

Zeitschrift: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern
Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft in Bern
Band: 57 (2000)

Artikel: Ökologie des Bielersees
Autor: Tschumi, Pierre-André
Kapitel: 7: Wie viele und wieviel Algen leben im See?
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-318631>

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>

7. Wie viele und wieviel Algen leben im See?

Zu den ersten Schritten der quantitativen ökologischen Analyse eines Sees gehören Erhebungen über die Algendichte, das heisst die Individuenzahl pro Volumeneinheit Wasser, ferner über ihre Biomasse pro Liter oder m^3 Wasser. Unter Biomasse versteht man die wägbare oder messbare Quantität von Lebewesen bzw. ihrer Substanz. Sie wird angegeben als Frischgewicht (FG) oder als Trockengewicht (TG) bzw. Trockensubstanz (TS).

Netzfänge erlauben nur qualitative Aussagen über die Artenzusammensetzung des Netzplanktons, nicht aber über seine Dichte, weil die filtrierte Wassermenge meist nicht bekannt ist. Mit Netzen wird das Nannoplankton zudem nicht erfasst. Durch Algen grün bis rostbraun gefärbtes Wasser sagt aus, dass die Algenbestände sehr dicht sind, nicht aber, wie dicht. Für präzise Aussagen müssen die Algen, nach Arten getrennt, ausgezählt werden.

7.1 Die Bestimmung der Algendichte und -Biomasse durch Auszählen

7.1.1 So zählt man Algen aus

Das Auszählen von Algen ist sehr aufwendig und setzt gründliche Kenntnis aller im See lebenden Arten voraus. In meiner Abteilung wurde diese Arbeit meist unserer Spezialistin, FRAU DAPHNE ZBÄREN, anvertraut, die während 16 Jahren mit hervorragender Sachkenntnis und sehr grossem Einsatz gearbeitet hat.

Die Gewinnung von Proben: Zum Auszählen können mit einer Schöpfflasche Wasserproben aus verschiedenen Tiefen heraufgeholt werden. Dies erlaubt die Bestimmung der Algendichte bzw. Biomasse in jeder Tiefe. Der gewichtete Durchschnitt dieser Werte ergibt die mittlere Algendichte beispielsweise des Epilimnions zwischen 0 und 10 m. Man kann hierfür auch einen Plastikslauch möglichst vertikal vom Boot aus in die gewünschte Tiefe hinunterlassen und nach Verschluss des oberen Endes eine Mischprobe heraufholen. Solche erhält man auch mit einem summierenden Wasserschöpfer, der sich beim Hinunterlassen infolge Kompression der darin befindlichen Luft sukzessive mit Wasser füllt. Er wird vor dem Heraufziehen verschlossen.

Die Konservierung des Planktons: Die Proben werden in 150–250 ml Flaschen abgefüllt und sofort mit 1,5–2,5 ml Jod-Jodkalium-Lösung versetzt (Lugol'sche Lösung, enthaltend Kaliumjodid KI, elementares Jod I_2 und Natrium-Azetat oder Essigsäure). Dadurch wird das im Wasser schwebende Plankton für mehrere Wochen bis Monate konserviert, wobei verschiedene Arten je nach der Zusammensetzung der Lugol'schen Lösung verschieden gut und lang erhalten bleiben. Die Proben sollten daher bald nach der Fixierung ausgezählt werden.

Das Auszählen: Vor dem Auszählen werden die Proben gründlich geschüttelt und sofort in Zählkammern verbracht. Es sind dies Plexiglaszylinder von 5–50 ml Inhalt und einem Aussendurchmesser von 22,8–26 mm. Den Boden der Zählkammer bildet eine

sehr dünne Glasplatte von etwa 0,14 mm Dicke. In den abgefüllten Proben sinkt das Plankton langsam ab. Nach 48 Stunden befinden sich sämtliche Algen auf der Bodenplatte.

Die Auszählung erfolgt mit einem Umkehrmikroskop der Firmen Wild, Zeiss u.a. Ihre Objektive schauen von unten her auf die Bodenplatte der Zählkammer. Lichtquelle und Kondensator befinden sich darüber. Ausgezählt werden bei grösseren Formen die ganze Bodenplatte, bei mittelgrossen Formen 9 repräsentative Streifen und bei kleinsten Algen nur ein mittlerer Streifen. Die Zahl der auf die ganze Bodenfläche bezogenen Algen entspricht ihrer Zahl im Kammervolumen. Sämtliche Werte werden auf 1 Liter Wasser umgerechnet.

7.1.2 Wie man zur Biomasse kommt

Algen haben sehr unterschiedliche Formen und Volumina. Eine Zelle der Netzblualge *Microcystis* (Tafel 1/1) hat ein Volumen von $0,54 \mu\text{m}^3$, eine Zelle der Kieselalge *Diatoma vulgare* (Tafel 2/4) $2196 \mu\text{m}^3$, eine Zelle der Hornalge *Ceratium* (Tafel 1/6) $42\,389 \mu\text{m}^3$, eine Zelle der Säbelalge *Closterium acerosum* (Tafel 3/7) $316\,028 \mu\text{m}^3$. Die Zellenzahl allein erlaubt somit keine Aussagen über die Biomasse der Algen, beispielsweise in einem Liter Wasser.

Durch Ausmessen einer grösseren Zahl von Zellen oder Kolonien aller Arten und durch Berechnung ihrer Volumina, manchmal unter Zuhilfenahme ähnlicher geometrischer Formen, ermittelte FRAU ZBÄREN die mittleren Volumina sämtlicher Arten des Bielersees. Die nach Arten getrennten Auszählergebnisse werden jeweils mit den art-spezifischen Volumina multipliziert, wobei zur Biomassenberechnung für Algen ein spezifisches Gewicht von 1 eingesetzt wird.

7.1.3 Wozu die ganze Auszählarbeit?

Auszählen – mag es für Aussenstehende mit emsiger Buchhalterarbeit verglichen werden – ist unentbehrlich zur Gewinnung von Information über Algendichte, Biomasse pro Volumeneinheit Wasser, Artenzusammensetzung und ihre Veränderung im Verlauf eines Jahres und mehrerer Jahre. Diese Angaben wiederum sind nötig zum Verstehen des ökologischen Geschehens, zum Beispiel von Wechselwirkungen zwischen Algen und tierischem Plankton, zwischen Nährstoffgehalt des Wassers und Phytoplankton, und zur Beurteilung des Trophiegrades des Sees, das heisst seiner Stoffwechselintensität und zugleich seines Gesundheitszustandes.

7.2 Algendichte, Biomasse und Anteil der Klassen im Jahr 1973

Im Jahr 1973 haben wir die Algen gründlicher ausgezählt als in den folgenden Jahren. Wir beziehen uns daher vorderhand auf dieses Jahr. Am 17. August 1973 wurden bei Tüscherz, an der tiefsten Stelle des Sees, die höchsten Werte des Jahres ermittelt.

7.2.1 Die Algendichte am 17. August 1973

Auf *Tabelle 7* links ist für verschiedene Tiefen zwischen 0 und 70 m die Zahl der Algenzellen und Kleinstkolonien (z.B. Fäden von Blaualgen) pro Liter zusammengestellt. Die Werte können je nach Tiefe unterschiedlich hoch ausfallen: Über 60 Millionen pro Liter in 2 m Tiefe (noch viel höhere Werte von rund 150 Mio./l fanden wir am 12. September 1973 im Neuenstadterbecken in 5 m Tiefe), aber nur 2.8 Mio./l in 20 m Tiefe. Die mittlere Algendichte betrug am 17.8.1973 bei Tüscherz zwischen 0 und 5 m 52 305 Mio./l und zwischen 0 und 10 m 39 105 Mio./l. Noch höhere Werte erhielten wir am 29.7.1977 in Mischproben von 0 bis 10 m mit 112 560 Mio./l.

Mit so vielen Algen ist das Wasser nicht mehr klar und blau, sondern trüb und schmutzig-grün. Am 17.8.1973 wurde mit der Secchischeibe (*s. Abb. 7*) eine Sichttiefe von 1,6 m gemessen, und die Unterwasser-Lichtmessungen ergaben, dass in 5–6 m Tiefe nur noch 1% der Oberflächen-Lichtintensität herrschte [83]. Unterhalb dieser Tiefe können Algen kaum mehr leben und sich vermehren, und dementsprechend lag die Kompensationsebene, die Tiefe, in welcher Aufbau und Abbau von Algen gleich sind, gemäss unseren Produktivitätsversuchen nur wenig unterhalb 5 m. Maximale Produktionswerte wurden in 2 und 3 Metern Tiefe gemessen.

7.2.2 Die Algenbiomasse am 17. August 1973

Die Algenbiomasse wurde durch Multiplikation der Zellzahlen, nach Arten aufgeteilt, mit den arteigenen Zellvolumina erhalten. Sie ist auf *Tabelle 7* rechts zusammengestellt und auf *Abbildung 18* grafisch aufgezeichnet. Die weniger spektakulären Biomassenwerte sind mit den Zellzahlen nicht streng korreliert: Maximale Zellzahl von rund 61 Mio./l in 2 m, maximale Biomasse von 8,2 mg/l in 4 m Tiefe. Dies rührt von der unterschiedlichen Artenzusammensetzung in verschiedenen Tiefen her.

Die maximalen Biomassenwerte eines Jahres haben sich zur Beurteilung des Trophiegrades eines Sees gut bewährt. In oligotrophen Seen überschreitet die maximale Phytomasse kaum je 1 mg/l Frischgewicht. Eutrophe Seen überschreiten in der Regel 3–5 mg/l FG. Mit seinen >8 mg/l FG lag der Bielersee 1973 eindeutig im eutrophen Bereich. Der hocheutrophe Rotsee brachte es 1970 auf >35 mg/l [100], mit Sichttiefen um 1 m.

Abbildung 18 zeigt deutlich, dass sich weitaus die meisten Algen im Oberflächenwasser aufhalten. Bei Tüscherz liegen 50% der Algenbiomasse einer Wassersäule unterhalb 1 m² zwischen 0 und 5 Metern, 82% zwischen 0 und 10 Metern. Die Abnahme vom Maximalwert von 8,2 mg/l in 4 m Tiefe auf 4,7 mg/l gegen die Oberfläche zu ist auf Lichthemmung zurückzuführen: Sehr starkes Licht, vor allem der ultraviolette Anteil, hemmt die Photosynthese und Algenvermehrung. Der 17.8.1973 war ein sehr sonniger Tag. Der steile Rückgang unterhalb 4 m dagegen ist einerseits auf Lichtmangel zurückzuführen, das heisst auf Abnahme der Lichtintensität infolge Lichtabsorption durch das Wasser und vor allem durch die dichte Algensuspension (in 5–6 m Tiefe herrscht nur noch 1% der Oberflächenintensität). Andererseits ist die Abnahme aber auch durch den Zerfall

Tiefe in Metern	Zellen oder Kleinstkolonien in Mio./l	Algenbiomasse in mg/l Frischgewicht
0	52,972	4,734
1	56,031	4,868
2	60,756	7,044
3	54,925	7,161
4	43,384	8,241
5	39,890	6,638
7,5	26,399	4,732
10	10,929	1,050
15	4,480	0,308
20	2,852	0,172
25	3,357	0,173
30	2,441	0,116
40	2,527	0,123
50	2,898	0,122
60	3,592	0,152
70	4,594	0,263
Σ 0- 5 m	261,5 Mrd./m ²	33,0 g/m ²
Σ 5-10 m	129,5 Mrd./m ²	21,4 g/m ²
Σ 10-70 m	212,2 Mrd./m ²	12,0 g/m ²

Tabelle 7: Die Zahl der Algenzellen oder Kleinstkolonien in Millionen pro Liter und die Algenbiomasse in mg Frischgewicht pro Liter, bei Tüscherz am 17. August 1973.

Σ (Summe) = Zellenzahl in Milliarden bzw. Algenbiomasse in g FG unter dem m² Seeoberfläche für die Tiefenstufen 0-5 m, 5-10 m und 10-70 m.

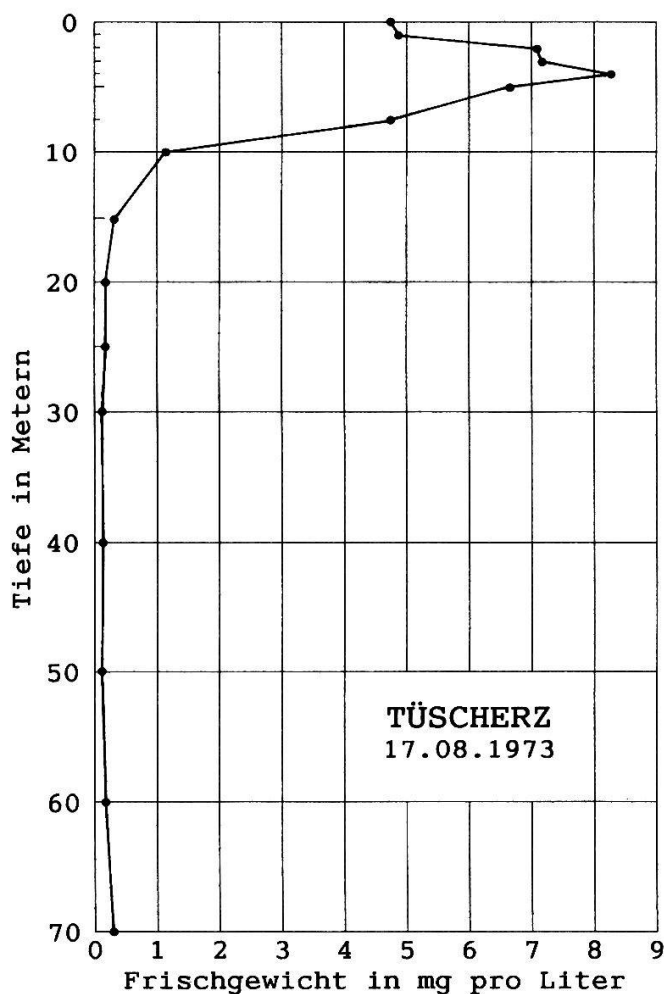


Abbildung 18: Die durch Auszählen ermittelte Algenbiomasse im Hochsommer bei Tüscherz. 82% der Algen befinden sich zwischen 0 und 10 m. Schon unterhalb 7,5 m rasche Abnahme infolge Lichtmangel und Abbau.

sehr vieler zarter Algen im Epilimnion bedingt, welche im unteren Epilimnion wegen Lichtmangels nicht so rasch ersetzt werden wie in Oberflächennähe. Die unterhalb 10 m verbleibenden Algen sind resistenteren Formen, welche bis auf den Seegrund absinken.

Die vertikale Schichtung unterschiedlich dichter Algenpopulationen im Epilimnion am 17.8.1973 war nur möglich, weil dieser Probetag nicht nur sonnig, sondern auch windstill war. Die bei Wind übliche Durchmischung des Epilimnions hätte die lichtbedingte Schichtung verwischt.

7.2.3 Die Algenbiomasse des ganzen Sees am 17. August 1973

Ausgehend von den Werten der *Tabelle 7* und von *Abbildung 18* lässt sich unter Berücksichtigung des Volumens der Wasserschichten von 0–5 m, 5–10 m, 10–15 m usw. die Algenbiomasse des ganzen Sees bis in 74 m Tiefe abschätzen. Der Bielersee enthielt am 17.8.1973 rund 2000 t Algen (Frischgewicht), wovon sich 57,5% in der Wasserschicht von 0–5 m und 31,8% in der Schicht von 5–10 m befanden. Bezogen auf eine Hektare Seeoberfläche sind dies 0,5 t/ha. Im Vergleich dazu gelten für Wiesen rund 10 t/ha und für einen etwa 150jährigen Buchenbestand 450 t/ha.

7.2.4 Die Algenbiomasse im Verlauf des Jahres 1973

Die durch Auszählen ermittelten Biomassen in Gramm Frischgewicht, in der Wassersäule von 0–10 m unterhalb 1 m² Seefläche, sind auf *Abbildung 19* oben grafisch dargestellt:

- Im Januar und Februar leben im See nur wenig Algen. Das Wasser ist deshalb klar, und die Sichttiefen betragen 6,5 bzw. 4,8 m. Gründe für solch geringe Dichte sind schwache Sonneneinstrahlung, tiefe Temperaturen (4,3–4,5 °C im Januar, 3,6 °C im Februar) und insbesondere die Vollzirkulation, welche die in der trophogenen Zone entstehenden Algen jeweils in die Tiefe verfrachtet und so die Algenbestände in Oberflächennähe ständig verdünnt. Unter solchen Bedingungen kann sich im Epilimnion keine grosse Algenbiomasse aufbauen.
- Im März hat die Algenbiomasse ein wenig zugenommen. Die Wassertemperaturen betragen trotz zunehmender Einstrahlung nur 3,7–3,8 °C, und der See ist noch in Vollzirkulation. Die Sichttiefe beträgt 4,5 m.
- Im April ist die Algenbiomasse etwas grösser: höhere Einstrahlung, höhere Wassertemperaturen und beginnende thermische Schichtung mit 5,7 °C an der Wasseroberfläche und progressiver Abnahme auf 5,1 °C in 70 m Tiefe. Die Sichttiefe beträgt am Probetag 4,9 m.
- Im Mai erreicht die Algenbiomasse beinahe 40 g/m². Die Sichttiefe ist nur noch 0,9 m. Die Oberflächentemperatur beträgt infolge erhöhter Einstrahlung zwischen 0 und 10 m 10,9 bis 9,3 °C, zwischen 20 und 70 m 6 bis 5,2 °C. Der See ist somit deutlich geschichtet, das Epilimnion wird nicht mehr mit dem Hypolimnion vermischt, und so werden die Algenpopulationen der trophogenen Zone nicht mehr durch Zirkulation verdünnt.

- Im Juni fällt die Algenbiomasse wider Erwarten sehr tief aus mit etwa 5 g/m^2 , dies obschon die Einstrahlung im Mai und Juni mit 54 546 bzw. 52 875 Joule pro cm^2 und Monat Höchstwerte erreicht hat. Die Temperaturen betragen zwischen 0 und 10 m $17,7\text{--}14,1 \text{ }^\circ\text{C}$, sind also deutlich höher als im Mai mit $10,9\text{--}9,7 \text{ }^\circ\text{C}$ zwischen 0 und 10 m. Die Sichttiefe ist mit 3,6 m 4mal höher als im Mai.
- Nach diesem Zusammenbruch der Algenpopulationen nimmt ihre Biomasse rasch und stark wieder zu und erreicht im Juli beinahe 20 und im August etwa 55 g/m^2 . Dementsprechend nimmt die Sichttiefe ab: 2,6 m im Juli und 1,6 m im August.
- Nach dem August-Maximum nimmt die Algenkonzentration rasch wieder ab, auf etwa 14 g/m^2 im September (Sichttiefe 3 m) und 6 g/m^2 im Oktober (Sichttiefe 4,6 m). Die Zirkulation reicht in diesem Monat bereits bis in 20 m Tiefe. Im November ist die Biomasse auf $5,6 \text{ g/m}^2$ (Sichttiefe 4,3 m) und im Dezember auf $4,6 \text{ g/m}^2$ (Sichttiefe 5 m) gesunken. Die Winter-Vollzirkulation hat sich wieder eingestellt.

Der Zusammenbruch der Algenbiomasse im Juni war für uns völlig unerwartet und warf sofort die Frage nach dessen Ursachen auf. Die Einstrahlung, die Wassertemperatur, aber auch der Nährstoffgehalt des Wassers konnten als Ursachen ausgeschlossen werden. In Ermangelung einer Erklärung erfanden wir zunächst einen Namen für das Phänomen: Wir nannten es Juniloch. Zur gleichen Zeit haben es auch andere Limnologen beobachtet und als Klarwasserstadium bezeichnet [67, 68, 109, 130], wegen der hohen Sichttiefe, die damit einhergeht. Die 1974 aufgenommenen Untersuchungen von RENÉ STEBLER [110, 111] über das tierische Plankton sollten bald eine plausible Erklärung hierfür ergeben. Das Juniloch erwies sich nämlich als die Folge einer Massenvermehrung algenfressender Kleinkrebschen, welche im Juni ihre Lebensgrundlage «überfressen» und dezimieren, und dann infolge von Nahrungsmangel selber zugrunde gehen. Damit wird eine neue Vermehrung der Algen ermöglicht (s. 12.3.2.2).

Wir waren mit unseren Auszählergebnissen auf die Folgen einer interessanten ökologischen Wechselwirkung gestossen, welche Vergleiche mit der wachsenden Erdbevölkerung und der Übernutzung ihrer Umwelt nahelegt.

Das Juniloch stellte sich von 1971 bis 1988 jedes Jahr ein, meist tatsächlich im Juni, 1978 Ende Juni/Anfang Juli, 1980 und 1981 Ende Mai/Anfang Juni. Im intensiv untersuchten Jahr 1978 [8] war es erkennbar an der geringen Algenbiomasse, der hohen Sichttiefe, der tiefen Chlorophyll-a-Konzentration, der niedrigen Algenproduktion (s. 10.1) mit Minima Mitte Juni und Juli.

Wenn Biomassenwerte fehlen, kann das Juniloch auch an einem der zuletzt erwähnten Parameter identifiziert werden, zum Beispiel an der hohen Sichttiefe im Juni 1971 und 1976, und an der sehr geringen Algenproduktivität im Juni 1974. Wir haben das Juniloch meist an unserer üblichen Probestelle Tüscherz nachgewiesen. Im Juni 1972 manifestierte es sich am deutlichsten im Lüscherzer-Becken mit einer Sichttiefe von 8 m, gekoppelt mit einer sehr geringen Algenproduktivität [36].

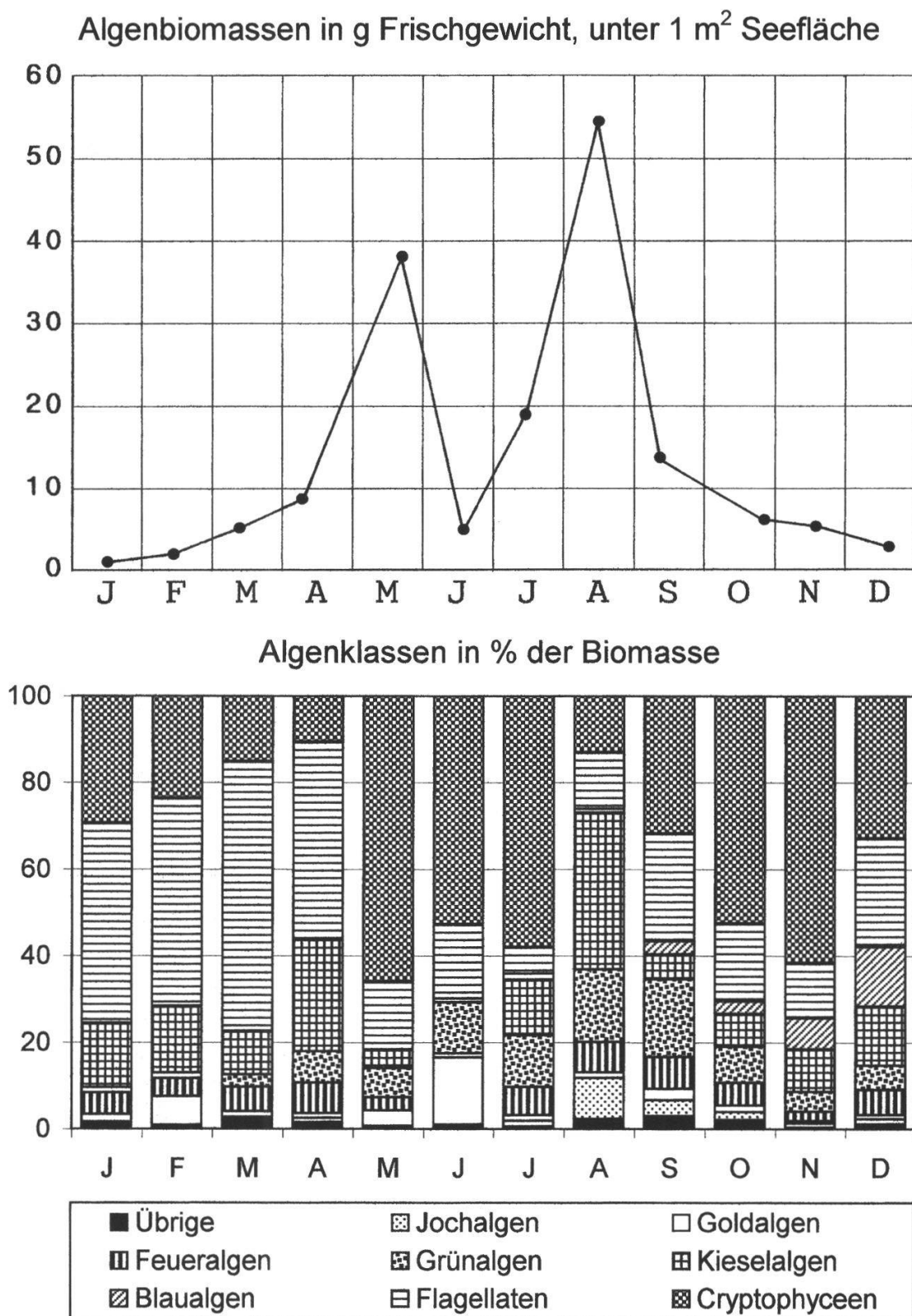


Abbildung 19: Algenbiomassen und Algenklassen im Jahr 1973.

Oben: Die Algenbiomasse zwischen 0 und 10 m verändert sich im Laufe des Jahres: Geringe Winterbestände – starke Zunahme im Mai – drastische Abnahme im Juni – erneute Zunahme im Juli und August – Abnahme gegen den Winter zu.

Unten: Die Veränderungen der Häufigkeit der Algenklassen im Jahresverlauf.

Erläuterungen unter 7.2.4.

7.2.5 Die Häufigkeit der Algenklassen im Verlauf des Jahres 1973

Auf *Abbildung 19* unten sind die relativen Häufigkeiten der wichtigsten Algenklassen für die Monate Januar (J) bis Dezember (D) grafisch dargestellt. Algenklassen, welche Häufigkeiten von $< 1\%$ aufweisen, wurden zur Gruppe der «Übrigen» vereinigt, weil ihr Anteil kaum darstellbar ist.

Die Grafik zeigt, dass sehr kleine Formen (Cryptophyceen und infolge ihrer geringen Grösse schwer bestimmbare Flagellaten), also das Nannoplankton, in den meisten Monaten (mit Ausnahme des August) dominieren. Im Jahresmittel bilden sie 65% der gesamten Algenbiomasse, im Mai sogar $> 80\%$. Dies zeigt, wie wenig repräsentativ Netzfänge sind, da in ihnen das Nannoplankton fehlt.

Der Anteil der Klassen ist von Monat zu Monat verschieden. Derjenige der Kieselalgen fällt im Juni auf einen Tiefstwert von 0,95% (nicht dargestellt) und nimmt anschliessend im Juli und August wieder stark zu. Ebenso nimmt der Anteil der Feualgen vom April bis zum Juni ab von 7% über 3% auf 1%, um anschliessend wieder häufiger zu werden (6,5% im Juli, 7% im August und 7,4% im September). Heisst dies, dass Kieselalgen und Feualgen bei der Ausbildung des Junilochs stärker dezimiert werden als andere Formen? Ein einziges Jahr ist für eine solche Schlussfolgerung unzureichend. Das Minimum der Kieselalgen und Feualgen fällt aber in den meisten Jahren mit der Ausbildung des Klarwasserstadiums zusammen. 1983 (*s. Abbildung 20*) gilt dies nur für die Feualgen; das Minimum der Kieselalgen stellte sich erst im Juli ein.

Im Unterschied zu den Kieselalgen und Feualgen sind die Anteile der Goldalgen und Grünalgen im Juni relativ hoch. Die Blaualgen gewinnen vor allem im Herbst und Winter an Bedeutung. Ihnen scheinen geringe Lichtintensität und tiefe Temperaturen besser zu bekommen als sommerliche Wärme und Helligkeit, wo die Konkurrenz mit andern Algen besonders stark ist.

Für den von Monat zu Monat veränderlichen Anteil der Algenklassen dürften auch unterschiedliche Nährstoffkonzentrationen, Konkurrenz unter Algen, Frass durch tierisches Plankton unabhängig vom Klarwasserstadium und weitere weniger bekannte Faktoren verantwortlich sein. Von Interesse ist, dass sich das Minimum der Kieselalgenbiomasse im Juni/Juli 1978 bei relativ hohem Kieselsäuregehalt des Wassers einstellt [8], also nicht durch Mangel an Kieselsäure bedingt sein kann, sondern eher durch Herbivorenfrass.

7.3 Algendichte, Biomasse und Anteil der Klassen im Jahr 1983

1983 wurden häufiger Proben erhoben als 1973: Zweimal im April, Juni, Juli, September und Oktober und dreimal im März, Mai und August. Dies zeigt *Abbildung 20* oben. Die Klassenhäufigkeiten sind auf *Abbildung 20* unten jeweils als Monatsmittel aus 2–3 Proben dargestellt. Ein Vergleich mit *Abbildung 19* soll exemplarisch Ähnlichkeiten und Unterschiede zwischen 2 Jahren aufzeigen.

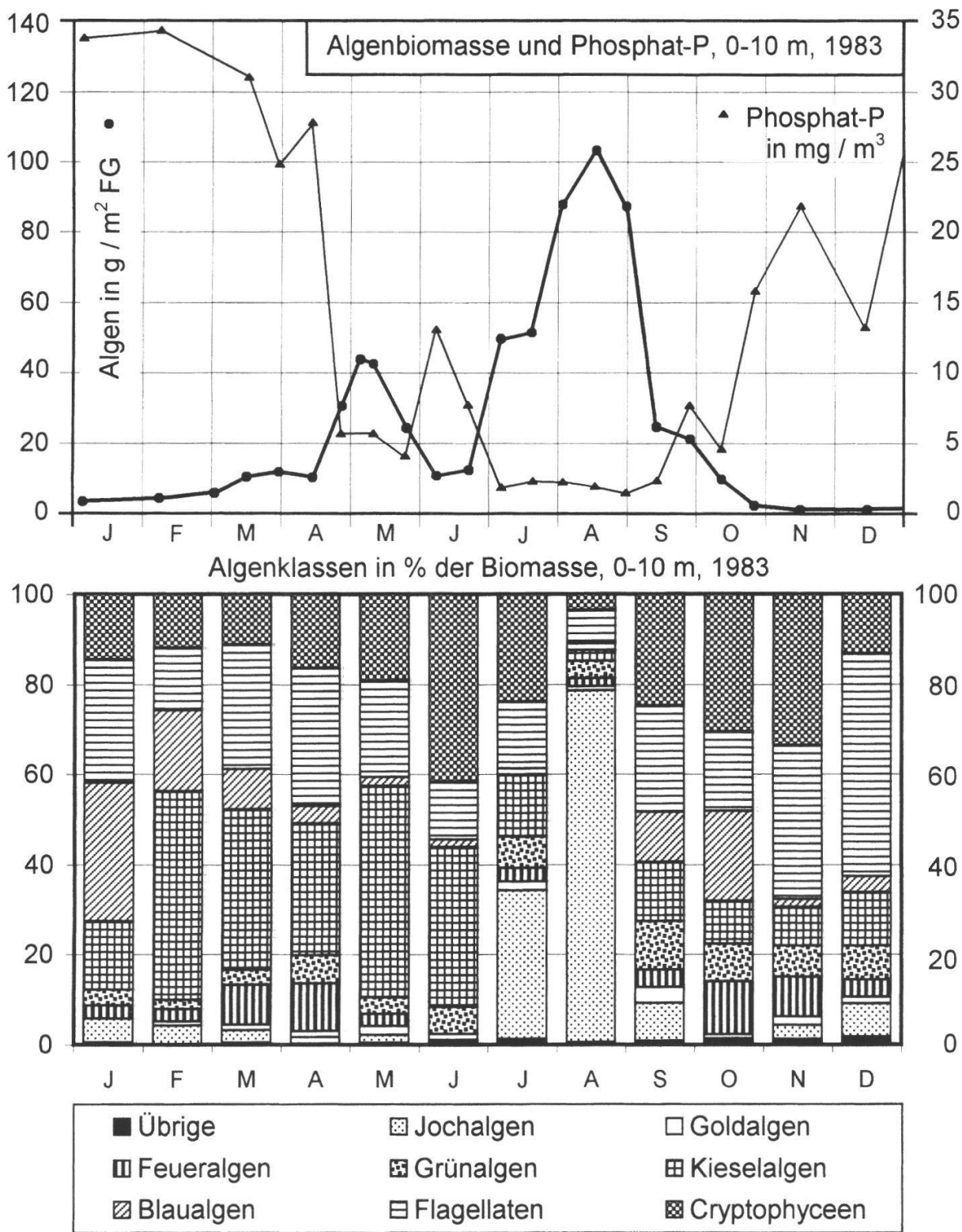


Abbildung 20: Algenbiomasse, Phosphatkonzentrationen und Algenklassen im Jahr 1983. Oben: Die Algenbiomasse mit ähnlichem Verlauf wie 10 Jahre zuvor. Die Phosphatkonzentrationen verhalten sich gegenläufig zur Biomasse: Hoch im Winter bei wenig Algen – Abnahme bei Zunahme der Algendichte – Zunahme im Juni und dann im Herbst beim Zusammenbruch der Algenpopulationen. Unten: Auch 1983 ist die Häufigkeit der Algenklassen von Monat zu Monat veränderlich. Auffallend ist der sehr hohe Jochalgen-Anteil im August, bedingt durch eine Massenvermehrung der Jochalge Mougeotia. Erläuterungen unter 7.3., s. auch Abbildung 17.

Zusätzlich zur Biomasse wurden die Phosphat-P-Konzentrationen im Jahresverlauf aufgetragen. Wir kommen unter 7.3.3 darauf zurück.

7.3.1 Ähnlichkeiten mit dem Jahr 1973

Der Jahresverlauf der Algenbiomasse ist ähnlich: Starke Zunahme von März bis Mai, mit einem Frühlingsmaximum Anfang Mai (Sichttiefe am 10.5.1983: 1,9 m), starke Abnahme vom Mai zum Juni mit einem deutlichen Juniloch (Sichttiefe am 11.6.1983: 5,1 m), gefolgt von einer sehr starken Zunahme ab Juni bis August (Sichttiefe am 16.8.1983: 1,7 m) und einer ebenso drastischen Abnahme ab August bis Herbst. Im Winter sind die Algenkonzentrationen wiederum sehr gering und die Sichttiefen hoch (bis 4,7 m).

7.3.2 Unterschiede zum Jahr 1973

Die Algenbiomassen erreichten 1983 viel höhere Werte als 1973: im Mai 1983 maximal $43,4 \text{ g/m}^2$ gegen 38 g/m^2 1973, und im August 1983 $106,7 \text{ g/m}^2$ gegen $54,4 \text{ g/m}^2$ 1973. Dem Höchstwert des 13.8.1983 entspricht eine mittlere Algendichte zwischen 0 und 10 m von $102,77 \text{ Mio. Zellen pro Liter}$ gegen $39,1 \text{ Mio./l}$ am 17.8.1973. 1983 bildeten sich somit viel mehr Algen als 10 Jahre zuvor, und dies trotz geringerem Nährstoffangebot: Die Phosphat-P-Zirkulationswerte betragen 1973 $115 \mu\text{g/l}$, 1983

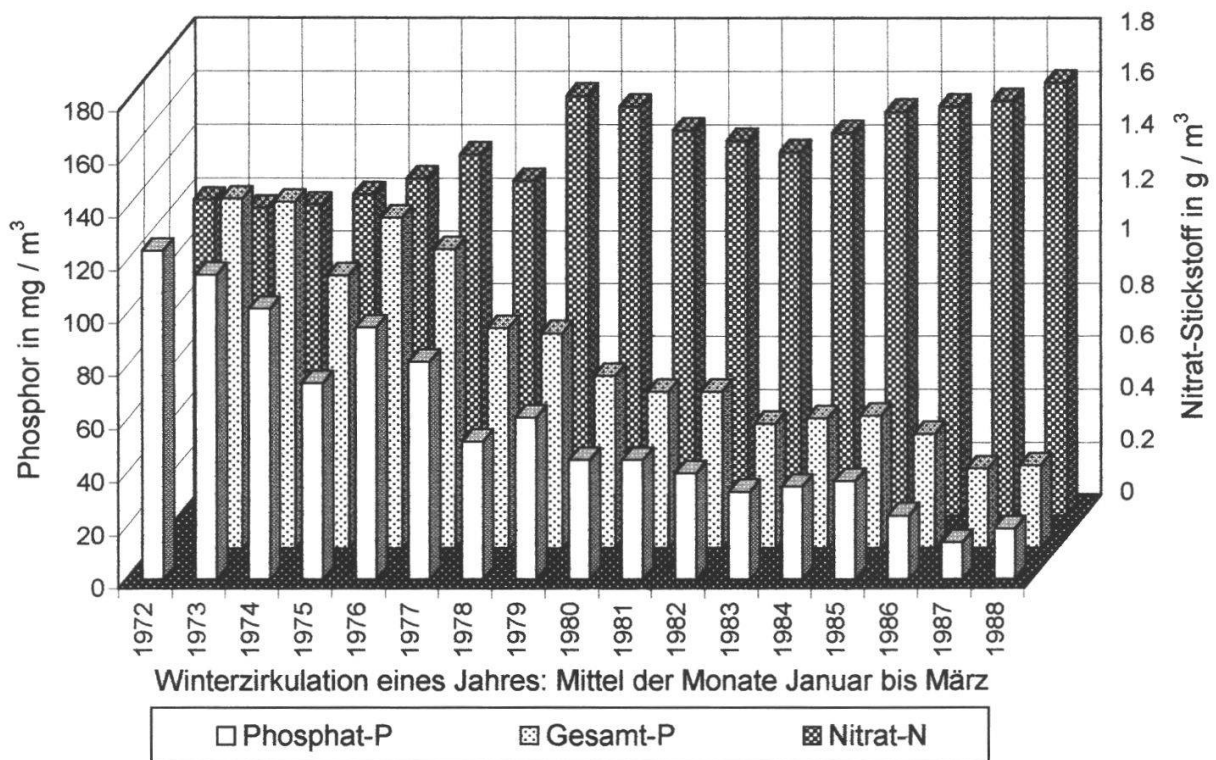


Abbildung 21: Die Winterzirkulationswerte von Phosphat und Gesamtphosphor nahmen von 1972 bis 1988 drastisch ab. Im gleichen Zeitraum nahmen die Nitrat-Stickstoff-Werte zu.

34 µg/l; im August 1973 waren die mittleren Phosphat-P-Konzentrationen zwischen 0 und 10 m 16 µg/l, im August 1983 nur noch 2 µg/l. Die Einstrahlung des Jahres 1983 lag mit 359 698 Joule/m² unter dem Mittel der Jahre 1974–1988 von 361 672 Joule/m². Was verursachte die sehr hohen Biomassenwerte des August 1983? *Abbildung 20* unten kann darüber Auskunft geben.

Die Zusammensetzung der Algenpopulation von 1983 unterscheidet sich stark von derjenigen des Jahres 1973. Zunächst ist der Anteil des Nannoplanktons (Cryptophyceen und unbestimmte kleine Flagellaten) mit einem Jahresmittel von 44% geringer als 1973. Wesentlich häufiger dagegen sind vor allem in den Monaten Januar bis April sowie September und Oktober die Blaualgen. Besonders häufig aber sind in den Monaten Juli und August die Jochalgen. Am 16. August 1983 stellen sie 77,45% der Gesamtbiomasse dar, wobei 99,47% der Jochalgen-Biomasse von einer einzigen Art stammen, nämlich von der Plattenalge *Mougeotia* (s. *Tafel 3/8*), welche mehrzellige fadenförmige Kolonien bildet. Sie war in der Mischprobe von 0–10 m mit 7,093 Mio. Zellen pro Liter vertreten, was mit einem mittleren Zellvolumen von 1159,16 µm³ multipliziert 8222,26 Mio. µm³, 8,222 mg/l oder 82,22 g/m² FG in der Wassersäule von 0–10 m Tiefe ergibt, 77% der auf *Abbildung 20* oben aufgetragenen Biomasse von 106,724 g/m².

Bis 1980 kamen die Jochalgen im Bielersee nur spärlich vor. 1981 stellten sie plötzlich einen gewichtigen Anteil der Biomasse dar (78,6% am 22.9.1981), erreichten 1983 den obigen Maximalwert und nahmen dann nach 1985 rasch wieder ab. Sie traten vor allem in den Monaten Juli bis Oktober auf. Damals müssen für sie besonders günstige Lebensbedingungen geherrscht haben. Aber welche?

Von 1972 bis 1988 haben im Bielersee die Phosphat-Konzentrationen infolge abnehmender Belastung (s. 5.2.2.5) ständig abgenommen, bei Winterzirkulation von 124 µg/l PO₄-P auf 19 µg/l. Auch die Gesamtphosphor-Konzentrationen haben abgenommen, von 132 µg/l (1973) auf 31 µg/l (1988). Die Nitrat-Konzentrationen dagegen haben ständig zugenommen, von 1,2 mg/l NO₃-N auf 1,64 mg/l 1988 (s. *Abbildung 21*). Die Phosphor-Konzentrationen erreichten jeweils im Sommer sehr geringe Werte, weil dann die besonders zahlreichen Algen den Phosphor-Reserven stark zusetzen (s. *Abbildungen 20 und 43*).

Am 13. August 1973 betrug die Phosphat-P-Konzentration im Epilimnion zwischen 0 und 10 m 16 µg/l, die Nitrat-N-Konzentration 390 µg/l.

Am 16. August 1983 betrug die Phosphat-P-Konzentration im Epilimnion zwischen 0 und 10 m 2 µg/l, die Nitrat-N-Konzentration 360 µg/l.

Von 1973 bis 1983 hat sich somit das Verhältnis zwischen P und N stark verändert, besonders im Sommer. In Ionen oder Atomen ausgedrückt wie folgt:

Frühjahrszirkulation	1973	1 P : 19 N	1983	1 P : 37 N
Mitte August	1973	1 P : 37 N	1983	1 P : 138 N

War für *Mougeotia* das P:N-Verhältnis im August 1983 besonders günstig? Oder verliehen die im Sommer sehr niedrigen PO₄-P-Konzentrationen der *Mougeotia* andern Algen gegenüber Vorteile?

Zahlreiche Algen können Phosphat speichern, das heisst bei ausreichendem P-Angebot viel mehr Phosphat aufnehmen, als sie benötigen [47, 147]. Dieser Überschuss-P wird in den Zellen in Form stark lichtbrechender Polyphosphat-Körnchen gespeichert und kann bei P-Mangel als Nährstoff-Reserve dienen für bis zu 20 Zell-Generationen. Algen können das 100 000fache bis Millionenfache der im Wasser herrschenden Konzentration speichern, die Jochalge *Spirogyra* (*Tafel 3/6*) zum Beispiel das 850 000fache [106]. Da *Mougeotia* ebenfalls eine Jochalge ist, könnte auch sie in der Lage sein, sehr viel Phosphat zu speichern und damit in Zeiten geringsten Phosphat-Angebotes sich viel stärker zu vermehren als Algen mit geringerer Speicherkapazität. Nach Erschöpfung der eigenen Reserven würden ihre Bestände bei äusserst geringem P-Angebot im See wie diejenigen der übrigen Algen wieder schwinden. Die im folgenden Abschnitt besprochene Beziehung zwischen Algenbiomasse und Phosphatkonzentrationen sei ein Beitrag zu unserer Arbeitshypothese.

7.3.3 Algenbiomasse und Phosphatkonzentrationen im Jahr 1983

Auf *Abbildung 20* oben sind Algenbiomassen und Phosphat-P-Konzentrationen deutlich gegenläufig. Bei Winter-Zirkulationswerten von rund 33 $\mu\text{g/l}$ $\text{PO}_4\text{-P}$ (Januar bis März) sind in den entsprechenden Monaten die Algenbiomassen tief: Vollzirkulation, geringe Einstrahlung und tiefe Temperaturen verhindern eine Vermehrung der Algen, trotz hohem Nährstoffangebot. Im März und April erwärmt sich bei Zunahme der Sonneneinstrahlung das Oberflächenwasser, die Sommerstagnation stellt sich ein, und von April bis Mai findet eine erste starke Algenvermehrung statt bei gleichzeitig starker Abnahme der P-Konzentrationen: P wird von den Algen, die sich vermehren, assimiliert. Es folgt das Juniloch, und mit der Abnahme der Algenbiomasse geht eine Zunahme der $\text{PO}_4\text{-P}$ -Konzentrationen einher: Die gefressenen Algen werden vom Zooplankton und beim Zerfall seines Kotes abgebaut, was Phosphat freisetzt. Die im Juli einsetzende Massenvermehrung der Algen braucht das P-Angebot bis auf etwa 2 $\mu\text{g/l}$ auf. Trotzdem nimmt die Algenbiomasse im August noch zu, insbesondere diejenige von *Mougeotia*, und dies möglicherweise dank der eigenen Phosphor-Reserven. Nach deren Erschöpfung, aber auch infolge Abnahme der Einstrahlung, bricht die ganze Algenbiomasse zusammen, und die Ende Oktober einsetzende Vollzirkulation bringt aus der Tiefe Phosphat ins Oberflächenwasser, wo die Konzentrationen rasch wieder zunehmen. Dazu tragen auch die Zuflüsse bei, die sich bei Zirkulation nicht mehr unterhalb des Epilimnions einschichten.

Das Sammeln von Daten über Algen, Nährstoffe usw. führte somit auch hier zu anregenden Fragestellungen über ökologische Zusammenhänge im See.

7.4 Die Chlorophyll-Konzentration als Indikator der Algenbiomasse

7.4.1 Chlorophyll-Messungen statt Auszählen?

Das Auszählen von Algen ist sehr aufwendig. Könnte die Algenbiomasse nicht auf einfachere Art ermittelt werden?

Seit 1975 haben wir routinemässig den Chlorophyllgehalt von Wasserproben gemessen. Chlorophyll, das Blattgrün, ermöglicht bei allen Algen und höheren Pflanzen die Photosynthese oder Assimilation, bei welcher aus CO_2 , H_2O und mit Hilfe von Licht pflanzliche Biomasse aufgebaut wird. Dies zeigen die Gleichungen (5) und (6) unter 5.2.4. Dabei wird pro Gramm synthetisiertem Zucker rund 1,1 g Sauerstoff freigesetzt, pro Gramm Algenbiomasse $1\frac{1}{4}$ g O_2 .

Die Beziehung zwischen der Algenbiomasse und ihrem Chlorophyllgehalt ist veränderlich und abhängig von der Algenart, den Lichtverhältnissen, der Jahres- und Tageszeit, dem Nährstoffangebot, der Temperatur, dem jeweiligen physiologischen Zustand der Zellen usw. Trotzdem erlaubt der Chlorophyllgehalt von Wasserproben, welche ein Gemisch zahlreicher Arten enthalten, oft eine gute Schätzung der Algenbiomasse. In Ermangelung von Auszählergebnissen ist dies die einzig mögliche Information über die Algenbiomasse.

7.4.2 Wie wird der Chlorophyllgehalt einer Wasserprobe gemessen?

Kurz nach der Gewinnung der Probe mit Schöpfflasche werden auf dem Boot 0.5–1 Liter Seewasser durch ein sehr feinmaschiges Filter (Porenweite 1–2 μm) abgesaugt. Weit aus die meisten Algen, auch des Nannoplanktons, werden vom Filter zurückgehalten. Nach dem restlosen Absaugen werden die Filter, mit ihrem grünlichen Belag nach innen, zusammengefaltet, in luftdichte kleine Behälter verbracht, gekennzeichnet und sofort auf Trockeneis bei -78°C tief gefroren. Im Labor können die Proben 2–3 Wochen lang in der Tiefkühltruhe verbleiben.

Zur Messung werden die Filter in einem Zentrifugenglas mit heissem (75°C) 90% Alkohol übergossen [12]. Das Chlorophyll der am Filter haftenden Algen löst sich im Alkohol. Nach 1 Minute wird auf Raumtemperatur abgekühlt und 1 Stunde weiter extrahiert. Anschliessend werden die Proben zentrifugiert, und die chlorophyllhaltige grünliche Lösung wird in eine Messküvette des Photometers verbracht. In diesem wird bei verschiedenen Wellenlängen des Rotbereiches die Lichtabsorption gemessen, ähnlich wie bei der Phosphat- oder Nitrat-Bestimmung. Aus der Absorption lässt sich mit Hilfe von Formeln die Chlorophyllkonzentration berechnen. Sie wird umgerechnet in $\mu\text{g/l}$ Probenwasser.

Die Methode erlaubt Aussagen über die Konzentration von Chlorophyll a, b und c sowie von Phaeophytin, einem Abbauprodukt von Chlorophyll. Da Chlorophyll a den grössten Anteil darstellt, beschränken wir uns im folgenden auf dieses Pigment.

7.4.3 Die Korrelation zwischen Algenbiomasse und Chlorophyllkonzentration

7.4.3.1 Ein Vergleich von Jahresabläufen

Die Jahresverläufe von Algenbiomasse und Chlorophyllgehalt sind meist ähnlich [8, 37, 49, 72]. Mit hoher Phytomasse geht eine ebenfalls hohe Chlorophyllkonzentration einher und umgekehrt. Dies bestätigen die *Abbildungen 22 und 23*, für welche Biomassenbestimmungen von Frau D. Zbären und Chlorophyllmessungen durch A. JAKOB [54] aus dem Jahr 1985 verwendet wurden. Eine ähnliche Übereinstimmung wird auch in andern Seen, beispielsweise im Vierwaldstättersee [130], beobachtet.

Auf *Abbildung 22* sind die Jahresabläufe der Algenbiomasse und des Chlorophyllgehaltes aufgetragen. Die Wertepaare beziehen sich auf eine Wassersäule zwischen 0 und 10 m unter 1 m² Seefläche. Die Biomassenwerte stammen aus Mischproben, die Chlorophyllwerte gemittelt aus Mischproben und aus Proben, welche in 0, 1, 2, 3, 4, 5, 7¹/₂ und 10 m gewonnen wurden [54]. Trotz der sehr unterschiedlichen Grössenordnungen stimmen die Verläufe der Phytomasse und des Chlorophyllgehaltes sehr gut miteinander überein. Beide Kurven zeigen deutlich das Frühjahrs- und das Spätsommer-Maximum der Algenentfaltung sowie das Juniloch, welches bereits besprochen wurde (s. 7.2.4 und 10.1). Die Chlorophyllwerte hätten allein schon zur Darstellung dieser Entwicklung ausgereicht.

Links: • Algenbiomasse in Gramm FG pro m² Seefläche
Rechts: • Chlorophyll a in Milligramm pro m² Seefläche

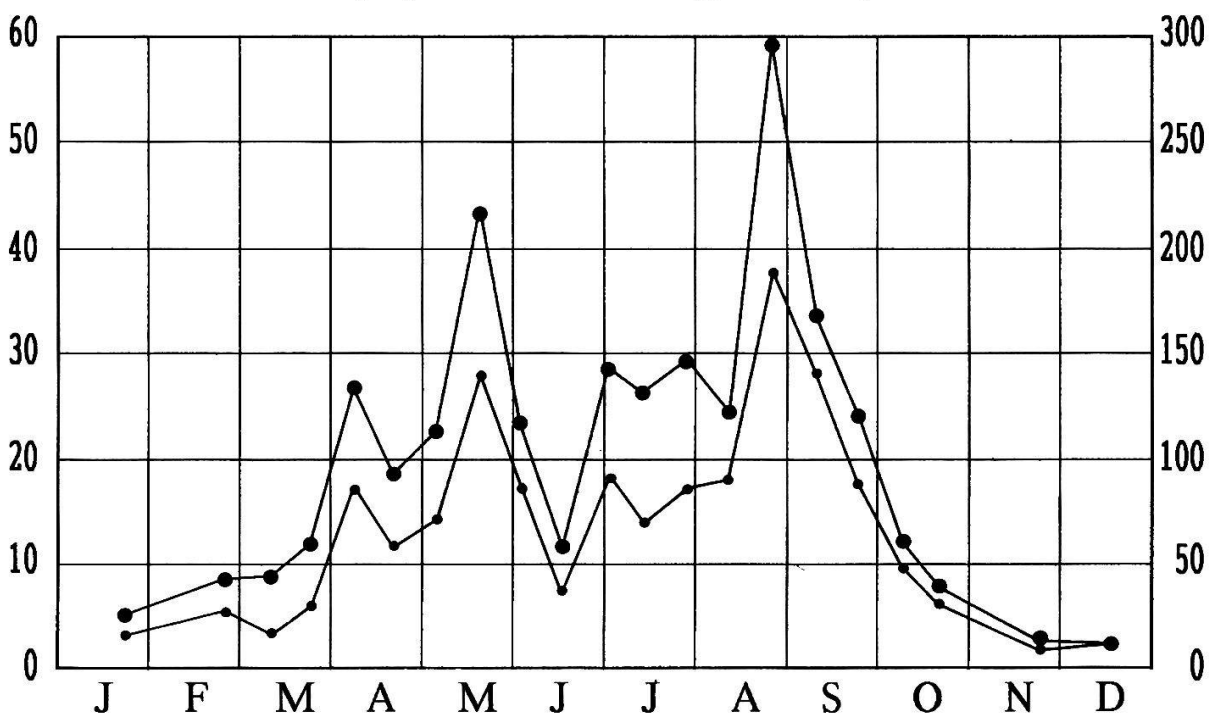


Abbildung 22: Probestelle Tüscherz, 1985. 0–10 m.

Algenbiomassen und Chlorophyllkonzentrationen haben während des Jahres einen ähnlichen Verlauf. Deshalb kann das einfacher zu messende Chlorophyll als Indikator der Algendichte dienen. Erläuterungen und Vorbehalte unter 7.4.

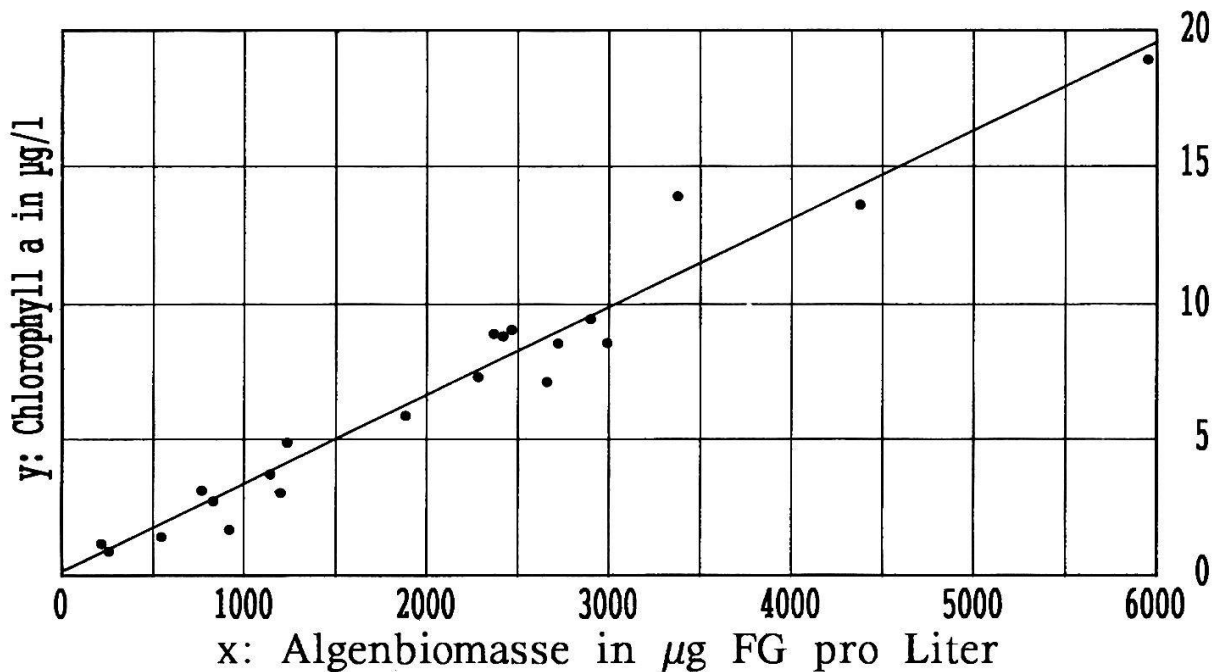


Abbildung 23: Die Algen- und Chlorophyllkonzentrationen sind als Korrelationsdiagramm dargestellt. Die Streuung der Punkte um die Regressionsgerade zeigt die Güte der Korrelation an. Weitere Erläuterungen unter 7.4.3.2.

7.4.3.2 Etwas Statistik zum Verständnis von *Abbildung 23*

Die Beziehung zwischen Algenbiomasse und Chlorophyllgehalt lässt sich mathematisch-statistisch durch eine Korrelations- und Regressionsanalyse berechnen und grafisch darstellen. Auf der *Abbildung 23* sind für die Wertepaare von *Abbildung 22* auf der waagrechten x-Achse (Abszisse) die Algenbiomasse in µg/l Frischgewicht aufgetragen, auf der senkrechten y-Achse (Ordinate) der Chlorophyllgehalt ebenfalls in µg/l. Jeder Punkt stellt gleichzeitig die Biomasse und den dazugehörigen Chlorophyllwert dar. Die 21 Punkte bestätigen, dass mit zunehmender Biomasse der Chlorophyllgehalt zunimmt.

Diese Beziehung ist freilich nicht starr. Die Punkte streuen um eine Gerade, die sogenannte Regressionsgerade. Das Steigungsmass dieser Geraden, der Regressionskoeffizient, und ihr Schnittpunkt mit der Y-Achse werden aus sämtlichen Wertepaaren berechnet mit einem statistischen Verfahren, auf welches wir nicht näher eingehen. Die Gerade stellt die Beziehung zwischen Biomasse und Chlorophyllkonzentration auf bestmögliche Art dar und erlaubt, aus einer vorgegebenen Biomasse den dazugehörigen Chlorophyllgehalt zu ermitteln. Die Berechnung ergibt, dass einer Biomasse von 3000 µg/l ein Chlorophyllgehalt von 9,82 µg/l und einer Biomasse von 6000 µg/l ein Chlorophyllgehalt von 19,56 µg/l entspricht. Diese Werte sind direkt aus der Grafik ablesbar.

7.4.3.3 Die Güte der Übereinstimmung zwischen Chlorophyll und Biomasse

Die Punkte der *Abbildung 23* liegen nicht genau auf der Geraden. Wenn dies der Fall wäre, würde die Korrelation zwischen Biomasse und Chlorophyllgehalt hundertprozentig sein. Die Güte der Korrelation, der Korrelationskoeffizient r , beträgt für die vorliegenden Werte 0,9768 oder 97,68%. Dies bedeutet sehr gute Korrelation; Schlüsse

von der Biomasse auf den Chlorophyllgehalt, und umgekehrt, sind innerhalb dieser Versuchsreihe zuverlässig. In zahlreichen Untersuchungen ist r kleiner infolge einer grösseren Streuung der Messwerte, zum Teil bedingt durch Messfehler, aber auch wegen der erwähnten veränderlichen Beziehungen zwischen Chlorophyll und Biomasse.

Eine ebenfalls sehr gute Korrelation mit einem r von $0,9438 = 94,38\%$ ergaben 27 Biomassen-Chlorophyll-Wertepaare aus dem Zeitraum 22.7.1981–6.5.1982. Die Algen aus 0–10 m wurden von Frau Daphne Zbären ausgezählt, die Chlorophyllkonzentrationen aus 14 Tiefen zwischen 0 und 10 m durch PETER BERNER [13] gemessen. In zwei weiteren Versuchsreihen von je 18 Proben im Seejahr 5.3.1975 bis 11.3.1976, mit Auszählungen von FRAU D. ZBÄREN und Chlorophyllbestimmungen durch PETER FRIEDLI [37], war für 18 Vormittags-Wertepaare $r = 0,9250$ oder $92,5\%$ und für 18 Wertepaare vom Nachmittag derselben Tage $r = 0,751$ oder $75,1\%$. Auch dieser Wert ist, obschon tiefer, statistisch noch hochsignifikant.

7.4.3.4 Sind Chlorophyllwerte wirklich gute Indikatoren der Biomasse?

Die Beziehungen zwischen Chlorophyll und Biomasse können von Jahr zu Jahr verschieden sein. So ergaben die 3 erwähnten Versuchsreihen folgende durch Regression berechnete Beziehung:

P. FRIEDLI/D. ZBÄREN 1975/76: $10 \mu\text{g}$ Chlorophyll entsprechen rund $1700 \mu\text{g}$ Algen FG
 P. BERNER/D. ZBÄREN 1981/82: $10 \mu\text{g}$ Chlorophyll entsprechen rund $2500 \mu\text{g}$ Algen FG
 A. JAKOB/D. ZBÄREN 1985: $10 \mu\text{g}$ Chlorophyll entsprechen rund $3000 \mu\text{g}$ Algen FG

Wodurch sind diese Unterschiede bedingt? 1975/76 wurde das Chlorophyll mit Aceton extrahiert, 1981/82 und 1985 mit Alkohol. Ferner sind die Algenhäufigkeiten von Jahr zu Jahr verschieden: Im Frühjahr 1975 gab es relativ mehr Kieselalgen als 1985, im Sommer 1975 relativ viele Grünalgen, 1985 dagegen einen hohen Jochalgen-Anteil.

Die Chlorophyllbestimmung kann das Auszählen der Biomasse über grössere Zeiträume nicht ersetzen. Zudem sagen die Chlorophyllwerte nichts aus über die Häufigkeit verschiedener Algenarten und -klassen. Nur innerhalb einer einheitlichen und statistisch geprüften Versuchsreihe von 1 Jahr kann die Biomasse aus der Chlorophyllkonzentration geschätzt werden. Solche Schätzungen sind unentbehrlich für Aussagen über die Algendichte in verschiedenen Tiefen, wenn Auszählungen unterblieben oder die Phytomasse aus Mischproben ermittelt wurde. Davon wird in den *Tabellen 9 und 10* sowie auf *Abbildung 26* dieser Arbeit Gebrauch gemacht.

8. Die Primärproduktion: Allgemeines

8.1. Definitionen in diesem Kapitel verwendeter Begriffe

– Biomasse: Wäg- oder messbare Substanz von Lebewesen. Phytomasse = pflanzliche Biomasse, Zoomasse = tierische Biomasse. Biomasse wird angegeben in Frischgewicht (FG) oder Trockengewicht (TG) bzw. Trockensubstanz (TS).