

Zeitschrift: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern
Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft in Bern
Band: 44 (1987)

Artikel: Untersuchungen zur Primärproduktion im Litoral des Bielersees
Autor: Vuille, Thomas / Maurer, Vinzenz
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-318524>

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: 01.05.2026

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

THOMAS VUILLE und VINZENZ MAURER*

Untersuchungen zur Primärproduktion im Litoral des Bielersees

Abstract

In eutrophic Lake Biel, Switzerland, between March 1984 and April 1985 primary production was measured in the littoral zone and at the lakes deepest point in order to estimate the contribution of each to the lakes total primary production.

Phytoplankton production was measured with the oxygen method. Production of submerged macrophytes and epiphytic algae was estimated with biomass-and remote-sensing-techniques.

Over the year mean net primary production in the littoral zone was $188 \text{ g/m}^2 \cdot \text{a}$. 60 % was produced by the phytoplankton while macrophytes and epiphyton both contributed 20 % each. The littoral zone (19 % of lakes surface) contributed 15 % of the total lake net primary production which therefore slightly overestimated normally when using only pelagic production values.

1. Einleitung

Die ständig überflutete, ufernahe Zone unserer Seen weist eine äusserst reiche Lebensgemeinschaft auf, die dem Einfluss menschlicher Aktivitäten besonders ausgesetzt ist. Als Primärproduzenten treten hier die höheren Wasserpflanzen (Makrophyten) und die Aufwuchsalgen (Periphyton) an die Seite des Phytoplanktons. Insbesondere die Makrophyten haben eine vielfältige ökologische Funktion und beeinflussen den Lebensraum der Uferbank (Litoral) in physikalischer (Sedimentation, Strahlungsklima, Wassertemperatur), chemischer (Sauerstoff, pH, anorganische Nährstoffe) und biologischer Hinsicht nachhaltig. Sie bieten vielen Tierarten Nahrung, Anheftungsmöglichkeiten, Schutz und Zuflucht, Laich- oder Nistplatz usw. Die Wasserpflanzen sind somit für das biologische Gepräge des Litorals von entscheidender Bedeutung.

* Adresse der Verfasser:

Zoologisches Institut der Universität, Baltzerstrasse 3, 3012 Bern

In den meisten Seen ist die durch den Bewuchs von aquatischen Makrophyten gekennzeichnete Litoralzone ein hochproduktiver Teil des Sees. Im Sommer sind weite Gebiete von dichten Pflanzenbeständen bedeckt, die für Motorboote zu einem undurchdringlichen Hindernis werden können.

Je nach seiner Ausdehnung trägt das Litoral unterschiedlich stark zur Primärproduktion (pflanzl. Produktion) des ganzen Sees bei. Studien, welche die Produktion aller drei Primärproduzentengruppen umfassen, sind selten (Zusammenstellung z. B. bei MOSS 1980) und fehlen für die Schweiz gänzlich. Zudem befasst sich ein grosser Teil dieser Arbeiten mit kleinen bzw. seichten Gewässern, in denen der Produktionsanteil der Makrophyten in der Regel sehr hoch ist.

Die von höheren Wasserpflanzen besiedelte Zone (Infralitoral) nimmt im Bielersee, wo die submersen Makrophyten bis in eine Tiefe von vier bis fünf Metern zu finden sind, etwa 19 % der Seeoberfläche ein. Im Sommer ist diese Zone von einem stellenweise sehr dichten Makrophytent Teppich bedeckt. Mit Ausnahme der vegetationskundlich ausgerichteten Untersuchung von LACHAVANNE (1979) wurden bis heute jedoch alle Arbeiten mit produktionsbiologischer Fragestellung im Pelagial des Bielersees durchgeführt (siehe z. B. FRIEDLI & TSCHUMI 1981, TSCHUMI et al. 1982, BERNER 1984). Für auf den ganzen See bezogene Angaben wurden jeweils die im Pelagial gewonnenen Ergebnisse auf die ganze Seeoberfläche extrapoliert, ohne Berücksichtigung der Sonderstellung des Litorals.

Ziel der vorliegenden Arbeit war deshalb, die relative Bedeutung der Litoralprimärproduktion für die Produktion und den Stoffhaushalt des gesamten Sees zu bestimmen. Zu diesem Zweck wurde versucht, die Rolle der drei Primärproduzentengruppen Phytoplankton, submerse Makrophyten und epiphytischer Aufwuchs abzuschätzen.

2. Untersuchungsgebiet

Der eutrophe Bielersee liegt am Jurasüdfuss im Schweizerischen Mittelland. Er ist vor allem durch seine im Vergleich zu anderen Schweizer Seen ausserordentlich kurze theoretische Wassererneuerungszeit von 60 Tagen charakterisiert (Tab. 1). Bedingt durch seine Hangfusslage weist er ein steil abfallendes Nordufer mit einem nur etwa 30 Meter breiten Litoralstreifen auf. Am Südufer dagegen schiebt sich eine bis 500 Meter breite Uferbank in den See hinaus, die an ihrem seeseitigen Rand in eine mehr oder weniger steil abfallende Halde übergeht (Abb. 1). Im grössten Teil dieser Uferzone betragen die Wassertiefen weniger als 2,5 Meter. Die Ausdehnung des Litorals entspricht am Südufer des Sees und an der Nordseite der Petersinsel weitgehend dieser Uferbank. Deshalb können wurzelnde aquatische Makrophyten, deren Tiefenverbreitung durch den

Tabelle 1: Hydrologische Daten des Bielersees

| | |
|---|----------------------|
| Mittlerer Pegel | 429 m ü. M. |
| Oberfläche | 39,3 km ² |
| Maximale Tiefe | 74 m |
| Mittlere Tiefe | 30 m |
| Theoretische mittlere Wassererneuerungszeit | etwa 60 Tage |

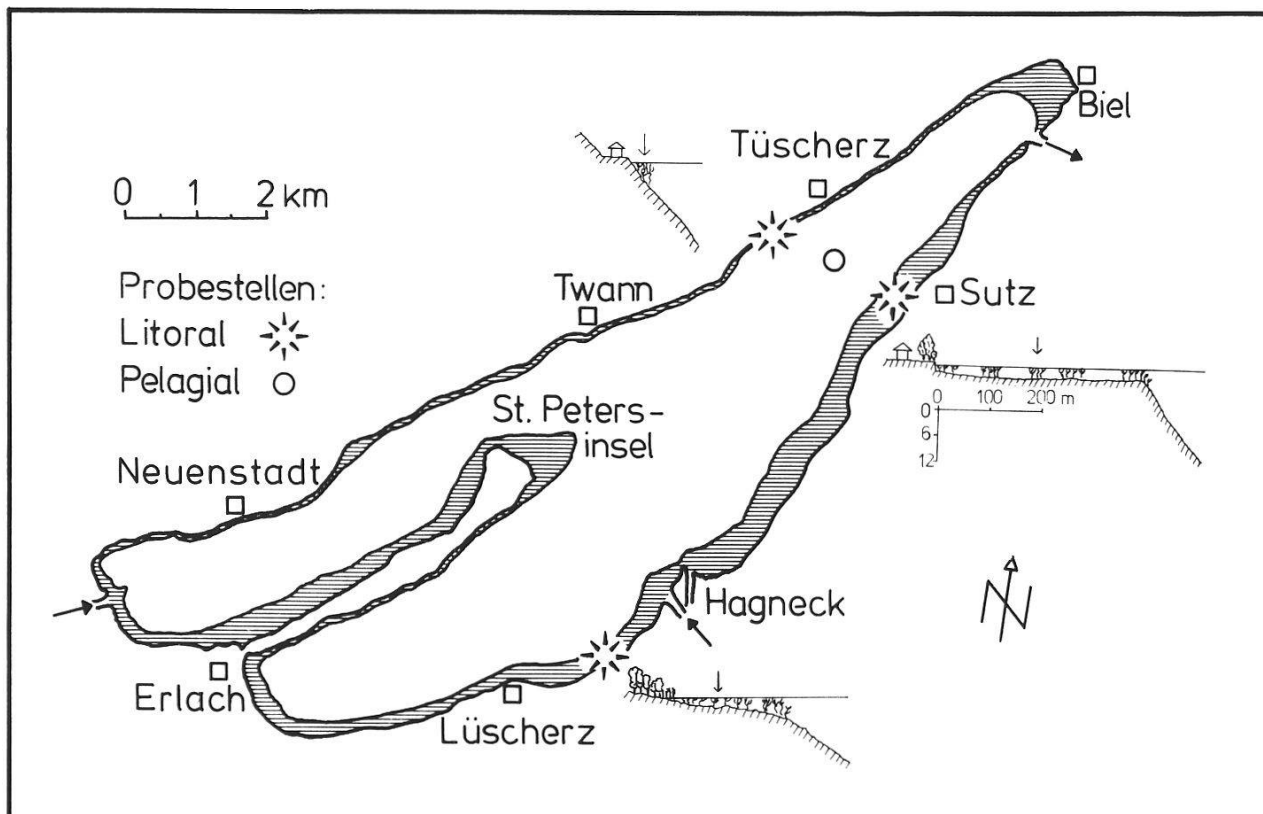


Abbildung 1: Der Bielersee mit Profilen der Litoralprobestellen. Die Uferzone ist schraffiert.

Lichtfaktor und den hydrostatischen Druck limitiert ist, hier einen breiten Ufergürtel bewachsen. Am Nordufer des Sees und an der Südseite der Petersinsel ist ihre Ausdehnung entsprechend auf einen schmalen Saum begrenzt. Die wichtigsten Submersen sind – nach ihrer Bedeutung aufgeführt (LACHAVANNE 1979) – Kammlaichkraut (*Potamogeton pectinatus*), Durchwachsenes Laichkraut (*P. perfoliatus*), Ähriges Tausendblatt (*Myriophyllum spicatum*) und Glanzlaichkraut (*P. lucens*). Die Emersen – vor allem Schilf (*Phragmites australis*) – bedecken etwa 1 bis 1,5 % der Seeoberfläche. Sie wurden nicht in diese Arbeit einbezogen.

Sämtliche Untersuchungen wurden gleichzeitig an drei Probestellen (Tüscherz, Sutz, Lüscherz) durchgeführt, die jeweils für einen grösseren Uferabschnitt typisch sind, sich aber in ihrer Ufermorphologie deutlich voneinander unterscheiden (Abb. 1).

3. Material und Methoden

Die Untersuchung erstreckte sich von März 1984 bis April 1985. Die Daten wurden in zweiwöchigem Intervall – im Winter alle 3 bis 6 Wochen – erhoben, in der Regel an den drei Probestellen am gleichen Tag. An beiden Süduferprobestellen wurden dieselben Messungen zusätzlich in je fünf Transekten durchgeführt. Als Vergleich wurden Daten von der Pelagialprobestelle an der tiefsten Stelle des Sees (74 m) herangezogen. Diese wurden mit den gleichen Methoden wie im Litoral erhoben, jedoch in einem zeitlich verschobenen Probenahmeraster.

Physikalische Parameter: Gemessen wurden die Globalstrahlung (300–3000 nm), die Sichttiefe, ein Transmissionsprofil (375–723 nm) (FRIEDLI & TSCHUMI 1981) und die Wassertemperatur.

Chemische Parameter: Die Sauerstoffbestimmung erfolgte mit der nach TSCHUMI et al. (1978) modifizierten Methode von Winkler. Für die Bestimmung des anorganisch gelösten Phosphatphosphors im filtrierten Probewasser verwendeten wir die Methode von MURPHY & RILEY (1962).

Phytoplankton: Die Chlorophyll-a-Konzentration wurde nach den Empfehlungen von MARKER (1980) und BERNER (1984) gemessen: Heisseextraktion mit Aethanol 90 % bei 75°C während einer Minute und anschliessend Kaltextraktion bei Zimmertemperatur während einer Stunde. Planktonproben wurden als Schlauchmischproben von der Oberfläche bis etwa 10 cm über Grund entnommen, mit Lugol'scher Lösung (+ 10 % Eisessig) fixiert und auf dem Umkehrmikroskop nach UTERMÖHL (1958) ausgezählt. Die Messung der Primärproduktionsrate erfolgte mit der von TSCHUMI et al. (1978) modifizierten Sauerstoffmethode nach GAARDER & GRAN (1927). Um eine bessere Vergleichbarkeit der drei Probestellen über das Jahr zu gewährleisten, wurde die Reihenfolge des Ansatzens der einzelnen Versuche von Probetag zu Probetag gewechselt. Dadurch sollten Unterschiede ausgeglichen werden, die von der asymmetrischen Lage der Expositionszeit (6 h) zum Sonnenmittag und von tagesperiodischen Schwankungen der Primärproduktion (FRIEDLI 1978, FRIEDLI & TSCHUMI 1981) herrühren können. Die Versuche wurden jeweils um 08.00, 09.00 und 10.00 (MEZ) angesetzt, und zwar wurde abwechslungsweise bei Tüscherz oder bei Lüscherz begonnen, während der Versuch bei Sutz immer um 09.00 gestartet wurde. Die Versuche wurden jeweils mit drei Parallelflaschen durchgeführt. Während der Periode mit stark gasübersättigtem Wasser verwendeten wir lichtundurchlässige Kunststoffsäcklein zum Verdunkeln der Dunkelflaschen der Tiefen von 0 m bis max. 1,5 m, um eventuell auftretende Gasblasen nach Versuchsende ausmessen und bei der Auswertung berücksichtigen zu können. Für die Extrapolation der flächenspezifischen Primärproduktionsraten (mit Hilfe der kontinuierlich registrierten Globalstrahlung) auf das ganze Jahr wurde ein neues, nicht lineares Extrapolationsmodell verwendet (BANGERTER, in Vorb.). Dieses gewichtet die weniger strahlungsintensiven Tagesrandstunden mit oft überdurchschnittlicher photosynthetischer Aktivität (BORNER 1987) stärker als lineare Extrapolation (GAECHTER 1972, FRIEDLI 1981, TSCHUMI et al. 1982) und erlaubt zudem den besonderen Verhältnissen in der – nach unten begrenzten – trophogenen Zone des Litorals Rechnung zu tragen (Abb. 3 und 4).

Die in mg/l O₂ erhaltenen Produktionswerte wurden nach der Assimilationsgleichung von STUMM & MORGAN (1981) in g/m²C umgerechnet unter der Annahme eines PQ von 1,3: 1 g C $\hat{=}$ 0,288 g O₂.

Makrophyten: Die Nettoproduktion der submersen Makrophyten wurde aus dem Biomassezuwachs der oberirdischen Pflanzenteile berechnet. Die Biomasse wurde an den drei Probestellen in zwei- bis vierwöchigen Intervallen durch Mähen von je vier bis fünf Probeflächen (zu Beginn 1 m², später 0,25 m²) mit Hilfe von Tauchern geerntet. Nach gründlicher Reinigung von anhaftendem Aufwuchs wurde das Trockengewicht (105°C während mind. 24 h) und das Aschengewicht 550°C, 3–4 h) bestimmt. Der C-Gehalt der organischen Trockensubstanz wurde mit 47 % angenommen (MOSS in LE CREN 1980, S. 146). Zur Zeit der maximalen Entfaltung der Submersen (August) wurden an neun weiteren ausgewählten Litoralstandorten Probequadrats gemäht. Zudem wurden mit einer Mittelformatkamera Farbluftbilder der ganzen Uferzone aus einer Höhe von 1450 m ü. G. aufgenommen. Auf Vergrößerungen im Massstab 1 : 5000 wurden die Uferzonenflächen und die von submersen Makrophyten bedeckten Flächen planimetrisch ausgemessen. Daraus konnte die gesamte Makrophytenbiomasse des Litorals geschätzt werden.

Epiphytischer Aufwuchs: Die Proben zur Biomassenbestimmung des epiphytischen Aufwuchses wurden in monatlichen Abständen von Mai bis September von jeder Makrophyten-Art an den drei

Probestellen entnommen. Von oben wurde über die Pflanze ein Plastiksack gestülpt und der darin enthaltene Aufwuchs durch Schütteln und Bürsten von den Pflanzenteilen gelöst. Diese wurden aus den Säcken entfernt zur Bestimmung von Trockengewicht und Oberfläche. Aus der im Sack verbliebenen und homogenisierten Aufwuchsprobe wurden der Chlorophyll-a-Gehalt und die Biomasse durch Auszählen auf dem Umkehrmikroskop bestimmt. Die Extrapolation auf litoralflächenspezifische Werte erfolgte über das Trockengewicht der Makrophyten.

Zur Abschätzung der Zuwachsraten des Periphytons wurden vertikale und horizontale Objektträger an den drei Probestellen in drei Tiefen exponiert. Monatlich wurden ein zu Versuchsbeginn (Mai 1984) und ein am vorangegangenen Probetag exponierter Objektträger eingeholt, der Aufwuchs mit einer Zahnbürste abgekratzt und der Chlorophyll-a-Gehalt der homogenisierten Suspension bestimmt.

4. Die Berechnung der Jahresprimärproduktion: Eine Definition der verwendeten Begriffe

Da Produktionsvergleiche von so verschiedenen Organismen wie Phytoplankton und submersen Makrophyten aus Gründen der Definition und der Methode schwierig sind, soll in diesem Abschnitt vorerst die Bedeutung der verwendeten Begriffe und Daten geklärt werden.

Die Bruttoproduktion, d. h. die photochemische Assimilation von CO_2 und die damit verbundene Ausscheidung von O_2 , entspricht in erster Linie dem gesamten Umsatz an Kohlenstoff und ergibt deshalb kein sehr geeignetes Mass für die Produktion von organischer Biomasse. Der C-Umsatz kann mit den beiden am häufigsten verwendeten Methoden für in-situ-Versuche (O_2 -Methode nach GAARDER & GRAN 1927, ^{14}C -Methode nach STEEMANN-NIELSEN 1952) nur näherungsweise gemessen werden, da Reassimilationsprozesse (WESTLAKE 1980) und Photorespiration (HARRIS & PICCININ 1977, HARRIS 1978, WESTLAKE 1980) nicht getrennt registriert werden können.

Ein Teil des assimilierten Kohlenstoffs wird von den Primärproduzenten selbst wieder veratmet. Die übrig bleibende Menge an organischer Substanz, die allen Folgegliedern der Biozönose (Konsumenten, Destruenten) zur Verfügung steht, ist die Nettoprimärproduktion (NP_A).

Da sich in den Flaschen des O_2 -Versuchs immer auch Heterotrophe befinden, wird mit dieser Methode nicht NP_A , sondern die Nettoproduktion der gesamten planktischen Biozönose (NP_B) gemessen. Diese kann als Bruttoproduktion weniger die Respiration der Biozönose (R_B) definiert werden. R_B ist die Summe aller Respirationsvorgänge im System (Photorespiration, Dunkelrespiration der Primärproduzenten, Respiration von Konsumenten und Destruenten).

Die aus Kurzzeitmessungen extrapolierte Nettoproduktion der Stagnationsperiode (NP_B) kann für das Pelagial als der aus der trophogenen Zone vor allem durch Sedimentierung exportierte und nicht mehr in den kleinen Kreislauf einbezogene Teil der in der trophogenen Zone produzierten Biomasse bezeichnet

werden. Die Jahres-Nettoproduktion der trophogenen Zone entspricht somit der Nettosedimentation (bzw. dem Nettoexport) an organischem Kohlenstoff in dieser Zeit. Diese sedimentierte Biomasse wird in der tropholytischen Zone und im Sediment von den hier dominierenden Destruenten abgebaut. Ist dieser Abbau vollständig, kann keine Nettosedimentation von organischem Material erfolgen. Mit anderen Worten: obschon aus der trophogenen Zone eine Nettosedimentation stattfindet, ist die flächenspezifische Nettoproduktion unter 1 m^2 Seefläche annähernd Null, weil Produktion und Destruktion der organischen Substanz zum grossen Teil in verschiedenen räumlichen Kompartimenten des Sees ablaufen.

Im Litoral trifft dies ebenso zu. Die tropholytische Zone ist hier jedoch auf das Sediment und die Sediment-Wassergrenzschicht beschränkt, während die ganze Wassersäule in der Regel in der trophogenen Zone liegt und häufig vollständig durchmischt wird. Die aus der planktischen Biozönose sedimentierende Biomasse wird wegen der hohen Abbauleistung (O_2 nicht limitierend!) immer wieder in den Kreislauf einbezogen, so dass ein Biomassenexport allenfalls durch einen Abfluss oder durch Austausch mit dem Pelagial erfolgen kann. Nach MÜLLER (1982) kann angenommen werden, dass im Litoral des Bielersees keine Nettosedimentation stattfindet.

Mit der Hell-Dunkelflaschen-Methode wird während der Expositionszeit (in der Regel 4–6 h) oft eine $\text{NP}_B > 0$ gemessen. Werden diese NP_B über eine längere Zeitspanne, z. B. ein Jahr, extrapoliert, erhält man für die trophogene Zone eine $\text{NP}_B > 0$, obschon keine Nettosedimentation und kein Biomassezuwachs beobachtet werden können. Es muss also klar zwischen einer Produktionsangabe für die planktische Biocoenose der trophogenen Zone und einer flächenspezifischen Angabe inklusive Sediment unterschieden werden.

Im Litoral spielen zudem die Makrophyten eine wichtige Rolle. Sie entsprechen in ihrem «Produktionsverhalten», und damit auch in den angewandten Untersuchungsmethoden, viel mehr einem terrestrischen, als einem aquatisch-planktischen Ökosystem. Die organische Substanz wird hier während der ganzen Vegetationszeit akkumuliert, während im planktischen Ökosystem der Aufbau der Biomasse gleichzeitig mit deren Abbau und Sedimentation stattfindet. Im Litoral erfolgt ein grosser Teil des Abbaus der Makrophyten im Herbst. Produktion und Abbau sind also im wesentlichen zeitlich getrennt.

Um allfällige Unterschiede in den Produktionsanteilen des Pelagials und der drei Litoralproduzentengruppen festzustellen, haben wir in der Folge die Bruttoproduktion (BP), die Nettoprimärproduktion (NP_A) und die Nettoproduktion der gesamten Biozönose (NP_B) geschätzt und miteinander verglichen. Die Schlussergebnisse fallen für die drei Produktionsbegriffe ähnlich aus. Im folgenden wird für Vergleiche nur noch auf die Nettoprimärproduktion NP_A eingegangen, weil diese für die höheren trophischen Ebenen verfügbar ist.

Phytoplankton: Da NP_A mit unserer Methode nicht messbar ist, wurde für den Respirationsanteil der Primärproduzenten an der gemessenen Bruttoproduktion ein Wert von 25 % (KOWALCZEWSKI 1975) angenommen.

Epiphytischer Aufwuchs: Da eigene Produktionsmessungen fehlten, wurde aus der Arbeit von KOWALCZEWSKI (1975) am Mikolajskie See – ein mit dem Bielersee vergleichbares Gewässer – ein mittlerer Wert (über die Vegetationszeit) für die photosynthetische Aktivität des Epiphytons ($30 \text{ mg O}_2/\text{mg Chl a} \cdot 24 \text{ h}$) übernommen. Mit der mittleren Biomasse konnten so Bruttoproduktionswerte für die einzelnen Probeintervalle geschätzt werden. Mit dem gleichen Respirationsanteil wie beim Plankton wurde daraus NP_A berechnet.

Submerse Makrophyten: Die maximale Biomasse des Untersuchungsjahres definieren wir als NP_B pro Vegetationsperiode nach Abgang der Verluste. Über die Verluste von Biomasse bis zum Erreichen des Maximums gibt es zahlreiche Untersuchungen. Die wichtigsten Punkte seien hier kurz erwähnt:

- Ein Teil (1–10 %) des fixierten Kohlenstoffs kann durch Exkretion wieder verloren gehen (WETZEL & ALLEN 1972).
- Ältere, beschattete Blätter können absterben und verloren gehen, bevor die max. Biomasse erreicht wird (DAWSON 1976).
- Mechanische Schädigung durch Wellenwirkung kann zum Abbrechen von Sprossen führen, was im Bielersee oft beobachtet werden konnte.
- Herbivorenfrass: Die grösste Rolle dürfte im Bielersee den Wirbeltieren zukommen: Blässhühner (*Fulica atra*) und Höckerschwäne (*Cygnus olor*) wurden oft bei der Nahrungsaufnahme in Kammlaichkrautbeständen beobachtet. Nach BUESSER (1987) sind Makrophyten ein bedeutender Bestandteil der Nahrung der Litoralrotaugen (*Rutilus rutilus*) im Bielersee. Submerse werden weiter von Invertbraten wie z. B. Nematoden konsumiert (PREJS 1986).

Die Höhe dieser Verluste zeigt, nach den Literaturangaben, eine grosse Schwankungsbreite, die mittleren Werte liegen aber alle relativ ähnlich: WESTLAKE (1975) gibt 20–25 % der maximalen Biomasse an, WINBERG et al. (1972) 25 % und HOWARD-WILLIAMS (1978) für *Potamogeton pectinatus* 20 %. Wir berechneten NP_A der submersen Makrophyten als maximale Biomasse (B_{\max}) + 25 % von B_{\max} .

5. Ergebnisse und Diskussion

5.1 Phytoplankton

Das Phytoplankton des Litorals weist ein Artenspektrum auf (166 beobachtete Arten), das demjenigen im Pelagial des Bielersees (z. B. FRIEDLI & TSCHUMI 1981) sehr ähnlich ist, jedoch durch einige typische Litoralvertreter wie *Spirogyra sp.* oder diverse Diatomeen ergänzt wird. Diese dem Periphyton zuzurechnenden Formen (vor allem Diatomeen wie *Cocconeis sp.*, *Gomphonema sp.*) fallen neben den eu- und tychoplanktischen zahlenmässig kaum ins Gewicht. Sie wurden oft nur in wenigen Exemplaren gefunden, was darauf hinweist, dass diese von ihrem angestammten Substrat durch wind- und wellenbedingte Bewegung der Makrophyten ins Plankton verfrachtet werden, ohne sich hier weiter zu vermehren (MOSS 1981). (Die Plankton-Probenahme erfolgte im allgemeinen in lockeren Pflanzenbeständen oder im offenen Wasser des Litorals, wodurch die stärker tychoplanktisch geprägten Algengesellschaften in den dichten Makrophytenbeständen unerfasst blieben.

Der Jahresverlauf der Planktonbiomasse und ihre Zusammensetzung ist an den drei Probestellen sehr ähnlich (Abb. 2). Nach tiefen Werten im Frühling steigt die Biomasse stark an und erreicht Anfang Mai mit 3,4 mg/l Frischgewicht FG (Tüscherz), 4,47 mg/l FG (Sutz) und 6,8 mg/l FG (Lüscherz) ein erstes Maximum. Während die Biomasse zu Beginn von Kieselalgen (vor allem *Stephanodiscus astraea*) mit einem Anteil bis zu 86 % dominiert wird, sind im Mai vor allem die Cryptophyceen (*Cryptomonas erosa/ovata*, *Rhodomonas minuta*, *Rhod. lens/lacustris*) mit bis zu 72 % am Aufbau der Biomasse beteiligt. Anfang Juni folgt ein deutlicher Zusammenbruch der Algenpopulationen, gekoppelt mit Klarwasserbedingungen, ein für eutrophe Seen zu dieser Jahreszeit typisches Phänomen (SOMMER et al. 1986, TSCHUMI et al. 1982). An der neuerlichen Zunahme der Biomasse sind vor allem die Kieselalgen (*Fragilaria crotonensis*-Blüte) und die Cryptophyceen beteiligt. Nur bei Lüscherz kommt es Ende Juni zu einer ausgeprägten Entfaltung von *Spirogyra sp.* Nach geringen Biomassen im Juli kommt es im August zu einer erneuten Zunahme, die an den beiden anderen Probestellen ausgeprägter ist als bei Sutz. An diesem Spätsommermaximum sind neben Cryptophyceen Grünalgen (vor allem *Planktosphaeria gelatinosa*) mit bis zu 30 % und Ende August auch Blaualgen (*Synechococcus plancticus*, *Gomphosphaeria aponina*) mit bis zu 28 % beteiligt. Während der Wintermonate liegen die Biomassen mit 0,2–0,4 mg/l FG durchwegs sehr tief, bis es im April zu einem erneuten – diesmal durch eine *Cyclotella sp.*-Blüte verursachten – Frühjahrsmaximum kommt, das bei Lüscherz jedoch gänzlich ausbleibt. Auch v. ORELLI (1981) fand während der Aufbauphase der Algenbiomasse gleichzeitig an verschiedenen Pelagialstandorten im Bielersee sich bis zu einem Faktor 14 unterscheidende Biomassen (Chlorophyllkonzentration 0–10 m).

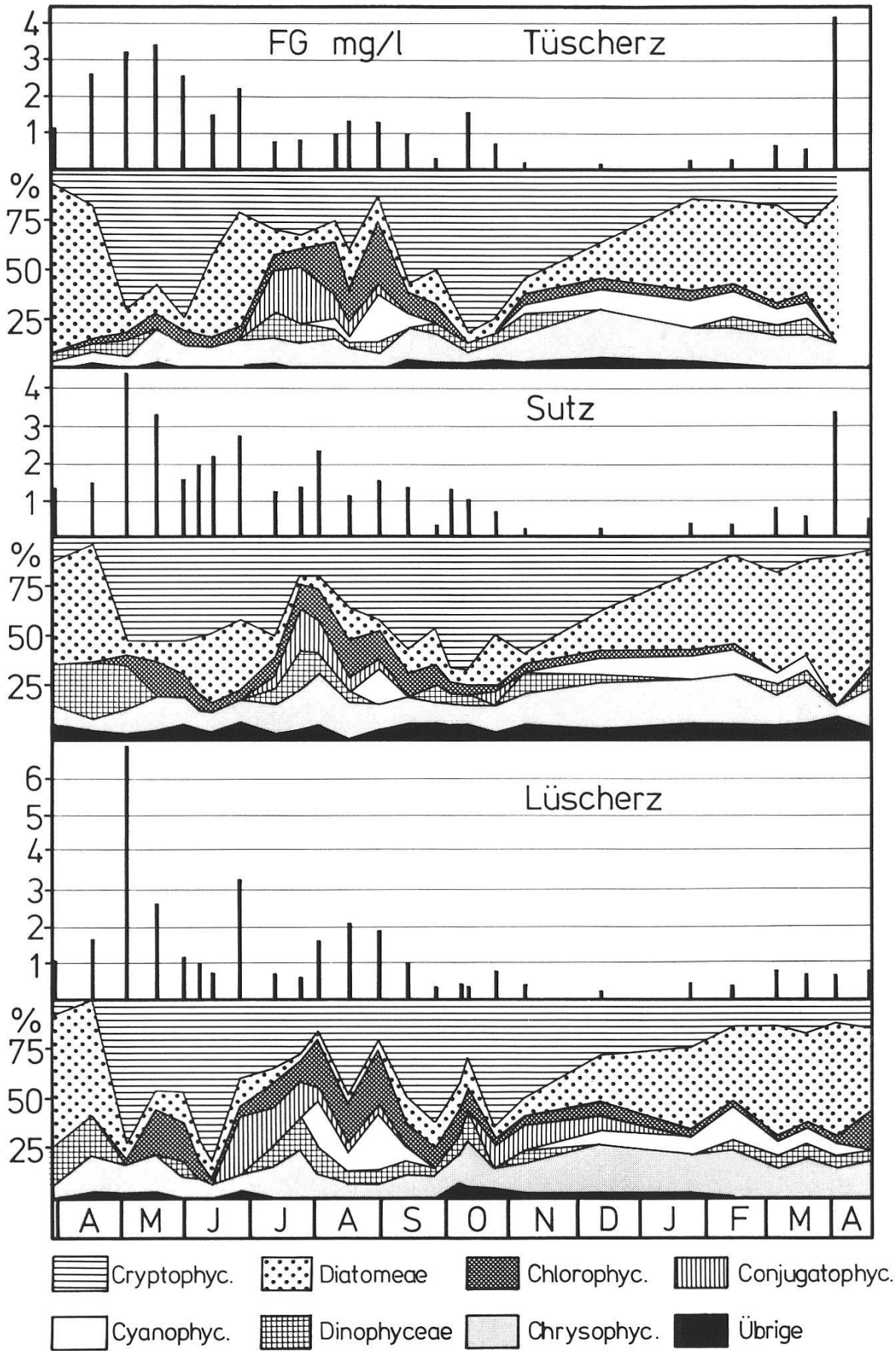


Abbildung 2: Phytoplanktonbiomasse (mg/l Frischgewicht) und Anteile der Algenklasse (%) im Jahresverlauf.

Die Primärproduktionsrate (BP) der Messtage folgt in erster Näherung dem Verlauf der Algenbiomasse. Die höchsten flächenspezifischen Produktionsraten wurden im Mai (Tüscherz 590, Lüscherz 400 mg/m² · h O₂) und Ende Juni (Sutz 365 mg/m² · h O₂) gemessen, gefolgt von zwei weiteren, weniger ausgeprägten Maxima im Spätsommer und im Oktober.

Die Transekte lassen den Schluss zu, dass sich die litorale Planktonprimärproduktion ausserhalb der dichten Makrophytenbestände nicht systematisch von jenen in der Freiwasserzone unterscheidet, was die Ergebnisse von ILMAVIRTA (1977) und KOWALCZEWSKI & PIECZYNSKA (1976) bestätigt. Das zur Zeit der dichtesten Makrophytenentfaltung untersuchte Transekt vom 2. August 1984 bei Sutz (Abb. 3) lässt hingegen erkennen, dass innerhalb dichter Submersenbestände völlig andere Verhältnisse für die Planktonproduktion herrschen. Die ufernächste Zone war zu dieser Zeit mit einem dichten, zusammenhängenden Teppich von *Potamogeton pectinatus* bedeckt, so dass die Probe ausnahmsweise direkt aus dem Makrophytenbestand genommen wurde (Abb. 3 A). Die übrigen Proben wurden am Rand von Pflanzenbeständen (B, C) oder im freien Wasser (D) entnommen. Der bei A im Vergleich zu B, C und D um etwa 30 % niedrigere Chlorophyllgehalt und die fehlende Oberflächenhemmung zeigen die besonderen Bedingungen, die für das Plankton durch die Konkurrenz mit Periphyton und Submersen entstehen. Andererseits wird aus Abbildung 4 ersichtlich, dass die Bedingungen für die Phytoplanktonproduktion ausserhalb der von Submersen beschatteten Zonen bei hohen Strahlungsintensitäten ungünstig sind: Die mittlere photosynthetische Aktivität strebt mit zunehmenden Lichtintensitäten zunächst einem maximalen Wert zu (BERNER 1984), nimmt dann aber ab, weil die Oberflächenhemmung an sehr strahlungsintensiven Tagen zumindest über die Mittagszeit so weit in den Wasserkörper hineinreicht, dass die erniedrigte Aktivität wegen der geringen Wassertiefe nicht wie im Pelagial durch erhöhte Aktivitäten in tieferen Wasserschichten kompensiert werden kann.

Die Jahresproduktionen sind der Tabelle 2 zu entnehmen. Der für die Grösse der flächenspezifischen Bruttoproduktion entscheidende Faktor ist die Wassertiefe, erreichen doch die Werte der etwa zwei Meter tiefen Süduferprobestellen nur 39 % (Sutz) und 33 % (Lüscherz) und jener der doppelt so tiefen Norduferprobestelle nur 65 % des Pelagialwerts. Die Litoralprobestellen unterscheiden sich bezüglich der flächenspezifischen Nettoproduktion (NP_B) gegenüber dem Pelagial weniger als bezüglich der flächenspezifischen Bruttoproduktion, weil der in der Freiwasserzone veratmete Anteil der Bruttoproduktion mit 73 % höher liegt als in der Uferzone (etwa 60 %), wo die Kompensationsebene – im Gegensatz zum Pelagial – nur in wenigen Ausnahmefällen erreicht wurde.

Die Jahresnettoprimärproduktion des litoralen Planktons beträgt 800 t C oder 108 g C/m² Litoralfläche.

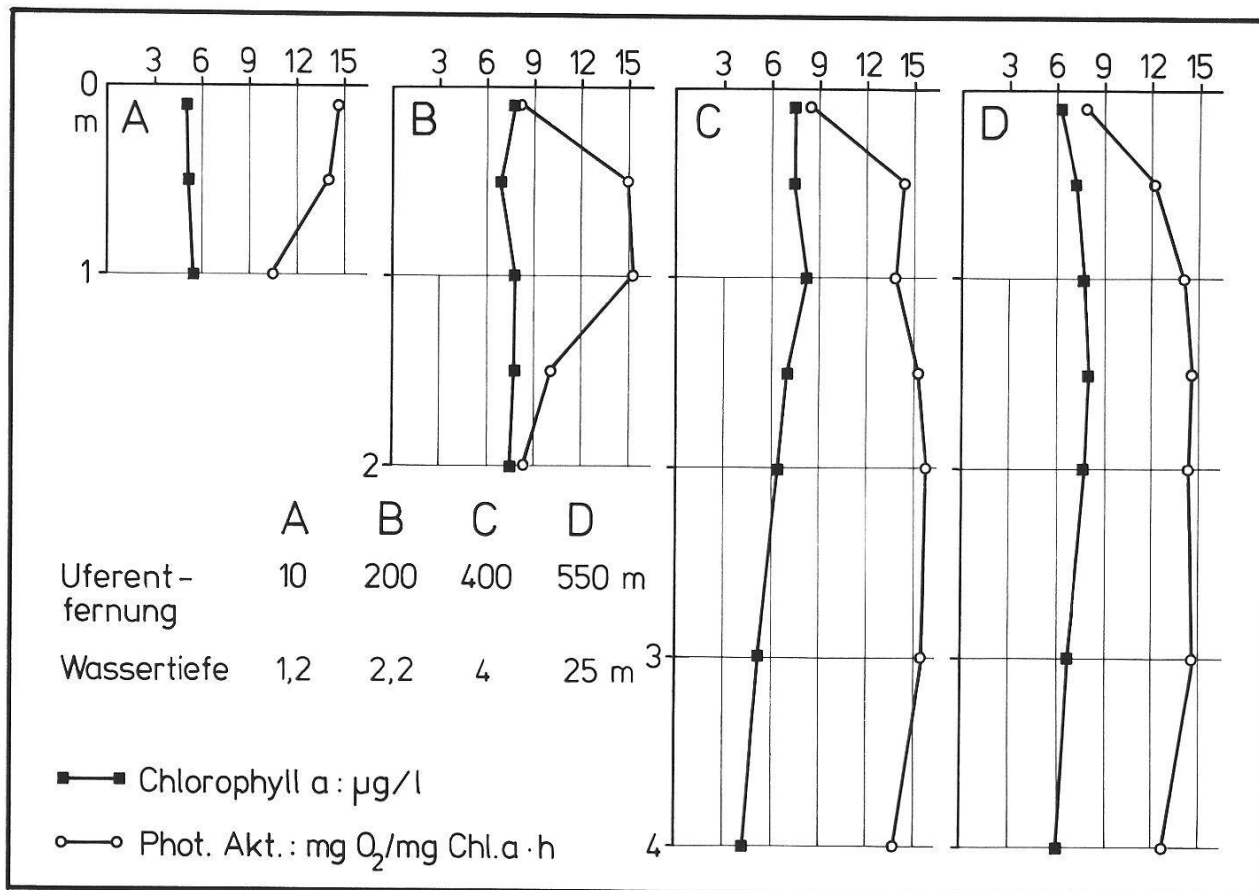


Abbildung 3: Bruttoproduktion und photosynthetische Aktivität des Phytoplanktons im Transekt vom 2. August 1984 bei Sutz.

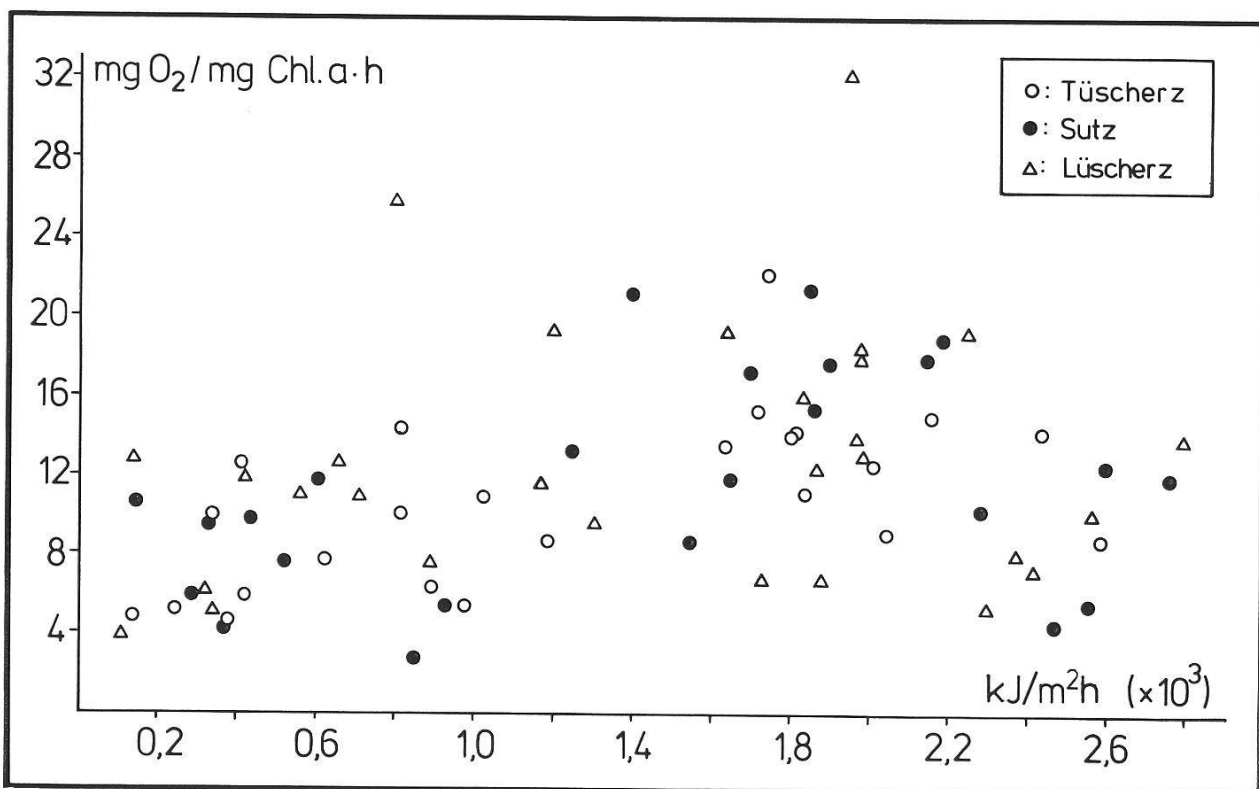


Abbildung 4: Beziehung zwischen mittlerer Strahlungsintensität während der Expositionszeit und der mittleren photosynthetischen Aktivität des Phytoplanktons.

Tabelle 2: Jahresproduktionen des Phytoplanktons in $\text{g}/\text{m}^2 \cdot \text{a}$ C

| | BP | R | in % der BP | NP |
|----------|-------|-------|-------------|------|
| Tüscherz | 228,4 | 140,3 | 61,4 | 88,1 |
| Sutz | 134,9 | 76,3 | 56,6 | 58,5 |
| Lüscherz | 116,2 | 69,8 | 60,1 | 46,4 |
| Pelagial | 349,9 | 255,5 | 73,0 | 94,4 |

5.2 Makrophyten

Das Wachstum der submersen Makrophyten setzt im Bielersee Anfang Mai ein und weist in den Monaten Mai und Juni einen annähernd exponentiellen Verlauf auf. Nach dem sommerlichen Biomassemaximum und dem Fruchten verlieren die Pflanzen je nach Art mehr oder weniger rasch an Vitalität und werden von den Wellen der ersten Herbstwinde geknickt oder ausgerissen. Diese Vitalitätsabnahme verläuft bei *Potamogeton pectinatus* viel rascher als z. B. bei *Pot. lucens*, so dass im September noch ein Grossteil des kräftigeren Glanzlaichkrautes vorhanden ist, während das feinere Kammlaichkraut fast völlig verschwunden ist. Dieser Prozess kann zudem von Jahr zu Jahr zeitlichen Schwankungen unterworfen sein. So wurde 1985 beobachtet, dass ein grosser Teil von *Pot. pectinatus* bereits Mitte August durch die Wellenwirkung auf den Seeboden gelegt worden war.

Im Jahr 1984 wurden mittlere maximale Makrophytenbiomassen von $92 \text{ g}/\text{m}^2$ OTG (organisches Trockengewicht) in Tüscherz, $198 \text{ g}/\text{m}^2$ OTG (Sutz) und $54 \text{ g}/\text{m}^2$ OTG (Lüscherz) registriert. Durch die relativ kleine Anzahl von gemähten Parallelfächen (begrenzte Verfügbarkeit der Taucher) und durch die grosse Heterogenität der Pflanzenbestände weisen die Biomassewerte hohe Streuungen auf. Aus Abbildung 5 geht hervor, dass je nach Standort sehr unterschiedliche Biomassen produziert werden. Die Spanne reicht von $16 \text{ g}/\text{m}^2$ OTG bei Le Landeron bis $341 \text{ g}/\text{m}^2$ OTG bei Neuenstadt. Mit Ausnahme einiger Buchten am Nordufer, wo *Potamogeton lucens* den grössten Biomasseanteil erreicht, und der der Petersinsel vorgelagerten, sehr locker mit *Pot. perfoliatus* bewachsenen Uferbank, ist *Pot. pectinatus* im grössten Teil des Litorals die eindeutig dominierende Art. Sie entwickelt sich vor allem in Tiefen bis zu zwei Metern zu dichten Teppichen, während in Wassertiefen von 2,5–4 m die grossblättrigen Arten *P. perfoliatus* und *P. lucens* an Bedeutung gewinnen.

Die flächenmässige Verteilung der submersen Makrophyten (Abb. 6) unterscheidet sich deutlich zwischen den verschiedenen Uferbereichen. In den steilsten Gebieten des Nordufers (im Bereich von Tüscherz) ist die Uferzone nur 20–40 m breit und die Bedeckung durch Makrophyten niedrig (um 40 %). Auch an der Spitze der St. Petersinsel und vor der Aaremündung bei Hagneck liegt die

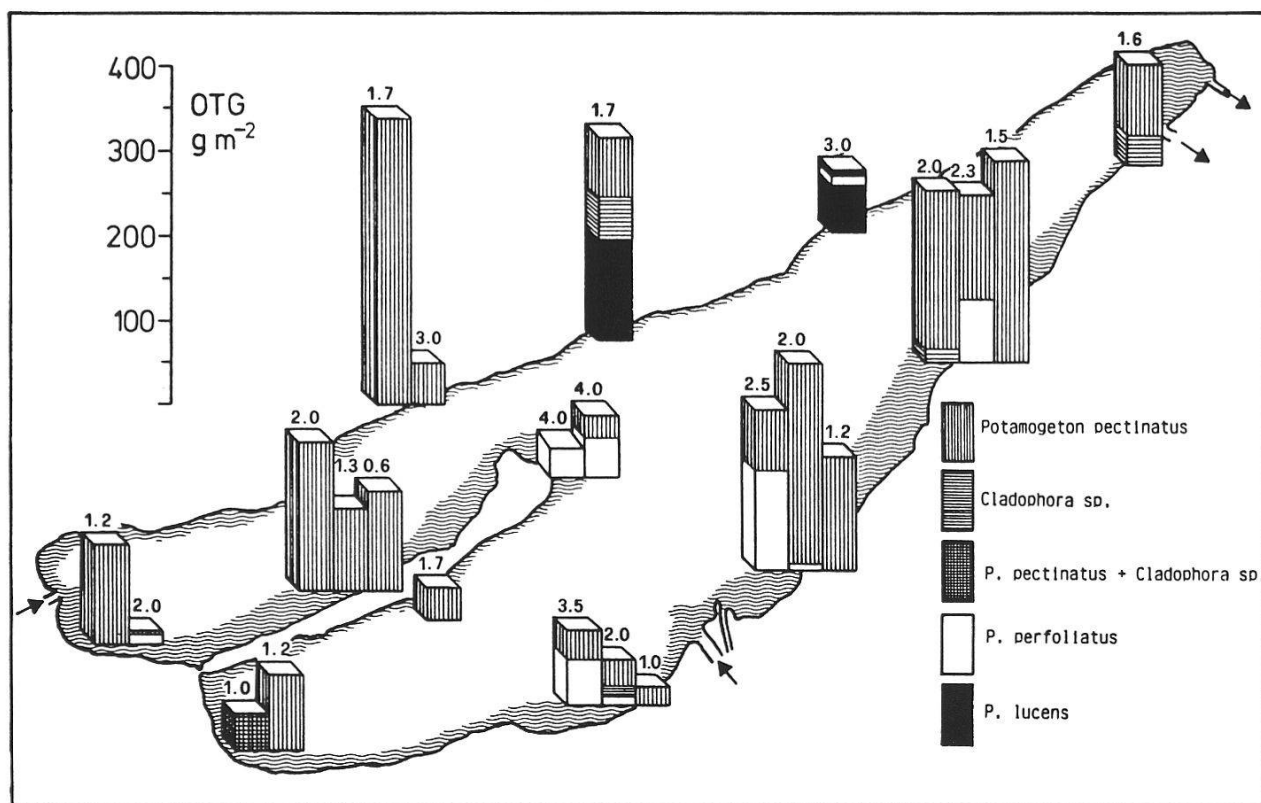


Abbildung 5: Makrophytenbiomassen an zwölf Standorten am 23./28. August 1984. Über den Säulen ist die Wassertiefe in m angegeben.

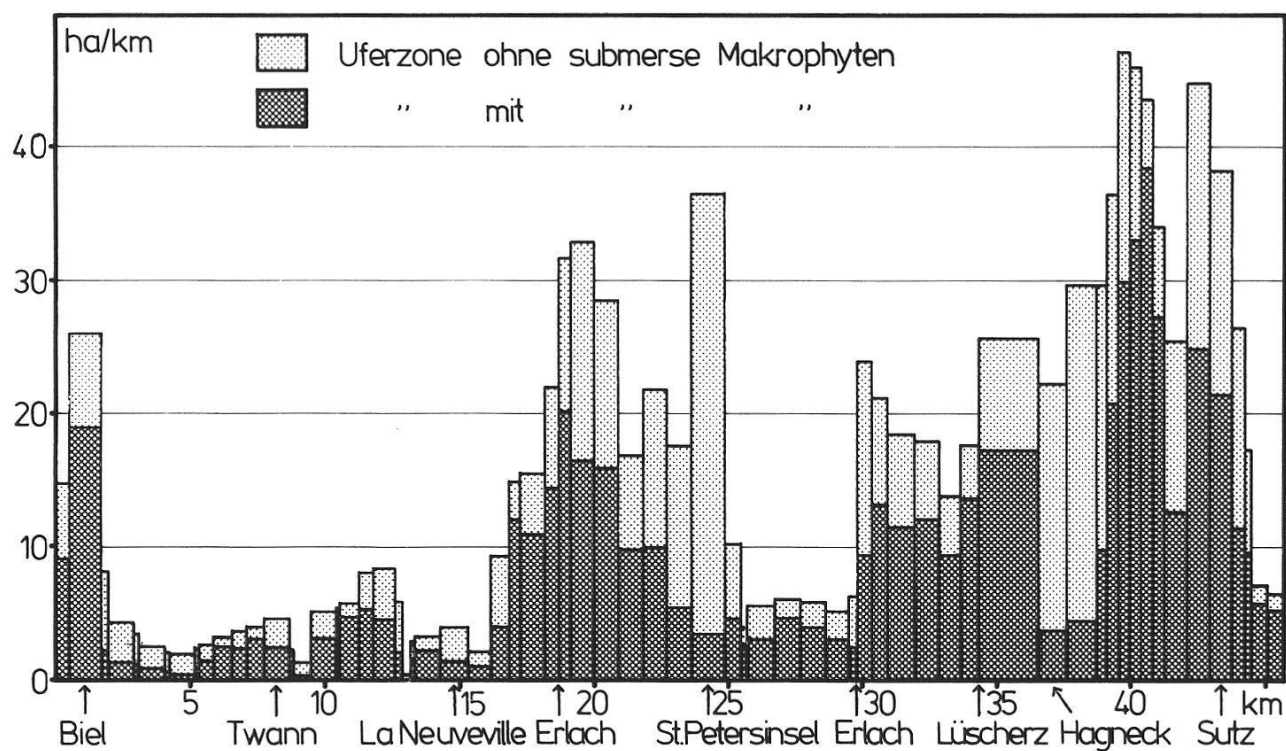


Abbildung 6: Uferzonenfläche (ganze Säulen) und von submersen Makrophyten bewachsene Fläche. Diese Werte wurden durch Ausmessen von Luftbildern ermittelt.

Makrophyten-Flächendeckung sehr tief (10 bzw. 15 %), was auf grössere Wassertiefe, zum Teil wellenexponierte Lage und, bei Hagneck, auch auf Schwebstoffzufuhr durch die Aare zurückzuführen sein dürfte. Auf der Nordseite des Heidenwegs und im Bereich von Lüscherz sind die Makrophyten inselartig verteilt, die einzelnen Bestände aber immer noch relativ locker. Extrem dichte Bestände finden wir in geschützten Zonen am Nord- und Südufer, dort vor allem im inneren Bereich der breiten Uferbank (Abb. 7). *Potamogeton pectinatus* bildet hier an der Wasseroberfläche stark verfilzte, zusammenhängende Teppiche von oft mehreren ha Fläche. In den exponierteren Bereichen der breiten Süduferbänke wachsen die submersen Makrophyten oft in Streifen, die in der Hauptwindrichtung liegen. Dies deutet auf Wind und Wellen als Ursache hin.

Die oben beschriebene Verteilung der Makrophyten spiegelt sich auch in den geschätzten Biomassen (Tab. 3) wieder. Die Jahresnettoproduktion der submersen Makrophyten beträgt für das ganze Litoral somit 620 t organische Trockensubstanz oder 40 g C/m². Dazu tragen das Südufer 2/3, die St. Petersinsel und das Nordufer nur je 1/6 bei. Mit einem Anteil von 80 % ist *Potamogeton pectinatus* eindeutig die wichtigste Art. Gegenüber 1976 (LACHAVANNE 1979) ist eine Zunahme des Anteils festzustellen, die vermutlich auf die starke Ausdehnung der Bestände am Südufer zurückzuführen ist. Die Anteile der andern wichtigen Arten, *Potamogeton perfoliatus* mit 13 % und *P. lucens* mit 5 %, entsprechen etwa den Werten von 1976. Der deutlich niedrigere Anteil von *Myriophyllum spicatum* im Vergleich zu LACHAVANNE ist vermutlich methodisch zu begründen: unsere Probestellen lagen nicht an Orten, wo LACHAVANNE diese Art fand.

5.3 Periphyton

Der Jahresverlauf der epiphytischen Biomasse (bezogen auf die Substratfläche) ist ähnlich an den drei Probestellen und in Abbildung 8 A am Beispiel Sutz dargestellt. Unterschiede sind vor allem auf Blüten einzelner Arten zurückzuführen, z. B.: *Spirogyra* sp. (Juni) und *Gomphosphaeria aponina* (August), beide in Lüscherz, und *Oscillatoria limosa* (Juni) in Sutz. Im Mai, bei sehr geringer Biomasse, dominieren Arten der Gattung *Fragilaria* und *Oscillatoria limosa*. Die höchste Biomasse (auf *Potamogeton pectinatus* 12,0 µg Chl a/cm² Substratfläche) wird Mitte Juni festgestellt. Sie wird gebildet durch *Fragilaria crotonensis* und *Oscillatoria limosa*. Anfang August ist die Biomasse wieder deutlich niedriger. Mehrere Arten der Gattung *Cosmarium* dominieren, während die Diatomeen ihren tiefsten Anteil (8 %) erreichen. Wie im September sind *Achnanthes minutissima* und *Cocconeis* sp. die wichtigsten Diatomeenarten. Eine bedeutende Rolle spielen im September auch coccale Grünalgen (*Sphaerocystis* sp., *Planktosphaeria* sp., *Scenedesmus* sp.). Auf schon sehr stark zerfallenen Pflanzen von *Myriophyllum spicatum* finden wir im November wieder sehr hohe Bio-



Abbildung 7: Luftbild der Uferzone bei Sutz (Massstab etwa 1:8000). Die von submersen Makrophyten bewachsenen Flächen sind als dunkle Stellen erkennbar.

Tabelle 3: Maximale Makrophyten-Biomasse und Anteile der wichtigsten Arten

| | Biomasse t OTG | Artenanteile in % | | | |
|----------------|-------------------|---------------------------|-----------|---------------------|--------|
| | | Potamogeton pectinatus | P. lucens | P. perfo- liatus | Andere |
| Nordufer | 93 | 58,5 | 26,6 | 5,0 | 9,8 |
| Petersinsel | 81 | 94,1 | – | 5,7 | 0,2 |
| Südufer | 322 | 81,8 | – | 17,1 | 1,1 |
| Ganzes Litoral | 496 | 79,9 | 4,6 | 13,0 | 2,5 |

massen mit Dominanz von *Melosira varians*. Auch WETZEL (1983) und JONES & MAYER (1983) beschreiben Frühlings- und Herbstmaxima der Diatomeen, die oft mit der Nährstoffverfügbarkeit korreliert sind.

Die Epiphyten-Biomasse auf den breitblättrigen Laichkräutern (*Potamogeton perfoliatus* und *P. lucens*) ist wesentlich geringer als auf den fadenförmigen Blättern von *Potamogeton pectinatus* (z. B. im Juni bei Sutz: 12,0 µg Chl a/cm² auf *P. pectinatus*, 0,93 µg Chl a/cm² auf *P. perfoliatus*; vgl. auch Abb. 8 B). Möglicherweise ist dies darauf zurückzuführen, dass die Hülle aus locker haftendem Aufwuchs bei *P. pectinatus* im Verhältnis zum Blatt grösser ist als bei den anderen Arten. Die Klassenverteilung unterscheidet sich kaum zwischen den Makrophytenarten (Abb. 8 B).

Entscheidend für die absoluten Biomassen (bezogen auf die Uferzonenfläche) ist die zur Verfügung stehende Substratfläche, die hier durch die submersen Makrophyten gebildet wird. Somit ist der Jahresverlauf der Epiphytenbiomasse ähnlich wie derjenige der Makrophyten. In Sutz wird der höchste Wert Anfang August mit 51 g FG bzw. 281 mg Chl a/m² (mit Makrophyten bestandener Fläche) erreicht. Die Maxima in Tüscherz (Juni) und Lüscherz (August) betragen 13 bzw. 47 g FG/m². Der niedrige Wert bei Tüscherz im Vergleich zum Südufer ist vor allem auf die geringe Makrophytendichte und den höheren Anteil an breitblättrigen Arten von *Potamogeton* (Abb. 7) zurückzuführen.

Die Jahresnettoprimärproduktion des epiphytischen Aufwuchses wird auf 300 t C oder 40 g C/m² Litoralfläche geschätzt.

6. Vergleich von Phytoplankton und epiphytischem Aufwuchs

Der Vergleich der Algenzusammensetzung in Phytoplankton (Abb. 2) und epiphytischem Aufwuchs (Abb. 8) zeigt die folgenden wichtigen Punkte:

- Die begeisselten, typisch planktischen Klassen Cryptophyceae, Goldalgen und Panzerflagellaten fehlen im Aufwuchs fast vollständig, während die Cryptophyceae im Plankton das Frühlingsmaximum bilden. Bedingt durch die Probenahmemethode lässt sich zudem nicht ausschliessen, dass die wenigen gefundenen Zellen aus dem Plankton der nächsten Umgebung der Pflanzen stammen könnten.
- Der Verlauf der Kieselalgenbiomasse ist in Plankton und Aufwuchs relativ ähnlich mit hohem Anteil in Fröhsommer und Herbst und einem Rückgang im Sommer. Die Kieselalgen bilden im Aufwuchs das Fröhsommermaximum. Mit Ausnahme von *Fragilaria crotonensis* unterscheiden sich aber die Planktonarten (*Stephanodiscus*, *Cyclotella*, *Asterionella*) deutlich von den wichtigsten Kieselalgenvertretern im epiphytischen Aufwuchs (*Fragilaria sp.*, *Cocconeis*, *Achnanthes*).

- Fädige Grün- und Blaualgen (*Oedogonium sp.*, *Spirogyra sp.*, *Oscillatoria limosa*) haben im Aufwuchs wesentlich grössere Bedeutung als im Plankton.

Dies deutet auf eine relativ strikte Trennung zwischen den beiden Gemeinschaften hin, wie sie auch Moss (1981) beschreibt. Einzig Massentwicklungen einzelner Arten (*Fragilaria crotonensis* [Juni], *Spirogyra* [Juni] und *Gomphosphaeria aponina* [August]) vermögen sich offenbar in beiden Gemeinschaften zu äussern, wobei der Ursprung der Entwicklung nur mit einer dichteren Probenahmefrequenz zu eruieren wäre.

Der Verlauf der Biomassen von Plankton und Epiphyton ist nicht parallel. Der epiphytische Aufwuchs entfaltet sich erst nach dem Frühlingsmaximum des Planktons. Vermutlich wegen fehlender Nährstoffe – die Phosphatkonzentration ist im August fast 0 – geht er im Sommer stark zurück. Erst nach dem Rückgang des Planktons und der Makrophyten sowie der Zunahme des Phosphatgehaltes erreicht der epiphytische Aufwuchs wieder hohe substratflächenspezifische Werte.

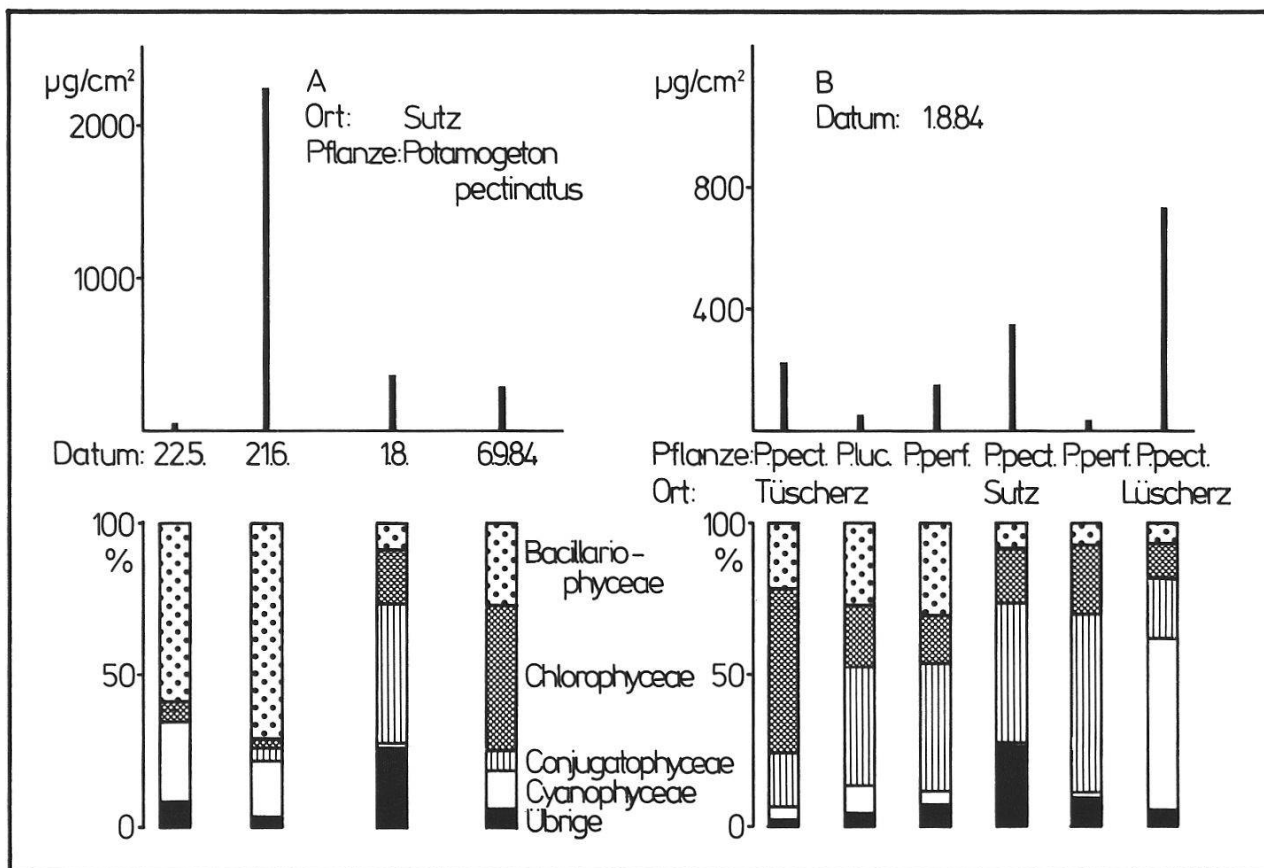


Abbildung 8: Epiphytenbiomasse (bezogen auf die Substratfläche) und Anteile der Algenklassen im Jahresverlauf bei Sutz (A) und im Vergleich der Probestellen und Makrophytenarten (B).

7. Der Beitrag des Litorals zur gesamten Primärproduktion im Bielersee

In Abbildung 9 ist die geschätzte Nettoprimärproduktion der Litoralprobestellen und des Pelagials, d. h. die von den Primärproduzenten während eines Jahres aufgebaute organische Substanz, dargestellt. Die Unterschiede zwischen den drei Probestellen lassen sich auf unterschiedliche Wassertiefe und Ausbildung der Makrophytenbestände zurückführen. In Tüscherz ist die Planktonproduktion wegen der Wassertiefe von 4 m relativ hoch. Die geringe Flächendeckung der Makrophyten sowie die Dominanz von breitblättrigen Arten führt zum niedrigen Anteil von Makrophyten und Aufwuchs. Bei Sutz bewirkt das starke Wachstum von *Potamogeton pectinatus* eine hohe Makrophyten- und damit auch Aufwuchsproduktion, während das Plankton wesentlich weniger produziert als bei Tüscherz. In Lüscherz wächst *Potamogeton pectinatus* wieder wesentlich lockerer, weshalb die gesamte Produktion geringer wird. Als Folge des heterogenen Verbreitungsmusters der Submersen entsteht ein ebenso kleinräumiges Bild von wechselnden Umweltbedingungen. Strömung, Strahlungsklima, die O₂- und CO₂-Konzentrationen (JORGA & WEISE 1977, WETZEL 1983 S. 168), die Verteilung von organischen Wachstumsfaktoren (VAN VIERSSEN & PRINS 1985) und unterschiedliche Abundanzen der Primärkonsumenten (LEMLY et al. 1982, WETZEL 1983 S. 587) sind Faktoren, die auf kleinstem Raum besonders während der Vegetationsperiode der Makrophyten sehr rasch ändern. Dies wirkt sich auch auf die

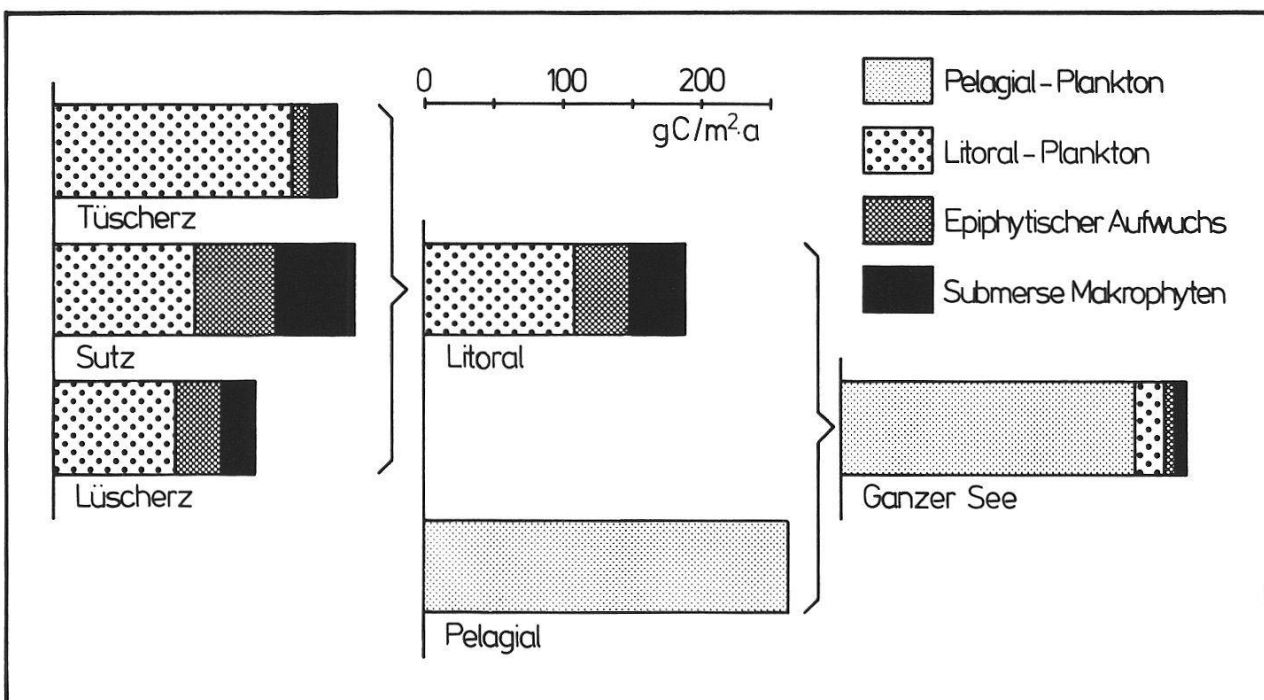


Abbildung 9: Flächenspezifische Nettoprimärproduktionen für die Zeit vom 1. April 1984 bis 31. März 1985. Die Werte beziehen sich auf die Litoralfläche (Probestellen und Litoral), die Pelagialfläche (Pelagial) und die Seefläche (Ganzer See).

Produktionsanteile aus. Zur gesamten Litoralproduktion tragen das Plankton etwa 60 %, der epiphytische Aufwuchs und die Makrophyten je 20 % bei.

Der Pelagialanteil an der gesamten Nettoprimärproduktion des Bielersees liegt 1984 bei 85 %, also leicht über dem Flächenanteil des Pelagials von 81 %. Die höhere flächenspezifische Produktion des Pelagials könnte auf die grössere Tiefenausdehnung der trophogenen Zone und die längere Vegetationszeit im Pelagial zurückzuführen sein, da im Bielersee Makro- und Epiphyten nur im Sommerhalbjahr auftreten. So wurde in den früheren Untersuchungen der Primärproduktion im Bielersee (u. a. FRIEDLI & TSCHUMI 1981, BANGERTER et al. 1980, TSCHUMI et al. 1982) durch die Extrapolation der pelagischen Bruttoproduktion auf die ganze Seefläche der Litoralbeitrag leicht überschätzt.

Es muss aber darauf hingewiesen werden, dass sowohl die Planktonproduktion wie auch die Entwicklung der submersen Makrophyten von Jahr zu Jahr grösseren Schwankungen unterworfen sind. So zeichnete sich unser Untersuchungsjahr 1984/85 durch eine sehr tiefe pelagische Planktonbruttoproduktion von $350 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{a}$ aus (Mittelwert der letzten Jahre $400 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{a}$), während die Makrophyten eine grosse Ausdehnung erreichten. Verschiedene Autoren (PHILLIPS et al. 1978, WETZEL 1983, LACHAVANNE 1985, VAN VIERSSSEN & PRINS 1985) weisen auf eine enge Kopplung zwischen Phytoplankton- und Makrophytenentwicklung hin, vor allem im Zusammenhang mit dem Trophiegrad eines Gewässers. Die Auswirkungen auf den Litoralanteil an der Primärproduktion können wir aber nicht abschätzen, da längerfristige Untersuchungen vorläufig fehlen.

8. Zusammenfassung

Um den Beitrag des 19 % der Seefläche einnehmenden Litorals zur gesamten Primärproduktion des Bielersees abzuschätzen, wurde von März 1984 bis April 1985 die Produktion der drei Primärproduzentengruppen Phytoplankton, submerse Makrophyten und epiphytischer Aufwuchs untersucht.

Die Messungen wurden an drei Probestellen bei Tüscherz, Sutz und Lüscherz (Abb. 1) durchgeführt und die Ergebnisse mit denjenigen aus dem Pelagial verglichen. Die Messung der Primärproduktion des Phytoplanktons erfolgte mit der Sauerstoffmethode. Von den Makrophyten und vom epiphytischen Aufwuchs wurden Biomassebestimmungen durchgeführt, aus denen sich die Produktion berechnen liess, während Luftbilder zur Ausmessung der Wasserpflanzenbestände dienten. Für den Produktionsvergleich der drei Primärproduzentengruppen wurde die Nettoprimärproduktion NP_A verwendet (Kap. 4).

Die Artenzusammensetzung des litoralen Phytoplanktons (Abb. 2) ist jener im Pelagial sehr ähnlich. Während im Winter und Frühjahr die Diatomeen dominieren, sind es im Sommer und Herbst die Cryptophyceen. Nebst der grösseren Bedeutung von fädigen Grün- und Blaualgen sind die Kieselalgen, mit anderen

Arten als im Plankton, die wichtigste Klasse im Aufwuchs (Abb. 8). Mit Ausnahme einiger weniger Massenentwicklungen einzelner Arten, die sich in beiden Gesellschaften deutlich manifestieren, besteht gesamthaft eine klare Trennung zwischen Phytoplankton und Periphyton.

Potamogeton pectinatus dominiert die submersen Makrophyten. In Wassertiefen von 2,5–4 m gewinnen *Pot. perfoliatus* und am Nordufer auch *Pot. lucens* an Bedeutung (Abb. 5).

Durch die sehr heterogene Ausbildung und Verteilung der Makrophytenbestände (Abb. 7) ändern sich die Produktionsbedingungen kleinräumig sehr rasch und unterscheiden sich zum Teil deutlich von jenen im Pelagial. So wird die flächenspezifische Planktonproduktion einerseits durch die extreme Beschattung in den Beständen (Abb. 3), andererseits ausserhalb der Wasserpflanzen auch durch hohe Strahlungsintensitäten reduziert (Abb. 4).

Zur mittleren Jahres-Nettoprimärproduktion im Litoral von 188 g/m² C tragen das Plankton etwa 60 %, der epiphytische Aufwuchs und die Makrophyten je 20 % bei (Abb. 9). Für die von Ort zu Ort variierenden Anteile sind die unterschiedliche Wassertiefe, die wechselnde Flächendeckung der Makrophyten sowie verschiedene Anteile von gross- und kleinblättrigen Arten verantwortlich. Der Litoralanteil an der gesamten Nettoprimärproduktion des Bielersees lag 1984/85 bei 15 %, also etwas unter dem Flächenanteil des Litorals von 19 %. Mit der Extrapolation der pelagischen Primärproduktion auf die ganze Seefläche würde die Primärproduktion des Bielersees im Untersuchungsjahr leicht überschätzt.

Résumé

La zone littorale du lac de Biemme représente 19 % de la surface totale du lac. Afin de déterminer sa contribution à la production primaire du lac, nous avons mesuré la production du phytoplancton, des macrophytes submergés et du périphyton, de mars 1984 en avril 1985.

Les mesures furent effectuées à 3 stations de prélèvement près de Tüscherz (Daucher), de Sutz et de Lüscherz (Locraz) (fig. 1) et comparées à celles effectuées en zone pélagique. La production du phytoplancton fut mesuré par la méthode à oxygène, celle des macrophytes et du périphyton moyennant des mesures de biomasse. Des photographies aériennes de toute la zone littorale ont permis de quantifier les effectifs des plantes aquatiques. Pour la comparaison, nous nous sommes référés à la production primaire nette (v. chap. 4).

Le phytoplancton littoral est constitué par des espèces semblables à celles rencontrées dans la zone pélagique (fig. 2). Les diatomées sont dominantes en hiver et au printemps tandis que les cryptophycées le sont en été et en automne. Dans le périphyton on retrouve, à part des chlorophycées et des cyanophycées filamenteuses, surtout des diatomées, représentées par d'autres espèces que dans le

plancton (fig. 8). Rarement, certaines espèces abondent parmi les deux communautés, qui d'ordinaire sont bien distinctes l'une de l'autre.

Potamogeton pectinatus est l'espèce la plus abondante parmi les macrophytes submergés. Lorsque la profondeur atteint 2,5 à 4 m, l'importance de *Potamogeton perfoliatus* et, au nord, de *Potamogeton lucens* augmente (fig. 5). La composition et la répartition des communautés de macrophytes étant très hétérogènes (fig. 7), les conditions de production sont très variables et parfois très différentes de celles régnant en zone pélagique. C'est ainsi que la production du plancton, par unité de surface, est fortement réduite par l'ombragement dû aux macrophytes (fig. 3) ou alors par une forte intensité lumineuse régnant hors de leurs peuplements (fig. 4).

La production primaire nette du littoral se chiffre à 188 g de carbone par m² et par an. La part du plancton est de 60 %, celle des macrophytes et du périphyton de 20 % pour chaque groupe (fig. 9). Ces parts varient selon le lieu, dû à des différences de profondeur, de densité des macrophytes et de la fréquence relative de leurs espèces. En 1984/85, la contribution du littoral à la production primaire nette du lac de Biemme fut de 15 %, donc inférieure aux 19 % de la surface qu'il représente. Une extrapolation de la production primaire pélagique à l'ensemble de lac surestime donc légèrement sa productivité, du moins pour 1984/85.

9. Dank

Die Arbeit wurde ausgeführt unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. P. A. TSCHUMI an der Abteilung für Ökologie und Umweltbiologie des Zoologischen Institutes der Universität Bern. Wir danken ihm besonders für seine Mitarbeit bei der Abfassung des Manuskripts und die Übersetzung der Zusammenfassung. Im weiteren danken wir den Herren B. BANGERTER und A. JAKOB für ihre Mitarbeit und die Durchsicht des Manuskripts, Frau D. ZBÄREN für die Abfassung des Abstracts und den beiden Tauchern P. BÜSSER und B. GASSER für die Durchführung der Makrophytenmäharbeit. Die Arbeit wurde unterstützt durch den Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

10. Literaturverzeichnis

- BANGERTER, B., BÖHLEN, E., FANKHAUSER, H. (1980): Untersuchungen über das pelagische Phyto-, Rotatorien- und Crustaceen-Plankton im Bielersee. Lizentiatsarbeit Zool. Inst., Universität Bern.
- BERNER, P. (1984): Variabilität der Primärproduktionsrate von Tag zu Tag zu verschiedenen Jahreszeiten im Bielersee. Dissertation Universität Bern.
- BORNER, R. (1987): Eine automatische Messstation zur kontinuierlichen Messung der limnischen Primärproduktion in einem Polyäthylen-Expositionsschlauch. Dissertation Universität Bern.
- BUESSER, P., TSCHUMI, P.-A. (1987): Nahrungsökologie der Rotaugen (*Rutilus rutilus* L.) im Litoral und Pelagial des Bielersees. Schweiz. Z. Hydrol. 49 (1), 62–74.
- DAWSON, F. H. (1976): The annual production of the aquatic macrophyte *Ranunculus penicillatus* var. *calcareus* (R. W. Butcher) C. D. K. Cook. Aquatic Botany 2, 51–73.
- FRIEDLI, P. (1978): Die Tages- und Jahresprimärproduktion des Bielersees unter Berücksichtigung der Extrapolation von Kurzzeitmessungen, der Biomasse, des Chlorophylls und der Einstrahlung. Dissertation Universität Bern.
- FRIEDLI, P., TSCHUMI, P.-A. (1981): Primärproduktion und Phytoplankton im Bielersee: Berechnung der Tagesprimärproduktion aus Kurzzeitmessungen. Mitt. d. Naturforschenden Gesellschaft in Bern NF 38, 85–143.
- GAARDER, T., GRAN, H. H. (1927): Investigations of the production of plankton in the Oslo Fjord. Rapp. Proc. Reun. Cons. Perm. int. explor. mer., 42, 1–48.
- GAECHTER, R. (1972): Die Bestimmung der Tagesraten der planktischen Primärproduktion – Modelle und in situ-Messungen. Schweiz. Z. Hydrol. 34, 211–244.
- HARRIS, G. P. (1978): Photosynthesis, productivity and growth: The physiological ecology of phytoplankton. Arch. Hydrol. Beih. (Ergebnisse der Limnologie) 10.
- HARRIS, G. P., PICCININ, B. B. (1977): Photosynthesis by natural phytoplankton populations. Arch. Hydrobiol. 80, 405–457.
- HOWARD-WILLIAMS, C. (1978): The growth and production of aquatic macrophytes in a south temperate saline lake. Verh. Internat. Verein. Limnol. 20, 1153–1158.
- ILMAVIRTA, V., JONES, R. I., KAIRESALO, T. (1977): The structure and photosynthetic activity of pelagial and littoral plankton communities in Lake Pääjärvi, southern Finland. Ann. Bot. Fenn. 14 (1), 7–16.
- JONES, R. C., MAYER, K. B. (1983): Seasonal changes in the taxonomic composition of epiphytic algal communities in Lake Wingra, Wisconsin, USA. In: WETZEL, R. G. (ed.): Periphyton of freshwater ecosystems. Dr. W. Junk Publishers, The Hague 1983.
- JORGA, W., WEISE, G. (1977): Biomasseentwicklung submerser Makrophyten in langsam fliessenden Gewässern in Beziehung zum Sauerstoffhaushalt. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 62, 209–234.
- KOWALCZEWSKI, A. (1975): Periphyton primary production in the zone of submerged vegetation of Mikolajskie Lake. Ekol. Pol. 23, 509–543.
- KOWALCZEWSKI, A., PIECZYNSKA, E. (1976): Algae. In: Pieczynska E. (ed.): Selected Problems of Lake Littoral Ecology, Wydawnictwa Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa, 55–68.
- LACHAVANNE, J. B. (1979): Les macrophytes du lac de Bienne. Schweiz. Z. Hydrol. 41 (2), 356–373.
- LACHAVANNE, J. B. (1985): The influence of accelerated eutrophication on the macrophytes of Swiss lakes: Abundance and distribution. Verh. Internat. Verein. Limnol., 22, 2950–2955.
- LE CREN (Ed., 1980): The functioning of freshwater ecosystems. Cambridge.
- LEMLY, A. D., DIMMICK, J. F. (1982): Phytoplankton communities in the littoral zone of lakes: Observation on structure and dynamics in oligotrophic and eutrophic systems. Oecologia 54, 359–369.
- MARKER, A. F. H. et al. (1980): The measurement of photosynthetic pigments in freshwaters and standardization of methods: Conclusions and recommendations. Arch. Hydrol. Beih. 14, 91–106.
- MOSS, B. (1981): The composition and ecology of periphyton communities in freshwaters. 2. Interrelationships between water chemistry, phytoplankton populations and periphyton populations in a shallow lake and associated experimental reservoirs («lund tubes»). Br. Phycol. J. 16, 59–76.
- MÜLLER, K. (1982): Die Bielerseesedimente 1878–1978. Diss. Universität Bern.

- MURPHY, J., RILEY, J. P. (1962): A modified single-solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chim. Acta* 27, S. 31.
- V. ORELLI, J. (1981): Die horizontale Verteilung von Chlorophyll im Bielersee. *Schweiz. Z. Hydrol.* 43, 168–175.
- PHILLIPS, G. L., EMINSON, D., MOSS, B. (1978): A mechanism to account for macrophyte decline in progressively eutrophicated freshwaters. *Aquatic Botany*, 4, 103–126.
- PREIS, K. (1986): Nematodes as a possible cause of rhizome damage in three species of *Potamogeton*. *Hydrobiologia*, Vol. 131, No. 3, 281–286.
- SOMMER, U., GLIWICZ, Z. M., LAMPERT, W., DUNCAN, A. (1986): The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Arch. Hydrobiol.* 106 (4), 433–471.
- STEEMANN NIELSEN, E. (1952): The use of radioactive carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 18, 117–140.
- STUMM, W., MORGAN, J. J. (1981): *Aquatic chemistry*. 2nd edition. New York.
- TSCHUMI, P. A. et al. (1978): An improved oxygen method for measuring primary production in lakes. *Schweiz. Z. Hydrol.* 39, 306–313.
- TSCHUMI, P. A., BANGERTER, B., ZBÄREN, D. (1982): Zehn Jahre limnologische Forschung am Bielersee (1972–1981). *Vierteljahresschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich*, 127 (4), 337–355.
- UTERMÖHL, H. (1958): Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplanktonmethodik. *Mitt. int. Verein. Limnol.* 9, 1–38.
- VAN VIERSSEN, W., PRINS, T. C. (1985): On the relationship between the growth of algae and aquatic macrophytes in brackish water. *Aquatic Botany*, 21, 165–179.
- WESTLAKE, D. F. (1975): Primary production of freshwater macrophytes. In: COOPER, J. P. (Ed.): *Photosynthesis and productivity in different environments*. Cambridge University Press, London, 189–206.
- WETZEL, R. G. (1983): *Limnology*. Second Edition, CBS College Publishing.
- WETZEL, R. G., ALLEN, H. L. (1972): Functions and interactions of dissolved organic matter and the littoral zone in lake metabolism and eutrophication. *Productivity problems of freshwaters*. Warszawa-Krakow 1972. Proceedings of the IBP-UNESCO Symposium on Productivity Problems of Freshwaters. K. Dolny, Poland, May 6-12, 1970. Ed.: Z. Kajak, A. Hillbricht-Ilkowska.
- WINBERG, G. et al. (1972): Biological productivity of different types of lakes. *Productivity Problems of Freshwaters*. Warszawa-Krakow 1972. Proceedings of the IBP-UNESCO Symposium on Productivity Problems of Freshwaters. K. Dolny, Poland, May 6-12, 1970. Ed.: Z. Kajak, A. Hillbricht-Ilkowska.

