

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
Kapitel:	4: Ergebnisse und Diskussion
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: 08.01.2026

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

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 überraus 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

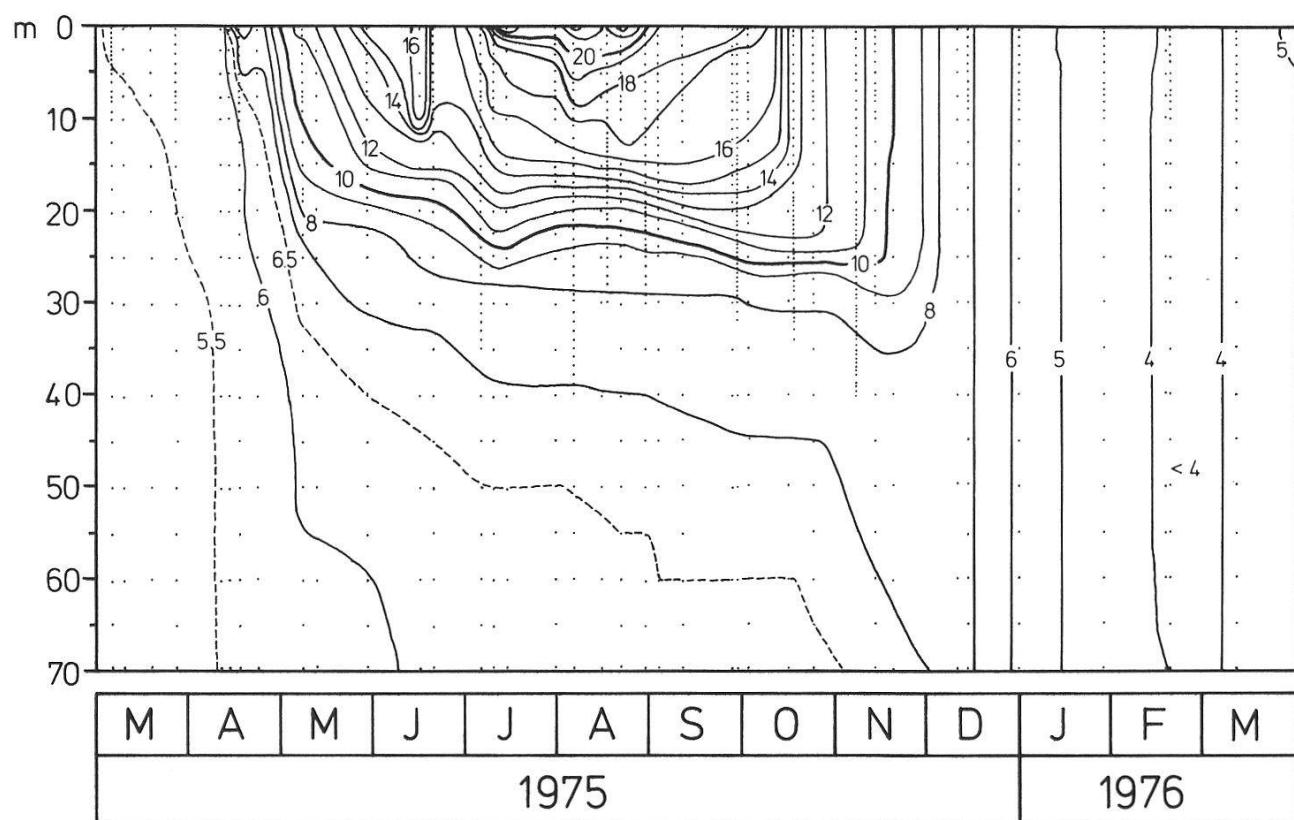


Abb. 2: Bielersee: Isothermen (°C)

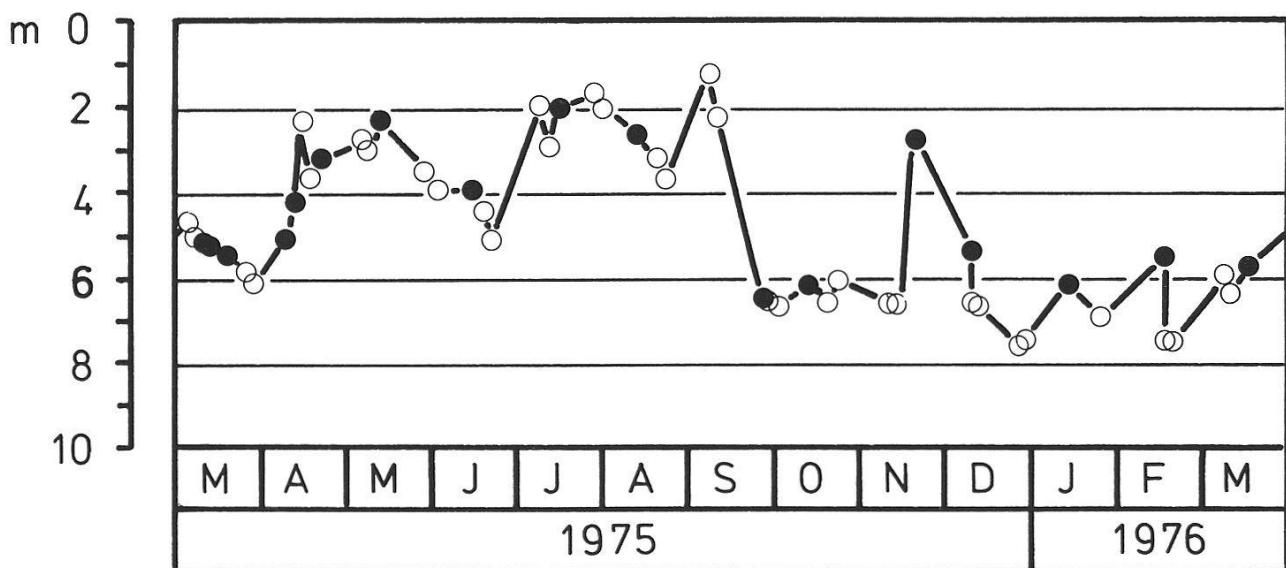
Fig. 2: Lake Biel: Isotherms (°C)

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: $\pm 3^{\circ}\text{C}$).

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-Phytoplankton-population 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: ○) weichen während der Vegetationszeit stärker von einander ab als während der kalten Jahreszeit, wo über 24 Stunden kaum Unterschiede zu finden sind.



4.3. Unterwasserlichtverhältnisse

Die vertikale Transmission nimmt in der Filterreihenfolge BG 18 + OG 2 (587 nm) \leq VG 9 (529 nm) $>$ RG 2 (654 nm) \leq 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 O₂/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].

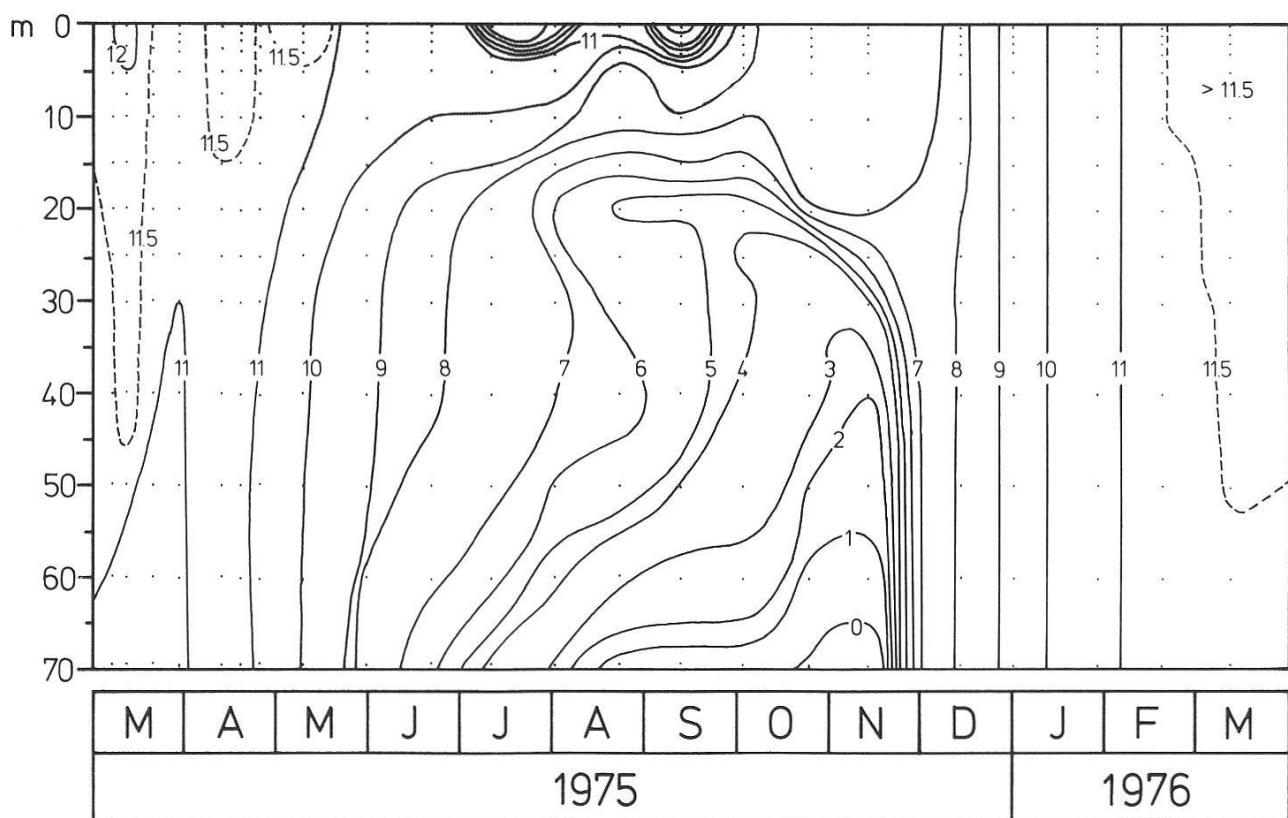
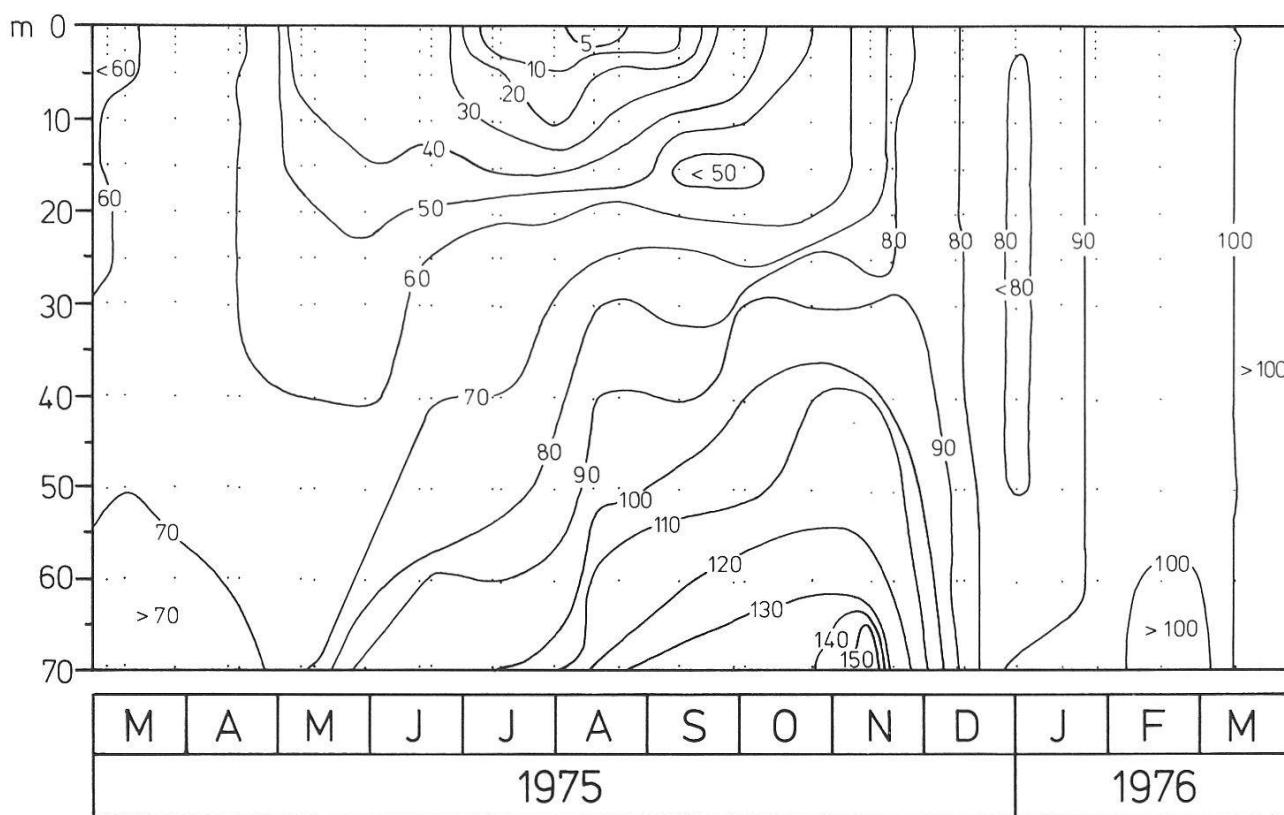
Tabelle 3: Bielersee 1930–1981: (a) Sauerstoffzehrungsraten in der tropholytischen Schicht (10–70 m) während der Sommerstagnationsperiode; (b) Phosphat- und (c) Nitratgehalt (0–70 m) bei Vollzirkulation

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

Jahr	a	b	c	Autor / Quelle
	Sauerstoffzehrung (Frühjahr – Herbst) 10 – 70 m mg O ₂ /m ² ·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)
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 PO₄-P/m³ und dem von Nydegger [54] im

Abb. 4: Bielersee: Sauerstoffisopleten (mg O₂/l); schattiert: Sättigung $\geq 100\%$ Fig. 4: Lake Biel: Oxygen isoplets (mg O₂/l); shaded area: saturation $\geq 100\%$ Abb. 5: Bielersee: Orthophosphat-Isopleten ($\mu\text{g PO}_4\text{-P/l}$)Fig. 5: Lake Biel: Orthophosphate isoplets ($\mu\text{g PO}_4\text{-P/l}$)

August 1955 in der Zehrschicht gemessenen Gehalt von nur 16 mg PO₄-P/m³ (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 NO₃-N/m³) und Thomas [85] (29. Dezember 1951: 0m: 0,93 g NO₃-N/m³) lag der Nitratgehalt bereits beim für Schweizerseen ausnehmend hohen Wert von 1000 mg NO₃-N/m³. 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 NO₂-N/m³ und bei noch nicht ganz zum Grund reichender Zirkulation am 9. Dezember 1974 eine mittlere Konzentration zwischen 0–70 m von 25 mg NH₄-N/m³.

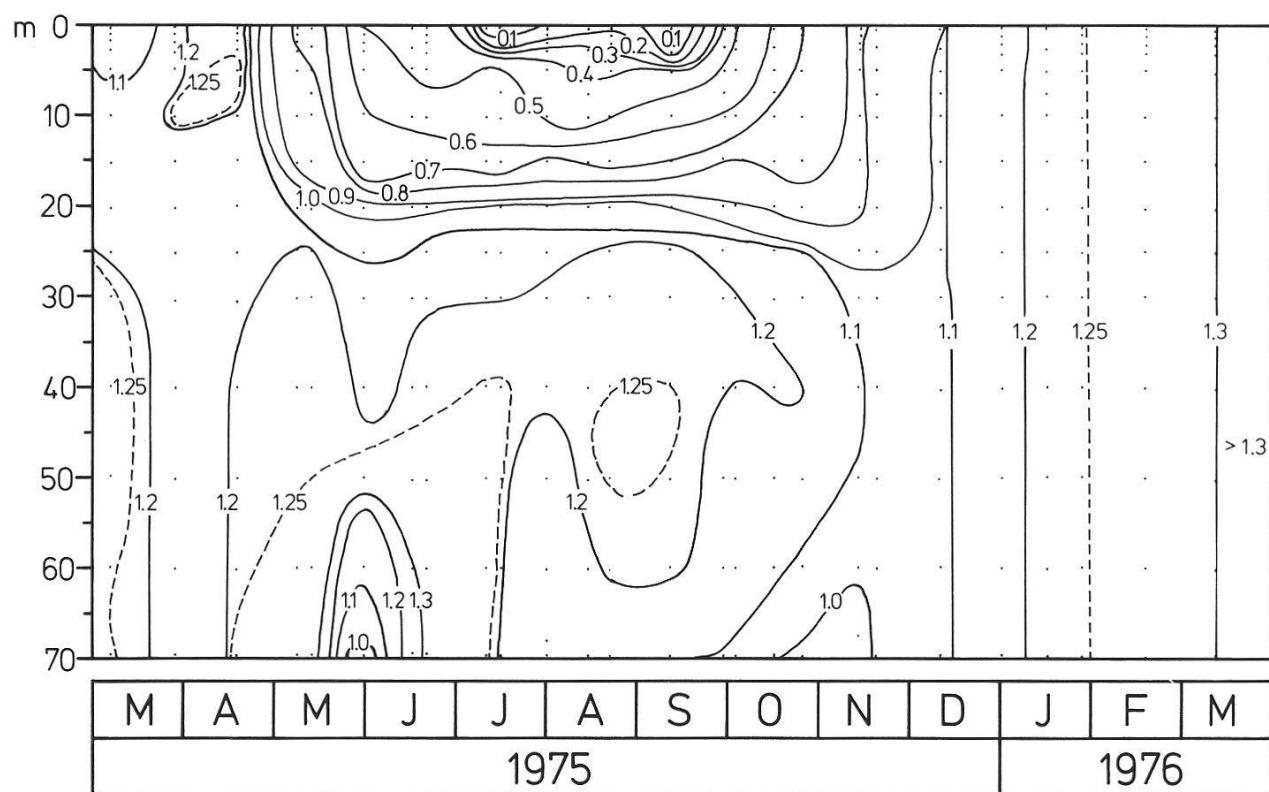
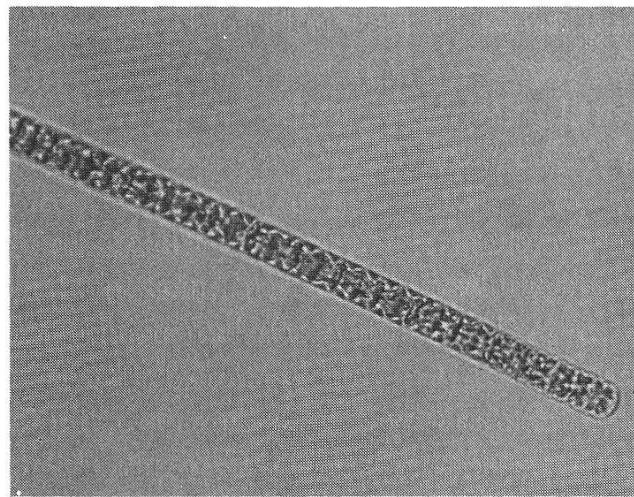


Abb. 6: Bielersee: Nitrat-Isopleten (mg NO₃-N/l)

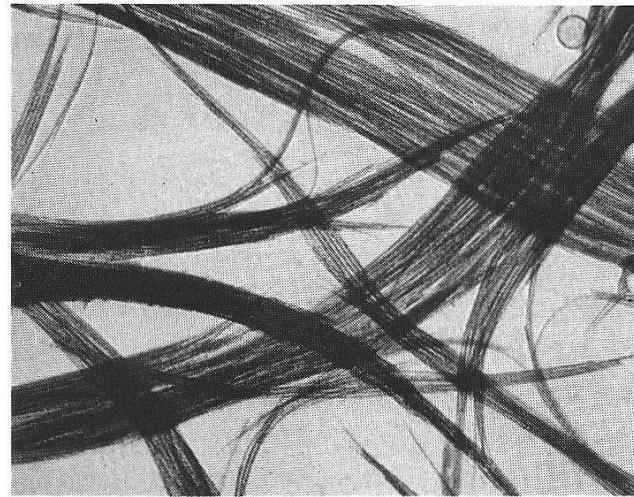
Fig. 6: Lake Biel: Nitrate isoplets (mg NO₃-N/l)

4.7. Biomasse der Produzenten

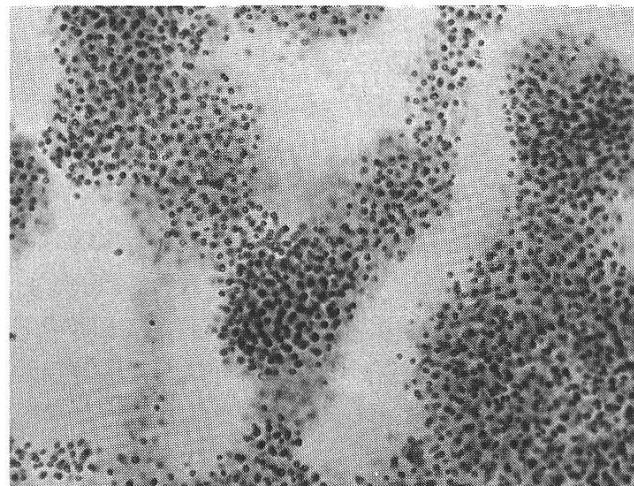
Fototafel: Einige Algen aus dem Pelagial des Bielersees/Some pelagic algae from Lake Biel



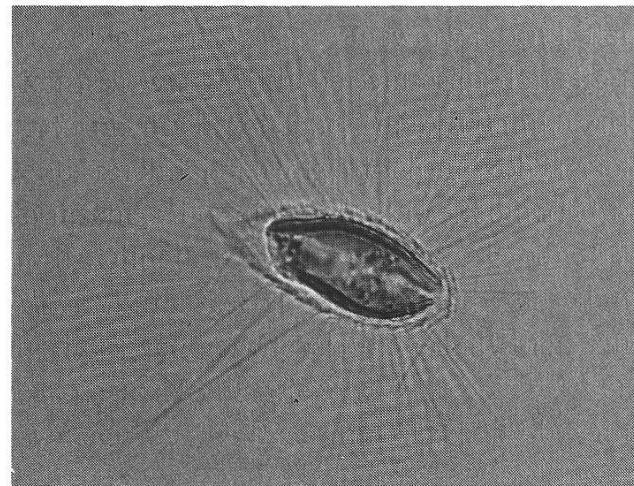
1



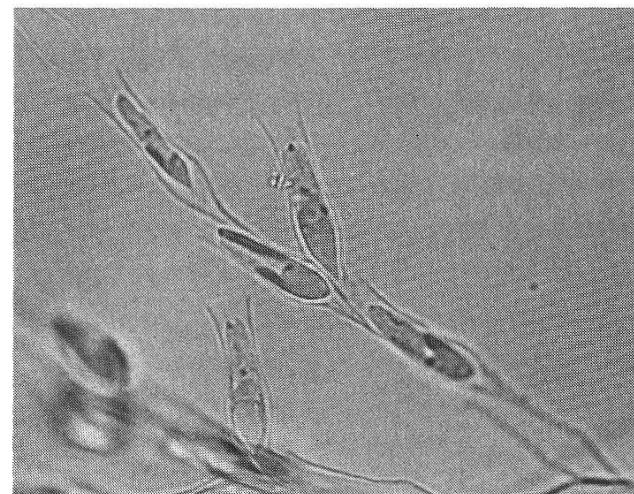
2



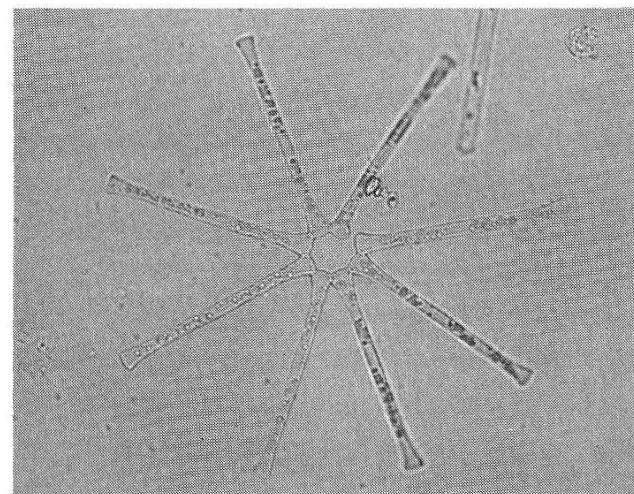
3



4

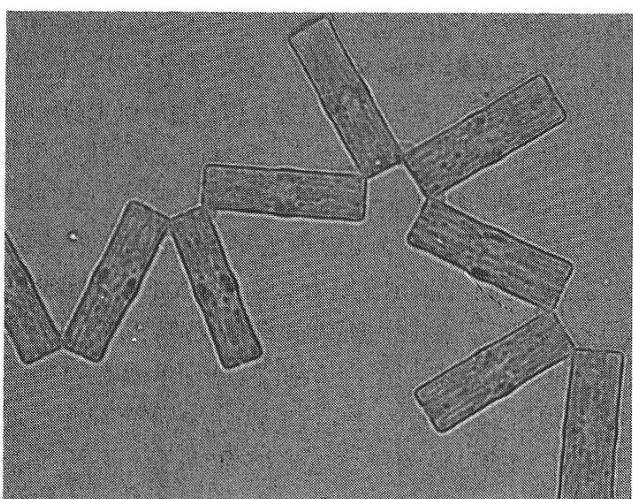


5

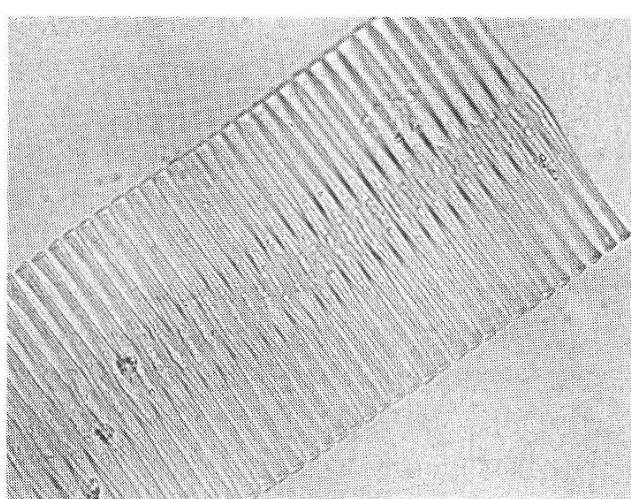


6

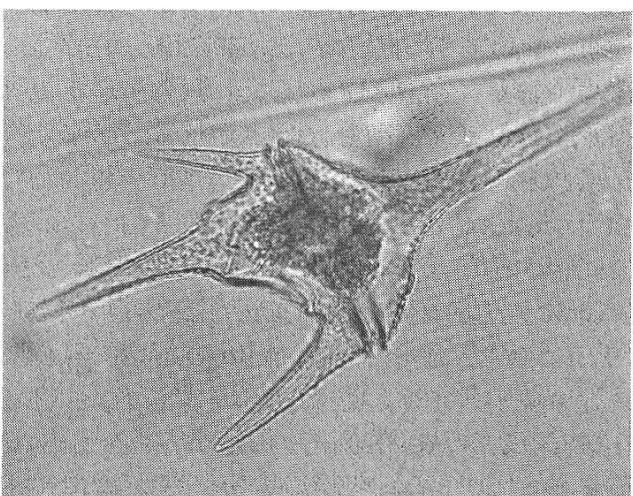
Cyanophyceen: 1) *Oscillatoria rubescens*, 2) *Aphanizomenon flos-aquae*, 3) *Microcystis aeruginosa*; Chrysophyceen: 4) *Mallomonas caudata*, 5) *Dinobryon* sp.; Diatomeen: 6) *Asterionella formosa*,



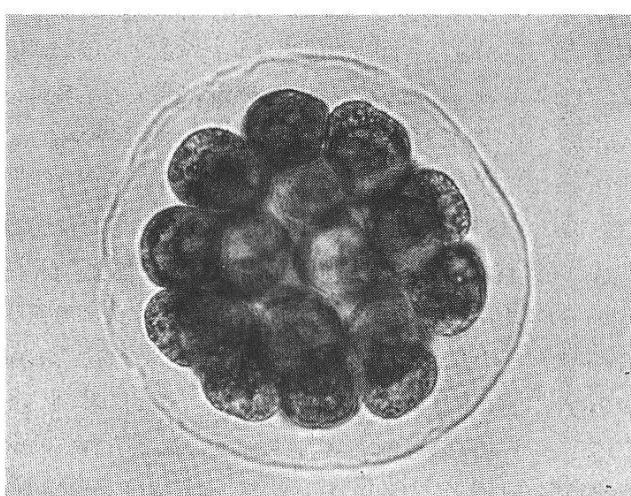
7



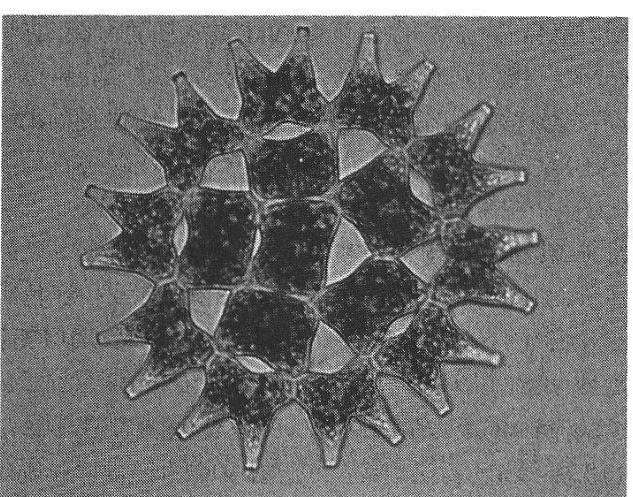
8



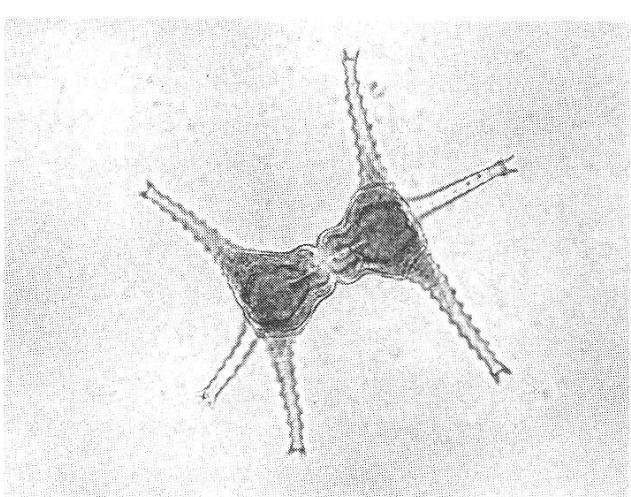
9



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 Bielerseephoplanktons 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 Algensuskzession 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.

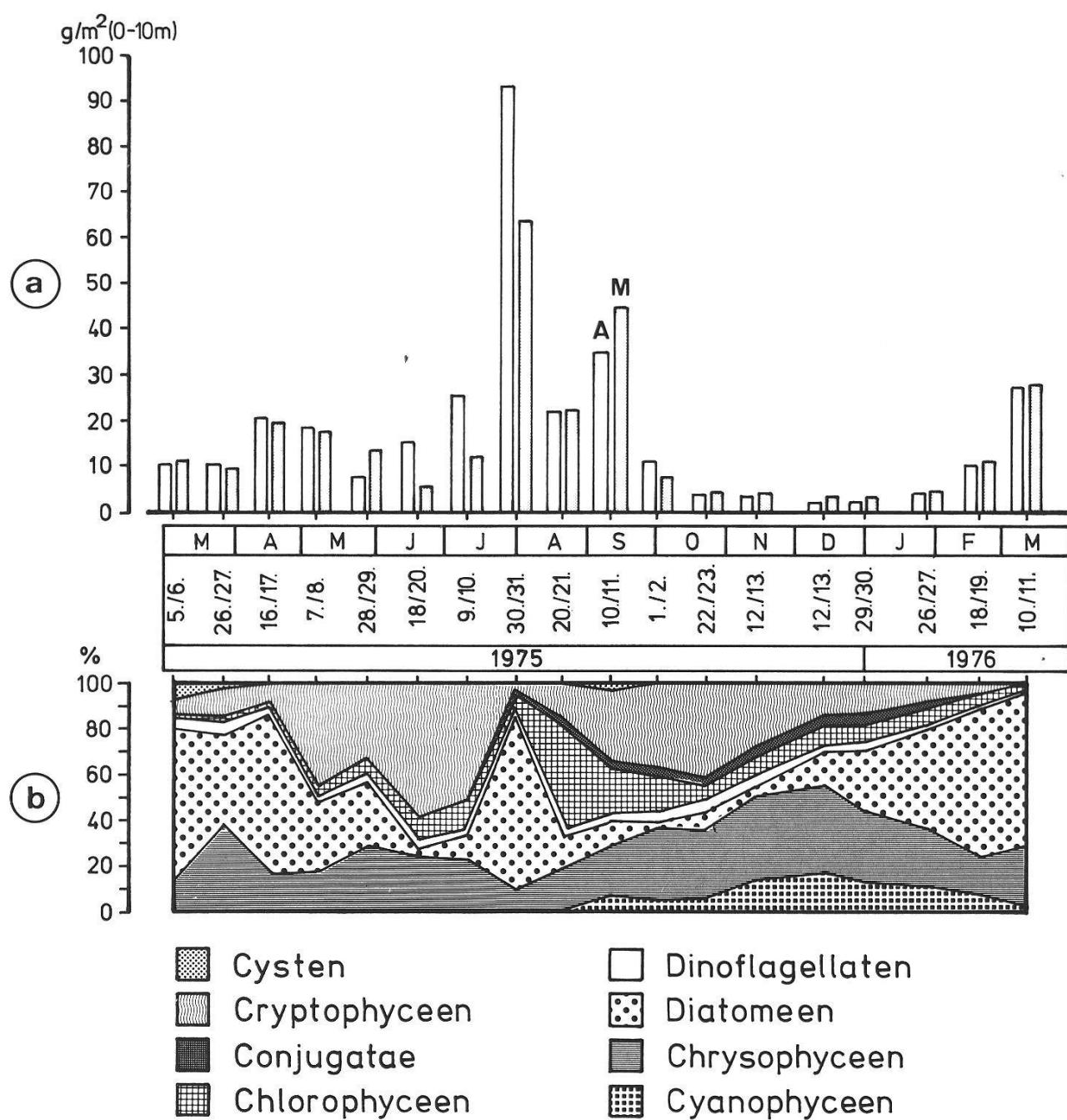


Abb. 7: Bielersee: (a) zeitliche Verteilung der Algenbiomasse und (b) ihre prozentuale Zusammensetzung (Probenahmezeiten: A = 2 Stunden vor Sonnenuntergang; M = 10 Uhr vormittags)

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.)

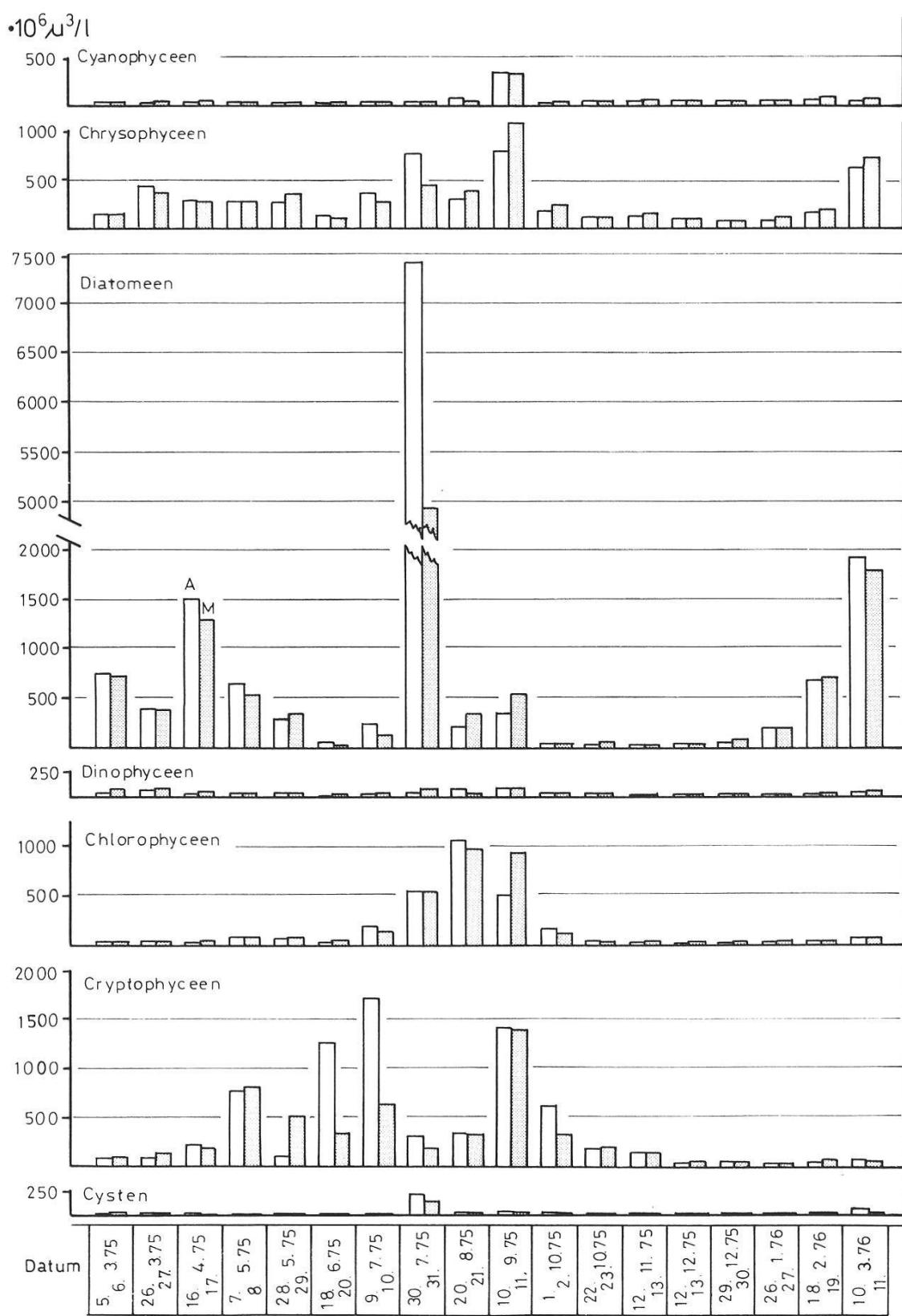


Abb. 8: Bielersee: Zeitliche Verteilung der wichtigsten Phytoplanktongruppen (0–10 m) (A/M: Vgl. Abb. 7)

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 bestimmhbaren 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. tetrapyrenidosa* SKUJA und *R. minuta var. nannoplancitca* 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/m³ (12 Dezember 1975; 10 m bzw. 10. September 1975; 0m). Mit Werten zwischen 10 (30. Dezember 1975) und 299 mg Chl a/m² (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/m² und auffallend genau beim von Steemann-Nielsen [78] angegebenen, unter natürlichen Verhältnissen erreichbaren Maximalwert von 300 mg/m². Phaeophytin wurde in der tr.Z. nur ganz selten gemessen; einzig am 31. Juli 1975 erreicht der Phaeophyttingehalt unter dem Einfluss der überoptimalen Einstrahlung im Oberflächenwasser einen maximalen Wert von 15 mg/m³.

Zwischen dem Algenfrischgewicht (y; mg/m²) und dem Chlorophyllgehalt (x; mg/m²) der Schicht von 0 bis 10 m besteht am Bielersee für die 18 Wertepaare des Seejahres 1975/76 eine bemerkenswert enge Beziehung ($2p \leq 0,1\%$) [14]:

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

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

a) ST – Chl a (0–10 m):

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

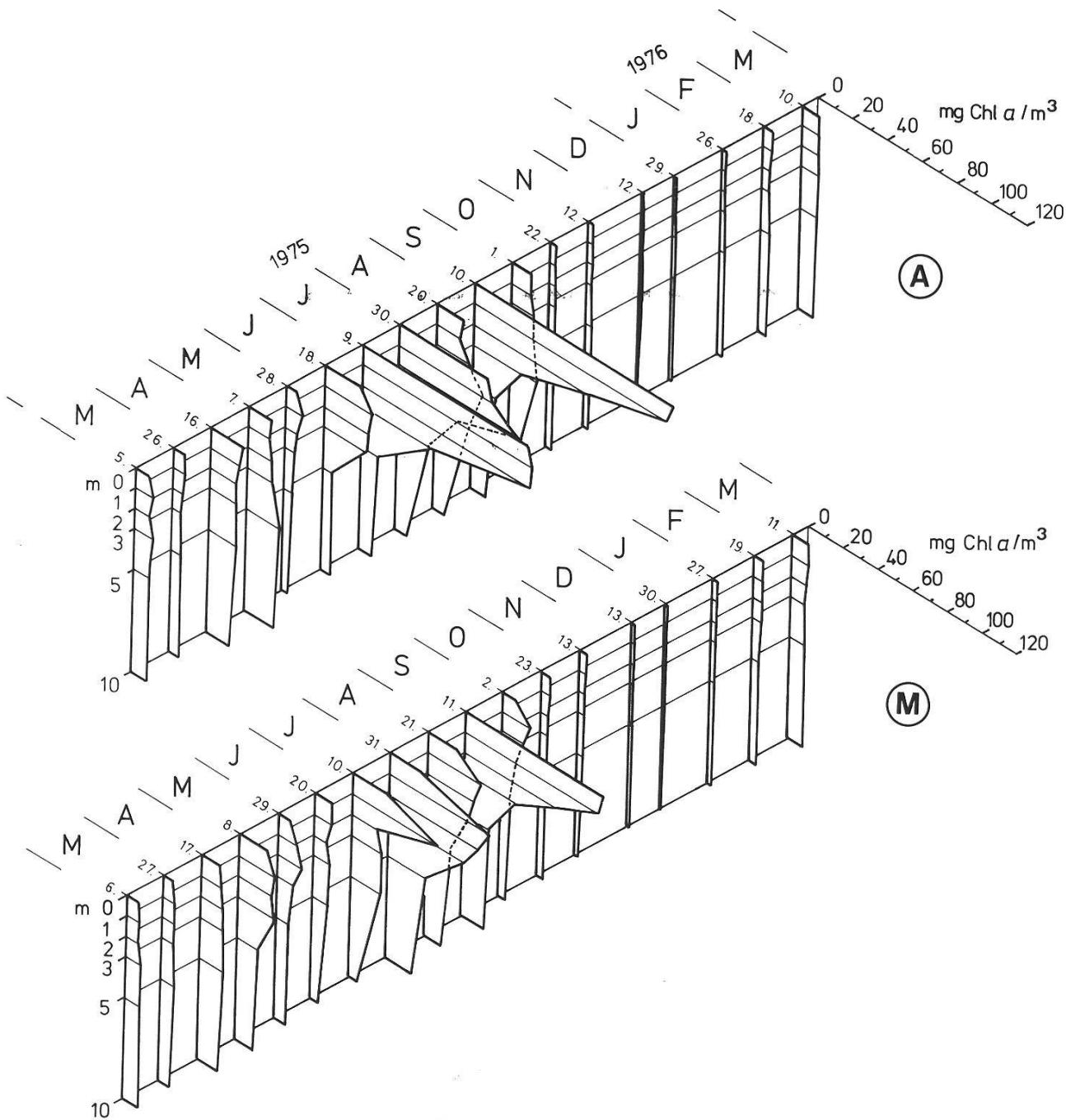


Abb. 9: Bielersee: Chlorophyll a (A/M: Vgl. Abb. 7)

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

b) ST – Chl a (tr.Z.):

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

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:

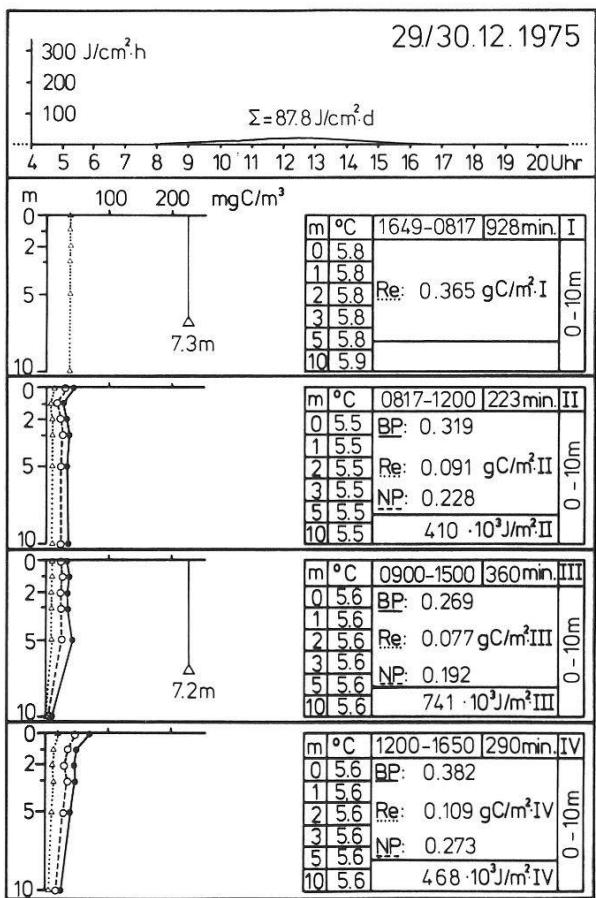
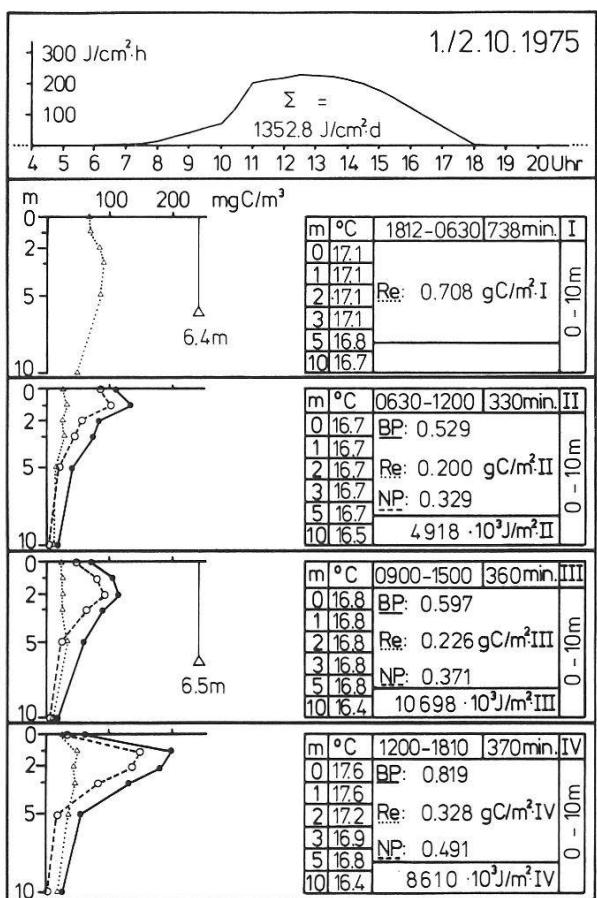
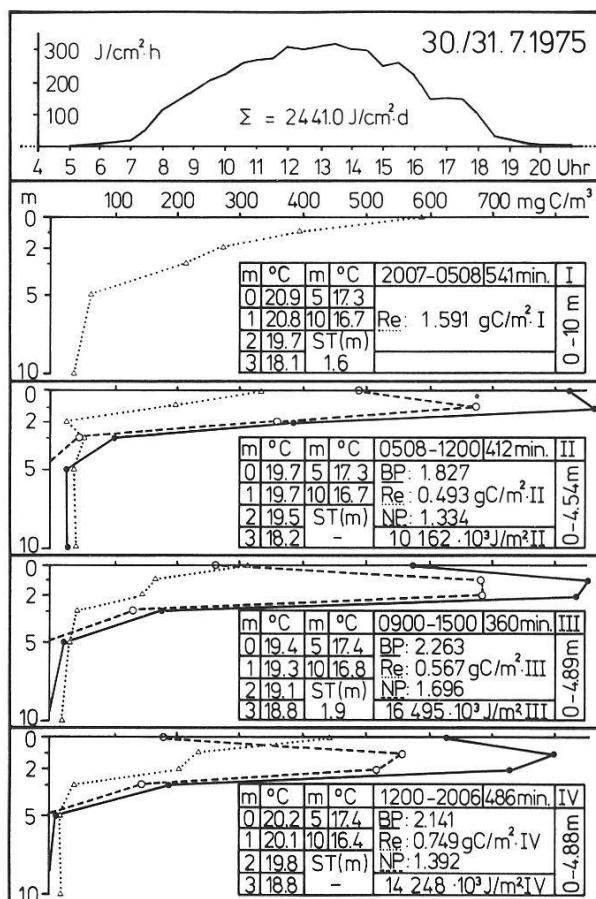
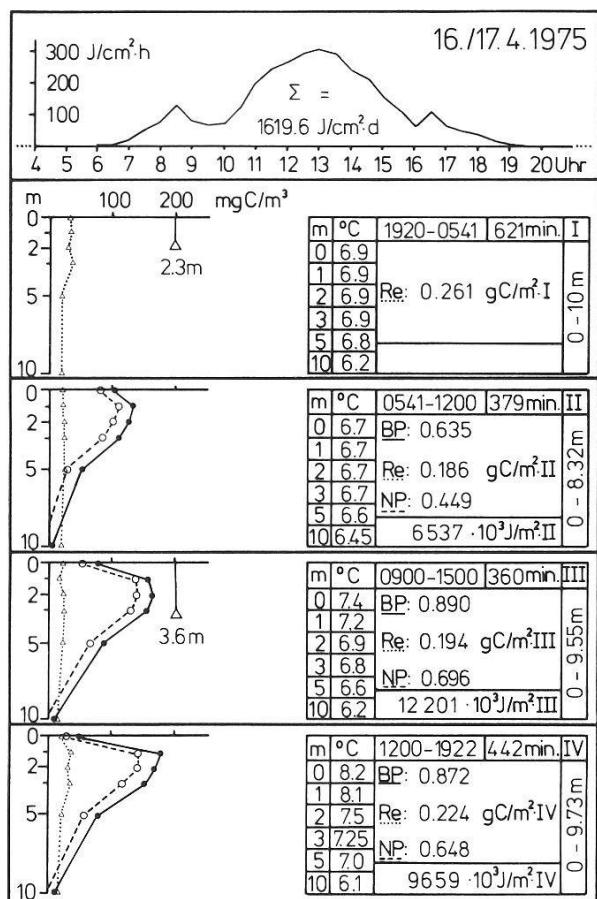
- a) *18./20. Juni 1975*: Die sonst übliche kontinuierliche Exposition der Versuche I–IV musste am Morgen des 19. Juni wegen eines Sturmes für 24 Stunden unterbrochen werden. Die windbedingte Durchmischung der obersten 5 Meter des Epilimnions (Abb. 2, 7, 9) bewirkte stark veränderte Produktionsbedingungen (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 (*Oscillatioria 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 Schöpf-flasche 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 durchgeföhrten PP-Versuch hatte dieser unterdurchschnittliche Energieeintrag verhältnismässig hohe Wirkungsgrade zur Folge. Die daraus resultierenden Werte der PPSA-SU und PP24h 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 ·d)		Differenz d – c (%)
		aller Tage von A bis B	der Probetage A und B	
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



4.8.2. Die flächenspezifische Tagesprimärproduktion (PP_{SA-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-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-SU} die nach (9) gemessene NP_{SA-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-SU} von der nach (8) gemessenen Re_{SA-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 Expositionssperioden I–IV an vier ausgewählten Probetagen zu unterschiedlichen Jahreszeiten. Zusätzlich sind angegeben: Expositionsduer, trophogene Zone, Globalstrahlung während den Expositionssperioden 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.

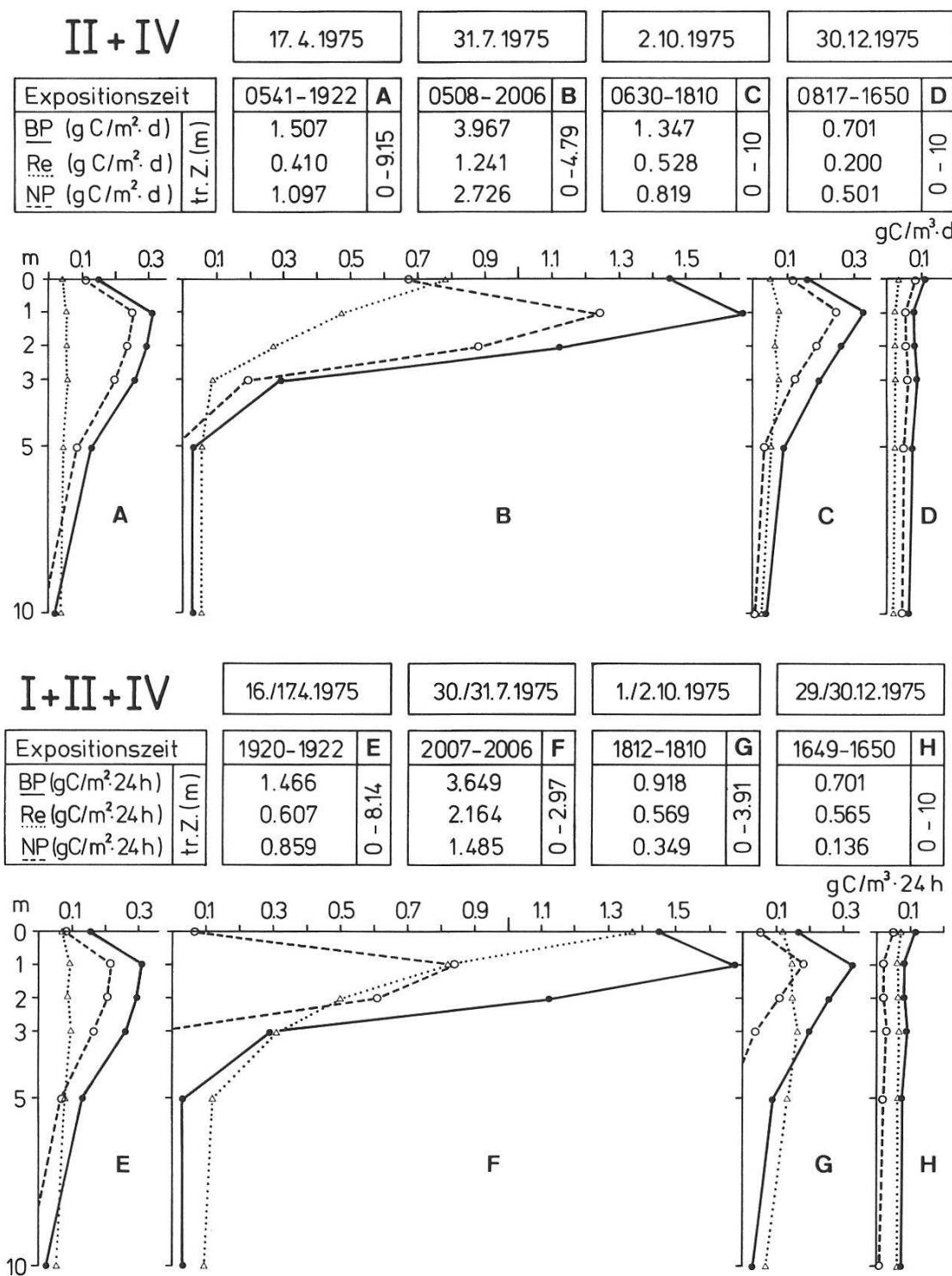


Abb. 11: Bielersee: Vertikalverteilung (0–10 m) und flächenspezifische Werte (trophogene Zone; tr. Z.) der Bruttonproduktion (●), Nettoproduktion (○) und Respiration (△) zwischen Sonnenaufgang und Sonnenuntergang (Tab. und Profile A–D) und während 24 Stunden (Tab. und Profile E–H) an vier ausgewählten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

Fig. 11: Lake Biel: Vertical distribution (0–10 m) and per unit of surface rates (trophic 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 ·d)	BP _{III}	BP _{SA-SU} nach (1) (gC/m ² ·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	NPSA-SU nach (9) (gC/m ² ·d)	NPIII (gC/m ² ·6h)	NPSA-SU nach (3) (gC/m ² ·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 ·24h)	NP _{24h} nach (6) (gC/m ² ·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 PPSA-SU und PP_{24h}

Als Ursachen für die im Kapitel 4.8.2. beschriebene Unterschätzung der aus der Standardexpositionsperiode III extrapolierten PPSA-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.

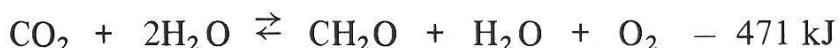
4.8.4.1. Der Wirkungsgrad der Primärproduktion

Trotz der “gegenseitigen Überlagerung der Produktionsfaktoren” und der dadurch bewirkten “Verschleierung ihrer spezifischen Wirkungen” [57], kann für die an sämtlichen Probetagen festgestellte Unterschätzung der PPSA-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



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 Seeyahren 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	
\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.	Netto- produktion
\bar{x} (II) = 1,27 %	\bar{x} (II) = 2,20 %	für PhAR	
\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.	Brutto- produktion

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 $70 \text{ J/m}^2 \cdot \text{s}$ (PhAR) und im Winter bei etwa $35 \text{ J/m}^2 \cdot \text{s}$ [14]. Strickland [80] fand bei vergleichbaren Einstrahlungen ($35 - 105 \text{ J/m}^2 \cdot \text{s}$) ebenfalls eine Oberflächenhemmung, während Talling [82] erst bei höheren Lichtmengen ($100 - 150 \text{ J/m}^2 \cdot \text{s}$) und Stadelmann et al. [76] schon bei etwas tieferen Werten ($55 \text{ J/m}^2 \cdot \text{s}$) 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 PPSA-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 PPSA-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):

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

$$\text{IV} \quad \frac{1,3918 \text{ g C / m}^2 \cdot \text{Exp.zt.}}{14\ 248 \cdot 10^3 \text{ J / m}^2 \cdot \text{Exp.zt.}}$$

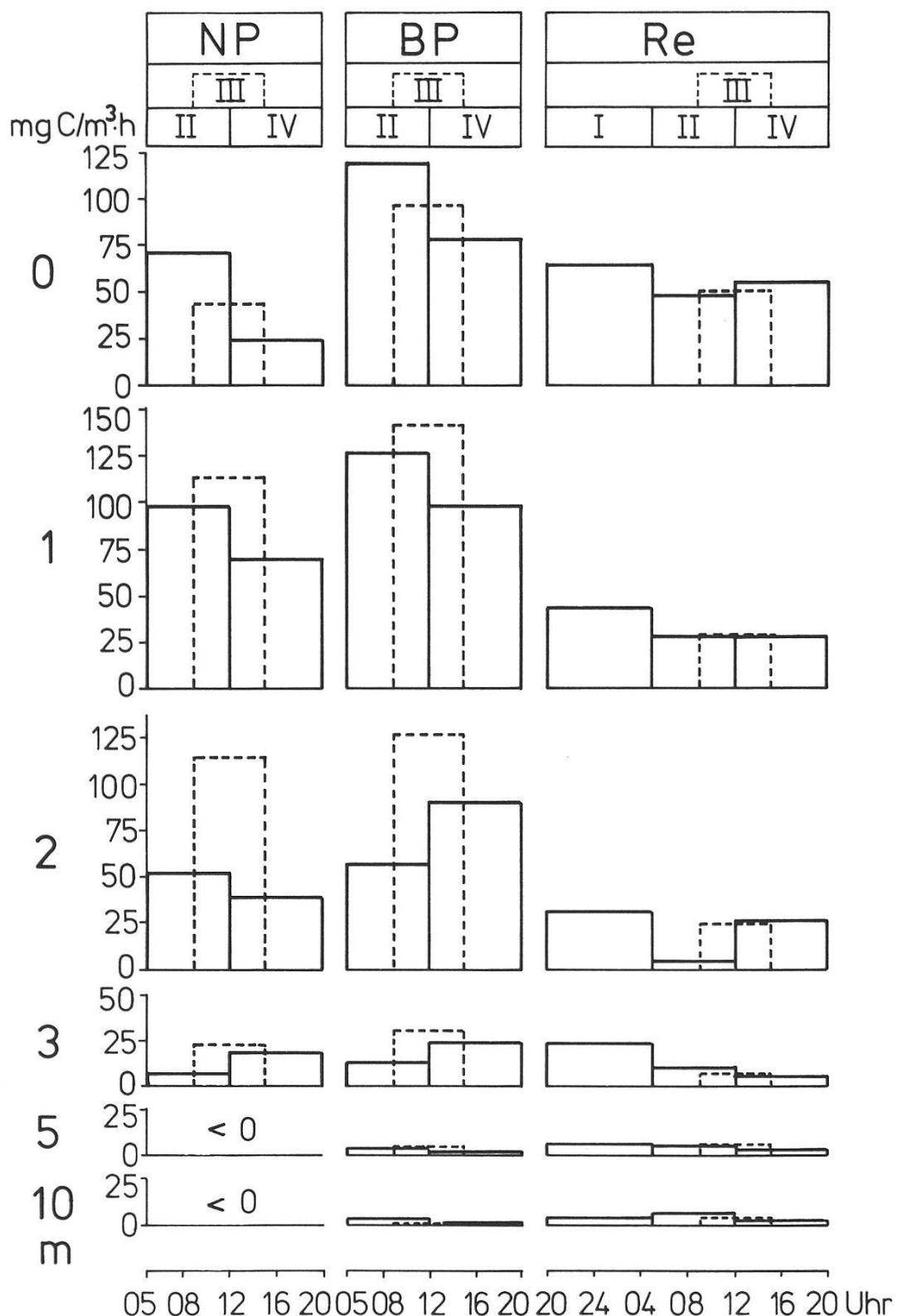


Abb. 12: Bielersee 30./31. Juli 1975: Mittlere stündliche Nettoproduktion (NP), Bruttonproduktion (BP) und Respiration (Re) von 0–10 m während den Expositionsperioden II–IV (NP und BP) bzw. I–IV (Re).

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 PPSA-SU bzw. PP_{24h} bei Anwendung der bisher üblichen Extrapolationsweise stark unterschätzt werden (4.8.2.).

4.8.5. Möglichkeiten zur Berechnung der PPSA-SU und der PP_{24h} aus Kurzzeitversuchen während einer Standardexpositionsperiode

Während kürzeren Zeiträumen kann die PPSA-SU und die PP_{24h} als Summe von über den Tagesverlauf aneinander gereihten 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 PPSA-SU und die PP_{24h} zu liefern versprechen.

4.8.5.1. Die Ermittlung der NPSA-SU aus Kurzzeitmessungen

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

$$\begin{aligned} \text{NP (II+IV)} &= 1,4785 \cdot \text{NP (III)} + 0,0905 & (16) \\ \text{N} &= 17 \text{ (exkl. 11. September 1975); } r = 0,9660 \text{ (2p} \leqslant 0,1\%) \end{aligned}$$

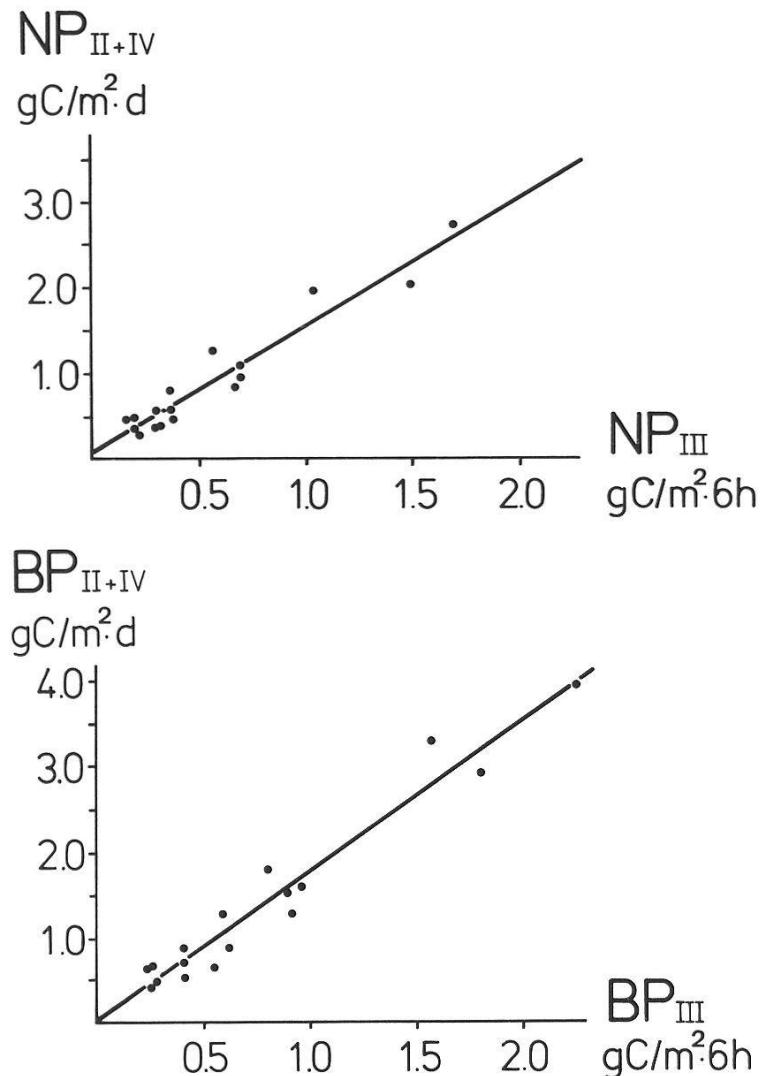


Abb. 13: oben: Korrelation: Tagesnettoproduktion (NP_{II+IV}) – Nettoproduktion während der Standardexpositionsperiode (NP_{III})
 unten: Korrelation: Tagesbruttoproduktion (BP_{II+IV}) – Bruttoproduktion während der Standardexpositionsperiode (BP_{III})

*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 NPSA-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 .d	$NP_{Est.}$ gC/m ² .d	Differenz %	$BP_{Obs.}$ gC/m ² .d	$BP_{Est.}$ gC/m ² .d	Differenz %	$BP_{Obs.}$ gC/m ² .d	$BP_{Est.}$ gC/m ² .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
	a₁	a₂	a₃	b₁; c₁	b₂	b₃	c₂	c₃			
			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 $\pm 13\%$ 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 PPSA-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):

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

$N = 17$ (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 ($\text{BP}_{\text{est.}}$) und der gemessenen Tagesbruttoproduktion ($\text{BP}_{\text{obs.}}$) 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 $\pm 23\%$.

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

- $P_{\text{est.}} =$ aus einer Standardexpositionsperiode von 4 Stunden über den Mittag mittels der Globalstrahlung extrapolierte Tagesproduktion
 $P_{\text{obs.}} =$ aus der Summe aneinandergereihter Kurzzeitmessungen von je 4 Stunden ermittelte Tagesproduktion
 $I_{\text{inc.}} =$ während der Standardexpositionsperiode eingestrahlte Energie
 $I_d =$ gesamte am Versuchstag eingestrahlte Energie

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

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

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

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

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

$$\text{Pest./Pobs.} = 2,4980 - 2,2718 \cdot (\text{I}_{\text{inc.}}/\text{I}_d) \quad (18\text{b})$$

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 $\pm 26\%$ 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 $\pm 23\%$ einerseits und das Verfahren nach Ross und Kalf (β) mit einem sogar die atypischen Winterwerte (exkl. 2 Werte) einschliessenden Fehlerbereich von $\pm 26\%$ im Vergleich zu der bisher verwendeten Extrapolationsweise eine wesentlich genauere Schätzung der effektiven Tagesbruttoproduktionen.

4.8.5.3. Die Ermittlung der ReSA-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 ReSA-SU bzw. Re_{24h} vorderhand erschwert. Aufgrund unserer Messungen im Seejahr 1975/76 kann deshalb zur Berechnung der ReSA-SU bzw. der Re_{24h} keine bessere Möglichkeit als die bisher übliche Extrapolation der Re (III) mittels der Expositionsduer (2.5.1.) angegeben werden. Mit dieser Berechnungsweise, die eine über den Tagesverlauf gleichbleibende Re voraussetzt, kann freilich die tatsächliche ReSA-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 · a
die Jahresrespiration (SA-SU)	153,3 g C/m ² · a
die Jahresrespiration (24h)	307,4 g C/m ² · a
die Jahresnettoproduktion (SA-SU)	293,0 g C/m ² · a
die Jahresnettoproduktion (24h)	138,9 g C/m ² · a.

Die Jahrestotale berechnet aus der Standardexpositionsperiode betragen für

die Jahresbruttoproduktion	384,6 g C/m ² · a
die Jahresrespiration (SA-SU)	172,9 g C/m ² · a
die Jahresrespiration (24h)	297,1 g C/m ² · a
die Jahresnettoproduktion (SA-SU)	211,7 g C/m ² · a
die Jahresnettoproduktion (24h)	87,5 g C/m ² · 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 $1418 \text{ mg O}_2/\text{m}^2 \cdot \text{d}$ auf $2438 \text{ mg O}_2/\text{m}^2 \cdot \text{d}$ 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 $21 \text{ mg PO}_4\text{-P/m}^3$ gemessen hat. Im Dezember 1971 betrug die Oberflächenkonzentration bereits $122 \text{ mg PO}_4\text{-P/m}^3$ und die mittlere Konzentration von 0 – 70 m $132 \text{ mg PO}_4\text{-P/m}^3$ [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 $0,93 \text{ mg NO}_3\text{-N/l}$ [85] bzw. $1,18 \text{ mg NO}_3\text{-N/l}$ [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 $74 \text{ mg PO}_4\text{-P/m}^3$. 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 $96 \text{ mg PO}_4\text{-P/m}^3$. 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 PO₄-P/m³ zurück. Bis zur Erreichung der angestrebten 20 mg PO₄-P/m³ wird es aber noch weiterer Anstrengungen bedürfen, denn die heutige Belastung (1978 [73]) von 20 g P_{ges} / m²·a (davon 9 g PO₄-P/m²·a) liegt noch weit über der nach Ambühl [1a] berechenbaren kritischen Flächenbelastung von 2,6 g P_{ges}/m²·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).