Mittel (g. M.) angegeben. Das g. M. ist dabei im Vergleich zum a. M. aus den im Kapitel 4.8.1. erwähnten Gründen ein zuverlässigeres Mass für den Grad der Fehlschätzung der aus der Periode III berechneten $PP_{SA\text{-}SU}$ und PP_{24h}.

a) Bruttoproduktion (Tab. 5): Die nach Gleichung (1) aus dem Versuch III berechnete BP unterschätzt die gemessene BP nach (7) an fast allen Tagen (N = 17) deutlich, wobei das Ausmass der Unterschätzung von Probetag zu Probetag sehr unterschiedlich ist. Im Jahresmittel ergibt sich mit dem Vorzeichentest eine signifikante Unterschätzung ($p \ll 0{,}1$ %) von 26,4 % (a. M.; s = 19 %) bzw. 24,8 % (g. M.).
b) Tagesnettoproduktion (Tab. 6): Im Vergleich zur BP unterschätzt die nach (3) berechnete $NP_{SA\text{-}SU}$ die nach (9) gemessene $NP_{SA\text{-}SU}$ noch bedeutend stärker ($p \ll 0{,}1$ %) und zwar im Jahresmittel um 40,5 % (a. M.; s = 22 %) bzw. 37,7 % (g. M.).
c) Tagesrespiration: Die Abweichung der nach (2) berechneten $Re_{SA\text{-}SU}$ von der nach (8) gemessenen $Re_{SA\text{-}SU}$ beträgt – 2,6 % (a. M.; s = 31 %) bzw. 0,8 % (g. M.).

◀

Abb. 10: Bielersee: Vertikalverteilung (0–10 m) und flächenspezifische Werte (trophogene Zone) der Bruttoproduktion (●), Nettoproduktion (○) und Respiration (△) während den Expositionsperioden I–IV an vier ausgewählten Probetagen zu unterschiedlichen Jahreszeiten. Zusätzlich sind angegeben: Expositionsdauer, trophogene Zone, Globalstrahlung während den Expositionsperioden II–IV und während des ganzen Tages.

Fig. 10: Lake Biel: Vertical distribution (0–10 m) and per unit of surface rates (trophogenic layer) of gross production (●), net production (○) and respiration (△) of the short term primary production measurements I–IV on four selected sampling dates at different seasons. Secchi disk depth, water temperatures, time and duration of exposure, trophogenic layer, total incident radiation during exposure times II–IV and during the whole day are also indicated.

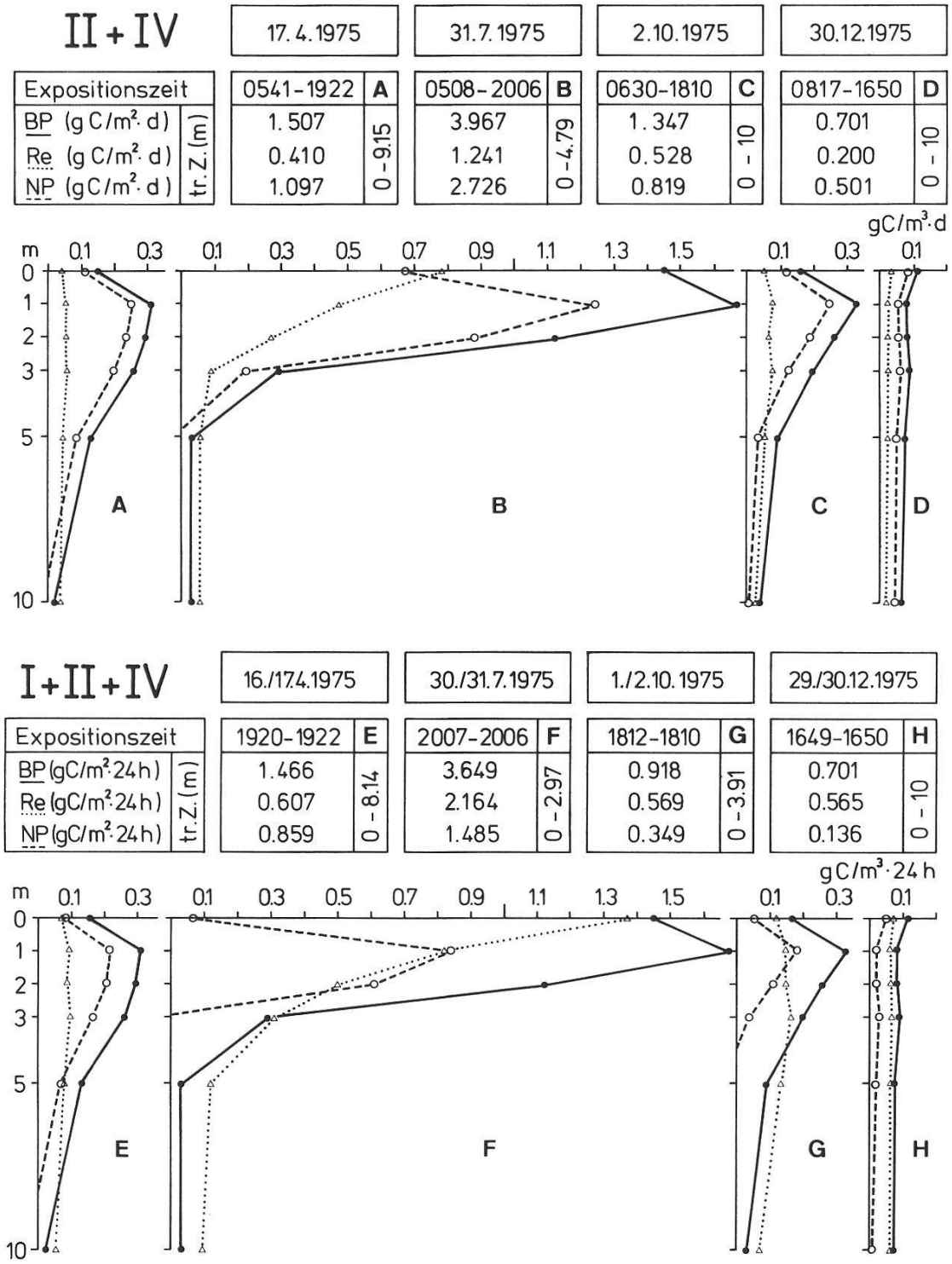


Abb. 11: Bielersee: Vertikalverteilung (0–10 m) und flächenspezifische Werte (trophogene Zone; tr. Z.) der Bruttoproduktion (●), Nettoproduktion (○) und Respiration (△) zwischen Sonnenaufgang und Sonnenuntergang (Tab. und Profile A–D) und während 24 Stunden (Tab. und Profile E–H) an vier ausgewählten Probetagen zu unterschiedlichen Jahreszeiten.

Fig. 11: Lake Biel: Vertical distribution (0–10 m) and per unit of surface rates (trophogenic layer, tr. Z.) of gross production (●), net production (○) and respiration (△) between sunrise and sunset (tables and profiles A–D) and during 24 hours (tables and profiles E–H) on four selected sampling dates at different seasons.

Tabelle 5: Vergleich (e) der aus dem Standardversuch (c) berechneten Tagesbruttoproduktion (d) mit der gemessenen Tagesbruttoproduktion (b) an verschiedenen Probetagen (a) (vgl. Kapitel 2.5)

Table 5: Comparision (e) of the daily gross primary production (d) computed from standard exposure period results (c) with the measured daily gross primary production (b) on the different sampling dates (a) (see chapter 2.5)

a	b	c	d	e
Datum	BP_{SA-SU} nach (7) ($gC/m^2 \cdot d$)	BP_{III} $gC/m^2 \cdot 6h$)	BP_{SA-SU} nach (1) $gC/m^2 \cdot d$)	Differenz (d–b) (%)
6. 3. 1975	0,7200	0,4158	0,5403	– 25,0
27. 3. 1975	0,4608	0,2656	0,3391	– 26,4
17. 4. 1975	1,5074	0,8898	1,1811	– 21,6
8. 5. 1975	1,6207	0,9615	1,2879	– 20,5
29. 5. 1975	1,3501	0,9189	1,2252	– 9,3
20. 6. 1975	0,9045	0,6126	0,8279	– 8,5
10. 7. 1975	3,3492	1,5795	2,2613	– 32,5
31. 7. 1975	3,9672	2,2628	3,3486	– 15,6
21. 8. 1975	2,8760	1,8054	2,5367	– 11,8
11. 9. 1975	0,7612	0,9667	1,1696	(+ 53,7)
2. 10. 1975	1,3473	0,5967	0,7545	– 44,0
23. 10. 1975	0,5416	0,4212	0,5462	+ 0,8
13. 11. 1975	0,8378	0,4182	0,4938	– 41,1
13. 12. 1975	0,5154	0,2740	0,3093	– 40,0
30. 12. 1975	0,7017	0,2686	0,3183	– 54,6
27. 1. 1976	0,6819	0,2319	0,2667	– 60,9
19. 2. 1976	0,6819	0,5416	0,7335	+ 7,6
11. 3. 1976	1,8161	0,8001	0,9876	– 45,6
$\bar{x}$ (N = 17)			gewichtetes Mittel:	– 24,8
$\bar{x}$ (N = 17)			arithmetisches Mittel:	– 26,4

d) Respiration in 24 Stunden: Die nach (5) berechnete Re_{24h} wird im Vergleich zur gemessenen Re_{24h} nach (11) im Jahresmittel um 8,0 % (a. M.; s = 31 %) bzw. 4,9 % (g. M.) unterschätzt.
Für die Re_{SA-SU} (p = 9,4 %) und für die Re_{24h} (p = 4,7 %) konnte keine signifikante Über- oder Unterschätzung der nach (2) und (5) berechneten Werte gegenüber den nach (8) und (11) gemessenen Werten nachgewiesen werden.

e) Nettoproduktion in 24 Stunden (Tab. 7): Die nach (6) berechnete NP_{24h} unterschätzt die nach (12) gemessene NP_{24h} an sämtlichen Probetagen (N = 16) sehr stark ($p \ll 0{,}1$ %) und zwar im Jahresmittel um 67,0 % (a. M.; s = 36 %) bzw. 52,1 % (g. M.).

Tabelle 6: Vergleich (e) der aus dem Standardversuch (c) berechneten Tagesnettoproduktion (d) mit der gemessenen Tagesnettoproduktion (b) an den verschiedenen Probetagen (a) (vgl. Kapitel 2.5)

Table 6: Comparision (e) of the daily net primary production (d) computed from standard exposure period results (c) with the measured daily net primary production (b) on the different sampling dates (a) (see chapter 2.5)

a	b	c	d	e
Datum	NP_{SA-SU} nach (9) ($gC/m^2 \cdot d$)	NP_{III} ($gC/m^2 \cdot 6h$)	NP_{SA-SU} nach (3) ($gC/m^2 \cdot d$)	Differenz (d – b) (%)
6. 3. 1975	0,5877	0,3624	0,4393	– 25,3
27. 3. 1975	0,3077	0,2116	0,2263	– 26,5
17. 4. 1975	1,0971	0,6962	0,7390	– 32,6
8. 5. 1975	0,8651	0,6690	0,5694	– 34,2
29. 5. 1975	0,9445	0,6874	0,6243	– 33,9
20. 6. 1975	0,4078	0,3194	0,0501	– 87,7
10. 7. 1975	1,9717	1,0929	0,9891	– 49,8
31. 7. 1975	2,7255	1,6961	1,9347	– 29,0
21. 8. 1975	2,0299	1,4847	1,7911	– 11,8
11. 9. 1975	0,3541	0,4856	0,1406	(– 60,3)
2. 10. 1975	0,8190	0,3709	0,3154	– 61,5
23. 10. 1975	0,3868	0,3009	0,3357	– 13,2
13. 11. 1975	0,5984	0,2987	0,3053	– 49,0
13. 12. 1975	0,3681	0,1957	0,1979	– 46,2
30. 12. 1975	0,5012	0,1918	0,2088	– 58,3
27. 1. 1976	0,4871	0,1656	0,1634	– 66,5
19. 2; 1976	0,4871	0,3868	0,4628	– 5,0
11. 3. 1976	1,2972	0,5715	0,5450	– 58,0
$\bar{x}$ (N = 17)			gewichtetes Mittel:	– 37,7
$\bar{x}$ (N = 17)			arithmetisches Mittel:	– 40,5

Die zur Berechnung der Jahresproduktion und damit zur Beurteilung des Trophiegrades eines Sees wichtigen Tageswerte der BP und der NP werden also am Bielersee bei Verwendung der Globalstrahlung zur Extrapolation von Werten einer Standardexpositionsperiode deutlich unterschätzt.

4.8.3. Die Variabilität des Unterschätzungsgrades

Das Ausmass der Unterschätzung der nach 2.5.1. berechneten PP-Werte im Vergleich zu den nach 2.5.2. gemessenen PP-Werten variiert von Probetag zu Probetag recht stark

Tabelle 7: Vergleich (d) der aus dem Standardversuch berechneten Nettoproduktion in 24 Stunden (c) mit der gemessenen Nettoproduktion in 24 Stunden (b) an den verschiedenen Probetagen (a) (vgl. Kapitel 2.5)

Table 7: Comparision (d) of the net production within 24 hours computed from standard exposure period results (c) with the measured net production within 24 hours (b) on the different sampling dates (a) (see chapter 2.5)

a	b	c	d
Datum	NP_{24h} nach (12) ($gC/m^2 \cdot 24h$)	NP_{24h} nach (6) ($gC/m^2 \cdot 24h$)	Differenz (c – b) (%)
5./ 6. 3. 1975	0,3844	0,3267	– 15,1
26./27. 3. 1975	0,1824	0,1231	– 32,5
16./17. 4. 1975	0,8585	0,4067	– 52,6
7./ 8. 5. 1975	0,4877	0,1175	– 75,9
28./29. 5. 1975	0,7484	0,2988	– 60,1
(18./20. 6. 1975	0,0582	– 0,3449	– –)
9./10. 7. 1975	0,6980	0,3145	– 54,9
30./31. 7. 1975	1,4848	1,0814	– 27,2
20./21. 8. 1975	1,4220	1,2539	– 11,8
(10./11. 9. 1975	– 1,4896	– 0,7548	+ 49,3)
1./ 2. 10. 1975	0,3491	– 0,1487	– 142,6
22./23. 10. 1975	0,2041	0,0650	– 68,2
12./13. 11. 1975	0,2332	0,0158	– 93,2
12./13. 12. 1975	0,1072	– 0,0039	– 103,6
29./30. 12. 1975	0,1365	0,0115	– 91,6
26./27. 1. 1976	0,1864	0,0019	– 99,0
18./19. 2. 1976	0,2517	0,1147	– 54,4
10./11. 3. 1976	0,7249	0,0732	– 89,9
$\bar{x}$ (N = 16)		gewichtetes Mittel:	– 52,1
$\bar{x}$ (N = 16)		arithmetisches Mittel:	– 67,0

(Tab. 5–7). Als Ursachen dieser Variabilität des Unterschätzungsgrades kommen neben den Lichtbedingungen noch weitere exogene sowie endogene Faktoren in Betracht, wie z. B. Schwankungen der Gesamtbiomasse des Phytoplanktons und des Chlorophyllgehaltes der Zellen [18/43/46], Veränderung des Artenspektrums (z. B. Nannoplankton : Netzplankton-Verhältnis [43]), Vertikalwanderung mobiler Phytoplanktonarten [1/39], Synchronisation des Algenwachstums [32/75], Anhäufung von Assimilationsprodukten und Erschöpfung des Nährstoffvorrates [43/57/92/96], Änderung der Respirationsintensität [3/25], veränderliche Wassertemperaturen [8], unterschiedlich starke Wasserturbulenzen [24/56/57], veränderliche Zooplanktondichte (Wolkenbildung, Migration) und dadurch bewirkte Veränderungen des Frassdruckes

(grazing) und Respirationsanteils. Die Auswirkungen dieser Faktoren können sich zudem gegenseitig aufheben oder verstärken, so dass eine Gewichtung einzelner Ursachen unter *in situ*-Bedingungen nur sehr beschränkt möglich ist [57].

4.8.4. Ursachen für die Unterschätzung der aus dem Standardversuch III berechneten $PP_{SA\text{-}SU}$ und PP_{24h}

Als Ursachen für die im Kapitel 4.8.2. beschriebene Unterschätzung der aus der Standardexpositionsperiode III extrapolierten $PP_{SA\text{-}SU}$ bzw. PP_{24h} wurden sowohl Faktoren, die unmittelbar von der Verteilung der Strahlungsenergie im Tagesablauf abhängen (4.8.4.1.–3.) als auch nicht näher bestimmte, von der Einstrahlung unabhängige Faktoren (4.8.4.4.) festgestellt.

4.8.4.1. Der Wirkungsgrad der Primärproduktion

Trotz der "gegenseitigen Überlagerung der Produktionsfaktoren" und der dadurch bewirkten "Verschleierung ihrer spezifischen Wirkungen" [57], kann für die an sämtlichen Probetagen festgestellte Unterschätzung der $PP_{SA\text{-}SU}$ und PP_{24h} der über den Tag hin sich verändernde Wirkungsgrad als Hauptursache angesehen werden.
Der WG wird hier definiert als

$$\text{WG}\ (\%) = \frac{\text{fixierte Energie} \cdot 100}{\text{eingestrahlte Energie}}$$

wobei nach der Gleichung

$$CO_2 + 2H_2O \rightleftarrows CH_2O + H_2O + O_2 - 471\ \text{kJ}$$

zur Assimilation von 1 mg C 39,25 J benötigt werden [16]. An allen Probetagen wurde für jede der Expositionsperioden II, III und IV der WG der NP und BP berechnet [14] und als Jahresmittelwert in Tabelle 8 zusammengefasst. Es ist sowohl der auf die gesamte eingestrahlte Energie (tot.E.) bezogene WG als auch der nach Gächter [16] für die Reflexion und die Bewölkung korrigierte, nur auf die photosynthetisch aktive Einstrahlung (PhAR) bezogene WG angegeben. Der Jahresmittelwert der gemessenen mittleren täglichen Wirkungsgrade der BP liegt mit 1,98 % (PhAR) bzw. 0,99 % (tot.E.) infolge der Mitberücksichtigung der Resultate der atypischen Wintertage (4.8.1.c) im Vergleich zu anderen Seejahren relativ hoch [58], ist jedoch mit den Wirkungsgraden in anderen eutrophen Seen durchaus vergleichbar. So fanden z. B. Morgan [48] und Bindloss et al. [5] im eutrophen Loch Leven, Schottland, mittlere

jährliche Wirkungsgrade von 2,0 bis 2,4 % (PhAR) bzw. 1,1 % (tot.E.). Auch der mittlere jährliche WG der NP im Bielersee liegt trotz der hohen Winterwerte mit 1,36 % (PhAR) bzw. 0,68 % (tot.E.) im Bereich der an anderen eutrophen Seen gefundenen Werte. So erhielten z. B. Ross und Kalff [62] für die verschiedenen Seebecken des kanadischen Lake Memphremagog im Sommer Mittelwerte zwischen 0,46 bis 0,70 % (tot.E.) und Gelin [20] im schwedischen Vombsjön für die Jahre 1970 bis 1973 mittlere jährliche Wirkungsgrade zwischen 0,5 bis 0,7 % (tot.E.).

Tabelle 8: Mittlerer Wirkungsgrad der Netto- und Bruttoproduktion während der Perioden II, III und IV und von Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang (*) im Seejahr 1975/76

Table 8: Mean efficiency of net and gross production during the exposure periods II, III and IV and between sunrise and sunset (*) in the year 1975/76

6. 3. 1975 – 11. 3. 1976 exkl. 23. 10. 1975 – 27. 1. 1976 (N = 13)		6. 3. 1975 – 11. 3. 1976 (N = 18)		Bemerkungen	
$\bar{x}$ (II)	= 0,86 %	$\bar{x}$ (II)	= 1,54 %	für PhAR	Netto-produktion
$\bar{x}$ (III)	= 0,63 %	$\bar{x}$ (III)	= 0,95 %	für PhAR	
$\bar{x}$ (IV)	= 0,54 %	$\bar{x}$ (IV)	= 1,27 %	für PhAR	
$\bar{x}$ (*)	= 0,69 %	$\bar{x}$ (*)	= 1,36 %	für PhAR	
$\bar{x}$ (*)	= 0,34 %	$\bar{x}$ (*)	= 0,68 %	für tot. E.	
$\bar{x}$ (II)	= 1,27 %	$\bar{x}$ (II)	= 2,20 %	für PhAR	Brutto-produktion
$\bar{x}$ (III)	= 0,92 %	$\bar{x}$ (III)	= 1,36 %	für PhAR	
$\bar{x}$ (IV)	= 0,91 %	$\bar{x}$ (IV)	= 1,88 %	für PhAR	
$\bar{x}$ (*)	= 1,07 %	$\bar{x}$ (*)	= 1,98 %	für PhAR	
$\bar{x}$ (*)	= 0,54 %	$\bar{x}$ (*)	= 0,99 %	für tot. E.	

Ein Vergleich der NP- und BP-Wirkungsgrade der Perioden II, III und IV zeigt, dass der höchste Jahresmittelwert am Morgen (II) und der geringste WG über den Mittag (III) gemessen werden konnte, währenddem der WG am Nachmittag (IV) dazwischen lag [14]. Eine analoge tageszeitliche Abfolge mit höchsten WG-Werten während der Tagesrandstunden am Morgen, niedrigsten Werten über den lokalen Mittag und erneut ansteigenden WG-Werten während der Tagesrandstunden am Abend wurde beispielsweise auch durch Gächter [16] für das Phytoplankton des Vierwaldstättersees und durch Müller [49] für das Periphyton des Greifensees beschrieben.

4.8.4.2. Die Oberflächenhemmung der Primärproduktion

Eine Hemmung der Phytoplanktonassimilation durch überoptimalen Lichteinfall in den oberen Wasserschichten ist mit wenigen Ausnahmen (z. B.: [8/35]) bisher an den

meisten stehenden Gewässern regelmässig festgestellt worden (z. B.: [12/25/38]). Am Bielersee tritt eine Oberflächenhemmung mit Ausnahme von stark bedeckten Tagen mit aussergewöhnlich geringer Einstrahlung regelmässig auf und beeinträchtigt die PP vorwiegend in den Stunden vor und nach dem lokalen Mittag. Der Schwellenwert für das Zustandekommen der Oberflächenhemmung ist je nach Jahreszeit verschieden und liegt im Sommer bei etwa 70 $J/m^2 \cdot s$ (PhAR) und im Winter bei etwa 35 $J/m^2 \cdot s$ [14]. Strickland [80] fand bei vergleichbaren Einstrahlungen (35 – 105 $J/m^2 \cdot s$) ebenfalls eine Oberflächenhemmung, während Talling [82] erst bei höheren Lichtmengen (100 – 150 $J/m^2 \cdot s$) und Stadelmann et al. [76] schon bei etwas tieferen Werten (55 $J/m^2 \cdot s$) eine Oberflächenhemmung feststellten. Elster [10] erhielt für verschiedene Seen des Schwarzwaldes und für den Bodensee ebenfalls mit dem Bielersee vergleichbare Schwellenwerte, beobachtete seltener aber auch schon bei einer zehnmal schwächeren Lichtintensität eine Oberflächenhemmung, die möglicherweise auch auf den hohen Anteil von kurzwelligem Licht zurückzuführen sei. Lewis [38] weist auf eine mögliche Abhängigkeit des Schwellenwertes der Oberflächenhemmung der PP von den windbedingten Turbulenzen hin, was allerdings für die Verhältnisse am Bielersee mit der verwendeten Versuchsanordnung nicht nachgewiesen werden konnte [14].

4.8.4.3. Die Ausdehnung der trophogenen Zone im Tagesverlauf und der V/O-Quotient

Die untere Grenze der tr.Z. wird häufig bei 0,5 – 1 % der direkt unter der Oberfläche gemessenen Lichtintensität angenommen [94]. Im Bielersee lag die Kompensationsebene während der Vegetationszeit stets zwischen 0,5 – 4,2 % ($\bar{x}$ = 2,2 %) der Oberflächenlichtintensität. In dieser Zeit kann die Dicke der tr.Z. im Tagesverlauf stark schwanken und erreicht in der Regel über den Mittag ein Maximum (Tab. 9).

Die unterschiedliche Ausdehnung der tr.Z., die ungleich starke Oberflächenhemmung und der variable Wirkungsgrad zeigen sich auch in den PP-Vertikalkurven der Perioden II, III und IV (Abb. 10). Deren Form lässt sich am besten mit dem V/O-Quotienten charakterisieren [61]. Nach Lewis [38] eignet sich die Korrelation zwischen der maximalen Volumenproduktion (V) und der flächenspezifischen Produktion (O) sehr gut zum Vergleich der PP-Vertikalkurven verschiedener Seen. Ilmavirta [29] wendet den V/O-Quotienten dagegen nur beim Vergleich von PP-Kurven des gleichen Sees an. Im Seejahr 1975/76 wurde der V/O-Quotient der NP und der BP für die Perioden II, III und IV berechnet und in Tabelle 10 als Jahresmittelwert zusammengestellt. Der auf den optimalen Kubikmeter entfallende Anteil der flächenspezifischen $PP_{SA\text{-}SU}$ variiert bei der NP von 14 bis 46 % ($\bar{x}$ = 25 %) und bei der BP von 13 bis 45 % ($\bar{x}$ = 22 %). Am Morgen (II) und Nachmittag (IV) findet man höhere V/O-Quotienten als über den Mittag (III), was eine Extrapolation des Kurzzeitversuches auf die $PP_{SA\text{-}SU}$ und insbesondere auf die PP_{24h} stark erschwert.

Fasst man die Resultate der Kapitel 4.8.4.1.–3. zusammen, so gilt auch für den Bielersee die von Vollenweider [91] gemachte Feststellung:

"Im Tagesgang besteht für die Flächennutzung der eindringenden Energie über die Mittagszeit ein Minimum; dies hängt mit der während dieser Zeit sich am stärksten auswirkenden lichtbedingten Hemmung in Oberflächenschichten zusammen. Der Leistungsverlust wird durch die Beiträge tieferer Schichten nicht gedeckt; in diesen erfolgt hingegen eine progressive Leistungsabnahme."

Tabelle 9: Ausdehnung der trophogenen Zone

Table 9: Vertical extent of the trophogenic layer

Datum	Tiefe der Kompensationsebene (m) von				
	SA–12.00	9.00–15.00	12.00–SU	SA–SU	SU–SU
5./ 6. 3. 1975	> 10	9,60	> 10	> 10	9,77
26./27. 3. 1975	8,17	> 10	> 10	9,57	4,89
16./17. 4. 1975	8,32	9,55	9,73	9,15	8,14
7./ 8. 5. 1975	5,00	7,71	7,57	6,64	4,43
28./29. 5. 1975	4,77	9,86	5,20	4,94	4,66
18./20. 6. 1975	6,46	9,89	7,13	6,70	3,14
9./10. 7. 1975	4,87	4,63	4,35	4,73	4,18
30./31. 7. 1975	4,54	4,89	4,88	4,79	2,97
20./21. 8. 1975	8,93	9,41	8,02	8,41	7,06
10./11. 9. 1975	1,87	2,39	0,15	1,59	0
1./ 2. 10. 1975	> 10	> 10	> 10	> 10	3,91
22./23. 10. 1975	> 10	> 10	> 10	> 10	> 10
12./13. 11. 1975	> 10	> 10	> 10	> 10	> 10
12./13. 12. 1975	> 10	> 10	> 10	> 10	> 10
29./30. 12. 1975	> 10	> 10	> 10	> 10	> 10
26./27. 1. 1976	> 10	> 10	> 10	> 10	> 10
18./19. 2. 1976	> 10	> 10	> 10	> 10	8,87
10./11. 3. 1976	> 10	> 10	> 10	> 10	9,08

4.8.4.4. Die Tagesperiodik der Primärproduktion

In vielen Seen unterliegt die PP tagesperiodischen Schwankungen. Im Oberflächenwasser der meisten Gewässer findet man ein Produktionsmaximum am Morgen (z. B.: [2/16/24/95]), gefolgt von einem Minimum am Mittag oder frühen Nachmittag und manchmal einem zweiten, kleineren Maximum am späteren Nachmittag. Es werden aber auch Tagesrhythmen mit einem Produktionsmaximum am Nachmittag [2/8/29] oder Gewässer mit fehlender oder nur ganz selten auftretender Tagesperiodizität der PP beschrieben [19/38/86].

Tabelle 10: Mittlerer V/O-Quotient der Nettoproduktion (NP) und Bruttoproduktion (BP) in den Expositionsperioden II–IV

Table 10: Mean V/O-quotient of net production (NP) and gross production (BP) during the exposure periods II–IV

N = 17	NP	BP
II	0,254	0,226
III	0,212	0,206
IV	0,248	0,215
SA–SU	0,251	0,221

Aus den Versuchen I–IV können auch einige Hinweise auf die Verhältnisse am Bielersee gewonnen werden. Die maximalen flächenspezifischen NP- und BP-Werte entfallen während der Vegetationszeit von Frühjahr bis Herbst auf die Periode III, wo die eingestrahlte Energie und die Ausdehnung der tr.Z. am grössten sind. Nur im obersten Meter der Wassersäule sind die Produktionsbedingungen für das Phytoplankton über den Mittag nicht optimal. In dieser obersten Schicht kommt es, wie das Beispiel des Versuches vom 30./31. Juli 1975 zeigt (Abb. 12), zu einer Vorverschiebung des Tagesmaximums in die Periode II. Ein solches, durch die starke Oberflächenhemmung am Mittag verursachtes Produktionsmaximum am Morgen findet man über die ganze Vegetationszeit hinweg.

Die Re der Biozönose zeigt im allgemeinen nur geringe Tagesschwankungen (Abb. 12) mit häufig etwas höheren mittleren stündlichen Re-Werten während der Nacht (I). Es ist jedoch nicht selten, dass die höchsten mittleren stündlichen Re-Werte auf eine der anderen Perioden (II–IV) entfallen. Der Tagesablauf der Re kann also von Probetag zu Probetag unterschiedlich sein. Die geringen Schwankungen der Re vermögen allein die festgestellte Tagesperiodizität der PP nicht zu erklären. Ähnlich wie am Vierwaldstättersee [16] müssen auch noch andere Faktoren mitverantwortlich sein, wie z. B. Nährstofferschöpfung, Anhäufung von Assimilationsprodukten und speziell während der Stagnation auch eine sich im Tagesverlauf verändernde Biomasse und Zusammensetzung des Phytoplanktons. Dass neben der variablen eingestrahlten Lichtenergie auch noch solche Einflüsse auf den Tagesrhythmus der PP einwirken, wird am Beispiel des 30./31. Juli 1975 illustriert: Trotz einer über den Tagesverlauf nahezu idealen Einstrahlungskurve (Abb. 10) liegt die NP der ersten Tageshälfte (II) um 34 % höher als die NP der zweiten Tageshälfte (IV):

$$\frac{\text{II}\quad \dfrac{1{,}3337\ \text{g C / m}^2 \cdot \text{Exp.zt.}}{10\,162 \cdot 10^3\ \text{J / m}^2 \cdot \text{Exp.zt.}}}{\text{IV}\quad \dfrac{1{,}3918\ \text{g C / m}^2 \cdot \text{Exp.zt.}}{14\,248 \cdot 10^3\ \text{J / m}^2 \cdot \text{Exp.zt.}}} = 1{,}3436 \approx 34\,\%$$

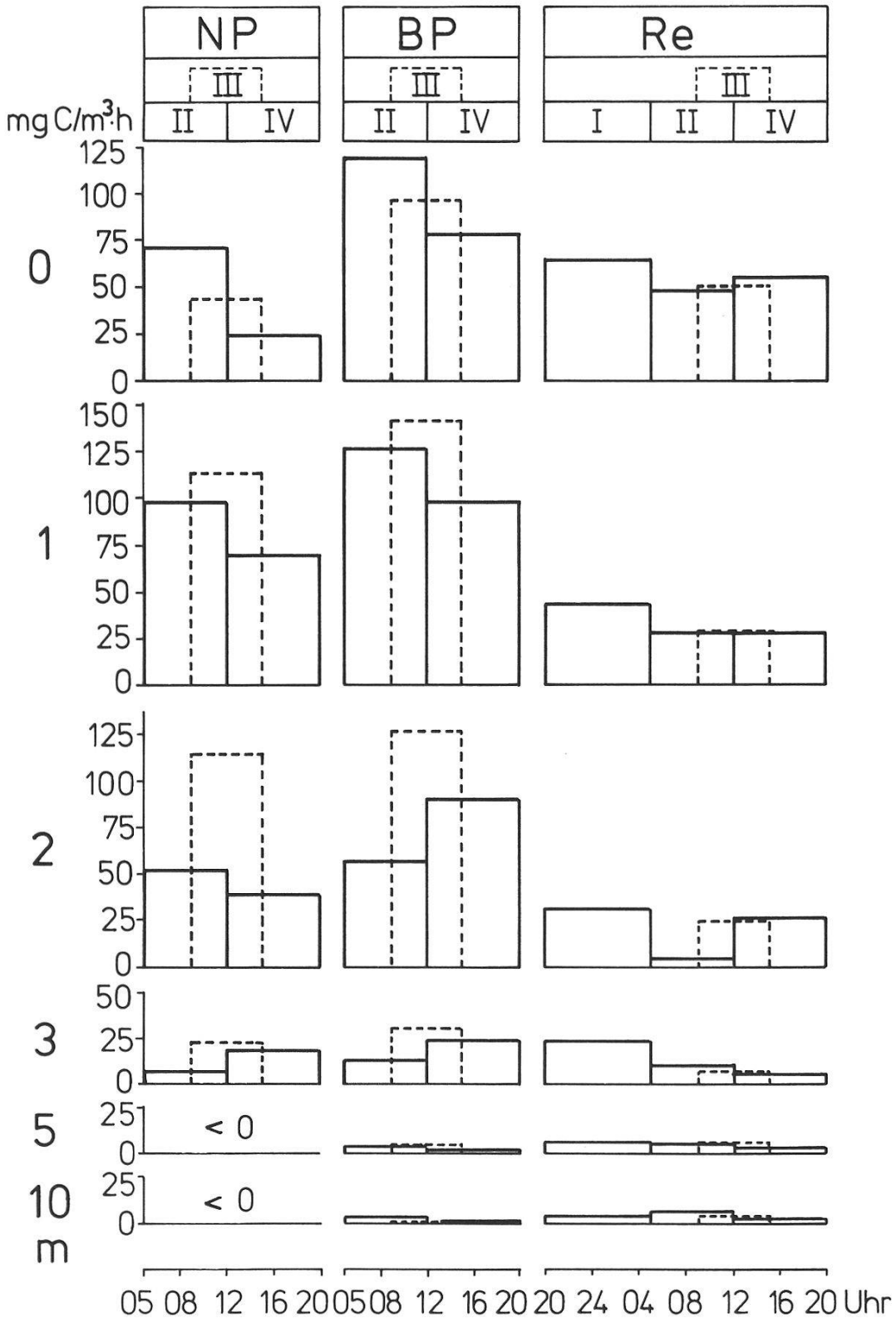


Abb. 12: Bielersee 30./31. Juli 1975: Mittlere stündliche Nettoproduktion (NP), Bruttoproduktion (BP) und Respiration (Re) von 0–10 m während den Expositionsperioden II–IV (NP und BP) bzw. I–IV (Re).

Fig. 12: Lake Biel 30./31. July 1975: Mean hourly rate of net production (NP), gross production (BP) and respiration (Re) from 0–10 m during the exposure periods II–IV (NP and BP) and I–IV (Re), respectively.

Stadelmann et al. [76] fanden am Lake Ontario Ende Juli 1972 an einem vergleichbaren Tag für die erste Tageshälfte ebenfalls eine gegenüber der zweiten Tageshälfte um 32 % höhere PP. Berücksichtigt man bei unseren Messungen sämtliche Probetage, so ergibt sich für die erste Tageshälfte (II) eine im Vergleich zur zweiten Tageshälfte (IV) um 38 % höhere NP.

Als Schlussfolgerung aus den Kapiteln 4.8.4.1.–4. gilt:

Im Vergleich zu den Tagesrandstunden ist während der Standardperiode III über den Mittag

- dank der ausgedehnteren tr.Z. eine PP bis in grössere Tiefen möglich (4.8.4.3.)
- infolge der überoptimalen Lichtbedingungen eine viel stärkere Hemmung der PP in der Oberflächenschicht festzustellen (4.8.4.2.)

Die Bilanz dieser gegenläufigen Prozesse hat einen verminderten WG der PP über den Mittag (4.8.4.1.) zur Folge. Zusammen mit der asymmetrischen Tagesrhythmik der PP in der obersten Wasserschicht (4.8.4.4.) wird dadurch bewirkt, dass die $PP_{SA\text{-}SU}$ bzw. PP_{24h} bei Anwendung der bisher üblichen Extrapolationsweise stark unterschätzt werden (4.8.2.).

4.8.5. Möglichkeiten zur Berechnung der $PP_{SA\text{-}SU}$ und der PP_{24h} aus Kurzzeitversuchen während einer Standardexpositionsperiode

Während kürzeren Zeiträumen kann die $PP_{SA\text{-}SU}$ und die PP_{24h} als Summe von über den Tagesverlauf aneinandergereihten Kurzzeitexperimenten sehr präzis ermittelt werden [16/76/86/95]. Im Rahmen eines längerfristigen Routine-Messprogramms ist ein solches Vorgehen nicht möglich. In Anbetracht der sich insbesondere während der Vegetationszeit fortwährend verändernden, sich gegenseitig beeinflussenden und teilweise nur ungenügend quantifizierbaren Produktionsbedingungen (4.8.3.) soll vorderhand nur versucht werden, die bei den von uns verwendeten empirischen oder theoretischen Extrapolationsweisen von Kurzzeitmessungen (4.8.2.) auftretenden Fehlerbereiche abzuschätzen. Davon ausgehend sollen für Routinemessungen diejenigen Berechnungsarten ausgewählt werden, die mit verantwortbarem Aufwand bei den Messungen die genauesten Werte für die $PP_{SA\text{-}SU}$ und die PP_{24h} zu liefern versprechen.

4.8.5.1. Die Ermittlung der $NP_{SA\text{-}SU}$ aus Kurzzeitmessungen

Zwischen der NP der Standardperiode III und der gemessenen Tagesnettoproduktion (II+IV) besteht erwartungsgemäss eine enge Beziehung (Abb. 13):

$$NP\,(II+IV) = 1{,}4785 \cdot NP\,(III) + 0{,}0905 \qquad (16)$$

$N = 17$ (exkl. 11. September 1975); $r = 0{,}9660$ ($2p \ll 0{,}1$ %)

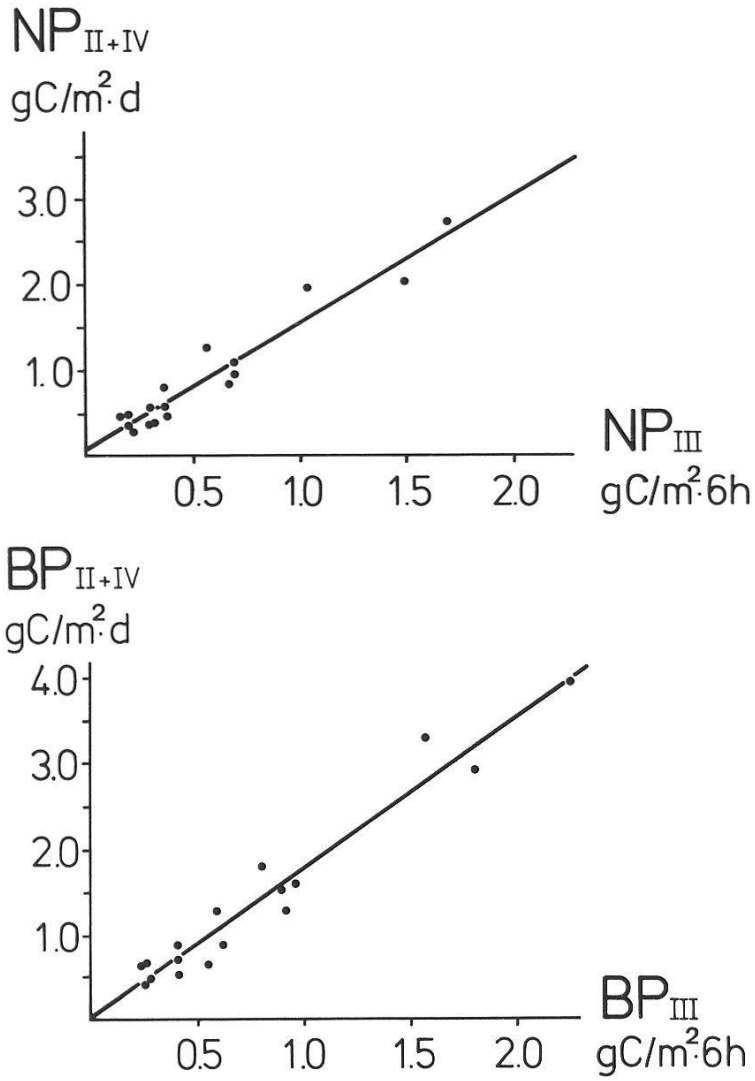


Abb. 13: oben: Korrelation: Tagesnettoproduktion (NP_{II+IV}) – Nettoproduktion während der Standardexpositionsperiode (NP_{III})
unten: Korrelation: Tagesbruttoproduktion (BP_{II+IV}) – Bruttoproduktion während der Standardexpositionsperiode (BP_{III})

Fig. 13: top: Daily net production (NP_{II+IV}) vs. *net production during the standard exposure period (NP_{III})*
below: Daily gross production (BP_{II+IV}) vs. *gross production during the standard exposure period (BP_{III})*

Efford [8] fand am kanadischen Lake Marion einen Korrelationskoeffizienten von r = 0,9830.

Wird die obige Gleichung zur Berechnung der NP_{SA-SU} auf die an den einzelnen Probetagen erhaltenen NP-Werte angewendet und die so berechneten Tagesproduktionswerte ($NP_{est.}$) mit den tatsächlich gemessenen Tagesproduktionswerten ($NP_{obs.}$) verglichen, so ergeben sich die in der Tabelle 11a aufgeführten Abweichungen.

Die Fehler für die Einzeltage sind teilweise beträchtlich: Maximale Überschätzung am 20. Juni und 23. Oktober 1975: + 38 %; maximale Unterschätzung am 27. Januar

Tabelle 11:

a) Differenz (a_3) zwischen den gemessenen Tagesnettoproduktionswerten ($NP_{obs.}$; a_1) und den nach der Gleichung (16) berechneten Tagesnettoproduktionswerten ($NP_{est.}$; a_2)

b) Differenz (b_3) zwischen den gemessenen Tagesbruttoproduktionswerten ($BP_{obs.}$; b_1) und den nach der Gleichung (17) berechneten Tagesbruttoproduktionswerten ($BP_{est.}$; b_2)

c) Differenz (c_3) zwischen den gemessenen Tagesbruttoproduktionswerten ($BP_{obs.}$; c_1) und den nach der Gleichung (18a+b) berechneten Tagesbruttoproduktionswerten ($BP_{est.}$; c_2)

Table 11:

a) Difference (a_3) between the measured daily net production rates ($NP_{obs.}$; a_1) and the daily net production rates ($NP_{est.}$; a_2) estimated using equation (16)

b) Difference (b_3) between the measured daily gross production rates ($BP_{obs.}$; b_1) and the daily gross production rates ($BP_{est.}$; b_2) estimated using equation (17)

c) Difference (c_3) between the measured daily gross production rates ($BP_{obs.}$; c_1) and the daily gross production rates ($BP_{est.}$; c_2) estimated using equation (18a+b)

Datum	$NP_{obs.}$ $gC/m^2 \cdot d$	$NP_{est.}$ $gC/m^2 \cdot d$	Differenz %	$BP_{obs.}$ $gC/m^2 \cdot d$	$BP_{est.}$ $gC/m^2 \cdot d$	Differenz %	$BP_{est.}$ $gC/m^2 \cdot d$	Differenz %
6. 3. 1975	0,5877	0,6263	+ 6,6	0,7200	0,7716	+ 7,2	0,7206	+ 0,1
27. 3. 1975	0,3077	0,4034	+ 31,1	0,4608	0,5107	+ 10,8	0,4720	+ 2,4
17. 4. 1975	1,0971	1,1198	+ 2,1	1,5074	1,5950	+ 5,8	1,5015	– 0,4
8. 5. 1975	0,8651	1,0796	+ 24,8	1,6207	1,7195	+ 6,1	1,6062	– 0,9
29. 5. 1975	0,9445	1,1068	+ 17,2	1,3501	1,6455	+ 21,9	1,5429	+ 14,3
20. 6. 1975	0,4078	0,5627	+ 38,0	0,9045	1,1134	+ 23,1	1,0133	+ 12,0
10. 7. 1975	1,9717	1,7064	– 13,5	3,3492	2,7930	– 16,6	2,4819	– 25,9
31. 7. 1975	2,7255	2,5982	– 4,7	3,9672	3,9800	+ 0,3	3,4776	– 12,3
21. 8. 1975	2,0299	2,2856	+ 12,6	2,8760	3,1855	+ 10,8	2,8789	+ 0,1
2. 10. 1975	0,8190	0,6389	– 22,0	1,3473	1,0858	– 19,4	1,0757	– 20,2
23. 10. 1975	0,3868	0,5354	+ 38,4	0,5416	0,7810	+ 44,2	0,7320	+ 35,2
13. 11. 1975	0,5984	0,5321	– 11,1	0,8378	0,7758	– 7,4	0,8603	+ 2,7
13. 12. 1975	0,3681	0,3798	+ 3,2	0,5154	0,5253	+ 1,9	0,6375	+ 23,7
30. 12. 1975	0,5012	0,3741	– 25,4	0,7017	0,5159	– 26,5	0,5483	– 21,9
27. 1. 1976	0,4871	0,3353	– 31,2	0,6819	0,4521	– 33,7	0,5103	– 25,2
19. 2. 1976	0,4871	0,6624	+ 36,0	0,6819	0,9901	+ 45,2	0,8940	+ 31,1
11. 3. 1976	1,2972	0,9355	– 27,9	1,8161	1,4392	– 20,8	1,5024	– 17,3
	a_1	a_2	a_3	b_1; c_1	b_2	b_3	c_2	c_3
		a			b		c	

1976: – 31 %. Diese Fehlschätzungen entfallen jedoch auf Tage mit geringer PP, während Tage mit hoher PP (10. Juli, 31. Juli, 21. August 1975) Fehlschätzungen von maximal ± 13 % ergeben. Im Vergleich zu der bisherigen Berechnungsweise der Tagesproduktion (2.5.1./Tab. 6) ergibt also diese Berechnungsweise wesentlich genauere Tagesnettoproduktionswerte.

4.8.5.2. Die Ermittlung der $BP_{SA\text{-}SU}$ aus Kurzzeitmessungen

α) Die Korrelation zwischen der während der Standardexpositionsperiode III gemessenen BP und der Tagesbruttoproduktion (II+IV) ist noch stärker als bei den Werten der NP (Abb. 13):

$$BP\,(II+IV) = 1{,}7371 \cdot BP\,(III) + 0{,}0493 \qquad (17)$$

$N = 17$ (exkl. 11. September 1975); $r = 0{,}9711$ ($2p \ll 0{,}1\,\%$)

Die an den einzelnen Probetagen auftretenden Differenzen zwischen der mittels der Regressionsgleichung (17) berechneten Tagesbruttoproduktion ($BP_{est.}$) und der gemessenen Tagesbruttoproduktion ($BP_{obs.}$) sind in der Tabelle 11b zusammengestellt. Mit Ausnahme der Winterwerte (vgl. Kapitel 4.8.1.) liegen die aus der Periode III berechneten Tagesbruttoproduktionswerte in einem Fehlerbereich von ± 23 %.

β) Eine weitere Möglichkeit zur Berechnung der $PP_{SA\text{-}SU}$ geben Ross und Kalff [62]. Sie stellen dabei die Bedingung auf, dass kein berechneter Wert um mehr als ± 20 % von der tatsächlichen $PP_{SA\text{-}SU}$ abweichen soll. Sie verwenden folgende Symbole:

$P_{est.}$ = aus einer Standardexpositionsperiode von 4 Stunden über den Mittag mittels der Globalstrahlung extrapolierte Tagesproduktion

$P_{obs.}$ = aus der Summe aneinandergereihter Kurzzeitmessungen von je 4 Stunden ermittelte Tagesproduktion

$I_{inc.}$ = während der Standardexpositionsperiode eingestrahlte Energie

I_d = gesamte am Versuchstag eingestrahlte Energie

Zwischen den Quotienten $P_{est.}/P_{inc.}$ und $I_{inc.}/I_d$ ergab sich eine statistisch signifikante Beziehung ($p < 0{,}01$):

$$P_{est.}/P_{obs.} = 1{,}619 \cdot e^{-1{,}409} \cdot (I_{inc.}/I_d)$$

Die Tagesproduktion (P_d) liess sich aus den PP-Werten des Standardversuchs ($P_{inc.}$) durch Einsetzen dieser Beziehung in folgende empirisch gefundene Formel berechnen:

$$P_d = \frac{P_{inc.} \cdot I_d}{I_{inc.}} \cdot \frac{1}{\left[\frac{P_{est.}}{P_{obs.}}\right]} \qquad (18a)$$

Am Bielersee wurde zwischen den Quotienten $P_{est.}/P_{obs.}$ und $I_{inc.}/I_d$ ebenfalls eine gesicherte Korrelation ($2p < 0{,}01$) gefunden [14]:

$$P_{est.}/P_{obs.} = 2{,}4980 - 2{,}2718 \cdot (I_{inc.}/I_d) \qquad (18b)$$

Die nach Einsetzen der Gleichung (18b) in die Formel (18a) für den Bielersee berechneten Tagesbruttoproduktionswerte ergaben an fast allen Tagen im Vergleich zu den aus der Korrelationsgleichung (17) erhaltenen Tagesproduktionswerten genauere Schätzungen (Tab. 11c). Die von uns festgelegte Fehlergrenze von ± 26 % wird bei Berücksichtigung sämtlicher 17 Probetage nur an zwei Probetagen überschritten (23. Oktober 1975: 35,2 %, 19. Februar 1976: 31,1 %).

In Anbetracht der vielen Faktoren, die die PP im Tagesablauf beeinflussen können (4.8.3.), erlaubt die Berechnung der Tagesproduktion aufgrund der hergeleiteten Korrelation (α) mit einem die atypischen Winterwerte nicht berücksichtigenden Fehlerbereich von ± 23 % einerseits und das Verfahren nach Ross und Kalff (β) mit einem sogar die atypischen Winterwerte (exkl. 2 Werte) einschliessenden Fehlerbereich von ± 26 % im Vergleich zu der bisher verwendeten Extrapolationsweise eine wesentlich genauere Schätzung der effektiven Tagesbruttoproduktionen.

4.8.5.3. Die Ermittlung der $Re_{SA\text{-}SU}$ und der Re_{24h} aus Kurzzeitmessungen

Die in den Probeflaschen gemessene Re ist die Summe aller sauerstoffzehrenden Vorgänge der Biozönose in der tr.Z. und beinhaltet folglich neben der Re des Phytoplanktons auch die Re der heterotrophen Organismen und die Mineralisationsprozesse. Der Einfluss der Heterotrophenrespiration und der Mineralisation auf die Gesamtrespiration der Biozönose fällt von Probetag zu Probetag und teilweise sogar zu verschiedenen Tageszeiten unterschiedlich hoch aus und ist mit Routinemethoden kaum von der Re der Autotrophen zu trennen. Wegen diesen Schwierigkeiten wird die Re des Phytoplanktons an vielen Seen oft nur sporadisch oder überhaupt nicht gemessen und mit einem über das ganze Jahr gleichbleibenden Wert im Bereich von 5 bis 25 % der BP angenommen [17/27/33/74/80/98]. Schwankungen des prozentualen Anteils der Re an der BP im Tages- und Jahresverlauf bleiben so unberücksichtigt. Am Bielersee zeigen die Re-Werte an den einzelnen Tagen keine einheitlich verlaufende Tagesrhythmik (4.8.4.4.), was eine allgemeingültige Extrapolation der Re (III) auf die $Re_{SA\text{-}SU}$ bzw. Re_{24h} vorderhand erschwert. Aufgrund unserer Messungen im Seejahr 1975/76 kann deshalb zur Berechnung der $Re_{SA\text{-}SU}$ bzw. der Re_{24h} keine bessere Möglichkeit als die bisher übliche Extrapolation der Re (III) mittels der Expositionsdauer (2.5.1.) angegeben werden. Mit dieser Berechnungsweise, die eine über den Tagesverlauf gleichbleibende Re voraussetzt, kann freilich die tatsächliche $Re_{SA\text{-}SU}$ und Re_{24h} beträchtlich über- oder unterschätzt werden.

4.8.5.4. Die Ermittlung der NP_{24h} aus Kurzzeitmessungen

Zur Charakterisierung der Produktivität eines Gewässers ist neben der Tagesproduktion auch die NP_{24h} von grosser Bedeutung: "Für die trophische Situation im Gewässer ist natürlich die Nettoproduktion die entscheidende Grösse, denn nur sie kann an die Konsumenten weitergegeben werden." [74]. Mit unserer Methode (vgl. Kapitel 2.3./4.8.) messen wir allerdings nicht die echte Nettoproduktion der Algen, sondern die der Biozönose.

Wie aus Kapitel 4.8.2. (Tab. 7) hervorgeht, ergibt die bisher übliche Extrapolationsweise (2.5.1.) für die NP_{24h} der Biozönose im Vergleich zu den tatsächlich gemessenen Werten eine massive Unterschätzung. Die Hauptursache für die dabei auftretenden Schwierigkeiten dürfte bei der von vielen Faktoren beeinflussten Re_{24h} der Biozönose (4.8.4.3./4.8.5.3.) liegen. Dies ist wohl mit ein Grund dafür, dass die NP_{24h} an vielen Seen oft gar nicht bestimmt wird oder nur ein konstanter Prozentwert (z. B. 40 % [59]) von der Jahresbruttoproduktion zur Berechnung der Jahresnettoproduktion subtrahiert wird. Für die Ermittlung der NP_{24h} aus Kurzzeitmessungen am Bielersee ergeben sich die genauesten Werte, wenn wir von der nach Kapitel 4.8.5.2.α) oder 4.8.5.2.β) erhaltenen BP_{24h} den mit der bereits in früheren Jahren verwendeten Extrapolationsweise (2.5.1.;(5)) berechneten Wert der Re_{24h} subtrahieren.

4.8.6. Die Jahresprimärproduktion im Seejahr 1975/76

Aus den im vorangehenden Kapitel 4.8.5. zusammengestellten Tageswerten wurden die Jahresprimärproduktion und die Jahresrespiration für das Seejahr 1975/76 nach den bei Friedli [14] beschriebenen Methoden berechnet. Die aus der Standardexpositionsperiode (III) einerseits und aus den Ganztagesversuchen (I, II, IV) andererseits ermittelten Jahresproduktionswerte wurden miteinander verglichen:
Die Jahrestotale, berechnet aus den Ganztagesversuchen, betragen für

die Jahresbruttoproduktion	446,3 g $C/m^2 \cdot a$
die Jahresrespiration (SA-SU)	153,3 g $C/m^2 \cdot a$
die Jahresrespiration (24h)	307,4 g $C/m^2 \cdot a$
die Jahresnettoproduktion (SA-SU)	293,0 g $C/m^2 \cdot a$
die Jahresnettoproduktion (24h)	138,9 g $C/m^2 \cdot a$.

Die Jahrestotale berechnet aus der Standardexpositionsperiode betragen für

die Jahresbruttoproduktion	384,6 g $C/m^2 \cdot a$
die Jahresrespiration (SA-SU)	172,9 g $C/m^2 \cdot a$
die Jahresrespiration (24h)	297,1 g $C/m^2 \cdot a$
die Jahresnettoproduktion (SA-SU)	211,7 g $C/m^2 \cdot a$
die Jahresnettoproduktion (24h)	87,5 g $C/m^2 \cdot a$.

Die aus der Standardexpositionsperiode berechnete Jahresproduktion fällt also im Vergleich zu der aus den Ganztagesproduktionen berechneten Jahresproduktion zu tief aus. So wird die Jahresbruttoproduktion um rund 15 %, die Jahresnettoproduktion (SA-SU) um rund 30 % und die Jahresnettoproduktion (24 Stunden) um rund 40 % unterschätzt. Die hier errechneten Jahresproduktionen sind typisch für eutrophe Seen.

4.9. Die Entwicklung des Bielersees von 1930 bis 1980

Seit den chemischen Analysen von Minder [47] sind 50 Jahre vergangen. In dieser Zeit hat sich der Trophiegrad des Bielersees sehr stark erhöht. Dies geht insbesondere aus den in Tabelle 3a zusammengestellten Sauerstoffzehrungswerten hervor. Von 1930 bis 1971 hat sich die mittlere tägliche Sauerstoffzehrung in der tropholytischen Schicht (10 – 70 m) von 1418 mg $O_2/m^2 \cdot d$ auf 2438 mg $O_2/m^2 \cdot d$ erhöht. Dieser Sauerstoff wird zum Abbau der im See produzierten organischen Substanzen benötigt. Die Verdoppelung des Verbrauchs darf mit Sicherheit auf die während dieser 40 Jahre massiv angestiegenen Phosphorfrachten zurückgeführt werden. Leider besitzen wir keine Angaben über die Phosphatkonzentrationen um 1930. Die erste Angabe stammt von Thomas [85], der im Dezember 1951 an der Oberfläche 21 mg PO_4-P/m^3 gemessen hat. Im Dezember 1971 betrug die Oberflächenkonzentration bereits 122 mg PO_4-P/m^3 und die mittlere Konzentration von 0 – 70 m 132 mg PO_4-P/m^3 [13]. Dies entspricht einer Versechsfachung der Phosphorkonzentration innerhalb von nur 20 Jahren! Demgegenüber fand im gleichen Zeitraum keine erwähnenswerte Zunahme beim anderen wichtigen Pflanzennährstoff, dem Nitrat, statt. So stieg der Nitratgehalt, gemessen zur Zeit der Vollzirkulation, zwischen 1930 und 1972 lediglich um rund 10 % an (Tab. 3c). Auch der Vergleich der Oberflächenkonzentrationen von Dezember 1951 und Dezember 1972 zeigt mit 0,93 mg NO_3-N/1 [85] bzw. 1,18 mg NO_3-N/1 [13] einen Anstieg um nur 27 %.

Der enorme Anstieg der Phosphatkonzentrationen hatte zur Folge, dass der Bielersee mehr und mehr die in der Einleitung beschriebenen Symptome der Eutrophierung zeigte. Im Verlaufe der sechziger Jahre wurden zahlreiche Kläranlagen erstellt, die während der siebziger Jahre mit der 3. Reinigungsstufe zur Phosphatelimination ausgerüstet wurden (Tab. 12). Während der Jahre 1970 bis 1977 wurden vorerst Versuche zur Erzielung einer optimalen Phosphatfällung durchgeführt. Ab 1978 war die 3. Reinigungsstufe voll ausgebaut und funktionstüchtig. Dass sich der Einbau der chemischen Phosphatfällung zu lohnen beginnt, wird durch die Phosphatkonzentrationswerte zur Zeit der Vollzirkulation deutlich gemacht (Tab. 3b). So reduzierte sich der Zirkulationsgehalt von 1972 bis 1975 von 124 auf 74 mg PO_4-P/m^3. Aus technischen Gründen musste 1976 in den Kläranlagen der Regionen Bern und Thun auf eine Phosphatfällung verzichtet werden. Der Zirkulationsgehalt stieg in diesem Jahr wieder etwas an und zwar auf 96 mg PO_4-P/m^3. Nach der definitiven Inbetriebnahme der chemischen Reinigungsstufe ging in den vier vergangenen Jahren (1978 bis 1981) der Zirkulations-

Tabelle 12: Zeitpunkt der Inbetriebnahme der chemischen Phosphatfällung in einigen Abwasserreinigungsanlagen (ARA) im Einzugsgebiet des Bielersee

Table 12: Onset of phosphorus elimination in sewage treatment, either occasionally or definitely, at some plants (ARA) within the drainage area of Lake Biel

Kläranlage	Einwohnergleichwerte (mit dreistufiger Reinigung erfasst; Stand 1981)	3. Reinigungsstufe zur Phosphatfällung teilweise in Betrieb seit	voll in Betrieb seit	ausser Betrieb
ARA Bern-Neubrück	225 000	1974	1978	1976
ARA Region Thun	110 000	1975	1978	1976
ARA Worblental	90 000	1971	1978	–

gehalt auf 45 mg PO_4-P/m^3 zurück. Bis zur Erreichung der angestrebten 20 mg PO_4-P/m^3 wird es aber noch weiterer Anstrengungen bedürfen, denn die heutige Belastung (1978 [73]) von 20 g P_{ges} / $m^2 \cdot a$ (davon 9 g PO_4-P/$m^2 \cdot a$) liegt noch weit über der nach Ambühl [1a] berechenbaren kritischen Flächenbelastung von 2,6 g $P_{ges}/m^2 \cdot a$.

Bei den dargestellten Auswirkungen der Inbetriebnahme der 3. Reinigungsstufe gilt es festzuhalten, dass es sich dabei um eine vereinfachte Darstellung handelt. So wurden beispielsweise nur drei Kläranlagen im Einzugsgebiet des Bielersees berücksichtigt. Auch wurden die von Jahr zu Jahr unterschiedlichen hydrologischen und meteorologischen Bedingungen nicht mit in die Betrachtungen einbezogen. Es zeigt sich jedoch, dass der Bielersee dank seiner kurzen Wassererneuerungszeit rasch auf die Fernhaltung der Siedlungsabwässer zu reagieren vermag. Leider muss zusammen mit dem Erfolg dieser Gewässerschutzmassnahmen auch ein negativer Aspekt erwähnt werden. Der in den jüngsten Jahren (1979 bis 1981) registrierte Anstieg im Zirkulationsgehalt des Nitratstickstoffs deutet darauf hin, dass sich die vermehrte Verwendung von Hof- und Kunstdünger in der Landwirtschaft bereits deutlich auf die Nährstoffkonzentrationen im Bielersee auszuwirken beginnt. Mit fortschreitender Elimination der aus punktuellen Quellen stammenden Siedlungsabwässer werden diese diffusen Nährstoffquellen künftig für den Bielersee weit gewichtigere Folgen haben als bis anhin.

5. ZUSAMMENFASSUNG

1. Von März 1975 bis März 1976 wurden im Pelagial des Bielersees (Abb. 1) an 18 Probetagen neben verschiedenen Begleitparametern (Temperatur (Abb. 2), Sichttiefe (Abb. 3), Sauerstoff (Abb. 4), Phosphat (Abb. 5), Nitrat (Abb. 6), Chlorophyll a (Abb. 9)) in dreiwöchigem Abstand die Primärproduktion des Phytoplanktons und die Respiration der Biozönose gemessen (Abb. 10).

2. An jedem Probetag wurden je 4 Primärproduktionsversuche gemacht. Dabei wurden die Respiration von Sonnenuntergang bis Sonnenaufgang (I), sowie die Bruttoproduktion, die Nettoproduktion und die Respiration von Sonnenaufgang bis 12.00 Uhr (II), von 09.00 bis 15.00 Uhr (III) und von 12.00 Uhr bis Sonnenuntergang (IV) gemessen. Die Periode III entspricht der bereits in früheren Jahren verwendeten Standardexpositionsperiode.
3. Durch Aufsummieren der Versuchsergebnisse II und IV (Gleichungen (7) bis (9)) wurde die *Tagesproduktion* und durch Aufsummieren der Versuchsergebnisse I, II und IV (Gleichungen (10) bis (12)) die *Produktion in 24 Stunden* ermittelt. Wir nennen diese Werte *"gemessene Werte"*.
   Die Werte der Periode III wurden mit den Gleichungen (1) bis (3) auf die *Tagesproduktion* und mit den Gleichungen (4) bis (6) auf die *Produktion in 24 Stunden* extrapoliert Zur Extrapolation wurde die Globalstrahlung verwendet und angenommen, die Respiration im Tagesverlauf sei konstant. Wir nennen diese Werte *"berechnete Werte"*.
4. Die "berechneten Werte" unterschätzen die "gemessenen Werte" teilweise stark (Tab. 5, 6, 7). Der Grad der Unterschätzung variiert von Probetag zu Probetag und beträgt im Jahresdurchschnitt (N = 17) für die Bruttoproduktion 26,4 % (a. M.; arithmetisches Mittel) bzw. 24,8 % (g. M.; mit der Produktion gewichtetes Mittel), für die Tagesnettoproduktion 40,5 % (a. M.) bzw. 37,7 % (g. M.) und für die Nettoproduktion in 24 Stunden 67,0 % (a. M.) bzw. 52,1 % (g. M).
5. Es werden die wichtigsten Ursachen dieser Unterschätzung angegeben (Kapitel 4.8.4.) und Möglichkeiten einer genaueren Extrapolation der Standardexpositionsresultate auf die Tagesproduktion und auf die Produktion in 24 Stunden für die Verhältnisse am Bielersee vorgeschlagen (Kapitel 4.8.5.).
6. Die Biomasse und die Sukzession des Phytoplanktons wurden durch Auszählen ermittelt. Im Jahresverlauf findet man zwei Maxima (Frühjahr und Spätsommer); dazwischen liegt ein in allen bisherigen Untersuchungsjahren festgestelltes Minimum (Juni). Die für die Phytoplanktonbiomasse entscheidenden Algengruppen sind im Bielersee die Diatomeen, die Cryptophyceen und die Chrysophyceen; die Chlorophyceen sind nur im Sommer und die Cyanophyceen nur im Herbst von Bedeutung (Abb. 7, 8).
7. Die Entwicklung des Bielersees wurde für den Zeitraum von 1930 bis 1980 anhand von Literaturwerten und aufgrund eigener Messwerte verfolgt (Tab. 3). In diesen 50 Jahren hat sich der Trophiegrad des Sees als Folge der gestiegenen Nährstofffrachten vom oligo-mesotrophen zum eutrophen Zustand verändert. Die Sauerstoffzehrungsraten haben sich von 1930 bis 1971 verdoppelt. Die Phosphorkonzentrationen (Dezember-Oberflächenwerte) sind von 1951 bis 1971 um das Sechsfache angestiegen. Die Nitratkonzentrationen sind dagegen von 1930 bis 1975 kaum wesentlich angestiegen.
   Nach Inbetriebnahme der Phorphorfällung in den Kläranlagen im Einzugsgebiet (Tab. 12) sind die Sauerstoffzehrungsraten und die Phorphorkonzentrationen im

Bielersee deutlich rückläufig. So ist die Sauerstoffzehrung von rund 2400 (1972) auf 1500 mg $O_2/m^2 \cdot d$ (1980) und der Zirkulationsgehalt des Phosphatphosphors im selben Zeitraum von 124 auf 45 mg/m^3 zurückgegangen. Die Zirkulationsgehalte des Nitratstickstoffs haben dagegen in den jüngsten Jahren merklich zugenommen, was die direkte Folge einer intensiveren Düngung in der Landwirtschaft sein dürfte.

6. RESUME

1. De mars 1975 à mars 1976, 18 séries d'expériences ont été effectuées dans la zone pélagique du lac de Bienne (fig. 1) à des intervalles de 3 semaines. La production primaire du phytoplancton ainsi que la respiration de la biocénose ont été mesurées (fig. 10). D'autres paramètres tels que la température (fig. 2), la transparence au disque de Secchi (fig. 3), les concentrations d'oxygène (fig. 4), du phosphate (fig. 5), du nitrate (fig. 6) et de la chlorophylle a (fig. 9) ont également été relevées.
2. Lors de chaque série d'expériences 4 mesures de production primaire ont été effectuées, à savoir la respiration entre le coucher et le lever du soleil (I), la production brute, la production nette et la respiration du lever du soleil à 12 h (II), de 9 h à 15 h (III) et de 12 h au coucher du soleil (IV). La période III correspond à la période d'exposition standard utilisée au cours des années précédentes.
3. La *production journalière* fut obtenue en additionnant les résultats des expériences II et IV (équations (7)–(9)) et la *production par 24 heures* en additionnant les résultats des expériences I, II et IV (équations (10)–(12)). Ces valeurs constituent les *"valeurs mesurées"*.
   Les résultats de la période III ont été utilisés pour obtenir par extrapolation la *production journalière* (équations (1)–(3)) et celle de la *production par 24 heures* (équations (4)–(6)). Dans l'extrapolation on a tenu compte du rayonnement global et admis que l'intensité de la respiration demeurait constante en cours de journée. Ces valeurs constituent les *"valeurs estimées"*.
4. Les "valeurs estimées" sous-estiment, parfois fortement, les "valeurs mesurées" (tables 5, 6, 7). Le degré de sous-estimation varie d'une série d'expériences à l'autre et atteint une moyenne annuelle (N = 17) de 26,4 % (a. M.; moyenne arithmétique) et 24,8 % (g. M.; moyenne pondérée) pour la production brute, de 40,5 % (a. M.) et 37,7 % (g. M.) pour la production journalière nette et de 67,0 % (a. M.) et 52,1 % (g. M.) pour la production nette par 24 heures.
5. Les causes principales de cette sous-estimation sont discutées au chapitre 4.8.4. Des méthodes d'extrapolation plus précises à partir des résultats de la période III à la production journalière ou par 24 heures sont proposées au chapitre 4.8.5. pour les conditions régnant dans le lac de Bienne.
6. La biomasse et la succession du phytoplancton ont été déterminées par comptage. Deux maxima apparaissent au cour de l'année (le premier au printemps, le second vers la fin de l'été) et on observe un minimum en juin, tout comme les années

précédentes. Dans le lac de Bienne, les groupes d'algues importants pour la biomasse du phytoplancton sont les Diatomées, les Cryptophycées et les Chrysophycées, alors que les Chlorophycées ne jouent un rôle qu'en été et les Cyanophycées en automne seulement (fig. 7, 8).

7. L'évolution du lac de Bienne de 1930 à 1980 a été reconstituée sur la base de publications et de nos propres travaux (table 3). Durant cette période, le lac a passé d'un état oligo-mésotrophique à un degré élevé d'eutrophisation dû à un accroissement de l'apport d'agents nutritifs. De 1930 à 1971 la perte quotidienne moyenne d'oxygène dans la zone tropholytique a doublé. En 1971 la concentration du phosphore, mesurée en surface au mois de décembre, fut six fois supérieure à celle de 1951. Par contre, la concentration du nitrate ne s'est guère accrue de 1930 à 1975. Depuis la mise en service de la précipitation des phosphates dans les stations d'épuration du bassin de réception (table 12), les déficits du lac de Bienne en oxygène et les concentrations en phosphore ont nettement diminué. De ce fait, le déficit en oxygène est tombé de 2400 mg d'$O_2/m^2 \cdot d$ en 1972 à 1500 mg d'$O_2/m^2 \cdot d$ en 1980 et la concentration du phosphore en phase de circulation s'est abaissée de 124 à 45 mg PO_4-P/m^3. En revanche, les concentrations en nitrates ont nettement augmenté ces dernières années résultant probablement de l'intensification du fumage des sols agricoles.

7. SUMMARY

1. Primary production and respiration of the biocoenosis in the pelagic zone of Lake Biel (fig. 1) were measured on 18 sampling days between March 1975 and March 1976 at 3 week intervals (fig. 10). Simultaneously various related parameters were recorded – temperature (fig. 2), Secchi disk depth (fig. 3), oxygen (fig. 4), phosphate (fig. 5), nitrate (fig. 6), chlorophyll a (fig. 9).
2. On each sampling day 4 primary production experiments were carried out. Respiration was measured from sunset to sunrise (I), and gross production, net production and respiration from sunrise to 1200 (II), from 0900 to 1500 (III) and from 1200 to sunset (IV). The period III corresponds to the standard exposure period used in previous years.
3. *Daylight production* was estimated from the addition of the experimental results II and IV (equations (7)–(9)) and the *24 hour production* from the experimental results I, II and IV (equations (10)–(12)). These values were defined as *"measured values"*.

   From the results of period III the *daylight production* was extrapolated (equations (1)–(3)), as also was the *24 hour production* (equations (4)–(6)). In extrapolating, total incident radiation was used and a constant respiration rate assumed. These values were defined as *"estimated values"*.

4. The "estimated values" were always lower than the "measured values", at times considerably (tables 5, 6, 7). The degree of underestimation varies between sampling days and amounts to a yearly average (N = 17) of 26.4 % (a. M.; arithmetic mean) and 24.8 % (g. M.; weighted mean) for gross production, 40.5 % (a. M.) and 37.7 % (g. M.) for daylight net production and 67.0 % (a. M.) and 52.1 % (g. M.) for 24 hour net production.
5. The most important causes of the observed underestimation are given in chapter 4.8.4. and ways of more accurate extrapolation from period III to daylight or 24 hour primary production for conditions prevailing in Lake Biel are proposed in chapter 4.8.5.
6. Biomass and succession of the phytoplankton were estimated from cell counts. Two maxima (spring and late summer) appear in the course of the year and a minimum has been found in June as in all previous years of investigation. With respect to the phytoplankton biomass, the most important algal groups in Lake Biel are the Bacillariophyceae, the Cryptophyceae and the Chrysophyceae. Chlorophyceae are of some importance only in summer and Cyanophyceae only in autumn (fig. 7, 8).
7. The trophic state of Lake Biel can be followed over a period of 50 years between 1930 and 1980 by combining our own data with those of other authors (table 3). During this period it has changed from an oligo-mesotrophic to an eutrophic condition due to the increasing nutrient inflow. In the tropholytic layer, oxygen consumption rates doubled between 1930 and 1971. A sixfold increase in surface phosphorus concentrations occured between december 1951 and december 1971. No significant change occured, however, in the nitrate concentrations measured between 1930 and 1975.

   Since the introduction of phosphorus elimination in the most important sewage plants within the Lake Biel drainage area (table 12), a marked reduction in oxygen consumption rates and phosphorus concentrations has been measured. The oxygen consumption rate decreased from approximately 2400 in 1972 to 1500 mg $O_2/m^2 \cdot d$ in 1980. During the same period the phosphorus concentration decreased from 124 to 45 mg PO_4-P/m^3. However, in recent years the spring overturn concentrations of nitrate-nitrogen have increased markedly, most probably due to intensified application of agricultural fertilizers.

8. LITERATURVERZEICHNIS

1 Åberg, B.: Physiologische und ökologische Studien über die pflanzliche Photomorphose. Symb. Bot. Ups. 8, 1–189 (1943)

1a Ambühl, H.: Der Zustand der Gewässer in der Schweiz. Informationstagung "Landwirtschaft und Gewässerschutz". Dokumentation der Eidg. Forschungsanstalt, CH-3097 Liebefeld (1978)

2 Anderson, R. S.: Diurnal primary production patterns in seven lakes and ponds in Alberta (Canada). Oecologia 14, 1–17 (1974)

3 Beyers, R. J.: The pattern of photosynthesis and respiration in laboratory microecosystems. Mem. Ist. Ital. Idrobiol. Suppl. 18, 61–74 (1965)
4 Bindloss, M. E.: Primary productivity of phytoplankton in Loch Leven, Kinross. Proc. Roy. Soc. Edinb. (B) 74, 157–181 (1972/73)
5 Bindloss, M. E., Holden, A. V., Bailey-Watts, A. E., und Smith, I. R.: Phytoplankton production, chemical and physical conditions in Loch Leven. In: Kajak, Z., und Hillbricht-Ilkowska, A. (ed.): Productivity problems of freshwaters, Warszawa-Krakow; Proceedings of the IBP-UNESCO-Symposium on productivity problems of freshwaters; Kozmierz Dolny, Poland, May 6–12, 1970, 639–659 (1972)
6 Collier, A. W., und Marvin, K. T.: Stabilization of the phosphate ratio of sea water by freezing. Fishery Bulletin of the Fish and Wildlife Service 54, 71–76 (1953)
7 Culver, D. A., und Brunskill, G. J.: Fayetteville Green Lake, New York. V. Studies of primary production and zooplankton in a meromictic marl lake. Limnol. Oceanogr. 14, 862–873 (1969)
8 Efford, I. E.: Temporal and spatial differences in phytoplankton productivity in Marion Lake, British Columbia. J. Fish. Res. Bd. Can. 24, 2283–2307 (1967)
9 Eidg. Verkehrs- und Energiewirtschafts-Departement (Hrsg.: Eidg. Amt für Wasserwirtschaft): Hydrographisches Jahrbuch der Schweiz 1975 und 1976, Bern 1976 und 1978
10 Elster, H. J.: Absolute and relative assimilation rates in relation to phytoplankton populations. In: Goldman, C. R. (ed.): Primary productivity in aquatic environments. Mem. Ist. Ital. Idrobiol., Suppl. 18, University of California Press, Berkeley, 77–103 (1965)
11 Fee, E. J.: The importance of diurnal variation of photosynthesis vs. light curves to estimates of integral primary production. Verh. int. Verein. Limnol. 19, 39–46 (1975)
12 Findenegg, I.: Die Bedeutung kurzwelliger Strahlung für die planktische Primärproduktion in den Seen. Verh. int. Verein. Limnol. 16, 314–320 (1966)
13 Friedli, P.: Limnologische Untersuchungen am Bielersee. Lic. Arbeit Zoolog. Inst. Bern (1973)
14 Friedli, P.: Die Tages- und Jahresprimärproduktion des Bielersees unter Berücksichtigung der Extrapolation von Kurzzeitmessungen, der Biomasse, des Chlorophylls und der Einstrahlung. Dissertation Zoolog. Inst. Bern (1978)
15 Gaarder, T., und Gran, H. H.: Investigations of the production of plankton in the Oslo Fjord. Rapp. Proc. Réun. Cons. Perm. int. explor. mer 42, 1–48 (1927)
16 Gächter, R.: Die Bestimmung der Tagesraten der planktischen Primärproduktion – Modelle und in situ Messungen. Schweiz. Z. Hydrol. 34, 211–244 (1972)
17 Gak, D. Z., Gurvich, V. V., Korelyakova, I. L., Kostikova, L. E., Konstantinova, N. A., Olivari, G. A., Priimachenko, A. D., Tseeb, Y. Y., Vladimirova, K. S., und Zimbalewskaya, L. N.: Productivity of aquatic organism communities of different trophic levels in Kiev Reservoir. In: Kajak, Z., und Hillbricht-Illkowska, A. (ed.): Productivity problems of freshwaters, Warszawa-Krakow; Proceedings of the IBP-UNESCO-Symposium on productivity problems of freshwaters; Kozmierz Dolny, Poland, May 6–12, 1970, 447–455 (1972)
18 Ganf, G. G.: The regulation of net primary production in Lake George, Uganda, East Africa. In: Kajak, Z., und Hillbricht-Ilkowska, A. (ed.): Productivity problems of freshwaters, Warszawa-Krakow; Proceedings of the IBP-UNESCO Symposium on productivity problems of freshwaters; Kozmierz Dolny, Poland, May 6–12, 1970, 693–708 (1972)
19 Geen, G. H., und Hargrave, B. T.: Primary and secondary production in Bras d'Or Lake, Nova Scotia, Canada. Verh. int. Verein. Limnol. 16, 333–340 (1966)
20 Gelin, C.: Nutrients, biomass and primary productivity of nannoplankton in eutrophic Lake Vombsjön, Sweden. Oikos 26, 121–139 (1975)
21 Glooschenko, W. A., Curl Jr, H., und Small, L. F.: Diel periodicity of chlorophyll a concentration in Oregon coastal waters. J. Fish. Res. Bd. Can. 29, 1253–1259 (1972)

22 Golterman, H. L., und Clymo, R. S.: Methods for chemical analysis of fresh waters. IBP-Handbook No 8, Blackwell Scientific Publications, Oxford (1971)
23 Goulder, R.: Interactions between the rates of production of a freshwater macrophyte and phytoplanktion in a pond. Oikos 20, 300–309 (1969)
24 Hammer, U. T., Walker, K. F., und Williams, W. D.: Derivation of daily phytoplankton production estimates from short-term experiments in some shallow, eutrophic Australian lakes. Aust. J. mar. freshwat. Res. 24, 259–266 (1973)
25 Harris, G. P., und Lott, J. N. A.: Light intensity and photosynthetic rates in phytoplankton. J. Fish. Res. Bd. Can. 30, 1771–1778 (1973)
26 Hepher, B.: Primary production in fishponds and its application to fertilization experiments. Limnol. Oceanogr. 7, 131–136 (1962)
27 Hillbricht-Ilkowska, A., Spodniewska, I., Weglenska, T., und Karabin, A.: The seasonal variation of some ecological efficiencies and production rates in the plankton community of several Polish lakes of different trophy. In: Kajak, Z., und Hillbricht-Ilkowska, A. (ed.): Productivity problems of freshwaters, Warszawa-Krakow; Proceedings of the IBP-UNESCO Symposium on productivity problems of freshwaters; Kozmierz Dolny, Poland, May 6–12, 1970, 111–127 (1972)
28 Hobbie, J. E.: Carbon 14 measurements of primary production in two arctic Alaskan lakes. Verh. int. Verein. Limnol. 15, 360–364 (1964)
29 Ilmavirta, V.: Diel periodicity in the phytoplankton community of the oligotrophic Lake Pääjärvi, southern Finland. I. Phytoplanktonic primary production and related factors. Ann. Bot. Fennici 11, 136–177 (1974)
30 Javornicky, P.: The relationship between productivity and biomass of phytoplanktion in some oligotrophic water-bodies in the German Democratic Republic. Limnologica (Berl.) 9, 181–195 (1974)
31 Jones, R. I., und Ilmavirta, V.: A diurnal study of the phytoplankton in the eutrophic Lake Lovojärvi, southern Finland. Arch. Hydrobiol. 83, 494–514 (1978)
32 Jørgensen, E. G.: Photosynthetic activity during the life cycle of synchronous *Skeletonema* cells. Physiol. Plant. 19, 789–799 (1966)
33 Kajak, Z., Hillbricht-Ilkowska, A., und Pieczynska, E.: The production processes in several polish lakes. In: Kajak, Z., und Hillbricht-Ilkowska, A. (ed.): Productivity problems of freshwaters, Warszawa-Krakow; Proceedings of the IBP-UNESCO Symposium on productivity problems of freshwaters; Kozmierz Dolny, Poland, May 6–12, 1970, 129–147 (1972)
34 Kalff, J.: Net plankton and nanoplankton production and biomass in a north temperate zone lake. Limnol. Oceanogr. 17, 712–720 (1972)
35 Khan, A. A., und Siddiqui, A. Q.: Primary production in a tropical fish pond at Aligarh, India. Hydrobiologia 37, 447–456 (1971)
36 Koschel, R.: Primärproduktionsuntersuchungen im Stechlinsee. Limnoligica (Berl.) 9, 143–156 (1974)
37 Lampert, W., und Schober, U.: Das regelmässige Auftreten von Frühjahrs-Algenmaximum und "Klarwasserstadium" im Bodensee als Folge von klimatischen Bedingungen und Wechselwirkungen zwischen Phyto- und Zooplankton. Arch. Hydrobiol. 82, 364–386 (1978)
38 Lewis Jr., W. M.: Primary production in the plankton community of a tropical lake. Ecol. Monogr. 44, 377–409 (1974)
39 Lex, M., Silvester, W. B., und Stewart, W. D. P.: Photorespiration and nitrogenous activity in the blue-green algae, *Anabaena cylindrica*. Proc. Roy. Soc. Lond. (B) 180, 87–102 (1972)
40 Lorenzen, C. J.: Diurnal variation in photosynthetic activity of natural phytoplankton populations. Limnol. Oceanogr. 8, 56–62 (1963)
41 Louis, P.: Der Einfluss der Aare in den Bielersee (Ein Versuch zur Ermittlung seiner Ausdehnung und Bedeutung für die Hydrologie und Biologie des Sees). Mitt. Naturf. Ges. Bern, 21–45 (1922)

42 Lund, J. W. G., Kipling, C., und LeCren, E. D.: The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. Hydrobiologia 11, 143–170 (1958)
43 Malone, T. C.: Diurnal rhythms in netplankton and nannoplankton assimilation ratios. Mar. Biol. 10, 285–289 (1971)
44 McMaster, G.: Correlation of biomass parameters in the Lake of Bienne. Lic. Arbeit Zoolog. Inst. Bern (1975)
45 Megard, R. O.: Phytoplankton, photosynthesis, and phosphorus in Lake Minnetonka, Minnesota. Limnol. Oceanogr. 17, 68–87 (1972)
46 Megard, R. O., und Smith, P. D.: Mechanisms that regulate growth rates of phytoplankton in Shagawa Lake, Minnesota. Limnol. Oceanogr. 19, 279–296 (1974)
47 Minder, L.: Untersuchungen am Bielersee. Vierteljahresschr. Naturf. Ges. Zürich 81, 107–176 (1936)
48 Morgan, N. C.: Productivity studies at Loch Leven (a shallow nutrient rich lowland lake). In: Kajak, Z., und Hillbricht-Ilkowska, A. (ed.): Productivity problems of freshwaters, Warszawa-Krakow; Proceedings of the IBP-UNESCO Symposium on productivity problems of freshwaters; Kazmierz Dolny, Poland, May 6–12, 1970, 183–205 (1972)
49 Müller, P.: Die Primärproduktion des epilithischen Aufwuchses und des Phytoplanktons am Ufer des eutrophen Greifensees. Dissertation Universität Zürich (1976)
50 Müller, R., und Widemann, O.: Die Bestimmung des Nitrat-Ions in Wasser. Vom Wasser 22, 247–271 (1955)
51 Murphy, J., und Riley, J. P.: A single-solution method for the determination of soluble phosphate in sea water. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 37, 1–9 (1958)
52 Murphy, J., und Riley, J. P.: A modified single-solution method for the determination of phosphate in natural waters. Anal. Chim. Acta 27, 31 (1962)
53 Nauwerck, A.: Die Beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken. Symb. Bot. Ups. 17, 1–163 (1963)
54 Nydegger, P.: Vergleichende limnologische Untersuchungen an sieben Schweizerseen. Beiträge zur Geologie der Schweiz – Hydrologie Nr. 9, 1–80 (1957)
55 Nydegger, P.: Strömungen in situ. Untersuchungen in situ und an Modellen. GWA 57, 253–261 (1977)
56 Ohle, W.: Diurnal production and destruction rates of phytoplankton in lakes. J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer 144, 129–131 (1958)
57 Ohle, W.: Tagesrhythmen der Photosynthese von Planktonbiocoenosen. Verh. int. Verein. Limnol. 14, 113–119 (1961)
58 Orelli, J. von: Limnologische Untersuchungen am Bielersee: Fortsetzung. Lic. Arbeit Zoolog. Inst. Bern (1976)
58a Orelli, J. von: Die horizontale Verteilung von Natrium und Chlorophyll im Bielersee. Dissertation Zoolog. Inst. Bern (1980)
59 Pelletier, J.: Contribution à l'étude de la production primaire du lac Léman. Thèse Université de Provence, France (1973)
60 Pütter, A.: Der Umfang der Kohlensäurereduktion durch die Planktonalgen. Pflüg. Arch. Ges. Physiol. 205, 293–312 (1924)
61 Rodhe, W.: Primärproduktion und Seetypen. Verh. int. Verein. Limnol. 13, 121–141 (1958)
62 Ross, P. E., und Kalff, J.: Phytoplankton production in Lake Memphremagog, Québec (Canada) – Vermont (USA). Verh. int. Verein. Limnol. 19, 760–769 (1975)
63 Roth, H., und Geiger, W.: Brienzersee, Thunersee, and Bielersee: Effects of exploitation and eutrophication on the salmonid communities. J. Fish. Res. Bd. Can. 29, 755–764 (1972)
64 Sakamoto, M.: The chlorophyll amount in the eutrophic zone in some Japanese lakes and its significance in the photosynthetic production of phytoplankton communities. The Bot. Magazine, Tokyo, 79, 77–88 (1966)

65 Santschi, P.: Chemische Prozesse im Bielersee. Dissertation Chem. Inst. Bern (1975)
66 Santschi, P. W., und Schindler, P. W.: Chemical and geochemical studies of Lake Biel. I. A mass balance for Lake Biel and its implications for the rates of erosion of the drainage area. Schweiz. Z. Hydrol. 39, 182–200 (1977)
67 Sauberer, F.: Empfehlungen für die Durchführung von Strahlungsmessungen an und in Gewässern. Mitt. int. Verein. Limnol. 11, 1–77 (1962)
68 Scheringa, K.: Over Nitraatbepalingen in drinkwater. Pharmac. Weekblaad 67, 1362–1363 (1930)
69 Scheringa, K.: Nachweis und Bestimmung des Nitrat-Ions. In: Schweiz. Lebensmittelbuch, 4. revid. Ausgabe, Druck und Verlag Zimmermann & Cie AG, Bern (1937)
70 Schindler, D. W.: Production of phytoplankton and zooplankton in Canadian Shield lakes. In: Kajak, Z., und Hillbricht-Ilkowska, A. (ed.): Productivity problems of freshwaters, Warszawa-Krakow; Proceedings of the IBP-UNESCO Symposium on productivity problems of freshwaters; Kazmierz Dolny, Poland, May 6–12, 1970, 311–331 (1972)
71 Schindler, D. W., und Nighswander, J. E.: Nutrient supply and primary production in Clear Lake, Eastern Ontario. J. Fish. Res. Bd. Can. 27, 2009–2036 (1970)
72 Schneider, J.: Untersuchungen über die Tiefsee-Fauna des Bielersees. Mitt. Naturf. Ges. Bern, 165–195 (1904)
73 Schweingruber, M. R.: Der Bielersee 1973–1978: Ein Beitrag zum Problem der Modellierung chemischer Prozesse in natürlichen Gewässern. Dissertation Chem. Inst. Bern (1980)
74 Schwoerbel, J.: Einführung in die Limnologie. G. Fischer Verlag, Stuttgart, 3. Auflage (1977)
75 Soeder, C. J.: Some aspects of phytoplankton growth and activity. In: Goldman, C. R. (ed.): Primary productivity in aquatic environments. Mem. Ist. Ital. Idrobiol., Suppl. 18, University of California Press, Berkeley, 47–59 (1965)
76 Stadelmann, P., Moore, J. E., und Pickett, E.: Primary production in relation to temperature structure, biomass concentration, and light conditions at an inshore and offshore station in Lake Ontario. J. Fish. Res. Bd. Can 31, 1215–1232 (1974)
77 Stebler, R.: Das pelagische Crustaceenplankton des Bielersees: Abundanzdynamik, Produktion und Sukzession. Schweiz. Z. Hydrol. 41, 1–37 (1979)
78 Steemann Nielsen, E.: On the maximum quantity of plankton chlorophyll per surface unit of a lake or the sea. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 47, 333–338 (1962)
79 Steemann Nielsen, E., und Hansen, V. K.: Measurements with the carbon-14 technique of the respiration rates in natural populations of phytoplankton. Deep-Sea Res. 5, 222–233 (1959)
80 Strickland, J. D. H.: Measuring the production of marine phytoplankton. Bull. Fish. Res. Bd. Can. 122, 1–172 (1960)
81 Stumm, W., und Morgan, J. J.: Aquatic chemistry; an introduction emphasizing chemical equilibria in natural waters. Wiley-Interscience, New York (1970)
82 Talling, J. F.: Photosynthetic characteristics of some freshwater diatoms in relations to underwater radiation. New Phytol. 56, 29–50 (1957)
83 Talling, J. F.: The phytoplankton population as a compound photosynthetic system. New Phytol. 56, 133–149 (1957)
84 Talling, J. F.: The underwater light climate as a controlling factor in the production ecology of freshwater phytoplankton. Mitt. int. Verein. Limnol. 19, 214–243 (1971)
85 Thomas, E. A.: Empirische und experimentelle Untersuchungen zur Kenntnis der Minimumstoffe in 46 Seen der Schweiz und angrenzender Gebiete. Gas- und Wasserfach 2/3, 1–15 (1953)
86 Tilzer, M. M.: Diurnal periodicity in the phytoplankton assemblage of a high mountain lake. Limnol. Oceanogr. 18, 15–30 (1973)
87 Tschumi, P.: Eutrophierung, Primärproduktion und Sauerstoffverhältnisse im Bielersee. Gas-Wasser-Abwasser 57, 245–252 (1977)

88 Tschumi, P., Zbären, D., und Zbären, J.: An improved oxygen method for measuring primary production in lakes. Schweiz. Z. Hydrol. 39, 306–313 (1977)
89 Utermöhl, H.: Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplanktonmethodik. Mitt. int. Verein. Limnol. 9, 1–38 (1958)
90 Vogler, P.: Probleme der Phosphatanalytik in der Limnologie und ein neues Verfahren zur Bestimmung von gelöstem Orthophosphat neben kondensierten Phosphaten und organischen Phosphorsäureestern. Int. Revue ges. Hydrobiol. 50, 33–48 (1965)
91 Vollenweider, R. A.: Beiträge zur Kenntnis optischer Eigenschaften der Gewässer und Primärproduktion. Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 12, 201–244 (1960)
92 Vollenweider, R. A.: Calculation models of photosynthesis-depth curves and some implications regarding day rate estimates in primary production measurements. Mem. ist. Ital. Idrobiol., Suppl. 18, 425–457 (1965)
93 Vollenweider, R. A.: Models for calculating integral photosynthesis and some implications regarding structural properties of the community metabolism of aquatic systems. Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Proc. of the IBP/PP Techn. Meeting, Třeboň, Sept. 14–21, 1969. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, 455–472 (1970)
94 Vollenweider, R. A. (Ed.): A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. IBP-Handbook No. 12, Blackwell Scientific Publications; Oxford (1974)
95 Vollenweider, R. A., und Nauwerck, A.: Some observations on the C 14 method for measuring primary production. Verh. int. Verein. Limnol. 14, 134–139 (1961)
96 Went, F. W.: The physiology of photosynthesis in higher plants. Preslia (Praha) 30, 225–240 (1958)
97 Westlake, D. F.: Some problems in the measurement of radiation under water: a review. Photochemistry and photobiology 4, 849–868 (1965)
98 Winberg, G. G.: Some interim results of Soviet IBP investigations on lakes. In: Kajak, Z., und Hillbricht-Ilkowska, A. (ed.): Productivity problems of freshwaters, Warszawa-Krakow; Proceedings of the IBP-UNESCO Symposium on productivity problems of freshwaters; Kazmierz Dolny, Poland, May 6–12, 1970, 363–381 (1972)
99 Winkler, L. W.: Die Bestimmung des im Wasser gelösten Sauerstoffs. Ber. Dtsche. Chem. Ges. 21, 2843–2855 (1888)
100 Wuthrich, M.: Le phytoplancton du lac de Neuchâtel. Schweiz. Z. Hydrol. 27, 1–75 (1965)
101 Zimmermann, U., und Suter-Weider, P.: Beiträge zur Limnologie des Walen-, Zürich-Ober- und Zürichsees. A) Walensee. I. Chemische und physikalische Untersuchungsergebnisse. Schweiz. Z. Hydrol. 38, 71–96 (1976)

9. SPEZIELLE LITERATUR ÜBER DEN BIELERSEE

Neben den im Text zitierten Arbeiten [13], [14], [44], [58], [59], [65], [66], [73], [77], [87], [88], sind im Rahmen des Forschungsprojektes der Universität Bern auch noch folgende Dissertationen, Lizentiatsarbeiten und Publikationen entstanden:

BANGERTER, B., BÖHLEN, E., und FANKHAUSER, H.: Untersuchungen über das pelagische Phyto-, Rotatorien- und Crustaceen-Plankton im Bielersee. Lic. Arbeit Zoolog. Inst. Bern (1980)

BÜSSER, P.: Nahrungsökologie der Rotaugen (*Rutilus rutilus* L.) im Litoral und Pelagial des Bielersees. Lic. Arbeit Zoolog. Inst. Bern (1980)

JENZER-HOFER, V.: Untersuchungen zur Biologie der Wandermuschel (*Dreissena polymorpha* Pallas) im Bielersee. Lic. Arbeit Zoolog. Inst. Bern (1981)

MÜLLER, K.: Messung und Interpretation von Redoxpotentialen in Bielerseesedimenten. Lic. Arbeit Chem. Inst. Bern (1976)

NYFFELER, U.: Kurzzeitdatierung der Bielersee-Sedimente anhand von Pb-210 und Cs-137. Lic. Arbeit Chem. Inst. Bern (1975)

NYFFELER, U.: Mischungsprozesse im Bielersee. Dissertation Chem. Inst. Bern (1980)

SANTSCHI, P., und SCHINDLER, P. W.: Chemische Prozesse im Bielersee. Vom Wasser 43, 43–51 (1974)

SCHINDLER, P. W.: The regulation of area metal concentrations in natural water systems: A chemical approach. J. Great Lakes Res. 2, Suppl. 1, 132–145 (1976)

SCHINDLER, P. W.: Der See als chemischer Reaktor. Chemische Rundschau 11, 3–8 (1980)

SCHINDLER, P. W. und SANTSCHI, P. H.: Unsere Seen aus der Sicht des Chemikers – Probleme der chemischen Limnologie. Chimia 32, 1–9 (1978)

STEBLER, R.: Abundanzdynamik, Produktivität und Sukzession des Crustaceen-Planktons im Pelagial des Bielersees. Dissertation Zoolog. Inst. Bern (1977)

TSCHUMI, P.-A.: Ökologie der Seen und Flüsse. Illustrierte Berner Enzyklopädie. Die Natur; Schönheit, Vielfalt, Gefährdung, 124–135, Wabern-Bern: Büchler Verlag/Berner Zeitung (1981)

TSCHUMI, P.-A.: Umweltbiologie: Ökologie und Umweltkrise. Reihe: Studienbücher Biologie. Frankfurt am Main, Berlin, München: Disterweg/Salle; Aarau, Frankfurt am Main, Salzburg: Sauerländer (1981)

WIEDERKEHR-MOSER, B.: Die Oligochäten des Bielersees. Lic. Arbeit Zoolog. Inst. Bern (1978)

WEISS, H. P.: Sedimentologische und isotopengeochemische Untersuchung der Lockersedimente im Bielersee. Lic. Arbeit. Geolog. Inst. Bern (1977)

WEISS, H. P.: Die Oberflächen-Sedimente des Bielersees. Eclogae Geol. Helv. 72, 407–424 (1979)

WIRZ, U. E.: Untersuchungen über vertikale Diffusionsprozesse im Bielersee. Lic. Arbeit Chem. Inst. Bern (1978)

WRIGHT, R. F., und NYDEGGER, P.: Sedimentation of detrital particulate matter in lakes: Influence of currents produced by inflowing rivers. Water Resources Research 16, 597–601 (1980)

WRIGHT, R. F., MATTER, A., SCHWEINGRUBER, M., und SIEGENTHALER, U.: Sedimentation in Lake Biel, an eutrophic, hardwater lake in north-western Switzerland. Schweiz. Z. Hydrol. 42, 101–126 (1980)

ZOPFI, A.: Der Einfluss der Kleinschiffahrt auf die Gewässerverschmutzung des Bielersees durch den Eintrag von Treibstoff- und Schmierölresten. Lic. Arbeit Zoolog. Inst. Bern (1977)

10. VERDANKUNGEN

Besonderer Dank gebührt Frau T. Friedli für ihre Mithilfe bei vielen Arbeiten und für ihr grosses Verständnis, Frau D. Zbären für die gewissenhafte Auszählarbeit der Phytoplanktonproben und Herrn J. von Orelli für die Durchsicht des Manuskripts. Für viele gute Ratschläge und die tatkräftige Mithilfe auf dem See und im Labor danken wir ferner den Herren G. Adamek, H. Friedli, T. Maurer, G. McMaster, J. von Orelli, P. Renatus, H. C. Salzmann, R. Stebler und J. Zbären. Frau D. Zbären, Fräulein M. Tschumi und Herrn J.-P. Airoldi danken wir für ihre Mithilfe bei den Übersetzungsarbeiten ins Englische und Französische. Für die jederzeit bereitwillig gewährte Hilfe und die gute Zusammenarbeit danken wir schliesslich allen hier nicht namentlich aufgeführten Personen und Institutionen.

Die Arbeit wurde mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Projekt: 3.241.77) durchgeführt.