

Internationale Gewässerschutzkommission für den Bodensee

Bericht Nr. 23

DIE LANGJÄHRIGE ENTWICKLUNG DES PHYTOPLANKTONS
IM BODENSEE (1965 - 1975)

TEIL 2

OBERSEE

Bearbeiter: H.R. Bürgi, H. Lehn

Vorwort

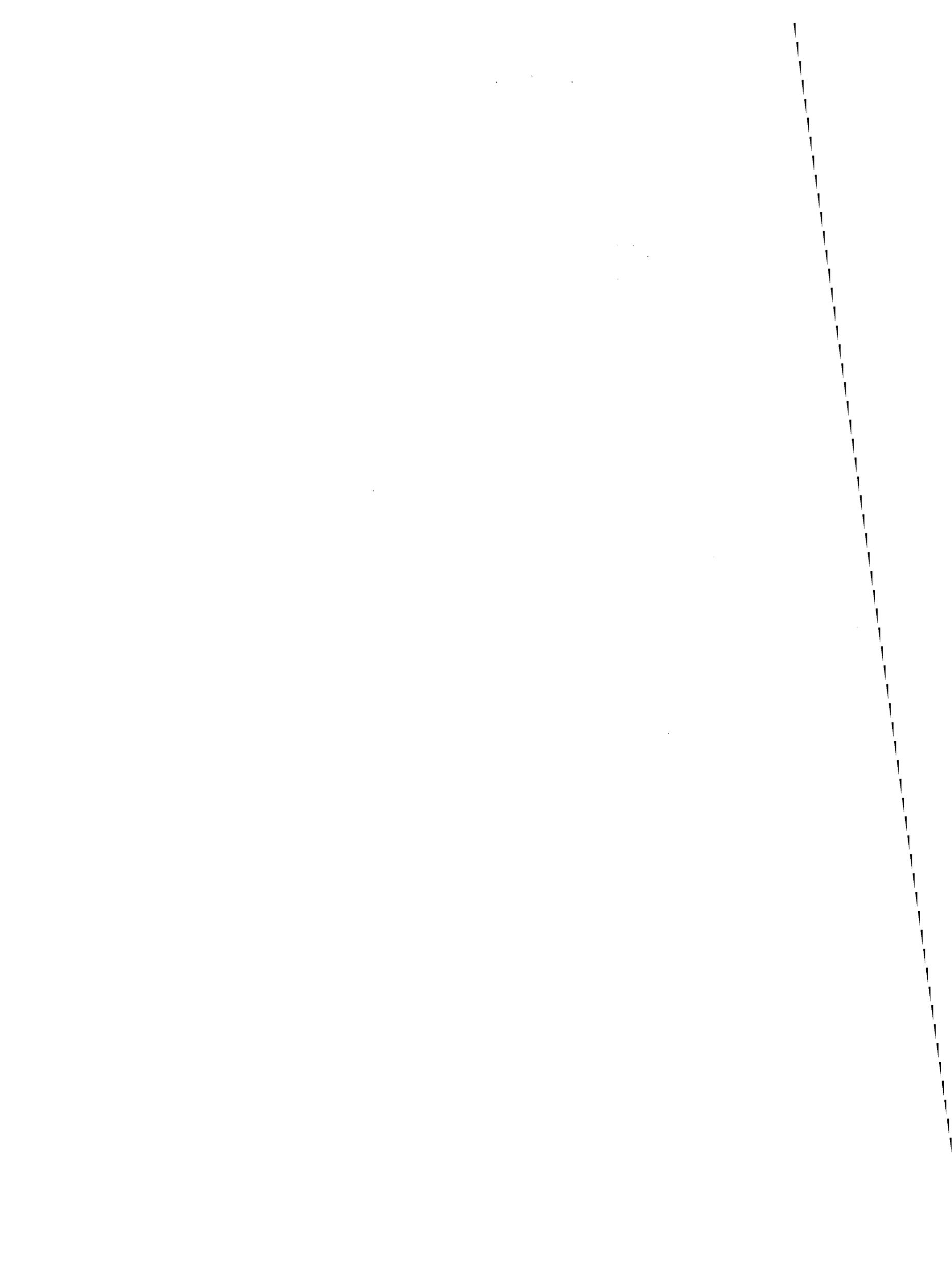
Die im vorliegenden Bericht ausgewerteten Untersuchungen wurden im Auftrag der Internationalen Gewässerschutzkommission für den Bodensee (IGKB) ausgeführt.

An den Arbeiten waren beteiligt:

- Bei der Probenahme und Planktonzählung die Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg, Institut für Seenforschung und Fischereiwesen, Standort Konstanz - Staad, mit Herrn Dr. H. Lehn, Frau H. Dillmann und Frau R. Muffler.

- Bei der Artenbestimmung, Datenverarbeitung und Berichterstattung die Eidgenössische Anstalt für Wasserversorgung, Abwasserreinigung und Gewässerschutz der Eidgenössischen Technischen Hochschule (EAWAG) mit den Herren Dr. H.R. Bürgi, Dr. H. Bühler und H. Bachmann und die Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg, Institut für Seenforschung und Fischereiwesen, Standort Konstanz - Staad, mit Herrn Dr. H. Lehn.

Inhalt	Seite
Vorwort	2
1. Einleitung	5
2. Material und Methoden	6
3. Resultate	7
3.1 Bei der Zählung erfasste Phytoplankter und ihre Voluminawerte	7
3.2 Die Periodizität der Algenentwicklung	11
3.2.1 Oekologische Faktoren, welche die Periodizität steuern	11
3.2.2 Periodizität ausgewählter Algenarten im Bodensee	16
3.3 Die quantitativen Veränderungen der Phytoplanktonbiozöosen	58
3.4 Die zeitliche Entwicklung der Algenbiomasse	69
4. Zusammenhang der Algenentwicklung mit Umgebungsparametern	77
5. Zusammenfassung	80
6. Literatur	83



1. Einleitung

Die hier dokumentierten Phytoplankton-Untersuchungen bilden einen Teil des Ueberwachungsprogrammes der Freiwasserregion, das im Auftrag der Internationalen Gewässerschutzkommission für den Bodensee (IGKB) im Frühjahr 1961 begonnen wurde. Die Planktonanalysen dienen der Quantifizierung der Eutrophierung und ihrer Folgeerscheinungen und erlauben im Vergleich mit früheren, bis ins letzte Jahrhundert zurückreichenden Bestandesaufnahmen vielseitige Aussagen über die Biologie der Algen und die Tendenz ihrer Weiterentwicklung als Biomassebildner im See.

Erste grundlegende Bestandesaufnahmen des Bodenseeplanktons erfolgten in der Zeit von 1890 bis 1895 durch KIRCHNER und SCHROETER [55]. Nach weiteren stichprobenartigen Planktonuntersuchungen von KOLKWITZ [25] und LAUTERBORN [29] bearbeitete MAERKER von 1919 bis 1924 die quantitative und qualitative Verteilung der pflanzlichen Schwebeorganismen in jahreszyklischen Reihen (AUERBACH, MAERKER und SCHMALZ [1, 2]). Mitte der dreissiger Jahre studierte GRIM [14] die Produktionsleistung und Sedimentationsverluste der damals wichtigsten Phytoplankter des Bodensees. Spätere Arbeiten des gleichen Autors behandelten die quantitativen Veränderungen des Planktons und deren Verbindungen zum Nährstoffhaushalt [15-17]. Veranlasst durch die Studienkommission für Fernwasserversorgung Stuttgart, wurden ab 1952 monatliche limnologische Untersuchungen im Ueberlingersee durchgeführt und ab 1957 in den Limnologischen Monatsberichten [46] publiziert. Die Bearbeitung des Phytoplanktons lag dabei in den Händen von LEHN. Ein Teil dieser Daten konnte von der IGKB übernommen und in deren Bericht Nr. 18 [7] eingearbeitet werden.

Nach 1955 stand das Plankton des Bodensees im Mittelpunkt einer intensivierten Bearbeitung von LEHN, wobei mit verschiedener Thematik, Beziehungen der pelagischen Algen zu meteorologischen physikalischen Gegebenheiten [30-32, 34-36, 39] bzw. zum Litoral [33, 37] und zur Nährstoffzunahme hergeleitet wurden [38,

40-45]. Mit neuen Bestandesaufnahmen wies MUELLER H. 1967 [51] im Vergleich mit den 50 bis 70 Jahre zurückliegenden Arbeiten [1, 2, 55] auf qualitative Aenderungen des Artenspektrums des Bodensee-Planktons hin.

Von Seiten der IGKB wurden bereits drei Teilberichte über das Plankton des Bodensees und des Untersees publiziert [7, 8, 11]. Die langfristigen Ueberwachungsuntersuchungen der IGKB an der Stelle Fischbach Seemitte gestatten wegen ihrer fast lückenlosen Zählungen mit zum Teil sehr kurzen zeitlichen Intervallen bei der Probenentnahme eine eingehende Auswertung der Algenentwicklung bezüglich des jahreszeitlichen Auftretens und längerfristiger Aenderungen unter Berücksichtigung der Wechselwirkungen mit Umgebungsparametern. Die Beschränkung auf eine Station und die Aufsummierung der Proben von 0-50 m Tiefe erlaubt hingegen keine exakten Aussagen über die Planktonverteilung im Obersee. Durch Vermehrung der Untersuchungsstellen und Aufsummierung der Proben von 0-20 m in den neueren Untersuchungen der IGKB ab 1976 wurde dieser Mangel beseitigt.

2. Material und Methoden

Die Proben wurden in wöchentlichem bis monatlichem Rhythmus an der Stelle Fischbach aus 0-50 m Tiefe (Mischprobe) entnommen und mit Lugol'scher Lösung fixiert. Zur Zählung liess man die Algen während 48 h in Röhrenverbundkammern sedimentieren. Anschliessend wurden die Phytoplankter im umgekehrten Mikroskop nach UTERMOEHL [58] gezählt. Wo die Algendichte es erlaubte, wurden von jeder Zählleinheit ca. 200 Zellen oder Kolonien erfasst, um den statistischen Zählfehler nach UEHLINGER [57] auf $\pm 10\%$ zu beschränken.

Wo sich die Bestimmung nicht sicher und schnell genug bis zur Art durchführen liess, wurde die Gattung als Zählleinheit gewählt. Zellhüllen (speziell Kieselshalen) wurden gesondert

gezählt. Die Umrechnung auf Biomasse-Nassgewicht erfolgte mit Hilfe eines Grosscomputers anhand der gemessenen mittleren Zellvolumina (siehe Tabelle 1). Zellhüllen ohne Protoplasma wurden hierzu nicht berücksichtigt. Das spezifische Gewicht der Algen wurde aus rechnerischen Gründen als 1,0000 angenommen.

3. Resultate

3.1 Bei der Zählung erfasste Phytoplankter und ihre Voluminawerte

In der Tabelle 1 sind nur die wiederholt angetroffenen Formen berücksichtigt. Vereinzelt vorkommende Formen wurden zusammenfassend als "Diverse Cyanophyceen", "Diatomeen", "Chlorophyceen" etc. gezählt.

Sehr zarte Formen reagieren auf Lugolfixierung mit Formveränderungen oder Auflösungserscheinungen. Für eine exakte Artenliste müsste die Bestimmung meist mit lebendem Material erfolgen. Eine einigermaßen vollständige Artenliste wäre auch dann nur mit sehr zahlreichen Probenahmen gewährleistet. Die Planktonliste (Tab. 1) ist somit nicht vollständig. Eine umfassende Bestandesaufnahme drängt sich immer mehr auf; insbesondere müssten die Nannoplankter, die von MUELLER H. [51] nicht bearbeitet wurden, vertieft studiert werden, wenn möglich mit wissenschaftlichen Zeichnungen der Oekotypen. Die bis heute vollständigste Artenliste von MUELLER [51] kann durch einige Formen ergänzt werden: Die im Bericht Nr. 21 [8] erwähnten Arten des Untersees sind auch im Bodensee-Obersee vertreten. Einige davon waren schon 1935 in hoher Zelldichte vorhanden (Grim [14]). Die Desmidiaceenflora ist um die Arten *Staurastrum seabaldi* Reinsch und *Cosmarium subprotumidum* var. *gregori* West et West zu ergänzen. Bei den Chlorophyceen erregte vor allem das Erscheinen des *Volvox aureus* das Interesse der Planktologen.

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

STAMM CYANOPHYTA

Klasse Cyanophyceae

Anabaena flos-aquae	90
Anabaena planctonica	600
Anabaena spiroides	600
Aphanizomenon flos-aquae	90
Aphanocapsa/Aphanothece	10
Coelosphaerium kütz.	20
Chroococcus limnet.	250
Gomphosphaeria naeg.	60
Microcystis wesenbergii	60
Microcystis incerta	60
Microcystis aeruginosa	60
Oscillatoria obliquacuminata	10
Oscillatoria spp	450
Pseudoanabaena catenata	5
Phormidium mucicola	5
Lyngbya limnet.	10
Diverse Cyanophyceen	30

STAMM CHROMOPHYTA

Klasse Chrysophyceae

Dinobryon bavaricum	550
Dinobryon divergens	550
Dinobryon sertularia	550
Dinobryon sociale	550
Dinobryon spp.	550
Erkenia subaequiciliata	40
Kephyrion sp.	50
Heterochromonas sp.	500
Mallomonas akrokomos	} 2800
Mallomonas caudata	
Mallomonas sp. (Formenkreis acaroides)	
Pseudopedinella sp.	550
Diverse Chrysophyceen	200
Pseudokephyrion sp	50
Uroglena sp.	140

STAMM CHROMOPHYTA

Klasse Bacillariophyceae

Asterionella formosa	450
Cyclotella sp.	120
Diatoma elongatum	1100
Diatoma vulgare	
Fragilaria crotonensis	800
Fragilaria capucina	450
Fragilaria virescens	450
Fragilaria sp.	450
Melosira granulata	1800
Melosira gran.var.	
angustissima	940
Melosira islandica	
und. andere Spezies	2500
Nitzschia acicularis	200
Nitzschia actinastroides	200
Nitzschia spp.	200
Stephanodiscus hantzschii	150
Stephanodiscus astrea	
var. minutula	8000
Stephanodiscus binderanus	
u.a. Spezies	400
Synedra berolinensis	300
Synedra acus	500
Synedra acus var.	
radians / var. angustissima	2000
Synedra ulna u.a. sp.	2000
Tabellaria fenestrata	1500
Rhizosolenia sp.	800
Diverse unbestimmte Centrales	500
Diverse unbestimmte Pennales	1000

Tabelle 1 (Fortsetzung)

STAMM CHROMOPHYTA

Klasse Dinophyceae

Ceratium hirundinella	45000
Gymnodinium helveticum	11000
Gymnodinium lantzschii	1100
Peridinium cinctum	25000
Peridinium willei	25000
Peridinium aciculiferum/ P. inconspicuum	10000
Peridinium pusillum	10000
Cysten von Dinophyceen	10000
Diverse Dinophyceen	5000

STAMM CHLOROPHYTA

Klasse Chlorophyceae

Ankistrodesmus sp.	200	Phacotus lenticularis	100
Botryococcus braunii	300	Pseudosphaerocystis lacustris	250
Actinastrum sp.	200	Pteromonas sp.	200
Carteria spp.	2000	Scenedesmus quadricauda	300
Characium sp./Ankyra sp.	100	Scenedesmus spp.	300
Chlamydomonas spp.	450	Monoraphidium minutum (SYN Selenastrum)	75
Chlorogonium sp.	350	Tetrachlorella alternans	250
Chodatella ciliata	400	Tetraedron min.	50
Coelastrum microporum	150	Tetrastrum sp.	50
Coelastrum reticulatum	150	Ulothrix subconstricta	200
Coelastrum spp.	150	Volvox aureus	20
Crucigenia spp.	250	Diverse Chlorophyceae	250
Dictyosphaerium pulchellum u.a. Sp.	150		
Elakatothrix sp.	150		
Gloeococcus schroeteri	200		
Gloeocystis sp.	200		
Gonium pectorale	350		
Hofmania lauterbornii	150		
Kirchneriella lunaris	100		
Lagerheimia sp.	400		
Micractinium sp.	300		
Nephrocytium sp.	450		
Oocystis lacustris	250		
Oocystis sp.	250		
Pediastrum duplex	300		
Pediastrum tetras	300		
Pediastrum boryanum u.a.	300		
Pandorina/Eudorina spp.	300		
Phacotus lendneri	100		

Tabelle 1 (Fortsetzung)

STAMM CHLOROPHYTA

Klasse Conjugatophyceae

Closterium aciculare	2900
Closterium sp.	2900
Cosmarium subprotumidum	
var. gregori	2000
Cosmarium spp.	2000
Mougeotia sp.	1500
Staurastrum sebalzii	12000
Staurastrum paradoxum u.a.	12000
Diverse Conjugatophyceae	2000

STAMM FLAGELLATAE

Klasse Cryptophyceae

Cryptomonas erosa	2100
Cryptomonas ovata	2100
Cryptomonas sp.	2100
Katablepharis ovalis	200
Rhodomonas lens	300
Rhodomonas lacustris	180
Diverse Cryptophyceae	300

Diverse Formen

Colacium sp.	400
Diverse Euglenales	500
Bicosoeca sp.	150
Salpingoeca frequentissima	100
Sphaeroeca volvox	150
Bodo spp.	40
Codosiga sp.	
Stelaxomonas sp.	
Oikomonas sp.	
Diverse grosse Flagellaten	1100
Diverse kleine Flagellaten	70
μ -Algen	2
Monas sp.	

Weitere Grünalgen, die neu gefunden wurden, sind: *Phacotus lendneri*, *Hofmania lauterbornii*, *Tetrachlorella alternans* (G.M. Smith) Korsch. Die Blaualgen umfassen zusätzlich *Diplocystis* (SYN. *Microcystis*) *wesenbergii*, *D. incerta*, *Anabaena spiroides* und die in Fremdgallerte lebende Alge *Phormidium mucicola*.

3.2 Die Periodizität der Algenentwicklung

3.2.1 Oekologische Faktoren, die die Periodizität steuern

Die Zusammensetzung der Algenpopulation im See ist von vielen von der Natur vorgegebenen Umgebungsparametern abhängig. Die jahreszyklische Veränderung dieser Faktoren führt somit zwangsläufig auch zu Änderungen der Biozönose; dies äussert sich in der saisonalen Abfolge von Planktongruppen, die auf die periodischen Temperatur- und Lichtänderungen reagieren, ähnlich wie die Landvegetation. Anthropogene Beeinflussung der Umgebungsparameter (z.B. Nährstoffzufuhr oder Befischung) führen zu nichtperiodischen Effekten und damit zu zusätzlichen Impulsen der Algensukzession: Das Vordringen neuer Algenarten und das Verschwinden anderer Spezies überlagern dann die eingefahrenen saisonalen Schwankungen der Plankter.

Zu jeder Zeit finden sich aber kleinräumig eine Vielzahl sich konkurrierender Algen. In einem geschlossenen Biotop ist diese Koexistenz nur möglich, wenn für jede Alge eine eigene ökologische Nische bereit steht, wo sie der Konkurrenz der andern Arten entgeht, bzw. diese dominiert. Die ökologische Nische ist speziell im Pelagial nicht als Raum zu verstehen, in den sich eine Alge gewissermassen zurückziehen und gleichsam abkapseln kann, sondern als chemisch, physikalisch und biologisch diversifizierte Umwelt. Ein Organismus, dessen totale genetische Information zur Nutzung der Umwelt bereits Teil der genetischen Gesamtinformation eines andern Organismus ist, kann auf die Dauer nicht überleben. Die Koexistenz zweier Arten in

der gleichen Nische, bei der die eine die andere stärker konkurrenziert, ist daher nicht möglich (HUTCHINSON [22]).

Die Vielzahl der Algenarten, die gleichzeitig im Pelagial leben, lässt den Schluss zu, dass zu jeder Zeit im Freiwasser eines Sees sehr zahlreiche ökologische Nischen vorhanden und die Ansprüche der Algen entsprechend dem Axiom von HARDIN [18] verschieden sind.

In diesem Sinne führt die Einschränkung der Zahl ökologischer Nischen, beispielsweise durch Abfüllen von Seewasser in ein Glas, zur schrittweisen Reduktion der lebenden Algenarten. Für den Aufbau einer Population ist die Verdopplungszeit wesentlich. Sie liegt unter natürlichen Bedingungen für viele Algen in der gleichen Grössenordnung. Ausgehend von Untersuchungen verschiedenster Thematik fanden mehrere Autoren ähnliche Verdopplungszeiten [5, 9, 14, 48, 49]. Die meisten Algen benötigen ein bis zwei Tage für eine Zellteilung. Das variable Verhältnis von Stoffwechsel aktiver Oberfläche zum Algenvolumen äussert sich in grossen Unterschieden der Verdopplungszeit von kleineren Formen (z.B. *Rhodomonas* und kleine zentrische Kieselalgen in wenigen Stunden) zu grösseren Algenzellen (z.B. *Ceratium* mit einigen Tagen).

Zahlreiche Algen erweisen sich als euryök, sie haben also ein breites Wachstumsoptimum. Die physikalische und chemische Diversifikation der ökologischen Nischen ist für diese Arten kaum gross genug, um ihre Koexistenz zu erklären.

Die Zahl der ökologischen Nischen ist aber nicht allein gegeben durch Parameter, welche das Wachstum bestimmen, sondern in vermehrtem Masse durch Faktoren, welche die Population verringern. Im Gegensatz zum Aufbau, der nur durch die Verdopplungszeit bestimmt ist, beruht die Reduktion der Algenzelldichte auf mehreren Mechanismen: Sedimentation, Frassverluste (Grazing), Parasitismus und Autolyse. Der Einbezug der intrabiozönotischen Wechselwirkungen (z.B. Ausscheidung von Toxinen, Vitaminen, Räuber-Beute-Relation) und die Möglichkeit von Dauerzellbildung

zur Ueberbrückung lebensfeindlicher Zeitabschnitte, erhöht die Diversifikation der Nischen gewaltig.

Die Nettoproduktion (oder Biomassezunahme = Brutto-Produktion minus Verlust) ist im See oft so klein, dass die Ablösung der stenöken Arten den Aenderungen der Umwelt nicht folgen kann. Die Biozönose setzt sich dann aus zahlreichen Arten zusammen, die nicht speziell auf die aktuell herrschenden Bedingungen angepasst sind, sondern vorhergegangenen Bedingungen entsprechen und die unter stationärem Zustand ändern, besser angepassten Algen weichen müssten.

Speziell klimatische Faktoren (Sturm, Witterungsumschlag) schaffen sehr plötzlich neue Umweltbedingungen, die den Prozess der Selektion in eine andere Richtung führen. Der Aufbau einer dominierenden Population ($10^6 - 10^7$ Z/l je nach Zellgrösse) setzt meist eine Zunahme der latent vorhandenen Zelldichte um den Faktor 1000 bis 100'000 voraus, selbst wenn kein Verlust auftreten würde, müssten die meisten Algen dazu etwa 10 bis 17 Tage Zeit haben. Nur lange stabile Perioden - in unserer Klimazone nur im Sommer und Herbst vorkommend - schaffen überhaupt die Möglichkeit für Massenfaltungen einzelner Plankter. Solche Perioden enden daher oft mit sogenannten Wasserblüten. In instabilen Perioden, zum Beispiel Frühjahr, kann eine Massenvermehrung nur von kleinen Formen mit hoher Teilungsrate erreicht werden. Für die meisten Algen sind die Wachstumsbedingungen im See suboptimal, das heisst, ihr Wachstum ist nicht allein durch endogene Faktoren bestimmt, sondern durch Umweltparameter. Diese limitierende Funktion können essentielle Nährstoffe, Spurenelemente oder physikalische Faktoren innehaben. In den meisten Fällen erscheinen daher diverse Algen in Jahreszeiten, die zwar ihren Bedürfnissen weitgehend entsprechen, aber dennoch kein optimales Wachstum erlauben. Hohe Abweideverluste durch herbivore Zooplankter bewirken, dass speziell kleine Algen, die bevorzugt gefressen werden, in ungünstigen Perioden vorkommen.

Die Limitierung durch einen einzelnen Faktor ist meist nicht absolut. Hohe Nährstoffgehalte führten in verschiedenen Seebecken zu eigentlichen Wintermaxima (vergleiche Zellersee, Gnadensee [8]). In oligotrophen oder mesotrophen Seen fehlen aber solche Wintermaxima, obwohl selbst dort die Nährstoffkonzentrationen für eine hohe Primärproduktion ausreichen müssten, denn die Sättigungswerte für optimales Wachstum in Kulturen sind im allgemeinen sehr tief (ca. $1 \mu\text{g P/l}$). Das Ausbleiben dieser Produktion basiert somit auf der Limitierung durch physikalische Parameter. Hohe Nährstoffgehalte können aber offensichtlich diese limitierende Funktion relativieren oder aufheben, denn die Algen eines eutrophen Sees haben nicht mehr Licht oder höhere Temperaturen zur Verfügung als ein mesotropher See ähnlicher Morphologie. Es ist zu beachten, dass nicht tiefe und flache Seen miteinander verglichen werden dürfen, da die Lichtexposition der vertikal zirkulierenden Algen stark verschieden ist.

Denkbar ist, dass das Licht bei höheren Nährstoffgehalten besser genutzt werden kann, weil der Transport der Nährstoffe durch die Zellwand bei höheren Aussenkonzentrationen weniger Energie benötigt.

In nährstofflimitierten Gewässern kann die Produktion auch durch die Zugabe anderer Elemente, die an sich in genügender Konzentration vorhanden sind, erhöht werden. Beispielsweise kann die Zugabe von Eisensalzen die Verfügbarkeit anderer Elemente (durch Komplexbildung) verändern und so die limitierenden Konzentrationen bestimmter chemischer Spezies erhöhen oder erniedrigen [6].

Aus all diesen Argumenten wird klar, dass das jahreszeitliche Erscheinen der Algen nicht ohne weiteres mit deren Nährstoff- und Lichtansprüchen erklärt werden kann. Das häufige Vorkommen in der kalten Jahreszeit heisst an sich nicht, dass die Form kälteliebend ist, sondern nur, dass sie auch im kalten Wasser noch gut wachsen kann, während dann andere Formen unterliegen.

Dieser Einwand gilt besonders für Arten, die im Laufe der Zeit in andern Jahreszeiten wachsen. Streng periodisch wachsende Algen, die nur mit Intensitätsverschiebungen der Zelldichte auf variierende Nährstoffversorgung reagieren, dürfen - mit Vorbehalten - als Leitformen dieser Periode betrachtet werden. Die Verteilung der Wachstumsminima sagt an sich mehr aus über die Biologie der Organismen als die Maxima. Da beispielsweise die meisten Grünalgen in keinem See, unabhängig vom Trophiezustand, im Winter höhere Zelldichten erreichen, darf man sie als warmstenotherm oder warmwasserliebend bezeichnen. Warmes Wasser ist somit eine notwendige, aber keineswegs ausreichende Bedingung für das massierte Vorkommen dieser Algen. Die exakten Nahrungs- und Lichtansprüche können nur mit aufwendigen Zuchterperimenten im Chemostatverfahren abgeklärt werden. Allzuviele Parameter müssen bei Laborexperimenten ausgeschaltet werden (Wechselwirkungen mit andern Algen und Zooplanktern, bakterielle Destruktion, Sedimentation etc.), um die Resultate mit der Natur vergleichbar zu machen. Die Divergenz von Resultaten aus Algenzuchten mit Feldbeobachtungen besagen in diesem Falle, dass möglicherweise durch die Eliminationsvorgänge in der Natur die Sukzession mehr beeinflusst wird als durch die Wachstumsraten. Die auffallende Uebereinstimmung in der horizontalen Planktonverteilung der Obersee-Stellen der Versuchsreihe 1961-1963 [7] (trotz gradueller Unterschiede der Nährstoffgehalte) bestätigen diese Annahmen. Die Suche nach den Determinanten der Sukzession verspricht mehr Erfolg, wenn sie nach dem Ausschliessungs-Prinzip verfährt. Feldbeobachtungen enthalten meist genügend Informationen, um im globalen Vergleich die Faktoren, welche eine Vermehrungsphase auslösen, einzuengen.

Diese Ueberlegungen lassen die Formulierung eines neuen Stabilitätskriteriums zu. Die Stabilität des planktischen Systems, die sich im gleichzeitigen Vorkommen vieler Algenarten mit ähnlichen Wachstumsbedingungen äussert, basiert auf der fortschreitenden dynamischen Aenderung der Umweltparameter im See und der Trägheit der Biomasse, auf diese zu reagieren. Die vollständige Anpassung der Biozönose würde die Selektion vieler Arten voraus-

setzen. Die Zahl der Spezies eines Gewässers dürfte daher in hohem Masse von der Zahl der ökologischen Nischen abhängen, welche während einem langen Zeitraum (Monate) - oft auch nur kurzfristig - entstehen.

3.2.2 Die Periodizität ausgewählter Algen im Bodensee

Bei der Analyse der Periodizität der Algen in dieser Arbeit (Abb. 1 bis 53), darf nicht ausser Acht gelassen werden, dass in vielen Fällen bei der Zählung keine Unterscheidung der Arten vorgenommen wurde und breite Wachstumsoptima das Resultat mehrerer sich sukzessive ablösender Arten sein kann. Nach CHOLNOKY sollte für ökologische Ueberlegungen sogar die Varietät genau bestimmt werden [10]. Dazu wäre ein zeitlicher Mehraufwand nötig gewesen, der arbeitstechnisch nicht zu bewältigen war.

In den Abbildungen 1 bis 42 wurde der gleiche Massstab und die gleiche Rasterung verwendet wie im Bericht Nr. 21 der IGKB [8]. Die Rasterstufen der Algengruppen (Biomasse-Summen) wurden analog um eine 10er Potenz reduziert (Abb. 43-53). Damit sind die Resultate direkt vergleichbar. Wo mehrere Proben pro Monat vorhanden waren, wurde das Mittel dargestellt.

Cyanophyceen:

Anabaena (Abb. 1):

Obwohl unter dieser Gattung mehrere Arten erfasst wurden (vergleiche Tab. 1), bleibt das Vorkommen der Gattung auf Sommer bis Herbst beschränkt. Die Ansprüche der Arten dürfen in diesem Falle somit ziemlich identisch sein. In Uebereinstimmung mit dem Untersee wird das Optimum im September erreicht.

Anabaena ist schon lange Bestandteil des Bodenseeplanktons. KIRCHNER beschreibt *A. circinalis* [55], KOLKWITZ [25] fand

Anabaena im August 1911 zwischen Romanshorn und Friedrichshafen. AUERBACH et al. beobachteten bereits lokale Wasserblüten von *Anabaena flosaquae* [1, 2]. Neben August- und Septembermaxima erwähnen die Autoren auch kleinere Entfaltungen im November bis Dezember. JAAG [23, 24] fand *A. flos-aquae* reichlich von Anfang Oktober 1935 bis Mitte Februar 1936 im Untersee. Dies deckt sich auch mit Beobachtungen von GRIM [14], der die höchste Zelldichte im Dezember fand. Anhand der Zelldichte stellt sie GRIM immerhin unter die 20 wichtigsten Arten des Bodenseeplanktons von 1935. In den Limnologischen Monatsberichten [46] erwähnt LEHN im Juli 1959 in einer Wasserblüte neben *A. flos-aquae* auch *A. lemmermanni*. Seit 1961 erscheint *A. flos-aquae* ziemlich regelmässig im August und September in höherer Zelldichte [7]. 1964 stellte MUELLER [51] während einer ausgeprägten Wachstumsphase von *A. flos-aquae* im September auch *A. planktonica* fest. Heute ist neben diesen zwei Arten eine weitere Spezies mit Sicherheit im Plankton vertreten: *Anabaena spiroides*.

Im 11-Jahresmittel ergibt sich bezüglich des Maximalwertes eine symmetrische Häufigkeitsverteilung. Auf Unterschiede in der Nährstoffversorgung reagiert die *Anabaena* mit Aenderung der Individuendichte ohne Verschiebung der zeitlichen Präferenz. Die Alge bevorzugt meist wärmeres Wasser (ihr Bereich liegt zwischen 11,6 und 22°C HUTCHINSON [22]).

Höhere Wassertemperaturen im Juli werden jedoch selten genutzt. Durch ihre Fähigkeit zur Stickstoff-Fixierung und mit Hilfe der Regulierung des spezifischen Gewichtes (mittels Gasvakuolen) verschafft sich *Anabaena* Vorteile gegenüber andern Algen, die speziell in der Periode beginnender herbstlicher Abkühlung wesentlich sind. Im Spätherbst setzt bei *Anabaena* die Bildung von Dauersporen ein.

Aphanizomenon (Abb. 2):

Aphanizomenon flos-aquae, eine Blaualge, die in vielen eutrophen Seen Wasserblüten bildet, wurde von MUELLER [51] im Obersee

erstmals 1965 beobachtet. Seitdem ist sie im Obersee immer häufiger vertreten. Im Rheinsee wurde sie bereits im Jahre 1935/1936 vereinzelt von JAAG [23] registriert. Die Maxima im Obersee erreichten in der Seemitte nie die Höchstdichte, die 1971/1972 im Untersee (Station Berlingen) gezählt wurde. Anhand des Verhaltens im Untersee muss die Art als perennierender Organismus mit noch nicht ausgebildetem periodischem Erscheinen gewertet werden, obwohl sie im Obersee eindeutig zyklisch im Herbst wächst. Die Biologie der Art ist noch nicht völlig abgeklärt. Es konnten keine Zusammenhänge zwischen Nährstoffgehalt und Wasserblütenbildung gefunden werden.

Die Regulierung des spezifischen Gewichts mit Gasvakuolen, wie bei *Anabaena* und andern Blaualgen, erlaubt der Art, selbst bei nicht durchgreifenden Zirkulationsbewegungen des Wassers im Winter in der phototrophen Schicht zu bleiben. HRBACEK [19] setzt das Erscheinen dieser Blaualge mit der Populationsdynamik von *Daphnia*-Arten in Zusammenhang. Gegenüber begeißelten Formen, die dank gerichteter Eigenbeweglichkeit ebenfalls in den lichtreichen oberen Wasserschichten verbleiben können, genießt *Aphanizomenon* den Selektionsvorteil, von herbivoren Crustaceen verschmäht zu werden. Es ist damit zu rechnen, dass diese Alge, die typisch für Kleingewässer und eutrophe Seen ist, noch einige Male von sich reden machen wird.

Aphanocapsa / *Aphanothece* (Abb. 3):

Da diese chroococcalen Blaualgen infolge ihrer geringen Abmessungen bei der Zählung schlecht getrennt werden können, wurden sie hier als eine Einheit aufgeführt. Das Vorkommen der Maxima deckt sich fast exakt mit dem der *Anabaena*-Arten. *Aphanothece* / *Aphanocapsa* ist das ganze Jahr im Plankton mit geringer Biomasse vorhanden. Bezüglich des Maximalwertes ergibt sich eine asymmetrische Verteilung der Besiedlungsdichte. Auf die sehr schnell erscheinenden Maxima folgt ein gemächlicher Rückgang.

Aphanothece wurde schon von AUERBACH et al. [1] vereinzelt in Wassertiefen von 30 bis 50 m gefunden. Seit Beginn der Freiwasser-Untersuchungen der IGKB wurde sowohl *Aphanocapsa delicatissima* und *Aphanothece clathrata* Var. *brevis* regelmässig in den oberen 10 m gefunden. Die höchsten Individuendichten wurden 1965 und 1966 im Rheinsee, bzw. 1969 und 1972 im Obersee registriert. Im östlichen Obersee, besonders in der Bregenzerbucht, traten seit dem Jahre 1969 in den Monaten August bis Oktober wiederholt Vegetationsfärbungen und Wasserblüten durch Blaualgen auf, wobei neben den besprochenen Anabaena-Arten (*A. flos-aquae*, *A. spiroides* und *A. planctonica*) und *Aphanizomenon flos-aquae* auch *Microcystis aeruginosa* dominierte (E. Ammann, pers. Mitt.).

Chrysophyceen:

Dinobryon (Abb. 4):

Die Gattung ist mit mindestens vier Arten im Bodenseeplankton heimisch: *D. divergens*, *D. sociale* (inkl. Var. *stipitatum*), *D. sertularia* und *D. bavaricum*. AUERBACH et al. [1] fanden 1921 auch *D. cylindricum*. Die Maxima dieser Gattung fallen im allgemeinen in die warme Jahreszeit; kaltes Wasser wird gemieden. In unseren Untersuchungen entfaltete sich *Dinobryon* zyklisch im Juli bis Oktober. Die Wachstumsspitzen der einzelnen Arten fielen meist zusammen. Dominant war *D. divergens* neben *D. sociale*. Seltener wurde *D. sertularia* und nur vereinzelt *D. bavaricum* gefunden. Das Vorkommen mehrerer Arten nebeneinander entspricht einer allgemeinen Beobachtung (HUBER-PESTALOZZI [21], BACHMANN [3, 4]). Die Gattung bewohnt fast alle Typen stehender Gewässer. Dies weist auf den euryöken Charakter dieser Alge hin.

Der Vergleich mit früheren Untersuchungen am Bodensee bestätigt diese Annahme. *Dinobryon* war bereits zur Zeit der Untersuchungen von SCHROETER und KIRCHNER (1896) [55] ein häufiger Plankter, als der See zweifellos noch oligotroph war. Bei AUERBACH et al. [1, 2] fallen die Wachstumsspitzen, übereinstimmend mit neueren

Zählungen [8], wiederholt in die Monate Mai/Juni, doch divergieren die Entfaltungsperioden der einzelnen Arten stark. Die Arten zeigen zudem starke Fluktuationen von Jahr zu Jahr. Schon 1921 bis 1922 war das Erscheinungsbild der Algen äusserst un-
stet, obwohl damals noch kaum schlagartige Veränderungen der Trophiebedingungen diese Dynamik verursachten. Diese Inkonstanz wird auch durch diese Untersuchungen bestätigt. 1961 waren Dinobryonarten mit hoher Individuendichte an allen Untersuchungsstellen vorhanden, 1962 fehlten sie fast vollständig [7]. Zwischen 1965 und 1969 konnte sich die Gattung erneut gut entwickeln, seitdem ging die Besiedelungsdichte schrittweise zurück. Gesetzmässigkeiten sind in diesem Verhalten nicht zu erkennen.

Erkenia (Abb. 5):

Erkenia erscheint vom April bis Oktober in mittelgrossen Individuendichten. Die Verteilung ergibt eine zweigipflige Kurve, die im Juni/Juli ein Minimum hat. Das ist in diesem Falle nicht schwer zu deuten: Infolge der geringen Ausmasse der Zellen gehört *Erkenia* zu den bevorzugt abgeweideten Algen. Die Zäsur im Juni beruht damit mit hoher Wahrscheinlichkeit auf der Grazing-Aktivität der zu dieser Zeit dominierenden Daphnien-Populationen [11].

Die Alge wurde früher wahrscheinlich wegen ihrer geringen Grösse übersehen. Mit Netzfängen waren die Nannoplankter ohnehin nicht anzureichern und beim Zentrifugieren ging die Alge schnell zugrunde. Daher fehlen Vergleichsmöglichkeiten mit andern Untersuchungen.

Mallomonas (Abb. 6):

Mallomonas ist mit mehreren Arten im Plankton präsent:

M. caudata, *M. akrokomos* und *M. sp.* (Formenkreis *acaroides*).
M. producta und *M. helvetica*, die von JAAG [23] im Untersee gefunden wurden, konnten von MUELLER [51] im Obersee nicht bestätigt werden.

Die Hauptvegetationsperiode für die *Mallomonas*-Arten liegt zwischen April und November. Seit 1969 folgte auf das erste kurze Maximum im April ein ausgeprägtes Minimum, das wie bei *Erkenia* durch Abweideverluste durch Zooplankter bedingt sein konnte.

Mallomonas ist beträchtlich grösser als *Erkenia* und fällt daher nicht unter die Kategorie der bevorzugten Nahrung. Die starke Zunahme der erwachsenen (entsprechend grossen) Tiere [11] dürfte die Nutzung grösserer Algen als Beute erklären. Nicht nur das jahreszeitliche Auftreten, sondern auch die Tatsache, dass *Mallomonas*-Arten schon vor 50 Jahren im Bodensee perennierend vorkamen und zuweilen höhere Besiedlungsdichten erreichten, betont die bescheidenen Ansprüche dieses Plankters.

Diatomeen

Melosira (Abb. 7):

Die zentrischen Diatomeen spielten früher wie heute eine wichtige Rolle im planktischen Geschehen. Mehrere Gattungen lösten sich in der Dominanzstellung ab. Waren es 1920 noch *Cyclotella*-Arten, so sind es heute *Stephanodiscus* und *Melosira*, die grosse Biomassen erzielen. *Melosira* ist heute mit den Arten *M. granulata* (inkl. *Var. angustissima*) und *M. binderana* im August bis November in wechselnder Häufigkeit gut vertreten. *Melosira islandica helvetica*, 1935 noch dominierende *Melosira*-Art (JAAG [23]) im Winterplankton und 1955/1961 im Untersee dominierend (LEHN [39]), ist inzwischen aus dem Plankton fast verschwunden. Die höchste *Melosira*-Biomasse der Berichtsperiode wurde 1969 im Juli registriert. Seither nahm die Biomasse der Gattung sukzessive ab.

Ueber die Ursachen können nur Mutmassungen angestellt werden. Wie schwierig es sein kann, die Dynamik einer einzigen Art zu erklären, zeigten Untersuchungen von LEHN [38] über *Tabellaria*-Fluktuationen. Die Schlüsse, die LEHN zieht, könnten auch auf *Melosira* und andere Algen sinngemäss angewendet werden.

Stephanodiscus astrea (Abb. 8):

Stephanodiscus ist eine Massenform eutropher Seen. Die Alge ist das ganze Jahr im Plankton und neigt im Frühjahr und Winter zu stärkerer Entfaltung (durchschnittlich höchste Spitze im Mai). Obwohl die Form im Sommer stets nur in geringer Zelldichte vorkommt, kann sie nicht als stenotherme Kaltwasserform bezeichnet werden.

KIRCHNER [55] und KOLKWITZ [25] erwähnten *St. astrea* (bzw. das Synonym *Cyclotella astrea*) als eulimnetische Alge des Bodensees. Merkwürdig erscheint der Umstand, dass die Art in den Listen von AUERBACH, MAERKER und SCHMALZ [1.2] fehlt. In der darauffolgenden Untersuchung, die sich allerdings auf den Rheinsee beschränkte, wurde *St. astrea* als wichtiger Bestandteil des Planktons erwähnt (JAAG [23]). 1943/44 fand sie der gleiche Autor [24] im Rheinsee nur noch vereinzelt. Im Untersee seit 1954 zumeist zahlreicher als im Obersee, war sie in letzterer Zeit vor allem im späten Winter und Frühjahr mehr oder weniger zu finden (LEHN in Limnol. Mon. Ber. [46]). Seit 1967 nahm die Präsenz im Obersee wieder zu.

Stephanodiscus hantzschii (Abb. 9):

Die zahlreichen Arten von *Cyclotella*, die noch 1935 zu den dominierenden Algen gehörten und von GRIM [14] und GESSNER [13] speziell bearbeitet wurden, wurden schrittweise durch *Stephanodiscus hantzschii* abgelöst. Lange Zeit wurde *St. hantzschii* nicht erkannt und als *Cyclotella* sp. "klein" gezählt. Bis 1952 meist herbstliche Maxima bildend, finden sich die Höchstzahlen seit April 1956 nur noch im Frühjahr.

Seit 1966 sorgte *St. hantzschii* wiederholt für Vegetationsfärbungen des Wassers, bevorzugt im April/Mai.

Von andern Gewässern ist gehäuftes Vorkommen im Winter bekannt: WUTHRICH [60], KRISTIANSEN, MATHIESEN [26], und LAURENT et al. [28]. Die Frusteln wurden im Genfersee sehr oft in die Gehäuse

von *Tintinnopsis* eingebaut [28]. Vom Juni bis Oktober scheint die Art in allen Seen zurückzugehen, verbleibt aber in geringer Zelldichte ganzjährig im Plankton. Durch das plötzliche Auftreten der Art in eutrophen Buchten und Seen wurde sie als Charakterform für eutrophe Gewässer betrachtet, doch wurden auch Höchstdichten in oligotrophen Seen beobachtet (vgl. HUBER-PESTALOZZI [21]). Die Periode optimaler Entfaltung ist im Bodensee meist auf 1 bis 2 Monate beschränkt. Im Juni werden oftmals nur noch einige Prozente der Zelldichte vom Mai gefunden. Als Eliminationsmechanismus spielt die Sedimentation bei dieser Form eine untergeordnete Rolle, denn ihre langen Schwebedorsten erniedrigen die Sinkgeschwindigkeit enorm. Das rasche Verschwinden muss mit der Zunahme der Primärkonsumenten in Verbindung gebracht werden. Die geringe Zellgrösse macht die Form zur bevorzugten Nahrungsquelle vieler Zooplankter. Das mikroskopische Bild von Kotballen zeigt denn auch oft einige hundert Schalen verklumpt. Die Bildung von fadenförmigen Kolonien vermag die Art vor grazing nicht zu schützen, dazu zerfallen die Kolonien viel zu leicht.

Asterionella formosa (Abb. 10):

Seit den Arbeiten von LUND [48, 49] war dieser Plankter mit seiner zierlichen Sternform (Name!) wiederholt Gegenstand wissenschaftlicher Studien, namentlich im Hinblick auf sein geographisches und jahreszeitliches Erscheinen. Die Art ist ein Euplankter von ausserordentlich grosser Verbreitung und Häufigkeit. Allein diese Feststellung weist auf den euryöken Charakter hin. RUTTNER glaubt an das Vorkommen von Oekotypen [53], doch zeigen Beobachtungen von NYGAARD (zit. in HUBER-PESTALOZZI [21]), dass die Art über breite Nährstoffspektren zu gedeihen vermag und dabei Schwankungen des pH von 4,2 bis 8,3, nach andern Untersuchungen bis pH 9, erträgt. Die meisten Beobachter stimmen darin überein, dass *Asterionella* ein perennierender Plankter ist. In der Berichtsperiode war *A. formosa* häufig im Juli mit hohen Individuenbeständen vertreten.

Nicht selten sind zwei Maxima pro Jahr zu verzeichnen, wobei das schwächere davon nicht zyklisch erscheint. Das jahreszeitliche Auftreten veranlassten AUERBACH et al., von einer Form zu sprechen, die warmes Wasser meidet und mässig-temperiertes vorzieht. Tatsächlich erreicht *Asterionella* in vielen Seen die höchsten Zelldichten im März bis Mai (BETHGE (zit. in ROUND [52]), MESSIKOMMER [50], LOZERON [47], WUTHRICH [60], LAURENT et al. [28]).

Auch im Bodensee erschien *Asterionella* in späteren Untersuchungen mit Schwerpunkt März bis Mai (GRIM [14], JAAG [2]). Seit den fünfziger Jahren gilt dies weiterhin für den Untersee, während sich im Obersee die Höchstzahlen bis 1965 im Mai/Juni finden, um ab 1966 vor allem in den Monat Juli auszuweichen (LEHN [43]). Diese Zeitverschiebung der Jahresmaxima im Laufe der Trophiezunahme lässt sich als eine Verdrängung durch die beiden Kleinformen *St. hantzschii* und *Rhodomonas lacustris* interpretieren, die beim derzeit hohen Nährstoffpegel im Frühjahr durch die weit kürzeren Verdopplungszeiten gegenüber den Grossformen klar bevorzugt sind (LEHN [43]).

Im Walensee ist *Asterionella* eurytherm, die Frühjahresentfaltung dehnt sich oft bis in den August aus. (Persönliche Mitteilung von J. Florin.)

Das heutige Auftreten von *A. formosa* im Hochsommer widerspricht daher den Ansichten von AUERBACH [2]. Die Konstanz der Morphologie spricht auch gegen hohe Mutabilität, so dass Standorttypen nur im Rahmen der Längenvariation zu erwarten sind. LUND [48, 49] glaubt auch nicht an Parasiteneinfluss oder Zooplankton-einwirkung auf die Dynamik von *Asterionella*; er vermutet vielmehr noch unbekannt, chemische und biologische Faktoren, welche das Erscheinen der Algen regelt.

Fragilaria crotonensis (Abb. 11):

Fragilaria crotonensis und *Asterionella formosa* haben sehr gleichsinnig verlaufende Periodizitäten. Beide gehören zu den wichtigsten Biomasse-Bildnern des Sommer-Planktons. Die Maxima der *Fragilaria* sind im allgemeinen höher als die der *Asterionella* und dauern länger. Da die Proben der Wassersäule 0-50 m entnommen wurden, muss die Möglichkeit berücksichtigt werden, dass die gleiche Vermehrungsphase zweimal (einmal oben und das zweite Mal unten auf dem Weg ins Sediment) erfasst wurde. Das führt zu übertriebenen Maximalwerten. Der lebende Anteil der Maximalbiomasse dürfte möglicherweise kaum 50% betragen. Die Sedimentationszeit ist allerdings bei diesen schweren Planktonen relativ kurz, so dass die Verschiebung der Maxima von der Oberfläche in die Tiefe kaum 14 Tage beträgt. Die Isoplethendarstellungen der Art im Bericht IGKB Nr. 18 [7] zeigt jedenfalls keine markante zeitliche Drift der Tiefenverteilung.

Der Organismus ist ausgesprochen eurytherm; maximale Entwicklungen werden oft in der Zeit vom April bis Oktober festgestellt, doch sind auch Wintermaxima keine Seltenheit. Im Bodensee ist *Fragilaria* perennierend im Plankton. Sie gehört zu den wichtigsten Algen dieses Sees, seit Analysen vorliegen. Seit *Tabellaria* und *Synedra*, die noch zur Zeit der Untersuchungen von GRIM [16] mit Höchstwerten vertreten waren, rapide zurückgingen, konnten *Fragilaria* und *Asterionella* eine dominierende Stellung erringen. Gegenüber den Höchstdichten von AUERBACH et al. [1, 2] hat sich *Fragilaria* um das 50- bis 60-fache und *Asterionella* um das 20-fache gesteigert.

Die geographische Verbreitung und das zeitliche Erscheinen stellen Probleme, die im Rahmen dieser Untersuchung nicht zu lösen sind. Bei diesen unregelmässig auftretenden Massenplanktonen gilt besonders der Grundsatz, der einleitend genannt wurde: Die Suche nach den Ursachen muss hier nach dem Ausschließungsprinzip erfolgen. Möglicherweise sind hier chemische oder biologische Faktoren bzw. Kombinationen davon im Spiel, die

noch gar nie bestimmt wurden. Licht und Temperatur können als Einzelfaktoren (nicht aber in kombinierten Parametern) die Dynamik nicht erklären. Die Möglichkeit der Bildung von Komplexparametern ist so gross, dass es fraglich erscheint, ob je engere Abhängigkeiten der Algen mit ihrer Umwelt, die das Erscheinen regeln, gefunden werden.

Fragilaria spp. (ohne *F. crotonensis*) (Abb. 12):

Neben *F. crotonensis* sind in geringer Biomasse auch *F. virescens*, *F. capucina* und *F. construens* im Freiwasser gesehen worden. Die Maxima der gesamten Biomasse dieser Arten sind, verglichen mit jenen der *Fragilaria crotonensis*, sehr bescheiden. Interessant ist aber der Umstand, dass diese Fragilarien etwa einen Monat vor der *F. crotonensis* erscheinen. Ihr Auftreten könnte mit Hochwassereinflüssen und Wasserverfrachtungen in Sturmzeiten zusammenhängen, denn alle genannten Arten sind Tycho plankter und leben bevorzugt im Litoral oder in Bächen. Die Algen gelangen im Mai/Juni in ein ziemlich leergefressenes Pelagial und können sich mit ihrem Phosphatvorrat noch mehrmals teilen. Sobald die grösseren Diatomeen aufkommen, welche durch die grössenselektive Auswahl der herbivoren Crustaceen einen Selektionsvorteil geniessen, verschwinden die kleineren *Fragilaria*-Arten wieder. Die Fähigkeit, in grossen Tiefen (unter 20 m) noch assimilieren zu können, befähigt in erster Linie *F. capucina* zu zeitweisen pelagischen Massenentwicklungen (LEHN [37]). Die Auftriebsflocken im März bis Mai enthalten aber bereits hohe Bestände an *F. capucina* (MUELLER [51]), und bilden so eine gute Startbasis für die kurze Maximalentfaltung im Juni.

Nitzschia (Abb. 13):

Von den zahlreichen beobachteten *Nitzschia*-Arten leben nur wenige euplanktisch. Die artenreiche Gattung ist weit verbreitet und kommt fast in allen Gewässertypen vor.

Im Bodensee spielt die Gattung keine wichtige Rolle, die ge-

ringen Biomasse-Spitzen fallen in die Monate Mai/Juni und September/Oktober. Nur zwei Arten erscheinen zuweilen in höheren Zelldichten: *N. acicularis* und *N. actinastroides*.

Synedra (Abb. 14):

Synedra ist mit vielen Arten im Plankton vertreten. Neben vereinzelt gefundenen Arten finden sich *S. acus* (mit den Varietäten *var. radians* (*Syn. S. delicatissima*) und *var. angustissima*, *S. ulna* und *S. tenera* wiederholt und reichlich im Pelagial (MUELLER [51]). Viele der Arten sind Tychoplankter, die durch turbulente Verdriftung in den Freiwasserraum gelangen. *Synedra* scheint wärmeres Wasser zu meiden. Warmes Wasser hat eine höhere Viskosität und fördert dadurch die Sedimentation, der besonders schwerere Algen (insbesondere Kieselalgen) ausgesetzt sind.

Die *Synedra acus var. radians* (die häufigste der erwähnten Arten) erscheint zyklisch im April und Mai (bis Juni) in höheren Individuenbeständen. Diese Periode wird streng eingehalten und stimmt mit dem Planktonkalender von AUERBACH, MAERKER & SCHMALZ [1] sowie dem Vorkommen 1952-1963 (Limn.Mon.Ber. [46]) überein. Allerdings war *Synedra acus* von 1952 bis 1954 weit zahlreicher als in den folgenden Jahren. Die Art bevorzugt das Lichtklima in ca. 5 bis 10 m Tiefe, darüber und darunter ist sie spärlicher vertreten. Einschränkend muss hier gesagt werden, dass allein schon das Zusammenspiel von Produktion und Sedimentation häufig Maximalwerte der vertikalen Verteilung in einigen Metern unter der Oberfläche erscheinen lassen. Bei gleicher Produktivität verlieren die obersten Wasserschichten durch den Sedimentationsvorgang laufend Biomasse, der nur durch Produktion wieder wettgemacht wird. In den unteren Schichten wird der Sedimentationsverlust durch die von oben anfallenden Zellen kompensiert; die Produktion wirkt sich hier in einer deutlichen Erhöhung der Biomasse aus.

Bei *Synedra* scheinen aber die vertikalen Gradienten deutlich

genug (vgl. Bericht IGKB Nr. 18 [7]), um auf aktive Bevorzugung der Zone 5 bis 15 m Tiefe zu schliessen. Dieses Vorkommen könnte durch die Kombination von Licht und Temperatur erklärt werden. *Synedra* verlangt offenbar höhere Lichtenergie, um in der aus thermischen (und evtl. trophischen) Gründen bevorzugten Tiefe noch genügend assimilieren zu können. Diese Kombination ist nur von April bis Juni gegeben.

Die Jahreszeiten können nach FINDENEKG [12] in eine Matrix von Temperatur und Licht gegliedert werden:

Winter:	tiefe Temperatur, wenig Lichtenergie
Frühling:	tiefe Temperatur, viel Lichtenergie
Sommer:	hohe Temperatur, viel Lichtenergie
Herbst:	hohe Temperatur, wenig Lichtenergie

Das kleine Maximum im Herbst 1966 ist nicht eine Ausnahme der periodischen Erscheinung von *S. acus* var. *radians*, sondern beruht auf einer Entfaltung einer kleinen unbestimmten *Synedra*-Art.

Diverse unbestimmte Diatomeen (Abb. 15):

Neben den besprochenen Hauptarten wurden weitere Arten gezählt (z.B. *Diatoma elongatum*, *D. vulgare*). Diese erscheinen im September bis November in grösseren Zelldichten, erreichen aber nie grosse Biomassen. *Diatoma elongatum* jedoch war in den fünfziger Jahren vor allem im Mai/Juni eine der zahlreicheren Algen. In den sechziger Jahren wurde sie seltener [46]. Gelegentlich vorkommende Arten oder Formen, deren Gattungszugehörigkeit ohne Präparation nicht zu erkennen war, wurden unter der Rubrik "diverse unbestimmte Diatomeen" gezählt. Die Biomassen der diversen Diatomeen stiegen in den letzten sechs Jahren der Berichtsperiode sprunghaft an; sie basieren auf einer Häufung unbestimmbarer zentrischer Kieselalgen. Es kommen dazu verschiedene Gattungen in Frage: *Stephanodiscus*, *Cyclotella* und *Melosira*. Während der lichtreichen Zeit (März bis Oktober) werden viele Maxima festgestellt, die keiner gesetzmässigen Dynamik

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°C 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 durchschlüpften. 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)

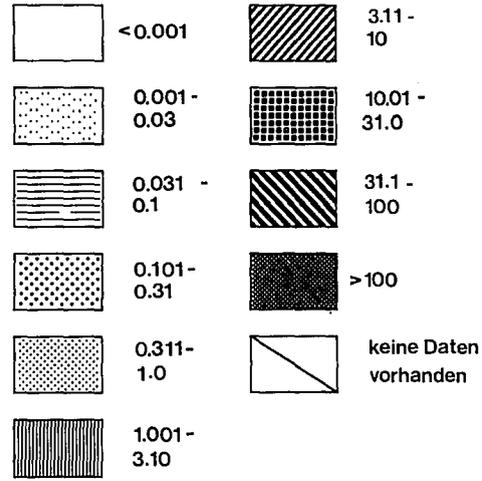


Abb. 5
BIOMASSE von Erkenia

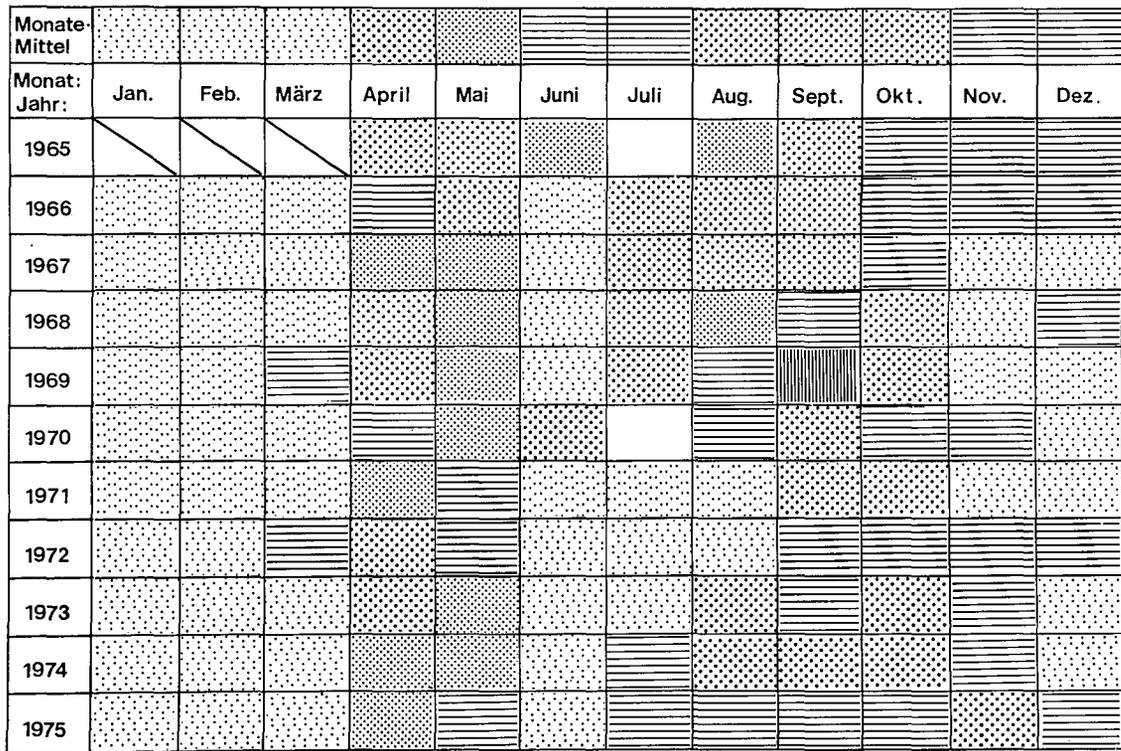


Abb. 6
BIOMASSE von Mallomonas

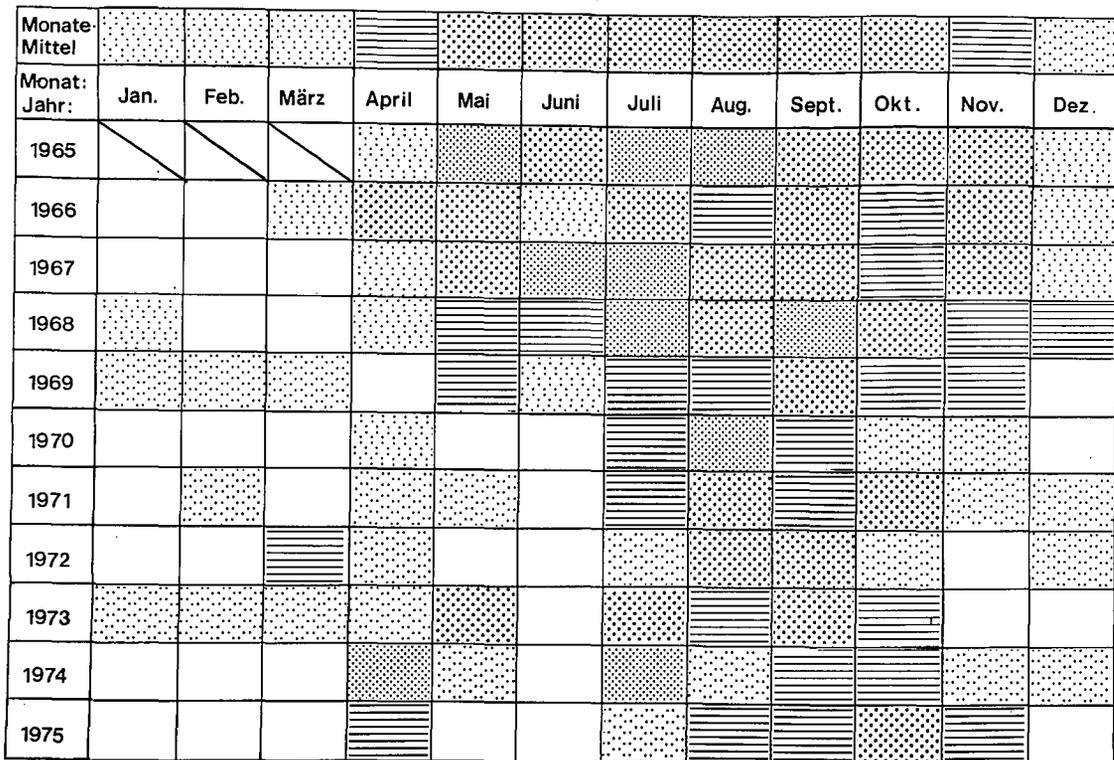


Abb. 7
BIOMASSE von Melosira

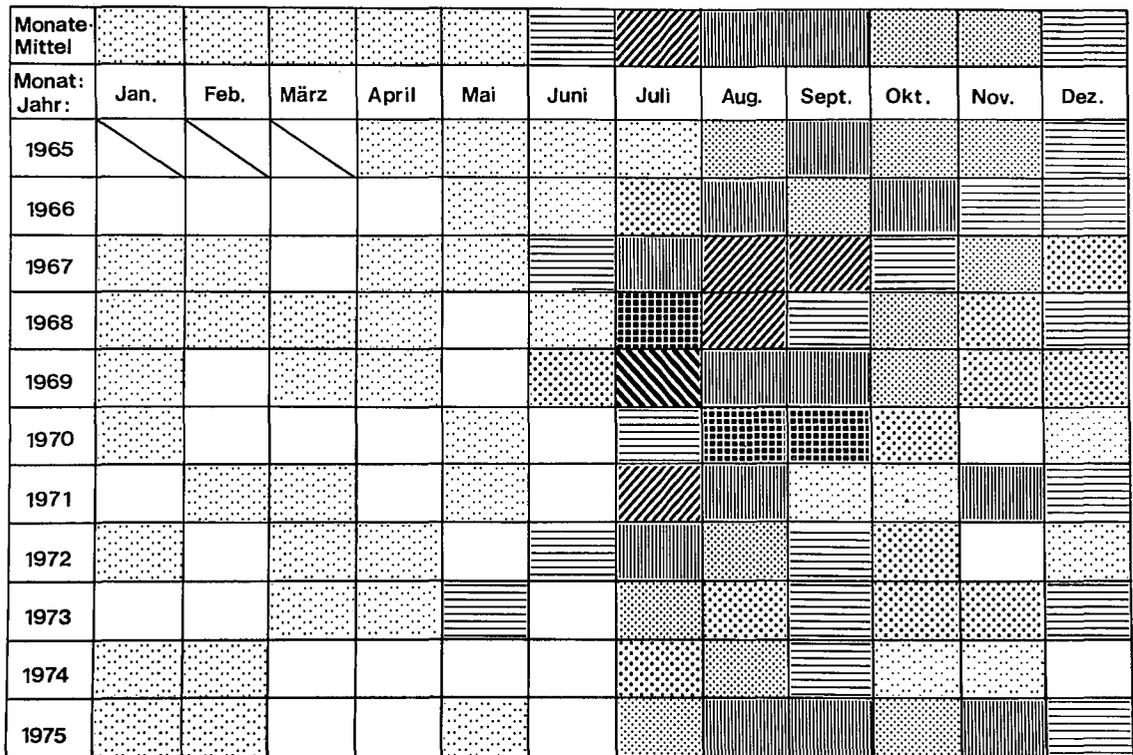


Abb. 8
BIOMASSE von Stephanodiscus astrea

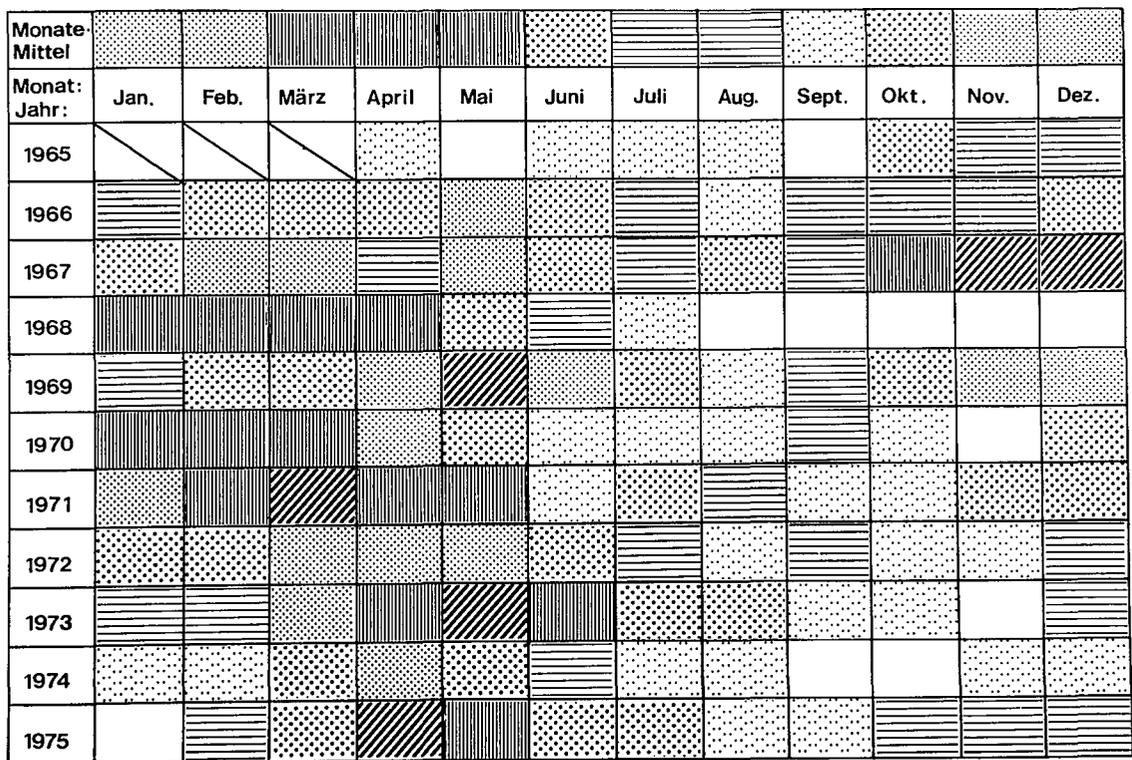


Abb. 9
BIOMASSE von *Stephanodiscus hantzschii*

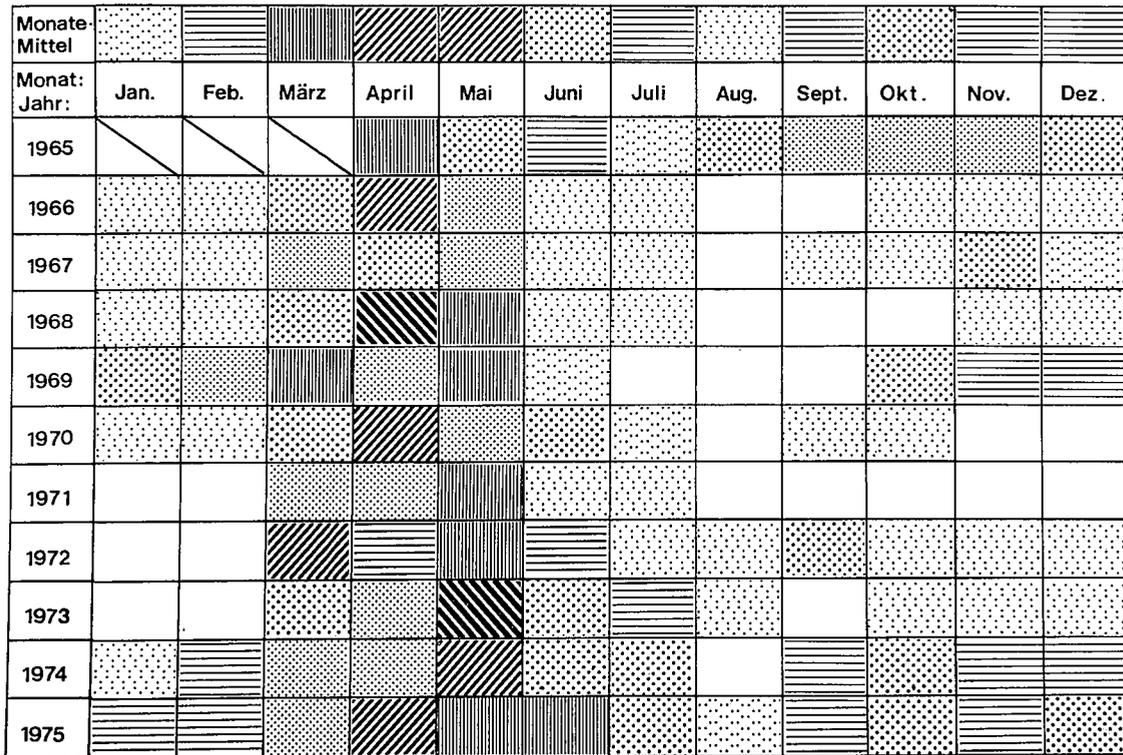


Abb. 10
BIOMASSE von *Asterionella formosa*

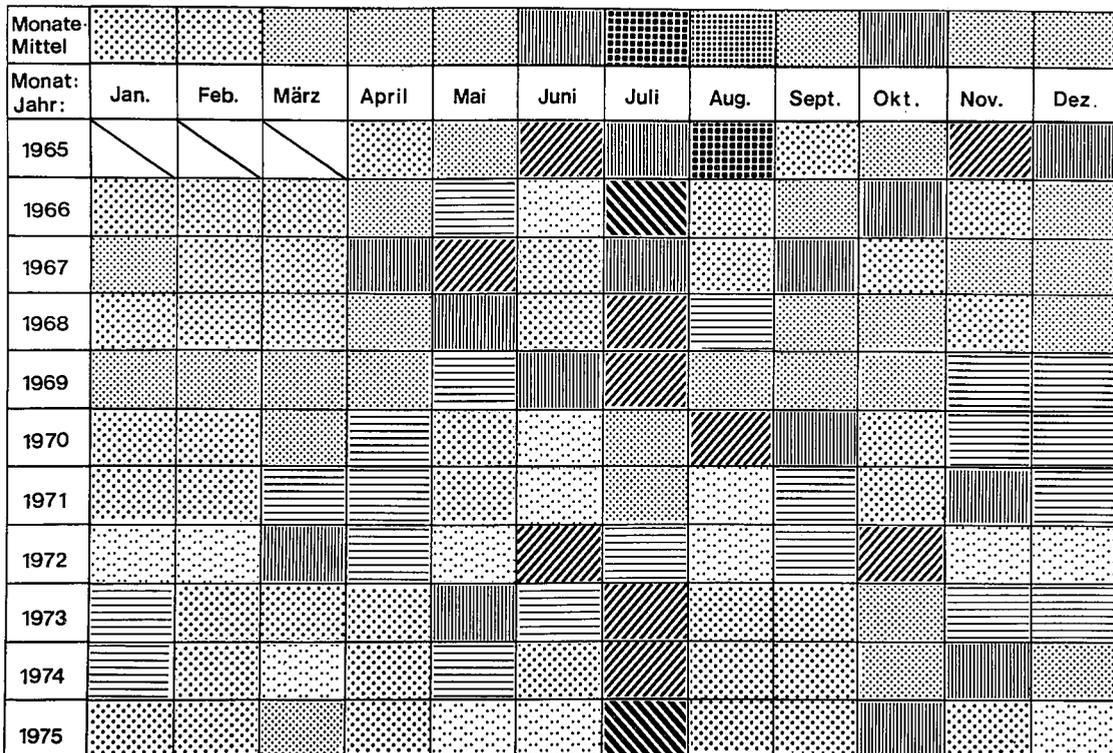


Abb. 23
BIOMASSE von Chlamydomonas

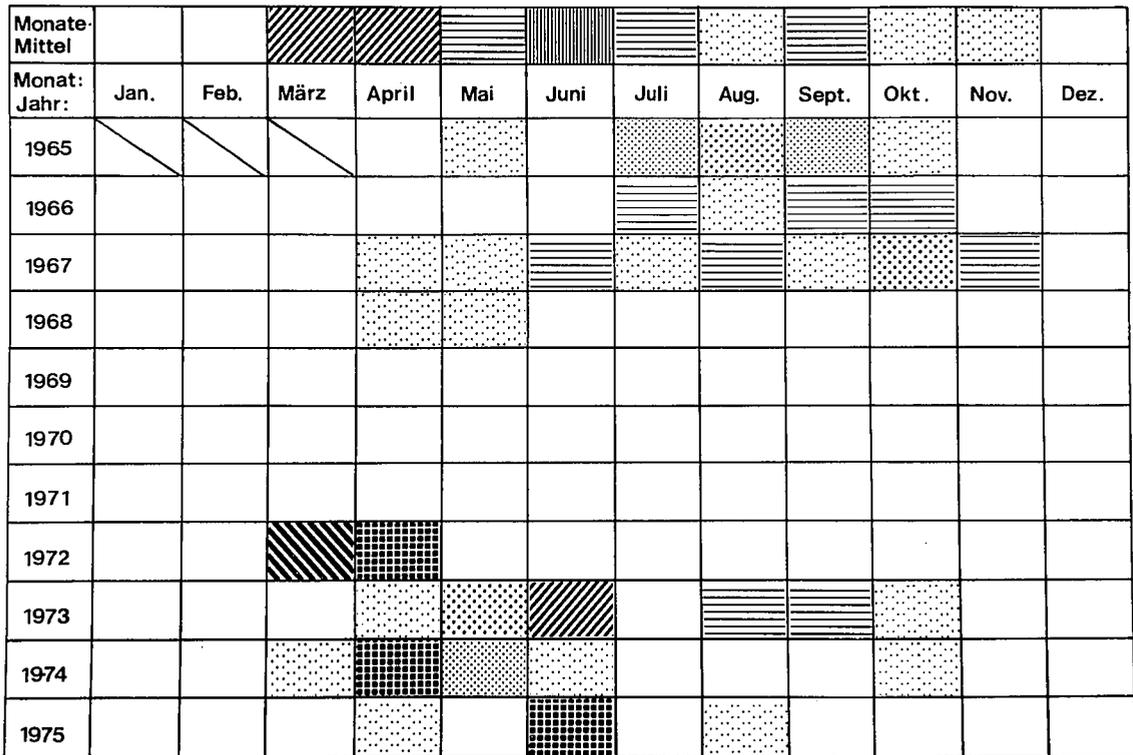


Abb. 24
BIOMASSE von Coelastrum

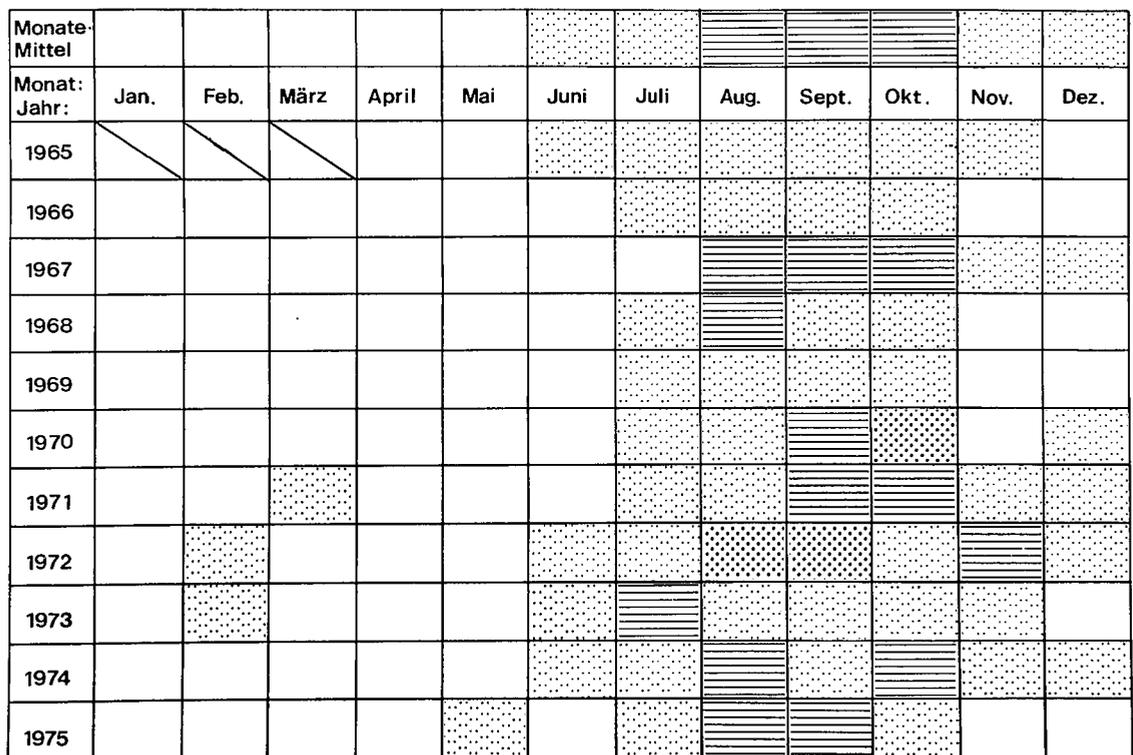


Abb. 29
BIOMASSE von *Scenedesmus*

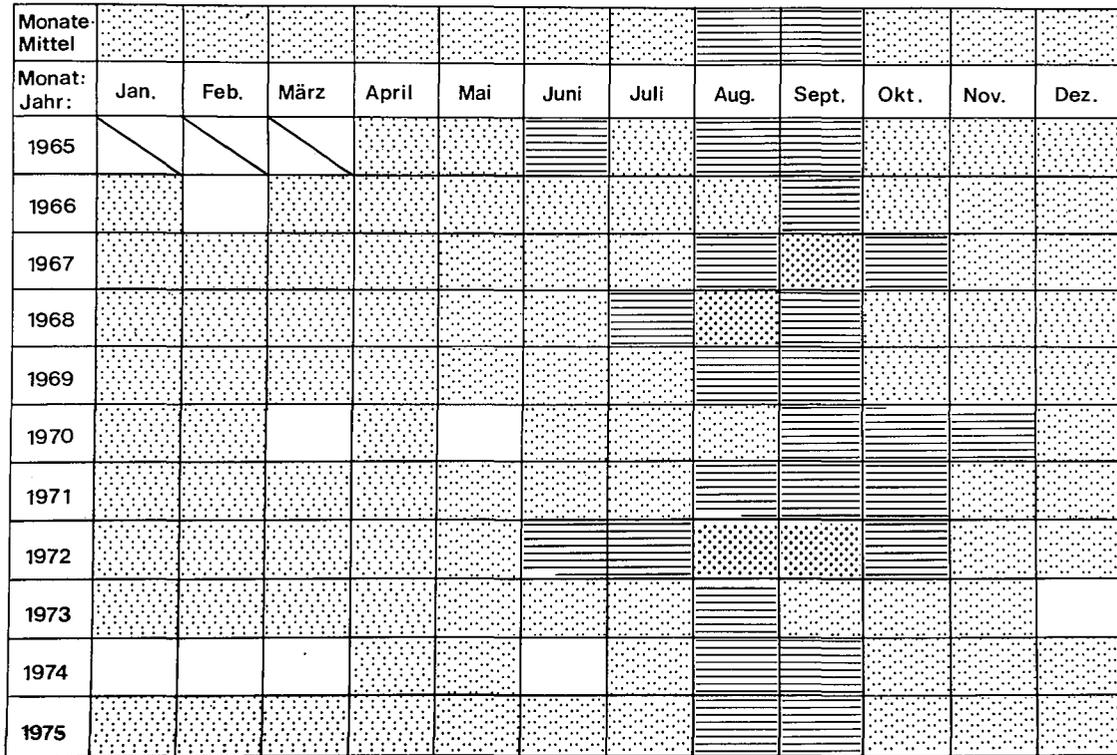


Abb. 30
BIOMASSE von *Sphaerocystis schroeteri*

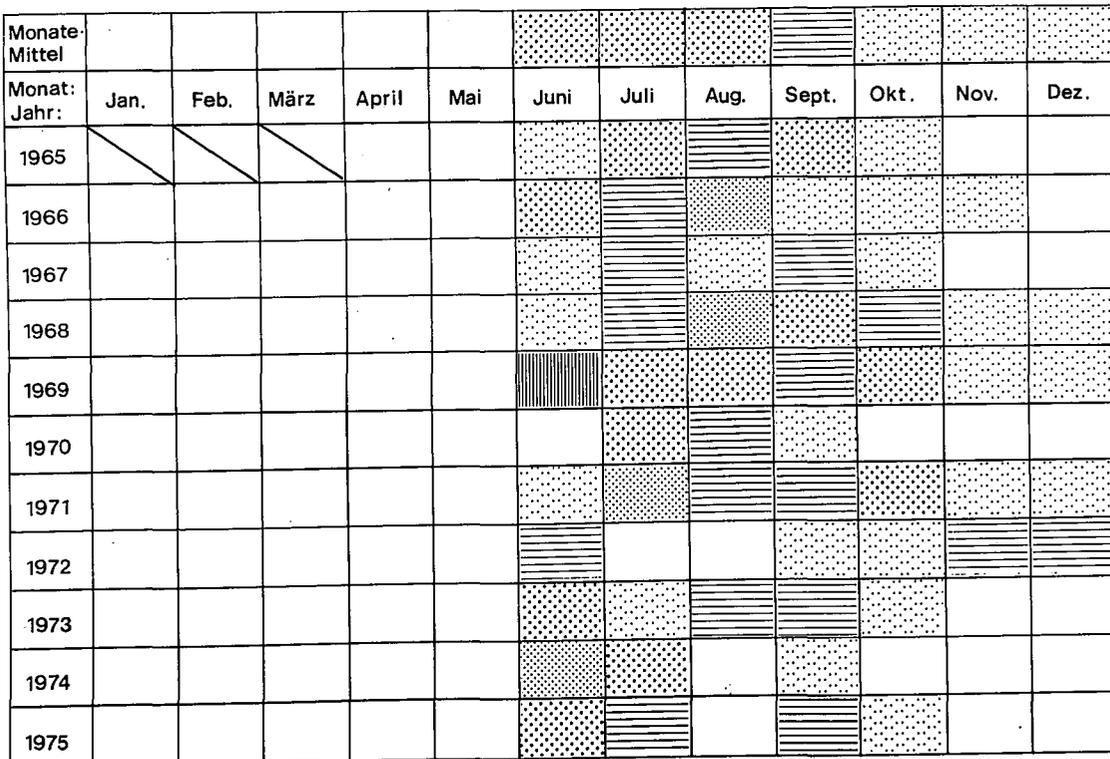


Abb. 33
BIOMASSE von Closterium

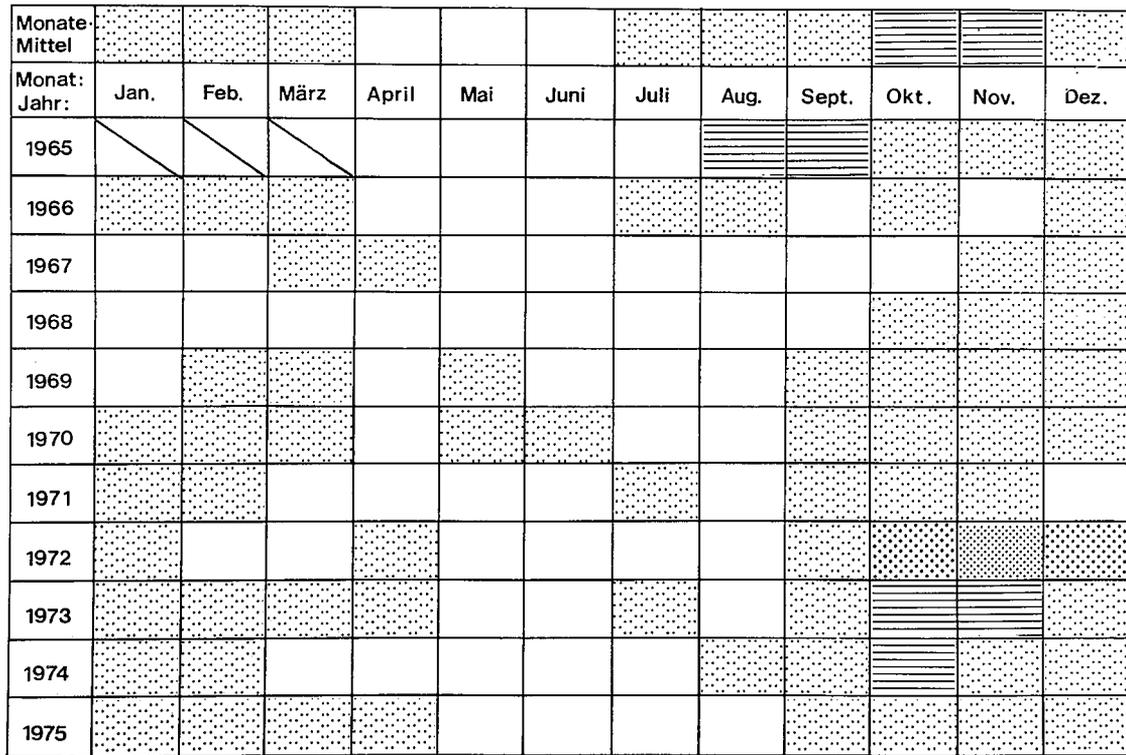


Abb. 34
BIOMASSE von Staurastrum

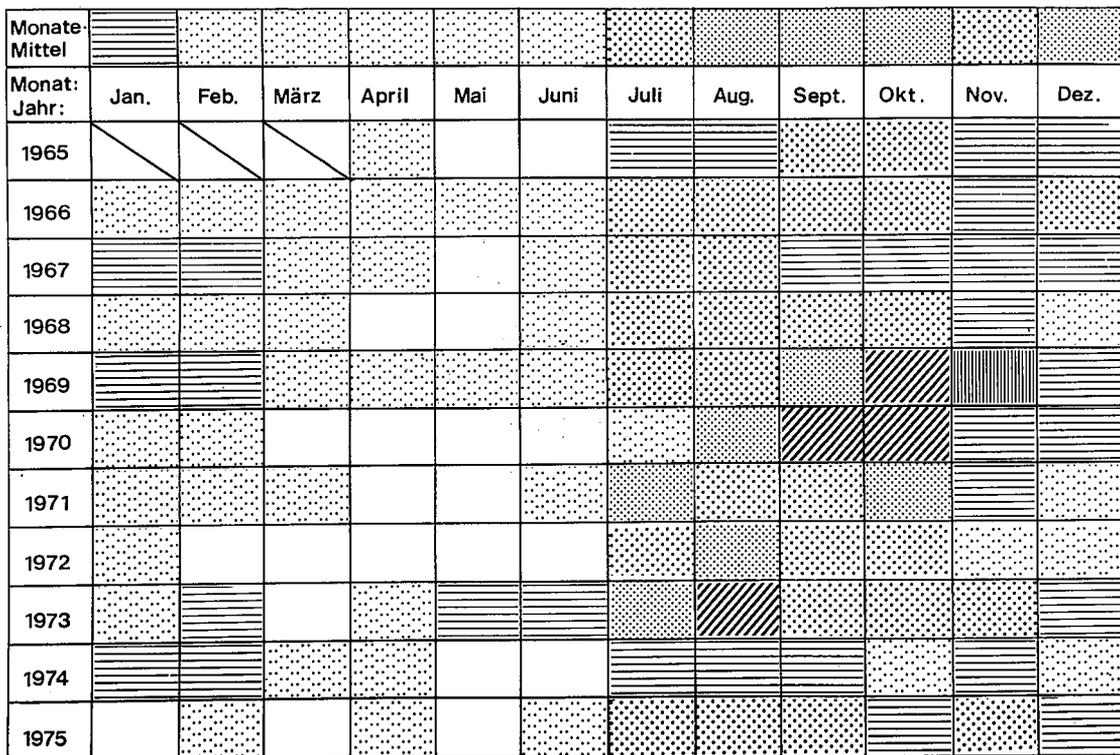


Abb. 35
BIOMASSE von Mougeotia

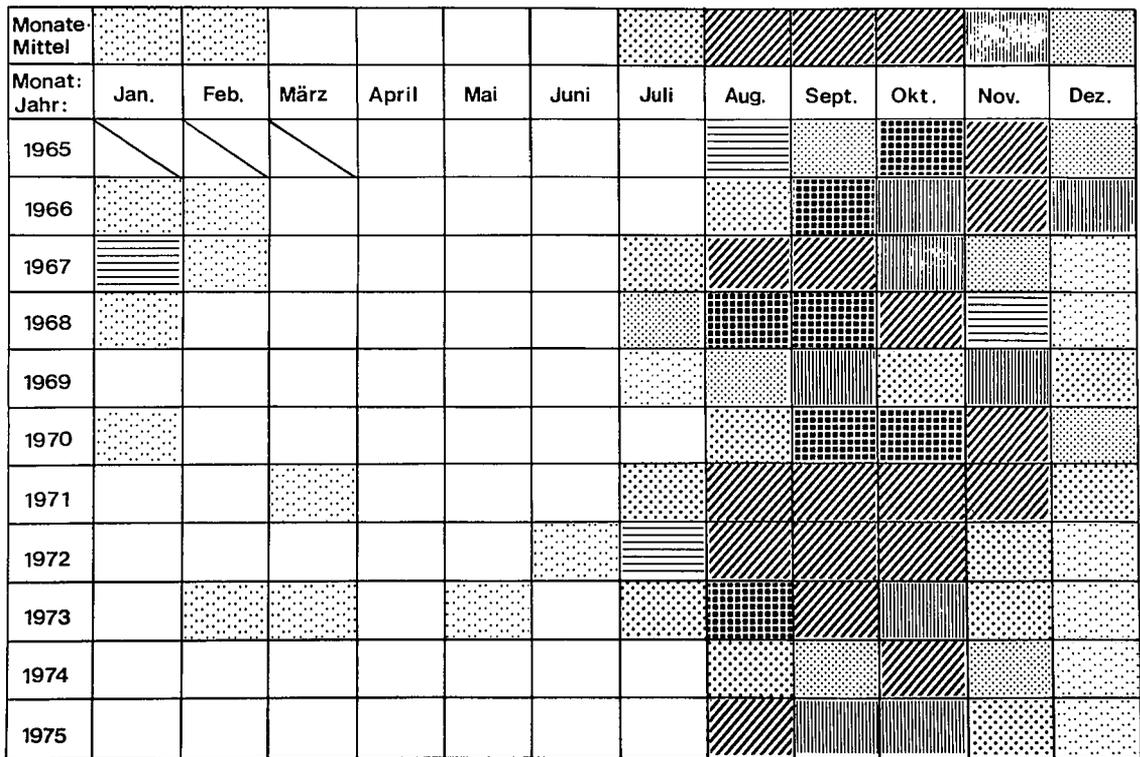
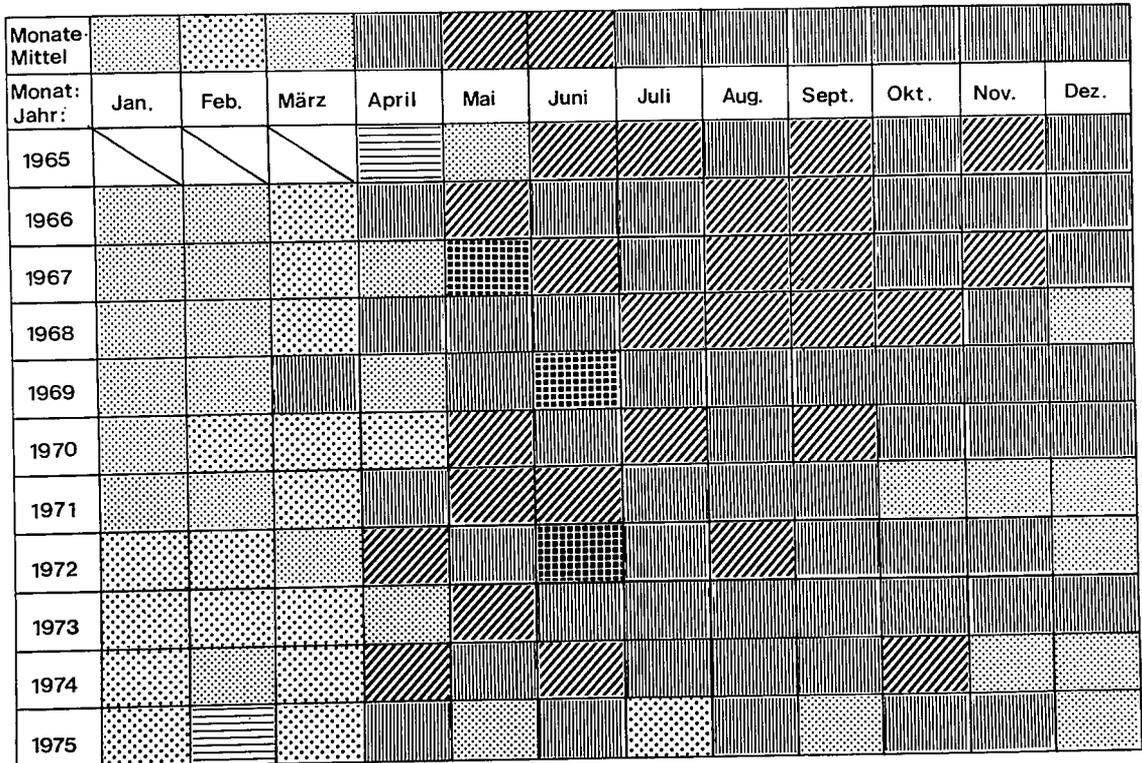


Abb. 36
BIOMASSE von Cryptomonas



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 Sommerplanktonten 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.

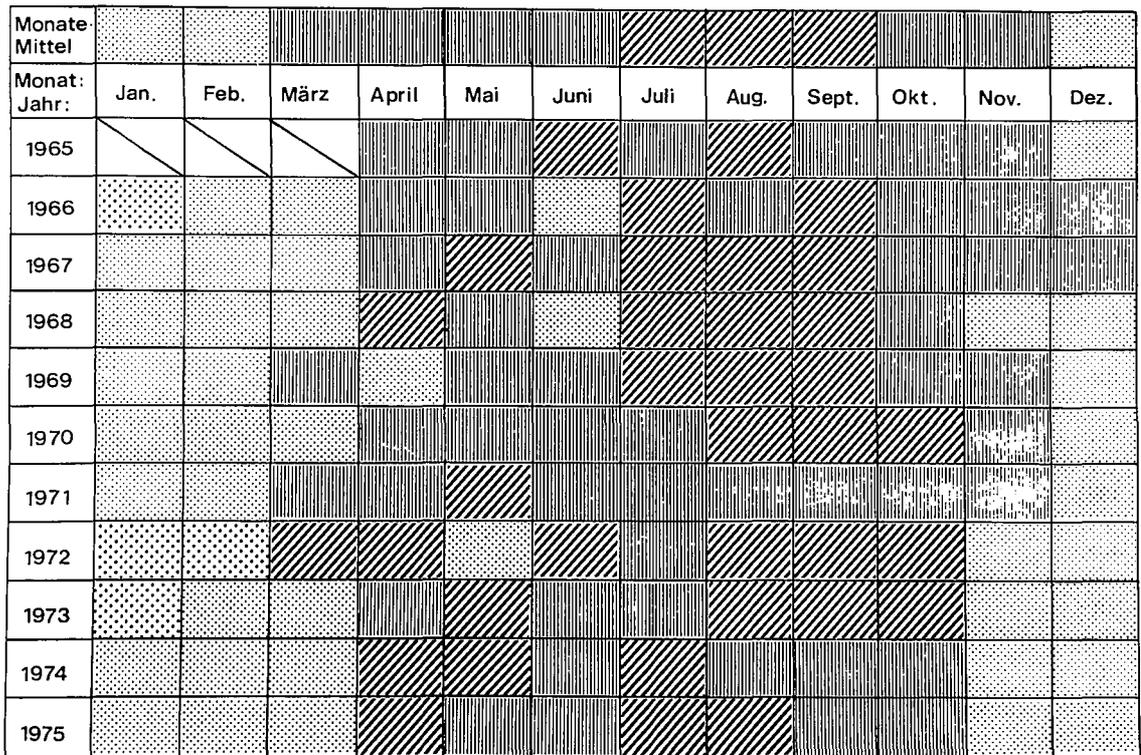
Das gesamte Phytoplankton zeigt in der Berichtsperiode geringe Schwankungen der Biomasse. Sieht man von der Störung im Jahr 1971/1972 ab, so variieren die Jahresmittel geringfügig zwischen 19,7 und 25,4 g/m². Es ist biomassemäßig somit ein Plateau erreicht, das sich nur durch Verschiebungen der Abundanzen 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. 53
 BIOMASSE des gesamten Phytoplanktons



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 zentrischen 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.

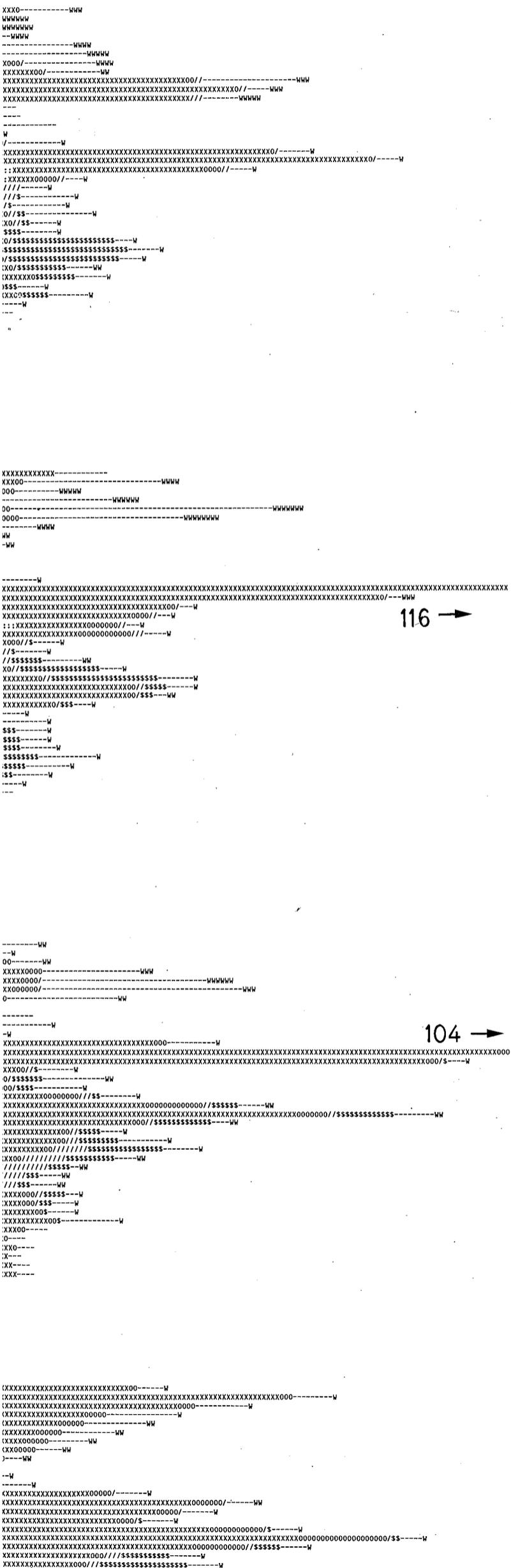
Die Zeichen bedeuten:

- * 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

50

100



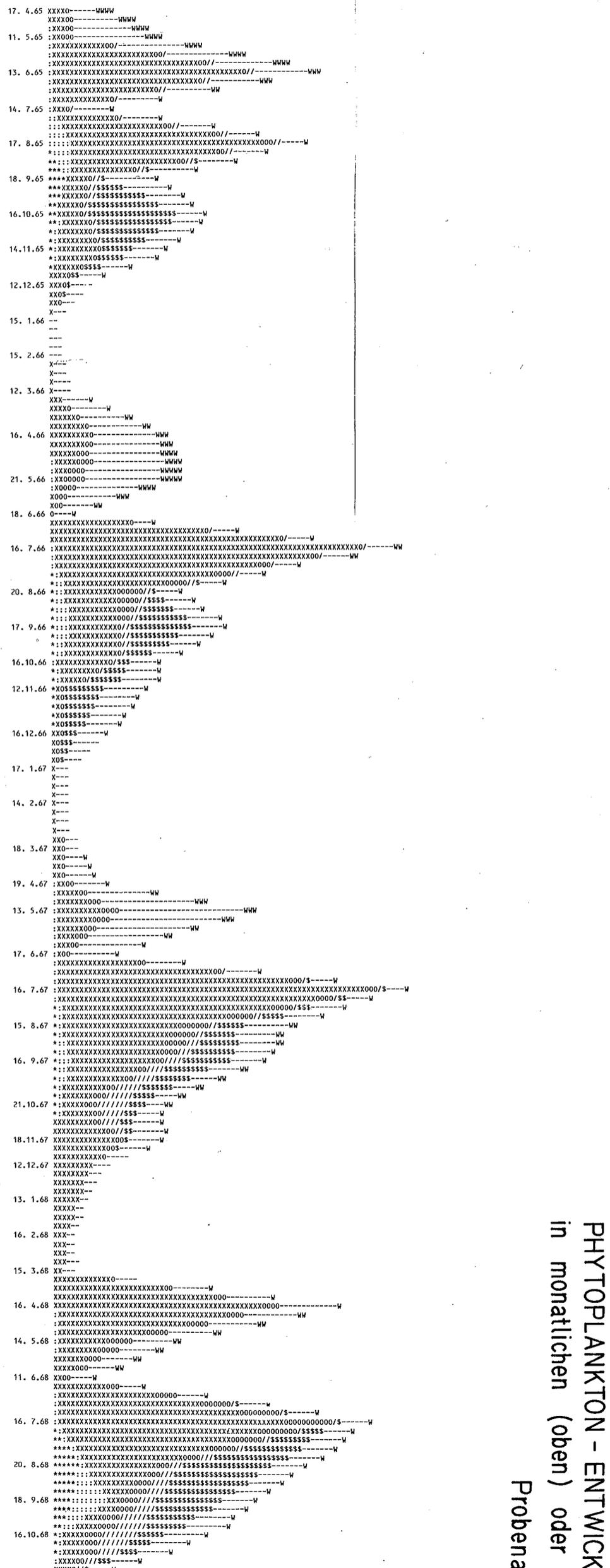
116 →

104 →

g/m² Nassgewicht

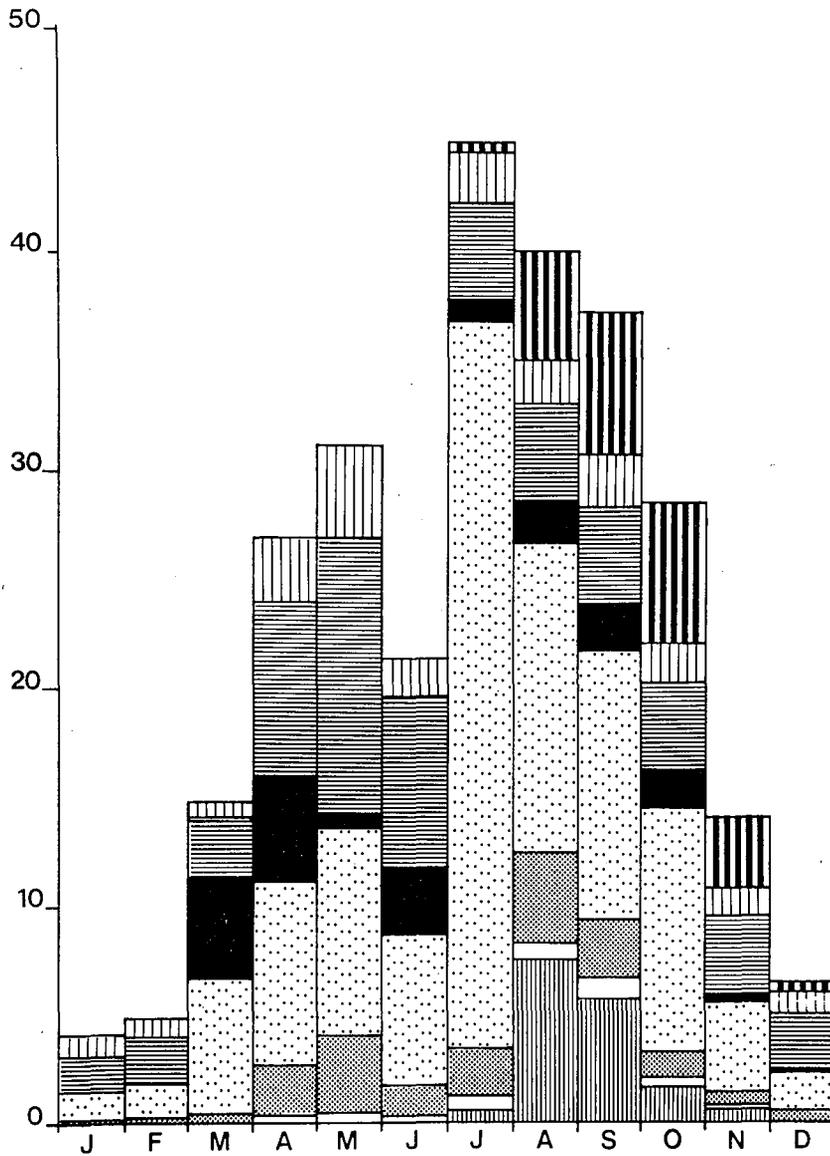
50

100



PHYTOPLANKTON - ENTWICKLUNG
in monatlichen (oben) oder
Probenat

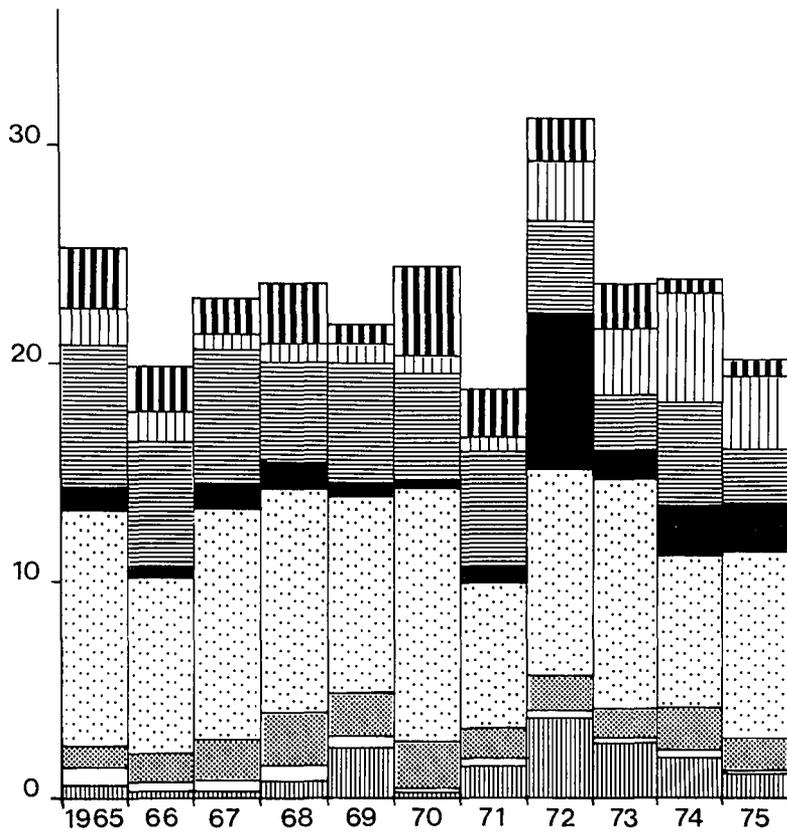
Abb. 55 Die Entwicklung der Phytoplanktonbiomasse
(anhand der Jahresmittel)



Legende:

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

Abb. 56 Jahresgang 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.

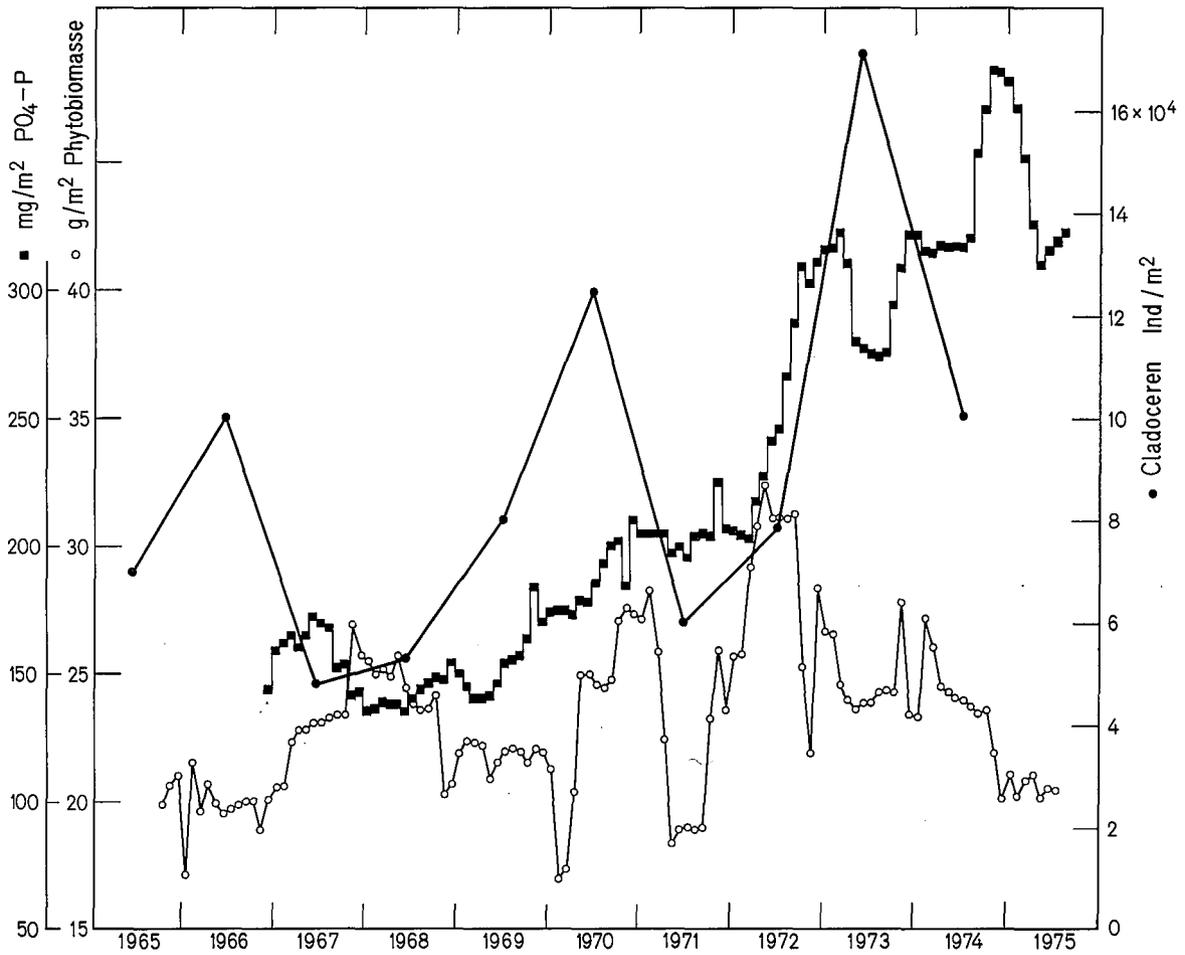
Der Einfluss des Zooplanktons wurde speziell im Untersee [8] behandelt. Zwischen Phytoplankton und Zooplankton bestehen demnach Räuber-Beute-Beziehungen, die oft den mathematischen Ansätzen von VOLTERRA und LOTKA [59] entsprechen. LAMPERT [27] konnte nachweisen, dass die Beziehung zwischen Herbivoren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