

Die Produktion von Algen im Bielersee

Objekttyp: **Chapter**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern**

Band (Jahr): **57 (2000)**

PDF erstellt am: **14.08.2024**

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Als wir unsere Untersuchungen aufnahmen, war gemäss Literaturangaben die Präzision der O₂-Methode bestenfalls 0,05 mg/l O₂. 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 O₂-Messung wesentlich zu verbessern. Mit diesem Gerät wird der Titrationsendpunkt der O₂-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 O₂ 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 O₂ erniedrigt. Die Präzision der O₂-Methode zur Messung der Algenproduktion wurde so 5mal erhöht. Die O₂-Methode wurde damit konkurrenzfähig zur ¹⁴C-Methode [96, 129]. In der Folge wurde die O₂-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 m² 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./m², 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 Dunkelflaschen 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].

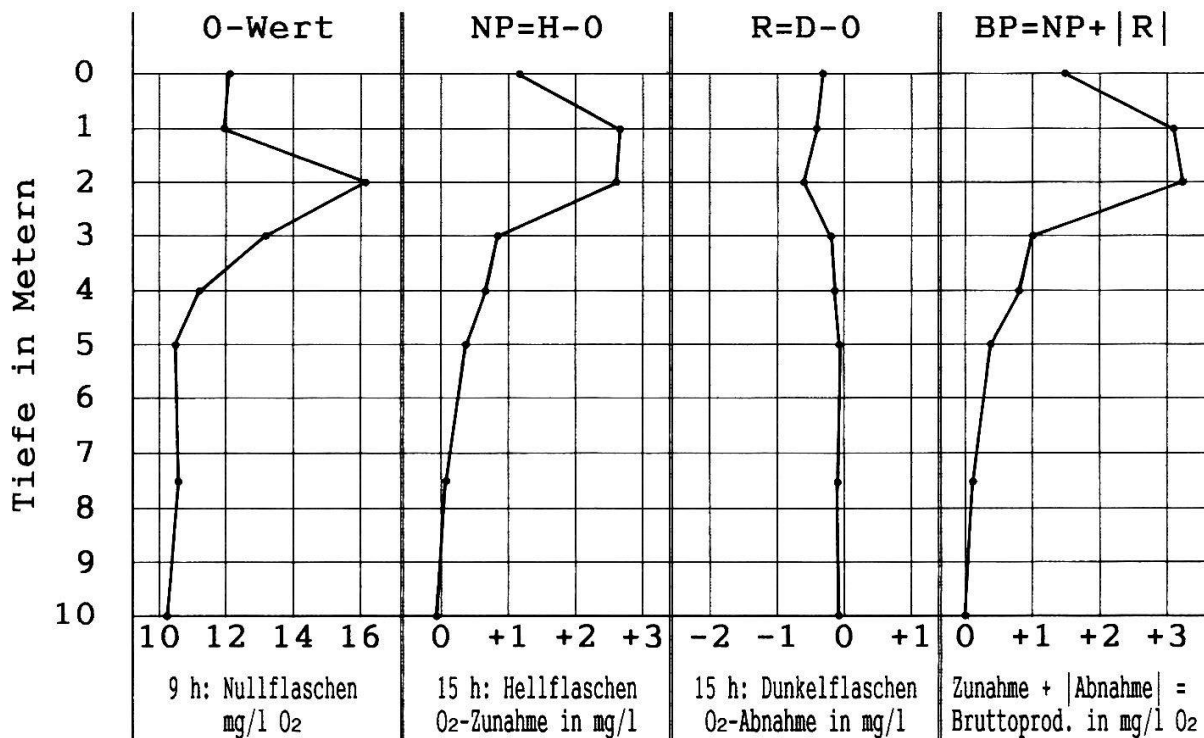


Abbildung 25: Ergebnis eines Hell-Dunkel-Flaschen-Versuchs vom 25.7.1978. Nach [8].

O-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 O₂-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 O₂ in 3 und 2 m Tiefe hoch. Sie ist an der Wasseroberfläche infolge Lichthemmung mit 1,5 mg/l O₂ 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 m² bis in die Kompensationstiefe

Nach Berechnung der Kompensationstiefe K lassen sich geometrisch die O₂-Konzentrationen bei K berechnen aus den Werten darüber und darunter. Die Masseinheit mg/l O₂ 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 O₂-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

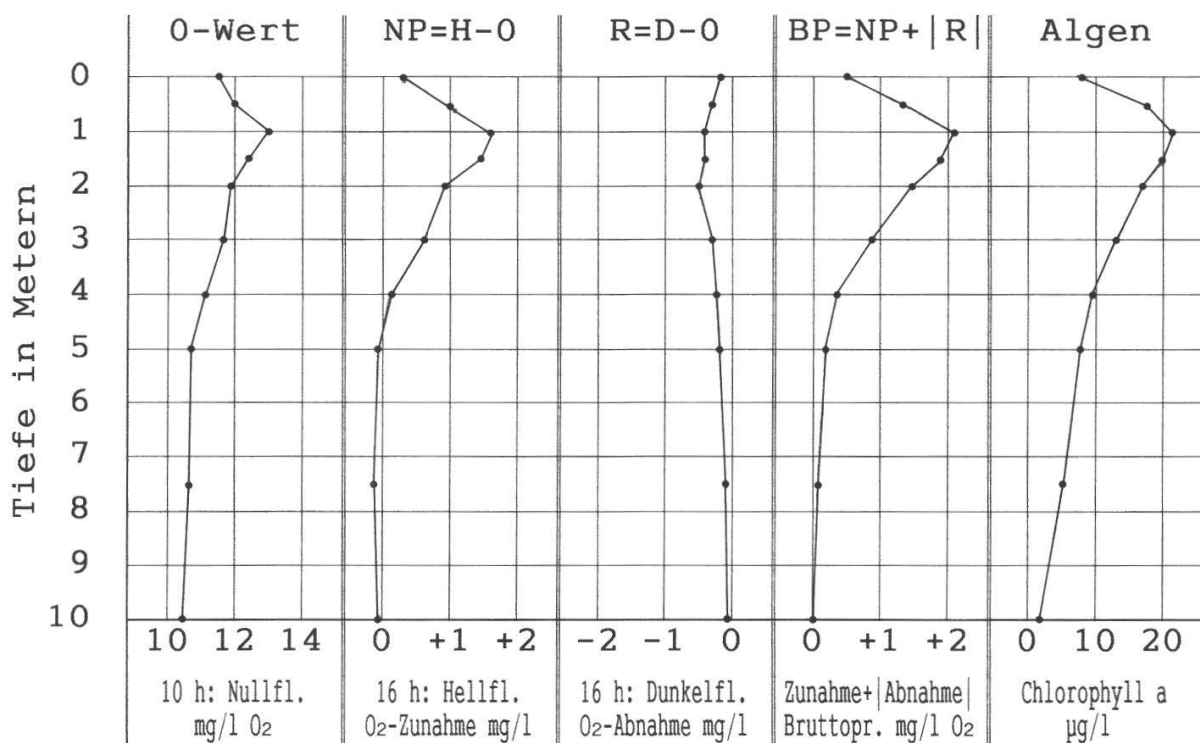


Abbildung 26: Ergebnis eines Produktionsversuchs vom 4.6.1985 mit dichterem Tiefenraster und den Chlorophyllkonzentrationen in allen Tiefen. Nach [54]. Die Chlorophyllwerte als Indikatoren der Algendichte und -produktion haben ähnlichen Verlauf wie NP und BP.

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

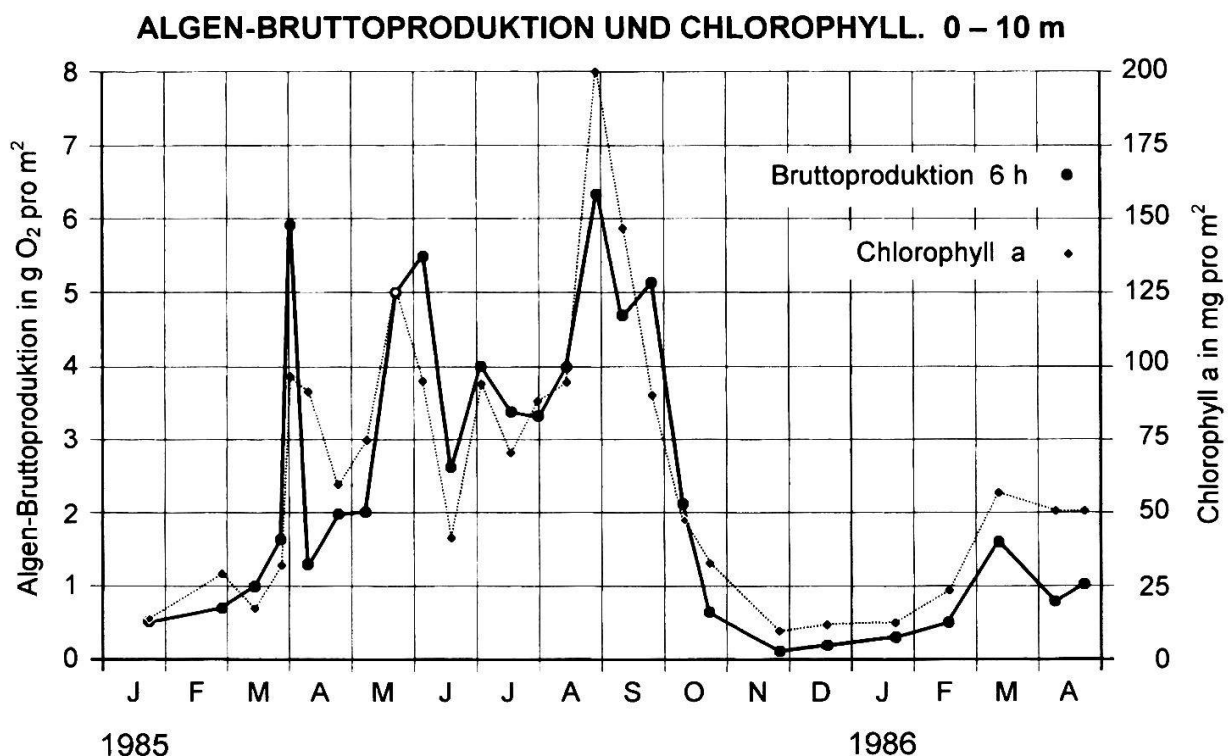


Abbildung 27: Der Jahresverlauf der während je 6 Stunden gemessenen Bruttoproduktion für 1985/86: Erste starke, nur vorübergehende Zunahme der Produktion schon Ende März/Anfang April, mit drastischer Abnahme im April – erneute Zunahme bis Anfang Juni – Zusammenbruch Mitte Juni («Juniloch» = Klarwasserstadium) – 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 O₂-Konzentration, die Temperatur und die Intensität des Unterwasserlichtes registriert. Aus den stündlich gemessenen O₂-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 m² 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-

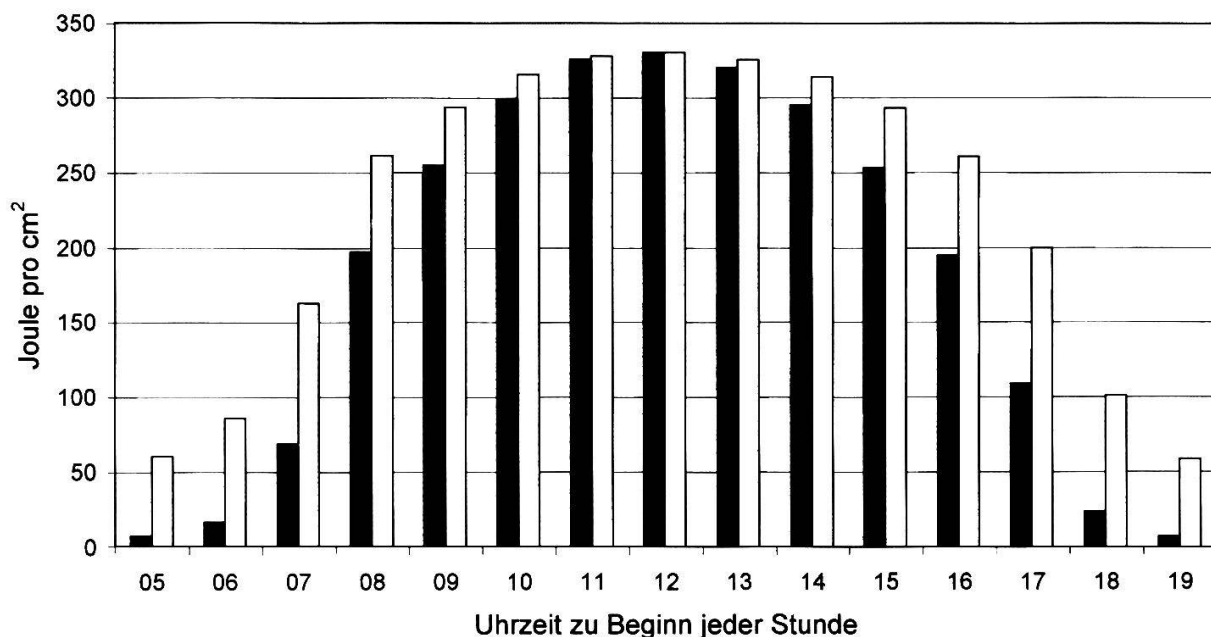


Abbildung 28: Die während 6 Stunden gemessenen Produktionswerte werden nach [7] auf den ganzen Tag extrapoliert mit Hilfe der mit 0.45 potenzierten stündlichen Einstrahlungswerte ($E^{0.45}$). Damit werden die Tagesrandstunden, an welchen das Licht besser genutzt wird, stärker gewichtet (weisse Säulen). 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 Bruttproduktion 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-Bruttproduktion (BP_d) bestmöglich durch Multiplikation mit 3.836, das Ergebnis eines statistischen Optimierungsverfahrens. Für die Bruttproduktion eines jeden vollen Tages im Jahr (BP_d) gilt somit:

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

Die Jahresbruttproduktion 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 Bruttproduktion 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-Bruttproduktion (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

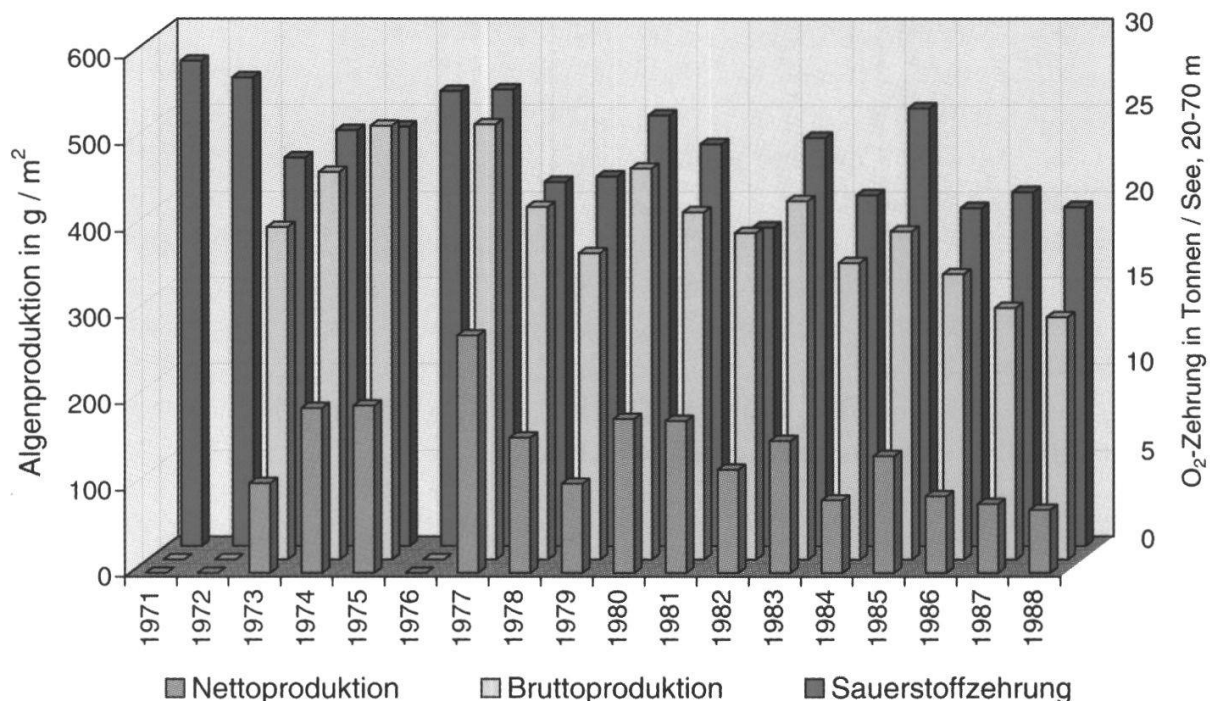


Abbildung 29: Die jährliche Nettoproduktion der Lebensgemeinschaft (grün) und die Bruttoproduktion der Algen (gelb) haben von 1973 bis 1988 leicht abgenommen, aber nicht entsprechend dem Phosphor (vgl. Abb. 21). Auch die O₂-Zehrung zwischen 20 und 70 m (rot) nahm nur wenig ab. Zwischen Produktion und 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	1 340
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