

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

Artikel: Ökologie des Bielersees
Autor: Tschumi, Pierre-André
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: 13.03.2026

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

PIERRE-ANDRÉ TSCHUMI*

Ökologie des Bielersees

Inhaltsverzeichnis

1.	Vorwort	60
1.1	Achtzehn Jahre Gewässerökologie am Bielersee	60
1.2	Wozu solche Forschungen?	60
1.3	Was will diese Schrift und was nicht?	61
1.4	Verdankungen	61
2.	Einleitung	62
2.1	Was ist Ökologie?	62
2.2	Wie funktioniert ein Ökosystem?	62
2.3	Die Besonderheiten eines See-Ökosystems	64
2.3.1	Wasser und Licht	65
2.3.2	Temperaturschichtung im Sommerhalbjahr	65
2.3.3	Durchmischung im Winterhalbjahr	65
2.3.4	Die Organismen	66
2.3.5	Photosynthese oben	66
2.3.6	Abbau von Algen oben und unten	66
2.3.7	Nährstoffkreisläufe	66
2.3.8	Der Sauerstoffhaushalt eines Sees	67
2.4	Seen können krank werden	67
2.4.1	Phosphor beschränkte ursprünglich die Algenvermehrung	67
2.4.2	Gesunde Seen	67
2.4.3	Kranke Seen	68
2.4.4	Der Mensch als Verursacher der Seekrankheit	68
2.4.4.1	Wohnbevölkerung	68
2.4.4.2	Landwirtschaft	69
2.4.4.3	Wasch- und Reinigungsmittel	69
2.5	Natürliche Eutrophierung und Verlandung von Seen	69
2.6	Gewässerschutz, Ziele und Realität	70
3.	Das Untersuchungsgebiet	71
3.1	Der Bielersee und die Gewässer seines Einzugsgebietes	71
3.2	Der grosse Eingriff von 1878	73
4.	Die physikalischen Umweltbedingungen im See	74
4.1	Licht	74
4.1.1	Die Globalstrahlung	74
4.1.2	Das Licht unter Wasser	76
4.2	Die Wassertemperatur	78

* Adresse des Autors: PIERRE-ANDRÉ TSCHUMI, Lindenweid 9, Grächwil, CH-3045 Meikirch

5.	Die chemischen Umweltbedingungen im See	80
5.1	Sauerstoff	81
5.1.1	Messung der O ₂ -Konzentration mit der Winkler-Methode	81
5.1.2	Die Sauerstoffkonzentrationen im Jahresverlauf	82
5.1.3	Abnahme des Sauerstoffgehaltes als Indikator des Seestoffwechsels	85
5.1.3.1	Der Jahresverlauf der O ₂ -Abnahme unter 1 m ² Seeoberfläche	86
5.1.3.2	Der Sauerstoffverlust pro Tag und m ²	87
5.1.3.3	Die Sauerstoffzehrung von 1971 bis 1988	89
5.2	Die anorganischen Nährstoffe	89
5.2.1	Kohlenstoff: Bedeutung, Vorkommen und Herkunft	89
5.2.1.1	Fliessgleichgewichte zwischen den anorganischen C-Verbindungen	90
5.2.1.2	Wie lässt sich die Konzentration des anorganischen C messen?	91
5.2.1.3	Algen verfrachten Kohlenstoff ins Tiefenwasser	91
5.2.2	Phosphor	92
5.2.2.1	Bedeutung, Vorkommen und Herkunft	92
5.2.2.2	Wie werden Phosphatkonzentrationen gemessen?	93
5.2.2.3	Das Plankton verfrachtet Phosphor in die Tiefe	93
5.2.2.4	Das Seesediment als Phosphatfalle	94
5.2.2.5	Die Belastung des Bielersees durch Phosphor	94
5.2.2.6	Die Belastbarkeit eines Sees durch Phosphor	95
5.2.2.7	Eine summarische Phosphorbilanz für den Bielersee um 1974.	96
5.2.3	Stickstoff	96
5.2.3.1	Bedeutung, Vorkommen und Herkunft	96
5.2.3.2	Wie werden Nitratkonzentrationen gemessen?	97
5.2.3.3	Auch Stickstoff wird vom Plankton ins Tiefenwasser verfrachtet, aber ...	97
5.2.4	Eine Assimilationsgleichung mit Kohlenstoff, Stickstoff und Phosphor	99
6.	Die Algen: Bedeutung und Formenvielfalt	100
6.1	Was sind Algen, und was tun sie?	100
6.2	Die Algen der Freiwasserzone	101
6.3	Beispiele für Bielersee-Algen	101
6.4	Wie Algen zu rasches Absinken verhindern	105
6.5	Aber sie sinken doch ab, und viele werden schon vorher zersetzt	106
6.6	Algenblüten	106
6.7	Algengifte	107
7.	Wie viele und wieviel Algen leben im See?	108
7.1	Die Bestimmung der Algendichte und -Biomasse durch Auszählen	108
7.1.1	So zählt man Algen aus	108
7.1.2	Wie man zur Biomasse kommt	109
7.1.3	Wozu die ganze Auszählarbeit?	109
7.2	Algendichte, Biomasse und Anteil der Klassen im Jahr 1973	109
7.2.1	Die Algendichte am 17. August 1973	110
7.2.2	Die Algenbiomasse am 17. August 1973	110
7.2.3	Die Algenbiomasse des ganzen Sees am 17. August 1973	112
7.2.4	Die Algenbiomasse im Verlauf des Jahres 1973	112
7.2.5	Die Häufigkeit der Algenklassen im Verlaufe des Jahres 1973	115
7.3	Algendichte, Biomasse und Anteil der Klassen im Jahr 1983	115
7.3.1	Ähnlichkeiten mit dem Jahr 1973	117
7.3.2	Unterschiede zum Jahr 1973	117
7.3.3	Algenbiomasse und Phosphatkonzentrationen im Jahr 1983	119
7.4	Die Chlorophyllkonzentration als Indikator der Algenbiomasse	120
7.4.1	Chlorophyll-Messungen statt Auszählen?	120
7.4.2	Wie wird der Chlorophyllgehalt einer Wasserprobe gemessen?	120

7.4.3	Die Korrelation zwischen Algenbiomasse und Chlorophyllkonzentration	121
7.4.3.1	Ein Vergleich von Jahresabläufen	121
7.4.3.2	Etwas Statistik zum besseren Verständnis von <i>Abbildung 23</i>	122
7.4.3.3	Die Güte der Übereinstimmung zwischen Chlorophyll und Biomasse	122
7.4.3.4	Sind Chlorophyllwerte wirklich gute Indikatoren der Biomasse?	123
8.	Die Primärproduktion: Allgemeines	123
8.1	Definitionen in diesem Kapitel verwendeter Begriffe	123
8.2	Biomasse und Produktivität verschiedener Landökosysteme und der Biosphäre	124
8.2.1	Das Internationale Biologische Programm	124
8.2.1.1	Phytomasse und Jahresproduktion einer Wiese	125
8.2.1.2	Biomasse und Jahresproduktion eines Waldes	125
8.2.1.3	Produktivität und Biomasse der gesamten Biosphäre	125
8.2.2	Der Mensch kann nicht beliebig viel Bioproduktion nutzen	125
8.3	Woher stammt der Luftsauerstoff?	126
8.4	Der Wirkungsgrad der Primärproduktion	127
9.	Die Messung der Algenproduktion von Seen	127
9.1	Die C-14-Methode	128
9.1.1	Prinzip der Methode	128
9.2	Die Sauerstoffmethode	128
9.2.1	Prinzip der Methode	128
9.2.2	Ausführung der Messung	129
9.2.3	Die Präzision der Sauerstoffmethode	130
10.	Die Produktion von Algen im Bielersee	131
10.1	Erklärung des Klarwasserstadiums	131
10.1.1	Ziel und Hauptergebnis des Versuchs vom 25. Juli 1978	131
10.1.2	Durchführung des Versuchs	132
10.1.3	Tabellarische und grafische Darstellung der Ergebnisse	132
10.1.4	NP, R und BP unter dem m ² bis in die Kompensationstiefe	134
10.2	Ein Vergleich der O ₂ - und ¹⁴ C-Methoden	135
10.2.1	Ziel und Hauptergebnis des Versuchs vom 4. Juni 1985	135
10.2.2	Durchführung und Präzision des Versuchs	135
10.2.3	Grafische Darstellung der Ergebnisse	136
10.2.4	Die Algenproduktion im Verlauf des ganzen Jahres 1985	137
10.3	Wie gut zeigt der Chlorophyllgehalt des Wassers die Algenproduktion an?	138
10.4	Die letzte Hürde	138
10.4.1	Produktionsmessungen müssen extrapoliert werden. Aber wie?	138
10.4.2	Algen nutzen das Licht morgens und abends besser als am Mittag	139
10.4.3	Der empirische Ansatz von Peter Friedli	139
10.4.4	Der mathematische Ansatz von Bruno Bangerter	140
10.4.4.1	Die Extrapolation der Bruttoproduktion auf den Tag	140
10.4.4.2	Die Extrapolation der Bruttoproduktion auf das Jahr	142
10.4.4.3	Die Extrapolation der Nettoproduktion auf das Jahr	142
10.5	Die Algenproduktion zwischen 1973 und 1988	143
10.5.1	Geringere Abnahme der Algenproduktion als erwartet	143
10.5.2	Ein Minimalprogramm zur Beurteilung der Bioproduktivität des Sees	144
10.6	Die Bedeutung der Algenproduktion für den Bielersee	145
10.6.1	Die Beurteilung des Seestoffwechsels	145
10.6.2	Eine Ganzjahresbilanz	146
10.6.3	Eine Bilanz der Stagnationsperiode	146
10.6.4	Hauptergebnisse der Messung der Algenproduktion	147

11.	Das tierische Plankton: Bedeutung und Formen	147
11.1	Was ist Zooplankton, und was bedeutet es für den See?	147
11.2	Eine Übersicht über die Zooplankter des Bielersees	148
11.2.1	Stamm: Urtierchen, Protozoen	148
11.2.2	Stamm: Rundwürmer, Nemathelminthes	148
11.2.2.1	Klasse: Rädertierchen, Rotatoria	148
11.2.3	Stamm: Gliederfüssler, Arthropoda	150
11.2.3.1	Gruppe: Höhere Krebse, Malacostraca	152
11.2.3.2	Gruppe: Wasserflöhe, Cladoceren	152
11.2.3.3	Gruppe: Ruderfusskrebse, Copepoda	153
12.	Wie viele und wieviel Zooplanktier leben im See?	154
12.1	Wie wird die Individuendichte des tierischen Planktons ermittelt?	154
12.2	Wie wird die Biomasse des tierischen Planktons ermittelt?	155
12.3	Das Krebsplankton der Jahre 1974 und 1975	155
12.3.1	Geringe Winterbestände und 3 Massenvermehrungen im Sommer	155
12.3.2	Erklärungen für die 3 Massenvermehrungen	157
12.3.2.1	Die Massenvermehrung von <i>Cyclops vicinus</i>	157
12.3.2.2	Die Vermehrung der Wasserflöhe und die Überweidung der Algen	158
12.3.2.3	Die Massenvermehrung von <i>Acanthocyclops</i>	159
12.3.2.4	Und die andern Krebsplankter der Jahre 1974/75?	160
12.4	Die Crustaceen des Jahres 1978	160
12.5	Die Crustaceen der Jahre 1987 und 1988	161
13.	Die Produktion von Zooplankton	161
13.1	Die Bestimmung der Produktion aus Vermehrung und Wachstum	162
13.2	Die Bestimmung der Produktion von Krebsplankton aus seiner Frassleistung	162
13.3	Zooplankton, Nahrungsketten und ökologische Wechselwirkungen	163
14.	Ein unbeliebter Algenkonsument: Die Wandermuschel	163
14.1	Die Invasion der Seen Europas	163
14.2	Vom Ei zur Jungmuschel	164
14.3	Warum die Dreikantmuscheln unbeliebt sind	165
14.4	Hauptergebnisse unserer Untersuchungen	165
15.	Der Ablauf einer Nahrungskette im See	166
15.1	Algen → Zooplankton → Fische	166
15.2	Was fressen denn Fische überhaupt?	167
15.2.1	Die Nahrung von Jungfischen	167
15.2.2	Die Nahrung adulter Felchen	168
15.2.3	Die Nahrung adulter Rotaugen	169
15.2.4	Die Nahrung der Egli	170
15.2.5	Die Nahrung der Trüschchen	171
15.3	Können trophische Ebenen übernutzt werden?	172
15.3.1	Was bedeutet Übernutzung?	172
15.3.2	Die Übernutzung der Felchen im Thunersee	172
15.3.3	Die Übernutzung anderer Arten durch den Menschen	173
16.	Messungen und Hochrechnungen unter der Lupe	174
16.1	Temperatur	174
16.2	Sauerstoff	175
16.2.1	Konzentrationen in verschiedenen Tiefen	175
16.2.2	Der Sauerstoffgehalt unter dem m ² Seeoberfläche	176
16.3	Phosphat und Nitrat	176

16.4	Die Inhomogenität des Bielersees bezüglich Herkunft seines Wassers	177
16.5	Die Chlorophyllkonzentrationen an 15 Probestellen	178
16.6	Algenbiomassen und Primärproduktion	179
16.6.1	Die Algenbiomassen bei Tüscherz und Neuenstadt	179
16.6.2	Gilt die Algenproduktion von Tüscherz für den ganzen See?	180
16.6.3	Gilt die bei Tüscherz ermittelte Zooplanktonproduktion für den ganzen See?	181
16.7	Und hätten wir einen Tag früher oder später gemessen?	181
17.	Die Wandlungen des Bielersees nach 1878	183
17.1	Sporadische Befunde aus der ersten Hälfte des Jahrhunderts	183
17.2	Wandlungen des Krebsplanktons	184
17.3	Die Entwicklung des Sees in der zweiten Jahrhunderthälfte	184
17.3.1	Die Veränderungen des Sees im Überblick	184
17.3.2	Der Rückgang der Phosphatkonzentrationen im Detail	185
17.3.3	Die Algenbiomasse von 1973 bis 1988 und von Monat zu Monat	186
17.3.4	Der Sauerstoffgehalt des Hypolimnions von 25 bis 70 m	187
17.3.5	Die Sauerstoffkonzentrationen in 30 bis 70 m Tiefe am Ende der Stagnation	189
17.3.6	Bielerseeuntersuchungen nach 1988	189
17.3.6.1	Weitere Abnahme der Phosphorgehalte	190
17.3.6.2	Die Nitratzirkulationswerte erreichten 1991 ihren Höhepunkt mit 1,8 mg/l N	190
17.3.6.3	Die Sauerstoffkonzentrationen des Tiefenwassers: immer noch kritisch	190
17.3.6.4	Die Algenbiomassen entsprachen den Erwartungen noch weniger als der Sauerstoff	191
17.3.6.5	Die Makrophyten (Laichkräuter und andere grössere Wasserpflanzen) sind gute Indikatoren	191
17.3.6.6	Ein Blick auf andere Schweizer Seen	191
18.	Literaturverzeichnis*	192

* Im Literaturverzeichnis sind die Einträge nach Autoren alphabetisch geordnet und fortlaufend in eckigen Klammern numeriert. Im Text verweisen Zahlen in eckigen Klammern auf die entsprechenden Literaturangaben.

1. Vorwort

Seen sind mit Süsswasser gefüllte Becken, schöne, erholsame und wichtige Landschaftselemente. In ihnen lässt sich baden, auf ihnen mit Booten herumfahren, aus ihnen werden Fische gefangen, begehrte Speise. In Seen leben und vermehren sich auch Organismen, von denen die Fische leben, unter andern das tierische Plankton und dessen Nahrung, die Algen. Innerhalb der Lebensgemeinschaft eines Sees sowie zwischen den Lebewesen und ihrer nichtlebenden Umgebung herrschen komplexe Wechselwirkungen. Deshalb sind Seen dankbare Forschungsobjekte für Ökologen. Von 1970 bis 1988 haben wir am Bielersee ökologische Forschung betrieben. Darüber wird im folgenden die Rede sein.

1.1 Achtzehn Jahre Gewässerökologie am Bielersee

Diese Arbeit berichtet über die am Bielersee durchgeführten Untersuchungen der ehemaligen Gruppe Hydrobiologie, Abteilung Ökologie (Leitung: der Autor) des Zoologischen Instituts der Universität Bern. Bis 1981 beteiligte sich die Gruppe Umweltchemie (Leitung PROF. PAUL SCHINDLER) des Physikalisch-Chemischen Instituts der Universität Bern am Nationalfonds-Projekt. Unsere Ergebnisse, vereinzelt Untersuchungen aus der ersten Jahrhunderthälfte – SCHNEIDER 1904 [102], LOUIS 1922 [71], ROBERT 1924 [92], THIÉBAUD & GROSJEAN 1935 [120], MINDER 1936 [74], THIÉBAUD 1953 [118], THOMAS 1953 [121] – und die auf 1959 zurückreichenden chemischen und biologischen Daten des Gewässerschutzlaboratoriums des Kantons Bern (DR. H. ZSCHALER, DR. W. NEF; DR. U. OCHSENBEIN, DR. M. ZEH) erlauben, den ökologischen Wandel des Sees nach 1878, dem Jahr der Einleitung der Aare bei Hagneck in den Bielersee, bis heute zu rekonstruieren.

1.2 Wozu solche Forschungen?

Vor Aufnahme der Seearbeiten hatten wir uns viel mit Umweltproblemen befasst, mit dem Wachstum der Erdbevölkerung, der Übernutzung und Verschmutzung von Luft, Wasser, Böden, Landschaften und Organismen, der Gefährdung und Zerstörung von Lebensräumen und Arten, den Ursachen und absehbaren Folgen der sich verschlechternden Umweltqualität. Damit erwachte das Interesse an der Ökologie als naturwissenschaftliche Disziplin.

Zum Verständnis von Ökologie und Umweltproblemen ist Erfahrung im Feld nötig. Wir erwarben diese am Bielersee, einem bisher wenig untersuchten, vom Menschen beeinflussten, aber doch weitgehend von natürlichen Gesetzmäßigkeiten geprägten Ökosystem. Wir lernten die Arbeits- und Denkweise der Ökologie kennen sowie die Funktion ökologischer Systeme und ihre Beeinflussbarkeit durch Menschen. Während 18 Jahren verfolgten wir die mittelfristige Entwicklung des Seezustandes und die

Auswirkungen von Sanierungsmassnahmen. Mit eigener Erfahrung und angemessener Ausrüstung konnten wir, in Zusammenarbeit mit meinem Kollegen JÜRGEN ZETTEL, eine Ausbildung in Ökologie, insbesondere Gewässerökologie, Bodenökologie und Umweltwissenschaften [124], anbieten.

1.3 Was will diese Schrift und was nicht?

Sie ist eine Synthese der Bielersee-Arbeiten unserer ehemaligen Arbeitsgruppe und derjenigen meines Kollegen PAUL SCHINDLER. Sie bezieht sich auf heute schwer zugängliche und nicht reproduzierbare Ergebnisse (Lizentiatsarbeiten, Dissertationen, Publikationen) des Zeitraums 1971–1988 und zeigt an ihnen ökologische Zusammenhänge und Wechselwirkungen auf. Sie erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit und will nicht den jüngsten Stand der Limnologie, der Erforschung der Binnengewässer, darstellen. Die zitierte Literatur hat meist Bezug zum Bielersee und zur Zeit, in der wir forschten. Sie richtet sich an meine ehemaligen Mitarbeiter und Fachkollegen, aber auch an Nichtspezialisten, für die eine elementare und ausführliche Einleitung, Bevorzugung deutscher Namen und Ausdrücke, beabsichtigte Wiederholungen und Umschreibungen chemischer Symbole bestimmt sind. Deshalb sind Kenntnisse in Biologie und ihren Hilfswissenschaften nützlich, aber nicht unabdingbar. Detaillierte Beschreibung einzelner Methoden und Versuche sowie Bezüge auf Chemie, Physik und Mathematik veranschaulichen die Vielseitigkeit und Arbeitsweise der Seenforschung. Die elementaren einführenden Abschnitte, mit Ausblicken auf globale Probleme, bilden den Rahmen, in welchem unsere Ergebnisse eingefügt sind.

1.4 Verdankungen

Unsere Arbeiten wurden vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung unterstützt, ferner von der SEVA, vom Seewasserwerk Biel (damaliger Direktor ERNST RENZ †), welches für eines unserer Forschungsboote aufkam, und von der Stiftung zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung an der Universität Bern. Kollegial wurden wir durch PROF. DR. HEINZ AMBÜHL und Mitarbeitern, EAWAG Dübendorf, sowie durch DR. W. NEF und DR. H. ZSCHALER vom Laboratorium für Gewässerschutz des Kantons Bern beraten. Dem Fischereiinspektorat des Kantons Bern (DR. P. FRIEDLI, DR. J. V. ORELLI, DR. T. VUILLE) verdanken wir zahlreiche Anregungen und Daten zur Fangstatistik, und die Herren U. OCHSENBEIN und M. ZEH sowie Frau D. ZBÄREN vom Kantonalen Gewässerschutzlaboratorium stellten mir ihre neuesten Daten zur Verfügung. «Im Feld» halfen uns alle Berufsfischer des Bielersees (die Herren Martin, Pilloud, Dasen, Solcà), Thunersees und Brienzersees, aus deren Fängen wir hunderte von Fischen gewinnen und untersuchen konnten. In kritischen Lagen nahmen wir gerne die Hilfe von ERWIN ZAUGG, damals Leiter der Bielersee-Polizei, in Anspruch. Das Schiffsamt des Kantons Bern kam uns in mancher Hinsicht entgegen.

Nur der volle Einsatz aller meiner Mitarbeiterinnen und Mitarbeiter – Laboranten, Lizentianden und Doktoranden (beiden Geschlechts) – sowie unserer Sekretärin, Frau L. Freiburghaus, ermöglichte die Durchführung des umfangreichen Projektes. Ihnen danke ich ganz besonders. Ihre Beiträge werden in den einschlägigen Kapiteln gewürdigt.

2. Einleitung

2.1 Was ist Ökologie?

Ökologie ist die Wissenschaft von den Beziehungen der Organismen zueinander und zu ihrer Umwelt. Sie ging ursprünglich aus der Biologie hervor, ist heute multidisziplinär (Biologie, Chemie, Physik, Geographie, Meteorologie, Ökonomie usw.). Auch der Mensch mit seinen biologischen, wissenschaftlichen, technologischen, wirtschaftlichen und kulturellen Aspekten ist Objekt der Ökologie, als gewichtiger Partner in zahlreichen Ökosystemen, aber auch als Hauptverursacher von Umweltschäden. Zu ihrer Behebung oder Verhütung müssen die Funktionsweise von Ökosystemen und die darin herrschenden Gesetzmäßigkeiten bekannt sein.

2.2 Wie funktioniert ein Ökosystem?

Abbildung 1 stellt das Grundkonzept der Ökologie und dieser Arbeit dar.

Im Mittelpunkt der Ökologie steht das Ökosystem, bestehend aus einer Lebensgemeinschaft (Biozönose) von Mikroorganismen, Pflanzen, Tieren und Menschen, und aus den nichtlebenden Teilen des Raumes, dem Biotop¹, wie Luft, Wasser, Gestein und Böden. Beispiele von Ökosystemen sind Wälder, Flüsse, Seen, Sümpfe, Meere, Savannen oder noch vom Menschen besiedelte und bewirtschaftete Gebiete.

Sämtliche Ökosysteme leben dank den grünen Pflanzen, welche mit anorganischer Nahrung allein auskommen (autotroph): Aus Kohlendioxid (CO₂), Wasser (H₂O) und Mineralsalzen (Nitrat, Phosphat, Sulfat usw.) bauen sie durch Photosynthese im Blattgrün, mit Hilfe von Licht, energiereiche pflanzliche Substanz auf: Bio- bzw. Phytomasse. Sie sind die wichtigsten Produzenten (genauer Primärproduzenten, auf *Abbildung 1* als grünes Rechteck dargestellt) des Systems. Biomasse (organismische Substanz) dient allen übrigen (heterotrophen) Lebewesen als Nahrung: den Pflanzenfressern (Konsumenten 1. Ordnung: oranges Rechteck), den Fleischfressern (Konsumenten 2. Ordnung: rotes Rechteck), und allen Organismen, die sich von organischen Abfällen (Laubstreu, Kot, Leichen usw.) ernähren (Zerleger, wie Bakterien, Pilze, Kleintiere: braunes Rechteck).

¹ Heute wird dieser Begriff meist für Gartenweiher, Teiche sowie natürliche Feucht- und Nassstandorte verwendet.

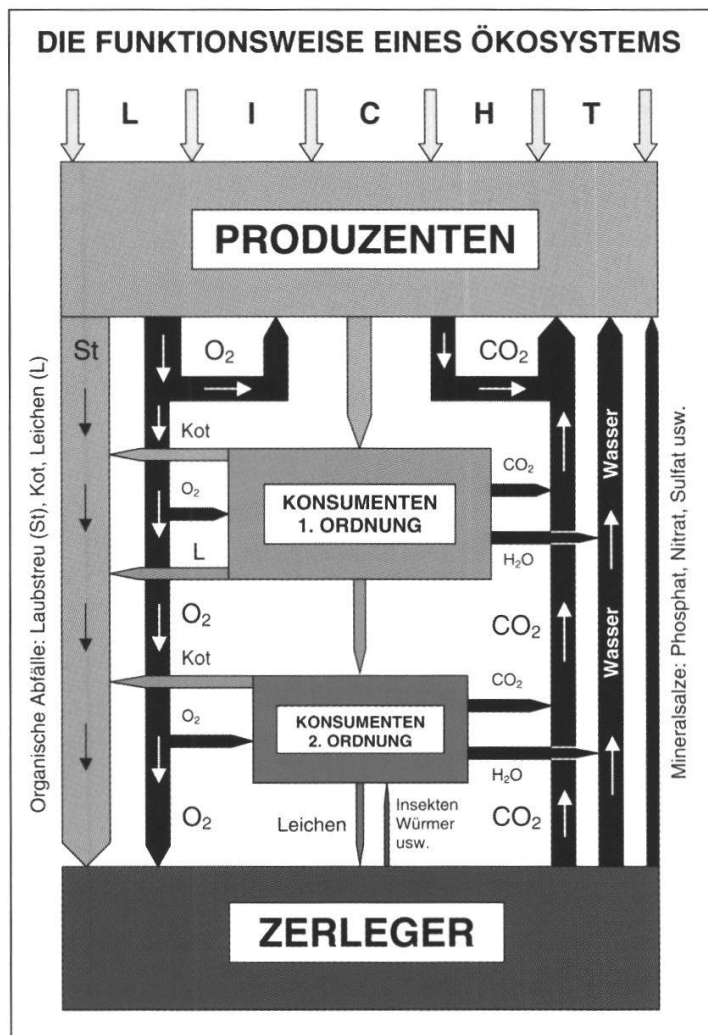


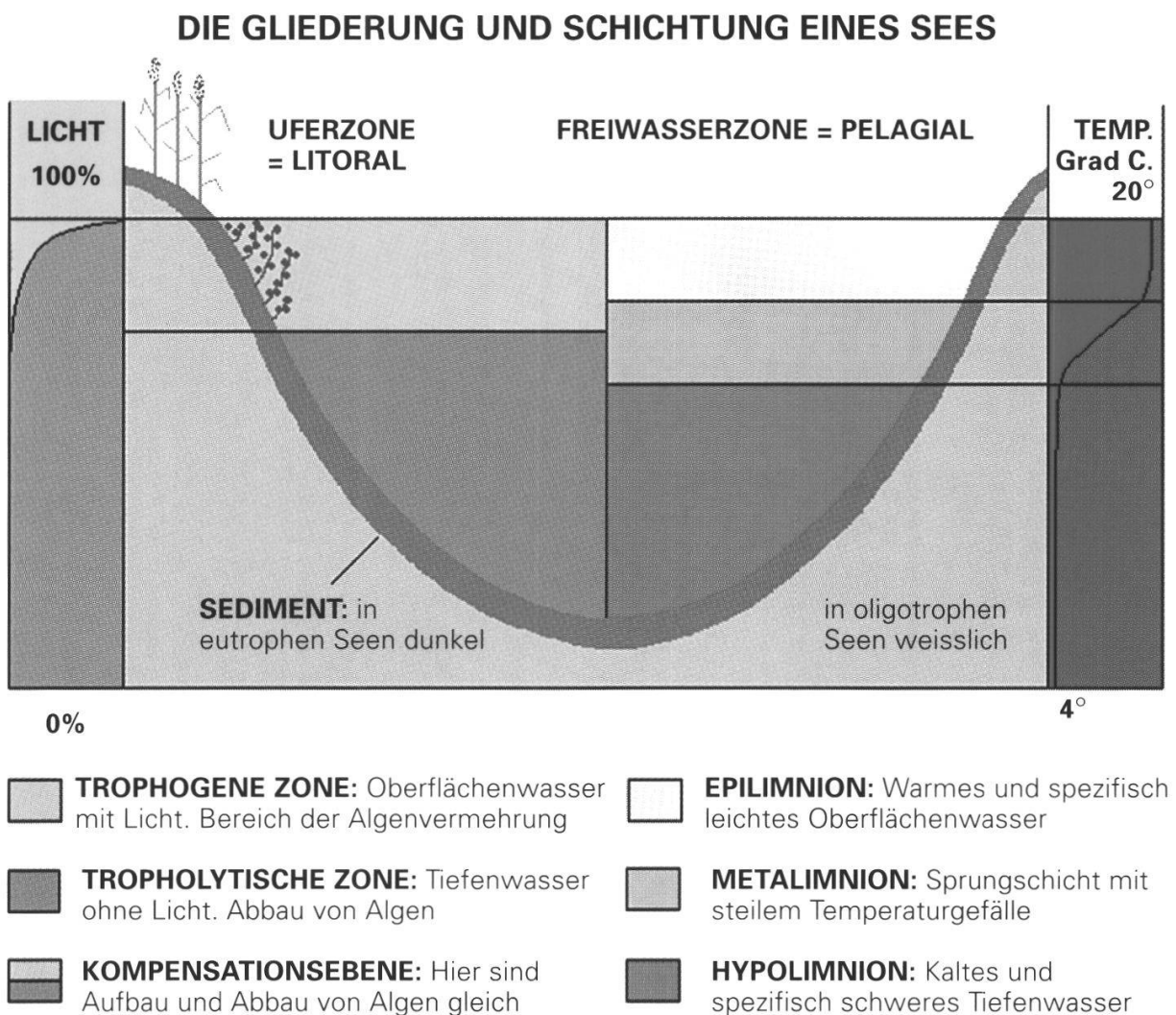
Abbildung 1: So funktionieren Ökosysteme wie Ozeane, Seen, Fließgewässer, Wälder, Wiesen usw. Erläuterungen unter 2.2.

Die rechteckigen Kästchen von *Abbildung 1* stellen die verschiedenen Organismenkategorien oder trophischen Ebenen dar. Sie werden durch Stoff- und Energieflüsse miteinander verbunden (Pfeile) und bilden mit diesen zusammen Nahrungsketten, entlang welchen energiereiche Biomasse (farbig) und energiearme anorganische Substanz (schwarz) von einer trophischen Ebene zur nächsten gelangt.

Sämtliche Produkte und Abfälle des Systems sind wiederverwertbar und werden wiederverwertet: Biomasse und organische Abfälle als Nahrung, der Sauerstoff aus der Photosynthese zum Atmen, das heisst zur «Verbrennung» organischer Stoffe zwecks Energiegewinnung in Zellen und Geweben; die Endprodukte der Atmung: CO_2 , H_2O und Mineralsalze, als Pflanzennährstoffe. So bilden sich Kreisläufe, ohne Akkumulation von Abfall im System, dies im Unterschied zur menschlichen Zivilisation.

2.3 Die Besonderheiten eines See-Ökosystems

Abbildung 2 zeigt, dass ein See horizontal gegliedert ist in einen Uferbereich (Litoral) und eine Freiwasserzone (Pelagial). Vertikal ergibt sich eine Gliederung, links in trophogene und tropholytische Zone gemäss Lichtintensität und Algenproduktion bzw. -abbau (Trophie), und rechts in Epilimnion und Hypolimnion gemäss Erwärmung des Oberflächenwassers infolge Lichtabsorption (Thermik). Diese Feststellungen werden im folgenden erläutert:



Temperaturschichtung nur im Sommer: **SOMMERSTAGNATION**. Bei Abkühlung des Epilimnions im Herbst und Winter durchmischen Wind und Wellen den ganzen See: **WINTERZIRKULATION** mit Luftsauerstoff-Eintrag, im Bielersee fast bis zur Sättigung.

Abbildung 2: Die Gliederung eines Sees nach Tiefe, Lichteinfall, Vegetation und Wassertemperatur. Die Temperaturschichtung (rechts) besteht nur im Sommerhalbjahr. Siehe 2.3.

2.3.1 Wasser und Licht

Lebensraum der Biozönose ist das Wasser, und Licht ist der Motor aller Lebensvorgänge und wichtiger physikalischer Prozesse im See. Auf die Seeoberfläche gelangt viel Lichtenergie, auf den Bielersee zum Beispiel im Jahresverlauf $1,4\text{--}1,5 \cdot 10^{14}$ kJ oder soviel, wie bei der Verbrennung von 5 Mio. t Kohle oder 3,6 Mio. t Erdöl freigesetzt würde. Damit liesse sich der ganze Wasserkörper von $1,2 \text{ km}^3$ theoretisch von 0°C auf 28°C erwärmen. Wasser absorbiert eindringendes Licht; im Frühling wurden, bei klarem Wasser, in 1 m Tiefe noch rund 60% und in 10 m Tiefe 1% der Oberflächenintensität gemessen. Im Sommer, wenn das Wasser durch Algen getrübt ist, können in 1 m Tiefe um die 35% und in 5 m Tiefe noch 1–2% der Oberflächenintensität verbleiben. In grösseren Tiefen eines Sees herrscht auch tagsüber Dunkelheit.

2.3.2 Temperaturschichtung im Sommerhalbjahr

Bei Zunahme der Sonnenscheindauer und Strahlungsintensität im Frühling absorbieren die obersten Wasserschichten immer mehr Licht und erwärmen sich. Da kein Licht in grössere Tiefen dringt, bleibt das Wasser dort auch im Hochsommer kalt, um $4\text{--}6^\circ\text{C}$. Kaltes Wasser ist spezifisch schwerer als warmes; daher schwimmt im See das erwärmte Oberflächenwasser, das Epilimnion, wie Öl auf dem schwereren Tiefenwasser, dem Hypolimnion. Die thermische Schichtung bleibt im Sommerhalbjahr trotz Wind und Wellen erhalten (Sommerstagnation). Das Wasser kann sich aber auch bei Stagnation bewegen:

PAUL NYDEGGER [80] und JÜRGEN V. ORELLI [84] konnten mit Driftkörpern im Sommer horizontale Strömungen des Epilimnions nachweisen, welche teils durch Zuflüsse, teils durch Erdrotation verursacht werden (*s. Abbildung 39*). Dies konnte NYDEGGER mit rotierenden Seemodellen veranschaulichen und bestätigen. Anhaltende Winde durchmischen ferner das Epilimnion und verfrachten Oberflächenwasser von einem Ufer zum gegenüberliegenden, was eine Sprungschichtneigung [83] und wirbelförmige Zirkulation bis ins tiefe Hypolimnion induziert, ersichtlich an kurzfristigen Erhöhungen des O_2 -Gehaltes von $1,7 \text{ mg/l}$ auf $>5 \text{ mg/l}$ in $71,5 \text{ m}$ Tiefe [81].

2.3.3 Durchmischung im Winterhalbjahr

Wenn sich im Herbst das Epilimnion infolge abnehmender Einstrahlung und kälterer Luftmassen abkühlt, erreicht es wieder gleiche Temperaturen wie das Tiefenwasser. Die thermische Schichtung besteht nicht mehr, und bei Wind wird der ganze Wasserkörper nicht zu tiefer Seen vollständig durchmischt. Wir nennen dies Winter-Vollzirkulation. Sie dauert bis zum nächsten Frühling und ist für den seeinternen Transport von Nährstoffen und Sauerstoff sehr wichtig. Im Verlauf der Winterzirkulation wird der ganze Wasserkörper des Sees abgekühlt unter Abgabe von viel Wärme an die Umgebung. Dies beeinflusst das lokale Klima und begünstigt den Weinbau am See.

2.3.4 Die Organismen

Die Primärproduzenten eines Sees sind mikroskopisch kleine Algen (pflanzliches Plankton = Phytoplankton) und die Laichkräuter der Ufervegetation. Wichtigste Primärkonsumenten sind Rädertierchen und kleinste Krebschen (tierisches Plankton = Zooplankton), ferner Wandermuscheln (Kap. 14) und einige Fische (s. 15.2). Das Plankton ist der freischwebende Teil der Lebensgemeinschaft, ohne oder mit beschränkter Eigenbewegung. Zu den Konsumenten höherer Ordnung gehören Fische, die sich vom Zooplankton oder andern Fischen ernähren. Zerleger sind Bakterien, Pilze und ein- bis mehrzellige kleinste Tierchen.

2.3.5 Photosynthese oben

Algen brauchen Licht zum Leben. Sie können sich daher nur in den obersten Wasserschichten vermehren, bestenfalls bis in Tiefen, wo noch 1% der Oberflächenstrahlung herrscht. Diese Schicht heisst trophogene Zone. Sie braucht nicht genau dieselbe Ausdehnung zu haben wie das Epilimnion.

2.3.6 Abbau von Algen oben und unten

Schon in der trophogenen Zone werden Algen zersetzt. Viele sinken aber in die Tiefe. Ohne Licht sterben sie und werden rasch durch Zerleger abgebaut, in der tropholytischen Zone, die annähernd mit dem Hypolimnion übereinstimmt.

2.3.7 Nährstoffkreisläufe

Algen brauchen zur Vermehrung anorganische Nährstoffe, insbesondere Kohlendioxid (CO_2) bzw. Karbonat (CO_3^{--} , Ion mit 2 negativen Ladungen) oder Bikarbonat (HCO_3^-), Phosphat (PO_4^{--}), Nitrat (NO_3^-) und Sulfat (SO_4^{--}). Deshalb nimmt bei Vermehrung der Algen in der trophogenen Zone im Sommerhalbjahr die Konzentration der Nährstoffe ab. Durch Abbau von Algen im Epilimnion werden sie ständig nachgeliefert (kleiner Kreislauf). Auch Zuflüsse sorgen für Nachschub. Beim Abbau von Algen in der Tiefe werden im Jahresverlauf viel Nährstoffe frei. Ihre Konzentration nimmt während der Sommerstagnation im Tiefenwasser zu. Erst während der Winterzirkulation werden sie wieder auf den ganzen Wasserkörper, bis ins Epilimnion, verteilt (grosser Kreislauf).

2.3.8 Der Sauerstoffhaushalt eines Sees

Bei der Photosynthese wird Sauerstoff (O_2) freigesetzt. Dies übersättigt im Sommerhalbjahr das Oberflächenwasser oft mit O_2 . Der Überschuss geht langsam in die Atmosphäre. Der Abbau von Algen in der Tiefe verbraucht O_2 . Da die O_2 -Reserven des Hypolimnions bei Sommerstagnation sehr beschränkt erneuerbar sind (höchstens infolge der durch kleine Wasserwirbel verursachten sog. Eddy-Diffusion), führt hohe Algenproduktion in der trophogenen Zone zu starkem O_2 -Verbrauch in der Tiefe, im Extremfall bis zu völligem Schwund. Erst bei Winterzirkulation gelangt im Oberflächenwasser gelöster Sauerstoff wieder in die Tiefe, und das O_2 -arme Tiefenwasser sättigt sich, an die Oberfläche verfrachtet, rasch mit Luftsauerstoff. O_2 -gesättigtes Wasser enthält, auf Bielerseehöhe (429,2 m ü.M.) bei 0 °C 13,89, bei 10 °C 10,72 und bei 20 °C 8,63 mg/l O_2 (s. Tabelle 2, unter 5.1.1).

2.4 Seen können krank werden

2.4.1 Phosphor beschränkte ursprünglich die Algenvermehrung

Gewässer enthalten in gelöster Form geringe Mengen von Pflanzennährstoffen, namentlich die oben erwähnten Verbindungen von C, N, P und S. Sie stammen aus verwittertem Gestein, Böden und vom Abbau von Biomasse, der Kohlenstoff auch aus dem CO_2 -Pool der Atmosphäre. Das Verhältnis der Nährstoffe C, N, P entspricht in einem Gewässer nicht genau dem Bedarf der Algen. In diesen kommen C, N und P in einem atomaren Verhältnis von 106 C : 16 N : 1 P vor, oder von 41 C : 7 N : 1 P nach Gewicht. In den meisten Gewässern sind C und S im Überschuss vorhanden. N und P dagegen waren bis anfangs 20. Jahrhundert mit Konzentrationen von $<200 \text{ mg/m}^3$ N bzw. von $<10 \text{ mg/m}^3$ P Mangelware, wobei meist das Angebot an Phosphor sehr spärlich war. P bildete ursprünglich in den meisten Gewässern den wachstumsbeschränkende Faktor, den Minimumfaktor.

2.4.2 Gesunde Seen

Seen mit $<10 \text{ mg/m}^3$ Gesamt-P und $<200 \text{ mg/m}^3$ Nitrat-N gelten als nährstoffarm (oligotroph). Die Algenvermehrung ist durch das geringe Nährstoffangebot stark eingeschränkt. Das Wasser ist blau und klar, mit hoher Sichttiefe (s. 4.1.2 und Abbildung 7). Im Sommerhalbjahr sinken wenig Algen ins Tiefenwasser; ihr Abbau verbraucht wenig Sauerstoff, und die O_2 -Reserven des Hypolimnions sind für weiteren Abbau, aber auch für Fische, ausreichend und fallen nie unter $4 \text{ mg/l } O_2$. Im ursprünglich extrem oligotrophen Lake Tahoe in Kalifornien wurden 1968 Sichttiefen von 32 m, 1984 noch von 23 m gemessen. Für die Abnahme sind Überbauungen, Tourismus und zunehmende Algenvermehrung verantwortlich [46].

2.4.3 Kranke Seen

Seen mit P-Konzentrationen von $>10\text{--}20\text{ mg/m}^3$ und $\text{NO}_3\text{-N}$ -Konzentrationen von $>200\text{--}300\text{ mg/m}^3$ gelten als nährstoffreich (eutroph). Die Algenvermehrung wird durch das hohe Nährstoffangebot beschleunigt. Das Wasser ist schmutzig-grün und trüb mit geringer Sichttiefe. Im Sommerhalbjahr sinken viele Algen ins Tiefenwasser; ihr Abbau verbraucht viel O_2 und die O_2 -Reserven des Hypolimnions reichen bald für weiteren Abbau nicht mehr aus. In den Tiefen des Sees fällt die O_2 -Konzentration auf $<4\text{ mg/l}$ bis 0 mg/l . Dies beeinträchtigt das Selbstreinigungsvermögen des Tiefenwassers. Ein Teil der absinkenden Algen und anderer organischer Abfälle ergibt über Grund Faulschlamm. Bei O_2 -Mangel bilden sich beim Zerfall der Biomasse Sumpfgas (Methan, CH_4) statt Kohlendioxid (CO_2), Ammoniak (NH_3 bzw. NH_4^+) statt Nitrat (NO_3^-) und Schwefelwasserstoff (H_2S) statt Sulfat (SO_4^{--}). Solche Seen sind krank, weil das Leben in ihrer Tiefe gefährdet ist.

Und doch hat BRIGITTE WIEDERKEHR-MOSER [148] 1975 im Faulschlamm der 3 Becken des Bielersees bis in Tiefen von 52 m Zuckmückenlarven (*Chironomus*) und bis in 72 m Tiefe 9 verschiedene Arten von Schlammröhrenwürmern (*Tubifex* und andere) nachgewiesen, und zwar bis über 33 000 Individuen pro m^2 . Ferner fand im Sommerhalbjahr 1974 RENÉ STEBLER [110, 111] im Seesediment in 74 m Tiefe pro m^2 bis 750 000 Jungstadien (C4, s. 12.3.2.1) des Hüpferlings *Cyclops vicinus*. Für Sauerstoff wenig anspruchsvolle Organismen können somit auch im Schlamm eines kranken Sees leben.

2.4.4 Der Mensch als Verursacher der Seekrankheit

Schon im letzten, aber besonders in diesem Jahrhundert ist der Nährstoffgehalt der meisten Seen stark angestiegen [3, 69, 82]. Hauptursachen sind die Zunahme der Wohnbevölkerung, die damit zusammenhängende Intensivierung der landwirtschaftlichen Produktion und die Einführung phosphathaltiger Waschmittel nach dem Zweiten Weltkrieg.

2.4.4.1 Wohnbevölkerung

Von 1880 bis 1971 (zu Beginn unserer Untersuchungen) nahm die Wohnbevölkerung der Schweiz von 2,8 Mio. auf 6,3 Mio. zu. Ende 1990 betrug sie 6,849 Mio., Ende 1993 6,97 Mio., 1994 wurde die 7-Mio.-Grenze überschritten [20, 21]. Noch rascher nahm der in grösseren Siedlungen bzw. Städten lebende Bevölkerungsanteil zu (Verstädterung). Betrug 1888 die landwirtschaftlich Tätigen in der Schweiz noch 36,9%, war ihr Anteil 1980 auf 4,7% und 1990 auf 3,9% zurückgegangen. Jeder Mensch scheidet im Tag mit Kot und Harn 1,5 g P und 12 g N aus. Die biologischen Abgänge der Stadtbewohner werden über Kanalisationen in Gewässer geleitet und düngen diese, statt, wie ursprünglich, das Kulturland. Verstädterung unterbricht den natürlichen Kreislauf der Nährstoffe und ist, zusätzlich zum Bevölkerungswachstum, Bahnbrecher der Überdüngung (Eutrophierung) von Seen.

2.4.4.2 Landwirtschaft

Von 1911 bis 1978 nahm der Viehbestand der Schweiz (Rinder, Pferde, Schweine, Schafe, Ziegen) von 2,66 Mio. auf 4,66 Mio. zu. Zugenommen haben vor allem Rindvieh (von 1,44 auf 2,04 Mio.) und Schweine (von 570 000 auf 2,2 Mio. um 1980) [105]. Dies ergibt mehr N- und P-haltigen Hofdünger, 1978 das Äquivalent von 167 000 t N und 30 000 t P. Nach 1978 ging der Viehbestand bis 1997 auf 3,567 Mio. zurück, und damit sank der Anfall von Stalldünger-N auf rund 130 000 t und von Stalldünger-P auf 20 000 t [105].

Von 1936/40 bis 1991/95 nahm der Verbrauch von zugekauftem N-Dünger unablässig zu von 2340 t auf 84 800 t/a, das heisst um einen Faktor von 36! Bis 1997/98 sank er auf 58 600 t/a N. Der Verbrauch von zugekauftem P-Dünger nahm von 1936/40 bis 1979/80 von 11 000 t/a P auf 24 000 t/a P zu. Bis 1997/98 sank er wieder auf 8560 t/a [105]. Ein Teil dieser Dünger gelangt durch Auswaschung, Oberflächenabfluss oder Boden-erosion diffus in die Gewässer und ist durch Kläranlagen nicht zu erfassen. Nitrat gelangt auch ins Grundwasser und beeinträchtigt seine Qualität.

2.4.4.3 Wasch- und Reinigungsmittel

Nach 1955 wurden in der Schweiz den Wasch- und Reinigungsmitteln Polyphosphate (z.B. $\text{Na}_3\text{P}_3\text{O}_{10}$) als Wasserenthärter zugefügt. Parallel damit stieg der Verbrauch von Waschpulver auf synthetischer Basis von 5000 t (1952) auf >40 000 t (1974) und der Reinigungs-, Wasch- und Putzmittel zusammen von 31 566 t (1955) auf 94 894 t. Um 1974 erreichte der Pro-Kopf-Verbrauch von Phosphor in Wasch- und Reinigungsmitteln den Rekordwert von 3.4 g pro Tag und Person [44], mehr als doppelt soviel wie P aus unserem Stoffwechsel. Waschmittelphosphate gelangten über Kanalisationen vollumfänglich in die Gewässer und übten hier dieselbe Düngwirkung aus wie Phosphat anderer Herkunft. Seit 1986 sind Textil-Waschmittelphosphate verboten.

Anfang der 70er Jahre hatten die meisten Seen der Schweiz den Höhepunkt ihrer Überdüngung erreicht. In der Folge nahm die P-Belastung der Seen dank Gewässerschutzmassnahmen ab [3, 23, 69, 82]. Dies zeigt unsere *Abbildung 21* für den Bielersee.

2.5 *Natürliche Eutrophierung und Verlandung von Seen*

Die durch den Menschen verursachte Überdüngung der Seen lässt uns leicht vergessen, dass Seen auch natürlicherweise eutroph werden können. Durch Bodenerosion gelangen Nährstoffe, organische und anorganische Teilchen in die Gewässer. Zeitweise wird dadurch die Algenvermehrung beschleunigt, und die sedimentierenden Algen und eingeschwemmten Partikeln füllen im Laufe von Jahrtausenden ein Seebecken auf. Der See verlandet. Mit diesem natürlichen Prozess werden wir uns im folgenden nicht weiter befassen.

2.6 Gewässerschutz, Ziele und Realität

Ziele des Gewässerschutzes sollten, soweit noch möglich, die Erhaltung oder Wiederherstellung eines naturnahen Zustandes der Gewässer sein, bezüglich Wasserführung und -Qualität, Ufergestaltung, Organismen. Nach dem Inkraftsetzen der Gewässerschutzgesetze von 1957 und 1971 wurden vor allem bauliche Massnahmen zur Abwasserreinigung ergriffen und subventioniert. Bisher sind in der Schweiz rund 1000 kommunale Abwasserreinigungsanlagen (ARA) gebaut worden, welche die Siedlungsabwässer mechanisch (Rechen, Sandfang, Fettfänger, Klärbecken), biologisch (mit Zersetzerorganismen auf Tropfkörpern oder im Belebtschlamm), chemisch (Phosphatfällung mit Fe^{+++} oder Al^{+++}) und physikalisch (Flockungsfiltration) reinigen. Hierfür wurden bis 1997 40 Mrd. Franken in Bau von Kanalisationen und Erstellung und Betrieb von Kläranlagen investiert [21]. Im Laufe der 70er und 80er Jahre gingen in vielen Seen, auch im Bielersee, P-Belastung und -Konzentration markant zurück. N freilich nahm bis 1991 weiterhin zu (siehe *Abbildung 21*, unter 7.3.2, ferner 17.3.6.2). Die Algenproduktion, auf die es schliesslich ankommt, nahm in stark eutrophen Seen nur wenig ab: Bei hohem P-Eintrag werden die Algenpopulationen im Sommer so dicht, dass ihr Gedeihen nicht mehr durch P, sondern durch Lichtmangel infolge Selbstbeschattung eingeschränkt wird. In vielen Seen ist trotz der Abnahme der P-Werte Licht immer noch limitierend. P war ursprünglich 10- bis 20mal im Überschuss vorhanden, heute noch 2- bis 3mal.

Abwasserreinigungsanlagen bekämpfen insofern Ursachen, als durch Wiederverwertung von Klärschlamm in der Landwirtschaft der durch Verstädterung unterbrochene Nährstoffkreislauf wieder geschlossen wird. In der Schweiz fallen jährlich >4 Mio. m^3 Klärschlamm an. Der Verwendung von Klärschlamm als Dünger sind aber Grenzen gesetzt. Viele Böden werden bei Massentierhaltung mit zugekauftem Kraftfutter dermassen überdüngt, dass zusätzliche Gaben von Klärschlamm aus Gewässerschutzgründen unerwünscht sind. Ferner sind zahlreiche Klärschlämme wegen ihres Schwermetallgehalts suspekt. 1994 gelangten in der Schweiz mit Klärschlamm 200 Tonnen Schwermetalle auf landwirtschaftliche Böden (1984: >500 t) [21]. Wurden 1975 noch 70% des Klärschlammes in der Landwirtschaft verwertet [28], waren es 1990 noch 42%. Um 2000 dürften es 36% sein [31]. Von den >4 Mio. m^3 Flüssigschlamm pro Jahr (1995: 290 000 t Trockensubstanz) wurden 1990 58% deponiert oder verbrannt [29]. Abwasserreinigungsanlagen haben wohl die Gewässer entlastet, belasten aber jetzt Böden und Atmosphäre. Dies zeigt:

Die Wiederverwertung der biologischen Abfälle aller Organismen einer Region, wie die Schweiz, ist durch die Produktivität des Kulturlandes und die Belastbarkeit der Gewässer mit Biomasse und Nährstoffen begrenzt. Wird die Region mit Menschen und Haustieren dank Import von Nahrung künstlich überbevölkert, können nicht mehr alle Abfälle auf natürliche Art rezykliert werden. Sie häufen sich im System (z.B. in Gewässern) an und werden dann technisch entsorgt, beispielsweise verbrannt oder deponiert, aber nicht ohne Rückwirkungen auf die Umwelt. Aus dem organismischen Abfallüberschuss (Hofdünger, Klärschlamm) entstehen entweder Methan (CH_4), ein

Treibhausgas, oder CO_2 (treibhausneutral, s. 8.3.). Biomassen-Stickstoff bildet das gewässerbelastende Nitrat, nach Denitrifikation zum Teil N_2 (unbedenklich), aber auch das Treibhausgas und den Ozonkiller N_2O (Lachgas). Phosphat wird nicht vernichtet, sondern nur modifiziert und verschoben. Dasselbe gilt für Schwermetalle im Klärschlamm.

Ursachenbekämpfungsmassnahme ist das Phosphatverbot vom 1.7.1986 für Textilwaschmittel. Aber warum nicht gleich für alle Reinigungsmittel? Und wie werden sich die Ersatzstoffe (z.B. NTA) in Gewässern auswirken? Und warum erst 1986, nachdem schon Ende der 60er Jahre bekannt war, dass P der Hauptverursacher der Gewässer-eutrophierung ist? Ein Verbot hätte Anfang der 70er Jahre die P-Fracht von Abwässern rasch um zwei Drittel herabgesetzt und vielerorts den Einbau einer kostspieligen 4. Reinigungsstufe erspart [1]. Politik und Wirtschaft haben oft andere Ziele als Gewässerschutz aus ökologischer Sicht. Und doch waren, angesichts der hohen und zunehmenden Besiedlungsdichte, die bisherigen Gewässerschutzmassnahmen unumgänglich.

3. Das Untersuchungsgebiet

3.1 *Der Bielersee und die Gewässer seines Einzugsgebietes*

Wir haben die meisten Untersuchungen am Bielersee durchgeführt (s. *Abbildung 3*). Dieser liegt im Nordwesten der Schweiz am Jurasüdfuss, rund 25 km nordwestlich von Bern. Seine Längsachse (15 km) erstreckt sich von Biel in südwestlicher Richtung nach La Neuveville bis Le Landeron. Die (maximale) Breite beträgt auf der Höhe von Schafis 4,25 km, bei der Ausmündung des Nidau-Büren-Kanals 1 km. Der westliche Teil des Sees wird durch eine 4 km lange Landzunge zwischen Erlach und der St. Petersinsel, den Heidenweg, in zwei Becken unterteilt: das südwestliche Lüscherzer Becken und das nordwestliche Neuenstadter Becken. Zwischen Insel und Biel liegt das östliche Hauptbecken. Das felsige Nordufer fällt steil ab, das südliche Litoral dagegen hat flache, bis 500 m breite Sandbänke mit Tiefen von 1,5–2 m. Die tiefste Stelle des Sees (74 m) liegt südwestlich von Tüscherz, im Hauptbecken. Dort war unsere wichtigste Probestelle.

Die Zuflüsse des Bielersees sind der Aare-Hagneck-Kanal mit 76,9%, der Zihl-Kanal aus dem Neuenburgersee mit 20,6% und die Schüss aus dem St. Immortal mit 2,5% des Zuflusswassers (s. Fussnote unter 5.2.2.5). Der Twannbach sowie kleinere Bäche sind unbedeutend. Hauptabfluss ist der Nidau-Büren-Kanal. Die bei Biel abfliessende Alte Zihl mündet südöstlich von Nidau, oberhalb von Brügg, in den Nidau-Büren-Kanal. Die mittlere Ablussmenge bei Brügg beträgt von 1935 bis 1996 244 m^3/s [52].

Unter den Zuflüssen haben wir die Schüss unter der Leitung von FRAU ANGELA VON KÄNEL eingehend untersucht [136, 137]. Ihre Mitarbeiter waren ADRIAN JAKOB [53, 56] und ROBERT WEGMÜLLER [144]. Diese Arbeiten waren der Schutzwürdigkeit, zivilisatorischen Belastung und Limnologie der Schüss gewidmet. Wir werden im folgenden nicht näher darauf eintreten können. Ebenso verweisen wir für die Untersuchungen von HANS ULRICH RÜFENACHT und MARTIN SPÖRRI [93] an der Alten Aare zwischen Aarberg und Lyss auf 3.2 und ihre Arbeiten.

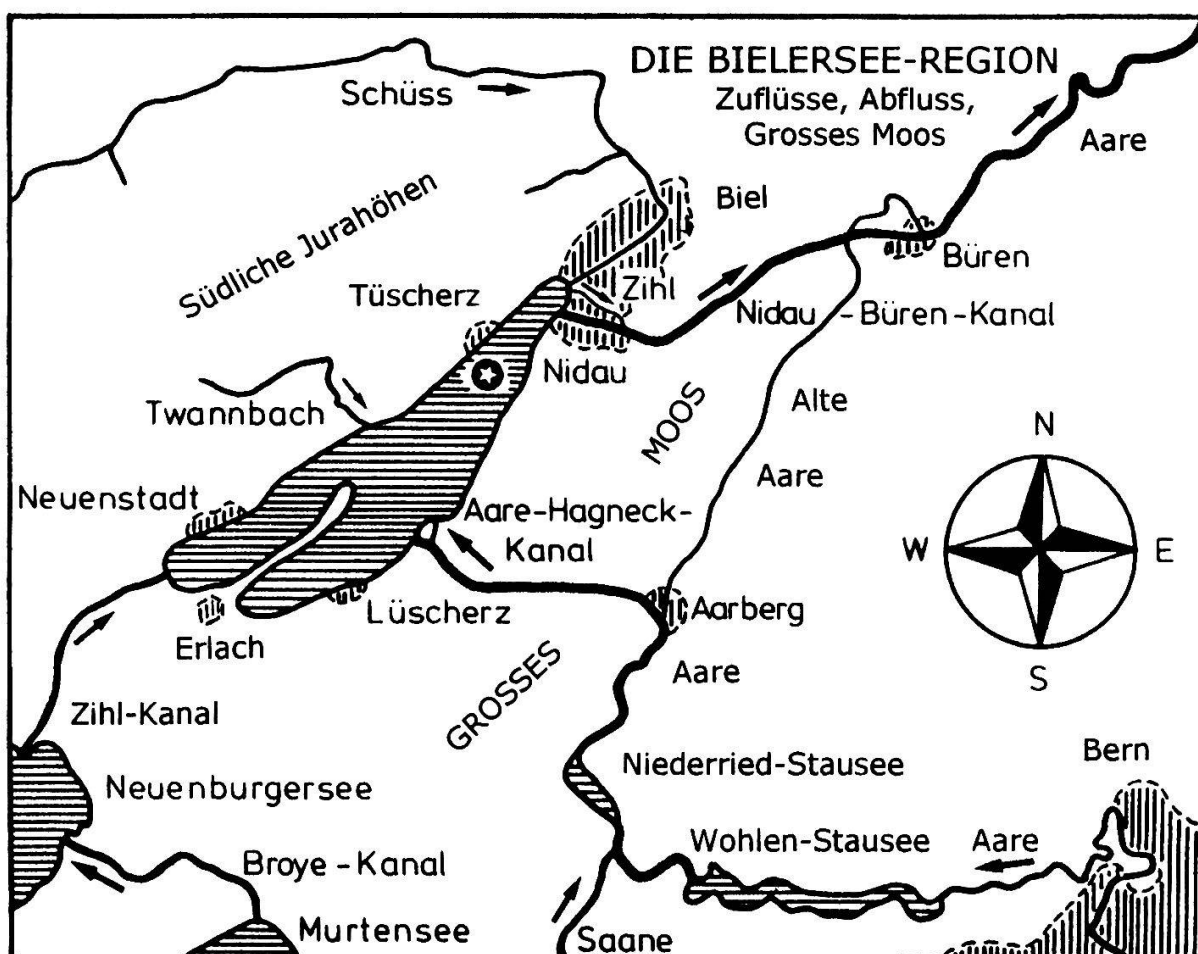


Abbildung 3: Der Bielsee, seine Zu- und Abflüsse, und unsere wichtigste Probestelle bei Tüschert. Nach [36], modifiziert.

Der Bielsee ist durch den etwa 8 km langen Zihlkanal mit dem wesentlich grösseren Neuenburgersee verbunden und nimmt bei Le Landeron dessen Abflusswasser auf. Auch der Neuenburgersee liegt am Jurasüdfuss. Er nimmt den Abfluss des südlich vom Mont Vuilly gelegenen kleineren Murtensees auf, den etwa 8 km langen Broye-Kanal.

See:	Biel	Neuenburg	Murten	Thun	Brienz
Höhe in m ü.M.	429,21	429,25	429,3	557,7	563,8
Länge in km	15	39	8	17,5	14
Oberfläche in km ²	39,3	218	23	48,4	29,8
Volumen in km ³	1,2	13,8	0,6	6,4	5,2
grösste Tiefe in m	74	153	46	217	261
mittlere Tiefe in m ¹⁾	30	63,3	26,5	132,2	174,5
Einzugsgebiet in km ²	8305	2672	697	2490	1129
mittl. Abfluss in m ³ /s	244 ²⁾	53,1 ³⁾	13,1 ⁴⁾	111 ²⁾	62,3 ⁵⁾
Auffüllzeit in Jahren	0,16	7,35	1,48	1,85	2,65

¹⁾ Volumen ÷ Oberfläche

²⁾ 1935–1996

³⁾ 1984–1997

⁴⁾ 1979–1990

⁵⁾ 1980–1996

Tabelle 1: Hydrologische Daten der Seen im Einzugsgebiet des Bielsees. Nach Landeshydrologie, Hydrologisches Jahrbuch.

Untersuchungen wurden auch am Neuenburgersee [72] und an den zwei grösseren Seen des Aare-Oberlaufs durchgeführt, Thunersee [49, 59, 61, 63, 95] und Brienzersee [60], welche sich 25 bis 50 km südöstlich von Bern am nördlichen Alpenrand erstrecken.

Wichtige Daten zu den erwähnten Seen sind auf *Tabelle 1* zusammengestellt.

3.2 *Der grosse Eingriff von 1878*

Bis 1878 floss die Aare von Bern nach Aarberg und von hier nach Büren und Solothurn, am Bielersee vorbei. Bei Meienried nahm sie den natürlichen Abfluss aus dem Bielersee auf, die Zihl. Durch den Schuttkegel der Emme, welche bei Solothurn in die Aare mündet, wurde im Laufe von Jahrhunderten die Aare oberhalb Solothurn aufgestaut. Das Geschiebe der Aare blieb bei abnehmendem Gefälle bis unterhalb Aarberg liegen und erhöhte die Flussole, auch bei der Einmündung der Zihl in die Aare. Dies hob den Wasserstand des Bielersees, und bei Hochwasser kam es ab 16. Jahrhundert immer häufiger zu Überflutungen der Ebene südlich vom Bielersee, von Büren über Aarberg bis Neuenburger- und Murtensee. Das Gebiet wurde zum ungesunden und wenig fruchtbaren Sumpf, dem Grossen Moos.

1832 vermochte der Nidauer Arzt JOHANN RUDOLF SCHNEIDER seit langem schon erhobene Forderungen an die Berner Regierung zur Sanierung des Gebietes durchzusetzen, und 1837 wurde vom Berner Grossen Rat eine Juragewässer-Kommission eingesetzt mit DR. SCHNEIDER als Präsident.

Die Planung und Ausführung des Werkes wurde Ingenieur RICHARD LA NICCA übertragen. Geplant waren eine Verbesserung des Abflusses aus dem Bielersee durch den Bau des Nidau-Büren-Kanals, bessere Verbindungen zwischen den drei Seen: durch den Broye-Kanal zwischen Murten- und Neuenburgersee und den Zihl-Kanal zwischen Neuenburger- und Bielersee. Schliesslich sollte das Aarewasser durch den Bau des Hagneck-Kanals von Aarberg direkt in den Bielersee geleitet werden. So konnten die drei Seen bei Hochwasser der Aare als Auffangbecken dienen. Nach grossen Widerständen und Verzögerungen ermöglichte der Bundesbeschluss von 25. Juli 1867 über die Juragewässer-Korrektion eine Aufnahme der Arbeiten am 17. August 1868. Die offizielle Eröffnung des Hagneck-Kanals erfolgte am 17. August 1878 [87].

Der Bau des Nidau-Büren-Kanals beschleunigte den Abfluss aus dem Bielersee und senkte den Seespiegel um rund 2,5 m. Eine Folge war, dass zwischen Erlach und der St. Petersinsel der Heidenweg zum Vorschein kam. Die Insel wurde zur Halbinsel und der See in die erwähnten drei Becken gegliedert. Die Absenkung förderte alsdann die Einleitung des Aarewassers in den See und erlaubte eine Trockenlegung des Grossen Moores mit Entwässerungskanälen. Das Moos ist heute sehr fruchtbares Land.

Das ehemalige Aarebett, die Alte Aare, führt nur noch kleine Wassermengen von Aarberg nach Büren, was zu einer Kolmatierung der Gewässersohle führt. Dies behindert den Austausch zwischen Alter Aare und Grundwasser und bietet für Kieslaicher (Bachforellen, Aeschen) keine Laichgelegenheit mehr. Trotzdem herrscht mit 21 nachgewiesenen Arten in der Alten Aare eine grosse Artenvielfalt [93].

Aus hydrologisch-limnologischer Sicht hatte die Juragewässer-Korrektion folgende Konsequenzen:

- Das Einzugsgebiet des Bielersees wurde von ursprünglich 3165 km² auf 8305 km² vergrößert, durch das dazugekommene Einzugsgebiet der Aare von 5140 km². Es stellt heute >20% der Fläche der Schweiz dar. Dadurch wurde, mit Blick auf die Zukunft, die Belastung des Sees durch menschliche Abfälle und Aktivitäten massiv erhöht: Im heutigen Einzugsgebiet des Bielersees leben rund 1 Mio. Menschen.
- Die Durchflutung des Sees wurde stark beschleunigt. Betrug der Eintrag des ursprünglichen Einzugsgebietes etwa 55 m³/s, erhöhte sich dieser nach Einleitung der Aare auf die heutigen 244 m³/s. Dadurch wurde die Auffüllzeit oder theoretische Wassererneuerungszeit von 253 Tagen auf 58 Tage herabgesetzt. Dies ist die kürzeste Auffüllzeit unter allen grösseren Schweizer Seen.

4. Die physikalischen Umweltbedingungen im See

4.1 Licht

Licht ist der Motor sämtlicher Lebensvorgänge und zahlreicher physikalischer und chemischer Prozesse im See.

4.1.1 Die Globalstrahlung

Das Sonnenlicht erreicht die Erd- bzw. Wasseroberfläche als direkte Sonnenstrahlung und als diffuse Himmelsstrahlung (die vom blauen Himmel und von den Wolken stammt). Beide bilden die Globalstrahlung mit Wellenlängen von 300 bis 3000 nm (1nm = $\frac{1}{1\,000\,000}$ mm). Der für das menschliche Auge sichtbare Bereich liegt zwischen 380 nm (violett) und 780 nm (rot). Das sind rund 50% der Energie der Globalstrahlung.

Wir haben die Globalstrahlung am Bielersee für die Jahre 1973 bis 1988 kontinuierlich mit einem Schwarzflächen-Pyranometer oder Solarimeter gemessen und registriert. In diesem erwärmt das Licht unter einer Glasglocke eine mattschwarze Fläche. Der Temperaturunterschied zwischen dieser und einer nicht absorbierenden Bezugsfläche erzeugt an einer Reihe von Thermoelementen elektrische Spannung, die, in Joule/cm² umgesetzt, aufsummiert und halbstündlich ausgedruckt wird. Auf *Abbildung 4* ist für die Jahre 1980 und 1981 der Jahresverlauf der Globalstrahlung aufgetragen. *Abbildung 5* stellt die Tagesverläufe eines sommerlichen und eines Wintertages dar.

Im Mittel der Jahre 1974 bis 1988 wurden an unserer Messstation Nidau rund $3,62 \cdot 10^9$ J/m² pro Jahr gemessen, mit einem Maximum 1976 von $3,97 \cdot 10^9$ J/m² und einem Minimum 1987 von $3,41 \cdot 10^9$ J/m² und Jahr. Die am Observatorium Neuchâtel gemessenen Werte waren im Mittel um einen Faktor von 1,13–1,14 höher.

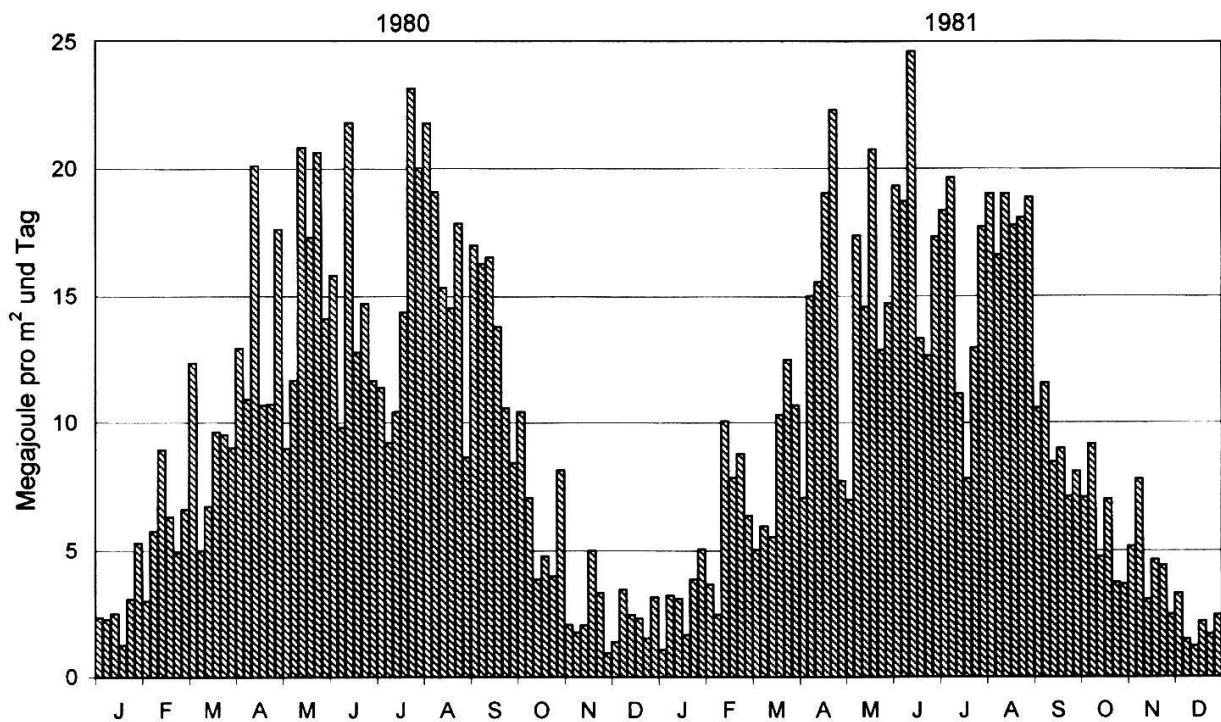


Abbildung 4: Der mit einem Solarimeter in Nidau gemessene Lichteinfall auf die Bielersee-Region. Jede Säule ist ein Mittelwert aus jeweils 5 Tagen. 1 Megajoule = 1 Mio. Joule.

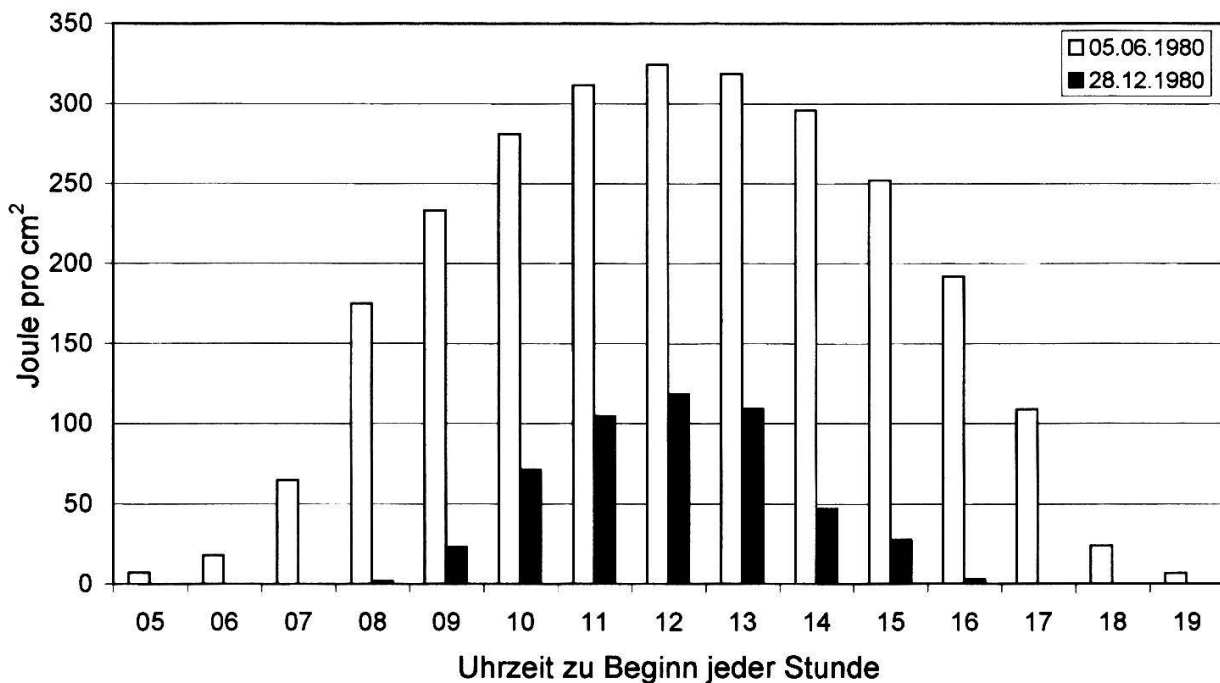


Abbildung 5: Die Globalstrahlung im Sommer und im Winter. Weisse Säulen: Stündliche Einstrahlung eines wolkenlosen sonnigen Junitages (5.6.1980) mit einem Tagestotal von 2613,3 Joule/cm². Schwarze Säulen: Stündliche Einstrahlung eines wolkenlosen sonnigen Dezembertages (28.12.1980) mit einem Tagestotal von 504,8 Joule/cm².

Die auf den ganzen Bielersee einfallenden $1,44 \cdot 10^{14}$ kJ oder $3,44 \cdot 10^{13}$ kcal pro Jahr entsprechen der Energie, die bei der Verbrennung von 5 Mio. t Kohle oder 3,6 Mio. t Erdöl freigesetzt würde. Dies entspricht auch der jährlichen Stromproduktion eines 4500-MW-Kernkraftwerkes. Damit liesse sich der ganze Wasserkörper des Sees von $1,2 \text{ km}^3$ um fast 30°C erwärmen, was freilich infolge rascher Wassererneuerung, Schichtung und Abstrahlung von Wärme an die Atmosphäre nicht eintritt.

Diese Befunde veranschaulichen das umfangreiche Angebot an Sonnenenergie. Sie zeigen, dass bei 20%igem Wirkungsgrad photovoltaischer Kollektoren für ein 900-MW-Sonnenkraftwerk eine Auffangfläche wie die des Bielersees erforderlich wäre, das heisst 40 km^2 . Unsere Aufzeichnungen der Globalstrahlung dienten freilich vor allem der Auswertung unserer Messungen der Algenproduktion im Bielersee (s. 10.4.3/10.4.4).

4.1.2 Das Licht unter Wasser

Ein Teil der Globalstrahlung wird an der Wasseroberfläche reflektiert, je nach Sonnenhöhe, Wellen und Bewölkungsgrad unterschiedlich stark. Für praktische Zwecke gilt, dass an Sommertagen 5–6%, im Winter 10–14% und bei bedecktem Himmel 6–8% reflektiert werden. Das in den See eindringende Licht wird vom Wasser und von darin gelösten Stoffen sowie suspendierten Teilchen (Algen, Trübstoffen usw.) absorbiert, so dass seine Intensität mit Zunahme der Wassertiefe rasch abnimmt.

Die Lichtintensität unter Wasser wurde mit einem Unterwasser-Photometer gemessen. In einem Metallgehäuse liegt dicht hinter einer Glasscheibe ein Selen-Photoelement, welches, wie ein fotografischer Belichtungsmesser, bei Belichtung einen schwachen elektrischen Strom erzeugt. Dieser wird mit einem empfindlichen Amperemeter gemessen, und die angezeigten μA ($1/1\,000\,000$ Ampere) dienen als relatives Mass für die Lichtstärke. Die Lichtintensität dicht unterhalb der Wasseroberfläche wird mit 100% = 1 gleichgesetzt. Mit Farbfiltern (rot, gelb-orange, grün, blau u.a.) vor der Fotozelle erfolgt die Lichtmessung nach verschiedenen Wellenlängenbereichen getrennt. Nach 1980 wurden für Lichtmessungen über und unter der Wasseroberfläche auch Quantensensoren verwendet, welche im Wellenlängenbereich von 400–700 nm die Zahl der Lichtquanten pro Flächen- und Zeiteinheit zählen.

Abbildung 6 stellt die am 29. März 1976 gemessene Strahlungsintensität in den Wellenlängenbereichen 525 nm (grün), 654 nm (rot) und 445 nm (blau) dar, ausgedrückt in % der Oberflächenwerte (= 100%). Der See befand sich am Ende der Winterzirkulation, mit noch gleichmässiger Verteilung der Temperatur und Wasserqualität. Das Wasser war relativ klar. Eine weisse Scheibe von 30 cm Durchmesser (Secchischeibe, s. Abb. 7) war in 5 m Tiefe noch gerade sichtbar (Sichttiefe = 5 m). Die Intensität der drei Wellenlängen nahm pro Meter Tiefe um einen konstanten Prozentanteil ab. Die Abnahme war bei Blaulicht am stärksten, am geringsten bei Grün.

Bei in allen Tiefenstufen gleichbleibender Absorption pro Meter ist die Abnahme der Helligkeit exponentiell. Sie lässt sich mit der Gleichung $I_z = I_0 \cdot e^{-K \cdot z}$ beschreiben, wobei I_z = Helligkeit in der Tiefe z (in m), I_0 = Helligkeit in der Tiefe 0, $e = 2.71828...$

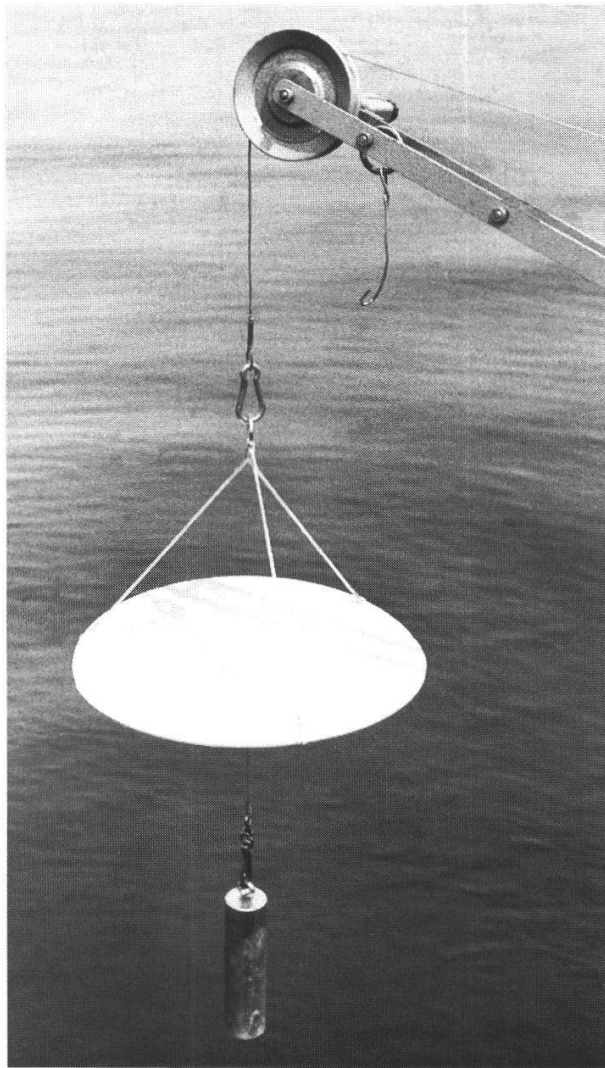


Abbildung 7: Die zum Messen der Sichttiefe verwendete Secchischeibe, eine weiss emaillierte Metallscheibe von 30 cm Durchmesser. Kabelrolle mit Messgerät für Tiefe und Gewicht zum Beschweren der Scheibe. Die Tiefe, in welcher die Scheibe gerade nicht mehr sichtbar ist, heisst Sichttiefe.

(Basis der natürlichen Logarithmen $\ln$) und V = vertikaler Extinktionskoeffizient = $\ln(1+a)$. a , die Absorption pro Meter, zum Rechnen mit negativem Vorzeichen, ist je nach Wellenlänge verschieden und betrug in dieser Messreihe -0.30 (-30%) für Orange, -0.32 für Grün, -0.45 für Rot, -0.48 für Blau und -0.70 für Violett. Blau wurde vom Bielerseewasser stärker absorbiert als Orange, Grün und Rot, im Unterschied zu reinstem Wasser, welches blaugrünes, das heisst kurzwelliges Licht am wenigsten absorbiert. Reines Wasser sieht deshalb bei Streulicht oder in Durchsicht, besonders über hellem Grund (saubere Meere, Blausee, Badewanne), blau aus. Die davon abweichende Farbe des Bielerseewassers rührt von seinem Gehalt an Algen, ihren Abbauprodukten und andern suspendierten und gelösten Stoffen her.

Die für Rot, Grün und Blau gemittelten, in bestimmten Tiefen noch verbleibenden Lichtintensitäten (genannt Transmission, t_r) sind ein gutes Mass für die Eindringungstiefe der gesamten Lichtenergie [134]. Am 29.03.76, am Ende der Winterzirkulation, war der Mittelwert von t_r rot / grün / blau in 10 m Tiefe rund 0.01 oder 1%. Hier herrschte somit noch 1% der Oberflächen-Strahlungsintensität.

Wenn bei Sommerstagnation die Algen an der Oberfläche dichter werden und die Trübung erhöhen, ist die Eindringungstiefe des Lichtes geringer und die Abnahme

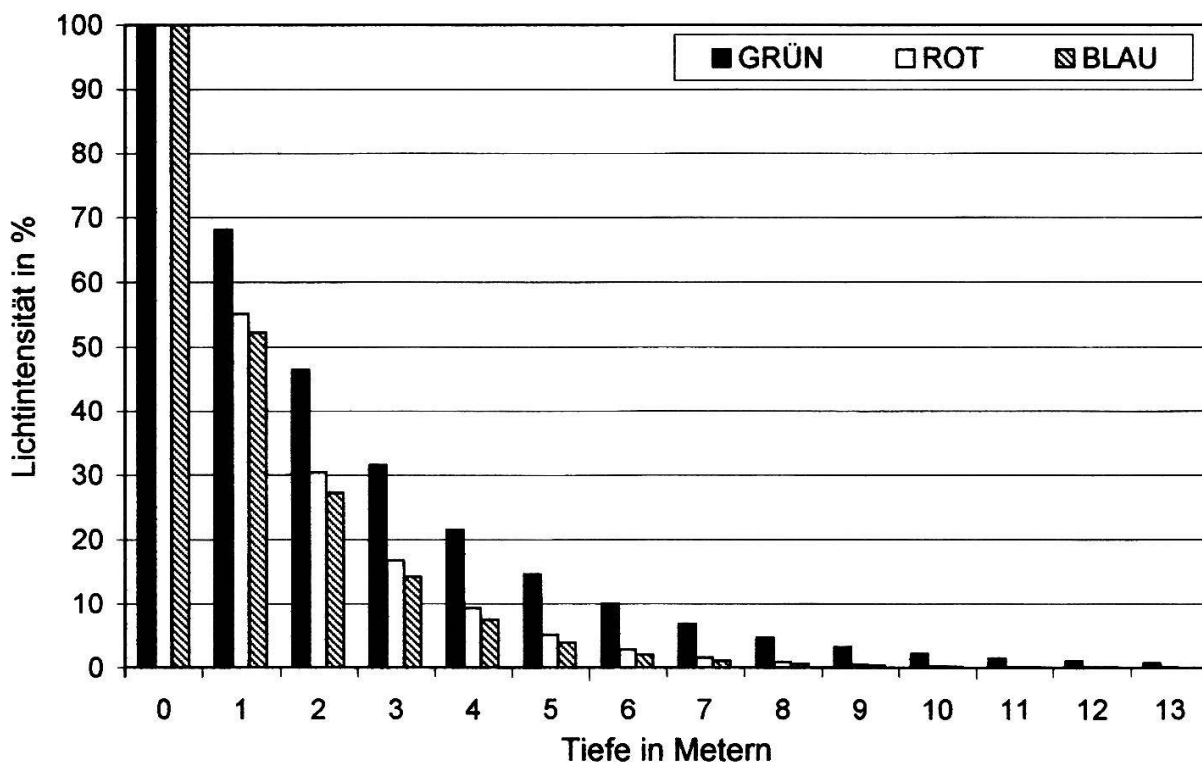


Abbildung 6: Lichtabsorption unter Wasser am Ende der Winterzirkulation.

Schwarze Säulen: Mit Grünfilter (Wellenlänge 529 nm) gemessene Lichtintensität. Die Abnahme betrug am Messdatum konstant 31,9% pro Meter (exponentielle Abnahme). In 10 m Tiefe verblieben noch 1,9%, in 13 m 0,6%.

Weisse Säulen: Mit Rotfilter (Wellenlänge 654 nm) gemessene Lichtintensität. Die Abnahme betrug am Messdatum konstant 44,8% pro Meter. In 10 m Tiefe verblieben noch 0,28%, in 13 m 0,05%.

Schraffierte Säulen: Mit Blaufilter (Wellenlänge 445 nm) gemessene Lichtintensität. Die Abnahme betrug am Messdatum konstant 47,8% pro Meter. In 10 m Tiefe verblieben noch 0,12%, in 13 m 0,02%, (nicht mehr dargestellt). Erläuterungen unter 4.1.2.

nicht mehr exponentiell. Am 30. Juli 1975 lag bei einer Sichttiefe von 1,7 m die 1%-Grenze bei 6 m. Im obersten Meter betrug die Absorption 66%, von 1–2 m 63%, 2–3 m 61%, 3–4 m 41%, 4–5 m 37% und 27% von 8–9 m. Die Abnahme der Lichtabsorption mit zunehmender Tiefe zeigt Abnahme der Algendichte an.

4.2 Die Wassertemperatur

Da 99% oder mehr des Lichtes innerhalb der obersten 10 m des Sees absorbiert werden, erwärmt sich im Sommerhalbjahr vor allem das oberflächennahe Wasser. In grösserer Tiefe bleibt das Wasser kalt. So bildet sich die unter 2.3.2 beschriebene thermische Schichtung, die Sommerstagnation.

Die Wassertemperatur verschiedener Tiefen wird mit einem Tiefsee- oder Kippthermometer gemessen, welches, Quecksilberreservoir nach unten, mit Kabelrolle und dünnem Drahtseil in die gewünschte Tiefe hinuntergelassen wird. Nach einigen Minuten (Temperaturausgleich) wird das Thermometer mit einem vom Kabel geführten Fall-

gewicht zum Kippen um 180° gebracht. Der Quecksilberfaden löst sich an einer vorbestimmten Stelle vom Reservoir, und die Abrissstelle zeigt die Temperatur in der Messtiefe an auf $0,1^\circ\text{C}$ genau, unbeeinflusst von den Temperaturen weiter oben.

Rascher und ebenfalls präzise kann die Unterwassertemperatur mit Thermistoren gemessen werden, deren elektrischer Widerstand mit zunehmender Temperatur abnimmt. Der Fühler wird am elektrischen Kabel in die gewünschte Tiefe versenkt, und ein Messgerät im Boot zeigt nach wenigen Sekunden die Temperatur an.

Auf *Abbildung 8* sind einige charakteristische Temperaturprofile des sonnenreichsten Jahres unserer Untersuchungen, 1976, dargestellt:

- 18.2.1976: Einheitliche Wassertemperaturen von $3,6\text{--}3,8^\circ\text{C}$ (Homothermie). Ohne Dichteunterschied kann das Wasser zwischen Oberfläche und Grund zirkulieren: Winterzirkulation.
- 21.4.1976: Erwärmung des Oberflächenwassers und Beginn der Sommerstagnation. Beschränkte Fortsetzung der Zirkulation hat das Tiefenwasser noch leicht erwärmt.
- 12.7.1976: Starke Sonneneinstrahlung und Durchmischung im Oberflächenbereich erwärmt das Wasser bis in 10 m Tiefe auf $19\text{--}23^\circ\text{C}$ (Epilimnion). Zwischen 10 und 25 m ist der Temperaturabfall steil (Sprungschicht, Metalimnion). Unterhalb 25 m liegt die Wassertemperatur zwischen $5,5$ und 7°C .

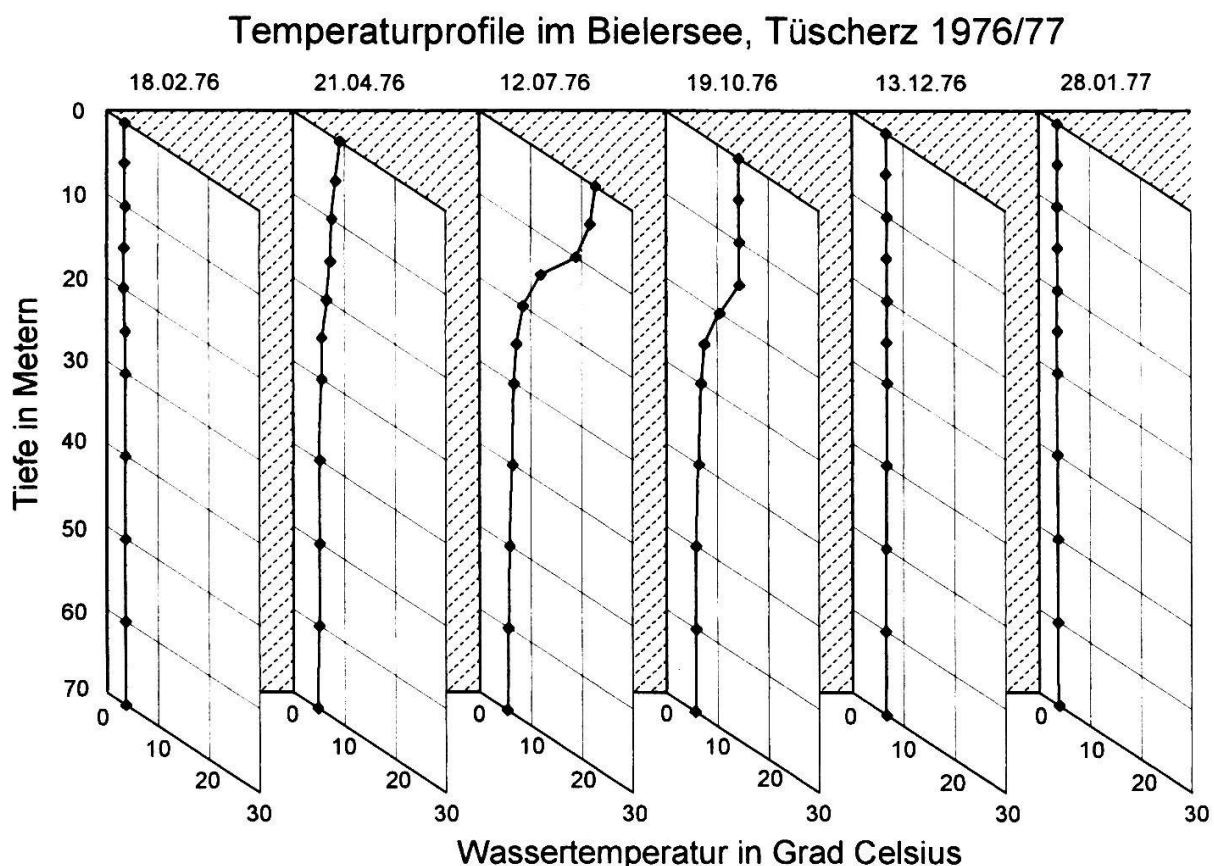


Abbildung 8: Die im Jahresverlauf mit einem Tiefsee- oder Kippthermometer bei Tüscherz gemessenen Temperaturen in 0 bis 70 m Tiefe. Temperaturschichtung bei Sommerstagnation und gleichmässige Temperaturen bei Wintervollzirkulation. Erläuterungen unter 4.2.

- 19.10.1976: Herbstliche Abkühlung des Oberflächenwassers mit einsetzender Zirkulation bis in 15 m Tiefe.
- 13.12.1976: Die ganze Wassersäule hat wieder gleiche Temperatur von 6,5–6,9 °C und zirkuliert: Winterzirkulation. Von der Oberfläche her wird noch kälteres Wasser bis zum Grund verfrachtet werden.
- 28.1.1977: Die ganze Wassersäule wurde durch Winterzirkulation auf 3,8–4,0 °C abgekühlt. Ab März 1977 wird sich eine neue thermische Schichtung nach leichter Erwärmung der noch zirkulierenden Wassermassen ausbilden.

5. Die chemischen Umweltbedingungen im See

In natürlichen Gewässern sind stets kleinste Mengen lebenswichtiger Stoffe gelöst, wie Sauerstoff (O_2), Kohlendioxid (CO_2), Kohlensäure (H_2CO_3), Bikarbonat (HCO_3^-) und Karbonat (CO_3^{--}), Phosphat (PO_4^{---}), Nitrat (NO_3^-), Sulfat (SO_4^{--}) und andere. Die Analyse im Wasser gelöster oder auch suspendierter Stoffe (z.B. Algen) erfolgt an Wasserproben, die vom Boot aus mit Schöpfflaschen gewonnen werden. Es sind dies Metall- oder Kunststoffzylinder von 1–5 l Inhalt, mit oben und unten angebrachten schwenkbaren Deckeln (*s. Abbildung 9*). Die Flasche wird offen mit einer Kabelrolle in die gewünschte Tiefe versenkt, und ein dem Kabel entlang hinuntergelassenes Fallgewicht löst den Verschluss der Deckel aus. Nach dem Herausholen der verschlossenen Flasche wird ihr Inhalt in kleinere Flaschen aus Glas oder Kunststoff abgefüllt und im Labor untersucht.

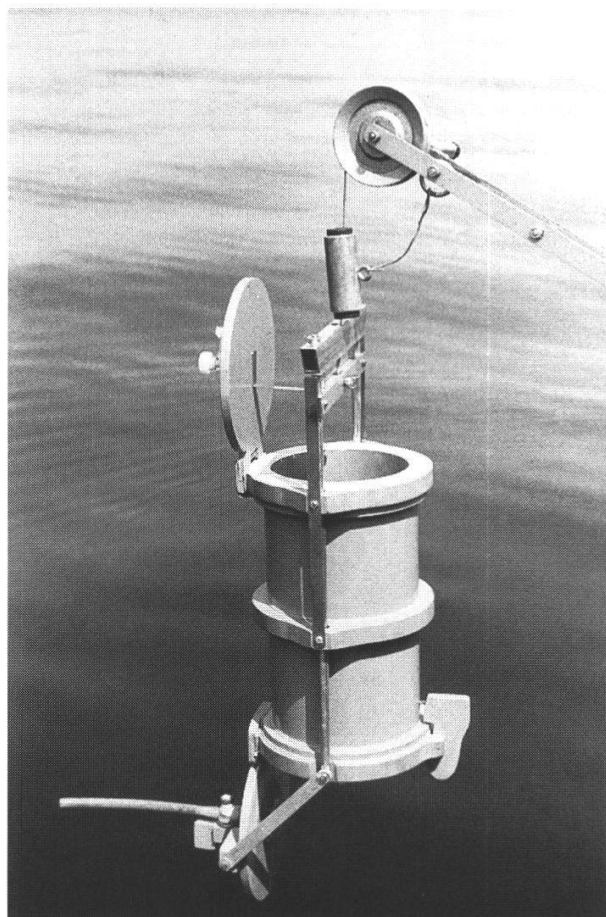


Abbildung 9: Eine Schöpfflasche eigener Konstruktion mit 5 Liter Inhalt. Die schwenkbaren, vor dem Hinunterlassen offenen Deckel schliessen sich in der gewünschten Tiefe beim Aufprall des Fallgewichtes. Das Messgerät an der Kabelrolle zeigt die Entnahmetiefe an.

5.1 Sauerstoff

Elementarer Sauerstoff (O_2) bildet 21 Volumen- oder 23 Gewichtsprozent der Luft, welche gesamthaft $1,2 \cdot 10^{15}$ t enthält. O_2 ist in Wasser nur wenig löslich. Die Löslichkeit nimmt mit zunehmender Temperatur und Höhe über Meer ab (s. Tabelle 2). Die Konzentrationen von O_2 im Jahresverlauf sagen sehr viel aus über die physikalischen, chemischen und biologischen Vorgänge im Wasser, namentlich über den Trophiegrad oder die Stoffwechselintensität des Sees.

m ü.M.	0 °C	5 °C	10 °C	15 °C	20 °C	25 °C	30 °C
0	14,62	12,77	11,29	10,08	9,09	8,26	7,56
100	14,45	12,62	11,15	9,96	8,98	8,16	7,47
200	14,28	12,47	11,02	9,84	8,87	8,06	7,37
300	14,11	12,32	10,89	9,73	8,77	7,97	7,28
400	13,94	12,17	10,76	9,61	8,66	7,87	7,19
500	13,77	12,03	10,63	9,49	8,55	7,77	7,10
600	13,61	11,88	10,50	9,38	8,45	7,68	7,01
700	13,44	11,74	10,37	9,26	8,35	7,58	6,93
800	13,28	11,60	10,25	9,15	8,24	7,49	6,84
900	13,12	11,46	10,12	9,04	8,14	7,39	6,75
1000	12,96	11,32	10,00	8,93	8,04	7,30	6,67

Tabelle 2: Die Löslichkeit von Sauerstoff in Süßwasser bei verschiedenen Temperaturen und Höhenlagen. In mg/l. Berechnet nach [76].

5.1.1 Messung der O_2 -Konzentration mit der Winkler-Methode

Wasserproben aus verschiedenen Tiefen werden in 110- bis 120-ml-Glasflaschen mit eingeschliffenem Stopfen abgefüllt. Das Volumen der Flaschen, bei aufgesetztem Glasstopfen, ist auf $\frac{1}{1000}$ ml genau bekannt. Die Proben werden sofort mit 1 ml Manganchlorid-Lösung ($MnCl_2$) und 1 ml stark alkalischer Kaliumjodid-Lösung ($NaOH + KI$) versetzt, verschlossen und kräftig geschüttelt. Im entstehenden weisslichen Niederschlag von $Mn(OH)_2$ (Manganhydroxid) wird Mangan durch den im Wasser gelösten Sauerstoff oxidiert unter Braunfärbung. Nach Absetzen löst man den Niederschlag durch Zugabe von Säure auf, wobei das oxidierte Mangan die Jodid-Ionen (I^-) zu gelbbraunem elementarem Jod (I_2) oxidiert. Dieses wird nach Zugabe von Stärke (Violett-färbung) mit Natrium-Thiosulfat ($Na_2S_2O_3$) genau bekannter Konzentration bis zur Farblosigkeit titriert (Iodometrie). Die Menge des verbrauchten Thiosulfates entspricht genau der Menge des ursprünglich im Wasser gelösten Sauerstoffes. Mit dieser Methode kann die O_2 -Konzentration im Wasser auf $\frac{1}{100} - \frac{1}{1000}$ mg/l genau gemessen werden [129].

Die Sauerstoffkonzentration lässt sich rascher, aber weniger genau, mit Elektroden messen, welche Sauerstoff verbrauchen, das heisst reduzieren. Solche Sonden müssen periodisch mit der Winkler-Methode geeicht werden.

5.1.2 Die Sauerstoffkonzentrationen im Jahresverlauf

Auf *Abbildung 10* sind 6 charakteristische O₂-Profile der tiefsten Stelle des Bielersees dargestellt für das sonnenreiche Jahr 1976:

- 11.3.1976: Ende Winterzirkulation. In der ganzen Wassersäule hat die O₂-Konzentration seit dem 13.12.1975 (Anfang Winter-Vollzirkulation des Vorjahres) von im Mittel 8,1 mg/l auf 11,5 mg/l zugenommen. Bei 4,1 °C wäre das Wasser auf Bielerseehöhe (429,2 m) mit 12,418 mg/l O₂ gesättigt. Die Winterzirkulation vermochte somit das Bielerseewasser durch Aufnahme von O₂ aus der Atmosphäre beinahe aufzusättigen. Der ganze See enthält jetzt 13 700 t gelösten Sauerstoff (*s. Tabelle 3*), gegenüber 6940 t am 23.10.1975, als die vorjährige Sommerstagnation zu Ende ging. Während der Winterzirkulation 1975/76 hat der O₂-Gehalt des Sees somit um 6760 t zugenommen.

- 12.7.1976: Die thermische Schichtung des Sees stellte sich nach *Abbildung 8* ab Mitte April ein. Zunehmende Einstrahlung intensiviert die Algenvermehrung in der trophogenen Zone. Dies setzt Sauerstoff frei, was die O₂-Konzentration erhöht, an der Oberfläche auf >14 mg/l. Damals herrschten nach *Abbildung 8* an der Oberfläche 22,9 °C; Sättigungswert bei 22,9 °C ist 8,15 mg/l O₂; das Wasser oberhalb 5 m war somit zu >170% übersättigt.

In der Tiefe nimmt der O₂-Gehalt bei Sommerstagnation und intensiver Algenvermehrung rasch ab infolge Abbau absinkender Algen. Besonders stark nimmt die O₂-Konzentration bei der Sprungschicht ab, was zum sogenannten metalimnischen O₂-Minimum führt: Im kälteren Wasser der Sprungschicht wird das Absinken der Algen infolge Zunahme der Viskosität verlangsamt, was dem Abbau mehr Zeit lässt.

Vom 11.3.1976 bis 12.7.1976 nahm der O₂-Gehalt des ganzen Sees von 13 700 t auf 9520 t ab, das heisst um fast 4200 t.

Probenahmedatum	Ganzer See 0–74 m Tonnen	Tiefenstufe 10–74 m Tonnen	Tiefenstufe 20–74 m Tonnen
23.10.1975	6 940	4 210	1 980
13.12.1975	11 300	8 190	5 620
11.03.1976	13 700	9 890	6 740
12.07.1976	9 520	6 170	4 390
18.08.1976	8 130	4 870	3 500
11.10.1976	6 700	3 320	1 880
16.11.1976	5 860	3 070	1 130
13.12.1976	11 430	8 270	5 640
17.01.1977	12 520	9 030	6 140
14.03.1977	13 830	9 910	6 690

Tabelle 3: Die Sauerstoffgehalte des ganzen Sees und des Hypolimnions unterhalb 10 bzw. 20 m für Ende 1975, das Jahr 1976 (schattiert), und Beginn 1977. Angaben in Tonnen, auf 10 t gerundet. Berechnung aus den O₂-Konzentrationen der Profile (0–70 m gemessen, 74 m geschätzt) und den Volumina der Tiefenschichten des Sees [36].

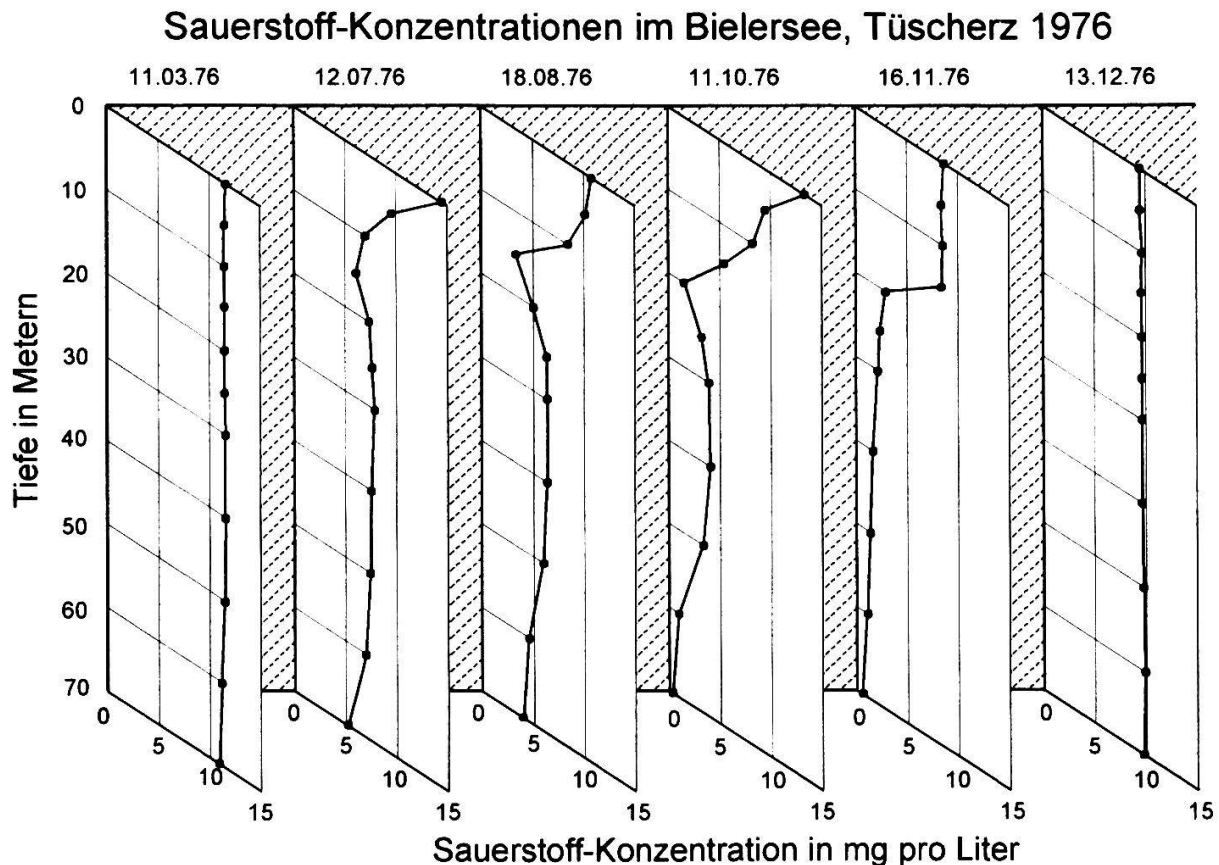


Abbildung 10: Sauerstoffkonzentrationen zwischen 0 und 70 m im Verlauf des Jahres 1976. Starke Abnahme der O_2 -Konzentration während des Sommers in der Tiefe, gleichmässige Verteilung und Zunahme der Konzentration während der Winterzirkulation. Siehe 5.1.2.

- 18.8.1976: Wind und vorübergehende Kälte verursachten Durchmischung der obersten 10 m mit Erniedrigung des O_2 -Gehaltes oberhalb 5 m. Bis 7,5 m herrscht immer noch Übersättigung (Sättigung bei 19,1–19,6 °C: 8,7–8,8 mg/l O_2). Das metalimnische O_2 -Minimum ist mit 3,4 mg/l O_2 noch ausgeprägter als am 12.7.1976. Vom 12.7.1976 bis 18.8.1976 nahm der O_2 -Gehalt des Sees um 1400 t ab.
- 11.10.1976: Oberhalb 5 m herrscht Übersättigung. Infolge Durchmischung des Epilimnions liegt das metalimnische O_2 -Minimum von 1,67 mg/l jetzt in 20 m. In der Tiefe haben die O_2 -Konzentrationen weiterhin abgenommen. Der O_2 -Gehalt des Sees hat seit dem 18.8.76 um weitere 1430 t abgenommen.
- 16.11.1976: Die beginnende Winterzirkulation erreicht bereits eine Tiefe von >15 m und hat die O_2 -Konzentration des metalimnischen Minimums von 1,67 auf 2,9 mg/l O_2 erhöht. Unterhalb 25 m hat die O_2 -Konzentration weiter abgenommen auf durchwegs <4 mg/l (kritische Grenze für Fische), gesamthaft von 1590 t auf 820 t. Der O_2 -Gehalt des ganzen Sees hat während der Sommerstagnation 1976 (11.3.1976–16.11.1976) von 13 700 t auf 5860 t abgenommen, das heisst um fast 8000 t. *Abbildung 11* verdeutlicht den Sauerstoffverlust seit Ende Winterzirkulation (11.3.1976) bis kurz vor Beginn der folgenden Winterzirkulation am 16.11.1976.

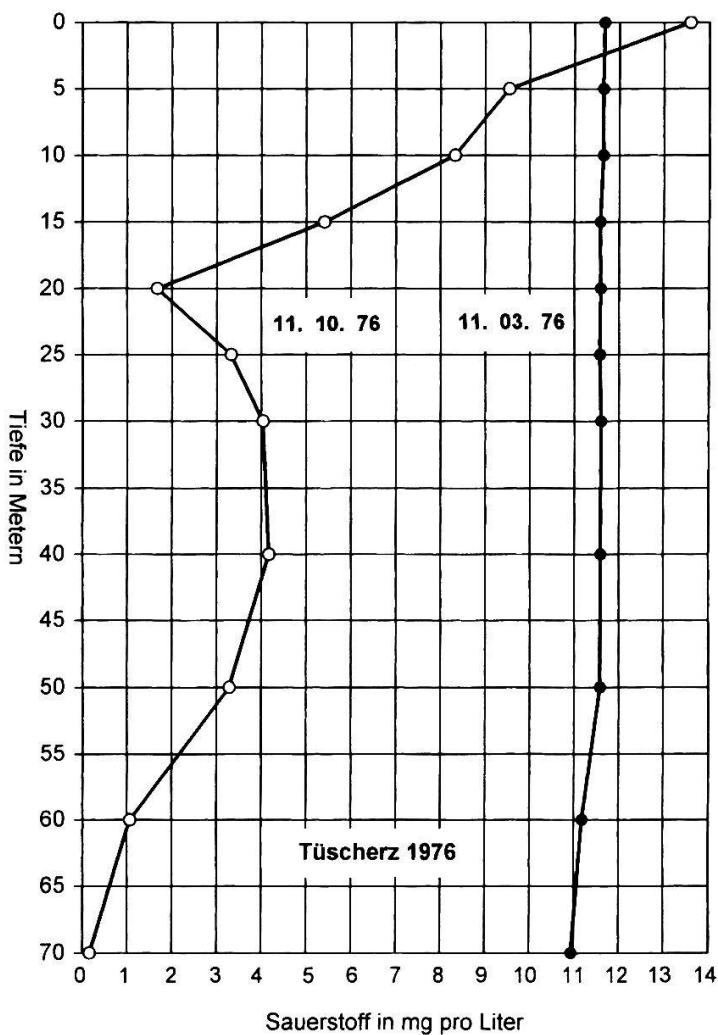


Abbildung 11: Die Abnahme des Sauerstoffgehaltes im Sommerhalbjahr 1976. Eine Gegenüberstellung der Konzentrationen Ende Winterzirkulation (11.3.1976) und Ende Sommerstagnation (11.10.1976).

- 13.12.76: Es herrscht Vollzirkulation mit bereits 9,74 mg/l O_2 bis über Grund. Der ganze See enthält schon 11 430 t O_2 . Die in Gang befindliche Winterzirkulation wird die Sauerstoffkonzentration noch erhöhen auf 11,4 mg/l bzw. 13 830 t am 14.3.1977. Während der ganzen Winterzirkulation (16.11.1976–14.3.1977) nimmt der Sauerstoffgehalt des Sees von 5860 t auf 13 830 t zu, das heisst um fast 8000 t. Dies veranschaulicht die Bedeutung der Vollzirkulation. Der Eintrag aus der Atmosphäre ist effektiv noch grösser, da auch im Winterhalbjahr Sauerstoff durch biologischen Abbau verbraucht wird. Die Sauerstoffkonzentrationen veränderten sich im Laufe der 18 Jahre auf ähnliche Art. Die maximalen Frühjahrsgehalte des ganzen Sees variierten zwischen 13 220 t (15.4.1973) und 14 540 t (3.4.1984), die minimalen Herbstgehalte zwischen 5860 t (16.11.1976) und 8370 t (2.11.1982). Am Ende der Winterzirkulation könnte der Bielersee bei vollständiger Sättigung maximal 14 350 t (bei 5 °C) bis 15 540 t (bei 2 °C) gelösten Sauerstoff enthalten.

Hoher Trophiegrad, gekoppelt mit unvollständiger Zirkulation, kann für einen See verheerende Folgen haben. Dies gilt für den hocheutrophen 48 m tiefen Hallwilersee, in welchem PETER BERNER unterhalb 20–25 m am Ende der Sommerstagnation 1978 keinen Sauerstoff mehr nachweisen konnte [11].

Tiefen m	28.03.78 mg/l O ₂	Temperatur Grad C	01.11.78 mg/l O ₂	Temperatur Grad C	Defizit mg/l O ₂
0	11,481	5,8	8,559	11,9	2,922
5	11,470	4,9	8,531	11,9	2,939
10	11,388	4,9	8,537	11,9	2,851
15	11,466	4,9	8,526	11,9	2,940
20	11,462	4,9	8,550	11,9	2,912
25	11,411	4,9	4,930	11,9	6,481
30	11,426	4,9	3,440	8,0	7,986
40	11,432	4,9	3,323	7,2	8,109
50	11,444	4,9	2,967	6,8	8,477
60	11,388	4,9	1,014	6,4	10,374
70	11,344	5,0	0,629	6,3	10,715
Σ 0–70 m	799,510		318,740		480,770

Tabelle 4: Sauerstoffkonzentrationen und dazugehörige Temperaturen in Tiefen von 0–70 m an der tiefsten Stelle des Bielersees bei Tüscherz. Rechts die Differenzen zwischen den Konzentrationen als Defizite. Summen unter dem m² Seeoberfläche.

5.1.3 Abnahme des Sauerstoffgehaltes als Indikator des Seestoffwechsels

Der durch biologischen Abbau (Atmung der Organismen, Abbau von Biomasse oder organischen Abfällen durch Zerleger) verursachte Verbrauch von O₂ in einem See wird als Sauerstoffzehrung bezeichnet. Sie führt während der Stagnationsperiode zu messbaren O₂-Verlusten oder O₂-Defiziten im Hypolimnion. Diese kommen in Profilen (s. *Abbildung 7*) und im Jahresverlauf des Sauerstoffgehaltes des ganzen Sees (s. *Tabellen 3–6*) zum Ausdruck. Zur O₂-Zehrung trägt auch die Oxidation der Stoffe bei, wie H₂S, NH₃, Fe⁺⁺ usw., die sich bei O₂-Mangel in der Tiefe bilden («Sauerstoffschuld» eutropher Seen), ferner Abbau bzw. Oxidation der durch Zuflüsse eingeführten Biomasse, organischen Abfälle und Verbindungen. Im Bielersee sollen zum Beispiel jährlich 3900 t O₂ zur Oxidation von importiertem Ammoniak verbraucht werden [82].

Tiefenstufen	Volumina in 10 ⁶ m ³	Defizit in Tonnen pro Stufe	Defizit in g/m ³ O ₂ x / Stufe	Respiration in g/m ³ O ₂ x / Stufe
0– 5 m	175,81	515	2,93	146
5–10 m	151,38	438	2,90	61
10–20 m	271,61	788	2,90	–
20–30 m	221,04	1280	5,79	–
30–40 m	161,95	1303	8,05	–
40–50 m	104,79	869	8,29	–
50–60 m	62,06	585	9,42	–
60–70 m	31,24	329	10,54	–
70–74 m	2,96	33	11,01	–
ganzer See	1182,84		6140	–

Tabelle 5: Die maximalen Sauerstoffdefizite der Stagnationsperiode 1978 (28.3–1.11) im Bielersee, hochgerechnet auf 9 Tiefenstufen (70–74 m extrapoliert) und den ganzen See, nach den O₂-Profilen der *Tabelle 4*. Angaben in Tonnen pro Stufe (Kolonne 3) und in g/m³ als Mittelwert $\bar{x}$ für jede Stufe (Kolonne 4). Kolonne 5: Die in Produktionsversuchen gemessene Respiration (effektive O₂-Zehrung) in g/m³ im Mittel der Tiefenstufen 0–5 m und 5–10 m. Volumina der Tiefenstufen nach [36], z.T. interpoliert.

– : nicht gemessen.

Die Rohdaten für die Ermittlung von O_2 -Defiziten sind O_2 -Konzentrationen in mg/l, die in verschiedenen Tiefen gemessen werden (s. *Tabelle 4*. Messmethode s. 5.1.1) und als Profile (*Abbildung 10, 11*) darstellbar sind. Solche Werte können, wie auf den *Tabellen 3, 5 und 6*, auf einzelne Tiefenbereiche des Sees und auf das ganze Seevolumen hochgerechnet werden. Dies zeigt, um wie viele Tonnen der Sauerstoffgehalt des Sees oder einzelner Tiefenstufen von Messdatum zu Messdatum abnimmt.

5.1.3.1 Der Jahresverlauf der O_2 -Abnahme in der Wassersäule unter 1 m² Seeoberfläche
Auf *Abbildung 12* ist für das Jahr 1978 der Verlauf aller gemessenen O_2 -Gehalte unter 1 m² Seeoberfläche dargestellt für 6 Tiefenbereiche: 0, 5, 10, 15, 20 und 25 m, je bis 70 m Tiefe:

Die Winterzirkulation 1977/78 hat den See mit rund 800 g/m² O_2 oder total 13 530 t auf 94% aufgesättigt. Nach dem 102. Tag (12.4.1978) nimmt der O_2 -Gehalt der Wassersäule rasch ab. Diese Abnahme bleibt, abgesehen von kleineren Zacken, während der ganzen Stagnationsperiode gleich steil, das heisst linear bis zum 305. Tag, an welchem der tiefste O_2 -Gehalt des Jahres erreicht ist.

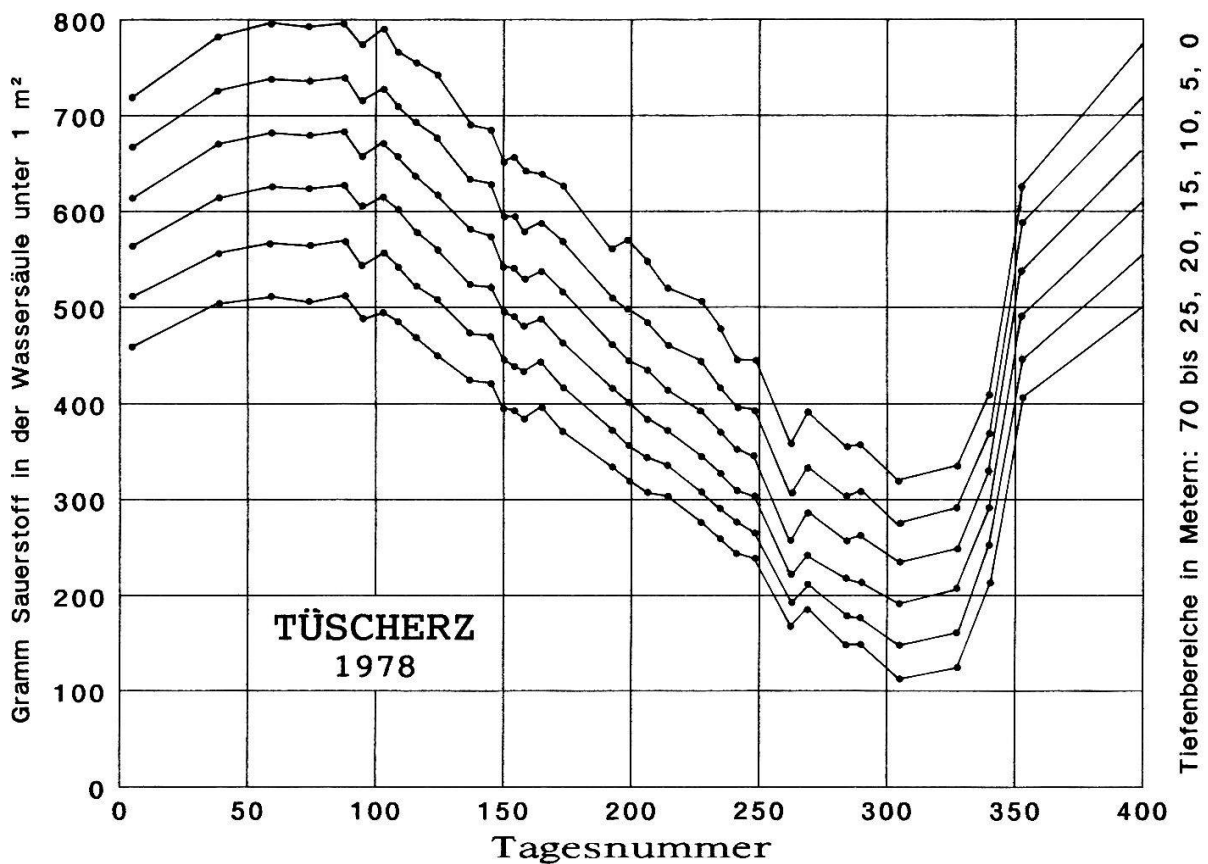


Abbildung 12: Die Sauerstoffgehalte der Wassersäule von 0, 5, 10, 15, 20, 25 m, je bis 70 m. In allen 6 Tiefenbereichen ist die Abnahme (infolge O_2 -Zehrung beim Abbau von Algen) zwischen dem 102. und dem 305. Tag ziemlich geradlinig (linear). Beim Einsetzen der Winterzirkulation um den 305. Tag nehmen die Sauerstoffgehalte infolge O_2 -Eintrag aus der Atmosphäre rasch wieder zu. Die Sauerstoffzehrung zwischen 15–25 und 70 m erwies sich als bester Indikator für Algenproduktion und -abbau (s. 5.1.3.2).

Um den 305. Tag geht die Sommerstagnation zu Ende. An diesem Tag (1.11.1978) reicht die Zirkulation bereits bis in 25 m Tiefe mit einheitlichen 11,9 °C und 8,5 mg/l O₂ (s. *Tabelle 4*). War bis anhin noch keine Zunahme des Sauerstoffgehaltes bis in 25 m Tiefe nachweisbar, wird ein Sättigungsgrad von 83% den O₂-Eintrag aus der Luft nunmehr ermöglichen.

Die Winterzirkulation wird Sauerstoff in den ganzen See einbringen. Die Kurven zeigen, wie vor allem nach dem 327. Tag (23.11.1978) der O₂-Gehalt der Wassersäule explosiv ansteigt dank des steilen Gefälles zwischen O₂-Konzentration der zirkulierenden Wassermassen und dem Sättigungswert: Konzentration am 340. Tag (6.12.1978) 7,9 mg/l O₂, Sättigungswert bei rund 7 °C 11,5 mg/l. Am 15.3.1979 wird der O₂-Gehalt der Wassersäule von 0–70 m 800 g/m², derjenige des ganzen Sees 13 580 t erreicht haben.

5.1.3.2 Der Sauerstoffverlust pro Tag und m²

Wir betrachten jetzt mit BRUNO BANGERTER [7] nur noch die Bereiche der Kurven von *Abbildung 12*, in welchen die O₂-Gehalte unter dem m² Seefläche von 0–70 m ziemlich geradlinig oder linear abnehmen. Da die Dauer der entsprechenden Periode von Jahr zu Jahr variiert, muss zum Vergleich verschiedener Jahre die O₂-Abnahme im linearen Kurvenbereich auf 1 Tag umgerechnet werden (s. *Tabelle 6*). Ein solcher Wert ist ein Mass für die Geschwindigkeit, mit welcher im See Sauerstoff verbraucht wird und dementsprechend Algen produziert werden. Hierzu sind verschiedene Vorgehensweisen möglich:

- Die Differenzmethode: Unter Berücksichtigung des ganzen linearen Zehrungsbereichs wird vom höchsten Wert des Frühlings der tiefste Wert des Herbstes abgezogen. Die Differenz, dividiert durch die Anzahl Tage zwischen beiden Daten, ergibt die tägliche Sauerstoffzehrung für einen bestimmten Tiefenbereich.
- Die Regressionsmethode: Aus sämtlichen Werten des linearen Kurvenbereichs wird eine Regressionsgerade berechnet (wie für *Abbildung 23*). Die Differenz zwischen einem hohen und einem tiefen Wert der Geraden wird durch die Anzahl der dazwischenliegenden Tage dividiert. Diese Methode ist zuverlässiger, aber aufwendiger als die oben beschriebene. Wir haben beide Methoden verwendet und verglichen.
- Die Zeitspanne: BANGERTER [7] hat die täglichen Defizite für alle Jahre einheitlich auf die Zeit vom 15. Mai bis 30. September bezogen. Wir brauchen hier die maximale

Tiefenbereiche	O ₂ -Defizite in Tonnen	O ₂ -Defizite in g/m ²	O ₂ -Verlustrate in g/m ² u. Tag
0–70 m	6170	471	2.32
10–70 m	5130	440	2.17
20–70 m	4290	409	2.00

Tabelle 6: Sauerstoffverluste im Bielersee während der Stagnationsperiode 1978 bei linearer Abnahme der O₂-Gehalte unter dem m². Dauer der Stagnation 203 Tage: 12.4.–1.11. Kolonne 2: O₂-Defizite in 3 Tiefenbereichen. Kolonne 3: O₂-Defizite unter 1 m² an der tiefsten Stelle bei Tüscherz. Kolonne 4: Die O₂-Verlustrate pro Tag bei Tüscherz.

Ausdehnung des linearen Bereichs (für 1978: 102.–305. Tag), um möglichst alle Messungen zu berücksichtigen.

- Der optimale Tiefenbereich: Welcher Tiefenbereich ist der beste Indikator des See-stoffwechsels (Algenproduktion)? Hierfür wurden auf *Abbildung 12* sechs Tiefenbereiche grafisch dargestellt. Die Verläufe der 6 Kurven sind sehr ähnlich. Dies bestätigen sämtliche analogen Darstellungen der Jahre 1971 bis 1988. Die Kurven erlauben keine Erkennung des zur Ermittlung der O_2 -Zehrung optimalen Tiefenbereichs.

BANGERTER [7] hat seine Berechnungen auf die hypolimnische Tiefenstufe von 25–70 m bezogen. In unserer Arbeit ergab ein Vergleich zwischen O_2 -Zehrung und der später zu besprechenden Algenproduktion (s. 10.5 und *Abbildung 29*) folgendes: Jährliche Produktion in g/m^2 C und tägliche O_2 -Zehrung (in g/m^2 O_2) stimmen für die Tiefenbereiche 15–70 m bis 25–70 m ähnlich gut miteinander überein und besser als für die Bereiche von 0, 5 und 10 m, je bis 70 m. Die Regressionsmethode ergab eine bessere Korrelation (im Mittel ca. 81%) als die Differenzmethode (ca. 76%). Die besten Korrelationen fanden wir mit der Regressionsmethode in den Tiefenbereichen 15–70 m (82%), 20–70 m (79%) und 25–70 m (83%). Der letzte Bereich stellt aber knapp 40% des gesamten Seevolumens dar, gegenüber 50% für den Bereich 20–70 m und 60% für denjenigen von 15–70 m. Letztere sind somit repräsentativer und wurden ebenso berücksichtigt.

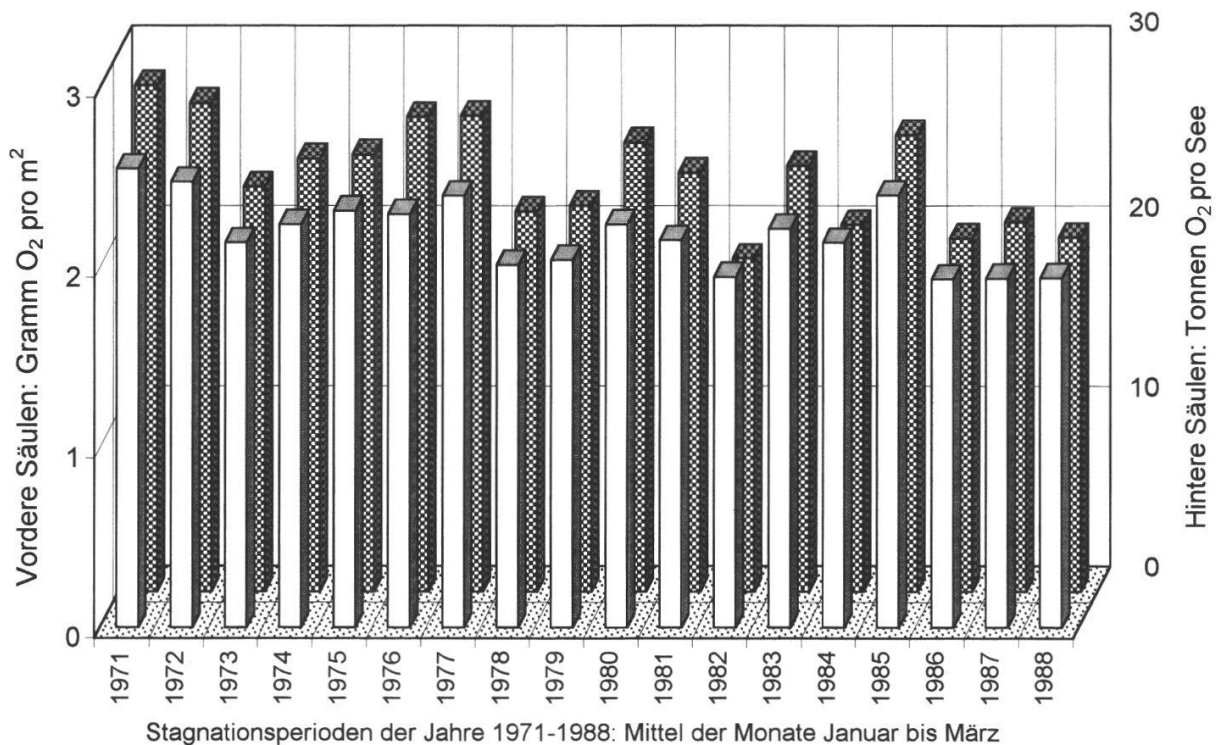


Abbildung 13: Die Entwicklung der täglichen Sauerstoffzehrung oder des Sauerstoffverbrauchs im Bielersee von 1971 bis 1988, jeweils für die volle Stagnationsperiode, von 20–70 m. Vordere Säulen: täglicher O_2 -Verlust in g unter $1\ m^2$ Seefläche. Hintere Säulen: täglicher O_2 -Verlust des ganzen Sees (20–70 m) in Tonnen O_2 . Die Abnahme der O_2 -Zehrungsrate während 18 Jahren ist weniger deutlich als diejenige der Phosphorkonzentrationen (s. *Abbildung 21*).

5.1.3.3 Die Sauerstoffzehrung von 1971 bis 1988

Auf *Abbildung 13* sind für den Zeitraum unserer Untersuchungen am Bielersee die mittleren täglichen Sauerstoff-Zehrungswerte zwischen 20 und 70 m Tiefe dargestellt, unter 1 m² (vordere Säulen), und hochgerechnet auf den ganzen See (hintere Säulen), dies unter Berücksichtigung der Volumina der verschiedenen Tiefenstufen (*s. Tabelle 5*).

Beide Säulenreihen zeigen eine leichte, aber stark schwankende Abnahme der O₂-Zehrungsrate von 1971 bis 1988, was einer entsprechend leichten Abnahme der Algenproduktion entspricht (*Abbildung 29, 10.5.*). Die Abnahme ist wesentlich geringer als diejenige der Phosphor-Zirkulationswerte im gleichen Zeitraum, ähnlich dargestellt auf *Abbildung 21*. 1988 war die Belastung des Sees mit Phosphor immer noch zu gross und erlaubte keinen markanten Rückgang der Algenproduktion (*s. 2.6, 10.5, 10.6.1*).

Die Angaben der täglichen Zehrung in g/m² erleichtern den Vergleich mit andern Seen. Die Umrechnung auf Tonnen für den ganzen See zeigt anschaulicher, wieviel Sauerstoff dem Bielersee jeden Tag verloren geht. Während den Sommerstagnationen 1971–1988 nahmen die messbaren O₂-Reserven des Hypolimnions unterhalb 20 m täglich um rund 30 (1971) bis 20 (1982) Tonnen ab (*Abbildungen 13 und 29*).

5.2 Die anorganischen Nährstoffe

Frische Algen enthalten 90–95% Wasser und 5–10% Trockensubstanz. Diese besteht aus 40–50% Kohlenstoff (C), 6–8% Stickstoff (N) und etwa 1% Phosphor (P) (*s. 5.2.4*). Dazu kommen Sauerstoff (O) und Wasserstoff (H) sowie kleine Mengen von Schwefel (S), Magnesium (Mg), Eisen (Fe) und weitere Spurenelemente. Bei Kieselalgen ist Silizium (Si) wichtiger Bestandteil der Schalen (*s. 6.3*).

Algen können nur leben, wachsen und sich vermehren, wenn die für Aufbau und Funktion nötigen Stoffe im Wasser in geeigneter Form vorkommen. Im folgenden beschränken wir uns auf die meistuntersuchten Nährstoffe Kohlenstoff, Phosphor und Stickstoff.

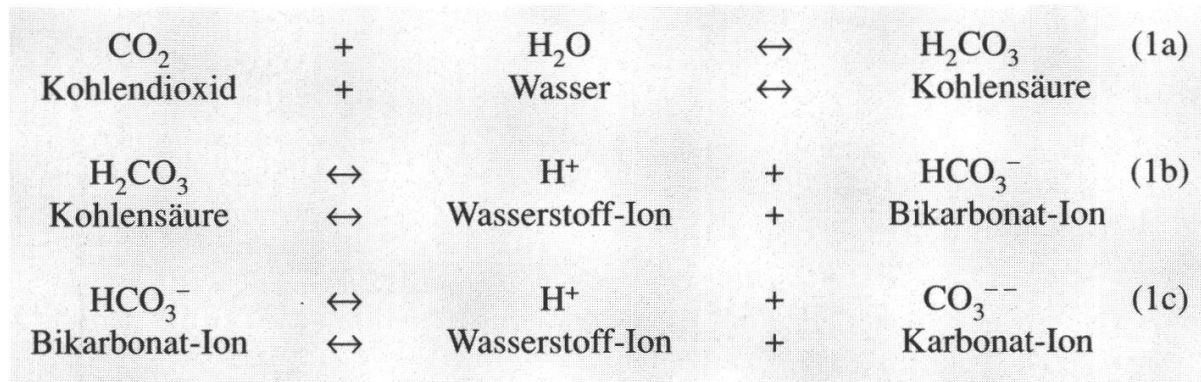
5.2.1 Kohlenstoff: Bedeutung, Vorkommen und Herkunft

Kohlenstoff bildet das Gerüst sämtlicher lebenswichtiger organischer Moleküle, wie Kohlenhydrate (Zucker, Zellulose, Stärke), Fette, Proteine (Eiweisse), Nukleinsäuren (DNS: Erbsubstanz; RNS: Überträgerin ihrer Information an das Plasma), Nukleotide (Bausteine der DNS und RNS, Energieträger der Zellen als Adenosintriphosphat ATP).

Gewässer enthalten Kohlenstoff in löslicher anorganischer Form, als Kohlendioxid (CO₂), Kohlensäure (H₂CO₃), Bikarbonat (HCO₃⁻) und Karbonat (CO₃⁻). Sie stammen von der Auflösung von Kalkstein durch kohlensäurehaltiges Regenwasser, direkt vom CO₂ der Luft, ferner von der Atmung der Organismen und vom Abbau organischer Abfälle. Wichtigste C-Quelle des Bielersees sind die Zuflüsse, welche im Jahr >1 Mio. t HCO₃⁻ oder rund 220 000 t C einbringen [97, 98, 101]. Daneben kommen in Gewässern verschiedene gelöste und partikuläre organische C-Verbindungen vor, insbesondere als Biomasse.

5.2.1.1 Fließgleichgewichte zwischen den anorganischen C-Verbindungen

Die 4 anorganischen Formen des Kohlenstoffs können wie folgt ineinander übergehen:



Ionen sind elektrisch geladene Teilchen, $-$ negativ geladen, $+$ positiv geladen. Die Doppelpfeile bedeuten, dass die Reaktionen in beiden Richtungen ablaufen können: In leicht saurem Wasser (pH 4), mit mehr H^+ als OH^- , herrschen die Komponenten von (1a) vor, in leicht alkalischem Wasser (pH 13), mit mehr OH^- als H^+ , Karbonat von (1c). Bei pH 8,3 ist C hauptsächlich als Bikarbonat vertreten. Dies veranschaulicht *Abbildung 14*.

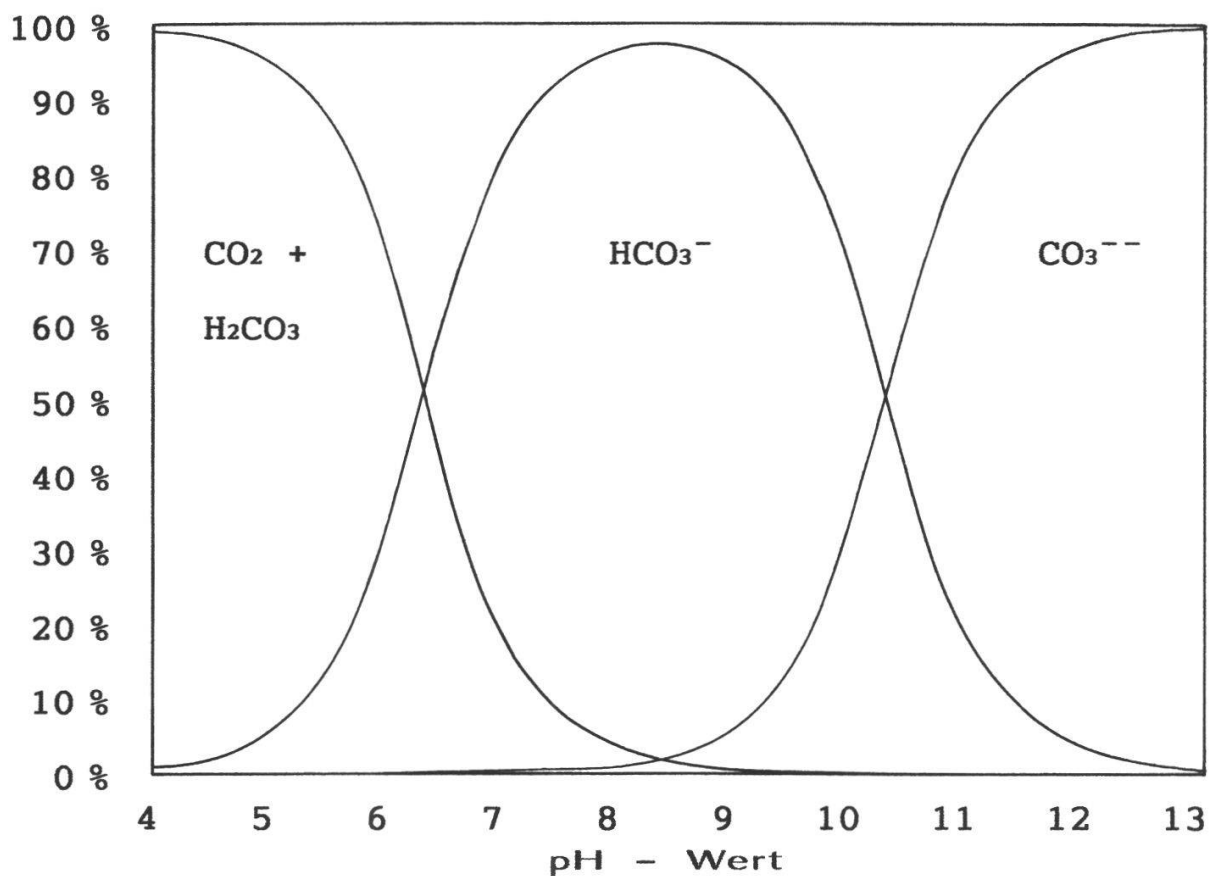
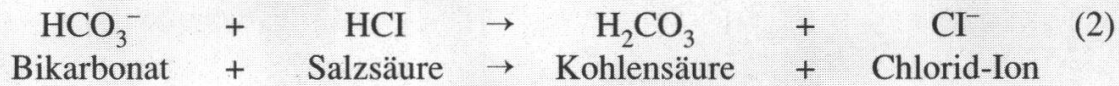


Abbildung 14: Anorganischer Kohlenstoff kommt im See je nach pH (Säuregrad des Wassers) als Kohlensäure (links bei saurem pH), als Bikarbonat (Mitte bei neutralem pH) und als Karbonat (rechts im alkalischen Bereich) vor. Die Grafik veranschaulicht die Fließgleichgewichte der Gleichungen (1a)–(1c) unter 5.2.1.1.

5.2.1.2 Wie lässt sich die Konzentration des anorganischen C messen?

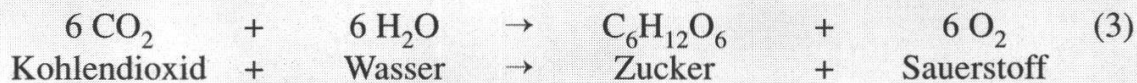
Der pH-Wert von Bielerseewasser liegt zwischen 7 und 8,5, mit C vorwiegend als HCO_3^- [97]. Durch Zugabe verdünnter Salzsäure (HCl 0,1 n) lässt sich HCO_3^- in H_2CO_3 überführen nach der Gleichung:



Aus der Menge der bis pH 4,4 verbrauchten Salzsäure (Säurebindungsvermögen) lässt sich die Konzentration des totalen anorganischen Kohlenstoffs in mg/l berechnen nach [125]. Bielerseewasser enthält bei Vollzirkulation im Mittel 30–35 mg/l anorganischen Kohlenstoff.

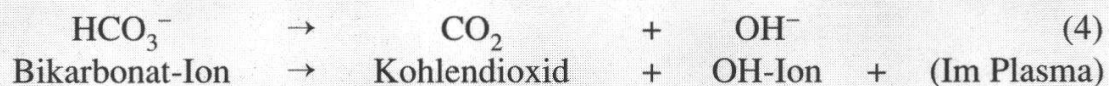
5.2.1.3 Algen verfrachten Kohlenstoff ins Tiefenwasser

Die Photosynthese, in welcher grüne Pflanzen aus anorganischem C unter Abgabe von O_2 Zucker und anschliessend weitere Plasmakomponenten aufbauen, wird vereinfacht durch folgende Gleichung dargestellt:



Der Aufbau von Algenbiomasse führt in zweierlei Hinsicht zu einer Abnahme der C-Konzentration in der trophogenen Zone und einer Zunahme der C-Konzentration im Hypolimnion:

1. Durch Absinken von Algen: Die Photosynthese entzieht dem Wasser der trophogenen Zone Kohlenstoff, gemäss Gleichung (3). Ein Teil der neugebildeten Algen, die Nettoproduktion, sinkt in die tropholytische Zone und wird durch Zerleger abgebaut, was im Tiefenwasser Kohlensäure freisetzt (Ansäuerung). Also: C-Abnahme oben, Zunahme unten.
2. Durch Absinken von Kalk: Wasserpflanzen entziehen dem Wasser nach Gleichung (3) freies CO_2 bzw. Kohlensäure, H_2CO_3 . Zahlreiche Algen und höhere Wasserpflanzen können ihr CO_2 auch aus HCO_3^- gewinnen:



Nach Gleichung (3) wird dem Wasser Kohlensäure entzogen, nach Gleichung (4) werden OH^- -Ionen frei. Beide Vorgänge erhöhen den pH-Wert der trophogenen Zone, das heisst machen das Wasser alkalischer, im Bielersee gelegentlich bis pH 9, in extrem dichten Wasserpflanzenbeständen bis pH 11. Nach Gleichung (1) und *Abbildung 14* wird bei Erhöhung des pH-Wertes die Konzentration der Karbonat-Ionen im C-System erhöht, wobei schon geringe

Erhöhungen dazu führen, dass CO_3^{--} mit dem im Wasser reichlich vorhandenen Ca^{++} unlösliches CaCO_3 als kleinste Kalkkristalle bildet. Dieser Vorgang heisst biogene Entkalkung von Wasser. Die Kalkkristalle sinken ins Hypolimnion, und da hier das Wasser durch vom Abbau der Algen stammende Kohlensäure angesäuert wird, löst sich ein Teil des Kalkes auf. Der Rest gelangt ins Sediment, wo er ursprünglich, vor der Eutrophierung, weissliche Seekreide bildete. Pro Molekül assimiliertes CO_2 kann ein Molekül CaCO_3 ausfallen.

Während der Sommerstagnation 1978 betrug die Bruttoproduktion an Algen $368 \text{ g/m}^2 \text{ C}$ bzw. rund $14\,500 \text{ t C}$ für den ganzen See. Dem könnte eine Ausfällung von $120\,000 \text{ t}$ Kalk entsprechen. Wenn mindestens die Hälfte davon das Sediment erreicht, würde die biogene Entkalkung 30% und mehr des jährlichen Sedimentzuwachses von $200\,000 \text{ t}$ [77, 98, 104] ausmachen.

Den Transport von C vom Epilimnion ins Hypolimnion veranschaulichen folgende Messwerte vom 9.7.1984: An der Wasseroberfläche wurden, bei pH 8,6, $27,7 \text{ mg/l}$, in 70 m Tiefe, bei pH 7,6, $38,3 \text{ mg/l}$ anorganisches C gemessen.

5.2.2 Phosphor

5.2.2.1 Bedeutung, Vorkommen und Herkunft

Phosphor ist lebenswichtig, als Bestandteil der Nukleinsäuren (DNS = Erbsubstanz, RNS = Überträgerin der genetischen Information an das Zellplasma) und ihrer Bausteine, der Nukleotide, des Energieträgers aller Zellen (Adenosintriphosphat, ATP) sowie der Zellmembranen. Phosphor stellt rund 1% der Algentrockensubstanz dar (s. 5.2.4).

Im Vergleich zu C kommt Phosphor (P) im Bielerseewasser in 500–1000mal kleineren Mengen vor. Die im Wasser lösliche Form ist das Orthophosphat (PO_4^{--}), Anion bzw. Salz der Phosphorsäure H_3PO_4 . Zusätzlich kommt P in Gewässern partikulär vor, als Bestandteil der Algen und organischer Abfälle, oder adsorbiert an Partikeln. Das lösliche, für die Algen direkt verfügbare Phosphat und der partikuläre bzw. organisch gebundene Phosphor bilden zusammen den Gesamtphosphor (s. *Abbildung 21*).

Phosphor stammte ursprünglich, in kleinsten Mengen, aus verwittertem Gestein und erodierten Böden, wo er auch für Landpflanzen ein unentbehrlicher Düngstoff ist. Aus Waldflächen gelangen $0,04\text{--}0,01 \text{ kg/ha P}$ in die Gewässer. Demgegenüber geben landwirtschaftlich genutzte Böden pro Flächeneinheit 20mal mehr P an die Gewässer ab [39, 42]. Mit der hohen Besiedlungsdichte und der Einführung P-haltiger Waschmittel lieferten Siedlungsabwässer um 1970 schliesslich mindestens 10mal mehr P als alle gedüngten und ungedüngten Böden der Schweiz zusammen. Heute stammen 53% des in den Bielersee gelangenden Phosphats aus Abwasserreinigungsanlagen, 35% aus der Landwirtschaft, 12% sind natürlichen Ursprungs [5].

Als Ergebnis davon nahm der P-Gehalt der meisten Seen nach 1950 explosiv zu, im Vierwaldstättersee und im Bodensee von $< 5\text{--}10 \text{ }\mu\text{g/l}$ auf > 20 bzw. $> 80 \text{ }\mu\text{g/l}$, im Hallwilersee auf $250 \text{ }\mu\text{g/l}$ [11] und im Greifensee und Baldeggersee auf sogar $400\text{--}500 \text{ }\mu\text{g/l}$ [3]. 1972 betrug der $\text{PO}_4\text{-P}$ -Gehalt des Bielerseewassers bei Winterzirkulation $124 \text{ }\mu\text{g/l}$. Über die Zuflüsse gelangten damals jährlich $> 1000 \text{ t P}$ in den Bielersee [97,

98, 101]. Am Anfang der 70er Jahre hatte die vom Menschen verursachte Überdüngung der Seen ihren Höhepunkt erreicht. Die meisten Mittellandseen waren eutroph bzw. krank.

5.2.2.2 Wie werden Phosphatkonzentrationen gemessen?

Phosphat bildet mit Ammonium-Molybdat $\{(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24} \cdot 4\text{H}_2\text{O}\}$ einen gelb gefärbten Stoff. Dieser wird mit Ascorbinsäure und Antimontartrat, oder mit Zinnchlorid (SnCl_2) tiefblau (Phosphor-Molybdänblau). Die Intensität der Blaufärbung ist der Phosphatkonzentration proportional. Die durch den Farbstoff bedingte Lichtabsorption oder Extinktion wird im Filter- oder Spektralphotometer gemessen, und der erhaltene Wert wird mit einer Eichkurve verglichen, die mit verschiedenen genau bekannten Konzentrationen von Kalium-Dihydrogen-Phosphat (KH_2PO_4) im gleichen Photometer gewonnen wurden. Damit können Konzentrationen von wenigen $\mu\text{g/l PO}_4\text{-P}$ gemessen werden.

5.2.2.3 Das Plankton verfrachtet Phosphor in die Tiefe

Ähnlich wie Kohlenstoff gelangt Phosphor mit dem absinkenden Plankton ins Tiefenwasser und wird dort beim Abbau der Algen, des Zooplanktons und seiner Kotbällchen wieder als Phosphat freigesetzt. *Abbildung 15* zeigt, wie im Verlauf der Sommerstagnation die P-Konzentration der trophogenen Zone abnimmt, im Tiefenwasser aber zunimmt:

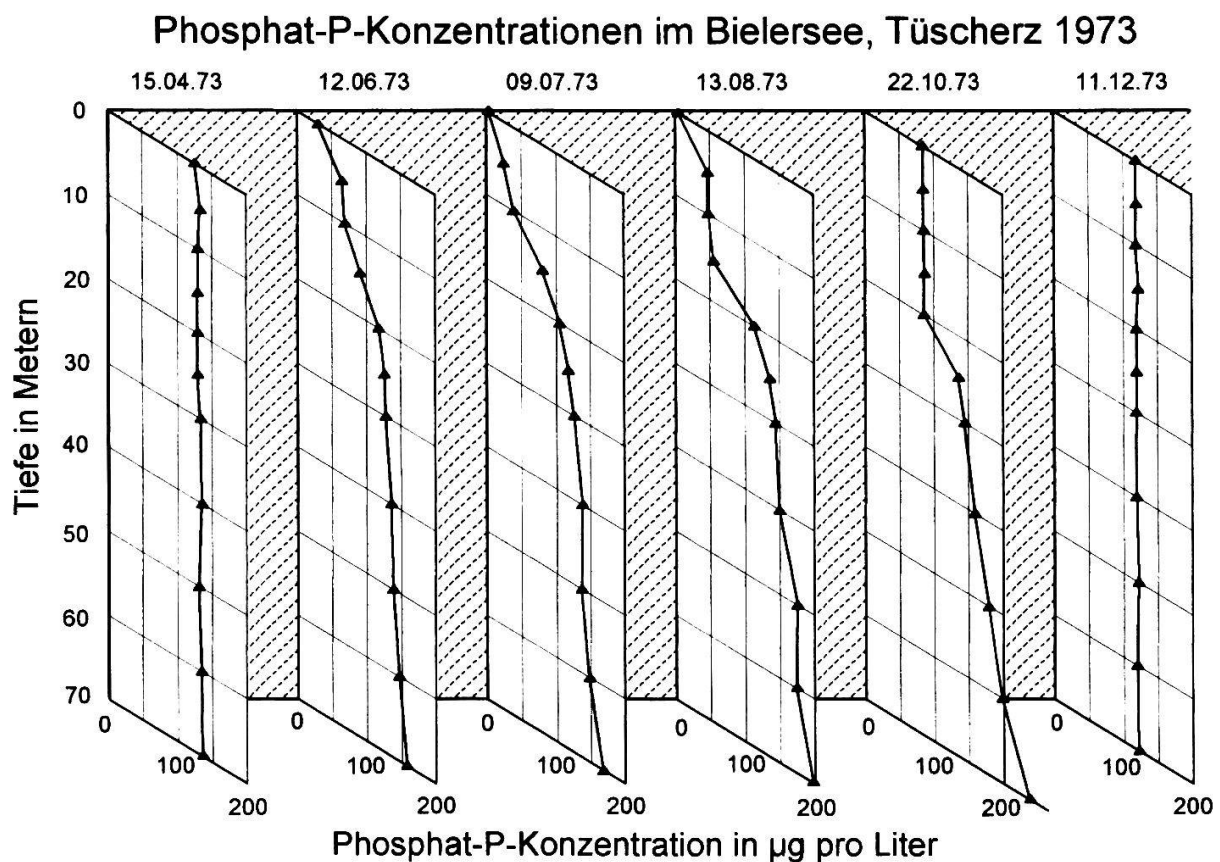


Abbildung 15: Die Abnahme der Phosphatkonzentrationen im Oberflächenwasser infolge Bildung von Algen. Zunahme im Tiefenwasser infolge Abbau absinkender Algen, deutlich bis 22.10. Einsetzen der Zirkulation um den 22.10.1973 und wiederum ausgeglichene Konzentrationen im Winter.

- 15.4.1973: Ende der Winterzirkulation mit einer mittleren $\text{PO}_4\text{-P}$ -Konzentration von $131\ \mu\text{g/l}$ oder rund $155\ \text{t P}$ im ganzen See.
- 12.6.1973: Abnahme der P-Konzentration im Epilimnion infolge starker Algenproduktion und beginnende Zunahme in der Tiefe infolge Abbau absinkenden Planktons.
- 9.7.1973: Weitere Abnahme oben auf $2,4\ \mu\text{g/l}$ und Zunahme in der Tiefe auf $167\ \mu\text{g/l}$.
- 13.8.1973: Die P-Konzentration der trophogenen Zone hat auf $3\text{--}4\ \mu\text{g/l}$ abgenommen, unterhalb $25\ \text{m}$ zugenommen, in $70\ \text{m}$ Tiefe auf $197\ \mu\text{g/l}$.
- 22.10.1973: Beginnende Herbst-Winter-Zirkulation bis in $20\ \text{m}$ Tiefe und weitere Zunahme der P-Konzentration zwischen 30 und $70\ \text{m}$, in $70\ \text{m}$ auf $236\ \mu\text{g/l}$.
- 11.12.1973: Winter-Vollzirkulation mit wiederum gleichmässiger Verteilung der P-Konzentrationen von rund $120\ \mu\text{g/l}$ oder $142\ \text{t}$ im ganzen See.

Noch viel extremere Bedingungen fand PETER BERNER im hocheutrophen, $48\ \text{m}$ tiefen Hallwilersee [11]. Die $\text{PO}_4\text{-P}$ Konzentration betrug im Oktober 1978 unter der Oberfläche, zwischen 0 und $5\ \text{m}$, maximal $10\ \mu\text{g/l}$, in $45\ \text{m}$ Tiefe $800\ \mu\text{g/l}$. Der See zirkuliert im Winter nicht immer vollständig, so dass sich P in der Tiefe vom letzten Jahr her akkumulieren kann.

5.2.2.4 Das Seesediment als Phosphatfalle

Nicht aller Phosphor des Tiefenwassers wird durch Zirkulation wieder auf den ganzen See verteilt. Phosphat bildet in der Tiefe mit Eisen- und Mangansalzen, ferner mit CaCO_3 , Silikaten, Tonmineralien usw. unlösliche Niederschläge, welche dauernd im Sediment verbleiben, wenigstens solange genügend Sauerstoff vorhanden ist. Bei Mangel an Sauerstoff (in stark eutrophierten Seen) wird Phosphat aus dem Sediment wieder rückgelöst, beispielsweise bei Reduktion von Fe^{+++} zu Fe^{++} und Mn^{++++} zu Mn^{++} , womit weniger Phosphat gebunden werden kann. Ein gesunder See vermag somit Phosphatüberschüsse ins Sediment abzuschieben; ein infolge P-Überdüngung kranker See dagegen erhöht seinen Überschuss erst noch durch Phosphatrücklösung aus dem Sediment.

5.2.2.5 Die Belastung des Bielersees durch Phosphor

Unter Belastung oder Fracht versteht man den Eintrag von Nährstoffen in einen See, durch Zuflüsse und diffus durch Oberflächenabfluss. Dieser Eintrag sorgt für Nährstoffnachschub und ist für den Seestoffwechsel ebenso wichtig wie die im See herrschenden Konzentrationen. Messbar ist der Eintrag durch Zuflüsse.

Für die Jahre 1973/74 hat P. SANTSCHI [97] die Gesamtphosphorfracht aus den Konzentrationen und Wasserführungen der Hauptzuflüsse im Jahresverlauf ermittelt und erhielt $1017\ \text{t P}_{\text{tot}}$ (Gesamtphosphor). Mit demselben Verfahren erhielt VINZENZ MAURER [72] für die Jahre 1987 und 1988 eine Jahresbelastung von rund $300\ \text{t}$ Gesamt-P.

Für die untenstehenden Perioden wird die P-Belastung des Sees summarisch geschätzt: Die Gesamt-P-Konzentrationen des Aare-Kanals bei Hagneck werden von der Landeshydrologie mindestens zweimal monatlich gemessen und als mittlere Jahresfracht in g/s angegeben [52]. Daraus lässt sich der jährliche Eintrag durch die Aare berechnen. Die Phosphorkonzentrationen der übrigen Zuflüsse werden von der Landeshydrologie nicht gemessen, waren aber nach 1980 nach eigenen Messungen mit denjenigen der Aare vergleichbar. Da die Aare im Mittel der vergangenen Jahrzehnte bis 1996 77% des Zuflusswassers darstellte, ergab

eine Multiplikation der Aarefracht mit 1.3 die geschätzte jährliche Belastung des Sees. Im folgenden werden die gerundeten Mittelwerte aus jeweils 3 Jahren angegeben:²

1977–1979: 520 Tonnen Gesamtphosphor pro Jahr

1980–1982: 420 Tonnen Gesamtphosphor pro Jahr

1988–1990: 350 Tonnen Gesamtphosphor pro Jahr

1994–1996: 310 Tonnen Gesamtphosphor pro Jahr

Die Phosphorbelastung des Bielersees hat somit seit 1973/74 stark abgenommen. Wir kommen unter 7.3.2, 17.3.6.1 und mit den *Abbildungen 21 und 43* darauf zurück.

5.2.2.6 Die Belastbarkeit eines Sees durch Phosphor

Wieviel Phosphoreintrag kann ein See ohne Gefährdung ertragen? Hierfür sind seine Tiefe, die Durchflutung bzw. Verweildauer des Wassers im Seebecken (die Wassererneuerungszeit) und seine Oberfläche oder Grösse entscheidend. Tiefe Seen sind auf Nährstoffeintrag weniger empfindlich als seichte Seen. Ihr mächtiges Hypolimnion beinhaltet grosse O₂-Reserven und kann daher viel Algen verkraften. Kurze Wassererneuerungszeit oder starke Durchflutung verhindern allzu langes Verweilen und häufiges Rezyklieren der Nährstoffe im See.

Gestützt auf diese Erwägungen hat der Schweizer Limnologe R. VOLLENWEIDER [135] Formeln entwickelt, welche für die meisten Seetypen eine Berechnung der kritischen und der gefährlichen flächenspezifischen Belastung erlauben. Flächenspezifisch bedeutet, dass der Nährstoffeintrag auf einen m² Seefläche bezogen wird, womit man der Oberfläche Rechnung trägt.

Die Formeln gehen von der Erfahrung aus, dass Seen mit Frühjahrszirkulationswerten von 10–20 µg/l Gesamtphosphor eutroph werden. Mit 10 µg/l wird es kritisch, mit 20 µg/l gefährlich. Dieser letzte Wert figuriert in der folgenden Formel für gefährliche Belastung.

$$\text{Gefährliche Belastung in mg/m}^2 \text{ und Jahr Gesamt-P} = \frac{\text{Mt} \times 20 \times (1 + \sqrt{\text{EW}})}{\text{EW}}$$

wobei

MT = mittlere Tiefe des Sees in m = Volumen/Oberfläche
= 30,5 m für den Bielersee.

EW = mittlere Wassererneuerungszeit in Jahren = Volumen/Jahresabfluss
= 0,16 Jahre für den Bielersee.

² Die Ermittlung der Wasserführungen Q der Aare Hagneck, des Zihlkanals bei Gampelen und der Schüss bei Biel ist mit Unsicherheiten behaftet. Q der Aare Bern-Schönau, Saane-Laupen, Brugg-Aegerten sowie der Schüss Sonceboz sind gut dokumentiert. Die von 1935 (Bern-Schönau), 1949 (Saane) und 1961 (Sonceboz) bis 1996 reichenden mittleren Wasserführungen dienten der Berechnung des Anteils der Aare-Hagneck an der Gesamtbelastung des Sees, in Anlehnung an [97]. Die untenstehenden Faktoren berücksichtigen die Einzugsgebiete unterhalb der Messstellen.

Q Aare-Brugg 1935-1996 = 244 m³/s.

Q Aare-Hagneck = 1.01 * (1.07 * Q Aare Bern Schönau + 1.02 * Q Saane-Laupen).

Q Schüss-Biel = 1.41 * Q Schüss-Sonceboz.

Q Zihlkanal = Q Brugg - Q Hagneck - Q Schüss-Biel.

Ergebnis: Q Aare Hagneck = 187,68 m³/s. Q Schüss Biel = 6.05 m³/s. Q Zihlkanal = 50,27 m³/s

Unter kritischer Belastung versteht VOLLENWEIDER einen Phosphoreintrag, welcher die kritischen Phosphorkonzentrationen bei Zirkulation von $10\text{ }\mu\text{g/l}$ und damit beginnende Eutrophierung verursachen kann. In der Formel steht anstelle von 20 der Faktor von 10. Die kritische Belastung ist also halb so gross wie die gefährliche.

In den Jahren 1973/74 wurden dem Bielersee durch die Zuflüsse 1017 Tonnen Gesamtposphor zugeführt [97, 98, 101]. Dies entspricht einer jährlichen Belastung von $25,9\text{ g/m}^2$. Wir beurteilen diesen Wert mit Hilfe der Formeln von VOLLENWEIDER:

- Die gefährliche jährliche Belastung beträgt nach VOLLENWEIDER 5338 mg/m^2 oder $5,34\text{ g/m}^2$. Dies entspricht einem Eintrag von 210 Tonnen Gesamtposphor für den ganzen See. 1973/74 war die Belastung rund 5mal zu hoch. Sie war 1977–1979 $2\frac{1}{2}$ mal, 1980–1982 2mal, 1988–1990 1,7mal und 1994–1996 immer noch 1,5mal zu hoch.
- Die kritische jährliche Belastung beträgt nach VOLLENWEIDER $2,67\text{ g/m}^2$ oder rund 105 Tonnen Gesamtposphor für den ganzen See. 1973/74 war die Belastung fast 10mal höher als der kritische Wert. Sie war 1977–1979 5mal, 1980–1982 4mal, 1988–1990 $3\frac{1}{3}$ mal und 1994–1996 noch 3mal zu hoch.

5.2.2.7 Eine summarische Phosphorbilanz für den Bielersee um 1974

Mit einem Phosphoreintrag von 1000 t pro Jahr betrug 1974 die Algen-Bruttoproduktion im Mittel $450\text{ g/m}^2\text{ C}$ [7] oder 17 700 t C bzw. 50 000 t Algentrockensubstanz für den ganzen See. Dies bedeutet Assimilation von 450 t P, fast der Hälfte des P-Imports. Die jährliche Nettoproduktion der Lebensgemeinschaft betrug damals rund $190\text{ g/m}^2\text{ C}$ oder 7500 t C bzw. 20 000 t Algentrockensubstanz für den ganzen See. Mit diesen 20 000 Algen sanken jährlich 180 t P ins Tiefenwasser, also rund 18% des durch Zuflüsse in den See gelangenden P [97, 98]. Nach *Tabelle 10*, Zusammenfassung unserer Sauerstoff- und Produktionsmessungen von 1973–1988, werden während der Stagnation 47% der absinkenden Biomasse abgebaut und 53% gelangen ins Sediment. Für 1974 waren dies rund 95 t P. Nach SANTSCI und SCHINDLER [97, 98] betrug der Seerückhalt 1973/74 374 Tonnen Gesamt-P pro Jahr. 95 t stammten von absinkenden Algen und rund 280 t direkt von den Zuflüssen, ohne vorherige Assimilation durch Algen. Der See und sein Sediment verhalten sich bezüglich Phosphor wie eine Kläranlage, eine Phosphatfalle, und die Algen leisten dabei einen gewichtigen Beitrag. Dieser Beitrag wird, da die P-Belastung nach 1974 stärker abnimmt als die Algenproduktion, noch zunehmen.

5.2.3 Stickstoff

5.2.3.1 Bedeutung, Vorkommen und Herkunft

Stickstoff (N) ist ebenso lebenswichtig wie C und P. Es beteiligt sich am Aufbau sämtlicher Eiweisse oder Proteine und ihrer Bausteine (Aminosäuren), ferner des Erbgutes (DNS) und seiner Bausteine (Nukleotide), des Energieträgers der Zellen (ATP), des Chlorophylls (Blattgrüns), der Atmungsfermente usw. Die Algentrockensubstanz besteht zu etwa 6–7% aus Stickstoff. Algen benötigen gewichtsmässig etwa 7mal mehr N als P, von der Atomzahl her 16mal mehr.

- Elementarer Stickstoff (N_2) bildet 78 Volumen- oder 75,5 Gewichtsprozente der Luft, mit einem globalen Total von $3,9 \cdot 10^{15}$ t. In natürlichen Gewässern ist elementarer Stickstoff (N_2) in etwas höheren Konzentrationen löslich als Sauerstoff (bei $0^\circ C$ auf Meereshöhe 23 mg/l N_2 gegen 14,6 mg/l O_2 [146]). N_2 kann nur von wenigen Organismen direkt genutzt (assimiliert) werden: von gewissen Bakterien (z.B. in Wurzelknollen von Leguminosen) und verschiedenen Blaualgen (Anabaena, Nostoc u.a.). Die biologische N-Fixierung beträgt weltweit 100–200 Mio. t und liegt in der Grössenordnung der Herstellung von Kunstdünger aus N_2 (120 Mio. t/a) [145].
- Von den meisten Pflanzen assimilierbar sind Nitrat (NO_3^-), Anion bzw. Salz der Salpetersäure (HNO_3) und Ammonium-Ionen (NH_4^+), abgeleitet vom Ammoniak (NH_3). Beide kommen in Gewässern vor, zusammen mit dem für Fische toxischen Zwischenprodukt Nitrit (NO_2^- , Salz der salpetrigen Säure HNO_2) und zahlreichen organischen N-Verbindungen. Bei ausreichend O_2 herrscht NO_3^- vor. Nitrat-N kommt meist in mehr als 7mal höheren Konzentrationen als P vor. Es ist daher selten wachstumslimitierend. Als wir unsere Untersuchungen am Bielersee aufnahmen, betrug die NO_3^- -N-Konzentration bei Winterzirkulation 1,2 mg/l (5,3 mg/l Nitrat). Die N-Konzentration war also rund 10mal höher als diejenige von P. 1988 war sie sogar 86mal höher (s. *Abbildung 21*).
- Nitrat bildet sich in der Natur beim Abbau von Pflanzen, Tieren und ihren Ausscheidungen. Zuerst entsteht Ammoniak bzw. Ammonium (NH_3 bzw. NH_4^+), welches bei Anwesenheit von Sauerstoff durch Bakterien zu Nitrit und Nitrat oxidiert wird (Nitrifikation). Nitrat ist im Unterschied zu Phosphat stets gut löslich und wird leicht aus Böden ausgewaschen. In der Schweiz geben Waldflächen im Jahr etwa 0,9 kg/ha N, landwirtschaftlich genutzte Böden rund 20 kg/ha N an die Gewässer [39, 42]. Mit der Zunahme der Wohnbevölkerung wuchs der N-Beitrag aus Siedlungen. In den frühen 70er Jahren stammten rund 45% der N-Fracht aus Siedlungen und 55% aus den Böden. Heute beträgt, infolge massiver Düngung der Böden, ihr Beitrag 80% [22]. Von Bedeutung ist schliesslich der Stickstoffeintrag durch Niederschläge, welche im schweizerischen Mittelland 0,5–1 mg/l NH_4^+ -N und 0,3–0,5 mg/l NO_3^- -N enthalten [150]. Dies entspricht einer jährlichen N-Deposition von rund 40 000 t für die ganze Schweiz. Ursprung sind im wesentlichen N-Emissionen aus Verbrennungsprozessen und Landwirtschaft.

5.2.3.2 Wie werden Nitratkonzentrationen gemessen?

In verschiedenen Verfahren photometrisch, wie beim Phosphat. In der von uns verwendeten Methode bildet Nitrat mit Salicylat und Schwefelsäure intensiv gelb gefärbte Nitrosalicylsäure. Durch Messung ihrer Lichtabsorption im Photometer und Vergleich mit der Absorption von Nitratlösungen genau bekannter Konzentrationen (Eichkurve) wird die Konzentration der Probe bestimmt.

5.2.3.3 Auch Stickstoff wird vom Plankton ins Tiefenwasser verfrachtet, aber...

Mit einer mittleren Algen-Nettoproduktion von $140 \text{ g/m}^2 \text{ C}$ oder 15 000 t Algentrockensubstanz für den ganzen See (1974–1988, s. *Tabelle 10*) sinken jährlich rund 1000 t organisch gebundener Stickstoff ins Tiefenwasser. Beim Abbau der Algen wird der

Stickstoff zunächst als Ammoniak oder Ammonium (NH_3 bzw. NH_4^+) frei. In Anwesenheit von Sauerstoff werden diese durch Bakterien zu Nitrit (NO_2^-) und schliesslich zu Nitrat (NO_3^-) oxidiert.

Ähnlich wie beim Phosphat beobachtet man während der Sommerstagnation eine durch Algenvermehrung bedingte Abnahme der Nitratkonzentration im Epilimnion – freilich nie bis auf 0. Dies zeigt *Abbildung 16* für den 12.9.1977 mit $\text{NO}_3\text{-N}$ -Konzentrationen in der trophogenen Schicht von 0,33–0,7 mg/l, verglichen mit 1,4–1,6 mg/l bei Frühjahrszirkulation. Die starke Bioproduktivität verursacht gleichzeitig eine massive Erhöhung der O_2 -Konzentration an der Oberfläche, auf 14,6 mg/l, was bei einer Temperatur von $19,7^\circ\text{C}$ einem Sättigungsgrad von 168% entspricht. Die starke Abnahme der O_2 -Konzentrationen unterhalb 10 m zeigt das Absinken und den Abbau einer gewichtigen Algenproduktion an, was bekanntlich mit einer Zunahme der C- und $\text{PO}_4\text{-P}$ -Konzentration in der Tiefe einhergeht (*s. Abbildung 15*). Demgegenüber wird aber die $\text{NO}_3\text{-N}$ -Konzentration kaum höher als bei Frühjahrszirkulation. Sie nimmt unterhalb 35–40 m sogar ab, besonders zwischen 65 und 70 m. Dies ist teilweise erklärbar durch den in der Tiefe herrschenden O_2 -Mangel, der die Bildung von Nitrat aus NH_4^+ hemmt. Ferner benutzen bei O_2 -Mangel Bakterien Nitrat als Sauerstoffquelle und reduzieren damit NO_3^- zu N_2 (Denitrifikation). In der Tiefe verursacht das Sauerstoffdefizit ein Nitratdefizit. Durch Denitrifikation wird in der Natur sehr viel

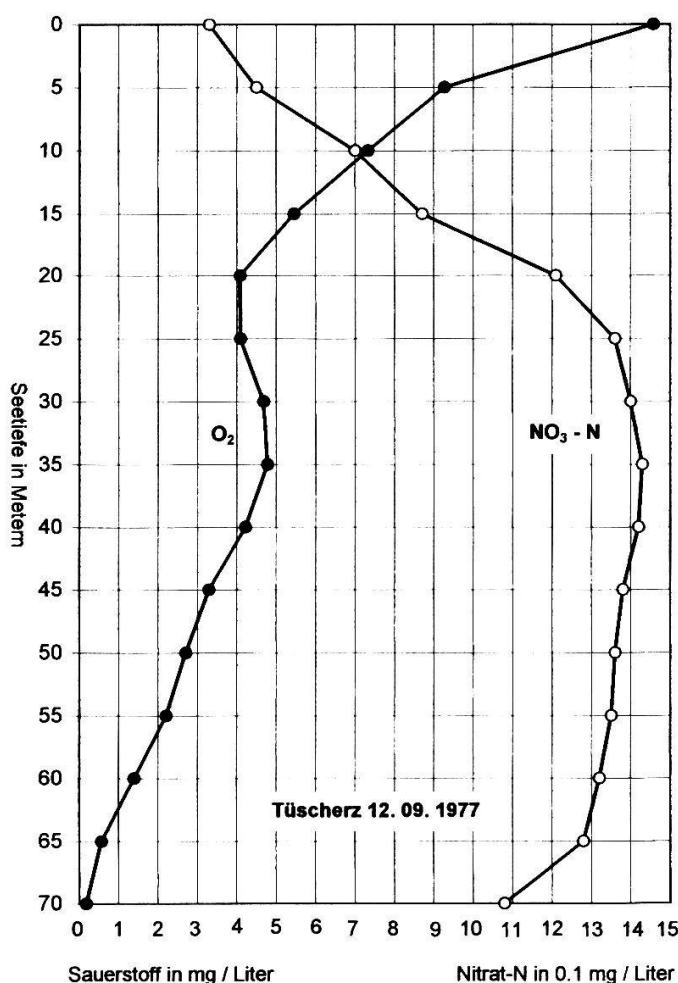


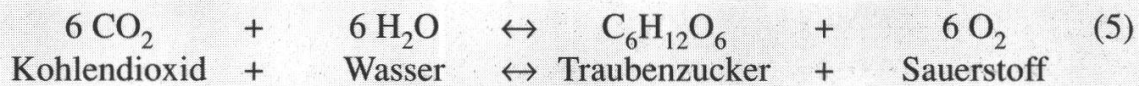
Abbildung 16: Sauerstoffmangel in der Tiefe verhindert die Oxidation der beim Abbau von Algen freigesetzten Stickstoffverbindungen zu Nitrat. Dies führt zu einer Akkumulation von Ammoniak (NH_3) und Nitrit (NO_2^-), ersichtlich am Nitratdefizit.

Nitrat-N wieder zu N_2 , in Böden auch zu N_2O , einem Treibhausgas und Zerstörer der stratosphärischen Ozonschicht [145].

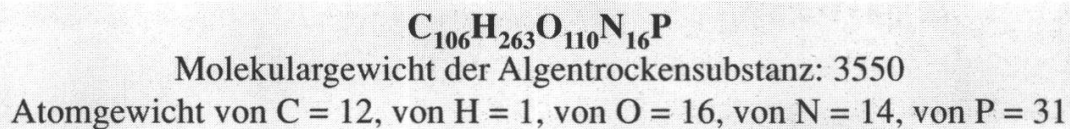
Da anorganische N-Verbindungen gut wasserlöslich sind, wird N im Sediment vor allem in Form nicht abgebauter Biomasse eingelagert. Sedimentuntersuchungen von MÜLLER [77] ergaben für den Bielersee einen Rückhalt für organischen Stickstoff von rund 300 t/a für die Jahre 1969–1977. Das wären 30% der absinkenden Algentrockensubstanz. Der Rest wurde durch Zuflüsse eingeschwemmt.

5.2.4 Eine Assimilationsgleichung mit Kohlenstoff, Stickstoff und Phosphor

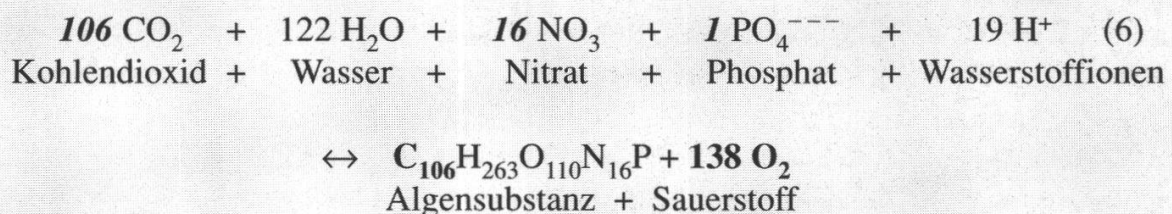
Die Photosynthese oder Chlorophyllassimilation wird oft durch die folgende einfache Gleichung dargestellt, identisch mit Gleichung (3) unter 5.2.1.2.



1958 stellte der amerikanische Ozeanologe REDFIELD [90] fest, dass die Nährstoffe C, N und P im Meeresplankton in einem konstanten atomaren Verhältnis von 105 C, 15 N und 1 P vorkommen. Dies entspricht einem Gewichtsverhältnis von rund 40 C : 7 N : 1 P. Gestützt darauf wurde für das Algenprotoplasma folgende Bruttoformel vorgeschlagen [115]:



Für die Photosynthese mag dann nach [115] folgende erweiterte Gleichung gelten:



Der Doppelpfeil bedeutet, dass der Vorgang in beiden Richtungen ablaufen kann: nach rechts bei der Photosynthese, nach links beim biologischen Abbau. Kursivdruck links bezeichnet das leicht modifizierte Redfield-Verhältnis von 106 C : 16 N : 1 P, Fettdruck rechts zeigt das Verhältnis von 106 C : 138 O₂ an, welches für die Auswertung der Produktion von Algen gebraucht wird: Für 106 assimilierte Kohlenstoffatome (1272 g) werden 138 Sauerstoffmoleküle (4416 g) freigesetzt.

Diese Redfield-Stöchiometrie ist eine starke Vereinfachung in Wirklichkeit viel komplexerer Komponenten und Vorgänge. Algenprotoplasma ist keine einheitliche chemische Substanz, sondern ein schwer überschaubares System von Bestandteilen, die miteinander interagieren und sich ständig wandeln. Die Photosynthese wiederum ist viel komplizierter als Gleichung (6) vermuten lässt. Und trotzdem hat sich letztere beim quantitativen Arbeiten mit Plankton-Lebensgemeinschaften als sehr nützlich erwiesen, ein Beispiel für ökologische Unschärfe, die grössere Zusammenhänge oft besser aufzeigt als zu viele Einzeldaten. Aus Bruttoformel und Gleichung (6) ergeben sich die folgenden, mehrmals verwendeten Umrechnungsfaktoren:

- Die Assimilation von 10 C-Atomen setzt 13 O₂-Moleküle frei, was einem Photosynthesequotienten von 1.3 entspricht (genau: $138 : 106 = 1.3$)
- Die Assimilation von 1 g C setzt 3,47 g O₂ frei.
- Die Assimilation von 1 g C ergibt 2.8 g Algentrockensubstanz.
- Die Produktion von 1 g Algentrockensubstanz setzt 1,25 g Sauerstoff frei.
- Der oxidative Abbau von 1 g Algentrockensubstanz verbraucht 1,25 g O₂.

Im folgenden Kapitel sollen die Algen nicht als Chemikalien, sondern als Lebewesen mit all ihrer Vielfalt, Schönheit und ökologischen Bedeutung besprochen werden.

6. Die Algen: Bedeutung und Formenvielfalt

6.1 Was sind Algen und was tun sie?

Die Algen sind für den See was das Gras für die Wiese und die Bäume für den Wald: Primärproduzenten, das heisst grüne Pflanzen, welche aus anorganischen Nährstoffen mit Hilfe von Licht energiereiche organische Substanz aufbauen: Bestandteile des eigenen Körpers und Reservestoffe, wie Zucker, Stärke und Fett. Sie heissen photoautotroph, weil sie ihre Energie vom Sonnenlicht beziehen und ganz ohne organische Nahrung auskommen. Im Unterschied dazu sind Bakterien, Pilze, Tiere und Menschen von organischer Nahrung abhängig. Sie heissen heterotroph, weil sie zur Gewinnung ihrer Nahrung bzw. Energie auf andere Lebewesen angewiesen sind: als Konsumenten 1. Ordnung auf Pflanzen, als Konsumenten höherer Ordnung auf Tiere, und als Zersetzer oder Destruenten auf die organischen Abfälle sämtlicher Lebewesen (*s. Abb. 1*).

Algen sind die einfachst gebauten grünen Pflanzen, die es gibt. Viele sind einzellig, andere bilden kleinste mehrzellige Kolonien, kugelig, tellerförmig, fädig oder baumartig verzweigt. Die meisten Algen eines Sees sind mikroskopisch klein und daher von blossen Auge nicht sichtbar. Im Uferbereich bilden einige mehrzellige und fadenförmige Arten wattebauschähnliche Polster (*Cladophora*, *Spirogyra*). Im Litoral oligotropher Seen leben unter Wasser auch die grösseren, komplizierter gebauten, schachtelhalmähnlichen Armleuchteralgen (*Characeen*). Am Meeresstrand sind noch grössere Algen mit vielfältigen Formen bekannt, so zum Beispiel der bis 1/2 m grosse Meersalat (*Ulva lactuca*) oder der bis 1 1/2 m grosse, handförmig gefächerte Palmentang (*Laminaria*).

Die im Uferbereich eines Sees in oft dichten Beständen lebenden Laichkräuter sind keine Algen, sondern höhere Samenpflanzen. Auf ihnen leben freilich, als Aufwuchs, zahlreiche festsitzende Algenarten.

6.2 Die Algen der Freiwasserzone

Im Bielersee bestreiten sie rund 80% der Primärproduktion [73, 141]. Sie sind mikroskopisch klein und freischwebend, mit geringer oder ohne Eigenbeweglichkeit. Sie bilden das pflanzliche Plankton oder Phytoplankton.

Kegelförmige Netze mit Porenweiten von 30–60 μm (siehe Abbildung 17) erlauben den Fang von grösseren Formen (Netzplankton). Das Konzentrat kann unter dem Mikroskop untersucht werden. Algen mit Durchmessern von $<30 \mu\text{m}$ bilden das Nannoplankton («Zwergplankton», auch Nanoplankton genannt). Es wird in Netzen mit Maschenweiten von $<30 \mu\text{m}$ zurückgehalten. Noch kleinere Algen ($<3 \mu\text{m}$), die oft schwer bestimmbar sind (Picoplankton), können mit Netzen kaum gefangen werden. Sie lassen sich nur an Wasserproben untersuchen, die man zentrifugiert oder sedimentieren lässt. Trotz ihrer geringen Grösse leisten die kleinsten Algen einen gewichtigen Beitrag zur Biomasse (s. 7.2.5) und Primärproduktion von Seen und Ozeanen [130].

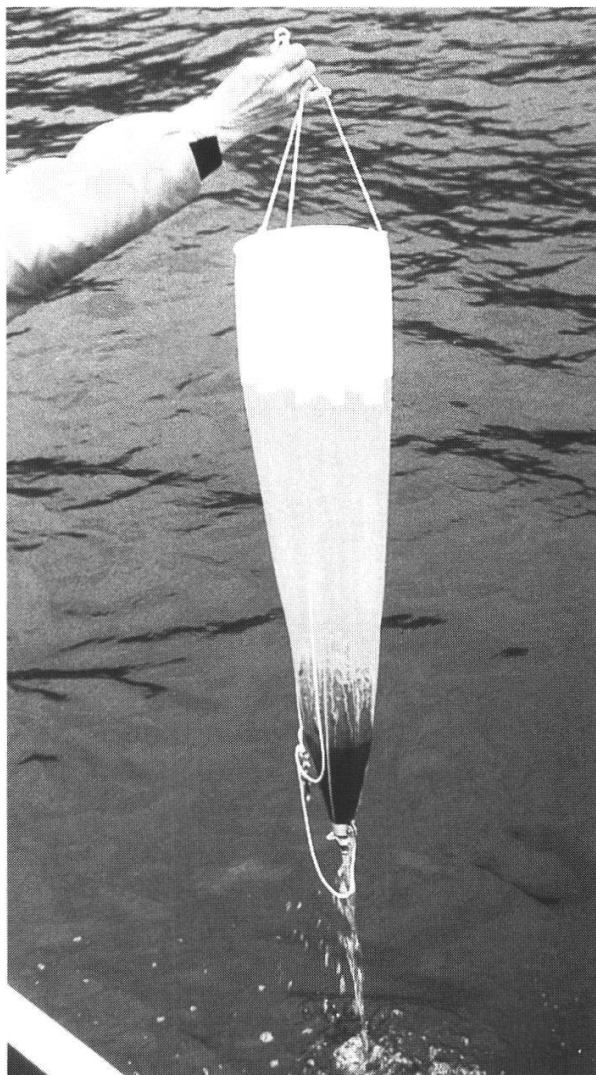
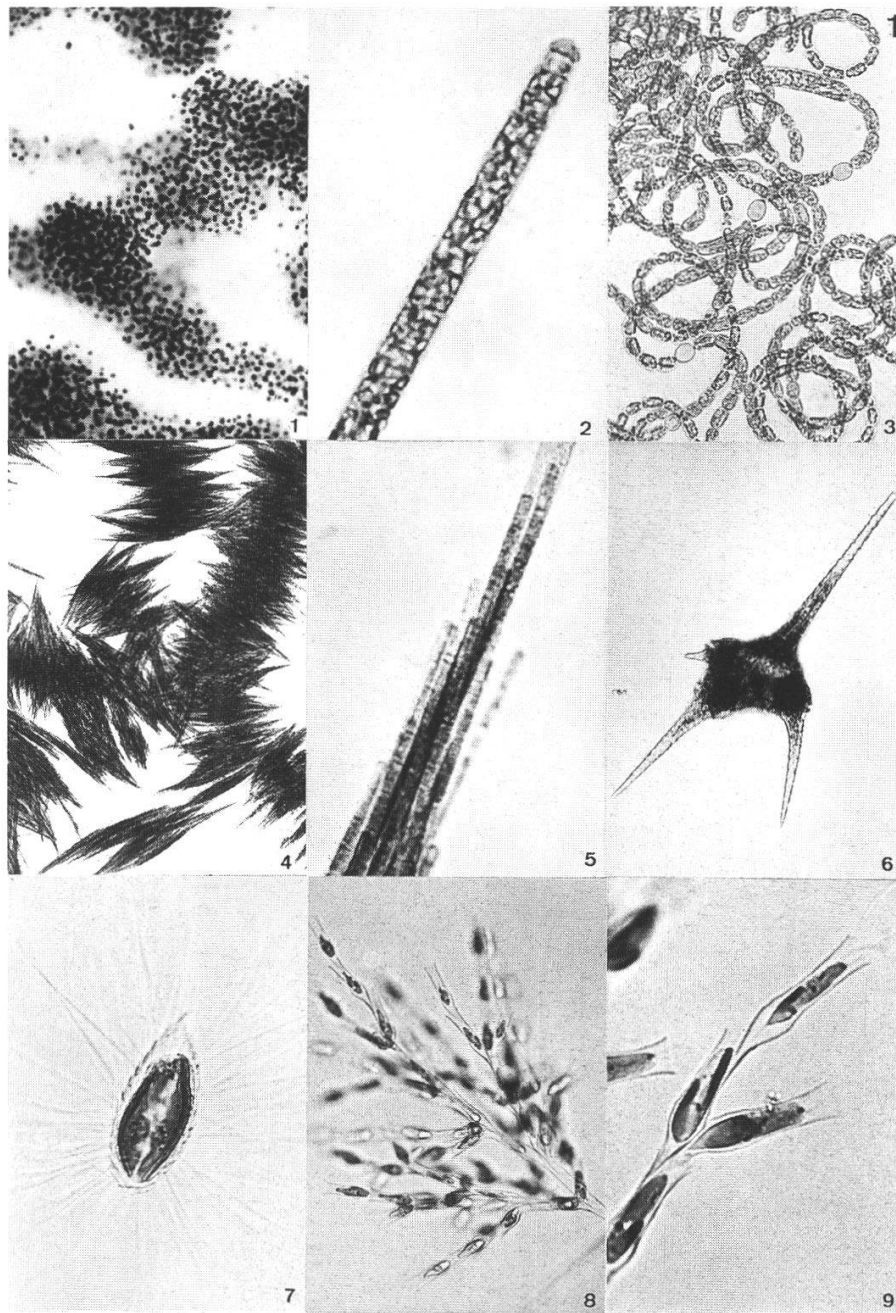


Abbildung 17: Ein feinmaschiges Planktonnetz zum Fang von Algen. Im See herrschte 1983 eine Massenvermehrung der Jochalge *Mougeotia*, welche im unteren Teil des Netzes einen dunklen Brei bildete.

6.3 Beispiele für Bielersee-Algen

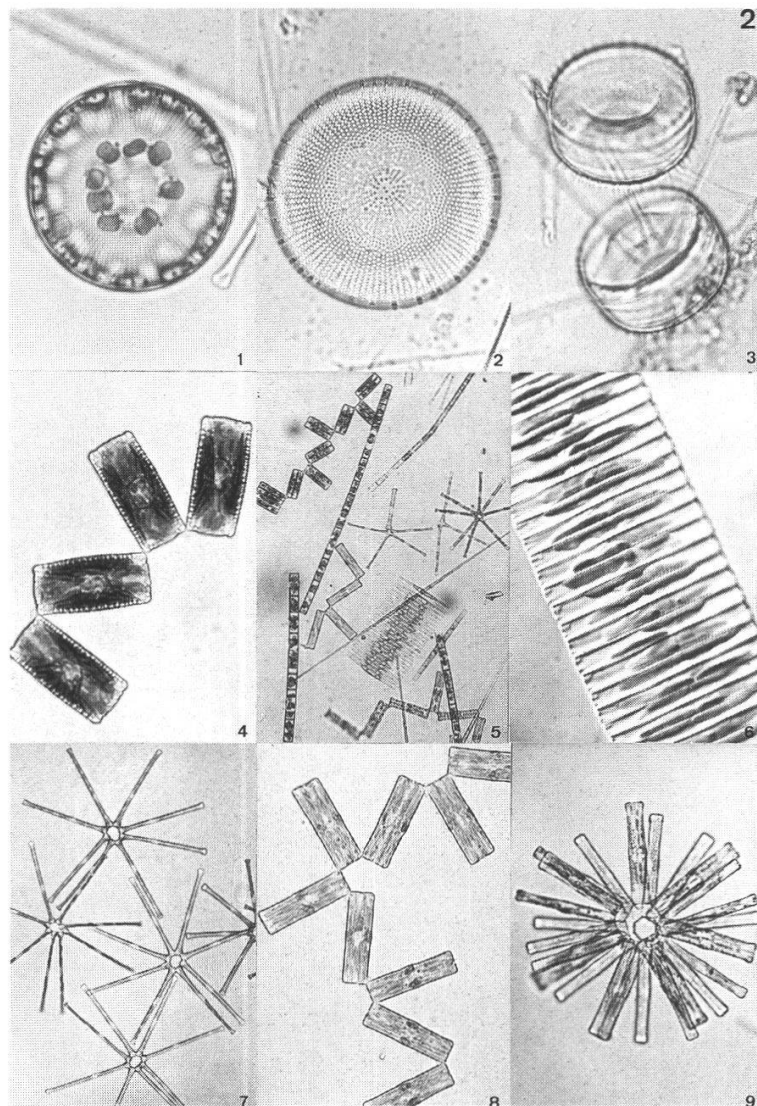
Im Bielersee haben wir über 200 Arten identifiziert. Einige typische Vertreter sind auf den Tafeln 1 bis 3 dargestellt. Folgende Gruppen waren für unsere Arbeit wichtig:

- Blaualgen, Cyanophyta: bakterienähnlich, ohne Zellkern, daher auch Cyanobakterien genannt. Sie bilden mehrzellige Fäden (Tafeln 1/2–5) oder mit Gallerte verbundene klumpenartige Kolonien (Tafel 1/1). Farbe gelbgrün, grün, blaugrün, stahlblau,



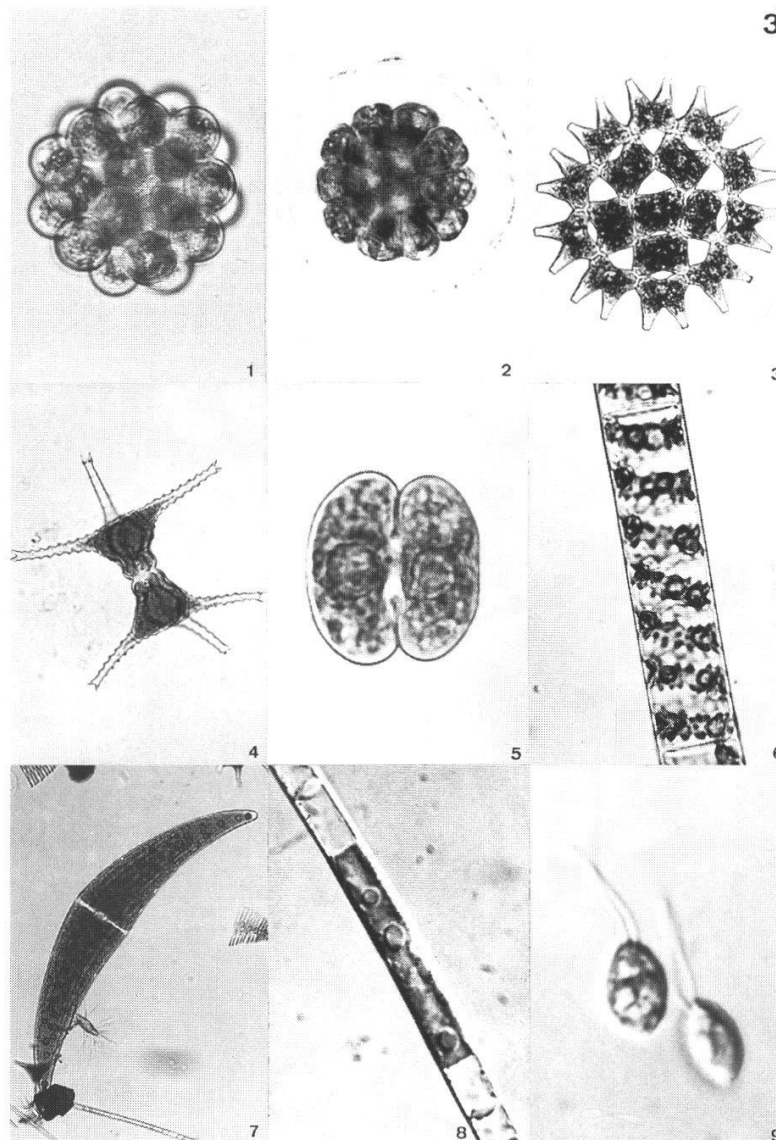
Tafel 1: Blaualgen (1–5), Feualgen oder Panzerflagellaten (6), Goldalgen (7–9)

1. *Microcystis aeruginosa*, Netzblaualge. Zahlreiche rundliche Zellen (3–7 μm) liegen in einer netzartigen Gallertmasse. Bildet oft Algenblüten.
2. *Oscillatoria rubescens*, Burgunderblutalge. Ende eines mehrzelligen Fadens, 6–8 μm breit, 1 Zelle 2–4 μm hoch. Erste auffallende rötliche Blüte im Murtensee 1825, s. 6.6.
3. *Anabaena flos-aquae*, Ringelalge. Die 6–8 μm langen Zellen bilden gekräuselte, in Gallerte eingebettete Ketten. Die grösseren hellen Zellen (Heterocysten) können Luftstickstoff assimilieren.
4. *Aphanizomenon flos-aquae*, Grüne Spanalge. Dichte Bündel von Algenfäden.
5. *Aphanizomenon* bei starker Vergrösserung. Dicke eines Fadens 5–6 μm .
6. *Ceratium hirundinella*, Hornalge. Bis 400 μm lange Feualge.
7. *Mallomonas caudata*, geschwänzte Goldalge mit zahlreichen langen Borsten aus Kieselsäure. 50–80 μm .
8. *Dinobryon*-Art, Becherbäumchen. Jede begeisselte Zelle liegt in einem kelchförmigen Gehäuse. Diese bilden baumartig verzweigte Kolonien. Gehäuse bis 100 μm lang.
9. *Dinobryon* bei starker Vergrösserung



Tafel 2: Kieselalgen

1. *Cyclotella compta*, Hübsche Scheibchenkieselalge. Durchmesser 15–50 μm . Typisch sind die randständigen Radialstreifen und kleine Höcker am Ursprung jedes zweiten Streifens. Chloroplasten am Rand und in der Mitte.
2. *Stephanodiscus astraea*, grosses Zackenscheibchen. Glühpräparat der Zellwand aus Kieselsäure, Schalenansicht, zeigt die bis zur Mitte reichenden Punktreihen und den randständigen Dornenkranz. Durchmesser 30–70 μm .
3. *Stephanodiscus*, Glühpräparat, Schalen- und Gürtelbandansichten, zeigen Form und Dicke der Zellen sowie die randständigen Dornen.
4. *Diatoma vulgare*, Gemeine Zickzack-Kieselalge. 4 Zellen in Gürtelbandansicht. 30–60 μm lang.
5. Mischpräparat verschiedener Kieselalgen: Links oben *Diatoma*, rechts davon *Melosira* (Fadenkieselalge), daneben *Tabellaria fenestrata* (s. 8 u. 9), in der Mitte *Asterionella* (s. 7), Darunter die lange nadelförmige *Synedra acus* (Nadelkieselalge, 100–300 μm lang), darunter eine gartenzaunartige Kolonie von *Fragilaria crotonensis* (Kamm-Kieselalge, Zellen 40–150 μm lang, vergl. mit 6), darunter *Tabellaria* und *Melosira*.
6. *Fragilaria virescens*, Bruchkieselalge, Kolonie rechteckiger Zellen in Gürtelbandansicht, 25–100 μm lang (vergl. mit 5).
7. *Asterionella formosa*, Schwebesternchen, Kolonien aus 8 Zellen, 40–130 μm lang.
8. *Tabellaria fenestrata*, Fensterkieselalge, zickzackförmige Kolonie im Winter. 30–140 μm .
9. *Tabellaria fenestrata*, sternförmige Kolonie im Sommer und Herbst.



Tafel 3: Grünalgen (1–3), Jochalgen (4–8), Cryptophyceen (9)

1. *Coelastrum microporum*, Kugelhohlstern. Hohle Kolonie von 20–30 rundlichen Zellen. Zelldurchmesser 6–30 μm .
2. *Pandorina morum*, Maulbeer-Grünalge. Kugelige Kolonie von 16–32 dichtstehenden begeisselten Zellen innerhalb einer Gallerthülle. Beweglich, Zellen 8–16 μm , Kolonie bis 250 μm .
3. *Pediastrum duplex*, Durchbrochenes Zackenrädchen. Flache Kolonie aus 16 Zellen. Randzellen mit 2 Fortsätzen. Zellen 4–80 μm , Kolonie 30–300 μm .
4. *Staurastrum*-Art, Sechсарmiger Dornenstern. Symmetrisch eingeschnürte Zelle mit 3 Fortsätzen pro Hälfte. 40–70 μm .
5. *Cosmarium*-Art, eine Zieralge. Symmetrisch eingeschnürte Zelle mit 2 nierenförmigen Hälften. 30–50 μm .
6. *Spirogyra*-Art, Schraubenalge. Eine Zelle mit spiralig aufgewundenem Chloroplasten. Bildet in der Uferregion wattebauschähnliche Polster. Zelle etwa 100 μm lang.
7. *Closterium ehrenbergii*, Grosse Mondalge. Symmetrisch, mit Gipskristallen an beiden Zellenden. 230–880 μm lang.
8. *Mougeotia*-Art, Plattenalge. 1 Zelle mit plattenförmigem Chloroplasten (auf dem Bild ist die Breitseite sichtbar) und eingelagerten eiweiss- und stärkehaltigen Körnchen (Pyrenoide). Typisch sind die linsenartigen Querwände.
9. *Rhodomonas*-Art, sehr kleine Flagellaten des Nanoplanktons mit 2 Geisseln. 20–30 μm .

- braun, rötlich, rostbraun, schwarz. Mit Gasvakuolen regulieren viele ihr spezifisches Gewicht und schichten sich in optimale Wassertiefen ein. Einige Arten können elementaren Stickstoff assimilieren, beispielsweise *Anabaena* (Tafel 1/3).
- Goldalgen, Chrysophyceen: goldgelb, grüngelb oder bräunlich. Einige Arten sind mit Geisseln beweglich (Tafel 1/8).
 - Kieselalgen, Diatomeen oder Bacillariophyceen: Sie haben starre «geometrische» Gestalt (s. Tafel 2) mit glasartigen Zellwänden aus Kieselsäure, die beim Ausglühen oder nach Behandlung mit konzentrierter Salpetersäure erhalten bleiben (Tafeln 2/2–3). Jede Zellwand besteht aus 2 Schalen, wie eine Petrischale oder Schuhschachtel. Die Zellkerne der Kieselalgen sind im Unterschied zu andern Algen diploid.
 - Feueralgen, Panzerflagellaten, Dinophyceen: Viele sind gepanzert (Tafel 1/7), die meisten bewegen sich mit Geisseln.
 - Grünalgen, Chlorophyceen: weltweit 5000–8000 Arten. Meist grün mit Chlorophyll a und b, Zellwände aus Zellulose und Pektin, wie höhere Pflanzen.
 - Jochalgen, Conjugatophyceen: ähnlich wie Grünalgen, mit bilateral symmetrischen Zellen (Tafeln 3/4–8). Bei geschlechtlicher Vermehrung bilden benachbarte Zellen eine jochartige Verbindung.
 - Armleuchteralgen, Characeen: Sie leben nur in der Uferregion oligotropher Seen und bilden schachtelhalmähnliche, 10–20 cm hohe zierliche Pflanzen.
 - Cryptophyceen: Der Name bedeutet «versteckte» Lebensweise. Man trifft sie im Netzplankton wegen ihrer geringen Grösse nicht an. Diese wichtigen Vertreter des Nanoplanktons bewegen sich mit 2 Geisseln (Tafel 3/9). Farbe veränderlich, oft rostbraun.

6.4 Wie Algen zu rasches Absinken verhindern

Das pflanzliche Plankton hat beschränkte oder keine Eigenbeweglichkeit. Es schwebt im Wasser und wird durch Strömungen leicht verfrachtet. Da das spezifische Gewicht der Algen wenig höher ist als dasjenige von Wasser, haben sie eine Tendenz zum Absinken, aus der trophogenen Zone in die tropholytische Zone, wo sie infolge Lichtmangels absterben.

Algen verfügen über verschiedene Einrichtungen, welche die Absinkverluste vermindern und den Aufenthalt in der trophogenen Zone verlängern. Wesentlich ist die Eigenbeweglichkeit solitärer Flagellaten, wie *Cryptomonas* und *Rhodomonas* (Tafel 3/9), *Ceratium* (Tafel 1/6), sowie der Kolonien von *Pandorina* (Tafel 3/2), *Eudorina*, *Dinobryon* (Tafel 1/8–9) usw. Sie können sich damit aktiv gegen das Licht, das heisst zur Wasseroberfläche, bewegen.

Die Form der Zellen oder Kolonien vermag das Absinken wesentlich zu verlangsamen. Formwiderstand erzeugen beispielsweise die fadenförmigen Kolonien der Burgrunderblutalge (Tafel 1/2), von *Aphanizomenon* (Tafel 1/4–5), der Kieselalge *Melosira* (Tafel 2/5), die gartenzaunartigen Verbände von *Fragilaria* (Tafel 2/5–6), die Schwebefortsätze von *Ceratium* (Tafel 1/6) und *Staurostrum* (Tafel 3/4), die langen und zahlrei-

chen Borsten von *Mallomonas* (*Tafel 1/7*), die Nadelform von *Synedra* (*Tafel 2/5*), die Bildung sternförmiger Kolonien bei *Asterionella* (*Tafel 2/7*) und *Tabellaria* (*Tafel 2/9*), oder noch zickzackförmiger Verbände bei *Tabellaria* und *Diatoma* (*Tafel 2/4–5, 2/8*).

Schliesslich kann auch das Übergewicht reduziert werden durch Gasvakuolen bei Blaualgen, durch Einlagerung von Öltröpfen (Assimilationsprodukt) bei Kieselalgen oder noch durch Bildung von Gallerthüllen bei *Sphaerocystis*, *Microcystis* (*Tafel 1/1*), *Pandorina* (*Tafel 3/2*) und andern Kolonien.

6.5 *Aber sie sinken doch ab, und viele werden schon vorher zersetzt*

Trotz all dieser Einrichtungen sinken ständig Algen von der trophogenen in die tropholytische Zone ab, mit einer mittleren Absinkgeschwindigkeit von <1 bis wenige Meter pro Tag [17]. Viele werden zudem schon in der trophogenen Zone zersetzt.

Am 17.8.1973 war im Bielersee die massenhaft auftretende begeisselte Art *Rhodomonas* (*Tafel 3/9*) im Oberflächenwasser zwischen 0 m und 3 m mit 1 bis 3,8 Mio. Individuen pro Liter vertreten, der grössere ähnliche Flagellat *Cryptomonas* erreichte zwischen 0 m und 5 m Tiefe Konzentrationen von 2–4 Mio. pro Liter. An dieser Häufung in Oberflächennähe war, nebst hoher Vermehrungsrate, die Eigenbeweglichkeit sicher wesentlich beteiligt. Unterhalb 10 m fanden sich keine *Rhodomonas* mehr, und von *Cryptomonas* lebten zwischen 15 m und 40 m Tiefe nur noch einige 100 Exemplare pro Liter.

Nach BLÖSCH [17] dürfte hierfür eine rasche Zersetzung der zarten Zellstrukturen schon vor dem Absinken ins Hypolimnion verantwortlich sein, wobei *Cryptomonas* etwas widerstandsfähiger zu sein scheint als *Rhodomonas*. Rund 77–79% des Phytoplanktons werden bereits im Epilimnion abgebaut und halten so mit ihren Abbauprodukten den kleinen Kreislauf (s. 2.3.7) aufrecht.

Absinkverluste und Abbau sind für die Lebensgemeinschaft wichtig: Sie verhindern bei Generationszeiten von wenigen Stunden bis Tagen [17, 37] «Übervölkerung» der trophogenen Zone durch Algen, schaffen Platz für neue Formen und erlauben damit eine Anpassung der Biozönose an veränderliche Umweltbedingungen. Das Absinken und der Abbau von Algen haben eine ähnliche Funktion wie das Altern und Sterben von Pflanzen, Tieren und Menschen an Land. Wir werden sehen (*Abbildungen 19 und 20* unter 7.2.5 und 7.3), wie sich, dank rascher Erneuerung, die Artenzusammensetzung des Phytoplanktons im Verlauf eines Jahres, aber auch mehrerer Jahre, dauernd verändert.

6.6 *Algenblüten*

Unter besonders günstigen Bedingungen können sich verschiedene Algenarten so stark vermehren, dass sie zahlenmässig alle übrigen Algen übertreffen und das Wasser verfärben. Dabei können sie, besonders Blaualgen, an der Wasseroberfläche einen

dichten farbigen Belag bilden, vergleichbar mit ausgeflossener Ölfarbe. Solches Massenaufreten wird als Algen-, See- oder Wasserblüten bezeichnet. 1825 verfärbte sich das Wasser des Murtensees plötzlich schmutzig rot. Im Volksmund wurde das Phänomen als ein Wiederaufsteigen des Blutes der Burgunder gedeutet, welche, von Herzog Karl dem Kühnen angeführt, 1476 durch das Heer der Eidgenossen bei Murten geschlagen und grösstenteils in den See abgedrängt wurden. In Wirklichkeit wurde die Rotfärbung des Murtensees durch eine Blüte der (rötlichen) Blaualge *Oscillatoria rubescens* (*Tafel 1/2*) verursacht. Dies brachte ihr den noch heute gebräuchlichen Namen Burgunderblut-Alge ein.

Wir haben anlässlich unserer Untersuchungen am Bielersee zahlreiche Algenblüten beobachtet, beispielsweise 1971 eine Massenvermehrung der Blaualge *Microcystis aeruginosa* (*Tafel 1/1*), welche an der Wasseroberfläche einen grünen Belag bildete und nach dem Absterben der Algen und dem Zerfall ihrer Schleimhüllen weite Bereiche des Sees aufschäumen liess. In einem späteren Jahr verfärbte sich die ganze Seeoberfläche rostbraun durch eine Mischblüte von *Cryptomonas* und *Rhodomonas* (*Tafel 3/9*), mit Sichttiefen von 20–30 cm. 1980 «blühte» in Ufernähe die Blaualge *Aphanizomenon* (*Tafel 1/4–5*) und bildete an der Wasseroberfläche einen grünen Belag bei einer Sichttiefe von knapp 30 cm. Auch die Kieselalge *Asterionella* (*Tafel 2/7*) bildete einmal eine Blüte, ohne freilich an der Wasseroberfläche «aufzurahmen».

Algenblüten bilden sich auch in Meeren. Häufig kommt es zu Massenvermehrungen von gelblich-rötlichen Panzerflagellaten. Solche Phänomene werden als «Red Tides» (Rote Fluten) bezeichnet [6]. «Red Tides» sind unbeliebt, weil verschiedene der daran beteiligten Algen toxisch sind.

6.7 Algengifte

Einige Blaualgen-Arten, wie *Microcystis*, *Oscillatoria* und *Anabaena* (*Tafel 1/1–3*), aber auch gewisse Panzerflagellaten, können, ähnlich wie Bakterien, Toxine bilden und dadurch giftig werden. Ihre Toxizität tritt vor allem bei der Bildung von Algenblüten in Erscheinung. Die Algen werden dann massenhaft von Muscheln, tierischem Plankton usw. gefressen, und die fettlöslichen Gifte werden den Nahrungsketten entlang konzentriert. Dabei handelt es sich entweder um Nervengifte oder um Lebergifte, wobei etliche krebserregend sein könnten [30]. Muscheln, welche sich von Blüten toxischer Algen ernähren, können beim Menschen Bewusstseins- oder Verdauungsstörungen verursachen. Fische und andere Meerestiere können zugrunde gehen, wenn sich in ihrer Nahrung Algengifte angereichert haben. So gingen 1987 14 Buckelwale den amerikanischen Küsten entlang ein. Sie hatten Makrelen gefressen, die Kleinfische oder Zooplankton verzehrt hatten, welche sich ihrerseits von Panzerflagellaten namens *Alexandrium* ernährt hatten. Diese erzeugen ein Nervengift [30].

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.

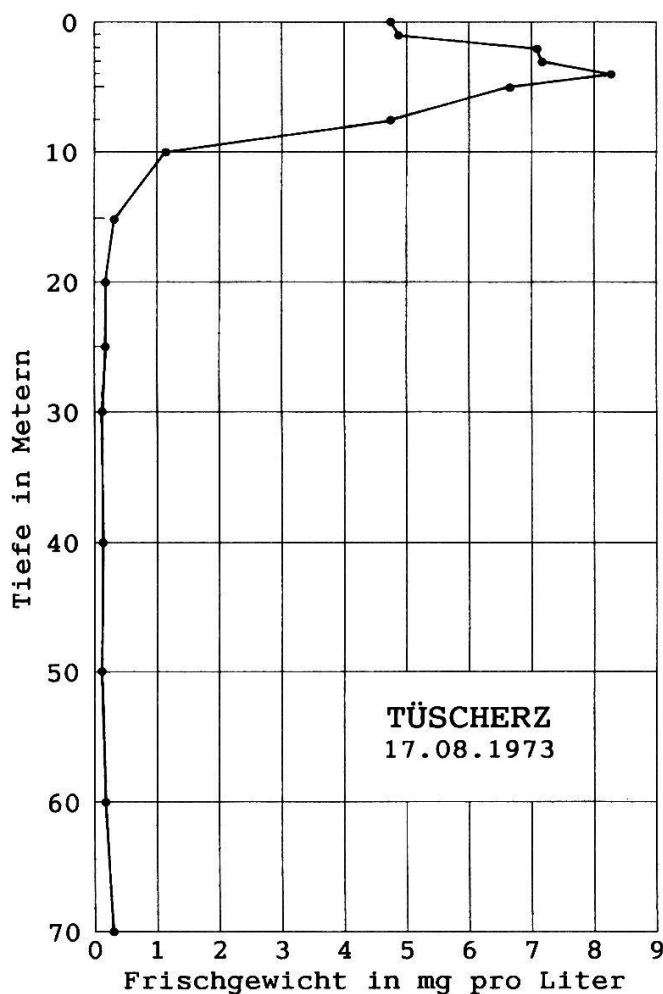


Abbildung 18: Die durch Auszählen ermittelte Algenbiomasse im Hochsommer bei Tüscherz. 82% der Algen befinden sich zwischen 0 und 10 m. Schon unterhalb 7,5 m rasche Abnahme infolge Lichtmangel und Abbau.

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 resistenter 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 $17,7\text{--}14,1^\circ\text{C}$, sind also deutlich höher als im Mai mit $10,9\text{--}9,7^\circ\text{C}$ 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].

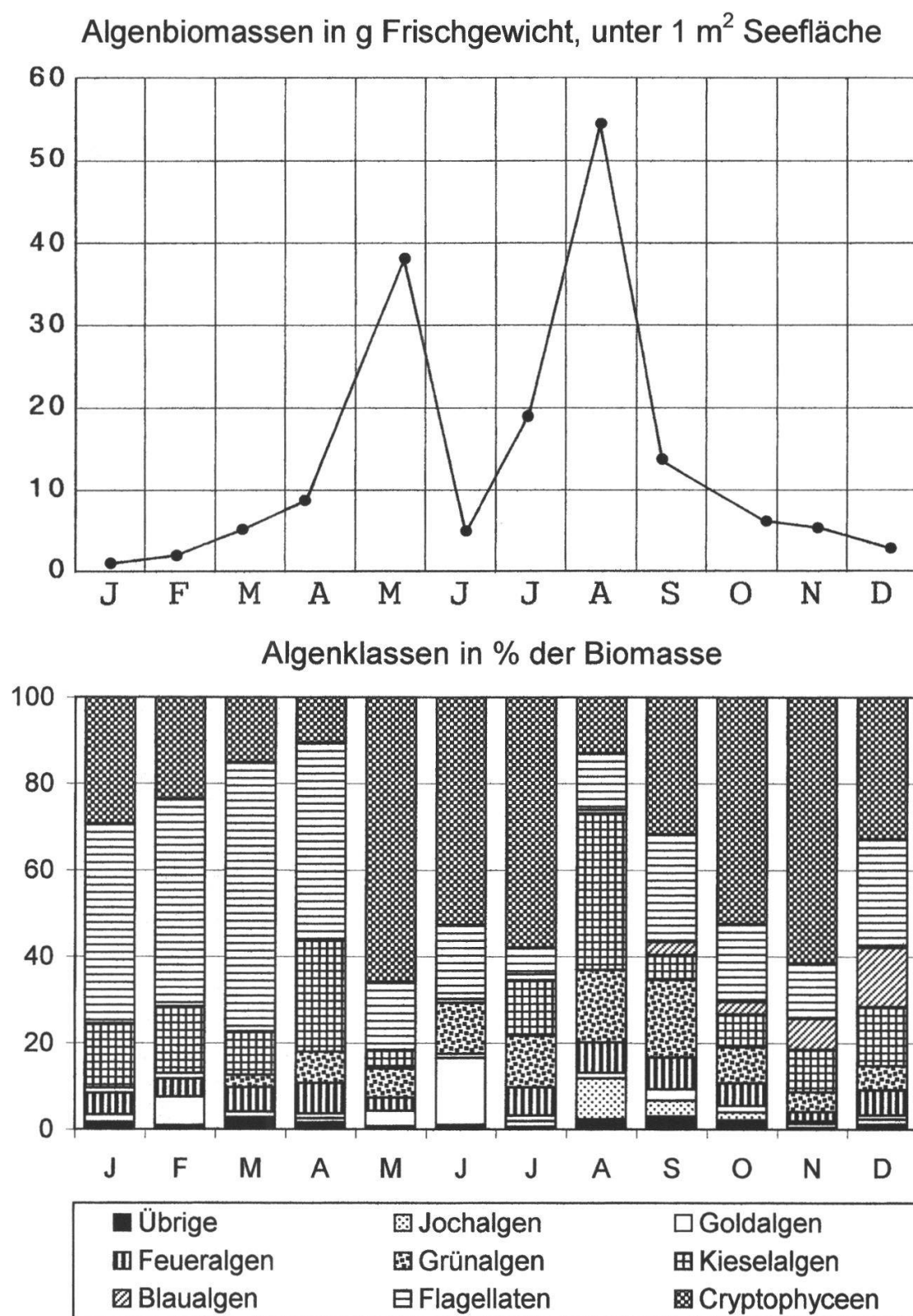


Abbildung 19: Algenbiomassen und Algenklassen im Jahr 1973.

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.

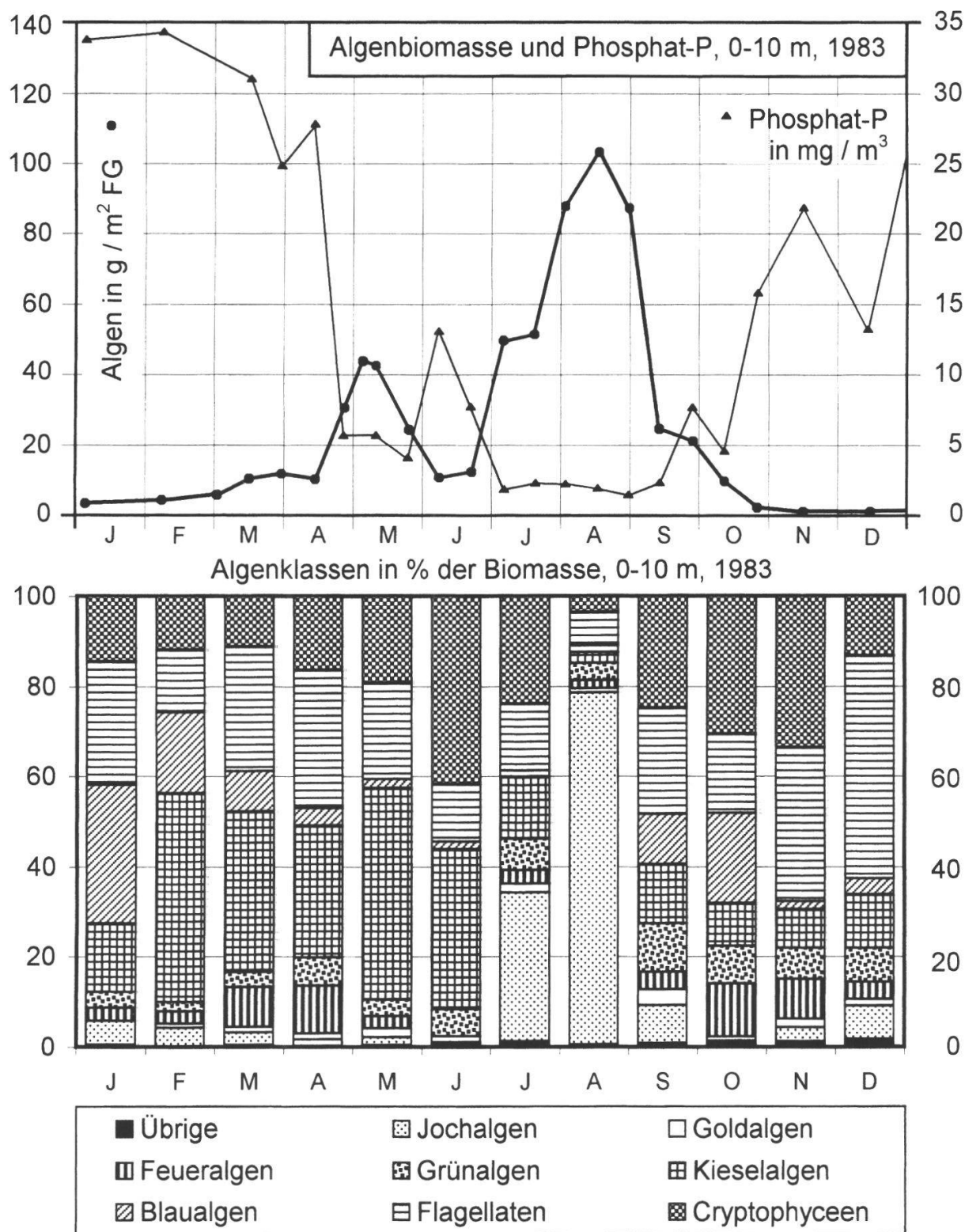


Abbildung 20: Algenbiomasse, Phosphatkonzentrationen und Algenklassen im Jahr 1983.

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 Jochalgien-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 g/m² gegen 38 g/m² 1973, und im August 1983 106,7 g/m² gegen 54,4 g/m² 1973. Dem Höchstwert des 13.8.1983 entspricht eine mittlere Algendichte zwischen 0 und 10 m von 102,77 Mio. Zellen pro Liter gegen 39,1 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 betrugen 1973 115 µg/l, 1983

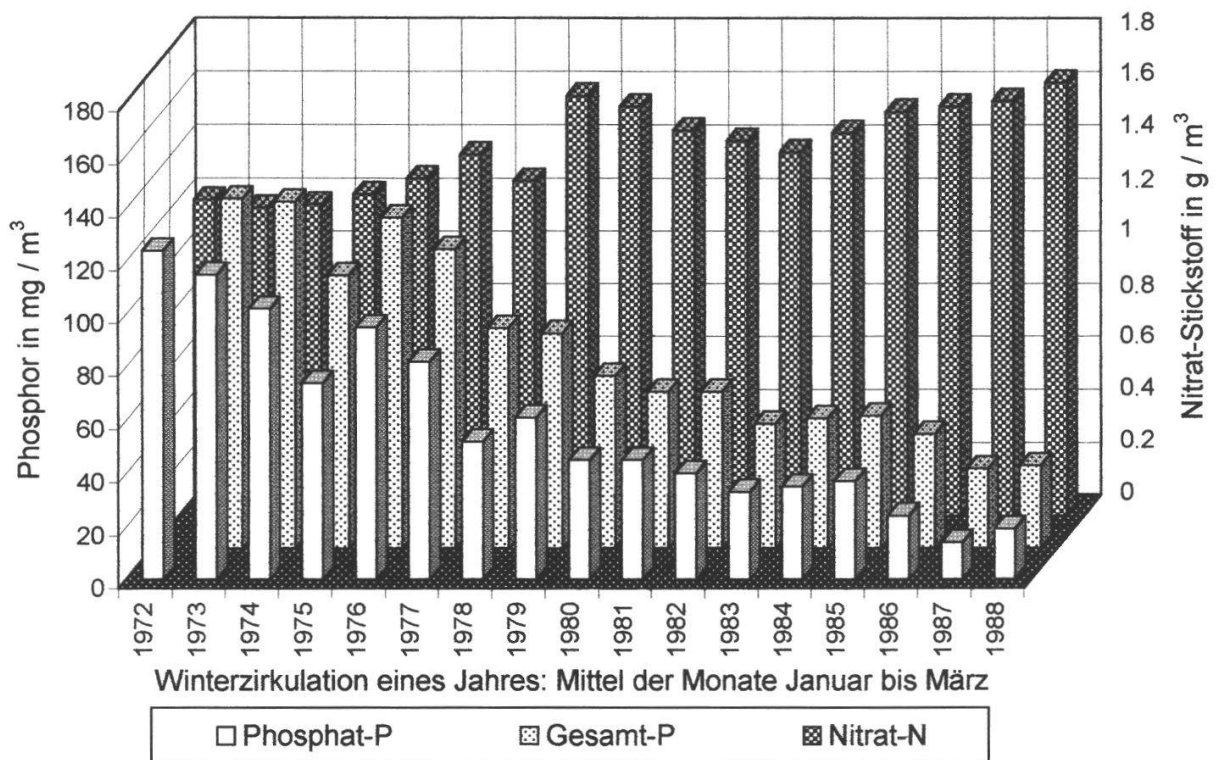


Abbildung 21: Die Winterzirkulationswerte von Phosphat und Gesamtposphor nahmen von 1972 bis 1988 drastisch ab. Im gleichen Zeitraum nahmen die Nitrat-Stickstoff-Werte zu.

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 $\mu\text{g/l PO}_4\text{-P}$ (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. Weitaus 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, 7½ 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

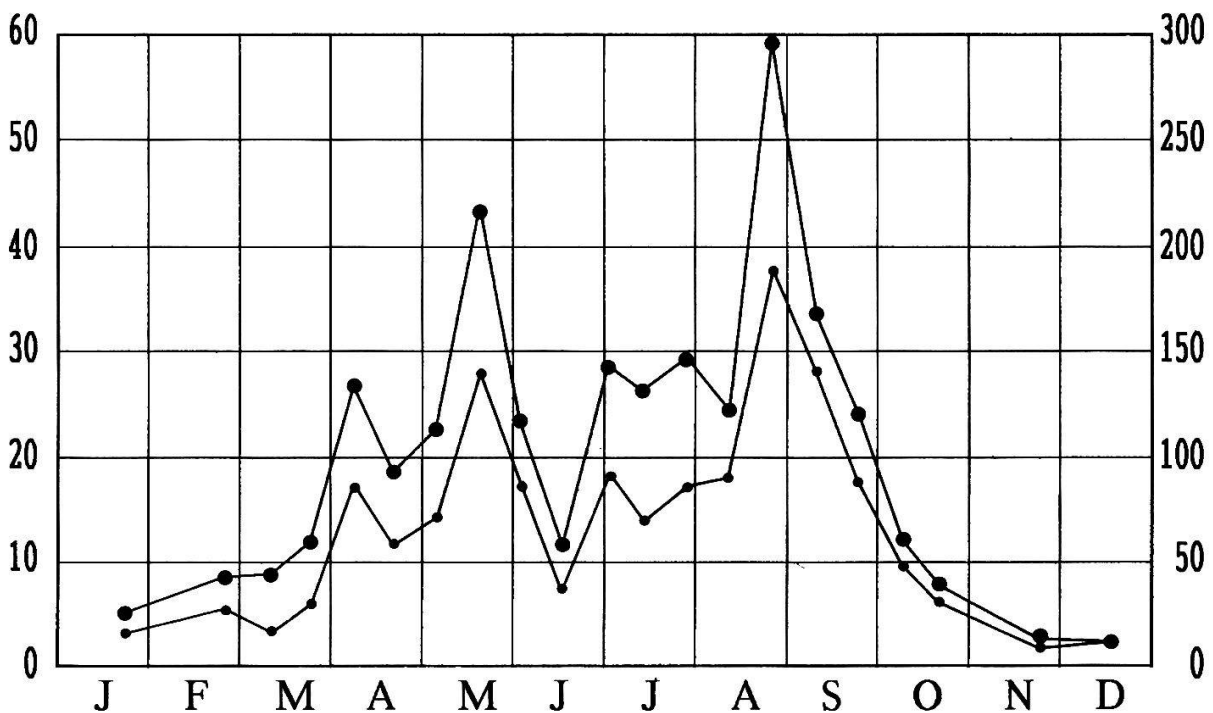


Abbildung 22: Probestelle Tüscherz, 1985. 0–10 m.

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

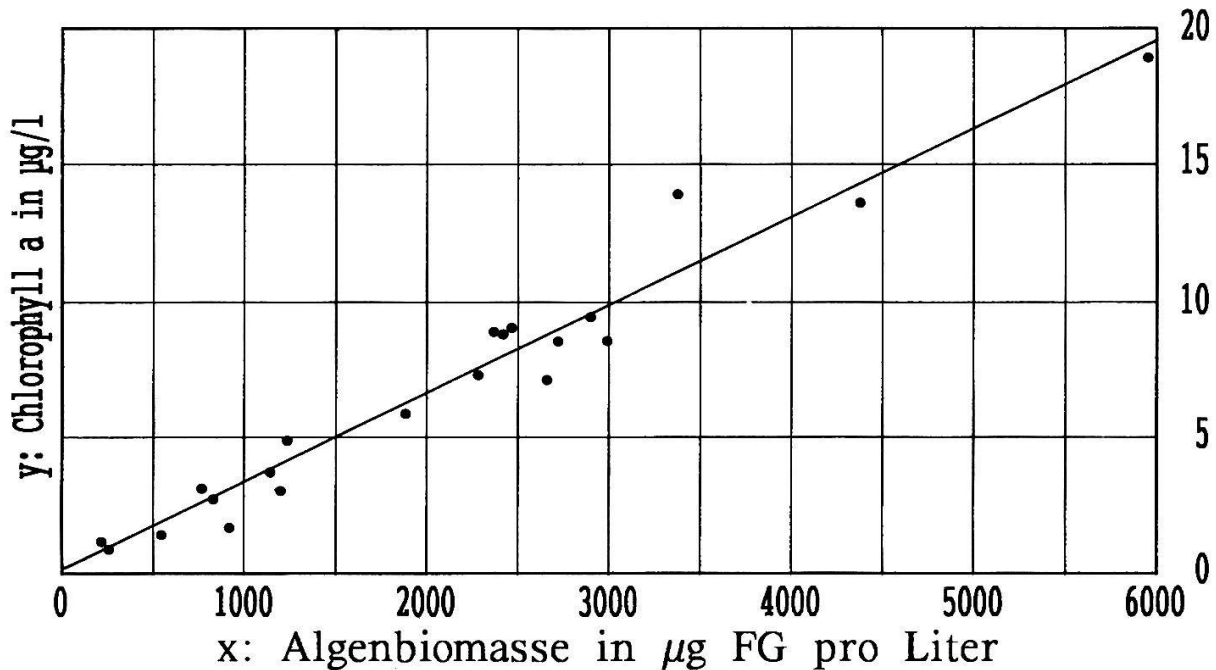


Abbildung 23: Die Algen- und Chlorophyllkonzentrationen sind als Korrelationsdiagramm dargestellt. Die Streuung der Punkte um die Regressionsgerade zeigt die Güte der Korrelation an. Weitere Erläuterungen unter 7.4.3.2.

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).

- 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.

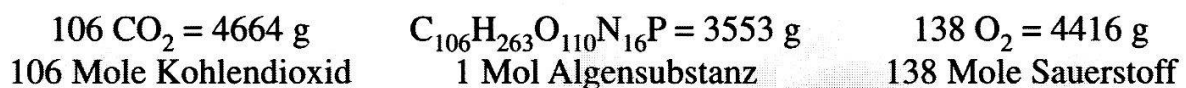
In den 170 Mrd. Tonnen jährlich produzierter Biomasse der Welt sind rund $3 \cdot 10^{18}$ kJ ursprünglicher Sonnenenergie gespeichert. Dies entspricht dem Energiegehalt von 75 Mrd. t Erdöl (jährlicher Verbrauch etwa 3 Mrd. t). Jedes Jahr erreichen etwa $2,7 \cdot 10^{21}$ kJ Sonnenenergie die Erdoberfläche, 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.

Aus den Quantitäten des aufgenommenen C oder des abgegebenen O₂ lässt sich die Menge der produzierten Algentrockensubstanz, aus dem abgegebenen O₂ auch die Menge des assimilierten C berechnen. Dementsprechend sind 2 verschiedene Messmethoden gebräuchlich:

9.1 *Die C-14-Methode*

9.1.1 Prinzip der Methode

Sie wurde 1952 durch STEEMAN-NIELSEN eingeführt [112, 113] und misst den von den Algen aufgenommenen Kohlenstoff (C). Das in der Natur meist verbreitete C-Atom oder C-Isotop besitzt im Kern 6 positiv geladene Protonen und 6 Neutronen ohne elektrische Ladung. Dies ergibt eine Massenzahl von 12. Dieses Isotop wird als ¹²C bezeichnet. Sein Anteil am natürlich vorkommenden Kohlenstoff beträgt 98,89%. Dazu kommt das Isotop ¹³C mit einem Anteil von 1,11%. Beide Formen sind nicht radioaktiv. In aller kleinsten Mengen kommt in der Natur noch ¹⁴C vor. Es bildet sich natürlicherweise in der oberen Atmosphäre beim Zusammentreffen von Stickstoff mit Neutronen aus dem Weltall. Es besitzt im Atomkern 6 Protonen und 8 Neutronen, was eine Massenzahl von 14 ergibt. Es ist radioaktiv und zerfällt unter Abgabe von Elektronen (β-Strahlen) zu Stickstoff, mit einer Halbwertszeit von 5568 Jahren.

Zur Messung des aufgenommenen Kohlenstoffs wird dem natürlich vorkommenden Kohlenstoff angereichertes ¹⁴C zugefügt. Es wird von den Algen ähnlich aufgenommen wie ¹²C und ¹³C. Die Messung der Radioaktivität von neugebildeter Algensubstanz erlaubt die Berechnung der Gesamtmenge des aufgenommenen Kohlenstoffs, wenn im Probenwasser das Verhältnis zwischen ¹²C/¹³C einerseits und ¹⁴C andererseits bekannt ist.

9.2 *Die Sauerstoffmethode*

9.2.1 Prinzip der Methode

Erste methodische Ansätze finden sich bei GAARDER und GRAN [40], eine genauere Anleitung bei VOLLENWEIDER [134]. Die O₂-Methode wurde von unserer Abteilung übernommen und verbessert [129]. Sie soll weniger empfindlich sein als die ¹⁴C-Methode, liefert aber mehr Information, insbesondere über die Algen-Bruttoproduktion (BP), die Nettoproduktion (NP) der Lebensgemeinschaft und deren Atmung (Respiration, R). Die ¹⁴C-Methode gibt nur Auskunft über die C-Assimilation und liefert wahrscheinlich einen Wert zwischen BP und NP. Die O₂-Methode vermeidet ferner den Umgang mit sehr langlebigen radioaktiven Stoffen.

9.2.2 Ausführung der Messung

Wie bei der ^{14}C -Methode werden mit einer Schöpfflasche aus verschiedenen Tiefen, beispielsweise 0, 1, 2, 3, 4, 5, $7\frac{1}{2}$ und 10 m, Wasserproben erhoben und in Glasflaschen abgefüllt, deren Inhalt auf $\frac{1}{1000}$ ml genau bekannt ist. 2 (oder 3) Flaschen werden sofort mit Winkler-Reagenzien versetzt zur O_2 -Bestimmung zu Versuchsbeginn (0-Flaschen). 2 (oder 3) weitere Flaschen werden verdunkelt, z.B. mit vorgängig angebrachtem schwarzem und zusätzlich weissem Anstrich oder mit gut verschliessbaren schwarzen Plastikhüllen (Dunkel-Flaschen). Die letzten 2 (oder 3) Flaschen werden nicht verdunkelt (Hellflaschen). Die Hell- und Dunkelflaschen werden nach dem Abfüllen unverzüglich, an einer Leine befestigt, in die Entnahmetiefe hinuntergelassen, und die an Schwimmkörpern befestigte Versuchsanordnung wird, Flaschen in horizontaler Lage, während 6 Stunden im See belassen (s. *Abbildung 24*).

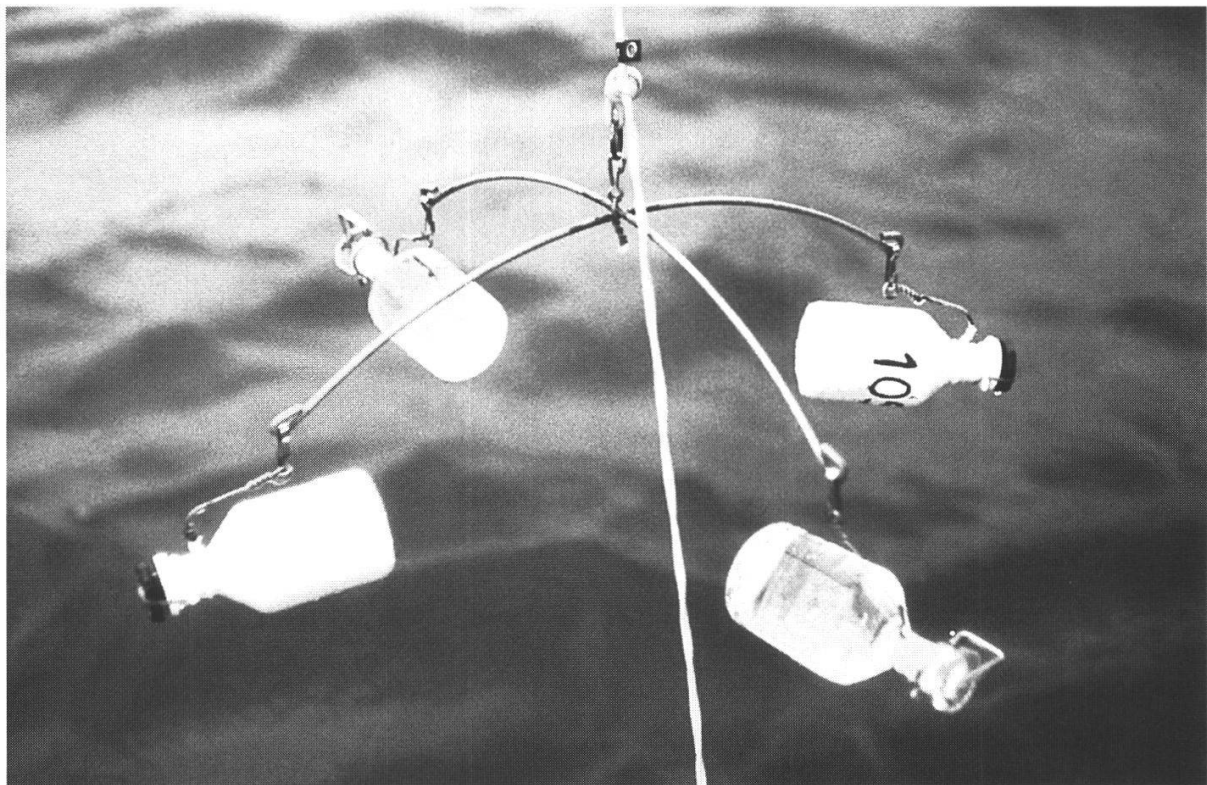


Abbildung 24: Einrichtung zur Messung der Algenproduktion und -atmung mit der Hell-Dunkel-Flaschen-Methode (Sauerstoffmethode). In die unverdunkelten Hellflaschen (links oben und rechts unten) dringt Licht ein. Darin eingeschlossene Algen können Biomasse und Sauerstoff produzieren: Zunahme des O_2 -Gehaltes in den Hellflaschen. In die verdunkelten und zusätzlich weiss angestrichenen Dunkelflaschen (links unten und rechts oben) dringt kein Licht ein. Darin befindliche Algen können weder Biomasse noch O_2 produzieren, wohl aber atmen: Abnahme des O_2 -Gehaltes in den Dunkelflaschen. Je 2 oder 3 Hell- und Dunkelflaschen werden mit einer Leine in die 8 Entnahmetiefen der Wasserproben verbracht und dort während 6 Stunden belassen. Anschliessend wird ihr Sauerstoffgehalt im Labor gemessen. Weitere Erläuterungen unter 9.2.2.

Nach Ablauf der Versuchsdauer werden sämtliche Hell- und Dunkelflaschen heraufgeholt und so rasch wie möglich mit Winkler-Reagenzien (s. 5.1.1) versetzt, was alle biologischen Vorgänge beendet. Im Labor wird der O_2 -Gehalt aller 3 Flaschentypen genau gemessen.

- Die Nullflaschen geben den O_2 -Gehalt des Wassers zu Versuchsbeginn an.
- Die Dunkelflaschen haben am Ende des Versuchs einen tieferen O_2 -Gehalt als die Nullflaschen. Da kein Licht in sie eindringt, wird die Photosynthese durch Algen verunmöglicht, und sie scheiden keinen Sauerstoff aus. Dagegen atmen die Algen und mit ihnen eingeschlossene Zooplankter und Bakterien und verbrauchen O_2 . Die Abnahme des O_2 -Gehaltes in den Nullflaschen gibt die Atmung (Respiration R) der darin eingeschlossenen Lebensgemeinschaft an.
- Die Hellflaschen der oberen Wasserschichten haben am Ende des Versuchs einen höheren O_2 -Gehalt als die Nullflaschen. In ihnen konnten die Algen, dank dem eindringenden Licht, CO_2 assimilieren, Biomasse produzieren und O_2 abgeben. In den Hellflaschen wird aber auch O_2 verbraucht durch Atmung der Algen, der Bakterien und des tierischen Planktons. Die O_2 -Zunahme in den Hellflaschen (= Überschuss der O_2 -Produktion aus Photosynthese gegenüber dem O_2 -Verbrauch durch Atmung) ist ein Mass für die Nettoproduktion (NP) der Lebensgemeinschaft. In Tiefen zwischen 5 und 10 m ist NP oft negativ, vor allem im Sommer, wenn das Licht infolge der Selbstbeschattung der Algen nur wenig tief eindringt. Dann überwiegt die Respiration.
- Durch Addition von R der Dunkelflaschen und NP der Hellflaschen erhält man die Bruttoproduktion (BP) der Algen, das heisst ihre gesamte Primärproduktionsleistung, zunächst ausgedrückt in mg/l O_2 und dann umgerechnet in mg C oder Algen-Trockensubstanz pro Liter, m^3 oder Wassersäule unter dem m^2 Seeoberfläche.

9.2.3 Die Präzision der Sauerstoffmethode

Die gemessenen O_2 -Gehalte von Proben, die mit derselben Schöpfflasche aus derselben Tiefe gewonnen wurden, können aus methodischen Gründen leicht voneinander abweichen: sie streuen. Die Berechnung des Mittelwertes von 2 oder besser noch 3 Parallelproben erhöht die Messgenauigkeit. Diese ist gleich der aus den Einzelmessungen berechneten Standardabweichung, einem statistischen Streuungsmass. Mehr als 3 parallele Proben je Produktivitätsversuch (72 zu titrierende Flaschen) sind vom Aufwand her nur noch schwer zu bewältigen. 3 Parallelfaschen (3 Null-, 3 Hell- und 3 Dunkelflaschen pro Tiefe) ergeben gute Präzision und erlauben zudem, einen Wert, der von den 2 andern stark abweicht, mit einem statistischen Verfahren als «Ausreisser» zu eliminieren.

Die Differenz zwischen Null- und Hellflaschen sowie zwischen Null- und Dunkelflaschen sollte statistisch signifikant sein. Dies lässt sich mit einem Test (t-Test) prüfen, welcher nur möglich ist, wenn Mittelwerte von mindestens je 2 oder besser noch je 3 Einzelwerten miteinander verglichen werden.

Als wir unsere Untersuchungen aufnahmen, war gemäss Literaturangaben die Präzision der O_2 -Methode bestenfalls 0,05 mg/l O_2 . Uns genügte diese Empfindlichkeit nicht, vor allem im Winter, wenn die Algen sehr wenig produzieren. Meinem damaligen Laboranten JAKOB ZBÄREN, gelang es, mit einem selbst konstruierten Phototitrator die Genauigkeit der O_2 -Messung wesentlich zu verbessern. Mit diesem Gerät wird der Titrationsendpunkt der O_2 -Messung, das heisst der Farbumschlag von violett zu farblos, nicht mehr von Auge, sondern photometrisch bestimmt. Dank dessen und weiteren Verfeinerungen aller Handhabungen konnten wir die Präzision der Winkler-Methode zur Bestimmung des im Wasser gelösten Sauerstoffs auf mindestens 0,005 mg/l O_2 unter Feldbedingungen erhöhen. Damit wurde die kleinste noch signifikante Differenz zwischen 3 Mittelwerten aus je 3 Einzelmessungen (z.B. zwischen 3 Hell- und 3 Dunkelflaschen) von 0,05 auf 0,01 mg/l O_2 erniedrigt. Die Präzision der O_2 -Methode zur Messung der Algenproduktion wurde so 5mal erhöht. Die O_2 -Methode wurde damit konkurrenzfähig zur ^{14}C -Methode [96, 129]. In der Folge wurde die O_2 -Messung durch meinen Laboranten EDI JUTZI automatisiert.

10. Die Produktion von Algen im Bielersee

Unsere Messungen sollen exemplarisch an 2 Versuchen mit ganz unterschiedlicher Zielsetzung veranschaulicht werden:

10.1 Erklärung des Klarwasserstadiums

10.1.1 Ziel und Hauptergebnis des Versuchs vom 25. Juli 1978

Er ist eine der 24 Messreihen des Jahres 1978, welche zwischen dem 14. März und dem 6. Dezember durchgeführt wurden, zusammen mit Erhebungen über das tierische Plankton sowie dessen Produktivität und Frassleistung. Ziel dieser Arbeit, an der sich BRUNO BANGERTER, ELISABETH BÖHLEN und HEIDI FANKHAUSER [8] beteiligten, war eine Analyse der Wechselwirkungen zwischen Algen und Zooplankton beim Zustandekommen des Klarwasserstadiums oder Junilochs (s. 7.2.4, 10.1.1, ferner 12.3.2.2, 12.4).

Das Hauptergebnis war, dass für das Juniloch das Krebsplankton verantwortlich ist, 1978 vor allem die Rüsseltierchen *Bosmina* (*Tafel 5/5*) und die Wasserflöhe *Daphnia* (*Tafel 5/4*), welche im Juni Bestandeszahlen von über 2 Mio. Individuen unter dem m^2 Seefläche erreichten. Beide ernähren sich von Algen. Beim Erreichen ihrer höchsten Bestandesdichten frassen sie mehr Algensubstanz als produziert wurde. Deshalb nahmen die Algendichte und die Chlorophyllkonzentration stark ab (*s. Tabelle 8*). Dies führte zum Klarwasserstadium mit hoher Sichttiefe. Nach dem Zusammenbruch der Algenpopulation nahmen die Bestände von *Bosmina* und *Daphnia* ihrerseits rasch ab auf rund 0,5 Mio./ m^2 , wohl infolge Nahrungsmangel nach Übernutzung ihrer Nahrungsgrundlage.

Datum	Algenbiomasse 0–10 m in g/m ²	Sichttiefe in m	Chlorophyll a 0–10 m in mg/m ²
02.06.1978	24,30	1,6	159
06.06.1978	28,18	1,4	159
13.06.1978	7,69	1,9	57
16.06.1978	16,94	1,9	113
20.06.1978	19,40	2,2	135
22.06.1978	12,90	2,9	80
27.06.1978	4,97	4,2	31
11.07.1978	4,13	5,3	32
18.07.1978	22,40	2,6	124
25.07.1978	22,65	3,1	116
01.08.1978	23,69	3,1	123
15.08.1978	23,94	2,3	123

Tabelle 8: Algenbiomasse, Sichttiefe und Chlorophyll-a-Gehalt vor, während und nach dem kurz-dauernden Klarwasserstadium (schattiert) von Ende Juni bis Anfang Juli 1978. Nach [8].

Tabelle 8 zeigt, für den Zeitraum zwischen dem 20. Juni und dem 18. Juli, deutlich die vorübergehende Abnahme der Algenbiomasse und der Chlorophyllkonzentration sowie die damit einhergehende, ebenfalls vorübergehende Zunahme der Sichttiefe.

10.1.2 Durchführung des Versuchs

Er fand kurz nach dem Klarwasserstadium statt und soll hohe Produktionsleistung bei Windstille und sonnigem Wetter (Bewölkungsgrad $\frac{1}{10}$) veranschaulichen. Proben wurden aus den Tiefen 0, 1, 2, 3, 4, 5, $7\frac{1}{2}$ und 10 m gewonnen und pro Tiefe in je 2 Null-, Hell- und Dunkelflaschen abgefüllt. Die Hell- und Dunkelflaschen wurden dann 6 Stunden lang in der Entnahmetiefe exponiert und anschliessend mit den Winkler-Reagenzien fixiert. Die Messungen erfolgten im Laboratorium.

10.1.3 Tabellarische und grafische Darstellung der Ergebnisse

– O₂-Anfangsgehalt oder Nullwert

Dies ist der in den Nullflaschen gemessene Sauerstoffgehalt zu Versuchsbeginn. Das Wasser ist von 0 bis 10 m durchwegs übersättigt mit O₂. Dies kann nur von einer intensiven Photosynthese in den obersten 10 m herrühren, das heisst von einer entsprechend hohen Produktion von Algensubstanz. Die Produktion scheint in 2 m Tiefe bei 16 mg/l O₂ und 182% Übersättigung besonders stark zu sein. Gegen die Oberfläche und die Tiefe nehmen O₂-Gehalt und Übersättigungsgrad ab.

Schon die O₂-Anfangskonzentrationen sind Hinweise auf die Intensität und räumliche Verteilung der Produktivität. Für präzisere Angaben müssen die Hell- und Dunkel-flaschen beigezogen werden:

– Nettoproduktion NP = Hellwert – Nullwert = O₂-Zunahme in den Hellflaschen.

In den Hellflaschen hat der O₂-Gehalt während des sechsständigen Versuchs unterschiedlich stark zugenommen, am stärksten in 1 und 2 m Tiefe, weniger stark an der

Tiefen m	O ₂ -Anfangswert mg/l O ₂	Nettoproduktion mg/l O ₂	Respiration mg/l O ₂	Bruttoproduktion mg/l O ₂₂	Chlorophyll a µg/lm
0	12,041	1,174	0,316	1,490	6,1
1	11,969	2,654	0,422	3,076	22,1
2	16,087	2,595	0,614	3,209	26,1
3	13,228	0,815	0,184	0,999	12,8
4	11,253	0,658	0,137	0,795	8,4
5	10,495	0,328	0,043	0,371	7,9
7,5	10,594	0,035	0,081	0,116	5,2
K	10,488	0,000	0,075	0,075	4,4
10	10,292	-0,065	0,064	-0,001	2,9

K = Tiefe der Kompensationsebene = 8,375 m

Σ = Summe oder Total in der Wassersäule unter 1 m² Seeoberfläche

Tabelle 9: Messwerte pro Liter zum Produktivitätsversuch vom 25. Juli 1978. Nach [8].

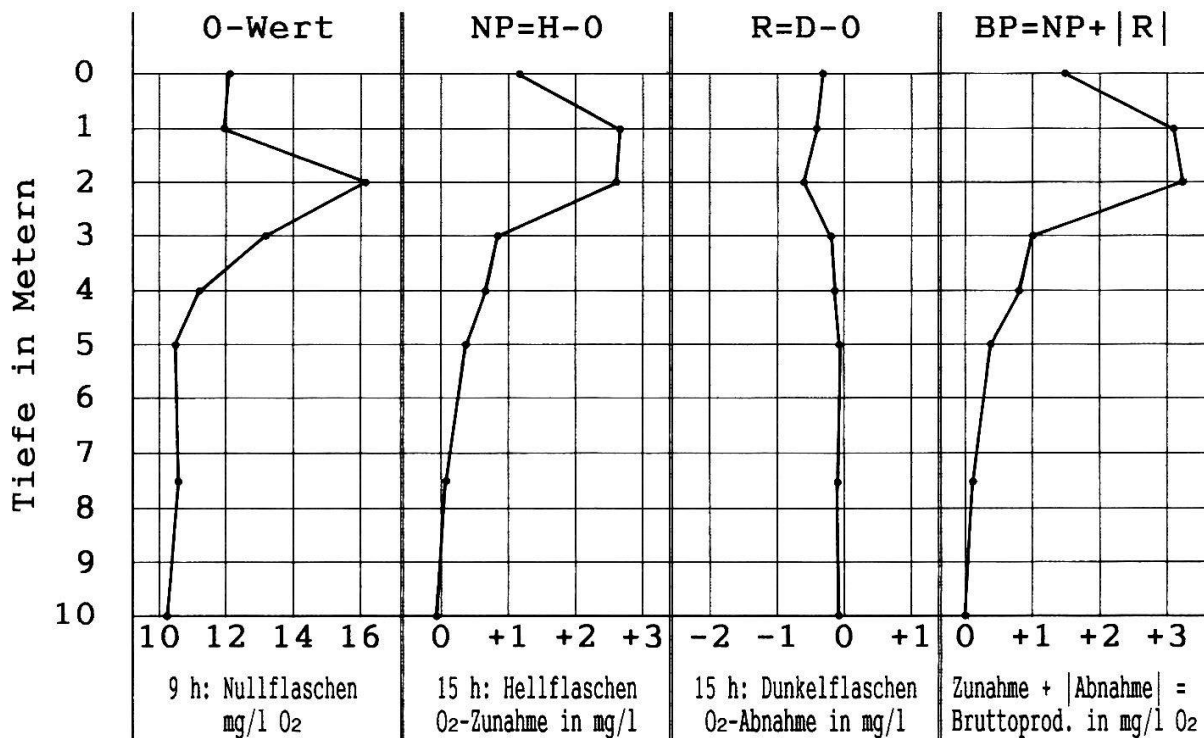


Abbildung 25: Ergebnis eines Hell-Dunkel-Flaschen-Versuchs vom 25.7.1978. Nach [8].

0-Wert: O₂-Konzentration zu Versuchsbeginn. NP = Nettoproduktion: O₂-Zunahme in den Hellflaschen. R = Respiration: O₂-Abnahme in den Dunkelflaschen. BP = Bruttoproduktion: Gesamte Photosyntheseleistung. Weitere Erläuterungen unter 10.1.3.

Wasseroberfläche und unterhalb 2 m. In 8,375 m Tiefe ist die Zunahme der O₂-Konzentration gleich 0. Es ist dies die Kompensationstiefe K, in welcher sich Aufbau und Abbau die Waage halten. K wird aus den Tiefen des letzten positiven und des ersten negativen Werts des Profils berechnet.

Die starke Zunahme des O₂-Gehaltes und die Chlorophyllwerte in 2 und 3 m zeigen hohe Produktivität und Algendichte an. Produktion und Chlorophyllgehalt sind an der Oberfläche geringer: Die starke Lichtintensität sonniger Tage hemmt die Pho-

tosynthese und Algenvermehrung (Lichthemmung). Hingegen ist die Abnahme der Produktion und Chlorophyllkonzentration unterhalb 3 m auf Abschwächung der Lichtstärke durch Absorption bedingt. In der Kompensationstiefe K wird die Nettoproduktion gleich Null, und die Chlorophyllkonzentration ist rund 6mal geringer als in 2 m Tiefe. Bei K herrschte am Versuchstag nur noch rund 1% der Oberflächen-Lichtintensität. Die Photosynthese in den Hellflaschen erzeugte effektiv mehr Sauerstoff als die gemessene Zunahme. Ein Teil des produzierten Sauerstoffs wurde nämlich während der Versuchszeit durch die Algen und miteingeschlossenen Zooplankter und Bakterien veratmet. Gemessen wurde hier somit die Nettoproduktion der in den Hellflaschen eingeschlossenen Lebensgemeinschaft, das heisst die gesamte Photosyntheseleistung abzüglich der Atmung oder Respiration der Biozönose. Über den Umfang dieser Respiration geben die Dunkelflaschen Auskunft:

- Atmung = Respiration R = Dunkelwert – Nullwert

In den Dunkelflaschen hat der O_2 -Gehalt des Wassers während des sechsständigen Versuchs überall abgenommen, am stärksten in 2 und 1 m Tiefe. Ohne Licht ist keine Photosynthese möglich. Die gemessene Abnahme entspricht der Atmung oder Respiration aller in den Flaschen eingeschlossenen Organismen. Bei bekannter Respiration kann die totale Photosyntheseleistung, die Bruttoproduktion, berechnet werden:

- Bruttoproduktion BP = Nettoproduktion + Respiration

Die gesamte Produktionsleistung der Algen erhält man durch Addition von $NP + |R|$. $|R|$ bedeutet Absolutwert von R und wird stets positiv verwendet. Die Bruttoproduktion ist mit 3,2 und 3,1 mg/l O_2 in 3 und 2 m Tiefe hoch. Sie ist an der Wasseroberfläche infolge Lichthemmung mit 1,5 mg/l O_2 deutlich geringer. Gegen die Tiefe zu wird PB mit der Abnahme der Lichtintensität kleiner und erreicht bei 10 m den Wert 0. Hier herrschten am Versuchstag nur noch 0,43% der Oberflächen-Lichtintensität.

10.1.4 NP , R und BP unter dem m^2 bis in die Kompensationstiefe

Nach Berechnung der Kompensationstiefe K lassen sich geometrisch die O_2 -Konzentrationen bei K berechnen aus den Werten darüber und darunter. Die Masseinheit mg/l O_2 wird dann überall durch die Einheit g/m³ ersetzt, wobei 1 mg/l = 1 g/m³. Man erhält damit Wasserkörper (Würfel oder Quader) mit einer Querschnittsfläche von 1 m². Die mittlere O_2 -Menge bzw. Zu- oder Abnahme im m³ oder unter dem m² zwischen 0 und 1 m ist gleich dem Mittel der Werte in 0 und 1 m Tiefe. Auf entsprechende Weise werden die Werte der darunterliegenden Kuben berechnet. Für die Wassersäule zwischen 5 und 7,5 m wird das Mittel mit 2,5 multipliziert, für die Säule zwischen 7,5 m und K mit 0,875 (K minus 7,5). Die Summe aller Blöcke, welche zusammen eine K Meter tiefe Wassersäule unter 1 m² Seeoberfläche bilden, ergibt NP , R und BP unter dem m². Die Chlorophyllmengen unter demselben m² bis zu den Tiefen K (97 mg/m²) oder 10 m (103 mg/m²) werden gleich berechnet, nachdem anstelle von µg/l die Einheit mg/m³ eingesetzt wurde.

Nach *Tabelle 9* ergab der Versuch folgende aufsummierte O_2 -Werte unter dem m^2 Seeoberfläche bis in die Tiefe K. O_2 wurde in assimilierten oder veratmeten Kohlenstoff umgerechnet nach den Verhältnis: 1 g O_2 entspricht 0,288 g C:

NP = 7,942 g/m ² O_2		
Dies ergibt umgerechnet	2,287 g/m ²	assimilierten Kohlenstoff
R = 1,760 g/m ² O_2		
Dies ergibt umgerechnet	0,507 g/m ²	veratmeten Kohlenstoff
BP = 9,703 g/m ² O_2		
Dies ergibt umgerechnet	2,794 g/m ²	assimilierten Kohlenstoff

10.2 Ein Vergleich der O_2 - und ^{14}C -Methoden

10.2.1 Ziel und Hauptergebnis des Versuchs vom 4. Juni 1985

Er ist eine der 21 Messreihen, welche zwischen dem 9. April 1985 und dem 8. April 1986 im Bielersee bei Tüscherz durchgeführt wurden durch ADRIAN JAKOB [54]. Hauptziel war ein Vergleich der Aussagekraft und Präzision der von uns verwendeten O_2 -Methode und der von den meisten andern Limnologen gebrauchten ^{14}C -Methode.

Das Hauptergebnis der Arbeit war, nach Umrechnung der O_2 -Daten in assimilierten Kohlenstoff, dass die Profile von BP der O_2 -Methode und diejenigen der ^{14}C -Methode sehr ähnlich waren. Nach Jakob sind beide Methoden mit Unsicherheiten behaftet, die O_2 -Methode hinsichtlich Photosynthesequotient ($PQ = 1.3 ?$, s. 8.1), die ^{14}C -Methode bezüglich Wiederaufnahme des veratmeten ^{14}C . Insbesondere kann nicht entschieden werden, ob die ^{14}C -Methode die Bruttoproduktion, die Nettoproduktion oder einen dazwischen liegenden Wert misst. Die Bruttoproduktion der O_2 -Methode ist viel eindeutiger. Hinsichtlich Messgenauigkeit konnte kein Unterschied festgestellt werden. Beide Methoden ergaben auch unter extrem produktionsarmen Bedingungen ähnliche, wenn auch in beiden Fällen stark streuende Ergebnisse. Bei hoher Produktivität ergab die ^{14}C -Methode in mehreren Fällen deutlich geringere Werte, wie wenn diese Methode an eine obere Messgrenze stossen würde.

10.2.2 Durchführung und Präzision des Versuchs

Zum Vergleich mussten am gleichen Tag und gleichzeitig, an derselben Probestelle und in den gleichen Tiefen, Versuche mit beiden Methoden angesetzt werden. Für die ^{14}C -Methode wurden pro Tiefe 2 Hellflaschen, für die O_2 -Methode je 3 Null-, Hell- und Dunkelflaschen abgefüllt. Mit 3 Parallelmessungen sollte eine unter Feldbedingungen höchste Präzision erreicht werden, die noch dadurch gesteigert wurde, dass die Proben aus 10 verschiedenen Tiefen zwischen 0 und 10 m stammten.

10.2.3 Grafische Darstellung der Ergebnisse

Die Ergebnisse sind auf *Abbildung 26* grafisch dargestellt. Als Indikatoren der Algendichte und Produktivität figurieren in der Grafik die Chlorophyllkonzentrationen. Die Kurven wirken wegen des dichten Tiefenrasters ausgeglichener als diejenigen von *Abbildung 25*. Die Auswertung erfolgt wie unter 10.1.3 und ergibt:

$$NP = 3,472 \text{ g/m}^2 \text{ O}_2$$

Dies ergibt umgerechnet $1,000 \text{ g/m}^2$ assimilierten Kohlenstoff

$$R = 1,678 \text{ g/m}^2 \text{ O}_2$$

Dies ergibt umgerechnet $0,483 \text{ g/m}^2$ veratmeten Kohlenstoff

$$BP = 5,148 \text{ g/m}^2 \text{ O}_2$$

Dies ergibt umgerechnet $1,483 \text{ g/m}^2$ assimilierten Kohlenstoff

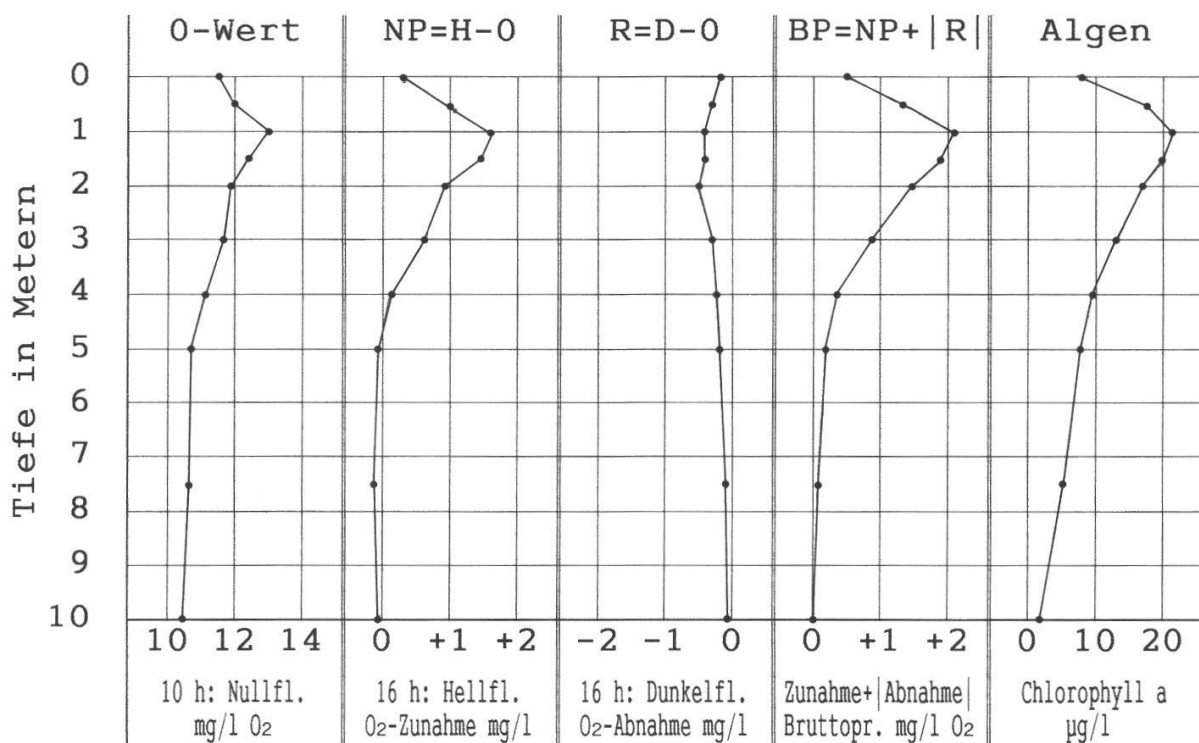


Abbildung 26: Ergebnis eines Produktionsversuchs vom 4.6.1985 mit dichterem Tiefenraster und den Chlorophyllkonzentrationen in allen Tiefen. Nach [54]. Die Chlorophyllwerte als Indikatoren der Algendichte und -produktion haben ähnlichen Verlauf wie NP und BP.

10.2.4 Die Algenproduktion im Verlauf des ganzen Jahres 1985

Auf *Abbildung 27* sind für das Jahr 1985 und den Winter 1985/86 27 Bruttoproduktionswerte grafisch dargestellt. Alle Werte gelten für eine sechsstündige Versuchszeit und den Tiefenbereich zwischen 0 und 10 m. BP ist in g ausgeschiedenem Sauerstoff unter dem m² Seefläche angegeben. Dieselbe Abbildung zeigt die Chlorophyllkonzentrationen gleichzeitig erhobener Wasserproben. Die Verläufe beider Parameter sind sehr ähnlich, mit einem Korrelationskoeffizienten von 0,88 oder 88%.

Im Frühjahr 1985 nimmt die Bruttoproduktion stark zu. Die steile Zunahme und Abnahme zwischen dem 26.3.1985 und dem 9.4.1985 ist unerwartet, weil mit etwa 4,6 °C noch Vollzirkulation herrscht. Die erhöhten Chlorophyllwerte und eine vorübergehende starke Abnahme der Phosphatkonzentrationen im Epilimnion zeigen, dass die Zunahme reell ist. Erneute Zunahme im April und Mai nach der Herausbildung der thermischen Schichtung. Es folgt eine abrupte Abnahme im Juni, beim Zustandekommen des Junilochs oder Klarwasserstadiums, die Folge einer Aufzehrung der Algen durch das tierische Plankton (s. 7.2.4, 10.1.1, ferner 12.3.2.2, 12.4). Die Algen und ihre Produktivität erholen sich davon erst im Laufe des Monats August. Am

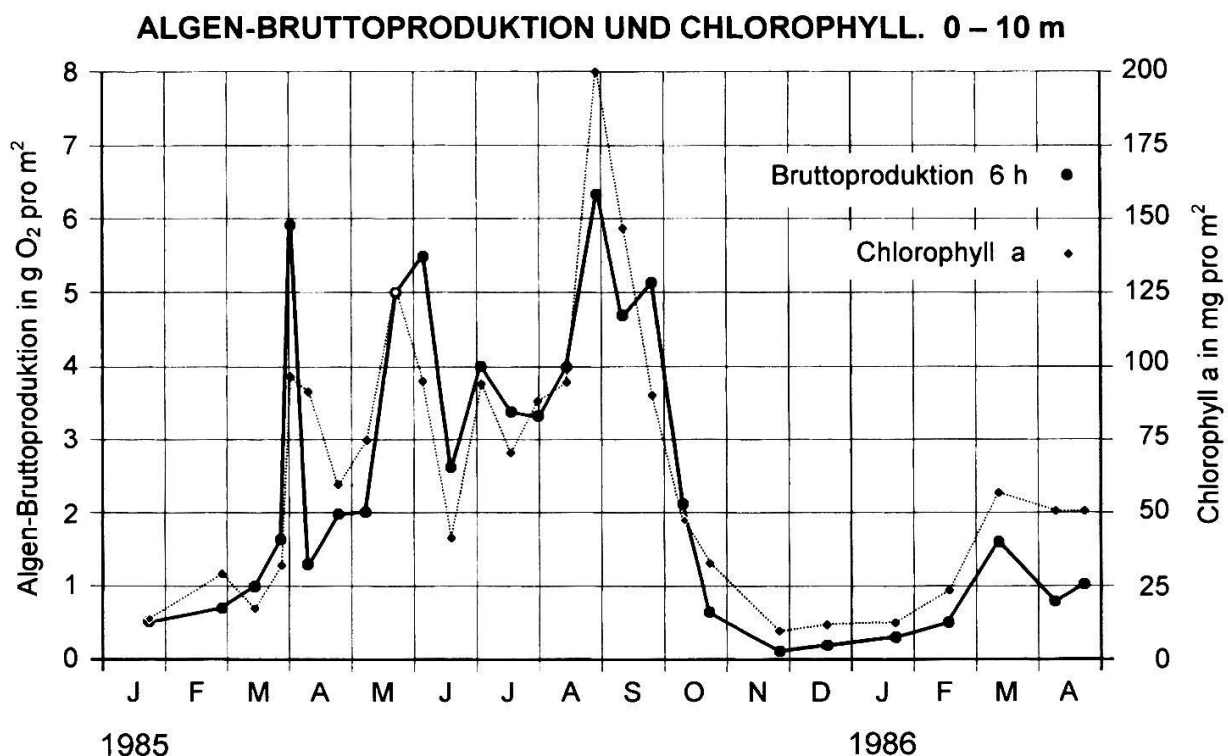


Abbildung 27: Der Jahresverlauf der während je 6 Stunden gemessenen Bruttoproduktion für 1985/86: Erste starke, nur vorübergehende Zunahme der Produktion schon Ende März/Anfang April, mit drastischer Abnahme im April – erneute Zunahme bis Anfang Juni – Zusammenbruch Mitte Juni («Juniloch» = Klarwasserstadium) – erneute Zunahme der Produktion im August – drastische Abnahme gegen den Winter zu. Der Verlauf der Chlorophyllkonzentrationen gleichzeitig erhobener Proben ist sehr ähnlich (Korrelationskoeffizient 88%). Nach [54], weitere Erläuterungen unter 10.2.3. und 10.3.

27.8.1985 erreicht die Produktion ihr Jahresmaximum von $6,12 \text{ g/m}^2 \text{ O}_2$. Im September und Oktober folgt ein sehr steiler Abfall der Produktionsleistung: Weniger Licht und Beginn der Winterzirkulation, was eine Vermischung des bis anhin algenreichen Oberflächenwassers mit algenarmem Tiefenwasser verursacht. Ende November ist der winterliche Tiefstwert von $0,1 \text{ g/m}^2 \text{ O}_2$ erreicht. Die Produktionsleistung bleibt während der folgenden Wintermonate sehr gering und beginnt erst im Februar und März 1986 wieder zuzunehmen, ähnlich wie Anfang 1985.

10.3 Wie gut zeigt der Chlorophyllgehalt des Wassers die Algenproduktion an?

Auf den Abbildungen 26 und 27 ist der Verlauf der Produktionswerte ähnlich demjenigen des Chlorophyllgehaltes. Könnten die einfach zu messenden Chlorophyllkonzentrationen die aufwendigen Produktionsversuche ersetzen? Die Korrelation zwischen Produktions- und Chlorophyllwerten ist gut, die Beziehung ist aber von Jahr zu Jahr verschieden:

Die folgenden Werte beziehen sich alle auf eine Wassersäule von 0–10 m, unter 1 m^2 Seeoberfläche.

Chlorophyllgehalt der Wassersäule	entsprechende Mengen von assimiliertem Kohlenstoff		
	1975/76 [37],	1979 [8]	1985/86 [54]
10 mg/m^2	0,28 g/m^2	0,27 g/m^2	0,11 g/m^2
100 mg/m^2	0,77 g/m^2	1,06 g/m^2	1,09 g/m^2
300 mg/m^2	1,88 g/m^2	2,81 g/m^2	3,26 g/m^2

Bei 10 mg/m^2 Chlorophyll sind die C-Werte 1975/76 und 1978 sehr ähnlich, aber höher als 1985/86. Bei 100 mg/m^2 1978 und 1985/86 gleich, aber höher als 1975/76. Bei Zunahme des Chlorophyllgehaltes nehmen sie 1985/86 viel stärker zu als 1975/76 und 1978.

Chlorophyllkonzentrationen können die zeitraubende Ermittlung der Primärproduktion nicht ersetzen. Eine «Chlorophyll-Methode zur präzisen Bestimmung der Algenproduktion» gibt es nicht. Wohl deutet der Chlorophyllgehalt eines Gewässers seinen Trophiegrad und die Grössenordnung seiner Produktivität an.

10.4 Die letzte Hürde

10.4.1 Produktionsmessungen müssen extrapoliert werden. Aber wie?

Die bisher besprochenen Versuche geben Auskunft über die Algenproduktion unterhalb 1 m^2 Seeoberfläche, im Tiefenbereich zwischen 0 m und Kompensationstiefe oder 10 m, während einer Versuchsdauer von meist 6 Stunden: 3 Stunden vor und 3 Stunden nach Mittag. Die grafische Darstellung aller Messungen eines Jahres (s. Abbildung 27)

zeigt den Jahresverlauf der sechsstündigen Produktivität. Gesucht ist aber die Algenproduktion eines ganzen Tages, über 24 Stunden, und schliesslich während eines vollen Jahres. In Ermangelung lückenloser kontinuierlicher Messungen sind wir auf Umrechnungen angewiesen, von sechsstündigen Versuchen auf den Tag, auf 24 Stunden, und von allen Versuchstagen auf das ganze Jahr.

- Zeitproportionale Extrapolation geht nicht: Bei schwachem Licht, beispielsweise frühmorgens und abends, produzieren die Algen weniger als über den Mittag. Zeitproportionale Extrapolation von Mittagswerten würde die Tagesproduktion überschätzen. Dann aber ist folgendes wichtig:

10.4.2 Algen nutzen das Licht morgens und abends besser als am Mittag

Die Photosynthese ist nicht direkt proportional der Lichtintensität. Die Produktivität der lichtarmen Tagesrandstunden ist, im Vergleich zu derjenigen um die Tagesmitte, relativ hoch. Mit andern Worten: Bei geringer Einstrahlung wird das Licht von den Algen besser genutzt als bei voller Helligkeit. Der Wirkungsgrad der Photosynthese ist bei schwachem Licht höher als bei starkem Licht. Dies gilt besonders für die frühen Morgenstunden, nach mehrstündigem Aufenthalt der Algen im Dunkeln.

Dies haben verschiedene Limnologen aufgezeigt, darunter GÄCHTER von der EAWAG [41] und in unserer Abteilung ROLF BORNER [19] mit Hilfe einer automatischen Messstation, ohne Flaschen, sondern innerhalb einer isolierten Wassersäule in einem dünnwandigen, lichtdurchlässigen und unten abgeschlossenen Polyäthylenschlauch (s. auch [18]). Dieser hatte einen Durchmesser von 1 m und reichte bis in 14 m Tiefe. Mit einer elektronisch gesteuerten Sonde wurden im Innern des Schlauches automatisch jede Stunde in 0, 1, 2 usw. bis 10 m Tiefe die O_2 -Konzentration, die Temperatur und die Intensität des Unterwasserlichtes registriert. Aus den stündlich gemessenen O_2 -Konzentrationen konnten stündliche Produktionswerte berechnet werden. Das an der Wasseroberfläche dauernd registrierte Licht erlaubte, für jeden der 14 Versuchstage zwischen 16.8.1984 und 19.10.1985 den Wirkungsgrad der stündlichen Bruttoproduktionswerte unter dem m^2 Seeoberfläche zu ermitteln. Dank der kurzen Zeitintervalle fiel das Ergebnis sehr deutlich aus: Bei Sonnenaufgang erreichten die Wirkungsgrade 3,5%, bei Sonnenuntergang 2,5% und über die Mittagszeit weniger als 0,5% der photosynthetisch aktiven Strahlung. Sowohl hier wie bei GÄCHTER waren die Wirkungsgrade frühmorgens am höchsten. Wie kann der wechselnde Wirkungsgrad bei der Extrapolation berücksichtigt werden?

10.4.3 Der empirische Ansatz von PETER FRIEDLI

Verschiedene Limnologen [41, 116, 117, 133] hatten bereits mathematische Modelle zur Extrapolation von Kurzzeitmessungen erarbeitet. Unsere Zurückhaltung bezüglich

Modellierung ökologischer Vorgänge liess uns zunächst einen empirischen Weg beschreiten:

PETER FRIEDLI [37, 38] führte im Seejahr 5.3.1975 bis 11.3.1976 an 18 Tagen Messungen mit der Sauerstoffmethode durch während folgenden Zeitabschnitten:

- Sonnenuntergang bis Sonnenaufgang (nur Respirationmessungen)
- Sonnenaufgang bis 12.00 Uhr (Produktions- und Respirationmessungen)
- 9.00 Uhr bis 15.00 Uhr (übliche Standardexpositionszeit, P- und R-Messungen)
- 12.00 Uhr bis Sonnenuntergang (P- und R-Messungen).

Damit sollte die Produktion während eines vollen Tages gemessen und die Tauglichkeit einer Extrapolation nach Zeit und Lichteinstrahlung überprüft werden.

Die Ergebnisse der Standardversuche (9–15 Uhr) wurden zeitproportional und mit Hilfe der Globalstrahlung auf den ganzen Tag extrapoliert. Damit war ein Vergleich der extrapolierten Werte mit den tatsächlich gemessenen Werten des ganzen Tages und von 24 Stunden möglich. Dieser Vergleich ergab, dass zeitproportionale Extrapolation die tatsächlich stattgefundenene Produktion überschätzt, die Extrapolation nach Einstrahlung dagegen unterschätzt, und zwar:

- Die Bruttoproduktion um 25–27%.
- Die Tagesnettoproduktion um 38–40%.
- Die Nettoproduktion in 24 Stunden um 47–66%.

FRIEDLI bestätigte, dass der Ausnutzungsgrad der Globalstrahlung am Vormittag am höchsten, am Nachmittag etwas geringer und während der Standardexpositionszeit von 9.00 Uhr bis 15.00 Uhr am geringsten ist.

Die Ergebnisse von FRIEDLI bildeten die Grundlage der Arbeit von BRUNO BANGERTER [7]:

10.4.4 Der mathematische Ansatz von BRUNO BANGERTER

Die theoretischen Extrapolationsmodelle von TALLING [116, 117], VOLLENWEIDER [133] und GÄCHTER [41] konnten wir nicht für alle Untersuchungen von 1973 bis 1988 verwenden. Einige ihrer Bedingungen waren in unseren Messungen, namentlich im Uferbereich [73, 141], nicht erfüllt.

Aus diesen Gründen entwickelte BANGERTER einen neuen mathematischen Extrapolationsansatz, welcher mit stündlichen Globalstrahlungswerten auskommt und auf Produktionsmessungen entweder bis zur Kompensationstiefe (Probestelle Tüscherz) oder bis in die maximalen Tiefen von 1,5–2 m der Uferregion anwendbar ist.

10.4.4.1 Die Extrapolation der Bruttoproduktion auf den Tag

Die Arbeit von FRIEDLI bildete eine der Grundlagen zur Entwicklung und Optimierung des mathematischen Ansatzes von BANGERTER. Zweite Grundlage waren die Untersuchungen von PETER BERNER [13], der während 7 Versuchsperioden zwischen Juni 1981 und Mai 1982 an je 5–7 aufeinanderfolgenden Tagen Primärproduktionsmessungen

mit sehr engem Tiefenraster zwischen 0 und 10 m durchführte, gekoppelt mit Messungen der Einstrahlung an der Wasseroberfläche.

Für die Ableitung des Modells sei auf die Dissertation von BANGERTER hingewiesen [7]. Wir halten hier die Hauptergebnisse mit vereinfachten Symbolen fest.

Wir bezeichnen jeden stündlichen Einstrahlungswert mit E . Jeder stündliche E eines Tages wird mit 0.45 potenziert zu $E^{0.45}$. Alle $E^{0.45}$ des ganzen Tages werden addiert zu $\sum_{\text{Tag}} E^{0.45}$ und die $E^{0.45}$ der Expositionszeit gesondert zu $\sum_{\text{Exp}} E^{0.45}$. $\sum_{\text{Tag}} E^{0.45}$ wird dividiert durch $\sum_{\text{Exp}} E^{0.45}$. Zur Extrapolation werden die während 6 Stunden gemessenen Brutto-Primär-Produktionswerte (BP_{Exp}) multipliziert mit $(\sum_{\text{Tag}} E^{0.45} / \sum_{\text{Exp}} E^{0.45})$. Die Produktion eines vollen Tages (BP_d) berechnet sich somit wie folgt:

$$BP_d = BP_{\text{Exp}} \cdot (\sum_{\text{Tag}} E^{0.45} / \sum_{\text{Exp}} E^{0.45})$$

$E^{0.45}$ entspricht fast der Quadratwurzel eines stündlichen Einstrahlungswertes ($\sqrt{E} = E^{0.5}$). Extrapoliert wird somit angenähert mit dem Verhältnis zwischen den Summen der Quadratwurzeln der stündlichen Einstrahlungswerte. Damit kommen die schwächeren Lichtintensitäten der Tagesrandstunden stärker zur Geltung.

Dies veranschaulicht *Abbildung 28*, auf welcher für einen sehr sonnigen Junitag die stündlichen Einstrahlungswerte E in Joule/cm^2 als schwarze Säulen und die $E^{0.45} \cdot k$ als weisse Säulen dargestellt sind. Die Höhe der letzteren wurde durch Multi-

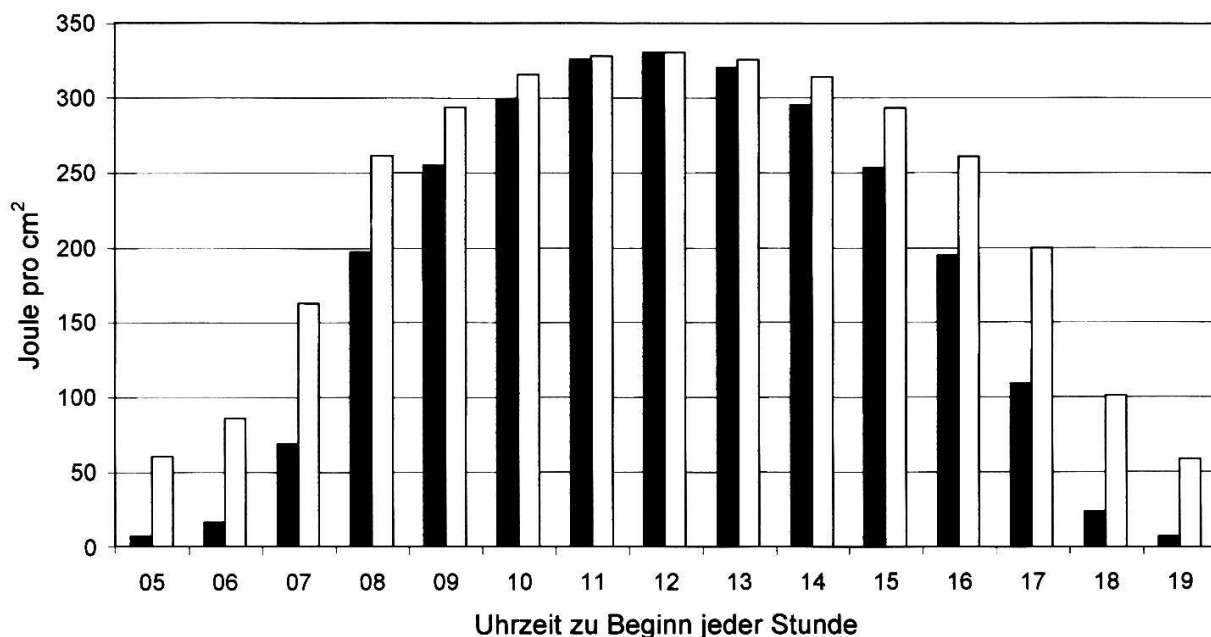


Abbildung 28: Die während 6 Stunden gemessenen Produktionswerte werden nach [7] auf den ganzen Tag extrapoliert mit Hilfe der mit 0.45 potenzierten stündlichen Einstrahlungswerte ($E^{0.45}$). Damit werden die Tagesrandstunden, an welchen das Licht besser genutzt wird, stärker gewichtet (weisse Säulen). Erläuterungen unter 10.4, insbes. 10.4.4. Die Ordinatenwerte in Joule/cm^2 gelten nur für die schwarzen Säulen, das heisst die gemessenen stündlichen Einstrahlungen.

plikation mit k so angepasst, dass die höchsten E und $E^{0.45} \cdot k$ -Werte zwischen 12 und 13 Uhr gleich hoch sind. Wir sehen, wie die $E^{0.45}$ -Werte, mit welchen extrapoliert wird, gegen die Tagesrandstunden immer mehr Gewicht erhalten, womit dem höheren Wirkungsgrad der Photosynthese morgens und abends Rechnung getragen wird. Die Wahl des Exponenten 0.45 statt 0.5 erfolgte durch Eichung anhand der Messungen von FRIEDLI.

10.4.4.2 Die Extrapolation der Bruttoproduktion auf das Jahr

Auch hier wird für die Ableitung des Ansatzes von BANGERTER auf seine Arbeit [7] verwiesen. Wir halten nur kochbuchartig fest:

Alle gemessenen 6stündigen BP-Werte werden durch $\sum_{\text{Exp}} E^{0.45}$ dividiert. Dies ergibt für jeden Messtag eine lichtunabhängige Produktionsrate Q . Da lichtunabhängig, können die Q -Werte zwischen 2 Messdaten für jeden Tag linear interpoliert werden. Die Q -Werte eines jeden Tages werden mit der entsprechenden Tageseinstrahlung hoch 0.45, nennen wir sie $G^{0.45}$, multipliziert. Aus Q mal $G^{0.45}$ erhält man die jeweilige Tages-Bruttoproduktion (BP_d) bestmöglich durch Multiplikation mit 3.836, das Ergebnis eines statistischen Optimierungsverfahrens. Für die Bruttoproduktion eines jeden vollen Tages im Jahr (BP_d) gilt somit:

$$BP_d = Q \cdot G^{0.45} \cdot 3.836$$

Die Jahresbruttoproduktion BP_a ist die Summe der 365 BP_d des Jahres:

$$BP_a = \sum BP_d$$

10.4.4.3 Die Extrapolation der Nettoproduktion auf das Jahr

Im 6stündigen Versuch werden die Bruttoproduktion BP , die Respiration R und die Nettoproduktion NP gemessen. Da lichtunabhängig, lässt sich R linear auf 24 Stunden und auf das Jahr umrechnen. Die Jahres-Bruttoproduktion (BP_a) minus das Jahrestotal der Respiration (R_a) ergibt die Jahres-Nettoproduktion (NP_a):

$$NP_a = BP_a - R_a$$

10.5 Die Algenproduktion zwischen 1973 und 1988

10.5.1 Geringere Abnahme der Algenproduktion als erwartet

Abbildung 21 (7.3.2.) zeigt, dass zwischen 1972 und 1988 die Phosphat-P-Konzentrationen im Bielersee sehr stark zurückgingen, von rund 120 µg/l Zirkulationswert um 1972 auf < 20 µg/l um 1988. Ursache war eine Abnahme des Phosphoreintrages in den See von jährlich >1000 Tonnen um 1973/74 [97, 98, 101] auf 300 Tonnen um 1988 [72], dies infolge rigoroser Gewässerschutzmassnahmen.

Entgegen der Erwartung wurde die Abnahme des Phosphoreintrages und -gehaltes nicht gefolgt von einer entsprechenden Abnahme der Algenproduktion. Abbildung 29 zeigt, dass im Zeitraum zwischen 1973 und 1988 die jährliche Algen-Bruttoproduktion von 400–500 g/m² C auf knapp weniger als 300 g/m² C zurückging. Eine Erklärung dazu haben wir schon an anderer Stelle (2.6) gegeben: Bei sehr hohen Nährstoffkonzentrationen werden die Bestände der Algen so dicht, dass sie sich gegenseitig beschatten. Das Licht dringt nicht mehr tief ins Wasser ein, was den Lebensraum der Algen nach unten einengt. Die Algenvermehrung wird dann viel weniger vom Nährstoffangebot her begrenzt als vom Lichtmangel infolge Selbstbeschattung und zugleich Schmälerung der trophogenen Zone. Nach dem Belastungsmodell von VOLLENWEIDER (s. 5.2.2.6) waren der gefährliche und der kritische Phosphoreintrag in den See 1973/74

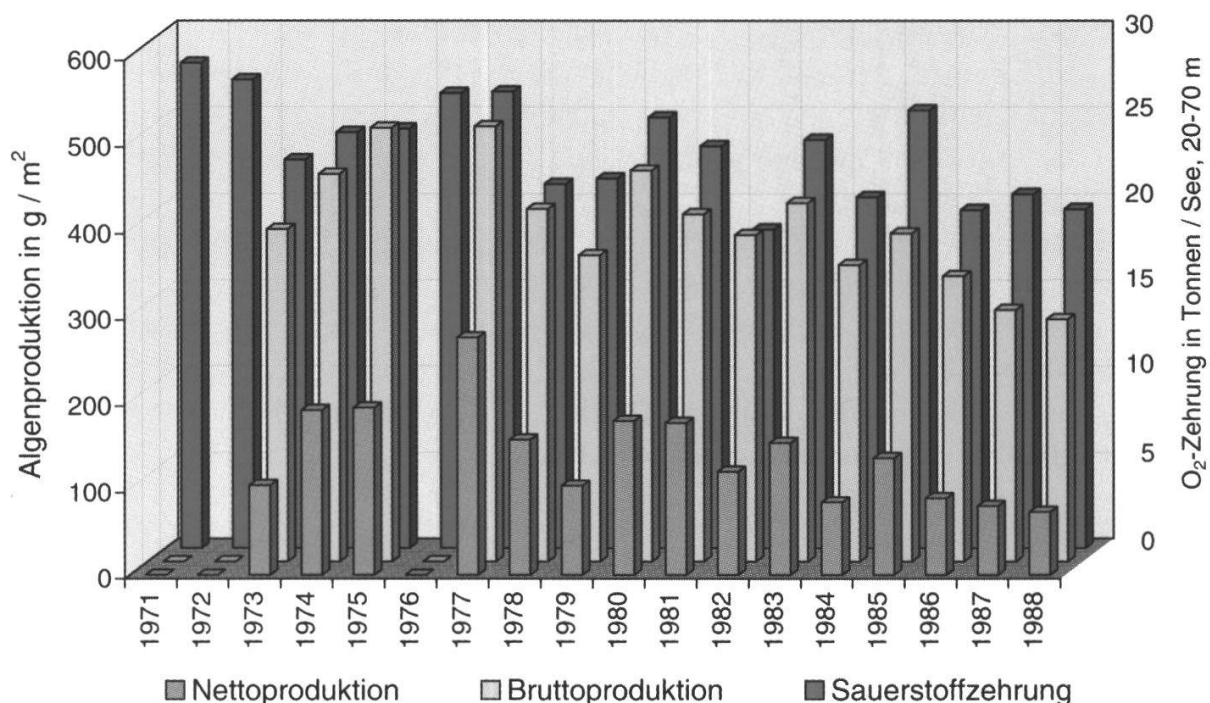


Abbildung 29: Die jährliche Nettoproduktion der Lebensgemeinschaft (grün) und die Bruttoproduktion der Algen (gelb) haben von 1973 bis 1988 leicht abgenommen, aber nicht entsprechend dem Phosphor (vgl. Abb. 21). Auch die O₂-Zehrung zwischen 20 und 70 m (rot) nahm nur wenig ab. Zwischen Produktion und O₂-Zehrung herrscht gute Übereinstimmung. Dies lässt für 1971, 1972 und 1976, als die Produktion nicht gemessen wurde, auf hohe Algenbildung schliessen. Erläuterungen unter 10.5.

5- bzw. 10mal zu hoch; 1994–1996 war der gefährliche Eintrag immer noch um 50% überschritten und die kritische Belastung 3mal zu hoch.

Die *Abbildungen 13* (5.1.3.3) und 29 zeigen auch, dass entsprechend der geringen Abnahme der Algenproduktion die Sauerstoffzehrung oder der Sauerstoffverbrauch im See unterhalb 20 m ebenfalls nur wenig zurückging, sehr unregelmässig von täglich etwa 2,5 g/m² oder 28 Tonnen für den ganzen See um 1971 auf rund 2 g/m² oder 20 Tonnen pro See um 1986–1988. Die O₂-Zehrungsgeschwindigkeit ist ein zuverlässiger Indikator des Seestoffwechsels: Die Zunahme der Algenproduktion von 1973 bis 1977 war von einer entsprechenden Zunahme der O₂-Zehrung begleitet, und mit den hohen Produktionswerten von 1980, 1983 und 1985 gingen ebenfalls erhöhte O₂-Verluste einher. Die Korrelation zwischen jährlicher Algenproduktion und täglicher O₂-Zehrung ist hochsignifikant (Korrelationskoeffizient $r = 80\%$, s. 5.1.3.2). Demnach dürften sich 1971, 1972 und auch 1976 besonders viel Algen gebildet haben. Unsere Messungen begannen erst 1973, erlitten 1976 einen Unterbruch, und nach 1988 wurden in Berner Seen keine Produktionsmessungen mehr durchgeführt.

10.5.2 Ein Minimalprogramm zur Beurteilung der Bioproduktivität des Sees

Die O₂-Zehrung ist ein viel bequemerer Gradmesser des Seestoffwechsels als die sehr aufwendige Messung der Algenproduktion. Produktionsmessungen sind freilich, wie *Abbildung 29* zeigt, zur Eichung der O₂-Zehrung unerlässlich.

In Anbetracht der linearen Abnahme des Sauerstoffgehaltes unter dem m² Seefläche gemäss *Abbildung 12* lässt sich die tägliche Sauerstoffzehrung eines Jahres aus nur zwei O₂-Profilen ermitteln, einem ersten zu Beginn der linearen O₂-Abnahme nach dem 15. Mai, und einem zweiten vor dem Ende der linearen Abnahme um Mitte September (Differenzmethode von 5.1.3.2). Aus jedem Profil wird der Sauerstoffgehalt unter dem m² zwischen 15–70 m berechnet. Die Abnahme des Sauerstoffgehaltes pro m² zwischen beiden Daten, dividiert durch die Zahl der Tage zwischen den Probenahmen, ergibt die tägliche O₂-Zehrung. Aus dieser lässt sich, dank der guten Korrelation zwischen BP und Zehrung (s. 5.1.3.2), die jährliche Bruttoproduktivität grob abschätzen. Die unten angegebenen Bruttoproduktionswerte wurden mit der Regressionsmethode erhalten. Die Streuung mag ± 20 betragen.

Tägliche Zehrung in g/m ² O ₂ zwischen 15 und 70 m	geschätzte jährliche Bruttoproduktion in g/m ² C
1,4	200
1,6	245
1,8	290
2	330
2,2	370
2,4	415
2,6	460

10.6 Die Bedeutung der Algenproduktion für den Bielersee

10.6.1 Die Beurteilung des Seestoffwechsels

Von 1973 bis 1988 wurden im Bielersee jährliche Bruttoproduktionswerte zwischen 500 und 290 g/m² C_{ass} (assimilierten Kohlenstoff) gemessen (s. *Abbildung 29*). Dies ergibt für diesen Zeitraum eine mittlere BP von rund 400 g/m² C_{ass}. Was bedeutet dieser Wert, und was sagt er über den Seestoffwechsel aus? Die folgenden Erläuterungen stützen sich auf die *Tabelle 10*.

Wenn nach Kapitel 9. einem g C_{ass} 2,8 g Algen-Trockensubstanz entspricht, bedeutet eine Algen-Bruttoproduktion von 400 g/m² C_{ass} die Bildung von 1120 g Algentrockensubstanz pro m² Seefläche und Jahr. Rechnen wir diesen Wert auf die gesamte Seeoberfläche von 39,3 km² um, erhalten wir rund 44 000 Tonnen Algentrockensubstanz oder etwa 440 000 Tonnen Algen-Frischgewicht. Dies ist nicht erntbare Biomasse. Rund 65% davon werden von den Algen und der übrigen Lebensgemeinschaft schon im Epilimnion veratmet, so dass von obiger Bruttoproduktion eine Nettoproduktion der Lebensgemeinschaft von etwa 150 000 t Algen-Frischgewicht (5500 Tonnen C) zurückbleibt. Diese sinken ins Hypolimnion ab, werden zum Teil von Zerlegern unter O₂-Verbrauch abgebaut, gelangen aber teilweise auch ins Sediment. Etwa 7% der Nettoproduktion werden ausgeschwemmt durch den Nidau-Büren-Kanal [8].

Bei vollständigem Abbau würde die NP rund 19 000 Tonnen O₂ verbrauchen, viel mehr als die O₂-Reserven des ganzen Sees im Frühjahr (13 000–14 000 t). Dies zeigt

Algen: Produktion, Frass Abbau, Sedimentation	C _{ass} in g/m ²	Algen TG in g/m ²	Algen TG in t pro See	Kohlenstoff in t pro See	O ₂ -Äqui- valent in t
Pro Jahr:					
Algen-Bruttoproduktion	400	1 120	44 000	15 720	54 550
Algen-Respiration (R)	80	220	8 800	3 140	11 000
Algen-Nettoproduktion	320	900	35 200	12 600	43 600
Frass durch Zooplankton	140	390	15 000	5 500	19 100
R Lebensgemeinschaft	260	730	28 600	10 200	35 560
NP Lebensgemeinschaft	140	390	15 000	5 500	19 100
NP Export	10	30	1 100	390	1340
Stagnation					
Bruttoproduktion	340	950	37 500	13 400	46 500
NP Lebensgemeinschaft	130	360	14 000	5 100	17 700
NP Export	9	25	1 000	350	1 230
Absinkende Biomasse	120	340	13 000	4 700	16 400
O ₂ -Eintrag durch Eddy-Diffusion					1 950
O ₂ -Defizit 10–74 m. $\bar{x}$ 1971–1988 + 1950 t					7 580
Gemäss O ₂ -Defizit abgebaute Biomasse in t			6 100	2 180	7 580
Sedimentierte Biomasse in Tonnen			7 000	2 500	8 770

Tabelle 10: Ergebnisse der Primärproduktionsmessungen im Mittel der Jahre 1973–1988. Angaben in g/m² und in Tonnen für den ganzen See. Abschätzung der abgebauten und sedimentierten Biomasse in Tonnen C aufgrund der Produktionswerte und der mittleren Sauerstoffdefizite der Stagnationsperioden von 1971 bis 1988 + des O₂-Eintrags durch Eddy-Diffusion. Differenzen in den Bilanzen sind durch Rundung bedingt.

$\bar{x}$ = Mittelwert. NP = Nettoproduktion. R = Respiration (Atmung, Abbau).

deutlich, dass der Bielersee mit einer Brutto-Primärproduktivität von 400 g/m^2 und Jahr über sein O_2 -Kapital hinauslebt. Er ist hoch-eutroph bzw. krank. Dies gilt für andere Seen mit gleich hohen Produktionsraten. Dies gilt ebenfalls für eine BP von 300 g/m^2 in den Jahren 1987 und 1988 [72]. Die davon verbleibende Nettoproduktion könnte im Hypolimnion des Bielersees über $14\,000 \text{ t O}_2$ pro Jahr verbrauchen.

10.6.2 Eine Ganzjahresbilanz (s. Tabelle 10)

- Eine Jahres-Bruttoproduktion der Algen von $400 \text{ g/m}^2 \text{ C}$ bedeutet für den ganzen See die Bildung von $44\,000 \text{ t}$ Algentrockensubstanz und die Freisetzung von rund $55\,000 \text{ t O}_2$.
- Vom freigesetzten Sauerstoff werden im Epilimnion $11\,000 \text{ t}$ von den Algen und $24\,500 \text{ t}$ von der übrigen Lebensgemeinschaft veratmet. $19\,000 \text{ t}$ gehen bei Übersättigung des Oberflächenwassers während der Stagnation teils an die Atmosphäre, teils durch Eddy-Diffusion und während der Winterzirkulation ins Tiefenwasser.
- Die Nettoproduktion der Algen ist gleich ihrer Bruttoproduktion abzüglich des von den Algen allein veratmeten Anteils (20% von BP). Sie beträgt $35\,200 \text{ t}$ Trockengewicht [8]. Davon werden $15\,000 \text{ t}$ vom tierischen Plankton gefressen. Rund $20\,000 \text{ t}$ werden durch Zerleger abgebaut oder sinken ins Tiefenwasser.
- Die Jahres-Nettoproduktion der Lebensgemeinschaft beträgt $15\,000 \text{ t}$ Trockengewicht: neugebildete Algensubstanz, welche nach Abzug sämtlicher Atmungs- bzw. Abbauvorgänge (durch Algen, tierisches Plankton und Zerleger) von der Bruttoproduktion übrigbleibt.

10.6.3 Eine Bilanz der Stagnationsperiode

Die Dauer dieser Periode ist von Jahr zu Jahr verschieden. Wir rechnen im folgenden mit dem Ansatz, dass 85–90% der Jahresproduktion während der Stagnation stattfindet:

- Die Algen-Bruttoproduktion der Stagnationsperiode beträgt rund $37\,500 \text{ t}$ Trockengewicht (TG).
- Die Nettoproduktion der Lebensgemeinschaft beträgt rund $14\,000 \text{ t TG}$. Etwa 1000 t werden durch den Nidau-Büren-Kanal exportiert [8]. Die verbleibende NP sinkt ins Hypolimnion ab.
- Die absinkende Nettoproduktion bzw. Biomasse beträgt rund $13\,000 \text{ t TG}$. Sie besteht aus Algen, Kotbällchen und Leichen des tierischen Planktons, Bakterien und Pilzen.
- Im Tiefenwasser wird die absinkende Biomasse unter Sauerstoffverbrauch abgebaut, aber nicht vollständig. Der restlose Abbau würde $17\,700 \text{ t}$ Sauerstoff verbrauchen. Die aus O_2 -Profilen berechneten O_2 -Defizite sind aber geringer. In den Jahren 1971–1988 liegen sie zwischen 7200 t (1972) und 4600 t (1982), mit einem Mittel von 5600 t für den hypolimnischen Tiefenbereich zwischen 10 und 74 m.

- Da während der Stagnation 1950 t O₂ durch Eddy-Diffusion ins Hypolimnion gelangen [104] und veratmet werden, sind die gemessenen Defizite um diesen Betrag zu erhöhen, um den tatsächlich verbrauchten Sauerstoff zu erhalten.
- Der im Hypolimnion gesamthaft verbrauchte Sauerstoff beträgt für den Tiefenbereich von 10–74 m 7580 t. Damit wurden 6100 t absinkende Biomasse bzw. 2200 t organischer Kohlenstoff abgebaut oder oxidiert. Der nicht abgebaute Rest gelangt auf den Seegrund und bildet Faulschlamm, das heisst schmutzig-dunkles Sediment. Die sedimentierte Biomasse beträgt 7000 t TG bzw. 2500 t organischer Kohlenstoff. Aus dem Einschluss ins Sediment resultiert jedes Jahr eine Nettoabgabe von rund 8800 Tonnen Sauerstoff an die Atmosphäre (s. 8.3).

Aus der Analyse von Sedimentbohrkernen schloss MÜLLER [77] unabhängig von unseren Produktionsmessungen auf eine seit 1878 gleichgebliebene Sedimentationsrate von 3000 t organischen Kohlenstoff (*Tabelle 10*: 2500 t C von der Algenproduktion stammend). Ursprünglich dürfte der Import von Biomasse durch die Zuflüsse dominiert haben (Bodenerosion, häusliche Abwässer ohne Kläranlagen). Mit der Zunahme der Gewässereutrophierung und dem Bau von Kläranlagen nahm der Beitrag der Algenproduktion an der Sedimentierung zu und derjenige des Imports durch Zuflüsse ab.

10.6.4 Hauptergebnisse der Messung der Algenproduktion

Mit einer mittleren Algen-Bruttoproduktion von 400 g/m² C_{ass} war der Bielersee von 1974 bis 1988 hoch eutroph. Seine im Verlauf jeder Stagnationsperiode schwindenden O₂-Reserven vermochten jeweils weniger als die halbe absinkende Nettoproduktion von rund 4700 t C (13 000 t Algen TS) abzubauen. 2500 Tonnen Algen-Kohlenstoff gelangten jährlich ins Sediment und bildeten dunklen Faulschlamm.

Eine jährliche Bruttoproduktion von 400 g/m² C_{ass} bedeutet für den ganzen See 44 000 t neugebildete Algentrockensubstanz. Davon werden 8800 t von den Algen veratmet und 15 000 t vom Krebsplankton gefressen. 10% davon bilden neue Crustaceen-Biomasse. Im See entstehen somit im Jahr 1570 t Krebsplankton-Trockensubstanz bzw. rund 40 g/m² TG (s. [8], [72], [111] in Kapitel 13). Davon werden 23 g/m² oder 900 t TG vom Nidau-Büren-Kanal exportiert [8]. Im See verbleiben somit 17 g/m² oder 670 t Krebsplankton-Trockensubstanz bzw. 6700 t Frischgewicht, wichtigste Fischnahrung.

11. Das tierische Plankton: Bedeutung und Formen

11.1 Was ist Zooplankton, und was bedeutet es für den See?

Das Zooplankton oder tierische Plankton besteht aus kleinsten einzelligen Tierchen (Protozoen), aus ebenfalls mikroskopisch kleinen mehrzelligen Rädertierchen (Rotatorien) und aus <1 mm bis wenige mm kleinen Krebschen (Crustaceen). Die meisten

Zooplankter schweben frei im Wasser. Sie haben nur beschränkte Eigenbeweglichkeit und werden dem Plankton zugeordnet, weil sie durch Wasserströmungen, ähnlich wie Algen, leicht verfrachtet werden. Sie ernähren sich von Algen, von organischen Abfällen, von Bakterien und zum Teil auch von tierischem Plankton.

Das tierische Plankton ist der wichtigste Nutzniesser der im Kapitel 10 besprochenen Algenproduktion, also wichtigster Konsument 1. Ordnung eines Sees. Nach *Tabelle 10* verzehrt es im Bielersee rund 40% der jährlichen Algen-Nettoproduktion [8], das heisst 15 000 t Algen-Trockensubstanz oder 150 000 t frische Algen. Damit deckt es den eigenen Nahrungsbedarf und sichert insbesondere sein Wachstum und seine Vermehrung. Die im Jahresverlauf neu entstehenden Zooplankter sind die Hauptnahrung der meisten Jungfische sowie der Felchen und Rotaugen der Freiwasserzone (s. 15.2).

11.2 Eine Übersicht über die Zooplankter des Bielersees

11.2.1 Stamm: Urtierchen, Protozoen

Sie sind einzellig und ernähren sich von Algen, Bakterien, organischen Abfällen und gelegentlich auch von Protozoen oder sogar Rädertierchen. Sie wurden bisher in Seen noch wenig erforscht. Wir haben sie in unseren Planktonfängen oft angetroffen, aber weder ihre Artenvielfalt noch ihre Ernährung, Vermehrungsweise und Bedeutung im Seehaushalt untersucht. Einige Vertreter sind auf Tafel 4,1–4, dargestellt.

11.2.2 Stamm: Rundwürmer, Nemathelminthes

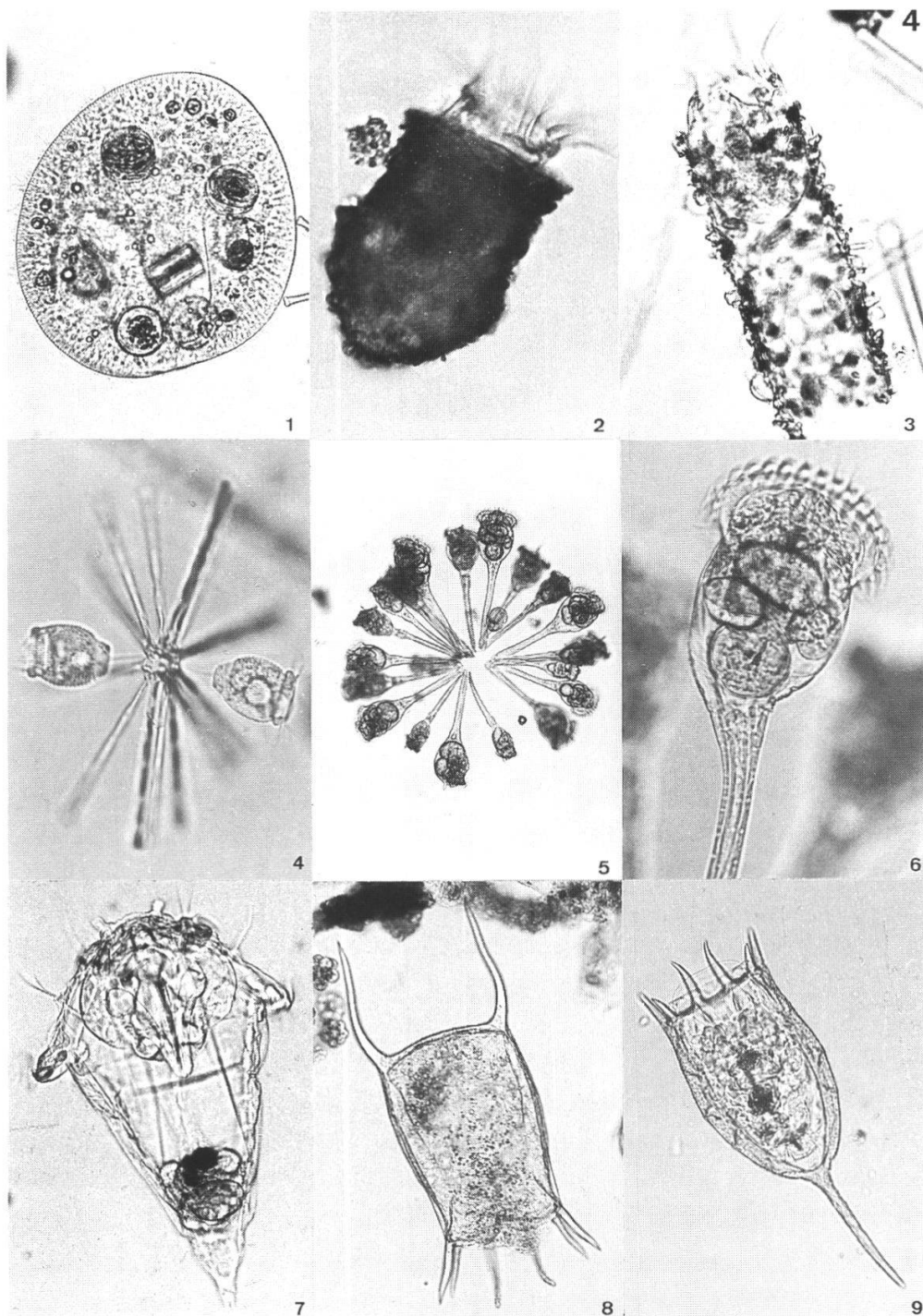
11.2.2.1 Klasse: Rädertierchen, Rotatoria

Sie sind mit der Klasse der Fadenwürmer (Nematoden) verwandt, zu denen Darmparasiten (Spulwurm *Ascaris* und Madenwurm *Oxyuris*) und Bodenbewohner (z.T. Pflanzenschädlinge) gehören.

Die Rotatorien des Bielersees wurden durch HEIDI BERNER-FANKHAUSER genauer untersucht, welche 1974/75 35 Arten und 1981/82 52 Arten nachwies [8, 14, 15, 16]. Sie erfasste vor allem die Bestände und die Biomasse der verschiedenen Arten im Jahresverlauf und zeigte, dass infolge der kurzen Generationsdauer die Populationsdynamik und Interaktionen zwischen Arten nur ersichtlich sind, wenn die Probenahmen in kurzen Zeitintervallen von wenigen Tagen erfolgen.

Rädertierchen sind meist kleiner als 1 mm. Sie sind mehrzellig, wobei die Zahl der Körper- und Organzellen vom Schlüpfen bis zum Adultstadium konstant bleibt. Sie wachsen also nicht durch Zellvermehrung, sondern durch Vergrösserung und Auseinanderweichen der Zellen. Diese sind nicht durch Zellwände voneinander getrennt und bilden ein sog. Syncytium.

Um die Mundöffnung der Rädertierchen liegen kranzförmig angeordnete Flimmerhärcchen. Unter dem Mikroskop erscheinen die koordiniert schlagenden Cilien wie ein



Tafel 4: Einzeller (1–4), Rädertierchen (5–9)

1. Flimmertierchen-Art, etwa 0,5 mm. Hat zahlreiche Kieselalgen gefressen.
2. Tintinnopsis, Urnentierchen, 40–140 μm , in urnenförmigem Gehäuse.
3. Tintinnidium, Klöppelglöckchen, 100–300 μm , in zylindrischem Gehäuse aus Kieselalgenfragmenten.
4. 2 Glockentierchen auf Asterionella (vgl. Tafel 2/7).
5. Conochilus, Kuglrädertierchen, Kolonie von etwa 20 Einzeltierchen, jedes bis 380 μm .
6. Conochilus, Einzeltier mit Räderorgan (Kranz von Flimmerhärchen).
7. Synchaeta pectinata, Drachenrädertierchen, 300–500 μm .
8. Keratella quadrata, Facettenrädertierchen, gepanzert, 200–250 μm .
9. Keratella cochlearis, gepanzert, im Frühjahr und Herbst mit langem Hinterdorn, im Sommer dornlos, 80–320 μm .

drehendes Rad (Räderorgan, *s. Tafel 4/6*). Sie dienen der Fortbewegung und dem Herbeistrudeln von Nahrung, die aus Algen, Detritus, Bakterien usw. besteht. Diese werden über eine Speiseröhre in den Kaumagen befördert, wo gröbere Partikeln (Kieselalgen usw.) durch kräftige Chitinkiefer zermalm werden. Anschliessend folgen Magen, Darmkanal und After. Im Körper befinden sich Verdauungsdrüsen, Geschlechtsdrüsen, Ausscheidungsorgane und sogar ein kleines Gehirn.

Die Fortpflanzung ist meist ungeschlechtlich (parthenogenetisch oder «jungfräulich») durch Bildung grosser diploider Eier (mit doppeltem Chromosomensatz). Aus diesen schlüpfen stets wieder diploide Weibchen. Unter ungünstigen Umweltbedingungen (z.B. Winter) entstehen bei zahlreichen Arten kleine Eier mit einfachem Chromosomensatz, aus denen sehr kleine und kurzlebige Zwergmännchen schlüpfen. Befruchten diese ein Weibchen mit kleinem Ei, bildet sich daraus ein grosses dickschaliges diploides Dauerei, welches ungünstige Umweltbedingungen überlebt und dann wieder parthenogenetische Weibchen ergibt.

Beispiele:

Tafel 4/5: Eine Kolonie von Kugelrädertierchen (*Conochilus*). Ihre Füsse werden durch Gallerte zusammengehalten. Das an der Aussenseite der Kugel befindliche Mundfeld ist mit einem hufeisenförmigen Cilienkranz besetzt. Dieses Räderorgan ist auf *Tafel 4/6* deutlich sichtbar.

Tafel 4/7: Das Drachen-Rädertierchen *Synchaeta* mit unterschiedlich langen Cilien und seitlichen Wimperohren. Dazwischen ist ein kräftiger Kauapparat sichtbar.

Tafel 4/8: *Keratella quadrata*, ein Facetten-Rädertierchen. Es steckt in einem Panzer mit vorne 6 und hinten 2 langen Dornen.

Tafel 4/9: *Keratella cochlearis*, in kelchförmigem Panzer mit vorne 6 Dornen und hinten 1 langen Stachel.

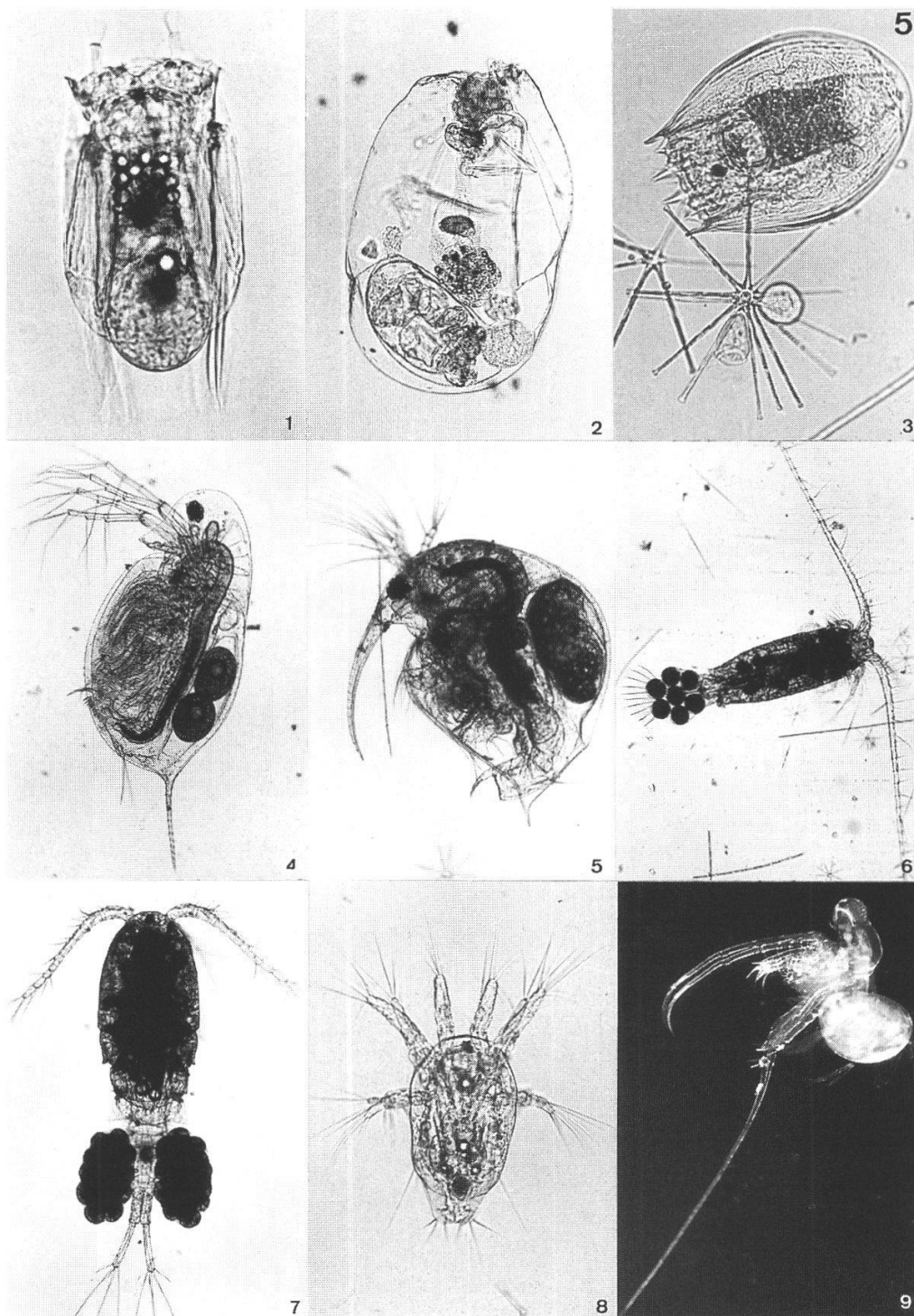
Tafel 5/1: Das Schwertborsten-Rädertierchen *Polyarthra* mit nach hinten gerichteten federartigen Flossen (wir nannten es «Indianer»). Am Hinterende ein grosses Ei.

Tafel 5/2: Das Sack-Rädertierchen *Asplanchna*, das grösste Rädertierchen des Bielersees, 1,5 mm lang. Das Mundfeld mit den Cilien ist hier eingezogen. *Asplanchna* ist lebendgebärend; unten links ist ein im Mutterleib befindliches Jungtier sichtbar.

Tafel 5/3: Ein Furchenpanzer-Rädertierchen *Notholca*. Der Panzer ist vorne bedornt und seitlich gefurcht. Die Aufnahme zeigt unten eine Kolonie der Kieselalge *Asterionella* mit 2 glockentierchenähnlichen Passagieren. Dies erlaubt einen Grössenvergleich zwischen Rädertierchen, Algen und Protozoen.

11.2.3 Stamm: Gliederfüssler, Arthropoda

Die über 900 000 Arten dieses Stamms besitzen einen gegliederten Panzer aus Chitin. Dieser dient als Aussenskelett und als Schutz. Zu diesem Stamm gehören die Klassen der Spinnen, Insekten, Hundert- und Tausendfüssler und Krustentiere. Wir beschränken uns hier auf die Krustentiere oder Crustaceen und verwenden im folgenden eine vereinfachte Einteilung in nur 3 Gruppen.



Tafel 5: Rädertierchen (1–3), Krebschen (4–9)

1. *Polyarthra vulgaris*, Schwertborsten-Rädertierchen, 100–150 μm .
2. *Asplanchna priodonta*, Sack-Rädertierchen, 400–1500 μm .
3. *Notholca squamale*, Furchenpanzer-Rädertierchen, 120–180 μm .
4. *Daphnia longispina*, Langdorn-Wasserfloh, bis 2,5 mm. 2 Eier im Brutraum.
5. *Bosmina*-Art, Rüsselkrebsschen, Weibchen mit Embryo im Brutsack, 250–700 μm .
6. *Eudiaptomus gracilis*, Farbloses Schwebekrebsschen, Weibchen mit Eiern, bis 1,5 mm.
7. *Cyclops vicinus*, Hüpferling, Weibchen mit Eiern, bis 3,5 mm.
8. Nauplius, Larve eines Hüpferlings, etwa 150 μm .
9. *Bythotrephes longimanus*, Langschwanz-Krebsschen, mit Stachel bis 10 mm.

11.2.3.1 Gruppe: Höhere Krebse, Malacostraca

Zu dieser Gruppe gehören die bekannten Krebse, wie Flusskrebse, des Süsswassers und Meeresbewohner, wie Langusten, Hummer, Krabben, Garnelen oder Krevetten, Einsiedlerkrebse usw. Zu den höheren Krebsen gehört auch der Krill, ein bis 6 cm langer und 1–2 g schwerer Planktonkrebse der Polarregionen. Krill-Schwärme können mehrere Millionen Tonnen Gewicht erreichen. Sie ernähren sich von Algen und sind die Vorzugsnahrung von Bartenwalen. In Mägen von Blauwalen fand man bis 4 Tonnen Krill [91]. Im Plankton unserer Seen spielen die folgenden winzigen Vertreter der Crustaceen eine wichtige Rolle als Algenvertilger und Fischnahrung:

11.2.3.2 Gruppe: Wasserflöhe, Cladoceren, Unterordnung der Blattfusskrebse [50]

Sie sind <1 bis wenige mm gross, und ihr Körper wird meist durch zwei seitliche Schalen eingeschlossen. Sie bewegen sich ruckartig mit zwei Ruderantennen. Zwischen den Schalen befinden sich 5–6 Beinpaare, welche durch rasches Schlagen (bis 300mal pro Minute) nach hinten einen Wasserstrom erzeugen. Die mit dem Wasser herbeigestrudelte Nahrung, meist Algen oder Detritus, wird mit den dichten Borstenkämmen der Beine herausfiltriert und zum Mund geführt, wo sie durch Kiefer zerkleinert und dann in den Darm befördert wird. Blasenförmige Beinabschnitte dienen der Atmung, wie Kiemen.

Da die Tierchen durchsichtig sind, lassen sich unter dem Mikroskop die Beine, der Darm mit seinem grünen Inhalt und seinen im Kopf befindlichen Leber-Blindsäckchen, das über dem Vorderdarm gelegene rasch schlagende Herz, das Auge mit mehreren Linsen und die im Brutraum des Rückens befindlichen Eier oder Embryonen beobachten (*s. Tafel 5/4 und 5/5*).

Die Vermehrung erfolgt im Sommerhalbjahr parthenogenetisch, das heisst «jungfräulich», nur durch Weibchen. Die unbefruchteten Eier verbleiben bis zum Schlüpfen im dorsalen Brutraum. Männchen entstehen erst unter ungünstigen Umweltbedingungen, beispielsweise gegen den Winter zu. Die befruchteten, besonders dotterreichen Eier entwickeln sich unter Bildung einer derben Schale zu Dauereiern. Diese überwintern und können auch Austrocknung überstehen. Aus ihnen entstehen im Frühjahr oder nach Dürren wieder parthenogenetische Weibchen.

Sämtliche Nachkommen eines parthenogenetischen Weibchens haben gleiches Erbgut und bilden einen Klon (= erbgleiche Nachkommenschaft). Klone entstehen auch bei der ungeschlechtlichen Vermehrung von Pflanzen, Protozoen und Rädertierchen. Auch einige Zwillinge, Drillinge usw. bei Mensch und Tier bilden einen Klon. Kürzlich wurden Säuger künstlich kloniert, indem der Zellkern einer Eizelle durch den Kern eines Muttertieres ersetzt wurde. Das Schaf, die Ziege oder die Maus, die sich daraus entwickeln, haben genau gleiches Erbgut wie die Spenderin des Zellkerns.

Beispiele:

Tafel 5/4: Wasserfloh, Daphnia. Sie wird bis 2,5 mm lang. Deutlich sichtbar sind die beiden Ruderantennen, das Auge, der Darm mit seinen Leberläppchen hinter dem Auge

und, zwischen beiden Schalen, die dicht mit langen Borsten besetzten Beine. Über dem Darm liegen zwei Eier im Brutraum, und vor diesem sieht man das Herz. Algen sind die Hauptnahrung.

Tafel 5/5: Rüsselkrebs, Rüsseltierchen, *Bosmina*. Grösse: 0,25–0,7 mm. Das erste Antennenpaar ist rüsselartig gebogen; die zweiten Antennen dienen, wie bei *Daphnia*, der Fortbewegung. Sichtbar sind Auge, Darm, die Beine zwischen den Schalen, und im Rücken ein Junges im Brutraum. Davor erkennt man das Herz. Algen sind die wichtigste Nahrung.

Tafel 5/9: Der Dornkrebs *Bythotrephes*. Mit dem Stachel erreicht er 1 cm. Seitliche Schalen fehlen. Im Unterschied zu *Daphnia* und *Bosmina* ist dieser grosse Plankter räuberisch. Er frisst Wasserflöhe und Ruderfusskrebse, die er mit seinen zum Fangapparat ausgebildeten Extremitäten ergreift. Da er glasklar durchsichtig ist, wird er von seinen Beuten und Feinden schlecht wahrgenommen. Auf unserem Bild ist er gut sichtbar, weil er auf schwarzem Hintergrund seitlich stark beleuchtet wurde. Vorne am Kopf befindet sich ein rot-braunes Auge, und am Rücken sitzt rucksackartig der Brutraum mit 3 Jungen. Die seitlichen Ruderantennen sind unscharf, da nicht in der Bildebene. Als Endglied der planktischen Nahrungskette (Konsument zweiter Ordnung) figuriert *Bythotrephes* am Schluss der Tafel.

11.2.3.3 Gruppe: Ruderfusskrebse, Copepoda, s. [58]

Sie sind ähnlich klein wie *Daphnia* und *Bosmina*. Der längliche, gepanzerte und gegliederte Körper endet in eine Schwanzgabel mit Borsten. Die seitlich abstehenden Antennen sind mehrgliedrig und tragen zahlreiche Sinnesborsten. Sie dienen dem Schweben, bei Männchen auch dem Ergreifen der Weibchen, nicht aber der Fortbewegung. Für diese sorgen 4 bauchständige Ruderfüsse, die ruckartig nach hinten schlagen und ein Hüpfen verursachen. Die Tierchen heissen deshalb Hüpfertinge.

Die Fortpflanzung ist getrenntgeschlechtlich, mit Weibchen und Männchen. Die befruchteten Eier werden vom Weibchen bis zum Schlüpfen mitgetragen. Aus den Eiern schlüpfen Jungtiere, die ganz anders aussehen als ihre Eltern: Sie sind rundlich-oval und besitzen nur 3 Gliedmassenpaare, aus denen später die Antennen und Kiefer der Adulten entstehen. Solche Jungformen heissen Nauplien (*s. Tafel 5/8*). Da sie, wie alle Krebse, einen Chitinpanzer besitzen, können sie nur nach einer Häutung weiterwachsen. Bei jeder der 11 Häutungen erscheinen neue Abschnitte der hinteren Körperregion mit den dazugehörigen Gliedmassen. So nimmt der Nauplius, der vor allem den Kopf der Copepoden darstellt, nach der 5. Häutung sukzessive die Gestalt der Erwachsenen an. Die adultähnlichen Jungstadien zwischen den 5 letzten Häutungen heissen Copepodite.

Bei *Cyclops vicinus* verkriechen sich die 4. Copepodit-Stadien bereits im Frühsommer im Schlamm und treten erst im folgenden Frühjahr wieder hervor, um nach einem 5. Copepodit-Stadium adult zu werden und sich zu vermehren (*s. 12.3.2.1*).

Beispiele:

Tafel 5/6: Das Schwebekrebschen Eudiaptomus, ein Weibchen mit 7 Eiern an der Schwanzgabel. Es wird bis 1,5 mm gross. Typisch sind die sehr langen seitlich abstehenden Antennen, die dem Schweben dienen und Sinnesorgane tragen. Eudiaptomus filtert und frisst kleinere Algen. Es ist wichtige Nahrung für Jungfische und Felchen.

Tafel 5/7: Der Hüpferling Cyclops. Seinen Namen verdankt er dem leuchtend roten Auge vorn am Kopf, zwischen den Antennen. Weibchen können bis 3,5 mm gross sein. Die Antennen sind etwas kürzer als bei Eudiaptomus, der Körper etwas breiter. Die Eier werden vom Weibchen in zwei Paketen zu je 10–40 Stück seitlich am Hinterleib bis zum Schlüpfen mitgeführt. Jungtiere ernähren sich von Algen, Adulte sind räuberisch und ergreifen mit ihren Mundwerkzeugen ihre Nahrung, die aus Zooplanktern oder sogar Jungfischen oder Insektenlarven besteht.

Tafel 5/8: Ein Nauplius, die Larve eines Copepoden. Die Art ist auf diesem Stadium schwer bestimmbar. Nauplien sind etwa 150 µm gross und ernähren sich von kleinen Algen. Sie bilden die Nahrung zahlreicher Jungfische.

12. Wie viele und wieviel Zooplankter leben im See?

Artenzusammensetzung, Individuenzahlen und Biomasse des tierischen Planktons sind zum Verständnis des Seestoffwechsels, des Ablaufs der Nahrungsketten und der ökologischen Wechselwirkungen im See ebenso wichtig wie entsprechende Aussagen über Algen.

12.1 Wie wird die Individuendichte des tierischen Planktons ermittelt?

Im Kapitel 7 wurde gezeigt, wie entsprechende Aussagen über die Algen gewonnen werden: Artenkenntnis und Auszählen der Zellen, nach Arten getrennt, in Wasserproben von 10–50 ml. Die Algenbiomasse erhält man durch Multiplikation der Zahl der Zellen mit ihrem artspezifischen Gewicht.

Artenkenntnis und Auszählen sind auch für die Erforschung des tierischen Planktons unumgänglich, aber die Methode muss der ganz anderen Bestandesdichte angepasst werden. Folgende Zahlen veranschaulichen dies:

- Maximale Algen-Zellzahlen unter einem m² Seefläche von 0 bis 70 m: rund 600 Milliarden (17.8.1973, s. *Tabelle 7*).
- Maximale Individuenzahlen der Rädertierchen unter 1 m² Seefläche von 0 bis 24 m [8]: 18 Millionen. Die Individuendichte ist 26 000mal geringer als bei Algen im entsprechenden Tiefenbereich.
- Maximale Individuenzahlen der Crustaceen unter 1 m² Seefläche bis in Tiefen von 24 bis 70 m [72, 110, 111]: 1,2–2,3 Mio. Die Individuendichte ist 260 000 bis 500 000mal geringer als bei Algen.

Das Auszählen des tierischen Planktons muss somit mit viel mehr Probenwasser erfolgen als bei Algen, je Profil zum Beispiel mit 700 l Wasser, welches mit einer Pumpe gewonnen und filtriert wird [110, 111].

12.2 Wie wird die Biomasse des tierischen Planktons ermittelt?

Angaben über die Biomasse sind für die Bestimmung der Produktion des Krebsplanktons nötig. Durch Auszählen erhält man die Zahl der Individuen unter 1 m² Seeoberfläche, nach Arten und Entwicklungsstadien aufgeteilt. Bei Algen wird die Biomasse als Frischgewicht (FG) durch Multiplikation der Anzahl Zellen mit dem artspezifischen Volumen erhalten. Angaben des Trockengewichtes (TG) gehen davon aus, dass der Wassergehalt der Algen rund 90% beträgt. Eine ähnliche Beziehung besteht auch beim tierischen Plankton: TG = etwa 10% des FG. Für die Bestimmung des Frischgewichtes hat sich eine Umrechnung aus der einfach zu messenden Körperlänge bewährt [8, 72, 110, 111], dies gestützt auf Wägung einzelner Individuen mit sehr empfindlichen Waagen (DUMONT et al. 1975, zit. in [110, 111]). Demnach beträgt zum Beispiel das Trockengewicht einer adulten Daphnia rund 10 µg, einer Bosmina 4,7 µg, eines adulten Cyclops-♀ 22,5 µg, eines Cyclops-♂ 12,4 µg und eines Nauplius 0,5 µg [8].

12.3 Das Krebs-Plankton der Jahre 1974 und 1975

RENÉ STEBLER [110, 111] hat am Bielersee die Bestände des Krebsplanktons ermittelt für den Zeitraum Januar 1974 bis Mai 1975. Ausgezählt wurden die Vertreter von 17 Arten, nach Entwicklungsstadien getrennt. Seine Ergebnisse sind auf der *Abbildung 30* als Flächendiagramm dargestellt. Dieses zeigt den Jahresverlauf der Bestandesdichte und 3 sukzessive Massenvermehrungen verschiedener Krebsplankton-Arten:

12.3.1 Geringe Winterbestände und 3 Massenvermehrungen im Sommer

Winterbestände 1973/74:

Im Pelagial finden sich im Winter zwischen 0 und 70 m Tiefe relativ wenig Krebsplankter, im Februar 1974 112 000 bis 115 000 Individuen unterhalb 1 m² Seeoberfläche.

Erste Massenvermehrung:

Anfangs März beginnen die Bestände anzuwachsen und erreichen am 8. Mai 1974 mehr als 1,2 Mio. Individuen/m². 62,4% dieses ersten Maximums entfallen auf den Hüpferling Cyclops vicinus (752 000 Ind./m²). Seine Bestände nehmen im Verlauf der Monate Mai und Juni wieder rasch und stark ab und betragen anfangs Juli nur noch 42 000 Ind./m² (6,9% aller Crustaceen).

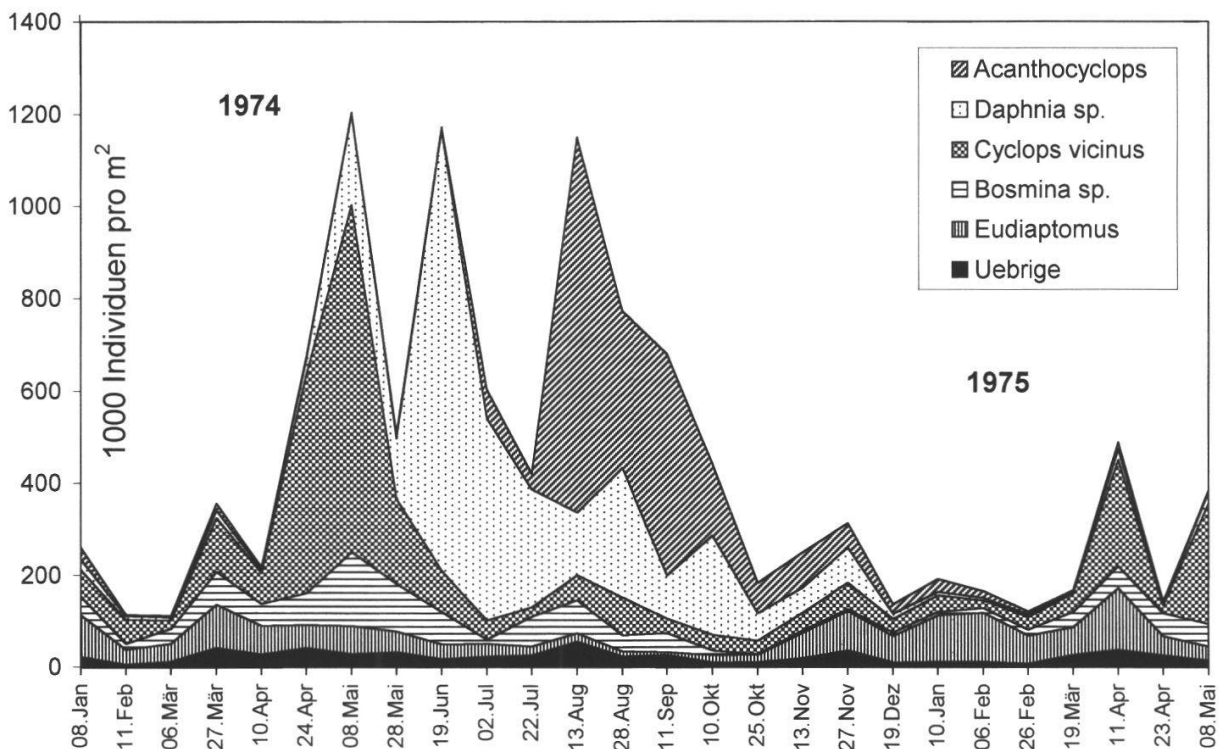


Abbildung 30: Das durch RENÉ STEBLER [110, 111] untersuchte Krebsplankton des Bielersees zeigte 1974 drei Massenvermehrungen: Im April/Mai von *Cyclops vicinus*, im Juni von *Daphnia* und im August von *Acanthocyclops*. Solche Massenvermehrungen könnten Ursache der starken Abnahme der Algenbestände sein, insbesondere im Juni. Erläuterungen unter 12.3.

Zweite Massenvermehrung:

Um den 19. Juni erreichen die Crustaceen ein zweites Maximum mit 1,16 Mio. Ind./m². Über 80% des Gesamtbestandes sind Wasserflöhe der Gattung *Daphnia* (3 Arten oder spezies, sp.). Nach dem 19. Juni bricht auch dieses zweite Maximum rasch zusammen auf 421 000 Crustaceen pro m² am 22. Juli.

Dritte Massenvermehrung:

Im Hochsommer kommt es zur Ausbildung eines dritten Maximums mit 1,15 Mio. Ind./m² am 13. August 1974. 71%, das heisst 815 000 Ind./m², dieser dritten Welle entfallen auf den Hüpferling *Acanthocyclops* (kleiner als *Cyclops vicinus*). Ende August bis Ende Oktober vermindert sich der Gesamtbestand dieser 3. Welle auf 184 000 Ind./m², wovon *Acanthocyclops* noch 36% darstellt.

Winterbestände 1974/75:

Im darauffolgenden Winter schwanken die Gesamtbestände um 150 000 Ind./m². Sie nehmen erst nach dem 19. März 1975 wieder zu.

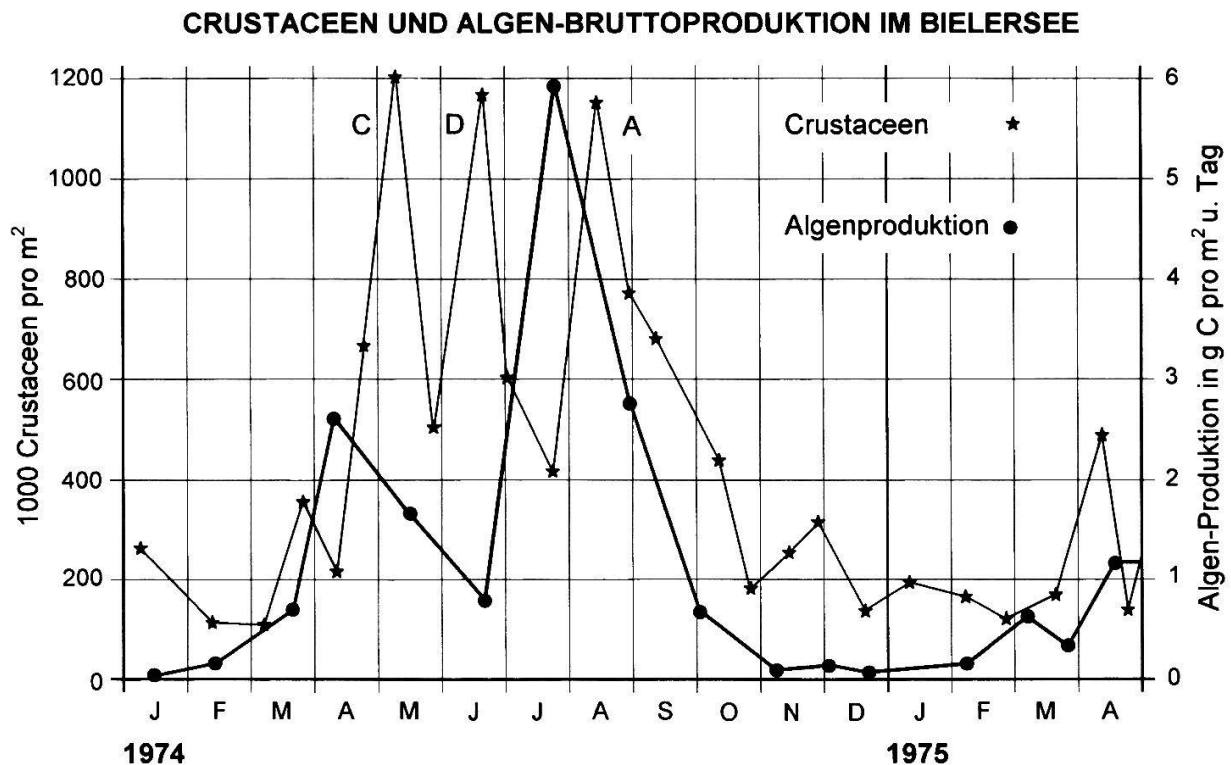


Abbildung 31: Die nach 10.4.4.1. auf die Tageslänge umgerechnete Algenbruttoproduktion und die Crustaceen-Gesamtbestände. Die Abnahme der Algenproduktion von April bis Juni («Juniloch») fällt mit den Massenvermehrungen von Cyclops (C) und von Daphnia (D) zusammen (vgl. Abbildung 30); der Rückgang der Algenproduktion ab Juli geht mit der Massenvermehrung von Acanthocyclops (A) einher. Massenvermehrungen algenfressender Krebschen verursachen eine Übernutzung der Algen. Dieses Phänomen wiederholte sich im Bielersee jedes Jahr. Weitere Erläuterungen unter 7.2.4, 10.1.1, 12.3.2.2, 12.4.

12.3.2 Erklärungen für die 3 Massenvermehrungen

Die folgenden Ausführungen beziehen sich auf die *Abbildungen 30 und 31*. Das Flächendiagramm von *Abbildung 30* stellt die Bestandeszahlen des Krebsplanktons für 1974 und Anfang 1975 dar. Die Probenahme-Daten sind trotz unterschiedlichen Zeiträumen in gleichen Abständen aufgetragen. Auf *Abbildung 31* sind die Crustaceen-Gesamtbestände und die Algen-Bruttoproduktionen ganzer Probetage ab Februar 1974 bis Ende April 1975 zeitproportional dargestellt. Dies ist für den Vergleich zwischen Algenproduktion und Crustaceen nötig.

12.3.2.1 Die Massenvermehrung von Cyclops vicinus

Das Auftreten des Frühjahrs-Maximums dieses Hüpferlings ist wesentlich von seinem angeborenen Lebenslauf abhängig:

Aus den Eiern schlüpfen kleine ungliederte Nauplien (*s. Tafel 5/8*), die sich 5mal häuten, jeweils vor einem Wachstumsschub. Aus der 5. Häutung gehen sogenannte Copepodite hervor. Sie sehen schon adultähnlich aus, allerdings kleiner und plumper, und sind im Unterschied zu den Nauplien segmentiert. Das erste Copepodit-Stadium

(C-1) hat bereits 3 Brustsegmente, 2 Schwimmbeine und eine Schwanzgabel. Die Zahl der Segmente und Beine nimmt mit jeder folgenden Häutung um eins zu. Durch Häutung der C-5-Stadien entstehend die Adulten. Ihre Brustsegmente tragen 4 Ruderbeinpaare.

Die Entwicklung bis zum C-4-Stadium findet grösstenteils beim Massenauftreten im Frühjahr statt. Dann aber kommt sie bei den meisten C-4-Stadien zum Stillstand. Sie verkriechen sich im Schlamm des Seegrundes. In Schlammproben aus 74 m Tiefe konnte STEBLER [110, 111] bis 750 000 C-4-Copepodite pro m² ermitteln. Hier verharren sie im Sommer, Herbst und Winter in einer Ruhephase (Diapause). Aus dieser erwachen sie erst Ende März und Anfang April des folgenden Jahres und wandern dann wieder ins Pelagial ein. Hier häuten sich die C-4 zu C-5 und diese anschliessend zu Adulten, welche sofort ihre Vermehrung aufnehmen.

Die erblich programmierte Diapause hat für Cyclops Vorteile: Im Frühjahr treten sie schon fast ausgewachsen in grossen Scharen im Wasser auf, mit Vorsprung andern Crustaceen gegenüber. Cyclops vicinus kann damit, da die Adulten räuberisch leben, das Aufkommen von Daphnia, Bosmina und andern algenfressenden Krebschen durch Frass verzögern und seinen Jungen, die sich von Algen ernähren, Konkurrenten vom Leibe halten (s. auch [67]). Cyclops vicinus geniesst so die Vorteile eines «Frühaufstehers» und kann als erster von der im März und April stark zunehmenden Algenproduktion profitieren. Nach dem Grossaufmarsch der Art im Frühling ziehen sich die meisten C-4-Hüpfertinge aus Instinkt in den Schlamm zurück und überlassen damit das Feld andern Krebschen. Sie weichen so Konkurrenten aus und zugleich dem Frass durch Fische und grössere Crustaceen, wie Bythotrephes und Leptodora. Die *Abbildung 30* zeigt, dass in der zweiten Jahreshälfte nur wenige Cyclops vicinus im Pelagial verbleiben. Sie pflanzen sich fort, aber mit wenig Auswirkungen auf den Bestand.

Die Abwanderung der C-4-Stadien in den Schlamm wird durch Zunahme der Lichtintensität ausgelöst. Das Erwachen und das Verlassen des Schlammes fällt mit der einsetzenden Algenvermehrung im Frühling zusammen. Warum ist weniger gut bekannt.

Ein frühes Massenauftreten von Cyclops vicinus mit anschliessender Diapause haben wir im Bielersee auch im Jahr 1978 [8] und hat VINZENZ MAURER [72] 1987 im Neuenburgersee und 1988 im Bieler- und Neuenburgersee beobachtet. Im Greifensee und Vierwaldstättersee haben sie MITTELHOLZER [75] 1968 und BÜRGI ET. AL. [24] 1976 bis 1979 nachgewiesen.

Vor der Gewässereutrophierung kam Cyclops vicinus im Bielersee und andern Schweizer Seen kaum vor. Warum wissen wir nicht.

12.3.2.2 Die Vermehrung der Wasserflöhe und die Überweidung der Algen

Nach der Abnahme der Cyclops-Bestände kommt es zu einem Massenauftreten der Wasserflöhe Daphnia (3 Arten). Sie beginnen sich nach *Abbildung 30* bereits im April zu vermehren, nachdem die Algenproduktion stark zugenommen hat. Um den 19. Juni erreichen sie ihre grösste Dichte. Dann aber nimmt ihre Zahl rasch ab.

Ihre Zunahme wurde vermutlich durch das Abwandern von *Cyclops vicinus* in den Schlamm erleichtert: Die räuberischen «frühaufstehenden» adulten Cyclopiden setzten den Daphnien zuerst durch Raub zu. Später bestand die *Cyclops*-Population, auf ihrem Höhepunkt um den 8. Mai, grösstenteils aus Jungstadien, die sich vorwiegend von Algen ernähren. Für *Daphnia* dürften dies ernsthafte Konkurrenten gewesen sein.

Warum aber die starke Abnahme der *Daphnia*-Bestände nach dem 19. Juni?

Bei *Cyclops vicinus* liess sich der Bestandesrückgang mit dem spontanen Antreten der Ruhephase im Schlamm erklären. *Daphnia* kennt keine sommerliche Ruhephase. Auf dem Diagramm der *Abbildung 31* sind die Abläufe der Crustaceenbestände und der Algenproduktion genau zeitgerecht dargestellt. Die Doppelgrafik zeigt, dass mit dem Massenaufreten von *Daphnia* im Mai und Juni eine starke Abnahme der Algenproduktion einhergeht auf einen Tiefstwert um den 19. Juni. Dies war gekoppelt mit einer raschen Zunahme der Sichttiefe von etwa 2 m auf 6 m. Auf die Erklärung dieses jedes Jahr im Juni auftretenden Klarwasserstadiums haben wir bereits in den Abschnitten 7.2.4 und 10.1.1 hingewiesen (s. auch 12.4): Die überaus starke Vermehrung der algenfressenden Wasserflöhe verursachte 1974 eine Überweidung der Algenbestände. Die Algenproduktion brach zusammen, und als Folge davon nahmen auch die Krebsplankton-Bestände stark ab infolge Nahrungsmangel. Danach konnten sich die Algen wieder erholen, und ihre tägliche Produktivität nahm von $0,8 \text{ g/m}^2 \text{ C}$ (20.6.1974) auf den Jahreshöchstwert von $6 \text{ g/m}^2 \text{ C}$ (23.7.1974) zu.

Daphnia hat den Zusammenbruch der Algenproduktion nicht allein verursacht. Ein Vergleich der *Abbildungen 30 und 31* zeigt, dass der Rückgang der Algen-Produktion bereits nach dem 9. April 1974 einsetzte, als es noch kaum Daphnien gab, als aber die Bestände von *Cyclops vicinus* hochkamen und als auch das algenfressende Rüsselkrebschen *Bosmina* sich vermehrte. Die starke Abnahme der Algenproduktion zwischen dem 9. April und dem 20. Juni dürfte somit das Ergebnis einer sukzessiven Überweidung durch Jungstadien von *Cyclops vicinus*, durch *Bosmina*, zu einem geringeren Teil durch *Eudiaptomus*, und erst später durch *Daphnia* gewesen sein.

Daphnia kam nicht mehr dazu, sich von den Folgen der Übernutzung ihrer Ernährungsgrundlage zu erholen. An ihre Stelle trat der kleine Hüpferling *Acanthocyclops* und machte die dritte Massenvermehrung des Jahres 1974 durch.

12.3.2.3 Die Massenvermehrung von *Acanthocyclops*

Dieser führte bis Anfang Juli ein eher kümmerliches Dasein. Dann aber vermehrte er sich nach dem Rückgang der *Daphnia*-Populationen und der Wiederaufnahme der Algenproduktion sehr stark und erreichte Mitte August einen Höchstbestand von 815 000 Individuen unter dem m^2 Seeoberfläche. Diese explosive Vermehrung verdankt er der Fruchtbarkeit seiner Weibchen (bis 128 Eier pro eiertragendem ♀ und dem erneut hohen Angebot an Algennahrung. Die Jungstadien der Hüpferlinge leben ja von Algen. Die Annahme liegt nahe, dass auch *Acanthocyclops* seine Nahrungsgrundlage nach Mitte August übernutzt hat. Die tägliche Algenproduktion ging von den $6 \text{ g/m}^2 \text{ C}_{\text{ass}}$ des 23. Juli auf $0,7 \text{ g/m}^2 \text{ C}_{\text{ass}}$ Anfang Oktober und $0,08 \text{ g/m}^2$ im November zurück. Sicher ist für diesen Rückgang die Abnahme der Globalstrahlung im Herbst wesentlich mitverantwortlich.

Phosphatmangel hat kaum zu den Algenrückgängen beitragen, weder beim Klarwasserstadium im Mai und Juni mit über 30 µg/l P, noch nach dem 15. Juli, als die P-Konzentrationen zunahmen.

12.3.2.4 Und die andern Krebsplankter der Jahre 1974/75?

Das Flächendiagramm von *Abbildung 30* zeigt, dass sie im Vergleich zu unseren 3 Hauptdarstellern eine bescheidenere Rolle spielten. Das Rüsselkrebschen *Bosmina* vermehrte sich im Mai am stärksten, während der Ausbildung des Klarwasserstadiums, zu dem es vermutlich beitrug. Das Schwebekrebschen *Eudiaptomus* hatte seine höchsten Bestände vor allem in den Wintermonaten, wenn die Konkurrenz durch die andern Krebschen gering ist.

12.4 Die Crustaceen des Jahres 1978

Die Artenzusammensetzung des Krebsplanktons ist von Jahr zu Jahr verschieden. BRUNO BANGERTER, ELISABETH BÖHLEN und HEIDI FANKHAUSER [8] haben vom März bis November 1978 Bestände, Populationsdynamik und Produktivität der Algen, Rädertierchen und des Krebsplanktons in einem Intensivprogramm untersucht mit dem Hauptziel, die Ursache des Klarwasserstadiums zu ermitteln.

Auch in diesem Jahr dominierte zuerst *Cyclops vicinus* infolge seines frühen Erwachens aus der Diapause, mit kleineren Beständen als 1974. Nach der Abwanderung seiner C-4-Stadien in den Schlamm kam es zur stärksten Massenvermehrung des Jahres, diesmal von *Bosmina*, dem Rüsselkrebschen (*Tafel 5/5*). Seine Population erreichte ihren Höhepunkt zwischen dem 8. und 20. Juni mit maximalen Beständen von 1,1 bis 1,5 Mio. Individuen unter dem m² Seeoberfläche, 50–70% des Gesamtbestandes von 2¹/₄ Mio. Crustaceen. Damit ging ein Zusammenbruch der Algenbiomasse einher von rund 30 g/m² FG am 8. Juni 1978 auf 4 g/m² FG am 11. Juli. Die Sichttiefe nahm von 1,4 m am 8. Juni auf 5,3 m am 11. Juli zu. Gestützt auf die von andern Arbeiten her bekannte Filtrationsleistung der Wasserflöhe konnte nachgewiesen werden, dass im Juni das Krebsplankton mehr Algen frass als produziert wurden. Der Zusammenbruch der Algenpopulation wurde somit tatsächlich durch das algenfressende Krebsplankton verursacht.

Nachdem sich die Algen des Jahres 1978 Ende Juli/Anfang August wieder völlig erholt hatten, kam es zu einer dritten Massenvermehrung des Krebsplanktons auf rund 1 Mio. Individuen pro m², in welchem *Daphnia* und *Acanthocyclops* mit etwa gleichen Anteilen vorherrschten. Im Oktober und November folgte die übliche Abnahme der Algen- und Crustaceen-Bestände.

Die Rädertierchen erreichten ihren Höhepunkt im Mai, das heisst fast 2 Monate vor dem Klarwasserstadium, und ihre Bestände waren anfangs Juni 10mal geringer. Das Juniloch dieses Jahres konnten sie nicht verursacht haben. Im Jahr 1980 dagegen wurde am 11. Juni anlässlich einer Blüte von *Asterionella* schon von blossen Auge eine Massenvermehrung der Rädertierchen *Conochilus* (*Tafel 4/5,6*) beobachtet. Ihre Därme

waren voll von grünem Algenmaterial. Vermutlich waren sie die Verursacher des wenige Tage darauf folgenden Klarwasserstadiums, welches wir leider nicht näher untersuchten.

12.5 Die Crustaceen der Jahre 1987 und 1988

VINZENZ MAURER [72] beobachtete auch in diesen Jahren Massenvermehrungen der Crustaceen. Eine erste von *Cyclops vicinus*, 1987 mit etwa 1 Mio./m² nur im Neuenburgersee, 1988 mit rund 500 000/m² im Neuenburger- und Bielersee, jeweils im Mai. Ein zweites Maximum trat mit 1,6–1,7 Mio. Individuen pro m² Anfang Juni in beiden Seen auf. Dies entspricht einer Biomasse von rund 7 g/m² Trockengewicht. Die Maxima beider Jahre waren etwa zu gleichen Anteilen durch *Daphnia* und *Bosmina* bedingt. Wiederum kam es zu einem allerdings weniger ausgeprägten Klarwasserstadium mit Abnahme der Bestände der Algen und der algenfressenden Wasserflöhe und Rüsseltierchen Ende Juni bis Juli.

13. Die Produktion von Zooplankton

Produktion von Zooplankton bedeutet Bildung neuer Biomasse durch Vermehrung und Wachstum. Wir haben im Bielersee und Neuenburgersee die Produktion des Krebsplanktons bestimmt.

- Die Bedeutung der Vermehrung geht aus *Abbildung 30* hervor: Ausgehend von rund 110 000 Krebsplanktern unter dem m² im Februar 1974 erreicht der Gesamtbestand am 8. Mai 1,2 Mio. Tierchen unter dem m². Für diese erste Zunahme sind *Cyclops vicinus* und in geringerem Masse *Daphnia* und *Bosmina* verantwortlich. Die zweite Bestandeszunahme des Jahres von 500 000 auf 1 Mio. Individuen pro m² am 19. Juni ist eine Folge der starken Vermehrung von *Daphnia*. Die dritte von 420 000 auf 1,15 Mio./m² am 13. August ist durch Vermehrung von *Acanthocyclops* bedingt.
- Die Bedeutung des Wachstums einzelner Individuen zeigen die folgenden Beispiele: Bei *Cyclops vicinus* ist das Trockengewicht eines Nauplius 0,3 µg, dasjenige eines Adulten 12–23 µg. Bei *Daphnia* wiegt ein Embryo 0,2 µg, eine Adulte rund 10 µg Trockensubstanz.

Vermehrung und Wachstum ergeben eine Nettoproduktion, jene Biomasse, welche nach Abzug der Atmung verbleibt. Ihre Bestimmung ist noch komplizierter und aufwendiger als bei Algen. Sie erfordert in jedem Fall das Auszählen aller im See unter 1 m² lebenden Arten und Entwicklungsstadien, in möglichst kurzen Zeitabständen. Gestützt darauf sind verschiedene Methoden der Produktionsbestimmung möglich. Zwei sind hier beschrieben.

13.1 Die Bestimmung der Produktion aus Vermehrung und Wachstum

Diese Methode wurde 1968 im Greifensee durch MITTELHOLZER [75] und 1974 im Bielersee durch RENÉ STEBLER [110, 111] angewandt. Sie stützt sich auf die Auszähl-ergebnisse eines vollen Jahres, nach Arten und Entwicklungsstadien getrennt, sowie auf die Trockengewichte der verschiedenen Arten und ihrer Entwicklungsstadien. Die Gewichte lassen sich mit sehr empfindlichen Waagen an ausreichend grossen Stichproben messen. Alsdann werden Beziehungen zwischen Gewicht und der leicht messbaren Körperlänge aufgestellt. Mit ihrer Hilfe und den Auszählergebnissen wird die jeweilige Biomasse des im See gefundenen Planktons bestimmt.

Die Produktion der Copepoden (Hüpferlinge, Schwebekrebschen) ist gleich der Biomasse der im Jahresverlauf herangewachsenen Adulten plus der Biomasse aller Jungstadien, die vor dem Erreichen des Adultstadiums zugrunde gingen infolge Frass (z.B. durch Fische) oder durch Absterben. Die Jahresproduktion ist dann gleich der Summe der Produktion der einzelnen Generationen.

Bei den Phyllopoden (Wasserflöhen, Rüsseltierchen) ohne deutliche Generationenfolge ist die Produktion gleich der Biomasse eines Bestandesmaximums abzüglich der Biomasse des vorangehenden Minimums.

Wie bei der unter 13.2 beschriebenen Methode muss viel extrapoliert und hochgerechnet werden. Trotzdem fallen die Ergebnisse beider Methoden sehr ähnlich aus. René Stebler konnte mit seiner Methode eine Jahresproduktion von rund 40 g/m² berechnen.

13.2 Die Bestimmung der Produktion von Krebsplankton aus seiner Frassleistung

Die Quantität der von Krebsplanktern aufgenommenen Algen ist von Laborversuchen bekannt für verschiedene Zooplankton-Arten und Entwicklungsstadien. Solche Werte werden auf die ausgezählten Arten und Entwicklungsstadien übertragen. Damit lässt sich die Filtrationsleistung des Zooplanktons für jedes Probedatum und durch Extrapolation für ein ganzes Jahr berechnen. Von Laborversuchen wissen wir ferner, dass von der aufgenommenen pflanzlichen Nahrung rund 10% dem Aufbau neuer tierischer Biomasse dient. Die restlichen 90% werden teils als Kot ausgeschieden, teils resorbiert und veratmet.

Mit dieser Methode hat BRUNO BANGERTER [8] für das Jahr 1978 die Produktion des Krebsplanktons bestimmt: Gemäss *Tabelle 10* beträgt die jährliche Frassleistung der Crustaceen 140 g/m² C oder 15 000 t Algen-Trockensubstanz für den ganzen See. Wenn 10% davon neue Zooplanktonbiomasse ergeben, werden jährlich 1500 t Krebsplankton-Trockensubstanz oder rund 40 g/m² TS produziert. 900 t TS werden vom Nidau-Büren-Kanal ausgeschwemmt. Die verbleibenden 670 t TS oder 6700 t Lebendgewicht stehen den Fischen als Nahrung zur Verfügung.

Ähnliche Grössenordnungen ergaben die Produktionsbestimmungen von VINZENZ MAURER [72]. Bielersee: 1987 43 g/m² und 1988 33 g/m² TS. Für den Neuenburgersee

fand er 1987 53 g/m² und 1988 33 g/m² TG. Am Greifensee erhielt MITTELHOLZER [75] für das Jahr 1968 eine Jahresproduktion von 48,7 g/m² Trockensubstanz.

13.3 Zooplankton, Nahrungsketten und ökologische Wechselwirkungen

Das tierische Plankton frisst tonnenweise Algen. Zeitweise übernutzt es seine Nahrungsgrundlage. Folge davon ist das Klarwasserstadium im Juni. Das tierische Plankton verwandelt Algen- in Zooplanktonbiomasse und erzeugt damit Fischnahrung. Die Fische ihrerseits erzeugen daraus Fischbiomasse.

Aus 100 g Algen-TG entstehen rund 10 g Zooplankton-TG (10% der gefressenen Algen ergeben Zooplanktonbiomasse). Aus 10 g Zooplankton-TG bilden sich etwa 1,5 g Fisch-TG: Bei tierischer Nahrung werden etwa 15% zu neuer tierischen Biomasse (s. [124]) wobei dieser Ansatz einen Mittelwert darstellt. Tierisches Plankton enthält etwa 90% Wasser; Fische bestehen aus rund 80% Wasser; somit ergeben 10 g Zooplankton-Lebendgewicht 0,75 g Fisch-Lebendgewicht.

Zusammengefasst: 100 g Algen FG → 10 g Zooplankton FG → 0,75 g Fisch FG. Das quantitative Verhältnis zwischen Algen- > Zooplankton- > Fisch-Produktion veranschaulicht eine ökologische Pyramide mit mächtiger pflanzlicher Basis (Algen), viel geringerer Primärkonsumentenstufe (Zooplankton) und einer noch viel weniger umfangreichen Sekundärkonsumentenebene (Fische).

Felchen stellen 52% der Fischerträge des Bielersees dar (1970–1997). Die viel mehr begehrten Barsche oder Egli machten von 1970 bis 1997 8,5% der Erträge aus [35]. Für die Produktion eines mittleren jährlichen Felchenertrages von 68 t FG, wie im Bielersee, sind somit 900 t Zooplankton-FG erforderlich. Das sind etwas 13% der jährlich im Bielersee produzierten und nicht ausgeschwemmten Crustaceen. Der Rest dient anderen Fischen als Nahrung und insbesondere dem Weiterbestand der Crustaceen-Populationen. Ein von uns nicht gemessener Anteil stirbt und sinkt auf den Seegrund.

14. Ein unbeliebter Algenkonsument: Die Wandermuschel

14.1 Die Invasion der Seen Europas

Die Wandermuschel, *Dreissena polymorpha* Pallas, auch Dreikantmuschel genannt, war vor der Eiszeit in ganz Europa verbreitet. Die Eiszeit verdrängte sie nach Südosten. 1771 wurde sie von Pallas in der unteren Wolga wiedergefunden und 1835 vom Apotheker Dreissens in der Meuse. Seither trat sie in ganz Nordeuropa massenhaft auf. In der Schweiz wurde sie 1963 erstmals nachgewiesen im Genfersee und 1966 im Bodensee. Im Bielersee trat sie 1968 auf. In allen Schweizer Seen machte sie imposante Massenvermehrungen durch. Eine solche Invasion wurde durch Kanalbauten und den Transport von Booten von einem See zum andern gefördert.



Abbildung 32: Ein dichter Bestand von Wandermuscheln, *Dreissena polymorpha* Pallas, in etwa 10 m Tiefe des Bielersees. Aus der Arbeit von FRAU VERENA JENZER-HOFER [57].

Die im adulten Zustand 3–4 cm grossen Muscheln haben eine ähnliche Form wie Miesmuscheln, sind aber hell und dunkel gestreift. Sie sind festsitzend, meist auf Fels- und Betonblöcken, oder noch auf Booten. Es sind Filtrierer, die sich von Algen und feinen Detritus-Partikeln ernähren. Die in ausserordentlich dichten Beständen vorkommenden Muscheln (s. Abbildung 32) dienen zahlreichen Wasservögeln, wie Reiherenten, Blässhühnern, Tafelenten, Schellenten, aber auch Fischen, wie Rotaugen (s. 14.2.2), als Nahrung. Sie werden nach eigenen Beobachtungen auch von tauchenden Ratten heraufgeholt und an Land verzehrt. Seit der Massenvermehrung von *Dreissena* nahm an verschiedenen Schweizer Seen (Genfersee, Neuenburgersee, Murtensee, Bielersee) die Zahl der Blässhühner und überwinternden Wasservögel stark zu [57].

14.2 Vom Ei zur Jungmuschel

Aus den im Juni abgegebenen Eiern schlüpfen nach 1–2 Tagen rundliche Larven mit einer zweiteiligen verkalkten Schale. Sie sind im Bielersee 70 μm gross und wachsen auf eine Grösse von 270 μm heran. Sie besitzen, ähnlich wie Rädertierchen, einen Cilienkranz, welcher der Fortbewegung und dem Herbeistrudeln von Nahrung dient. Nach dem Schlüpfen leben die Larven während 10 Tagen planktonisch und sind, wie die festsitzenden Muscheln, Filtrierer, mit Algen und Detritus als Nahrung. Nach Ablauf ihrer Schwärmphase setzen sich die Larven auf einer festen Unterlage ab, wo sie innerhalb von 3–4 Jahren adult werden.

14.3 Warum die Dreikantmuscheln unbeliebt sind

Dreissena ist deshalb unbeliebt, weil ihre winzigen Larven sehr leicht in Trinkwasserfassungen gelangen, sich dort festsetzen und mit dem Heranwachsen der Muscheln einen zunehmend dicken Belag bilden. Dies führt zu einer Verstopfung der Wasserleitungen. Im 19. Jahrhundert haben die Muscheln die Wasserversorgungsanlagen von Paris, Arles, Hamburg, Berlin, London, Moskau und Budapest verstopft. Nach dem Zweiten Weltkrieg wurden Grosskraftwerke in der damaligen UdSSR und Hüttenkombinationen lahmgelegt [99].

Besorgt um ihre Seewasserfassung, gelangte die Direktion des Seewasserwerkes Biel-Ipsach an uns mit der Bitte, die Entwicklung der Muschelbestände im See zu verfolgen und die zeitliche und räumliche Verteilung der Larven abzuklären. Diese Aufgabe wurde 1974 und 1975 durch VERENA JENZER-HOFER [57] übernommen und 1985 bis 1986 durch BEAT GASSER und RUDOLF STÄHLI weitergeführt [43]. In Tauchgängen bis in 30 m Tiefe wurden die Bestände der festsitzenden Muscheln erhoben, Auszählen von Wasserproben gab Auskunft über das Auftreten und die Dichte der Larven an verschiedenen Probestellen und beim Seewasserwerk Biel, und im Litoral ausgelegte PVC-Platten erlaubten, das Absetzen der Larven und ihre Weiterentwicklung zu verfolgen.

14.4 Hauptergebnisse unserer Untersuchungen

- Die adulten Muscheln kommen bis in Tiefen von maximal 20 m vor. Weiter unten sind die Temperaturen für die Entwicklung zu niedrig. Am steinigen Nordufer sind die Dichten am höchsten. Bei Twann wurden 12 000 bis maximal 20 000 Individuen pro m² in 3 m Tiefe gefunden. Bei Alfermee betrug die mittlere Dichte 1100 Ind./m² mit einem Maximalwert von 19 000 Ind./m² in 4 m Tiefe. Am sandigen Südufer waren die Dichten wesentlich geringer mit 70 bis maximal 1600 Ind./m². Muscheln kommen ebenfalls im Zihlkanal und im Nidau-Büren-Kanal in grossen Zahlen vor.
- Das freischwimmende Larvenstadium dauert etwa 10 Tage. Die Schwärmzeit der Larven beginnt Ende Juni und dauert bis Ende September. Sie fällt mit der maximalen Entfaltung der Algen im Bielersee zusammen (*s. Abbildungen 19 und 20*). Die meisten Larven halten sich in einer Tiefe von 2 bis 7 m auf. Sie kommen aber bis in Tiefen von 50–60 m vor. Im Juli kann die Zahl der Larven unter 1 m² Seefläche 500 000 erreichen, also ähnliche Grössenordnungen annehmen wie beim Krebsplankton. Dies zeigt, dass die Larven von *Dreissena* und die während des ganzen Jahres festsitzenden und sehr dichten Muschelbestände zeitweise ähnlich viel Algen fressen könnten wie das Krebsplankton. Wir kamen nicht mehr dazu, dieser Frage nachzugehen. Am Bodensee ermittelte WALZ [143], dass bei einer mittleren Muscheldichte von 30,5 Ind./m² die Population etwa ein halbes Jahr benötigte, um das Ufer-Wasservolumen partikelfrei zu filtrieren. Am Bielersee sind die Muschelbestände viel dichter, und der Anteil des Litorals an der gesamten Seefläche grösser.

- In die Wasserfassung des Seewasserwerkes Biel (Tiefe 38 m) können täglich bis 10 Mio. Larven gelangen. Zu ihrer Bekämpfung werden am Anfang der Entnahmerohre dem Wasser 0,5 bis 0,8 mg/l Chlor zugesetzt.
- Nach ihrer 10tägigen Schwärmzeit setzen sich die Larven auf einer festen Unterlage ab (Felsen, grosse Steine, Betonblöcke, Boote). Künstlich ausgesetzte PVC-Platten dienten der Untersuchung der Absetzphase [43]. Auf einer dieser Platten wurden über 3 Mio./m² Jungmuscheln, im Mittel 750 000 Ind./m², gefunden. Mit dem Wachstum der Jungmuscheln nimmt ihre Dichte ab infolge Konkurrenz um Raum, wobei die Biomasse mit 240 g/m² gleich bleibt. Auf ihrer Unterlage erreichen die Jungmuscheln nach 1 Jahr eine Grösse von bis > 9 mm, nach 2 Jahren messen sie 1,5 cm, nach 3 Jahren 3 cm und im 4. Jahr bis 4 cm. Mit 3–4 cm sind sie adult.
- Die Wandermuschel wurde im Nidau-Büren-Kanal von uns noch 1993 nachgewiesen, als beim Reinigen eines unserer Boote auf dessen Unterseite 64 kg Muscheln entfernt wurden. Eine Ratte, die sich auf dem Boot niedergelassen hatte, holte sich in Tauchgängen Muscheln herauf und knackte sie an Bord auf.

15. Der Ablauf einer Nahrungskette im See

Die Wandermuschel zeigt, dass im See mehr als eine Nahrungskette abläuft. Die Algen werden vom Zooplankton, aber auch von den Muscheln und ihren Larven gefressen. Das Krebsplankton ist nicht die einzige Nahrung von Fischen. Einige fressen auch Laichkräuter, Fische und Muscheln, von denen sich ebenfalls Wasservögel und Ratten ernähren. Wenn wir im folgenden von einer Nahrungskette reden, dann im Bewusstsein, dass die trophischen Beziehungen in einem Ökosystem ein Nahrungsnetz darstellen, aus welchem wir eine Kette herausgreifen.

15.1 Algen → Zooplankton → Fische

Wir entnehmen der *Tabelle 10* und den Ausführungen von Abschnitt 10.6 folgende Angaben, gerundet und auf das Lebendgewicht bezogen:

- Im Bielersee bilden sich im Verlauf eines Jahres 450 000 Tonnen Algen (Bruttoproduktion). Davon werden 100 000 t von den Algen selbst veratmet. Von den verbleibenden 350 000 t werden 150 000 t vom Krebsplankton gefressen. Es verbleiben 200 000 t. Sie dienen zum Teil der Wandermuschel als Nahrung oder sterben im Epilimnion und werden von Zerlegern abgebaut. Die Nettoproduktion der Lebensgemeinschaft (inklusive Kotbällchen der Zooplankter) von 150 000 t sinkt ab und wird in der Tiefe teils von Zerlegern unter O₂-Verbrauch abgebaut, teils dem Sediment einverleibt.
- Aus den von Krebschen genutzten 150 000 t Algen bilden sich jährlich 15 700 t Krebsplankton (messbare Nettoproduktion). 9000 t werden vom Nidau-Büren-Kanal ausgeschwemmt. Es verbleiben 6700 t. Davon sollten, gestützt auf die Winterbestände, 10% (s. *Abbildung 30*) zur Erhaltung des Krebsplanktons überleben. Rund 6000 Tonnen stünden somit den Fischen als Nahrung zur Verfügung.

- Wir entnehmen den Fangstatistiken des FISCHEREI-INSPEKTORATES DES KANTONS BERN [35]: Der mittlere Fischertrag der Berufsfischer des Bielersees betrug von 1970 bis 1997 rund 130 Tonnen pro Jahr. Dazu kommen die Fänge der Angelfischer: 20 Tonnen (1989–1996). Zur Produktion von 150 Tonnen Fisch-FG sind rund 2000 t Zooplankton-FG erforderlich (das heisst 1 g Fisch-FG aus 13,3 g Zooplankton-FG, s. 13.3). Verfügbar sind 6000 t. Daraus könnten sich 450 t Fisch bilden. Ein Teil davon, angenommen die Hälfte, sollte zur Sicherung des Weiterbestandes der Fischpopulationen erhalten bleiben. Der jährliche nachhaltige Fischertrag könnte dann um die 225 Tonnen betragen. Im Bielersee werden die Zooplankton- und Fischbestände nicht übernutzt (s. 15.3), denn in den vergangenen 27 Jahren schwankten die Erträge wohl stark (Berufsfischer 85–198 t), aber sie gingen langfristig nicht zurück.

15.2 Was fressen denn Fische überhaupt?

Nach Erforschung der Algen und des tierischen Planktons interessierte uns die Fortsetzung der Nahrungsketten zu den Fischen. Unsere diesbezüglichen Arbeiten blieben unvollendet, da 1988 die Berner Limnologie stark reduziert wurde und seither durch ARTHUR KIRCHHOFER allein weitergeführt wird.

Angelfischer wissen: Fische fängt man mit dem, was sie gerne fressen. Aber entsprechen die verwendeten Köder auch ihrer üblichen Nahrung? Die Nahrungsaufnahme durch Fische ist im See schwer zu beobachten. Die beste Information erhält man durch Untersuchung des Magen- und Darminhaltes gefangener Exemplare. Diese Methode wird bei zahlreichen andern Tierarten verwendet, namentlich bei Säugern und Vögeln. Bei Landtieren können auch Kotuntersuchungen Aufschluss geben über die Nahrung. Eulen stossen ferner Knochen, Haare und Federn ihrer Beuten unverdaut über die Speiseröhre als Gewölle aus. Hier zeigen Gewöllanalysen die Zahl und sogar Art der gefressenen Kleinsäuger oder Vögel auf.

15.2.1 Die Nahrung von Jungfischen

Die Jungen zahlreicher Arten (Felchen, Egli, Hecht, Forellen, Rotaugen u.a.) fressen bevorzugt Zooplankton. Die in Fischbrutanstalten aufgezogenen Brütlinge von Felchen zum Beispiel können nur mit tierischem Plankton gefüttert werden. Hierfür werden laichreife Fische Ende Dezember/Anfang Januar in der Anstalt einer künstlich ausgelösten Ablage von Eiern und Spermien unterworfen, das heisst «abgestreift». Spermia und Eier werden vermischt, was zur Befruchtung führt. Die je nach Temperatur nach 2–3 Monaten schlüpfenden, etwa 10 mm langen Jungfische (Brütlinge) werden in Tröge eingesetzt und mit Zooplankton gefüttert, welches mit grossen Netzen (Durchmesser etwa 1 m und Maschenweite 0,3 mm) im See gefangen wird. Wenn die Brütlinge fast 3 cm lang sind, werden sie in den See ausgesetzt.

JÜRGEN SAGER [95] hat 1985 in den Fischbrutanstalten Faulensee (Thunersee) und Ligerz (Bielersee) die Entwicklung und Nahrungsökologie von Felchenbrütlingen untersucht am Darminhalt von periodisch erhobenen, gesamthaft 1633 Jungfischen. Sowohl am Thunersee wie am Bielersee wurden Copepoden (Schwebekrebschen und Hüpferlinge) bei der Nahrungsaufnahme bevorzugt. Daphnia wurde bis zum 70. Lebenstag gemieden und erst später dem Angebot entsprechend aufgenommen. Bosmina wurde kaum gefressen. Jungfelchen fressen Zooplankton selektiv, das heisst unter Auslese bestimmter Formen.

THOMAS VUILLE [139, 140, 142] zeigte, dass im Litoral von Sutz und Lüscherz freilebende Jungfische, diesmal wahrscheinlich (schwer bestimmbare) Rotaugen, bevorzugt Zooplankton fressen. Im Darminhalt von 13 mm langen Fischlein wurden nebst wenigen Rädertierchen fast ausschliesslich Krebsplankter gefunden mit einer mittleren Länge von 0,4 mm. Nauplien (Jungstadien der Copepoden) wurden bevorzugt gefressen, Bosmina und grössere Daphnien dagegen gemieden. Als im Juni 1988 bei Sutz und Lüscherz grosse Schwärme von Jungfischen (vermutlich Rotaugen) auftraten, nahmen die Bestände des Krebsplanktons rasch und stark ab. Jungfische fressen Krebsplankton und können es stellenweise dezimieren. Nach dem Zusammenbruch der Crustaceenbestände nahmen diejenigen der Algen zu.

15.2.2 Die Nahrung adulter Felchen (*Abbildung 33*)

Felchen gehören zu den lachsartigen Fischen (Salmoniden), denen Lachse, Forellen, Saiblinge, Äschen u.a. zugeordnet werden. Sie kommen in zahlreichen Arten (species = sp.) und gut unterscheidbaren Unterarten oder Formen vor, im Bielersee als Bondelle und, weniger häufig, als Palée, im Thuner- und Brienzersee als Alböcke (raschwüchsig, gross, Mitte Dezember laichend), Brienzlige (langsamer wachsend, kleiner, im September laichend), Balchen (Brienzersee) und Kropfer (Thunersee), beide selten, im Dezember laichend, grösser als Alböcke. Dazu gesellt sich eine im Februar bis April laichende brienzligähnliche Form («Winterbrienzlig»). ARTHUR KIRCHHOFER hat die Häufigkeit, Unterscheidbarkeit und Variabilität der Formen des Brienzersees genau untersucht [60, 61, 62]. Es könnte sich hier um angehende neue Arten oder Unterarten handeln: in Gang befindliche biologische Evolution.

Im Bielersee bilden Felchen über 50%, im Thuner- und Brienzersee ursprünglich über 90% der Fänge der Berufsfischer. Kenntnisse über ihre Nahrung sind daher für unseren Problemkreis wichtig. Die Nahrung der Felchen des Bieler- und Thunersees wurden 1971, als wir unsere Arbeiten erst aufnahmen, durch H. RUFLI [94], damals an der EAWAG, untersucht. Ausgewertet wurde der Mageninhalt von 675 Fischen. Die Felchen des Bieler- und Thunersees fressen hauptsächlich Krebsplankton, im Thunersee vorwiegend Wasserflöhe (Daphnia, *Tafel 5/4*), im Bielersee nebst Daphnia auch Rüsselkrebse (Bosmina, *Tafel 5/5*), Hüpferlinge (Cyclops, *Tafel 5/7*) und Schwebekrebschen (Eudiaptomus, *Tafel 5/6*). Einen geringeren Anteil bildeten die grossen räuberischen Krebsplankter (Bythotrephes, *Tafel 5/9*, und Leptodora), Mückenlarven

(Chironomus), kleine Schlammröhrenwürmer (Tubifex), und im Winter sogar Felcheneier (45% der Palée-Nahrung im Dezember 1971).

Im Mittel der Jahre 1970 bis 1997 fingen die Bielersee-Berufsfischer pro Jahr 68 Tonnen Felchen. Hierfür wurden nach den Abschnitten 13.3 und 15.1 jährlich 900 Tonnen Zooplankton-FG gefressen.

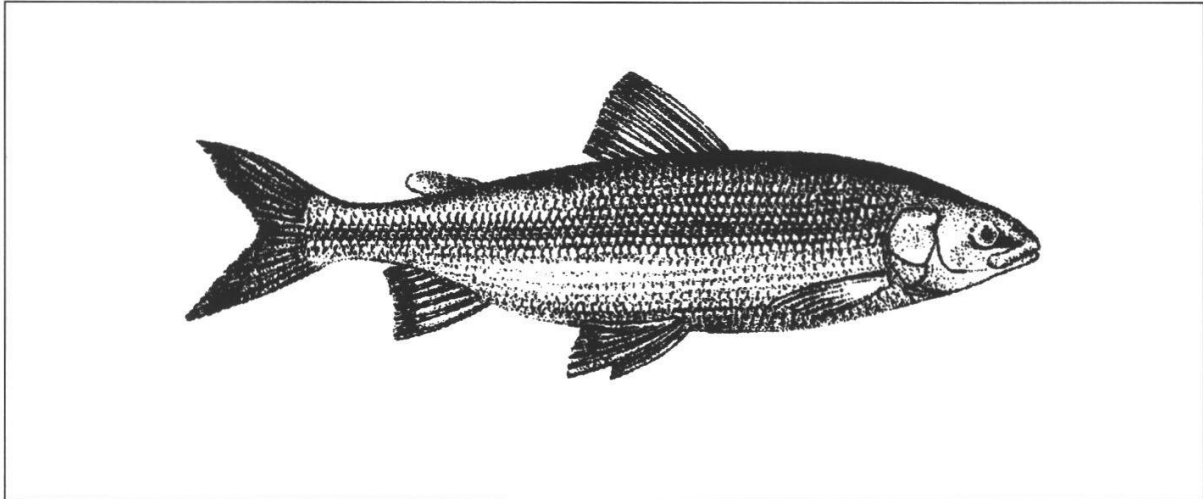


Abbildung 33: Felchen, *Coregonus* sp. Aus [34].

15.2.3 Die Nahrung adulter Rotaugen (Abbildung 34)

Rotaugen (auch Winger oder Plötze genannt, wenig begehrte Weissfische) gehören zu den Karpfenfischen (Cypriniden), wie Karpfen, Brachsen, Schleien, Barben, Nasen, Rotfedern u.a. Rotaugen lebten ursprünglich in Schwärmen im Uferbereich. Mit der Eutrophierung traten sie vermehrt auch in der Freiwasserzone auf. Könnten sie hier mit Felchen in Nahrungskonkurrenz treten? Der Anteil der Rotaugen am Fang der Berufsfischer des Bielersees betrug von 1970 bis 1997 30%. Die Kenntnis ihrer Nahrung ist daher ebenfalls von Interesse.

In den Jahren 1978 und 1979 hat PETER BÜSSER [25, 27] die Nahrungszusammensetzung der Rotaugen an Darminhalten, 864 aus dem Litoral und 111 aus dem Pelagial, untersucht.

- Die Nahrung der Litoral-Rotaugen war sehr vielfältig: Uferpflanzen (Laichkraut), kleine Muscheln (z.B. Wandermuscheln), Krebsplankton (*Daphnia*, *Bosmina*), und viel pflanzliche Abfälle, vor allem im Oktober bis April nach dem Absterben der Laichkräuter.
- Die Rotaugen der Freiwasserzone ernährten sich fast nur von Krebsplankton, meist von Wasserflöhen (*Daphnia*, *Tafel 5/4*), und in geringerem Ausmasse von Rüsselkrebsechen (*Bosmina*, *Tafel 5/5*). Im März 1979 kamen Blaualgen dazu, anlässlich einer Blüte von *Aphanizomenon* (*Tafel 1/4,5*).

Im Unterschied zu den Felchen frassen weder Litoral- noch Pelagial-Rotaugen nennenswerte Mengen von Hüpferlingen, Schwebekrebschen, Mückenlarven oder Felcheneiern. In dieser Hinsicht, und auch wegen der noch geringen Zahl von Rotaugen im Pelagial, besteht zwischen diesen und den Felchen keine ernsthafte Nahrungskonkurrenz.

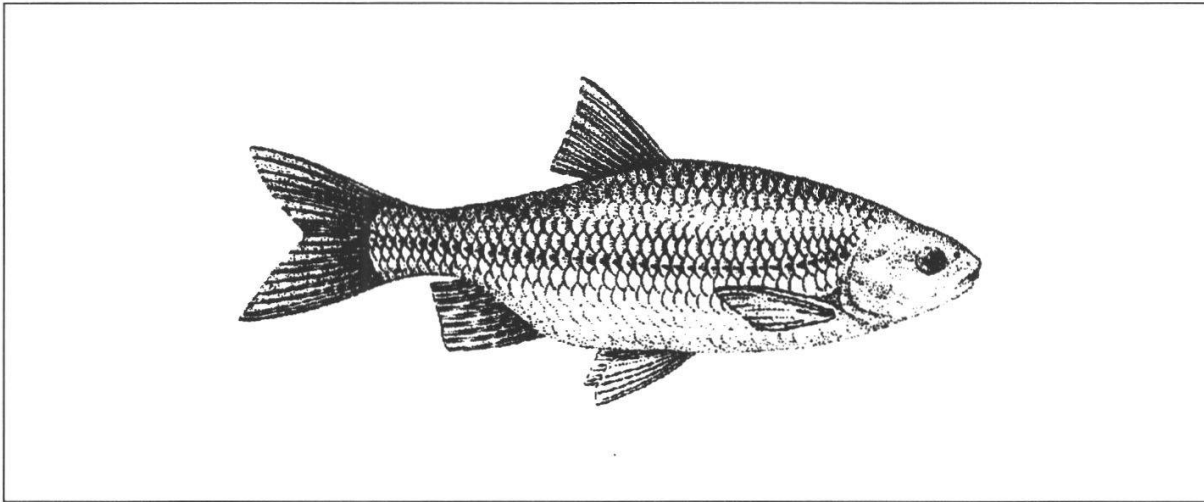


Abbildung 34: Rotaugen, *Rutilus rutilus*. Aus [34].

15.2.4 Die Nahrung der Egli (Abbildung 35)

Egli gehören zur Familie der Barsche (Percidae), wie auch Zander u.a. Ihr Anteil am Fang der Berufsfischer des Bielersees schwankt stark und liegt im Mittel der Jahre 1970–1997 bei 9%. Von 1982 bis 1984 hat PETER BÜSSER [26] an rund 1700 Fischen aus dem Bieler- und Thunersee die Entwicklung der Egli untersucht. Die ♂ werden im Bielersee mit 1–3, im Thunersee mit 2–3 Jahren geschlechtsreif, die ♀ 1–2 Jahre später. Die Altersbestimmung erfolgte am Kiemendeckel. Mit 5 Jahren messen die Bielersee-Egli 32 cm, ♀ können 45 cm erreichen.

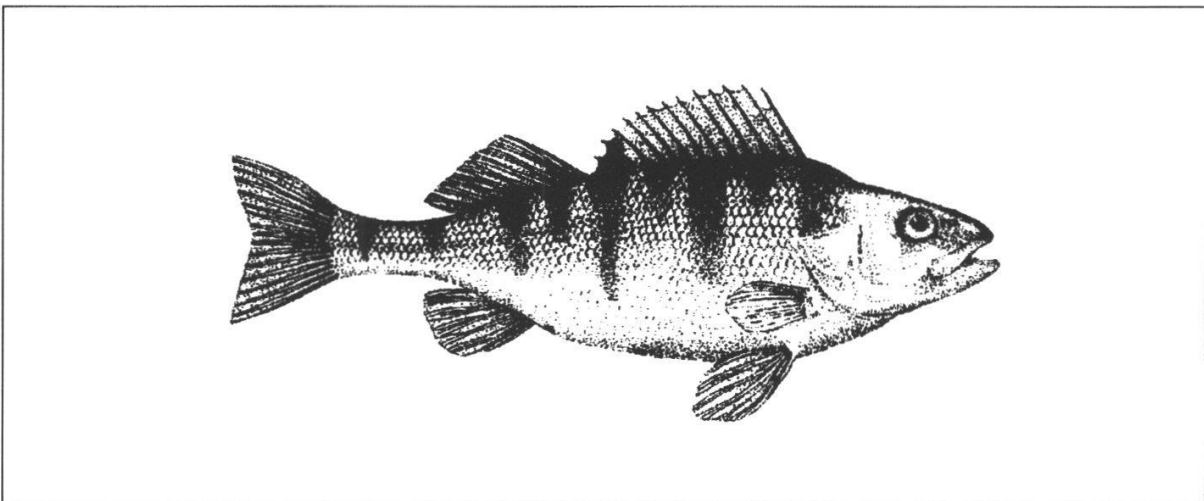


Abbildung 35: Egli, Flussbarsch, *Perca fluviatilis*. Aus [34].

Wir kennen die Nahrungsökologie der Egli aus Literaturangaben und Beobachtungen von PETER BÜSSER [26]. Die Larven fressen tierisches Plankton, die Jungfische im Uferbereich Insektenlarven. Ab 15 cm Länge ernähren sich Egli hauptsächlich von andern Fischen, insbesondere auch von arteigenen Jungen, die ihrerseits Zooplankton fressen. Zooplankton ist somit ein wesentliches Glied der Nahrungsketten zum Egli.

15.2.5 Die Nahrung der Trüschchen (*Abbildung 36*)

Trüschchen (auch Quappe oder Rutte genannt) leben als einzige Vertreter der Dorschfische (Gadidae) im Süßwasser. Alle andern sind Meeresbewohner (Kabeljau oder Dorsch, Seelachs, Schellfisch u.a.). Trüschchen sind nachtaktive Grundfische und gelten in Fischerkreisen als Laich- und Bruträuber. Sie sollen vor allem Felchen und ihre Eier fressen. Dies abzuklären war ein Ziel der Arbeit von STEFAN GERSTER und JOACHIM GUTHRUF [45, 48].

Von Januar bis Dezember 1986 wurde der Magen-Darm-Inhalt von 865 Trüschchen untersucht. Im Jahresmittel bestand ihre Nahrung zu 63 Gewichtsprozenten aus Fischen, deren Art an Kiemendeckeln, Schlundknochen und andern Skelett-Teilen bestimmbar ist. Die meisten Beutefische (>64%) waren Egli; >26% entfielen auf Rotaugen. Felchen wurden sehr selten gefressen. In den Sommermonaten dominierten Insekten. Kleinkrebse und pflanzliche Abfälle wurden in kleinen Mengen aufgenommen. Fischlaich bildete nur im Dezember 4,5% der Nahrung.

Die Trüschchen des Bielersees sind somit weder Laichräuber noch Felchenvertilger. Mit ihrem Anteil von 0,4% am Fang der Berufsfischer (1970–1997) setzen sie den begehrten Egli weniger stark zu als die Egli selbst, welche ihre eigenen Jungen fressen.

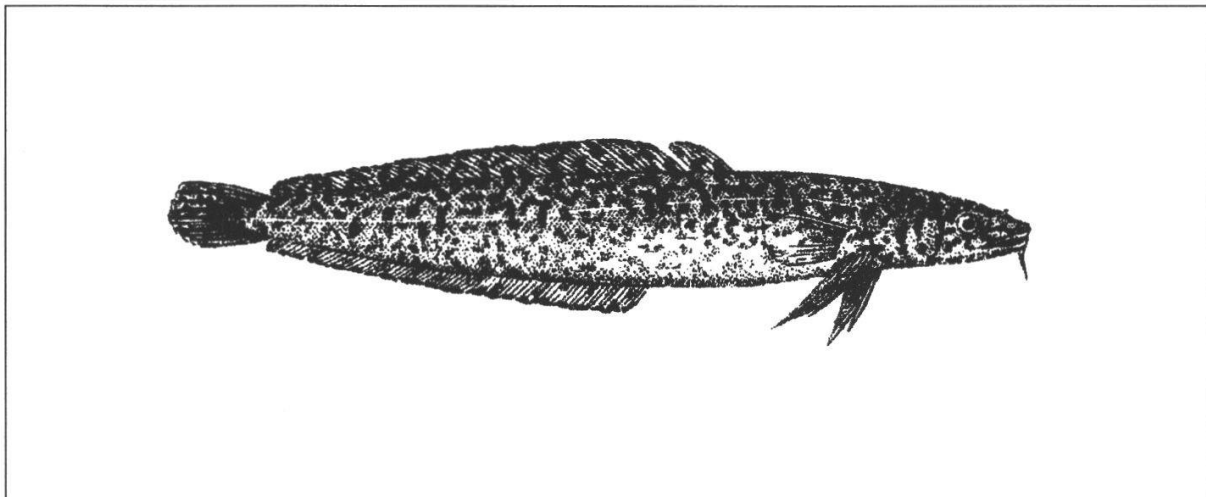


Abbildung 36: Trüschchen, *Lota lota*. Aus [34].

15.3 Können trophische Ebenen übernutzt werden?

15.3.1 Was bedeutet Übernutzung?

Beim Ablauf von Nahrungsketten wird jeder trophischen Ebene (s. 2.2) durch Konsumenten Biomasse entzogen. Besteht dabei die Gefahr der Übernutzung?

Wird eine pflanzliche oder tierische Art übernutzt, dann nimmt ihre Dichte ab. Dies hat sofortige Rückwirkungen auf den Konsumentenbestand, der infolge Nahrungsmangel selber abnimmt. Die Zahl von Konsumenten (Herbivoren, Karnivoren) wird hauptsächlich vom Nahrungsangebot her kontrolliert, wobei wechselseitige Bestandesregulierungen gelegentlich (z.B. beim Klarwasserstadium) auftreten. In der vom Menschen unbeeinflussten Natur kommt es kaum je zu langfristigen Übernutzungen der Nahrungsgrundlage. Für dauernde Übernutzung von Organismenpopulationen ist vor allem der Mensch verantwortlich.

- Algen erholen sich rasch von Übernutzungen durch das Krebsplankton. Dies zeigt das Klarwasserstadium: Der Zusammenbruch der übernutzten Algenbiomasse verursacht prompt eine Abnahme der Krebsplanktonbestände. Die Folgen dieser Übernutzung sind nicht dramatisch. Mit Erneuerungszeiten von Stunden bis wenigen Tagen [8, 17, 37] können sich die Algenbestände sehr rasch erholen.
- Die Regenerationsfähigkeit des tierischen Planktons mag geringer sein als die der Algen, dies im Hinblick auf eine Generationsdauer von 2–3 Monaten [75]. Und doch übersteht das Zooplankton des Bielersees den Verlust von 75% seiner jährlichen Produktion von 15 000 t ohne Schaden: Ausschwemmung von 9000 Tonnen (60% der Produktion) durch den Nidau-Büren-Kanal und Frass durch Fische (rund 2000 Tonnen = rund 15% der Produktion). *Abbildung 30* zeigt ferner, dass sich die Maxima von *Daphnia* und *Acanthocyclops* in nur 1–2 Monaten aus sehr kleinen Beständen entwickeln. Nach dem Juniloch erholt sich das Zooplankton rasch von starken Bestandeseinbrüchen, indem eine bis anhin wenig abundante Art die zusammengebrochene Population ersetzt.
- Bei Fischen ist die Gefahr einer Übernutzung viel grösser. Fische, die einmal im Jahr ablaichen und 2–3 Jahre brauchen, um geschlechtsreif zu werden, können sich von Übernutzungen viel weniger rasch erholen als Algen und Krebsplankter. Fischpopulationen können langfristig nur weiterbestehen, wenn genügend Fische adult werden und sich mindestens einmal fortpflanzen können. Werden zu viele und vor allem zu junge Fische gefangen, brechen die Populationen und damit der Ertrag zusammen.

15.3.2 Die Übernutzung der Felchen im Thunersee

Felchen wurden schon mehrmals übernutzt, zum Beispiel in den 20er Jahren im Genfersee, was zum Aussterben der dort einheimischen «Gravenche» und «Féra» führte [62]. In unserer Abteilung hat ARTHUR KIRCHHOFFER [9, 59, 63] die Ursachen einer Übernutzung im Thunersee untersucht:

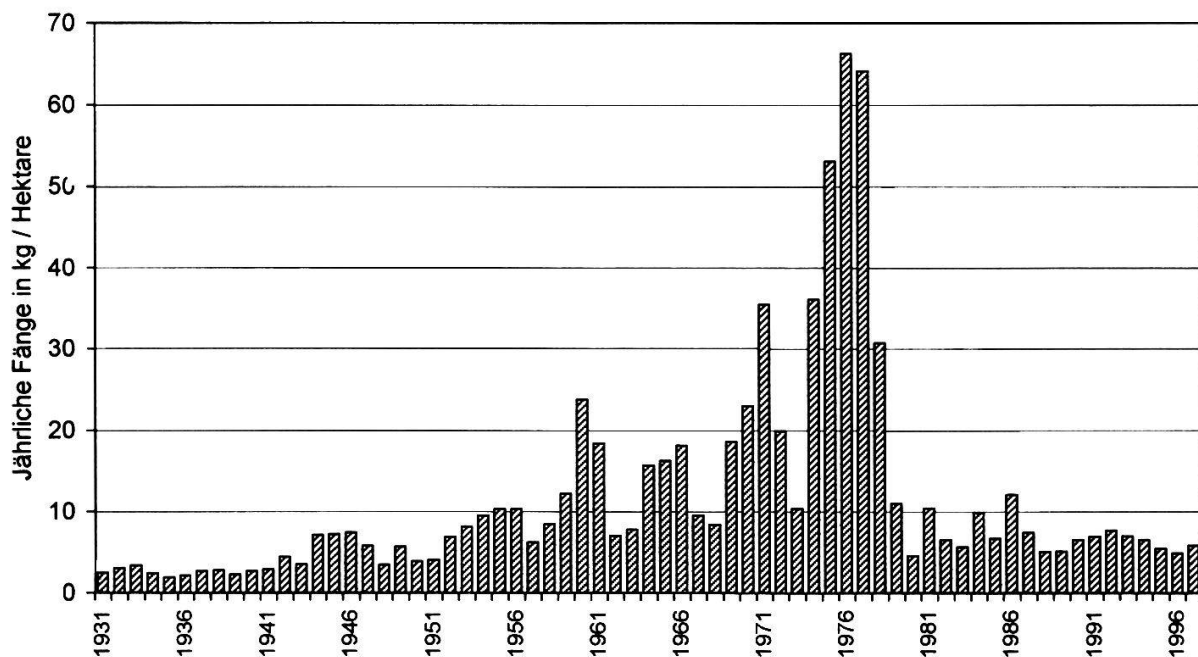


Abbildung 37: Die Entwicklung der Felchenerträge der Berufsfischer des Thunersees ab 1931, nach [35]. Rekordfänge um 1976 und 1977 waren von massiven Ertragseinbussen gefolgt. ARTHUR KIRCHHOFER [59] konnte nachweisen, dass die infolge Eutrophierung rascher wachsenden Felchen mit den damaligen engmaschigen Netzen meist schon vor der ersten Eiablage gefangen wurden.

Nach Felchen-Fängen von 2–3 kg pro Hektare um 1930 erreichten die Erträge 1976 den Rekordwert von 66 kg/ha. Dann aber fiel der Ertrag bis 1980 auf 4,6 kg/ha (s. Abbildung 37). Die Berufsfischerei war nicht mehr kostendeckend.

Nach Untersuchung von 770 Fischen aus den Fängen der Berufsfischer hat KIRCHHOFER nachgewiesen, dass vorwiegend ein- bis zweijährige Felchen gefangen wurden, also Fische, welche die Laichreife noch nicht erreicht oder bestenfalls nur einmal abgelaicht hatten.

Hauptursache dieser Überfischung schien die Eutrophierung des Thunersees zu sein. 1985 hat RITA HAUDENSCHILD [49] eine jährliche Algen-Bruttoproduktion von 309 g/m² C gemessen, was hohe Eutrophierung anzeigt. Die wegen des erhöhten Nahrungsangebots rascher und grösser wachsenden Felchen wurden mit nunmehr zu engmaschigen Netzen gefangen, bevor sie sich überhaupt fortpflanzen konnten. Dem wurde durch Erhöhung des Schonmasses von 25 auf 32 cm und durch Verordnung von Netzen mit grösseren Maschenweiten (42–44 mm) entgegengewirkt. Seither schwanken die Erträge um einen Mittelwert von 7 kg/ha.

15.3.3 Die Übernutzung anderer Arten durch den Menschen

- Die Übernutzung der Sardinenbestände im Pazifischen Ozean ist vergleichbar mit unserem Felchen-Beispiel. Nach dem ersten Weltkrieg stiegen die jährlichen Erträge von etwa 20 Tonnen auf 800 Tonnen um 1936. Dann aber nahmen die Fänge ab und fielen bis 1965 praktisch auf 0.

- Die Salmpopulationen des Pazifik und der kanadischen Flüsse erlitten ein ähnliches Schicksal: Nach Beginn der Befischung um 1880 erreichten die Erträge 1936 180 000 Tonnen. Dann aber folgte ein bis 1975 anhaltender Rückgang auf 20 000 Tonnen [64].
- Die Überfischung der Wale: 1953/54 wurden 54 000 Stück, 1964/65 65 000 Individuen (Rekordwert), 1974/75 noch 30 000 und 1978/79 nur noch 10 000 Stück erlegt [132]. Blauwale wurden nach 1966/67 kaum mehr gefangen (1953/54 noch 3000 Stück). Der Rückgang der Fänge erfolgte nicht nur dank (schlecht eingehaltenen) internationalen Schutzabkommen, sondern weil Wale überfischt werden. Wale brauchen 8–12 Jahre, um geschlechtsreif zu werden [10], ihre Tragzeit beträgt 11–16 Monate, und das meist einzige Junge wird mehr als 1 Jahr gesäugt. Wale können sich deshalb viel weniger rasch von Überfischung erholen als Felchen. Die Walfangindustrie dezimiert eine Art nach der andern. Dazu kommt, dass nun auch die Nahrung der Wale, der Krill (s. 11.2.3.1), vom Menschen mehr und mehr genutzt wird.

16. Messungen und Hochrechnungen unter der Lupe

Die meisten Aussagen über den Bielersee stützen sich auf Wasserproben und Messungen, die an der Probestelle Tüscherz-Wingreis erhoben wurden. Wir haben diesen Standort gewählt, weil er an der tiefsten Stelle des Sees liegt. Er war mit einer verankerten Boje gekennzeichnet und konnte auch bei Nebel mit Kompass oder Radar aufgesucht werden. Schon bald stellte sich die Frage: Sind die Ergebnisse der Probestelle Tüscherz repräsentativ für den ganzen See?

16.1 Temperatur

Vom Januar bis Dezember 1972 hat PETER FRIEDLI [36] monatliche Messungen durchgeführt, gleichentags an 4 Probestellen: bei Tüscherz – etwa 2 km östlich der St. Peters-Insel –, im Lüscherzer Becken – und im Neuenstadter Becken. Die Temperaturen der 4 Probestellen waren in entsprechenden Tiefen (soweit vorhanden) ähnlich, wobei zum Beispiel die Temperatur der tiefsten Stelle des Neuenstadter-Beckens (30 m) gleich war wie diejenige der andern Probestellen in gleicher Tiefe. Dies bestätigen Messungen von URS PULVER [89] an 6 Probestellen entlang einem Seetransekt zwischen Tüscherz-Wingreis und Sutz-Lattrigen. Auch hier variierten die Temperaturen in entsprechenden Tiefen des Transektes nur geringfügig.

Dichteunterschiede von Wassermassen verschiedener Temperaturen sorgen während der Sommerstagnation für horizontale Schichtung im ganzen See. Die bei Tüscherz erhobenen Temperaturen lassen sich somit auf die entsprechenden Tiefen des ganzen Sees übertragen. Bei oder nach starken Winden können zwischen verschiedenen Probestellen Unterschiede durch Sprungschichtneigungen zustandekommen (s. 2.3.2, ferner [83]). Messungen bei Windstille sind somit zuverlässiger als Erhebungen bei oder nach starken Winden.

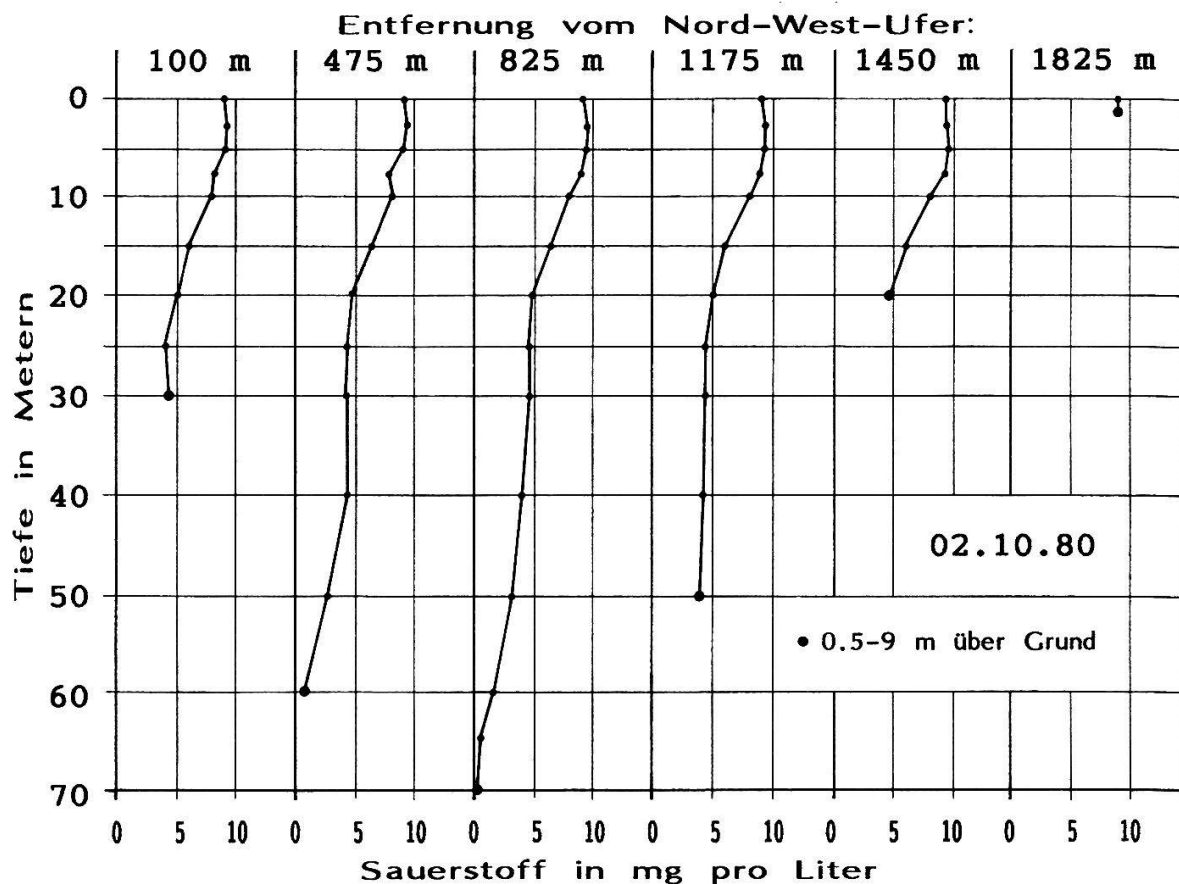


Abbildung 38: Die einem Seetransekt entlang durch URS PULVER [89] gemessenen O_2 -Konzentrationen sind in entsprechenden Tiefen sehr ähnlich. Dies zeigt, dass an einer einzigen Probestelle erhobene Werte für den See repräsentativ sind. 825 m vom Nordwestufer liegt unsere Hauptprobestelle «Tüscherz».

16.2 Sauerstoff

16.2.1 Konzentrationen in verschiedenen Tiefen

Die Sauerstoffprofile der unter 16.1 erwähnten Probestellen von PETER FRIEDLI unterscheiden sich ebenfalls nur wenig voneinander. Im Transekt von URS PULVER vom 2.10.1980 (s. Abbildung 38) herrschten an der Oberfläche aller 6 Probestellen rund 8 mg/l O_2 . In 20 m Tiefe mass er an 5 ausreichend tiefen Probestellen ziemlich genau 5 mg/l O_2 , in 30 m Tiefe an 4 Probestellen rund 4,5 mg/l.

Die an der Probestelle Tüscherz erhobenen Konzentrationen können auf die entsprechenden Tiefen des ganzen Sees übertragen werden, wobei auch hier infolge Sprungschicht-Neigungen Unterschiede zwischen Probestellen möglich sind. Extrapolation von einem Standort auf den See sind daher bei Windstille wiederum zuverlässiger als bei oder nach starkem Wind.

16.2.2 Der Sauerstoffgehalt unter dem m² Seeoberfläche

Eine simple Hochrechnung auf die ganze Seefläche der bei Tüscherz, zwischen 0 und 70 m, ermittelten Sauerstoffgehalte unter dem m² ist nicht möglich. Tiefe Probestellen haben unter dem m² Wasserfläche mehr Sauerstoff als seichtere Standorte, trotz der guten Übereinstimmung der O₂-Konzentrationen entsprechender Tiefen. Eine Extrapolation nach Seeoberfläche würde den Sauerstoffgehalt des ganzen Sees massiv überschätzen. Entsprechendes gilt für die bei Tüscherz ermittelten Sauerstoffverluste unter dem m² (s. 5.1.3).

50% des gesamten Seeareals sind maximal 30 m tief. Nur 20% sind 50 m tief und mehr, und allein 12% haben Tiefen von 60 m bis 74 m. Dazu kommt, dass die O₂-Konzentrationen vor allem unterhalb 30 m Tiefe stark abnehmen. Erst ab 30 m Tiefe fallen sie unter die kritische 4 mg/l-Grenze (s. *Abbildung 46*), und sie erreichen nur in 60–74 m Tiefe beinahe 0, das heisst unterhalb 12% der Seefläche. Zum Extrapolieren müssen die Volumina der verschiedenen Tiefenstufen des Sees beigezogen werden.

PETER FRIEDLI [36] hat auf der Karte der Eidgenössischen Landestopografie 1:25 000, Blatt 2404 «Magglingen», die Isobathenflächen des Bielersees ausgemessen und für die Tiefenstufen zwischen 0, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70 und 74 m die Volumina der Wasserschichten berechnet. Im Hinblick auf die Lückenhaftigkeit der Tiefenangaben ergeben seine Messungen Schätzungen, welche für das ganze Seevolumen immerhin den gebräuchlichen Wert von rund 1,2 km³ ergeben, also realistisch sind. Die so berechneten Volumina der Tiefenschichten figurieren in der *Tabelle 5* unter 5.1.3.

Bei der Hochrechnung von m²-Werten auf den ganzen See müssen vorerst die mittleren O₂-Gehalte im m³ jeder Tiefenschicht berechnet werden. Diese werden dann mit dem Volumen der jeweiligen Tiefenschicht multipliziert. Addition der Sauerstoffgehalte (oder -verluste) aller Tiefenschichten ergibt den Gehalt (oder Verlust) des ganzen Sees. Mit dieser Methode wurden die Werte der *Tabellen 3 und 6* sowie der *Abbildungen 13 und 29* gewonnen. Auch die Phosphorgehalte des ganzen Sees (s. 5.2.2.3) wurden so berechnet, mit folgenden Vorbehalten:

16.3 Phosphat und Nitrat

Nach FRIEDLI [36] sind die Phosphatgehalte in entsprechenden Tiefen der Probestellen Tüscherz, Petersinsel und Lüscherz sehr ähnlich. Die Probestelle des Neuenstadter-Beckens weist aber in den Wintermonaten deutlich tiefere Werte auf als die drei andern Probestellen. Das Wasser des Neuenstadter-Beckens stammt zur Hälfte aus dem Neuenburgersee. 1987 bis 1989 konnte VINZENZ MAURER [72] nachweisen, dass die Phosphat-Phosphor-Konzentrationen im Epilimnion des Neuenburgersees in den Wintermonaten tiefer waren als im Bielersee. Ähnliches gilt für die Nitratkonzentrationen. Bezüglich Nährstoffgehalt ist der See nicht ganz homogen. Hochrechnungen von P und N auf den ganzen See sind daher mit Vorsicht zu geniessen.

16.4 Die Inhomogenität des Bielersees bezüglich Herkunft seines Wassers

Hinsichtlich Temperatur und Sauerstoff ist der Bielersee ziemlich homogen. Er ist es weniger mit Blick auf die Nährstoffe. Dies lässt sich auf die Herkunft des Wassers zurückführen. Das Bielerseewasser stammt zu 76,9% aus der Aare, zu 20,6% aus dem Zihlkanal, dem Ausfluss des Neuenburgersees, und zu 2,5% aus der Schüss (s. Fussnote unter 5.2.2.5). Twannbach und weitere kleine Zuflüsse werden vernachlässigt.

JÜRIG VON ORELLI [84, 85, 86] hat 1977 an 15 über den ganzen Bielersee gleichmässig verteilten Probestellen (*siehe Abbildung 40*) die relativen Beiträge der beiden Hauptzuflüsse mit Hilfe der Natriumkonzentrationen untersucht. Der Natriumgehalt der Aare ist während der Sommerstagnation wesentlich tiefer (2–2,5 mg/l) als derjenige der Zihl (3,5–4,5 mg/l). Die Zuflüsse schichten sich während der Sommerstagnation im Epilimnion ein. Der Natriumgehalt der verschiedenen Probestellen kann somit den Ursprung des Seewassers in den obersten 10 Metern angeben:

Der Anteil des Zihlwassers beträgt nach VON ORELLI im Neuenstadter Becken 45–51%, am Südufer zwischen dem Einfluss des Aare–Hagneck-Kanals und dem Ausfluss des Nidau-Büren-Kanals 20–27% und im Lüscherzer Becken 28–32%. Das Bielerseewasser ist somit keine homogene Mischung der zwei wichtigsten einflussenden Wassermassen. Diese verteilen sich ungleichmässig auf den See infolge horizontaler Strömungen, welche durch die Zuflüsse, Erdrotation und Wind bedingt sind. Dies zeigt *Abbildung 39*, welche der sehr aufschlussreichen Arbeit von PAUL NYDEGGER [80] entnommen ist. Nach NYDEGGER und späteren Strömungsmessungen von VON ORELLI [84] fliesst das Aarewasser zunächst in Richtung Biel und von hier, dem Nordufer entlang, bis ins Neuenstadter Becken, welches rund 50% Aarewasser enthält. Das Zihlwasser aus dem Neuenburgersee wiederum wird bis weit ins Lüscherzer Becken verfrachtet. Der grosse Rechtswirbel bei der Einmündung des Aare-Hagneck-Kanals wird durch die Erdrotation verursacht. Unsere Hauptprobestelle bei Tüscherz liegt im Zentrum eines strömungsbedingten linksdrehenden Wirbels des Hauptbeckens und ist mit 25% Zihlwasser und 75% Aarewasser ziemlich repräsentativ für den See.

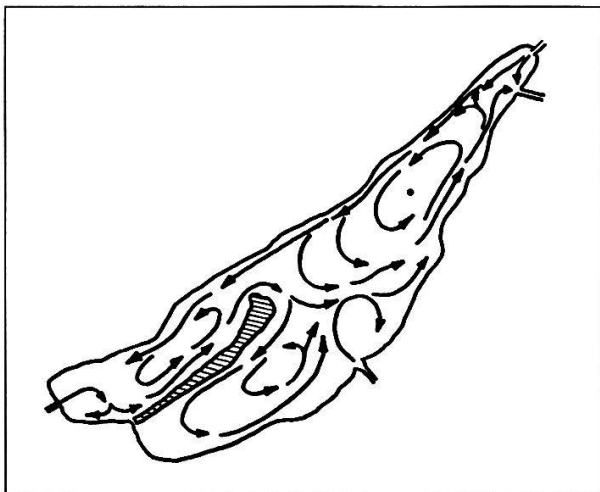


Abbildung 39: Die durch PAUL NYDEGGER [80] nachgewiesenen horizontalen Strömungen im See zeigen, dass bei Probenahmen am gleichen Standort von Tag zu Tag in verschiedenen Wasserkörpern gemessen wird. Temperatur und O₂-Gehalt werden dadurch weniger tangiert als Nährstoffe und Algenparameter (*s. Abbildung 40*). Unsere Hauptprobestelle Tüscherz-Wingreis (Punkt) liegt mitten im Linkswirbel des Hauptbeckens.

16.5 Die Chlorophyllkonzentrationen an 15 Probestellen

An seinen 15 Probestellen hat VON ORELLI auch den Chlorophyllgehalt des Wassers zwischen 0 und 10 m gemessen (*siehe Abbildung 40*). Dieser ist während der Stagnation von Probestelle zu Probestelle leicht verschieden mit mittleren Konzentrationen von 9,3 bis 11,6 mg/m³. Die Chlorophyllkonzentrationen als Indikatoren der Algenbiomasse zeigen an den meisten Standorten ein Frühjahrsmaximum, ein deutliches Juniloch (s. 7.2.4, 10.1.1, 12.3.2.2, 12.4) und 1 bis 4 sukzessive Maxima an. Unsere Hauptprobestelle bei Tüscherz wird als repräsentativ für den ganzen See beurteilt. Angesichts der horizontalen Wasserströmungen ist es wichtig, möglichst häufig an derselben Probestelle zu messen.

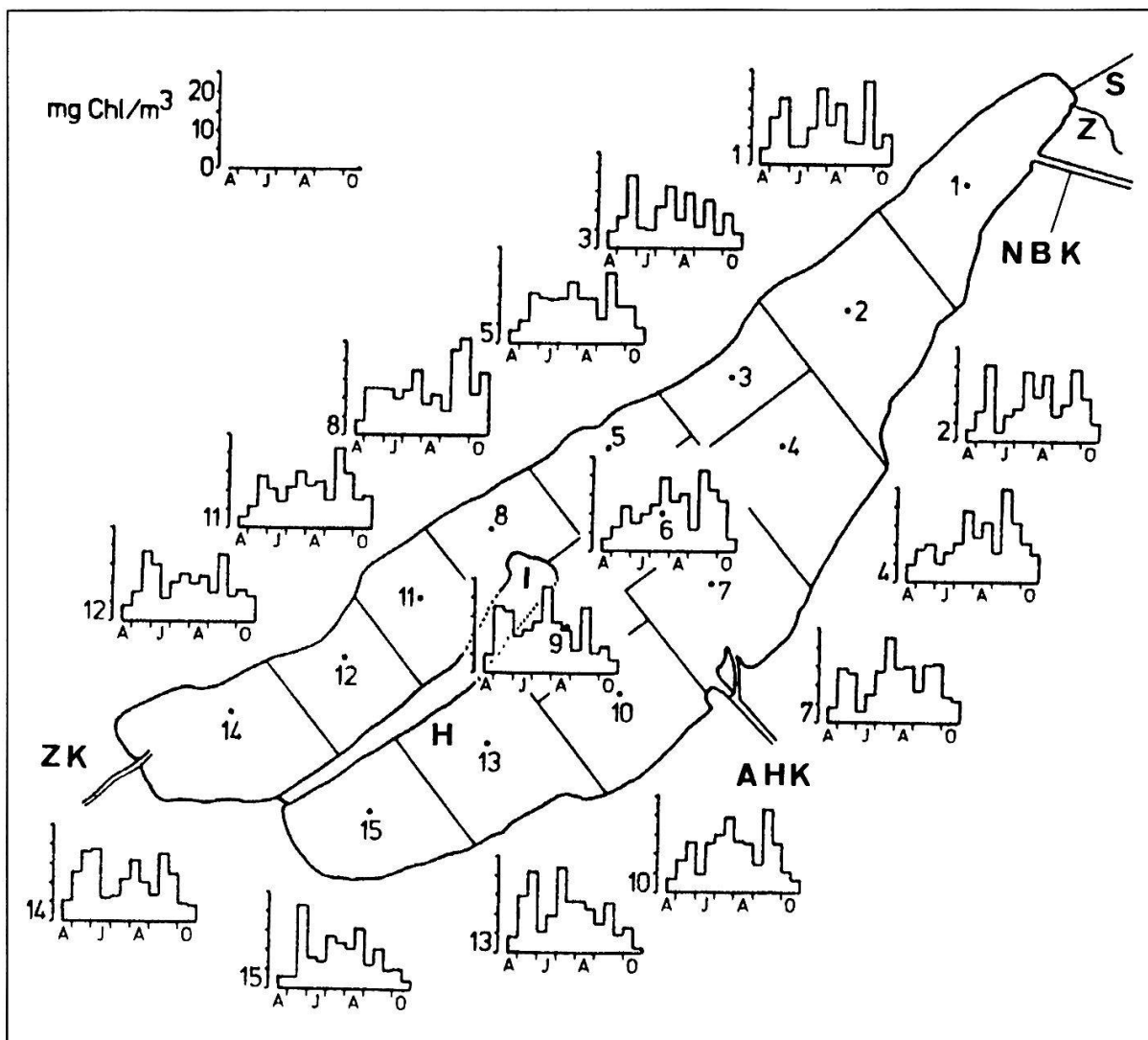


Abbildung 40: Die Chlorophyllkonzentrationen in mg/m³ an 15 Probestellen des Bielersees. Jede Probestelle ist als Punkt dargestellt. Nr. 2 ist unsere Hauptprobestelle bei Tüscherz. Die Konzentrationen stammen von Mischproben aus 0–10 m Tiefe. Sie wurden alle 2 Wochen, vom 17. April bis 29. Oktober 1977, durch JÜRIG V. ORELLI erhoben und gemessen. Gleichzeitig wurden an denselben Standorten Natriumproben (s. 16.4) gewonnen. Aus [84, 85, 86].

ZK = Zihlkanal aus dem Neuenburgersee. AHK = Aare-Hagneck-Kanal. NBK = Nidau-Büren-Kanal. S = Schüss aus dem St.-Immertal. Z = Alte Zihl bei Nidau. I = St. Petersinsel. H = Heidenweg.

16.6 Algenbiomassen und Primärproduktion

16.6.1 Die Algenbiomassen bei Tüscherz und Neuenstadt

Hier tritt die Inhomogenität des Sees noch deutlicher in Erscheinung.

1973 hat FRAU D. ZBÄREN Proben ausgezählt, welche während des ganzen Jahres an 2 verschiedenen Probestellen erhoben wurden, monatlich und gleichentags: an der Probestelle Tüscherz und im Neuenstadter Becken. Auf *Abbildung 41* sind die Algenbiomassen in mg Frischgewicht unter dem m^2 dargestellt für die Tiefen 0 bis 10 m. In den Monaten Januar und Februar sowie Oktober bis Dezember sind die Unterschiede unbedeutend, während der Sommerstagnation ab März bis September aber viel augenfälliger: Neuenstadt erreicht sein Frühjahrsmaximum bereits im April, Tüscherz ein höheres Frühjahrsmaximum erst im Mai. Das Juniloch findet an beiden Standorten gleichzeitig statt, deutlich und sehr ähnlich. Dies spricht für Homogenität des Sees bezüglich Zooplankton-Entwicklung und Aktivität. Das darauf folgende Hochsommer-Maximum stellt sich in Tüscherz im August ein, mit rund 50 g/m^2 Algenfrischgewicht oder 400 Milliarden Algenzellen und Kleinstkolonien unter dem m^2 (*s. Tabelle 7*). Im Neuenstadter Becken erreichen die Algen erst im September ein viel höheres Sommer-Herbst-Maximum mit rund 70 g/m^2 FG oder 1000 Milliarden Zellen oder Kleinstkolonien unter dem m^2 .

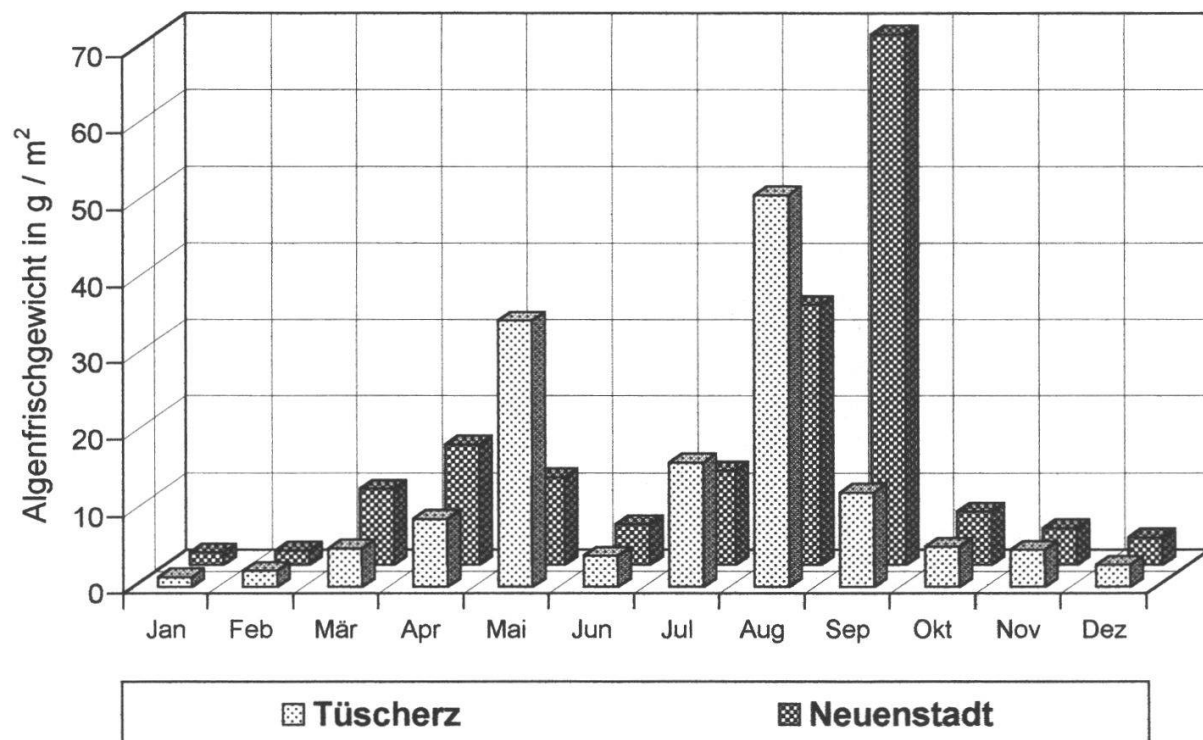


Abbildung 41: Die an denselben Tagen erhobenen Algenbiomassen bei Tüscherz und im Neuenstadter Becken zeigen die Inhomogenität des Sees bzw. die unterschiedliche Herkunft des Probenwassers an. Erläuterungen unter 16.6.1.

16.6.2 Gilt die Algenproduktion von Tüscherz für den ganzen See?

Bisher wurde die bei Tüscherz gemessene Algenproduktion auf die ganze Seefläche von 39,3 km² extrapoliert. Dieses Verfahren ist mit Unsicherheiten behaftet, weil sowohl die Chlorophyllkonzentrationen wie auch die Algenbiomassen verschiedener Probestellen (s. *Abbildungen 40 und 41*) sich voneinander unterscheiden. Insbesondere schien uns die Hochrechnung auf den ganzen See deshalb fragwürdig, weil rund 20% der Seefläche in der Uferzone liegen, mit ausgedehnten Sandbänken am Südufer. Die Vegetation des Litorals unterscheidet sich stark von derjenigen der offenen Seefläche und besteht, nebst Planktonalgen, aus stellenweise sehr dichten Beständen von Laichkräutern, auf denen zahlreiche festsitzende Algenarten als Aufwuchs leben.

VINZENZ MAURER und THOMAS VUILLE [73, 141] haben vom März 1984 bis April 1985 die Artenzusammensetzung der Litoral-Vegetation sowie deren Primärproduktion untersucht. Die Planktonproduktion wurde mit der Sauerstoffmethode gemessen und mit Hilfe des von BANGERTE entwickelteten Extrapolationsmodells (s. 10.4.4), angepasst an die geringen Tiefen des Litorals, auf das Jahr umgerechnet. Die Produktion der Laichkräuter (Makrophyten) wurde durch Ernten an verschiedenen Probeflächen bestimmt, bei maximaler Entfaltung der Laichkräuter von August bis September. Mit Hilfe von Luftbildern des gesamten Litorals konnte die Verteilung und Dichte der Makrophyten geschätzt und mit den Erhebungen am See korreliert werden.

Die ermittelten Produktionswerte sind je nach Standort (Litoral von Tüscherz, Sutz und Lüscherz) verschieden, gemäss der bereits festgestellten Inhomogenität des Sees, aber auch bedingt durch die unterschiedlichen Tiefen der Probestellen. Die jährliche Algen-Bruttoproduktion betrug bei Tüscherz 228 g/m², bei Sutz 135 g/m² und bei Lüscherz 116 g/m² assimilierten Kohlenstoff. Die Nettoproduktion der viel auffälligeren Laichkräuter betrug bei Tüscherz 38 g/m², bei Sutz 102 g/m² und bei Lüscherz 28 g/m² Kohlenstoff. Entsprechend verschieden waren auch die maximalen Biomassen der Aufwuchsalgen.

Eine solche Inhomogenität erlaubt bestenfalls eine grobe Schätzung der Produktion. Und doch ergab diese Untersuchung, dass die mittlere jährliche Nettoproduktion des Litorals rund 20% der an der pelagialen Probestelle Tüscherz gemessenen und extrapolierten Algenproduktion darstellt. Dies entspricht dem Anteil der Uferregion an der ganzen Seefläche. Unsere Hauptprobestelle erwies sich somit als repräsentativ für den ganzen See, trotz der Besonderheiten des Litorals.

Die sehr aufwendige Bestimmung der maximalen Biomasse = Nettoproduktion der Laichkräuter durch Ernten, Wägen, Trocknung und Veraschung wurde 1986 durch KATRIN SEILER und WERNER SCHULLER [108] stark vereinfacht. Ohne viel Pflanzenmaterial ernten zu müssen, liess sich die Biomasse durch visuelle Dichteschätzung und gestützt auf gut auflösende Flugaufnahmen ermitteln. Bei diesen Arbeiten an Makrophyten war uns der Genfer Limnologe J.-B. LACHAVANNE [66] mit eigenen Flugaufnahmen und persönlicher Beratung sehr behilflich. Da die Berner Limnologie ein Jahr nach Abschluss dieser Arbeit aufgehoben wurde, kam diese neue Methode nicht mehr zur Anwendung.

16.6.3 Gilt die bei Tüscherz ermittelte Zooplanktonproduktion für den ganzen See?

Wir haben die Produktion der Crustaceen nur bei Tüscherz ermittelt und alsdann auf die 39,3 km² des ganzen Sees extrapoliert. Auch dieses Verfahren ist mit Unsicherheiten behaftet. Unser Vorgehen lässt sich damit rechtfertigen, dass die Algenbiomasse und -produktion, von der sich die Zooplankter ernähren, auf die obersten 5–10 m lokalisiert sind, und dass die meisten Zooplankter sich im Oberflächenwasser aufhalten und sich hier ernähren. Nach BANGERTER [8] finden sich über 50% der Krebsplankter oberhalb 6 m Tiefe; durch tägliche Vertikalwanderungen können sie vorübergehend in grössere Tiefen gelangen. Die Produktion des Zooplanktons ist so eng mit der trophogenen Zone verknüpft, dass wir in Ermangelung weiterer Untersuchungen an unserem Extrapolationsmodus auf die ganze Seefläche festhalten. Für homogene Zooplanktonaktivität spricht noch die Beobachtung, dass das Klarwasserstadium im ganzen See jeweils im Juni zustande kommt (s. 7.2.4, 16.6.1 und *Abbildungen 40 und 41*).

16.7 Und hätten wir einen Tag früher oder später gemessen?

Unsere Messungen der Algenproduktion und -biomasse erfolgten anfänglich alle Monate, später meist in einem 2-Wochen-Rhythmus, an zum voraus bestimmten Tagen. Wie repräsentativ sind die Ergebnisse eines einzigen Messdatums, z.B für die ganze Woche des Messprogramms?

In Ergänzung zum Strömungsschema von NYDEGGER (*s. Abbildung 39*) hat JÜRIG VON ORELLI [84] im Jahr 1978 mit Schwimmkörpern in 1–2,8 m Tiefe Oberflächenwasserströmungen verfolgt, im Neuenstadter Becken und im Lüscherzer Becken. Die Schwimmkörper wurden in verschiedenen Abständen vom Ufer nördlich und südlich der Petersinsel ausgesetzt. Dabei wurden Strömungen ins Neuenstadter Becken, ferner südwärts um die Insel herum und schliesslich teils ins Lüscherzer Becken, teils aus dem Becken in Richtung Biel nachgewiesen. Die Geschwindigkeiten dieser Strömungen variierten zwischen 20 und 300 m pro Stunde. Nach dem Schema von NYDEGGER herrschen auch an unserer Probestelle Tüscherz Wasserströmungen. Dies bedeutet für den ganzen See, dass Messungen an mehreren aufeinanderfolgenden Tagen nicht im gleichen Wasserkörper erfolgen.

PETER BERNER [13] hat während 9 Monaten der Jahre 1981 und 1982 jeweils an 5–7 aufeinanderfolgenden Tagen die Primärproduktion, die Algenbiomasse, den Chlorophyllgehalt des Wassers, die Strahlungsintensität an der Wasseroberfläche und in verschiedenen Tiefen sowie die Wassertemperaturen ermittelt.

Die Temperaturprofile der aufeinanderfolgenden Tage waren sehr ähnlich, was genaue horizontale Schichtung und Homogenität des Sees bezüglich Temperatur anzeigt. Die Ergebnisse der biologischen Messungen dagegen fielen von Tag zu Tag unterschiedlich aus:

Abbildung 42 zeigt für 7 aufeinanderfolgende Tage im Juli 1981 die Biomassen der verschiedenen Algenkategorien sowie die Gesamtbiomasse in mg/m³. Die Unterschiede

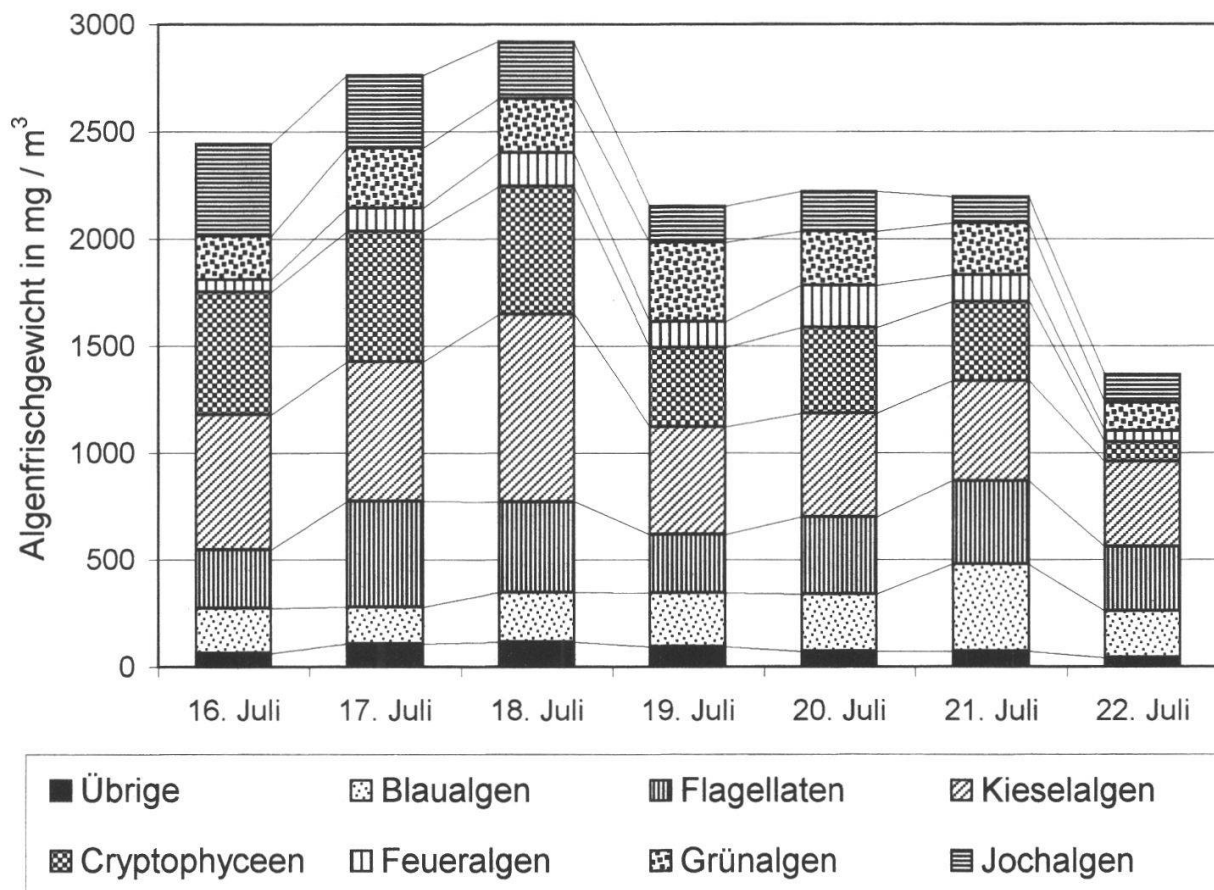


Abbildung 42: An 7 aufeinanderfolgenden Tagen durch PETER BERNER [13] bei Tüscherz erhobene Wasserproben enthalten von Tag zu Tag unterschiedliche Algenbiomassen, zum Teil durch Wasserströmungen bedingt (s. 16.7.).

zwischen den Probenahmedaten sind deutlich. Auch der Chlorophyllgehalt in einer bestimmten Tiefe kann sich von Tag zu Tag und sogar innert weniger Minuten ändern, und die Algenproduktion kann innerhalb derselben Woche um einen Faktor von 1,8 bis 3,3 variieren. Probenahmen und Messungen einen Tag vor oder einen Tag nach einem zum voraus bestimmten Datum können somit andere Werte ergeben. Diese Ergebnisse bestätigen, dass an verschiedenen Tagen in unterschiedlichen Wasserkörpern gemessen wird. Sie lassen sich auch damit erklären, dass sich die Algenpopulationen im Verlauf einer Woche wandeln und dass bei veränderlicher Strahlungsintensität die Lichthemmung an der Wasseroberfläche verschieden stark ausfällt.

Damit werden die Aussagekraft einer einzigen Messung sowie Hochrechnungen aus wenigen Versuchstagen stark relativiert. Werden aus den Versuchsreihen von BERNER jeweils Tage mit den kleinsten Wirkungsgraden ausgewählt, dann fällt die berechnete Produktion der ganzen Periode 2,9mal tiefer aus als bei Auswahl der Tage mit dem höchsten Wirkungsgrad. Bei Verwendung der Tage mit der geringsten Produktionsrate fällt die Produktion der ganzen Periode 1,6mal tiefer aus als bei Verwendung der Tage mit der höchsten Produktionsrate.

Die Unterschiede sind viel geringer, wenn aus den Versuchsreihen von BERNER alle dritten oder alle fünften Versuchstage, oder alle Dienstage bzw. alle Donnerstage, ausgewertet werden. Die Differenzen betragen dann maximal noch 45%. Die Wahr-

scheinlichkeit, dass die 20 Messdaten eines ganzen Jahres 20mal auf Extremwerte entfallen, ist klein. Bei Messungen an 20 zum voraus bestimmten Daten dürfte der Fehler meist weniger als 30% betragen.

17. Die Wandlungen des Bielersees nach 1878

17.1 *Sporadische Befunde aus der ersten Hälfte des Jahrhunderts*

Für die Zeit vor und unmittelbar nach der ersten Juragewässerkorrektion liegen nur spärliche Untersuchungen vor. Eine Publikation von LUTZ (1878) gibt Aufschluss über die Wasserflöhe des Bielersees. Weitere Informationen über das Zooplankton vermittelt die Arbeit von BURCKHARD (1899). Die älteste uns bekannte limnologische Arbeit über den Bielersee ist die Inauguraldissertation von JAKOB SCHNEIDER: «Untersuchungen über die Tiefsee-Fauna des Bielersees» [102]. Die Untersuchungen wurden vom März 1903 bis Juni 1904 durchgeführt unter der Leitung von PROF. TH. STUDER vom Zoologischen Institut der Universität Bern. Einige Zitate aus dieser Arbeit: «Die Transparenz des Wassers ist nicht sehr hoch. Der mitgeführte weiss emaillierte Kessel ist in einer Tiefe von 5 m unseren Blicken meist verloren. Der See hat nun (in der Seemitte angelangt) eine tiefblaue Färbung angenommen.» ... «Der zu Tage geförderte Schlamm stellt sich dem unbewaffneten Auge als eine weiche breiige Masse dar von vollständig homogener Konsistenz. Er besteht aus zwei Schichten. Zu oberst liegt eine etwa 10 mm dicke, weissgraue Lage, die weiter unten in eine zähe, bläuliche Masse übergeht, welche aussieht wie blauer Lehm.» Wurde der Schlamm im Labor in einen Glasbehälter verbracht, geschah folgendes: «Verdirbt das Wasser, wird es arm an Sauerstoff und reich an schädlichen Gasen, so verwandelt sich rasch der ganze Bodenbelag in eine dunkle, stark übelriechende Substanz, die alles Leben ertötet.»

Diese Aussagen (leider ohne präzise Zeitangaben) erlauben folgende Schlussfolgerungen: Die tiefblaue Färbung des Wassers und die bläuliche Färbung des Schlammes sind charakteristisch für oligotrophe Seen. Die Tatsache, dass sich der Schlamm im Labor bei Sauerstoffmangel dunkel verfärbt und übel riecht, zeigt hohen Gehalt des Schlammes an organischem Material an. Dass aber dieser Schlamm beim Heraufholen weder dunkel aussieht noch übel riecht, spricht für gute Sauerstoffversorgung des Sees bis über Grund.

Eine zweite Arbeit von PAUL LOUIS aus Ligerz, «Der Einfluss der Aare in den Bielersee», wurde ebenfalls am Zoologischen Institut Bern unter der Leitung von PROF. STUDER durchgeführt ab März 1920. Darin finden sich Angaben über die Wassertemperaturen, das pflanzliche und tierische Plankton, die Korngrösse des Schlammes und die Sichttiefen. Diese unterscheiden sich wenig von denjenigen, die wir im Sommer und Winter gemessen haben, mit maximalen Werten von 6 m und minimalen Werten von 1,5 m.

Die Untersuchungen von L. MINDER aus dem Jahr 1930 [74] erlauben, den Bielersee bezüglich Sauerstoff- und Planktongehalt und seiner Sauerstoffverhältnisse als oligomesotroph (wenig eutroph) einzustufen: Am 14.3.1991 betrug der Nitrat-N-Gehalt

1,1 mg/l (Zirkulationswerte 1988 > 1,6 mg/l). Ende Sommerstagnation betrug die Sauerstoffkonzentration über Grund in 46 m Tiefe noch 6,85 mg/l (1972 bei Tüscherz, 50 m: 1,5 mg/l; 60 m: 0,07 mg/l). Schlammproben zeigten noch keine Anzeichen von Fäulnis und schwärzlicher Verfärbung. Das Wasser wird von MINDER als planktonarm beurteilt.

Phosphatbestimmungen hat MINDER keine durchgeführt. Erst 21 Jahre später (1951) hat EUGEN A. THOMAS [121] im Oberflächenwasser des Bielersees im Winter einen Phosphat-P-Gehalt von 23 µg/l (unsere Messungen 1972: 124 µg/l), einen Gesamtphosphor-Gehalt von 33 µg/l (1973: 132 µg/l) und eine Nitrat-N-Konzentration von 1,1 mg/l (1972: 1,2 mg/l, 1988: 1,64 mg/l) gemessen.

Am 21.10.1954 (Ende Sommerstagnation) ermittelte PAUL NYDEGGER [79] in 75 m Tiefe eine Sauerstoffkonzentration von 3 mg/l (wir bei Tüscherz am 25.9.1972: 0,7 mg/l). NYDEGGER beurteilte den See hinsichtlich Beckenform und Nährstoffreichtum als eutroph, bezüglich Sauerstoffverhältnissen als mesotroph («halb-eutroph»).

17.2 Wandlungen des Krebsplanktons

Diese sporadischen chemischen Erhebungen über den Seezustand werden für die erste Jahrhunderthälfte durch gründlichere Untersuchungen des tierischen Planktons durch LOUIS [71], ROBERT [92] und namentlich durch die Bieler Lehrkräfte THIÉBAUD und GROSJEAN [118, 119, 120] ergänzt. Mit diesem historischen Rückblick hat sich RENÉ STEBLER [110, 111] eingehend befasst. Ein Vergleich der von THIÉBAUD und GROSJEAN ermittelten Bestandeszahlen der Krebsplankter vor 1935 mit denjenigen von STEBLER im Jahr 1974 zeigt, dass im Laufe von rund 40 Jahren die maximalen Krebsplanktonbestände im Bielersee von rund 470 000 Individuen pro m² auf 1,2 Mio. Ind./m² zugenommen haben, das heisst um einen Faktor von 2,5. 1978 wurden durch BANGERTER et al. [8] maximale Bestände von sogar 2¹/₄ Mio gefunden. Dies dürfte eine Folge der starken Zunahme der (erst ab 1973 gemessenen) Algenproduktion sein.

Das Krebsplankton hat sich nicht nur mengenmässig, sondern auch qualitativ verändert. Der Hüpferling *Cyclops vicinus* beispielsweise trat im Bielersee erst nach 1962 auf und ist heute ein häufiger, Eutrophierung anzeigender Copepode. *Cyclops strenuus* dagegen wurde nur bis 1935 im Pelagial nachgewiesen, später nicht mehr. Dasselbe gilt für *Cyclops abyssorum* und *Mesocyclops*. *Acanthocyclops* wiederum wird vor 1974 kaum erwähnt.

17.3 Die Entwicklung des Sees in der zweiten Jahrhunderthälfte

17.3.1 Die Veränderungen des Sees im Überblick

Schon die bisher erwähnten Befunde zeigen, dass sich der Bielersee nach 1904 von einem oligotrophen in einen eutrophen Zustand wandelte. In einem 1967 verfassten unpublizierten Bericht hält das Gewässerschutz-Laboratorium des Kantons Bern fest, dass der See bezüglich Sauerstoffschwund in der Tiefe und Nährstoffgehalt eindeutig

eutroph geworden war. Die weitere Entwicklung des Sees wird durch unsere eigenen Untersuchungen (siehe [122, 123, 127, 128] sowie *Abbildungen 13, 21, 29*) und durch einen ausführlichen Bericht des Amtes für Gewässerschutz und Abfallwirtschaft des Kantons Bern, verfasst durch U. OCHSENBEIN [82], dokumentiert: Um 1970 erreichte der See den Höhepunkt seiner Eutrophierung, wonach dank Gewässerschutzmassnahmen der Phosphoreintrag und die Phosphatkonzentrationen stark zurückgingen. Nach unseren Messungen wurde die Abnahme des Phosphorgehaltes nicht von einer entsprechenden Abnahme der Algenproduktion gefolgt, aus Gründen, die unter 2.6., 5.2.2.6, 10.5. und 10.6.1 erläutert werden. Auch die Sauerstoffzehrung und die Sauerstoffverhältnisse im Tiefenwasser folgten nur zögernd der Reduktion des Phosphoreintrages. Der Nitratgehalt des Seewassers nahm vorderhand trotz allen bisherigen Gewässerschutzmassnahmen zu, nicht zuletzt infolge massiver Stickstoffdüngung in der Landwirtschaft (s. 2.4.4.2).

17.3.2 Der Rückgang der Phosphatkonzentrationen im Detail

1973/74 wurden dem Bielersee durch seine Zuflüsse rund 1000 t Gesamtphosphor zugeführt [97, 98, 101] (s. auch 5.2.2.5). Dieser Eintrag nahm dank Gewässerschutzmassnahmen ab und betrug 1977–1979 rund 520 t/Jahr, 1980–1982 420 t/Jahr, 1988–1990 350 t/a und 1994–1996 310 t/a [52] (s. auch 17.3.6.4). Damit gingen im See die P-Konzentrationen zurück:

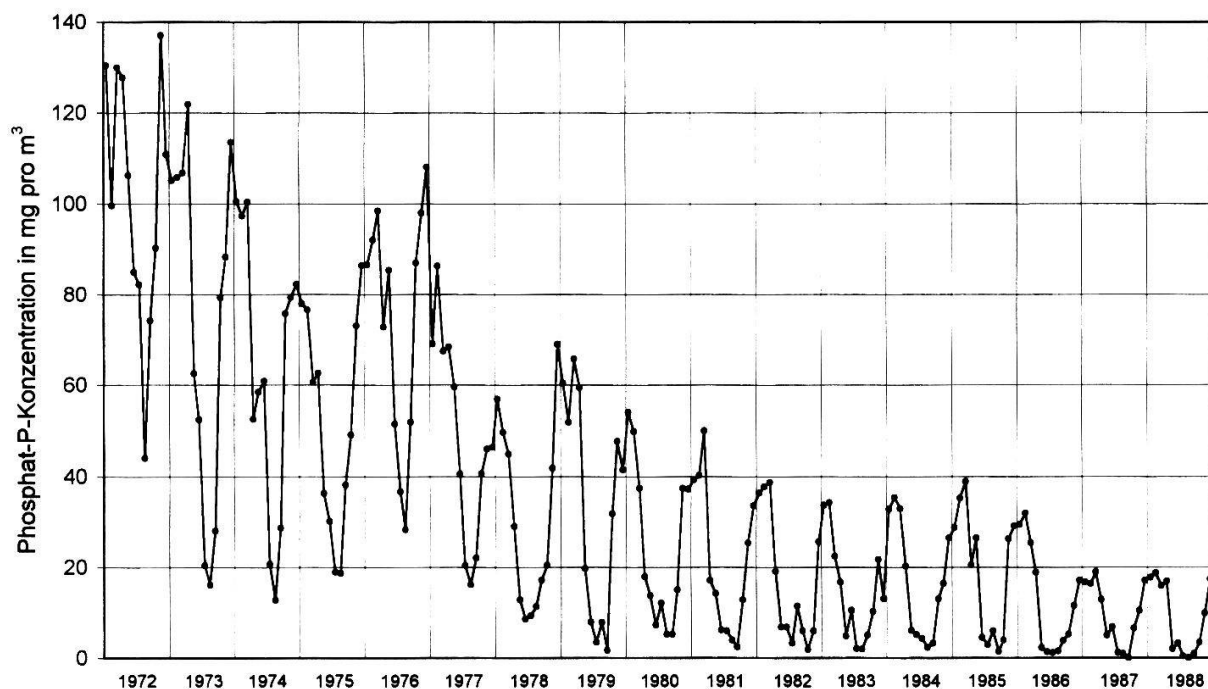


Abbildung 43: Die monatlichen mittleren Phosphatkonzentrationen zwischen 0 und 10 m nahmen von 1972 bis 1988 stark ab, insbesondere die Maximalwerte (= Winterzirkulationswerte). Jedes Jahr nahmen im Sommer die P-Konzentrationen im Oberflächenwasser stark ab infolge Verbrauchs von P durch proliferierende Algen (s. 17.3.2).

Auf *Abbildung 21* ist der Rückgang der Winterzirkulationswerte des Phosphats und Gesamtphosphors dargestellt für die Jahre 1972–1988. Auf der *Abbildung 43* sind für dieselbe Zeitspanne auch die monatlichen Phosphat-P-Werte grafisch dargestellt. Jeder der 204 Punkte stellt für jeden Monat das gewichtete Mittel der meist 5 Einzelwerte eines Profils von 0–10 m dar. Bei mehr als 1 Profil pro Monat (2–5) wird für jeden Monat ein Mittelwert aus diesen Profilen berechnet und als Punkt dargestellt.

Diese Grafik bestätigt den starken Rückgang des Phosphats ab 1972. Sie zeigt aber zusätzlich 17 Jahresverläufe der Phosphat-Konzentrationen: Hohe Werte im Winter nach Vollzirkulation und stark und rasch abnehmende Konzentrationen im Sommer.

Die sommerliche Abnahme geht, wie die *Abbildungen 20 und 44* zeigen, mit der starken Vermehrung der Algen im Sommerhalbjahr einher. Die Algenvermehrung erfolgt auf Kosten der Phosphatreserven des Epilimnions, welche im Hochsommer sehr tiefe Werte erreichen. Diese nehmen von Jahr zu Jahr ab, von 1973 bis 1978 von 45 auf 8–9 mg/m³, nach 1978 von 5 mg/m³ auf fast 0 um 1985 bis 1988. Trotz dieser sehr tiefen Konzentrationen hat die Algenvermehrung im Sommer nur wenig abgenommen. Die Zuflüsse und der kleine Kreislauf (s. 2.3.7) sorgen ständig für Nährstoffnachschub.

Die winterliche Zunahme der Phosphatkonzentrationen ist durch Verfrachtung von Phosphat aus dem Tiefenwasser ins Epilimnion bedingt dank Vollzirkulation. Beim Abbau absinkender Algen akkumuliert sich im Hypolimnion während der Sommerstagnation sehr viel Phosphat (s. 5.2.2.3 und *Abbildung 15*). Ein Teil gelangt ins Sediment, der Rest wird durch Winterzirkulation wieder auf den ganzen Wasserkörper des Sees verteilt.

17.3.3 Die Algenbiomasse von 1973 bis 1988 und von Monat zu Monat

Abbildung 44 wurde mit Hilfe der Auszählergebnisse und Biomassenbestimmungen von Frau D. ZBÄREN erstellt. Jeder Datenpunkt der Grafik stellt die mittlere Algenbiomasse in g pro m³ zwischen 0 und 10 m dar. Auch hier wurde bei mehr als einer Probenahme im Monat (2–7) ein Mittelwert berechnet und als 1 Punkt dargestellt. Leider fehlen in den Jahren 1974 und 1976 einige Daten.

Der Jahresverlauf der Algenbiomassen, von Monat zu Monat, ist genau gegenläufig zum Verlauf der monatlichen Phosphatwerte auf *Abbildung 43*: Sehr wenig Algen im Winter infolge Lichtmangel, Kälte und Verdünnung der Bestände durch Vollzirkulation, und hohe bis sehr hohe Algenbiomassen im Sommer, wobei in den meisten Jahren ein kurzdauerndes Juniloch oder Klarwasserstadium (s. 7.2.4, 10.1.1, 12.3.2.2, 12.4) sichtbar ist. Die grossen sommerlichen Algenbestände verursachen die Abnahme der Phosphatkonzentrationen im Epilimnion.

Der Verlauf der Algenbiomassen von 1973 bis 1988: Im Unterschied zur *Abbildung 43*, welche eine stete und starke Abnahme der Phosphatkonzentrationen von 1972 bis 1988 zeigt, ist auf *Abbildung 44* keine entsprechend deutliche Abnahme der Algenbiomasse ersichtlich. Von 1973 bis 1977 nimmt die Biomasse sogar zu. Nach einem starken Rückgang um 1978 nimmt sie wiederum zu auf den Höchstwert der ganzen Periode von 9,4 g/m³ im August 1983. Dieser sehr hohe Wert ist kein zufälliger Ausreisser, sondern

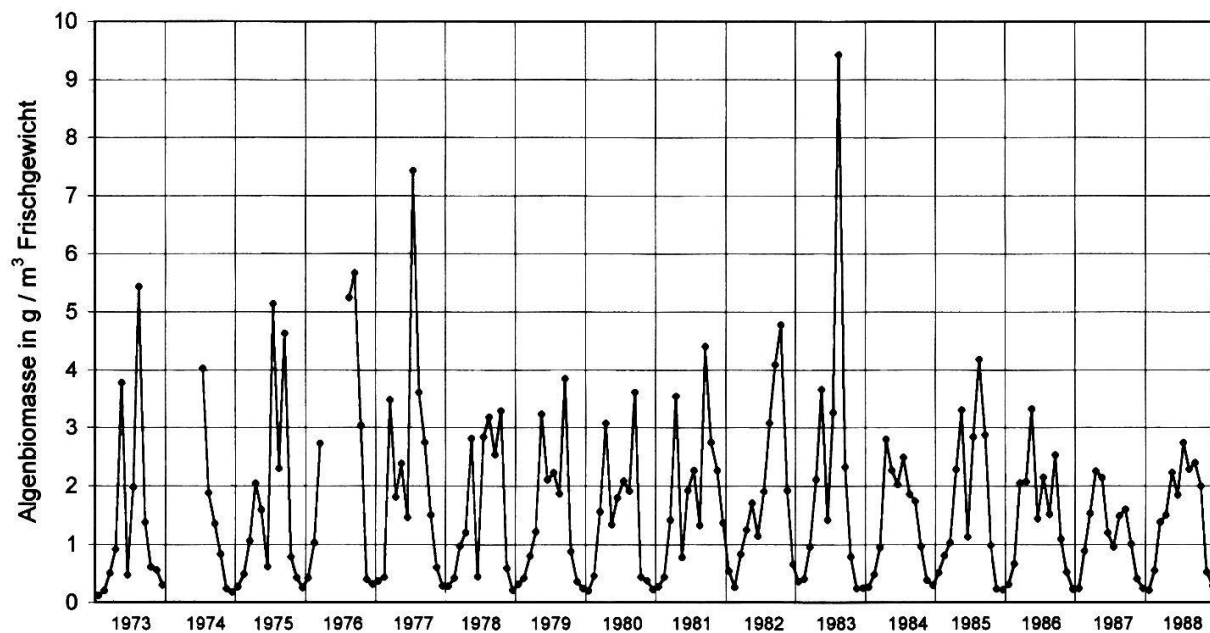


Abbildung 44: Die monatlichen Algenbiomassen zeigen von 1973 bis 1988 eine unerwartet geringe Abnahme ihrer Maximalwerte. Das Klarwasserstadium des Juni ist in allen vollständig ausgezählten Jahren ersichtlich. Nach Auszählungen von FRAU ZBÄREN. (s. 17.3.3).

ein Mittelwert aus 3 Probenahmen von Anfang, Mitte und Ende August, mit ähnlich hohen Biomassen. 78% dieser August-Phytomasse besteht aus der Jochalge *Mougeotia* (Tafel 3/8), auf die wir bereits mit *Abbildung 20* und unter 7.3.2 eingegangen sind. Dies zeigt, dass auch nach starker Abnahme der Phosphatkonzentrationen eine noch gewichtige Algenvermehrung möglich ist. Nach 1983 sind die Algenbiomassen leicht tiefer als zwischen 1978 bis 1982, aber wiederum ohne klare Tendenz zur Abnahme.

Diese Befunde bestätigen diejenigen der Primärproduktionsmessungen und der Sauerstoffzehrung (s. *Abbildung 29*), wonach die starke Abnahme der Phosphatkonzentrationen von keiner entsprechenden Abnahme der Algenproduktion und Biomasse gefolgt waren. Die Belastung des Sees mit Phosphor war um 1973 10mal (kritisch) bis fünfmal (gefährlich) zu hoch, 1988 hinsichtlich der gefährlichen Belastung um 50% zu hoch, bezüglich kritischer Belastung noch dreimal zu hoch (siehe 5.2.2.5. und 5.2.2.6.).

17.3.4 Der Sauerstoffgehalt des Hypolimnions von 25 bis 70 m

Auf *Abbildung 45* ist für den Zeitraum 1971 bis 1988 der Sauerstoffgehalt des Tiefenwassers unserer Probestelle Tüscherz dargestellt, in Gramm Sauerstoff in einer Wassersäule von 1 m² Querschnittfläche, in 25 bis 70 m Tiefe. Die 214 Punkte des Diagramms stellen für jeden Monat den O₂-Gehalt dieses Tiefenbereichs dar, berechnet aus O₂-Messungen in 6 Tiefen. Bei mehr als einer monatlichen Probenahme (2–9) ist

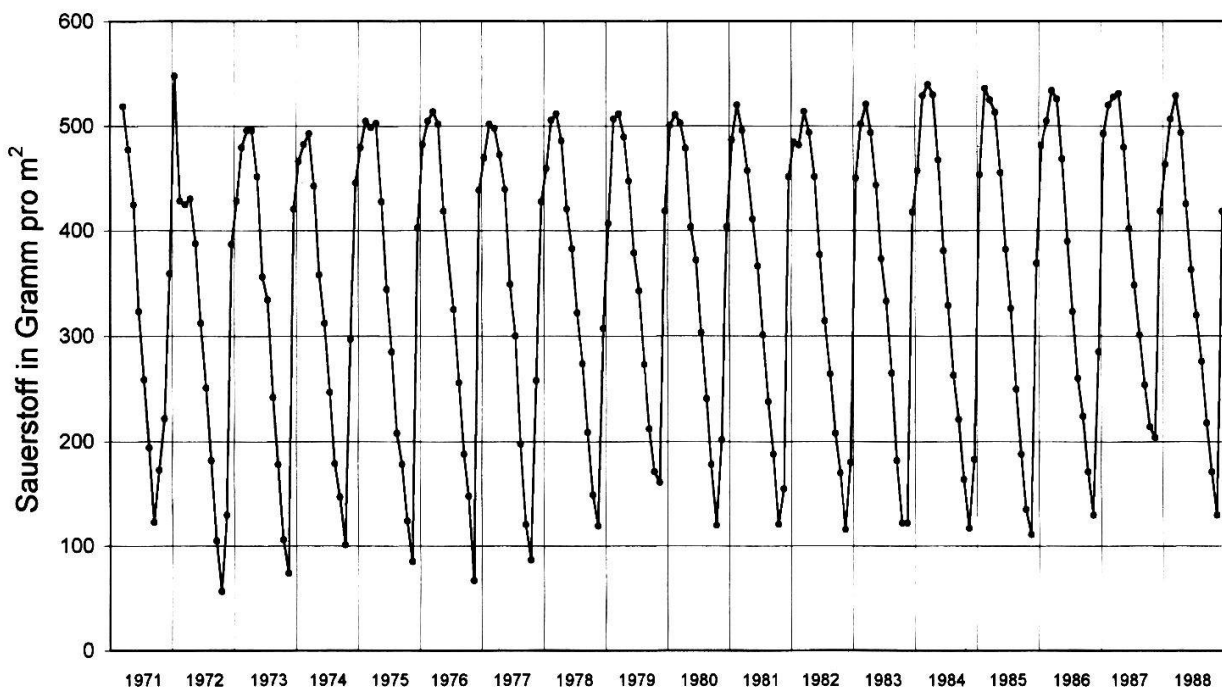


Abbildung 45: Der monatliche Sauerstoffgehalt des Bielerseewassers von 1971 bis 1988. Gewichtetes Mittel in der Wassersäule zwischen 25 und 70 m. Die höchsten Werte sind das Ergebnis der Wintervollzirkulation, die tiefsten stammen vom Ende der Sommerstagnation und zeigen eine geringe Besserung der Sauerstoffverhältnisse im Tiefenwasser an.

jeder Punkt ein Mittelwert der Profile desselben Monats. Das Diagramm stützt sich auf rund 5000 Sauerstoffeinzelmessungen. 500 g/m² O₂ entsprechen einer mittleren Konzentration von 11,1 mg/l O₂. 200 g/m² O₂ bedeuten einen mittleren Gehalt von 4,4 mg/l, 100 g/m² von 2,2 mg/l. Bei 50 g/m² O₂ herrscht eine mittlere Konzentration von 1,1 mg/l O₂.

Die monatlichen Werte zeigen, wie im Winter bis März oder April der Sauerstoffgehalt des Tiefenwassers (wie des ganzen Sees) infolge der Winterzirkulation sehr rasch zunimmt auf Konzentrationen von 11–12 mg/l O₂ (beinahe Sättigung). Nach Beginn der Sommerstagnation und Algenvermehrung nimmt der O₂-Gehalt in der Tiefe infolge Abbau absinkender Algen rasch, stark und geradlinig ab, wie wir bereits unter 5.1.3.1 und *Abbildung 12* festgestellt haben. Im Oktober bis November hat der Sauerstoffgehalt des Hypolimnions jeweils seinen Tiefstand erreicht. Die dann einsetzende Winterzirkulation vermag die Sauerstoffreserven des Tiefenwassers ausnahmslos jedes Jahr wieder aufzufüllen.

Für den ganzen Zeitraum 1971–1988 zeigt die Grafik eine leichte Besserung der Sauerstoffverhältnisse des Tiefenwassers. Die Minimalwerte fallen bis um 1977 fast immer unter die 100-g/m²-Grenze, was einer mittleren hypolimnischen Konzentration von 2,2 mg/l O₂ entspricht. Ab 1978 wird diese Grenze nie mehr unterschritten, aber bis 1986 ist keine weitere Besserung feststellbar. 1987 wird die 200-g/m²-Grenze erstmals nicht unterschritten, 1988 aber wieder.

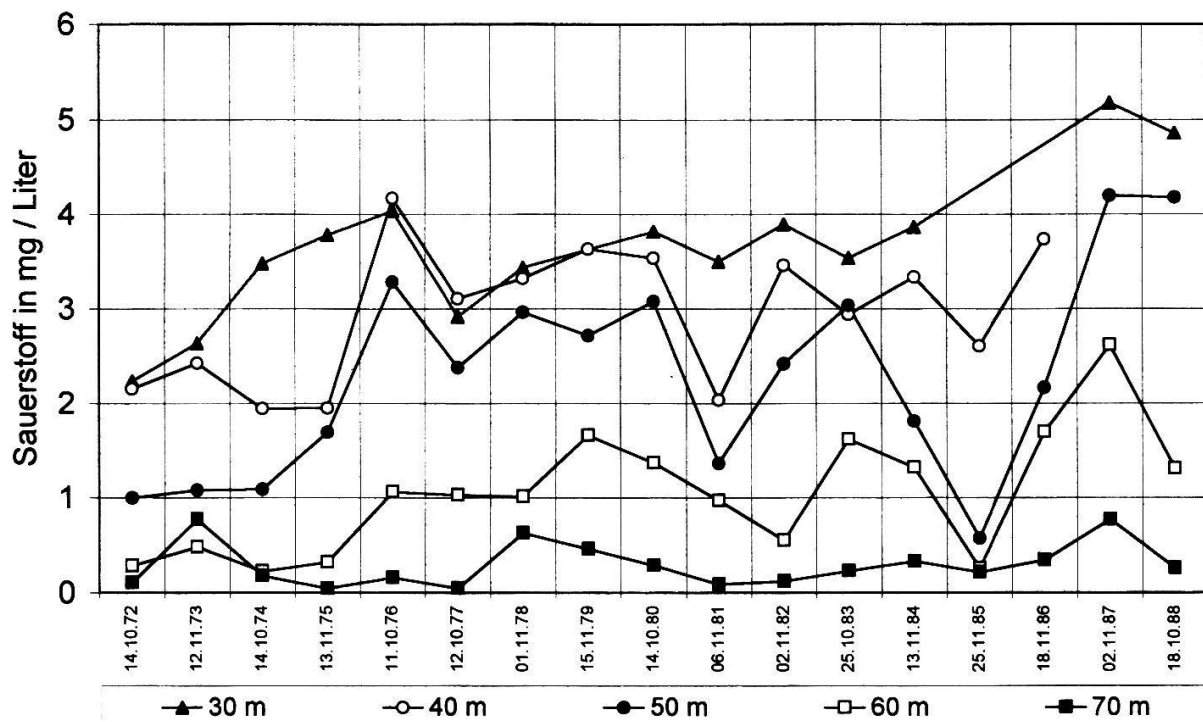


Abbildung 46: Die minimalen Sauerstoffkonzentrationen am Ende der Sommerstagnation von 1972 bis 1988. In 70 m Tiefe fallen die O_2 -Konzentrationen jedes Jahr weit unter die 1-mg/l-Grenze. Die 60-m-Werte zeigen eine leichte, stark schwankende Tendenz zur Besserung. In 30 m Tiefe wird die für Fische kritische Grenze von 4 mg/l O_2 erst nach 1984 nicht mehr unterschritten.

17.3.5 Die Sauerstoffkonzentrationen in 30 bis 70 m Tiefe am Ende der Stagnation

Auf *Abbildung 46* sind nicht mehr Mittelwerte, sondern Einzelmessungen der tiefsten O_2 -Konzentrationen der Jahre 1972 bis 1988 dargestellt. Die Werte wurden jeweils am Ende der Stagnation, unmittelbar nach Beginn der Winterzirkulation, erhoben, wobei letztere noch nicht bis in die dargestellten Tiefen vorgedrungen war.

Weitaus die meisten Konzentrationen sind tiefer als der für Fische minimale Grenzwert von 4 mg/l O_2 , mit Ausnahme einiger Messungen in 50 und 30 m Tiefe, je um 1987 und 1988. In 70 m Tiefe fallen die O_2 -Konzentrationen jedes Jahr weit unter die 1-mg-Grenze. Die meisten Werte aus 60 m Tiefe (Ausnahme 1987) sind tiefer als 2 mg/l, gelegentlich sogar als 1 mg/l. Eine Besserung der O_2 -Verhältnisse ist in 70 m nicht erkennbar, wohl aber in 60 m und insbesondere in 30 m. So weit unsere eigenen Messungen.

17.3.6 Bielersee-Untersuchungen nach 1988

1988 wurde unsere Arbeitsgruppe aufgehoben. Allein mein ehemaliger Mitarbeiter ARTHUR KIRCHHOFER widmet sich seither der Fischökologie. Sein Interesse gilt insbesondere einzelnen Fischarten (Neunauge [65], Nase [51]) sowie der Gefährdung von Arten [62].

Regelmässige Untersuchungen der Berner Seen werden seit 1959 vom Gewässerschutzlaboratorium (heute Gewässer- und Bodenschutzlabor) des Kantons Bern durchgeführt, unter anderem hinsichtlich Temperatur, Sauerstoff, der Nährstoffe Phosphor und Stickstoff sowie der Algenarten und -biomasse. Ihre Untersuchungsergebnisse 1959–1991 wurden 1993 in einem ausführlichen Bericht über die Langzeitentwicklung der Wasserqualität im Bielersee veröffentlicht [82]. Umfangreiche Dokumentationen und die bis 1998 reichenden, im folgenden erwähnten Daten wurden mir freundlicherweise von den Herren U. OCHSENBEIN und M. ZEH zur Verfügung gestellt. Die Angaben über Algen wurden im Gewässerschutzlabor durch meine ehemalige Mitarbeiterin FRAU D. ZBÄREN bearbeitet.

17.3.6.1 Weitere Abnahme der Phosphorgehalte

Dem erwähnten Bericht und den neueren Untersuchungsergebnissen entnehmen wir, dass seit 1988 die Orthophosphatkonzentrationen bei Frühjahrszirkulation weiter abnahmen, aber weniger steil als vor 1987: die PO_4 -Konzentrationen von 19 $\mu\text{g/l P}$ um 1988 auf 9–10 $\mu\text{g/l}$ um 1998, der Gesamtphosphor von 30–40 $\mu\text{g/l}$ um 1988 auf rund 20 $\mu\text{g/l}$ im Frühjahr 1998. Damit befindet sich der Bielersee immer noch im gefährlichen Konzentrationsbereich für Gesamt-P. Wie schon erwähnt stammen heute 53% des in den Bielersee gelangenden Phosphats aus Kläranlagen, 35% aus landwirtschaftlichen Böden, und 12% sind natürlichen Ursprungs [5].

Ein von A. JAKOB verfasster Bericht der Landeshydrologie [55] zeigt, wie die Orthophosphatkonzentrationen der Aare bei Brugg und Aarau von 1988 bis 1997 abnahmen auf 10 bis 20 $\mu\text{g/l}$, aber wiederum weniger steil als vor 1987.

17.3.6.2 Die Nitratzirkulationswerte erreichten 1991 ihren Höhepunkt mit 1,8 mg/l N . Sie gingen bis 1998 auf 1,6 $\text{mg/l NO}_3\text{-N}$ zurück. Dies könnte mit dem Rückgang des Viehbestandes sowie des Verbrauchs von zugekauftem Stickstoffdünger in der Landwirtschaft zusammenhängen (s. 2.4.4.2).

17.3.6.3 Die Sauerstoffkonzentrationen des Tiefenwassers: immer noch kritisch
Abbildung 46 zeigt, dass die Sauerstoffkonzentrationen in 70 m Tiefe am Ende der Sommerstagnation stark schwankten, aber im Zeitraum 1972–1988 immer tiefer als 1 mg/l O_2 waren. Die Messungen des Gewässerschutzlabors ergaben ab 1990 bis 1994 meist Werte zwischen 1,3 und 1,7 mg/l O_2 (1993: 0,9 mg/l). In 60 m Tiefe waren unsere Werte meist tiefer als 2 mg/l O_2 , diejenigen des Labors von 1990 bis 1997 lagen zwischen 2,0 und 3,7 mg/l O_2 . Die 4 mg/l -Grenze wurde zwischen 1972 und 1988 unterhalb 30 m meist unterschritten, zwischen 1994 und 1997 pendelte sie am Ende der Stagnation zwischen 55 und 40 m, wobei 1997 wesentlich schlechter ausfiel als 1994 und 1996. Die Besserung der Sauerstoffverhältnisse ist ersichtlich, aber weniger spektakulär als diejenige beim Phosphor. Die 4- mg/l -Grenze wird im Spätsommer immer wieder unterschritten.

17.3.6.4 Die Algenbiomassen entsprachen den Erwartungen noch weniger als der Sauerstoff

Frau D. ZBÄREN zählt im Gewässerschutzlabor seit 1994 regelmässig Algenbiomassen aus. Die von ihr erhaltenen Jahresmittelwerte fielen überraschend hoch aus: 35 g/m² 1994 und 1995, gegenüber 12 bis 22 g/m² zwischen 1973 und 1988. Daraus kann auf eine entsprechende Erhöhung der Algenproduktion geschlossen werden, auch wenn Produktionsmessungen seit 1988 keine mehr durchgeführt wurden.

Der starke Rückgang der Phosphorkonzentrationen darf nicht darüber hinwegtäuschen, dass der Bielersee hinsichtlich Phosphorbelastung und -konzentrationen immer noch im gefährlichen Bereich liegt (s. 5.2.2.6). Der mittlere jährliche Eintrag beträgt für die Jahre 1994–1996 310 Tonnen Gesamtposphor [52] (s. 5.2.2.5 und 17.3.2). Damit wird die gefährliche Belastung von 210 Tonnen immer noch um 50% überschritten, und 310 t sind dreimal soviel wie die kritische Belastung von 105 Tonnen.

17.3.6.5 Die Makrophyten (Laichkräuter und andere grössere Wasserpflanzen) sind gute Indikatoren

Wir haben die Makrophyten des Bielersees vor allem im Hinblick auf ihren Beitrag zur Primärproduktion des ganzen Sees untersucht [73, 108, 141], (s. 16.6.2) 1995 hat das Gewässerschutzlabor des Kantons Bern mit Flugbildern und Probenahmen vom Boot aus die Artenzusammensetzung, Ausdehnung und Biomasse der Ufervegetation aufgenommen [4] mit folgenden Ergebnissen:

- Die Tiefenausdehnung der submersen Wasserpflanzen vergrösserte sich im Vergleich zu 1976 [66] und 1984 [73, 141] von 3–4 m auf maximal 6 m infolge der höheren Transparenz des Wassers.
- «Trotzdem war 1995 die von submersen Makrophyten effektiv bewachsene Fläche und die geschätzte Biomasse geringer als noch vor 11 Jahren.»
- Hohe Eutrophierung anzeigende Arten, wie *Myriophyllum spicatum* und andere, traten 1995 im Unterschied zu 1976 im See nur noch vereinzelt auf.
- Dagegen konnten die Armleuchteralgen (s. 6.3), welche bei starker Eutrophierung verschwinden, den See wieder besiedeln.

Die Abnahme der Phosphorbelastung scheint sich in der Ufervegetation deutlicher auszuwirken als im Bereich der Pelagial-Algen.

17.3.6.6 Ein Blick auf andere Schweizer Seen

Im von P. LIECHTI verfassten Bericht des BUWAL [69] über den Zustand der Seen in der Schweiz kommt zum Ausdruck, dass die im Bielersee beobachtete Verbesserung der Phosphorverhältnisse auch in den meisten übrigen Schweizer Seen (s. auch [2, 23]) zu verzeichnen ist, bei hocheutrophen Seen freilich meist mit der üblichen Diskrepanz zwischen Abnahme der Phosphorbelastung und der für die Sauerstoffverhältnisse entscheidenden Algenproduktion. Am Bielersee hätte eine Fortsetzung der Forschungen mehr Präzisierungen zu diesem Thema erbringen können. Künftige Untersuchungen des Kantonalen Gewässerschutzlabors werden zeigen, ob verschärfte Gewässerschutzmassnahmen die Algenproliferation doch noch radikaler zu drosseln vermögen.

18. Literaturverzeichnis

(Sch): bei PROF. P. SCHINDLER ausgeführte Arbeit.

(T): beim Autor ausgeführte Arbeit.

- [1] AMBÜHL, H. (1978): Der Anteil der Waschmittelposphate bei der Eutrophierung der Seen. *Jahrb. Schweiz. Naturf. Ges. wissenschaftlicher Teil*, 279–283.
- [2] AMBÜHL, H. (1986): Ist der Vierwaldstättersee bereits «über den Berg»? *Vaterland* Nr. 4, Dienstag 6. Januar 1986.
- [3] AMBÜHL, H., BÜHRER, H. (1992): Der See als Ökosystem. *EAWAG-News* 34D, 4–8.
- [4] AMT FÜR GEWÄSSERSCHUTZ UND ABFALLWIRTSCHAFT DES KANTONS BERN, (1995): Makrophyten des Bielersees. *Grunder Ingenieure AG*, Januar 1996.
- [5] AMT FÜR GEWÄSSERSCHUTZ UND ABFALLWIRTSCHAFT DES KANTONS BERN, (1995/1997): VOKOS (Vollzugskonzept Siedlungsentwässerung).
- [6] ANDERSON, D.M. (1994): Red tides. *Scientific American*, August, 52–58.
- [7] BANGERTER, B. (1988): Primärproduktion im Bielersee: Ansatz zur Extrapolation von Kurzzeitmessungen. *Ergebnisse aus den Jahren 1972–1987*. Diss. (T), Bern, Selbstverlag.
- [8] BANGERTER, B., BÖHLEN, E., FANKHAUSER, H. (1980): Untersuchungen über das pelagische Phyto-, Rotatorien- und Crustaceen-Plankton im Bielersee. *Lizentiatsarbeit* (T), Bern.
- [9] BANGERTER, B., KIRCHHOFER, A., REINMANN, M., TSCHUMI, P.A. (1984): Petris Unheil, Bericht zum Felchenproblem Thunersee. *Unipress* 43, 33–36.
- [10] BEDDINGTON, J.R., MAY, R.-M. (1982): The harvesting of interacting species in a natural ecosystem. *Scientific American*, November, 42–49.
- [11] BERNER, P. (1980): Limnologische Untersuchungen im Hallwilersee. *Lizentiatsarbeit* (T), Bern.
- [12] BERNER, P. (1983): Chlorophyll-a Bestimmung mit Aethanol 90%. *Abteilungsinterne Anleitung*.
- [13] BERNER, P. (1984): Variabilität der Primärproduktionsrate von Tag zu Tag zu verschiedenen Jahreszeiten im Bielersee. *Diss. (T)*, Bern, Selbstverlag.
- [14] BERNER-FANKHAUSER, H. (1983): Abundance, dynamics and succession of planktonic rotifers in Lake Biel, Switzerland. *Hydrobiologia* 104, 349–352 (T).
- [15] BERNER-FANKHAUSER, H. (1986): Populationsdynamik der Plankton-Rotatorien im Bielersee 1981/82. *Diss. (T)*, Bern, Selbstverlag.
- [16] BERNER-FANKHAUSER, H. (1987): The influence of sampling strategy on the apparent population dynamics of planktonic rotifers. *Hydrobiologia* 147, 181–188 (T).
- [17] BLOESCH, J. (1974): Sedimentation und Phosphorhaushalt im Vierwaldstättersee (Horwer Bucht) und im Rotsee. *Schweiz. Z. Hydrol.* 36, 71–186.
- [18] BORNER, R. (1982): In situ Messungen der Primärproduktion in abgeschlossenen Polyäthylenschläuchen mit Hilfe der Sauerstoffelektrode. *Lizentiatsarbeit* (T), Bern.
- [19] BORNER, R. (1987): Eine automatische Messstation zur kontinuierlichen Messung der limnischen Primärproduktion in einem Polyäthylen-Expositionsschlauch. *Diss. (T)*, Bern, Selbstverlag.
- [20] BUNDESAMT FÜR STATISTIK: Statistisches Jahrbuch der Schweiz. Bis 1988 Birkhäuser Verlag Basel, ab 1989 Verlag Neue Zürcher Zeitung Zürich.
- [21] BUNDESAMT FÜR STATISTIK & BUWAL (1997): Umwelt in der Schweiz 1997. EDMZ Bern.
- [22] BUNDI, U. (1990): Stickstoff-Problematik: Vom Dorfbach bis zur Stratosphäre. *EAWAG-News* 30, 2–5.
- [23] BÜRGI, H.R., AMBÜHL, H., BÜHRER, H., SZABO, E. (1988): Wie reagiert das Seenplankton auf die Phosphor-Entlastung? *EAWAG-News* 24, Februar, 3–10.
- [24] BÜRGI, H.R., WEBER, P., BACHMANN, H. (1985): Seasonal variations in the trophic structure of phyto- and zooplankton communities in lakes in different trophic states. *Schweiz. Z. Hydrol.* 47/2, 197–224.
- [25] BÜSSER, P. (1980): Nahrungsökologie der Rotaugen (*Rutilus rutilus* L.) im Litoral und Pelagial des Bielersees. *Lizentiatsarbeit* (T), Bern.
- [26] BÜSSER, P. (1989): Alter, Wachstum und Bewirtschaftung der Egli (*Perca fluviatilis* L.) im Thuner- und Bielersee. *Diss. (T)*, Bern, Selbstverlag.

- [27] BÜSSER, P., TSCHUMI, P.A. (1987): Nahrungsökologie der Rotalgen (*Rutilus rutilus* L.) im Litoral und Pelagial des Bielersees. Schweiz. Z. Hydrol. 49/1, 62–74 (T).
- [28] BUWAL (1990): Zur Lage der Umwelt in der Schweiz. Umweltbericht 1990.
- [29] BUWAL (1994): Zur Lage der Umwelt in der Schweiz. Umweltbericht 1993.
- [30] CARMICHAEL, W.W. (1994): The toxins of cyanobacteria. Scientific American, January, 64–72.
- [31] CARRARD, M. (1992): Beseitigung von Klärschlämmen: Der zweite Weg. Buwal-Bulletin 2/92, 61–64.
- [32] DUVIGNEAUD, P., KESTEMONT, P. (1977): Productivité biologique en Belgique. Scope. Travaux de la Section belge du Programme Biologique International. Editions Duculot, Paris-Gembloux.
- [33] ELLENBERG, H. (1973): Ökosystemforschung. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- [34] FISCHEREIINSPEKTORAT DES KANTONS BERN (1994): Fischperspektiven. Mit Poster über «Die Fische und Krebse der Schweiz».
- [35] FISCHEREIINSPEKTORAT DES KANTONS BERN: Jahresbericht 1997 und frühere Jahrgänge.
- [36] FRIEDLI, P. (1973): Limnologische Untersuchungen am Bielersee. Lizentiatsarbeit (T), Bern.
- [37] FRIEDLI, P. (1978): Die Tages- und Jahresprimärproduktion des Bielersees unter Berücksichtigung der Extrapolation von Kurzzeitmessungen, der Biomasse, des Chlorophylls und der Einstrahlung. Diss. (T), Bern, Selbstverlag.
- [38] FRIEDLI, P., TSCHUMI, P.A. (1981): Primärproduktion und Phytoplankton im Bielersee: Berechnung der Tagesprimärproduktion aus Kurzzeitmessungen. Mitt. Naturf. Ges. Bern 38, 85–143 (T).
- [39] FURRER, O.J., GÄCHTER, R. (1972): Der Beitrag der Landwirtschaft zur Eutrophierung der Gewässer in der Schweiz. II. Schweiz. Z. Hydrol. 34, 71–93.
- [40] GAARDER, T., GRAN, H.H. (1927): Investigations of the production of plankton in the Oslo Fjord. Conseil permanent international pour l'exploration de la mer. Rapports et procès-verbaux des réunions 42, mars.
- [41] GÄCHTER, R. (1972): Die Bestimmung der Tagesraten der planktischen Primärproduktion – Modelle und in-situ-Messungen. Schweiz. Z. Hydrol. 34/2, 211–244.
- [42] GÄCHTER, R., FURRER, O.J. (1972): Der Beitrag der Landwirtschaft zur Eutrophierung der Gewässer in der Schweiz. I. Schweiz. Z. Hydrol. 34, 41–70.
- [43] GASSER, B., STÄHLI, R. (1987): Populationsdynamik der Wandermuschel *Dreissena polymorpha* (Pallas) im Bielersee. Lizentiatsarbeit (T), Bern.
- [44] GEHRI, K., STÄHLI, E. (1982): Die Auswirkungen eines Verbots der Waschmittelfosphate auf Konsument und Umwelt. Dokumentation der Waschmittelfabrikanten der Schweiz. Zürich, Dezember.
- [45] GERSTER, ST., GUTHRUF, J. (1987): Die Biologie der Trüsche im Bielersee. Lizentiatsarbeit (T), Bern.
- [46] GOLDMAN, CH.R., BYRON, E.R. (1986): Changing water quality at Lake Tahoe. Report prepared for the California State Water Resources Control Board.
- [47] GOLDMAN, CH.R., HORNE, A.J. (1983): Limnology. McGraw-Hill Book Company, New York etc..
- [48] GUTHRUF, J., GERSTER, S., TSCHUMI, P.A. (1990): The diet of Burbot (*Lota lota* L.) in Lake Biel, Switzerland. Arch. Hydrobiol. 119/1, 103–114 (T).
- [49] HAUDENSCHILD, R. (1987): Primärproduktion und Phytoplankton im Thunersee. Lizentiatsarbeit (T), Bern.
- [50] HERBST, H.V. (1976): Blattfusskrebse (Phyllopoden). Kosmos-Verlag Franckh, Stuttgart.
- [51] HOFER, K., KIRCHHOFER, A. (1996): Drift, habitat choice and growth of the nase (*Chondrostoma nasus*, Cyprinidae) during early life stages. In: KIRCHHOFER, A. & HEFTI, D. (ed.): Conservation of endangered freshwater fish in Europe. Birkhäuser Verlag Basel.
- [52] HYDROLOGISCHES JAHRBUCH DER SCHWEIZ 1996 und frühere Jahrgänge. Landeshydrologie und -geologie. EDI, BUWAL. EDMZ Bern.
- [53] JAKOB, A. (1983): Tagesperiodik ausgewählter chemischer und physikalischer Parameter in einem Fliessgewässer (La Suze, Vallon de St-Imier). Lizentiatsarbeit (T), Bern.
- [54] JAKOB, A. (1988): Vergleich zweier Methoden zur Messung der Primärproduktion in Seen ($C-14/O_2$) und dessen Auswirkung auf die Grösse des Photosynthesequotienten (PQ). Diss. (T), Bern, Selbstverlag.
- [55] JAKOB, A. (1998): Datenbank Gewässerzustand: Überblick, Datentransfer, Auswertungsmöglichkeiten. EDI, Landeshydrologie und Geologie. Hydrologische Mitteilungen Nr. 25, Bern.
- [56] JAKOB, A., TSCHUMI, P.A. (1988): Tagesschwankungen chemischer und physikalischer Faktoren in einem Fliessgewässer (Schüss, Berner Jura). Arch. Hydrobiol. 113/4, 607–620 (T).

- [57] JENZER-HOFER, V. (1981): Untersuchungen zur Biologie der Wandermuschel (*Dreissena polymorpha* Pallas) im Bielersee. Lizentiatsarbeit (T), Bern.
- [58] KIEFER, F. (1973): Ruderfusskrebse (Copepoden). Kosmos-Verlag Franckh, Stuttgart.
- [59] KIRCHHOFFER, A. (1984): Altersstruktur, Wachstum und Laichreife der Felchenpopulationen (*Coregonus* spp) im Thunersee und Massnahmen zur Verbesserung der Fischereierträge. Lizentiatsarbeit (T), Bern.
- [60] KIRCHHOFFER, A. (1990): Limnologische und ichthyologische Untersuchungen im Brienzersee unter besonderer Berücksichtigung der Differenzierung der sympatrischen Felchenpopulationen. Diss. (T), Bern, Selbstverlag.
- [61] KIRCHHOFFER, A. (1995): Growth characteristics of coregonid populations in three lakes with different trophic states and decreasing nutrient concentrations. Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. 46, 61–70.
- [62] KIRCHHOFFER, A. (1996): Fish conservation in Switzerland – three case-studies. In KIRCHHOFFER & HEFTI: Conservation of endangered freshwater fish in Europe. Birkhäuser Verlag, Basel.
- [63] KIRCHHOFFER, A., TSCHUMI, P.A. (1986): Age structure and growth of Coregonid fish populations in Lake Thun. Arch. Hydrobiol., Beih. 22, 303–318 (T).
- [64] KREBS, Ch.J. (1978): Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance. Harper & Row, New York etc.
- [65] KUHN, M. (1992): Lebensraumansprüche des Bachneunauges *Lampetra planeri* (Bloch). Eine vergleichende Habitatsanalyse. Lizentiatsarbeit Bern (bei A. KIRCHHOFFER).
- [66] LACHAVANNE, J.-B. (1979): Les macrophytes du lac de Bienne. Schweiz. Z. Hydrol. 41/2, 356–373.
- [67] LAMPERT, W., SCHÖBER, U. (1978): Das regelmässige Auftreten von Frühjahrs-Algenmaximum und «Klarwasserstadium» im Bodensee als Folge von klimatischen Bedingungen und Wechselwirkungen zwischen Phyto- und Zooplankton. Arch. Hydrobiol. 82, 1/4, 364–386.
- [68] LAMPERT, W., SOMMER, U. (1993): Limnökologie. 440 S. Georg Thieme Verlag.
- [69] LIECHTI, P. (1994): Der Zustand der Seen in der Schweiz. Schriftenreihe Umwelt Nr. 237, BUWAL, Bern.
- [70] LIETH, H., WHITTAKER, H. (1975): Primary productivity of the Biosphere. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- [71] LOUIS, P. (1922): Der Einfluss der Aare in den Bielersee. Mitt. Naturf. Ges. Bern H. 3. Diss. Bern 1921.
- [72] MAURER, V. (1992): Die Produktionsbiologie von Bieler- und Neuenburgersee 1987–1988. Diss. (T), Bern, Selbstverlag.
- [73] MAURER, V., VUILLE, T. (1986): Untersuchungen zur Primärproduktion im Litoral des Bielersees. Lizentiatsarbeit (T), Bern.
- [74] MINDER, L. (1936): Untersuchungen am Bielersee. Vierteljahrsschrift Naturf. Ges. Zürich 81, 107–176.
- [75] MITTELHOLZER, E. (1970): Populationsdynamik und Produktion des Zooplanktons im Greifensee und im Vierwaldstättersee. Schweiz. Z. Hydrol. 32/1, 90–149.
- [76] MORTIMER, C.H. (1981): The oxygen content of air-saturated fresh waters over ranges of temperature and atmospheric pressure of limnological interest. Mitt. Internat. Verein. Limnol. No. 22.
- [77] MÜLLER, K. (1982): Die Bielerseesedimente 1878–1978. Diss. (Sch), Bern.
- [78] MUUS, B.J., DAHLSTRÖM, P. (1968): Süßwasserfische. BLV Bestimmungsbuch, München 13.
- [79] NYDEGGER, P. (1957): Vergleichende Limnologische Untersuchungen an sieben Schweizerseen. Beiträge zur Geologie der Schweiz. Hydrologie Nr. 9. Kümmerli und Frey, Bern.
- [80] NYDEGGER, P. (1976): Strömungen in Seen. Beiträge zur Geologie der Schweiz. Kleinere Mitteilungen Nr. 66, 141–177. Kümmerli und Frey, Bern.
- [81] NYFFELER, U.P. (1980): Mischungsprozesse im Bielersee. Diss. (Sch), Bern, Selbstverlag.
- [82] OCHSENBEIN, U. (1993): Langzeitentwicklung der Wasserqualität im Bielersee. Untersuchungsergebnisse 1959–1991. Amt für Gewässerschutz und Abfallwirtschaft des Kantons Bern.
- [83] ORELLI V., J. (1976): Limnologische Untersuchungen am Bielersee. Lizentiatsarbeit (T), Bern, Eigenverlag.
- [84] ORELLI V., J. (1980): Die horizontale Verteilung von Natrium und Chlorophyll im Bielersee. Diss. (T) Bern, Eigenverlag.

- [85] ORELLI V., J. (1981a): Die horizontale Verteilung von Natrium im Bielersee. Schweiz. Z. Hydrol. 43/1, 151–167 (T).
- [86] ORELLI V., J. (1981b): Die horizontale Verteilung von Chlorophyll im Bielersee. Schweiz. Z. Hydrol. 43/1, 168–175 (T).
- [87] PETER, A. (1922): Die Juragewässerkorrektion. Bericht der Bernischen Baudirektion über die Vorgeschichte, Durchführung, Wirkung und Neuordnung 1921. Bern, Buchdr. E. Horat vorm. Gebr. Fischer.
- [88] POPULATION REFERENCE BUREAU, INC.: 1999 World Population Data Sheet. Und frühere Jahrgänge. Washington, DC.
- [89] PULVER, U. (1985): Primärproduktion, Sauerstoff, Temperatur u.a. limnologische Parameter an 6 Probestellen eines Transektes im Bielersee. Unveröffentlicht (T).
- [90] REDFIELD, A.C. (1958): The biological control of chemical factors in the environment. American Scientist 46, 205–221.
- [91] REMANE, A., STORCH, V., WELSCH, U. (1989): Kurzes Lehrbuch der Zoologie. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.
- [92] ROBERT, H. (1924): Note sur le plancton des lacs de Neuchâtel, Bienne et Morat. Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles, Tome 48, 1–8.
- [93] RÜFENACHT, H.U., SPÖRRI, M. (1988): Chemisch-physikalische und makrofaunistische Untersuchungen in der Alten Aare. Lizentiatsarbeit (T), Bern.
- [94] RUFLI, H. (1979): Ernährung und Wachstum der Felchenpopulationen (*Coregonus* ssp.) des Thuner- und Bielersees. Schweiz. Z. Hydrol. 4/1, 64–93.
- [95] SAGER, J. (1989): Nahrungsökologie, Entwicklung und Aufzucht von Felchenbrütlingen (*Coregonus* sp.) im Thuner- und Bielersee. Lizentiatsarbeit (T), Bern.
- [96] SAKAMOTO, M., TILZER, M.M., GÄCHTER, R., RAI, H., COLLOS, Y., TSCHUMI, P.A., BERNER, P., ZBÄREN, D., ZBÄREN, J., DOKULIL, M., BOSSARD, P., UEHLINGER, U., NUSCH, E.A. (1983): Joint field experiments for comparisons of measuring methods of photosynthetic production. J. Plankt. Res. 6/2, 365–383.
- [97] SANTSCHI, P.W. (1975): Chemische Prozesse im Bielersee. Diss. (Sch), Bern, Eigendruck.
- [98] SANTSCHI, P.W., SCHINDLER, P.W. (1977): Chemical and geochemical studies of Lake Biel. I. A mass balance for Lake Biel and its implications for the rates of erosion of the drainage area. Schweiz. Z. Hydrol. 39/2, 182–200 (Sch).
- [99] SCHALEKAMP, M. (1971): Warnung vor der Wandermuschel *Dreissena polymorpha* Pallas und Bekämpfung derselben. Gas Wasser Abwasser 51/3, 49–66.
- [100] SCHEGG, E. (1971): Produktion und Destruktion in der trophogenen Schicht. Untersuchungen ökologischer Parameter im polytrophen Rotsee und in der mesotrophen Horwer Bucht (Vierwaldstättersee). Schweiz. Zeitschr. Hydrol. 33/2, 425–532.
- [101] SCHINDLER, P.W., SANTSCHI, P.H. (1978): Unsere Seen aus der Sicht des Chemikers – Probleme der chemischen Limnologie. Chimia 32, 1, Januar (Sch).
- [102] SCHNEIDER, J. (1904): Untersuchungen über die Tiefsee-Fauna des Bielersees. Mitt. Naturf. Ges. Bern 1904, 165–195. Diss. Bern 1905.
- [103] SCHNEIDER, U. (1981): Phytoplankton und Primärproduktion in einigen Hochgebirgsseen des Kantons Tessin. Diss. (T), Bern, Selbstverlag.
- [104] SCHWEINGRUBER, M.R. (1980): Der Bielersee 1973–1978: Ein Beitrag zum Problem der Modellierung chemischer Prozesse in natürlichen Gewässern. Diss. (Sch), Bern, Selbstverlag.
- [105] SCHWEIZ. BAUERNVERBAND, ABT. STATISTIK: Statistische Erhebungen und Schätzungen über Landwirtschaft und Ernährung 1998 (und frühere Jahrgänge). Brugg 1999.
- [106] SCHWOERBEL, J. (1984): Einführung in die Limnologie. 5. Aufl., UTB Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- [107] SCOPE 13 (1979): The global carbon cycle. John Wiley & Sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto.
- [108] SEILER, K., SCHULLER, W. (1987): Submerse Makrophyten im Litoral des Bielersees. I. Eine einfache Schätzmethode für die Biomasse. II. Besiedlungsschwankungen über längere Zeit. Lizentiatsarbeit (T), Bern.

- [109] SOMMER, U., GLIWIEZ, 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.
- [110] STEBLER, R. (1977): Abundanzdynamik, Produktivität und Sukzession des Crustaceen-Planktons im Pelagial des Bielersees. Diss. (T), Bern, Eigenverlag.
- [111] STEBLER, R. (1979): Das pelagische Crustaceenplankton des Bielersees: Abundanzdynamik, Produktion und Sukzession. *Schweiz. Z. Hydrol.* 41/1, 1–37 (T).
- [112] STEEMANN NIELSEN, E. (1952): The use of radio-active carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 18, 117–140.
- [113] STEEMANN NIELSEN, E. (1975): *Marine Photosynthesis*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, Oxford, New York.
- [114] STREBLE, H., KRAUTER, D. (1973): *Das Leben im Wassertropfen*. Kosmos-Verlag Franckh, Stuttgart.
- [115] STUMM, W., MORGAN, J.J. (1981): *Aquatic chemistry*. 2nd ed. Wiley-Interscience, New York.
- [116] TALLING, J.F. (1957a): Photosynthetic characteristics of some freshwater plankton diatoms in relation to underwater radiation. *New Phytol.* 56, 29–50.
- [117] TALLING, J.F. (1957b): The phytoplankton population as a compound photosynthetic system. *New Phytol.* 56, 133–149.
- [118] THIÉBAUD, M. (1953): Les espèces du groupe de *Cyclops strenuus* constatées en Suisse. *Revue Suisse de Zoologie* 60/2, 285–299.
- [119] THIÉBAUD, M. (1953): Les Entomostracés de la Vieille-Thièle à Meienried et des environs de Bienne. *Revue Suisse de Zoologie* 60/4, 567–614.
- [120] THIÉBAUD, M., GROSJEAN, P. (1935): Contribution à l'étude de la faune microscopique du lac de Bienne. *Annales Biennoises*, 5–41.
- [121] THOMAS, E.A. (1953): Zur Bekämpfung der See-Eutrophierung: Empirische und experimentelle Untersuchungen zur Kenntnis der Minimumstoffe in 46 Seen der Schweiz und angrenzender Gebiete. *Monatsbull. Schweiz. Ver. v. Gas- und Wasserfachmännern.* 33/2, 25–32; 33/3, 71–79.
- [122] TSCHUMI, P.A. (1977): Eutrophierung, Primärproduktion und Sauerstoffverhältnisse im Bielersee. *Gas, Wasser, Abwasser*, 57, 245–252 (T).
- [123] TSCHUMI, P.A. (1981): Ökologie der Seen und Flüsse. In MEYER, P. (ed.): *Illustrierte Berner Enzyklopädie 1: Die Natur: Schönheit, Vielfalt, Gefährdung*. Bächler Wabern und BZ, Bern, 124–135 (T).
- [124] TSCHUMI, P.A. (1981): *Umweltbiologie. Ökologie und Umweltkrise*. Diesterweg-Salle Verlag, Frankfurt a.M., Sauerländer Verlag, Aarau.
- [125] TSCHUMI, P.A. (1984): Besonderheiten und Bestimmung des anorganischen gelösten Kohlenstoffs. *Abteilungsinterne Anleitung*.
- [126] TSCHUMI, P.A. (1986a): Die Erforschung der Lebensgrundlage der Fische im Kanton Bern. *Petri Heil, Beilage Schweiz. Fischereiwissenschaft*, 3. Jg. Nr. 3, 3–4 (T).
- [127] TSCHUMI, P.A. (1986b): 15 Jahre Bielersee-Forschung. *Bieler Tagblatt*, 5/12, 13 (T).
- [128] TSCHUMI, P.A., BANGERTER, B., ZBÄREN, D. (1982): Zehn Jahre limnologische Forschung am Bielersee (1972–1981). *Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich* 127/4, 337–355 (T).
- [129] TSCHUMI, P.A., ZBÄREN, D., ZBÄREN, J. (1977): An improved oxygen method for measuring primary production in lakes. *Schweiz. Z. Hydrol.* 39/2, 306–313 (T).
- [130] UEHLINGER, U., BLOESCH, J. (1989): Primary production of different phytoplankton size classes in an oligo-mesotrophic Swiss lake. *Arch. Hydrobiol.* 116/1, 1–21.
- [131] UNITED NATIONS: *Demographic Yearbook*. New York.
- [132] UNITED NATIONS: *Statistical Yearbook*. New York.
- [133] VOLLENWEIDER, R.A. (1965): Calculation models of photosynthesis-depth curves and some implications regarding day rate estimates in primary production measurements. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 18 Suppl., 425–457.
- [134] VOLLENWEIDER, R.A. (1974): *A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments*. IPB Handbook No 12, Blackwell Scientific Publications, Oxford etc.
- [135] VOLLENWEIDER, R.A. (1976): Advances in defining critical loading levels for phosphorus in lake eutrophication. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 33, 53–83.

- [136] VON KÄNEL, A. (1984): Untersuchung zur Ökologie der Suze, Vallon de St-Imier. Eigenverlag, Bern (T).
- [137] VON KÄNEL, A. (1985): Beitrag zur Fließgewässerökologie der Suze (Vallon de St-Imier, Jura Bernois). Mitt. Naturf. Ges. Bern 42, 157–189 (T).
- [138] VON KÄNEL, A. (1988): Grünalgen profitieren vom Eingriff des Menschen. Der Bund 139/166, S.2.
- [139] VUILLE, T. (1990): Abundanzdynamik und Produktion der planktischen und benthischen Mikrocrustaceen im Litoral des Bielersees. Diss. (T), Bern, Selbstverlag.
- [140] VUILLE, T. (1991): Abundance, standing crop and production of microcrustacean populations (Cladocera, Copepoda) in the littoral zone of Lake Biel, Switzerland. Arch. Hydrobiol. 123/2, 165–185 (T).
- [141] VUILLE, T., MAURER, V. (1987): Untersuchungen zur Primärproduktion im Litoral des Bielersees. Mitt. Naturf. Ges. Bern, N.F. 44, 133–155 (T).
- [142] VUILLE, T., MAURER, V. (1991): Bodymass of crustacean plankton in Lake Biel: A comparison between pelagic and littoral communities. Verh. Internat. Verein. Limnol. 24, 938–942 (T).
- [143] WALZ, N. (1978): Die Produktion der Dreissena-Population und deren Bedeutung im Stoffkreislauf des Bodensees. Arch. Hydrobiol. 82, 1/4, 482–499.
- [144] WEGMÜLLER, R. (1982): Ökologische Untersuchungen an einem Mäanderabschnitt der Schüss (Berner Jura). Lizentiatsarbeit (T), Bern.
- [145] WEHRLI, B. (1990): Arten und Verhalten von Stickstoffverbindungen in der Umwelt. EAWAG-News 30, 5–10.
- [146] WEISS, R.F. (1970): The solubility of nitrogen, oxygen and argon in water and seawater. Deep Sea Research, 17, 721–735.
- [147] WETZEL, R.G. (1983): Limnology. Saunders College Publishing, Philadelphia etc.
- [148] WIEDERKEHR-MOSER, B. (1978): Die Oligochaeten des Bielersees. Lizentiatsarbeit (T), Bern.
- [149] WORLD RESOURCES (1994–95). A Report by the World Resources Institute. Oxford University Press 1994.
- [150] ZOBRIST, J., BÜHRER, H., DAVIS, J.S. (1990): Zeitliche Entwicklung des Stickstoffs in den Schweizerischen Gewässern. EAWAG-News 30, 14–18.

