

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

Artikel: Ökologie des Bielersees
Autor: Tschumi, Pierre-André
Kapitel: 8: Die Primärproduktion : Allgemeines
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: 22.12.2025

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

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).

- Bioproduktion: Erzeugung von Biomasse durch Pflanzen (Primärproduktion durch Photosynthese) oder Tiere (Sekundärproduktion).
- Primär-Bruttoproduktion: Die unmittelbar anlässlich der Photosynthese entstehende oder entstandene Phytomasse.
- Respiration: Der Anteil der Bruttoproduktion, welcher durch Pflanzen selbst veratmet wird und daher nicht gewogen werden kann.
- Primär-Nettoproduktion: Der Anteil der Primär-Bruttoproduktion, welcher nach erfolgter Respiration verbleibt. Es ist dies der wäg- oder messbare Nettoertrag einzelner Pflanzen, von Pflanzenbeständen oder ganzer Ökosysteme.
- Produktivität, Produktionsrate: Die pro Zeit- und Raumeinheit (Landfläche, Wasservolumen oder -oberfläche) gebildete Biomasse.
- Photosynthese: Synthese von Zucker oder Stärke am Blattgrün (Chlorophyll) der Pflanzen nach den vereinfachten Gleichungen (3) und (5) und der Gleichung (6), welche die Nährstoffe Kohlenstoff, Stickstoff und Phosphor berücksichtigt (s. 5.2.1.2 und 5.2.4). Pro Mol Zucker (180 g, = Molekulargewicht von $C_6H_{12}O_6$ in Gramm) sind 673 kcal oder 2818 kJ Lichtenergie erforderlich. Aus dem Zucker und von der Umgebung aufgenommenen Mineralsalzen, wie Phosphat (PO_4^{--}), Nitrat (NO_3^-), Sulfat (SO_4^{--}) usw. bilden die Zellen Phytomasse.
- Photosynthese-Quotient (PQ) = Verhältnis zwischen der Zahl der bei der Photosynthese freigesetzten O_2 -Moleküle und der Zahl der assimilierten CO_2 -Moleküle oder C-Atome. Nach der vereinfachten Gleichung (5) ist der $PQ = 6/6 = 1$, gemäss Gleichung (6) $138/106 = 1.3$. Ein PQ von 1 gilt, wenn nur Zucker und Stärke gebildet werden. Bei der Entstehung des komplizierteren Algenmaterials ist ein PQ von 1.3 zutreffender.

8.2 Biomasse und Produktivität verschiedener Landökosysteme und der Biosphäre

8.2.1 Das Internationale Biologische Programm (IBP)

Die überaus rasche Zunahme der Erdbevölkerung wirft seit Jahren die Frage auf, wie lange die natürlichen Ressourcen des Planeten ausreichen werden, um den Bedarf der Erdbevölkerung an Nahrung, Tierfutter, Holz usw. zu decken. Um 1964 begannen zahlreiche Ökologen im Rahmen eines Internationalen Biologischen Programms zu ermitteln, wieviel pflanzliche und tierische Substanz verschiedene Ökosysteme und die ganze Biosphäre beinhalten und im Jahr erzeugen. 1964 betrug der Bestand der Erdbevölkerung 3,22 Mrd. Menschen, mit einem jährlichen Zuwachs von 58 Mio. [131]. Ende 1999 war der Bestand auf 6 Mrd. angewachsen, mit einem jährlichen Zuwachs von 84 Mio. [88]. Die Fragestellung des IBP war berechtigt.

Zur Messung der Biomasse und Produktivität oder Jahresproduktion sind in verschiedenen Ökosystemen verschiedene Methoden erforderlich:

8.2.1.1 Phytomasse und Jahresproduktion einer Wiese:

Die Biomasse wird durch Ernten und Wägen aller oberirdischen und unterirdischen Pflanzenteile ermittelt. Die Jahresproduktion ist die Summe einer oder mehrerer Ernte(n) im Jahresverlauf bzw. die Differenz zwischen Aussaat und Ernte(n). Eine Biomasse von 11–12 t Trockensubstanz pro Hektare und eine Jahres-Primärproduktion von 10 t/ha TS ist ein guter Richtwert für Wiesen [33].

8.2.1.2 Biomasse und Jahresproduktion eines Waldes:

Die Bestimmung der Biomasse erfolgt, nach dem Fällen einer repräsentativen Stichprobe von Bäumen, durch Wägen sämtlicher oberirdischen und unterirdischen Teile und durch Ermittlung ihres Trockengewichtes. Die Jahresproduktion ist gleich dem Zuwachs der Gesamtbiomasse im Jahresverlauf, genutzter Holzertrag inbegriffen. Die Bestimmung erfolgt an der Stichprobe gefällter Bäume durch Ernten der Blätter, der Früchte und einjährigen Zweige, durch Ausmessen der letzten Jahresringe an Ästen und Stämmen und durch Umrechnung auf Holzzuwachs, und schliesslich durch Ausmessen und Berechnung des Rindenzuwachses.

An zahlreichen Waldbeständen ausgeführte Erhebungen dieser Art erlaubten, eine Beziehung zwischen Stammdurchmesser auf Brusthöhe (ein übliches Förstermass) und der oberirdischen Biomasse eines Baumes aufzustellen. Biomasse und Biomassenzuwachs eines Waldbestandes lassen sich dann durch die wenig aufwendige Ausmessung der Stammdurchmesser aller Bäume von Jahr zu Jahr abschätzen. Nach Berücksichtigung, dass das Wurzelwerk 20% der oberirdischen Biomasse darstellt [70], konnte die Biomasse eines 135- bis 155jährigen mitteleuropäischen Buchenbestandes auf rund 450 Tonnen Trockensubstanz pro Hektare und seine Jahresproduktion auf rund 15 Tonnen/ha TS geschätzt werden [32]. Im Mittel beträgt die Biomasse von Laubwäldern der gemässigten Zone 300 t/ha und ihre Jahresproduktion 12 t/ha. Die Biomasse tropischer Regenwälder beträgt im Mittel 450 t/ha und ihre jährliche Produktivität 22 t/ha mit Extremwerten von 80 t/ha.

8.2.1.3 Produktivität und Biomasse der gesamten Biosphäre:

Aus allen bis anhin gewonnenen Daten berechneten LIETH & WHITTAKER [70] für das Festland eine jährliche Netto-Primärproduktivität von 117 Mrd. t TS. Für die Ozeane schätzen sie die Jahresproduktion auf 55 Mrd. t TS. Andere Autoren geben etwas höhere, andere wiederum etwas tiefere Werte an [107]. Die jährliche Produktivität der Biosphäre dürfte in der Grössenordnung von 170 Mrd. Tonnen Trockensubstanz liegen.

Die Weltbiomasse wird auf 2100–2200 Mrd. t TS geschätzt [107], die Biomasse der Wälder auf 1700 Mrd. t, diejenige der Tiere auf rund 2 Mrd. t TS und die der Menschheit auf 0,1 Mrd. t TS.

8.2.2 Der Mensch kann nicht beliebig viel Bioproduktion nutzen

Nur einige Prozente der Weltproduktion werden vom Menschen als Nahrung, Tierfutter und Holz genutzt: Getreide 2 Mrd. t, Gemüse, Früchte, Öl, Knollen 1,4 Mrd. t,

Fleisch, Fisch, Milch, Eier 0,6 Mrd. t (was etwa 6 Mrd. t pflanzlichem Tierfutter entspricht), Holz 2 Mrd. t [149]. Sämtliche Daten über den menschlichen Konsum werden als Frischgewicht angegeben. Dieses besteht im Mittel aus 50% Trockensubstanz.

Die Biosphäre produziert viel mehr als der vom Menschen genutzte Anteil. Dieser Anteil kann aber mit Rücksicht auf den Wasserhaushalt, Landschaften und den Bedarf aller übrigen Lebewesen an Nahrung und Lebensraum nicht beliebig gesteigert werden. Schon heute schwinden die natürlichen Ressourcen der Biosphäre infolge Überfischung der Ozeane, Zerstörung der Tropenwälder, Überweidung zahlreicher Landflächen, Übernutzung von Grundwasservorkommen, Überbauung von Grünflächen. Dazu gesellt sich die zunehmende Verschmutzung sämtlicher Lebensbereiche.

8.3 Woher stammt der Luftsauerstoff?

Die jährlich von sämtlichen Pflanzen der Biosphäre erzeugten 170 Mrd. t Biomasse entsprechen einer Freisetzung von rund 200 Mrd. t Sauerstoff. Erhöht dies den Sauerstoffgehalt der Atmosphäre? Sind Urwälder die Lungen der Welt? Entscheidend ist, dass die produzierte Pflanzensubstanz sämtlicher Ökosysteme entweder schon im gleichen Jahr oder mit einigen Jahren Verzögerung als Laubstreu, Fallholz, Brennholz, abgestorbene Gräser und Kräuter, als tote Algen und als Nahrung für Mensch und Tier unter Sauerstoffverbrauch wieder abgebaut wird. Dabei wird genau gleich viel Sauerstoff verbraucht, wie bei der Photosynthese freigesetzt wurde. Die Pflanzen setzen im Jahr $\frac{1}{6000}$ der O_2 -Reserven der Atmosphäre um: Freisetzung durch Photosynthese und Verbrauch beim Abbau. Dies erhöht den Sauerstoffgehalt der Luft nicht. Desgleichen erhöhen Abbau oder Verbrennung von Biomasse den CO_2 -Gehalt der Atmosphäre nicht. Das beim Abbau entstehende CO_2 wird von den Pflanzen gleich wieder assimiliert, gemäss *Abbildung 1*.

Grüne Pflanzen hinterlassen in der Atmosphäre erst dann Sauerstoff, wenn sie nach Einschluss in Sedimenten, beispielsweise im Schlamm von Mooren, Seen und Ozeanen, fossilisiert («versteinert») werden und deshalb nicht abgebaut werden können. Im Bielersee werden jährlich 7000 t Algenbiomasse (= 2500 t C) ins Sediment eingelagert. (s. *Tabelle 10* unter 10.6.3.). Nach MÜLLER [77] sedimentieren jährlich total 3000 t organischer C. Damit überlässt der Bielersee der Atmosphäre im Jahr rund 10 000 t Sauerstoff. Durch Sedimentation von 40–50 Mio. t organischem Kohlenstoff in Ozeanen und Festlandbecken [107] könnten jährlich 150 Mio. t Sauerstoff in der Atmosphäre verbleiben. Dieser Gewinn wird mehr als wettgemacht durch Verbrennung fossiler Brennstoffe, welche im Jahr >20 Mrd. t Sauerstoff verbrauchen und ähnlich viel treibhausaktives CO_2 freisetzen [124].

Die Fossilisierung riesiger Mengen von grünen Pflanzen im Laufe von >2 Mrd. Jahren Erdgeschichte ist der Ursprung einerseits der heutigen atmosphärischen O_2 -Reserven von $1,2 \cdot 10^{15}$ t und andererseits sämtlicher Vorkommen von fossilen Brennstoffen, wie Kohle, Erdöl, Erdgas in der Erdkruste.

8.4 Der Wirkungsgrad der Primärproduktion

Zur Bildung von 1 Gramm pflanzlicher Biomasse sind 3.74 kcal oder 15,65 kJ erforderlich. Diese Energie stammt von der Sonne, wird von den Pflanzen als Licht aufgefangen und bei der Chlorophyllassimilation in die neugebildete Biomasse eingebaut. Biomasse ist der wichtigste Energieträger für alle Lebensvorgänge der Pflanzen, Tiere und Menschen.

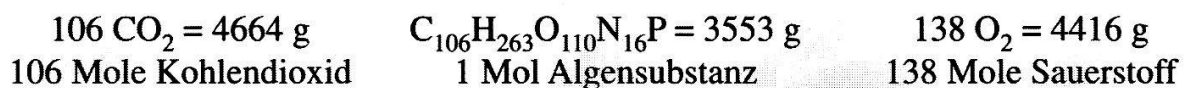
In den 170 Mrd. Tonnen jährlich produzierter Biomasse der Welt sind rund $3 \cdot 10^{18}$ kJ ursprünglicher Sonnenenergie gespeichert. Dies entspricht dem Energiegehalt von 75 Mrd. t Erdöl (jährlicher Verbrauch etwa 3 Mrd. t). Jedes Jahr erreichen etwa $2,7 \cdot 10^{21}$ kJ Sonnenenergie die Erdoberfläche, was dem Energiegehalt von 65 000 Mrd. t Erdöl entspricht. Die von der globalen Nettoproduktion genutzte Sonnenenergie beträgt somit nur 0,1% des die Erdoberfläche erreichenden Sonnenlichtes. Der Wirkungsgrad der Bruttoproduktion liegt bei etwa 0,2%. Davon werden 50% von den Pflanzen gleich wieder veratmet. In Wäldern und Wiesen ist der Wirkungsgrad rund 10mal höher.

9. Die Messung der Algenproduktion von Seen

Die Messung der Algenproduktion eines Sees gibt Auskunft über die Nahrungsressourcen für Fische und ihr Futter, meist Kleinkrebse des tierischen Planktons: In algenarmen und daher wenig produktiven Seen sind die Erträge an planktonfressenden Fischen gering. Ferner dienen Angaben über die Primärproduktion eines Sees der Beurteilung seiner Stoffwechselintensität, das heisst seines Trophiegrades. Die «Gesundheit» eines Sees ist von der Menge der jährlich produzierten Algen abhängig. Bei zu hoher Produktion wird ein See krank (s. 2.4.3).

Im Unterschied zu Landökosystemen können im See die Algenbiomasse und die Primärproduktion nicht durch Ernten und Wägen bestimmt werden. Die Algenbiomasse wird durch Auszählen ermittelt (s. 7.1), die Primärproduktion durch Messung entweder des von den Algen aufgenommenen Kohlenstoffs oder des von ihnen abgegebenen Sauerstoffs.

Gemäss Assimilationsgleichung (6) unter 5.2.4 werden zur Synthese von 3553 g Algenbiomasse 4664 g CO_2 aufgenommen und 4416 g O_2 abgegeben. Die Zahlen entsprechen den Molekulargewichten der 3 Komponenten der Gleichung, wobei 1 Mol = Molekulargewicht in Gramm.



Dies ergibt folgende Verhältnisse:

- Zur Synthese von 1 g Algenbiomasse TS werden 1,31 g CO_2 aufgenommen und 1,24 g O_2 abgegeben.
- Bei der Assimilation von 1 g Kohlenstoff werden 2,8 g Algentrockensubstanz gebildet und 3,47 g Sauerstoff freigesetzt.
- Der Abgabe von 1 g Sauerstoff entspricht die Assimilation von 0,288 g Kohlenstoff.