

Internationale Gewässerschutzkommission für den Bodensee

Bericht Nr. 21

DIE LANGJÄHRIGE ENTWICKLUNG DES PHYTOPLANKTONS
IM BODENSEE (1963 - 1973)

TEIL 1

UNTERSEE

Bearbeiter: H.R. BÜRGI

- 1977 -

Vorwort

Die im vorliegenden Bericht ausgewerteten Untersuchungen wurden im Auftrag der Internationalen Gewässerschutzkommission für den Bodensee (IGKB) ausgeführt.

An den Arbeiten waren beteiligt:

Bei der Probenahme, Artenbestimmung und Individuenauszählung

- Für die Station Berlingen (1963-1973) die Eidg. Anstalt für Wasserversorgung, Abwasserreinigung und Gewässerschutz der Eidg. Technischen Hochschule (EAWAG) mit Frau Dr. M. Bosli-Pavoni und Frau P. Weber.
- Für die Stationen Rheinsee, Zellersee, Gnadensee (1969-1973) das Institut für Seenforschung und Fischereiwesen, Standort Reichenau, Abteilung V der Landesstelle für Umweltschutz (LFU), Baden-Württemberg*), mit Herrn Dr. R. Schroeder, Frau H. Schroeder, Frau Ch. Müller-Deggelmann und Herrn Dr. Chr. Zimmermann.

Bei der Datenverarbeitung die EAWAG mit

Herrn Dipl. sc. nat. H. Bühler (EDV-Programme) und
Herrn Dr. H.R. Bürgi.

Die Berichterstattung oblag Herrn Dr. H.R. Bürgi.

*) ehem. Landesstelle für Gewässerkunde und wasserwirtschaftliche Planung, Untersuchungsstelle Bodensee, Insel Reichenau.

Inhalt	Seite
Vorwort	2
1. Einleitung	5
2. Material und Methoden	5
3. Resultate Rheinsee (Station Berlingen)	6
3.1. Bei der Zählung erfasste Phytoplankter und ihre Biomasse- bzw. Voluminawerte	6
3.2. Die Periodizität der Algenentwicklung	9
3.3. Die quantitativen Veränderungen der Phytoplankton-Biozönosen	22
3.4. Die Periodizität der Protozoen	29
3.5. Die zeitliche Entwicklung der Algen-Biomasse	29
4. Die Phytoplanktonentwicklung im Zellersee und Gnadensee von 1969 bis 1973	33
5. Die Beeinflussung des Phytoplanktons durch Zooplankton ("grazing")	34
6. Zusammenfassung	40
7. Literatur	41

1. Einleitung

Im Rahmen der chemisch-planktologischen Ueberwachungsuntersuchungen der Internationalen Gewässerschutzkommission für den Bodensee wurden von 1963 bis 1973 im Rheinsee vor Berlingen (Seemitte) in einer nahezu lückenlosen monatlichen Serie Phytoplankton-Proben erhoben. Diese Arbeiten (Probenahmen und Analysen) wurden durch die Eidg. Anstalt für Wasserversorgung, Abwasserreinigung und Gewässerschutz (EAWAG) ausgeführt. Ergänzende Daten aus dem gleichen Seebecken sowie vom Zeller- und Gnadensee wurden in den Jahren 1969-73 durch das Institut für Seenforschung und Fischereiwesen, Standort Reichenau, erarbeitet.

Zusammen mit Berichten über die Entwicklung des Planktons im Ober- und Untersee [5, 6] ist der vorliegende Bericht ein Teil eines grösseren Gesamtberichtes der IGKB über die langjährige Entwicklung des Bodesees. Da die planktische Algenentwicklung — in einem zwar relativ groben Raster — seit 1920 im Obersee bzw. 1928 im Untersee belegt ist, und die Untersuchungsmethoden sich nur unwesentlich geändert haben, stellen diese biologischen Daten neben Sichttiefenmessungen und einfachen chemischen Analysen (pH, Härte, O₂) die einzigen Parameter dar, welche vergleichbare Aussagen über die langjährige Entwicklung zulassen.

Aber auch heute, selbst ohne diese einzigartige langjährige Dokumentation, ist die Planktonanalyse als Mittel der Quantifizierung der Eutrophierung und ihrer Folgeerscheinungen von grosser Bedeutung. Als Beispiel seien lediglich die Wasserwerke erwähnt, deren Betriebsaufwand mit der Algendichte wächst, und der Tourismus, der auf eine ästhetisch ansprechende, algen- und planktonarme Litoralzone angewiesen ist.

2. Material und Methoden

An der Station Berlingen, welche mit der gleichnamigen Untersuchungsstation früherer Mess-Serien identisch ist [1], wurden aus 0, 5, 10, 15, 20, 30, 40 und 44 Metern (= Grund) Tiefe Proben erhoben und gewichtet zu vier Stufenproben (0-10 m, 10-20 m, 20-30 m, 30-40 m) vereinigt.

Im Rheinsee, Zellersee und Gnadensee wurde in z.T. wöchentlichen Intervallen aus mehreren horizontal gestreuten summierenden Schöpfproben von je 0-10 m eine Zählprobe gemischt. Dem spezifischen Charakter des Rheinsees, der durch starke, vom Rhein induzierte Strömungen geprägt ist [23], wird diese Art der Probe-ahme eher gerecht. Aus technischen Gründen konnte diese Methode aber bei den Erhebungen der EAWAG nicht verwendet werden. Für die Planktonzählung wurden die Proben mit Lugol'scher Lösung fixiert. In Röhrenverbundkammern sedimentierten die Algen während 48 Stunden ab und wurden anschliessend im umgekehrten Mikroskop nach UTERMOEHL [25] gezählt. Wo die Algendichte es erlaubte, wurden von jeder Zähl-einheit ca. 200 Zellen oder Kolonien erfasst, wodurch der statistische Zählfehler auf ca. $\pm 10\%$ beschränkt werden konnte (UEHLINGER [24]). Wo die systematischen Merkmale mehrerer Arten eine schnelle Unterscheidung nicht zuliesse, wurde die Gattung als Zähl-einheit gewählt.

Die Umrechnung auf Biomasse-Frischgewicht erfolgte mit dem Computer anhand der gemessenen mittleren Zellvolumina (siehe Tabelle 1). Zellhüllen ohne Protoplasma wurden nicht berücksichtigt. Das spezifische Gewicht der Algen wurde als 1.0000 angenommen.

3. Resultate Rheinsee (Station Berlingen)

3.1. Bei der Zählung erfasste Phytoplankter und ihre Biomasse bzw. Volumina-Werte:

Die Liste in Tabelle 1 basiert auf den Zählungen im Umkehrmikroskop. Da sich viele zarte Formen durch die Fixierung mit Lugol'scher Lösung verändern, im Extremfall bis zur Auflösung der Zelle, kann eine vollständige Artenliste nicht gegeben werden. Trotzdem lässt die Veränderung der Planktonzusammensetzung im Laufe der Untersuchungsperiode Rückschlüsse auf eine Änderung der Umweltparameter zu.

Mehrere Arbeiten belegen die Phytoplanktonentwicklung im Obersee und Gnadensee seit 1920 bzw. 1928. GRIM (1955 [8]) und LEHN (1973, 1975 [15, 16]) gingen der Frage nach, wie sich die Eutrophierung auf die quantitative Zusammensetzung des Planktons auswirkte, während MÜLLER [19] mit seiner Bestandaufnahme im Vergleich mit den 50 Jahre zurückliegenden Arbeiten von AUERBACH et al. die qualitative Änderung des Artenspektrums [3, 4] aufzeigt. Vom Rheinsee liegen keine eingehenderen Listen vor; hier dürfte der Artenreichtum des Obersees infolge des strömungsbedingten Wasseraustausches der Unterseebecken zusätzlich durch viele (z.T. tychoplanktische) Arten des Zellersees ergänzt sein. Die wahre Zahl der Algentaxa in diesem Teil des Untersees dürfte somit die aus den Jahren 1964/65 datierende Zahl von 276 Arten [19] übersteigen. Die Tabelle 1 darf in diesem Zusammenhang nicht als Vergleichsbasis benützt werden, denn die für die praktischen Bedürfnisse der Zählung zusammengestellte Liste ist unvollständig und führt die selteneren Arten nicht. Als wichtige Ergänzungen gegenüber dem Algenkatalog der Jahre 1964/65 im Obersee seien einige Arten bzw. Sammelarten genannt, die schon seit Jahren zum festen Bestandteil des pflanzlichen Planktons gehören:

Zunächst fällt auf, dass die schon bei AUERBACH et al. [3] (vermutlich aus methodischen Gründen: Zentrifugen-Anreicherung) unberücksichtigt oder unentdeckt gebliebenen Cryptophyceen auch von MÜLLER [19] nicht speziell bearbeitet werden. Neben den Sammelarten *Cryptomonas erosa* und *C. ovata* finden sich möglicherweise noch weitere Spezies der gleichen Gattung regelmässig im Plankton. *Rhodomonas* ist mit den beiden Arten *lens* und *lacustris* ebenfalls seit langem im Plankton, und schliesslich wurde die farblose Cryptophycee *Katablepharis ovalis* wiederholt beobachtet. Die Liste ist sodann durch die Chrysophyceen *Pseudopedinella erkensis* und *Erkenia subaequiciliata*, zwei wichtige Angehörige des Nannoplanktons, zu ergänzen. Unsicher bleibt das Vorkommen der Dinophycee *Gymnodinium lantzschii* und der Kieselalge *Synedra berolinensis*, welche als sternförmige Kolonie auftrat.

Tabelle 1 Bei der Zählung erfasste Phytoplankter und mittlere Volumina [μm^3 /Zelle]
 sp: unbestimmte Spezies
 spp: mehrere Spezies der gleichen Gattung

1 STAMM CYANOPHYTA

Klasse Cyanophyceae

<i>Anabaena flos-aquae</i>	75	<i>Merismopedia</i>	50
<i>Anabaena planctonica</i>	750	<i>Microcystis</i>	30
<i>Aphanizomenon fl.-aquae</i>	100	<i>Oscillatoria obliquae-acuminata</i>	5
<i>Aphanocapsa/Aphanothece</i>	10	<i>Pseudoanabaena catenata</i>	5
<i>Coelosphaerium</i> spp.	20	Diverse Cyanophyceen	10/900

2 STAMM CHROMOPHYTA

Klasse Chrysophyceae

<i>Bitrichia chodatii</i>	250	<i>Mallomonas akrokomos</i>	400
<i>Dinobryon divergens</i>	800	<i>Pseudopedinella erkensis</i>	550
<i>Dinobryon sociale</i>	800	Diverse Chrysophyceen	50/250
<i>Dinobryon</i> spp.	800		
<i>Erkenia subaequiciliata</i>	40		
<i>Kephyrion</i> spp.	50		
<i>Heterochromonas</i> sp.	500		

Klasse Bacillariophyceae

<i>Asterionella formosa</i>	400	<i>Nitzschia acicularis</i>	150
<i>Cyclotella</i> spp.	200	<i>Stephanodiscus alpinus</i>	2000
<i>Diatoma elongatum</i>	800	<i>St. astrea</i>	10000
<i>Fragilaria crotonensis</i>	800	<i>St. hantzschii</i>	70
<i>Melosira islandica helv.</i>	8000	<i>Synedra acus var.</i>	2500
<i>Melosira granulata</i>	400	<i>Synedra</i> sp. (Klein)	200
<i>Melosira</i> spp.	1000	<i>Synedra berlinensis</i>	200
<i>Tabellaria fenestrata</i>	1500	Diverse Diatomeen	1000

Klasse Dinophyceae

<i>Ceratium hirundinella</i>	60000	<i>Peridinium</i> spp.	5000
<i>Gymnodinium helveticum</i>	10000	Cysten von Dinophyceen	10000
<i>Gymnodinium lantzschii</i>	800	Diverse Dinophyceen	5000
<i>Peridinium cinctum/willei</i>	20000		

Tabelle 1 (Fortsetzung)

3 STAMM CHLOROPHYTA

Klasse Chlorophyceae

<i>Ankistrodesmus</i> spp.	200	<i>Pandorina/Eudorina</i>	300
<i>Botryococcus</i> spp.	300	<i>Pediastrum</i> spp.	400
<i>Carteria</i> sp.	1100	<i>Phacotus</i> spp.	50
<i>Characium</i> spp.	50	<i>Pseudosphaerocystis lac.</i>	
<i>Chlamydomonas</i> spp.	1100	(Syn. <i>Gemelllicystis</i>)	300
<i>Chodatella</i> spp.	400	<i>Scenedesmus</i> spp.	250
<i>Coelastrum</i> spp.	150	<i>Selenastrum minutum</i>	50
<i>Dictyosphaerium</i> spp.	300	<i>Sphaerocystis</i> (Syn. <i>Gloeo-</i>	
<i>Elakatothrix gelatinosa</i>	120	<i>cystis</i>) <i>schroeteri</i>	300
<i>Kirchneriella</i> spp.	75	<i>Tetraedron minimum</i>	50
<i>Micractinium</i> spp.	70	<i>Ulothrix</i> spp.	150
<i>Nephrocytium</i> spp.	200	Div. Chlorophyceen	250
<i>Oocystis</i> spp.	150		

Klasse Conjugatophyceae

<i>Closterium</i> spp.	2900	<i>Staurastrum</i> spp.	10000
<i>Cosmarium</i> spp.	1300	Div. Conjugaten	1000
<i>Mougeotia</i> spp.	600		

4 STAMM FLAGELLATAE

Klasse Cryptophyceae

<i>Cryptomonas</i> spp.	2100	<i>Rhodomonas lacustris/</i>	
<i>Katablepharis ovalis</i>	300	+ <i>Rh. lens</i>	200
Diverse Cryptophyceae	300		

Diverse Formen

Div. sing. Flagellaten	110		
<i>Salpingoeca</i> sp.	150		
μ-Algen	5		

3.2. Die Periodizität der Algenentwicklung (Abb. 1 bis 33)

Algen, besonders die planktisch lebenden Formen, schwanken in Zusammensetzung und Verteilung und bilden keine typischen Gesellschaften. Dies beruht auf der fehlenden Ortsgebundenheit und der grossen Formenvielfalt der Schwebeflora, die freiwerdende ökologische Nischen niemals unausgenützt lässt.

Die fehlende Anpassungsfähigkeit vieler Algen führt bei wechselnden Umweltsbedingungen zu Veränderungen der Planktonbiozönose.

Ueber die Wachstumsbedingungen der Algen ist noch wenig bekannt, doch zeigen Beobachtungen über mehrere Jahre, dass sich gewisse Arten dann besonders stark vermehren, wenn ihre spezifischen Ansprüche an die Umwelt erfüllt sind. Als wesentliche Faktoren spielen die jeweilige Nährstofflage, pH, Licht- und Temperaturschichtung und damit zusammenhängend vertikale Stofftransporte eine Rolle. Dadurch ist immerhin das Auftreten einiger Arten voraussehbar.

Aufgrund mehrjähriger Planktonzählungen hat AUERBACH et al. [3] einen Planktonkalender für 10 Planktonarten aufgestellt, der für einige davon noch heute gültig ist. Der Vergleich mehrerer Stationen im Jahresverlauf zeigt nur dort Uebereinstimmung der Planktonentwicklung, wo gleichzeitig auch andere Faktoren gleichsinnig verlaufen [5]. Aufgrund der Konstanz der Periodizität einer Alge können daher mögliche Faktoren für die Algenentwicklung ausgeschlossen werden: Nach AUERBACH et al. [4] meiden *Asterionella* und *Fragilaria* wärmeres Wasser (über 15°C). Heute haben aber beide Gattungen ausgedehnte Maxima im Hochsommer. Da die Temperatur langfristig gesehen nicht stark variiert, kann sie primär die Verschiebung von Algenmaxima in andere Jahreszeiten nicht erklären. Gemeinsam mit andern, variablen Faktoren kann aber die Temperatur trotzdem als sehr wichtiger Regulator betrachtet werden: Jahreszyklisch temperaturabhängig sind z.B.:

- die Populationsdynamik der Zooplankter und damit verbunden deren Frassleistung.
- Die Sedimentationsgeschwindigkeit der Algen infolge temperaturabhängiger Viskosität des Wassers.
- Die Nährstoffnachlieferung über vertikale Wasserbewegungen, die durch Temperaturschichtung beeinflusst ist.
- Die Primärproduktion.

Es ist gefährlich, aufgrund kurzfristiger Beobachtungen (1-2 Jahre) allgemeingültige Gesetzmässigkeiten zu formulieren. Die unten angeführten Gruppen a bis c der Algenentwicklungen sind Zusammenstellungen, die sich aus der Beobachtung der 11-jährigen Planktonentwicklung ergeben.

Um die langfristige Entwicklung besser überblicken zu können, wurde der zeitliche Verlauf der Biomasse der wichtigsten Arten sowie systematischer Gruppen in Form von Raster-Matrices graphisch verarbeitet. In diesen Diagrammen ist die Biomasse-Summe in der von der Oberfläche bis zum Seegrund reichenden Wassersäule von 1 m² Querschnitt im Zeitablauf aufgetragen. Jede Zeile der Abbildungen 1 bis 34 umfasst ein Jahr. Der Biomassewert wird mit abgestuften Helligkeiten der verwendeten Raster dargestellt (siehe Legende S.10). Jede Stufe umfasst eine halbe Zehnerpotenz. Der Massstab der Einzelarten (Abb. 1 bis 22) ist gegenüber dem Massstab der Gruppen (Abb. 23 bis 34) mit höheren Biomassewerten um den Faktor 10 verschoben.

Das Bild der Raster-Matrices wechselt für zahlreiche Algen:

- a) strenge, stabile Periodizität (Abb. 1; 12; 14; 16; 18; 19; 22)
- b) Verschiebung der Wachstumsspitzen in andere Jahreszeiten
Verschiebung nach vorne (Abb. 8; 20; 21)
Verschiebung nach hinten (Abb. 7; 10; 17)
- c) Wachstumsoptima unregelmässig verteilt (Abb. 2; 3; 4; 5; 6; 9; 11; 13; 15).

Die Gruppe a reagiert auf die im Berichtszeitraum noch fortschreitende Phosphoranreicherung nur mit Intensitätsveränderung der Optima, ohne sichtbare Verschiebung der bevorzugten Jahreszeit. Zunahme der Wachstumsspitzen im Laufe der Untersuchungsperiode 1963/1973 sind bei *Anabaena* (Abb. 1); *Gymnodinium* (Abb. 14); *Oocystis* (Abb. 16) und *Mougeotia* (Abb. 19) erkennbar. Die bevorzugten Jahreszeiten der Algen in Gruppe b werden durch Veränderungen auf der Nährstoffbasis geringfügig um 1 bis 3 Monate verschoben, wobei durch gegenseitige Beeinflussung Verschiebungen nach vorne wie nach hinten resultieren. Die restlichen Algen (Gruppe c) zeigen einen sehr dynamischen Jahresverlauf und teilweise erhebliche Unterschiede von Jahr zu Jahr. Diese letzte Gruppe enthält offenbar auch die meisten "Problemalgen", welche – weitgehend unabhängig von der Jahreszeit – jede Gelegenheit im ökologischen Gefüge ausnützen können, sich zu vermehren. Von den nicht dargestellten Algenarten gehören *Scenedesmus*, *Tabellaria*, *Closterium*, *Microcystis* u.a. zu dieser Gruppe. Viele dieser Algen erregten durch ihr plötzliches Erscheinen oder Verschwinden das Interesse der Fachwelt, doch sind bis heute die entsprechenden Ursachen und die Oekologie dieser Organismen schlecht bekannt geblieben [14]. In vielen Fällen wird die zunehmende Eutrophierung für das Erscheinen einer sich massenhaft vermehrenden Alge verantwortlich gemacht [12]. In der Geschichte eines Sees sind Massenentfaltungen einzelner Algenarten immer erste Anzeichen dafür, dass sich der Stoffhaushalt des Gewässers verändert. Durch die Konkurrenz neuer Algenspezies werden natürlich andere Arten verdrängt. So steht dem Vordringen von *Stephanodiscus* (1965), von *Erkenia* (1969) und *Aphanizomenon* (mit Wasserblüten im Jahre 1971/72) der Rückgang von *Melosira* und *Peridinium* entgegen. In der Berichtsperiode konnten mehrere Massenentfaltungen beobachtet werden. In der Algensukzession stehen die Wasserblüten von *Aphanizomenon* und das Vordringen des *Stephanodiscus*, der die erste Phase des Frühjahreswachstums dominiert, als besonders markante Punkte hervor. Aber auch *Erkenia* erscheint, nach einem kurzen Auftreten im Jahre 1965, ab 1969 regelmässig in höheren Zelldichten. Auch die nicht invasionsartig auftretenden Algen sind zu beachten: so erscheinen einige Chlorophyten zwar schon seit vielen Jahren, aber in immer steigenden Zelldichten (*Mougeotia*, *Dictyosphaerium*, *Pediastrum*, *Staurastrum*) und beherrschen das Planktonbild zuweilen im Sommer.

Die Aenderung der Algenzusammensetzung bleibt nicht ohne Folgen für das Zooplankton (EINSLE [6]), welches sich stets ändernde Nahrungsbedingungen vorfindet.

Aus den Diagrammen ist ferner gut ersichtlich, dass jede Massenentfaltung einer Algenart erst nach einer mehrjährigen Vorbereitungszeit eintrat; ihr erstes Auftreten liegt entsprechend weit zurück. So wurde *Aphanizomenon* erstmals 1965 im Plankton festgestellt. Ihre Entfaltungsmaxima, gekrönt durch auffällige Wasserblüten, traten aber erst nach 1969, besonders 1971/72 ein. Zum anscheinend plötzlichen Auftreten von *Stephanodiscus hantzschii* (Abb. 7) ist zu bemerken, dass diese Form anfänglich mit der damals noch häufigeren *Cyclotella* verwechselt bzw. in ein und derselben Zählkategorie zusammengefasst wurde (siehe Abb. 26 zentrische Diatomeen).

LEGENDE für die Darstellung der einzelnen Arten (Abb.1-22)

Rasterstufen der Biomasse (g Nassgewicht / m²)

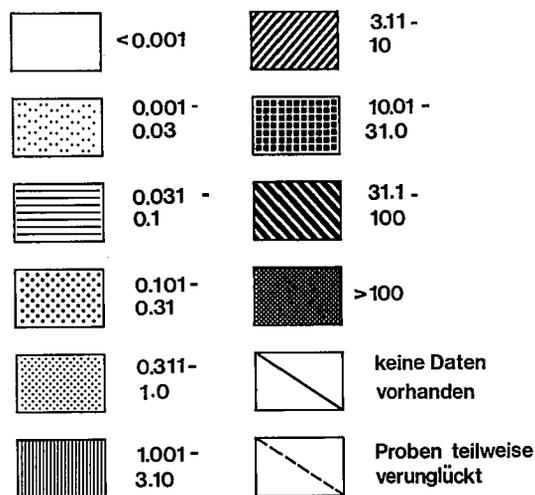


Abb. 5
BIOMASSE von Mallomonas

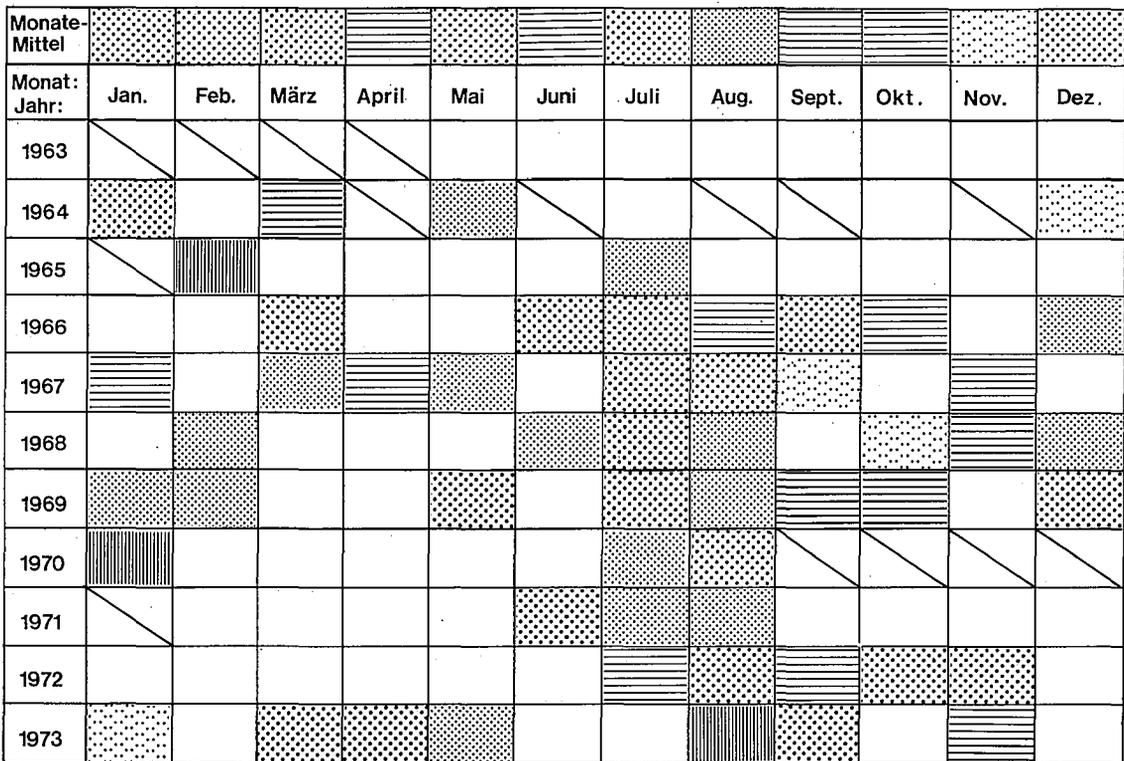


Abb. 6
BIOMASSE von Melosira

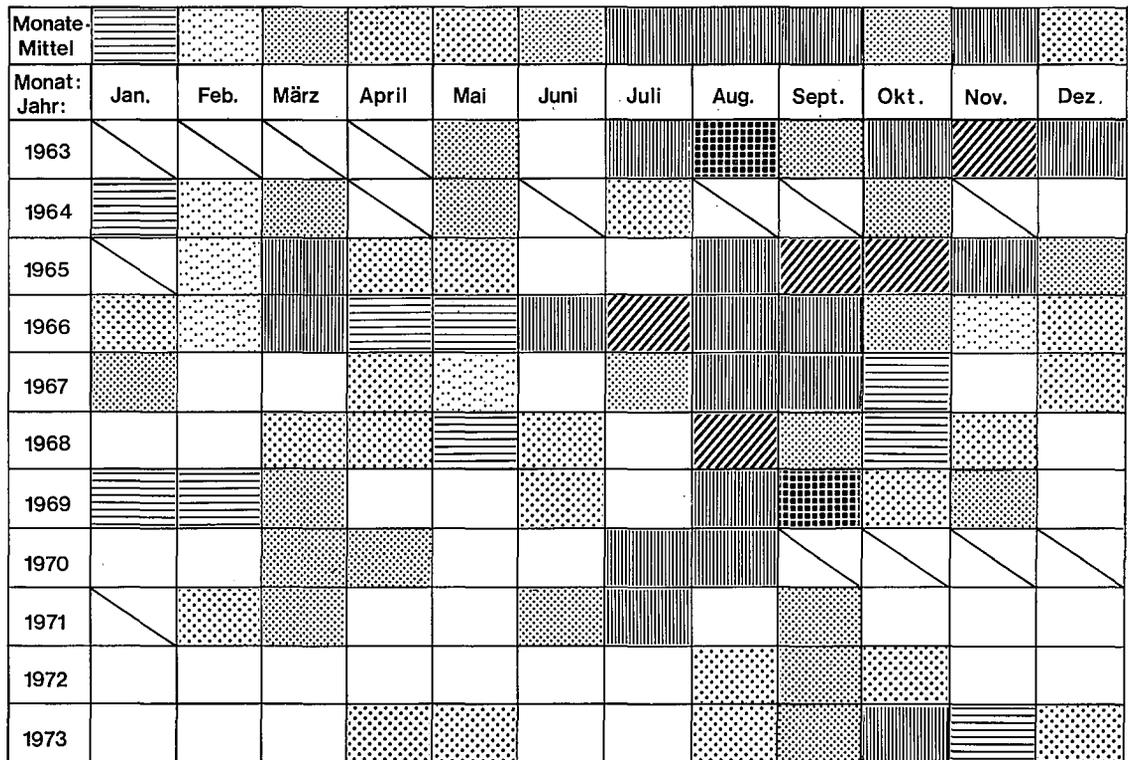


Abb.11
BIOMASSE von Nitzschia

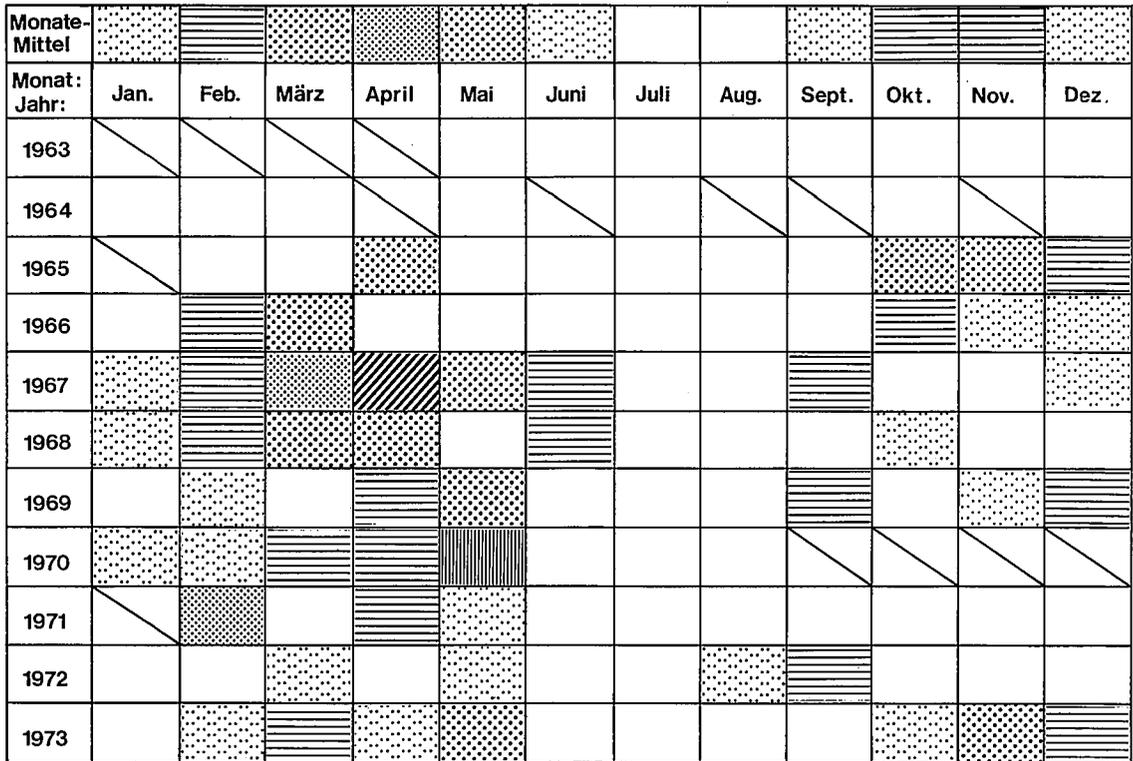


Abb.12
BIOMASSE von Ceratium

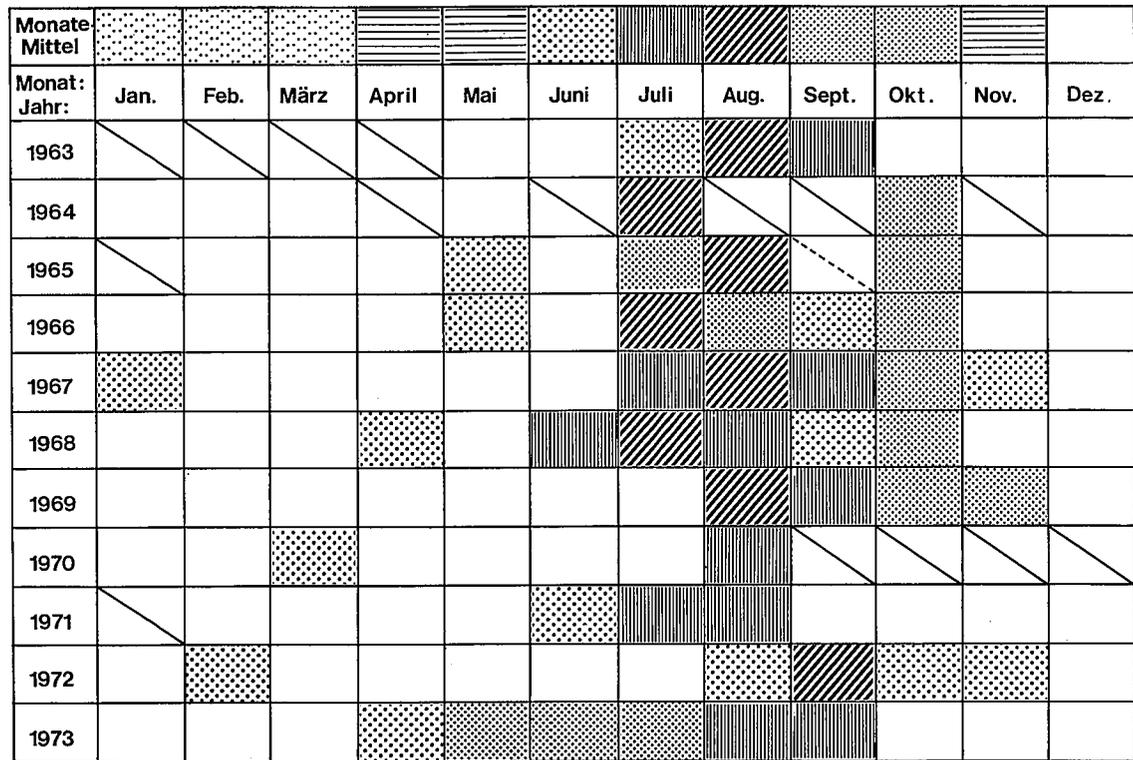


Abb. 15
BIOMASSE von Dictyosphaerium

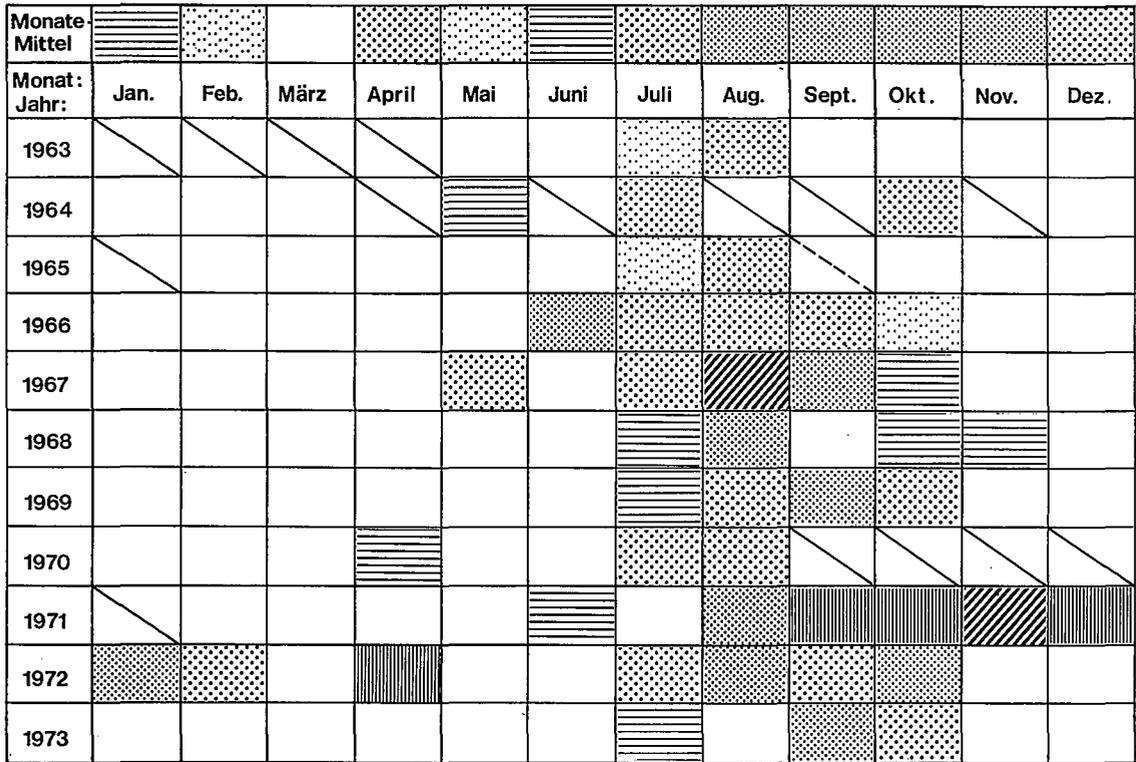


Abb. 16
BIOMASSE von Oocystis

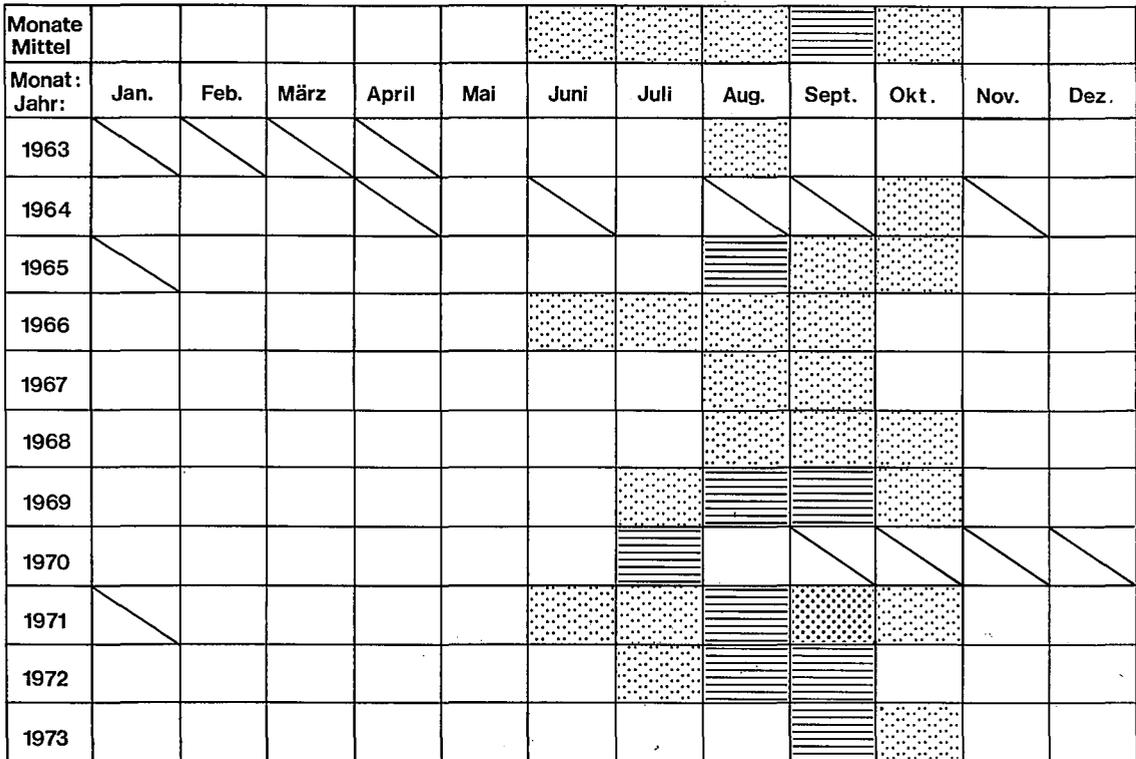


Abb. 17
BIOMASSE von *Pediastrum*

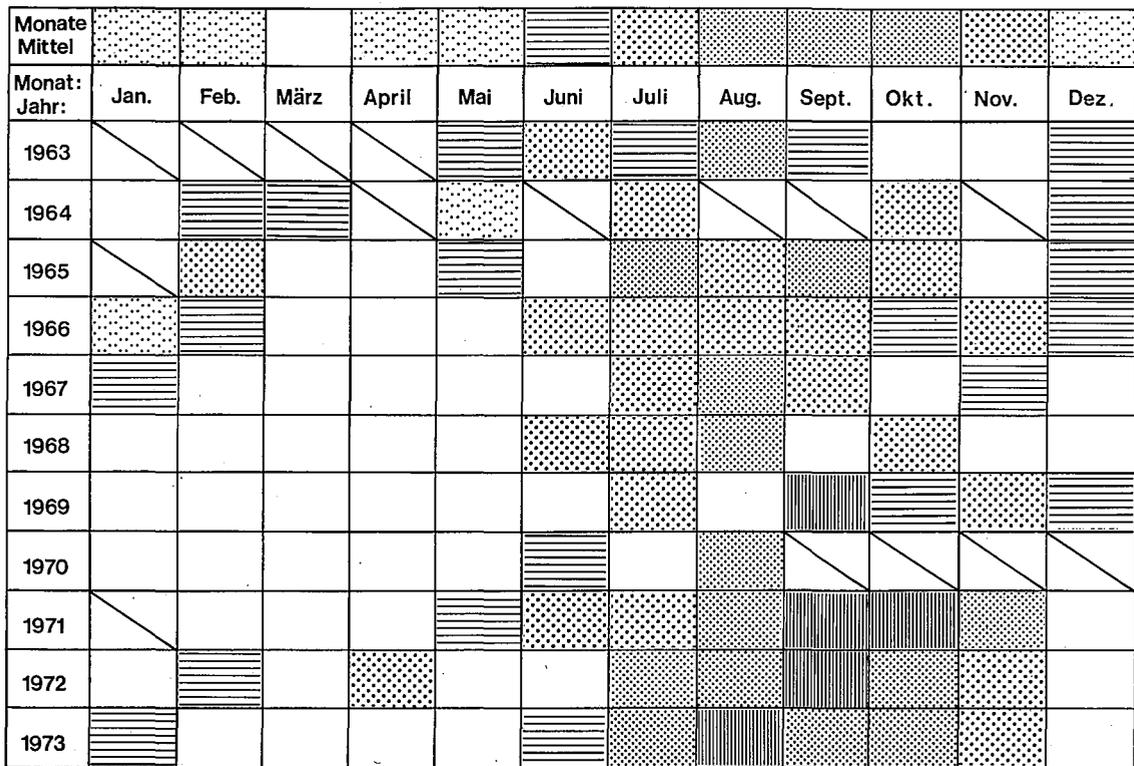


Abb. 18
BIOMASSE von *Phacotus*

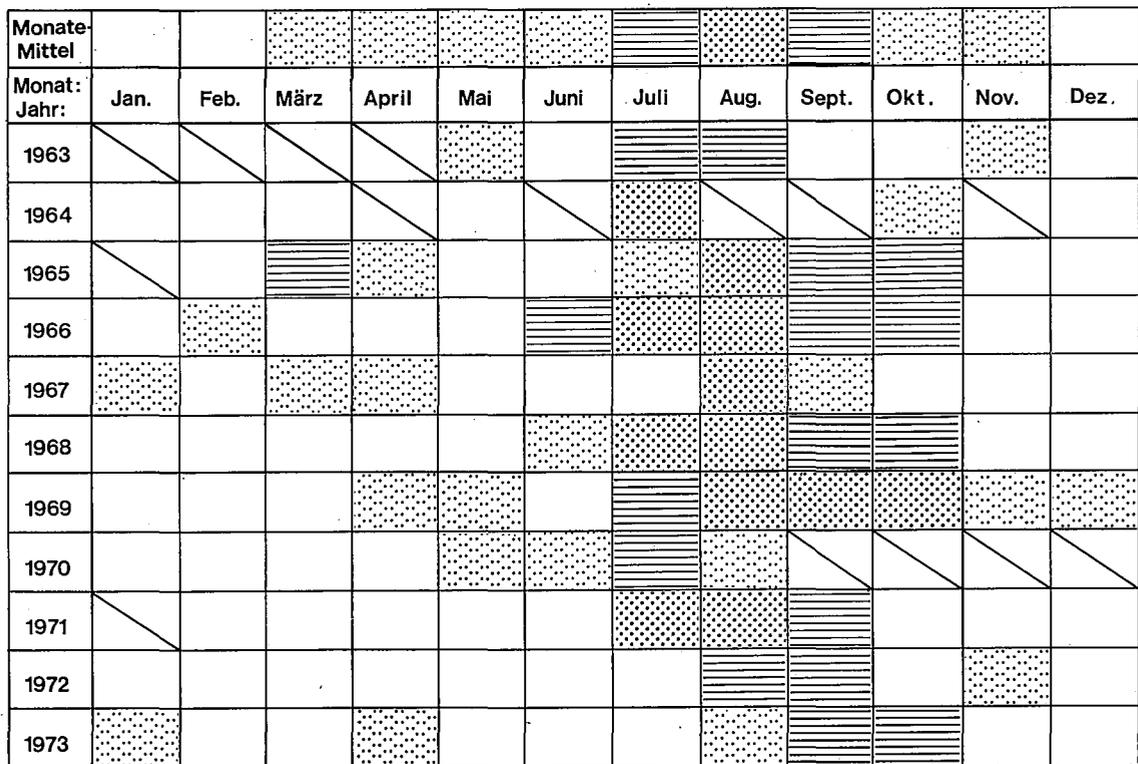


Abb. 21
BIOMASSE von *Cryptomonas*

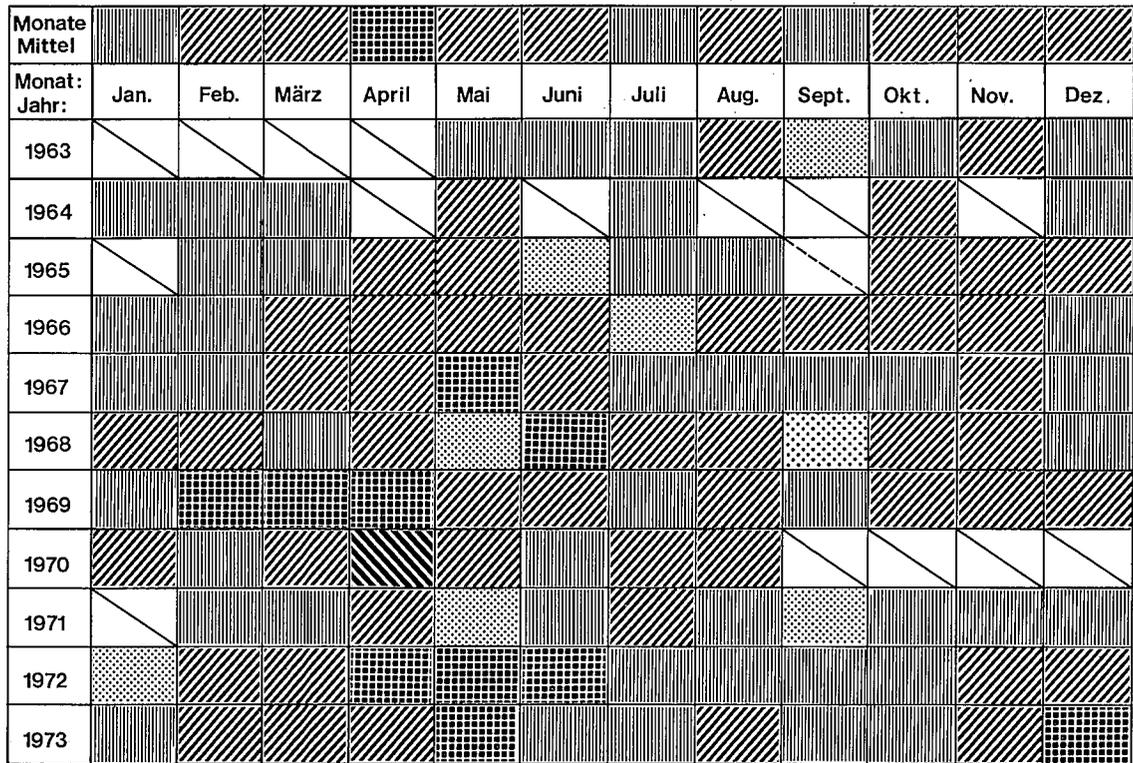
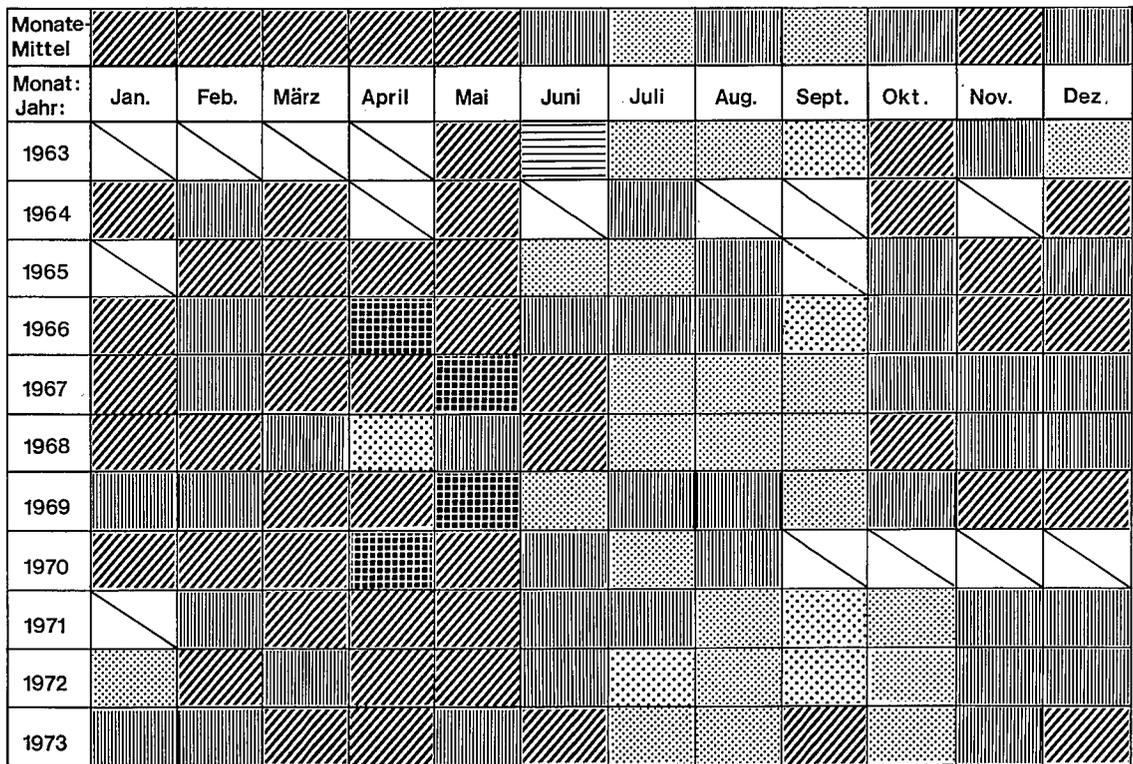


Abb. 22
BIOMASSE von *Rhodomonas*



3.3. Die quantitativen Veränderungen der Phytoplankton-Biozöosen

Die Veränderungen, welche die quantitativ bedeutendsten Plankter ausführen (Abb. 1 bis 22), prägen im wesentlichen auch die zusammenfassenden Darstellungen der systematischen Gruppen (Abb. 23 bis 32). So gestaltet der Verlauf der *Aphanizomenon*-Entfaltung weitgehend das Bild der gesamten Cyanophyceen (Abb. 23). *Asterionella*, *Fragilaria* und *Stephanodiscus* zeichnen als wichtigste Biomasse-Bildner die Diatomeen-Matrix (Abb. 27).

Die Chlorophyten dominieren in der Zeit des warmen Epilimnions (Juni bis Oktober), kommen aber in jüngster Vergangenheit auch im Winter und Frühjahr mit grösseren Biomasse-Werten zur Geltung. Keine besondere Dynamik kennzeichnet das Vorkommen der Dinophyceen (Abb. 28). Erwähnenswert ist der Rückgang der "Diversen Phytoplanktonformen" (Abb. 32), zu denen nicht bestimmte Phytoflagellaten, Zooflagellaten und μ -Algen gehören. Diesem Rückgang steht die allgemeine Tendenz entgegen, nämlich, dass parallel zur Zunahme der Zelldichte die Nannoplankter (auf Kosten der Netzplankter) stärker auftreten. Möglicherweise macht sich hier der Einfluss erhöhter Rotatorienbestände geltend, welche vorwiegend von Nahrungspartikeln in der Grössenordnung dieser Zellen leben [28].

Die Biomasse des gesamten Phytoplanktons weist im mittleren Jahresgang zwei Maxima auf. Die Unterschiede vom Maximum zum Minimum sind im 11-jährigen Mittel gering (Abb. 41). Bemerkenswert erscheint die Tatsache, dass das Minimum im Juni und nicht im Winterhalbjahr liegt. Durch die Mittelwertsbildung wurde natürlich der Entwicklungsgang des Planktons geglättet. Die Dynamik der Plankter im 11-jährigen Untersuchungsabschnitt ist am besten auf der Abbildung 38 erkennbar. Das Vorrücken von Algen, welche durch Eigenbeweglichkeit (Cryptophyceen), Einschichtungsmechanismen wie "Pseudovakuolen" (Cyanophyceen) oder hohe Zellteilungsraten (*Stephanodiscus hantzschii*) den Aufenthalt in zirkulierendem Wasser im Spätherbst und Winter sichern können, wird durch hohe Nährstoffgehalte in dieser dem Wachstum der meisten andern Algen abträglichen Zeit gefördert. Die zentrischen Diatomeen bilden so schon im Februar ca. 2 Monate vor den pennalen Formen ausgedehnte Maxima. Tiefe Temperatur verlangsamt die Entwicklung des Zooplanktons und bewahrt diese als Nahrung für herbivore Crustaceen bestens geeigneten Formen vor Frass.

LEGENDE für die Darstellung der Algengruppen (Abb.23-34)
Rasterstufen der Biomasse (g Nassgewicht / m²)

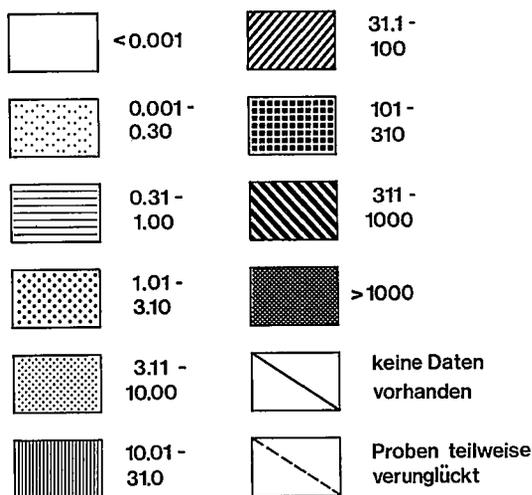


Abb. 25
BIOMASSE der pennaten Diatomeen

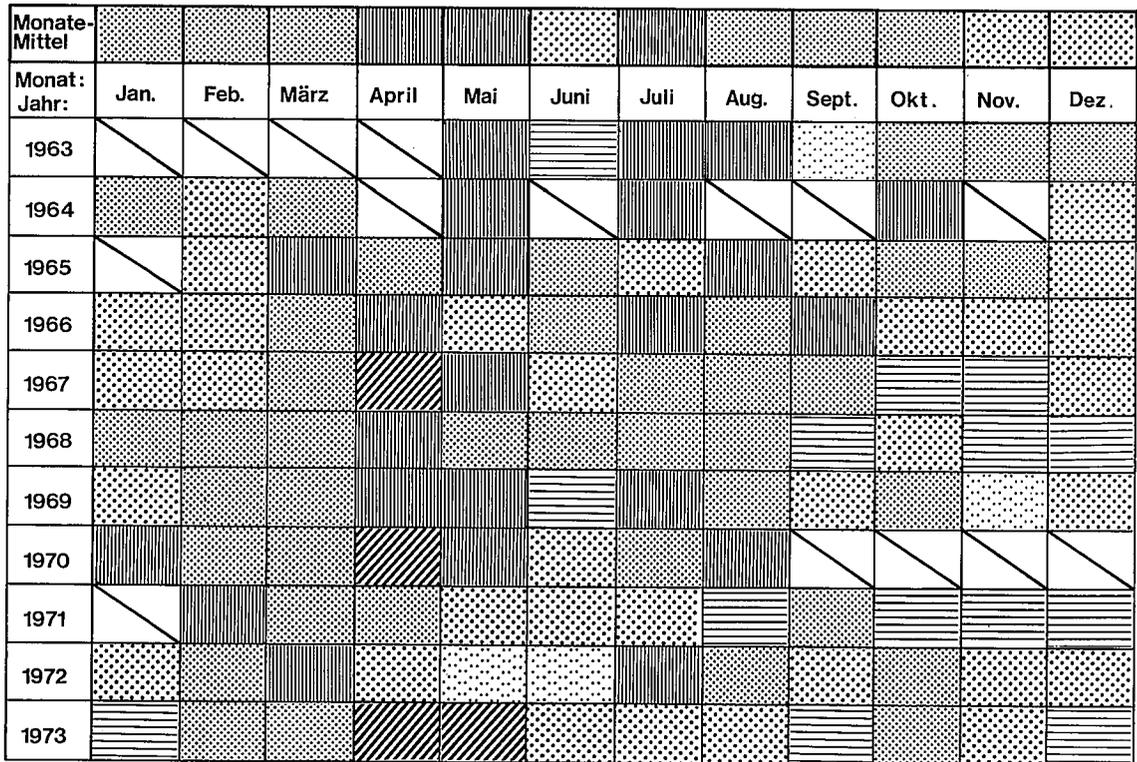
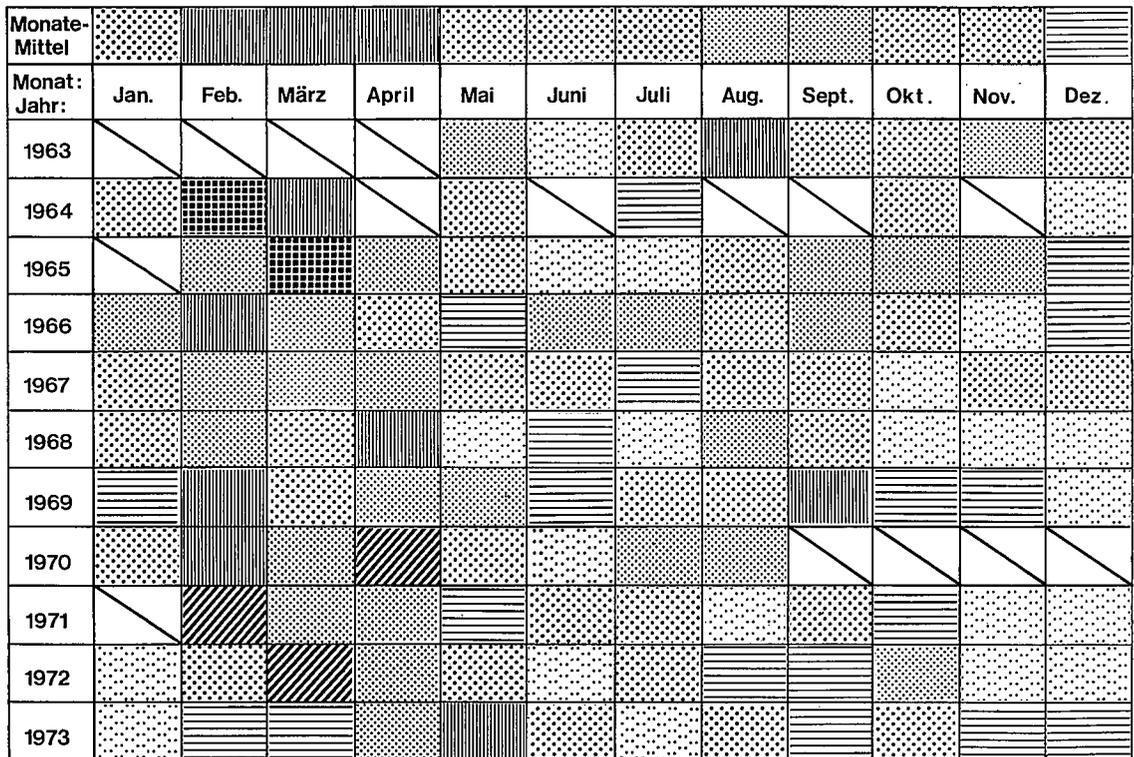


Abb. 26
BIOMASSE der zentrischen Diatomeen



3.4. Die Periodizität der Protozoen (Abb. 34)

Die in Tabelle 2 aufgeführten Ciliaten wurden in den Phytoplanktonproben mit der gleichen Zählmethode im Umkehrmikroskop erfasst. Bei der relativ geringen Dichte dieser Formen reicht aber die analysierte Probenmenge (50 ml) nicht für statistisch gesicherte Resultate aus. Trotz dieser Vorbehalte weist die Verteilung der Maxima (Abb. 34) gute Konstanz in der Periodizität auf. Die Entwicklung der Ciliaten verläuft parallel zum Phytoplankton; wie dieses bilden sie ein grosses Frühjahresmaximum und geringe Herbstmaxima aus. Im Laufe der Untersuchungsperiode ist kein signifikanter Anstieg der Ciliatenbiomasse sichtbar.

3.5. Die zeitliche Entwicklung der Algen-Biomasse

Die Entwicklung der gesamten Biomasse ist in Abbildung 35 in zeitproportionalen Diagrammen dargestellt, aufgeschlüsselt nach den systematischen Gruppen. Im oberen Diagramm ist die Biomasse unter einem Quadratmeter von der Oberfläche bis 20 m Tiefe, im unteren Diagramm von der Oberfläche bis 40 m Tiefe aufgetragen.

In Abbildung 37 wurden die über jeweils ein Kalenderjahr gemittelten Biomasse-Gehalte aller systematischen Algengruppen dargestellt. Jahre mit hohen Maxima weisen auch hohe Biomasse-Mittel auf. Die extremen Phytoplanktonbiomassen der Jahre 1964 und 1965 werden durch eine im Jahresgang ausgeglichene, vier Jahre dauernde Planktonentwicklung abgelöst, um dann ab 1970 wieder mit enormen Wachstumsspitzen und hohen Jahresmittelwerten ins andere Extrem zu fallen. Bis 1970 waren die Diatomeen und Cryptophyceen die beherrschenden Biomasse-Bildner unter den Algengruppen. Die Blaualgen brachen 1971/72 in dieses Gefüge ein und verdrängten die Diatomeen und Cryptophyceen aus ihrer dominierenden Stellung. 1973 gleichen sich die Relationen wieder den alten Verhältnissen an.

Die Sommer- und Herbstmaxima treten in der ersten Pentade noch regelmässig auf, werden dann aber in der zweiten Hälfte der Analysenreihe zunehmend unregelmässiger. Den absoluten Beträgen der Maxima wie Minima kann kein grosses Gewicht beigemessen werden, denn die Dokumentation des Entwicklungsverlaufs beruht nur auf einer beschränkten Zahl von Proben. Die Entwicklungsgeschwindigkeit der Algen ist derart hoch, dass auch wöchentlich, d.h. sehr häufig erhobene Proben durchaus nicht sicherstellen, ob damit alle Wachstumsspitzen bzw. Biomasse-Minima erfasst sind. Monatliche Probenahmen oder gar grössere Intervalle (vergl. Abb. 36) können ein durchaus unvollständiges Verteilmuster der Plankter ergeben, und selbst die Integration über ein Jahr korrigiert diese Effekte nur ungenügend.

Es ist daraus folgendes zu lernen: Die oft angewandte Methode, anhand eines während kurzer Zeit ermittelten Planktonbildes auf den Dauerzustand eines Sees zu schliessen, ist irreführend. Bei monatlichen Probenahmen kann erst die Integration über mehrere Jahre (mindestens 5) einen einigermaßen gesicherten Verlauf der Entwicklung ergeben. Um den Entwicklungsgang der Planktonbiozöosen der letzten 20 Jahre gesichert darzustellen, benutzt LEHN [15] als Einheit denn auch die Pentade. In Abbildung 37 sind die Biomasse-Mittel aus einer von Jahr zu Jahr ändernden Zahl von Probenahmen berechnet. Die insgesamt an 7 Probenahmen erfassten Werte im Jahre 1964 täuschen vermutlich ein zu hohes Biomasse-Niveau vor. Die Planktonproben von Ende 1970 sind unvollständig. Der Mittelwert berücksichtigt hier daher vor allem die photosynthetisch aktivere Phase und dürfte somit ebenfalls zu hoch sein. Umgekehrt liegen die Verhältnisse im Jahre 1963, wo durch die Seegefrörne 1962/63 der Probenahmeturnus unterbrochen wurde. Ein mögliches (und auch wahrscheinliches) Frühjahresmaximum ist nicht erfasst, weshalb das Jahresmittel eher zu niedrig ist.

Nach Abbildung 37 zeigt die Biomasse einen Trend zum Anstieg. Die Höhe des Anstieges einer Pentade hängt von der Methode der Mittelwertbildung ab. Werden die ersten 6 Jahre den zweiten 5 als Einheit gegenübergestellt, beträgt der Anstieg der Mittel ca. 5 % pro Jahr (gestrichelte Linie). Werden den ersten 5 Jahren die nächsten 6 als Einheit für die Mittelwertbildung entgegengesetzt, resultiert nur ein jährlicher Anstieg von ca. 2 % (ausgezogene Linie). Diese Tendenz wird aber durch die synchronen Untersuchungen des Instituts für Seenforschung und Fischereiwesen, Standort Reichenau, im Rheinsee nicht bestätigt. Der Vergleich der EAWAG-Daten mit den Daten aus den letztgenannten Proben (Abb. 36) zeigt, dass sowohl die Dynamik als auch die Absolutwerte der gleichen Stelle als Folge von unterschiedlicher Probenahme-Technik stark variieren.

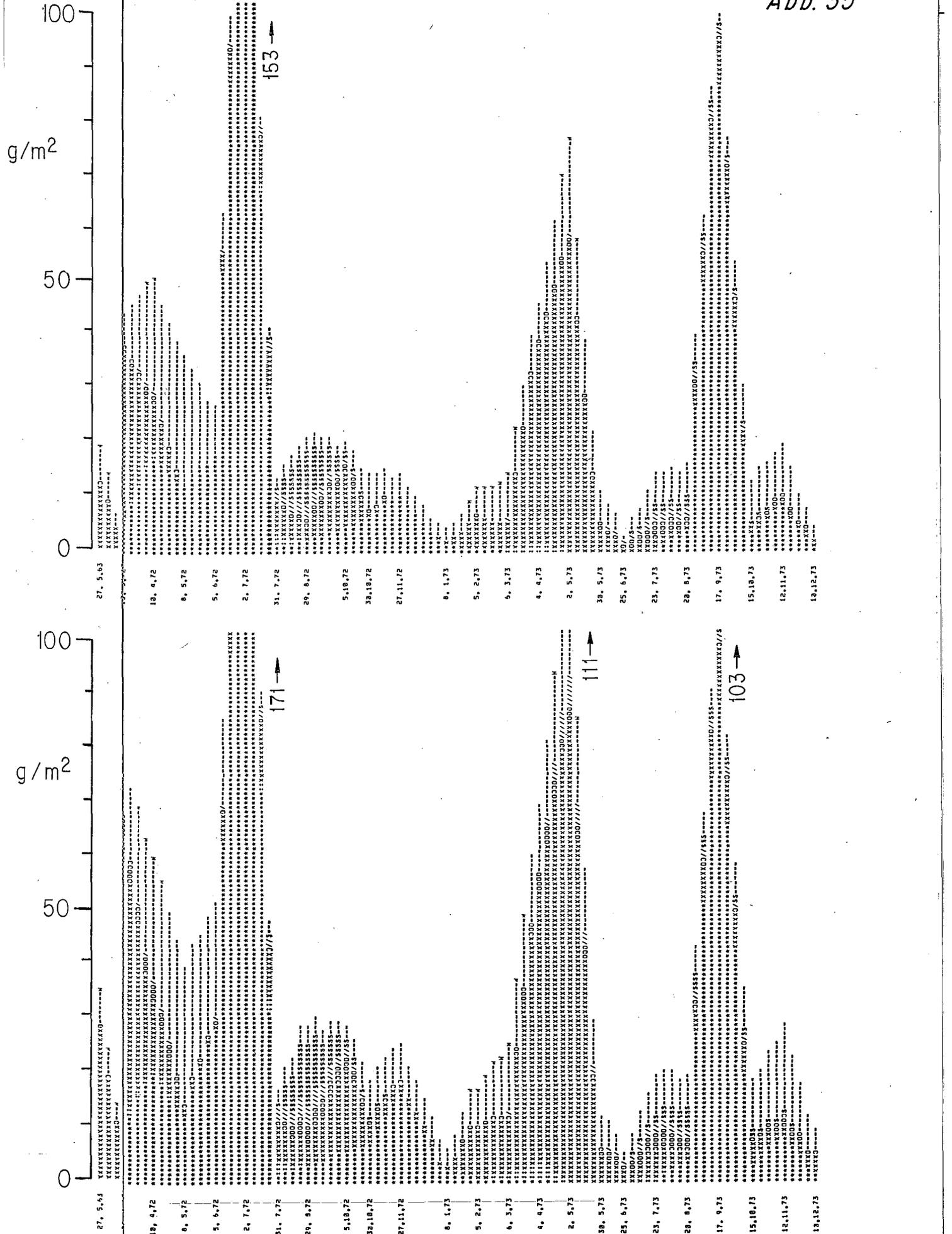
Die EAWAG-Proben wurden stets an der gleichen Stelle punktförmig entnommen; sie gelten somit streng genommen nur für die Station Berlingen, während die aus mehreren horizontal gestreuten und von 0-10 m summierten Proben aus dem gesamten Rheinseebereich gemischt wurden und damit einen Mittelwert des ganzen Rheinseebeckens darstellen. Die Integration mehrerer Schöpfproben und die zeitliche Verdichtung der Probenahmen gibt als repräsentatives Bild viel mehr Einzelheiten der Algenentwicklung wieder als das monatlich geschöpfte Material, welches dafür einen glatteren Verlauf vortäuscht. Beide Datenmaterialien wurden nun mit der gleichen Methode weiter verarbeitet und mit den gleichen Zellvolumen gerechnet. In einigen Fällen kann das zu Verzerrungen führen, da unter dem gleichen Gattungs-Namen in den beiden Labors oft verschiedene Arten gezählt wurden. Jahresmittelwerte müssen somit mit gewisser Vorsicht betrachtet werden. Die Absolutwerte sind stark vom Durchfluss des Seerheins abhängig und in Hochwasserjahren durch Ausschwemmung stark verändert gegenüber niederschlagsarmen Jahren. Selbst der auf räumlich integrierten und zeitlich dichten Proben beruhende Mittelwert einer Pentade gleicht solche klimatisch bedingten Schwankungen der Algenentwicklung nur ungenügend aus. Als Mass für die Eutrophie beispielsweise muss anstelle eines einzelnen Parameters ein Komplexparameter, der verschiedene photosynthetisch wirksame Faktoren einschliesst, erarbeitet werden. Die Biomasse allein gibt nur einen Hinweis auf das Geschehen, aber niemals einen genauen skalaren Wert.

Legende zu Abbildungen 35, 36, 39

Zeitproportionale Darstellung der totalen Phytoplanktonbiomasse, aufgeschlüsselt nach systematischen Gruppen. Die Zeilen zwischen zwei Probenahmen wurden durch lineare Interpolation ermittelt. Die Biomasse wurde für die Tiefenstufen 0–10 m (Abb. 36, 39) 0–20 m und 0–40 m summiert [g/m²] (Abb. 35).

Die Zeichen bedeuten :

- * Cyanophyceae (Blualgen)
- : Chrysophyceae (Goldalgen)
- X Bacillariophyceae (= Diatomeen, Kieselalgen)
- O Dinophyceae (Feueralgen)
- / Chlorophyceae
- § Conjugatophyceae (Jochalgen) Grünalgen
- Cryptophyceae
- W Diverse Formen
- + Phyto-Flagellaten unbestimmt



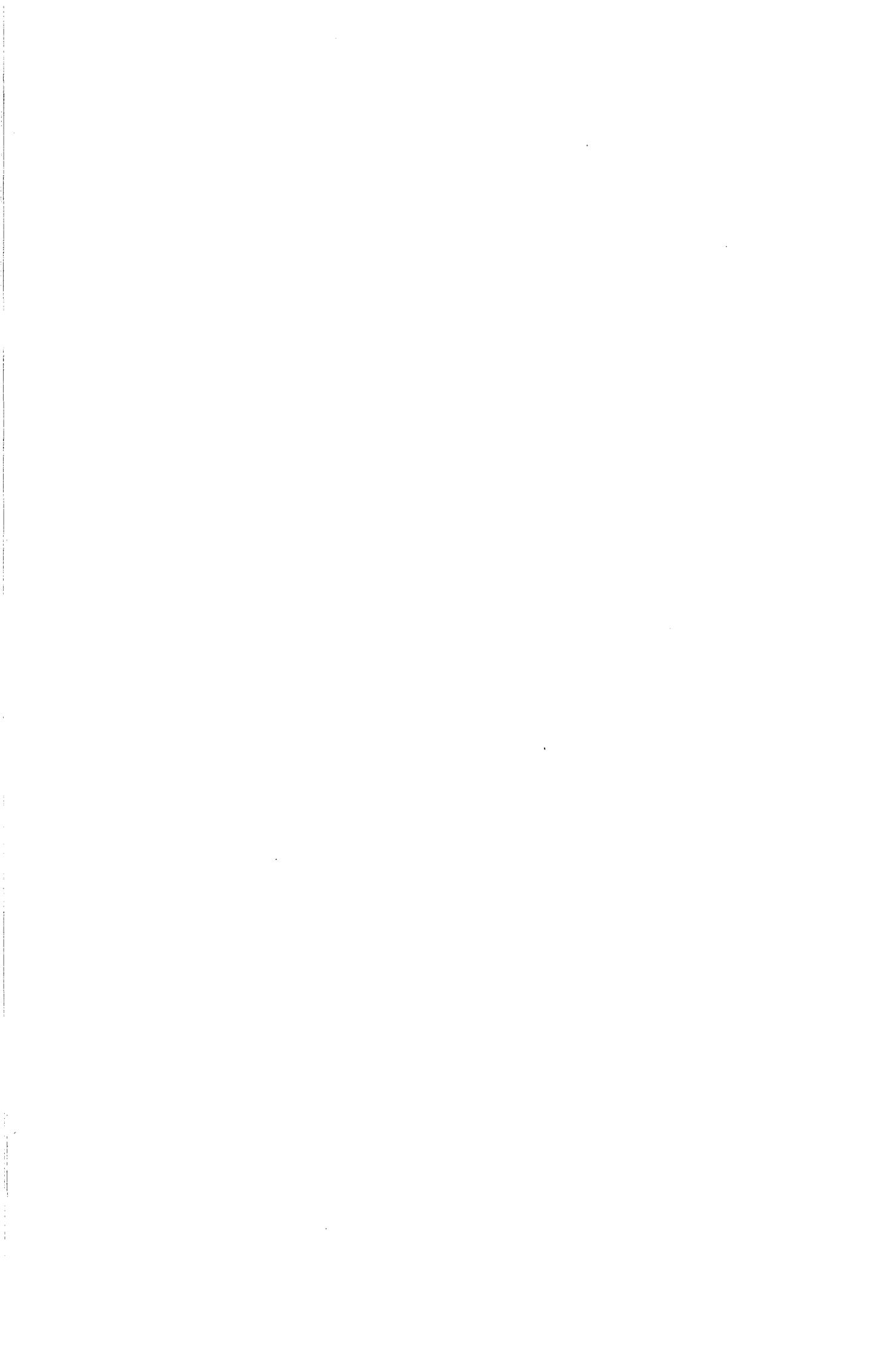


Abb. 37 Die Entwicklung der Phytoplankton-Biomasse
(anhand der Jahresmittel)

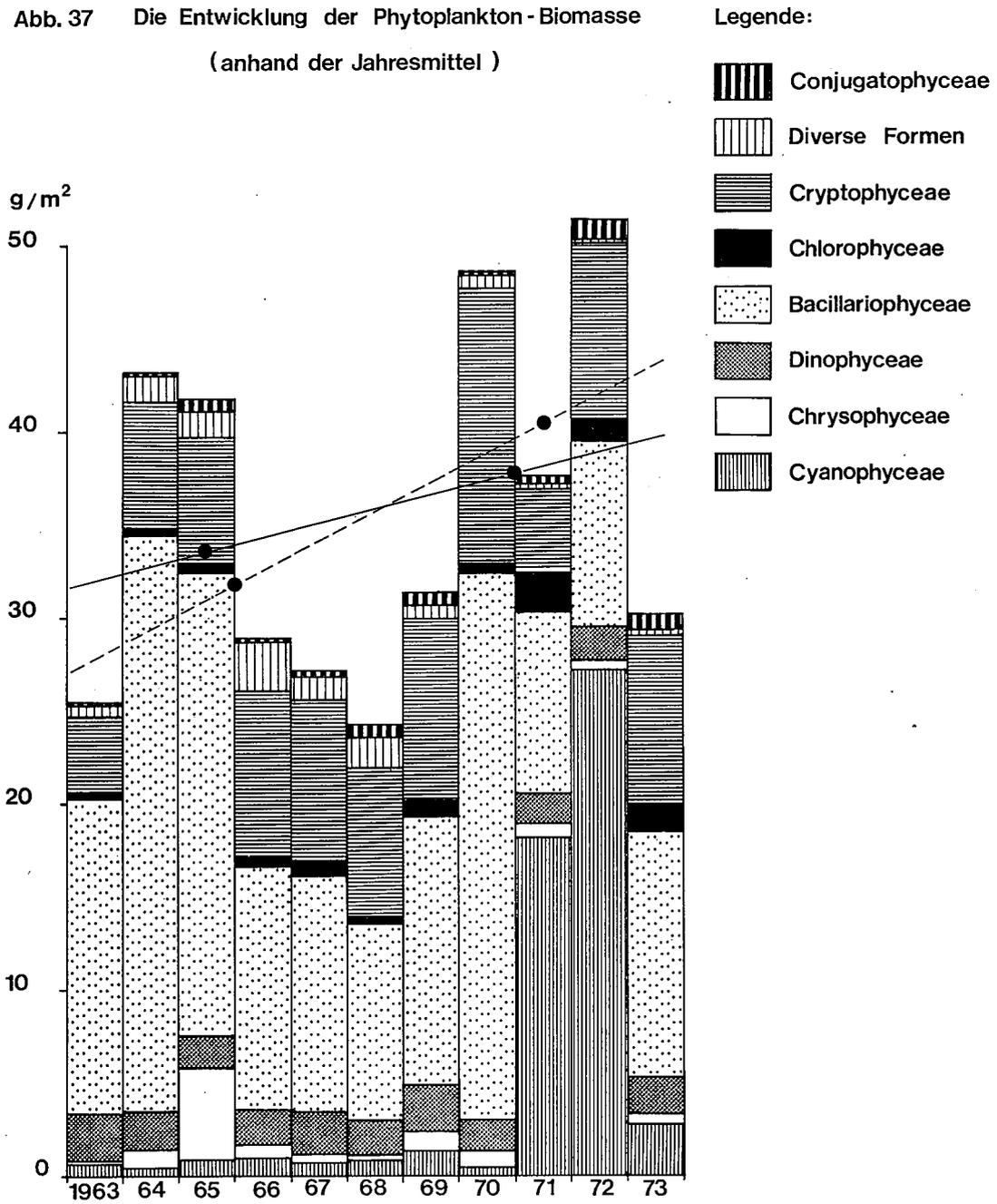
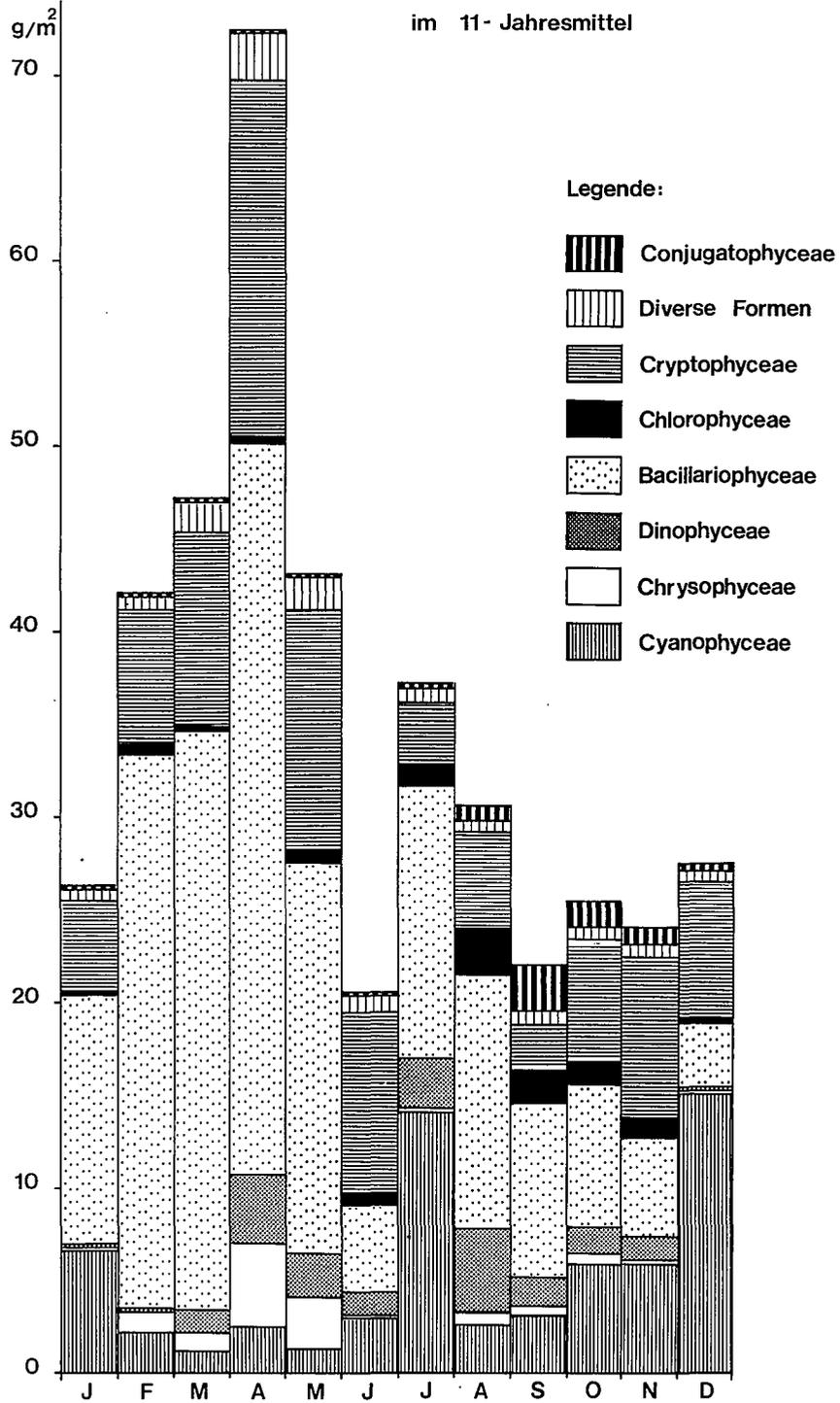


Abb. 38

Jahresgang der Phytoplankton-Gruppen
im 11-Jahresmittel



4. Die Phytoplanktonentwicklung im Zellersee und Gnadensee von 1969 bis 1973 (Abb. 39)

Wenn auch zu gewissen Zeiten auffällige Übereinstimmungen zu beobachten sind, so nimmt doch die Entwicklung in diesen hoch eutrophen Becken des Untersees im allgemeinen einen andern Verlauf als im Rheinsee.

Dies mag darauf beruhen, dass der Rheinsee viel stärker durch abfließendes Obersee-Plankton beeinflusst wird und die Nährstoffsituation stark verschieden ist gegenüber derjenigen in den andern Seebecken.

Die besonders gute zeitliche Übereinstimmung der Algenentwicklung im Zellersee und Gnadensee ist nicht zuletzt das Resultat der konsequent durchgeführten synchronen Probenahme mit kurzen Intervallen.

Biomassebestimmend sind im Zellersee wie im Gnadensee im Frühling die Diatomeen, welche im Sommer und Herbst durch Blaualgen und Grünalgen abgelöst werden. Die Cryptophyceen sind in der ersten Hälfte des Jahres in höheren Zelldichten mitbestimmend, erscheinen aber in der zweiten Jahreshälfte selten in grösserer Dichte. Auffallend ist (wie bei der Station Berlingen) der Zusammenbruch der Algenpopulation im Mai/Juni. Dass dieser Zusammenbruch nicht auf der oft geäusserten Meinung beruht, die Nährstoffe würden durch die Frühjahresentfaltung der Phytoplankter aufgebraucht und bestimmten dadurch die weitere Produktion, soll für die Station Berlingen im Rheinsee gezeigt werden.

5. Die Beeinflussung des Phytoplanktons durch Zooplankton ("grazing")

Der in vielen eutrophen Gewässern bekannte, alljährlich sich wiederholende Rückgang der Phytoplanktonbiomasse (Klarwasserstadium) [9, 17] zeigt sich auch in den Becken des Untersees in der Zeit vom Mai bis Juli.

Er korreliert auffällig gut mit besonders hohen Zooplankton-Dichten in dieser Periode (Abb. 40). Der Einfluss ist in den meisten Jahren sehr deutlich. Einzig auf sehr frühe Algenmaxima oder auf ungeeignete Futterquellen (z.B. *Aphanizomenon*) reagiert das Zooplankton nicht, weil die Entwicklung auch von der Temperatur und Verwertbarkeit der Nahrung und nicht nur von deren Menge abhängt [2, 7, 13, 21, 22, 26]. Eliminiert man *Aphanizomenon* in der Abbildung 40, entspricht die Entwicklung der restlichen Algen den obgenannten Zusammenhängen. Für die Station Berlingen kann der Zusammenbruch der Algenpopulation nicht mit dem Aufbrauch der Nährstoffe erklärt werden. Die Phosphatgehalte bewegen sich zu dieser Zeit durchwegs um 50 µg/l im Epilimnion, genug somit für eine massive Algenentwicklung. Auch die Tatsache, dass die Station Berlingen durch den Rhein unterschiedlich durchflossen und beeinflusst wird, kann dieses Phänomen nicht erklären, allenfalls würde nur dessen Standort in den Obersee verlagert.

Zellersee und Gnadensee weisen – ohne dominierende Verfrachtungen von Oberseewasser mit hohen *Daphnia*-Beständen – synchron die gleichen Erscheinungen auf. Hohe Zooplanktondichten deuten aber trotz niedriger Algendichte auf eine hohe Primärproduktion hin, denn der Bedarf an organischer Nahrung ist hoch: Nach METZ [18] erneuern Daphnien einen Grossteil ihres C-Inhaltes täglich. Die wenigen vorhandenen Phytoplankter müssen sich entsprechend rasch vermehren. Eine Ueberschlagsrechnung soll diese Notwendigkeit dokumentieren.

Die Erneuerung von 80 % des C-Inhaltes bedeutet die Verwertung von ca. 50 µg Algen-Nass-Substanz pro *Daphnia*. Diese Substanz muss sich in den 5-10 ml Wasser befinden, die eine erwachsene *Daphnia* täglich filtrieren kann [10, 11, 20]. Bei maximaler Verwertung des Futters entspricht das einer Algenkonzentration von 5-10 mg/l. Gehalten, die selbst in hoch eutrophen Gewässern selten erreicht werden. Die Daphnien können somit nicht von grossen Vorräten leben, sondern sind auf die stete Nachlieferung von den Primärproduzenten angewiesen [9]. Als Voraussetzung für die Vermehrung des Zooplanktons ist eine hohe Algenkonzentration unerlässlich; so geht jedem Zooplanktonmaximum tatsächlich auch ein Algenmaximum voraus (siehe Abb. 40) entsprechend den Befunden anderer Autoren [26]. Übersteigt die Zoo-Biomasse 30 bis 50 % der Algenbiomasse, setzt sehr schnell ein "overgrazing" (= radikales Abweiden) ein, das die gut filtrierbaren Formen innerhalb von wenigen Tagen stark dezimiert. Da die Aufnahme und Verwertung der Algen selektiv ist und auch von der Zusammensetzung des Zooplanktons abhängt, bleiben stets zahlreiche Algenarten in höheren Konzentrationen erhalten [21, 22]. Das Zooplankton setzt sich aus Crustaceen, Rotatorien, Protozoen, Dipteren- und Mollusken-Larven zusammen, die sehr divergierende Nahrungsansprüche haben. Nur ein Teil davon lebt herbivor von den Algen. Protozoen und Rotatorien ziehen im Normalfall kleinste Nahrungspartikel (Bakterien, Detritus, µ-Algen), die biomasseässig nicht ins Gewicht fallen, dem Netzplankton vor [28].

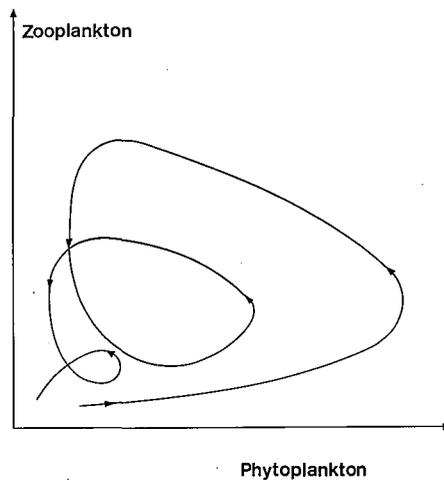
Der Massstab in Abbildung 40 ist für die drei Biomasse-Kategorien verschieden; die stärkere Spreizung des Massstabes bei den herbivoren Crustaceen bringt deren enorme Filtrierleistung zum Ausdruck.

Den Abbildungen 40, 41, 42, 43 liegen die Individuen-Dichten aus dem Bericht Nr. 20 der IGKB (EINSLE [6]) und die Volumina-Werte aus Tabelle 3 zugrunde.

Zwischen den herbivoren Crustaceen und dem Grossteil der Algenbiomasse ist eine Räuber-Beute-Beziehung erkennbar, wie sie von VOLTERRA–LOTKA [27] mathematisch formuliert wurde. Durch die unterschiedlichen Generationszeiten von Algen und Zooplankton reagieren die beiden Komponenten nicht synchron auf Veränderungen der Umwelt. Bei schönem Wetter produzieren die Algen mehr Biomasse, das Zooplankton kommt aber erst mit einer Verzögerung – die durch die Entwicklungszeit der Individuen gegeben ist – in eine Vermehrungsphase, produziert dann aber weit mehr, als die Primärproduktion ernähren kann, worauf die Algenpopulation zusammenbricht und damit auch den Tod vieler Zooplankter nach sich zieht.

Trägt man die Algenbiomasse auf der Abszisse, die Zoobiomasse auf der Ordinate auf, ergeben sich bei Verhinderung der weiteren Nahrungskette spiralförmige Kurven, die im Gegenuhrzeigersinn auf einen Gleichgewichtszustand im Zentrum der Kurve zielen. Sinkt infolge der Sedimentation die P-Konzentration, verändert die Nährstofflimitierung die Wachstumsrate des Phytoplanktons, was zu einer Verschiebung des Gleichgewichtspunktes gegen den Null-Punkt führt.

Schema der VOLTERRA–LOTKA Diagramme mit Berücksichtigung der Sedimentation.



Die Beziehung des Phytoplanktons zum Zooplankton scheint im Untersee den VOLTERRA–LOTKA–Relationen zu entsprechen. Zwischen räuberischen und herbivoren (= algenabweidenden) Zooplanktern bestehen aber ähnliche Abhängigkeiten. Die weitere Nahrungskette führt dazu, dass die primären Relationen nicht immer nach der schematischen Kurve, die zudem auf der Konstanz anderer Umweltparameter basiert, ablaufen. Immerhin scheinen alle Stellen des Untersees (Abb. 36, 39) einen markanten Zusammenbruch der Algenbiozönose im Mai bis Juli zu bestätigen.

Als Folge der oben erwähnten Wachstumskurven variiert die Sedimentation der Algen und die Freisetzung der Nährstoffe. Nur ein Teil der verdauten Nahrung wird in Zooplanktonbiomasse (Sekundärproduktion) angelegt, der Rest wird veratmet. Der Nährstoffinhalt der verwerteten Algen wird vorwiegend in gelöster Form wieder ans Wasser abgegeben. Im Falle des "overgrazing" können diese Nährstoffe infolge geringer Primärproduktion nicht aufgebraucht werden, sodass es zu einer Akkumulierung kommen kann. Sobald grössere Zoodichten fehlen, tragen umgekehrt die sedimentierenden Algen viele Nährstoffe ins Hypolimnion. Die Phyto-Zoo-Biomasse-Diagramme zeigen übereinstimmend, dass der

PO₄-Gehalt bei hoher Dichte des Zooplanktons etwa gleich bleibt oder sogar noch zunimmt (schraffierte Flächen). Bei der Erklärung dieser Tatsache darf aber nicht ausser Acht gelassen werden, dass durch Zufuhr aus dem Litoral oder aus dem Obersee die Phosphorkonzentration erhöht bzw. durch ausgezehrtes Oberseewasser erniedrigt werden kann. Während der Frühjahresentwicklung der Algen sinkt – innerhalb von 2-3 Monaten – der Phosphat-Gehalt im Epilimnion von ca. 300 µg/l auf 50 µg/l. Neben der Verdünnung des Epilimnion-Wassers durch den Obersee-Abfluss muss dafür auch die Sedimentation der Algen verantwortlich sein. Es ist anzunehmen, dass in dieser Zeit eine P-Hortung stattfindet: für den Aufbau der gemessenen organischen Substanz würden zehnmal geringere Konzentrationen ausreichen. Das skizzierte Zusammenwirken von Algen und Herbivoren zeigt, dass eine einfache Beziehung zwischen Phosphat-Gehalt und pflanzlicher Biomasse nicht besteht.

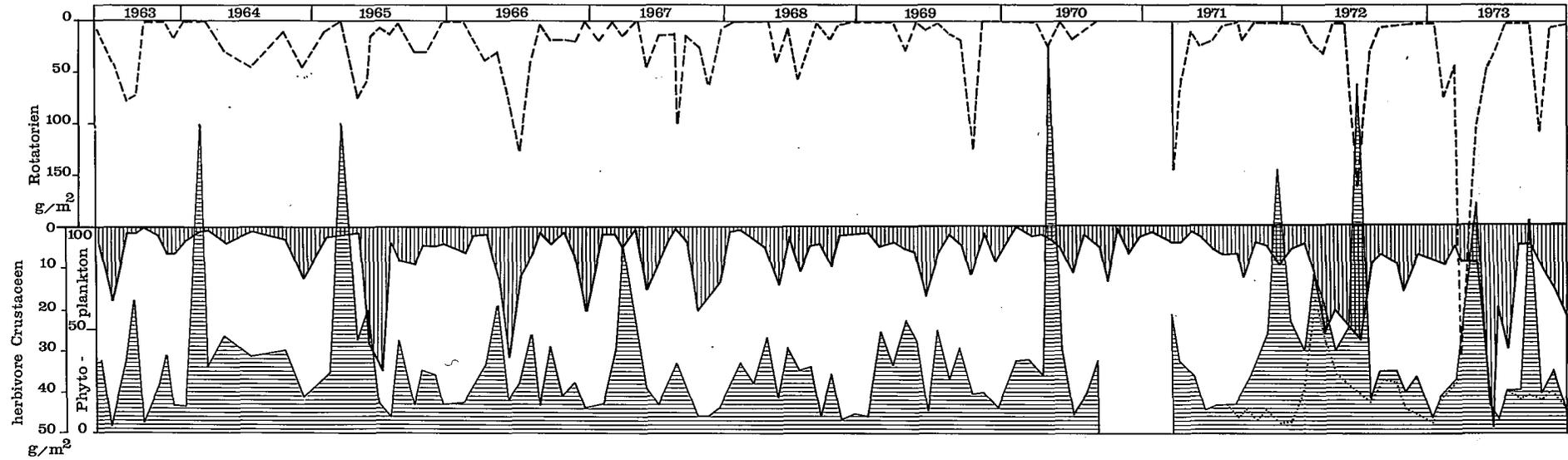
Tabelle 2: Gezählte Ciliaten und ihre geschätzten Biomasse-Werte

Gattung/Art	Volumen [µm ³]/Ind.	Gattung/Art	Volumen [µm ³]
CILIATA:			
<i>Codonella</i> sp.	25000	<i>Tintinnidium</i> sp.	50000
<i>Coleps</i> spp.	50000	<i>Vorticella</i> spp.	25000
<i>Strombidium</i>	50000	Diverse Ciliaten	5000

Tabelle 3: Volumina-Werte der herbivor lebenden Crustaceen

Gattung	prozentualer Anteil der herbivoren Ernährung (inkl. Detritus und Ciliaten)	Volumen/Ind. [µm ³]	
<i>Ceriodaphnia</i>	100	adult	5.10 ⁷
		juvenil	5.10 ⁶
<i>Daphnia</i>	100	adult	10 ⁸
		juvenil	8.10 ⁶
<i>Bosmina</i>	100	adult	5.10 ⁷
		juvenil	10 ⁷
<i>Eudiaptomus</i>	100	adult	2.10 ⁸
		juvenil	7.10 ⁷
<i>Cyclops-Copepodite</i>	50		2.10 ⁷
<i>Nauplien</i>	100		6.10 ⁵

Abb. 40



Legende zu Abbildung 40: Zeitproportionale Darstellung der Phytoplankton-, Rotatorien- und herbivoren Crustaceenbiomasse. Die Skalen sind (entsprechend der Aktivität) gespreizt. Alle Werte sind über die Wassersäule 0-40 m summiert [g/m^2].

waagrecht schraffiert: Phytoplankton-Biomasse
 senkrecht schraffiert: Crustaceen-Biomasse
 gestrichelt: Rotatorien-Biomasse
 punktiert: Phytoplankton-Biomasse ohne *Aphanizomenon*

Legende zu Abbildungen 41 bis 43:

Dreidimensionale Darstellung der Phyto- und Zooplanktonbiomasse-Phosphatrelation

- x-Achse: Summe aller Phytoplanktonbiomassen [mg/l]
- y-Achse: Summe der herbivoren Crustaceenbiomassen [mg/l]
- z-Achse: Phosphat-Konzentration [$\mu\text{g/l}$] (senkrechte Balken)

Alle Werte sind Mittelwerte aus dem Epilimnion (0-10 m).

Schraffierte Flächen weisen auf wahrscheinliche Freisetzung von Phosphat durch Grazing der Zooplankter hin.

Die zirkulationsbedingte Anreicherung von Phosphat im Herbst wurde nicht dargestellt.

Die Pfeile geben die zeitliche Abfolge der Daten an.

Abb. 41 PHYTO - ZOOPLANKTON DIAGRAMM
RHEINSEE 1965

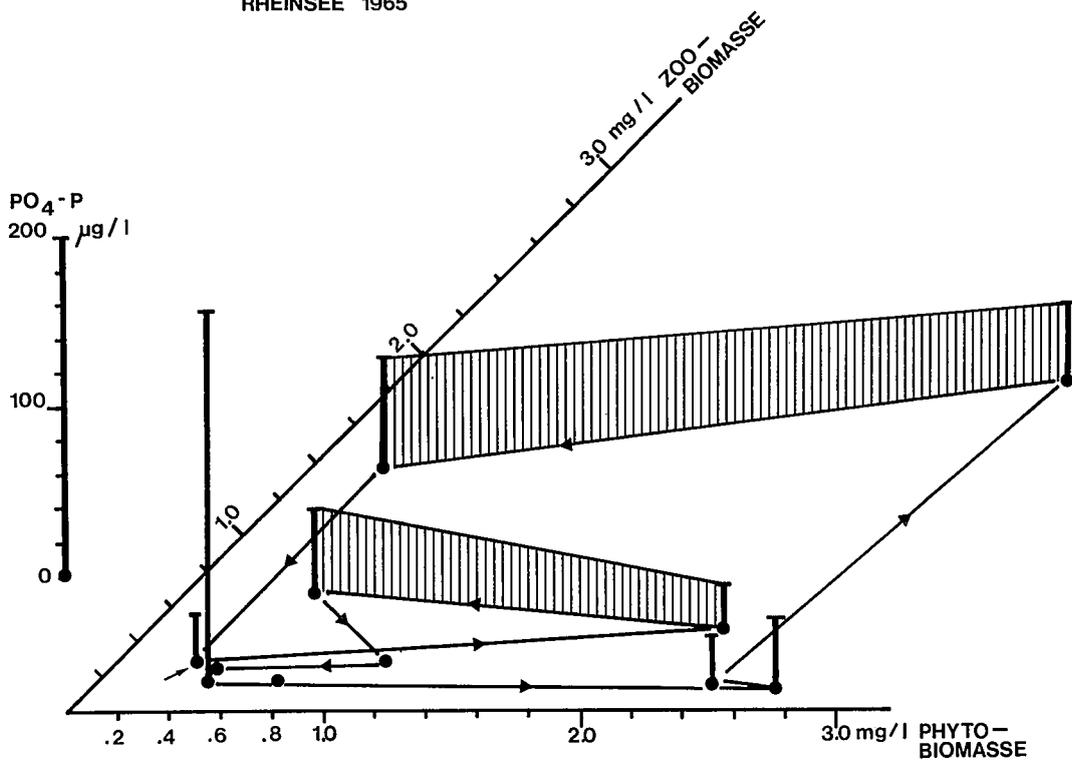


Abb.42 PHYTO-ZOOPLANKTON DIAGRAMM
RHEINSEE 1966

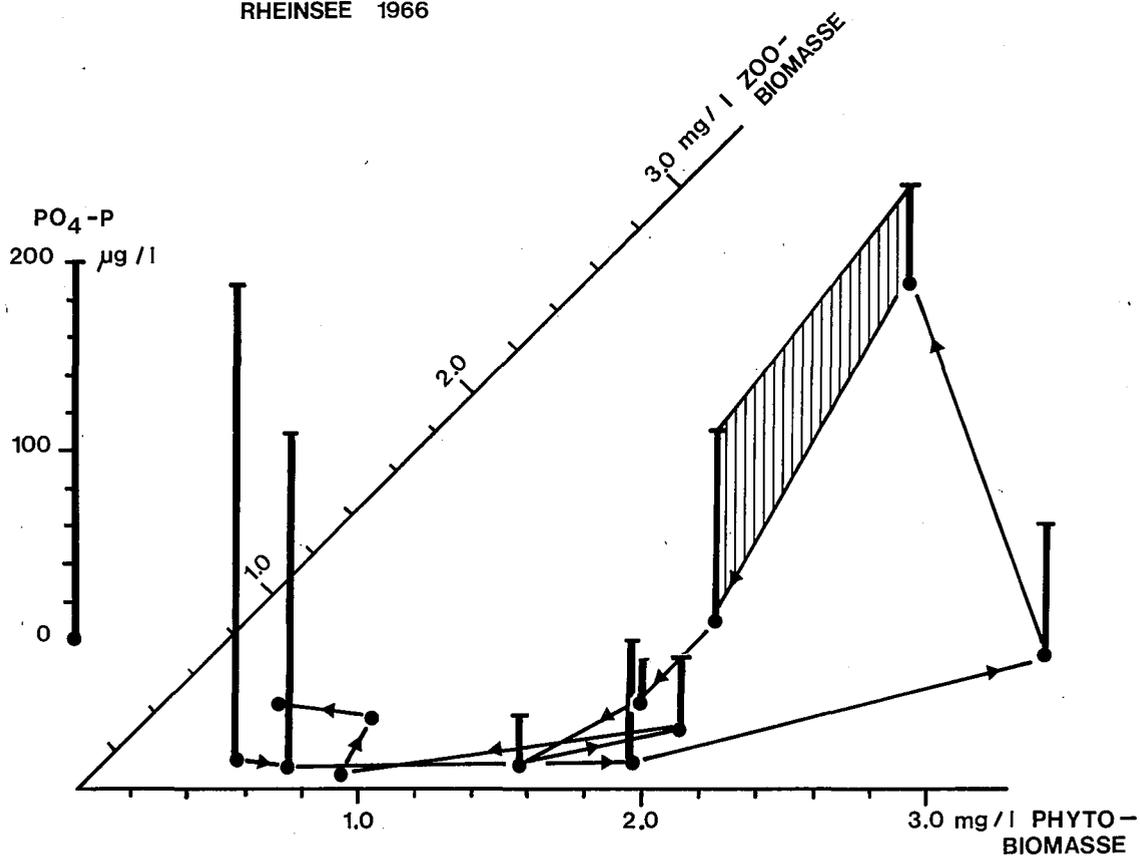
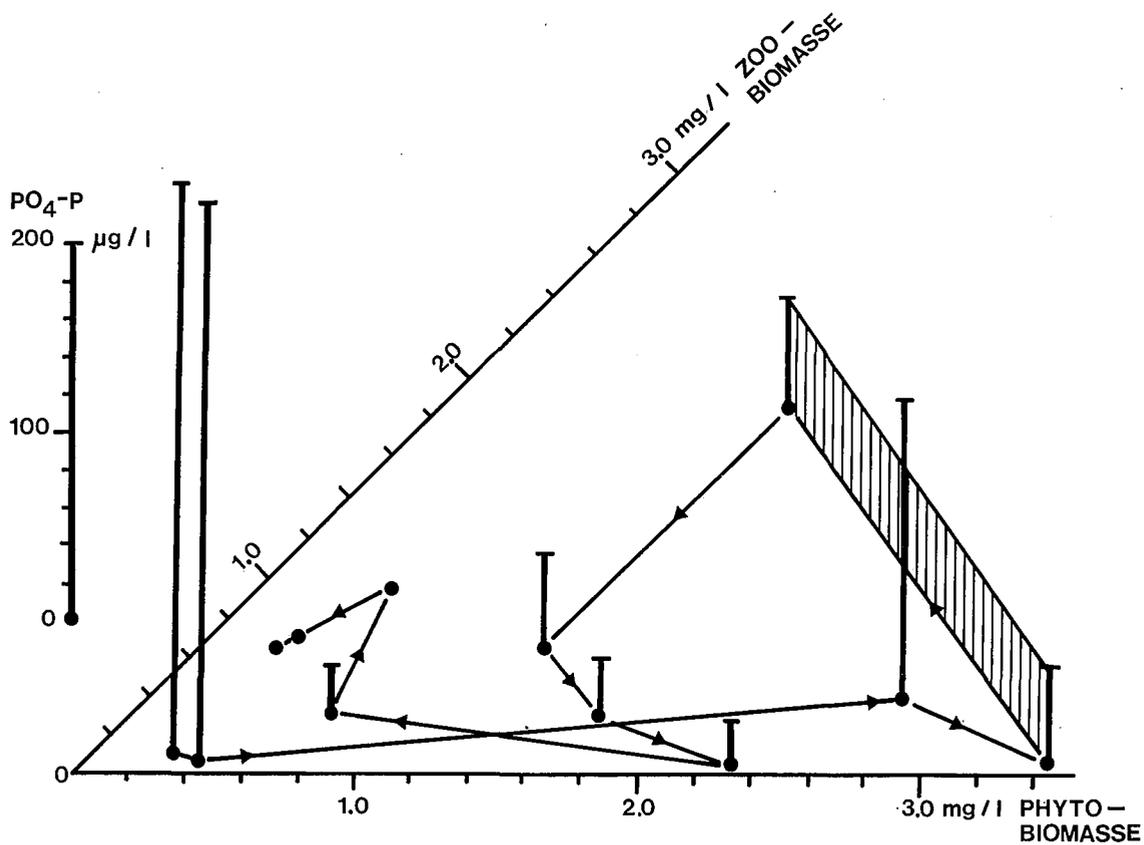


Abb. 43 PHYTO-ZOOPLANKTON DIAGRAMM
RHEINSEE 1967



6. Zusammenfassung

Das umfangreiche Datenmaterial der 11-jährigen Untersuchungsperiode im Rheinsee (Station Berlingen) wurde dokumentiert und auf die Periodizität der wichtigsten Algen und Algengruppen hin untersucht. Es zeigen sich verschiedenartige Verhaltensweisen der Algen. Viele "Problemalgen", welche häufig durch Massenfaltungen in Erscheinung treten, zeigen keine sichere Periodizität (*Aphanizomenon*, *Microcystis*, *Dictyosphaerium*, *Closterium*, *Aphanothece*, *Tabellaria*, *Melosira* u.a.). Die weitgehende Unabhängigkeit von der Jahreszeit gestattet es diesen Algen, sukzessionsbedingte Nischen im ökologischen Gefüge rasch mit nicht voraussehbaren Massenfaltungen zu füllen.

Neben streng periodisch vorkommenden Algen (*Ceratium*, *Mougeotia* und viele Grünalgen) zeigen einige Hauptformen des Planktons zwar bevorzugte Vegetationszeiten, welche im Laufe der 11-jährigen Analysenreihe aber in frühere oder spätere Jahreszeiten fallen: *Asterionella* und *Cryptomonas* erscheinen in der zweiten Pentade ca. 2 Monate früher als in der ersten Pentade mit höherer Zelldichte. *Stephanodiscus* und *Fragilaria* entfalten sich in neuerer Zeit immer häufiger auch im Sommer bzw. Herbst.

Die qualitative Zusammensetzung hat sich seit 1963 weiter verändert. Blaualgen und Grünalgen verdrängten teilweise die pennalen (= schiffchenförmigen) Kieselalgen. Das Planktonbild näherte sich im Berichtszeitraum dem Artenspektrum eines stärker eutrophen Sees oder Kleingewässers.

Auch die quantitative Zusammensetzung der Biomasse trägt die Züge eines eutrophen Gewässers. Dazu führte insbesondere die Alge *Aphanizomenon*, welche im Jahre 1971/72 für enorme Blaualgen-Biomassen und auffällige Wasserblüten verantwortlich war. Die Massenvermehrung von *Aphanizomenon* war wohl die bedeutendste, nicht aber einzige explosionsartig auftretende Wachstumsspitze. In ähnlicher Weise, wenn auch schwächer, sorgten *Stephanodiscus* (1965), *Gymnodinium* (1966) und *Mougeotia* (1972) für neue Akzente in der Planktonsukzession.

Asterionella, *Fragilaria*, *Cryptomonas* und *Rhodomonas* weisen während der 11-Jahres-Periode zahlreiche Maxima auf und bleiben in dieser Zeit biomassebestimmend.

Das mittlere Biomasse-Niveau hat sich während der Untersuchung erhöht. Der Zuwachs der 5-Jahresmittel liegt zwischen ca. 12 und 26 Prozent. Eine genaue Zahl kann nicht angegeben werden, da die klimatischen Schwankungen und fehlende Proben auch bei der Betrachtung eines längeren Zeitabschnittes nicht ausgeglichen werden können.

Der über die 11 Jahre gemittelte Jahresgang zeigt ein dominierendes Frühjahresmaximum mit vorherrschenden Kieselalgen und Kryptomonaden, gefolgt von einem schwächeren Sommermaximum wechselnder Zusammensetzung. Der durchschnittlich niederste Wert wird im Juni (!) gemessen.

Der alljährlich sich wiederholende Phytoplankton-Zusammenbruch im Mai/Juni kann mit hohen Dichten der herbivoren (Algen abweidenden) Crustaceen in Verbindung gebracht werden. Die Phyto-Zoobiomasse-Entwicklung weist im ersten Halbjahr den typischen Verlauf der phasenverschobenen Räuber-Beute-Kurven auf.

Die Relation von Phyto- zu Zoobiomasse ist mitentscheidend, ob der Phosphatgehalt im Epilimnion durch Inkorporation in Algen und anschließender Sedimentation schnell abnimmt oder durch "grazing" gleichbleibt oder zunimmt. Diese Tatsachen müssen bei der Beschreibung von Abhängigkeiten der pflanzlichen Biomasse von der Phosphat-Konzentration berücksichtigt werden.

7. Literatur

- [1] AMBÜHL, H. (1967): Die Temperatur- und Sauerstoffverhältnisse des Untersees in den Jahren 1961 bis 1963. Bericht Nr. 5 der Internationalen Gewässerschutzkommission für den Bodensee.
- [2] ARNOLD, D.E. (1971): Ingestion, assimilation, survival, and reproduction by *Daphnia pulex* fed seven species of blue-green algae; *Limnol. Oceanogr.* 16.
- [3] AUERBACH, M., W. MÄRKER und J. SCHMALZ (1924): Hydrographisch-biologische Bodensee-Untersuchungen I. *Arch. Hydrobiol./Suppl.* 3.
- [4] AUERBACH, M., W. MÄRKER und J. SCHMALZ (1926): Hydrographisch-biologische Untersuchungen II. *Verh. Nat.wiss. Ver. Karlsruhe* 30.
- [5] BÜRGI, H.R. (1976): Die Phytoplanktonentwicklung im Bodensee in den Jahren 1961 bis 1963. Bericht Nr. 18 der Internationalen Gewässerschutzkommission für den Bodensee.
- [6] EINSLE, U. (1977): Die Entwicklung des Crustaceenplanktons im Bodensee 1962-1974. Bericht Nr. 20 der Internationalen Gewässerschutzkommission für den Bodensee.
- [7] GELLER, W. (1975): Die Nahrungsaufnahme von *Daphnia pulex* in Abhängigkeit von der Futterkonzentration, der Temperatur, der Körpergrösse und dem Hungerzustand der Tiere. *Arch. Hydrobiol./Suppl.* 48.
- [8] GRIM, J. (1955): Die chemischen und planktologischen Veränderungen des Bodensee-Obersees in den letzten 30 Jahren. *Arch. Hydrobiol./Suppl.* 22.
- [9] GULATI, R.D. (1975): A study on the role of herbivorous zooplankton community as primary consumers of phytoplankton in Dutch lakes. *Verh. IVL*, 19.
- [10] HANEY, J.F. (1973): An in situ examination of the grazing activities of the natural zooplankton communities. *Arch. Hydrobiol.* 72, 87-132.
- [11] HANEY, J.F. and D.J. HALL (1975): Diel vertical migration and filter-feeding activities of *Daphnia*. *Arch. Hydrobiol.* 75.
- [12] HUBER-PESTALOZZI, G. (1938): Das Phytoplankton des Süßwassers in: Die Binnengewässer von A. THIENEMANN, Band XVI, Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- [13] INFANTE, A. (1973): Untersuchungen über die Ausnützbarkeit verschiedener Algen durch das Zooplankton. *Arch. Hydrobiol./Suppl.* 42.
- [14] LEHN, H. (1969): Die Veränderungen des Phytoplanktonbestandes im Bodensee. I. Fluktuationen von *Tabellaria fenestrata* 1890-1967. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 54.
- [15] LEHN, H. (1973): Phytoplanktonänderungen im Bodensee und einige Folgeprobleme. *Verh. Ges. f. Oekologie, Saarbrücken.*

- [16] LEHN, H. (1975): Entwicklung des Bodensee-Pelagials seit 1920. *gwf-wasser/abwasser* 116.
- [17] MARTIN, J.H. (1965): Phytoplankton-Zooplankton relationship in Narragansett Bay. *Limnol. Oceanogr.* 10.
- [18] METZ, H. (1973): Kohlenstoffinhalt, Aufnahme und Abgabe des Kohlenstoffes bei *Daphnia pulex*. *Arch. Hydrobiol./Suppl.* 42.
- [19] MÜLLER, H. (1967): Eine neue qualitative Bestandaufnahme des Phytoplanktons des Bodensee-Obersees mit besonderer Berücksichtigung der tychoplanktischen Diatomeen. *Arch. Hydrobiol./Suppl.* 33.
- [20] NAUWERCK, A. (1959): Zur Bestimmung der Filtrierate limnischer Planktontiere. *Arch. Hydrobiol./Suppl.* 25, 83-101.
- [21] PORTER, K.G. (1973): Selective grazing and differential digestion of algae by zooplankton. *Nature* 244.
- [22] SCHINDLER, J.E. (1971): Food quality and zooplankton nutrition. *J. Anim. Ecol.* 40.
- [23] SCHRÖDER, R. (1974): Strömungsverhältnisse im Bodensee-Untersee und der Wasseraustausch zwischen den einzelnen Seebecken. Bericht Nr. 15 der Internationalen Gewässerschutzkommission für den Bodensee.
- [24] UEHLINGER, V. (1964): Etude statistique des méthodes de dénombrement planctonique. Thèse Nr. 1363, Université de Genève.
- [25] UTERMÖHL, H. (1958): Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitt. IVL* 2.
- [26] VETTER, H. (1937): Bemerkungen über das Phytoplankton und seine Beziehungen zur Ernährung des Crustaceenplanktons im Schussenaltwasser und im Bühelweiher. *Schriften Ver. f. Geschichte des Bodensees und seiner Umgebung*, Heft 64.
- [27] VOLTERRA, V. (1926): Variazione e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Mem. Acad. Nazion. Lincei*, 2.
- [28] ZIMMERMANN, Ch. (1974): Die pelagischen Rotatorien des Sempachersees mit spezieller Berücksichtigung der Brachioniden und der Ernährungsfrage. *Schweiz. Z. Hydrol.* 36.

unterliegen. Deutlich sind nur kurze Einbrüche von 1 bis 2 Monaten Dauer im Mai/Juni, welche wiederum mit grazing-Aktivitäten im Einklang stehen.

Dinophyceen:

Ceratium hirundinella (Abb. 16):

Die grossen Dinophyceen erregten schon früh durch die beträchtlichen Abmessungen das Interesse der Planktologen. Besonders über *Ceratium* liegen zahlreiche Beobachtungen über das jahreszeitliche Erscheinen und über Saisonzyklomorphose vor. Auf die Temporalvariationen soll hier nicht näher eingetreten werden. Mit Hilfe dieser Variation der Körpergestalt (Länge, Anzahl und Spreizung der Hörner variieren) kann die Schwebefähigkeit den saisonalen Schwankungen der Wassertemperatur angeglichen werden. *Ceratium* schafft sich damit gegenüber andern Organismen einen massgeblichen Vorteil, der sich in mehreren Maxima im Jahr äussern kann. Die Untersuchungen von AUERBACH et al. [1, 2], auf die hier ein weiteres Mal verwiesen wird, beschreiben mehrere Wachstumsspitzen des Panzerflagellaten.

Während unserer Berichtsperiode erscheint *Ceratium* hingegen streng zyklisch im Juli bis September mit hohen Beständen. Diese Periode mag dadurch determiniert sein, dass die Zysten bei einer Temperatur von 16 bis 18^oC schlüpfen [21] und dann die Sommerpopulation kurzfristig erhöhen. Nach experimentellen Untersuchungen fördern organische Substanzen und höhere pH-Werte [21] das Gedeihen von *C. hirundinella*; Faktoren, die im Bodensee eher in der zweiten Jahreshälfte zutreffen.

Da *Ceratium* im Rädertier *Ascomorpha ovalis* einen Feind hat, der auf grosse Dinophyceen spezialisiert ist, sind länger dauernde Maxima kaum möglich, denn der Räuber vermehrt sich der Dichte seiner Beute entsprechend.

Die Häufigkeitsverteilung ist inbezug auf den Maximalwert nicht

symmetrisch: Die Form verschwindet schneller, als sie anwächst. Neben dem spezifischen Räuber-Beute-Verhältnis spielt hier auch noch die Zystenbildung hinein.

Gymnodinium (Abb. 17, 18):

Gymnodinium ist mit den saprophytisch lebenden Arten *G. helveticum* und *G. lantzschii* regelmässig im Plankton vertreten. Die farblosen Flagellaten suchen vor allem Wasserschichten von 10 bis 30 m Tiefe auf [7]. Dort sind sie ganzjährig in geringer Dichte vorhanden. Nach der Frühjahresentfaltung der Phytoplankter (aber noch vor der Zooplantonentwicklung) kommt es zu einer kurzen Vermehrungsphase von *Gymnodinium*. Der Zeitpunkt derselben dürfte in erster Linie durch Räuber-Beute-Relationen gegeben sein: Im April fällt genügend Nahrung an, um die Zellteilungsrate zu erhöhen, aber im Juni setzt die Predation der Crustaceen ein und dezimiert die Algenbiomasse. Die Räuber (auch herbivore Crustaceen) beeinträchtigen *Gymnodinium* zweifach: direkt durch Predation und indirekt durch Ausfiltrieren der andern Algen, welche die Ernährungsgrundlage der Gymnodinien bilden. Als Konsument der sedimentierenden Algen kann *Gymnodinium* naturgemäss keine ausgedehnten Maxima haben, da immer nur ein Teil der Primärprodukte sekundär wieder in Biomasse angelegt wird. Die voluminöse *G. helveticum* wurde bereits 1924 regelmässig in 5 bis 15 m Tiefe im Bodensee beobachtet [2].

Peridinium (Abb. 19):

Von den *Peridinium*-Arten konnte besonders *P. pusillum*, eine kleine, leicht zu übersehende Form, höhere Individuendichten erreichen. Konzentrationen von mehr als 10'000 Ind./l wurden schon 1924 beobachtet. Einzelne Zählwerte sagen zwar nicht sehr viel aus, weil die Peridineen zur Schwarmbildung neigen. *Peridinium* schichtet sich aktiv in den lichtreichen Oberflächenschichten ein.

Die Zählwerte dieser Untersuchung weichen bei *Peridinium* von

gleichzeitig gemachten Planktonanalysen von MUELLER [51] ab. In den Zähllisten der IGKB dominieren die grossen Peridineen (*P. cinctum*, *P. willei*) gegenüber reichlichen Individuenbeständen an *P. pusillum* in den Untersuchungen von MUELLER.

Die verfügbaren Archiv-Proben (Netzfänge) waren für eine nachträgliche Abklärung des Sachverhaltes ungeeignet. Die Darstellung (Abb. 19) gibt somit vor allem die Verteilung von *P. cinctum* und *P. willei* wieder. Diese ist sehr gleichförmig und zeigt keinerlei Gesetzmässigkeit.

Chlorophyceen (Abb. 20-32):

Nur wenige Grünalgen fallen durch höhere Biomassen auf. Einzig das plötzliche Auftreten von *Chlamydomonas* mit Höchstdichten von 2'000'000 Zellen/l (in der Mischprobe 0-50 m) - erstmals im März 1972 - schafft Akzente in der Grünalgenpopulation. Diese hohen Biomassespitzen sind zeitlich scharf begrenzt. Sie kommen scheinbar aus dem Nichts und verschwinden wieder wie sie gekommen sind. Doch wiederholte sich der explosionsartige Anstieg Jahr für Jahr, wobei die bevorzugte Zeit wechselte. Die Art muss eine äusserst kurze Verdopplungszeit haben, denn sie kann sich sogar mitten in starken Grazingphasen entfalten. Ausser *Chlamydomonas* tragen die übrigen volvocalen Grünalgen nicht viel zur Gesamtbiomasse bei. Die chlorococcalen Arten sind in dieser Hinsicht ebenfalls bedeutungslos. Die Abbildungen 20-32 werden daher summarisch behandelt. Sie umfassen die häufigsten Gattungen und Arten dieser Algenordnungen im Bodensee-Plankton. Die Hauptvegetationsperiode zahlreicher Arten stimmen überein: Vom Juli bis Oktober finden *Coelastrum*, *Dictyosphaerium*, *Oocystis*, *Eudorina/Pandorina*, *Pediastrum*, *Scenedesmus*, *Sphaerocystis* und weitere unbestimmte Chlorophyceen ihre Lebensansprüche am besten erfüllt. Sie bevorzugen alle warmes Wasser und hohe Lichtintensitäten. In der ersten Jahreshälfte gedeihen weniger Arten: *Ankyra*, *Ankistrodesmus*, *Carteria* und *Chlamydomonas*. Diese bevorzugen offenbar eher kühleres Wasser, aber gleich hohe Strahlungsenergie. Wo es sich um genetisch einheitliches

Material (d.h. gleiche Artenzusammensetzung) handelt, ist die Periodizität ausgeprägt zyklisch. Einzig *Carteria*, *Chlamydomonas* und *Pandorina/Eudorina* - alles volvocale, in Kleingewässern häufige Formen - weichen in ihrem jahreszeitlichen Erscheinen stärker ab. Neben den Formen, welche während der Berichtsperiode eine Tendenz zur Biomasse-Zunahme verzeichnen (*Ankistrodesmus*, *Pediastrum* unbest. Chlorophyceen und *Chlamydomonas*) sind auch einige, die schwach zurückgehen, zum Beispiel *Oocystis*. Viele Arten bleiben während der Berichtsperiode gleich stark vertreten. Wenn die Zunahme der Grünalgen mit der Nährstoffversorgung in Zusammenhang gebracht werden soll, muss diese unterschiedliche Reaktion berücksichtigt werden. Auch unter den Grünalgen gibt es einige, die von einer Nährstoffzunahme nicht profitieren können und wegen der wachsenden Konkurrenz anderer Arten zurückgedrängt werden.

Wesentlich bleibt nur das Vordringen von Formen, die für eutrophe Seen und Kleingewässer typisch sind (z.B. *Chlamydomonas*).

Conjugatophyceen (Abb. 33-35)

Die Hauptvegetationszeit der Konjugaten fällt mit der der Chlorophyceen, mit denen sie ja phylogenetisch verwandt sind, zusammen. Regelmässig hohe Biomassen erreicht in dieser Gruppe nur *Mougeotia*. Sie wurde im Sommer 1957 zum ersten Male beobachtet. Seit damals kommt sie im Sommer und Herbst jeden Jahres mit wechselnder Häufigkeit vor [46]. Die Maxima dieser Algen sind sowohl in ihrer Höhe wie in der zeitlichen Ausdehnung mit den Wachstumsspitzen von *Fragilaria crotonensis* vergleichbar. In Jahren mit langem milden Herbst gedeiht die Alge bis in den November oder Dezember. Gelegentlich kann auch *Staurastrum* höhere Biomassen totalisieren. Bei dieser voluminösen Form ist das bei relativ niedriger Zelldichte möglich. Die Maxima sind aber zeitlich begrenzt. *Closterium* und *Cosmarium* (nicht abgebildet) sind in geringer Individuendichte ganzjährig im Plankton. *Cosmarium* war noch bis 1970 ziemlich regelmässig beobachtet worden, seither jedoch immer seltener geworden.

Cryptophyceen

Cryptomonas (Abb. 36):

Cryptomonas und auch die verwandte Art *Rhodomonas lacustris* bilden im Plankton die stabilsten, d.h. längsten Massenentfaltungen. Kurzfristig reagiert *Cryptomonas* auf günstige Gelegenheiten im Wirkungsgefüge des Oekosystems mit hoher Teilungsrate. Die grösseren Arten von *Cryptomonas* (z.B. *C. ovata*) unterliegen selbst hohem Grazingdruck der Crustaceen nicht und zeigen im Mai/Juni sogar die durchschnittlich höchsten Individuendichten. Trotz langer Vegetationszeit entbehrt *Cryptomonas* nicht einer ausgeprägten Dynamik. Je nach Zusammenspiel mit andern Parametern ergeben sich ein-, zwei- oder dreigipflige Wachstumskurven pro Jahr. Tendenzmässig scheint *Cryptomonas* in den letzten drei Jahren der Berichtsperiode leicht zurückzugehen, doch ist dieser Zeitraum zu kurz für gesicherte Prognosen.

Die Flagellaten des Bodensees sind noch zu wenig genau untersucht, und es ist zu hoffen, dass auch *Cryptomonas* und all die andern Monaden bald ihren Bearbeiter finden mögen. *Cryptomonas* wurde erstmals 1911 von KOLKWITZ [25] im Bodensee in bereits bemerkenswerter Dichte (300'000 Ind/l) gefunden, aber nicht näher bestimmt. AUERBACH et al. [1, 2] zerstörten vermutlich bei ihrer Zentrifugenanreicherung diese empfindlichen Plankter, die wegen ihrer geringen Abmessungen auch durch die Netze durchschlüpfen. GRIM erwähnt zwei Typen von *C. erosa* [14]. Infolge der in der Zählkammer im Einzelfall je nach Lage schlechten Unterscheidungsmöglichkeit von *C. erosa* und *C. ovata* wurden diese beiden seit 1952 zahlreichen Arten in den Zähllisten nicht getrennt [46].

Katablepharis (Abb. 37):

Dieser Genus wurde taxonomisch sehr spät (SKUJA 1948 [56]) bearbeitet. Eine Erwähnung in früheren Untersuchungen des Bodensees ist daher ausgeschlossen. *Katablepharis* mit der Art *ovalis*

erschien während der Berichtsperiode sehr zahlreich im Plankton, doch resultierte nie eine grosse Biomasse, da der Flagellat sehr klein ist. In den letzten Jahren trat die Form etwas zurück.

Rhodomonas lens (Abb. 38):

Rhodomonas lens wurde in den Tabellen des Limnologischen Monatsberichtes [46] aus Platzmangel und weil sie zumeist gemeinsam mit *Rhodomonas lacustris* vorkam zusammen mit dieser aufgeführt, aber schon seit 1953 von LEHN getrennt ausgezählt. Dabei zeichnen sich im Jahreszyklus jeweils eine Frühjahrs- und eine Herbstspitze ab, die bis zur Mitte der sechziger Jahre laufend grösser werden und danach das Niveau etwa beibehalten. Das frühlommerliche "Klarwasserstadium" ist sehr ausgeprägt.

Rhodomonas lacustris (Abb. 39):

Die Existenz dieses Plankters im Bodensee ist erst seit den Untersuchungen von GRIM [14] bekannt. Er stellte *R. lacustris* zu den wichtigsten Arten der damaligen Phytozönose im Freiwasser.

Die schon zu Anfang der fünfziger Jahre während des ganzen Jahres vorkommende kleine Cryptomonade *Rhodomonas lacustris* hat die zahlenmässig dominierende Stellung seit 1961 insbesondere im Frühjahr sehr verstärkt [46]. Zusammen mit der kleinen *St. Hantzschii* beherrscht sie seither die erste Produktionspitze im Jahreszyklus. Seit 1970 wurde der Jahresgang zusehends unregelmässiger. Auf das Frühjahrsmaximum folgte oft ein Rückgang im Mai/Juni mit ein bis zwei folgenden schwächeren Entfaltungen im Sommer und Herbst. Im langjährigen Mittel ergibt sich ein Minimum im Januar.

Diverses

" μ -Algen" (Abb. 40) Definition: Algen kleiner 5 μm \emptyset
(unbestimmbar)

Die Ultraplankter waren immer häufig im Plankton (Abb. 40), doch trugen sie nie viel zur Gesamtbio­masse bei. Im Jahresver­lauf ergeben sich schwächere Optima im April bis Juli mit einer mehr oder weniger deutlichen Zäsur im Juni (Grazing!). Im kal­ten, zirkulierenden Wasser sinkt die Individuendichte stark ab. Die Bedeutung der Mikroalgen liegt im Zusammenspiel mit Proto­zoen und Rotatorien, deren Nahrungsbedürfnisse so kleine Formen einschliesst. Aber selbst herbivore Crustaceen (z.B. Daphnien) sind in der Lage, Partikel dieser Grösse auszufiltrieren und zu nützen.

Kleine und grosse Phytoflagellaten (Abb. 41, 42)

Unter dieser Kategorie wurden alle Flagellaten, die nicht be­stimmt werden konnten und die eindeutig pflanzlicher Natur waren, gezählt. Sie gehören zu verschiedenen Algenklassen. Summiert man die Biomassen beider Kategorien, so ergeben sich speziell nach 1970 nicht zu vernachlässigende Anteile am Gesamtgewicht der Algen. Da es sich hier nicht um genetisch einheitliches Mate­rial handelt, ist die jahreszeitliche Verteilung der Biomasse das Resultat verschiedener Flagellaten. Wichtig ist der Umstand, dass während dem ganzen Jahr hohe Individuendichten irgendwel­cher Flagellaten vorhanden sind. Die Futterauswahl nach Grösse beim herbivoren Abweiden wird durch die unterschiedliche Dynamik kleiner (bevorzugt gefressener Formen) und grosser Flagellaten dokumentiert. Die kleinen Phytoflagellaten haben wie andere bereits besprochene Nannoplankter in der Zeit vom Mai bis Juni ein ausgeprägtes Minimum, das mit hoher Wahrscheinlichkeit durch das Fressverhalten der Zooplankter verursacht ist.

LEGENDE für die Darstellung der einzelnen Arten (Abb.1-42)
Rasterstufen der Biomasse (g Nassgewicht / m²)

	<0.001		3.11 - 10
	0.001 - 0.03		10.01 - 31.0
	0.031 - 0.1		31.1 - 100
	0.101 - 0.31		>100
	0.311 - 1.0		keine Daten vorhanden
	1.001 - 3.10		

Abb. 5
BIOMASSE von Erkenia

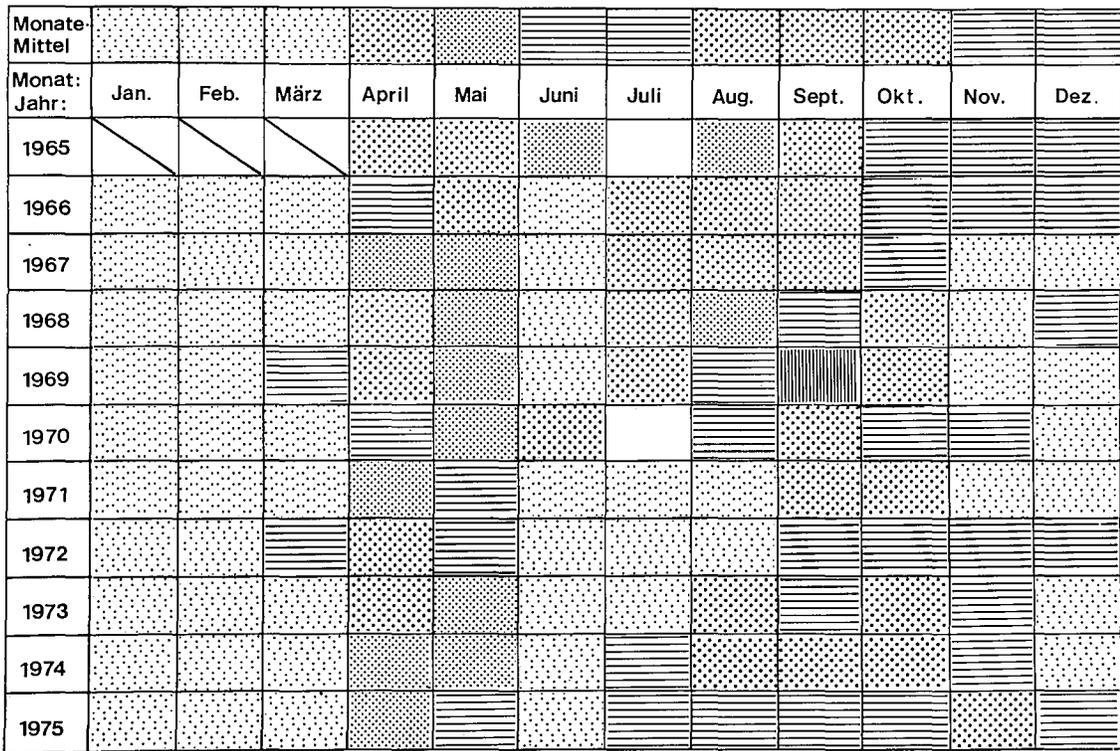


Abb. 6
BIOMASSE von Mallomonas

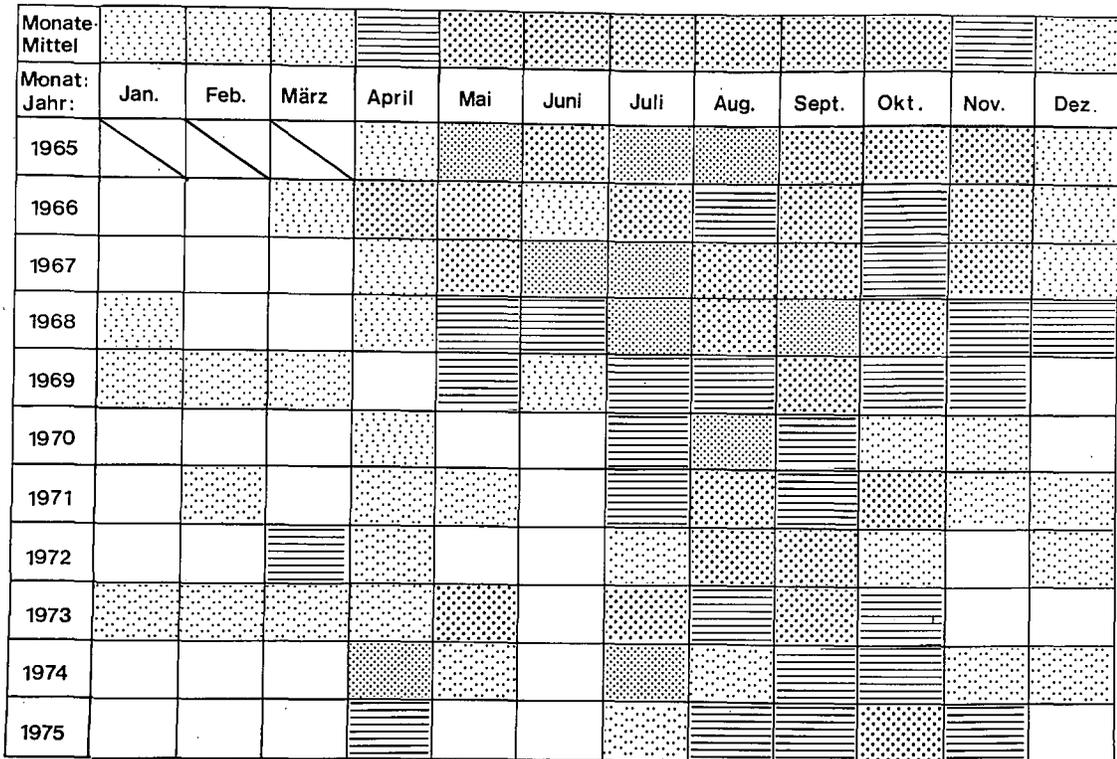


Abb. 9
BIOMASSE von *Stephanodiscus hantzschii*

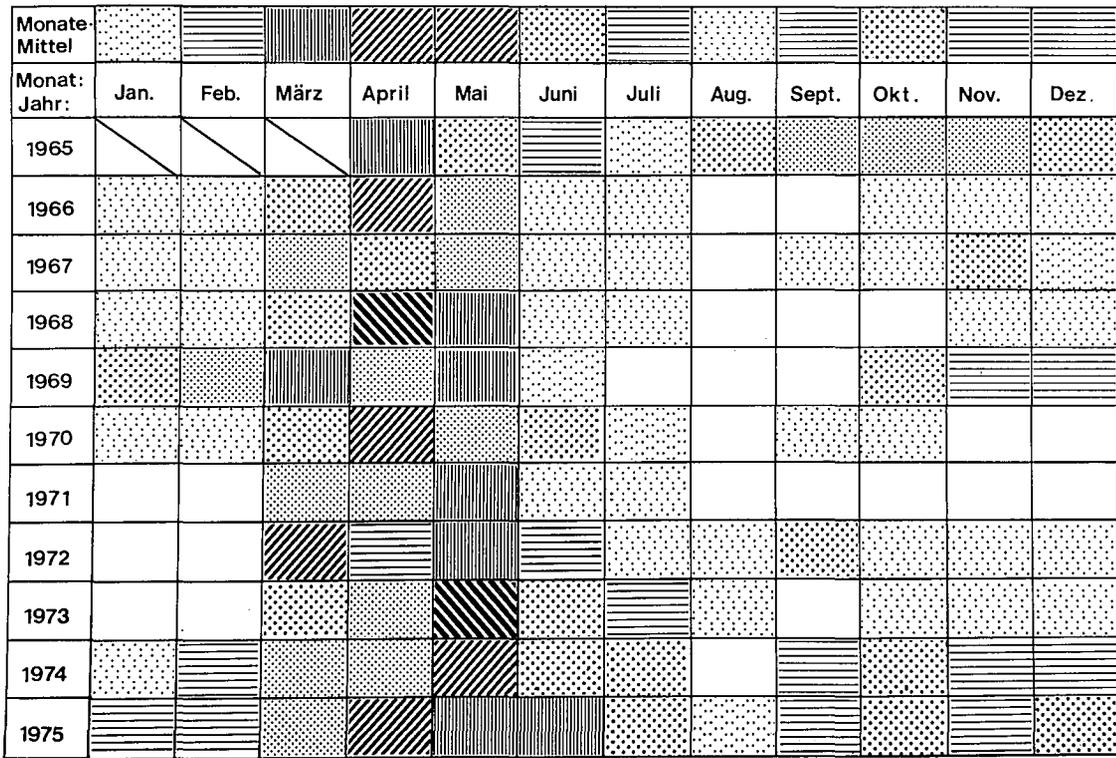


Abb. 10
BIOMASSE von *Asterionella formosa*

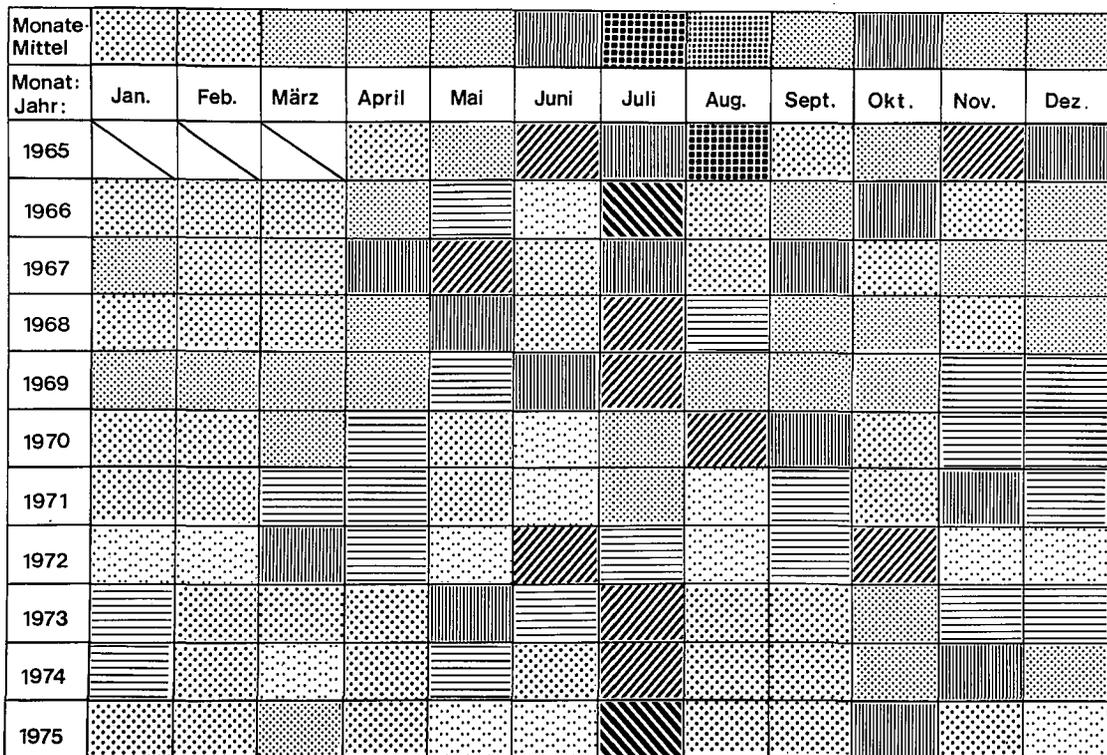


Abb. 23
BIOMASSE von Chlamydomonas

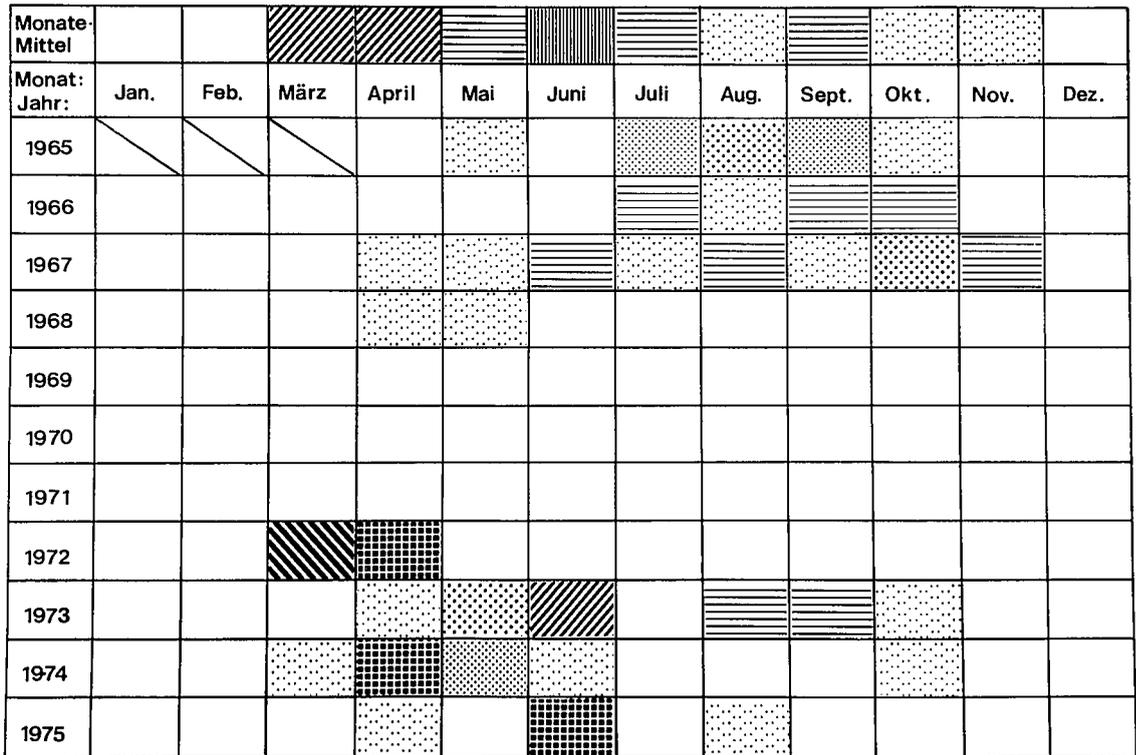


Abb. 24
BIOMASSE von Coelastrum

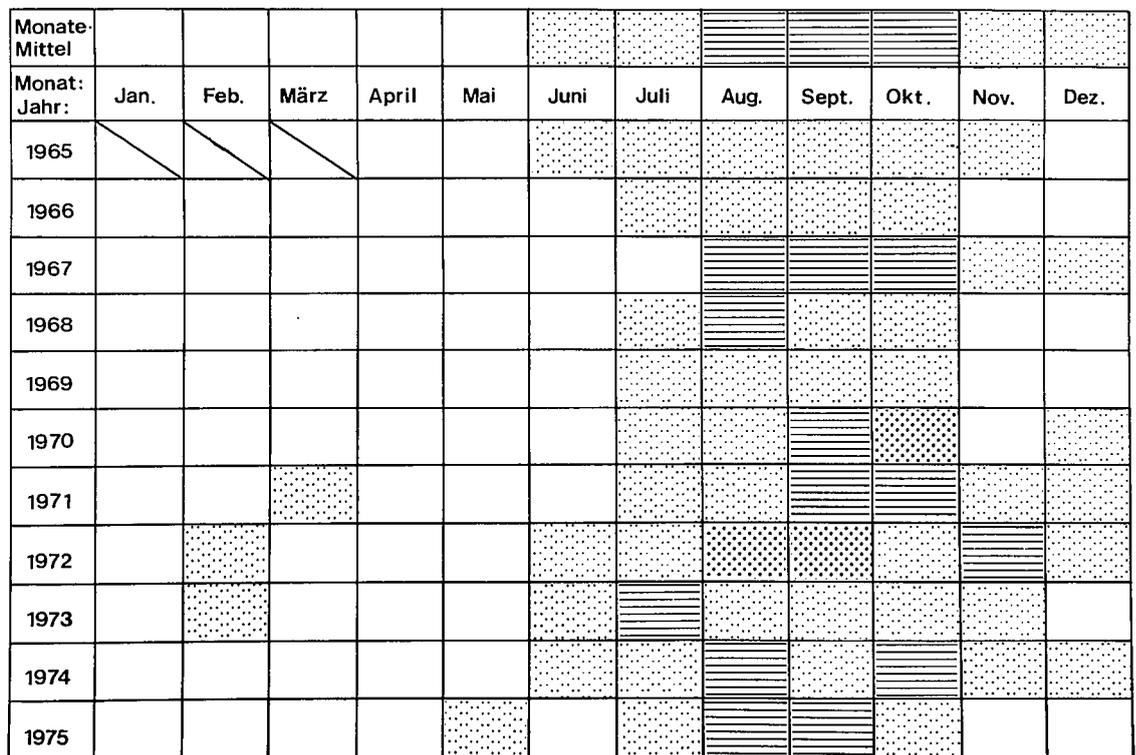


Abb. 29
BIOMASSE von Scenedesmus

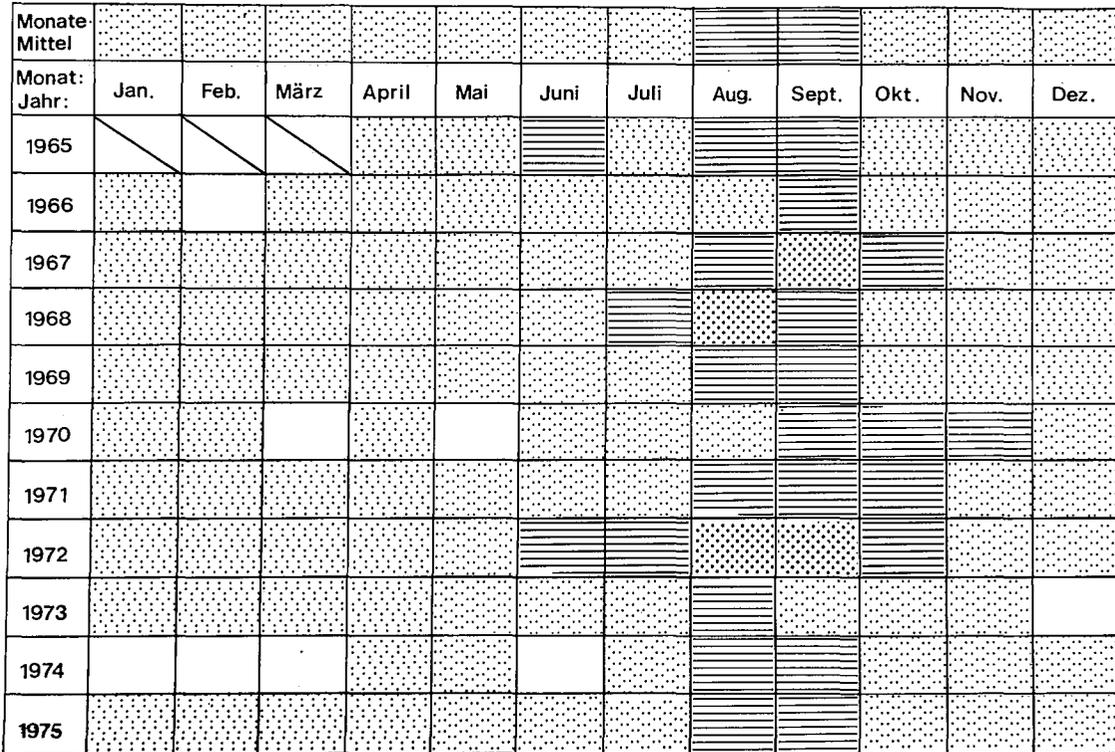


Abb. 30
BIOMASSE von Sphaerocystis schroeteri

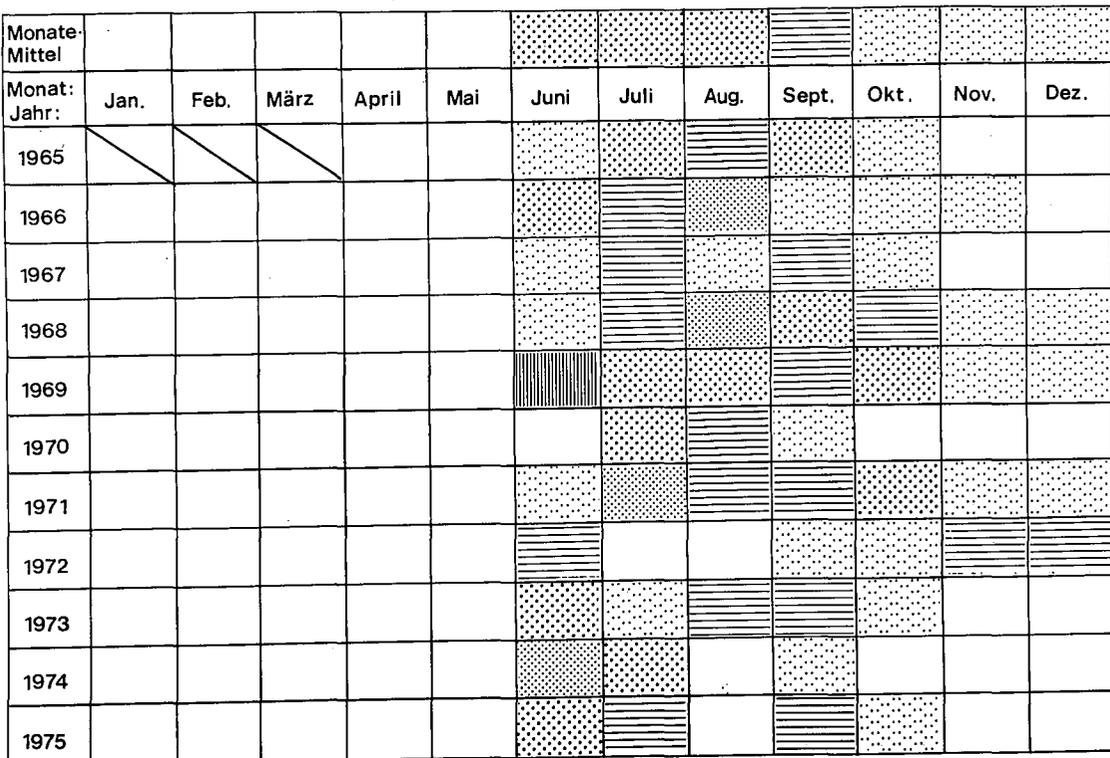


Abb.31
BIOMASSE von Pediastrum

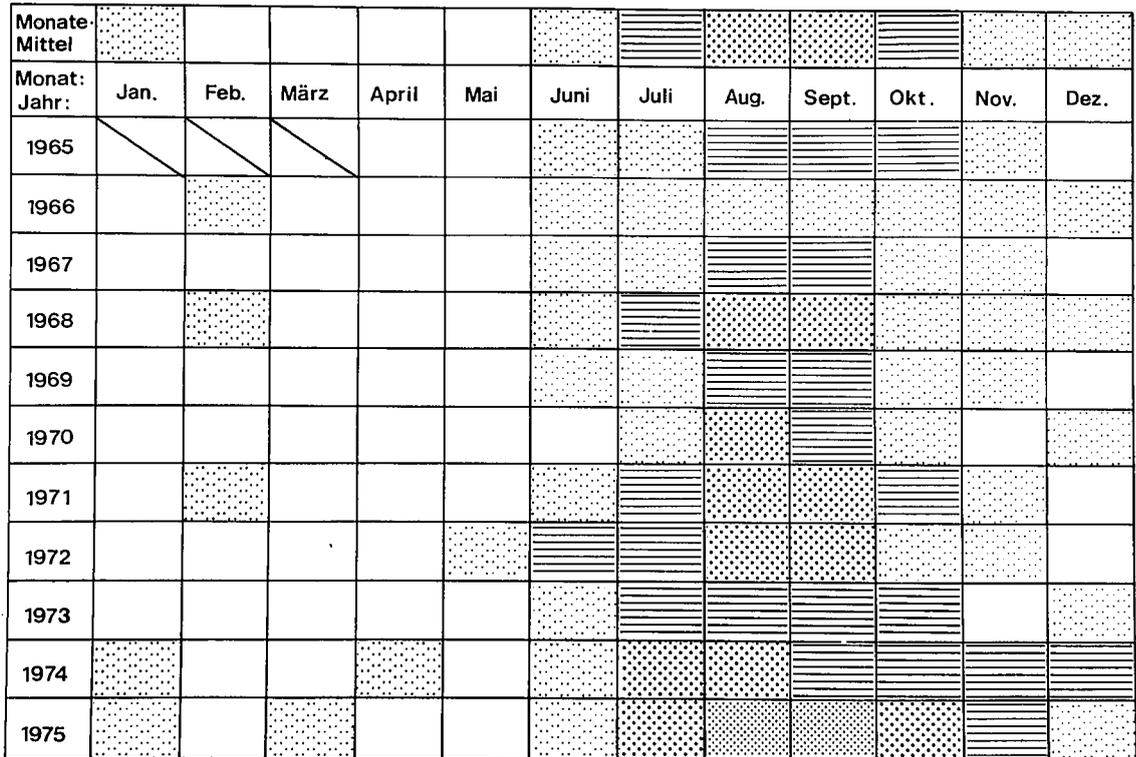


Abb.32
BIOMASSE von diversen unbestimmten Chlorophyceen

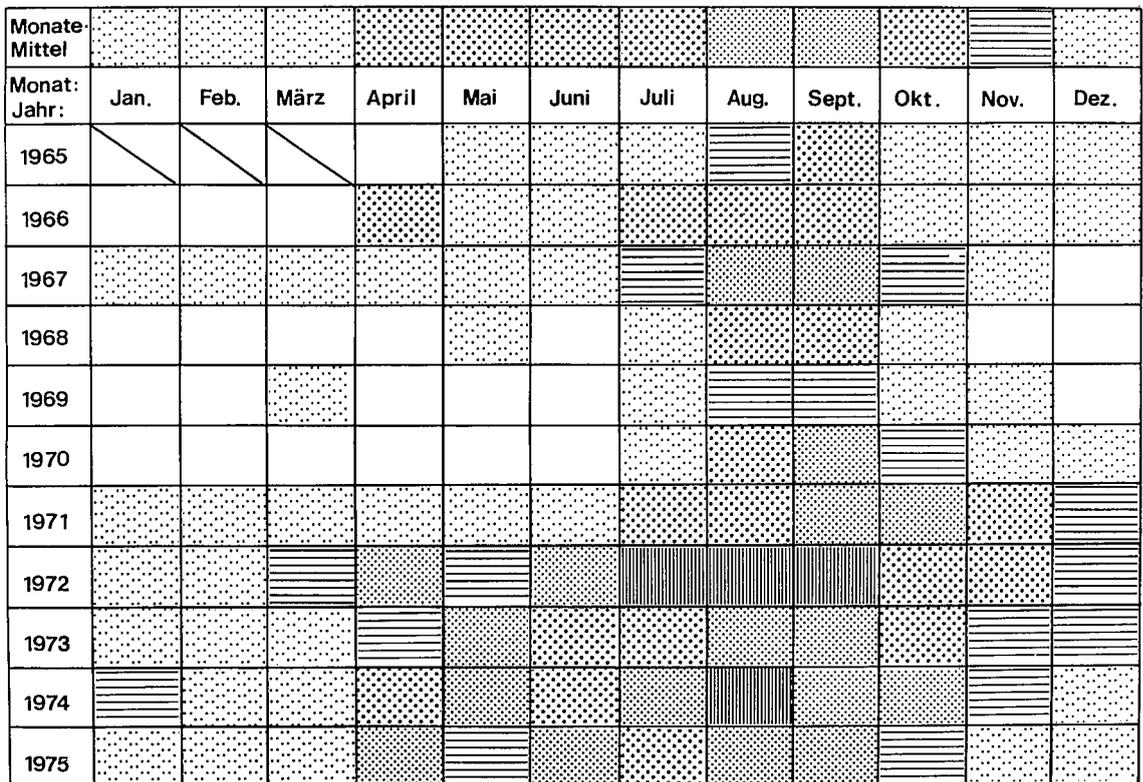


Abb. 35
BIOMASSE von Mougeotia

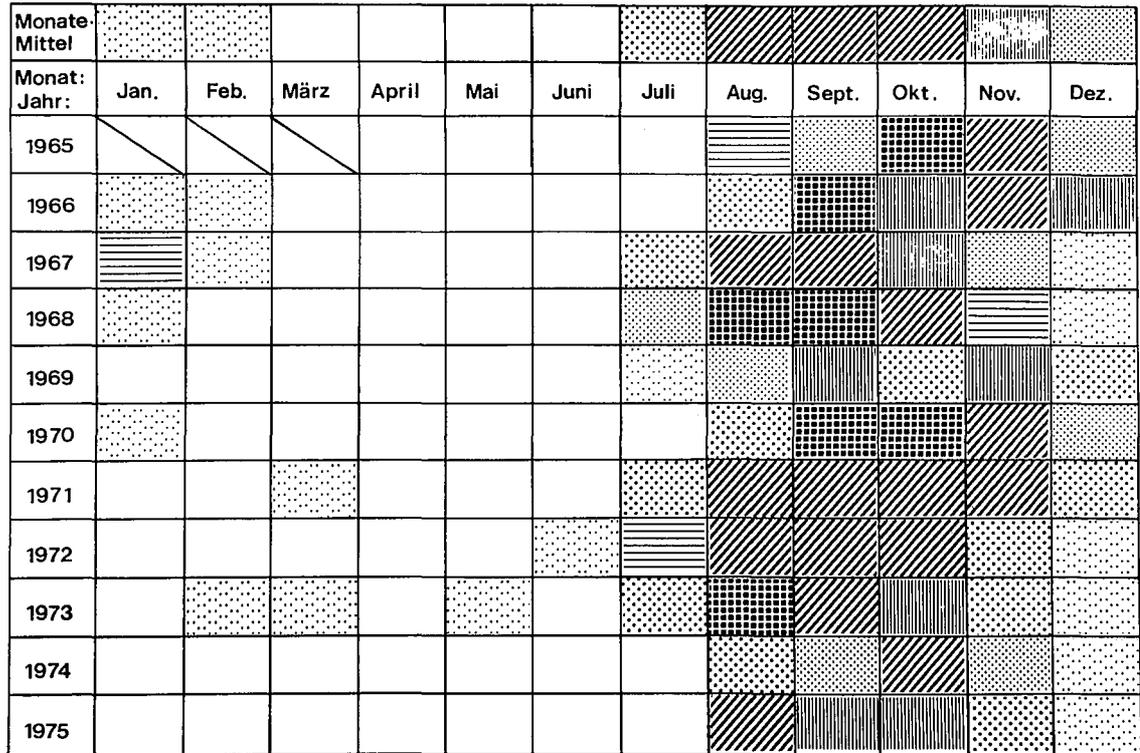
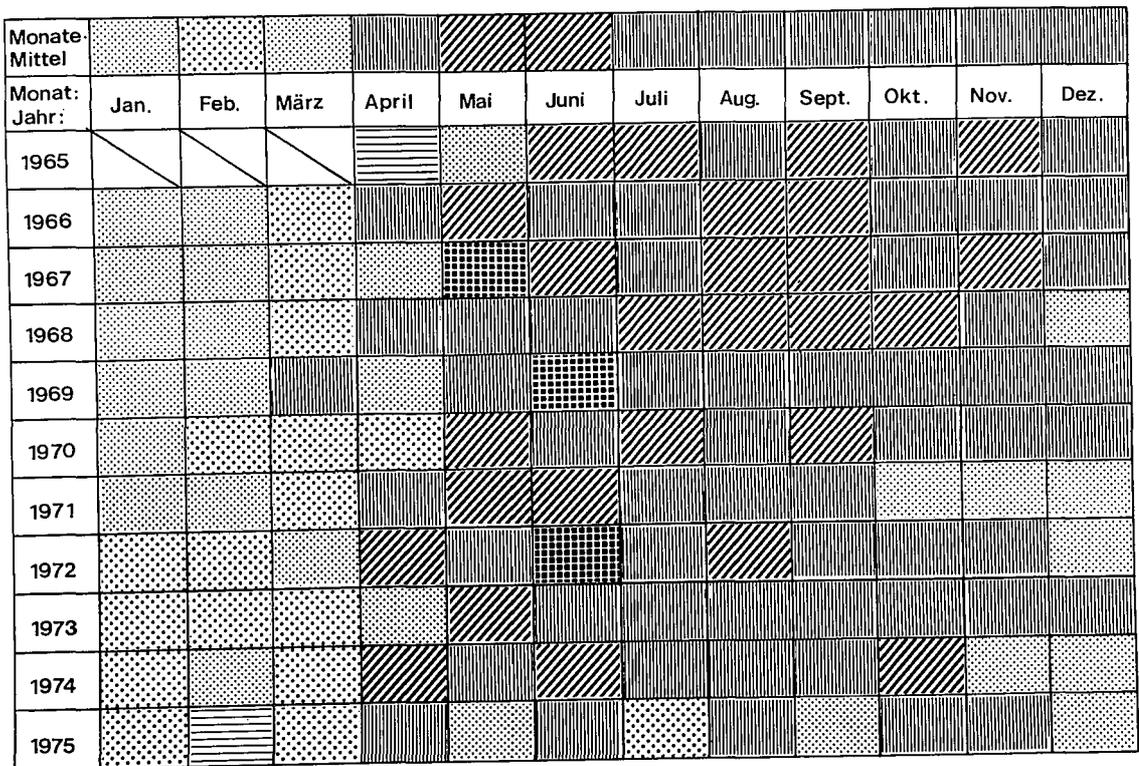


Abb. 36
BIOMASSE von Cryptomonas



3.3 Die quantitativen Veränderungen der Phytoplankton-Biomasse

Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Algen gleicher Klassenzugehörigkeit bringen es mit sich, dass selbst die Summation der Biomassen vieler Arten noch eine Periodizität erkennen lässt, sofern das Erscheinen der Hauptvertreter der einzelnen Algenklassen zyklisch ist. In diesem Sinne zeigen die Blaualgen eine wiederholte Häufigkeit im August/September. Die meisten Blaualgen dieser Maxima besitzen Gasvakuolen und Heterocysten. Dadurch sind sie in der Lage, in Ruhigwetterlagen in den günstigen Oberflächenschichten zu verharren und elementaren Stickstoff als Nährstoffquelle zu nutzen. Im Bodensee-Obersee erscheinen die Blaualgen nur in der zweiten Jahreshälfte in erhöhten Zelldichten. Vom Dezember bis Juni werden nur vereinzelte Kolonien fädiger oder chroococcaler Blaualgen beobachtet.

Das Verhalten von *Aphanizomenon* im Untersee zeigt aber klar, dass die Änderung der Umgebungsparameter diese zyklische Dynamik sprengen kann [8].

Der Biomasseanteil der Blaualgen am Gesamtphytoplankton des Obersees schwankt zwischen 1 und 12% (Tab. 2). Das Maximum wurde 1972 erreicht; im gleichen Jahr wurde auch im Untersee die höchste Entfaltung der Blaualgen verzeichnet [8]. Im Obersee sind *Anabaena* und *Aphanothece* die wichtigsten Biomasse-Bildner, während im Untersee die *Aphanizomenon* dominiert. Nach den Ausnahme-Jahren 1970/1971 mit langem, warmen Herbst waren die Voraussetzungen für hohe Algenbiomassen speziell günstig. Verminderter Durchfluss in diesen niederschlagsarmen Jahren und möglicherweise auch Rücklösungsprozesse von Phosphor führten zu einem deutlichen Anstieg der Phosphorkonzentration im Pelagial.

Die Chrysophyceen mit den wichtigsten Gattungen *Dinobryon* und *Mallomonas* sind im Planktongeschehen unbedeutend. Die kleineren Arten spielen allenfalls in der Nahrungskette eine wichtigere Rolle, doch rangieren sie weit hinter den Cryptophyceen und

Diatomeen. Ihr Biomasseanteil sank seit 1965 schrittweise von 3% auf 0,5% (Tab. 2) im Jahre 1975.

Die Diatomeen sind nach wie vor die wichtigsten Biomassebildner des Phytoplanktons. Der Anteil am Gesamtplankton liegt meist über 40%, nur in den Jahren 1971/1972 und 1974 sank der Anteil gegen 30% ab. Die zentrischen Diatomeen erscheinen in zwei Phasen: Zwischen März und Mai und von Juli bis Oktober; die Depression im Juni kann von den pennaten Formen zum Aufbau ihrer Biomasse genützt werden. Diese erreichen zwischen Juni und Oktober beachtliche Biomasse-Spitzen.

Im Laufe der Jahre wechselt der Anteil der zentrischen und pennalen Formen häufig. Nie fallen Maxima der Pennaten mit denen der zentrischen Kieselalgen zusammen. Möglicherweise spielt hier die Konkurrenz um begrenzende Nährstoffe (Phosphat und Silikat) eine Rolle. Die Kieselalgen sind mit einem Anteil von 30 bis 40% regelmässig übers Jahr im Plankton, nur im Juli schnellt der Prozentsatz des Biomasseanteils auf 74% hoch. Der Rückgang im Winter läuft zum Rückgang der Gesamtbiomasse parallel.

Die Schwankungen der Dinophyceen bewegen sich zwischen $1,1 \text{ g/m}^2$ und $2,4 \text{ g/m}^2$ Frischgewicht, was ca. 4,5% bis 10% der Gesamtbiomasse der entsprechenden Jahre ausmacht. Diese geringen Differenzen in einer elfjährigen Periode lassen keine Tendenz der Entwicklung erkennen. Im Jahresverlauf richten sich die Dinophyceen streng nach den andern Algen, von denen sie zum Teil leben (Gymnodinien). Der prozentuale Anteil an der Gesamtbiomasse schwankt auch im Jahresverlauf sehr wenig (Minimum bei 4,7, Maximum bei 11,7%).

Nach dem extremen Trockenjahr 1971 konnten sich die Grünalgen mit volvocalen Formen (*Chlamydomonas* spp.) einen Platz im Phytoplanktonkalender sichern. Die coccalen Grünalgen hingegen bleiben mehrheitlich stabil. Die Zunahme des Nährstoffgehaltes bewirkt nach LEHN [31, 43, 44] in erster Linie einen früheren Beginn der Frühjahrsentfaltung, bzw. höhere Biomassemaxima im Frühling. Die Sommerplanktonen sind von der steten Nachlieferung

der Nährstoffe via kleinen Kreislauf oder allochthonen Quellen abhängig, denn die Phosphat-Reserven aus der Zirkulationsphase sind im Juli weitgehend aufgezehrt. Aus diesem Grunde ist es verständlich, dass das Sommerplankton stabiler bleibt als die Phytozönose im Frühjahr und Herbst, wo die thermische Schichtung ausserdem instabiler ist. Die Grünalgen konnten durch die Invasion von *Chlamydomonas* ihren Biomasseanteil am Gesamtplankton von 4% im Jahr 1971 auf 23% im darauffolgenden Jahr erhöhen. Nach dieser ersten Massenfaltung ging der Anteil wieder auf rund 10% zurück. Das Vordringen von *Chlamydomonas*, der eher als fester Bestandteil von Teichplankton gilt, muss als weitere Warnung betrachtet werden. Das Auftreten einer neuen Art ist an sich nicht mit einem genauen Nährstoffwert koordiniert. Häufige Aenderungen der Artenzusammensetzung zeigen, dass sich ein See in einer labilen Phase befindet. Da jede Aenderung der Phytozönose auch Verschiebungen beim Zooplankton bewirken kann und diese Veränderungen dann wiederum auf die Algenzusammensetzung Einfluss nimmt, wird klar, dass gravierende Aenderungen der Umwelt immer eine biologische Kettenreaktion auslösen, die während Jahren anhalten kann. Dieser Grundsatz gilt bei Erhöhung der Nährstofflast genauso wie bei einer Erniedrigung derselben. Die Entwicklung der Biomasse weist auf eine kurzfristige Verschlechterung des See-Zustandes im Jahr 1972 hin, doch hat sich seit dieser Zeit das mittlere Biomasse-Niveau wieder deutlich reduziert.

Die Konjugaten erreichen nur dann höhere Biomasse-Gehalte, wenn ihr wichtigster Vertreter im Plankton: die *Mougeotia*, günstige Wachstumsbedingungen antrifft. Dies ist offensichtlich nicht jedes Jahr der Fall. Die Schwankungen des prozentmässigen Anteils am Gesamtplankton sind dementsprechend gross: Minimum 2%, Maximum 16,4%.

Die Hauptvegetationsperiode liegt in der zweiten Jahreshälfte (August bis November). Die untersuchten Konjugaten stimmen in dieser Schwerpunktslage der Maximalentfaltungen miteinander überein. Da im Spätsommer von den erhöhten Nährstoffgehalten

nach der Zirkulation nicht mehr viel übrig sein kann, ist kein sicherer Trend der Biomasse-Entwicklung dieser Algenklasse zu erkennen.

Die Cryptophyceen waren bis 1971 stets mit fast 30% an der Gesamtbiomasse beteiligt. 1973 sank dieser Prozentsatz auf 11% ab, um sich nachher bei ca. 15% einzupendeln. Der Rückgang der Cryptophyceen, der sich nicht nur prozentual, sondern auch in absoluten Werten zeigt, beruht vermutlich auf Selektionsprozessen durch Zooplankter. Die Frühjahresmaxima blieben unverändert, während die Konzentrationen vom Juni bis November schrittweise kleiner wurden. Wohl auf Kosten der Cryptophyceen konnten sich die unbestimmbaren "diversen Plankter" entfalten, wobei ihr Anteil an der Jahresbiomasse bis 20% (1974) betrug, was gegenüber den Werten von 1965-1971 etwa einer Vervierfachung entspricht.

Das gesamte Phytoplankton zeigt in der Berichtsperiode geringe Schwankungen der Biomasse. Sieht man von der Störung im Jahr 1971/1972 ab, so variieren die Jahresmittel geringfügig zwischen 19,7 und 25,4 g/m². Es ist biomassemäßig somit ein Plateau erreicht, das sich nur durch Verschiebungen der Abundanzen einzelner Gruppen verschieden zusammensetzt.

Die Diatomeen und Cryptophyceen gehen anteilmässig zurück. Dafür erobern sich die Chlorophyceen, Cyanophyceen und "diverse Formen" einen festen Platz im Plankton.

LEGENDE für die Darstellung der Algengruppen (Abb.43-53)
Rasterstufen der Biomasse (g Nassgewicht / m²)

	<0.001		31.1 - 100
	0.001 - 0.30		101 - 310
	0.31 - 1.00		311 - 1000
	1.01 - 3.10		>1000
	3.11 - 10.00		keine Daten vorhanden
	10.01 - 31.0		

Abb. 45
BIOMASSE-SUMMEN der zentrischen Diatomeen

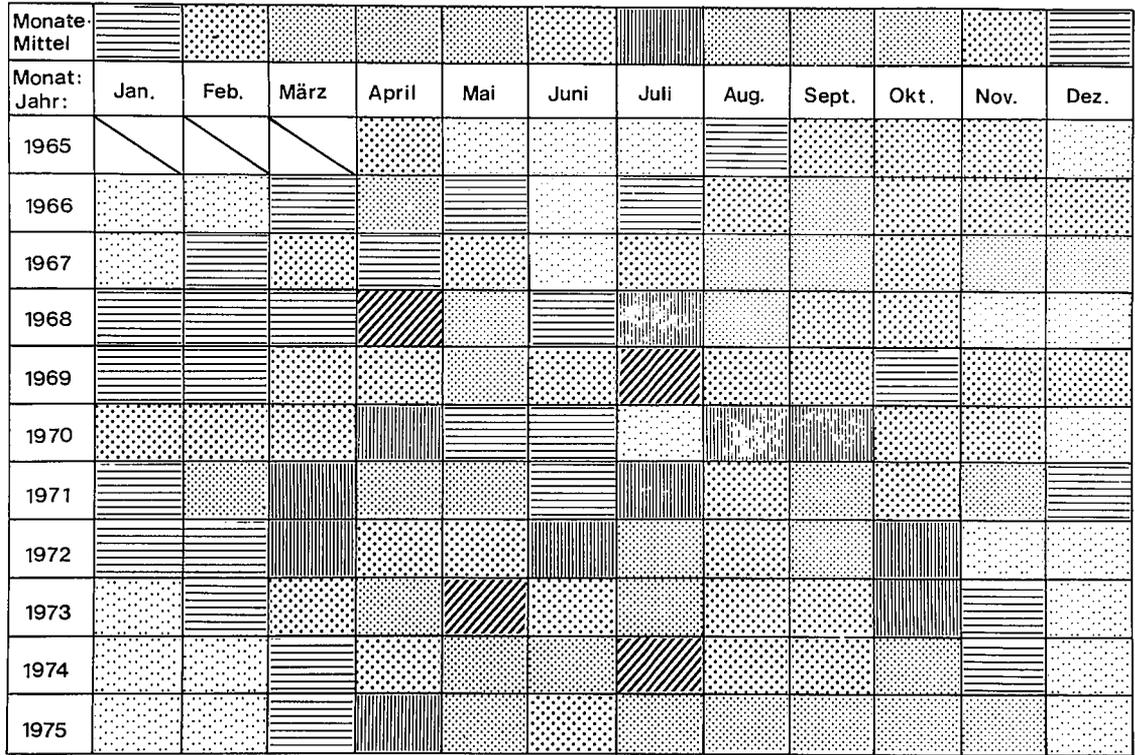


Abb. 46
BIOMASSE-SUMMEN der pennaten Diatomeen

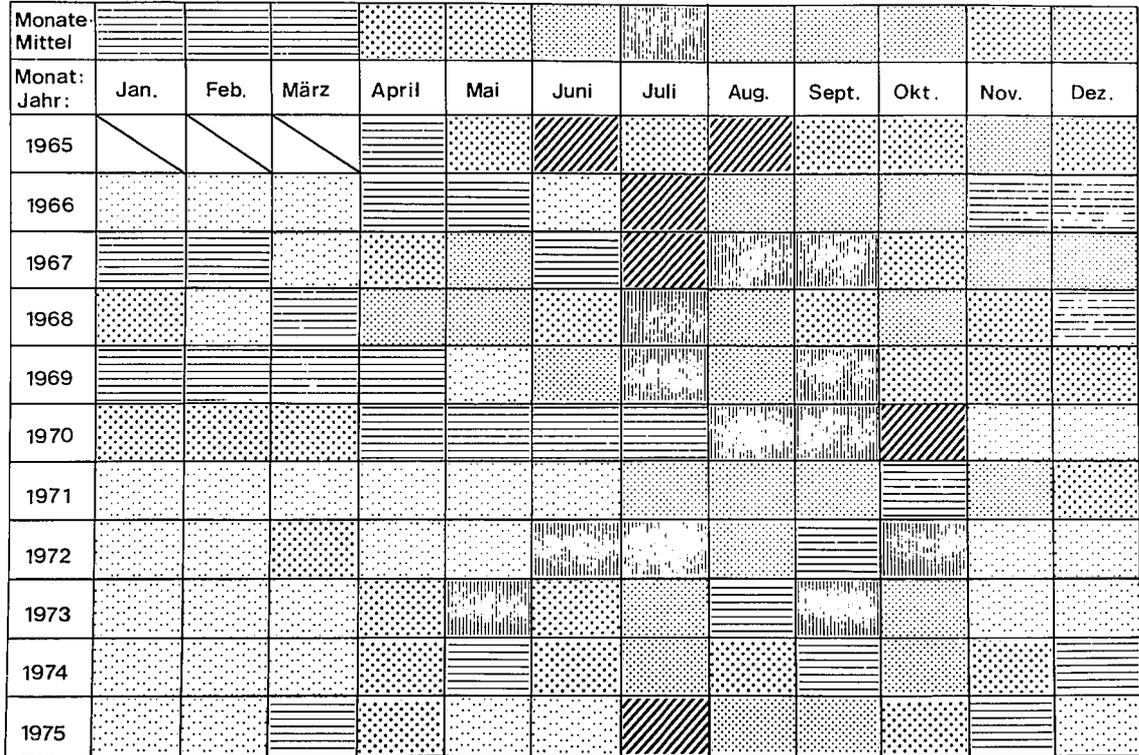


Abb. 47
BIOMASSE - SUMMEN aller Diatomeen

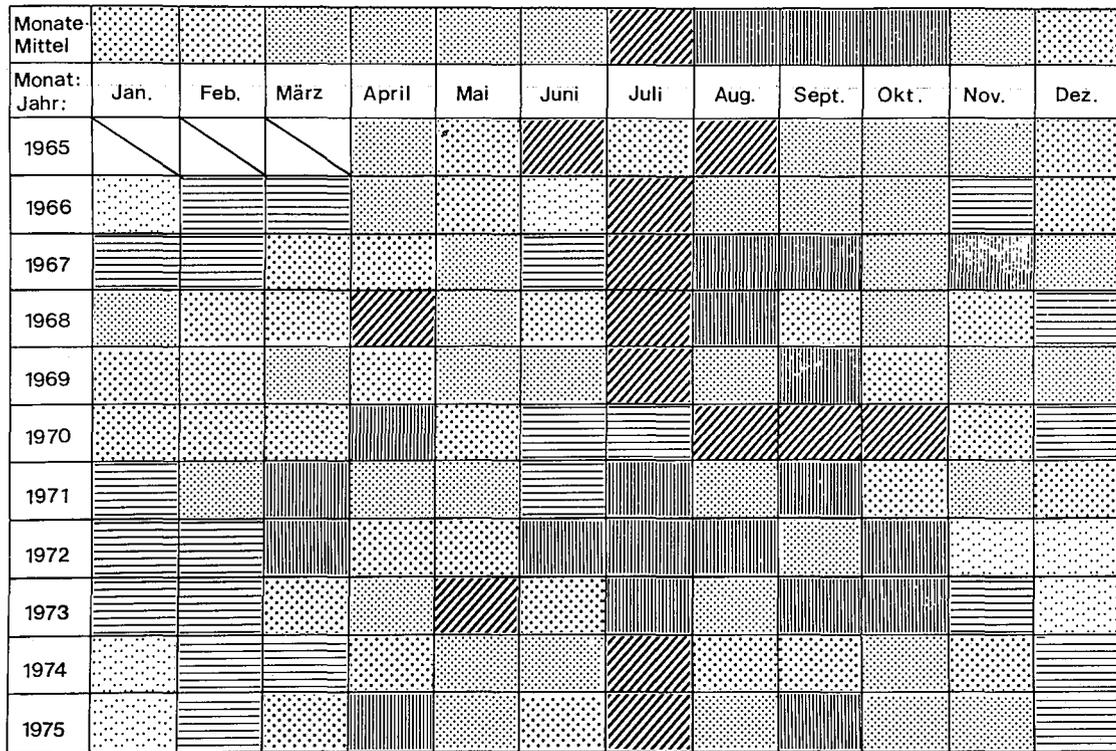
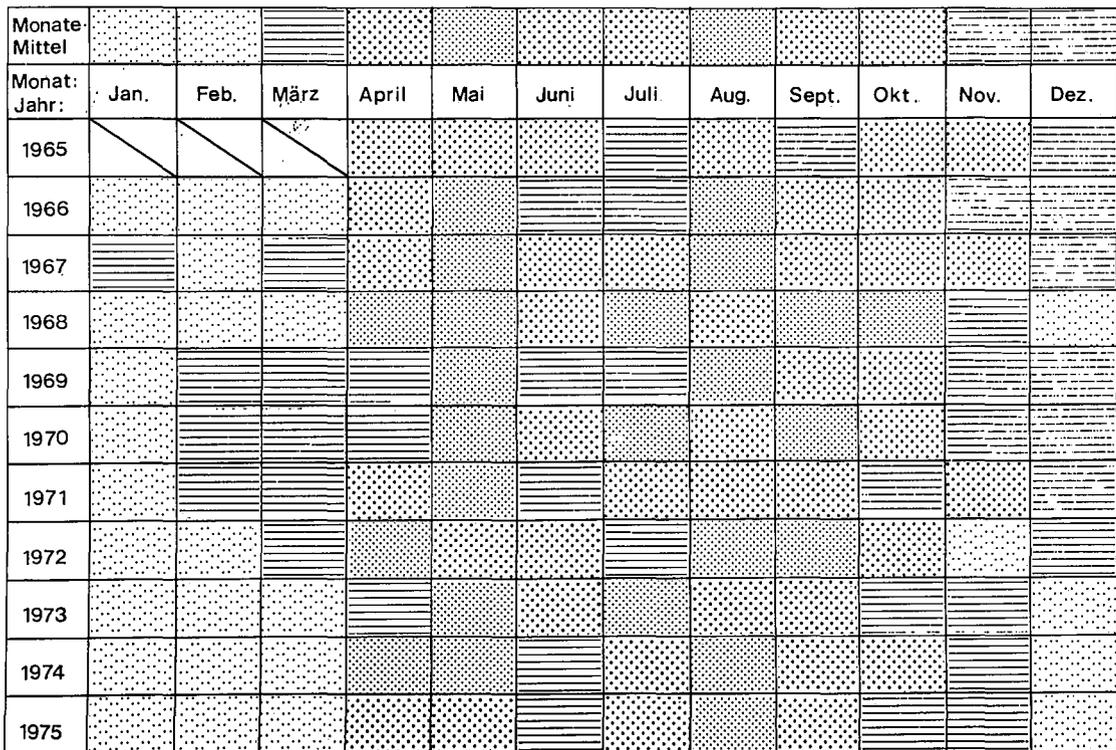


Abb. 48
BIOMASSE - SUMMEN der Dinophyceen



3.4 Die zeitliche Entwicklung der Algenbiomasse

Die Entwicklung der gesamten Biomasse ist in Abbildung 54 in zeitproportionalen Diagrammen dargestellt, aufgeschlüsselt nach den systematischen Gruppen. Die Masseinheit g/m^2 versteht sich als Nassgewicht der Wassersäule 0-50 m. In den ersten drei Jahren der Untersuchungsperiode wurden wöchentlich Proben entnommen, nachher wurde auf 14-tägigen Rhythmus bzw. in den Jahren 1972, 1974, 1975 auf monatlichen Turnus umgestellt. Für die Rasterdarstellungen mussten die Proben daher teilweise gemittelt werden. Diese Mittelwerte, die den Abbildungen 1-53 zugrunde liegen, wurden zusammen mit den monatlichen Proben in der Abbildung 54 oben dargestellt, während die Ursprungsdaten, welche die volle Dynamik der Phytozönose besser dokumentieren, unten dargestellt sind.

Beide Diagramme haben den gleichen Biomasse-Massstab. Die Zeitachsen divergieren geringfügig in der Dehnung, da die Zahl der Zeilen, durch Zahl der Probenahmen und Aufrundungseffekte bei längeren Intervallen bedingt, variiert.

Die Zeilen zwischen den Probenahmedaten wurden wie in früheren Graphiken derselben Art linear interpoliert.

Im Vergleich der Diagramme mit Resultaten aus dem Untersee ist zu berücksichtigen, dass die Summation in früheren Berichten [7, 8] über andere Tiefenstufen erfolgte. In der Tiefenstufe 0-50 m sind bereits viele inaktive Zellen, welche sedimentieren, miterfasst. Speziell die hohen Kieselalgenmaxima im Juli/August setzten sich zu einem zwar unbekanntem, aber nicht zu vernachlässigenden Teil aus inaktiven Zellen zusammen, die äusserlich nicht von lebenden Zellen zu unterscheiden sind.

Die Zahl der Maxima pro Jahr spiegelt die Dynamik der Algensukzession. Sie ist nur dort aussagekräftig, wo die Probenahmeintervalle genügend eng sind. Der Vergleich der Mittelwerte (bzw. monatlichen Analysen) mit den wöchentlichen bzw. 14-tägigen Resultaten zeigt den Informationsverlust, der durch grosse

Intervalle entsteht, deutlich. Es muss daher erneut gefordert werden, dass Planktonanalysen mindestens halbmonatlich durchgeführt werden müssen.

Die Mittelwerte mehrerer, häufig entnommener Proben und die Monatswerte lassen einen geglätteten Jahresverlauf erkennen mit einem Frühjahresmaximum und einem langen Sommer-Herbst-Maximum. Maxima und Minima werden bei einem monatlichen Turnus nur selten voll erfasst. Die wöchentlichen Proben hingegen ergeben zwei bis drei deutlich voneinander getrennte Maxima in der warmen Jahreszeit, und nicht selten teilt sich das Frühjahresmaximum in zwei Spitzen auf.

Die Intensität der Frühjahresspitzen nimmt im Laufe der Jahre zu. Dies kann als eine Folge der erhöhten Zirkulationswerte von P im Frühjahr betrachtet werden. Ab 1971 übertreffen die Frühjahresbiomassen die Sommermaxima mehrmals. Der höchste Einzelwert der Berichtsperiode wurde 1973 (Ende Mai mit 125 g/m^2) gemessen. Hervorzuheben sind die etwa im Juni eingetretenen Depressionen der Biomasse. Dieses Zusammenbrechen wurde bei der Besprechung der Einzelarten wiederholt mit der Aktivität der herbivoren Zooplankter in Zusammenhang gebracht. In den Mittelwerten kommt dieser Zusammenbruch nur abgeschwächt zur Geltung, obwohl in der Natur nicht selten mehr als 90% der Primärprodukte abgeweidet werden. Die sukzessive Abfolge der Biomassegruppen kommt in den Abbildungen 55, 56 besser zum Ausdruck.

Im mittleren Jahresgang (Abb. 55) kommt eine zweigipflige Kurve zustande. Die zeitlichen Verschiebungen kleinerer Optima im Sommer und Herbst führen zur Egalisierung zusammenfallender Minima und Maxima bei der Mittelwertbildung. Auch das Grazingloch im Juni verliert seinen einschneidenden Charakter. Auch hier sorgen zeitliche Streuungen der Minimalwerte zur Abschwächung der ursprünglich dynamischen Biomasse-Entwicklung. Der gemittelte Jahresgang zeigt dennoch bezüglich der Abundanzen einzelner Algenklassen eine deutliche Zäsur in der Jahresmitte. Vor dem Zusammenbruch dominieren neben zentralen Diatomeen

Cryptophyceen, Chlorophyceen (volvocale Formen) und diverse Flagellaten. Nach dem Grazingloch setzen sich zunächst grosse pennale Kieselalgen durch, die nach GRIM [16] ein ausgesprochenes Phosphorspeicherungsvermögen haben. Im August bis Oktober schieben sich dann Blaualgen, Dinophyceen und Jochalgen in den Vordergrund, ohne aber die Diatomeen von ihrer dominierenden Stelle zu verdrängen.

Die Jahresmittelwerte der Biomassen sind in Abbildung 56 dargestellt. Das Jahresmittel 1965 basiert auf den Daten ab April. Die fehlenden Werte der Wintermonate (mit geringer Biomasse) müssten das Mittel um ca. 20% reduzieren. Die meteorologischen Extremjahre 1970 bis 1972 sorgten für Veränderungen der Planktonzusammensetzung. Die hohen Zirkulationswerte an Nährstoffen ermöglichten mehreren Gruppen eine optimale Entfaltung: Chlorophyceen, Cyanophyceen, diverse Formen. Anteilmässig gehen die Diatomeen, Conjugaten, Cryptophyceen und die Chrysophyceen zurück. Entsprechend den Beobachtungen von LEHN [40] divergieren Zellendichte und Biomasse des Phytoplanktons mit zunehmendem Nährstoffgehalt. Das Plankton enthält immer mehr kleine und kleinste Formen. Die Stabilität des Biomasse-Niveaus darf daher nicht darüber hinwegtäuschen, dass die Primärproduktion (und die Verluste durch grazing) angestiegen sind. Das Phytoplankton trägt je länger je mehr die Charakterzüge eines Futtergenerators, dessen Effizienz sich in der Biomasse höherer Nahrungsstufen niederschlägt. Die Erhöhung der Nährstoffgehalte bewirkt nicht zwangsläufig auch eine Erhöhung der Phytobiomasse, wohl aber eine Erhöhung der totalen Biomasse aller Lebewesen im See.

Die wachsenden Frühjahresspitzen sind von schwankenden Sommer-Herbst-Maxima begleitet. In der zweiten Jahreshälfte gehen die kleineren Formen (Nannoplankter) stärker zurück als die fädigen Algen bzw. grossvolumige Individuen. Selektives Grazing kann für diesen Effekt nicht ausgeschlossen werden.

Legende zu Abbildung 54

Zeitproportionale Darstellung der Phytoplanktonbiomasse, aufgeschlüsselt nach systematischen Gruppen. Die Zeilen zwischen zwei Probenahmen wurden durch lineare Interpolation ermittelt. Die Biomasse wurde für die Tiefenstufe 0-50 m summiert: [g/m²] Nassgewicht.

Die Zeichen bedeuten:

- * Cyanophyceae (Blaualgen)
- : Chrysophyceae (Goldalgen)
- X Bacillariophyceae (Kieselalgen)
- O Dinophyceae (Panzerflagellaten)
- / Chlorophyceae (Grünalgen)
- § Conjugatophyceae (Jochalgen)
- Cryptophyceae
- W Diverse Formen (Flagellaten, μ -Algen etc.)

g/m² Nassgewicht

g/m² Nassgewicht

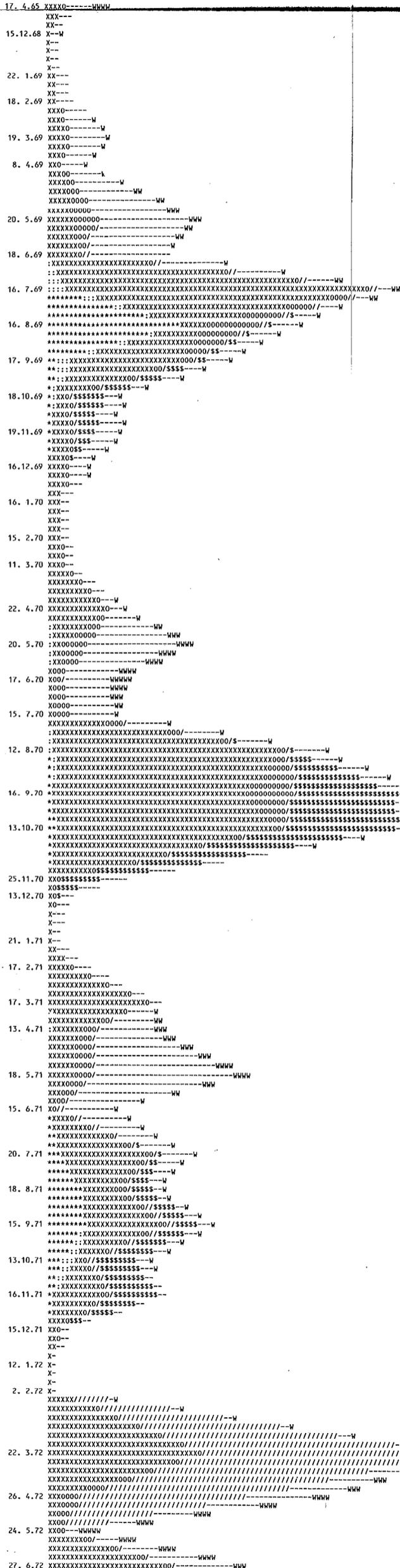
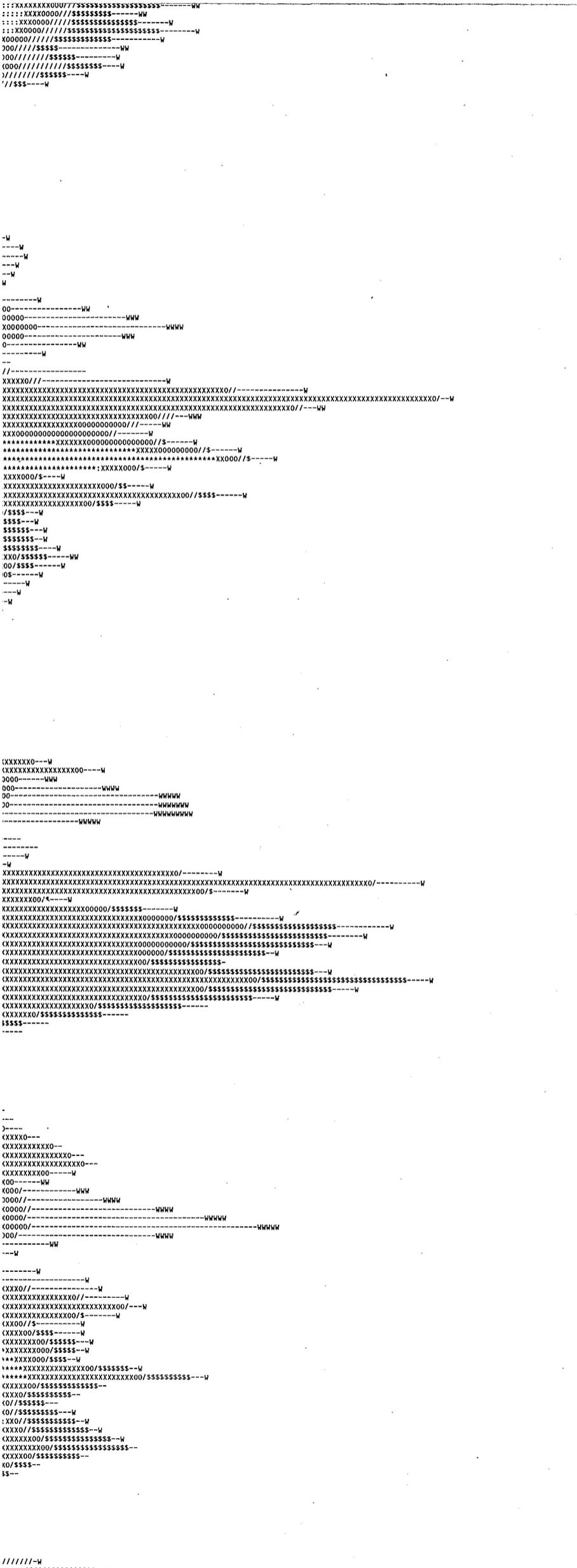
50

100

0

50

100

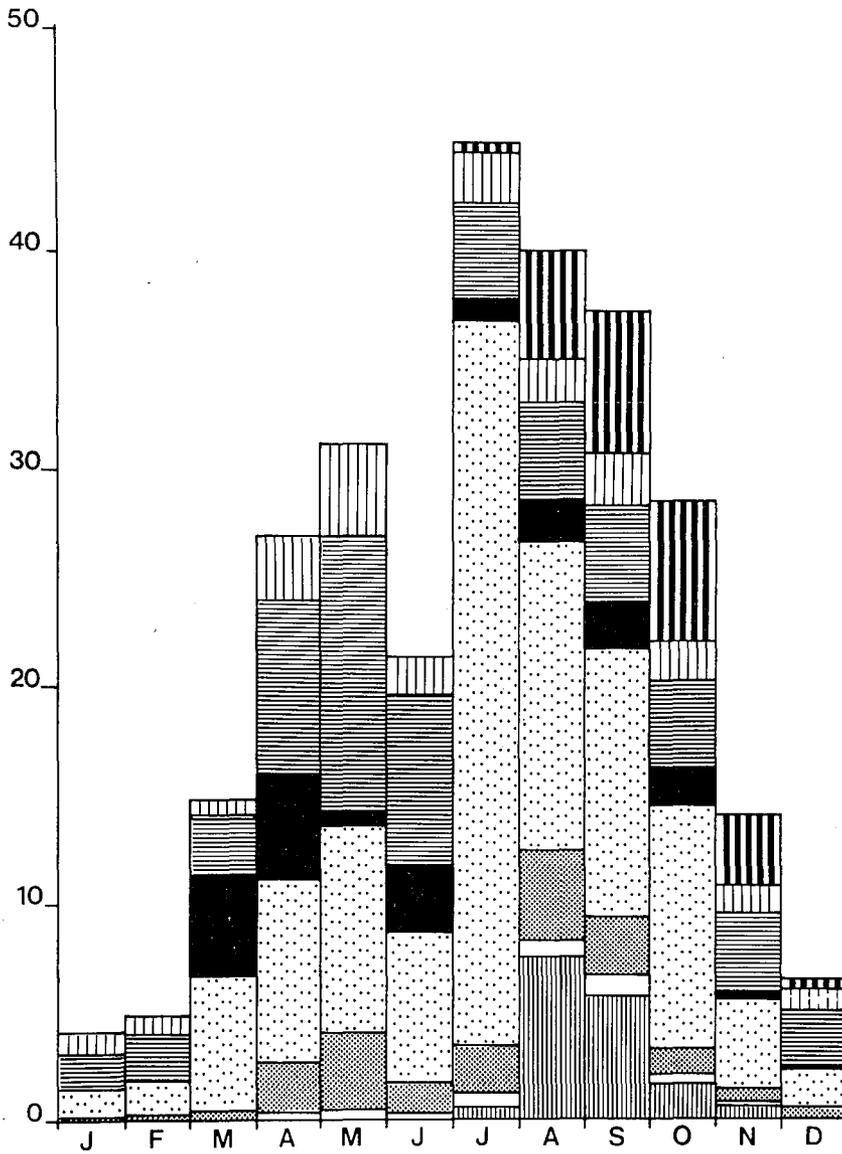


UNG IM BODENSEE 1965 - 1975
almonatlichen - wöchentlichen (unten)
men

Abb. 55

Die Entwicklung der Phytoplanktonbiomasse
(anhand der Jahresmittel)

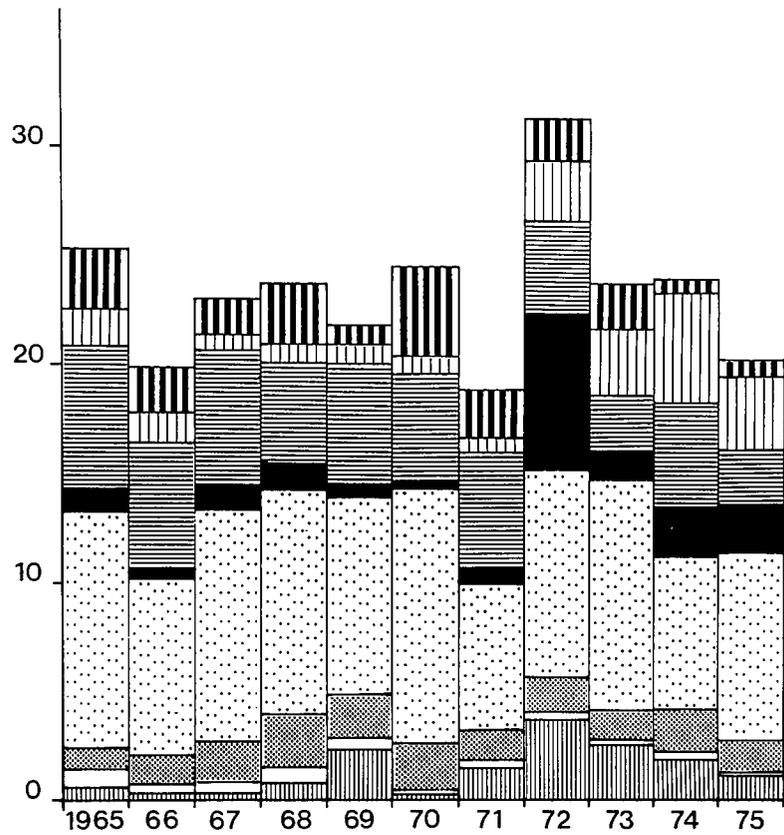
g/m^2



Legende:

- | | | | |
|---|------------------|---|-------------------|
|  | Conjugatophyceae |  | Bacillariophyceae |
|  | Diverse Formen |  | Dinophyceae |
|  | Cryptophyceae |  | Chrysophyceae |
|  | Chlorophyceae |  | Cyanophyceae |

Abb. 56 Jahrgang der Phytoplankton-Gruppen im
g/m² 11-Jahresmittel



Legende:

- | | |
|--|---|
|  Conjugatophyceae |  Bacillariophyceae |
|  Diverse Formen |  Dinophyceae |
|  Cryptophyceae |  Chrysophyceae |
|  Chlorophyceae |  Cyanophyceae |

Tabelle 2 Anteil der Algengruppen an den jeweiligen durchschnittlichen Jahresbiomasse (g/m² 0-50 m)

		1965	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975
Cyano	Abs.	0,6326	0,2896	0,3002	0,8018	2,4249	0,2543	1,6240	3,7142	2,2157	1,8718	1,2228
	%	2,49	1,47	1,30	3,37	11,05	1,03	8,55	11,94	9,30	7,80	5,97
Chryso	Abs.	0,7445	0,4587	0,4801	0,6805	0,4674	0,2126	0,2573	0,1691	0,1669	0,2684	0,1079
	%	2,94	2,33	2,08	2,86	2,13	0,86	1,35	0,54	0,70	1,12	0,53
Dino	Abs.	1,1463	1,3177	1,8285	2,3555	1,9101	2,0735	1,3256	1,6397	1,4256	2,0096	1,3966
	%	4,52	6,69	7,92	9,90	8,70	8,42	6,98	5,27	5,99	8,38	6,82
Diatu	Abs.	10,765	8,1732	10,7656	10,3672	9,0599	11,8329	6,7266	9,5326	10,6301	7,1657	8,6892
	%	42,44	41,51	46,62	43,59	41,28	48,06	35,41	30,65	44,64	29,86	42,45
Chloro	Abs.	0,8372	0,5383	1,0106	1,1966	0,6084	0,3335	0,7469	7,1869	1,3247	2,4667	2,1263
	%	3,30	2,73	4,38	5,03	2,77	1,35	3,93	23,10	5,56	10,28	10,39
Crypto	Abs.	6,9642	5,6752	6,1683	4,6176	5,6566	4,9831	5,491	4,2461	2,6335	4,8857	2,7170
	%	27,46	28,82	26,72	19,42	25,77	20,24	28,90	13,65	11,06	20,36	13,27
Diverse	Abs.	1,5499	1,1252	0,8989	0,8243	0,8052	0,9070	0,7528	2,7595	3,4064	4,8319	3,4943
	%	6,11	5,71	3,89	3,47	3,67	3,69	3,96	8,87	14,30	20,14	17,07
Conju	Abs.	2,7247	2,1158	1,6372	2,9399	1,0159	4,0260	2,0751	1,8587	2,0130	0,4940	0,7172
	%	10,74	10,74	7,09	12,36	4,63	16,35	10,92	5,98	8,45	2,06	3,50
Total	Abs.	25,3644	19,6937	23,0894	23,7834	21,9484	24,6229	18,9993	31,1068	23,8159	23,9938	20,4713
	%	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00

Tabelle 3 Anteil der Algengruppen an der Gesamtbiomasse im 11- Jahresmittel (Abs. Werte in g/m^2 0-50m)

		Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.
Cyano	Abs.	0,0410	0,0414	0,0389	0,0534	0,0506	0,0240	0,6655	7,5998	5,7203	1,6730	0,5622	0,1105
	%	0,99	0,84	0,26	0,19	0,16	0,12	1,48	18,76	15,29	5,72	3,99	1,71
Chryso	Abs.	0,0181	0,0110	0,0281	0,3274	0,4636	0,2121	0,6081	0,7039	1,0716	0,5187	0,1566	0,0586
	%	0,44	0,22	0,19	1,20	1,48	1,05	1,35	1,74	2,86	1,77	1,11	0,90
Dino	Abs.	0,2292	0,2717	0,4259	2,3929	3,6612	1,1712	2,4277	4,1139	2,6426	1,3577	0,7466	0,4394
	%	5,55	5,48	2,87	8,77	11,68	5,80	5,40	10,16	7,06	4,65	5,31	6,78
Diato	Abs.	1,2454	1,5393	6,1418	8,5995	9,5685	6,9469	33,3576	14,2507	12,3751	11,2697	4,041	1,6780
	%	30,18	31,04	41,41	31,52	30,51	34,38	74,21	35,18	33,07	38,57	28,72	25,88
Chloro	Abs.	0,0588	0,0528	4,6114	4,8355	0,6296	3,0139	0,9862	1,8446	2,0223	1,7553	0,3267	0,1108
	%	1,43	1,06	31,09	17,72	2,01	14,92	2,19	4,55	5,41	6,01	2,32	1,71
Crypto	Abs.	1,5325	1,9254	2,6944	8,0254	12,7103	7,0626	4,2354	4,5124	4,4027	4,1377	3,7130	2,5835
	%	37,13	38,82	18,17	29,42	40,53	34,95	9,42	11,14	11,77	14,16	26,38	39,85
Diverse	Abs.	0,9480	1,0807	0,8743	3,0310	4,2597	1,7558	2,3467	2,1453	2,4804	1,8672	1,3058	1,0428
	%	22,97	21,79	5,89	11,11	13,58	8,69	5,22	5,30	6,63	6,39	9,28	16,08
Conju	Abs.	0,0541	0,0374	0,0171	0,0184	0,0167	0,0180	0,3239	5,3322	6,7000	6,6413	3,2208	0,4600
	%	1,31	0,75	0,12	0,07	0,05	0,09	0,73	13,17	17,91	22,73	22,89	7,09
Total	Abs.	4,1271	4,9597	14,8319	27,2835	31,3602	20,2045	44,9511	40,5028	37,4150	29,2206	14,0727	6,4836
	%	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00

4. Zusammenhang der Algenentwicklung mit Umgebungsparametern

Mehrere Parameter (Alkalinität, CO_2 , O_2) weisen durch ihre Veränderungen darauf hin, dass trotz stabilem Biomasse-Niveau der Algen die Umsatzrate und die Intensität der Folgereaktionen weiter ansteigen. Klimatische Schwankungen, wie sie 1971/72 augenfällig waren, können sich jederzeit wiederholen.

Zwischen 1965 und 1972 vervierfachte sich der Phosphatgehalt der Wassersäule während der Zirkulation. Seither ist der Anstieg unbedeutend, da sich die Gewässerschutzmassnahmen in vermehrter Masse auszuwirken beginnen. Gegenüber den Biomasse-Analysen früherer Mess-Serien ist die Biomasse der letzten 15 Jahre (1961-1975) auf das Doppelte angestiegen. Der Prozentanstieg entspricht den Befunden von LEHN aus der Zone 0-10 m für die Zeit 1952-1974. Der Vergleich der gleitenden Mittel (über jeweils ein Jahr gerechnet) von Phosphat und Algenbiomasse zeigt, dass das Hochschnellen der Phosphatgehalte im Jahre 1971/72 das Algenwachstum spürbar fördert. Trotz hohem Nährstoffpegel bildet sich die Algenbiomasse in den folgenden Jahren wieder zurück. Hingegen steigt die Zahl der Zooplankter (Crustaceen), speziell der Cladoceren, in neuerer Zeit stärker an [11]. Die Änderungen der Artenzusammensetzung des Phytoplanktons, die unter 3.4 besprochen wurden, führen einerseits dazu, dass die Phosphatreserven schlecht genutzt werden, und dass die Nahrungsbasis für herbivore Crustaceen verbessert wird.

Die Graphik (Abb. 57) macht auch klar, dass auf eine gegebene Nährstoffmenge hin nicht automatisch eine entsprechende Algenbiomasse entsteht. Es kommt eben auch darauf an, wann die Nährstoffe zur Verfügung stehen und wie weit die Nutzung durch Zooplanktongrazing verändert wird.

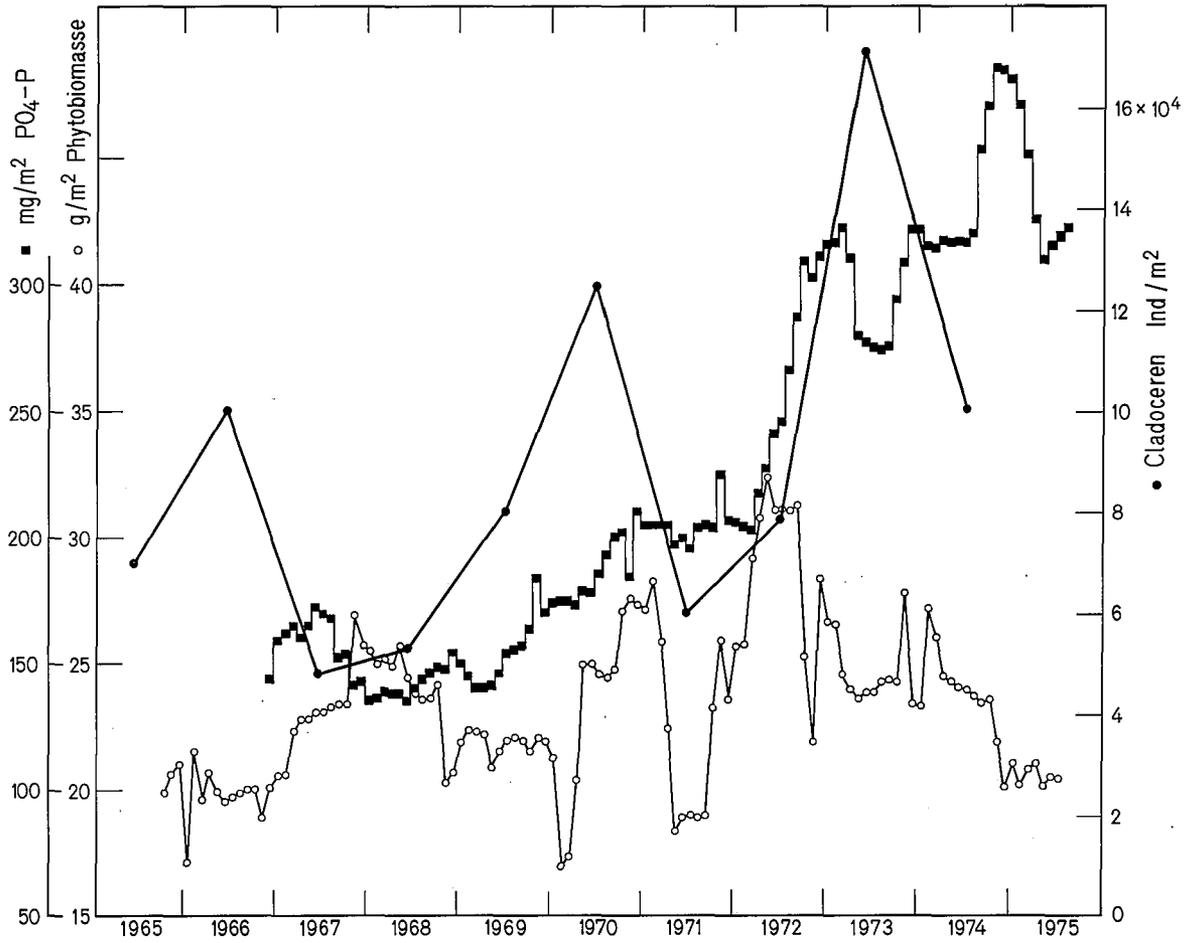
Der Einfluss des Zooplanktons wurde speziell im Untersee [8] behandelt. Zwischen Phytoplankton und Zooplankton bestehen demnach Räuber-Beute-Beziehungen, die oft den mathematischen Ansätzen von VOLTERRA und LOTKA [59] entsprechen. LAMPERT [27] konnte nachweisen, dass die Beziehung zwischen Herbivoren und

Phytoplankton solange durch die Räubergeneration kontrolliert wird, bis die Bildung der Ruhestadien (C-4-Diapause) der räuberischen Copepodiden die ungehemmte Entfaltung der Herbivoren, entsprechend ihrem Nahrungsangebot, erlaubt. Das mehrgliedrige System kann damit je nach Zusammensetzung der Biozönose auf einen Nährstoffeintrag hin sehr verschieden reagieren.

Die biologischen Interaktionen führen gelegentlich zu einem Zustand, in dem die Primär-Produktion nicht durch Nährstoffe oder Lichtenergie begrenzt ist, sondern durch die jeweilige aktuelle gegenwärtige Potenz der Gesamtbiozönose, auf diese Umweltfaktoren reagieren. LEHN stellte fest, dass die exponentielle Zunahme des Phosphatgehaltes eine lineare Zunahme der Zellendichte und eine logarithmische Zunahme der Algenbiomasse bewirkt [41].

Diese Charakteristik trifft auch für diese Probenreihe zu. Die Phosphatgehalte des Epilimnions zeigen nicht selten vom April/Mai bis Mai/Juni eine Erhöhung durch Rezirkulation via Zooplankter. Das Phytoplanktontief im Juni, das sich im 11-Jahresmittel ergibt, kann daher ebensowenig mit Aufbrauch der Nährstoffe erklärt werden wie im analogen Fall des Untersees [8].

Abb. 57: Die Entwicklung von Phytoplankton und Phosphat anhand der gleitenden Mittel von 1965-1975 und Entwicklung der Cladoceren (Jahresmittel) nach EINSLE [11] im Bodensee-Obersee



5. Zusammenfassung

In wöchentlichen bis monatlichen Intervallen wurden während elf Jahren (1965-1975) an der Stelle Fischbach-Uttwil Seemitte Phytoplanktonproben der Tiefenstufen 0-50 m entnommen und ausgezählt. Die Zelldichte wurde durch Multiplikation mit spezifischen Volumina-Faktoren in Biomasse umgerechnet und in Raster-Matrizen graphisch dokumentiert.

Das jahreszeitliche Vorkommen der wichtigsten Arten und Gattungen wurde auf Zusammenhänge mit Licht, Temperatur, Trophie und Zooplanktonaktivität hin untersucht. Diese Faktoren genügen in zahlreichen Fällen nicht, um Verschiebungen der bevorzugten Wachstumsperiode im Laufe der Jahre oder von Seetyp zu Seetyp zu erklären. Die Frage der Selektionsmechanismen kann daher nur auf dem Prinzip der Ausschliessung einzelner Faktoren oder Kombinationen derselben eingeengt, niemals aber beantwortet werden, weil dazu möglicherweise zahlreiche weitere Faktoren, die bei der Routine-Analyse nicht erfasst werden, verantwortlich sind.

Das jahreszeitliche Erscheinen vieler Arten weicht im Obersee vom Verhalten im Untersee oder in früheren Untersuchungsserien ab. Viele zyklisch erscheinende Arten, zum Beispiel *Fragilaria Asterionella* wuchsen in früheren Analysen ebenso streng zyklisch in andern Vegetationsperioden. Die hohen Phosphatgehalte aus der Zirkulationsperiode ermöglichen bereits im März oder Februar die Massenvermehrung von diversen (meist kleinen, begeißelten) Formen. Die wachsende Konkurrenz schnell wachsender kleiner Formen im Frühjahr verdrängte die pennate Massenform in spätere Perioden (Sommer), in denen die herbivoren Zooplankter durch ihr grössenselektives Abweiden wiederum die kleinen Formen unterdrücken.

Die herbivoren Zooplankter, die sich in den letzten Jahren stark vermehrt haben und speziell im Mai/Juni Höchstdichten erreichen, können das Phytoplankton fast vollständig ausfiltrieren, was zur Erscheinung des sogenannten "Klarwasserstadiums" führt.

Diese Phase macht sich oft gleichzeitig in einer Erhöhung des Phosphatpegels im Epilimnion bemerkbar [54]. Das Wachstum der Algen ist dann nicht nährstofflimitiert, sondern durch biologische Interaktionen ("Grazing") bestimmt.

Das Planktonbild hat sich vor allem im Frühjahr und Herbst gegenüber früheren Beobachtungen geändert. Im Sommer blieb sowohl die Biomasse wie die Artenzusammensetzung im ähnlichen Rahmen. Im März bis Mai der letzten Jahre erregte besonders das Erscheinen von volvocalen Grünalgen (z.B. *Chlamydomonas* spp.) das Interesse der Hydrobiologen. Diese Formen gehören eher in den Algenkatalog eines eutrophen Kleingewässers und passen gar nicht zum Algenspektrum eines grossen Gewässers. Im Herbst konnten sich vermehrt Blaualgen entwickeln. Die *Aphanizomenon*, die seit 1971 im Untersee wiederholt zu Wasserblüten führte, erreichte aber im Obersee nie diese dominierende Stellung. Die relativen Anteile der Diatomeen und Cryptophyceen am Gesamtplankton gingen zwar in der Berichtsperiode zurück, doch bleiben sie biomassebestimmend. Von den Umschichtungen der Biozönose sind auch die Chrysophyceen betroffen, deren Anteil sowohl absolut wie relativ stark schrumpfte.

Einige Spezies wurden im Bodensee erstmals gefunden, die Zahl der Algentaxa dürfte sich gegenüber früheren Bestandesaufnahmen noch erhöht haben. Im Plankton sind jederzeit mehr Spezies vorhanden als nach dem Axiom von Hardin, unter Berücksichtigung der Konkurrenz, zu erwarten sind. In einer bestimmten Umwelt müsste mit der Zeit der bestangepasste Organismus die andern verdrängen. Die Zahl ökologischer Nischen, die vor allem durch die Selektionsmöglichkeiten (Zooplanktoneinfluss, Sedimentation u.a.) diversifiziert werden, dürfte zu einem gegebenen Zeitpunkt jedenfalls nicht ausreichen, um die Formenvielfalt zu erklären. Die hohe Diversität, die stabilisierend auf das Geschehen im Plankton wirkt, ergibt sich vielmehr aus der steten Aenderung der Umwelt, denen die Artenselektion nicht genügend schnell folgen kann. Bis sich die bestangepasste Art in einer gegebenen Situation genügend vermehrt hat, haben sich Nährstoff-

Verhältnisse, Temperatur, Licht und viele andere Faktoren längst verändert (zugunsten anderer Formen). Das Pelagial wird zudem mit Litoralformen und Dauerzysten aus dem Profundal dauernd geimpft.

Die Gesamtbiomasse des Planktons hat sich in der Berichtsperiode einseitig erhöht. Das Phytoplankton ist nicht stark angestiegen, obwohl die mittlere Phosphatkonzentration im Epilimnion noch weiter angestiegen ist. Diese Divergenz der Nährstoff-Dynamik und der Biomasse-Entwicklung darf nicht darüber hinweg täuschen, dass die Umsatzrate gestiegen ist. Die Primärprodukte kommen nun aber vermehrt den höheren Nahrungsstufen zugute. Der intensivere Stoffumsatz führt insofern zu einer erhöhten Belastung des Sees.

Die Sanierungsmassnahmen bewirken zunächst, dass in erster Linie die Sommerspitzen nicht sehr stark ansteigen können. Die Frühjahrespopulation kann aber noch von hohen Phosphatreserven zehren. Meteorologische Einflüsse (z.B. niederschlagsarme Jahre, z.B. 1971) können das Nährstoffregime des Sees in negativem Sinne beeinflussen. Der Stillstand der Phytobiomasse-Zunahme auf relativ hohem Niveau darf nicht darüber hinwegtäuschen, dass bereits die vorhandenen Nährstoffreserven eine weitere Zunahme möglich machen und die limitierende Funktion des Phosphats auf eine kurze Zeit im Sommer beschränken.

Die Sanierungsmassnahmen müssen grundsätzlich soweit gefördert werden, dass Phosphat wieder zum wachstumslimitierenden Faktor wird.

6. Literatur

- [1] AUERBACH, M.; W. MAERKER und J. SCHMALZ: Hydrographisch-biologische Bodenseeuntersuchungen I, Arch. Hydrobiol. Suppl. Bd. 3, 1924.
- [2] AUERBACH, M.; W. MAERKER und J. SCHMALZ: Hydrographisch-biologische Bodenseeuntersuchungen II, Verh. Naturwiss. Ver. Karlsruhe, Bd. 30, 1926.
- [3] BACHMANN, H.: Eröffnungsrede des Jahrespräsidenten der Schweiz. Naturforsch. Gesell. Luzern, 1924.
- [4] BACHMANN, H.: Hydrobiologische Untersuchungen am Rotsee; Z. f. Hydrologie 5, 1931.
- [5] BLOESCH, J.: Sedimentation und Phosphorhaushalt im Vierwaldstättersee (Horwer Bucht) und im Rotsee; Schweiz. Z. Hydrol. 36, 1, 1974.
- [6] BUERGI, H.R.: Die Wirkung von NTA auf das Wachstum des Phytoplanktons unter besonderer Berücksichtigung des Eisens als Mikroelement; Schweiz. Z. Hydrol. 36, 1974.
- [7] BUERGI, H.R.: Die Phytoplanktonentwicklung im Bodensee in den Jahren 1961 bis 1963; Ber. Int. Gew. Komm. f. d. Bodensee Nr. 18, 1976.
- [8] BUERGI, H.R.: Die langjährige Entwicklung des Phytoplanktons im Bodensee (1963-1973), Teil 1, Untersee; Ber. Int. Gewässerschutzkomm. Bodensee 21, 1977.
- [9] BUERGI, H.R.: H. BUEHRER, J. BLOESCH und E. SZABO: Der Einfluss experimentell variiertes Zooplankton-Dichte auf die Produktion und Sedimentation im hoch eutrophen See. Schweiz. Z. Hydrol. 41/1, 1979.
- [10] CHOLNOKY, B.J.: Die Oekologie der Diatomeen in Binnengewässern, Cramer 1968.
- [11] EINSLE, U.: Die Entwicklung des Crustaceenplanktons im Bodensee; Ber. Int. Gewässerschutzkomm. Bodensee 20, 1977.
- [12] FINDENEKG, I.: Untersuchungen über die Oekologie und die Produktionsverhältnisse des Planktons in Kärntner Seegebieten; Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr. 43, 1943.
- [13] GESSNER, F.: Phytoplanktonverteilung und Vertikalzirkulation im Bodensee, Ber. D. Bot. Ges. 55, 1937.
- [14] GRIM, J.: Beobachtungen am Phytoplankton des Bodensees (Obersee) sowie deren rechnerische Auswertung. Int. Rev. Bd. 39, 1939.
- [15] GRIM, J.: Ein Vergleich der Produktionsleistung des Bodensee Untersees, des Obersees und des Schleinsees. Abhandl. a. d. Fischerei 4, 787-841, 1951.

- [16] GRIM, J.: Die chemischen und planktologischen Veränderungen des Bodensee-Obersees in den letzten 30 Jahren; Arch. Hydrobiol. Suppl. 22, 1955.
- [17] GRIM, J.: Der Phosphor und die pflanzliche Produktion im Bodensee, GWF Bd. 108, 1967.
- [18] HARDIN, G.: The competitive exclusion principle; Science, N.Y. 357, 131, 1292-1297, 1960.
- [19] HRBACEK, J.: Contribution to the ecology of water-bloom-forming blue-green algae *Aphanizomenon flos-aquae* and *Microcystis aeruginosa*. Int. Ass. Theoret. Appl. Limnol. Proceedings 15, 1964.
- [20] HUBER, G. und F. NIPKOW: Experimentelle Untersuchungen über Entwicklung und Formbildung von *Ceratium hirundinella* O.F. Müller, Flora, Bd. 116, 1923.
- [21] HUBER-PESTALOZZI, G.: Das Phytoplankton des Süßwassers in "Die Binnengewässer", Bd. 16, Teile 1 bis 6, 1938-1972.
- [22] HUTCHINSON, G.E.: A Treatise on Limnology, Vol. II; J. Wiley & Sons, New York, 1967.
- [23] JAAG, O.: Die Kryptogamenflora des Rheinfalls und des Hochrheins von Stein bis Eglisau; Mitt. Naturforsch. Gesell. Schaffhausen 14, 1938.
- [24] JAAG, O.: Untersuchungen zur Abklärung hydrobiologischer Fragen der Bodenseeregulierung, Gutachten d. Eidg. Amtes f. Wasserwirtschaft, 1946.
- [25] KOLKWITZ, R.: Quantitative Studien über das Plankton des Rheinstroms von seinen Quellen bis zur Mündung; Ber. D. bot. Gesell. Bd. 30, 1912.
- [26] KRISTIANSEN, J. and H. MATHIESEN: Phytoplankton of the Tystrup-Bavelse lakes, primary production and standing crop; *Oikos* 15, 1964.
- [27] LAMPERT und SCHOLLER: Das regelmässige Auftreten von Frühjahrs-Algenmaximum und "Klarwasserstadium" im Bodensee als Folge von klimatischen Bedingungen und Wechselwirkungen zwischen Phyto- und Zooplankton. Arch. Hydrobiol. 82, 364-386, 1978.
- [28] LAURENT, P.J., G. MATTHEY und E. PONGRATZ: Rapport concernant les examens biologiques des eaux du Léman. Comm. Int. Protect. Lac Léman, 1968.
- [29] LAUTERBORN, R.: Zur Kenntnis des Planktons des Bodensees und der benachbarten Kleinseen. Mitt. Bad. Landesv. Naturkde. N.F. Bd. 1, 1919-1925.
- [30] LEHN, H.: Biologische Voruntersuchungen für die Bodensee-Wasserversorgung in der Verm.station Sipplingen; Beitr. nat. Forsch. SW-Deutschland 19, 17-55, 1960.

- [31] LEHN, H.: Zur Sichttiefen-Minderung im Bodensee seit 1920. Int. Revue ges. Hydrobiol. 47, 523-532, 1962.
- [32] LEHN, H.: Einige Frühjahresbefunde über die Isothermen-Phytoplankton-Relation im Bodensee. Arch. Hydrobiol. 59, 1-25, 1963.
- [33] LEHN, H.: Ufernahe Phytoplankton-Biozönosen des Bodensees und ihre Bedeutung für das Pelagial. Z. f. Naturforsch. G. 20b, 379-382, 1965 a.
- [34] LEHN, H.: Isothermenschwankungen im Bodensee. Umschau 1965, H.20, 644-648, 1965b.
- [35] LEHN, H.: Konstante Wasserbewegungen im Ueberlinger See (Bodensee) während der Seegfrörne 1963. GWF-Wasser/Abwasser 106, 836-837, 1965 c.
- [36] LEHN, H.: Sichttiefen im Ueberlinger See (Bodensee) 1953-1962. Schweiz. Z. Hydrol. 30, 67-74, 1968 a.
- [37] LEHN, H.: Litorale Aufwuchsalgen im Pelagial des Bodensees. Beitr. naturk. Forsch. SW-Deutschld. 27, 97-100, 1968 b.
- [38] LEHN, H.: Die Veränderungen des Phytoplanktonbestandes im Bodensee: I. Fluktuationen von *Tabellaria fenestrata* 1890-1967. Int. Revue ges. Hydrol. 54, 367-411, 1969.
- [39] LEHN, H.: Die Schwebealgen im Frühjahr und das geplante Regulierwehr. Schr. VG Bodensee 89, 105-115, 1971.
- [40] LEHN, H.: Zur Beziehung Phytoplankton-Phosphat im Bodensee. Arch. Hydrobiol. 70, 556-559, 1972 a.
- [41] LEHN, H.: Zur Trophie im Bodensee. Verh. Internat. Verein. Limnol. 18, 467-474, 1972 b.
- [42] LEHN, H.: Das Bodensee-Pelagial unter der zunehmenden Nährstoffbelastung. Tagungsbericht Ges. f. Oekologie. Giessen 1, 77-84, 1972 c.
- [43] LEHN, H.: Phytoplanktonänderungen im Bodensee und einige Folgeprobleme. Verh. Ges. f. Oekologie, Saarbrücken 2, 225-235, 1973.
- [44] LEHN, H.: Entwicklung des Bodensee-Pelagials seit 1920. GWF-Wasser/Abwasser 116, 170-175, 1975 a.
- [45] LEHN, H.: Veränderungen im Sauerstoffhaushalt des Bodensees. Verh. Ges. f. Oekologie, Wien 4, 121-128, 1975 b.
- [46] Limnologische Monatsberichte - Ueberlinger See (Bodensee) der Anstalt für Bodenseeforschung der Stadt Konstanz, Konstanz-Staad, ab 1957.
- [47] LOZERON, H.: La répartition verticale du plancton dans le lac de Zurich; Thèse de l'Université de Zurich, 1902.

- [48] LUND, J.W.G.: Studies on *Asterionella formosa* I. The origin and nature of the cells producing seasonal maxima. *J. Ecol.* 37, 1949.
- [49] LUND, J.W.G.: Studies on *Asterionella formosa* II. Nutrient depletion and the spring maximum. *J. Ecol.* 38, 1950.
- [50] MESSIKOMMER, E.: Das Oberflächenplankton vier verschiedener Gewässer; *Schweiz. Z. Hydrol.* 14, 1952.
- [51] MUELLER, H.: Eine neue qualitative Bestandesaufnahme des Phytoplanktons des Bodensee-Obersees mit besonderer Berücksichtigung der tycho-planktischen Diatomeen; *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 33, 1967.
- [52] ROUND, F.E.: *Biologie der Algen*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 1968.
- [53] RUTTNER, F.: Oekotypen mit verschiedener Vertikalverteilung im Plankton der Alpenseen. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 35, 1937.
- [54] SCHMITZ, W.: Der Chemismus des Freiwassers des Bodensees-Obersees in den Jahren 1961 bis 1974. *Ber. Int. Gewässerschutzkomm. Bodensee* Nr. 22, 1978.
- [55] SCHROETER, C. und O. KIRCHNER: Die Vegetation des Bodensees (Bodensee-Forschungen) *Schr. d. Ver. f. d. Gesch. d. Bodensees* 25, 1896 (Teil I).
- [56] SKUJA, H.: Taxonomie des Phytoplanktons einiger Seen in Uppland, Schweden; *Symbolae Bot. Upsal.* 9, p.3, 1948.
- [57] UEHLINGER, V.: Etude statistique des méthodes de dénombrement planctonique, Thèse Nr. 1363, Université de Genève, 1964.
- [58] UTERMOEHL, H.: Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik, *Mitt. Int. Ver. Limnol.* 2, 1958.
- [59] VOLTERRA, V.: *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*, Gautier-Villars, Paris, 1931.
- [60] WUTHRICH, M.: Le phytoplancton du Lac de Neuchâtel; *Schweiz. Z. Hydrol.* 27, 1965.



